

Activités reproductrices saisonnières des différentes classes de tailles d'une population de crabes verts *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) dans le sud de la mer du Nord.

C. d'Udekem d'Acoz*

Facultés Universitaires N.-D. de la Paix, Département de Biologie,
rue de Bruxelles 61, B-5000, Namur (Belgique)

*Adresse actuelle : avenue du Bois des Collines 34, 1420 Braine-l'Alleud (Belgique)

Résumé : Dans la population de *Carcinus maenas* d'Ostende (Belgique, sud de la mer du Nord), les crabes s'accouplent immédiatement après la mue de la femelle, d'avril à novembre, mais les accouplements sont surtout nombreux entre juin et octobre. Des femelles ovigères s'observent de décembre à mi-août mais elles se raréfient à partir du mois de juillet. La taille des femelles présentes dans les couples diminue progressivement de juin à octobre. Cela résulte de la combinaison de deux facteurs. Premièrement, la plupart des femelles qui s'accouplent en juin sont des exemplaires âgés qui ont déjà au moins pondu une fois ; ces femelles se raréfient au cours des mois suivants pour laisser progressivement la place à de jeunes femelles qui n'ont encore jamais pondu. Deuxièmement, la taille à laquelle les jeunes femelles s'accouplent pour la première fois décroît de juillet à octobre. On signalera cependant qu'une partie des petites femelles qui ont mué et se sont accouplées au début de l'été, muent et s'accouplent une seconde fois en fin d'été ou en automne, après une courte intermoult sans ponte. La taille moyenne des femelles ovigères hivernales est importante. La proportion de petites ovigères augmente en mai pour décroître à nouveau par la suite. Une partie des femelles ayant pondu en hiver ont des ovaires en voie de maturation en avril-juin. Ces femelles étant majoritairement de grande taille, on est en droit de supposer que les grandes femelles peuvent pondre deux ou trois fois par an dans la même intermoult : en hiver, au printemps et parfois au début de l'été. La largeur moyenne des mâles s'accouplant reste pratiquement constante tout au long de la saison mais il y a une légère augmentation de la proportion de petits exemplaires après juillet.

Abstract : In the Ostend population (Belgium, Southern North Sea) of green shore crabs *Carcinus maenas*, the animals mate immediately after the moult of the female, from April to November but mainly from June to October. Ovigerous females are found from December to August but they become scarce from July onwards. The size of the mating females gradually decreases from June to October. That is due to two facts. Firstly, most females that mate in June are old specimens that have bred at least once ; the proportion of these females diminishes in the next months to leave place to young females that have never bred. Secondly, the size of the females mating for the first time decreases from July to October. Part of the small females that have already moulted and mated at the beginning of summer moult and mate for a second time from August onwards after a short sterile intermoult. The average carapace breadth of the females breeding in winter is large. The proportion of small ovigerous females increases in May and decreases afterwards. Part of females spawning in winter have again ripe ovaries in April-June. These females are mainly the large ones. Therefore it is suggested that large females can breed twice or three times each year in the same intermoult (in winter, in spring and sometimes at begin of summer) and that the small females would breed usually only once, in spring. The average size of the mating males remains nearly constant through the season although there is a slight increase of the small males proportion in the couples after July.

INTRODUCTION

La biologie de la reproduction des crustacés décapodes brachyoures a fait l'objet de très nombreux travaux mais certains aspects comme la répartition saisonnière des activités reproductrices dans les différentes classes de taille ont été à peine effleurés.

Une série d'informations intéressantes relatives à ce sujet ont été obtenues en étudiant le cycle reproducteur des crabes verts *Carcinus maenas* (L.) de la population d'Ostende (sud de la mer du Nord). Cette espèce constitue en effet un excellent modèle pour ce type d'étude. Abondante sur l'estran pendant plus de la moitié de l'année, il est possible de recueillir à intervalles réguliers un nombre largement suffisant d'individus à différents stades : impubères, pubères, ovigères et surtout partenaires sexuels. Le mâle et la femelle restant associés pendant une période prolongée, il est en effet possible d'effectuer des mesures sur un grand nombre de "précouples" (mâle agrippant une femelle sur le point de muer) et de "couples" (mâle accouplé à une femelle venant de muer) (Fig. 1).

