

10th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgium, Sept. 17-23, 1975. Vol. 2:129-150.

*Evaluation de la production
d'une population littorale du crabe
Hippidae Emerita analoga (Stimpson)
par intégration des paramètres de
croissance et de mortalité **

G. Conan, C. Melo U.¹ et G. Yany G.¹

Centre Océanologique de Bretagne, Centre National pour l'Exploitation des Océans, B. P. 337, 29273
Brest Cédex, France

et

Centro de Investigaciones del Mar, Universidad Católica de Valparaíso, Casilla 1020, Valparaíso,
Chile

Abstract

*Evaluation of the production of a littoral population
of the Hippidae crab Emerita analoga (Stimpson)
by integration of the growth and mortality parameters*

— Growth, mortality, production and biomass were evaluated in a Chilean population of the sand crab *Emerita analoga*. From May 1973 to June 1974, it was attempted to representatively sample on a monthly basis, the densities and size frequency distributions in the population; proportion of soft individuals and proportion of females in berry in each size class were also assessed. Mean size and relative importance of each component age group in each sample were estimated by graphic analysis on probability paper. Age classes 0-IV represented most of the captures; the males reached about 17 mm carapace length at end of age IV, while the females reached about 25 mm at end of age III. A linear growth equation was fitted by regression of the mean sizes on age, for each age group of each sex. Exponential mortality rates were estimated for each age group of each sex by linear regression of the logarithms of the densities on age; the retained

* Contribution no. 412 du Département Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

values ranged from 1.4-2.9. Exponential and knife edge approximations were used for modeling the recruitment. The length weight relationships were calculated for males and for females : $W = 5.28 \times 10^{-4} L^{2.90}$ and $W = 3.39 \times 10^{-4} L^{3.08}$ with W in grams and L in mm. Production P_k and mean biomass \bar{B}_k of each age group of each sex were estimated by integrating growth, mortality and recruitment over time ; equations : $P_k = \int_0^1 D_k(t) \cdot M_k \bar{W}_k(t) \cdot dt$ and $\bar{B}_k = \int_0^1 D_k(t) \cdot \bar{W}_k(t) \cdot dt$ are used for production and biomass, $D_k(t)$ is the number of individuals/m², M_k a mortality rate, $\bar{W}_k(t)$ the mean individual weight, while t is the time in years. Numerical approximations are developed for integrating production and biomass equations. Population's annual production in kg of wet weight/m² is about 1.5 and mean biomass about 3.6/m². —

Résumé

— La croissance, la mortalité, et la production en poids humide par mètre carré d'une population de *Emerita analoga* Stimpson (Décapodes, Hippidae) ont été évaluées à partir de données de distributions de fréquences de taille collectées entre le 5 mai 1973 et le 20 juin 1974.

E. analoga est une espèce littorale de substrat meuble vivant dans la zone de déferlement sur les côtes pacifiques de l'Amérique. La population étudiée, à Caleta Abarca (Valparaíso, Chili) est apparemment isolée géographiquement à partir des premiers stades benthiques.

Des échantillons quantitatifs ont été pris tous les mois à l'aide d'un appareil spécialement conçu, permettant de prélever une surface constante de benthos. —

L'analyse des distributions de fréquences de taille par la méthode graphique de Harding a permis de séparer les groupes d'âge, de calculer leurs tailles moyennes et leurs proportions respectives dans les échantillons. Les données de croissance en taille ainsi obtenues ont été ajustées pour chacun des groupes et pour chaque sexe à une droite de régression. Un coefficient de mortalité exponentiel a été calculé pour les juvéniles et pour les adultes de chaque sexe.

Deux périodes de recrutement ont été observées durant l'année ; la première correspond à l'arrivée des post larves issues des femelles d'âge 2, 3 et 4, la deuxième, à celle des post larves issues des femelles d'âge 1, matures plus tardivement dans la saison.

Les équations de croissance en taille moyenne ont été converties en équations de croissance en poids moyen à l'aide d'une relation poids-taille calculée pour chaque sexe. La production annuelle a été calculée séparément pour chaque cohorte de chaque sexe, et pour les juvéniles, en intégrant les croissances pondérales et les mortalités.

Introduction

Les populations de *Emerita analoga* (Stimpson) (Crustacés, Anomoures, Hippidés) sont connues au long des côtes pacifiques de l'Amérique depuis Karluk (Alaska) jusqu'à Puerto Bueno dans le détroit de Magellan au Chili (Efford, 1969). Le biotope de l'espèce se situe dans la zone intertidale des plages sableuses (Osorio *et al.*, 1967). Les individus se maintiennent au voisinage de la zone de déferlement ; ils s'ensablent légèrement, parfois jusqu'à une profondeur de 20 cm (Penchaszadeh, 1971).

Sur les plages chiliennes la zone occupée par *E. analoga* est comprise entre 6 m de profondeur et la hauteur moyenne balayée par les vagues, elle se déplace en suivant la marée. La densité d'individus à l'intérieur de cette bande est parfois de plusieurs milliers par mètre carré ; seules les antennes longues et plumeuses émergent du sable,

elles battent l'eau pour en retirer phytoplancton et débris organiques maintenus en suspension par le mouvement des vagues.

Les contenus stomacaux de *E. analoga* sont constitués d'un grand nombre de diatomées, de débris en majeure partie d'origine végétale, mais aussi de fragments de Crustacés Entomostracés, de Bryozoaires et de spicules d'éponge (Osorio *et al.*, 1967). Au Chili, les prédateurs habituels sont d'une part les oiseaux de mer : *Crocethia alba* (Pallas), *Numenius phaeopus hudsonicus* (Latham), *Larus dominicanus* (Lichtenstein), d'autre part les poissons : *Mustelus sp.*, *Rhinobates planiceps* (Garman), *Sciaena gilberti* (Abott), *Umbrina xanti* (Gill), *Polynemus sp.* ; tandis que des prédateurs plus occasionnels seraient les poissons : *Galeichthys peruvianus* (Lutken), *Anisotremus scapularis* (Tschudi), *Sciaena fasciata* (Tschudi), *Oplegnathus insignis* (Kner) et *Mugiloides chilensis* (Molina) (Osorio *et al.*, 1967).

En raison de sa très forte dominance dans le biotope, de sa position dans la chaîne alimentaire, on peut penser que *E. analoga* joue un rôle important dans l'économie énergétique intertidale des plages chiliennes, contribuant pour une majeure partie de la production secondaire benthique. Le but de ce travail a été d'évaluer la production annuelle en poids frais au mètre carré d'une population de *E. analoga* ; l'estimation a été faite par les méthodes de dynamique des populations en intégrant les coefficients de croissance et de mortalité calculés pour chacun des groupes d'âge de chaque sexe.

Matériel et méthodes

Observations préliminaires

Le site d'échantillonnage choisi est la plage de Caleta Abarca (Vina del Mar, Chili), enclave de facies meuble isolée par une côte rocheuse. La population de *E. analoga* qui s'y est établie est vraisemblablement isolée aux stades benthiques mais non aux stades larvaires pélagiques.

Les individus sont distribués en profondeur suivant des gradients de densité qui diffèrent selon leur taille et leur sexe ; Macginitie (1938) et Penchaszadeh (1971) signalent déjà ce fait. Par contre, il n'a pas été observé au long de la plage de gradients de densité ou d'agrégats de taille ou de sexe.

Le dimorphisme sexuel est accentué ; Osorio *et al.* (1967) puis Penchaszadeh (1971) indiquent que chez les femelles les pléopodes sont absents, que les pores génitaux sont situés sur le coxa, de la troisième paire de pereiopodes des femelles, de la cinquième paire des mâles et que l'article terminal de la troisième paire de pereiopodes des femelles est subcheliforme, tandis qu'il est en palette chez les mâles. Ces caractères sont peu marqués chez les individus dont la longueur de la carapace est inférieure à 6 mm (Efford, 1970), nous regroupons ceux-ci arbitrairement en "juvéniles".

Des sous-groupes sont aisément repérables dans les échantillons de fréquence de taille (Fig. 1). Les modes progressent en fonction du temps et semblent attribuables à des classes d'âge.

