

RÉGENCE DE TUNIS — PROTECTORAT FRANÇAIS

DIRECTION GÉNÉRALE DES TRAVAUX PUBLICS

STATION OCÉANOGRAPHIQUE DE SALAMMBÔ

Annales N° VI

Spermatophores des Crustacés Décapodes
Anomoures et Brachyoures
et castration parasitaire chez quelques Pagures

PAR

Simone MOUCHET

Assistant à la Sorbonne



Juin 1931



**Spermatophores des Crustacés Décapodes
Anomoures et Brachyoures
et castration parasitaire chez quelques Pagures**

PAR

Simone MOUCHET

Assistant à la Sorbonne

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	7
 I. — INTRODUCTION.	
Matériel	9
Technique	17
Historique	19
Nomenclature	21
 II. — PREMIÈRE PARTIE. — Spermatophores des Pagures.....	
CHAPITRE I. — Eupagurus bernhardus	25
CHAPITRE II. — Autres Pagures	41
Eupagurus prideauxi	41
Eupagurus cuanensis	47
Eupagurus anachoretus	53
Eupagurus sculptimanus	57
Eupagurus excavatus	59
Diogenes pugilator	61
Clibanarius misanthropus	67
Paguristes oculatus	73
Anapagurus hyndmanni	80
Anapagurus lævis	88
Anapagurus brevicarpus	90
Pagurus arrosor	92
Eupagurus timidus	98
Généralités sur les spermatophores des Pagures.....	103
CHAPITRE III. — Histologie du canal déférent de quelques espèces...	115
CHAPITRE IV. — Conclusions morphologiques de la première partie.	127
 III. — DEUXIÈME PARTIE. — Spermatophores d'autres Décapodes Reptantia..	
CHAPITRE I. — Galathées et Porcellanes	129
Galathea squamifera	129
Galathea strigosa	130
Porcellana longicornis	132
Porcellana platycheles	132

CHAPITRE II. — Brachyures	135
<i>Dromia vulgaris</i>	139
<i>Dorippe lanata</i>	140
<i>Ethusa mascarone</i>	142
<i>Ebalia cranchi</i>	143
<i>Macropodia rostrata</i>	144
<i>Inachus dorsettensis</i>	146
<i>Inachus dorhynchus</i>	146
<i>Inachus thoracicus</i>	146
<i>Pisa tetraodon</i>	146
<i>Pisa armata</i>	148
<i>Eurynome aspera</i>	149
<i>Maia squinado</i>	149
<i>Lambrus massena</i>	150
<i>Cancer pagurus</i>	151
<i>Carcinus mænas</i>	152
<i>Portunus holsatus</i>	152
<i>Portunus depurator</i>	152
<i>Portunus pusillus</i>	152
<i>Portunus arcuatus</i>	152
<i>Portunus puber</i>	152
<i>Pilumnus hirtellus</i>	154
<i>Xantho floridus</i>	155
<i>Xantho hydrophilus</i>	155
<i>Eriphia spinifrons</i>	155
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	156

CHAPITRE III. — Conclusions morphologiques	159
--	-----

IV. — TROISIÈME PARTIE. —

CHAPITRE I. — Physiologie du spermatophore et adaptation.....	161
---	-----

CHAPITRE II. — Le canal déférent au repos.....	167
--	-----

CHAPITRE III. — La castration parasitaire.....	171
--	-----

V. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	199
---------------------------------	-----

AVANT-PROPOS

C'est à mon maître, le professeur Ch. PÉREZ, que je dois l'inspiration de ce travail; il avait remarqué que les spermatophores droits et gauches des Pagures *Anapagurus hyndmanni* et *Eupagurus bernhardus*, présentent un dimorphisme caractéristique. Cette observation, publiée dans une note préliminaire (1928), pouvait être l'amorce d'un travail ultérieur. Il a bien voulu m'abandonner ce sujet, en me conseillant d'y joindre l'étude de la genèse des spermatophores dans l'ensemble des Reptantia. C'est le résultat de ce travail que j'apporte ici. M. PÉREZ n'a rien négligé pour que le travail entrepris soit pour moi facile. Sur son initiative, j'ai pu aller dans diverses stations maritimes étudier les Crustacés vivants; il m'a encouragée dans mes recherches, mettant à ma disposition, sans compter, toutes les ressources de ses laboratoires. C'est donc à lui que je dois d'avoir pu recueillir les résultats contenus dans ce mémoire. Je le prie d'agréer mes remerciements et l'expression de ma respectueuse reconnaissance.

Je remercie aussi tout particulièrement M. le Directeur des Travaux publics de Tunisie, qui m'a fait l'honneur de me demander ce travail pour les publications de la Station Océanographique de Salammbô, et qui m'a facilité les conditions d'un séjour dans ce laboratoire.

J'adresse mes remerciements à M. HELDT, Directeur de cette Station, qui m'a si aimablement procuré du matériel et aidée dans la publication de ces recherches; à M. TRÉGOUBOFF, Directeur de la Station de Villefranche-sur-Mer, qui m'a réservé un si bon accueil et facilité le travail; à M. RICHARD et au personnel du Musée Océanographique de Monaco, à qui je dois d'avoir pu recueillir des espèces de dragage dans la Méditerranée; à M^{lle} DEHORNE, dont les conseils m'ont permis d'améliorer une rédaction souvent défectueuse; à M^{lle} MILLON, qui a fait la grande majorité des dessins qui accompagnent ce mémoire.

J'adresse également mes remerciements à la Caisse des Recherches Scientifiques, qui m'a accordé une subvention, et au Capitaine de Vaisseau MOTTET, à qui je dois d'avoir pu recueillir du matériel dans la baie Ponty à Bizerte.

J'apporte dans ce travail le résultat de ma propre expérience, « en admettant tout ce qu'elle a de limité, d'accidentel et d'incomplet ».

INTRODUCTION

I. — MATÉRIEL

Ce travail est relatif à l'étude des spermatophores de quelques Crustacés Décapodes Reptantia appartenant aux groupes des Anomoures et des Brachyures. Il porte sur quarante-quatre espèces des côtes de la Manche et de la Méditerranée, les plus communes et les plus faciles à se procurer. On ne doit pas s'attendre à trouver ici une étude complète des spermatophores du groupe; je me suis limitée aux Pagures, aux Galathées et aux Crabes.

Le matériel marin dont je me suis servie provenait soit de la côte, soit de faibles profondeurs. Les animaux que l'on trouve à la grève, par grandes ou faibles marées, ont été recueillis à Roscoff; les autres, pris au cours de dragages et de chalutages, à Roscoff, Salammbô ou Villefranche-sur-Mer.

Liste des espèces étudiées et leurs stations

PAGURINÆ

PAGURISTES OCULATUS (FABRICIUS)

Pagure trouvé à Salammbô, à Villefranche-sur-Mer et à Monaco.

A Salammbô, ce Pagure est pêché à la drague dans les fonds sableux du golfe de Tunis, en face de la Station Océanographique. Les fonds, dans cette zone, n'excèdent pas 6 mètres de profondeur. Bien que la faune n'y soit pas particulièrement riche, on recueille des espèces variées de Crustacés, mais ils sont représentés par un petit nombre d'exemplaires. En traînant la drague entre Sidi-bou-Saïd et La Goulette, j'ai pu recueillir au mois d'avril une douzaine d'espèces de Crustacés décapodes, dont six de Pagures. Le plus fréquent et le plus gros d'entre eux est *Paguristes oculatus* (Fabricius).

C'est un Pagure fortement coloré en rouge, portant sur le méropodite de chacun de ses chélipèdes une tache ocellaire nettement violette et cerclée de blanc à la face interne, une autre petite tache violette à la face externe. On le trouve le plus souvent dans les coquilles de *Natica josephina* Risso, *Murex brandaris* L., *Murex trunculus* L.; souvent avec l'éponge *Suberites domuncula*. Tous les individus recueillis à Salammbô répondaient par leurs caractères, et notamment par leur coloration, à la diagnose classique de l'espèce. D'autre part, des *Paguristes* de petite taille ont été recueillis à Bizerte, dans la baie Ponty. Tous logés dans des coquilles de *Ceritium vulgatum*, Brug., ils offrent des caractères anatomiques en tous points semblables à ceux des *Paguristes* précédents, mais la pigmentation et la taille nous obligent à les mettre à part. Les appendices, pâles, sont colorés en gris à leur extrémité et les pinces portent à la face interne du méropodite une tache peu nette de couleur brun rouge. La pointe extrême des dactylo et propodite porte des ongles d'abord blancs, puis bruns au bout. De plus, ces individus atteignent au maximum la moitié de la taille des autres. Ces Pagures ne sont pas sans analogie avec

ceux signalés par MARION et par GOURET dans les grands fonds du golfe de Marseille. D'après ces auteurs, les individus y seraient pâles et comme arrêtés dans leur croissance, ces caractères découlant sans doute de l'action du milieu profond. Les *Paguristes oculatus* trouvés dans les prairies de zostères des environs de Marseille ont, au contraire, une livrée brillante et vivent le plus souvent avec l'éponge *Suberites domuncula*.

Tandis que les *Paguristes* décolorés vivent, d'après MARION, au sud de Riou et du Planier par 100 et 200 mètres de fond; ils habitent, à Bizerte, l'horizon supérieur de la zone littorale. Il semble donc difficile d'admettre que la régression de taille et la pâleur de la coloration sont deux phénomènes dûs à l'action de la profondeur.

Des considérations d'ordre purement morphologique, concernant la taille et la couleur, nous amènent donc à distinguer, sur la côte tunisienne comme à Marseille, deux sortes de *Paguristes*. L'étude des conditions écologiques m'a conduite à un résultat analogue. Les *Paguristes* de Bizerte s'abritent dans des coquilles de *Ceritium vulgatum* Brug., le plus souvent recouvertes par des *Lithothamnium*, et ne sont jamais en commensalisme avec d'autres animaux. Au contraire, les *Paguristes oculatus* rouges de Salammbô, moins exclusifs quant au choix de leur habitation, vivent côte à côte avec un certain nombre d'animaux placés sur ou dans la coquille : des Eponges, Bryozoaires, Polychètes, Gastéropodes. J'ai établi dans une note antérieure (1930), la liste des associations fixes que l'on peut trouver sur les coquilles habitées par *Paguristes oculatus* (Fabricius) et sur elles seules.

Les associations auxquelles participent les *Paguristes oculatus* à Salammbô ne se retrouvent pas à Villefranche-sur-Mer et à Beaulieu-sur-Mer, où j'ai eu l'occasion de pêcher ce Pagure. Je ferai cependant une exception pour *Crepidula unguiformis* Lam., qui habite parfois dans les coquilles de *Murex trunculus* L., ou *Murex brandaris* L., où se logent les *Paguristes oculatus* rouges, classiques, les seuls que l'on trouve dans ces stations.

A Villefranche, *Paguristes oculatus* a été trouvé principalement dans le port de la Darse où le pêcheur mettait les paniers, et à la côte sous une faible profondeur d'eau, au droit de la gare; quelques-uns, plus rares et plus petits, mais vivement colorés, ont été en outre pris à la drague dans la vase grise de la baie par 45 mètres de fond environ. Les individus ainsi récoltés ne se sont pas montrés nombreux. Cela tient sans doute à l'époque à laquelle les pêches ont été faites : fin septembre-début d'octobre, c'est-à-dire au commencement de l'automne et par beau temps. On peut supposer que la migration estivale des animaux marins vers des fonds plus considérables se faisait encore sentir. C'est un fait bien connu que les animaux quittent la rade l'été pour revenir l'habiter l'hiver, alors que la température de l'eau y devient plus propice à leur développement.

A Beaulieu-sur-Mer, le bateau du Musée Océanographique, l'« Eider », a dragué sur des fonds de gravier, en face du viaduc d'Eze, un assez grand nombre de Crustacés. Les pêches ont eu lieu aussi fin septembre-début d'octobre. De tous les Pagures, c'est *Paguristes oculatus* qui a été le plus abondant, et c'est aussi celui qui se signalait par la plus grande taille. Il était presque toujours dans des coquilles de *Murex brandaris*. Jamais je n'ai rencontré le *Paguristes* analogue à celui dont parle MARION, ou que l'on rencontre à Bizerte. A part ce Pagure, tous ceux qui étaient ramenés du fond, à Beaulieu comme à Villefranche, étaient extrêmement petits. Les *Eupagurus sculptimanus* atteignaient au maximum 2 centimètres, et les *Anapagurus lævis*, *Anapagurus brevicarpus*,

Eupagurus timidus, *Eupagurus excavatus* n'excédaient guère 1 centimètre, occupant de minuscules coquilles de Turritelles ou de petites Natices.

Quant à la proportion des sexes, elle est en faveur des mâles. J'ai toujours eu environ trois fois plus de mâles de *Paguristes oculatus* que de femelles de la même espèce.

PAGURUS ARROSOR (HERBST)

Je n'ai eu que très peu d'exemplaires de cet intéressant Pagure méditerranéen. On ne le trouve pas, en avril au moins, à Salammbô; il abonde, paraît-il, et atteint une très grande taille à l'île de la Galite, au large de Tabarca; les expéditions réitérées que le « *Lassigny* » a tentées pendant mon séjour pour aller l'y pêcher ont toujours été vaines à cause du mauvais état de la mer. A Villefranche, en septembre-octobre, on ne l'a pas trouvé non plus. A Beaulieu, la drague de l'« *Eider* » en a ramené quelques échantillons de taille moyenne : les mâles étaient à maturité sexuelle. Il est très remarquable, en effet, que les Crustacés méditerranéens sont en activité sexuelle pendant l'hiver, tandis que ceux de la Manche le sont en été. Toutefois, au mois de septembre, les Pagures de Villefranche et de Beaulieu sont déjà en période d'activité génitale, sauf peut-être l'*Eupagurus cuanensis*, dont nous nous occuperons plus loin.

DIOGENES PUGILATOR (Roux)

Quelques rares exemplaires de cette espèce ont été examinés à Salammbô; mais la grande majorité de ceux que j'ai étudiés provenaient de la plage de Saint-Efflam, en Bretagne. De Saint-Efflam à Saint-Michel-en-Grève, en parcourant la grande plage de sable fin au bord de l'eau par grande marée, on trouve une quantité considérable de petits Pagures blancs abrités dans des coquilles de Nasse. Les plus grandes de ces coquilles abritent des mâles de *Diogenes pugilator*. On peut en avoir rapidement cent ou deux cents, dont certains sont parasités par le *Septosaccus cuenoti*, qui parfois porte lui-même le *Liriopsis pygmaea*.

CLIBANARIUS MISANTHROPUS (Risso)

Il m'a été possible de recueillir des Pagures de cette espèce en divers endroits. On les trouve en grande abondance dans l'anse de Trez-Hir, sur la côte nord du goulet de Brest. Les rochers qui découvrent à marée basse sont couverts de *Fucus vesiculosus*. Sur ces algues ou entre les rochers, dans des excavations quelconques, on trouve des amas de coquilles toutes pareilles de *Nassa reticulata*, le péristome tourné vers le haut. Elles représentent autant de *Clibanarius misanthropus*, dont elles sont les abris. Il suffit de trouver trois ou quatre de ces nids pour avoir une centaine d'individus. Ces Pagures restent à sec tout le temps de la marée basse et sont parfois portés à haute température par un chaud soleil. Il est curieux de noter ces mœurs grégaires et cette prédilection pour les rochers à sec. Le même mode de stationnement se retrouve à Villefranche où, devant le laboratoire comme dans l'anse de Passable, les tout petits *Clibanarius* se réunissent au soleil sur les pierres qui émergent. Les plus gros individus se pêchent dans l'eau, comme à Bizerte, où ils occupent des coquilles volumineuses de *Ceritium vulgatum*.

Il est intéressant de remarquer que, en aquarium, les Pagures se comportent de

la même façon. J'en ai gardé pendant trois semaines dans un cristalliseur d'eau de mer dans lequel j'avais placé un caillou qui émergeait; ils se tenaient constamment sur ce promontoire, sans distinction d'heure. De temps à autre, à intervalles éloignés d'ailleurs, l'un d'eux se laissait tomber dans l'eau puis reprenait sa place à côté des autres sur le caillou sec. Jamais des *Clibanarius* n'ont été pris dans des dragages. On les a toujours trouvés à la côte, soit à sec, soit à faible profondeur dans un faciès rocheux.

Il ne m'a pas été donné de rencontrer, dans les Stations où j'ai travaillé, les *Clibanarius rouxi* (Heller) et *hirsutus* (Costa) que PESTA signale dans l'Adriatique.

EUPAGURINÆ

EUPAGURUS BERNHARDUS L.

L'abondance de ce Pagure à la côte de Roscoff m'a permis d'en recueillir un grand nombre d'exemplaires. Les dragages aux Bisayers m'en ont aussi fourni beaucoup et de très gros. Ils habitent presque toujours (dans les fonds de 40 mètres) les grandes coquilles de Buccin qui souvent supportent une ou plusieurs *Sagartia parasitica*. Ceux que l'on trouve à la grève sont plus jeunes et plus petits. J'ai recueilli et étudié ce matériel en juillet-août, c'est-à-dire pendant la période de maturité sexuelle. Dans les Pagures de dragages ou chalutages, j'ai eu une proportion d'environ 5 % de femelles seulement.

EUPAGURUS PRIDEAUXI (LEACH)

Tous les exemplaires examinés proviennent de la baie de Morlaix. Les pêches de l'« Eider » à Beaulieu m'en ont procuré, mais ils n'étaient pas en état d'activité sexuelle. Mes recherches ont donc porté uniquement sur les individus provenant des chalutages faits aux Bisayers, dans la baie de Morlaix. Un seul coup de chalut ramène en moyenne vingt de ces *Eupagurus*, presque tous adultes, logés dans des coquilles diverses. Le rapport des sexes dans les individus qui ont été rapportés des Bisayers était environ égal à 1.

EUPAGURUS CUANENSIS (THOMPSON)

Ce Pagure m'a été procuré à Roscoff et à Villefranche. A Roscoff, on le trouve dans la baie de Morlaix, aux Bisayers, par chalutages, sur 40 mètres de fond. Il habite les coquilles de Turritelles. Sa pigmentation rouge intéresse aussi bien les appendices que le tégument de l'abdomen. Il est souvent parasité par le *Chlorogaster sulcatus* à sacs viscéraux externes multiples. Dans cette espèce encore, la quantité de mâles est supérieure à celle des femelles. A Villefranche, on recueille *Eupagurus cuanensis* à la côte, sous une faible épaisseur d'eau, ou dans les paniers posés dans le port de la Darse. Ils sont de très grande taille, toujours logés dans les grandes coquilles de *Murex trunculus*, et leur pigmentation, très faible, est brunâtre; l'abdomen est blanchâtre, les muscles et les tubes du foie transparaissent à travers un tégument dépourvu de chromatophores. Au mois de septembre, ces Pagures sont à l'état de repos sexuel, tandis qu'à la même époque ceux de Roscoff sont en pleine activité génitale. Les dragages à Beaulieu en ont rarement ramené du fond, mais la visite de l'herbier de Pempoull (près

Saint-Pol-de-Léon) m'a donné des *Eupagurus cuanensis* à pigmentation rouge, d'assez grande taille, vivant en commensalisme avec l'éponge *Ficulina ficus*. Chacune de ces masses orangées qui se trouvent sous les feuilles de Zostères abrite un *Eupagurus cuanensis*.

EUPAGURUS ANACHORETUS (Risso)

Ce Pagure, exclusivement méditerranéen, se rencontre à Salammbô dans les fonds sableux qui avoisinent le laboratoire. Les individus, même adultes, n'y atteignent pas une très grande taille. Dans la rade de Villefranche, ils vivent avec les gros *Clibanarius misanthropus* et on les prend avec eux dans les paniers mis dans le port de la Darse. Ils s'abritent là dans des coquilles de Cérithes ou de *Murex brandaris* et *Murex erinaeus*. Les individus examinés à Salammbô à Pâques étaient en pleine période d'activité sexuelle, et ceux que j'ai trouvés à Villefranche en automne étaient également mûrs. J'en ai trouvé, mais rarement, quelques petits exemplaires dans la vase, et les dragages faits dans la baie de Beaulieu m'en ont également fournis quelques-uns.

EUPAGURUS EXCAVATUS (HERBST)

J'en ai trouvé de très grands à Salammbô; ceux de Villefranche et de Beaulieu étaient beaucoup plus petits. Ils entrent déjà dans la catégorie de ces petits Pagures qu'il faut chercher sur le tamis après avoir lavé la vase gluante blanchâtre des fonds de 60 mètres dans la rade de Villefranche. S'abritant dans de minuscules coquilles de Turritelles, Natices, Cerithes, Olives, ces petits individus, fort agiles d'ailleurs, ne peuvent être déterminés qu'à la loupe. On trouve avec eux *Anapagurus brevicarpus* et *lævis*, *Eupagurus timidus* et *sculptimanus*, tous de petite taille. *Eupagurus excavatus* se distingue par sa pince qui est doublement excavée et présente une crête médiane longitudinale. Je l'ai trouvé une fois parasité par un *Peltogaster*.

EUPAGURUS SCULPTIMANUS (LUCAS)

Il a été recueilli à Villefranche et à Beaulieu, par dragages à 30-60 mètres de profondeur. Les individus dont j'ai pu disposer n'étaient pas très grands, mais ils étaient mûrs en septembre-octobre.

EUPAGURUS TIMIDUS (ROUX)

J'ai eu un seul exemplaire mâle de cette intéressante espèce, d'ailleurs toujours rare, qui, décrite par ROUX, puis par HELLER, fut étudiée par BOUVIER sur un exemplaire venant de Marseille. L'exemplaire que j'ai examiné avait été recueilli dans la baie de Villefranche, à la drague, dans la vase. J'ai obtenu par la suite un autre exemplaire femelle qui provenait de Beaulieu (dragage de l'« Eider »).

ANAPAGURUS HYNDMANNI (THOMPSON)

Ce petit Pagure se trouve dans les fonds de la baie de Morlaix, où l'on récolte *Eupagurus cuanensis*. Il habite les coquilles de Turritelle qui conviennent à sa taille, ou d'autres petits abris. Il est mûr en été, et on le trouve assez fréquemment parasité par *Fecampia erythrocephala* Giard ou par *Nectonema agile* Verrill., quelquefois simul-

tanément par ces deux parasites ou par deux parasites de même espèce. On reconnaît facilement les Pagures parasités, le tégument mince et transparent de leur abdomen laissant voir clairement le cordon blanc du *Nectonema* ou le sac rose de la *Fecampia*. Là aussi il y a plus de mâles que de femelles. Le rapport de leur fréquence est environ 1/4.

ANAPAGURUS LÆVIS (W. THOMPSON)

A été récolté, mûr, à Salammbô, devant la Station Océanographique, puis à Beaulieu dans les dragages. Il était de plus grande taille dans la première station que dans la seconde.

