

CYCLE CUTICULAIRE ET VARIATIONS DE LA PROTEINEMIE ET DE LA LIPEMIE CHEZ LA CREVETTE ROYALE *PENAEUS KERATHURUS* (FORSKAL, 1775) DES COTES EST ALGERIENNES

Reçu le 07/10/2007– Accepté le 23/12/2008

Résumé

L'étude du cycle de mue, la sécrétion cuticulaire ainsi que le dosage des protéines et des lipides hémolymphatiques sont abordés chez la crevette royale *Penaeus kerathurus* (Forsk., 1775) en milieu contrôlé (photopériode: 12h/12h, salinité de l'eau de mer: 37 psu, température: 22-25°C). La durée moyenne de la post-mue est de 3,5 jours (13 % du cycle). L'intermue, de durée plus longue (8 à 10 jours), représente 34 % du cycle de mue. La période pré-exuviale constitue 52 % du cycle entier et se distingue par d'importantes variations individuelles allant jusqu'à 3 jours au stade D₂. Au cours du cycle de mue, la cuticule subit une dégradation à partir du stade D₀-D₁, et qui se poursuit jusqu'au stade D₃. Au début de la prémue (D₀-D₁), la cuticule mesure en moyenne 5,2 µm d'épaisseur. Elle atteint 28,5 µm en intermue (stade C) et diminue jusqu'à 18,7 µm à l'exuviation. Parallèlement, le dosage des protéines et des lipides hémolymphatiques au cours des stades B, C, D₀-D₁, D₂ et D₃ montre que les concentrations de ces constituants sont maximales en période pré-exuviale et minimales en période post-exuviale.

Mots-clés: *Penaeus kerathurus*, crustacé, cuticule, cycle de mue, protéines, lipides.

Abstract

The molting cycle, the cuticle secretion and changes in hemolymphatic protein and lipid concentrations are determined in the shrimp *Penaeus kerathurus* (Forsk., 1775) under laboratory conditions (photoperiod: 12h/12h, salinity of the sea water: 37 psu, temperature: 22-25°C). The mean duration of the post-molt is 3.5 days (13 % of the cycle duration). The intermolt period more longer (8 to 10 days) represents 34 % of the cycle duration. The premolt period represents 52 % of the total duration of the molting cycle and is characterized by high individual variations, with stage D₂ showing the highest value of 3 days. The cuticle digestion occurs between D₀ and D₃ stages. At the beginning of stage D₀-D₁ the pre-exuvial cuticle thickness measures 5.2 µm. Thickness decreases from 28.5 µm during stage C to 18.7 µm at the exuviation. Hemolymphatic protein and lipid concentrations measured during the molt stages B, C, D₀-D₁, D₂ and D₃ are maximal during the proecdysis and minimal during post-ecdysis.

Keywords: *Penaeus kerathurus*, Crustacea, Cuticle, molting cycle, proteins, lipides

F. DERBAL¹
N. SOLTANI²

¹Laboratoire
Bioressources
Marines, Université
d'Annaba (Algérie).

²Laboratoire de
Biologie Animale
Appliquée,
Université d'Annaba
(Algérie).

ملخص

= , 12/12 =) *Penaeus kerathurus* (Forsk., 1775)
% 13 35 .(° 25-22 =
% 34 10-8
.D2 3 %52
.D3 D₀-D₁
18.7µm 28.5 µm 5.2 µm
(C, B, D₀-D₁, D₂, D₃)
, , , , , , *Penaeus kerathurus* :

Chez les crustacés, la croissance et la reproduction sont liées au cycle de mue. Le cycle de mue est un processus périodique qui correspond à une série de transformations morphologiques et métaboliques se déroulant entre deux exuviations successives. La littérature sur les remaniements tégumentaires [1-8] ainsi que sur les modifications biochimiques et métaboliques au cours du cycle de mue [9-15] est assez nombreuse. Les principaux constituants de l'hémolymphe subissent des variations qualitatives et quantitatives, en particulier en périodes pré-exuviale et pos-exuviale où une activité physiologique intense est observée.

