

Découvrez un ensemble de documents, scientifiques ou techniques,  
dans la base Archimer : <http://www.ifremer.fr/docelec/>

Université des sciences et techniques du Languedoc

Contribution a l'étude  
de la crevette rose  
*Palaemon serratus* (pennant)  
Exploitation - Biologie - Elevage - Epidémiologie

par A. Campillo



Institut scientifique et technique des pêches maritimes  
Rue de l'Île-d'Yeu - Nantes

# E R R A T A

---

Page 14, légende fig.8, 5ème ligne : pereiopodes au lieu de periopodes.

31, ligne 10 : absolue théorique au lieu de linéaire théorique.

32, fig.16 : croissance absolue au lieu de croissance linéaire.

39, ligne 1 :  $S = \frac{\sqrt{R(1-R)}}{N}$  au lieu de  $S = \frac{SR(1-R)}{N}$

42, ligne 1 : 2105 au lieu de 4769.

42, ligne 2 : 2282 au lieu de 5271.

42, ligne 4 :  $S = \frac{\sqrt{0,48(1-0,48)}}{4387} = 0,0075$  au lieu de  $S = \frac{0,48(1-0,48)}{10040}$

42, ligne 6 :  $90 \pm 25 = 0,48 \pm 0,0075$  au lieu de  $0,48 \pm 0,0098$ .

64, ligne 18 : 13,5 % au lieu de 10,4 %.

67, ligne 9 :  $S = \frac{\sqrt{R(1-R)}}{N}$  au lieu de  $S = \frac{SR(1-R)}{N}$

80, ligne 10 : diminué au lieu de diminé.

83, ligne 18 : le pourcentage de survie total (larves et post-larves nouvellement métamorphosées) est voisin de 60 % ; au lieu de (larves et post-larves avant la métamorphose).

102, ligne 26 : t° de 27°C au lieu de 22°C.

105, ligne 7 : soixantième au lieu de xoixantième.

107, ligne 23 : régulation anisomotique extracellulaire au lieu de régulation anisomotique du milieu intérieur.

108, ligne 16 : aminés libres et osmorégulateurs au lieu de aminés libres.

108, ligne 26 : salinités décroissantes au lieu de croissantes.

118, ligne 4 : 132,72 au lieu de 172,72.

Idem pour point représentatif de cette valeur sur figure n° 39.

147, lignes 19 et 20 : la quantité de nourriture consommée au lieu de :  
le poids des crevettes.

ligne 20 : le poids moyen des crevettes au lieu de : la quantité de nourriture consommée.

187, ligne 7 : nématomorphes au lieu de nématodes.

190, ligne 33 : figure 59 A au lieu de 59 a.

197, ligne 5 : paroi cystique au lieu de cistique.

200, ligne 21 : éléments corticaux et de leurs anatomies au lieu des éléments corticaux de leurs anatomies.

212, ligne 22 : n'occupe pas plus de quatre au lieu de : n'occupe pas à plus de quatre strates.

220, ligne 30 :  $Z = 13,5 \%$  au lieu de 10,4 %.

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

---

CONTRIBUTION A L'ETUDE  
DE  
LA CREVETTE ROSE  
*PALAEEMON SERRATUS* (PENNANT)  
EXPLOITATION. BIOLOGIE. ELEVAGE. EPIDEMIOLOGIE

*par A. CAMPILLO*

---

**THESE**

PRESENTEE A L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC  
POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

SOUTENUE LE 29 JUIN 1979 DEVANT UN JURY COMPOSE DE  
MADAME ET MESSIEURS LES PROFESSEURS

**G. VERNET**

**M. AMANIEU**

**H.J. CECCALDI**

**L. EUZET**

**C. MAURIN**

INSTITUT SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE DES PECHEES MARITIMES  
Rue de l'Île-d'Yeu - NANTES





LISTE DES PROFESSEURS

DE L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

Président : L. THALER .

Vices-Présidents : MM. COMMIU, PIETRASANTA et NOUAZE.

Doyens Honoraires à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc :

P. MATIAS

B. CHARLES

A. CASADEVALL.

Président Honoraire : P. DUMONTET.

Professeurs Honoraires de l'Université des Sciences et Techniques du  
Languedoc :

- |               |                 |                 |
|---------------|-----------------|-----------------|
| - R. JACQUES  | - Ch. BOUHET    | - Ch. SAUVAGE   |
| - M. CASTERAS | - J. SALVINIEN  | - J.M. MORETTI  |
| - E. TURRIERE | - M. MOUSSERON  | - G. COUCHET    |
| - C. CAUQUIL  | - P. CHATELAIN  | - P. DEMANGEON. |
| - G. DENIZOT  | - A.M. VERGNOUX |                 |
| - J. GRANIER  | - E. KAHANE     |                 |

Secrétaire Général : E. SIAU.

Professeurs titulaires :

- |                             |                       |
|-----------------------------|-----------------------|
| - M. J. AVIAS .....         | Géologie              |
| - M. J.J. MOREAU .....      | Mécanique rationnelle |
| - M. B. CHARLES .....       | Mathématiques Pures   |
| - M. R. JOUTY .....         | Physique              |
| - M. R. LEGENDRE .....      | Zoologie              |
| - M. I. ASSENMACHER .....   | Physiologie Animale   |
| - M. Ch. ROUMIEU .....      | Analyse supérieure    |
| - M. J. ROBIN .....         | Physique              |
| - M. B. PISTOULET .....     | Physique              |
| - M. A. POTIER .....        | Chimie Minérale       |
| - M. R. LAFONT .....        | Physique              |
| - M. R. JACQUIER .....      | Chimie                |
| - M. J. FALGUEIRETTES ..... | Minéralogie           |

- M. J. REGNIER .....	Chimie
- Mme J. CHARLES .....	Mathématiques
- M. J. ROUZAUD .....	Chimie
- M. P. CAILLON .....	Physique
- M. H. CHRISTOL (E.N.S.C.M.) .....	Chimie
- M. H. ANDRILLAT .....	Astronomie
- Mme G. VERNET .....	Biologie Animale
- M. L. CECCHI .....	Physique
- M. L. EUZET .....	Zoologie
- M. C. DELOUPY .....	Physique
- M. M. MATTAUER .....	Géologie
- M. M. SAVELLI .....	Physique
- M. R. MARTY .....	Psychophysiologie
- M. A. BONNET .....	Botanique
- M. G. LAMATY .....	Chimie
- Mme S. ROBIN .....	Physique
- M. R. CORRIU .....	Chimie
- Mme N. PARIS .....	Physiologie Végétale
- M. J. ZARZYCKI .....	Sciences des Matériaux
- M. M. MAURIN .....	Chimie Minérale
- M. L. THALER .....	Paléontologie
- M. S. GROMB .....	Chimie Physique
- M. J.V. ZANCHETTA .....	Chimie Générale
- M. P. SABATIER .....	Mathématiques
- M. F. SCHUE .....	Chimie Organique
- M. E. GROUBERT .....	Physique
- M. Ch. CASTAING .....	Mathématiques
- M. M. ROUZEYRE .....	Physique
- M. F. PROUST .....	Géologie
- M. J. PARIS .....	Biologie Animale
- M. A. GROTHENDIECK .....	Mathématiques
- M. C. DURANTE .....	Physique
- M. G. BOUGNOT .....	Physique
- M. G. LECOY .....	E.E.A.
- M. R. GAUFRES .....	Chimie
- M. J.D. BAYLE .....	Physiologie Animale
- M. J.L. IMBACH .....	Chimie
- M. J.P. FILLARD .....	E.E.A.
- M. N. ROBY .....	Mathématiques
- M. Ph. JEANTEUR .....	Bi-chimie
- M. M. AMANIEU (I.S.I.) .....	Hydrologie et Mariculture
- M. A. COMMEYRAS .....	Chimie Organique

Professeurs Associés :

- M. M. MICALI ..... Mathématiques
- M. H. BILGER ..... Physique
- M. G. AUBERSON ..... Mathématiques

Professeurs associés d'Université :

- M. L. DAUZIER ..... Physiologie Animale
- M. GALZY ..... Biochimie
- M. C. MAURIN ..... Biologie Animale
- M. R. SENOUILLET ..... Economie et Gestion
- M. E. SERVAT ..... Géologie
- M. C. VAGO ..... Biologie Animale
- Mme M. VAN CAMPO ..... Biologie Végétale
- M. E. VERDIER ..... Chimie
- M. F. WINTERITZ ..... Chimie

Maîtres de Conférences :

- M. R. HAKIM ..... Mathématiques
- M. F. LAPSCHER ..... Mathématiques
- M. J. CROUZET (I.S.I.)..... Biochimie Appliquée
- Mlle M. LEVY (I.U.T.)..... Chimie
- M. J. LACARRIGUE (I.U.T.)..... Biologie Appliquée
- M. Cl. DROGUE (I.S.I.)..... Hydrogéologie
- M. P. GENESTE (E.N.S.C.M.)..... Chimie Physique Appliquée
- M. J. CHEFTEL (I.S.I.)..... Biochimie Appliquée à  
l'Alimentation.
- M. Y. PIETRASANTA (E.N.S.C.M.)..... Chimie Appliquée
- M. B. LEMAIRE (I.S.I.)..... Mathématiques Appliquées  
Informatique.
- M. H. MATHIEU (I.S.I.)..... E.E.A.
- M. M. VALADIER ..... Mathématiques
- M. J.L. ROBERT (I.U.T. - NIMES)..... Génie électrique
- M. O. MAISONNEUVE ..... Mécanique
- M. R. BRUNEL ..... Physique
- M. M. CADENE ..... Physique
- M. P. DELORD ..... Physique
- M. A. PAVIA ..... Chimie

Professeurs sans Chaire :

- M. G. TOURNE .....	Chimie
- M. J. REMY .....	Géologie
- Mme H. GUASTALLA .....	Biologie physico-chimique
- M. R. LENEL .....	Biologie Animale
- M. A. BASSOMPIERRE .....	Physique
- M. R. JONARD .....	Botanique
- M. R. CANO (I.U.T.).....	Mesures Physiques
- M. P. MOLINO .....	Mathématiques
- M. J. LEGRAND .....	Physiologie Animale
- M. J. D'AUZAC .....	Physiologie Végétale
- M. G. BOUX .....	Zoologie
- M. M. DENIZOT .....	Biologie Végétale
- M. B. BRUN .....	Chimie Physique
- M. L. GIRAL .....	Chimie Organique
- M. J.P. QUIGNARD .....	Zoologie
- M. Ph. VIALLEFONT .....	Chimie
- M. A. RAIBAUT .....	Zoologie
- M. P. VITSE .....	Chimie Minérale
- M. J. GRIMAUD (E.N.S.C.M.).....	Chimie
- M. J. GARCIA (I.U.T.-NIMES) .....	Génie Mécanique
- M. P. LOUIS .....	Géophysique Appliquée
- M. Cl. BOCQUILLON .....	Hydrologie
- M. A. DONNADIEU .....	Physique
- M. M. LEFRANC .....	Mathématiques
- M. G. MASCHERPA .....	Chimie
- M. C. GOUT .....	Physique
- M. J.P. TRILLES .....	Biologie Appliquée
- M. F. HALLE .....	Biologie Végétale
- M. G. BORDURE .....	Génie Electrique
- M. J.P. NOUGIER .....	Electronique
- M. M. GODRON .....	Ecologie Végétale
- M. L. LASSABATERE .....	E.E.A.
- M. J. LAPASSET .....	Physique - Mesure physique
- M. M. AVEROUS .....	Physique - Génie électrique
- M. G. MAURY .....	Chimie
- M. G. LOUPIAS .....	Mathématiques
- M. R. BEN AIM (I.S.I.) .....	Génie chimique et Traitement des Eaux



- M. J.M. BESSIERES ..... Chimie
- M. J.P. BARD ..... Géologie
- M. P. JOUANNA (I.U.T. - NIMES)..... Génie Civil
- M. P. BESANCON (I.S.I.) ..... Physiologie de la nutrition  
appliquée à l'alimentation.
- M. Y. NOUAZE ..... Mathématiques
- M. J. PETRISSANS ..... Chimie
- M. J.Y. GAL ..... Chimie analytique appliquée.
- M. C. BENOIT ..... Physique
- M. H. GIBERT (I.S.I.)..... Génie Alimentaire
- M. A. LIEGEOIS (I.S.I.)..... Automatique
- M. L. COT (E.N.S.C.M.)..... Chimie
- M. B. TARODO DE LA FUENTE (I.S.I.)..... Biochimie Appliquée et  
Techniques des Matières  
alimentaires.
- M. Y. ESCOUPIER ..... Informatique
- M. A. SANS ..... Psychophysiologie
- M. G. DURAND ..... Chimie
- M. B. FILLIATRE (I.S.I.) ..... Informatique et Gestion
- M. J.J. MACHEIX ..... Physiologie Végétale
- M. P. HINZELIN ..... Génie Civil
- M. Cl. BOKSENBAUM ..... Informatique
- M. G. CAMBON (I.S.I.) ..... E.E.A.
- M. J. FERRIE (I.S.I.)..... Informatique
- M. E. AKUTOWICZ ..... Mathématiques
- M. D. AUVERGNE (I.S.I.)..... E.E.A.
- M. B. LEBLEU ..... Biochimie

Maître de Conférences agrégé :

- M. R. REIX ..... Sciences de Gestion

Maîtres de Conférences Associés :

Néant

Chargé d'Enseignement :

Néant

Chargé des fonctions de Maître de Conférences :

- M. G. SAUMADE (I.U.T.)..... G.E.A.  
(Economie des Entreprises).

Chargés de Cours :

- M. M. MOUTON (I.U.T.)..... Economie et Gestion
- M. Ph. FOUCOU (I.U.T.) ..... Sciences économiques.



## AVANT - PROPOS

---

Il m'est agréable d'adresser mes plus vifs remerciements à toutes les personnes qui ont participé à la réalisation de ce travail.

Que Mr J. FURNESTIN trouve ici l'expression de ma très vive et très profonde gratitude. En créant à Roscoff, dès 1956, un laboratoire orienté vers l'étude des crustacés, il m'a donné l'occasion d'entreprendre ce travail, et n'a jamais cessé de me prodiguer ses conseils et ses encouragements.

Je remercie Mr G. MARRIN, Directeur de l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes, qui m'a autorisé à présenter cette thèse.

Mme VERNET, MM. AMANIEU, CECALDI, EUZET et MAURIN ont accepté de faire partie du jury et m'ont aidé dans la réalisation de mes travaux, ce dont je leur suis reconnaissant.

Je remercie Mlle REGNAULT, MM. BOEMAR, COMES, VEROUX, FARRUGIO et LUQUET pour leur aide et leur collaboration toujours empreinte d'amitié.

Je remercie aussi pour leur aimable collaboration, Mme MARTINEZ qui s'est dévouée à la tâche lourde et ingrate de dactylographie, Mlle RADEMAC qui a participé à mon travail de documentation, ainsi que les personnes qui ont participé à la réalisation matérielle du mémoire.

Enfin j'associe volontiers à ces remerciements, tous ceux qui, de près ou de loin, m'ont apporté leurs aides et leurs conseils.



## TABLE DES MATIERES

	Pages
INTRODUCTION GENERALE .....	1
PREMIERE PARTIE : PECHE - BIOLOGIE	
CHAPITRE I - IMPORTANCE ECONOMIQUE ET PECHE .....	3
1. REPARTITION GEOGRAPHIQUE .....	3
2. SAISONS DE PECHE .....	3
3. LES FONDS DE PECHE .....	5
4. MODES ET ENGINS DE PECHE .....	5
5. EVOLUTION DU NOMBRE D'UNITES ET DE LEUR TYPE ...	8
6. EFFORT DE PECHE ET RENDEMENT .....	9
CHAPITRE II - ASPECT BIOLOGIQUE ET ECOLOGIQUE .....	13
1. PRELIMINAIRES .....	13
2. RELATION TAILLE-POIDS ET CROISSANCE RELATIVE ...	15
a : relation poids/longueur du céphalothorax (W/Lct 1) .....	15
b : relation Lct2-Lct1 .....	16
3. ETUDE DE L'AGE ET DE LA CROISSANCE DES CREVETTES DE LA REGION DE ROSCOFF-CARANTEC .....	19
a : étude de la croissance à l'aide de la méthode de Petersen ...	20
b : étude de la croissance par la méthode de Harding .....	24
4. EXPRESSION MATHEMATIQUE DE LA CROISSANCE .....	28
5. COMPARAISON DE NOS RESULTATS AVEC CEUX D'AUTRES AUTEURS. LONGEVITE .....	31
a : taille atteinte à la fin de chaque saison .. de croissance .....	31
- classe 0 .....	31
- classe 1 .....	34
- classe 2 .....	34
b : taille atteinte à chaque anniversaire .....	36
c : longévité .....	36
6. REPARTITION QUANTITATIVE DES MALES ET DES FEMELLES (SEX-RATIO).....	36

	Pages
a : à l'Ile d'Yeu .....	38
b : dans le secteur de Roscoff-Carantec ...	38
c : hypothèses envisagées pour expliquer le sex-ratio à l'avantage des femelles ...	42
- la sélectivité des casiers .....	42
- le pouvoir attractif de l'appât .....	42
- un sex-ratio différent dans la nature	43
- une durée de vie inférieure chez les mâles .....	43
- un changement de sexe chez les mâles.	43
- une dégénérescence de la glande de mue	45
- une répartition bathymétrique diffé- rente des classes d'âge suivant la saison .....	45
7. ESTIMATION DES STOCKS PAR MARQUAGE .....	49
- colorations .....	49
- techniques de pêche .....	49
- estimation .....	50
a : les marquages de l'Ile d'Yeu .....	51
b : les marquages du secteur de Roscoff ...	58
8. ESTIMATION DU TAUX DE MORTALITE A PARTIR DES MARQUAGES (ILE D'YEU) .....	62
9. RESUME ET CONCLUSION DU CHAPITRE II .....	64
CHAPITRE III - REPRODUCTION.....	66
1. BUT ET METHODE .....	66
- les ovaires .....	68
- évolution des ovaires avant la première ponte .....	68
- évolution des ovaires après la première ponte .....	69
- les oeufs .....	70
2. REPRODUCTION DE LA CLASSE 0 .....	70
a : secteur de Roscoff-Carantec .....	70
b : secteur de l'Ile d'Yeu .....	73



E - LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE DANS LES CONDITIONS OPTIMALES..	105
4. DISCUSSION .....	107
CHAPITRE II - EVOLUTION DES ACIDES NUCLEIQUES AU COURS DU DEVELOPPEMENT LARVAIRE .....	110
1. MATERIEL ET METHODES .....	111
A - MATERIEL BIOLOGIQUE .....	111
B - METHODES ANALYTIQUES .....	111
2. RESULTATS.	
A - EVOLUTION DU PSD .....	112
B - CONCENTRATION EN ADN et ARN .....	112
C - EVOLUTION DE L'ADN.TOTAL ET DE L'ARN TOTAL .....	115
D - RAPPORT ARN/ADN .....	115
E - RAPPORT POIDS FRAIS/ADN .....	118
3. DISCUSSION .....	118
4. CONCLUSION .....	122
CHAPITRE III - ESSAIS SYSTEMATIQUES D'ELEVAGE A PARTIR DE POST-LARVES .....	123
I - MATERIEL ET METHODES .....	123
II - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE .....	124
A - SUR LA DIFFERENCIATION DES CARACTERES SEXUELS SECONDAIRES CHEZ LES MALES .....	124
B - SUR LA RELATION ENTRE LA FREQUENCE DES MUES ET LA DUREE DES PERIODES D'INTERMUES .....	126
a : cas des post-larves élevées à température ambiante .....	126
b : cas des post-larves élevées à $21 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ .....	126
C - SUR LA RELATION ENTRE LA DUREE DES PERIODES D'INTERMUES ET LE POIDS MOYEN DES CREVETTES (MALES ET FEMELLES).....	128
D - SUR LA CROISSANCE PONDERALE DES CREVETTES ISOLEES .....	131
E - SUR LA RELATION ENTRE LE POIDS A UN MOMENT DONNE ( $P_0 + 1$ ) ET LE POIDS A LA MUE PRECEDENTE $P_0$ .....	133
III - INFLUENCE DU TYPE D'ALIMENT (D'ORIGINE NATURELLE) SUR LA CROISSANCE .....	133
IV - INFLUENCE DE LA DENSITE DES POST-LARVES SUR LA CROISSANCE ET LA SURVIE .....	136



V - RAPPORT ENTRE LA SAISON DE LA METAMORPHOSE DES POST-LARVES (DONC INDIRECTEMENT DE LEUR NAISSANCE) ET LA CROISSANCE .....	138
VI - ELEVAGE EN BAC DE 1 500 LITRES .....	140
VII - TAUX DE CONVERSION DES ALIMENTS EN FONCTION DU SEXE ET DU POIDS .....	144
VIII - VARIATIONS PONDERALES DURANT L'INTERMUE .....	147
CONCLUSIONS .....	151
CHAPITRE IV - ETUDE DE LA CROISSANCE DES POST-LARVES DE <u>P.SERRATUS</u> SOUMISES A DES REGIMES COMPOSES .....	154
INTRODUCTION	
I - RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES .....	155
A - REGIME ALIMENTAIRE DE <u>P. SERRATUS</u> DANS LE MILIEU NATUREL .....	155
B - BESOINS NUTRITIONNELS DES CRUSTACES ET PREPARATION DES ALIMENTS .....	156
1. Besoins nutritionnels .....	156
a : besoins en acides aminés et protéines ....	156
b : besoins en lipides .....	157
c : besoins en glucides .....	157
d : besoins en vitamines .....	158
e : besoins en sels minéraux .....	158
2. Préparation des aliments .....	158
a : liant .....	158
b : mode de présentation de l'aliment .....	159
c : phagostimulants .....	159
II - ESSAIS EFFECTUES .....	159
A - INFLUENCE DU TAUX DE PROTEINES SUR LA CROISSANCE PONDERALE DES POST-LARVES ET DES JUVENILES .....	159
1. Matériel et méthodes .....	161
a : régimes alimentaires expérimentés .....	161
b : matériel animal et dispositif d'élevage ..	161

2. Résultats.	
a : taux de survie .....	165
b : croissance pondérale .....	165
c : évolution de la croissance relative .....	168
d : évolution du pourcentage d'accroissement pondéral .....	168
B - INFLUENCE DU MODE DE PRESENTATION DE L'ALIMENT SUR LA CROISSANCE PONDERALE .....	170
1. Matériel et méthodes.	
a : composition du régime artificiel .....	170
b : préparation des aliments et mode d'emploi	172
2. Résultats .....	172
a : survie .....	173
b : gain de poids en valeur absolue .....	173
c : gain de poids en valeur relative .....	173
Discussion .....	176
C - INFLUENCE D'ALIMENTS COMPOSES A PARTIR DE PROTEINES D'ORIGINES DIVERSES SUR LA CROISSANCE DES POST- LARVES .....	178
1. Matériel et méthodes .....	179
a : régimes alimentaires expérimentés .....	179
b : matériel animal et dispositif d'élevage.	179
2. Résultats .....	182
CONCLUSION .....	184

TROISIEME PARTIE : PARASITISME CHEZ LES CREVETTES	
(DANS LE MILIEU NATUREL ET EN ELEVAGE) .....	187
INTRODUCTION .....	
PARASITISME DANS LE MILIEU NATUREL .....	187
- bactéries chitïnivores .....	187
- Microsporidies .....	188
- Ciliés .....	188
- Nématomorphes .....	188
- Epicarides .....	188
PARASITISME EN ELEVAGE .....	189
I - LE CILIE ASCOPHRYS RODOR .....	189
A - MORPHOLOGIE ET CYCLE DU CILIE .....	190
1. Matériel et méthodes .....	190
2. Morphologie .....	190
a : les kystes circulaires .....	190
b : le trophonte .....	195
c : les tomontes .....	198
d : le tomite : aspect externe et orientation .....	201
e : la morphogénèse infraciliaire .....	203
3. Place systématique .....	203
4. Le cycle du cilié <i>Ascophrys rodor</i> .....	204
B - FACTEURS INFLUENCANT LE DEVELOPPEMENT DU CILIE ...	206
1. Facteurs biotiques .....	206
2. Facteurs abiotiques .....	210
a : température .....	210
b : densité de crevettes au litre .....	210
C - EFFETS PHYSIOLOGIQUES SUR L'HOTE RESULTANT DE L'ATTAQUE DE LA CUTICULE PAR LE CILIE .....	212

	Pages
II - LES BACTERIES CHITINOLYTIQUES .....	214
1. Résultats .....	215
2. Culture des bactéries chitinolytiques ...	215
3. Détermination des bactéries .....	217
CONCLUSION .....	217
RESUME ET CONCLUSION GENERALE .....	219
BIBLIOGRAPHIE .....	229

## INTRODUCTION GENERALE

La pêche de la crevette rose Palaemon serratus constitue une part importante de l'activité artisanale dans de nombreux ports de nos côtes de l'Atlantique et de la Manche. Ses apports, s'ils sont relativement modestes par leur tonnage (de 200 à 600 tonnes) jouent un rôle non négligeable, par les prix élevés qu'ils atteignent, dans l'économie halieutique du pays.

De plus, la demande régulièrement croissante de crustacés sur les divers marchés a provoqué chez nous comme dans divers autres pays, à l'exemple du Japon, des essais d'élevage que la valeur de tels produits pouvait, à priori, rendre intéressants.

Dans le cas de la pêche, l'effort trop souvent porté au maximum entraîne un risque de surexploitation, donc d'appauvrissement des fonds et des stocks de l'espèce, qui conduit à définir le seuil au-delà duquel des captures excessives diminuent la rentabilité de cette activité.

Dans celui de l'élevage qui réclame des investissements coûteux pour des résultats souvent aléatoires, il est indispensable - de malheureux exemples l'ont prouvé - de réunir au préalable bon nombre de connaissances qui donnent une certaine garantie à l'entreprise. Dans l'un et l'autre cas se posent un certain nombre de questions au sujet de la biologie de l'espèce, de sa physiologie, de son écologie, de son alimentation soit, plus généralement, des divers facteurs qui conditionnent son développement et son comportement dans le milieu naturel aussi bien qu'en captivité.

Leur étude est le but du présent travail.

Nous avons donc procédé d'abord à une étude des moyens de pêche et de l'évolution statistique des captures, à partir d'observations mensuelles suivies. Parallèlement, durant cinq années, de 1970 à 1975, nous avons poursuivi, au laboratoire de Roscoff, des recherches portant sur l'élevage de P. serratus, les différentes phases de son développement en relation avec les variations des principaux facteurs de milieu et l'ali-

mentation (aliments naturels ou composés ). Cela nous a également amené à considérer la croissance des larves sous son aspect biochimique et à suivre l'évolution de l'ADN et de l'ARN pour chacun des stades et, de même, à déterminer la part relative de la multiplication cellulaire et du grandissement cellulaire.

Au plan pratique de l'élevage de type utilitaire, il était bon de rechercher les moyens d'obtenir une taille et un poids maximaux dans le temps le plus court. En conséquence, ce travail a été orienté dans ce sens ; l'une des voies suivies conduit au choix d'une nourriture appropriée ; d'où nos efforts pour mettre au point un aliment composé qui soit à la fois d'un prix de revient peu élevé et capable d'assurer une croissance au moins égale à celle que donnent les aliments d'origine naturelle. Il sera fait état, ici, des résultats obtenus qui pour être partiels n'en sont pas moins intéressants.

Enfin, des signes évidents de parasitisme, pouvant avoir des conséquences sur les résultats recherchés, ayant été constatés au cours de nos élevages à partir des post-larves, ainsi que du maintien en captivité de P. serratus récoltés en mer, nous avons pu observer et décrire un cilié d'un genre nouveau ainsi qu'une bactérie chitini-vire qui s'attaquent tous deux à la cuticule de ce crustacé et peuvent entraîner certains désordres dans ses mues.

La présente étude ne prétend pas apporter une solution à tous les problèmes qui se posaient. Nous espérons néanmoins qu'elle fournira une utile contribution à la connaissance d'éléments jusqu'ici incertains sur la biologie de P. serratus du secteur Atlantique et des possibilités de son élevage.

Dans l'exposé de notre travail, nous avons considéré trois grandes parties : la première, divisée en trois chapitres, est consacrée à l'étude de Palaemon serratus dans son milieu naturel. La deuxième, divisée en quatre chapitres, porte sur l'étude de Palaemon serratus en élevage. Il va de soi que, lorsque cela s'est avéré nécessaire pour la compréhension d'un phénomène, nous avons utilisé les données de la première partie pour vérifier certaines observations de la deuxième, et réciproquement. La troisième partie a été consacrée à l'étude des parasites externes pouvant affecter les crevettes en élevage.

## PREMIERE PARTIE : PECHE -- BIOLOGIE

### CHAPITRE I -- IMPORTANCE ECONOMIQUE ET PECHE

#### 1. REPARTITION GEOGRAPHIQUE.

Palaemon serratus est une espèce des eaux méditerranéennes et de l'Atlantique nord tempéré. On la rencontre en effet depuis la Grèce jusqu'au détroit de Gibraltar et du Maroc à l'Irlande et à la Hollande. C'est aussi une espèce côtière. Sur les côtes atlantiques françaises l'importance respective des ports spécialisés dans la pêche (figure 1) reflète bien le développement du peuplement de ce crustacé : maximal entre Loire et Gironde (Le Croisic, Les Sables d'Olonne, Oléron), il est nettement plus faible sur les côtes de la Manche (Nord Finistère et Normandie).

#### 2. SAISONS DE PECHE.

Les diverses périodes de l'année où s'exerce la pêche de P. serratus sont un indice significatif des regroupements de populations. Elles renseignent aussi sur l'influence qu'exercent les conditions de milieu sur ces concentrations.

Au nord, sur les côtes de la Manche, la pêche est estivale au sens large du terme. Elle débute en juin et se termine généralement en octobre-novembre.





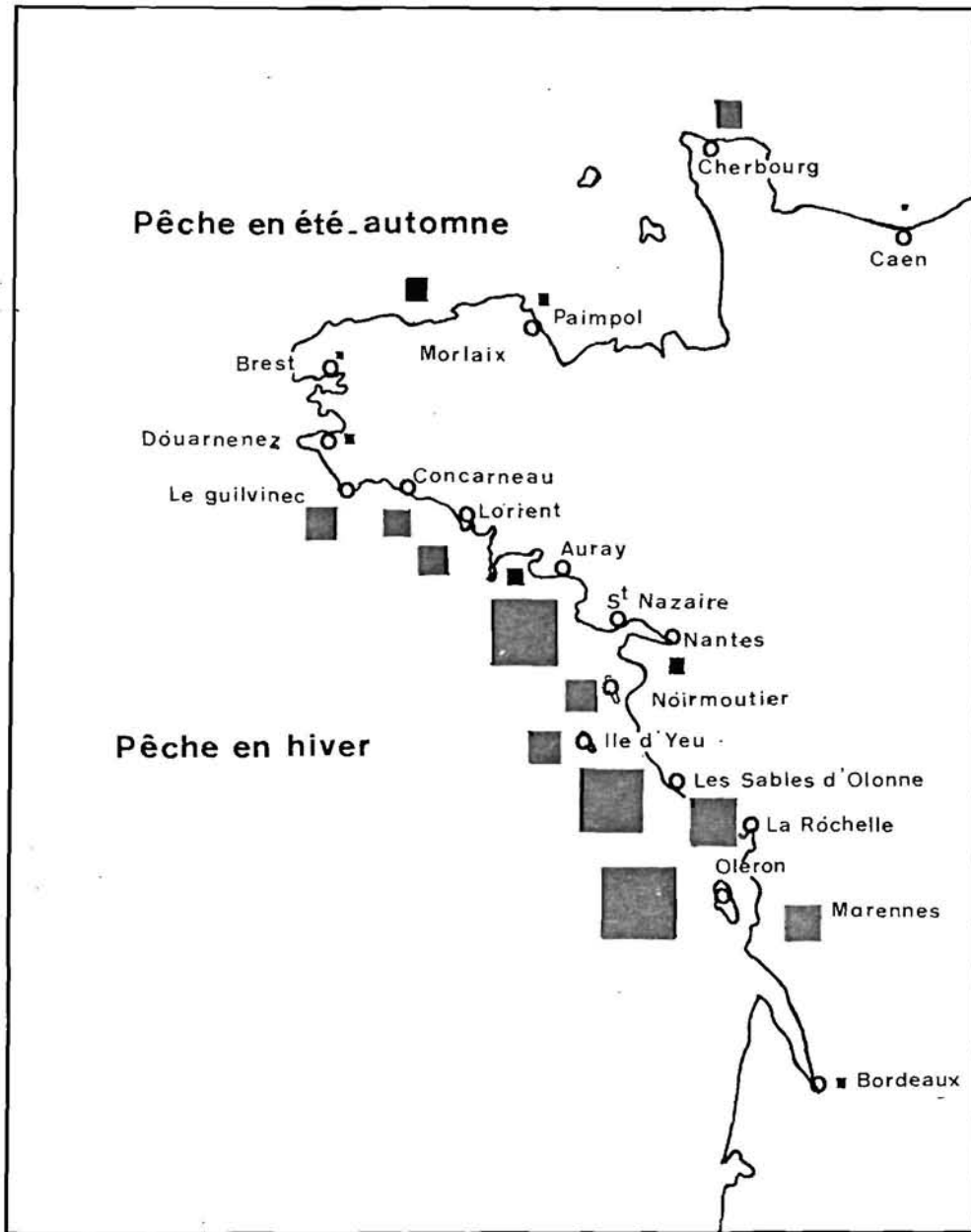


Fig. 1. - Moyenne des tonnages de crevette rose *P. serratus* débarqués dans les quartiers français de la Manche et de l'Atlantique de 1960 à 1973 (1 mm<sup>2</sup> = 1 tonne).



En revanche, de la Bretagne Sud à la Gironde où elle est la plus importante, cette pêche débute en novembre pour se terminer au plus tard en mars. La figure 2, tracée à partir des apports mensuels de Port Joinville, Ile d'Yeu, pour la saison 1970-1971, illustre bien son caractère hivernal. Toutefois, les artisans travaillant à très faible profondeur dans la zone des laminaires peuvent en prendre de petites quantités en juin.

Il est intéressant de noter cette opposition des saisons de pêche entre la zone la plus productive du golfe de Gascogne, et la Manche, à la limite de l'aire de répartition de l'espèce. Dans le paragraphe consacré aux migrations, nous essaierons de fournir des explications au comportement différent de P. serratus en fonction des saisons.

### 3. LES FONDS DE PECHE.

L'opposition précitée apparaît aussi dans les biotopes respectifs de ces peuplements. En Manche, cette crevette se pêche sur des fonds accidentés rocheux, sa limite inférieure étant celle des laminaires.

Il en va différemment dans le golfe de Gascogne où les zones de pêche s'étendent de la côte aux fonds sablo-vaseux de 40 à 50 mètres de profondeur. Dans les parages de l'Ile d'Yeu et de Noirmoutier, les crevettes se situent au niveau des sables moyens caractérisés par Nephtys cirrosa et Ophelia borealis, des sables grossiers à Amphioxus et des gravelles (cf l'Etude sédimentologique de ce secteur par GLEMAREC 1969). Nous devons indiquer aussi que, près de l'estuaire de la Vilaine, se font les meilleures captures sur des fonds riches en algues Gracilaria verrucosa. Il est à remarquer que ces divers secteurs du golfe sont tous fortement influencés par des apports souvent considérables d'eau douce provenant des fleuves côtiers : Vilaine, Loire, Charente et Gironde.

### 4. MODES ET ENGINES DE PECHE.

Les modes de capture sont de deux types, suivant la nature et la richesse des fonds : la pêche au casier et la pêche au chalut.

Sur les fonds accidentés, souvent rocheux, du Finistère Nord, on utilise les casiers (figure 3). Leur forme et leur poids sont fonction de la nature du sol sur lequel on les pose. Ils peuvent être à fond plat et fortement lestés, posés de préférence isolés en eau calme. Certains sont aveugles, c'est-à-dire sans espace entre les lattes de bois qui les composent ; une épaisse couche de ciment leur donne un poids de 20 à 25 kg. C'est le type employé par certains pêcheurs de Carantec (figure 3 A). A Roscoff,



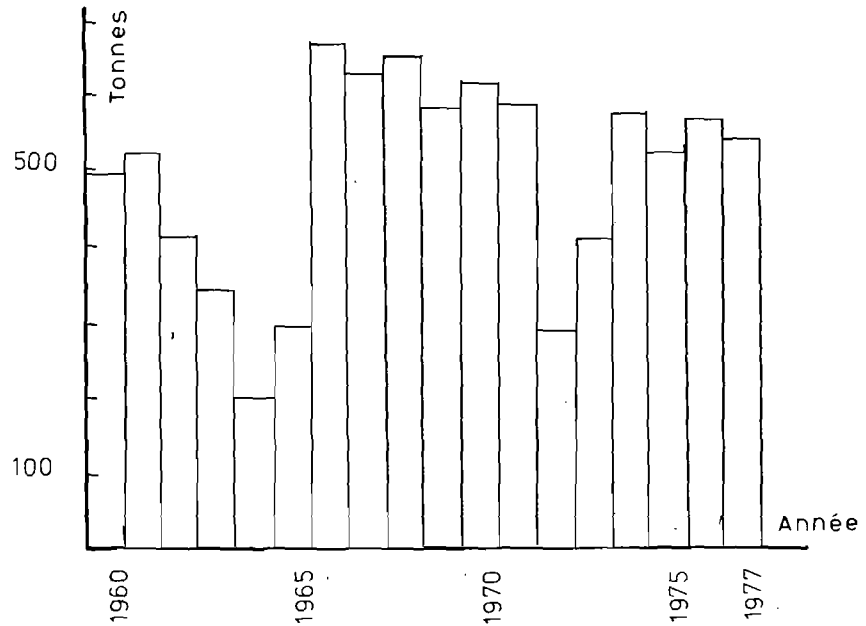


Fig. 4. - Evolution des tonnages de P. serratus débarqués dans les différents quartiers des côtes françaises de L'Atlantique et de la Manche de 1960 à 1977.

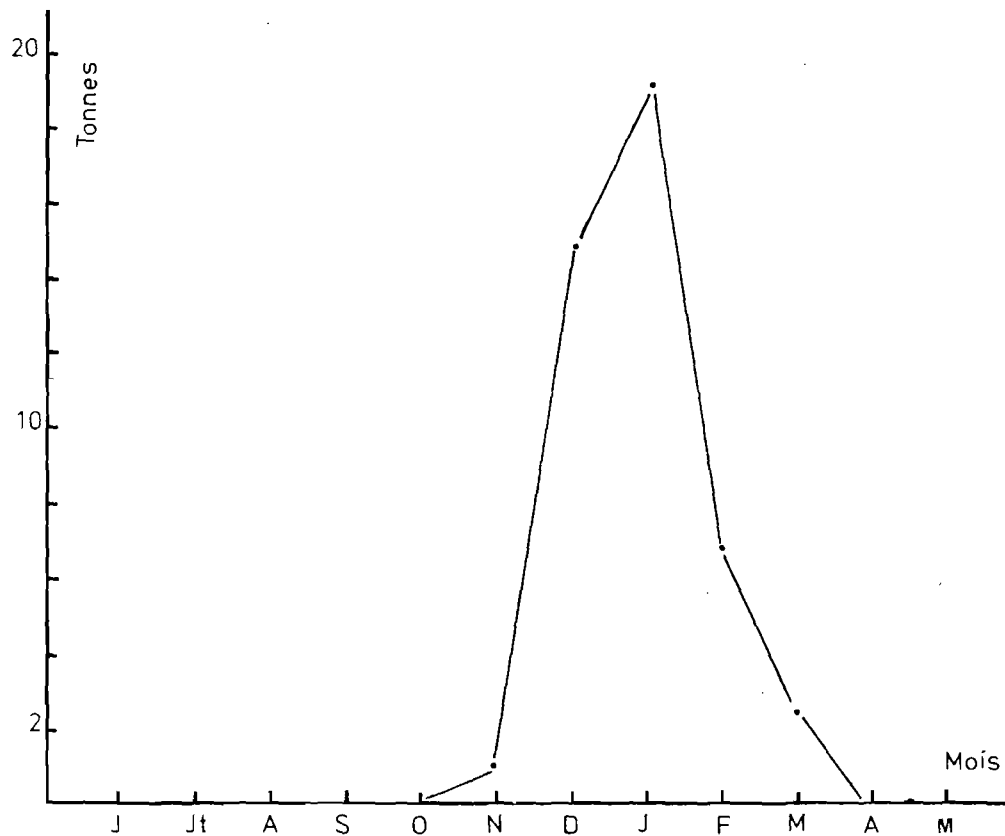


Fig. 2. - Evolution des apports mensuels durant la saison de pêche 1970-1971 à l'Ile d'Yeu.



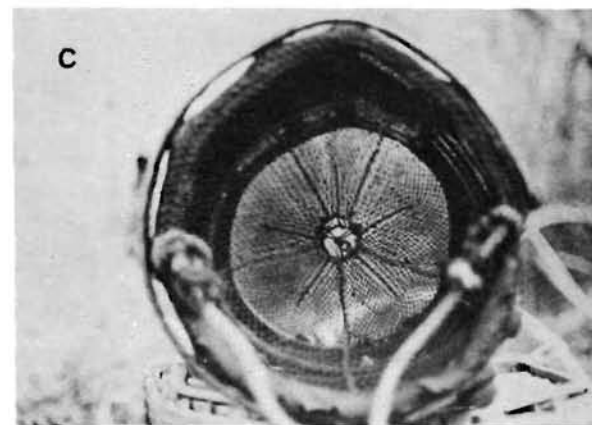
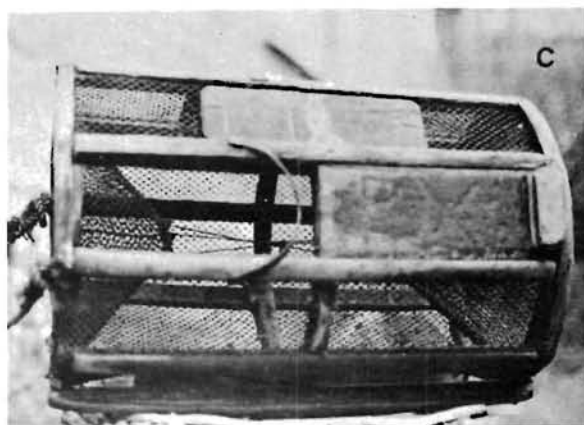
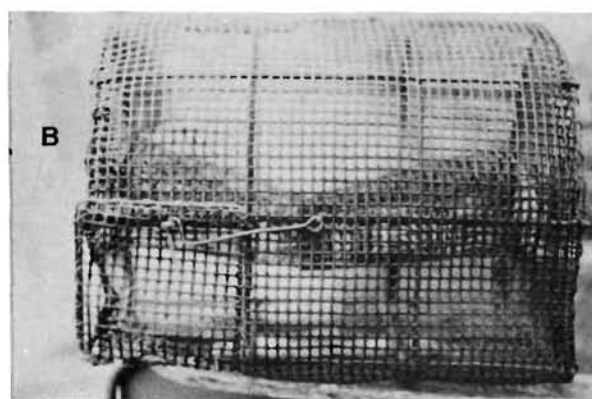
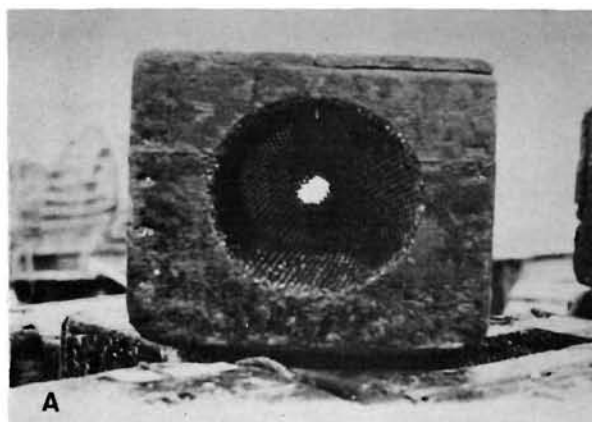
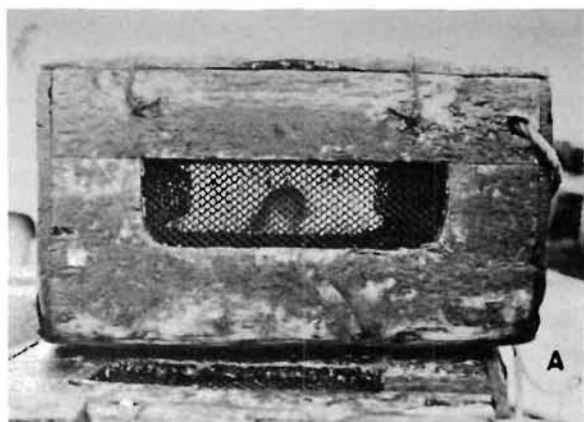


Fig. 3. - Différents types de casiers utilisés pour la pêche à la crevette rose. A, B : secteur de Roscoff-Garantec. C : secteur de l'Ile d'Yeu.





on utilise des engins métalliques plus légers (figure 3 B).

Sur la côte Atlantique, les casiers sont de section ovale, leur armature est en châtaignier (figure 3 C). La pêche s'effectuant en dehors des zones rocheuses et à profondeur plus grande, les casiers sont disposés en filière de 30 à 40 pièces. Ce procédé nécessite une mer assez houleuse afin que les sédiments entrent en suspension, mais pas trop forte cependant car les casiers dérapent alors et roulent sur le fond, perdant ainsi de leur efficacité. La présence de sédiments en suspension est importante pour une bonne pêche. Les pêcheurs savent d'ailleurs que les "eaux blanches", autrement dit turbides, apportées par les fleuves, les favorisent, tandis que les eaux claires du large, lorsque les apports fluviaux sont dressés à la côte par les vents du sud et du sud-ouest, leur sont défavorables.

La pêche au chalut se pratique de la Bretagne à Oléron. Les chaluts sont soit de type vendéen, soit "carrés" de type charentais, soit encore de type Devismes, suffisamment bien connus pour n'avoir pas à être décrits ici (KURC, FAURE et LAURENT, 1965).

##### 5. EVOLUTION DU NOMBRE D'UNITES ET DE LEUR TYPE.

La pêche à la crevette étant artisanale, les bateaux sont en général de faible tonnage, mais divers. En 1973, par exemple, pour quatorze quartiers maritimes et une flottille de 926 embarcations au total :

- 92,6 % étaient inférieures à 10 tx,
- 7 % comprises entre 10 et 20 tx,
- 0,4 % seulement entre 25 et 50 tx.

Mais, pour les trois quartiers de Saint Nazaire, les Sables d'Olonne et Oléron (les plus importants pour cette spécialité bien qu'ils ne groupent que 184 unités) les bateaux sont plus puissants : 23 % d'entre eux jaugent de 10 à 25 tx et 1 % plus de 25 tx.

Les chiffres ci-dessus, de même que ceux qui vont suivre, ne sont pas d'une rigueur absolue, surtout quand il s'agit des petites embarcations et du nombre de casiers utilisés. Il en est de même pour la flottille et la production annuelle difficile à estimer car, en maints endroits où la pêche est le fait de petits artisans, ceux-ci vendent souvent leurs produits sans passer par les criées.

Toutefois, dans les ports les plus productifs (figure 1), la quasi totalité des apports passant par ces criées permettent de se faire une assez juste idée des tonnages débarqués. Leurs statistiques autorisent aussi à apprécier l'évolution de ceux-ci relativement au nombre des bateaux et des engins utilisés, autrement dit à calculer le rendement en fonction de l'effort de pêche.

## 6. EFFORT DE PECHE ET RENDEMENT.

Nous avons relevé dans les statistiques recueillies auprès des quartiers maritimes les tonnages respectifs des années 1960 à 1977 (figure 4). Bien que ces chiffres ne soient que d'une rigueur relative et sans doute inférieurs à la réalité, l'histogramme obtenu montre une certaine irrégularité entre un minimum de 204 tonnes (en 1964) et un maximum de 667 tonnes en 1966 (figure 4). Après un sommet de 525 tonnes en 1961, les apports subissent une forte diminution en 1963-1964, remontent jusqu'à un chiffre maximum entre 1966 et 1971 pour chuter à nouveau en 1972. A partir de 1973, on assiste de nouveau à un accroissement des tonnages débarqués ; ils dépassent 500 tonnes par an de 1974 à 1977. L'hypothèse d'une surexploitation des fonds a été envisagée. A l'aide des données complètes que nous avons pu recueillir pour trois quartiers, il nous a été possible de suivre, de 1960 à 1977, l'évolution du nombre de bateaux, du nombre de casiers, et le rendement par casier et par saison de pêche.

En ce qui concerne Concarneau, le nombre de bateaux a presque doublé et le nombre de casiers triplé entre 1960 et 1977 (figures 5 et 6). Il en est de même dans le quartier des Sables d'Olonne (figures 5 et 6) où l'on observe que la flottille a doublé, tandis que le nombre de casiers a été multiplié par sept. Par contre, dans le quartier de St Nazaire, la flottille n'a pratiquement pas augmenté, le nombre de casiers n'ayant été multiplié que par 1,4 (figures 5 et 6).

Si cette forte augmentation de l'effort de pêche dans les quartiers de Concarneau et des Sables d'Olonne (bateaux, casiers) peut rendre compte de la forte poussée des tonnages globaux de 1966 à 1970, elle n'explique pas la diminution des apports de 1972 et 1973, suivie d'une augmentation des apports de 1974 à 1977.

Nous avons défini la prise par unité d'effort (P.U.E.) comme étant égale au poids de crevettes capturées par casier et par saison de pêche dans un secteur donné. Cette valeur, qui traduit l'abondance, a été déterminée pour les trois quartiers considérés. Elle nous fait envisager la situation sous un tout autre aspect. En effet, la valeur de la P.U.E. pour les trois quartiers subit des fluctuations parfois concordantes (diminution marquée pour 1964 (figure 7), mais le plus souvent sans relation entre elles. C'est ainsi qu'en 1968, la P.U.E. dans le quartier des Sables accuse une chute marquée tandis qu'à Saint Nazaire on observe l'inverse. A Concarneau, la P.U.E. reste pratiquement identique de 1960 à 1977. Ceci nous amène à considérer que d'autres facteurs peuvent intervenir. En effet, des fluctuations hydrologiques et climatiques doivent interférer

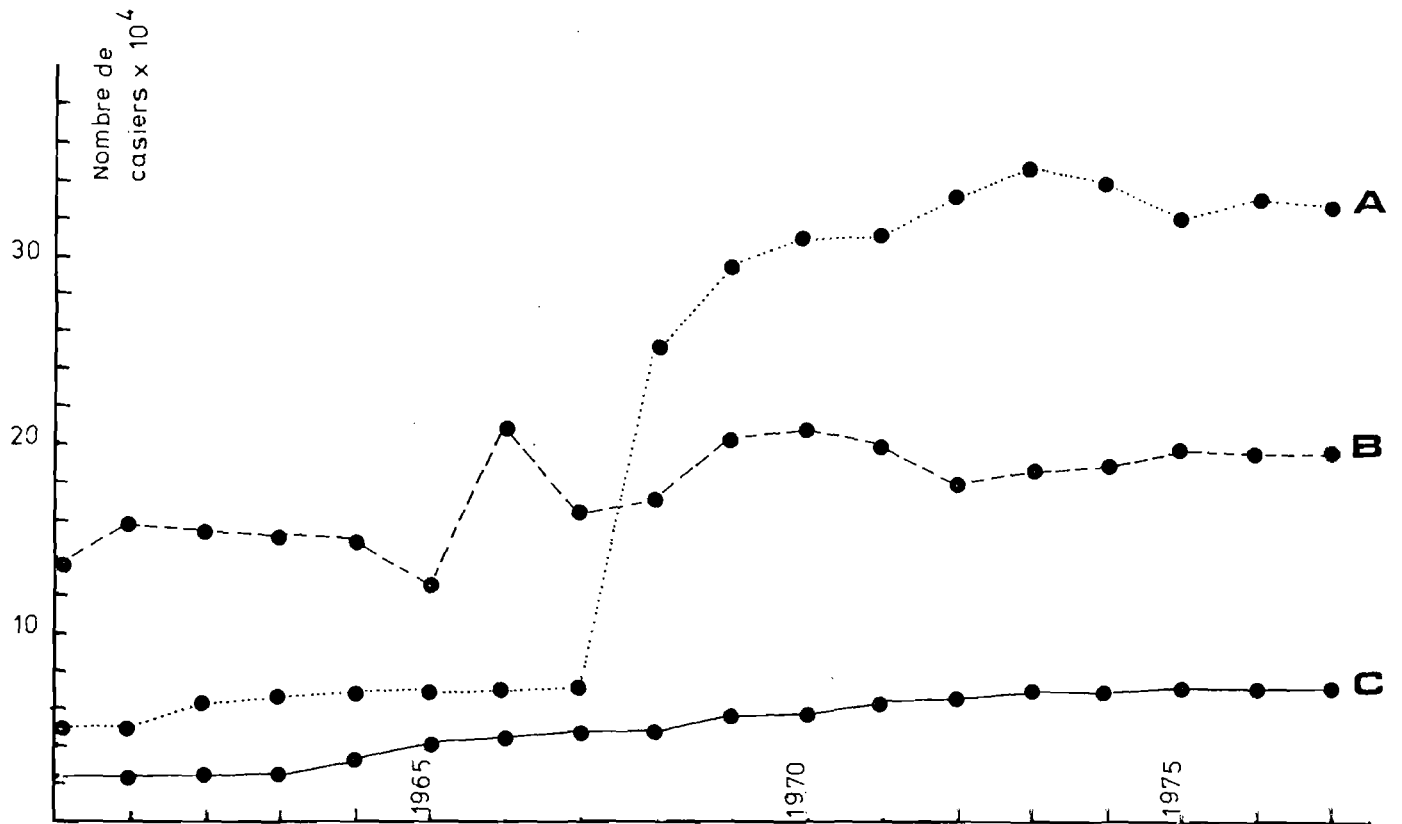


Fig. 5. - Evolution du nombre de casiers utilisés par saison de pêche dans les quartiers des Sables d'Olonne (A), St Nazaire (B), Concarneau (C).

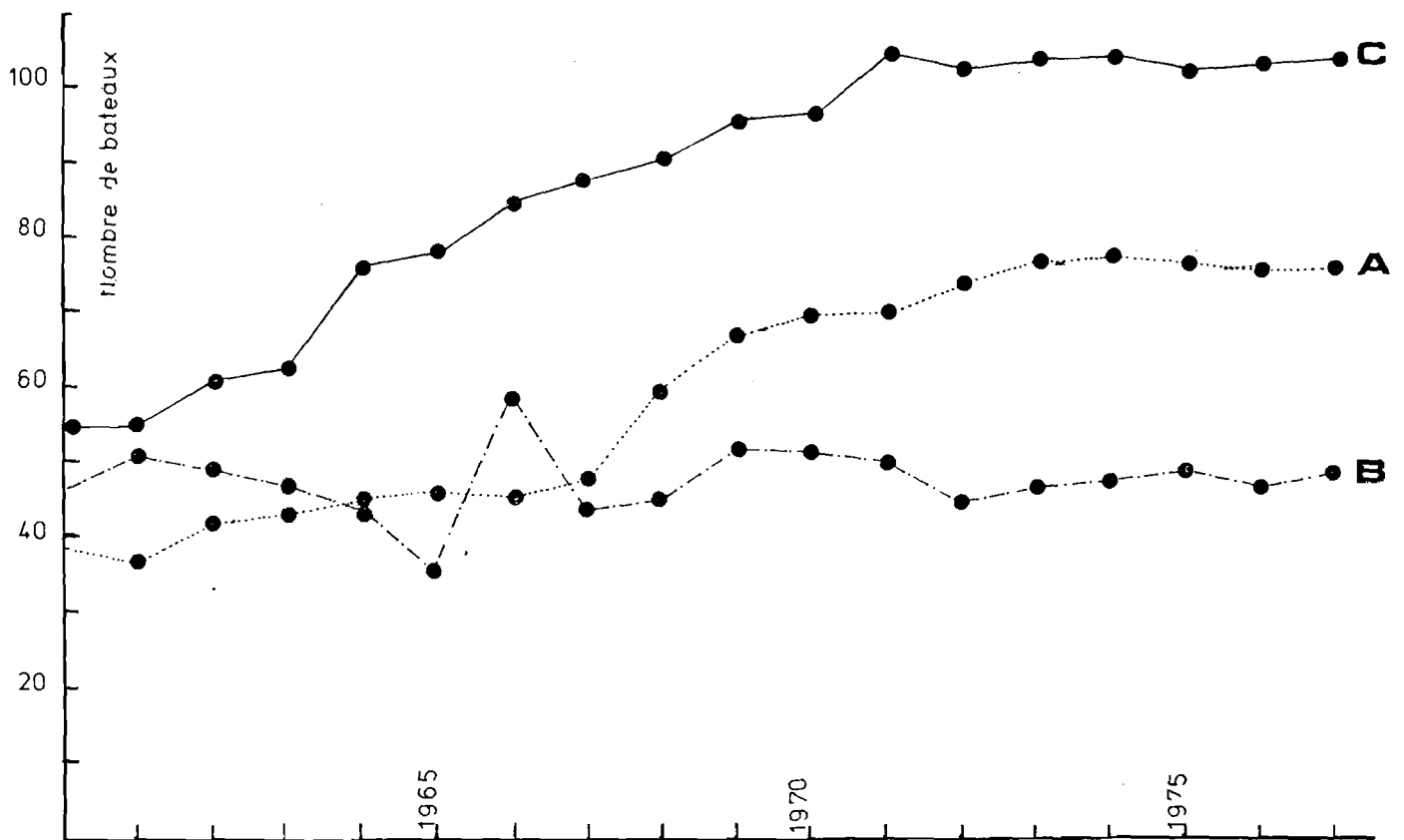


Fig. 6. - Evolution du nombre de bateaux pratiquant la pêche de la crevette au casier dans les quartiers des Sables d'Olonne (A), St Nazaire (B) et Concarneau (C).



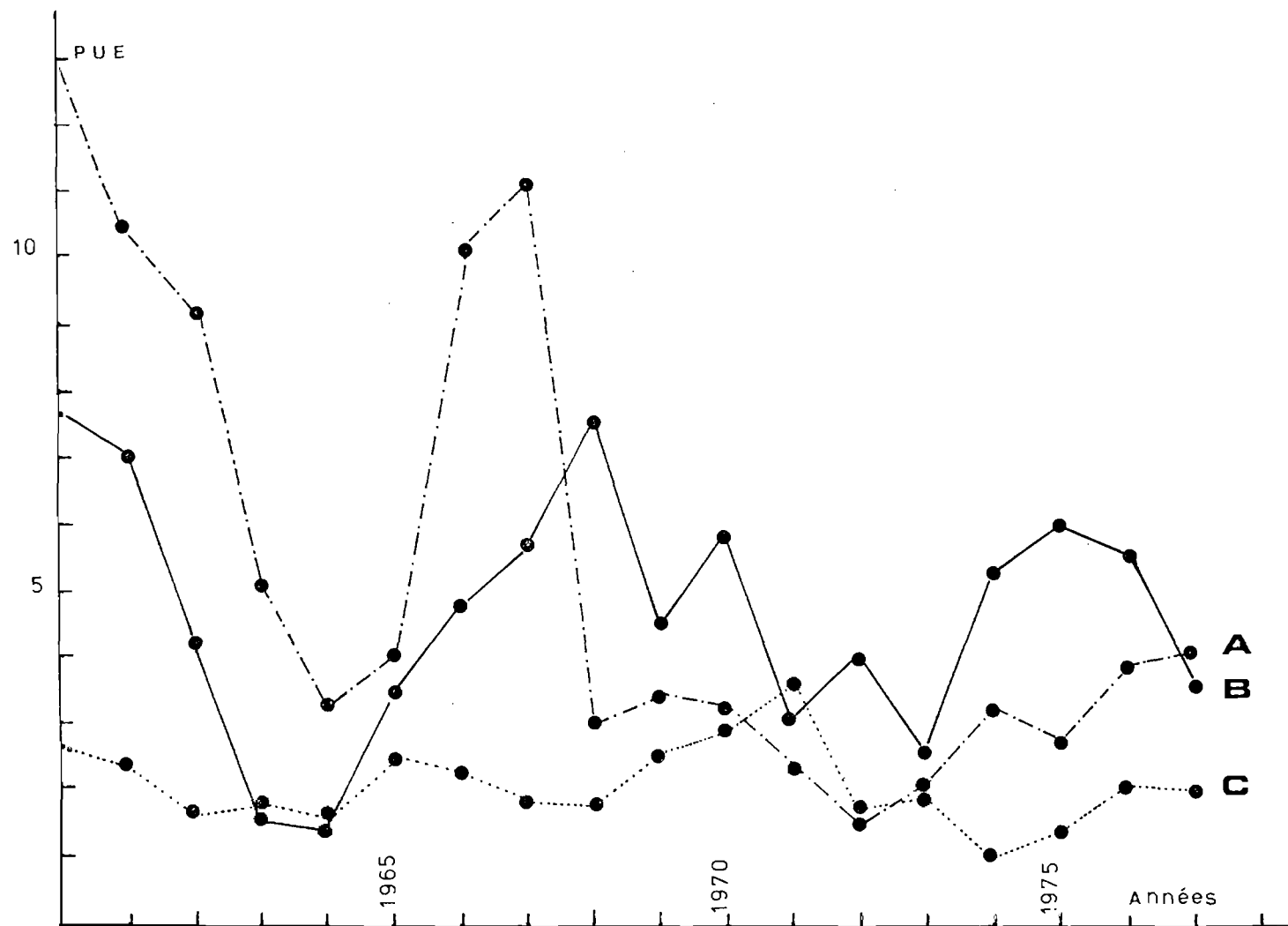


Fig. 7. - Evolution de la P.U.E. (kg de crevettes/casier/saison de pêche) pour les quartiers des Sables d'Olonne (A), St Nazaire (B) et Concarneau (C).



sur le comportement, la biologie des populations de crevettes des régions considérées, et donc sur la P.U.E. Nous avons en effet estimé la P.U.E. par saison de pêche (décembre à mars). Or, durant cette période, l'état de la mer et l'hydrologie peuvent considérablement varier suivant les années. La pêche à la crevette nécessite une mer houleuse et des eaux turbides. Des périodes prolongées de mauvais temps ou de calme peuvent intervenir dans un pourcentage élevé sur l'évaluation de la P.U.E.

Les faibles valeurs des apports enregistrés de 1963 à 1965 pourraient avoir pour origine l'hiver rigoureux de 1962-1963. Selon G. KURC (1964) "l'hydrologie du golfe de Gascogne au cours de l'hiver 1963 est définie par le caractère boréal des eaux littorales du secteur compris entre l'île de Sein et les Sables d'Olonne où l'on a noté près de terre des températures de l'ordre de 2 à 3°C". Dans le même secteur géographique, les températures à 25 m de fond étaient comprises entre 5 et 7°C, nettement inférieures aux températures habituelles qui oscillent entre 8°5 et 9°5C.

Ce refroidissement aurait eu pour effet de prolonger la période d'incubation des oeufs de la ponte hivernale, empêchant probablement les femelles âgées de pondre une deuxième fois. D'ailleurs COLE (1956) a remarqué que les femelles adultes du Pays de Galles ne pondent généralement qu'une fois par an, conséquence des températures habituellement basses de cette région.

Sur un autre plan, KURC (1964) signale également que l'influence de l'hiver rigoureux de 1963 n'a pas manqué de se faire sentir sur d'autres espèces telles que les jeunes sardines. L'étude de la mortalité effectuée chez P. berratus en 1975 à partir de marquages montre que la ponction effectuée par la pêche sur les classes âgées de 2 et 3 ans est faible. Ce travail, développé dans le paragraphe consacré aux marquages et migrations, semble confirmer qu'il n'y a pas surexploitation du stock. Seules les conditions météorologiques interviendraient de façon marquée sur la pêche.

Nous retiendrons donc, pour clore ce chapitre, que même si l'hypothèse d'une surexploitation des stocks dans certains secteurs peut être envisagée, l'affaissement global des captures de certaines années peut avoir pour origine essentielle les conditions météorologiques défavorables observées durant ces époques.

Il apparaît donc indispensable, afin de mieux cerner le problème, de rechercher dans l'avenir toutes les conditions entourant la pêcherie afin d'avoir une meilleure idée des facteurs conditionnant la pêche.

## CHAPITRE II : ASPECT BIOLOGIQUE ET ECOLOGIQUE.

1. PRELIMINAIRES.

L'étude des différents aspects biologiques et écologiques de Palaemon serratus implique d'abord, nous semble-t-il, une connaissance des classes d'âge qui constituent les populations, notamment celle de Roscoff dont le laboratoire nous offrait le plus de possibilités.

Deux notions sont nécessaires pour acquérir cette connaissance.

D'abord la (ou les) période d'éclosion des oeufs. Nous verrons dans le détail du chapitre III que cette période se situe en deux saisons de l'année au sens large, le printemps et l'été.

Ensuite la croissance, indiquant les tailles successives que P. serratus atteint au cours de son développement, ce qui conduit à procéder à de nombreuses mensurations. La précision de celles-ci étant difficile à obtenir lorsqu'elles sont faites sur les lieux de pêche, nous avons préféré mesurer la seule longueur du céphalothorax (Lct1) (de la pointe du rostre au bord postérieur du céphalothorax) (figure 8) plutôt que la longueur totale, nous réservant de mesurer cette dernière, de même que Lct2 (de la cavité orbitaire au bord postérieur du céphalothorax) au laboratoire en vue de comparer nos résultats avec ceux d'autres auteurs.

En troisième lieu, pour serrer de plus près la question, nous avons fait des élevages, à la température du milieu naturel, à partir de crevettes nées au laboratoire et métamorphosées en juin, c'est-à-dire en période normale d'éclosion des larves à la mer.

Bien que la croissance de ces sujets d'élevage puisse être quelque peu modifiée par les conditions de captivité, son allure générale, du moins jusqu'à l'âge d'un an, nous a permis de mieux préciser la croissance dans le milieu naturel. En ce qui concerne ce dernier, nos observations, d'une durée d'un an, de septembre 1972 à août 1973, ont porté sur 2 366 mâles et 5 791 femelles traités séparément, afin de mettre en évidence les différences de croissance entre les sexes.



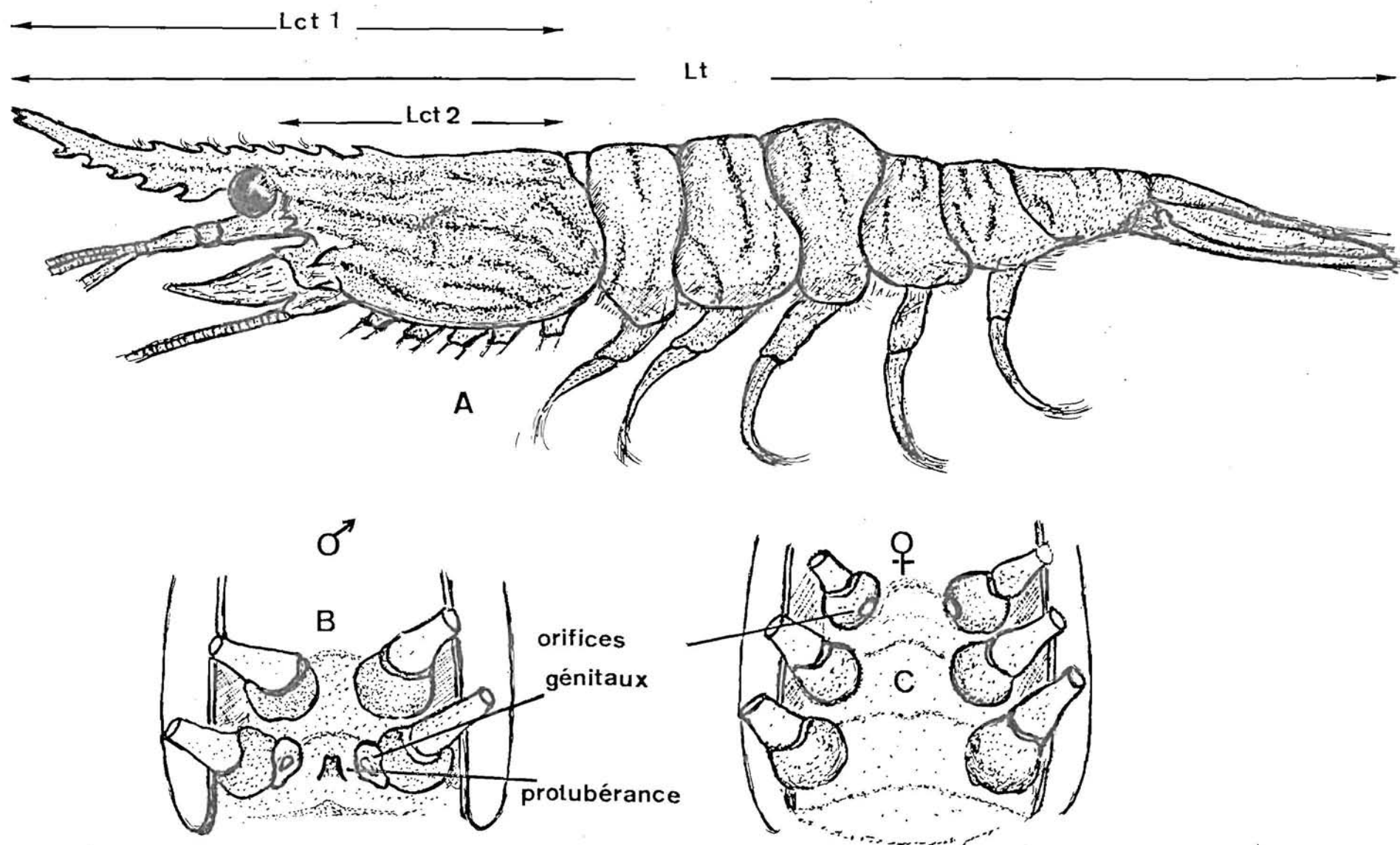


Fig. 8. - A : mensurations effectuées chez *P. serratus*. Lct1 : de l'extrémité du rostre au bord postérieur du céphalothorax. Lct 2 : de la cavité orbitaire au bord postérieur du céphalothorax. Lt : longueur totale, mesurée de l'extrémité du rostre au bord postérieur du telson. B, C : vue ventrale du céphalothorax ; apparition d'une protubérance marquée chez les mâles entre les bases des 5ème périopodes ; écartement entre les bases des 5ème périopodes plus prononcé chez les femelles que chez les mâles.



## 2. RELATION TAILLE-POIDS ET CROISSANCE RELATIVE.

Les équations des droites de régression ( $W/Lct1$ ) et  $Lct2/Lct1$  pour chacun des sexes ont été établies par la méthode des moindres carrés (axe majeur réduit).

Pour chaque équation, nous avons indiqué l'effectif, le coefficient de corrélation, l'écart type des X et des Y. Les interprétations graphiques des courbes obtenues sont ensuite vérifiées mathématiquement par la méthode dite du test t (MAYRAT 1959), applicable aux axes majeurs réduits. Les différences entre les pentes des droites ont été comparées à leur erreur standard en formant le rapport :

$$tpe (ddL = N - 4) = \frac{a1 - a2}{\sqrt{\text{var} (a1 - a2)}}$$

avec  $a1$  et  $a2$  = pentes des droites et  $N$  = nombre total des couples. Si les droites sont parallèles, leur pente est semblable. Mais le test de position permet de vérifier si leur différence de position est statistiquement significative.

A cet effet, on remplace les couples de droites expérimentales par des couples correspondants de droites auxiliaires. Ces dernières sont parallèles, passent par le centre de gravité des échantillons et ont une pente intermédiaire commune (régression combinée). La distance entre ces deux droites est ensuite comparée à son erreur standard en formant le rapport :

$$tpe (ddL = N - 4) = \frac{\bar{y}_1 - \bar{y}_2 - ap (\bar{x}_1 - \bar{x}_2)}{\sqrt{S^2_{Yp} \left( \frac{1}{n1} + \frac{1}{n2} \right) \frac{2}{1+Rp} + \left( \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{NS^2_{xp}} \right)^2}}$$

avec  $\bar{y}_1$ ,  $\bar{y}_2$ ,  $\bar{x}_1$ ,  $\bar{x}_2$ , moyenne des x et des y des deux droites expérimentales ;  $n1$  et  $n2$  = leurs effectifs ;  $ap$  = pente commune des deux droites auxiliaires ;  $Rp$  = coefficient de corrélation moyen ;  $S^2_{Yp}$  = variance liée des Y ;  $NS^2_{xp}$  = covariance de la régression combinée (avec  $N$  = nombre de couples).

a : relation poids/longueur du céphalothorax ( $W/Lct1$ ).

Les mensurations ont porté sur 736 femelles et 192 mâles provenant d'une pêche effectuée en septembre 1974. Les points représentatifs de ces échantillons pour chacun des sexes forment un nuage d'aspect curviligne en coordonnées arithmétiques. L'anamorphose linéaire permet d'obtenir

un alignement sensiblement rectiligne pour ces points en coordonnées logarithmiques, ainsi que le montrent les valeurs proches de 1 des coefficients de corrélation (tableau 1). La méthode des moindres carrés permet de calculer les équations de ces droites ( $\log W = n \log Lct1 + \log K$ ) (tableau 1).

Les équations de ces relations sous leur forme arithmétique ( $W = K Lct1^n$ ) sont les suivantes :

$$\text{mâles} : W = 0,000446 Lct1^{2,4786}$$

$$\text{femelles} : W = 0,000177 Lct1^{2,8226}$$

Ces relations sont représentées graphiquement sur la figure 9. Les tests de pente et de position (tableau 2) sont positifs (valeurs du  $t_{pe}$  et  $t_{po}$  supérieures à celles lues sur les tables de  $t$  de Student au seuil de sécurité de 95 %, pour un nombre de degrés de liberté compris entre 120 et l'infini.

Ainsi, l'observation graphique selon laquelle pour une même longueur de  $Lct1$  les femelles sont plus lourdes que les mâles est confirmée.

Il est possible d'autre part de calculer les coordonnées du point d'intersection de ces deux droites, en égalant leurs équations :

$$2,4786 \log Lct1 - 3,35 = 2,8226 \log Lct1 - 3,75$$

d'où  $\log Lct1 = 1,16279$  et  $Lct1 = 14,54$  mm, correspondant à un poids de 340,48 mg. Cette valeur est à rapprocher de nos observations sur des crevettes d'élevage, chez lesquelles les caractères sexuels secondaires, en particulier l'appendix masculina, apparaissent aux alentours de 300 mg. Au-delà du point d'intersection, pour un  $Lct1$  donné, les femelles sont plus lourdes que les mâles.

b : relation  $Lct2/Lct1$ .

Les coefficients de corrélation obtenus pour les nuages des points en coordonnées arithmétiques sont voisins de l'unité (tableau 1) et significatifs au seuil de sécurité de 99 %. La méthode des moindres carrés permet de calculer leurs équations avec  $Lct1$  et  $Lct2$  en millimètres). Ces droites sont représentées graphiquement sur la figure 10.

$$\text{Pour les mâles, nous avons} : Lct2 = 0,271 Lct1 + 4,452 .$$

$$\text{Pour les femelles, nous avons} : Lct2 = 0,437 Lct1 + 0,78 .$$

	sexe	n	r	axe majeur réduit	Sy	Sx
W/Lct1 (log-log)	M	182	0.99	LogW = 2,4786 Log Lct1 - 3,35	1,24	7,78
W/Lct1 (log-log)	F	736	0.99	LogW = 2,8226 Log Lct1 - 3,75	3,65	11,0
Lct2/Lct1 (arith.)	M	250	0.97	Lct2 = 0,271 Lct1 + 4,452	1,70	6,20
Lct2/Lct1 (arith.)	F	320	0.98	Lct2 = 0,437 Lct1 + 0.78	3,29	7,34

Tabl. 1. - Relations entre le poids (W) et la longueur du céphalothorax (Lct1) d'une part, entre Lct2 et Lct1 d'autre part, chez les mâles et les femelles de P. serratus (n = effectifs, r = coefficient de corrélation, Sy et Sx = écarts types des x et des y).

Droites comparées	n	ddl	tpe	Test pente		Test position		
				ss.	Dpe	tpo	ss.	Dpo
W/Lct1 F/W/Lct1 M	928	(n-4)	22.95	$t_{0,05} (ddl > 120 = 1,96)$	+	4.65	$t_{0,05} (ddl > 120 = 1,96)$	+
Lct2/Lct1 F/Lct2/Lct1 M	570	(n-4)	3.96		+	3.39		+

Tabl.2. - Comparaison des pentes et des positions des droites des figures 9 et 10 par la méthode du test t ; ddl = nombre de degrés de liberté ; Dpe et Dpo = significations statistiques des différences observées entre les pentes ou les positions des droites comparées (+ : différences significatives, - pas de différence ; F : femelles ; M : mâles) ; n = effectifs ; ss : valeurs maximales tabulées du t de Student au seuil de sécurité de 95 % ; tpe et tpo = valeurs respectives du test t pour la comparaison des pentes et des positions.



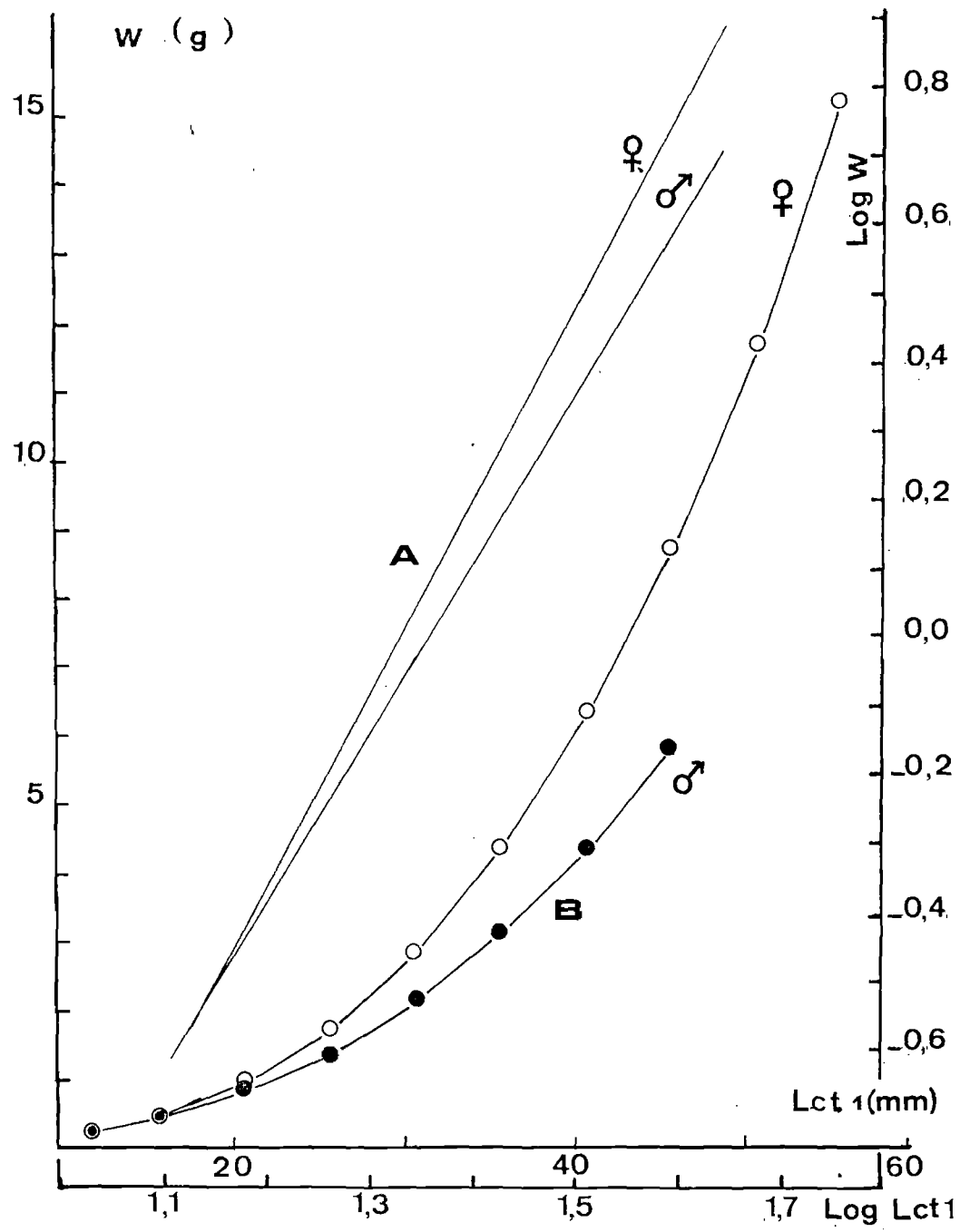


Fig. 9.- Relation W/Lct 1 chez les mâles et femelles de *P. serratus*. A : coordonnées logarithmiques. B : coordonnées arithmétiques.