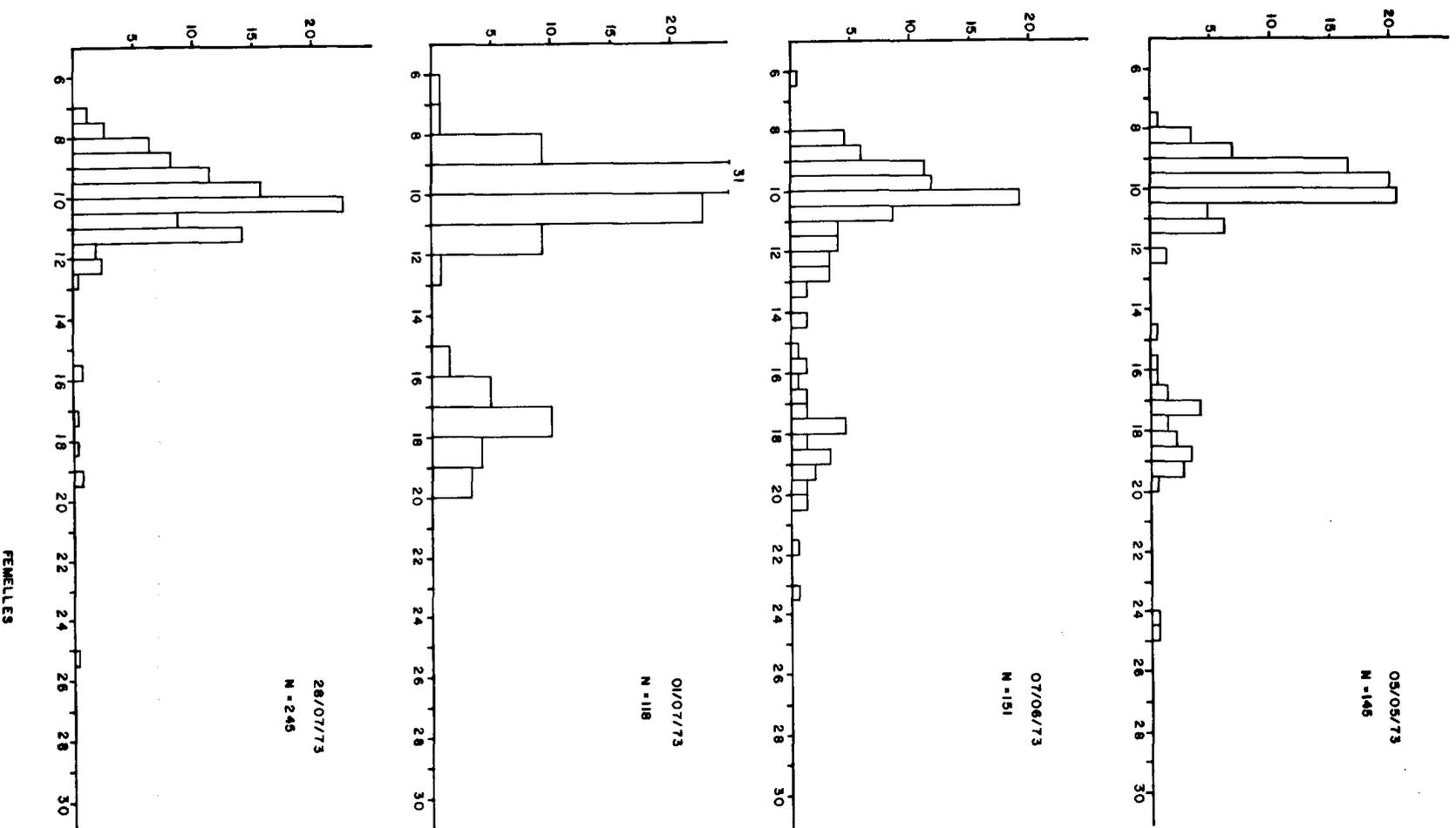
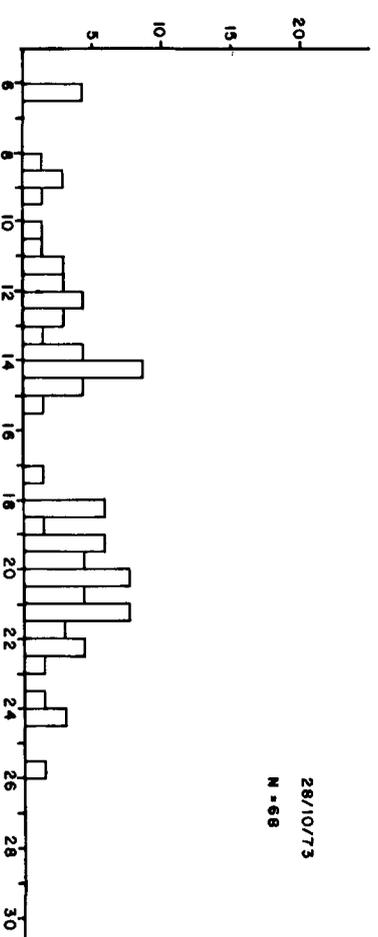
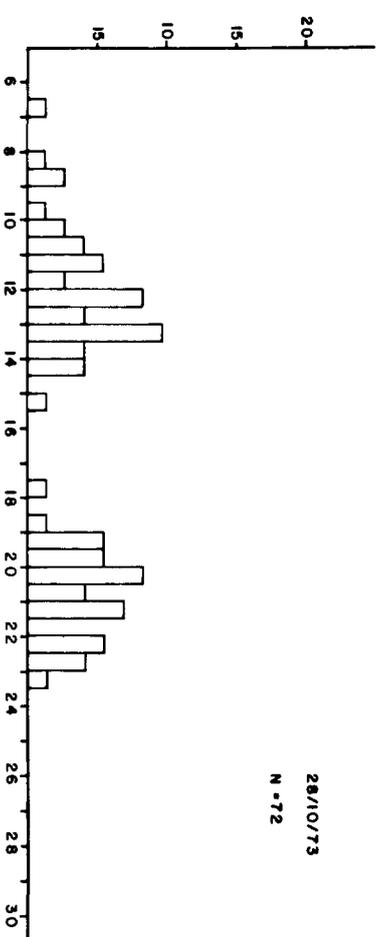
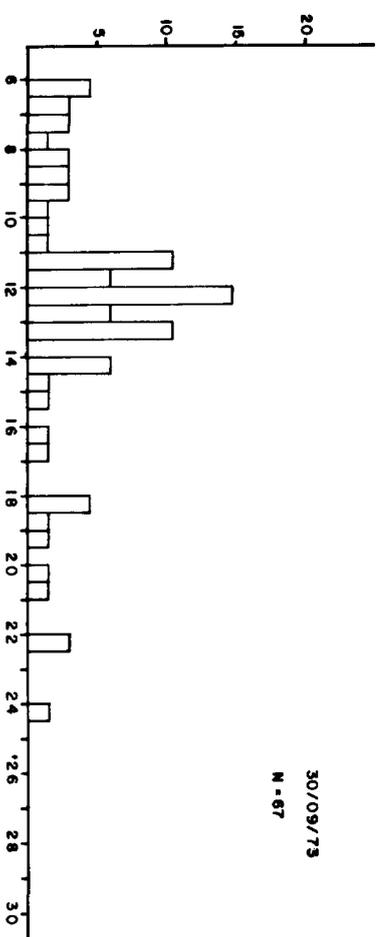
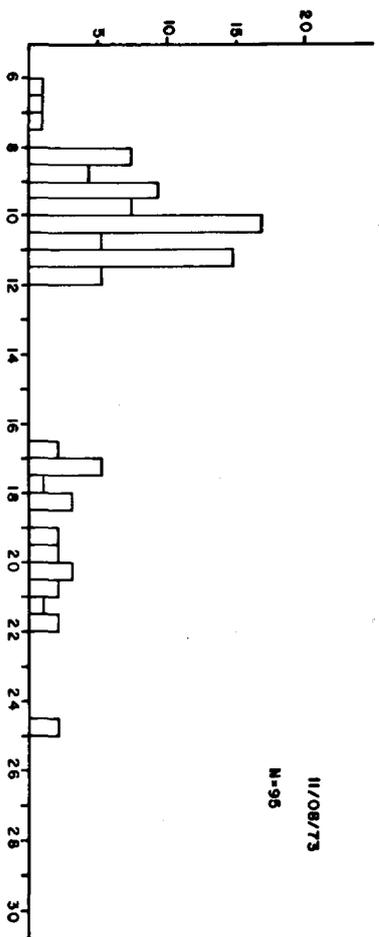


FIG. 1. Exemple d'histogrammes des distributions de fréquences relatives (pourcentages) des longueurs de carapace observées au cours de l'année d'échantillonnage.



FREQUENCES RELATIVES (%), LONGUEURS DE CARAPACE (mm)

Fig. 1. Suite.