ANAPAGURUS BREVICARPUS (A. MILNE-EDWARDS et BOUVIER)

Une dizaine d'exemplaires de cette espèce ont été recueillis à Beaulieu; ils étaient, en septembre, à l'état d'activité génitale, comme le montraient les testicules et canaux déférents, et, extérieurement, la crosse gauche copulatrice remplie de gros spermato-phores.

Les Crustacés Décapodes autres que les Pagures ne méritant pas de mention spéciale, je donnerai simplement leur provenance.

GALATHÆIDÆ

GALATHÆA SQUAMIFERA (LEACH)

Cette Galathée est abondante à Roscoff, sous les pierres de Bistarz (côté nord de l'île Verte). On la rencontre en très grand nombre quand la mer descend assez bas pour découvrir les laminaires. On peut en recueillir alors une quinzaine au moins, parfois vingt, en une heure. Parmi celles que j'ai ramassées ainsi à la grande marée de fin août 1930, l'une était parasitée par un Céponien nouveau au stade de jeune femelle. On peut avoir aussi ces Galathées à Nice.

GALATHÆA STRIGOSA FABRICIUS

Galathée trouvée sous les pierres à l'île Callot (près Roscoff).

PORCELLANIDÆ

PORCELLANA LONGICORNIS (PENNANT)

Se trouve à Roscoff, sous les pierres, devant le laboratoire, du côté de l'embarcadère utilisé à marée basse, et à Villefranche dans les racines de Posidonies.

PORCELLANA PLATYCHELES (PENNANT)

A Bistarz, sous les pierres, dans une zone plus élevée que celle où on rencontre *Porcellana longicornis*. A Villefranche, dans les racines de Posidonies.

DROMIIDÆ**DROMIA VULGARIS (H. MILNE-EDWARDS)**

A Salammbô (dans le lac de Tunis) et à Villefranche.

OXYSTOMATA**DODIPPE LANATA (LINNÉ)**

A Salammbô, devant le laboratoire. Dans la baie de Beaulieu (dragages).

ETHUSA MASCARONE (HERBST)

A Villefranche et à Beaulieu (dragages).

EBALLA CRANCHI (LEACH)

A Roscoff (dragages dans le maerl de la baie de Morlaix). A Villefranche et à Beaulieu.

BRACHYURA**A. — OXYRHYNCHA****INACHIDÆ.**

Macropodia rostrata (L.) — Roscoff (aux Bisayers), Salammbô, Villefranche, Beaulieu (dragages).

Inachus dorsettensis (PENNANT). — Roscoff (aux Bisayers).

Inachus dorhynchus (LEACH). — Beaulieu, Villefranche.

Inachus thoracicus (ROUX). — Beaulieu.

PISINÆ.

Pisa tetraodon (PENNANT). — Salammbô, Villefranche.

Pisa armata (LATREILLE). — Beaulieu, Villefranche (dragages).

Eurynome aspera (PENNANT). — Beaulieu, Villefranche.

MAINÆ.

Maia squinado (HERBST). — Salammbô, Villefranche, Roscoff.

PARTHENOPIDÆ.

Lambrus massena (ROUX). — Beaulieu, Villefranche (dragages).

B. — BRACHYRYNCHA**CANCRIDÆ.**

Cancer Pagurus (L.). — Roscoff (à la grève).

PORTUNNIDÆ.

Carcinus maenas (L.). — Roscoff, Pempoull (à la grève).

Portunus arcuatus (LEACH). — Beaulieu, Villefranche.

Portunus depurator (LINNÉ). — Roscoff.

Portunus corrugatus (PENNANT). — Villefranche.

Portunus holsatus. — Roscoff, île de Siek (chalutages).

Portunus pusillus (LEACH). — Baie de Morlaix (dragage dans le maerl).

XANTHIDÆ.

Pilumnus hirtellus (LINNÉ). — Saint-Michel-en-Grève (dans les rochers construits par les Hermelles). Villefranche et Beaulieu (dragages).

Xantho floridus (MONT.). — Roscoff.

Xantho hydrophilus (HERBST). — Beaulieu et Villefranche.

Eriphia spinifrons (HERBST). — Villefranche.

GRAPSIDÆ.

Pachygrapsus marmoratus (FABR.). — A Roscoff, ce sont de grands individus, très noirs, presque uniquement femelles. A Villefranche, à la côte, ce sont de petits individus à marbrures vertes sur fond noir-vert, souvent parasités par la Sacculine, celle-ci portant elle-même quelquefois une *Danalia*.

II. — TECHNIQUE

La majeure partie de ce travail étant une étude morphologique, j'ai été surtout amenée à faire un très grand nombre de dissections. S'il est aisé de découvrir dans l'abdomen d'un Pagure l'appareil génital tout entier, généralement placé sous le tégument, il est, par contre, plus délicat d'examiner le contenu du canal déférent pour y suivre la genèse des spermatophores. Les multiples circonvolutions de ce conduit et ses dimensions réduites en rendent la dissection difficile. J'ai donc été obligée de couper des tronçons successifs du canal, depuis le testicule jusqu'à l'orifice génital, et d'en extraire le contenu en le faisant glisser doucement d'un bout à l'autre du segment isolé comprimé à l'aide d'une aiguille. On arrive ainsi à retirer de sa gaine la file de spermatophores en formation et à la reconstituer en mettant bout à bout les morceaux successifs. L'inégalité de réfringence des diverses parties des spermatophores permet de les distinguer immédiatement les unes des autres, mais il est préférable, pour déceler plus nettement leurs limites, de les colorer par du bleu de méthylène en solution aqueuse très faible (0,05 %) ou par du bleu trypan. Le bleu de méthylène convient plus particulièrement pour les Pagures, le bleu trypan pour les Galathées. On peut réussir à faire sortir les spermatophores en voie d'élaboration du canal qui les contient en plaçant simplement celui-ci dans de l'eau distillée. Il se vide alors de lui-même. Mais ce procédé présente quelque inconvénient : il peut provoquer la déhiscence des ampoules contenant le sperme; il ne peut donc être utilisé dans tous les cas. Le procédé précédent, qui ne fait appel qu'à des actions mécaniques, est beaucoup plus sûr.

Pour déterminer la nature des diverses substances qui constituent un spermatophore, ou qui contribuent à sa formation, j'ai fait quelques réactions sur lame, qui ne m'ont d'ailleurs pas donné de résultat positif notable. De toutes les hypothèses faites sur la nature de ces corps, pas une n'a été vérifiée, et l'obscurité la plus totale reste encore sur cette question. On était tout naturellement amené à penser que ces substances étaient de la chitine ou des corps voisins, ou, comme le croyait GILSON, des substances ressemblant à la soie. J'ai utilisé, pour m'en convaincre, diverses réactions.

Je rappellerai ici les réactions de SCHULZE et KUNIKE pour déceler la présence de différentes substances voisines de la chitine.

On fait d'abord agir le diaphanol, puis SO^4H^2 concentré. La solution obtenue donne, avec α -Naphtol saturé dans l'alcool à 50 % ou avec β -Naphtol saturé dans l'alcool à 15 %, les réactions colorées suivantes :

1.	α -Naphtol saturé dans l'alcool à 15 % Violet Jaune clair Pas de coloration violette	3. 2.
2.	α -Naphtol ou β -Naphtol Jaune α -Naphtol Rien β -Naphtol Jaune	<i>Kératine.</i> <i>Scintilline.</i> <i>Scintilline.</i>
3.	α -Naphtol Violet α -Naphtol Jaune	<i>Cellulose.</i> <i>Tunicine.</i> 4.

- | | |
|--|-----------------------------|
| 4. Insoluble dans l'acide formique (température ordinaire)..... | <i>Spongioline.</i> |
| Soluble dans l'acide formique (température ordinaire)..... | 5. |
| 5. Cl^2Zn à 200 % + Iode dans KI | Violet <i>Chitine.</i> |
| Cl^2Zn à 200 % + Iode dans KI | Pas violet 6. |
| 6. Dissoudre dans NO^3H concentré puis ajouter excès NH^3 | Jaune <i>Conchioline.</i> |
| Dissoudre dans NO^3H concentré puis ajouter excès NH^3 .. | Brun-rouge <i>Cornéine.</i> |

Aucune de ces réactions ne m'a donné de résultats positifs. J'ai en outre utilisé les réactions permettant de déceler les séricine, fibroïne, kératine, kératohyaline, éleidine, mucine. Aucune ne m'a permis de conclure à la présence de l'un de ces corps dans les spermatophores. Je rappellerai certaines d'entre elles. J'ai employé, pour caractériser l'éleidine, la réaction suivante :

Acide picrique saturé..... 5 minutes.

Lavage à l'eau.

Solution aqueuse de Nigrosone à 1 %..... 1 minute.

L'éleidine est en bleu noir, la kératine en jaune clair.

J'ai maintes fois obtenu la coloration bleu noir de certaines parties de spermatophores avec cette réaction, et cependant je n'ai pu conclure à la présence d'éleidine, les autres réactions spécifiques de cette substance m'ayant donné des résultats négatifs. On sait en effet que l'éleidine présente des granulations réduisant OsO_4 , que le rouge Congo à 1 % donne une coloration qui vire au bleu avec les acides faibles, et que la teinture d'alkana donne une réaction positive. Or, je n'ai pu, en aucun cas, révéler ainsi de l'éleidine. De même, les réactions de solubilité de la séricine et de la fibroïne ont été négatives.

L'échec que j'ai eu avec toutes ces réactions m'a amenée à conclure que les corps qui contribuent à la constitution des spermatophores sont sans doute inconnus jusqu'à aujourd'hui. Il est infiniment probable cependant qu'ils se rapprochent des corps précédents, ainsi que leurs propriétés physiques semblent le montrer.

Une substance particulière a attiré mon attention : c'est celle qui entoure, dans la partie distale du canal déférent de certains Pagures, les spermatophores définitivement constitués. Elle gonfle dans l'eau à la manière d'un mucilage, de telle sorte que son volume augmente considérablement. Il me paraît difficile de l'identifier avec un mucilage pectique, cellulosique ou callosique.

Ces infructueux essais de microchimie et les dissections minutieuses dont j'ai parlé ci-dessus représentent l'essentiel de la technique que j'ai employée pour étudier les spermatophores sur des animaux vivants.

Pour l'histologie, j'ai utilisé les méthodes usuelles de fixation et de coloration, destinées à montrer la structure du canal déférent, mais je ne me suis livrée à aucune recherche d'ordre cytologique. Les fixateurs employés ont été principalement le liquide de BOUIN, celui de FLEMMING, de REGAUD, de ZENKER, les colorations à l'hématoxyline, l'hémalum-éosine-aurantia-bleu, la quadruple coloration de MILLOT, celle de Hollande, le Mallory, la safranine-vert lumière ou picro-indigo-carmin. L'emploi de colorants divers et simultanés était nécessaire pour mettre en évidence les divers corps qui n'ont pu être identifiés chimiquement et qui constituent les spermatophores. Chacun d'eux a des affinités chromatiques spéciales. Je reviendrai plus loin sur la polychromie, qui m'a été donnée par la méthode de MALLORY et les colorations de MILLOT et de Hollande.

III. — HISTORIQUE

Pour si étrange que ce soit, tout n'est pas dit sur la morphologie des invertébrés; les animaux les plus communs ne sont pas forcément les mieux connus : témoins les Crustacés Décapodes, si abondants sur nos côtes. Le détail de leur anatomie est imparfaitement étudié, et on est étonné de voir que des problèmes élémentaires de leur biologie sont restés sans solution. En particulier, et pour ne m'en tenir qu'à ce qui est traité ici, la question de la fécondation et des corps destinés à disséminer les éléments reproducteurs est encore confuse, et on a, d'autre part, beaucoup à apprendre en ce qui concerne l'action des parasites sur ces Crustacés et les réactions des hôtes contre ces parasites.

Je m'attache principalement, dans ce travail, à l'étude des spermatophores, corps disséminateurs d'éléments sexuels mâles. Aucune étude comparée approfondie n'en a été faite, et l'histoire de leur genèse méritait d'être élucidée, car très peu de travaux y ont été consacrés.

Le nom de spermatophore a été donné en 1842 par MILNE-EDWARDS aux « animalcules de Needham » que CUVIER avait signalés chez les Céphalopodes. Mais, bien avant que le nom existât, en 1752, l'existence des spermatophores des Crustacés a été révélée par SWAMMERDAM qui, examinant un *Eupagurus*, remarqua que le contenu du canal était transformé en très petites sphères. CAVOLINI en vit aussi chez *Phalangium* et chez les Brachyures. En 1841, KÖLLIKER les trouva à son tour et crut qu'ils se développaient chacun aux dépens d'une cellule déterminée. VON SIEBOLD remarqua qu'une sécrétion du canal déférent entoure les spermatozoïdes. En 1841, LALLEMAND indiqua que « chez le crabe commun, les animalcules sont enfermés dans une membrane très mince, mais complètement fermée ». Tout ce qu'il sait de leur formation se résume dans ces mots : « Ces enveloppes, tout à fait souples et extrêmement minces, se forment dans la deuxième partie de l'appareil spermatique, car dans la première les conduits sont très étroits, tortueux et ne contiennent que des zoospermes libres. C'est donc en arrivant dans cette espèce de vésicule séminale qu'ils s'entourent d'une membrane commune. »

En 1874, BROCCHI voit chez le Homard des corps comprenant : 1° une enveloppe amorphe; 2° un contenu formé de corpuscules spermatiques, et il les considère comme des spermatophores.

La même année, HALLEZ signale chez *Carcinus mæmas*, des amas de spermatozoïdes entourés d'un liquide albumineux.

Le beau mémoire de GROBBEN sur l'appareil génital mâle des Crustacés Décapodes, paru en 1878, a apporté beaucoup de données intéressantes sur le canal déférent des diverses espèces qu'il a étudiées, et sur les productions que l'on rencontre dans ces canaux. Il s'étend longuement, dans ce travail, sur la morphologie de l'appareil

génital des Natantia et de quelques Reptantia, mais ne donne pas de détails sur la formation des spermatophores; on trouve pages 70 et 71 un essai d'explication, mais aucun détail précis.

L'étude des spermatophores a été reprise par GILSON en 1886. L'auteur a employé la méthode des coupes, susceptible de donner des renseignements sur les rapports anatomiques et physiologiques qui existent entre le canal déférent et son contenu, mais moins propice à l'étude de la genèse de corps dont les dimensions sont assez grandes. Aussi ne fournit-il aucune précision sur leur mode d'élaboration à partir du sperme qui s'écoule du testicule. Il donne, en particulier, une interprétation de la formation des corps accessoires qui est tout à fait erronée, et cela parce qu'il ne les a pas vus se constituer. Il soutient, d'autre part, que les diverses parties du spermatophore sont du plasma vivant, issu des cellules de la paroi du canal, conception difficilement admissible *à priori*, inacceptable après une étude suivie. On trouve enfin, dans ce mémoire, une quantité d'erreurs du même ordre, et l'auteur avoue lui-même : « quant au phénomène de l'étranglement et de la scission de la colonne, nous ne savons trop comment en interpréter le mécanisme. »

Le seul travail qui ait trait au mode précis de formation des ampoules spermatiques des Pagures est une note de POPOV, parue en 1925, où l'auteur étudie *Diogenes pugilator* et *Clibanarius misanthropus*. Il montre comment le flux spermatique ondule et donne des masses consécutives que les embasses supportent ensuite, et il prétend, fait erroné selon moi, que les productions du canal sont de nature chitineuse.

Mise à part cette note de POPOV, on ignore donc tout des spermatophores des Crustacés Reptantia. Le présent travail a pour but d'apporter quelque lumière sur la genèse de ces corps, et, dans la mesure du possible, sur leur destinée ultérieure.

IV. — NOMENCLATURE

CONSTITUTION DU SPERMATOPHORE

Les amas de spermatozoïdes nettement individualisés, que les anciens auteurs appelaient corps needhamiens, que certains comparaient à des kystes, et pour lesquels on a adopté le nom de spermatophores, sont connus depuis longtemps, nous l'avons vu. BROCCHI prétend (en parlant de ceux de *Carcinus mænas*, dont HALLEZ niait l'existence): « Je crois que tout amas de spermatozoïdes entouré d'une enveloppe propre doit être « considéré comme spermatophore. »

Quand il s'agit de spermatophores de *Carcinus mænas*, simples, non pédonculés, constitués essentiellement d'un amas spermatique et de l'enveloppe qui le limite, la nécessité d'une terminologie spéciale pour désigner ses diverses parties n'apparaît pas nettement. Mais la difficulté de décrire un spermatophore grandit au fur et à mesure que celui-ci se complique, et on comprend alors qu'il faille des noms pour désigner les diverses parties qui se différencient soit par leur forme, soit par leur nature. Aucune terminologie n'a été établie jusqu'à présent, sans doute parce qu'aucun auteur n'a étudié d'une façon approfondie les corps needhamiens des Anomoures. En présence d'appareils très nettement différenciés, dont les éléments morphologiques essentiels n'ont pas de nom, je propose la terminologie que j'emploierai dans ce travail, et que je vais utiliser immédiatement dans la description des divers spermatophores.

Je distinguerai tout d'abord (la distinction est classique) deux sortes de spermatophores, les uns sphériques ou ovoïdes, se réduisant chacun à une petite boule de spermatozoïdes enveloppés d'une coque : caractéristiques des Crabes et des Oxystomes. On les appelle spermatophores sessiles, par opposition à ceux des Pagures et des Galathéides, dont l'ampoule spermatique, de forme variable suivant les espèces, est toujours portée par un support également variable, qui constitue le *pédoncule*.

Examinons par exemple un spermatophore définitivement constitué, c'est-à-dire prêt à être expulsé par l'orifice génital du Pagure *Eupagurus prideauxi*. Il comprend deux parties nettement visibles : l'ampoule et le pédoncule.

Le *pédoncule* est l'appareil plus ou moins complexe, plus ou moins important quant à sa taille, au sommet duquel se trouve l'ampoule spermatique.

J'appelle *ampoule* la masse allongée, de forme vaguement conique, qui est remplie de spermatozoïdes et est supportée par un petit piédestal attenant à la base du cône.

J'appelle *embase* ce petit piédestal de couleur blanche, légèrement évidé en son milieu et épaissi sur ses bords, de forme oblongue, ayant pour rôle de lester le cône spermatique qui le surmonte. Mais sa masse n'est pas suffisante pour contrebalancer celle de l'ampoule et déplacer assez bas le centre de gravité de l'appareil tout entier. Il s'ajoute aux conditions de pesanteur l'effet de la force d'adhésion de la substance

glutineuse dont l'embase est faite. Ce support peut se coller aux corps solides et donner ainsi une base fixe au spermatophore, qui se montre dès lors dressé, l'ampoule étant perpendiculaire au support solide.

La *coque* est l'enveloppe de l'ampoule, membrane anhiste, mince, transparente, dans laquelle les spermatozoïdes sont contenus. C'est elle qui donne sa forme à l'ampoule. Bien qu'assez souple, elle est indéformable, résistante et imperméable. Sa surface absolument lisse facilite les glissements et s'oppose à toute adhésion, de sorte que le spermatophore ne peut pas se fixer par son ampoule, qui reste toujours libre. La coque a la forme conique qu'elle communique à l'ampoule. Elle se resserre vers la base et s'effile pour se souder à l'embase.

La partie effilée qui constitue la coque et qui est formée de la même substance qu'elle, s'appelle le *ped*.

Je nommerai *plaque basale* la lame aplatie, soudée à l'embase, qui continue le pied en l'élargissant et qui constitue, en somme, le prolongement de la coque au voisinage de l'embase.

Le contenu de la coque est le contenu spermatique de l'ampoule. Il représente la masse de spermatozoïdes de tout l'appareil, la partie fécondante, le reste n'étant que le support de cette masse.

La *gaine du pied* est une enveloppe mince, difficilement visible, et que seuls les colorants histologiques révèlent. Elle enveloppe le pied depuis l'embase jusqu'au niveau de la coque. Cette gaine se raccorde, au niveau de la plaque basale, avec la partie débordante de l'embase, qui recouvre légèrement l'embase sur les bords.

Les différentes parties que je viens d'énumérer sont celles des spermatophores d'*Eupagurus prideauxi*.

Les spermatophores de certains autres Pagures (*Diogenes pugilator*, *Pagurus arrosor*, par exemple) comportent une partie supplémentaire : le pédicule.

Le *pédicule* est le trait d'union formé d'une substance spéciale qui s'intercale entre l'embase et l'ampoule.

Remarquons que les mots « pédicule » et « pédoncule » ont chacun un sens bien défini et qu'on ne saurait employer l'un pour l'autre sans erreur.

Un spermatophore définitivement constitué est donc le résultat d'un certain nombre de sécrétions diverses; en particulier, dans le cas qui nous occupe, nous trouvons :

- 1° Une substance *a* mélangée aux spermatozoïdes.
- 2° Une substance *b* constituant la coque, le pied et la plaque basale.
- 3° Une substance *c* formant l'embase.
- 4° Une substance *d* formant la gaine du pied.

On peut distinguer certaines de ces substances en colorant les spermatophores par du bleu de méthylène à 5 %. La substance *a* ne se colore pratiquement pas, mais *b* prend une teinte bleu pâle, et *c* devient bleu-vert. Ces affinités chromatiques différentes permettent dès maintenant de conclure que les divers constituants des spermatophores n'ont pas tous la même composition.

Les colorants histologiques donnent d'autres renseignements à ce sujet : les deux techniques de MALLORY et de l'hémalun-éosine-aurantia-bleu donnent des résultats polychromes mettant en évidence des substances en nombre égal à celles dont je viens de parler, et semblablement disposées. Voici la polychromie obtenue :

Technique de MALLORY. — La coque, le pied qui lui fait suite et l'insertion discoïde de ce pied sur l'embase se colorent en bleu vif, l'embase elle-même en rouge, et le mucus périphérique en bleu. En outre, il existe autour du pied un tore de mucus spécial, floconneux, qui prend une teinte violette. On arrive donc à distinguer, par ces diverses colorations, quatre substances distinctes.

Technique de l'hémalum-éosine-aurantia-bleu. — Elle donne des résultats analogues : la coque, le pied et son disque basal sont en rose, le disque prenant sur les bords une teinte orangé; l'embase est en bleu-violet et le mucus entourant le pied violacé.

Comme on le voit, chaque partie morphologiquement distincte du spermatophore est faite d'une substance particulière provenant, comme nous le verrons plus loin, d'une sécrétion spéciale du canal déférent, et élaborée par des cellules glandulaires déterminées et dans des régions déterminées du canal.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

SPERMATOPHORES DE EUPAGURUS BERNHARDUS

Recherches personnelles sur les spermatophores des Pagurides, Galathéides, Brachyures

J'étudierai successivement, dans chacune des espèces de Crustacés Décapodes dont j'ai donné la liste plus haut, la morphologie du canal déférent qui est le siège de l'élaboration des spermatophores, puis le mode de genèse de ces corps particuliers, leur morphologie définitive, et je donnerai une idée sommaire de la structure de la paroi du canal déférent. Peut-être eût-il mieux valu s'occuper successivement de ces quelques questions à un point de vue comparé dans les espèces envisagées. J'ai craint d'obtenir ainsi un exposé moins clair. Les deux méthodes entraînent également, on le voit, des redites. J'ai essayé de les réduire le plus possible en développant d'abord quelques cas typiques, auxquels d'autres peuvent être ramenés ou comparés. C'est ainsi qu'après avoir donné d'amples détails sur *Eupagurus bernhardus*, je serai plus brève en ce qui concerne les autres *Eupagurus* et n'insisterai que sur les faits qui caractérisent les espèces. Il en sera de même pour les *Anapagurus*, qui constituent un groupe très homogène. Il me sera, par contre, difficile d'abrégier l'histoire de types plus spéciaux comme *Pagurus arrosor*, *Diogenes pugilator*, *Clibanarius misanthropus*, et les mêmes mots seront fatalement repris un grand nombre de fois, donnant à cet exposé une monotonie dont je m'excuse, mais qu'il était difficile d'éviter.