Sur les côtes algériennes, les travaux sur les crustacés se limitent essentiellement à l'exploitation [16, 17], à la biologie [18, 19] et à l'analyse des métaux lourds chez quelques crevettes d'intérêt économique [20]. L'étude envisagée est une approche physiologique chez la crevette royale *Penaeus kerathurus* (Forsk., 1775) maintenue en conditions contrôlées. Parmi les crevettes inventoriées le long du littoral Est algérien [17, 21], *P. kerathurus* présente un intérêt économique et des potentialités intéressantes pour l'aquaculture [22]. Le succès de son élevage en milieu intensif dépendra essentiellement de la disponibilité d'informations biologiques et écophysologiques.

Le présent travail complète les travaux antérieurs réalisés sur l'analyse qualitative et quantitative de l'hormone de mue [23] et l'effet d'un insecticide inhibiteur de la synthèse de la chitine sur la cuticule *P. kerathurus* [24]. Il vise à étudier la sécrétion cuticulaire et l'évolution des concentrations des protéines et des lipides hémolympatiques au cours de son cycle de mue.

MATERIEL ET METHODES

Echantillonnage et élevage

Les crevettes ont été pêchées de nuit, en plongée libre, au moyen d'une épuisette dans la lagune El Mellah (superficie : 865 ha, position géographique : 8°20'E - 36°54'N). Elles ont été ensuite transportées au laboratoire puis transférées, après acclimatation, dans des aquariums de 600 litres dont le substrat est constitué d'une couche de gravier (épaisseur de 2 cm), recouvert d'une couche de sable fin de 4 cm d'épaisseur. La saturation en oxygène du milieu d'élevage est assurée continuellement par un aérateur. L'eau d'élevage est filtrée à travers un filtre biologique composé de gravier fin, de sable grossier et de charbon actif disposés en couches superposées. Le milieu d'élevage est éclairé en lumière artificielle blanche (1000 lux) avec une photophase 12h/12h. La salinité est maintenue proche de celle de l'eau de mer (37 psu) et la température est comprise entre 22 et 25 °C. Les animaux en captivité sont nourris la nuit avec de la chair de moule.

Méthode de datation

En raison d'interactions éventuelles entre la mue et la vitellogenèse, nous n'avons déterminé le cycle de mue que sur des mâles mesurant 2 à 3 cm de longueur céphalothoracique. Les animaux ont été élevés séparément par groupes de 5 à 7 individus en fonction de leur stade de mue. La méthode de datation consiste à examiner au

microscope optique l'évolution des soies de l'extrémité distale de l'endopodite de la deuxième paire de pléopode [25, 26]. Chaque stade déterminé est exprimé en jours et en pourcentage par rapport à la durée totale du cycle.

Technique histologique

L'étude histologique a été menée selon GABE [29] et MARTOJA & MARTOJA [30]. Une fois le stade de mue déterminé, l'appendice est fixé dans du liquide de HALMI, puis déshydraté dans 3 bains d'alcool (70, 95 et 100°) et stocké dans du butanol absolu [27]. Après inclusion dans de la paraffine, des coupes de 3 à 5 µm d'épaisseur sont confectionnées puis colorées à l'azocarmin aniliné [28]. L'épaisseur de la cuticule est mesurée à l'aide d'un microscope muni d'un micromètre oculaire préalablement étalonné.

Dosage des protéines et des lipides totaux

Afin d'éviter l'influence de l'alimentation sur le métabolisme organique, l'analyse des protéines et des lipides totaux est effectuée sur des animaux vivants maintenus à jeûne pendant 24 h. Un échantillon d'hémolymphe de 10 µl est prélevé à l'aide d'un tube capillaire préalablement calibré aux différents stades de mue (B, C, Do-D₁, D₂, D₃), par ponction de la membrane articulaire entre le deuxième et le troisième tergite. L'expérience est réalisée par stade de mue et répétée sur un échantillon de 5 individus. Les protéines et les lipides hémolympatiques sont dosés respectivement selon BRADFORD [29] et GOLDSWORTHY *et al.*, [30] en utilisant un spectrophotomètre DU 6 Beckman.

Analyse statistique

Les valeurs moyennes de l'épaisseur de l'ancienne et de la nouvelle cuticule ont été comparées statistiquement au cours des différents stades de mue en utilisant le test *t* de comparaison des moyennes (Anova). Ce test nous a permis également de comparer les concentrations moyennes des protéines et des lipides hémolympatiques au cours du cycle de mue.