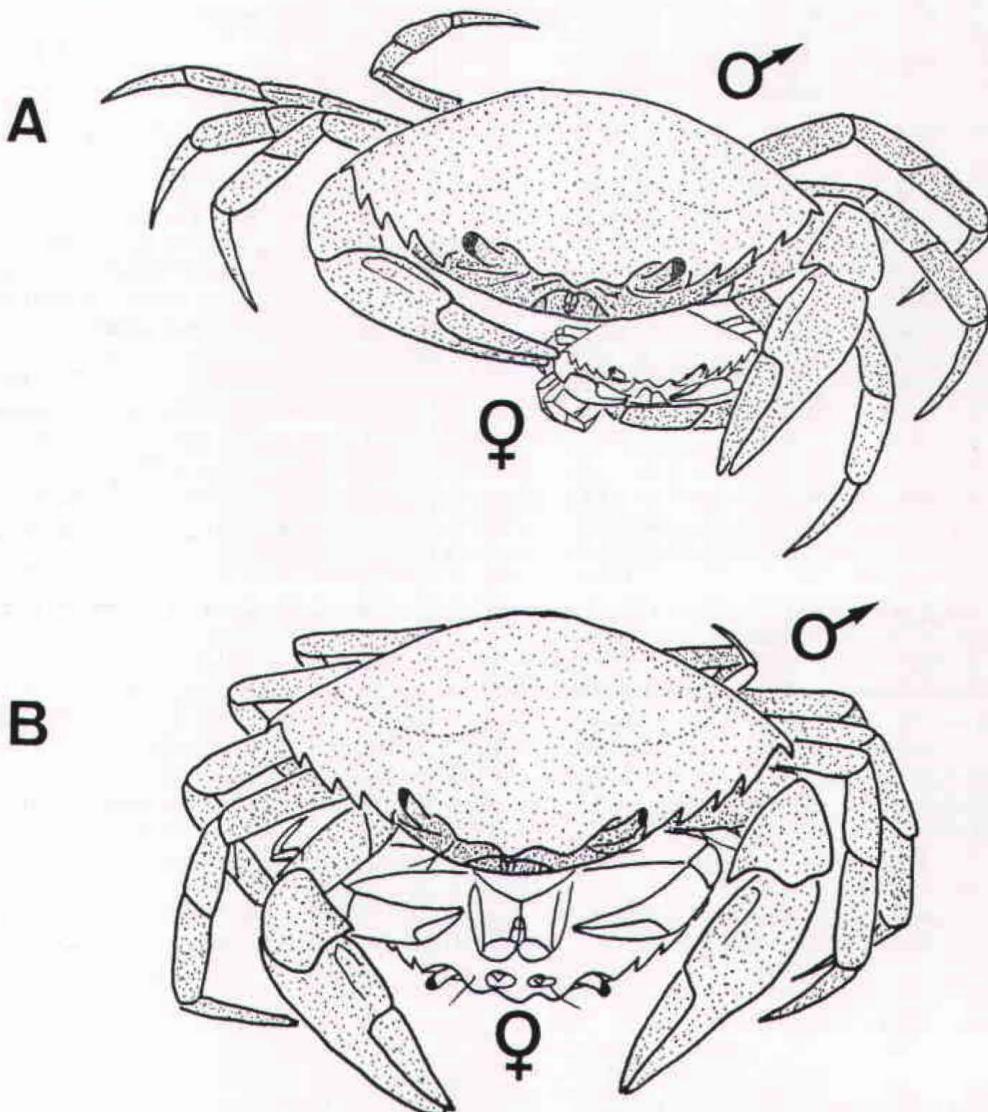


Fig. 1 : Stades précopulatoires et copulatoires principaux du crabe vert *Carcinus maenas*. A. Stade de précouple : le mâle a identifié une femelle sur le point de muer et il la maintient ventre à dos sous son corps au moyen de ses pattes ; ce stade peut durer quelques jours. B. Stade de couple : la femelle vient de muer ; le mâle (aux téguments bien calcifiés) est accouplé avec la femelle (aux téguments mous) ; l'accouplement se fait ventre à ventre le mâle occupant la position supérieure ; il peut durer plusieurs heures voire une journée.

Avant d'aborder les résultats obtenus, il convient de résumer les informations déjà publiées sur le cycle reproducteur de *C. maenas*. L'accouplement a surtout lieu en été, l'extension de cette période présentant apparemment certaines variations régionales (Crothers, 1967). Cependant, les informations publiées sont généralement imprécises et tiennent rarement compte des variations de la fréquence des couples au cours de l'année. Seul Berril (1982) aborde ce sujet d'une manière réellement quantitative. Dans une population américaine du Maine (au voisinage de la limite nord-ouest de l'aire de distribution de l'espèce), cet auteur observe des accouplements s'étalant de juillet à octobre avec un maximum très net pendant la seconde moitié du mois d'août.

Il n'existe aucune donnée directe sur les variations de catégories de crabes s'accouplant aux différents mois. Les seules informations existantes, fournies par Démeusy (1963b), sont indirectes et concernent les petites femelles. Cet auteur indique de manière très succincte que, chez les crabes de Normandie (Luc-sur-Mer), la longueur maximale des femelles impubères serait de l'ordre de 21 mm en "début d'hiver", 18 mm entre mars et mai, 24 mm entre juin et novembre. Comme le premier accouplement suit immédiatement la mue de puberté, ces données suggèrent qu'il existe une variation de la taille minimale d'accouplement au cours du cycle annuel.

La période de ponte, variable selon les régions (Crothers, 1967), est relativement bien connue dans le sud de la mer du Nord. Elle s'étale de novembre à juillet (Broekhuysen, 1936), voire exceptionnellement jusqu'en août (d'Udekem d'Acoz, 1991). Le pourcentage de femelles ovigères serait maximal en hiver mais encore important en mai (Broekhuysen, 1936). Par contre, les indications sur les catégories de femelles pondant au cours des différents mois sont très peu nombreuses. Seule, Démeusy (1963a) indique, sans donner de valeurs chiffrées, que les ovigères printanières sont plus petites que les ovigères hivernales.

Comme on le voit, les informations sur la séquence des activités reproductrices dans les différentes classes de taille de *Carcinus maenas* se réduisent à fort peu de choses et une étude spécifique pratiquée dans un cadre géographique restreint s'avérait indispensable.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Un examen préparatoire de tous les sites potentiels de la côte belge a été effectué en 1990. Le port d'Ostende (51° 14' N - 02° 56' E) a été choisi en raison d'une disponibilité en couples particulièrement importante. Les crabes étudiés ont été récoltés manuellement sous les blocs et dans les anfractuosités des enrochements artificiels qui longent l'estacade ouest, au cours de dix-neuf pêches effectuées par marées de forte amplitude, entre le 31/03/1991 et le 09/10/1991. Aucun prélèvement n'a été effectué en hiver car, dans le sud de la mer du Nord, les crabes ne sont observés qu'en très petit nombre sur l'estran pendant cette période. Cela ne constitue pas un handicap trop grave car en hiver, les mues (et donc les accouplements) sont très rares dans le sud de la mer du Nord (Broekhuysen, 1936). D'autre part, comme à Ostende les premières larves de crabes n'apparaissent qu'en avril

(Leloup & Polk, 1967), les femelles ovigères recueillies en mars-avril doivent en majorité avoir pondu en hiver et peuvent donc être considérées comme suffisamment représentatives des femelles hivernales.

