

CYCLE BIOLOGIQUE ET INVERSION SEXUELLE DU CRUSTACÉ DÉCAPODE NATANTIA *PROCESSA EDULIS*

par

Pierre Noël

Laboratoire de Zoologie, Université Paris VI (1).

Résumé

L'étude biométrique des populations de *Processa edulis* présentes à différents moments de l'année à Roscoff montre que l'espèce se reproduit comme mâle la première année, change de sexe en fin d'été et se reproduit comme femelle l'année suivante, avant de disparaître à l'âge de deux ans. Une liste des *Natantia* chez lesquels on a signalé un hermaphrodisme protandrique est donnée à titre comparatif.

Introduction

La biologie d'un certain nombre de Crevettes très communes sur nos côtes a été depuis plus d'un siècle l'objet de quelques travaux, comme par exemple ceux sur *Crangon crangon* (Lloyd et Yonge 1947 ; Tiews 1956 ; Schockaert 1968 a, b ; Dornheim 1969...), *Palaemon serratus* (Warrington 1855 ; Forster 1951 ; Cole 1958 ; Reeve 1969...) et *Hippolyte inermis* (Regnault 1968). En ce qui concerne la biologie des Processidae, il n'existe pas à notre connaissance d'études précises et on trouve tout au plus des travaux mettant au point la systématique (Nouvel et Holthuis 1957 ; Manning et Chace 1971) ou évoquant brièvement un point biologique particulier (Gurney 1923 ; Scheer 1960 ; Allen 1961 ; Kikuchi 1962 ; Thiriot 1963 ; Bourdon 1968).

Nos études sur la physiologie chromatique de *Processa edulis* (Noël 1972 a) nous ont conduit à nous intéresser aux différents paramètres biologiques pouvant influencer sur les changements de couleur de cette espèce, comme le sexe et l'âge. Ce sont les résultats de ces observations réalisées sur une année que nous rapportons ici.

Matériel et techniques

Récolte des animaux

P. edulis est une espèce très commune à Roscoff dans les herbiers de Phanérogames marines de faible profondeur et qui possède un rythme d'activité important caractérisé par l'alternance d'une phase

(1) 4, place Jussieu, 75230 Paris Cedex, 05.

diurne, où les animaux enfouis sont au repos, et une phase nocturne, où les animaux sont actifs. C'est pendant cette phase vagile que les animaux peuvent être récoltés le plus facilement, de nuit à basse mer, dans les herbiers de *Zostera marina* voisins de la Station biologique (Herbier de la croix de pierre). Un haveneau à mailles de 8 mm permet d'obtenir un échantillonnage représentatif de la population chez des individus de longueur totale supérieure à 20 mm.

Détermination de la longueur et du sexe

Nous avons considéré dans nos mesures la distance séparant la pointe du rostre de l'extrémité distale du telson. Cette longueur totale est obtenue par lecture directe en allongeant les animaux disposés en extension maximale contre une règle graduée. La précision obtenue, de l'ordre du millimètre, nous a semblé suffisante pour cette étude.

La distinction entre les mâles et les femelles s'effectue à la loupe binoculaire par examen des deux premières paires de pléopodes, appendices dont la morphologie varie avec le sexe comme chez tous les Natantia. La forme de l'endopodite de la première paire de pléopodes et la présence ou l'absence d'*appendix masculina* sur la deuxième nous ont servi de principaux critères. Cet *appendix masculina* se développe chez les jeunes de 12,5 à 15 mm et, bien qu'il soit déjà possible de distinguer certains mâles à partir de 13 mm, nous considérons comme juvéniles dans nos mesures, tous les individus de taille égale ou inférieure à 15 mm.

RÉSULTATS

Evolution des populations de *Processa edulis* au cours de l'année à Roscoff.

La figure 1 résume les mesures effectuées sur des populations de *P. edulis* récoltées au même endroit en décembre 1971 (90 animaux), avril (74), juillet (136) et octobre 1972 (350) soit, en tout, 650 animaux. On a représenté, pour chaque sexe, la fréquence relative des animaux récoltés chaque trimestre en fonction de leur taille (classes de 2 mm).

