

Il y a lieu de distinguer, ici, un certain nombre de régions morphologiques qui correspondent, comme nous le verrons plus loin, à des régions ayant un rôle physiologique déterminé :

- 1° Canal étroit à sperme brut.
- 2° Hélice où le sperme s'entoure d'une gaine.
- 3° Point où a lieu la fragmentation du flux spermatique en ampoules. C'est le point de changement de sens entre les deux hélices.
- 4° Deuxième hélice : sécrétion de l'embase et du voile qui entoure les spermatophores.
- 5° Zone dilatée jouant le rôle de canal conducteur des spermatophores définitivement constitués.

### Genèse des spermatophores.

L'activité glandulaire du canal produisant la substance hyaline *a*, c'est le mélange de *a* et des spermatozoïdes qui emplît le canal jusqu'au changement de rotation de l'hélice. Là, il s'enveloppe d'un manchon de sécrétion *b* et acquiert une certaine consistance, une forme propre moulée sur celle du canal qui le contient.

La dissymétrie de courbure de ces différentes génératrices oblige le cordon spermatique à onduler dans le pont qui suit les deux hélices; il vient y former une sinusoïde. Tout se passe donc comme chez *Diogenes*.

En même temps que le flux spermatique ondule dans le canal, une sécrétion de la paroi glandulaire, la substance *c*, produite le long de la génératrice à courbure maximum, vient s'insinuer comme un support soulevant les arcs supérieurs et constitue d'autre part un tractus continu réunissant les bases de tous ces supports. (fig. 61, 62). Les arcs inférieurs de la sinusoïde spermatique s'étirent, se vident de spermatozoïdes, tandis que dans les deux arcs supérieurs s'accablent les éléments sexuels (fig. 63). Chaque segment de la sinusoïde devient une poche renflée, à extrémités effilées, et deux poches consécutives restent unies entre elles par un filament ténu résultant de l'étirement de la gaine primitive (fig. 64). Les derniers tours de la deuxième hélice étant légèrement déroulés, les sacs spermatiques peuvent s'y étirer et, de fait, chacun devient un petit bâton couché le long du canal. Cet aspect est transitoire, les masses se ramassent immédiatement sur elles-mêmes, présentent au milieu de leur face inférieure une très courte invagination (amorce de celle qui, très développée chez *Diogenes*, y constitue une columelle) et se prolongent de part et d'autre en un filament étiré qui les unit. Le diverticule de substance *c*, qui vient du ruban basal, s'insère au niveau de l'invagination inférieure de l'ampoule et n'intéresse aucunement les extrémités étirées de l'arc primitif. Il ne peut y avoir ici aucune analogie avec ce qui se passe chez *Diogenes* où la soudure des extrémités de l'arc entraîne l'indépendance complète de chaque petit îlot spermatique. Chez *Clibanarius*, où les extrémités restent libres, il suffirait qu'un spermatozoïde égaré séjourne dans le filament étiré pour qu'il y ait constitution d'un spermatophore accessoire. Cette anomalie est exceptionnelle mais on la rencontre; elle n'existe jamais chez *Diogenes*.

En même temps que *c* s'insinue entre le ruban basal et les ampoules, se soudant, nous l'avons vu, en un point précis de chacune d'elles, le diamètre du canal s'élargit. Le ruban reste dans sa glissière, les ampoules sont guidées dans leur glissière propre;

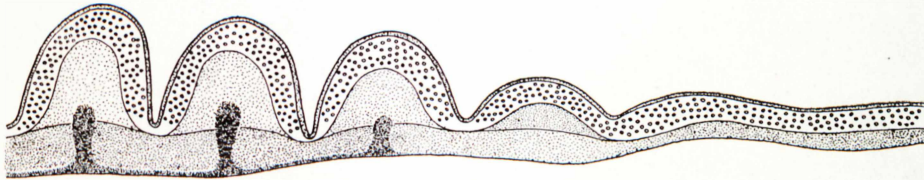


FIG. 61.

Le contenu du canal déférent au moment où se produit le mouvement sinusoïdal du flux spermatique.

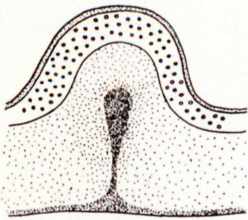


FIG. 62.

Un diverticule de substance *c* s'insinue sous l'arc spermatique pour former une sorte de columelle.

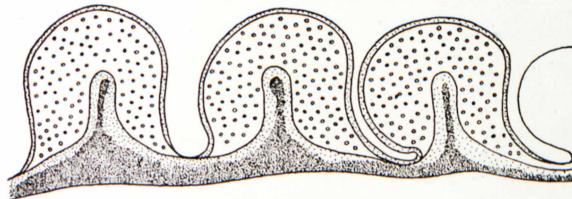


FIG. 63.

Les arcs supérieurs de la sinusoïde se séparent les uns des autres.

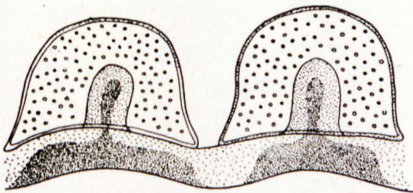


FIG. 64.

Les ampoules des spermatophores sont isolées.

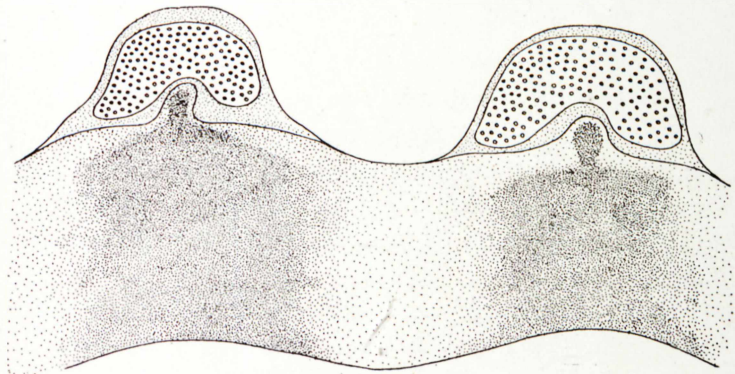


FIG. 65.

Formation de la lame qui porte les ampoules spermatiques.

*c*, soumis à deux tractions opposées, s'étire. Alors, une substance *d* qui s'accole exactement sur la face inférieure de chaque ampoule, à la fois sur le filament d'union et sur la lame basale, subit l'étirement auquel participent les tractus *c* et constitue une membrane palmaire, si bien que l'on a alors dans le canal une lame dont un bord est rectiligne, l'autre sinusoïdal (fig. 65). Le côté rectiligne est celui de la lame basale faite de

substance *c*, et le bord sinusoïdal est celui des ampoules, chaque arc supérieur limitant une ampoule, chaque arc inférieur étant représenté par le filament d'union ancien, vide de spermatozoïdes. Entre les deux lignes extrêmes, de direction générale parallèle, la lame *d* est tendue, traversée en face de chaque ampoule par le pédicule *c* qui remonte de la lame basale. Le voile tendu *d* présente des stries parallèles qui reproduisent l'ondulation sinusoïdale de la limite supérieure.

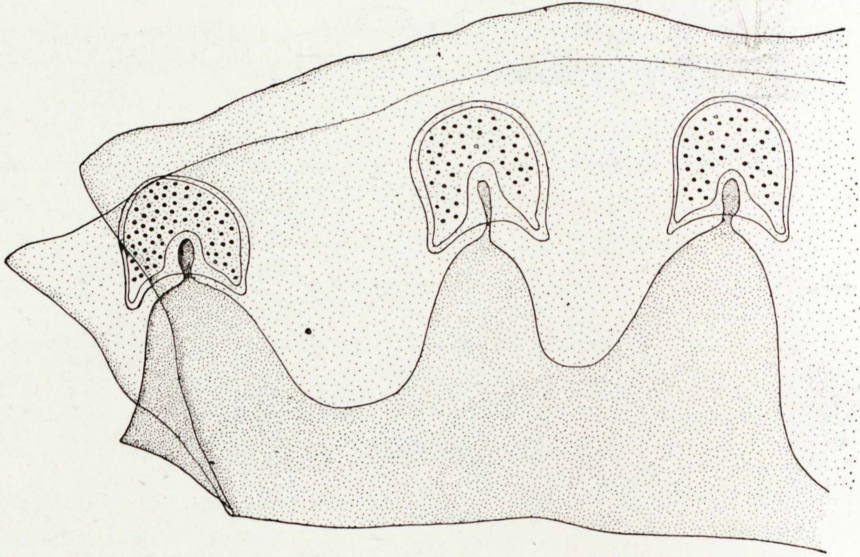


FIG. 66.

Deux feuillets encadrent la lame médiane qui porte les ampoules spermatiques.

Le pédicule est très peu visible, peu réfringent, non colorable par la plupart des colorants usuels, et ce qui apparaît à première vue, c'est le voile intermédiaire compris entre la lame basale et les ampoules. Les ampoules elles-mêmes se succèdent en file unique mais perdent bientôt leurs connexions. Elles ne représentent pas plus de 1/5 de la largeur totale de la lame et constituent la partie la moins volumineuse du contenu du canal.

Enfin, une substance *e* vient s'ajouter aux précédentes. Elle constitue, de part et d'autre de la lame dont nous venons de parler, un double feuillet dont la charnière est confondue avec le cordon basal et qui vient protéger le complexe. Le développement de ces deux feuilles est très grand. Il dépasse celui du complexe qu'il enferme (fig. 66).

La région distale du canal déférent contient alors trois feuillets disposés comme ceux d'un livre, le médian ayant son bord libre sinusoïdal, chaque arc supérieur de la sinusoïde se coiffant d'une masse arrondie remplie de spermatozoïdes. Les deux feuillets latéraux sont constitués par une substance spéciale élastique.

Les spermatophores ne sont pas libres, rien de cet ensemble volumineux et compliqué ne se dissocie. Ceci est lié au fait que la région rétrécie du canal où, chez les autres Pagures, se produit la fragmentation de l'embase commune en tronçons, n'existe pas dans le canal déférent de *Clibanarius misanthropus*.

### Spermatophore.

Il est difficile de préciser ce qui constitue exactement un spermatophore de *Clibanarius misanthropus*.

Ici, en effet, on se trouve en présence d'une série de corps unis entre eux, contenus dans des feuillets, mais on ne voit jamais un de ces corps isolé.

Chacun d'eux possède une ampoule et un pédicule individuel. L'ampoule est une sorte de calotte ou de ménisque à bords minces, dont la face inférieure présente une courbure très inférieure à l'autre; elle est, de plus, déprimée en son milieu, formant ainsi une sorte de columelle qui s'insinue en direction axiale au milieu des spermatozoïdes. Cette ampoule n'est pas circulaire; elle se montre aplatie latéralement, ce qui détermine une symétrie par rapport à un plan. Ce plan passe, comme nous le verrons plus loin, par l'embase commune de la série des spermatophores. Aux extrémités inférieures de l'ampoule subsiste le lien rudimentaire qui l'unissait primitivement à ses deux voisines immédiates. Son support, allongé, est constitué par une substance distincte de celle de la coque. Ses affinités chromatiques différentes le prouvent. Nous l'appellerons un pédicule. Les spermatophores à pédicules sont rares. Ils n'existent pas chez les *Eupagurus* et *Anapagurus*; ils sont caractéristiques, au contraire, des *Clibanarius*, *Diogenes*, *Pagurus arrosor*. Chez *Clibanarius*, le pédicule est resserré au voisinage de l'ampoule où il pénètre par la dépression médiane inférieure de la coque, remplissant la columelle et se coiffant de l'ampoule tout entière. Il s'élargit au-dessous de cette zone d'insertion pour garder ensuite une largeur à peu près constante, égale environ au cinquième de sa longueur, jusqu'à l'embase. Ce pédicule est aplati, dans le même plan que l'ampoule qu'il supporte. Il est soudé, à sa partie inférieure, à un ruban d'union mince, homogène, reliant entre eux les spermatophores successifs qui sont insérés à des distances égales (fig. 67).

Les unités ainsi réunies en file sont toutes identiques, mais elles sont solidaires bien plus complètement que je ne l'ai indiqué jusqu'ici.

Les pédicules parallèles sont réunis par une sorte de voile, de lame, qui, tendue entre l'embase et la partie supérieure des pédicules, enserrent ces derniers sur toute leur longueur. Cette lame fait corps avec eux, de telle façon qu'il est impossible de les distinguer si on ne les colore pas. Il semble que le tout soit ainsi constitué : une lame unique, bordée d'un côté par l'embase, porterait sur l'autre bord, à intervalles égaux, des ampoules remplies de spermatozoïdes. Cette lame s'élargirait dans le canal par suite de la traction exercée sur elle par l'embase et les ampoules contenues dans des glissières parallèles de plus en plus éloignées l'une de l'autre. La traction du côté des ampoules ne se produisant

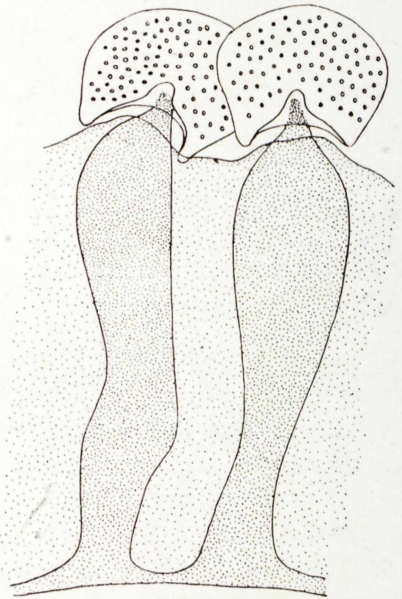


FIG. 67.  
Deux spermatophores  
de *Clibanarius misanthropus*  
définitivement constitués.

qu'aux points d'union de ces ampoules avec la lame, il en résulte que le bord libre de la lame ondule, les arcs saillants se trouvant au niveau des ampoules et alternant avec des dépressions.

L'aspect ondulé du bord se retrouve dans des stries sinusoïdales parallèles dans toute leur largeur, et elles sont particulièrement serrées dans les régions d'étirement maximum, c'est-à-dire au-dessous des ampoules; ainsi s'individualisent des zones parallèles allant de chaque ampoule à l'embase, et où les colorations paraissent être d'autant plus intenses que la substance qu'elles imprègnent est plus dense.

La même remarque s'applique au ruban étroit et compact qui borde la lame. Il semble que ce bourrelet soit en continuité avec les pédicules et que sa constitution chimique soit identique à la leur.

La lame médiane dont je viens de parler, sur laquelle sont différenciés les pédicules, se trouve comprise entre deux feuillets d'une substance spéciale, comme un feuillet de livre entre les deux feuillets voisins, la charnière coïncide avec l'embase.

Dans le canal déférent, cette enveloppe occupe tout l'espace qui lui est offert; elle maintient en place la lame à spermatohores à la manière d'un coussin élastique. La substance qui la constitue a la particularité de gonfler énormément au contact de l'eau, exactement comme un mucilage, dont elle revêt d'ailleurs l'aspect. Aussi, dès que le contenu du canal déférent est expulsé dans l'eau de mer, l'enveloppe augmente-t-elle de volume; une des faces de chaque feuillet reste au contact de la lame médiane à spermatohores, tandis que l'autre, pivotant autour de la charnière, vient se placer à 180° de sa position primitive. Entre les deux, se trouve la substance imbibée d'eau. Par ce processus, à un cylindre de diamètre égal au diamètre interne du canal déférent, succède un deuxième cylindre dont l'axe est une génératrice du précédent, représentée par le cordon d'embase, et qui a, par suite, un diamètre double du précédent. Les ampoules spermatices ont un volume infime par rapport au volume total de leur support; elles se succèdent le long d'une génératrice du cylindre à aspect mucilagineux.

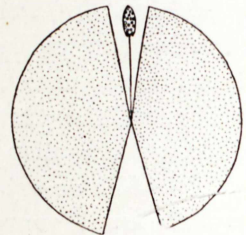


FIG. 67 bis.

La nature de cette étrange substance qui, très gluante, s'imbibe d'eau et adhère aux surfaces avec une remarquable intensité, est difficile à préciser. Elle rappelle les mucilages végétaux.

## PAGURISTES OCULATUS

**Morphologie du canal déférent.**

La disposition de l'appareil génital mâle de *Paguristes oculatus* est tout à fait caractéristique de l'espèce. Situés dorsalement dans l'abdomen, entre le cuticule et le foie, les deux testicules juxtaposés forment une masse impaire en apparence unique, qui est encadrée par les canaux déférents et leurs multiples circonvolutions (fig. 68).

La masse testiculaire est vaguement rectangulaire, allongée dans le sens antéro-postérieur. A la partie postérieure, deux hélices à tours contigus ayant une dizaine de spires sont disposées symétriquement; d'axes légèrement obliques par rapport à la base du rectangle, elles s'affrontent sur la ligne médiane, constituant une sorte de V. De grandes circonvolutions du canal les entourent tandis que d'autres remontent latéralement à droite et à gauche des testicules, laissant libre le côté antérieur du quadrilatère, les parties distales rectilignes des deux arceaux remontant, suivant deux trajets parallèles, jusqu'aux orifices génitaux. Les deux canaux sont identiques.

Chacun d'eux comprend un certain nombre de parties nettement différenciées :

1° Région étroite, faisant suite au tube testiculaire, et remplie de spermatozoïdes.

2° Une première hélice à tours serrés (4 à 5).

3° Une deuxième hélice, identique à la précédente, mais d'enroulement inverse.

4° Un dernier tour d'hélice élargi, aplati, simulant une spirale plane d'un seul tour, et fonctionnant d'ailleurs comme la deuxième spirale des *Eupagurus*.

5° région sinueuse où le canal dilaté sert de conduit pour les spermatophores élaborés (fig. 1, pl. II).

**Genèse des spermatophores.**

Le canal déférent de *Paguristes oculatus* est, dans sa région proximale, enroulé en deux hélices successives et de sens contraires; enroulement analogue à ceux de *Diogenes pugilator* et *Clibanarius misanthropus* dont nous avons déjà parlé. Tandis que, chez ces deux dernières espèces, la fragmentation du flux continu de sperme a lieu au point précis de changement de courbure des hélices, ici, au contraire, ce point n'a aucune importance quant au comportement du contenu du canal. La lumière du tube déférent, dans le pont d'union des deux hélices, ne s'élargit pas pour permettre au flux endigué de la première hélice de déployer ses boucles ou ses arceaux comme c'était le cas dans les espèces précitées. L'étroit conduit cylindrique se prolonge, iden-

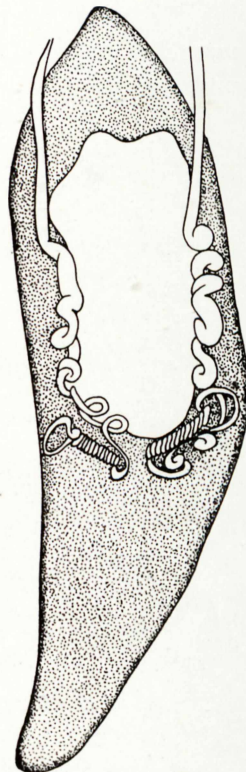


FIG. 68.

Aspect général des masses génitales de *Paguristes oculatus* à la surface des tubes du foie. Les canaux déférents entourent la masse testiculaire.

tique à lui-même, dans la deuxième hélice, obligeant le complexe spermatozoïdes-substance hyaline *a* qui le remplit, à cheminer encore en cylindre hétérogène continu (fig. 69).

Quand le flux arrive dans le dernier tour de spire de la première hélice, il a les mêmes caractères que chez *Diogènes* et *Clibanarius*, c'est-à-dire que sa génératrice la plus interne est plus courte que les autres. Mais la sécrétion *b* ne se produit pas, ici, à l'extrémité de ce tour, il ne se forme donc pas de gaine autour du flux de spermatozoïdes. Or, c'est la présence de cette gaine qui, chez les autres espèces, communique à l'ensemble une consistance notable. En dépit d'une certaine élasticité, le manchon *b* garde plus courte, dans son trajet ultérieur, sa génératrice la plus interne, de sorte que dans le conduit interne légèrement dilaté du pont d'union des deux hélices, le flux engainé ondule en sinusoïde ou en arcs juxtaposés.

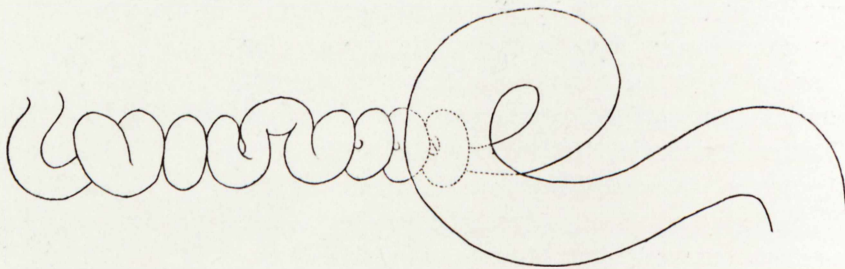


FIG. 69.

Les deux hélices inverses consécutives et le tour de spirale plane du canal déférent de *Paguristes oculatus*.

Ici, *b* ne se formant pas dans la dernière spire de la première hélice, le flux non engainé reste fluide et déformable. La génératrice interne la plus courte devient, dans le pont d'union, génératrice égale aux autres, puis reprend sa valeur primitive dans la deuxième hélice, mais reste essentiellement déformable. Le flux spermatique non endigué par un manchon de substance *b* n'ayant pas de forme propre, épouse étroitement les contours de l'espace qui lui est offert.

C'est donc l'absence, à la fin de la première hélice, de la sécrétion *b*, et la continuation de la lumière étroite dans la deuxième hélice, qui empêchent le flux spermatique d'onduler au point de changement de courbure des hélices et de se fragmenter en ampoules successives.

Quand le flux de spermatozoïdes mélangés à la substance fluide *a* arrive dans le dernier tour de la deuxième hélice, il ne présente, dans son ensemble, aucune torsion propre. Mais, traversant, à la fin de ce dernier tour, la zone sécrétrice de substance *b*, il s'enveloppe enfin de la gaine continue que nous avons vue chez tous les autres Pagures.

Or, ce dernier tour de spire est légèrement déroulé, de courbure un peu plus faible que les autres, et il se continue par une portion de canal irrégulièrement tortueuse. Le flux spermatique engainé se trouve donc dans une zone spéciale, différente de celles où, jusqu'ici, nous avons vu le sperme se répartir en masses successives.

Le dernier tour de spire étant déroulé, les génératrices de la gaine *b* sont, par conséquent, subégales. Les conditions du flux qui circule sont analogues à celles d'un flux contenu dans le dernier tour de la première spirale plane d'un *Eupagurus*. La zone où ce flux aboutit étant à peu près dépourvue de courbure, il est tout naturel de voir se produire ici ce que nous avons constaté chez les *Eupagurus*; et c'est, effectivement, ce qui arrive : la colonne continue de sperme donne des amas en bâtonnets d'égal volume, séparés par des zones amincies repliées, amorces des futurs corpuscules accessoires.

