

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ A
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC A CHICOUTIMI
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAITRISE EN PRODUCTIVITÉ AQUATIQUE

PAR
GHISLAIN LAFLAMME
B.SP.SC. BIOLOGIE

CARACTÉRISTIQUES BIOMÉTRIQUES ET MORPHOLOGIQUES
DE LA TRANSFORMATION MALE - FEMELLE
CHEZ LA CREVETTE *PANDALUS borealis* Krøyer

NOVEMBRE 1991



Mise en garde/Advice

Afin de rendre accessible au plus grand nombre le résultat des travaux de recherche menés par ses étudiants gradués et dans l'esprit des règles qui régissent le dépôt et la diffusion des mémoires et thèses produits dans cette Institution, **l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** est fière de rendre accessible une version complète et gratuite de cette œuvre.

Motivated by a desire to make the results of its graduate students' research accessible to all, and in accordance with the rules governing the acceptance and diffusion of dissertations and theses in this Institution, the **Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** is proud to make a complete version of this work available at no cost to the reader.

L'auteur conserve néanmoins la propriété du droit d'auteur qui protège ce mémoire ou cette thèse. Ni le mémoire ou la thèse ni des extraits substantiels de ceux-ci ne peuvent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

The author retains ownership of the copyright of this dissertation or thesis. Neither the dissertation or thesis, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

A mon épouse Danielle
et à nos enfants
Frédéric et Jean-François
pour leur appui fidèle,

A feu mon père
et à ma mère
pour m'avoir donné
le désir d'apprendre.

RÉSUMÉ

PANDALUS borealis Krøyer est une crevette hermaphrodite protérandrique. A la suite d'un stade larvaire pélagique, la crevette prend la forme adulte. La première maturité sexuelle de l'animal se réalise normalement sous la forme mâle. L'ovotestis produit alors des spermatozoïdes. Cependant, la glande produit aussi des ovocytes qui n'entrent pas en vitellogénèse, donc ne mûrissent pas. Ce processus se fait sous le contrôle d'hormones, dont notamment celle produite par la glande androgène placée à la base du canal déférent, près de l'ampoule terminale. Les crevettes mâles vont par la suite changer de sexe après un certain nombre d'années (jusqu'à environ cinq années) selon les milieux surtout en relation avec la température ambiante. Dès lors, il n'y a plus de formation de spermatozoïdes et la glande, devenue un ovaire fonctionnel, produit des oeufs.

Un échantillonnage fait dans le golfe Saint-Laurent nous a permis de mieux comprendre certaines composantes biologiques de cette espèce. De plus nous avons pu, par l'analyse des données biotiques recueillies, étudier certaines relations entre divers paramètres. Enfin, grâce aux techniques histologiques, nous avons pu étudier l'organisation et les modifications du système reproducteur des crevettes mâles et de celles en voie de devenir des femelles.

Il existe une relation linéaire entre la longueur et la masse de la crevette, et ce pour tous les stades étudiés. De plus, le patron de croissance des crevettes de l'échantillonnage est du même type que celui qu'on trouve dans le golfe du Maine. Ainsi, la crevette augmente sa taille continuellement tout au long de sa vie, mais le taux d'accroissement de la taille diminue avec l'âge de l'animal.

Les gonades mâles et celles des femelles en repos ovarien sont petites par rapport à la masse de la crevette. Celles des crevettes dont les oeufs sont en maturation ont une masse qui augmente avec la taille des individus, mais qui semble atteindre un plateau car l'indice gonosomatique des crevettes femelles primipares est plus grand que celui des individus plus âgés.

Le calcul des indices hépatosomatiques nous montre que la masse de l'hépatopancréas augmente avec le développement de la crevette. Cependant, on peut supposer que l'hépatopancréas fournit une grande quantité de réserves nutritives à l'animal qui fabrique des oeufs. Pour ces crevettes, l'indice de cet organe est inférieur à celui des mâles.

L'analyse histologique des gonades des crevettes de stade mâle ou en voie de devenir femelles nous montrent un arrangement cellulaire particulier. Les spermatozoïdes sont fabriqués au niveau du cortex de l'organe et y demeurent alors que les ovocytes

migrent dans la médulla. Cependant, seulement les spermatozoïdes de ces individus vont participer à la fécondation car les ovocytes ne mûrent pas. Les mâles se transforment en femelles lorsque la glande androgène cesse ses activités.

A handwritten signature in cursive script, reading "Ghislain Laflamme", written over a horizontal line.

Ghislain Laflamme

A handwritten signature in cursive script, reading "Denis Larrivée", written over a horizontal line.

Denis Larrivée

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier notre directeur de mémoire, Monsieur Denis Larrivée de l'UQAC pour l'encouragement, la supervision et les conseils prodigués tout au long de notre travail.

Nous voulons aussi souligner l'aide précieuse de Madame Linda Bouchard dans la confection des coupes et la coloration des tissus qui ont servi à notre étude, ainsi que celle de Madame Najet ben Youssef qui a bien voulu procéder à l'échantillonnage, à notre demande et selon nos indications, lors d'une croisière scientifique sur un crevettier. Nous sommes aussi reconnaissant envers Monsieur Daniel Bhérier pour l'analyse statistique de nos données.

Enfin, nous désirons souligner de façon particulière toute l'aide apportée par notre épouse Danielle et par nos enfants Frédéric et Jean-François. Grâce à leur support moral indéfectible et aux sacrifices qu'ils se sont imposés, nous avons pu accomplir ce travail qui nous a isolé d'eux pendant de longues heures.

TABLE DES MATIERES

	page
RÉSUMÉ	iv
REMERCIEMENTS	vi
TABLE DES MATIERES	vii
LISTE DES FIGURES	ix
LISTE DES TABLEAUX	xi
LISTE DES ABRÉVIATIONS	xii
CHAPITRE I INTRODUCTION	1
1,1 Généralités	2
1,2 La gamétogénèse et l’hermaphrodisme chez <i>Pandalus borealis</i>	6
1,3 Objectifs	11
CHAPITRE II CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES ET COMMERCIALES DE <i>Pandalus borealis</i>	12
2,1 La biologie de l’espèce	13
2,1,1 Le cycle vital de <i>Pandalus borealis</i>	14
2,1,2 La reproduction chez <i>Pandalus borealis</i>	18
2,1,2,1 La ponte et le cycle larvaire	18
2,1,2,2 La fécondité	18
2,1,2,3 La maturité sexuelle	19
2,1,3 La régulation de la reproduction chez <i>Pandalus borealis</i>	20
2,1,3,1 Les relations morphologiques	20
2,1,3,2 La régulation endocrinienne	22
2,2 Données économiques sur l’espèce	25

CHAPITRE III MATÉRIEL ET MÉTHODES	27
3,1 Échantillonnage	28
3,2 Histologie des organes	32
3,3 Analyse statistique	32
CHAPITRE IV RÉSULTATS	34
4,1 Différenciation des stades de maturité en fonction des facteurs de taille et de masse	35
4,1,1 La relation masse-longueur	36
4,1,2 Les indices gonosomatiques et hépatosomatiques	42
4,2 Analyse morphologique des gonades	45
4,3 Analyse de la gamétogénèse	52
4,3,1 La spermatogénèse	52
4,3,2 L'ovogenèse	54
4,4 La glande digestive (hépatopancréas)	59
CHAPITRE V DISCUSSION	61
5,1 La gamétogénèse chez <i>Pandalus borealis</i>	67
CHAPITRE VI CONCLUSION	72
BIBLIOGRAPHIE	75

LISTE DES FIGURES

	page
Figure 1. <i>Pandalus borealis</i> Kröyer	4
Figure 2. Schéma illustrant le cycle vital de <i>Pandalus borealis</i>	15
Figure 3. Site d'échantillonnage dans le golfe Saint-Laurent	29
Figure 4. Illustrations de l'endopodite du premier pléopode selon le sexe	30
Figure 5. Distribution des fréquences des masses	37
Figure 6. Distribution des fréquences des longueurs du céphalothorax	38
Figure 7a. Relation entre la masse des crevettes et la longueur du céphalothorax, stades 0 et 1	39
Figure 7b. Relation entre la masse des crevettes et la longueur du céphalothorax, stades 2 et 3	40
Figure 8. Relation entre la masse de la crevette et la longueur du céphalothorax . . .	41
Figure 9. Indices gonosomatiques des individus	43
Figure 10. Masse moyenne des gonades, stades 0, 1, 2 et 3	43
Figure 11. Masse moyenne de l'hépatopancréas, stades 0, 1, 2, et 3	44
Figure 12. Indices hépatosomatiques des individus	45
Figure 13. Aspect dorsal de la crevette de stade 0, avec l'exosquelette enlevé	46
Figure 14. Détail des gonades de stade 3	47
Figure 15. Vue de l'ovotestis et des canaux déférents	48

Figure 16. Frottis montrant les spermatozoïdes dans l'ampoule terminale	49
Figure 17. Coupe histologique des gonades et des canaux déférents	50
Figure 18. Coupe histologique de l'ovotestis et d'un canal déférent	51
Figure 19. Frottis de l'ovotestis, stade 0	54
Figure 20. Coupe histologique des gonades, stade 4	56
Figure 21. Vue des gonades de stade 2 au dessus de l'hépatopancréas	57
Figure 22. Coupe histologique de l'ovaire, stade 3	58
Figure 23. Coupe histologique de l'hépatopancréas au contact de la paroi du tube digestif	59

LISTE DES TABLEAUX

	page
Tableau 1. Étapes de développement des ovocytes chez les Crustacés	5

LISTE DES ABRÉVIATIONS

°C = degré Celsius

g = gramme

kg = kilogramme

µm = micromètre

mm = millimètre

cm = centimètre

m = mètre

km = kilomètre

tm = tonne métrique

% = pourcentage

o/oo = pour mille (indice de la salinité)

ARN = acide ribonucléique

IGS = indice gonosomatique

IHS = indice hépatosomatique

MAPAQ = Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec

MPO = Ministère des Pêches et des Océans, Canada

RER = réticulum endoplasmique rugueux

VSOH = *vitellogenin stimulating ovarian hormone*

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1,1 GÉNÉRALITÉS

La signalisation environnementale joue un rôle important dans la genèse de la périodicité de la reproduction, et une diversité de réponses a été mise en évidence chez plusieurs invertébrés (Adiyodi et Adiyodi, 1970). Ces réponses doivent être traduites par des mécanismes physiologiques, en changement dans la régulation et l'utilisation des réserves métaboliques, de telle façon que les gamètes soient produits au temps propice pour que l'énergie mise au profit de ce processus soit optimisée.

Une revue de la littérature (Schroeder, 1987) nous révèle que la plupart des étapes de la gamétogénèse sont contrôlées par les hormones. Ainsi, le premier contrôle hormonal qui s'exerce dans la reproduction survient au niveau de la genèse et du développement des cellules germinales primordiales. Ainsi, chez les décapodes malacostracés (Ginsburger-Vogel et Charniaux-Cotton, 1982), une différenciation tardive des cellules germinales primordiales a été rapportée. La différenciation du type cellulaire mâle ou femelle est intimement liée à l'organisation et à la régulation des cellules goniales. Chez les espèces gonochoriques où les adultes ne changent pas de sexe, la détermination sexuelle est fréquemment sous contrôle endocrinien. Chez plusieurs groupes, l'épithélium reproducteur se développe spontanément dans une seule direction à moins que ce processus ne vienne à être modifié par les hormones.

Dans la plupart des cas où on a démontré l'action d'une hormone dans la détermination du développement sexuel, nous observons un rudiment de gonades

femelles qui sont masculinisées par une hormone androgène. Ainsi, Charniaux-Cotton (1958) a établi la corrélation entre la dégénérescence de la glande androgène chez *Lysmata seticaudata* (Décapode, Hippolytidé) et l'initiation de la phase femelle.

Cependant, plusieurs mécanismes semblent se présenter pour inhiber ou activer la détermination ovogoniale pour la méiose et pour le développement des ovocytes. La vitellogénèse, comme processus de l'ovogénèse et comme investissement énergétique majeur, est habituellement interprétée comme une réponse optimale aux exigences écologiques de la femelle et des embryons. Elle semble dans la plupart des cas sous contrôle hormonal. Meusy et Charniaux-Cotton (1984) distinguent trois périodes dans ces événements de l'ovogénèse (Tableau 1), soit la prévitellogénèse, la vitellogénèse primaire (endogène) et la vitellogénèse secondaire (exogène). La vitellogénèse secondaire implique à la fois la synthèse de protéines du vitellus dans le corps gras subépidermique (Meusy *et al.*, 1983b), et peut-être dans l'hépatopancréas (Paulus et Laufer, 1984), et leur incorporation au niveau de l'ovaire.

Il est évident que la régulation de la vitellogénèse secondaire est un processus complexe, spécialement lorsque nous considérons les effets du cycle de mue avec son contrôle hormonal. Chez les malacostracés protérandriques comme *Pandalus borealis* Krøyer (Fig.1), Charniaux-Cotton (1980) suggère que l'initiation de la synthèse de vitellogénine dans les corps gras ou dans l'hépatopancréas accompagne la transformation mâle-femelle. La vitellogénine est un des composants majeurs des substances de réserve de l'oeuf. D'un point de vue énergétique, il est raisonnable de penser que la régulation de

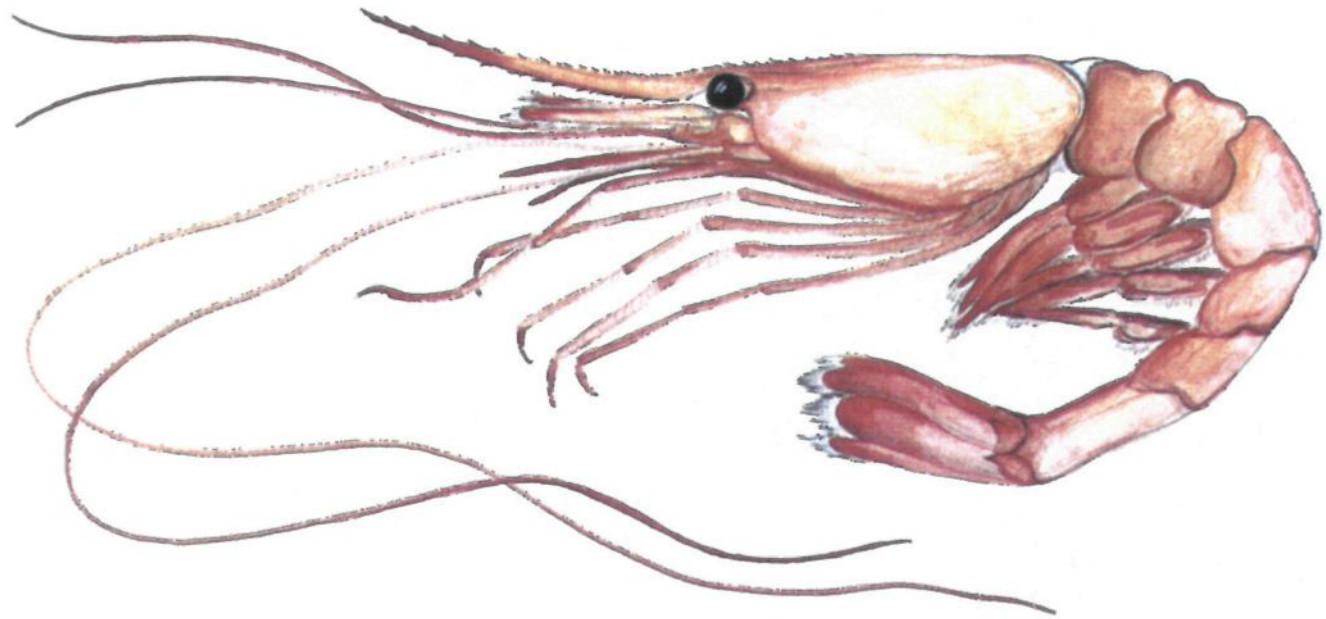


Fig. 1. *Pandalus borealis* Kröyer.

la synthèse de telles molécules soit intimement liée à la construction des gamètes femelles puisqu'elles forment une partie importante des substances de réserve. Nous ignorons cependant comment l'initiation de la synthèse de ces substances de réserve, et plus

Tableau 1. Étapes de développement des ovocytes chez les Crustacés
(modifié de Meusy et Charniaux-Cotton, 1984).

Étapes	Prophase méiotique	Prévitellogénèse	Vitellogénèse 1	Vitellogénèse 2 exogène
	Enveloppe folliculaire primaire entourant l'ovocyte			Follicule secondaire
C a r a c t é r i s t i q u e s	Chromosomes visibles	Disparition des chromosomes		Deuxième phase de croissance du diamètre de l'ovocyte
		Augmentation du diamètre de l'ovocyte		Formation de l'enveloppe vitelline
		Stockage des ribosomes		Incorporation de la vitellogénine et des pigments de caroténoïde associés dans les ovocytes par endocytose
		Développement des vésicules RER	Synthèse des glycoprotéines qui apparaissent dans les vésicules RER	

particulièrement de la vitellogénine, est liée à la régulation de l'ovogenèse, et préalablement à l'initiation de la transformation mâle-femelle. De plus, nous n'avons que peu d'information sur les processus de régulation de l'ovogenèse, et plus particulièrement de la vitellogénèse chez *Pandalus borealis*. Plus spécifiquement, peu d'études ont porté sur

l'analyse pondérale et microscopique de la transformation mâle-femelle.

1,2 LA GAMÉTOGÉNESE ET L'HERMAPHRODISME CHEZ *PANDALUS borealis*

L'optimisation de la reproduction chez *Pandalus borealis* s'insère dans les processus de gamétogénèse, de fécondation, de ponte et de recrutement larvaire. Les cellules germinales primordiales se multiplient par mitose, et certaines de ces divisions résultent périodiquement en la formation de cellules goniales secondaires qui se transforment en spermatocytes primaires (mâle) ou en ovocytes primaires (femelle). A la fois, les spermatocytes et les ovocytes primaires subissent certains changements nucléaires caractéristiques durant la prophase de la première division méiotique. Ces changements impliquent la duplication, l'appariement, la condensation et la séparation partielle des chromosomes homologues (Bacci, 1965). Dans la spermatogénèse, ces changements sont suivis par la première division méiotique pour former les spermatocytes secondaires et, peu après, la seconde division méiotique se fait pour produire des spermatides haploïdes, et la maturation permet d'obtenir les spermatozoïdes généralement en grand nombre.

Le développement de l'ovaire des crustacés a été décrit le plus complètement chez l'amphipode *Orchestia gammarella* (Junéra, 1973; Charniaux-Cotton, 1978). Les cellules mésodermiques jouent un rôle essentiel dans ce développement qui peut se caractériser par deux phases majeures:

a, le développement d'un ovaire juvénile incluant une zone germinale longitudinale et des follicules primaires de diamètre de 20 à 160 μm , et

b, l'acquisition des structures pubères caractérisées par la différenciation de tissu folliculaire secondaire qui va persister durant toute la vie de la femelle.

La zone germinative se forme durant la deuxième intermue en conséquence de la migration goniale dans le tractus génital jusqu'au sixième segment thoracique. Plus tard (troisième intermue), les cellules mésodermiques du rudiment génital formeront une deuxième zone longitudinale, celle des follicules primaires. Vers la dixième intermue, les ovaires acquièrent une structure pubère: un tissu folliculaire qui va durer toute la vie de la femelle se différencie à la périphérie de l'ovaire. Ce tissu va former les follicules secondaires en enveloppant chaque follicule primaire d'un épithélium. Seuls les ovocytes de ces follicules peuvent effectuer la vitellogénèse exogène. C'est ainsi que la différenciation du tissu folliculaire secondaire marque l'atteinte de la puberté. La première ponte survient après un certain nombre de mues, et, immédiatement après, un tissu folliculaire secondaire forme à nouveau une enveloppe autour de chaque follicule primaire. Chaque ponte se présente après une mue.

Ainsi, chez *Orchestia gammarella*, le phénomène le plus important de la détermination femelle semble être la différenciation d'un tissu folliculaire secondaire permanent qui assure l'évolution synchrone de ces follicules (Charniaux-Cotton et Payen, 1985). On peut se demander si, chez *Pandalus borealis*, la détermination femelle suit les mêmes étapes critiques que celles que nous observons chez *Orchestia gammarella*.