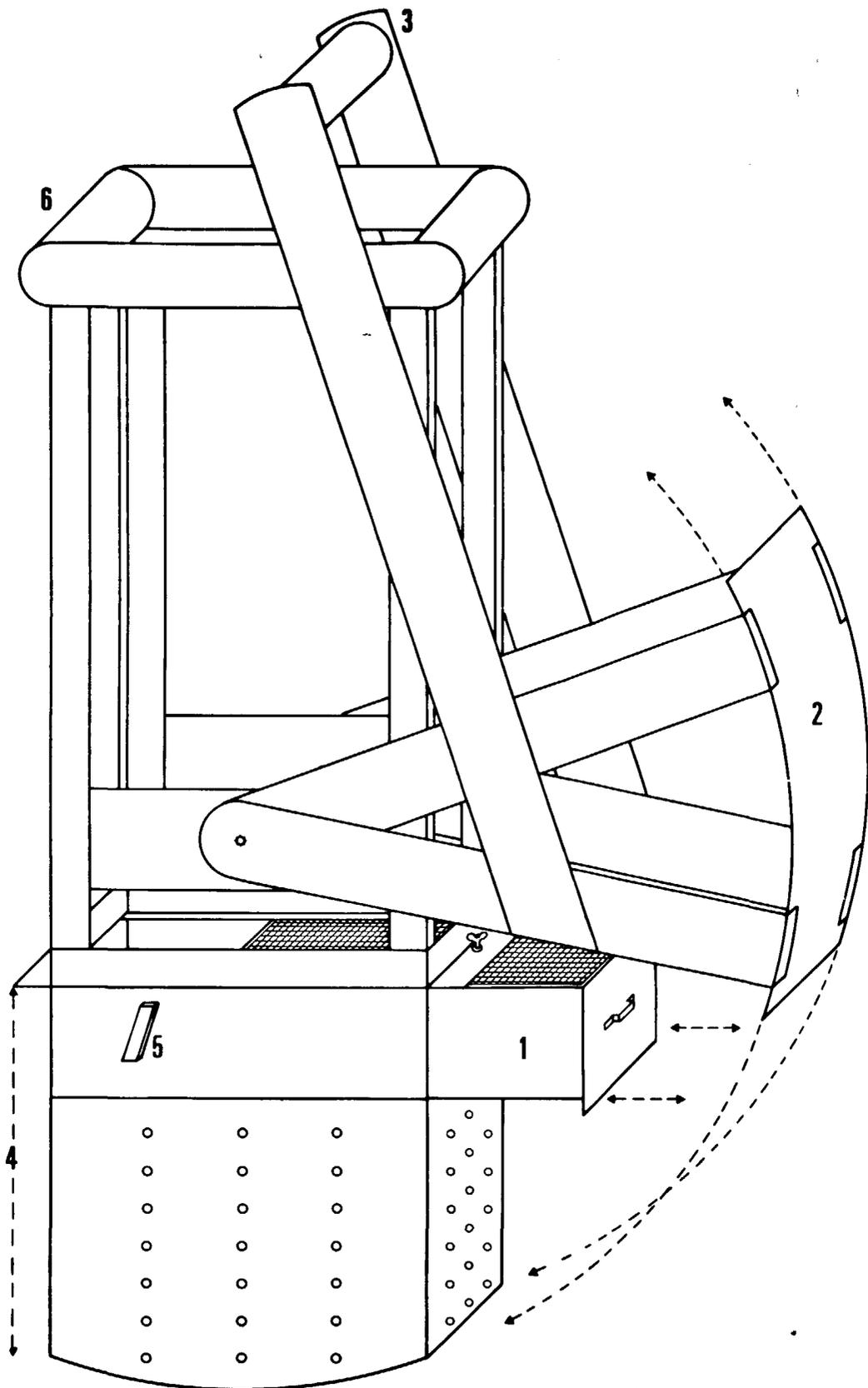


FIG. 2. Benne à main. L'appareil est enfoncé dans le sédiment humide jusqu'au niveau 4 à l'aide de pressions et d'oscillations imprimées aux poignées 6. Par action sur le levier 3 la lame 2 vient fermer la benne jusqu'à la butée 5. Le sédiment est tamisé à l'intérieur de la benne après renversement. Le tiroir amovible 1 facilite la récupération des échantillons et permet de changer rapidement de tamis.

Stratégie d'échantillonnage

Les distributions de fréquence de taille et la densité des individus de chaque sexe ont été échantillonnées mensuellement de mai 1973 à juin 1974. Lors de chaque opération, la position des stations au long de la plage était établie à l'aide d'une table de nombres aléatoires.

A chaque station, les prélèvements étaient ensuite effectués à intervalles réguliers le long d'une radiale perpendiculaire à la côte dont l'origine était au niveau moyen supérieur balayé par les vagues et l'extrémité à une profondeur approximative de 1.60 m, variable suivant les conditions de la mer. Afin de vérifier si les échantillons ainsi obtenus étaient représentatifs de toute la population ou d'une partie de celle-ci, par mer exceptionnellement calme, des prélèvements régulièrement espacés de 1.50 m ont été poursuivis en plongée jusqu'à une profondeur de 10 m.

Une benne à main a été spécialement conçue pour travailler à pied et en plongée (Fig. 2) ; elle permet de découper et de tamiser un cube de sable de 25 cm de côté. Le plongeur autonome lesté de 20-30 kg part de la côte, il marche sur le fond en s'orientant au compas ; une corde mince est tendue entre la benne et un point de référence sur la plage, elle sert à mesurer les distances sur la radiale et ensuite à haler à terre l'appareil contenant un prélèvement.

Les individus capturés sont triés suivant leur morphologie en mâles, femelles ou juvéniles, suivant la consistance de leur carapace (dure ou molle), suivant la présence d'œufs sous l'abdomen dans le cas des femelles. La longueur de la carapace est mesurée au dixième de millimètre inférieur, le poids est pris au milligramme près.

Traitement des données

La taille moyenne et la proportion d'individus dans chacun des groupes d'âge ont été estimées par analyse graphique, sur papier de probabilité (Fig. 3), des distributions de fréquence de taille (Harding, 1949 ; Cassie, 1954). Les groupes d'âge les plus jeunes, parfois polymodaux sont dans ce cas décomposés en sous-groupes ; la taille moyenne générale est obtenue en pondérant les tailles moyennes des sous-groupes ; la proportion totale est calculée en ajoutant les proportions de chaque sous-groupe.

La densité au mètre carré D_k des individus de la classe d'âge k capturés au temps t a été estimée pour chaque sexe à partir de la relation :

$$D_k = p_k \frac{\sum_{i=1}^n N_i}{n.s}$$

P_k est la proportion d'individus du sexe considéré et du groupe d'âge k dans la population, n est le nombre de prélèvements, s la surface de chaque prélèvement ($1/16 \text{ m}^2$) et N_i est le nombre total d'individus capturés lors du prélèvement i .

Les paramètres de croissance, de mortalité et de recrutement ainsi que la relation poids-taille ont été calculés après transformation linéaire des fonctions étudiées (Tableau I). Les droites ont été ajustées par la méthode des moindres carrés.

TABLEAU I

Evaluation des variables et paramètres biologiques de la population

Relation étudiée	Modèle	Transformation utilisée pour la régression	Variables et paramètres ⁴
Croissance linéaire en taille ¹ $L_k(t)$	$L_k(t) = L_k(0) + c_k t$		$L_k(t)$: taille moyenne de la carapace en fonction du temps t $L_k(0)$: taille moyenne de la carapace au temps 0 c_k : coefficient de croissance linéaire
Mortalité exponentielle ¹ $M_k, D_k(t)$	$D_k(t) = D_k(0).e^{-M_k t}$	$\text{Log } D_k(t) = \text{Log } D_k(0) - M_k t$	$D_k(t)$: densité d'individus en fonction du temps t $D_k(0)$: densité d'individus au temps 0 M_k : coefficient instantané de mortalité
Recrutement exponentiel ² R_k Relation poids/taille ¹ $\bar{W}(L)$	$D_k(t) = D_k(0).e^{(R_k - M_k)t}$ $\bar{W} = a.L^b$	$\text{Log } D_k(t) = \text{Log } D_k(0) + (R_k - M_k)t$ $\text{Log } \bar{W} = \text{Log } a + b.\text{Log } L$	R_k : coefficient instantané de recrutement \bar{W} : poids moyen d'un individu de longueur de carapace L a : constante, indice d'origine b : constante d'équilibre

¹ Relation calculée séparément par groupe d'âge et par sexe.² Relation utilisée seulement pour les groupes d'âge en cours de recrutement.³ Relation calculée séparément pour les mâles, les femelles et les juvéniles.⁴ Les unités sont les g, mm, et années.

