

Biologie marine

ÉTUDE DE LA BIOLOGIE DE REPRODUCTION CHEZ LA SQUILLE OCELLÉE *SQUILLA MANTIS* PÊCHÉE DANS TROIS GOLFES TUNISIENS : TUNIS, HAMMAMET ET GABÈS

par

Sami MILI^{1,2*}, Rym ENNOURI², Othman JARBOUI²

& Hechmi MISSAOUI³

La squille ocellée *Squilla mantis* (L., 1758) est un Stomapode très abondant le long des côtes tunisiennes. Cette ressource benthique est considérée comme rejet par défaut de tradition de consommation. La haute valeur commerciale de la squille sur les marchés internationaux a incité les pêcheurs tunisiens à capturer cette espèce en vue de l'exporter. Ce travail a pour objectif l'identification des aspects relatifs à la biologie de la reproduction de la squille *S. mantis* des eaux tunisiennes.

Cette étude a montré que le sex-ratio est en faveur des mâles qui dominant quelque soit la période et la zone de pêche. En Tunisie, *S. mantis* atteint sa maturation sexuelle femelle à une taille moyenne de 145,64, 150,63 et 155,25 mm respectivement pour les squilles du golfe de Tunis, du golfe de Hammamet et du golfe de Gabès en se basant sur l'état de développement des glandes cémentaires. Le cycle sexuel de cette espèce est composé de trois phases : la maturation de décembre à avril ; la ponte d'avril à août ; la récupération et le repos sexuel entre septembre et novembre avec une légère variabilité entre les trois golfes. Ce crustacé appartient au groupe des espèces à ponte unique et dont la fécondité de la femelle croît proportionnellement moins vite que le

1. Unité Exploitation des Milieux Aquatiques. Institut Supérieur de Pêche et d'Aquaculture de Bizerte, BP 15, 7080 Menzel Jemil, Tunisie.

2. Institut National des Sciences et Technologies de la Mer, 28, rue 2 mars 1934 Salammbô, 2025, Tunisie.

3. Direction Générale de la pêche et de l'Aquaculture, 32 Rue Alain Savary, Tunis 1002, Tunisie.

* sami_mili@yahoo.fr; rymenvmarin@yahoo.fr; othman.jarboui@instm.rnrt.tn; missaoui.hechmi@inat.agrinet.tn

Bulletin de la Société zoologique de France 139 (1-4)

cube de la longueur totale. Cette fécondité présente une différence significative entre les trois golfes de la Tunisie.

Mots-clés : reproduction, *Squilla mantis*, taille de première maturité sexuelle, fécondité, eaux tunisiennes.

Reproductive biology of the Spot-Tail Mantis shrimp, *Squilla mantis*, in three Tunisian gulfs: Tunis, Hammamet and Gabes

The Spot-tail Mantis Shrimp, *Squilla mantis* (L., 1758), is abundant along the Tunisian coast, especially in the gulfs of Gabes, Hammamet and Tunis. *S. mantis* is a species of little economic importance in the Tunisian market, where it has traditionally been considered as a by-catch, but its abundance in this area makes it a relatively important species for export. This study aims to improve knowledge of the reproductive biology of the mantis shrimps *S. mantis* in Tunisian waters. Regular sampling was carried out along the Tunisian coasts (gulfs of Tunis, Hammamet and Gabes) from January 2005 to December 2006. A total of 22,883 specimens were examined.

The study of reproductive biology shows that the sex-ratio of *S. mantis* varies according to time and location, but the proportion of females was significantly lower than that of males. Average sizes at first sexual maturity (Lm50) for females were 145.64, 150.63 and 155.25 mm for mantis shrimp captured in the gulfs of Tunis, Hammamet and Gabes, respectively, based on maturity of the gonads and development of the cement glands. The sexual cycle of this species can be split in to three phases: maturation, from December to April, spawning, from April to August, and retrieval/sexual rest, between September and November. *S. mantis* is a single spawning species, in which the fecundity of the female increases proportionally less than to the cube of the total length. The average relative fecundity is about 1618 ± 632 eggs/g of mantis shrimp, but showed significant differences between the three Tunisian gulfs.

Keywords: Reproduction, *Squilla mantis*, size at first sexual maturity, fecundity, Tunisian coast.

Introduction

La squille ocellée *Squilla mantis* (L., 1758) est un Stomapode très répandu dans les eaux marines tunisiennes, essentiellement dans les golfes (Tunis, Hammamet et Gabès) (Fig. 1) (MILI, 2013). Le développement de la pêche de ce crustacé peut être à l'origine de la création de nouveaux emplois, de nouvelles possibilités d'exportation vers l'étranger et de la diversification des espèces capturées, afin de pouvoir satisfaire une demande en produits de la mer de plus en plus importante. De plus, les squilles qui ont une valeur commerciale relativement faible en Tunisie, présentent l'avantage d'avoir une grande qualité nutritionnelle et leur prix est abordable pour toutes les catégories sociales, notamment les plus défavorisées. Cette étude est donc réalisée dans le but de valoriser la pêche de cette espèce et de déterminer les différents paramètres relatifs à sa biologie de reproduction. La définition des paramètres relatifs à la stratégie de reproduction des espèces exploitées est indispensable pour une gestion appropriée des pêcheries. Toutefois, les informations sur la reproduction, comme la taille de première maturité sexuelle sont essentielles dans les modèles d'évaluation de stock et ceci afin d'identifier les entités qui compo-

Reproduction de *Squilla mantis* dans les eaux tunisiennes

sent le stock et d'estimer le taux de la biomasse féconde. Ainsi, l'étude de la stratégie de reproduction permet la quantification de la capacité reproductive des individus et par conséquent une gestion rationnelle des stocks exploitables. Dans le présent travail, les deux méthodes, macroscopiques et microscopiques ont été utilisées pour étudier la reproduction chez *Squilla mantis*.