EUPAGURUS BERNHARDUS

1. — Morphologie du canal déférent.

L'appareil génital mâle des Pagures est contenu tout entier dans l'abdomen. Il consiste en deux masses comprenant chacune un testicule et un canal déférent enchevêtrés l'un avec l'autre, facilement reconnaissables à leur couleur blanche. En examinant extérieurement l'abdomen d'un Pagure, on peut distinguer à travers le tégument, deux zones fondamentales, l'une musculaire, ventrale, occupant l'intérieur de l'arc que dessine l'abdomen, l'autre contenant les viscères et qui, accolée à la précédente, se trouve du côté extérieur de l'arc abdominal.

Pour ouvrir l'abdomen, faisons une incision longitudinale du tégument en allant du thorax vers l'extrémité de l'abdomen, et en ayant soin de suivre la ligne de démarcation entre les muscles et viscères. Si nous enlevons complètement le tégument (et cette opération se fait sans aucune difficulté), nous nous trouvons en présence des deux masses déjà vues par transparence (fig. 1).

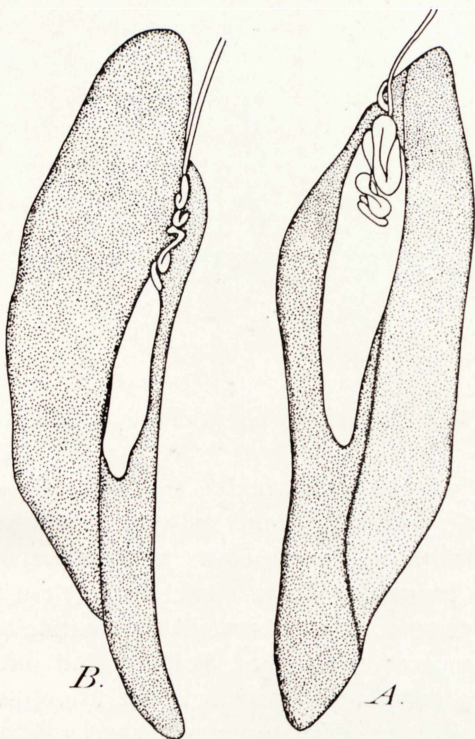


FIG. 1.

- A. — Masse génitale droite sur les deux masses hépatiques. Vers l'avant, le canal déférent se dirigeant vers l'orifice génital.
 B. — Les masses hépatiques ont été retournées. On voit, accolée à elles, la masse génitale gauche.

A côté de la masse musculaire, d'un blanc nacré, se trouve un amas jaunâtre de tubes du foie. Ces tubes sont disposés comme les barbes d'une plume; ils convergent vers un axe commun qui les unit et figure la hampe de la plume. L'examen de la face dorsale de l'abdomen montre les deux masses pectiniformes droite et gauche, celle de droite étant légèrement décalée vers le thorax par rapport à l'autre, qui, de ce fait, se trouve seule à la partie terminale effilée de l'abdomen. La face ventrale de la masse viscérale est celle qui est accolée aux muscles. Elle montre également les deux amas de tubes hépatiques parallèles, entre lesquels on distingue, comme à la face dorsale, un organe d'un blanc cru, localisé dans la moitié antérieure, et qui représente l'organe génital mâle. Le testicule est reconnaissable à son aspect marbré; il occupe la partie la plus postérieure et se continue vers l'avant par un canal déférent abondamment sinueux qui débouche à l'orifice génital.

Ainsi, dans les *Eupagurus bernhardus*, les masses génitales droite et gauche sont séparées l'une de l'autre par l'ensemble des tubes du foie. Il est bon de noter ce fait qu'en ouvrant le Pagure comme il vient

d'être dit, on ne peut apercevoir qu'une seule masse génitale, et c'est celle du côté droit. Chacune de ces masses est aplatie au-dessus des tubes hépatiques. Il semble, d'après la disposition de celle qui se trouve à la face ventrale, qu'elle a émigré à partir d'une position dorsale. Elle représente le testicule et le canal déférent gauches. Remarquons que, du fait même de cette position ventrale, l'appareil génital gauche est comprimé entre les tubes du foie et les muscles, gêné dans son développement, tandis que celui de droite s'étale librement à la surface de la masse viscérale, sous le tégument, et peut se développer aisément. Ceci explique peut-être en partie le dimorphisme des spermatophores, que nous étudierons plus loin.

Cette disposition est très caractéristique de *Eupagurus bernhardus*; on peut reconnaître ce Pagure en examinant son abdomen qui, dépourvu de tégument, montre à la surface des tubes du foie une seule masse génitale.

L'étude de la morphologie externe des canaux déférents droit et gauche ne met pas en lumière de différence notable entre eux.

Pour étudier un canal déférent, il suffit de prélever la masse génitale dont il fait partie et de dévider, en l'étirant sur une lame, le long tube qui la constitue. Le testicule se présente comme un conduit à paroi glandulaire où s'élaborent les spermatozoïdes. Il offre des renflements, visibles extérieurement, et se prolonge par le canal déférent, conduit où les spermatozoïdes vont être enrobés et répartis dans des ampoules spéciales ou spermatophores destinés à les disperser. Ce canal est constitué essentiellement par deux assises cellulaires superposées : l'une interne, glandulaire, où se fait la sécrétion des diverses substances entrant dans la composition des spermatophores, l'autre externe, musculaire, dont le rôle est de contribuer à la progression des spermatozoïdes et des spermatophores dans le canal. Nous admettons que le canal déférent commence à l'endroit où la paroi du tube vecteur de spermatozoïdes n'est plus génératrice de spermatozoïdes. Je reviendrai ailleurs sur cette définition pour la préciser. D'après ce que nous venons de voir, c'est le point à partir duquel on ne distingue plus de renflements sur le tube.

Si, tirant sur les deux extrémités du canal, on essaye de dégager ses circonvolutions, on brise quelques tractus conjonctifs, on peut, dans l'ensemble, le dérouler. Il y a, cependant, une région où il reste stable dans sa forme et qu'on ne pourrait dérouler qu'en le brisant, car l'élasticité des tissus ne suffit pas à vaincre la déformation du canal imprimée par l'enroulement. C'est la région proximale, celle qui fait immédiatement suite au testicule. Elle décrit deux spirales planes consécutives, inverses l'une de l'autre. Après ces deux spirales, vient une région où le canal est rétréci; enfin, une partie distale, aboutissant au pore génital, a un diamètre assez grand et une allure sensiblement rectiligne. La première spirale plane est faite de trois tours contigus dont le premier se trouve au centre. Le diamètre du canal, d'abord faible, croît progressivement. Le sperme circule dans la lumière et apparaît comme un cordon opaque à travers la paroi du tube qui le contient. Le diamètre de ce cordon spermatique diminue en même temps que le diamètre externe du canal grandit, et ce fait prouve que l'épaisseur des assises cellulaires de la paroi du canal augmente dans les derniers tours, plus particulièrement d'ailleurs dans le dernier, réduisant ainsi le diamètre interne du canal vecteur. A l'endroit où cesse l'enroulement en spirale, la lumière du canal est extrêmement faible, et l'assise cellulaire très épaisse. Les spermatozoïdes circulent alors l'un derrière l'autre, comme on peut le voir en les examinant à la loupe par transparence à travers la paroi du canal.

Le canal change ensuite de sens d'enroulement, et le point de dimension interne minimum dont il vient d'être parlé, coïncide avec un point d'inflexion de la courbe qu'il décrit. A partir de cet endroit, le canal décrit une deuxième spirale dont le premier tour est cette fois le plus externe. Le diamètre externe ne cesse pas de croître, et le diamètre interne suit la même progression, jusqu'au deuxième tour de la deuxième spirale. La deuxième spirale plane réalisée est inverse de la première; elle compte trois tours, le dernier étant au centre. Dès la fin du premier tour, le canal devient, intérieurement et extérieurement, plus étroit. Il contient à ce moment des spermatophores déjà à peu près terminés, qui ont pris naissance à partir du point d'inflexion; des ampoules se sont constituées, une embase commune rubanée a été sécrétée à leur contact le long

de la génératrice (1) la plus externe du canal, de telle façon que la deuxième spirale est remplie de spermatophores en voie d'élaboration et dont les ampoules allongées sont disposées transversalement, ayant dans les tours successifs de la spirale une disposition rayonnée. On les distingue nettement par transparence, ainsi que le ruban d'embase blanc très opaque qui souligne chaque tour de l'enroulement. Tout se passe comme si les ampoules étaient autant d'individus solidaires d'un trottoir roulant qui serait ici représenté par le ruban d'embase. Ce ruban se trouve placé vers l'extérieur de chaque tour de spire.

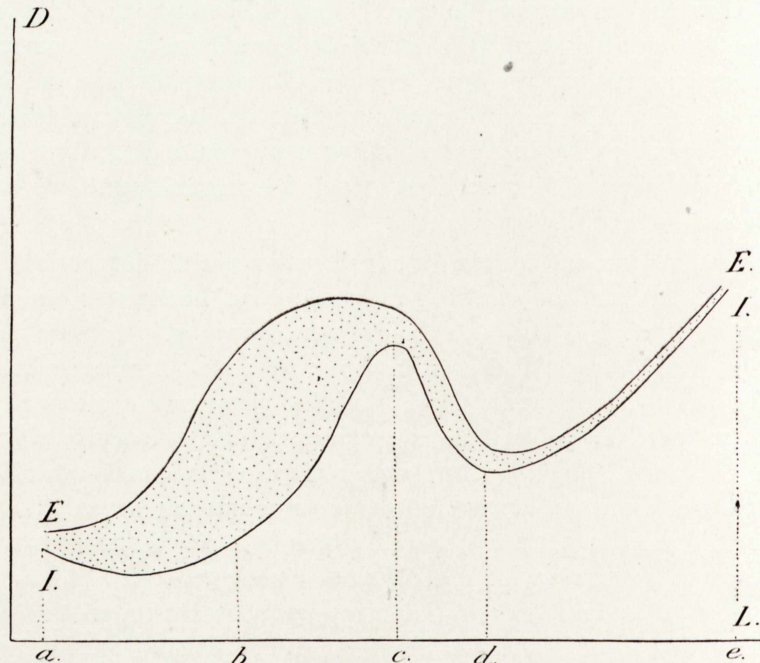


FIG. 2.

E. — Courbe de la variation du diamètre externe du canal déférent d'une extrémité à l'autre.

I. — Courbe de la variation du diamètre interne du canal déférent.
La région du plan comprise entre les deux courbes représente l'épaisseur de la paroi du canal de l'une à l'autre de ses extrémités.

D. — Diamètre du canal déférent.

L. — Longueur du canal.

L'échelle des longueurs portées en abscisse a été divisée par 100 environ.

La spirale se continue par une région où le canal rétréci ne laisse circuler les spermatophores que couchés suivant son axe. Ils sont, à ce moment, groupés par quatre à huit sur une embase commune provenant de la fragmentation du support contenu dans la spirale.

(1) J'appelle ainsi la ligne particulière qui serait une génératrice dans le cylindre primitif, qui, par enroulement sur lui-même, aurait donné la spirale en question.

Enfin, la région distale, moins sinueuse que la précédente, s'élargit considérablement, permettant aux spermatophores de s'y disposer de telle manière que le plus grand nombre possible s'y tasse dans l'espace disponible.

Tout ce que nous venons de voir est apparent à travers la paroi du canal déférent, sans qu'une préparation spéciale soit nécessaire (fig. 1, pl. I). On peut donc, dès maintenant, distinguer différentes régions morphologiques :

1. Une première spirale plane (de *a* à *b*, fig. 2).
2. Un point d'inflexion *b*.
3. Une deuxième spirale plane inverse de la précédente (de *b* à *c*).
4. Une région sinueuse de faible diamètre (de *c* à *d*).
5. Une région sinueuse de grand diamètre (de *d* à *e*).

Le diamètre interne et le diamètre externe du canal varient dans les différentes régions énumérées, mais leurs variations n'ont pas lieu forcément dans le même sens. La courbe ci-contre *E* est celle du diamètre externe, la courbe *I* celle du diamètre interne (fig. 2).

Un examen plus précis du canal déférent permet de distinguer les régions ayant un rôle physiologique déterminé. A la fin de la première spirale, le canal déférent est le siège de mouvements péristaltiques intenses qui contribuent à faire circuler le sperme et à le scinder en gouttelettes successives devenant les ampoules des spermatophores. Au début de la première spirale apparaît la sécrétion rubanée qui donnera l'embase commune des ampoules. A la fin de cette spirale, et au début de la région à faible diamètre, le ruban unique se scinde en fragments successifs. Au début de la portion distale dilatée, les embases qui, jusque là, circulaient longitudinalement, tournent à 90° de leur position et deviennent transversales. Les ampoules qu'elles supportent sont alors elles-mêmes dans un plan transversal et leurs extrémités convergent. L'ensemble formé par ce support arqué suivant la courbure du canal et les ampoules qui en dépendent, se trouve dans un plan transversal du canal qu'il remplit exactement. L'embase recouvre légèrement celle qui la précède et la file continue de supports imbriqués circule jusqu'à l'orifice génital.

On voit que l'étude physiologique, même très sommaire, du canal déférent, conduit à délimiter un certain nombre de régions ayant chacune un rôle spécial :

1. Conduction du sperme dans la première spirale.
2. Scission mécanique du flux spermatique.
3. Sécrétion de l'embase.
4. Fragmentation de l'embase.
5. Rotation des rubans à 90° de leur position primitive.

Chacune de ces régions ainsi définies est celle qui porte le même numéro d'ordre dans le tableau précédent des zones morphologiquement distinctes.

Nous verrons plus loin que l'étude détaillée de l'élaboration des spermatophores vient confirmer ces conclusions.

Pour être tout à fait précis, il faudrait considérer comme ne se rattachant à aucune autre et ayant son individualité propre la région qui précède la première spirale. Là, dans un tronçon très étroit et à peu près rectiligne du canal, le sperme venant du testicule circule sans que les spermatozoïdes soient noyés dans une sécrétion

quelconque. En tenant compte de cette considération, on arrive à compter dans le canal déférent d'*Eupagurus benhardus* sept régions distinctes, qui sont les suivantes :

1° Portion du canal qui suit immédiatement le testicule, étroite, remplie d'un flux homogène de spermatozoïdes libres; la longueur n'excède pas 1 mm.

2° Première spirale de trois tours contigus, plane, et dans laquelle le sperme est mélangé à une sécrétion de l'assise glandulaire du canal.

3° Très courte portion autour du point d'inflexion du canal. Le flux spermatique se scinde en gouttelettes successives.

4° Deux premiers tours de la deuxième spirale. Il y a sécrétion du ruban continu d'embase et modelage des ampoules des spermatophores.

5° A la fin du dernier tour de la deuxième spirale, le ruban d'embase se scinde en segments successifs.

6° Les embases se séparent et circulent l'une derrière l'autre dans une région très étroite du canal.

7° Dans la région terminale dilatée en gros cylindre, les spermatophores, disposées transversalement, s'acheminent vers l'orifice génital.

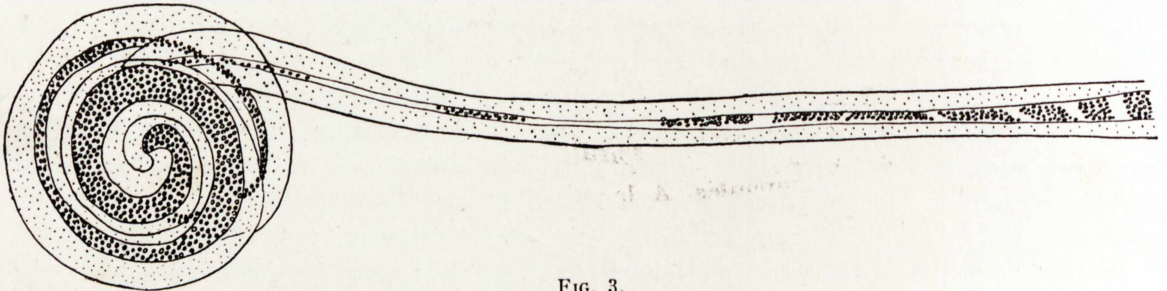


FIG. 3.

Première hélice du canal déférent de *Eupagurus bernhardus* et point d'inflexion de ce canal, vus en coupe optique.

Ces sept régions essentielles se retrouvent dans *Eupagurus prideauxi* et *Eupagurus cananensis*. Nous les comparerons plus loin avec les régions caractéristiques des canaux déférents d'autres Pagures.

Dans la première spirale du canal déférent, le flux spermatique, moulé dans le conduit cylindrique, est homogène et continu. Il progresse lentement. D'abord épais au centre de la spirale, c'est-à-dire dans les premiers tours, il s'amincit progressivement dans les derniers et sa section finit par être réduite au quart environ de sa valeur primitive. Le diamètre externe du canal étant resté sensiblement le même et le diamètre interne ayant décréu, l'épaisseur de la paroi, et plus spécialement celle de l'assise glandulaire interne, a augmenté du centre de la spirale vers la périphérie.

A l'endroit où le canal se déroule pour donner la deuxième spirale inverse de la première, il devient le siège de mouvements péristaltiques particuliers destinés à provoquer le cheminement des spermatozoïdes. Ces mouvements sont localisés sur une très faible longueur. Les spermatozoïdes avancent dans un tube de plus en plus fin où ils sont placés l'un derrière l'autre (fig. 3). Leur progression n'est pas absolument constante, elle est coupée de reculs, la résultante étant, en fin de compte, un gain dans le sens de progression général.

Il n'y a pas, à proprement parler, d'onde de contraction allant de la première à la deuxième spirale. Les fibres musculaires contenues dans l'assise externe du canal déférent paraissent agir indépendamment de toute règle et pousser le sperme tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre. En réalité, ce désordre apparent est un ordre réel mais compliqué. Les divers faisceaux de fibres musculaires obliques et transversaux, ou plus exactement obliques et annulaires, ont des périodes de contraction différentes entre elles, mais constantes pour un faisceau donné. Elles sont, en outre, réglées de façon que leur jeu détermine dans le sperme qui arrive des mouvements et des fragmentations en masses consécutives.

Les spermatozoïdes arrivent, nous l'avons dit, dans une portion du canal très fine où ils circulent en file indienne, noyés dans un liquide hyalin très fluide (substance *a*) que sécrète la paroi du canal à ce niveau. Ces spermatozoïdes en file constituent la partie terminale amincie du cordon spermatique qui remplit la première spirale. En avant de son extrémité, vers la deuxième spirale, se trouvent les spermatophores en formation.

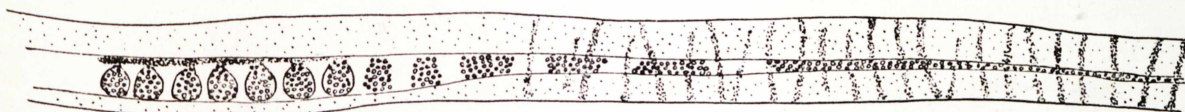


FIG. 4.

Portion du canal au voisinage du point d'inflexion. Le bleu de méthylène colore des zones en anneaux dans la régions où les contractions musculaires atteignent le maximum d'intensité. On ne voit rien d'analogue au niveau où les ampoules des spermatophores sont individualisées.

Supposons qu'un faisceau musculaire circulaire se contracte à une certaine distance de cette extrémité. Il va déterminer le rapprochement des bords de la lumière du canal étroit du cordon en un point déterminé, c'est-à-dire séparer vers l'avant un paquet de spermatozoïdes et le faire progresser dans ce sens.

D'autres fibres musculaires, circulaires et obliques, se contractent alors au niveau de l'extrémité antérieure du fragment isolé et l'obligent à revenir vers l'arrière dans la position primitive. Le cordon spermatique se trouve, à ce moment, intégralement reconstitué. Le nouveau cycle de contractions se produit, entraînant le même déplacement de la petite masse qui, au cours de ce brassage, devient un mélange parfait de spermatozoïdes et du liquide hyalin précédent.

A chacune de ces allées et venues successives, le petit paquet mobile s'avance davantage vers la deuxième spirale, ne reprenant plus contact avec le reste du cordon d'où il est issu, et il oscille dans un canal dont la lumière devient de plus en plus large et où il tasse ses spermatozoïdes, substituant ainsi à son allure filiforme l'aspect d'une masse cylindrique plus courte et plus large (fig. 4).

Ce sont donc les actions musculaires combinées et réalisant sur un segment de longueur constante du canal une onde périodique, qui déterminent l'isolement de masses constantes de sperme. Au niveau où les spermatozoïdes sont en file indienne, à une longueur donnée de canal doit correspondre une quantité fixe d'éléments sexuels, et chaque masse de sperme isolée contient ainsi une quantité constante de spermatozoïdes.

Par ces mécanismes combinés (calibrage de la colonne spermatique, contractions musculaires solidaires et consécutives de faisceaux à distance constante), on conçoit que les masses spermatiques isolées qui deviendront les ampoules des spermatophores définitifs contiennent, à très peu d'unités près, le même nombre d'éléments reproducteurs.

A l'endroit où le canal interne s'élargit légèrement, la paroi, jusqu'ici spécialisée dans la production du liquide hyalin, est sécrétrice d'une nouvelle substance, *b*, moins fluide que *a*. Le sperme qui arrive s'enveloppe de cette substance *b* qui forme peu à peu un manchon autour de lui. On voit alors progresser un petit cylindre entouré de sa gaine et qui se rapproche de celui qui a été constitué de la même façon immédiatement avant lui.

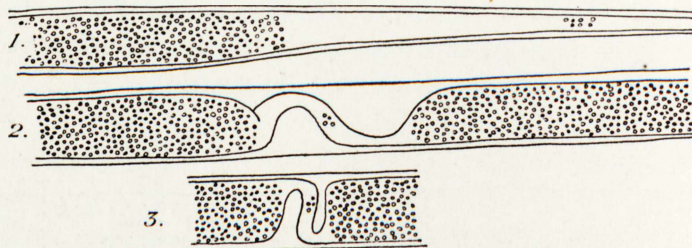


FIG. 5.

1. — Partie antérieure du flux spermatique au point d'inflexion du canal.
2. — Isolement de quelques spermatozoïdes dans la partie étirée qui s'intercale entre deux masses spermatiques consécutives.
3. — Le tronçon étiré se place transversalement.

