

## DEUXIÈME PARTIE

---

### CHAPITRE PREMIER

---

# SPERMATOPHORES DES GALATHÉES ET DES PORCELLANES

---

#### **Formation des spermatophores chez les Galathéides.**

Les spermatophores des Galathéides se rapprochent de ceux des Pagures. Chez les Pagures, on trouve des ampoules sans pédicules, portées par des embases plus ou moins individuelles, et des ampoules à pédicules, unies entre elles et solidaires d'un même ruban continu. Les spermatophores des Galathéides procèdent à la fois de ces deux dispositions différentes; les ampoules sont dépourvues de pédicules et portées par un même ruban continu. Elles présentent en outre un spermatophore accessoire toujours vide.

#### GALATHÆA SQUAMIFERA (LEACH.)

L'ensemble de l'appareil génital comprend deux masses testiculaires étalées à la surface du foie, de part et d'autre de l'estomac. Chacune de ces masses, d'un blanc opaque, est en réalité constituée par la juxtaposition des multiples sinuosités d'un tube glandulaire générateur d'éléments sexuels. Au-dessous de l'estomac, sur la ligne médiane, les testicules sont unis l'un à l'autre par un fin tractus où ne s'effectue aucune production de sperme. C'est un pont qui relie entre elles les deux masses génitales. A partir du niveau du cœur, les canaux déférents font suite aux testicules; ils sont placés de part et d'autre du tube digestif. Chacun d'eux est très abondamment sinueux et forme une masse vaguement conique, entourée d'une fine membrane. Le sommet de chacun de ces cônes est dirigé vers l'avant. Le diamètre du canal grandit au fur et à mesure que l'on approche de l'orifice génital.

Pour examiner le canal, il suffit de le dérouler en l'étirant. On remarque que le début est formé de deux portions rectilignes entre lesquelles se trouve une hélice à tours serrés, qui ne joue d'ailleurs aucun rôle spécial.

Plus loin, on rencontre deux hélices successives inverses l'une de l'autre, dont les tours sont au nombre de onze en moyenne. Les sinuosités deviennent ensuite irrégulières jusqu'au bout. La disposition des deux hélices inverses est analogue à celle que nous avons déjà rencontrée chez certains Pagures (*Diogenes*, *Clibanarius*) et, comme chez ces Anomoures, c'est au point où a lieu le changement de sens de l'hélice que le

flux spermatique se débite en ampoules successives. Mais, au lieu d'un mouvement nettement sinusoïdal du flux de sperme avec formation d'ares, il se produit ici le même phénomène que chez les *Eupagurus* : des bâtonnets spermatiques séparés par une zone vide de spermatozoïdes se succèdent. La partie intermédiaire correspond au corps accessoire des Pagures.

Nous trouvons ainsi réalisé, dans un enroulement en hélice, le processus de fragmentation qui, chez les Pagures, est réservé à l'enroulement en spirale. Ici, le mouvement sinusoïdal existe, mais il est peu apparent, la moitié antérieure de chaque arc dégénéral aussitôt au profit de l'autre. L'aspect qui aurait dû être réalisé d'emblée n'apparaît que secondairement. Chaque demi arc rempli de sperme, qui se présente d'abord comme une olive à direction oblique, se couche le long du canal et acquiert la forme d'une ampoule de *Clibanarius*. Mais ici, à chaque ampoule est annexé le rudiment vide d'un corps accessoire. Cette forme n'est que transitoire; par compression mutuelle, dans une portion du canal où la lumière devient légèrement plus grande, ces ampoules s'allongent et elles ne tardent pas à ressembler à celles des spermatophores d'*Eupagurus cuanensis*. En même temps que leur modelage s'opère, une sécrétion de la glissière vient constituer une embase continue, ruban sur lequel se soudent les ampoules en formation. En définitive, une série linéaire de spermatophores solidaires, de très petite taille, circule à la manière de bagages sur un chemin roulant. Bientôt, le ruban mobile ondule dans son plan, décrivant une sinusoïde, tassée suivant sa longueur, de telle sorte que deux bords consécutifs du ruban se touchent et qu'il se constitue une bande secondaire fictive, sur laquelle les ampoules spermatiques sont en ligne sinusoïdale. Quand cet ensemble arrive à l'orifice génital, le ruban se déroule mais les ampoules restent fixées sur lui. Elles ne deviennent jamais libres, et c'est là ce qui les rapproche des spermatophores de *Pagurus*, *Diogenes*, *Clibanarius*, déjà étudiés.

La déhiscence peut se produire dans le bleu de méthylène à 5%. Il se fait une ouverture au sommet de chaque ampoule et les spermatozoïdes sont projetés à une distance de la capsule égale à sa propre longueur. Quelques éléments restent le plus souvent dans la coque. Il est donc extrêmement facile de provoquer l'expulsion du sperme. Ce caractère est propre aux *Galathæidæ*. Ni les spermatophores des Pagures, ni les ampoules sessiles des Crabes ne laissent échapper leur contenu sous l'action des agents chimiques divers.

#### GALATHÆA STRIGOSA

L'appareil génital mâle de cette Galathée est analogue au précédent : fine anastomose testiculaire n'ayant aucun rôle apparent, et canaux déférents en masses coniques contenues dans une enveloppe. Le gauche est en général plus développé que le droit.

Le premier enroulement est, ici aussi, une double hélice, à tours serrés, dont les deux moitiés sont inverses l'une et l'autre, et qui comptent le même nombre de spires (10 en moyenne).

Le mode de formation des ampoules est assez particulier et, bien qu'on aboutisse finalement à l'élaboration de spermatophores très semblables à ceux des *Eupagurus*, la fragmentation du sperme se rapproche étrangement de l'un des modes que nous étudions chez les Crabes (*Portunus*). *Galathæa strigosa* constitue, à cet égard, un véritable

intermédiaire entre les Anomoures et les Brachyures, puisque des ampoules pédunculées solidaires s'y forment suivant un processus réservé aux spermatophores sessiles. Seul, un examen très minutieux permet de saisir cette dualité, car le processus lui-même est masqué. Les masses spermatiques sont, dès le début, en apparence, identiques à celles des *Eupagurus*. Pour bien voir le phénomène, il faut vider le canal déférent de son contenu à partir du point où a lieu le changement de sens de l'hélice.

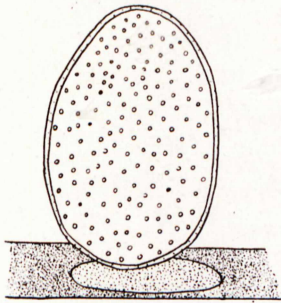


FIG. 113.  
Spermatophores  
de *Galathea squamifera*.

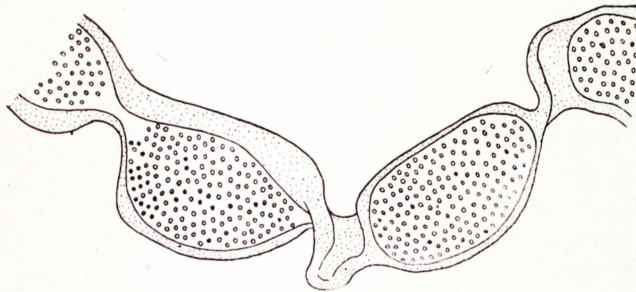


FIG. 114.  
Formation des spermatophores de *Galathea strigosa*.  
Les replis intercalés entre les masses spermatiques  
représentent de faux corps accessoires.

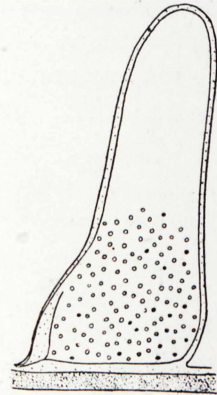


FIG. 115.  
Spermatophores de  
*Galathea strigosa*.

La gaine qui entoure le sperme, insensible au bleu de méthylène, se colore au contraire très bien par le bleu trypan. Au moment où le flux spermatique, entouré de sa gaine, arrive dans le pont qui relie les deux hélices inverses, il a une certaine consistance et sa forme est celle du moule interne du canal. Les courbures de ses diverses génératrices doivent changer dans la deuxième hélice. Ce changement ne se fait pas par déformation continue, mais au contraire par apparition de coupures brusques au début de cette deuxième hélice. Le flux de spermatozoïdes se segmente en tronçons dont la longueur est déterminée par celle du pont qui unit les hélices. Ces tronçons sont donc égaux; mais la gaine qui entoure le sperme ne se fragmente pas; elle reste continue et souple, et elle se plie entre deux tronçons consécutifs. Elle constitue ainsi un repli intercalaire, vide d'éléments génitaux, qui est en tous points semblable à un corps accessoire vide. L'évolution ultérieure des ampoules se calque sur celle dont j'ai parlé à propos de *Galathæa squamifera*. Cependant, ici, les ampoules sont beaucoup plus grandes et plus remplies de sperme; elles ressemblent étrangement à celles d'*Eupagurus cuanensis*, et leur embase commune se fragmente par simple traction en embases individuelles (fig. 113).

*Galathæa strigosa* est l'espèce qui, par la forme de ses spermatophores, se rapproche le plus des Pagures, et qui, par le mode de formation, se rapproche le plus des Crabes (fig. 114 et 115).

Du dimorphisme des canaux déférents droit et gauche résulte un dimorphisme des corps spermatiques qui se manifeste surtout dans la taille. Ce fait encore rappelle le dimorphisme, d'ailleurs plus complexe, signalé chez les *Anapagurus* et *Eupagurus bernhardus*.

## PORCELLANIDÆ

**Porcellana logicornis — Porcellana platycheles**

Le canal déférent n'est pas logé dans une enveloppe; il est, au contraire, irrégulièrement enroulé comme ceux des Crabes. Il présente, à son début, une double hélice, dont les quatre premiers tours sont inverses des quatre suivants. Au changement de rotation, de petites parcelles spermatiques s'isolent goutte à goutte, suivant le procédé précédemment étudié. La gaine qui entoure les îlots de sperme se comporte à leur égard comme un tube élastique qui les moule étroitement et se resserre entre deux masses. Une substance sécrétée par la glissière vient rendre rigide une génératrice

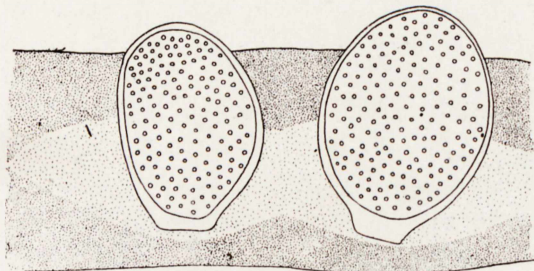


FIG. 116.

Spermatophores de *Porcellana longicornis*  
portés par une embase commune.

de la file ainsi constituée; elle représente l'embase commune des ampoules en voie de formation. Ces ampoules deviennent ovoïdes; elles sont, par leur taille, leur forme et la simplicité de leur constitution, très analogues aux spermatophores non pédonculés des Brachyures, et n'en diffèrent que par le fait de leur soudure à un même ruban. Il est indéniable que *Porcellana* représente le stade ultime de passage entre la forme pédonculée et la forme sessile des spermatophores. Le mode

de séparation des gouttes de sperme et celui d'élaboration des ampoules sont analogues à ce que nous verrons pour les *Portunus* (fig. 116).

Si on voulait classer les spermatophores d'après leur degré de complication, il faudrait utiliser la progression suivante, indiquant un ordre de complication décroissante :

**Spermatophores pédonculés.**

- 1° A pédicule :  
*Pagurus*,  
*Clibanarius*,  
*Diogenes*.
- 2° Sans pédicule :  
*Eupagurus*,  
*Anapagurus*.
- 3° Sans pédicule, à embase unique :  
*Calathæa*,  
*Porcellana*.

**Spermatophores non pédonculés.**

Crabes et Oxystomes.

Dans la partie distale du canal déférent, le ruban qui porte les ampoules ondule en zig-zag, simulant un support secondaire qui tapisse l'intérieur du canal.

Chez *Porcellana platycheles*, les ampoules ont l'aspect d'ovules campylotropes, leur coque étant étirée en une sorte de pied qui s'insère sur le ruban d'embase.

## CHAPITRE II

---

# SPERMATOPHORES NON PÉDONCULÉS

---

### SPERMATOPHORES DES CRABES

L'étude des spermatophores pédonculés des Crustacés Décapodes, qui se réduit à celle des spermatophores des Pagures et des Galathées, m'a entraînée à de longs développements, par suite de la grande diversité que ces corps présentent dans les différentes espèces. Celle des ampoules non pédonculées sera au contraire extrêmement brève. On les rencontre chez les Oxystomes et les Brachyures. La morphologie de l'appareil génital, le mode de formation des ampoules, sont très analogues dans les diverses espèces; aussi y a-t-il lieu de grouper les faits caractéristiques. Dans l'exposé qui va suivre, je donnerai donc sommairement, pour chacune des espèces étudiées, les détails qui lui sont particuliers; je ne décrirai le mode de formation des ampoules que pour une espèce type à laquelle les autres pourront être ramenées.

Il y a, en effet, trois modes principaux de fragmentation du flux spermatique en ampoules.

Dans le premier cas, le diamètre interne du canal déférent est nettement supérieur au diamètre d'un spermatophore; plusieurs ampoules prennent naissance simultanément. On peut ramener à ce type : *Macropodia rostrata*, ainsi que tous les *Inachus*, *Maia*, *Pisa*, *Cancer* et *Carcinus*.

Dans le deuxième cas, le diamètre interne du canal est égal à celui d'un spermatophore. Il ne se fait alors qu'une seule ampoule à la fois, et le point où a lieu la scission de la colonne spermatique sépare une zone à sperme d'une zone à spermatophores. Ce mode de formation existe chez les *Portunus*.

Le troisième cas est celui que fournit une seule espèce : *Eurynome aspera*. Les spermatophores sont élaborés dans une portion de canal déférent dont le diamètre interne est légèrement supérieur à celui d'un spermatophore. Il se fait alors deux spermatophores à la fois.

Parmi les Oxystomes et Brachyures étudiés, certaines espèces ne produisent pas de spermatophores. Ce sont : *Dromia vulgaris*, *Dorippe lanata*, *Ebalia cranchi*, *Xantho floridus*, *Xantho hydrophilus*. Je ne dirai qu'un mot de leur appareil génital et des productions qu'on y rencontre.

### Morphologie de l'appareil génital des Brachyures et des Oxystomes.

L'appareil génital mâle des Brachyures et des Oxystomes se présente comme étant formé de deux tubes fortement sinueux, ayant dans l'ensemble un parcours plus ou moins parallèle. Pour les mettre en évidence, il suffit d'enlever la région dorsale de la carapace thoracique. La masse blanche qui recouvre en partie le foie et côtoie l'estomac est le testicule; celle qui lui fait suite et côtoie l'intestin est le canal déférent. L'appareil génital est d'un blanc nacré au niveau du testicule, blanc mat au niveau du canal déférent, en particulier aux endroits où les spermatophores sont accumulés. Les deux tubes génitaux droit et gauche, parallèles et identiques entre eux, ne sont pas toujours indépendants l'un de l'autre. Chez la plupart des espèces, ils sont soudés par une anastomose qui a lieu soit au niveau du testicule, soit entre les canaux déférents, dans leur partie proximale. L'étude de ces anastomoses a été faite par GROBBEN sur un certain nombre de Crustacés décapodes; je l'ai reprise ici et surtout complétée, les espèces que j'ai eues à ma disposition étant, pour la plupart, différentes des siennes.

Si on considère l'ensemble des Crustacés étudiés ici, on constate que la dépendance mutuelle des canaux déférents et des testicules, presque toujours constante chez les Crabes, que l'on retrouve parfois chez les Galathéides, n'existe pour ainsi dire plus chez les Pagures. Seul, *Diogenes pugilator* a des testicules en continuité. Or, *Diogenes* mis à part, il y a coïncidence entre la présence d'anastomose des conduits génitaux et celle de spermatophores non pédonculés. Ainsi, les ampoules sans pédoncules peuvent contenir le sperme mélangé des deux testicules, tandis que les spermatophores pédonculés des Pagures ne contiennent jamais que le sperme du testicule correspondant au canal d'où ils sont issus.

Étudions maintenant la disposition des anastomoses dans les espèces que j'ai signalées au début de ce travail.

Les rares exemples que j'ai vus de Brachyures à canaux déférents et testicules non anastomosés sont fournis par *Dromia vulgaris*, *Ebalia cranchi* et *Cancer pagurus*. Chez *Ebalia cranchi*, les testicules sont doubles de part et d'autre, composés chacun de deux glandes identiques s'unissant à leur extrémité pour former un seul canal vecteur de sperme. Le sperme contenu dans les spermatophores d'un même canal déférent ont une double origine, mais il n'y a aucune relation entre les côtés droit et gauche de l'appareil tout entier.

*Cancer pagurus* présente une disposition analogue de l'appareil génital, mais le canal déférent qui fait suite à chaque glande testiculaire est déjà individualisé au moment où se fait la réunion de deux branches d'un même côté.

Pour les autres Crabes, l'union a toujours lieu en un point du tube génital où les spermatozoïdes peuvent se mélanger. En d'autres termes, l'anastomose se trouve toujours avant le point où se produit la fragmentation du flux spermatique. Les spermatophores sont élaborés par un canal déférent donné, mais les spermatozoïdes qu'ils contiennent ont une double origine.

Il y a lieu de distinguer cinq modes d'anastomose :

1° Les testicules sont en continuité, c'est-à-dire que la soudure a lieu aux extré-

mités proximales des deux glandes. L'appareil génital tout entier est alors en U, les testicules constituant la région courbe, les canaux déférents représentant les branches parallèles. Ce cas est réalisé chez *Atelecyclus septemdentatus*.

2° L'anastomose est un pont entre les testicules et est constituée elle-même comme une glande testiculaire fonctionnelle. Il y a tout lieu de croire que le sperme qu'elle émet se déverse en partie du côté droit, en partie du côté gauche. Dans ce cas, le sperme qui arrive dans un canal déférent donné provient du testicule correspondant et, en outre, du pont intertesticulaire, mais n'est pas un mélange de spermatozoïdes venus de droite et de gauche. Le pont d'union n'est donc pas une simple anastomose livrant passage aux éléments d'un côté à l'autre. On est amené à se demander comment s'est produit ce pont testiculaire. La disposition de l'appareil génital mâle d'*Ebalia cranchi* permet de concevoir l'origine de ce pont. Le testicule d'un côté donné est bifide. Supposons que la branche gauche du testicule droit se soude avec la branche droite du testicule gauche : il en résulte un pont testiculaire unissant les deux tubes génitaux. Le sperme sécrété ne continue pas moins à passer de la moitié droite du pont testiculaire dans le canal déférent droit, et de la moitié gauche dans le canal gauche.

Chez un grand nombre d'espèces, parmi celles que j'ai étudiées, on trouve un appareil génital à pont d'union testiculaire. Telles sont par exemple : *Maia squimado*, *Dorippe lanata*, les *Portunus*, *Eurynome aspera*, *Eriphia spinifrons*, *Pachygrapsus marmorotus*.

3° L'anastomose est un pont entre les canaux déférents. Il semble que, dans ce cas, les spermatozoïdes provenant des deux testicules puissent se mélanger. Pratiquement, il n'y a mélange que lorsque l'union des deux canaux droit et gauche est une véritable soudure comportant confluence sur un certain trajet. Le pont transversal n'est pas un véritable passage permettant les échanges; il est trop étroit pour permettre une double circulation de spermatozoïdes. Ce pont sert tout au plus de relai. On le trouve chez *Xantho floridus*, *Xantho hydrophilus*, *Lambrus massena*, *Ethusa mascarone*.

4° Il y a véritable soudure entre les canaux déférents droit et gauche d'un même individu. La soudure peut intéresser une portion plus ou moins longue, mais elle est telle que les spermés des testicules des deux côtés se trouvent fatalement mélangés, brassés, et, dans ce cas, les spermatophores d'un côté quelconque de l'appareil génital contiennent sûrement des spermatozoïdes des deux testicules. C'est le seul cas de mélange parfait des spermés. Il est réalisé chez les *Inachus*, *Macropodia rostrata*, *Pisa tetraodon*, *Pisa armata*.

5° Les canaux déférents droit et gauche sont unis entre eux par un tube glandulaire qui, dans sa région médiane, fonctionne comme testicule, ce testicule intermédiaire étant intercalé entre deux canaux vecteurs de sperme. Ce cas peut être considéré comme résultant de la soudure des lobes testiculaires internes d'un appareil génital analogue à celui de *Cancer pagurus* (voir fig. 131). Le canal d'union des parties droite et gauche n'est pas une anastomose servant au mélange des spermés : le canal déférent droit reçoit du sperme du testicule auquel il fait suite, et du sperme de la partie droite du testicule intercalaire placé dans le pont d'union. Le canal gauche reçoit lui aussi du sperme de deux origines, mais il n'y a pas mélange des spermés d'un côté à l'autre. (*Pilumnus hirtellus*.)

Je résumerai dans un tableau les diverses positions de l'appareil génital chez les Brachyures et les Oxystomes :

|   |   |
|---|---|
|   | <i>Atelecyclus septemdentatus.</i> (Soudure de l'extrémité libre des testicules.)   |
| <i>Cancer pagurus.</i> (Canaux séparés. Testicule et partie proximale du canal déférent bifides.) | <i>Pilumnus hirtellus.</i> (Pont transversal formé d'un testicule médian intercalé entre deux canaux vecteurs de sperme.) |
| <i>Ebalia cranchi.</i> (Canaux séparés à testicules bifides.)                                     | <i>Maia squinado.</i>   |
|   | <i>Dorippe lanata.</i>  |
|   | <i>Portunus holsatus.</i>   |
|   | <i>P. depurator.</i>  |
|   | <i>P. arcuatus.</i>   |
|   | <i>P. puber.</i>  |
|   | <i>Eurynome aspera.</i>   |
|   | <i>Eriphia spinifrons.</i>  |
|   | <i>Pachygrapsus marmoratus.</i>   |
|   | (Pont transversal testiculaire entre les testicules droit et gauche.)   |
|   | <i>Xantho floridus.</i>   |
|   | <i>X. rivulosus.</i>  |
|   | <i>Lambrus massena.</i>   |
|   | <i>Ethusa mascarone.</i>  |
|   | (Pont transversal vecteur de sperme.)   |
|   | <i>Inachus dorsettensis.</i>  |
|   | <i>I. dorhynchus.</i>   |
|   | <i>I. thoracicus.</i>   |
|   | <i>Macropodia rostrata.</i>   |
|   | <i>Pisa tetraodon.</i>  |
|   | <i>Pisa armata.</i>   |
|   | (Soudure longitudinale des canaux déférents.)   |

Il y a une si grande analogie de forme entre les appareils génitaux des Brachyures et des Oxystomes dont nous nous occupons ici, que certaines remarques relatives à la morphologie générale s'imposent. Elles s'appliquent à tous les exemples qui seront mentionnés plus loin.

Le testicule prend le nom de canal déférent au moment où il cesse d'être générateur de sperme. On peut y distinguer alors, jusqu'à l'orifice génital, un certain nombre de régions. C'est la partie rétrécie, de diamètre minimum, faisant immédiatement suite au testicule, qui est le siège de l'élaboration des spermatozoaires. Les ampoules formées circulent dans un conduit plus ou moins dilaté, quelquefois glandulaire. La zone glandulaire est, chez un grand nombre d'espèces, élargie en une ampoule volumineuse à l'extrémité du conduit éjaculateur. La partie distale du canal est filiforme et identique dans tous les cas.

Les spermatozoaires sessiles ont tous la même forme. Ils se composent d'une masse de sperme entourée d'une capsule continue, transparente, résistante et imperméable.

Ce sont des sphères plus ou moins parfaites ou des ellipsoïdes. Leur taille n'est pas nécessairement fixe pour une espèce donnée. Les espèces chez lesquelles les ampoules spermatiques se forment l'une après l'autre et sont soumises à un calibrage, ont un diamètre à peu près constant et une forme très sensiblement sphérique. Les espèces où plusieurs ampoules s'élaborent simultanément donnent des corps assez réguliers de forme mais les uns très grands, les autres très petits, et contenant, bien entendu, un nombre variable d'éléments sexuels plus ou moins en rapport avec leur taille. Ainsi, une espèce donnée ne peut pas être caractérisée par la taille et la forme de ses spermatophores. On peut indiquer deux limites, inférieure et supérieure, entre lesquelles leur diamètre varie, mais on conçoit qu'il est impossible d'inférer du simple examen des spermatophores, l'espèce d'où ils proviennent. Ils se différencient donc en cela, encore, des ampoules pédonculées. La simplicité et la rapidité du mode de formation des spermatophores non pédonculés expliquent et conditionnent leur présence, en nombre considérable, dans un canal déférent donné. Inversement, la complexité de structure et d'élaboration des spermatophores pédonculés est liée à leur moins grande abondance, mais aussi à la plus grande précision d'une forme immuable. On peut toujours déterminer un Pagure par le simple examen d'un de ses spermatophores, tandis que l'étude morphologique d'un spermatophore non pédonculé ne permet de rien conclure relativement à son origine. Il semble, qu'à ce point de vue, les Pagures soient plus évolués que les Crabes et les Oxystomes.