Au cours de certaines pêches, régulièrement réparties, nous avons mesuré toutes les femelles observées de plus de 24 mm de large non parasitées par *Sacculina carcinii* et nous avons déterminé si elles avaient ou non franchi la mue de puberté. Le comptage systématique des crabes étant fastidieux, nous ne l'avons pas effectué plus de fois que nécessaire: onze pêches ont procuré un nombre de crabes largement suffisant. Dans ces échantillons, les femelles ayant franchi la mue de puberté ont été identifiées en se fondant sur les critères de Démeusy (1958) : décrochage du pléon, élargissement et accentuation de la pigmentation du pléon, augmentation du nombre de soies sur les marges du pléon.

La largeur de toutes les femelles ovigères et des partenaires sexuels de tous les couples et pré couples observés pendant les 19 pêches a été mesurée. Dans le cas des femelles des pré couples, le type d'intermue en voie d'achèvement a été à chaque fois identifié : intermue précédant la puberté, intermue pubère stérile (intermue suivant la puberté mais où il n'y a pas eu de ponte), intermue pubère fertile (intermue où il y a eu au moins une ponte). Les femelles achevant une intermue pubère stérile ont été distinguées des autres, par la présence simultanée d'une coloration blanchâtre sur la face sternale du céphalothorax et par l'absence de restes d'œufs sur les pléopodes. Quand il y a eu ponte dans l'intermue, des restes d'œufs persistent longtemps sur les pléopodes et la pigmentation du sternum est presque toujours accentuée.

Afin de disposer d'échantillons importants, il était intéressant de pouvoir utiliser simultanément les dimensions des femelles des pré couples (sur le point de muer) et des couples (qui viennent de muer), chaque fois que la chose était possible. A chaque mue, les crabes présentent un accroissement de taille important et soudain. C'est pourquoi, pour rendre les deux types de femelles comparables, il a été nécessaire d'estimer la largeur que celles des pré couples atteindraient après la mue. L'incrément de taille à la mue obéit à une relation linéaire. Celle-ci a été calculée en mesurant la largeur avant et après la mue de 40 femelles ayant mué en aquarium dans les 10 jours suivant leur capture (Fig. 2).

Enfin, 82 femelles récoltées en avril-juin 1991 présentant des œufs récemment éclos ou sur le point d'éclore ont été disséquées. Cela a permis d'estimer dans chaque classe de taille le pourcentage de femelles avec des ovaires en voie de maturation : jaune or ou stade III et, orange ou stade IV, selon la classification de Laulier & Démeusy (1974).

RÉSULTATS

Période d'accouplement et de ponte.

Dans les populations belges, les périodes d'accouplement et de ponte sont fort étalementes. En 1990, lors de l'examen préparatoire des populations belges de *C. maenas*, des couples

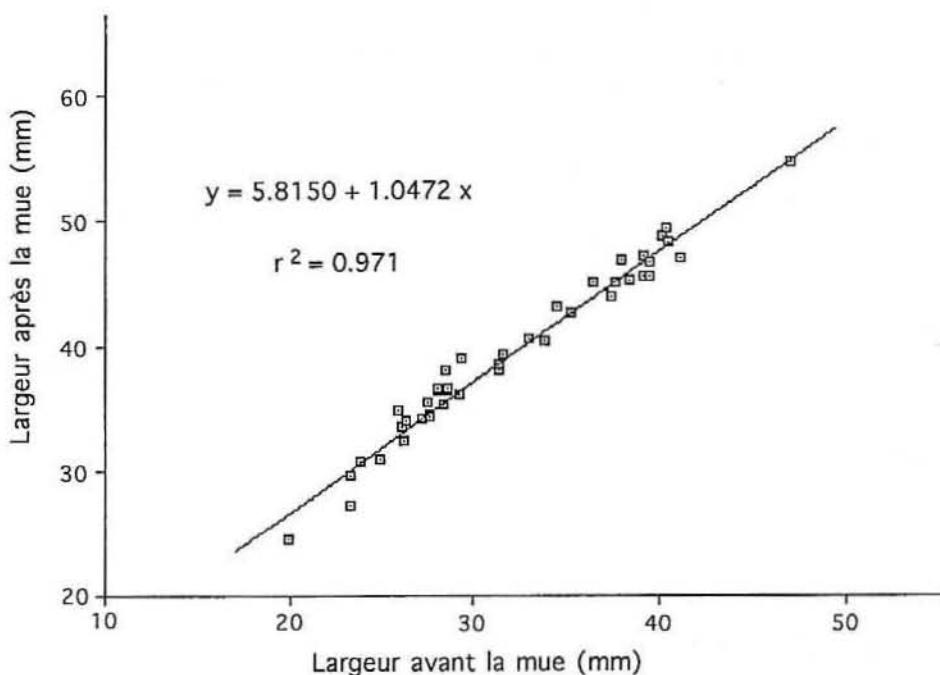


Fig. 2 : Relation entre la largeur en prémue et celle en postmue chez les *Carcinus maenas* femelles d'Ostende. Cette régression a été obtenue à partir de 40 femelles ayant mué en aquarium dans les 10 jours suivant leur capture.

ont été observés entre le 6 mai et le 6 novembre. En 1991, le premier couple a été observé le 29 avril mais aucun n'a été détecté au cours du mois de mai qui fut anormalement froid ceux-ci devenant brutalement très nombreux en juin (tabl. I, point 1). Le maximum d'activité reproductrice a eu lieu en juillet-août mais les accouplements étaient encore nombreux en octobre (tabl. I, point 1).