RESULTATS

Durée du cycle cuticulaire

La durée du cycle de mue de *P. kerathurus* est de 26,5 ± 4,5 jours avec une durée moyenne de 3,5 jours pour la postmue, représentant 13 % du cycle. L'intermue, de durée plus longue (8 à 10 jours), représente 34 % de ce dernier. La période préexuviale constituant 52 % du cycle entier montre d'importantes variations individuelles allant jusqu'à 3 jours au stade D₂. Elles seraient dues en partie aux fluctuations de la température d'élevage. Les principaux critères de détermination des stades de mue sont indiqués dans le tableau 1.

Tableau 1 : Durée (jours) et principaux événements épidermo-cuticulaires durant les stades de mue chez *Penaeus kerathurus*.

Stades	Durée (jours)	Événements épidermo-cuticulaires
A	1	L'animal est mou et déjà pigmenté. Les soies, sans rigidité, montrent que la matrice protoplasmique est remplie de matériel granuleux et que les barbules adhèrent entre-elles.
B	2 - 3	Le corps se consolide. Au niveau des soies une rétraction partielle du matériel cellulaire et un début de formation d'étuis coniques à leurs bases sont observés.
C	8 - 10	L'exosquelette est consistant. Les soies sont transparentes, sauf à leurs bases où subsistent encore quelques cellules. Les étuis sont presque formés.
D₀-D₁	8 - 10	On décèle un décollement de l'épiderme de l'ancienne cuticule, un plissement de la surface épithéliale ainsi qu'un début de formation de nouvelles soies. Celles-ci présentent un étui très peu visible.
D₂	2 - 5	La nouvelle cuticule (épicuticule) est bien visible et les nouvelles soies sont formées. Les fentes de déhiscence à la base des soies atteignent leur profondeur maximale mais leurs extrémités distales n'apparaissent pas dans l'espace exuvial. Les barbules sont toujours absentes.
D₃	1 - 2	Les nouvelles soies et les barbules sont bien organisés laissent apparaître nettement leur apex, en forme de "peigne", terme employé par Cognie (1970).
E	< 1	L'exuviation est nocturne et ne dure que quelques minutes (5 à 7 min). Elle est marquée par le rejet de l'ancienne cuticule grâce aux contractions des somites abdominaux. On assiste à un gonflement de l'animal (absorption massive d'eau) qui se débarrasse en premier lieu de la partie céphalothoracique dorsale, se détachant parfois de la partie ventrale, puis du revêtement cuticulaire abdominal.

Evolution de l'épaisseur de la cuticule

La figure 1 montre l'évolution de l'épaisseur de la cuticule au niveau du pléopode 2, prélevé aux stades B, C, D₀-D₁, D₂ et D₃. Une augmentation de l'épaisseur de la cuticule postexuviale est observée entre les stades B ($26,3 \pm 0,8 \mu\text{m}$) et C ($28,5 \pm 1,4 \mu\text{m}$).

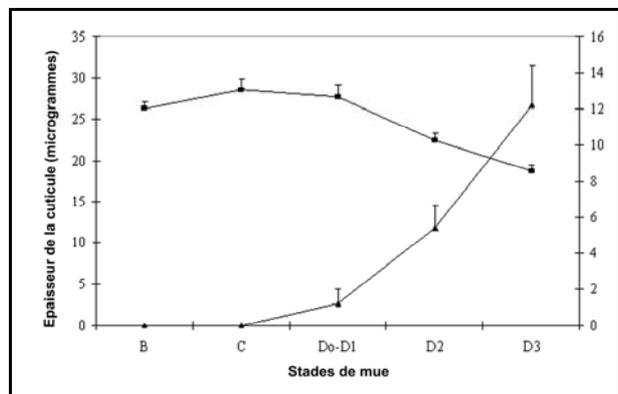


Figure 1: Evolution de l'épaisseur moyenne (μm) des cuticules nouvelle (▲) et ancienne (■) au cours d'un cycle de mue chez *Penaeus kerathurus* (moyenne \pm déviation standard; $n=5-7$).

Ce n'est qu'à partir de D₀-D₁ que la cuticule subit une résorption partielle qui se poursuit jusqu'à la veille de l'exuviation où l'ancienne cuticule ne mesure plus que $18,7 \pm 0,8 \mu\text{m}$. Parallèlement à ce processus de digestion des couches pré-exuviales les plus profondes, les premières strates de la nouvelle cuticule se forment et atteignent à l'approche de l'exuviation $12 \mu\text{m}$ environ. L'analyse statistique a montré l'existence de différences très hautement significatives de l'épaisseur moyenne de l'ancienne cuticule au cours des différents stades de mue ($F_{\text{obs}} = 30,4$; $P < 0,0001$). Les valeurs moyennes de la nouvelle cuticule sont significativement différentes ($F_{\text{obs}} = 4,57$; $P < 0,05$).