Entre décembre et avril, on observe peu de différences dans la distribution des individus. Pendant cette période froide, la croissance est faible ; selon la taille des animaux, nous avons observé en élevage au laboratoire une durée du cycle d'intermue de 20 à 50 jours en mars-avril contre 10 à 25 seulement en juillet, ce qui indique une croissance au moins deux fois plus faible. Sur la courbe, il existe deux sommets représentant probablement deux générations différentes à une année d'intervalle. Le premier est essentiellement formé de mâles de moins de 26 mm. On notera l'irrégularité de la répartition des mâles de taille inférieure à 20-22 mm qui correspond à une fraction d'animaux échappant à la récolte. Le deuxième sommet est formé de

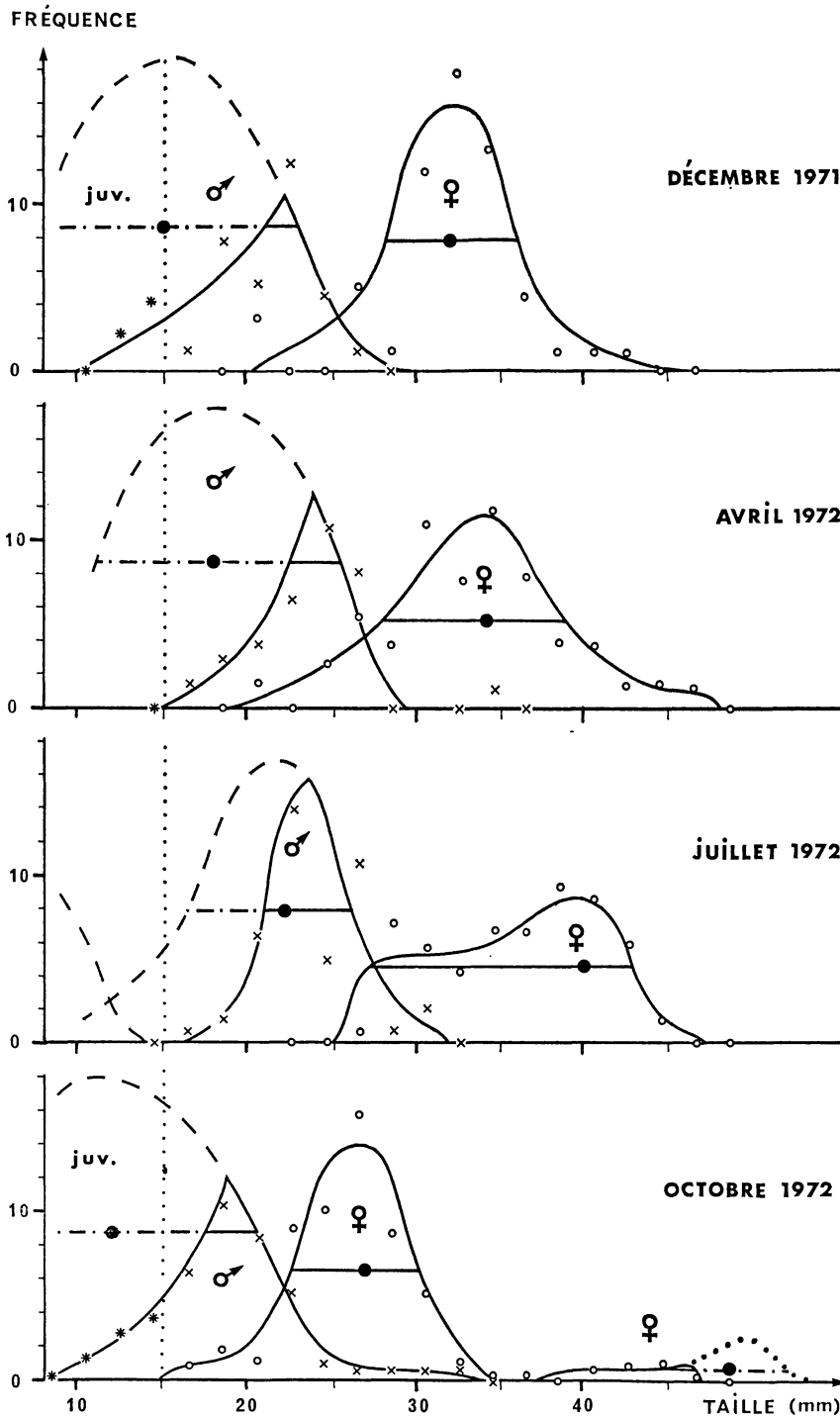


FIG. 1

Evolution trimestrielle de la taille des *Processa edulis* juvéniles (*), mâles (x) et femelles (o) à Roscoff. (Les tirets correspondent aux animaux ayant échappé à la récolte en raison de leur trop petite taille).

femelles de 28 à 38 mm, avec un maximum vers 32-35 mm. Quelques femelles ovigères apparaissent en avril (environ 16 p. 100).

En juillet, la proportion relative des mâles, lesquels sont devenus plus grands, a augmenté ; leur maximum dans la distribution semble se situer vers 20-22 mm. La courbe de répartition des femelles a un maximum situé vers 40 mm. A cette époque de l'année, toutes les femelles sont ovigères, à l'exclusion toutefois des femelles parasitées. Les maximums se sont déplacés depuis avril vers les tailles plus grandes d'environ 6 mm. La croissance reprend donc au printemps et en été ; sa valeur est en moyenne de 7 mm en trois mois pour les individus dont la longueur totale est de 25 à 35 mm. Ceci correspond à peu près à des données que nous avons obtenues au laboratoire à une température de 13 à 16 °C.