Entre celui qui arrive et celui qui lui succèdera se trouve un espace presque vide d'éléments reproducteurs que l'activité des cellules glandulaires va remplir du produit *b*. Quelques spermatozoïdes, en nombre variable, peuvent se trouver pris dans cet espace et englobés par *b*. Il se constitue ainsi un nouveau petit manchon autour d'une minuscule masse spermatique, de la même façon que précédemment. Ce corps en miniature s'intercale entre celui qui vient de se constituer et celui qui se prépare dans la première spirale. C'est, à ce stade, un filament remplissant la lumière du canal et faisant suite sans discontinuité à la masse précédente. Mais ce filament présente à ses deux extrémités deux zones souples, de moindre résistance, faites de substance *b*, encadrant la petite masse des trois ou quatre spermatozoïdes. Sous l'effet de la poussée exercée par le nouveau tronçon spermatique qui vient de la première spirale, ce fin cordon arrive dans la région du canal à diamètre plus considérable. Comme il n'est pas assez épais pour remplir l'espace qui lui est offert et comme, d'autre part, il se trouve comprimé entre une masse antérieure presque immobile et une masse postérieure qui pousse celle-ci, on le voit se plier aux endroits où il reste souple. Les deux zones dépourvues de spermatozoïdes s'infléchissent ainsi dans deux sens opposés, en affectant la forme de deux arcs consécutifs d'une sinusoïde. Ces arcs, déformés ensuite par la pression croissante, deviennent des angles aigus, tandis que la région intermédiaire entre ces angles, rendue rigide par la présence de quelques spermatozoïdes, se place perpendiculairement à la direction générale du canal. Elle est alors tassée entre deux masses normales consécutives (fig. 5).

Les masses successives sont ainsi en continuité les unes avec les autres par l'intermédiaire d'une autre masse minuscule, constituée comme elles et normale à leur direction. Ce corps réduit (fig. 6) est appelé corpuscule accessoire (GROBBEN).

Au total, dans l'ensemble, tout se passe comme si un cordon de flux spermatique continu avait ondulé dans un canal, les spermatozoïdes venant s'accumuler dans certaines parties de la sinusoïde et la déformer à ces endroits hypertrophiés qui présentent chacun l'aspect d'un cylindre. Chaque cylindre représente une future ampoule de spermatophore et les parties verticales à peu près vides qui relient ces cylindres entre eux sont les corpuscules accessoires.

La zone où les divers phénomènes que je viens d'exposer se déroulent, est limitée et assez réduite. Topographiquement, c'est celle qui se trouve au point d'inflexion du canal entre les deux spirales inverses. On la reconnaît microscopiquement d'après la forme des masses spermatiques en voie de constitution qu'elle contient et d'après les violentes contractions musculaires dont elle est le siège.

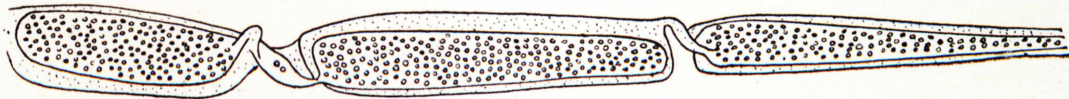


FIG. 6.

Les masses spermatiques, entourées de substance *b*, sont reliées entre elles par les spermatophores accessoires.

Il y a cependant un autre moyen de la mettre en évidence. Quand on plonge le canal déférent tout entier dans une solution très faible de bleu de méthylène (0,05 % environ) on voit se colorer tout d'abord des anneaux parallèles localisés uniquement dans la zone d'élaboration des ampoules spermatiques : celle dont nous venons de parler. Ces anneaux, qui sont à égale distance les uns des autres et d'égale largeur, présentent des points d'accumulation maximum du colorant. La longueur d'une masse spermatique calibrée dans le canal correspond à l'intervalle entre quatre anneaux consécutifs.

Le reste du canal ne présente pas de zones électivement colorées comme celle-ci. J'ai trouvé dans une autre espèce de Pagure une région analogue à bandes circulaires parallèles se colorant par le bleu de méthylène. C'était dans la partie distale du canal déférent, à l'endroit où les spermatophores évolués et définitivement constitués prenaient leur disposition dernière. Cette région était donc musculaire et soumise à des contractions violentes.

Les amas engagés que nous avons considérés jusqu'à présent, circulaient dans le canal suivant son axe, ayant l'aspect de bâtonnets engagés dans un tube transparent, d'épaisseur constante ou, en coupe optique longitudinale, d'un trait pointillé médian entre deux bandes claires d'égale largeur. Les bâtonnets successifs affectent le plus souvent, en coupe optique, l'aspect de trapèzes ou de parallélogrammes, les plans obliques voisins de deux consécutifs d'entre eux restant parallèles. Cette disposition résulte du tassement progressif et constant des masses spermatiques légèrement déformées à chacune de leurs extrémités par la compression du corpuscule accessoire.

La courbure du canal déférent ayant changé de sens, et la deuxième spirale s'amor-

cant, le diamètre externe du canal grandit, son diamètre interne également, mais les masses consécutives qu'il contient ne conservent pas leur position axiale. Elles se placent excentriquement. La lumière du canal, jusque-là cylindrique, s'aplatit et se déforme légèrement, de manière à se présenter, en section transversale, comme une larme batavique. Les spermatozoïdes contenus dans leur gaine circulent dans la partie renflée, et la gaine se continue dans le pied effilé. La paroi du canal, glandulaire vers la face interne, sécrète toujours la substance *b* qui, s'accumulant au niveau où le sperme est absent, y constitue une lame. On a alors dans le canal un véritable ruban fait de

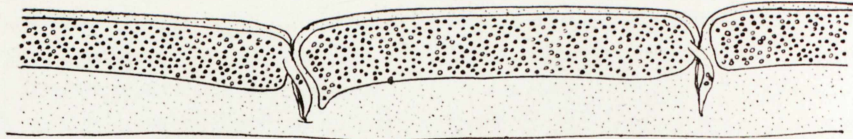


FIG. 7.

Contenu du canal déférent aussitôt après le point d'inflexion. On voit l'inégalité d'épaisseur de substance *b* autour du sperme. Les corps accessoires ont un allongement perpendiculaire à celui des masses spermatiques.

deux zones parallèles longitudinales : l'une à spermatozoïdes groupés dans de longs bâtonnets, l'autre de substance *b* homogène. Entre deux bâtonnets successifs se trouve un corpuscule accessoire, sorte de tube en U à branches rapprochées dont une branche contient trois ou quatre spermatozoïdes et qui se présente dans le ruban comme un trait transversal; ce trait souligne d'ailleurs une incision. L'aspect du ruban est dû à la contiguïté des masses spermatiques successives; mais, en réalité, on est en présence d'ampoules séparées, ayant chacune un support épais de substance *b*, chaque support étant limité à chaque extrémité par une des deux branches de l'anse accessoire (fig. 7). En même temps que l'épaisseur de la sécrétion *b* grandit, la masse spermatique devient plus sphérique, le corpuscule accessoire plus comprimé et le spermatophore s'ébauche.

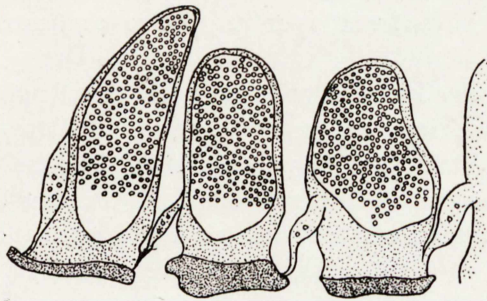


FIG. 8.

Les spermatophores en voie de formation sont unis entre eux par leurs corps accessoires.

On y distingue déjà la masse de sperme qui constitue ce que nous appellerons l'ampoule; l'enveloppe de cette ampoule, à laquelle nous donnons le nom de coque; le support de substance *b* qui fait corps avec la coque et forme le pied. Les spermatophores, à ce stade d'évolution, se trouvent dans le premier tour de la deuxième spirale, c'est-à-dire dans le tour le plus externe et de moindre courbure (fig. 8).

Dans ce tour, le diamètre du canal grandit rapidement. Les ampoules, d'abord couchées longitudinalement, vont devenir perpendiculaires à leur position primitive. Elles n'acquièrent pas cette attitude, comme on pourrait le croire, par une rotation de 90°. La base, canalisée dans une sorte de rainure, reste fixe mais souple, la substance *b* étant susceptible de déformation. (D'ailleurs, tout l'ensemble est souple à ce stade bien que les différentes parties en soient nettement individualisées). Le

tassement progressif des cylindres spermatiques, dû à la poussée des nouveaux paquets en voie de formation, a lieu dans un tube de plus en plus grand. Il se produit une déformation de tous les éléments souples qui tendent à se mouler, dans le canal, de manière à occuper tout l'espace qui leur est offert. Or, l'espace libre est dans le sens de la plus grande dimension du spermatophore et le tassement se produit normalement à la longueur des ampoules. Il en résulte un étirement du spermatophore dans le sens de sa hauteur. La masse ayant d'abord la forme d'un cylindre allongé suivant l'axe du canal, prend, par déformation continue, celle d'un cylindre d'allongement perpendiculaire.

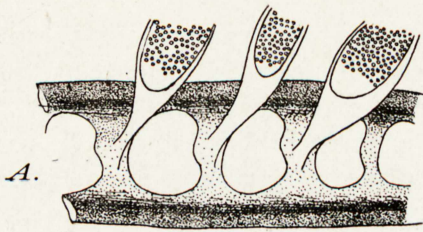
Par ce processus, les spermatophores qui se forment occupent, dans le premier tour de la deuxième spirale, une position transversale par rapport à la direction du canal déférent.

En même temps que ces transformations d'ordre mécanique ont lieu, les cellules glandulaires du canal, qui sécrétaient la substance *b* en abondance et constituaient ainsi par leur activité le pied du spermatophore en continuité avec l'ampoule, fournissent désormais une substance *c*. Les cellules glandulaires sont, maintenant, de plus en plus localisées. Elles sont rangées le long d'une génératrice du canal, la plus externe par rapport à la spirale, c'est-à-dire celle où la courbure a la moins grande valeur. Cette file de cellules est donc du côté des pieds des spermatophores, les ampoules se trouvant, au contraire, orientées de telle façon que leurs extrémités seront dirigées vers l'intérieur de la spirale.

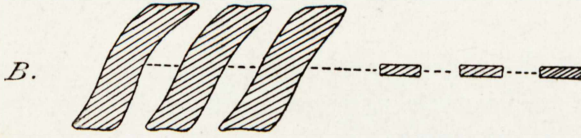
Cette simple disposition suffit à elle seule à expliquer les dimensions respectives des parties des spermatophores évolués et leur forme : les ampoules, de plus en plus comprimées, ne pouvant plus se développer en largeur, vont s'allonger et même s'effiler, chacune d'elles devenant, en section, une sorte de secteur circulaire. La partie élargie de l'ampoule se trouve au voisinage du pied. Le pied lui-même, aminci par étirement, se trouve au contact immédiat de la substance *c* qui vient s'accoler à lui.

A cet endroit, la section de la lumière du canal déférent se modifie. C'est elle qui moule la substance *c* au fur et à mesure de son apparition. Cette sécrétion formera l'embase du spermatophore, partie élargie, sorte de support destiné à donner de la stabilité à l'organe tout entier et à la fixer éventuellement sur les corps solides. Elle vient s'accoler au pied et se souder avec lui; c'est une substance granuleuse, moins déformable que les précédentes, présentant cependant des propriétés d'élasticité et de souplesse.

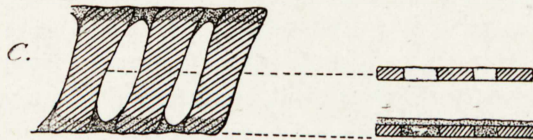
Bien que la production de cette substance soit continue, le dépôt en est limité aux pieds des spermatophores, comme s'il y avait attraction réciproque de l'une des substances pour l'autre. Ainsi, à chaque pied vient s'annexer une sorte de plaquette de sustentation aplatie, à peu près rectangulaire; il y a, on le voit, discontinuité dans la file des spermatophores, au niveau des têtes des ampoules et au niveau des plaquettes basales. Mais les ampoules elles-mêmes sont, on se le rappelle, solidaires les unes des autres par les corpuscules accessoires qui les unissent entre elles. Pendant que le spermatophore s'allonge et que la plaquette basale se constitue, chacun des spermatophores accessoires s'accôle à une ampoule, à celle qui le suit. Ils se trouvent, eux aussi, pris dans le mouvement général d'allongement, l'extrémité arquée de l'U dont le corpuscule accessoire représente une branche restant soudée au pied du spermatophore.



A.



B.



C.

FIG. 9.

- A. — Vue du ruban qui porte les ampoules des spermatothores au moment où se produit la sécrétion *a*.
 B. — Schéma représentant les amas de substance *c* accolés aux ampoules.
 C. — Schéma montrant le remplissage des espaces vides par la substance *d*.



FIG. 11.

Embase en forme de petite barque, portant trois ampoules spermatisques.

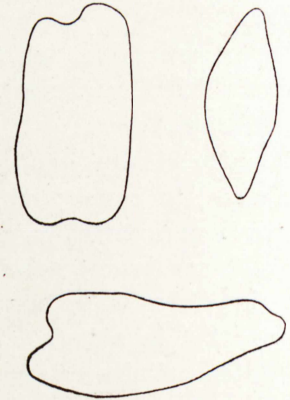


FIG. 13.

Contour d'embase provenant du canal déférent gauche.

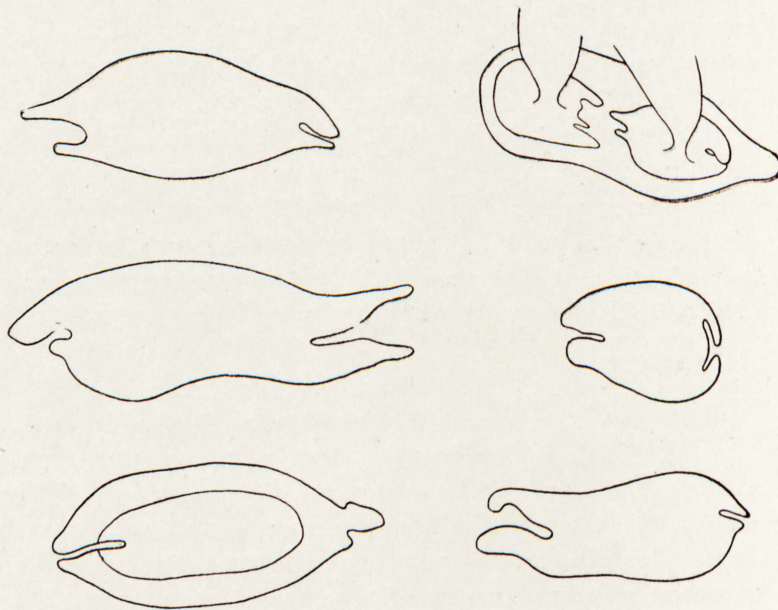


FIG. 12.

Contour de différentes embases montrant les irrégularités qui se manifestent au moment où les prolongements extrêmes disparaissent après la rupture qui isole les groupes de spermatothores (canal déférent droit).

La liaison entre deux spermatophores successifs est alors extrêmement réduite et pour ainsi dire négligeable. Chaque organe a un corpuscule accessoire étroitement accolé à lui, mais il acquiert une individualité à peu près totale. Cette individualité serait complète si la rupture du filament d'union, très ténu, avait lieu alors que les plaquettes d'embases se forment. Mais ces plaquettes sont elles-mêmes bientôt englobées dans une substance *d* qui encadre la précédente et vient rendre solidaires, en les soudant, toutes les plaquettes constituées. Il n'y a donc pas à un seul instant réalisation de spermatophores isolés. Et tant qu'ils ne sont pas terminés, ces organes restent soudés entre eux.

La substance *d* qui vient encadrer les embases forme deux bourrelets marginaux et obture en outre les intervalles compris entre les plaquettes basales successives.

La file des spermatophores est maintenant soudée à un grand ruban d'embase unique très fortement réfringent et qui constitue dans la spirale, vers l'extérieur, un énorme trait nettement visible par transparence à travers le canal déférent. Cet ensemble circule dans la deuxième spirale dont il remplit le premier tour, c'est-à-dire le tour le plus externe. Dans le deuxième tour, plus petit et de plus grande courbure, les spermatophores, dont la taille est supérieure au diamètre interne du canal, vont se disposer obliquement, l'ampoule dirigée vers l'arrière, le ruban commun d'embase qui circule les entraînant toutes vers la partie rectiligne du canal. A ce niveau se produit la fragmentation du ruban en portions successives qui vont devenir autant d'embases libres.

Etant donné le dimorphisme des spermatophores de *l'Epagurus bernhardus*, il y a lieu d'examiner dès maintenant les processus de leur achèvement dans chacun des canaux déférents.

A droite, une même embase portera un nombre variable d'ampoules, (trois à huit); à gauche, chaque spermatophore aura son embase propre ou, exceptionnellement, la partagera avec un autre.

Nous avons vu que les plaquettes basales individuelles sont isolées les unes des autres. Quand la substance *d* vient les réunir en ruban continu, par comblement de leurs intervalles, ceux-ci n'en restent pas moins des zones de moindre résistance. Si une force de traction s'exerce sur le ruban dans le sens de sa longueur, les zones de moindre résistance cèdent, et il se produit ainsi des scissions à divers endroits, scissions qui découpent dans le ruban des tronçons portant chacune un certain nombre d'ampoules.

Il y a, effectivement, traction et étirement, puis rupture. La force de traction vient des mouvements péristaltiques que l'on peut observer dans la partie étroite du canal qui fait immédiatement suite à la deuxième spirale. Des contractions violentes et répétées de la paroi du tube déférent provoquent, à cet endroit, le cheminement des spermatophores qui se dirigent vers l'orifice génital. Chacun d'eux est amené à se coucher le long du canal, l'embase tirée en avant, l'ampoule suivant en arrière. Sous l'effet de la traction, le ruban, qui est presque fixé dans la spirale, s'étire aux endroits de plus grande élasticité; des vides réapparaissent aux endroits où se trouvaient des intervalles entre plaquettes basales, et le bourrelet marginal de substance *d*, devenu filiforme, finit par se rompre en face de chaque vide (fig. 9 et 10). On aboutit ainsi à des sortes de rectangles portant des spermatophores. Les extrémités des bourrelets

marginaux, qui viennent de céder, se rapprochent deux à deux, de manière à arrondir les bouts à chaque rectangle, qui prend ainsi peu à peu l'aspect d'une petite barque (fig. 11, 12 et 13), évidée au milieu, à l'endroit où sont fixés les pieds des spermato-phores, épaissie sur les bords et aiguë aux deux bouts.

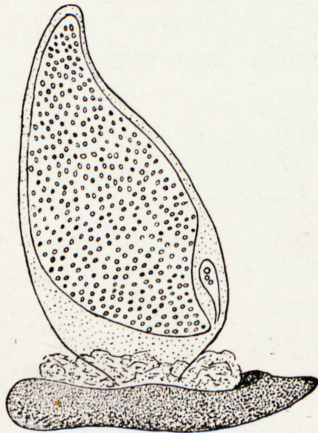


FIG. 14.

Spermato-phores de *Eupagurus bernhardus* provenant du canal déférent gauche. La même embase porte dans un cas une seule ampoule, dans l'autre cas trois ampoules.

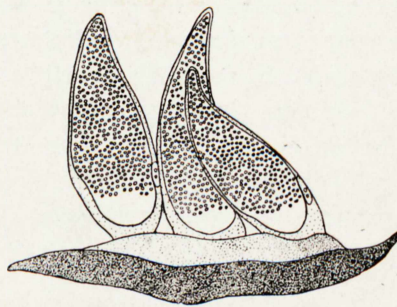


FIG. 14 bis.

(Ces trois figures sont faites à des grossissements différents).

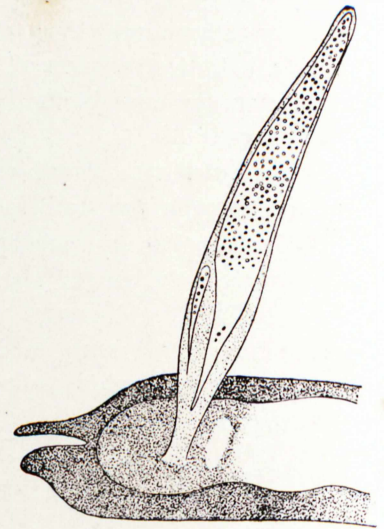


FIG. 15.

Spermato-phore de *Eupagurus bernhardus* provenant du canal déférent droit. — Une même embase peut porter un grand nombre d'ampoules.

Ainsi donc, quand les spermato-phores quittent la deuxième spirale pour pénétrer dans le canal plus ou moins tortueux mais rétréci où s'effectuent des mouvements péristaltiques, ils sont définitivement constitués. Chacun d'eux possède :

1° Une ampoule remplie de spermatozoïdes et entourée d'une coque maintenant rigide, résistante, indéformable.

2° Une embase, qui sert également de support à quelques autres spermato-phores, en particulier du côté droit.

3° Un corpuscule accessoire rempli de deux ou trois spermatozoïdes et qui représente le reliquat de la continuité primitive du cordon donnant ces ampoules.

4° Enfin, un mucus *e* vient remplir la cavité du petit bateau évidé, de manière à emballer le pied de toutes les ampoules destinées à voyager ensemble (fig. 14 et 15).

La portion du canal où l'activité musculaire est très manifeste est assez courte; elle précède une région élargie jouant le rôle de réservoir à spermato-phores, où les petites barques supportant leurs ampoules vont se disposer d'une manière spéciale. Elles arrivent, allongées dans le canal suivant leur plus grande dimension, les ampoules

couchées d'avant en arrière au-dessus d'elles, absolument comme les cheminées mobiles des bateaux à leur passage sous un pont.

A l'endroit où le diamètre interne du canal grandit, les ampoules se redressent mais les supports eux-mêmes se déplacent de manière à être à 90° de leur orientation primitive. Sans jamais perdre contact avec la paroi interne du canal, chaque embase, débouchant dans le canal élargi, décrit un demi-tour d'hélice et s'arrête quand elle est perpendiculaire aux génératrices du tube déférent. L'embase suivante vient s'imbriquer avec elle. Il en est de même des suivantes. On voit bientôt se constituer une file d'écaillés imbriquées, porteuses chacune d'ampoules effilées qui pendent dans la lumière du canal, les pointes convergeant vers l'axe.

La paroi glandulaire sécrète alors un mucus *f* qui vient unir entre elles les ampoules pendantes, leur donner une cohésion suffisante et les isoler en même temps les unes des autres dans la compression qu'elles subissent.