Evolution de la protéinémie et de la lipémie

Le dosage des protéines et des lipides hémolympatiques au cours des différents stades de mue reconnus (Fig. 2) montre de sensibles variations quantitatives.

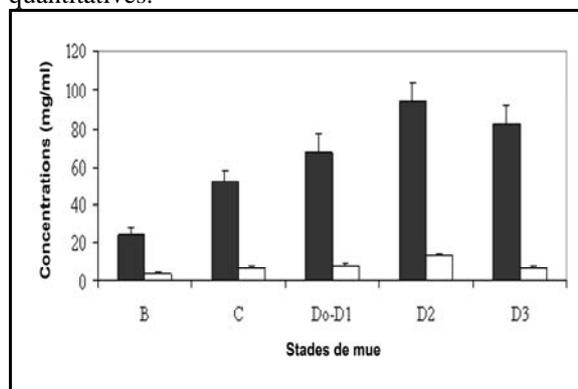


Figure 2 : Evolution de la protéinémie (■) et de la lipémie (□) au cours d'un cycle de mue chez *Penaeus kerathurus* (moyenne \pm déviation standard; $n = 5$).

La plus faible protéinémie observée en post-mue (B) ($24,2 \pm 3,2 \text{ mg/ml}$) double en intermue (C) et atteint sa valeur maximale ($93,5 \pm 10,6 \text{ mg/ml}$) en D₂. A l'approche de l'exuviation (D₃), la protéinémie baisse progressivement ($82,6 \pm 8,7 \text{ mg/ml}$). Une évolution similaire de la lipémie est observée (Fig. 2). Sa plus faible teneur ($3,4 \pm 0,8 \text{ mg/ml}$) est déterminée en B et sa plus forte ($13,6 \pm 1,3 \text{ mg/ml}$) en D₂. Au stade D₃, les concentrations lipidiques dans l'hémolymphe sont réduites à $6,6 \pm 1,8 \text{ mg/ml}$. La comparaison statistique de la protéinémie au cours des différents stades de mue est significative ($F_{\text{obs}} = 9,82$; $P < 0,05$) comme c'est le cas pour la lipémie ($F_{\text{obs}} = 12,8$; $P < 0,05$).

DISCUSSION

Cycle de mue

Dans nos conditions expérimentales la durée totale du cycle de mue de *P. kerathurus* est de $26,5 \pm 4,5$ jours. Elle est proche des valeurs signalées chez les crevettes du genre *Penaeus* [9, 26, 31]. Par contre, les variations des durées des stades de mue observées chez *P. kerathurus* sont dues probablement à l'influence de certains facteurs abiotiques, tels que les conditions d'élevage (photopériode, température, substrat) et biotiques (sexe, alimentation, taille des individus).

De nombreux travaux ont mis en évidence l'effet de la taille des crevettes [25, 32], de l'éclairage [33-37], de la température [35], de l'alimentation [38] sur la durée des stades de mue, le développement et la survie en général des crustacés. Ainsi, chez *P. kerathurus* élevé à 18°C , la durée est de 25 à 30 jours [9] et de 20 à 30 jours chez *P. japonicus*, élevé à 20°C [31].

La durée du cycle de mue chez *P. esculentus* maintenu à $25 \pm 1^\circ\text{C}$ (salinité comprise entre 32 et 36 psu) est de 20 jours approximativement [39]. Chez *P. setiferus*, la durée du cycle de mue est de $13,6 \pm 1$ jours (température d'élevage comprise entre 27 et 29°C) et de $11,5 \pm 1$ jours chez *P. stylirostris* maintenue aussi à la même température [40]. En revanche, *P. vannamei*, acclimaté à une température de $20 - 22^\circ\text{C}$ et une salinité de 28 - 30 psu, a un cycle de mue relativement plus long, d'une durée de 34 \pm 6,5 jours [4].