En 1990, des femelles ovigères ont été observées pendant la plus grande partie de l'année mais pas entre le 7 août et le 4 décembre. En 1991, la dernière femelle ovigère belge a été observée le 10 août (ce spécimen a été observé à Zeebruge et non à Ostende). La proportion de femelles ovigères diminue graduellement de mars à août (tabl. I, point 7).

Variations des catégories de femelles en activité sexuelle au cours du cycle annuel.

Il apparaît très clairement que la taille moyenne des femelles faisant partie d'un couple diminue progressivement de juin à octobre (tabl. I, point 3 ; fig. 3). Cette diminution de taille résulte de la combinaison de deux facteurs. Premièrement, les femelles s'accouplant en juin sont en large majorité des crabes âgés ayant déjà effectué au moins une ponte ; au cours des mois suivants, ces crabes laissent progressivement la place à des femelles vierges, c'est-à-dire de jeunes femelles n'ayant encore jamais pondu qui s'accouplent pour la première fois (tabl. I, point 4). Deuxièmement, la largeur moyenne à laquelle les femelles franchissent la mue de puberté diminue de juillet à octobre (tabl. I, point 5). L'échantillon de

TABLEAU I

Variations saisonnières des caractéristiques reproductrices des différentes catégories de crabes verts *Carcinus mae-nas* à Ostende (Belgique Sud de la mer du nord) au cours de l'année 1991.

	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.
1. Nombre moyen de couples par pêche (N = 217)	0	0.3	0	12	17	22	13	12
2. Pourcentage de mâles formant un (pré)couple (N = 216)								
< 42 mm	-	-	-	0 %	4 %	14 %	16 %	11 %
42-58 mm	-	-	-	85 %	88 %	70 %	76 %	70 %
> 58 mm	-	-	-	15 %	8 %	16 %	8 %	19 %
3. Pourcentage de femelles formant un (pré)couple (N = 216)								
< 36 mm	-	-	-	17 %	25 %	35 %	55 %	58 %
36-48 mm	-	-	-	68 %	67 %	60 %	45 %	43 %
> 48 mm	-	-	-	15 %	8 %	5 %	0 %	0 %
4. Pourcentage des différents types de femelles dans les précouples (N = 128)								
terminant une intermue pubère où elles ont pondu	-	-	-	80 %	42 %	5 %	0 %	0 %
vierges	-	-	-	20 %	58 %	75 %	65 %	50 %
terminant une intermue pubère stérile	-	-	-	0 %	0 %	20 %	35 %	50 %
5. Pourcentage de femelles vierges de différentes largeurs dans les précouples (N = 66)								
vierges < 33 mm	-	-	-	33 %	11 %	33 %	67 %	64 %
vierges > 33 mm	-	-	-	67 %	89 %	67 %	33 %	36 %
6. Répartition des femelles impubères moyennes et grandes dans la population (N = 265)								
impubères de 24-33 mm	-	100 %	95 %	91 %	87 %	88 %	97 %	100 %
impubères > 33 mm	-	0 %	5 %	9 %	13 %	12 %	3 %	0 %
7. Pourcentage d'ovigères sur l'ensemble des femelles récoltées de plus de 24 mm (N = 877 femelles dont 101 ovigères)	39 %	19 %	17 %	11 %	6 %	0 %	0 %	0 %
8. Pourcentage d'ovigères chez les femelles des différentes classes de taille (N = 101)								
< 36 mm	14 %	21 %	63 %	43 %	7 %	-	-	-
> 36 mm	86 %	79 %	37 %	57 %	93 %	-	-	-

femelles impliquées dans un précouple et sur le point de franchir la mue de puberté est assez petit : 66 crabes répartis sur cinq mois. Cependant, ce fait est largement confirmé par les variations de la taille maximale atteinte par les femelles impubères aux différents mois (tabl. I, point 6). Les données de ce tableau indiquent en effet une diminution de la taille maximale des femelles impubères de juillet à octobre, c'est-à-dire pendant la période où la

majorité des femelles franchissent la mue de puberté. Ces données indiquent également une augmentation de la taille maximale des femelles impubères au printemps, période où la puberté est rarement franchie.

Un nombre important de petites femelles ayant effectué la mue de puberté ou peut-être une mue ultérieure en début d'été effectuent une seconde mue suivie par un accouplement entre août et octobre, sans effectuer de ponte dans l'intervalle (tabl. I, point 4). Il est sérieusement suspecté que la grande majorité de ces femelles se sont également accouplées lors de la première mue. En effet, à l'exception d'individus mourants, nous n'avons jamais rencontré de femelles pubères molles ni de femelles sur le point de franchir la mue de puberté non accompagnées d'un mâle. D'autre part, des observations empiriques menées en aquarium indiquent que lorsqu'une femelle n'est pas fécondée immédiatement après la mue, la période où elle est attractive se prolonge pendant plusieurs jours et parfois même pendant plus d'une semaine. La densité de la population étant assez importante, il apparaît comme très peu probable que la rencontre avec un mâle n'ait pas lieu pendant cette période. Ensuite, Broekhuysen (1936) qui a disséqué les ovaires de 92 femelles ayant mué récemment n'en trouva qu'une seule ne contenant pas de spermatophores. Enfin, une femelle fécondée en juin et maintenue en aquarium a mué en octobre sans avoir pondu dans l'intervalle.