En octobre, on observe trois pics. Le premier est constitué par des mâles de 15-23 mm, le second par des femelles non ovigères de 20-32 mm avec un maximum vers 27 mm et le dernier, vers 45-47 mm, représente des femelles âgées (rarement ovigères) dont la taille moyenne a augmenté d'environ 6 mm depuis juillet.

Interprétation des résultats

En octobre, le premier pic observé vers 17 mm pour les mâles doit nécessairement être décalé vers des tailles plus faibles, car le procédé de récolte utilisé ne permet pas d'obtenir tous les animaux de petite taille. Il est possible de situer ce pic vers 10-12 mm. En effet, comme on observe un nombre maximal de larves de *P. edulis* dans le plancton côtier en septembre (Thiriot 1963), on peut en déduire un nombre maximal de stades postlarvaires en octobre. Or, on sait que la métamorphose intervient vers 8-9 mm et que la taille des postlarves est de 10-12 mm (Gurney 1923). Le maximum de distribution des juvéniles en octobre se situe donc bien vers 10-12 mm.

Les résultats concernant le deuxième pic d'octobre correspondent mal aux données antérieures. En effet, le taux de croissance entre avril et juillet laisse prévoir pour octobre la présence d'un pic d'animaux mâles vers 26-28 mm. Ce pic existe bien, mais il s'agit de femelles. Tout se passe donc comme si les mâles se transformaient en femelles à la fin de la période de reproduction.

Les résultats obtenus au cours des autres mois correspondent bien entre eux. On notera un taux de croissance à peu près régulier un peu inférieur à 2 mm par mois en moyenne, du printemps à l'automne et un net ralentissement entre décembre et avril, c'est-à-dire pendant la saison froide.

DISCUSSION

Arguments en faveur de l'hermaphrodisme chez *Processa*.

Trois explications sont possibles pour interpréter le changement de répartition des sexes observé entre juillet et octobre. La première serait l'existence de migrations importantes n'affectant qu'une cer-

taine catégorie de la population après la période de reproduction et qui modifieraient la répartition des sexes. Mais, *P. edulis* étant une espèce particulièrement sédentaire, limitée à un biotope très particulier (herbiers de *Zostera marina*) où elle est présente toute l'année avec une fréquence à peu près constante, il ne semble pas que cette hypothèse soit valable.

Une seconde explication faisant intervenir une différence de croissance entre les mâles et les femelles impliquerait que le taux de croissance des femelles soit double de celui des mâles pour justifier l'emplacemement des pics observés. Or, des études au laboratoire nous ont montré un taux de croissance à peu près comparable entre les mâles et les femelles (Noël 1972 b) et, à notre connaissance, il n'existe actuellement aucun exemple d'une telle différence chez les Crustacés gonochoriques dont le dimorphisme sexuel est toujours assez faible.

P. edulis n'ayant pas de migrations et ne présentant pas de différence de croissance entre les deux sexes, il est difficile d'expliquer le phénomène observé autrement que par une inversion sexuelle, c'est-à-dire par l'existence d'un hermaphrodisme protandrique.

On remarquera que les modifications des caractères sexuels secondaires entraînées par cette inversion sexuelle du mâle en femelle sont faibles : elles font intervenir chez le mâle la suppression du lobe interne de l'endopodite du pléopode I et de l'*appendix masculina* du pléopode II. Ce passage de la morphologie du mâle à celle de la femelle pourrait s'effectuer en une seule mue, comme dans le cas d'*Hippolyte inermis* (Veillet et al. 1963).

Chez les jeunes femelles, pendant la période de repos sexuel (hiver), la gonade est peu développée. Après dissection, on peut observer à la fois des oviductes médians et des canaux déférents postérieurs ; cet ovaire semble ressembler davantage à celui de *Lysmata seticaudata* qu'à celui de *Pandalus borealis* (Berreur-Bonnenfant et Charniaux-Cotton 1965). Chez les femelles en vitellogenèse, il est très développé et occupe une large portion du céphalothorax postérieur où il est très visible par transparence. La taille des femelles ovigères se situe entre 25,5 et 43,5 mm.

On notera à Roscoff, la présence de quelques femelles primaires (ne passant pas par le stade mâle) ainsi que de rares mâles de taille supérieure à 30 mm et qui ne semblent pas pouvoir donner des femelles.

L'hermaphrodisme chez les Natantia

On connaît depuis longtemps des cas de protandrie chez les Natantia. Le fait a été mis en évidence pour la première fois chez *Lysmata seticaudata* par Spitschakoff (1912) puis chez divers autres Carididés, notamment chez les Pandalidae (Berkley 1929 et 1930). Depuis, on en connaît une vingtaine d'espèces dont l'hermaphrodisme protandrique peut être occasionnel, partiel ou obligatoire selon l'espèce dans le même genre (*Pandalus* par exemple), ou même selon la population dans la même espèce (*Pandalus borealis*).