Sécrétion cuticulaire

L'étude histologique du tégument périphérique de *P. kerathurus* montre que la sécrétion de la cuticule pré-exuviale débute à partir du stade D₀-D₁, et se poursuit jusqu'au stade D₃. A ce stade, la nouvelle cuticule est environ dix fois plus épaisse qu'en début de la prémue.

Du point de vue physiologique, cette période préexuviale est caractérisée par une résorption progressive des couches cuticulaires les plus profondes. Parallèlement, la cuticule pré-exuviale, composée de l'épicuticule et de la couche pigmentaire, est mise en place comme chez la

majorité des crustacés [8, 41-43]. Chez les Décapodes, l'épicuticule est composée d'une couche externe et d'une couche interne qui sont intimement liées.

La première, qui comprend généralement 5 strates, sauf au niveau des régions cuticulaires perméables où elle ne compte jamais plus de 2 strates, est d'aspect trilamellaire [44]. La couche pigmentaire, à son tour, se minéralise après la mise en place des microfibrilles chitinoprotéiques [44, 45]. Au cours du cycle de mue, l'épaisseur de cette couche est comprise entre 7,6 µm (stades A et D) et 8,8 µm (stade C) [23]. En D₃, la couche membraneuse, dépourvue de constituants minéraux subit une gélification [46].

A l'exuviation, l'épicuticule est généralement tannée et ne semble plus subir de modifications structurales notables depuis sa formation jusque et y compris le stade d'intermue [41]. A partir du stade A, jusqu'au début de l'intermue, les premières strates post-exuviales se minéralisent avec la sécrétion de la couche membraneuse qui se termine en fin d'intermue. Au cours de cette dernière, l'épaisseur totale de la cuticule est de 28,5 µm mais peut mesurer 47,4 µm chez des individus de longueur totale de 12 à 14 cm [24]. En intermue, l'épaisseur de la cuticule de *P. kerathurus* peut atteindre jusqu'à 53,9 µm [23].

Variations de la protéinémie et de la lipémie

Les concentrations plus élevées des protéines hémolympatiques par rapport à celles des lipides s'expliqueraient par le fait qu'elles sont utilisées dans la croissance somatique, en période d'intermue, et forment par conséquent une réserve moins importante que celle des lipides mobilisés dans l'hépatopancréas.

D'une manière générale, les protéines sont présentes en quantités importantes dans l'hémolymphe en période pré-exuviale, alors que dans l'hépatopancréas les teneurs en protéines et en lipides baissent considérablement. En effet, une partie de ces réserves est utilisée pour la couverture des besoins énergétiques et pour édifier la nouvelle cuticule.

Chez *P. kerathurus*, comme chez la majorité des Crustacés Décapodes, les plus faibles concentrations en protéines sont observées en prémue et les plus faibles à l'exuviation et au cours de la post-mue. Les concentrations maximales en D₂ s'expliqueraient d'une part, par la digestion des couches les plus profondes de l'ancienne cuticule, et d'autre part, par l'orientation du métabolisme vers une utilisation accrue de ces composés organiques pour la synthèse cuticulaire pré-exuviale.

Les protéinémies maximales en prémue et minimales en postmue sont retrouvées chez *P. argus* [47], *Carcinus maenas* [48], *Crangon vulgaris* [49], *P. duorarum* [50], *P. japonicus* [31], *C. mediterraneus* [10] et *P. vannamei* [4]. A l'inverse de la protéinémie, les lipides hémolympatiques ont été peu étudiés comparés à leurs variations dans l'hépatopancréas et les gonades au cours de la vitellogenèse. Chez *P. japonicus* [31], des variations

significatives sont signalées au cours du cycle de mue; les concentrations varient entre 8 et 11 mg/ml chez les adultes et entre 6 et 11,5 mg/ml chez les juvéniles, avec un minimum en post-mue et un maximum en pré-mue. Ces auteurs trouvent également une faible variation de la lipémie au cours du cycle de mue et attribuent cela à l'implication peu importante des lipides dans la composition de la cuticule. Les principales fractions lipidiques (phospholipides, triglycérides et cholestérol) de l'hémolymphe augmentent progressivement au cours du cycle de mue [11, 51-53] et les phospholipides constituent la fraction majeure [52, 53], notamment au cours de la vitellogenèse [54].