Dans les processus d'ovogénèse, les changements nucléaires des ovocytes primaires marquent un arrêt au stade diplotène, et les chromosomes se dispersent dans le

nucléoplasme du noyau de grande taille (la vésicule germinale). On peut ensuite distinguer deux périodes distinctes (Raven, 1961). Il y a d'abord une période d'intense synthèse d'ARN, et une accumulation rapide de ribosomes. Elle se reconnaît par une activité intense de l'organisateur nucléolaire. Ceci correspond à la vitellogénèse endogène. Cette période est suivie par la croissance de l'ovocyte primaire par l'incorporation et l'accumulation de nutriments (vitellogénèse exogène) (Schjeide *et al.*, 1970). Habituellement, les activités de reproduction sexuelle sont cycliques. Le cycle gamétogénétique est central à ces événements cycliques; conséquemment, des facteurs endogènes pourraient régler la synchronisation de ces événements. La répression des cycles gamétogénétiques par les facteurs endogènes peut résulter en périodes de repos gonadique ou en périodes réfractaires. Des facteurs exogènes peuvent initier et synchroniser les événements gamétogénétiques avec les changements environnementaux.

• Chez *Pandalus borealis*, les cycles de reproduction se font dans une situation d'hermaphroditisme protérandrique (Berreur-Bonnenfant et Charniaux-Cotton, 1965; Carlisle, 1959a, b; Rasmussen, 1953). Ce phénomène se manifeste par la présence, chez le même individu, de cellules sexuelles des deux sexes; cependant, ce sont les spermatozoïdes qui sont produits dans la première partie du cycle sexuel de l'individu, et les ovocytes n'entrent pas en vitellogénèse. *Pandalus borealis* n'est d'ailleurs qu'un exemple des nombreuses variations sexuelles qu'on retrouve chez les Crustacés.

Elles vont du gonochorisme au simple cas d'intersexualité jusqu'à des formes d'hermaphroditisme plus complexes et fonctionnelles. Le cas le plus simple

d'hermaphrodisme est celui où l'individu possède à la fois des ovaires et des testicules fonctionnels. Il existe aussi des cas où la gonade possède une zone ovarienne et une zone testiculaire bien distinctes.

D'autres cas d'hermaphrodisme se présentent avec un désynchronisme dans la spermatogénèse et l'ovogenèse. En effet, les individus de ce groupe montrent le développement complet d'un type de cellules sexuelles alors que celles de l'autre type ne se différencient pas entièrement. Dans certains cas, l'inversion de sexe est réversible alors que, chez d'autres groupes, ce changement de sexe est un phénomène irréversible. Alors que la grande majorité des individus montrant un hermaphrodisme séquentiel sont protérandriques, Fréchette (1974) mentionne avoir retrouvé dans la littérature un cas d'hermaphrodisme protogynique chez l'isopode *Cyathura carinata*, et Charniaux-Cotton (1975) signale le tanaïdacé *Heterotanais oerstidi* comme étant aussi protogyne. Chez les Crustacés décapodes, seulement trois genres possèdent des espèces montrant ce type de développement: *Calocaris*, *Pandalus* et *Lysmata* (Berreur-Bonnenfant et Charniaux-Cotton, 1965), ces trois genres étant protérandriques.

Chez les Crustacés décapodes hermaphrodites protérandriques, les premiers temps de leur vie adulte sont sous la forme mâle. Une phase d'inversion sexuelle vient, par la suite, mettre fin à la spermatogénèse. Les gonades deviennent alors des ovaires fonctionnels, et les caractères sexuels mâles externes disparaissent.

Cependant, plusieurs auteurs ont montré que, chez *Pandalus borealis*,

certaines crevettes ne passent jamais par ce type de transformation sexuelle. Ces individus ne sont jamais mâles. Ces crevettes deviennent des femelles aussitôt leur stade larvaire terminé. Elles illustrent l'indétermination génétique du développement des gonades et tendent à supporter l'hypothèse que les cellules de l'épithélium germinal peuvent être amenées à former selon les conditions des gamètes mâles ou des gamètes femelles. Elles semblent suggérer aussi une nette distinction entre la détermination sexuelle et la maturation sexuelle. Allen (1959) mentionne que les femelles primaires représentent jusqu'à 30% de la population au large de Northumberland. Celles des stocks norvégiens comptent pour environ 10% de la population totale (Rasmussen, 1953). Haynes et Wigley (1969) n'en ont trouvé que 2 sur un total de 4 000 crevettes dans le golfe du Maine. Par contre, Squires (1965) n'a trouvé aucune femelle primaire dans le golfe Saint-Laurent, de même que Butler (1964) au large de la Colombie-Britannique, et Carlisle (1959b) chez la population de Gullmarfjord en Suède.

Plusieurs auteurs ont publié des travaux sur les aspects morphologiques du phénomène de protérandrisme; cependant, la plupart de ceux-ci furent réalisés sur des espèces autres que *Pandalus borealis*; nous pouvons citer, par exemple, *Orchestia gammarella* (Charniaux-Cotton, 1954) et *Lysmata seticaudata* (Charniaux-Cotton, 1958) qui sont des espèces dont l'étude a permis de mieux connaître les processus de l'activité sexuelle chez les crustacés hermaphrodites. De plus, Ginsburger-Vogel et Charniaux-Cotton (1982) suggèrent que des facteurs génétiques peuvent intervenir dans la détermination des sexes. Chez les Malacostracés, les gènes qui déterminent le sexe mâle sont responsables du développement de la glande androgène.

1,3 OBJECTIFS

C'est au regard de ces informations que nous nous sommes proposés d'examiner chez *Pandalus borealis* les relations de masse et de taille, ainsi que les transformations des gonades et de l'hépatopancréas lors des étapes de changement mâle, mâle-femelle et femelle. Nous avons plus particulièrement visé à mettre en évidence la vitellogénèse secondaire qui est considérée par Charniaux-Cotton (1980) comme déterminante pour l'initiation et la stabilisation de l'ovogenèse.

Ainsi, les objectifs principaux de la présente étude sont de faire l'analyse des données biotiques et morphologiques des changements chez *Pandalus borealis*, durant les étapes de conversion mâle-femelle, et de tenter d'expliquer ces changements par rapport à l'initiation et à la stabilisation de l'ovogenèse. Nous avons voulu aussi expliquer chez la population du fjord du Saguenay les transformations morphologiques impliqués dans l'ovogenèse, de façon à mieux discriminer, dans ces tissus, les modifications liées exclusivement au changement de sexe.

CHAPITRE II

CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES ET COMMERCIALES

DE

PANDALUS borealis

2,1 LA BIOLOGIE DE L'ESPECE

Pandalus borealis Krøyer est une crevette dont la distribution est circumboréale (Allen 1959), largement répandue dans les régions boréales et subarctiques, et rares dans les eaux arctiques (Haynes et Wigley, 1969). Du côté du Pacifique Nord-est, on la retrouve depuis la mer de Béring (Ivanov, 1969) jusqu'à la rivière Columbia (latitude 45° N) à l'est, et, quoique moins commune du côté ouest, dans les eaux japonaises, aussi au sud qu'à la latitude 35°30' N (Ito, 1976). Dans l'Atlantique est, on la retrouve en grandes populations au large des côtes de la Norvège (Rasmussen, 1953), et, dans la mer de Barents (Bryazgin, 1967), jusqu'à la latitude de 82° N. Elle est aussi commune au voisinage de l'Islande (Sigurdsson et Hallgrimsson, 1965). Dans l'Atlantique ouest, on retrouve des populations de *Pandalus borealis* K. au large des côtes ouest (Smidt, 1969) et sud-est du Groenland, près de Terre-Neuve et du Labrador (Squires, 1961); dans le golfe du Maine, elle vit aussi au sud qu'à la latitude 41° N. On en trouve dans le golfe Saint-Laurent (Couture, 1970a; Squires, 1965), et dans le fjord du Saguenay (Couture, 1970b; Couture, 1971) où elle constitue la principale espèce de crevette benthique.

Pandalus borealis peut tolérer des variations de température d'amplitudes modérées. Allen (1959) affirme que des adultes furent pêchés à des températures aussi basses que -1,68°C, mais que des températures de moins de -1,0°C sont dommageables si la crevette y réside trop longtemps. De plus, il mentionne qu'au large de l'Angleterre des crevettes adultes vivent et se reproduisent à une température aussi haute que 11,1°C. Abercrombie et Johnson (1941) mentionnent que la température létale, pour les adultes, est

11,5°C, et seulement après un séjour prolongé à cette température.

La température et la salinité de l'eau, le substrat et possiblement la profondeur sont des facteurs limitants de la distribution de *Pandalus borealis* (Allen, 1959). Les adultes sont confinés dans des eaux dont la salinité est relativement haute. D'après Allen (1959), ses limites inférieure et supérieure de tolérance de salinité sont respectivement de 30 o/oo et 35,7 o/oo. Dans le fjord du Saguenay (données non publiées), on en trouve à une salinité aussi basse que 27 o/oo. La salinité du fjord du Saguenay varie de 26 o/oo entre 20 et 25 m jusqu'à 31 o/oo aux grandes profondeurs (Drainville, 1968).

La crevette préfère les fonds profonds avec des sables très fins et limoneux (Warren et Sheldon, 1968; Haynes et Wigley, 1969). Elles peuvent ainsi s'y enfouir notamment pour leur protection contre les prédateurs. De plus, elles s'y nourrissent de petits animaux de fond et de détritiques.

2,1,1 Le cycle vital de *Pandalus borealis*

Chaque classe d'âge possède ses limites de tolérance de salinité et de température, et ainsi ses propres caractéristiques de distribution géographique et de migration saisonnière (Fig. 2). Par exemple, dans une étude faite sur une population de *Pandalus borealis* du golfe du Maine, Apollonio et Dunton (1969) décrivent le patron de migration des crevettes. La ponte a lieu au printemps, vers le début d'avril, à l'intérieur de 16,6 km des côtes. Les crevettes, lors de leur stade larvaire, sont pélagiques et demeurent

dans la zone d'éclosion. En octobre, les individus de classe 0+, qui forment la cohorte des crevettes pondues au printemps précédent, apparaissent d'abord sur les fonds dans les limites de 16,6 km des côtes. Elles n'effectuent alors qu'une migration verticale descendante. Cette classe croît rapidement en nombre durant cette période et, en janvier, peut représenter jusqu'à 50% de tous les individus côtiers. Quelques individus immatures commencent à migrer vers le large. De mai à octobre, on ne trouve que cette classe (maintenant classe 1+) dans les limites de 16,6 km. Cette classe ne représente pas plus de

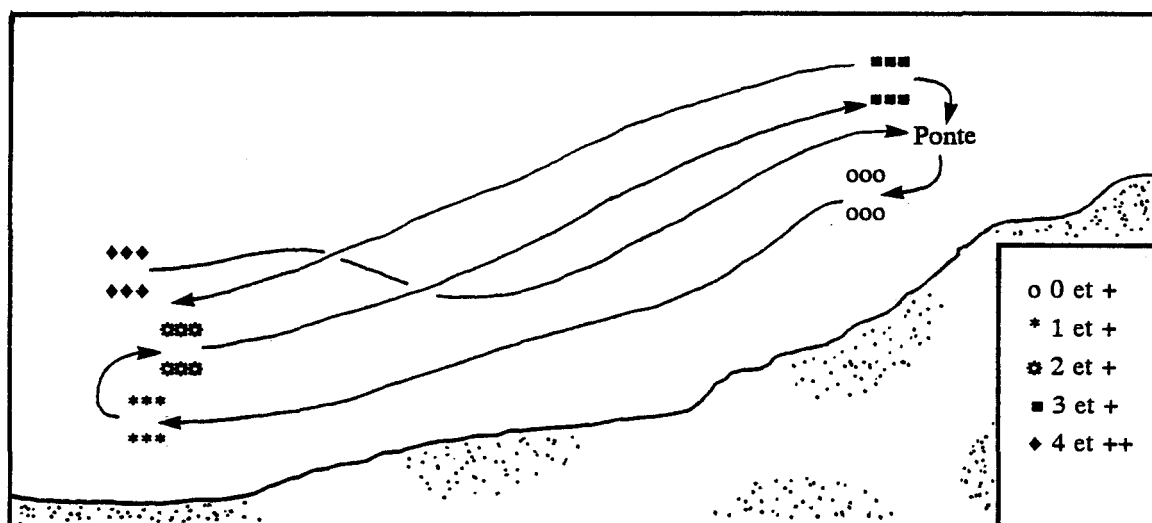


Fig. 2. Schéma illustrant le cycle vital de *Pandalus borealis* (d'après Apollonio et Dunton, 1969).

15% de la population du large. En octobre, les individus doivent partager le territoire avec les crevettes de la nouvelle classe 0+ qui apparaît sur les fonds à l'intérieur des limites de 16,6 km.

Les individus de la classe 1+ qui commencent à la fin de novembre et en décembre à apparaître sur les fonds de 200 m de profondeur composent à peu près 50% des

populations au delà de 24 km de la côte. En mai suivant, ce groupe (classe 2), à son troisième été, domine les prises hauturières, composant jusqu'à 60% de la population. Ces individus fonctionnent comme mâles matures.

Au troisième hiver, ces mâles demeurent généralement en haute mer. A la mi-novembre, quelques individus de ce groupe ont commencé leur transformation mâle-femelle, mais la majorité des individus subissent ce changement en hiver. Vers le mois d'août suivant, ce groupe devient femelle reproductrice (stade 2) pour la première fois et, en octobre, commence sa migration vers les côtes. Des échantillons pris en mars montrent que la plupart des femelles ont opéré cette migration. Après la ponte vers le début d'avril, les femelles du stade 4 commencent leur migration vers les eaux plus profondes, migration qui est terminée à la fin de mai. Si ces femelles survivent pour une deuxième ponte en leur cinquième année, elles vont à nouveau migrer vers la côte, mais il semble que cette seconde migration se fasse plus tard en hiver que celle des individus de stade 3.

Les crevettes du golfe Saint-Laurent montrent un patron similaire de distribution, au regard de la bathymétrie et des sexes (Tremblay *et al.*, 1983). Les individus en transition et les femelles se retrouvent dans les plus grandes profondeurs alors que les mâles, plus jeunes, se situent près des côtes à profondeur moindre.

Ainsi, les crevettes, dépendant de leur classe d'âge, vont se retrouver dans des conditions de milieu (salinité, température) qui peuvent varier. De plus, les crevettes opèrent une migration journalière par laquelle elles subissent aussi les variations du milieu.

Ainsi Hoersted et Smidt (1956) ont fait la revue des preuves démontrant le mouvement ascendant des crevettes durant la nuit, probablement à la poursuite des proies. Cette migration pourrait être de 100 m selon Barr et McBride (1967). Il apparaît donc que les juvéniles et les immatures (classes 0 et 1), puisqu'ils restent près de la côte, subissent les plus grandes variations de température et de salinité, et on s'accorde sur le fait que les températures plus chaudes (7 à 9 °C) favorisent la croissance des mâles, croissance qui peut être cependant minimale durant l'activité testiculaire. Il apparaît que les crevettes exposées à des températures de 5 à 6 °C durant leur troisième année deviendraient femelles prématurément. On observe aussi que la majorité des crevettes en transition sont concentrées dans les aires les plus chaudes (Apollonio et Dunton, 1969). Ainsi, la température influence de façon déterminante le temps de transformation des individus et, par conséquent, de génération.

La profondeur de l'eau où l'on rencontre *Pandalus borealis* est de 20 à 900 m, mais la plupart des enregistrements des captures mentionnent qu'elles furent effectuées à des profondeurs variant entre 80 et 650 m (Allen, 1959). Cependant, Haynes et Wigley (1969) mentionnent que des crevettes furent capturées dans le golfe du Maine à des profondeurs variant entre 9 et 329 m; dans le fjord du Saguenay, l'abondance de crevettes se situe autour de 200 m (Couture, 1971). De plus, Rasmussen (1953) indique que les populations les plus denses se retrouvent, aux plus hautes latitudes, dans les eaux les plus profondes.

2,1,2 La reproduction chez *PANDALUS borealis*

2,1,2,1 La ponte et le cycle larvaire

Une ponte a lieu à chaque année pour la plupart des populations de cette espèce. Rasmussen (1953) a montré que la température de l'eau influence la ponte des oeufs, leur maturité et l'éclosion des larves. Ainsi, le temps pendant lequel la femelle doit veiller à l'incubation des oeufs est inversement proportionnel à la température du milieu. Dans le golfe Saint-Laurent, les oeufs sont pondus à l'automne; ils sont immédiatement fécondés par les spermatozoïdes contenus dans les spermatophores que retient la femelle. Cette dernière emmagasine par la suite les oeufs fécondés sous l'abdomen, au niveau des pléopodes, grâce aux soies ovigères. Les pléopodes, par leur mouvement de va-et-vient, assurent l'oxygénation adéquate des embryons. Au printemps, les larves éclosent au stade *zoé*, alors que le stade *nauplius* est, chez *Pandalus borealis*, un stade embryonnaire à l'intérieur de l'oeuf (Wickins et Beard, 1978). Le cycle larvaire dure environ 3 mois (Portelance et Fréchette, 1983). Les larves sont pélagiques, et c'est sous la forme de mâles immatures que les crevettes deviennent, à l'automne suivant, partie intégrante de la faune benthique.

2,1,2,2 La fécondité

Rasmussen (1953) rapporte qu'en Norvège, les femelles de *Pandalus borealis* peuvent porter jusqu'à 3,400 oeufs, et Allen (1959) indique que celles du détroit de

Northumberland peuvent en porter jusqu'à 1,500. Pour le fjord du Saguenay, on a compté jusqu'à 2,600 oeufs (Larrivée, comm. pers.).

2,1,2,3 La maturité sexuelle

Le temps requis pour atteindre la maturité chez différentes populations de *Pandalus borealis* varie grandement (Haynes et Wigley, 1969). Ainsi, de 1 à 1,5 an d'âge, la population de *Pandalus borealis* du Groenland est composée à 100% de mâles immatures, alors qu'entre 3,5 et 4,5 ans, ce sont des mâles matures. A 5,5 ans d'âge, cette population est femelle. La température de l'eau dans ce milieu se situe autour de 1°C. En comparaison, à Terre-Neuve où la température de l'eau est d'environ 4°C, les mâles mûrent à 2,5 ans et deviennent femelles vers 3,5 à 4 ans (Squires, 1965). On peut ainsi constater que les conditions abiotiques jouent un rôle important dans le développement de la crevette *Pandalus borealis*. Comme ce développement est étroitement lié au cycle de transformation mâle-femelle, il est probable que ces transformations soient fortement influencées par les conditions du milieu.

Selon Allen (1959), il se passe, dans la population de Northumberland, cinq mues entre la phase fonctionnelle mâle et la manifestation morphologique femelle. La dernière des cinq mues en est une de copulation.

Il semblerait que la présence du canal déférent chez le mâle joue un rôle important (pas nécessairement exclusif) dans la copulation (Carlisle, 1959b). Les

changements dans les caractères secondaires et accessoires externes ne peuvent se faire que lorsque l'animal mue. Dans une crevette qui possède à la fois un tissu ovarien et testiculaire, le sexe fonctionnel est celui qui correspond aux caractères externes. En effet, même si le testicule produit des spermatozoïdes, la crevette ne peut s'accoupler comme mâle si elle n'a pas les appendices copulateurs ou si le canal déférent est fermé. De la même façon, même si la crevette possède un ovaire fonctionnel, elle ne peut s'accoupler comme femelle si elle ne possède pas les oviductes et les filaments ovigères.

Dans tous les groupes de crevettes, celles qui possèdent les gonades de plus grande masse sont des femelles. L'analyse statistique confirme l'impression visuelle qu'il existe une forte corrélation entre la taille des gonades et la condition femelle (Carlisle, 1959c).

2,1,3 La régulation de la reproduction chez *PANDALUS borealis*

2,1,3,1 Les relations morphologiques

Chez certaines espèces de Malacostracés, la zone germinative du mâle continue la spermatogénèse longtemps après la disparition de l'hormone androgène. Cependant, chez d'autres espèces, l'ovogenèse prend place aussitôt que le taux d'hormone baisse (Charniaux-Cotton, 1975). Chez *Pandalus borealis*, on rapporte que, durant la phase mâle, des ovocytes occupent une zone médullaire qui s'étend d'un bout à l'autre de la gonade et sont entourés par les cellules germinales mâles. L'observation des sections

transversales montre que la structure de la gonade est identique d'un bout à l'autre. Il n'y a qu'une seule zone germinative, accolée à la paroi du tube gonadique. Cette zone germinative donne naissance tantôt à des ovogonies secondaires, tantôt à des spermatogonies secondaires. Les ovogonies évoluent en ovocytes formant un groupe central, mais les spermatogonies subissent de nombreuses mitoses, restant libres et occupant l'espace disponible autour du groupe d'ovocytes. Les alternances d'ovogenèse et de spermatogénèse doivent s'expliquer par un abaissement périodique du taux d'hormone androgène. Les ovocytes qui ont atteint la taille maximale de la première croissance ne peuvent entrer en vitellogénèse et dégèrent, tant que les glandes androgènes génératrices de l'hormone inhibitrice de la vitellogénèse ne sont pas disparues. Après la disparition de ces dernières, la gonade devient un ovaire fonctionnel. Durant la vitellogénèse primaire, les vésicules du RER se multiplient, et on y voit apparaître un matériel granulaire. Durant la période de repos génital, l'ovogenèse s'arrête à la fin de la vitellogénèse primaire, et les ovocytes ont en moyenne 100 μm de diamètre. La réponse de la zone germinative peut revêtir des aspects différents. Chez *Pandalus borealis*, elle est uniforme sur l'ensemble de la zone germinative, et conduit soit à la spermatogénèse (en présence d'hormone androgène), soit à l'ovogenèse (Berreur-Bonnenfant et Charniaux-Cotton, 1965).