Le tableau suivant résume les différentes espèces de Natantia chez lesquelles on a étudié ou envisagé un hermaphrodisme protandrique.

Liste des espèces de Natantia chez lesquelles on a étudié ou envisagé un hermaphrodisme protandrique.

PENEIDAE

Solenocera membranacea : Heegard 1967.

PANDALIDAE

Pandalus borealis : Berkeley 1930, Leopoldseder 1934, Jagersten 1936, Hjort et Ruud 1938 *a* et *b*, Rasmussen 1942 et 1953, Scattergood 1952, Allen 1959, Carlisle 1959, Squires 1961, Charniaux-Cotton 1963 et 1967, Buttler 1964, Berreur-Bonnenfant et Charniaux-Cotton 1965, Haynes et Wigley 1969.

Pandalus jordani : Pruter et al. 1952, Butler 1964.

Pandalus danae : Berkeley 1929, Butler 1964.

Pandalus hypsinotus : Igarashi 1951, Butler 1964.

Pandalus platyceros : Butler 1964, Hoffman 1968, 1969 et 1972.

Pandalus montagui : Leloup 1936, Mistakidis 1957, Allen 1963, Couture et Trudel 1969.

Pandalus montagui tridens : Butler 1964.

Pandalus stenolepis : Butler 1964.

Pandalus goniurus : Butler 1964.

Pandalus kessleri : Jagersten 1936, Kubo 1951, Aoto 1952, Aoto et al. 1956.

Pandalus nipponensis : Tamura 1950.

Pandalus dispar : Butler 1964.

(D'autres Pandalidae sont uniquement gonochoriques ; il s'agit de *Pandalus propinquus* : Jagersten 1936, *P. bonnieri* : Pike 1952, *P. magnoculus* : Yaldwyn 1960, *Dichelopandalus leptoceros* : Scattergood 1952, et *Pandalina brevirostris* : Allen 1965.)

HIPPOLYTIDAE

Lysmata seticaudata : Spitschakoff 1912, Dohrn 1950, Carlisle et Dohrn 1952, Carlisle 1953 et 1954, Charniaux-Cotton 1958.

Lysmata nilita : Dohrn et Holthuis 1950.

Hippolyte inermis : Reverberi 1950, Veillet et al. 1963.

Chorismus antarcticus : Yaldwyn 1966.

CAMPYLONOTIDAE

Campylonotus rathbunae : Yaldwyn 1960.

Campylonotus semistriatus : Yaldwyn 1960.

CRANGONIDAE

Crangon crangon : Boddeke 1962 et 1968, Schockaert 1968 *a* et *b*.

Argis dentata : Fréchette, Corriveau et Couture 1970.

A part quelques cas isolés et peu étudiés dans d'autres familles, l'analyse de la liste précédente montre que l'hermaphrodisme protandrique est surtout répandu chez les Pandalidae et les Hippolytidae. La présence d'un hermaphrodisme chez les Processidae n'a encore jamais été signalée. Toutefois, il ne saurait nous surprendre en raison des multiples affinités déjà mises en évidence entre ces familles très voisines.

Gurney (1923), en étudiant le développement larvaire de *Processa*, constate sa très grande ressemblance avec celui des Pandalidae et avec celui de certains Hippolytidae (*Spirontocaris*). Il propose une reconsidération de la tribu des Polycarpinea comprenant les Hippolytidae, les Pandalidae et les Processidae tout en excluant les Alpheidae dont le développement larvaire et les adultes ont des caractères différents.

Lebour (1936) rapproche le genre *Processa* de certains Hippolytidae (*Caridion*, *Spirontocaris* et plus particulièrement *Lysmata*) et aussi des Pandalidae (*Pandalus*, *Pandalina*).

Holthuis (1955) considère séparément les Pandalidae d'une part (superfamille des Pandaloida) et les Processidae, Hippolytidae et Alpheidae d'autre part (superfamille des Alpheoida) tout en écartant quelque peu les Alpheidae qui se rapprocheraient davantage des Palaemonidae.

Enfin, la physiologie chromatique de *Processa edulis* (Noël 1972 a) a permis des rapprochements entre ce Processidae et certains Hippolytidae (*Lysmata seticaudata* et *Hippolyte varians*). L'absence curieuse de travaux sur la physiologie chromatique des Pandalidae ne permet pas de situer cette famille par rapport aux deux autres sur ce point.

Aux ressemblances du développement larvaire, de la morphologie et de la physiologie chromatique pourrait donc s'ajouter une ressemblance de la physiologie sexuelle au sein du groupe constitué par les trois familles : Hippolytidae, Pandalidae et Processidae.