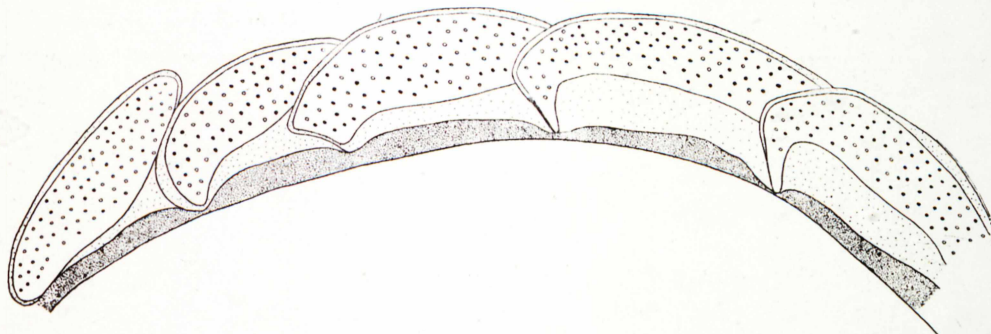


FIG. 70.

De droite à gauche : formation des spermatophores dont les ampoules en voie d'élaboration se chevauchent légèrement.

Le processus du débit du sperme en bâtonnets étant exactement le même que chez les *Eupagurus*, nous ne le reprendrons pas ici en détail; il suffit de se rapporter à ce qui a été dit plus haut à propos d'*Eupagurus bernhardus*. Cependant, la forme cylindrique des bâtonnets n'apparaît pas ici aussi nettement que chez ce dernier. Il semble que la forme des arceaux, plus nette, fasse de cet exemple un compromis entre le mode de fragmentation du flux spermatique en arcs de *Diogenes* et *Clibanarius* et celui en bâtonnets des *Eupagurus*. Mais nous reviendrons plus loin sur cette question. Envisageons ce qui a lieu, exactement, dans le cas de *Paguristes oculatus*.

D'abord, la sécrétion *b* ne se fait pas avec la même intensité autour du flux mobile, elle est épaissie du côté interne de la spire. Il est important de considérer cet emplacement par rapport à la deuxième hélice, car nous ne rencontrons pas, plus loin, d'enroulement régulier par rapport auquel on puisse situer l'embase commune qui recouvrira l'épaississement *b*. Dans le cas des *Eupagurus* par exemple, il était possible et commode d'orienter la file des spermatophores en voie d'élaboration, par rapport à la deuxième spirale, dans laquelle ils circulaient, l'embase commune était toujours sur le bord externe de la spirale. Dans le cas de *Paguristes oculatus*, le seul repère possible est la deuxième hélice à la fin de laquelle la fragmentation du sperme s'effectue.

A cet endroit, le flux ayant épousé la légère incurvation du dernier tour d'hélice, arrive dans la partie déroulée du canal dont la lumière est plus large que celle qui le contenait. Il y avance en gardant son allure arquée, et son extrémité vient buter contre la paroi du canal, refoulant à cet endroit précis la substance *b*, soit vers l'avant, soit vers l'arrière. La différence de longueur qui existe entre deux génératrices diamétralement opposées du flux le détermine à onduler. L'extrémité de chaque arc ainsi

formé vient heurter la paroi, comme il a été dit, refoulant *b* à droite et à gauche. Ainsi se dessinent des festons d'égale longueur que la pression exercée par le flux oblige à se chevaucher mutuellement. Ces festons, amincis à leurs extrémités, présentent une certaine dissymétrie : tandis que l'extrémité antérieure est anguleuse et proéminente, l'extrémité postérieure est progressivement effilée. La partie distale est renflée, elle forme une sorte de pointe saillante, si bien que, dans sa zone médiane non chevauchée, son aspect est à peu près celui d'un bâtonnet. Ainsi, ce qui chemine alors dans le canal est une succession d'arceaux, un peu plus épais d'un côté que de l'autre, et qui auraient été aplatis à leur sommet. Entre les deux extrémités d'un même arc, la substance *b* est accumulée. Pendant que ce processus s'accomplit, la lumière du canal s'emplit, du côté de l'épaississement *b*, d'une sécrétion *c* continue qui unit plus intimement entre elles toutes les bases des arcs formés (fig. 70).

Puis, le canal devenant plus large, dans cette région plus ou moins rectiligne qui fait suite à la deuxième hélice, la compression causée par l'arrivée de nouveau sperme déplace les arcs et les fait basculer, leur partie antérieure dirigée vers l'embase *c*, leur partie postérieure s'éloignant de cette embase, de manière à créer une position oblique. Mais l'extrémité postérieure est fixe. Ce qui remonte dans une zone diamétralement opposée à l'embase, c'est donc un point de l'arc à partir duquel on peut alors distinguer deux régions : l'une étirée, vide de spermatozoïdes, ancienne région postérieure en fuseau, l'autre dilatée, pleine de sperme, ancienne région antérieure.

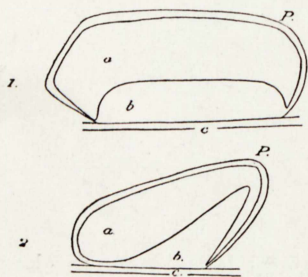


FIG. 70 bis.

Dans ce mouvement, les deux points de contact avec *c* des extrémités, se sont rapprochés l'un de l'autre et, grâce à l'élasticité des substances qui l'entourent, le spermatophore se raccourcit et augmente de hauteur sans qu'une addition de sécrétion nouvelle s'impose.

Le diamètre interne du tube augmentant, et le mouvement de bascule continuant, le sperme finit par occuper une branche de l'arc, l'autre branche étant étirée, vide, parallèle à la précédente (fig. 71). Les branches antérieures ont une allure piriforme, leur point d'attache à l'embase restant plus étroit. L'aspect d'une ampoule apparaît alors et s'accroît par le déplacement du sperme vers le milieu. Chaque arceau primitif est devenu une ampoule spermatique ovoïde, entourée d'une coque dont l'épaississement inférieur constitue le pied; par un point de sa zone supérieure renflée, cette ampoule communique avec un canal de même nature qu'elle, qui descend parallèlement à elle pour s'insérer, à son voisinage immédiat, sur le même ruban d'embase. Ce canal se renfle dans sa zone moyenne où il contient quelques spermatozoïdes, et il constitue le corpuscule accessoire.

Le ruban d'embase commune *c* ne se présente pas comme une bande d'égale épaisseur sur toute sa longueur. Il existe, au niveau de chaque spermatophore, une dilatation, et leur ensemble donne à son bord supérieur une allure sinusoïdale (fig. 72).

Les spermatophores qui, à ce stade, parcourent le canal déférent, peuvent être considérés comme achevés, et cependant l'assise glandulaire interne du canal est le siège d'une activité particulièrement intense. A l'embase commune *c* vient en effet

s'ajouter une production *d* qui se soude à elle, l'encadre en constituant deux minuscules feuilletés très fortement plissés, qui vont envelopper les spermatophores sur toute leur hauteur.

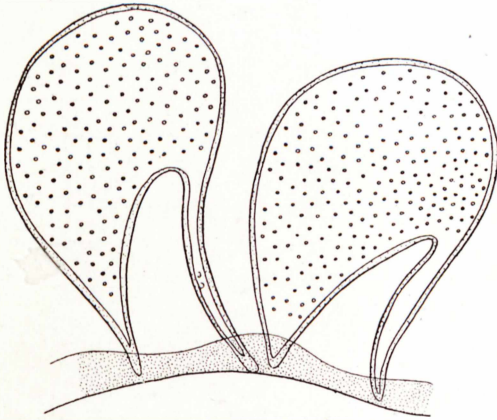


FIG. 71.

Chaque arc spermatique a deux branches inégales; dans l'une d'elles, le sperme s'accumule.

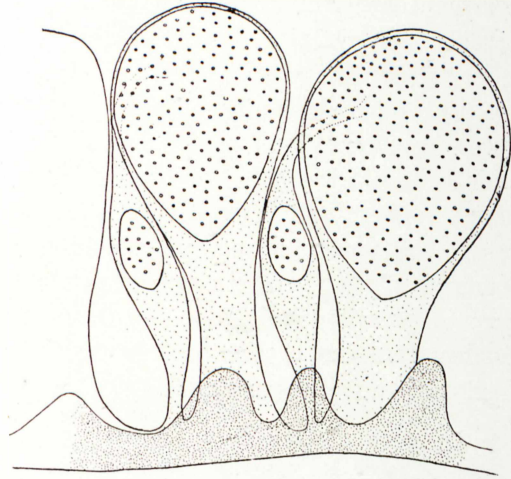


FIG. 72.

Ampoules des spermatophores de *Paguristes oculatus*, avec leurs corpuscules accessoires et le ruban d'embase d'épaisseur irrégulière.

Le plan des spermatophores forme avec ces deux voiles latéraux comme trois feuilletés accolés d'un livre, disposés, en somme, comme ceux de *Clibanarius misanthropus*, mais constitués par une substance différente qui ne gonfle pas dans l'eau (fig. 73). L'abondance des replis de ce double voile rend fort difficile l'examen des spermatophores qu'il abrite, et il faut dégager bien soigneusement les ampoules pour découvrir à côté d'elles les corps accessoires dont la présence ici est d'un intérêt capital; elle permet en effet de rapprocher, comme nous le verrons plus loin, *Paguristes oculatus* des *Eupagurus*.

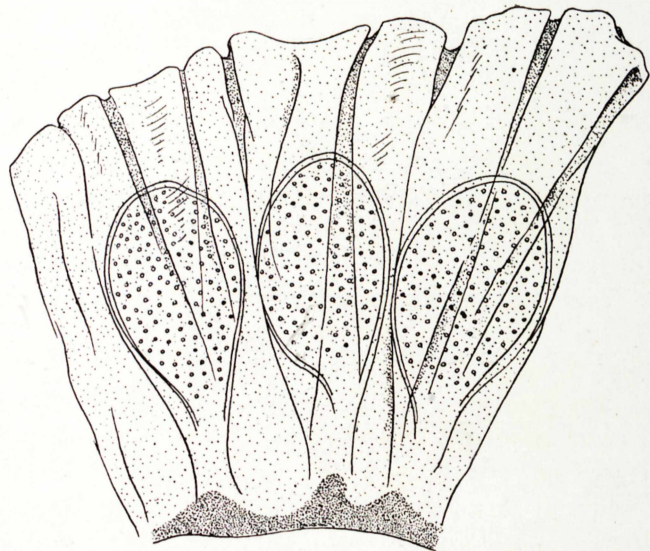


FIG. 73.

Spermatophores de *Paguristes oculatus* entourés du double voile qui les contient.

Toute la paroi interne glandulaire du canal paraît participer à l'élaboration de l'enveloppe et il semble qu'il y ait continuité entre les deux feuilletés. Une question se pose, relativement à la production de ce double voile : sa surface est très supérieure à celle de l'assise glandulaire qui le forme. Il ondule au voisinage des ampoules, mais sa base a les dimensions du ruban qui le supporte. Il affecte, somme

toute, le même aspect qu'un volant à godets, obtenu en découpant, dans une étoffe, une couronne circulaire qui, après avoir été fendue suivant une direction radiale, aurait sa circonférence interne développée contre une ligne droite. Il faut admettre ici que la sécrétion glandulaire aussitôt élaborée constitue une lame mince que les mouvements du canal contribuent à faire onduler entre les ampoules spermatiques de façon à ce que toutes les particules sécrétées ultérieurement forment, en face des cellules sécrétantes, une lame mince identique à la précédente mais qui, au lieu de se superposer à elle, s'accôle à son bord libre de manière à l'accroître en surface et non en épaisseur. Dans l'assise glandulaire, les cellules ont la même activité mais elles donnent une lame d'épaisseur variable, suivant que les mouvements imprimés à cette lame sont plus ou moins amples. Ainsi, au voisinage de l'embase, les mouvements sont nuls et le voile sécrété épais; au voisinage des ampoules spermatiques, au contraire, les mouvements d'insinuation entre elles sont considérables et la surface du voile d'autant plus grande que l'épaisseur l'est moins.

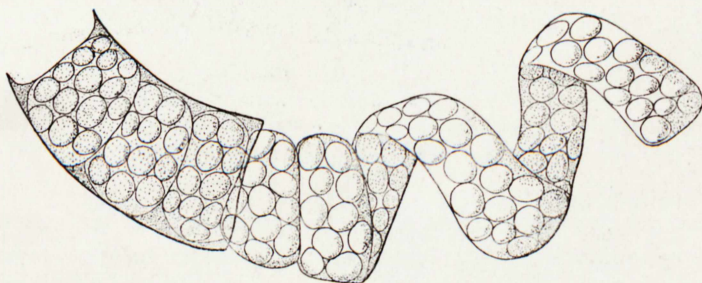


Fig. 74.

Disposition générale des spermatophores de *Paguristes oculatus* à l'orifice génital.

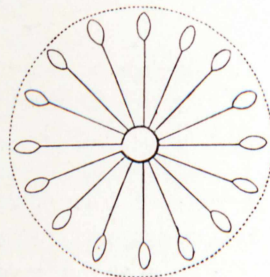


Fig. 74 bis.

Dans le cas de *Paguristes oculatus* on a donc, en définitive, des spermatophores liés les uns aux autres par une embase unique et emballés dans un voile protecteur commun. On voit l'analogie avec le cas de *Clibanarius*.

**Tableau des analogies de *Paguristes oculatus*  
avec *Clibanarius misanthropus* d'une part et *Eupagurus bernhardus* de l'autre**

<i>Clibanarius misanthropus</i>		<i>Paguristes oculatus</i>		<i>Eupagurus bernhardus</i>
Deux hélices inverses	+	+		—
Fragmentation en arceaux	—		+	+ fragmentation en bâtonnets
Spermatophores sans corps accessoire			+	sp. à corps accessoire
Spermatophores solidaires		+		—
Embase commune		+		—
Robe enveloppante		+		—
			+	mouvement spiral des spermatophores

Quand la file continue des spermatophores solidaires arrive dans la région distale du canal, à diamètre considérable, elle s'anime, sous l'effet de contractions musculaires de l'assise externe du canal, d'un mouvement hélicoïdal. L'embase reste tournée vers l'axe, les ampoules vers l'extérieur, et c'est une hélice à tours contigus qui circule jusqu'à l'orifice génital (fig. 74). Une coupe transversale du canal à ce niveau montre des ampoules rayonnant dans le cercle de la lumière, toutes reliées par leurs pieds au ruban d'embase qui les unit. Le voile recouvre le tout.

L'étude de la disposition anatomique du canal nous montrera bien d'autres analogies, soit dans un sens, soit dans l'autre.

### **Spermatophore.**

Il est difficile d'imaginer ce qu'est un spermatophore de *Paguristes oculatus* quand on examine l'ensemble feutré et compact qui remplit le canal déférent au voisinage de l'orifice génital.

On voit une file d'ampoules contenue dans un double feuillet qui la dissimule de part et d'autre.

Quand on arrive à la mettre à nu, on voit des masses piriformes de sperme contenues chacune dans une coque qui se prolonge par un pied assez court venant s'insérer dans un ruban continu qui unit la file entière et sert de charnière au voile protecteur. Toutes les masses consécutives sont semblables entre elles. Si on les écarte légèrement les unes des autres, on aperçoit de petites ampoules secondaires intercalées entre les précédentes et en connexion avec elles. Ce sont les corpuscules accessoires. Ils ont ici la particularité de s'insérer, comme les corps principaux, sur le ruban commun et d'être unis à ces derniers vers le sommet de l'ampoule. Leur disposition est donc différente de celle des spermatophores accessoires rencontrés jusqu'ici. Les corps accessoires des spermatophores des *Eupagurus*, par exemple, sont fixés par leur partie inférieure au corps principal, et leur autre extrémité reste libre. Sa taille lui donne d'ailleurs une importance que les autres n'ont pas.

En somme, un spermatophore de *Paguristes oculatus* se présente comme étant formé de deux parties parallèles d'inégale importance : une ampoule piriforme dont la pointe est tournée vers un pied court, une ampoule annexe piriforme qui contient une petite goutte de sperme. Le mode de formation par ondulation sinusoïdale d'une colonne spermatique se retrouve donc ici dans le spermatophore définitivement constitué dont l'individualité n'apparaît d'ailleurs pas nettement. Les insertions juxtaposées des corps principaux et accessoires n'impliquent pas une séparation nécessaire à un endroit plutôt qu'à un autre, et l'unité du cordon spermatique ne semble pas avoir été sensiblement altérée en dépit de l'élaboration d'arcs successifs.

Ce caractère rapproche les spermatophores de *Paguristes oculatus* de ceux de *Clibanarius misanthropus*, où des pincements à intervalles égaux sont les seuls points de discontinuité du sperme, et où l'individualité des spermatophores est encore plus effacée.

Il y a lieu du reste de comparer entre eux les spermatophores des diverses espèces étudiées ici. Les uns sont, par leur individualité nettement accusée, les plus différenciés de tous. Ils sont libres et possèdent chacun une embase. Leur dispersion est facile. Dans cette catégorie entrent la plupart des spermatophores, ceux d'*Eupagurus cuanensis*, *prideauxi*, *anachoretus*, *timidus*, *excavatus*, *Diogenes pugilator*.

Les spermatophores d'*Eupagurus bernhardus* ont une individualité moins nette que les précédents par suite de la soudure de leurs embases par groupes de 1, 2, 8. Ceux du canal déférent droit sont formés de quatre à huit ampoules portées par une même embase, tandis que ceux de gauche ne sont jamais plus de trois ou quatre sur le même support. Cette union partielle des spermatophores est intermédiaire entre l'état libre et l'état de solidarité complète.

Chez *Pagurus arrosor*, *Paguristes oculatus* et *Clibanarius misanthropus*, les spermatophores sont tous unis entre eux, placés en file indienne, solidaires à la fois par leur base et par leur partie moyenne, les ampoules restant libres mais cependant protégées par des processus latéraux. Chez *Pagurus arrosor*, le spermatophore ressemble à un de ceux de la première catégorie, à ceux de *Diogenes* qui ont, comme eux, un pédicule. Mais leurs embases sont soudées en un ruban unique et leurs pédicules pris dans une lame d'union.

Chez *Clibanarius misanthropus*, les ampoules sont soudées entre elles, comme les pédicules et les embases; aussi est-il difficile d'imaginer des limites précises entre les diverses unités consécutives. La coalescence atteint ici son maximum d'intensité.

Chez *Paguristes oculatus*, il y a à la fois soudure et individualisation apparente : soudure par suite de la présence d'une embase unique, individualisation apparente en ce sens que chaque anse spermatique semble appartenir à une masse distincte. En réalité, il n'y a aucune discontinuité dans le cordon qui constitue les spermatophores; et l'état le plus primitif, en même temps que la soudure la plus parfaite, sont à la fois réalisés dans cette catégorie de spermatophores que je considérerai volontiers comme la moins différenciée, et la moins susceptible d'assurer une dissémination abondante des spermatozoïdes.

#### ANAPAGURUS HYNDMANNI

##### Morphologie des canaux déférents.

Les deux parties de l'appareil génital sont ici dorsales, placées à la surface de la masse hépatique, et nettement séparées l'une de l'autre. Les testicules ont une direction antéro-postérieure, les canaux déférents étant au contraire dirigés dans le sens postéro-antérieur. Il en résulte un repli au point où le canal déférent s'individualise.

La disposition générale est la suivante : les deux testicules sont l'un derrière l'autre, le droit en avant. Ils occupent donc la ligne médiane de l'abdomen. Le canal déférent droit côtoie son testicule à droite, le gauche côtoie le sien à gauche (fig. 75). Le dimorphisme de ces deux canaux déférents est accusé. Le canal droit est de petite taille, contenant des spermatophores petits, qu'il est impossible de distinguer à l'œil nu à travers la paroi; celui de gauche, au contraire, est bien développé et contient de très gros spermatophores faisant saillie à l'intérieur du canal.

En dépit de ce dimorphisme manifeste, les différentes régions des deux canaux sont sensiblement les mêmes. Des deux côtés on trouve, en effet (fig. II, pl. II) :

- 1° Une région rétrécie contenant les spermatozoïdes.
- 2° Une spirale plane d'un seul tour où le sperme s'entoure d'une gaine.
- 3° Un point d'inflexion du canal où se produit la fragmentation du flux spermatique en ampoules successives.

4° Une deuxième spirale plane d'un seul tour, inverse de la première, et où s'élaborent les spermatophores.

5° Une partie rétrécie où les spermatophores se séparent les uns des autres.

6° Une région plus large où ils circulent jusqu'à l'orifice génital. A gauche, les régions 5 et 6 se confondent sensiblement.

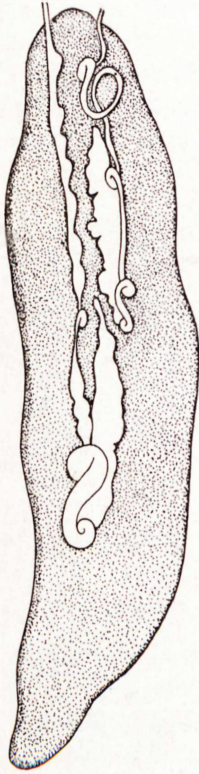


FIG. 75.

Disposition générale des masses génitales droite et gauche d'*Anapagurus hyndmanni* à la surface des tubes du foie.

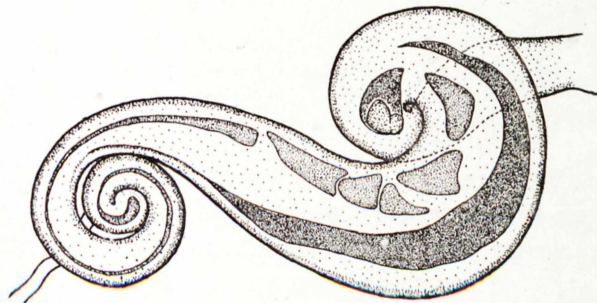


FIG. 76.

Disposition générale des ampoules spermiques et du ruban d'embase dans la deuxième spirale du canal déférent gauche d'*Anapagurus hyndmanni*.

Entre 5 et 6, du côté droit, les spermatophores qui circulent dans la région 5, couchés le long du canal, l'embase en avant, subissent brusquement une rotation de 90° et leurs embases s'engagent l'une derrière l'autre dans une glissière. Ils sont ainsi en file indienne jusqu'à l'orifice génital.

#### Génèse des spermatophores (côté gauche).

La forme définitive de chacun de ces corps étant liée à son mode de formation, il n'est pas surprenant de trouver une énorme différence entre la genèse des spermatophores droits et celle des spermatophores du côté gauche. Elle existe, en effet, comme nous allons le voir.

Les deux spirales successives du canal déférent gauche constituent le symétrique

d'un S majuscule, c'est-à-dire le symétrique d'un S par rapport à une droite parallèle à son grand axe. Le sperme, vu par transparence à travers la paroi du canal, apparaît dans la première spirale, comme un cordon blanc très opaque, parcourant le conduit; dans la deuxième spirale il constitue quatre masses de formes déterminées et différentes. Ces masses sont les spermatophores en voie d'élaboration. Leur petit nombre, leur volume, la singularité de leur aspect, montrent déjà que les processus de leur formation sont spéciaux (fig. 76).

