

UNIVERSITE SIDI MOHAMED BENABDELLAH
FACULTE DES SCIENCES DHAR EL MEHREZ FEZ

THESE

Pour l'obtention du diplôme de doctorat national es-sciences
UFR : Sciences de l'eau et de l'environnement
Discipline : Biologie
Spécialité : Hydrobiologie

Présentée par

Mohamed BENYAHIA TABIB

THEME

**ETUDE DE LA VARIABILITE MORPHOMETRIQUE, DU CYCLE
BIOLOGIQUE, DES GLANDES CEMENTAIRES ET DE LEUR SECRETION
CHEZ *Astacus astacus* (LINNE 1758) AU MAROC**

Soutenue publiquement le : 15/03/2003

Devant le jury

Président :

Hassan CHERGUI : Professeur à la faculté des sciences Dhar El Mehrez Fez.

Examineurs :

Mohamed RAMDANI : Professeur à la faculté des sciences Mohamed V Rabat.

Mohamed ELMELHAOUI : Professeur à la faculté des sciences Mohamed I Oujda.

Ahmed YAHYAOUI : Professeur à la faculté des sciences Mohamed V Rabat.

Mohamed ALAOUI BELABBES : Professeur à la faculté de médecine et pharmacie Rabat.

Mohamed ALAOUI MHAMDI : Professeur à la faculté des sciences Dhar El Mehrez Fez.

Remerciements

A Monsieur le professeur Mohamed KADIRI, Doyen de la faculté des sciences Dhar El Mehrez de Fès, pour l'intérêt et le soutien qu'il accorde à la recherche scientifique au sein de la faculté.

Je tiens d'abord à exprimer mes sincères remerciements à Monsieur le professeur Hassan CHERGUI qui a bien voulu accepter de présider mon jury de thèse. C'est pour moi un grand honneur et je l'en remercie profondément.

Monsieur le professeur Mohamed ALAOUI BELABBES, qui m'a accueilli dans son laboratoire. Je tiens à lui exprimer ma profonde gratitude pour son aide, ses encouragements et son accueil toujours bienveillant.

Mes remerciements à Monsieur le professeur Mohamed RAMDANI, en acceptant de juger ce travail, il me fait un grand honneur.

Je suis très sensible à l'honneur que me fait Monsieur le professeur Mohamed ELMELHAOUI, en acceptant de se déplacer pour faire partie de mon jury de thèse. Nos conversations et nos rencontres ont été fructueuses à plus d'un titre.

Mes remerciements à Monsieur le professeur Ahmed YAHYAOU, qui a bien voulu faire partie de notre jury de thèse. Sincères remerciements..

Monsieur le professeur Mohamed ALAOUI MHAMDI, mes remerciements les plus chaleureux pour son soutien et ses conseils qui m'ont été d'un grand réconfort.

Je suis particulièrement redevable à monsieur Charles REQUEPLO, docteur ingénieur au CEMAGREF de Bordeaux pour l'intérêt qu'il a toujours accordé à cette étude, pour la documentation qu'il a généreusement mis à ma disposition et pour les conseils précieux qui m'ont beaucoup aidé.

A tous mes collègues de travail, pour leur soutien moral. Sincères remerciements.

A tous ceux qui ont participé de près ou de loin à la réalisation de ce travail.

A mes parents

A mes beaux-parents

A ma femme

A mes sœurs

A mes belles sœurs et beaux-frères

A Othmane et à yacout

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE	5
CHAPITRE I : PRESENTATION DE L'ESPECE	
I – POSITION SYSTEMATIQUE	8
2 – DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE	8
3 – REPARTITION GEOGRAPHIQUE	11
4 – ETHOLOGIE	11
5 – NUTRITION	12
6 – EXIGENCES ECOLOGIQUES	13
6 – 1 Calcium	13
6 – 2 Température	14
6 – 3 Oxygène dissous	14
6 – 4 Potentiel hydrogène	14
7 – REPRODUCTION	14
7 – 1 Accouplement	14
7 – 2 Ponte et fécondation	15
7 – 3 Fécondité	15
7 – 4 Incubation	16
7 – 5 Eclosion	16
8 – DEVELOPPEMENT ET CROISSANCE	16
8 – 1 Mue	16
8 – 2 Régulation hormonale de la mue	18
9 – PATHOLOGIE	19
9 – 1 Mycoses	19
9 – 2 Bactérioses	19
9 – 3 Maladies parasitaires	19
CHAPITRE II : PRESENTATION DES SITES D'ETUDES	
I – SITUATION GEOGRAPHIQUE	21
2 – GEOMORPHOLOGIE	21
3 – LOCALISATION DES SITES ETUDIES	21
4 – DESCRIPTION DES SITES ETUDIES	21
4 – 1 L'oued Tizguit	21
4 – 2 L'oued Zerrouka	23
4 – 3 L'oued Sidi Mimoun	23
5 – CLIMATOLOGIE	24
6 – QUALITE DE L'EAU	24
6 – 1 Mesures sur le terrain	25
6 – 1 – 1 Température	25

6 – 1 – 2 Oxygène dissous	25
6 – 1 – 3 Potentiel hydrogène	25
6 – 2 Analyses au laboratoire	25
6 – 2 – 1 Calcium	25
6 – 2 – 2 Magnésium	26
6 – 2 – 3 Orthophosphates	26
6 – 2 – 4 Ions ammoniums	26
6 – 2 – 5 Nitrates	26
6 – 2 – 6 Nitrites	26
6 – 3 Résultats et discussions	27
7 – ETUDES ZOOLOGIQUES ET FLORISTIQUES	28
7 – 1 Faune ichtyologique	30
7 – 2 Macroinvertébrés	30
7 – 2 – 1 Gastéropodes	30
7 – 2 – 2 Arthropodes	30
7 – 3 – Flore	31
7 – 3 – 1 Végétation aquatique	31
7 – 3 – 2 Végétation arborescente et herbeuse	31
8 – CONCLUSION	31

CHAPITRE III : ETUDE DU DIMORPHISME SEXUEL CHEZ L'ECREVISSE ASTACUS ASTACUS

I – INTRODUCTION	33
2 – MATERIEL ET METHODE	34
2 – 1 Techniques de pêche	34
2 – 1 – 1 Pêche à la main et à l'épuisette	34
2 – 1 – 2 Pêche à la nasse	34
2 – 2 Echantillonnage	34
2 – 3 Choix des variables	35
2 – 4 Classification automatique	37
2 – 5 Loi d'allométrie ³⁷	
2 – 6 Choix de l'organe de référence	38
2 – 7 Analyse des données	39
2 – 8 Caractérisation du dimorphisme sexuel	39
2 – 8 – 1 Analyse bidimensionnelle :	39
2 – 8 – 2 Analyse multivariée :	40
3 – RESULTATS	40
3 – 1 Répartition des classes de taille	40
3 – 2 Classification automatique hiérarchique	42
3 – 3 Relations entre la longueur post-orbitaire du céphalothorax et les autres variables	42
3 – 3 – 1 Relations linéaires	42

3 – 3 – 2 Allométrie	43
3 – 3 – 3 Caractérisation du dimorphisme sexuel	47
3 – 4 Taille à la maturité sexuelle	49
3 – 5 Apport de l'analyse multidimensionnelle	49
3 – 5 – 1 Population du Tizguit	49
3 – 5 – 2 Population du Sidi Mimoun	51
3 – 5 – 3 Population du Zerrouka	52
4 – DISCUSSION	54
4 – 1 Dimorphisme sexuel	54
4 – 2 Apport de l'analyse multivariée	56
4 – 3 Utilité de déterminer la taille de la maturité sexuelle	56
4 – 4 Définition de la taille à la maturité sexuelle	57
5 – CONCLUSION	58

CHAPITRE IV : ETUDE DU CYCLE BIOLOGIQUE AU SIDI MIMOUN

I – INTRODUCTION	60
2 – MATERIEL ET METHODES	60
2 – 1 Techniques	60
2 – 2 Echantillonnage	60
2 – 3 Travaux réalisés au laboratoire	60
2 – 3 – 1 Dégrennage des femelles	62
2 – 3 – 2 Préparation des contenus stomacaux au laboratoire	62
3 – RESULTATS ET DISCUSSION	62
3 – 1 REPRODUCTION	62
3 – 1 – 1 Maturité sexuelle	62
3 – 1 – 2 Accouplement	63
3 – 1 – 3 Ponte et incubation	64
3 – 1 – 4 Eclosion	71
4 – PERIODE DE MUE A SIDI MIMOUN	72
5 – CROISSANCE ET ACTIVITE	75
5 – 1 Relation poids-taille	75
5 – 2 Indice d'activité	79
6 – REGIME ALIMENTAIRE	80
7 – CONCLUSION	82

CHAPITRE V : ETUDE PRELIMINAIRE DES GLANDES CEMENTAIRES CHEZ L'ECREVISSE A PATTES ROUGES ASTACUS ASTACUS

I – INTRODUCTION	83
2 – MATERIEL ET METHODES	84
2 – 1 Matériel	84

2 – 2 Techniques d'etude	84
2 – 2 – 1 Histologie classique et histochimie	84
a – Fixation – Inclusion	84
b – Coloration	84
c – Histochimie	84
d – Coloration in toto	85
e – Microscopie électronique à transmission	85
f – Microscopie électronique à balayage	85
g – Ablation des pédoncules oculaires	85
3 – RESULTATS	86
3 – 1 Morphologie des glandes cémentaires	86
3 – 1 – 1 Localisation	86
3 – 1 – 2 Description d'une glande à maturité	86
3 – 1 – 3 Structure et ultrastructure d'un lobule acineux à maturité	86
a – Cellules sécrétrices S.1	89
b - Cellules sécrétrices S.2	89
c – Cellules centro-acineuses	89
3 – 1 – 4 Hétérogénéité des glandes cémentaires	92
3 – 1 – 5 Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur la maturation des glandes cémentaires	92
3 – 2 Détection histochimique des produits de sécretion	95
4 – DISCUSSIONS ET CONCLUSION	98
CONCLUSION GENERALE	100
ANNEXE 1	104
LISTE DES TABLEAUX	106
LISTE DES FIGURES	110
LISTE DES PHOTOS	112
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	115

**INTRODUCTION
GENERALE**

Dans le système hydrographique marocain, il existe deux espèces d'écrevisses appartenant à la famille des astacidae : *Astacus astacus* Linné 1758 (écrevisses à pattes rouges) qualifiée aussi d'écrevisse noble et *Orconectes limosus* (écrevisse américaine). Ces deux espèces se répartissent de façon inégale au niveau du moyen atlas. *Astacus astacus* introduite au début du 20^{ème} siècle est la plus répandue dans les cours d'eau, alors qu'*Orconectes limosus* introduite beaucoup plus tard n'occupe que quelques lacs de la même région. Depuis quelques années, on assiste à une régression importante de notre patrimoine astacicole, et ceci à cause d'une sécheresse persistante, du braconnage, de la détérioration de la qualité de l'eau (les micropolluants provenant du développement des activités avicoles, arboricoles et de l'emploi de pesticides...) et de l'habitat (aménagement des ruisseaux : curage, recalibrage...); Cependant d'autres facteurs sont en également cause : en particulier, l'introduction d'*Orconectes limosus* a eu une incidence catastrophique sur les populations d'écrevisses à pattes rouges existantes car, outre sa grande capacité de reproduction et de colonisation ainsi que son énorme tolérance vis-à-vis de la qualité de l'eau, elle est porteuse saine de l'*Aphanomyces astaci schikora* champignon responsable de la maladie dite peste de l'écrevisse, responsable de la disparition de la majeure partie du cheptel astacicole européen. Heureusement cette maladie ne fut jamais constatée au maroc.

L'écrevisse patrimoniale est donc en danger. Il devenait urgent de mettre en place un programme de sa sauvegarde et le but de notre travail a été de nous attacher principalement à *Astacus astacus* dans un but du maintien de la biodiversité et de notre patrimoine. Si la protection des populations encore existantes nécessite la restauration de l'habitat ou, éventuellement, la sélection de cours d'eau en vue d'effectuer des tentatives de repeuplements et le contrôle des populations d'écrevisses, il ne peut être abordé avec succès si la variabilité intra-spécifique n'est pas estimée au préalable. En effet, il existe une structuration géographique des populations liée d'une part à la notion du bassin hydrographique et d'autre part à la dégradation de la qualité de l'eau qui a entraîné à l'échelle de notre bassin hydrographique le parcellement du stock en populations isolées. Ceci a été appréhendé dans la première partie de notre étude au niveau morphologique chez trois populations des cours d'eau du Sidi Mimoun, du Zerrouka et du Tizguit. Le développement de l'analyse multifactorielles par le biais de logiciels spécifiques ont permis le développement des méthodes biométriques qui ont apporté dans notre cas des résultats intéressants concernant la discrimination entre les populations étudiées.

Le programme que nous nous étions fixé impliquait l'étude de populations d'écrevisses à pattes rouges dans leurs milieux naturels présentant de grandes différences tant par la qualité de l'eau que par la nature des habitats. Malheureusement ceci n'a pu se faire qu'au niveau du Sidi Mimoun. En effet,

les conditions qu'il présente, lui sont particulièrement favorables. Il est dans une zone gardée, peu braconnée contrairement aux deux autres cours d'eau. La faible profondeur du tronçon étudié présente une grande commodité pour les observations. Cette étude étalée sur deux années successives a fait l'objet du quatrième chapitre de ce travail, a permis de réaliser le suivi du comportement et de définir le cycle biologique de cette population.

Depuis quelques années des essais ont été entrepris pour développer des élevages d'écrevisses. Cette entreprise est actuellement peu opérationnelle. Les difficultés rencontrées sont encore nombreuses et concernent particulièrement :

- le comportement des écrevisses en bassin à forte densité ;
- les problèmes liés à leur alimentation ;
- les phénomènes physio-pathologiques provoquant des mortalités à différents stades de développement des écrevisses.

L'étude de ce dernier point nous semble actuellement fondamentale pour développer nos connaissances, et ainsi acquérir les moyens qui permettraient de limiter les mortalités dans les élevages comme dans les populations naturelles. Dans un premier temps nous nous sommes essentiellement attachés à des études morphologiques d'écrevisses saines afin de disposer d'une iconographie de base précise par l'emploi de méthodes immunohistochimiques et radiologiques. Les pertes importantes d'œufs par les femelles grainées et l'absence de données ultrastructurales nous a déterminé à réaliser une étude sur les glandes cémentaires ainsi que le rôle et la nature du produit de sécrétion objet du dernier volet de ce travail.

Chapitre I : Présentation de l'espèce

1 - POSITION SYSTEMATIQUE

L'écrevisse à pieds rouges *Astacus astacus* appartient selon André, 1960 à l'embranchement des *Arthropodes* puisqu'elle est segmentée, pourvue de membres articulés et ne possède pas de squelette interne. C'est un représentant de la classe des *Crustacées* vue l'existence d'une carapace, du repli tégumentaire induré, recouvrant latéralement les branchies et soudé dorsalement aux divers segments sous-jacents. Entrant dans la sous-classe des *Malacostracées* en raison d'un corps composé de 20 somites. Elle fait partie de l'ordre des *Décapodes* marcheurs car elle se déplace au moyen de 5 paires de pattes, faisant d'elle un *Macroure* de la famille des *Astacidées* du genre *Astacus*.

2 - DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE (Fig.1 et 2)

L'écrevisse à pattes rouges est de couleur brun foncé à noire en face dorsale et plus claire en face ventrale. Les appendices sont brun rougeâtre (Cukerzis, 1984). La longueur mesurée de l'extrémité du rostre à l'extrémité du telson, abdomen étendu, est de 9 à environ 13 cm chez les adultes. Le corps est divisé en deux parties distinctes :

- le céphalothorax recouvert d'une carapace d'un seul tenant;
- l'abdomen divisé en sept segments articulés dont le dernier est le telson (Carrere, 1974).
- le céphalothorax est constitué en sa partie antérieure d'un rostre dont les bords sont presque parallèles, et qui comporte une crête médiane crénelée. On peut observer une rangée d'épines en arrière du sillon cervical, et des crêtes post-orbitaires doubles.

Les appendices sont au nombre de 19 paires et sont tous construits sur le même modèle. Les antennes sont des organes tactiles. Elles sont munies de poils sensitifs et d'organes d'équilibration : les statocytes. Les mandibules sont chitinisées, elles sont larges et dentelées.

Le thorax porte trois paires de pattes mâchoires. La première est munie d'endites en forme de feuille, les deux autres paires portent des épipodites avec branchies tournées vers la cavité branchiale. Les pattes mâchoires servent à retenir les aliments et à les amener vers la bouche. Le thorax porte également les

péréiopodes (ou pattes locomotrices) qui sont au nombre de cinq et sont dépourvues d'exopodite. Les trois premières paires de pattes se terminent par une pince. Les pinces des mâles sont robustes, avec une partie concave entre deux tubercules sur le doigt fixe. Le coxopodite du péréiopode Pe3 porte l'orifice génital femelle, et le coxopodite de Pe5 porte l'orifice génital mâle.

L'abdomen porte les pléopodes (ou pattes abdominales). Chez le mâle, les deux premières paires de pléopodes sont transformées en appendices copulateurs appelés gonopodes.

3 - REPARTITION GEOGRAPHIQUE

Astacus astacus était commune au cours du siècle dernier dans toute l'Europe centrale : Allemagne, Autriche, Tchécoslovaquie, Hongrie, Yougoslavie et en Europe septentrionale : Pologne, pays baltes, Finlande, Suède, Norvège, Danemark. Avant sa dissémination par l'épizootie due à un champignon *Aphanomyces astaci schikora*.

Au Maroc, la première tentative d'introduction d'écrevisses à pieds rouges date de 1914, et qui s'est soldée par un échec. Ce n'est qu'en 1930 qu'un contingent d'une centaine d'individus provenant de France, fut introduit dans certains sites de la région d'Ifrane. La réussite de cette opération et les tentatives d'introduction qui ont suivi (1931, 1932, 1940) ont permis le développement et l'acclimatation de cette espèce dans quelques étangs et cours d'eau du moyen Atlas (Oued Tizguit, Oued Zerrouka, Oued Sidi Mimoun).

4 - ETHOLOGIE

Selon Aiken, (1968); Clement et Durecu, (1978) et Cukerzis, (1984) *Astacus astacus* préfère des profondeurs variant de 1,5 m à 2 m et des eaux presque stagnantes ou peu courantes, peu froides, dont la température peut s'élever en été jusqu'à 22 °C.

D'après les observations de Bouvier, (1940); Auvergne, (1975) et Laurent, (1980), l'écrevisse à pieds rouges évite les fonds boueux, elle élit volontier domicile dans les tourbières traversées par des ruisseaux charriant des sables calcaires et dans les quels elle peut se ménager des retraites souterraines. Les trous individuels qu'elle creuse ainsi ne dépassent pas généralement 20 cm de profondeur, 12 cm de large et 9 cm de hauteur; ces abris, desquels elle laisse dépasser légèrement ses pinces, lui permettent de mieux se protéger de ses prédateurs.

Son activité est plutôt nocturne, elle est photophobe. La vision d'une ombre, d'une silhouette suscite des réactions diverses suivant le sexe. Elle peut marcher et sortir de l'eau, notamment la nuit. Sa respiration, branchiale, peut s'accommoder d'une simple atmosphère humide. Elle peut même s'enterrer pour fuir les nuisances, pollutions ou rigueurs hivernales (Aiken, 1968). Elle peut accomplir sur la terre ferme des trajets parfois importants et s'introduire elle-même dans un plan d'eau hydrauliquement clos, voisin de celui d'où elle vient.

Les écrevisses ont un comportement grégaire dans la mesure où il est rare de ne trouver dans un site donné qu'un seul individu mais beaucoup plus courant de trouver une population de plusieurs individus dans un site restreint. Même dans les régions où l'écrevisse est abondante, on observe des zones de fort peuplement alternant avec des zones de moindre peuplement, voir de peuplement nul.

L'écrevisse, en un site donné, s'établit en fonction de l'éclairement et de la température. Elle affectionne plus particulièrement les eaux dont le courant va d'Est en Ouest ou inversement. L'écrevisse se déplace également longitudinalement d'amont en aval ou inversement dans les cours d'eau (Bouvier, 1940). Le déplacement s'effectue en colonies entières. Certaines introductions ont été taxées d'insuccès, il a été noté que les sujets introduits cherchaient rapidement – et toujours en groupe – un milieu plus favorable où ils s'installaient. Ces déplacements sont souvent motivés par l'adversité du milieu de réception, compte tenu de ses exigences, ou par une trop grande densité de population provoquant un essaimage.

5 - NUTRITION

Selon plusieurs auteurs, les écrevisses sont des animaux omnivores. Laurent (1980, 1985) insiste sur l'aspect végétarien des écrevisses et sur le faucardage causé par ces crustacés. Cependant, elles s'écartent peu de leurs trous. Leurs performances étant réduites à l'égard des proies mobiles, elles s'attaquent de préférence aux mollusques, dont elles sont friandes, aux Trichoptères, aux vers, aux larves et aux têtards de grenouilles en repos sur le fond. Ces derniers attribuent à cet animal un comportement d'économie dans la recherche de la nourriture.

La composition de l'alimentation de l'écrevisse a donné lieu à de nombreuses controverses parmi les chercheurs. D'après (Cukerzis, 1984), des estomacs d'écrevisses capturées sans appât contenaient :

- 59,2 % de résidus de végétaux ;
- 21,6 % de résidus d'animaux ;

- 19,1 % de résidus indéterminé.

Les végétaux supérieurs prédominent dans la nourriture végétale (Cukezis, 1984). Cependant, l'alimentation subit des variations saisonnières, coïncidant avec des moments biologiques précis. La plupart des écrevisses et surtout les jeunes, consomment leur éxuvie après la mue. Ce pendant, l'écrevisse ne peut pas se nourrir immédiatement après la mue, tant que ses appendices buccaux sont encore mous (Clement et Durecu, 1978). En élevage, l'écrevisse se nourrit aussi bien de céréales, de légumes que de poissons (Tcherkashina, 1977).

6 - EXIGENCES ECOLOGIQUES

Les exigences spécifiques des écrevisses concernent principalement la qualité physico-chimique de l'eau. Les principaux paramètres à prendre en compte sont surtout le taux calcique, la température, la teneur en oxygène et le potentiel hydrogène. Ces derniers peuvent constituer des facteurs limitants quant au développement de ces crustacés dans un milieu donné, et sont étroitement liés à sa nature géologique.

6 – 1 - Calcium

Le calcium, est un élément fondamental dans l'élaboration de l'exosquelette et dans la croissance de l'écrevisse. Chaisemartin, (1968, 1975, 1978) a montré l'existence de deux types de milieux où l'écrevisse peut s'adapter : les milieux oligocalciques et les milieux eucalciques dont les compositions moyennes sont indiquées dans le tableau suivant :

	Ca	Na	K	Mg	Cl
Milieu oligocalcique (mg / l)	5,4	6,3	0,58	0,62	10,4
Milieu eucalcique (mg / l)	98	15	3	5,7	25

**Tab.1 : Composition moyenne (en ions) dans les milieux oligocalciques et eucalciques
(Chaisemartin, 1979)**

Il s'ensuit donc que le cycle d'intermue est plus court en milieu eucalcique qu'en milieu oligocalcique, dans ce dernier cette période peut s'allonger de 58 à 80 jours (Chaisemartin, 1967).

Il existe des échanges d'ions permanents entre l'hémolymphe et l'eau dans laquelle vit l'écrevisse. Pour une concentration de calcium dans l'eau inférieur à 2,8 mg/l, la calcémie chute de moitié environ, et la quantité de calcium sortant de l'organisme est supérieur à celle captée. Cependant, si la calcémie descend

en-dessous de 120 mg/l dans l'hémolymphe, la perte est irréversible et il n'y aura pas de récupération possible (Chaisemartin, 1979).

6 – 2 - Température de l'eau

Chez de nombreux crustacés décapodes, le rythme de la croissance est fréquemment imputé soit à des variations saisonnières thermiques du milieu ambiant, soit aux modifications de la durée de la photophase ou encore à l'intervention simultanée des deux facteurs : Lumière et température exerçant un effet direct sur son métabolisme général et par conséquent, sur sa croissance (Chaisemartin, 1968). Selon le même auteur, la vitesse de calcification et le flux d'entrée du calcium dépendent de la température de l'eau.

L'éclosion est, de même, fonction de la température; en dessous de 10 °C elle n'a pas lieu Aiken, (1969). La croissance des jeunes écrevisses *Astacus astacus* au cours du premier été de vie est d'autant plus rapide que la température est régulière et proche de l'optimum de 18-20 °C (Tzukersis, 1964), avec un minimum de 10 °C indispensable pour éviter une mortalité massive des larves.

6 – 3 - Oxygène dissous

Astacus astacus est assez exigeante en oxygène, 5,2 à 12 mg/l sont nécessaires pour permettre son développement (Tzukersis, 1964). Selon Chaisemartin, (1975) des chutes brutales du taux d'oxygène, en particulier en été par élévation de la température de l'eau, peuvent provoquer des mortalités importantes ou rendant l'écrevisse plus vulnérable aux maladies et aux toxiques minéraux ou organiques. Ceci n'est pas vérifié dans le cas des eaux courantes.

6 – 4 - Potentiel hydrogène

Des valeurs extrêmes en dehors de la gamme de 6 à 8, réduiront la croissance des écrevisses, en particulier chez les jeunes, et leur fonction de reproduction sont bloquées (Jarvelung, 1958). L'influence du pH sur le métabolisme de l'écrevisse en général a été peu étudiée. Cela revient au fait que, dans le milieu naturel où elles vivent, le pH est souvent proche de la neutralité.

7 - REPRODUCTION

7 – 1 - Accouplement

C'est à l'automne, en général aux mois d'octobre et novembre dans nos régions, que se font les accouplements (Hajli, 1990). Pendant cette époque, les écrevisses subissent d'importantes modifications anatomiques et morphologiques : chez les

mâles, les gonopodes blanchissent et gonflent, les conduits séminaux blanchissent, s'allongent et deviennent proéminents à travers les orifices sexuels. Chez les femelles, les ovaires augmentent de volume et prennent une couleur brunâtre.

L'accouplement est un combat pendant lequel beaucoup de femelles vont perdre leurs pinces et même la vie. Lorsque le mâle parvient à retourner la femelle sur le dos, le liquide séminal s'écoule hors des canaux déférents et remplit les sillons de la première paire de gonopodes. La seconde paire de gonopodes expulse les spermatophores sur l'abdomen de la femelle entre les troisièmes et cinquièmes paires de péréiopodes. Les spermatophores durcissent au contact de l'eau et se collent sur le sternum thoracique de la femelle (Gravier, 1931 et Cukerzis, 1984).

7 – 2 - Ponte et fécondation

Chantran (1870, 1871) a décrit le comportement de la femelle de *Astacus astacus* pendant la ponte. Elle a été reprise en détail chez *Pacifastacus trowbridgii* par (Masson, 1974).

Juste avant la ponte, la femelle nettoie très soigneusement son abdomen. Elle le contracte ensuite violemment. Les contractions terminées, la femelle se met sur le dos : prenant appui sur ses deux pinces posées vers l'arrière. L'abdomen replié, le telson et les uropodes déployés en éventail forment ainsi une véritable coupe qui se remplit du liquide cimentaire. La femelle est prête à pondre.

Les ovocytes sortent par les orifices génitaux situés à la base de la troisième paire de péréiopodes. Ils tombent dans la cavité formée par l'abdomen et sont fécondés dans le liquide cimentaire. La ponte dure une demi-heure. La femelle se redresse alors à demi et va commencer un mouvement de " culbutto " que Andrews, (1904) a nommé " turning ", la femelle se couchant tantôt sur le côté droit, tantôt sur le côté gauche. Ce mouvement peut durer un temps considérable, la femelle s'arrêtant le jour pour reprendre la nuit. Ce mouvement, terminé la femelle se redresse : tous les œufs sont rattachés aux pléopodes par l'intermédiaire d'un funicule et sont encore enveloppés dans le liquide cimentaire.

7 – 3 - Fécondité

Le nombre d'œufs dans l'ovaire de l'écrevisse varie en fonction de l'âge et de la taille de la femelle (Auvergne, 1979). La " fécondité ouvrière " ou nombre d'œufs sur l'abdomen est comprise entre 40 et 50 % du nombre total d'œufs dans l'ovaire. *Astacus astacus* pond près de 75 à 100 œufs par femelle. Le

diamètre et le poids des œufs varient considérablement pour une même femelle (Tsukersis, 1964).

La stérilité des femelles, sachant qu'elles ne pondent pas obligatoirement chaque année (Jarvelung, 1958 et Cukerzis, 1975), semble surtout due aux capacités alimentaires du site. On peut observer des cas de stérilité totale due à la non fécondation des œufs par les spermatozoïdes. L'alimentation joue un rôle primordiale dans les semaines qui précèdent l'accouplement, celle-ci doit être abondante et de bonne qualité.

7 – 4 - Incubation

Une fois fixés, les œufs sont agités périodiquement grâce à des mouvements des pléopodes. Des courants d'eau ainsi créés permettent l'oxygénation des œufs. Fréquemment les œufs sont nettoyés, évitant que les particules fines viennent y sédimenter et empêcher les oscillations des pléopodes. Au cours de cette période, les œufs évoluent : bruns sombres à la ponte, ils deviennent de plus en plus transparents et légèrement rougeâtre (Lindqvist et al, 1983). L'incubation dure en moyenne 5 à 7 mois. Une température relativement élevée réduit cette période (Andre, 1960, Fenouil, 1987).

7 – 5 - Eclosion

L'éclosion se fait par éclatement des membranes de l'œuf, au niveau de la partie dorsale de l'embryon (Tzukersis, 1969). L'écrevisse nouvellement éclos, blanc-grisâtre, diffère de l'adulte par les caractères suivant :

- Telson garni de soie ;
- La première et la dernière paire de membres abdominaux sont absents.

La larve ne se sépare pas de l'œuf. Elle demeure accroché à celui-ci par un filin s'étirant du corps de la larve à la tige de l'œuf. Les larves demeurent attachées à leur mère pendant 10 jours après l'éclosion (Fenouil, 1987).

8 - DEVELOPPEMENT ET CROISSANCE

8 - 1 Mue

Le phénomène de mue ou écdysis ou encore éxuviation a été particulièrement étudié par (Chaisemartin, 1968). Il a également décrit le cycle d'intermue existant entre deux mues. La carapace contient en moyenne 50 % de carbonate de calcium et 5 à 19 % de phosphate de calcium et de magnésium, le reste étant de la chitine et des protéines. Pour Chaisemartin (1968), le phénomène de mue comporte quatre phases (Fig. 3) :

- La période précédant la mue (phase d'inanition) débute 20 à 25 jours avant la mue. Elle se caractérise par un amincissement de la cuticule, à la suite de quoi les parties latérales de la carapace du céphalothorax deviennent tellement fines qu'elles cèdent facilement sous la pression des doigts en émettant un claquement.

Les besoins en oxygène s'accroissent, et les tissus absorbent de l'eau. Le comportement de l'écrevisse se modifie : en se tenant sur ses pattes tendues, elle en soulève ou en rabaisse certaines, les frotte l'une contre l'autre, plie et allonge l'abdomen, bouge les antennes et les yeux. A la suite de ces mouvements, entre l'extrémité postérieure de la carapace du céphalothorax et le premier segment de l'abdomen se forme une fonte par laquelle ressort sous la forme d'un pli une partie du corps mou, de couleur violet foncé.