CONCLUSION : CYCLE BIOLOGIQUE DE *PROCESSA EDULIS*.

Considérons pour chaque sommet représentant une génération l'étendue de la répartition à la demi-valeur du maximum (Fig. 1). Lorsque l'on reporte les valeurs obtenues en fonction du temps (pour chaque récolte), on obtient un schéma représentant le cycle biologique probable de *P. edulis* à Roscoff (Fig. 2). Ce cycle biologique semble se dérouler de la façon suivante.

L'incubation des œufs et l'éclosion des jeunes larves a lieu tout l'été (d'avril à septembre) par les femelles qui peuvent probablement pondre et incubé jusqu'à une demi-douzaine de fois pendant la saison chaude. L'incubation dure normalement 21 à 23 jours à 16°.

Les larves issues de ces œufs se rencontrent dans le plancton côtier de mai à novembre, avec un maximum en septembre (Thiriot 1963). Nous ne reviendrons pas sur les études du développement larvaire de *P. edulis*, tout à fait semblable à celui de *P. canaliculata* chez qui ont été décrits 8 à 9 stades larvaires de l'éclosion à la métamorphose (Gurney 1923 ; Lebour 1936).

Après la métamorphose qui intervient vers 9 mm, les postlarves gagnent les herbiers de Zostères où elles poursuivent leur croissance en hiver. Les juvéniles atteignent une taille de 18-23 mm et la maturité sexuelle est acquise. Ces mâles fécondent les femelles (plus âgées d'un an) du printemps jusqu'à la fin de l'été, d'avril à septembre.

A la fin de cet été, ayant atteint la taille de 24-28 mm à un an et demi, les mâles changeraient de sexe en une seule mue. Ces nouvelles femelles passent l'hiver pendant lequel l'ovaire se développe et ne commencent à pondre qu'au printemps suivant, lorsqu'elles ont une taille de 31-35 mm. L'ensemble des femelles se reproduit tout l'été, leur taille peut atteindre 46 mm. Leur vie se termine après la reproduction, au cours de leur troisième automne-hiver, vers l'âge de

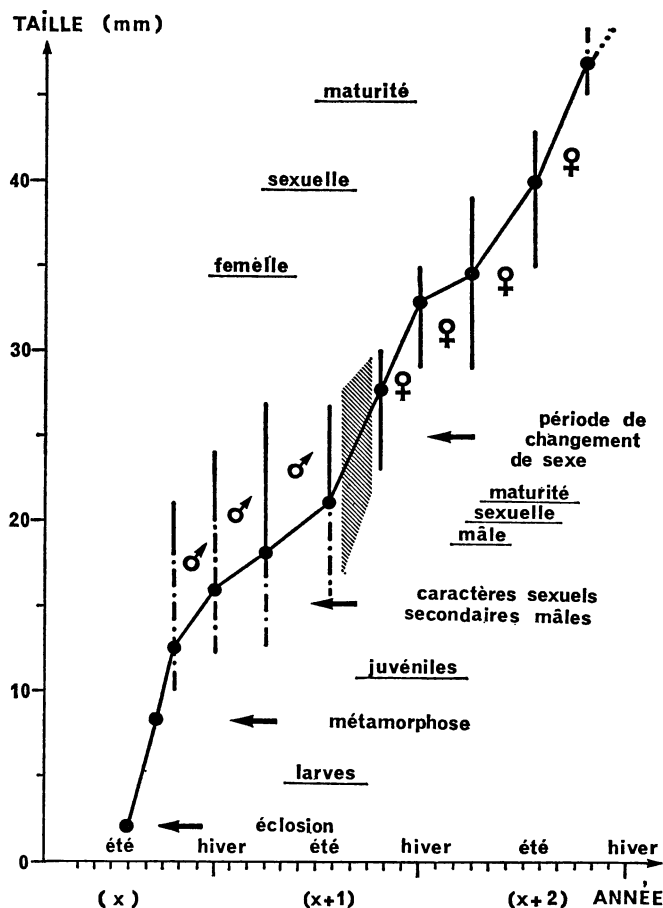


FIG. 2
Cycle biologique de *Processa edulis* à Roscoff.

deux ans et demi. Certains individus particulièrement vigoureux semblent franchir ce cap et atteindre le printemps suivant, mais ils ne se reproduisent pas et disparaissent rapidement.

Dans cette étude, nous avons montré principalement à l'aide de données biométriques l'existence d'un cas d'hermaphrodisme protandrique chez les Processidae. Il reste maintenant à préciser l'évolution de ces phénomènes au niveau de la morphologie et de l'histologie des gonades.

Summary

A biometrical study on populations of *Processa edulis* along the year at Roscoff shows this possible life cycle: individuals mate as male the first year, then, change one's sex at the end of summer and breed as female next year before disappearing at the approximate age of two years old. A list of Natantians which has been reported as protandrous hermaphrodites is given.