Avant le début de la vitellogénèse secondaire, l'ovocyte primaire se retrouve au centre d'une nouvelle couche de cellules épithéliales formant ainsi les follicules secondaires. Le tissu folliculaire est permanent. Après chaque ponte, il recouvre la nouvelle génération d'ovocytes primaires. Ce processus est responsable du développement synchrone des ovocytes durant la vitellogénèse secondaire. La caractéristique principale de cette

vitellogénèse est l'incorporation de la vitellogénine par les ovocytes. Ceux-ci acquièrent une couleur orange brillante associée aux caroténoïdes liés à la vitellogénine. Deux processus caractérisent cette période, soit la synthèse de vitellogénine et l'endocytose. Le vitellus est constitué essentiellement d'une ou plusieurs lipovitellines, complexe lipoprotéique formé à partir de la vitellogénine présente dans l'hémolymphe. Durant la vitellogénèse secondaire, les ovocytes vont capter la vitellogénine par un mécanisme de micropinocytose, et vont l'accumuler, après certaines modifications chimiques, dans des structures cellulaires désignées sous le nom de globules vitellins. La synthèse de la vitellogénine elle-même semble être contrôlée par une hormone ovarienne (Junéra *et al.*, 1977). Lorsque les ovocytes commencent à incorporer la vitellogénine, la synthèse de cette protéine s'accroît rapidement, et, juste avant la ponte, elle diminue brusquement (Meusy et Charniaux-Cotton, 1984). Pour l'incorporation de la vitellogénine et d'autres substances, les ovocytes développent de nombreuses villosités en interface avec les cellules folliculaires (Shade et Shivers, 1980). Chez certaines espèces, la mue et la vitellogénèse secondaire sont synchrones.

2,1,3,2 La régulation endocrinienne

Nous savons, grâce à des expériences menées sur *O. gammarella* (Charniaux-Cotton, 1954), que cette activité sexuelle mâle ou femelle est liée de façon prioritaire à la présence ou à l'absence de l'hormone androgène. Elle induit la spermatogénèse et la différenciation de tous les caractères mâles, et elle inhibe la vitellogénèse. Lorsqu'elle est absente, la gonade peut devenir un ovaire fonctionnel et la vitellogénèse pourra se manifester grâce à l'action de la VSOH sur la synthèse de la vitellogénine (Meusy, 1978).

L'inversion sexuelle semble donc liée à la disparition de la glande androgène que Carlisle (1959a) préfère appeler la glande du canal déférent. L'activité sexuelle mâle ou femelle dépend notamment de la présence ou de l'absence de l'hormone androgène. Elle est responsable de la spermatogénèse et de la différenciation des caractères sexuels mâles externes. Lorsque le taux d'hormone diminue et que la glande dégénère, les gonades se différencient en ovaires fonctionnels et la spermatogénèse cesse; les caractères sexuels mâles externes disparaissent alors en une seule mue comme chez *L. seticaudata* (Berreur-Bonnenfant et Charniaux-Cotton, 1965), ou en plusieurs mues comme chez *Pandalus borealis* (Berreur-Bonnenfant et Charniaux-Cotton, 1965; Carlisle, 1959b).

Des expériences menées sur différents organismes manifestant un hermaphrodisme protérandrique montrent bien que la glande du canal déférent est responsable de la masculinisation de ces individus. En effet, lorsque cette glande est active, les gonades fabriquent des spermatozoïdes, même si on y retrouve des ovules non fonctionnels. Les caractères sexuels externes mâles disparaissent suite à l'ablation de la glande qui amène une prolifération des gamètes femelles. L'hormone androgène inhibe aussi le démarrage de la vitellogénèse. L'implantation des glandes androgènes dans des femelles en reproduction d'*O. gammarella* (Charniaux-Cotton, 1959) n'empêche pas l'achèvement de la vitellogénèse en cours, mais aucune ne lui succède.

Cependant, la glande du canal déférent serait sous le contrôle du complexe neurosécréteur organe X - glande du sinus logé dans le pédoncule oculaire. La croissance des ovocytes ne s'effectuera, après la disparition de l'hormone androgène, que si l'inhibition

pédonculaire est également levée (Berreur-Bonnenfant et Charniaux-Cotton, 1965). L'ablation de ce pédoncule amène une féminisation précoce des mâles et l'activation de la vitellogénèse exogène.

On peut analyser le contrôle de la vitellogénèse à trois niveaux:

- a, par l'observation de la vitellogénèse secondaire en microscopie,
- b, par la détermination de la synthèse de la vitellogénine et de son incorporation par l'ovocyte,
- c, par l'investigation du contrôle de la synthèse de la vitellogénine.

L'initiation et la stimulation de la synthèse de la vitellogénine sont contrôlées par des mécanismes hormonaux. Dans le cas de certains crustacés (Meusy *et al.*, 1969), la synthèse de la vitellogénine, absente chez les mâles, ne peut être induite en leur enlevant les glandes androgènes. Et pourtant, nous savons, comme l'a démontré Charniaux-Cotton (1957), que l'hormone androgène préside à la différenciation mâle du sexe, et a un effet inhibiteur sur la synthèse de la vitellogénine (Meusy *et al.*, 1971). Comme Meusy (1978) l'a démontré par ovariectomie, l'ovaire sécréterait une hormone, la VSOH stimulatrice positive de la synthèse de la vitellogénine. Cette hormone serait elle-même sous le contrôle des neurohormones produites par le système nerveux central qui intègre les stimuli externes. Chez la crevette *Palaemon serratus*, l'initiation de la synthèse de la vitellogénine chez les femelles en repos génital est provoquée par l'ablation des pédoncules oculaires (Meusy *et al.*, 1983a). Les hormones du pédoncule oculaire jouent peut-être aussi un rôle dans la synthèse de la vitellogénine chez *Pandalus borealis*.

2,2 DONNÉES ÉCONOMIQUES SUR L'ESPECE

Parmi les populations de crevettes d'eau froide, *Pandalus borealis* est d'une importance commerciale considérable. Cet aspect a fait l'objet de plusieurs travaux qui ont été notés par Scrivener et Butler (1971). La situation commerciale de *Pandalus borealis* pour le Québec fait l'objet d'un suivi continu du ministère responsable, le MPO. Son importance économique pour le Québec n'est pas à négliger. Depuis les dix dernières années, le volume des captures de crevettes a plus que doublé au Québec; en effet, de 4 600 tm qu'elles étaient en 1981, elles ont atteint près de 10 000 tm en 1990 (Cantin, 1990). 4% des débarquements mondiaux de la crevette nordique s'effectuent au Québec. De plus, la récolte de crevettes du golfe Saint-Laurent ne présente aucun signe de ralentissement, ce qui indique que la ressource pourrait continuer à être exploitée pendant longtemps si la gestion de pêche est judicieuse.

Selon les données de la division de la statistique et de l'informatique du MPO (1990), les débarquements de la crevette dans les ports de la Gaspésie et de la Côte-Nord comptent, en 1990, pour 13% des débarquements de toutes les espèces pêchées; ils représentent 16% de la valeur marchande totale de toutes les captures. Par rapport aux mollusques et aux autres crustacés, les prises de crevettes représentent 39% du volume capturé, et *Pandalus borealis* est la principale espèce capturée. Cependant, la valeur marchande de la crevette ne représente que 25% de celle des mollusques et des crustacés, le homard et le crabe des neiges ayant une meilleure valeur marchande que la crevette.

Les débarquements cumulatifs de crevettes dans les ports du Québec sont, en mai 1991, de 3 071 tm, soit une augmentation de 223% par rapport à ceux de l'année précédente à la même date. Cependant, la valeur marchande des captures a baissé de 5,5% pour la même période (Larrivée, comm. pers.)

Les prix n'ont cessé de chuter depuis 1987 et se situent, en 1990, au niveau de ceux payés en 1981. En 1990, les crevettiers ont débarqué dans les ports du golfe Saint-Laurent pour une valeur de 11 593 000,00\$. Près de 90% de ces débarquements furent effectués dans les ports de la péninsule gaspésienne.

La tendance à la baisse du marché de la crevette nordique est surtout due à l'augmentation de la production aquicole de crevettes tropicales localisée surtout dans les pays asiatiques. Environ 64% des exportations québécoises de crevettes se font vers les États-Unis. Cependant, les importations américaines de la crevette d'eau froide diminuent continuellement (diminution de 80% entre 1985 et 1989) alors que celles des crevettes tropicales augmentent. Les prix de la crevette nordique suivent donc obligatoirement la tendance à la baisse du prix de la crevette d'eau chaude. Par contre, les marchés européens et japonais semblent offrir un marché plus intéressant.

CHAPITRE III

MATÉRIEL ET MÉTHODES

3,1 ÉCHANTILLONNAGE

La cueillette des crevettes dans le Saguenay requiert l'utilisation de casiers. Ceux employés mesurent 60 cm de côté, et la maille du grillage est de 6 mm. L'une en face de l'autre, deux ouvertures de 10 cm ayant la forme d'un entonnoir permettent l'entrée des crevettes. Par cette méthode de collection, seulement les crevettes à proximité de la cage sont capturées, étant attirées par de la nourriture (abats de poissons).

Les casiers utilisés se sont cependant avérés trop sélectifs pour les besoins de l'étude. Nous n'avons pu récolter des mâles de taille et de masse inférieures.

La pêche à l'aide d'un chalut n'est pas permise dans le Saguenay. De façon à contourner le problème d'échantillonnage parce que nous n'avions pas les ressources disponibles, ni les engins adéquats, nous avons donc décidé d'échantillonner des populations de crevettes dans une autre région, soit le golfe Saint-Laurent. L'échantillonnage du Saguenay qui s'est échelonné sur une période de 10 mois (1985) a tout de même été considéré dans les analyses, notamment pour ce qui concerne certains aspects abiotiques du milieu.

L'échantillonnage des crevettes *Pandalus borealis* fut effectué le 3 septembre 1988, dans le golfe Saint-Laurent, dans le cadre d'une croisière scientifique du MPO. L'objectif de cette croisière était d'évaluer les populations de cette espèce capturées dans les zones de pêches commerciales. L'échantillonnage fut effectué dans la zone de pêches

de Sept-Iles, à bord du G. C. Global (Fig. 3), à partir d'un seul trait de chalut.



Fig. 3. Site d'échantillonnage dans le golfe Saint-Laurent, la flèche indique l'endroit du trait de chalut.

Ce crevettier était muni d'un chalut de type Western II A avec une maille de 38 mm et une doublure dans la poche dont la maille était de 19 mm. L'engin de pêche fut utilisé pendant 30 minutes, à une profondeur moyenne de 220 m. L'ouverture du chalut était

de 3,7 m de hauteur et de 14,5 m de largeur. La température près du fond était de 4,54°C. La position du bateau de pêche était à la latitude N 50°02'65" et à la longitude O 65°26'07" au début du trait de chalut, et à la latitude N 50°01'46" et à la longitude O 65°26'59" à la fin du trait. La distance parcourue par le chalutier fut donc de 4,63 km. La masse totale des prises en crevettes fut de 80 kg. Un sous-échantillon de 3 kg fut prélevé, fixé dans une solution de formaline diluée à 10% dans l'eau de mer et rapporté au laboratoire.

On attribue à *Pandalus borealis*, dans sa phase adulte, cinq (5) stades de développement qu'on peut reconnaître visuellement par la présence ou l'absence de différentes structures externes ou internes chez les individus. La figure 4 présente, à titre d'exemple, trois stades morphologiques de développement de l'endopodite du premier pléopode. L'examen de ces structures nous permet de regrouper les crevettes dans le stade correspondant à son développement. C'est d'ailleurs cette technique qu'utilisent couramment les scientifiques du MPO (comm. pers.) et du MAPAQ dans le dénombrement des classes

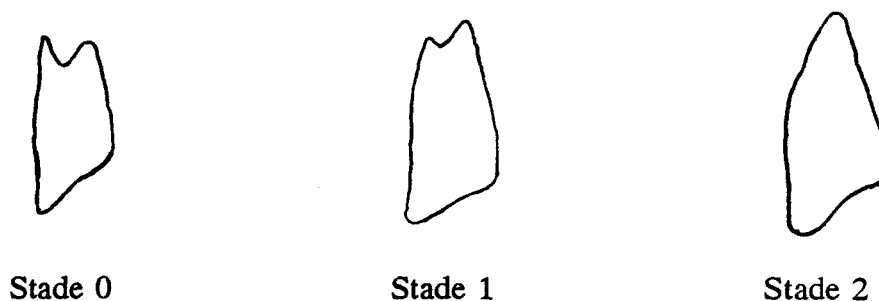


Fig. 4. Illustrations de l'endopodite du premier pléopode selon le sexe.

d'âge des populations de crevettes pour leurs études sur le suivi des pêches commerciales.

Les individus au stade 0 sont des mâles, et ils possèdent un endopodite caractéristique aux premier et second pléopodes, comme l'indiquent notamment Rasmussen (1953) et Berreur-Bonnenfant et Charniaux-Cotton (1965). Ceux au stade 1 sont en inversion sexuelle, alors que les endopodites se transforment et se rapprochent de ceux de forme femelle lancéolée. Quoiqu'il soit un peu plus difficile de différencier les crevettes de stade 1, la phase d'inversion sexuelle et les caractères sexuels externes qui l'accompagnent étant en constante évolution, et que tout ce processus s'effectue sur plusieurs mues, nous avons pu les différencier de celles de stade 0. Les individus appartenant aux stades suivants sont obligatoirement des femelles. Celles de stade 2 possèdent encore des épines sternales qui indiquent que ces femelles n'ont pas encore effectué de ponte (McCrary, 1971). Elles ont complètement disparu chez les crevettes au stade 3. Les ovaires des crevettes des stades 2 et 3 étaient bien développés au niveau du céphalothorax au moment de l'échantillonnage. Les crevettes de stade 4 sont obligatoirement ovigères, et elles ont perdu leurs épines sternales si elles sont primipares (Fréchette et Parsons, 1983). Les oeufs sont pondus, mais demeurent accrochés à la femelle au niveau des pléopodes jusqu'à l'éclosion.

Des mesures de la longueur du céphalothorax furent prises à $\pm 0,01$ mm. De même, le poids total de chaque individu et celui des gonades et de l'hépatopancreas ont été déterminés à $\pm 0,001$ g. Les indices de masse des différents organes ont été calculés en divisant le poids humide de l'organe par le poids humide de l'animal.

3,2 HISTOLOGIE DES ORGANES

Les gonades des crevettes prélevées furent soumises à la procédure d'enrobage pour la microscopie photonique. Les tissus furent donc déshydratés par des bains successifs d'éthanol de degré croissant avant d'être soumis à un bain d'huile de cèdre pendant 24 heures, à 40°C. En effet, selon Martel (1986), le passage des pièces dans un bain d'huile de cèdre empêche l'effritement du tissu lors de la confection des coupes. Par la suite, les pièces furent déposées dans un mélange huile de cèdre:paraffine 50:50 pendant 24 heures à 57°C, et, finalement, dans deux bains successifs de paraffine pendant une heure chacun. Après la formation de blocs solides, des coupes histologiques d'une épaisseur de 5 μm furent obtenues à l'aide d'un microtome à main de type Leitz 1512. Les coupes furent ensuite montées sur lames, puis colorées selon la méthode standard du Trichrome de Masson (Gabe, 1968).

Un individu de stade 0 fut utilisé in toto pour faire des coupes en série de façon à pouvoir observer les tissus tout au long de la gonade, et d'en connaître l'organisation structurale. Quelques hépatopancréas ont subi la même procédure que les gonades afin de pouvoir en observer les structures en microscopie photonique.

3,3 ANALYSE STATISTIQUE

Les données recueillies furent analysées de façon à vérifier leur signification

statistique. Les logiciels SPSS et STATGRAPHICS ont été employés pour ce faire. L'homogénéité des variances fut analysée par un test de Cochran et par un test de Bartlett. Un test de Kolmogorov-Smirnov fut utilisé pour déterminer la normalité des mesures effectuées sur les individus. Les conditions d'application de l'analyse de la variance n'étant pas méticuleusement respectées, un test de Kruskal-Wallis fut utilisé pour s'assurer de la validité des résultats. L'analyse de la variance fut effectuée pour toutes les variables, et elle fut accompagnée par un test de Student-Newman-Keuls (S.N.K.) pour déterminer la présence de différences significatives entre les stades. Des mesures de corrélation entre et à l'intérieur de chacun des stades étudiés ont été réalisées. Enfin, une analyse de la régression nous a permis d'établir l'équation représentant la courbe de la relation masse-longueur des crevettes pour tous les stades étudiés.

CHAPITRE IV

RÉSULTATS

4,1 DIFFÉRENCIATION DES STADES DE MATURITÉ EN FONCTION DES FACTEURS DE TAILLE ET DE MASSE

Environ trente individus de chacun des stades furent prélevés au hasard. Nous avons ainsi retenu trente-six (36) spécimens des stades 0, 1 et 3. Cependant, nous n'avons pu dénombrer que vingt-six (26) individus appartenant au stade 2. Comme nous n'avons recueilli que deux (2) crevettes de stade 4, elles n'ont pas été utilisées dans l'analyse quantitative de l'échantillon. De toute façon, elles n'étaient pas nécessaires pour répondre aux objectifs poursuivis par l'étude.

Les mesures prises sur les crevettes de chacun des stades de développement nous ont permis de caractériser ces stades en fonction des données biotiques de longueur et de masse. L'analyse de la variance est le test approprié pour "vérifier en un seul test si les différences observées au niveau des moyennes de l'ensemble des échantillons sont imputables aux fluctuations d'échantillonnage ou non" (Scherrer, 1984). L'analyse de la variance suppose l'égalité des variances et la normalité des populations d'origine. L'homogénéité des variances fut analysée par un test de Cochran et par un test de Bartlett. Dans les deux cas, nous avons pu vérifier que les variances ne sont pas homogènes ($\alpha = 0,05$). Par contre, le test de Kolmogorov-Smirnov a permis de constater la normalité des mesures effectuées ($\alpha = 0,05$) pour tous les paramètres, et pour tous les stades, sauf pour les mesures de la longueur des individus de stade 2. Dans ce cas, nous avons dû rejeter l'hypothèse de normalité ($D_{\text{Exp.}} = 0,268$, $D_{\text{théor.}} = 0,2591$). Nous croyons que la différence très minime entre l'acceptation et le rejet de l'hypothèse de la normalité pour ces valeurs

dépend surtout du nombre d'individus récoltés appartenant à ce stade.

Dans ces conditions, Scherrer (1984) écrit

"Si les échantillons présentent des effectifs égaux ou du même ordre de grandeur, l'analyse de la variance est alors un test très robuste qui supporte de fortes hétérogénéités de variances."

Nous avons cru alors pouvoir faire l'analyse de la variance. Lorsque cette analyse révélait, pour les groupes, des différences significatives entre les moyennes, le test de comparaisons multiples de Student-Newman-Keuls (S.N.K.) nous a permis d'identifier lesquelles de ces différences étaient significatives. Étant donné le fait que les échantillons de chacun des stades n'étaient pas égaux (26 pour le stade 2 et 36 pour les stades 0, 1 et 3 respectivement), nous avons vérifié les résultats de l'analyse de variance par un test supplémentaire (Kruskal-Wallis). Les résultats obtenus dans les deux tests concordent ($\alpha = 0,05$).

4,1,1 La relation masse-longueur

L'histogramme de la distribution des fréquences des masses des crevettes (Fig. 5) montre un accroissement continu de la masse selon le stade. Cependant, il révèle qu'une bonne partie des crevettes de stade 0 font partie de la même classe pondérale. Le même phénomène se produit chez celles de stade 1, même si le nombre de classes est plus élevé. Les individus de stade 2 semblent avoir un développement pondéral synchronisé. En effet, près de 35% des individus de ce stade font partie de la même classe inférieure de leur

distribution. De même, les individus de stade 3 ont un éventail de classes plus grand que pour les autres stades, et on assiste à un chevauchement des classes avec le stade 2. De plus, la masse des crevettes est significativement différente (S.N.K., $\alpha = 0,05$) entre tous les stades.