#### DROMIA VULGARIS (H. MILNE-EDWARDS)

Le testicule est très développé et étalé à la surface du foie. Il se prolonge par un canal déférent d'abord extrêmement étroit, où les spermatozoïdes circulent l'un derrière l'autre, mais où aucun phénomène de groupement de sperme ou de sécrétion d'une substance quelconque ne se produit. Puis le diamètre du canal croît progressivement jusqu'à l'orifice génital. On peut distinguer deux zones de largeur à peu près égale, irrégulièrement et fortement sinueuses (fig. 117). La première a un aspect brillant dû à la présence, autour du flux spermatique axial, d'un manchon constitué de parcelles d'une substance spéciale très brillante. Ces parcelles sont des gouttes accolées les unes aux autres, translucides, incolores, d'une matière de très faible densité (fig. 118). A l'intérieur de cette gaine, le sperme est fortement comprimé et les mouvements péristaltiques auxquels il est soumis ont déterminé dans la masse des stries qui restent visibles à travers la paroi du canal. Dans une deuxième partie, on ne trouve plus trace de gaine brillante, et le flux spermatique lui-même prend fin. La paroi devient épaisse et la lumière du canal ne contient plus que des bâtonnets ou des globules d'aspect hyalin, différents de ceux qui constituaient l'enveloppe précédente (fig. 119). Ainsi, dans la zone la plus distale, il n'y a pas de spermatophores.

Tous les individus que j'ai examinés, soit au printemps, soit à l'automne, étaient en parfait état d'activité sexuelle, et j'ai tout lieu de croire qu'ils correspondaient à des cas normaux. On est donc amené à conclure que l'émission de sperme ne peut se faire qu'après celle des globules hyalins. D'autre part, on ne trouve aucun spermatophore, même de petite taille.

Si on fait une coupe dans la partie moyenne du canal, c'est-à-dire dans celle qui

contient à la fois le sperme et la gaine de corpuscules brillants on voit une paroi constituée par deux assises cellulaires, l'une externe, très mince, l'autre interne, plus épaisse (cinq fois environ) et glandulaire. Le sperme, agglutiné grâce à une substance d'emballage, occupe la région axiale du canal et y est maintenu par un mucus auquel sont mélangés des corps sidérophiles à aspect spongieux. Ces corps sont percés de

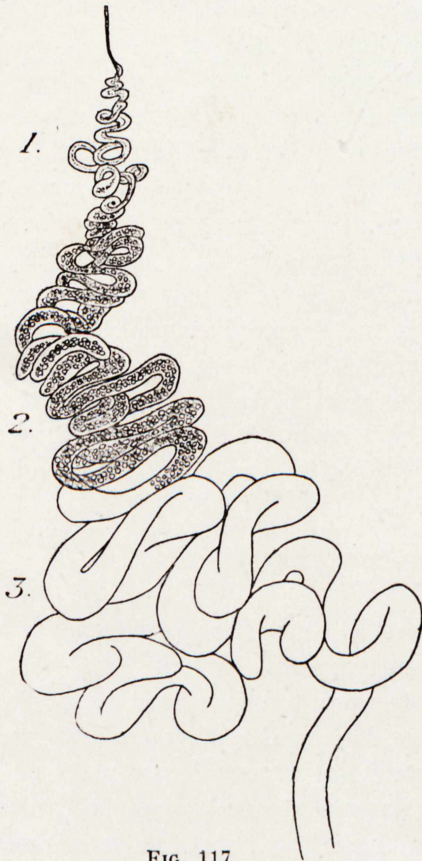


FIG. 117.

Canal déférent de *Dromia vulgaris*.  
1. Région à sperme; 2. Région où le sperme est entouré d'un manchon de corpuscules brillants; 3. Partie distale contenant des corps hyalins.

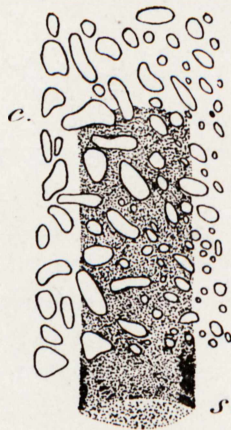


FIG. 118.

Contenu du canal déférent dans la partie moyenne.  
s : sperme;  
c : corps brillants.

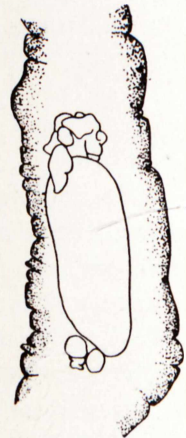


FIG. 119.

Partie distale du canal déférent contenant des masses hyalines.

multiples petites perforations circulaires. Dans la zone distale du canal, celle qui est dépourvue de sperme, les deux couches circulaires de la paroi ne présentent pas de différence essentielle avec celles de la région précédente; le contenu de la lumière est, par contre, totalement différent. Dans un mucus très largement réparti, se trouvent des plaquettes éosinophiles de diverses tailles; à certaines d'entre elles sont accolés des grains ou des calottes sidérophiles plus ou moins enveloppantes. Entre la paroi et le mucus, on voit d'énormes masses sidérophiles percées de cavités, la plupart très grandes. Ces masses sont des globules hyalins qui occupent la plus grande partie de l'espace libre au voisinage de l'orifice génital.

## DORIPPE LANATA (LINNÉ)

Il y a une analogie étonnante entre la morphologie et la physiologie des canaux déférents de *Dromia vulgaris* et de *Dorippe lanata*.

On trouve, du testicule à l'orifice génital, trois régions successives. Celle qui suit immédiatement le testicule est très étroite. Après un court trajet rectiligne, elle s'enroule irrégulièrement et ses sinuosités, tassées les unes contre les autres, constituent une sorte de pyramide. Sur tout son parcours, le canal est rempli de sperme (fig. 120). Puis vient une région plus dilatée, d'aspect hyalin, qui, comme chez *Dromia vulgaris*, est dépourvue de spermatozoïdes, mais contient des corps translucides en bâtonnets ou sphérules irréguliers, quelquefois d'assez grande taille. La partie terminale de l'appareil est un tube effilé, vide et à paroi mince.

L'analogie de la structure de la paroi et de la nature du contenu du canal est aussi frappante. On retrouve les deux assises cellulaires superposées, formant deux manchons emboîtés l'un dans l'autre. L'assise externe, très mince, est musculaire, l'assise interne, épaisse, est glandulaire. Exceptionnellement, au voisinage du testicule, la couche musculaire atteint une épaisseur considérable, elle est en réalité constituée par plusieurs assises superposées. C'est à cet endroit que le conduit génital est le siège de contractions intenses, assurant l'écoulement du sperme et le poussant dans les multiples circonvolutions où sa progression est difficile. Plus loin, les spermatozoïdes sont mélangés à des « éponges » sidérophiles. Les cellules musculaires ont repris leur disposition stratifiée et la lumière du canal est plus grande. Un mucus périphérique entoure la masse qui avance; le sperme est aggloméré le long de l'axe du canal, et les éponges intercalées entre lui et le mucus. Chaque éponge est constituée par une masse centrale faiblement colorable, et par une zone périphérique nettement sidérophile. Elle est très analogue à une éponge quelconque du canal déférent de *Dromia*. Par endroits, le canal émet des diverticules vers l'extérieur, sortes de replis où s'accumule une sécrétion basophile.

Dans la zone suivante, on rencontre des masses sidérophiles à larges cavités circulaires, et les éponges font défaut. Bien que je n'aie pas rencontré d'intermédiaire net entre une éponge et une des masses en question, j'incline à penser que les corps à grande cavité circulaire dérivent des éponges. Que deviendraient, en effet, ces dernières, si



FIG. 120.

Disposition générale de l'appareil génital de *Dorippe lanata*. Les testicules sont unis par une anastomose. Le canal déférent ne contient pas de spermatozoïdes.

on ne leur supposait pas un tel devenir ? On ne les trouve pas dans la partie distale du canal. Il est très probable que ces masses spongieuses s'accroissent par apposition de nouvelle substance sidérophile qui écarte les unes des autres les cavités déjà existantes et amène certaines à se fusionner. L'analogie de ces corps avec ceux de *Dromia vulgaris* est extrêmement nette. Ainsi, chez les deux espèces précitées, des appareils génitaux semblables produisent, dans des zones homologues, des sécrétions semblables, le sperme reste libre, il n'y a, à aucun moment, formation de spermatophores.

#### ETHUSA MASCARONE (HERBST)

Cette espèce qui, du point de vue systématique, se rapproche de *Dorippe lanata*, s'en éloigne beaucoup au point de vue qui nous occupe. Tandis que *Dorippe* n'a pas de spermatophores, *Ethusa* en a de très gros.

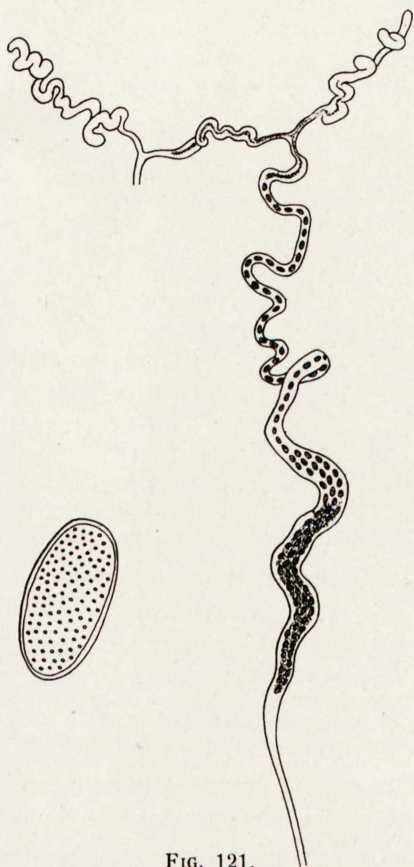


FIG. 121.

Disposition générale de l'appareil génital mâle d'*Ethusa mascarone*. Du sperme circule dans l'anastomose entre les côtés droit et gauche. Les spermatophores sont de très grande taille.

L'appareil génital présente un pont transversal qui unit les canaux déférents à leur origine et qui se montre rempli de sperme (fig. 121). Le canal lui-même comprend trois régions : 1° celle où le sperme avance ; 2° celle qui contient des spermatophores ; 3° la partie glandulaire terminale, vide. Entre la première et la deuxième se trouve le point où s'élaborent les spermatophores. C'est un point précis séparant nettement le sperme brut des spermatophores constitués. Au voisinage de ce point, la paroi glandulaire interne du canal sécrète une substance *b* qui forme un manchon autour des spermatozoïdes. Le complexe ainsi constitué est soumis, en un point précis, à l'effet de fortes contractions qui, à intervalles réguliers, étranglent le canal et en obturent la lumière. Il en résulte que la partie antérieure du flux se trouve isolée vers l'avant, et forme là une balle de sperme entourée d'une capsule continue qui comble exactement à son niveau la cavité du canal, comme celles qui la précèdent et qui ont été formées de la même façon. On a, sur une certaine longueur, une succession de grains de chapelet dont la taille est assez considérable pour qu'il soit possible de les compter à l'œil nu. Au-delà, le conduit s'élargit et les ampoules s'y accumulent jusqu'à la portion distale, qui n'en contient pas à l'état normal, mais qui doit les laisser passer une à une au moment de la fécondation.

Les spermatophores se constituent donc ici par un processus très simple. Le rythme régulier des contractions musculaires entraîne l'égalité de longueur des ampoules isolées, et, par suite, leur égalité de volume. Bien que, théoriquement, tous les spermatophores soient égaux,

il peut arriver que la contraction imparfaite du sphincter ne détache que partiellement une ampoule du flux spermatique, et que son isolement ne se produise que progressivement. Il se fait ainsi des ampoules difformes ayant un prolongement effilé terminal, ou une constriction médiane transversale, ou présentant une taille aberrante.

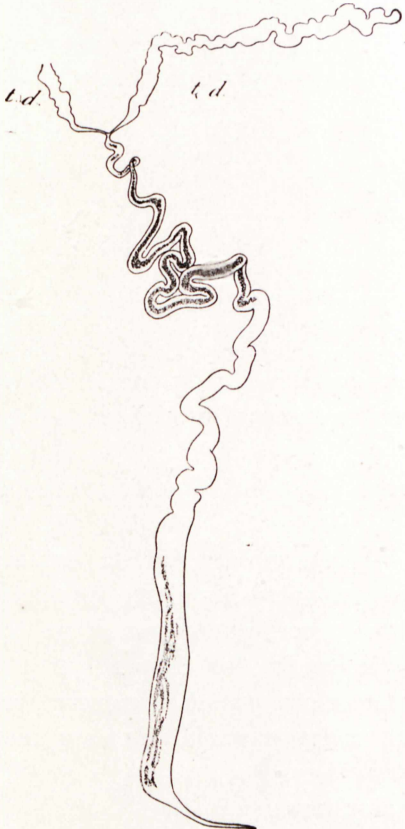


FIG. 122.

Côté droit de l'appareil génital d'*Ebalia cranchi*.  
Il ne contient pas de spermatophores.

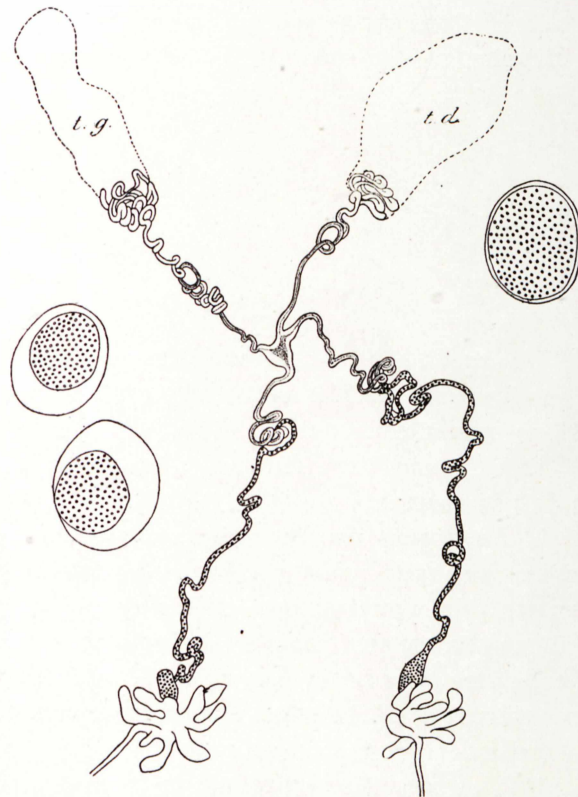


FIG. 123.

Appareil génital de *Macropodia rostrata* et spermatophores. Ceux qui sont placés à gauche sur la figure ont séjourné dans l'eau de mer.

Le mode de formation des spermatophores que je viens d'indiquer ne se retrouve chez aucun autre Oxystome ou Brachyure, et c'est le plus simple que j'aie vu parmi ceux examinés. J'ajoute que le point où se forment les ampoules fait immédiatement suite au pont transversal de l'appareil génital, particularité que nous retrouverons chez toutes les espèces ayant des spermatophores sessiles.

## OXYSTOMATA

### Leucosiidæ

#### EBALIA CRANCHI (LEACH)

Tout l'appareil génital est placé au voisinage de l'estomac; seule la partie terminale du canal déférent se trouve au-dessous et en arrière du cœur. Il n'y a aucune dépendance entre les parties droite et gauche. Dans chaque moitié, le testicule est bifide.

Celui de droite, comme l'autre, est représenté par deux canaux glandulaires également générateurs de sperme, très longs, et qui s'unissent pour donner le canal déférent. Ce canal a lui-même trois régions distinctes : la première remplie de spermatozoïdes, la deuxième glandulaire, à travers laquelle on n'aperçoit pas le sperme, enfin la dernière, rétrécie en fin conduit (fig. 122).

Je n'ai pas vu de spermatophores chez *Ebalia*, ni sur les échantillons provenant de la Manche, ni sur ceux de la Méditerranée.

## BRACHYURA

### OXYRHYNCHA — *Maidæ*

#### 1. — *Inachidæ*

#### MACROPODIA ROSTRATA (LINNÉ)

L'appareil génital a, dans sa forme générale, la disposition d'un X. Les parties droite et gauche sont soudées entre elles vers le milieu de leur longueur. On y distingue les régions suivantes :

1° Un canal très sinueux s'amincissant au voisinage du point d'anastomose; il conduit le sperme.

2° La région de l'anastomose, quelquefois réduite à un simple point de contact des deux canaux, sans soudure effective ni communication entre les deux lumières. D'autres fois, l'anastomose est réelle; il y a bien soudure et communication entre les lumières des canaux, mais en un point seulement. Enfin, le cas le plus fréquent et que je considère comme le cas normal, est celui où, sur une assez grande longueur, les deux canaux droit et gauche sont fusionnés. Il y a alors mélange parfait des spermatozoïdes des testicules droit et gauche.

3° Une zone où se produit la formation des spermatophores.

4° Le canal dilaté où les ampoules se tassent.

5° Une région glandulaire en forme d'ampoule à très nombreux diverticules.

6° Le fin canal terminal (fig. 123).

Aussitôt après l'anastomose des deux canaux, dans chacun d'eux, l'élaboration des spermatophores se produit. Cette région est le siège de contractions intenses qui contribuent moins à faire circuler le sperme qu'à le scinder en gouttelettes successives. Les contractions répétées déterminent dans la masse spermatique des séparations successives qui isolent autant de petites masses de sperme. A cette activité musculaire se superpose l'activité glandulaire de l'assise interne du canal, de sorte que chaque espace entre deux masses consécutives de sperme se remplit de la substance sécrétée. C'est donc une véritable cloison qui s'interpose. Le mouvement de progression du flux spermatique, combiné avec celui de scission transversale, détermine une rotation des masses isolées qui finissent par s'entourer complètement de la substance sécrétée. Finalement, on aboutit à des masses arrondies de sperme, entourées d'une gaine qui durcit peu à peu. Les spermatophores sont ainsi élaborés. L'action mécanique exercée par la paroi musculaire agissant surtout à la périphérie de la colonne spermatique, les spermatophores s'individualisent d'abord contre la paroi du canal. C'est ce que l'on observe très facilement à travers la paroi transparente de ce dernier. Une telle étude est très simple :

il suffit de transporter l'appareil génital d'un individu vivant, sur une lame de verre dans un peu d'eau de mer, pour le voir fonctionner. On assiste ainsi à l'élaboration des ampoules ou spermatophores, que l'on voit naître à partir du sperme brut, grâce au brassage du canal et à la matière qu'il sécrète. La formation des sphères nécessite la présence de fibres musculaires disposées dans deux directions au moins, fibres qui, par leur contraction, provoquent des mouvements dont la résultante amène la rotation des sphères spermatiques et, par suite, leur isolement les unes des autres.



FIG. 124.

Appareil génital de *Inachus thoracicus*. Anastomose des canaux déférents droit et gauche. L'ampoule digitée terminale contient dans sa partie proximale des spermatophores très denses, tandis que sa partie distale est moins abondamment remplie de ces productions.



FIG. 125.

Formation des spermatophores d'*Inachus thoracicus*.



FIG. 126.

Moitié gauche de l'appareil génital de *Pisa tetraodon*.

Le processus de formation est ici un peu plus compliqué que chez *Ethusa mascaronne*, simplement parce que le diamètre du canal est très grand par rapport à celui des spermatophores. Il y a donc coexistence, en un point donné, de sperme brut occupant la partie axiale du canal, et d'ampoules en voie de formation, disposées à la périphérie. On comprend que ce processus entraîne une grande variété dans la forme et la taille des spermatophores. Cette taille varie entre deux limites extrêmes et la forme est tantôt celle d'une sphère à peu près parfaite, tantôt celle d'un fuseau très allongé, tous les intermédiaires existant entre ces deux cas extrêmes. La simplicité et la rapidité

du mode d'exécution d'un spermatophore de *Macropodia rostrata*, qui est aussi celui de bien d'autres Oxystomes, expliquent et conditionnent la multiplicité énorme de ces spermatophores dans un canal déférent donné.

Les corps définitivement constitués sont sphériques ou oblongs. Ils ont une coque assez épaisse, susceptible de gonfler dans l'eau de mer après un séjour d'une heure. Le gonflement ne se fait pas également dans toutes les directions, et la masse spermatique a alors une position excentrique. Si on soumet ces spermatophores à la dessiccation, le gonflement de leur coque disparaît définitivement.

#### INACHUS DORSETTENSIS (PENNANT)

#### INACHUS DORHYNCHUS (LEACH) — INACHUS THORACICUS (ROUX)

Ces trois *Inachus* sont tellement analogues entre eux au point de vue qui nous occupe qu'il n'y a pas lieu de les séparer, et ce que je vais dire de l'un d'eux est également vrai des deux autres. La seule différence notable réside dans le fait que les spermatophores d'*Inachus dorhynchus* contiennent souvent très peu de spermatozoïdes.

Les canaux déférents des côtés droit et gauche s'anastomosent très tôt, et le pont d'union transversal ne contient jamais de spermatozoïdes (fig. 124). Après un trajet court chez *Inachus dorhynchus*, plus long chez les autres, le canal devient très étroit et il est le siège de contractions violentes et très fréquentes. Sous leur action, les spermatozoïdes circulent, animés d'un mouvement alternatif de brassage qui se superpose à celui de leur progression. A partir du point précis où finit le segment étroit du canal, deux contractions musculaires longitudinales se substituent aux contractions transversales, de telle sorte que, arrivant dans une région plus large où ils peuvent se mettre côte à côte, les spermatozoïdes sont animés, dans leur ensemble, d'un mouvement de rotation. Il se forme ainsi des amas sphériques de sperme qui vont s'entourer d'une coque sécrétée par la paroi. Cette coque se constitue par le durcissement d'une substance qui enrobe chaque sphère au moment où elle prend naissance (fig. 125). Le plus souvent, il se forme un seul spermatophore à la fois, ce qui contribue à rendre ce mode d'élaboration plus simple que celui observé chez *Macropodia*.

#### II. — *Pisinaë*

#### PISA TETRAODON (PENNANT)

L'appareil génital mâle a aussi, dans son ensemble, la forme d'un X. Le testicule ne se différencie guère, extérieurement, du canal déférent qui le prolonge (fig. 126). On peut considérer cependant que ce dernier commence à l'endroit où le sperme apparaît homogène. C'est un tube étroit et très sinueux. L'anastomose est si courte qu'elle peut être considérée comme une soudure résultant de l'accolement des deux canaux. Le mélange des spermes des deux côtés s'y effectue. Aussitôt après l'anastomose, le canal présente un point où son diamètre est minimum, puis il s'élargit et contient d'abord un mélange de sperme et de spermatophores, enfin uniquement des spermatophores. Une ampoule glandulaire énorme, à nombreux diverticules digitiformes, précède la zone terminale étroite et vide. Il n'y a pas, en somme, de différence essentielle entre cet

appareil et celui de *Macropodia rostrata*; la ressemblance devient encore plus apparente quand on étudie le mode de formation des spermatophores dans les deux espèces. Tout ce qui a été dit plus haut se répète identiquement ici (fig. 127). Il y a, après l'anastomose, une région du canal où les mouvements sont intenses et où le sperme, soumis à un brassage violent, se fragmente en gouttelettes. Ces gouttes s'enrobage de la substance sécrétée à ce niveau par l'assise glandulaire et s'intercalent dans le conduit entre la paroi et le sperme. Finalement on ne trouve plus que des spermatophores



FIG. 127.

Formation des spermatophores de *Pisa tetraodon*. Coupe optique du canal déférent.  
 1. Région où ne circule que du sperme. —  
 2. Région où le sperme et les spermatophores coexistent. — 3. Région ne contenant plus que des spermatophores.

sphériques ou oblongs, de différentes tailles. Dans l'ampoule terminale, très volumineuse, il y en a quelques-uns par endroits, mais ils sont mêlés à des substances diverses que nous allons étudier.

Les coupes histologiques montrent que les diverticules de l'ampoule n'ont pas tous des contenus identiques, et il y a lieu de distinguer un certain nombre de stades dans leur différenciation, en allant dans le sens de la progression des spermatophores.

1° Le canal arrive au niveau de l'ampoule; il ne contient que des spermatophores et sa lumière est étroite.