Emerita analoga : croissance, mortalité et production

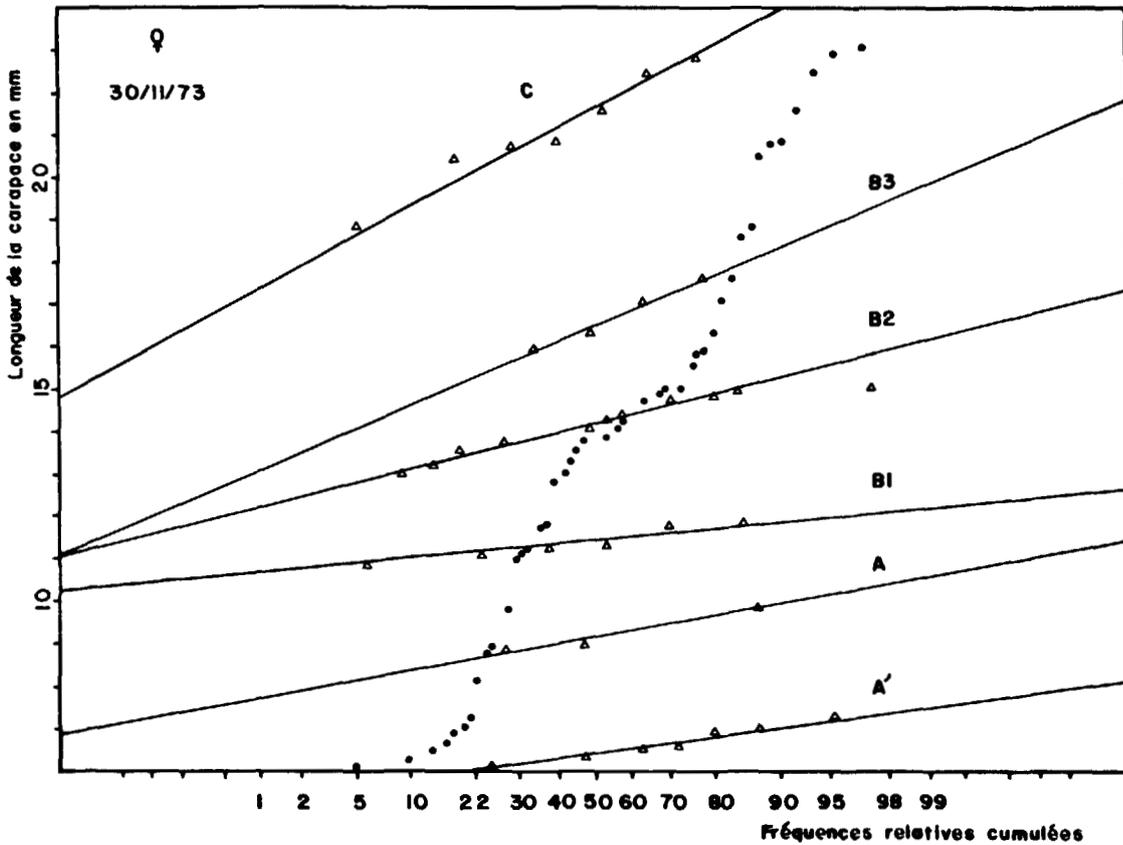


FIG. 3. Exemple d'analyse graphique sur papier de probabilité. La moyenne, l'écart type et la proportion d'effectifs dans chaque sous distribution sont calculés par cette méthode.

A partir de ces paramètres, la production annuelle P_k en poids frais au mètre carré est calculée par groupe d'âge et par sexe (k) en utilisant une approximation par intégration numérique (Paulik et Bayliff, 1967) de l'équation générale de production :

$$P_k = \int_{t=0}^1 D_k(t) M_k \bar{W}_k(t) dt$$

où le groupe k est défini par l'âge et le sexe. $D_k(t)$ est la densité d'individus du groupe k en fonction du temps ; $\bar{W}_k(t)$ est le poids moyen d'un individu du groupe k en fonction du temps. M_k est le coefficient de mortalité naturelle du groupe k .

Une année est divisée en 100 intervalles de temps égaux, de $j = 1$ à $j = 100$. t_j est l'âge à la fin de l'intervalle j , $\Delta t = 0.01$ années.

Pour les groupes d'âge entièrement recrutés :

$$P_k = \sum_{i=1}^{100} D_k(0) \cdot (e^{-M_k(t_j - \Delta t)} - e^{-M_k t_j}) \cdot \left(\frac{\bar{W}(t_j) + \bar{W}(t_j - \Delta t)}{2} \right) \cdot \Delta t$$

Pour les groupes d'âge en cours de recrutement :

$$P_k = \int_{t=0}^{t=1} D_k(0) \cdot e^{(R_k - M_k)t} \cdot M_k \cdot \bar{W}_k(t) \cdot dt$$

$$P_k = \sum_{j=1}^{100} \frac{M_k}{R_k - M_k} \cdot D_k(0) \cdot (e^{(R_k - M_k)t_j} - e^{(R_k - M_k) \cdot (t_j - \Delta t)}) \cdot \left(\frac{W(t_j) + W(t_j - \Delta t)}{2} \right) \cdot \Delta t$$

Les calculs de régression et les intégrations numériques ont été programmés sur le calculateur Hewlett Packard modèle 10 de l'Ecole des Pêches de l'Université Catholique de Valparaiso.

Résultats

Les distribution de fréquence de taille sont décomposables en cinq groupes principaux chez les femelles, en six chez les mâles (A', A, B, C, D, E), la progression de la taille moyenne de chacun d'eux a été suivie au cours de l'année (Figs 4 et 5) ; une sixième composante (E) n'est apparue qu'en une seule occasion chez les femelles. Les données de taille moyenne en fonction du temps, pour chaque groupe de chaque sexe, ont été ajustées à des droites de régression (Tableau II).

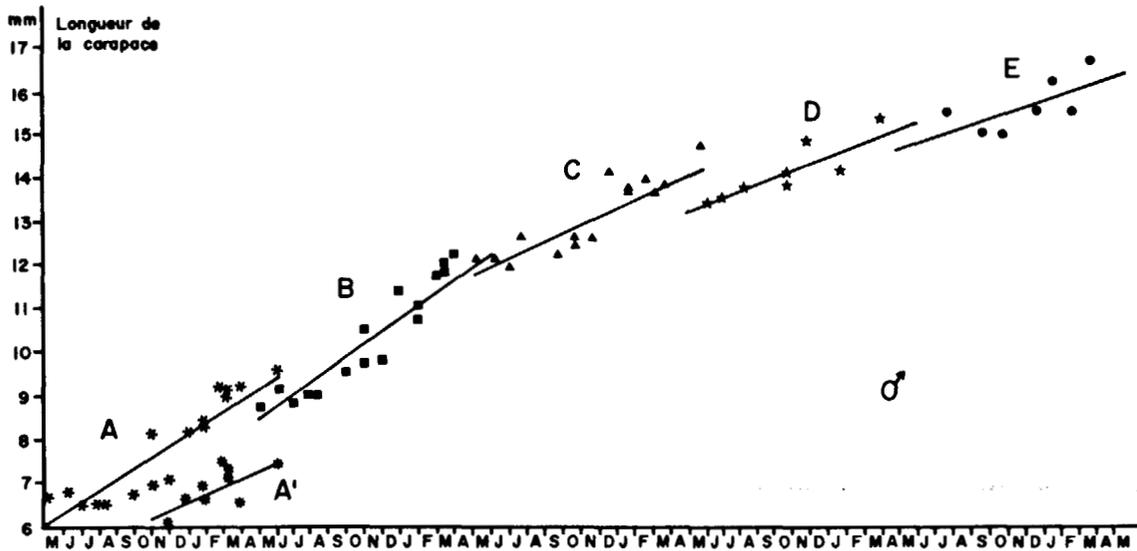


FIG. 4. Progression des tailles moyennes des mâles dans chacun des groupes d'âge au cours de l'année d'échantillonnage.

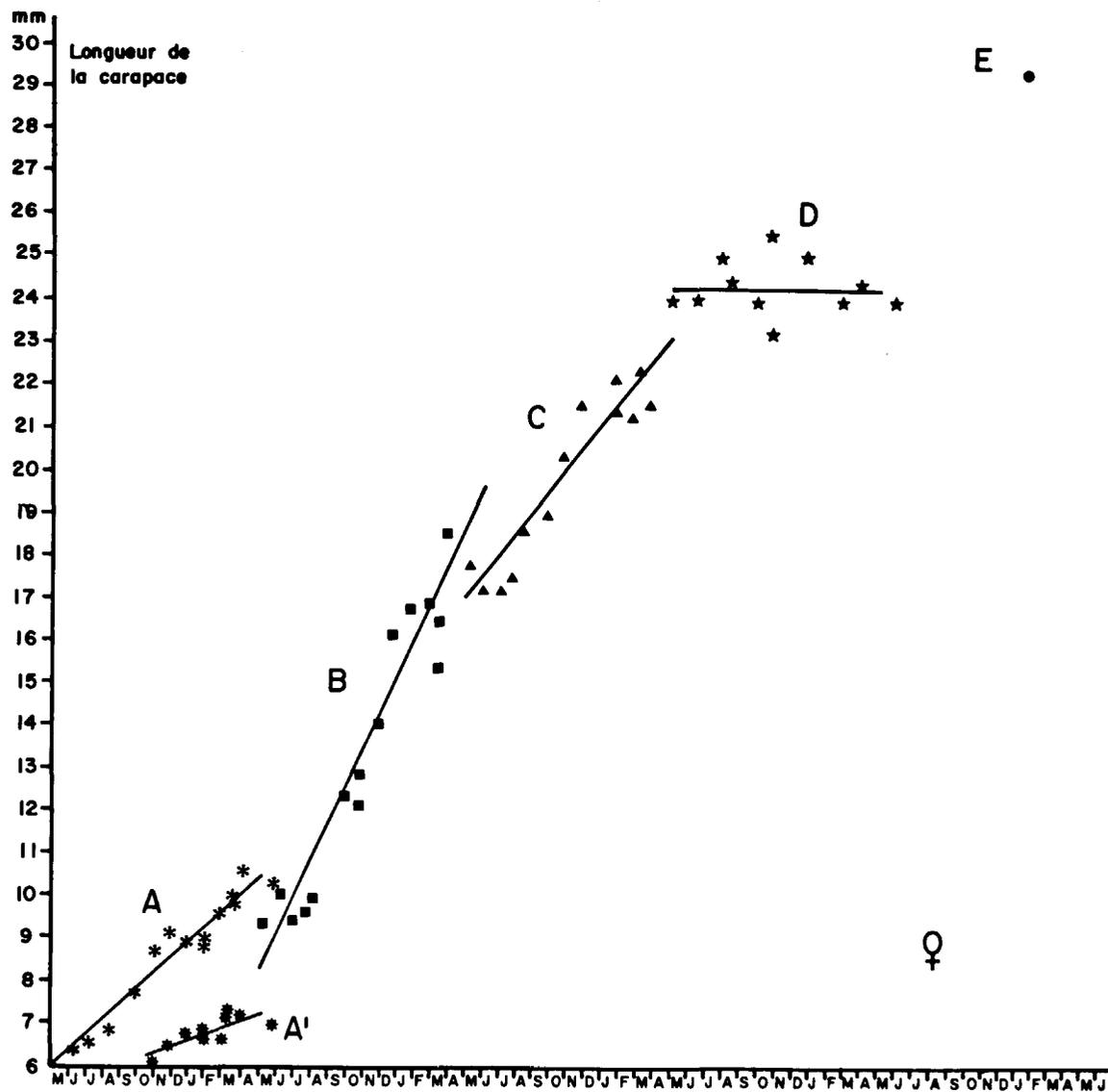


FIG. 5. Progression des tailles moyennes des femelles dans chacun des groupes d'âge au cours de l'année d'échantillonnage.