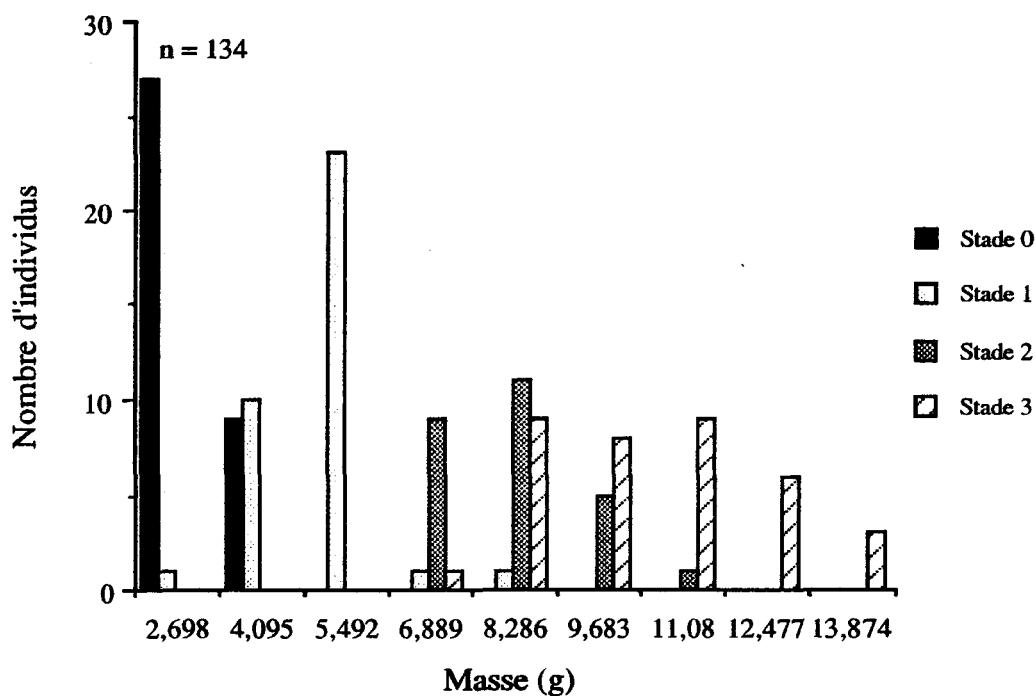


Fig. 5. Distribution des fréquences des masses.

Pour ce qui est des mesures de la longueur du céphalothorax, l'histogramme de la distribution des fréquences (Fig. 6) nous montre à nouveau un accroissement de la taille selon le stade. De plus, la distribution des classes semble présenter le même patron que dans celle des masses. A nouveau, les individus de stade 2 montrent un synchronisme assez important. De même, la mesure des longueurs montre des différences significatives

entre les stades ($\alpha = 0,05$).

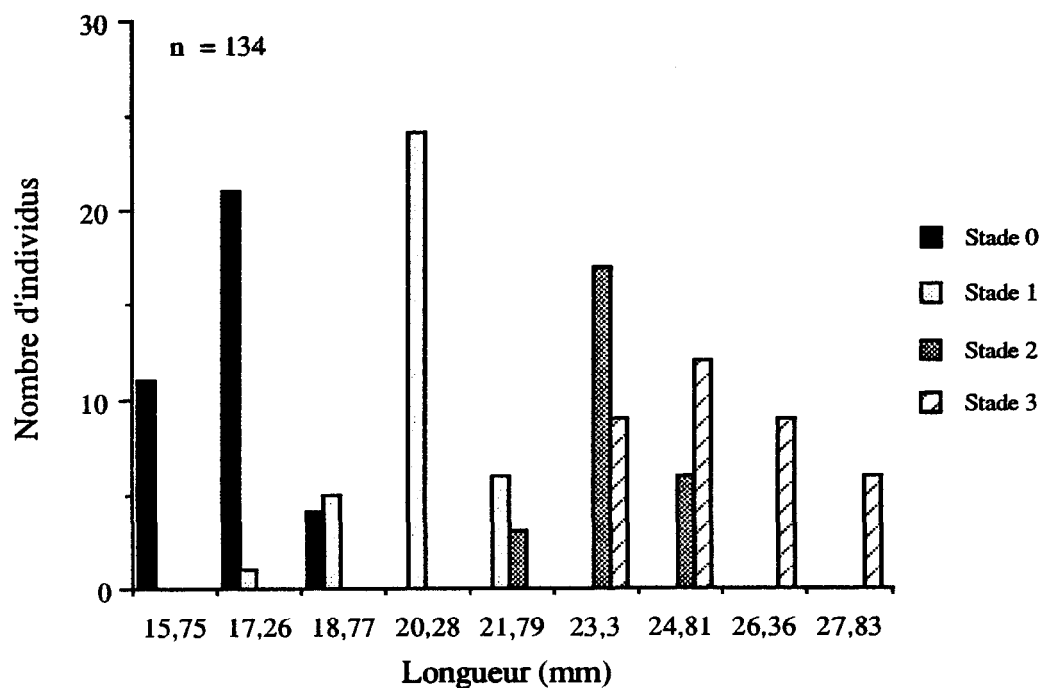


Fig. 6. Distribution des fréquences des longueurs du céphalothorax.

L'analyse des mesures de la masse et de la longueur du céphalothorax des crevettes nous permet d'établir une relation linéaire ($\alpha = 0,05$) entre ces deux variables pour tous les stades. Les courbes obtenues (Fig. 7a et 7b) montrent que l'accroissement de la taille des individus est accompagnée par une augmentation de la masse. Cependant, la relation linéaire devient de plus en plus importante à mesure que la crevette vieillit.

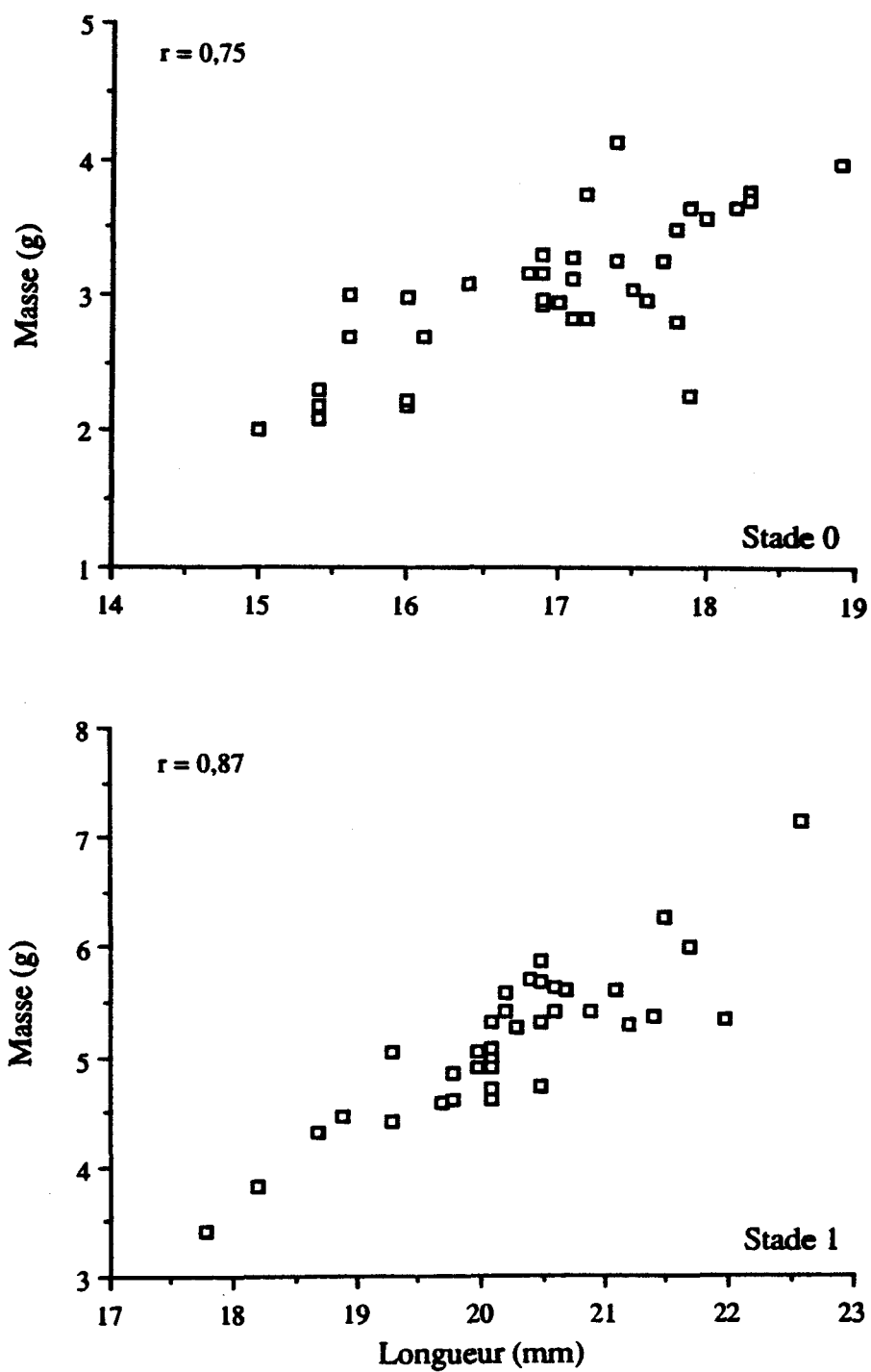


Fig. 7a. Relation entre la masse des crevettes et la longueur du céphalothorax, stades 0 et 1.

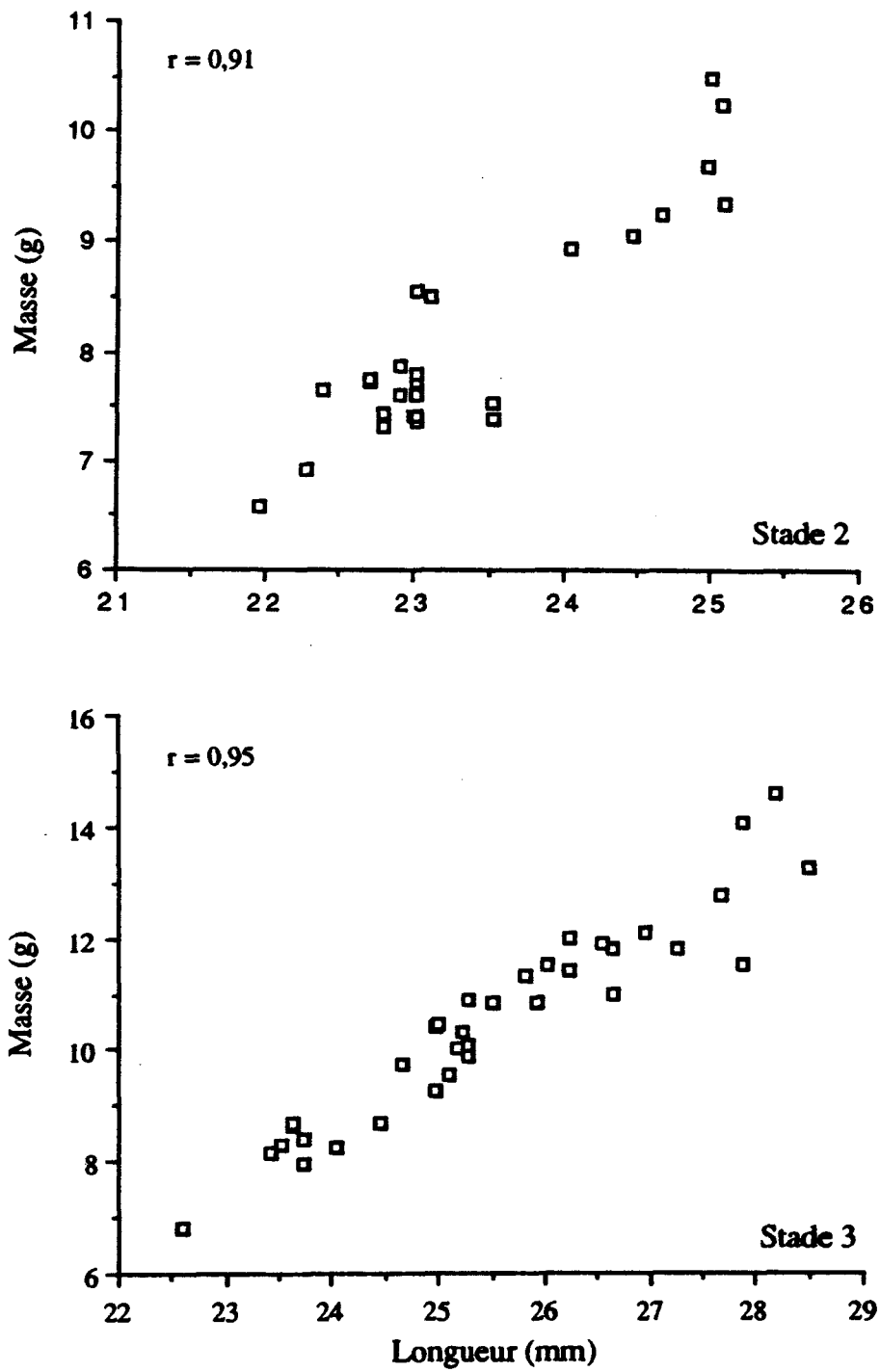


Fig. 7b. Relation entre la masse des crevettes et la longueur du céphalothorax, stades 2 et 3.

Lorsque l'on met en relation la masse et la longueur de toutes les crevettes (stades 0, 1, 2 et 3) (Fig. 8), on obtient une courbe qui ressemble beaucoup plus à celles du même type qu'on peut retrouver dans la littérature (Apollonio and Dunton, 1969; Haynes and Wigley, 1969; Ito, 1976; Minet *et al.*, 1978).

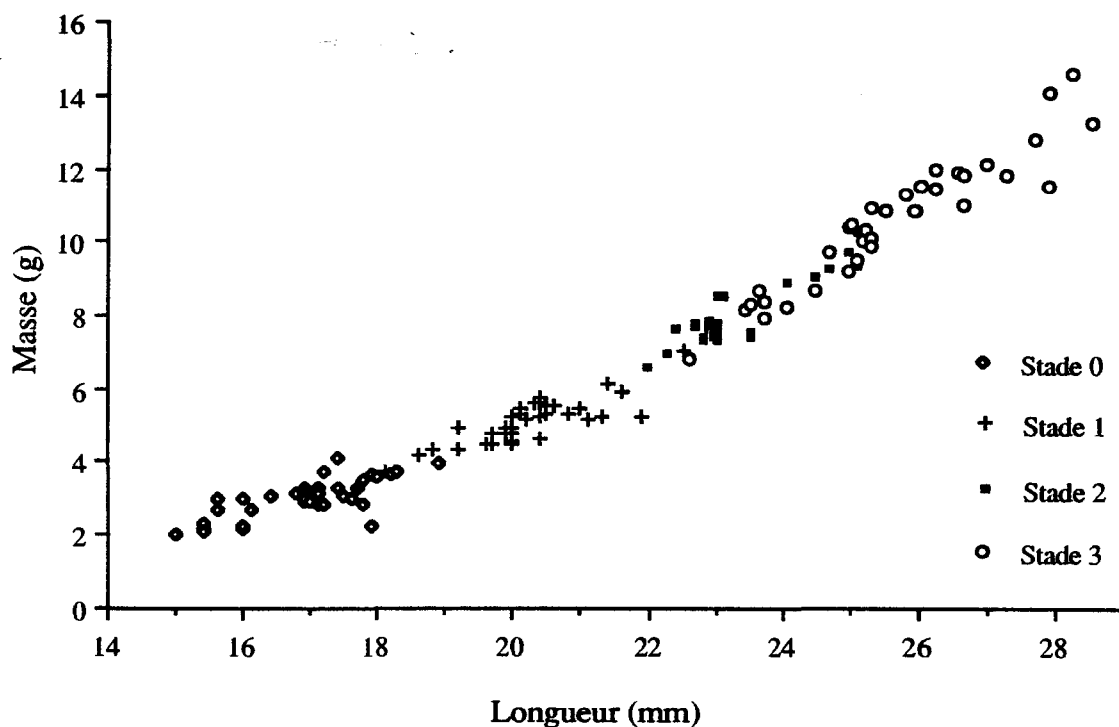


Fig. 8. Relation entre la masse de la crevette et la longueur du céphalothorax.

On se rend compte que, malgré la linéarité de la relation entre la masse des crevettes et la longueur du céphalothorax pour chacun des stades, on n'obtient plus cette même relation linéaire si l'ensemble des crevettes est considéré. L'équation mathématique qui représente cette relation est $\text{Log}_e M = -7,43407 + 3,01569 \text{Log}_e L$ ($r = 0,986$), où M représente la masse de l'individu et L sa longueur. Des tests de Student confirment que les valeurs de l'ordonnée à l'origine et de la pente de cette courbe n'ont pas de différences

significatives ($\alpha = 0,05$) avec celles représentant la courbe du même type calculée par Haynes et Wigley (1969), pour les crevettes mâles et femelles non-ovigères du golfe du Maine.

4,1,2 Les indices gonosomatiques et hépatosomatiques

Les variations des indices organe-organisme sont un bon moyen de connaître l'évolution des organes au cours des différents cycles dans la vie des organismes. Ici, les cycles de transformation des gonades nous intéressent plus particulièrement. L'IGS demeure sensiblement faible quand la crevette est sexuellement mâle; cependant il augmente de façon importante lorsqu'elle devient femelle productrice d'oeufs (Fig. 9). L'IGS des individus des stades 0 et 1 ne sont pas significativement différents (S.N.K., $\alpha = 0,05$) entre eux, mais ils le sont par rapport à ceux des stades 2 et 3. Il est à noter que les IGS de ces deux derniers stades sont significativement différents (S.N.K., $\alpha = 0,05$), et que ceux de stade 3 sont inférieurs à ceux de stade 2. La masse moyenne des gonades augmente en relation avec le cycle de maturité des individus (Fig. 10). La masse des gonades varie de façon appréciable au moment où l'ovaire de la crevette femelle est en production d'ovocytes. Cependant, la femelle de stade 4 a un ovaire très petit (0,029 g et 0,035 g dans l'échantillon). Ces valeurs de la masse des gonades correspondent à celles des mâles ($\bar{x} = 0,028$ g), ce qui donne un IGS très faible (0,0031 et 0,0036), vu la masse relativement importante des individus.

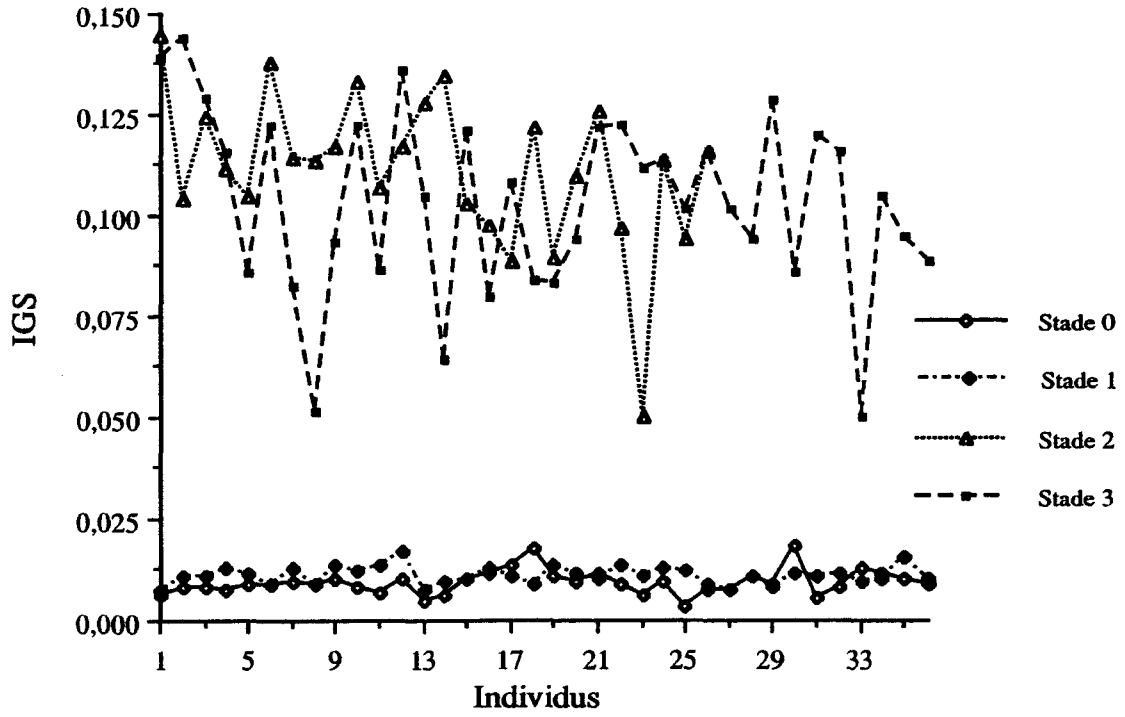


Fig. 9. Indices gonosomatiques des individus.