2° Il s'élargit, et on trouve, outre les spermatophores, des gouttelettes se colorant par l'aurantia, ainsi que les filaments d'une substance basophile. La paroi de l'ampoule est constituée d'une seule assise cellulaire; la couche musculaire a disparu, et seule la couche glandulaire subsiste. Les noyaux y sont extrêmement polymorphes. La sécrétion albuminoïde qui est élaborée par ces cellules est extrêmement abondante. Elle se pré-

sente sous l'aspect de gouttes pendantes dans la cavité du diverticule. On voit ces gouttes, d'abord très petites, devenir très grandes, renflées en larmes bataviques dont la partie effilée est rattachée au cytoplasme cellulaire. Enfin toute connexion avec l'élément sécréteur disparaît et les gouttes se trouvent libérées dans l'ampoule. Ce mode de sécrétion, assez particulier, n'a pas d'analogue dans les différentes régions des appareils génitaux dont je m'occupe dans ce travail.

3° D'autres diverticules, plus rapprochés de l'extrémité de l'ampoule, ne contiennent pas de spermatophores. Ils sont remplis de la substance basophile précédente et de sphères albuminoïdes.

4° Une sécrétion éosinophile remplit la partie terminale de l'ampoule et on ne voit plus trace de spermatophores, à ce niveau, chez un individu normal.

#### PISA ARMATA (LATREILLE)

Il y a plus de différence entre *Pisa armata* et *Pisa tetraodon* qu'entre cette dernière espèce et *Macropodia rostrata*, en dépit des rapports de parenté que peuvent avoir les deux espèces de *Pisa* (fig. 128).

D'abord, la soudure des canaux déférents a lieu sur une très grande longueur. Mais la différence essentielle réside dans le fait que la formation des spermatophores se produit avant l'anastomose, et c'est le seul cas que nous trouverons. Ici, donc, l'anastomose contient des spermatophores et non des spermatozoïdes.

Il est vrai que ces spermatophores sont très spéciaux : extrêmement petits, chacun d'eux ne contient que un à cinq spermatozoïdes, ceux qui ne contiennent qu'un seul spermatozoïde étant les



FIG. 128.  
Appareil génital de *Pisa armata*  
et spermatophore

plus nombreux. La coque de chacun est épaisse. La taille varie avec le nombre d'éléments génitaux enrobés. Il va sans dire que le mode d'élaboration de ces corps est très simple; c'est un simple enrobage de 1, 2, 3,  $n$  spermatozoïdes dans la substance très transparente qui constitue la coque. L'ampoule terminale de l'appareil génital se réduit aux diverticules glandulaires, qui sont bien développés.

## EURYNOME ASPERA (PENNANT)

L'ensemble de l'appareil génital a la forme d'un H; le trait horizontal représente l'anastomose des parties droite et gauche, à la limite entre les testicules et les canaux déférents. L'anastomose est remplie de sperme, la formation des spermatophores ayant lieu un peu plus loin dans le canal, à l'endroit où le diamètre atteint sa valeur minimum. A partir de cet endroit, le canal, d'abord tortueux et étroit, devient à peu près rectiligne et se dilate. Il est, sur toute sa longueur, rempli de spermatophores à coque épaisse, subégaux, à peu près sphériques.

Leur mode de formation est assez particulier et mérite d'être étudié avec quelques détails. Tandis que, chez les espèces précédemment citées, le diamètre du canal, au point d'élaboration des spermatophores, était très supérieur à celui d'une de ces productions, il lui est ici, au contraire, à peine supérieur. Il en résulte que le sperme brut et les ampoules en voie de formation ne peuvent pas coïncider en un même point donné. Il y a donc un point précis à partir duquel on ne trouve que des spermatozoïdes si on remonte vers le testicule, que des spermatophores si on suit le canal déférent. Les ampoules se constituent deux par deux. Une première scission de la colonne spermatique se produit de telle manière que des gouttes s'isolent en masses égales et successives. Chacune de ces masses représente deux spermatophores qui s'individualisent bientôt par scission suivant un plan diagonal que le jeu de la paroi musculaire fait apparaître dans chacune d'elles. Alternativement obliques dans un sens et dans l'autre, les intervalles résultant de ces deux scissions successives jalonnent une même surface de vis, et tout se passe comme s'il se produisait dans le flux spermatique une coupure hélicoïdale. Chaque masse isolée, d'abord vaguement tétraédrique, s'arrondit peu à peu, et constitue finalement un spermatophore sphérique. Toutes les ampoules ainsi réalisées sont de même taille et leur régularité contraste avec la variété d'aspect et de taille des ampoules obtenues par le procédé exposé à propos de *Macropodia rostrata*.

III. — *Maia*

## MAIA SQUINADO (HERBST)

L'appareil génital est en forme d'H. L'anastomose, très courte, ne contient que des spermatozoïdes. Le canal déférent se compose de plusieurs parties successives : la première, étroite, est le siège de l'élaboration des ampoules; dans la deuxième, les spermatophores emplissent un canal plus large qui se prolonge latéralement, vers son extrémité, par des diverticules digitiformes souvent bifurqués, qui sont pleins de spermatophores. Enfin vient l'ampoule terminale, énorme, entièrement couverte de nombreuses digitations, elles-mêmes subdivisées (fig. 129). Dans cette ampoule, on voit de rares spermatophores largement répartis dans les ramifications, et qui n'ont pas de coque nette; les amas de spermatozoïdes qu'ils contiennent sont entourés d'une très mince pellicule. La genèse de ces corps est analogue à ce que j'ai signalé pour *Macropodia*.

## Parthenopidæ

## LAMBRUS MASSENA (Roux)

La forme générale d'H existe dans l'appareil génital de cette espèce, mais l'anastomose est très longue et sinueuse (fig. 130). Le canal déférent commence immédiatement



FIG. 129.  
Disposition générale de l'appareil  
génital de *Maia squinado*.

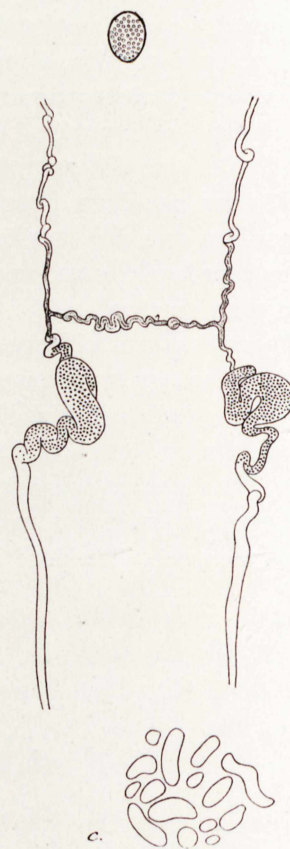


FIG. 130.  
Appareil génital de *Lambrus massena*  
c : corpuscules contenus dans la  
partie terminale du canal déférent.

au-delà du pont d'anastomose. Il est là très étroit, et les ampoules s'y constituent l'une derrière l'autre par un processus analogue à celui que je décrirai en détail plus loin. Le canal se dilate ensuite en une sorte de réservoir de spermatophores. Enfin, dans sa partie distale, il reprend un calibre constant et moyen, et il est rempli d'un amas de

corpuscules de formes variées, en bâtonnets, en croissants, en vibrions, et qui se colorent très vivement par le bleu de méthylène. Quand on fait tomber une goutte de ce colorant sur un frottis du contenu du canal, on voit les corpuscules devenir instantanément bleu foncé, tandis qu'il ne reste pas trace du réactif autour d'eux. Les spermatophores sont plus ou moins sphériques, la coque qui les entoure est mince.

## CANCRIDÆ

### CANCER PAGURUS (LINNÉ)

Ici, les deux moitiés droite et gauche de l'appareil génital sont indépendantes. Les testicules sont placés de part et d'autre de l'estomac chitineux qu'ils encadrent latéralement. Le tube testiculaire a son extrémité au voisinage des branchies, s'étend à la surface du foie en un certain nombre de pelotons serrés, consécutifs, côtoie l'estomac et, se continuant par le canal déférent, descend derrière le cœur, pour aller enfin aboutir à l'orifice génital (fig. 131).

Il est difficile de déterminer, à première vue, l'endroit précis où finit le testicule et où commence le canal déférent. Si l'on convient d'appeler testicule la partie de l'organe mâle qui fabrique les spermatozoïdes et canal déférent celle où circulent uniquement des spermatophores évolués, la séparation entre les deux ne se manifeste pas extérieurement. Il faut recourir à l'étude histologique de la paroi du tube pour préciser. Le testicule d'un même côté de l'animal est bifide. Il est constitué par deux tubes parallèles, enroulés et pelotonnés, qui viennent se souder en un seul tube au niveau de la partie postérieure de l'estomac. C'est peu après la soudure que se produit, dans le canal unique devenu canal déférent, la formation des spermatophores. Puis le canal s'élargit, ne servant qu'à conduire les spermatophores formés. Il a une couleur blanc opaque due à son contenu. A cette zone fait suite une partie glandulaire : le tube, très dilaté, translucide, sécrète une matière incolore se présentant sous l'aspect de globules. Enfin, le conduit terminal, étroit, contient à la fois spermatophores et globules incolores. Les spermatophores sont plus ou moins sphériques et de taille variable.



FIG. 131.

Côté droit de l'appareil génital mâle de *Cancer pagurus*. Les deux côtés sont indépendants l'un de l'autre.

## PORTUNIDÆ

## CARCINUS MÆNAS (LINNÉ)

La disposition générale de l'appareil génital est très sensiblement la même que chez *Cancer pagurus* (fig. 132).

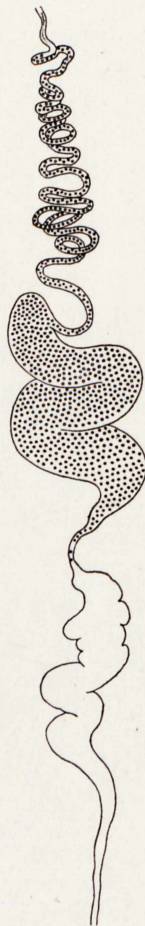


FIG. 132.

Canal déférent de *Carcinus mænas*.

Le testicule, non ramifié, s'étend sur le foie, et le canal déférent qui le prolonge, d'abord étroit, puis très fortement renflé en un réservoir à spermatofores, descend le long de l'intestin, où il devient glanduleux, pour se terminer en fin tube aboutissant à l'orifice génital. L'endroit précis où se forment les spermatofores est difficile à voir. Il s'agit d'ailleurs plutôt d'une zone que d'un point déterminé, le mode de genèse étant analogue à celui des *Macropodia*. Ce qui caractérise *Carcinus mænas*, c'est la présence de la poche fortement dilatée où s'accumulent les spermatofores. Il faut remarquer que les globules incolores qui accompagnent les ampoules sont ici formés dans une région qui précède le canal glandulaire, car on en trouve dans le réservoir dilaté. Les spermatofores sont de taille variée; il y en a de très petits, contenant deux ou trois spermatozoïdes, d'autres très volumineux au contraire, sphériques ou ovoïdes.

Si on met pendant quatorze heures dans de l'eau de mer des spermatofores de ce Crabe mélangés aux globules incolores qui les accompagnent, on constate que, si les ampoules sont inaltérées, les globules ont, par contre, triplé de diamètre.

Les spermatofores sont alors englués dans une sorte de gelée protectrice.

## PORTUNUS (FABRICIUS)

Les *Portunus* constituent un groupe très homogène, tant au point de vue de la morphologie du canal déférent qu'en ce qui concerne le mode de formation des spermatofores. Chez tous, on trouve la disposition suivante : les testicules droit et gauche sont unis à leur extrémité par un anastomose qui est elle-même génératrice d'éléments

sexuels. A partir du point où, de chaque côté, l'anastomose se raccorde avec le testicule, celui-ci se continue par le canal déférent dans lequel on distingue cinq régions.

- 1° Une région très étroite où a lieu la genèse des spermatophores.
- 2° Une autre où le canal, plus large, devient vecteur de spermatophores.
- 3° Une partie glandulaire.
- 4° Une région analogue à la zone n° 2.
- 5° Une zone glandulaire.

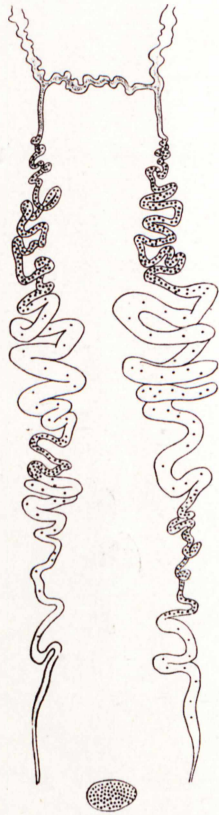


FIG. 133.

Appareil génital de *Portunus depurator*.

a : anastomose contenant du sperme.



FIG. 134.

Formation des spermatophores chez *Portunus arcuatus*.

Ainsi, d'un bout à l'autre du canal, il y a alternance régulière de parties glandulaires et non glandulaires (fig. 133).

Ce qui est particulier aux *Portunus*, c'est le mode de genèse de leurs ampoules spermatiques. Le diamètre interne du canal déférent est, à l'endroit où s'opère la genèse, égal à celui d'un spermatophore. Le jeu de contractions transversales se faisant sentir jusqu'à l'axe, détermine dans le flux continu de sperme une succession de coupures complètes à intervalles égaux. Il se forme donc une file unique de masses contiguës, qui, poussées par les contractions longitudinales du canal, sont en même temps animées d'un mouvement de rotation à la faveur duquel elles peuvent s'enrober de la substance sécrétée par la paroi (fig. 134). Il n'y a formation, à un moment donné, que d'une seule

capsule à la fois, par un débit analogue à celui d'un compte-gouttes, et chaque masse est calibrée suivant les dimensions du canal; de sorte que si le processus d'élaboration est foncièrement analogue à celui des Crabes dont *Macropodia* nous a fourni le type, il faut cependant remarquer qu'ici la succession en chapelet, jointe à un calibre régulier, rappelle la disposition que l'on a vue chez les Pagures.

## BRACHYRHYNCHA

### I. — Xanthidæ

#### PILUMNUS HIRTELLUS (LINNÉ)

Chez ce Crabe, testicules et canaux déférents constituent deux tubes parallèles,



FIG. 135.

Appareil génital de *Pilumnus hirtellus*.

(côté gauche et anastomose).

a.t. : partie testiculaire de l'anastomose; t.g. : testicule gauche.

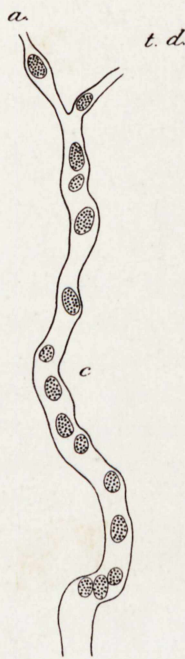


FIG. 136.

Double origine des spermatozoaires du côté droit du canal déférent.

a : anastomose entre les côtés droit et gauche de l'appareil génital; t.d. : testicule droit; c : canal déférent droit.

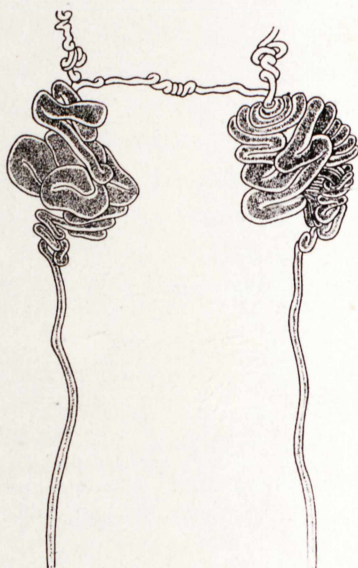


FIG. 137.

Canaux déférents de *Xantho floridus*.  
Pas de spermatozoaires.

droit et gauche, unis par une anastomose transversale qui a lieu entre les canaux déférents et présente la particularité d'être elle-même complexe : sa partie médiane est un testicule fonctionnel et ses extrémités, des canaux déférents qui viennent déboucher chacun dans celui du côté qui lui correspond (fig. 135). A l'endroit où se produit ce confluent, s'opère la genèse des spermatozoaires. Ainsi, les spermatozoaires d'un canal donné contiennent du sperme de deux origines : du testicule auquel il fait suite, et de

l'anastomose. Je ne crois pas, cependant, qu'il y ait mélange des spermatozoïdes : il y a des spermatophores dont le sperme vient du testicule, d'autres dont le sperme est engendré par l'anastomose, car il est facile de voir que les ampoules sont déjà élaborées quand elles pénètrent dans le canal commun. Il y a donc, en réalité, quatre points où se font des ampoules, deux situés dans l'anastomose, deux sur les canaux déférents, au voisinage de l'anastomose (fig. 136). Aucune différence morphologique ne permet de reconnaître les ampoules, et d'induire de leur aspect leur provenance. Leur mode de formation est d'ailleurs unique : des contractions soumises à un rythme régulier isolent des îlots successifs de sperme qui s'enrobent de la sécrétion de l'assise glandulaire. Une coque mince et souple entoure ainsi chaque petite masse de sperme, qui devient un spermatophore.

Il est évident que le nombre des ampoules fournies par le canal principal est notablement supérieur à celui de l'anastomose, l'importance des deux testicules générateurs étant notablement différente.

Dans leur région terminale, les canaux droit et gauche émettent de courts diverticules remplis de spermatophores et ils ressemblent à des écouvillons. Leur paroi glandulaire produit des corpuscules hyalins qui se mélangent aux ampoules, et dont le volume est d'environ quarante fois plus faible que celui de ces derniers.

#### XANTHO HYDROPHILUS (HERBST)

#### XANTHO FLORIDUS (MONTAGU)

Chez ces deux Crabes, une anastomose testiculaire transversale réunit les deux côtés de l'appareil génital. Le canal déférent qui suit est dilaté, jouant le rôle de réservoir de sperme. Puis vient une région glandulaire, et enfin une partie rectiligne où le sperme est apparent à travers le canal. En aucun point on ne voit de spermatophores (fig. 137).

#### ERIPHIA SPINIFRONS (HERBST)

Ici aussi nous trouvons une anastomose testiculaire. Les points d'union de ce pont transversal avec les tubes principaux sont les débuts des canaux déférents. Ils sont marqués par un renflement, sorte de poche glandulaire où le sperme s'accumule. Cette poche n'a pas d'analogue chez les autres Crabes. Le sperme en sort goutte à goutte, et chacune, s'enrobant dans une sécrétion du canal, est un spermatophore. Il n'y a pour ainsi dire pas de transition entre le testicule et la zone à spermatophores. L'ampoule à sperme est le seul intermédiaire. Le canal est très étroit et décrit de multiples circonvolutions. Il se continue par un très long goupillon glandulaire qui représente environ les cinq sixièmes de la longueur totale. Les ampoules obtenues sont assez grosses, sphériques et de taille à peu près régulière. Certaines cependant ont des formes aberrantes, allongées en bâtonnets ou en fuseaux, mais ces anomalies sont assez rares (fig. 138).

## II. — Grapsidæ

## PACHYGRAPSUS MARMORATUS (FABRICIUS)

A la limite entre les testicules et les canaux déférents, débouche, à droite et à gauche, le pont d'union qui a lui-même la fonction testiculaire. Chaque canal déférent

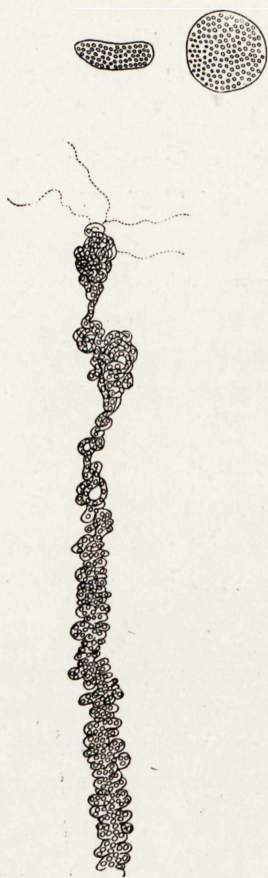


FIG. 131.  
Canal déférent  
d'*Eriphia spinifrons*  
rempli de spermatozoaires.



FIG. 139.  
Canal déférent gauche  
de *Pachygrapsus marmoratus*.

est d'abord très étroit, filiforme, et c'est dans cette région que la genèse des spermatozoaires a lieu, par un processus analogue à celui qui a été décrit pour les *Portunus*, mais moins net cependant. Puis les ampoules circulent dans un conduit de plus en plus large, qui devient glandulaire au voisinage d'une glande digitée, dont les longs diverticules sont d'autant plus nombreux que le crabe est plus gros (fig. 139). J'ai eu l'occasion d'étudier cette espèce à Roscoff et à Villefranche. A Roscoff, les *Pachygrapsus* sont très gros, les glandes digitées sont volumineuses et les diverticules au nombre de quinze en moyenne. A Villefranche, les individus sont tout petits et le nombre des digitations des

glandes ne dépasse guère six. Dans cette dernière station, on trouve des *Pachygrapsus* sacculinés, la Sacculine portant elle-même parfois une *Danalia*; mais le matériel qui m'a été fourni n'a pu me donner des renseignements sur la castration parasitaire. Il est remarquable, en effet, que l'on attrape surtout des femelles et qu'elles sont elles-mêmes plus souvent parasitées que les mâles.

Les spermatophores normaux sont de diverses tailles et leur forme, assez peu fixe, plutôt sphérique. La coque est extrêmement mince, à tel point que l'on pourrait douter de son existence. Le produit de la glande dont j'ai parlé est un ensemble de corps translucides, allongés en bâtonnets, dont la longueur est tantôt inférieure, tantôt supérieure à celle des ampoules. L'abondance de ces corps est telle que les spermatophores, très espacés les uns des autres, ne peuvent être vus à travers la paroi du canal.

---

## CONCLUSIONS DE LA DEUXIÈME PARTIE

---

Les spermatophores des Galathées et des Porcellanes sont, morphologiquement, assez semblables à ceux des Pagures. Ils sont portés par une embase commune.

Leur mode de formation présente des modalités remarquables dans les différentes espèces. Celui que l'on observe chez *Galathea squamifera* est sensiblement analogue à la formation en bâtonnets étudiée chez certains Pagures. Chez *Galathea strigosa* et chez les *Porcellanes*, il y a, au contraire, isolement d'îlots spermatiques successifs, par un débit régulier. La fragmentation du flux a lieu au point où se produit le changement d'enroulement de l'hélice du canal déférent.

A part cet enroulement, les canaux déférents ne présentent aucune des régions morphologiquement et physiologiquement différenciées qui existent chez les Pagures.

L'appareil génital des Crabes est tout à fait différent de celui des Pagures et des Galathées : la moitié droite et la moitié gauche sont le plus souvent unies par une anastomose qui peut se trouver entre les testicules et être alors génératrice de sperme, ou entre les canaux déférents, et être soit un conduit vecteur de sperme, soit un testicule fonctionnel déversant du sperme dans les deux canaux déférents.

Certaines espèces de Crabes n'ont pas de spermatophores (*Dromia*, *Dorippe*, *Xantho*). Chez les autres espèces, les spermatophores sont toujours sessiles. Ils sont élaborés suivant trois modes principaux : soit par un débit régulier de sperme goutte à goutte dans un canal étroit où se produit un calibrage du flux; soit dans un canal large où s'isolent des amas spermatiques de diverses tailles; soit enfin dans un canal très peu supérieur au diamètre des ampoules définitives et où le débit de sperme goutte à goutte est suivi d'une division de chaque masse en deux parties égales.

Il y a une progression de la complication des spermatophores des Crabes aux Pagures, en passant par les Galathéides, tant au point de vue de la morphologie de ces corps et des appareils qui les produisent qu'en ce qui concerne leur mode de formation.

---

## TROISIÈME PARTIE

---

### CHAPITRE PREMIER

---

# PHYSIOLOGIE DES SPERMATOPHORES ET ADAPTATION

---

Les spermatophores apparaissent comme des appareils hermétiquement clos, peu susceptibles de disperser les spermatozoïdes qu'ils contiennent et qu'ils doivent disséminer. Quand ils sont expulsés par l'orifice génital, ils s'accrochent aux supports sur lesquels ils tombent, mais ne changent pas de forme et ne s'ouvrent pas. Il n'est pas rare de trouver des femelles d'*Eupagurus prideauxi* couvertes de ces productions dont l'embase est collée à leur tégument. Il est certain que la femelle doit sécréter un liquide qui provoque l'ouverture des ampoules et la dispersion des spermatozoïdes qui peuvent alors féconder les œufs. Ni le transport du sperme, ni la ponte, n'ont été observés. JACKSON a signalé (1913) à la face ventrale de l'abdomen, des glandes cémentaires, glandes globuleuses à canal intracellulaire. Ces glandes, très nombreuses, sécrètent un liquide muqueux auquel on a attribué le rôle d'attacher les œufs aux pléopodes (BUMPUS, HUXLEY, LEREBoulLET). Ce dernier leur attribue le rôle de remplir la « cavité incubatrice » d'un mucus où les œufs se mêlent aux spermatozoïdes. Mais on n'a aucune indication précise. JACKSON interprète ainsi les faits : « In brief, the process as conceived above, would be as follows : The male deposits the spermatophores on the under surface of the female, (possibly in a space between the columellar muscle and the body, into which the oviducts open when the tail is flexed); the female flexes her abdomen underneath the thorax, fills the space with mucus, dangles her pleopods into the chamber and pours out the ova. The ova and sperm are mixed in the chamber, as in the cray fish, and the eggs become attached to the pleopods, also in that animal. The process of ovoposition might possibly be carried on inside the well shell without flexing the abdomen. »

Je n'ai jamais observé moi-même la fécondation et l'ouverture des spermatophores placés sur une femelle.