TABLEAU II
Paramètres et coefficients de corrélation des régressions effectuées pour le calcul des équations de croissance
 $L_k(t) = L_k(0) + C_k(t)$

	Groupes d'âge					
	A'	A	B	C	D	E
Mâles						
C_k	2.39	3.40	3.91	2.43	2.03	1.69
$L_k(0)$	5.06	5.99	8.42	11.80	13.26	14.62
R^2	0.50	0.85	0.90	0.78	0.76	0.47
Femelles						
C_k	1.76	4.43	10.36	6.05	-0.06	
$L_k(0)$	5.44	6.07	8.29	16.98	24.29	
R^2	0.61	0.87	0.93	0.87	0.01	
Juveniles, mâles et femelles des groupes A et A'						
C_k	3.58					
$L_k(0)$	4.76					
R^2	0.51					

TABLEAU III

Densités moyennes/m² d'individus de chaque sexe et groupe d'âge

Date	Juvéniles		Mâles					Femelles				
	A + A'	A'	A	B	C	D	E	A'	A	B	C	D
5 mai, 1973 ¹	187.5		139.5	141.2	174.4					1,879.2	408.3	22.9
7 juin, 1973 ¹	40.0		16.0	708.0	40.0	36.0				954.0	122.9	
1 juillet, 1973	12.0			469.0	40.6	5.8				353.0	113.2	
28 juillet, 1973	30.6		16.9	455.2	10.1					546.0	11.7	
11 août, 1973	45.8		27.8	274.1	77.4	15.8			12.6	174.7	60.7	5.0
30 septembre, 1973	325.0		48.8	88.8	7.4	2.9			32.1	79.0	21.4	
28 octobre, 1973	372.8		13.2	288.8	29.8				11.5	138.2	132.3	
28 octobre, 1973	1,960.6		37.4	184.3	63.3	11.4		13.6	13.6	103.3	138.7	
30 novembre, 1973	512.4	10.5	105.6	42.2	13.2	3.8		20.1	8.0	57.4	13.5	
30 décembre, 1973	1,074.3	149.6	91.6	23.1	6.2	5.0		202.4	144.3	26.2		
28 janvier, 1974	631.0	105.1	185.5	10.8	5.8			99.1	164.7	14.5	13.0	
27 février, 1974	641.6	123.1	210.7	120.7	13.2		5.5	46.4	238.9	118.3	57.0	
11 mars, 1974	1,631.3	119.1	175.7	10.6				103.7	111.6	8.5		
11 mars, 1974	542.4	318.3	636.6	132.8	9.6			173.8	476.8	10.0		
29 mars, 1974	855.4	52.6	514.0	187.6	65.2	10.6	5.6	18.8	281.7	86.3	47.2	33.5
29 mai, 1974	254.5	37.4	82.0	18.7	4.3			29.3	39.9	6.5		5.6

¹ Echantillonnage non effectué sur radiale et dont il n'a pas été tenu compte pour les calculs de mortalité.

Emerita analoga : croissance, mortalité et production

La densité moyenne par radiale (nombre moyen d'individus au m²) a été calculée pour chacun des groupes A', A, B, C, D et E de chaque sexe et pour les juvéniles (Tableau III). Les coefficients instantanés de mortalité exponentielle ont été estimés par régression pour chacun des groupes entièrement recrutés B, C, D et E (Tableau IV).

TABLEAU IV
Paramètres et coefficients de corrélation des régressions effectuées
pour le calcul des équations de mortalité $D_k(t) = D_k(0).e^{-M_k t}$

	Groupe d'âge		
	B	C	D'
Males			
M _k	2.9	1.4	1.74
D _k (0)	608	40	53
R ²	0.43	0.17	0.38
Femelles			
M _k	3.8	0.4	2.0
D _k (0)	702	52	127
R ²	0.66	0.01	0.44

Régressions effectuées à partir de moyennes mobiles des densités et des temps.

Les équations de régression des poids humides en fonction des longueurs de carapace ont été calculées séparément pour un échantillon de 439 mâles et pour un échantillon de 439 mâles et pour un échantillon de 609 femelles ; elles sont respectivement de $W = 5.278 \times 10^{-4} L^{2.90}$ et de $W = 3.387 \times 10^{-4} L^{3.08}$ (W en grammes, L en millimètres), les coefficients de corrélation (R²) sont de 0.85 et de 0.98.

Il n'a pas été trouvé de femelle ovigère de moins de 14 mm de carapace ; l'évolution au cours de l'année du pourcentage de femelles ovigères a donc été suivie chez les individus supérieurs à cette taille appartenant à tous les groupes d'âge d'une part (Fig. 6), puis à chacun des groupes d'âge isolés à partir des distributions de fréquence de taille (Fig. 7). Les variations du pourcentage d'individus mous ont été suivies pour chaque sexe (Fig. 8), puis pour chaque groupe d'âge de chaque sexe (Fig. 9).

Synthèse et conclusions

Structure démographique et périodicité du recrutement

La proportion de femelles ovigères dans les captures suit de fortes variations saisonnières (Fig. 6) ; les distributions de fréquence de taille sont donc à juste titre décomposables en groupes d'âge. Les groupes A, A', B et parfois C sont eux-mêmes décomposables en sous-unités qu'il est possible de retrouver d'échantillon en échantillon ; dans B, deux sous-unités distinctes au début de l'année d'échantillonnage tendent ensuite à confluer. Il est probable que le recrutement s'effectue par vagues suc-

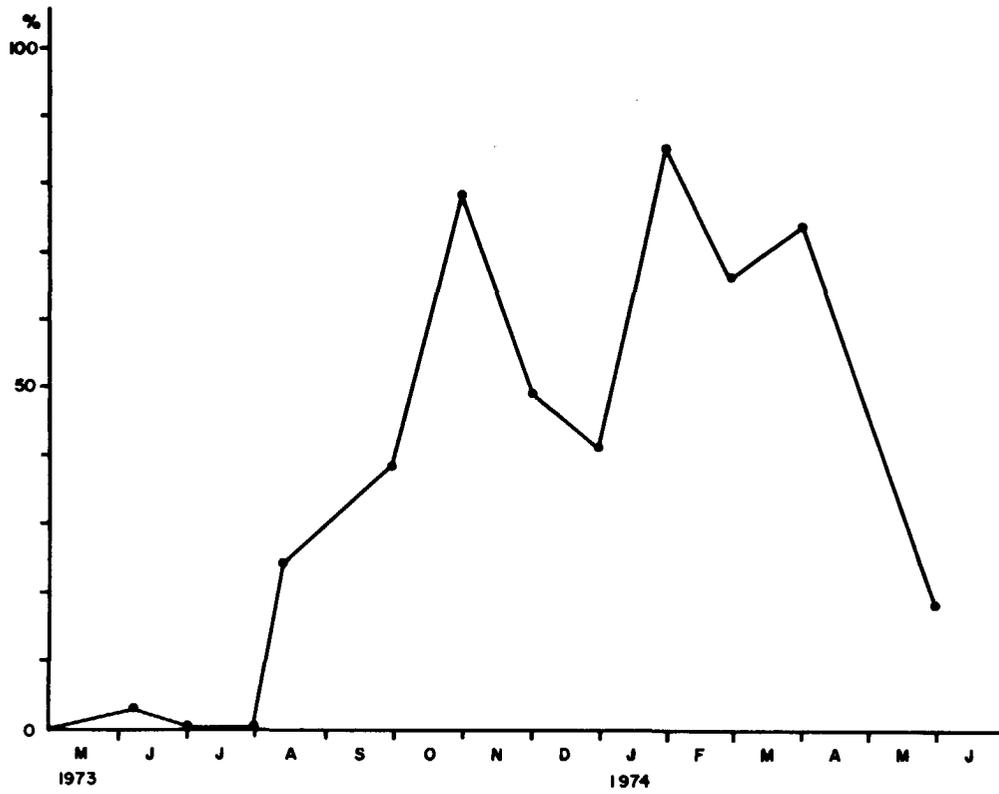


FIG. 6. Variations du pourcentage de femelles ovigères au cours de l'année d'échantillonnage.