Le sperme venant du testicule pénètre dans la première spirale qui compte un seul tour. La substance hyaline *a*, très peu chromophile, vient se mêler aux spermatozoïdes, les isoler les uns des autres tout en communiquant au mélange ainsi constitué une très grande fluidité.

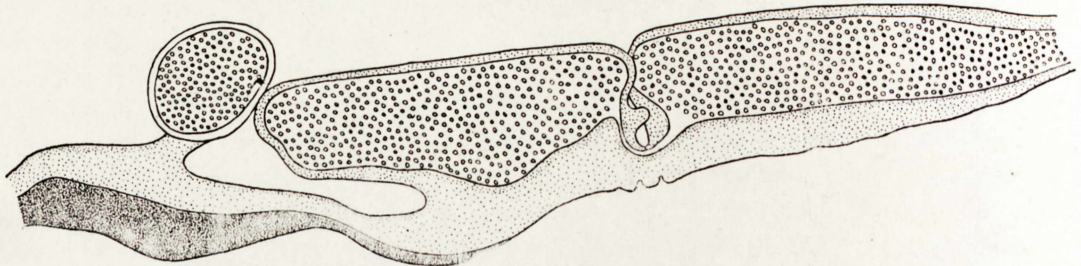


FIG. 77.

Formation des ampoules spermatisques dans le canal déférent gauche d'*Anapagurus hyndmanni*.

Le diamètre du tube reste constant dans toute la spirale et sa lumière aussi, de sorte que le flux spermatique constitue un cordon à peu près cylindrique. Subitement, à la fin du premier et unique tour, le canal se dilate brusquement en même temps que le sens de sa courbure change. L'accroissement progressif du diamètre a lieu au voisinage du point d'inflexion et sa valeur maximum dans la deuxième spirale où, au début du premier et unique tour, il atteint le quadruple de sa taille initiale.

C'est exactement au point d'inflexion du canal déférent que se produit la fragmentation de la colonne spermatique. Le mélange de spermatozoïdes et de substance *a* s'entoure, à la fin de la première spirale, de la sécrétion de cellules de l'assise interne du canal. Une substance *b* vient constituer un manchon autour du cordon fluide; cette gaine continue présente un épaissement longitudinal le long de la génératrice qui, à cet endroit, est tournée vers l'intérieur de la spirale mais qui, par la suite, deviendra externe dans le deuxième enroulement.

Comme chez les *Eupagurus*, le contenu du canal examiné dans le plan des spirales présente donc, dès ce moment, une dissymétrie; ce même contenu, examiné à 90° de ce plan, montre au contraire une symétrie bilatérale.

Arrivé au point d'inflexion du canal, le flux spermatique, endigué et guidé par son épaissement de substance *b*, est soumis aux contractions unilatérales de la musculature pariétale. La compression qu'elles exercent sur le complexe spermatique a pour effet de rapprocher les deux bords diamétralement opposés de la gaine et de les amener à se souder (fig. 77). Les spermatozoïdes, chassés en avant et en arrière, se trouvent ainsi séparés par une cloison, ou plus exactement par une constriction de leur gaine

telle qu'il y a pratiquement une solution de continuité entre la partie antérieure, située vers la deuxième spirale, et la partie postérieure dirigée vers la première. Le bourrelet longitudinal reste intact et supporte les deux tronçons spermatiques qu'il unit.

La progression du contenu du canal s'effectue passivement, la poussée du sperme venant du testicule. De faibles mouvements péristaltiques entrent également en jeu, mais ces mouvements sont négligeables si on les compare à ceux qui existent chez les *Eupagurus*. On ne peut songer à mesurer la vitesse de déplacement du sperme et des spermatophores dans le canal des différents Pagures. Mais il apparaît avec évidence que la vitesse de déplacement est en raison inverse de la taille et de la complication morphologique. Nous verrons plus loin, en effet, que les Brachyures, qui ont des spermatophores petits, nombreux, de forme extrêmement simple, offrent l'exemple d'un déplacement rapide de ces sphères reproductrices, au voisinage du point où elles sont

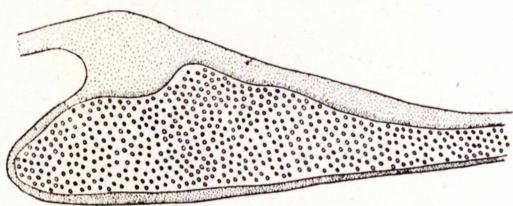


FIG. 78.

Partie antérieure du flux spermatique se constituant en ampoule.

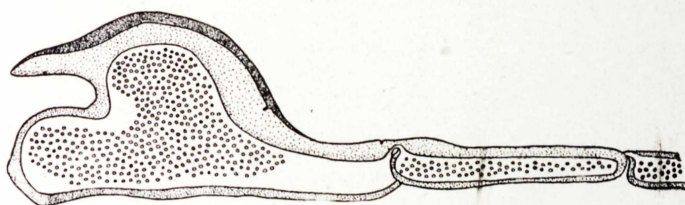


FIG. 79.

Ampoule spermatique évoluant vers sa forme définitive. (*Anapagurus hyndmanni*, côté gauche).

élaborées. Chez les pagures à petits spermatophores où on voit des ampoules en voie de constitution, on n'observe pas de déplacement appréciable; *a fortiori*, les *Pagures* qui, comme les *Anapagurus*, forment dans leur canal gauche, d'énormes spermatophores, ne nous montrent jamais le moindre mouvement des masses spermatiques. Il y a donc tout lieu de croire que les mouvements sont d'autant plus lents que la masse à déplacer est plus grande. Nous allons voir, d'autre part, que les multiples remaniements de l'ampoule retardent aussi la progression.

La colonne spermatique se termine, nous l'avons vu, par un étranglement qui la sectionne au niveau du point d'inflexion du canal déférent. Elle avance dans la zone où apparaît une courbure du canal inverse de celle qui s'élargit brusquement d'un seul côté, la génératrice qui était externe dans la première spirale devient donc interne dans la deuxième, mais elle reste très courte par rapport à celle qui lui est diamétralement opposée et qui subit la transformation inverse. La zone où se trouvent les spermatozoïdes ne change guère tandis que celle de l'épaississement *b* s'élargit beaucoup. Le contenu du canal étant étroitement moulé par le contenant, il épouse toutes ses déformations et l'épaississement *b* obéit directement au mouvement de divergence des génératrices du tube. Il en résulte un étirement dans le sens transversal. Le cylindre primitif s'atténue en une pointe distale (fig. 78). Cette pointe s'allonge et s'élargit, constituant bientôt une expansion arrondie repliée en forme de bonnet phrygien (fig. 79). La gaine entoure étroitement la masse formée et la crête épaissie *b* souligne le mouvement du capuchon. Remarquons bien qu'à ce moment, c'est la région du sommet du triangle spermatique qui est au voisinage de la crête.

Dans cette région, les cellules de la glissière dans laquelle circule *b* sécrètent une substance granuleuse *c* qui vient s'accoler à la précédente et l'épaissir considérablement. Ainsi, au fur et à mesure que le canal s'élargit, *b* se garnit d'un coussinet *c* d'épaisseur progressivement croissante. La masse spermatique n'est plus étirée transversalement car elle subit à présent de la part des masses voisines refoulées par le sperme qui arrive, une compression qui l'oblige à réduire sa longueur. Il s'ensuit une déformation totale de l'ampoule en voie d'élaboration. Cette transformation a lieu dans la deuxième spirale. Elle s'opère de la façon suivante :

Au moment où elle va entrer dans la deuxième spirale, la masse spermatique se présente comme un solide tétraédrique ayant un sommet vers sa partie postérieure, deux vers l'avant, et un situé du côté de l'épaississement (*b* + *c*), constituant le bonnet

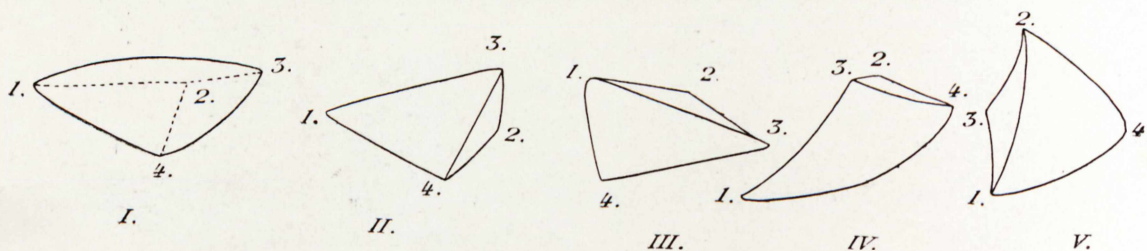


FIG. 80.

I, II, III, IV, V : Diverses positions des ampoules spermatiques dans la deuxième spirale du canal déférent gauche d'*Anapagurus hyndmanni*. — 1, 2, 3, 4 : Sommets tétraédres.

phrygien dont je viens de parler. A mesure que cette masse avance dans la spirale, la distance entre le sommet postérieur et les deux antérieurs diminue, la figure tétraédrique présente alors vers l'arrière le sommet unique primitif et vers l'avant les trois autres sommets; le mouvement de tassement des spermatozoïdes amène en effet ceux-ci sensiblement dans un même plan. Les arêtes du tétraèdre sont alors subégales et ces dimensions vont persister au cours des modifications ultérieures.

Cette disposition est représentée par la figure II. Le sommet inférieur 4 se trouve au voisinage de l'embase et l'arête 1-4 lui est à peu près parallèle. En avançant dans la spirale, la future ampoule changera encore de position. La courbure de la génératrice qui est la plus interne du canal dans la spire, augmente considérablement, sa longueur diminue en conséquence. Tandis qu'elle était côtoyée par l'arête I-3 du tétraèdre dans la position II, elle va se trouver maintenant, en III, au voisinage du sommet I. Le tétraèdre subit un mouvement de bascule tel que le plan 2-3-4 qui était transversal devient longitudinal, et l'arête 1-3 oblique. Dans ce mouvement de bascule, 1-4 ne reste plus parallèle à l'embase (*b* + *c*) dont elle était solidaire et qui est fixe, comme nous l'avons vu. Il se produit un étirement de *b*, et l'ampoule se trouve ainsi portée par un pied qui la relie à l'embase. Elle-même occupe une position qui est à 90° de la précédente, ce qui revient à dire qu'elle a basculé de 90° par rapport à son support fixe, en s'appuyant sur l'un de ses sommets (le sommet 3).

En avançant dans la spire, l'ampoule continue à se déformer. Le sommet 1 restant toujours au voisinage de l'ombilic, la face 1-2-3 vient se mouler sur la columelle, le

sommet 4 se retrouve au voisinage de l'embase, mais du côté gauche (1) tandis qu'elle était jusqu'alors du côté droit. Cette transformation a exigé la rotation de l'ampoule sur elle-même, rotation qui ne peut avoir lieu que si le pied précédemment étiré se tord en hélice, car l'embase fixe ne participe pas au mouvement. Ainsi, après avoir basculé de  $90^\circ$ , l'ampoule effectue une rotation de  $90^\circ$  sur elle-même; au total, le déplacement correspond à un mouvement hélicoïdal d'un quart de tour, il se traduit par la torsion du pied d'un quart de tour sur lui-même (fig. 81, 1-2-3-4).

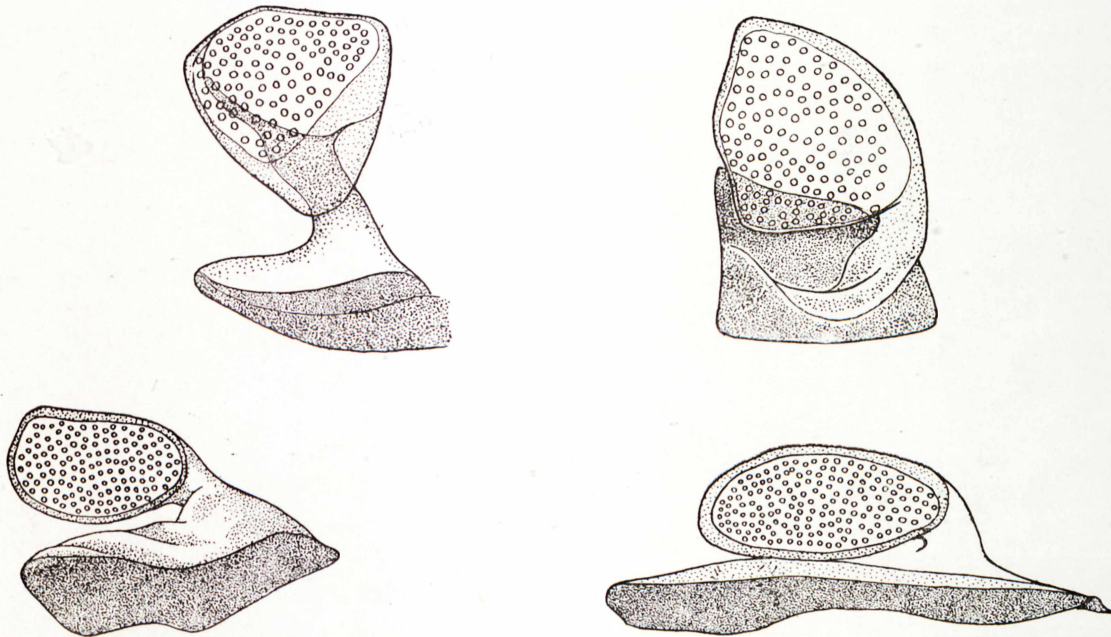


FIG. 81.

Quatre positions d'un spermatophore du canal déférent gauche d'*Anapagurus hyndmanni* montrant la torsion du pied et l'inflexion de l'ampoule.

Dans la deuxième spirale du canal déférent et à sa fin, le plus évolué des spermatophores en formation présente la pointe de son ampoule piriforme vers l'ombilic de la spirale, l'embase vers l'extérieur, le pied étant disposé obliquement entre ces deux masses qu'il unit.

L'activité glandulaire des cellules donnant la substance *c* se manifeste dans la deuxième spirale jusqu'au point où la dilatation diamétrale atteint sa valeur maximum. Le ruban continu des embases est extrêmement volumineux. Il se présente comme une bande à épaisseur médiane, amincie sur les bords. Les lignes intercalaires où la substance *b* fait défaut, constituent des zones de moindre résistance qu'une traction suffit à transformer en zones de discontinuité. Or, en quittant la deuxième spirale, les spermatophores pénètrent dans un canal étroit où ils ne peuvent vraisemblablement progresser qu'à la faveur de mouvements péristaltiques (fig. 82). Le diamètre du canal est, en effet, nettement inférieur à celui des ampoules. C'est grâce à l'élasticité de sa

(1) Droit et gauche entendus par rapport au sens de progression du flux et également par rapport à l'animal.

paroi qu'elles peuvent s'y introduire. Les ampoules sont dirigées la pointe en avant, l'embase légèrement en arrière sous le pied replié. C'est par le jeu des muscles, qui assurent la progression de ces grains de chapelet successifs, que s'opère aussi l'isolement, à l'extrémité de la deuxième spirale, de la deuxième ampoule formée. La traction exercée sépare son embase du ruban commun qui unit les suivantes.

C'est donc à la fin de la deuxième spirale que la séparation des embases a lieu. Elle se fait par des ruptures obliques du ruban. Les lignes de rupture sont parallèles entre elles. Les tronçons de ruban ainsi séparés sont des parallélogrammes à bords amincis. La substance qui les constitue étant élastique, les angles aigus et obtus s'arrondissent et chaque unité prend finalement la forme d'une barque renversée.

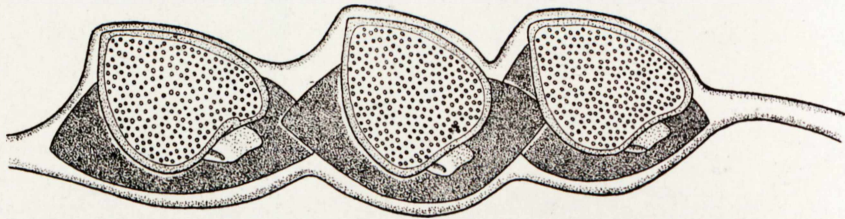


FIG. 82.

Disposition des spermatophores dans la partie terminale du canal déférent gauche d'*Anapagurus hyndmanni*.

La portion terminale du canal déférent est rectiligne et étroite. Les gros spermatophores y circulent l'un derrière l'autre, jusqu'au sabre chitineux génital d'où ils sont expulsés pour la fécondation.

Le mode de formation des spermatophores d'*Anapagurus hyndmanni* du côté gauche offre, on le voit, un certain nombre de particularités. La fragmentation du flux spermatique ressemble à celle que nous avons déjà rencontrée chez les *Eupagurus*, à cela près qu'il ne se forme pas de corpuscule accessoire. On serait donc tenté de rapprocher ce processus de celui des *Eupagurus*. Cependant, nous ne trouvons pas ici le calibrage du contenu spermatique des ampoules, ni surtout l'ondulation du flux donnant naissance à des branches inégales de sinusoïde. La petite branche de l'arc, celle qui, chez les *Eupagurus*, donne le corpuscule accessoire, n'apparaît pas chez *Anapagurus hyndmanni* (côté gauche), même d'une façon transitoire; un procédé de contraction musculaire intermittent, déterminant la scission du flux en un endroit fixe, remplace celui que nous avons étudié plus haut. Tous les caractères de cette genèse, joints aux remaniements multiples et compliqués des ampoules dans la deuxième spirale, contribuent à opposer nettement le canal déférent gauche d'*Anapagurus hyndmanni* à celui des Pagures précédemment étudiés, et, ce qui est plus curieux, au canal déférent droit du même individu.

#### Genèse des spermatophores dans le canal déférent (côté droit).

L'analogie du canal droit, avec celui d'un *Eupagurus*, en particulier *Eupagurus prideauxi*, est tellement grande, qu'il ne sera plus nécessaire de reprendre ici le détail de l'élaboration des spermatophores qui a été déjà longuement décrite. Je me bornerai à en donner les traits principaux.

Dans la première spirale, le flux spermatique venant du testicule se mélange à une substance hyaline *a*. Il arrive au voisinage du point d'inflexion du canal ou des cellules glandulaires donnent un produit *b* qui constitue un manchon autour du flux en mouvement. Ce manchon présente un épaissement le long de la génératrice du canal qui deviendra externe dans la deuxième spirale. La fragmentation du flux en

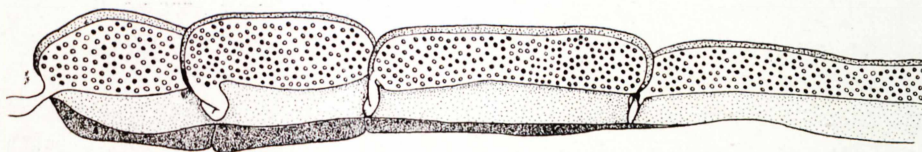


FIG. 83.

Fragmentation du flux spermatique en ampoules dans le canal déférent droit d'*Anapagurus hyndmanni*.

ampoules successives se fait comme chez *Eupagurus bernhardus* par formation d'arcs de sinusoïde très inégaux dont l'un devient un bâtonnet spermatique, l'autre un raccord transversal entre deux bâtonnets consécutifs et donnera plus tard le corpuscule accessoire de la masse spermatique qu'il précède (fig. 83). L'épaississement unilatéral de substance *b* s'accroît et s'aplatit pour donner le pied du spermatophore. Bientôt, dans la deuxième spirale, une substance *c* vient s'accoler à la précédente pour constituer le ruban continu d'embase commune. Pendant ce temps, les ampoules qui arrivent dans une portion élargie du canal, se compriment latéralement et s'étirent. Les spermatophores accessoires perdent chacun leur connexion avec l'ampoule qui les précède. Enfin, dans le dernier tour de la deuxième spirale, les embases individuelles se découpent une à une dans le ruban commun primitif. Dans un court trajet, les spermatophores complètement constitués cheminent l'un derrière l'autre, l'embase en avant, et ils arrivent enfin dans la zone distale où ils se disposent radialement.

Les longues ampoules fusiformes des corps ainsi obtenus, surmontant une minuscule embase, et portant à la base un corps accessoire, sont analogues à celles des *Eupagurus* (fig. 84).

On voit que le dimorphisme des spermatophores de droite et de gauche, est accusé au point qu'aucun caractère commun ne les rapproche. Comme l'a remarqué pour la première fois Ch. PÉREZ, ni la forme générale, ni la taille, ni le détail des ampoules, ni celui des embases ne comportent de traits communs. Il y a, en définitive, plus de différence entre ces deux sortes de corps produits par un même individu qu'il n'en existe entre ceux des espèces distinctes. Nous allons examiner ces deux sortes de corps.



FIG. 84.

Spermatophore du canal déférent droit d'*Anapagurus hyndmanni*

### Spermatophore.

Les spermatophores de droite ont tous les caractères de ceux des *Eupagurus* : ampoule allongée, renflée à la base et étirée à l'extrémité distale; pied très court, replié sur lui-même de manière à donner l'aspect de spermatophores sessiles; corpuscule

accessoire à la base de l'ampoule, embase aplatie, oblongue, sur laquelle le pied s'insère suivant un segment de droite médian.

Un tel corps est en tous points semblable à un spermatophore d'*Eupagurus prideauxi*. On peut le distinguer cependant par la taille qui est ici très petite, et aussi par les affinités chromatiques des diverses substances qui le composent.

La coloration au bleu de MALLORY montre ici une embase fuchsinophile, surmontée d'une plaquette basale qui se colore en bleu foncé, ainsi que le pied, tandis que la gaine du pied apparaît en bleu clair comme la coque. Chez *Eupagurus prideauxi*, on avait une embase bleue à périphérie fuchsinophile, une plaquette basale bleu-vert pâle, un pied bleu vif, ce qui montre que les substances qui entrent dans la constitution des spermatophores de ces deux Pagures sont différentes.

Les spermatophores du côté gauche ont une taille très supérieure aux précédents et une forme totalement différente : l'ampoule est courte, en forme de toupie dont la pointe est libre, tandis que la région arrondie, opposée, est au voisinage de l'embase. La coque se continue par un pied tordu (de 90°) sur lui-même et s'insérant sur une embase parallélépipédique de grande dimension, fortement glutineuse. Il n'y a pas de corps accessoire.

La coloration sur coupes d'un tel corps fournit des renseignements sur les affinités chromatiques de ses parties. La coloration à l'hémalun-éosine-aurantia-bleu donne la gamme suivante : embase orange, plaquette basale et pied jaune, gaine du pied bleu foncé. La coque semble être constituée des mêmes couches que le pied : à l'extérieur elle est bleu foncé, à l'intérieur jaune, et elle est séparée des spermatozoïdes par une couche mauve.

La coloration de MALLORY donne, pour les mêmes parties, les couleurs suivantes : embase fuchsinophile rouge, pied jaune orange, gaine du pied bleu foncé comme l'enveloppe externe de la coque, couche interne de la coque rose, zone intermédiaire entre elle et le sperme bleue.

Les indications fournies par les réactions colorées nous amènent à conclure que les substances diverses qui constituent les spermatophores droits et gauches d'*Anapagurus hyndmanni* sont différents, ce qui accentue encore la divergence apparente que la morphologie permettait de mettre en évidence.