Variations des catégories de femelles ovigères au cours du cycle annuel.

Parmi les femelles ovigères, la proportion d'individus de petite taille (de largeur inférieure à 36 mm) semble augmenter jusqu'en mai et décroître ensuite (tabl. I, point 8).

Chez les femelles avec des œufs récemment éclos ou sur le point d'éclore, ce sont surtout les grands individus qui présentent des ovaires en voie de maturation. Sur un échantillon de 82 crabes prélevés en avril-juin, les pourcentages suivants de femelles à ovaires développés ont été relevés : 11 % dans la classe de 24-40 mm, 37 % dans la classe de 40-48 mm et 67 % dans la classe de plus de 48 mm.

Une partie des femelles ovigères observées sur la côte belge en juillet-août semblait avoir mué récemment vu la tonalité brillante de leurs téguments. Cela suggère que certaines femelles fécondées très tôt au printemps puissent déjà pondre en début d'été. Une estimation de la proportion de ces femelles n'a été réalisée que pour une seule pêche effectuée le 12/07/1991 : 3 femelles ovigères sur 12 semblaient avoir mué récemment. Ces femelles d'une largeur de 35, 39 et 40 mm étaient les plus petites ovigères récoltées durant cette pêche. Vu la rareté des ovigères en juillet-août (tabl. I, point 7), la ponte peu après la mue doit être considérée comme un phénomène marginal dans la population étudiée.

Tout au long de l'été et de l'automne, l'on rencontre une minorité importante de grandes femelles avec des téguments ternis et couverts d'épibiontes qui n'ont certainement pas mué depuis au moins un an. Trois femelles de ce type ont été récoltées en juillet 1991 et furent conservées en aquarium jusqu'en mars 1992. Elles ont effectué en hiver une ponte réduite qui a rapidement avorté. La réduction de la ponte et sa dégénérescence sont probablement

liées aux conditions de captivité. Ces observations portent cependant à croire que, dans la nature, certaines grandes femelles en bonne santé (non parasitées par *Sacculina carcinii*) ne muent plus du tout ou ne muent plus chaque année mais continuent à pondre.

Variations de la taille des mâles en activité sexuelle au cours du cycle annuel.

Contrairement à ce qui se passe chez les femelles, l'activité sexuelle des mâles de moyenne et grande taille ne semble guère varier de juin à octobre (tabl. I, point 2). A taille égale, ceux-ci s'accouplent donc avec des femelles dont la taille moyenne est de plus en plus petite au fur et à mesure que l'on s'avance dans la saison (Fig. 3). La largeur moyenne des mâles récoltés en 1991 formant un couple ou un précouple est 50,7 mm. Si l'on utilise les droites de régression de la figure 3, on peut estimer que la largeur moyenne des femelles avec lesquelles s'accouplent ces mâles de 50,7 mm est 43,1 mm en juin 38,6 mm en juillet-août et 35,8 mm en septembre-octobre. Si la largeur moyenne des mâles sexuellement actifs ne semble guère varier au cours de l'année, il semble que la proportion de petits mâles s'accroisse légèrement à partir du mois d'août (tabl. I, point 2). Les données recueillies pendant l'étude préparatoire indiquent une proportion de petits mâles encore plus prononcée en septembre-octobre 1990 (données non montrées).

DISCUSSION

Comparaison de la période d'accouplement et de ponte aux données de la littérature.

Les données vraiment précises sur la période d'accouplement de *Carcinus maenas* sont peu nombreuses mais les crabes du Maine (nord-ouest des USA) auraient une période d'accouplement s'étendant de juillet à mi-octobre (Berril, 1982) contre avril-novembre dans la population étudiée ici. Il semble que cette période se prolonge davantage au Portugal. En effet, Almaça (1982), qui n'a effectué que des investigations fort sommaires, a observé plusieurs couples en novembre alors que ceux-ci sont très rares pendant ce mois sur la côte belge. La brièveté de la période de copulation des crabes du Maine et sa plus grande extension au Portugal sont probablement liées à l'hiver respectivement long ou court de ces régions. Durant l'hiver, le froid semble en effet inhiber la mue (Broekhuysen, 1936) et donc la période d'accouplement.

Les informations recueillies sur la période de ponte sont en accord avec les observations antérieures concernant le sud de la mer du Nord. C'est ainsi que Broekhuysen (1936) observe des pontes s'étalant de mi-novembre à juillet avec un maximum au début de l'hiver. Dans les populations plus méridionales : Luc-sur-Mer en Normandie (Démeusy, 1963a), Roscoff en Bretagne (Démeusy, 1958), Lisbonne au Portugal (Almaça, 1982), on observe une distribution des pontes relativement similaire. Cependant, les pontes seraient déjà nombreuses en octobre à Roscoff (Démeusy, 1958) et dans certaines populations méridionales, l'on observe parfois des pontes isolées dans la seconde moitié du mois d'août et en sep-