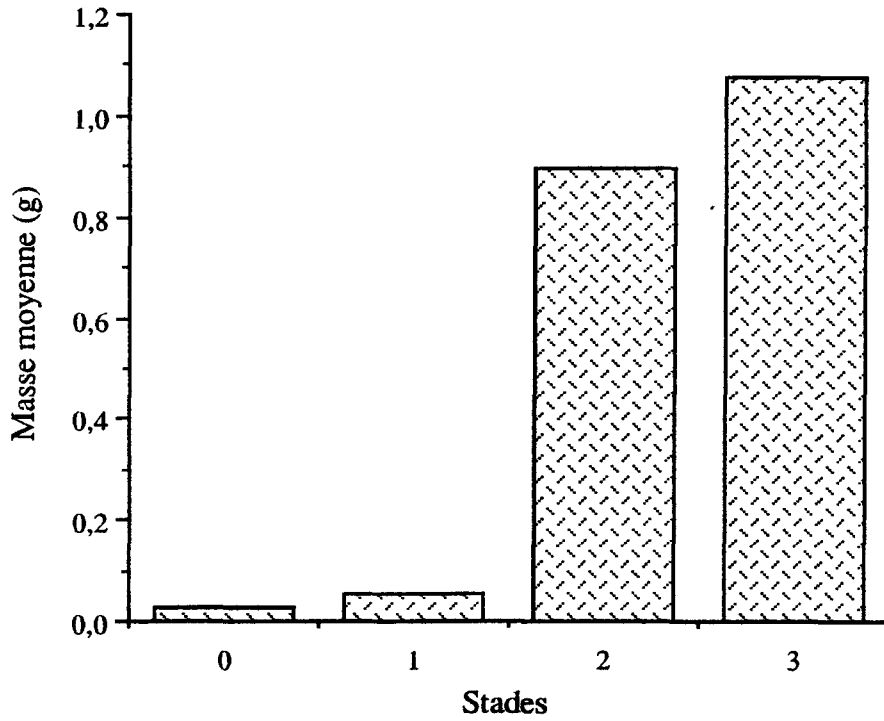


Fig. 10. Masse moyenne des gonades, stades 0, 1, 2 et 3.

Par contre, la masse de l'hépatopancréas croît continuellement, mais de façon

plus linéaire (Fig. 11), et la différence entre la masse moyenne de cet organe pour tous les

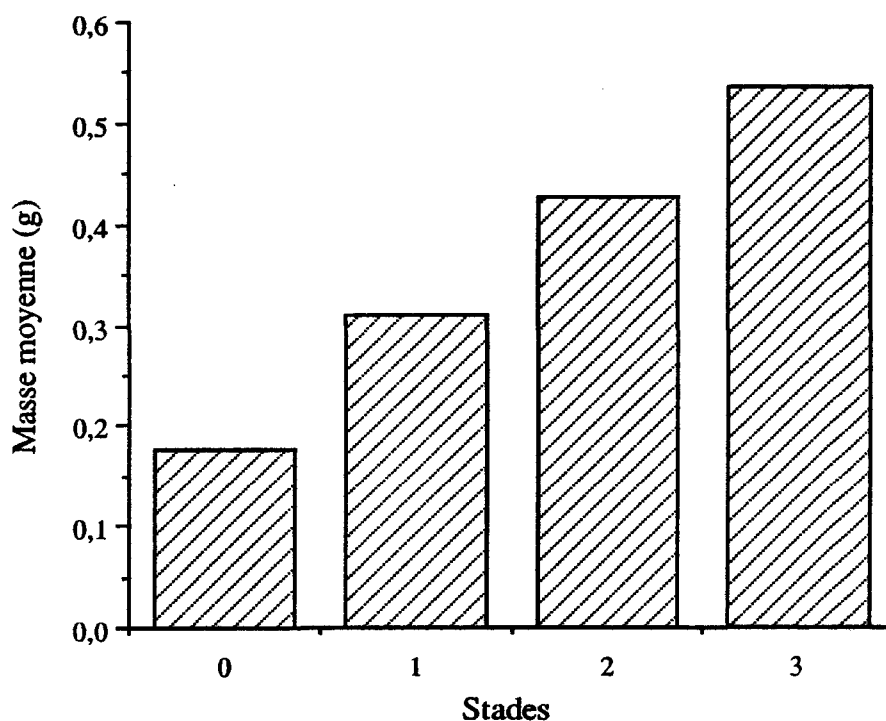


Fig. 11. Masse moyenne de l'hépatopancréas, stades 0, 1, 2 et 3.

individus de chacun des stades est significative (S.N.K., $\alpha = 0,05$). De même que pour les ovaires, la masse de l'hépatopancréas diminuerait lorsque la crevette est ovigère. Elle approche alors celle des individus de stade 1 ($\bar{x} = 0,31$ g). Cependant, la variation interstade de l'IHS (Fig. 12) est moins importante que celle de l'IGS. Le test de comparaisons multiples S.N.K. montre que les IHS des individus forment deux sous-groupes (stades 0 et 1; stades 2 et 3) différents ($\alpha = 0,05$). Cependant, à l'intérieur de chacun des sous-groupes, les moyennes ne présentent pas de différences significatives. On note, de plus, que les IHS des individus des stades 2 et 3 sont inférieurs à ceux des stades 0 et 1.

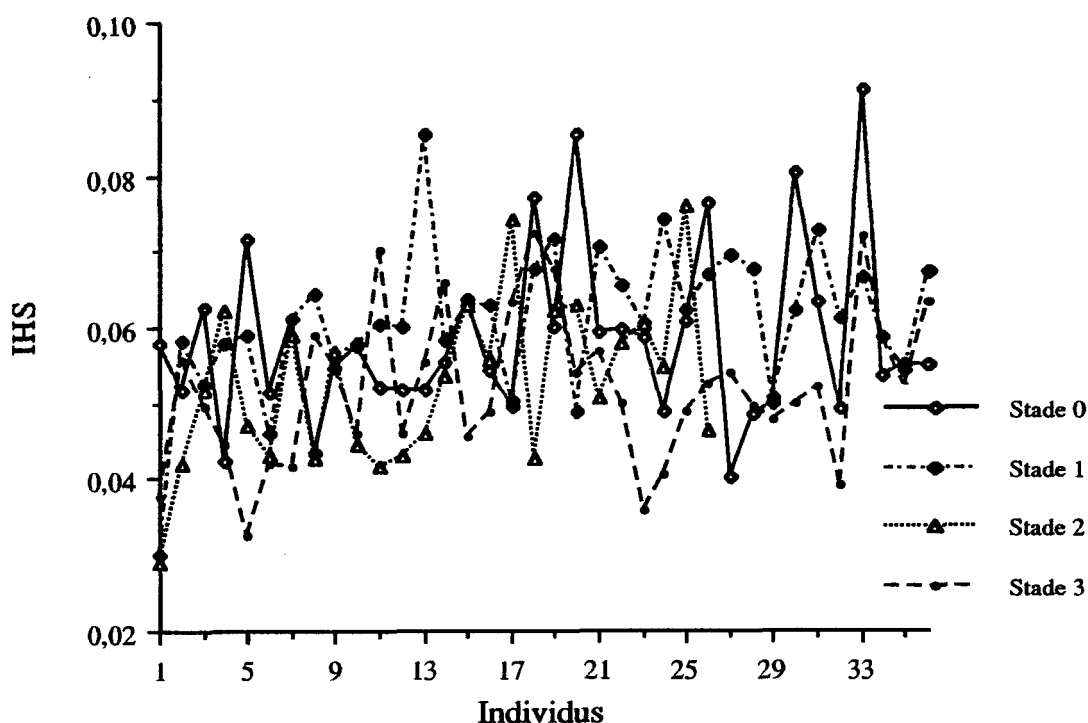


Fig. 12. Indices hépatosomatiques des individus.

4,2 ANALYSE MORPHOLOGIQUE DES GONADES

Les gonades de *Pandalus borealis* sont situées dorsalement, à l'arrière et au-dessus de l'hépatopancréas. Elles prennent racine au niveau de la partie postérieure du céphalothorax, accolées à l'hépatopancréas. Chez les individus de stade 0, les deux sexes sont présents. La gonade, qui est un ovotestis, a la capacité de produire des spermatozoïdes et des ovules. Lorsque le stade femelle s'installe, des changements dans la production des cellules sexuelles surviennent; de plus, le canal déférent régresse, pour ne laisser que l'ovaire fonctionnel avec, de chaque côté, un oviducte qui descend latéralement jusqu'au niveau du troisième périopode.

Dans les premiers temps de la phase mâle mature de la crevette, l'ovotestis est relativement petit, et il se trouve accolé centralement sur la portion descendante des canaux déférents, vers l'arrière jusqu'à la courbure des canaux où alors ils se dirigent latéralement, et se prolonge quelque peu sur l'hépatopancréas vers l'avant (Fig. 13). C'est d'ailleurs dans cette direction que l'ovotestis s'allonge lorsqu'il doit prendre de l'expansion, surtout lorsque l'individu devient femelle mature et qu'il fabrique des oeufs. L'ovaire fonctionnel en vient à recouvrir une partie de l'hépatopancréas dans un premier temps et,

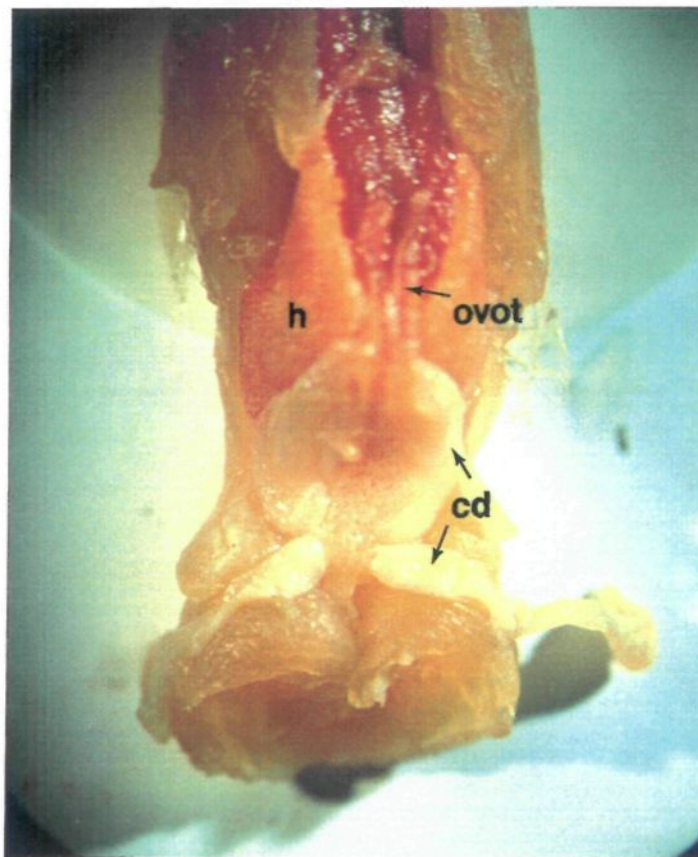


Fig. 13. Aspect dorsal de la crevette de stade 0, avec l'exosquelette enlevé; cd, canal déférent; h, hépatopancréas; ovot, ovotestis. (3,5X).

par la suite, une structure qu'on peut appeler la chambre stomacale située à l'avant de

l'hépatopancréas. Le contact très serré entre ces structures nous amène à penser qu'il pourrait y avoir des échanges entre l'ovaire et l'hépatopancréas d'une part, et l'estomac d'autre part, notamment pour l'incorporation des pigments de caroténoïdes dans la maturation des ovocytes. Chez les crevettes dont l'ovaire est rempli d'œufs, tout l'espace disponible est occupé, ne laissant qu'une cavité pour le coeur. D'ailleurs, les œufs deviennent tellement compressés les uns sur les autres qu'ils en viennent à subir des déformations (Fig. 14).

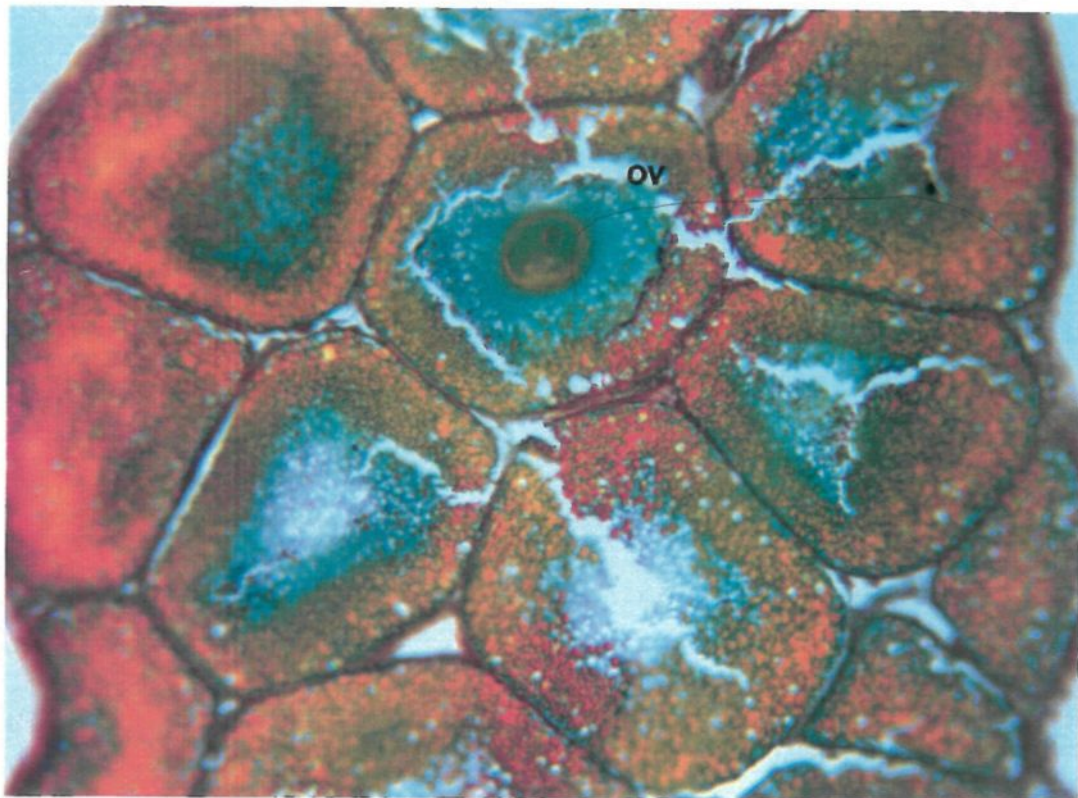


Fig. 14. Détail des gonades de stade 3; ov, ovule. (440X).

L'échantillonnage effectué ne nous a pas permis de suivre l'évolution des

stades transitoires successifs du changement de sexe puisque ce processus se prolonge sur une longue période. Nous aurions pu alors suivre la dégénérescence des canaux déférents.

Les gonades sont un organe double (Fig. 15), disposé dans un axe antéro-postérieur. Hoffman (1969) a décrit l'anatomie du système reproducteur d'un autre pandalidé, soit *Pandalus platyceros*. Le patron général d'organisation n'est pas différent

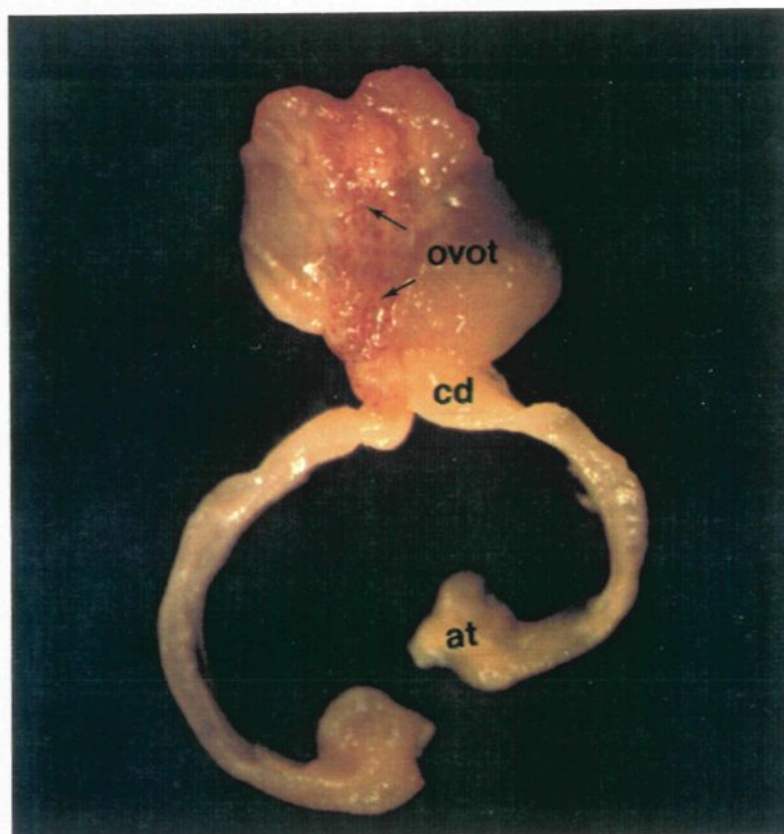


Fig. 15. Vue de l'ovotestis et des canaux déférents;
at, ampoule terminale; cd, canal déférent; ovot, ovotestis. (9,7X).

entre les deux espèces. Une dissection nous fait voir, en plus de l'ovotestis, deux canaux déférents disposés symétriquement sur la partie postérieure de l'hépatopancréas, juste sous

le coeur. Ils sont placés dans un axe dorso-ventral, mais légèrement oblique vers l'avant, et ils épousent la forme en pointe obtuse de l'hépatopancréas. Chaque canal déférent est un tube contourné, ayant une partie ascendante externe et une partie descendante interne accolées l'une sur l'autre, et de façon plus ou moins serrée selon les individus. Le canal déférent se prolonge dorsolatéralement pour descendre jusqu'à une ampoule terminale où sont entreposés les spermatozoïdes, au niveau de la cinquième paire de péréiopodes. En microdissection, on peut apercevoir des spermatozoïdes matures tout le long des canaux déférents jusque dans l'ampoule terminale (Fig. 16). Les spermatozoïdes ont la forme d'un



Fig. 16. Frottis montrant les spermatozoïdes dans l'ampoule terminale. (110X).
 Encart: Spermatozoïde isolé. (440X).
 Coloration: Bleu azur II.

clou (Fréchette, 1974; Grassé *et al.*, 1970) dont la tête est déprimée.