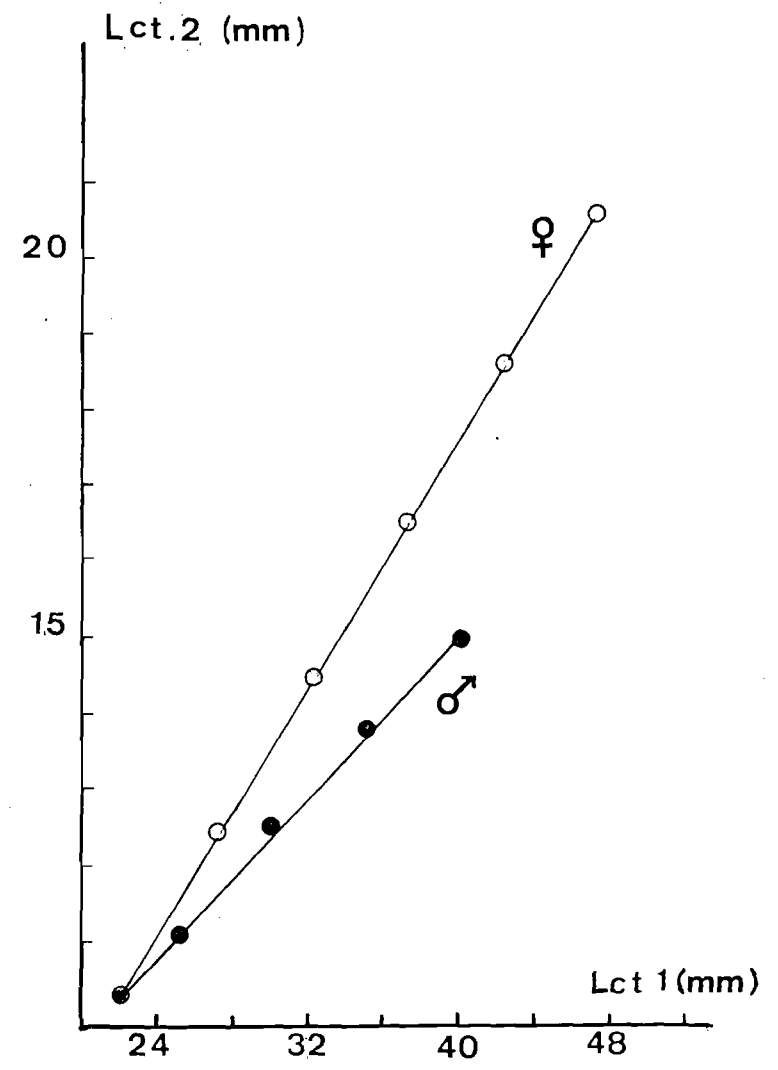


Fig. 10.- Evolution de la relation Lct2/Lct1 chez les mâles et femelles de *P. serratus*.





Les tests de pente et de position sont positifs (tableau 2). Les pentes étant dissemblables, on peut, en égalant les deux équations, calculer les coordonnées de leur point d'intersection qui sont :  $Lct1 = 22,12$  mm et  $Lct2 = 10,44$  mm. A partir de cette taille, la figure 10 montre que pour une longueur donnée de  $Lct2$ , la valeur du  $Lct1$  est plus grande pour les mâles que pour les femelles. Ceci indique que la longueur du rostre croît plus rapidement chez les mâles que chez les femelles. Contrairement à ce qu'a indiqué NOUVEL (1934), nous constatons que la vitesse de croissance du rostre n'est pas la même pour chacun des deux sexes. La longueur du rostre peut être considérée comme un caractère sexuel secondaire et ceci est très apparent chez les adultes.

### 3. ETUDE DE L'AGE ET DE LA CROISSANCE DES CREVETTES DE LA REGION DE ROSCOFF CARANTEC.

Tandis que chez les poissons l'âge peut être déterminé directement par la lecture du nombre des anneaux de croissance sur les otolithes, écailles ou vertèbres, chez les crustacés, par contre, il n'y a aucune possibilité de lecture directe des anneaux de croissance sur les pièces anatomiques.

On est donc amené à déterminer l'âge par des méthodes indirectes. Pour ce faire, on étudie la distribution d'un caractère mesurable, et la répartition de cette distribution en classes d'âge. Dans le cas de Palaemon serratus, nous avons mesuré la longueur du céphalothorax ( $Lct1$ ). L'intervalle de classe retenu est le millimètre, car il nous a permis de mieux suivre l'évolution des modes.

Deux méthodes ont été retenues pour mener à bien notre travail, celle de PETERSEN et celle de HARDING. La première étudie l'évolution des modes des histogrammes de fréquences des tailles. Son application est assujettie à deux conditions (POSTEL, 1973) :

- les tailles des individus appartenant à une même classe d'âge sont normalement distribuées (courbe de GAUSS),
- la croissance est telle que la distribution des tailles des différentes classes d'âge ne se recouvrent pas totalement,
- on admet que l'apparition des modes correspond à des classes d'âge successives.

La seconde méthode permet de mieux faire ressortir les composantes Gaussiennes d'une population et d'analyser avec plus de rigueur des classes d'âge qui n'apparaissent pas d'une façon évidente avec la méthode classique de PETERSEN. Pour ce faire, on reporte les pourcentages cumulés des fréquences de tailles sur papier de probabilité. En coordonnées gaussio-arithmétiques,

la fonction des répartitions d'une loi normale de moyenne  $m$  et d'écart type  $s$  est représentée par la droite de HENRY. La courbe obtenue est formée de segments de droites correspondant à des classes d'âge et de lignes sinueuses correspondant aux zones de chevauchement des classes d'âge. L'ordonnée du premier point d'inflexion permet de définir le pourcentage de la première classe d'âge dans l'échantillon total, celle du deuxième point le pourcentage cumulé des première et deuxième classes d'âge etc... Chacune des classes est traitée séparément, d'abord en fréquences cumulées, puis en pourcentages cumulés. Les moyennes des tailles des différentes classes d'âge se lisent à la verticale des points d'intersection de ces droites avec l'horizontale 50. Les écarts type des distributions s'observent aux verticales des points d'intersections des horizontales 0.

Avant d'aller plus loin, quelques remarques s'imposent :

- dans les deux méthodes utilisées, il est essentiel d'attribuer un âge au premier mode. Nous avons résolu ce problème à l'aide d'élevages effectués au laboratoire. Pour cela, nous avons utilisé des post-larves métamorphosées en juin et maintenues à température ambiante. Lorsque les sexes ont pu être définis, nous avons déterminé les courbes de croissances séparées des mâles et des femelles, et ce pour deux années.

- Le problème de l'échantillonnage a une importance capitale ; en effet, les crevettes se tiennent à différentes profondeurs en fonction de leur âge et de leur sexe. Nous avons donc, dans la mesure du possible, regroupé nos données pour des crevettes pêchées avec les mêmes casiers, aux mêmes périodes, et à des profondeurs différentes. De cette façon, on peut admettre avoir une représentation réelle de la population.

- Enfin, la sélectivité du casier doit intervenir sur la taille de première sélection. Pour éviter ce biais, nous avons utilisé des casiers "aveugles", c'est-à-dire sans espacement entre les lattes ; théoriquement, toutes les crevettes devraient être retenues dans ces casiers. Mais nous ne savons pas d'une part si l'appât utilisé est aussi attirant pour les petites et grandes tailles, et d'autre part, si l'échappement qui intervient au niveau du goulot d'entrée affecte davantage les petites crevettes que les grandes.

a : étude de la croissance à l'aide de la méthode de PETERSEN.

Les deux séries d'histogrammes de fréquence de tailles (Lot1, par classes de 1 mm) des figures 11 (pour les mâles) et 12 (pour les femelles) montrent comment se répartissent les crevettes, mois par mois, au cours de

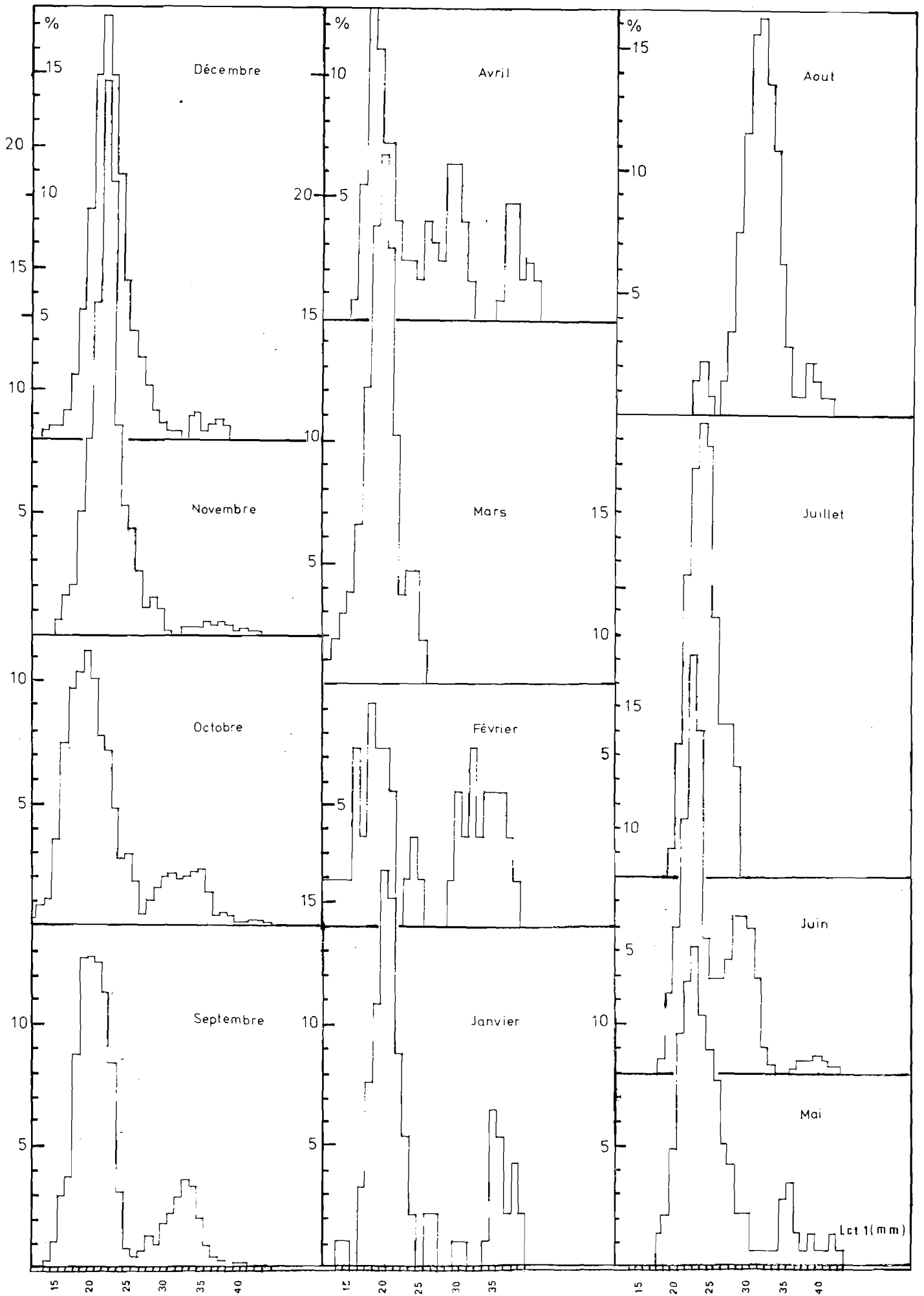


Fig. 11. - Evolution de la fréquence de la longueur du céphalothorax chez les mâles de *P. serratus* capturés à Roscoff-Carantec, de septembre 1971 à août 1972.



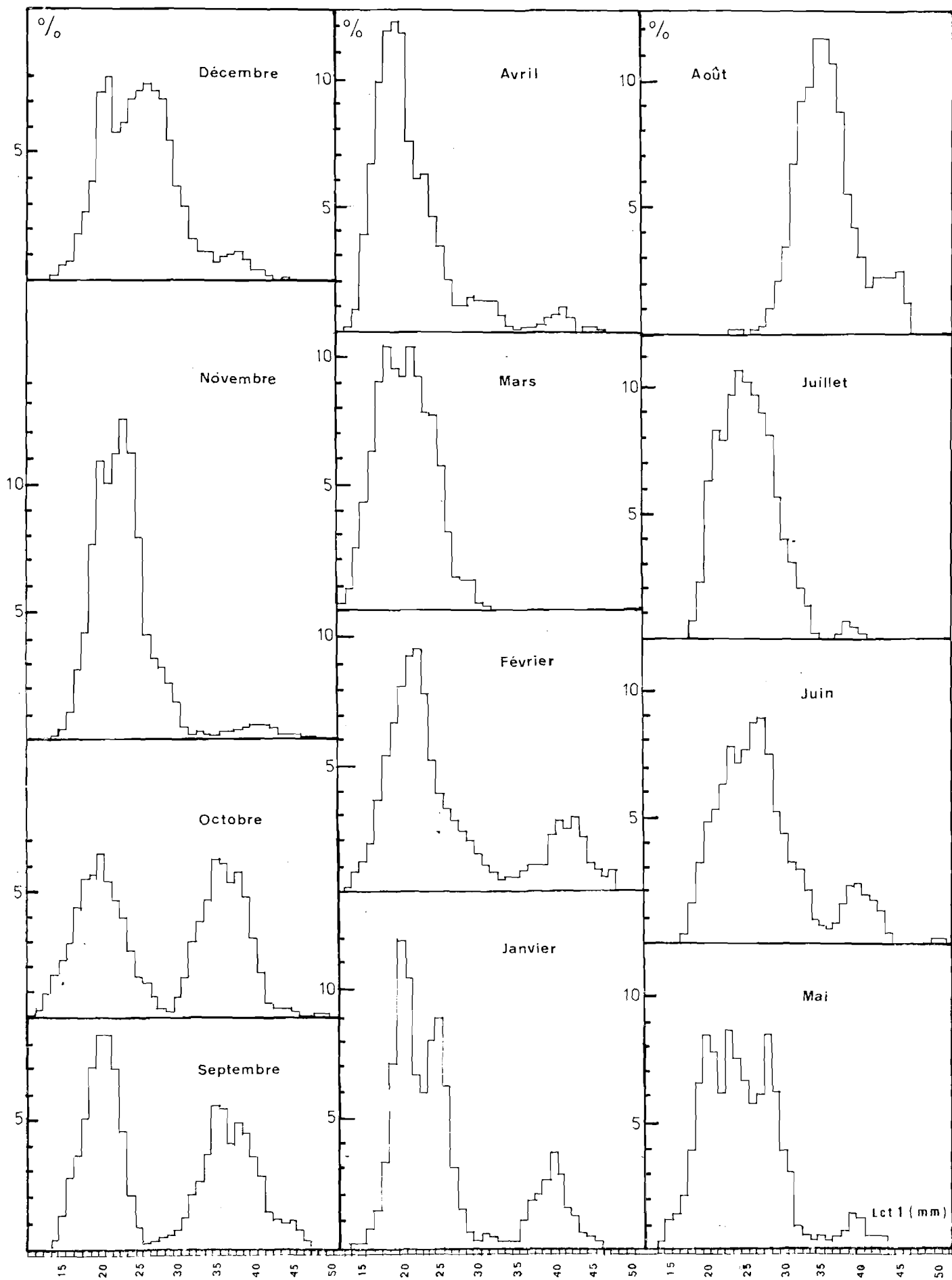


Fig. 12. - Evolution de la fréquence de la longueur du céphalothorax (Lct 1) chez les femelles de P. serratus capturées à Roscoff-Carantec de septembre 1971 à août 1972.



l'année 1972-73, à partir de septembre. En septembre et octobre, on a affaire à deux groupes de tailles (Lct1) l'un de 15 à 25 mm, l'autre de 30 à 45 mm, numériquement à peu près équivalents chez les femelles, dissymétriques chez les mâles en faveur du premier groupe. En novembre et décembre, le second groupe s'amenuise, les crevettes qui le composent se raréfient sur les lieux de pêche où se maintiennent celles du premier groupe. Elles réapparaissent en janvier et février, mais en petit nombre, pouvant même totalement disparaître en mars et finalement se retrouver faiblement représentées les mois suivants. De telles variations peuvent tenir à diverses causes :

- les vicissitudes de la pêche,
- mais surtout, la répartition différente des groupes d'âge, phénomène qui sera précisé ultérieurement.

Si on examine de plus près chacun de ces deux groupes, on remarque d'abord que les modes principaux des histogrammes restent pratiquement les mêmes durant les mois d'hiver. Ceci est certainement dû à ce que la croissance à cette période de l'année est faible. Mais à partir de mai, tout au moins pour le premier groupe, ces modes s'écartent vers la droite, indication que la croissance s'accélère au cours de cette période. En fin d'année, le groupe 1 est devenu le groupe 2, un nouveau groupe 1 n'étant pas encore apparu, qui se présentera en septembre et octobre.

Une deuxième remarque est à faire. Le groupe des petites tailles, le plus jeune, homogène en septembre et octobre, présente par la suite des irrégularités. Un mode secondaire se dessine, non loin du principal. Bien que nos casiers ne soient pas sélectifs en théorie, la taille de première sélection calculée pour plusieurs pêches est de 16 mm de Lct1. Ainsi, le second mode qui apparaît en novembre, décembre, devrait correspondre aux crevettes issues de la deuxième ponte des femelles âgées de deux ans et plus et de l'unique ponte des crevettes de moins d'un an.

Le groupe des grandes tailles manque plus encore d'homogénéité. Les histogrammes ne nous permettent pas de distinguer un ou deux modes.

Enfin, si l'on compare entre eux les graphiques des femelles et des mâles, on voit pour le groupe des petites tailles que si les mâles, au début des observations, sont sensiblement de même taille que les femelles, ils se laissent distancer dès le printemps de manière évidente. Leur croissance absolue est donc moindre que celle de l'autre sexe. Ceci est plus net encore avec les grandes tailles. Les pêcheurs savent d'ailleurs que les crevettes les plus grosses sont toujours des femelles, et orientent leur pêche dans ce sens.

b : étude de la croissance par la méthode de HARDING.

L'étude a été effectuée au mois de juin 1975 et porte sur 882 femelles et 424 mâles. Ces crevettes ont été capturées à l'aide de casiers "aveugles", calés à des profondeurs telles que toutes les classes d'âge sont représentées. A cette période de l'année, on retrouve dans cette population (figure 13) :

- des crevettes âgées de 12 à 14 mois, issues des larves métamorphosées en avril, mai, juin 1974. Elles proviennent de la première ponte des crevettes âgées de deux ans et plus,
- des crevettes âgées de 10 à 11 mois, provenant de larves métamorphosées en juillet et août 1974. Ces animaux sont issus de la deuxième ponte des crevettes âgées de deux ans et plus et de l'unique ponte des crevettes ayant accompli un an en avril-mai 1974,
- des crevettes âgées dans leur majorité de 22 à 26 mois,
- des crevettes âgées dans leur majorité de 34 à 38 mois.

. Cas des femelles : les données concernant les femelles sont consignées sur le tableau 3. Les moyennes des longueurs céphalothoraciques des différents groupes d'âge définis, les écarts types ainsi que leurs pourcentages respectifs sont les suivants :

<u>Crevettes âgées de</u> <u>(en mois)</u>	<u>Lot1 moyen</u> <u>(mm)</u>	<u>Écart type</u>	<u>% de la population</u>
10 à 11	23,5	3	40
12 à 14	30,8	1,6	24
22 à 26	38,6	2,4	34
34 à 38	48	1	1,6
de 3 à 4 ans max.	50,5	0,8	0,4

Le diagramme de HARDING (figure 14) nous permet de mettre en évidence les deux modes des crevettes âgées de 10 à 14 mois, issus des deux éclosions annuelles de l'année 1974. Par ailleurs, nous constatons que, du moins dans le secteur prospecté, les femelles âgées de 34 à 38 mois et de 3 à 4 ans présentent des modes voisins ; les intervalles de confiance montrent un chevauchement de ces deux classes. Ceci indique une très faible croissance des crevettes au-delà de trois ans.



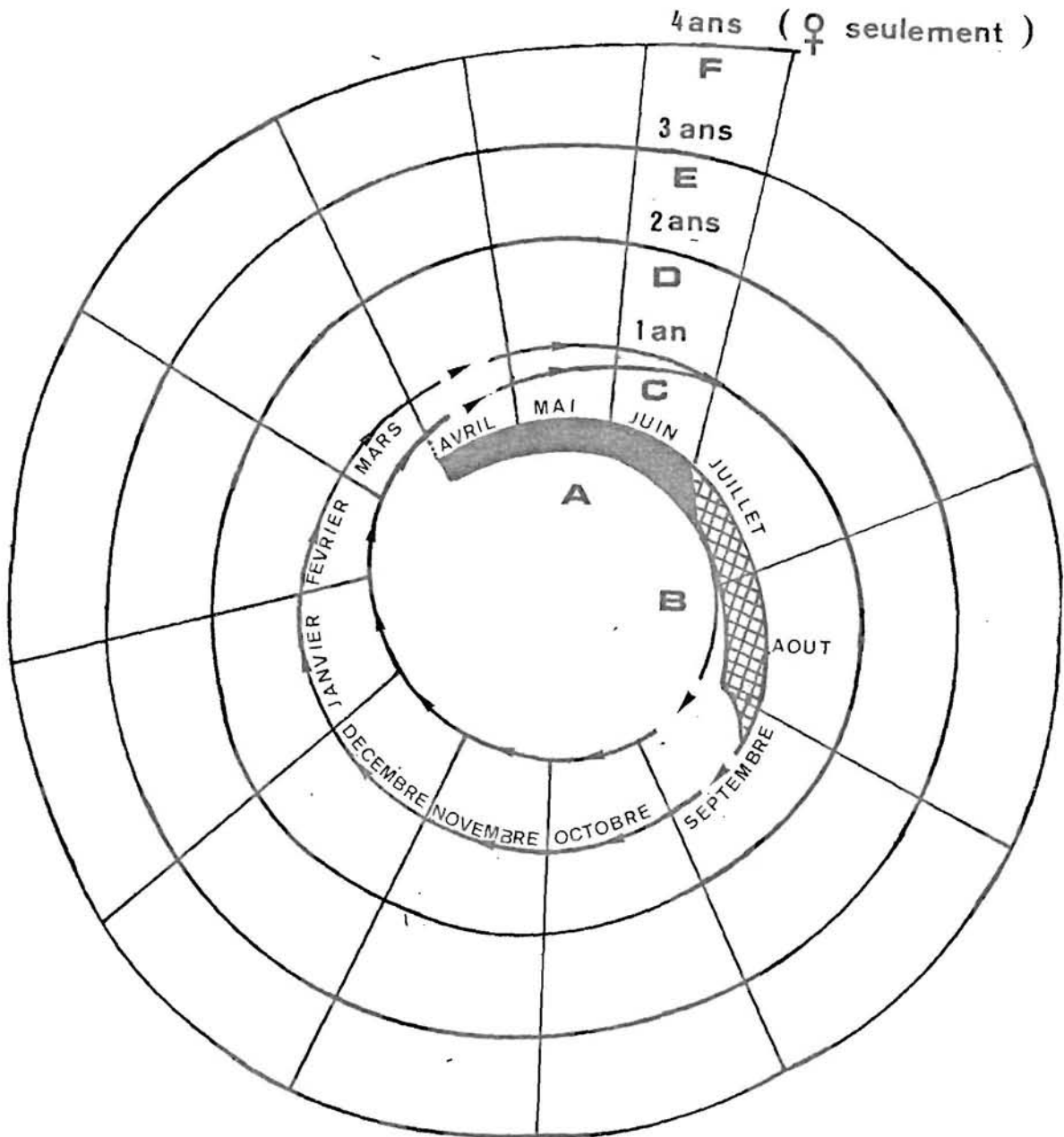


Fig. 13. - Représentation graphique du devenir d'un lot de post-larves provenant des deux pontes annuelles (observations effectuées en juin). Les tailles successives atteintes en C, D, E, F pour les femelles et les mâles sont indiquées aux pages 24 et 28.

A : post-larves provenant de la ponte hivernale (1ère ponte).  
 B : post-larves provenant de la ponte printanière.  
 C : crevettes âgées de 10 à 11 mois et de 12 à 14 mois, issues des deux pontes de l'année précédente ; les deux modes sont discernables par la méthode de Harding (mâles et femelles).  
 D : crevettes âgées de 22 à 26 mois (mâles et femelles).  
 E : crevettes âgées de 34 et 38 mois (mâles et femelles). Dans ces deux derniers cas, il n'est plus possible de discerner les crevettes issues des deux pontes annuelles.  
 F : crevettes âgées de 3 à 4 ans (femelles seulement, représentant un très faible pourcentage des captures).



Tailles (Lot 1 mm)	Fréquences	Fréquences cumulées	% cumulé	Fréquences groupe cumulées	% groupe cumulé
17	3	3	0,34	3	0,33
18	10	13	1,47	13	3,60
19	14	27	3,06	27	7,48
20	23	50	5,67	50	13,85
21	27	77	8,73	77	21,53
22	31	108	12,24	108	29,92
23	32	140	15,87	140	38,78
24	38	178	20,18	178	49,31
25	40	218	24,72	218	60,39
26	52	270	30,61	270	74,79
27	53	323	36,62	323	89,47
28	38	361	40,93	361	100
29	27	388	43,99	27	14,29
30	31	419	47,51	58	30,69
31	36	455	51,59	94	49,74
32	38	493	55,90	132	69,84
33	45	538	61,00	177	93,65
34	12	550	62,36	189	100,00
35	19	569	64,51	19	6,03
36	27	596	67,57	46	14,60
37	35	631	71,54	81	25,71
38	43	674	76,42	124	39,37
39	45	719	81,52	169	53,65
40	48	767	86,96	217	68,89
41	37	804	91,16	254	80,63
42	36	840	95,24	290	92,06
43	12	852	96,60	302	95,87
44	7	859	97,39	309	98,10
45	5	864	97,96	314	99,68
46	1	865	98,07	315	100
47	2	867	98,30	2	15,38
48	4	871	98,75	6	46,15
49	7	878	99,55	13	100
50	1	879	99,66	1	25
51	2	881	99,89	3	75
52	1	882	100	4	100

Tabl. 3.- Données permettant le tracé des distributions de tailles par la méthode de Harding (observations portant sur 882 femelles du secteur de Roscoff-Carantec, pêchées au mois de juin 1975).



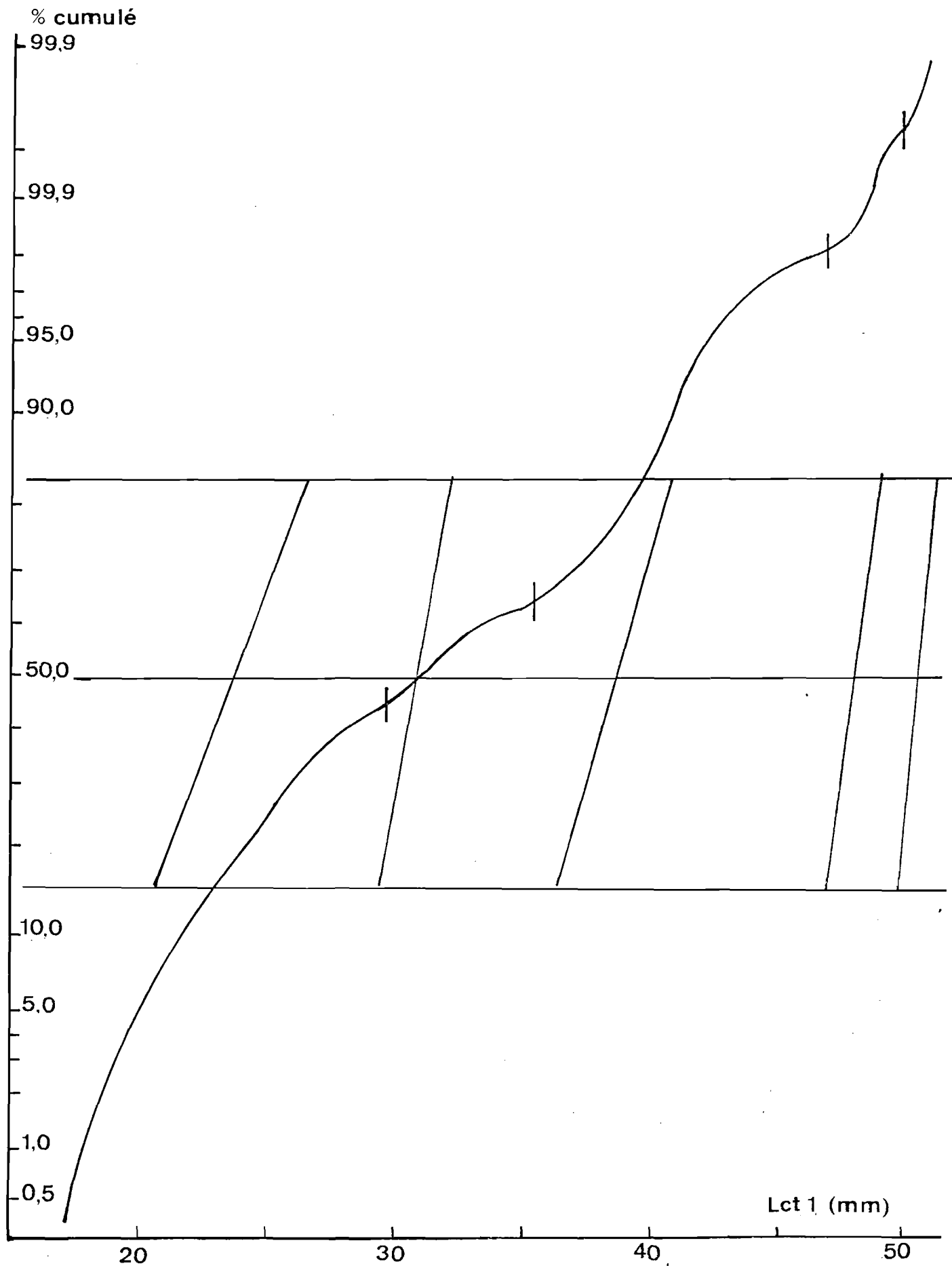


Fig. 14. - Analyses des distributions de tailles par la méthode de Harding chez un lot de femelles capturées en juin 1975 (Roscoff).



. Cas des mâles : les données concernant les mâles sont consignées dans le tableau 4. La longueur céphalo-thoracique moyenne des différentes classes d'âge, leurs écarts types, ainsi que leurs pourcentages respectifs sont les suivants :

Crevettes âgées de (en mois)	Lot1 moyen (mm)	Ecart type	% de la population
10 à 11	24,2	2,8	40
12 à 14	30,0	2,2	30
22 à 26	36	1,2	26
34 à 38	40,6	1,4	7

Le diagramme de HARDING (figure 15) montre la présence des deux groupes de crevettes âgées de 10 à 14 mois, issues des deux éclosions annuelles de 1974. Il n'apparaît pas de mode au-delà de 38 mois, ce qui laisse supposer, soit une mortalité plus forte chez les mâles que chez les femelles, soit un arrêt de croissance au-delà de 42 mm de Lot1.

#### 4. EXPRESSION MATHÉMATIQUE DE LA CROISSANCE.

A partir des données obtenues, il nous a été possible d'exprimer mathématiquement la croissance en utilisant l'équation de VON BERTALANFFY :

$$Lct1 = Lct1_{\infty} \left( 1 - e^{-K(t - t_0)} \right)$$

dans laquelle :

$Lct1$  exprime la longueur moyenne au temps  $t$  ;  $Lct1_{\infty}$  est la valeur du  $Lct1$  quand  $t$  tend vers l'infini. Cette valeur ne doit pas être confondue avec la longueur maximale que peut atteindre l'espèce, définie comme la moyenne des tailles des animaux ayant terminé leur croissance.  $t_0$  définit l'instant où l'animal aurait la longueur 0 ;  $K$  est une constante, représentative du métabolisme.

L'utilisation des graphes de FORD-WALFORD permet de déterminer les valeurs du  $Lct1_{\infty}$  et du  $K$ . La valeur du  $t_0$  s'obtient par la formule :

$$t - t_0 = \frac{\log Lct1_{\infty} - \log (Lct1_{\infty} - Lct1)}{K \log e}$$

Tailles :(Lct 1 mm):	Fréquences	Fréquences cumulées	% cumulé	Fréquences groupe cumulées	% groupe cumulé
18	2	2	0,47	2	0,98
19	6	8	1,89	8	3,90
20	8	16	3,77	16	7,80
21	16	32	7,55	32	15,61
22	18	50	11,79	50	24,39
23	21	71	16,75	71	34,63
24	25	96	22,64	96	46,83
25	32	128	30,19	128	62,44
26	28	156	36,79	156	76,10
27	24	180	42,45	180	87,80
28	25	205	48,35	205	100,00
29	28	233	54,95	28	24,56
30	37	270	63,68	65	57,02
31	15	285	67,22	80	70,18
32	13	298	70,28	93	81,58
33	8	306	72,17	101	88,60
34	13	319	75,24	114	100,00
35	19	338	79,72	19	20,43
36	21	359	84,67	40	43,01
37	37	396	93,40	77	82,80
38	12	408	96,23	89	95,70
39	1	409	96,46	90	96,77
40	3	412	97,17	93	100,00
41	7	419	98,82	7	58,33
42	3	422	99,53	10	83,33
43	2	424	100,00	12	100,00

Tabl. 4. - Données permettant le tracé des distributions de tailles par la méthode de Harding (observations portant sur 424 mâles du secteur de Roscoff-Carantec, pêchés au mois de juin 1975).



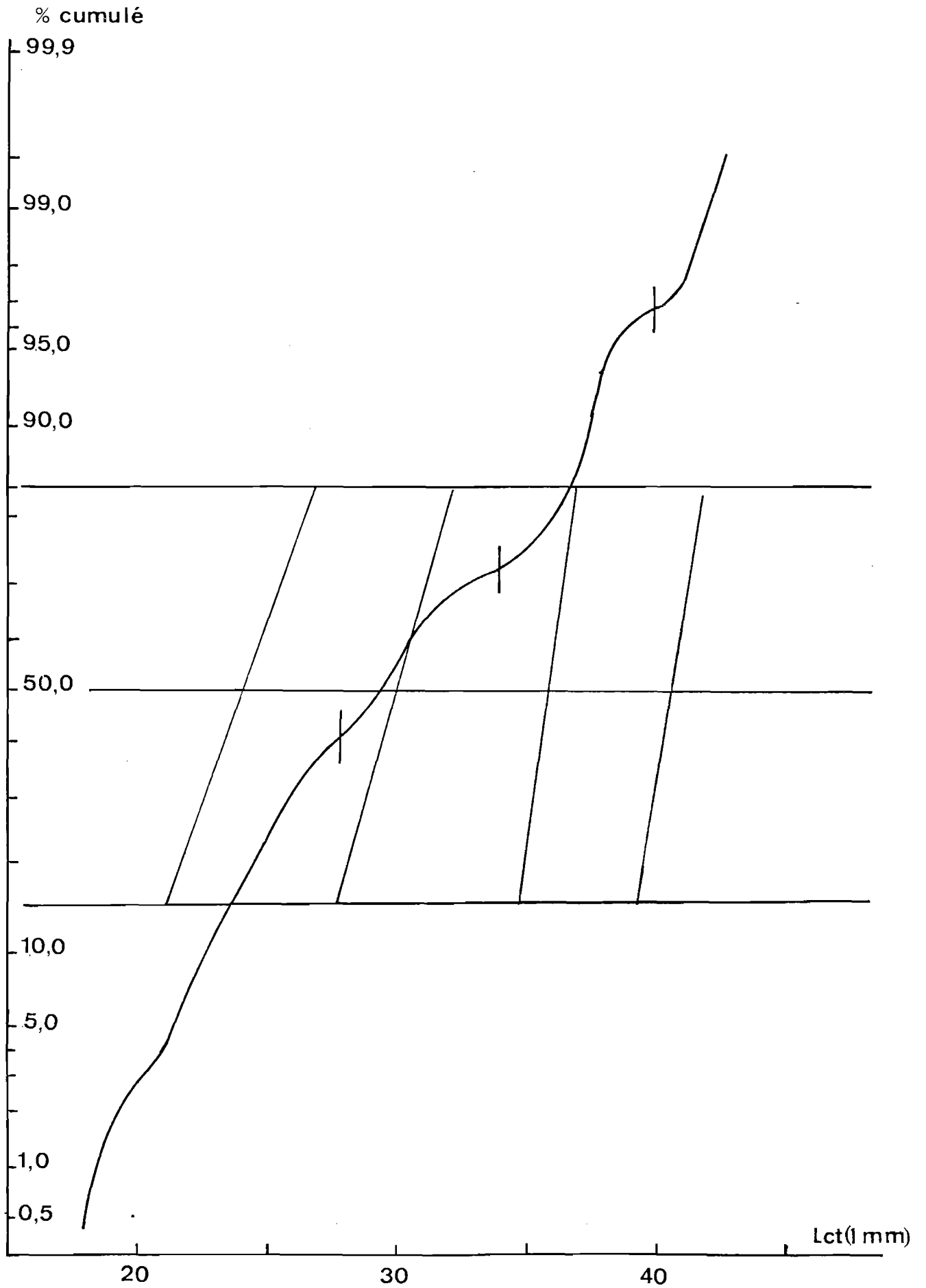


Fig. 15. - Analyse des distributions de tailles par la méthode de Harding chez un lot de mâles capturés en juin 1975 (Roscoff).



Les équations obtenues sont les suivantes :

- croissance dans la nature (à partir du mois de juin) :

$$\begin{aligned} \text{mâles} & : Lct1 = 45,5209 \left[ 1 - e^{-0,660 (t + 0,3707)} \right] \\ \text{femelles} & : Lct1 = 56,4361 \left[ 1 - e^{-0,5452 (t + 0,2030)} \right] \end{aligned}$$

- croissance en élevage à température ambiante (à partir de post-larves du mois de juin) :

$$\begin{aligned} \text{mâles} & : Lct1 = 33,189 \left[ 1 - e^{-0,1506 (t + 0,4975)} \right] \\ \text{femelles} & : Lct1 = 36,5462 \left[ 1 - e^{-0,1561 (t + 0,4450)} \right] \end{aligned}$$

Ces équations nous permettent de tracer les courbes de croissance ~~linéaires~~ <sup>absolue</sup> théoriques des mâles et des femelles (figures 16 et 17). La comparaison de ces courbes montre que : en captivité, la croissance des crevettes est légèrement supérieure à celle observée dans le milieu naturel, du moins jusqu'au 20ème mois. Au-delà, le phénomène s'inverse nettement.

En captivité, et à température ambiante, le  $Lct1 \infty$  est atteint à partir de la 2ème année, ce qui traduit de mauvaises conditions d'élevage.

Remarquons que le modèle de croissance adopté représente la croissance globale des crevettes, sans tenir compte d'une part de la croissance en escalier caractéristique des crustacés, d'autre part des arrêts de croissance observés durant les phases hivernales. Les équations calculées nous permettent de définir une taille moyenne des crevettes à un âge donné, durant la période de nos observations.

##### 5. COMPARAISON DE NOS RESULTATS AVEC CEUX D'AUTRES AUTEURS. LONGEVITE.

Pour ce faire, nous avons déterminé la taille atteinte pour chacune des classes d'âge de P. serratus, d'une part à la fin de chaque saison de croissance, c'est-à-dire fin octobre, d'autre part, à chaque anniversaire, c'est-à-dire au mois de juin. Les observations ont été établies pour chacun des sexes.

a : taille atteinte à la fin de chaque saison de croissance.

- Classe 0 : la croissance de ces crevettes est rapide durant la période estivale. En effet, ces crevettes nées au laboratoire de Roscoff, par une température de 12°50, qui est celle de la mer voisine, et devenues post-



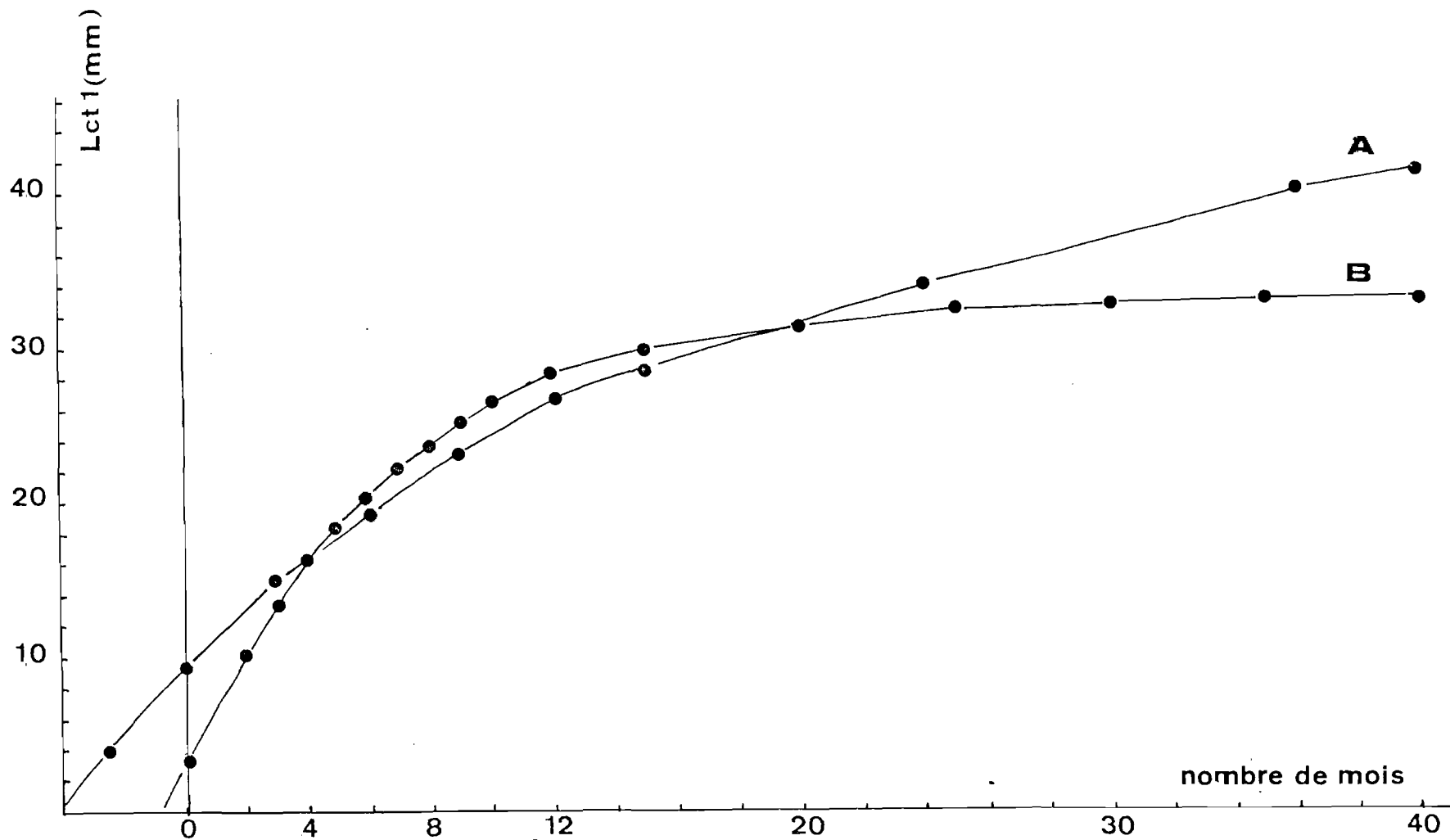


Fig.16.- Courbes de croissance ~~relative~~ <sup>absolue</sup> théoriques (modèle mathématique de Von Bertalanffy) chez les mâles de D. serratus. A : croissance en milieu naturel ; B : croissance en élevage ; dans les deux cas, le point origine est fixé au mois de juin.



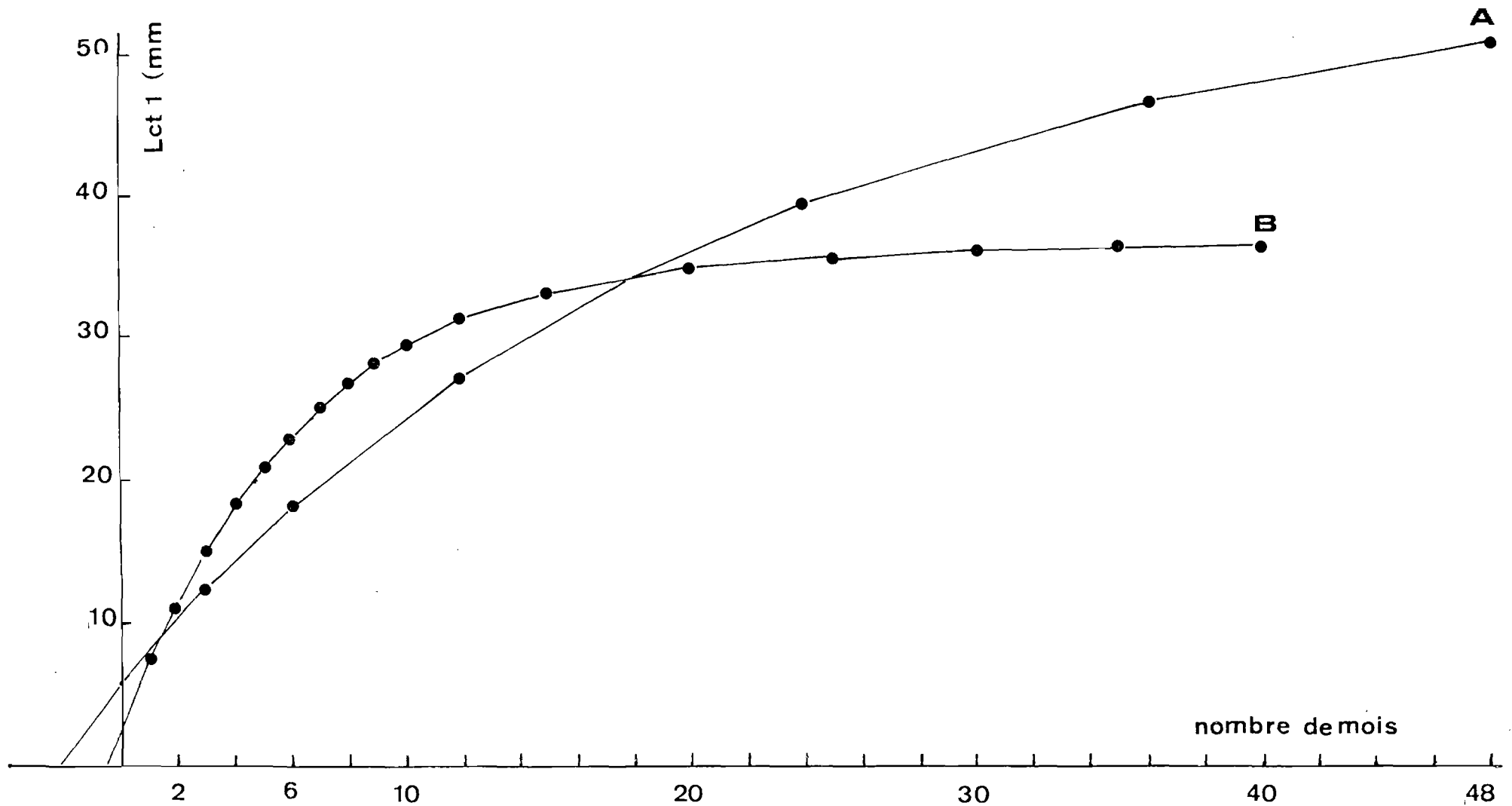


Fig. 17. - Courbes de croissance linéaire théoriques (modèles mathématiques de Von Bertalanffy) chez les femelles de *P. serratus*. A : croissance en milieu naturel ; B : croissance en élevage ; dans les deux cas, le point origine est fixé au mois de juin.





larves le 5 juin, atteignent en octobre un Lct1 modal de 21,5 mm pour les femelles et de 18,5 mm pour les mâles (tableau 5). Un autre lot, passé post-larve en mars (température de 9°8C) présente un Lct1 modal de 29 mm pour les femelles et de 24 mm pour les mâles. Ces valeurs sont légèrement supérieures à celles que nous observons dans le milieu naturel, notamment pour les femelles. Ceci peut être attribué soit à une croissance plus rapide des juvéniles en captivité, soit à l'apparition, dans les casiers de type "aveugle" de très jeunes crevettes métamorphosées en août-septembre, qui ont pour effet de réduire la taille modale. Cependant nos résultats diffèrent non seulement des résultats de COLE (1956) au Pays de Galles, ce qui peut s'expliquer par les différences de conditions de milieu, mais aussi des chiffres fournis par NOUVEL VAN RYSSELBERGE (1936) à Roscoff : 12 mm pour les mâles et les femelles. Nous ne nous expliquons pas de telles différences. Mais comme, d'une part les valeurs moyennes de nos températures (14°20 à 15°0 de juillet à octobre) correspondent aux moyennes habituelles observées à Roscoff et que, d'autre part, nos résultats pour nos crevettes d'élevage sont légèrement plus élevés que ceux des captures en mer, nous considèrerons qu'ils donnent la meilleure approche de la réalité.

- Classe 1 (16 à 18 mois) : à la fin de l'été, dans nos élevages, le Lct1 est de 34 mm pour les femelles et de 30,5 mm pour les mâles, chiffres comparables à ceux des crevettes de même âge provenant directement de nos pêches (33 mm pour les femelles et 29,5 mm pour les mâles). Cette fois, nos résultats sont voisins de ceux de COLE et de NOUVEL VAN RYSSELBERGE, mais différents de ceux de FORSTER (36,8 mm pour les femelles et 34,5 mm pour les mâles).

- Classe 2 (28 à 30 mois) : la longueur du céphalothorax à la fin du troisième été se situe à 43 mm pour les femelles et 36,5 mm pour les mâles. La seule indication fournie par les autres auteurs émane de NOUVEL VAN RYSSELBERGE qui donne 38,5 mm pour les femelles et les mâles. Ces tailles ne concernent qu'un très faible pourcentage de crevettes capturées.

NOUVEL VAN RYSSELBERGE		FORSTER		DESBROSSES		COLE		Laboratoire ISTPM de Roscoff	
1936 (Roscoff)		1951 (Plymouth)		1951 (Vendée.)		1958 (Pays de Galles)		Milieu naturel	Elevage (t° ambiante)
Femelles		Femelles		Femelles		Femelles		Femelles	
Age	Lct 1 mm	Age	Lct 1 mm	Age	Lct 1 mm	Age	Lct 1 mm	Age	Lct 1 mm
5 mois	12	5 mois	19	5 mois non précisé		5 mois	12,0	5 mois	16
17 mois	32	17 mois	36,8	17 mois	"	17 mois	30,7	17 mois	33
29 mois	38,5	29 mois non précisé		29 mois	"	29 mois non précisé		29 mois	43
									29 mois non déterminé
Mâles		Mâles		Mâles		Mâles		Mâles	
Age	Lct 1	Age	Lct 1	Age	Lct 1	Age	Lct 1	Age	Lct 1
5 mois	12	5 mois	19	5 mois non précisé		5 mois	13,5	5 mois	18
17 mois	32	17 mois	34,5	17 mois	"	17 mois	29,3	17 mois	29,5
29 mois	38,5	29 mois non précisé		29 mois	"	29 mois non précisé		29 mois	36,5
									29 mois non déterminé

Tabl.5.- Résumé des observations sur la croissance de Palaemon serratus à la fin de chaque saison de croissance (octobre) d'après les auteurs suivants : NOUVEL VAN RYSSELBERGE (1936), FORSTER (1951), COLE (1958), et comparaison avec nos propres résultats.

b : taille atteinte à chaque anniversaire (juin).

-- Taille à un an : en élevage, les femelles comme les mâles ont une taille légèrement supérieure à celle observée dans le milieu naturel. Nos résultats, comparables à ceux de FORSTER et DESBROSSES (1951) sont nettement différents de ceux de NOUVEL VAN RYSELBERGE et COLE (tableau 6).

-- Taille à deux ans : la croissance en élevage subit un ralentissement marqué à partir du 18ème mois ; le Lct1 n'atteint que 35,5 mm chez les femelles et 32,2 mm chez les mâles, contre 39,8 mm et 36 mm respectivement chez les femelles et les mâles dans le milieu naturel.

Nos observations en mer montrent une correspondance avec celles des autres auteurs, sauf avec COLE. Cette différence doit encore être attribuée aux conditions hydrologiques.

-- Taille à trois ans : DESBROSSES (1951) est le seul auteur qui indique une valeur du Lct1 à trois ans. Nos résultats sont comparables, ce qui prouverait l'identité de croissance en Manche et Vendée. Ces tailles ne concernent qu'un très faible pourcentage des crevettes capturées, ce qui est en accord avec l'opinion de FORSTER selon qui la mortalité, à cet âge, est élevée.

c : longévité.

Les auteurs sont partagés sur la durée de vie de P. serratus ; SOLLAUD (1912) lui attribue de 4 à 5 ans à Roscoff et NOUVEL (1934), 2 ans seulement pour les mâles. A Plymouth, elle atteindrait trois ans d'après FORSTER et dans le Pays de Galles 4 à 5 ans selon COLE. Nos données nous amènent à la conclusion que les deux sexes ont une longévité relativement comparable : trois années étant le terme de vie normal de la plupart de ces crevettes avec , toutefois, une plus forte mortalité pour les mâles au cours de leur troisième année et une chance de survie au-delà de celle-ci pour un nombre très faible de femelles, étant donné le maigre pourcentage d'exemplaires capturés dont la longueur du céphalothorax dépassait 48 mm.

6. REPARTITION QUANTITATIVE DES MALES ET DES FEMELLES (SEX-RATIO).

Au cours des différentes campagnes effectuées tant en Atlantique qu'en Manche, il nous est apparu que le sex-ratio de ces crevettes présen-

NOUVEL VAN RYSSEL- BERGE (1936 (Roscoff))	FORSTER (1951 (Plymouth))	DESBROSSES (1951 ( Vendée ))	COLE (1958 (Pays de Galles))	Laboratoire ISTPM de Roscoff	
				Milieu naturel	Elevage (t° ambiante)
Femelles	Femelles	Femelles	Femelles	Femelles	Femelles
Age Lct 1 (mm)	Age Lct 1 (mm)	Age Lct 1 (mm)	Age Lct 1 (mm)	Age Lct 1 (mm)	Age Lct 1 (mm)
1 an 21,5	1 an 29,5	1 an 29,4	1 an 14,2	1 an 27	1 an 31,5
2 ans 39,0	2 ans 40,5	2 ans 38,0	2 ans 30,7	2 ans 39,8	2 ans 35,5
3 ans non précisé	3 ans non précisé	3 ans 47,0	3 ans non précisé	3 ans 46,8	3 ans non déterminé
Mâles	Mâles	Mâles	Mâles	Mâles	Mâles
Age Lct 1 (mm)	Age Lct 1 (mm)	Age Lct 1 (mm)	Age Lct 1 (mm)	Age Lct 1 (mm)	Age Lct 1 (mm)
1 an 21,5	1 an 28,4	1 an non précisé	1 an 14,2	1 an 27	1 an 28,2
2 ans 39,0	2 ans 37,8	2 ans "	2 ans 29,3	2 ans 36	2 ans 32,2
3 ans non précisé	3 ans non précisé	3 ans "	3 ans non précisé	3 ans 40,6	3 ans non déterminé

Tabl. 6.- Résumé des observations sur la croissance de Palaemon serratus à chaque anniversaire (post-larves du mois de juin) d'après les auteurs suivants : NOUVEL VAN RYSSELBERGE (1936), FORSTER (1951), DESBROSSES (1951), COLE (1958) et comparaison avec nos propres résultats.

tait des variations, en liaison avec la profondeur. Aussi avons-nous tenté de suivre mensuellement cet aspect de la biologie de P. serratus. Nous avons abordé ce travail suivant deux méthodes :

- celle des comptages qui, suivant nos possibilités, ont été soit ponctuels sur la côte Atlantique (Ile d'Yeu), soit régulièrement poursuivis chaque mois de 1971 à 1975 dans les secteurs de Roscoff-Carantec,
- celle des élevages de larves à partir de femelles isolées en aquarium, au laboratoire de Roscoff.

a : à l'Ile d'Yeu, deux opérations de pêche faites en décembre 1974 et février 1975 ont montré que le sex-ratio pouvait être influencé par la profondeur. Pour 5 006 comptages effectués en décembre, par 35 m de fond, les mâles étaient majoritaires (58,9 %) dans les lieux de pêche, et plus encore en février (73,6 %). En revanche, par 48 m de fond, en février, les femelles étaient largement prédominantes (71,1 %). Il s'agit là de crevettes de grande taille, grainées, dont les pêcheurs qui connaissent bien leur répartition tirent avantage car ces crevettes du large leur sont payées plus cher que les autres.

b : dans le secteur de la Manche (Roscoff-Carantec). Les résultats de nos comptages sont fort différents. Rappelons qu'ils ont été établis sur une période de cinq années (août 1971 à juin 1975) et ont porté sur un total de 10 154 individus âgés de 2 et 3 ans, et 15 667 individus âgés de moins d'un an.

Il était important de savoir si un rapport existait entre le sex-ratio d'un mois quelconque d'une année et ceux des mêmes mois des années suivantes. Pour ce faire nous avons utilisé un test t permettant de préciser s'il y a possibilité ou pas de comparaison des valeurs mensuelles du sex-ratio. La valeur de t se calcule par la formule suivante :

$$t = \frac{d_0}{\sqrt{R(1-R)\left(\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2}\right)}}$$

avec  $d_0 = \left(\frac{x_1 - x_2}{n_1 - n_2}\right)$  ;  $x_1 = \frac{i_1}{n_1}$        $R = \frac{i_1}{n_1} + \frac{i_2}{n_2}$

$i_1$  étant le nombre de femelles observées chaque mois,  $n_1$  le nombre total de crevettes observées chaque mois. Lorsque la valeur de t est inférieure à 2, nous pouvons considérer que les valeurs mensuelles du sex-ratio sont du même ordre de grandeur d'une année sur l'autre. L'intervalle de confiance a pu être ensuite défini à l'aide de la formule :

$$S = \sqrt{\frac{R(1-R)}{N}}$$

dans laquelle  $R = \frac{I}{N} = \frac{i_1 + i_2 + i_3 + i_4}{n_1 + n_2 + n_3 + n_4}$

D'une façon générale, la valeur du test  $t$  est inférieure à 2. Pour 158 tests établis d'août 1971 à juin 1975, 33 valeurs seulement ont été éliminées. Sur le tableau 7 sont consignées les valeurs mensuelles moyennes et les intervalles de confiance du pourcentage de femelles pour chacune des classes d'âge.

La première observation qui s'impose est qu'à l'exception de deux mois sur douze où les femelles de la classe 0 sont à peine plus nombreuses que les mâles (septembre et octobre) ces derniers sont constamment et largement minoritaires.

En second lieu, le pourcentage des mâles est encore moindre dans les classes 1 et 2 que dans la classe 0. Pour l'ensemble des douze mois, les femelles représentent 72,4 % de la classe 0 et 78,4 % des classes 1 et 2 groupées.

Enfin, on ne distingue pas de variations cohérentes dans les pourcentages respectifs au fil des mois.

Il y a contradiction au moins apparente entre ces résultats et ceux beaucoup plus restrictifs, il est vrai, de l'Île d'Yeu. Mais il ne s'agit ni du même biotope ni de populations de même structure démographique : on avait affaire à l'Île d'Yeu à des crevettes de 2 et 3 ans essentiellement, vivant dans un biotope étendu, au-delà de 30 et 40 m de profondeur. À Roscoff, le biotope est géographiquement plus restreint, limité en profondeur à la zone de répartition des laminaires et peuplé en partie par des crevettes jeunes (classe 0) dans les baies de Morlaix et de Penzé où ont été effectuées la plupart de nos observations. Ces différences expliquent de telles discordances. Il n'en reste pas moins qu'on peut être intrigué par la prédominance des femelles de Roscoff-Carantec, aussi la situation mérite-t-elle une analyse plus complète. Nous l'avons faite en procédant à des élevages de larves, dans une eau à 20°C, en isolant préalablement des femelles grainées. Les larves, à leur naissance, ont été mises à part et, devenues post-larves, leur sexe a été déterminé dès l'apparition de l'appendix masculin sur le deuxième pléopode des mâles.

Le tableau 8 donne, avec le nombre de post-larves obtenues et leur taux de survie, les pourcentages respectifs des deux sexes.

Dans cinq cas sur huit, les mâles sont majoritaires et parfois fortement. Cependant, pour l'ensemble des huit lots considérés, leur pour-

Mois	classe 0			classes 1 + 2		
	Nb ex.	% femelles	Intervalle de confiance %	Nb ex.	% femelles	Intervalle de confiance %
août	452	74.48	70.59 - 78.86	1 014	79.68	74.68 - 84.69
septembre	1 609	52.52	50.03 - 55.01	1 947	71.85	69.82 - 73.89
octobre	2 599	56.57	54.46 - 58.28	2 443	84.02	82.00 - 85.56
novembre	3 281	78.02	76.58 - 79.17	986	78.19	75.76 - 80.82
décembre	1 285	75.42	72.99 - 77.84	532	75.85	71.84 - 79.11
janvier	762	84.11	81.48 - 86.75	376	82.45	78.52 - 86.37
février	906	83.00	80.51 - 85.5	345	62.01	57.40 - 67.82
mars	945	83.49	81.08 - 85.91	649	81.36	78.3 - 84.41
avril	1 431	78.76	76.59 - 80.92	521	72.36	68.44 - 76.28
mai	833	77.07	74.16 - 79.98	386	72.02	67.45 - 76.59
juin	882	78.46	75.69 - 81.23	583	81.3	78.07 - 84.53
juillet	602	79.73	73.23 - 86.23	372	84.14	75.41 - 92.86
TOTAL	15 667	72,4		10 154	76,8	

Tabl. 7. - Evaluation du pourcentage des femelles capturées dans le secteur de Roscoff-Carantec (d'août 1971 à juin 1975).

Nb de mères	Nb initial de post-larves	Taux de survie des P.L. lors de la détermination du sexe	% F	% M
1	1 340	47,6	67,5	32,5
5	7 000	19,6	28,7	71,3
1	200	47,0	16,0	84,0
1	150	22,0	33,3	66,6
1	150	54,0	87,6	12,4
1	150	74,6	49,1	50,9
1	650	36,6	62,6	37,3
1	400	48,5	35,5	64,5
12	10.040	43,7	47,5	52,5

tabl. 8. - Palaeomon serratus : pourcentage de mâles et de femelles obtenus à partir de l'élevage de larves provenant de mères isolées.



centage atteint 52,5 %. Pour l'ensemble de l'échantillon analysé (4769 2105 femelles et ~~5274~~<sup>2282</sup> mâles) la proportion des femelles est :  $q^0 = 0,48$ .

L'écart-type de la distribution d'échantillonnage des pourcentages  $q$  est :

$$S = \frac{0,48 (1 - 0,48)}{10040} = \frac{0,26016}{10040} = 0,000259 \approx 0,00026$$

Les limites cherchées sont données pour un coefficient de sécurité de 95 % par les valeurs :  $q^0 \pm 2 S = 0,48 \pm 0,00052 = 0,48 \pm 0,00052$

Ces résultats sont tout à fait différents de ceux concernant les crevettes de pêche, indiqués par le tableau 7.

c : comment donc expliquer que dans le secteur de Roscoff on observe, dans les captures et à tous les niveaux de pêche, un sex-ratio à l'avantage des femelles alors que, dans nos élevages, on note un pourcentage équivalent pour chacun des sexes? Plusieurs raisons peuvent être incriminées, que nous allons analyser successivement.

- La sélectivité des casiers : nous savons que la croissance des mâles est inférieure à celle des femelles. Il est donc possible que seules ces dernières soient retenues en majorité dans les casiers possédant un espacement entre les lattes. Ceci pourrait expliquer le sex-ratio favorable aux femelles pour celles d'entre elles âgées de 1 à 2 ans. Cependant, pour les animaux de plus de 2 ans, la taille des mâles est telle qu'ils ne peuvent plus bénéficier de la sélectivité du casier. En ce qui concerne les casiers de type "aveugle", c'est-à-dire ne possédant pas d'espacement entre les lattes, tous les animaux capturés devraient rester prisonniers. Cependant, il est possible qu'un échappement intervienne par la "goulotte d'entrée". En effet, des essais effectués au laboratoire montrent que des crevettes placées dans un casier réussissent à ressortir au bout de quelques jours. Dans ces conditions, il est possible que les mâles s'échappent plus vite que les femelles, compte tenu de leur plus petite taille. Nous n'avons pas déterminé le sex-ratio des crevettes mises dans le casier afin de confirmer cette hypothèse. Il serait cependant pour le moins curieux que ce phénomène d'échappement n'affecte que les mâles.

- Le pouvoir attractif de l'appât contenu dans les casiers : les femelles adultes dont l'ovogénèse est maximale en hiver devraient avoir un métabolisme énergétique plus grand que les mâles durant cette période. Elles seraient de ce fait davantage attirées par l'appât. Mais nous avons constaté, au laboratoire, qu'elles consomment peu de nourriture en hiver et

qu'en été, où les ovaires sont au repos, on observe un sex-ratio à l'avantage des femelles dans les captures. Cette cause ne nous semble donc pas devoir être retenue.

- Un sex-ratio différent à la naissance dans la nature : c'est ce que la dominance des femelles amènerait à conclure. Les larves potentiellement femelles seraient plus nombreuses que les autres. FORSTER (1970) quant à lui, a observé dans ses élevages une proportion de mâles plus élevée que celle des femelles. Ceci le conduit à une hypothèse inverse de la nôtre. Dans la nature, un pourcentage élevé de larves serait potentiellement des mâles mais, pour une raison inconnue, leur taux de mortalité dépasserait celui des femelles. En élevage, la réduction de la mortalité entraînerait un sex-ratio à l'avantage des mâles.

Il est possible également que la température intervienne dans la détermination du sex-ratio. LLOYD et YONGE (1947) ont pu mettre en évidence que les mâles de Crangon vulgaris étaient plus sensibles que les femelles aux basses températures et aux basses salinités. De même, KINNE (1953) a montré que le sex-ratio des post-larves de Gammarus duebeni était influencé par la température à laquelle étaient soumises les femelles incubantes. Tous nos élevages ayant été effectués à la température de 20-22°C, nous ne pouvons confirmer ni infirmer cette hypothèse.

- Une durée de vie inférieure chez les mâles : nos observations sur la croissance des crevettes montrent qu'un faible pourcentage de femelles vivent encore au-delà de trois ans. Ceci ne s'observe pas chez les mâles. Ainsi pourrait s'expliquer le sex-ratio différent constaté chez les crevettes âgées de plus de deux ans. Cependant, pour les classes jeunes, cette mortalité ne doit pas intervenir, d'autant plus que nos élevages nous ont permis d'élever des mâles durant deux ans et demi à partir de la post-larve. Cette hypothèse ne peut donc être retenue pour l'ensemble des classes d'âge.

- Un changement de sexe chez les mâles au-delà d'un certain âge : l'hermaphroditisme protérandrique a été observé chez un certain nombre de crevettes, en particulier dans la famille des Pandalidés (BERREUR-BONNENFANT et CHARNIAUX-COTTON 1965, HOFFMAN 1969), des Hyppolitidés (CHARNIAUX-COTTON 1958-59) et Crangonidés (FRECHETTE et coll.1971). Ce phénomène qui se traduit par une inversion sexuelle de mâle en femelle a retenu notre attention pour tenter d'expliquer cette dominance du sex-ratio des femelles.

Initialement, chez les crevettes à hermaphroditisme protandre, on peut remarquer une dominance du sex-ratio chez les mâles durant les premières années, suivie ultérieurement par une inversion de ce rapport. Chez les femelles secondaires, provenant de l'inversion du sexe des mâles, un canal déférent vestigial demeure. Chez les mâles proches de l'inversion, on constate une dégénérescence de la glande androgène, qui se traduit par une diminution de son volume et une pycnose des noyaux. Ce phénomène ne doit pas être confondu avec le cycle habituel de cette glande chez les mâles, laquelle présente une allure différente suivant la saison.

Un faible taux d'hormones androgènes aurait pour effet d'inhiber la neurosécrétion des glandes pédonculaires ; ceci entraînerait la dégénérescence de la glande androgène et l'inversion du sexe. TOUIR (1977) a observé que l'hormone sécrétée par le protocérébron médian serait responsable du maintien des cellules germinales mâles et du déroulement de la spermatogénèse jusqu'à la fin de la vie.

Toutes ces observations nous ont conduit à étudier la morphologie des gonades et de la glande androgène. Contrairement à ce qui se passe chez Argis dentata, crevette à hermaphroditisme protandre, on n'observe pas de dominance des mâles de P. serratus chez les mêmes classes. Le sex-ratio des captures est constamment, et pour toutes les classes d'âge, à l'avantage des femelles.

Chez aucune des femelles capturées, on n'a pu mettre en évidence d'ovotesticules ni de canal déférent vestigial. Durant la période de reproduction, les canaux déférents des mâles dont la longueur du céphalothorax est comprise entre 28 et 35 mm sont remplis de spermatozoïdes. Les glandes androgènes sont toujours présentes. Sur des nombreuses coupes effectuées, nous n'avons jamais remarqué de noyaux pynotiques. On peut donc conclure qu'il n'y a pas de dégénérescence de la glande androgène. Les caractères sexuels secondaires des mâles âgés (rostre long, appendice masculin) ne se retrouvent pas chez les femelles adultes. On pourrait supposer une disparition, entre deux mues, ou progressivement, soit de certaines cellules du protocérébron médian, soit de sécrétions cérébrales, ce qui aurait comme conséquence la dégénérescence des glandes androgènes et des testicules. Mais nous n'avons pas pu faire d'observations dans ce sens. Quoi qu'il en soit, nous ne pouvons pas, à l'heure actuelle, émettre l'hypothèse d'un hermaphroditisme protandre chez P. serratus. Nous rejoignons plutôt les hypothèses d'ALLEN (1960-62-65) et PIKE (1954) selon lesquelles les espèces gonochoriques ont un sex-ratio égal à un en général, et parfois favorable aux femelles.

- Une dégénérescence de la glande de mue : il est admis que, chez la plupart des crustacés, l'organe Y est indispensable à la préparation de la mue (VERNET et coll. 197a). Cette glande sécréterait l' $\alpha$  ecdysone, substance qui se transformerait en  $\beta$  ecdysone, hormone active. Les observations de CHASSARD, BOUCHAUD et HUBERT (1975b) ainsi que de BAZIN (1976) montrent que la glande de mue présente une structure de glande stéroïdogène. Par ailleurs, un facteur d'exuviation, indispensable aux phénomènes mécaniques de l'exuviation, serait émis par l'organe Y en fin de prémue. Il est permis de penser que la dégénérescence de cette glande entraîne un arrêt de la mue et donc de la croissance. Les expériences d'ECHALIER (1954, 1955, 1956, 1959) montrent en effet que l'ablation bilatérale d'organe Y bloque le crabe Carcinus maenas au stade C4.

La dégénérescence de l'organe Y a été constatée chez les Oxyrhinches. La mort intervient rapidement après la période de reproduction et la disparition naturelle des glandes de mue. Un organe pédonculaire serait responsable de la disparition de ces glandes.

On pourrait donc supposer que chez les mâles de P. serratus, la glande de mue dégénérerait à un âge donné, entraînant d'une part un blocage de la croissance et d'autre part une mortalité naturelle élevée. C'est ce que confirmerait nos observations (croissance inférieure des mâles, sex-ratio à l'avantage des femelles).

Nous avons donc été amenés à effectuer des coupes de la glande de mue chez des mâles de différentes tailles et plus particulièrement chez les grands individus. Bien que nous n'ayons pas déterminé le stade d'intermue des crevettes, l'organe Y est toujours présent.

On ne peut donc pas actuellement retenir cette hypothèse.

- Une répartition bathymétrique des classes d'âge différente suivant la saison : nous avons vu, avec la population des crevettes de Carantes, qu'à certains mois de l'année un groupe peut disparaître de nos graphiques et réapparaître ultérieurement. Cela traduit une répartition en profondeur variable avec la saison et, naturellement, avec la physiologie de ce crustacé.

Nous avons réuni des observations qui précisent quelque peu ce comportement. On sait déjà (BOURDON 1968) qu'à Roscoff les juvéniles nés du printemps à l'été se tiennent dans la zone des Fucus et des herbiers à Zoostères, à très faible profondeur. Nous avons aussi constaté dans des captures d'hiver, au casier, que dans les mêmes zones peu profondes (2 à 3 mètres) et protégées de la baie de Morlaix, le stock était uniquement composé d'immatures (classe 0). En revanche, les pêches faites durant la

même période, dans les zones plus profondes à laminaires (8 à 10 m) portent essentiellement sur des crevettes matures (classes 1 et 2) dès novembre pour les mâles dont les canaux déférents sont remplis de spermatozoïdes et de décembre à mars pour les femelles.

En été, outre les juvéniles provenant des premières éclosions de printemps, se retrouvent à la côte les crevettes qui ont atteint leur première année. Les individus plus âgés, des classes 1 et 2, restent à plus grande profondeur (7 à 10 m).

Dans la région du Croisic et de l'île d'Yeu, en hiver, cet étagement suivant l'âge est encore plus net. Là encore, les jeunes se tiennent à la côte et à mesure que la taille, donc l'âge, augmente, la profondeur à laquelle les crevettes sont pêchées augmente elle aussi. Ceci est particulièrement remarquable chez les femelles incubantes les plus âgées, que certains pêcheurs capturent dans leurs casiers à Maïa squinado, par des profondeurs de 50 et 60 mètres.

C'est ainsi qu'au Croisic, les femelles ovigères de la ponte d'hiver se distribuent de la manière suivante :

Mois	Profondeur (m)	% total de femelles grainées (Cl 1 + 2)	Nb ex.	Let1 moy. des captures (Cl 0.1.2)	Nb ex.
janvier	25	64,7	42	30,8	112
-	40	86,7	154	37,5	188
mars	25	70,5	120	33,7	230
-	40	92,8	210	38,2	250

Ces chiffres indiquent que la taille moyenne des femelles capturées, ainsi que le pourcentage des femelles ovigères augmentent avec la profondeur. Les plus grosses femelles tendraient à migrer vers la profondeur, peut-être pour y trouver, à cette saison, des températures plus stables.

La figure 18 représente un schéma déterminant les tendances migratoires des différentes classes suivant l'âge et le sexe, en fonction des saisons, à partir des éléments en notre possession.

On peut également penser que ces migrations sont en relation étroite avec le phénomène de l'osmorégulation. Le comportement de nombreux crustacés euryhalins est étroitement associé aux variations de salinité du milieu dans lequel ils vivent. Ces variations pourraient être la cause d'une adaptation osmotique plus ou moins marquée chez la même espèce vivant dans des régions à salinités différentes. Crangon crangon de la Baltique possède



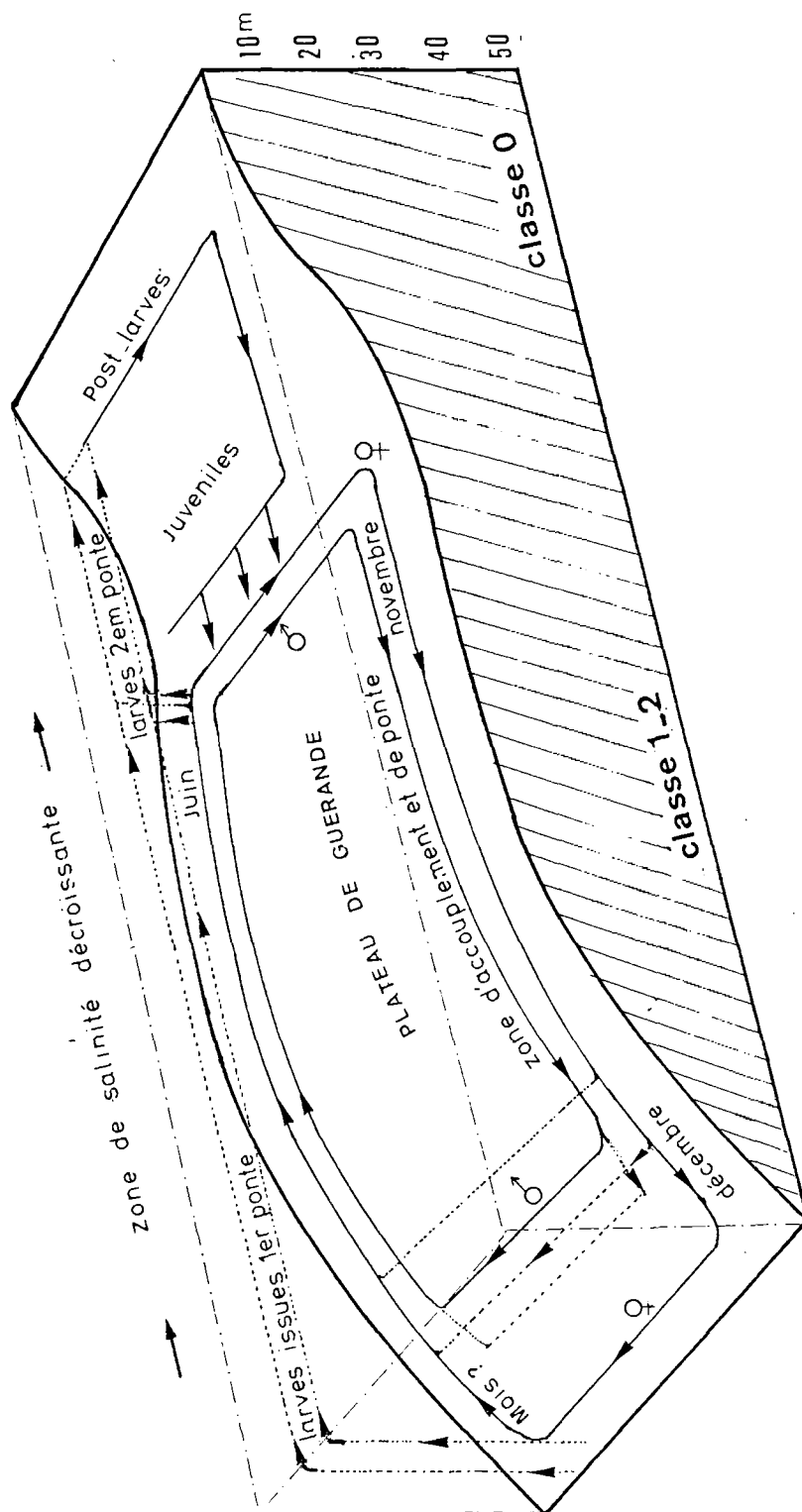


Fig. 18. - Bloc diagramme représentatif des déplacements de *P. serratus*. La séparation des classes d'âge et des sexes est en réalité moins marquée que ne l'indique la figure. Nous n'avons pas pu préciser la période à laquelle les femelles rejoignent le plateau de Guérande pour retrouver les fonds à Luminaires.





une capacité de régulation osmotique supérieure à Crangon crangon des côtes de l'Atlantique. On peut admettre également que P. serratus vivant dans les eaux à 38‰ de certains secteurs méditerranéens supporte mieux une eau à forte salinité que la même espèce fréquentant les eaux à salinité de 34,9‰ des côtes de la Manche.

REGNAULT (1970) a pu observer chez Crangon septemspinosus qu'il y a une migration au cours de l'année des formes larvaires qui passent des eaux à basse salinité vers des eaux plus salées. Ce déplacement est en relation avec la température, mais surtout avec l'état d'évolution des larves. L'équilibre osmotique réalisé dans des eaux de salinités déterminées permet également aux crevettes d'avoir une régulation minimale et donc de réduire leur dépense énergétique.

Durant la période hivernale, il apparaît évident qu'au niveau des embouchures des fleuves (Loire, Gironde, Vilaine), on observe une eau de moins en moins dessalée vers le large. Or l'on sait que les formes jeunes de P. serratus supportent mieux que les adultes des eaux dessalées ; les femelles grainées en particulier tendent à éviter des eaux à faible salinité (PANNIKAR 1941). Ceci pourrait donc expliquer en partie la prédominance des femelles grainées sur les fonds de 40 à 50 m.

Cependant, comme l'a fait remarquer SPAARGAREN (1972), si une déviation de la différence existant entre la valeur osmotique de l'hémolymphe de P. serratus et celle de l'eau de mer était à l'origine de la migration des crevettes, on ne comprendrait pas pourquoi ces animaux ne se déplaceraient pas en été vers des eaux plus froides et moins salées. La nourriture plus abondante en cette saison au niveau des faibles fonds serait en fait la cause première du maintien des crevettes dans ces secteurs. Si ce facteur disparaît en hiver, les femelles grainées, dont l'activité métabolique est intense, rechercheraient alors leur nourriture sur les fonds sablo-vaseux situés à 40-50 m de profondeur.

WENNER (1972) a montré que chez certaines espèces de crustacés, une déviation du rapport 1/1 du sex-ratio est bien établie. Cependant, la pratique habituelle du calcul du sex-ratio, déterminée à partir d'un échantillonnage global, pouvait introduire un biais. C'est ainsi qu'à partir de la détermination du sex-ratio en fonction de la taille des animaux, il a pu mettre en évidence plusieurs types de courbes sigmoïdes qui définissent les relations taille/sex-ratio au sein d'une population. En ce qui nous concerne, nous avons déterminé le sex-ratio par classes d'âge. Nous ne retrouvons aucun des modèles établis par WENNER.

De toutes les hypothèses émises, la répartition bathymétrique différente suivant les sexes fournit une réponse au problème posé, du moins pour les classes adultes. Elle ne peut expliquer en effet la prédominance des femelles de la classe 0 pêchées à l'aide de casiers non sélectifs dans le secteur de Roscoff.

Quelle que puisse être la diversité des causes, P. serratus rejoint sous cet aspect de nombreuses espèces marines pour lesquelles un sex-ratio favorable aux femelles, de même qu'une croissance plus forte chez ces dernières, est une loi biologique souvent constatée.

#### 7. ESTIMATION DES STOCKS PAR MARQUAGE.

Nous venons de voir, dans le paragraphe précédent, qu'il existe une zonation des crevettes en fonction de l'âge dans la population de Roscoff-Carantec, comme à l'Île d'Yeu ; mais cette zonation n'est ni constante, ni régulière. Elle est perturbée par des déplacements dont nous allons essayer de préciser l'amplitude.

Avant de procéder aux évaluations du stock pêchable, il est nécessaire d'établir différentes remarques sur les techniques de coloration, pêche et estimation utilisées dans notre travail.