- La mue durant laquelle une fente entre le bouclier du céphalothorax et le premier segment s'élargit et l'écrevisse en extrait par des mouvements brusques un nouvel abdomen encore mou. La partie postérieure de la carapace du céphalothorax se soulève et ensuite en un mouvement brusque et impétueux de l'abdomen vers l'arrière, l'écrevisse extirpe de la carapace la partie antérieure de son corps et les pinces. Ce processus de la mue peut durer de quelques minutes à plusieurs heures.

- La période qui suit la mue se caractérise par des dépôts rapides de minéraux inorganiques pour la formation de la nouvelle carapace, par une nouvelle croissance intensive des tissus et une réduction des gastrolithes. Le durcissement des mandibules se fait en premier, permettant à l'écrevisses de se nourrir; toutefois l'écrevisse est sans défense, son corps étant trop mou, elle constitue une proie facile pour les prédateurs ou bien même pour ses congénères.

- L'intermue se caractérise par un repos relatif, avec accumulation de réserves dans l'hépatopancréas en vue de la mue suivante. Cette période s'allonge avec l'âge et chez les individus les plus vieux devient un état permanent.

8 – 2 Régulation hormonale de la mue

La régulation de la mue est sous la dépendance de centres neuroendocriniens : l'organe X ou glande des sinus au niveau des tiges oculaires et l'organe Y ou organe de "GABE" (Gabe, 1968). Selon Aron et al, (1966) l'organe Y produit l'hormone de mue ou ecdysone, dont l'effet est inhibé par une hormone produite par l'organe X. Cette hormone inhibitrice est produite continuellement durant les périodes qui suivent la mue et entre les mues.

9 - PATHOLOGIE

Les écrevisses sont atteintes par des affections dues à des champignons, des bactéries, des protozoaires ou des métazoaires parasites. En général, l'élevage des écrevisses est de type extensif, alors que l'élevage des homards et des crevettes est de type intensif. Aussi, un plus grand nombre de maladies a été étudié chez ces espèces que chez l'écrevisse. Ceci, associé à l'importance de la peste des écrevisses, tend à masquer le fait que les écrevisses puissent être atteintes par les mêmes maladies que les autres crustacés.

9 – 1 - Mycoses

- Saprolegniose due à un champignon inférieur de l'ordre des *Saprolegniales* avec les genres *Achlya*, *Aphanomyces*, *Saprolegnia*, et dont la morphologie typique est un thale siphonné.

- Aphanomycose ou peste des écrevisses; mycose à *Aphanomyces astaci schikora*, maladie la plus meurtrière pour *A. Astacus* (Unestam, 1969). Principale cause de la disparition des populations d'Europe.

- Autres Saprolegnioses sans risques importants :

* Mycose des œufs (Vey, 1977) par le genre *Saprolegnia dictuchus*.

* Parasitisme par *Saprolegnia sp.* essentiellement au niveau tégumentaire (Vey, 1981).

* Mycose de la cuticule ventrale à *Achlya sp.* (Krucinska et al, 1968).

9 – 2 - Bactérioses

- Bactériose septicémique souvent due à des *Enterobacteriacées* ou à des *Pseudomonadacées* (Toumanoff, 1968).

- Bactériose du tube digestif et de l'hépatopancréas reconnaissable par un brunissement de la face ventrale de l'abdomen (Vey, 1981).

9 – 3 - Maladies parasitaires

- Telohaniose causée par la microsporidie *Telohania contejeani*, dont les symptômes sont une coloration blanc laiteux de la face ventrale de l'abdomen et une dégénérescence des tissus musculaires (Vey et al, 1972).

- *Psorospermium haeckeli* se localise dans le tissu conjonctif sous-épidermique (Nylund et al, 1979). Sa prolifération pendant plusieurs mois entraîne une perturbation de la mue et à terme la mort.

- Ectoparasites : *Branchiobdella* peut affaiblir l'animal et favoriser la pénétration d'autres agents.

- Cestodes, Nématodes et Trématodes sont des parasites accessoires mais à forte densité entraînent la mort de l'animal (Simon, 1977).

Les causes primaires qui interviennent peuvent être selon le cas la température élevée de l'eau, sa faible teneur en oxygène dissous, sa richesse en matières organiques et l'excès de particules sur le fond et en suspension dans l'eau.

Chapitre II : Présentation des sites d'études

1 - SITUATION GEOGRAPHIQUE

Les milieux étudiés sont localisés, dans le causse Moyen Atlasique (C.M.A) ou Moyen-Atlas tabulaire. Ce dernier est compris entre les latitudes Nord 32°55' et 34°. Il appartient presque entièrement au bassin versant du Sebou. Il déborde toute fois sur ceux de l'Oum-Er-Rbia, vers le sud-ouest et de la Moulouya vers le sud-est.

2 - GEOMORPHOLOGIE

Le C.M.A se caractérise par une structure étagée de vastes plateaux karstiques dont les altitudes sont comprises entre 1000 et 2200 m. Il présente toutes les variétés des phénomènes karstiques, en particulier la présence de cuvettes qui créent des bassins versants fermés et au centre des quelles se forment des points d'eau temporaires ou permanents, qui proviennent de la décomposition sur place des calcaires et dolomies.

Le réseau hydrographique auquel appartiennent les cours d'eau du Zerrouka, du Tizguit et du Sidi Mimoun, reste peu développé à cause de la perméabilité des terrains qui absorbent l'eau météorique et la restitue, après stockage, en résurgences qui apparaissent à la périphérie des plateaux tabulaires. D'une manière générale, le faciès du lias est représenté, dans la région étudiée; par des roches carbonatées et des calcaires dolomitiques (Bentayeb, 1975).

3 - LOCALISATION DES SITES ETUDIÉS : (Fig. 4)

Le cours d'eau du Zerrouka est une réserve située à 4 km d'Ifrane centre, sur la route de Fès. Ses coordonnées sont 5° 5' 5''W de longitude et 33°33'8'' de latitude, Le cours d'eau du Tizguit, situé à 5 Km d'Ifrane centre, sur la route d'Elhajeb, ces coordonnées sont 5°48'15''W de longitude et 33°39'13'' de latitude et le cours d'eau du Sidi Mimoun, situé à 15 Km d'Immouzer centre, sur la route principale n°24, ces coordonnées sont 5°48'15''W de longitude et 33°39'13'' de latitude.

4 - DESCRIPTION DES SITES ETUDIÉS

4 – 1 – Le cours d'eau Tizguit

Situé à une altitude de 1600 m Le cours d'eau du Tizguit, est typique du réseau hydrographique drainant la forêt du Moyen-atlas qu'i serpente dans un fond de vallée. La végétation des rives est composée d'une association d'arbres feuillus

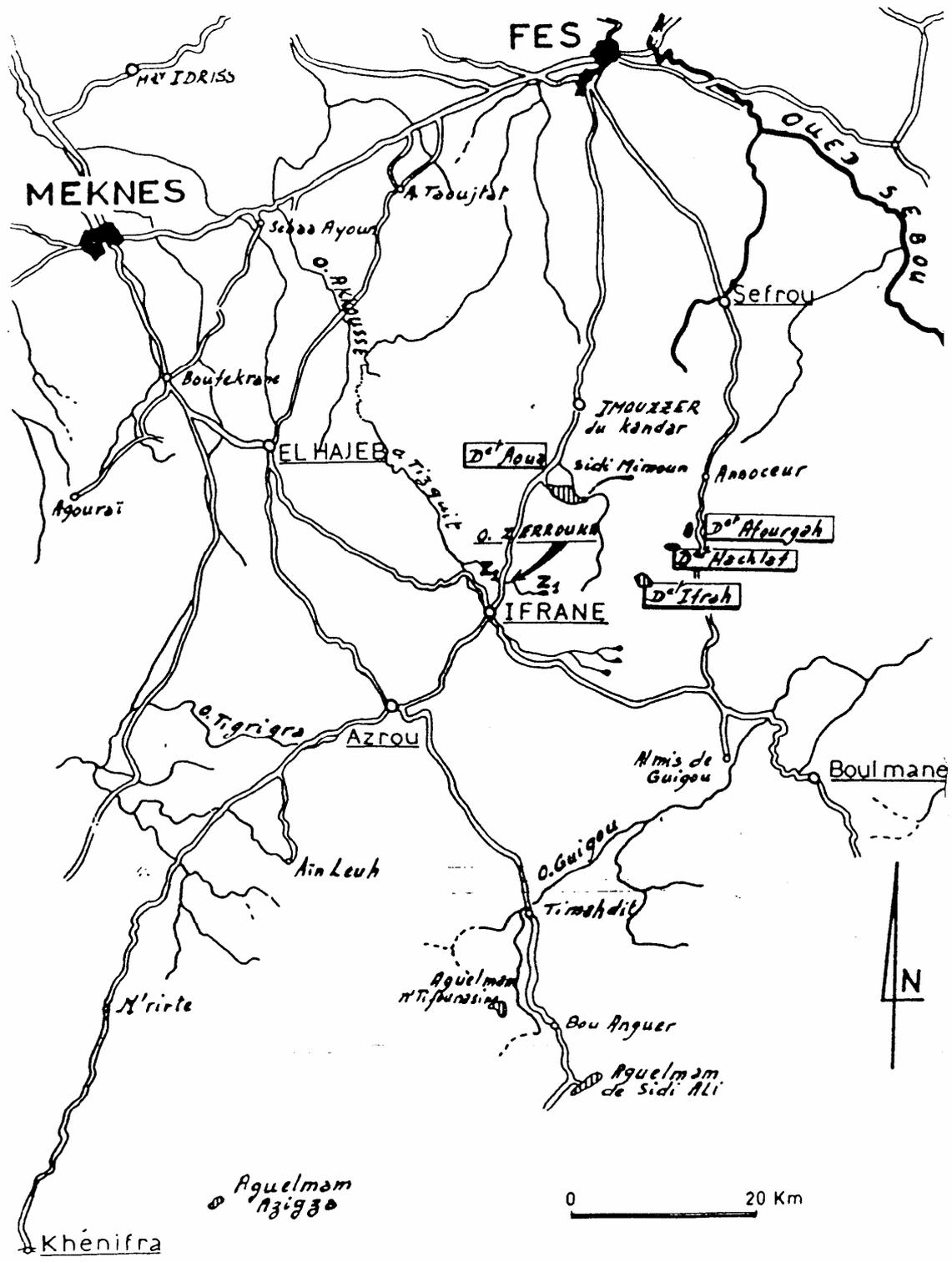


Fig. 4 : Localisation des trois sites d'études

(chênes, peupliers) qui contraste avec l'alignement de pins que l'on peut voir dans la région. La largeur du lit n'excède pas 3,5 m. Nous nous sommes particulièrement intéressés à une portion de 200 m à l'entrée d'Ifrane.

Il coule sur un fond composé essentiellement de cailloux, graviers et de sable. La hauteur des berges est assez faible (de 0,30 m à 1 m). La vitesse d'eau est sujet à de brusques variations et si à l'étiage elle est de l'ordre de 1 m/s, les inondations provoquées sont assez fréquentes. Son cours présente de nombreux méandres.

4 – 2 – Le cours d'eau Zerrouka

Le cours d'eau Zerrouka, est un petit affluent de l'oued Tizguit, situés à une altitude de 1650 m environ. Il s'écoule sur une faible pente. L'Oued Zerrouka, termine son parcours de 300 m environ, dans un étang d'élevage de truite. L'eau est généralement limpide, la lame d'eau est d'une largeur variable, allant de 1,5 à 3 m environ. La vitesse d'eau est également variable mais ne dépasse pas 1 m/s. La profondeur est plutôt faible et varie entre 0,2 et 0,80 m.

Le fond du cours d'eau Zerrouka est caractérisé par une alternance de vase, de gravier et de feuillage. On y observe également une épaisse couverture de végétaux aquatiques, bien fournie durant la saison sèche. Les rives sont bordées, vers l'amont, par un espace herbeux ; vers l'aval, il est remplacé par une végétation arborescente qui offre, pendant le jour, une pénombre recherchée par les écrevisses qui sont photophobes.

4 – 3 – Le cours d'eau Sidi Mimoun

Le cours d'eau Sidi Mimoun, coule dans une région à substrat argilo-calcaire. Le site que nous avons étudié correspond à une portion de 200 m de ce cours d'eau, juste en aval d'un plan d'eau artificiel destiné à la pêche sportive de la truite arc-en-ciel. Les berges ont une faible hauteur ne dépassant pas les 0,5 m. Dans le tronçon qui nous intéresse, les berges du cours d'eau ont été aménagées avec l'utilisation d'empilement de pierre sèches utilisés par les écrevisses comme abris. A ce niveau, le radier s'élargit entre 4 et 5 m avec une profondeur moyenne de 0,5 m atteignant son maximum à 0,8 m au printemps après les précipitations hiverno-printanières.

Dans le secteur étudié, le tracé du cours d'eau est rectiligne, il n'est bordé que par des espaces herbeux composés essentiellement de graminées bordées par une végétation arbustive constituée de peupliers, provoquant d'importants dépôts de

feuilles sur le fond, augmentant ainsi la quantité de matière organique dans ces eaux. Il y a également une alternance de champs de cultures vivrières et arboricoles qui sont localisées sur les 300 premiers mètres du cours d'eau.

Le fond du cours d'eau est formé essentiellement par une dalle calcaire recouverte d'importants dépôts de vase, avec par endroit des cailloux et du sable, couvèrent par une végétation aquatique assez dense du printemps à l'été.

5 - CLIMATOLOGIE

Les cours d'eau étudiés, sont soumis à des conditions climatiques résultant de la conjugaison des effets de l'altitude, des orientations du relief et de la nature des vents dominants. Il en résulte un climat de montagne méditerranéen, caractérisé par l'alternance d'une saison humide fraîche du mois de septembre au mois de mai et d'une saison sèche et chaude durant le reste de l'année.

Les précipitations surviennent essentiellement par circulation perturbée et accessoirement en marges de situations anticycloniques. Elles occasionnent plus de 80 % des journées perturbées. Toutes les fortes précipitations répondent à une situation de haute altitude, ayant un caractère orageux en été. Au cours des périodes d'études des précipitations sous forme de neige ont eu lieu au cours des mois de décembre 1996, février 1997, novembre 1997 et janvier 1998.

6 – QUALITE DE L'EAU

L'évaluation mensuelle de la qualité de l'eau n'a été réalisée que dans Le cours d'eau du Sidi Mimoun durant les périodes d'études allant de juin 1996 à mai 1997 et de juin 1997 à mai 1998. Ce choix, est justifié par le fait que notre étude du cycle biologique de l'écrevisse n'a pu se réaliser que dans ce milieu pour des raisons administratives, sécuritaires et de braconnage aux quelles sont soumises les populations d'écrevisses des deux autres sites. Il en est de même pour les analyses floristiques et zoologiques.

Les caractéristiques physiques et chimiques de l'eau ont été suivies sur place pour les analyses de routine (température, oxygène dissous et pH) et complétées par des analyses plus détaillées au laboratoire de la R.A.D.E.E.F. Ces échantillons d'eau ont été prélevés à l'aide de bouteille en polyéthylène à une profondeur de 20 cm à deux mètres de la rive. L'emploi d'une glacière isotherme munie d'une réserve de froid a été utilisée pour l'acheminement des échantillons vers le laboratoire.

6 – 1 - Mesures sur le terrain

6 – 1 – 1 - Température

La température est mesurée mensuellement à l'aide d'un thermomètre digital équipé d'une électrode étalonné à 0,1 °C près.

6 – 1 – 2 - Oxygène dissous

Les teneurs en oxygène dissous, exprimées en mg.l^{-1} , ont été mesurées par un oxymètre de type P500, étalonné au 0,1 mg.l^{-1} près, et doté d'une sonde constituée par deux électrodes métalliques. L'étalonnage de l'oxymètre est effectué avant chaque sortie par de l'eau distillée, dont la concentration en oxygène est amenée au voisinage de la saturation à l'aide d'un dispositif de barbotage en verre fritté.

6 – 1 – 3 - pH

Le pH a été mesuré, en utilisant un pH mètre de type P500 à affichage à cristaux liquides avec une résolution de 0,01 pH avec compensation de température de 0 à 50 °C. L'étalonnage de ce pH mètre est réalisé avant chaque sortie par des solutions tampons de pH connu.

6 – 2 - Analyses au laboratoire

6 – 2 – 1 - Calcium

Les ions calcium sont dosés avec une solution de sel disodique d'acide éthylène-diamine-tétraacétique (EDTA) à un pH compris entre 12 et 13. L'acide calcione carboxylique, qui forme un complexe rouge avec le calcium, est utilisé comme indicateur. Le magnésium est précipité sous forme d'hydroxyde de magnésium pour qu'il n'interfère pas lors du dosage. Lors de cette opération les ions calcium réagissent avec l'EDTA; tout d'abord avec les ions libres, puis ceux qui se combinent avec l'indicateur qui vire alors de la couleur rouge à la couleur bleue.

6 – 2 – 2 - Magnésium

Le dosage du magnésium a été effectué à une absorbance de 285,2 nm après ajout de chlorure de lanthane, et l'utilisation d'un four à flamme et d'un mélange de gaz acétylène - air pour réduire les perturbations.

6 – 2 – 3 - Orthophosphates

Les ions orthophosphates forment un complexe avec le molybdate d'ammonium et le tartrate double d'antimoine et de potassium en milieu acide. Par la suite une réduction est opérée par l'acide ascorbique en un complexe coloré en bleu qui présente deux valeurs maximales d'absorption, l'une vers 700 nm, l'autre, plus importante à 880 nm en utilisant un spectrophotomètre UV-visible à double faisceau.

6 – 2 – 4 - Ions ammoniums

Les ions ammoniums sont dosés par entraînement à la vapeur en milieu alcalin de l'ammoniaque libre ou salifié, puis dosage acidimétrique de l'ammoniaque recueillie.

6 – 2 – 5 - Nitrates

A la suite de la réaction des ions nitrates avec l'acide sulfosalicylique, le dérivé obtenu donne, en présence d'ammoniaque une coloration jaune stable. Nous effectuons par la suite une mesure spectrophotométrique, à une longueur d'onde voisine de 415 nm.

6 – 2 – 6 - Nitrites

Nous réalisons une diazotation de l'4-amino-2-naphthylsulfonamide par les nitrites, à pH 1,9 en présence de dichlorure de N-(1-naphthyl) éthane-1,2-diamine. Nous effectuons les mesures, à une longueur d'onde de 540 nm, voisine de l'absorbance du complexe rose formé.

6 – 3 - Résultats et discussion

Les résultats des analyses physiques et chimiques des prélèvements effectués dans le cours d'eau du Sidi Mimoun sont présentés dans les tableaux 2 et 3 :

Paramètres	Période d'étude de juin 1996 - mars 1997											
	06/96	07/96	08/96	09/96	10/96	11/96	12/96	01/97	02/97	03/97	04/97	05/97
Conductivité $\mu\text{s.cm}^{-1}$	761	763	765	760	755	758	758	752	756	759	761	763
Ca ²⁺ mg.l ⁻¹	70	70	72	69	66	67	65	63	64	66	65	68
PO ₄ ³⁻ mg.l ⁻¹	trace	trace	0	0	0	0	0	0	0	trace	0	trace
NO ₂ ⁻ mg.l ⁻¹	0,12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	trace
NO ₃ ⁻ mg.l ⁻¹	0,33	0,56	0,42	0,22	0	0,16	0,2	0,1	0,17	0,21	0,2	0,25
Mg ²⁺ mg.l ⁻¹	2,29	2,36	2,32	2,27	2,18	2,21	2,38	2,30	2,25	2,20	2,18	2,22
O ₂ dissous mg.l ⁻¹	8	8,1	7,9	8	8,1	8	8,3	8	8,2	8	8	8,1
pH	7,3	7,2	7,5	7,3	7,2	7,4	7,6	7,2	7,2	7,1	7	7
Température °C	18	19,6	19,8	16	13	10,4	8	9	8,5	11	14	18

Tab. 2 : Quelques données physiques et chimiques de l'eau du cours d'eau du Sidi Mimoun lors de la période d'étude de juin 1996 à mai 1997

Paramètres	Période d'étude de juin 1997 - mars 1998											
	06/97	07/97	08/97	09/97	10/97	11/97	12/97	01/98	02/98	03/98	04/98	05/98
Conductivité $\mu\text{s.cm}^{-1}$	756	758	761	759	762	765	763	760	762	758	761	759
Ca ²⁺ mg.l ⁻¹	71	70	68	72	69	70	68	66	67	65	64	65
PO ₄ ³⁻ mg.l ⁻¹	trace	trace	trace	0	0	0	0	0	0	trace	trace	trace
NO ₂ ⁻ mg.l ⁻¹	0	0	0	0,14	0,11	0	0	0	0	0	0	0
NO ₃ ⁻ mg.l ⁻¹	0,28	0,39	0,51	0,35	0	0,11	0,21	0,16	0	0,13	0,18	0,21
Mg ²⁺ mg.l ⁻¹	2,12	2,28	2,36	2,19	2,22	2,15	2,26	2,31	2,19	2,23	2,19	2,16
O ₂ dissous mg.l ⁻¹	7,9	7,8	8	8,2	8,4	8,2	8,4	8,3	8	8,2	8	8,1
pH	7,1	7,2	7,3	7,4	7,1	7,2	7,3	7,2	7,1	7	7,1	7,2
Température °C	20	20,5	21	15,8	10,3	8,4	8	7,8	9,1	12	15	18,6

Tab. 3 : Quelques données physiques et chimiques de l'eau du cours d'eau du Sidi Mimoun lors de la période d'étude de juin 1997 à mai 1998

6 – 3 – 1 - Température (Fig. 5)

Le cours d'eau du Sidi Mimoun ne gèle pas, et donc l'étude du cycle biologique des écrevisses de Sidi Mimoun peut ainsi se faire durant toute l'année. Lors de la première période d'étude, la température varie de 8 °C minimum enregistré au mois de décembre 96 à 19,8 °C maximum enregistré au mois d'août 96. Alors que durant la deuxième période, une baisse notable de la température est enregistrée dès le mois d'octobre 97 soit 10,3 °C. Cette baisse précoce aura une incidence importante sur le cycle biologique des écrevisses de cette population.

6 – 3 – 2 - pH : (Fig. 5)

Le pH n'est pas sujet à de grandes variations au cours des saisons. Oscillant autour de la neutralité entre 7 et 7,8. Ce pendant, une légère diminution est enregistrée au cours du printemps, sans pour autant descendre au-dessous de 7.

6 – 3 – 3 - Oxygène dissous

Le renouvellement permanent de l'eau, du cours d'eau du Sidi Mimoun vu son régime d'écoulement, fait que la concentration en Oxygène est assez importante (environ 8 mg/l), cette valeur diminue légèrement durant l'été à cause du faible débit du cours d'eau lors de la période d'étiage.

6 – 3 – 4 - Calcium

Les teneurs en calcium dissous dans Le cours d'eau du Sidi Mimoun sont assez élevées au moins 63 mg.l⁻¹ en hiver. Une augmentation est enregistrée à la fin de l'été soit environ 70 mg.l⁻¹, avant les premières pluies de l'automne. Nous pouvons donc situer le cours d'eau de Sidi Mimoun parmi les milieux eucalciques, ne constituant pas un facteur limitant au développement des écrevisses.

7 – ETUDES ZOOLOGIQUES ET FLORISTIQUES

La caractérisation de la faune et de la flore du cours d'eau du Sidi Mimoun a été effectuée en juillet 1997 au cours duquel la majorité des groupes faunistiques et floristiques sont représentés. Nous avons utilisé un filet surber pour les prélèvements destinés à l'identification des espèces récoltées. Cette identification a été effectuée au laboratoire d'hydrobiologie de la faculté des

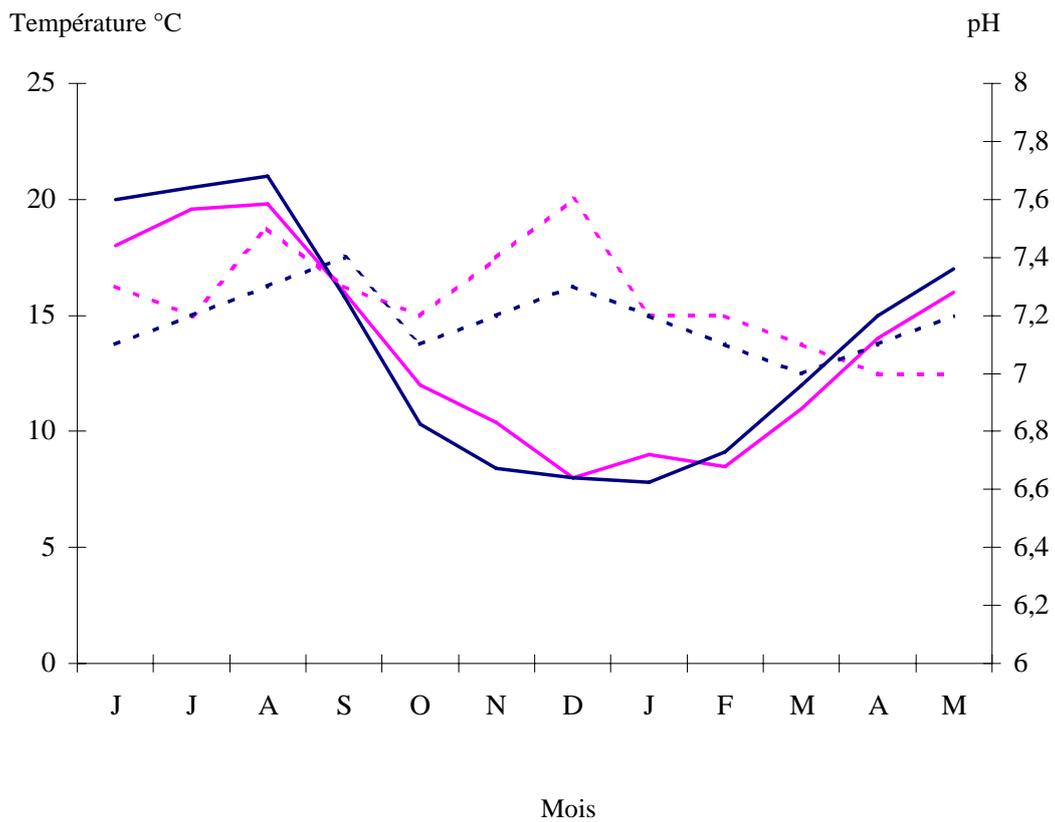


Fig. 5 : Evolution de la température de l'eau du Sidi Mimoun et de son pH au cours des deux périodes d'études

- Températures 1996-1997
- Températures 1997-1998
- - - - - Potential hydrogène 1996-1997
- - - - - Potential hydrogène 1997-1998

sciences de Fès. Cette étude a été effectuée en vue de déterminer le régime alimentaire des écrevisses dans ce milieu.

7 – 1 – Faune ichthyologique

La truite arc-en-ciel *Salmo-truita gairdneiri*, est le seul poisson carnassier rencontré dans le cours d'eau, elle a été introduite par les eaux et forêts dont ils font régulièrement des déversements, puisqu'elle ne se reproduit pas naturellement. A coté de cette espèce noble, nous notons la présence du rotengle : *Scardinius erythroptalmus*, le barbeau : *Barbus nasus* et le gambusia : *Gambusia affinis*.

La truite s'attaque parfois aux juvéniles des écrevisses, mais sans pour autant constituer un prédateur important pour la population d'écrevisse présente dans le milieu.

7 – 2 – Macroinvertébrés

7 – 2 – 1 - Gastéropodes

Trois familles sont présentes dans ce cours d'eau, représentée chacune par une seule espèce :

- F. Physidae, *Physia acuta*.
- F. Melaniidae, *MelanoPsis scalaris*.
- F. Lymnacididae, *Lymnaea peregra*.

7 – 2 – 2 - Arthropodes

a – Insectes :

Les insectes sont représentés par les larves ou les adultes de six familles :

Ordre des Ephéméroptères :

- F. Caenidae, *Caenis sp.*
- F. Boetidae, *Boetis sp.*

Ordre des Hétéroptères :

- F. Corixidae, *Corixa sp.*
- F. Notonectidae, *Notonecta sp.*

Ordre des Coléoptères :

- F. Dytiscidae, *Ditiscus sp*

Ordre des Trichoptères :
- F. Hydropsychidae.

b – Crustacés :

Nous avons noté la grande dominance des Amphipodes Gammaridae, avec une seule espèce *Gammarus sp.* Il faut préciser que ces crustacés sont beaucoup plus abondants que les autres classes.

7 – 3 – FLORE

7 – 3 – 1 - Végétation aquatique

Le cours d'eau du Sidi Mimoun se caractérise par une végétation aquatique composée essentiellement des Charas et des Phanerogames. Nous avons remarqué qu'il y a une compétition entre ces dernières concernant les surfaces à occuper. Ceci est en rapport avec la faible profondeur du cours d'eau et de la nature du substrat.

La végétation aquatique érigée y est peu importante mais assez variée. L'importance de cette couverture végétale varie en fonction des saisons, il diminue considérablement en automne et en hiver.

7 – 3 – 2 -Végétation arborescente et herbeuse

Quelques peupliers bordent les rives du Sidi Mimoun, offrant ainsi aux écrevisses à la fois l'ombre recherchée durant la journée et la nourriture constituée par le feuillage caduque. Les feuilles mortes forment, en effet, dans certains tronçons de l'oued, une assise à la surface de l'eau servant également d'abris pour les écrevisses.

Les rives sont également bordées par des vergers de rosacés à pépins et par une strate herbeuse formée de graminées ; Elle peut constituer une source de nourriture pour les écrevisses quand besoin est. Au cours de la période d'échantillonnage, nous avons noté quelques cas de « prise de nourritures », une fois sous forme d'un petit rotengle, deux fois de feuilles d'arbres et une fois de brindilles de graminées.

8 - CONCLUSION

Les faibles teneurs en éléments azotés et l'absence d'orthophosphates, font que l'eau du Sidi Mimoun peut être classée parmi les eaux superficielles de catégorie B selon les spécifications des normes marocaines. En effet, ce milieu étant bicarbonaté calcique, moyennement minéralisé, bien Oxygéné est favorable au développement des écrevisses.

Par ailleurs, si la richesse faunistique et floristique est la caractéristique de l'oued Sidi Mimoun, cette dernière reste limitée à des biotopes localisés. Cette quantité potentielle de nourriture pour les écrevisses ajoutée à la qualité exceptionnelle de l'eau et à l'abondance des abris, font du cours d'eau de Sidi Mimoun, un modèle de milieu propice pour le développement des écrevisses à pattes rouges, et pour le choix de nouveaux sites de repeuplements astacicoles.

Chapitre III : Etude du dimorphisme sexuel chez l'écrevisse a pattes rouges *Astacus astacus* L1758.