En coupe histologique, nous pouvons observer que les deux tubes gonadiques

sont symétriques sur toute leur longueur (Fig. 17). Des coupes histologiques sériées nous ont montré que les gonades sont réunies dans leur partie postérieure. Elles sont séparées sur tout le reste de leur longueur, sauf un peu antérieurement à la communication avec les canaux déférents où l'on retrouve une petite coalescence. L'analyse de coupes nous montre que les gonades présentent la même structure interne sur toute leur longueur, et que les

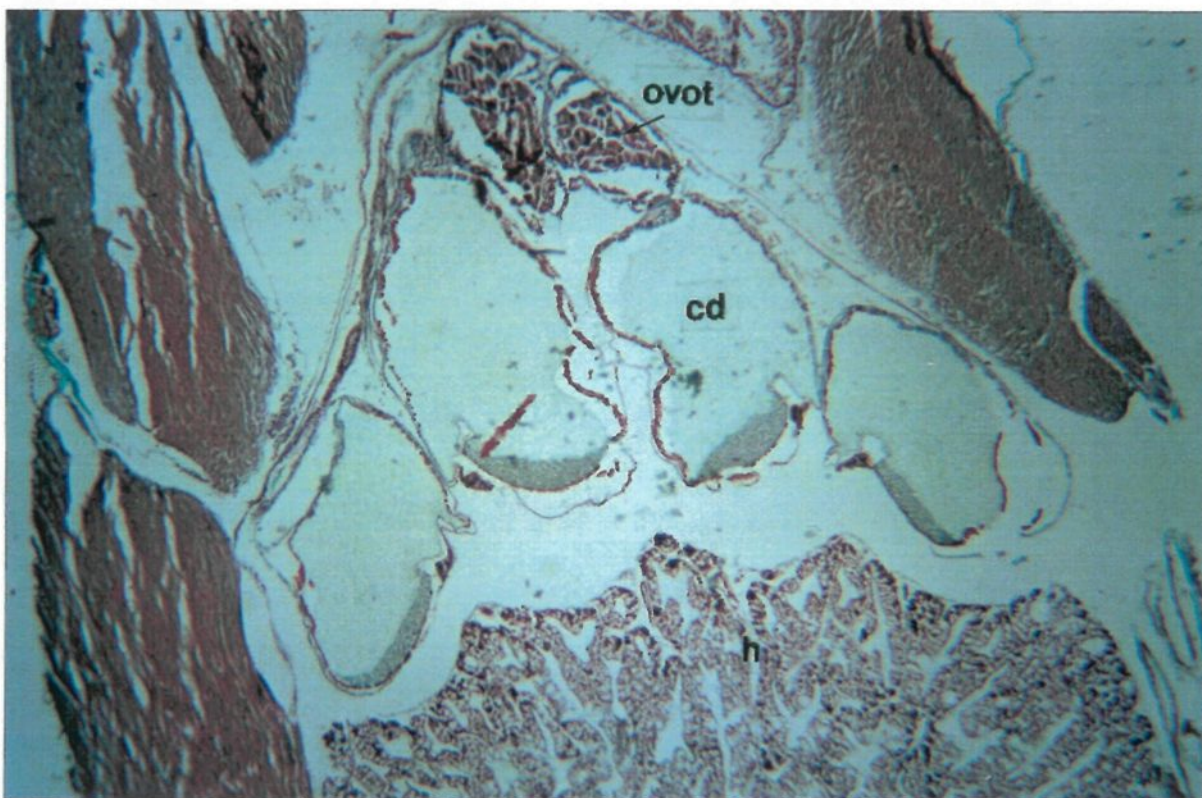


Fig. 17. Coupe histologique des gonades et des canaux déférents; cd, canal déférent; h, hépatopancréas; ovot, ovotestis. (27,5X).

zones germinatives de chacun des tubes se font face. Dans la partie centrale du tube gonadique, des ovocytes au stade de prévitellogénèse ou de vitellogénèse primaire sont accompagnés par des cellules folliculaires pour former les follicules primaires. Les cellules

sexuelles mâles forment au niveau du sillon (Fig. 18) des amas cellulaires non organisés. Les canaux déférents présentent une structure identique sur toute leur longueur. La lumière

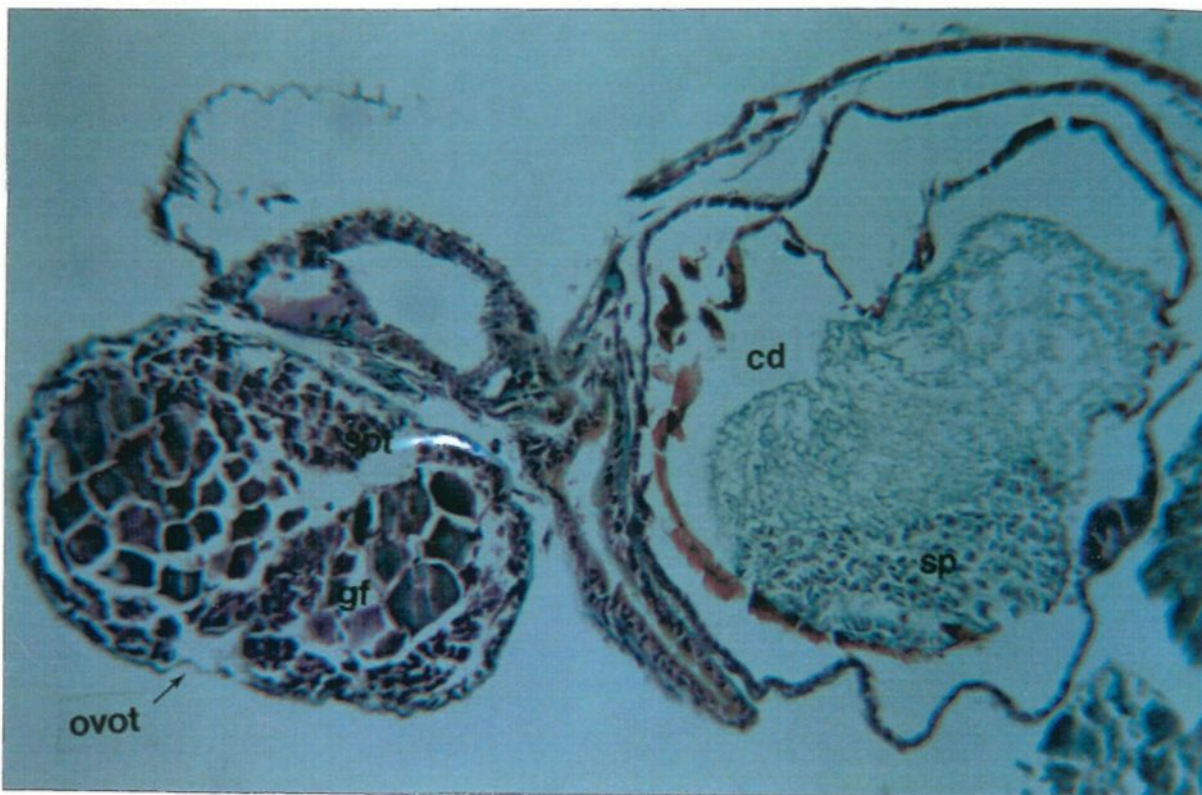


Fig. 18. Coupe histologique de l'ovotestis et d'un canal déférent; cd, canal déférent; gf, gamètes femelles; ovot, ovotestis, sp, spermatozoïdes; spt, spermatozoïdes. (110X).

du tube est partagée entre les spermatozoïdes et une substance réticulaire probablement sécrétée par l'épithélium du tube. On retrouve cette substance depuis la jonction avec les gonades jusque dans l'ampoule terminale et les spermatophores. Les spermatozoïdes occupent toujours la portion du tube la plus près des organes ou des muscles de l'animal, et ce au moins jusqu'à leur entrée de l'ampoule terminale. De plus, sur toute la longueur

du canal déférent, on retrouve près des spermatozoïdes un mince cordon glandulaire qui semble être le prolongement de la glande androgène dont la masse principale se situe au niveau de l'ampoule terminale.

4,3 ANALYSE DE LA GAMÉTOGÉNESE

Comme il a été décrit plus haut, l'organisation des structures de reproduction chez *Pandalus borealis* de stade 0 présente un tube gonadique double (ovotestis) relié de chaque côté à des canaux déférents convolutés, et qui se prolongent vers le bas vers une ampoule d'éjection. Dans les stades 1 et 2, les canaux déférents régresseront, et l'ovotestis connaîtra un développement considérable grâce à la croissance des gamètes femelles.

Ainsi, par l'observation des gonades de stade 0 et de stade 2 par exemple, il est possible de reconstituer par observation histologique l'ensemble des événements de la gamétogénèse chez *Pandalus borealis*. De plus, l'observation de l'activité de la gonade de stade 4 devrait nous permettre d'examiner l'organisation fonctionnelle des femelles à leur deuxième ou troisième cycle de production de gamètes femelles.

4,3,1 La spermatogénèse

Le développement des gamètes mâles se fait, comme nous pouvons l'observer, au niveau du sillon de l'ovotestis surtout dans la partie postérieure où se rejoignent les deux tubes, plutôt vers la périphérie de chaque sillon (Fig. 18). Considérant

l'absence de gamètes mâles morphologiquement immatures à l'intérieur des canaux déférents, il semble que l'ensemble du processus de spermatogénèse se fasse à l'intérieur de l'ovotestis, peut-être à l'exception de la maturation physiologique de ces gamètes mâles. Dès leur entrée dans le canal déférent, les gamètes mâles sont déjà liés à un réseau protoplasmique réticulé. A ce niveau d'analyse, il n'est pas possible de déterminer de façon claire la nature des liens entre ces fibres protoplasmiques et les spermatozoïdes. Mais il semble que ceux-ci s'attachent au réseau protoplasmique à partir du corps principal de la cellule. Celle-ci présente l'aspect d'une cellule ovale avec un flagelle court situé sur le côté long de l'ovale.

Il ne nous a pas été possible de distinguer le réseau protoplasmique à l'intérieur de l'ovotestis. Nous pouvons donc penser qu'il n'y soit pas fabriqué. Au niveau du canal déférent, il est possible d'observer un épithélium probablement responsable de la production du système réticulé. Les spermatozoïdes, une fois engagés dans le canal déférent, y sont retenus et guidés dans un pôle (Fig. 17) pour être acheminés vers une ampoule d'éjection. Il est à noter que le pôle de migration des spermatozoïdes est immédiatement adjacent au côté du canal déférent en interface avec l'hépatopancréas. Se profilant tout à côté de la masse de spermatozoïdes, nous pouvons apercevoir au niveau de la paroi du canal déférent la masse cellulaire typique de la glande androgène (Fig. 18). Dans l'échantillon que nous avons analysé, cette masse cellulaire se prolonge tout le long du canal déférent, mais ne semble pas être développée, suggérant l'aspect cyclique de l'activité testiculaire. Le fait que nous ne puissions observer des populations de gamètes mâles, morphologiquement immatures atteste de la nature cyclique de la production, de sa synchronisation et du taux

relativement rapide de différenciation des gamètes mâles. La désorganisation apparente des cellules précurseurs dans le sillon de l'ovotestis suggère une prolifération à partir d'un épithélium diffus.

4,3,2 L'ovogenèse

Au niveau du stade 0, il est possible d'observer surtout dans la partie antérieure de l'ovotestis la présence de gamètes femelles en formation. Ces gamètes femelles apparaissent dans la partie centrale du tube et, à ce stade, affichent plusieurs étapes de développement, d'ovogonie à ovocyte primaire. Il est en effet possible de distinguer dans une section de ces gonades (Fig. 18) ou dans un frottis (Fig. 19) la présence de cellules possédant une vésicule germinale développée, attestant de l'activité de vitellogénèse

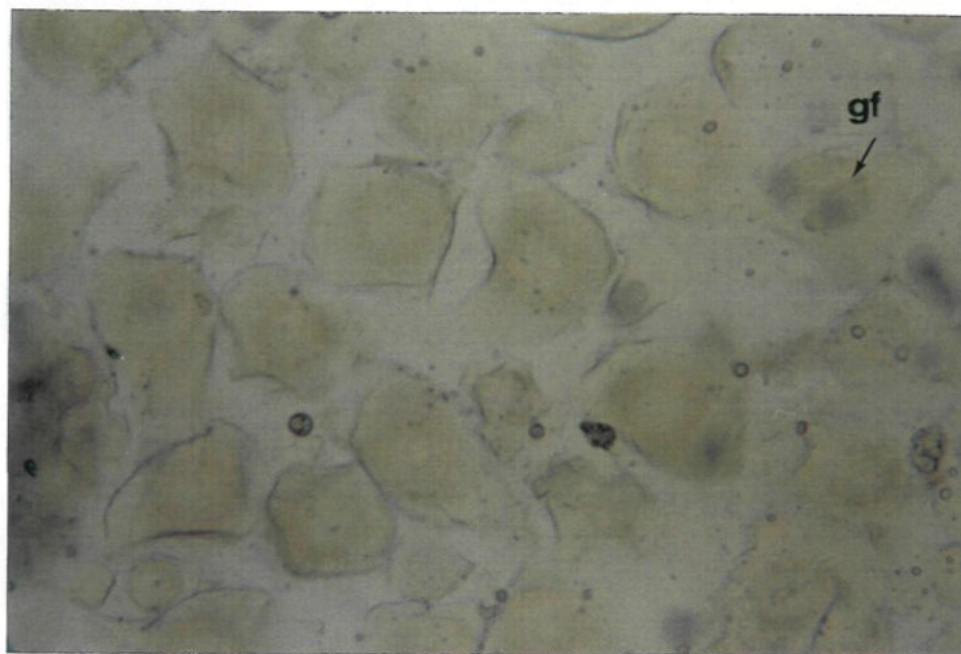


Fig. 19. Frottis de l'ovotestis, stade 0, gf, gamètes femelles. (110X).

primaire. Pour appuyer cette affirmation, il faut noter qu'il est possible de voir la présence d'un ou de plusieurs nucléoles. Ce qui distingue l'activité de l'épithélium femelle à ce stade, c'est le fait que les ovocytes sont regroupés dans le centre du tube, mais qu'ils ne présentent pas l'organisation folliculaire caractéristique de la production de gamètes matures. Au stade 0, nous n'avons pu observer les follicules secondaires comme il est possible d'en voir dans les stades ultérieurs. Les ovogonies étant situées dans la zone germinative, la mitose ovogoniale s'y déroule exclusivement. Par ailleurs, il semble que, dès le stade 0, les pigments de carotène tapissent déjà l'enveloppe (le stroma) de l'ovotestis (Fig. 15). Ceci laisserait supposer que l'incorporation, plus manifeste dans la partie antérieure, est déjà commencée.

La transformation mâle-femelle est marquée par deux processus critiques:

- 1, On peut observer l'organisation de follicules secondaires avec les cellules folliculaires entourant l'ovocyte. Cet arrangement persiste puisqu'on peut le voir encore au stade 4 (Fig. 20).
- 2, On observe une croissance considérable des ovocytes par incorporation de vésicules vitellines contenant principalement une lipoglycocaroténoprotéine.

L'organisation des follicules secondaires se fait après que les cellules ovogoniales ont quitté la zone germinative et se sont retrouvées au sein de cellules folliculaires. Ces dernières s'organisent d'abord en follicule primaire où les cellules folliculaires ne présentent pas l'organisation concentrique, et où les ovocytes n'incorporent pas encore les vésicules vitellines. Ces deux processus d'organisation folliculaire et

d'incorporation des vésicules vitellines semblent donc être coordonnées et caractéristiques

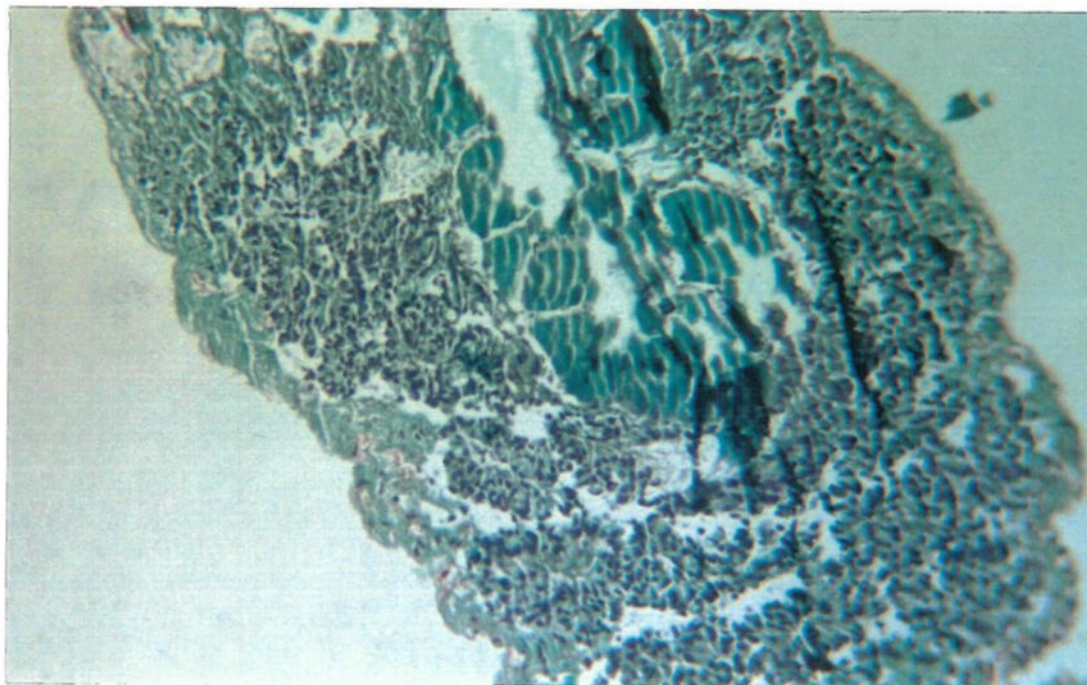


Fig. 20. Coupe histologique des gonades, stade 4. (110X).

de la transformation mâle-femelle. L'organisation des follicules secondaires marquent la fin de l'activité de la glande androgène, et le début de la vitellogénèse exogène.

Progressivement durant le stade 1, le canal déférent de chaque côté régressera, et l'oviducte deviendra fonctionnel. Au stade 2 du développement de la crevette, on peut observer l'envahissement complet de l'ovotestis par les gamètes femelles (Fig. 21) entourés par les cellules folliculaires. Cette organisation entre maintenant dans un cycle qui permettra à la crevette de produire plusieurs générations de gamètes femelles.

L'organisation du follicule secondaire semble donc jouer le double rôle de permettre 1, l'incorporation, par des récepteurs, des substances vitellines probablement par un

processus d'endocytose et,

2, la synchronisation développementale des gamètes femelles.

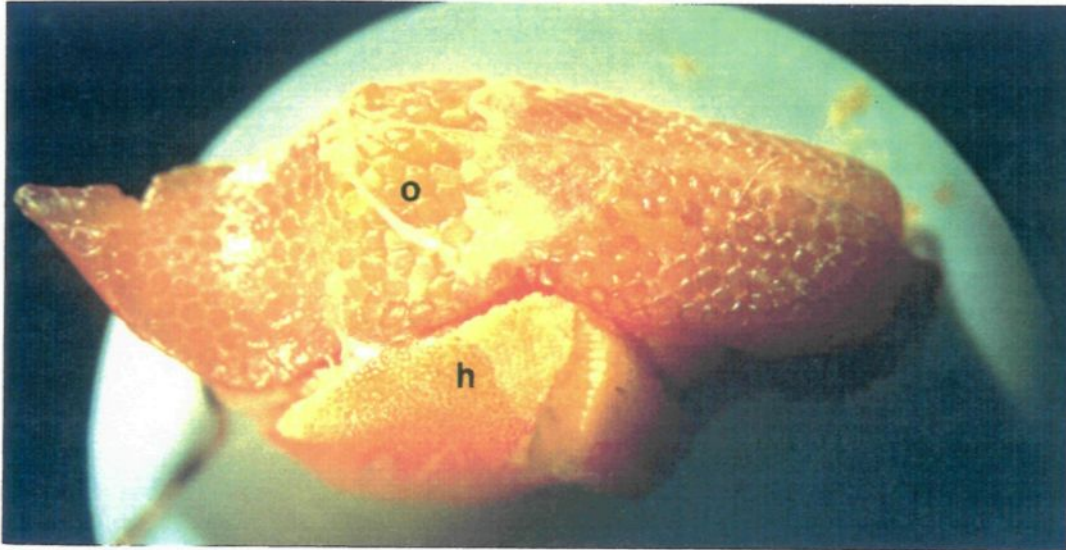


Fig. 21. Vue des gonades de stade 2 au dessus de l'hépatopancréas; h, hépatopancréas; o, ovaire. (3,5X).

Ceci est particulièrement évident si on observe les gonades de stade 2 ou de stade 4 où il est possible d'apercevoir des cellules gamétiques de même âge développemental à l'intérieur des gonades (Fig. 22).

Plusieurs étapes développementales caractérisent la période postvitellogénique exogène. Celle-ci se termine avec la formation de la membrane vitelline. A ce moment, nous pouvons observer dans l'ovocyte principalement deux types de vésicules vitellines. Certaines contiennent des réserves protéiques (sphères α) plus jaunes, et d'autres des réserves glycogéniques (sphères β) plus rouges (Fig. 14).

Il est possible d'observer une différenciation périnucléaire et périphérique

suggérant respectivement une activité continue du métabolisme nucléaire (vitellogénèse endogène) et de la transformation et de l'organisation cytoplasmique des vésicules vitellines. Ainsi les synthèses endogènes de réserve (vitellogénèse endogène) de même que les processus de transformation des réserves semblent se poursuivre durant la période de vitellogénèse exogène. Ces changements vont par la suite donner place à des transformations cytoplasmiques mineures souvent liées à la période de repos hivernale pré-ponte. La résorption de la vésicule germinale (noyau) se fera avant la copulation et la fécondation.