- Colorations : les marquages ont été effectués à l'aide de colorants vitaux. Nous nous sommes inspirés des travaux de DAWSON (1957), COSTELLO (1964), NEAL (1969). Le trypan bleu a été utilisé en concentration de 0,2 % et le Fast Green FCF en concentration de 0,5 %. L'injection intramusculaire de ces colorants a pour effet de teinter l'animal dans son entier. Au bout de trois à cinq jours, la coloration totale disparaît : seules les branchies apparaissent nettement colorées pendant plusieurs mois.

Au cours de nos essais préliminaires, aucune mortalité n'a été enregistrée.

Nous avons également utilisé le trypan rouge, mais une mortalité de 80 %, enregistrée 48 h après le marquage nous l'a fait écarter.

Ce type de marquages ne semble pas affecter la vitalité des crevettes. Nos observations au laboratoire montrent qu'elles se nourrissent comme les témoins non marqués. En mer, elles pénètrent dans les casiers, ce qui tend à prouver qu'elles ont une activité normale.

- Techniques de pêche : les filières utilisées par les pêcheurs comportent 30 casiers appâtés, avec un espacement de 30 m entre chaque engin. Cette distance n'est pas arbitraire ; c'est par expérience que les profes-

sionnels l'ont déterminée. On pourra donc estimer que la zone d'influence d'une filière complète sera approximativement de 30 casiers x 30 m x 30 m = 27 000 m<sup>2</sup>, soit 2,7 ha.

Le pouvoir pêchant des casiers est influencé par de nombreux facteurs : suivant le temps, les rendements peuvent varier très fortement. La compétitivité peut intervenir entre le crabe Macropipus sp et la crevette rose, au détriment de cette dernière. Notre objectif étant d'évaluer le stock pêchable d'un secteur, les facteurs cités interviennent aussi bien sur les crevettes "sauvages" que sur les crevettes "marquées".

Le casier étant un engin sélectif, seuls les individus présentant une taille donnée supérieure à 20 mm de Lct1 sont retenus. Nos observations à l'île d'Yeu montrent que le sex-ratio des crevettes varie avec la profondeur. Le pourcentage de mâles est plus élevé sur les fonds de 30 m que sur ceux de 45 m ; les femelles les plus âgées se tiennent sur les fonds de 45 à 50 m. C'est dans ces zones profondes que la plupart des navires travaillent afin d'avoir les meilleurs rendements. Nous avons procédé à des marquages dans ces secteurs afin de tenter d'évaluer le stock pêchable.

- Estimation : grâce à la méthode de Petersen, nous tenterons d'évaluer la biomasse du stock pêchable, suivant la formule :  $N = mc/r$ , dans laquelle  $N$  = nombre total de crevettes,  $m$  = nombre total de crevettes marquées,  $c$  = nombre total de crevettes capturées,  $r$  = nombre total de crevettes marquées recapturées. Cependant, nos observations montrent que la pêche de la crevette rose dans le secteur de l'île d'Yeu débute en décembre pour se terminer en février. Cette crevette ne vit pas habituellement sur ces zones sablo-vaseuses. Elle provient des zones rocheuses du plateau de Guérande et de l'île d'Yeu, où des artisans la pêchent en été avec des moyens limités. S'il en était autrement, la pêche se poursuivrait sur les zones habituelles de pêche, particulièrement en été, période durant laquelle les crevettes se nourrissent davantage qu'en hiver (selon nos observations au laboratoire).

Afin d'éliminer l'influence due au recrutement, nous avons tenu compte des observations de DAGET in LIMOTTE et BOURLIERE 1971. Du fait de l'arrivée continue, dans les zones de pêche, de crevettes en provenance des secteurs rocheux, le rapport  $r/c$  diminue avec le temps. Il est donc nécessaire de préciser comment évolue  $r/c$  en fonction du temps  $t$ , en utilisant l'arc sinus de sa racine carrée. L'ordonnée à l'origine de la droite de régression établie permet de connaître, pour un temps  $t=0$ , la valeur de  $r/c$ . Il suffit de diviser  $m$  par cette valeur pour obtenir  $N$ . Par ailleurs, en fin d'observations, on peut estimer l'apport dû à l'émigration.

Avant d'établir nos estimations, nous avons attendu que le rapport  $r/c$  se stabilise au début de notre essai sur plusieurs filières, espacées de plusieurs kilomètres, afin de s'assurer que les crevettes marquées étaient réparties uniformément .

a : les marquages à l'île d'Yeu.

- Décembre 1974. Le 6 décembre 1974, 5 006 crevettes (2 951 mâles et 2 055 femelles), marquées au Fast Green FCF ont été immergées au point A de la figure 19. De ce même jour, jusqu'au 26 décembre, soit durant les trois semaines qui suivirent l'immersion, 776 recaptures ont été obtenues à bord de l'"A DIEU VAIT", sur les lieux habituels de pêche, c'est-à-dire entre les points A et la bouée SN1 au nord-ouest.

Dans le même laps de temps, six autres bateaux travaillant dans les mêmes parages prenaient un total de 1 912 crevettes marquées.

A partir du tableau 9 nous avons déterminé l'équation de la droite de régression de l'arc sin  $r/c$  en fonction du temps (figure 20),

soit :  $\text{arc sin } r/c = - 0,152 t + 4,5910$  avec un coefficient de corrélation de  $- 0,83$ .

L'effectif initial, déterminé au 6/12, est de 781 332 crevettes ( $0,8/m^2$ ). Pour un seuil de probabilité de 0,05, les limites de l'intervalle de confiance sont 776 846 et 785 994. La mortalité naturelle pouvant être considérée comme faible durant ce laps de temps, on constate que la ponction effectuée sur le stock pêchable du 9 au 26/12 est supérieure à la population estimée initialement. L'estimation effectuée au 26/12 est de 3 164 034 crevettes ( $1,97/m^2$ ). Pour un seuil de probabilité de 0,05, les limites de l'intervalle de confiance étant 3 109 678 et 3 219 828. Il y a donc recrutement massif durant le mois de décembre. Il est probable que ces crevettes proviennent du plateau de Guérande ; elles seront pêchées jusqu'à la fin du mois de février.

Une autre remarque est à faire : les fréquences des tailles des mâles et des femelles sont confondues pour les crevettes marquées, recapturées et "sauvages" durant la période allant du 6 au 26 décembre (figure 21). Ceci indique donc que la structure des populations recrutées au 26/12 est la même que celle pêchée au 6/12 , c'est-à-dire formée principalement de classes âgées de deux et trois ans.

En dépit du temps très court qui a suivi l'immersion du lot, les crevettes ont pu effectuer des déplacements échelonnés sur 12 milles marins, en direction du nord-ouest ; l'une d'elles avait parcouru huit milles marins

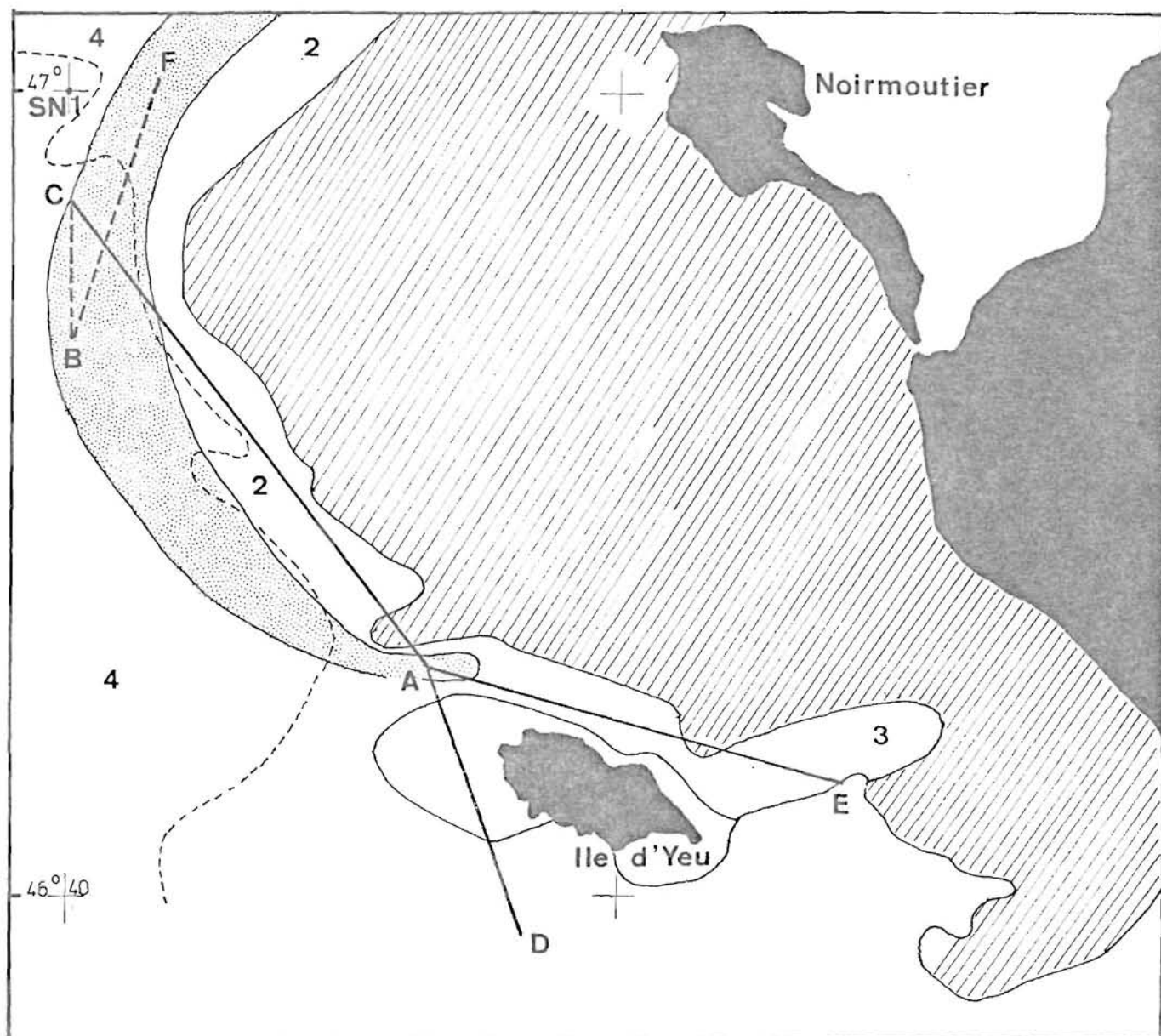


Fig. 19. - Pêche de la crevette rose dans le secteur de l'Ile d'Yeu.

A : point d'immersion des crevettes marquées au Fast Green FCF.

B : point d'immersion des crevettes marquées au bleu de Trypan.

▨ zone rocheuse      ▩ zone de pêche

2 : sables moyens ; 3 : sables grossiers ; 4 : gravelles ; AC, AD, AE : points extrêmes de recapture des crevettes marquées au FCF.

BF : idem pour crevettes marquées au bleu de Trypan.



Date	Jours	Captures C (nombre)	Recaptures r (nombre réel)	r/c	Arc sin r/c	Marquées (m)
6.12.	0					5 006
9.	3	73.402	447	0.00609	4.47	4 050
12.	6	101.850	506	0.00595	4.42	3 444
14.	8	123.333	197	0.00160	2.29	3 247
16.	10	60.417	122	0.00200	2.55	3 125
18.	12	91.875	165	0.00180	2.43	2.960
19.	13	76.003	183	0.00240	2.80	2.777
20.	14	48.566	102	0.00220	2.66	2.669
21.	15	54.999	129	0.00230	2.74	2.540
22.	16	19.581	61	0.00120	1.93	2.479
24.	18	28.567	43	0.00150	2.21	2.436
26.	20	193.956	118	0.00060	1.40	2.318

Tabl. 9. - Evolution du rapport r/c et l'arc sin  
décembre 1974): sept bateaux de pêche.

r/c en fonction du temps (Ile d'Yeu,





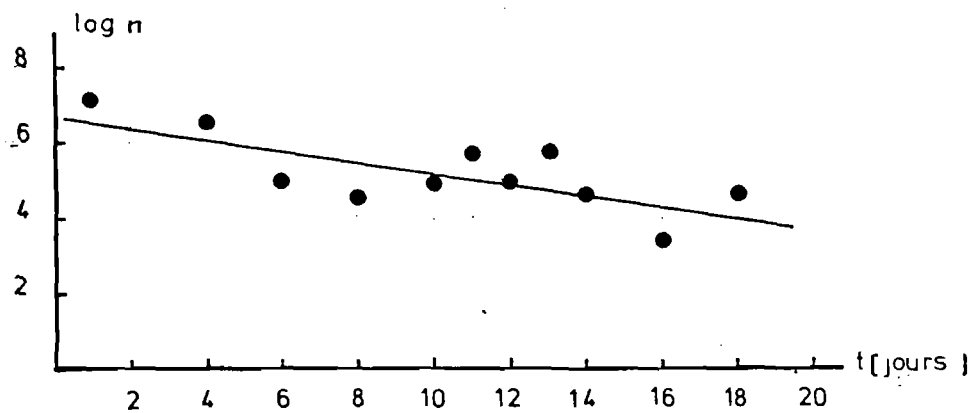


Figure 23 : Mortalité des crevettes marquées dans le secteur de l'Ile d'Yeu (détermination de  $Z$ ). Les valeurs du log Népérien du nombre de crevettes recapturées pour un effort de pêche de 3061 casiers par 24 h de pêche sont reportées en ordonnées. -

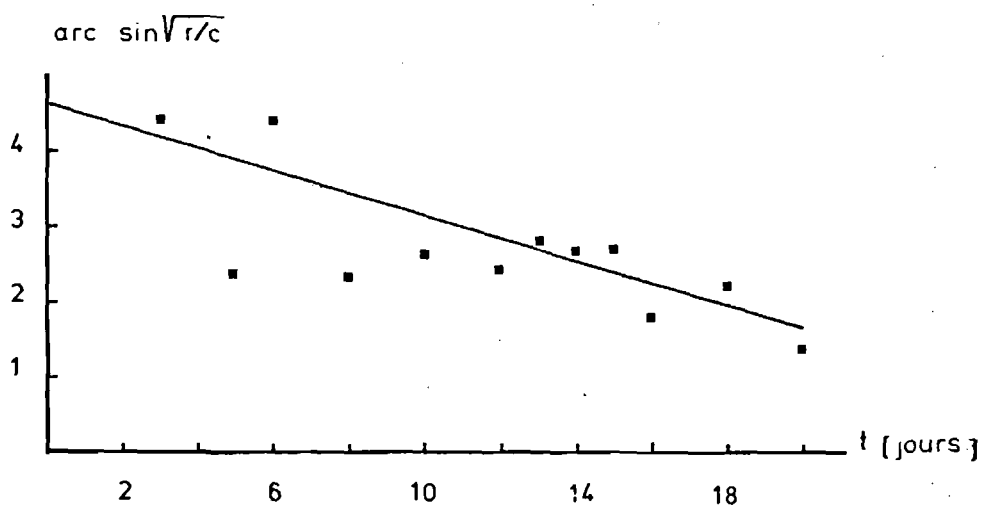


Figure 20 : Ile d'Yeu ; évaluation de l'effectif initial de la population. (Elimination de l'influence du recrutement dans l'estimation du rapport  $r/c$ ). Les temps en jours sont portés en abscisses, les valeurs correspondantes de  $\text{arc sin} \sqrt{r/c}$  en ordonnées. -



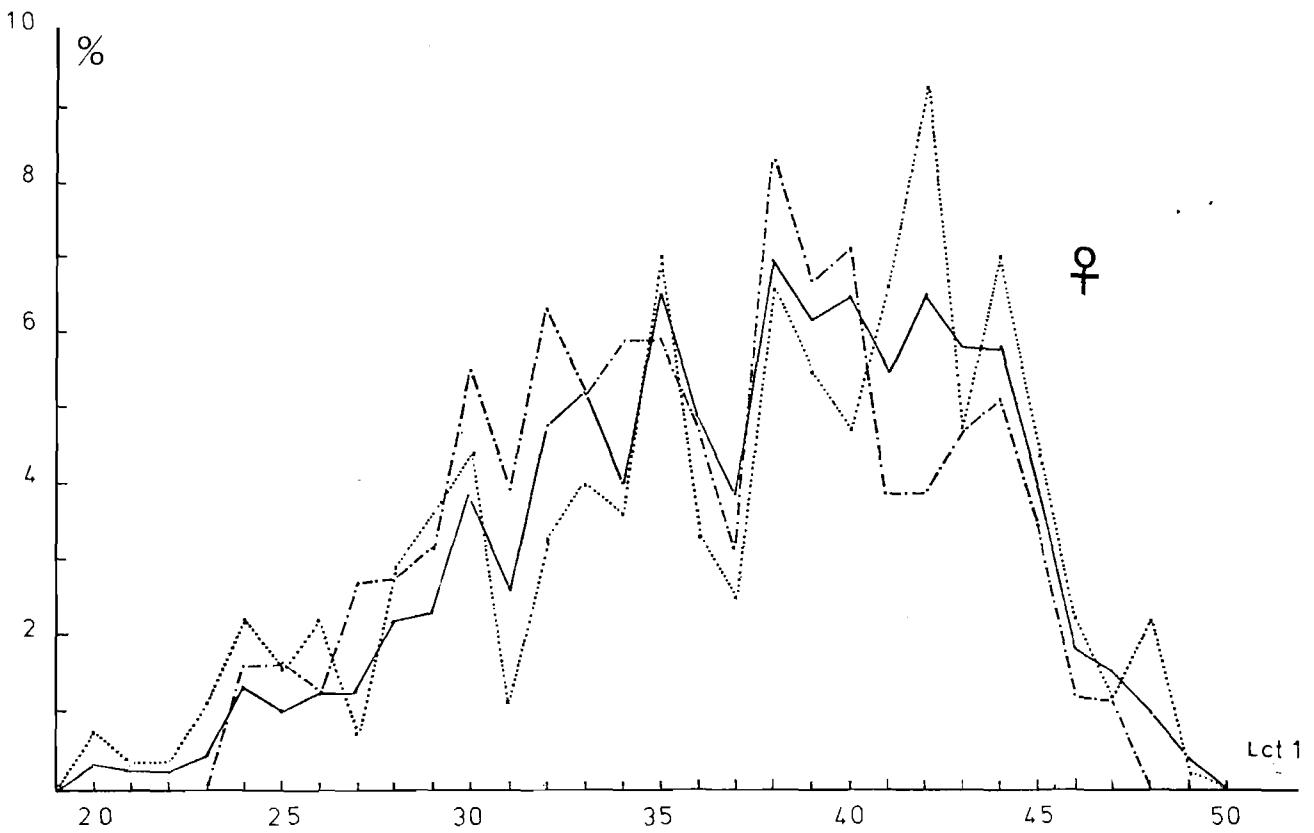
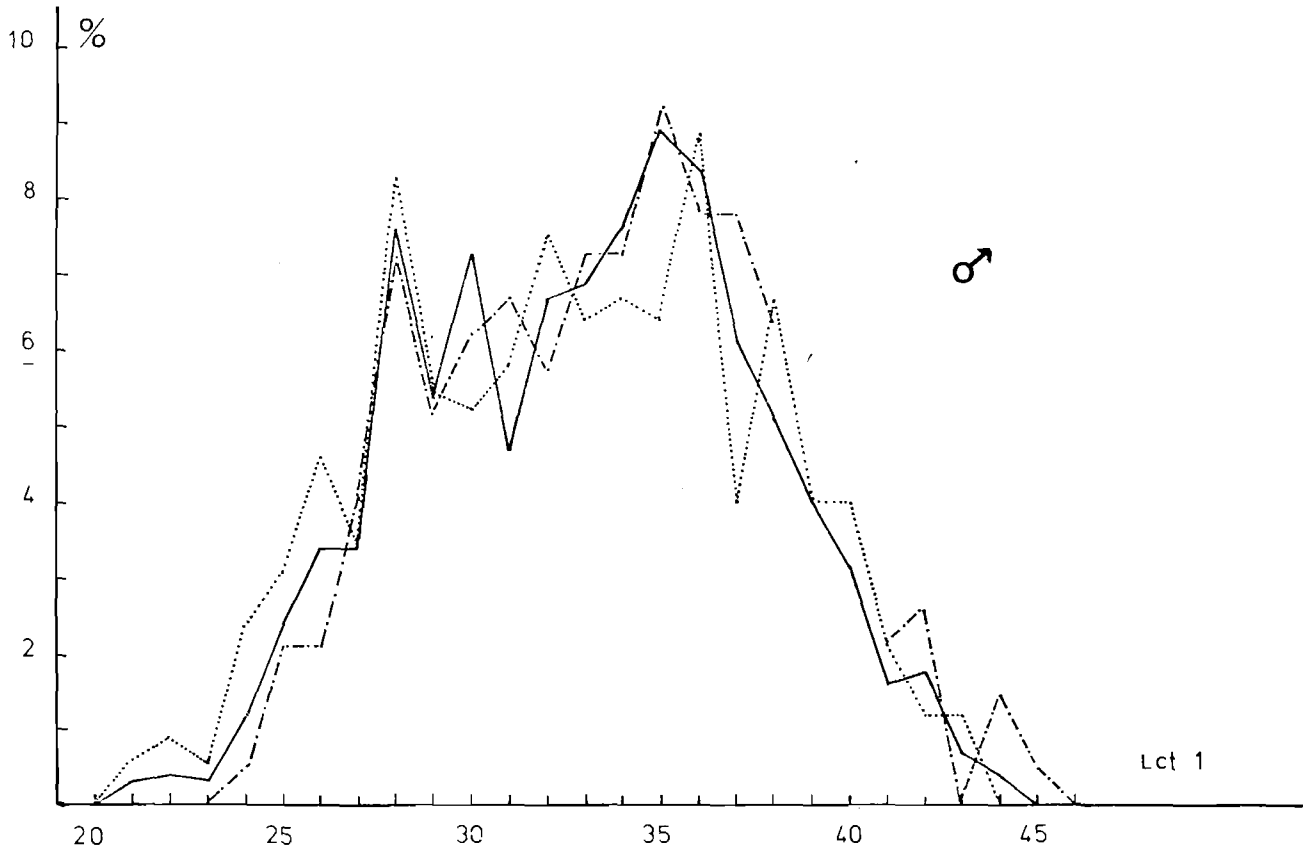


Fig. 21. - Fréquences des tailles chez les crevettes marquées, recapturées et "sauvages" (Ile d'Yeu, décembre 1974). ..... marquées ; -.-.-. "sauvages" ; \_\_\_\_\_ recapturées.



en moins de quatre jours, ce qui est remarquable, toutes choses égales, pour un crustacé de petite dimension.

Plus intéressantes encore ont été les recaptures réussies en février 1975, donc plus de deux mois après les marquages : deux à 2,8 milles au sud de la bouée SN 1 (point C de la figure 19), soit à 14,5 milles du point d'immersion et 8 aux points D et E à l'est et à l'ouest de l'île d'Yeu. Pour l'ensemble de l'expérience, la distance entre les captures les plus éloignées l'une de l'autre a été de 24 milles.

- 5 février 1975. Une expérience, plus limitée, a eu lieu le 5.2.75 avec 1 823 crevettes (50,6 % de femelles et 49,4 % de mâles) marquées au trypan bleu et immergées au point B de la figure 19. Le nombre de recaptures pour une seule embarcation fut faible (51 individus dont 62,7 % de femelles) du fait que le stock sur lequel portait la pêche avait apparemment pratiquement disparu de ces lieux à partir du 10, soit quelques jours après l'immersion. En effet, nous avons personnellement remarqué en février 1975 que sur les fonds de 40 à 50 m longeant le plateau de Guérande il y a un arrêt brutal des captures dès que les premières éclosions provenant de la ponte hivernale sont observées. En voici un exemple : les 5 et 7/2, le rendement au casier était de 215 g ; il tombait à 45 g les 13 et 15/2.

Nous avons évalué la population en ne tenant compte que des pêches du 7 et du 10 février (tableau 10).

Par l'utilisation de la formule de Petersen pour chaque jour, la moyenne établie donne une estimation de 434 872 crevettes pour une surface prospectée de 216 000 m<sup>2</sup>, soit une densité de deux crevettes/m<sup>2</sup> (pour un seuil de probabilité de 0,05, les limites de l'intervalle de confiance sont 323 624 et 621 118).

Ce résultat est comparable à celui observé en décembre dans un secteur avoisinant. Contrairement à ce que l'on pouvait supposer, les crevettes sont toujours en place ; la chute spectaculaire des rendements ne serait donc pas due à un départ brutal des crevettes, mais à d'autres causes. Nos observations biologiques montrent que, de décembre à janvier, les ovaires des femelles grainées se développent très rapidement. Cette ovogénèse nécessite donc une alimentation intense. Par contre, dès le moment où la deuxième ponte se produit, c'est-à-dire à partir de février, les besoins nutritionnels des femelles pourraient se réduire.

Deux des crevettes reprises avaient parcouru six milles en huit jours.

Date	Intervalle de temps t	Captures C (nombre)	Recaptures r (nombre)	r / c	Arc sin r/c	Marquées (m)
5.2.						1 823
7.2.	2	9 100	39	0.00429	3.755	1 784
10.2.	5	2 740	11	0.00401	3.630	1 773

Tabl. 10. - Evolution du rapport r/c pour deux pêches effectuées à l'Île d'Yeu en février 1975  
(1 bateau de pêche).

b : les marquages du secteur de Roscoff.

Durant le mois d'octobre, nous avons procédé à des marquages et immersion de crevettes à l'entrée du port de Roscoff. A cette période de l'année, la pêche n'est pas pratiquée par les professionnels. Les casiers ont toujours été placés dans le même secteur.

848 crevettes ont été marquées au Fast Green FCF, 514 au bleu de trypan. Nos pêches, bien qu'irrégulières, se sont étalées d'octobre 1974 à mai 1975.

Les tableaux 11 et 12 indiquent, pour chaque type de colorant utilisé, l'évolution du rapport  $r/c$  et de l'arc sinus  $\sqrt{r/c}$ . Les équations obtenues sont les suivantes :

$$\text{arc sin } \sqrt{r/c} = - 0,0235 t + 13^{\circ} 30252 \text{ (Fast Green FCF)}$$

$$\text{arc sin } \sqrt{r/c} = - 0,02110 t + 11^{\circ} 00010 \text{ (Trypan bleu).}$$

Le nombre de crevettes de taille commerciale déterminé au début des essais est de 14 417 pour le bleu de Trypan et de 16 017 pour le Fast Green, les intervalles de confiance étant de 14 112 - 14 122 et 15 990 - 16 043, respectivement pour un seuil de probabilité de 0,05.

Par contre, au mois de mai, on compte une population de 43 632 crevettes pour le Fast Green et de 37 125 pour le Trypan bleu, avec des intervalles de confiance de 43 228 - 44 041 et 37 070 - 37 174 respectivement pour un seuil de probabilité de 0,05.

Du fait que les casiers ont été calés isolément, dans un secteur à relief tourmenté, nous éviterons de donner une densité de crevettes au m<sup>2</sup>.

Par la faiblesse même du nombre des recaptures, on pourrait penser que la plus grande partie des crevettes marquées s'est déplacée vers d'autres lieux, ce que nous ne pouvons préciser faute d'informations de la part des pêcheurs qui ne travaillent pas à la période où ont été effectués les marquages. Cependant on constate (figure 22) que les recaptures ne diffèrent pas sensiblement des crevettes "sauvages" entrées en même temps qu'elles dans les casiers. Elles ont des tailles modales et un sex-ratio comparables, ce qui semble indiquer qu'elles ont un comportement analogue et que, pendant la durée de l'expérience, l'hiver au sens large, les déplacements de la population locale ont été très limités, ce qui s'explique par l'étroitesse relative du biotope.

Par contre, la taille moyenne des recaptures est plus élevée que celle des crevettes marquées ; ceci s'expliquant par le fait qu'elles ont dû subir une à deux mues au minimum à partir du moment où elles ont été immergées jusqu'au moment de leur recapture.

Date	Intervalle de temps t	Captures C ( nombre )	Recaptures r ( nombre )	r / c	Arc sin $\sqrt{r/c}$	Marquées (n)
4.10.	0					848
9.	5	163	16	0,09816	10,25	832
10.	6	52	7	0,13462	21,52	825
11.	7	55	5	0,09091	17,54	820
15.	11	36	3	0,08333	16,78	817
17.	13	76	2	0,02632	9,34	815
18.	14	42	1	0,02381	8,88	814
23.	19	101	7	0,06931	15,26	807
25.	21	56	2	0,03571	10,89	805
31.	27	60	2	0,03333	10,52	803
6.11.	33	53	2	0,03774	11,20	801
7.	34	45	2	0,04444	12,17	799
8.	35	55	2	0,03636	10,99	797
15.	42	156	3	0,01923	7,97	794
16.12.	73	111	1	0,0090	5,44	793
18.	75	21	0			
18.1.	104	17	0			
21.	109	26	0			
23.	112	17	0			
29.	118	49	0			
19.2.	139	55	0			
21.	141	105	1	0,00943	5,57	792
25.	145	71	0			
22.5.	231	23	1	0,04348	12,04	791
28.	237	37	1	0,02703	9,46	790

Tabl.11.- Evolution du rapport r/c et de l'arc sin  $\sqrt{r/c}$  en fonction du temps (Roscoff) ; crevettes marquées au FCF Fast Green (arc sin  $\sqrt{r/c} = 0,0235 t + 13^{\circ}30'25''$ ).



Date	Intervalle de temps t	Captures C (nombre)	Recaptures r (nombre)	r / c	Arc sin $\sqrt{r/c}$	Marquées (m)
24/10.						514
31.	6	127	5	0.03937	11.4445	509
6.11.	12	95	3	0.03158	10.2360	506
7.	13	102	4	0.03922	11.4217	502
8.	14	112	5	0.04460	12.1919	497
15.	21	178	4	0.02247	8.6215	493
16.12.	52	111	0			
18.	54	21	0			
10.1.	63	17	0			
21.	88	26	0			
23.	90	45	1	0.02222	8.5731	492
29.	90	49	0			
19.2.	117	65	0			
21.	119	106	0			
25.	123	97	2	0.020	8.25	490
22.5.	209	68	1	0.01471	6.9652	489

Tabl. 12. - Evolution du rapport r/c et de l'arc sin  $\sqrt{r/c}$  en fonction du temps ; Roscoff : crevettes marquées au Trypan bleu.

Arc sin  $\sqrt{r/c} = - 0,02114 t + 11^{\circ}00275$



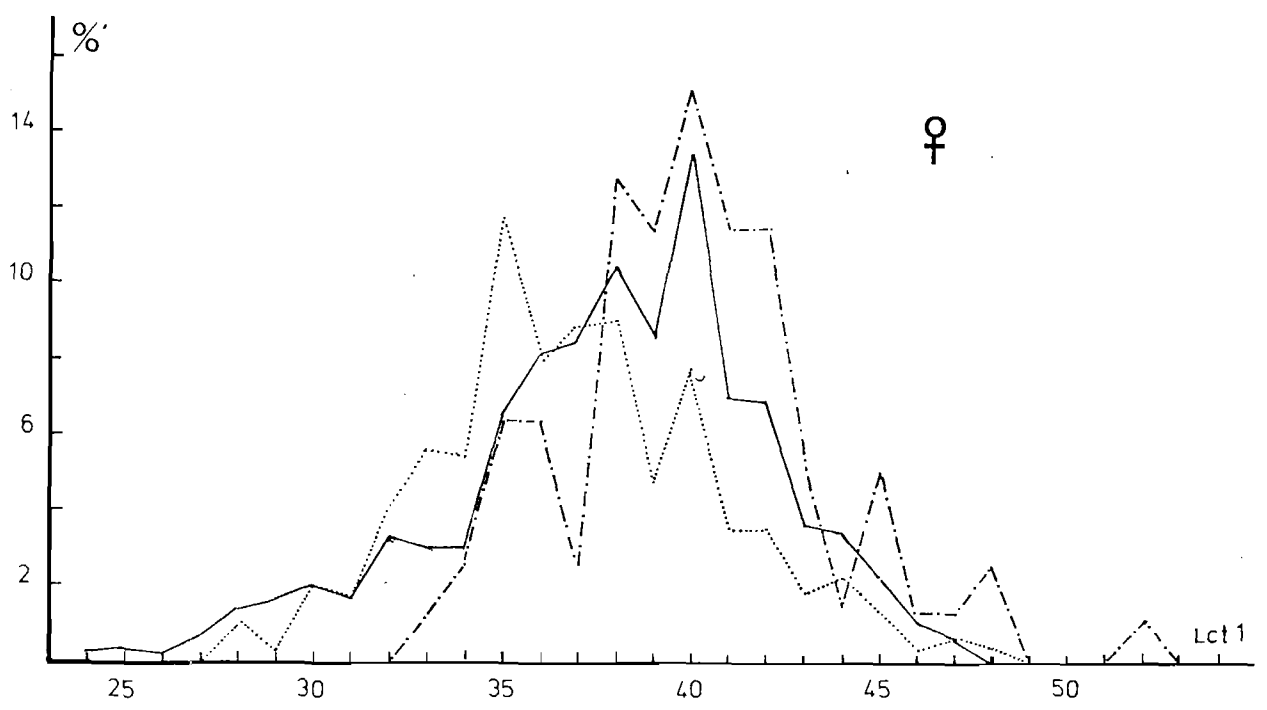
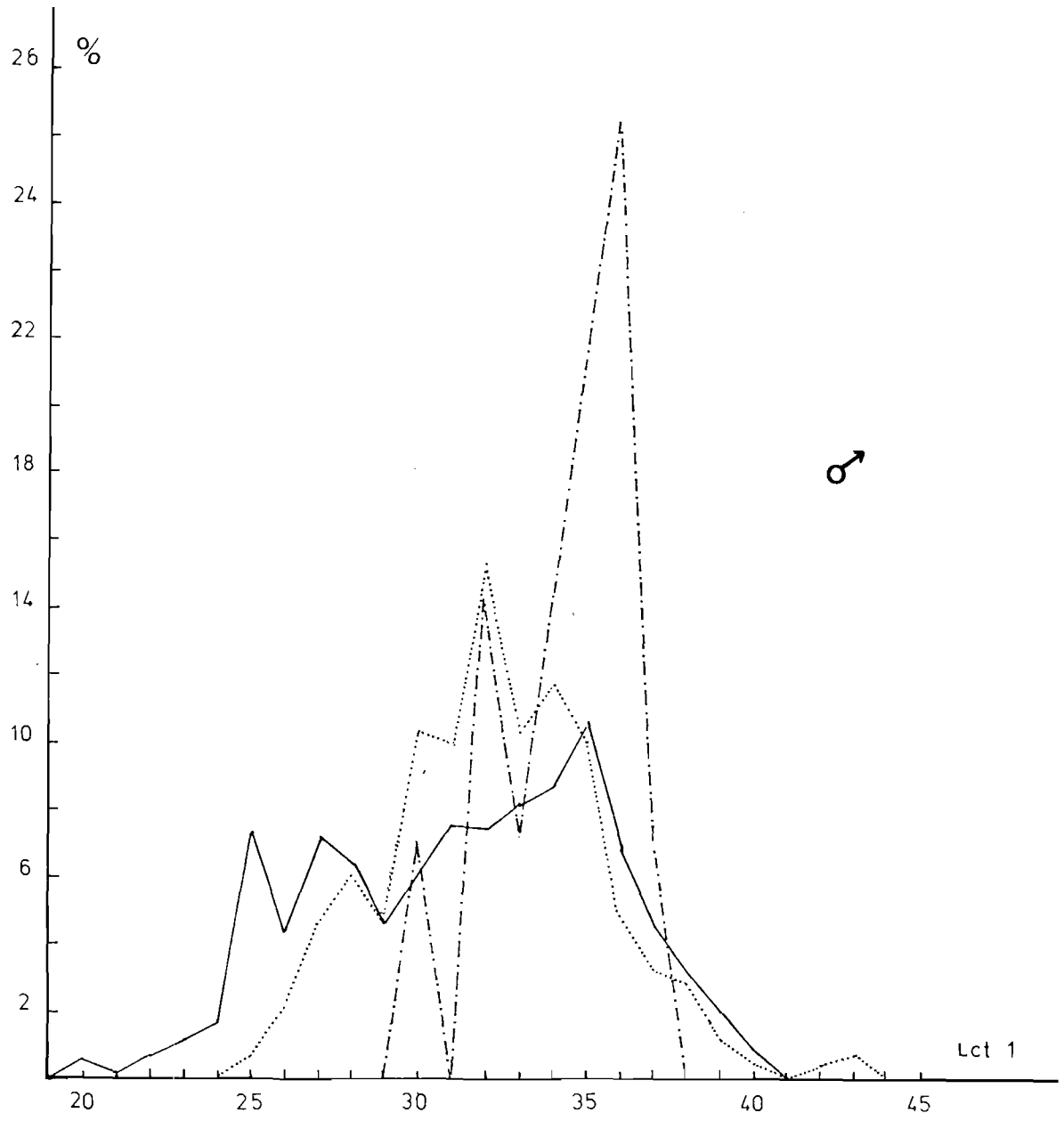


Fig. 22.- Fréquences de tailles chez les crevettes marquées, recapturées et "sauvages" (Roscoff, octobre 1974 à mai 1975). -.-.-.- recaptures ; ..... marquées ; \_\_\_\_\_ captures.



L'accroissement en nombre de la population observée doit provenir d'un recrutement à partir des crevettes qui atteignent douze à seize mois et qui quittent les prairies à Zostères pour rejoindre les secteurs tourmentés riches en Laminaires.

#### 8. ESTIMATION DU TAUX DE MORTALITE A PARTIR DES MARQUAGES (décembre 1974 - Ile d'Yeu).

Certaines hypothèses sont nécessaires afin d'estimer la mortalité à partir des recaptures.

- Les animaux marqués et non marqués sont soumis aux mêmes taux de mortalité par pêche, et par mortalité naturelle.
- La mortalité due au marquage est négligeable : soit durant l'immersion, soit après l'immersion.
- La totalité des crevettes recapturées par les pêcheurs est signalée.
- Aucune crevette marquée ne quitte la pêcherie.

Le nombre de crevettes marquées capturées chaque jour diminue progressivement durant nos observations. Afin d'appliquer la méthode de détermination des coefficients de mortalité de BEVERTON et HOLT (1957) nous devons relier l'effort de pêche par unité de surface (nombre de casiers) au nombre de recaptures (nombre corrigé) (tableau 13). En portant un abscisse l'intervalle de temps et en ordonnée le logarithme népérien du nombre de crevettes marquées recapturées par unité d'intensité de pêche, nous obtenons une droite de régression (figure 23) dont la pente est égale au coefficient instantané de mortalité totale Z.

F, coefficient instantané de mortalité par la pêche est obtenu à partir de la formule :

$$F = \frac{\frac{n_1}{n_2} \log n \left[ \frac{n_1}{n_2} \right]}{N_0 \left( 1 - \frac{n_2}{n_1} \right)}$$

X coefficient instantané de mortalité pour d'autres raisons que la pêche s'obtient à partir de la formule :

$$X = \frac{1}{r} \left[ \log n \left( \frac{n_1}{n_2} \right) \right] \left[ 1 - \frac{n_1}{N_0 \left( 1 - \frac{n_2}{n_1} \right)} \right]$$

Date	Nb recaptures (7 bateaux)	Effort de pêche appliqué (Nb casiers/24 h)	Aire occupée par population étudiée (hectare)	Facteur de correction	Effort de pêche par unité de surface (nb de casiers)	Recaptures * (Nb corrigé)	Log Népérien des recaptures
9/12	956	2 520	113,4	1	2 520	1 161,24	7,06
12	683	4 200	151,2	0,75	3 150	663,70	6,50
14	197	5 040	132,3	0,86	4 332	139,14	4,94
16	122	3 360	94,5	1,2	4 032	92,62	4,53
18	165	4 200	132,3	0,86	3 612	139,83	4,94
19	183	2 100	113,4	1	2 100	266,74	5,59
20	108	1 890	94,5	1,2	2 268	145,76	4,93
21	129	1 890	170,1	0,67	1 266	311,9	5,74
22	61	1 260	75,6	1,5	1 890	98,79	4,59
24	43	2 520	56,7	2	5 040	20,12	3,26
26	118	4 620	151,2	0,75	3 465	104,24	4,65

Tabl. 13. - Détermination du nombre de crevettes marquées recapturées par unité de surface.

\* Pour un nombre moyen de casiers de 3 061 par unité de surface.

Dans les formules,  $N_0$  est le nombre initial de crevettes libérées au temps  $t_0$ ,

$n$  = nombre de crevettes recapturées durant une période donnée,

$n_1$  = nombre de crevettes recapturées durant la première période,

$n_2$  = nombre de crevettes recapturées durant la deuxième période,

$r$  = intervalle de temps.

L'équation de la droite de régression (figure 23) est :  
 $y = - 0,14 x + 6,66$ , avec un coefficient de corrélation de  $- 0,73$ .

En appliquant la formule de détermination de  $Z$  et  $X$ , on obtient :

$$F = 0,1455$$

$$X = 0,0007 \quad Z = F + X = 0,1462$$

La valeur de  $X$ , très faible, s'explique par la courte période de nos observations.

Le taux de mortalité par pêche, en %, par jour de pêche est donc ~~13,5~~ 13,5 %.

## 9. RESUME ET CONCLUSION DU CHAPITRE II.

Les populations de la Manche et du Golfe de Gascogne sont composées de trois classes d'âge : classe 0 (moins d'un an), classe 1 (plus d'un an), classe 2 (plus de deux ans) qui apparaissent bien dans l'analyse des tailles qui séparent nettement les classes 0 des deux autres et un peu moins bien la classe 2 de la classe 1.

La croissance des femelles est plus forte que celle des mâles. Leur longévité est légèrement supérieure, un pourcentage de mâles plus important que celui des femelles disparaissant au cours de leur troisième année, quelques rares femelles pouvant dépasser ce terme.

Suivant les lieux et les circonstances, l'un ou l'autre des sexes prédomine sans qu'une cause précise ait pu en être établie. Mais il est remarquable que dans le secteur de Roscoff, les mensurations mensuelles révèlent que les femelles sont massivement et régulièrement plus nombreuses que les mâles (80 %), tandis que dans un élevage poursuivi en laboratoire à partir de post-larves ce caractère s'inverse légèrement à l'avantage des mâles (52,5 %). De tous les facteurs susceptibles d'intervenir à des degrés divers, dans ce phénomène, on peut retenir principalement la différence de zonation des mâles et des femelles.

L'âge, enfin, détermine une répartition bathymétrique différente pour les classes d'une population donnée, les jeunes se tenant près de la côte, les adultes, généralement en profondeur. Mais cette répartition est sujette à des variations. En effet, des déplacements, certainement dus à l'état physiologique et aux modifications des conditions de milieu, se produisent en certaines saisons. Ils peuvent, comme au large de l'île d'Yeu, être rapides et affecter l'ensemble d'une population d'adultes à partir du mois de décembre. Nos marquages ont d'ailleurs montré que ces crevettes pouvaient se déplacer de plus de 10 milles en quelques jours. L'estimation de la population adulte, dans les zones de pêche, a pu être définie ainsi que le coefficient de mortalité dû à la pêche.



### CHAPITRE III : LA REPRODUCTION

#### 1. BUT ET METHODE.

Sachant désormais que les populations de P. serratus des eaux atlantiques et de la Manche se composent essentiellement de trois classes d'âge, nous nous proposons ici de suivre leur évolution vers la ponte, puis l'incubation des oeufs de manière à déterminer la durée de ces développements successifs et leurs variations possibles en fonction du milieu.

Suivant les moyens dont nous disposions, la méthode qui nous a semblé la plus appropriée a consisté à examiner, mois par mois, d'août 1971 à juin 1975 :

a : l'évolution des ovaires à partir :

-- de leur apparition chez les femelles immatures de la classe 0,

-- du stade de repos chez les adultes des classes 1 et 2.

b : le développement des oeufs portés par les femelles, à partir de la ponte jusqu'à la naissance des larves.

Ces examens systématiques ont porté sur plusieurs milliers de crevettes du secteur de pêche de Roscoff-Carantec et, plus irrégulièrement, sur des spécimens du golfe de Gascogne.

Parallèlement, pour exercer un contrôle de ces observations in-situ des expériences au laboratoire ont été faites dans des conditions thermiques identiques à celles du milieu naturel et, le cas échéant, par des températures plus élevées devant permettre de saisir l'influence de ce facteur, que nous croyons très important, sur les diverses phases de la reproduction.

Afin de savoir si les phénomènes observés chaque mois se reproduisaient avec le même ordre de grandeur aux mêmes mois des années

précédente, nous avons utilisé le même test que dans la partie consacrée au sex-ratio (cf page 38). La valeur du  $t$  a été obtenue par la formule :

$$t = \frac{d_0}{\sqrt{R(1-R) \left( \frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2} \right)}}$$

avec  $d_0 = n_1 - n_2$  ;  $n_1 = \frac{i_1}{n_1}$  ;  $R = \frac{i_1 + i_2}{n_1 + n_2}$

$i_1$  = nombre de sujets présentant le caractère étudié (stade des ovaires, stade des oeufs, nombre d'individus grainés),

$n_1$  = nombre total d'animaux observés.

L'intervalle de confiance a été défini par la formule :

$$S = \sqrt{\frac{R(1-R)}{N}}$$

dans laquelle  $R = \frac{I}{N} = \frac{i_1 + i_2 + i_3 + i_4}{n_1 + n_2 + n_3 + n_4}$

Pour la compréhension du travail, nous nous sommes appuyés sur les quelques notions suivantes, déjà connues, ou que nous avons dû préciser nous-même.

- Toute ponte est précédée d'une mue. L'accouplement se fait aussitôt après cette mue. Chez les femelles non fécondées, la durée de fixation des oeufs sur les pléopodes n'excède pas quatre jours (résultats observés sur 45 femelles).

- Le temps précédant la mue de la ponte hivernale (1ère ponte) varie de 1 à 8 jours (expérience réalisée sur 28 femelles).

- Après l'éclosion des larves et dans l'attente de la mue et de la ponte qui suit cette dernière, les femelles sont dites "cémentées", c'est-à-dire que les soies ovigères sont encore imprégnées au produit de fixation des oeufs qu'elles ont sécrété.

- Chez les femelles des classes 1 et 2, la période de repos séparant l'émission des larves issues de la première ponte et de la deuxième ponte est très brève (4,2 jours en moyenne, avec des extrêmes de 2 et 8 jours, pour un temps calculé à partir de 32 observations, à la température de 14°C).

- Tenant compte du stade des oeufs, de la présence ou de l'absence du développement des ovaires, nous avons pu distinguer des femelles incubantes des premières et deuxième pontes. En effet, un chevauchement des pontes hivernales et printanières peut se produire en mars-avril particulièrement et concerne 10 % des crevettes des classes 1 et 2.

En vue de l'objectif à atteindre, nous avons au préalable défini divers stades aisément utilisables, du développement des ovaires et des oeufs.

- Les ovaires.

Au cours de leur évolution, les ovaires augmentent progressivement de volume. Aux premiers stades, ils sont filiformes, et non visibles par transparence. Ils se situent entre le bord postérieur du céphalothorax et l'hépatopancréas. Progressivement, leur taille s'accroît. Ils apparaissent alors dorsalement, tendant à comprimer l'hépatopancréas. Avant la ponte, ils occupent la quasi-totalité du céphalothorax. Des variations se produisent également dans la coloration des ovaires (PANOUSE 1948, PATROIS 1974). Cependant, alors que dans le milieu naturel cette coloration s'échelonne du blanc verdâtre au vert sombre, on constate que, chez les crevettes captives, les ovaires peuvent prendre d'autres colorations, passant du jaune clair à l'orangé.

Dans le contexte de notre travail, cinq stades ont été définis en fonction du volume occupé par ces glandes dans la cavité céphalothoracique. La carapace étant transparente, ils ont été définis par observation directe.

- Stade 1 : ovaires filiformes, non visibles.
- Stade 2 : " occupant le quart du céphalothorax.
- Stade 3 : " " la moitié du " .
- Stade 4 : " " les trois quart du céphalothorax.
- Stade 5 : " " la totalité du céphalothorax.

Comme nous le verrons ultérieurement, deux pontes se produisent chez les femelles adultes, une ponte seulement chez les crevettes venant d'atteindre leur première année . Nous rechercherons donc comment évoluent les ovaires avant et après la première ponte hivernale et leur relation avec les temps d'intermue.

- Evolution des ovaires avant la première ponte : en août, après la libération des larves, les ovaires des crevettes des classes 1 et 2 sont au stade 1, tel que nous l'avons défini. Dans le milieu naturel, leur évolution se fera progressivement et, dès septembre, un faible pourcentage d'ovaires atteint le stade 5. Les ovaires évoluent normalement puisque toutes les femelles capturées, sans exception, sont grainées en période hivernale.

Il était important de savoir si l'évolution des ovaires se faisait durant une ou plusieurs intermues. Pour cela, nous avons isolé, au laboratoire, 48 crevettes âgées de deux et trois ans, dans des bacs de 1 000 cc alimentés en eau de mer courante. Nos observations ont débuté le 1er septembre 1972 et se sont poursuivies durant plusieurs mois. On constate que le temps moyen des intermues augmente progressivement de septembre ( $40,38 \pm 3,5$  jours pour la 1ère intermue) à  $65,6 \pm 17,4$  jours pour la 4ème intermue (fin mars, début avril). Le temps moyen de la 5ème intermue n'a pas été retenu du fait que deux exemplaires seulement ont survécu jusqu'à cette période.

D'une façon générale, les ovaires sont au repos lors de la première intermue qui suit l'éclosion estivale. Leur évolution débute dans 67,3 % des cas lors de la troisième intermue et dans 4 % des cas lors de la quatrième intermue (début avril). L'évolution de ces ovaires (du stade 1 au stade 5) s'étale sur deux ou trois périodes d'intermue (80 % des cas). Cinq crevettes seulement ont réussi à pondre. Chez les autres, les ovaires arrivés au stade 4-5, dégénéraient progressivement. Il apparaît que dans ces cas les conditions expérimentales ont perturbé l'évolution des ovaires. Chez d'autres crevettes, non isolées, mais placées dans un volume d'eau plus important, le développement des ovaires est normal et s'accompagne de pontes.

Ce qui est certain, c'est que plusieurs mues s'avèrent nécessaires pour amener les ovaires au stade 5. Ceci s'observe également dans les captures. En effet, des femelles à des stades d'intermues D 2 possédaient des ovaires à différents stades d'évolution, cette dernière étant de plus en plus évidente en fin d'année.

Le développement des ovaires est relié aux conditions thermiques. En captivité, on remarque que des femelles âgées de 7 à 8 mois seulement et maintenues à 20°C en période hivernale, effectuent plusieurs pontes successives. Dans ce cas, les ovaires évoluaient du stade 1 au stade 5 durant chaque période d'intermue.

- Evolution des ovaires après la première ponte : le développement des ovaires accompagne celui des oeufs en incubation. Ainsi, le stade 3 de ces derniers (stade défini plus loin) est corrélatif du stade 5 des ovaires.

En résumé, plusieurs intermues sont nécessaires pour amener les ovaires au stade 5 avant la première ponte. Cette dernière accomplie, une seule intermue sera suffisante pour amener la deuxième ponte.

-- Les oeufs.

ROULE 1896-1919, SOLLAUD (1923) et récemment RICHARD 1974 ont décrit avec précision l'évolution embryonnaire des oeufs de Palaeomon serratus. Nous nous sommes fixés pour objectif de définir des stades aisément identifiables, afin de suivre l'évolution embryonnaire des oeufs au sein d'une population.

- Stade 1 : du début de la segmentation de l'oeuf jusqu'au moment où le vitellus n'occupe plus que la moitié de l'oeuf.

- Stade 2 : à ce stade apparaissent les taches oculaires dans la partie antérieure de l'oeuf ; les battements du coeur au-dessus du pôle postérieur de l'oeuf sont visibles. Le vitellus ne couvre plus que le quart de l'oeuf.

- Stade 3 : les appendices sont visibles ; le vitellus se résorbe progressivement ; l'évolution se produit à la fin de ce stade.

Durant cette évolution embryonnaire, l'oeuf, de forme ovoïde, augmente de taille. Son grand diamètre passe de 0,70 mm  $\pm$  0,10 au début du stade 1 à 1,25 mm  $\pm$  0,15 en fin de stade 3.

## 2. REPRODUCTION DE LA CLASSE 0.

Cette classe qui groupe des animaux de taille hétérogène (Lot1 compris entre 16 et 32 mm) est formée de crevettes âgées, en fin d'année, de quatre à neuf mois. Seuls les individus provenant des premières éclosions commenceront leur première maturité sexuelle en hiver, par de basses températures. On peut supposer que cette évolution sera lente, compte tenu des facteurs hydrologiques.

a : secteur de Roscoff-Carantec.

En effet, l'évolution des ovaires débute en décembre où l'on observe les premiers stades 2. Les mâles, quant à eux, sont plus hâtifs, comme l'indique l'état de leurs canaux déférents emplis de spermatozoïdes dès ce moment. Trois mois plus tard, en février, 34,7  $\pm$  8 % des ovaires arrivent au stade 5 (ponte imminente), tandis que chez les plus petites crevettes de cette classe, 8,7  $\pm$  3,5 % des ovaires ne sont qu'au stade 1.

Les premières femelles grainées s'observent en février (5  $\pm$  1,8 %), le maximum se situant en mai (69  $\pm$  2,2 %) (tableau 14).

Le stade de développement des oeufs sera lent puisqu'ils resteront au stade I jusqu'en avril et même pour la majorité jusqu'en mai (tableau 15). Ce n'est qu'en mai qu'apparaissent les oeufs au stade 2

	Classe 0		Classes 1 + 2			
	Nb ex.	% F Gr	Nb ex.	% F Gr	1ère ponte	Nb ex. % F Gr 2ème ponte
octobre			728	0,7 ± 0,2		
novembre			845	34,6 ± 5,2		
décembre			432	63,8 ± 6,8		
janvier	640	0	745	98,4 ± 0,5		
février	602	5 ± 1,8	620	92,4 ± 6,5		
mars	431	19 ± 4,2	585	92 ± 7,5	327	8 ± 0,3
avril	428	50 ± 4,3	1 200	71,6 ± 5,4	428	8,5 ± 1,7
mai	558	68 ± 2,9	945	45,5 ± 3,9	285	42,5 ± 4,7
juin	568	47 ± 4,5	820	3,1 ± 0,8	368	60,1 ± 6,8
juillet début	415	28 ± 3,9			725	18,5 ± 4,3
- fin	357	0			820	
août					440	0,4 ± 0,1
septembre					380	0,5 ± 0,09

Tabl. 14. - Evolution mensuelle du pourcentage de femelles grainées chez les classes 0 et 1 + 2 d'octobre 1971 à juin 1975. En ce qui concerne les classes 1 + 2, les deux pontes saisonnières ont été séparées.

Mois	% d'oeufs au st. 1	% d'oeufs au st. 2	% d'oeufs au st. 3	Nb ex.observés
février	100			33
mars	100			81
avril	100			214
mai	53 ± 5	43 ± 6	3,9 ± 2	379
juin	20,9 ± 4,8	53 ± 6	25 ± 5,2	267
juillet (début)	0	82 ± 6,4	17 ± 6,4	117
				1091

Tabl. 15. - Evolution embryonnaire des oeufs de P. serratus (classe 0).  
 Ponte "brintanière" unique, durant les années 1972, 1973,  
 1974, 1975.

(43  $\pm$  6 %) et au stade 3 (3,9  $\pm$  2 %). Puis au cours des mois de juin et de juillet, le processus s'accélère. Les éclosions seront terminées en juillet.

Ainsi, cette ponte qui s'étire de la fin de l'hiver au début de l'été, mais avec un maximum bien affirmé en avril, mai et juin, peut être considérée comme une ponte de printemps, au terme de laquelle ces crevettes sont âgées de 12 à 14 mois. Ces résultats infirment les conclusions de SOLLAUD (1923) selon qui les jeunes femelles n'abordent leur premier cycle de reproduction qu'à leur deuxième année. La période d'éclosion des larves qui lui succède de mai à juillet est, en fait, plus estivale que printanière. A son issue, les crevettes de cette classe 0 deviendront tout naturellement la classe I.

b : secteur de l'île d'Yeu.

L'évolution est plus précoce et plus rapide qu'à Roscoff. En effet, dès le mois de décembre, plus de 50 % des femelles ont les ovaires répartis entre les stades 2 et 4, en nette avance donc sur les précédentes. En février, 36,3 % sont déjà au stade 5 ; 4,5 % seulement n'étant encore qu'au stade I.

De manière comparable, et ceci découlant de cela, le pourcentage des femelles ovigères dépasse en février 33 % (contre 4,3 % à Roscoff).

N'ayant pas eu la possibilité de suivre plus loin ces crevettes atlantiques, nous ne pouvons préciser davantage leur cycle de ponte et moins encore celle des éclosions. Mais, compte tenu de ce qui précède, il est permis d'estimer qu'elles devancent de quelques semaines celles de Roscoff, la cause devant en être attribuée à la température, plus élevée dans le Golfe (1 à 3°C) que dans la Manche où, durant cette période, elle varie entre 9 et 13°C.

A cet égard, la plasticité de P. serratus est en effet assez remarquable. Nous avons pu provoquer, expérimentalement, une précocité nettement plus grande (7 à 12 mois) et des pontes successives chez des crevettes nées en laboratoire en septembre et élevées dans une eau maintenue à 22°C, ceci compte tenu de l'alimentation peut-être plus favorable dans un élevage qu'en milieu naturel.



### 3. REPRODUCTION DES CLASSES 1 ET 2. DU SECTEUR DE ROSCOFF-CARANTEC.

Si, dans nos recherches sur l'âge, nos mensurations ont mis en évidence l'existence d'une classe 1 et d'une classe 2, elles ne permettent pas, sauf pour les tailles extrêmes, de séparer individuellement les crevettes appartenant à chacune d'elles.

Nous les traiterons donc ensemble et suivrons successivement le cycle annuel :

- du développement des ovaires chez les femelles ayant libéré leurs larves en juillet-août,
- de la durée d'incubation des oeufs après la première ponte hivernale,
- du développement des ovaires durant cette période,
- de la durée d'incubation des oeufs après la ponte printanière.

Les données ainsi recueillies devraient nous renseigner sur le cycle reproductif de ces classes.

a : évolution des ovaires des femelles non ovigères (tableau 16, figure 24).

Nos observations, étalées de juillet 1971 à février 1975, ont porté sur 4 322 individus. Sur l'ensemble des tests réalisés, la valeur de  $t$  ne dépasse jamais 2. On peut donc comparer nos observations mensuelles durant les quatre années. A l'exception des rares individus de grande taille (0,4 à 0,5 % du total) porteurs de "graines" en août et septembre dont il sera question ultérieurement, les femelles ont libéré leurs larves vers la mi-juillet. Leurs ovaires sont alors filiformes (stade 1).

Un nouveau développement va s'amorcer au mois d'août (9,74 ± 2,8 % des ovaires au stade 2). Il sera assez rapide pour que les premiers stades 5 apparaissent en septembre et soient de plus en plus nombreux les mois suivants. Ils atteindront leur maximum en janvier-février. La ponte est alors terminée. Retenons qu'elle s'étale sur six mois, de l'automne à la fin de l'hiver, mais le maximum des émissions se produisant au coeur de l'hiver, on peut la considérer comme une ponte hivernale.

b : évolution embryonnaire des oeufs (tableau 17, figure 25).

Ces observations, étalées d'octobre 1971 à juin 1975, ont porté sur 2 845 crevettes grainées. Les tests effectués indiquent que l'évolution

Mois	Nb ex.	% St.5	% St.4	% St.3	% St.2	% St.1
juillet	260					100
août	454	0	0	0	9,74 ± 2,8	90,8 ± 2,6
septembre	651	5,4 ± 1,8	4,02 ± 1,5	8,5 ± 2,2	67,9 ± 3,6	14,9 ± 2,8
octobre	783	36,9 ± 0,4	15,3 ± 2,6	30,8 ± 3,2	14,9 ± 2,5	1,74 ± 0,9
novembre	664	68 ± 3,6	18,6 ± 3	11,7 ± 2,5	1,66 ± 1	
décembre	626	83,5 ± 3	12,2 ± 2,6	3 ± 1,4	2,4 ± 1,2	
janvier	494	100				
février	390	100				

Tabl. 16.- Evolution des ovaires chez les femelles non grainées (Cl 1 + 2) (avant la première ponte, c'est-à-dire la ponte hivernale, de septembre 1971 à janvier 1975).

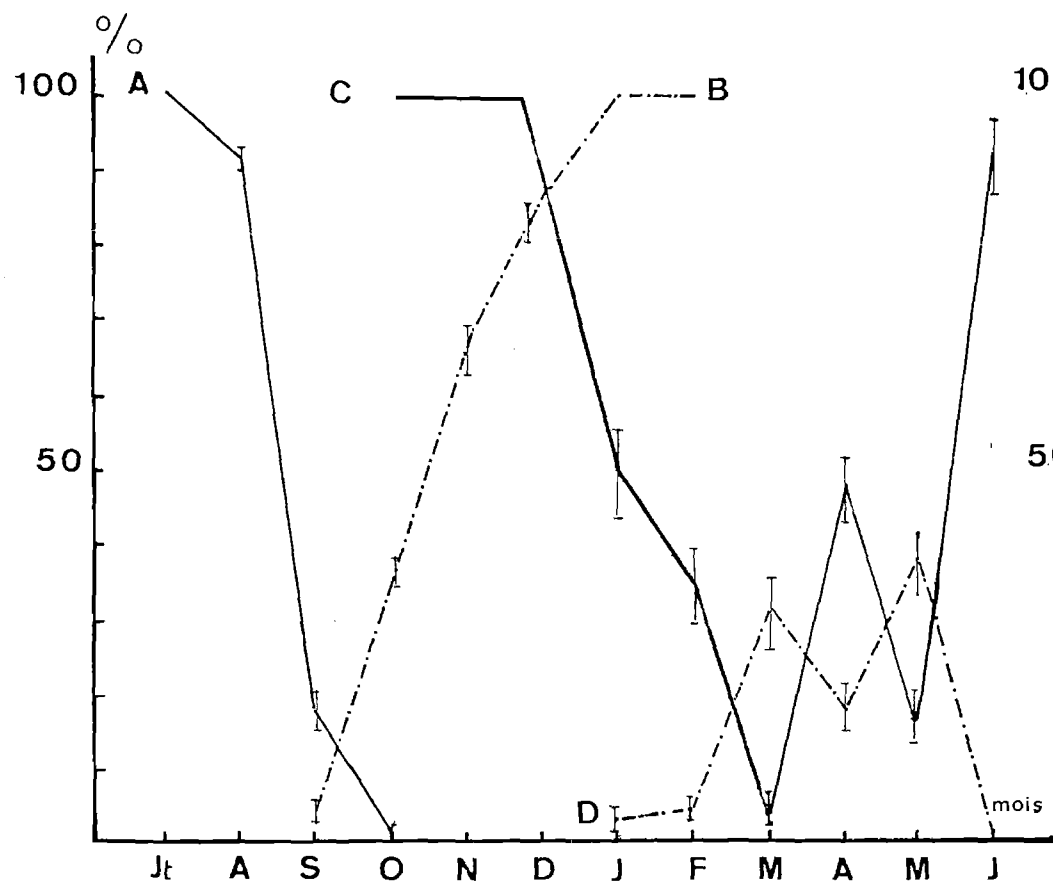


Fig. 24.- Evolution des ovaires avant la ponte hivernale (secteur Roscoff-Carantec) chez les classes 1 et 2. A : ovaires au stade 1 ; B : ovaires au stade 5. Evolution des ovaires chez les femelles ovigères (première ponte). C : ovaires au stade 1 ; D : ovaires au stade 5.

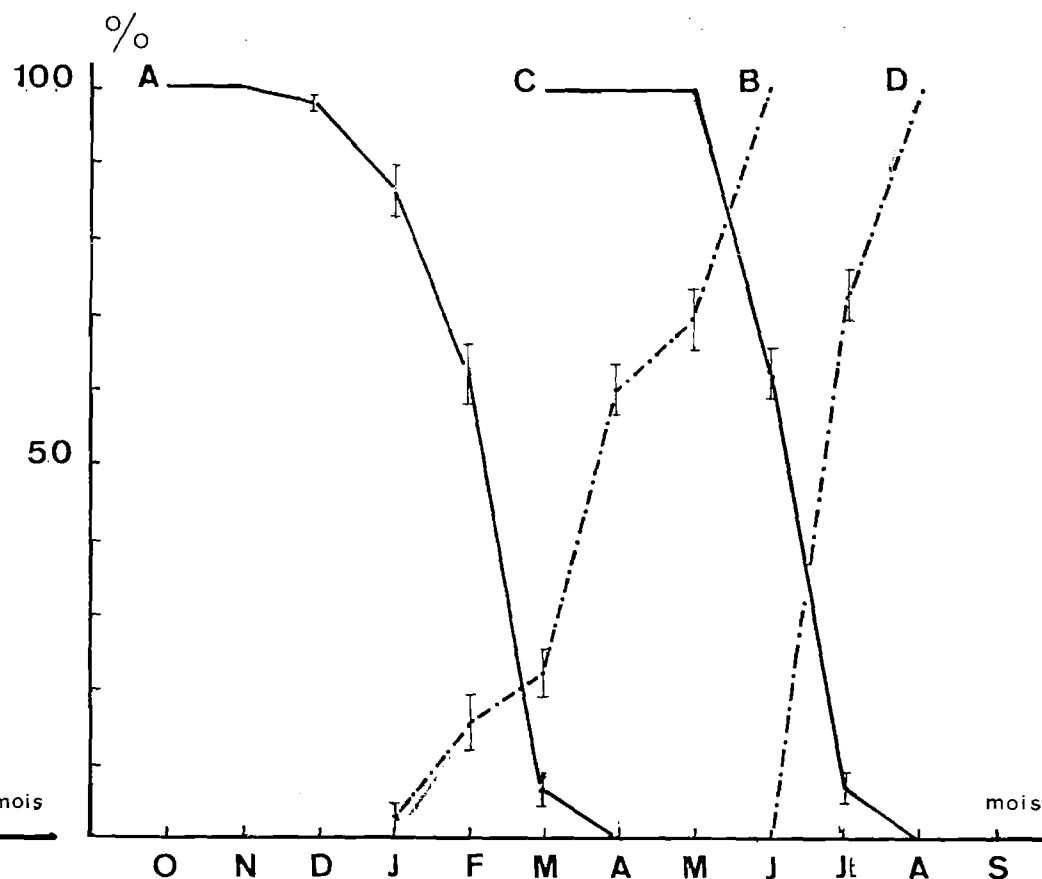


Fig. 25.- Evolution embryonnaire des oeufs de *Palaemon serratus* (secteur Roscoff-Carantec) chez les classes 1 et 2. Ponte hivernale : A : oeufs au stade 1. B : oeufs au stade 3 et "cemented". Ponte printanière : C : oeufs au stade 1. D : oeufs au stade 3 et "cemented". Les lignes verticales représentent les intervalles de confiance.



Mois	% oeufs stade 1	% oeufs stade 2	% oeufs stade 3	Nb crevettes observées Gr	% oeufs stade 1	% oeufs stade 2	% oeufs stade 3 + cemented	Nb crevettes observées Gr
octobre	100	0	0	20				
novembre	100	0	0	255				
décembre	97 ± 2	3 ± 2	0	296				
janvier	85 ± 4	14,5 ± 3,8	0	292				
février	61 ± 4,6	22 ± 4,4	17 ± 4	440				
mars	6,9 ± 2,6	72 ± 4,6	21,1 ± 4	461	100			25
avril	0	40 ± 4	60 ± 4	604	100			35
mai	0	31 ± 4,6	69 ± 4	388	100			120
juin	0	0	100	89	63,2 ± 3,9	36,7 ± 5,2	0	280
juillet				Tot. 2 845	dbt 8,3 ± 2,7	19 ± 3,8	72,6 ± 4,7	370
					fin 0	0	100	

Tabl.17. - I - Evolution embryonnaire des oeufs chez P. serratus (classes 1 + 2), provenant de la 1ère ponte ou ponte hivernale, durant les années 1971-72 ; 1972-73 ; 1973-74 ; 1974-75.

II - Idem en ce qui concerne la deuxième ponte ou ponte printanière.

embryonnaire des oeufs s'effectue à des périodes semblables et à des pourcentages comparables. Ceci nous a permis d'établir les moyennes mensuelles et les intervalles de confiance pour chacun des stades embryonnaires durant la période considérée.

En décembre, alors qu'un pourcentage important de femelles avait pondu, on constate que seulement  $3 \pm 2$  % des oeufs sont au stade 2. Puis leur évolution ira en s'accélégrant. Dès février,  $17 \pm 4$  % des oeufs sont au stade 3. A partir d'avril, il n'existe plus de stade 1.

Nous avons voulu préciser la durée d'incubation de ces oeufs qui semble varier du début à la fin de cette longue période d'évolution. Si l'on considère le temps qui sépare l'apparition des premiers stades 1 (octobre) de celle des premiers stades 3 et femelles "cemented" de février on estimera cette durée approximativement à quatre mois. Notons que pendant cette période la température des eaux a varié entre 9 et 11°C.

Nous avons contrôlé cette durée au laboratoire sur dix femelles ayant les ovaires au stade 5, mises en bacs isolés de 1000 cc, alimentés en eau de mer courante à la température de 9 à 12°C.

L'expérience, commencée fin décembre et terminée à la fin mai, a donné un temps moyen d'incubation de 140 jours (minimum 134 jours, maximum 146 jours), supérieur à notre estimation. Il est probable que les conditions expérimentales ont retardé le déroulement normal des périodes d'intermue.

Par un calcul semblable pour le temps séparant la dernière apparition de stades 1 (mars) de celle des derniers stades 3 (et femelles "cemented") à la mi-juin, nous obtenons une durée de deux mois et demi environ ; la température de l'eau ayant varié entre 10 et 13°C.

Les écarts de température, bien qu'ils soient relativement faibles et qu'ils ne soient sans doute pas le seul facteur d'intervention, expliquent pour une bonne part, selon nous, la différence de durée de l'incubation qui, du début à la fin d'une même période de ponte, peut varier du simple au double.

c : évolution des ovaires des femelles ovigères (tableau 18, figure 24).

Après la ponte d'hiver, les femelles sont devenues ovigères. Pendant qu'elles incubent leurs oeufs, ainsi que nous venons de le voir, leurs ovaires vont se développer. Les tests de t établis mensuellement sur l'ensemble de la période (janvier 1972 à juin 1975) sont, à une unité près, inférieurs à 2. Ceci démontre le rapport existant dans nos observa-

	Nb ex.	% St.5	% St.4	% St.3	% St.2	% St.1
décembre	296	0	0	0	0	100
janvier	292	3,4 $\pm$ 2,4	3,2 $\pm$ 2	16,1 $\pm$ 4,3	26,4 $\pm$ 5,2	51 $\pm$ 6
février	440	3,9 $\pm$ 1,6	12 $\pm$ 3,2	12,05 $\pm$ 3	36,1 $\pm$ 4,6	36 $\pm$ 4,6
mars	461	31 $\pm$ 4,8	30,4 $\pm$ 4,8	21,05 $\pm$ 4,1	12,5 $\pm$ 3,4	6,7 $\pm$ 2,2
avril	604	18,5 $\pm$ 3,2	11,8 $\pm$ 2,6	9,9 $\pm$ 2,4	10,8 $\pm$ 2,6	48,5 $\pm$ 4
mai	388	38,14 $\pm$ 4,8	14,9 $\pm$ 3,6	7,7 $\pm$ 2,6	20,9 $\pm$ 4,1	18,4 $\pm$ 3,8
juin	89	0	0	2,7 $\pm$ 1,6	4,5 $\pm$ 4,4	92,8 $\pm$ 5,4

Tabl. 18. - Cl 1 + 2 : évolution des ovaires chez les femelles grainées (poncte hivernale ou 1ère ponte).

tions mensuelles d'une année sur l'autre. En effet, si en janvier la plupart d'entre elles ont encore leurs glandes en repos (stade 1), un certain nombre évolue vers le stade 5, déjà atteint par une faible minorité (3,4 + 2,4 %).

Leur développement se poursuit vigoureusement en mars, au point qu'un tiers de l'effectif témoigne d'une ponte prochaine et même en cours.

En avril, un phénomène intéressant se produit qui doit être retenu. Les pourcentages s'inversent. Ceux des stades intermédiaires et du stade 5 ont fortement diminué tandis que le stade 1, qui était sur le point de disparaître, représente de nouveau presque 50 % de l'ensemble comme si la ponte était sur le point de se terminer.

Toutefois, en mai, la situation se renverse une nouvelle fois à l'avantage des femelles en cours de ponte ou prêtes à pondre. Les chiffres négatifs de juin montrent bien que c'est effectivement en mai que cette ponte a pris fin.

Notre conclusion sera que cette ponte relativement continue passe, à cause de la coupure d'avril, par deux maxima, l'un en mars, l'autre en mai. Les deux phases de cette ponte de printemps ne sont pas accidentelles. Elles traduisent le mélange des classes 1 et 2 qui, pour les raisons indiquées plus haut, n'ont pu être étudiées séparément.

Les oeufs issus de cette ponte sont, en mai, au stade 1 ; leur évolution sera rapide en juin et ils seront tous au stade 3 terminal à la fin de juillet (tableau 17 II).

De même que pour la ponte d'hiver, le temps d'incubation des oeufs de la ponte de printemps varie dans de notables proportions suivant qu'ils ont été émis au début ou à la fin de la période. Comme précédemment, nous avons contrôlé au laboratoire ce temps d'incubation pour dix femelles ayant pondu à la mi-mai, mises dans des bacs alimentés en eau courante dont la température a varié entre 13°5 et 14°5 C.

La durée moyenne d'incubation a été de 47,7 jours (minimum 46 jours, maximum 50 jours), l'apparition des taches oculaires survenant au 27<sup>ème</sup> jour.

Ce temps nettement moindre que le plus court vérifié pour la ponte d'hiver confirme bien le rapport existant entre la température et la durée de l'incubation.



à : variations du pourcentage des femelles ovigères en fonction des périodes de ponte et d'incubation (figure 26).

Nous avons porté en graphique les pourcentages mensuels des femelles ovigères de Roscoff-Carantec. Les polygones de variation obtenus révèlent que la ponte d'hiver concerne un nombre de crevettes nettement plus important que la ponte de printemps.

Cette différence doit être attribuée à deux causes :

- toutes les crevettes n'effectuent pas de seconde ponte, notamment celles des plus petites tailles (vraisemblablement les moins âgées de la classe I). En effet, chez 40 % des femelles incubantes (ponte d'hiver) les ovaires n'évoluent pas,

- à la mortalité qui, après la période hivernale, ne manque pas de frapper un certain nombre de crevettes de la classe 2 qui sont alors âgées de plus de deux ans et demi, c'est-à-dire non loin du terme de leur existence qui, à quelques exceptions près, ne dépasse pas trois années.

Ces exceptions apparaissent d'ailleurs sur le graphique, en août et septembre, pour une troisième ponte annuelle, d'été, que nous considérons comme négligeable car elle n'affecte que les quelques 0,4 à 0,5 % de femelles survivant à cette troisième année. Nous devons signaler que DESBROSSES (1951) estimait que cette troisième ponte était normale sur le littoral atlantique.

Ayant mis en évidence la particulière sensibilité de P. serratus à l'action de la température qui, suivant qu'elle est basse ou plus élevée, ralentit ou accélère le déroulement de la ponte et de l'incubation au sein d'une même population, nous ne serons pas surpris des différences qui peuvent exister entre cette population de Roscoff et celles, plus septentrionales, des eaux britanniques.

Ainsi, le début de la ponte d'octobre-novembre à Roscoff est en avance d'un bon mois sur celui de Plymouth où FORSTER (1951) ne l'observe qu'en décembre.

L'écart est encore plus important avec le Pays de Galles où COLE (1958) ne le signale qu'en mai.

De même, les premières femelles "cemented" que l'on trouve dès janvier à Roscoff n'apparaissent qu'à partir de février à Plymouth et seulement à la fin de mai en Mer d'Irlande.

A contrario, le temps d'incubation, qui est de quatre mois et demi pour la Manche aussi bien à Plymouth qu'à Roscoff, se réduit à trois mois en Mer d'Irlande.



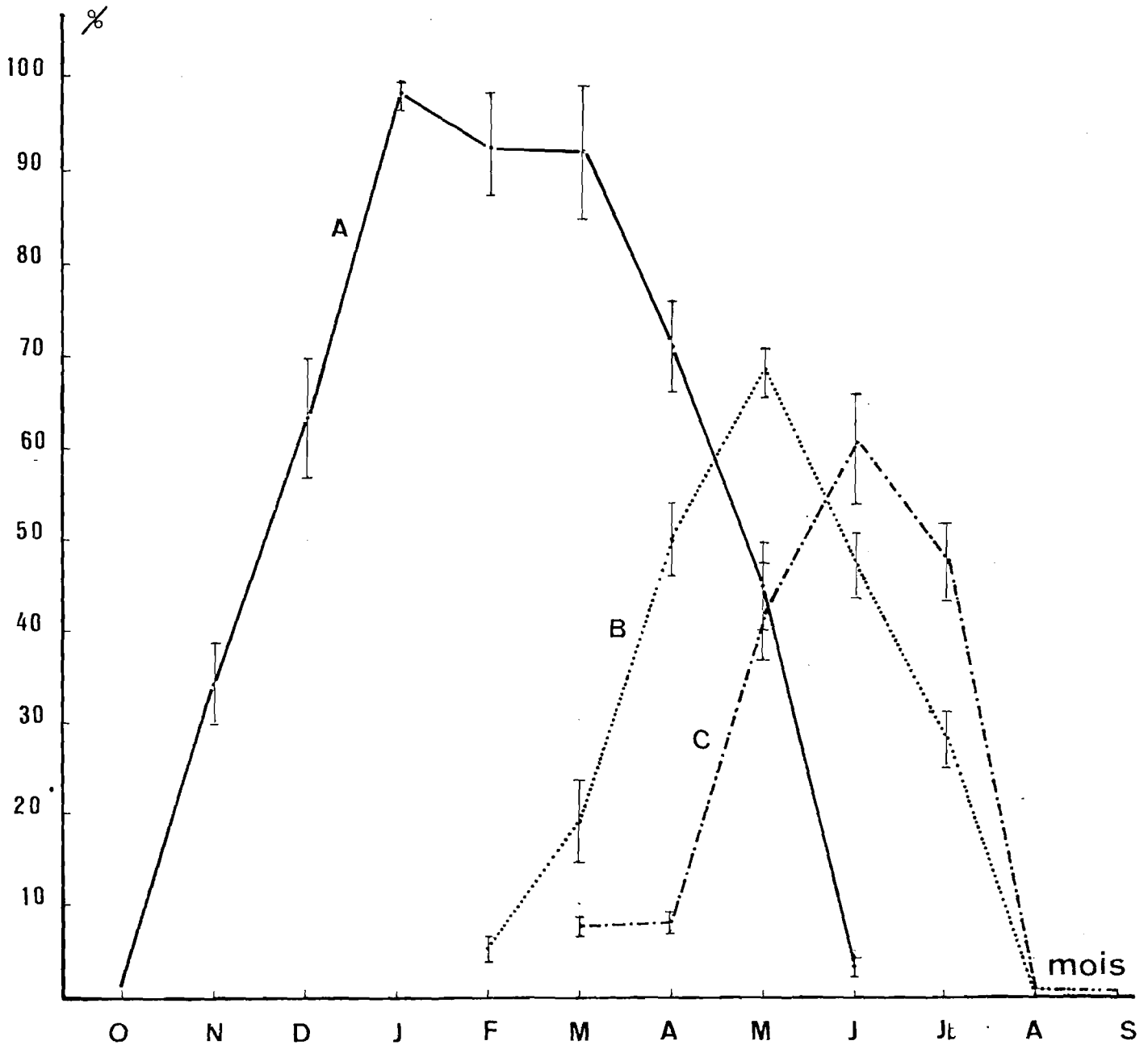


Fig. 26. - Evolution mensuelle du pourcentage de femelles ovigères. A : classes d'âge 1 et 2, ponte hivernale ; B : idem, ponte printanière ; d'août à septembre, ponte estivale ; C : classe 0. Les lignes verticales indiquent les intervalle de confiance.



Mais la contradiction n'est qu'apparente. En effet, la ponte ne pouvant se produire en hiver sur les côtes du Pays de Galles, en raison des températures trop basses, est retardée jusqu'au printemps. Or, à ce moment-là, les eaux de la Mer d'Irlande sont plus chaudes que celles de la Manche en hiver.

Il en résulte aussi que cette ponte est moins étendue dans le temps (avril-juin). De plus, selon COLE, elle est rarement suivie d'une seconde ponte annuelle, alors que les crevettes des classes I et 2 de la Manche pondent en majorité une deuxième fois.

e : rapport entre la taille du céphalothorax (Lct 1), le nombre d'oeufs et le nombre de larves émises (figure 27).

Nous avons établi ce rapport en comptant, d'une part les oeufs au stade 1 de leur développement embryonnaire chez 98 crevettes dont le Lct1 était compris entre 25 et 51 mm et, d'autre part, les larves au moment de l'éclosion chez 70 femelles récemment capturées dont le Lct1 variait de 27 à 46 mm. La représentation graphique montre que les points s'alignent suivant une courbe de type  $Y = a.X^b$  pour le nombre d'oeufs et une courbe de type  $Y = ax + b$  pour le nombre de larves.