1 - INTRODUCTION

La croissance relative étudie les variations, plus ou moins corrélées au cours du temps, entre deux caractères ou d'avantages. Le plus souvent, l'un d'eux, appelé caractère de référence est commun à tous les couples de caractères. Ce processus de croissance de certains organes par rapport aux autres a été étudié chez de nombreuses espèces de crustacés. Les travaux se rapportant à ces aspects sont très nombreux, par exemple : Huxley (1924); Heldt (1932), Mayrat (1994); Hartnoll (1978) ; Finney et Abele (1981); Sumpton (1990). L'explication de grand nombre de travaux réalisés sur les crustacés et plus généralement sur les arthropodes est simple : l'existence d'un squelette externe recouvrant de nombreux segments et appendices, est propice à des mesures précises et multiples. De plus, la croissance discontinue de ce squelette permet de regrouper les mesures par paquets d'individus en tout point comparables sauf par la taille. Chez la majorité des crustacés, le développement comprend un certain nombre de phases ou étapes obéissant à des lois différentes. L'atteinte de la maturité sexuelle en est le parfait exemple. En effet, elle se caractérise souvent par un changement significatif de la croissance relative de certains variants sexuels entre le groupe des individus non matures – Les juvéniles et le groupe des individus matures. Chez l'écrevisse, en particulier chez *Astacus astacus*, quelques travaux ont montré l'utilité des droites d'allométrie pour mettre en évidence le dimorphisme sexuel et pour caractériser la taille de la maturité sexuelle à partir de variables comme la largeur de l'abdomen chez les femelles ou les dimensions de la prince chez les mâles (Rhodes et Holdichs, 1979 et Thomas, 1981).

Dans cette partie, nous nous sommes attachés dans un premier temps, à apprécier le dimorphisme sexuel au sein de trois populations d'*Astacus astacus* par l'utilisation des droites de croissance relative et par l'emploi d'une analyse multivariée : l'analyse discriminante.

Comme nous avons bénéficié soit de facteurs climatiques favorables, soit de techniques de pêche adaptées à la capture d'individus juvéniles et matures, la caractérisation du dimorphisme sexuel a pu être étudiée en relation avec l'atteinte ou non de la maturité sexuelle. Dans un second temps, une estimation graphique de la taille de la maturité sexuelle chez les deux sexes a été effectuée pour les trois populations. L'utilité de la caractérisation de ce paramètre chez *Astacus astacus* est discutée par rapport à une stratégie de repeuplement.

2 - MATERIEL ET METHODE

2 – 1 – Techniques de pêche

Parmi les nombreuses techniques permettant de capturer ces animaux, on distingue deux types :

- Des techniques passives subordonnées au passage de l'écrevisse (nasses) ;
- Des techniques actives allant à la rencontre de l'écrevisse (pêche manuelle ou à l'épuisette).

2 – 1 – 1 - Pêche à la main et à l'épuisette

Effectuée de nuit, cette technique consiste à explorer toutes les caches potentielles à la main ou à l'épuisette en remontant le cours d'eau. La luminosité étant fournie par une torche. Il s'agit le plus souvent de cailloux qu'il faut retourner ou de végétation qu'il faut secouer. Cette méthode simple est longue à pratiquer, elle est limitée par la présence de limons qui troublent l'eau, des sous berges profondes, etc.. Elle permet la capture de toutes les tailles d'écrevisses.

2 – 1 – 2 - Pêche à la nasse

Les nasses principalement appâtées sont déposées en fin de journée et relevées le lendemain matin. Le type de nasse utilisé permet une bonne capturabilité sur des individus de grande taille, généralement supérieure à 6 cm de longueur totale. En effet, les petits individus une fois rentrés à l'intérieur de la nasse pour s'alimenter passent ensuite à travers les ouvertures latérales pour regagner leurs abris. Différents tests effectués par nos soins montrent que les appâts doivent être frais, le séjour dans l'eau diminuant l'attractivité. Cette technique a été préférentiellement utilisée pour cette étude du fait que sa mise en œuvre nécessite peu de personnel.

Il ne faut pas oublier que l'efficacité de pêche est directement liée au comportement de l'écrevisse. Quelle que soit la stratégie de pêche employée, plus l'écrevisse est active, plus elle est capturable. Le comportement de l'écrevisse étant variable, l'efficacité des pêches est souvent inégale.

2 – 2 - Echantillonnage

Trois populations issues d'un même bassin hydrographiques ont été étudiées notamment celle du Sidi Mimoun, du Tizguit et du Zerrouka. La population du Sidi Mimoun a été échantillonnée en utilisant deux techniques de pêche, par

nasses et à la main, la population du Zerrouka a fait l'objet d'un échantillonnage par nasses, à la main et par l'épuisette.

Il faut rappeler qu'il est très difficile d'obtenir un échantillonnage représentatif de la population principalement en ce qui concerne les individus juvéniles : en effet, les techniques de pêche les plus faciles à mettre en œuvre (par nasses) ont une forte sélectivité de capture en fonction de la taille des individus (Roqueplo 1992). Elles ne permettent d'échantillonner qu'une fraction des individus dans les populations, fraction correspondant aux animaux matures de grande taille (minimum 6 cm de longueur totale). Les techniques moins sélectives comme la pêche à la main ou à l'épuisette permettent, quant à elle, d'obtenir à la fois des individus juvéniles et matures. Mais ces techniques demandent un apport humain et matériel extrêmement important, ce qui exclut son utilisation systématique sur l'ensemble des cours d'eau prospectés lors de nos campagnes de prélèvement. De plus, leur efficacité est dépendante des caractéristiques physiques du cours d'eau échantillonné (eau peu profonde et claire, fond propre). Sur les cours d'eau du Sidi Mimoun et du Zerrouka, nous avons pu bénéficier de facteurs favorables à l'utilisation de la pêche à la main pour le premier et en plus de la pêche à la nasse et de l'épuisette pour le second.

En ce qui concerne la population du Tizguit, les conditions climatiques extrêmes provoquant presque l'assec de ce cours d'eau en 1997. Des mesures morphométriques sur une centaine d'animaux avaient été effectuées. Les écrevisses étant concentrées dans les quelques flaques encore existantes, il était aisé de capturer les individus de petite taille.

Nous avons analysé 100 animaux pour la population du Tizguit, 150 pour la population du Zerrouka et 80 en ce qui concerne la population du Sidi Mimoun.

Cours d'eau	Nombre d'animaux capturés	Type de pêche
Tizguit	100	Main
Sidi Mimoun	80	Nasse/main
Zerrouka	150	Nasse/main/épuisette

Tab. 4 : Populations échantillonnées pour l'analyse morphométrique

2 – 3 - Choix des variables

Six variables ont été mesurées sur le terrain à l'aide d'un pied à coulisse d'une précision de 0,5 mm sur chaque individu récolté. Elles sont représentées sur la figure 6. Il s'agit de la longueur totale (LT) ; la longueur du céphalothorax (LC) ; la longueur Post-orbitaire (LPO) ; la largeur de l'Abdomen (LA), la largeur de la pince (LP) et la longueur de la pince (LPI). La variable longueur de l'abdomen

(LAB) a été également prise en considération sur les individus de la population du Tizguit et du Sidi Mimoun.

Pour les individus présentant le rostre cassé ou abîmé ou des pinces régénérées, les variables correspondantes n'ont pas été mesurées. Après le sexage et la prise des mesures, les animaux ont bien évidemment été remis dans leur milieu d'origine.

2 – 4 - Classification automatique

Comme aucun examen histologique n'a été pratiqué pour déterminer la maturité sexuelle des animaux afin de leur éviter tout dommage, une analyse multivariée a été effectuée. Préalablement à l'étude biométrique classique, de façon à séparer les individus matures des individus immatures (juvéniles). L'analyse multivariée utilisée est la classification automatique hiérarchique ascendante (C.A.H). Seuls les animaux, sur lesquels l'ensemble des variables ont pu être mesurées, ont été retenus pour cette analyse.

La classification automatique hiérarchique est une analyse multivariée prenant en compte l'ensemble des variables mesurées et permet de ranger des individus dans des classes aussi nettement séparées que possible les uns des autres : il n'y a pas de caractère en fonction duquel on mesure les distances, on cherche simplement à partir d'un ensemble de départ, à constituer un certain nombre de sous groupes, à l'intérieur desquels les individus sont les plus semblables entre eux et aussi différent que possible des individus des groupes voisins.

On est ainsi amené à créer un indice de similarité, ce qui revient, mathématiquement parlant, à définir entre deux individus une distance (euclidienne ou non) en fonction des caractères considérés. Une fois la distance définie, on procède de manière ascendante (ou hiérarchique) en partant des individus isolés, en les agrégeant en petits paquets composés d'individus proches les uns des autres, et en remontant peu à peu de cette façon jusqu'aux sous-groupes et à l'ensemble complet.

2 - 5 - Loi d'allométrie

Depuis les travaux d'Huxely et Teissier (1936), la notion d'allométrie est un fait classique. Teissier (1948) définit ainsi cette relation : Chez tous les animaux appartenant à tous les grands embranchements étudiés jusqu'à présent les relations entre d'une part, les dimensions ou le poids d'organes très différents par leur nature, leur structure ou leur fonctionnement et d'autre part, les dimensions ou le poids du corps tout entier ou d'un organe pris comme référence, peuvent être traduites par des équations de la forme $Y = bX^\alpha$.

En ce qui concerne la méthode de traitement ; les données sont analysées à l'aide de régressions linéaires après transformation logarithmique d'allométrie. Cette transformation a pour effet de linéariser la relation, de stabiliser les variances et de normaliser les variables. En outre, selon Hartnoll (1978), cette transformation est la méthode la plus simple pour montrer la croissance relative.

$$\log Y = \log b + \alpha \log X$$

Lorsque la croissance d'un organe est plus rapide ou plus lente que celle de l'organe de référence et que la relation précédente est vérifiée, on dira qu'il y a allométrie. Si α est inférieur à 1, l'allométrie est dite minorante, si α est supérieur à 1, l'allométrie est majorante. Dans le cas où α est égal 1, la croissance de l'organe et celle de l'organe de référence sont parallèles : il y a isométrie.

Des deux paramètres qui définissent la relation d'allométrie, le plus important α est appelé la constante d'équilibre, il représente la pente de la droite figurative du phénomène en coordonnées logarithmiques, b qui représente la taille de l'organe Y lorsque $X = 1$ est dénommé l'indice d'origine.

2 - 6 - Choix de l'organe de référence

Le caractère de référence doit être, d'une part, la mesure donnant les renseignements les plus précis et d'autre part, si celle-ci ne s'avère pas être la longueur totale, une mesure à peu près isométrique à cette longueur, c'est à dire que sa constante d'équilibre par rapport à cette dernière doit être voisine de l'unité. L'observation de cette règle permet :

- de savoir immédiatement si la croissance d'un organe Y quelconque est à peu près isométrique par rapport à celle du corps, nettement plus lente ou nettement plus forte.
- d'écarter les variants sexuels forts et les organes en cours de formation dont la croissance présente le plus souvent des particularités gênantes pour leur emploi comme organe de référence.

Chez les écrevisses, ce n'est pas la longueur totale qui donne les renseignements les plus précis. En effet, elle peut varier dans des proportions non négligeables suivant le degré de distension des articulations entre les différents segments de l'abdomen et entre la jonction de l'abdomen et du céphalothorax. Généralement, la plupart des études morphométriques menées chez les écrevisses ont pris pour organe de référence la longueur du céphalothorax. Cependant, afin d'éviter les

erreurs de mesure liées au rostre cassé ou abîmé, nous avons choisi de prendre la longueur post-orbitaire (LPO) comme caractère de référence.

2 - 7 - Analyse des données

Les régressions linéaires ont été établies, selon la méthode des moindres carrés, par le logiciel Statview pour chacun des groupes d'individus résultant de la CAH. Le coefficient de régression est calculé selon la formule suivante :

$$a = \text{cov}(x,y) / \text{var } x.$$

Le coefficient de corrélation est donné par la formule suivante : $r = \frac{\sum xv}{\sqrt{(\sum x)(\sum y)}}$

La caractérisation de l'allométrie s'effectue en comparant le coefficient de régression obtenu pour chaque droite de régression avec celui correspondant à l'isométrie à l'aide du test-t de student notons, aussi, que c'est la méthode la plus utilisée pour l'étude des allométrie des croissances (Mayrat, 1959, 1965; Finney et Abele, 1981; Morizur, 1990 et Clayton, 1990).

2 - 8 - Caractérisation du dimorphisme sexuel

2 - 8 - 1 - Analyse bidimensionnelle : analyse de covariance

D'une façon générale, l'analyse de covariance consiste essentiellement à comparer simultanément plusieurs régressions dans le but de savoir si elles peuvent être considérées comme homogènes ou non. Cette analyse apparaît ici comme un cas particulier de l'analyse de variance dont la précision se trouve améliorée moyennant l'insertion simultanée d'un processus de régression.

Dans notre cas, cette analyse va permettre d'apprécier les différences morphométriques pouvant exister entre les mâles et les femelles pour chaque population au niveau d'un organe dont la croissance est rapportée à celle de la LPO. Elle consiste à montrer pour chaque organe (grandeur) considéré(e). Si les droites respectives des mâles et des femelles sont significativement différentes l'une de l'autre. Pour cela, on pose l'hypothèse nulle H_0 , les deux droites sont significativement identiques, avec H_0 refusée si F calculé est supérieur à F lu dans la table de Student (F_t).

Il existe deux méthodes pour faire cette analyse ; la méthode des Y réduits et celle des Y ajustés. Nous appliquerons ici la première méthode car, comme la deuxième, elle équivaut à faire une analyse de variance sur les données ajustées à la valeur moyenne des X, mais en plus elle compense le biais dans l'estimation

de la variance entre traitements, biais dû au fait que le coefficient de régression b est soumis à une erreur d'estimation.

2 – 8 – 2 - Analyse multivariée : Analyse Discriminante

Une des façons de synthétiser l'information apportée par l'ensemble des caractères est de projeter les individus sur les deux premiers axes d'une analyse discriminante. Fisher (1936) et Mahalanobis (1936) sont à l'origine de cette méthode. Elle permet de séparer des groupes connus d'individus sur la base d'une série de variables quantitatives ou d'attribuer de nouveaux individus à l'un ou l'autre groupe. Cette analyse ne consiste pas à établir les groupes (on les suppose –à priori– connus par exemple à la suite d'un groupement ou d'une ordination effectuée par la C.A.H) mais a pour but de les interpréter. Cette analyse a été uniquement appliquée dans un but d'obtenir des enseignements graphiques et numériques complémentaires à celles obtenues par l'étude de croissance relative en ce qui concerne le dimorphisme sexuel.

3 - RESULTATS

3 – 1 - Répartition des classes de tailles

Cukerzis, (1970); Arrignon, (1974) ont démontré qu'il y a trois catégories d'individus : les premiers sont dits des dormeurs à croissance lente, les seconds sont qualifiés de dominants à croissance rapides et enfin les médians à croissance intermédiaire. Ces différentes catégories d'individus peuvent constituer des sous-groupes au sein d'une même génération. Ainsi, seuls les individus ayant une taille inférieure ou égale à 10 cm ont été pris en considération.

La figure 7 représente les histogrammes de fréquence de taille de l'ensemble des écrevisses capturées dans chacune des trois populations. Les classes de tailles ont une amplitude de 5 mm et correspondent à la longueur totale des écrevisses (mesure de la pointe du rostre au telson). La taille des animaux est comprise pour les mâles entre 31,4 mm et 98,3 mm pour le Zerrouka, entre 40 mm et 84,3 mm pour le Sidi Mimoun et entre 63,1 et 91,5 mm pour le Tizguit. En ce qui concerne les femelles, elle est comprise entre 20 et 96,1 mm pour le Zerrouka, entre 38,4 et 85,4 mm pour le Sidi Mimoun et entre 30,6 et 83 mm pour le Tizguit.

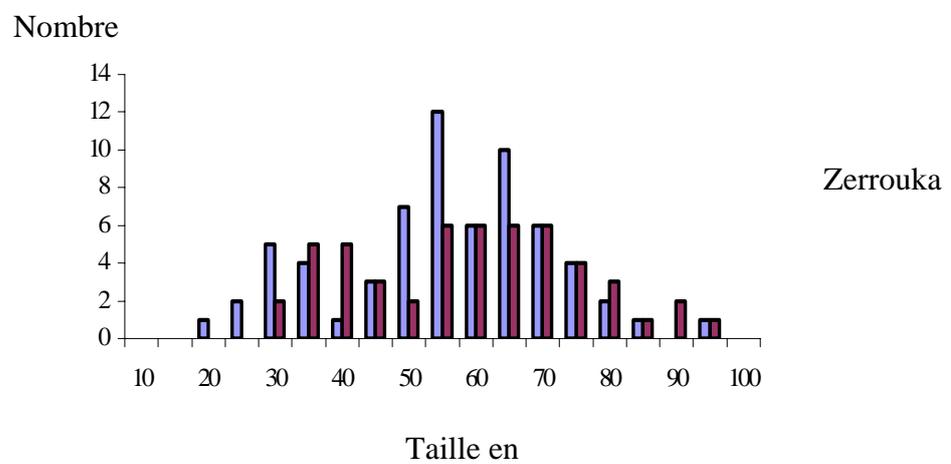
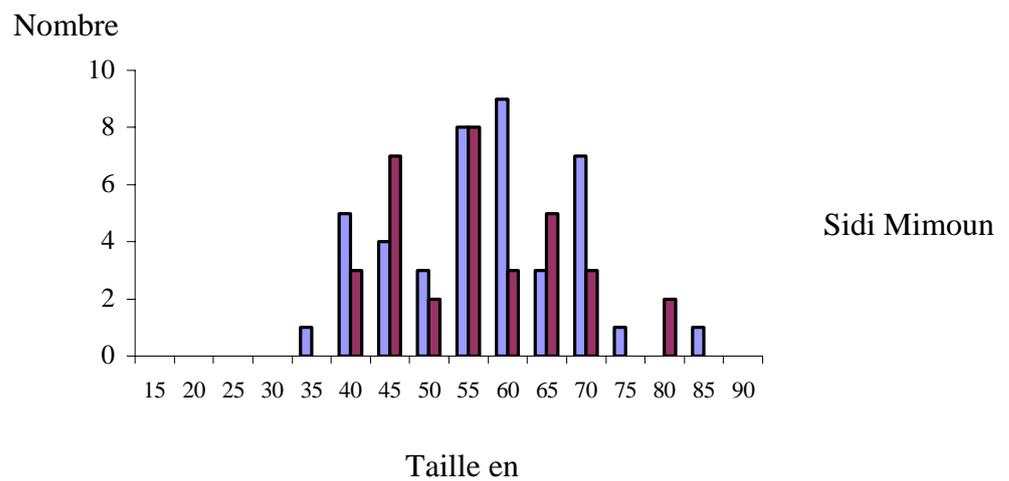
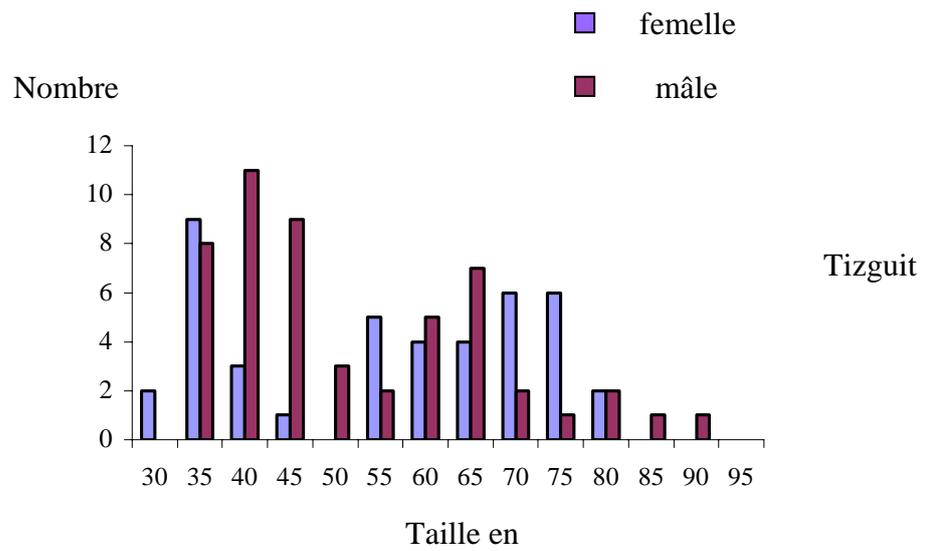


Fig.7 : Histogramme des fréquences de taille des écrevisses capturées pour les trois populations étudiées

3 - 2 - Classification automatique hiérarchique

La C.A.H effectuée sur les données morphométriques a montré les résultats suivants :

- Pour la population du Tizguit, l'emploi de la C.A.H a permis la constitution de deux groupes chez les mâles, l'un composé de 29 individus et l'autre de 19 et de trois groupes chez les femelles, deux comprenant 15 individus et le troisième 12 individus. D'autre part, le calcul du quotient F (variance interclasse / variance résiduelle) pour chaque variable montre que LP et LPI sont les variables les plus séparatrices des classes. Il semble donc que l'on puisse différencier les juvéniles des matures (chez les mâles) grâce à ces deux variables.

- Pour la population du Sidi Mimoun, la C.A.H a séparé les individus mâles en deux groupes, l'un constitué de 13 individus et l'autre de 19. Le calcul de F montre que les deux variables les plus séparatrices sont LP et LPI. Cette analyse effectuée sur les femelles a révélé trois groupes : le premier constitué de 14 individus, le second de 29 individus et le troisième d'un individu. Les variables LP LPI et LA sont les plus séparatrices pour la formation de ces groupes.

- Pour la population du Zerrouka, la C.A.H sépare, par l'intermédiaire des variables LPI et LP, les mâles en deux groupes, l'un rassemblant 18 individus et l'autre 34 individus. Pour les femelles, cette analyse a révélé deux groupes l'un de 12 individus et l'autre de 53 individus. Ces groupes sont expliqués par les variables LPI et LP.

L'observation de la distribution des tailles du céphalothorax de chacun des groupes est comparée à la taille de maturité sexuelle recensée chez *Astacus astacus* par certains auteurs (voir discussion paragraphe 4.4). Cette comparaison préalable permet de classer les groupes obtenus par la C.A.H en fonction du stade physiologique des individus (mature ou non mature).

3 - 3 - Relations entre la longueur Post-orbitaire du céphalothorax et les autres variables

3 – 3 – 1 - Relations linéaires

L'analyse de covariance effectuée entre les deux groupes de femelles matures obtenus pour la population du Tizguit par la C.A.H n'a révélé aucune différence significative entre les coefficients de régression pour les variables (LA : F = 0,61 - df 1,24 ; LPI : F = 1,504 - df 1,24 ; LP : F = 3,738 – df 1,24). Ces deux groupes étant homogènes, tous les individus ont donc été réunis dans un seul groupe. Ces relations permettant, à partir de la seule mesure de la LPO, d'en définir les

autres. Cependant, pour estimer une mesure à partir de la LPO, il est nécessaire que celle-ci soit comprise entre les bornes respectivement supérieure et inférieure utilisées lors de l'étude de la régression et que l'individu soit issu de la même population.

En ce qui concerne la population du Zerrouka, cette analyse a révélé une erreur d'échantillonnage concernant la variable largeur abdominale, ceci est dû à la présence de deux expérimentateurs lors des mesures. Le grand nombre d'individus capturés a justifié l'intervention d'un second expérimentateur afin de remettre les individus le plus rapidement possible dans leur milieu. La prise des mesures ayant été effectuée sur des feuilles d'inventaires séparées, il a donc été aisé de séparer les deux groupes de mesures. De ce fait, les droites de régression pour la variable LA (et ce pour l'ensemble des groupes d'individus) ont été calculées sur une partie des échantillons.

3 - 3 - 2 –Allométrie

Les résultats sont illustrés sur les tableaux (5 à 10). Chez les individus matures des deux sexes, ces résultats montrent une allométrie majorante en ce qui concerne les croissances relatives des dimensions de la pince par rapport à la LPO pour les trois populations sauf chez les femelles de la population du Tizguit dont la croissance relative est caractérisée par l'isométrie. Les dimensions des pinces croissent plus vite que la LPO chez la majorité des individus matures. Chez les mâles juvéniles, la croissance relative de la variable LP montre une allométrie majorante dans les populations du Sidi Mimoun et du Tizguit celle-ci étant isométrique dans la population du Zerrouka. Chez les femelles juvéniles, l'isométrie est révélée pour cette même variable dans les populations du Tizguit et du Zerrouka tandis qu'une allométrie majorante est montrée dans la population du Sidi Mimoun. La croissance relative de la variable LPI est caractérisée par une allométrie positive chez les mâles juvéniles dans les populations du Sidi Mimoun et du Tizguit, celle-ci étant isométrique pour les individus du Zerrouka. La croissance relative de la variable LPI montre une isométrie chez les femelles juvéniles des populations du Tizguit et du Zerrouka et une allométrie majorante chez celles du Sidi Mimoun. La variable LA montre principalement une croissance relative caractérisée par une isométrie chez les individus des deux sexes. Des allométries majorantes pour cette variable sont révélées chez l'ensemble des femelles du Zerrouka et chez les femelles matures du Sidi Mimoun. L'allométrie de croissance pour les variables LC et LT est soit minorante ou soit isométrique chez l'ensemble des animaux.

femelles Matures	n	Ordonnée à l'origine	Coefficient régression	Erreur standard	r²	t	p	Allométrie
LT/LPO	27	1.146	0,897	0,041	0,95	2.512	<0,02	-
LC/LPO	27	0.364	0,938	0,029	0,98	2.138	ns	0
LAB/LPO	27	0.858	0,86	0,074	0,84	1.892	ns	0
LA/LPO	27	-0,239	0,004	0,062	0,91	0.064	ns	0
LPI/LPO	23	-0,163	1,062	0,091	0,87	0.681	ns	0
LP/LPO	15	-1,043	1,154	0,081	0,94	1.901	ns	0

femelles Juvéniles	n	Ordonnée à l'origine	Coefficient régression	Erreur standard	r²	t	p	Allométrie
LT/LPO	15	1,065	1.007	0,09	0,91	0.078	ns	0
LC/LPO	15	0,36	0.933	0,073	0,93	0.918	ns	0
LAB/LPO	15	1,21	1.075	0,149	0,8	0.505	ns	0
LA/LPO	15	-0,407	1.149	0,106	0,9	1.406	ns	0
LPI/LPO	14	0,126	0,024	0,145	0,81	0.16	ns	0
LP/LPO	12	-1,048	1,105	0,141	0,86	0.744	ns	0

Tab. 5 : Paramètres des relations linéaires entre la longueur Post-Orbitaire du céphalothorax (LPO) et les autres variables pour les femelles matures et juvéniles de la population du Tizguit. (r² : coefficient de corrélation au carré ; t : valeur du t-test ; p : probabilité). Le signe 0 caractérise l'isométrie.

Mâles matures	n	Ordonnée à l'origine	Coefficient régression	Erreur standard	r²	t	p	Allométrie
LT/LPO	19	1,172	0,84	0,031	0,98	5,16	<0,01	-
LC/LPO	19	0,402	0,9	0,027	0,98	3,7	<0,01	-
LAB/LPO	19	0,798	0,862	0,052	0,93	2,654	<0,02	-
LA/LPO	19	-0,278	0,854	0,043	0,96	3,39	<0,01	-
LPI/LPO	19	-0,464	1,593	0,095	0,943	6,24	<0,01	+
LP/LPO	19	-1,262	1,577	0,095	0,94	6,41	<0,01	+

Mâles juvéniles	n	Ordonnée à l'origine	Coefficient régression	Erreur standard	r²	t	p	Allométrie
LT/LPO	29	1,116	0,84	0,047	0,92	3,4	<0,01	-
LC/LPO	29	0,885	0,885	0,038	0,95	3,02	<0,01	-
LAB/LPO	29	1,03	0,759	0,095	0,7	2,537	<0,02	-
LA/LPO	29	-0,365	0,909	0,071	0,86	0,496	ns	0
LPI/LPO	25	0,048	0,878	0,077	0,85	1,58	ns	0
LP/LPO	25	-1,047	1,239	0,111	0,84	2,15	<0,05	+

Tab. 6 : Paramètres des relations linéaires entre la longueur Post-Orbitaire du céphalothorax (LPO) et les autres variables pour les mâles matures et juvéniles de la population du Tizguit. (r² : coefficient de corrélation au carré ; t : valeur du t-test ; p : probabilité). Les signes +, - et 0 caractérisent respectivement une allométrie majorante, minorante et l'isométrie.

femelles matures	n	Ordonnée à l'origine	Coefficient régression	Erreur standard	r²	t	p	Allométrie
LT/LPO	21	1,082	0,925	0,021	0,99	3.571	<0,01	-
LC/LPO	21	0,334	0,922	0,017	0,99	4.588	<0,01	-
LAB/LPO	21	-0.588	1.237	0,034	0,98	6.971	<0,01	+
LPI/LPO	21	-0472	1,24	0,037	0,98	6,486	<0,01	+
LP/LPO	20	-1,291	1,354	0,068	0,96	5.206	<0,01	+

femelles juvéniles	n	Ordonnée à l'origine	Coefficient régression	Erreur standard	r²	t	p	Allométrie
LT/LPO	11	1,033	0,964	0,081	0,94	0,44	ns	0
LC/LPO	12	0,306	0,967	0,049	0,975	0.673	ns	0
LA/LPO	12	-0,524	1.186	0,057	0,975	3.263	<0,01	+
LPI/LPO	11	-0,285	0,793	0,088	0,89	2.35	<0,05	-
LP/LPO	11	-1,14	1,022	0,121	0,88	0.182	ns	0

Tab. 7 : Paramètres des relations linéaires entre la longueur Post-Orbitaire du céphalothorax (LPO) et les autres variables pour les femelles matures et juvéniles de la population du Zerrouka. (r² : coefficient de corrélation au carré ; t : valeur du t-test ; p : probabilité). Les signes +, - et 0 caractérisent respectivement une allométrie majorante, minorante et l'isométrie.

Mâles matures	n	Ordonnée à l'origine	Coefficient régression	Erreur standard	r²	t	p	Allométrie
LT/LPO	34	1,122	0,864	0,023	0,98	5.913	<0,01	-
LC/LPO	34	0,332	0,931	0,02	0,99	3.45	<0,01	-
LA/LPO	11	-0,398	1.883	0,054	0,97	2.167	ns	0
LPI/LPO	34	-0,62	1.594	0,085	0,92	6.99	<0,01	+
LP/LPO	32	-1.379	1,596	0,08	0,93	7.45	<0,01	+

Mâles juvéniles	n	Ordonnée à l'origine	Coefficient régression	Erreur standard	r²	t	p	Allométrie
LT/LPO	18	1,055	0,966	0,064	0,93	0.531	N	0
LC/LPO	18	0,332	0,919	0,06	0,94	1.35	ns	0
LA/LPO	15	-0,466	1.867	0,089	0,88	1.494	ns	0
LPI/LPO	16	-0,406	1.288	0,096	0,93	3	<0,01	+
LP/LPO	16	-1.083	1,089	0,095	0,9	0.936	ns	0

Tab. 8 : Paramètres des relations linéaires entre la longueur Post-Orbitaire du céphalothorax (LPO) et les autres variables pour les mâles matures et juvéniles de la population du Zerrouka. (r² : coefficient de corrélation au carré ; t : valeur du t-test ; p : probabilité). Les signes +, - et 0 caractérisent respectivement une allométrie majorante, minorante et l'isométrie.

femelles matures	n	Ordonnée à l'origine	Coefficient régression	Erreur standard	r²	t	p	Allométrie
LT/LPO	25	1,114	0,914	0,038	0,96	2.263	<0,02	0
LC/LPO	23	0,282	0,006	0,024	0,99	0.25	ns	0
LA/LPO	24	-0,462	1.199	0,057	0,95	3.491	<0.01	+
LPI/LPO	24	-0,399	1.223	0,064	0,94	3.484	<0,01	+
LP/LPO	23	-1.109	1,264	0,097	0,89	2.722	<0,02	+

femelles juvéniles	n	Ordonnée à l'origine	Coefficient régression	Erreur standard	r²	t	p	Allométrie
LT/LPO	11	1,054	0,996	0,077	0,97	0.005	ns	0
LC/LPO	12	0,331	0,917	0,056	0,96	1.482	ns	0
LA/LPO	12	-0,469	1.076	0,079	0,95	1.962	ns	0
LPI/LPO	12	-0,332	1.076	0,082	0,95	0.854	ns	0
LP/LPO	11	-1.269	1,486	0,14	0,93	3.471	ns	+

Tab. 9 : Paramètres des relations linéaires entre la longueur Post-Orbitaire du céphalothorax (LPO) et les autres variables pour les femelles matures et juvéniles de la population du Sidi mimoun. (r² : coefficient de corrélation au carré ; t : valeur du t-test ; p : probabilité). Les signes +, - et 0 caractérisent respectivement une allométrie majorante, minorante et l'isométrie.