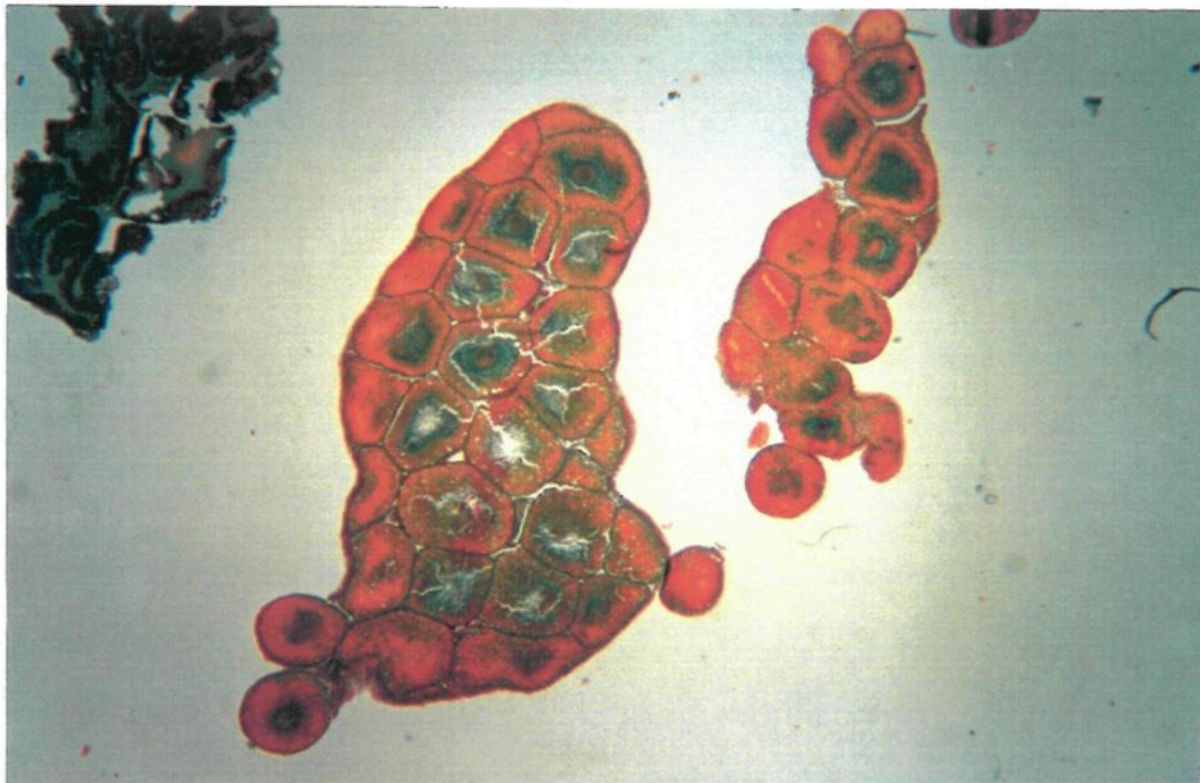


Fig. 22. Coupe histologique de l'ovaire, stade 3. (110X).

4,4 LA GLANDE DIGESTIVE (HÉPATOPANCRÉAS)

Tous les crustacés ont en commun un tube digestif relativement simple présentant trois divisions principales: le stomodeum, le mésentéron et le proctodeum. Seul le mésentéron est d'origine mésodermique et n'est pas recouvert d'une paroi chitineuse. Chez les Malacostracés, l'estomac possède souvent dans sa partie antérieure un masticateur gastrique, le proventricule, alors que la partie pylorique postérieure contient une presse et un appareil de filtration. Cette presse et ce filtre (Fig. 23) permettent aux petites particules seulement d'entrer dans la glande (hépatopancréas). Cette glande du mésentéron n'est pas à proprement parler un tissu hépatique ou pancréatique puisqu'elle possède des propriétés de résorption de nourriture, ce que ni le foie ni le pancréas ne font.

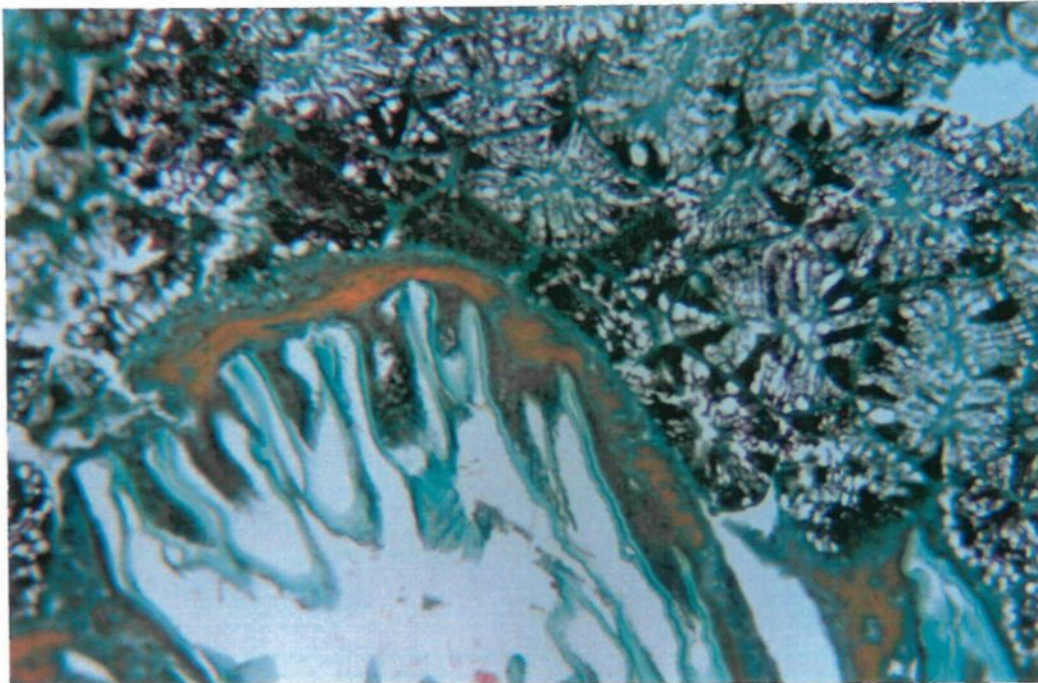


Fig. 23. Coupe histologique de l'hépatopancréas au contact de la paroi du tube digestif. (110X).

Chez *Pandalus borealis*, le toit du mésentéron est directement accolé à la partie antérieure de la glande, mais est aussi en contact direct avec la partie antérieure de l'ovotestis. Il semblerait que les substances de réserve puissent parvenir aux ovocytes selon deux voies dépendant de leur nature, soit directement par l'épithélium du mésentéron en ce qui concerne les lipocarotènes, soit indirectement par la glande du mésentéron en ce qui concerne les glycoprotéines. Cette glande du mésentéron est organisée sous forme d'acini avec une canalisation centrale. L'observation de cette glande nous révèle le caractère cyclique de son métabolisme; il est difficile, à cette étape, de lier clairement son état physiologique aux changements observés dans les gonades.

Parce que cette glande semble être la seule glande majeure à produire des sécrétions gastriques, et comme ces sécrétions apparaissent dans l'estomac, on pourrait penser que la digestion aurait lieu principalement dans l'estomac. Ceci est certainement vrai en ce qui concerne la prédigestion. Cependant, le bol alimentaire apparaît après quelque temps dans les diverticules du mésentéron où, semble-t-il, la désintégration finale se manifeste. Cette glande est donc aussi un site majeur de digestion. A ce propos, nous pouvons observer une dégradation rapide de cette glande si nous la prélevons et la laissons à une température au delà de 20° C, attestant de l'activité autolytique des enzymes de la glande.

CHAPITRE V

DISCUSSION

Nous avons pu noter que l'échantillonnage des crevettes à l'aide de casiers dans le fjord du Saguenay a produit une sélection des crevettes peu propice aux objectifs de l'étude; les plus petites crevettes étaient notamment absentes de l'échantillonnage. L'ouverture des casiers et la dimension des mailles pouvaient aussi favoriser une certaine taille de crevettes. Une ouverture trop petite empêcherait probablement les grosses crevettes d'entrer; dans le cas contraire, ce sont les petits individus qui pourraient ressortir. Il se peut aussi que ces petits individus aient été absents du site d'échantillonnage.

En plus d'être interdite, la pêche au chalut est extrêmement difficile (Couture, 1971). Près de 50% des essais effectués en septembre 1970, à cause des fonds très mous et des dépôts glaciaires, se sont terminés par un embourbement. De plus, la portion chalutable du fjord est d'environ 50 km, les fonds étant ailleurs très accidentés.

Il est aussi possible que les chaluts amènent une certaine discrimination des sexes et des tailles des crevettes pêchées puisque ces engins de pêche ne sont efficaces que jusqu'à une hauteur d'environ 4 m du fond marin. La crevette étant un organisme qui migre autant horizontalement que verticalement (Apollonio *et al.*, 1986; Barr, 1970; Barr et McBride, 1967), elle ne se trouve pas toujours au niveau de la colonne d'eau où passe le chalut. Les travaux de Fréchette *et al.* (1984) montrent que, dans le golfe Saint-Laurent, les crevettes mâles de 1 et 2 ans occupent surtout la couche d'eau de 1 m au-dessus du fond, alors que les plus gros individus (mâles de 3 ans et femelles) sont surtout présents entre 1 et 4 m au-dessus du fond. Ceci laisse supposer que cette espèce est plus suprabenthique que benthique (Fréchette *et al.*, 1981). De plus, les pêcheurs de crevettes n'utilisent pas leurs

engins à l'obscurité puisqu'elles migrent vers le haut durant la nuit.

L'échantillonnage ponctuel effectué à bord du G. C. Global ne peut nous permettre de donner une description complète du cycle vital de la crevette *Pandalus borealis*, ce cycle se déroulant sur une longue période de temps; des échantillons prélevés dans le fjord du Saguenay ont contribué à compléter les observations histologiques. Cependant, les données recueillies et les observations effectuées nous rendent capables de mieux comprendre certaines composantes biologiques de l'espèce.

La crevette *Pandalus borealis*, comme tous les organismes munis d'un exosquelette, ne peut augmenter sa taille qu'en période de mue. C'est ainsi qu'elle peut assurer sa croissance autant pondérale que longitudinale. Certains auteurs, dont Drach (1939) ont étudié les phénomènes osmotiques qui surviennent chez ces animaux lors de la mue, de façon à accroître leur taille avant que le nouveau squelette ne durcisse. Ivanov (1969) a illustré le patron de croissance en longueur des individus dans deux milieux différents. Cette croissance est liée notamment aux différents facteurs du milieu dont la température de l'eau (Butler, 1970).

La distribution des fréquences des masses obtenue lors de nos mesures peut être corrélée avec celle des longueurs des individus. Ce sont d'ailleurs deux variables qui sont utilisées dans les études sur les populations de crevettes. Chez les crevettes échantillonnées, il y a une forte relation entre ces deux variables, et ce pour chacun des stades étudiés. Le nombre de classes où l'on retrouve des crevettes d'un même stade est

sensiblement le même dans les deux cas.

L'observation des histogrammes nous suggère que les individus des stades 0 et 1 ont probablement subi une mue récemment. En effet, alors que la majorité des individus sont dans les classes supérieures de longueur, ils ont des masses de classes inférieures. De même, il semble y avoir un synchronisme important chez les femelles qui en sont à leur première ponte. Les individus sont en majorité dans deux classes très rapprochées pour ce qui concerne leur masse, et dans la même classe dans le cas de la longueur. Ces crevettes se reproduisant comme femelles pour la première fois, la maturité sexuelle doit être synchronisée avec le cycle de reproduction. Le profil des histogrammes pour les femelles de stade 3 nous suggère une assez grande variation de taille et de longueur chez ces individus. De plus, les tests de normalité de la distribution des effectifs nous indiquent que ces deux variables ont des distributions normales si on les compare avec celles des autres stades. On peut penser que les crevettes dont la taille et la masse sont les plus grandes sont les plus âgées. Elles pourraient avoir pondu au moins deux fois ou davantage. La taille maximale des individus qui composent l'échantillon est cependant inférieure à celles de d'autres crevettes du golfe Saint-Laurent (Couture, 1970), de même que celles du fjord du Saguenay où elles peuvent cependant être plus âgées (Couture, 1971).

La crevette *Pandalus borealis* ne possède aucun caractère anatomique connu à ce jour qui nous permette de déterminer directement son âge réel. Les scientifiques dont les objets d'études se situent au niveau des aspects biotiques à l'échelle des populations de crevettes font intervenir le concept de classe modale. Cette notion est basée sur les mesures

de longueur effectuées sur les individus. Elle repose sur deux hypothèses (Fréchette et Parsons, 1983) selon lesquelles

- 1, les différents modes correspondent à différentes cohortes et
- 2, la croissance des individus est similaire dans un groupe d'âge donné.

Ainsi, en faisant intervenir ce concept dans l'échantillonnage que nous avons effectué, nous pouvons tenter de caractériser l'âge des crevettes qui appartiennent à chacun des stades étudiés. Les travaux de Savard (1989) et de Simard et Savard (1990) réalisés à partir d'échantillons pris dans notre secteur de cueillette montrent que les individus des stades 0 et 1 appartiendraient respectivement aux classes modales 2 et 3. Les crevettes du golfe Saint-Laurent passent 4 années sous la forme mâle (Simard et Savard, 1990). Ainsi, les femelles de stade 2 auraient 5 ans, et celles de stade 3 au moins 6 ans.

Cette façon d'estimer l'âge des crevettes montre des particularités intéressantes. Il nous semble cependant nécessaire d'être prudent dans la détermination de l'âge des individus. En effet, comme le mentionnent Fréchette et Parsons (1983), ces animaux n'ont pas nécessairement le même patron de croissance à l'intérieur d'un même groupe d'âge, et les conditions environnementales peuvent accélérer ou ralentir la croissance des individus.

Le patron de croissance globale des crevettes semble être du même type que celui qu'on retrouve dans le golfe du Maine (Haynes et Wigley, 1969). En effet, la courbe représentant cette relation dans le golfe Saint-Laurent n'est pas différente de celle précitée.

Il semble donc que les crevettes mâles et les femelles non-ovigères aient à peu près le même taux de croissance, autant en longueur qu'en masse. Cependant, l'augmentation de la masse des crevettes qui fabriquent des oeufs est plus rapide que celle de leur taille. Dans ces deux milieux, la température moyenne de l'aire de répartition de la crevette joue autour de 4-6°C (Haynes et Wigley, 1969; El-Sabh et Silverberg, 1990).

L'analyse des courbes des indices organe-organisme, couplée à celle des histogrammes des masses moyennes des gonades et de l'hépatopancréas des crevettes pour chacun des stades nous révèle une situation intéressante. On se rend d'abord compte que la croissance des deux organes n'est pas identique. Les gonades des mâles, tout comme celles des femelles qui ne sont pas en pleine production d'oeufs (se référer aux deux femelles du stade 4), ont une masse faible. Il semble donc que la capacité reproductrice intrinsèque de la crevette n'augmente pas linéairement avec la croissance des individus. Une autre situation nous amène à penser ainsi. Quoique la masse moyenne des gonades des femelles de stade 3 soit significativement plus grande que celle des femelles de stade 2, l'IGS étant plus grand chez ces dernières, la quantité d'oeufs produits augmente donc moins vite que la masse des individus, et elle tendrait à plafonner.

La situation pour ce qui regarde l'hépatopancréas est aussi très intéressante. Cet organe a une importante activité de transformation et d'emmagasinage de réserves nutritives. Les besoins de l'animal augmentent au fur et à mesure de sa croissance, et l'organe réagit positivement. Sa masse augmente graduellement avec celle des individus. Cependant l'IHS des crevettes de l'échantillonnage présente un tout autre profil. En effet,

on assiste, contrairement à l'IGS, à une inversion de l'indice. Nous croyons cette situation tout à fait normale, et nous pouvons penser que la situation aurait été différente si les femelles n'avaient pas été en pleine période de production d'oeufs. En effet, la crevette a besoin d'énergie supplémentaire pour combler celle nécessaire à la fabrication des oeufs, et c'est précisément un des rôles de l'hépatopancréas de fournir cette énergie. L'indice tend donc à diminuer jusqu'à devenir inférieur pour ces femelles à celui pour les individus des stades 0 et 1. De plus, la masse des gonades des animaux de stade 3 étant plus grande, l'hépatopancréas doit participer davantage à l'élaboration des oeufs en fournissant plus de matériel.

5,1 LA GAMÉTOGÉNESE CHEZ *PANDALUS borealis*

Plusieurs caractéristiques de la biologie de *Pandalus borealis* peuvent être interprétées comme des mécanismes favorisant la production maximale des oeufs. Ainsi cette crevette présente un hermaphrodisme protérandrique. Chaque individu a un potentiel reproducteur qui permet à la population d'exploiter de façon optimale les situations environnementales favorables. L'hermaphrodisme synchrone présente un avantage pour les cycles vitaux de courte durée; pour des cycles vitaux de plus longue durée, l'hermaphrodisme désynchronisé aurait de plus grands avantages. Ainsi, pour la crevette *Pandalus borealis* dont le cycle vital peut facilement atteindre 8 ans dans le fjord du Saguenay (Couture, 1971), la reproduction protérandrique offrirait le taux maximal de recrutement. Il serait même possible de considérer l'hypothèse que le pic d'automne de reproduction dans les populations du fjord du Saguenay (Larrivée, comm. pers.), considérant

les températures arctiques des fonds, correspondent à une désynchronisation prononcée des pontes de cycles ultérieurs d'ovogenèse.

L'hermaphrodisme séquentiel (surtout le protérandrisme) est communément considéré comme un avantage lié à la taille. Les stades jeunes sont plus mobiles que les plus vieux, et puisque la mobilité est avantageuse pour la copulation, les stades plus jeunes seront mâles. Puisque le grégarisme favorise le port des jeunes, les stades plus avancés seront femelles. Charnov (1979) a étudié la relation de taille chez les crevettes protérandriques. Il a trouvé qu'elles changent de sexe à une taille optimale pour maximiser la production. Mais ceci est dû non seulement à l'avantage (énergétique et de mobilité) pour un animal lorsque de faible taille, mais parce que les fonctions femelles sont mieux tenues par des individus de plus grande taille. Quoiqu'il en soit, la gamétogénèse chez *Pandalus borealis* s'insère dans le cadre des changements qui s'opèrent séquentiellement lors de la phase mâle, celle de la transformation mâle-femelle et de la phase femelle. Peut-être, davantage que dans le cas de la périodicité de reproduction répétitive (sexes séparés), les exigences du cycle vital de *Pandalus borealis* imposent des contraintes importantes aux processus de gamétogénèse. Dans des cas spécifiques, Charnov *et al.* (1978) ont suggéré une réponse adaptative de fluctuation de population par la modification du rapport sexuel chez *Pandalus jordani*. C'est montrer l'importance considérable de la malléabilité de l'épithélium germinal chez ces crevettes pour répondre aux impératifs écologiques.

Les observations que nous avons faites sur les transformations des gonades lors du changement mâle-femelle nous permettent de supporter cette observation que

l'épithélium germinale offre, au cours du cycle, une flexibilité très grande de différenciation en mâle ou en femelle, et que c'est à travers l'organisation de ces cellules (leur position dans l'ovotestis et les phénomènes de transport de substances de réserve) que se manifeste le contrôle des objectifs spécifiques de chacune des étapes du cycle vital.

L'endocytose que l'on observe lors de la vitellogénèse secondaire est un processus général dont les récepteurs sont les médiateurs pour permettre aux cellules reproductrices d'incorporer des molécules hautement sélectives, à partir du liquide extracellulaire (Busson-Mabillot, 1984). Le développement de ces récepteurs membranaires et l'organisation des follicules secondaires sont probablement interreliés. Le transport de ces vésicules ainsi que l'organisation des tissus et des surfaces cellulaires qui permet le transport a été relié à un système complexe d'interactions hormonales (Adiyodi et Adiyodi, 1970). Croisille *et al.* (1974) ont noté que l'apparition des premières fractions du complexe de lipoglycocaroténoprotéine dans l'hémolymphe des femelles vierges chez *Porcellio dilatatus* se fait lorsque les ovocytes atteignent un diamètre de 150 μm . On peut penser ainsi que les systèmes hormonaux sont susceptibles d'être influencés, non seulement par l'accessibilité des nutriments pour la construction des vésicules vitellines, mais aussi par la transformation des cellules ovocytaires elles-mêmes.