Zusammenfassung

Das biometrische Studium der *Processa edulis* Bevölkreugen die in verschiedenen Jahreszeiten in Roscoff vorhanden, zeigt dass die Art als Männchen während des ersten Jahres sich fortpflanzt, am Ende des Sommers sein Geschlecht wechselt, als Weibchen am nächsten Jahre sich vermehrt und stirbt wenn es zwei Jahren alt ist. Eine Liste des Natantia bei welchen ein protandrisches Hermaphroditismus bemerkt wurde, ist zum Vergleichung gegeben.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALLEN, J.A., 1959. — On the biology of *Pandalus borealis* Kröyer, with reference to a population of the Northumberland coast. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 38, pp. 189-220.
- ALLEN, J.A., 1961. — Observations on the genus *Processa* from Northumberland waters. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 13, 4, pp. 129-141.
- ALLEN, J.A., 1963. — Observations on the biology of *Pandalus montagui* (Crustacea, Decapoda). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 43, pp. 665-682.
- ALLEN, J.A., 1965. — Observations on the biology of *Pandalina brevirostris* (Rathke) (Decapoda, Crustacea). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 45, pp. 291-304.
- AOTO, T., 1952. — Sexual phases in the prawn *Pandalus kessleri* Czerniavski, with special reference to the reversal of sex. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, ser. 6 Zool., 15, 2, pp. 177-189.
- AOTO, T. et NISHIDA, H., 1956. — Effect of removal of eyestalks on growth and maturation of the oocytes in the hermaphrodite prawn, *Pandalus kessleri*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, ser. 6 Zool., 12, pp. 412-424.
- BERKELEY, A.A., 1929. — Sex reversal in *Pandalus danae*. *Am. Nat.*, 63, pp. 571-573.
- BERKELEY, A.A., 1930. — The post embryonic development of the common pandalids of British Columbia. *Contr. Canad. Biol. Fish.*, N.S., 6 (6), pp. 79-163.
- BERREUR-BONNENFANT, J. et CHARNIAUX-COTTON, H., 1965. — Hermaphroditisme protérandrique et fonctionnement de la zone germinative chez la crevette *Pandalus borealis* Kröyer. *Bull. Soc. zool. France* 90, pp. 243-259.
- BODDEKE, R., 1962. — Resultaten van drie jaar Garnalenonderzoek. *Visserijnieuws*, 15, 5, pp. 66-68.
- BODDEKE, R., 1968. — Sexual cycle and growth of the brown shrimp *Crangon crangon*. *Arch. neerl. Zool.*, 18, p. 427.
- BOURDON, R., 1968. — Les Bopyridés des mers européennes. *Mém. Muséum Hist. nat. Paris*, A, L, 2, pp. 77-424.
- BUTLER, T.H., 1964. — Growth, reproduction and distribution of pandalid shrimps in British Columbia. *J. Fish. Res. Board Canada*, 21, pp. 1403-1452.
- CARLISLE, D.B., 1953. — Studies on *Lyasmata seticaudata* (Risso). V. The ovarian inhibiting hormone and the hormonal inhibition of sex reversal. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 24, pp. 355-372.
- CARLISLE, D.B., 1954. — Studies on *Lyasmata seticaudata* Risso. VIII. The lack of influence of eye-stalk ablation and of eyestalk extracts on testicular weight and degree of development of the male genital ducts. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 25, pp. 241-245.
- CARLISLE, D.B., 1959. — On the sexual biology of *Pandalus borealis* (Crust. Decap.). I. Histology of incretory elements. II. The termination of the male phase. III. The initiation of the female phase. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 38, 3, pp. 381-394, 481-491, 493-506.