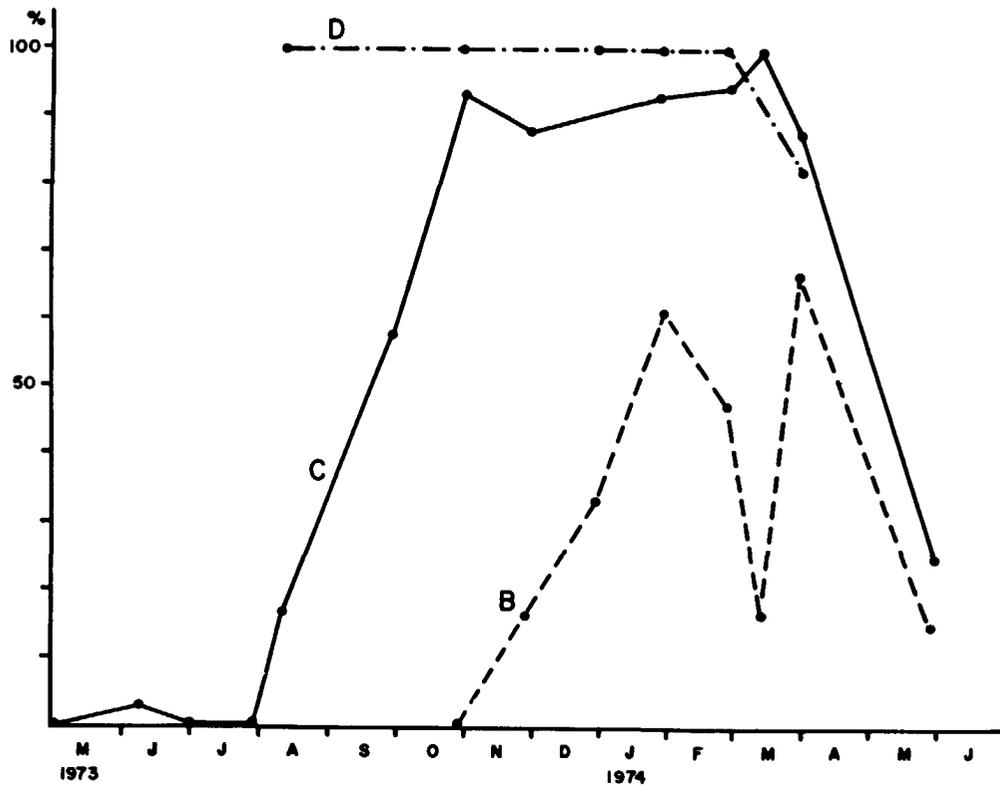


FIG. 7. Variations du pourcentage de femelles ovigères par groupe d'âge au cours de l'année d'échantillonnage.

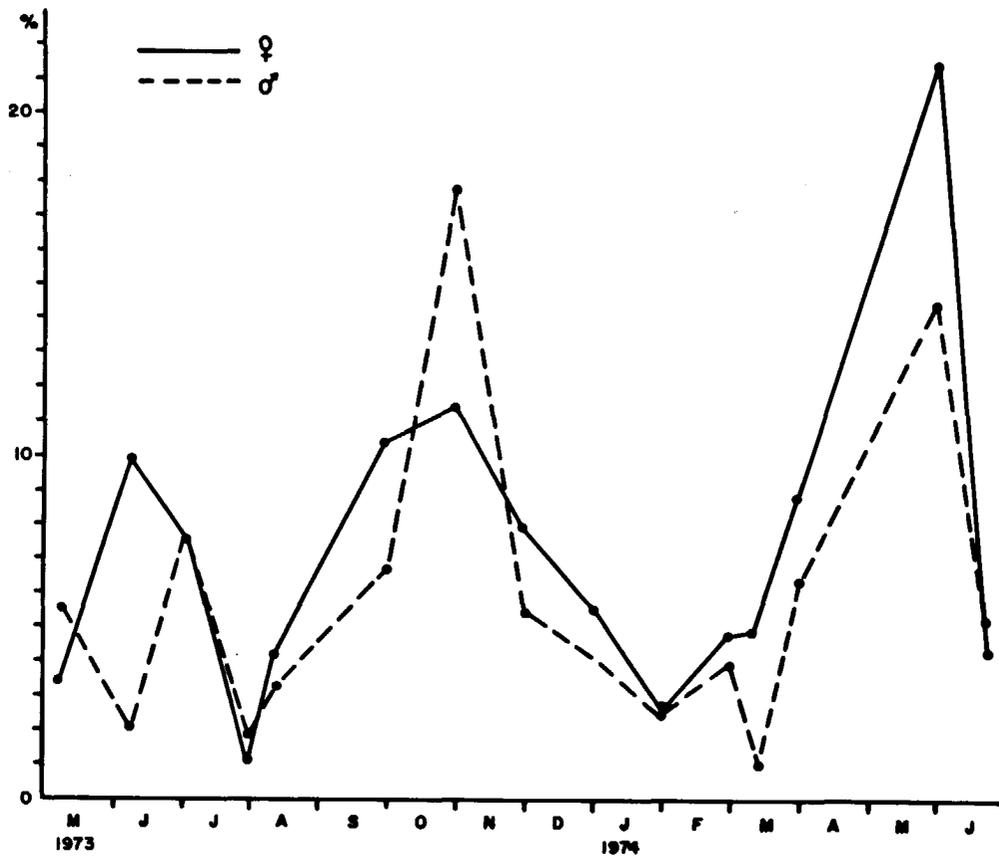


FIG. 8. Variations du pourcentage d'individus "mous" par sexe au cours de l'année d'échantillonnage.

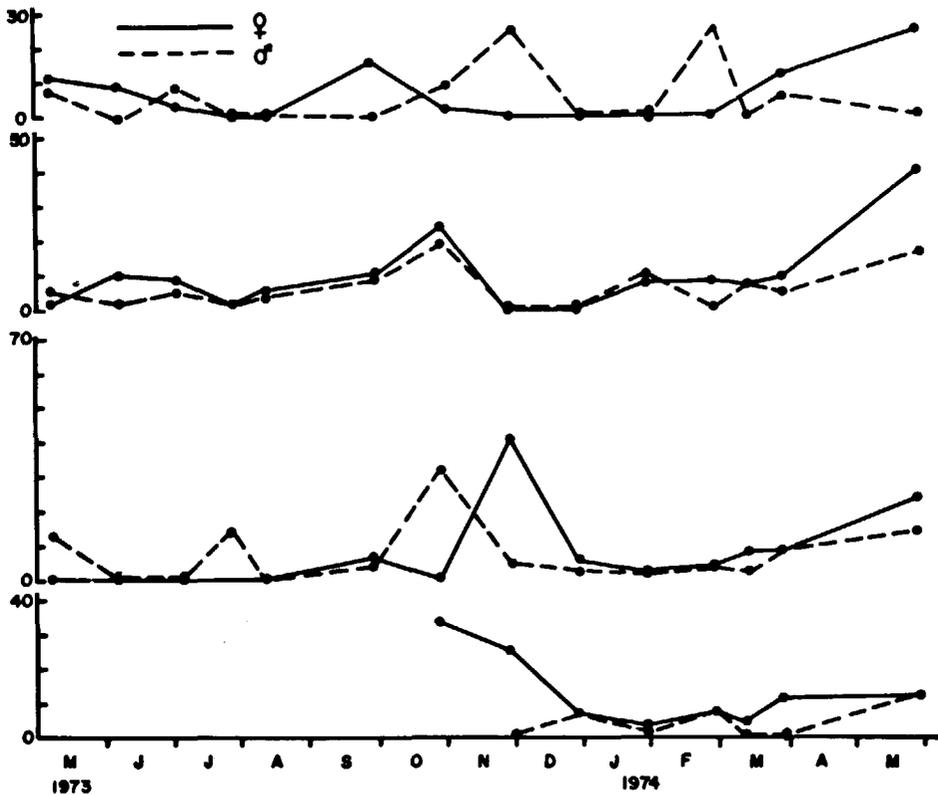


FIG. 9. Variations du pourcentage d'individus "mous" par sexe et par groupe d'âge au cours de l'année d'échantillonnage.

cessives d'arrivée des larves planctoniques, distribuées durant une période étendue de l'année. Ce recrutement irrégulier serait à l'origine de la structure plurimodale secondaire des premiers groupes d'âge ; structure qui tend à disparaître avec le temps par effet de la dispersion des taux de croissance individuels.

Durant l'année d'observation, deux vagues principales de recrutement sont discernables. Un premier groupe de juvéniles est apparu début juin 1973, sa taille moyenne était de l'ordre de 4 mm ; fin septembre les distributions de fréquence de taille des juvéniles sont devenues bimodales après l'arrivée d'un second groupe dont la taille moyenne estimée à 3.7 mm est bien distincte de celle alors atteinte par le premier (5.3 mm). Ce recrutement en deux étapes correspond aux groupes d'âge A et A' constitués de jeunes individus dont le sexe était reconnaissable et qui sont apparus respectivement en juin et en octobre avec des tailles moyennes de l'ordre de 6 mm.

Selon Efford (1970) et Johnson (1940) la durée de la vie pélagique est de 4-5 mois ; les mégalopes, premier stade benthique, ont une taille moyenne de 4 mm lorsqu'elles se déposent sur les plages au début de l'été (Efford, 1965, 1967). Les groupes d'âge A' et A sont donc assimilables à la classe d'âge O et par suite les groupes B, C, D et E correspondraient aux classes I, II, III, IV.