D'une manière générale, les variations des teneurs des principaux constituants organiques au cours du cycle de mue sont en rapport avec le processus de la mue mais aussi avec l'influence indirecte des facteurs biotiques (état nutritionnel, stade de développement, cycle sexuel, sexe, parasitisme) et abiotiques (température, salinité, éclaircissement, oxygène dissous) qui, par l'intermédiaire du contrôle neuroendocrinien, modifieraient la composition biochimique de l'hémolymphe.

REFERENCES

- [1]- Roer R., Dillaman R., 1984.- The structure and calcification of the crustacean cuticle. *Amer. Zool.*, 24: 893-909.
- [2]- Stevenson J.R., 1985.- Dynamics of the integument. 1-41, in: Bliss D.E et Mantel L.H. The biology of crustacean. Acad. Press. NY, (9).
- [3]- Jeuniaux C., Compere P., Goffinet G., 1986.- Structure, synthèse et dégradation des chitinoprotéines de la cuticule des Crustacés Décapodes. *Bull.Zool.*, 53: 183-196.
- [4]- Chan S.M., Rankin S.M., Keeley S.M., 1988.- Characterisation of the molt stages in *Penaeus vannamei*: setogenesis and hemolymph levels of total protein, ecdysteroids and glucose. *Biol. Bull.*, 175: 185-192.
- [5]- Marlowe R.L., Dillaman R.M., Roer R.D., 1994.- Lectin binding by crustacean cuticle: the cuticle of *Callinectes sapidus* throughout the molt cycle, and the intermolt cuticle of *Procambarus clarkia* and *Ocypode quadrata*. *J. Crustacean Biol.*, 14: 231-246.
- [6]- Pierce D.C., Butler K.D., Roer R.D., 2001.- Effects of exogenous N-acetylhexosaminidase on the structure and mineralization of the post-ecdysial exoskeleton of the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 128B: 691-700.
- [7]- Promwikorn W., Kirirat P., Thaweethamseewee P., 2004.- Index of molt staging in the black tiger shrimp (*Penaeus monodon*). *Songklanakarin J. Sci. Technol.*, 26 (5): 765-772.