Cette disposition générale subsiste jusqu'au voisinage de l'orifice génital où, au moment de l'émission, les petits bateaux chargés d'ampoules se libèrent, se séparent les uns des autres et étalent les spermatophores qui s'agitent au moindre mouvement de l'eau, le mucus qui remplit la barque ne suffisant pas à immobiliser le pied mince du fuseau spermatique. L'embase glutineuse, étalée et stable, jouant le rôle du lest d'un poussah, fait adhérer l'ensemble aux corps résistants.

Spermatophore définitif.

A droite, il est ainsi constitué : une ampoule spermatique allongée, renflée vers le bas, effilée vers le haut, et déprimée au niveau du corps accessoire qui se loge dans la cavité et ne fait pas saillie hors de l'ampoule. La coque est mince, homogène, transparente, permettant de voir les spermatozoïdes au travers, elle se continue par un pied prolongeant l'ampoule et la reliant à l'embase. Ce pied est un support mince, cylindrique, s'étalant vers le bas en un disque qui se confond avec la partie médiane de l'embase. L'embase commune a un nombre variable d'ampoules et affecte la forme d'une petite barque à fond plat dont les bords sont inclinés vers la base comme le sont les flancs d'un volcan. Ce qui caractérise surtout les spermatophores du côté droit, c'est la longueur de leur ampoule. Ils mesurent jusqu'à 600 μ et leur diamètre, à l'endroit de la dilatation inférieure, est seulement 40. Le rapport de ses dimensions est

$$\text{donc : } \frac{60}{4} = 15.$$

Dans les spermatophores provenant du canal gauche, la hauteur de l'ampoule est infiniment plus réduite, tandis que son diamètre est légèrement supérieur. Il en résulte un aspect général très différent, plus massif, plus petit, et ce dimorphisme des ampoules vient s'ajouter à celui des embases. A droite, les embases mesurent 400 à 1200 μ de longueur sur 300 μ et leur longueur varie suivant le nombre des spermatophores qu'elles supportent. A gauche, la longueur varie de 200 à 300 μ , et la largeur est d'environ 150 μ . Le nombre des spermatophores insérés sur l'une de ces embases n'excède jamais quatre. Comme on le voit, il est impossible de confondre la production de deux canaux déférents d'*Eupagurus bernhardus*, et les considérations de forme et de taille réunies permettent d'affirmer sans ambiguïté possible que l'on a affaire à l'une ou à l'autre.

SPERMATOPHORES D'AUTRES PAGURES

EUPAGURUS PRIDEAUXI

Disposition générale des canaux déférents chez *Eupagurus prideauxi*

Quand on ouvre l'abdomen d'un *Eupagurus prideauxi* ♂, on trouve immédiatement au-dessous du tégument et à la surface de la masse hépatique, une masse blanche, s'étendant longitudinalement, et qui représente l'organe génital. L'ensemble figure une bande de largeur à peu près constante, mais constituée de deux parties consécutives, d'égale importance. La masse postérieure est constituée par le testicule gauche et le canal déférent gauche serrés et enchevêtrés; l'autre par le testicule droit et son canal déférent, également enchevêtrés et formant une masse compacte. La masse génitale antérieure recouvre et cache la région proximale du canal déférent gauche sur tout son trajet, depuis la masse génitale gauche jusqu'au thorax. Contrairement à ce qui a lieu chez *Eupagurus bernhardus*, nous trouvons donc ici les deux testicules et leurs canaux déférents justaposés sur les tubes du foie à la face dorsale du Pagure. La disposition que je viens de décrire est caractéristique de l'espèce (fig. 16).

Considérons maintenant les canaux déférents seuls. Ils sont, des deux côtés, très analogues. Il suffit donc d'en examiner un seul.

On voit d'abord, faisant immédiatement suite à la région glandulaire du testicule, un canal étroit, irrégulièrement sinueux, rempli de sperme brut. Puis vient une spirale plane de trois tours contigus, où le diamètre externe du canal croît, en même temps que son diamètre interne diminue, jusqu'à atteindre sa valeur minimum au point d'inflexion qui sépare la première spirale de la deuxième.

Le point d'inflexion est l'endroit précis où le flux spermatique continu se fragmente en masses successives et devient discontinu.

La deuxième spirale, de trois tours comme la précédente, est d'enroulement inverse; le diamètre du canal y grandit considérablement, ce qui permet aux ampoules des spermatophores en train de se former de prendre, dans la spire, une disposition radiaire. Un ruban unique d'embase apparaît, résultant d'une sécrétion de cellules glandulaires disposées le long d'une gouttière (fig. 2, pl. I).

La spirale se continue par une portion rétrécie et très sinueuse où le ruban d'embase se fragmente en autant de morceaux égaux qu'il y a d'ampoules. La séparation des spermatophores définitivement constitués est consécutive au cheminement en file dans une région très étroite.

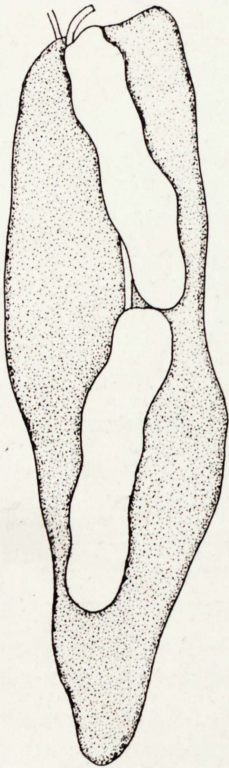


FIG. 16.
Masses génitales droite et gauche d'*Eupagurus prideauxi* à la surface des tubes du foie. Le testicule et le canal déférent droits sont en avant du testicule et du canal déférent gauches.

Enfin, la portion la plus distale apparaît comme un tube cylindrique de grand diamètre. A l'endroit où il s'individualise, les spermatophores se déplacent de telle façon que leurs embases décrivent une spirale contre la paroi, les ampoules occupant des positions radiales dans la lumière, et leurs pointes convergeant vers l'axe du canal. A partir de cet endroit, le canal a un aspect blanc mat, les spermatophores n'apparaissent plus distincts les uns des autres comme ils l'étaient jusque là. Au niveau de l'orifice génital, les spermatophores sont disposés radialement, les embases à la périphérie et les pointes des ampoules au centre. Les embases sont unies entre elles par un mucus. La présence d'un repli dans l'assise cellulaire interne apporte un élément impair dans l'arrangement général qui admet un plan de symétrie passant par l'axe du canal et par ce repli.

Comme chez *Eupagurus bernhardus*, il y a lieu de distinguer dans le canal déférent sept régions distinctes jouant le même rôle et ayant le même aspect extérieur.

Genèse des spermatophores d'*Eupagurus prideauxi*.

Il y a une très grande analogie entre le mode de formation des spermatophores d'*Eupagurus prideauxi* et celui que nous avons observé chez *Eupagurus bernhardus*. En particulier, l'élaboration de gouttelettes de sperme à partir du cordon spermatique qui remplit la lumière du canal déférent dans la première spirale est également réglée par le jeu des contractions musculaires. Les petits cylindres d'égal volume se succèdent à partir de l'endroit où a lieu le changement de rotation du canal (fig. 17). Entre deux cylindres consécutifs se constitue un corpuscule accessoire comme dans le cas précédent. Les spermatozoïdes sont noyés dans un liquide hyalin *a*, les petits cylindres et les corps accessoires sont entourés d'une gaine de substance *b*. Tout se passe, comme nous l'avons déjà vu. La substance *b*, sécrétée en plus grande abondance le long d'une certaine génératrice du canal, s'accole d'un côté à chaque cylindre et détermine ainsi un épaissement de la gaine. Le canal s'élargissant, les cylindres étant poussés, ils se compriment dans le sens de la longueur et se chevauchent. Chacun tend à passer par-dessus celui qui le précède immédiatement, mais il est arrêté dans son mouvement par le corpuscule accessoire qui le relie à la partie postérieure de ce cylindre (fig. 18). Le mouvement de compression s'accroissant, produit deux phénomènes simultanés : le changement de forme des cylindres qui représentent les futures ampoules

des spermatophores, et la séparation de plaquettes basales successives destinées à devenir le support des embases (fig. 19). Chaque cylindre se raccourcit et augmente de hauteur (fig. 20). Le corpuscule accessoire qui le précède immédiatement est, lui

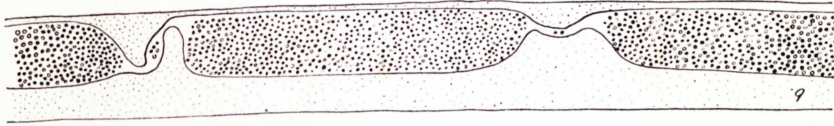


FIG. 17.

Fragmentation du flux spermatique en ampoules, reliées entre elles par des portions étirées qui seront les corps accessoires; la substance *b* qui entoure le sperme n'a pas la même épaisseur suivant toutes les génératrices.

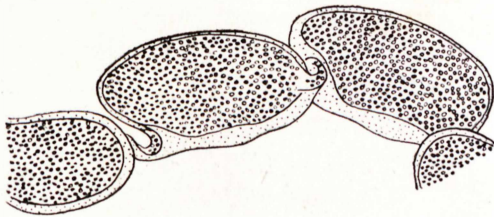


FIG. 18.

Les masses spermatiques se chevauchent légèrement; elles sont unies par les corps accessoires.

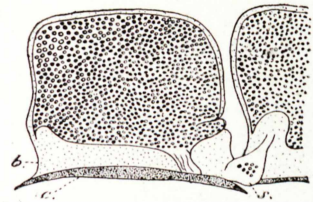


FIG. 19.

Sécrétion *c* venant former l'embase. Chaque ampoule surmonte un coussinet indépendant. *b*: substance *b*; *c*: substance *c*; *s*: spermatophore accessoire.

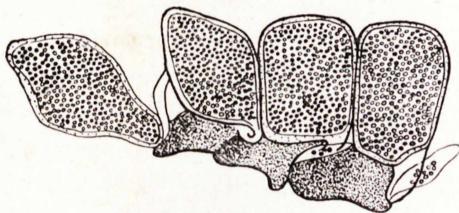


FIG. 20.

Trois spermatophores en voie d'élaboration dans la région où les ampoules augmentent de hauteur.

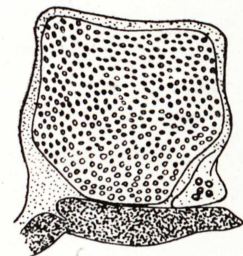


FIG. 21.

Le corpuscule accessoire, comprimé entre deux ampoules, s'imprime à la base de l'une d'elles (celle qu'il précède).

aussi, comprimé et s'imprime dans l'ampoule, s'y creusant une logette où, à la faveur de la souplesse de la coque et du contenu de l'ampoule, il finit par s'abriter complètement, de telle façon que le contour général de l'ensemble ne comporte aucune saillie (fig. 21); là où, primitivement, on avait deux masses distinctes, on n'en a qu'une seule réellement apparente; mais il n'y a pas fusion, chacune des ampoules garde son

individualité. La présence du corpuscule accessoire à la base de l'ampoule du spermatophore rétrécit cette ampoule, dont la partie inférieure est donc amincie.

Pendant que le modelage s'effectue, la paroi glandulaire du canal sécrète, vers la base de l'ampoule, une substance *c* qui vient s'accoler à *b* pour constituer l'embase. L'accumulation de *c* en face de chaque pied du spermatophore est telle que les épaisissements sont locaux (fig. 22).

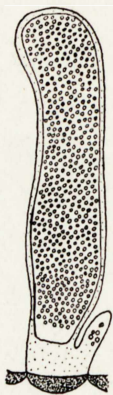


FIG. 22.

Un coussinet de substance *c* se trouve en face chaque ampoule spermatique qui s'allonge dans la deuxième spirale.

Les spermatophores en voie d'élaboration sont, à ce moment-là, libres vers le haut, libres au niveau de la plaquette basale; ils ne sont solidaires que par les corps accessoires qui maintiennent la continuité. Mais ces corpuscules s'étant orientés parallèlement aux spermatophores, étirent chacun considérablement la région vide qui vient se souder à la plaquette basale. Cet allongement accompagne celui de la zone que nous avons appelée pied de l'ampoule et qui, constituée de substance *b*, est placée entre la masse spermatique et la plaquette. L'ampoule elle-même s'allonge. Le processus d'allongement consiste dans la flexion de l'ampoule vers l'arrière, suivie du redressement de la partie terminale. Ce jeu, en effet, s'établit dans une région de la deuxième spirale où le diamètre interne du canal croît. Comme les extrémités des ampoules se trouvent dirigées vers la courbure la plus forte du canal, elles disposent de peu de place et sont très minces. Le fuseau terminé est donc très long, et, dans son ensemble, légèrement arqué (fig. 23).

La rupture entre un corpuscule accessoire et l'ampoule qui le précède se produit alors (fig. 24). Les spermatophores deviendraient à ce moment entièrement libres si l'activité sécrétrice de la paroi glandulaire ne venait fournir une substance *d*, granuleuse, qui encadre les plaquettes basales, les unit entre elles, et constitue ainsi un ruban commun supportant toutes les ampoules (fig. 25). Ce ruban présente sur ses bords un bourrelet épais, tandis que des plages claires subsistent entre deux plaquettes successives: on sait que, chez *Eupagurus bernhardus*, la substance *d* donnait au ruban une parfaite homogénéité, il n'en est pas de même ici où les zones évidées subsistent. Ici, l'isolement des ampoules et de leur ambase est donc fatal, tandis que, dans le cas précédent, la rupture du ruban se produit à certains endroits plus ou moins distants les uns des autres et amène ainsi la constitution d'embases de grande dimension, portant un nombre variable d'ampoules (fig. 26, 27, 28).

Si on étire le ruban d'embase à ce stade, on voit les spermatophores nettement constitués s'échelonner le long d'un double tractus très souple. C'est qu'en effet le bourrelet marginal du ruban est extrêmement élastique, il s'amincit beaucoup par étirement et l'on voit les parties latérales des embases unies alors par un très fin filament. La rupture en est facile. Elle a lieu au moment où le canal devient étroit, à la suite de la deuxième spirale. Le spermatophore s'y engage, l'embase en avant, le corpuscule accessoire en évidence, l'ampoule très longue couchée de manière à s'engager dans la gouttière médiane évidée de son propre support. L'allure légèrement arquée du réservoir spermatique subsiste parce que la coque est maintenant rigide et indéformable. A ce moment, le spermatophore est définitivement constitué. L'embase prend sa forme dernière: les bandes épaisses latérales ne se soudent pas à leurs extrémités

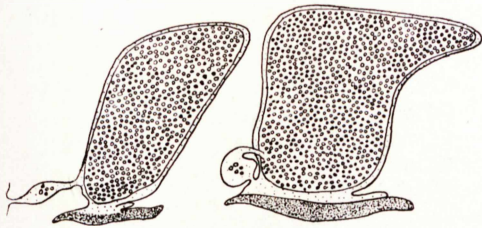


FIG. 23.

Ampoules de spermatophores de *Eupagurus prideauxi* en voie d'allongement dans la deuxième spirale. L'extrémité prend une allure arquée.

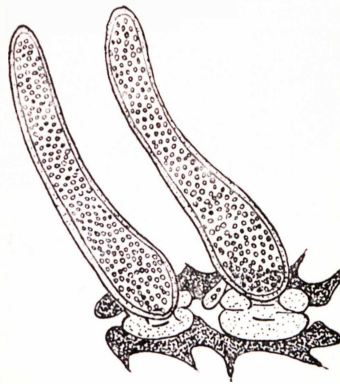


FIG. 24.

Les spermatophores ne sont plus unis que par leur embase commune. Chaque ampoule est précédée de son corpuscule accessoire, qui a perdu toute connexion avec l'ampoule juxtaposée.

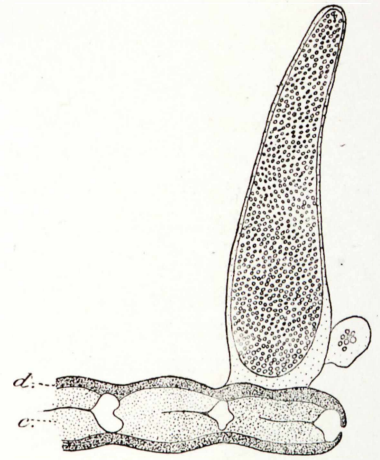


FIG. 25.

Une substance *d* vient encadrer les embases des spermatophores

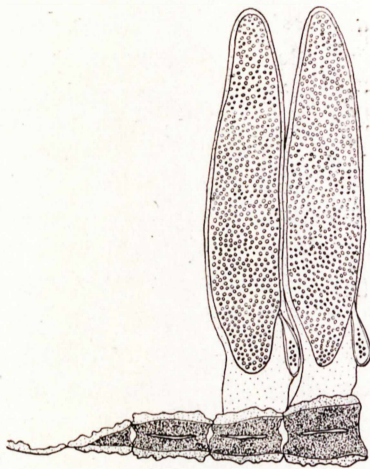


FIG. 28.

La séparation des embases est presque totale et les ampoules ont leur forme définitive.

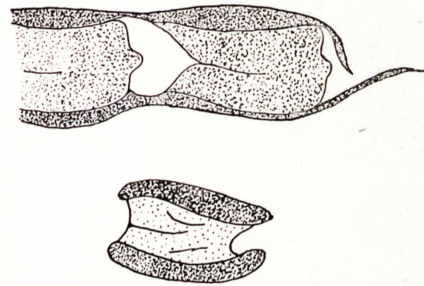


FIG. 26.

Disposition des embases avant et après la rupture de *d*.

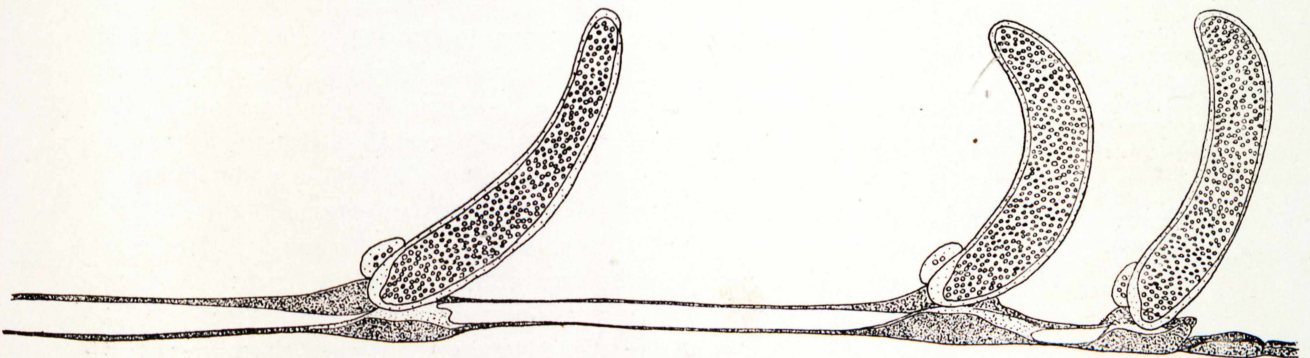


FIG. 27.

Spermatophores sur le point de se séparer les uns des autres. Ils ont été retirés du canal déférent et éloignés l'un de l'autre par simple traction sur la substance *d*, qui est très élastique. On voit deux tractus de cette substance unir les embases.

comme elles le faisaient, au moins partiellement, chez *Eupagurus bernhardus*, elles restent parallèles, aiguës à leurs extrémités, et donnent à la face inférieure une allure bifide à chaque bout. Enfin, le spermatophore accessoire reste pendant au niveau du pied et non accolé à l'ampoule comme dans l'espèce précédente.

Les différences entre les deux espèces de Pagures que nous venons d'étudier sont, on le voit, minimales. Elles résident dans des questions de détail telles que l'étirement de l'ampoule, la segmentation du ruban d'union des embases. Dans l'ensemble, les faits restent les mêmes, offrant la même localisation avec le même ordre, la même importance; ils conduisent d'ailleurs à l'élaboration de corps en tous points comparables, mis à part le dimorphisme des ampoules d'*Eupagurus bernhardus*. Ici, des canaux déférents symétriques donnent des spermatophores identiques, parce que ceux-ci ont un plan de symétrie.

Notons cependant que le dimorphisme caractéristique des *Eupagurus bernhardus* n'existe pas ici, où les canaux déférents droit et gauche se comportent exactement de la même façon et donnent des résultats identiques.

La forme d'un spermatophore d'*Eupagurus prideauxi* est caractéristique de l'espèce. Si les spermatophores d'*Eupagurus* ont, à divers points de vue, de grandes analogies entre eux, il faut noter cependant qu'ils sont morphologiquement assez différents pour que le simple examen de l'un d'eux suffise à identifier l'espèce qui l'a produit.

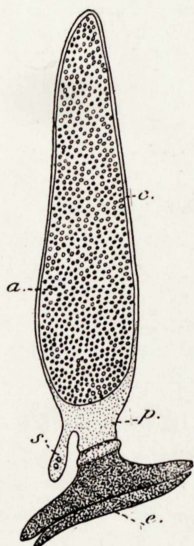


FIG. 29.

Spermatophore de *Eupagurus prideauxi* tel qu'il est dans la partie terminale du canal déférent, prêt à être expulsé par l'orifice génital.

e : embase; p : pied;
s : spermatophore accessoire; c : coque;
a : ampoule.

Un spermatophore d'*Eupagurus prideauxi* (fig. 29) comprend une ampoule allongée, renflée à sa base et effilée à son extrémité terminale, extrémité qui est largement arquée. La masse spermatique, arrondie vers le bas, est entourée d'une coque homogène, d'épaisseur constante, faite de substance *b*, et qui se continue par un pied rétréci au-dessous de l'ampoule. Au niveau du pied, latéralement, se trouve le corpuscule accessoire, gouttelette pendante contenant quatre ou cinq spermatozoïdes entourés d'une gaine et ayant perdu tout rapport visible avec l'ampoule. L'embase est ici une masse granuleuse opaque, de couleur blanche, susceptible de s'appliquer contre un support solide par sa face inférieure plane et portant au milieu de sa face supérieure le pied, surmonté de l'ampoule. La forme générale de l'embase est allongée et les extrémités sont bifides. Le spermatophore tout entier admet un plan de symétrie qui passe par l'axe de l'embase, le spermatophore accessoire et le plan médian de symétrie de l'ampoule. Cette ampoule admet, en effet, un plan de symétrie et non un axe, du fait de la courbure de son extrémité effilée. Enfin, le spermatophore a un sens déterminé, une partie antérieure distincte de la postérieure, parce qu'il comporte l'ampoule accessoire. Les dénominations de partie antérieure et partie postérieure ne sont pas arbitraires : elles sont dues à ce que les spermatophores, au

moment de leur formation dans la deuxième spirale, ou pendant leur cheminement en file indienne dans la portion rectiligne étroite du canal déférent qui suit cette spirale, circulent en ayant chacun le corpuscule accessoire en avant.

Les diverses substances qui constituent les spermatophores d'*Eupagurus prideauxi* ont des affinités chromatiques spéciales. Par la coloration de Mallory, la coque se colore en bleu vif de même que le pied; la plaque basale en vert pâle; l'embase, dans la masse centrale, en bleu, et elle revêt là un aspect granuleux. La périphérie, au contraire, est rouge, la gaine du pied bleu-vert pâle (fig. 30).