On est en présence de corps ayant, d'une part, un dimorphisme accusé, d'autre part des caractères constitutifs qui les éloignent les uns des autres. Ils sont cependant destinés à disperser le sperme qui fécondera les femelles d'une même espèce, et à s'ouvrir sous l'action d'un même liquide, celui qui provient des glandes coxales de ces femelles. On arrive donc à cette conclusion qu'une même sécrétion des glandes coxales provoque la déhiscence de corps de taille différente et dont les enveloppes sont faites de substances différentes. Elle a donc une double spécificité.

## ANAPAGURUS LÆVIS

### Morphologie des canaux déférents.

La disposition générale des masses génitales dans l'abdomen est semblable à celle que nous avons vue chez *Anapagurus hyndmanni*.

Le dimorphisme des canaux droit et gauche est très accusé. Sous ce rapport, la seule différence essentielle entre les deux espèces réside dans le nombre de tours des spirales. Il y en a un ou deux dans les spirales du canal droit, en général quatre dans la première spirale du canal gauche, et un seul dans sa deuxième spirale.

Il faut remarquer que ce cas est le seul que j'aie rencontré où le deuxième enroulement d'un canal déférent donné n'ait pas le même nombre de tours que le premier. Dans tous les *Anapagurus* étudiés, la deuxième spirale du canal gauche a un seul tour.

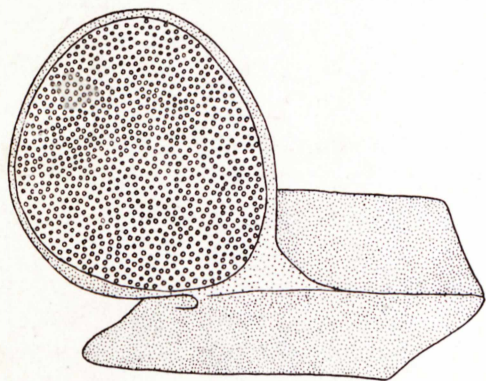


FIG. 85.

Spermatophore du canal déférent gauche  
d'*Anapagurus laevis*.

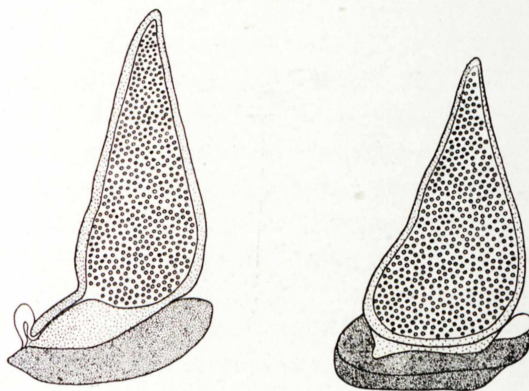


FIG. 86.

Spermatophores du canal déférent droit  
d'*Anapagurus laevis*.

(Ces deux figures ne tiennent pas compte des dimensions relatives des spermatophores)

On rencontre ici exactement les mêmes régions distinctes que chez *Anapagurus hyndmanni*.

#### Genèse des spermatophores dans le canal déférent (côté gauche).

Il y a une telle analogie entre l'élaboration des spermatophores du canal déférent gauche d'*Anapagurus hyndmanni* et ceux d'*Anapagurus laevis*, que je ne reprendrai pas, pour cette dernière espèce, ce qui a été dit pour la précédente. Les sécrétions *a*, *b*, *c*, s'élaborent dans le même ordre que précédemment, la scission du flux spermatique s'opère au point d'inflexion du canal; on a cinq ampoules en formation simultanément et à des stades successifs, dans la deuxième spirale. Chaque ampoule est très volumineuse et occupe dans le canal environ les deux tiers du diamètre de la lumière, ce qui explique le plus faible développement de l'embase. C'est principalement dans la forme du spermatophore évolué que les différences s'accusent entre les deux espèces. L'ampoule est ici subsphérique et non piriforme, comme chez *Anapagurus hyndmanni*. Cette forme est secondairement acquise dans le canal étroit qui fait suite à la deuxième spirale. Au cours du modelage, elle affecte l'allure tétraédrique; les sommets sont moins nets que dans l'exemple précédent et on est le plus souvent en présence de solides ayant leur sommet dirigé vers l'ombilic de la spirale, le reste du solide représentant le moule

interne de la portion d'un cylindre aplati, comprise entre deux plans obliques se coupant sur une génératrice latérale. Ainsi, les ampoules en voie d'élaboration représentent, en projection horizontale, des secteurs circulaires successifs juxtaposés. Il n'y a pas lieu de revenir ici sur la permutation des sommets, le mouvement de bascule et celui de torsion du pied que nous avons signalés dans l'autre espèce. L'ampoule s'insère directement sur l'embase par un pied court et droit.

L'embase est ici amincie, en forme de double feuillet et l'insertion du pied s'y fait suivant une ligne médiane droite, dans le sens de la plus grande dimension.

Remarquons encore que, lors de la séparation des embases, les lignes de dislocation sont transversales, c'est-à-dire perpendiculaires au ruban commun, tandis que chez *Anapagurus hyndmanni*, elles étaient obliques. Les angles s'arrondissent légèrement, mais les embases conservent, dans l'ensemble, leur allure rectangulaire (fig. 85).

Dans la région distale du canal, les spermatophores circulent non plus en file indienne, mais deux par deux dans un canal assez large pour qu'ils y forment deux rangs dont les unités s'intercalent en se chevauchant un peu.

#### **Genèse des spermatophores (côté droit).**

Elle est analogue à celle des *Anapagurus* (côté droit) et des *Eupagurus*. Le pied du spermatophore prend une assez grande hauteur, puis se replie sur lui-même, de telle sorte que l'ampoule semble reposer directement sur l'embase. Les ampoules sont piriformes, très pointues à leur extrémité, très renflées à la base (fig. 86).

#### **Spermatophore.**

Ici encore, comme chez *Anapagurus hyndmanni*, le dimorphisme des spermatophores des canaux déférents droit et gauche est très manifeste. A droite, l'ampoule est nettement conique. Sa base se continue par un pied court et tordu sur lui-même, au niveau duquel se trouve le corpuscule accessoire. L'embase, à peu près circulaire, est légèrement déformée à la face supérieure où repose l'ampoule.

A gauche, rien d'analogue : une énorme masse spermatique sphérique représente l'ampoule. Elle est portée par un pied rudimentaire qui s'insère suivant une droite au milieu d'une embase aplatie dont deux bords sont parallèles, tandis que les deux autres côtés sont en V; les branches des deux V étant parallèles deux à deux. La différence de taille et de forme entre ces deux sortes de spermatophores provenant d'un même individu est tout à fait caractéristique de l'espèce.

### ANAPAGURUS BREVICARPUS

#### **Genèse des spermatophores dans le canal déférent (côté gauche).**

Le dimorphisme des canaux déférents droit et gauche d'*Anapagurus brevicarpus* est aussi manifeste que celui déjà signalé chez les deux espèces précédentes : le canal gauche, plus développé que l'autre, s'étend beaucoup plus bas que lui à la surface des

tubes du foie et s'élargit considérablement au niveau de la deuxième spirale. Il contient d'énormes spermatophores circulant l'un derrière l'autre et ayant une ampoule couchée le long de l'embase. A droite, au contraire, on voit des ampoules allongées, renflées à la base, effilées à leur extrémité et en tous points comparables à celles d'*Eupagurus prideauxi*.

Le dimorphisme des spermatophores est lié à deux modes différents d'élaboration.

A gauche, le processus ressemble de très près à celui que nous avons étudié chez *Anapagurus hyndmanni*. Le sperme qui circule dans la première spirale se mélange à une substance fluide *a*, puis, au voisinage du point d'inflexion du canal, s'enrobe d'une sécrétion *b* particulièrement abondante le long de la génératrice qui occupe la position la plus externe de la deuxième spirale. Au niveau du changement de rotation, la scission du flux spermatique se produit comme il a été indiqué et il en résulte la formation de tétraèdres successifs représentant autant de futures ampoules de spermatophores. Dans la deuxième spirale, ces masses, qui se compriment mutuellement, tournent autour de l'étroite columelle, affectant la forme de vagues pyramides dont les sommets sont juxtaposés. Chacune d'elles est reliée par l'épaississement inférieur de ce qui constitue sa coque à une embase qui est sécrétée dans la deuxième spirale. La progression dans la lumière du canal à cet endroit entraîne un premier mouvement de bascule, puis un deuxième mouvement de rotation de chaque ampoule par rapport à son embase, si bien que, finalement, le pied qui relie les deux parties extrêmes du spermatophore se trouve tordu d'un quart de tour d'hélice et que l'ampoule vient reposer sur l'embase, y constituant une sorte de bâtonnet cylindrique, dont une extrémité est moins largement arrondie que l'autre.

Dans la zone étroite du canal qui suit la deuxième hélice, les spermatophores circulent en file indienne; dans la partie distale, au voisinage du sabre génital externe, ils se chevauchent légèrement tout en restant l'un derrière l'autre.

Les phases essentielles de la genèse des spermatophores sont identiques à celles des espèces précédentes d'*Anapagurus*. La forme seule des ampoules, plus élargie ici, apporte un élément de dissemblance qui permet de faire une distinction entre les espèces.

#### **Genèse des spermatophores dans le canal déférent (côté droit).**

Elle est semblable à celle des spermatophores du canal déférent droit des autres *Anapagurus* et des *Eupagurus*. Je ne reprendrai pas ici le détail de cette élaboration. Une petite différence est à signaler dans la forme qu'affectent les ampoules au début de la deuxième spirale. Elles deviennent piriformes et leur section en coupe optique dans le canal est un triangle à peu près équilatéral, puis isocèle de hauteur croissante.

Enfin, l'ampoule s'allonge et sa pointe se recourbe vers l'arrière, comme cela a lieu chez *Eupagurus prideauxi*. L'allure générale de chaque spermatophore évolué est d'ailleurs analogue à celle du Pagure que je viens de citer, l'embase ressemble peut-être davantage à celle d'*Eupagurus bernhardus*, le corpuscule accessoire est plié à la base de la dilatation inférieure de l'ampoule, exactement comme chez un *Eupagurus*.

### Spermatophores.

Des trois espèces d'*Anapagurus* étudiées ici, c'est *Anapagurus brevicarpus* qui offre le dimorphisme de spermatophores le plus net (fig. 87). A droite, les ampoules, renflées à leur base, sont très longuement effilées à leur extrémité libre. Elles sont accompagnées d'un corps accessoire. Le pied, très court, comme chez les *Eupagurus*, s'insère sur une embase allongée et bifide aux deux extrémités. Ces spermatophores sont caractérisés par l'extrême largeur de leur ampoule. Dans l'ensemble, ils sont de très petite taille cependant. A gauche, les ampoules, énormes, sont allongées parallèlement à l'embase. C'est le seul

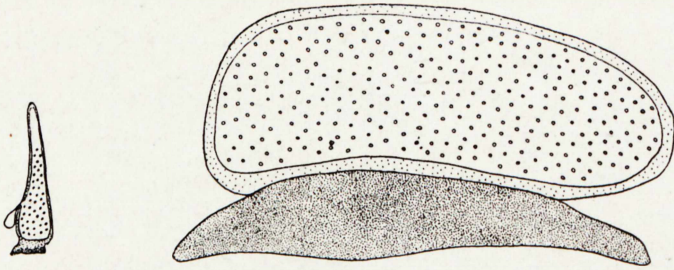


FIG. 87.

Spermatophores des canaux déférents droit et gauche d'*Anapagurus brevicarpus*. On voit que celui qui provient du canal gauche est beaucoup plus gros que l'autre. (Dessin à la chambre claire.)

cas rencontré d'ampoule plus large que haute. Chacune est une sorte de bâtonnet couché sur l'embase qui le porte et dont la longueur n'excède guère la sienne. *Il n'y a pas de corps accessoire.*

A gauche, les ampoules, énormes, sont allongées parallèlement à l'embase. C'est le seul cas rencontré d'ampoule plus large que haute. Chacune est une sorte de bâtonnet couché sur l'embase qui le porte et dont la longueur n'excède guère la sienne. *Il n'y a pas de corps accessoire.*

### PAGURUS ARROSOR

#### Morphologie du canal déférent.

Les deux masses hépatiques qui remplissent la plus grande partie de l'abdomen s'affrontent suivant une ligne au long de laquelle se trouve l'appareil génital ♂. Les testicules ont une direction antéro-postérieure, le testicule droit, plus court, est en avant du gauche. Les canaux déférents reviennent vers l'avant en longeant chacun le côté gauche du testicule correspondant.

L'appareil gauche occupe l'extrémité postérieure de l'abdomen jusqu'à la moitié de la longueur totale. Le canal qui le cotoie est sinueux au début mais devient bientôt rectiligne et se continue ainsi jusqu'à l'orifice génital (fig. 88).

La disposition que nous trouvons ici est analogue à celle des *Anapagurus*. Cependant, aucun dimorphisme n'est apparent chez *Pagurus arrosor*. Le décalage des deux testicules l'un par rapport à l'autre varie avec les individus. On peut très bien rencontrer des cas où les deux masses génitales se trouvent l'une à côté de l'autre; mais le testicule se présente toujours comme un tube tortueux, jamais comme un enchaînement compliqué donnant l'aspect d'une galette.

Diverses régions peuvent être distinguées d'un bout à l'autre de chacun des deux canaux. Ce sont :

1° Une partie étroite, d'abord irrégulièrement sinueuse, qui s'enroule bientôt en hélice très régulière et très serrée, où se succèdent des tronçons alternativement dextres et sénestres, et où circule le sperme brut venant du testicule.

2° Les tours impairs d'une double hélice dont la disposition pourrait être réalisée de la façon suivante :

Prenons un fil de diamètre constant jusqu'à un certain point A, puis de diamètre croissant à partir de A jusqu'à un autre point B, au-delà duquel la section reste constante. Plions ce fil en A, et ramenons les deux brins parallèlement l'un à l'autre. Enroulons-les ensuite ensemble autour d'un axe dans un mouvement hélicoïdal et faisons trois tours. Nous obtenons une double hélice dont les tours ne s'entrecroisent pas et que l'on peut facilement séparer l'une de l'autre. Leurs tours alternent. Si on considère un mobile se déplaçant le long du fil dans le sens A-B, il parcourt la première hélice en tournant dans un certain sens et la deuxième en tournant en sens inverse.

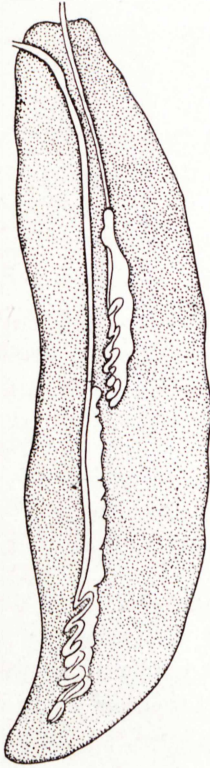


FIG. 88.  
Disposition générale  
des masses génitales  
de *Pagurus arrosor* à la  
surface des tubes du foie

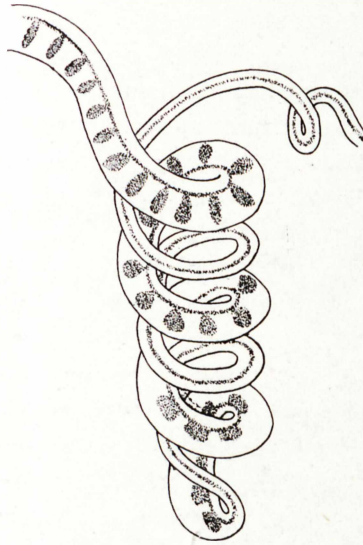


FIG. 89.  
Les deux hélices à tours alternés  
du canal déférent de *Pagurus arrosor*.

### Genèse des spermatophores.

Dans les multiples hélices à tours serrés que forme le canal à son début, la lumière cylindrique conduit le sperme, mais sa paroi ne manifeste aucune activité musculaire ni glandulaire. Après ce long trajet et de multiples rotations, tantôt dans le sens direct, tantôt dans le sens rétrograde, le sperme s'engage dans une hélice dont les tours alternent avec ceux de l'hélice suivante (fig. 89). Il s'y mélange avec une substance *a* et s'enrobe d'une gaine *b* homogène, partout d'égale épaisseur. Arrivé au dernier tour de la spirale, le flux spermatique, entouré de son manchon épousant la forme de son

conduit, pénètre dans une deuxième hélice dont les tours s'intercalent avec ceux de la précédente.

Il y a donc un endroit précis où la rotation du canal déférent change de sens. A cet endroit, le canal est parcouru par le flux spermatique entouré de sa gaine, gaine souple, qui est le moule exact du canal à la fin de la première hélice. Le flux engainé est donc ainsi hélicoïdal.

Or, considérons un observateur mobile qui se déplacerait sur le canal déférent dans le même sens que le flux. Il aurait, par exemple, le même sens de rotation que les aiguilles d'une montre (sens rétrograde). A un certain moment, il se retourne, par un virage de 180°. Il avait, jusque là, les tours parcourus à sa droite. A partir de maintenant, il les a à sa gauche, et il se meut dans le sens direct. Le flux spermatique va tourner comme ce mobile. Considérons ses diverses génératrices. Elles sont inégales, chacune d'elles décrivant une hélice plus ou moins éloignée de l'axe. La plus courte est celle qui est le plus près de l'axe, la plus longue celle qui lui est diamétralement opposée, les autres étant égales deux à deux. Dans le flux spermatique, une génératrice va devoir s'étirer beaucoup par rapport à celle qui lui est diamétralement opposée. Pour que le flux puisse, à ce moment là, combler tout l'espace qui lui est offert, il faut que les spermatozoïdes viennent se tasser au voisinage de la concavité de l'arc de faible courbure. Ce phénomène ne se produit pas. Dans le mouvement qui s'opère, aucune migration des spermatozoïdes n'a lieu, si bien que des crans vides apparaissent dans le ruban spermatique, à intervalles réguliers, comme des coins enfoncés vers l'axe de l'hélice. La gaine souple épouse le nouveau contour du ruban, qui apparaît dès lors comme une bande crénelée sur un bord.

Les crans s'opèrent ici à intervalles égaux, par suite de la constance de différence de longueur des rayons de courbure des génératrices latérales au moment de la rotation à 180°. On a donc, entre deux encoches consécutives, une quantité fixe de sperme. Ainsi s'isolent des paquets successifs, sortes de trapézoïdes à bases curvilignes, qui sont juxtaposés dans les spires du canal au début de la deuxième hélice. Ils sont solidaires par leur petite base (fig. 90).

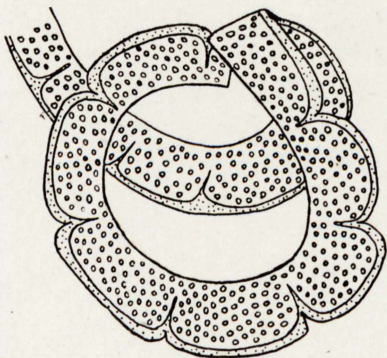


FIG. 90.

Flux spermatique présentant un bord crénelé. (Fragmentation du flux et formation des ampoules des spermatophores).

D'abord assez longs et étroits dans le premier tour de l'hélice, ils se tassent au fur et à mesure que le diamètre grandit, leur hauteur croît et leur longueur diminue; les deux bords extrêmes du trapèze primitif se rapprochent et la petite base se trouve entraînée avec la grande dans le mouvement d'étirement transversal; sa courbure s'accroît. Le trapèze est finalement remplacé par un feston fortement convexe et à extrémités rapprochées, solidaire par ses extrémités de celui qui le précède et de celui qui le

suit. Le ruban crénelé se transforme ainsi peu à peu en un ruban sinusoïdal dont les arcs supérieurs se renflent de plus en plus (fig. 91). A ce stade, il y a une analogie étonnante avec les spermatophores de *Diogenes pugilator*. Les deux sinusoïdes sont absolument superposables, bien que résultant de processus différents. Ces résultats convergents ont

les mêmes conséquences immédiates; le mode de formation de l'ampoule dans les tours suivants de la deuxième hélice est absolument analogue à celui de *Diogenes pugilator*. Des différences apparaîtront ensuite, au-delà de l'hélice. La migration des spermatozoïdes dans les arcs supérieurs de la sinusoïde s'accroît; chaque masse prend une forme triangulaire, par aplatissement de la zone externe et rapprochement maximum

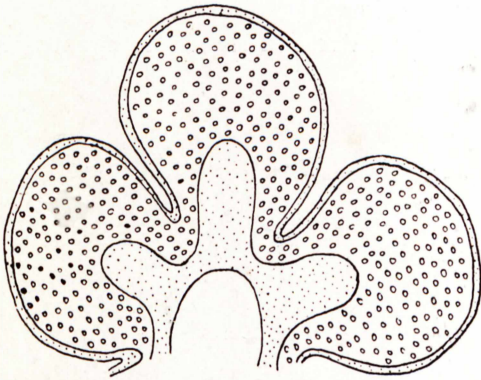


FIG. 91.

Le ruban spermatique ondule en sinusoïde dont les arcs supérieurs s'emplit de sperme.

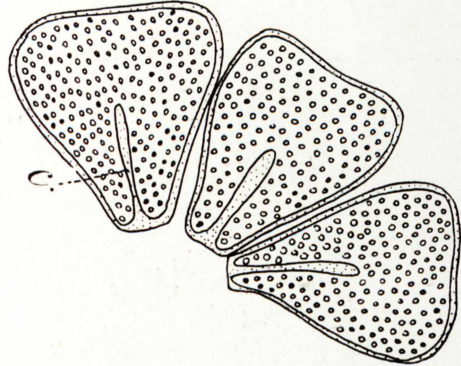


FIG. 92.

Ampoules spermatisées isolées les unes des autres. c : columelle.

des points de la zone interne. Du sommet ainsi constitué part une columelle creuse, résultant de l'étirement extrême de l'ancienne petite base du trapèze. La continuité entre les masses est rompue (fig. 92). Ainsi, dans les derniers tours de la deuxième hélice, circulent des masses creusées d'une columelle axiale qui s'effile en pointe vers la base opposée.

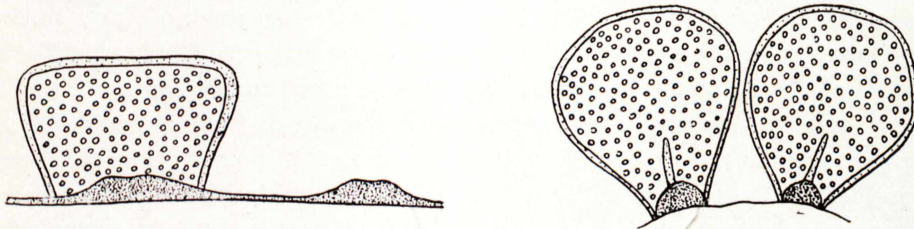


FIG. 93-94.

La substance c est sécrétée à la base des ampoules.

Dans toute sa course hélicoïdale, le canal déférent présente une section très aplatie. Le ruban spermatique est donc de faible épaisseur. C'est d'abord une véritable lame, puis une succession de trapèzes curvilignes, puis de triangles. Au-delà de la deuxième hélice, la section du canal s'arrondit et les triangles font place à des amas piriformes qui donneront les ampoules des spermatozoaires.