Mâles matures	n	Ordonnée à l'origine	Coefficient régression	Erreur standard	r²	t	p	Allométrie
LT/LPO	14	1,142	0,838	0,093	0,98	1.742	ns	0
LC/LPO	14	0,293	0,971	0,035	0,98	0.828	ns	0
LA/LPO	14	-0,363	1.867	0,072	0,92	1.847	ns	0
LPI/LPO	14	-0,602	1.585	0,096	0,96	6.094	<0,01	+
LP/LPO	14	-1.304	1,598	0,089	0,96	6.719	<0,01	+

Mâles juvéniles	n	Ordonnée à l'origine	Coefficient régression	Erreur standard	r²	t	p	Allométrie
LT/LPO	10	1,051	0,965	0,104	0,91	0.336	ns	0
LC/LPO	11	0,309	0,973	0,085	0,94	0.317	ns	0
LA/LPO	11	-0,499	1.083	0,106	0,92	0.783	ns	0
LPI/LPO	9	-0,476	1.516	0,128	0,95	4.031	<0.01	+
LP/LPO	9	-1.197	1,484	0,154	0,93	3.143	<0.01	+

Tab. 10 : Paramètres des relations linéaires entre la longueur Post-Orbitaire du céphalothorax (LPO) et les autres variables pour les femelles matures et juvéniles de la population du Sidi mimoun. (r² : coefficient de corrélation au carré ; t : valeur du t-test ; p : probabilité). Les signes +, - et 0 caractérisent respectivement une allométrie majorante, minorante et l'isométrie.

3 – 3 – 3 - Caractérisation du dimorphisme sexuel

L'analyse de covariance effectuée sur les droites de régression entre les individus matures des deux sexes montrent les résultats suivant :

Variables	Tizguit	Sidi Mimoun	Zerrouka
LA	F= 245 df1,43 P<0,01	F= 156 df 1,35 P<0,01	F= 73,43 df 1,30 P<0,01
LP	F= 46 df 1,43 P<0,01	F= 18,10 df 1,43 P<0,01	F= 19,49 df 1,50 P<0,01
LPI	F= 68,95 df 1,36 P<0,01	F= 36,74 df 1,35 P<0,01	F= 16,36 df 1,52 P<0,01

Tab. 11 : Analyse de covariance sur les régressions linéaires simple entre la longueur post-orbitaire et les variables : LA, LP, LPI entre les individus matures des deux sexes

Nous pouvons conclure que pour la largeur de l'abdomen, pour la largeur et la longueur de la pince, la croissance est significativement différente selon que l'individu est un mâle ou une femelle. Les femelles ont, pour une valeur de LPO donnée, un abdomen plus large que celui des mâles. Les variables LP et LPI caractérisent également le dimorphisme sexuel, les mâles ont, pour une même taille de LPO, des pinces plus larges et plus longues que celles des femelles.

L'analyse de covariance effectuée sur les droites de régression entre les individus juvéniles des deux sexes montrent les résultats suivants :

Variables	Tizguit	Sidi Mimoun	Zerrouka
LA	F= 4,72 df1,41 P<0,01	F= 9,41 df 1,20 P<0,01	F= 0,44 df 1,24 P<0,01
LP	F= 3,47 df 1,35 P<0,01	F= 22,7 df 1,17 P<0,01	F= 5,15 df 1,24 P<0,01
LPI	F= 2,67 df 1,36 ns	F= 14,6 df 1,18 P<0,01	F= 0,03 df 1,24 ns

Tab. 12 : Analyse de covariance sur les régressions linéaires simples entre la longueur post-orbitaire et les variables : LA, LP, LPI, entre les juvéniles des deux sexes

Pour les groupes de juvéniles, il existe des différences significatives entre les coefficients de régression obtenus à partir de la variable LA en fonction du sexe chez les populations du Tizguit et Sidi Mimoun. La croissance relative de cette variable par rapport à la LPO est plus rapide chez les femelles que chez les mâles pour ces deux populations. Pour les trois populations, les résultats montrent une différence significative entre les coefficients de régression obtenus à partir de la variable LP pour les deux sexes. La croissance relative de la

variable LP est plus forte chez les mâles que chez les femelles. Aucune différence significative n'a été révélée pour la variable LPI entre les groupes chez les populations du Tizguit et du Zerrouka. Par contre, il existe une différence significative pour cette variable entre les deux sexes dans la population du Tizguit.

L'analyse de covariance effectuée sur les droites de régression entre les individus juvéniles des deux sexes et les individus matures montrent les résultats suivants :

Variables	Tizguit	Sidi Mimoun	Zerrouka
LA	F= 9,79 df1,39 P<0,01	F= 9,96 df 1,33 P<0,01	F= 5,22 df 1,30 P<0,05
LP	F= 0,56 df 1,36 P<ns	F= 1,9 df 1,31 ns	F= 1,03 df 1,28 ns
LPI	F= 0,177 df 1,34 ns	F= 0,07 df 1,33 ns	F= 0,965 df 1,29 ns

Tab. 13 : Analyse de covariance sur les régressions linéaires simple entre la longueur post-orbitaire et les variables : LA, LP, LPI entre les juvéniles et les femelles matures

L'ensemble des différences est significatif entre les coefficients de régression obtenus à partir de la variable entre le groupe des femelles juvéniles et celui des femelles matures. En ce qui concerne les deux autres variables liées aux dimensions de la pince, aucune différence significative n'est révélée entre ces deux groupes chez les trois populations. La croissance relative de la variable LA est plus forte chez les femelles matures que chez les femelles juvéniles pour les trois populations.

Variables	Tizguit	Sidi Mimoun	Zerrouka
LA	F= 4,67 df 1,45 P<0,05	F= 0,95 df 1,22 ns	F= 5,18 df 1,24 P<0,05
LP	F= 0,94 df 1,45 ns	F= 2,17 df 1,20 ns	F= 0,22 df 1,47 ns
LPI	F= 0,84 df 1,41 P<ns	F= 5,89 df 1,20 P<0,05	F= 0,41 df 1,46 ns

Tab. 14 : Analyse de covariance sur les régressions linéaires simples entre la longueur post-orbitaire et les variables : LA, LP, LPI, entre les juvéniles et les mâles matures

Des différences significatives sont obtenues entre le groupe des mâles juvéniles et celui des mâles matures chez les populations du Tizguit et du Zerrouka pour la variable LA. Aucune différence significative n'est révélée pour la variable LP entre le groupe des mâles juvéniles et celui des mâles chez l'ensemble des

populations. Pour la variable LPI seule la différence entre ces deux groupes est significative chez la population du Sidi Mimoun.

3 – 4 - Taille à la maturité sexuelle

La taille à la maturité sexuelle a été estimée graphiquement à partir du point d'intersection obtenu entre la droite de croissance du groupe des individus juvéniles et celle du groupe des individus matures quand celles-ci diffèrent significativement l'une de l'autre. Chez les mâles, elle est atteinte approximativement à 20,1 mm de LPO pour la population du Zerrouka (Fig. 8 e). Chez les femelles, elle est de 18,2 mm de LPO pour le Tizguit (Fig. 8 c) et de 16,2 mm de LPO pour le Zerrouka (Fig. 8 d). Pour la population du Sidi Mimoun, elle se situe approximativement à 19,15 mm de LPO pour les mâles (Fig. 8 b) et à 18,2 mm pour les femelles (Fig. 8 a).

3 – 5 - Apports de l'analyse multidimensionnelle

3 – 5 – 1 - Population du Tizguit

La représentation graphique correspondant à la projection des individus selon les deux principaux axes discriminants est présenté sur la figure 9 a. La caractérisation des deux premiers axes par les sept variables est exprimée par les valeurs des coefficients de corrélation entre les axes et les variables (tableau 15). L'axe 1 est défini par l'ensemble des variables, cependant les corrélations interclasses les plus élevées entre les variables et les axes discriminants correspondent à LA et LAB. Cet axe est donc la résultante de l'effet de taille engendré par une hétérogénéité de l'échantillonnage, ce premier axe séparant les juvéniles des matures et les mâles matures des femelles matures. L'axe 2 est défini principalement par les descripteurs LP et LPI. Cet axe sépare les mâles matures des femelles matures et, de façon moins nette, les mâles juvéniles des femelles juvéniles.

Variables	Axe1	Axe 2
LT	0,8109	0,1880
LC	0,7750	0,2236
LPO	0,7763	0,2223
LAB	0,8438	0,1551
LA	0,9268	0,0721
LPI	0,5394	0,4548
LP	0,5083	0,4887

Tab. 15 : Valeur des coefficients de corrélation entre les axes et les variables

L'observation du pourcentage d'individus bien classés dans les groupes pré-définis à l'origine est de 82,4 % (tableau 16).

Groupe	Reclassification (%)				
	1	2	3	4	5
1	93	*	*	7	*
2	*	54,5	45,5	*	*
3	*	7	93	*	*
4	29	*	*	71	*
5	*	*	*	*	100

Tab. 16 : Pourcentage de reclassification des individus en fonction des groupes à l'origine, femelle juvéniles (groupe 1), femelle matures (groupes 2 et 3), mâles juvéniles (groupe 4) et mâles matures (groupe 5)

Quelques différences sont observables entre les groupes auxquels appartiennent les individus et les groupes auxquels ils sont affectés. Certains mâles juvéniles sont affectés au groupe des femelles juvéniles, cette observation n'est néanmoins pas surprenante puisque les analyses précédentes nous ont montré qu'il était difficile de différencier les sexes avant leur maturité sexuelle à partir des données morphométriques, cependant le pourcentage de reclassification reste élevé. La moitié des femelles matures du premier groupe se retrouve dans celui du second, ce qui pourrait laisser supposer qu'il existe peu de structuration entre ces deux groupes. Leur séparation étant expliquée par les variables LP et LPI, cette distinction peut résulter de régénérations suite à la perte de pinces.

3 – 5 – 2 - Population du Sidi Mimoun

La représentation graphique est illustrée sur la figure 9 b. Les deux premiers axes discriminants résultent de la combinaison entre les différentes variables. L'intensité de la liaison axe-variable est là aussi expliquée par les coefficients de corrélation (tableau. 17). L'axe 1 est le facteur dont le pouvoir discriminant est le plus fort. Il explique 62,3 % de la variance totale. Il est expliqué par l'ensemble des variables et correspond à un facteur représentatif de la taille. C'est pourquoi, une discrimination entre le groupe d'individus juvéniles et celui des individus matures selon l'axe 1 est observée. Le second axe apporte 37,2 % de l'information totale. Il est expliqué principalement par les variables liées aux dimensions de la pince (longueur et largeur). Une séparation très nette est visualisée entre les groupes en fonction du sexe.

Variables	Axe 1	Axe 2
LT	0,809	0,588
LC	0,712	0,702
LPO	0,756	0,654
LA	0,917	0,394
LPI	0,625	0,781
LP	0,684	0,728

Tab. 17 : valeurs des coefficients de corrélation entre les axes et les variables

Le pourcentage de reclassification confirme cette structuration des différents groupes puisque 90,5 % des individus se retrouvent dans leur groupe d'appartenance respectif défini au préalable (tableau. 18).

Groupe	Reclassification (%)			
	1	2	3	4
1	84,6	*	15,4	*
2	*	96	*	4
3	18,2	*	81,8	*
4	*	*	7,2	92,8

Tab. 18 : Pourcentage de reclassification des individus en fonction des groupes définis à l'origine : femelles juvéniles (groupe 1), femelles matures (groupes 2), mâles juvéniles (groupe 3) et mâle matures (groupe 4).

Ces résultats montrent une nette différenciation des différents groupes d'individus, les pourcentages élevés d'individus juvéniles bien classés permettent de supposer que le dimorphisme sexuel commence avant l'atteinte de la maturité sexuelle. L'individu femelle se trouvant reclassé dans le groupe des individus mâles matures correspond certainement à une erreur de détermination du sexe.

3 – 5 – 3 - Population du Zerrouka

La représentation graphique est donnée par la figure 9 c. La contribution des deux premiers axes principaux à l'explication de la variance totale est de 79,6 % pour l'axe 1 et de 19,4 % pour l'axe 2. L'axe 1 est défini par l'ensemble des variables et représente un facteur de taille. Le second axe quant à lui est principalement défini par les variables liées aux dimensions de la pince (tableau. 19)

Variables	Axe 1	Axe 2
LT	0,874	-0,05
LC	0,842	-0,022
LPO	0,849	-0,02
LA	0,786	-0,196
LPI	0,750	0,192
LP	0,765	0,17

Tab. 19 : Valeurs des coefficients de corrélation entre les axes et les variables

Le pourcentage de recalification est de 76 % (tableau. 20).

Groupe	Recalification (%)			
	1	2	3	4
1	75	*	25	*
2	*	90,4	*	9,6
3	25,1	7,7	69,2	*
4	*	8,3	*	91,7

Tab. 20 : Pourcentage de reclassification des individus en fonction des groupes définis à l'origine, femelles juvéniles (groupe 1) femelles, matures (groupes 2) mâles juvéniles (groupe 3) et mâles matures (groupe 4).

Les pourcentages de reclassification les plus élevés correspondent aux groupes des individus matures et montrent une nette différenciation de ces deux groupes d'individus. Les pourcentages élevés d'individus juvéniles bien classés permettent de supposer que le dimorphisme sexuel commence avant l'atteinte de la maturité sexuelle.

4 - DISCUSSION

4 -1 - Dimorphisme sexuel

Les premières études détaillées sur le dimorphisme sexuel chez les astacidae ont été faites par Rhodes et Holdich (1979). Chez *Astacus astacus*, ils ont montré que le dimorphisme sexuel lié aux dimensions de la pince et à la largeur de l'abdomen devenait évident après l'atteinte de la maturité sexuelle. L'application de la C.A.H sur nos données a confirmé cette observation puisqu'elle a permis de séparer les individus de chacun des sexes en deux groupes chez la plupart des populations démontrant qu'il existe au cours du cycle de développement des individus un changement dans les croissances relatives des variables utilisées à un moment donné. En ce qui concerne les femelles de la population du Tizguit, cette analyse a séparé celles-ci en trois groupes, un groupe considéré comme composé de juvéniles et les deux autres

formés d'individus matures. L'analyse de covariance n'ayant révélé aucune différence significative entre ces deux groupes de femelles matures, il est difficile d'apporter une explication à ce résultat résultant de la C.A.H.

Après la maturité sexuelle, les mâles possèdent des pinces plus larges et plus longues ainsi qu'un abdomen moins large que les femelles pour une même longueur totale. Nos résultats sont donc en accord avec ces observations puisqu'on note chez les mâles des trois populations étudiées une allométrie fortement majorante significativement différente de celle rencontrée chez les femelles pour les dimensions des pinces et une allométrie minorante significativement différente de l'isométrie obtenue chez les femelles pour la variable largeur abdominale.

L'augmentation de la taille générale de la pince chez le mâle après l'atteinte de la maturité sexuelle est liée à un changement du rôle de celle-ci. Stein (1976) chez *Orconectes propinquus* comme Thomas et Ingle (1987) chez *Austropotamobius pallipes*, ont montré que les pinces n'étaient pratiquement plus utilisées à des tâches nutritives (recherche de la nourriture, capture de celle-ci) mais principalement à des fins de reproduction. En effet, suite à l'atteinte de maturité sexuelle, les pinces sont utilisés lors des accouplements, et plus particulièrement durant la lutte qui s'instaure entre les deux partenaires au cours de la phase pré-nuptiale (Stein, 1976). De plus les combats entre congénères chez les écrevisses sont relativement fréquents et la dimension des pinces joue un rôle déterminant sur l'issue de ceux-ci (Stein 1976).

En ce qui concerne la variable largeur de l'abdomen, cette étude montre que pour une longueur post-orbitaire du céphalothorax donnée, les femelles matures ont une largeur de l'abdomen plus grande que celle des mâles. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus chez d'autres espèces de crustacés par Huxley (1924) ; Huxley et Teissier (1936) et par Hartnoll (1982), La face ventrale de l'abdomen joue le rôle d'incubateur pendant l'ensemble de la période du développement des œufs.

Cette étude a également permis d'apprécier le dimorphisme sexuel avec l'atteinte de la maturité sexuel. En raison des difficultés d'échantillonnage (exposées dans l'introduction) des individus juvéniles dans les populations naturelles, peu d'études sur ce thème ont été réalisées et particulièrement chez *A. Astacus*. Chez une population anglaise d'*A. pallipes*, Thomas (1981) note que les profils de croissance pour les dimensions de l'abdomen et de la longueur de la pince sont les mêmes pour les deux sexes jusqu'à l'atteinte de la maturité sexuelle. Dans cette étude, il apparaît que le dimorphisme sexuel lié à la variable LA commence durant la phase juvénile chez les populations du Tizguit et du Sidi Mimoun. Les résultats obtenus à partir de la variable LP soulignent

également une différenciation entre les sexes avant l'atteinte de la maturité sexuelle chez les trois populations. Le dimorphisme sexuel lié à la variable LPI commence pendant le stade juvénile uniquement pour la population du Sidi Mimoun. Ce résultat a été signalé chez d'autres crustacés comme par exemple le crabe *Trapezia ferruginea* où le dimorphisme sexuel lié aux dimensions de la pince commence dès le stade juvénile (Wright et Abele, 1981). Il semble donc que le commencement du dimorphisme sexuel chez *A. astacus* soit fonction d'une part des variables utilisées et d'autre part des populations échantillonnées.

4 – 2 - Apport de l'analyse multivariée

D'une manière générale lorsqu'on effectue une analyse multivariée sur des données morphométriques, le premier axe discriminant est souvent expliqué par l'ensemble des variables. De ce fait, il est souvent assimilé à un facteur de taille globale, représentatif de l'effet d'échantillonnage portant la majorité de l'information dans la discrimination des échantillons. Ainsi les individus juvéniles se retrouvent séparés des individus matures par le premier axe. Cet axe est donc la résultante de l'effet de taille engendré par une hétérogénéité de l'échantillonnage.

L'observation des représentations graphiques obtenues à la suite de l'application de l'analyse discriminante sur les trois échantillons (du Sidi Mimoun, du Tizguit et du Zerrouka) ainsi que l'examen des résultats concernant la contribution des variables aux axes confirmant le fort pouvoir de discrimination des variables liées aux dimensions de la pince dans la séparation des individus en fonction du sexe. Les pourcentages de reclassification des individus juvéniles dans leur groupe d'origine sont élevés pour les trois populations : ceci confirme les premiers résultats obtenus à partir de l'examen des droites d'allométrie à savoir que le dimorphisme sexuel commence avant l'atteinte de la maturité sexuelle pour certaines variables. D'après ces analyses multivariées, il en ressort qu'il existe une différence très nette dans l'explication du dimorphisme sexuel entre d'une part les variables concernant les dimensions de la pince et la variable correspondante à la largeur abdominale. Le dimorphisme sexuel lié aux variables largeur et longueur de la pince est plus accentué que celui lié à la variable largeur abdominale.

4 – 3 - Utilité de déterminer la taille à la maturité sexuelle

Parmi les différentes stratégies de repeuplement qui sont utilisées également au Maroc pour l'écrevisse, les réintroductions à partir d'animaux matures prélevés dans le milieu naturel sont les plus communes car elles nécessitent peu de matériel et aucune infrastructure. Les autres procédures employées sont le déversement de juvéniles obtenus en éclosion expérimentale à Azrou. Cette

seconde stratégie permettra de ne pas ponctionner dans le stock naturel et donc de ne pas affaiblir sa structure reproductive, mais elle nécessite des installations propices à l'élevage des animaux moyennant un investissement matériel et humain important. Ces raisons font que généralement les tentatives de repeuplement se font à partir de femelles grainées avec un apport de mâles au printemps suivant précédant la période de reproduction (Fenouil et Chaix, 1992). Cependant, l'introduction de femelles grainées demande d'énormes précautions durant leur manutention. La fragilité des œufs vis à vis du transport et des changements de température rend ces opérations délicates. C'est pourquoi, un apport de couples matures durant la période estivale ou à l'automne est recommandé. Cette stratégie semble moins perturbante pour le milieu donneur que le prélèvement de femelles grainées qui prive ce milieu d'une partie de ses juvéniles. Si les femelles matures sont prélevées avant la ponte, le milieu donneur peut ajuster sa fécondité en jouant sur le pourcentage de femelles pouvant être grainées de façon à garder une productivité approximativement constante (Huner et Lindqvist, 1986 ; Skurdal et Qvenild, 1986). Cette stratégie nécessite donc la caractérisation de la taille de la maturité sexuelle dans les populations des milieux donneurs.

Dans un but d'optimisation de ces opérations, il est nécessaire également de porter une réflexion approfondie sur le choix des individus matures à utiliser en particulier sur la taille totale de ces individus. Dans une étude menée sur une population d'*A. pallipes*, Mankampa (1995) a montré une diminution des capacités de reproduction chez les femelles de grandes tailles. Ainsi, un repeuplement à partir de jeunes individus matures permettraient une production globale de descendants supérieure à celle attendue pour des femelles plus âgées. De plus, la baisse des capacités de reproduction des femelles introduites coïnciderait avec l'atteinte de la maturité sexuelle de la première descendance. Il n'y aurait donc pas d'interruption dans le phénomène de recrutement au niveau de la population.

4 – 4 - Définition de la taille à la maturité sexuelle

Notre objectif dans ce travail est de définir la taille à la maturité sexuelle, en nous référant aux données graphiques traduisant la croissance relative des dimensions de certains variants sexuels, ce qui pose le problème de la définition de la taille à la maturité sexuelle. La plupart des auteurs qui ont étudié cette question l'ont souvent définie très imparfaitement. En général, ils prennent en considération la présence de sperme dans les spermiductes et la présence d'ovule dans les ovaires mais ces observations requièrent souvent la mort des animaux. Certains auteurs la définissent comme la taille à laquelle 50 % des femelles sont aptes à se reproduire : le critère retenu est la présence d'œufs sous l'abdomen. Cependant, il est difficile d'obtenir ce type de données à partir de

prélèvements effectués dans le milieu naturel. Durant l'ensemble de la période d'incubation, les femelles grainées se réfugient dans des caches pour n'en ressortir qu'après l'éclosion des œufs. L'apparition de glandes cémentaires bien développées est également utilisée pour déterminer la taille de la maturité sexuelle chez les femelles. Selon ce critère, Carral et al. (1994) ont caractérisé une taille à la maturité sexuelle à 22 mm de céphalothorax (LC) chez des femelles issues d'une population espagnole. Brown et Bowler (1977) l'ont estimée par cette même observation à 23 mm de LC pour une population anglaise. Par des études comportementales, Ingle et Thomas (1974) ; Moriarty (1973) et O'Keeffe (1986) ont montré que les mâles d'*A. pallipes* sont normalement matures entre 22 et 25 mm de LC. Par utilisation de données morphométriques, Rhodes et Holdich (1979) ont montré une augmentation de la taille de la pince à 29 mm de LC chez les mâles provenant de populations anglaises. Dans le même temps, ils ont observé chez les femelles une augmentation brutale de la largeur de l'abdomen à 24 mm de LC.

Une des informations essentielles que l'on peut retirer de ces différents travaux est la différence qui existe entre les tailles de première maturité en fonction des sexes. Les mâles possèdent à leur première maturité une longueur totale supérieure à celle des femelles. Nos résultats confirment cette règle générale. L'investissement énergétique utilisé pour devenir sexuellement mature est beaucoup plus important chez les femelles que chez les mâles. Cette différence d'énergie est convertie chez les mâles en gain sur la croissance. De plus, le nombre de mue chez les individus matures diffère en fonction du sexe (une mue par an pour les femelles et deux mues par an chez les mâles).

Les tailles de première maturité recensées dans ce travail sont à rapprocher de celles citées pour cette espèce dans la bibliographie. Cependant, il serait utile de comparer les résultats obtenus avec ceux déterminés à partir d'autres critères cités ci-dessus. Il est important de signaler que cette taille peut varier d'une année sur l'autre en fonction des variations des conditions environnementales (Moriarty, 1973 ; O'Keeffe, 1986 ; Woodlook et Renolds, 1988). Arrignon (1996) note que la taille de première maturité sexuelle chez *A. astacus* est environ de 60 mm chez les mâles soumis à des conditions environnementales considérées comme classiques.

5 – CONCLUSION

L'examen des paramètres morphométriques liés aux dimensions de la pince et de la largeur abdominale a permis de caractériser le dimorphisme sexuel chez *Astacus astacus*. L'emploi des analyses multivariées permettent d'obtenir une bonne discrimination entre les sexes pour l'ensemble des individus. Ce résultat signifie que la discrimination des sexes pour ces variables commence avant

l'atteinte de la maturité sexuelle. La caractérisation de la taille à la maturité sexuelle est l'une des étapes préalables pour mener à bien des tentatives de repeuplement. Elle sera également prise en compte, pour la détermination de la taille légale de capture des animaux. Ceci doit être pris en considération par une éventuelle réglementation de façon à permettre aux écrevisses de se reproduire au minimum une fois avant d'être capturées.

Chapitre IV : Etude du cycle biologique au sidi mimoun

1 - INTRODUCTION

La vie d'une écrevisse comprend au moins deux phénomènes très importants et qui ont lieu plusieurs fois durant son existence ; la reproduction et les mues. Leur étude, permettra de mettre en évidence les particularités et les différents facteurs impliqués dans la détermination des différentes phases de son cycle biologique. Ceci, aura pour effets un meilleur contrôle de sa productivité (pas de vidange durant la période d'éclosion et d'incubation par exemple), une amélioration de la productivité dans les perspectives de développement d'une production astacicole nationale.

Ayant pour objectif, de connaître le cycle biologique de cette espèce au Maroc, nous avons étalée nos recherches sur deux périodes successives (juin 1996 à mai 1997 et juin 1997 à mai 1998). Ce qui a permis de tirer les premières constatations concernant l'originalité de la population de l'oued Sidi Mimoun en particulier.

2 - MATERIEL ET METHODES

2 – 1 - Techniques

Pour la capture des écrevisses dans l'oued Sidi Mimoun, nous avons pratiqué la pêche à la main et l'emploi des nasses appâtées. La descriptions de ces techniques est détaillée dans le chapitre précédent.

2 – 2 - ECHANTILLONNAGE

Les échantillons ont été prélevés mensuellement durant les deux périodes d'études et ce, aussi bien durant la période de reproduction que durant la période de croissance. Un contrôle permanent de l'état des écrevisses était effectué tous les quinze jours pour une meilleure maîtrise des différentes phases du cycle biologique des écrevisses.

La capture des écrevisses est toujours réalisée en remontant les 200 premiers mètres du cours d'eau de Sidi Mimoun tout en essayant de garder constant l'effort de pêche puisque la densité des écrevisses est trop importante. Nous avons noté au sein du même écosystème la succession de quatre écotopes de l'amont à l'aval composés de graviers seuls, graviers et sable, sable et alluvions, sable seul. Chaque écrevisse capturée est allongée dos contre une règle métallique graduée au millimètre près et mesurée de l'apex du rostre à l'extrémité du telson, pesée en utilisant une balance de terrain, puis remise à l'eau immédiatement après la détermination du sexe.

Des observations concernant les caractéristiques morphologiques des écrevisses capturées sont enregistrées suivant le sexe notamment :

Femelles :

- présence de spermatophores ou de taches blanches sur l'abdomen ;
- état des ovaires et de la zone pléopodale par transparence ;
- présence ou absence des œufs pléopodaux ;
- aspect des œufs pléopodaux ;
- présence ou absence des larves ;
- aspect des larves ;
- consistance de l'exosquelette ;
- état pathologique ;
- existence de mutilations.

Mâles :

- état des pièces copulatives ;
- consistance de l'exosquelette ;
- état pathologique ;
- existence de mutilations.

Parmi les individus capturés, nous gardions régulièrement une vingtaine dont la taille est comprise entre 8,0 et 11,0 cm, pour une étude plus poussée au laboratoire. Pendant la période d'incubation, des femelles portant des œufs étaient également transportées au laboratoire dans une glacière remplie d'eau et réfrigérée à 4°C par des barquettes glacées pour un comptage des œufs pléopodaux sous la loupe.

Le 24 juillet 1997 une trentaines d'écrevisses ont été capturées et placées dans des bocaux contenant du formol à 4 %, pour une analyse de leurs contenus stomacaux au laboratoire pour définir leur régime alimentaire. Cette technique très simple, déjà utilisée par Pieplow (1938), évite tout processus de digestion, postérieur à la capture.

2 – 3 - Travaux réalisés au laboratoire

2 – 3 – 1 - Dégrainage des femelles

Les femelles vivantes ramenées au laboratoire sont légèrement anesthésiées par de l'éther. Elles sont par la suite, fixées sur le dos par des épingles et des crochets dans un bac de dissection. Ce dernier est placé sous une lampe à loupe orientable. Les œufs sont humectés le plus possible avec de l'eau physiologique. Ils sont prélevés un à un à l'aide d'une pince Bruxelles courbée.

2 – 3 – 2 - Préparation des contenus stomacaux au laboratoire

Seul le contenu stomacal des écrevisses formolées est prélevé au moment de la dissection au laboratoire. Il est immédiatement placé dans une boîte de Pétri contenant de l'eau physiologique, puis analysé sous loupe binoculaire. Plus restrictivement, la portion antérieure est le plus souvent seule considérée. En effet, le contenu de la portion pylorique, en aval du moulinet gastrique, est tellement broyé qu'il est non identifiable dans la plupart des cas.

3 – RESULTATS ET DISCUSSION

3 – 1 - REPRODUCTION

3 – 1 – 1 - Maturité sexuelle

A la fin du mois de novembre 1996, nous avons capturé des mâles qui présentaient une vésicule séminale saillante contenant un liquide blanchâtre (spermatozoïdes) et dont les pléopodes I et II étaient turgescents et blanchâtres. Les femelles capturées, présentaient compte à elles des œufs ovariens de couleur brunâtre. Ces modifications furent également constatées sur le même site fin

octobre 1997 et par HAJLI (1990) dans l'oued Zerrouka où l'on retrouve la même espèce, et par Clement et al (1978) en Ariège (France).