Les équations sont les suivantes :

nombre d'oeufs =  $0,1185 \text{ Lct1}^{2,7474}$  avec  $r = 0,947$

nombre de larves =  $110,6 \text{ Lct1} - 2517,6$  avec  $r = 0,890$

Il apparaît (figure 27) que le nombre moyen des oeufs passe de 800 pour un Lct1 de 25 mm à 5 800 pour un Lct1 de 51 mm. Le nombre moyen de larves émises passe de 468 pour un Lct 1 de 27 mm à 2360 pour un Lct1 de 46 mm. On remarque ainsi que :

- le nombre d'oeufs et de larves croît avec l'âge des sujets,
- en captivité, tous les oeufs n'éclosent pas ; le déchet augmentant avec l'âge des crevettes, la pente de la droite représentative du nombre de larves tend à diminuer par rapport à celle des oeufs. Ces différences peuvent être attribuées aux conditions expérimentales,
- par rapport à une même longueur de céphalothorax, des écarts importants peuvent exister tant pour le nombre d'oeufs que pour le nombre de larves.

Nos chiffres diffèrent de ceux que REEVE (1970) a obtenus à Conway. Pour un Lct1 de 27 mm, 1 300 oeufs sont dénombrés par cet auteur, contre  $1\ 000 \pm 140$  par nous-même. Curieusement, nos chiffres varient en sens inverse lorsqu'il s'agit de larves. Pour un Lct1 de 40 mm, REEVE



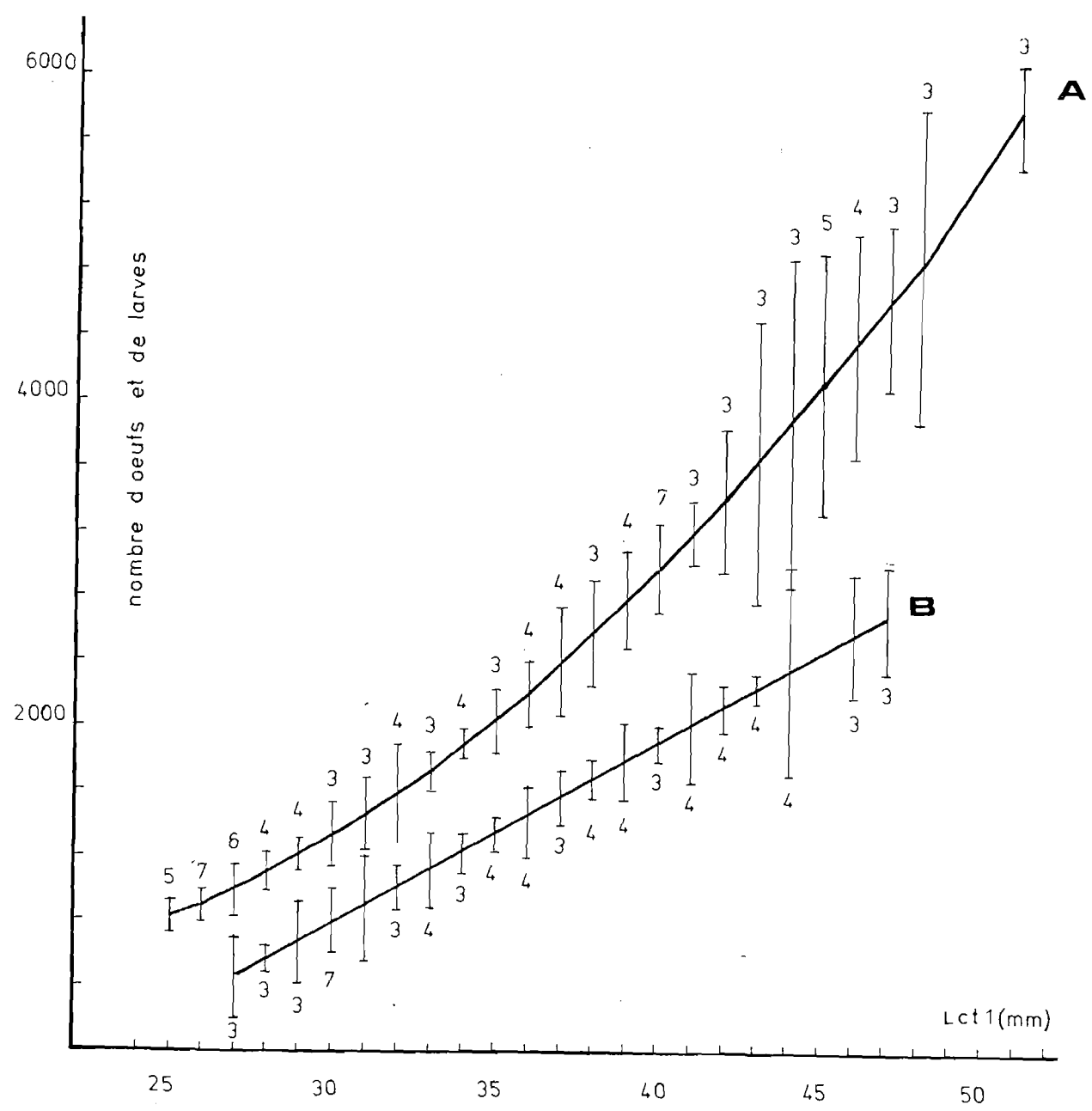


Fig. 27. - Evolution du nombre d'oeufs (A) et de larves (B) en fonction de la longueur du céphalothorax. Les intervalles de confiance pour chaque longueur sont figurées en traits verticaux ; les chiffres indiquent le nombre d'individus ayant servi à déterminer les moyennes.





indique 900, nous-même 1 880  $\pm$  90. Il est probable que REEVE n'a pu séparer assez tôt les larves de leurs mères au moment de l'éclosion et que celles-ci les ont dévorées, le cannibalisme n'étant pas rare en de telles circonstances.

#### 4. RESUME ET CONCLUSION DU CHAPITRE III.

Des longues séries d'analyses auxquelles nous avons procédé ont été dégagées et précisées un certain nombre de notions qu'il nous paraît utile de résumer ci-dessous.

a : les crevettes de la classe 0 du secteur de Roscoff, issues des pontes hivernales des classes 1 et 2, débutent leur ovogénèse à partir du 9ème mois et commencent leurs pontes à partir du 11ème mois. Elles libèrent leurs larves alors qu'elles ont dépassé leur première année, devenant tout naturellement la classe 1. La longue période de ponte, dont le maximum se situe au printemps, s'étire durant près de six mois. La figure 28 montre le cycle de la reproduction chez cette classe.

Cette ponte est plus précoce de quelques semaines dans le Golfe de Gascogne.

b : les crevettes des classes 1 et 2, qui sont respectivement dans leur deuxième et leur troisième année, se livrent à deux pontes annuelles : la première - de l'automne au printemps avec maximum en hiver - à laquelle participe l'ensemble des crevettes de ces deux contingents ; la seconde, de la fin de l'hiver au début de l'été, avec un maximum au printemps. Moins importante que la première, elle ne concerne que 60 % environ des effectifs et se trouve en outre affectée par la mortalité qui frappe les plus âgées des crevettes.

Une troisième ponte d'été, pour ainsi dire résiduelle, est le fait des rares individus survivant à leur troisième année.

Ces pontes se succèdent avec une relative continuité, les ovaires se développant corrélativement avec les oeufs portés par les femelles ovigères (figure 29).

c : l'incubation des oeufs est d'une durée variable suivant la saison. Elle peut être de quatre mois en hiver et de deux mois à la fin du printemps. Comme la ponte, mais de manière plus sensible, elle est en rapport direct avec les variations de la température.



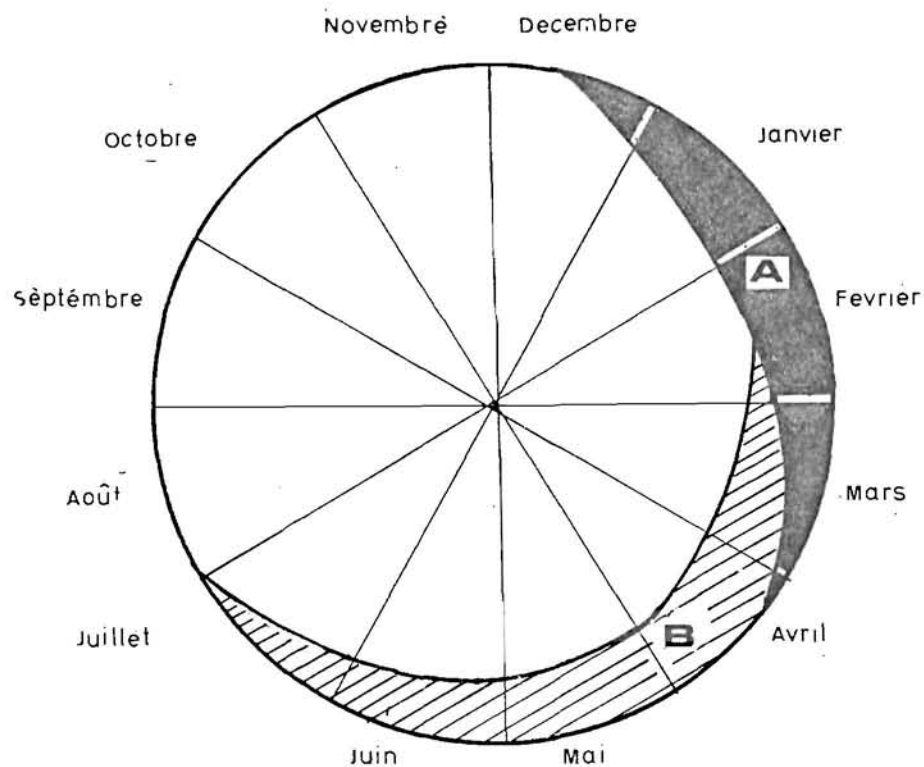


Fig. 28. - Cycle de la reproduction chez la classe 0.  
 A : évolution dans le temps des ovaires.  
 B : idem en ce qui concerne les femelles grainées.

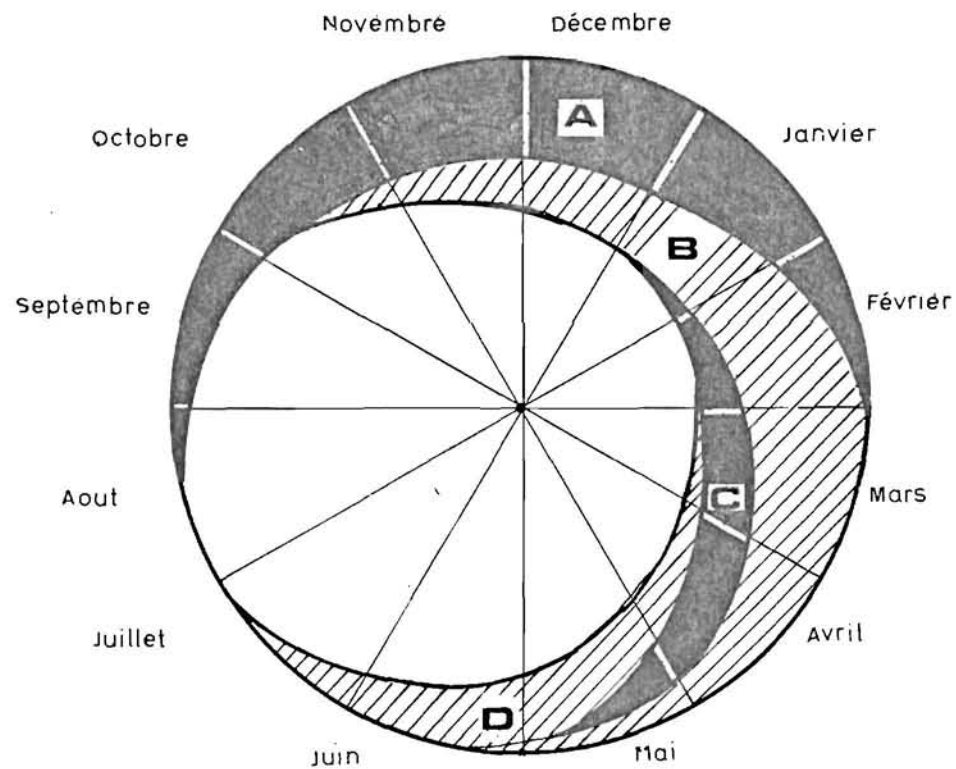


Fig. 29.- Cycle reproductif chez les classes 1 et 2. A : période d'évolution des ovaires chez les femelles non grainées. B : apparition des femelles grainées (1ère ponte). C : évolution dans le temps des ovaires des femelles grainées. D : apparition des femelles grainées (2ème ponte).  
 NB - la maturité sexuelle étant plus rapide chez les femelles les plus âgées, il s'en suit que la représentation sur cette figure des classes 1 et 2 entraîne un étalement des périodes d'ovogénèse et de ponte.



d : l'influence de ce facteur est évidente dans le milieu naturel. Elle l'est davantage encore dans les expériences que nous avons faites pour contrôler son importance. Nous avons démontré qu'avec une eau à 22°C on pouvait avancer la maturité des jeunes de deux à trois mois et provoquer deux à trois pontes avant l'âge d'un an. De même, la période d'incubation pouvait être abaissée à 28 jours.

e : enfin, il a été établi que la fécondité de P. serratus est relativement faible surtout s'il est tenu compte du nombre important d'oeufs qui n'écloient pas.

## DEUXIEME PARTIE : ELEVAGE

### CHAPITRE I - LE DEVELOPPEMENT DES LARVES EN LABORATOIRE ET LES FACTEURS QUI LE CONDITIONNENT.

On s'est intéressé depuis longtemps déjà au développement larvaire de P. serratus. Dans le but d'identifier les larves du plancton, GURNEY (1924) et SOLLAUD (1923) en ont décrit les différents stades ; les caractères morphologiques seuls les ont intéressés.

C'est en 1969 que REEVÉ a décrit pour la première fois les techniques d'élevage et étudié l'influence de la température et de la salinité sur la croissance et la survie des larves.

Plus récemment, des auteurs comme WICKINS (1972), FIGUEIREDO (1973), COATANER (1974), RICHARD (1974) se sont penchés sur l'importance de plusieurs facteurs, notamment la nourriture, la qualité de la lumière, le développement larvaire et l'organotrophie des larves de P. serratus.

Quant à nous, suivant le but que nous avons visé, nous porterons plus particulièrement notre attention sur la qualité des divers aliments qui peuvent être administrés aux larves, sur le renouvellement de l'eau, la densité des larves captives, les conditions optimales de salinité et de température dont la connaissance exacte nous semble essentielle.

Mais d'abord, nous aurons à présenter nos méthodes d'expérimentation, ainsi que les opérations préliminaires auxquelles nous avons dû procéder.

#### 1. MATERIEL ET METHODE.

##### a : récolte des femelles ovigères.

Les femelles ovigères sont capturées à l'aide de casiers dans le secteur de Roscoff. Elles sont aussitôt placées dans des bacs alimentés

en eau de mer courante et à température variable suivant la saison (9 à 14°C). Afin de réduire le temps d'incubation, nous élevons en quarante huit heures la température de l'eau jusqu'à 20°C. Les pontes de P. serratus sont très étalées, d'octobre à juillet, avec deux pics situés en janvier et mai. En agissant sur la température de l'eau, nous pouvons réduire le temps d'incubation des oeufs et obtenir des larves pratiquement toute l'année.

b : récolte des larves.

Les oeufs au dernier stade de développement embryonnaire sont reconnaissables à l'oeil nu : le vitellus de couleur brune a en effet totalement disparu ; les yeux, de couleur noire, se distinguent aisément sur le corps transparent de l'embryon : les larves vont éclore.

Leur récolte peut se faire, soit en utilisant la méthode de WICKINS (les larves écloses dans un récipient en circuit ouvert passent par un trop plein dans un bac pourvu, à sa sortie, d'un filtre en nylon, elles sont ainsi retenues); soit en isolant les femelles, dont les oeufs sont prêts à éclore, dans un bac en grillage placé lui-même dans un autre, de volume supérieur. Les larves, aussitôt écloses, passent à travers le grillage du premier et sont attirées, grâce à leur phototropisme positif, vers un point éclairé du deuxième ; on évite ainsi que les mères ne mangent leur progéniture.

Dans le cas d'un élevage à grande échelle, il est préférable de récolter des larves au même stade ou, à la rigueur, à des stades qui ne sont séparés que par une seule mue, afin d'éliminer au maximum, là aussi, le cannibalisme.

c : dispositif expérimental.

Deux types de récipients ont été utilisés pour ces élevages de larves ; des cristallisoirs de deux litres et des bacs en matière plastique de 30 ou 55 litres. L'eau était renouvelée tous les deux jours et oxygénée à l'aide de diffuseurs.

Dans nos essais préliminaires ont été utilisées de l'eau de mer filtrée à 0,45  $\mu\text{m}$  et de l'eau de mer non filtrée. Aucune modification dans le pourcentage des post-larves obtenues n'ayant été enregistrée, nous avons par la suite employé de l'eau de mer non traitée. WICKINS (1970) et REEVE (1969) considèrent également qu'il n'y a pas avantage à utiliser de l'eau filtrée ou traitée aux ultra-violets.

La température de l'eau a été maintenue à 22°C ou 25-27°C selon les expériences.

Des lots de larves ont été soumis aux salinités suivantes : 3, 5, 7, 10, 15, 20, 25, 30, 35‰. Les larves ont subi un éclairage naturel, avec une photophase variant entre 13 et 16 heures.

d : nourriture.

Les premiers stades larvaires reçoivent des Nauplii d'artémies. BOOKHOOT et COSTLOW (1970) ainsi que WICKINS (1972) ayant signalé que l'origine des oeufs d'Artemia pouvait avoir une influence sur le développement larvaire des crustacés, nous avons utilisé deux types d'oeufs d'artémies : ceux de Californie (USA) et ceux des Salins du Midi (FRANCE).

Nous leur avons également fourni des artémies âgées de trois à quatre jours et ayant été nourries avec des algues unicellulaires telles que Tetraselmis suecica et Phaeodactylum tricornutum.

La concentration en Nauplii dans les basses d'élevage a été maintenue voisine de dix au millilitre.

Diverses autres nourritures ont été proposées aux larves : oeufs de morue frais, oeufs de P. serratus ou de Crangon crangon, oeufs d'oursin Sphaerechinus granularis (dont la ponte était provoquée par inoculation d'acétylcholine), chair de moule lyophilisée et finement broyée.

## 2. DESCRIPTION SOMMAIRE DES DIFFERENTS STADES LARVAIRES.

Avant d'exposer le résultat de nos expériences, il nous faut rappeler brièvement les principaux caractères morphologiques décrits par SOLLAJD (1923) et GURNEY (1942) pour la différenciation des différents stades larvaires (figure 30) car ils nous seront utiles pour le développement qui va suivre.

1er stade : aucune épine sur le bord supérieur du rostre ; telson triangulaire non séparé du sixième segment abdominal.

2ème stade : une épine sur le bord supérieur du rostre ; telson à bord postérieur droit ; uropodes visibles par transparence.

3ème stade : deux épines sur le bord supérieur du rostre ; uropodes formés, bilobés mais non articulés.

4ème stade : trois épines sur le bord supérieur du rostre ; uropodes articulés ; extrémité du telson moins large que sa base ; bourgeons des pléopodes visibles.



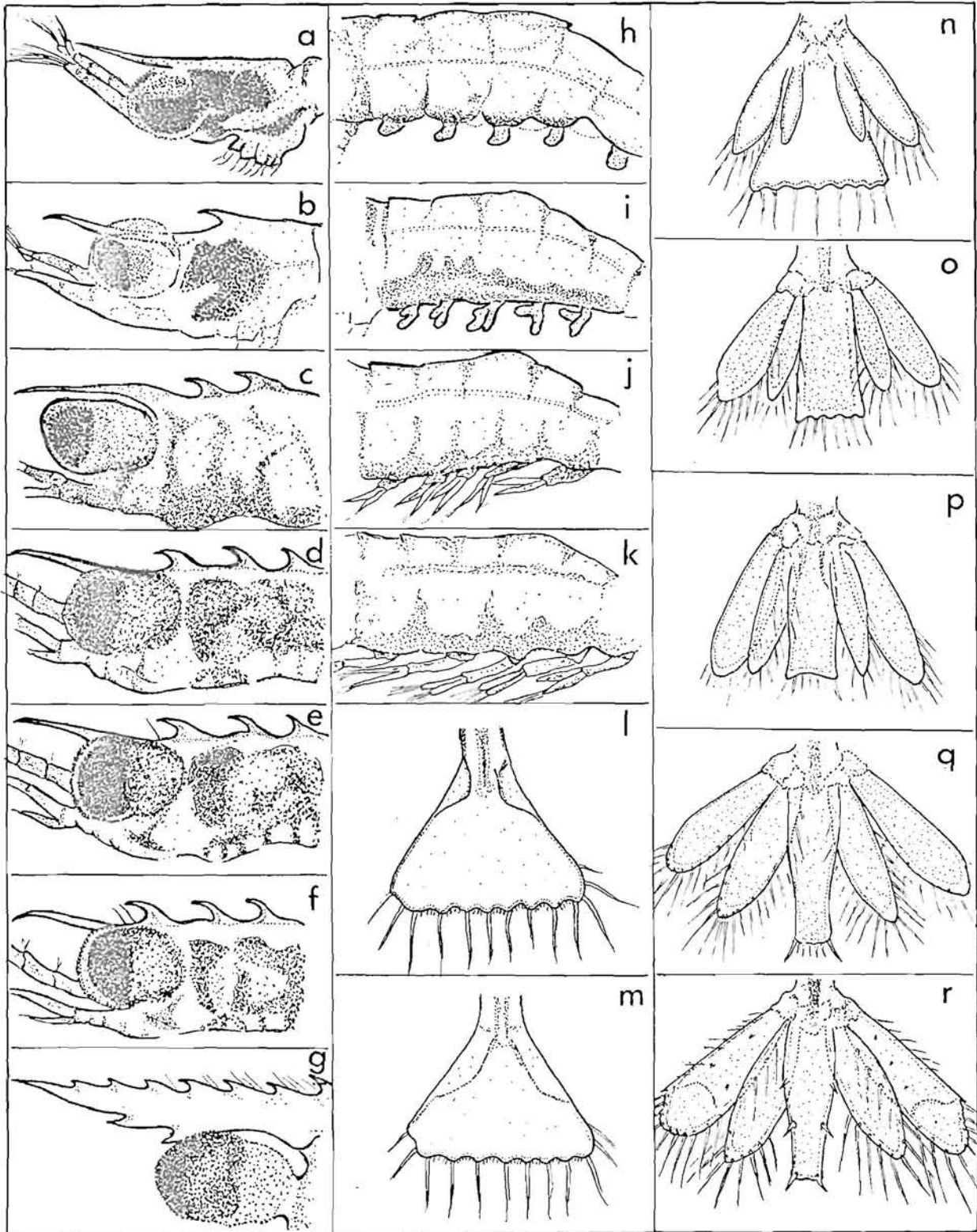


Fig.30.- Caractères de diagnose permettant l'identification rapide des différents stades larvaires de Palaemon serratus ( a - l : 1er st., b - m : 2ème st., c - n : 3ème st., d - h - o : 4ème st., e - i - p : 5ème st., f - j - q : 6ème st et 7ème st., g - k - r : post-larve).



5ème stade : les caractères de diagnose sont plus délicats à définir. A partir de ce stade, et jusqu'à celui précédant la métamorphose, il y aura toujours trois épines sur le bord supérieur du rostre. Telson de forme quadrangulaire ; pléopodes formés, mais non bilobés. Généralement une soie apparaît entre l'extrémité du rostre et la première épine.

6ème stade : pléopodes bilobés avec des soies à leur extrémité ; habituellement deux soies apparaissent entre l'extrémité du rostre et la première épine.

7ème stade : identique au sixième et correspondant probablement à une mue supplémentaire ; généralement trois soies sont visibles entre l'extrémité du rostre et la première épine.

Il est admis que les trois premiers stades larvaires correspondent à des zoés ; l'apparition des pléopodes définit les mysis.

La métamorphose survient normalement après la sixième mue, lorsque les conditions optimales d'élevage sont réalisées. Cependant, des mues surnuméraires peuvent se produire entre le sixième stade et la métamorphose lorsque ces conditions ne sont pas remplies (jusqu'à treize mues depuis la première zoé, dans certains cas).

La longueur totale des larves (de la pointe du rostre au milieu de l'extrémité du telson) en fonction des stades larvaires a été déterminée par de nombreux auteurs (SOLLAUD 1923 ; REEVE 1969 b ; RICHARD 1974).

Nous avons, pour notre part, calculé le poids moyen des larves à leurs différents stades et déterminé l'intervalle de confiance à la moyenne. Il évolue régulièrement de l'éclosion (premier stade = 0,408 mg  $\pm$  0,010) jusqu'à la métamorphose (post-larve = 4,040 mg  $\pm$  0,140). La représentation graphique semble indiquer cependant une croissance pondérale plus rapide à partir du troisième stade.

1er stade = 0,408 mg $\pm$ 0,010	5ème stade = 1,540 mg $\pm$ 0,030
2ème stade = 0,560 mg $\pm$ 0,020	6ème stade = 2,010 mg $\pm$ 0,020
3ème stade = 0,680 mg $\pm$ 0,045	7ème stade = 2,740 mg $\pm$ 0,030
4ème stade = 1,110 mg $\pm$ 0,030	post-larve = 4,040 mg $\pm$ 0,140

### 3. FACTEURS CONDITIONNANT LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE.

Nous envisagerons ici successivement les effets, sur ce développement, de divers types de nourritures, de la densité de larves au litre, de la salinité et de la température.

#### A. TYPES DE NOURRITURE.

a : Nauplii d'Artemia salina provenant de deux secteurs géographiques différents (Californie, USA, et département de l'Hérault, FRANCE). Les essais ont été effectués sur 1 000 larves à raison de 200 par cristallisoir de deux litres, à la température de 22°C et à la salinité de 32‰. L'influence des deux types d'artémies sur le développement larvaire a été précisé.

Quelle que soit l'origine des artémies, le temps moyen nécessaire pour atteindre le quatrième stade larvaire est le même et les taux de survie semblables.

Au-delà, les mues continuent à se produire tous les deux ou trois jours chez les larves nourries avec les artémies de Californie.

Par contre, le synchronisme des mues est perturbé chez les larves nourries avec les artémies des Salins du Midi. Dans les deux cas cependant, le pourcentage de survie total (larves et post-larves) avant la métamorphose est voisin de 60 %.

La métamorphose débute au 19<sup>ème</sup> jour ; mais le temps séparant l'apparition de la première et de la dernière post-larve est de 17 jours avec les artémies de Californie et de 40 jours avec celles des Salins du Midi.

Dans ce dernier cas, la métamorphose est le plus souvent incomplète, l'animal n'arrivant pas à se dégager entièrement de son exuvie et le pourcentage final de post-larves viables est compris entre 2,5 et 8 %.

Par contre, chez les larves nourries avec des artémies de Californie, la métamorphose se produit normalement et le pourcentage total de post-larves obtenu se situe entre 45 et 60 %.

Pour vérifier les observations faites avec les artémies des Salins du Midi, d'autres essais portant sur un plus grand nombre de larves (9 500 zoés réparties dans quatre bacs de 50 litres à raison de 1 000, 1 500, 2 500 et 4 500 zoés par bac) ont été effectués (figure 31).

Le même phénomène que précédemment a été constaté à la métamorphose. On observe que les pourcentages de post-larves obtenus dépendent de la densité de larves au litre et varient de 44 % à 6 %. En aucun cas, les post-larves ne survivent plus de trois jours.

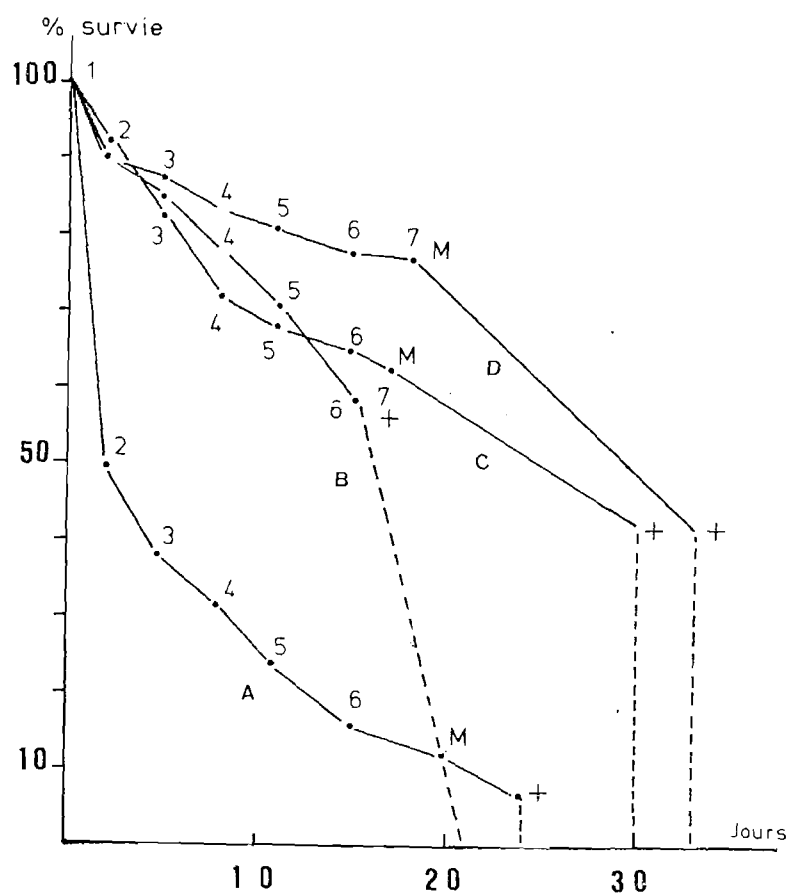


Fig. 31. - Evolution du pourcentage de survie chez les larves de P. serratus nourries avec des Artemia salina provenant des Salins du Midi.  
 1,2,3,4,5,6 : stades larvaires.  
 M : début de la métamorphose.  
 + : mortalité. A : bac à 4500 larves ; B : bac à 2500 larves ;  
 C : bac à 1500 larves ; D : bac à 1000 larves.



Au terme de ces expériences, on note donc une différence importante entre les deux types d'artémies utilisés. Des anomalies apparaissent avec celles des Salins du Midi, à partir au stade 4, et aboutissent à une métamorphose incomplète.

Dans un troisième essai, nous avons cherché à savoir si l'effet dépressif, causé par les artémies des Salins du Midi, pouvait être annulé et à quel moment.

Des larves ont été alimentées depuis l'éclosion avec ce type d'artémie durant 14 jours, puis les stades 4, 5 et 6 obtenus, séparés et nourris avec des nauplii d'artémies de Californie.

On constate alors que les stades les plus jeunes achèvent leur développement larvaire normalement (72 % de post-larves viables), tandis que les stades plus âgés présentent les symptômes décrits précédemment et meurent à la métamorphose.

Les anomalies relevées portent sur la pigmentation et la morphologie : chez les larves normales, une pigmentation bleue se développe et masque les chromatophores bruns caractéristiques.

Des écarts de taille sensibles se voient à partir du quatrième stade et sont particulièrement accentués aux derniers stades larvaires. Certains appendices (pléopodes, péréiopodes) et le rostre ont un développement anormal. Ainsi les pléopodes d'un stade 7 n'atteignent jamais la forme et la longueur définies pour ce stade. Le bord supérieur du rostre est dépourvu de soies et ne présente que deux épines au lieu de trois.

Chez les post-larves, les figures 32 a et 32 b comparées montrent les différences de taille au niveau des pléopodes entre individus anormaux et normaux.

Les péréiopodes n'acquièrent pas l'état de turgescence habituel (figure 32 c) ; la faiblesse de ces appendices et un manque de coordination apparent entraînent une position inhabituelle : l'animal, couché sur le côté, est incapable de nager et de se nourrir. Enfin, le rostre est recourbé dans la plupart des cas.

Avant nous, plusieurs auteurs ont démontré que l'origine des artémies avait une influence certaine sur le développement des larves de crustacés. LITTLE (1969) pour Palaemon macrodactylus, BOOKHOOT et COSTLOW (1970) pour différents crabes : Rhithropanopeus harrissii, Hexapanopeus angustifrons, Libinia emarginata, Callinectes sapidus constatent qu'avec les artémies de l'Utah, les post-larves ou les régaloopes ne se métamorphosent pas entièrement et meurent rapidement. Des variations sont notées d'une espèce à l'autre : chez Palaemon serratus, WICKINS (1970), COATNER (1974), utilisant les mêmes artémies n'obtiennent que 7,6 à 14,5 % de post-larves viables.





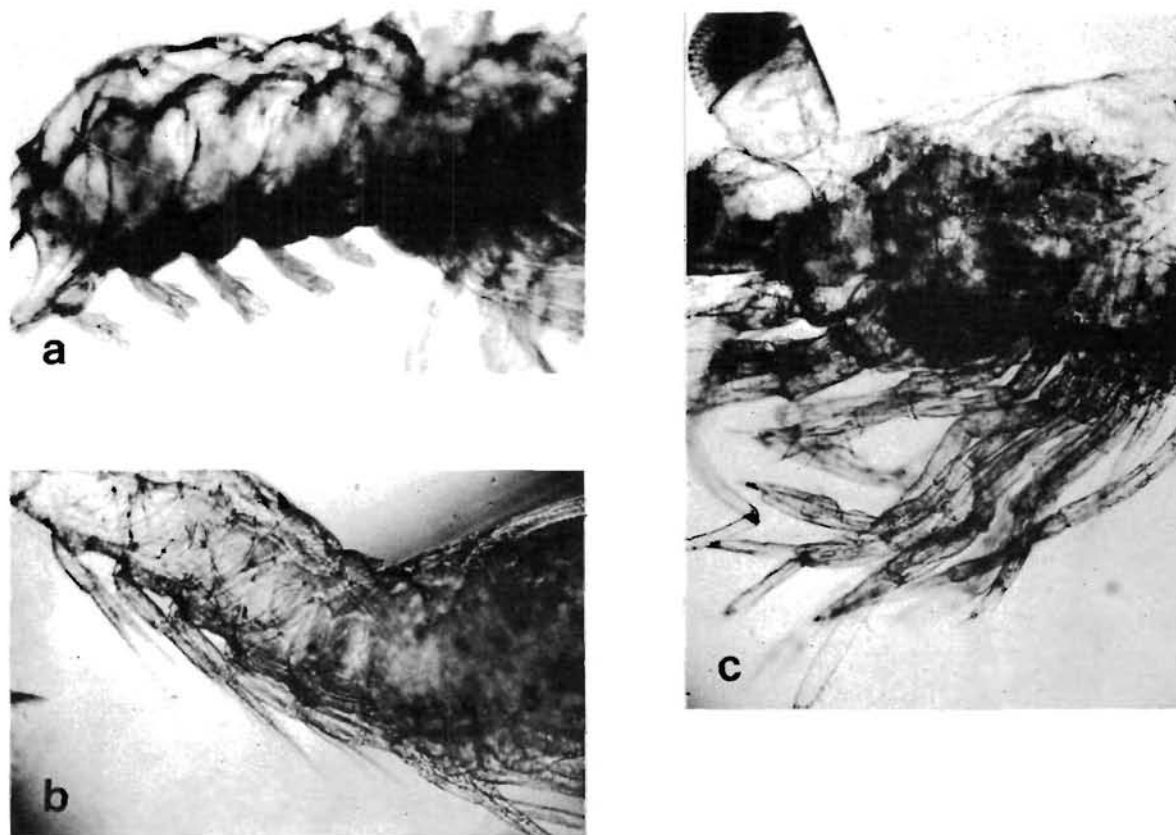


Fig. 32. - a : pléopodes de post-larve anormale ; b : pléopodes de post-larve normale ; c : péreiopodes "froissés" de post-larve anormale.



BOOKHOUT suggère que les anomalies morphologiques, la paralysie et le manque de coordination chez R. harrissii pourraient être dus à certains pesticides (DDT) ayant contaminé les oeufs d'artémies. L'accumulation progressive du DDT dans l'hépatopancréas des larves au cours de leur développement atteindrait un seuil létal à la métamorphose. Cette hypothèse pourrait expliquer les résultats que nous avons obtenus. Les observations faites au cours du troisième essai (larves nourries avec les artémies des Salins du Midi) renforcent cette hypothèse, quand on sait l'utilisation massive de pesticides faite dans cette région jusqu'en 1974 pour lutter contre les moustiques.

b : autres types de nourritures testées.

Compte tenu des conditions optimales de température et de salinité que nous avons définies préalablement, cet essai a été réalisé à 26-27°C et à 25‰. Les larves ont été placées dans trois cristallisoirs de deux litres à raison de 100 larves au litre, soit 500 zoés pour chaque type d'aliment proposé.

Nous avons tout d'abord nourri les larves, dès l'éclosion, avec des oeufs de Palaemon serratus, de Crangon crangon et de morue (Gadus morrhua). Un cannibalisme élevé se manifeste rapidement et un très faible pourcentage de larves atteint le troisième stade ; aucune post-larve n'est obtenue.

En dehors des Nauplii d'artémies, et contrairement à ce que nous allons voir pour les larves au troisième stade, aucun aliment ne semble convenir aux deux premiers stades larvaires de Palaemon : ni les oeufs de crustacés ou de poisson que nous avons utilisés, ni les oligochètes (Lumbricillus) ou la chair de moule finement broyée proposés par WICKINS (1970).

Nous avons repris cette expérience avec des larves au troisième stade, préalablement nourries avec des Nauplii d'artémies de Californie. En plus des aliments expérimentés dans l'essai précédent, nous avons utilisé les oeufs d'oursins (S. granularis) et la poudre de moule lyophilisée. Le tableau 19 résume nos observations.

Avec la poudre de moule lyophilisée, aucune larve ne survit au-delà du onzième jour ; elles ne dépassent pas le quatrième stade. D'autre part, une pollution rapide apparaît dans les cristallisoirs malgré l'oxygénation de l'eau.

Avec les oeufs d'oursin, une mortalité importante se produit ; on obtient cependant  $0,5 \pm 0,4$  % de post-larves ; au 25ème jour, aucune larve

Type de nourriture	Survie en % au 18ème jour	1ère métamorphose au n <sup>ième</sup> jour	dernière métamorphose au n <sup>ième</sup> jour	50 % P.L. au n <sup>ième</sup> jour	% final de P.L.	
	larves + P.L.					
Moule lyophilisée	0					
Oeuf d'oursin	20,5 ± 7,15	0			0,5 ± 0,4	
Oeuf de Gadus	55 ± 8,5	20 ± 2,5	16 ± 2,8	25 ± 4,8	19 ± 4,2	50 ± 8,5
Artémies	77,3 ± 6,31	59,1 ± 3,8	12,6 ± 2,4	22,6 ± 3,5	18 ± 3,2	75,83 ± 6,2
Oeufs de Crangon + Fucus	76,17 ± 6,22	59 ± 3,2	12,3 ± 1,9	20,67 ± 2,9	17 ± 0,44	75,67 ± 6,8
Oeufs de Palaemon	81,33 ± 6,64	75,6 ± 3,3	11,6 ± 0,66	19,67 ± 0,66	15 ± 0,5	81 ± 6,61

Tabl. 19.- Influence, à partir du troisième stade larvaire, de différents types de nourritures sur le développement larvaire de P. serratus (température : 27°C ; salinité : 25‰ ; densité : 100 zoés/litre).

ne survit.

Avec les oeufs de morue, nous avons  $20 \pm 2,5$  % de post-larves au 18ème jour et  $50 \pm 3,5$  % au total.

C'est avec les oeufs de crustacés (Palaemon et Crangon) que nous enregistrons les meilleurs résultats :  $15 \pm 0,5$  et  $17 \pm 0,5$  jours pour obtenir 50 % de post-larves et  $75,67 \pm 6,18$  à  $81 \pm 6,51$  % de post-larves au total. Les oeufs de Palaemon utilisés comme aliment sont légèrement plus favorables que ceux de Crangon, ces derniers donnant pratiquement les mêmes résultats que les Nauplii d'artémies.

Au cours de ces diverses expériences nous constatons donc que les oeufs de crustacés et de poissons, qui ne sont en aucune façon utilisés aux deux premiers stades larvaires, deviennent un bon aliment à partir du troisième. Il semble que pour les premiers stades larvaires, l'obstacle rencontré réside dans la taille respective de l'aliment et des pièces buccales des larves. Ce facteur intervient également au-delà du stade 3 car les larves de Palaemon se développent mieux avec des oeufs de petite taille (Crangon, Palaemon) qu'avec des oeufs de grande taille (Gadus). Le problème se ramène donc à une question de calibre.

Chez les crustacés, les mandibules, maxillules, maxilles et maxillipèdes assurent en général les fonctions de préhension, trituration et mastication des aliments. SOLLARD (1923) a fourni une description anatomique détaillée de l'ensemble de ces pièces chez les larves de P. serratus. On peut admettre que la dimension de ces appendices, et plus particulièrement des maxillipèdes, ne permet pas aux larves de maintenir les oeufs de P. serratus, C. crangon et Gadus sp contre leur bouche. Il est probable également que les épines denticulées des maxillules ainsi que des mandibules n'arrivent pas à déchirer l'enveloppe des oeufs.

Il apparaît que la mobilité des proies ne joue pas de rôle puisqu'aucune différence majeure n'est observée dans le développement de ces larves, qu'elles soient nourries avec des oeufs de crustacés ou des Nauplii d'artémies.

Indépendamment de la taille adéquate de l'aliment fourni et de sa mobilité, sa richesse en vitellus semble, elle aussi, intervenir si on compare les résultats obtenus avec les oeufs d'ourcins pauvres en vitellus et les oeufs télélécithes de crustacés.

FIGUEIREDO (1973) nourrit ses larves à partir du stade 3 avec des oeufs de Crangon et recommande l'adjonction de frondes de Fucus spiralis comme source supplémentaire de matière organique. Cet auteur pense que, dans certaines souches d'artémies, des éléments nécessaires à une bonne croissance des larves de crevettes feraient défaut. Ses résultats sont effectivement intéressants puisqu'elle obtient, en deux essais, des pourcentages de post-larves compris entre 84 et 94,4 %.

Nos expériences montrent cependant qu'avec les Nauplii d'artémies, seuls, aussi bien qu'avec les oeufs de Cragon additionnés de fronde de Fucus sp, on aboutit à des résultats identiques (75,8 % de post-larves).

On saura donc que les Nauplii d'artémies demeurent la nourriture la plus simple à obtenir mais qu'il importe de vérifier qu'ils permettent le développement de post-larves normales, ce qui n'était pas le cas, par exemple, des artémies des Salins du Midi, du moins en 1972-73.

#### B. INFLUENCE DE LA DENSITE DES LARVES AU LITRE SUR LA SURVIE.

Pour mesurer cette influence nous avons utilisé quatre cristallisoirs de deux litres contenant respectivement 600, 400, 200 et 100 zoés.

La température était maintenue à 22°C et la salinité à 32‰, la nourriture étant constituée par des Nauplii d'artémies de Californie (10 Nauplii au ml).

Les pourcentages de post-larves obtenus ont été les suivants :

Nombre de zoés/litre	1ère post-larve apparue le même jour	dernière post-larve apparue le même jour	% total de post-larves
300	17	31	33,6
200	17	28	40
100	17	28	60
50	16	26	75

Dans les conditions de l'expérience, les concentrations de 50 et 100 zoés par litre sont donc les plus favorables, notamment pour ce qui est des pourcentages de post-larves obtenus.

A partir de ces données, nous avons réparti 10 000 zoés dans deux bacs de 50 litres (100 zoés/l). Les pourcentages de post-larves obtenus ont été de 53,5 et 54,5 % pour une durée totale d'élevage de 34 jours. De tels pourcentages, nous le verrons, peuvent être améliorés avec une température plus élevée et une salinité moindre.

### C. INFLUENCE DE LA SALINITE.

#### a : sur chacun des stades larvaires et les post-larves.

Dix salinités comprises entre 3°/oo et 35°/oo (3-5-7-10-12-15-20-25-30-35) ont été essayées afin de déterminer la plus ou moins grande tolérance des larves à un changement brutal de ce facteur.

Les essais sont effectués avec des larves provenant d'une même éclosion (salinité de 32°/oo). Vingt larves à un stade défini sont placées dans des cristallisoirs de 250 cc, à 22°C, et nourries avec des Nauplii d'artémies de Californie. L'eau est renouvelée tous les jours. La durée n'excède pas soixante douze heures, temps moyen d'une intermue.

Entre 3 et 7°/oo, toutes les larves meurent, quelque soit leur stade, dans l'heure qui suit l'immersion. A 10°/oo, certains stades larvaires survivent au-delà de deux heures (60 % de survie pour le stade 1 ; 80 % pour les stades 2 et 3 ; 20 % de survie pour les stades 5 et 6). Cependant, au bout de vingt quatre heures, toutes les larves sont mortes.

A 12 °/oo, on ne constate aucune mortalité pour les stades 1 et 2 ; par contre, pour les stades 3 à 6, on note au bout de vingt quatre heures une mortalité comprise entre 40 et 80 % ; passé ce délai, aucune mortalité n'est enregistrée.

Les post-larves semblent mieux supporter que les larves de faibles salinités. On constate en effet qu'à la salinité de 7°/oo vingt cinq pour cent des crevettes meurent dans les quarante huit heures qui suivent. Par la suite, cette valeur ne change pas. A partir de 10°/oo et au-delà toutes les post-larves survivent. Ces essais n'ayant pu être effectués sur plusieurs lots, nous n'avons pas traité nos résultats statistiquement. Cependant, il apparaît clairement que les salinités comprises entre 12 et 35 °/oo permettent de maintenir les larves en vie. Aussi avons-nous tenté de rechercher la salinité la plus favorable à l'élevage des larves.

#### b : sur le déroulement de la vie larvaire.

En fonction des résultats précédents, nous avons soumis les larves à des salinités comprises entre 12°/oo et 35°/oo (12, 15, 20, 25, 30 et 35°/oo) et étudié leur développement jusqu'à la métamorphose. Pour chaque salinité, trois essais ont été effectués. Trois mille six cent zoés ont été utilisées, à raison de 200 par cristallisoir de deux litres. La température a été maintenue à 22°C et les larves nourries avec des Nauplii d'Artemia salina de Californie (10 au ml). Chaque jour, les larves ont

été comptées et leur stade défini.

Nous constatons que la durée de la vie larvaire varie avec la salinité. C'est entre 15 et 30‰ que le temps séparant l'éclosion de la première métamorphose est le plus court :  $17,33 \pm 0,66$  à  $19,33 \pm 0,66$  jours (tableau 20). Ce temps augmente pour les salinités de 12 et 35‰ ( $24,5 \pm 1,6$  et  $26 \pm 1,2$  jours respectivement).

Le nombre de post-larves obtenu est compris entre  $41,67 \pm 3,2$  à 12‰ et  $52,83 \pm 4,9$  à 35‰, avec un maximum à 25‰ ( $53,33 \pm 1,6$ ). La dernière post-larve apparaît entre  $35 \pm 2,4$  jours à 12‰ et  $39,67 \pm 1,6$  à 35‰. Aux salinités comprises entre 15 et 20‰, ce temps se situe entre  $27,67 \pm 1,6$  et  $30,67 \pm 1,6$  jours. Aux précisions que nous venons d'apporter, ajoutons que la salinité de 12‰ constitue la limite de tolérance. En effet, des malformations apparaissent chez les larves, telles que renflement au niveau du troisième segment abdominal, épines du rostre disposées irrégulièrement et en nombre anormal, individus à un stade présentant des caractères d'un stade différent.

#### D. INFLUENCE DE LA TEMPERATURE.

Nous avons comparé l'influence de plusieurs températures (11, 16, 22 et 27°C) sur la durée du développement larvaire de P. serratus (2 400 larves placées dans des cristallisoirs de deux litres à raison de 100 zoés au litre ; salinité de 25‰, nourriture constituée par des Nauplii d'Artemia salina).

La figure 33 montre que la température joue un rôle important sur la durée ou temps moyen des intermues depuis le stade zoé jusqu'à la métamorphose. Ce temps moyen a été déterminé lorsque 50 % au moins des larves passaient d'un stade au suivant. A la température de 22°C, il est constant, égal à deux jours. A 27°C, il est compris entre 2 et  $3,3 \pm 0,6$  jours ; à 16°C, il varie de  $3 \pm 0,66$  à  $6,67 \pm 1,34$ . Enfin, à la température de 11°C, on observe que la durée moyenne du temps d'intermue augmente avec le stade des larves ; entre le premier et le deuxième stade, elle est de  $8,67 \pm 0,66$  jours ; entre le quatrième stade larvaire et le cinquième, elle atteint  $17 \pm 2,32$  jours.

Le temps nécessaire pour atteindre la première métamorphose est de  $12 \pm 1,16$  jours à 27°C,  $16,33 \pm 1,6$  jours à 22°C,  $27,5 \pm 1,76$  à 16°C. Le temps séparant l'apparition de la première et de la dernière post-larve est cependant de  $9 \pm 1,7$  jours dans les trois cas.



Salinités en ‰	% final de post- larves	Apparition de la 1ère post-larve au jour	Apparition de la dernière post-larve au jour
12	41,67 ± 8,2 %	24,3 ± 1,6	35,67 ± 2,4
15	52,33 ± 5,2 %	18,67 ± 0,66	27,67 ± 1,6
20	56,67 ± 4,8 %	17,33 ± 0,66	30,67 ± 1,6
25	63,33 ± 1,6 %	18,33 ± 0,66	29,00 ± 3,0
30	57,00 ± 2,3 %	19,33 ± 0,66	28,00 ± 1,2
35	52,83 ± 4,9 %	26,00 ± 1,2	39,67 ± 1,6

Tabl. 20. - Influence de la salinité sur le développement larvaire de  
P. serratus.



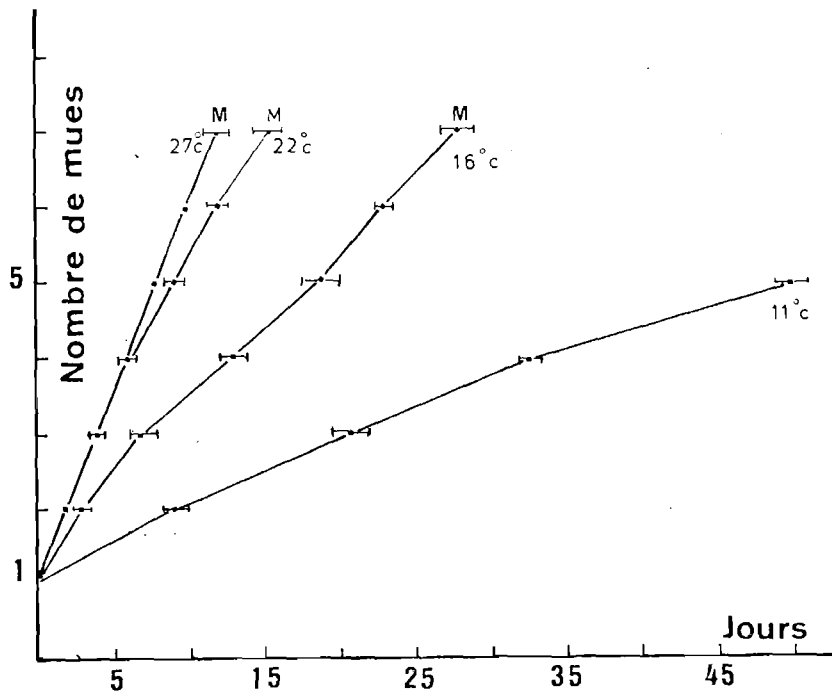


Fig. 33. - Influence de la température sur la durée du temps d'intermue au cours du développement larvaire de P. serratus. M : métamorphose.



Alors qu'on obtient 50 % de post-larves au  $13,6 \pm 0,66$  jours à la température de  $27^{\circ}\text{C}$ , il faut attendre  $23 \pm 1,16$  jours et  $29 \pm 1,16$  jours respectivement aux températures de  $22$  et  $16^{\circ}\text{C}$ .

Le pourcentage final de post-larves atteint  $80,5 \pm 4,04$  % à  $27^{\circ}\text{C}$ ,  $75,3 \pm 3,56$  à  $22^{\circ}\text{C}$ , et seulement  $44,6 \pm 8,96$  à  $16^{\circ}\text{C}$ . Dans ce dernier cas, la plupart des post-larves présentaient des signes de faiblesse.

Les observations faites à  $11^{\circ}\text{C}$  ont été arrêtées au soixantième jour :  $5,33 \pm 2,9$  % seulement des larves au stade 5 survivaient.

Il se dégage donc de cette série d'expériences que l'influence de la température déjà très importante sur le développement des ovaires et des oeufs (chapitre III) est pour le moins aussi évidente sur la mue et la métamorphose. La température optimale pour la rapidité et l'économie de ces phénomènes biologiques est celle de  $27^{\circ}\text{C}$ ,  $22^{\circ}\text{C}$  étant encore très favorable.

#### E. LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE DANS LES CONDITIONS OPTIMALES.

A partir des conditions optimales qui viennent d'être définies, nous avons observé l'évolution de Palaemon serratus à ses stades larvaires successifs. A cette fin, six cent zoés ont été placées dans trois cristallisoirs de deux litres. Chaque jour, le nombre de larves vivantes a été noté, leur stade défini et les post-larves comptées et retirées aussitôt après leur apparition. Ainsi le temps séparant l'apparition de la première post-larve de la dernière a pu être déterminé. Les échantillons ont été traités statistiquement, de façon à définir l'intervalle de confiance à 95 % des phénomènes biologiques décrits. Précisons que jusqu'au cinquième stade, 95 % des larves muent tous les deux jours. Par la suite, les mues s'espacent régulièrement tous les deux jours également, mais le pourcentage affecté par ce phénomène passe à 80 % pour le stade 6.

L'apparition des post-larves se manifeste dès le onzième jour, avec deux pics marqués les treizième et quinzième jours ( $15,5 \pm 4,16$  % et  $20,33 \pm 4,06$  respectivement) (figure 34).

Le temps séparant l'apparition de la première et de la dernière post-larve est de  $8,67 \pm 0,66$  jours.

L'évolution quotidienne du pourcentage de survie (figure 34) passe de 100 à  $96 \pm 2,52$  % du stade 1 au stade 3 ; elle chute de près de 6 % entre les stades 3 et 4 sans qu'on puisse en expliquer la raison. Du stade 4 au stade 6, les pourcentages de survie se stabilisent à nouveau.

Pour les essais effectués, le pourcentage de post-larves total obtenu au vingtième jour est de  $81 \pm 4,94$  %.



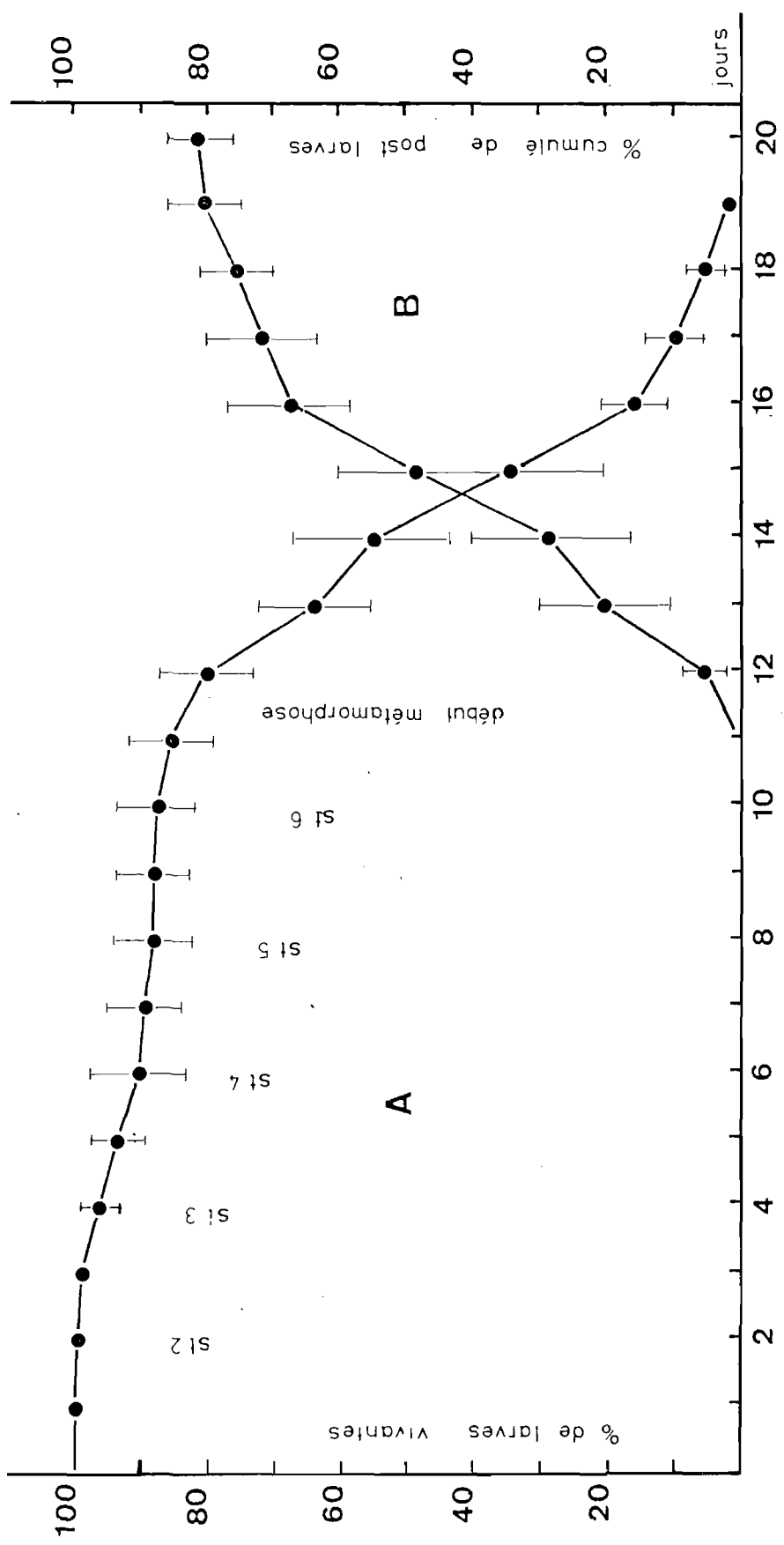


Fig. 34. - A : évolution du pourcentage de survie des larves de *P. serratus* élevées aux conditions suivantes : t° 27°C ; S°/oo 25°/oo ; nourriture : nauplii d'*Artemia* de Californie.  
 B : évolution du pourcentage cumulé des post-larves. Les lignes verticales représentent les intervalles de confiance (95 %).





#### 4. DISCUSSION.

Les divers essais qui viennent d'être décrits nous apportent des renseignements sur les conditions de milieu les plus favorables au développement des larves de P. serratus en captivité. Plusieurs points méritent d'être repris et discutés avec les résultats d'autres auteurs.

- Lumière. Dans nos essais, nous avons utilisé une photophase comprise entre 13 et 16 heures à partir de la lumière naturelle. D'après FORSTER et WILKINS (1967) et REEVE (1969) la survie des larves placées dans une obscurité totale est très faible. Par contre le pourcentage de survie augmente considérablement lorsque les larves sont exposées à un éclairage continu (WICKINS, 1972 b). COATANEA (1974) a démontré que le taux de survie, l'accroissement de taille et la durée du développement larvaire sont affectés par la longueur d'onde de la lumière : le vert, puis le bleu étant les couleurs les plus favorables. Dans nos essais, nous avons utilisé la lumière du jour, avec une photophase comprise entre 13 et 16 heures. Il serait intéressant de les reprendre avec les résultats acquis par COATANEA.

- Salinité. Palaeomon serratus est une crevette euryhaline. Selon PANNIKAR (1941), cette espèce, vivant initialement en eau douce, se serait progressivement adaptée au milieu marin. BRICTEUX-GREGOIRE et coll. (1964) ont mis en évidence l'existence d'une régulation isosmotique intracellulaire (permettant un équilibre osmotique entre le contenu cellulaire et le milieu intérieur modifié) et une régulation anisosmotique <sup>extra cellulaire</sup> du milieu intérieur (qui permet de maintenir, dans le milieu intérieur, une différence de concentration avec le milieu extérieur).

Cette régulation est plus ou moins importante suivant le degré d'adaptation des crevettes aux changements de salinité. C'est ainsi que HAGERMANN (1976) a montré que la capacité de régulation est plus développée chez Crangon crangon de la Baltique que chez la même espèce vivant en Atlantique.

Au cours de la vie larvaire, les phénomènes d'osmorégulation changent de jour en jour et entre chaque stade de mue. KALBER (1970) a pu montrer que chez le crabe Hepatus epheliticus les premiers stades larvaires ont une capacité d'osmorégulation qui disparaît chez la mégalope. Même chez des larves de genre semblable mais d'espèce différente, l'adaptation osmotique peut être variable. Nous avons observé ce phénomène dans le comportement des larves de P. serratus. Les premiers stades larvaires semblent mieux supporter que les derniers une variation brutale de salinité.

PANNIKAR (1941) a également constaté que les jeunes crevettes ont un degré de tolérance plus élevé que chez les adultes. Les femelles ovigères, ainsi que les crevettes venant de muer, se montrent les plus sensibles à des variations brutales de salinité.

SPAARGAREN (1972) a montré que la salinité isosmotique se situe à 25‰. De cette façon, un gain important d'énergie s'obtient par réduction de la différence de concentration entre l'hémolymphe et le milieu extérieur (PORTS 1954). Or nos élevages montrent que les meilleurs pourcentages de post-larves s'obtiennent en utilisant une eau de mer à 25‰.

Parmi les facteurs conditionnant chez P. serratus la régulation de la pression osmotique intracellulaire à celle de l'hémolymphe, l'évolution de la concentration des acides aminés libres joue un rôle important, particulièrement la glutamine, le glycocolle, la proline et l'alanine (BRICTEUX GREGOIRE et coll.). La régulation isosmotique réalisée au niveau des muscles, se traduit par une diminution de la concentration des acides aminés libres <sup>et osmorégulateurs</sup>. Les observations de RICHARD (1974) montrent que chez les larves de P. serratus la teneur en acides aminés libres osmorégulateurs croît avec les stades larvaires, passant de 215,32 micromoles/g de poids sec au stade 1 à 442,67 chez les post-larves. La difficulté croissante de réaliser l'isomotie chez les larves à des stades de plus en plus avancés nécessiterait donc une diminution de plus en plus importante de la concentration en acides aminés. L'élévation du taux d'acides aminés libres permettrait ainsi de pallier, du moins jusqu'à un certain seuil, la régulation osmotique.

Ceci est à rapprocher des observations de RICHARD (1974) qui constate chez des juvéniles de P. kerathurus placés dans des eaux à salinité <sup>de</sup> croissantes une diminution de plus en plus importante des acides aminés libres qui passent de 57,43 à 23,55 micromoles/g de poids sec, ceci afin de réaliser l'isomotie intracellulaire.

- Température. Nos essais montrent que la température de 27°C est la plus favorable pour obtenir un pourcentage élevé de post-larves dans un temps relativement court.

- Densité de larves au litre. La meilleure densité est comprise entre 50 et 100 larves au litre. Le cannibalisme ne se manifeste pratiquement pas, notamment lorsque les Nauplii d'Artemia salina sont distribués à raison de 10/ml. On peut admettre, compte tenu du comportement grégaire de P. serratus dans son milieu naturel, que le cannibalisme ne s'exerce que lorsque les conditions d'élevage sont défavorables au crustacé, principalement lorsque les densités de larves deviennent supérieures à 100 au litre.

- Type de nourriture. Le choix de la nourriture est capital. La nourriture d'origine végétale ne convient absolument pas. Nous avons tenté en effet d'alimenter les différents stades larvaires avec des algues unicellulaires Tetraselmis suecica, Phacodactylum tricornutum, Monochrysis sp. En aucun cas les larves n'ont survécu au-delà du deuxième jour.

Les artémies restent l'aliment le plus valable. Encore importe-t-il de leur faire subir une épreuve préalable car, suivant leurs origines, elles sont recevables ou conduisent à un échec, probablement du fait des pollutions des eaux dont elles proviennent. Celles de Californie nous ont donné toute satisfaction. L'adjonction de substances complémentaires à cette nourriture est souhaitable car elle peut améliorer les résultats. FIGUEIREDO l'a expérimentée de manière positive avec des Fucus spiralis et des oeufs de C. crangon. Nos propres expériences ont montré que le calibre des particules alimentaires joue un rôle et que les oeufs de Crangon ainsi que de Palaemon sont des compléments favorables. Il est toutefois difficile de s'en procurer en quantité suffisante si les élevages doivent être entrepris à grande échelle.

CHAPITRE II. EVOLUTION DES ACIDES NUCLEIQUES AU COURS DU  
DEVELOPPEMENT LARVAIRE

Chez les Arthropodes, en particulier chez les insectes, maintes recherches ont été faites sur l'évolution des acides nucléiques et des protéines au cours du développement larvaire (NIGON et DAILLIE 1958 ; PRICE 1965, LANG et coll. 1965 ; VICKERS et MITLIN 1966) ou durant la pupaison et la métamorphose (BERREUR 1965 ; BOWERS et WILLIAMS 1964 ; CHINZEI et TOJO 1972).

Chez les crustacés, DAGG et LITTLEPAGE (1972) ont établi une relation entre la vitesse de croissance et l'évolution des acides nucléiques chez Artemia salina et Euchaeta elongata. BOIVIN et coll. (1948) ont pu montrer que la quantité d'ADN par noyau, dans les cellules somatiques diploïdes est constante pour une espèce donnée. Ainsi, toute variation de la quantité d'ADN dans un organisme reflète une variation du nombre de ses noyaux, donc de ses cellules. Mais il faut considérer que toutes les cellules somatiques possèdent un noyau unique, sont diploïdes, et se trouvent en état de repos mitotique. D'après REGNAULT (1977) le biais introduit par ces différents facteurs est négligeable.

Les méthodes classiques d'étude de croissance sont basées sur les variations de taille et de poids frais. Par contre, les méthodes de calcul élaborées par DURAND et coll. (1965) déterminent la part relative de l'hyperplasie (augmentation du nombre de cellules) et de l'hypertrophie (grandissement cellulaire), permettant ainsi de définir les modalités de cette croissance.

REGNAULT et LUQUET (1974) ont pu ainsi suivre l'évolution de la teneur en acides nucléiques de la phase juvénile à la phase post-pubérale de Crangon crangon, ce qui leur a permis d'estimer la part relative de la multiplication et du grandissement cellulaire.

A notre connaissance, aucune étude de ce genre n'a été entreprise pour les larves de Palaemon serratus, dont nous venons de suivre le développement complet. Nous inspirant des travaux des auteurs précités, nous avons abordé les aspects biochimiques de la croissance des larves de Palaemon.

Nous utiliserons une technique de dosage des acides nucléiques adaptée par REGNAULT et LUQUET (1974) dans leurs recherches sur Crangon crangon.

## 1. MATERIEL ET METHODES.

### A. MATERIEL BIOLOGIQUE.

A partir de femelles récoltées ovigères, nous avons prélevé les larves dans des bacs de 25 ou 30 litres. Aux meilleures conditions expérimentales, le développement comprend une succession de six stades larvaires, la sixième mue correspondant à la métamorphose. En certains cas, on peut observer un stade supplémentaire et la métamorphose correspond alors à la 7ème mue. Dans les conditions d'élevage réalisées pour cette étude, le temps d'intermue moyen étant de trois jours, les larves sont isolées 24 h après leur passage d'un stade au suivant.

Pour chaque stade, trois échantillons d'un poids moyen compris entre 1,5 et 4 g sont prélevés, ce qui représente un nombre de larves variant entre 10 200 (stade 1) et 1 323 (post-larves).

Après avoir été essorés sur papier Joseph et pesés, les échantillons sont congelés à -25°C et conservés ainsi jusqu'à l'extraction.

### B. METHODES ANALYTIQUES.

Résumons ces méthodes déjà décrites par DURAND et coll. (1969) chez le rat et adaptées, nous l'avons dit, par REGNAULT et LUQUET (1974) pour Cranon.

#### a : traitement préalable des tissus :

- élimination des acido-solubles par l'acide trichloroacétique (TCA) à 10 % et 0°C (broyages et centrifugations répétées),
- neutralisation au méthanol acétate de sodium (pH = 7),
- délipidation avec un mélange de méthanol-chloroforme (1 v/ 2 v), et lavage à l'alcool absolu,
- lyophilisation du culot final ; on obtient ainsi le PSD (poudre sèche et dégraissée).

#### b : extraction de l'ADN et de l'ARN par la méthode de SCHMIDT-THANNAUSER (1945) :

- hydrolyse avec NaOH, 3 N, pendant 20 h à 37°C,
- séparation ARN-ADN avec TCA à 10 % à 0°C,
- l'ARN s'obtient par extraction à l'éther sur le surnageant,
- l'ADN s'obtient en traitant le culot avec HClO4 à 80°C.

c : dosages des bases de l'ADN et des monoribonucléotides de l'ARN par chromatographie sur résines échangeuses d'ions (Amberlite pour l'ADN, Dowex pour l'ARN), et lecture au spectrophotomètre en UV à 250-260 et 278 m .

## 2. RESULTATS.

### A. EVOLUTION DU PSD.

Les résultats sont exprimés en micromoles de base par gramme de poids sec et dégraissé (PSD). Il suffit de les multiplier par 31 pour obtenir l'équivalent en  $\mu\text{g}$  de phosphore par gramme de poids sec et dégraissé.

Le poids sec et dégraissé (PSD) des larves évolue sensiblement de façon analogue au poids frais : de  $0,034 \pm 0,0015 \text{ mg}$  pour le stade 1 à  $0,270 \pm 0,018$  pour la post-larve (figure 35). Le rapport poids sec dégraissé sur poids frais est relativement constant. Exprimé en pourcentage, il est en moyenne égal à 7,5 % (valeurs extrêmes 6,63 et 8,63).

### B. CONCENTRATIONS EN ADN et ARN.

De l'ensemble des analyses faites, la composition des acides nucléiques de Palaemon serratus a pu être partiellement établie. D'une part, le rapport des bases puriques-pyrimidiques de l'ADN estimé par le rapport adénine/guanine est en moyenne égal à  $1,727 \pm 0,075$ . D'autre part, la proportion des différents monoribonucléotides dans l'ARN est de 23,3  $\pm$  0,36 % pour l'acide cytidilique, 21,98  $\pm$  0,51 % pour l'acide adénylique, 1,11  $\pm$  0,098 % pour l'acide pseudo-urydilique, 21,82  $\pm$  0,12 % pour l'acide urydilique et 32,25  $\pm$  0,393 % pour l'acide guanylique.

La quantité d'ADN, exprimée en  $\mu\text{Moles}$  de bases et rapportée au gramme de poids sec et dégraissé, a été déterminée pour chacun des stades larvaires et pour la post-larve.

Les valeurs passent de 181,18  $\mu\text{M-bases} \pm 3,621$  pour le stade 1 à 94,37  $\pm 7,65 \mu\text{M}$  pour la post-larve, soit une diminution de 48,6 % par rapport à la valeur initiale. La courbe représentée sur la figure 36 montre que l'abaissement de la concentration en ADN n'est pas régulière. Une chute plus marquée s'observe à deux reprises, du stade 4 au stade 5 et du stade 7 à la post-larve.

En ce qui concerne l'ARN, on note également une diminution de la concentration, du stade 1 à la post-larve, sa valeur passant de 132,5  $\pm 1,04$  à 80,23  $\pm 4,71 \mu\text{M-bases/g.PSD}$ , soit une baisse de 42 % par rapport à la valeur initiale.

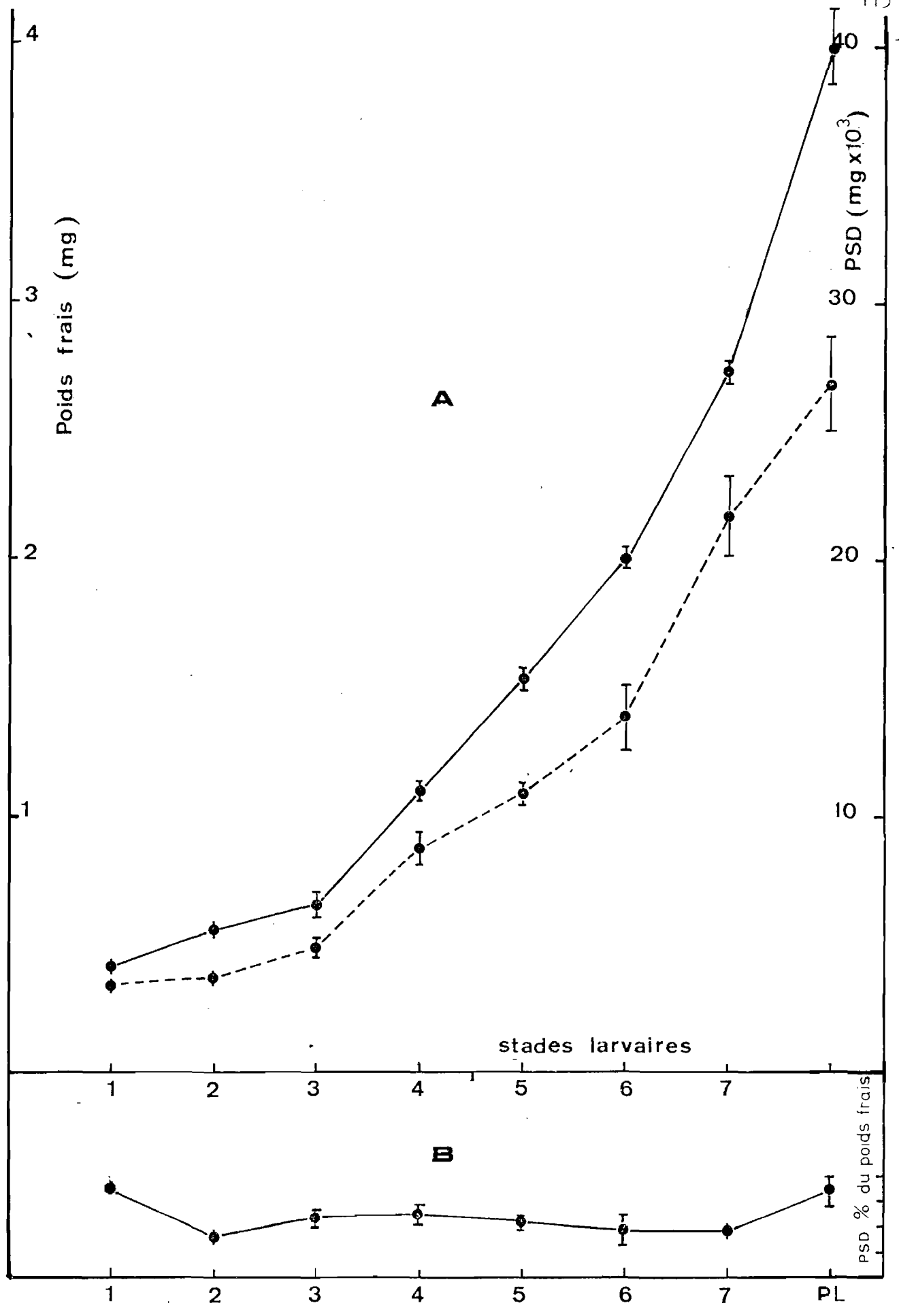


Fig. 35. - A : évolution du poids sec et dégraissé et du poids frais au cours de la vie larvaire de *P. serratus*. B : variation du PSD en % du poids frais chez les stades larvaires de *P. serratus*.





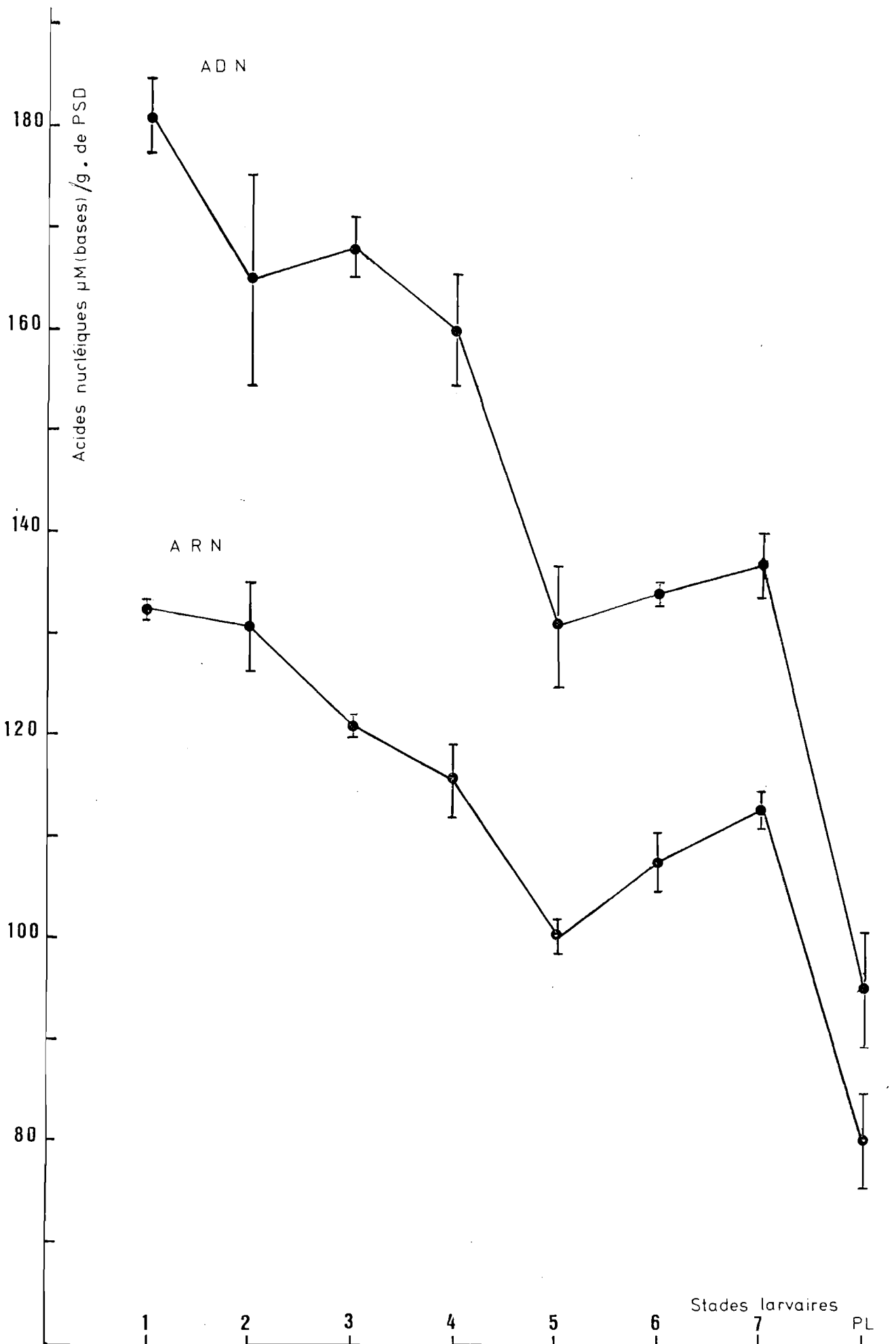


Fig. 36. - Evolution de la concentration en ARN et ADN en fonction des stades larvaires chez E. curvatus.



Il y a donc un parallélisme entre l'évolution de l'ADN et celle de l'ARN : tous deux présentent des chutes plus marquées de leur concentration aux passages du stade 4 au stade 5 et du stade 7 à la post-larve.

### C. EVOLUTION DE L'ADN TOTAL ET DE L'ARN TOTAL.

#### a : ADN total.

Du premier stade larvaire à la post-larve la valeur de la quantité d'ADN par larve croît de  $0,0065 \pm 0,00023$   $\mu\text{M}$  bases à  $0,025 \mu\text{M} \pm 0,0032$ , soit une augmentation de 284 %.

Comme la concentration de l'ADN diminue du premier stade larvaire à la post-larve, il s'ensuit que l'ADN total augmente moins vite que le poids frais moyen des larves. Ainsi, au cours de la période étudiée, le poids frais est multiplié par 9,9 alors que l'ADN total n'est multiplié que par 3,85.

La figure 37 montre l'augmentation de l'ADN total en fonction du poids frais moyen des larves et de la post-larve. Nous pouvons remarquer que les valeurs moyennes de l'ADN total se situent le long d'une droite ; cependant, des paliers s'observent entre les stades 4 et 5 et entre le stade 7 et la post-larve.

#### b : ARN total.

La quantité d'ARN par larve augmente durant toute la période étudiée. Elle passe de  $0,0047 \pm 0,00012$   $\mu\text{M}$ -bases au stade 1 à  $0,019 \pm 0,0023$   $\mu\text{M}$  au stade post-larve, soit un accroissement de 325 % par rapport à la valeur initiale (figure 37).

Du premier stade larvaire à la post-larve, le poids frais est multiplié par 9,9 tandis que l'ARN total est multiplié par 4,14.

### D. RAPPORT ARN/ADN.

Chez Falaemon serratus, la quantité d'ADN par larve est toujours supérieure à la quantité d'ARN, aussi le rapport ARN/ADN est-il inférieur à l'unité. Par ailleurs la concentration de l'ARN diminuant moins vite que celle de l'ADN au cours de la vie larvaire, le rapport ARN/ADN augmente légèrement durant cette période. Sa valeur moyenne passe de  $0,72 \pm 0,0078$  (stade 1) à  $0,82 \pm 0,12$  (post-larve) (figure 38).