Dans le dernier tour de la deuxième hélice, et en particulier au moment où le canal devient irrégulièrement tortueux, des cellules glandulaires sont disposées en rangées, faisant face à la ligne des sommets, c'est-à-dire le long de la plus courte génératrice du canal; elles sécrètent une substance c qui vient s'accrocher à chaque pointe

et forme un trait d'union provisoire entre les ampoules. La sécrétion est certainement continue, cependant la substance *c* produite s'accumule au niveau des ampoules et reste en filet mince entre elles. La partie inférieure de chaque masse spermatique, celle qui correspond à son sommet aigü, forme une sorte de cupule du fond de laquelle part la columelle creuse de l'ampoule. Cette cupule creuse se remplit de substance *c* (fig. 93-94). Il se fait ainsi un coussinet tenant à l'ampoule et coiffé par elle. Une substance *d*, qui se produit dans la même rainure que la précédente, mais plus distalement dans le canal, vient s'accoler à *c* et unir entre eux les divers coussinets.

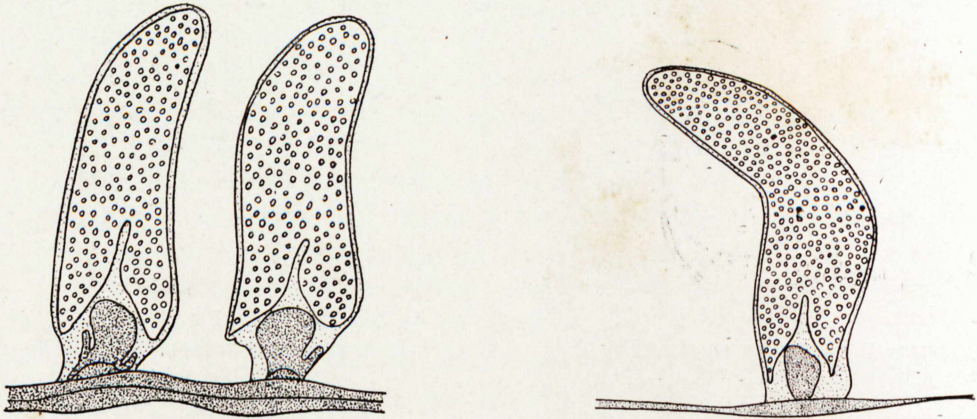


FIG. 95-96.

Ampoules portées par le même ruban d'embase. Elles s'étirent pour atteindre leur forme définitive.

C'est le ruban d'embase commune (fig. 95-96). A partir de ce moment, les éléments essentiels de l'élaboration des spermatophores définitifs sont constitués. Les remaniements qui s'opèrent dès lors dans le canal ne sont plus qu'un modelage de l'ampoule. Mais leur importance est réelle, car l'ampoule se modifie notablement. Elle s'allonge d'abord et perd complètement l'allure piriforme pour prendre celle d'un bâtonnet légèrement arqué. Les deux pointes, anciennes extrémités de l'arc de sinusoïde, qui, par leur union provisoire, ont contribué à figurer le sommet du triangle spermatique, retrouvent leur individualité et encadrent le coussinet *c*. Le diamètre interne du canal déférent n'augmentant guère, les ampoules en voie de formation s'inclinent, leur allure arquée s'exagère, et elles se laissent entraîner par leur embase jusqu'à une zone brusquement élargie en fuseau, qui est le siège de l'étirement des pédicules. Ce fuseau est morphologiquement identique à celui de *Diogenes pugilator*. Il l'est aussi physiologiquement. Les embases en formation s'engagent alors dans une rainure qui les guide dans leur progression. Les ampoules glissent dans une autre rainure diamétralement opposée. A mesure que le fuseau s'élargit, les rainures s'écartent l'une de l'autre. Une traction s'exerce dans deux directions contraires sur le coussinet *c* intercalé entre les deux masses extrêmes des spermatophores. Ce coussinet s'étire, s'amincit, s'allonge beaucoup; l'ampoule et l'embase sont finalement unies par un pédicule fait de substance *c*. A la fin du fuseau, le diamètre du canal décroissant, les deux glissières se rapprochent l'une de l'autre, les pédicules ploient, les spermatophores pénètrent l'un derrière l'autre dans le tube étroit et tortueux qui les conduira à l'orifice génital.

Ils sont unis par leur embase commune, qui ne subit, à aucun moment, une fragmentation quelconque. Mais il y a plus : un voile commun relie entre eux les divers pédicules. Il est sécrété par la paroi du canal entre la deuxième hélice et le fuseau d'allongement des pédicules. C'est une lame très mince, fixée d'une part au ruban unique d'embase, d'autre part aux pédicules sur toutes leur longueur, jusqu'à la base des ampoules. D'une ampoule à la suivante, le bord supérieur est libre.

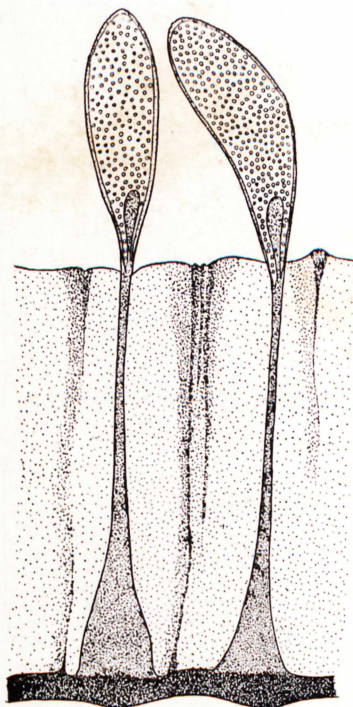


FIG. 97.

Disposition définitive des spermatophores de *Pagurus arrosor* dans la partie terminale du canal déférent.

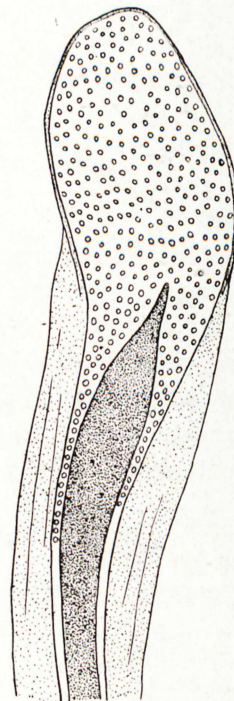


FIG. 98.

Ampoule de spermatophore de *Pagurus arrosor* montrant les prolongements spermatiques qui descendent long du pédicule.

L'ensemble qui circule dans le canal se présente donc comme un mince ruban à bords parallèles dont l'un est renforcé. A intervalles égaux, des tiges transversales partant de ce renforcement vont parallèlement vers l'autre bord du ruban où chacune d'elles se termine par une ampoule oblongue qui représente l'ampoule du spermatophore. A aucun moment on ne trouve de spermatophores libres. Ils sont ici, en effet, embases s'ajoute la présence de la lame unissant les pédicules (fig. 97).

**Spermatophore.**

*Pagurus arrosor* a des spermatophores constitués par une ampoule piriforme, arrondie vers son extrémité libre, amincie et bifide à l'autre, où les deux pointes se prolongent sans solution de continuité, par une sorte de canal très effilé qui descend vers l'embase. Les deux canaux sont parallèles, très minces, et il est impossible de

les distinguer peu après leur départ de l'ampoule. Quelques spermatozoïdes les remplissent au voisinage de l'ampoule et s'y montrent disposés régulièrement l'un derrière l'autre, remplissant ainsi tout l'espace qui leur est offert (fig. 98). La coque, transparente, chromophobe, se prolonge aussi vers l'embase, formant ainsi une sorte de gaine, autour du support allongé de l'ampoule qui, constitué d'une substance spéciale, est un véritable pédicule. Ce pédicule s'insinue jusqu'à la partie inférieure de la masse spermatique où il se dilate légèrement en fuseau, encadré par les deux prolongements parallèles de l'ampoule. Le pédicule a environ le double de la longueur de l'ampoule. Il s'étale en éventail à sa base et vient se souder avec le ruban homogène continu d'embase commune. Entre cette embase et les pédicules successifs qui, à intervalles égaux, s'insèrent sur elle, s'étend une sorte de voile d'union, sécrétion lamellaire soudée d'une part au substratum basal, d'autre part aux pédicules parallèles qu'elle rend solidaires; ce voile s'étend ainsi jusqu'à la partie inférieure des ampoules, présentant entre deux de ces masses un bord libre légèrement ondulé.

Une telle disposition, très particulière, si différente de celles que nous avons déjà rencontrées, entraîne fatalement des conséquences quant au devenir des spermatozoïdes. Le fait primordial est la solidarité des masses spermatiques. Elles circulent en un seul bloc dans le canal déférent et n'acquièrent pas, même au moment de leur expulsion, l'indépendance individuelle de celles des autres espèces.

Le spermatozoïde admet un plan de symétrie passant par l'axe de l'ampoule, le pédicule et le voile d'union, et l'embase commune. Le rapport des dimensions est  $\frac{L}{l} = 3$ .

Nous remarquons que, comme chez les spermatozoïdes d'*Eupagurus timidus*, il y a ici  $L$  très grand mais  $l$  de l'ampoule grand aussi, et, en conséquence,  $\frac{L}{l}$  petit. Cette valeur de  $\frac{L}{l}$  ne donne aucune indication, ici, relativement à la masse que représente le spermatozoïde. La masse est ici grande en valeur absolue, plutôt petite au contraire quand on la compare à la taille totale du spermatozoïde.

Les colorants histologiques permettent, ici aussi, de distinguer les différentes substances constitutives. En colorant à la safranine, puis au picro-indigo-carmin, on met en évidence en rouge les pédicules, en vert le voile. L'hémalum-éosine-aurantia-bleu ne colore pas le voile, mais teint vivement en orangé le pédicule et en rose l'embase.

## EUPAGURUS TIMIDUS

### Morphologie de l'appareil génital ♂.

La partie proximale du canal déférent s'enroule en une spirale d'un tour et demi. Sa lumière est très étroite et sa paroi progressivement épaissie. A cette spirale fait suite une sorte de fuseau qui est arqué en sens inverse de la spirale et très fortement dilaté. Il semble résulter du déroulement d'un tour de spire unique. La partie distale qui lui fait suite est plus ou moins sinueuse.

La particularité de cet appareil est la présence d'un seul véritable enroulement. L'arc qui remplace le second joue cependant le même rôle que lui. C'est dans la lumière que les spermatozoïdes se constituent, comme chez un *Eupagurus* typique.

D'autre part, la forme de fuseau arqué qui paraît résulter du déroulement d'une spirale, fait penser à celle que l'on rencontre chez *Diogenes*. Or, cette analogie est plus grande encore si on considère que, dans ces fuseaux, s'opèrent l'étirement du pédicule dans un cas, celui du pied dans l'autre.

Comme chez les *Eupagurus*, c'est au point d'inflexion du canal que le flux spermatique se fragmente en ampoules.

En résumé, la morphologie de l'appareil génital ♂ d'*Eupagurus timidus*, plus simple qu'aucune autre, se rattache cependant très étroitement à celle des autres *Eupagurus*.

Je rappelle que la description que je donne est celle de l'unique individu que j'aie pu examiner. Elle ne saurait avoir, par suite, une portée générale, ni une valeur comparable à celle des descriptions données pour les autres Pagures.

### Genèse des spermatophores.

Le mauvais état où se trouvait l'unique exemplaire recueilli ne pouvait permettre de suivre la genèse des spermatophores. Mais, si l'on considère les caractères de structure de ces derniers, il est possible d'en reconstituer certaines phases.

Les spermatophores, de forme très singulière pour un *Eupagurus*, se rapprochent beaucoup de ceux de *Diogenes pugilator* (fig. 99). Sur leur embase arrondie se termine un très long pseudo-pédicule. Il est certain qu'ils doivent mettre en jeu, par leur formation, des processus divers sans analogies chez les autres espèces de même genre. En particulier, il doit exister dans le canal déférent une zone où a lieu l'allongement du pseudo-pédicule. Cette zone n'apparaît pas nettement dans la vue d'ensemble du canal déférent, ou du moins n'a pas l'air d'être localisée comme le fuseau que nous avons vu chez *Diogenes* et *Pagurus arrosor*. Ici, la zone d'allongement semble coïncider avec celle de modelage des ampoules et de sécrétion des embases. Nous avons vu que ce canal déférent présente la particularité de n'avoir qu'une spirale, la première a été déroulée, ne conservant, de sa forme primitive, que l'élargissement partiel localisé au niveau de l'ancien tour de spire. Or, c'est là que s'effectue l'élaboration totale des spermatophores.

Le mode de fragmentation du flux spermatique est le seul processus que j'aie pu observer directement. Or, il ne diffère en rien de ce qu'il est chez les autres *Eupagurus*. Les spermatozoïdes noyés dans une substance hyaline *a* s'entourent, à la fin de la première spirale, d'une gaine continue de substance *b*. Au point d'inflexion de l'enroulement du canal, le sperme endigué ondule et constitue une sinusoïde à arcs très inégaux dont l'un, le plus petit, vide de spermatozoïdes, prend une pointe transversale par rapport à l'autre qui, contenant le sperme, affecte l'allure d'un bâtonnet allongé, suivant l'axe du canal. Le corpuscule transversal est *toujours vide*. Il disparaît ensuite sans laisser de traces, et

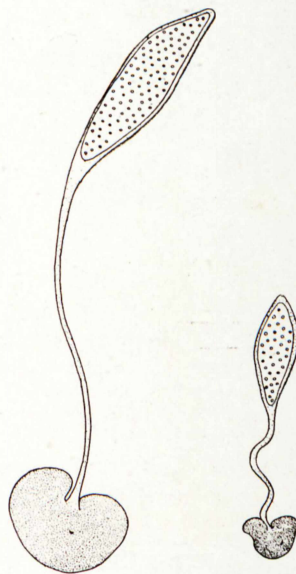


FIG. 99.  
Spermatophores d'*Eupagurus timidus* provenant des canaux déférents droit et gauche.

les spermatophores définitifs se trouvent dépourvus de corpuscule accessoire. On observe, au niveau de la segmentation des ampoules, l'épaississement longitudinal de substance *b* qui, dans les autres *Eupagurus* déjà étudiés, constitue le pied du spermatophore. Il deviendra ici le pseudo-pédicule.

J'ai, en effet, convenu de réserver le nom de *pied* au prolongement épaissi de la coque enveloppant l'ampoule spermatique, prolongement qui, vers la base, s'intercale entre l'ampoule et l'embase. Ce pied est toujours constitué de substance *b*. Il n'atteint jamais un grand développement en hauteur, c'est pourquoi la plupart des ampoules de spermatophores chez les *Eupagurus* semblent reposer directement sur l'embase. Seul le spermatophore d'*Eupagurus anachroretus* a un pied très long, étiré dans un fuseau comme nous l'avons vu, mais apparaît nettement comme étant le prolongement de la coque.

D'autre part, j'ai appelé pédicule, le support allongé qui s'intercale, chez *Diogenes* par exemple, entre l'ampoule et l'embase, mais qui est faite d'une substance *c* différente de *b* et qui a, en particulier, des affinités chromatiques spéciales.

Or, chez *Eupagurus timidus*, il n'y a pas à proprement parler, de pédicule, le support allongé étant fait de la même substance que la coque. Il n'a d'analogie avec un vrai pédicule que par sa forme, c'est donc un pseudo-pédicule.

Il y a tout lieu de supposer que les masses spermatiques, d'abord en bâtonnet allongé, plus ou moins cubiques, sont guidés dans le canal par une autre glissière parallèle, diamétralement opposée. L'écartement de ces deux zones entraîne l'étirement du coussinet *b* qui les unit, et ainsi doit se produire, comme dans un fuseau ordinaire, l'élaboration du pseudo-pédicule, au niveau de la deuxième hélice déroulée.

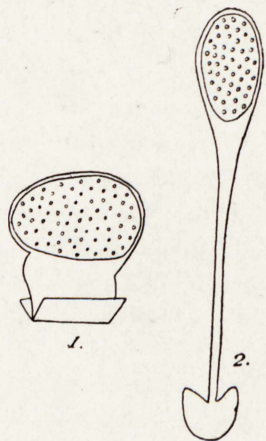


FIG. 99 bis.

Au moment où l'embase est sécrétée, elle affecte la forme d'un double feuillet dans l'intervalle duquel se trouve le pied, lui-même aplati; dans le mouvement d'étirement, les bords externes se rapprochent. A l'aplatissement primitif, parallèle à l'axe du canal, s'en substitue un qui lui est perpendiculaire. En même temps, la glissière de l'embase s'agrandit et s'arrondit dans le bas, si bien que les deux feuillets sont bientôt remplacés par une sorte de disque qui leur est perpendiculaire et présente au niveau de l'insertion du pseudo-

pédicule une zone évidée en forme de secteur circulaire. L'embase définitive est ainsi constituée.

L'individualisation des ampoules doit s'opérer de bonne heure et la rupture des ponts intermédiaires doit avoir lieu au moment où les pseudo-pédicules s'étirent. Au cours de cet étirement, les corpuscules accessoires vides disparaissent, réduits, dans le support effilé, à autant de filaments ténus pratiquement invisibles.

Les spermatophores d'*Eupagurus timidus* sont constitués à droite et à gauche exactement de la même façon. Ils ne diffèrent que par leur taille.

L'un quelconque d'entre eux comporte une ampoule très géométriquement ovoïde portée par un pied très long, flexible, cylindrique, ayant le quadruple de la longueur

de l'ampoule elle-même, et venant s'insérer sur une embase aplatie, de forme particulière. Cette embase présente à peu près l'aspect d'un disque dans lequel on aurait découpé et enlevé un secteur circulaire dont l'angle au centre serait d'environ 60°. L'insertion du pied a lieu au centre, et le départ du pied à partir de l'embase se fait dans le plan du disque basal, suivant la bissectrice de l'angle du secteur évidé. Le spermatophore tout entier admet un plan de symétrie, passant par l'axe de l'ampoule, celui du pied et le diamètre de l'embase bissecteur du secteur évidé. Il n'y a pas ici de corps accessoire, cas *unique* parmi les *Eupagurus* étudiés. Ce qui caractérise surtout les spermatophores d'*Eupagurus timidus*, c'est la disproportion qui existe entre la longueur et la largeur. Le pied est démesuré, l'ampoule seule a des proportions normales.

Les plus petites des deux catégories de spermatophores sont ceux produits par le canal déférent droit.

Le diamètre de l'ampoule étant assez grand, il résulte que le rapport  $\frac{L}{l}$  de la longueur totale à la largeur maximum est assez faible malgré la grande valeur absolue de L. On a, par exemple,  $\frac{L}{l} = 5$ , valeur relativement assez faible.

Faute de matériel, je n'ai pas eu l'occasion de faire des coupes histologiques de ces spermatophores. J'en ai monté *in toto* et coloré à l'hémalun-éosine-aurantia-bleu; la coque et le pied ont pris une teinte orange, l'embase se montrant chromophile.

Il y aurait lieu, d'après ces indications, de ne distinguer ici que deux substances constitutives, ce qui éloignerait encore cet *Eupagurus* des autres, où les colorants histologiques nous révèlent la présence de quatre et même cinq substances différentes dans les spermatophores, substances résultant d'autant de sécrétions diverses.

Ces faits, joints aux constatations que nous avons pu faire, amènent naturellement à supposer qu'il existe, dans les canaux déférents droit et gauche d'*Eupagurus timidus*, un moins grand nombre de régions glandulaires que dans les autres espèces, une moins grande complexité de structure et une spécialisation moins variée des cellules de l'assise interne.

# GÉNÉRALITÉS SUR LA GENÈSE DES SPERMATOPHORES CHEZ LES PAGURES

---

## EUPAGURUS

Les *Eupagurus*, représentés par sept espèces, nous ont montré les modalités extrêmes que peuvent offrir, dans un groupement aussi restreint, les canaux déférents et les spermatophores.

Si les processus relatifs au modelage des ampoules, à celui des embases, à l'étirement des pieds ou des pédicules, sont variés et pour ainsi dire caractéristiques de chaque espèce il y a par contre une constance absolue dans le mode de fragmentation de la colonne spermatique, homogène, en ampoules successives.

Chez tous les *Eupagurus*, en effet, le flux venant du testicule circule dans le canal déférent enroulé en spirale.

### PREMIÈRE SÉCRÉTION.

1° Les spermatozoïdes se mélangent à une substance hyaline *a* sécrétée par l'assise glandulaire interne de la première hélice. Le mélange qui remplit la lumière est donc le moule interne d'un cylindre enroulé en spirale. Il n'a pas de forme propre.

### FORMATION DE LA GAINE.

2° Dans le dernier tour de la première spirale, la paroi du canal sécrète vers l'intérieur une substance *b* différente de *a*, moins colorable par le bleu de méthylène en solution de 5%, homogène, transparente, qui forme autour du flux circulant un manchon continu. Ce manchon s'épaissit suivant la génératrice la plus interne de la spire, si bien que le flux spermatique occupe dans sa gaine une position excentrique. La section du canal, à ce niveau, s'aplatit dans le plan de la spirale.

### FRAGMENTATION DU FLUX SPERMATIQUE.

3° A l'endroit où la première spirale se termine, le canal déférent prêt à s'enrouler en une deuxième spirale, ou une hélice, présente un point d'inflexion. C'est à cet endroit précis que se produit la fragmentation de la colonne spermatique continue en ampoules consécutives. Le flux s'étire sur une certaine longueur, chassant en avant et en arrière les spermatozoïdes qu'il contenait. Une masse spermatique, fragment du flux primitif, est alors isolée du reste du flux par cet étranglement. Entre les masses spermatiques s'intercalent des fragments amincis qui les unissent et qui prennent dans le canal une direction transversale.

## SÉCRÉTION DES EMBASES.

4° Aussitôt après la fragmentation du flux en ampoules successives, la région du canal qui se trouve au contact de l'épaississement de substance *b* vient à sécréter une substance *c* granuleuse, opaque, blanchâtre, colorable en bleu-vert par le bleu de méthylène à 5%. La section de la lumière du canal déférent se présente comme étranglée au tiers de sa hauteur si on considère comme basilaire la région qui, dans la deuxième spirale, est externe. C'est dans la plus petite des deux dilatations, donc la plus externe, que la sécrétion de *c* a lieu, l'autre dilatation conduit les renflements spermatiques. La substance *c* vient s'accoler à *b* et constitue un ruban continu.

## MODELAGE DES AMPOULES.

5° Dans le deuxième enroulement, les bâtonnets spermatiques s'étirent en hauteur et se compriment mutuellement, chacun d'eux prend la forme d'une ampoule dont l'extrémité libre s'effile, la base restant élargie et l'ensemble étant conique. Cette forme est due à ce qu'une ampoule quelconque représente, en projection, un secteur circulaire dans le cercle que constitue le premier tour de l'enroulement. L'étirement est en rapport direct avec la largeur du canal à cet endroit. Cependant, un processus accessoire d'inflexion des extrémités des ampoules vers l'arrière peut permettre un étirement plus grand (cas d'*Eupagurus prideauxi*).

Le modelage de l'embase commune a lieu par simple moulage dans la glissière où elle circule.