La plus petite femelle et mâle que nous avons capturé et qui présentaient ces modifications morphologiques mesuraient respectivement 8,5 cm et 8,0 cm. Nous pensons que la maturité sexuelle pourrait être atteinte chez les mâles au bout de trois ans, alors que les femelles ne sont matures qu'au bout de quatre ans. Cette différence de maturité sexuelle a été relevée chez la même espèce par Cukersis (1984), par Crocker (1957) et Kracht (1978) chez *Orconectes limosus*.

3 – 1 – 2 - Accouplement

Des modifications comportementales ont été particulièrement enregistrées chez les mâles vers le début du mois de décembre 1996 et début novembre 1997. En effet, certains d'entre eux ont été observés de façon inhabituelle en dehors de leurs abris quelques heures avant la tombée de la nuit. Les premiers cas d'accouplement que nous avons rencontré ont eu lieu à la mi-décembre 1996 et la troisième semaine de novembre 1997 (Fig. 10), alors qu'à Zerrouka selon Hajli (1990) les accouplements débutent début novembre. En France ils débutent en octobre Linotte (1992). Ceci peut s'expliquer par une baisse plus tardive de la température (en dessous de 10 °C) dans l'oued Sidi Mimoun puisqu'il est situé à une altitude plus faible que Zerrouka. Les températures de l'eau que nous avons mesurées lors de nos sorties sur le terrain étaient de 8 °C (décembre 1996) et 8,4 °C (novembre 1997) (Fig. 11). Cet effet de la température sur le déclenchement des accouplements a été confirmé par les travaux de Brodskij (1978) et Kracht (1978).

Les accouplements observés sur le site de Sidi Mimoun durent environ 10 à 30 mn alors que selon Masson (1978), chez *Pacifastacus leniusculus* espèce voisine de *Astacus astacus* cette opération dure entre 8 à 20 minutes. A la fin de laquelle, nous avons constaté que les femelles présentaient des spermatophores filamenteux de couleur blanche nacré déposés entre les pléopodes II et III et également au niveau des uropodes. Certaines d'entre elles, présentent des taches d'un blanc laiteux, disposés le long de l'arceau de chaque segment abdominal, puis ces taches s'étendent à la base des pléopodes.

Une fois l'accouplement achevé, les femelles surtout étaient mutilées, ceci se caractérisait par la perte de l'une ou des deux pinces à la fois, cette constatation, a également été faite par Chaisemartin (1979). Les individus que nous avons observés en accouplement présentaient des tailles variables comprises entre 8,0 cm et 12,5 cm, parfois le mâle avait quelques millimètres de moins que sa partenaire. Aucun cas d'accouplement n'a été enregistré depuis la mi-janvier 1997 et la troisième semaine de décembre 1997, nous n'avons trouvé aucune femelle portant des spermatophores, ce qui nous a permis de dire que ces dates correspondent à la fin de la période d'accouplement à Sidi Mimoun.

A partir du début du mois de janvier 1997 jusqu'au mois de mai 1997 et de décembre 1997 jusqu'au mois de mai 1998, l'effectif des femelles dans nos échantillons est nettement inférieur à celui des mâles. Ceci s'explique par le fait qu'après la fécondation, les femelles s'isolent dans leurs caches, où va se poursuivre la gestation interne (Fig. 12).

3 – 1 – 3 - Ponte et incubation

A l'approche de la ponte, les ovaires exercent une légère pression sur la face ventrale de l'abdomen qui se gonfle. Les œufs sont visibles sous le tégument abdominal. C'est dès la troisième semaine de janvier 1997 et la fin de la première semaine de janvier 1998, que nous avons récolté les premières femelles grainées, dont les œufs brun-violet sont entourés d'une membrane qui se colle aux pléopodes, formant un filament qui sert à la fixation. Cela suppose que la période d'accouplement à l'oued Sidi Mimoun dure environ quatre à cinq semaines. La durée de cette période d'accouplement est variable : selon Droscher (1906) elle est de six semaines, selon Tsukerzis (1969) et André (1960) elle est de deux à trois semaines. La ponte intervient environ deux semaines après la fin de la période d'accouplement. Cette période a été estimée par André (1960) à cinq semaines. Nous pensons, que l'intervalle de temps séparant l'accouplement et la ponte est fonction de la température. Cette observation a également été faite par Tsukerzis (1964).

Durant la période d'incubation, le pourcentage des femelles ovigères récoltées varie suivant les classes de tailles (tableau. 21). Ce pourcentage diminue de façon significative à partir de la deuxième semaine de mai, passant en moyenne

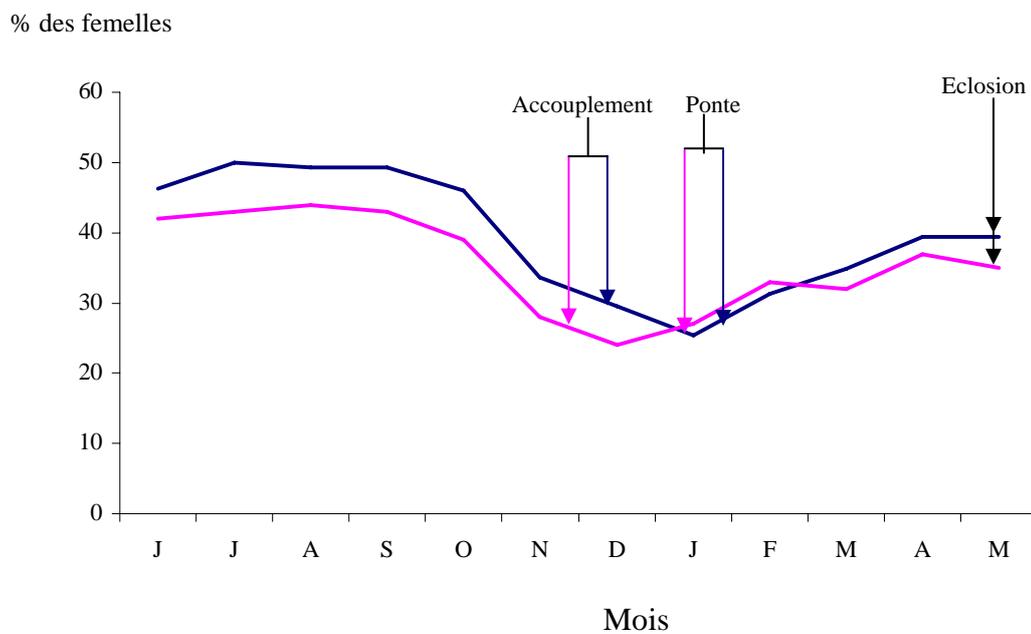


Fig. 10 : Variation du pourcentage des femelles dans l'ensemble des échantillons récoltés en 1996 (—) et 1997 (—)

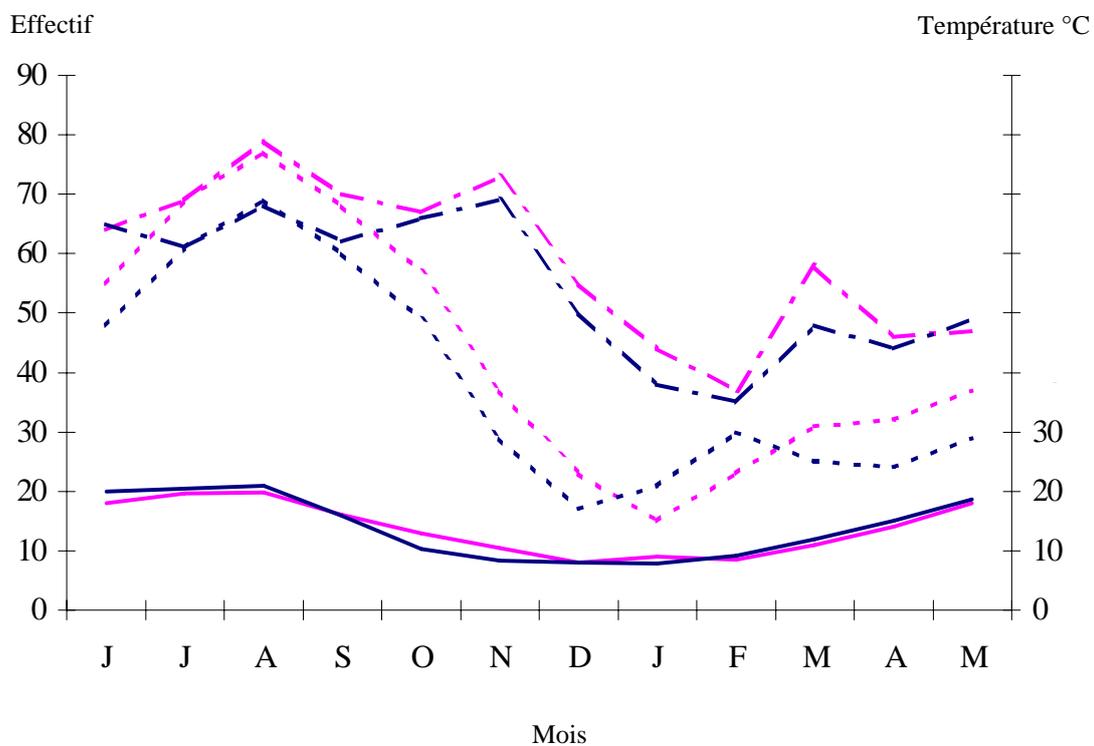


Fig. 11 : Evolution saisonnière des effectifs mâles et femelles en fonction de la température

- Température : 1996-1997
- Températures : 1997-1998
- - - Effectifs mâles : 1996-1997
- - - Effectifs mâles : 1997-1998
- · · Effectifs femelles : 1996-1997
- · · Effectifs femelles : 1997-1998

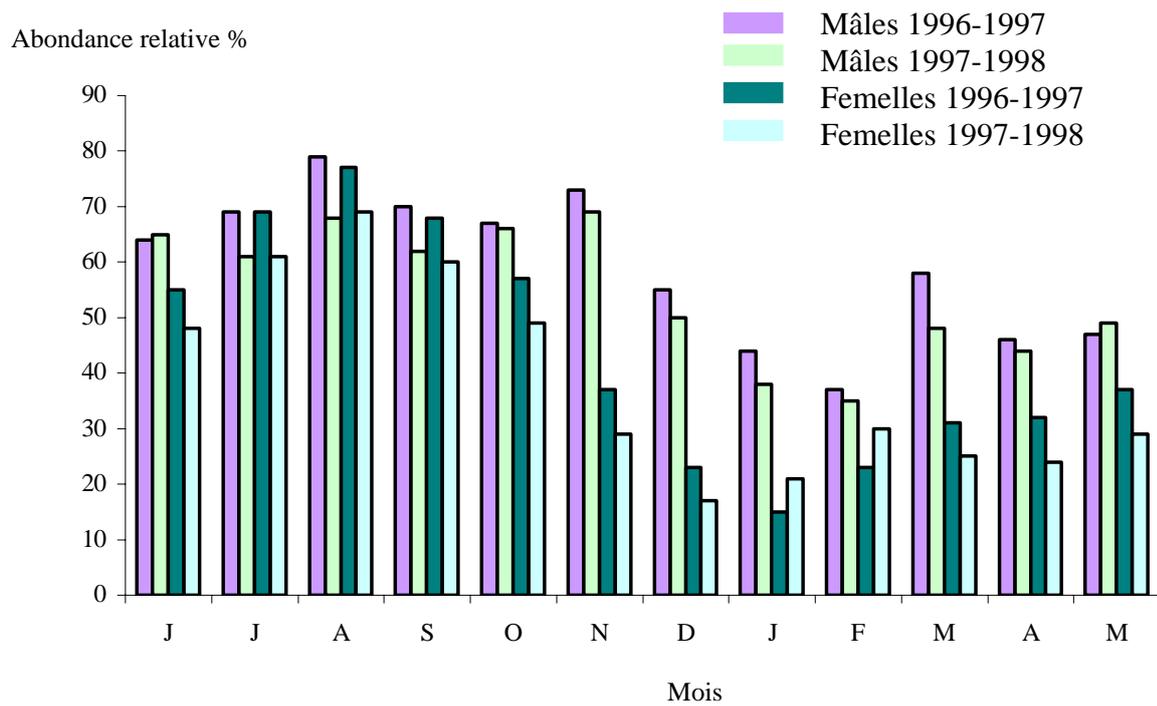


Fig. 12 : Abondance relative globale par sexe

pour les deux périodes d'études de 83 % en avril à 32 % en mai. Cette diminution est également confirmée par les travaux de Fenouil (1987) Chez *Austropotamobius pallipes*.

Pour les deux périodes d'études les éclosions débuteraient vers début mai et s'achèveraient début juin. Nous estimons donc que la durée de l'incubation dans l'oued Sidi Mimoun est d'environ quatre mois et demi cette période est réduite par rapport à celle retrouvé par Hajli (1990) dans l'oued Zerrouka et qui est de cinq mois.

Par ailleurs, nous avons constaté, que la capacité à pondre des femelles dont la taille est inférieure à 8,5 cm n'est pas très importante ; ce qui nous a laissé penser que le facteur taille pourrait intervenir au niveau de la capacité à pondre. Il se pourrait également qu'elles ne soient pas fécondées car elles sont trop petites. Brewis et al (1985) chez *Austropotamobius pallipes* pensent qu'en général les mâles préfèrent féconder de grandes femelles. Nous avons également remarqué que les rares femelles appartenant à la classe de taille (12,25 – 13 cm) ont une faible capacité de ponte, et qui peut s'expliquer par une stérilité «secondaire», qu'Auvergne (1975) a observé chez *Astacus astacus* dans le cas où les œufs ne sont pas fécondé par les spermatozoïdes, suite à l'accouplement des femelles avec des mâles de taille beaucoup plus petite. Abrahamasson (1972 - 1973) lors de ses travaux sur *Astacus astacus* a remarqué que dans les eaux froides le pourcentage de petites femelles ovigères est faible, ainsi le facteur thermique interviendrait également dans ce phénomène, bien que l'eau de Sidi Mimoun ne soit que rarement inférieure à 9 °C.

Classe de taille	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai
8,5-9,25	25	59	62	67	21
9,25-10	47	86	94	91	32
10-10,75	42	92	95	95	41
10,75-11,5	49	97	95	97	37
11,5-12,25	40	95	93	96	38
12,25-13	21	45	53	48	26
Moyenne	37%	79%	82%	83%	32%

Tab. 21 : Pourcentage moyen des femelles ovigères par classe de taille au cours de la période d'incubation lors des deux périodes d'étude

Suite au dégrenage et au comptage que nous avons effectué au laboratoire, le nombre d'œufs portés par femelle récoltée, varie suivant la taille de ces dernières (tableau. 22). Ainsi il passe en moyenne de 102 œufs chez les femelles de 8,5 cm à 216 chez celles de 11,0 cm.

Taille en cm	Janvier	Février	Avril	Moyenne
8,5	110	104	93	102
9,0	131	126	117	125
10,0	222	203	188	204
11,0	245	211	194	216
Moyenne	177	161	148	162

Tab. 22 : Evolution du nombre moyen d'œufs pléopodaux chez les femelles de *A. astacus* au cours de l'incubation.

Lahti et al (1981) Skurdal et al (1986) chez *Astacus astacus* ; Brewis et al (1985) et Fenouil (1987) ont démontré Chez *Austropotamobius pallipes* l'existence d'une corrélation linéaire positive entre la taille des femelles et le nombre d'œufs portés. Nous avons également confirmé cette corrélation, en effet la figure 13 montre que le nombre moyen d'œufs par femelle en fonction de la taille moyenne de chaque classe de taille chez *Astacus astacus* au niveau du Sidi Mimoun croit selon un modèle exponentiel positif d'équation :

$$Y = 7.535 e^{0.313x}$$

Nous avons également noté, que le nombre moyen d'œufs diminuait d'environ 17% entre le début et la fin de la période d'incubation des deux périodes d'études. Cette diminution est de 20 % chez les écrevisses de la même taille au niveau de l'oued Zerrouka, ainsi la fertilité de travail (nombre d'œufs sur l'abdomen après la ponte permettrait une plus grande production de juvéniles dans l'oued Sidi Mimoun. Cette production pourrait être améliorée en prélevant les individus très âgés particulièrement les grands mâles. Une comparaison du nombre moyen d'œufs pléopodaux chez *Astacus astacus* en fonction de la taille des femelles, dans trois régions différentes est présentée dans le tableau 23.

Œufs pléopodaux

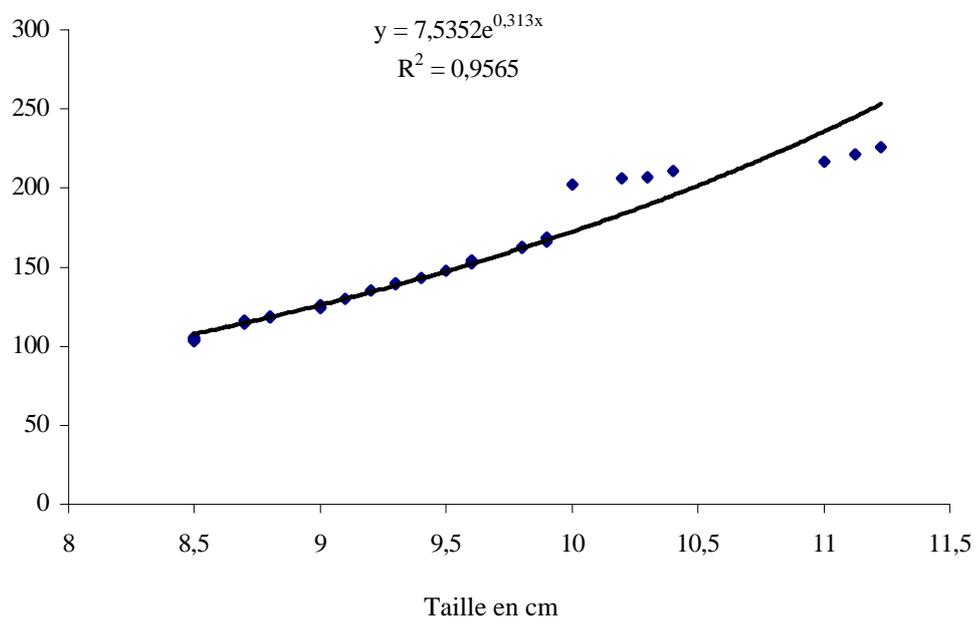


Fig. 13 : Variation du nombre moyen d'œufs pléopodaux en fonction de la taille des femelles

Taille \ Région	8,5 cm	9,0 cm	10,0 cm	11,0 cm
Sidi Mimou	110	131	222	245
Zerrouka	-	120	210	238
Lithuanie	-	75	83	-

Tab. 23 : nombre moyen d'œufs pléopodaux chez *A. Astacus* en fonction de la taille des femelles, dans trois région différentes

Quelques jours avant l'éclosion, les œufs deviennent rougeâtres; nous avons même pu observer sous la loupe à l'intérieur de l'œuf un embryon ayant l'aspect d'une tache circulaire sombre. Selon plusieurs auteurs, ce stade du développement embryonnaire correspond au stade de « l'œil ».

3 – 1 – 4 - Eclosion

Lors des deux périodes d'études, nous avons constaté, que Le début de la deuxième semaine de mai marque le début des éclosions dans le cours d'eau du Sidi Mimoun, alors qu'elle survient à Zerrouka selon Hajli à la fin mai. Ce décalage devrait être lié à la précocité de la période chaude au niveau de la région où se trouve l'oued Sidi Mimoun, et également à la différence d'altitude entre les deux milieux.

Au cours du mois de mai, des femelles dont les tailles sont comprises entre 9,0 et 11 cm, portant des larves ont été capturées. Ces larves ou écrevisses nouvellement écloses qui ne ressemblent pas tout à fait à l'adulte. Leur cephalothorax est large et très proéminent, le rostre est recourbé vers le bas, les uropodes n'existent pas, le telson est allongé et garni de soies, ces différences morphologiques nous ont laissé penser qu'il s'agit de larves de premier stade L1, Ces dernières restent accrochées à l'abdomen maternel par un filament tressé s'étirant de la larve à la tige de l'œuf. Cette description correspond à celle donnée par Zehnder (1934) et André (1960).

Parmi ces femelles, il y a également celles qui portent des larves ressemblant fortement à l'adulte, leur carapace est plus dure que celle des larves L1, leur rostre est redressé, la queue est élargie en éventail et mesurent environ 11 mm., Ces caractéristiques ont également été décrites par Zehnder (1934); André (1960); Shpolonskaya (1975) et Hajli (1990), ce qui nous a permis de dire qu'il s'agit de larves du deuxième stade.

Conclusion

Les deux périodes d'études réalisées pour déterminer le cycle de reproduction des écrevisses à pattes rouges dans le cours d'eau du Sidi Mimoun ont permis de montrer que les accouplements débutent à la mi-décembre et s'achèvent deux à trois jours après la mi-janvier, soit une durée d'environ quatre à cinq semaines. Après les pontes qui commencent fin janvier, l'incubation se poursuit jusqu'au début de la deuxième semaine de mai, date à laquelle les premières éclosions sont enregistrées.

Ainsi le cycle de reproduction qui ne dure que cinq mois et demi (Fig. 14), et pendant lequel la période d'incubation ne dure que quatre mois et demi, peut être considéré comme très réduit par rapport à ceux enregistrés dans d'autres sites astacicoles notamment européens et celui de Zerrouka, ce qui constitue un gain précieux dans la mesure où un élevage semi-intensif serait prévu.

Dans ce milieu, les femelles dont les tailles sont comprises entre 10 et 12 cm sont les plus représentatives de la population femelle, ces dernières présentent une fécondité élevée, d'où un recrutement important de nouveaux individus. Ceci permettra de fournir des juvéniles pour le repeuplement d'autres cours d'eaux, et d'assurer la stabilité de la population d'écrevisses de Sidi Mimoun.

4 - PERIODE DE MUE A SIDI MIMOUN

Au début de la troisième semaine d'avril 97 et de la deuxième semaine d'avril 1998, nous avons récolté des écrevisses dont la taille ne dépassait pas 85 mm, et présentaient une carapace qui claquait lorsqu'on exerçait dessus une pression des doigts. D'autres individus présentaient une carapace bien lisse et bien propre. Ces symptômes annonçaient le début des mues dans l'oued Sidi Mimoun. Nous avons calculé le pourcentage moyen des individus ayant mué, et que nous avons retrouvé dans nos échantillons aussi bien pour les mâles que pour les femelles (Tab. 24 et 25).

Il apparaît ainsi que ce sont les individus immatures qui muent en premier dès le mois d'avril avec 50 % des effectifs en moyenne chez les femelles comme chez les mâles, cette constatation a également été faite par Masson (1978) chez *Pacifastacus leniusculus*, Fenouil (1987) chez *Austropotamobius pallipes* et Hajli (1990) chez *Astacus astacus*. Durant le même mois seulement 20 % des mâles adultes contre 7 % des femelles matures ont mué. Nous avons pensé que ces dernières n'ont pas porté d'œufs. Ce retard de mue chez les femelles qui

Classe de taille	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août
7 - 7,75	100	-	100	100	100
7,75 - 8,5	-	-	75	75	75
8,5 - 9,25	50	100	75	100	-
9,25 - 10	33	67	100	100	50
10 - 10,75	-	38	78	78	88
10,75 - 11,5	-	50	73	85	92
11,5 - 12,25	-	38	78	87	86
12,25 - 13	-	0	50	56	73
% Total	10	41	76	80	84

Tab. 24 : Pourcentage moyen des femelles ayant mué par classe de taille

Classe de taille	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août
7 - 7,78	-	100	100	100	100
7,78 - 8,56	100	67	100	75	100
8,56 - 9,34	67	67	75	86	50
9,34 - 10,12	60	75	67	60	87
10,12 - 10,9	33	67	77	83	82
10,9 - 11,68	-	72	81	90	86
11,68 - 12,46	-	75	83	67	80
12,46 - 13,24	-	50	67	78	83
13,24 - 14	-	33	60	60	80
% Total	22	67	78	81	84

Tab. 25 : Pourcentage moyen des mâles ayant mué par classe de taille

n'ont pas réalisé l'éclosion, est confirmé chez *Orconectes limosus* par les travaux de Jestin (1979), par Pratten (1980) et Fenouil (1987) chez *Austropotamobius pallipes*. Le pourcentage d'individus ayant mué n'augmente de façon significative que chez les mâles au cours du mois suivant soit 67 %. Cette augmentation serait liée à une augmentation importante de la température de l'eau qui atteint 14 à 15 °C. L'effet de la température sur le déclenchement des mues a été aussi relevé chez les crustacés en général par Mayrat (1994), chez *Pcifastacus leniusculus* par Vigneux (1978) et chez *Austropotamobius pallipes* par Fenouil (1987).

Ce n'est qu'au mois de juin que ces pourcentages deviennent importants atteignant 78 % chez les mâles et 76 % chez les femelles puisque chez ces dernières, les éclosions se sont achevées. Hajli (1990) a aussi confirmé que la période de mue chez les femelles adultes est conditionnée par la période des éclosions. Par ailleurs, la température de l'eau est passée à 18 °C. Cette tendance à l'augmentation s'affirme pour les mois de juillet et août, puisque ces pourcentages dépassent les 80 % chez les deux sexes.

Lors de la récolte de juvéniles en août des deux périodes d'études, nous avons noté que certains d'entre eux étaient en pleine période de mue vue l'état très moue de leur exosquelette, ce qui fut également le cas jusqu'à la fin septembre début octobre. Il en est de même pour les juvéniles du cours d'eau Zerrouka selon Hajli (1990). En effet, ces derniers effectuent un nombre important de mues lors de leur première et même deuxième année de vie. Ce nombre élevé de mues chez les juvéniles a été démontré par les travaux de Kracht (1978). Les moyens dont nous disposons ne nous ont pas permis de connaître le nombre de mues qu'ont effectué les individus de chaque génération. Seuls un élevage en bassin avec des conditions ambiantes et une qualité d'eaux proches de celles du milieu étudié nous auraient permis de le déterminer.

Conclusion

Dans le cours d'eau du Sidi Mimoun, la période de mue dure environ six à sept mois chez les juvéniles, elle est plus courte chez les adultes. En effet elle débute au mois d'avril et s'achève en octobre (Fig.14). Cette période est conditionnée d'une part par l'augmentation de la température qui déclenche les mues, et par la période des éclosions chez les femelles.

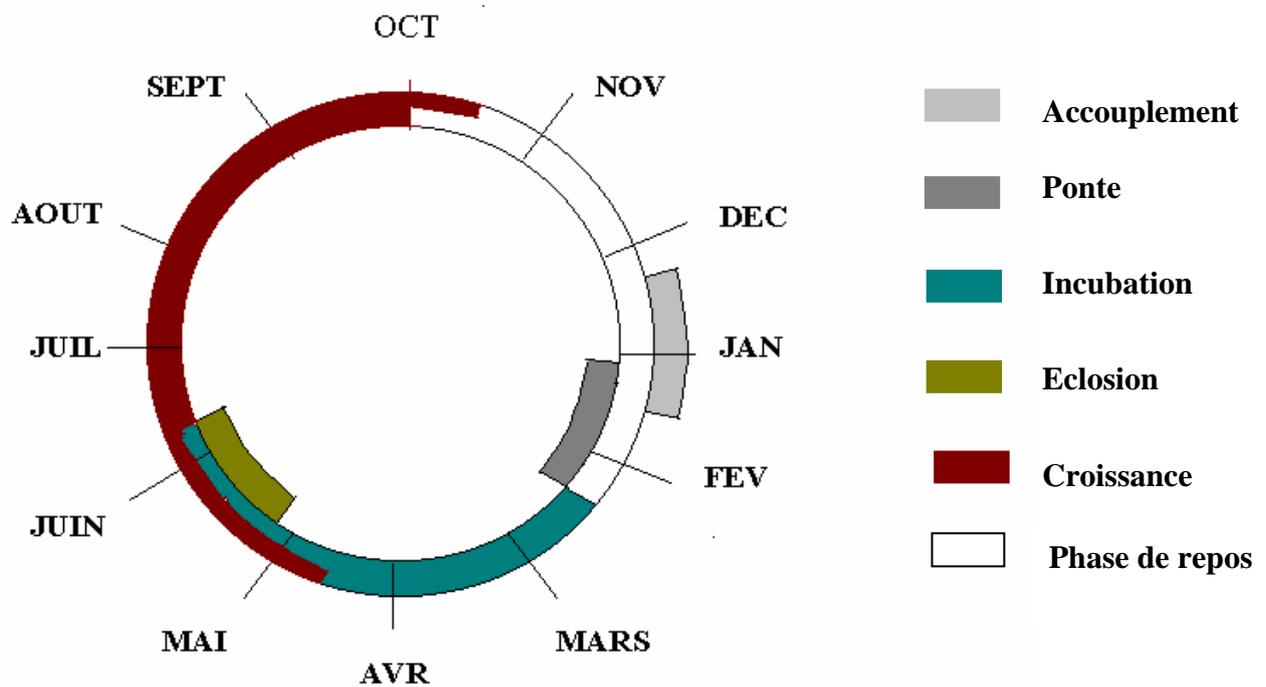


Fig. 14 : Cycle biologique de l'écrevisse à pattes rouges dans le cours d'eau du Sidi Mimoun

5 – CROISSANCE ET ACTIVITE

5 – 1 - Relation poids-taille

A partir de la maturité sexuelle, nous avons enregistré que la relation poids taille diffère entre les mâles et les femelles (Fig. 15 et 16). La représentation graphique de la relation entre ces deux paramètres, permet d'établir une relation allométrique qui s'exprime comme suit :

$$\begin{aligned} P_E &= 0.0487 L_E^{2.8142} \\ P_\Phi &= 0.0236 L_\Phi^{3.204} \end{aligned}$$

Les mâles présentent un coefficient d'allométrie supérieur à 3 soit 3,204, ils ont une croissance allométrique majorante. Leur poids frais croit de façon proportionnelle au cube de la longueur majoré de 0,204. Ceci implique qu'ils gagnent plus de poids que de longueur.

Le coefficient d'allométrie de 2,8142 exprime chez les femelles une croissance allométrique à tendance minorante. Elles gagnent plus de longueur que de poids. Ceci implique, que pour une même taille, les mâles sont plus gros et plus charnus que les femelles. Nous avons expliqué ce phénomène par le fait que les mâles effectuent toujours un nombre de mue supérieur à celui des femelles. Chez ces dernières surtout, ce nombre diminue rapidement puisqu'elles subissent l'influence conjuguée des facteurs taille et reproduction. Par la suite, le nombre de mues se stabilise à partir d'une certaine taille chez les deux sexes. Cette constatation a également été faite par Brewis et Bowler (1985) et par Fenouil (1987).

Conclusion

Le développement de l'écrevisse serait donc fonction du sexe et sous la dépendance de facteurs internes (maturité sexuelle, taille, phase du cycle biologique) et externes (température, qualité de la nourriture, qualité de l'eau). Ceci se reflète par un coefficient d'allométrie plus important chez les deux sexes, par rapport à ceux trouvés par Hajli (1990) dans l'oued Zerrouka soit 3,0629 pour les mâles et 2,779 pour les femelles.