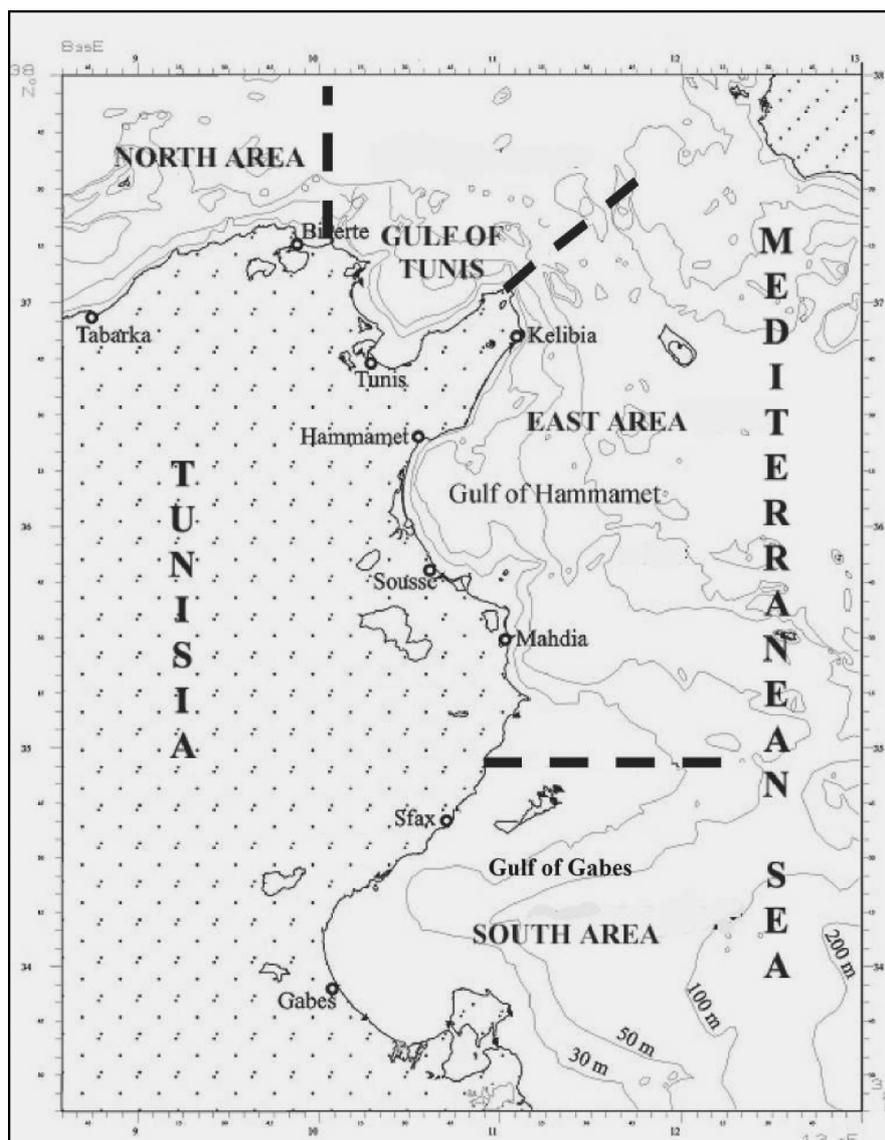


Figure 1

Carte des eaux tunisiennes représentant la zone d'étude (Golfe de Tunis, Hammamet et Gabès).
 Map of the Tunisian coast showing the sampling areas (gulfs of Tunis, Hammamet and Gabès).

Bulletin de la Société zoologique de France 139 (1-4)

Matériel et méthodes

L'échantillonnage biologique a été réalisé mensuellement le long des côtes tunisiennes entre janvier 2005 et décembre 2006. Au total, ce sont 22.883 individus qui ont été mesurés et dont le sexe a été déterminé. Les effectifs qui ont servi à l'étude macroscopique de la reproduction sont répartis comme suit : 3.290 en provenance du golfe de Tunis, 3.024 de celui de Hammamet et 16.569 du golfe de Gabès. Une fois au laboratoire, les paramètres relatifs à l'étude macroscopique de reproduction de la squille ont été relevés. Pour l'étude microscopique incluant la stratégie de ponte et la fécondité, on a sélectionné des spécimens de différentes classes de tailles. Pour chaque individu, la longueur totale (Lt) et celle de la carapace (Lc) ont été mesurées avec une précision de 0,1 mm. De même, le poids total (Pt) et le poids de l'animal éviscéré (Pev) ont été déterminés. Après dissection, les gonades ont été prélevées et pesées avec une précision de 0,01g. En outre, chez les femelles, des fragments d'ovaires ont été conservés dans le liquide Gilson (MARTOJA & MARTOJA, 1967 ; LE DUFF, 1997) pour l'analyse de la distribution des diamètres ovocytaires et l'estimation de la fécondité. Lors de la dissection des ovaires, le stade macroscopique ainsi que celui de la maturation sont établis selon une échelle macroscopique du développement conçue à cet effet (MILI, 2013). Les femelles sont considérées matures si leurs ovaires sont au stade 3 ou plus durant la période de reproduction. Les étapes du cycle sexuel sont à la fois matérialisées par le suivi de l'évolution mensuelle des stades macroscopiques gonadiques et de l'indice pondéral des gonades.

Dans cette étude, on a opté pour l'utilisation du taux de féminité pour le suivi de la sex-ratio. Ce dernier correspond au pourcentage des femelles dans un échantillon de la population étudiée. Un suivi des variations mensuelles par zone du sex-ratio a été effectué. Pour confirmer l'existence ou non d'une différence significative de ce paramètre entre les sexes, un test statistique de conformité du type χ^2 dont la formule est la suivante a été utilisé (MISSAOUI, 1984) :

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^r \frac{(F_i \text{ obs} - F_{th})^2}{F_{th}}$$

avec : Fi Obs : Proportion observée ; Fth : Proportion théorique et r : nombre de rangées.

La taille (Lm50) à laquelle 50 % des femelles sont matures a été utilisée pour définir la taille moyenne de la maturité sexuelle. Les proportions des femelles matures dans chaque classe de taille de 5 mm de Lt ont été déterminées et corrélées à la longueur Lt et Lm50 par le modèle logistique suivant (GAAMOUR, 1999) :

$$Pr = 1 / (1 + e^{-a(Lt - Lm50)})$$

avec ; Pr : le pourcentage des matures ; Lt : la longueur du spécimen ; a : constante ; Lm50 : la taille de la première la maturité sexuelle.

De plus, on a jugé opportun d'utiliser l'état de développement des glandes cémentaires comme critère additionnel de la maturité sexuelle chez les femelles de

Reproduction de *Squilla mantis* dans les eaux tunisiennes

la squille afin de confirmer les résultats obtenus. Le poids retenu, pour l'étude du RGS (Rapport Gonado Somatique), est celui de la squille éviscérée vu qu'il représente la référence la plus stable. La formule du RGS employée est la suivante (BOUGIS, 1952 ; LAHAYE, 1980) :

$$\text{RGS} = 100 \text{ Pg} / \text{Pev}$$

avec : Pg le poids des gonades en g ; Pev le poids du spécimen éviscéré en g.

Les ovocytes conservés dans le liquide de Gilson ont été nettoyés et séparés du tissu conjonctif par décantation dans des bains successifs d'eau distillée. Chaque ovaire a été dilué dans un volume d'eau de 1000 ml. Après homogénéisation, 3 sous-échantillons de 1,5 ml chacun ont été prélevés. Le comptage et l'étude de la fréquence de distribution des diamètres ovocytaires des sous échantillons ont été réalisés en analyse d'image, à l'aide du logiciel « OPTIMAS ». Pour chaque ovaire échantillonné, la distribution des diamètres ovocytaires, par classes de taille de 20 μm , a été établie en utilisant le logiciel Statistica de StatSoft. Les résultats obtenus ont été utilisés pour calculer la fécondité relative (nombre d'œufs par gramme de squilles) et la fécondité absolue (FA). Les fécondités absolues ont été corrélées à la longueur totale (Lt) par la relation (KODAMA *et al.*, 2004) :

$$\text{FA} = a (\text{Lt})^b$$

L'ajustement des équations a été fait par la méthode des moindres carrés. Les 3 relations taille-fécondité ont été comparées après transformation logarithmique. L'analyse de la covariance a été effectuée pour comparer entre la fécondité moyenne des squilles issues des trois golfes.