Comme l'a démontré Charniaux-Cotton (1967), l'hormone androgène contrôle toute la différenciation mâle et peut inverser le phénotype d'une femelle. Il semble donc que la glande androgène prévient, par son action, l'organisation des follicules secondaires, et peut-être la différenciation de surface des ovocytes. Les hormones androgènes jouent un rôle

dans le développement et la maturation des gamètes mâles, ainsi que dans l'activité des cellules des canaux déférents. Comme les hormones ovariennes sécrétées, une fois l'autodifférenciation ovarienne réalisée, ne contrôlent que les caractères secondaires, elles n'ont aucun pouvoir d'inversion sur les testicules. L'intersexualité présentée par les gonades mâles est donc due au mode de réponse de la zone germinative à l'hormone androgène.

Si nous nous rapportons aux observations que nous avons faites sur le développement de l'ovotestis lors de la transformation mâle-femelle, nous devons constater que l'évolution des structures et l'analyse des modifications de l'ovocyte correspondent bien à un modèle de régulation interactif entre l'activité de la glande androgène et le développement autonome de l'ovocyte primaire jusqu'à la vitellogénèse secondaire. Celle-ci serait facilitée par l'absence de l'activité de la glande androgène, la modification de surface (récepteur) des cellules folliculaires et germinatives, l'organisation de follicules secondaires et des signaux ovariens activant la sécrétion de molécules de réserve et la perméabilité de ces molécules (endocytoses). Ce système permet la synchronisation dans l'élaboration des gamètes femelles.

Un autre mécanisme de synchronisation est probablement lié à la formation de la membrane vitelline. Par après, l'ovocyte remaniera les éléments de réserve incorporés, et finalisera la vitellogénèse endogène. On peut penser que chez les populations de *Pandalus borealis* du golfe Saint-Laurent la présence aux pléopodes des embryons à l'automne, précédée par la fécondation, implique la fin du processus. Elle est peut-être due à un signal de changement de température et à une modification de l'activité hormonale.

La femelle porteuse des embryons connaîtra une période de repos génital au cours de l'hiver, dans une période de plus faible accessibilité alimentaire.

CHAPITRE VI

CONCLUSION

Un échantillon de crevettes *Pandalus borealis* fut étudié afin de mieux comprendre les relations pouvant exister entre divers paramètres relatifs aux individus en relation avec leur stade de maturité sexuelle. L'hermaphroditisme protérandrique de cette crevette nous a amené à vouloir analyser le processus du changement de sexe au niveau anatomique, tout en conservant l'idée d'une régulation hormonale dans la gamétogénèse.

Des mesures furent effectuées sur des crevettes de chacun des stades étudiés, et qui sont déterminés notamment par l'observation de caractères sexuels externes liés au sexe. Ainsi, nous pouvons nous rendre compte que chez tous les stades de maturité sexuelle, il existe une relation linéaire entre la masse d'un individu et sa taille. La crevette possédant un exosquelette, les mues sont alors le seul moyen de croître, autant de façon pondérale que longitudinale. De même, les crevettes les plus âgées sont celles dont la masse et la taille sont les plus importantes.

L'analyse de la relation entre ces deux paramètres nous montre que le patron de croissance des individus ressemble à celui des crevettes de la même espèce dans le golfe du Maine. La température de l'eau joue un rôle important dans leur croissance.

Les crevettes femelles échantillonnées se préparaient à pondre leurs oeufs. L'indice gonosomatique reflète bien cette situation. Cependant, celui des mâles demeure faible, les ovocytes ne mûrissent pas. Quant à l'hépatopancréas, organe de digestion et probablement d'emmagasinage de réserves nutritives, il montre un indice plus faible pour les femelles reproductrices que pour les mâles. On peut penser que la dépense énergétique

pour la fabrication des oeufs est importante.

La dissection des gonades de mâles de stade 0 et de stade 1 nous montre que des ovocytes sont présents dans la gonade. Cependant, nous n'avons pas trouvé de spermatozoïdes à cet endroit. Ils étaient dans les canaux déférents, jusque dans l'ampoule terminale qui sert de réserve de spermatozoïdes. Il est aussi possible que la glande androgène responsable du sexe masculin ne sécrétait pas d'hormone à ce moment. De plus, le cordon de la glande androgène tout le long des canaux déférents ne semblait pas actif. Lors de la terminaison du stade mâle, alors que la glande androgène n'est plus active, les crevettes ne fabriquent que des oeufs susceptibles d'atteindre leur maturité.

BIBLIOGRAPHIE

- Abercrombie, M. et M. L. Johnson, 1941. The effect of temperature on the respiratory movements and viability of a cold-water prawn, *Pandalus borealis*. Proc. Zool. Soc. Lond. Ser. A, 111:87-99.
- Adiyodi, K G. et R. G. Adiyodi, 1970. Endocrine control of reproduction in decapod crustacea. Biol. Rev., 45:121-165.
- Allen, J. A., 1959. On the biology of *Pandalus borealis* Kröyer, with reference to a population off the Northumberland coast. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 38:189-220.
- Apollonio, S. et E. E. Dunton, Jr., 1969. The northern shrimp, *Pandalus borealis*, in the Gulf of Maine. Department of the Interior, Bureau of Commercial Fisheries, Project 3-12-R, 145 p.
- Apollonio, S. et D. K. Stevenson et E. E. Dunton Jr., 1986. Effect of temperature on the biology of the northern shrimp *Pandalus borealis*, in the Gulf of Maine. NOAA Technical Report NMFS #42, 22 p.
- Bacci, G. 1965. Sex determination. Pergamon, Oxford, 306 p.
- Barr, L., 1970. Diel vertical migration of *Pandalus borealis* in Kachemak Bay, Alaska. J. Fish. Res. Bd. Can., 27:669-676.
- Barr, L et R. McBride, 1967. Surface-to-bottom pot fishing for pandalid shrimp. U. S. Fish. Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep. Fish. 560, 7 p.
- Berreur-Bonnenfant, J. et H. Charniaux-Cotton, 1965. Hermaphrodisme protérandrique et fonctionnement de la zone germinative chez la crevette *Pandalus borealis*

Krøyer. Bull. Soc. Zool. France, 90:2-3, 243-259.

- Bryazgin, V. F., 1967. On the biology and distribution of *Pandalus borealis* in the offshore waters of the Barents sea. *Annales biologiques*, 24:204.
- Busson-Mabillot, S., 1984. Endosomes transfer yolk proteins to lysosomes in the vitellogenic oocyte of the trout. *Biol. Cell.*, 51:53-66.
- Butler, T. H., 1964. Growth, reproduction, and distribution of pandalid shrimps in British Columbia. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 21:6, 1403-1452.
- Butler, T. H., 1970. A review of the biology of the pink shrimp, *PANDALUS borealis* Krøyer 1838. In "Papers presented at conference on canadian shrimp fishery", Saint John, New-Brunswick, 16 p.
- Cantin, C., 1990. Analyse économique et commerciale de l'industrie de la pêche à la crevette au Québec, 1990. Rapport de l'analyse économique et commerciale #80. Ministère des Pêches et des Océans, Division des services économiques, Région du Québec, Québec, 44 p.
- Carlisle, D. B., 1959a. On the sexual biology of *PANDALUS borealis* (Crustacea Decapoda) I. Histology of incretory elements. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 38:381-394.
- Carlisle, D. B., 1959b. On the sexual biology of *PANDALUS borealis* (Crustacea Decapoda) II. The termination of the male phase. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 38:481-491.
- Carlisle, D. B., 1959c. On the sexual biology of *PANDALUS borealis* (Crustacea Decapoda) III. The initiation of the female phase. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 38:493-506.
- Carlsson, D. M. and E. Smidt, 1978. Shrimp, *Pandalus borealis* Krøyer, stocks off Greenland: biology, exploitation and possible protective measures. *ICNAF Selected Papers*, 4:7-14.

- Charniaux-Cotton, H., 1954. Découverte chez un Crustacé *Amphipode* (*Orchestia gammarella*) d'une glande endocrine responsable de la différenciation des caractères sexuels primaires et secondaires mâles. C. R. Acad. Sci. Fr., 239:780-782.
- Charniaux-Cotton, H., 1957. Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels secondaires d'*Orchestia gammarella* (Pallas) Crustacé Amphipode. Ann. Sci. Nat. Zool., 19:411-560.
- Charniaux-Cotton, H., 1958. La glande androgène de quelques crustacés décapodes et particulièrement de *LYSMATA seticaudata*, espèce à hermaphrodisme protérandrique fonctionnel. C. R. Acad. Sci. Paris, 246:2814-2817.
- Charniaux-Cotton, H., 1959. Masculinisation des femelles de la Crevette protérandrique *Lysmata seticaudata* par greffe de glandes androgènes. Interprétation de l'hermaphrodisme chez les Décapodes. C. R. Ac. Sc., 219:1580-1582
- Charniaux-Cotton, H., 1967. Endocrinologie et génétique de la différenciation sexuelle chez les Invertébrés. Comptes rendus des séances de la Société de Biologie, 161:6-9.
- Charniaux-Cotton, H., 1975. Hermaphroditism and gynandromorphism in malacostracan crustacea. In "Intersexuality in the animal kingdom" pp. 91-105. Reiboth, R. ed., Springer-Verlag, Berlin and New-York.
- Charniaux-Cotton, H., 1978. L'ovogénèse, la vitellogénèse et leur contrôle chez le crustacé amphipode *Orchestia gammarellus* (Pallas). Comparaison avec d'autres malacostracés. Arch. Zool. Exp. Gén., 119:365-397.
- Charniaux-Cotton, H., 1980. Experimental studies of reproduction in malacostracan crustaceans. Description of vitellogenesis and of its endocrine control. In Clark, W. H. and T. S. Adams, eds., "Advances in invertebrate reproduction" 1:177-186, Elsevier, North Holland.
- Charniaux-Cotton, H. et G. Payen, 1985. Sexual differentiation. In Bliss, D. E. et L. H. Mantel, eds., "The Biology of Crustacea", 9:217-299, Academic Press, 550 p.

- Charnov, E. L., 1979. Natural selection and sex change in pandalid shrimp: test of a life-history theory. *American Naturalist*, 113:715-734.
- Charnov, E. L., D. W. Gotshall et J. G. Robinson, 1978. Sex ratio: adaptive response to population fluctuations in pandalid shrimp. *Science*, 200:204-206.
- Couture, R., 1970a. La pêche de la crevette au Québec. *Actualités marines*, Min. Ind. et Comm. Québec, 14:2, 1-12.
- Couture, R., 1970b. Reproduction de *Pandalus borealis* Krøyer (Crustacea, Decapoda) dans le fjord du Saguenay. *Naturaliste can.*, 97:825-826.
- Couture, R., 1971. *Pandalus borealis* Krøyer dans le fjord du Saguenay. Min. Ind. et Comm. Québec, Cahier d'information No 54, 15 p.
- Croisille, Y., H. Junéra, J. J. Meusy et H. Charniaux-Cotton, 1974. The female-specific protein (vitellogenic protein) in Crustacea with particular reference to *Orchestia gammarella* (Amphipoda). *Am. Zool.*, 14:1219-1228.
- Drach, P., 1939. Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. oceanog. Paris*, 19:103-391.
- Drainville, G., 1968. Le fjord du Saguenay: I. Contribution à l'océanographie. *Naturaliste can.*, 95:4, 809-855.
- El-Sabh, M. I. et N. Silverberg, 1990. The St. Lawrence estuary: concluding remarks. In El-Sabh, M. I. et N. Silverberg (Eds.), "Coastal and Estuarine Studies, 39:421-429, Oceanography of a Large-Scale Estuarine System, The St. Lawrence, Springer-Verlag, New-York, 434 p.
- Fréchette, J., 1974. Étude morphologique et histologique des gonades et des glandes androgènes d'*Argis dentata* Rathbun et démonstration du protandrisme chez cette espèce. Thèse de maîtrise, Université Laval, Québec. 121 p.
- Fréchette, J. and D. G. Parsons, 1983. Report on shrimp ageing workshop held at Ste.

Foy, Quebec, in May and at Darmouth, Nova Scotia, in November 1981. NAFO Sci. Coun. Studies, 6:79-100.

Fréchette, J., S. Pilote et G. Chabot, 1981. Données préliminaires sur la distribution verticale de la crevette *Pandalus borealis* et ses implications sur les estimations de stocks. Publ. spéc. can. sci. halieut. aquat., 58:218-226.

Fréchette, J., S. Pilote et B. Portelance, 1984. Données sur la distribution verticale de la crevette, *PANDALUS borealis*, et ses implications sur les estimations de stocks. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation, Direction de la recherche scientifique et technique, Cahier d'information #107, Québec. 48 p.

Gabe, M., 1968. Techniques histologiques. Masson & Cie, éditeurs, Paris. 1113 p.

Ginsburger-Vogel, T. and H. Charniaux-Cotton, 1982. Sex determination. In Bliss D. E. and L. G. Abele, editors, "The Biology of Crustacea", 2:257-281, Academic Press, New-York. 440 p.

Grassé, P. P., R. A. Poisson et O. Tuzet, 1970. Zoologie 1 Invertébrés. Masson et Cie, éditeurs, Paris. 935 p.

Haynes, E. B. and R. L. Wigley, 1969. Biology of the northern shrimp, *Pandalus borealis*, in the Gulf of Maine. Transactions of the american fisheries society, 98:1, 60-76.

Hoersted, S. A. et E. Smidt, 1956. The deep-sea prawn (*Pandalus borealis* Kr.) in Greenland waters. Medd. Komm. Danm. Fisk. Havundersog., N. S. 1:11, 1-118.

Hoffman, D. L., 1969. The development of the androgenic gland of a protandric shrimp. The Biological Bulletin, 177:2, 286-296.

Ito, H., 1976. On the distribution and life history of a deep-sea shrimp, *Pandalus borealis* Krøyer, in the Japan sea. Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Lab., 27:75-89.

- Ivanov, B., 1969. The biology and distribution of the northern shrimp (*Pandalus borealis* Kr.) in the Bering sea and the Gulf of Alaska. *FAO Fish. Rep.*, 57:3, 799-810.
- Junéra, H., 1973. Recherches sur l'apparition de la "fraction protéique femelle" dans l'hémolymph et les modalités de l'établissement de la puberté chez les femelles d'*Orchestia gammarella* Pallas (Crustacé, Amphipode). *C. R. Acad. Sci. Ser. D.* 277:1213-1216.
- Junéra, H., C. Zerbib, M. Martin et J. J. Meusy, 1977. Evidence for control of vitellogenin synthesis by an ovarian hormone in *Orchestia gammarellus* (Pallas), Crustacea Amphipoda. *Gen. Comp. Endocrinol.* 31:457-462.
- Martel, A., 1986. Cycle et comportement de reproduction du mégastéropode *Buccinum undatum* L. dans le golfe du Saint-Laurent. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi. 84 p.
- McCrary, J. A., 1971. Sternal spines as a characteristic for differentiating between females of some pandalidae. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 28:1, 98-100.
- McLaren, I. A., 1963. Effect of temperature on growth of zooplankton, and the adaptive value of vertical migration. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 20:685-727.
- Meusy, J. J., 1978. La formation du vitellus chez les Crustacés. *La Recherche*, 9:388-389.
- Meusy, J. J. et H. Charniaux-Cotton, 1984. Endocrine control of vitellogenesis in malacostraca crustaceans. In W. Engels *et al.*, ed., "Advances in Invertebrate Reproduction", 3:231-241, Elsevier Sci. Publ., New-York.
- Meusy, J. J., H. Charniaux-Cotton et Y. Croisille, 1969. Étude par électrophorèse chez *Orchestia gammarella* (Pallas) et *Orchestia mediterranea* Costa (Crustacés Amphipodes) des protéines de l'hémolymph. Comparaison entre les mâles, les femelles et les intersexués. *C. R. Acad. Sc.*, 270 D:1385-1387.

- Meusy, J. J., H. Junéra et Y. Croisille, 1971. Recherche de la "fraction protéique femelle" chez les crustacés Amphipodes *Orchestia gammarella* ayant subi une inversion expérimentale du sexe. C. R. Acad. Sci. 273 D:592.
- Meusy, J. J., H. Junéra, P. Clédon et M. Martin, 1983. La vitellogénine chez un crustacé Décapode Natantia, *Palaemon serratus* Pennant. Mise en évidence, comparaison immunologique avec la vitelline, site de synthèse et rôle des pédoncules oculaires. *Reprod. Nutr. Develop.*, 23:625-640.
- Meusy, J. J., C. Zerbib, F. Dacheux et M. P. Dubois, 1983. Subcellular localization of vitellogenin in crustaceans adipocytes by the unlabelled antibody enzyme method. *Tissue and Cell*, 15:301-310.
- Minet, J. P., A. Forest et J. B. Perodou, 1978. Biological data on the northern deepwater prawn, *Pandalus borealis*, off Baffin Island. *ICNAF Selected Papers*, 4:15-21.
- MPO, 1990. Les pêches maritimes du Québec - Statistiques mensuelles des débarquements par espèce, décembre 1990. Division de la statistique et de l'informatique, Québec, 44 p.
- Paulus, J. E. et H. Laufer, 1984. The regulation of yolk production in decapod crustacea. In W. Engels, ed., "Advances in Invertebrate Reproduction", 3:623, Elsevier Sci. Publ., New-York.
- Portelance, B. et J. Fréchette, 1983. Analyse de l'impact des captures de femelles ovigères dans la population de crevettes (*Pandalus borealis* Krøyer) du golfe St-Laurent par l'estimation des taux instantanés de mortalité. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation, Direction de la recherche scientifique et technique, Cahier d'information #104, Québec. 58 p.
- Rasmussen, B., 1953. On the geographical variation in growth and sexual development of the deep sea prawn (*Pandalus borealis* Kr.). *Reports on norwegian fishery and marine investigations*, X:3, 1-160.
- Raven, C. P., 1961. Oogenesis: the storage of developmental information. Pergamon, New-York. 274 p.

- Savard, L., 1989. Évaluation des stocks de crevette (*Pandalus borealis*) du Golfe du Saint-Laurent. Comité Sci. Consul. Pêches Can. Atlant. (CSCPCA), Doc. Rech. 89/7, 70 p.
- Scherrer, B., 1984. Biostatistique. Gaétan Morin, éditeur, Boucherville. 850 p.
- Schjeide, O. A., F. Galey, E. A. Grellert, R. F. San Lim, J. J. de Vellis et J. P. Mead, 1970. Macromolecules in oocyte maturation. Biol. Reprod. Suppl., 2:13-43.
- Schroeder, P. C., 1987. Endogenous control of gametogenesis. In Giese, A. C., J. S. Pearse et V. B. Pearse, editors, "Reproduction of Marine Invertebrates", IX:179-249, Blackwell Sc. Publ.
- Scrivener, J. C. et T.H. Butler, 1971. A bibliography of shrimps of the family Pandalidae, emphasizing economically important species of the genus *Pandalus*. Fish. Res. Board Can. Tech. Rep. #241, 42 p.
- Shade, M. L. et R. R. Shivers, 1980. Structural modulation of the surface and cytoplasm of oocytes during vitellogenesis in the lobster, *Homarus americanus*. An electron microscope-protein tracer study. J. Morphol., 163:13-26.
- Sigurdsson, A. and I. Hallgrimsson, 1965. The deep-sea prawn (*Pandalus borealis*) in icelandic waters. Rapp. Proc. Verb. ICES, 156:105-109.
- Simard, Y. et L. Savard, 1990. Variability, spatial patterns and scales of similarity in size-frequency distributions of the northern shrimp (*Pandalus borealis*) and its migrations in the Gulf of St. Lawrence. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 47:794-804.
- Smidt, E., 1969. *Pandalus borealis* in Greenland waters: its fishery and biology. FAO Fish. Rep., 57:3, 893-901.
- Squires, H. J., 1961. Shrimp survey in the Newfoundland fishing area, 1957 and 1958. Bull. Fish. Res. Bd. Can., 129, 29 p.

- Squires, H. J., 1965. Decapod crustaceans of Newfoundland, Labrador and the Canadian eastern Arctic. Manuscript Rep. Fish. Res. Bd. Can., 810: 212 p.
- Tremblay, C., B. Portelance et J. Fréchette, 1983. Inventaire au chalut de fond des espèces de poissons et crustacés dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation, Direction de la recherche scientifique et technique, Cahier d'information #103, Québec. 96 p.
- Warren, P. J. and R. W. Sheldon, 1968. Association between *Pandalus borealis* and fine-grained sediments off Northumberland. *Nature*, 217:579-580.
- Wickins, J. F., and T. W. Beard, 1978. Prawn culture research. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Directorate of Fisheries Research. Lab. Leaflet #42, MAFF Direct. Fish. Res., Lowestoft, 41 p.