FIG. 30.

Disposition générale des spermatophores d'*Eupagurus prideauxi* dans la région terminale du canal déférent.

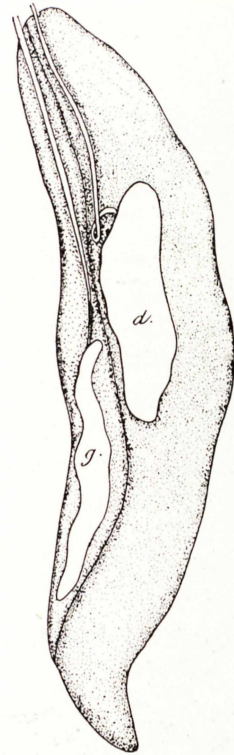


FIG. 31.

Masses génitales droite et gauche de *Eupagurus cuanensis* sur les tubes du foie.

EUPAGURUS CUANENSIS

Morphologie du canal déférent de *Eupagurus cuanensis*

Les deux masses génitales droite et gauche d'*Eupagurus cuanensis* sont, ici, tout à fait indépendantes l'une de l'autre (fig. 31). On les trouve entre le tégument et le foie, étalées en deux masses parallèles, allongées dans le sens antéro-postérieur et prolongées vers l'avant par la région distale, à peu près rectiligne, de leur canal déférent respectif. La masse droite, qui comprend le testicule et le canal déférent fortement sinueux, se trouve placée sur la masse hépatique droite, tandis que la partie gauche des tubes du foie supporte le côté gauche de l'organe génital.

Le canal déférent de l'un quelconque des deux côtés est très analogue à ceux précédemment étudiés chez *Eupagurus bernhardus* et *Eupagurus prideauxi* (fig. 3, pl. I).

On y distingue les mêmes sept régions principales; la première spirale est de trois tours, mais la deuxième est remplacée ici par une hélice, de trois tours aussi. La présence d'une hélice n'altère en aucune façon l'évolution du contenu du canal. Les ampoules sont modelées et les embases secrétées comme dans une spirale plane. A l'endroit où la portion distale du canal s'individualise, les spermatophores qui arrivent en file indienne sont animés, comme chez *Eupagurus prideauxi*, d'un mouvement spiral qui détermine leur disposition définitive. Les embases restent au contact de la paroi, les ampoules se trouvant dirigées vers l'axe du canal où leurs pointes convergent. La disposition finale est la même que celle d'*Eupagurus prideauxi* et l'ensemble admet aussi un plan de symétrie à cause de la présence d'un typhlosolis impair dans l'assise interne du canal.

Genèse des spermatophores d'*Eupagurus cuanensis*

Je ne reprendrai pas ici en détail le mode de progression du flux spermatique dans le canal le long de la première spirale. Il est identique à celui que nous avons observé chez *Eupagurus bernhardus*. Nous retrouvons les mêmes contractions des fibres musculaires circulaires, longitudinales et obliques de l'assise externe du tube déférent qui provoquent le même cheminement des spermatozoïdes emballés dans un liquide hyalin *a*. Au point où se produit le changement de rotation du canal, le flux continu du sperme ondule, vient s'accumuler dans des cylindres longitudinaux successifs, alternant avec des corpuscules accessoires constitués comme il a été dit.

Le cordon spermatique est entouré d'une gaine de substance *b* homogène, plus épaissie le long d'une génératrice du canal, qui deviendra, dans l'enroulement, au-delà du point d'inflexion, une génératrice externe de l'hélice (fig. 32). Les spermatophores

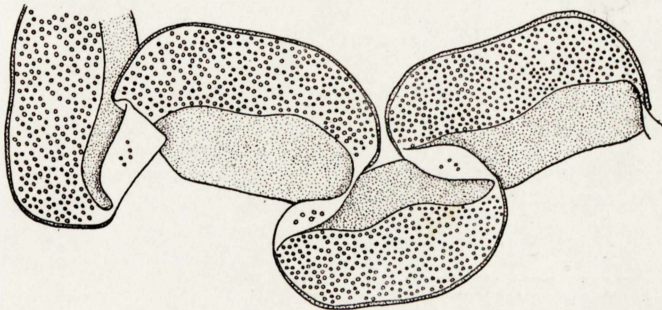


FIG. 32.

Masses spermatiques de *Eupagurus cuanensis* reliées entre elles par les corps accessoires. Elles se chevauchent légèrement. On les a, ici, rejetées alternativement à droite et à gauche pour montrer leurs relations de continuité.

accessoires, comprimés par la poussée du sperme venant du testicule, se placent dans le canal normalement à la paroi, et leur plus grande dimension est alors perpendiculaire à celle de chacun des cylindres qui viennent de se former. Il n'y a, jusque là, aucune différence avec ce qui a été observé chez *Eupagurus bernhardus* et *Eupagurus prideauxi*. Le même enroulement du canal en une première spirale plane coexiste avec le même mode de frag-

mentation du sperme. Aux mêmes endroits ont lieu des contractions et des sécrétions analogues.

A partir de l'endroit où l'enroulement du canal devient hélicoïdal, l'évolution des spermatophores en voie d'élaboration, sans s'éloigner sensiblement de ce qu'elle est chez les espèces précédentes, se modifie, et cette nuance mérite d'être suivie en détail.

La compression des cylindres spermatiques, engainés et portés chacun par un

épaississement de substance *b*, amène leur déformation. Chaque cylindre affecte dès lors une forme nouvelle, comparable à celle de deux trapézoïdes unis par leur grande base; l'un est rempli de sperme, l'autre, constitué de substance *b*, se montre coiffé d'une petite calotte mince de substance *c*, amorce de l'embase. Chaque trapézoïde spermatique se prolonge vers la calotte, en longeant le trapézoïde homogène ou pied, par

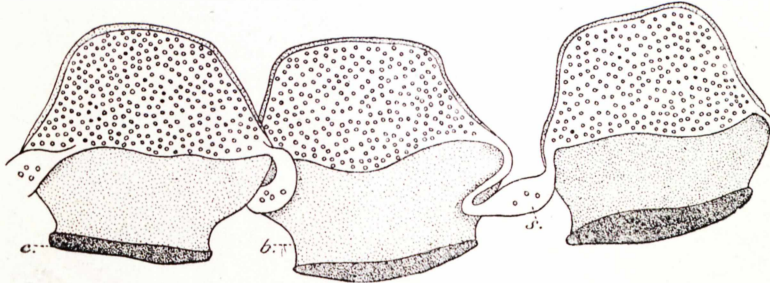


FIG. 33.

Ampoules en voie d'élaboration; l'épaississement de substance *b* va former le pied; *c* est l'amorce de l'embase. Les corps accessoires *s* relient entre elles les ampoules spermatiques.

un petit canal mince, vide, qui, arrivé au contact de *c*, se replie sur lui-même, remonte parallèlement à sa première direction vers le trapèze spermatique suivant. Dans ce deuxième trajet, il se dilate en une ampoule contenant trois à cinq spermatozoïdes, qui n'est autre que l'ampoule accessoire considérablement étirée (fig. 33). Cet étirement précède celui du spermatophore tout entier.

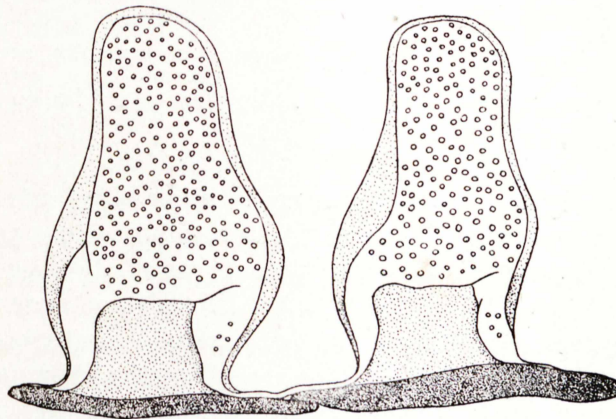


FIG. 34.

Transformation des trapézoïdes spermatiques en arcs.

Dans le premier tour d'hélice, en effet, le diamètre interne du canal déférent augmente. Il n'atteint pas, cependant, les dimensions observées dans le premier tour de la deuxième spirale plane d'*Eupagurus bernhardus* ou d'*Eupagurus prideauxi* et d'ailleurs la section reste constante dans toute l'hélice tandis qu'elle diminuait dans les tours internes des Pagures précédents. Il résulte de la disposition observée ici que le spermatophore acquiert dans le premier tour d'hélice une longueur totale relative-

ment faible, si on compare son ampoule à celle d'*Eupagurus prideauxi* par exemple, et que cette dimension reste fixe. L'allongement se fait suivant une direction diamétrale du tube. Il est tel que le trapèze spermatique, prolongé vers la base, d'un côté par le fin tube d'union qui le relie au corpuscule accessoire qui le suit, de l'autre côté par un corpuscule accessoire qui le précède, se trouve attiré vers sa petite base; le trapèze se transforme ainsi en un arc, dont les extrémités sont amincies et soudées à l'embase naissante (fig. 34). Les spermatozoïdes se tassent, dans la partie convexe de cet arc, l'obligeant à s'épaissir, et, par suite, à s'accroître en hauteur, si bien que la masse trapézoïde apparaît maintenant plus haute que large, mais toujours prolongée vers le bas, par un corpuscule d'un côté, par un tube mince de l'autre (fig. 35).

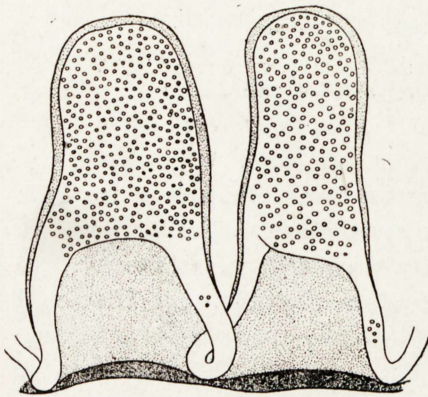


FIG. 35.

Isolement du corpuscule accessoire.

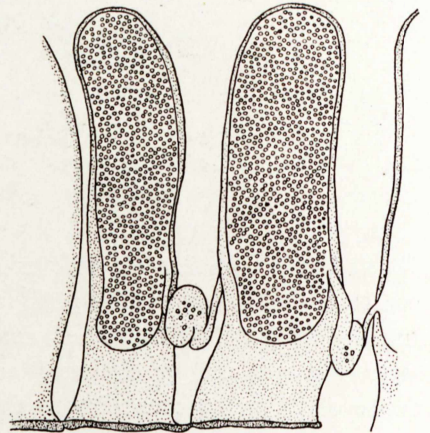


FIG. 36.

Les ampoules spermatiques s'allongent et les corps accessoires sont le trait d'union entre elles.

Le spermatophore acquiert alors sa forme définitive. C'est une masse vaguement cylindrique, comprenant une ampoule, un pied, une embase, un corps accessoire.

L'ampoule, légèrement arrondie à son extrémité, se dilate un peu vers la base, le pied la prolonge jusqu'à la plaquette basale *c*, qui s'élargit par apposition sur son fond d'une matière granuleuse *d*, sécrétée par l'assise glandulaire inférieure. Il se surajoute ainsi une double bande latérale qui renforce les plaquettes déjà formées et les unit (fig. 36). Cette substance *d* est élastique mais, très amincie entre les plaquettes et étirée par le mouvement de progression qui amène les embases à se chevaucher, elle ne tarde pas à se rompre entre les spermatophores. Dans cet étirement, le canal qui unit chaque ampoule au corpuscule accessoire qui le suit s'évanouit aussi. Les spermatophores deviennent donc libres par leur base. Mais à ce moment, quittant l'hélice, ils vont entrer dans la partie distale du canal déférent où une sécrétion *e* va les unir par leurs extrémités.

En même temps que les embases se séparent, elles unissent deux à deux les extrémités libres de leurs bords épaissis et les soudent, de telle façon que les petites plaquettes médianes se trouvent complètement entourées d'un bourrelet à bord externe continu. Ce processus est celui déjà rencontré chez *Eupagurus bernhardus*, mais tandis

que la soudure des extrémités était, là, incomplète, et donnait des aspects plus ou moins incomplets, fourchus et irréguliers, elle est ici parfaite et l'ensemble offre la forme d'un fer à cheval (fig. 37).

L'élaboration de l'embase s'accompagne d'une transformation du pied. Il constitue, en effet, une zone souple intercalée entre les masses résistantes de l'ampoule et de l'embase. La légère décroissance de taille du canal à la fin de l'hélice suffit, en diminuant la hauteur de glissière disponible pour le spermatophore de taille fixe, à amener le plissement de la région souple. Elle ploie donc, de telle manière que sa section représente un S très aplati, la branche supérieure continuant obliquement l'ampoule,

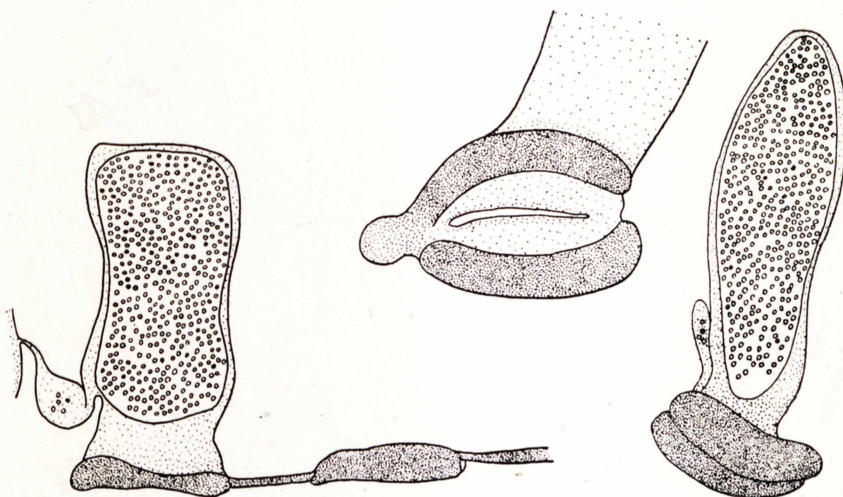


FIG. 37.

Aspect des embases au moment de leur séparation et après.

la branche moyenne revenant vers l'arrière, la branche inférieure, dirigée parallèlement à l'embase, se prolongeant vers l'avant. Il résulte de cette disposition un raccourcissement du spermatophore, un rapprochement de l'ampoule et de l'embase qui semblent contiguës, et une légère inclinaison de l'ampoule par rapport à l'embase. Cette obliquité facilite le glissement du spermatophore dans le canal rétréci qui succède à l'hélice, l'embase précédant l'ampoule dans la progression vers le canal distal élargi. Le mouvement de plissage du pied reste visible sur l'organe définitif grâce à la présence du canal effilé, vide de sperme, qui unissait primitivement une ampoule au corpuscule voisin (fig. 38). Le corpuscule accessoire reste uni à l'ampoule dont il dépend, accroché à sa partie inférieure, au niveau du pied.

Chez *Eupagurus cuanensis*, les spermatophores ont une ampoule spermatique cylindrique, arrondie à son extrémité supérieure et légèrement effilée vers la base. L'ampoule présente une double dépression basilaire correspondant aux empreintes laissées par les corpuscules accessoires. Dans le cheminement en file compacte, les spermatophores sont comprimés, et la force de pression que chacun d'eux exerce sur le suivant amène les ampoules à se mouler sur les corps accessoires intercalés entre elles. La région inférieure de chaque ampoule est ainsi déprimée sur ses

deux faces. La coque, homogène et mince, se continue par un pied très court, aplati latéralement, qui vient s'insérer sur l'embase. Cette embase est en forme de fer à cheval (fig. 39). La partie centrale, entourée par le rebord épaissi, est mince et porte en son milieu, c'est-à-dire suivant son axe de symétrie, l'insertion rectiligne du pied.

Le corpuscule accessoire, situé au niveau du pied, semble avoir perdu tout rapport avec l'ampoule. Il contient deux ou trois spermatozoïdes.

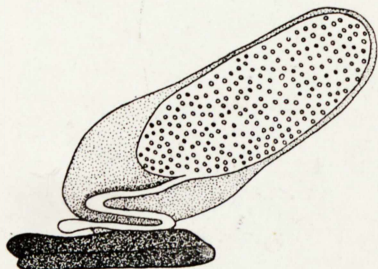


FIG. 38.

Le pied du spermatophore est plié, comme permet de le voir le prolongement, vide de sperme, de l'ampoule, qui le traverse.

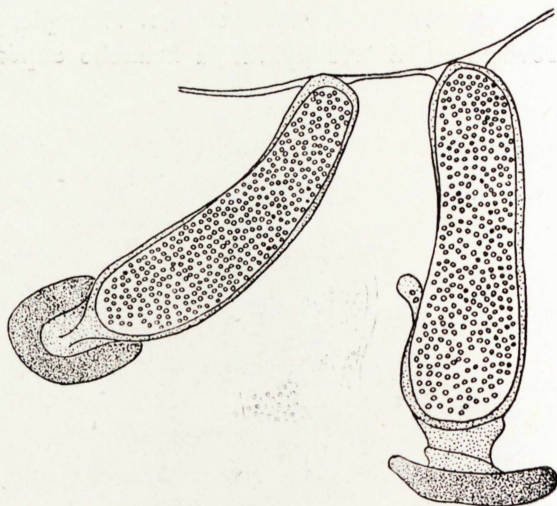


FIG. 39.

Spermatophores de *Eupagurus cuanensis* définitivement constitués. Un mucus sécrété par la paroi du canal dans la région distale unit les extrémités des ampoules.

On voit que, dans l'ensemble, ce spermatophore est assez trapu, contrairement à ceux des autres Pagures que nous allons étudier. Il admet un plan de symétrie passant par l'insertion du pied, par l'embase et par le spermatophore accessoire qui détermine l'avant.

L'examen morphologique d'un spermatophore à l'état frais nous permet de distinguer les différentes parties que je viens d'énumérer. Les colorations histologiques mettent en évidence les diverses substances dont le spermatophore est constitué et montrent les zones qui échappent dans l'étude précédente. La coloration de Mallory nous donne une polychromie intéressante : la coque de l'ampoule et le pied sont bleus, la gaine du pied jaune. Elle s'étend à la surface de l'embase et elle recouvre aussi la partie supérieure; l'embase est rouge.

Ainsi les colorants, sur coupes, mettent en évidence la gaine du pied, que nous ne pouvons pas déceler en considérant le spermatophore dans l'eau.

Chacune des affinités chromatiques précédentes caractérise, ici encore, une substance déterminée dont nous ne pouvons préciser la nature, mais qui provient de l'activité glandulaire de la paroi du canal à un endroit bien délimité.

La taille des spermatophores d'*Eupagurus cuanensis* est la même pour un Pagure donné dans les canaux déférents droit et gauche. Le pied est très court, l'embase de

faible hauteur et, dans l'ensemble, le spermatophore semble être réduit à son ampoule. Ce réservoir de spermatozoïdes a lui-même une forme quasi-cylindrique qui, jointé à ses dimensions, lui donnent l'aspect d'un *bâtonnet* assez épais. Le spermatophore est donc ici nettement différent de ceux précédemment étudiés (*prideauxi* et *bernhardus*).

EUPAGURUS ANACHORETUS

Genèse des spermatophores.

Il y aurait lieu de reprendre mot à mot, pour cette espèce, ce que nous avons dit pour *Eupagurus bernhardus* en ce qui concerne à la fois le cheminement du sperme dans la première spirale et la dislocation du flux spermatique en petits cylindres successifs, alternant avec des corpuscules accessoires. Tous les *Eupagurus* semblent se comporter de la même manière au point de vue de l'activité musculaire et glandulaire

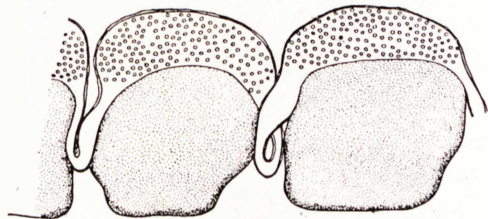


FIG. 40.
L'épaississement de substance *b*
est ici très manifeste.

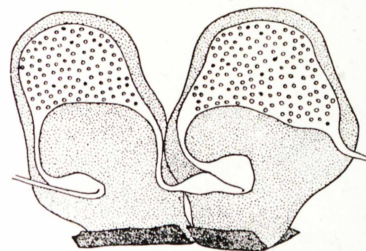


FIG. 41.
La sécrétion de l'embase se fait de
part et d'autre du pied, constituant
une sorte de double feuillet de
substance *c*.

au voisinage du point d'inflexion du canal déférent. On a donc, dans la zone où s'amorce la deuxième spirale, une succession de bâtonnets spermatiques couchés le long du canal, entourés d'une gaine de substance *b* légèrement épaissie suivant une génératrice externe de la deuxième spirale, et, entre deux bâtonnets successifs, une sorte d'anse constituée par une partie étirée et très mince de la substance hyaline qui emballe les spermatozoïdes. Une branche de cette anse, plus renflée que l'autre, contient quelques éléments génitaux et constitue le futur corpuscule accessoire (fig. 40).

Aussitôt après le point d'inflexion, le canal s'élargit. L'épaississement de *b* devient considérable, atteignant le triple et même le quadruple de la largeur du cylindre auquel il est accolé. Les anses accessoires s'intercalent entre des masses constituées d'un petit cylindre spermatique légèrement arqué, soudé à une sorte de haut trapézoïde. Il n'y a aucun accollement des anses accessoires et des pieds de substance *b*. Puis, à chaque pied, vient s'adjoindre une plaquette basale dont le plan est perpendiculaire à celui du pied. La lumière du canal dans cette région a la forme d'un T majuscule, le cordon spermatique occupant le bas de la barre verticale, le pied prolongeant cette barre vers le haut, la plaquette basale représentant, par sa section, la barre transversale. La plaquette affecte donc la forme d'un double feuillet. Le pied s'insère entre les feuillets comme une page maintenue verticale dans un livre ouvert (fig. 41).

A mesure que le cheminement s'effectue vers la deuxième spirale, dont le premier tour est élargi, la compression déforme les spermatophores en voie d'élaboration, qui s'étirent et s'amincissent. Aux petites masses trapues se substituent, progressivement, des corps d'abord en tonneau, élargis dans la région médiane, présentant vers leur extrémité supérieure l'amas spermatique, comprimé dans le sens antéro-postérieur, et vers la base le double feuillet.

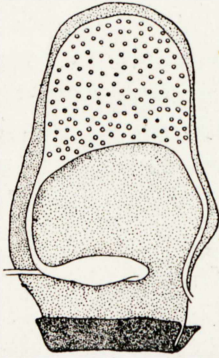


FIG. 42.

Le contenu de l'ampoule se prolonge vers la base par un tractus de substance *a*.

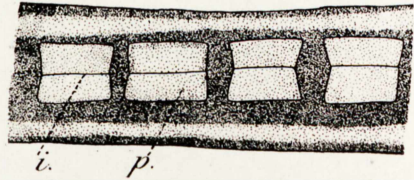


FIG. 43.