Résultats

Identification des sexes et sex-ratio

Les 22.883 individus échantillonnés sont constitués de 1.726 mâles et 1.564 femelles originaires du golfe de Tunis, 1.620 mâles et 1.404 femelles du golfe de Hammamet et de 8.770 mâles et 7.799 femelles du golfe de Gabès. La distinction entre les deux sexes chez la squille est possible grâce à la présence des organes copulateurs (deux pénis) chez les mâles au niveau de la base du huitième segment thoracique (MILI *et al.*, 2011). Pour les femelles, un orifice génital sous forme de plaque est présent au niveau du sixième segment thoracique. Lors de la période de reproduction, une coloration jaunâtre apparaît sous l'abdomen des femelles à laquelle s'ajoute le développement de 3 glandes cémentaires de couleur blanche au niveau des segments 6, 7 et 8. Pour l'ensemble des individus examinés, la sex-ratio est voisine de 0,80, et elle est en faveur des mâles. Le test χ^2 ($\chi^2_{\text{Obs}} = 11,10$ largement supérieur à $\chi^2_{\text{th}} = 3,84$) a montré que cette différence est significative au seuil d'erreur de 5%. Les mâles dominent légèrement à cause du phénomène d'enfouissement des femelles dans les terriers lorsqu'elles sont grainées. Le taux de féminité mensuel moyen

Bulletin de la Société zoologique de France 139 (1-4)

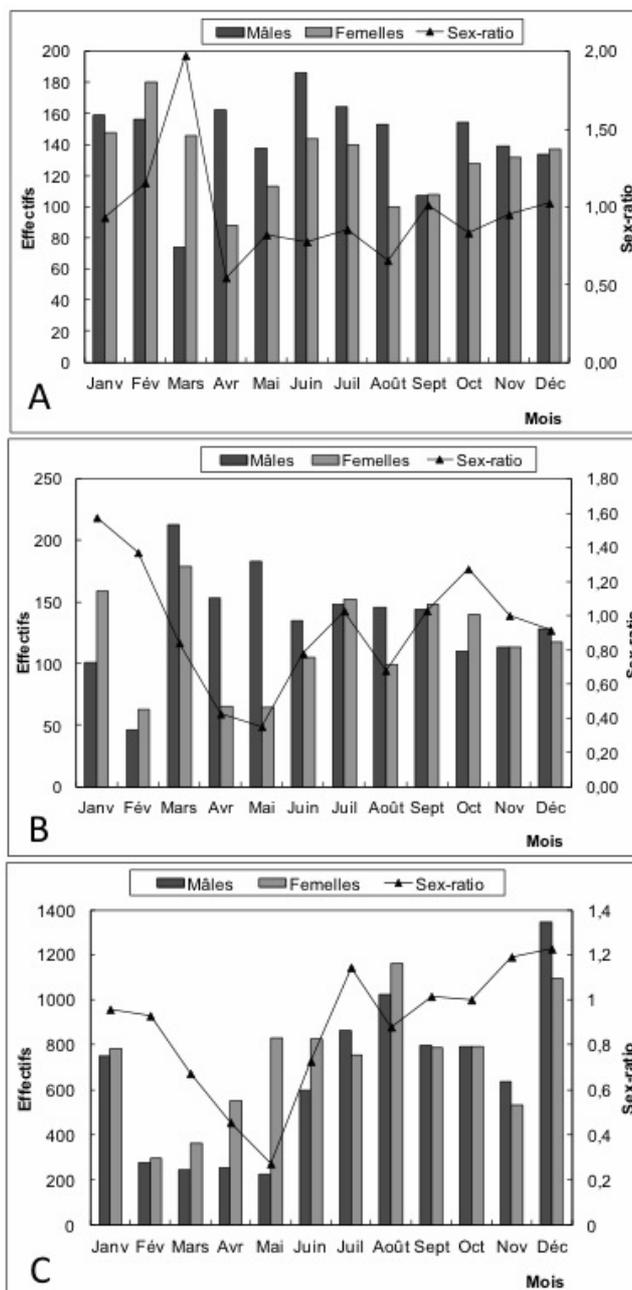


Figure 2

Évolution mensuelle de la sex-ratio des squilles du golfe de Tunis (A), Hammamet (B) et Gabès (C).
 Monthly changes in sex ratio of *Squilla mantis* in the gulfs of Tunis (A), Hammamet (B) and Gabès (C).

Reproduction de *Squilla mantis* dans les eaux tunisiennes

est légèrement inférieur à 1 dans toutes les régions et il est en faveur des mâles ($\chi^2 = 13,25$). Ce taux est de l'ordre de 0,91 dans le golfe de Tunis, de 0,87 dans la région du golfe de Hammamet et de 0,89 dans le golfe de Gabès (Fig. 2). Cette dominance est légèrement plus nette dans les échantillons issus de la zone du golfe de Tunis où les femelles sont plus nombreuses que les mâles ($\chi^2 = 8,97$). Les femelles sont plus nombreuses au cours de la période qui suit la reproduction ($\chi^2 = 23,13$). Ceci peut être expliqué par la diminution de l'effectif des mâles qui ont subi la pression de la pêche lorsque les femelles étaient cachées dans les terriers pour « couvrir » les œufs. De plus, cette variabilité peut être due à une activité intense des femelles après l'éclosion des larves afin de reconstituer leurs réserves métaboliques. Les fluctuations observées sont probablement liées au comportement de l'espèce vis-à-vis de l'engin de pêche ou au phénomène d'enfouissement qui joue un rôle assez important pour la protection de l'espèce ou encore à une mobilité plus intense chez gros mâles.

Taille à la première maturité sexuelle

La taille de première maturité sexuelle (Lm50) a été déterminée en utilisant deux méthodes. La première se base sur les stades macroscopiques de maturité sexuelle et la deuxième sur l'état de développement des glandes cémentaires. Cette dernière est utilisée pour la première fois pour la détermination de Lm50 chez les crustacés en Tunisie. Les glandes cémentaires sont soumises à un cycle d'activité composé de deux phases : la première dite de repos qui se manifeste par le faible développement et par la teinte blanche plus ou moins translucide des glandes ; l'état d'activité qui caractérise la seconde phase se traduit par l'extension des glandes à la surface des sternites et leurs coloration d'un blanc vif facilement repérable à l'œil nu (MILI *et al.*, 2011). La proportion (% Matures) des individus matures est celle du groupe d'individus aux stades 3, 4, 5, et 6 de l'échelle macroscopique de maturité sexuelle. Pour le calcul du pourcentage des matures, on a retenu les échantillons récoltés au cours de la période allant du mois d'avril au mois de septembre (période de reproduction). Les pourcentages des squilles matures ont été regroupés par classe de taille de 5 mm avant d'être injectés dans le modèle de calcul de la taille de première maturité sexuelle. Les tailles de première maturité sexuelle estimée montrent une grande variabilité entre les zones étudiées. L'écart maximal entre les tailles de première maturité estimée varie faiblement entre les régions et il ne dépasse pas les 12 mm. Les tailles de première maturité sexuelle Lm50 estimées pour les squilles du golfe de Tunis, du golfe de Hammamet et du golfe de Gabès sont respectivement égales à 145,64, 150,63 et 155,25 mm (Fig. 3) en se basant sur le critère de l'état de développement des glandes cémentaires. Par contre, en se basant sur l'état des stades macroscopiques de maturité sexuelle Lm50 il est de l'ordre de 143, 145,98 et 147,19 mm respectivement dans les golfes de Tunis, de Hammamet et de Gabès. Ces valeurs sont nettement inférieures à celles obtenues par la première méthode, ce qui permet de dire que le déclenchement du développement des glandes cémentaires est induit par un flux hormonal sécrété par les ovaires des squilles femelles (MILI, 2013). La variabilité régionale de la taille de première maturité sexuelle peut être liée à la grande variation des effectifs