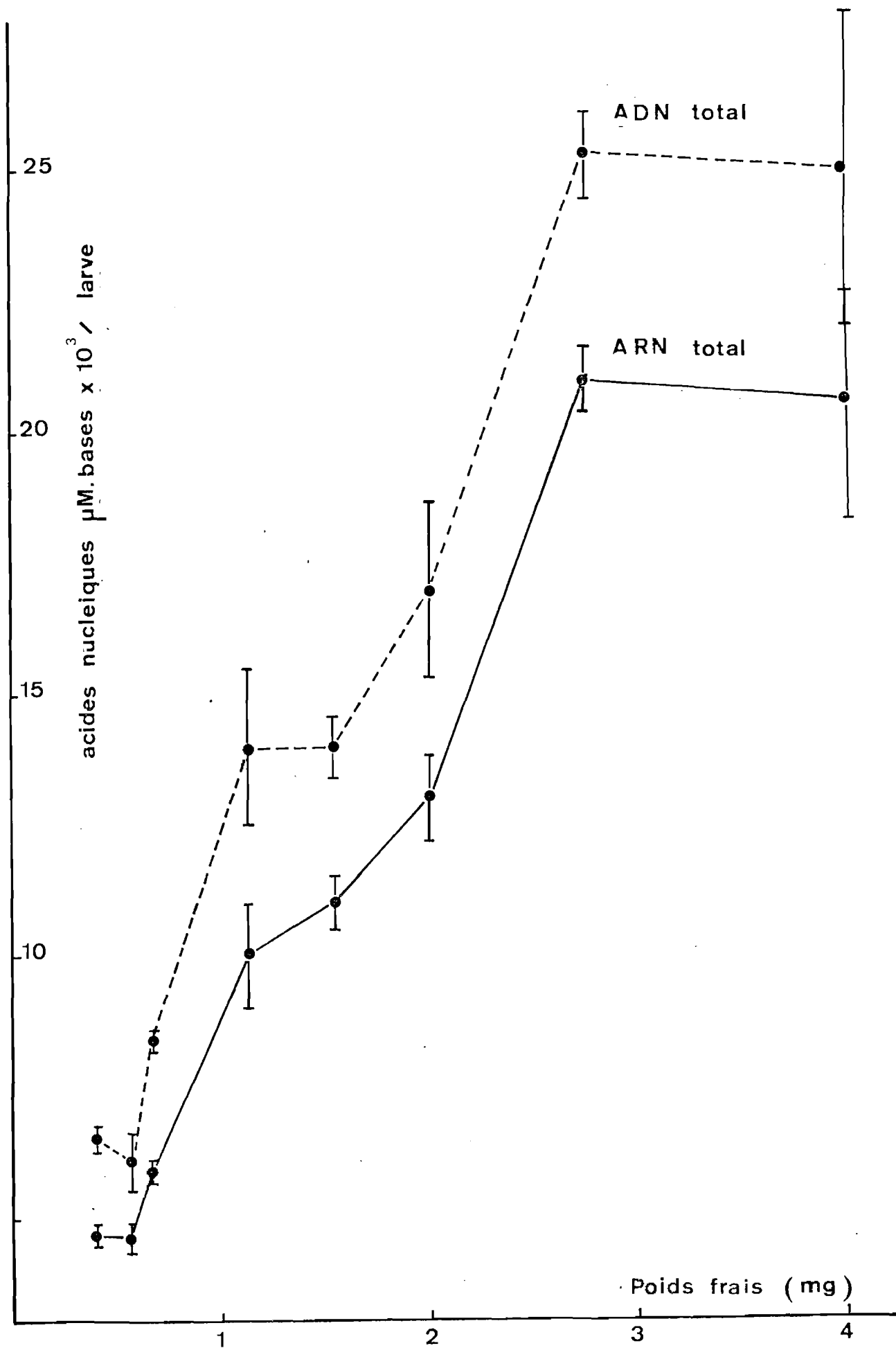


Fig. 37. - Quantité totale d'ADN et d'ARN par larve en fonction du poids frais au cours du développement larvaire de *P. serratus* ; les intervalles de confiance sont figurés par des traits verticaux.



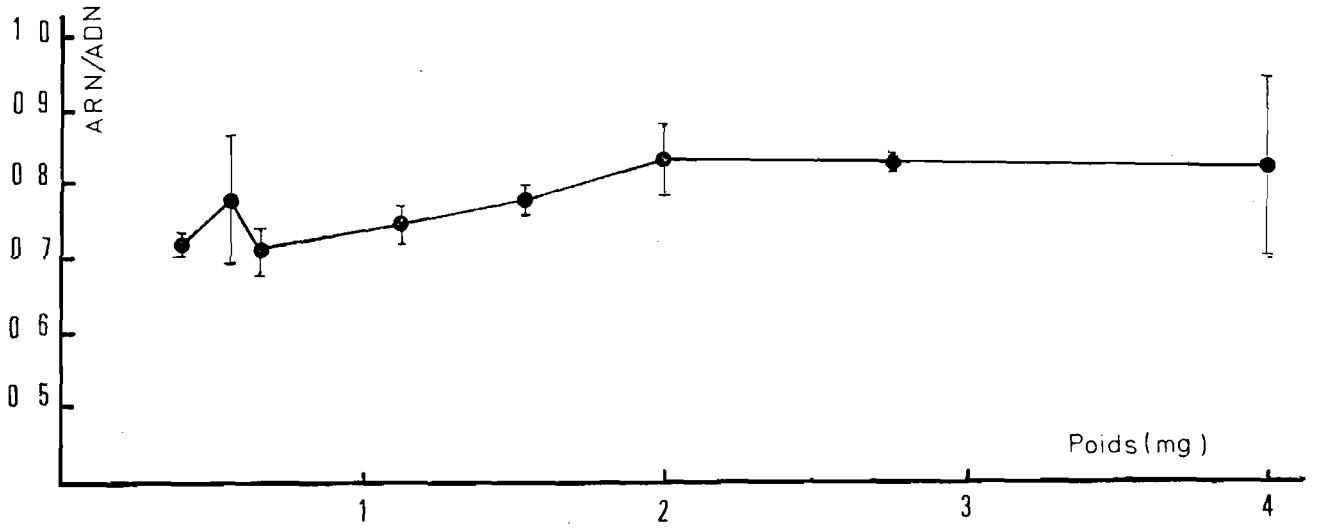


Fig. 38.- Evolution du rapport ARN/ADN en fonction du poids frais des larves durant la vie larvaire de P. serratus. Les intervalles de confiance sont figurés par des lignes verticales.

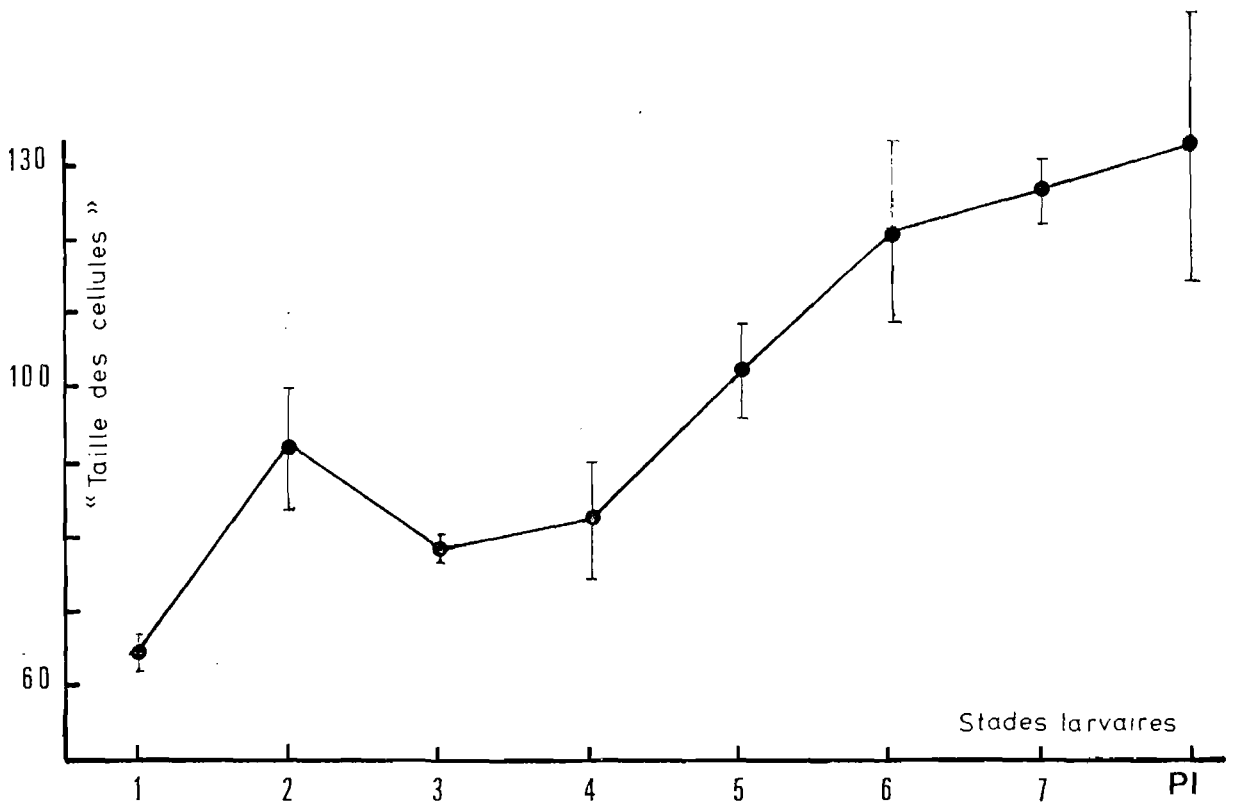


Fig. 39. - Evolution de la taille des cellules en fonction du rapport Poids frais moyen d'une larve/ARN total par larve. Les intervalles de confiance sont figurés par des lignes verticales.





### E. RAPPORT POIDS FRAIS/ADN.

Cette valeur augmente du stade 1 au stade 5, passant de  $64,8 \pm 2,30$  à  $102,18 \pm 6,38$ . Elle reste relativement stable par la suite (valeurs comprises entre  $120,77 \pm 12,5$  et  $132,72 \pm 10,9$  du stade 6 à la post-larve (figure 39)).

### 3. DISCUSSION.

L'évolution des acides nucléiques durant la phase larvaire de Palaemon serratus a été observée sur des homogénéisats totaux de larves élevées au laboratoire depuis l'éclosion jusqu'à la métamorphose.

Au cours de la croissance larvaire de P. serratus, nous avons observé une augmentation continue de la quantité d'ADN par larve. La post-larve possède 3,85 fois plus d'ADN que la larve nouvellement éclosée.

L'augmentation de la quantité d'ADN par larve reflétant l'accroissement du nombre des cellules semble correspondre aux variations morphologiques observées et au développement progressif des appendices (péréiopodes et pléopodes) tout au long de la phase larvaire.

A deux reprises cependant, entre les stades 4 et 5 d'une part et la métamorphose d'autre part, la quantité d'ADN reste pratiquement stationnaire. Aucun ralentissement dans l'évolution du poids frais et du poids sec et dégraissé n'est observé durant ces deux périodes. Il est intéressant de rappeler que la première étape, passage du stade 4 au stade 5, correspond à l'apparition des pléopodes fonctionnels et, d'après les critères morphologiques, au passage de la forme zoé à la forme mysis. De même, la seconde étape, passage du stade 7 à la post-larve, correspond à la métamorphose et marque la transition entre la forme larvaire et la forme adulte définitive.

Nous avons noté que, durant toute la période concernée, l'augmentation de la quantité d'ADN, par larve, est proportionnellement deux fois plus faible que celle du poids frais. L'accroissement du nombre de cellules n'explique donc pas à lui seul la croissance pondérale.

Le rapport poids frais/ADN représente la quantité de matière vivante (y compris le matériel interstitiel) associé à chaque noyau. Selon DURAND et coll. (1965), ce rapport peut être assimilé à la "taille" des cellules.

Nous avons observé chez Palaemon serratus que ce rapport augmentait essentiellement entre le premier et le cinquième stade larvaire, tendant à se stabiliser par la suite.

Chez la post-larve, il est 1,75 fois plus élevé que chez la première zoé. Il apparaît donc que la croissance larvaire est le résultat de deux phénomènes distincts : l'augmentation du nombre de cellules (hyperplasie) et le grandissement cellulaire (hypertrophie).

Nous basant sur une méthode de calcul élaborée par DURAND et coll. (1965) nous avons tenté de définir la part relative de l'hyperplasie et de l'hypertrophie dans la croissance larvaire de F. sergatus.

L'hyperplasie est évaluée d'après la formule :

$\frac{\Delta \text{ADN}}{\text{ADN}} \times \frac{P}{\Delta P} \times 100$ , où ADN représente la moyenne de l'ADN total des deux repères choisis,  $\Delta \text{ADN}$  la variation de l'ADN entre ces deux stades, P la moyenne des poids frais et  $\Delta P$  la variation du poids frais entre les deux stades. L'hypertrophie est calculée par une formule analogue :

$\frac{\Delta p}{p} \times \frac{P}{\Delta P} \times 100$ , où p représente la "taille" des cellules, soit le rapport poids frais/ADN.

En fonction des irrégularités signalées précédemment, nous avons divisé la période larvaire en trois phases, des stades 1 à 4, 4 à 5, 5 à 7. Nous ajoutons une quatrième et dernière phase, du stade 7 à la post-larve, correspondant à la métamorphose, ce terme étant utilisé avec les réserves émises par PASSANO (1967).

Le tableau suivant montre que :

stades larvaires	hyperplasie en %	hypertrophie en %
st. 1 à 4	78,3	21,6
st. 4 à 5	0	100
st. 5 à 7	99,8	0,2
st. 7 à P.L.	0	100

a : des stades 1 à 4, l'hyperplasie intervient pour 78 %, ce qui indique que la croissance est due essentiellement à l'augmentation du nombre de cellules. Ceci correspond à l'élévation rapide de la quantité d'ADN par larve, alors que le rapport poids frais/ADN augmente de  $64,8 \pm 2,30$  à  $82,52 \pm 8,29$  durant cette période,

b : des stades 4 à 5, l'hypertrophie atteint  $\pm 100$  %, le gain de poids est dû au grandissement de la taille des cellules (de  $82,52 \pm 8,29$  à  $102,18 \pm 6,38$ , l'ADN total restant stationnaire,

c : des stades 5 à 7, l'hyperplasie atteint 99,8 % et la taille des cellules ne change pas,

d : du stade 7 à la post-larve, l'hypertrophie assure à elle seule le gain de poids observé. De la même façon que des stades 4 à 5, on note une augmentation de la taille des cellules alors que l'ADN total reste stationnaire.

Ainsi, au cours du développement larvaire de P. serratus, on constate une alternance des phases de multiplication et de grandissement cellulaires. On peut rapprocher ces résultats de ceux de RICHARD (1974) sur l'organogénèse de l'hépatopancréas des larves de P. serratus et l'évolution du taux d'acides aminés libres totaux. Cet auteur constate en effet d'une part, que le volume de l'hépatopancréas augmente relativement plus vite au stade 4 et chez la post-larve et que, d'autre part, il y a élévation rapide du taux d'acides aminés libres totaux au stade 4. De même, VAN WORMHOUDT (1973) a remarqué une augmentation des activités des amylases et des protéases au stade 4 et chez la post-larve.

Chez les larves de Pennaeus japonicus, LAUBIER-BONICHON et coll. (1977) notent que les phases nauplius et mysis sont caractérisées par une hyperplasie, alors que la phase zoé est marquée par une hypertrophie cellulaire.

La teneur en ARN est habituellement considérée comme un indicateur des synthèses protéiques. Chez P. serratus, nous avons décelé une évolution de l'ARN total parallèle à celle de l'ADN total et à celle du poids frais. Deux phases de synthèse protéique intense se retrouvent du stade 1 au stade 4 et du stade 5 au stade 7.

LANG et coll. (1965), NIGON et DAILLIE (1958), VICKERS et MITLIN (1966) ont observé également qu'au cours du développement larvaire respectif du moustique, de la mouche et d'un coléoptère, les variations de l'ADN total et de l'ARN total étaient proportionnelles à celles du poids frais.

Le rapport ARN/ADN traduit habituellement les potentialités de la cellule à synthétiser les protéines. Certains auteurs ont utilisé cette valeur pour estimer la vitesse de croissance de populations de crustacés (SUTCLIFFE 1969) ou de poissons (HAINES 1973).

Nous avons remarqué, chez les larves de Palaeomon serratus, que l'ARN étant toujours inférieur quantitativement à l'ADN, ce rapport était inférieur à l'unité et sa valeur moyenne de l'ordre de 0,7. De telles valeurs se rencontrent chez les mammifères dans les organes où la masse

cytoplasmique et le matériel extracellulaire associés à chaque noyau sont faibles ; exemple : thymus, tissu lymphoïde, moëlle osseuse (LESLIE 1955). Des valeurs faibles du rapport ARN/ADN sont également observées dans certains tissus embryonnaires et dans tous les tissus à croissance très rapide (ENESCO et LEBLOND, 1962). Deux séries d'observations faites chez les arthropodes viennent confirmer ces remarques : d'une part, chez les larves d'insectes, le rapport ARN/ADN est toujours très élevé, de 4 à 14, atteignant même 27 chez les larves de Calliphora âgées de trois jours. Or, le rapport cytoplasme/noyau est également très élevé, la croissance larvaire chez les insectes se faisant uniquement par accroissement de la taille des cellules (BERREUR 1965-LAFON 1975). D'autre part, chez la crevette grise C. crangon, REGNAULT et LUQUET (1974) ont observé que le rapport ARN/ADN augmente sensiblement au cours de la croissance. Il est de 0,85 un mois après la métamorphose (crevettes de 10,4 mg), reste voisin de 0,88 jusqu'au poids de 25 mg, puis s'élève graduellement pour atteindre 1,27 chez les crevettes de 70 mg présentant les caractères sexuels externes et 1,95 chez les crevettes matures de 500 mg.

Ne possédant aucune référence concernant l'évolution des acides nucléiques chez les larves de crustacés, nous nous bornerons à présenter ces deux hypothèses pour expliquer la quantité importante d'ADN par rapport à l'ARN chez les larves de Palaemon étudiées ici.

Deux points méritent d'être rappelés à l'issue de cette étude. La croissance larvaire chez les crustacés apparaît comme très différente de celle des insectes. Dans ce dernier groupe, en effet, le nombre de cellules ne varie pas au cours de la période larvaire ; la croissance est assurée uniquement par l'augmentation de la taille cellulaire. Chez les crustacés, nous voyons que l'hyperplasie est dominante durant la majorité de la phase larvaire. L'hypertrophie, elle, ne domine que durant deux étapes, le passage de la forme zoé à la forme mysis et la métamorphose.

Chez les Caridae, les premiers stades larvaires sont des zoés. L'apparition des pléopodes libres et bilobés définit la forme mysis. Chez P. serratus, les pléopodes se manifestent au stade 4, mais à l'état de bourgeons sous la cuticule, ne devenant libres et fonctionnels qu'au stade 5. Par ailleurs, la post-larve apparaît à la sixième ou à la septième mue.

Le terme de mysis a été contesté par GURNEY (1942) et WILLIAMSON (1969). Ce dernier auteur considère que les stades compris entre la zoé et la post-larve ne méritent pas un nom distinctif, d'où l'abandon du terme mysis. Cependant, il note que les stades pourvus de pléopodes fonctionnels correspondent à une phase bien marquée, distincte à la fois des premières zoés et des stades juvéniles.

Il est intéressant de remarquer que cette distinction, basée sur des caractères morphologiques, se trouve confirmée par les variations des aspects biochimiques de la croissance en fonction des étapes de la vie larvaire.

#### 4. CONCLUSION.

L'étude de l'évolution des acides nucléiques chez P. serratus a permis de montrer que les aspects biochimiques de la croissance varient suivant les étapes de la vie larvaire.

La quantité d'ADN n'augmente pas de la même façon que le poids frais des larves ; la croissance pondérale est assurée par deux phénomènes bien distincts : l'hyperplasie (augmentation du nombre des cellules) et l'hypertrophie (augmentation de la taille des cellules).

Il est curieux de constater que l'hypertrophie intervient uniquement au moment du passage zoé-mysis et du 6ème stade à la métamorphose.

Ces arrêts de l'augmentation de la quantité d'ADN correspondent à deux périodes bien précises de la vie larvaire de P. serratus et confirment les distinctions morphologiques effectuées par GURNEY et WILLIAMSON.

CHAPITRE III. ESSAIS SYSTEMATIQUES D'ELEVAGE A PARTIR  
DES POST-LARVES.

Nous savons que l'élevage des post-larves de P. serratus au laboratoire est possible. FORSTER (1970) et WICKINS (1972) notamment l'ont déjà réalisé. VAN WORMHOUDT et coll. (1975) ont pu mettre en évidence l'influence de la qualité de la lumière sur l'élevage de cette crevette.

Visant un objectif du même ordre nous avons voulu approfondir nos connaissances sur les principaux facteurs qui interviennent dans de tels élevages, leurs interférences réciproques et les choix qui sont à faire pour parvenir à une exploitation méthodique.

A cette fin, nous avons multiplié des expériences, aussi bien sur des post-larves isolées que groupées en nombres variables, en des surfaces et des volumes d'eau différents, dans des conditions de milieu et d'alimentation diverses, suivant des temps pouvant varier de quelques mois à près de deux ans.

I. MATERIEL ET METHODES.

Lorsque nous avons dû isoler des post-larves, elles ont été placées dans des casiers à plateaux compartimentés d'un volume de 400 cc immergés dans des bacs de 100 litres. Dans le cas de post-larves groupées, des bacs de 25 litres ont été utilisés. Enfin, une expérience avec un bassin de 1 500 litres a également été entreprise. Dans tous les cas, les bacs ont été alimentés en eau de mer courante oxygénée à l'aide de diffuseurs. Aucune disposition d'éclairage n'a été prise, les crevettes ayant été éclairées avec une photophase naturelle variant suivant les essais de 9 à 16 heures.

Les post-larves ont été alimentées avec des nourritures de types variés, mais tous d'origine naturelle.

Les mues ont été régulièrement notées, en particulier chez les individus isolés.

Les pesées ont été effectuées chaque jour, de façon à suivre l'évolution du poids au cours de l'intermue. Pour les spécimens groupés, les lots étaient pesés tous les 10 à 20 jours, sans qu'on puisse tenir compte de la mue.

Post-larves et juvéniles, préalablement séchés sur papier Joseph, étaient pesés sur une balance Mettler, au dixième de mg ; pour les crevettes dépassant le gramme, une balance monoplateau avec une précision du dixième de gramme a été utilisée.

Parmi les facteurs de milieu les plus importants, nous avons d'abord retenu la température dont nous avons déjà pu mesurer l'influence sur la vie des larves.

## II. INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE.

Nous commencerons par observer cette influence sur l'apparition des caractères sexuels secondaires chez les mâles, la fréquence des mues et la croissance pondérale pour chacun des sexes.

### a. SUR LA DIFFÉRENCIATION DES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES CHEZ LES MÂLES (figure 40).

Elle a été examinée pour des lots de cent post-larves groupées dans des bacs décrits plus haut.

Le temps écoulé entre la formation de l'ébauche et la forme définitive de l'appendix masculina, ainsi que le poids moyen des post-larves à ces deux périodes ont été déterminés :

- chez des post-larves apparues en juin, et maintenues à température ambiante ( $t^{\circ}$  moyenne  $14^{\circ}41$  ; Min.  $12^{\circ}89$  ; Max.  $15^{\circ}37$ ),

- chez des post-larves apparues en juin et placées dans une eau à  $21 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ ,

- chez les post-larves métamorphosées en septembre et placées à température ambiante ( $t^{\circ}$  moyenne  $11^{\circ}66$  ; Min.  $8^{\circ}90$  ; Max.  $15^{\circ}37$ ). Le tableau suivant résume nos observations.

date de métamorphose	T° d'élevage (°C)			Apparition des ébauches au jour	Pds moy. juvéniles (mg)	Forme définitive au jour	Pds moy. juvéniles (mg)
	Moy.	Min.	Max.				
juin	$14^{\circ}41$	$12^{\circ}89$	$15^{\circ}37$	$90 \pm 10,2$	$210 \pm 25$	$115 \pm 7,5$	$470 \pm 40$
juin	$20^{\circ}$	$21^{\circ}$	$22^{\circ}$	$58 \pm 12,3$	$185 \pm 28$	$86 \pm 12,3$	$548 \pm 27,2$
septembre	$11^{\circ}66$	$8^{\circ}90$	$15^{\circ}37$	$120 \pm 11,5$	$118 \pm 13,2$	$210 \pm 35$	$275 \pm 12$





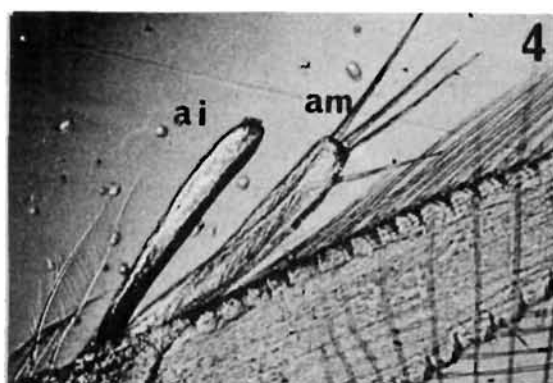
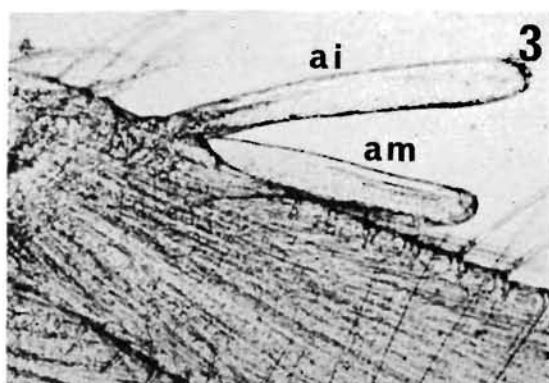
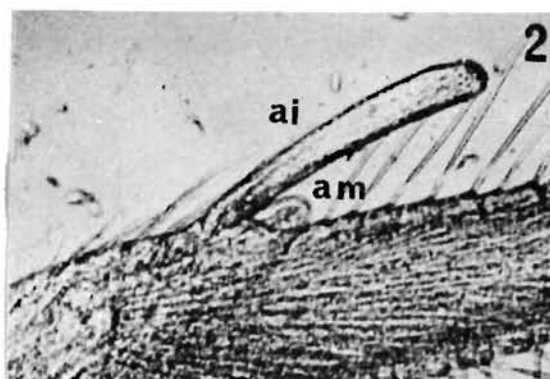
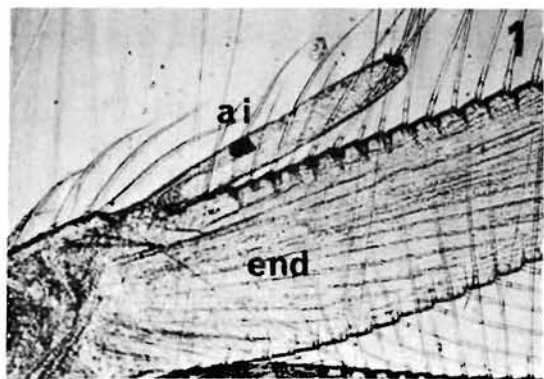


Fig. 40.- Evolution de l'appendix masculina depuis l'apparition du bourgeon jusqu'à sa forme définitive. a.i : appendix interna ; a.m : appendix masculina ; end : endopodite.



La température joue donc un rôle important dans l'accélération des processus de différenciation des caractères sexuels secondaires chez les mâles, mais également en avançant l'âge de la première reproduction chez les femelles, comme nous le verrons plus loin.

#### B. SUR LA RELATION ENTRE LA FREQUENCE DES MUES ET LA DUREE DES PERIODES D'INTERMUES.

Ici, nos observations ont porté sur quarante post-larves placées individuellement dans des casiers compartimentés, dans une eau à la température moyenne de  $11^{\circ}66$  C ; Min.  $8^{\circ}90$  C ; Max.  $15^{\circ}37$  C. et quarante autres, également isolées, en chambre thermostatée dans une eau à  $21 \pm 0,5^{\circ}$ C durant 210 jours.

Dans le premier cas, il n'était pas possible de séparer les sexes puisque leur différenciation définitive ne se produit qu'au septième mois. Mais dans l'eau à  $21 \pm 0,5^{\circ}$ C, cette différenciation se fait entre les deuxième et troisième mois, il fut possible de dénombrer les mues respectives des mâles et des femelles ; le 210ème jour, par ailleurs, les amenant jusqu'à l'état d'adultes, aptes à se reproduire.

a : cas des post-larves élevées à température ambiante(figure 41).

De la première à la cinquième mue, la durée du temps d'intermue semble se stabiliser entre  $6 \pm 0,2$  et  $5 \pm 0,7$  jours. Au-delà de la cinquième mue, cette durée passe de  $9,2 \pm 0,9$  jours à la sixième mue à  $25 \pm 5$  jours pour la quinzième mue (au 196ème jour). La droite de régression établie pour cette période, de la forme  $y = ax + b$ , est la suivante : si on appelle D la durée du temps d'intermue et M la nième mue :  $D = 1,5236 M + 0,8748$ , avec r (coefficient de corrélation) égal à 0,9633.

b : cas des post-larves élevées à  $21 \pm 0,5^{\circ}$ C (figure 41).

Le nombre de mues est pratiquement du même ordre pour chacun des deux sexes. Les mâles muent vingt six fois en moyenne sur une période de 203,16 jours ; chez les femelles, on observe vingt quatre mues pour une période de 199,7 jours et vingt cinq mues pour un temps de 215 jours. Les équations établissant la relation entre la durée du temps d'intermue et le nombre de mues successives durant le temps de l'expérimentation, de la forme  $Y = ax + b$ , sont les suivantes :

mâles :  $D = 0,5238 M + 0,7389$ , avec r égal à 0,9661

femelles :  $D = 0,5418 M + 1,2625$ , avec r égal à 0,9815.



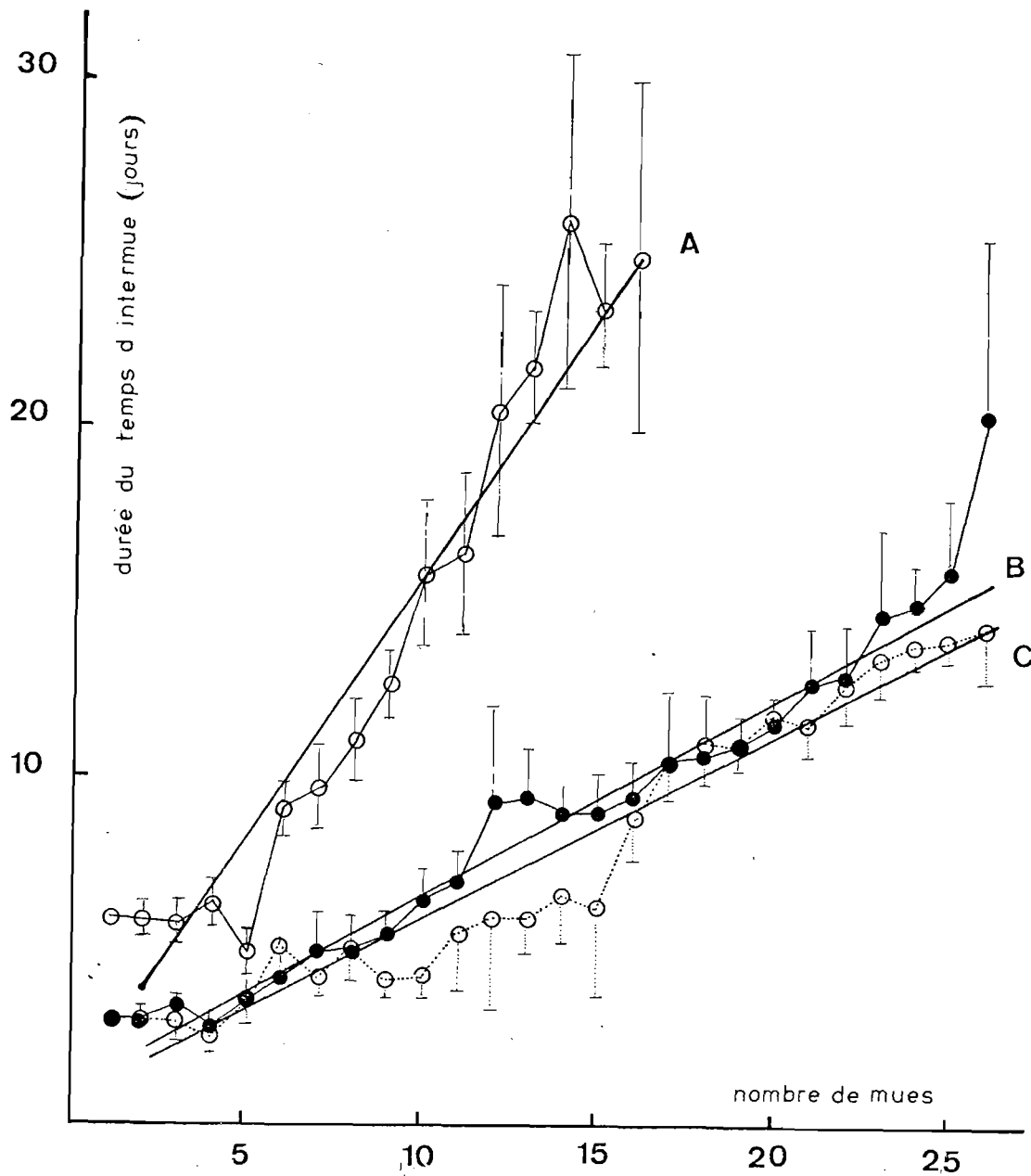


Fig. 41. - Evolution de la durée du temps d'intermue en fonction du nombre de mues chez des crevettes isolées à partir de la post-larve et placées à des températures différentes, durant une période de 210 jours. A : M + F à  $t^{\circ}$  ambiante ( $t^{\circ}$  moyenne de  $11^{\circ}66$  ; Min.  $8^{\circ}90$  ; Max.  $15^{\circ}37$ ). B : F à la  $t^{\circ}$  de  $21^{\circ} + 0,5^{\circ}\text{C}$ . C : M à la  $t^{\circ}$  de  $21^{\circ} + 0,5^{\circ}\text{C}$  (les intervalles de confiance sont représentés par les lignes verticales).



Les coefficients de corrélation obtenus sont dans tous les cas proches de l'unité et supérieures à la valeur tabulée significative de  $r$  pour un nombre de couples supérieur à 102, au seuil de sécurité de 99 %. Les variations de la durée du temps d'intermue en fonction du nombre croissant des mues se font dans le même sens, et la distribution des valeurs mesurées est représentative des mâles et des femelles. Les graphiques de la figure 41 montrent que, pour une mue donnée, le temps d'intermue est apparemment plus grand chez les femelles. En fait, la valeur du test de pente pour les deux droites est inférieure à celle donnée par les tables de  $t$  de Student au seuil de sécurité de 95 % pour un nombre de degrés de liberté compris entre 120 et l'infini. On ne peut donc conclure à une différence significative entre les pentes des droites ; ceci traduit l'identité des lois naturelles régissant la fréquence des mues chez les mâles et les femelles, du moins pour la période considérée et sous nos conditions expérimentales. Les tests de position sont également négatifs ; ceci indique que les deux droites sont confondues ; les variations apparentes observées peuvent tenir aux fluctuations purement aléatoires des résultats expérimentaux.

#### C. SUR LA RELATION ENTRE LA DUREE DES PERIODES D'INTERMUES ET LE POIDS MOYEN DES CREVETTES (MALES ET FEMELLES).

Nous venons de voir que la relation entre la fréquence des mues et la durée du temps d'intermue était influencée par la température, la pente des droites étant différente pour des températures moyennes de  $11^{\circ}58^{\circ}\text{C}$  (Min.  $8^{\circ}90$  ; Max.  $15^{\circ}37^{\circ}\text{C}$ ) et de  $21 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ . Durant la période considérée la durée des intermues et donc la croissance des crevettes est sous l'influence directe de la température.

La relation entre la durée du temps d'intermue et le poids moyen s'établit dès le départ. Les équations de ces relations ont été déterminées dans les deux cas. Dans celui des crevettes maintenues à température ambiante, si on appelle  $D$  la durée des périodes d'intermue et  $P$  le poids à chaque mue, nous aurons :

$$D = 2,05 e^{0,20 P} \text{ avec } r = 0,91 \text{ (figure 42).}$$

Elles sont du type  $Y = ab^X$  dans le cas des crevettes élevées à la température de :  $21^{\circ} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$  (mâles et femelles regroupés), soit :

$$D = 0,15 P^{3,32} \text{ avec } r = 0,98 \text{ (figure 43).}$$





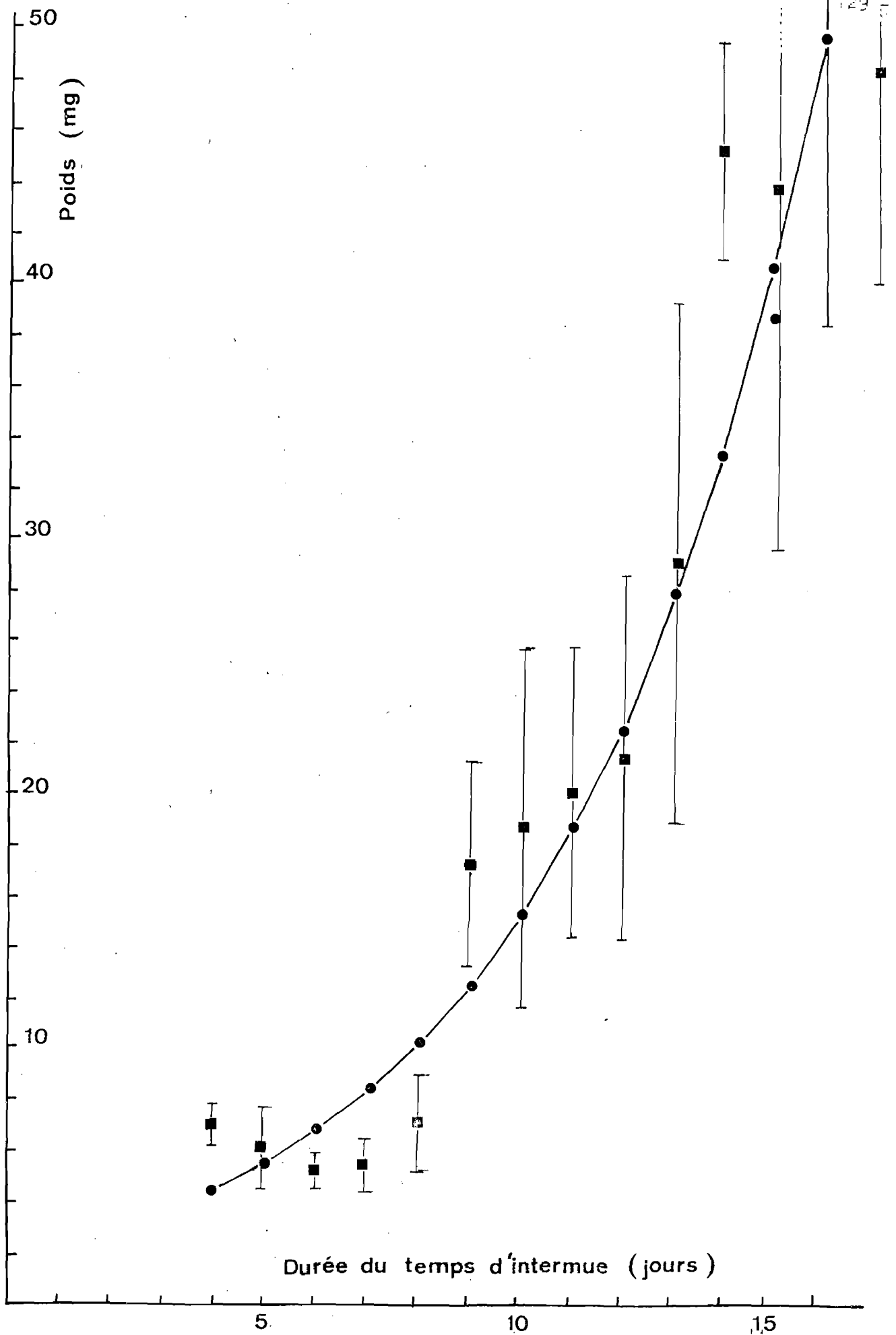


Fig. 42. - Relation poids moyen M + F en fonction de la durée des intermues, chez des crevettes isolées, placées à température ambiante ( $t^{\circ}$  moyenne :  $11^{\circ}66$  C ; Min.  $8^{\circ}90$  C ; Max.  $15^{\circ}37$ ).



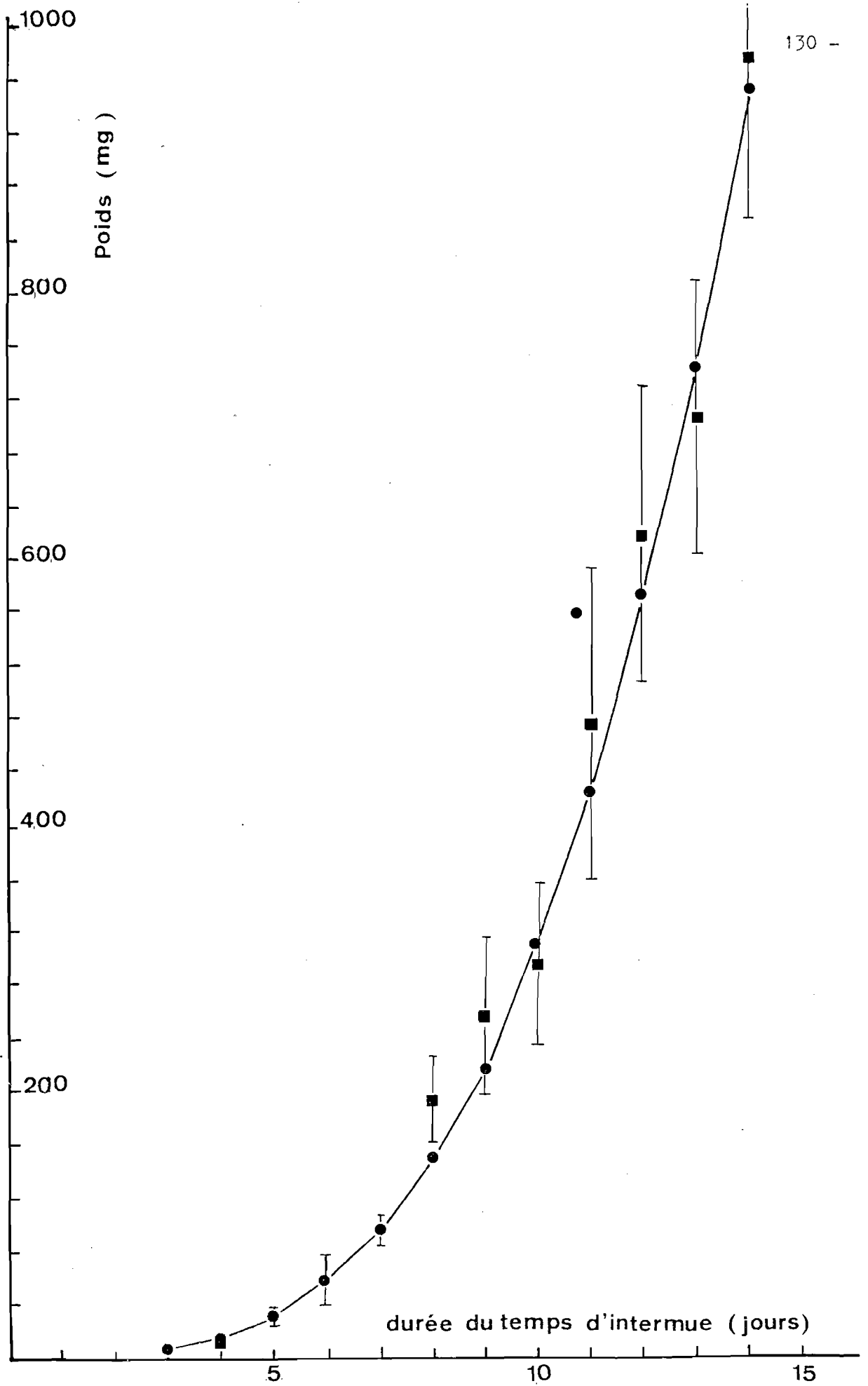


Fig. 43.- Relation entre le poids moyen M + F et la durée des intermues chez des crevettes isolées, maintenues à  $21 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ .



En définitive, si le nombre de mues est le même pour des crevettes des deux sexes maintenues à  $21 \pm 0,5^\circ\text{C}$ , il est beaucoup plus important que celui des crevettes placées à température ambiante, pour un temps donné et corrélativement la durée des intermues est écourtée.

La croissance pondérale s'exprime dans le même sens.

#### D. SUR LA CROISSANCE PONDERALE DES CREVETTES ISOLEES (figure 44).

A la température ambiante, on note que la croissance pondérale en fonction du temps est de type linéaire, de la forme  $Y = ax + b$ . Si l'on appelle T le temps et P le poids, nous aurons :

$$P = 0,5881 T + 4,4028, \text{ avec } r = 0,9801.$$

Par contre la croissance des mâles et des femelles à la température de  $21 \pm 0,5^\circ\text{C}$  est de type  $Y = ax^b$ .

Les équations sont les suivantes :

$$\text{mâles} \quad : P = 0,4371 T^{1,4716} \text{ avec } r = 0,9623$$

$$\text{femelles} \quad : P = 0,5529 T^{1,4692} \text{ avec } r = 0,9845$$

L'allure de ces deux dernières courbes permet de montrer que, dès le 20<sup>ème</sup> jour, la croissance pondérale des mâles et des femelles peut être distinguée. Les intervalles de confiance déterminés indiquent de grandes variations de poids pour des animaux de même sexe et de même âge. A la température moyenne de  $11,66^\circ\text{C}$  (Min.  $8,90^\circ$  ; Max.  $15,37^\circ$ ), le poids moyen passe de  $3,6$  à  $130 \pm 40$  mg du début de l'expérience au septième mois. A la température de  $21^\circ \pm 0,5^\circ\text{C}$ , le poids moyen passe de  $3,6$  à  $1300 \pm 70$  mg chez les mâles et de  $3,6$  à  $1470 \pm 120$  mg chez les femelles. Précisons que ces valeurs sont nettement inférieures à celles obtenues lorsque les crevettes disposent d'un plus grand volume d'eau. Cette différence de croissance entre les mâles et les femelles n'est pas imputable à la température, puisque pendant les trois premières semaines leurs poids restent identiques.

En revanche, la différence qui sépare la croissance pondérale de ces crevettes de celles maintenues à température ambiante est sous la dépendance de ce facteur ; le poids des premières étant de dix fois supérieur à celui des secondes.

#### E - SUR LA RELATION ENTRE LE POIDS A UN MOMENT DONNE ( $P_0 + 1$ ) ET LE POIDS A LA MUE PRECEDENTE $P_0$ (figure 45).

Durant les sept mois d'observations, le rapport  $(P_0 + 1)/P_0$  a été déterminé durant chaque intermue pour les crevettes isolées maintenues à la température ambiante et celles placées à  $21^\circ \pm 0,5^\circ\text{C}$ .



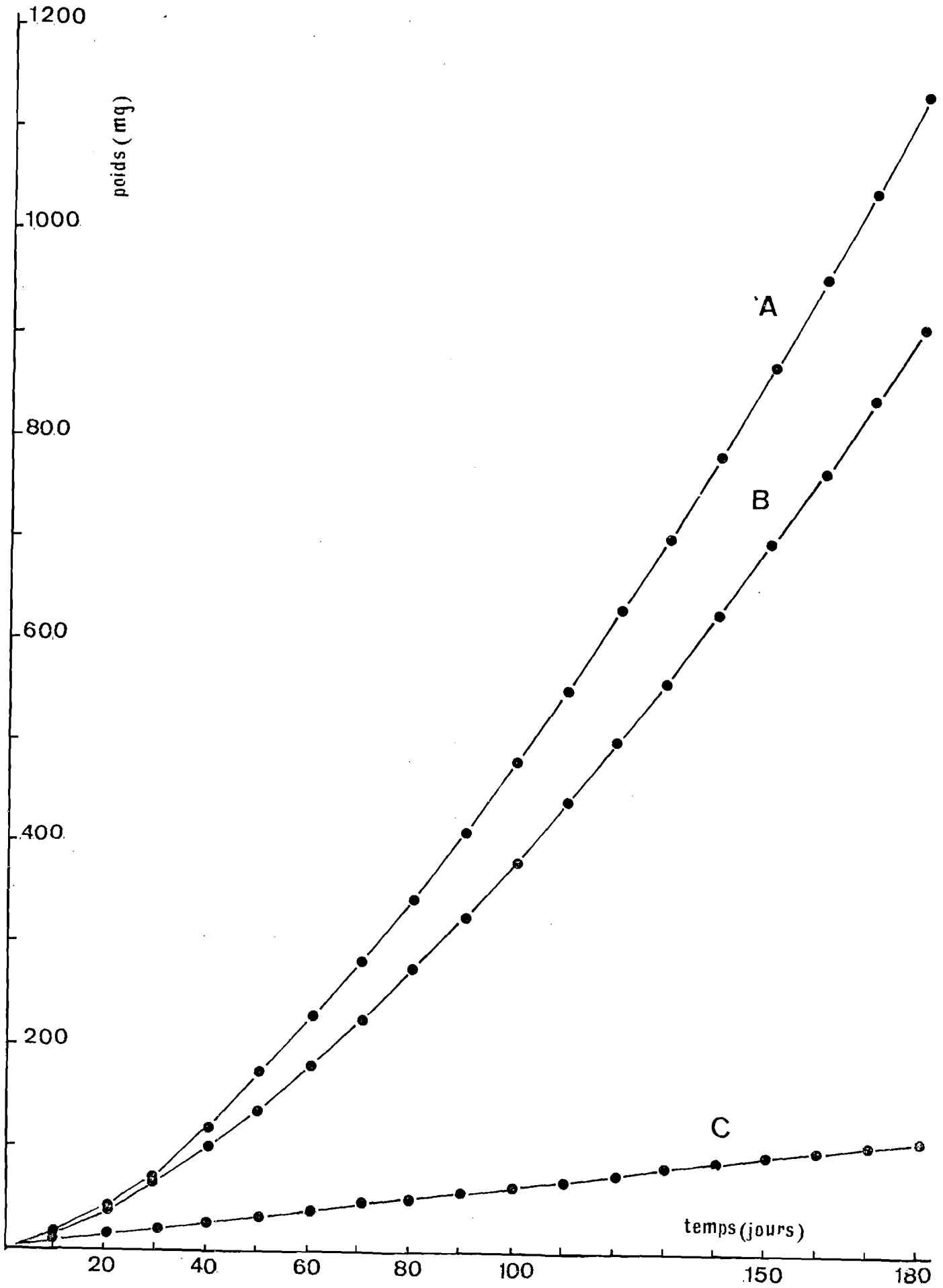


Fig. 44. - Croissance pondérale des crevettes isolées placées à différentes températures ; A : femelles ; B : mâles placés à 21° + 0°5 C ; C : M + F groupés à température ambiante (Moy. 11°66 C ; Min. 8°90 C ; Max. 15°37 C).





La valeur de ce rapport est comprise entre 0,94 et 1,49 dans le premier cas ; 0,94 à 1,63 dans le deuxième cas. Les moyennes établies sont de :  $1,26 \pm 0,08$  chez les mâles et femelles élevées à température ambiante ;  $1,26 \pm 0,08$  et  $1,29 \pm 0,06$  respectivement chez les mâles et les femelles placées dans une eau à  $21^\circ \pm 0,5^\circ\text{C}$ .

Ceci indiquerait une similitude des rapports des accroissements pondéraux entre chaque mue ; si l'on appelle Y le poids P et X le poids ( $P_0 + 1$ ), les équations, de type linéaire, seront les suivantes :

$Y = 1,0219 x + 5,8003$ , avec  $r = 0,9896$  chez les crevettes maintenues à la température ambiante :

$Y = 1,0769 x + 19,3375$  avec  $r = 0,996$  et

$Y = 1,1953 x + 1,6323$  avec  $r = 0,9914$ ,

respectivement chez les mâles et les femelles élevées à  $21^\circ \pm 0,5^\circ\text{C}$ .

Cependant, la méthode du test (MAYRAT 1959) applicable aux axes majeurs réduits montre que, dans tous les cas, les valeurs calculées du tpe sont supérieures à celles lues sur les tables de t de Student, au seuil de sécurité de 95 %, pour un nombre de degrés de liberté compris entre 120 et l'infini. Les droites comparées (mâles/femelles à  $21 \pm 0,5^\circ\text{C}$ ; mâles à  $21 \pm 0,5^\circ\text{C}$ /mâles + femelles à  $t^\circ$  ambiante ; femelles à  $21 \pm 0,5^\circ\text{C}$ /mâles + femelles à  $t^\circ$  ambiante) ne sont pas de pentes semblables. Bien que les valeurs moyennes du rapport  $P_0 + 1/P_0$  soient très voisines, on ne peut pas affirmer qu'il existe une constante de croissance indépendante des conditions d'élevage et des sexes.

### III. INFLUENCE DU TYPE D'ALIMENT (d'ORIGINE NATURELLE) SUR LA CROISSANCE.

Divers aliments naturels ont été proposés à 400 post-larves élevées dans cinq bacs de 25 l (80 crevettes par bac) à une température de  $20^\circ$ - $22^\circ\text{C}$ . Ce sont : Artemia adultes de Californie élevées à partir de l'oeuf et nourries d'algues unicellulaires, Tetraselmis suecica et Phaeodactylum tricorutum, Artemia adultes congelées des Salins du Midi, gonades de Cancer pagurus, hépatopancréas de patelle, chair de moule.

Le tableau n° 21 groupe les résultats, avec chacun de ces aliments, pour la croissance et la survie, au cours d'une expérience de quatre mois. Précisons que celle-ci a commencé dès la métamorphose et que les post-larves ont été soumises sans transition à un régime différent de celui de leur vie larvaire. Le changement brutal de la composition et du mode de présentation de l'aliment ne semble pas affecter les post-larves.

Dès le premier mois, ce changement de régime a été bien accepté, la mortalité ayant été très faible. Au quatrième mois, les trois premiers aliments de la liste ci-dessus ont donné des résultats quelque peu différents.



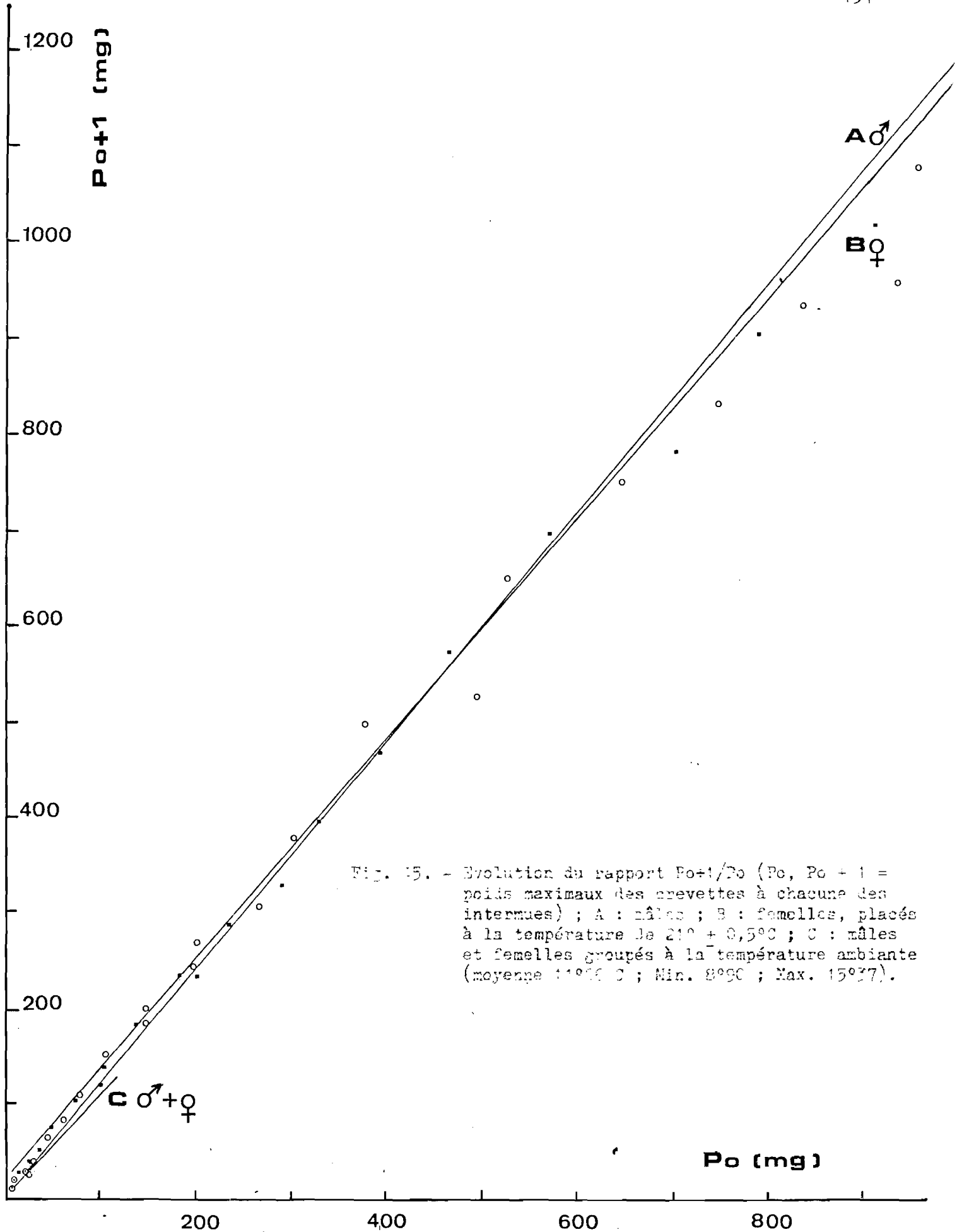


Fig. 15. - Evolution du rapport  $Po+1/Po$  ( $Po$ ,  $Po + 1$  = poids maximaux des crevettes à chacune des intermuees) ; A : mâles ; B : femelles, placés à la température de  $21^{\circ} \pm 0,5^{\circ}C$  ; C : mâles et femelles groupés à la température ambiante (moyenne  $11^{\circ}C$  ; Min.  $8^{\circ}C$  ; Max.  $15^{\circ}37$ ).



Type nourriture	J 0	J30 (1er mois)	J60 (2ème mois)	J90 (3ème mois)	J120 (4ème mois)	Biomasse initiale	Biomasse finale	Rapport biomasse finale / biomasse initiale					
	Pds (mg)	% survie	Pds (mg)	% survie	Pds (mg)	% survie	Pds (mg)	% survie	(mg)	(mg)			
Artemia de Californie	4.8±0.12	100	50±7.8	97	152±25.8	86	470±52.3	72	856±92.3	58	384	39 700	103
Artemia des Salins	4.8±0.13	100	48±9.5	98	208±32.7	88	512±65.7	78	900±98.5	66	384	47 500	123
Coûdes de Cancer p.	5 ±0.11	100	40±8.2	93	176±28.9	88	530±72.3	80	890±102.9	71	400	50 300	125
Moule	9 ±0.23	100	96±11.2	100	328±48.7	90	646±80.3	86	1000±95.6	82	720	65 600	91
Hépatopancréas de patelle	5.7±0.24	100	98±10.2	96	285±40.2	81	720±90.8	71	1110±112.8	61	456	54 160	118

Tabl. 21. - Croissance pondérale et pourcentage de survie des post-larves de P. serratus nourries avec différents régimes naturels durant quatre mois (80 post-larves par bac de 25 litres).

l'un de l'autre, mais comparables.

Les deux derniers ont conduit à une croissance sensiblement plus forte, l'hépatopancréas se révélant meilleur toutefois que la chair de moule. Quant à la survie, dans chaque cas elle décline comme il est naturel au fil des mois.

La chair de moule permet une meilleure résistance (82 % de survie contre 61 % avec l'hépatopancréas de patelle). Cependant, le rapport biomasse finale/biomasse initiale est le plus favorable avec la gonade de Cancer pagurus (125), suivi de très près par l'hépatopancréas de patelle.

Pour des raisons de commodité, ce dernier aliment naturel a été utilisé dans nos différents essais.

Précisons que les Artemia adultes congelées des Salins du Midi n'occasionnent pas de malformations chez les post-larves de Palaemon serratus, contrairement à ce que l'on observait chez les larves de cette espèce nourries à partir de Nauplii d'Artemia provenant du même secteur.

#### IV. INFLUENCE DE LA DENSITE DES POST-LARVES SUR LA CROISSANCE ET LA SURVIE.

Nous avons élevé des post-larves dans des bacs alimentés en eau de mer à  $21 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ , à raison de 2, 4, 8, 16 au litre, soit 100, 200, 400 et 800 au m<sup>2</sup> pendant quatre mois. Le tableau n° 22 nous renseigne sur le taux de survie et la croissance en fonction des densités de peuplement précitées.

L'aliment utilisé a été l'hépatopancréas de patelle.

a : La survie.

Dans le bac le moins peuplé (100 au m<sup>2</sup>) elle est de 46 % ; elle diminue dans les bacs intermédiaires pour tomber à 20 % seulement dans le bac le plus peuplé (800 au m<sup>2</sup>).

Ces taux sont faibles ; ils sont dus à un cannibalisme excessif qui peut être en partie supprimé par la simple adjonction de cailloux qui serviront d'abri, un peu à l'image de ce qui se passe dans la nature où les post-larves recherchent les zones d'ombre et les anfractuosités rocheuses.

En effet, alors que les pierres n'augmentent que de peu la surface du bac en contact avec l'eau, la survie s'élève entre 80 et 100 % pour les bacs les moins peuplés. Ce relief artificiellement créé ménage des caches suffisantes pour atténuer le cannibalisme que nous avons souvent observé dans les bacs nus, surtout au moment où se produisent les mues.

b : la croissance pondérale (tableau 22).

La croissance est aussi fonction de la densité du peuplement.

TAUX DE SURVIE

CROISSANCE PONDERALE

:Nb initial de post-larves par bac de 25 l	: Densité de post-larves par litre au m2	:Nb final de crevettes au 4ème mois	:% de survie au 4ème mois	: Pds moyen initial (mg)	: Pds moyen final au 4ème mois (mg) M + F	:Biomasse initiale (mg)	:Biomasse finale (mg)	:% d'accroissement de la biomasse	:Production mg/m2
: 400	: 16	: 800	: 20	: 5 ± 0.2	: 700 ± 180	: 2000	: 56.000	: 2 800	: 112.000
: 200	: 8	: 400	: 36	: 5 ± 0.2	: 750 ± 160	: 1000	: 54.700	: 5 470	: 109.400
: 100	: 4	: 200	: 39	: 5 ± 0.2	: 750 ± 140	: 500	: 29.600	: 5 920	: 59.200
: 50	: 2	: 100	: 46	: 5 ± 0.2	: 860 ± 160	: 250	: 19.800	: 7 920	: 39.600
:	:	:	:	:	:	:	:	:	:
:	:	:	:	:	:	:	:	:	:

Tabl. 22. - Survie et croissance pondérale chez P. serratus élevée depuis la post-larve jusqu'au 4ème mois, dans des bacs de 25 litres (influence de la densité des post-larves au litre).

Les crevettes ayant un grand espace disponible présentent une croissance plus rapide que celles disposant d'une surface restreinte ; ainsi nous avons un poids moyen de  $860 \pm 160$  mg pour le bac le moins peuplé,  $700 \pm 180$  mg pour le bac le plus peuplé, avec des résultats intermédiaires pour les autres bacs.

On est ainsi conduit à considérer que le nombre le plus réduit de post-larves serait le plus favorable à un élevage de type utilitaire.

Toutefois si l'on tient compte de la biomasse, bien que son accroissement soit proportionnellement trois fois plus élevé dans le bac à peuplement minimum que dans celui dont le peuplement est le plus dense on remarquera que sa valeur totale reste très inférieure (de 19,8 g à 56 g).

Nous estimerons donc que le choix de la densité devrait être intermédiaire entre les deux extrêmes, 200 à 400 post-larves au m<sup>2</sup> devant donner le meilleur rendement, même si le poids individuel des crevettes est un peu moindre.

#### V. RAPPORT ENTRE LA SAISON DE LA METAMORPHOSE DES POST-LARVES (DONC INDIRECTEMENT DE LEUR NAISSANCE) ET LA CROISSANCE.

On se doute que dans le milieu naturel la croissance de P. serratus, comme celle de tant d'autres espèces marines, est soumise à l'influence des saisons qui diminuent ou augmentent la valeur des différents facteurs de milieu (température, nourriture, lumière, etc...).

Il nous a paru intéressant de voir si, en milieu fermé, à une température égale ou voisine de celle du milieu naturel (de 10 à 15°C) mais avec une nourriture constamment assurée cette influence restait sensible.

C'est pourquoi nous avons mis en bacs de 25 l trois lots de 50 post-larves chacun, respectivement métamorphosées en mars, juin et octobre. Nous avons suivi ces élevages pendant vingt mois consécutifs.

Les courbes de croissance de ces trois lots (figure 46) présentent des analogies : alternance de pentes montantes et de paliers qui traduisent des périodes de croissance rapide suivies de périodes de croissance ralenti, les premières se situant du printemps à l'automne, les secondes en hiver (sensu lato).

Il en résulte qu'après vingt mois, le poids final est différent. Il est de  $4,10 \pm 1$  grammes pour le lot de mars, de  $3,40 \pm 0,8$  grammes pour le lot de juin, de  $2,85 \pm 0,4$  grammes pour le lot d'octobre.

Ce sont donc les crevettes dont la métamorphose s'est faite en mars qui ont les meilleures chances d'atteindre les poids les plus élevés ;



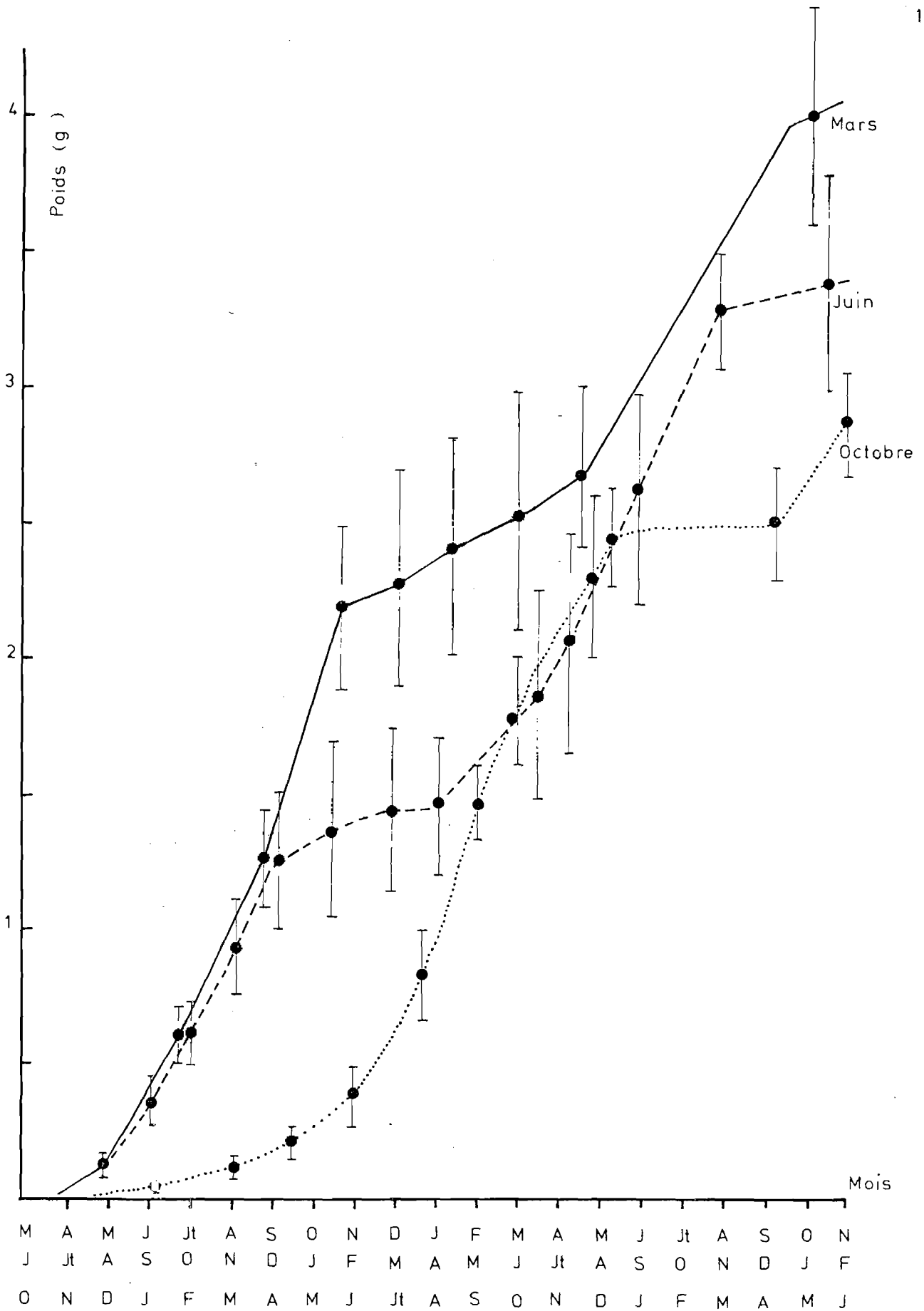


Fig. 46. - Influence de la période d'éclosion des oeufs sur la croissance pondérale de *P. serratus* (M + F) élevés depuis la post-larve jusqu'au 20ème mois.

——— post-larves métamorphosées en mars,  
 - - - " " " juin,  
 ..... " " " octobre.



celles d'octobre étant les moins favorisées en raison d'un démarrage tardif, ralenti par le premier hiver, et en dépit d'un taux de croissance plus rapide au printemps suivant, mais qui ne parvient pas à compenser le retard du début.

On remarquera la corrélation relative qui existe entre les résultats de cette expérience et ce qui se produit, au ce point de vue, dans le milieu naturel. En effet, les post-larves élevées à partir de mars, correspondant aux premières éclosions, atteignent à la fin de la première saison de croissance le poids des plus grandes crevettes de la classe 0 que l'on pêche à Roscoff, Carantec, dans les zones peu profondes.

Les post-larves élevées en juin (provenant des deuxième éclosions dans le milieu naturel) ont une croissance rapide, mais insuffisante pour rattraper en poids les post-larves apparues en mars. Elles correspondent aux individus les plus jeunes pêchés dans le secteur précité.

Ayant renouvelé cette expérience, mais par une température de 20°C, avec deux lots de 50 post-larves métamorphosées, l'un en juin, l'autre en octobre, nous avons eu des résultats voisins des précédents, ceci en dépit de conditions d'élevage identiques (température, nourriture, nombre d'individus, même volume d'eau).

Un ralentissement de la croissance se produit donc de toute manière, sans doute sur l'intervention d'un facteur autre que ceux que nous avons considérés.

Cette observation irait dans le sens de l'hypothèse de VAN WORMHOUDT (1975) selon laquelle, pour une même température, les activités enzymatiques digestives du crustacé dépendraient de la photophase à laquelle les animaux sont soumis. Il deviendrait alors évident que l'éclairement moindre de la saison hivernale pourrait être, dans ce cas, défavorable à de telles activités.

## VI. ELEVAGE EN BAC DE 1500 litres.

Avec cette dernière expérience, nous avons voulu suivre pendant vingt mois l'évolution d'un groupe numériquement important de post-larves (800) dans un volume d'eau plus grand (1500 litres) que ceux des expériences précédentes, avec une température constante de  $21 \pm 0,5^\circ\text{C}$  qui est la plus favorable à la croissance de l'espèce. L'opération a débuté le 1er octobre 1973 (0,5 post-larves au litre, 110 post-larves au m<sup>2</sup>).

a : la mortalité importante au cours des six premiers mois (52 %) a diminué assez régulièrement par la suite (figure 47). Il a donc fallu un temps d'adaptation qui constitue un handicap assez lourd pour un élevage fait dans ces conditions.

Précisons que nous avons tenu compte dans ce chiffre de 52 % de la mortalité accidentelle occasionnée lors des différentes mensurations de crevettes. Par ailleurs ces dernières ne disposaient pas d'abris, ce qui a pu développer le cannibalisme.

b : le sex-ratio des femelles (figure 47), qui est de 62 % au troisième mois, accuse une légère mais constante diminution qui l'amène à 49 % au vingtième mois. Ce déficit peut être dû aux nombres de mues anormalement élevées consécutives aux pontes qui surviendront au cours de ces 600 jours et qui pourraient rendre les femelles plus vulnérables.

c : la croissance. Ainsi que le montrent les courbes de la figure 48 la croissance des mâles est relativement régulière ; celle des femelles l'est beaucoup moins. Un certain blocage, voire une diminution de leur poids, apparaît vers les 7<sup>e</sup>-10<sup>e</sup> mois, puis du 15<sup>e</sup> au 19<sup>e</sup> mois. Or, ces paliers correspondent à deux longues périodes d'intense reproduction (pontes et éclosions), ce qui confirme d'ailleurs la courbe représentative des pourcentages de ces dernières, surajoutée aux courbes de croissance de la figure 48.

En dépit de ce rythme plus heurté, les femelles ont acquis en fin d'expérience un poids moyen de  $6 \pm 0,8$  g presque double de celui des mâles ( $3,3 \pm 0,6$  g) et comparable à celui des animaux dans le milieu naturel.

d : la reproduction. Au cours de ces vingt mois, les femelles ont pondu six à sept fois, à savoir :

deux fois entre le 7<sup>e</sup> et le 9<sup>e</sup> mois pour 80 % d'entre elles, une troisième fois aux 13<sup>e</sup>-14<sup>e</sup> mois pour un pourcentage moindre, quatre fois entre les 15<sup>e</sup> et 19<sup>e</sup> mois pour 90 % du total.

Ceci donne donc entre six et sept pontes pour l'ensemble de ces crevettes à l'âge d'un an et demi environ, alors que dans la nature les crevettes de même âge, nées à la même époque, n'auront pondu que deux fois.

La relation existant entre la croissance pondérale et la reproduction montre clairement, nous semble-t-il, qu'à partir du septième mois une température élevée ( $21 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$  en l'occurrence) favorise davantage l'activité reproductrice que la croissance et agit donc vraisemblablement au détriment de celle-ci.

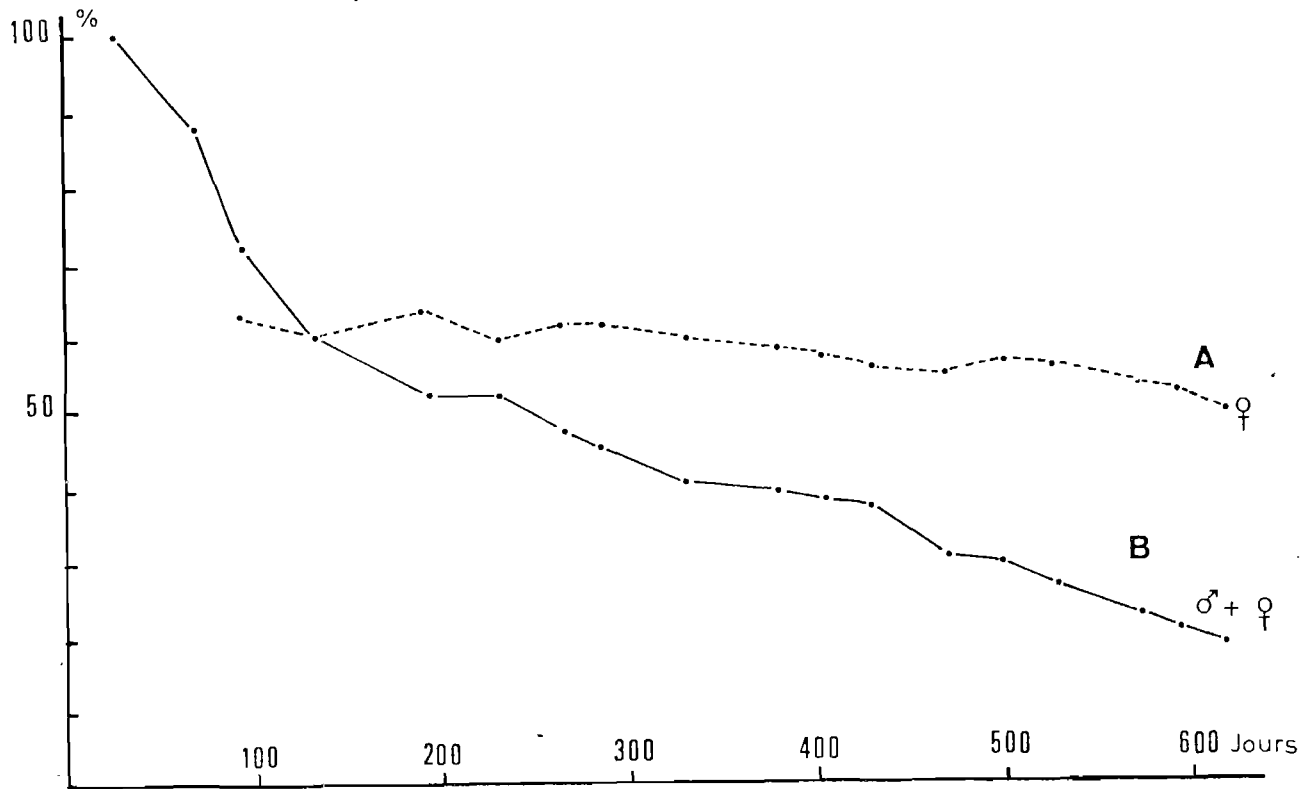


Fig. 47. - A : Evolution du sex-ratio des femelles.

B : Evolution du taux de survie d'un lot de 800 post-larves élevées jusqu'au 650ème jour (M + F).



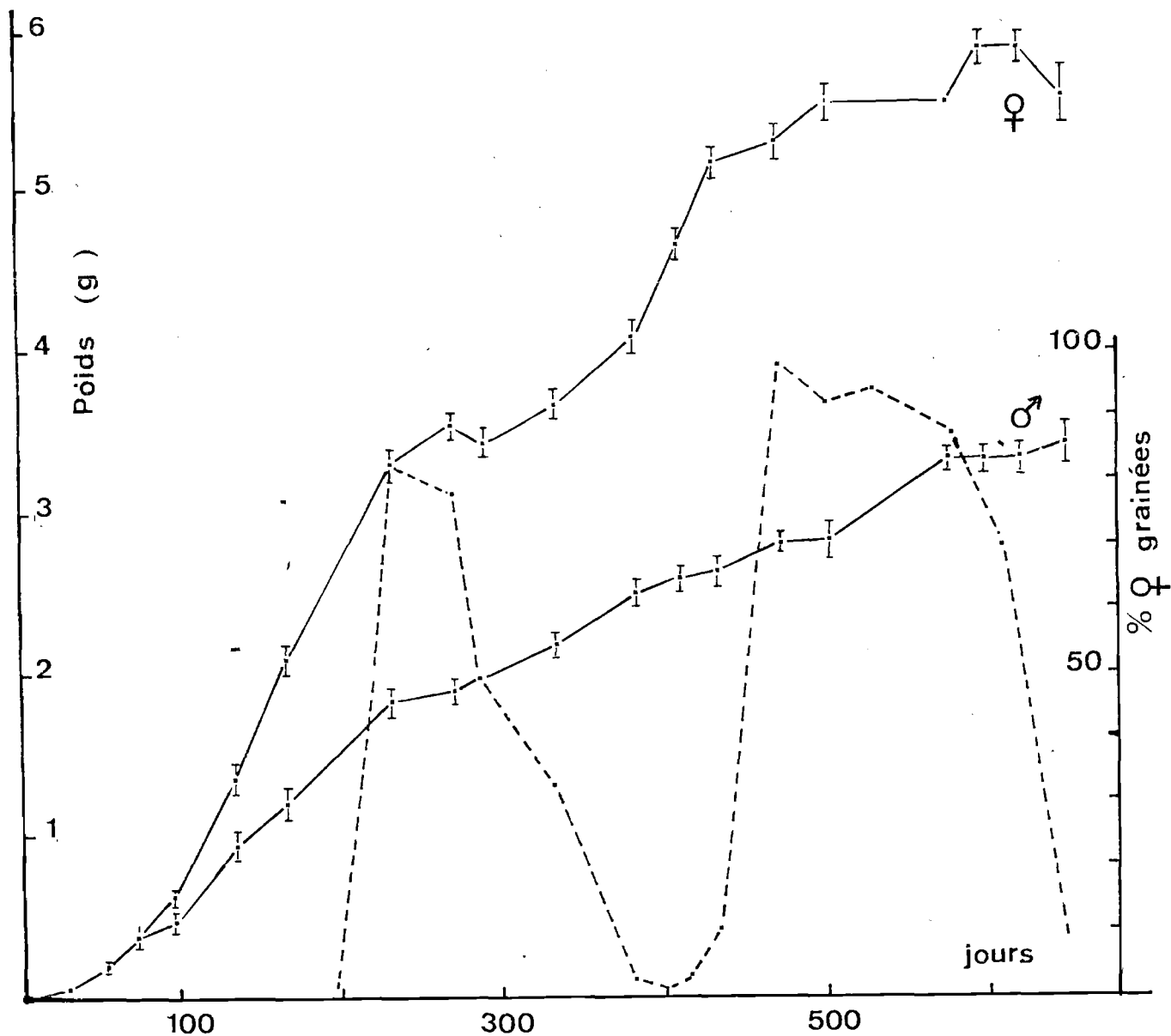


Fig. 48. - Croissance pondérale des mâles et des femelles de *P. serratus* élevés depuis la post-larve jusqu'au 650<sup>ème</sup> jour dans un bac de 1500 litres, maintenu à  $21 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ . La courbe en pointillés indique l'évolution du pourcentage de femelles grainées.