Ruban porteur d'ampoules. Les diverses teintes représentent les sécrétions successives.

p : plaquette basale; *i* : insertion des ampoules spermaticques.

L'allongement s'exagère considérablement; chaque spermatophore atteignant, par suite d'une flexion, une taille supérieure à celle du diamètre interne du canal qui le contient. Ce mouvement de flexion d'avant vers l'arrière, qui est un processus d'étirement de l'extrémité de l'ampoule chez *Eupagurus prideauxi*, intéresse ici le spermatophore jusqu'au niveau de la plaquette basale (fig. 42). La masse spermatique devient une petite sphère occupant l'extrémité de cette longue ampoule et les spermatozoïdes sont serrés les uns contre les autres au point que la substance hyaline *a* se trouve repoussée vers le pied qu'elle coiffe comme d'un bonnet. Mais l'extrémité inférieure de l'anse accessoire étant restée accolée à la plaquette basale, un diverticule filiforme de *a* descend le long du pied étiré jusqu'à l'embase. Le spermatophore accessoire étant un renflement le long de cette branche de l'anse, se trouve à mi-hauteur de l'ampoule, accolé au pied. A ce moment, l'ensemble qui deviendra un spermatophore se présente comme un bâton d'agent de police que l'on aurait coiffé d'une balle en caoutchouc légèrement dégonflée et qui serait elle-même prolongée par un tube de caoutchouc descendant le long du bâton. Le bâton représenterait le pied fait de substance *b*, la balle écrasée, convexe-concave, la masse spermatique et la substance hyaline *a* qui la baigne, le tube souple figurant la branche descendante de l'anse accessoire portant un renflement à éléments reproducteurs, la vésicule accessoire.

Pendant que l'ampoule s'allonge et se transforme comme il vient d'être dit, une substance *d*, sécrétion continue de la glissière, dans laquelle circulent les plaquettes basales, vient élargir ces plaquettes, les renforcer sur leurs bords et les souder entre elles. Si on considère alors le ruban porteur d'ampoules, il apparaît comme une bande

élastique portant une rangée de rectangles successifs qui sont autant de plaquettes basales. Ce ruban s'élargit par apposition sur les deux bords d'une substance qui est peut-être de même nature que la précédente mais d'une réfringence un peu plus faible. Enfin, une dernière sécrétion vient encore élargir le ruban en s'accolant à la précédente (fig. 43). Il est infiniment probable que les sécrétions successives ne diffèrent pas essentiellement l'une de l'autre.

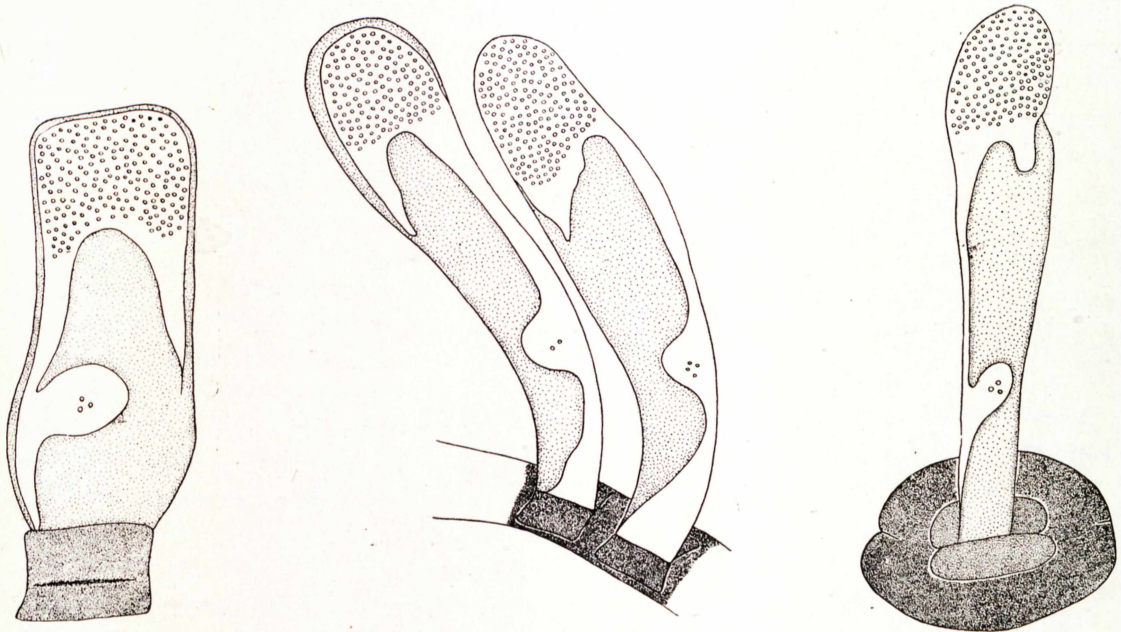


FIG. 44, 45, 46.

Divers stades de l'étirement des ampoules spermatisées des spermatophores de *Eupagurus anachoretus*, dans la zone fusiforme du canal déférent. Le contenu spermatisé reste relié à la plaquette basale par un tractus de substance *a* sur lequel se trouve le corpuscule accessoire. Au cours de la modification de l'ampoule, celui-ci remonte le long du pied.

Au début de la deuxième spirale, le canal présente l'aspect déjà observé chez *Eupagurus bernhardus*, *Eupagurus prideauxi*, *Eupagurus cuanensis*. Le premier tour contient des ampoules en voie d'élaboration, serrées les unes contre les autres, la pointe vers l'intérieur de la spire, portées par un ruban commun qui constitue le support dont la fragmentation donnera les embases définitives. Par transparence à travers la paroi du canal, on peut se rendre compte de cette disposition.

A partir du dernier tour de spire, le canal se rétrécit beaucoup et les spermatophores y circulent l'un derrière l'autre, couchés, l'embase vers l'avant. Le ruban qui les supporte subit un étirement considérable, qui se manifeste dans les zones intercalaires, entre les plaquettes basales. Chaque plaquette se trouve entourée d'un bourrelet relié à celui qui le suit et à celui qui le précède, par un double filament souple étiré, dont la rupture se produit dans une zone spéciale que nous allons examiner :

On trouve, à la suite de la partie étroite du tube déférent, deux spirales planes, inverses l'une de l'autre, comptant un seul tour chacune, séparées par une zone

d'inflexion considérablement élargie, affectant l'aspect d'un fuseau. Cette zone n'a pas d'analogue chez les *Eupagurus* que nous avons étudiés. Nous verrons qu'elle existe chez *Diogenes pugilator* où elle joue, comme ici, le rôle de région d'allongement du pied et de séparation des embases. Nous aurons l'occasion de revenir plus tard sur l'intérêt qu'elle présente.

Les embases successives, encore solidaires, arrivent dans le fuseau et s'y disposent contre la concavité de la lumière, dirigées par une glissière. Les sommets des ampoules sont dirigés vers la convexité intérieure du fuseau. Les spermatophores ont ainsi une disposition rayonnée. Arrivés à l'extrémité éfilée distale du fuseau, ils ne peuvent conserver cette disposition et arrivent, automatiquement, parallèlement au canal qui aboutit à l'orifice génital. Ils s'y engagent donc un à un comme ils l'avaient déjà fait en sortant de la deuxième spirale, mais leurs embases sont séparées. La rupture des tractus intercalaires étirés, en amenant la séparation des spermatophores, détermine la forme définitive de l'embase. L'élasticité de la substance *d* qui entoure la plaquette basale est telle que les amorces des tractus disparaissent aussitôt et que l'ampoule repose sur un disque à peu près parfait, ayant une zone centrale claire entourée d'un

anneau granuleux. Il faut remarquer en outre que la position du corpuscule accessoire n'est pas absolument fixe. Le corpuscule remonte le long de la branche de l'anse qui le contient et il finit par arriver au niveau de l'ampoule spermatique, sans d'ailleurs se mélanger avec elle. Il reste alors en goutte pendante à la partie supérieure du pied (fig. 44, 45, 46).

Nous pouvons déjà remarquer que ces spermatophores d'*Eupagurus anachoretus* sont assez différents par leur aspect de ceux des *Eupagurus* déjà étudiés. Le pied étiré, l'embase circulaire sont autant de caractères qui rapprochent ce Pagure de *Diogenes pugilator*. Cependant, le mode de fragmentation du flux spermatique et la présence d'un corps accessoire nous confirment ses étroites affinités avec les *Eupagurus*.

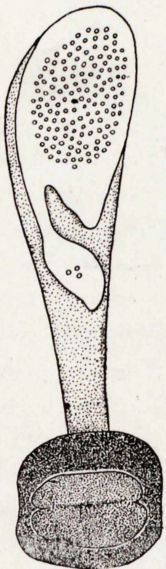


FIG. 47.
Spermatophore
définitivement
constitué
d'*Eupagurus*
anachoretus.

Spermatophore.

Les spermatophore de cet *Eupagurus* sont remarquables par la disproportion qui existe entre l'ampoule et le pied. Le sperme est ici amassé dans une petite sphère portée par un long support. L'ensemble figure assez bien une massue insérée verticalement sur un disque d'adhésion qui est l'embase. Un examen plus détaillé permet de voir que l'ampoule terminale se prolonge vers l'embase par un filament étiré vide de spermatozoïdes, sauf en un point, où il est dilaté en petite ampoule qui joue le rôle de corps accessoire. Ce tractus longitudinal est le seul qui subsiste. Son symétrique a disparu et on n'en reconnaît l'emplacement qu'à la faveur du rudiment encore visible au bas de l'ampoule. La capsule est très mince, mais le pied qui la prolonge est, au contraire, très développé. Il a pris, ici, une importance exagérée qui n'a d'analogue que chez de rares *Eupagurus* : *Eupagurus timidus*. La forme discoïde de l'embase est aussi assez caractéristique. L'insertion du pied se fait suivant un diamètre (fig. 47).

EUPAGURUS SCULPTIMANUS

Genèse des spermatophores.

Il n'y a pas, dans toute la série, deux Pagures qui, au point de vue qui nous occupe, se ressemblent plus étroitement qu'*Eupagurus cuanensis* et *Eupagurus sculptimanus*. La ressemblance des spermatophores eux-mêmes est telle qu'un examen minutieux peut seul amener à les distinguer les uns des autres.

Comme chez *Eupagurus bernhardus* et tous les *Eupagurus* dont nous avons déjà parlé, les spermatozoïdes sont mélangés d'abord à une substance hyaline, puis ce complexe s'entoure d'une gaine de substance que nous appellerons encore *b*, gaine dissymétrique d'ailleurs, épaissie suivant une génératrice. Au point où la courbure du canal déférent change de sens, le flux spermatique engainé qui circule se débite en amas égaux successifs. Sous l'action des contractions musculaires, la substance *b* vient s'accumuler en certains points où son afflux comprime le cordon spermatique. Les spermatozoïdes sont chassés en avant et en arrière et il ne reste, à ces endroits, qu'un mince filament de substance hyaline. Ainsi, entre deux masses spermatiques consécutives compactes, occupant toute la lumière du canal, se trouve intercalée une portion du flux dont elles proviennent, portion amincie, étirée, appauvrie en éléments sexuels, et qui, bientôt comprimée, ne tarde pas à s'infléchir. Par suite d'un léger mouvement hélicoïdal du cordon spermatique qui avance, l'une des extrémités du filament intercalaire est déplacée par rapport à l'autre et elle arrive à lui être diamétralement opposée; quand, par suite de la progression, le cordon spermatique venant de la première spirale arrive au contact du premier spermatophore en formation. A ce moment, la zone intercalaire mince et souple occupe dans le canal une position transversale, tandis que les amas spermatiques sont autant de bâtonnets couchés en long, dans le canal qui les moule. Ce filament d'union est le spermatophore accessoire. Ici, contrairement à ce que nous avons vu chez les *Eupagurus* précédents, il est toujours vide de spermatozoïdes. Il se constitue cependant comme ceux qui contiennent quelques éléments reproducteurs, et il occupe, dans le spermatophore définitif, la même place que l'un d'eux.

En même temps que le flux spermatique se scinde en masses successives égales, unies entre elles, comme nous venons de le voir, la paroi du canal, dans une région limitée à la génératrice qui suit l'épaississement de substance *b*, secrète un produit *c* qui vient s'accoler à *b*, sauf aux endroits où affleure le tube d'union au corps accessoire vide. Ainsi, en face de chaque bâtonnet rempli de spermatozoïdes, se trouve un coussinet de substance *b* surmontant lui-même un petit piédestal de sécrétion *c*. Il est bien évident que les cellules glandulaires fournissent une sécrétion continue de substance *c* et que celle-ci devrait constituer une crête saillante continue sur le cordon engainé qui circule. Mais *c* vient s'agglutiner à *b* entre deux anses accessoires consécutives, et ainsi l'accolement des deux sécrétions a lieu dans des zones bien déterminées. Tout se passe comme si la sécrétion glandulaire était intermittente ou comme si le déplacement du cordon spermatique s'effectuait par à-coups. Le tassement des

ampoules en voie de formation détermine leur chevauchement mutuel. Cette compression s'accroissant en même temps que le diamètre du canal augmente, les bâtonnets spermatiques, jusqu'ici couchés le long du canal, se raccourcissent et augmentent de hauteur; chacun d'eux est déjà l'ébauche différenciée de la future ampoule et les substances *b* et *c*, moulées en forme de pied et d'embase, sont les amorces reconnaissables des parties basales. Une sécrétion *d* vient unir les bases *c* et constitue un ruban continu. A ce moment, les spermatophores sont solidaires à la fois par l'embase

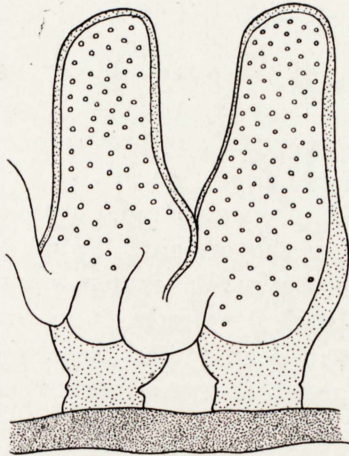


FIG. 48.

Spermatophores de *Eupagurus sculptimanus* en voie d'élaboration. Les ampoules spermatiques sont reliées entre elles par des corps accessoires vides.

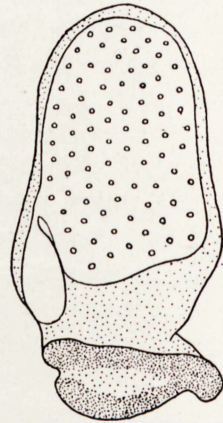


FIG. 49.

Spermatophore de *Eupagurus sculptimanus* définitivement constitué.

commune et par les ampoules accessoires. Le pied se plie légèrement, de telle façon qu'une strie transversale apparaît à mi-hauteur entre *c* et l'ampoule qui, elle, est très étirée. Les corpuscules intermédiaires, on le voit, sont vides. Leur scission se produit dans le deuxième spirale et chaque ampoule se trouve alors précédée d'une vésicule vide qui est son propre prolongement (fig. 48). Enfin, dans le dernier tour, c'est-à-dire vers l'intérieur de la spirale, la segmentation du ruban commun d'embase a lieu suivant un processus d'étirement analogue à celui signalé chez *Eupagurus cuanensis*. Les spermatophores sont alors définitivement constitués. Chacun d'eux ayant une ampoule arrondie au sommet, la partie moyenne légèrement renflée; le spermatophore accessoire vide, accolé à l'autre, est peu visible. Le pied est court et l'embase en fer à cheval ou ovale, suivant que les deux extrémités voisines du ruban, à chaque bout, se sont ou non soudées entre elles.

L'aspect du spermatophore terminé se montre ainsi tout à fait semblable à celui d'*Eupagurus cuanensis*. Il n'en diffère guère que par le corpuscule accessoire, vide de tout contenu (fig. 49).

EUPAGURUS EXCAVATUS

Morphologie du canal déférent.

La masse génitale droite est seule visible dorsalement, entre le tégument et le faisceau hépatique droit. Elle se compose du testicule dont le tube, souvent replié, affecte la forme d'une languette; le canal déférent sinueux ondule à la surface de cette languette et se continue vers l'avant jusqu'à l'orifice génital. La moitié gauche de l'organe génital se trouve placée entre la masse musculaire génitale et le foie, elle est plus développée que l'autre et atteint la pointe abdominale extrême, tandis que celle de droite ne s'étend pas au-delà de la moitié antérieure de l'abdomen (fig. 50). En dépit de la différence de taille des testicules, les canaux déférents sont identiques des deux côtés.

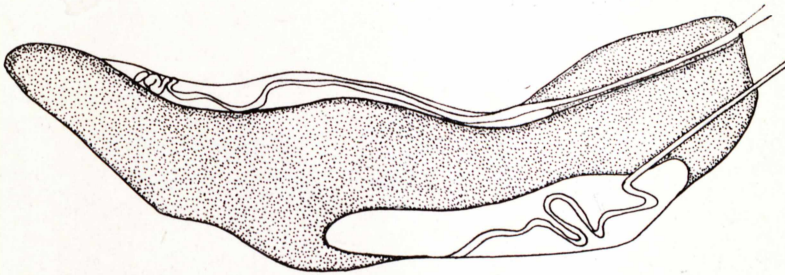


FIG. 50.

Masses génitales droite et gauche de *Eupagurus excavatus* à la surface des tubes du foie.
La masse gauche descend plus bas que l'autre et elle est d'ailleurs plus développée.

On y distingue les régions suivantes :

1° Une portion étroite prolongeant le testicule et remplie de spermatozoïdes.

2° Une hélice de trois à quatre tours.

3° Un arc entourant cette hélice et se continuant jusqu'à une deuxième hélice inverse. Entre les deux, se trouve un point d'inflexion du canal.

Ces deux hélices sont disposées comme les spirales des *Eupagurus* déjà vus. En particulier, elles sont séparées par un point d'inflexion du canal et une partie déroulée assez considérable. Ce caractère est essentiel chez les *Eupagurus*. Il nous permet ici de faire une distinction primordiale entre l'enroulement du canal déférent des *Eupagurus* et celui des canaux à hélices juxtaposées que l'on trouve chez *Clibanarius misanthropus* par exemple.

La fragmentation du flux spermatique en ampoules a lieu au point d'inflexion du canal.

4° Une hélice inverse de la précédente et comportant le même nombre de tours.

5° Une région sinueuse étroite.

6° Une région rectiligne élargie.

Genèse des spermatophores.

Il est inutile de redire pour ce dernier *Eupagurus* ce qui a été dit pour les précédents en ce qui concerne les premiers stades de l'élaboration des spermatophores. On retrouve identiquement ici les sécrétions *a*, puis *b*, puis *c*, avec le même ordre et le même rôle. Les bâtonnets remplis de sperme se chevauchent légèrement, grâce à la présence des petites charnières qui deviendront les corpuscules accessoires. Chacun de ces corps se renfle en ampoule contenant quelques éléments reproducteurs (fig. 51). Dans le tour externe de la deuxième hélice, la substance *d* des embases apparaît, les ampoules s'allongent énormément, prennent une forme voisine de celles de *Eupagurus*

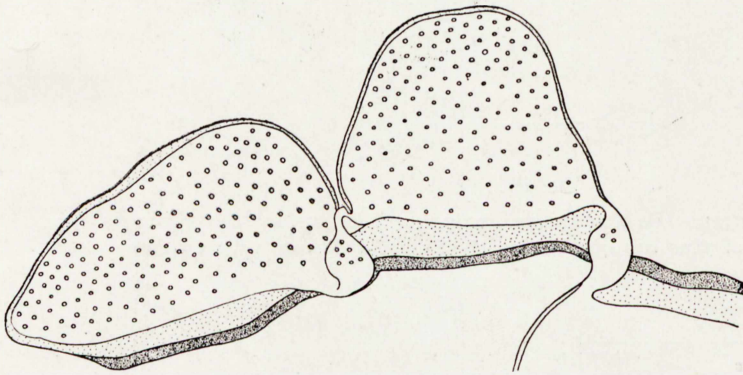


FIG. 51.

Un des premiers stades de la formation des spermatophores de *Eupagurus excavatus*. Les ampoules communiquent entre elles par les corps accessoires.

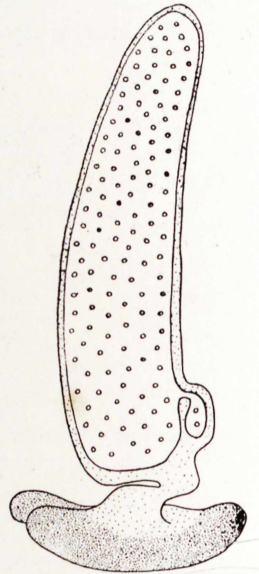


FIG. 52.

Spermatophore de *Eupagurus excavatus* définitivement constitué.

prideauxi, sans toutefois en présenter l'étiement terminal. Les pieds restent courts, avec un léger repli transversal (fig. 51). Chaque embase présente deux épaisissements latéraux parallèles, non soudés à leurs extrémités mais unis entre eux sur toute leur longueur et figurant assez exactement, par rapport au spermatophore qu'ils supportent, des skis courts qui seraient maintenus à distance fixe par une membrane. Tout l'appareil glisse dans la lumière du canal déférent qui le moule, et les embases en particulier sont guidées par une rainure où elles se succèdent l'une derrière l'autre. Après la deuxième hélice, le canal devenant étroit, les spermatophores n'étant plus solidaires ni par leurs embases ni par les corps accessoires et ne pouvant plus avoir une position transversale, se couchent dans le conduit étroit, les embases dirigées vers l'avant, les ampoules s'inclinant vers l'arrière. Leur file suit ainsi, sur un assez long trajet, le tube déférent très sinueux qui arrive dans la partie distale, largement dilatée.

Là, la glissière devenant plus grande, les embases se placent côte à côte d'abord sur deux rangs, puis sur trois, quatre, cinq, de manière à occuper environ, dans la région terminale du canal, la moitié de la surface interne, les pointes des ampoules étant dirigées vers la génératrice médiane du demi-cylindre opposé.

Spermatophore.

Il faut être très averti pour distinguer un spermatophore d'*Eupagurus excavatus* de celui d'un *Eupagurus prideauxi*. La forme de l'ampoule est sensiblement la même. Le corpuscule accessoire est porté au niveau du pied, qui est très réduit et replié sur lui-même. Quant à l'embase, elle est composée de deux bandes parallèles soudées l'une à l'autre, suivant leur plus grande longueur, leurs extrémités libres restant arrondies et séparées par un petit enfoncement souvent peu apparent.

DIOGENES PUGILATOR

Genèse des spermatophores.

Chez les Pagures que nous avons étudiés jusqu'ici, les canaux déférents présentaient un double enroulement en spirale. Parmi les Pagures qui suivent, certains ont des canaux déférents dont l'enroulement est une double hélice.