Pour connaître le mode de libération des spermatozoïdes inclus dans les ampoules, j'ai donc eu recours à des procédés artificiels : action d'acides, de bases, en solutions plus ou moins concentrées, action successive d'acides et de bases, de colorants,

d'extraits d'ovaires, d'eau distillée, ou de solutions salines diverses. Je suis arrivée à obtenir, dans certains cas, l'ouverture de l'ampoule du spermatophore. La constance de l'emplacement où se fait la rupture de la coque, la forme de la ligne de rupture, la force de projection des spermatozoïdes à l'extérieur, sont autant de facteurs qui m'ont

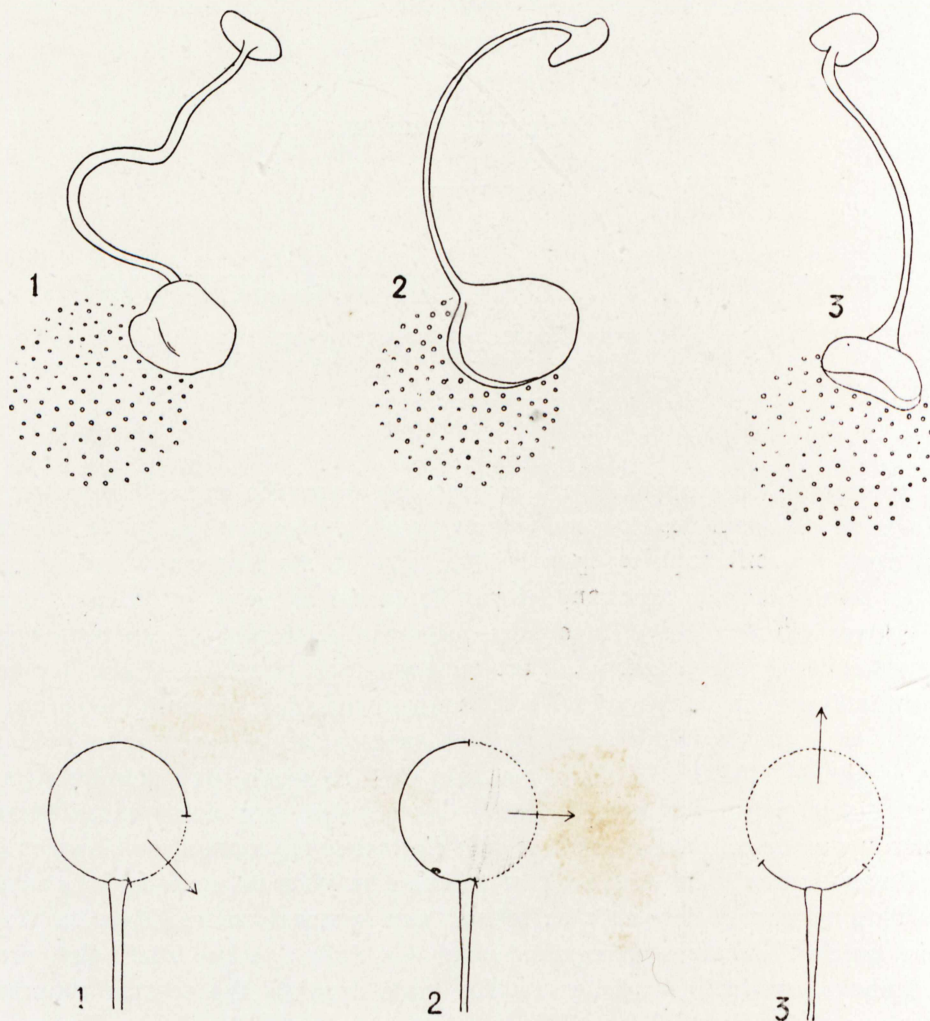


FIG. 140.

Dégénérescence des spermatophores de *Diogenes pugilator*. L'ouverture de l'ampoule a lieu par une fente méridienne plus ou moins complète.

permis de tirer des conclusions pour chaque espèce. L'identité des résultats, variés pour une même espèce, amène à penser que la déhiscence artificielle est identique à la déhiscence naturelle.

L'ampoule du spermatophore de *Diogenes pugilator* peut s'ouvrir dans une solution d'acide chlorhydrique à 0,05 %. La ligne de moindre résistance est le contour apparent de l'ampoule regardée sur sa face la moins convexe. L'ouverture peut intéresser tout ou partie de la ligne de moindre résistance. Quelle que soit la dimension de

la fente, la projection des spermatozoïdes se fait sous forme d'une sphère dont le diamètre est double de celui de l'ampoule (fig. 140). Ce foisonnement résulte du fait que les spermatozoïdes sont, par la force d'explosion, écartés les uns des autres.

Quand on laisse des spermatophores d'*Eupagurus prideauxi* dans une solution de rouge Congo à 1 %, on ne tarde pas à obtenir la déhiscence des ampoules. Elle a lieu brusquement. Il se fait, dans la coque, une fente qui a toujours la même longueur, la même forme et le même emplacement. Elle se trouve du côté du corpuscule accessoire, sur un des méridiens longitudinaux de l'ampoule; elle atteint les deux cinquièmes de la longueur totale de l'ampoule et se trouve située de telle manière que son extrémité supérieure est voisine du sommet, l'extrémité inférieure correspondant au point où l'ampoule commence à se renfler en fuseau.

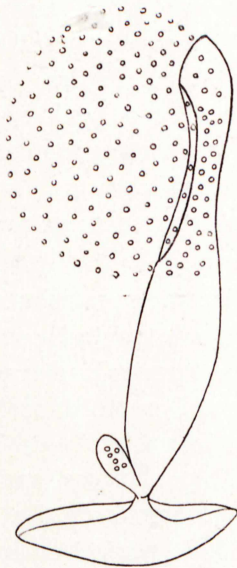


FIG. 141.  
Déhiscence d'un spermatophore  
d'*Eupagurus prideauxi*.

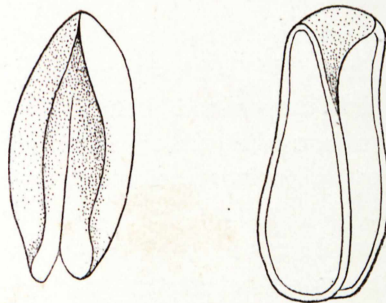


FIG. 142.  
Déhiscence des spermatophores  
de *Porcellana longicornis*.

L'ouverture de cette zone de moindre résistance est telle que l'élasticité de la coque tend à éloigner les deux lèvres l'une de l'autre et à ouvrir ainsi une boutonnière. La masse des spermatozoïdes quitte le fond de l'ampoule et, violemment poussée à l'extérieur, forme une demi-sphère de rayon double de celui de la fente (fig. 141).

Il semble donc, si l'on compare ce cas à celui de *Diogenes*, qu'en règle générale le rayon de la sphère projetée soit double du rayon moyen de l'ampoule. Il est bien évident que la longueur du rayon de projection est liée à la force qui pousse les spermatozoïdes de l'intérieur de l'ampoule vers l'extérieur. La grandeur de cette force est elle-même en relation avec les dimensions de l'ampoule. Mais de quelle nature est-elle ? Les hypothèses peuvent se donner libre cours.

J'ai obtenu dans l'eau distillée la déhiscence des spermatophores de *Clibanarius* et de *Diogenes*; dans NaOH concentrée celle d'*Eupagurus bernhardus*, *Eupagurus prideauxi*, *Eupagurus cuanensis*, *Clibanarius*, *Diogenes*; dans HCL concentré, celle d'*Eupagurus bernhardus*, *Eupagurus cuanensis*, *Clibanarius* et *Diogenes*.

Il semble donc que les bases et les acides forts provoquent la déhiscence de certaines ampoules.

S'établit-il, entre l'extérieur et l'intérieur de la coque, une différence de charges électriques qui détermine un déséquilibre physique, ou bien la coque comporte-t-elle comme une membrane semi-perméable ? Il est difficile de conclure.

Le fait qu'un même agent chimique ne provoque pas l'ouverture de tous les spermatophores indique que la sécrétion des glandes de la femelle qui la détermine dans la nature varie peut-être avec chaque espèce de Pagures. Les spermatophores qui comportent un corps accessoire le gardent intact au moment de leur déhiscence. Ainsi, une petite fraction du sperme reste perdue, destinée à périr dans l'enveloppe close qui la contient.

La déhiscence des spermatophores de *Porcellana longicornis* est instantanée dans l'eau de mer contenant du bleu de méthylène. La capsule s'ouvre suivant une ligne méridienne complète, se divisant ainsi en deux sortes de cuillères placées face à face, et ressemblant aux deux valves d'un Ostracode. Au sommet, ces deux valves sont séparées l'une de l'autre, laissant une ouverture béante. A la base, au contraire, elles sont contiguës ou même se recouvrent mutuellement. Après la déhiscence, les capsules sont toujours entièrement vides, ce qui est rare pour la plupart des autres spermatophores (fig. 142).

Les spermatophores de *Galathæa strigosa* éclatent dans l'eau de mer colorée au bleu de méthylène à 5 %. L'ouverture est immédiate et brusque; elle se fait par un pore terminal de l'ampoule, à l'extrémité distale. La quantité de spermatozoïdes expulsés est environ la moitié de celle que contient le spermatophore. Il reste dans l'ampoule une sphère de spermatozoïdes au voisinage du pore, la partie profonde de l'ampoule étant vide. Les spermatozoïdes expulsés forment un éventail peu ouvert qui part du pore et dont le rayon atteint une longueur double de celle de l'ampoule. Le rayon de l'ensemble projeté est encore ici double de celui de l'appareil de projection.

Nous avons vu que les spermatophores des Pagures constituent des appareils compliqués, extrêmement variables de forme suivant les espèces. Une question se pose : Cette diversité de forme correspond-elle à une adaptation en vue de la fécondation ? Est-elle liée à une conformation spéciale des orifices génitaux du mâle et de la femelle dans chaque espèce, ou à une évolution particulière jusqu'au moment de la déhiscence ? Une question analogue se pose pour les spermatophores dimorphes d'une même espèce, ceux de *Eupagurus bernhardus* ou de *Anapagurus* par exemple. Y a-t-il deux modes de fécondation ? Les spermatophores des côtés droit et gauche sont-ils également fonctionnels ? Ont-ils des destinées différentes ?

Je prendrai, d'abord, comme exemples deux Pagures dont les spermatophores sont de taille très différente : *Eupagurus bernhardus* et *Eupagurus prideauxi*. Le premier a des spermatophores groupés sur une même embase, l'autre des spermatophores isolés. Voyons si la conformation anatomique des orifices génitaux est en relation avec cette particularité.

Chez la femelle, dans les deux espèces, les orifices sont de même taille et de même forme à droite et à gauche. Chez le mâle, il n'y a pas de conformation différente des orifices génitaux d'une espèce à l'autre, sauf en ce qui concerne l'ornementation

périphérique. On trouve, sur le coxopodite de la cinquième paire de pattes thoraciques d'*Eupagurus prideauxi*, de longues soies parallèles qui sont rabattues sur l'orifice génital de manière à constituer un couvercle protecteur qui l'oblitére parfaitement. J'ai expérimenté, d'autre part, que la quatrième et cinquième paires de pattes, plus courtes que les autres, sont terminées par une véritable brosse à soies serrées, qui, elles, se replient de manière à venir couvrir exactement l'orifice génital, et l'orientation des soies est telle qu'elle s'oppose à celle des soies du couvercle et les oblige à se redresser. Il se constitue alors, au-dessus de l'orifice génital mâle, une sorte de crypte où s'amassent les spermatophores. Ceux-ci se collent aussitôt, par leurs embases, contre les soies des appendices thoraciques. Les extrémités de la quatrième et de la cinquième paires de pattes se trouvent couvertes de ces corps spermatiques à la manière des appendices des abeilles qui se couvrent de pollen. Le mâle porteur de spermatophores doit placer ces corps sur la femelle.

Les mâles d'*Eupagurus bernhardus*, tout en ayant des orifices génitaux placés comme les précédents, à la base du dernier appendice thoracique, ne présentent pas de poils groupés pour former couvercle. Ils n'ont sur leurs bords que de rares et courtes soies. Les extrémités des appendices thoraciques 4 et 5 n'ont pas la brosse touffue d'*Eupagurus prideauxi*.

Ces différences morphologiques de la partie externe de l'appareil génital des deux Pagures précédents ne semblent cependant pas indiquer une adaptation spéciale en rapport avec la structure différente des appareils spermatiques qu'ils disséminent. Bien que l'accouplement des Pagures n'ait, à ma connaissance, été ni décrite ni observée, il est bien vraisemblable que la destinée des spermatophores est la même, et l'isolement des ampoules ou leur groupement ne correspond sans doute à rien de spécial dans la fécondation.

On verrait, en prenant d'autres exemples, qu'il n'y a aucune différence essentielle entre la conformation des appareils copulateurs des deux Pagures précédents et ceux d'*Eupagurus cuanensis* ou de *Diogenes pugilator*, qui ont des spermatophores très différemment conformés. On arrive ainsi à cette conclusion que des corps nettement différenciés, résultant d'une grande spécialisation anatomique et physiologique de l'appareil génital tout entier, ne sont l'objet d'aucune adaptation.

Ceci est vrai aussi bien pour les espèces éloignées les unes des autres que pour une espèce dans laquelle on rencontre simultanément des spermatophores de deux types différents, tels que les *Anapagurus*. Chez *Anapagurus hyndmanni*, par exemple, le canal déférent droit produit de minuscules ampoules allongées, le canal gauche de grosses masses piriformes. L'orifice génital est en tous points semblable à celui d'un *Eupagurus bernhardus*; à gauche, au contraire, on voit le canal déférent se prolonger en un ajutage tubulaire arqué, passant entre le thorax et l'abdomen, et conduisant des spermatophores en file serrée jusqu'à un orifice reporté dorsalement. Les coupes transversales montrent que ce tube sexuel est constitué d'une enveloppe chitineuse, de muscles et d'un canal à éléments très aplatis, où circulent ces spermatophores. L'enveloppe chitineuse est fortement épaissie suivant une ligne longitudinale qui correspond à la génératrice de plus faible courbure, c'est-à-dire la plus externe par rapport au Pagure. Ce renforcement chitineux rend le tube rigide et lui impose une position fixe que les contractions musculaires ne peuvent vaincre. On ne voit guère comment ima-

giner le rôle de cet organe dans le rapprochement des sexes, non plus qu'une utilité adaptative des spermatophores si particuliers qu'il conduit.

Nous avons vu que, chez *Eupagurus bernhardus* où il existe un dimorphisme des spermatophores des côtés droit et gauche, les orifices génitaux sont identiques des deux côtés chez le mâle et chez la femelle. Les *Anapagurus* donnent l'exemple de Pagures où le dimorphisme des spermatophores est, en outre, lié à un dimorphisme des orifices génitaux du mâle; cependant, ni dans un cas ni dans l'autre, il n'y a de rapport manifeste entre la différenciation particulière des ampoules spermatiques et leur devenir.

En résumé, la haute différenciation anatomique des spermatophores des Pagures n'est liée à aucune spécialisation d'ordre physiologique.

---

## LE CANAL DÉFÉRENT AU REPOS

Tout ce que j'ai dit à propos de l'activité du canal déférent et de la formation des spermatophores chez les Pagures s'applique évidemment à des individus sains et à l'état d'activité sexuelle. Il y a lieu de se demander ce que deviennent, au point de vue qui nous occupe, pendant la période de repos, toutes les zones glandulaires dont j'ai parlé. Deux questions se posent tout d'abord : le passage de l'état d'activité à l'état de repos se fait-il sans troubles qui se traduiraient par des malformations des spermatophores ? La cessation de l'activité est-elle simultanée dans toutes les parties de l'appareil génital et est-elle complète ?

J'étudierai successivement à ces divers points de vue deux espèces de Pagures : *Eupagurus cuanensis* et *Anapagurus hyndmanni*.

Si on examine un *Eupagurus cuanensis* en dehors de la période de reproduction (voir p. 12), on constate que ses testicules ne produisent pas de sperme et que ses canaux déférents sont dépourvus de spermatophores. L'aspect blanc opaque est remplacé par un aspect translucide. Le contenu de chaque canal représente le produit de l'activité de sa paroi pendant la période de transition vers le repos saisonnier. Il n'y a pas passage brusque d'un état physiologique à l'état contraire; la diminution ou l'augmentation progressive des sécrétions diverses qui aboutissent à l'élaboration des corps spermatiques amène des troubles dans cette élaboration. Ces troubles sont à peu près les mêmes, qu'il s'agisse du passage de l'état actif à l'état de repos ou de la transition inverse. Ils ne se produisent pas simultanément des deux côtés de l'appareil génital. Tandis que, lors de la reprise de l'activité, le droit contient déjà des spermatophores, l'autre est presque vide. A la fin de la période active, le testicule cesse de produire des spermatozoïdes, mais, pendant un certain temps au moins, le canal déférent reste actif. Puis, il y a repos complet de tout l'appareil. Au moment de la reprise de l'activité sexuelle, les cellules glandulaires des différentes régions se mettent à sécréter les corps participant à la constitution des spermatophores normaux. On trouve un tube de substance *b* irrégulièrement tronçonné en fragments solidaires qui sont accolés à un bourrelet continu de substance *c*. Ainsi donc, les éléments constitutifs de l'ampoule, du pied, de l'embase sont élaborés; il suffirait de l'arrivée de spermatozoïdes pour entraîner du même coup la formation de spermatophores normaux. Ceci montre l'indépendance qui existe dans l'appareil génital entre la glande spécialement génératrice d'éléments reproducteurs et le canal vecteur de sperme et producteur de spermatophores. Quand l'activité testiculaire reprend, on voit aussitôt les ampoules

se constituer. Elles ne sont pas d'emblée tout à fait normales. Le sperme, arrivant en petite quantité, ne suffit pas à remplir le tube de substance *b*, d'où apparition de masses difformes où la coque et le pied du futur spermatophore ont une importance supérieure à celle du contenu de l'ampoule. De plus, le corps accessoire ne se forme pas. Les embases, au contraire, s'élaborent très normalement et se fragmentent. Dans un certain nombre d'individus, on trouve cependant des spermatophores à ampoule très bien caractérisée, portés par groupes de trois ou quatre par une même embase, exactement comme dans un *Eupagurus bernhardus* normal. C'est une curieuse ressemblance. Il est bien évident qu'ici la réadaptation du canal à scinder le ruban continu à la sortie de la deuxième spirale est incomplète après la période de repos sexuel, mais réapparaît plus tard.

D'après ces constatations, on peut résumer ainsi les phénomènes d'inhibition fonctionnelle de l'appareil génital au moment du repos saisonnier :

- 1° Indépendance relative du testicule et du canal déférent;
- 2° Inhibition du testicule précédant toute autre modification;
- 3° Conservation de l'activité des cellules sécrétant la substance *b* et quelquefois de celles donnant la substance *c*;
- 4° Disparition des corps accessoires;
- 5° Formation d'ampoules aberrantes.

Je reviendrai plus loin sur l'analogie qu'il y a entre les anomalies que présentent les spermatophores au moment de la cessation ou de la reprise de l'activité génitale saisonnière, et les malformations des mêmes spermatophores quand le Pagure qui les produit est l'hôte d'un parasite.

Etudions maintenant les effets du repos saisonnier chez un Pagure dont les deux côtés de l'appareil génital ne sont pas semblables, chez *Anapagurus hyndmanni* par exemple. Ce Pagure redevient fécond à Roscoff au mois d'avril, c'est-à-dire un peu plus tard que les *Eupagurus bernhardus* et *prideauxi* avec lesquels on le rencontre. Il est facile d'observer à ce moment-là l'état de l'appareil génital. En règle générale, le côté droit est déjà fonctionnel, tandis que le côté gauche est à l'état de repos. Il y a un décalage très net entre l'évolution des deux parties.

Examinons le contenu de ce canal déférent. Le procédé le plus rapide et le plus commode consiste à plonger le canal entier dans une goutte de solution très faible de bleu de méthylène dans l'eau douce. Cette solution étant hypotonique par rapport à l'eau de mer, le contenu du canal est expulsé et il se colore aussitôt. Il arrive parfois que la partie distale du canal contienne des spermatophores normalement constitués, représentant le reliquat de ceux qui ont été produits au cours de la période d'activité précédente. On a alors le long du canal la représentation matérielle des diverses étapes de son état physiologique entre deux périodes d'activité consécutives. Ainsi par exemple chez un individu, j'observe :

- 1° La partie distale à spermatophores normaux;
- 2° Des spermatophores de forme reconnaissable mais vides de sperme;
- 3° Un tube fortement sinueux accolé à un support;
- 4° Le même tube sans support.

Chez les individus où l'activité génitale reprend, les spermatophores de la saison

précédente ont déjà été expulsés, et on trouve dans le canal un tube vide, sans support, puis un tube accolé à un support, suivi lui-même de spermatophores reconnaissables.

Interprétons les faits : le premier cas montre que le repos saisonnier est caractérisé dès le début par l'inhibition fonctionnelle du testicule. Les régions glandulaires continuent à sécréter les substances *a*, *b*, *c*, et nous les retrouvons dans les spermatophores vides et légèrement déformés qui font suite aux spermatophores normaux de la période active. Dans une période ultérieure, l'activité musculaire se trouve en défaut; les corps élaborés ne se séparent pas les uns des autres, et on a une production continue, comportant un ruban de substance *c* et un tube boursoufflé de substance *b*, accolés l'un à l'autre. A un stade de repos plus avancé encore, *c* n'est plus sécrété et le tube *b* seul subsiste. C'est le stade ultime de régression du contenu du canal déférent et il correspond vraisemblablement à l'état de repos génital parfait. Il y a donc un moment où ni le testicule ni les cellules glandulaires du canal déférent ne sont fonctionnels. Au moment où le Pagure va redevenir fécond, le testicule entre en activité en même temps que les sécrétions du canal s'opèrent de nouveau. Mouvements et productions glandulaires sont encore mal réglés, aussi voit-on se former des spermatophores à deux ampoules pour une même embase, et même des spermatophores vides; ils sont de taille inférieure à la normale, et ceci s'explique par le rabougrissement qu'a subi tout l'appareil génital pendant la période de repos.

Je résume. Pendant la période de repos saisonnier l'appareil génital tout entier (testicule et canal déférent) est complètement inhibé. Le passage de cet état à celui de fécondité se fait graduellement. Le testicule reste à l'état de repos plus longtemps que le canal.

Je m'en tiendrai aux deux exemples précités; ils montrent assez que les faits, sur deux Pagures très différents, sont analogues, et sans doute généraux. Je crois intéressant de noter que l'évolution des deux côtés de l'appareil génital n'est pas synchrone. Nous verrons que cette particularité se retrouve dans les cas de castration parasitaire.

## LA CASTRATION PARASITAIRE

Parmi les Pagures examinés, certains étaient parasités. J'ai donc été naturellement conduite à étudier l'action du parasite sur l'organe génital et sur les spermatophores de l'hôte, complétant ainsi ce que l'on sait déjà de la castration parasitaire.

Voici la liste de ces Pagures et des parasites qu'ils portaient :

*Eupagurus bernhardus*, parasité par *Peltogaster paguri* RATHKE.  
par *Athelges paguri* RATHKE.  
et *Nectonema agile* VERRILL.

*Diogenes pugilator*, parasité par *Septosaccus cuenoti* DUBOSCQ.  
*Anapagurus hyndmanni*, — — *Fecampia erythrocephala* GIARD.  
et *Nectonema agile* VERRILL.

*Eupagurus cuanensis*, parasité par *Chlorogaster sulcatus* LILLJEBORG.  
et *Athelges lorifera* HESSE.

Il m'a été permis de constater des stades très divers de castration que j'exposerai plus loin.

### HISTORIQUE

La question de la répercussion de la présence d'un parasite sur les caractères morphologiques de l'hôte a été introduite par les recherches de J. PEREZ (1879) sur les Andrénes stylopisées. Les Andrénes stylopisées sont telles que chaque sexe subit des modifications le rapprochant des caractères normaux du sexe opposé.

A la suite de ces recherches, GIARD a été amené à faire des observations analogues sur les Crustacés et il a créé pour cet ordre de phénomènes le terme de castration parasitaire. Je réduirai ici mon historique aux faits relatifs aux Crustacés Décapodes.