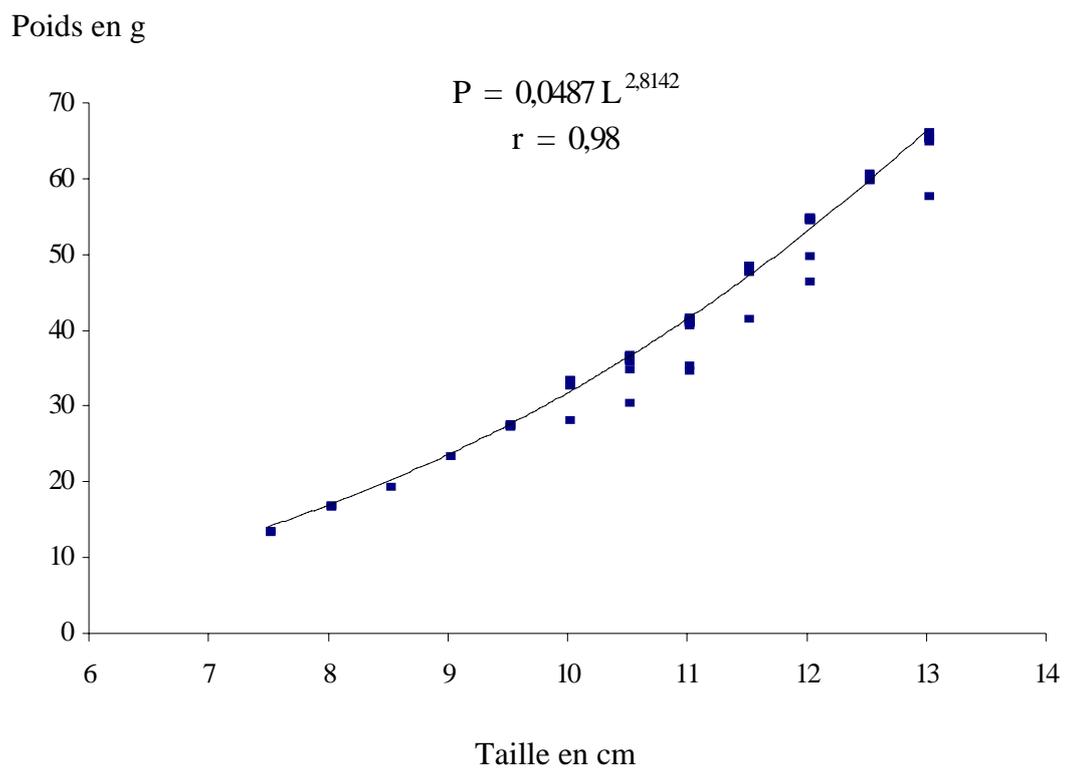


Fig. 15 : Relation poids-taille chez les écrevisses femelles du cours d'eau du Sidi Mimoun

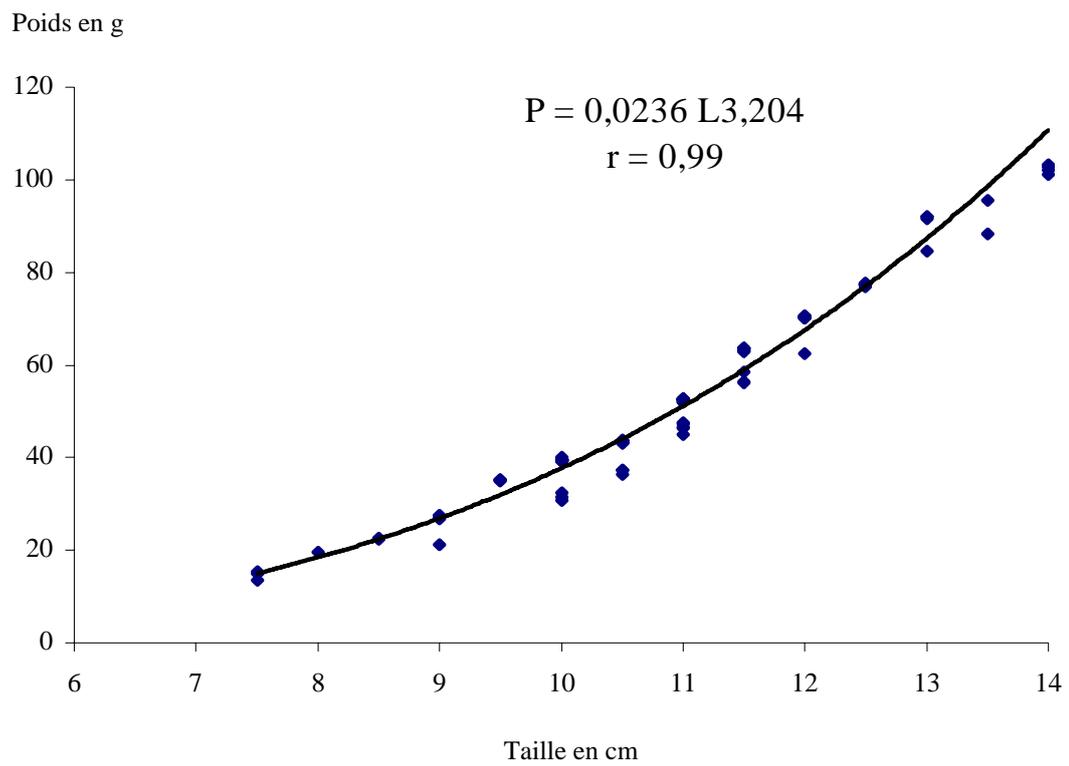


Fig. 16 : Relation poids-taille chez les écrevisses mâles du cours d'eau du Sidi Mimoun

5 – 2 - Indice d'activité

Dans le cours d'eau du Sidi Mimoun, l'activité des écrevisses peut être estimée à partir des données brutes : effectif total des captures ou nombre d'individus capturés par station. Nous avons adopté les logarithmes de ces valeurs brutes en respectant la contrainte de nullité de l'indice quand l'effectif des captures est nul. Si **N** est l'effectif total des écrevisses capturées et **n** le nombre de stations d'échantillonnages (écotopes) : I_a l'indice d'activité selon Jestin (1979) est :

$$I_a = \text{Log} (N/n + 1)$$

L'activité de la population d'écrevisses du cours d'eau du Sidi Mimoun, inférée à partir des captures mensuelles (1996-1997), varie au cours du cycle annuel (Fig. 17). Elle augmente régulièrement d'avril en août, où elle atteint son maximum. Cette phase d'augmentation se déroule parallèlement à l'accroissement de la température des eaux de 11 °C à 19.8 °C et la fin de la période de reproduction et le début de la phase de croissance. L'indice d'activité chute brusquement après que la température de l'eau a nettement diminué en janvier, c'est à dire au moment des pontes. Si la tendance à la baisse est nette pendant les mois les plus froids, nous avons noté que l'indice d'activité n'est jamais nul et que, il existe une liaison entre l'activité la température et la phase du cycle biologique des écrevisses. Cette sensibilité de l'écrevisse aux variations de la température a été mise en évidence chez *Orconectes immunis* par Cranshaw (1974).

Si l'activité générale de l'espèce étudiée varie au cours de l'année, il n'a pas été possible pour nous de confirmer que les zones d'activité changent également. En effet, les variations des effectifs capturés entre les différents écotopes dont le substrat diffère ne dépassent pas 2 % pour les deux sexes.

Ces faibles écarts sont liés à la densité des individus, c'est à dire à la bonne qualité de l'habitat dans tous les écotopes du site. Cependant nous avons constaté qu'en aval tu parcours étudié, la densité des écrevisses diminue largement. Nous pensons que l'augmentation de la profondeur et l'envasement important de ce tronçon seraient à l'origine de cette diminution, ce qui a également été relevé par Jestin (1979) lors de ses travaux dans le lac de Creteil en France. Ce qui nous a laissé penser, que la pêche électrique comme moyen de capture dans cette partie du cours d'eau serait plus efficace pour confirmer le lien éventuel entre la profondeur, le substrat et l'activité des écrevisses.

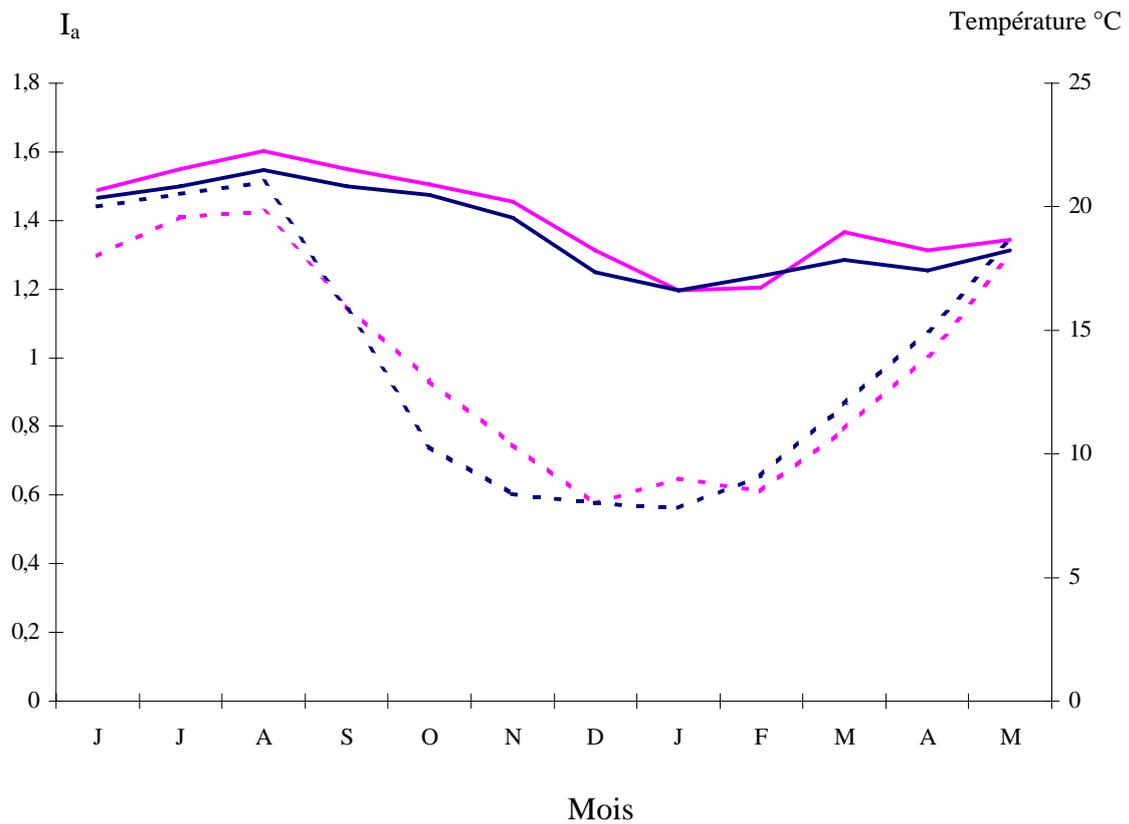


Fig. 17 : Variation de l'indice d'activité mensuel (τ_a) et de la température au cours des deux périodes d'études

- Indice d'activité 1996-1997
- Indice d'activité 1997-1998
- - - Températures 1996-1997
- - - Températures 1997-1998

La méthode choisie ne tient compte que de la fréquence d'observation des composantes des contenus stomacaux, exprimée en pourcentage. Ce mode de présentation semi-quantitatif a été fréquemment employé pour sa commodité Jestin, 1979 et Fenouil, 1987. Nous avons tenté une estimation du volume relatif des différents composants. L'état des débris d'aliments chez *Astacus astacus* rend très aléatoire l'application d'une telle méthode.

Le plus souvent seules les parties chitineuses des insectes sont identifiables, formant parfois des amas fibreux inextricables. Les plantes sont moins dilacérées. Les restes de feuilles surtout mortes sont aisément identifiables, ainsi que les algues filamenteuses, pratiquement intactes. Les gammares les plus abondants dans les contenus stomacaux ont en général peu souffert du passage dans les pièces buccales. Il est clair que la variabilité des possibilités d'identification introduit des biais systématiques. Certains groupes zoologiques sont probablement largement sous-estimés, certaines de leurs organes étant difficilement identifiables à la loupe.

Les résultats de l'analyse des contenus stomacaux (tableau. 26), a montré que 90 % des écrevisses ont une alimentation mixte, dont 55 % des matières ingérées par ces individus sont d'origines animales et 40 % d'origines végétales. Les 10 % non alimentées le sont, parce qu'elles ont été capturées dès le début de leur phase active.

Type d'aliment	Pourcentage moyen
Gammares	28 %
Insectes	17 %
Ecrevisses	10 %
Algues filamenteuses	22 %
Graines, feuilles et plantes	18 %
Aliments indéterminés	5 %

Tab. 26 : Analyse des contenus stomacaux

Il y a une prédominance des gammares à cause de leur abondance dans le cours d'eau. André (1960) note que lorsque l'écrevisse trouve des gammares en

abondance, elle cherche rarement autre chose pour se nourrir. Nous avons également noté un taux relativement important de jeunes écrevisses dans les contenus stomacaux, dénotant d'un cannibalisme lié à une densité élevée des écrevisses dans le cours d'eau du Sidi Mimoun. Toutes les écrevisses présentaient du matériel végétal dans leur estomac y compris des feuilles mortes. Cette tendance détritivore semble également générale chez les astacides Westman et al (1986). Roqueplo (1979) a remarqué que la présence des feuilles en décomposition est une condition nécessaire à la présence, en abondance, d'écrevisses dans le milieu. Momot et al (1978) pensent que le besoin en végétaux serait en rapport avec un besoin d'apport en micro-organismes qui sont abondants sur les végétaux, en particulier sur ceux qui sont en décomposition. Nous pensons que *Astacus Astacus* est une espèce opportuniste en ce qui concerne son alimentation, elle est omnivore et se nourrit de ce qu'elle trouve.

7 - Conclusion

Bien que le protocole d'échantillonnage n'ait pas été conçu dans le but d'évaluer l'activité des écrevisses, certains aspects de la répartition ont pu être mis en évidence. Des facteurs liés au cycle de vie de l'écrevisse (mue, ponte, accouplement) et environnementaux (température, aliments, substrat), interviennent pour rythmer les mouvements de l'écrevisse.

L'amélioration des techniques de pêche, l'établissement d'un programme d'échantillonnage plus important et des traitements statistiques tenant compte des aspects biologiques et environnementaux permettraient lors de prochains travaux d'appuyer ces relations entre les individus et les éléments de l'espace-temps. Egalement ceci permettra d'éviter les risques d'erreurs systématiques dans la détermination des effectifs et d'évaluer la densité des écrevisses dans le cours d'eau du Sidi Mimoun.

CHAPITRE V : Etude préliminaire des glandes cémentaires et de leur sécrétion chez *Astacus astacus* (Linné 1758)

I - INTRODUCTION

Les glandes cémentaires sont des glandes exocrines présentes chez les femelles de la plupart des Crustacés Décapodes. Elles sont souvent considérées comme un caractère sexuel secondaire temporaire, car Elles ne sont visibles qu'en période d'activité ovarienne, Elles émettent leur sécrétion peu avant la ponte des ovocytes et disparaissent ensuite.

Elles furent décrites pour la première fois chez différentes espèces d'*Astacus* par Lereboullet (1860) qui outre leur périodicité, observa le synchronisme entre leur maturation et celle de l'ovaire. Leur nature sécrétrice ne fut reconnue qu'en 1876 par Braun. Cet auteur leur attribue un rôle dans la fixation des œufs sur les pléopodes, hypothèse reprise ensuite par Cano (1891). Yonge (1932, 1935, 1937), Lloyd et al (1940) partagent cette opinion et considèrent que l'enveloppe externe de l'œuf et le pédoncule le fixant aux pléopodes sont produits par les glandes cémentaires. Il en est de même pour Stephens (1952), Miyake (1954) et Aiken (1982). Actuellement on attribuerait plutôt à la sécrétion des glandes cémentaires une action enzymatique, intervenant dans la libération des spermatozoïdes par ouverture du spermatophore, et la formation d'un milieu favorable à la fécondation. Aucune preuve n'existe actuellement confirmant ou infirmant ces différentes hypothèses. Les glandes cémentaires sont d'ailleurs très mal connues. Farkas (1927) dans son travail sur les glandes tégumentaires des Décapodes les identifie à celles-ci en raison de la similitude de structure observée en microscopie photonique. Par la suite aucune étude structurale, à l'exception de la brève description donnée par Lassalle (1981), et aucune étude ultrastructurale n'a été effectuée sur ce sujet. Seuls les pores excréteurs et leur distribution ont été décrits au microscope à balayage par Thomas et all. (1975).

Cette absence de données nous a déterminé à commencer une étude sur les glandes cémentaires. Celle-ci est par ailleurs justifiée par le désir de voir éclairci le problème posé par les pertes importantes d'œufs subies par les femelles d'écrevisses "grainées" (c'est-à-dire portant leurs œufs) dans le milieu naturel, ce qui est préjudiciable sur le plan économique.

Avant d'entreprendre des recherches sur la nature et le rôle du produit de sécrétion, des études macroscopiques (radiologiques) et immunohistochimiques ont été réalisées (annexe 1) avant de mener une étude ultrastructurale qui nous a paru indispensable. Nous avons essayé d'obtenir expérimentalement la reprise du

développement des glandes cémentaires qui se produit normalement en été et que nous ne pouvons donc pas observer. De plus, par des techniques histochimiques nous avons tenté d'entrevoir la nature du produit de sécrétion.

2 - MATERIEL ET METHODES

2 – 1 - Materiel

Les écrevisses sont mises en élevage à température ambiante dans des bacs munis d'une pompe filtrante fonctionnant en circuit fermé, sont éclairés par des tubes "Grolux" de type horticole, sous photopériode constante (9L/15D). La nourriture constituée de légumes précuits, est distribuée deux fois par semaine.

2 – 2 - Techniques d'etude

2 – 2 – 1 - Histologie classique et histochimie

a - Fixation – Inclusion

Les glandes cémentaires sont prélevées le plus rapidement possible (moins de 5 minutes) et fixées. Différents mélanges ont été utilisés : Bouin, Bouin-Hollande-Sublimé, Helly, Zenker, Susa de Heidenhain, Halmi. Les meilleurs résultats ont été obtenus avec les deux derniers, vraisemblablement en raison de la présence d'acide trichloracétique et de sublimé. La durée de fixation ne doit pas excéder 24 heures sous peine de durcissement des pièces rendant difficile l'exécution des coupes. Après inclusion dans la paraffine à 56 °C, Les pièces sont débitées en coupes sériées de 5 µm d'épaisseur.

b – Colorations

Différentes colorations topographiques ont été utilisées :

- Azan de Heidenhain ;
- Trichrome en un temps de Gabe et Martoja ;
- Coloration de mowry ;
- Hématoxyline de Groat et Picro-indigocarmin ;
- Bleu alcian et acide périodique-schiff (PAS) associés à l'orange G ou à l'hématoxyline de Groat comme colorant des noyaux.

c – Histochimie

Des tests histochimiques, dont la liste et les résultats sont groupés dans le tableau 27, ont été réalisés sur coupe. Ils tendent à mettre en évidence les mucopolysaccharides.

d - Coloration in toto

Les pièces fixées par le Halmi, sont colorées en masse pendant 2 jours par le carmin chlorhydrique alcoolique, différenciées par l'alcool chlorhydrique (alcool 70° à 0.5 % d'HCl), puis déshydratées par des bains d'alcool de titre croissant, éclaircies par le toluène et montées entre lame et lamelle dans le baume du Canada.

e - Microscopie électronique à transmission

Après prélèvement, Les glandes cémentaires sont fixées pendant 20 minutes par une solution aqueuse de glutaraldéhyde à 3 % dans un tampon de phosphate disodique 0.09 M, post-fixées pendant 15 minutes par du tétraoxyde d'osmium à 1 % dans le même tampon, puis déshydratées par des bains d'alcool de titre croissant et inclus dans l'araldite après passage dans l'oxyde de propylène. La polymérisation de l'araldite s'effectue en 48 heures dans une étuve à 60 °C. Des coupes ultrafines de 500 à 700 Å d'épaisseur sont ensuite réalisées à l'ultramicrotome LKB 8800, contrastées par le nitrate d'uranyle à 10 % dans l'alcool à 50°, puis par le citrate de plomb en solution aqueuse à 0.4 % et observées au microscope Philips EM 201. Les photographies ont été prises à l'aide d'un photomicroscope Zeiss Avec un film Agfapan 25.

f - Microscopie électronique à balayage

Des fragments de cuticule sont fixés et post-fixés comme précédemment, puis collés sur un bloc porte-objet à l'aide de la peinture d'argent. Les observations et les photographies ont été faites au microscope Camebax MB 1.

g - Ablation des pédoncules oculaires

Les expériences d'épédonculation ont été réalisées sur 15 femelles d'*Astacus astacus* venant de prendre :

- 5 d'entre elles ont subi une épédonculation bilatérale ;
- 5 autres ont été opérées unilatéralement ;
- 5 sont gardées comme témoins.

Les plaies sont cautérisées, pour éviter une perte trop importante d'hémolymphe et limiter les risques d'infection. Après 25 et 40 jours, un animal de chaque groupe a été sacrifié. Les glandes cémentaires et les ovaires ont été fixés pour l'histologie et la microscopie électronique, après évaluation de leur stade de développement à la loupe binoculaire.

3 - R E S U L T A T S

3 - 1 - Morphologie des glandes cémentaires

3 – 1 – 1 – Localisation

Chez les femelles d'*Astacus astacus*, Des taches blanches, symétriques par rapport au tube digestif et à la chaîne nerveuse apparaissent après la mue dans les sternites abdominaux, les pleures, les pléopodes et les uropdes. Ces taches grossissent et s'opacifient jusqu'au moment de la ponte. Elles produisent alors un mucus abondant et s'estompent ensuite. Ce sont les glandes cémentaires. Leurs pores excréteurs s'ouvrent principalement dans la partie antérieure des pleures et des sternites. Ils sont groupés en nombre variable (2 à 10) (photo. 1), associés ou non à une soie. Au microscope à balayage, après fracture de la cuticule, chaque groupe de pores paraît relié à une ampoule qui doit jouer un rôle dans le stockage de la sécrétion (photo. 2).

3 – 1 – 2 - Description d'une glande à maturité

A la dissection, les glandes cémentaires se présentent dans chaque segment sous forme d'une masse blanchâtre, compacte, à surface mamelonnée, logée en partie dans la gouttière sternale, contre l'hypoderme ventral. Renflée dans la partie médiane, elle s'étire latéralement et s'étale dans les pleures. La coloration "in toto" au carmin chlorhydrique alcoolique révèle que cette masse est constituée d'un grand nombre de lobules plus ou moins allongés, disposés sans ordre apparent. Sur coupes histologiques la cohésion de la glande paraît assurée par un abondant tissu conjonctif lâche qui emballe les lobules. Ces derniers présentent l'allure générale d'un acinus et nous les appellerons par la suite "lobules acineux". En effet, leurs éléments s'ordonnent autour d'un canalicule central qui débouche dans un réseau de canaux excréteurs. Ces derniers aboutissent à un canal principal dont l'extrémité distale munie d'une valve (photo. 3) aboutit à l'ampoule cuticulaire citée précédemment.

Les canaux excréteurs paraissant constitués d'un épithélium, bordé intérieurement d'un revêtement cuticulaire et extérieurement de tissu conjonctif (photo. 4). De nombreux sinus hémolymphatiques baignent la glande;

3 – 1 – 3 - Structure et ultrastructure d'un lobule acineux à maturité

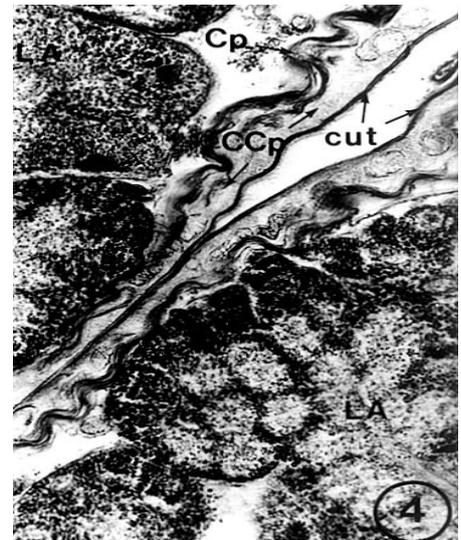
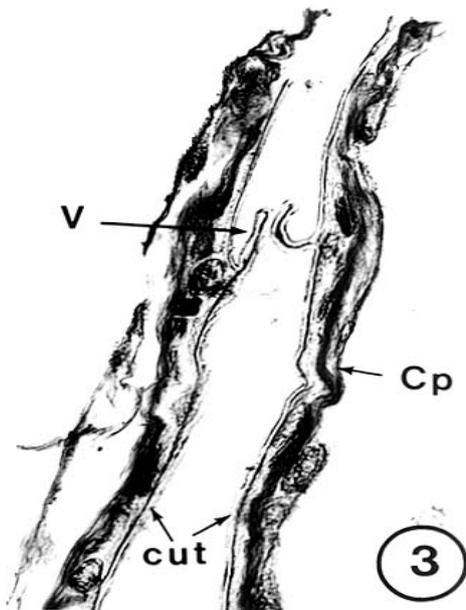
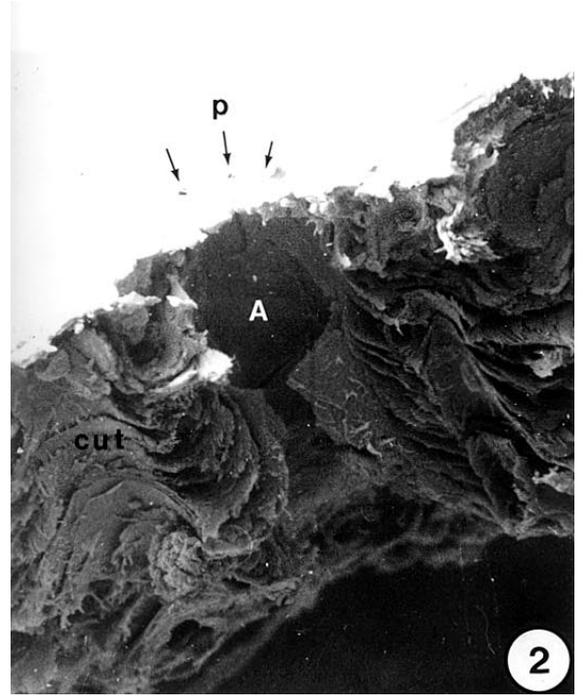
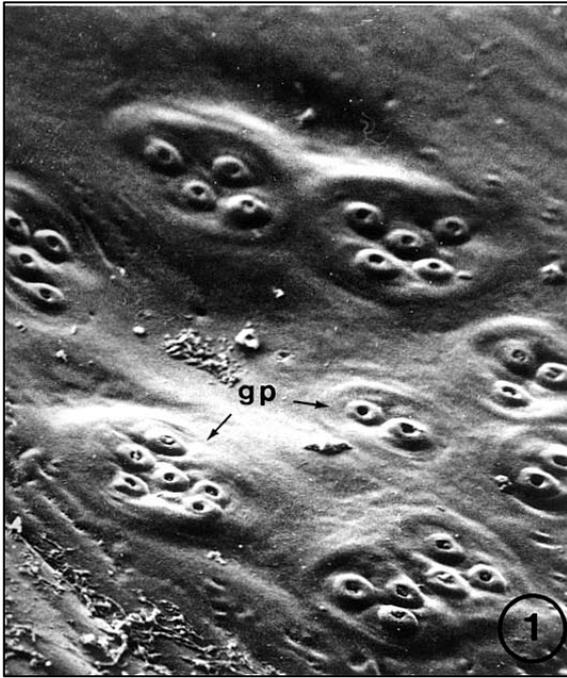
Le lobule est entouré par une enveloppe conjonctive très fine (environ 1 µm d'épaisseur), colorée en bleu par l'Azan de Heidenhain et en rose par la picrofuchsine de Van Gieson.

Photo. 1 - Groupes de pores (gp) à la surface d'un pleure. Microscopie à balayage G x 2880.

Photo. 2 - Fracture de la cuticule (cut). On observe une ampoule (A) de stockage de la sécrétion, en relation avec 3 pores (p). Microscopie à balayage G x 3000.

Photo. 3 - Extrémité distale d'un canal principal (cp), bordé intérieurement d'un revêtement cuticulaire (cut) et muni d'une valve (v). Azan de Heidenhain. Microscopie électronique à transmission G x 440.

Photo. 4 - Canal excréteur principal (cp). CCp : cellule du canal ; cut : revêtement cuticulaire ; LA : lobule Acineux. Trichrome en un temps de Gabe et Martoja. Microscopie électronique à transmission G x 440.



La coloration au trichrome en un temps de Gabe et Martoja révèle trois catégories de cellules à affinités tinctoriales différentes (photo. 5) :

- des cellules sécrétrices (S.1) formant un épithélium sécréteur en rosette, dont la base est colorée en rouge et l'apex incolore ;
- des cellules sécrétrices (S.2) un peu nombreuses, intercalées entre les cellules S.1, et colorées en bleu ;
- une ou deux cellules centro-acineuses, situées au centre de chaque lobule acineux et colorées en rose.

Il pourrait exister une quatrième catégorie de cellule, la cellule "canal", décrite dans de nombreuses glandes tégumentaires de crustacés (Arsenault et al. 1979), d'insectes (Happ, 1973 ; Delchambre, 1973).

a - Cellules sécrétrices S.1

Ces cellules présentent un moyen très décentré du côté basal, entouré de nombreux grains de sécrétion de 0,8 à 2µm de diamètre, qui se colorent intensément en rouge par le PAS ou par le trichrome de Gabe et Martoja et en vert par le micro-indigocarmin. La partie apicale est généralement peu colorable et nous n'avons obtenu une réaction positive qu'avec le bleu alcian et les colorants du groupe des thiazines (bleu de toluidine, bleu de méthylène . . .) qui donnent une coloration violette.

En microscopie électronique, la région basale ne semble contenir qu'un noyau et des grains de sécrétion, tandis que dans la région apicale, ces grains paraissent fusionnés entre eux, formant un matériel diffus peu dense aux électrons (photo. 6). Nous n'observons aucune structure de synthèse.

b - Cellules sécrétrices S.2

Ces cellules différentes des précédentes par :

- une coloration uniforme bleue du cytoplasme, par le trichrome de GABE et Martoja (photo. 5).
- en ultrastructure, une localisation apicale et non basale des grains de sécrétion de 0.5 à 1 µm de diamètre et de faible densité aux électrons, ainsi que des structures de synthèse développées (réticulum endoplasmique granulaire (R.E.G.), appareil de Golgi et mitochondries) (photo. 7).