Croissance et périodicité des mues

La croissance en taille moyenne de chacun des groupes d'âge durant la période d'échantillonnage (Figs 4 et 5) peut être en première approximation ramenée à un modèle linéaire, ce qui simplifie l'intégration des fonctions de production instantanée : (5) et (6). En remplaçant les classes d'âge sur une échelle d'années successives, un schéma de croissance applicable à toute la durée de vie est obtenue ; les tailles atteintes à une année d'intervalle par deux classes d'âge successives se recoupent à peu près, ce qui confirme l'interprétation proposée pour décomposer les distributions de fréquence de taille en classes d'âge. Un léger décalage s'observe toutefois à âge égal entre les tailles moyennes atteintes en 1973 et 1974 aux mois d'avril et de mai ; il semble que la croissance en automne 1974 ait été en avance sur celle de 1973.

Il existe trois maxima dans la courbe de variation de la proportion d'individus "mous" au cours de l'année (Fig. 8) ; il semble que la fréquence des mues ait été forte en juin 1973 chez les femelles, en juillet 1973 chez les mâles, puis en octobre 1973 et en mai 1974. Très peu de femelles ont mué durant les mois de décembre, janvier, février et mars qui correspondent aux maxima atteints par la proportion de femelles ovigères dans les captures (Fig. 6). L'étude des variations de la proportion d'individus mous dans chacune des classes d'âge (Fig. 9) ne permet pas de déceler de différences dans la périodicité des mues de ces groupes. Il existe vraisemblablement deux périodes de pointe dans l'activité de mue au cours de l'année : juin et juillet 1973 qui seraient homologues d'avril, mai et juin 1974 d'une part, et octobre 1973 d'autre part. Le déphasage entre les maxima de mue de 1973 et de 1974 expliquerait le décalage des tailles moyennes atteintes à âge égal durant l'automne austral de ces deux années ; en mai 1973 peu d'individus commençaient à muer, tandis qu'en mai 1974 une majeure partie de la population avait mué et grandi.

Périodicité du taux de femelles ovigères et origine du recrutement

La distribution des pourcentages de femelles ovigères capturées au cours de l'année est bimodale, avec un maximum de printemps et un autre d'automne (Fig. 6). La même étude effectuée par groupe d'âge (Fig. 7) permet de déceler l'origine de cette bimodalité ; la ponte des femelles de la classe I (groupe B) est plus tardive que celle des autres classes. Il semble que les femelles d'âge I n'atteignent pas toutes leur première maturité au cours de l'année et que celles qui parviennent à maturité le fassent à partir de l'été et surtout en automne ; les femelles plus âgées et physiologiquement déjà matures sont ovigères à près de 100 % dès la fin du printemps austral. Knox et Boolootian (1963) indiquent que la longueur céphalothoracique minimale des femelles adultes est de 15 mm, Osorio *et al.* (1967) indiquent 16.4 mm, Penchaszadeh (1971) 14.5 mm ; ces tailles reportées sur le graphique de croissance (Fig. 5) correspondent à celles des femelles d'âge I aux mois de novembre ou de décembre, ce qui confirme l'interprétation proposée.

L'étude de la structure démographique a fait apparaître l'existence de deux époques principales de recrutement de juvéniles durant l'année d'observation, l'une débute en juin et l'autre en septembre ; si l'on compte 4-5 mois de vie pélagique il est permis de penser que les femelles ayant donné naissance au recrutement de septembre, c'est-à-dire au groupe A' soient en majeure partie celles d'âge I l'année précédente devenues matures à la fin de l'été et à l'automne austral ; tandis que les femelles ayant donné naissance au groupe A seraient celles d'âge II et III l'année précédente.

Répartition des groupes d'âge et des sexes en fonction de la profondeur et représentativité de l'échantillonnage

Macginitie (1938) remarque que les *E. analoga* mâles se concentrent dans des zones plus élevées de la plage que les femelles adultes, tandis que Penchaszadeh (1971), après étude de la distribution des fréquences de taille le long d'une radiale conclut que les femelles adultes s'agroupent dans les niveaux inférieurs alors que les mâles sont présents tout au long du profil de la plage, mais avec une densité qui croît lorsque l'on s'approche de la ligne des brisants.

Lors de l'opération d'échantillonnage du 20 juin 1974, 728 mâles, 845 femelles et 29 juvéniles ont été capturés le long d'une radiale tracée entre 0 et 10 m de profondeur ; au-delà de 6 m, aucun individu n'a été capturé. Dans la zone bathymétrique occupée par l'espèce, il est apparu, après étude des distributions de fréquence de taille que les femelles des groupes d'âge III et IV s'agroupent à une plus grande profondeur que les mâles du même âge. Au-delà de la zone habituelle d'échantillonnage, soit à plus de 1.60 m de profondeur et au large de la ligne où les vagues commencent à déferler, toutes les femelles capturées étaient matures ; 78 % d'entre elles étaient ovigères alors que la plupart des femelles ovigères avaient disparu de la zone habituelle d'échantillonnage. 11 % seulement des mâles ont été capturés à plus de 1.60 m de profondeur.

Les échantillons pris à intervalles réguliers le long des radiales permettent d'estimer, assez exactement sans doute, la densité moyenne d'individus présents dans la bande située entre 0 et 1.60 m ; cette méthode permet en effet d'intégrer les gradients de den-

sité propres à chaque groupe d'âge et qui sont fonction de la profondeur. Toutefois une importante proportion de femelles ovigères et une faible proportion de mâles sont distribués plus en profondeur, en-dehors de la zone d'échantillonnage. Ceci n'affecte pas les estimations des tailles moyennes dans chaque groupe d'âge, et par suite les estimations de croissance si l'on admet que les individus ont une répartition bathymétrique davantage liée à leur âge qu'à leur taille. Par contre, les estimations des densités moyennes, et par suite des mortalités, sont biaisées, ceci surtout dans le cas des femelles. Dans la zone d'échantillonnage, les effets de déplacements vers la profondeur des femelles ovigères se confondent avec ceux de la mortalité ; les coefficients de mortalité estimés pour les femelles n'ont donc pu être utilisés directement pour calculer la production.

Choix des coefficients de mortalité utilisés pour les calculs de production

Pour les calculs de production (relations 5 et 6) il est nécessaire de connaître la densité moyenne $D_k(0)$ d'individus présents au début de la période étudiée et le taux de mortalité M_k avec lequel ceux-ci disparaissent. Ces paramètres sont calculés à partir des densités moyennes observées au cours du temps : relation 2, Tableau I.

Il semble que la zone de dispersion des mâles ait été échantillonnée représentativement. Toutefois, la mortalité n'a pu être calculée pour les groupes incomplètement recrutés A et A'. Seul le groupe B était représenté dans tous les échantillons (Tableau III), les groupes plus âgés, beaucoup moins nombreux et surdispersés n'ont pas toujours été capturés ; lors des calculs de régression (Tableau IV) il n'était pas possible d'utiliser le chiffre 0 pour les transformations logarithmiques, des moyennes mobiles ont été utilisées pour les densités et pour les temps. Il semble que les mortalités des groupes C et D soient plus faibles que celles de B, mais en raison du faible nombre d'individus échantillonnés et de leur surdispersion, les coefficients de corrélation des régressions sont faibles. Il a été jugé préférable de regrouper les densités de C, D, E ; le coefficient de mortalité commun à ces groupes est de 1.52. Pour les calculs de production, il a été admis que de l'âge 0 à la fin de l'âge I le coefficient de mortalité M_k était constant et égal à celui calculé pour le groupe B, tandis que pour les âges suivants, il était constant et égal à 1.52. Chez les femelles, les groupes B, C, D, E complètement recrutés ne sont pas entièrement représentés sur la zone d'échantillonnage ; les coefficients de "mortalité" calculés comprennent outre la mortalité un coefficient de migration. Les coefficients M_k utilisés pour le calcul de production par les femelles ont été ceux des mâles. Le biais introduit n'est vraisemblablement pas trop important car le sex ratio ne semble pas évoluer très fortement avec l'âge ; il est de 0.86 pour l'ensemble de la population échantillonnée le 20 juin entre 0 et 6 m de profondeur tandis que pour les individus de la classe I, en faisant le rapport des $D_k(0)$, il est de 0.98. Il se peut toutefois que la mortalité des femelles soit légèrement plus forte que celle des mâles.

Efford (1970) émet l'hypothèse que les mâles de *E. analoga* changeraient de sexe en vieillissant. Dans les échantillons, il n'a jamais été trouvé d'individus intersexués ; il est vraisemblable que le phénomène, s'il existe, intervient seulement comme un mécanisme

Emerita analoga : croissance, mortalité et production

régulateur dans des conditions de sex ratio défavorables à la reproduction ; il est peu probable qu'il ait été une source d'erreur importante dans l'estimation des mortalités.

Production moyenne au mètre carré de la population étudiée durant l'année d'observation

Pour simplifier les calculs, les paramètres de croissance et de recrutements des mâles, des femelles et des "juvéniles" de la classe O ont été regroupés pour chacune des vagues de recrutement correspondant aux groupes A et A' ; le calcul de production de la classe O a été effectué séparément pour chaque de ces vagues. Les valeurs suivantes ont été estimées par régression d'après les relations (1) et (3) :

$D_k(0) = 12$; $D_{k'}(0) = 2,100$; $R_A = 7.89$; $R_{A'} = 0.01$; $L_A(0) = 4.71$; $L_{A'}(0) = 1.61$; $C_A = 4.77$; $C_{A'} = 5.94$.