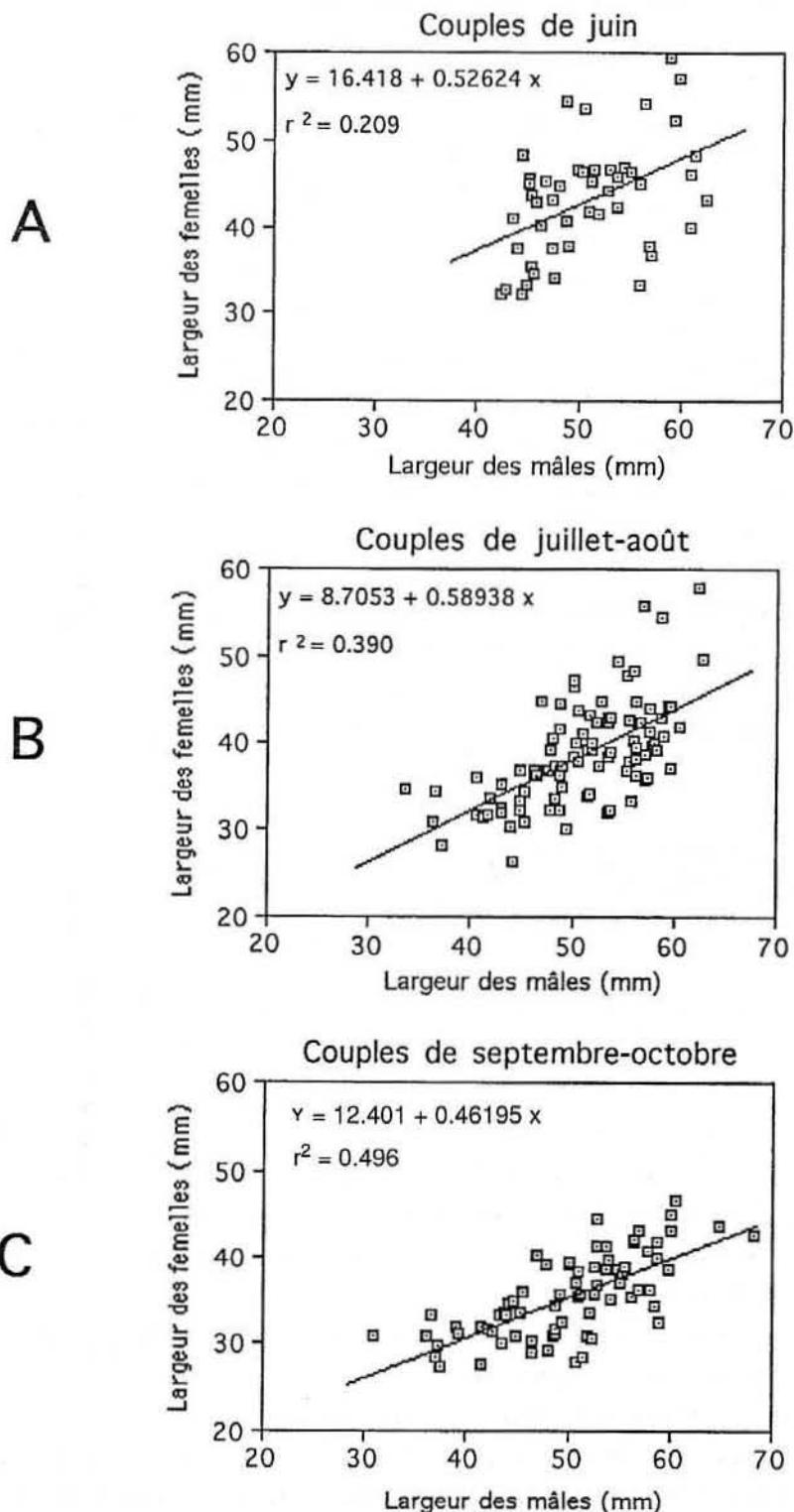


Fig. 3 : Relation entre la largeur des partenaires sexuels des couples de *Carcinus maenas* observés à Ostende en 1991 pendant la période de juin (A), de juillet-août (B) et de septembre-octobre (C). La largeur que les femelles des précouplés auraient atteint après la mue a été calculée à partir de l'équation donnée à la figure 2.

tembre. Nous avons ainsi observé personnellement une femelle ovigère dans le bassin d'Arcachon en septembre 1991. La période de ponte présente par contre certaines différences appréciables dans des populations géographiquement éloignées. Dans le cas des crabes du Maine, cette période s'étendrait seulement d'avril à août avec un maximum en mai-juin (Berril, 1982). L'absence apparente de ponte hivernale dans cette population est probablement liée au risque d'avortement dû à la rigueur du climat, les œufs se nécrosant en effet à très basses températures (Broekhuysen, 1936).

Nos observations sur la fréquence des pontes aux différentes périodes concordent bien avec l'abondance des larves dans le bassin de chasse d'Ostende mesurée par Leloup & Polk (1967). Ces auteurs observent des larves de fin mars à mi-août, et surtout en avril-juin. Les larves d'avril-juin correspondent aux éclosions successives des pontes hivernales et printanières (ces dernières doivent incuber beaucoup plus rapidement que les pontes hivernales vu la température assez élevée de l'eau au printemps). La rareté des larves en juillet-août relevée par Leloup & Polk (1967) est à mettre en parallèle avec le nombre restreint de pontes en juin-août.

Enfin, d'une manière générale, la rareté ou l'absence des femelles ovigères et des larves au cours de la deuxième moitié de l'été et au début de l'automne pourrait être liée à la viabilité des jeunes. En effet, les jeunes crabes issus de pontes tardives auraient une probabilité très réduite de survivre au premier hiver, du moins dans le sud de la mer du Nord (Klein Breteler, 1976).

Variations des catégories de femelles ovigères et en activité sexuelle au cours du cycle annuel : tentatives d'explication, conséquences, et comparaison avec les crabes de la Manche.