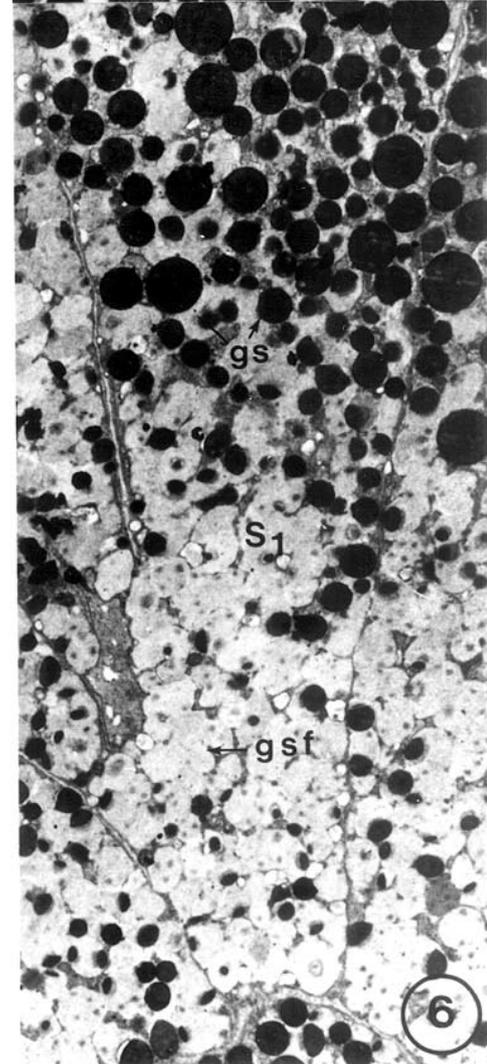
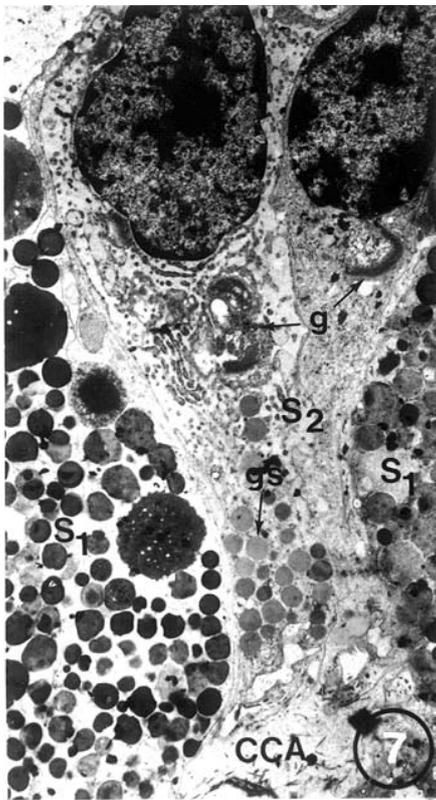
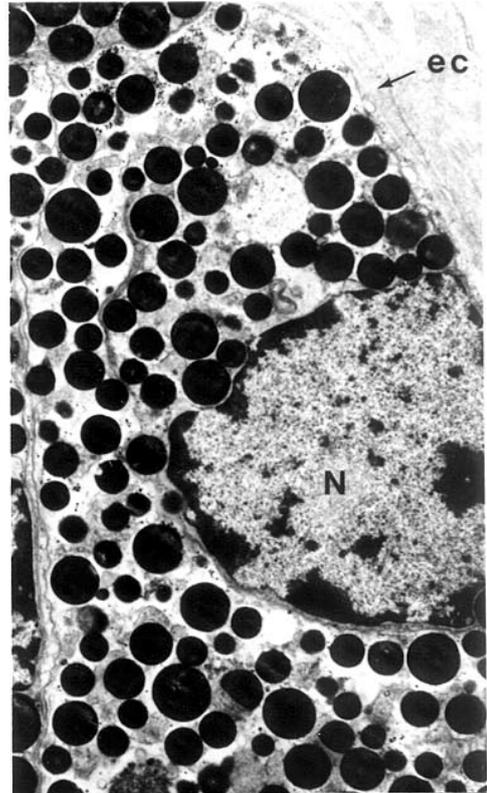
c - Cellules centro-acineuses

Situées au centre de chaque lobule acineux, ces cellules possèdent un noyau riche en chromatine diffuse (photo. 5). Elles entourent un canalicule qui paraît relié dans sa partie distale, aux canaux excréteurs (photo. 8) et dans sa partie proximale

Photo. 5 - Lobule acineux montrant le canalicule (C) et les 3 catégories de cellules : cellules sécrétrices (S.1), cellules sécrétrices (S.2) et cellule centro-acineuse (CCA). Trichrome en un temps de Gabe et Martoja. G x 440.

Photo. 6 - Reconstitution d'une cellule sécrétrice (S.1). On peut observer dans la région basale, le noyau (N) et les nombreux grains de sécrétion (gs) dans la région apicale, les grains de sécrétion semblent fusionnés (gsf), ec : enveloppe conjonctive du lobule. Microscopie électronique G x 4490.

Photo. 7 - Cellules sécrétrices (S.2). L'appareil de Golgi (g) est bien développé au centre de la cellule. Les grains de sécrétion (gs) peu denses aux électrons, occupent la région apicale. Microscopie électronique G x 2300.



aux cellules sécrétrices qui semblent former un prolongement apical (photo. 9).

En ultrastructure, nous pouvons observer dans le cytoplasme la présence d'un grand nombre de microtubules et des mitochondries allongées, particulièrement nombreuses dans la partie distale de la cellule, où existent, en outre, de nombreuses microvillosités. Celles-ci paraissent séparées du canalicule par une mince couche cytoplasmique, qui pourrait correspondre à un prolongement d'une cellule " canal" (photo. 11). Dans la partie proximale des microfilaments entourent directement le canalicule (photo. 10). Celui-ci paraît pénétrer à l'intérieur des cellules sécrétrices. En ultrastructure, les "prolongements apicaux" précédemment observés en microscopie optique paraissent en fait correspondre à une invagination de la membrane des cellules sécrétrices. A ce niveau, les cellules centro-acineuses et sécrétrices sont reliées par des desmosomes, en arrière desquels nous distinguons des jonctions septées (photo. 10). Ces observations peuvent être rapprochées de celles faites par Juberthie-Jupeau (1976) sur les glandes post-gonopodiales du myriapode *Glomeris marginata*.

3 – 1 – 4 - Hétérogénéité des glandes cémentaires

Avant la ponte, les lobules acineux présentent une différence de maturation entre la région dorsale et la région ventrale de la glande (photo.12 et 13) qui se caractérise par :

- une condensation progressive de la chromatine des noyaux qui semblent devenir pycnotiques, mise en évidence par coloration à l'hématoxyline de Groat ;
- une augmentation de la densité des grains de sécrétion dans la partie basale des cellules S.1 ;
- une augmentation de l'alcianophilie dans la partie apicale des cellules S.1, montrée par coloration au bleu alcian (pH 2,6) .

Après la ponte, toute la région ventrale de la glande présente des signes très nets de dégénérescence, tandis que dans la région dorsale, les lobules acineux vidés de leur sécrétion paraissent intacts (photo.14 et 15).

3 – 1 – 5 - Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur la maturation des glandes cémentaires

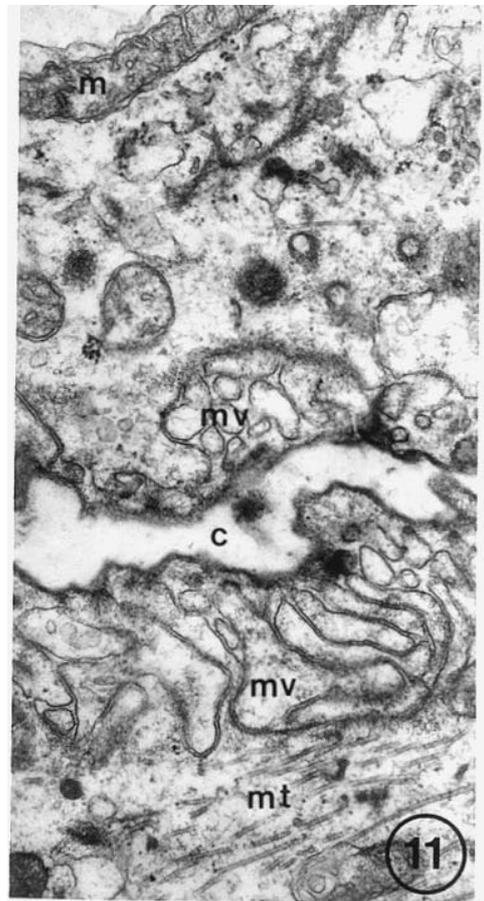
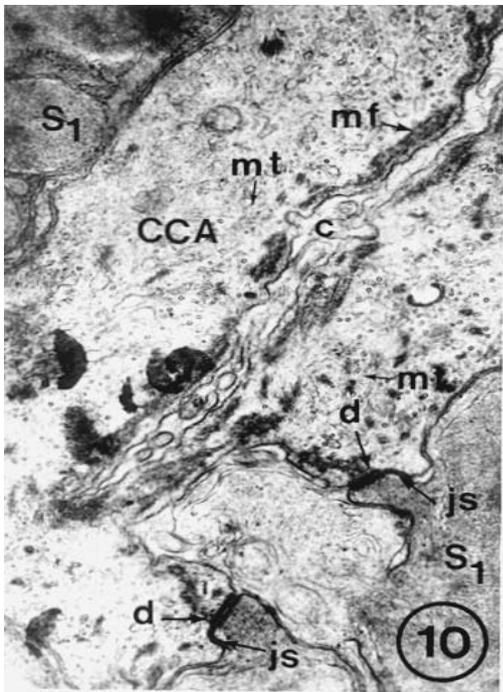
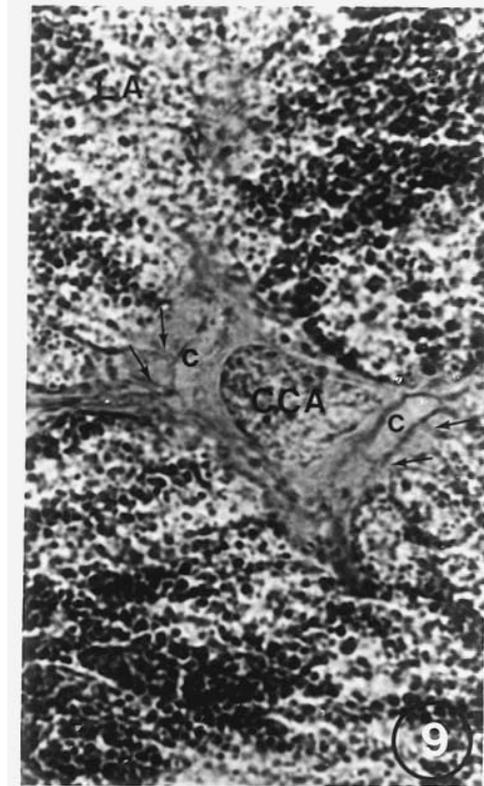
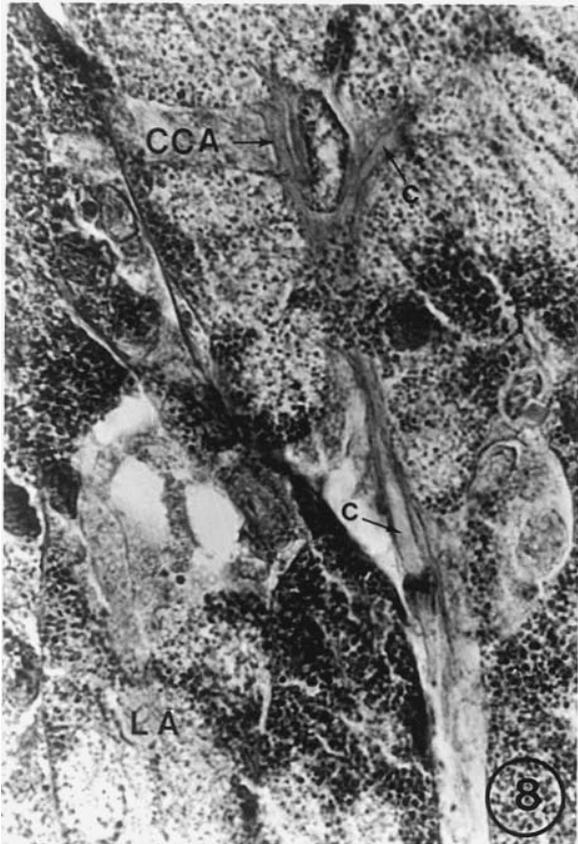
Le développement des glandes cémentaires est un phénomène saisonnier. Nous n'avons pu étudier que la maturation et la dégénérescence de ces glandes et non les phases de repos et de reprise d'activité. Nous avons essayé expérimentalement de provoquer ce dernier stade par épédonculation, pour obtenir chez les Astacidae l'accélération du développement des glandes cémentaires observée par Stephans (1952) chez les Cambaridae.

Photo. 8 - Prolongement d'un canalicule (c) hors d'un lobule acineux (LA). CCA cellule centro-acineuse. Trichrome en un temps de Gabe et Martoja. G x 650.

Photo. 9 - Prolongements apicaux des cellules sécrétrices S.I (indiqués par des flèches) reliés au canalicule (c), entouré par la cellule centro-acineuse (CCA). Trichrome en un temps de Gabe et Martoja. G x 900.

Photo. 10 - Partie proximale d'une centro-acineuse (CCA) ; on distingue des Microfilaments (mf) entourant le canalicule et des microtubules (mt). On observe également les jonctions : desmosomes (d) et jonctions septées (js) entre cette cellule et une cellule sécrétrice S.I. Microscopie électronique G x 2480.

Photo. 11 - Partie distale d'une cellule centro-acineuse. Le canalicule (c) y est bordé de microvillosités (mv). Nombreux microtubules (mt) et mitochondries (m). Microscopie électronique G x 2750.



Les premiers résultats expérimentaux semblent indiquer que l'épédonculation accélère le développement des glandes cémentaires, confirmant les résultats antérieurs. Nous avons observé en microscopie électronique chez les opérés bilatéraux que le cytoplasme des cellules centro-acineuses présente de nombreuses structures de synthèse (R.E.G, appareil de Golgi, mitochondries) tandis que celui des cellules sécrétrices est très riche en ribosomes libres, semblant indiquer que ces cellules continuent de s'accroître (photo.16).

3 - 2 - Détection histochimique des produits de sécrétion

Tests histochimiques appliqués	Résultats	Interprétations
Acide périodique/Schiff (PAS)	Base des cellules rouges	Groupements hydroxyyles
Schiff	Pas de coloration	Pas d'aldéhydes libres
Bleu alcian (B.A.) pH 0,2	Apex des cellules bleu pâle	Peu de mucopolysaccharides (M.) très acides
Bleu alcian (B.A.) Ph 2,6	Apex bleu soutenu	M. acides
B.A. (pH 0,2) - P.A.S.	Base rouge, apex bleu pâle	Base : M. neutres
B.A. (pH 2,6) - P.A.S.	Base rouge, apex bleu sout	Apex : M. acides
Fuch sine paraldéhyde (FP)	Apex mauve pâle	M. acides
B.A. (pH 2,6) - F.P.	Apex : bleu dominant	M. acides non sulfatés
Méthylation-B.A.(pH 2,6)	Alcianophilie abolie	M. sulfatés ou non
Méthylation-Saponification-B.A (pH 2,6)	Alcianophilie restaurée	M. non sulfatés
Bleu de toluidine pH 0,5	Métachromasie très faible ne résistant pas à l'alcool	Peu de M. sulfatés Très acides
Bleu de toluidine pH 4,0	Apex <i>B</i> métachromatique	M. acides sulf. ou non
Bleu de méthylène en solution aqueuse sur coupes semi-fines	Base orthochromatique Apex <i>B</i> méthachromatique	Base : M. neutres Apex : M. acides

Tab. 27 : Récapitulatif des tests et des résultats histochimiques

Nous avons surtout cherché à mettre en évidence les mucopolysaccharides, en nous basant sur les travaux de Shyamasundary et al. (1978) traitant de l'histochimie des glandes tégumentaires de l'œsophage du homard *Thenus orientalis*. La partie basale des cellules sécrétrices S.I est intensément positive au PAS. Le défaut de coloration lors de la contre-épreuve (sans oxydation par l'acide périodique) suggère l'absence de groupements aldéhydes libres et la présence de groupements hydroxyyles libres. Ceux-ci pourraient être portés par des mucopolysaccharides neutres, car on observe dans cette région une absence de réaction métachromatique et de coloration au bleu alcian ; mais des tests d'acétylation réversible seraient nécessaires pour le confirmer.

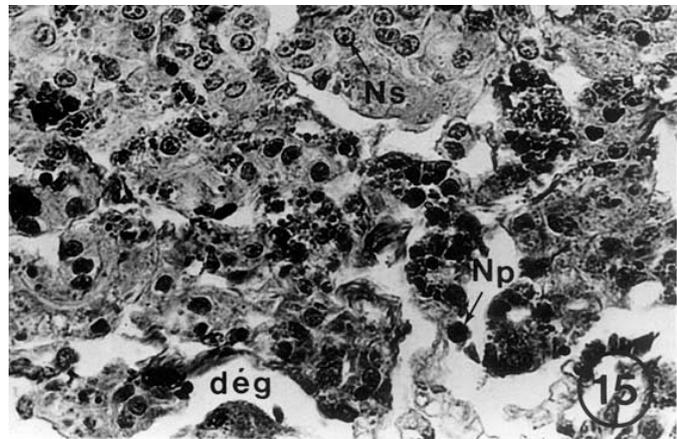
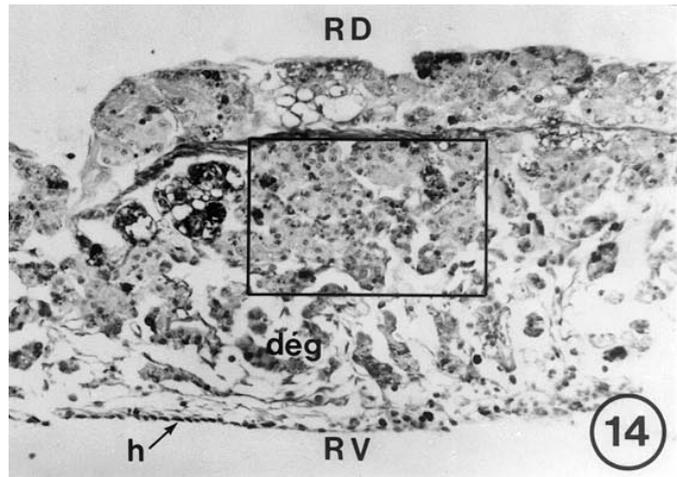
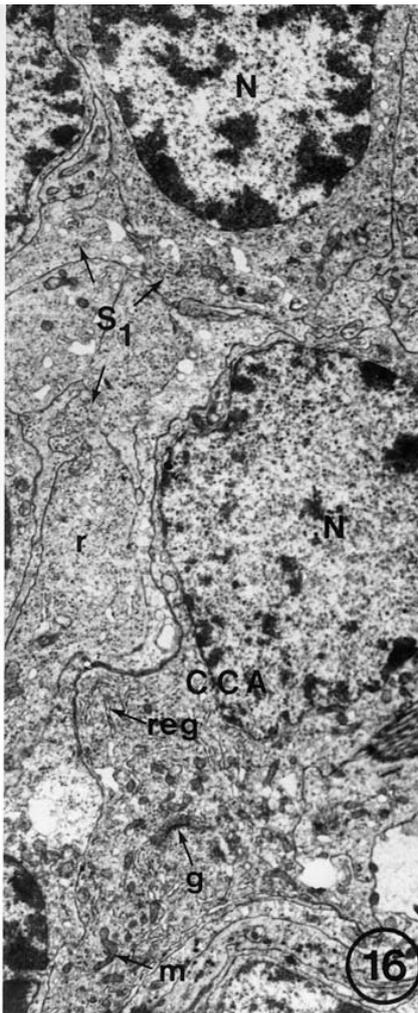
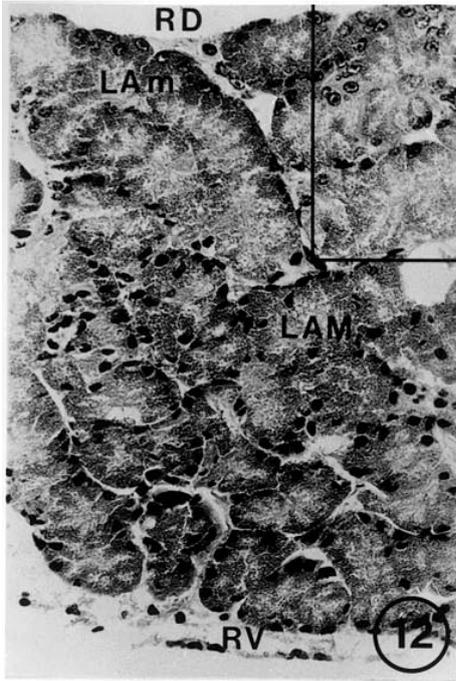
Photo.12 - Coupe transversale d'une glande cémentaire peu avant la ponte. Dans la région dorsale (RD) les lobules acineux sont en cours de maturation (Lam) ; dans la région ventrale (RV) ils sont arrivés à maturité (LAM). h : fragments d'hypoderme. Hématoxyline de Groat - Picro-indigocarmin. G x 180

Photo.13 - Détail de la photo précédente ; on observe un lobule acineux en cours de maturation (LAm) dont les cellules présentent des noyaux normaux (Ns) et un lobule acineux mature (LAM) à noyaux pycnotiques (Np). G x 440.

Photo.14 - Coupe transversale d'une glande cémentaire après la ponte. La région dorsale (RD) contient des lobules acineux vides de sécrétion, mais intacts ; la région ventrale (RV) présente des signes de dégénérescence (dég). h : hypoderme. Azan de Heidenhain. G x 90.

Photo.15 - Détail de la photo précédente montrant des noyaux normaux (Ns) dans la région dorsale et des noyaux pycnotiques (Np) dans la région ventrale en dégénérescence (dég). G x 230.

Photo.16 - Expérience d'ablation des pédoncules oculaires : aspect de la glande en début de maturation. On observe des cellules sécrétrices (S) possédant de nombreux ribosomes libres (r) entourant une cellule centro-acineuse (CCA) possédant de nombreuses structures de synthèse (réticulum endoplasmique granulaire (reg), appareil de Golgi (g), mitochondries (m)) et un noyau (N) à chromatine diffuse. G x 4410.



La partie apicale, d'après les résultats des différents tests, semble contenir une substance essentiellement constituée de mucopolysaccharides acides, dont l'acidité serait due à des groupements carboxyles et peut être à des groupements sulfates

Les résultats de l'histochimie ne sont pas suffisamment précis pour être utilisés seuls ; des tests enzymatiques et des analyses biochimiques seraient nécessaires pour déterminer plus précisément la nature du produit de sécrétion. Il semble néanmoins que celui-ci provient de la transformation de mucopolysaccharides neutres en mucopolysaccharides acides qui aurait lieu dans la région apicale des cellules S.1. Ces résultats peuvent être rapprochés des observations faites en microscopie électronique, révélant une différence structurale des produits de sécrétion, entre la base et l'apex de ces cellules.

4 – DISCUSSIONS ET CONCLUSION

Au cours de cette étude, nous avons montré que les glandes cémentaires sont constituées de nombreux "lobules acineux", considérés comme l'unité sécrétrices de base, emballés dans du tissu conjonctif lâche et irrigués par des sinus hémolymphatiques.

Chaque lobule acineux, entouré d'une enveloppe conjonctive, comporte au moins trois catégories cellulaires : cellules sécrétrices S.1, cellules sécrétrices S.2 et des cellules centro-acineuses. Au centre de chaque lobule nous trouvons un canalicule prolongé par un réseau de canaux excréteur. Ces derniers aboutissent à une ampoule cuticulaire s'ouvrant à l'extérieur par un nombre variable de pores. La valve observée à l'extrémité du canal principal et l'ampoule indiquent vraisemblablement un stockage de la sécrétion.

Les glandes cémentaire sont généralement assimilées aux glandes tégumentaires. Mais, contrairement à celles-ci dont le développement est en phase avec le cycle de mue, elles ont un cycle en relation avec le développement ovarien. En ultrastructure, si nous nous comparons nos résultats avec ceux obtenus par différents auteurs sur les glandes tégumentaires d'arthropodes Arsenault et al. (1979), Delachambre (1973), Ejike et al. (1978), Happ (1973) et Juberthie-Jupeau (1976), nous observons de nombreuses ressemblances et notamment l'organisation générale et les relations entre les différents éléments du lobule. L'hypothèse émise précédemment de l'existence d'une cellule canal entourant le canalicule est alors vraisemblable, cette cellule étant décrite par plusieurs de ces auteurs

La présence de deux catégories de cellules sécrétrices dans le lobule acineux, pourrait constituer une originalité des glandes cémentaires. Il serait possible que

les cellules S.2 qui contiennent très peu de sécrétion à maturité correspondent à un stade jeune des cellules S.1 ; mais plusieurs points contre-disent cette hypothèse, en particulier, la localisation apicale et non basale des grains de sécrétion et la différence de coloration obtenue par le trichrome de Gabe et Martoja. Il nous est actuellement impossible de conclure.

L'absence de structures de synthèse et la pycnose des noyaux notées dans les cellules S.1 en fin de maturation, ainsi que la dégénérescence d'une partie de la glande après la ponte, semblent indiquer que la sécrétion des glandes cémentaires est de type holocrine. Le mode d'émission de la sécrétion est encore inconnu, mais il paraît exister une relation directe entre les cellules sécrétrices et le canalicule, comme cela a été observé par tous les auteurs précédemment cités.

Nous n'avons pu qu'aborder le problème de la nature de la sécrétion. Les résultats des tests histochimiques sur coupes sont à rapprocher de ceux obtenus par Lassalle (1981) et semblent montrer que la substance produite serait riche en mucopolysaccharides acides. A côté de l'intérêt fondamental qu'elle présente, cette étude ouvre le champ à une investigation sur le problème économique posé par la perte des œufs en élevage astacicole.

CONCLUSION GENERALE

Si la meilleure façon de préserver notre peuplement réside prioritairement dans la protection de ses habitats, elle doit également inclure des opérations de repeuplement. Les tentatives d'élevages d'*Astacus astacus* dans notre pays s'étant soldées par des échecs, les populations naturelles doivent être considérées comme des réserves d'individus susceptibles d'être exploitées hors de leur milieu d'origine (repeuplement de milieux vierges ou renforcement des populations) de façon à permettre une reconstitution des stocks. Cependant ces pratiques de gestion amènent à se poser deux questions fondamentales pour éviter des échecs : quelle population donneuse prendre en compte ? quel habitat receveur choisir. Il est depuis longtemps admis que le concept de population naturelle fait intervenir la notion de coadaptation de gènes réunis par la sélection naturelle. Ainsi pour maximiser la réussite de ces pratiques, une stratégie coordonnant la gestion du milieu et l'aspect génétique apparaît indispensable. Une partie du présent travail a consisté à reprendre des recherches sur la structure et la variabilité morphométrique de trois populations d'écrevisses à pattes rouges. Les résultats de l'analyse morphométrique ont mis en évidence une individualisation de la population localisée dans le Sidi Mimoun par rapport à un groupe relativement homogène composé des deux autres populations. L'hypothèse la plus probable pouvant expliquer cette différenciation repose sur des introductions d'individus probablement en provenance d'une autre région (différentes tentatives d'introduction d'écrevisses en provenance d'Allemagne par les eaux et forêts). L'homogénéité morphométrique des populations issues de cours d'eau pourrait permettre de considérer l'ensemble de ces populations comme un stock unique. Cependant, elle peut également résulter d'un manque de discrimination des variables utilisées dans cette étude. C'est pourquoi, il est envisagé de rechercher d'autres variables non seulement morphométriques mais aussi génétiques pour confirmer ou non nos conclusions.

En effet, le cours d'eau du Sidi Mimoun constitue un des rares sites qui abrite une population naturelle d'écrevisse à pieds rouges très dense et parfaitement acclimatée. Dans notre travail, nous avons pu mettre en évidence les différentes phases du cycle biologique de cette espèce et plusieurs facteurs écologiques qui régissent son existence. Ceci a été facilité par la configuration du milieu qui présente une surface relativement réduite et une faible profondeur. Par ailleurs, une telle étude n'a pu se faire qu'en pratiquant un procédé de capture actif à savoir la pêche à la main, qui s'est avérée la mieux adaptée pour les nombreux avantages qu'elle comporte. Outre sa simplicité, elle permet principalement d'éviter la sélectivité des moyens de capture dits passifs et donne une bonne représentativité de la population.

L'analyse des récoltes fait apparaître des fluctuations saisonnières de la structure des captures. Elle permet surtout de déterminer la date des principaux événements biologiques. Ainsi, la période de reproduction que nous considérons

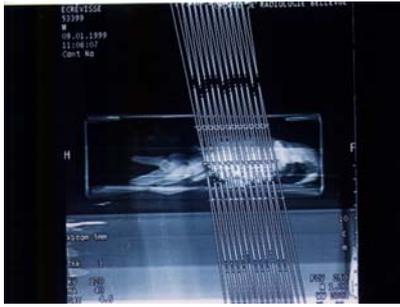
réduite par rapport à celle de Zerrouka (six mois) encore plus par rapport à celle de l'Europe (huit mois), ne dure que cinq mois de décembre à mai, ce qui permet un taux d'accroissement important chez les écrevisses, car ils bénéficient d'une période de croissance assez longue, et qui dure sept mois d'avril à octobre. Ainsi le cycle biologique des écrevisses est étroitement lié à plusieurs paramètres écologiques particulièrement au taux calcique et à la température. Ce dernier surtout, régit ses différentes phases. En effet, c'est les faibles températures qui déclenchent les accouplements, et ce sont les températures élevées qui provoquent les éclosions et les mues. Par ailleurs, les variations comportementales des individus dépendent des différentes phases du cycle biologique.

Par ailleurs, La fertilité de travail élevée chez les femelles du cours d'eau de Sidi Mimoun, permet un recrutement important de nouveaux individus. Permettant de fournir des juvéniles dont le nombre reste insuffisant pour maintenir la stabilité de la population déjà existante et assurer le repeuplement d'autres cours d'eau. Il serait certainement plus indiqué de mettre en place une production semi-intensive au niveau de ce site qui dispose d'un plan d'eau artificiel en amont pouvant servir de bassin de stabulation et de commencer la production de juvéniles de repeuplement à partir de femelles grainées, récupérées tardivement dans le cours d'eau de Sidi Mimoun ; puis placées dans des bassins contrôlables en terre pour le pré-grossissement placés en dérivation par rapport au cours d'eau et de développer peu à peu la technique permettant d'amener les juvéniles au stade d'estivaux capables d'être transportés sur d'autres sites potentiellement astacicoles.

Les études anatomo-histologiques et d'imageries radiologiques en particulier menées au cours de ce travail, représentent une première étape conduisant vers la maîtrise de l'anatomie interne d'*Asatcus astacus*. L'utilisation du tomoscanner et de l'échographie constitue en matière de diagnostic en ichtyopathologie un progrès de première importance. Détecter la forme et la structure des organes d'une façon non agressive, sans danger pour l'écrevisse comme pour l'ichtyopathologiste, est un moyen d'investigation de choix, aux besoins répétitifs. Outre l'utilisation de ces techniques, la microscopie électronique à balayage et à transmission nous a permis d'émettre des hypothèses sur le processus d'implication des glandes cémentaires dans la perte des œufs par les femelles grainées. Nous avons ainsi pu mettre en évidence l'organisation générale et la composition du lobule acineux et les catégories cellulaires qu'il comporte (cellules sécrétrices S1, S2 et les cellules centro-acineuses). Certains paramètres semblent indiquer que les sécrétions des glandes cémentaires sont de type holocrine riche en mucopolysaccharides acides suite aux tests histochimiques. L'emploi de la chromatographie couplée à la spectrométrie de

masse lors de nos prochaines investigations permettra probablement de définir la composition de ces sécrétions.