#### 1. — Etude anatomique et physiologique.

En 1886, GIARD a remarqué que dans certains cas les mâles parasités par des Rhizocéphales deviennent semblables aux femelles. Il donne comme exemple le cas de *Sacculina fraissei*, parasite de *Stenorhynchus phalangium*. Les femelles sont infestées plus souvent que les mâles. Les appendices femelles avortent, ceux des mâles prennent l'aspect femelle.

Un autre exemple est celui de *Carcinus mænas*, parasité par la Sacculine. Chez le mâle, la soudure des anneaux 3, 4 et 5 de l'abdomen disparaît et l'abdomen entier s'élargit (caractères de femelle).

GIARD signale en outre (1887) le fait que lorsque *Eupagurus bernhardus* est porteur de *Peltogaster paguri*, les mâles deviennent stériles et gardent leurs appendices mâles, tandis que chez les femelles les appendices se transforment et deviennent semblables à ceux des mâles.

Une deuxième catégorie de parasites des Crustacés Décapodes est représentée par les *Bopyriens*. Ceux de ces Epicarides qui infestent *Carcinus mænas* (*Portunion mænadis*) entraînent la soudure partielle des anneaux 3, 4 et 5 de l'abdomen du mâle. *Bopyrus squillarum* occasionne la féminisation de *Palæmon rectirostris* qui le porte. Toujours d'après GIARD, les *Eupagurus bernhardus* porteurs d'*Athelges paguri* sont tels que l'abdomen présente des appendices en nombre égal à ceux de la femelle et conformés absolument comme eux, mais toutefois de dimensions un peu réduites.

Si l'on ouvre un des ces mâles à pattes abdominales femelles, on trouve le testicule renfermant des spermatophores de taille très inférieure à la moyenne et des spermatozoïdes très imparfaits.

A la suite de ses recherches, GIARD conclue que « l'atrophie des glandes génitales peut être produite et est fréquemment produite par des parasites qui habitent des régions du corps très éloignées de l'appareil générateur » et que « l'embryon cryptoniscien d'un *Phryxus* produit sur les organes sexuels internes, et, par contre-coup sur les caractères sexuels externes de son hôte, une action modificatrice très énergique ».

L'auteur est donc amené à distinguer deux modes de castration parasitaire : la *castration directe* dans laquelle le parasite envahit les organes génitaux et se substitue à eux (cas qui n'est pas très fréquent chez les Crustacés), et la *castration indirecte* où le parasite fixé en un point quelconque de l'hôte agit à distance sur les glandes génitales. Les cas de castration indirecte sont fréquents chez les Crustacés. GIARD et BONNIER ont signalé la castration indirecte de nombreux Epicarides, CAULLERY celle de *Peltogaster curvatus* porteur de *Liriopsis pygmaea*, etc... Tous les exemples que je fournis moi-même dans ce travail se rattachent à la castration indirecte. GIARD donne des faits observés, des explications diverses que l'on peut résumer ainsi :

1° La transformation de l'hôte sous l'influence du parasite correspondrait chez le Crabe à une adaptation pour la protection maximum de la *Sacculine*.

2° Dans plusieurs cas, et probablement dans tous, les caractères de chaque sexe dorment à l'état latent dans le sexe opposé, prêts à se développer dans certaines circonstances particulières. Le sexe femelle est dans un état de retard évolutif par rapport au sexe mâle. Le mâle parasité, se trouvant retardé sans son évolution, se rapprocherait de la femelle.

3° Il y aurait un simple arrêt du développement des caractères sexuels extérieurs des deux sexes, arrêt qui est plus sensible chez le mâle parce que chez celui-ci les caractères sexuels secondaires sont à l'état normal beaucoup plus développés que chez la femelle. On pourrait comparer ce cas à la progonèse : quand il y a progonèse, on constate un arrêt de croissance et de développement, l'individu acquérant l'aspect d'une larve sexuée.

L'ensemble des vues de GIARD et ses recherches constituent une première étape dans l'étude de la castration parasitaire. Une deuxième étape est marquée par les travaux expérimentaux plus récents de SMITH (1912) et son école, de POTTS (1906), et par les recherches actuelles qui s'inspirent d'ailleurs des idées émises par ces auteurs.

G. SMITH a fait l'étude de la castration parasitaire au double point de vue morphologique et physiologique. Dès 1905, il a montré que, pendant la période de reproduction, les mâles de *Inachus mauritanicus* sont de trois sortes, petits et grands à testicules actifs, moyens à testicules non fonctionnels. (FAXON avait montré en 1885 un cas analogue chez *Cambarus*). SMITH croit qu'il s'agit là d'un fait analogue à celui signalé chez les *Scarabeides* et *Lucanides* où l'on trouve de grands et de petits mâles. Mais CUNNINGHAM a montré en 1908 qu'il s'agit de dimorphisme sexuel saisonnier. Il y aurait une sorte de « phasic castration », les mâles conservant par exemple en même temps qu'une taille réduite, des pinces anormalement petites.

Dans une étude de la castration d'*Inachus mauritanicus* par *Sacculina neglecta*, l'auteur a mis en évidence la transformation des individus des deux sexes : les femelles prennent la forme des mâles et perdent leurs appendices ovigères, tandis que les mâles acquièrent ces mêmes appendices et prennent la forme des femelles. Les pinces se modifient aussi dans chaque sexe, prenant l'aspect de celles du sexe opposé. La castration d'*Inachus dorsettensis* par *Aggregata* apporte des modifications analogues à celles qui sont dues à la Sacculine. Chez le Crabe sacculiné, le mâle acquiert les caractères sexuels secondaires femelles, et, s'il y a chute du parasite, le rudiment de gonade devient une glande hermaphrodite. Les mâles ne subissent pas de transformations analogues.

*Eriphia spinifrons* peut être parasitée par un Isopode ou par la Sacculine. Dans le premier cas, elle subit des altérations analogues à celles relatées pour les Crabes sacculinés, tandis que dans le deuxième il n'y a aucune modification. D'où cette conclusion de SMITH que la nature du parasite intervient dans la castration.

L'ensemble des considérations, d'ordre morphologique, que je viens d'énumérer ne représentent qu'un apport complémentaire aux remarques de GIARD. SMITH les a doublées (1912) d'une étude physiologique du milieu interne des individus parasités, et il est arrivé à des résultats fort intéressants, tels qu'il a pu élaborer une théorie de la castration parasitaire aujourd'hui admise : il explique les phénomènes de la castration par des troubles du métabolisme général.

Il constate que la Sacculine exerce une influence notable sur le métabolisme des graisses de l'hôte, résultats confirmant les vues d'après lesquelles la Sacculine influence l'hôte pour lui donner les caractères femelles, ce parasite jouant le même rôle vis-à-vis du métabolisme des graisses que la maturation de l'ovaire chez la femelle normale.

Il étudie d'abord le chimisme du sang chez le mâle de *Carcinus maenas*, et chez la femelle en dehors de l'action de tout parasite. Le sang du Crabe ♂ est incolore à l'état normal, mais il devient rosé à l'approche de la mue. Le sang de la femelle est jaune au moment de la maturité sexuelle. La teneur en graisses du sang et du foie est beaucoup plus grande chez les femelles que chez les mâles. Or, les individus des deux sexes parasités par la Sacculine ont un sang rosé et jaunâtre et la teneur en

graisses de ce sang et du foie se rapproche de celle de la femelle normale. Ces faits ont été confirmés par ROBSON. Il les résume ainsi :

1° L'infestation par la Sacculine entraîne le maintien d'une quantité anormale de graisse dans le foie et le sang.

2° Cet état est analogue à celui des femelles et des mâles prêts à muer et des femelles à maturité sexuelle.

3° Le Crabe infesté est destiné à mourir de faim (1), incapable de produire assez de graisse pour lui et son parasite.

4° Il y a présence d'un lipochrome rose dans le sang des Crabes infestés ou prêts à muer.

Si le métabolisme des graisses des animaux parasités est modifié, celui du glycogène l'est aussi. La fonction glycogénique est stimulée, ce qui amène de fréquentes mues, sans qu'il y ait croissance. POTTS l'a vérifié sur les Pagurides infestés par *Pellogaster*. Il est probable que les femelles utilisent pour leur développement génital une grande quantité de glycogène, et leur fonction glycogénique se rapproche alors de celle des individus mâles infestés. Il est bien évident que, dans le cas qui nous occupe, il n'y a pas de relation entre la mue et la croissance.

Les modifications du métabolisme des graisses et du glycogène chez les individus parasités suffit, d'après SMITH, à expliquer les transformations morphologiques et physiologiques des caractères sexuels externes et des gonades. Tout l'effet de la Sacculine sur son hôte est solidement expliqué par la théorie qu'il adopte et qu'il décrit comme « métabolisme stimulation ».

A l'heure actuelle cette théorie est adoptée et les auteurs s'accordent à supposer qu'elle est assez générale pour s'appliquer également aux Insectes et à d'autres groupes d'invertébrés : témoins les travaux récents d'AVEL sur les Lombriciens, de RABAUD et MILLOT sur les *Polistes*, de VANDEL sur les *Mermithostratiotes* (soldats des fourmis modifiés par le parasitisme des Mermis.), et la toute récente note de Mme LE ROUX sur les femelles de *Gammarus pulex* parasitées par les larves d'un Anthocéphale *Poly-morphus minutus*. Chez cet Amphipode, les femelles perdent leurs soies ovigères et les ovaires sont inhibés dans leur évolution, tandis que les mâles ne présentent aucune modification.

Les auteurs étudiant les Crustacés Décapodes ont, *à fortiori*, adopté la théorie de SMITH. Je citerai tout particulièrement le travail de TUCKER (1930) sur les effets de *Gyge branchialis* sur *Upogebia littoralis* qu'il parasite. D'après lui, la modification survenue dans le métabolisme de l'hôte est rapide. Il faut supposer, dit-il, qu'après la fixation du parasite un temps appréciable doit s'écouler avant qu'un effet suffisant soit produit sur le métabolisme de l'hôte pour provoquer ou pour permettre la féminisation des appendices, mais il est évident que la réponse est assez rapide. Le testicule et le canal déférent sont plus ou moins et inégalement réduits, le degré de réduction n'étant pas absolument le même des deux côtés d'un même individu. D'après lui, la différenciation des caractères sexuels secondaires dans les Crustacés Décapodes est indépendante des gonades.

(1) L'expression de ROBSON me paraît être exagérée.

## 2. — Etude expérimentale.

Les faits d'observation que nous venons de passer en revue, s'ils ont conduit à la théorie très ingénieuse de SMITH, n'ont pas permis toutefois de préciser dans le détail quel peut être le mécanisme de la castration parasitaire. SMITH a détruit expérimentalement la partie externe de la Sacculine d'un Crabe et obtenu la reprise du développement des gonades d'un seul sexe, à l'exception d'un cas d'hermaphrodisme manifeste à la fois dans les gonades et dans les caractères sexuels secondaires.

POTTS a également supprimé le sac externe d'un *Peltoaster*; le Pagure qui le portait a conservé dans ses diverses mues des appendices anormaux, mais il faut remarquer que les racines vivantes continuaient à châtrer l'hôte. D'autre part, après la suppression de l'*Athelges* parasite externe d'un Pagure, celui-ci acquiert de nouveau, au cours de ses mues ultérieures, des appendices normaux.

On pouvait espérer que la castration expérimentale donnerait des éclaircissements sur les rapports entre les gonades et les artères sexuels secondaires et pourrait aider à la compréhension du processus naturel.

On n'a pas fait avec succès, à ma connaissance, de castration chirurgicale de Crustacés Décapodes; cette méthode de recherches semble, *à priori*, devoir apporter pourtant des données intéressantes. La castration chirurgicale a été réalisée chez les Insectes et elle a donné les résultats suivants :

L'ablation des glandes génitales de la larve d'Insecte *Ocneria dispar* réalisée par OUDEMANS, en 1899, a montré que la castration n'a aucune influence sur la morphologie externe ni sur les caractères sexuels secondaires. KELLOG a opéré en 1904 la castration de *Bombyx mori* en brûlant les gonades avec une aiguille rougie. Il a noté qu'il n'y a aucune altération des caractères sexuels secondaires. En 1907, MEISENHEIMER a réussi sur *Ocneria dispar*, par ablation des gonades et par greffes, à créer des hermaphrodites artificiels, mais n'est pas arrivé à produire ainsi des gynandromorphes. REGEN a réalisé la castration de *Grillus campestris*; les mâles sont restés morphologiquement normaux. Les glandes sécrétant l'enveloppe des spermatophores ont continué à fonctionner indépendamment des testicules. Les enveloppes des spermatophores étaient normalement constituées et contenaient une sécrétion moins abondante que ceux des individus normaux. Mais il n'y avait pas de spermatozoïdes.

J'insiste sur cette remarque de REGEN, car ce qu'il signale à propos de *Grillus campestris* n'est pas sans analogie avec ce que j'ai observé moi-même sur les Pagures ayant subi l'action d'un parasite. Ce point est peut-être le seul qui rapproche la castration chirurgicale de la castration parasitaire, encore qu'il s'agisse, on le voit, d'une part d'un Insecte, d'autre part d'un Crustacé.

Il est d'ailleurs peu probable que l'on puisse comparer deux faits aussi différents que ces deux sortes de castration. S'il est vrai que l'altération des caractères sexuels et des gonades résulte d'une altération du métabolisme général de l'hôte, il n'y a aucune raison pour que l'ablation des gonades trouble le métabolisme de la même façon qu'un parasite, et entraîne la modification des appendices.

Il y a donc très peu de chances pour que la castration chirurgicale éclaire la « castration parasitaire », ces deux ordres de faits restant totalement différents.

A la suite des recherches que je viens d'énumérer, on peut admettre aujourd'hui les faits suivants :

1° Tout parasite d'un Crustacé Décapode détermine en général sur son hôte des phénomènes de castration;

2° Ces phénomènes de castration indirecte sont le résultat de troubles apportés dans le métabolisme de l'hôte par le parasite en question;

3° Le métabolisme d'un individu parasité est analogue à celui d'une femelle normale;

4° Comme conséquence de cette modification, les caractères sexuels secondaires de l'hôte deviennent analogues à ceux des femelles;

5° Les gonades deviennent plus ou moins stériles; des œufs peuvent même apparaître dans le testicule d'un mâle parasité;

6° La disparition du parasite entraîne le retour de l'hôte à l'état normal.

### **Problème actuel.**

Mais à l'heure actuelle, se posent encore, relativement à la castration parasitaire chez les Crustacés Décapodes, un certain nombre de questions importantes :

1° La nature du parasite intervient-elle dans la castration ?

2° Dans quels rapports les gonades et les caractères sexuels secondaires dépendent-ils les uns des autres ?

3° Le testicule et le canal déférent sont-ils inhibés en même temps et dans la même mesure ?

4° Les deux côtés de l'appareil génital se comportent-ils de la même manière dans les processus de régression ?

5° Quels sont les rapports respectifs du testicule et du canal déférent avec les caractères sexuels secondaires ?

6° Y a-t-il résistance de certains hôtes vis-à-vis de certains parasites ou résistance acquise à la suite d'un parasitisme antérieur ?

Dans l'état actuel de nos connaissances, la castration parasitaire des Crustacés Décapodes n'est encore qu'un amas de constatations qu'il est souvent difficile de coordonner, faute de données suffisantes sur la biologie des parasites eux-mêmes, ou faute de matériaux intéressants qui permettraient d'établir des liens entre les faits isolés.

Les remarques que je résume ici sont de deux sortes : d'une part, ce sont des faits précis, résultant de l'examen morphologique et histologique d'individus divers parasités; d'autre part, des réflexions et des hypothèses destinés à l'interprétation des faits. Les deux éléments sont fatalement mêlés. Je ne prétends pas, avec cette contribution, résoudre les problèmes d'ordre général auxquels je fais allusion, mais seulement apporter une contribution à leur étude, par la valeur intrinsèque des quelques faits que je signale.

Jusqu'ici, on a accumulé des observations de pure morphologie, relatives aux caractères sexuels, sans en faire d'ailleurs une étude approfondie, et aucun travail

n'a été consacré à l'étude histologique précise des altérations de la glande génitale, montrant, s'il y a lieu, les anomalies survenues dans la genèse des spermatozoïdes. D'autre part, les résultats si intéressants de SMITH sur le métabolisme sont d'une portée très générale. Mes recherches sur le canal déférent des Pagures m'ont mise à même de disposer, pour l'étude de la castration parasitaire, d'un critérium pouvant servir à mesurer l'intensité de la perturbation. J'ai donc pu, en combinant les résultats que cet appareil de mesure sensible et précis m'a fourni, avec les modifications des testicules et des pléopodes, acquérir une notion précise et nette de l'intensité de manifestations qui sont encore fort mal connues par ailleurs. C'est donc dans cette mesure et dans l'étude détaillée des malformations survenues dans les productions du canal déférent que réside l'élément nouveau apporté dans ce qui suit.

### RECHERCHES PERSONNELLES

J'étudierai ici en détail quelques cas de castration parasitaire de Pagures en tenant compte des faits connus et en me plaçant tout particulièrement au point de vue de la modification du canal déférent et des perturbations qu'elle apporte dans la formation des spermatophores, faits que les auteurs ont laissés dans l'ombre. Ces cas de castration sont traités de façon plus ou moins approfondie suivant que j'ai disposé d'un matériel abondant ou rare.

#### **Castration d'*Eupagurus Bernhardus* par *Athelges Paguri*.**

Les indications de GIARD se réduisent à ceci : « Les Pagures mâles ne sont guère modifiés dans la région thoracique. C'est à peine si la grosse pince est un peu plus faible qu'à l'ordinaire. Mais l'abdomen présente des appendices en nombre égal à ceux de la femelle et conformés absolument comme chez la femelle, toutefois de dimensions un peu réduites. Si l'on ouvre un de ces mâles à pattes abdominales femelles, on trouve le testicule renfermant des spermatophores de taille fort inférieure à la moyenne (la moitié environ) et des spermatozoïdes très imparfaits. »

Il est regrettable que GIARD n'ait pas étudié les spermatozoïdes d'une façon plus détaillée. En ce qui concerne les spermatophores, le résultat qu'il donne ne concorde avec aucune des nombreuses et minutieuses observations que j'ai faites moi-même. D'après ce que j'ai montré dans les premiers chapitres de cet ouvrage, on sait que la taille des spermatophores dépend de celle du canal déférent qui les produit, celle-ci étant elle-même fonction de la taille du Pagure. Chez les individus atteints par la castration parasitaire, une régression de taille du canal déférent s'accompagne toujours de troubles fonctionnels et les spermatophores produits sont toujours aberrants, et non pas simplement de taille réduite comme le dit GIARD.

Je noterai tout d'abord que la présence d'un *Athelges paguri* sur *Eupagurus bernhardus* n'entraîne pas forcément la castration. J'ai rencontré des cas de Pagures mâles ainsi parasités, dont les pléopodes étaient féminisés mais l'appareil génital parfaitement normal. Il y a lieu de distinguer trois cas parmi les Pagures parasités :

- 1° L'hôte ne présente aucune modification anatomique;
- 2° Des appendices féminisés coexistent avec un appareil génital parfaitement normal;
- 3° Il y a simultanément modification des appendices et de l'appareil génital.

Dans le cas numéro 1, le parasite n'a eu aucune action sur le Pagure. Ceci peut s'expliquer de deux façons : ou bien l'*Athelges* est d'installation relativement récente et n'a pas eu le temps d'altérer le métabolisme du Pagure pour qu'une répercussion anatomique soit manifeste, ou bien l'hôte résiste à l'action de l'*Athelges*. Je crois qu'il y a lieu de retenir la première hypothèse.

Le deuxième cas montre qu'une même cause a des effets différents sur les gonades et sur les caractères sexuels secondaires. Si nous étendons au cas présent les remarques faites par G. SMITH sur le Crabe porteur de Sacculine, et par POTTS sur *Eupagurus meticulous* parasité par *Peltogaster curvatus*, nous admettons que l'action d'*Athelges* sur *Eupagurus bernhardus* est une modification du métabolisme telle que l'état interne du Pagure se rapproche de celui d'une femelle ou d'un mâle prêt à muer. Supposons que l'*Athelges* ait commencé à agir intensément sur un mâle qui était justement en voie de transformation pour muer. L'effet du parasite est venu s'ajouter et se superposer à celui de l'évolution normale et des appendices féminisés ont apparu, modifiant très tôt le tégument du Pagure, tandis que les gonades n'avaient pas encore subi d'une façon manifeste les troubles du métabolisme. Ainsi s'expliquerait le décalage entre le degré de modification des gonades et celui des appendices abdominaux dans le cas où les pléopodes sont plus modifiés que l'appareil génital lui-même.

En remarquant que les femelles sont plus souvent infestées que les mâles et en supposant qu'elles le sont parce que leur métabolisme crée un état spécial de réceptivité pour les parasites, on conçoit que les mâles prêts à muer, dont le métabolisme se rapproche de celui des femelles, sont plus réceptifs que les mâles normaux, plus souvent parasités, et que par suite, l'état du deuxième cas que je viens d'exposer peut se rencontrer plus fréquemment que tout autre. C'est ce que l'on constate.

Dans le cas où les gonades et les caractères sexuels secondaires sont simultanément modifiés, l'*Athelges*, depuis longtemps fixé, a apporté par sa présence de telles modifications du milieu interne du Pagure qu'il en résulte des perturbations dans la morphologie et le fonctionnement des organes sexuels, en même temps que la féminisation des pléopodes se manifeste.

Je ne reviendrai pas sur la modification subie par les appendices; elle consiste dans le développement de l'endopodite qui est, chez le mâle, à l'état de rudiment.

Voici ce que j'ai observé sur les organes génitaux atteints : les deux testicules d'une part, les deux canaux déférents d'autre part, sont inégalement altérés par la présence du parasite; le côté gauche est le plus souvent normal, le droit toujours aberrant.

L'état de régression du testicule se manifeste par l'aspect translucide qu'il prend, la couleur blanc opaque du testicule normal ayant disparu avec les spermatozoïdes. La glande génitale n'engendre guère plus de sperme. Le canal contient, dans la région distale, des embases grêles portant un plus ou moins grand nombre d'ampoules, grêles aussi, qui ne contiennent que quelques spermatozoïdes, sont tordues, difformes et toujours dépourvues de corps accessoires (fig. 143). Ces caractères atrophiques sont la conséquence des modifications survenues dans le fonctionnement de l'appareil génital. Etant donné la rareté des éléments reproducteurs qui pénètrent dans le canal, il n'y a pas de flux spermatique à l'endroit où les contractions déterminent une scission et séparent des ampoules. Seul, le manchon de substance *b* circule à cet endroit, et seul il se fragmente sous l'action de la paroi du canal. Les ampoules qui se constituent

ainsi étant vides, n'ont pas de forme propre géométrique. Leur circulation est dérégulée, et la substance c que les cellules glandulaires sécrètent encore, quoique plus faiblement, s'accroche à elles au hasard de leurs contacts avec la zone sécrétrice. Il y a donc au total réduction de l'activité testiculaire; et, d'autre part, altération des processus de fragmentation du flux spermatique, de modelage et de séparation des ampoules et des embases.

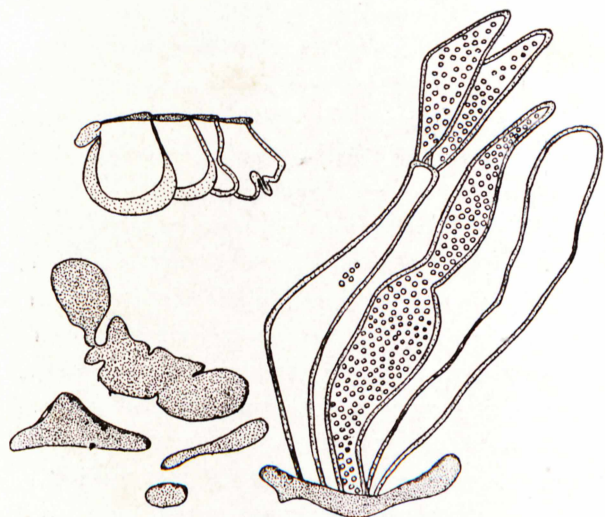


FIG. 143.  
Spermatophores d'*Eupagurus bernhardus*  
porteur d'*Athelges paguri*.



FIG. 144.  
Spermatophores des canaux déférents droit  
et gauche d'*Eupagurus bernhardus*  
parasité par *Athelges paguri*.