6° A la fin du deuxième enroulement, le ruban commun qui sert de support aux ampoules successives se scinde en fragments égaux et identiques qui serviront chacun de support à une ampoule. La séparation des spermatophores bien individualisés se produit au moment où le canal se déroule et où sa lumière se rétrécit. Chacun de ces corps spermatiques isolé circule alors couché suivant l'axe du canal, puis se redresse plus loin, reprenant définitivement sa position transversale.

7° Dans la zone distale, les cellules de la paroi sécrètent un mucus qui agglutine les spermatophores et facilite leur progression. Tantôt ce mucus rend les ampoules solidaires par leur extrémité (*Eupagurus cuanensis*), tantôt il unit les embases (*Eupagurus prideauxi*).

Au cours de cette évolution des spermatophores, nous avons eu l'occasion de remarquer quelques faits généraux dans les divers processus d'élaboration :

Chaque sécrétion est continue et a lieu dans une région nettement délimitée du canal.

Le spermatophore s'accroît par sa base à la faveur d'appositions successives de substances sécrétées telles que chacune se soude à la précédente.

Les spermatophores sont unis entre eux d'un bout à l'autre du canal, la rupture d'une connexion quelconque étant immédiatement compensée par l'apparition d'une substance de sécrétion qui rétablit la continuité. L'indépendance complète des spermatophores n'est vraiment acquise qu'après émission hors du canal déférent. Il faut faire une exception pour *Eupagurus bernhardus* dont les spermatophores sont groupés par 2-3 à gauche ou 5-8 à droite.

Le cheminement dans le canal résulte de mouvements péristaltiques.

## ANAPAGURUS

Toutes les généralités qui viennent d'être énoncées s'appliquent également à *Anapagurus hyndmanini*, *Anapagurus lævis*, *Anapagurus brevicarpus* pour le canal déférent du côté droit, et sont valables en partie pour le canal gauche. Dans le canal gauche, les spermatophores sont libres à partir du moment où ils quittent le deuxième enroulement du canal.

Le mode de fragmentation de la colonne spermatique en bâtonnets d'abord longitudinaux, puis se redressant transversalement dans le canal déférent et alternant avec des corpuscules accessoires, est particulier au genre des *Eupagurus* dans lequel on le trouve, chez les grandes espèces, avec une remarquable constance. Le canal déférent droit des *Anapagurus* se comporte identiquement à cet égard comme celui d'un *Eupagurus*.

Le canal déférent gauche présente bien le mode de fragmentation du flux en bâtonnets, mais sans qu'il y ait ici intercalation de corps accessoires. Cette absence de corpuscules intercalaires venant s'adjoindre chacun à un spermatophore normal rapproche les *Anapagurus* des Pagures ayant un tout autre mode de scission du sperme, et c'est pourquoi, au point de vue qui nous occupe, ce genre nous apparaît comme intermédiaire entre deux autres essentiellement différents.

Nous pouvons donc mettre dans un premier groupe, *Eupagurus* et *Anapagurus*, en mentionnant à part le canal déférent gauche des *Anapagurus*.

Un deuxième groupe est représenté par *Diogenes* et *Pagurus arrosor*.

## PAGURUS ARROSOR ET DIOGENES PUGILATOR

Les ampoules spermatiques des futurs spermatophores s'élaborent ici par un processus différent du premier. Le flux spermatique se mélange comme précédemment à une substance *a*, puis s'entoure d'une gaine de substance *b*, mais il ondule ensuite dans le canal de manière à y décrire une véritable sinusoïde dont les arcs ne tardent pas à prendre une inégale importance. Ceux qui, dans l'hélice où ils se constituent, occupent la région externe de l'enroulement, s'enflent aux dépens des autres, et finissent par figurer des masses piriformes dont l'extrémité effilée est dirigée vers l'axe de l'enroulement. Ces masses s'isolent et, au sortir de l'hélice, s'adjoignent chacune un petit coussinet basal d'une substance nouvelle *c*.

Chez *Pagurus arrosor*, *c* va constituer un ruban continu qui rendra solidaires les ampoules constituées.

Chez *Diogenes*, au contraire, *c* deviendra un pédicule nettement différencié, unissant l'ampoule à une embase faite d'une substance *d* et qui, d'abord unique pour la file des ampoules, se scinde en fragments tels que chaque spermatophore définitif a une embase propre.

*Diogenes pugilator* et *Pagurus arrosor* possèdent tous deux des spermatophores à pédicule ou pseudo-pédicule allongé. L'étirement a lieu, dans les deux cas, dans une zone du canal élargie en fuseau et où les ampoules et les embases, contenues dans des glissières qui s'écartent progressivement l'une de l'autre, sont reliées par un pied de

plus en plus mince et de plus en plus long. Chez *Pagurus arrosor*, c'est la substance même de la coque entourant l'ampoule qui s'étire, tandis que chez *Diogenes pugilator* le pédicule est constitué de substance *c*, différente de celle de la coque (*b*).

Remarquons, enfin, qu'il n'y a pas de corps accessoire, contrairement à ce que nous avons observé chez les *Eupagurus* et *Anapagurus* (côté droit.)

Les spermatophores de *Pagurus arrosor* sont unis entre eux par un voile continu reliant les pieds étirés tandis que rien d'analogue n'existe chez *Diogenes pugilator* où les spermatophores sont entièrement libres.

L'analogie chez ces deux Pagures, réside essentiellement dans le mode de fragmentation du sperme en ampoules par arcs successifs dont les extrémités s'unissent deux à deux de manière à isoler des masses. Les processus ultérieurs de formation des spermatophores sont différents, mais nous allons voir qu'il y a lieu de rapprocher ceux de *Pagurus arrosor* de ceux que l'on observe chez *Clibanarius misanthropus*

### CLIBANARIUS MISANTHROPUS

Les sécrétions *a* et *b* sont utilisées comme chez les espèces précédentes. Il y a ici aussi ondulation du flux spermatique en sinusoïde au profit des autres. Mais les ampoules formées restent toujours solidaires par leurs extrémités qui ne sont, en somme, que des portions étirées. Les ampoules se succèdent en grains de chapelet, ou comme des renflements à extrémités effilées, le long d'un même cordon. Les ampoules spermatiques n'ont donc jamais l'allure plus ou moins sphérique des précédentes. Il semble que le tube spermatique n'ait pas subi de fragmentation dans ce cas et qu'il avance jusqu'à l'orifice génital, en conservant presque entièrement son unité. Les différents renflements sont portés par une lame présentant en face de chacun d'eux, un épaississement qui figure un pédicule et qui vient se raccorder perpendiculairement à un cordon d'embase, unique, qui limite la lame précédente à la manière du bourrelet latéral d'un ruban. Deux feuillets latéraux encadrent ce ruban.

Ici le mode scission du flux spermatique est très spécial et d'une simplicité remarquable, mais l'abondance des sécrétions est énorme et la lame d'union des pieds, déjà rencontrée chez *Pagurus arrosor*, se retrouve ici amplifiée et multipliée.

### PAGURISTES OCULATUS

Dans les trois groupes que nous venons de distinguer, nous avons fait entrer treize espèces de Pagures. Il nous reste à parler maintenant de *Paguristes oculatus*. Je l'ai mis à part, bien qu'il se rattache étroitement aux *Eupagurus*, parce qu'il présente ce caractère très particulier de ne fragmenter sa colonne spermatique qu'à la fin du dernier enroulement du canal déférent, alors que chez tous les autres Pagures, cette fragmentation a lieu *invariablement* au point où se produit le changement dans l'enroulement du canal.

Les espèces où la fragmentation du flux en ampoules dérive d'arcs de sinusoïdes (*Diogenes pugilator*, *Pagurus arrosor*, *Clibanarius misanthropus*) avaient un enroule-

ment en double hélice, une hélice dextre continuée par une hélice sénestre à même nombre de tours. Les Pagures dont le canal comporte au moins une spirale plane dans leur enroulement montrent une fragmentation du flux en bâtonnets (*Eupagurus*, *Anapagurus*). Or, *Paguristes oculatus* a deux canaux déférents à double enroulement hélicoïdal; on devrait y trouver un flux sinusoïdal donnant des ampoules au point de changement de rotation de l'hélice. Il n'en est rien. Le flux reste homogène, est continu dans tout son parcours dans les deux hélices; mais le dernier tour d'enroulement s'élargit beaucoup, simulant une hélice d'un seul tour, comme nous en avons vu chez les *Anapagurus*. C'est là que la colonne spermatique se scinde et donne, comme chez les Pagures à spirales, des bâtonnets alternant avec des corpuscules accessoires.

Il résulte de ces données que *Paguristes oculatus*, voisin des *Diogenes*, *Pagurus*, *Clibanarius*, par la forme d'enroulement de son canal déférent, se rapproche des *Eupagurus* et *Anapagurus* par la genèse de ses spermatophores.

### Règles de la formation des spermatophores

Nous pouvons déduire, de tout ce qui précède, un certain nombre de remarques qui peuvent être formulées sous forme de règles empiriques, régissant la formation des spermatophores :

*Règle I.* — La présence d'une spirale dans l'enroulement du canal entraîne la fragmentation du flux spermatique en bâtonnets successifs.

L'enroulement suivant deux hélices inverses s'accompagne d'un mode de fragmentation en arceaux dérivés d'une sinusoïde.

*Règle II.* — La scission du flux spermatique a lieu au point de changement de courbure du canal, entre deux courbes inverses. La seule exception à cette règle est représentée par *Paguristes oculatus*.

*Règle III.* — La fragmentation en arceaux implique l'absence de corps accessoires.

La fragmentation en bâtonnets s'accompagne de la formation de corpuscules accessoires. (Exception : les *Anapagurus*, canal déférent gauche.)

*Règle IV.* — Les ampoules dérivant de bâtonnets sont allongés. (Exception : les *Anapagurus* côté gauche.)

Les ampoules dérivant d'arceaux sont courtes et arrondies.

*Règle V.* — Les pieds des ampoules dérivant de bâtonnets sont courts et souvent repliés sur eux-mêmes. (Exception pour *Eupagurus anachoretus*, *Paguristes oculatus*.)

Ceux des ampoules arrondies sont longs. Ils sont constitués d'une substance différente de celle de la coque et doivent être distingués des précédents sous le nom de pédicules.

*Règle VI.* — Les spermatophores dérivant de bâtonnets spermatiques sont isolés à leur sortie du canal déférent. (Exception : *Eupagurus bernhardus* et *Paguristes oculatus*.)

Ceux dérivant d'arceaux sont unis entre eux et possèdent une embase commune. (Exception : *Diogenes pugilator*.)

Si nous nous plaçons uniquement au point de vue de la genèse des ampoules des spermatophores, nous voyons qu'il y a une gradation dans les divers processus que nous avons rencontrés. Nous sommes amenés à sérier les pagures d'après cette complication croissante et, dès lors, les quatorze espèces étudiées ici s'échelonnent dans la progression suivante :

- 1° *Clibanarius misanthropus*. — Le cas le plus simple se trouve réalisé chez ce pagure. Le flux spermatique est simplement resserré à intervalles égaux. Spermatophores unis.
- 2° *Pagurus arrosor*. — Formation d'arceaux comme dans le cas précédent. Spermatophores solidaires (fuseau des canaux déférents).
- 3° *Diogenes pugilator*. — Formation d'arceaux successifs dont les extrémités s'unissent deux à deux, de manière à amener la constitution d'ampoules comportant une columelle au centre. Spermatophores libres (fuseau des canaux déférents).
- 4° *Paguristes oculatus*. — Formation des bâtonnets. Spermatophores solidaires. Spermatophore accessoire visible.
- 5° *Eupagurus timidus*. — Bâtonnets, pied allongé, ampoule courte arrondie. Pas de spermatophore accessoire. Spermatophores séparés.
- 6° *Anapagurus brevicarpus*. — g) Bâtonnets, ampoules courtes. Pas de spermatophores accessoires.
- 7° *Anapagurus lævis*. — Spermatophores libres.
- 8° *Anapagurus hyndmanni*. — d) Bâtonnets, ampoules longues. Spermatophore accessoire, spermatophores libres.
- 9° *Eupagurus anachroretus*. — Bâtonnets. Pied allongé. Ampoule courte. Spermatophore accessoire. Spermatophores séparés (zone en fuseau dans le canal déférent).
- 10° *Eupagurus bernhardus*. — Bâtonnets. Pied court. Ampoule allongée. Spermatophore accessoire. Spermatophores unis par 2,3 ou 4,8.
- 11° *Eupagurus excavatus*. — Bâtonnets.
- 12° *Eupagurus sculptimanus*. — Bâtonnets. Pied court.
- 13° *Eupagurus cuancusis*. — Bâtonnets. Pied court. Ampoule allongée. Spermatophore accessoire. Spermatophores libres.
- 14° *Eupagurus prideauxi*. — Bâtonnets. Ampoule allongée. Pied court. Spermatophore accessoire. Spermatophores libres.

On voit, dans cette énumération, le processus d'élaboration de l'ampoule du spermatophore aller en se compliquant de *Clibanarius* à *Eupagurus* en passant par *Diogenes* et *Pagurus*, tandis que les complications secondaires d'élaboration ou de moulage des annexes de l'ampoule vont en décroissant.

Nous résumerons les résultats de cette comparaison dans le tableau suivant :

PAGURES	CANAL A HÉLICE + SPIRALE —	CANAL A FUSEAU	NOMBRE DE TOURS DE L'ENROU- LEMENT (EN MOY.)	EMBASE commune + séparée —	Pied — Pédicule +	AMPOULE allongée + arrondie —	SPERMA- TOPHORE accessoire présent + absent —	FRAGMEN- TATION DU SPERME bâtonnets — arceaux +
<i>Clibanarius</i>								
<i>misanthropus.</i>	+ +	—	3	+	+	—	—	+
<i>Pagurus arrosor</i>	+ +	+	3	+	—	—	—	+
<i>Diogenes</i>								
<i>pugilator ....</i>	+ +	+	4	—	+	—	—	+
<i>Paguristes</i>								
<i>oculatus .....</i>	+ ±	—	5	+	—	—	+	—
<i>Eupagurus</i>								
<i>timidus .....</i>	— —	—	1	—	?	—	—	— ?
<i>Anapagurus</i>								
<i>brévicarpus...</i>	— —	—	1	—	—	— g + d	— g + d	—
<i>Anapagurus</i>								
<i>lævis .....</i>	— —	—	3-1	—	—	— g + d	— g + d	—
<i>Anapagurus</i>								
<i>hyndmanni...</i>	— —	—	1	—	—	— g + d	— g + d	—
<i>Anapagurus</i>								
<i>anachoretus..</i>	— —	+	2	—	—	—	+	—
<i>Eupagurus</i>								
<i>bernhardus...</i>	— —	—	5	± ±	—	+	+	—
<i>Eupagurus</i>								
<i>excavatus ...</i>	— —	—	4	—	—	+	+	—
<i>Eupagurus</i>								
<i>scul- .....</i>	— +	—	2	—	—	+	+	—
<i>Eupagurus</i>								
<i>cuanensis ...</i>	— +	—	3	—	—	+	+	—
<i>Eupagurus</i>								
<i>prideanxi ...</i>	— —	—	3	—	—	+	+	—

Les spermatophores de divers individus d'une même espèce de Pagures n'ont pas forcément tous les mêmes dimensions. La taille des ampoules et des pédicules étant liée à celle du canal déférent qui le produit. Il est bien évident qu'un individu de grande taille, ayant un canal déférent volumineux, produira des spermatophores plus gros que ceux d'un individu plus petit. Les pagures normaux, à maturité sexuelle, ont donc des spermatophores dont la taille varie avec leurs propres dimensions.

L

Dans une espèce donnée, le rapport  $\frac{L}{l}$  de la longueur de l'ampoule à son plus grand diamètre est constant. Il est caractéristique de l'espèce, supérieur, égal ou infé-

rieur à 1. Le premier et le troisième cas sont réalisés dans les exemples étudiés ici. Le rapport  $\frac{L}{l}$  est supérieur à l'unité dans la grande majorité des cas. On n'a  $\frac{L}{l} < 1$  que pour les spermatophores du canal gauche d'*Anapagurus brevicarpus*.

Examinons les valeurs de  $\frac{L}{l}$  des spermatophores de droite et de gauche chez les Pagures où le dimorphisme existe. Nous connaissons cinq espèces à dimorphisme accusé; ce sont :

<i>Eupagurus bernhardus</i> .....	$\frac{L}{l}$ (droit) = $\frac{60}{4} = 15$	$\frac{L}{l}$ (gauche) = $\frac{18}{6} = 3$ .
<i>Eupagurus timidus</i> .....	$\frac{L}{l}$ (droit) = $\frac{10}{2} = 5$	$\frac{L}{l}$ (gauche) = $\frac{60}{15} = 4$ .
<i>Anapagurus brevicarpus</i> .....	$\frac{L}{l}$ (droit) = $\frac{20}{3} = 6,6$	$\frac{L}{l}$ (gauche) = $\frac{15}{30} = 0,5$ .
<i>Anapagurus lævis</i> .....	$\frac{L}{l}$ (droit) = $\frac{10}{2} = 5$	$\frac{L}{l}$ (gauche) = $\frac{20}{15} = 1,25$ .
<i>Anapagurus hyndmanini</i> .....	$\frac{L}{l}$ (droit) = $\frac{15}{3} = 5$	$\frac{L}{l}$ (gauche) = $\frac{7}{5} = 1,3$ .

Les deux valeurs de  $\frac{L}{l}$  sont à peu près égales chez *Eupagurus timidus*. C'est qu'en

effet, les spermatophores droits et gauches sont, dans cette espèce, exactement de même forme et ne diffèrent que par la valeur absolue de leurs dimensions respectives. Ils sont géométriquement semblables. Il n'y a donc pas, à proprement parler, dans ce cas, de dimorphisme comme dans les quatre autres espèces. En effet, un spermatophore du côté droit d'un *Anapagurus* ne peut, en aucun cas, être confondu avec un spermatophore du côté gauche qui n'a avec lui aucun point de ressemblance, tandis qu'il est impossible de préciser, d'après l'examen d'un spermatophore d'*Eupagurus timidus*, s'il a été produit par un canal déférent droit ou gauche. Il faudrait pouvoir le comparer à un spermatophore du côté opposé qui serait plus grand ou plus petit que lui.

### Morphologie des canaux déférents des Pagures.

En étudiant les canaux déférents des Pagures dont il est question dans ce travail, j'ai été amené à parler de spirales, d'hélices, de changement de sens d'enroulement, de point d'inflexion du canal entre deux enroulements inverses consécutifs, de zones rétrécies et de zones élargies. Ces termes se retrouvent dans la description de l'organe où se constituent les spermatophores, et l'homologie des termes correspond à une homologie de régions spécialisées.

Nous sommes donc amenés à comparer entre eux les canaux déférents des Pagures

pour mettre en évidence les portions morphologiquement et physiologiquement distinctes qu'ils comportent, et pour rapprocher, s'il y a lieu, les canaux d'espèces diverses ayant des affinités communes.

Je commencerai par les canaux déférents de *Diogenes pugilator* qui paraissent présenter un degré de complexité plus grand que ceux des autres pagures étudiés.

Il s'agit d'abord de déterminer l'endroit exact où commence le canal déférent. Le testicule est constitué par un tube glandulaire dont la paroi est génératrice des spermatozoïdes. Il se continue sans la moindre interruption apparente par le canal déférent qui contient les spermatozoïdes élaborés mais n'en produit pas de nouveaux.

On peut donc considérer que le canal déférent commence à l'endroit où la paroi de l'oragne génital cessant de produire des éléments sexuels, ses cellules deviennent pavimenteuse, la lumière du conduit est assez large, puis l'aspect pavimenteux fait place à une disposition nouvelle : l'assise interne devient cylindrique et acquiert une épaisseur considérable, tandis que l'assise externe garde son aspect primitif. La dissemblance morphologique de ces deux assises cellulaires et la première apparition de fibres musculaires dans la couche externe, sont autant de traits caractéristiques du canal déférent. Je considère que la limite entre le testicule et le canal déférent coïncide avec l'apparition de cette structure de la paroi.

Le point de départ du canal étant bien défini, les régions que l'on peut distinguer dans celui de *Diogenes pugilator* et qui sont individualisées au double point de vue de leur forme et de leur rôle, sont les suivantes :

1° Une partie rectiligne, irrégulière, faisant immédiatement suite au testicule (à droite et à gauche).

2° Une hélice dextre à tours serrés, où le canal étroit, de calibre constant, conduit le sperme en colonne continue; c'est dans les premiers tours que la substance *a* est élaborée et dans les derniers tours de cette hélice qu'est sécrétée la coque enveloppant l'ampoule.

3° Une hélice sénestre, où le diamètre du canal croît. La colonne de sperme y est fragmentée en segments qui s'incurvent en arceaux et forment des ampoules par accollement de leurs extrémités.

Entre les régions 2 et 3, se trouve le point de changement de rotation des deux hélices. Ce point précis est l'endroit où s'individualisent les ampoules des spermatophores.

4° Dans le dernier tour de la deuxième hélice, chaque ampoule acquiert un pédicule court et épais.

5° Le canal s'élargit en fuseau. Au début du fuseau, dans la partie amincie, a lieu la sécrétion des embases, sous forme d'un ruban continu supportant les pédicules individualisés.

6° Dans la zone renflée du fuseau, on assiste à l'étirement des pédicules. Les ampoules suivent une génératrice de la lumière, les embases glissant le long de la génératrice diamétralement opposée; les pédicules subissent un allongement correspondant à l'accroissement de diamètre.

7° A l'extrémité distale du fuseau se produit la segmentation du ruban des embases.

8° Dans le tube effilé qui suit le fuseau, les spermatophores cheminent en file unique, couchés dans le canal, l'ampoule dirigée vers l'avant.