Diogenes Pugilator est le type, par excellence, du Pagure dont les canaux déférents ont un enroulement à deux hélices inverses. Cette simple disposition morphologique est en relation avec un mode spécial de fragmentation du flux spermatique continu, en ampoules successives discontinues. Nous avons vu que tous les *Eupagurus* qui présentent des canaux enroulés d'abord en spirale plane ont un flux spermatique qui se divise en petits cylindres consécutifs. Ici, il n'y a rien d'analogue.

Le testicule se continue par un canal très délié, irrégulièrement tortueux, qui bientôt s'enroule sur lui-même en formant une hélice à tours serrés. Cette hélice est analogue à celle que l'on obtiendrait en enroulant, par exemple, un tube de caoutchouc autour d'un fil rigide. La courbure de la génératrice interne est donc très grande, le rayon de courbure étant lui-même extrêmement petit, tandis que la courbure de la génératrice externe est moindre. Ces considérations de courbures respectives de deux génératrices diamétralement opposées sont indispensables pour comprendre ce qui va suivre (fig. 4, pl. I).

A la première hélice fait suite une deuxième en tous points identique, mais à roulement inverse. Elle a, en particulier, le même pas et le même nombre de tours que la précédente.

Le flux spermatique arrive du testicule, comme nous l'avons vu chez les Pagures précédents, par un fin canal dont il constitue le contenu homogène. Il est moulé dans la lumière de ce conduit et les spermatozoïdes qui le forment se mélangent bientôt à une substance hyaline *a* qui les emballe, ou plutôt dans laquelle ils sont noyés et qui contribue à les unir de telle sorte que ce qui circule alors dans le canal est une sorte de boudin fluide, hétérogène, mais continu. C'est cet ensemble cylindrique qui pénètre dans la première hélice. La lumière du canal devient hélicoïdale à pas constant et à tours serrés, comme le canal lui-même, et comporte, comme lui, une très grande différence de courbure entre ses deux génératrices interne et externe. Le contenu sperma-

tique représente le moule interne du canal. Il a une individualité propre due à la présence de la substance d'union *a*. C'est donc une sorte de cordon hélicoïdal dont les génératrices interne et externe diamétralement opposées offrent une très grande différence de courbure.

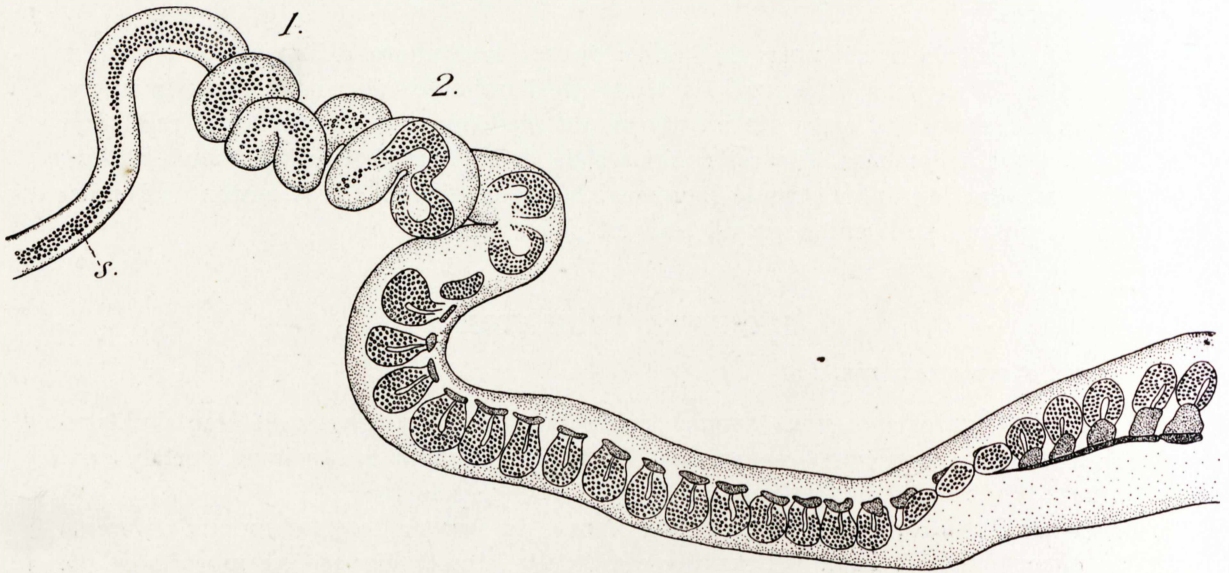


FIG. 53.

Canal déférent de *Diogenes pugilator* depuis son début jusqu'à la zone fusiforme. On voit les deux hélices inverses 1 et 2 et, en coupe optique à travers la paroi du canal, on assiste à la formation des spermatophores. *s* : sperme.

L'ensemble ainsi constitué progresse sous l'action de la poussée des éléments arrivant du testicule et aussi par le jeu des mouvements péristaltiques de la paroi du canal, mouvements de très faible amplitude d'ailleurs, et qui n'ont rien de commun avec ceux qui s'effectuent à peu près au même niveau chez les *Eupagurus*.

Dans le dernier tour de la première hélice, l'assise interne glandulaire du canal déférent sécrète une substance *b* qui vient former une gaine autour du complexe spermatique. Ce corps donne plus de consistance à l'ensemble, plus d'unité, tandis que, au début de la première hélice, le contenu du canal, très fluide, épousait exactement la forme de son contenant, il conserve ici sa forme propre, celle qu'il a précédemment acquise.

Au niveau où la cavité hélicoïdale change de sens, le plan du dernier tour de la première hélice est parallèle à celui du premier tour de l'hélice suivante, le passage de l'un à l'autre se fait par un raccord perpendiculaire à la direction commune de ces plans.

Le flux spermatique enrobé, quittant la fin de la première hélice, moulé par elle en une sorte de vis, possède à la fois une souplesse suffisante qui lui permet de s'engager dans la lumière du raccord rectiligne, et une consistance assez marquée pour y conserver partiellement sa courbure : il y dessine un premier arceau, se raccordant

distalement à une série d'arceaux homologues déjà formés de même l'un après l'autre et que la poussée venant de l'arrière a fait s'engager successivement dans le début de la deuxième hélice (fig. 53, 54).

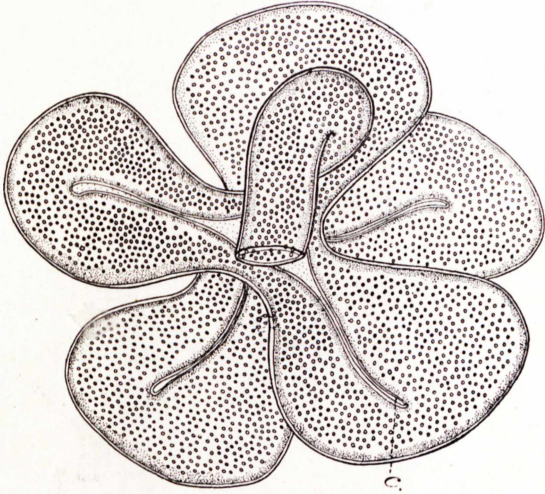


FIG. 54.

Contenu des deux premiers tours de spires de la deuxième hélice du canal déférent de *Diogenes pugillator*. Le flux spermatique forme des arceaux. c : columelle de la future ampoule du spermatophore.

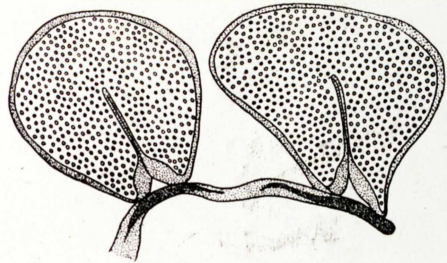


FIG. 55.

Deux ampoules de spermatophores séparées l'une de l'autre. Une sécrétion basilaire se produit; elle donnera les pédicules.

A la fin de la deuxième hélice, le long de la génératrice de plus grande courbure du canal, les cellules glandulaires sécrètent une substance *c* qui vient adhérer à chaque ampoule en voie d'élaboration. La base de chaque ampoule s'annexe un coussinet de cette substance dont l'épaisseur augmente dans la portion du canal qui suit. Chacune se trouve alors portée par un petit support indépendant. Les ampoules, en effet, ont perdu toute connexion entre elles au moment où, sortant de la deuxième hélice, les zones très amincies qui les unissaient par leur base occupant une zone de moindre courbure, ont cédé sous la traction. A la sortie de la dernière spire, les ampoules successives sont donc libres.

Le fait que *c* vient s'accoler aux deux extrémités juxtaposées de l'ampoule et les soude ainsi l'une à l'autre, est essentiel, dans le mode de formation des sphères spermatisques. En effet, un arceau de sperme soude ici les extrémités entre elles, enfermant un axe creux, une sorte de columelle médiane. La formation d'un spermatophore accessoire est absolument impossible. Ces traits sont caractéristiques de *Diogenes* et éloignent ce genre, au point de vue qui nous occupe, de *Clibanarius* par exemple.

Plus loin, le diamètre du canal déférent grandit. Extérieurement, il s'élargit en un fuseau, soudain, jusqu'à atteindre le quadruple du diamètre primitif. Cette région est très légèrement aplatie. La section interne ne correspond aucunement à la forme extérieure. La lumière est, en effet, laminée, et telle que son moule interne représenterait un ruban à lisières épaisses. Si on regarde le fuseau suivant sa région aplatie, on y distingue par transparence des spermatophores juxtaposés qui simulent, par leur

contiguité, le ruban auquel je viens de faire allusion. Si on examine le fuseau par sa tranche, il se présente avec une ligne longitudinale médiane opaque, projection des spermatophores sur la ligne continue de leur embase. De part et d'autre, un épaissement cellulaire de la paroi du canal donne à l'ensemble l'allure fusiforme (fig. 56).

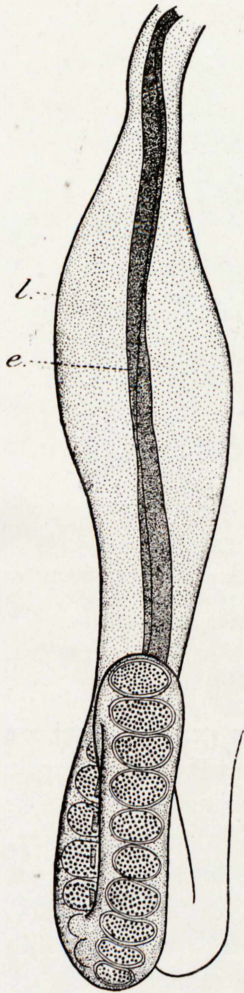


FIG. 56.

Zone fusiforme du canal déférent où les pédicules des spermatophores s'allongent. Le fuseau est vu par sa partie la plus mince. *l* : épaissements de la paroi du canal; *e* : ruban continu d'embase.

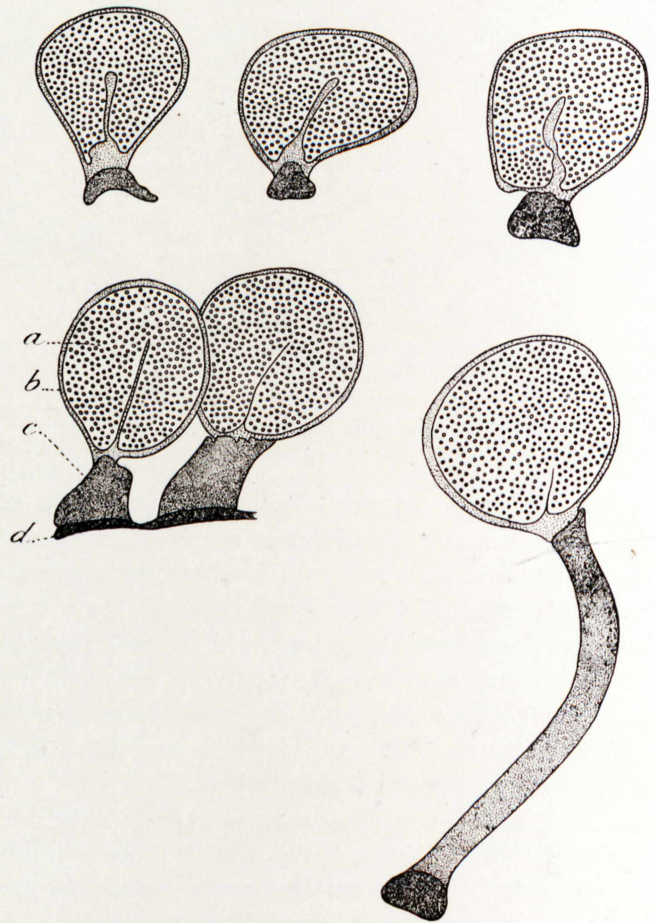


FIG. 57.

Diverses étapes de la formation des spermatophores de *Diogenes pugilator*.
a, b, c, d : substances constituant les spermatophores.

C'est dans cette zone très spéciale, sans analogue chez les *Eupagurus*, que les spermatophores de *Diogenes* prennent leur forme définitive et que se constitue une partie non encore rencontrée dans les spermatophores étudiés (fig. 57).

Quand les ampoules, surmontant leur petit support trapu de substance *c*, arrivent au début du fuseau, elles glissent dans une rainure de la paroi du canal qui produit une sécrétion *d* continue, reliant et unissant entre eux les divers spermatophores ébauchés. Un véritable ruban commun se soude ainsi aux petits supports déjà existants et les rend solidaires. Cette substance *d* est très différente, dans sa constitution physique, des substances *d* rencontrées dans les autres Pagures. Elle est beaucoup plus glutineuse et nous verrons plus loin que sa composition chimique doit être différente, autant que peuvent le faire prévoir les réactions microchimiques colorées praticables sur des quantités de matière aussi faibles.

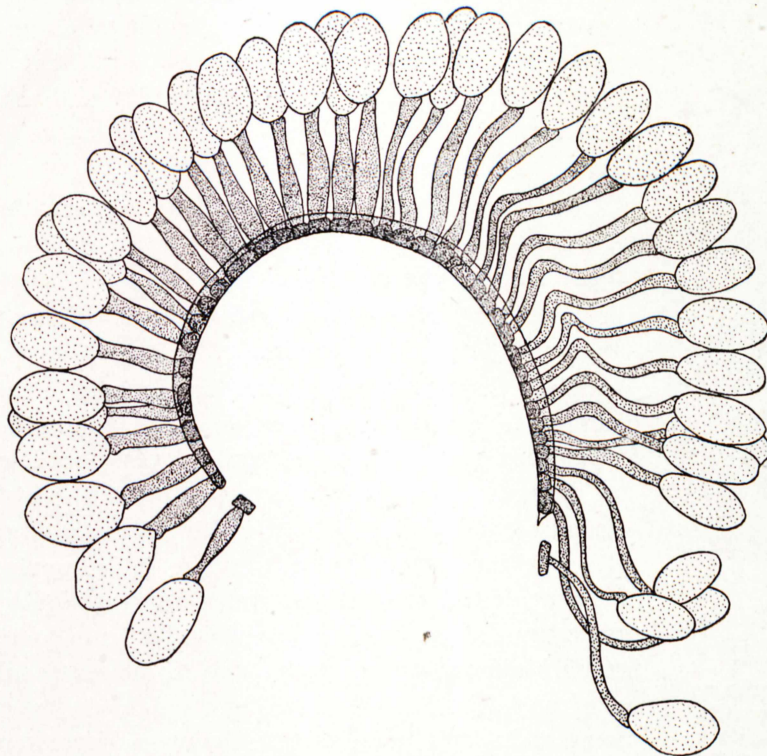


FIG. 58.

Contenu du canal déférent dans le fuseau où les spermatophores étirent leur pédicule.

Dans l'ensemble, il n'y a pas de différence essentielle jusqu'ici, dans l'ordre et le nombre de sécrétions, entre ce que l'on observe chez les *Eupagurus* d'une part, chez le *Diogenes* de l'autre. Nous allons voir que la substance *c* est appelée à devenir ici un organe spécial. Deux rainures diamétralement opposées forment glissières guidant respectivement le ruban et les ampoules.

Ces deux glissières s'écartent progressivement l'une de l'autre. Les embases *d* et les ampoules étant reliées par le coussinet *c*, ce coussinet se trouve soumis de part et d'autre, vers l'ampoule et vers l'embase, à deux forces contraires. Il s'ensuit l'étirement du coussinet en un filament de plus en plus délié, cylindrique, constituant un véritable pédicule (fig. 58).

Comparons ce pédicule à ce que nous avons appelé le pied dans les spermatophores des *Eupagurus*.

Dans un spermatophore d'*Eupagurus*, l'ampoule spermatique est entourée d'une coque de substance *c* qui se prolonge vers l'embase en formant le pied. Ce pied est donc un simple épaissement de substance *b*. La substance *c* est recouverte par *d* et l'embase est ainsi constituée de deux sécrétions superposées.

Dans un spermatophore de *Diogenes pugilator*, l'ampoule spermatique est aussi entourée d'une coque de substance *b*. Mais il n'y a aucun épaissement de cette coque, qui, uniformément mince, remonte dans la columelle en gardant toujours la même épaisseur. La substance *c* qui lui est accolée constitue le pédicule. On voit qu'ici, le pied est absent. Il est remplacé par un organe nouveau, le pédicule, très allongé, flexueux, fait d'une autre substance. Enfin, l'embase glutineuse ne comprend ici qu'une seule substance, *d*, accolée à *c*, mais ne la recouvrant pas.

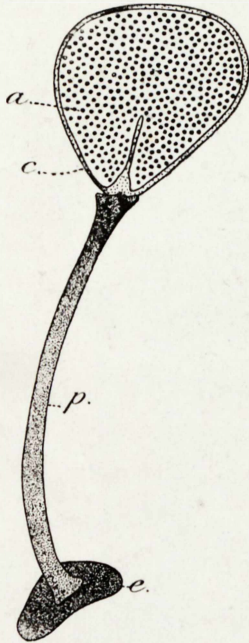


FIG. 59.
Spermatophore
de *Diogene pugilator*
définitivement constitué.
a : ampoule; *c* : coque;
p : pédicule; *e* : embase.

Le fuseau dans lequel se constitue le spermatophore définitif est donc le siège de l'étirement et de la différenciation de cet organe nouveau, le pédicule.

Il est aussi le siège, nous l'avons vu, de la sécrétion de *d* dans sa région effilée proximale.

C'est dans la zone effilée distale que le ruban d'embase commun *d* se fragmente en embases individuelles. Dans le fuseau, les spermatophores sont placés parallèlement les uns aux autres, et, dans la partie la plus élargie, se trouve celui qui a le plus long pédicule. Chacun des suivants, quand il occupera cette position, atteindra cette même taille maximum. Ainsi, la longueur définitive d'un spermatophore est réglée par la largeur maximum du fuseau. Il est bien évident que tous ceux qui sont issus du même fuseau, c'est-à-dire du même canal déférent, ont la même taille. Dans la deuxième moitié du fuseau, celle où le diamètre interne et le diamètre externe décroissent, les spermatophores ne peuvent plus garder leur position transversale, le pédicule tendu; les têtes et les embases restent dans leurs glissières respectives, mais les pédicules flexueux se plient. En même temps, les ampoules cheminant plus vite que les embases, les spermatophores se courbent dans le canal devenu étroit et vont y progresser la tête en avant, exerçant une traction sur le ruban *d* qui se rompt entre les pédicules successifs.

On voit alors, dans le tube étroit qui continue le canal, des spermatophores définitivement constitués, avancer en file indienne, les ampoules côte à côte précédant les pédicules tordus et les embases à peu près libres de tout lien.

Comparons cette zone à celle où, chez les *Eupagurus*, les spermatophores circulent aussi en file indienne dans un tube étroit, aussitôt après la séparation des embases. Il y a une homologie très nette entre les deux, mais le mode de progression de leur contenu est inverse : l'ampoule précède l'embase, dans l'autre cas, l'embase précède l'ampoule.

Dans sa partie distale, le canal déférent s'élargit. Une glissière y reste individualisée, guidant les embases encore disposées en file indienne; les ampoules plus volumineuses, tassées en trois rangs parallèles, occupant le reste de la lumière, et les pédicules ondulant au hasard entre les deux masses que relie chacun d'eux.

Spermatophore.

Les spermatophores de *Diogenes pugilator* sont constitués de trois parties bien distinctes : l'ampoule, le pédicule et l'embase. L'ampoule est sphérique et présente une columelle, sorte d'invagination de la coque qui constitue un axe au milieu du sperme. La coque est nettement limitée à l'ampoule. Le pédicule est cylindrique, très long, légèrement aplati au niveau où il est soudé à l'ampoule qu'il supporte. Il s'étale aussi à son extrémité inférieure où il repose sur un coussinet arrondi fait d'une substance granuleuse et très glutineuse, constituant l'embase (fig. 59).

On peut mettre très facilement en évidence les différentes substances qui composent le corps : sous l'action de l'éosine, l'embase prend une teinte rose pâle, le pédicule devient rouge vif, tandis que la coque reste incolore.

Il n'y a pas de corpuscule accessoire.

CLIBANARIUS MISANTHROPUS

Morphologie des canaux déférents.

A la face dorsale de l'abdomen, entre le tégument et la masse hépatique qui les supporte, on trouve les deux testicules juxtaposés, formant une masse unique recouvrant presque entièrement les canaux déférents ; seule, la région distale qui contient les spermatophores près d'être expulsés, se dégage, vers l'avant, de la masse testiculaire qui lui correspond. Le canal droit chemine alors parallèlement au gauche, mais à une certaine distance de lui (fig. 60).

Si on isole séparément les deux masses génitales, on constate qu'elles sont identiques. En regardant l'une d'elles par la face inférieure, on voit le canal déférent sinueux se détacher sur la mince galette qui résulte de l'étroite juxtaposition des sinuosités du tube testiculaire. En étirant le long tube génital, on arrive à lui faire prendre une allure, dans l'ensemble, rectiligne. Certaines zones du canal déférent restent cependant enroulées. On distingue d'abord une partie rectiligne continuant le tube testiculaire. Elle est étroite et remplie de spermatozoïdes. Puis, vient une hélice à tours contigus, de trois tours environ, suivie d'une hélice semblable mais d'enroulement inverse. Le long tube cylindrique de diamètre constant qui lui succède arrive, après de nombreuses circonvolutions, à l'orifice génital (fig. 2, pl. II).

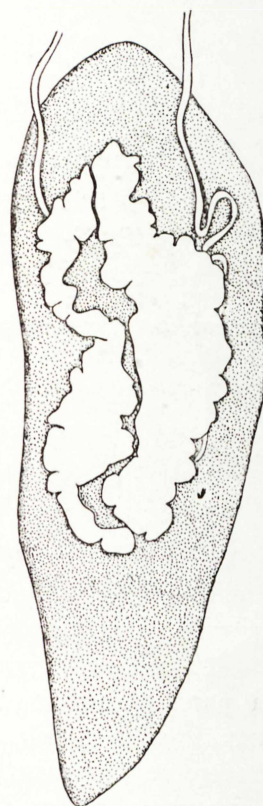


FIG. 60.
Aspect général des deux masses génitales droite et gauche de *Clibanarius misanthropus* à la surface des tubes du foie.