## VII. TAUX DE CONVERSION DES ALIMENTS EN FONCTION DU SEXE ET DU POIDS.

Les résultats, moins satisfaisants peut-être que nous l'espérons quant au gain de poids dans ces élevages expérimentaux, nous ont incité à calculer le taux de conversion des aliments en prenant comme témoins des crevettes nourries quotidiennement avec des gonades de Cancer pagurus.

Chaque jour, la quantité de nourriture ingérée a été déterminée par différence entre le poids d'aliment fourni et le poids d'aliment non consommé. Nous avons également tenu compte dans nos calculs de la matière dissoute.

Les crevettes ont été placées dans des bacs de 25 l munis, sur le fond, d'abris pour éviter le cannibalisme et tenus à une température de  $21 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ .

Le taux de conversion, c'est-à-dire la quantité de nourriture qui doit être fournie à un individu pour obtenir un gain de poids donné a été établi d'après la formule :

$$\frac{\text{nourriture distribuée (poids sec)/jour}}{\text{gain de poids frais/jour}}$$

Nous l'avons déterminé pour quatre lots de mâles dont les poids moyens respectifs étaient les suivants :  $0,84 \pm 0,06 \text{ g}$  ;  $1,34 \pm 0,06 \text{ g}$  ;  $2,49 \pm 0,14 \text{ g}$  ;  $3,27 \pm 0,30 \text{ g}$  et pour cinq lots de femelles dont les poids moyens étaient les suivants :  $0,88 \pm 0,16 \text{ g}$  ;  $1,68 \pm 0,12 \text{ g}$  ;  $2,4 \pm 0,12 \text{ g}$  ;  $5,66 \pm 0,26 \text{ g}$  et  $8,51 \pm 0,72 \text{ g}$ .

Le nombre de crevettes par lots était compris entre 9 et 28 exemplaires. Le taux de conversion a été établi sur une période allant du 4.11. au 6.1., c'est-à-dire durant 64 jours (tableau 23). Les crevettes ont ainsi mué une ou deux fois.

Les chiffres indiqués par ce tableau montrent que le taux de conversion croît avec le poids et par conséquent avec l'âge, pour l'un et l'autre sexe, autrement dit que la nourriture devient de moins en moins profitable à la croissance pondérale. Dans les conditions de l'expérience, au-delà d'un poids moyen de  $2,48 \pm 0,14 \text{ g}$  pour les mâles et de  $5,66 \pm 0,26 \text{ g}$  pour les femelles, il n'y a plus accroissement pondéral en dépit d'une consommation relativement importante de nourriture. L'aliment ingéré sert à assurer uniquement l'entretien du métabolisme de base ; le taux de conversion est nul. Ceci peut tenir à deux causes sans doute simultanées : un aliment incomplet et des conditions de captivité défavorables. La figure 49 montre que, chez les femelles, la consommation de nourriture en poids sec est pratiquement la même pour des groupes de poids différents.

Nombre	Sexe	Pds moyen début (mg)	Pds moyen au 54ème jour (mg)	Consommation poids sec/ jour au 54ème jour (mg)	Taux de conversion au 54ème jour
20	M	848 ± 60	1270 ± 160	30,77 ± 5,2	3,7
20	M	1338 ± 60	1620 ± 120	27,71 ± 4,52	5,7
10	M	2480 ± 140	2620 ± 170	50,84 ± 7,94	19,2
10	M	3270 ± 300	3200 ± 270	70,07 ± 13,58	Nul
9	F	883 ± 100	1850 ± 250	61,85 ± 10,48	3,5
22	F	1580 ± 120	1840 ± 140 (26è jour)	30,34 ± 7,72 (26è jour)	3,6 (26è jour)
11	F	2400 ± 120	2880 ± 150	61,23 ± 10,18	6,2
28	F	5660 ± 200	5590 ± 340	40,81 ± 5,54	Nul
10	F	3510 ± 720	8180 ± 560	60,31 ± 12,28	Nul

Tabl.23. - Taux de conversion des aliments en fonction du sexe et du poids des crevettes durant une période de 4 jours (du 4.11. au 6.1.).

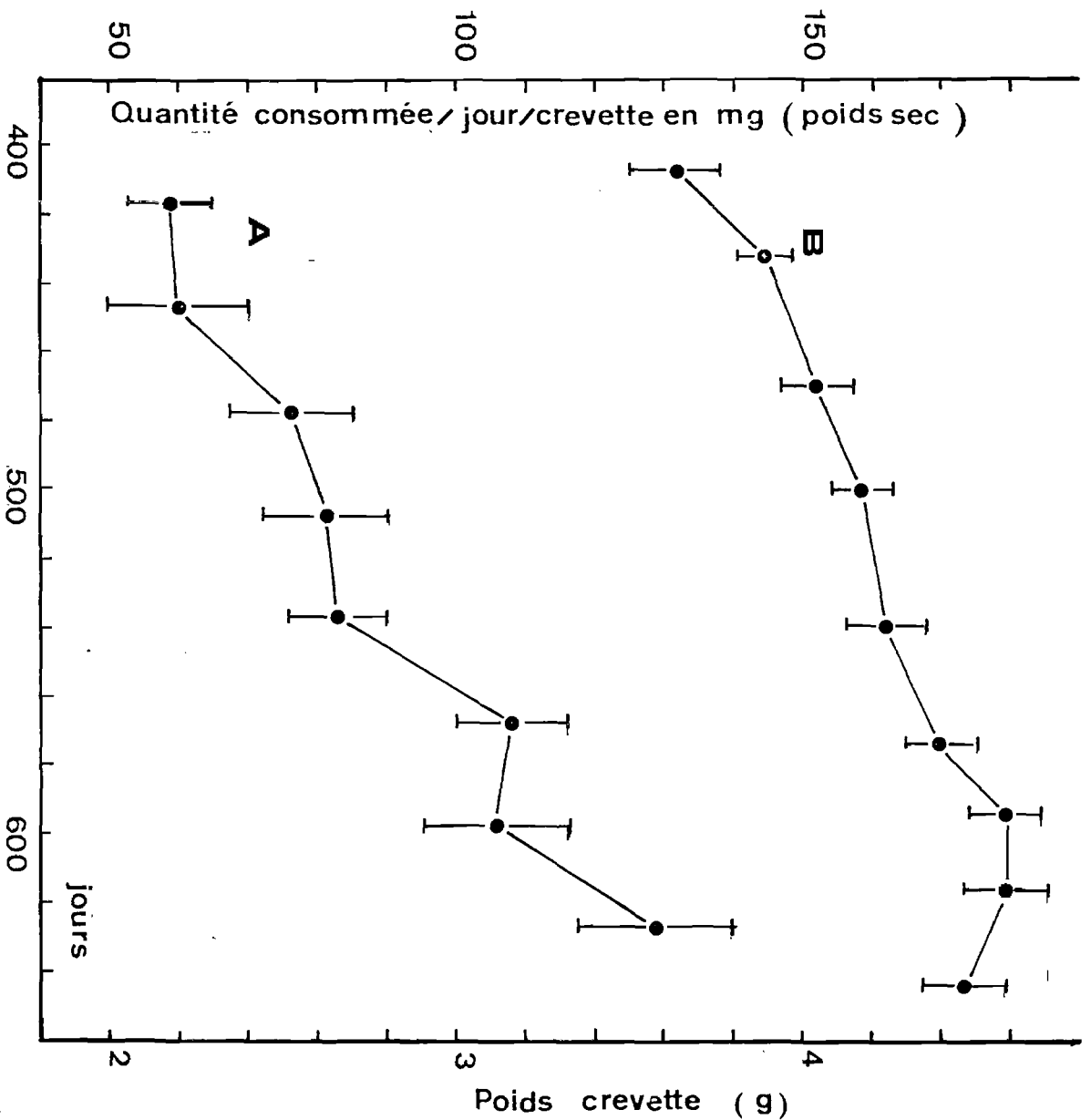


Fig. 52. - A : Evolution de la consommation moyenne journalière en poids sec (mg) par crevette, au 400ème au 640ème jour. B : Evolution du poids sec moyen individuel  $\bar{X} \pm P$  au cours de la même période. Les essais ont été effectués chez des post-larves élevées au laboratoire à la température de  $21 \pm 0,5^\circ\text{C}$ . Dans les deux cas, les intervalles de confiance ont été déterminés.

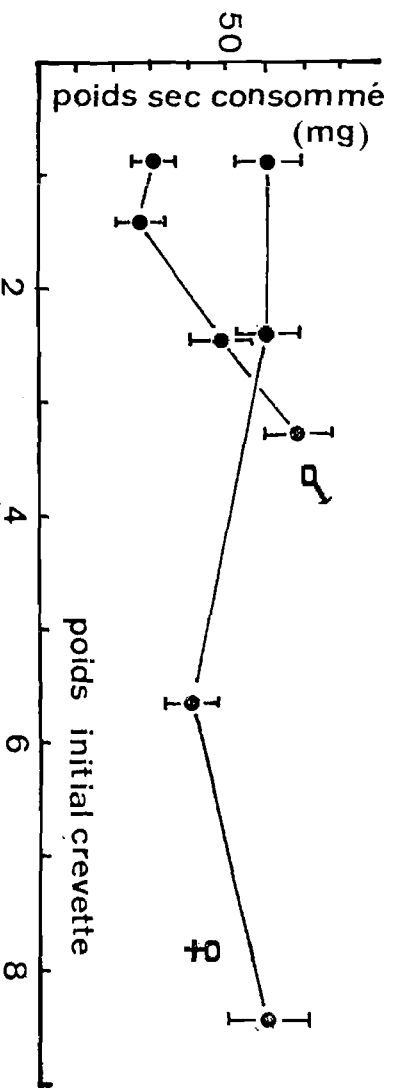


Fig. 49. - Evolution de la consommation de nourriture en poids sec (mg) en fonction du poids initial des crevettes (sexes séparés, période s'étalant du 1.11. au 2.1.1961).



Ceci semblerait indiquer que les femelles adultes supportent mal la captivité. Chez les mâles on remarque par contre que la quantité de nourriture ingérée croît régulièrement.

La consommation de nourriture ne s'effectue pas régulièrement tous les jours. Nous avons en effet reporté sur les figures 50 et 51 la quantité moyenne journalière ingérée par jour pour les différents lots de crevettes. Des pics correspondant à des périodes maximales de consommation, séparés par des phases de consommation minimale s'observent. Ce phénomène que l'on rencontre également chez d'autres crustacés doit être pris en considération pour l'alimentation des crevettes dans l'optique d'un élevage.

De meilleurs taux de conversion s'observent lorsque les conditions de captivité diffèrent. Dans un bac de 1 500 litres, à la température de  $21 \pm 0,5^\circ\text{C}$ , le taux de conversion après trois semaines était de 5,6 pour des mâles de 2,7 g et des femelles de 4,4 g.

L'évolution de la consommation moyenne journalière en poids sec et du poids moyen de crevettes a pu être déterminée pour les mâles et les femelles durant huit mois (du 400<sup>e</sup> au 640<sup>e</sup> jour) (figure 52). On remarque que du 400<sup>e</sup> au 540<sup>e</sup> jour, les accroissements pondéraux vont de pair avec la quantité consommée. Par contre, du 540<sup>e</sup> jour au 640<sup>e</sup> jour, la <sup>quantité de</sup> ~~la~~ ~~quantité de~~ ~~nourriture~~ ~~consommée~~ ~~des~~ ~~crevettes~~ augmente régulièrement alors que le <sup>poids moyen des</sup> ~~la~~ ~~quantité de~~ ~~nourriture~~ ~~consommée~~ accuse une faible pente, voire même une stagnation.

En tout état de cause, il nous paraît évident que dans la nature le taux de conversion est beaucoup plus positif puisque les crevettes adultes de la région de Roscoff atteignent des poids moyens de 4 g (mâles) et 8 g (femelles) avec des maxima de 7 et 14,8 g respectivement pour chaque sexe.

#### VIII. VARIATIONS PONDERALES DURANT L'INTERMUE.

Nous avons pu déterminer l'évolution pondérale journalière chez trente crevettes isolées maintenues à  $21 \pm 0,5^\circ\text{C}$ , d'un poids moyen de  $256,8 \pm 59,8$  mg, dont la période d'intermue s'étalait sur huit jours (figure 53).

Nos pesées, effectuées tous les jours, montrent qu'il y a :

- augmentation pondérale dans les heures qui suivent la mue,
- légère diminution du poids moyen jusqu'au deuxième jour,
- augmentation nette du poids du jour 2 au jour 4,
- stabilisation du poids du jour 4 au jour 6,
- augmentation sensible du poids moyen durant les deux jours qui précèdent la mue.



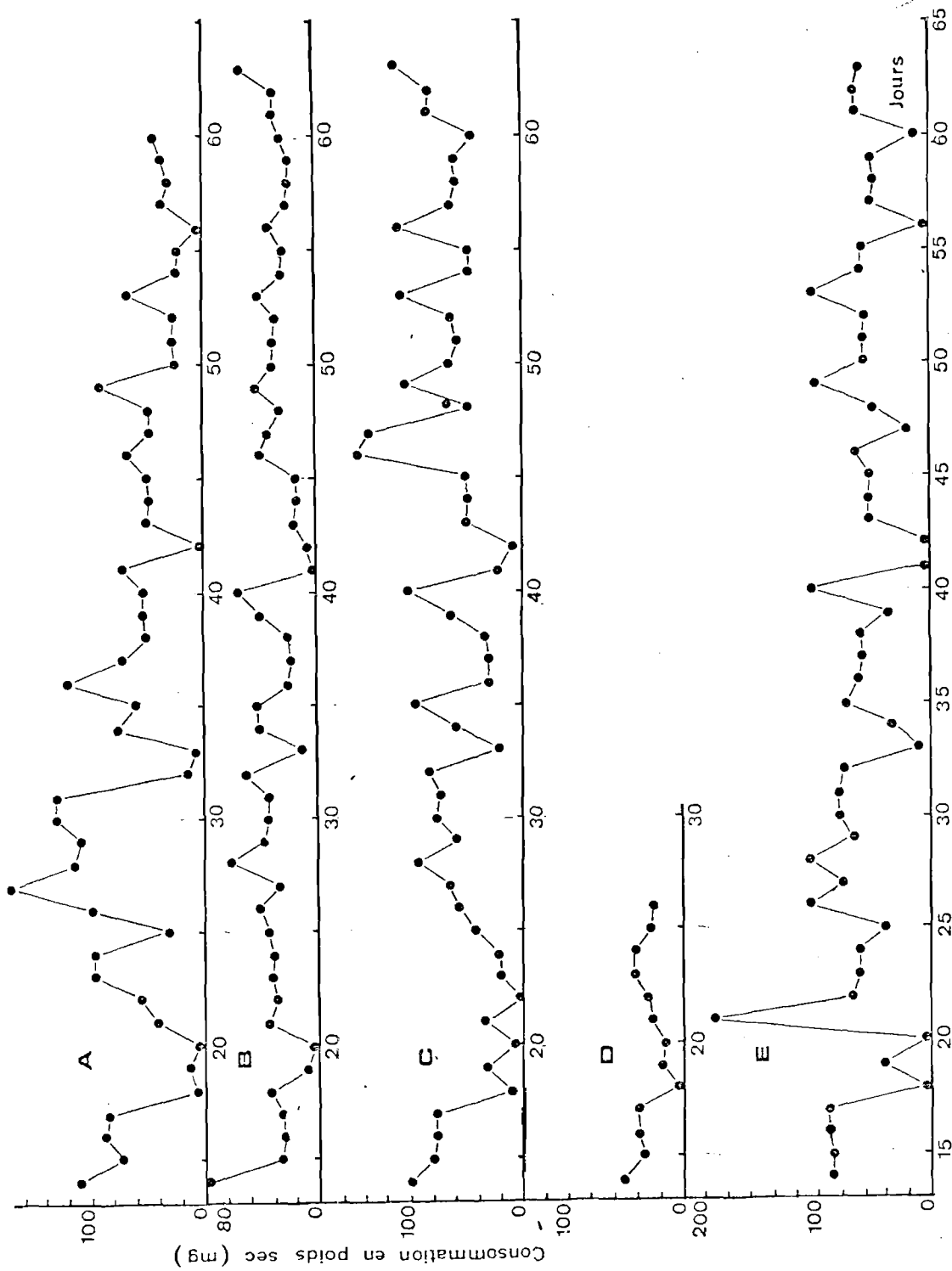


Figure 50 : Représentation de la consommation individuelle journalière moyenne de nourriture en poids sec ( mg ), chez les mâles, durant la période allant du 4 novembre au 6 janvier. (  $t^{\circ} = 20 \pm 0, 5^{\circ}C$  ). --  
 Poids moyen des mâles au 4/11 : A = 3, 27 g -- B = 2, 48 g -- C = 1, 338 g -- D = 0, 848 g. --  
 Consommation moyenne journalière individuelle : A = 70, 07  $\pm$  13, 58 mg -- B = 50, 84  $\pm$  7, 94 mg --  
 C = 27, 71  $\pm$  4, 32 mg -- D = 30, 77  $\pm$  5, 2 mg. --





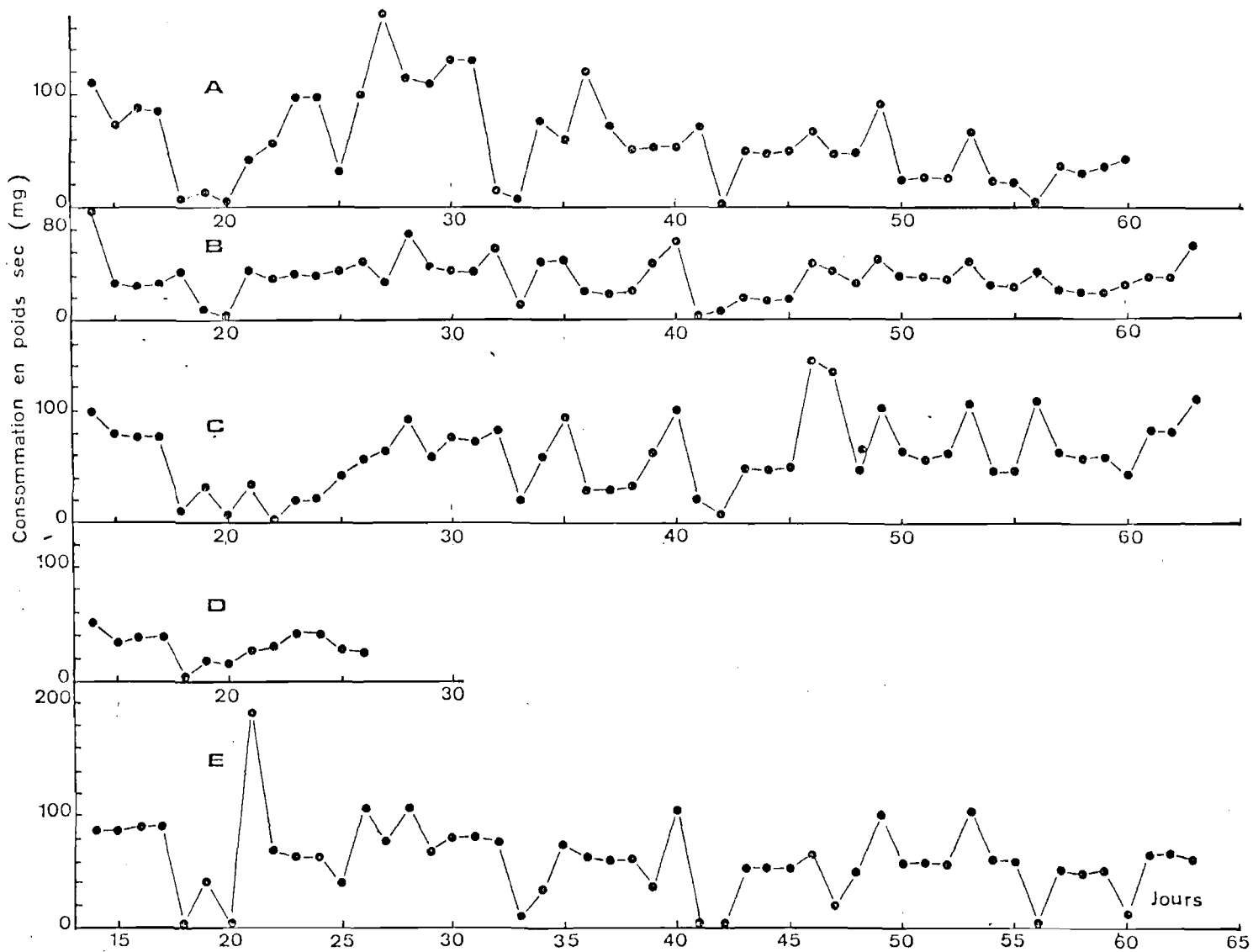


Figure 51 : Représentation de la consommation individuelle journalière moyenne de nourriture en poids sec ( mg ), chez les femelles, durant la période s'étalant du 4 novembre au 6 janvier (  $t^{\circ} = 20 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$  ). - Poids moyen des femelles au 4/11 : A = 8,51 g - B = 5,66 g - C = 2,40 g - D = 1,68 g - E = 0,88 g. - Consommation moyenne journalière individuelle : A =  $60,31 \pm 12,28$  mg - B =  $40,81 \pm 5,54$  mg - C =  $61,23 \pm 10,18$  mg - D =  $30,34 \pm 7,72$  mg - E =  $61,85 \pm 10,48$  mg. -



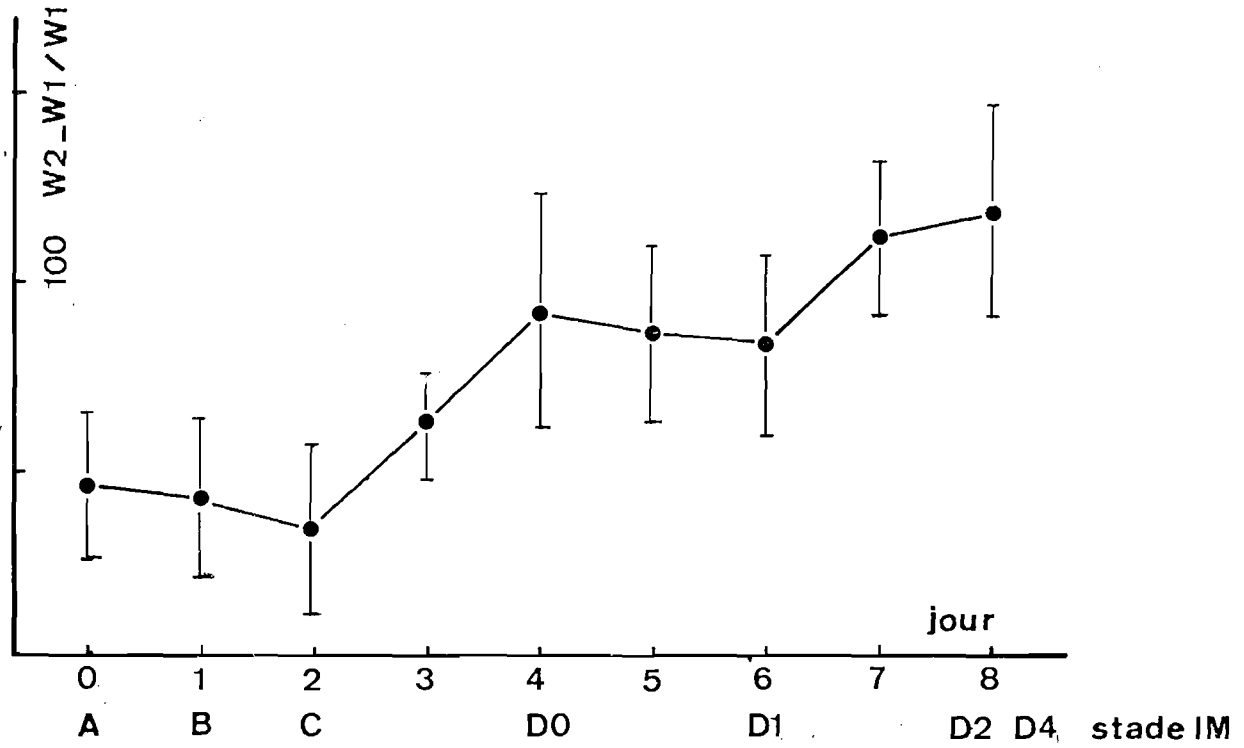


Fig. 53. - Evolution du rapport quotidien  $100 \frac{W_2 - W_1}{W_1}$  durant une période d'intermue de huit jours chez un lot de trente crevettes d'un poids moyen de  $256 \pm 59,8$  mg.



L'accroissement pondéral passe de  $19,25 \pm 4,44 \%$  au jour 0 à  $33,44 \pm 6,89 \%$  au jour 8.

Nous n'avons pas déterminé les stades d'intermue durant ces huit jours. Cependant, à partir des observations de RICHARD (1978) portant sur les proportions moyennes des durées des stades d'intermue chez Palaeomon serratus en fonction de la température et de la taille, nous avons pu attribuer les stades d'intermue durant la période considérée de huit jours. Ainsi :

- la diminution de poids du jour 0 au jour 2 correspond aux stades A, B et une partie du stade C,
- l'augmentation de poids du jour 2 au jour 4 correspond à une partie des stades C et D,
- la stabilisation du poids du jour 4 au jour 6 correspond à une partie des stades D<sub>0</sub> et D<sub>1</sub>,
- la nouvelle augmentation pondérale du jour 6 au jour 8 correspond à une partie du stade D<sub>1</sub> et aux stades D<sub>2</sub>-D<sub>4</sub>.

#### CONCLUSIONS

Nous récapitulerons ici les principales données précisées ou acquises au cours de ce troisième chapitre, par nous-même ou par d'autres auteurs.

Une température élevée ( $21^\circ \pm 0,5^\circ\text{C}$ ) permet une différenciation plus rapide des sexes et donne ainsi la possibilité de les séparer de bonne heure, s'il y a lieu.

La croissance est inférieure chez les mâles dès l'apparition des caractères sexuels secondaires. Ce problème est important, car dans l'optique d'un élevage intensif, il est préférable de choisir des éclosions à pourcentage élevé de femelles.

La croissance, ainsi que la survie, sont proportionnelles au volume d'eau et à la surface des bassins d'élevage ; ces derniers doivent être aménagés de manière à fournir aux crevettes des abris qui augmentent fortement la survie en atténuant, voire en supprimant, le cannibalisme. Bien que P. serratus soit un crustacé à comportement grégaire, il est nécessaire de ne pas dépasser des concentrations telles que le cannibalisme se manifeste malgré une nourriture abondante (200 à 400 post-larves au m<sup>2</sup> paraissant être la densité à retenir).

Un rapport existe entre la saison de métamorphose (donc indirectement de la naissance) des post-larves et la croissance, celles du mois de mars ayant la croissance la plus élevée. Ces observations rejoignent celles de VAN WORMHOUDT (1975). En effet, selon cet auteur, les activités enzymatiques digestives de Palaemon serratus varient de façon cyclique, se caractérisant par deux maximums durant la journée, avec une photopériode de 12 heures. L'amplitude des variations enzymatiques est maximale pour une photopériode proche de la photopériode naturelle. Par ailleurs, les lumières bleue et verte stimulent la croissance. Ainsi, la saison, la qualité et la quantité de nourriture, l'heure de fourniture des repas ont un rôle important sur la croissance.

RICHARD (1978) a constaté que pour des crevettes de taille comprise entre 20 et 30 mm de longueur totale (mesures prises depuis la base des pédoncules oculaires jusqu'à l'extrémité du telson) élevées durant 80 jours, la meilleure température pour la croissance est de 22°C. Au-delà de 22°C, il y a ralentissement de la croissance, particulièrement chez les adultes. Il est donc important de rechercher un équilibre entre une fréquence de mues élevées et des périodes de mues assez longues pour que les crevettes puissent accumuler les réserves, afin d'établir les meilleures conditions de croissance en captivité. Nos observations montrent cependant que chez des crevettes élevées à une température de  $21^{\circ} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$  depuis la post-larve jusqu'au 600<sup>e</sup> jour, la croissance est rapide au cours des premiers mois.

Par la suite, une température constante de  $21^{\circ} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$  accélère surtout l'évolution vers la ponte et multiplie celle-ci par six ou sept en une année et demi, alors qu'en milieu naturel les crevettes de même âge ne pondent que deux fois. Une haute température favorise donc la reproduction au détriment du gain de poids ainsi que le confirme d'ailleurs le calcul du taux de conversion des aliments en milieu fermé.

Par ailleurs, chez des post-larves élevées à température ambiante, et nourries régulièrement, la croissance est également ralentie au bout de quelques temps ; ce phénomène est d'autant plus marqué que les individus sont plus âgés, comme le confirme le calcul du taux de conversion des aliments.

La quantité de nourriture consommée n'est pas régulière, mais se caractérise par des maxima plus ou moins espacés. Il existe donc un ensemble de facteurs directement reliés les uns aux autres qui rendent difficile l'approche des conditions idéales pour un élevage intensif des post-larves de P. serratus.

Il serait peut-être souhaitable d'effectuer un abaissement progressif de la température d'avril à septembre, de manière à bloquer au moins partiellement l'activité reproductrice au profit du gain de poids ; ou bien plus simplement, l'espèce étant euryhaline, envisager le déversement de post-larves quelques temps après leur métamorphose dans les lagunes littorales en vue d'élevage extensif.

Pour un élevage en bassin, il reste un problème sans doute délicat à résoudre, celui du choix des aliments qui conviennent, abondants et peu coûteux. Ce point nous incite à l'étude d'aliments composés susceptibles de répondre à la question posée.

CHAPITRE IV - ETUDE DE LA CROISSANCE DES POST-LARVES DE  
P. SERRATUS SOUMISES A DES REGIMES COMPOSES

INTRODUCTION.

Depuis quelques années, des tentatives de plus en plus nombreuses d'élevage de crustacés marins présentant un intérêt commercial se sont multipliées dans différents pays. Compte tenu du coût élevé de l'aliment naturel, de la difficulté de posséder cette source disponible à longueur d'année et de la variation de sa valeur alimentaire en fonction des saisons, de nombreux auteurs se sont intéressés à la mise au point d'aliments composés. L'objectif de ces recherches est la mise au point d'un aliment capable d'assurer une croissance comparable à celle de l'aliment naturel et à un coût égal ou inférieur. Dans l'élevage à grande échelle des crevettes commercialisées, il reste encore beaucoup d'obscurités sur la mise au point des aliments composés. C'est ainsi qu'au Japon où ces élevages ont atteint un caractère commercial à partir de Penaeus japonicus, les post-larves sont nourries avec des produits naturels (Tapes philippinensis, Mytilus crassirostris, Venerupis japonica, Euphausiacés, refus de chalut).

Les tentatives d'alimentation artificielle n'ont jamais donné une croissance égale à celle que permet d'obtenir la chair de mollusques. Cependant, selon KITABAYASHI et coll. (1971 V), la croissance de Penaeus japonicus soumise à un régime riche en protéines à base de farine de calmar serait supérieure à celle des crevettes nourries avec de "l'asari" Venerupis japonica.

Avant d'exposer le résultat de nos travaux, il nous a paru intéressant, dans un premier temps, de faire un rappel des connaissances acquises dans ce domaine, tant en France qu'à l'étranger, au moment où nous entreprenions ce travail, ainsi que de préciser le régime alimentaire de P. serratus dans son milieu naturel. Dans un deuxième temps, nous exposerons nos propres résultats ; nous concluerons en rappelant les connaissances acquises depuis 1975 par d'autres chercheurs et en établissant une comparaison avec nos travaux.



## I. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES.

### A - REGIME ALIMENTAIRE DE P. SERRATUS DANS LE MILIEU NATUREL.

Nos observations ayant porté sur des crevettes capturées à l'aide de casiers appâtés avec du poisson salé (gadidés, triglidés, têtes de thon), il ne nous a pas été possible d'analyser les contenus stomacaux. En effet, les casiers restant en mer deux et trois jours, les estomacs de crevettes sont remplis uniquement de débris de poisson.

HUNT (1925) et FORSTER (1951) ont pu déterminer les contenus stomacaux de crevettes capturées au chalut. Ils varient avec l'âge des crevettes, le lieu et la saison. D'une façon générale, il a été observé :

- des fragments d'algues, constitués essentiellement par des débris de laminaires, des filaments d'algues rouges et vertes,
- des fragments de petits crustacés (Ostracodes, Copépodes, Amphipodes),
- des Foraminifères et de petits Polychètes,
- de minuscules fragments, non identifiables, ceci pouvant

s'expliquer par le fait que les Caridae possèdent un moulin gastrique rudimentaire et triturent leurs proies avec leurs pièces buccales.

REGNAULT (1972) et LEROUX (1971) font les mêmes remarques respectivement pour Crangon crangon et Palaemonetes varians.

Chez les individus de la classe O, FORSTER note l'absence de débris d'algues et une grande quantité d'ostracodes. D'une façon générale, Palaemon serratus est considérée comme une espèce omnivore, avec une tendance carnivore marquée. Au laboratoire, nous avons pu noter que P. serratus se précipite sur des proies vivantes (Artemia adultes, Annélides) ainsi que sur des produits frais (hépatopancréas de patelle, de crabe, gonade de tourteau). Les algues (Fucus, laminaires) leur servent plutôt d'abris, et ne sont ingérées que parce que les proies fixées sur elles n'ont pu être séparées. Chez des langoustes du genre Jasus, dont le régime carnivore est connu, il a également été observé que les estomacs pouvaient contenir des débris d'algues en grande quantité.

Si les conditions sont bonnes, le cannibalisme est pratiquement inexistant chez P. serratus, comme en témoigne leur comportement grégaire, dans la nature ou en captivité. Cependant, toute crevette affaiblie par une maladie ou lors de la mue, comme la perte d'un péréopode ou une blessure par exemple, est généralement dévorée.

B - BESOINS NUTRITIONNELS DES CRUSTACES ET PREPARATION DES ALIMENTS.1. Besoins nutritionnels.

a : besoins en acides aminés et protéines. COWEY et FORSTER (1971) chez Palaemon serratus, SHEWBART et coll. (1973) pour Penaeus aztecus, ont pu dresser la liste des acides aminés essentiels communs à ces deux crevettes, soit : arginine, histidine, isoleucine, leucine, lysine, méthionine, phénylalanine, thréonine, tryptophane, tyrosine et valine. Cependant, si les besoins qualitatifs sont connus, les besoins quantitatifs ne le sont pas, à quelques exceptions près. C'est ainsi que KITABAYASHI et coll. (1971 III) affirment qu'ils ont pu déterminer les taux de méthionine et arginine nécessaires pour assurer une croissance normale de Penaeus japonicus. La prédominance des acides aminés basiques est favorable à la croissance (DESHIMARU et SHIGENO 1972). Ces mêmes auteurs ont pu montrer que des aliments dont la composition en acides aminés était voisine de celle de l'aliment naturel de référence permettaient d'obtenir une bonne croissance chez P. japonicus. Cependant, DESHIMARU et KUROIKI (1974 a) ont remarqué qu'un aliment composé d'acides aminés de synthèse dont la qualité et la quantité étaient voisines de celles de l'aliment de référence ne donnait pas un gain en croissance comparable à celui du témoin. Ces auteurs pensent que la ration protéique ainsi artificiellement obtenue par addition de ses différents composants perd toute sa digestibilité.

Suivant les auteurs, les taux de protéines permettant d'obtenir les croissances les plus proches de celles acquises avec l'aliment naturel sont comprises entre 22,5 et 30 % pour Penaeus aztecus (SHEWBART et coll. 1973) et de 70 % chez Penaeus duorarum (SUBRAHMANYAN et OPPENHEIMER 1969). Chez Homarus americanus, CASTELL et BUDSON (1974) observent que le meilleur pourcentage de croissance s'obtient avec un taux de protéines de 60 %. La chair de moule considérée par COWEY et FORSTER (1970) comme donnant une croissance optimale renferme 60 % de protéines.

Il est à remarquer que les écarts importants des taux de protéines cités par les auteurs varient d'une espèce à l'autre, ce qui peut s'expliquer par les différences de régime alimentaire, mais aussi au sein d'une même espèce.

b : besoins en lipides. Les besoins en lipides sont peu connus. Il semble, d'après de nombreux auteurs (SHIGUEKO 1972 ; SHUDO et coll. 1971 ; SICK et BAPTIST 1972 ; SICK et ANDREWS 1973), que le taux de lipides optimal devrait se situer entre 5 et 10 % du régime alimentaire. FORSTER et BEARD (1973) ont remarqué que des taux de lipides supérieurs à 15 % peuvent causer un effet inhibiteur sur la croissance. SHEWBART et coll. (1973) ont pu montrer que l'incorporation de 1 à 2 % d'acide linoléique purifié au régime permettait d'obtenir une bonne croissance ; cet acide gras est essentiel dans l'alimentation de la truite (CASTELL et coll. 1970). PATROIS (1974) a remarqué que chez P. serratus, les lipides contiennent un pourcentage élevé d'acides gras de la série linoléique ; par contre, ceux de la série linoléique sont faiblement représentés.

D'autre part, les crustacés n'ont pas la possibilité de synthétiser le cholestérol (VAN DER OORD 1964 ; HUGGINS et MONDAY 1965 ; TESHIMA et KANAZAWA 1971 a). Or, ce stérol joue un rôle important dans le métabolisme général. Il est probablement un précurseur des hormones de mue, de la vitamine D, des hormones stéroïdes sexuelles, de la maturation des cellules sexuelles et de la croissance. Les analyses effectuées par PATROIS (1974) montrent que chez P. serratus le cholestérol est le seul stérol présent dans la chair de ce crustacé. Les besoins quantitatifs en cholestérol ont été estimés à 0,1 % par SHUDO et coll. (1971), 2,1 % par DESHIMARU et KUROKI (1974 b) pour Penaeus japonicus.

c : besoins en glucides. La digestion des glucides chez les crustacés ainsi que la présence de glucidases (amylases, maltase, saccharase, cellulase, chitinase) a été démontrée par KOIKEAN (1964). Leur importance dans le métabolisme énergétique a été observée par STEWART et coll. (1972). WALLACE (1973) a pu établir que durant le jeûne, il se produit une chute importante des glucides corporels. La capacité de digérer différents types de glucides varie avec les espèces de crustacés. Certains amidons semblent être mieux utilisés que le glucose. Les glucides interviennent dans l'élaboration et le stockage du glycogène. KITABAYASHI et coll. (1973 III) ont pu prouver que le glucose, en présence de la vitamine C, est utilisé pour produire de l'énergie.

La glucosamine étant considérée comme un précurseur de la chitine, de nombreux auteurs l'ont ajoutée à l'aliment de base. KITABAYASHI et coll. (1971 I) remarquent que la présence de glucosamine à un taux ne dépassant pas 0,53 % favorise la production d'énergie à partir de glucose. Cependant, DESHIMARU et KUROKI (1974 b) estiment la glucosamine comme non essentielle pour les crustacés.

d : besoins en vitamines. Bien que les besoins qualitatifs et quantitatifs en vitamines soient mal connus, de nombreux auteurs ajoutent des vitamines aux aliments de synthèse. FISHER (1960) a fait une synthèse des connaissances actuelles sur les besoins en vitamines des crustacés ; il apparaît que la plupart des vitamines du groupe B sont nécessaires aux crevettes, ainsi que les vitamines C et E. L'adjonction de vitamine C au régime alimentaire peut favoriser la croissance (KITABAYASHI 1971 II). En excès, cette vitamine inhibe la croissance.

e : besoins en sels minéraux. Ces besoins ne sont pas connus. La plupart des nutritionnistes ont utilisé des sels minéraux dont la composition avait été établie pour d'autres animaux. KITABAYASHI et coll. (1971 I) ont pu préciser les teneurs en  $\text{Ca}^{++}$  du régime, donné sous forme de  $\text{CO}_3 \text{Ca}$  et  $\text{PO}_4 \text{H Ca}$ . De nombreux auteurs ont fait varier le rapport Ca/P de façon à définir les meilleures proportions de ces deux sels minéraux. D'une façon générale, il est admis que les crustacés puisent directement dans l'eau les sels dissous manquant dans leur régime. Selon SHEWBART et coll. (1973) le phosphore pourrait être essentiel du fait des différences de concentration trouvées dans la chair des crevettes et dans l'eau de mer.

## 2. Préparation des aliments.

a : liant. A l'inverse des poissons, les crustacés n'ingèrent pas immédiatement l'aliment. Ce comportement doit intervenir sur le choix du liant afin d'accroître la tenue à l'eau de l'aliment et éviter ainsi la perte d'éléments hydro-solubles, la désagrégation et la décomposition des protéines. Parmi les principaux liants utilisés, citons : l'agar (KANAZAWA et coll. 1970, COWEY et FORSTER 1971); la gélatine (FORSTER et BEARD 1973); la carboxyméthylcellulose (CMC) et l'amidon (AYUKAWA et coll. 1972); l'alphacel (MEYERS et coll. 1970). Ces mêmes auteurs utilisent un alginat dont ils renforcent l'action par un séquestrant, le tétrasodium pyrophosphate ou l'hexamétaphosphate de sodium, dont le rôle est de favoriser les liaisons ioniques entre les ions  $\text{Ca}^{++}$  du milieu et les molécules d'alginate, ce qui a pour effet d'augmenter la viscosité. SICK et coll. (1972), MEYERS et coll. (1972) ont employé le collagène, estimant que ce produit donne une meilleure stabilité à l'eau et favorise la croissance des pénéidés. GRONINGER et coll. (1974) utilisent un liant protéique résultant de l'acylation de chair de poisson ou de viande.

b : mode de présentation de l'aliment. Les aliments ont été présentés sous différentes formes : granulés secs, pâtes humides, gelées, capsules. Il semblerait que les techniques de préparation des aliments diminuent dans l'ensemble la valeur nutritionnelle. La forme humide donne généralement une meilleure croissance que le granulé sec.

c : phagostimulants. Chez les crustacés, la détection de la nourriture se fait essentiellement par chémoréception. Plusieurs auteurs (FORSTER et coll. 1971-1973 ; SHEWBART et coll. 1973, KANAZAWA 1970) ont introduit dans les régimes alimentaires des phagostimulants (acides aminés purs, extraits solubles de calmar, etc...). Les essais de ACHE et CASE (1969) montrent que les chémorécepteurs sont extrêmement sensibles à ces phagostimulants, et permettent de supposer que les crustacés sont plus vite attirés par l'aliment composé.

## II. ESSAIS EFFECTUES.

Au cours de nos essais, nous avons tenté de déterminer l'influence sur la croissance pondérale des post-larves et des juvéniles :

- du taux de protéines,
- du mode de présentation de l'aliment,
- de la diversification des sources de protéines.

### A - INFLUENCE DU TAUX DE PROTEINES SUR LA CROISSANCE PONDERALE DES POST-LARVES ET DES JUVENILES.

Le tableau 24 indique les taux protéiques correspondant aux meilleures croissances observées chez différentes espèces de crevettes (Pénéidés et Caridés). Sans être exhaustif, il permet de mieux situer les différences trouvées dans les taux de protéines considérés comme donnant des croissances optimales par leurs auteurs. Parmi les aliments composés essayés chez Palaemon serratus, CUZON (1970) a utilisé des produits dont les protéines provenaient de différentes sources : végétales et animales ; il a constaté que ces dernières permettent d'obtenir une meilleure croissance. FORSTER et GABBOET (1971) quant à eux estiment que toutes les protéines animales ou végétales sont bien digérées et assimilées à 90 % en moyenne par Palaemon serratus.

Espèces	Taux protéique: du régime en % de M.S.	Source principale de protéine	Auteurs
<i>Penaeus japonicus</i>	55	farine de soja	KANAZAWA et al.(1970)
"	55	farine de calmar	KITABAYASHI et al.(1971)
"	60	farine de calmar	DESHIMARU et SHIGUENO (1972)
"	40	farine de crevette	BALAZS et al. (1973)
<i>Penaeus monodon</i>	45,8	{ caséine farine de poisson	LEE (1971)
<i>Penaeus indicus</i>	43	{ farine de thon farine de crevette	COLVIN (1975)
<i>Penaeus setiferus</i>	14-30	farine de poisson	ANDREWS et SICK (1972)
<i>Penaeus aztecus</i>	25	{ farine de soja farine de crevettes farine de poisson	BALAZS et al. (1973)
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	35	farine de soja	BALAZS et al.(1973)
<i>Palaeomon serratus</i>	40	{ farine de crevettes farine de poisson	FORSTER et BEARD (1973)
<i>Crangon crangon</i>	30-60	conc. protéines poisson	REGNAULT et LUQUET (1974)

Tabl. 24. -- Taux protéique optimal pour diverses crevettes Natantia.

## 1. Matériel et méthode.

a : régimes alimentaires expérimentés. Quatre régimes composés dont la composition centésimale globale est donnée dans les tableaux 25, 26, 27 sont utilisés. Les régimes désignés par les numéros I, II, III et IV renferment respectivement 20, 40, 50 et 60 % de protéines brutes (tableau 25). La source protéique est constituée par un concentré de protéines solubles de poisson (CPSP 80), choisi pour son taux élevé en protéines (82 %). Le taux azoté est ajusté en substituant au CPSP 80 de l'amidon de maïs pré-gélatinisé. Les régimes préparés sont isocaloriques, compte tenu de la haute digestibilité de ce glucide. De cette façon, les différences de croissances des crevettes pourront être attribuées aux variations du taux protéique.

Les différents composants sont mélangés dans un bol mélangeur Hobart. Les lipides sont ajoutés durant l'homogénéisation. L'azotate est dissous dans l'eau à 50°C et ajouté au moment de la préparation des granulés, suivant les techniques de MEYERS et coll. (1972). L'aliment est mis en forme à l'aide d'une presse dont la filière est de 2,5 mm. Les granulés secs, mesurant 2,4 mm de diamètre et 10 mm de long, sont séchés dans une étuve non ventilée à 40°C pendant 12 heures.

L'aliment a été distribué deux fois par jour (matin et soir), le régime naturel de référence étant l'hépatopancréas de patelle fraîche. Précisons à ce propos que selon FORSTER et BEARD (1973) il n'y a pas de différence de croissance entre les crevettes nourries une fois ou trois fois par 24 heures. SICK et coll. (1973) proposent de laisser les crevettes du genre Penaeus en contact avec l'aliment 24 heures sur 24 en raison de leur mode de vie. Ultérieurement, SICK et coll. (1973) démontrent expérimentalement que les repas distribués toutes les six heures sont préférables par suite de la perte incontrôlable de matière nutritive et d'une certaine accoutumance des chémorécepteurs des crevettes à la nourriture.

b : matériel animal et dispositif d'élevage. Deux cent cinquante post-larves sont réparties en cinq lots (A, B, C, D, E) placés dans des bacs de 25 litres alimentés en eau de mer courante, avec un débit variant de 20 à 30 litres/heure. Le poids moyen des post-larves se situe entre 3,6 et 5 mg. La température de l'eau est maintenue à 20°C. La croissance pondérale des crevettes est observée en pesant les lots tous les quinze jours. Le tableau 28 résume le protocole expérimental utilisé. L'expérience se déroule du jour 0 (métamorphose) au jour J 240 (8 mois). À partir du quatrième mois, les sexes sont déterminés pour l'ensemble des lots. Dès la différenciation des mâles, nous établissons le poids moyen

CPSF 80 (1)	23,7 - 71,4
Amidon de maïs pré-gélatinisé	61,7 - 14,1
Huile de soja	2,5
Huile de foie de morue	2,5
Mélange minéral	2
Mélange vitaminique	3
Alginate de sodium	2
Séquestrant (2)	1
Glucosamine	0,5
Proline	0,5
Acide glutamique	0,5

Tabl. 25. - Composition centésimale des régime (g. pour cent de la matière sèche). (1) :  $N \times 6,25 = 84\%$  de la matière sèche.  
(2) : P2 07 N04, 10 H20.

Isoleucine	4,3
Leucine	7,1
Thréonine	3,9
Phénylalanine	3,6
Tyrosine	3,3
Méthionine	3,1
Cystine	1,0
Lysine	7,9
Histidine	1,9
Arginine	6,5
Tryptophane	1,0
Valine	4,9

Tabl. 26. - Composition en acides aminés du CPSF 80 (acides aminés exprimés en g/10 g d'N ; dosage effectué par le laboratoire du métabolisme azoté de l'INRA).



## Sels minéraux (COWEY et al. 1970).

mélange n° 2 USP XIII	100 g
chlorure d'aluminium	18 mg
sulfate de zinc	357
chlorure de cuivre	11
sulfate de manganèse	80
iodure de potassium	17
chlorure de cobalt	105 mg

## Mélange vitaminique (HALVER 1969)

(constituants en mg/g de précix).

chlorure de thiamine	5
riboflavine	20
pyridoxine (chlorure)	5
chlorure de choline	500
acide nicotinique	75
pantothénate de calcium	50
inositol	200
biotine	0,5
acide folique	1,5
acide ascorbique (L)	100
vitamine B 12	0,01
menadione (K)	4
acétate de tocophérol	40

Tabl. 27. - Composition des sels minéraux et vitaminiques des régimes étudiés.

Première partie : J <sub>0</sub> à J <sub>120</sub>			Deuxième partie : J <sub>120</sub> à J <sub>240</sub>	
Lot	Type de régime	n° des régimes	Type de régime	Lots
A	20% protéines	I	hépatopancréas de patelle	F
B	40% "	II		
C	50% "	III		
D	60% "	IV	60% protéines	D
E	hépatopancréas de patelle	témoin	hépatopancréas de patelle	E

Tabl. 28. - Protocole expérimental adopté pour étudier l'influence du taux de protéines sur la croissance de P. serratus des jours 0 à 120 et 120 à 240 (source de protéine unique, composée de farine de poisson CPSP 80).

mâle + femelle, plutôt que le poids moyen de l'ensemble du lot. La croissance des femelles étant supérieure à celle des mâles, nous évitons ainsi que des variations éventuelles du sex-ratio ne soient la cause d'interprétations erronées lors de la comparaison des différents résultats.

La croissance des lots A, B, C étant similaire et faible, nous les avons regroupés au 120ème jour en un lot F, alimenté avec de l'hépatopancréas de patelle afin de savoir si la reprise de la croissance allait s'effectuer et de quelle manière. Aucune des expériences n'ayant été doublée, nous n'avons pas traité statistiquement les données.

## 2. Résultats.

a : taux de survie. La figure 54 montre que la survie est supérieure chez le lot témoin durant les huit mois de l'expérience. Elle n'atteint cependant que 33 % au 240ème jour. Chez les quatre lots nourris avec des aliments semi-synthétiques, on remarque que les survies, très voisines au 120ème jour, sont comprises entre 48 et 59 %. En revanche, dès lors que les lots A, B, C sont alimentés avec de l'hépatopancréas de patelle, on constate que leur taux de survie au 240ème jour est supérieur à celui du lot D et ceci malgré une densité trois fois plus élevée de crevettes dans le bac. Néanmoins, la survie n'atteint que 24 %.

b : croissance pondérale. L'hépatopancréas de patelle assure la meilleure croissance pondérale (lot témoin). Au 4ème mois le poids moyen de ce lot est en effet de 914 mg, tandis que celui des lots A,B,C,D est beaucoup plus faible (tableau 29). Ainsi le poids moyen de nos lots expérimentaux ne représente respectivement que 18,18,22 et 40 % de celui du témoin. Le régime IV renfermant 60 % de protéines est le seul à fournir une croissance relativement satisfaisante.

A partir du 4ème mois, on observe chez les lots regroupés A,B,C (lot F) nourris avec de l'hépatopancréas de patelle une reprise rapide de la croissance. Au 160ème jour, le poids moyen de ce lot dépasse celui du lot D.

Au 240ème jour, la meilleure croissance pondérale s'observe chez le lot témoin (poids moyen mâles + femelles de 2,31 g), les lots F et D ne représentant respectivement que 71,4 et 48,9 % de celui du lot E (témoin).



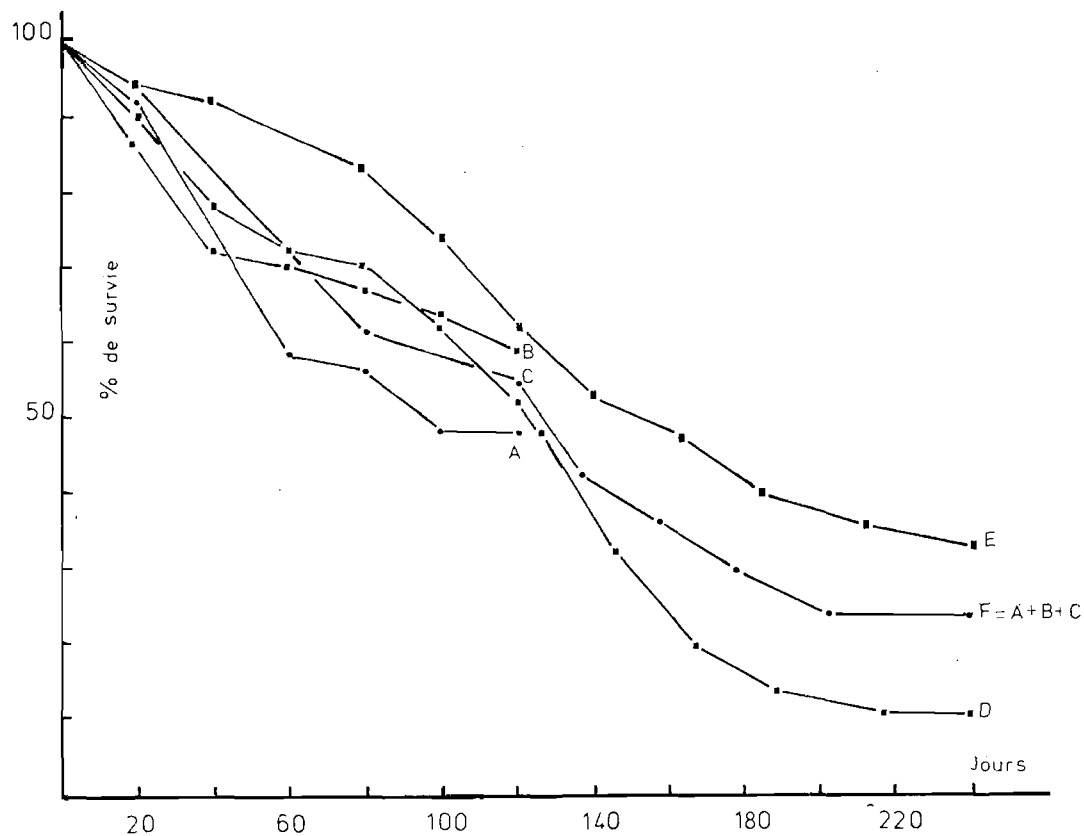


Fig. 54.- Evolution du pourcentage de survie en fonction des régimes alimentaires chez des post-larves de P. serratus élevées jusqu'au 240ème jour.

- A : lot alimenté avec régime à 20% de protéines (I)
- B : " " " " 40% " (II) lot F
- C : " " " " 50% " (III)
- D : " " " " 60% " (IV)
- E : " " avec hépatopancréas de patelle (témoin).

Le lot F correspond aux lots A, B, C regroupés au 4ème mois, puis nourris avec de l'hépatopancréas de patelle.

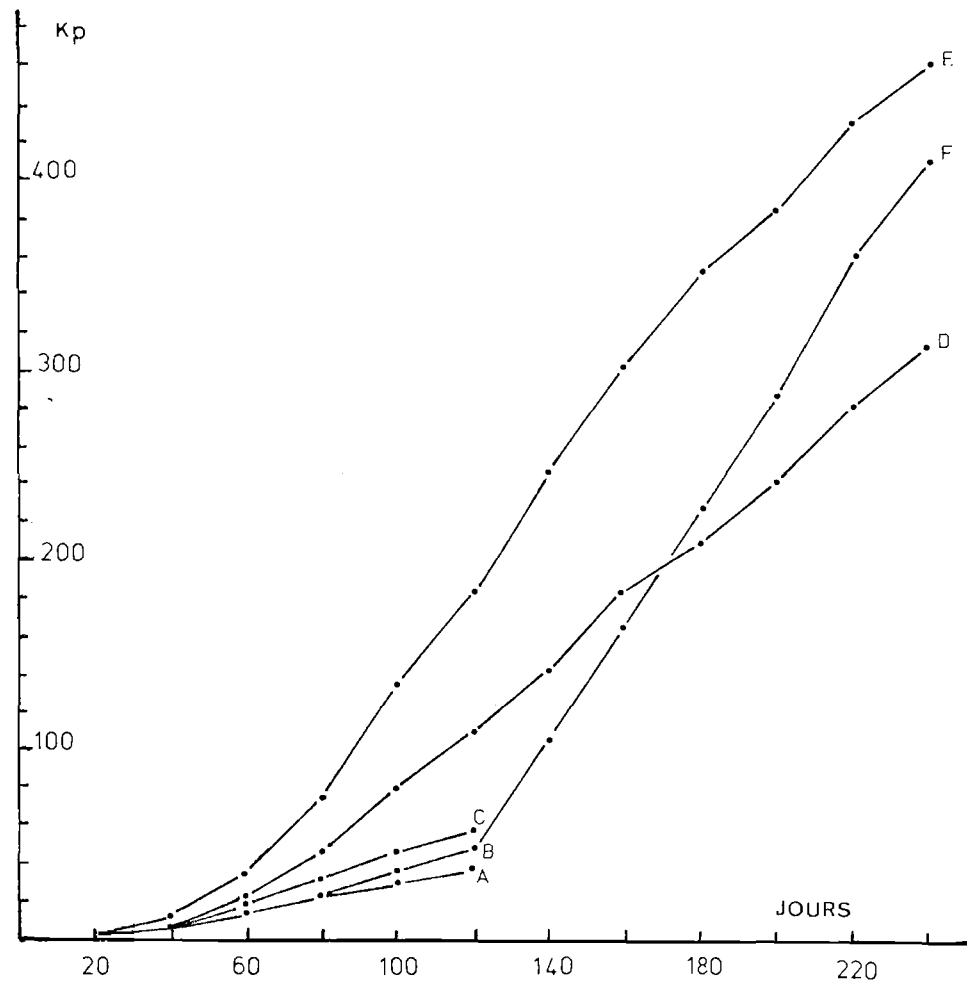


Fig. 55.- Evolution du Kp en fonction des régimes alimentaires chez des post-larves de P. serratus élevées jusqu'au 240ème jour.



Régime	Lot	P 0	P 20	P 40	P 60	P 80	P 100	P 120	P 140	P 160	P 180	P 200	P 220	P 240	Lot	
I	A	4,8	18	32	68	115	150	175								
II	B	3,6	11	27	54	90	135	175	188	430	670	910	1150	1440	1650	F
III	C	3,6	11	30	60	115	170	215								
IV	D	3,6	9	33	80	170	290	390	510	660	760	870	1010	1130	D	
témoin	E	5	19	66	180	376	676	914	1230	1510	1760	1930	2160	2310	E	

Tabl. 29. - Evolution du poids frais moyen (en mg) de P. serratus élevé de la métamorphose au huitième mois, en fonction du régime alimentaire.

NB - à partir du quatrième mois, les lots A, B, C ont été regroupés (lot F) et alimentés avec de l'hépatopancréas de patelle.

c : évolution de la croissance relative (figure 55). Elle a été établie à partir du coefficient d'accroissement pondéral Kp (poids à un moment donné par rapport au poids initial). Au 4ème mois, le Kp obtenu avec le régime IV représente 56 % de celui du témoin et celui des régimes I, II et III, 18, 25 et 30 % seulement. De tels chiffres font bien ressortir l'insuffisance nutritive des aliments composés comparativement à l'aliment naturel.

A partir du quatrième mois, il y a brutale augmentation de la valeur du Kp au lot F, qui passe de 107,5 au 120ème jour à 412,5 au 8ème mois, sans pour autant atteindre celle du témoin. Elle ne représente en effet que 89,2 %.

d : évolution du pourcentage d'accroissement pondéral. Il nous a paru intéressant d'exprimer l'accroissement pondéral  $\Delta W$  (figure 56) entre deux périodes, et ceci durant 210 jours. Nous avons exprimé nos résultats sous la forme  $100 \Delta W/W_1$  pour chacun des lots, en tenant compte, comme précédemment, du regroupement des lots A, B et C au 120ème jour.

(  $W = W_2 - W_1$  ;  $W_1$  = poids au temps  $t_1$  ;  $W_2$  = poids au temps  $t_2$  ).

La comparaison des courbes obtenues permet de mieux saisir l'évolution de la croissance pondérale en fonction du temps. Au 40ème jour, le  $\Delta W/W_1$  est nettement supérieur avec l'aliment d'origine naturelle (témoin). Avec les aliments composés, le meilleur résultat s'observe pour le lot D et la valeur la plus faible pour le lot A. Ces écarts se retrouvent au 4ème mois. D'une façon générale, le  $\Delta W/W_1$  évolue dans le même sens que la teneur en protéines des régimes.

A partir du 4ème mois, la valeur du  $\Delta W/W_1$  pour le lot D et le lot témoin E est pratiquement la même. Elle est même inférieure au 240ème jour chez le lot témoin. Ceci s'explique par le fait que la taille moyenne des crevettes de ce lot est plus élevée. Au contraire les crevettes du lot F montrent un  $\Delta W/W_1$  qui croît brutalement du 140ème au 160ème jour, atteignant 57 % ; cette valeur diminue ensuite progressivement : elle reste cependant, au 240ème jour, supérieure à celle des deux autres lots D et E. Cette expérience montre que chez Palaemon serratus élevée depuis la post-larve jusqu'au 4ème mois, la croissance pondérale est d'autant plus élevée que la teneur en protéines du régime alimentaire testé augmente.

En dehors du lot témoin, le régime à 60 % de protéines est le seul qui donne un gain de poids relativement appréciable. Les trois autres régimes n'assurent qu'une croissance égale au cinquième de celle que donne l'aliment témoin. En ceci, nos résultats diffèrent de ceux de FORSTER et BEARD (1973). Ils montrent que les jeunes Palaemon serratus ont des besoins



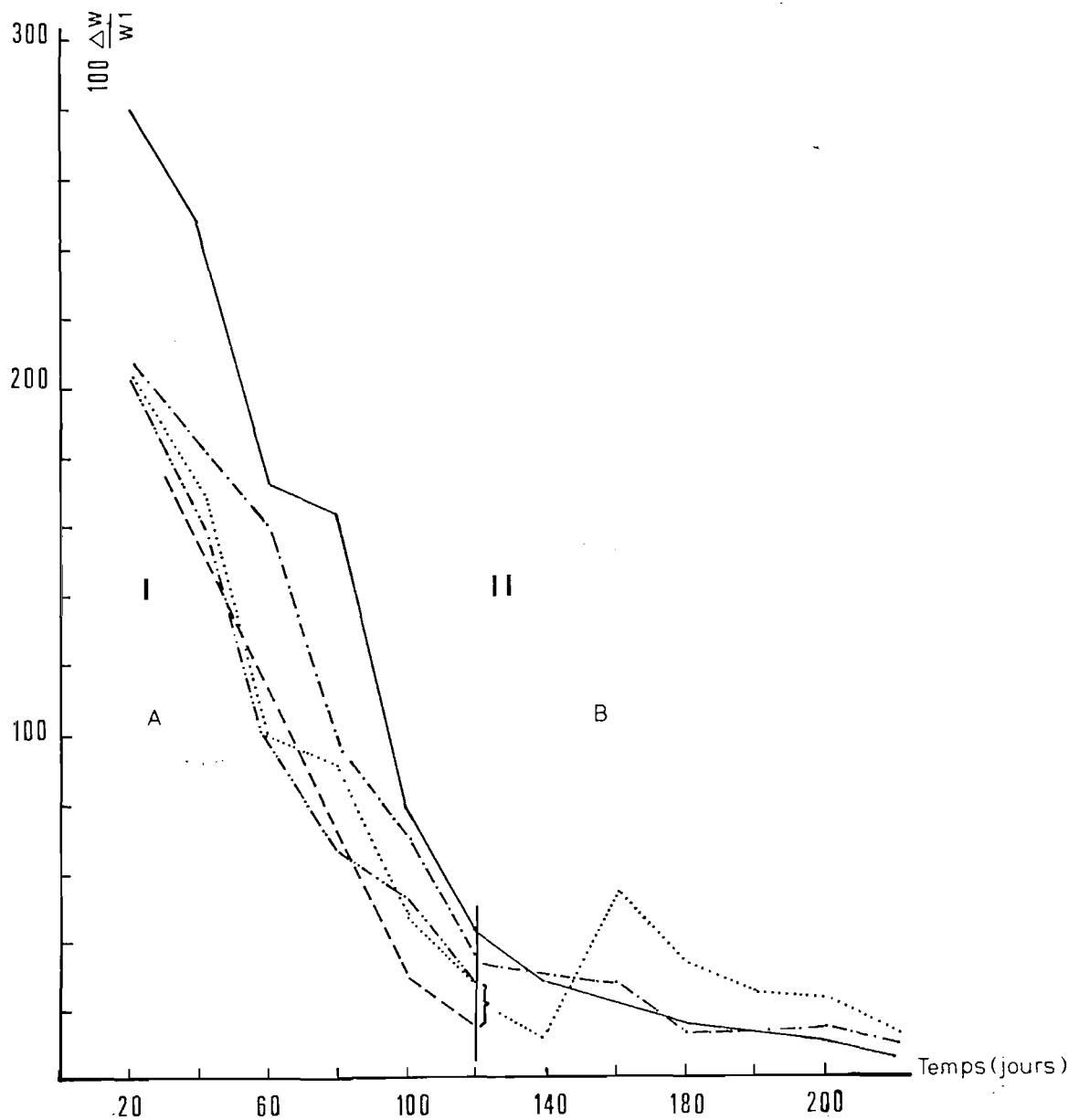


Fig. 56. - Evolution du  $\frac{W}{W1}$  chez *F. sarratus* en fonction des régimes alimentaires ( $W = W2 - W1$ ;  $W1 =$  poids au temps  $t1$ ;  $W2 =$  poids au temps  $t2$ ).

I : du jour J0 au jour J120 :

- lot E témoin (hépatopancréas de patelle),
- .- lot B (60 % de protéines),
- .... lot C (50 % de protéines),
- .-.- lot D (40 % de protéines),
- lot A (20 % de protéines).

II : — lot F témoin (hépatopancréas de patelle),

- .- lot B (60 % de protéines),
- .... lot E (hépatopancréas de patelle).



apparents en protéines élevés.

Le retard de croissance avec les aliments composés n'a cependant pas de conséquences irréversibles. En effet, nous avons observé que les crevettes élevées avec les régimes à faible teneur en protéines (20,40 et 50 %) durant quatre mois et alimentées par la suite avec de l'hépatopancréas témoignent d'une croissance compensatrice importante. Au 8ème mois leur poids moyen reste cependant inférieur à celui du lot témoin. De plus, les premières pontes apparaissent au 7ème mois chez les femelles du lot E et au 9ème mois seulement chez celles des lots F et D.

Il est également possible que le mode de présentation de l'aliment joue un rôle, comme l'ont signalé d'autres auteurs chez des crevettes Pénéides. Cette question est examinée dans le paragraphe qui suit.

### B - INFLUENCE DU MODE DE PRESENTATION DE L'ALIMENT SUR LA CROISSANCE PONDERALE

SUBRAHMANYAN-OPPENHEIMER (1970), KITABAYASHI et coll. (1971), GRACJER et NEAL (1972), AYUKAWA (1972) pour les crevettes pénéides ; FORSTER (1972) pour Palaemon serratus, ont utilisé des régimes artificiels présentés sous forme de pâte ou de gelée, de préférence aux granulés secs. Nous avons élaboré un nouveau régime composé en tentant d'améliorer la formule expérimentale précédente et avons présenté ce régime sous deux formes : sèche (granulés) et humide (pâte congelée). Les régimes artificiels ont été mis au point et réalisés au laboratoire de nutrition des poissons de l'INRA.

#### 1. Matériel et méthode.

a : composition du régime artificiel (tableau 30). La formule alimentaire est établie en tenant compte, d'une part, de celle expérimentée précédemment et, d'autre part, des observations de PROVASOLI et coll. (1969), MEYERS et coll. (1970), FORSTER et GABBOTT (1971), KITABAYASHI et coll. (1971), FORSTER (1972), AYUKAWA et coll. (1972), SICK et ANDREWS (1973) qui recommandent d'ajouter à la protéine de base des protéines d'origines diverses (animales, végétales, microbiennes). Nous avons donc remplacé la source protéique unique par une source protéique triple : farine de poisson, gluten de maïs et levure de distillerie. Les besoins quantitatifs en acides aminés de Palaemon serratus n'étant pas connus, cet apport complémentaire assure ainsi une disponibilité qualitative et quantitative en acides aminés plus large ; il permet donc d'accroître la marge de sécurité à ce niveau.

<u>Composants</u>	<u>p.100 de matière sèche</u>
Concentré de protéines solubles de poisson (CPSP 80) .....	45
Gluten de maïs .....	20
Levure de distillerie .....	10
Amidon de maïs pré-gélatinisé .....	15
Huile de soja .....	2
Huile de foie de morue .....	2
Vitamines (Halvor, 1969) .....	2
Sels minéraux (COMAY) .....	2
Alginate de Na .....	0,5
Pyrophosphate de Na .....	1
Cholestérol .....	0,001
Glucosamine .....	0,5

Tabl. 30. -- Composition centésimale du régime composé ; les pourcentages sont calculés sur la matière sèche du régime entier.

Le taux de protéines dans la formule présente est de l'ordre de 50 %.

De tous les crustacés, ce sont les crevettes qui renferment la plus grande quantité de cholestérol (LOVE et THOMSON 1965). Ne connaissant pas encore le pouvoir de transformation par les crevettes et la plupart des crustacés de l'ergostérol alimentaire en cholestérol (TESHIM. 1971), nous avons complété la source lipidique choisie précédemment (huile de soja et huile de foie de morue) avec du cholestérol pur, dans les proportions voisines de celles qu'ont utilisé PROVASOLI et DAGOSTINO (1969), soit 0,001 % de la matière sèche. Les autres composants de la formule alimentaire sont restés identiques à ceux des régimes précédemment expérimentés, à l'exception des acides aminés phagostimulants : ces derniers ont été supprimés.

b : préparation des aliments et mode d'emploi. Le mélange des composants de la formule alimentaire choisie, à l'exception du liant, est fait dans un bol mélangeur Hobart. On ajoute ensuite progressivement de l'alginate préalablement dissous dans l'eau distillée à 50°C. La pâte ainsi obtenue est partagée en deux fractions. L'une est passée dans une presse filière (de 2,5 mm de diamètre) ; le produit obtenu est alors séché à l'étuve 24 heures à 45°C ; il s'agit des granulés secs ou GSE). L'autre fraction est passée au hachoir à viande ; cette pâte débitée en spaghettis de 3 mm de diamètre est ensuite directement congelée à -25°C ; c'est ce que nous nommons la pâte humide congelée ou PHC.

Les régimes artificiels préparés pour cette expérience tiennent à l'eau 12 heures en moyenne. L'aliment est distribué deux fois par jour, le matin et le soir. Les mesures du poids frais moyen sont effectuées tous les 10 jours. Les pesées sont faites en une seule fois pour toutes les crevettes d'un même lot, suivant la technique déjà décrite.

## 2. Résultats.

Les résultats obtenus avec les différents régimes composés sont comparés à ceux du régime naturel. Les critères de comparaison utilisés sont la mortalité et le gain de poids des crevettes. Les essais ont porté séparément sur des post-larves d'un poids moyen de 5 mg, et des juvéniles d'un poids moyen de 247 mg. Durant les essais la température a été maintenue à 20°C.

a : survie. Les pourcentages de survie à la fin de chaque mois sont indiqués au tableau 31. On voit d'abord que la mortalité des crevettes nourries avec les régimes composés est plus élevée que chez les témoins. Dans le cas des post-larves, ceci est particulièrement sensible durant les quinze premiers jours de l'expérience. A l'issue de cette période, on note en effet 100 % de survie chez les témoins et respectivement 66 et 56 % avec les régimes PHC et GSE. Du 15ème au 90ème jour, le taux de survie décroît de façon presque identique pour tous les régimes.

Dans le cas des juvéniles, le taux de survie au troisième mois du lot témoin est de 73 %. Il est donc le même que celui des post-larves. Avec le GSE, la survie des juvéniles est nettement supérieure à celle des post-larves puisqu'elle atteint 46 % au lieu de 18 %. Ceci peut être attribué au fait que les pièces buccales des juvéniles leur permettent de mieux ingérer les granulés secs. A la fin de l'expérience, les résultats sont comparables pour les post-larves et les juvéniles nourris avec la pâte humide congelée. Le PHC est donc plus facilement ingéré par les post-larves.

b : gain de poids en valeur absolue : Dans le tableau 32 sont reportés les poids moyens obtenus avec chaque régime, après un, deux et trois mois d'expérience. Dans le cas des post-larves, les crevettes des lots alimentés avec l'hépatopancréas de patelle et le PHC ont presque la même croissance jusqu'au 60ème jour : 292 et 275 mg respectivement. Au-delà, la croissance reste inférieure à celle du témoin pour le lot nourri avec le PHC. Les post-larves alimentées avec du GSE ont une croissance analogue à celle des autres lots durant les deux premières semaines. Cependant, pour l'ensemble de l'expérience, c'est-à-dire du 16ème au 94ème jour, le GSE donne des résultats nettement inférieurs au PHC. Après trois mois, les poids moyens obtenus avec les régimes PHC et GSE ne représentent que 78 et 55 % de celui fourni par le régime témoin.

Pour les juvéniles, il y a, dès la première semaine, une différence marquée pour les trois régimes. Au 60ème jour, le poids des crevettes nourries avec le PHC représente 74 % de celui observé dans le cas du régime témoin, le poids de celles alimentées avec le GSE n'atteignant que 63 %.

c : gain de poids en valeur relative. La croissance relative est exprimée par le rapport : poids à un moment donné/poids initial. Les valeurs obtenues sont représentées en fonction du temps (fig.57). Au cours de la période expérimentale de trois mois, le poids initial des post-larves a été multiplié par 113 (PHC), 79,4 (GSE) et 144 (hépatopancréas de patelle).

Types de régimes	Pourcentage de survie des post-larves au jour				Pourcentage de survie des juvéniles au jour		
	Nombre initial	J30	J60	J90	Nombre initial	J 30	J60
PHC	50	58	42	40	80	57	35
GSE	50	42	30	18	80	78	40
Témoins	50	93	81	72	80	82	73

Tabl. 31.- Pourcentages de survie de Palaemon serratus nourris avec les régimes composés PHC et GSE ; les lots témoins sont nourris avec de l'hépatopancréa de Patelle.

Poids moyen (en mg)	Post-larves				Juvéniles		
	P 0	P 30	P 60	P 90	P 0	P 30	P 60
PHC	5	100	275	505	247	402	660
GSE	5	77	205	397	247	430	560
Témoins	5	100	292	720	247	602	887

Tabl. 32. -- Gain de poids en valeur absolue de Palaemon serratus nourri avec PHC, GSE et hépatopancréas de patelle, à 20°C.





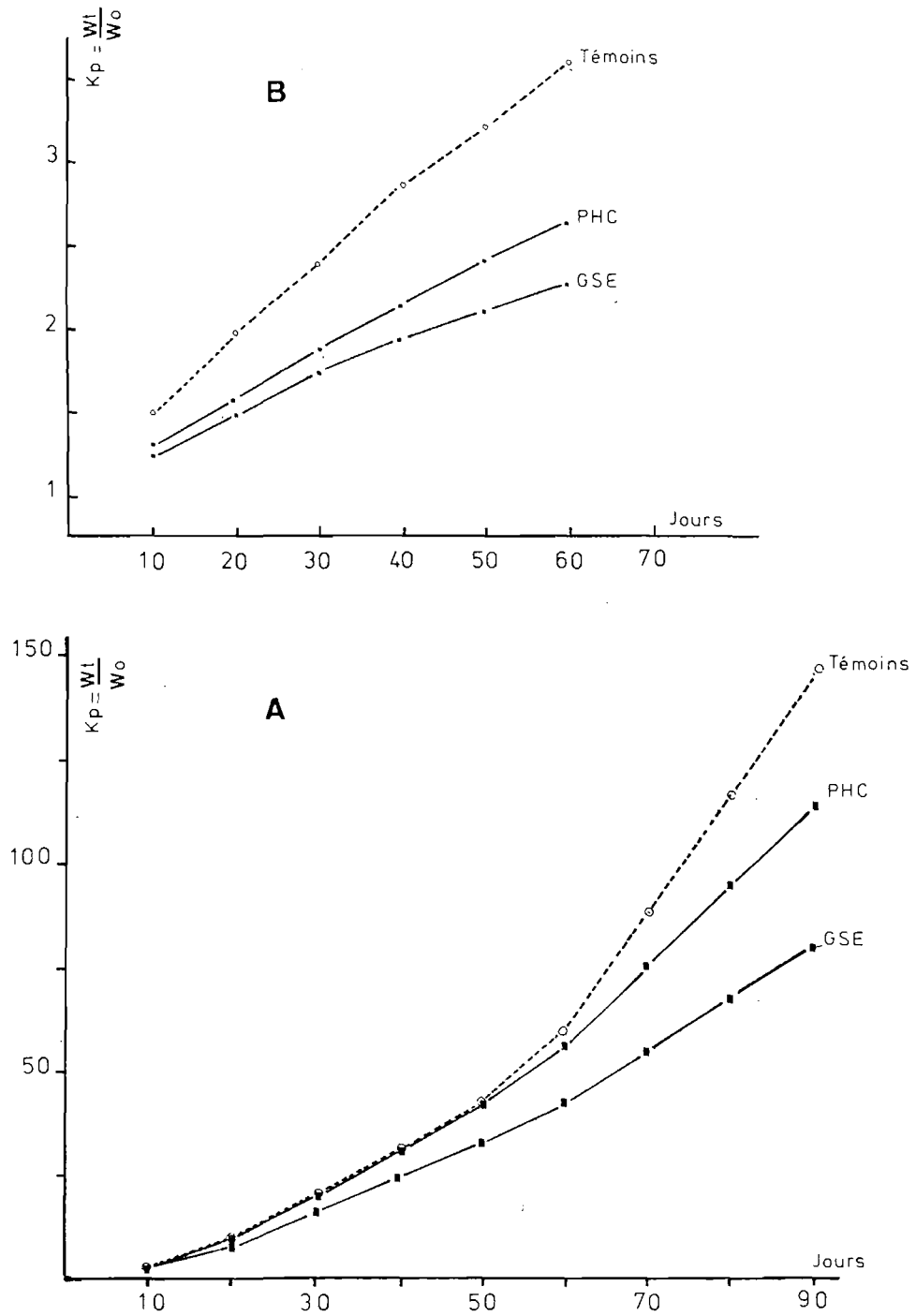


Fig. 57. - Variation du coefficient d'accroissement pondéral  $K_p$  en fonction .  
 du régime. A : chez des post-larves élevées durant trois mois ;  
 B : chez des juvéniles élevés durant deux mois .



Chez les juvéniles, observés pendant deux mois, le gain de poids relatif est nettement plus faible puisqu'on note des Kp de l'ordre de 2,07 avec le PHC, de 2,26 avec le GSE et de 3,59 pour le témoin. Ces chiffres pourraient laisser croire que la vitesse de croissance des post-larves est supérieure à celle des juvéniles. En fait, ils ne sont que la conséquence d'un poids initial différent. En effet, si on compare, dans chacun des deux groupes, des crevettes de poids voisins provenant du dernier mois d'expérience pour les post-larves et du premier mois d'expérience pour les juvéniles, on constate que les Kp obtenus sont, pour un régime donné, du même ordre de grandeur :

<u>post-larves</u>	<u>Kp</u>	<u>juvéniles</u>	<u>Kp</u>
PHC	2,05	PHC	1,87
GSE	1,93	GSE	1,74
témoin	2,46	témoin	2,43

Discussion. Le mode de présentation de l'aliment, sous forme humide ou sèche, a une influence nette sur la croissance globale. Il se manifeste à la fois sur le taux de survie et sur le gain de poids des crevettes. Pour les post-larves, la survie est plus grande avec la pâte humide qu'avec les granulés et cela dès le début de l'expérience.

Pour les juvéniles, cette survie est légèrement plus élevée avec les granulés, mais l'écart n'est que de 5 % au bout de 68 jours. Quant à l'accroissement pondéral, il est toujours supérieur lorsque l'aliment est présenté sous forme humide. Le gain est de 23 % pour les post-larves et de 11 % pour les juvéniles. FORSTER et BEARD (1973) considèrent que la valeur de l'aliment peut être détruite par l'homogénéisation et le séchage au four.

Le liant lui-même causerait une perte de ce facteur de croissance. REGNAULT et coll. chez des Crangon crangon en élevage n'observent pas de différences sensibles dans les résultats obtenus avec les aliments séchés à l'étuve et les aliments lyophilisés.

De son côté, WILCOX (1972) signale que des aliments naturels, séchés ou lyophilisés, remis sous forme de pâte humide à l'aide d'un liant, et congelés, donnent une croissance inférieure de 25 à 50 % à celle obtenue avec les mêmes aliments distribués frais ; il attribue ce fait à une perte de leur valeur attractive. De même FORSTER et BEARD (1973) montrent que la gonade de moule réduite en poudre après séchage à l'étuve et lyophilisation, et présentée en granulés perd une partie de sa valeur nutritive au cours de son traitement. Cette perte est vraisemblablement liée au changement de texture de l'aliment.

En fait, il semble que les propriétés des aliments lyophilisés dépendent de la matière première soumise à ce traitement. Ainsi, la croissance des jeunes P. serratus nourris avec de la moule ou de la chair de crevette lyophilisée peut être égale à celle qu'on obtient avec les mêmes aliments frais non traités. Les résultats sont inverses si on utilise des gonâdes de Cancer ou de l'hépatopancréas de patelle. RINKE (1937) a montré que la composition de l'aliment naturel varie avec la saison, en particulier pour la chair de moule. Ceci expliquerait en partie nos résultats.