J'ai dit que le canal déférent gauche est souvent normal, il ne l'est pas toujours. On peut, en effet, trouver sur un Pagure porteur d'*Athelges* dans le canal déférent droit des ampoules analogues à celles que j'ai décrits ci-dessus, et, dans l'autre cas, des ampoules ayant encore leur corps accessoire, mais absolument vides (fig. 144). Dans ce cas, on constate que l'activité testiculaire est plus réduite à gauche qu'à droite, tandis que les zones glandulaires des deux canaux conservent encore leur intégrité. On ne peut pas dire que l'intensité de la castration parasitaire à droite et à gauche soit, pour un individu parasité donné, dans un rapport constant, car tous les degrés d'altération existent. Cependant, il faut remarquer que, quelle que soit l'altération des deux canaux, celle du droit est toujours plus grande que l'autre.

Cette conclusion apporte une précision supplémentaire à l'affirmation de GIARD que « chez les animaux unisexués, la castration peut atteindre la glande génitale d'un côté du corps et laisser indemne la glande de l'autre côté », affirmation reposant sur les recherches de J. PEREZ sur les *Andrènes* stylopisées. Il faut toutefois remarquer avec POTTS que si, chez les *Andrènes* parasitées par *Stylops*, c'est la glande génitale placée du côté où est le parasite qui dégénère, la glande du côté opposé restant fonctionnelle; il n'en est pas de même chez les Pagures parasités. POTTS dit que c'est le contraire qui

se produit. Je ne l'affirmerai pas avec lui; je reconnaitrai seulement qu'il peut l'être, l'observation attentive montrant en effet que la disposition du parasite ne peut suffire à indiquer la localisation du maximum de castration.

J'ajouterai à la constatation faite par GIARD et succinctement exprimée par lui, que le parasitisme d'*Athelges paguri* sur *Eupagurus bernhardus* entraîne la castration inégale, toujours plus intense à droite qu'à gauche des deux côtés de l'appareil génital.

En résumé, la castration d'*Eupagurus bernhardus* par *Athelges paguri* est quelquefois totale, c'est-à-dire consiste dans l'inhibition de l'appareil génital et la féminisation des appendices abdominaux, elle est quelquefois partielle et ne porte que sur les caractères sexuels secondaires. Il s'agit alors sans doute de Pagures parasités au moment de la mue. Elle est enfin parfois nulle, et cela tient sans doute à une installation récente du parasite. Les troubles du testicule et du canal déférent sont simultanés, ceux du canal étant caractérisés par un déficit de l'activité glandulaire et musculaire de la paroi.

Parmi les *Eupagurus bernhardus* que j'ai examinés, il s'en est trouvé un dont les appendices abdominaux étaient féminisés. Cependant, aucune trace de parasite n'était visible extérieurement; une dissection minutieuse m'a montré qu'il n'y en avait pas non plus à l'intérieur du Pagure. Pourtant, l'organe génital, actuellement normal, avait été profondément altéré si je m'en rapporte au contenu de la partie distale du canal déférent droit où les spermatophores étaient aberrants. La région proximale était normale. Or, il est bien évident que ce qui circulait dans la zone terminale au moment où j'ai fait l'observation avait été élaboré longtemps auparavant et correspondait à une altération du canal déférent et de la glande génitale ayant eu lieu à une époque passée. On peut considérer que le canal tout entier, au moment de cet examen, résumait les états passé et présent. La castration avait été temporaire et la glande, aussi bien que le canal, se trouvant un moment inhibés dans leur fonctionnement, avaient ensuite repris leur état normal. Ce fait semble illustrer la thèse de GIARD d'après laquelle la castration parasitaire est parfois temporaire et peut disparaître quand le parasite est supprimé (Pagures châtrés par *Athelges paguri* et débarrassés de leur parasite). POTTS a signalé également que, si on supprime l'*Athelges* parasite externe d'un Pagure, au cours des mues ultérieures, le Pagure acquiert de nouveau des appendices normaux. Ce fait est à rapprocher également de celui signalé par CAULLERY qui dit que chez les *Peltoaster* ayant été parasités par *Liriopsis* mais ayant perdu le parasite, l'ovaire est régénéré et mûrit régulièrement ses ovocytes. Dans l'exemple que je cite, après la chute du parasite présumé, la glande est redevenue normale et le canal déférent a élaboré des spermatophores normaux, mais le tégument du Pagure n'a pas subi les mêmes transformations immédiates; les appendices abdominaux sont restés féminisés, traduisant ainsi un état antérieur du Pagure. Il faut donc ajouter à la remarque de GIARD cette remarque supplémentaire: quand la castration s'est manifestée à la fois sur l'appareil génital et les caractères sexuels secondaires, la suppression du parasite entraîne d'abord le rétablissement fonctionnel de l'appareil génital, les modifications du tégument du Pagure subsistant au contraire jusqu'après des mues ultérieures.

Dans l'exemplaire étudié, les spermatophores de la partie terminale du canal avaient des anomalies dont les principales sont les suivantes:

1° Spermatozoïdes très irrégulièrement répartis, parfois très rares ou mêmes absents;

2° Ampoules fusionnées à leur base, corps accessoires généralement absents;

3° Ampoules bosselées, tordues, pliées, de longueur variable, parfois deux ampoules superposées, la supérieure étant plus petite que l'autre, ou bien deux ampoules jumelles portées par une troisième;

4° Embase unique portant la file d'ampoules ou, au contraire, embases réduites, portant un nombre variable d'ampoules. On trouve aussi des lambeaux d'embases sans ampoules, à contour capricieux, de taille et de forme irrégulières.

Tous les éléments constitutifs du spermatophore sont représentés, mais les spermatophores eux-mêmes sont anormalement constitués. Ceci prouve que l'activité glandulaire du canal déférent n'a pas été complètement inhibée mais simplement réduite. Le contenu, par suite de sa diminution de volume, n'a plus rempli le contenant, et les actions mécaniques assurant le modelage des spermatophores ont été compromises.

Ainsi, le Pagure châtré examiné porte la trace d'une castration partielle, représentant peut-être la reprise de l'activité testiculaire et glandulaire après la suppression d'un parasite ayant déterminé antérieurement une castration plus intense, peut-être même totale, si l'on en juge d'après l'état de modification accentuée des pléopodes.

Il est difficile d'induire de ces constatations la nature du parasite castrant disparu. S'agissait-il d'un *Peltogaster*? Aucune trace de racines, aucune cicatrice externe ne permet de l'affirmer. L'hypothèse de la castration par un *Athelges* paraît être la plus vraisemblable. L'*Athelges* peut être tombé sans laisser de trace de sa fixation, et il produit en général sur son hôte des effets analogues à ceux que j'ai pu observer sur le Pagure en question.

#### **Castration parasitaire d'*Eupagurus bernhardus* par *Peltogaster paguri*.**

Il y a une étroite analogie entre la castration d'*Eupagurus bernhardus* par *Peltogaster paguri* et celle d'*Eupagurus prideauxi* (méticulosus) par *Peltogaster curvatus*. Ce dernier cas de parasitisme a été étudié par POTTS; il y aurait lieu de répéter ici ses résultats. Dans les deux exemples on remarque que ni la taille du *Peltogaster*, ni la présence d'un ou de plusieurs parasites, ne permet de prévoir le degré de modification de l'hôte causé par le parasitisme. Je rappelle les conclusions de POTTS :

1° L'infestation a pour effet de diminuer immédiatement la taille des gonades et de supprimer leurs fonctions. Ceci est probablement dû à une répercussion de la nutrition générale de l'hôte, et non à une action directe sur la gonade;

2° Les caractères sexuels secondaires du mâle se développent suivant le type femelle sous l'influence du parasitisme. Il existe tous les stades depuis les Pagures non modifiés jusqu'à ceux qui ont acquis presque entièrement les caractères femelles;

3° L'absence de corrélation entre les changements qui interviennent dans les caractères sexuels secondaires et les gonades montre que ces derniers ne dépendent pas directement de la glande génitale mais plutôt qu'on doit attribuer les changements des deux à une modification du métabolisme général.

L'étude du parasitisme de *Peltogaster paguri* sur *Eupagurus bernhardus* mâle m'a montré que l'altération de l'appareil génital est souvent plus accentuée d'un côté que de l'autre. Le testicule et le canal déférent droit qui sont placés dorsalement, entre

le foie et le tégument abdominal du Pagure, sont en général profondément modifiés, tandis que ceux du côté gauche, compris entre la masse musculaire ventrale et le foie, sont à peu près normaux. La castration, à droite, se manifeste par une réduction de taille du testicule qui d'ailleurs devient stérile. Le canal déférent est grêle, perd son allure générale et, s'il conserve encore nettement l'enroulement de sa région proximale, il a, par contre, totalement perdu les épaisissements glandulaires localisés dans certaines zones de sa paroi. Les spermatophores qu'il contient sont difformes et réduits, quelquefois tellement aberrants, qu'il est impossible de les reconnaître. Ils sont vides, dépourvus d'ampoule ou d'embase, et ce qui reste de chacun d'eux est une vague ébauche anhiste fusionnée avec les ébauches semblables qui la précèdent ou qui la suivent.

La castration atteint d'abord le testicule. Celui-ci devient progressivement stérile à un moment où le canal déférent est encore normal. Il en résulte la formation de spermatophores normalement constitués mais à peu près vides de spermatozoïdes; la coque ne se trouvant pas tendue par un contenu résistant apparaît plus ou moins plissée. L'action parasitaire s'étend ensuite au canal déférent dont la région proximale, normalement glandulaire, cesse d'être régulièrement fonctionnelle. La substance *a* n'est plus sécrétée; *b* apparaît encore et circule au hasard dans la lumière du tube déférent; *c* se réduit à un filament continu ou à des amas successifs polymorphes. Il n'y a plus moulage des substances sécrétées, ni circulation dans des gouttières calibrées, ni fragmentation d'un ruban continu en parcelles successives de dimensions définies. Le contenu du canal au voisinage de l'orifice génital est constitué, dans le cas de castration partielle, par des spermatophores irréguliers à ampoules monstrueuses, portées le plus souvent par un filament basal unique. Quand la castration est très accentuée, il ne circule plus que des lambeaux de substance anhiste.

Il résulte de ce que j'ai dit du parasitisme de *Pellogaster paguri* que les altérations des caractères sexuels secondaires et des gonades de l'hôte ne sont pas absolument synchrones et ne dérivent pas forcément les uns des autres, ce qui vient confirmer la thèse soutenue par POTTS.

J'ajouterai qu'il y a lieu de distinguer dans les caractères primaires ceux de la glande génitale productrice d'éléments sexuels et ceux du canal déférent. Il semble qu'il y ait une assez grande indépendance entre ces deux parties et qu'il n'existe pas entre leurs altérations respectives de relations de causalité. POTTS s'est surtout occupé des modifications du testicule. Pour ce qui est du canal déférent, il signale seulement ceci : « It is noticeable that the secretory function of the duct is not checked, but even accelerated up till an advanced stage of infection. The duct at first filled with irregular spermatophores, which may contain a reduced number of spermatozoa, but at later stages, where the testis is still clearly recognisable, the ducts present a swollen appearance and are filled with irregular and unequal masses of chitin derived from the cells producing the dense cappart of the spermatophore. »

Ces remarques, faites à propos du parasitisme de *Pellogaster* sur *Eupagurus meticulousus*, sont en parfait accord avec ce que j'ai observé chez *Eupagurus bernhardus*. Je peux cependant affirmer, en me basant sur les réactions que j'ai faites en vue d'identifier la substance qui remplit le canal déférent altéré, qu'il ne s'agit pas de chitine, mais d'une substance dont la nature m'échappe et que je nomme dans ce

travail substance *b*. Comme le fait remarquer TUCKER, la présence de cette sécrétion dans le canal déférent ne correspond pas à une phase particulière de la castration parasitaire mais bien à l'élaboration normale du produit qui devrait constituer la coque des spermatophores, car on ne trouve rien d'analogue chez *Upogebia* par exemple, crustacé qui ne possède pas de spermatophores.

### **Castration de *Diogenes pugilator* par *Septosaccus cuenoti*.**

Les *Diogenes* que l'on peut recueillir à marée basse sur la plage de Saint-Efflam sont abondamment parasités par le Rhizocéphale *Septosaccus cuenoti*. On trouve accidentellement deux *Septosaccus* fixés simultanément sur l'abdomen du même Pagure, et éventuellement le *Liriopsis*, lui-même parasite du *Septosaccus*.

Il ne faut pas croire que le parasite agisse de la même façon sur tous les individus. On trouve des Pagures de même taille, porteurs de *Septosaccus* au même stade de développement, pourvus de racines tout à fait semblables, et qui ont, les uns un appareil génital normal, les autres un appareil manifestement châtré. Tout se passe comme si l'hôte, dans certains cas, réagissait contre le parasite. Ces cas étant assez fréquents, on peut se demander si un individu ayant été parasité et ayant perdu son *Septosaccus*, n'a pas recouvré un fonctionnement normal de l'organe châtré, et n'est pas devenu apte à recevoir impunément un deuxième *Septosaccus*. Mais, d'autre part, il y a infiniment peu de chances, semble-t-il, pour que le même Pagure héberge dans sa vie successivement deux parasites à évolution aussi lente. Il est plus plausible d'admettre que certains Pagures sont capables de réagir spontanément à l'action du parasite.

Les expériences consistant à observer un Pagure parasité jusqu'à la chute du *Septosaccus* et à étudier son état de réceptivité, de castration et de résistance ne sont guère réalisables, les Pagures conservant leur parasite pendant toute leur captivité. Je n'ai jamais eu, d'autre part, le matériel nécessaire pour infester expérimentalement des individus ayant déjà été parasités.

CHEKANOVSKAJA, étudiant, à Odessa, l'action, sur les caractères sexuels secondaires, d'un *Peltoaster* probablement identique au *Septosaccus cuenoti*, a remarqué que la castration de *Diogenes pugilator* par le Rhizocéphale est plus ou moins manifeste suivant les individus. Il y a lieu de distinguer à cet égard quatre groupes d'individus :

1° 14 % sans modifications essentielles, à l'exception d'une diminution insignifiante de leur longueur en comparaison des Pagures normaux.

2° 50 % montrant une réduction des deux premières paires de pattes abdominales, la deuxième étant le plus souvent réduite à un petit tubercule. La troisième et la quatrième pattes sont plus grandes que la normale.

3° 1,9 % ont une réduction des deux premières paires d'appendices abdominaux sans modification des autres.

4° 10,1 % montrent une réduction des appendices mâles et acquisition des caractères femelle. Deux ou trois pattes abdominales acquièrent une deuxième rame.

D'après ces remarques, on voit que l'intensité de l'action du parasite sur les caractères sexuels secondaires est aussi variable que l'action sur les gonades.

J'ai remarqué que la castration, quand elle a lieu, intéresse à peu près également les deux côté de l'appareil génital. Nous avons vu précédemment que les deux testicules droit et gauche sont, chez *Diogenes pugilator*, soudés l'un à l'autre par leur extrémité proximale, et que cette disposition ne se retrouve chez aucun des Pagures envisagés dans ce travail. La castration entraîne la séparation des deux testicules et donne à l'appareil génital mâle l'aspect qu'il présente dans les autres espèces. Les testicules sont inhibés

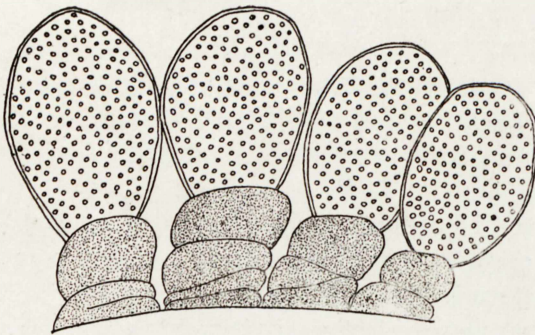


FIG. 145.

Ampoules spermatiques de *Diogenes pugilator* portées par plusieurs pédicules superposés.

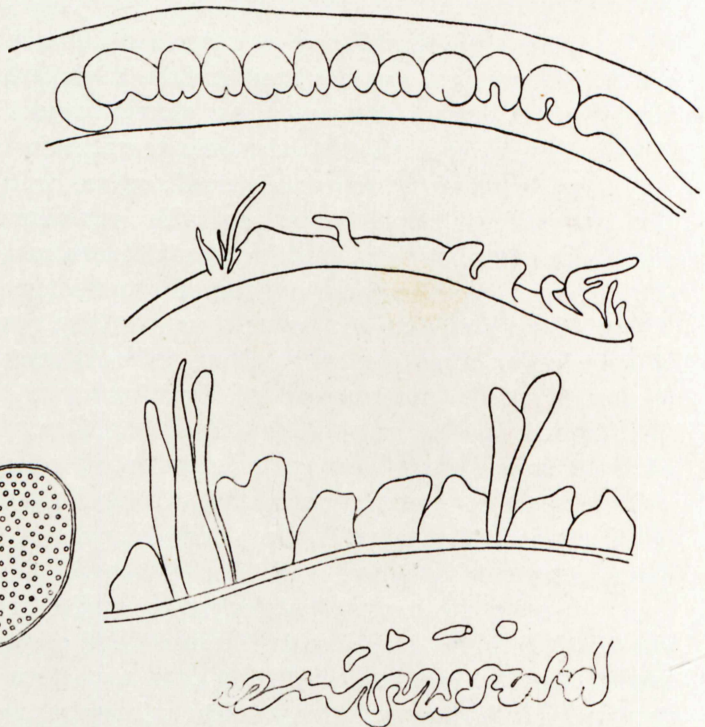


FIG. 146.

Contenu d'un canal déférent d'un *Diogenes pugilator* parasité par *Septosaccus cuenoti*.

dans leur fonctionnement; il en résulte une arrivée intermittente et réduite de spermatozoïdes dans le canal déférent qui, lui, continue à fonctionner, au moins pendant un certain temps. Il se constitue des ampoules vides, ou à peu près vides, donc fatalement anormales; les embases, s'accolant à des ampoules difformes, se déforment aussi. On voit, en définitive, des spermatophores aberrants. Leurs malformations sont de divers ordres. Elles peuvent intéresser le mode de formation des ampoules; la sinusoiide spermatique, au lieu de s'effectuer au point où le canal déférent change de sens d'enroulement, a lieu plus loin, dans la première spire de la deuxième hélice. Les arcs de la sinusoiide peuvent être inégaux et les ampoules irrégulières. Si les deux extrémités d'un même arc ne se rapprochent pas, on aboutit à une masse allongée transversalement, trop longue pour coïncider avec l'amorce d'un seul pédicule, et qui en coiffe deux. Ainsi se constituent des spermatophores monstrueux à une seule ampoule pour deux pédicules parallèles, surmontant eux-mêmes tantôt une, tantôt deux embases.

D'autres fois, la progression des ampoules étant en désaccord avec l'activité glandulaire du canal à l'endroit où les pédicules apparaissent, il y a superposition de deux, trois pédicules qui, en s'étirant, constituent de véritables piliers sous l'ampoule qu'ils supportent (fig. 145). Ces anomalies sont les plus bénignes. Il en est de plus profondes, d'ailleurs plus fréquentes aussi. Quand le testicule ne produit plus de spermatozoïdes, et que le canal déférent continue à sécréter les diverses substances nécessaires à l'élaboration des spermatophores, on trouve dans sa lumière un tube à peu près cylindrique, constitué par la substance *b* qui aurait dû entourer le sperme. Ce cylindre ondule en sinusoïde et même se fragmente en arcs successifs formant l'ébauche d'autant d'ampoules vides destinées à rester à ce stade sans jamais être supportées par un pédicule ou une embase quelconques (fig. 146, 147).

D'autres fois, on trouve dans la partie distale du canal un ruban représentant l'ébauche d'une embase unique commune, portant çà et là des processus irréguliers, ébauches probables de pédicules avortés ne supportant aucune ampoule. Tous les intermédiaires existent entre le filament continu et les parcelles de forme variée. Leur présence suffit pour que l'on puisse affirmer que, dans le cas de castration, le testicule est atteint le premier, le canal déférent ensuite, mais que l'activité sécrétrice des différentes parties de celui-ci décroît peu à peu, dans un ordre mal défini, pour disparaître complètement quand la régression de l'organe s'accroît.

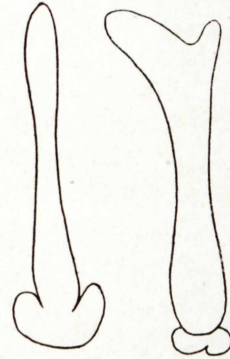


Fig. 147.

Spermatophores aberrants vides sans pédicule et sans embase, d'un *Diogenes pugilator* parasité par *Septosaccus cuenoti*.

#### **Castration parasitaire d'*Eupagurus bernhardus* par *Nectonema agile* et d'*Anapagurus hyndmanni* par *Nectonema agile* et *Fecampia erythrocephala*.**

Sur cent cinquante-deux *Eupagurus bernhardus* examinés à Roscoff en avril 1931, deux étaient parasités par *Nectonema agile* Verrill. Bien que j'aie rencontré très peu de cas de ce parasitisme, je tiens à signaler que les deux Pagures étaient du sexe mâle, car la plupart des *Anapagurus* qui portent des *Nectonema* sont aussi des mâles. La proportion des individus parasités a été, pour cette dernière espèce, en avril 1931, de 10 % pour les femelles et 50 % pour les mâles. Tandis que les Epicarides sont surtout parasites de Pagures femelles, et, quand ils sont sur des mâles, transforment leurs hôtes de manière à les rapprocher du sexe femelle, le *Nectonema*, au contraire, s'installe de préférence sur des mâles et ne les transforme d'ailleurs en aucune façon. Ni les pléopodes ni les gonades ne présentent d'altérations, ni dans leur morphologie, ni dans leur fonctionnement. Tout se passe comme si le parasite ne produisait pas de modification du métabolisme du Pagure, ou en tout cas comme si la modification était aussitôt compensée et par suite non manifeste. Il s'établirait alors une sorte d'équilibre entre les deux individus. Pas plus que les mâles, les femelles de *Anapagurus hyndmanni* porteuses de *Nectonema* ne présentent d'anomalies. Elles sont ovigères, ou bien ont un ovaire normalement développé, et leurs appendices abdominaux sont des pléopodes typiques de femelles non parasitées.

Ainsi, le *Nectonema* ne produit aucune castration parasitaire. Ce parasite interne gêne moins son hôte qu'un *Athelges* par exemple. Il tient pourtant, à lui seul, plus de place dans l'abdomen d'un *Anapagurus* que tous les viscères de l'animal réunis. J'ajoute qu'il est très fréquent de trouver deux *Nectonema* simultanément dans le même Pagure, sans que celui-ci cesse d'être fécond et de garder les pléopodes caractéristiques de son sexe (1).



FIG. 148.

Deuxième spirale du canal déférent gauche d'*Anapagurus hyndmanni* parasité simultanément par *Fecampia erythrocephala* et *Nectonema agile*.



FIG. 149 et 150.

Malformations des spermatophores dans le canal déférent gauche d'*Anapagurus hyndmanni* parasité par *Fecampia erythrocephala*.

On trouve quelquefois, avec *Nectonema* ou sans lui, le turbellarié *Fecampia erythrocephala*. Il peut même y avoir simultanément deux *Fecampia* dans le même hôte. Quelquefois, on constate que l'appareil génital est inhibé dans son fonctionnement, les caractères sexuels secondaires ne présentant, par contre, aucune anomalie. Les deux côtés de l'appareil génital ne réagissent pas de la même façon : le côté droit

(1) A. BRINKMANN a découvert récemment (1930) une nouvelle espèce de *Nectonema*, *Nectonema munidæ*, parasite de *Munida tenuimana* et de *Pontophilus norvegicus*. Il a remarqué que la présence du parasite ne provoque sur son hôte aucun trouble morphologique ou physiologique et qu'en particulier les ovaires des femelles de *Munida* restent parfaitement fonctionnels. Il a trouvé dans un même hôte jusqu'à six *Nectonema* ayant au total une longueur de 1 mètre; ils n'avaient entraîné aucune altération de l'hôte et ne l'avaient pas empêché de pondre. Je tiens à insister sur le fait que les observations de BRINKMANN concordent parfaitement avec celles que j'ai faites moi-même à propos d'*Eupagurus bernhardus* parasité par *Nectonema agile*; les *Nectonema* ont en commun ce caractère de ne pas modifier les Crustacés qui les hébergent.

reste intact, le gauche étant seul réduit. Le testicule, en régression, ne produit presque plus de sperme et le canal déférent élabore des spermatophores aberrants à deux ampoules pour une seule embase, ou à ampoules vides. Dans ce cas, qui est le plus fréquent, les productions anormales se trouvent dans la partie distale du canal, tandis que des ampoules normales se forment dans la région proximale (fig. 148, 149, 150). Ainsi, il semble que l'installation du parasite dans l'hôte ait d'abord inhibé l'appareil génital tout entier et qu'après un certain temps, l'organisme ayant peut-être réagi, contre le parasite, ait repris son fonctionnement.