ANNEXE I



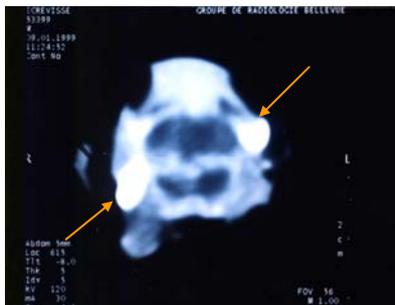
Coupes séries du cephalothorax et de l'abdomen d'une écrevisse au scanner.



Cavité cardiopéricardique en région dorsale et l'épato pancréas flanqué latéralement des deux gonades.



Artère abdominale profonde droite, artère sternale primitive gauche et début de division en deux oreillettes de la cavité cardiaque.



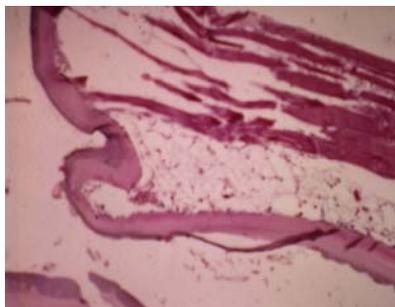
Les flèches montrent les artères sternales droite et gauche.



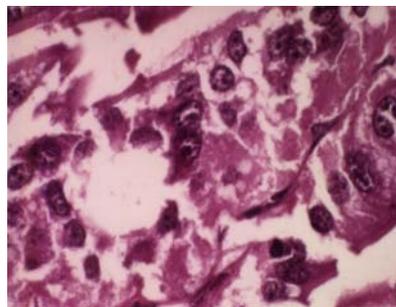
Vue dorsale après opacification par la baryte montrant la cavité gastrique et l'intestin.



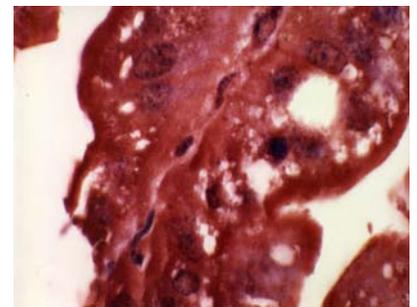
Vue ventrale après opacification par la baryte montrant la bouche, les différents segments et l'anus.



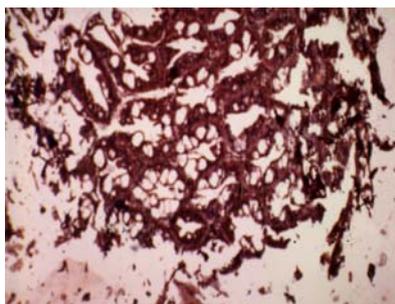
Estomac avec coloration H.E : lames de chitines à la surface de l'estomac soutenues par des muscles. L'ensemble constitue le moulin gastrique. G x 20.



Hépatopancréas, avec coloration H.E : Travées hépatiques centrés de glandes pancréatiques. G x 40.



Intestin moyen, avec immunomarquage anticytokeratine positive : aspect brunâtre du cytoplasme. G x 40.



Intestin postérieur, avec marquage par la cytokératine montrant les glandes muqueuses. G x 20.



Cœur : marquage de la paroi cardiaque par l'antifacteur VIII. G x 40.



Testicule, avec coloration trichrome de Masson : canaux avec liquide séminal. G x 40.

LISTE DES TABLEAUX

Tab. 1 : Composition moyenne (en ions) dans les milieux oligocalciques et eucalciques.

Tab. 2 : Quelques données physiques et chimiques de l'eau du cours d'eau de Sidi Mimoun lors de la période d'étude de juin 1996 à mai 1997.

Tab. 3 : Quelques données physiques et chimiques de l'eau du cours d'eau de Sidi Mimoun lors de la période d'étude de juin 1997 à mai 1998.

Tab. 4 : Populations échantillonnées pour l'analyse morphométrique.

Tab. 5 : Paramètres des relations linéaires entre la longueur Post-Orbitaire du céphalothorax (LPO) et les autres variables pour les femelles matures et juvéniles de la population du Tizguit.

Tab. 6 : Paramètres des relations linéaires entre la longueur Post-Orbitaire du céphalothorax (LPO) et les autres variables pour les mâles matures et juvéniles de la population du Tizguit.

Tab. 7 : Paramètres des relations linéaires entre la longueur Post-Orbitaire du céphalothorax (LPO) et les autres variables pour les femelles matures et juvéniles de la population du Zerrouka.

Tab. 8 : Paramètres des relations linéaires entre la longueur Post-Orbitaire du céphalothorax (LPO) et les autres variables pour les mâles matures et juvéniles de la population du Zerrouka.

Tab. 9 : Paramètres des relations linéaires entre la longueur Post-Orbitaire du céphalothorax (LPO) et les autres variables pour les femelles matures et juvéniles de la population du Sidi mimoun.

Tab. 10 : Paramètres des relations linéaires entre la longueur Post-Orbitaire du céphalothorax (LPO) et les autres variables pour les femelles matures et juvéniles de la population du Sidi mimoun.

Tab. 11 : Analyse de covariance sur les régressions linéaires simple entre la longueur post-orbitaire et les variables : LA, LP, LPI entre les individus matures des deux sexes.

Tab. 12 : Analyse de covariance sur les régressions linéaires simples entre la longueur post-orbitaire et les variables : LA, LP, LPI, entre les juvéniles des deux sexes.

Tab. 13 : Analyse de covariance sur les régressions linéaires simple entre la longueur post-orbitaire et les variables : LA, LP, LPI entre les juvéniles et les femelles matures.

Tab. 14 : Analyse de covariance sur les régressions linéaires simples entre la longueur post-orbitaire et les variables : LA, LP, LPI, entre les juvéniles et les mâles matures.

Tab. 15 : Valeur des coefficients de corrélation entre les axes et les variables (population du Tizguit).

Tab. 16 : Pourcentage de reclassification des individus en fonction des groupes à l'origine, femelle juvéniles (groupe 1), femelle matures (groupes 2 et 3), mâles juvéniles (groupe 4) et mâles matures (groupe 5) (population du Tizguit).

Tab. 17 : valeurs des coefficients de corrélation entre les axes et les variables (population du Sidi Mimoun).

Tab. 18 : Pourcentage de reclassification des individus en fonction des groupes définis à l'origine : femelles juvéniles (groupe 1), femelles matures (groupes 2), mâles juvéniles (groupe 3) et mâle matures (groupe 4) (population du Sidi Mimoun).

Tab. 19 : Valeurs des coefficients de corrélation entre les axes et les variables (population du Zerrouka).

Tab. 20 : Pourcentage de reclassification des individus en fonction des groupes définis à l'origine, femelles juvéniles (groupe 1) femelles, matures (groupes 2) mâles juvéniles (groupe 3) et mâles matures (groupe 4) (population du Zerrouka).

Tab. 21 : Pourcentage moyen des femelles ovigères par classe de taille au cours de la période d'incubation lors des deux périodes d'étude.

Tab. 22 : Evolution du nombre moyen d'œufs pléopodaux chez les femelles de *A. astacus* au cours de l'incubation.

Tab. 23 : nombre moyen d'œufs pléopodaux chez *A. Astacus* en fonction de la taille des femelles, dans trois région différentes.

Tab. 24 : Pourcentage moyen des femelles ayant mué par classe de taille.

Tab. 25 : Pourcentage moyen des mâles ayant mué par classe de taille.

Tab. 26 : Analyse des contenus stomacaux.

Tab. 27 : Récapitulatif des tests et des résultats histochimiques.

LISTE DES FIGURES

Fig. 1 : Vue dorsale d'une écrevisse.

Fig. 2 : Vue ventrale d'une écrevisse mâle.

Fig. 3 : Cycle de mue.

Fig. 4 : Localisation des trois sites d'études.

Fig. 5 : Evolution de la température de l'eau du Sidi Mimoun et de son pH au cours des deux périodes d'études.

Fig. 6 : Mesures morphométriques effectuées sur les individus.

Fig. 7 : Histogramme des fréquences de taille des écrevisses capturées pour les trois populations étudiées.

Fig. 8 : Estimation graphique de la taille de maturité sexuelle chez les deux sexes dans les trois populations.

Fig. 9 : Analyses discriminantes sur les trois populations étudiées.

Fig. 10 : Variation du pourcentage des femelles dans l'ensemble des échantillons récoltés en 1996 et 1997.

Fig. 11 : Evolution saisonnière des effectifs mâles et femelles en fonction de la température.

Fig. 12 : Abondance relative globale par sexe.

Fig. 13 : Variation du nombre moyen d'oeufs pléopodaux en fonction de la taille des femelles.

Fig. 14 : Cycle biologique de l'écrevisse à pattes rouges dans le cours d' Sidi Mimoun.

Fig. 15 : Relation poids-taille chez les écrevisses femelles du cours d'eau de Sidi Mimoun.

Fig. 16 : Relation poids-taille chez les écrevisses mâles du cours d'eau de Sidi Mimoun.

Fig. 17 : Variation de l'indice d'activité mensuel (I_a) et de la température au cours des deux périodes d'études.

LISTE DES PHOTOS

Photo. 1 - Groupes de pores (gp) à la surface d'un pleure. Microscopie à balayage G x 2880.

Photo. 2 - Fracture de la cuticule (cut). On observe une ampoule (A) de stockage de la sécrétion, en relation avec 3 pores (p). Microscopie à balayage G x 3000.

Photo. 3 - Extrémité distale d'un canal principal (cp), bordé intérieurement d'un revêtement cuticulaire (cut) et muni d'une valve (v). Azan de Heidenhain. Microscopie électronique à transmission G x 440.

Photo. 4 - Canal excréteur principal (cp). CCp : cellule du canal ; cut : revêtement cuticulaire ; LA : lobule Acineux. Trichrome en un temps de Gabe et Martoja. Microscopie électronique à transmission G x 440.

Photo. 5 - Lobule acineux montrant le canalicule (C) et les 3 catégories de cellules : cellules sécrétrices (S.1), cellules sécrétrices (S.2) et cellule centro-acineuse (CCA). Trichrome en un temps de Gabe et Martoja. G x 440.

Photo. 6 - Reconstitution d'une cellule sécrétrice (S.1). On peut observer dans la région basale, le noyau (N) et les nombreux grains de sécrétion (gs) dans la région apicale, les grains de sécrétion semblent fusionnés (gsf), ec : enveloppe conjonctive du lobule. Microscopie électronique G x 4490.

Photo. 7 - Cellules sécrétrices (S.2). L'appareil de Golgi (g) est bien développé au centre de la cellule. Les grains de sécrétion (gs) peu denses aux électrons, occupent la région apicale. Microscopie électronique G x 2300.

Photo. 8 - Prolongement d'un canalicule (c) hors d'un lobule acineux (LA). CCA cellule centro-acineuse. Trichrome en un temps de Gabe et Martoja. G x 650.

Photo. 9 - Prolongements apicaux des cellules sécrétrices S.1 (indiqués par des flèches) reliés au canalicule (c), entouré par la cellule centro-acineuse (CCA). Trichrome en un temps de Gabe et Martoja. G x 900.

Photo. 10 - Partie proximale d'une centro-acineuse (CCA) ; on distingue des Microfilaments (mf) entourant le canalicule et des microtubules (mt). On observe également les jonctions : desmosomes (d) et jonctions septées (js) entre cette cellule et une cellule sécrétrice S.1. Microscopie électronique G x 2480.

Photo. 11 - Partie distale d'une cellule centro-acineuse. Le canalicule (c) y est bordé de microvillosités (mv). Nombreux microtubules (mt) et mitochondries (m). Microscopie électronique G x 2750.

Photo.12 - Coupe transversale d'une glande cémentaire peu avant la ponte. Dans la région dorsale (RD) les lobules acineux sont en cours de maturation (LAm) ; dans la région ventrale (RV) ils sont arrivés à maturité (LAM). h : fragments d'hypoderme. Hématoxyline de Groat - Picro-indigocarmin. G x 180.

Photo.13 - Détail de la photo précédente ; on observe un lobule acineux en cours de maturation (LAm) dont les cellules présentent des noyaux normaux (Ns) et un lobule acineux mature (LAM) à noyaux pycnotiques (Np). G x 440.

Photo.14 - Coupe transversale d'une glande cémentaire après la ponte. La région dorsale (RD) contient des lobules acineux vides de sécrétion, mais intacts ; la région ventrale (RV) présente des signes de dégénérescence (dég). h : hypoderme. Azan de Heidenhain. G x 90.

Photo.15 - Détail de la photo précédente montrant des noyaux normaux (Ns) dans la région dorsale et des noyaux pycnotiques (Np) dans la région ventrale en dégénérescence (dég). G x 230.

Photo.16 - Expérience d'ablation des pédoncules oculaires : aspect de la glande en début de maturation. On observe des cellules sécrétrices (S) possédant de nombreux ribosomes libres (r) entourant une cellule centro-acineuse (CCA) possédant de nombreuses structures de synthèse (réticulum endoplasmique granulaire (reg), appareil de Golgi (g), mitochondries (m)) et un noyau (N) à chromatine diffuse.

**REFERENCES
BIBLIOGRAPHIQUES**

BRAHAMSSON S. 1972. Fecundity and growth of some population of *Astacus astacus*. Sweden. Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm, 52 : 23 - 57.

Aiken D.E. 1968. *Orconectes virilis* survival in a région severe winter conditions. Can. J. Zool. 46, (2) : 207 - 211.

Aiken D.E. 1969. Influence of température in ovarian maturation and egg laying of crayfish *O. Virillis*. Can. J. Zool. 49 : 185 - 192.

Aiken D.E. 1982. Cement gland development, ovary Matration and reproductive cycles in the american, *Homarus americanus* J. Crust. Biol, 2 : 315 - 327.

Andre M. 1960. Les écrevisses françaises. Editions Paul Lechevalier. Collection : savoir en histoire naturelle. 293 pages.

Andrews E. A. 1904. Breeding habits of crayfish. Amer. Nat. 38 : 165 - 206.

Aron D.e et Grasse P.F. 1966. Biologie animale. Paris 1966 – Masson Ed.

Arrignon J. 1974. Ecologie des écrevisses. Inédit.

Arrignon J. 1996. L'écrevisse et son élevage. 3ème édition. Ed. Lavoisier Technique et Documentation. 230 p.

Arsenault A.L.et Aiken D.E. 1979. The morphology and secretory-transport mechanisme of the tegumental glands of the lobster *Homarus americanus* as related to the molt cycle. J. Submicr. Cytol, 11 : 193 - 207.

Auvergne A. 1975. Données sur les possibilités d'élevage des écrevisses. Thèse doctorat vétérinaire. Maison ALFORT. 76 p.

Auvergne A. 1979. L'élevage des écrevisses. Edition du point vétérinaire. 87 p.

Bentayeb M. 1975. Ressources en eau du Maroc. Tome III : Moyen Atlas.

Bouvier E.L. 1940. Décapodes marcheurs. Faune de France. 37 Lechevalier, Paris. 404 pages.

Braun M. 1876. Zur Kenntniss des Vorkommens der Speichel- und Kittdrüsen beiden decapoden Arb. Z. inst. Wùrsburg, 3 : 472 - 479.

Brewis J.M. et Bowler K. 1985. Astudy of reproductive females of the freshwater crayfish *Austropotamobius palipes*. Hydrobiologia, 121 : 145 - 149.

Brodskij S.YA. 1978. Quelques particularités de la variation de la fécondité d'*Astacus leptodactylus* du Danube. *Hydrobiol*, 14 : 24 – 28.

Brown D.J. et Bowler K. 1977. A population study of the british freshwater crayfish *Austropotamobius pallipes*. *Freshwater Crayfish*, 3 : 33 - 49.

Cano G. 1891. Morfologia dell' apparecchio sessuale femminile, glandole del cemento e fecondazione nei Crostacei Decapodi. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, 9 : 503 – 532.

Carral J.M., Celada J.D., Gonzales J., Saez-Royuela M. et Graudio V.R. 1994. Mating and spawning of freshwater crayfish (*Austropotamobius pallipes*) under laboratory conditions. *Aquaculture and Fisheries Management*, 25 : 721 - 728.

Carrere J.L. 1974. Elevage et biologie de l'écrevisse. Th. Doct. Vét. Toulouse, 29 : 1 - 30.

Chaisemartin J.C. 1967. Contribution à l'étude de l'économie calcique chez les astacidae. Th. Doct. Poitiers.

Chaisemartin J.C. 1968. Nature active ou passive des transferts calciques chez les astacidae. *Vie et milieu série C.T.XIX FIC* : 159 - 172.

Chaisemartin J.C. 1975. Absorption, Accumulation, transferts et impacts des sels métaboliques chez les astacidae, comptes rendus. Paris. t. II : 345 - 356.

Chaisemartin J.C. 1979. Base des problèmes nutritionnels chez les astacidae : recherche d'indicateurs possibles de relations alimentaires justes, croissance pondérale et cycle de métabolites. *Bull. Cent. Etud. Rech. Sci. Biarritz*, 12 (3) : 538 - 539.

Chantran S. 1870. Observations sur l'histoire naturelle et l'éducation des écrevisses. *C.R. Acad. Paris*, 71 : 42 - 45.

Chantran S. 1871. Nouvelles observations sur le développement des écrevisses. *C.R. Acad. Paris*, 73 : 220 - 221.

Clayton D.A. 1990. Crustacean allometric growth : a case for caution. *Crustaceana*, 58 : 270 - 290.

Clement J.L. et Durecu A. 1978. Données actuelles sur l'astaciculture et étude d'implantation en Ariège. D.A.A. de L'E.N.S.A. Rennes : 5 – 111.

Cukerzis J. 1975. Die Zahl, structur und productivitat der isolierten population von *Astacus astacus*. Freshwater crayfish, II : 513 - 527.

Cranshaw L.I. 1974. Temperature selectior and activity in the crayfish *Orconectes limosus*. J. Comp. Physiol, 95 : 315 – 322.

Cukerzis J. 1984. La biologie de l'écrevisse *Astacus astacus* L. I.N.R.A publications. Versailles. 313 p.

Delachambre J. 1973. L'ultrastructure des glandes dermiques de *tenebrio molitor* L. (Insecta, Coleoptera). Tissue and Cell, 5 : 243 – 257.

Droscher H. 1906. Der kerbs und seine zucht. Berlin.

Ejike C. et Ito R. 1978. The fine structure of the tegumental gland of the hind gut of the West African fresh water crab, *Sudanonautes africanus* (Milne Edwards). Rev. Zool. Afr, 92 : 1-16.

Farkas B. 1927. Zur Kenntnis der Tegumentaldrüsen der Dekapoden. Zool. Jahrb. Anat, 49 : 1-56.

Fenouil. E. 1987. Biologie et développement de l'écrevisse *Austropotamobius pallipes*, en région provençale. Aix-marseille. Th. Doct. Biol. Anim. 292 pages.

Fisher R.A. 1936. The use of multiple measurements in taxonomic problems. Ann. Eugen, 7 : 179 - 188.

Finney W. et Abele L.G. 1981. Allométrie variation and sexual maturity in the obligate coral commensal *Trapezia ferruginea* Latreille. Crustaceana, 41 (2) : 113 - 130.

Gabe M. 1968. Techniques histologiques. Masson et Cie éditeurs. Paris VI 1113 p.

Gravier C. 1931. Ann. Sc. Zool. 10° série.

Crocker D.W. 1957. The crayfishes of New York state. N.Y. State Mus.Sci. Serv. Bull, 355 : 1 – 97.

Hajli A. 1990. Bioécologie et dynamique d'une population naturelle d'écrevisses à pattes rouges *A. Astacus* dans l'oued Zerrouka. Th. Doct. 132 p.

- Happ G.M. 1973 Fine structure of the pygidial glands of *Bledius mandibularis* (Coleoptera : Staphylinidae). *Tissue and Cell*, 5 : 215 - 231.
- Hartnoll R.G. 1978. The determination of relative growth in crustacea. *Crustaceana*, 34, 3 : 280 - 293.
- Hartnoll R.G. 1978. Crustacean growth. In D. Bliss (ed). *The biology of crustacea*. Academic Press. New York. N. Y., 2 : 111 - 195.
- Heldt H., 1932. Sur quelques différences sexuelles (coloratio, taille, rostre) chez deux crevettes tunisiennes : *Penaus caranote* Risso et *Parapenaus longirostris* Lucas. *Bull. Stat. Oceanogr, Salammbô*, 27 : 1 - 120.
- Holldich D.M. et Lowery R.S. 1988. *Biology management and exploitation*. Timber Press. Portland, USA. 488 p.
- Huner J.V. et Lindqvist O.V. 1986. A stunted crayfish *Astacus astacus* population in central Finland. *Freshwater crayfish*, 4 : 156 - 165.
- Huxley J.S. 1924. Constant differential of growth-ratios and their significance. *Nature*, 114 : 895 - 896.
- Huxley J.S. et Teissier G. 1936. Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. *C.R. Soc. Biol*, 121 : 934 - 937.
- Ingle R.W. et Thomas W. 1974. Mating and spawning of the crayfish *Austropotamobius pallipes*. *J. Zool. Lond*, 173 : 525 - 538.
- Jarvelung J. 1958. Die braudfleckenanzahl des edelkrebsses *A. astacus* in der estnischen SSR. *Hdrobiol. Unim. Fantn* : 242 - 260.
- Jestin J.M. 1979. Techniques d'échantillonnage, croissance et reproduction de l'écrevisse *Orconectes limosus* du lac de Créteil. Thèse. Doct. Univ. Pet M Curie Paris vi. 128 p.
- Juberthie - jupeau L. 1976. Fine structure of postgonopodial glands of *Glomeris marginata* (Myriapoda). *Tissue and Cell*, 8 : 293 - 304.
- Kracht D. 1978. Intervention de quelques facteurs dans le contrôle du rythme annuel de la croissance et de l'évolution des caractères sexuels de l'écrevisse *Orconectes limosus*. Thèse doctorat d'Etat. Université Nancy. 416 p.

- Krucinska J. et Simon E. 1968. On the parasite and épibionts of the brancial cavity in crayfish at wroclaw and vicinity. *Przeglad Zool*, 12 : 288 - 289.
- Lahti E. et Lindqvist O.V. 1981. On the reproductive cycle of *Astacus astacus* in Finland. *Freshwater Crayfish*, 5 : 18 - 26.
- Laurent P. J. 1980. Utilisation des étangs pour la production d'écrevisses In Billard. *La pisciculture en étang*. INRA. Publ. Paris : 333 - 342.
- Laurent P. J. 1985. Les écrevisses sont végétariennes. *Astaciculture de France*, N°5 : 13 - 14.
- Lassale P. 1981. Etude de la ponte et du développement embryonnaire de l'écrevisse à pattes grêles, *Astacus (pontastacus) leptodactylus* Eschscholtz 1823. Rapport de stage de DEA. Université de Bordeaux I.
- Lereboullet A. 1860. Recherches sur le mode de fixation des œufs aux fausses pattes abdominales dans les Ecrevisses. *Ann. Sci. Nat. Zool*, 14 : 359 - 378
- Lindqvist O.V. et Lahti E. 1983. On the sexual dimorphism and condition index in the crayfish *A. astacus* L. *Freshwater crayfish*, 5 : 3 - 23.
- Linotte I. 1992. *A. astacus* Biologie, pathologie et essais d'élevage dans les étangs de haute-saône. Th. Doct. Vét. Faculté de médecine de Nantes. 100 p.
- Lloyd A. J. et Yonge C.M. 1940. Correlation between egg-carrying setae and cement glands in decapod Crustacea *Nature*, 146. 334 p.
- Mahalanobis P.C. 1936. On the generalized distance in statistics. *Proc. Natl. Inst. Science India*, 12 : 49 - 55.
- Mankampa M. 1995. Approche de la biodiversité démographique, trophique et nutritionnelle des cinq espèces d'écrevisses dans un secteur géographique limousin. Thèse de Doctorat, Université de Limoges. 190 p.
- Marioja R. 1967. *Initiation aux techniques de l'histologie animale*. Masson Ed. 345 p
- Masson J.C. 1974. Crayfish production in a small woodland stream. *Fresh-water crayfish*, 2 : 449 - 479.

- Masson J.C. 1978. Significance of egg size in the freshwater crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *Freshwater crayfish*, 4 : 83 - 92.
- Mayrat A. 1959. Nouvelle méthode pour l'étude comparée d'une croissance relative dans deux échantillons. Application à la carapace de *Penaeus Kerathurus*. *Bull. Inst. Franç. Afr. Noire*. A. 21, 1 : 21 - 59.
- Mayrat A. 1965. La loi d'allométrie et les allométries. *C.R. Soc. Biol. Paris*, 159 : 544 - 548.
- Mayrat A. 1994. Croissance relative et allométries. *Traité de Zoologie P.P. Grassé, Crustacés*, t. VII. Fasc. 1, Masson Editeur. 196 - 233.
- Miyake S. 1954. Development of the cement glands of the american crayfish, *Procambarus clarkii* after copulation. *Sci. Hum life Japan*, 2 : 97 - 104.
- Momot W.T., Gowing H. et Jones P.D. 1978. The dynamics of crayfish and their role in ecosystems. *Amer. Wildl. Naturalist. U.S.A.*, 99 (1) : 10 - 35.
- Moriarty C. 1973. A study of *Austropotamobius palipes* in Ireland. *Freshwater crayfish*, I : 57 - 67.
- Morizur Y. 1990. Reproduction de la langoustine *Nephrops norvegicus* dans la région sud Bretagne ; Thèse de 3ème cycle. Université P et M. Curie. 111 p.
- Nylund V. et Westman K. 1979. *Psorospermium haeckeli*, a parasite on the european crayfish, *A. astacus*, found in Finland. P. J Laurent Ed. *Freshwater crayfish 4. Papers from the 4 Th int. Crayfish symp.* Thonon, France. 385 - 390.
- O'keeffe C. 1986. The ecology of two populations of the freshwater crayfish *Austropotamobius pallipes* in Ireland. Ph. D. Thesis. University of Dublin.
- Pieplow V. 1938. *Fischereiwissenschaftliche monographie von Cambarus affinis*. *Zeitschrift fur fischerei und deren Hilfswissenschaften*, 36 349 441.
- Pratten D.J. 1980. Growth in the crayfish *Austropotamobius palipes*. *Freshw. Biol*, 10 : 401 - 412.
- Rhodes C.P. et Holdich D.M. 1979. On size and sexual dimorphism in *Astacus astacus*. A step in assessing the commercial exploitation potential of the native british freshwater crayfish. *Aquaculture*, 17 : 345 - 358.

- Roqueplo C. 1979. Premières observations sur une population naturelle d'écrevisses indigènes *Austropotamobius palipes* à Pouydesseaux dans les Landes. Etude C.T.G.R.E.F. Section qualité des eaux n°14. 50 p.
- Shyamasundari K. et Hanumantharao K. 1978. Studies on the indian sand lobster, *Thenus orientalis* (lund) : mucopolysaccharides of the tegumental glands. *Folia Histochem. Cytochem*, 16 : 247 - 254.
- Simon J.C. 1977. Données actuelles sur la pathologie des écrevisses en Europe. Thèse de Doctorat. Vétérinaire. Paris Val-de-marne.
- Skurdal J. et Qvenild T. 1986. Growth, maturity, and fecundity of *Astacus astacus* in lake Steinsfjorden. S.E. Norway. *Freshwater crayfish*, 6 : 182 - 187.
- Stein R.A. 1976. Sexual dimorphism in crayfish chelae : functional significance linked to reproductive activities. *Can. J. Zool*, 54 : 220 - 227.
- Stephens G.C. 1952. The control of cement gland development in the Crayfish, *Cambarus*. *Biol. Bull*, 103 (2) : 242 - 258.
- Sumpton W.D. 1990. Morphométrie growth and fisheries biology of the crab, *Charybdis nanator* in Morton bay, Australia (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 47 (1) : 72 - 82.
- Tchekashina N. 1977. Croissance et alimentation de jeunes d'A. *Leptodactylus*. *Zool. Zh. SSSR*, N°5 : 704 - 708.
- Teissier G. 1948. La relation d'allométrie, sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, 14 - 53.
- Thomas W.J. et Crawley E. 1975. The glair glands and oosetae of *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet). *Experientia*, 31 : 183 - 185.
- Thomas W.J. 1981. Dimorphism in the british crayfish *Austropotamobius pallipes*. *Freshwater Crayfish*, 5 : 12 - 17.
- Thomas W.J. et Ingle R.W. 1987. Dimorphism and the life cycle of *Austropotamobius pallipes*. *Crustaceana*, 53, 2 : 170 - 180.
- Toumanoff C. 1968. Infections bactériennes chez les écrevisses. *Citrobacter, Enterobacter*. *Bull. Fran. Pisc*, 221 : 117-133.

Tsukerzis YA.M. 1964. Experiment on incubation of crayfish eggs in Akad. Nant. Lithuanie S. S .R C1, 33 : 87 - 93.

Tsukerzis YA.M. 1969. Laval ecology and phisiology of *A. astacus* L. Hdrobiol and fishery of in landwater of Baltic. Inst. Zool. Bot. Eston SSR.

Unestam T. 1969. On the physiology of zoospore production in *Aphanomyces astaci*. *Physiol. Plantarum* 22 : 236 - 241.

Vey A. et Vago C. 1972. Recherches sur les maladies des écrevisses ; en France. *Annl. Hydrobiol. INRA*, 3 : 59 - 64.

Vey A. 1977. Studies on the pathology of crayfish under rearing condition *Freshwater crayfish*, 3 : 311 - 319.

Vey A. 1981. Les maladies des écrevisses, leur reconnaissance et la surveillance sanitaire des populations astacicoles. *Bull Français de Pisc. Ed. Conseil sup de la pêche* N° 281 : 233 - 235.

Vigneux E. 1978. *Pacifastacus leniusculus* et *astacus leptodactylus* premier bilan d'exploitation en étang. *Freshwater Crayfish*, 4 : 228 – 234.

Westman K., Sarkka J., Pursiainen M. et Sumari O., 1986. Population structure and gut contents of the crayfish *Astacus astacus* in two finnish rivers. *Freshwater Crayfish*, 6 : 166 - 177.

Woodlock B. et Reynolds J.D. 1988. Reproduction in an Irish lake population of the crayfish *Austropotamobius pallipes*. *Freshwater Biology*, 19 : 79 - 86.

Wright C.F. et Abele L.G 1981. Allométric variation and sexual maturity in the obligate coral commensal *Trapezia ferruginea* Latreille. *Crustaceana*, 41, 2 : 113 - 130.

Yonge C.M. 1932. On the nature and permeability of chitin. I - The chitin lining the forgut of decapod Crustacea and the function of the tegumental glands. *Proc. Roy. Soc. London*, 111 : 298 - 329.

Yonge C.M. 1935. Origin and nature of the egg case in the Crustacea. *Nature*, 136 : 67 - 68.

Yonge C.M. 1937. The nature and significance of the membranes surrounding the developing eggs of *Homarus vulgaris* and other decapoda. *Proc. Zool. Soc. London*, 107 : 499 - 517.

Zehnder H. 1934. Über die embryonale Entwicklung des flussigen Krebses. Acta. Zool. B15, Stockholm.