Les $D_k(0)$ des femelles des classes I, II, III ont été corrigés du biais dû aux migrations en profondeur ; les $D_1(0)$ de chaque groupe d'âge ont été rétrocalculés à l'aide des coefficients de mortalité-émigration des femelles, puis à partir des $D_1(0)$ les $D_k(0)$ ont été recalculés à l'aide des coefficients de mortalité des mâles.

Les résultats du calcul de production sont présentés dans le Tableau V. Il est à noter que la participation de la vague de recrutement A' issue de femelles d'âge I est minime, par contre près de 20 % de la production totale est fournie par la classe O en cours de recrutement.

TABLEAU V
Production moyenne de poids frais en g/m² par la population
durant l'année d'observation

Groupe d'âge	Indéterminés	Mâles	Femelles	Total
A	36.6	—	—	36.6
A	272.5	—	—	272.5
B	—	216.0	459.0	675.0
C	—	26.7	116.0	142.7
D	—	46.6	303.0	349.6
E	—	28.0	—	28.0
Total	309.1	317.3	878.0	1,504.4

La productivité peut être estimée en faisant le rapport de la production à la biomasse moyenne \bar{B} . au cours de l'année.

$$\bar{B} = \frac{1}{T} \int_0^T N_t \bar{W}_t dt \quad (\text{Allen, 1971}) \quad T \text{ étant la durée de la période, et } N_t \text{ le nombre d'individus au temps } t.$$

Pour chaque groupe d'âge de chaque sexe, l'on peut donc écrire $\bar{B}_k = (P_k \cdot M_k) / T$

Et pour l'ensemble de la population : $\bar{B} = (1/T) \sum_{k=1}^n P_k \cdot M_k$

\bar{B} . est estimé à 3,625 g/m² ce qui donne une productivité de 0.41.

Production moyenne au mètre carré de la classe I durant sa vie

Si l'on admet que les paramètres de croissance et de mortalité varient peu d'une année sur l'autre, l'on peut estimer la production totale fournie par une cohorte au cours de sa vie à partir d'une évaluation de sa densité à un moment donné. Le calcul a été fait pour la classe d'âge I à partir de la densité $D_1(0)$; pour la période non recrutée une approximation en "fil de couteau" (knife edge) a été utilisée (Ricker, 1958). Les résultats sont présentés dans le tableau VI.

TABLEAU VI
Production moyenne de poids frais en g/m²
par le groupe d'âge B durant son existence

Age	Indéterminés	Mâles	Femelles	Total
A + A'	284.9	—	—	284.9
B	—	216.0	459.1	675.1
C	—	25.6	97.7	123.3
D	—	0.8	10.9	11.7
E	—	0.1	—	0.1
Total	284.9	242.5	567.70	1,095.1

Si le recrutement était demeuré constant les valeurs de la production de la classe I durant sa vie devraient être égales à celles de la population durant une année ; les résultats prouvent que le recrutement est très variable, la classe I est faible par rapport aux classes plus âgées mais d'importance voisine de celle de la classe 0 en cours de recrutement. L'on peut prévoir que biomasse, production et productivité soient très variables d'une année sur l'autre suivant le recrutement et la structure démographique de la population en place.

Production par mètre de plage

Si l'on évalue la largeur moyenne de la bande littorale occupée par *E. analoga* à quelques 65 m pour une inclination de fond égale à celle de Caleta Abarca, la production moyenne par mètre de plage à l'année est estimée à 65×1.504 soit 97.76 kg de poids frais.

Annexe

Remarques sur la notion de production

La notion de production est couramment utilisée dans différentes acceptions.

Allen définit la production P' comme la quantité totale de tissu synthétisée par une population ou une communauté durant une période donnée ; P' est fonction du nombre

Emerita analoga : croissance, mortalité et production

$N(t)$ d'individus présents et des variations instantanées du poids moyen $\bar{W}(t)$ de ces individus soit :

$$P' = \int_{T_1}^{T_2} N(t) \frac{d\bar{W}(t)}{dt} dt \dots \quad (1)$$

Cette équation tient compte de variations de poids moyen positives ou négatives (dans le cas d'un amaigrissement des individus par exemple), il est donc préférable de définir P' comme le bilan des quantités de tissu synthétisées ou dégradées par utilisation des réserves dans une population durant une période donnée. P' peut être calculée par des techniques d'intégration numérique semblables à celles utilisées dans cette publication. Durant la période de recrutement dans le cas d'une population naturelle, la relation 1 est difficilement applicable, les variations de $\bar{W}(t)$ dues aux processus métaboliques sont masquées par l'apport de jeunes individus de poids plus faible ; l'intégration de P' doit être effectuée avec la variation $d\bar{W}(t)$ due aux seuls processus métaboliques. La quantité P' est homologue à celle qui peut être évaluée en faisant appel à des bilans physiologiques d'ingestion, d'excrétion et de respiration.

Par contre, dans cette publication la quantité P évaluée, est définie comme la quantité totale de tissu fournie par une population ou une cohorte durant sa vie, aux échelons trophiques suivants, soit par effets de prédation, soit par action de nécrophages (Boysen Jensen, 1919).

P est fonction du poids moyen $\bar{W}(t)$ des individus et des variations négatives instantanées de leurs nombres $\frac{dN(t)}{dt}$

$$P = \int_{T_1}^{T_2} \bar{W}(t) \frac{dN(t)}{dt} dt \dots \quad (2)$$

P peut être dissocié en composantes $P_1, P_2 \dots P_n$ représentant des contributions à des voies trophiques différentes (différents prédateurs par exemple) que l'on évaluera en fractionnant $dN(t)$ en $f_1[N(t)], f_2[N(t)] \dots f_n[N(t)]$ et en intégrant séparément.

Si l'on intègre de 0 à $+\infty$ soit sur toute la durée de vie d'une cohorte, $P = P'$, c'est-à-dire que le bilan des quantités de tissu synthétisées ou dégradées est égal à la quantité de tissu transmise aux échelons trophiques suivants par prédation ou par action des nécrophages. On notera toutefois que la quantité de matière organique produite à la synthèse ou à la libération des œufs ou des larves n'est évaluée ni par (1) ni par (2). Il semble que la distinction entre les deux définitions de la production P et P' réside dans les délais de transmission de l'énergie ; la population ou la cohorte transforment, accumulent puis restituent partie du flux énergétique. P' est une évaluation du bilan d'accumulation d'énergie tandis que P est une évaluation de la quantité d'énergie restituée ; lorsque le cycle est bouclé l'énergie accumulée a été intégralement restituée de sorte que $P = P'$.

Bibliographie

- ALLEN, K. R. 1971. Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Bd Can.* 28:1573-1581.
- BOYSEN JENSEN, P. 1919. Valuation of the Limfjord 1. *Rep. Dan. biol. Stn* 26:1-24.
- CASSIE, R. M. 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Austr. J. mar. Freshw. Res.* 5(3):513-522.
- EFFORD, I. E. 1965. Aggregation in the sand crab *Emerita analoga* (Stimpson). *J. Anim. Ecol.* 34:63-75.
- EFFORD, I. E. 1967. Neoteny in sand crab of the genus *Emerita* (Anomura, Hippidae). *Crustaceana* 13(1):81-93.
- EFFORD, I. E. 1969. Egg size in the sand crab, *Emerita analoga* (Decapoda, Hippidae). *Crustaceana* 16(2):15-26.
- EFFORD, I. E. 1970. Recruitment to sedentary marine populations as exemplified by the sand crab, *Emerita analoga* (Decapoda, Hippidae). *Crustaceana* 18(3):293-308.
- HARDING, J. P. 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 28(1):141-153.
- JOHNSON, N. W. 1940. The correlation of water movements and dispersal larval stages of certain littoral animals, especially the sand crab *Emerita*. *Mem. Sears Fdn mar. Res.* 2(3):236-245.
- KNOX, C., and R. A. BOOLOOTIAN. 1963. Functional morphology of the external appendages of *Emerita analoga*. *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.* 62(2):45-68.
- MACGINITIE, G. E. 1938. Movements and mating habits of the sand crab, *Emerita analoga*. *Midl. Nat.* 19(2):471-481.
- OSORIO, C., N. BAHAMONDE Y., y T. LOPEZ. 1967. El limanche *Emerita analoga* (Stimpson) en Chile. *Boln Mus. nac. Hist. nat. Chile* 29(5):60-116.
- PAULIK, G. J., and H. BAYLIFF. 1967. A generalized computer program for the Ricker model of equilibrium yield per recruitment. *J. Fish. Res. Bd Can.* 24:249-259.
- PENCHASZADEH, P. E. 1971. Observaciones cuantitativas preliminares en playas arenosas de la costa central del Peru con especial referencia a las poblaciones de muy-muy. (*Emerita analoga*)-(Crustacea, Anomura, Hippidae). *Inst. Biol. mar. Mar Plata, Contrn* 177.
- RICKER, W. E. 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Bd Can.* 119. 300 p.