Bulletin de la Société zoologique de France 139 (1-4)

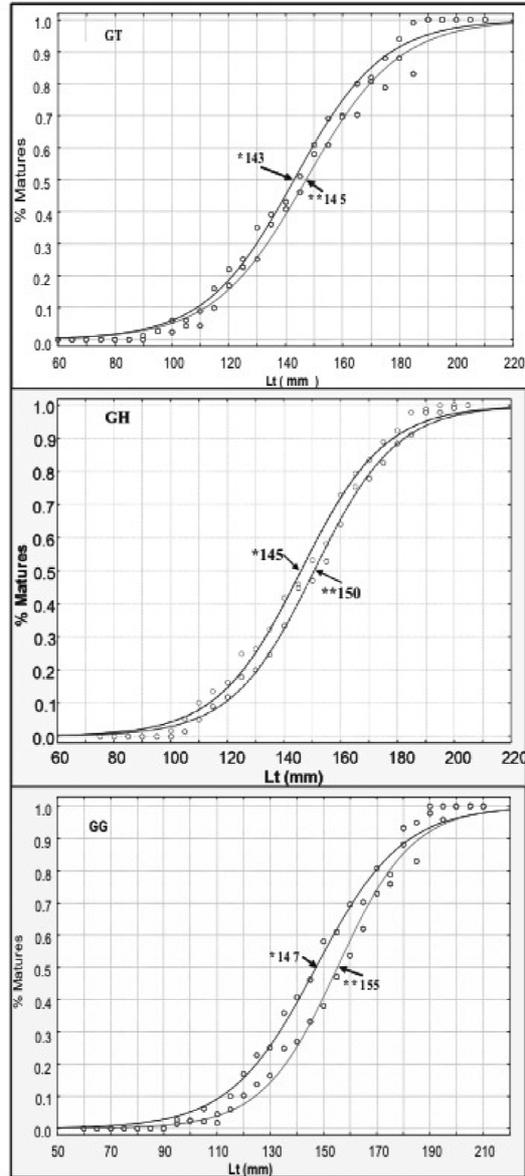


Figure 3

Proportions des femelles matures par classes de tailles Lt (mm) de *Squilla mantis* dans le golfe de Tunis (GT), dans le golfe de Hammamet (GH) et dans le Golfe de Gabès (GG).

(* Courbe d'ajustement en utilisant les stades macroscopiques de maturité sexuelle ;

** Courbe d'ajustement en utilisant les glandes cémentaires).

Proportions of mature females by size classes Lt (mm) of Squilla mantis from Gulf of Tunis (GT), Gulf of Hammamet (GH) and Gulf of Gabes (GG).

(*regression line using macroscopic stages of sexual maturity; ** regression line using cement glands).

Reproduction de *Squilla mantis* dans les eaux tunisiennes

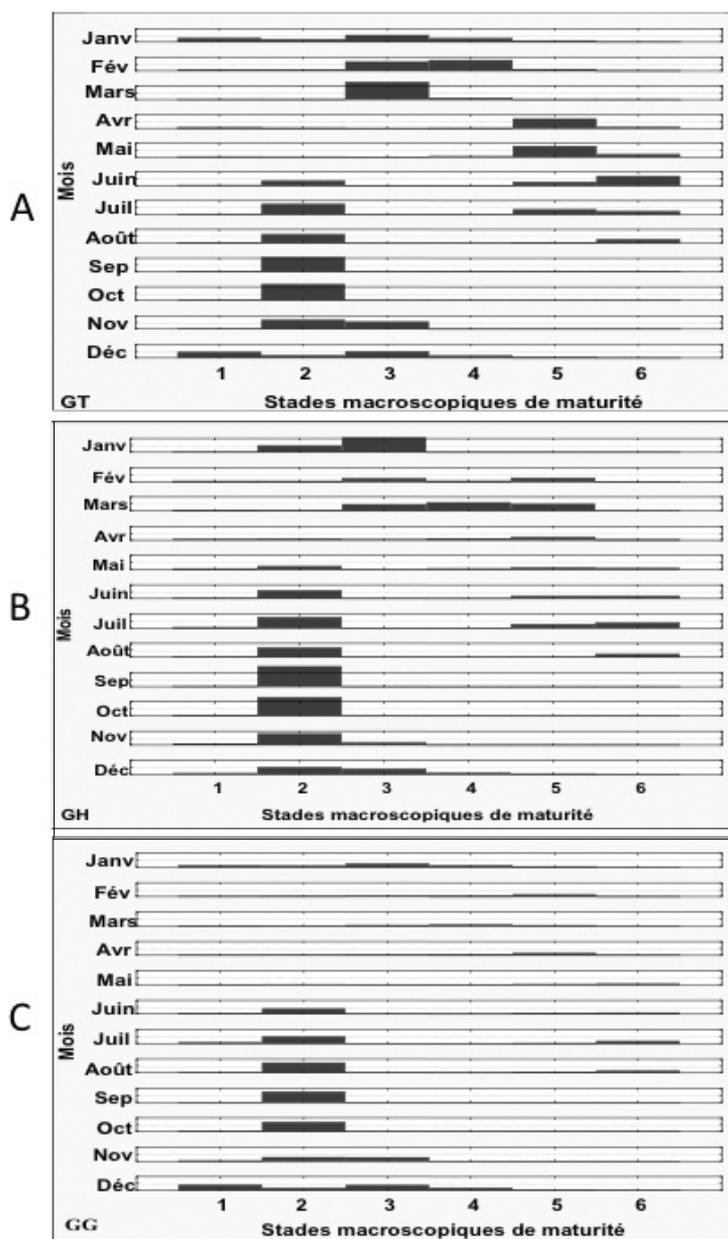


Figure 4

Évolution mensuelle de la fréquence des stades macroscopiques de maturité sexuelle chez les squilles dans la région du golfe de Tunis (A), du golfe de Hammamet (B) et du golfe de Gabès (C).

Changes in monthly frequency of macroscopic stages of sexual maturity of the spot-tail mantis shrimp in Gulf of Tunis (A), Gulf of Hammamet (B) and Gulf of Gabès (C).

Bulletin de la Société zoologique de France 139 (1-4)

échantillonnés et essentiellement à la petitesse de quelques échantillons. De plus, les facteurs environnementaux peuvent influencer la grandeur de la taille de première maturité sexuelle chez la squille. Il est donc préférable d'estimer Lm50 chez cette espèce et donc la taille minimale de capture en se basant sur le critère de développement de glandes annexes pour toutes les espèces de crustacés. Ceci peut améliorer l'état de protection des stocks contre la surexploitation.