La castration parasitaire due à *Nectonema* est nulle, celle de *Fecampia* est faible et temporaire, portant uniquement sur les gonades. Ceci montre que les gonades et les caractères sexuels secondaires ne sont pas liés invariablement entre eux. Le trouble que *Fecampia* apporte dans le métabolisme du Pagure suffit à inhiber les gonades, mais n'est d'aucune action sur les pléopodes. Il faut supposer que ces deux sortes d'appareils sont sensibles non seulement à l'intensité du trouble apporté dans le métabolisme, mais en outre à sa nature. Si cette nature influe, on peut penser que le parasite absorbe dans le sang du Pagure une substance indispensable au développement des gonades, mais inutile à celle des pléopodes. Le milieu interne ne deviendrait donc pas, dans ce cas, analogue à celui d'une femelle. C'est là une hypothèse que des recherches analogues à celles que SMITH a faites sur le métabolisme du Crabe pourraient vérifier ou infirmer. Si c'est l'intensité du métabolisme qui crée la désharmonie d'évolution entre gonades et pléopodes, nous dirons que le testicule est plus sensible à l'altération du milieu interne que ne le sont les caractères sexuels secondaires.

En résumé, la nature du parasite influe sur la castration parasitaire, témoin le *Nectonema* qui n'altère pas *Eupagurus bernhardus* alors qu'*Athelges* transforme à la fois les pléopodes et les gonades de ce même Pagure. La présence de *Fecampia* sur *Anapagurus hyndmanni* ne provoque aucune modification des appendices abdominaux, mais inhibe parfois la glande génitale. L'évolution des gonades et des caractères sexuels secondaires n'est donc pas parallèle. Les deux parasites précités semblent avoir une affinité particulière pour les mâles dont le milieu interne est peut-être plus adéquat à leur évolution. Je remarquerai enfin que, lorsque l'appareil génital mâle d'*Anapagurus hyndmanni* est inhibé, il ne l'est pas des deux côtés, mais seulement à gauche, tandis que chez *Eupagurus bernhardus* parasité par *Athelges*, c'est le côté droit qui régresse le premier.

#### **Castration parasitaire d'*Eupagurus cuanensis* par *Chlorogaster sulcatus* et par *Athelges lorifera*.**

La castration parasitaire produite par *Chlorogaster sulcatus* sur *Eupagurus cuanensis* et celle produite sur ce même hôte par *Athelges lorifera* étant en général très analogues l'une à l'autre, je m'étendrai spécialement ici sur le premier exemple.

#### **Castration parasitaire d'*Eupagurus cuanensis* par *Chlorogaster sulcatus*.**

J'ai eu l'occasion d'examiner un grand nombre de ces Pagures porteurs de *Chlorogaster* à sacs viscéraux multiples. Il ne semble pas qu'il y ait de rapport direct entre l'abondance des racines du parasite et l'intensité de la castration. On trouve des indi-

vidus à *Chlorogaster* important qui ont des organes génitaux normaux, et d'autres porteurs de *Chlorogaster* à racines rares, qui ont, au contraire, des testicules avortés et des canaux déférents à fonctionnement aberrant. Quand il y a castration parasitaire, elle se manifeste de diverses manières :

1° Réduction de la taille du testicule et inhibition fonctionnelle, ce qui peut d'ailleurs coexister avec une anatomie et un fonctionnement du canal déférent parfaitement normaux. Ceci montre alors que la glande génitale est atteinte avant le conduit évacuateur;

2° Réduction de taille des canaux déférents qui continuent cependant à avoir une physiologie normale;

3° Malformation des spermatophores résultant d'une arrivée insuffisante de sperme et d'une altération du canal déférent lui-même (cellules glandulaires et mouvements péristaltiques).

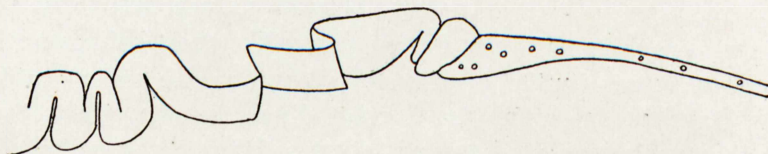


FIG. 151.

Tube ondulé formé de substance *b* et de quelques spermatozoïdes, circulant dans le canal déférent d'*Eupagurus cuanensis* parasité par *Chlorogaster sulcatus*.

Il faut remarquer que les *Eupagurus cuanensis* porteurs de *Chlorogaster* ne sont pas, comme je l'ai dit, forcément châtrés par leur parasite; mais quand la castration existe, c'est le canal droit qui est le premier atteint.

Pour plus de détails, examinons par exemple deux individus parasités par *Chlorogaster sulcatus*; le premier parasite a cinq sacs viscéraux externes, le deuxième deux.

Le Pagure porteur d'un parasite à cinq sacs viscéraux externes a deux canaux déférents apparemment anormaux, rabougris, translucides, ne présentant pas cette couleur blanc opaque caractéristique de ceux qui contiennent un sperme dense et des spermatophores à embases compactes. Dans ces filaments tortueux, qui font suite aux testicules rabougris et également translucides de cet individu, on ne distingue ni sperme ni embases. Cependant, ces conduits ne sont pas vides : celui de gauche, en particulier, est vecteur, dans sa région proximale, de quelques spermatozoïdes que l'on peut facilement voir en retirant du canal la totalité de son contenu. Il suffit pour cela de faire glisser d'un bout à l'autre, par simple pression à l'extrémité proximale, la substance qui circule. Cette opération est extrêmement aisée à réussir étant donné la grande souplesse du tube que l'on retire. Il est constitué par un fin manchon de substance *b* de diamètre variable, croissant vers l'orifice génital et qui contient à l'autre bout de rares spermatozoïdes. Ce tube, sinueux, dessine des circonvolutions serrées. Ce tube vide et étroit, plus petit que la lumière du canal déférent, ne serait pas soumis à l'action des mouvements péristaltiques s'il était rectiligne (fig. 151). Au contraire, s'il était godronné, il constitue un ensemble circulant à frottement dur et qui

peut, par suite, progresser quand les contractions du canal l'y poussent. C'est l'existence de ces godrons qui permet le glissement du tube dans le canal.

D'après l'état du canal déférent gauche que je viens d'examiner, on peut supposer que la présence du parasite a d'abord inhibé le testicule qui a cessé de produire des spermatozoïdes; tandis que le canal déférent continuait à sécréter la substance qui, dans le spermatophore normal, constitue la coque. La zone qui sécrète l'embase a perdu son activité fonctionnelle en même temps que le testicule. La présence de quelques spermatophores dans une région déterminée du canal prouve que la glande génitale est capable de retrouver son activité. Elle n'est pas complètement inhibée. Cette phase de rétablissement fonctionnel temporaire est-elle en rapport avec une

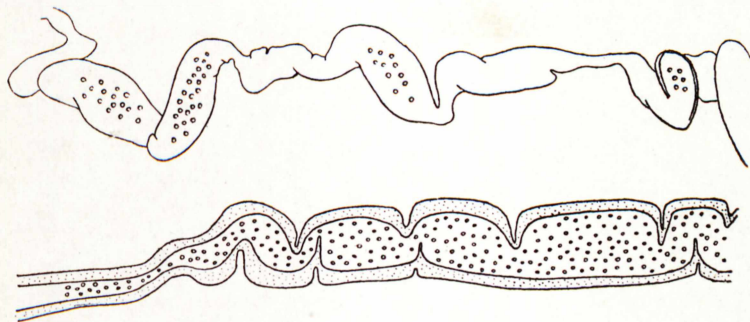


FIG. 152.

Tube continu à renflements spermatisques se trouvant dans le canal déférent d'*Eupagurus cuanensis* parasité par un *Chlorogaster sulcatus* à deux sacs viscéraux.

phase de l'évolution du parasite, due à la résorption de racines du *Chlorogaster*, ou à une modification du métabolisme du parasite qui entraînerait une modification inverse du métabolisme de l'hôte? C'est ce qu'il est difficile de préciser. Quoi qu'il en soit, on peut dire que le testicule est le premier à souffrir de la présence du parasite et le premier à reprendre son activité après une période d'inhibition. La couche glandulaire interne du canal déférent est inégalement sensible à la castration: dans la région la plus distale, elle est atteinte en même temps que le testicule, mais ne reprend pas son activité en même temps que lui. Ainsi, l'absence d'embases dure plus longtemps que celle de spermatozoïdes. Par contre, les cellules qui produisent la sécrétion *b* constitutive de la coque des spermatophores, et celles qui donnent la substance *a*, qui emballe les spermatozoïdes, sont plus résistantes et fonctionnent longtemps normalement, alors même qu'un parasite ancien a châtré la glande génitale. Voilà pourquoi, chez les Pagures victimes d'un parasite, le canal déférent contient le plus souvent des lambeaux ou des cordons de substance *b*.

Dans le Pagure dont je viens d'examiner le canal déférent gauche, le droit est aussi atteint. Au voisinage de l'orifice génital, le contenu de ce canal est normal, c'est-à-dire constitué de spermatophores dont les embases et les ampoules ont leur forme habituelle. Partout ailleurs on trouve un tube plus ou moins cylindrique, présentant de loin en loin des constrictions annulaires (fig. 152). Ce tube est fait de la substance *b* qui aurait donné les coques des ampoules. A côté de lui et parallèlement

à sa direction, se trouve un filament opaque, continu et souple, amorce du ruban d'embase. Il est extrêmement réduit et non accolé au tube précédent. Cette indépendance des deux productions parallèles s'explique par le fait que le tube *b*, plus étroit que le canal dans lequel il circule, ne se trouve pas forcément au contact des cellules qui sécrètent *c* et ainsi l'embase, au fur et à mesure de son apparition, forme un tout indépendant de *b*.

Le canal droit ne contient pas, dans l'individu en question, de spermatophores ni d'autres substances. La castration a donc été plus complète qu'à gauche. Il n'y a pas eu reprise partielle de l'activité testiculaire; mais, par contre, les cellules donnant l'embase n'ont pas été complètement inhibées.

Dans cet exemple, la présence du parasite dans l'hôte a déterminé la régression fonctionnelle et morphologique de l'appareil génital; à gauche, le canal déférent a été plus profondément atteint que le testicule; à droite, c'est le contraire qui s'est produit.

Examinons maintenant un *Eupagurus cuanensis* parasité par *Chlorogaster sulcatus* ayant deux sacs viscéraux externes et des racines nouvelles. Les deux côtés de l'appareil génital sont légèrement anormaux, celui de droite étant plus atteint que l'autre. Voici ce qu'on y trouve :

Le testicule est producteur de spermatozoïdes en nombre réduit, et il ne se forme pas d'embase. Ainsi, l'ordre d'altération des différentes zones de l'appareil génital est différent de ce que nous avons vu dans le cas précédent. Au point d'inflexion situé entre les deux spirales, là où, normalement, le flux spermatique se transforme en portions discontinues, le mécanisme de la scission du flux est sérieusement compromis. Les scissures transversales apparaissent bien, obligeant le contenu du canal à onduler, mais elles alternent irrégulièrement, et il ne se forme pas les tronçons spermatiques réguliers reliés entre eux par les trabécules qui deviennent ensuite les corpuscules accessoires. Les parties correspondant à ces corpuscules ont une importance exagérée ou bien sont si peu séparées des ampoules en formation qu'elles finissent par se fusionner avec elles. Il en résulte, dans la deuxième spirale, une succession d'ampoules oblongues, disposées comme autant de renflements d'un même cordon longitudinal. Certains de ces renflements, plus petits que les autres, sont les corps accessoires détournés de leur destinée primitive. Entre deux renflements spermatiques consécutifs, le tube vide est plus ou moins plissé en accordéon et le tout affecte un aspect irrégulier qui s'accroît encore plus loin.

Dans le canal gauche, les masses spermatiques arrivent à avoir une certaine individualité : chacune d'elles se replie, formant une boucle. Elle constitue ainsi une ampoule en tous points semblables à l'une quelconque de celles que nous avons vu se former chez un *Diogenes* normal. Ces masses restent unies entre elles par leur partie basale, en un long tractus de la substance *b* qui les enveloppe, et en aucun endroit on ne voit de substance *c*. Il n'y a donc pas d'embase. En dépit de ces processus aberrants de formation, les ampoules constituées finissent par avoir le modelé à peu près normal des ampoules d'individus sains. Bien entendu, les spermatophores ne s'individualisent pas et ils n'ont pas d'embase.

Dans le deuxième exemple d'*Eupagurus cuanensis* parasité par *Chlorogaster*, il est intéressant de noter l'élaboration aberrante d'ampoules assez reconnaissables et la disparition des corpuscules accessoires. Ce qui est le plus altéré dans ce cas particulier,

c'est le processus mécanique de scission du flux spermatique et surtout l'élaboration des embases qui est anihilée.

L'étude de ces deux cas successifs de castration parasitaire de l'*Eupagurus cuanensis* par *Chlorogaster* nous montrent deux sortes de résultats. Si je poursuivais l'étude détaillée d'autres exemples, nous aurions de nouveaux résultats et il nous serait difficile de tirer des conclusions nettes quant à l'ordre relatif des diverses altérations ou leur intensité. Nous voyons qu'il n'y a pas de rapport évident entre le degré d'évolution du parasite et l'intensité ou la nature de la castration qu'il provoque. On ne peut affirmer que des choses très générales applicables à tous les cas.

L'inhibition fonctionnelle apparaît brusquement et dure longtemps au même stade; (en effet, on ne trouve pas, dans un appareil génital anormal contenant encore des spermatophores, normaux, de termes de passage entre la forme normale et la forme pathologique. L'inhibition est temporaire. Le testicule est le premier à retrouver son activité quand l'action du parasite s'atténue ou disparaît. L'assise glandulaire qui sécrète les embases est aussi très sensible à la castration. La plus résistante à l'action de *Chlorogaster* est l'assise qui donne *b*. Elle continue à élaborer un manchon d'ailleurs vide, alors même que le reste de l'appareil génital est en complète régression.

Comparons maintenant ces altérations morphologiques et physiologiques de l'appareil génital d'un *Eupagurus cuanensis* parasité par *Chlorogaster*, avec les anomalies qui accompagnent la cessation ou la reprise de l'activité testiculaire aux environs du repos sexuel saisonnier.

Il est curieux de voir que l'arrêt naturel du fonctionnement de l'appareil génital au moment du repos sexuel s'accompagne des mêmes phénomènes que l'arrêt pathologique provoqué par un organisme étranger dont la présence trouble le métabolisme général du Pagure. L'organe réagit de la même manière sous l'effet de deux causes très différentes, dont l'une est liée à l'évolution normale, l'autre étant, au contraire, accidentelle. Le repos sexuel apparaît comme une sorte d'inhibition naturelle, si on considère uniquement ses manifestations au point de vue des sécrétions des diverses parties de l'organe, de leur rôle physiologique ou de leur aspect morphologique. On peut dès lors supposer qu'il y a dans l'organisme du Pagure, au moment du repos sexuel saisonnier, une modification du métabolisme général semblable à celle qui résulte de l'action du parasite. Cette hypothèse paraît être d'autant plus vraisemblable que l'activité testiculaire et le fonctionnement normal de tout l'organe reparaissent intégralement dans les deux cas, c'est-à-dire aussi bien après la période de repos régulier qu'après la chute ou la suppression du parasite. Il n'y a pas de destruction de l'organe, mais simplement inhibition temporaire et partielle.

Ce que je viens de dire de l'homologie des modifications des caractères sexuels primaires dans le cas de repos sexuel saisonnier et dans celui de parasitisme n'est plus valable pour les caractères sexuels secondaires. POTTS a essayé de couper le sac externe d'un *Peltogaster* pour supprimer ainsi le parasite et étudier les variations correspondantes de la forme des appendices du Pagure. L'hôte a continué à conserver à travers ses mues successives, des appendices anormaux. D'après lui, ceci n'a rien d'étonnant, puisque les racines du parasite, restées bien vivantes, continuaient à exercer leur action parasitaire. Mais, dans une autre expérience, l'auteur ayant supprimé l'*Athelges*, parasite externe d'un Pagure, a remarqué que celui-ci récupérait des appendices normaux.

Ainsi donc, d'après cet exemple, la modification apportée dans les caractères sexuels secondaires par le parasite n'est pas définitive, et peut disparaître si on supprime la cause qui l'a provoquée. Ce résultat est tout à fait différent de ce qui se passe dans le cas de repos sexuel saisonnier : au cours de ce repos, en effet, il n'y a pas de changements apportés dans la forme des appendices. Les gonades et les caractères sexuels évoluent séparément.

En résumé, les gonades et les caractères sexuels secondaires n'évoluent pas toujours parallèlement. Les gonades sont seules modifiées lors du repos génital saisonnier, les deux, au contraire, peuvent l'être sous l'action d'un parasite. Les anomalies des gonades ont le même caractère dans le repos sexuel et dans la castration parasitaire, de n'être pas définitives et de cesser quand la cause elle-même cesse.

Je citerai maintenant le cas d'un individu chez lequel cette anomalie est particulièrement intéressante. C'est un *Eupagurus cuanensis* mâle ayant deux orifices génitaux parfaitement conformés. Le troisième péréiopode droit de ce Pagure porte une ouverture génitale femelle, rien d'analogue n'étant visible de l'autre côté. Les trois premiers pléopodes sont nettement b'ramés, mais les deux rames sont inégales. Celle qui est normalement seule développée chez le mâle est ici plus grande que l'autre et surtout elle porte des soies plumeuses; or, les pléopodes des femelles sont uniquement pourvus de soies simples (1). Ces appendices ne peuvent donc être que des pléopodes de mâles en voie de transformation. Ils sont, en effet, analogues à ceux que l'on observe dans les cas de castration parasitaire. Le rapport de la longueur des deux rames, tout en étant inférieur à l'unité, est nettement supérieur à celui que l'on observe en général sur les pléopodes des Pagures parasités. On peut donc penser que l'individu a été fortement châtré par un parasite.

L'examen de la cuticule abdominale confirme ces vues : on peut voir six cicatrices (2) de sacs viscéraux de *Chlorogaster* déjà tombés, et en outre, huit fenêtres prêtes à laisser passer huit sacs viscéraux nouveaux. La dissection donne plus de détails à ce sujet :

A chaque fenêtre correspond une racine dont la partie postérieure est en goupillon, et qui présente, en face la fenêtre, un renflement allongé. Ce renflement est dû à la présence, dans le tube que constitue la racine, d'un sac viscéral jeune prêt à se dévagner et à devenir un sac externe où les œufs seront incubés. Il y a, dans ce Pagure, sept sacs à ce stade, et un huitième moins évolué, dont la racine postérieure n'a d'ailleurs pas de goupillon. La présence de cicatrices sur la cuticule du Pagure, et les traces de racines résorbées que l'on trouve dans l'abdomen, permettent d'affirmer que le parasite est installé depuis longtemps sur son hôte. Il a donc eu le temps de modifier profondément le métabolisme de celui-ci, et de le rendre tellement semblable à celui d'une femelle que le retentissement de cette modification se fait sentir sur la morphologie des pléopodes. Mais alors, non seulement les appendices abdominaux acquièrent des rames subégales, mais des appendices thoraciques eux-mêmes se transforment de manière à prendre la forme qu'ils ont chez la femelle. Le troisième péréio-

(1) Ch. PÉREZ. — Sur quelques caractères différentiels des sexes chez les Crustacés Décapodes. *Congrès international de Zoologie*, Padoue, 1930.

(2) J'emploie ici les mots cicatrice, fenêtre, goupillon, avec le sens que leur donne M. Ch. PÉREZ dans ses travaux sur *Chlorogaster sulcatus*.

pode se perce d'un orifice en tous points semblables à l'orifice génital d'une femelle (1). Si le deuxième orifice apparaissait, et si les soies plumeuses des pléopodes étaient remplacées par des soies simples, il n'y aurait aucun moyen commode pour distinguer extérieurement ce Pagure d'une femelle.

Les troubles apportés dans la morphologie du tégument sont ici très grands. Si, comme la théorie de SMITH permet de le supposer, cette morphologie et l'état de la glande génitale sont en rapport avec l'état du milieu interne, nous sommes en droit de penser que l'appareil génital mâle du Pagure est complètement châtré et que la glande génitale fonctionne comme glande femelle.

Or, il est étonnant de voir que les canaux déférents droit et gauche ont un développement considérable, la partie distale de chacun d'eux contenant des spermatophores aussi abondants et aussi normalement constitués que ceux d'un *Eupagurus cuanensis* en pleine activité génitale. Le contenu du reste du canal, bien que très abondant, est anormal comme nous allons le voir, et le testicule de taille réduite. Mais avant d'aller plus loin, essayons d'expliquer l'existence de ces productions normales dans un individu aussi aberrant. Puisque le parasite est installé depuis longtemps et que le trouble apporté par sa présence dans le métabolisme de l'hôte est aussi ancien et considérable (témoins les appendices féminisés) et puisqu'il n'a entraîné aucune altération de l'appareil génital, nous pouvons conclure que la même cause a eu des effets différents sur les gonades et les caractères sexuels secondaires, ce qui revient à dire que les caractères sexuels et les gonades sont indépendants les uns des autres. Cependant, la partie proximale du canal déférent est tout à fait aberrante. Le canal y est très développé, mais il ne produit plus les substances *a*, *b*, *c*, que l'on est habitué à y rencontrer; il conduit des sphères hyalines de taille différente, les unes plus volumineuses que des spermatophores, les autres plus petites, chacune contenant un nombre variable de petites sphères analogues.

Dans aucun autre cas de castration je n'ai vu de telles productions. Les anomalies survenues au cours de l'infestation étaient toutes du même genre et ne différaient guère entre elles que par leur intensité. Dans tous ces autres cas, les corps produits par le canal étaient des spermatophores plus ou moins vides, déformés, unis entre eux par l'embase, ou dépourvus d'embase, et, dans le cas de castration ultime, un tube à peu près vide de substance *b*.

Toutes ces productions aberrantes sont le résultat de l'activité réduite et dérégulée des cellules glandulaires et musculaires de l'appareil génital vecteur de sperme. Dans le cas qui nous occupe actuellement, il n'est plus question de réduction d'activité sécrétrice des cellules mais plutôt d'inhibition totale et de remplacement de cette activité par une autre. L'examen de coupes montre qu'ici le contenu du canal dans sa partie moyenne est tout à fait spécial. Les corpuscules hyalins visibles sur frottis ne se retrouvent pas sur coupes, mais par contre, on voit, au milieu de produits anhistes, des cellules de taille moyenne, à noyau très normalement constitué. Ces éléments ne peuvent être que des cellules testiculaires qui, durant la période d'inhibition fonctionnelle de la glande, sont tombées dans le canal sans avoir subi la transformation en spermatozoïdes. Puis, le testicule, après une période de fonctionnement pathologique, a repris

(1) M. Ch. PÉREZ a parfois rencontré des Pagures mâles dont les troisièmes périopodes portaient des vulves de femelles; je ne sais si elles résultaient de la castration des individus qui les portaient.

son activité normale, comme l'indiquent les éléments générateurs qui emplissent les spirales du canal et la glande génitale elle-même. Je crois que c'est la première fois que l'on signale une anomalie du genre de celle dont je viens de parler.

Tandis que le canal déférent est de très grande taille, et est le siège d'une abondante élaboration de substance, le testicule est rabougri, à peine perceptible au bout du long et volumineux tube, vecteur des substances élaborées. La question intéressante est de savoir ce qu'il contient. PORTS dit avoir trouvé dans l'organe génital de Pagures parasités, des cellules à gros noyau et à protoplasme abondant qui ne pouvaient être que des œufs. Ici, rien de semblable. Le testicule, bien que de taille considérablement réduite, et visiblement gêné dans son évolution par le parasite, continue à donner des spermatozoïdes normaux et ne donne même que cela. L'effet du parasite est de réduire la vitalité de la glande sans altérer en aucune façon son fonctionnement.

On voit que le testicule et le canal déférent réagissent de façon différente. L'un, bien que réduit, reste identique à lui-même, tandis que l'autre perd son rôle physiologique pour en acquérir un nouveau. Les fonctions de sécrétion sont troublées à tel point que les substances émises ne sont pas identifiables. On ne peut pas alléguer que l'absence de sperme a troublé les mouvements et la coordination des fonctions du canal, car le sperme, quoique rare, a continué à arriver du testicule, et d'ailleurs, dans le cas ordinaire, la rareté du sperme ne cause guère que l'irrégularité des ampoules des spermatophores.

Le testicule et le canal déférent ne dépendent en rien l'un de l'autre. Le testicule représente la gonade, le canal déférent appartient au soma. Leurs troubles ne sont ni parallèles ni interdépendants, et dans le cas présent, ils sont même contraires.