La supériorité de la formule humide sur la formule sèche peut être liée à la tenue à l'eau qui est plus grande que celle des granulés. La pâte humide congelée peut rester 24 heures dans les bacs à 20°C sans se désagréger, alors que les granulés se délitent plus rapidement. La perte possible d'éléments hydrosolubles tels qu'oligoéléments, vitamines, pourrait être invoquée dans ce dernier cas. La tenue à l'eau de l'aliment peut également retarder la pollution bactérienne (ZEIN-ELDIN et MEYERS 1973).

N'ayant pu contrôler les niveaux d'ingestion, nous ne pouvons qu'émettre une hypothèse : la consommation est plus faible avec un régime artificiel qu'avec un aliment naturel, du fait des différences de consistance, d'appétence, etc... Des essais de libre choix effectués avec des Palaemon serratus à jeun et mis en présence simultanément des deux types d'aliments ont montré que les régimes naturels avaient un pouvoir attractif plus élevé. De même, le temps de latence qui existe entre la distribution de la nourriture et son ingestion est plus important, du moins au début de l'expérience, dans le cas des régimes semi-synthétiques. Cependant, si une adaptation à un type d'aliment est nécessaire, elle se fait rapidement. Telle est la conclusion que l'on peut tirer de deux observations : le remplissage de l'estomac des crevettes, nourries avec des aliments composés, observé par transparence ; la bonne croissance de toutes les crevettes pendant les quinze premiers jours de l'expérience.

La quantité de nourriture ingérée pourrait dépendre, dans une certaine mesure, de la structure des pièces buccales et de leur adaptation à l'aliment proposé.

Palaemon serratus est connu pour avoir un régime naturel de consistance variée. Par ailleurs, quelques heures dans l'eau suffisent pour ramollir les granulés et faciliter leur consommation.

Un point cependant mérite d'être précisé : étant donné que la digestion mécanique est essentiellement assurée chez les Caridae par les pièces buccales, un aliment à texture grossière peut nécessiter une mastication prolongée qui entraîne une dépense d'énergie supplémentaire.

La texture de l'aliment, son degré d'hydratation, peuvent également intervenir, en particulier au niveau stomacal. FORSTER (1972) suggère que l'action des enzymes digestives dépend du degré d'humidification de l'aliment ; un aliment sec est moins facilement enrobé par les sucs digestifs et nécessite un temps plus long pour être réduit en particules très fines susceptibles d'être ensuite absorbées au niveau hépatopancréatique. Cette difficulté est particulière aux Caridae, les Penaeidae pouvant s'accommoder plus facilement d'un régime proposé sous forme sèche. La source glucidique utilisée paraît adéquate puisque nos régimes renferment 15 % d'amidon de maïs, glucide parfaitement assimilable. L'apport complémentaire de glucosamine (0,5 %) est susceptible, dans ces proportions, de donner une croissance optimale (KITABAYASHI et coll. 1971 I). On peut supposer que le régime alimentaire expérimenté ici présente une déficience qualitative ou quantitative en acides aminés. La composition de la protéine aurait une plus grande importance que le pourcentage des protéines utilisées. C'est ce que nous avons essayé d'éclaircir.

C - INFLUENCE D'ALIMENTS COMPOSÉS À PARTIR DE PROTÉINES D'ORIGINES DIVERSES SUR LA CROISSANCE DES POST-LARVES.

L'aliment décrit dans le précédent paragraphe renfermait 50 % de protéines, dont 60 % étaient apportés par de la farine de poisson. Selon DESHIMARU et SHIGENO (1972), comme selon FORSTER et BEARD (1973) la farine de poisson est considérée comme moins favorable aux crevettes que les farines de crustacés, compte tenu de sa faible valeur en acides aminés basiques. D'après les données de BURKHOLDER et coll. (1966) la farine de crevettes est en effet plus riche en arginine et valine que le CPSP 80 utilisé par nous. Les besoins quantitatifs en acides aminés n'ont été pris en considération que de façon limitée. KITABAYASHI et coll. (1971 III) ont déterminé les besoins en arginine et méthionine de P. japonicus. Si l'on tient compte du fait que la farine de calmar (Ommatostrephes sloani pacificus) qu'ils complètent par un apport en arginine et méthionine renferme elle-même 20 % d'arginine et 3,2 % de méthionine (TANIKAWA 1955 et VILLADELMAR 1956 in BORGSTROM 1972), la proportion de ces deux acides aminés dans le régime est finalement très supérieure à celle de notre aliment dans lequel les taux d'arginine et de méthionine ne représentent respectivement que 2,99 et 1,46 % de la matière sèche.

Le calmar a été utilisé comme source de protéines par de nombreux auteurs (SUBRAHMANYAN et OPPENHEIMER 1969 ; DESHIMARU et SHIGENO 1972).

La farine de soja est considérée par KANAZAWA comme étant une protéine supérieure pour les crevettes. SICK et ANDREWS (1973) ont pu comparer des aliments à base de soja, crevette, caséine ; ils constatent que, au moins dans les conditions expérimentales, l'aliment à base de soja permet d'obtenir un meilleur taux de croissance. FORESTER et BEARD (1973) estiment que la meilleure croissance chez des juvéniles de P. serratus est atteinte avec un taux de 30 à 40 % de protéines constituées essentiellement par de la farine de résidus de décortication de Pandalus borealis.

De même le taux de cholestérol ne dépassait pas 0,001 % dans nos essais précédents ; ce chiffre est inférieur au taux optimal fixé par SHUDO et coll. (1971) et PATROIS (1974).

### 1. Matériel et méthodes.

a : régimes alimentaires expérimentés. Tenant compte des indications précédentes, nous avons préparé plusieurs régimes à partir des protéines suivantes :

- farine de crevette provenant des résidus de décortication,
- farine de chair et carapace de P. serratus lyophilisé,
- farine de calmar lyophilisé,
- farine de moule lyophilisé,
- farine d'hépatopancréas de patelle lyophilisé,
- concentré de protéines solubles de poisson (CPSP 80),
- levure de distillerie,
- gluten de maïs.

Une première série d'aliments (F1 à F4) est préparée en utilisant des composants fixes et en faisant varier le pourcentage et la nature des protéines (tableau 33). Le taux de cholestérol est de 0,1 % ; celui des lipides de 8 %.

Dans la deuxième série d'aliments (R1 à R6) nous avons augmenté la teneur en cholestérol (0,7 %) et réduit le taux d'incorporation des glucides (2,5 au lieu de 15 %) et des lipides (5 %). Les aliments ont été préparés sous forme de pâte humide congelée. Les différents éléments ont été mélangés cette fois à l'eau de mer (tableau 34).

b : matériel animal et dispositif d'élevage. Douze lots de 50 post-larves chacun sont constitués et placés dans des bacs de 25 litres alimentés en eau de mer courante. Contrairement aux essais précédents, la température de l'eau de mer a varié de 16 à 18°C, ce qui a eu pour effet de

A - Composants fixes		% de la matière sèche			
Vitamines (Halver 1969)		2			
Pyrophosphate de sodium		1			
Cholestérol		0,1			
Méthionine		0,4			
Arginine		0,5			
Alginates de sodium		1			
Glucosamine		0,5			
Huile de foie de morue		6,5			
Huile de soja		1,5			
Amidon de maïs		15,0			
Sels minéraux		2			

B - Composants variables (p.cent de la matière sèche).					
Protéines	Type de régimes				
	F1	F2	F3	F4	
CPSP 80	0	0	0	0	
Lévure distillerie	15,6	14,8	14,8	14,8	
Gluten de maïs	10,7	9,8	9,8	10,3	
Calmar lyophilisé	45,0	0	0	0	
Moule lyophilisé	0	44,7	0	0	
Crevette lyophilisée	0	0	44,7	0	
Patelle lyophilisée	0	0	0	44,4	

Tabl. 33. - Composition centésimale des régimes (g pour cent de la matière sèche). A : composants fixes ; B : composants variables.

Composants fixes		p. cent de la matière sèche					
Vitamines (Halver 1969)		2					
Sels minéraux		2					
Pyrophosphate de sodium		1					
Cholestérol		0,7					
Méthionine		0,4					
Arginine		0,4					
Alginate de sodium		1					
Glucosamine		0,4					
Huile de foie de morue		2,5					
Huile de soja		2,5					
Amidon de maïs		2,5					
Composants variables (p. cent de la matière sèche)		Types de régimes					
Protéines		R1	R2	R3	R4	R5	R6
Farine de crevette (résidu de décortication)		18,1	36,2	60,4	60,4	0	0
Crevette lyophilisée		0	0	0	0	60,4	84,6
Gluten de maïs		12,1	12,1	12,1	0	0	0
Levure de distillerie		6	6	6	0	0	0
CDCP 80		48,4	30,2	6	24,2	24,2	0

Tabl. 34. - Composition centésimale des régimes (g pour cent de la matière sèche). A : composants fixes ; B : composants variables.



donner une croissance inférieure à celle des crevettes placées à 20°C.

Afin de pouvoir comparer nos résultats, nous avons évalué le pourcentage d'accroissement de chaque lot expérimental par rapport au témoin.

## 2. Résultats.

Pour les régimes F1 à F4, les résultats (tableau 35) indiquent que le pourcentage d'accroissement le plus élevé s'obtient avec F 3 dont la protéine comporte de la farine de crevette lyophilisée (61,2 % par rapport au témoin). Le régime F 4, à base d'hépatopancréas de patelle lyophilisé, donne les plus mauvais résultats (25 % par rapport au témoin). L'aliment F1, à base de farine de calmar lyophilisé, ne permet pas d'obtenir des résultats comparables à ceux de KITABAYASHI pour Penaeus japonicus.

La survie est de 100 % pour le régime F3, supérieure à celle de l'aliment témoin (85 %).

Pour les régimes R1 à R6, l'augmentation du pourcentage d'incorporation de farine de crevette de décortication permet d'obtenir un accroissement pondéral de plus en plus élevé qui atteint 89 % pour le régime R4, malgré l'élimination de la levure de distillerie et du gluten de maïs. Le régime R6, dont la source protéinique est uniquement constituée de farine de crevette lyophilisée donne le meilleur résultat : 104 % par rapport au témoin. Les différences de croissances observées entre les régimes F et R apparaissent comme significatives.

Deux remarques s'imposent :

- les taux de 0,7 % de cholestérol, 5 % de lipides et 2,5 % d'amidon utilisés dans les régimes R1 à R6 améliorent la croissance. D'autres essais s'avèrent cependant indispensables pour rechercher l'influence respective de chacun de ces éléments,

- l'observation du tableau 35 montre que, au niveau des protéines, ce n'est pas tant le pourcentage et la diversification des sources de protéines qui importent, mais plutôt leur choix. De toute évidence, la farine de crevette lyophilisée, comme la farine provenant des résidus de décortication de crevettes, donnent les meilleurs résultats.

Les aliments à base de farine de patelle lyophilisée donnent des pourcentages d'accroissement extrêmement faibles (25 % par rapport au témoin). Ceci confirme combien le traitement physique au produit naturel peut, dans certains cas, lui faire perdre de sa valeur nutritive.

Régimes	% protéines	% survie au 100ème jour	% accroissement pondé- ral par rapport au témoin:
A	60% N	60	42,8
	50% N	50	58
	40% N	40	64
	20% N	20	48
	Témoin	39,7	74
B	P H C	50	40
	G S E	50	18
	Témoin	39,7	72
C	F 1	47,5	55
	F 2	38,9	56
	F 3	41,9	100
	F 4	33,5	45
	Témoin	39,7	85
D	R 1	61	34
	R 2	52,3	60
	R 3	43,5	24
	R 4	44	44
	R 5	59,3	86
	R 6	57,5	44
	Témoin	39,7	92

Tabl. 35. - Pourcentages de survie et d'accroissement pondéral par rapport au témoin, au cours des différents essais.  
A : régimes constitués par une seule source de protéines (CPSP 80).  
B : régimes constitués par trois types de protéines (CPSP 80, gluten de maïs, levure de distillerie).  
C : régimes constitués par plusieurs types de protéines : farine de crevettes lyophilisée, CPSP 80, gluten de maïs, levure de distillerie, calmar lyophilisé, moule lyophilisée, hépato-pancréas de patelle lyophilisé.  
D : régimes constitués par plusieurs sources de protéines : farine de crevette (résidu de décortication); crevette lyophilisée, gluten de maïs, levure de distillerie, CPSP 80 .

## CONCLUSION.

La mise au point d'aliments composés pour crevette est délicate et complexe. Il faut en effet tenir compte :

- des besoins alimentaires des espèces étudiées,
- des variations des besoins protéiques en fonction de l'âge des animaux élevés et de leur état physiologique.

Parmi les constituants des aliments composés, les protéines représentent la fraction primordiale (CECCALDI 1978) ; cependant, le taux d'incorporation des glucides, lipides, la nature de ces produits, ainsi que le taux d'incorporation des sels minéraux et vitamines ont un rôle important. Leur insuffisance ou leur excès peuvent entraîner des effets inhibiteurs dont le résultat se traduit par une diminution du gain de poids et de la durée du temps d'intermue. Par ailleurs, la valeur optimale d'une protéine varie avec sa nature et dépend de sa valeur biologique et de sa digestibilité (REGNAULT 1977), autrement dit de sa composition et de sa valeur énergétique.

Indépendamment des problèmes spécifiques à l'alimentation, de nombreux facteurs physiques doivent être résolus, de façon à éliminer les interférences de mauvaises conditions d'élevages sur les résultats. La concentration d'animaux dans un volume donné est susceptible de développer des maladies bactériennes ou virales qui, en affaiblissant les crevettes, masquent la valeur du produit alimentaire testé.

Les besoins en protéines varient considérablement d'une espèce à l'autre. Ceci peut s'expliquer si on considère le régime naturel des crevettes examinées et nous amène à préciser qu'il serait illusoire d'estimer qu'un régime valable pour une espèce le sera forcément pour toutes les autres.

Selon NEW (1976), le calmar, la farine de poisson, la farine de soja, la farine de crevette constituent d'excellentes sources de protéines ; par ailleurs, selon cet auteur, un taux de 27 à 35 % serait le plus favorable pour les Pénéidés et les Caridés ; cette valeur pouvant être réduite si le profil des acides aminés entrant dans la composition de l'aliment se rapproche de celui du crustacé étudié. Nos résultats montrent qu'effectivement la farine de crevette lyophilisée comme la farine de carapace de crevette décortiquée permettent d'obtenir des croissances intéressantes, parfois égales ou supérieures à celles de l'aliment témoin (tableau 35). Mais les taux de protéines sont relativement élevés, compris entre 44 et 60 %. Ces valeurs sont supérieures à celles préconisées par NEW (1976). Précisons toutefois que nous avons travaillé chez des juvéniles, dont on sait que les besoins en protéines sont plus importants que ceux des adultes. La farine de

calmar, considérée par de nombreux auteurs comme favorable, n'a pas donné de résultats intéressants.

Le fait de disposer d'une source principale de protéines à base de farine de crevette décortiquée, et d'une autre source (farine de poisson) devrait permettre de couvrir les besoins en acides aminés, dont on sait qu'ils sont nécessaires par ailleurs, à l'équilibre osmotique (FLORKIN 1969, CHARMANTIER et coll. (1975).

Depuis le moment où nous avons réalisé ce travail, de nombreux auteurs ont pu établir que les crustacés ont des besoins en acides gras polyinsaturés de la série 3 : 6. PATROIS (1974) a démontré que chez P. serratus, les acides gras de la série linoléique représentent 30 à 35 % des acides gras totaux, ceux de la série linoléique n'intervenant que pour 7 à 9 %. Cet auteur leur attribue un rôle d'acides gras essentiels.

SICK et ANDREWS (1973) chez P. duorarum, SHEWBART et MIES (1975) chez P. aztecus, SANDIFER et JOSEPH (1976) chez Macrobrachium rosenbergii, KANAZAWA et coll. (1979) chez P. japonicus ont pu préciser le rôle essentiel joué par l'acide linoléique et surtout par l'acide linoléique dans l'amélioration du gain de poids. Le rapport 3/6, égal à 11/1, a été considéré par COLVIN (1976) comme optimal chez P. indicus. De son côté, MARTIN (1978) l'estime à 0,45 chez Palaemon serratus. Cet auteur considère que les acides gras de la série linoléique et linoléique de la série 20 : 5 et 22 : 6 jouent un rôle déterminant dans la croissance de P. serratus. En fait il apparaît que les besoins en acides gras varient d'une espèce à une autre. L'huile de foie de morue est riche en 18 : 3 3 (CASTELL 1976). Au cours de nos essais, cette huile entrainait pour 50 % dans les lipides ; le taux de ces derniers n'a pas dépassé cependant 5 %. On peut donc penser que nos valeurs sont inférieures à celles des crustacés en général, et qu'il serait opportun de compléter nos régimes avec de l'acide linoléique pur.

La teneur en cholestérol de notre dernier régime (0,7 %) devrait être conservée. Les taux retenus dans les autres essais (0,001 et 0,1 %) apparaissent comme insuffisants. Notre chiffre est voisin de ceux annoncés par PATROIS (1974), CASTELL (1975), ADELUNG (1977), KANAZAWA (1979). Il faudra cependant tenir compte de la remarque de CASTELL et coll. (1976) qui indiquent une diminution des besoins en cholestérol avec l'âge.

En ce qui concerne les glucides, l'amidon de maïs, connu pour sa haute digestibilité et son rôle de liant, semble suffisant lorsqu'il est incorporé à un taux de 2,5 %. Il n'apparaît pas essentiel d'introduire de phagostimulant dans nos régimes. Les crevettes s'adaptent très vite à un régime semi-composé et consomment durant plusieurs mois le même type de granulé.

Les besoins en vitamines et sels minéraux n'étant pas connus avec précision, nous avons utilisé les sels minéraux de COWEY et le mélange vitaminique de HALVER. Nous ne pouvons toutefois pas déterminer si la concentration de ces éléments est suffisante ou pas.

Récemment GUARY et coll. (1976) ont pu montrer que l'acide ascorbique, incorporé à raison de 1 000 mg pour 100 g de nourriture, permettait d'obtenir une meilleure croissance, et une augmentation du nombre de mues chez la crevette P. japonicus. De même, KANAZAWA et coll. (1976) ont estimé à 60 mg de chlorure de choline et 200 mg d'inositol pour 100 g d'aliment, les quantités de ces produits nécessaires à la croissance de P. japonicus. Il n'est pas douteux que l'aliment présenté sous forme de pâte humide permet une meilleure croissance et survie. La préparation et la conservation de cet aliment au congélateur durant plusieurs mois ne créent pas de difficultés particulières. Grâce à sa tenue à l'eau, la pâte humide conserve plus longtemps ses éléments solubles, et repousse l'attaque bactérienne.

Enfin, comme l'a défini TRELLE (1978), il faudra tenir compte de l'équipement enzymatique de P. serratus pour mettre au point un aliment composé, adapté à l'espèce.

TROISIEME PARTIE : PARASITISME CHEZ LES CREVETTES  
(DANS LE MILIEU NATUREL ET EN ELEVAGE)

INTRODUCTION.

Palaemon serratus, comme toute autre espèce, peut être parasitée dans son milieu naturel. Nous avons en effet relevé un certain nombre d'organismes parasites de cette crevette. Citons en particulier les bactéries, microsporidies, ciliés, <sup>nématomorphes</sup> ~~nématodes~~ et épicarides. Sans aller guère au-delà d'une simple énumération, nous fournirons quelques remarques à leur sujet.

Nous avons par ailleurs constaté que les élevages de crevettes sont souvent affectés par des maladies, du fait du caractère artificiel du milieu et souvent d'une très forte concentration des individus en élevage. Il nous est paru indispensable d'approfondir cette question dont les conséquences peuvent être graves dans l'optique d'un élevage à grande échelle.

Une particulière attention a été portée à deux types de parasites qui nous sont apparus comme les plus dangereux : les bactéries chitinivores et les ciliés.

PARASITISME DANS LE MILIEU NATUREL.

- Bactéries chitinivores. Parmi les Palaemon capturées, certains exemplaires présentaient des taches brunes sur leur carapace. L'examen microscopique montre que la cuticule est rongée au niveau de ces taches. Ces dernières, appelées "brown spot" par REEVE (1969a) ont été assimilées par cet auteur aux lésions bactériennes décrites par HESS (1937) sur le homard.

- Microsporidies. A plusieurs reprises, nous avons observé, soit à Roscoff, soit au Croisic, des crevettes parasitées par la microsporidie Theloania octospora HENNEGUY 1895. Tous les muscles du Palaemon sont envahis par Thelohania: ils s'opacifient et donnent à l'animal une couleur laiteuse. Des spécimens parasités et maintenus en captivité ont un comportement apparemment normal ; ils se nourrissent et la mue se produit sans retard par rapport à celle des crevettes non parasitées. Cependant, les ovaires n'évoluent pas. Nous n'avons aucune indication sur la manière dont l'infestation se produit. Il ne semble pas que ce soit par ingestion, car 25 crevettes saines, nourries huit semaines durant avec de la chair parasitée, ne se contaminent pas. ROTH et IVERSEN (1971) in IVERSEN et KELLY 1976 ont également tenté sans succès de parasiter des crevettes saines du genre Penaeus en les alimentant à partir de muscle de crevettes parasitées par la microsporidie Theloania duorara. Ces échecs laissent supposer qu'un hôte intermédiaire est indispensable pour assurer le cycle complet du développement de la microsporidie. Récemment, IVERSEN et KELLY (1976) ont pu en effet prouver que la truite de mer Cynoscion nebulosus qui se nourrit essentiellement de crevettes était indispensable pour permettre les premiers développements des formes jeunes de la microsporidie.

- Ciliés. Ascophrys rodor (CAMPILLO-DEROUX 1975), organisme nouveau que nous décrivons plus loin, se rencontre fixé sur la cuticule des crevettes pêchées en Atlantique (Ile d'Yeu), Manche (Roscoff) et Méditerranée (Sète). Cependant, le nombre de crevettes parasitées est peu élevé ; parmi ces dernières, la densité de ciliés enkystés sur la cuticule est très faible.

- Nématomorphes. Nectonema agile VERR a été observé à plusieurs reprises chez Palaemon serratus. Ce parasite ne semble pas affecter la croissance de la crevette, mais les ovaires de cette dernière n'évoluent pas.

- Epicarides. L'épicaride Bopyrus fougerouxii GIARD et BONNIER n'est présent qu'exceptionnellement chez Palaemon serratus. Sur plus de 10 000 crevettes observées à Roscoff et au Croisic, aucune n'a présenté de parasite de ce genre. En revanche, 20 % des 430 crevettes provenant des Iles Chausey et examinées en octobre 1971 étaient parasitées. Rappelons que selon N. VAN RYSELBERGE (1936) le parasitisme externe par les bopyriens n'inhibe pas la mue et que la croissance des crevettes reste normale.

PARASITISME EN ELEVAGE.I - LE CILIE ASCOPHRYS RODOR (CAMPILLO-DEROUX 1975).

La présence de ciliés parasites de crustacés marins décapodes a été souvent signalée. SPRAGUE et COUCH (1971) en ont dressé la liste : il s'agit de parasites, hyperparasites ou de commensaux. Parmi les plus dangereux, citons :

- le genre Zoothamnium (BORY 1826) qui vit fixé sur les branchies des crevettes du genre Penaeus, provoquant une asphyxie par blocage des échanges gazeux à la surface branchiale,
- le genre Lagenophrys (STEIN 1852) qui provoque une érosion de la cuticule et interfère dans les échanges respiratoires,
- l'espèce Anophrys sarcophaga COHN 1866, vivant dans l'hémolymphe des crabes,
- l'espèce Synophrya hypertrophica CHATTON et LWOFF 1926 qui provoque des lésions sur les branchies des crabes,
- l'espèce Terebrospira lenticularis DEBAISIEUX 1960 qui creuse des galeries dans la cuticule de Palaemon varians,
- le genre Parauronema sp, cité par COUCH, que l'on trouve dans l'hémolymphe des larves et juvéniles de Penaeus aztecus, associé au flagellé Leptomonas sp et à un baculovirus. Les crevettes sont affaiblies et une mortalité importante s'en suit.

En ce qui concerne Palaemon serratus, nous avons remarqué à plusieurs reprises que des femelles ovigères placées dans des bacs insuffisamment alimentés en eau de mer courante ou dans des cristallisoirs mal oxygénés présentaient, après quelque temps de séjour dans ce milieu, de nombreuses petites taches blanchâtres sur la cuticule. N'arrivant pas à se défaire de leur exuvie, aucune d'entre elles n'a survécu après la mue. On sait que chez les animaux sains, l'exosquelette se ramollit juste avant la mue, ce qui facilite l'exuviation. Au contraire, dans les conditions défavorables, le ramollissement de la carapace est plus accentué, la rend plus rugueuse au toucher et plus fragile. Nos observations ont permis de montrer que le cilié Ascophrys rodor était responsable de l'attaque de la cuticule.



## A - MORPHOLOGIE ET CYCLE DU CILIE.

### 1. Matériel et méthodes.

L'examen des crevettes parasitées par le cilié Ascophrys rodei met en évidence plusieurs phases d'un polymorphisme, classique dans son principe, fréquent chez de nombreux protistes parasites externes.

Nous débuterons notre travail par la description des stades nécessaires à l'identification systématique de cette espèce, sans exclure la possibilité de lacunes importantes pouvant tenir aux circonstances de notre exploration (saison, situation écologique, etc...). Ces échantillons ont été traités :

- par la coloration de Foulgen pour connaître les divers états des noyaux au cours de cette partie du cycle,
- par des imprégnations au protéinate d'argent, selon la méthode de G. DEROUX (\*),
- par la coloration au bleu de méthylène, après fixation au glutaraldéhyde et enrobage au maraglas des coupes semi-fines qui donnent un premier aperçu des rapports s'établissant entre les diverses formes fixées et le revêtement cuticulaire du crustacé.

L'observation directe des crevettes parasitées peu avant leur mue a permis de réaliser in-situ des préparations montrant les différentes phases du développement du cilié. En effet, aux stades d'intermue D1'' et D2, tous les états du cycle coexistent sur de petites surfaces de la cuticule et celle-ci s'enlève facilement à la pince. On peut suivre directement, sous le microscope, l'enkystement de tomites récemment libérés, à condition d'observer des parties plates et transparentes telles que les écailles antennaires ou les uropodes.

### 2. Morphologie.

a : les kystes circulaires. Sur des crevettes en intermue, aux stades A, B ou C, on trouve des kystes circulaires de diamètres très différents (figure 58A). Les plus grands, qui sont les plus nombreux (45 à 50  $\mu$ m) paraissent plus aplatis, avec un contenu peu différencié. Les colorations nucléaires font apparaître un macronoyau périphérique (figure 59A, 60B) très mince, continu. Le cytoplasme remplit presque tout l'intérieur avec une empreinte centrale très discrète ou invisible ; dans quelques cas on reconnaît, au centre, les restes de l'appareil fixateur

(\* ) G. DEROUX et M. TRUFFAU 1965 ; G. DEROUX et J. DRAGESCO 1968.



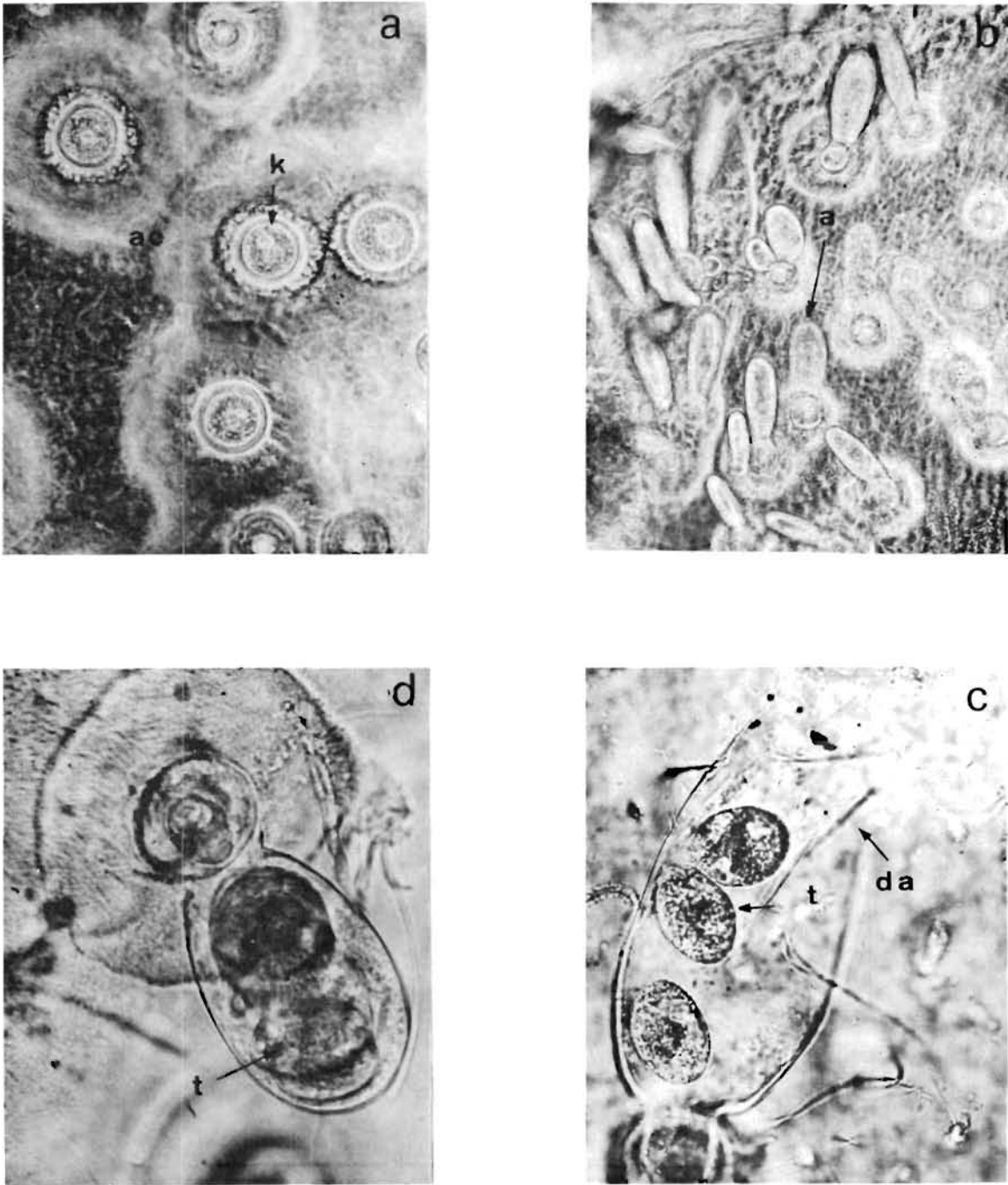


Fig. 59. - A : kystes fixés sur la cuticule ; B : développement des asques ; C : tomites nageurs sortant de l'asque déchiré ; D : fixation du cilié peu avant la mue de la crevette (la croissance de l'asque est réduite ; quatre tomites à l'intérieur de l'asque). a : asque ; a.c : aires cuticulaires attaquées par les kystes circulaires ; c : cuticule ; d.a : déchirure de l'asque ; k : kystes ; t : tomites.



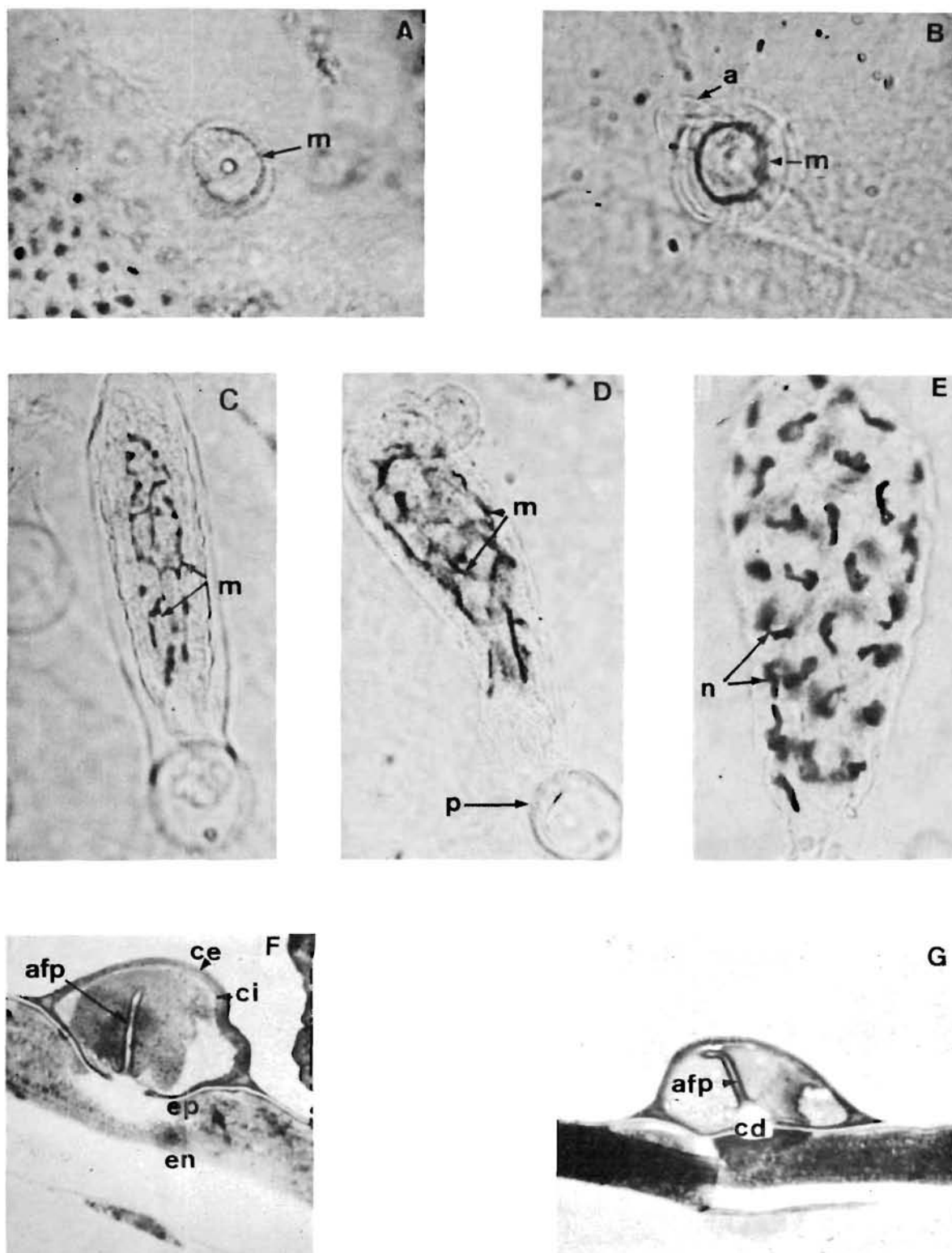


Fig. 59. - Coloration au feulgen. A : phoronte ; B : début du trophonte ; C,D,E : évolution du noyau dans l'asque ; F,G : coloration au bleu de méthylène ; coupe semi-fine dans le phoronte. a : début de formation de l'asque ; a.f.p, appareil fixateur perforant ; c.d, chambre de dissolution ; c.e : couche externe du kyste ; c.i, couche interne du kyste ; en : endocuticule ; ep : épicuticule ; m : macronoyau anastomosé ; n : noyaux correspondant à chacun des tomites formés ; p : pédoncule.



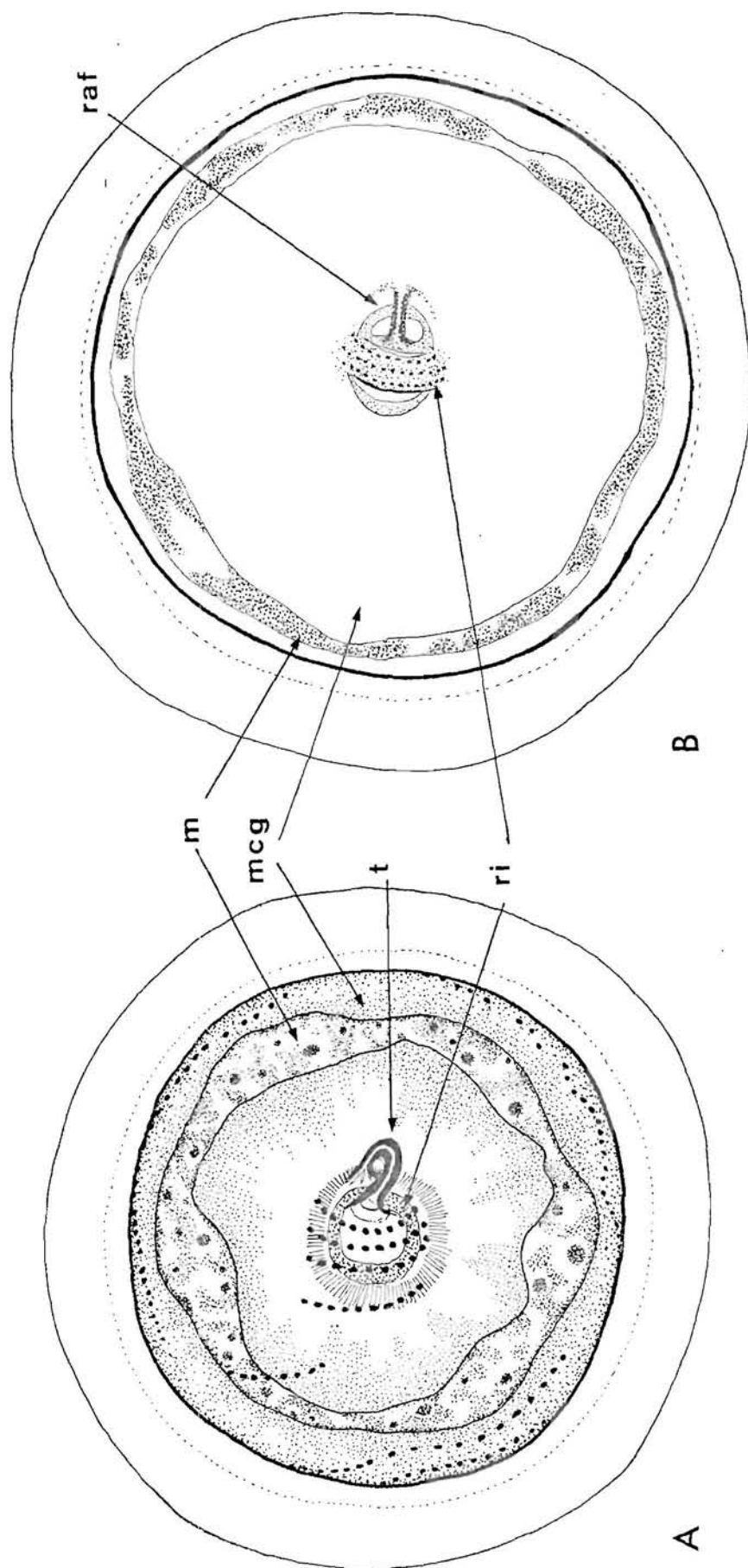


Fig. 60. - A : formes actives prêtes à la croissance en trophonte sur des crevettes au stade D (phoro-trophonte).  
 B : le phoronte au repos ; formes trouvées le plus communément sur les crevettes aux stades A et C ;  
 dessins à la chambre claire après imprégnation au proténate d'argent et coloration nucléaire au  
 carmin. m : macronoyau ; mcg : masse cytoplasmique granuleuse ; raf : restes de l'appareil fixateur  
 régressé ; ri : restes de l'infraciliature ; t : tube.





à plus ou moins régressé. Ces kystes circulaires de fort diamètre peuvent être des formes d'involution ou des phases d'attente ; dans ce cas, le terme de phoronte s'applique parfaitement à eux. Nous pensons qu'il peut, néanmoins, être étendu à tous les kystes circulaires vivants.

De place en place, parmi eux, des disques analogues, mais plus petits (35 à 40  $\mu\text{m}$ ) présentent un rebord annulaire épaissi plus marqué ; ils enferment une masse cytoplasmique plus épaisse et se reconnaissent surtout à la marque centrale large, de 5 à 8  $\mu\text{m}$ , colorable par l'argent, très souvent surmontée du reste de l'infraciliature qui fait partie de l'appareil fixateur du tomite infestant. Le macronoyau circulaire est beaucoup plus épais et moins près de la périphérie (figure 60 B). L'épicuticule de la crevette est visiblement percée sous le centre foncé et un halo, plus clair en profondeur, indique que la cuticule elle-même a été attaquée. Malgré leur état apparemment stationnaire, ces phorontes sont probablement le premier stade des trophontes actifs.

Enfin des enveloppes kystiques de la même forme, mais vides, parfois nombreuses sur certaines aires cuticulaires, montrent que le parasite fixé est capable de prendre la morphologie d'un phoronte sans avoir trouvé l'emplacement ou les conditions qui auraient permis sa survie. Dans certains cas, l'épicuticule semble cependant avoir été attaquée au niveau de ces kystes en dégénérescence. Sur des crevettes aux approches de la mue, à tous les stades D, on voit de moins en moins de grands kystes plats tandis que les kystes circulaires actifs évoluent rapidement.

Alors qu'aux stades d'intermue précédents, il était difficile de trouver d'autres cinétosomes que ceux de l'appareil fixateur, ici, plus on approche du stade D 2, moins les kystes circulaires les plus récemment formés laissent régresser l'infraciliature du tomite d'origine.

D'autre part, anciens ou récents, tous les kystes circulaires encore vivants préparent leur phase de croissance ; ceci se reconnaît à la poussée d'un tube, imprégnable à l'argent, abouché à l'appareil fixateur et perforant, qui s'élève en anse de plus en plus étendue à l'intérieur du cytoplasme (figure 60 B). Après les fixations osmiées et les coupes semi-fines que nous avons exécutées dans la résine, les phorontes en bon état se reconnaissent à leur cytoplasme granuleux et à la petite taille de leurs vacuoles. Au plus haut du dôme lenticulaire, la hauteur atteint la moitié du diamètre (figure 59 F, G). Les murailles cystiques présentent deux couches distinctes à la coloration au bleu de méthylène.

Chez les jeunes phorontes, ces deux couches ont la même épaisseur, mais l'interne reste plus claire, avec une teinte différente. La couche externe, foncée, contient de petits éléments réfringents qui lui donnent une apparence striée en coupe transversale ; l'enveloppe est continue, tout autour du phoronte, mais elle est amincie sur la face adhérente à la cuticule et les deux couches n'y sont plus évidentes (figure 59 F, G). Une étude de détail est actuellement entreprise en microscopie électronique par BRADBURY et DEROUX, pour mieux préciser l'évolution des deux couches de la paroi kystique au niveau de la cuticule.

La membrane cellulaire est difficile à voir, mais l'appareil fixateur visible extérieurement est très reconnaissable. C'est une chambre, haute de 4 à 5  $\mu\text{m}$  sur 5 ou 6  $\mu\text{m}$  de large, représentant une invagination au centre de l'organisme circulaire ; elle est associée à un tube nourricier qui s'ouvre excentriquement sur le plafond de l'invagination (figure 59 F). La position du tube par rapport à la chambre peut être cue à la fixation, quoique rien d'autre ne suggère une contraction du phoronte. Il est cependant possible que, sur le vivant, son fonctionnement ne soit pas aussi statique qu'il semble apparaître.

Directement sous le creux de la chambre, en face de l'ouverture du tube nourricier, un petit orifice de 1 à 3  $\mu\text{m}$  se forme à travers la membrane cystique et l'épicuticule de l'hôte. Cette perforation franche subsiste, aussi discrète pendant toute la partie fixée du cycle, même sous les plus gros trophontes et sous les tomontes. A l'emplacement de l'orifice, une petite portion d'épicuticule a disparu et les lèvres de la perforation se rebroussement légèrement en direction du phoronte (figure 59 F). Une zone de dissolution hyaline apparaît au niveau de la perforation. Cette dernière peut atteindre la totalité de la cuticule (DEROUX, communication personnelle).

b : le trophonte. Aux stades d'intermue "D", l'examen des asques de tailles très variées (50 à plus de 300  $\mu\text{m}$ ) est indispensable car il n'existe aucun rapport entre leurs dimensions et la nature de leur contenu.

- Forme extérieure : on en voit à tous les stades de leur croissance ; on peut les reconnaître facilement à leurs macronoyaux. Tant que dure la phase de croissance, le macronoyau s'étire en une longue boucle fermée près de la base d'insertion comme au sommet du sac (figure 61 A). Au début de la croissance, le trophonte est un simple dôme qui se gonfle

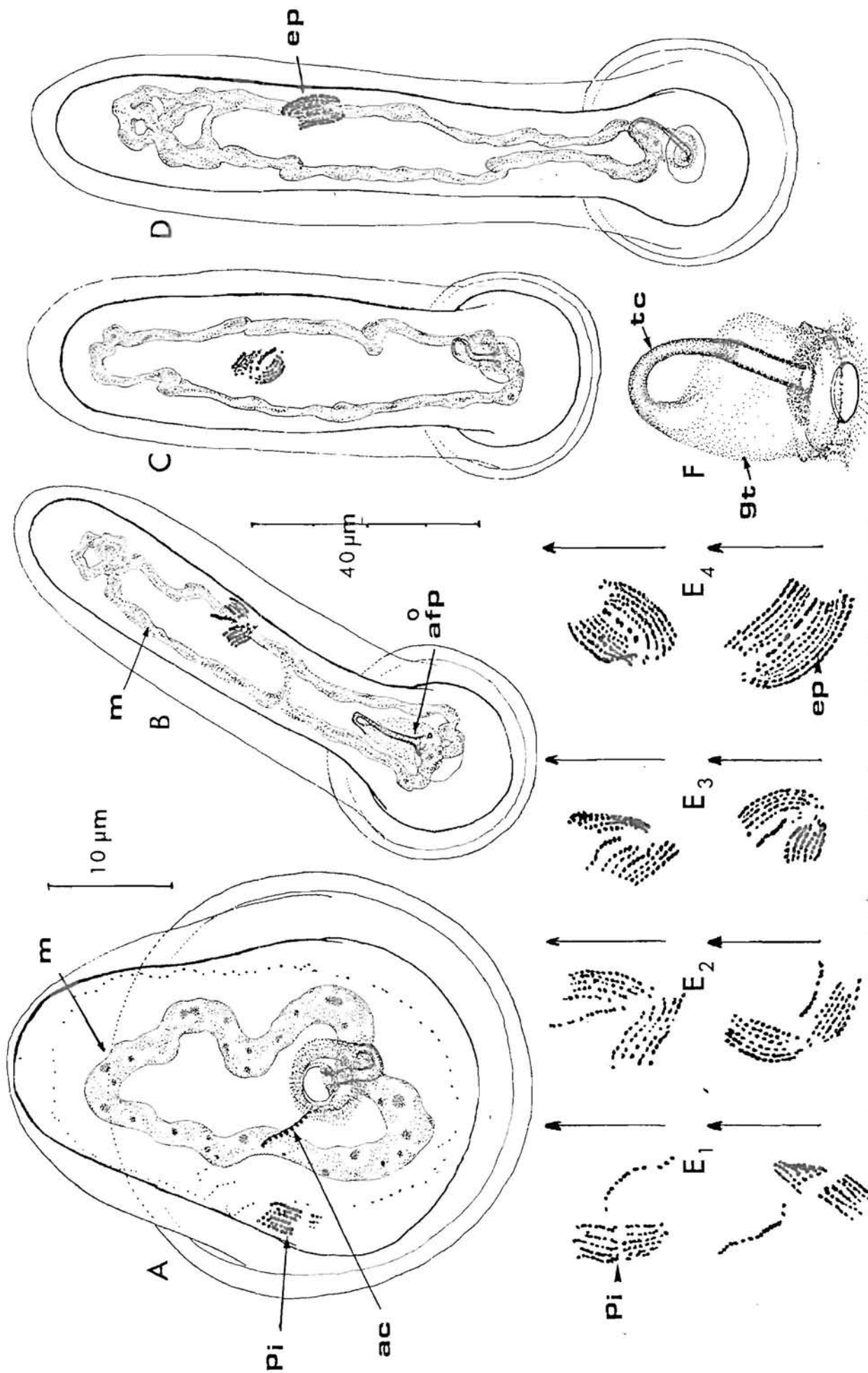


Fig. 61.- Evolution du trophonte. A : début de la croissance (échelle 10 µm) ; le primordium infraciliaire est indiviâ et éloigné de l'alignement cinétosomien, résiduel. B, C et D : croissance et réalisation de l'ébauche primordiale (échelle à 40 µm pour figures B, C et D). E1, E2, E3, E4 : évolution du primordium entre le stade de la fig.A et le stade de la fig.B. E4 : réalisation de l'ébauche (les flèches associées à toutes les figures E représentent la direction de l'axe de croissance du trophonte. F : reconstitution schématique de l'appareil nourricier d'après les coupes et de nombreuses imprégnations argentiques au protéinate. ac : alignement cinétosomien ; afp : appareil fixateur perceur ; ep : ébauche primordiale ; gt : goutte ; m : macroniveau ; ni : primordium infraciliaire ; tc : tube coudé.



au-dessus de la base circulaire du kyste (figures 59 B, 61 A). Puis quand l'état physiologique le permet (cycle de l'hôte), le trophonte peut s'accroître jusqu'à la taille des plus grands asques (300  $\mu$ m) trouvés sur une crevette donnée (figure 61 D).

Au cours de la croissance du trophonte, la paroi cystique s'accroît le long de la membrane cellulaire (figure 59 C). La forme définitive d'un asque est atteinte lorsque le sac en massue se pédiculise à son point d'attache avec les restes du kyste circulaire collé à la surface de l'exosquelette de la crevette. A ce moment, la paroi du pédoncule et du kyste circulaire s'est visiblement épaissie et la couche externe contient les mêmes inclusions réfringentes que les anciennes parois du phoronte. Au-dessus de la constriction, l'enveloppe devient plus mince et plus flexible et ne présente plus d'inclusions ; elle s'amincit même jusqu'à ne plus montrer ses deux couches au microscope optique.

Chez les trophontes dont la croissance a le temps de s'effectuer normalement les imprégnations au protéinate d'argent détectent difficilement les traces d'infraciliature somatique. Mais lorsque les kystes circulaires aux stades D1 ou D2 ont leur évolution accélérée par l'approche de la mue, ils passent par des phases de croissance également accélérées. Ces trophontes à évolution abrégée conservent des éléments de l'infraciliature du tomito (figures 60 A et 61 A) et permettent d'envisager un repérage de l'orientation cellulaire tout le long du cycle.

- Le primordium infraciliaire : dans tous les cas, et avant tout autre signe d'un début d'activité reproductrice, il est possible d'imprégner une tache argyrophile, sur un côté du trophonte, à mi-hauteur entre la base et le sommet. Ce primordium infraciliaire représente le point de départ de toutes les morphogénèses à venir.

Nous n'avons, actuellement, aucune indication précise sur son origine à partir du plan de l'infraciliature préexistante sauf une liaison apparente entre sa place et celle des restes d'une des cinéties du tomito, probablement la cinétie zénithale médiane (figure 61 A).

Sur les meilleures imprégnations, on peut distinguer des séries de cinétosomes parallèles et très serrés sur cinq à sept rangs. A ce moment, elles sont grossièrement perpendiculaires à la direction d'un alignement isolé de cinétosomes qui s'approche progressivement du primordium (figure 61 E1, E2, E3). L'évolution de cet ensemble est délicat à interpréter car des phases, chronologiquement intermédiaires entre les stades observés, peuvent nous avoir échappé, comme c'est le cas dans tout phénomène dynamique étudié ponctuellement sur une suite d'états fixés :

- la tache se fend par le milieu de chacun de ses alignements (figure 61 E1),

- la suite isolée de cinétosomes perpendiculaires semble s'introduire dans l'écart ainsi produit (figure 61 E2),

- les deux moitiés du "primordium" scindé pivotent de façon à entourer la vestigiale somatique (figure 61 E3).

On peut observer, probablement à un stade ultérieur, une ébauche à 13 alignements distincts, dont la forme est caractéristique et qui subsiste sur les parois des trophontes jusqu'au moment où elle se reproduit sous forme de nombreuses ébauches identiques à elle-même (figures 61 E4 et 61 D).

- L'appareil nourricier : c'est le seul autre élément visible optiquement. Il est toujours terminé en anse, mais allongé à travers le pédoncule de l'asque jusqu'au début de la portion élargie. C'est un appareil complexe, difficilement analysable par les colorations utilisées jusqu'ici, qui comporte le tube coudé visible mais aussi une gaine plus large entourant ce tube et dans laquelle l'anse sommitale semble attachée (figure 61 F). L'analyse ultrastructurale est indispensable à la compréhension des rapports anatomiques exacts et à une approche de son mode de fonctionnement.

c : les tomontes ; transformation du trophonte. Plus s'approche la mue de l'hôte (D2), plus le mélange devient confus entre ces trophontes de toutes tailles et les tomontes qui présentent alors, eux aussi, des dimensions très variées, depuis celle du tomite infestant, à peine agrandi, jusqu'à celle des plus grands trophontes (figure 62, A,B,D,F). L'examen des crevettes au début du stade D1''' permet de distinguer plus clairement les étapes de transformation des trophontes en tomontes, car un plus grand nombre de trophontes ont eu le temps d'atteindre les dimensions proches du maximum de taille possible.

Dans le cas de croissance complète comme dans le cas de transformation accélérée, deux phénomènes concomitants se déclenchent ; l'un au niveau de la paroi du kyste, l'autre au niveau du noyau.

- L'ébauche subit une première duplication par scission percinétique (figure 62 A,B) ; des divisions synchrones successives multiplient cette paire originelle et les ébauches produites finissent par occuper le cortex du tomonté, en nombre proportionné à la place disponible, sous des orientations variées et aléatoires (figure 62 C1 à C5).

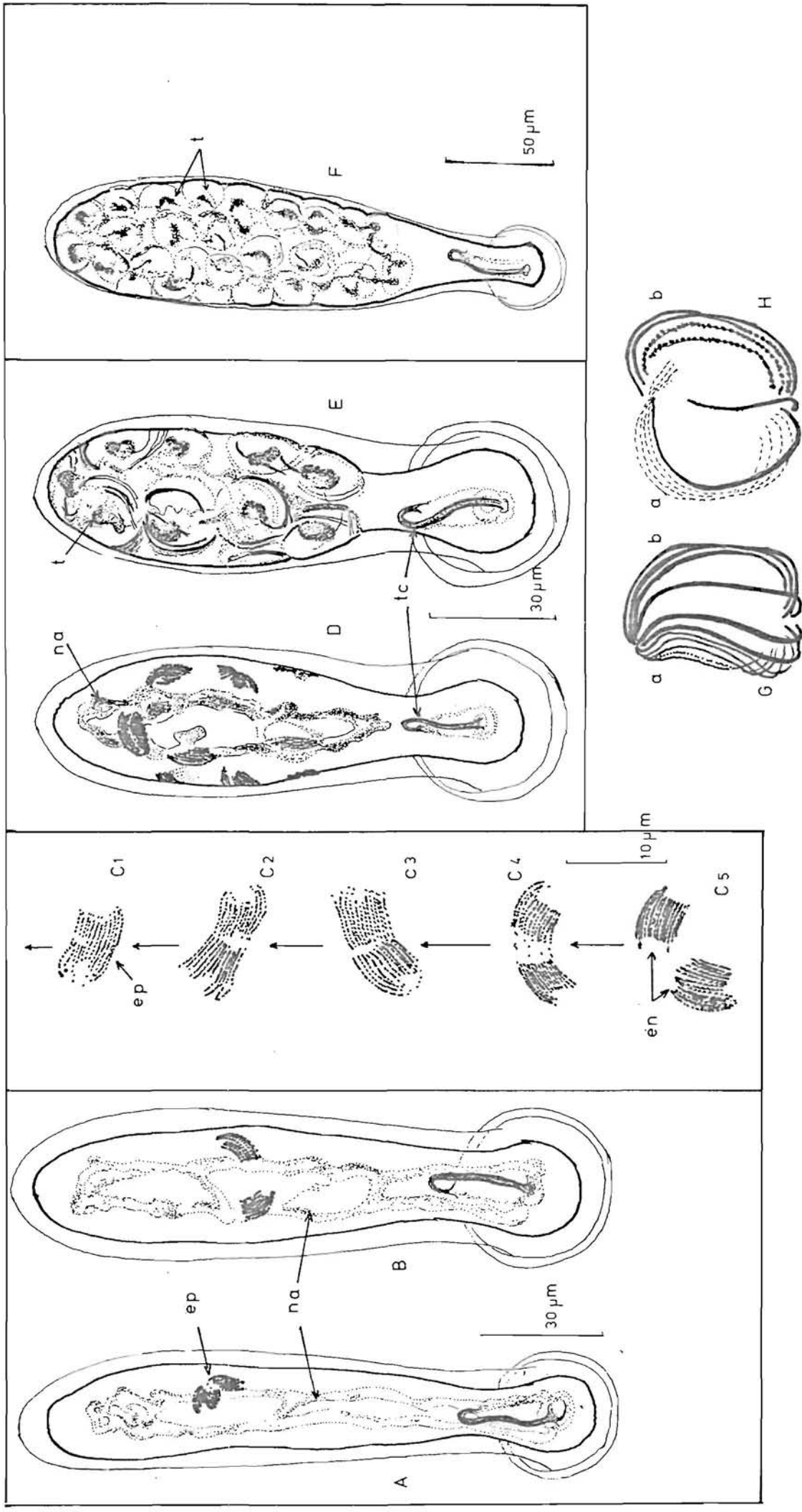


FIG. 62.- Passage des trophontes aux tomites. A, B : premières divisions de l'ébauche primordiale et noyau anastomosé. DE : petits tomites (accélération évolutive due à l'approche de la mue au léopt (D) et à la fin (E). F : fin de la locomotivité dans un tomite après une croissance complète. G, H : deux phases successives de la morphogénèse infra-ciliaire de chaque tomite. a : champ "serré"; c1 à c5 : champ "élargi"; C1 à C5 : figures de division des ébauches ; les flèches indiquent la direction de l'axe de l'a. q. v. ep : ébauche primordiale ; en : ébauche nouvelle ; na : noyau anastomosé ; t : tomites ; tc : tube coulé.





- La boucle simple du macronoyau commence à fournir des anses irrégulières qui se recourbent sur elles-mêmes. L'ensemble tend à se ramifier de plus en plus et, au cours de la morphogénèse, le macronoyau forme un réseau de plus en plus complexe qui laisse au centre cellulaire un axe libre et l'isole du cytoplasme sous-cortical (figure 59 C,D ; figure 62 A,B,D).

-- Le premier signe intracellulaire de modification consiste dans l'apparition d'alignements de matière chromophile dans le macronoyau au début de son accroissement réticulé. Ces lignes sont longitudinales et subsistent jusqu'à la distribution des boucles nucléaires sous chaque futur tomite. Précisons que nous n'avons pas observé de micronoyau ; ce dernier ne s'active que pendant des périodes très brèves que nous n'avons pu déceler.

- Le découpage périphérique : suivant la taille atteinte par le trophonte au moment de l'induction qui le transforme en tomonte, la multiplication des ébauches peut en avoir produit seulement quatre ou au contraire une quarantaine disséminées par paires. Cette différenciation reste purement corticale jusqu'à un état avancé de la différenciation des cinétomes en morphogénèse. Le découpage en volume des portions du cytoplasme qui correspondront aux individus produits, ne commence qu'après l'élaboration complète de tous les éléments corticaux et de leurs anatomies.

Au moment où les secteurs corticaux pré-organisés enfoncent progressivement leurs limites périphériques en profondeur, des boucles, issues des noeuds du réseau macronucléaire sous-jacent, se gonflent en face de chacun de ces territoires juxtaposés (figures 59 E et 62 D,E). Ce découpage accapare peu à peu tout le cytoplasme disponible. Le tomonte tout entier a sa surface bosselée comme celle d'une mûre, à part un résidu qui peut persister au bas du pédoncule et sur l'embase kystique circulaire (figure 62 E,F).

Un tel mode de division qui absorbe presque tout le volume d'un tomonte sous une enveloppe se termine donc comme une "palintomie" c'est-à-dire que la cellule se segmente en plusieurs cellules filles d'un seul coup et sans laisser de résidus. Mais les phénomènes corticaux et le découpage superficiel rappellent, les uns les contractions d'une suite de générations de proters et d'opisthes sur le plan de l'infraciliature, l'autre un bourgeonnement très polymérisé.

d : le tomite. Aspect externe et orientation. Les tomites complètement individualisés et mobiles nagent quelques temps dans le liquide interne de l'asque où ils subissent un modelage terminal qui en fait des organismes aplatis avec une silhouette de feuille ovoïde légèrement acuminée à une extrémité. Au moment de la sortie, l'asque se fend sur un côté par une déchirure parallèle (figure 58 C) à son grand axe et les tomites se répandent en premier lieu sur les téguments de l'hôte déjà infesté. Ils sont immédiatement prêts à s'y fixer. Les tailles oscillent autour de 40  $\mu\text{m}$  ; cependant, surtout en période d'accélération physiologique, on peut trouver des tomites infestants de moins de 25  $\mu\text{m}$ .

Les rotations successives des ébauches à chaque multiplication rendent malaisée la définition de leurs orientations par rapport au tomonte ; l'état primitif du primordium sur le trophonte ne nous renseigne pas mieux sur la signification de toutes ces orientations.

L'observation du tomite libre donne peu d'indications. Sa nage n'est pas directionnelle et lorsqu'il rampe sur la cuticule de l'hôte, il oscille au tourne continuellement.

Nous appellerons "nadirale" la face destinée à s'appliquer au substrat et "zénithale" la face opposée ; fixateur le pôle acuminé proche de l'organite fixateur et "libre" le pôle le plus arrondi.

- Plan de l'infraciliature et anatomie : le cortex granulé (à l'imprégnation) de la face "zénithale" s'étale en trois plages séparées par deux bandes sans granule par où passent deux cinéties très écartées, l'une médiane, interrompue à mi-chemin du pôle fixateur, l'autre, latérale, recourbée vers la ligne médiane au niveau de l'organite fixateur. Les bords latéraux, minces, sont densément ciliés (figure 63 A).

La face nadirale porte le complexe fixateur composé d'une gouttière en sillon oblique formé de trois courtes cinéties parallèles depuis l'extrémité polaire et d'une chambre sous-corticale à la suite du sillon avec, au centre, l'ébauche du tube nourricier (figure 63 B). Près du pôle opposé, deux cinéties en arc parallèles barrent transversalement la largeur de la cellule, avec un décalage latéral en direction de l'organite fixateur. On distingue mieux l'infraciliature périphérique, mais insuffisamment pour un décompte certain des cinéties bordantes. Une trace imprégnable, presque centrale, en V pointé vers l'arc nadiral, désigne vraisemblablement la zone de rupture entre le tomite et le tomonte.

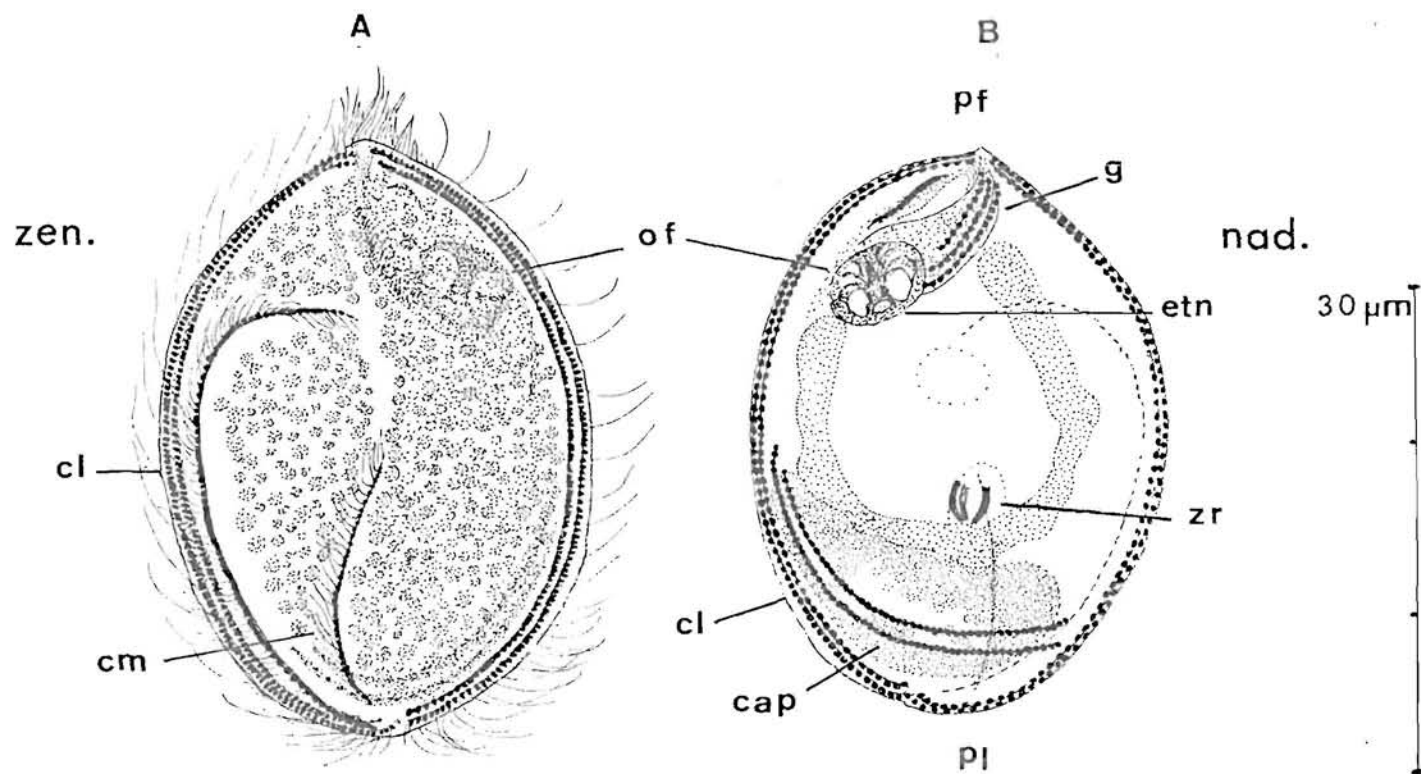


Fig. 63.- Le tomite : anatomie corticale. A : face zénithale ; B : face nadirale ; dessins à la chambre claire sur des imprégnations au protéinate d'argent. cap : cinéties en arc parallèle ; cl : cinéties latérales ; cm : cinétie médiane ; etn : ébauche du tube nourricier ; g : gouttière ; nad : nadiral ; of : organite fixateur ; pf : pôle fixateur ; pl : pôle libre ; zen : zénithal ; zr : zone de rupture entre tomite et tomonte.



e : la morphogénèse infraciliaire. Comme dans le cas du "primordium" en ébauche, la description suivie d'une dynamique corticale dans l'édification du cinétome définitif est encore très lacunaire. Certaines caractéristiques très particulières ressortent néanmoins des stades observés. Cette morphogénèse infraciliaire des tomites sur le territoire cortical qui entoure chaque ébauche fait apparaître une différence de comportement entre deux ébauches qui rappellent les deux moitiés constitutives de l'ébauche primitive. L'un des champs de l'ébauche s'allonge sans écarter ses cinéties ; c'est le "champ serré", responsable de la bordure ciliée du côté de la cinétie zénithale courbe et, vraisemblablement, des trois cinéties du complexe adhésif, ainsi que des cinétosomes isolés qui précèdent l'apparition du tube nourricier à l'emplacement de l'organite fixateur interne (figure 62 G,H a). L'autre champ s'étale sur la surface disponible : c'est le "champ élargi". Il suit l'extension du cortex granuleux qui accompagne le découpage du tomite en volume ; il fournit les deux cinéties zénithales, les cinéties latérales de l'autre bord et les deux cinéties de l'arc nadiral (figure 62 G,H b).

### 3. Place systématique.

Le genre Ascophrys et l'espèce odor sont incontestablement différents de tous les ciliés, parasites de crustacés ou non, recensés jusqu'ici. Il est même possible que les divergences conduisent à un degré plus élevé de l'échelle taxonomique.

DEBAISIEUX (1960), en décrivant sur Palaemon varians LEACH le cycle morphologique d'un nouvel apostome qu'il a dénommé Terebrospira lenticularis, a vu la première phase du cycle d'un Ascophrys, mais l'a confondue avec une évolution allomorphique de son Terebrospira.

Ses lentilles proprement dites, ou phorontes secondaires, ou sédentaires, sont incrustées dans la cuticule et produisent des galeries qui traversent le test de part en part. Au contraire, ses microlentilles, ou phorontes typiques sont superficielles et sa description correspond exactement à celle des kystes circulaires d'Ascophrys sur P. serratus. Pour DEBAISIEUX, les microlentilles achèveraient le cycle grâce à une tomitogénèse, qu'il a décrite succinctement ; cette tomitogénèse permettant le passage du parasite d'un hôte au suivant. Les dessins qu'il donne de ce tomite terminal, malgré leur imprécision, confirment la réalité de cette confusion entre deux espèces coexistantes car leur aspect général est reconnaissable et la forme en U du macronoyau est indiquée.

Entre l'action cuticulaire des phorontes en lentilles à galeries et celle des microlentilles superficielles, la différence est fondamentale ; DEBAISIEUX sans l'analyser histologiquement, l'a fort bien indiqué (1960, p.347).

L'originalité de ce genre réside dans ses caractères structuraux et biologiques tels que la multiplication autonome des ébauches infraciliaires sur le cortex des tomites, la tomitogénèse par polyembryonnie corticale synchrone s'achevant comme une palintomie et la nutrition des stades fixés par dissolution locale de la cuticule calcifiée sans que le test soit en apparence jamais percé jusqu'au milieu intérieur de l'hôte.

Les affinités de ce nouveau genre avec le Conidophrys pilisuctor de CHATTON et LWOFF, tiennent à son éthologie (nourriture par transit cuticulaire) et à la singularité du jeu des deux champs d'ébauche qui fonctionnent d'une manière très comparable à celle des champs 4 et 6 de ces auteurs. Cependant, la comparaison du plan infraciliaire du tomite avec le cinétome des deux espèces d'Askoella T. FENCHEL et A. JANKOWSKI inféodées aux crustacés Pécararides, laisse supposer quelques analogies avec certaines dispositions morphologiques des tomites d'apostomes.

Quoiqu'il en soit, la famille des Conidophryidae (= Pilisuctoridae, CHATTON et LWOFF, orthographiée Conidiophryidae par certains) sort ainsi de son isolement systématique et éthologique et trouve une place parmi d'autres ciliés parasites évoluant avec des hôtes A thropodes. La spécificité d'une telle liaison taxonomique reposerait sur la capacité acquise d'attaquer la cuticule, qu'il y ait perforation complète ou non.

#### 4. Le cycle du cilié *Ascofrys rodor*.

Il peut s'établir ainsi (figure 64) :

- à la mue de la crevette, les tomites infestants sortent par la déchirure de l'asque et se fixent, soit sur la crevette venant de muer, soit sur d'autres crevettes à des stades quelconques d'intermue. Si la fixation se fait aux stades d'intermue A, B ou C, la croissance du cilié parasite s'effectue normalement (succession des phases phorontes, trophontes et tomites, production de nombreux tomites). Si le tomite s'établit sur une crevette dont le stade d'intermue se situe entre D1 et D2, il y aura accélération de son cycle. En D1", on l'appellera un tropho-tomonte ; en D1''' ou D2 un phoro-tomonte ; dans ces cas, le nombre de tomites produits sera moindre, se limitant même à un seul sujet dans les cas extrêmes.

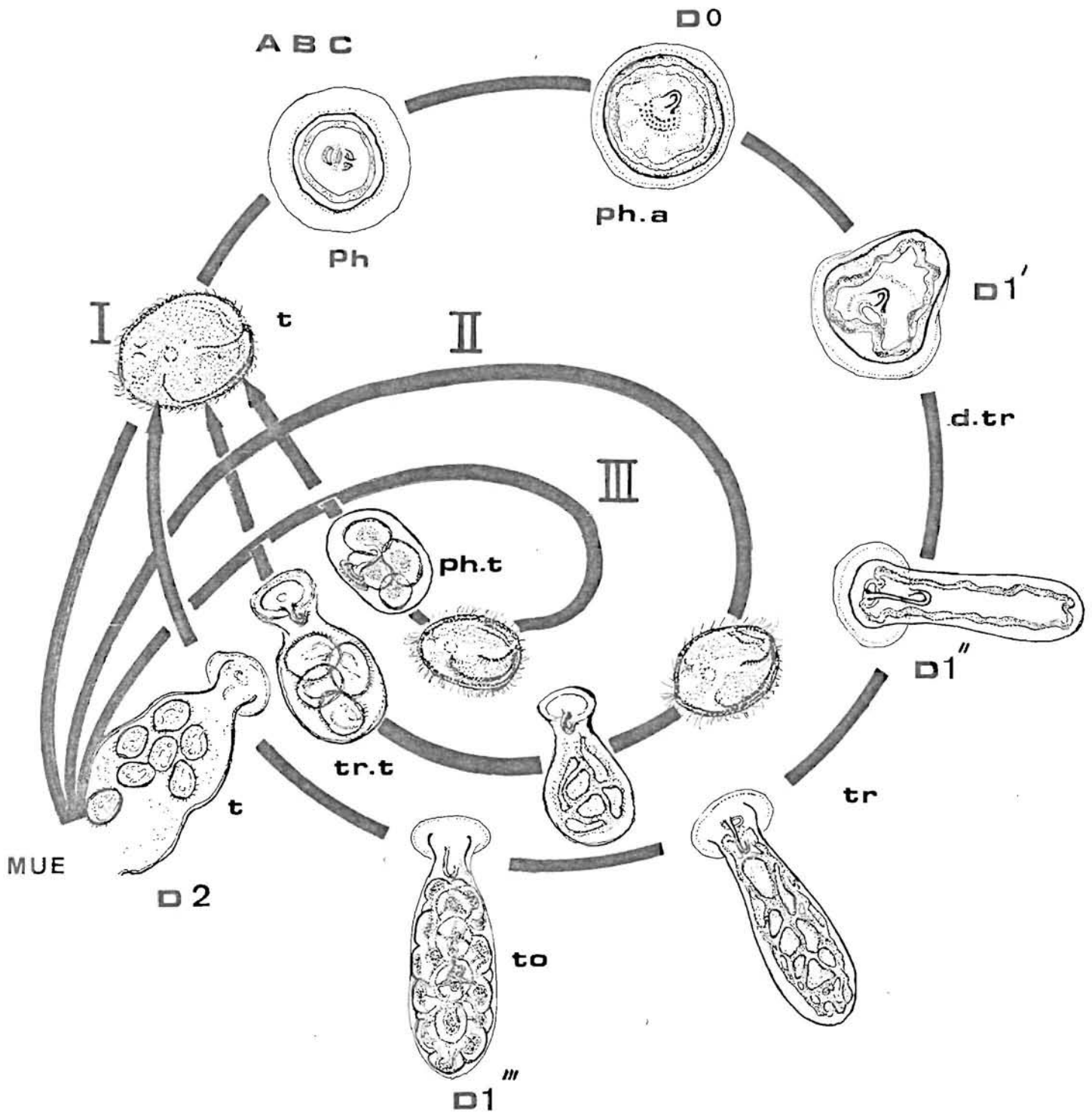


Fig. 64.- Cycle du cilié *Ascophrys rodor* parasite de la crevette *Palaemon serratus* ; les trois types de cycles sont représentés. I : cycle normal : à la mue de la crevette, le tomite se fixe à nouveau sur la cuticule et passe par les phases phoronte, trophonte, tomonte, avec production de nombreux tomites. II : le tomite s'est fixé sur une crevette au stade D1'. Son évolution rapide le transforme en tropho-tomonte (production réduite de tomites). III : le tomite s'est fixé sur une crevette au stade D1'''. Il devient directement un phoro-tomonte (production dans certains cas d'un seul tomite). d.tr : début trophonte ; ph : phoronte ; ph.a : phoronte actif ; ph.t : phoro-tomonte ; t : tomite ; to : tomonte ; tr : trophonte.





## B - FACTEURS INFLUENCANT LE DEVELOPPEMENT DU CILIE.

Afin d'évaluer la densité de kystes et d'asques au mm<sup>2</sup> sur la cuticule en fonction des stades d'intermue, nous avons utilisé l'écaille antennaire ou les uropodes. De cette façon, nous avons pu déterminer le degré d'infestation par rapport aux stades d'intermue. Ces derniers ont été définis à partir des données de DRACH (1967).

Stade A 1 : fin de l'entrée d'eau ; début de minéralisation de la cuticule ; téguments tout à fait mous.

Stades A 2, B 1, B 2 : période de sécrétion post-exuviale ; consolidation et épaissement des téguments.

Stade C : période de stabilité des téguments.

Stade D<sub>0</sub> : rétraction de l'épiderme.

Stades D 1', D 1'', D 1''' : formations des invaginations autour des matrices des soies ; mise en place du squelette des futures soies.

Stade D 2 : sécrétion de la couche préexuviale visible à la surface de l'épiderme banal entre les soies.

Les stades d'évolution des kystes étant identiques en A 1 et A 2, B 1 et B 2, nous avons en fait utilisé les stades suivants : A, B, C, D<sub>0</sub>, D 1', D 1'', D 1''' et D 2.

### 1. Facteurs biotiques.

Trois lots de crevettes ont été utilisés pour suivre l'évolution du cilié :

lot A : crevettes adultes âgées de plus d'un an, immédiatement examinées après leur capture en mer (Lot 1 compris entre 35 et 45 mm),

lot B : crevettes adultes, également âgées de plus d'un an, et provenant des mêmes captures, mais examinées après deux semaines de captivité.

lot C : crevettes nées en aquarium, âgées de 2 à 15 mois.

- lot A : nos observations ont porté sur 197 individus pêchés durant les mois de décembre 1973, janvier, février et mars 1974. Des stades B à D 2 d'intermue, 34 % des spécimens présentent des kystes sur leurs écailles antennaires, mais leur densité ne dépasse pas 0,03 à 0,3 au mm<sup>2</sup>. Aux stades D 1''' et D 2 on remarque, dans 10% des cas, la formation d'asques de petites tailles sans division du noyau à l'intérieur. Nous n'avons pas vu de kystes circulaires sur les crevettes au stade A ; ils n'apparaissent qu'au stade B. Ces kystes sont entourés d'une zone circulaire, correspondant à une attaque de l'épicuticule. Le diamètre de cette zone augmente progressivement du stade C au stade D 1'''.

- Lot B : deux lots de 25 crevettes ont été maintenus après leur capture dans des bacs de 50 litres faiblement alimentés en eau de mer courante (débit de l'ordre de 20 litres/heure), à la température ambiante (10 à 12°C).

Après deux semaines, on constate que la densité de kystes et d'asques est nettement plus forte que dans le cas précédent et que les crevettes, très affaiblies, meurent pour la plupart à la mue. Le tableau 36 montre l'évolution de la densité des kystes et asques en fonction des stades d'intermue. Nous remarquons que le nombre de kystes au mm<sup>2</sup> augmente au cours du cycle d'intermue. Au stade D 2, ce nombre est inférieur à celui du stade D 1'''. Ceci s'explique par le fait qu'au stade D 2, la plupart des kystes ont développé leurs asques. La prolifération de ces derniers peut atteindre dans certains cas 400 pour une surface de l'écaille antennaire de 30 mm<sup>2</sup>, soit une densité de 13,3 au mm<sup>2</sup>. Dans ce cas, les tomites peuvent se fixer sur les branchies, limitant probablement les échanges respiratoires ou perturbant les phénomènes osmotiques.

Le développement des asques et la libération des formes infestantes ne se manifestent qu'aux stades D 1''' et D 2 ; nous ne l'avons jamais observé avant. Le moment où la couche préexuviale se forme coïncide donc avec ce développement et semble l'accélérer. Les ciliés qui se sont fixés avant le stade D 1''' ont la possibilité d'accomplir un cycle normal : kystes, asque et tomites dont le nombre peut atteindre 50 par asque.

Lorsque la fixation intervient après le stade D 1''', les asques deviennent irréguliers et le nombre de tomites formés est plus faible (figure 58 D). Dans certains cas, les kystes circulaires produisent directement leurs tomites à l'intérieur de leur paroi cystique, sans passer par l'asque.

- Lot C : trois échantillons I, II, III, de 50 crevettes chacun, toutes nées au laboratoire, ont été placés dans des bacs de 25 litres alimentés en eau de mer courante (25 litres/heure), chauffée à 20°C. Dans les conditions de l'expérience, la densité de kystes et d'asques au mm<sup>2</sup> a été déterminée aux 90ème, 120ème et 192ème jours pour I, 222ème jour pour II et au 450ème jour pour III.

L'examen du tableau 37 nous montre que le nombre de kystes augmente régulièrement, d'une part avec le temps, d'autre part avec le stade d'intermue.

Au stade A, on peut déjà observer des kystes formés mais en très faible quantité. À partir des stades C ou Do, une aire concentrique plus claire les entoure. Lorsque ces kystes envahissent la totalité de la cuticule, celle-ci devient extrêmement molle, et la mortalité se manifeste.

Stade	Nb de crevettes observées	% crevettes avec kystes	% crevettes avec asques	Nb kystes au mm <sup>2</sup>	Nb d'asques au mm <sup>2</sup>
A	3	75	0	0.1	0
B	4	100	0	0.4	0
C	11	100	0	0.4	0
Dc	12	100	0	2	0
D1'	7	100	0	3	0
D1''	0				
D1'''	7	100	100	7	6.3
D2	6	100	100	3.5	7.9

Tabl. 36. - Crevettes adultes en captivité (observées deux semaines après leur capture) : pourcentage d'animaux parasités par les kystes et les asques ; évolution de l'infestation en fonction des stades d'intermue.