- CHARNIAUX-COTTON, H., 1958. — La glande androgène de quelques Crustacés Décapodes et particulièrement de *Lyasmata seticaudata*, espèce à hermaphroditisme protérandrique fonctionnel. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 246, pp. 2814-2817.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1963. — La gonade de *Pandalus borealis*, Crevette à hermaphroditisme protandrique fonctionnel. *Bull. Soc. zool. France*, 88, pp. 350-351.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1967. — Arrêt de la spermatogenèse chez la Crevette *Pandalus borealis* (Krøyer) après ablation des pédoncules oculaires. *C.R. Soc. Biol. France*, 161, 11, pp. 2100-2104.
- COLE, H.A., 1958. — Notes on the biology of the common prawn *Palaemon serratus* (Pennant). *Fish. Invest. London*, 2, 22, pp. 1-22.
- COUTURE, R. et TRUDEL, P., 1969. — Biologie et écologie de *Pandalus montagui* Leach (Decapoda Nantantia). II. Age, croissance et reproduction. *Natur. Canada*, 96, pp. 301-315.
- DOHRN, P.F.R., 1950. — Studi sulla *Lyasmata seticaudata* (Risso). I. Le condizioni normali della sessualità in natura. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 22, pp. 257-272.
- DOHRN, P.F.R. et HOLTHUIS, L.B., 1950. — *Lyasmata nilita*, a new species of prawn (Crustacea Decapoda) from the Western Mediterranean. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 22 (3), pp. 339-347.
- DORNHEIM, H., 1969. — Beiträge zur Biologie der Garnele *Crangon crangon* (L.) in der Kieler Bucht. *Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch.*, 20, 3-4, pp. 179-215.
- FORSTER, G.R., 1951. — The biology of the common prawn *Leander serratus* Pennant. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 30, 2, pp. 333-360.
- FRECHETTE, J., CORRIVAUT, G.W. et COUTURE, R., 1970. — Hermaphroditisme protérandrique chez une crevette de la famille des Crangonidés, *Argis dentata* Rathbun. *Natur. Canada*, 97, 6, pp. 805-822.
- GHISELIN, M.T., 1969. — The evolution of hermaphroditism among animals. *Quart. Rev. Biol.*, 44, pp. 189-208.
- GURNEY, R., 1923. — The larval stages of *Processa canaliculata*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 13, pp. 254-265.
- HAYNES, E.B. et WIGLEY, R.L., 1969. — Biology of the Northern shrimp, *Pandalus borealis* in the gulf of Maine. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 98, pp. 60-76.
- HEEGAARD, P., 1967. — On behaviour, sex-ratio and growth of *Solenocera membranacea* (Risso) (Decapoda Penaeidae). *Crustaceana*, 13, 2, pp. 227-237.
- HJORT, J. et RUUD, J.T., 1938 a. — Deep-sea prawn fisheries and their problems (*Pandalus borealis*). *Hvalradets Skr.*, 17, pp. 1-144.
- HJORT, J. et RUUD, J.T., 1938 b. — Rekefisket som naturhistorie og samfundssak. *Report Norweg. Fish. Mar. Invest.*, 5, 4, pp. 1-156.
- HOFFMAN, D.L., 1968. — Histological studies of the gonad and androgenic glands of the protandric shrimp *Pandalus platyceros* Brandt, and some aspects of endocrine control of protandry. *Doctoral dissertation, Univ. of Washington, Seattle*. 186 pp.
- HOFFMAN, D.L., 1969. — The development of the androgenic glands of a protandric shrimp. *Biol. Bull.*, 137, pp. 286-297.
- HOFFMAN, D.L., 1972. — The development of the ovotestis and copulatory organs in a population of protandric shrimp, *Pandalus platyceros* Brandt, from Lopez Sound, Washington. *Biol. Bull.*, 142, 2, pp. 251-270.
- HOLTHUIS, L.B., 1955. — The recent genera of the caridean and stenopidean shrimps (Class Crustacea, Order Decapoda, Supersection Nantantia) with keys for their determination. *Zool. Verh.*, 26, pp. 1-157.
- IGARASHI, T., 1951. — Studies on *Pandalus hypsinotus* Brandt in Funka Bay, Hokkaido. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 2.
- JAGERSTEN, G., 1936. — Über die Geschlechtsverhältnisse und das Wachstum bei *Pandalus*. *Ark. Zool.*, 28A, 20, pp. 1-26.
- KIKUCHI, T., 1962. — An ecological study on animal community of *Zostera belt*, in Tomioka Bay, Amakinsu, Kyushu. II Community composition. 2. Decapod Crustaceans. *Rec. Oceanogr. Wks. Japan, Spec.* 6, pp. 135-146.
- KUBO, I., 1951. — Bionomics of the prawn *Pandalus kessleri* Czerniavski. *J. Tokyo Univ. Fish.*, 38, 1, 26 pp.
- LEBOUR, M.V., 1936. — Notes on Plymouth *Processa* (Crustacea). *Proc. Zool. Soc. London*, 3, pp. 609-617.
- LELOUP, E., 1936. — Contributions à l'étude de la faune belge. VI. Les transformations des gonades et des caractères sexuels externes chez *Pandalus montagui* Leach. *Bull. Mus. royal Hist. nat. Belgique*, 12, 19, pp. 1-27.
- LEOPOLDESEDER, F., 1934. — Geschlechtsverhältnisse und Heterochromosomen bei *Pandalus borealis* Krøyer (Decapoda). *Zeit. f. wiss. Zool.*, 145, pp. 337-350.
- LLOYD, A.J. et YONGE, C.M., 1947. — The biology of *Crangon vulgaris* L. in the Bristol Channel and Severn Estuary. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 26, pp. 626-661.