La mue et l'accouplement précoce des grandes femelles constitue un phénomène qui ne semble pas avoir été signalé chez *C. maenas*. Il pourrait s'expliquer de la façon suivante. La mue est suivie d'une phase de croissance qui réclame une dépense d'énergie importante. Si la mue se déroule suffisamment tôt, les femelles pourront compenser cette dépense énergétique en automne et pourront déjà effectuer une première ponte en novembre-décembre. Elles pourront éventuellement aussi effectuer une ou deux pontes supplémentaires au printemps. L'existence de pontes secondaires est suggérée par la présence d'ovaires en voie de maturation chez certaines de nos femelles printanières ovigères et postovigères (surtout de grande taille) et confirmée par les observations de Bennema & Starreveld (1986). Ces auteurs indiquent en effet qu'après une première ponte, *C. maenas* peut effectuer une seconde voire une troisième ponte dans la même intermue.

Le nombre d'œufs par ponte étant proportionnel au cube de la largeur de la femelle (d'Udekem d'Acoz, 1991), la fécondité des petites femelles est assez négligeable comparativement à celle des grands individus. Ce serait pour cette raison qu'elles prolongent leur période de croissance pendant la seconde partie de l'été et en automne, même après avoir franchi la mue de puberté. Ne disposant que de réserves énergétiques très limitées à la fin

de l'automne, beaucoup d'entre elles ne pourraient pas pondre avant le printemps. La présence d'un grand nombre de petites femelles pubères en automne et au printemps s'expliquerait ainsi. En automne, les femelles immatures ont tout intérêt à ne plus retarder la mue de puberté et pourront ainsi rentabiliser par une petite ponte la fin de la période froide, c'est-à-dire le printemps. Dans le sud de la mer du Nord, la croissance est en effet extrêmement ralentie voire stoppée en hiver. Ainsi, Broekhuysen (1936) indique que dans le Waddenzee (mer du Nord, 200 km au nord d'Ostende), les mâles ne muent pas de décembre à mai inclus et que les femelles ne muent pas de décembre à juin.

La présence de petites femelles impubères au printemps (mars-mai) et de femelles impubères de plus grande taille en juin-juillet avait déjà été signalée par Demeusy (1963b) à Luc-sur-Mer en Normandie. Cependant, dans la population normande, la largeur moyenne des femelles impubères resterait constante tout au long de l'été et de l'automne, la largeur ne commençant à diminuer qu'en hiver. Ces différences entre les 2 populations pourraient s'expliquer par la température de la mer en hiver. Si l'on se réfère aux cartes de Lewis (1964) et de Hayward & Ryland (1990), la température de l'eau pendant la saison froide est plus élevée de 3 °C à Luc-sur-Mer qu'à Ostende. Le climat plus doux de la Normandie permettrait ainsi aux crabes de prolonger leur croissance pendant une partie de la saison froide et ce ne serait que très tard que les petites femelles impubères auraient une puberté accélérée.

Selon Broekhuysen (1936), toutes les femelles pubères sont fécondées à chaque mue. Cette particularité est confirmée par nos observations que les femelles pubères venant de muer ou sur le point de muer sont toujours accompagnées par un mâle. Cela soulève le problème de savoir si une femelle ayant traversé une intermue stérile utilisera le sperme des 2 mâles successifs ou seulement celui du second. Sur base d'un examen histologique, Cheung (1969) indique que le sperme est bien conservé de mue en mue chez *Carcinus maenas* mais il n'a pas prouvé qu'il reste fonctionnel comme il l'a fait chez *Menippe mercenaria*. Si le sperme reste actif, il doit nécessairement y avoir un problème de compétition entre celui des mâles successifs. Il se peut même que le sperme du dernier crabe évincé mécaniquement celui de son prédécesseur comme c'est le cas chez d'autres crabes (Diesel, 1991).

La majorité des femelles ovigères que nous avons observées en mars-avril correspondent manifestement aux femelles ayant pondu à la fin de l'automne ou en hiver, l'incubation des œufs pondus en période froide devant se prolonger jusqu'au réchauffement printanier des eaux. L'absence d'éclosions hivernales est confirmée par les observations de Leloup & Polk (1967) dans le bassin de chasse d'Ostende. Ceux-ci relèvent en effet que les premières larves de *C. maenas* n'apparaissent qu'à la fin du mois de mars.

L'augmentation de la proportion de petites femelles ovigères au cours du mois de mai est en accord avec les observations de Demeusy (1963a). Cet auteur indique en effet, sans donner de valeurs chiffrées, qu'à Luc-sur-Mer, les femelles ovigères recueillies en hiver sont plus grandes que celles capturées au printemps. Comme on l'a vu plus haut, la ponte retardée des petites femelles serait liée au caractère tardif de leur dernière mue pendant la période chaude précédente. Les grandes ovigères modérément nombreuses que l'on rencontre en

mai-juillet seraient en majorité des femelles effectuant une seconde ou une troisième ponte au cours de la même intermue. En effet, nos dissections ont montré que parmi les crabes ayant déjà pondu dans l'intermue où ils se trouvent, ce sont surtout les grands individus qui présentent des ovaires en voie de maturation et qui vont donc probablement à nouveau pondre peu après. Certaines grandes femelles continueraient à produire des pontes après que les petites femelles aient repris leur croissance, d'où l'augmentation apparente de la proportion de grandes femelles en juin-juillet. Il se peut que ces grandes ovigères tardives correspondent aux femelles qui ne muent pas dans l'année.

Tentatives d'explications de l'augmentation de la proportion de petits mâles sexuellement actifs en août-octobre.