Cycle sexuel

L'étude des différentes étapes du cycle sexuel de la squille a été basée sur l'évolution de la fréquence des stades macroscopiques de maturité sexuelle. Le suivi mensuel de cette évolution a été établi pour 10.767 femelles dans les 3 régions considérées dans cette étude. Les histogrammes des pourcentages des six stades de maturité par mois et par région sont représentés dans la figure 4. Dans les trois golfes, l'effectif le plus important des femelles au stade 2 (repos sexuel) est observé du mois de juin au mois de janvier. En effet, dans les golfes de Tunis et de Hammamet, le pourcentage maximal des individus à ce stade a été observé en septembre et en octobre. Pour le golfe de Gabès, il est entre août et octobre. Le nombre des femelles à ce stade diminue progressivement à partir du mois de février pour s'annuler au mois de mars dans les golfes de Tunis et de Gabès. Dans les trois golfes, les femelles au stade 3 font leur apparition au mois de novembre, indiquant le début de la maturation. La fréquence des femelles au stade 3 atteint son maximum au cours du mois de mars dans le golfe de Tunis et Hammamet, et entre décembre et janvier dans la région sud de la Tunisie. Dans toutes les régions, on a remarqué qu'il y a une absence d'individus au stade 3 à partir du mois d'avril indiquant la fin de la phase du début de la maturation chez les femelles. Indépendamment de la région, la période de maturation des femelles débute au mois de novembre. Dans toutes les régions, les femelles au stade 4 ou pré-ponte apparaissent pour la première fois en décembre. Les individus à ce stade sont plus fréquents en février dans la région du golfe de Tunis, en janvier dans le golfe de Gabès et en mars dans le golfe de Hammamet. La fréquence des femelles en pré-ponte, indépendamment de la région, s'annule généralement à partir du mois de juin. Le stade 5 ou stade de ponte, apparaît chez les individus échantillonnés de décembre en août dans les golfes de Tunis, de Hammamet et de Gabès. La fréquence des femelles au stade 5 atteint son maximum au mois de mai dans la région nord, au mois de mars dans la région est et au mois d'avril dans le golfe de Gabès. Cette fréquence est variable d'un mois à un autre et entre les trois golfes. Les femelles au stade 6 ou post ponte, apparaissent dès le mois de mars dans le golfe de Gabès et en mai dans les deux autres golfes. La fréquence relative de ces individus est maximale en juin-juillet dans toutes les régions et elle s'annule à la fin du mois d'août.

Le RGS mensuel moyen des femelles matures varie peu de septembre à novembre dans les golfes de Tunis, Hammamet et Gabès; c'est la période de repos sexuel. Le RGS augmente à partir du mois de décembre pour atteindre son maximum en février dans le golfe de Gabès, au mois d'avril dans le golfe de Hammamet et au mois de mai dans le golfe de Tunis. Ces pics correspondent bien à la période de matu-

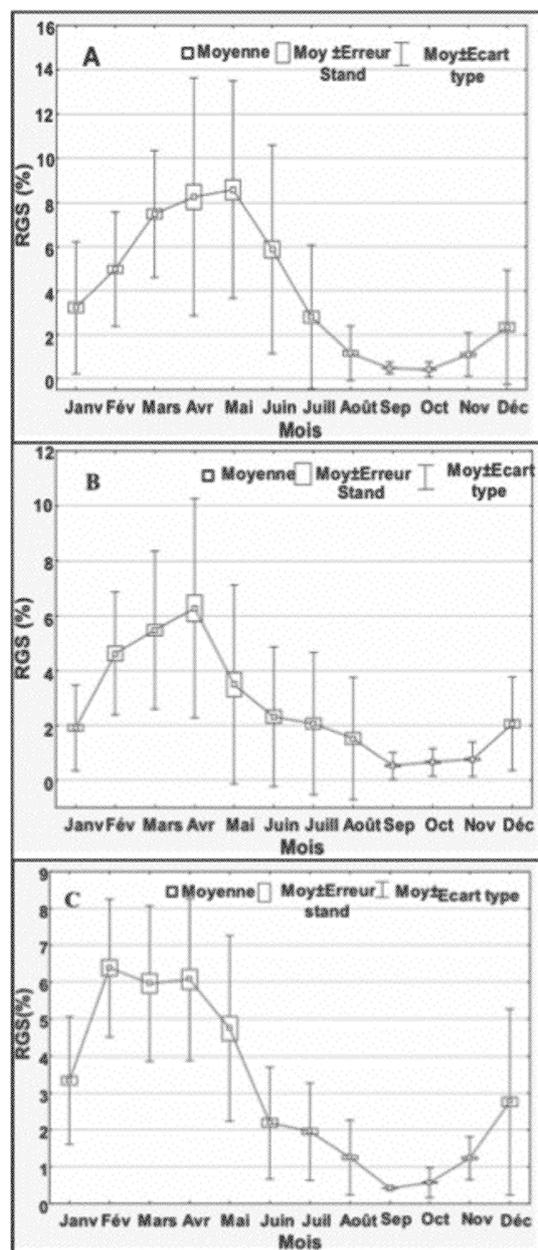
Reproduction de *Squilla mantis* dans les eaux tunisiennes

Figure 5

Évolution mensuelle du rapport gonado-somatique moyen chez les femelles de squilles dans le golfe de Tunis (A), le golfe de Hammamet (B) et le golfe de Gabès (C).

Monthly changes in the gonadosomatic index (RGS) of *Squilla mantis* females in Gulf of Tunis (A), Gulf of Hammamet (B) and Gulf of Gabès (C).

Bulletin de la Société zoologique de France 139 (1-4)

ration. La période d'émission des gamètes annoncée par la chute du RGS s'étale d'avril à août dans les golfes de Hammamet et de Gabès, et elle commence en mai dans la région du golfe de Tunis. Le RGS évolue d'une façon presque similaire dans toutes les régions (Fig. 5). L'hétérogénéité du RGS individuel chez les femelles durant l'année traduit une activité asynchrone de la maturité et d'émission des gamètes entre les femelles d'âges différents.

En conclusion, on peut dire que dans les trois régions étudiées, le suivi de l'évolution de la fréquence mensuelle des stades macroscopiques de maturité sexuelle et du rapport gonado-somatique, les évolutions des RGS individuels et moyens chez les femelles de la squille permettent de décrire le cycle sexuel comme suit :

- maturation : décembre à avril ;
- reproduction : avril à août ;
- récupération et repos sexuel : septembre à novembre.

Durant toute l'année, les femelles immatures sont dominantes dans les captures issues du golfe de Gabès. Les trois golfes (Tunis, Hammamet et Gabès) représentent des zones de frayères et de nurseries pour la squille *Squilla mantis*.