- MANNING, R.B. et CHACE, F.A. JR., 1971. — Shrimps of the family Processidae from the Northwestern Atlantic Ocean (Crustacea Decapoda Carididea). *Smith. Contr. Zool., U.S.A.*, 89, pp. 1-89.
- MISTAKIDIS, M.N., 1957. — The biology of *Pandalus montagui* Leach. *Fish. Inv. London*, 2, 21, 4, pp. 1-52.
- NOEL, P., 1972 a. — Livrée chromatique et rythme nyctéméral chez *Processa edulis* Risso (Crustacé Décapode). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 274, pp. 1353-1356.
- NOEL, P., 1972 b. — Contribution à l'étude de la biologie et des changements de couleur (données biochimiques et physiologiques) des Crustacés Décapodes Natantia. Thèse de 3^e cycle, Université Paris VI, 118 pp.
- NOUVEL, H. et HOLTHUIS, L.B., 1957. — Les Processidae (Crustacea Decapoda Natantia) des eaux européennes. *Zool. Verhand., Leiden*, 32, pp. 1-53.
- PIKE, R.B., 1952. — Notes on the biology of the prawn *Pandalus bonnierii* Caullery. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 31, pp. 259-267.
- PRUTER, A. et HARRY, G.Y., 1952. — Results of preliminary shrimp explorations off the Oregon coast. *Fish. Comm. Res. Briefs*, 4, 1, pp. 12-24.
- RASMUSSEN, B., 1942. — On dybrannsreben ved Spitsbergen. *Report Norweg. Fish. Mar. Invest.*, vol. 7.
- RASMUSSEN, B., 1953. — On the geographical variation in growth and sexual development of the deep sea prawn. *Rep. Norweg. Fish. Invest.*, 10, 3, pp. 1-160.
- REEVE, M.R., 1969. — The laboratory culture of the prawn *Palaemon serratus*. *Minist. Agric. Fish. Food Fish. Invest.*, 2, 26, 1, pp. 1-38.
- REGNAULT, M., 1968. — Contribution à l'étude d'*Hippolyte inermis* Leach (Décapode Natantia). Cycle biologique et mise au point des conditions d'élevage favorables à son développement larvaire. Thèse de 3^e cycle, Paris, 152 pp.
- REVERBERI, G., 1950. — La situazione sessuale di *Hippolyte viridis* e le condizioni che la reggono. *Boll. Zool. Ital.*, 4-6, 17, pp. 91-94.
- SCATTERGOOD, L.W., 1952. — The northern shrimp fishery of Maine. *Comm. Fish. Rev.*, 14, pp. 1-15.
- SCHEER, B.T., 1960. — Aspects of the intermoult cycle in Natantians. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1, pp. 3-18.
- SCHOCKAERT, E., 1968 a. — Contribution à l'étude de la croissance et de la reproduction de la crevette grise (*Crangon crangon* L.) au large de la côte belge. *Biol. Jb. Belg.*, 36, pp. 169-179.
- SCHOCKAERT, E., 1968 b. — La croissance de la crevette grise (*Crangon crangon* L.) au large de la côte belge. *Ann. Soc. r. Zool.*, 98, 4, pp. 217-231.
- SPITSCHAKOFF, Th., 1912. — *Lysmata seticaudata* Risso, als Beispiel eines echten Hermaphroditismus bei den Decapoden. *Z. wiss. Zool.*, 100, pp. 190-209.
- SQUIRES, H.J., 1961. — Shrimp survey in the Newfoundland fishing area, 1957 and 1958. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 129, pp. 1-29.
- TAMURA, T., 1950. — On the life history of *Pandalus nipponensis* Yokoya. *Bull. Jap. Soc. Fish.*, 15.
- THIRIOT, A., 1963. — Variations saisonnières des Crustacés planctoniques de la région de Roscoff (excepté les Copépodes). Thèse de 3^e cycle, Paris, 82 pp.
- TIEWS, K., 1956. — Die Sandgarnele (*Crangon vulgaris*). *Kosmos Stuttgart*, 52, pp. 384-389.
- VEILLET, A., DAX, J. et VOUAUX, A.M., 1963. — Inversion sexuelle et parasitisme par *Bopyrina virbii* (Walz) chez la crevette *Hippolyte inermis* (Leach). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 256, pp. 790-791.
- WARRINGTON, R., 1855. — Observations on the natural history and habits of the common prawn (*P. serratus*). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 15, pp. 247-252.
- YALDWYN, J.C., 1960. — Crustacea Decapoda Natantia from the Chatam Rise: A deep water bottom fauna from New Zealand. *N.Z. Dept. Sci. Indust. Res. Bull.*, 139, 1, pp. 13-53.
- YALDWYN, J.C., 1966. — Protandrous hermaphroditism in Decapod prawn of the families Hippolytidae and Campylonotidae. *Nature, G.B.*, 209, 5030, p. 1366.