- [8]- Promwikorn W., Boonyoung P., Kirirat P., 2005.- Histological characterization of cuticular depositions throughout the molting cycle of the black tiger shrimp (*Penaeus monodon*). *Songklanakarin J. Sci. Technol.*, 27 (3): 765-772.
- [9]- Cuzon G., Ceccaldi, H.J., 1971.- Evolution des protéines de l'hémolymphe de *Penaeus kerathurus* durant le jeûne. *Théthys*, 3 (2) : 247-250.
- [10]- Herberts C.H., Andrieux N., De Frescheville J., 1978.- Variations des protéines de l'hémolymphe au cours du cycle de mue chez *Carcinus mediterraneus* Czerniavsky : analyse électrophorétique et immunochimique. *Can. J. Zool.* 56: 1735-1743.
- [11]- Barclay MC., Dall W., Smith D.M., 1983.- Changes in lipids and protein during starvation and the moulting cycle in the tiger prawn, *Penaeus esculentus* Haswell. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 68: 229-244.
- [12]- Shafir S., Tom M., OVADIA M., LUBZENS E. 1992.- Protein, vitellogenin, and vitellin levels in the hemolymph and ovaries during ovarian development in *Penaeus semisulcatus* (de Haan). *Biol. Bull.*, 183: 394-400.
- [13]- Terwilliger R. N.B., 1999.- Hemolymph proteins and molting in Crustaceans and Insects. *Integr. Comp. Biol.*, 39 (3): 589-599.
- [14]- Pratoomchart B., Sawangwong P., Pakkong P., Machado J., 2002.- Organic and inorganic compound variations in hemolymph, epidermal tissue and cuticle over the molt cycle in *Scylla serrata* (Decapoda). *Comp. Biochem. Physiol.* 131A: 243-255.
- [15]- Wang W., Wang A., Wang L., Liu Y., Sun R., 2003.- Calcium, phosphorus and adenylate levels and Na⁺-K⁺-ATPase activities of prawn, *Macrobrachium nipponense*, during the moult cycle. *Comp. Biochem. Physiol.* 134A: 297-305.
- [16]- Maurin C., Campillo A., Yahyaoui A., Nouar A., Quer J.-C., 1982.- Poissons et crevettes des fonds chalutables algériens. Leur répartition en fonction de certains facteurs écologiques. *Cent. Etud. Rech. Pêche. Alger.*
- [17]- Derbal F., 1993.- Aperçu sur la faune ichtyologique et carcinologique des fonds chalutables du golfe d'Annaba. *Pêche maritime*, Moreux. S.A eds., Paris, mai 1993: 247-249.
- [18]- Yahiaoui M., Nouar A., Messili A., 1986.- Evaluation des stocks de deux espèces de crevettes profondes de la famille des péneïdés: *Aristeus antennatus* et *Parapenaeus longirostris*. *F.A.O., Fish. Rep.*, 347: 221-231.
- [19]- Derbal F., Kara M. H., 2006.- Données préliminaires sur la biologie de la crevette *Plesionika edwardsii* (Crustacea, Pandalidae) du golfe d'Annaba (Algérie, est). *Bull. INSTM*, NS (9). Actes des 7^{èmes} Journées de l'ATSMer, Zarzis, Tunisie.
- [20]- Abdenmour C., Smith, B.D., Boulakoud M.S., Samraoui B., Rainbow P.S., 2000.- Trace metals in marine, brackish and freshwater prawns (Crustacea, Decapoda) from northeast Algeria. *Hydrobiologia*, 432: 217-227.
- [21]- Draredja B., Derbal F., 1997.- Données synthétiques sur les peuplements floro-faunistiques du lac Mellah (Algérie Septentrionale). *Synthèse*, 2: 79-89.
- [22]- Derbal F., Kara M.H., 2005.- Contribution à l'inventaire de la faune invertébrée des côtes de l'Est algérien. *Marine & Coastal Protected Areas*, (Eds) CHOUIKHI, A & MENIOUI, M. *Inter-islamic Science & Technology Network on Oceanography*, 2005: 237-246.
- [23]- Soltani N., Bezzazel N. 2002.- Profil des ecdystéroïdes hémolympatiques et corrélations avec la sécrétion cuticulaire au cours d'un cycle de mue chez la crevette *Penaeus kerathurus*. *J. Rech. Oceanogr.*, 27 (34): 226-231.
- [24]- Morsli M.S., Soltani N., 2003.- Effets d'un insecticide inhibiteur de la synthèse de la chitine, le diflubenzuron, sur la cuticule de la crevette *Penaeus kerathurus*. *J. Rech. Oceanogr.* 28 (1-2): 85-88.
- [25]- Schafer H.J., 1967.- Chitin resorption by *Penaeus duorarum*. *Contr. Fdn mar. Sci.*, Mexico., 1: 8 p.
- [26]- Cognie D., 1970.- Contribution à l'étude de la biologie de *Penaeus kerathurus* (Crustacé, Décapode) en fonction du cycle d'intermue. Thèse de Doctorat. Univ. Aix Marseille II, France, 83 p.
- [27]- Gabe M., 1968.- Techniques histologiques. Masson & Cie. Ed. Paris: 113 p.
- [28] Martoja R., Martoja M., 1967.- Initiations aux techniques d'histologie animale. Masson et Cie. Eds., Paris. 345 p.
- [29]- Bradford M.M., 1976.- A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilising the principle of protein-dye binding. *Analyt. Biochem.*, 72. 248-254.
- [30]- Goldsworthy G.M., Mordue W., Guthkelch J., 1972.- Studies on insect adipokinetic hormones. *Gen. Comp. Endocr.* 18: 545-551.
- [31]- Bourguet J.P., Exbrayat J.M., 1977.- Sur quelques aspects de la croissance, du développement sexuel et du métabolisme chez *Penaeus japonicus*. Influence des facteurs externes et internes. Thèse Doctorat d'Etat, Univ. USTL, Montpellier, France, 138 p.
- [32]- Zein-Eldin Z.P., 1961.- Shrimp physiology. Annual Report, Fishery Research Galveston Biological Laboratory. *Circ. Fish. Wildl. Serv. Wash.*, (129): 44-48.
- [33]- Aiken D.E., 1969.- Photoperiod, endocrinology and the crustacean molt cycle. *Science*, NY, 1964: 149-155.