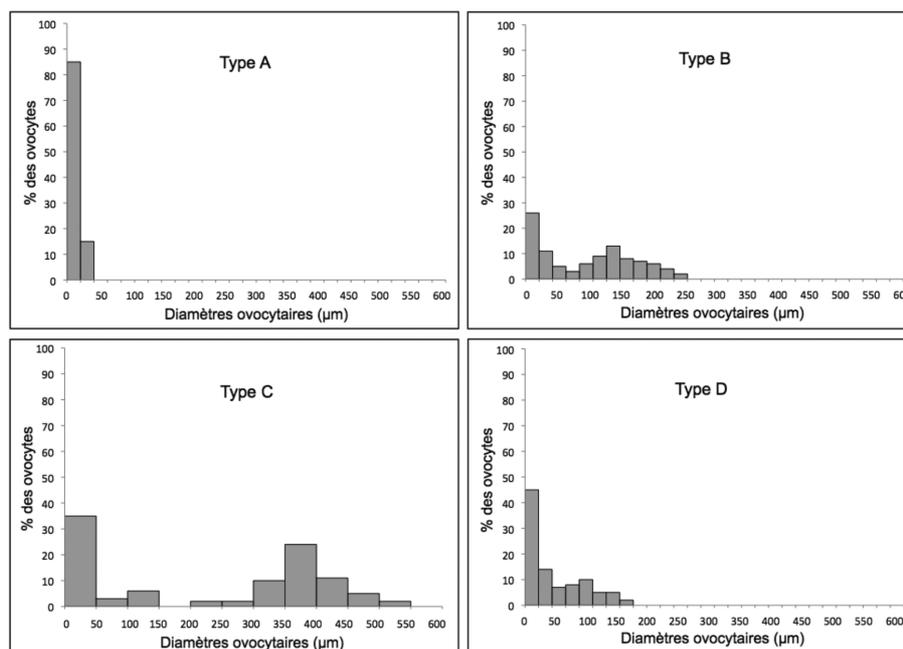


Figure 6

Distribution des diamètres ovocytaires chez *Squilla mantis* durant les principales étapes du cycle sexuel.

Type A : repos sexuel ; Type B : développement ovarien ; Type C : ponte ;

Type D : post-ponte et récupération.

Oocyte diameter distribution of Squilla mantis during the main stages of the sexual cycle.

Type A: sexual rest, Type B: ovarian development; Type C: spawning, type

D: post-spawning and recovery.

Reproduction de *Squilla mantis* dans les eaux tunisiennes

Distributions des diamètres ovocytaires et stratégie de ponte

L'examen des diamètres ovocytaires de 380 ovaires échantillonnés a permis de distinguer 4 types de distributions. Le premier type de distribution est formé d'un seul mode (type A). Il est observable chez les femelles immatures et au repos sexuel. Le seul lot présent est composé d'ovocytes dont le diamètre est inférieur à $0,5\mu\text{m}$ (Fig. 6). Le deuxième type de distribution est bimodal (type B). Il est rencontré chez les femelles dont les ovaires sont en développement. Cette distribution est caractérisée par la présence d'un deuxième lot qui se détache du premier. Ce mode est composé d'ovocytes dont les diamètres s'étalent entre $50\mu\text{m}$ et $250\mu\text{m}$ (Fig. 6). Le troisième type de distribution (type C) peut être rencontré chez les femelles en ponte. Cette distribution se caractérise par la présence de deux lots d'ovocytes. Le lot le plus évolué est composé par des ovocytes ayant un diamètre qui varie de $200\mu\text{m}$ à $550\mu\text{m}$ (Fig. 6). Le lot le moins évolué est formé par des ovocytes prévitellogéniques et de quelques ovocytes en vitellogenèse primaire et secondaire. Un hiatus apparaît entre les deux lots d'ovocytes, ce qui témoigne que *Squilla mantis* est une espèce à ponte unique par année. Le recrutement des ovocytes vitellogéniques est donc discontinu. Le quatrième type de distribution est observé chez les femelles en post-ponte et en récupération (type D). Le lot le plus avancé est pondu, il ne reste dans l'ovaire que les ovocytes prévitellogéniques et quelques ovocytes en vitellogenèse dont les diamètres ne dépassent pas $250\mu\text{m}$ (Fig. 6). Chez certaines femelles, on peut rencontrer des ovocytes ayant des diamètres supérieurs à $100\mu\text{m}$ à la fin de la vitellogenèse secondaire qui vont devenir atrétiques. Le phénomène d'atrésie empêche les ovocytes restant dans les ovaires d'accomplir leur développement. En résumé, au cours d'un cycle sexuel, les distributions des diamètres ovocytaires chez les squilles tunisiennes passent successivement par les types A, B, C et D. Chez toutes les femelles en pré-ponte et en ponte, un seul lot d'ovocytes vitellogéniques est isolé du reste des ovocytes. On peut donc classer *Squilla mantis* parmi les espèces à ponte unique et par la suite à fécondité annuelle déterminée.

Fécondité

L'évaluation de la fécondité individuelle chez cette espèce à ponte unique peut être exprimée par la fécondité annuelle qui correspond au nombre d'ovocytes vitellogéniques chez les femelles en vitellogenèse avancée et en ponte (MILI, 2013). Les femelles sont rangées dans un intervalle de longueur totale de 83 à 198 mm englobant presque toute la gamme de taille des femelles adultes participant à la ponte. La plus petite femelle ayant une longueur totale de 83 mm présente une fécondité de l'ordre de 12.250, alors que la plus grande femelle productive (91.620 œufs) a mesuré 198 mm (Fig. 7). Pour toutes les femelles ayant un lot d'ovocytes individualisé, soit 203, les relations reliant la fécondité absolue à la longueur totale ont été déterminées (Fig. 7). Pour toutes les régions, *S. mantis* se caractérise par une grande variabilité de la fécondité absolue, la variation peut atteindre 2.000 ovocytes au sein d'une même classe de taille (Fig. 7). La fécondité absolue évolue proportionnellement moins vite que le cube de la longueur totale dans les trois golfes de cette étude.

Bulletin de la Société zoologique de France 139 (1-4)

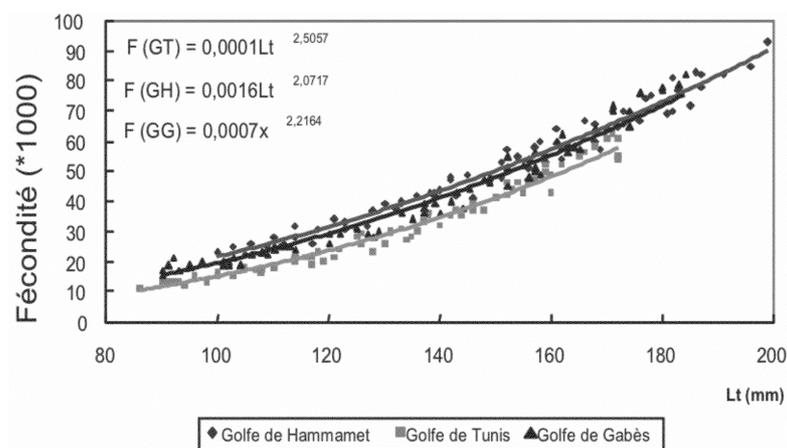


Figure 7

Relations taille-fécondité absolue chez la femelle de *S. mantis* pêchées dans les golfes de Tunis, de Hammamet et de Gabès.

Size-fecundity relationship of Squilla mantis females caught in the gulfs of Tunis, Hammamet and Gabès.

Toutes les corrélations sont hautement significatives et les coefficients de corrélation sont tous peu différents de 0,9 (Fig. 7).