L'augmentation de la proportion de petits mâles dans les couples à partir du mois d'août pourrait être liée à une croissance particulièrement rapide des petits mâles en début d'été. Cette phase de croissance qui doit se réaliser au détriment de la reproduction se ralentirait à partir du mois d'août. Nous avons en effet remarqué beaucoup plus de petits mâles ayant mué récemment en juin-juillet qu'en août-octobre. Bien que les crabes de 30-42 mm que nous avons disséqués avaient presque toujours des spermatophores dans leurs testicules, ces organes avaient habituellement un diamètre réduit ou très réduit chez ceux qui avaient mué récemment. Selon Berril & Arsenault (1982), il y aurait une importante compétition entre les mâles qui jouerait en faveur des plus grands individus. Les petits mâles seraient ainsi particulièrement désavantagés en début de saison. Par contre, la compétition serait moins âpre en août-octobre, car les très grands mâles dédaignent manifestement les très petites femelles. En effet, dans les 289 couples et pré couples examinés entre 1990 et 1991, il y avait 61 mâles de plus de 56 mm de large et 54 femelles de moins de 32 mm (largeur après la mue mesurée pour les couples, estimée par l'équation de la figure 2 pour les pré couples) mais ces crabes n'étaient jamais associés. Enfin, les petites femelles attractives sont rares en juin-juillet et les femelles ne s'accouplent que rarement avec des mâles plus petits qu'elles (Fig. 3), d'où la rareté des partenaires disponibles pour les petits mâles en début d'été.

CONCLUSIONS

Il apparaît donc que le cycle reproducteur du crabe *Carcinus maenas* présente une programmation temporelle très élaborée dans le sud de la mer du Nord. On observe un déphasage considérable dans les activités reproductives (accouplements et pontes) chez les différentes classes de tailles et la puberté est atteinte à des tailles différentes selon le mois. Cette différenciation permettrait une adéquation maximale de la croissance et de la fécondité. D'une manière générale, ces aspects du cycle reproducteur semblent avoir été insuffisamment étudiés chez les Crustacés Décapodes et il serait intéressant de les examiner chez d'autres espèces.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALMAÇA, C., 1982. Note sur la biologie des populations de *Carcinus maenas* (L.) de la zone intertidale du Portugal occidental. *Quad. Lab. Tecnol. Pesca*, 3 (2-5) : 179-185.
- BENNEMA, F. & W. STARREVELD, 1986. Paargedrag en voorplanting van strandkrabben. *Het Zeepaard*, 46 (3) : 88-96.
- BERRIL, M., 1982. The life cycle of the green crab *Carcinus maenas* at the northern end of its range. *J. Crust. Biol.*, 2 (1) : 31-39.
- BERRIL, M. & M. ARSENAULT, 1982. Mating behavior of the shore crab *Carcinus maenas*. *Bull. Mar. Sci.*, 32 (2) : 632-638.
- BROEKHUYSEN, G.J., 1936. On the development, growth and distribution of *Carcinides maenas* (L.). *Arch. Neerl. Zool.*, 2 : 257-399.
- CHEUNG, T.S., 1969. Transmolt retention of sperm in the female stone crab, *Menippe mercenaria* (Say). *Crustaceana*, 15 : 117-120.
- CROTHERS, J.H., 1967. The Biology of the shore Crab *Carcinus maenas* (L.). I. The background-anatomy, growth and life history. *Field studies*, 2(4) : 407-434.
- DÉMEUSY, N., 1958. Recherches sur la mue de puberté du Décapode Brachyoure *Carcinus maenas* Linné. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 95 : 253-492.
- DÉMEUSY, N., 1963a. Étude d'une population de *Carcinus maenas* L. des côtes de la Manche : cycle génital ovarien. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 256 (3) : 4095-4097.
- DÉMEUSY, N., 1963b. Influence des facteurs saisonniers sur la réalisation de la puberté au sein d'une population de *Carcinus maenas* L. des côtes de la Manche. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 256 (5) : 4762-4764.
- DIESEL, R., 1991. *Sperm Competition and the Evolution of Mating Behavior in Brachyura, with Special Reference to Spider Crabs (Decapoda: Majidae)*, In : Bauer, R.T. et J.W. Martin (eds), *Crustacean Sexual Biology*, Columbia Univ. Press, New York : 145-163.
- HAYWARD, P.J. & J.S. RYLAND, 1990. *The Marine Fauna of the British Isles and Northwest Europe. Volume 1: Introduction and Protozoans to Arthropods*. Oxford University Press, Oxford : i-xvi, 1-626, 1-44.
- KLEIN BRETELIER, W.C.M., 1976. Settlement, growth and production of the shore crab, *Carcinus maenas*, on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 10 (3) : 354-376.
- LAULIER, M. & N. DÉMEUSY, 1974. Étude histologique du fonctionnement ovarien au cours d'une maturation de ponte chez le crabe *Carcinus maenas* L. (Crustacé Décapode). *Cah. Biol. Mar.*, 15 : 343-350.
- LELOUP, E. & Ph. POLK, 1967. La flore et la faune du bassin de chasse d'Ostende (1960-1961). *Mém. Inst. r. Sci. nat. Belgique*, 157 : 1-114, pl. I-III.
- LEWIS, J.R., 1964. *The Ecology of Rocky Shores*. The English University Press, London : i-xii, 1-321.
- UDEKEM D'ACOZ, C. d', 1991. Reproduction in a population of shore crabs *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) in the Southern North Sea. *Belg. J. Zool.*, 121 (Suppl. 1) : 18.