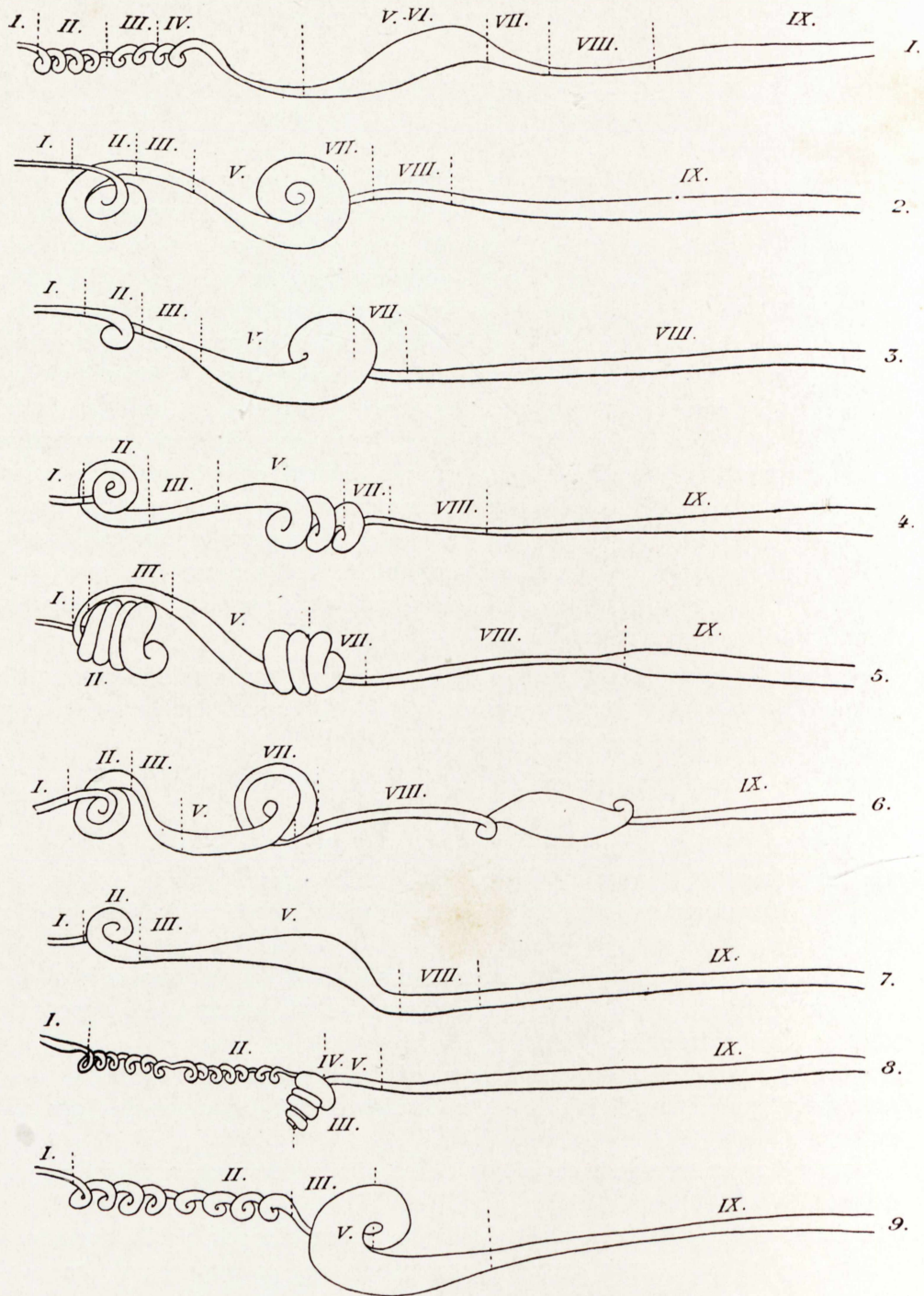


FIG. 100.

Régions des canaux déférents de quelques Pagures.

1. *Diogenes pugilator*. — 2. *Eupagurus bernhardus*, *Eupagurus prideauxi*, *Anapagurus* (côté droit). — 3. *Anapagurus* (côté gauche). — 4. *Eupagurus sculptimanus*. — 5. *Eupagurus excavatus*. — 6. *Eupagurus anachoretus*. — 7. *Eupagurus timidus*. — 8. *Pagurus arrosor*. — 9. *Paguristes oculatus*.

Régions. — I. Sperme brut. — II. Sécrétion de *a*. — III. Sécrétion de *b* et fragmentation du flux spermatique. — IV. Sécrétion du pédicule. — V. Sécrétion de l'embase. — VI. Etirement du pédicule. — VII. Fragmentation du ruban d'embase. — VIII. Séparation des spermatophores. — IX. Région terminale.

9° Le canal s'élargit et les ampoules se disposent d'une façon quelconque, les embases restant en file indienne jusqu'à l'orifice génital. Au début de cette région, les cellules glandulaires sécrètent le mucus qui emballe les spermatophores.

On peut donc distinguer neuf régions dans chacun des deux canaux déférents de *Diogenes pugillator* (fig. 100).

Certaines de ces zones se retrouvent dans les canaux déférents des autres Pagures, certaines autres pouvant éventuellement manquer. Convenons donc de les représenter toujours par le numéro d'ordre qui leur a été attribué pour *Diogenes*, et remplaçons, dans les descriptions suivantes, le mot d'hélice par celui plus général d'enroulement.

Nous voyons alors que les canaux déférents des *Eupagurus* et les canaux déférents du côté droit des *Anapagurus* ont le même nombre de régions et que ces régions sont les mêmes. On trouve : I, II, III, V, VII, VIII, IX.

I. — Canal étroit faisant immédiatement suite au testicule.

II. — Un enroulement qui, au lieu d'être une hélice comme chez *Diogenes*, est ici une spirale plane.

Puis un point d'inflexion du canal, situé entre les zones II et III, représente l'endroit où a lieu la fragmentation de la colonne spermatique en ampoules successives.

III. — Le début de la deuxième spirale est le siège de la sécrétion de la substance qui constituera les embases.

La zone IV correspondant à la sécrétion du pédicule manque ici, le pédicule n'existant pas chez les *Eupagurus*.

V. — Le modelage des ampoules a lieu dans le deuxième enroulement, inverse du premier, et qui est ici une spirale plane.

VI. — Manque, et il n'y a pas de pédicule.

VII. — Est la fin de la deuxième spirale. Les embases s'y séparent les unes des autres.

VIII. — Est la partie rétrécie du canal qui fait suite à la deuxième spirale. Les spermatophores y circulent longitudinalement; l'embase dirigée vers l'avant.

IX. — Est le tronçon terminal, élargi et largement sinueux.

Parmi les Pagures dont les canaux déférents comprennent les régions qui viennent d'être énumérées, il faut citer : *Eupagurus bernhardus*, *Eupagurus prideauxi*, *Anapagurus hyndmanni*, canal déférent droit d'*Anapagurus lævis*, canal déférent droit d'*Anapagurus brevicarpus*. *Eupagurus cuanensis* et *Eupagurus sculptimanus* ont les mêmes régions caractéristiques que ces Pagures, mais l'enroulement n° 2 est une hélice.

Les canaux déférents gauches des trois *Anapagurus* ne possèdent pas la région IX.

Chez *Eupagurus timidus* se trouvent les zones caractéristiques des *Eupagurus bernhardus* et *prideauxi*, mais la deuxième spirale est déroulée.

Les zones I, II, III, V, VII, VIII, IX se retrouvent chez *Eupagurus excavatus*. La particularité des canaux déférents de ce Pagure réside dans le fait que les deux enroulements sont des hélices, fait unique chez les *Eupagurus* étudiés.

Les mêmes zones existent également dans les canaux déférents d'*Eupagurus anachoretus*; entre les régions VIII et IX s'intercale un fuseau de forme identique à celui rencontré chez *Diogenes*, mais qui ne joue pas un rôle analogue.

Chez *Clibanarius misanthropus* on observe les régions I, II, III, IV, V. IX : II et III étant des hélices inverses comme chez *Diogenes*. Les régions où s'effectue la séparation des spermatophores manquent, car les ampoules et leur support forment une masse unique d'un bout à l'autre.

*Pagurus arrosor* a des canaux déférents dont la région I est suivie d'une région II très développée, constituée par un fin tube enroulé en spirales consécutives à tours serrés et à sens de rotation tantôt dextre, tantôt senestre. La zone III est une hélice de trois tours dont les spires alternent avec les trois derniers tours de la zone II. Entre II et III se trouve le point de changement de rotation où a lieu la fragmentation du flux spermatique en ampoules. IV et V sont un vague fuseau. IX est la partie terminale du canal.

Le plus aberrant de tous les appareils envisagés jusqu'ici est celui de *Paguristes oculatus*. Son aspect extérieur rappelle le canal déférent de *Clibanarius*. On y trouve deux spirales consécutives inverses il n'y a pas de fuseau. Mais, tandis que chez *Clibanarius* ou *Diogenes* les hélices d'un même nombre de tours contiennent l'une du sperme brut, l'autre des ampoules de spermatophores, la fragmentation du sperme ayant lieu entre les deux, ici les spermatozoïdes libres circulent dans les deux hélices, et le point de changement de rotation qui, dans toutes les espèces étudiées, est celui où se produit la formation des ampoules spermatiques, n'a pas ici cette destination.

Aussitôt après la deuxième spirale, le canal décrit une boucle fermée de sens contraire à l'enroulement de celle-ci, et le nouveau point de changement de rotation est alors le siège de la fragmentation du flux spermatique en ampoules successives. Cette anomalie contribue à donner à *Paguristes oculatus* une place tout à fait à part au point de vue de la genèse des spermatophores.

La continuité qui existe entre les spermatophores et leur embase est liée au fait que certaines régions manquent dans le canal; leur ensemble se réduit au groupe suivant : I, II, III, V, IX.

---

### CHAPITRE III

## HISTOLOGIE

A l'appui des recherches morphologiques précédentes, je ferai une étude histologique rapide du canal qui élabore les spermatophores. Cette étude a été ébauchée par GILSON qui parle dans son mémoire de la section transversale du canal déférent

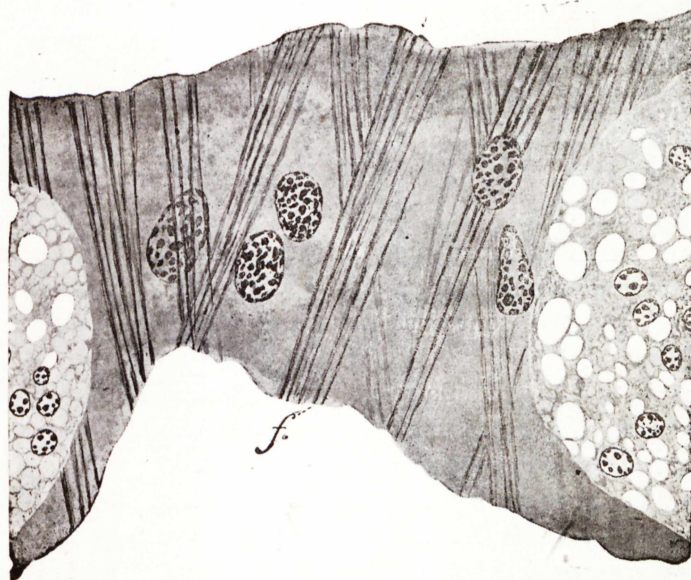


FIG. 101.

Coupe tangentielle dans la tunique musculaire du canal déférent d'*Eupagurus bernhardus*. - f : fibres musculaires.

de *Pagurus callidus*, et en donne même une figure. Je m'en tiendrai ici à la structure de la paroi de quelques canaux déférents, pour préciser et compléter ce qui a été dit dans les chapitres précédents.

#### Structure du canal déférent d'*Eupagurus bernhardus*.

Le canal déférent est formé, sur toute sa longueur, de deux couches de cellules superposées, constituant deux manchons emboîtés l'un dans l'autre. Le manchon

externe est musculaire et extrêmement mince, l'autre glandulaire et d'épaisseur variable suivant les régions du canal, mais toujours supérieur à l'épaisseur de la couche externe.

L'*assise musculaire* est constituée par une couche de cellules très aplaties, ayant un gros noyau dont la chromatine est régulièrement disposée en grains égaux. Ces noyaux sont eux-mêmes aplaties, et seules les coupes tangentielles peuvent renseigner sur leurs dimensions. L'étude des fibres musculaires se fait aussi à l'aide de coupes tangentielles, les paquets de fibres formant des anneaux continus autour du canal. On trouve des groupes de fibres striées parallèles et juxtaposées qui s'entrecroisent à 60°. On a donc un réseau de paquets de fibres dessinant dans la paroi musculaire l'ornementation d'une étoffe écossaise à raies obliques (fig. 101). Il n'y a pas de fibres longitudinales ni de fibres transversales; les fibres obliques seules assurent les mouvements multiples du canal. C'est par le jeu de leurs contractions que la progression du sperme, celle des spermatophores, la scission du flux spermatique en ampoules, sont réalisés.

Sur des coupes transversales, ces fibres se révèlent comme autant de points jusque dans la région distale où de véritables muscles s'individualisent par accumulations de fibres contigues. Les masses musculaires ont alors, pour une espèce donnée, une place fixe. Nous verrons plus loin le détail de cette disposition.

*Assise glandulaire.* — Elle est particulièrement développée d'une extrémité à l'autre du canal. Je l'étudierai à deux points de vue :

1° Sa morphologie.

2° Son activité sécrétrice.

J'ai pu distinguer, dans la morphologie externe des canaux déférents des divers Pagures étudiés, un certain nombre de régions caractérisées par leur aspect extérieur et l'aspect de leur contenu. Elles sont aussi caractérisées par une structure histologique particulière.

1° Morphologie de l'*assise glandulaire* interne du canal.

Cette couche cellulaire, qui préside à la fois à la sécrétion et au modelage des diverses parties du spermatophore, est un véritable moule dont la forme change peu à peu, du testicule à l'orifice génital, obligeant ainsi le complexe qu'il contient à se mouler dans sa lumière. Celle-ci lui fait acquérir progressivement une forme qu'il prend grâce à sa propre souplesse, et qu'il conserve quand il atteint une zone distale plus large où il circule sans frottement.

Dans la première spirale, les cellules sont identiques entre elles, au moins dans les premiers tours. Elles sont cubiques, et, étant disposées dans un canal cylindrique, limitent une cavité également cylindrique où se moule le flux spermatique venant du testicule. Un produit incolore, difficile à mettre en évidence, venant des cellules, est intimement mélangé aux spermatozoïdes. C'est la substance *a*. Bientôt, en deux points diamétralement opposés, les cellules diminuent considérablement de taille et disparaissent presque totalement, tandis que les autres grandissent. Cette nouvelle disposition détermine la formation d'une lumière à section elliptique. Aux deux points où la dépression de l'*assise* est maximum, se constituent des gouttières dans lesquelles s'accumule une sécrétion nouvelle, qui tapisse intérieurement le canal et se reconnaît à ses affinités basiques. C'est la substance *b*. Un manchon continu entoure alors le

sperme, et il présente deux petits bourrelets latéraux circulant dans deux petites glissières. Les cellules qui sécrètent *b* sont très hautes et leur noyau est à la limite de leur tiers externe (fig. 102).

Dans le dernier tour de la première spirale, l'une des glissières se développe beaucoup tandis que l'autre disparaît. Dans la première, la substance *b* s'accumule, constituant une sorte de lame. Le flux spermatique n'occupe plus alors l'axe du canal; il est légèrement déplacé. A ce moment, les cellules qui limitent la glissière se diffé-

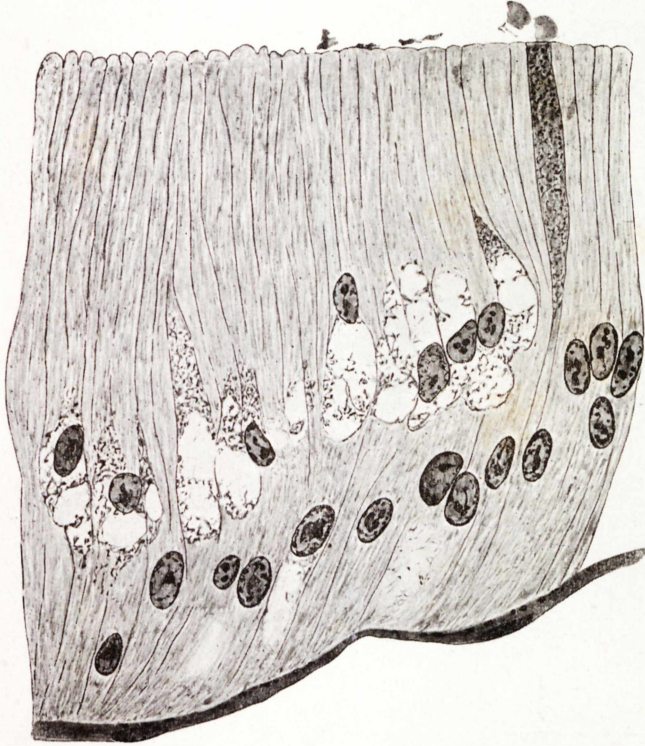


FIG. 102.

Cellules produisant la sécrétion *b*.

rencient en trois zones dont une impaire, les deux autres symétriques. L'ensemble de la coupe transversale du canal admet un plan de symétrie passant par la lame *b* contenue dans la gouttière. A la partie inférieure de cette gouttière, les éléments glandulaires restent courts, et leur noyau arrondi; mais, latéralement, les éléments s'allongent, de même que leurs noyaux. Ils constituent deux faisceaux dirigés obliquement et dont les dernières cellules montent jusqu'à un point spécial du contour externe, tel que les directions qui relient ce point et son symétrique au centre du canal font un angle de  $75^\circ$ . A partir de chacun de ces deux points précis, des cellules vacuolaires divergent et limitent la partie du canal qui contient le ruban de sperme. Ces cellules ont leur noyau placé vers le tiers interne. Il résulte de cette disposition que la ligne qui unit les noyaux de l'assise interne à cet endroit dessine une figure semblable à celle de la lumière elle-même. La structure que je viens de décrire est celle du canal à l'endroit où se produit la fragmentation du flux spermatique en ampoules successives.

Chacun des groupes cellulaires distincts a un rôle spécial. Les deux qui divergent à partir des points particuliers dont j'ai parlé, sont inactifs, mais les éléments dont les noyaux sont éloignés de la lumière du canal deviennent abondamment sécréteurs. Ce sont, en particulier, ceux qui, très allongés, sont intercalés entre les précédents et la gouttière. Tandis que le cytoplasme des cellules qui bordent la gouttière est très éosinophile, celui des grandes cellules latérales se colore par le vert lumière. Ces deux

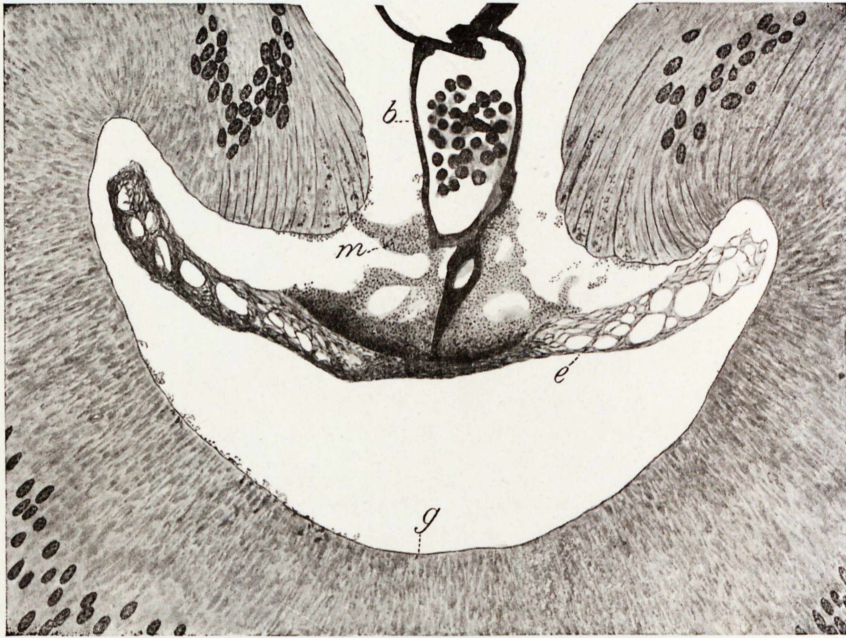


FIG. 103.

Coupe transversale du canal déférent d'*Eupagurus bernhardus* dans la région de la glissière, à l'endroit où est sécrété le mucus qui entoure le pied du spermatophore.

*b*: sécrétion *b* constituant la coque du spermatophore;  
*m*: mucus; *e*: embase; *g*: cellules de la glissière.

catégories d'éléments, fonctionnelles en même temps, élaborent le ruban d'embase des spermatophores en voie de formation. Le contenu de la glissière qui, jusque là, était la continuation de la coque qui enveloppe les spermatozoïdes, se recouvre d'une substance nouvelle, s'étendant latéralement. C'est elle qui constitue l'embase. Entre cette embase sécrétée par les cellules de la glissière et l'ampoule à spermatozoïdes, s'accumule le mucus provenant des grandes cellules (fig. 103). Peu à peu, les deux points spéciaux à partir desquels les cellules de la zone avoisinant le sommet des ampoules spermatiques divergent, remontent et se rapprochent l'un de l'autre, formant deux petits îlots contigus; en même temps, les zones latérales sont occupées par des éléments allongés dont l'ensemble est séparé de chacun des îlots par un prolongement de la cavité du canal. Cette disposition spéciale des groupes cellulaires de la couche interne est carac-

téristique d'*Eupagurus bernhardus*; c'est celle de la deuxième spirale à son début. Plus loin, dans la deuxième spirale, elle disparaît. L'importance que prend le développement de l'embase est liée à celle du développement des cellules qui la produisent. La glissière devient très grande et se referme presque entièrement, simulant un canal, à la faveur de deux replis latéraux de l'assise cellulaire. La séparation entre groupes latéraux à longs éléments et groupes de cellules divergentes n'existe plus et les cellules divergentes encadrent entièrement les ampoules spermatiques.

Parmi les éléments de la gouttière, certains se distinguent nettement des autres. La figure 104 représente trois de ces cellules accolées dont le cytoplasme est entièrement bourré d'inclusions colorables par l'aurantia. Le rôle de ces cellules n'apparaît pas nettement. On peut supposer que la substance qu'elles rejettent dans le canal est capable

de durcir celle qui constitue l'embase. Il faut remarquer, en effet, que cette embase n'a pas, dans toute son épaisseur, la même affinité chromatique. Sa partie inférieure, c'est-à-dire celle qui est la plus rapprochée des cellules glandulaires, est fortement acidophile. Elle prend, avec la fuschine, une teinte rouge vif, tandis que sa partie médiane supérieure est basophile. Or, au cours de sa formation, l'embase se présente comme une lame repliée latéralement sur elle-même, mais ayant une unité de constitution évidente. Plus tard, la partie repliée garde son aspect et ses affinités, tandis que l'autre doit être modifiée au contact des nouvelles sécrétions de la paroi du canal; elle est alors susceptible de fournir d'autres réactions colorées. La coloration de Mallory met en évidence : en rouge la partie inférieure de l'embase, en bleu sa partie médiane supérieure, en violet le mucus compris entre l'embase et l'ampoule spermatique qui la surmonte.

A la fin de la deuxième spirale, se produit la fragmentation du ruban unique d'embase en tronçons. L'assise glandulaire de la gouttière a disparu à cet endroit; elle est remplacée par de petites cellules non sécrétrices. La gouttière elle-même est très grande et très aplatie. Les deux massifs de cellules divergentes prennent une très grande extension, et les cellules des zones moyennes et latérales n'existent plus. Cette disposition se rencontre jusqu'au point où le canal s'élargit et où les groupes de spermatophores ne circulent plus l'un derrière l'autre le long de l'axe du canal, mais se déplacent suivant un mouvement hélicoïdal. Alors ces bourrelets latéraux disparaissent. La couche interne du canal devient extrêmement mince, et ne produit plus aucune sécrétion. Enfin, dans la région tout à fait distale, un renflement apparaît, sorte de typhlosolis qui contribue à rétablir dans le canal le plan de symétrie qui avait disparu à l'endroit où les spermatophores se placent à 90° de leur position initiale pour tourner suivant une hélice. Dans cette région terminale, les embases qui portent chacune plusieurs spermato-

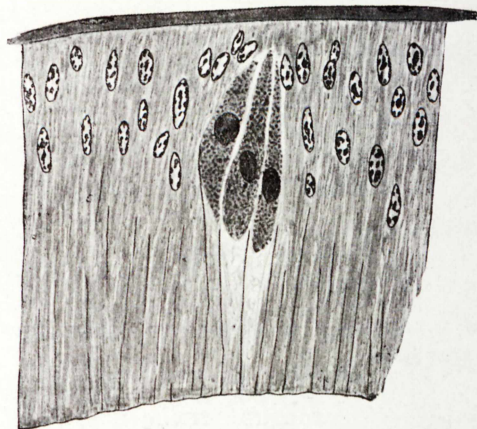


FIG. 104.  
Cellules à granulations fortement colorables par l'aurantia.

phores se chevauchent légèrement, et les ampoules qui en dépendent sont placées dans des plans transversaux.