En utilisant le test de Bartlett, la comparaison entre les fécondités absolues des squilles pêchées dans les golfes de Tunis, de Hammamet et de Gabès a montré une homogénéité des variances ($B_{corr}=2,353 > X^2=3,84$) à un intervalle de confiance de 95%. De ce fait, on a poursuivi la comparaison en analysant la covariance. La comparaison des pentes des droites logarithmiques de la fécondité en fonction de la longueur des squilles a montré qu'au moins deux pentes différentes significativement entre elles ($F_{obs}=20,118 > F_{thor}=3,84$) à un intervalle de confiance de 95%. Donc, les squilles tunisiennes ont des fécondités absolues significativement différentes entre les trois golfes. Dans l'intervalle de la classe de taille 83-198 mm de Lt qui couvre la plupart des classes de taille des femelles matures dans la population des squilles tunisiennes, la fécondité relative calculée se range entre 1165 œufs/g et 2181 œufs/g de squilles avec une moyenne de 1618 ± 632 d'œufs/g de squilles.

Discussion

On doit à GIESBRECHT (1910) une importante première monographie sur la biologie des Stomatopodes de la Méditerranée. La sex-ratio est un paramètre complexe soumis à des facteurs intrinsèques (génétiques et physiologiques) et extrinsèques (écologiques). Son estimation est délicate en raison des sources de variabilité qui l'affectent (âge, saison, distribution, comportement migratoire différent entre les

Reproduction de *Squilla mantis* dans les eaux tunisiennes

deux sexes...) et des erreurs dues à l'échantillonnage (DO CHI, 1978). La sex-ratio est en faveur des mâles au cours de la période de reproduction dans toutes les études antérieures sur les squilles en Méditerranée. Ceci est expliqué par le fait que les femelles incubant les œufs ne quittent pas leurs terriers du printemps jusqu'au début de l'été (PICCINETTI & PICCINETTI-MANFRIN, 1970). DO CHI (1978) signale que, chez les Stomatopodes, les œufs sont incubés entre les pattes ravisseuses des femelles ce qui fait que ces dernières ne sont jamais observées dans les prises commerciales et par conséquent le pourcentage des mâles les domine dans la période printemps-été. Le même résultat a été trouvé par GIOVANARDI & PICCINETTI-MANFRIN (1983) qui affirment que le rapport mâle/femelle est relativement élevé durant la période de ponte à cause de l'enfouissement des femelles dans les galeries ce qui les rend moins vulnérables aux engins de pêche. Ces auteurs ont signalé aussi que la sex-ratio est variable selon l'heure de la journée et la zone de pêche. Le même résultat a été trouvé en étudiant les squilles de l'Adriatique. Les captures de cette espèce sont représentées essentiellement par des mâles au cours de la période printanière, par contre les femelles sont dominantes en automne et en hiver (SORO *et al.*, 1989). La variation de la sex-ratio en fonction de la longueur a été étudiée pour les squilles des eaux espagnoles. Ces dernières ne montrent aucune dominance d'un sexe par rapport à un autre dans toutes les classes de taille (ABELLO & MARTÍN, 1993). Ces auteurs expliquent ce résultat par le fait que les mâles et les femelles de squilles ont des taux de croissance et de mortalité similaires chez les deux sexes. Au sud de la Sicile, les squilles femelles dominent en automne au cours de la période 1994-2008 (RAGONESE *et al.*, 2012). La légère prédominance des mâles est bien cohérente avec le comportement spécifique de cette espèce en période de reproduction.

Les tailles de première maturité sexuelle des squilles des eaux tunisiennes sont comparables à celles des autres régions méditerranéennes. Chez les femelles cette taille varie de 20 à 25 mm (Lc), dans toutes les eaux méditerranéennes, et ce en suivant la maturation par le développement des glandes cémentaires (DO CHI, 1975 ; ABELLÓ & SARDÁ, 1989 et FROGLIA, 1996). PICCINETTI & PICCINETTI-MANFRIN (1970) ont estimé que la Lm50 se situe entre 12 et 13 cm comme longueur totale pour les squilles de l'Adriatique. Cet intervalle est légèrement décalé par rapport à nos résultats, ceci peut être expliqué par l'état de surexploitation de *S. mantis* dans les eaux italiennes (MAYNOU *et al.*, 2005). Les femelles de *S. mantis* se reconnaissent au cours de la période de reproduction par la coloration blanche de sternites thoraciques qui est due au développement des glandes cémentaires dont le rôle est d'agglutiner les œufs au moment de la ponte (DO CHI, 1978). Les mêmes observations ont été repérées chez les femelles de *Squilla empusa* du golfe du Mexique (WORTHAM-NEAL, 2002). Parallèlement, les ovaires tendent à remplir la cavité générale et à laisser transparaître à travers le tégument dorsal de l'abdomen leur coloration qui va du jaune au rouge orangé selon l'état de maturité. La période de reproduction et les phases du cycle sexuel des squilles tunisiennes sont similaires à ceux trouvés par d'autres auteurs, mais avec de légères variations par rapport aux squilles de la rive nord de la Méditerranée. D'après GIESBRECHT (1910), le cycle sexuel de *Squilla mantis* commence en automne (vers mi-septembre-fin octobre)

Bulletin de la Société zoologique de France 139 (1-4)

dans le golfe de Naples. Cet auteur a signalé aussi que l'accouplement a lieu en hiver, surtout entre mi-janvier et fin mars suivi par la ponte qui dure jusqu'à mi-juin. La saison de reproduction des squilles du golfe du Lion s'étale entre l'hiver et le printemps, au cours de cette période les glandes cémentaires des femelles sont actives et la ponte se fait entre avril et juin (DO CHI, 1975). Il a été montré par ABELLÓ & SARDÁ (1989) que le taux d'activité maximale des glandes cémentaires est observé en janvier chez toutes les femelles matures des squilles des eaux espagnoles et il diminue au cours des mois qui le suivent. Ces auteurs affirment aussi que le meilleur moyen pour déterminer le début du cycle sexuel sans faire de dissection, est l'utilisation des glandes cémentaires comme indicateur du déclenchement de la maturation. Dans la région de la mer Ligure, les femelles ayant des gonades matures sont rencontrées de janvier à juin avec un pic en avril; ceci est confirmé par un développement mensuel des stades de maturité et de l'indice gonado-somatique qui atteint des valeurs maximales entre mars et avril (MAYNOU *et al.*, 2005). Au centre de l'Adriatique, le pic de la maturité ovarienne est observé en février et mars où plus que 80 % des femelles ont des ovaires matures. Ainsi, les femelles en post ponte sont rencontrées essentiellement entre avril et septembre dans cette région (FROGLIA, 1996). FERRERO *et al.* (1988) signalent qu'il existe un léger décalage dans la détermination de la période de la maturation sexuelle en utilisant tous les indicateurs tel que le développement des glandes cémentaires, les stades macroscopiques de maturité ovarienne et les marqueurs biochimiques (FERRERO *et al.*, 1988). Ceci peut être expliqué par le fait que le cycle sexuel est influencé par les facteurs environnants, les fluctuations saisonnières, les facteurs tropiques qui peuvent agir sur l'ovogénèse, et par le taux de croissance et le recrutement des juvéniles. En plus, DO CHI (1978) signale que le cycle sexuel débute chez les femelles les plus âgées. En effet, la masse ovarienne subit un phénomène de maturation cyclique conditionnée par l'âge de l'individu que soulignent globalement la taille et le poids. La population de *Squilla mantis* produit une génération par an et chaque femelle pond un seul lot d'ovocytes (DO CHI, 1975). Parallèlement, l'étude de la reproduction des squilles dans le golfe de Trieste (Italie) a montré qu'il existe un décalage entre la maturation des juvéniles et des individus âgés, ces derniers pondent en premier lieu par contre chez les jeunes squilles la ponte est retardée (FERRERO *et al.*, 1988).