Stade	Nombre de kystes au mm <sup>2</sup>									Nombre d'asques au mm <sup>2</sup>					
	Lot I		Lot II		Lot III		Lot I		Lot II	Lot III					
interme	Nb crevettes	Jour	Nb crevettes	Jour	Nb crevettes	Jour	Nb crevettes	Jour	Nb crevettes	Jour	Jour	Jour	Jour	Jour	Jour
observ.	90	observ.	120	observ.	192	observ.	222	observ.	450	90	120	192	222	450	
A	6	0	3	0,08	2	0,2	2	0,8	1	0	0	0	0	0	0
B	2	0,1	3	0,7	1	5,3	3	8	5	10	0	0	0	0	0
C	9	0,7	5	1,8	4	5,2	1	16	8	11	0	0	0	0	0
Dc	9	2,2	1	2	6	9,8	5	13	4	15	0	0	0	0	0
D1'	2	3,8	3	3	2	12,5	1	13	3	18	0	0	0	0	0
D1''	2	3,4	10	3,2	2	17	3	16	2	19	0	0	0	0	0
D1'''	5	2,9	3	4,5	2	14,8	2	20	6	19	0,1	0,4	2,7	4	3,1
D2	3	1,6	4	5,8	2	8,3	4	18	1	20	1,2	1	4	6,6	12
Total															
observations	30		32		21		21		30						

Tabl. 37. -- Evolution du nombre de kystes et d'asques au mm<sup>2</sup> en fonction du temps chez des crevettes nées au laboratoire.

Elle apparaît surtout à la mue chez les femelles lorsqu'elles atteignent ou dépassent l'époque de leur première maturité sexuelle, c'est-à-dire à partir du 7<sup>ème</sup> mois. Ceci se traduit par une réduction marquée du pourcentage de femelles dans les élevages.

## 2. Facteurs abiotiques.

A la suite des observations précédentes, deux facteurs ont retenu notre attention : la température de l'eau et la densité des crevettes au litre.

a : température. Deux lots de crevettes, I et II, composés chacun de 50 post-larves nées le 5 juin 1973 ont été respectivement placés dans des bacs de 50 litres. Le premier de ces bacs était alimenté par une eau à la température ambiante (10 à 15°C), le second par une eau à la température de 20°C. Dans les deux cas le débit était de 30 litres/heure. Après sept mois, nous avons examiné quarante écailles antennaires du lot I et 22 du lot II. Les résultats sont exposés dans le tableau 38.

Les formes fixées apparaissent au stade A dans les deux cas, mais avec une densité double chez le lot II. Par la suite, le développement du cilié et sa densité au mm<sup>2</sup> est nettement supérieure chez le lot II. Le nombre de crevettes observé ne nous a pas permis de traiter les résultats statistiquement ; il apparaît cependant que le degré d'infestation par le cilié et la formation des asques sont plus rapides à 20°C qu'à la température ambiante. La mortalité apparaît lors de la première maturité des femelles placées à 20°C, c'est-à-dire au septième mois. Le nombre de kystes et d'asques croît en fonction de l'âge, ce qui peut s'expliquer par l'augmentation du temps d'intermue, lequel permet la fixation d'un plus grand nombre de formes infestantes. En effet, dans les conditions de l'expérience, la durée de l'intermue varie entre dix et trente quatre jours pour des crevettes respectivement âgées de trois et huit mois.

b : densité de crevettes au litre. Deux lots de post-larves (I et II) nées au laboratoire le 19 septembre 1973 ont été respectivement placés dans des bacs d'une capacité de 1 500 litres pour le premier et de 25 litres pour le second. Dans les deux cas le débit était de 30 litres/heure et la température de 20°C. Le lot I comprenait 800 post-larves, ce qui représente une densité de 0,6 au litre et le lot II, 50 post-larves, soit deux crevettes au litre.

Lot I (t° ambiante)				Lot II (t° 20-22°)		
Stade intermue:	Nb cre- vettes: :observ:	Nb de kystes : au mm2	Nb d'asques : au mm2	Nb cre- vettes :observ.	Nb de kystes : au mm2	Nb d'asques : au mm2
A	2	0.4		2	0.8	
B	7	1.2		3	8	
C	8	2		2	16	
Do	11	2.8		5	13	
D1'	2	6.8		1	10	
D1''	4	5.2		3	16	
D1'''	1	5.6	1.2	2	20	2.5
D2	5	7.6	1.2	4	19	6.5

Tabl. 38. - Evolution du nombre de kystes et d'asques au mm<sup>2</sup> en fonction de la température.

Le tableau 39 montre le nombre de kystes et d'asques au 160ème jour sur les écailles antennaires de chacun des deux lots. Le nombre d'observations est de trente pour le lot I et de 33 pour le lot II.

Les crevettes du lot I présentent un degré d'infestation nettement inférieur à celles du lot II. Dans les deux cas, l'enkystement des formes infestantes croît progressivement, du stade d'intermue A au stade d'intermue D 2. Notons que les crevettes du lot I ne présentaient pratiquement pas de ciliés sur leurs écailles antennaires au 140ème jour (maximum de 0,03 kystes au mm<sup>2</sup> au stade D1'''). Aucun tomite n'a été observé dans les asques du lot I ; on en trouvait par contre dans les asques formés sur les écailles antennaires du lot II, au stade d'intermue D 2. Cette observation a une application pratique intéressante : il est important de ne pas trop surcharger les bacs d'élevage afin d'éviter le développement rapide de la population du cilié et surtout l'apparition de sa forme infestante.

#### C - EFFETS PHYSIOLOGIQUES SUR L'HOTE RESULTANT DE L'ATTAQUE DE LA CUTICULE PAR LE CILIE.

Les coupes effectuées (figure 59 F,G) au niveau de la zone d'attaque de la cuticule par le cilié montrent que les strates de l'exocuticule deviennent indistinctes ; l'endocuticule sous-jacente, incolore partout ailleurs, prend une teinte plus ou moins foncée en continuité avec la coloration obtenue sous le phoronte dans l'exocuticule. L'espace laissé par la disparition de l'exocuticule n'occupe pas plus de quatre strates en profondeur ce qui représente, au maximum, la moitié du diamètre du phoronte.

Aucune autre source de nourriture, utilisable par le cilié, n'apparaît en dehors de cette auréole de dissolution plus ou moins élargie sous le disque de fixation. Les strates calcifiées de l'exocuticule disparues sont le plus souvent remplacées par un volume amorphe, hyalin et coloré en bleu verdâtre par le bleu de méthylène.

L'axe central du tomonte, par dessous la couche du réseau nucléaire, reste intact, en liaison avec le débouché du tube qui raccorde l'ensemble à la cavité intracuticulaire de l'hôte, seule source apparente de nourriture pendant toute la vie du parasite.

Le faible volume d'exocuticule disparue semble insuffisant pour expliquer le taux de croissance ultérieure des phorontes en trophontes et en tomontes. On pourrait penser que le cilié est capable de digérer et d'absorber une partie de la matrice du complexe de protéines et de chitine

LOT I (0.6 crevettes/litre)				LOT II (2 crevettes/litre)			
: Stade : d'intermue	: Nb crevettes: : observées	: Nb kystes/ : mm <sup>2</sup>	: Nb asques/ : mm <sup>2</sup>	: Nb crevettes : observées	: Nb kystes/ : mm <sup>2</sup>	: Nb asques/ : mm <sup>2</sup>	:
: A	: 0	: 0	:	: 4	: 0.08	:	:
: B	: 0	: 0	:	: 3	: 0.3	:	:
: C	: 6	: 0	:	: 5	: 1.8	:	:
: Do	: 9	: 0.01	:	: 1	: 2	:	:
: D1'	: 4	: 0	:	: 3	: 3	:	:
: D1''	: 3	: 0.04	:	: 10	: 3.2	:	:
: D1'''	: 3	: 0	: 0.04	: 3	: 4.5	: 0.4	:
: D2	: 5	: 0	: 0	: 4	: 3.8	: 1	:
:	:	:	:	:	:	:	:

Tabl. 39.- Evolution du nombre de kystes et d'asques au mm<sup>2</sup> en fonction de la densité de crevettes au litre (observations effectuées au 160ème jour à partir de crevettes élevées au laboratoire depuis la post-larve).



qui se reforme dans l'exosquelette sans que l'apparence des strates vues au microscope optique en soit modifiée. Les colorations suggèrent une action à distance du cilié sur l'exosquelette du crustacé.

Une étude biochimique devrait peut-être permettre de mettre en évidence des enzymes sécrétées par le cilié capables de dissoudre la cuticule et d'agir à distance sur la glande de mue. Nous savons en effet que cette glande favorise la sécrétion d'ecdystérone et produirait le facteur d'exuviation qui intervient dans les phénomènes mécaniques de la mue. Or, nous avons constaté que la mortalité intervient justement au début de l'exuviation.

DEROUX (communication personnelle) a pu observer à la chambre claire des zones hyalines de dissolution s'enfonçant jusqu'à la base de la cuticule, notamment au cours du développement de l'asque.

L'affaiblissement progressif des crevettes, en relation avec l'augmentation du nombre de parasites sur la cuticule, peut s'accroître si les ciliés se fixent au niveau des branchies. Dans ce cas, les échanges respiratoires peuvent être gênés, ainsi que les phénomènes de l'osmose.

## II - LES BACTERIES CHITINOLYTIQUES.

De nombreux auteurs ont mis en évidence des bactéries responsables de l'attaque de la cuticule des crustacés. HESS (1937) a décrit une bactérie occasionnant une maladie de la carapace (shell disease) chez le homard américain. Une importante mortalité a été signalée par TAYLOR (1948) chez ce crustacé mais cet auteur n'a pu établir de corrélations entre l'intensité de l'érosion de la carapace et la mortalité.

Des bactéries attaquent également la carapace des crabes Paralithodes kantschatica et Paralithodes platyrus (BRIGHT, DURHAM et KNUNDSSEN 1960 in SINDERMANN 1970). COOK et LOFTIN (1973) ont pu isoler des bactéries du genre Beneckia ainsi que des vibrios et des Pseudomonas à partir de crevettes pénéides présentant des taches noires (black spot disease). La bactérie Beneckia sp a été considérée comme l'agent responsable de cette maladie. Bien que les résultats des essais de contamination expérimentale ne se soient pas révélés totalement positifs.

Pour Palaeomon serratus aucune bactérie chitinivore n'avait été décrite auparavant. Nous avons, pour notre part, recherché la nature des lésions du type "brown spot" en utilisant la microscopie photonique et électronique.

## 1. Résultats.

En microscopie photonique, on constate que la cuticule est dégradée sur plusieurs strates (figure 65). Dans les parties profondes de la lésion, on note la présence de foyers bactériens au niveau de nombreuses excavations. La microscopie électronique révèle la présence de bactéries de forme de bâtonnets. Elles se développent dans des loges séparées par des fibres de chitine. Cette dernière disparaît progressivement, provoquant la formation de perforations à partir desquelles s'étendra la tache brune (figure 65).

## 2. Culture des bactéries chitinolytiques.

La culture a été réalisée sur milieu à base de chitine colloïdale, cette dernière ayant été préparée suivant la technique décrite par BRISQ et coll. (1963).

La chitine du commerce est lavée toutes les 24 heures, alternativement avec Na OH (N) et HCl (N), puis avec de l'éthanol à 95 %. Cette opération donne un produit blanc qui, humidifié avec de l'acétone, est dissous dans l'HCl concentré à froid. Le sirop épais ainsi obtenu est ensuite filtré sous vide. Le matériel précipite en fine suspension colloïdale. Cette chitine est lavée plusieurs fois par centrifugation jusqu'au pH 4-5. Elle est ensuite conservée à 2°C. La préparation de la gélose nutritive a été faite à partir des éléments suivants :

peptone	0,2 à 0,5 g
$K_2HPO_4$	0,005 g
extrait de levure	0,1
agar	2,5
eau de mer	100 ml

L'ensemble est stérilisé à 120°C pendant 15 minutes. Quelques gouttes de chitine colloïdale sont versées dans une boîte de Pétri ; puis la gélose fondue est aussitôt versée et l'ensemble est homogénéisé le plus rapidement possible. L'ensemencement a été réalisé à partir d'un fragment de cuticule infestée. Nous avons laissé les boîtes de Pétri à température ambiante.

Au bout de deux jours, nous avons noté la coloration uniformément brune des stries d'ensemencement. On constate par ailleurs un éclaircissement du milieu le long des zones où se développeront les bactéries, traduisant une réaction de chitinolyse.

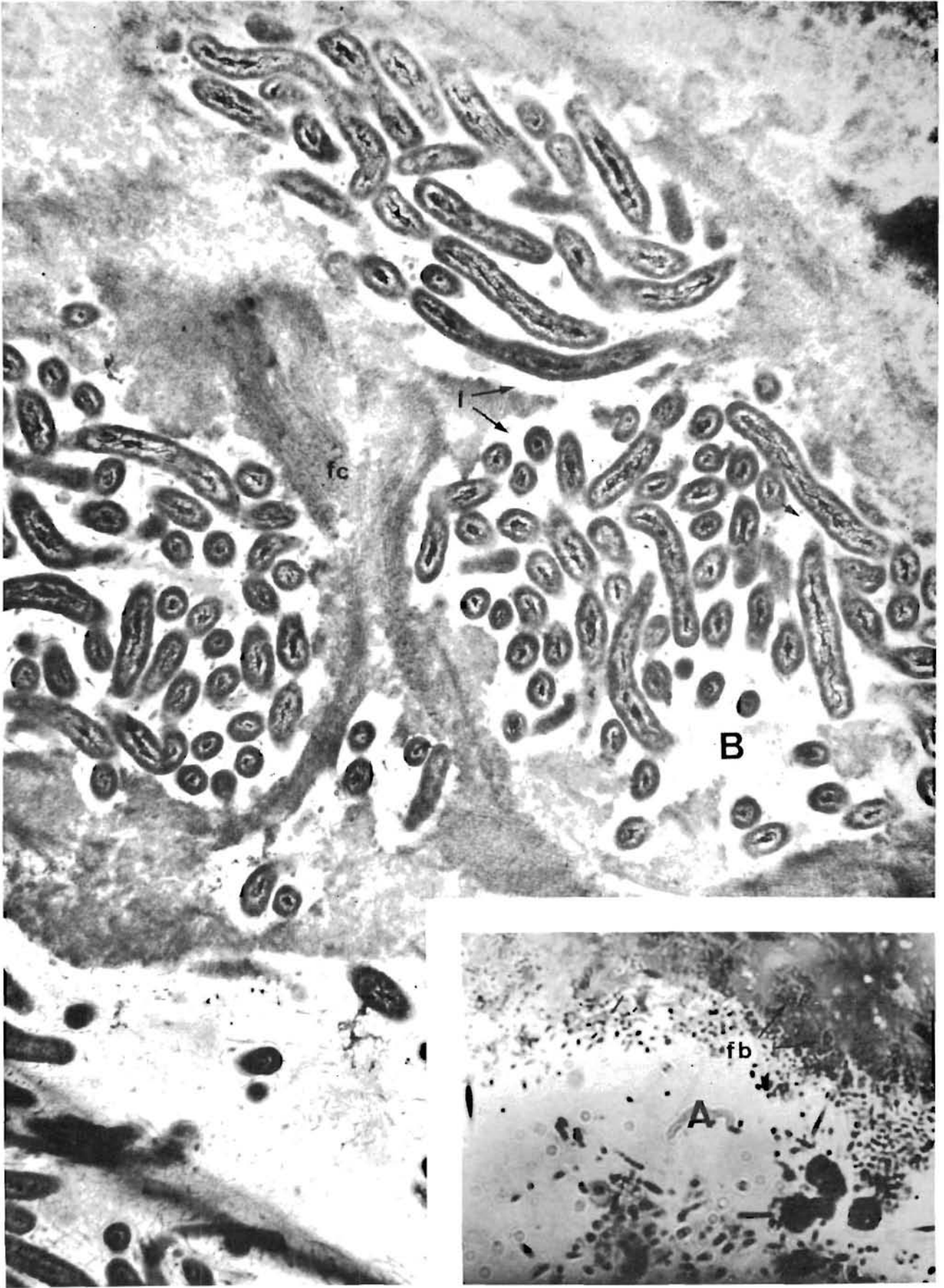


Fig. 65. - Bactéries chitinolytiques responsables de l'érosion de la cuticule de *P. serratus*. A : microscopie photonique. B : microscopie électronique. f.b : foyers bactériens. l : loges. f.c : fibres de chitine.



### 3. Détermination des bactéries.

Les méthodes de bactériologie générales sur milieu standard (Institut Pasteur, Mérieux), en particulier la méthode des microtests en plaquettes API ont été utilisées. Sur les divers prélèvements pratiqués chez P. serratus, on observe des souches Gram-, appartenant aux Vibrionaceae et aux Bacteroidaceae ; plus précisément les genres *Aeromonas*, *Bacteroides* et l'espèce *Bacteroides multiphilus* ont été reconnus.

### CONCLUSION

Les observations effectuées sur *Palaemon serratus* montrent que, dans son milieu naturel, cette crevette est faiblement parasitée. Les organismes vivant aux dépens de ce crustacé ne semblent pas l'affecter. REEVE (1969) a décrit sous le nom de "white spot" une opacification de la partie postérieure de l'abdomen, qui devient d'un blanc terne ; cette "maladie" gagne rapidement le reste du muscle abdominal et la crevette meurt 48 h après. FORSTER (1970) a remarqué que ce "white spot" est en relation soit avec la disparition d'un appendice abdominal et la blessure qui s'en suit, soit avec l'érosion de la cuticule de la région anale. Nous avons pu nous-même observer une opacification du muscle abdominal de la crevette, consécutive à des manipulations hors de l'eau. Dans ce cas, il ne s'agit pas de maladie, mais d'un traumatisme causé par des manipulations. Concernant la rareté des crevettes parasitées, des réserves doivent être émises compte tenu du fait que nos pêches ont été effectuées au casier, c'est-à-dire avec un engin appâté, dont l'attraction porte essentiellement sur des animaux sains.

Des pêches expérimentales effectuées au chalut permettraient de mieux déterminer le pourcentage d'animaux parasités, le degré de ces infestations et leur influence sur la physiologie des crevettes. Alors qu'en Floride, la microsporidie *Theloania duorarum* parasite un grand nombre de crevettes *P. duorarum* capturées au chalut, on constate que, dans nos secteurs, un pourcentage insignifiant de crevettes est parasité par *Theloania octospora*.

En captivité, deux parasites ont retenu notre attention : le cilié *Ascophrys rodor* et les bactéries chitinolytiques. Ces organismes interviennent, à des degrés divers, sur la cuticule de la crevette qu'ils érodent progressivement. Tandis que *Ascophrys rodor*, grâce à son suçoir, parvient à entamer l'exocuticule de *P. serratus*, les bactéries chitinolytiques doivent trouver une lésion pour s'implanter et se développer.

Les bactéries chitinivores dépendent donc d'Ascophrys rodor afin de trouver un terrain favorable à leur fixation et leur développement.

Ascophrys rodor n'est pas spécifiquement parasitaire de P. serratus. Nous l'avons en effet observé chez P. squilla. Par ailleurs, DEBAISIEUX (1960) a décrit comme l'hypertomonte du cilié apostome Térébrospira un cilié parasite de Palaemon varians présentant les structures et le cycle d'Ascophrys rodor.

Ascophrys rodor n'est pas limité uniquement aux zones de la Manche. Nous l'avons en effet remarqué en Atlantique (Ile d'Yeu) et en Méditerranée (Sète).

Bien que nous soyons contraints d'émettre des hypothèses quant au mode de nutrition de ce parasite aux dépens de P. serratus, force est de remarquer que son cycle de développement est étroitement associé au cycle d'intermue des crustacés.

Ascophrys rodor doit puiser dans le liquide exuvial les éléments nécessaires à son développement. Ce cilié dégénère en effet lorsqu'il est placé dans un récipient contenant de la cuticule de crevette.

Quoiqu'il en soit, dans l'optique d'un élevage, il apparaît essentiel d'éviter l'affaiblissement et les mues létales des crevettes parasitées par les organismes précédemment décrits. L'oxygénation de l'eau, un débit plus important, une réduction de la densité de crevettes au litre permettront d'éviter ces parasitoses.

## RESUME ET CONCLUSIONS GENERALES

Au cours de plusieurs années d'investigations dans les secteurs de Roscoff-Carantec d'une part, et de l'Ile d'Yeu d'autre part, nous avons abordé différents problèmes concernant la pêche, la biologie, l'élevage et les maladies de la crevette rose Palaemon serratus (PENNANT).

1. Si la répartition de cette crevette est vaste (Irlande, Pays de Galles, côtes atlantiques françaises, espagnoles et marocaines, bassin méditerranéen), elle ne signifie pas pour autant que l'espèce peuple de la même façon les aires qu'elle colonise. Il ressort de l'analyse des apports des pêcheurs qu'en France les secteurs les plus favorables à son plein épanouissement se situent dans le sud Finistère et en Vendée, notamment au niveau des zones influencées par les apports d'eau douce.

D'une façon générale, la pêche se pratique à l'aide de navires de tonnage inférieur à dix tonneaux et durant des périodes bien précises : printemps, été dans le Nord Finistère ; décembre à mars dans le golfe de Gascogne. Le casier est l'engin de pêche traditionnellement utilisé.

L'examen des tonnages débarqués montre des fluctuations relativement importantes : 204 tonnes en 1964 à 667 tonnes en 1966.

Nous avons recherché les causes à de telles variations.

L'hypothèse d'une surexploitation des fonds a été envisagée. En effet, au fil des années, le nombre de bateau pratiquant cette pêche a augmenté régulièrement, et par voie de conséquence le nombre de casiers. Ceci s'observe bien pour les ports des Sables d'Olonne et de Concarneau. Cependant l'allure en dent de scie des histogrammes des débarquements annuels et la variation de la prise par unité d'effort (PUE) d'un quartier à un autre pour une même saison de pêche, nous amène à rechercher d'autres causes.

Il semble que les fluctuations hydrologiques et météorologiques plus ou moins favorables à la vie de ce crustacé interviennent de manière sensible sur la pêche. La baisse des apports de 1965 a certainement pour origine l'hiver rigoureux de 1962-63. En effet, durant cette saison, les eaux atlantiques sont définies par leur caractère nettement plus froid que la moyenne. Or, nous savons :

- que la période d'incubation des oeufs de P. serratus est principalement hivernale,

- que l'augmentation de la température de l'eau influe directement sur le temps d'incubation des oeufs,

- que le développement des ovaires préparant la deuxième ponte est corrélatif de celui des oeufs en incubation.

On est donc amené à penser que, durant l'hiver 1962-1963, la durée d'incubation des oeufs a été prolongée au-delà de quatre mois habituels, empêchant par là même une évolution des ovaires, et donc de la deuxième ponte.

Il est aussi possible que les larves écloses n'aient pu résister aux températures particulièrement basses.

En outre la chaîne trophique a pu être interrompue ou fortement réduite, du fait des températures défavorables interférant ainsi sur l'alimentation des larves.

Autre possibilité : les captures peuvent diminuer même lorsque les conditions thermiques sont normales car l'état de la mer intervient sur les pêches. Le casier étant un engin passif, les meilleures prises s'effectuent lorsque la mer est houleuse et les eaux turbides. La pêche ne se pratiquant que durant quatre mois par an au maximum, on est à même de comprendre que certains hivers non venteux ou peu pluvieux agissent sur le comportement des crevettes et, par voie de conséquence, sur la pêche.

D'autres arguments plaident en faveur d'une non surexploitation du stock. Du fait de la sélectivité des casiers, le contingent de la première année échappe à la pêche ; n'en sont affectés que les crustacés de deux et trois ans. De plus, seules les femelles grainées de la première ponte sont soumises à l'effort de pêche, du fait de la courte saison de pêche.

Enfin les marquages effectués dans le secteur de l'Île d'Yeu nous ont montré que si le coefficient de mortalité est relativement élevé ( $Z = \overset{13.5\%}{\cancel{10.4}}\%$ ), la densité des populations au mètre carré ne varie guère, du début à la fin de la campagne. L'arrivée massive de crevettes provenant des secteurs au relief accidenté au plateau de Guérande compensant largement la ponction effectuée par l'effort de pêche.



Ces données autorisent à penser que, du moins dans le secteur de l'île d'Yeu, le stock de P. serratus n'est pas actuellement surexploité; cela ne veut pas dire pour autant que l'effort de pêche puisse être développé sans risques si l'on se rappelle qu'il porte sur 80 % des femelles incubantes, lesquelles ne produisent qu'un nombre peu élevé de larves (de 400 à 2 400). Chez d'autres crustacés à croissance lente (langoustes, homards) l'exploitation systématique a souvent gravement endommagé le stock. Des mesures de protection ont donc été nécessaires (créations de réserves, immersion d'adultes et de jeunes homards produits en écloserie). Au contraire, il semble que P. serratus soit une des rares espèces de crustacés dont les conditions de pêche et la croissance relativement rapide permettent de sauvegarder le stock. Des opérations de marquage devraient être effectuées dans d'autres zones, en particulier au Croisic, St Nazaire, La Cotinière. Cela permettrait d'avoir une idée plus générale de la composition des populations, de l'effort de pêche auquel elles sont soumises, de leurs déplacements et de leurs répartitions bathymétriques.

2. Au cours des nombreuses pêches mensuelles, plus particulièrement dans le secteur de Roscoff-Carantec, il est apparu que le sex-ratio était à l'avantage des femelles et ce dans de notables proportions. Ce fait a particulièrement attiré notre attention, d'autant plus que dans des élevages effectués sur un grand nombre de post-larves ce sex-ratio était voisin de 50 %.

Pour expliquer de telles différences, nous avons émis plusieurs hypothèses. Elles peuvent être d'ordre technique (l'espacement des lattes des casiers laissant échapper plus facilement les mâles, dont on sait qu'ils sont moins grands que les femelles), ou bien dépendre des problèmes tenant à la physiologie et l'éthologie du crustacé. Ont été envisagées, dans ce cas, les hypothèses suivantes :

- hermaphrodisme protérandrique et dégénérescence de la glande de mue chez les mâles, entraînant une durée de vie inférieure,
- pouvoir attractif de l'appât supérieur pour les femelles,
- sex-ratio à l'avantage des femelles dans la nature,
- répartition bathymétrique différente en fonction de l'âge et du sexe, en relation avec la régulation osmotique, la température et les besoins alimentaires.

De toutes les hypothèses avancées, seule la première a été infirmée ; la dernière est la plus plausible, du moins pour les crevettes âgées de plus d'un an. Aucune explication n'a cependant pu être retenue pour expliquer la dominance des femelles de la classe 0 pêchées à l'aide de casiers non sélectifs. Des essais devraient être poursuivis au laboratoire pour rechercher les facteurs susceptibles d'interférer sur le taux de masculinisation.

3. Dans leur comportement naturel, les jeunes de six à douze mois se tiennent par faibles fonds, notamment sur les herbiers à Posidonies. Les individus les plus âgés, plus particulièrement les femelles, se rencontrent en profondeur en hiver. Ceci peut être en relation avec l'état physiologique, les femelles recherchant en effet les conditions les plus favorables à leur activité, notamment une eau moins froide pour l'incubation de leurs oeufs, et une nourriture plus appropriée pour leur alimentation.

Dans un diagramme représentatif des déplacements relatifs de P. serratus à l'Ile d'Yeu en fonction des saisons, il apparaît que vers le mois de novembre les adultes quittent les secteurs rocheux du plateau de Guérande pour les zones sableuses à Nephtys cirrosa et Ophelia borealis.

A partir du mois d'avril, la remontée des crevettes vers les zones moins profondes et accidentées est probable, mais l'arrêt de la pêche n'a pas permis de le vérifier. Toutefois, en été, certains artisans capturent de beaux spécimens par faibles fonds, ce qui confirme notre hypothèse, d'autant plus que nous savons Palaemon serratus capable d'effectuer d'importants déplacements (huit à douze milles en moins de quatre jours).

4. L'étude du développement des ovaires a permis de suivre leur évolution pour chaque classe d'âge. Dans le milieu naturel, l'ovogénèse débute chez des femelles n'ayant pas encore atteint leur première année ; la première ponte intervient à un an environ et les éclosions se produisent durant le début de l'été.

Les femelles ayant plus d'un an pondent en général deux fois ; cette période de ponte s'étale de l'hiver au printemps, les éclosions étant printanières et estivales. Une troisième ponte tardive peut intervenir en août-septembre chez les spécimens les plus âgés.

Le nombre de pontes annuelles augmente donc avec l'âge des animaux, pouvant passer de un à trois au maximum. Ce phénomène est en relation

avec la température : en Irlande et au Pays de Galles où les eaux sont froides une seule ponte se produit chaque année. Dans nos secteurs relativement plus chauds, deux pontes interviennent durant la même période. Par ailleurs, chez des animaux en élevage maintenus à 20°C, la ponte débute au septième mois et se poursuit régulièrement tous les 25-30 jours. On arrive, par cette accélération du processus de l'ovogénèse, à un nombre de six à sept pontes pour des crevettes âgées de 21 mois. Dans ce cas, le nombre d'oeufs produits est inférieur à celui des animaux de même taille dans le milieu naturel.

L'augmentation de la température aurait pour effet d'empêcher l'hormone inhibitrice de la vitellogénèse (VIH) d'agir normalement. Il reste donc à déterminer comment s'effectue la régulation entre la VIH et l'hormone de croissance.

Notons que la mue est indispensable pour que l'accouplement et la ponte d'oeufs viables intervienne, contrairement à ce qui se passe chez d'autres crustacés, tels les langoustes.

En moyenne, P. serratus pond de 900 à 5 000 oeufs par ponte pour des longueurs de céphalothorax comprises entre 25 et 48 mm. Le nombre de larves qui en provient est réduit de presque de moitié.

5. Les observations biométriques que nous avons effectuées montrent que la longueur du céphalothorax (de la pointe du rostre au bord postérieur du céphalothorax) est plus importante, pour un poids donné, chez les mâles que chez les femelles. C'est là un caractère sexuel secondaire qui s'affirme nettement chez les adultes ; l'analyse mathématique des résultats indique que ce caractère se rencontre très tôt chez les juvéniles. L'évolution du rapport entre la longueur du céphalothorax (Lct1) telle que nous l'avons définie et la longueur comprise entre l'espace interorbitaire et le bord postérieur du céphalothorax indique qu'en fait c'est le rostre qui s'accroît plus rapidement chez les mâles.

Deux méthodes ont été utilisées pour déterminer la croissance de Palaemon serratus : celle de Petersen et celle de Harding. Les lots provenaient de crevettes capturées dans le secteur de Roscoff-Carantec. Par ailleurs, la croissance des post-larves en captivité, dans des conditions les plus voisines de celles du milieu naturel, a été suivie chez les mâles comme chez les femelles. Ceci nous a permis de mieux préciser le type de croissance pour chacun des sexes et de définir les périodes à croissance maximale.

La croissance pondérale des femelles est nettement supérieure à celle des mâles, dans des proportions importantes, puisque les plus gros mâles capturés n'ont jamais dépassé 7 g, tandis que les plus grosses femelles pêchées ont atteint 15 g. Nos élevages montrent que la croissance maximale de mars à novembre, est ralentie durant la saison froide (hiver au sens large). Les expressions mathématiques de la croissance globale sont les suivantes :

$$\text{mâles} \quad : \quad Lct1 = 45,5209 (1 - e^{-0,660 (t + 0,3707)})$$

$$\text{femelles} \quad : \quad Lct1 = 56,4361 (1 - e^{-0,5452 (t + 0,2030)})$$

La réduction marquée de la croissance pondérale des mâles par rapport aux femelles ne peut être attribuée à une diminution du nombre de mues, pas plus qu'à une différence du taux d'ingestion des aliments. Il est probable que c'est au niveau hormonal qu'il faudra orienter nos investigations.

Nos résultats sur les tailles atteintes par les mâles et les femelles à l'accomplissement de chaque année sont proches de ceux observés par FORSTER (1951) à Plymouth ; ils diffèrent de ceux de NOUVEL-VAN RYSSELBERGE (1937) à Roscoff et de COLE (1958) au Pays de Galles.

6. Les essais d'élevage de larves au laboratoire nous ont permis d'obtenir des taux de productions de post-larves voisins de 80 % dans des temps extrêmement réduits ; la métamorphose intervient au onzième jour à la température de 27°C et à la salinité de 25‰.

Les larves de P. serratus résistent à des variations brutales de salinité ; cependant, au-dessous de 12‰, la salinité devient létale. Des malformations apparaissent chez les larves élevées à 15‰ et les temps d'intermue augmentent. La régulation osmotique est, semble-t-il, supérieure chez les larves par rapport aux post-larves et aux juvéniles. Ceci s'observe dans le milieu naturel, où les formes jeunes se tiennent dans les eaux peu salées des estuaires, tandis que les adultes, en hiver, occupent des secteurs à salinités normales.

Indépendamment de la température et de la salinité, d'autres facteurs interviennent : la densité de larves par litre se révèle être importante ; en effet, le nombre de 100 zoés par litre est le chiffre optimal ; au-dessus de cette valeur, un certain cannibalisme peut se manifester.

La qualité de l'aliment intervient également. Il est apparu que les nauplii d'*Artemia salina* sont le meilleur aliment à tous points de vue.

Notons qu'il est essentiel de leur faire subir un test préalable, car suivant leurs origines, ils peuvent renfermer des produits toxiques, du fait des pollutions des eaux dont ils proviennent.

Le nombre des stades larvaires est de six dans les meilleures conditions. Des mues surnuméraires peuvent se produire, notamment lorsque les facteurs physicochimiques s'éloignent des conditions les plus favorables. Une abondante nourriture, voisine de dix nauplii d'Artemia ou ml doit être maintenue en permanence, afin d'éviter le cannibalisme.

7. Les modalités de la croissance chez les larves ont pu être définies en recherchant la part relative de la multiplication et du grandissement cellulaires durant les différentes phases larvaires. Cette croissance est caractérisée par une augmentation continue de la quantité d'ADN par larve. Ceci reflète l'accroissement du nombre de cellules et devrait correspondre aux variations morphologiques et aux développements progressifs des appendices durant la phase larvaire.

À deux intervalles de temps, du stade quatre au stade cinq, et du stade six à la métamorphose, la quantité d'ADN ne varie pas, contrairement à ce que l'on observe dans la croissance pondérale des larves durant ces stades. De plus, la quantité totale d'ADN croît moins vite que le poids durant la vie larvaire. Il y a donc, indépendamment de l'augmentation du nombre de cellules, un accroissement de leur taille. La croissance larvaire est en conséquence l'aboutissement de deux phénomènes concomitants : l'augmentation du nombre de cellules ou hyperplasie, et le grandissement cellulaire ou hypertrophie ; cette dernière ne devenant dominante que durant deux étapes, le passage de la forme zoé à la forme mysis d'une part et à la métamorphose d'autre part.

Le stade mysis est contesté par certains auteurs ; il en est de même pour la métamorphose que MAYRAT (1964) considère comme une mue critique préparant la phase juvénile. Nos observations montrent cependant que les seuls stades où l'hypertrophie cellulaire est prépondérante correspondent bien à ces deux phases qui se distinguent morphologiquement des autres.

8. Dans l'optique d'un élevage, il nous a paru bon de connaître avec précision les paramètres favorables à une croissance rapide de P. serratus. L'augmentation de la température est le facteur qui permet des accroissements rapides par augmentation du nombre de mues. L'appendix masculin se forme plus rapidement et permet de séparer très tôt les femelles des mâles, dont on sait que la croissance est inférieure à celle des femelles. Pour une durée de sept mois, le nombre de mues est identique pour les mâles

et les femelles placés à la même température, du moins dans nos conditions expérimentales. Les valeurs du rapport entre le poids à la nième mue et le poids à la mue  $n + 1$  sont très voisines pour les mâles et les femelles, du moins pendant la période considérée. On aurait pu envisager l'hypothèse d'une constante de croissance, indépendante de la température et des sexes. Cependant, les tests utilisés infirment cette hypothèse.

La saison de métamorphose intervient sur la croissance des crevettes. Nos élevages confirment ce qui se passe dans le milieu naturel, et expliquent l'apparition des deux groupes de la classe 0 dans les captures de Roscoff. La période de croissance maximale correspond aux saisons printanière et estivale. La température de 20°C, si elle favorise la croissance durant les premiers mois, accélère surtout l'ovogénèse à partir du septième mois, au détriment du gain de poids.

9. Les aliments naturels que nous avons utilisés (hépatopancreas de patelle, gonade de Cancer pagurus) permettent d'obtenir un poids de 6 grammes pour les femelles élevées à la température de 20°C durant 600 jours. Ces valeurs, inférieures à celles que nous escomptions, traduisent :

- soit une insuffisance de l'aliment naturel ; la déficience de ce dernier entraînant par là même une diminution du taux d'ingestion,
- soit de mauvaises conditions d'élevage (bassins inadaptés, circulation d'eau insuffisante).

Il peut s'en suivre une sous-alimentation à peine suffisante pour maintenir la survie, pouvant entraîner des troubles de la calcification (PASTEUR 1959).

Nous avons donc été amenés à déterminer les besoins alimentaires des juvéniles de P. serratus. Le taux de 60 % de protéines à base de CPSP est apparemment le plus favorable. Cependant, un autre facteur est à retenir : c'est celui du mode de présentation de l'aliment. La pâte humide congelée permet d'obtenir une meilleure survie et un meilleur gain de poids par rapport au granulé sec.

D'autres essais montrent que la nature de la protéine intervient plus que son pourcentage d'incorporation dans l'aliment. En effet, la farine de crevette provenant des résidus de décortication, mélangée à de la farine de poisson, donne des résultats voisins de ceux de l'aliment naturel, pour un taux de protéines compris entre 44 et 60 %.

Dans les perspectives d'un élevage, il apparaît nécessaire de définir les variations des besoins alimentaires en fonction de l'âge. Cela concerne

La quantité de la protéine, mais également les besoins en acides gras polyinsaturés, en cholestérol, glucides, sels minéraux et vitamines. Les analyses biochimiques devraient permettre de mieux préciser les périodes de multiplication et de grandissement cellulaires chez des animaux maintenus en captivité et nourris soit avec des aliments composés, soit avec des régimes naturels. La comparaison de ces résultats avec ceux des crevettes de même âge, mais capturées en mer, pourrait nous aider à mieux comprendre les déficiences d'un régime alimentaire.

10. Outre la recherche de besoins alimentaires, l'élevage de P. serratus en captivité pose des questions d'ordre pathologique. Ces dernières découlent directement des conditions d'élevage et de nutrition. Si dans le milieu naturel, il ne semble pas que les crevettes capturées présentent des maladies à caractère épidémiologique, nous avons rencontré, par contre, deux types de parasites qui, en captivité, causent des dommages importants aux crevettes.

Un cilié, Ascophrys rodor, que l'on trouve en très faible quantité dans le milieu naturel, fixé sur la cuticule de la crevette, peut se développer en captivité si les crevettes sont placées dans de mauvaises conditions d'oxygénation de l'eau.

Le cycle du cilié est étroitement associé au cycle de mue de la crevette. On remarque en effet que les phases de croissance et de reproduction d'Ascophrys rodor sont inféodés au cycle de mue de la crevette. Lorsque le cilié se fixe aux stades d'intermue B ou C son développement est normal ; par contre, lorsqu'il se fixe au-delà de D1, il y a accélération du processus du développement du cilié ; tout se passe comme si le liquide exuvial renfermait des substances qui renseigneraient Ascophrys rodor sur le cycle d'intermue de l'hôte. Le cilié enkysté parvient à percer la cuticule. Lors de la mue, la plupart des femelles n'arrivent pas à se débarrasser de leur exuvie, meurent. Ce cilié semble d'autant plus actif que les crevettes sont âgées ; par ailleurs, l'augmentation de la température et une forte densité de crevettes favorisent son développement.

Parallèlement, au niveau des blessures occasionnées par le cilié, des bactéries chitinivores dont la détermination a pu être effectuée, accentuent l'érosion de la cuticule et participent à l'affaiblissement général du crustacé.

Une question reste posée : le cilié est-il responsable des mues létales ou bien son développement n'est-il que la conséquence d'un affai-

blissement de la crevette, pour des raisons que nous n'avons pu préciser ? Des coupes effectuées dans l'hépatopancréas des crevettes mortes après leur mue inachevée ne montrent pas de maladies de types bactérien ou viral. Il est cependant possible que la déficience alimentaire entraîne un affaiblissement de la cuticule permettant au cilié et aux bactéries chitinolytiques de s'établir.

MARTIN (1978) a en effet émis l'hypothèse que des aliments carencés en acides gras polyinsaturés ne permettent pas la synthèse des cires de la cuticule. Dans ces conditions, le cilié trouverait un terrain plus favorable à sa fixation.

La présence d'auréoles de dissolution autour du cilié enkysté sur la cuticule laisse supposer que ce dernier sécrète des enzymes capables d'agir à distance. Ce mode d'attaque du cilié Ascophrys rodor mériterait d'être étudié.

Le présent travail nous a permis d'avancer dans les problèmes relatifs à l'exploitation, la biologie et l'élevage de P. serratus. Toutefois, certaines questions mentionnées dans notre conclusion, et demeurées sans réponse, mériteraient d'être reprises.

Quant à des élevages à caractère commercial, nos résultats montrent qu'il n'est pas envisageable de prévoir actuellement des cultures de type intensif. Par contre, il serait opportun de rechercher les possibilités d'élevage en culture de type extensif, dans des zones lagunaires bien délimitées, à partir de post-larves métamorphosées en février, mars et récoltées en octobre de la même année. Les hypothèses de travail envisagées permettront de mieux connaître les problèmes d'ordre physiologique, alimentaire et pathologique, indispensables pour assurer la rentabilité d'un élevage.



BIBLIOGRAPHIE

- ACHE (B.W.) et CASE (J.), 1969. - An analysis of antennular chemoreception in two commensal shrimps of the genus Betaeus. - Physiol. Zool., 42 : 361-371.
- ADELUNG (D.) et PONAT (A.), 1977. - Studies to establish an optimal diet for the decapode crab Carcinus maenas under culture conditions. - Mar. Biol. 44 : 287-292.
- ALLEN (J.A.), 1960. - On the biology of Crangon allmani Kinah in Northumberland waters. - J. Mar. Biol. Ass. U.K., 39 : 481-508.
- 1962. - Observations on Spirontocaris from Northumberland waters. - Crustaceana, 3 : 227-238.
- 1965. - Observation on the biology of Pandalina brevirostris (Rathke) (Decapoda, Crustacea). - J. Mar. Biol. Ass. U.K., 45 : 291-304.
- AUDOUIN (J.) et LEGLISE (M.), 1972. - Technique d'élevage des larves de homard. - I.C.E.S., C.M.1972/K.41.
- AYUKAWA (Y.), NARUSE (U.), ITOH (T.) et MIYAKAWA (T.), 1972. - Artificial shrimp feed. - U.S. Patent Office n°3.671.261.
- BAZIN (F.), 1976. - Mise en évidence des caractères cytologiques des glandes stéroïdogènes dans les glandes mandibulaires et les glandes Y du crabe Carcinus maenas L. normal et épédonculé. - C.R. Acad. Sci., Paris, 282, D : 739-741.
- BERREUR-BONNENFANT (J.) et CHARNIAUX-COTTON, 1965. - Hermaphroditisme protérandrique et fonctionnement de la zone germinative chez la crevette Pandalus borealis Kröyer. - Bull. Soc. Zool. Fr., 90 : 243-259.
- BERREUR (P.), 1965. - Etude expérimentale de l'action de l'hormone de mue sur l'évolution des acides nucléiques au cours de la métamorphose de Calliphora erythrocephala (Meig) Insecte, Diptère. - Arch. Zool. exp. gén. 106 : 531-624.

- BOIVIN (A.), VENDRELY (R.) et VENDRELY (C.), 1948. - L'acide désoxyribonucléique du noyau cellulaire, dépositaire des caractères héréditaires ; arguments d'ordre analytique.- C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, 226 : 1061-1062.
- BOOKHOUT (C.G.) et COSTLOW (J.D.), 1970. - Nutritional effects of Artemia from different locations on larval development of crabs. - Helgoländer wiss. Meeresunters, 20 : 435-442.
- BORGSTROM (G.), 1972. - Shellfish Protein-Nutritive aspect , pp. 115-147, in : Fish as food, vol.II, edit.Borgstrom.Acad.Press.N.Y.London.
- BOURDON (R.), 1968. - Inventaire de la faune marine de Roscoff (Décapodes, Stomatopodes). Ed. Stat. Biol. Roscoff : 1-45.
- BOWERS (B.) et WILLIAMS (C.M.), 1964. - Physiology of Insect diapause.XIII. DNA synthesis during the metamorphosis of the Cecropia silkworm.- Biol. Bull. mar. biol. lab., Woods Hole, 126 : 205-219.
- BROAD (A.C.), 1957. - The relationship between diet and larval development of Palaemonetes. - Biol. Bull. mar. Biol. Lab. Woods Hole, 112 : 162-170.
- BRICTEUX-GREGOIRE (S.), JEUNIAUX (Ch.) et FLORKIN (M.), 1961. - Rôle de la variation de la composante aminoacide intracellulaire dans l'euryhalinité de Leander serratus F. et de Leander squilla L.- Arch. intern. Physiol. Bioch., 69 (5) : 744-745.
- BRISOU (J.), TYSSET (C.), RAUTLIN de la ROY (Y.), CURCIER (R.) et MOREAU (R.), 1963. - Etude sur la chitinolyse en milieu marin.- Ann. Inst.Pasteur : 469-478.
- CAMPILLO (A.) et DEROUX (G.), 1974. - Ascophrys rodor, n.g., n.sp. Un nouveau mode de parasitisme externe, aux dépens des Arthropodes, chez les Ciliés : l'utilisation trophique directe des strates cuticulaires du test.- C.R. Acad. Sci. Paris, 279 : 1447-1450.
- CAMPILLO (A.), 1975.- Données pratiques sur l'élevage au laboratoire des larves de Palaemon serratus (Pennant).- Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 39 (4) : 395-405.

- CAMPILLO (A.), 1975. - Contribution à l'étude de l'élevage de la crevette rose Palaemon serratus (PENNANT) en captivité.- Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 39 (4) : 381-393.
- CAMPILLO (A.) et LUQUET (P.), 1975. - Influence du taux de protéines sur la croissance de Palaemon serratus élevée depuis la post-larve jusqu'au 8ème mois.- Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 39 (4) : 407-414.
- CAMPILLO (A.), REGNAULT (M.) et LUQUET (P.), 1975. - Evolution des acides nucléiques au cours du développement larvaire de la crevette rose Palaemon serratus.-Rev.Trav.Inst.Pêches marit., 39 (3) : 333-342.
- CASTELL (J.D.) et COVEY (J.F.), 1976.- Dietary lipids requirements of adult lobsters, Homarus americanus (M.Edw.).- J. Nutr. 106 : 1159-1165.
- CASTELL (J.D.), MASON (E.G.) et COVEY (J.F.), 1975. - Cholesterol requirements of juvenile american lobster (Homarus americanus).- J. Fish. Res. Board Canada , 32 (8) : 1431-1435.
- CASTELL (J.D.), SINNHUBER (P.P.), WALES (J.H.) et LEE (D.J.), 1970.- Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (Salmo gairdneri). Growth, feed conversion and some gross deficiency symptoms.- J. Nutr. 102 : 77-86.
- CECCALDI (H.J.), 1978. - La nutrition des crustacés.- Océanis., vol.4 (1) : 55-62.
- CHARMANTIER (G.), VOSS-FOUCART (M.F.), TRILLES (J.P.) et JEUNILAUJ (C.), 1975. - Les acides aminés libres de l'hémolymphe au cours de la mue de puberté et de la sénescence chez Sphaeroma serratum (Isopoda, Flabellifera). - Archiv. inter. Physiol. Biochim. 83 (3) : 481-491.
- CHARNIAUX-COTTON (H.), 1958. - La glande androgène de quelques crustacés décapodes et particulièrement de Lysmata seticaudata, espèce à hermaphrodisme protérandrique fonctionnel.- C.R. Acad.Sci.Paris, 246 : 2814-2817.
- 1959. - Masculinisation des femelles de la crevette à hermaphrodisme protérandrique Lysmata seticaudata par grâffes de glandes androgènes. Interprétation de l'hermaphrodisme chez les Décapodes. Note préliminaire.-C.R. hebdom.Séanc.Acad. Sci.Paris, 250 : 4046-4048.

- CHASSARD-BOUCHAUD (C.) et HUBERT (M.), 1975b.- Sur l'existence de vésicules et réticulum endoplasmique lisse dans l'organe Y de Carcinus maenas L., Crustacé Décapode.- C.R. Acad. Sci. Paris, 281 D : 807-810.
- CHATTON (E.) et LWOFF (A.), 1926.- Les Synophria, infusoires parasites internes des crabes. Leur évolution à la mue. Leur place parmi les Foettingeriidae.- C.R. Acad. Sci. Paris 183 : 1131-1134.
- 1934.- Sur un infusoire parasite de poils sécréteurs des Crustacés édriophthalmes et la famille nouvelle des Pilisuctoridés.- C.R. Acad. Sci. Paris, 199 : 696-699.
- 1936.- Les Pilisuctoridae Ch. et Lw. Ciliés parasites des poils sécréteurs des Crustacés édriophthalmes. Polarité, orientation et desmodexie chez les Infusoires.- Bull. Biol. France et Belgique, 70 : 86-144.
- CHINZEI (Y.) et TOJO (S.), 1972. - Nucleic acid changes in the whole body and several organs of the silkworm Bombyx mori during metamorphosis.- J. Insect Physiol., 18 : 1683-1698.
- COATANEA (D.), 1974.- Contribution à l'étude de l'influence du facteur lumière sur la biologie de Penaeus kerathurus et Palaemon serratus. Thèse de Doctorat de spécialité, Université d'Aix-Marseille, 74 pages
- COHN (F.), 1866.- Neue Infusorien im Seeaquarium.- Z. wiss. Zool. 16 : 253-302.
- COLE (H.A.) et MISTAKIDIS (M.N.), 1953. - Advice for quick and accurate measurement of carapace length in prawn and shrimp.- Cons. int. Explor. Mer J. Cons., 19 (1) : 77-79.
- COLE (H.A.), 1958. - Notes on the biology of the common prawn Palaemon serratus (Pennant).- Fish. Invest., ser.II, 22 (5) : 1-22, 19 fig., 201
- COLVIN (P.M.), 1976. - Nutritional studies on penaeid prawns : proteine requirements in compounded diets for juvenile Penaeus indicus Milne Edwards).- Aquaculture, 7 (4) : 315-326.

- COOK (D.W.) et LOFTIN (S.R.), 1973.- Chitino clastic bacteria associated with shell disease in Penaeus shrimp and blue crab Callinectes sapidus. - J. Wildlife Diseases 9 : 154-159.
- CORLISS (J.O.), 1961. - The ciliated Protozoa.- Pergamon Press, éd. New-York.
- COSTELLO (T.J.), 1964. - Field techniques for staining recapture experiments with commercial shrimp.- U.S. Fish and Wildlife Service, Sp. Scientific Report Fisheries n° 484.
- COSTELLO (T.J.), DONALD M. ALLEN, 1965. - Migrations and geographic distributions of pink shrimp Penaeus duorarum of the Tortugas and Sanibel grounds, Florida.- Fish. Bull. 2 : 449-459.
- 1968. - Mortality rates in populations of pink shrimp Penaeus duorarum on the Sanibel and Tortugas grounds, Florida. - Fish. Bull., 66 (3) : 491-502.
- COWEY (C.B.) et FORSTER (J.R.M.), 1971. - The essential amino-acid requirements of the prawn Palaemon serratus. The growth of prawns on diets containing proteins of different amino-acid compositions.- Mar. Biol., 10 (1), 77-81.
- CUZON (G.), 1970. - Elevage et alimentation artificielle de Crangon crangon, Palaemon serratus et Penaeus kerathurus. Thèse de Doct. de Spéc. Océan. biol. Univers. Aix-Marseille, 107 pages.
- DAGG (M.J.) et LITTLEPAGE (J.L.), 1972. - Relationship between growth rate and RNA, DNA, protein and dry weight in Artemia salina and Euchaeta elongata.- Mar. Biol., 17 : 162-170.
- DAWSON (C.E.), 1957. - Studies on the marking of commercial shrimp with biological stains. Specific Report. Fisheries n° 231.- Fish and Wildlife Service.
- DEBAISIEUX (P.), 1960. - Ciliates apotomes parasites de Palaemon.- La cellule, 60 : 331-352.
- DESBROSSES (P.), 1951. - Les crevettes roses.- Bull. Inform. Docum. Off. Pêches marit., ser. B, n.s., n° 39.

- DESHIMARU (O.) et KUROKI (K.), 1974a.- Studies on a purified diet for prawn.  
I. Basal composition of diet.- Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 40 (4) :  
413-419.
- 1974b.- Studies on a purified diet for prawn.  
II. Optimum contents of cholestérol and glucosamine in the diet.-  
Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 40 (4) : 421-424.
- DESHIMARU (O.) et SHIGENO (K.), 1972. - Introduction to the artificial diet  
for prawn Penaeus japonicus. - Aquaculture, 1 (1) : 115-133.
- DEROUX (G.), CAMPILLO (A.) et BRADBURY (Ph.), 1975. - Ascophyys rodor CAMPILLO  
et DEROUX, cilié nouveau, parasite de la crevette rose  Palaemon  
 serratus en élevage.- Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 39 (4) :  
359-379.
- DEROUX (G.) et DRAGESCO (J.), 1968. - Nouvelles données sur quelques Ciliés  
holotriches cirtophores à ciliature ventrale.- Protistologica, 4 :  
365-407.
- DEROUX (G.) et TUFFRAU (M.), 1965. - Aspidisca orthopogon, n.sp. Révision  
de certains mécanismes de la morphogénèse à l'aide d'une modifi-  
cation de la technique au Protargol.- Cah. Biol. Mar., 6 : 293-310.
- DRACH (P.) et TCHERNIGOVITZEFF (C.), 1967. - Sur la méthode de détermination  
des stades d'intermue et son application générale aux crustacés.-  
Vie et Milieu, sér. A, 18 (3 A) : 595-610.
- DURAND (G.), FAUCONNEAU (G.) et PENOT (E.), 1965. - Etude biochimique de la  
croissance de l'intestin grêle, du foie et de la carcasse du rat ;  
rôles respectifs de la multiplication et du grandissement cellulaires.  
Annls. Biol. anim. Biochim. Biophys., 5 : 163-187.
- 1969. - Répartition des cellules  
entre les tissus du rat adulte, préalablement soumis à une sous-  
nutrition énergétique temporaire à deux stades de la croissance.-  
Annls. Biol. anim. Biochim. Biophys., 9 : 55-73.

- ECHALIER (G.), 1954. - Recherches expérimentales sur le rôle de l'organe Y dans la mue de Carcinus maenas L. (Crustacé Décapode). - C.R. Acad. Sci. Paris, 238 : 523-525.
- 1955. - Rôle de l'organe Y dans le déterminisme de la mue des Carcinides (Carcinus) maenas L. (Crustacé Décapode) : expériences d'implantation. - C.R. Acad. Sci. Paris, 240 : 1581-1583.
- 1956. - Effets de l'ablation et de la greffe de l'organe Y sur la mue de Carcinus maenas (L.), Crustacé Décapode. - Annls. Sci. Nat. Sér. 12, Zool., 1 : 1111-1113.
- 1959. - L'organe Y et le déterminisme de la croissance et de la mue chez Carcinus maenas (L.). Crustacé Décapode. - Annls. Sci. Nat. Sér. 12, Zool., 1 : 1-59.
- ENESCO (M.) et LEBLOND (C.P.), 1962. - Increase in cell number as a factor in the growth of the organs and tissues of the young male rat. - J. Embryol. Exp. Morph., 10 (4) : 530-562.
- FAURE (L.), 1959. - Variation de la température et de la salinité de l'eau de mer aux environs de Roscoff. - Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 23 (2) : 153-160.
- FIGUEIREDO (M.J.), 1973. - On the influence of Fucus spiralis L., as a source of organic matter, in the larval rearing of the prawn Palaemonetes varians Leach (Decapoda, Caridea). - Bol. Inform. Inst. Biol. marit., Lisboa, 11.
- 1973. - Some food studies in the larval rearing of Palaemon serratus (Pennant). - I.C.E.S.C.M., K 5.
- FISHER (L.R.), 1960. - Vitamins . In : The physiology of Crustacea. - Ed. Waterman T.H. Acad. Press N.Y. : 259-289.
- FLOEKIN (M.), SCHOFFENIELS (M.), 1969. - Isosmotic intracellular regulation. In : Molecular approaches to ecology. - Acad. Press N.Y. : 89-111.
- FORSTER (G.R.), 1951. - The biology of the common prawn Palaemon serratus (PENNANT). - J. Mar. biol. Assoc. U.K., 30 (2) : 353-360, 14 fig., réf.

- FORSTER (G.R.), 1959. - The biology of the common prawn Leander serratus (PENNANT). - J. mar. biol. Assoc. U.K. 39 (3) : 121-127, 213 pl.
- FORSTER (J.R.M.), 1970a. - Further studies on the culture of the prawn Palaemon serratus, with emphasis on the post-larval stages. - Fish. Invest. Lond., ser.2, 26 (1) , 40 pages.
1972. - Some methods of binding prawn diets and their effects on growth and assimilation. - J. Cons. int. Explor. Mer., 34 (2) : 200-216.
- FORSTER (J.R.M.) et BEARD (T.M.), 1973. - Growth experiments with the prawn Palaemon serratus Pennant fed with fresh and compounded foods. - Fishery Investig. ser.2 , 27 (7) : 1-16.
- FORSTER (J.R.M.) et GABBOTT, 1971. - The assimilation of nutrients from compounded diets by the prawns Palaemon serratus and Pandalus platyceros. - J. of Mar. biol. Ass. U.K., 51 : 943-961.
- PRECHETTE (J.) et CORRIVAUT (G.W.), 1971. - Hermaphroditisme protérandrique chez une crevette de la famille des Crangonidés, Argis dentata RATHBUN. - Naturaliste can., 97 : 805-822.
- GLEMAREC (M.), 1969. - Les peuplements benthiques du plateau continental Nord Gascogne. - Thèse Paris Ed. Fac. Sc. Brest.
- GRACJER (D.) et NEAL (R.), 1972. - Growth of hatchery-reared Penaeus aztecus on experimental diets. - Proc. World Maricult. Soc., 3 : 461-470.
- GUARY (M.), KANAZAWA (A.) , TANAKA (H.) et CECCALDI (H.), 1976. - Nutritional requirements of prawn. VI. Requirement for ascorbic acid. - Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ., 25 (1) : 53-57.
- GURNEY (R.), 1942. - Larvae of Decapod Crustacea. - Ray Soc. Publ., 129 pages.



- HAGERMANN (L.), 1976. - Respiration, activity and salt balance in the shrimp Crangon crangon vulgaris (F.) . - Mar. Biol. Labor. D.K. 3000 Helsingør, Denmark : 1-6.
- HAINES (T.A.), 1973. - An evaluation of RNA-DNA ratio as a measure of long-term growth in fish populations.- J. Fish. Res. Board Can., 30 : 195-199.
- HALVER (J.E.), 1969. - Vitamin requirements. In : Fish in Research, édit. O.W. Neuhaus et J.E. Halver, New-York-London Acad Press : 209-232.
- HARDING (J.P.), 1949. - The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions.- J. Mar. Biol. Ass. U.K., 28 : 141-153.
- HESS (E.), 1937. - A shell disease in lobsters (Homarus americanus) caused by chitinivorous bacteria.- J. Biol. Bd Can., 3 (4) : 358-362.
- HIRATA (H.), MORI (Y.) et WATANABE (M.), 1975. - Rearing of prawn larvae, Penaeus japonicus, Fed soy - cake particles and diatoms.- Mar. Biol. 29 : 9-13.
- HOFFMAN (D.L.), 1969. - The development of the androgenic glands of a protandric shrimp.- Nature, 218 : 170-172.
- HUGGINS (A.K.) et MUNDAY (K.A.), 1968. - Crustacean metabolism.- Adv. comp. Physiol. Biochem., 3 : 271-379.
- HUGUET (D.) et HUGUET (P.), 1971. - La glande androgène de Palaemon serratus Pennant), Crangon crangon (Linné), Aristeus antennatus (Risso) (Crustacés Décapodes Natantia). Description et étude expérimentale.- Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. 3è ser. n° 10, Zool. 10 : 597-610.
- HUNT (O.D.), 1925. - The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds.- J. Mar. Biol. Ass. 13 : 560-598.
- IVERSEN (E.S.) et KELLY (J.F.), 1976. - Microsporidiosis successfully transmitted experimentally in Pink shrimp. - J. of Inv. Path., 27 : 407-408.

- KALBER (F.A.), 1970.- Osmorégulation in decapod larvae as a consideration in culture techniques.- Helgoländer Wiss. Meeresunters. 20 : 697-700.
- KANAZAWA (A.), SHIMAYA (M.), KAWASAKI (M.) et KASHIWADA (K.), 1970.- Nutritional requirements of prawn.I. Feeding on artificial diet.- Bull. Jap. Soc. scient. Fish, 36 (9) : 949-954.
- KANAZAWA (A.), TESHIMA (S.J.) et TANAKA (N.), 1976. - Nutritional requirements of prawn. V. Requirements for choline and inositol.- Mem. Fac. Fish Kagoshima Univ., 25 (1) : 47-51.
- KANAZAWA (A.), TESHIMA (S.), TOKIWA (S.) et CECCALDI (G.J.), 1979. - Effects of dietary linoleic and linolenic acids on growth of prawn. - Oceanol. Acta, 2 (1) : 41-47.
- KINNE (O.), 1953. - Zur Biologie und Physiologie von Gammarus duebeni Lillj. VII. Über die temperatur abhängigkeit der Geschlechts-bestimmung.- Biol. Zbl. 72 : 260-70.
- KIRBY (H.), 1941. - Relationships between certain protozoa and other animals.- In Calkins (G.N.) and Summers (F.M.) : Protozoa in biological research. Columbia Univ. Press.New-York : 890-1008.
- KITABAYASHI (K.), KURATA (H.), SHUDO (K.), NAKAMURA (K.) et ISHIKAWA (S.), 1971.- Studies on formula feed for Kuruma Prawn.I. On the relationship among glucosamine phosphorus and calcium.- Bull. Tokai reg. Fish. Res. Lab., 65 : 91-107.
- KITABAYASHI (K.), SHUDO (K.), NAKAMURA (K.) et ISHIKAWA (S.), 1971. - Studies on formula feed for Kuruma Prawn.III. On the growth promoting effects of both arginine and methionine.- Bull. Tokai reg. Fish. Res. Lab. 65 : 119-127.
- 
1971. -  
Studies on formula feed for Kuruma Prawn.V. On the growth promoting effects of protein level in a diet and re-examination of ingredients used.- Bull. Tokai reg. Fish. Res. Lab., 65 : 139-147.

- KURC (G.), 1964. - Hydrologie et pêche de la sardine dans le Golfe de Gascogne en 1963. - Cons. Int. Explor. Mer, n° 32, 6 pages.
- KURC (G.), FAURE (L.) et LAURENT (T.), 1965. - La pêche des crevettes au chalut et les problèmes de sélectivité.- Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 29 (2) : 137-161.
- KOOIMAN (P.), 1964. - The occurrence of carbohydrases in digestive juice and in hepatopancreas of Astacus fluviatilis Fabr. and Homarus vulgaris.- J. cell. comp. Physiol., 63 : 197-201.
- LAFON (R.), 1975. - Aspects biochimiques de la différenciation des disques imaginaires alaires des Lépidoptères. Thèse d'Etat, E.N.S. Lab. Zool. Paris, 157 pages.
- LAMOTTE (M.) et BOURLIERE (F.), 1971. - L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques.- Masson et Cie, édit.
- LANG (C.A.), LAU (D.J.) et JEFFERSON (D.J.), 1965. - Protein and nucleic changes during growth and aging in the mosquito.- Biochem. J., 95 : 372-377.
- LAUBIER-BONICHON (A.), VAN WORMHOUDT (A.) et SELLOS (A.), 1977.- Croissance larvaire contrôlée de Penaeus japonicus BATE, enzymes digestives et changements de régimes alimentaires.- Actes de colloques du CNEXO, 4 : 131-145.
- LE ROUX (A.A.), 1971.- Etude anatomique et fonctionnelle du proventricule des larves et des juvéniles du premier stade de Palaemonetes varians (Leach) (Décapode Natantia). - Bull. Soc. Zool. Fr., 96 (2) : 127-140.
- LE ROUX (A.), 1977.- L'organe Y de Palaemon serratus (Pennant) (Décapode Natantia) : localisation et aspects histologiques.- Cahiers de Biologie Marine, XVIII : 413-425.
- LESLIE (I.), 1955.- The nucleic acid content of tissues and cells , pp. 1-50 in The Nucleic Acids : Chemistry and Biology.- Edit. Chargaff E. et Davidson J.N., 2.- Acad. Press.N.Y.

- LITTLE (G.), 1969.- The larval development of the shrimp Palaemon macrodactylus Rathbun reared in the laboratory and the effect of eyestalk extirpation on development.- Crustaceana, 17 (1) : 69-87.
- LLOYD (A.J.) et YONGE (C.M.), 1947. - The biology of Crangon vulgaris in the Bristol Channel and Severn Estuary.- J. mar. biol. Ass. U.K., 26 (4) : 626-661.
- LOVE (T.D.) et THOMPSON (M.H.), 1965. - The composition and nutritive value of fish and shellfish.- Bur. commerc. Fish. techn. Lab., Fish. Circ. Pascagoula, Miss., 151 : 7-10.
- LUQUET (P.), 1971. - Efficacité des protéines en relation avec leur taux d'incorporation dans l'alimentation de la truite arc-en-ciel.- Ann. Hydrobiol., 2 (2) : 175-186.
- LWOFF (A.), 1950. - Problems of morphogenesis in Ciliates.- Biological Research series.- John Wiley and Sons Ed., New-York.
- MARTIN (B.J.), 1978. - Contribution à l'étude de la nutrition des Crustacés Palaemoninés, à l'aide d'aliments composés, et de leur métabolisme lipidique. Thèse de 3ème cycle. Univ. Aix-Marseille, 113 pages.
- MAYRAT (A.), 1959.- Nouvelle méthode pour l'étude comparée d'une croissance relative dans deux échantillons. Application à la carapace de Penaeus kerathurus (Porskal) .- Bull. I.F.A.N., XXI, ser.A (1) : 21-59.
- MEYERS (S.P.), AVAULT (J.W.), RHEE (J.S.) et BUTLER (D.), 1970. - Development of rations for economically important aquatic and marine invertebrates. Coastal Studies Bull.5 Spec. Sea Grant Issue. Louisiana St. Univ. : 157-172.
- MEYERS (S.P.), BUTLER (D.P.) et HASTINGS (W.H.), 1972. - Alginates as binders for crustacean rations.-The Progressive Fish Culturist, 34 (1): 9-12.
- MOHR (J.L.) et LE VEQUE (J.A.), 1948.- Occurrence of Conidophrys pilisuctor on Corophium apherusicum in California waters (abstr.).- J. Parasitol. 34 : 253.

- NEAL (R.A.), 1969.- Methods of marking shrimp. - FAO, Fish. Report 57, 3 : 1149-1165.
- NEW (M.B.), 1976.- A review of dietary studies with shrimp and prawns.- Aquaculture, 9 : 101-144.
- NIGON (V.) et DAILLIÉ (J.), 1958. - La synthèse de l'acide désoxyribonucléique au cours du développement de la drosophile.- Biochem. Biophys. Acta, 29 : 246-254.
- NOEL (P.), 1972. - Contribution à l'étude de la biologie et des changements de couleur (données biochimiques et physiologiques) des crustacés décapodes Natantia, thèse 3ème cycle. Univ. Paris 6 : 1-107.
- NOUVEL (L.), 1934. - Observations statistiques et biométriques sur Leander serratus (PENNANT) et Lysmata seticaudata (RISSO).- Bull. Inst. Océanogr. Monaco, n° 642, 8 pages.
- NOUVEL .. VAN RYSSELBERGE (L.), 1937. - Contribution à l'étude de la mue, de la croissance et de la régénération chez les crustacés Natantia.- Rec. Inst. Zool. Torley-Rousseau, 6 : 9-161.
- NOUVEL (H.) et NOUVEL (L.), 1937.- Recherches sur l'accouplement et la ponte chez les crustacés décapodes Natantia.- Bull. Soc. Zool. de France, 62 : 208-221.
- PANNIKAR (N.K.), 1941.- Osmorégulation in some palaemonid prawns.- J. Mar. Biol. Ass. U.K., 25 : 317-360.
- PANOUSE (J.B.), 1946. - Recherches sur les phénomènes humoraux chez les crustacés. L'adaptation chromatique et la croissance ovarienne chez la crevette Leander serratus.- Ann. Inst. Océan., 23 : 65-147.
- PASTEUR (C.), 1959.- Influence de la sous-alimentation sur le déroulement normal des stades d'intermue chez Leander serratus.- Bull. Biol. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc, 30 : 145-155.
- PATROIS (J.), 1974.- Contribution à l'étude sur le comportement, l'alimentation et le métabolisme lipidique chez Palaemon serratus. Thèse de Doctorat de spécialité, Université d'Aix-Marseille, 56 pages .

- PHILLIPS (G.), 1971.- Incubation of the English prawn Palaemon serratus.-  
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 51 : 43-48.
- PIKE (R.B.), 1954. - Notes on the growth and biology of the prawn Spirontocaris  
lilljeborgii (Danielsen).- J. Mar. Biol. Ass. U.K., 33 : 739-747.
- POSTEL (E.), 1973. - Théorie des pêches. U.E.R. des Sci. Biol. Université  
de Rennes, fasc. 1.
- POTTS (W.T.W.), 1954. - The energetics of osmotic regulation in brackish and  
freshwater animals.- J. Exp. Biol., 31 : 618-630.
- PRICE (G.M.), 1965. - Nucleic acids in the larva of the blowfly Calliphora  
erythrocephala.- J. Insect Physiol., 11 : 869-878.
- PROVASOLI (L.) et d'AGOSTINO (A.), 1969.- Development of artificial media  
for Artemia salina.- Biol. Bull. mar. Biol. Lab., Woods Hole, 13  
(3) : 434-453. .
- PUYTORAC (P. de) et coll., 1974. - Proposition d'une **classification** du  
phylum Ciliophora Doflein, 1901 (réunion de systématique,  
Clermont-Ferrand).- C.R. Acad. Sci. Paris, 278 : 2799-2802.
- REEVE (M.R.), 1969 a.- Growth, metamorphosis and energy conversion in the  
larvae of the prawn Palaemon serratus.- J. Mar. Biol. Ass. U.K.,  
49 : 77-96.
- 1969 b.- The laboratory culture of the prawn Palaemon serratus.  
Fishery Invest. London, ser.2, 26 (1) : 38 pages.
- REGNAULT (M.), 1972. - Développement de l'estomac chez les larves de Crangon  
septemspinosus Say (Crustacea, Decapoda, Crangonidae) : son influence  
sur le mode de nutrition.- Bull. Mus. nat. Hist. nat., 3è ser.,  
67 : 841-856.
- REGNAULT (M.) et COSTLOW (T.D.), 1970.- Influence de la température et de la  
salinité sur le développement larvaire de Crangon septemspinosus Say  
(Decapoda, Caridae).- Vie et Milieu, XXI, 2 A : 453-466.

- REGNAULT (M.), CAMPILLO (A.) et LUQUET (P.), 1975. - Croissance des crevettes Crangon crangon et Palaemon serratus soumises à un régime artificiel : influence du mode de présentation et du mode de séchage de l'aliment. - Col. Biol. Mar. XVI : 1-20.
- REGNAULT (M.) et LUQUET (P.), 1974. - Besoins en protéines de la crevette grise Crangon crangon (L.) au cours de sa croissance. - Ann. Nutr. Aliment. 28 (6) : 523-537.
- 1974. - Study by evolution of nucleic acid content of prepuberal growth in the shrimp Crangon crangon. - Mar. Biol. 25 (4) : 291-298.
- REGNAULT (M.), 1977. - Etude de la croissance chez la crevette Crangon crangon d'après les variations quantitatives de ses acides nucléiques. Influence de l'alimentation. Thèse de Doct. d'Etat. Univ. Pierre et Marie Curie, Paris 6<sup>e</sup>, 183 pages.
- RICHARD (P.), 1974. - Contribution à l'étude du développement larvaire et de l'organogénèse chez Palaemon serratus et du métabolisme des acides aminés libres chez cette espèce et chez Penaeus kerathurus. Université d'Aix-Marseille, 139 pages.
- RICHARD (P.), 1976. - Variations des acides aminés libres au cours du développement larvaire de Palaemon serratus (Crustacea : Natantia). - Ann. Inst. Océanogr. Paris, 52 : 79-87.
- RICHARD (P.) et CECCALDI (E.J.), 1977. - Variations des caractéristiques pondérales et des compositions amino-acide et protéique pendant le développement embryonnaire de Palaemon serratus. - 3<sup>rd</sup>. Meeting of the ICES. Working Group on Mariculture, Brest May 10-13, 1977.
- RICHARD (P.), 1978. - Influence de la température sur la croissance et la mue de Palaemon serratus en fonction de leur taille. - aquaculture, 14 : 13-22.
- ROULE (L.), 1919. - Sur les premières phases du développement embryonnaire chez Palaemon serratus Latreille. - C.R. Acad. Sci. Paris, 168 : 1059-1060.

- SANDIFER (P.A.) et JOSEPH (J.D.), 1976. - Growth responses and fatty acid composition of juvenile prawns (Macrobrachium rosenbergii) fed a prepared ration augmented with shrimp head oils.- Aquaculture, 8 (2) : 129-138.
- SCHMIDT (G.) et TAMMELÄUSER (S.), 1945. - A method for the determination of deoxyribonucleic acid, ribonucleic acid and phosphoproteins in animal tissues. - J. Biol. Chem., 161 : 83-89.
- SHEWBART (K.L.) et MIES (W.L.), 1973. - Studies on nutritional requirements of brown shrimp. The effect of linolenic acid on growth of Penaeus aztecus. - Proc. World. Maricult. Soc. 4 th Annual Workshop : 277-287.
- SHEWBART (K.L.), MIES (W.L.) et LUDWIG (P.D.), 1973. - Nutritional requirements of brown shrimp Penaeus aztecus. Texas A. and M. University. - Sea Grant Program. TAMU-SG-73-205 : 1-53.
- SHUDO (K.), KAKUMURA (K.), ISHIKAWA (S.) et KITABAYASHI (K.), 1971. - Studies on formula feed for Kuruma Prawn. IV. On the growth-promoting effects of both squid liver oil and cholesterol.- Bull. Tokai reg. Fish. Res. Lab. 65 : 129-137.
- SICK (L.V.) et ANDREWS (J.W.), 1973. - The effect of selected dietary lipids, carbohydrates and proteins on the growth, survival and body composition of Penaeus duorarum.- Proc. World. Maricult. Soc. 4th. Annual Workshop : 263-276.
- SICK (L.V.), ANDREWS (J.W.) et WHITE (D.B.), 1972. - Preliminary studies of selected environmental and nutritional requirements for the culture of Penaeid shrimp.- Fishery Bull. 70 (1) : 101-109.
- SICK (L.V.), WHITE (D.B.) et BAPTIST (G.), 1973. - The effect of duration of feeding amount of food light intensity and animal size on rate of ingestion of pelleted food by juvenile penaeid shrimp. Progr. Fish. Culturist., 35 (1) : 22-26.
- SINDERMANN (C.J.), ROSENFELD (A.), 1967. - Principal diseases of commercially important marine bivalve mollusca and crustacea.- Fish. Bull., 66 (2).



- SINDERMAN (C.J.), 1970. - Principal diseases of marine fish and shellfish.- Acad. Press. New-York.
- SOLLAUD (E.), 1923. - Le développement larvaire des Palaemoninae.- Bull. biol. Fr. belg., 57 : 509-603.
- 1912. - Les métamorphoses du bouquet Leander serratus PENNANT.- C.R. Acad. Sci. Paris, 154 : 664-666.
- 1916. - Recherches sur la bionomie des Palémonidés des côtes de France. Recueil du Fonds Bonaparte n° 1 : 69-70.
- 1923. - Recherches sur l'embryogénie des crustacés décapodes de la sous-famille des Palaemonidae. Thèse Doc. Fac. Sci. Paris, 234 pages, 17 fig., 3 pl. h.t., bibliog.
- SPAARGAREN (H.D.), 1972. - Osmorégulation in the prawns Palaemon serratus and Lysmata seticaudata from the bay of Naples.- Neth. J. of Sea Research, 5 (4) : 416-436.
- SPRAGUE (V.) et COUCH (J.), 1971. - An annotated list of protozoaire parasites, hyperparasites and commensals of Decapod Crustacea.- J. Protozool., 18 (3) : 526-537.
- STEWART (J.E.), HORNER (G.W.) et ARIE (B.), 1973. - Effects of temperature food and starvation on several physiological parameters of the lobster Homarus americanus. - J. Fish. Res. Bd. Can., 29 : 439-442.
- SUBRAHMANYAM (C.B.) et OPPENHEIMER (C.H.), 1969. - Food preference and growth of grooved penaeid shrimp : 65-75, in Food-drugs from the sea. Ed. H.W. Youken. Mar. Technol. Soc. Washington.
- SUTCLIFFE (W.H.), 1969. - Relationship between growth rate and ribonucleic acid concentration in some invertebrates.- J. Fish. Res. Bd. Canada, 27 (3) : 606-609.
- TCHERNIGOVITZEFF (C.), 1959. - Croissance épithéliale et cycle d'intermue chez Leander serratus (Pennant).- C.R. Acad. Sci. 248 : 600-602.

- TCHERNIGOVITZEFF (C.), 1965. - Multiplication cellulaire et régénération au cours du cycle d'intermue des crustacés décapodes.- Arch. Zool. Exp. et Gen., 106 (3) : 377-497.
- TESHIMA (S.) et KANAZAWA (A.), 1971. - Biosynthesis of sterols in the lobster Penaeus japonicus the prawn Penaeus japonicus and the crab Portunus trituberculatus. - Com. Biochem. Physiol., 38B : 597-602.
- TOUR (A.), 1977. - Données nouvelles concernant l'endocrinologie sexuelle des Crustacés Décapodes Natantia hermaphrodites et gonochoriques. Maintien des gonies et évolution des gamétogénèses in vivo et in vitro.- C.R. Acad. Sci. Paris, t.284, série D : 2515-2518.
- TRELLU (J.), 1978. - Etude des diverses enzymes de crustacés marins suivant le régime alimentaire, le développement, les chocs thermiques et l'éclairement : application à l'aquaculture et aux effets de rejets thermiques en mer. Thèse Doc. Ing. Océan. Univ. d'Aix-Marseille, EPHE., 216 pages.
- VAN DEN CORD (A.), 1964. - The absence of cholesterol synthesis in the crab Cancer pagurus L.- Comp. Biochem. Physiol., 13 : 461-467.
- VAN WORMHOUDT (A.), 1973. - Variations des protéases, des amylases et des protéines solubles au cours du développement larvaire de Palaemon serratus.- Mar. Biol., 19 : 245-248.
- VAN WORMHOUDT (A.) et CECCALDI (H.J.), 1975. - Influence de la qualité de la lumière en élevage intensif de Palaemon serratus Pennant.- European symposium on Marine Biology, Ostend, vol.1 : 505-521.
- VERNET (G.), BRESSAC (C.) et TRILLES (J.P.), 1978. - Quelques données récentes sur l'organe Y (glande de mue) des Crustacés Décapodes.- Arch. Zool. Exp. et Gen., 119 (1) : 201-226.
- VICKERS (D.H.) et MITLIN (N.), 1966.- Changes in nucleic acid content of the boll weevil Anthonomus grandis Boheman, during its development.- Physiol. Zool., 39 : 70-76.

- VON BERTALANFFY (L.), 1938. - A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws).- Hum. Biol., 10 (2) : 181-213.
- WALFORD (L.A.), 1946.- A new graphic method of describing the growth of animals. - Biol. Bull. Woods Hole, 90 : 141-147.
- WALLACE (J.C.), 1973. - Feeding, starvation and metabolic rate in the shore crab Carcinus maenas.- Mar. Biol., 20 (4) : 277-281.
- WENNER (A.), 1972. - Sex-ratio as a function of size in marine crustacea.- The American Naturalist, 106 (949) : 321-350.
- WICKINS (J.F.), 1970. - The food value of the brine shrimp Artemia salina L. to larvae of the prawn Palaeomon serratus Pennant.- ICES, CM 1970/E, 6.
- 1972. - Developments in the laboratory culture of the common prawn Palaeomon serratus Pennant.- Fishery Invest. London, ser.2, 27 (4) : 1-23.
- WILCOX (J.R.), 1972. - The feeding habit of the sand shrimp Crangon septemspinosa. - Univ. Rhode Island Library. Ph. D. Thesis, 135 pages.
- WILLIAMSON (D.I.), 1969. - Names of larvae in the Decapoda and Euphausiacea.- Crustaceana, 16 (2) : 210-213.
- ZANDEE (D.I.), 1967. - Absence of cholesterol synthesis as contrasted with the presence of fatty acid synthesis in some arthropods.- Comp. Biochem. Physiol., 20 : 811-822.
- ZARIQULEY-ALVAREZ (R.), 1968. - Crustaceos decapodos Ibericos.- Invest. pesq., 32 : 1-510.
- ZEIN-ELDIN (Z.P.) et MEYERS (S.P.), 1973. - General considerations of problems in shrimp nutrition.- Proc. World. Maricult. Soc., 4 : 299-317.