La couche musculaire qui, jusqu'ici, avait une importance minime, s'épaissit beaucoup dans la zone terminale, et on voit s'y différencier de véritables muscles de dimensions considérables.

Tel est l'aspect qu'offre, d'un bout à l'autre, le canal déférent d'*Eupagurus bernhardus*. Il n'y a aucune différence sensible entre la structure de celui du côté droit et son congénère, en dépit du dimorphisme des spermatophores. Seules, les dimensions de la lumière à l'endroit où se font les ampoules peuvent expliquer la différence de taille; et un rythme de contractions spécial est sans doute la cause de la variation de la taille des embases.

#### Structure du canal déférent d'*Eupagurus prideauxi*.

Il n'y a pas de différence de structure essentielle entre la portion proximale du canal d'*Eupagurus bernhardus* et celle d'*Eupagurus prideauxi*. Ce que j'ai dit pour la

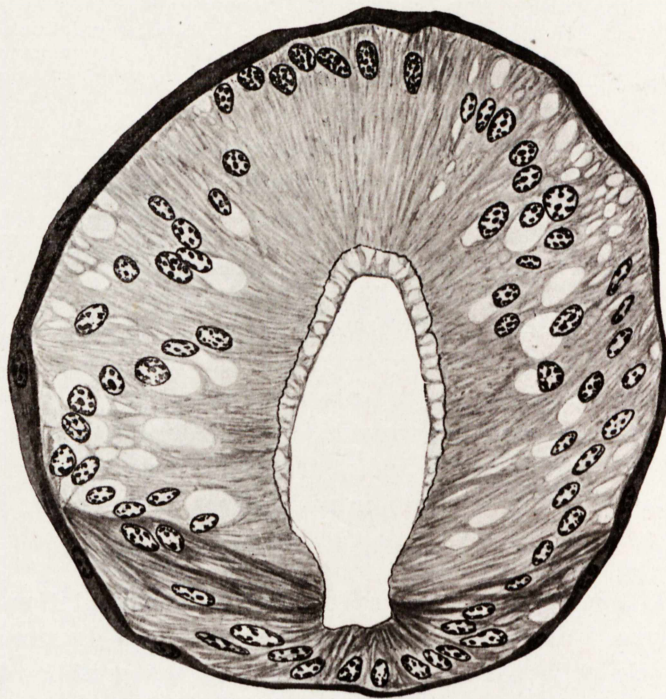


FIG. 105.

Corpe transversale du canal déférent au début de la première spirale. (Sécrétion de la substance *a*).

première espèce est valable pour celle-ci (fig. 105). Il existe, à l'endroit où le sperme se débite en gouttes, trois zones distinctes paires, que révèlent les coupes transversales. Le canal admet un plan de symétrie, de part et d'autre duquel on trouve :

1° Une zone limitant la gouttière qui guide la base des spermatophores en forma-

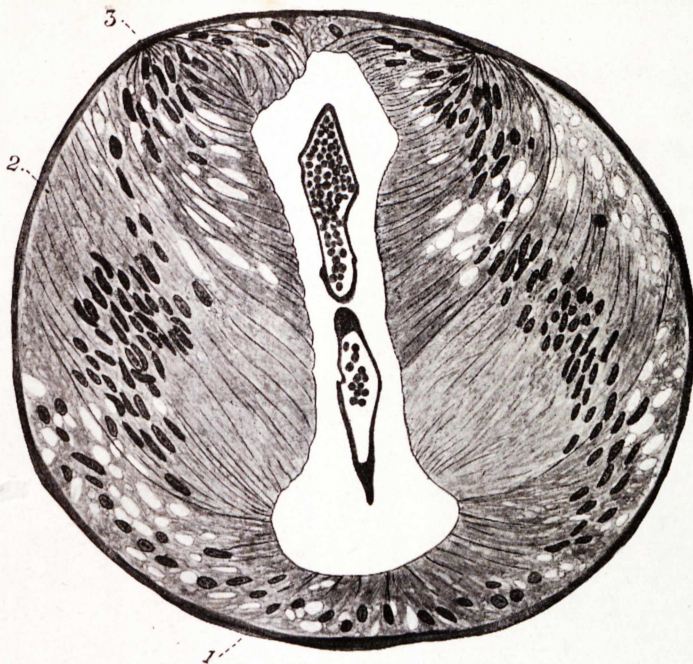


FIG. 106.

Coupe transversale du canal défèrent d'*Eupagurus prideauxi* montrant les trois régions cellulaires 1, 2, 3.

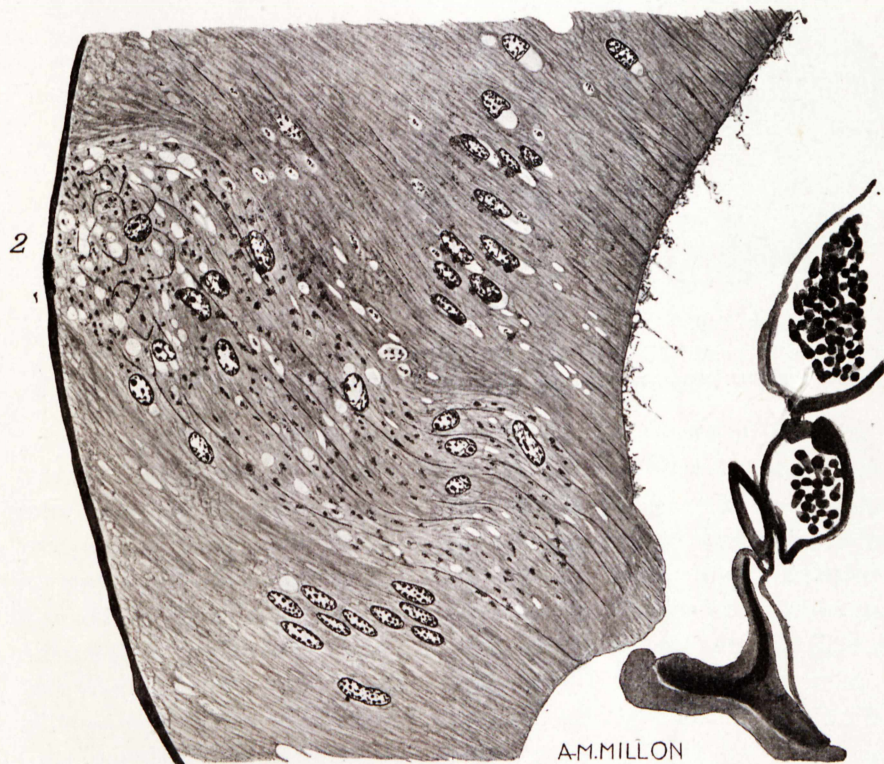


FIG. 107.

Coupe transversale du canal défèrent au niveau des cellules longues et étroites qui sécrètent le bord de l'embase chez *Eupagurus prideauxi* (zone 2).



FIG. 108.

Cellule de la zone N° 3. Noyau conique, tronqué vers la lumière du canal et logé dans une vacuole.

tion; les cellules y sont cylindriques, leurs noyaux situés vers la couche musculaire; 2° une zone à cellules allongées sécrétant l'embase; 3° une zone dont les éléments divergent à partir d'un point particulier, assez rapproché du plan de symétrie (fig. 106).

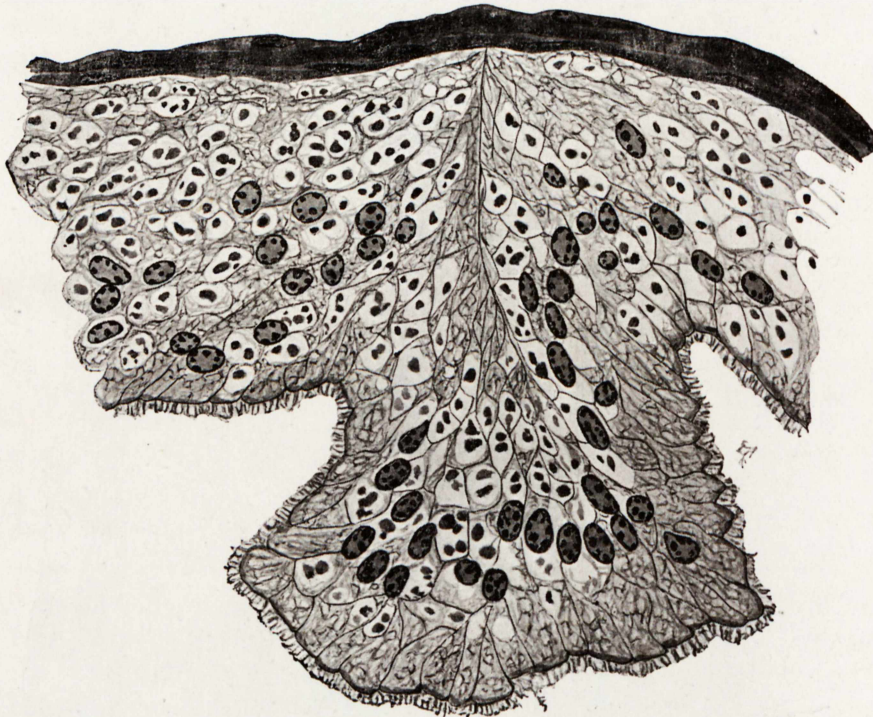


FIG. 109.

Typhlosolis glandulaire de la partie distale du canal déférent d'*Eupagurus prideauxi*.

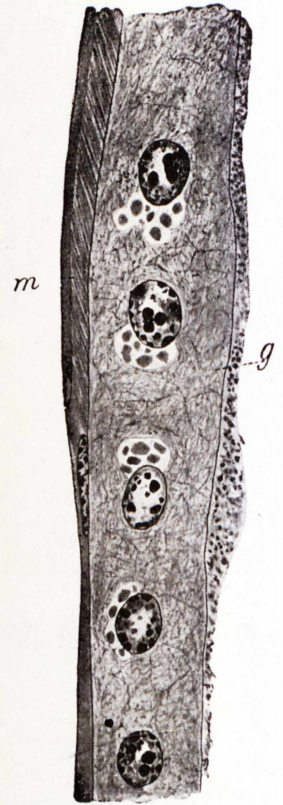


FIG. 110.

Paroi du canal déférent dans sa partie terminale. *m* : tunique musculaire; *g* : tunique glandulaire.

Les cellules de la zone n° 1 sécrètent la région interne de l'embase puis cessent d'être fonctionnelles. Celles de la zone n° 2 élaborent le pourtour de l'embase et elles ont un aspect particulier : extrêmement longues et étroites, avec un petit noyau dont l'emplacement varie, elles ont leur cytoplasme rempli de concrétions qui, après fixation au liquide de Bouin, se colorent très électivement par le vert lumière et revêtent l'aspect de petits cristaux (fig. 107). Ce mode de sécrétion très particulier ne se retrouve à aucun autre niveau dans le canal. Chaque cellule fait saillie individuellement dans la cavité, son extrémité se renflant en petites aspérités fongiformes au moment où la sécrétion s'effectue.

Dans la zone n°3, les éléments sont très différents des précédents (fig. 108). Leur cytoplasme est fortement vacuolaire, chaque vacuole contenant de petites concrétions, surtout abondantes au voisinage du noyau. Le noyau lui-même est logé dans une grande

vacuole; le pôle, qui est tourné vers la cavité du canal, est tronqué. La partie de la vacuole, qu'il laisse vide, est occupée par de fines concrétions. Dans ces cellules c'est évidemment le noyau qui préside à la sécrétion, tandis que, dans les cellules de la zone n° 2, c'est le cytoplasme.

Dans la deuxième spirale, on trouve encore trois zones distinctes : la première est celle de la glissière; les cellules n'y sont plus glandulaires. La deuxième s'étend latéralement sur toute la longueur qui correspond à la partie renflée des ampoules spermatiques. Les cellules y sont obliques par rapport au plan de symétrie du canal, très abondamment vacuolaires, et elles refoulent celles de la zone n° 3 qui ne sont plus divergentes et paraissent être inactives. A la fin de la deuxième spirale, cette zone n° 3 a complètement disparu. Peu à peu, dans la région où se produit la fragmentation du ruban unique en embases individuelles, la zone n° 1 s'atténue et disparaît. L'assise interne du canal est très mince et presque inexistante au voisinage de l'embase et à l'extrémité diamétralement opposée; elle ne prend une épaisseur constante que plus loin, dans la région où les spermatophores définitivement constitués se disposent transversalement. Il se différencie alors, le long d'une génératrice, une sorte de pli rentrant où les éléments ont une taille supérieure aux autres et un rôle sécréteur manifeste (fig. 109). Leur cytoplasme contient de grosses concrétions à aspect cristallin, colorables par le vert lumière, et elles ont un plateau strié. Celles du pourtour du canal sont cubiques (fig. 110); leur cytoplasme, très dense, renferme aussi des concrétions qui, placées le plus souvent au voisinage du noyau, se colorent par le vert lumière, mais qui sont moins abondantes que dans le repli impair. Elles donnent naissance à une substance qui lubrifie le tube et emballe les spermatophores. Dans cette partie distale, les ampoules sont unies entre elles par une sorte de mucus qu'il faut dilacérer pour isoler les spermatophores, si on veut les examiner isolément. Cette région terminale du canal est le siège de contractions contribuant à faire avancer les spermatophores. La paroi externe musculaire est particulièrement bien développée : de véritables muscles s'y individualisent. Ils ont une direction longitudinale dans leur ensemble. On en compte neuf, disposés symétriquement de part et d'autre du plan diamétral qui passe par le repli glandulaire de la couche interne. Au voisinage de ce repli il n'y a pas de muscles.

### **Structure du canal déférent d'*Eupagurus cuanensis*.**

Il existe, nous l'avons vu, une étroite ressemblance entre les phénomènes du début de la formation des spermatophores, chez les *Eupagurus* étudiés jusqu'ici. L'analogie de structure du canal n'est pas moins frappante. Je ne la décrirai donc point pour *Eupagurus cuanensis*. On trouve, comme précédemment, trois zones symétriques par rapport à un plan diamétral; les cellules de la glissière donnent la partie moyenne de l'embase, les éléments latéraux le pourtour de cette embase, les autres une substance qui lubrifie le canal et contribue au durcissement de la coque des ampoules spermatiques. Puis la zone de ces cellules convergentes disparaît, et il ne reste que deux catégories d'éléments, d'ailleurs non glandulaires. A l'endroit où s'opère la séparation des embases individuelles des spermatophores, la lumière du canal est telle que deux bourrelets cellulaires latéraux très développés peuvent venir s'appliquer contre le fond de la glissière et interrompre ainsi le passage de l'embase. Ce rapprochement s'opère sous le jeu de contractions, et doit vraisemblablement contribuer à fragmenter le ruban

qui arrive de la deuxième spirale. La disposition que je viens de signaler est localisée sur un court trajet. Dans une partie plus distale, la couche interne prend une épaisseur à peu près constante, mais il s'y différencie bientôt un repli longitudinal où les cellules prennent un grand développement et se caractérisent par un gros noyau; elles contrastent avec les autres. Leurs sécrétions sont d'ailleurs différentes: celle du repli est un mucus unissant les extrémités des ampoules spermatiques, l'autre unit entre elles les embases qui sont placées contre la paroi. Le colorant de Mallory permet de distinguer ces corps qui ont des affinités chromatiques différentes.

### Structure du canal déférent d'*Anapagurus hyndmanni*.

#### I. — CANAL DROIT

Le début, jusqu'à la deuxième spirale, est identique à celui des *Eupagurus*. Le parallélisme entre la forme de l'organe et sa fonction se poursuit donc. A partir de la fin de la deuxième spirale, on ne distingue plus qu'une seule catégorie de cellules, d'ailleurs inactives, très grandes, et à noyau volumineux. On ne compte guère plus de huit à dix éléments dans une coupe transversale de l'assise interne. Deux replis latéraux font saillie dans la lumière, séparant l'embase de l'ampoule, sauf dans la région axiale. Mais cette disposition disparaît dans la partie distale du canal où les éléments sont régulièrement serrés les uns contre les autres, et où l'assise musculaire s'épaissit, individualisant des muscles longitudinaux nombreux. On ne trouve pas de repli impair comme chez les *Eupagurus*; il y a ici deux replis latéraux dont la présence entraîne une symétrie bilatérale par rapport à un plan diamétral du canal.

#### II. — CANAL GAUCHE

On passe très rapidement ici de la structure uniforme de la première spirale à celle de la deuxième, où deux replis latéraux séparent ampoule et embase. Dans l'intervalle, on retrouve, sur de courts tronçons de canal, les zones que nous avons distinguées du côté droit chez les *Eupagurus*. Puis, au delà de la deuxième spirale, les cellules de l'assise interne deviennent imperceptibles, et on ne distingue bien que les deux replis qui persistent jusqu'à l'orifice de l'appendice copulateur. En somme, il n'y a pas de différence essentielle entre la structure des canaux qui produisent des spermatophores aussi différents au point de vue morphologique que le sont ceux de droite et de gauche des *Anapagurus*. Les dimensions du canal entrent seules en ligne de compte pour expliquer un dimorphisme aussi caractéristique.

Le tube arqué qui, du côté gauche, termine l'appareil génital, est constitué par la région terminale du canal déférent qu'entoure une gaine cuticulaire dont la chitine est épaissie le long d'une génératrice. Sous la cuticule se trouve l'hypoderme, qui est en continuité avec celui du corps. Entre cet hypoderme et l'assise musculaire du canal, se trouvent des muscles bien développés, localisés du côté opposé à l'épaississement chitineux de l'enveloppe. Cette structure persiste d'un bout à l'autre de la crosse génitale. Les contractions des muscles insérés sur l'enveloppe contribuent à resserrer le canal et à faire circuler vers l'orifice génital les spermatophores énormes qu'il contient, et que sa paroi musculaire propre ne suffirait pas à faire progresser.

**Structure du canal déférent de *Diogenes pugilator*.**

Dès la fin de la première hélice, deux zones s'individualisent; la plus rapprochée de l'axe de l'hélice a des éléments très serrés, dont les noyaux sont au voisinage de l'assise musculaire; l'autre a des cellules irrégulières non glandulaires. La première zone prend une grande extension au niveau où les embases sont sécrétées, et c'est elle qui produit la substance qui les constitue. Un peu plus loin, elle cesse d'être fonctionnelle et son importance diminue. Ce sont les éléments latéraux qui se développent; ils produisent les pédicules des spermatophores. Les noyaux sont périphériques. A leur voisinage on voit apparaître des plaquettes sidérophiles qui représentent la sécrétion.

Dans le fuseau, où les pédicules s'étirent, on distingue une glissière à éléments courts qui guide les embases, et, latéralement, deux bourrelets tels qu'ils délimitent un espace aplati en lame où se trouvent les pédicules. Les ampoules circulent dans une sorte de canal dont les éléments sont aplatis.

Les bourrelets latéraux s'atténuent beaucoup dans l'étroit couloir qui suit le fuseau, reprennent une certaine importance un peu plus loin, puis l'un d'eux disparaît et l'autre se transforme en un minuscule éventail d'éléments interposé dans la partie distale. Ce groupement impair n'a pas d'autre rôle que celui de guider les embases qui cheminent l'une derrière l'autre en s'appuyant sur lui, et il constitue l'élément essentiel qui détermine un plan de symétrie dans le canal. Les cellules internes, à ce niveau, sont glandulaires; elles produisent un mucus qui emballe les spermatophores dans un tube dont la section ne correspond pas à la forme du contenu.

---

## CONCLUSIONS MORPHOLOGIQUES DE LA PREMIÈRE PARTIE

---

Les recherches précédentes nous permettent d'énoncer les conclusions suivantes relatives aux spermatophores et aux canaux déférents des *Pagures*.

### I. — Spermatophores.

1° CONSTITUTION. — Ce sont des réservoirs spermatiques destinés à disséminer les éléments génitaux. Ils comportent chacun une ampoule à spermatozoïdes et un pédoncule terminé par une partie glutineuse, l'embase, destinée à fixer l'appareil sur les supports, en particulier à la surface du corps des femelles.\*

Les spermatophores sont faits de substances anhistes dont la nature varie dans les différentes parties de ces appareils et varient également suivant les espèces. Ces substances sont sécrétées par la tunique interne du canal déférent, à des niveaux déterminés. Leur nature n'est pas connue; on les distingue les unes des autres d'après leurs affinités chromatiques.

Chaque espèce de pagures a des spermatophores de forme et de taille déterminées. Cependant, chez certains de ces crustacés, les canaux déférents droit et gauche donnent des spermatophores différents.

Il y a lieu de distinguer les spermatophores libres et les spermatophores solidaires.

En ce qui concerne la morphologie générale, il faut remarquer que certains spermatophores ont une petite annexe spermatique, le corpuscule accessoire, les autres en étant dépourvus. Ce corps particulier n'a d'ailleurs aucun rôle précis.

2° MODE DE FORMATION. — Il y a deux modes de formation essentiels des spermatophores dans le canal déférent des *Pagures* :

a) Fragmentation du flux spermatique en bâtonnets.

b) Fragmentation du flux spermatique en arceaux.

Dans le premier cas, le flux ondule en sinusoïde dont les arcs supérieurs se séparent; dans le second cas, des tronçons cylindriques successifs sont unis entre eux par de petites ampoules intercalaires qui sont les corps accessoires.

La fragmentation du flux a lieu dans une région déterminée du canal déférent qui est le point de changement de sens de l'enroulement géométrique que présente celui-ci.

## II. — Morphologie du canal déférent.

Le canal est constitué par deux tuniques superposées, l'une externe musculaire, l'autre interne glandulaire. Celle-ci a des aspects variables suivant les diverses régions du canal. Elles sécrètent les substances dont sont faits les spermatophores.

Le canal déférent a toujours deux enroulements géométriques consécutifs inverses : deux hélices, deux spirales ou une hélice et une spirale. Dans le premier enroulement, le flux spermatique est endigué; au point d'inflexion, il se fragmente. Dans le deuxième enroulement, les spermatophores se constituent.

La partie distale du canal est une sorte de réservoir de spermatophores.

Dans les canaux à hélices, le flux ondule en sinusoïde; dans les autres, il se fragmente en formant des bâtonnets. Les canaux à hélices donnent des spermatophores sans corps accessoires.

Mis à part le cas de dimorphisme des spermatophores, qui est lié à une morphologie spéciale de chaque canal déférent (*Anapagurus*), les canaux droit et gauche sont identiques dans une espèce donnée.

Il y a une relation étroite entre la morphologie des diverses parties du canal déférent et leur rôle. De l'aspect extérieur de l'organe on peut déduire sa physiologie.

---