La fécondité de *S. mantis* a été estimée pour la première fois par GIESBRECHT (1910) et depuis aucune étude ne s'est intéressée à ce paramètre biologique. Cet auteur signale que l'amas des œufs pondus peut dépasser 14 cm de long avec une fécondité de l'ordre de 50 000 œufs par femelle. En revanche, *Ortosquilla oratoria* des eaux japonaises se reproduit une seule fois par an et sa fécondité est variable selon la longueur de l'individu (moyenne de 55700 œufs/an) (KODAMA *et al.*, 2004).

En conclusion, l'étude microscopique de la reproduction des squilles femelles des eaux tunisiennes confirme bien les résultats trouvés lors de l'étude macroscopique. Le cycle reproducteur de *Squilla mantis* s'étale de décembre à août avec une seule ponte par femelle et par an. Les squilles des eaux tunisiennes possèdent donc une seule période de reproduction au cours de l'année, située entre avril et septembre dans les trois régions de cette étude.

Reproduction de *Squilla mantis* dans les eaux tunisiennes

RÉFÉRENCES

- ABELLÓ, P. & MARTÍN, P. (1993).- Fishery dynamics of the mantis shrimp *Squilla mantis* (Crustacea: Decapoda) population off the Ebro Delta (northwestern Mediterranean). *Fish. Res.*, **16**, 131-145.
- ABELLÓ, P. & SARDÁ, F. (1989).- Some observations on the biology and fishery of *Squilla mantis* L. in the Catalan area (NW Mediterranean). In: E. A. Ferrero (Mucchi Ed., Modena), *Biology of Stomatopods*, p. 229-239.
- BOUGIS, P. (1952).- Recherches biométriques sur les rougets (*Mullus barbatus* L., *Mullus surmuletus* L.) *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **89** (2), 57-174.
- DO CHI, T. (1975).- Biométrie de la reproduction de *Squilla mantis* (L.) (Crustacé Stomatopode) dans le golfe d'Aigues-Mortes (Méditerranée nord-occidentale). *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **39**, 114-139.
- DO CHI, T. (1978).- *Modèles cinétiques et structuraux en dynamique des populations exploitées. Application aux squilles, Squilla mantis (L.) (Crustacé Stomatopode) du golfe du Lion*. Thèse de Doctorat d'État de l'Université de Montpellier.
- FERRERO, E.A., MARZARI, R., MOSCO, A. & RIGGIO, D. (1988).- Dynamics of morphometric and biochemical parameters of the reproductive conditions of *Squilla mantis* fished by creels in the Gulf of Trieste. Use of VTGs as biochemical markers. *Boll. Soc. Adriatica Sci.*, **70**, 47-59.
- FROGLIA, C. (1996).- Growth and behaviour of *Squilla mantis* (mantis shrimp) in the Adriatic Sea. *Final Report. EU Study DG XIV/MED/93/016*.
- GAAMOUR, A. (1999).- *La sardinelle ronde Sardinella aurita dans les eaux tunisiennes: Reproduction, Croissance et Pêche dans la région du Cap Bon*. Thèse de Doctorat de l'Université de Bretagne Occidentale.
- GIESBRECHT, W. (1910).- «Stomatopoda» Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Friedländer & Sons Verlag, Berlin. Monographie, **33**, 1-239.
- GIOVANARDI, C. & PICCINETTI-MANFRIN, G. (1983).- Summary of biological parameters of *Squilla mantis* L. in the Adriatic Sea. *FAO Fish. Rep.*, **290**, 131-134.
- KODAMA, K., SHIMIZU, T., YAMAKAWA, T. & AOKI, I. (2004).- Reproductive biology of the female Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* (Stomatopoda) in relation to changes in the seasonal pattern of larval occurrence in Tokyo Bay, Japan. *Fisheries Science*, **70**, 734-745.
- LAHAYE, J. (1980).- Les cycles sexuels chez les poissons marins. *Oceanis*, **6** (7), 637-654.
- LE DUFF, M. (1997).- *Cinétique de l'ovogenèse et stratégies de ponte chez les poissons Téléostéens en milieu tempéré*. Thèse de Doctorat de l'Université de Bretagne Occidentale. France.
- MARTOJA, R. & MARTOJA, M. (1967).- *Initiation aux techniques de l'histologie animale*. Paris, Masson Éd.
- MAYNOU, F., ABELLÓ, P. & SARTOR, P. (2005).- A review of the fisheries biology of the mantis shrimp, *Squilla mantis* (L., 1758) (Stomatopoda, Squillidae) in the Mediterranean. *Crustaceana*, **77**, 1081-1099.
- MILI, S. (2013).- *La squille Squilla mantis des eaux tunisiennes : Éco-biologie, pêche et opportunités de valorisation*. Thèse de Doctorat de l'Institut National Agronomique de Tunisie.
- MILI, S., BOURIGA, N., MISSAOUI, H. & JARBOUI, O. (2011). - Morphometric, Reproductive Parameters and Seasonal Variations in Fatty Acid Composition of the Mantis Shrimp *Squilla Mantis* (Crustacea: Stomatopoda) in the Gulf of Gabes (Tunisia). *J. Life Sci.*, **5** (12), 1058-1071.
- MISSAOUI, H. (1984).- *Étude comparative des pêcheries des langoustines en mer Celtique et dans le golfe de Gascogne: biologie, dynamique et gestion des stocks*. Thèse de Docteur-Ingénieur. Univ. Pierre et Marie Curie, Paris 6.

Bulletin de la Société zoologique de France 139 (1-4)

- PICCINETTI, C. & PICCINETTI-MANFRIN, G. (1970).- Osservazioni su alcuni aspetti della biologia di *Squilla mantis* L. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **38**, 119-124.
- RAGONESE, S., MORARA, U., CANALI, E., PAGLIARINO, E. & BIANCHINI M.L. (2012).- Abundance and biological traits of the spot-tail mantis shrimp, *Squilla mantis* (L., 1758) (Crustacea: Stomatopoda), off the southern coast of Sicily. *Cah. Biol. Mar.*, **53**, 485-493.
- SORO, S., ROSSOLINI, A.M. & PICCINETTI-MANFRIN, G. (1989).- Variazioni di abbondanza di *Squilla mantis* L. e *Nephrops norvegicus* L. in alto medio Adriatico. *Nova Thalassia*, **10**, 467-473.
- WORTHAM-NEAL J.L., (2002). - Reproductive morphology and biology of male and female mantis shrimp (Stomatopoda: Squillidae). *J. Crust. Biol.*, **22** (4), 728-741.

(reçu le 24/06/2014 ; accepté le 11/11/2014)