- [34]- Kurup N.G., 1970.- Effects of photoperiod on molting in *Hemigrapsus nudus* Dana. *Curr. Sci.*, Bangalore, 39 (7): 149-151.
- [35]- Mason J.C., 1978.- Effects of temperature, photoperiod, substrate, and shelter on survival, growth and biomass accumulation of juvenile *Pacifastacus leniusculus* in culture. *Freshwat. Crayfish*, Hintenthal (4): 73-82.
- [36]- Aiken D.E., Martin Roubichaud W.J., Waddy S.L., 1983.- Seasonal differences in the effects of photoperiod on survival and development of larval American lobsters (*Homarus americanus*). *J. World Maricul. Soc.*, Baton Rouge, 13: 287-293.
- [37]- Diaz A.C., Sousa L.G., Cuartas E.I., Petriella A.M., 2003.- Growth, molt and survival of *Palaemonetes argentinus* (Decapoda, Caridea) under different light-dark conditions. *Iheringia, Sér. Zool.* Porto Alegre, 93 (3): 249-254.
- [38]- Diaz A.C., Sousa L.G., Petriella A.M., 2001.- Growth of the prawn, *Palaemonetes argentinus* Nobili, 1901 (Decapoda, Palaemonidae) on different feeds. *Crustaceana*, Leiden, 74 (9): 861-870.
- [39]- Smith D.M., Dall W., 1985.- Molt staging the tiger prawn *Penaeus esculentus*. *CSIRO. Div. Fish. Resear. Elev. Aust.*: 89-93.
- [40]- Robertson N.L., Bray W., Leung-Trujillo J., Lawrence A., 1987.- Practical molt staging of *Penaeus setiferus* and *Penaeus stylirostris*. *J. World. Aquac. Soc.*, 18 (3): 180-185.
- [41]- Skinner D.M., 1985.- Molting and regeneration. 43-146, in: *The Biology of the Crustacea*. Bliss D.E & Mantel L.H., Eds., NY. 9.
- [42]- O'brien J.J., Skinner D.M., 1988.- Characterisation of enzymes that degrade crab exoskeleton. II. Two acids proteinase activities. *J. Exp. Zool.* 246: 124-131.
- [43]- Compere P., 1988.- Mise en place de l'épicuticule chez le crabe *Carcinus maenas*. In : Actes de colloques (8), Ifremer, France : 47-54.
- [44]- Compere P., Goffinet G., 1988.- Aspects ultrastructuraux et fonctionnels de diverses régions cuticulaires non minéralisées d'un Crustacé Décapode, *Carcinus maenas*. *Annl. Soc. R. Zool. Bel.* T. 117 (2): 159-173.
- [45]- Giraud-Guille M.M., 1984.- Fine structure of the chitin-protein system in the crab cuticule. *Tissue Cell.*, 16 (1): 75-92.
- [46]- Spindler-Barth M., Van Wormhoudt A., Spindler K.D., 1990.- Chitinolytic enzymes in the integument and midgut-gland of the shrimp *Palaemon serratus* during the moulting cycle. *Mar. Biol.*, 106: 49-52.
- [47]- Travis D.F., 1955. The molting cycle of the spiny lobster *Panulirus argus* Latreille. III. Physiological changes wich occur in the blood and urine during the normal molting cycle. *Rap. Biol. Bull.*, 109 (3): 484-503.
- [48]- Robertson J.D., 1960.- Ionic regulation in the crab *Carcinus maenas* (L.) in relation to the molting. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1: 183-212.
- [49]- Djangmah J.H., 1970.- The effects of feeding and starvation on copper in the blood and hepatopancreas and on lood of *Crangon vulgaris* (Fabricius). *Comp. Biochem. Physiol.* 32: 709-731.
- [50]- Bursley C.R., Lane C.E., 1971.- Ionic and protein concentration changes during the molt cycle of *Penaeus duorarum*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 40: 155-162.
- [51]- Teshima S., Kanazawa A., Okamoto H., 1977.- Variation in lipids classes during molting cycle of the prawn *Penaeus japonicus*. *Mar. Ecol.*, 39: 129-136.
- [52]- Galois R.G., 1984.- Variations de la composition lipidique tissulaire au cours de la vitellogenèse chez la crevette *Penaeus indicus* Milne Edwards. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 84: 155-166.
- [53]- Lautier J., Lagarrigue J.G., 1986.- Lipid metabolism of the male crab *Pachygrapsus marmoratus* during the moulting cycle. *Biochem. Syst. Ecol.*, 14 (6): 675-680.
- [54]- Lautier J., Lagarrigue J.G., 1988.- Lipid metabolism of the crab *Pachygrapsus marmoratus* during vitellogenesis. *Biochem. Syst. Ecol.*, 16 (2): 203-212.