Jamais ces faits n'ont été indiqués, mais ils sont absolument comparables à ceux que B. W. TUCKER signale à propos d'*Upogebia littoralis* parasité par *Gyge branchialis*. Dans un récent mémoire, l'auteur remarque : que « le testicule peut être relativement plus réduit que le canal déférent ou vice-versa, et le degré de réduction n'est pas absolument identique des deux côtés d'un même individu. Dans plusieurs spécimens que j'ai disséqué, la partie antérieure du testicule est bien développée, tandis que la partie postérieure est nettement réduite. » Et il ajoute : « L'état du canal déférent est aussi variable, il peut être tout à fait bien développé ou très réduit, et dans certains cas avoir perdu sa connexion avec l'extérieur. De tels canaux très atténués ne seraient probablement pas reconnaissables dans une dissection. » Ainsi, les faits constatés dans la castration parasitaire de *Gyge* sont très analogues à ceux que je constate moi-même chez *Eupagurus bernhardus*. L'indépendance, dans l'appareil génital, entre la partie génératrice d'éléments reproducteurs et la partie accessoire, semble donc être un fait général chez les Crustacés décapodes.

Mais il y a plus. Les caractères sexuels secondaires sont, eux aussi, indépendants des gonades. C'est ce que montre cet individu d'*Eupagurus cuanensis* parasité dont les pléopodes sont (aux soies plumeuses près), identiques à ceux d'une femelle, qui a un orifice génital femelle, et qui est pourvu cependant d'un testicule fonctionnel. Ici, les caractères sexuels secondaires ont été les premiers modifiés, puis le canal déférent a subi une altération profonde de ses processus fonctionnels, et enfin le testicule a été un moment inhibé et réduit, pour redevenir ensuite générateur de sperme. Il faut donc abandonner la théorie d'après laquelle les caractères sexuels secondaires sont le témoin

externe de l'état de la glande génitale. Il reste à expliquer dès lors comment une seule et même altération du métabolisme peut entraîner des modifications différentes et même contraires d'appareils ou d'organes qui semblent, à l'état normal, être liés par une relation de cause à effet, tant leur coexistence est constante. Les faits actuels prouvent qu'il n'y a entre eux aucune relation de causalité. Ces organes sont liés à un certain état du milieu interne qui favorise simultanément leur développement ou leur involution. Les faits sont totalement différents de ce qui se passe chez les Vertébrés où des hormones issues de la glande génitale déterminent l'apparition de certains caractères sexuels secondaires qui constituent alors une manifestation directe de la glande génitale. Chez les Crustacés décapodes, et peut-être chez tous les Invertébrés, il n'y a pas d'hormones; caractères sexuels et gonades n'ont pas d'action réciproque. S'ils paraissent en avoir, c'est une simple coïncidence, ils dépendent d'un facteur commun : le métabolisme.

Les altérations de ce facteur ont leur répercussion sur les gonades d'une part, sur les caractères sexuels d'autre part. Il peut se faire que les modifications qu'ils subissent aient un caractère de parenté. Cela n'est pas étonnant : le plus souvent, un appauvrissement en matières nutritives amène une régression des organes, somatiques et génitaux. C'est pourquoi, dans le cas de castration parasitaire, il est si fréquent de trouver à la fois canal déférent et testicule en régression, en même temps qu'appendices modifiés dans le sens imposé par l'altération du métabolisme, ce qui signifie modifications dans le sens femelle. Mais cette modification du métabolisme est un phénomène extrêmement complexe. Il comporte, outre le changement de la teneur du sang en graisse et en glycogène, des quantités d'autres changements qui nous échappent. Il est infiniment probable que le soma est sensible à certains d'entre eux plutôt qu'à d'autres et que les gonades souffrent de certaines altérations déterminées qui peuvent coïncider en partie ou ne pas coïncider du tout avec celles qui impressionnent le soma. D'où cette diversité d'aspects de la castration parasitaire. Certains individus montrent un testicule réduit à zéro, coexistant avec un canal déférent plus ou moins normal et avec des pléopodes à peine modifiés, ou des appendices presque entièrement féminisés, avec un canal déférent aberrant et un testicule normal. Toutes les combinaisons sont possibles. De fait, elles sont réalisées dans la nature. Ainsi s'explique la diversité extrême de cas de castration, diversité décevante pour l'observateur qui voudrait trouver une loi simple et des faits ordonnés. Il n'y a vraisemblablement pas une loi, mais plusieurs, chaque organe ayant sans doute sa loi propre de réaction aux changements survenus dans le milieu intérieur du Pagure.

— Je me résume. Le *Chlorogaster sulcatus*, fixé sur un hôte mâle, détermine sur lui la castration parasitaire. Celle-ci se manifeste sur les gonades, sur les caractères sexuels secondaires, avec une intensité et selon des modalités qui varient avec chacune de ces diverses catégories d'organes. Il n'y a aucune action directe des gonades sur les caractères sexuels secondaires. Leur interdépendance est nulle. Chacun de ces organes dépend uniquement du métabolisme du Pagure.

Il ne faut pas chercher, d'autre part, de relation entre la taille du parasite, le degré de son évolution, et l'intensité de la castration; il n'y en a pas. Là encore, il semble que la qualité de la modification apportée dans le sang de l'hôte par le parasite, ait une importance plus grande que la quantité. Cela expliquerait que la nature même du

parasite ait une influence sur la castration, et qu'un *Nectonema* par exemple n'altère en rien l'*Eupagurus bernhardus* qui le porte, tandis qu'*Athelges paguri* châtre intensément ce même Pagure.

*Eupagurus cuanensis* est particulièrement sensible à l'action de *Chlorogaster sulcatus* mais de façon variable suivant les individus. Pour donner un exemple de cette diversité et montrer les divers états des gonades et des pléopodes des Pagures sous l'influence de leurs parasites, je donnerai un petit tableau qui résume les faits.

Les pléopodes féminisés sont biramés, la plus grande rame étant celle qui, chez le mâle, est seule bien développée. Elle garde toujours, au cours de sa transformation, des soies plumeuses. Au contraire, la petite rame acquiert quelquefois des soies simples. C'est ce que je désigne par *s* dans le tableau. Je considère que l'intensité de la féminisation des pléopodes réside dans le fait que le rapport des longueurs des deux rames est plus ou moins rapproché de la valeur qu'il a chez la femelle, c'est-à-dire en gros, de 1, et moins ou plus éloigné de la valeur qu'il a chez le mâle normal, c'est-à-dire d'un tiers au maximum (1).

J'arrive, avec cette notation, à avoir des fractions de dénominateurs variés. Leur dénominateur commun étant 360, je représenterai la valeur de la féminisation des appendices par le rémunérateur de la fraction ayant pour dénominateur 360, qui représente pour chacun d'eux le rapport des deux rames. Les deux valeurs limites sont alors 1 ou 360/360 et 1/3 ou 120/360, soit, avec la notation adoptée, 360 et 120. Enfin, je représente par *D*, *d* et *G*, *g*, les altérations des canaux déférents droit et gauche suivant

| NUMÉRO D'ORDRE DES PAGURES | NOMBRE DE SACS EXTERNES DU <i>Chlorogaster</i> | NOMBRE DE RACINES DU <i>Chlorogaster</i> | ÉTAT DES PLÉOPODES | SOIES DE LA RAME EXTERNE DES PLÉOPODES | CASTRATION DU TESTICULE | CASTRATION DES CANAUX DÉFÉRENTS |
|----------------------------|--|--|--------------------|--|-------------------------|---------------------------------|
| Normal ♂                   | 0  | 0  | 120                | pl.                                    | 0                       | 0                               |
| 418                        | 5  | 9=(5+4)                                  | 216                | s.                                     | T                       | <i>d</i> = <i>g</i>             |
| 423                        | 5  | ?  | 180                | s.                                     | T                       | <i>D</i> = <i>G</i>             |
| 424                        | 4  | 8=(4+4)                                  | 135                | pl.                                    | <i>t</i>                | <i>d</i> > <i>g</i>             |
| 425                        | 1  | 4=(1+3)                                  | 135                | pl.                                    | T                       | <i>d</i> > <i>g</i>             |
| 429                        | 1  | 10=(1+9)                                 | 270                | s.                                     | T                       | <i>G</i> = <i>D</i>             |
| 432                        | 7  | ?  | 150                | pl.                                    | <i>t</i>                | <i>d</i> > <i>g</i>             |
| 435                        | 5  | 10=(5+5)                                 | 240                | s.                                     | T                       | <i>D</i> = <i>G</i>             |
| 436                        | 6  | 15=(6+9)                                 | 120                | pl.                                    | <i>t</i>                | <i>d</i> = <i>g</i>             |
| 437                        | 6  | 9=(6+3)                                  | 240                | s.                                     | T                       | <i>D</i> = <i>G</i>             |
| 438                        | 7  | 8=(7+1)                                  | 324                | s.                                     | <i>t</i>                | <i>d</i> = <i>g</i>             |
| 439                        | 9  | 16=(9+7)                                 | 180                | pl.                                    | <i>t</i>                | <i>d</i> = <i>g</i>             |
| 440                        | 5  | 13=(5+8)                                 | 120                | pl.                                    | <i>t</i>                | <i>d</i> = <i>g</i>             |
| 441                        | 5  | 11=(5+6)                                 | 180                | pl.                                    | <i>t</i>                | <i>d</i> = <i>g</i>             |
| 442                        | 4  | 9=(4+5)                                  | 216                | pl.                                    | 0                       | <i>d</i> = <i>g</i>             |

(1) Je ne considère ici que les pléopodes 3 et 4, dont le rapport des rames est sensiblement le même pour un individu donné.

qu'elles sont plus ou moins intenses, par T, t celles du testicule, par s les soies simples et par pl. les soies plumeuses.

On voit, d'après ce tableau, que les castrations les plus intenses ne correspondent pas aux parasites les plus vigoureux : témoin le *Chlorogaster* porté par le Pagure n° 439; il a neuf sacs viscéraux incubant des embryons, seize racines bien développées et en voie d'accroissement, et il garde des pléopodes normaux. De même, le *Chlorogaster* du Pagure n° 438 n'a que sept sacs externes et huit racines et les pléopodes de son hôte ont le coefficient 324 qui est énorme. Quant à la castration du testicule et des canaux déférents, elle n'est, on le voit, soumise à aucune règle apparente.

### CONCLUSIONS

J'ai indiqué, au début de ce chapitre, un certain nombre de questions relatives à la castration parasitaire, que les travaux des auteurs ont posées, et que les résultats de ces recherches permettent dans une certaine mesure d'éclairer. Le résumé de ce que je viens de dire ci-dessus sera, en somme, la réponse à ces questions :

1° La nature du parasite intervient dans la castration. Le *Nectonema* ne modifie pas son hôte, tandis que l'*Athelges* le rend stérile.

2° Les gonades et les caractères sexuels secondaires sont indépendants les uns des autres. L'évolution de chacun est liée séparément à l'état du milieu interne du pagure; aussi, dans les cas de castration parasitaire, ces organes peuvent-ils évoluer de manière tout à fait quelconque les uns par rapport aux autres.

3° Le testicule et le canal déférent évoluent aussi séparément, montrant l'un vis-à-vis de l'autre la même indépendance que le testicule et les pléopodes.

4° Les altérations des deux côtés de l'appareil génital sont de même ordre, mais n'évoluent pas toujours synchroniquement.

5° Les réactions des gonades, du canal déférent et des caractères sexuels secondaires nous apparaissent avec une diversité où il est actuellement bien difficile d'établir une coordination logique. Il est vraisemblable que cet apparent désordre sera susceptible d'une harmonieuse synthèse lorsque nous connaîtrons mieux la complexité des modifications du métabolisme, cause première de tous les phénomènes envisagés.

---

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

---

Le travail précédent étant constitué de deux parties nettement distinctes, l'une morphologique, l'autre biologique, je résumerai successivement les conclusions auxquelles j'ai été conduit dans le développement de chacune d'elles.

### **Spermatophores des Pagures et des Crabes.**

On sait depuis longtemps que, chez les Crustacés Décapodes Anomoures et Brachyures, les éléments génitaux expulsés par les mâles sont contenus dans des enveloppes closes plus ou moins compliquées constituant des spermatophores. On ignorait tout, jusqu'ici, de la manière dont ils se forment. Les seuls travaux se rapportant à cette question sont ceux de GROBBEN (1878), de GILSON (1886) et de POPOV (1925). Le premier est trop rapide, le deuxième, fait avec la technique des coupes, a conduit l'auteur à des résultats erronés. La technique que j'ai utilisée moi-même consiste dans l'extraction du contenu du canal déférent et dans l'examen de ce contenu. J'ai pu élucider en détail la constitution et la genèse des spermatophores de quatorze espèces de Pagures appartenant à six genres, de deux espèces de Galathées, deux espèces de Porcellanes et vingt-cinq espèces de Brachyures répartis en dix-sept genres. Les phénomènes sont trop compliqués pour que je puisse les résumer ici. Le lecteur en aura une vue synoptique en parcourant les planches de I à VII.

J'ai vu tous les stades de la formation des spermatophores et élucidé en particulier ce point important : le processus de calibrage expliquant comment le flux spermatique brut est débité en gouttes successives d'égal volume. Cette fragmentation se produit en un point très défini du canal déférent, marqué par l'inflexion qui raccorde deux hélices ou deux spirales d'enroulement inverse. Les détails du mécanisme varient suivant les diverses espèces de Pagures, mais j'ai pu les ramener à trois modes principaux. Ce calibrage une fois opéré, c'est le canal déférent qui, par le jeu combiné de son activité musculaire et glandulaire, détermine la formation des spermatophores. Chez les Crabes, il y a aussi trois modes de formation des ampoules, ces divers processus étant directement influencés par le calibrage du conduit.

Presque tous les résultats précédents sont entièrement nouveaux.

La complexité de structure des appareils spermatiques ne paraît pas être en rapport avec une adaptation à la reproduction.

### **Castration parasitaire.**

Les faits connus jusqu'ici nous apprennent que l'action d'un parasite sur son hôte se traduit quelquefois par une altération de la morphologie des pléopodes de la glande

génitale et que, d'autre part, le métabolisme de l'hôte se modifie. Mais les faits accumulés sont encore un chaos dans lequel il est bien difficile de mettre de l'ordre. L'étude des modifications survenues dans le fonctionnement du canal déférent de divers Pagures sous l'effet de parasites variés m'a fourni un critérium nouveau, permettant de mesurer l'intensité de la castration et de comparer les résultats de ces mesures aux modifications subies simultanément, dans un même hôte, par le testicule et par les caractères sexuels secondaires. Je précise cette conclusion que testicules, canal déférent et caractères sexuels externes, évoluent séparément sous l'influence d'un même parasite, répondant ainsi différemment à une même altération du métabolisme.

Il n'y a jamais destruction complète de l'organe génital; il est seulement inhibé et présente des phénomènes très analogues à ceux du repos physiologique saisonnier des individus indemnes. L'influence du parasite se manifeste par contre souvent par une répercussion morphogène sur les caractères sexuels secondaires, fait qui ne se produit jamais dans le repos saisonnier.

Le terme de *Castration parasitaire*, créé par GIARD, et qui a été unanimement adopté, désigne, dans l'usage courant, l'ensemble de ces deux ordres de faits : action sur les glandes génitales et action sur les caractères sexuels externes. Etant donné que le mot de castration est habituellement employé pour désigner l'ablation totale de la glande génitale, l'expression de GIARD apparaît aujourd'hui imparfaite puisque les faits envisagés mettent en évidence une inhibition temporaire, éventuellement réversible, et non une suppression définitive de la glande génitale.

---

## BIBLIOGRAPHIE

---

1905. — ALCOCK (M.) : Marine Crustacean. XIV : Paguridæ. (*Fauna Geog. Maldive*, Vol. II, pp. 827-835).
1912. — ANDREWS (E. A.) : Spermatophores and specialised claws in *Palinurus* and *Paribanus*. (*Zool. Jahrb. Suppl. Bd. 15*, pp. 177-190).
1911. — ANDREWS (E. A.) : Male organs for sperm transfer in the Cray-fish *Cambarus affinis* : their structure and use. (*Journ. Morphol. Philadelphia*, 22).
1909. — ANDREWS (E. A.) : Sperm transfer of *Astacus*. (*Bull. Biol. Woods Hole*, 17).
1929. — AVEL (M.) : Recherches expérimentales sur les caractères sexuels somatiques des Lombriciens. (*Bull. Biol. de la France et Belgique*, LXII, pp. 149 à 318).
1892. — BATESON (W.) : On some cases of variation in secondary sexual characters statistically examined. (*Proc. Zool. Soc., London*, p. 585).
1902. — BEARD (J.). — The determination of sex in animal development. (*Zool. Jahrb. Abth. f. Anat.* XVI, pp. 703-764).
1930. — BEURLEN (K.) und GLAESSNER (M. F.) : Systematik der Crustacea Decapoda auf stammesgeschichtlicher Grundlage. (*Zool. Jahrb. (Syst.)*, t. LX, pp. 49-84, 22 fig.).
1925. — BLANQUAERT : L'origine et la formation des spermatophores chez les Crustacés Décapodes. (*La Cellule*, XXXVI, 2, pp., 317-356).
1926. — BOAS (J. E. V.) : Zur Kenntniss systematischer Paguriden. (*Dansk. Vidensk. bid. Meddel.* Bd. 5, N° 6).
1896. — BOUVIER (E.-L.) : Les Pagurinés des mers d'Europe. Tableau dichotomique des genres et des espèces. (*Feuille des Jeunes Naturalistes*, 3<sup>e</sup> série, n° 307, pp. 125-128, pp. 151-155).
1896. — BOUVIER (E.-L.) : Sur les Xanthos des mers d'Europe. (*Feuille des Jeunes Naturalistes*, 3<sup>e</sup> série, n° 332, pp. 133-137).
1897. — BOUVIER (E.-L.) : Sur la classification, les origines et la distribution des Crabes et de la famille des Dorippidés. (*Bull. Soc. Philom. Paris*, 8<sup>e</sup> série, t. IX, pp. 54-70).
1897. — BOUVIER (E.-L.) : Sur l'origine des Crabes. Etude comparative des Dromiacés vivants et fossiles. *Ibid.* t. VIII, pp. 34-108).
1894. — BOUVIER (E.-L.) : Recherches sur les affinités des Lithodes et des Dromies avec les Paguridés. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, 7<sup>e</sup> série, t. XVIII, pp. 157-213).
1930. — BRINKMANN (A.) : Uber *Nectonema munidæ* n. sp. (*Bergens Museums Arbok*, n° 9).
1874. — BROCCHI (P.) : Observations sur les spermatophores des Crustacés Décapodes. (*C. R. Acad. Sc.*, LXXVIII, p. 856).
1875. — BROCCHI (P.) : Recherches sur les organes génitaux mâles des Crustacés Décapodes. (*Thèse, Paris*).

1905. — BRUNELLI (G.) : Sulla distruzione degli occiti nelle regine dei Termitidi infette da Protozoi. (*Rend. Accad. Lincei* (5), XIV, 2, pp. 718-721).
1911. — CALMAN (W. T.) : The life of Crustacea. (*London*).
- CALVOLINI : Abhandlung über die Erzeugung der Fische und Krebse, p. 146.
1908. — CAULLERY (M.) : Recherches sur les Liriopsidæ. (*Mitth. Zool. Stat. Neapel.*, t. XVIII).
1907. — CAULLERY (M.) : Sur les phases du développement des Epicarides. Vérification expérimentale de la nature des Microniscidés. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 145).
1928. — CEKANOVSKAJA (O.) : La modification des extrémités abdominales chez *Diognes varians* Heller dans le cas de castration parasitique. (*C. R. Acad. Sc., Union Rép. Sov. Soc. A.*, pp. 381-382).
1902. — COUTIÈRE (H.) : Sur un type nouveau de Rhizocéphales. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 134).
1921. — COURRIER (R.) : Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires des Arthropodes. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 173, p. 608).
1908. — CUNNINGHAM (J. T.) : The heredity of secondary sexual characters in relation to hormones. A theory of the heredity of somatogenic characters. (*Arch. fur Entw. Mech.*, XXVI, pp. 372-428).
1896. — EMERY (C.) : Le polymorphisme des Fourmis et la castration alimentaire. (*C. R. 3<sup>e</sup> Congr. Int. Zool., Leyde*, pp. 395-407).
1917. — FASTEN (N.) : Male reproductive organs of Decapoda with a special reference to Puget Sound forms. (*Puget Sound marine St. Publ.*, I, pp. 285-307).
1928. — GEIGY (R.) : Castration de mouches par l'exposition de l'œuf aux rayons ultra-violets. (*C. R. Soc. Biol.*, 98, p. 106).
1858. — GERBE : Faits pour servir à l'histoire de la fécondation chez les Crustacés, par COSTE. (*C. R.*, t. XLVI, p. 432).
1887. — GIARD (A.) et BONNIER (J.) : Contribution à l'étude des Bopyriens. (*Trav. Stat. Zool. Wimereux*, t. V).
1886. — GIARD (A.) : De l'influence de certains parasites Rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leurs hôtes. (*C. R. Acad. Sc.*, t. CIII, p. 84).
1887. — GIARD (A.) : La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe chez les Crustacés Décapodes. (*Bull. Sc.*, XVII, pp. 1-28).
1887. — GIARD (A.) : Sur la castration parasitaire chez *Eupagurus bernhardus* et chez *Gebia stellata*. (*C. R. Acad. Sc., CIV*, p. 1.113).
1887. — GIARD (A.) : Sur les parasites Bopyriens et la castration parasitaire. (*C. R. Soc. Biol.*, 5<sup>e</sup> série, IV, p. 371).
1887. — GIARD (A.) : Contributions à l'étude des Bopyriens. (*Trav. du Lab. de Wimereux*, V, p. 181).
1888. — GIARD (A.) : Sur la castration parasitaire des Eukyphotes des genres Palæmon et Hippolyte. (*C. R. Acad. Sc.*, CVI, pp. 502-505).
1888. — GIARD (A.) : La castration parasitaire. Nouvelles recherches. (*Bull. Sc. France et Belgique*, 3<sup>e</sup> série, I, pp. 12-45).
1902. — GIARD (A.) : Sur le passage de l'hermaphroditisme à la séparation des sexes par la castration parasitaire unilatérale. (*C. R. Acad. Sc.*, CXXXIV, p. 146).
1904. — GIARD (A.) : Comment la castration parasitaire agit-elle sur les caractères sexuels secondaires. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LVI, pp. 4-7).
1913. — GIESBRECHT (W.) : Crustacea in Handbuch der Morphologie der Wirbellosenthiere. (*Iena*).

1886. — GILSON (G.) : Etude comparée de la Spermatogénèse chez les Arthropodes. Section B : Décapodes. (*La Cellule*, t. II, pp. 115-188).
1920. — GOLDSCHMIDT (R.) : Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. (*Berlin, Borntraeger*).
1878. — GROBBEN (C.) : Beiträge zur Kenntnis der männlicher Geschlechtsorgane der Dekapoden. (*Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd. I, pp. 57-94).
1911. — GUÉRIN-CANIVET (J.) : Contribution à l'étude systématique et biologique des Rhizocéphales. (*Trav. Stat. Zool. Concarneau*, t. III, fasc. 7, pp. 1-97).
1863. — HELLER : Die Crustaceen des Südlichen Europa. (*Wien*).
1910. — ISSEL (R.) : Ricerche intorno alla biologia ed alla morfologia dei Crostacei decapodi. Parte I : Stidei sue i Paguride. (*Arch. Zool. Napoli*, Vol. 4, pp. 335-397).
1913. — JACKSON (H. G.) : Eupagurus. (*Pr. and Trans. Liverpool Biol. Soc.*, XXVII, pp. 495-573).
1885. — KELLOG (V.) : Influence of the primary reproductive organs on the secondary sexual characters. (*Journ. Exp. Zool.*, I, 4, pp. 601-605).
1931. — LE ROUX (Mme) : Castration parasitaire et caractères sexuels secondaires chez les Gammariens. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 192, p. 889).
1924. — LÉVY (R.) : Sur la constatation de différences d'ordre physico-chimique entre le sérum de Crabes sacculinés et celui de Crabes normaux. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. XLIX).
1907. — MEISENHEIMER (J.) : Extirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen. (*Zool. Anzeig*, XXII, p. 393).
1909. — MEISENHEIMER (J.) : Experimentelle Studien zur Soma und Geschlechtsdifferencierung. (*Iena, Fischer*).
1921. — MEISENHEIMER (J.) : Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche. (*Iena, Fischer*).
1834. — MILNE-EDWARDS (H.) : Histoire naturelle des Crustacés. (*Paris*).
1842. — MILNE-EDWARDS (H.) : Observations sur la structure et la fonction de quelques Zoo-phytes, Mollusques et Crustacés des côtes de France. (*Ann. Sc. Nat.*, 2<sup>e</sup> série, t. XVIII, p. 334).
1920. — MORGAN (T. H.) : Variations in the secondary sexual characters of the fiddler crab. (*Amer. Nat.*, 54, p. 220).
1905. — MORGAN (T. H.) : An alternative interpretation of the origin of gynandromorphous Insects. (*Sci.*, XXI, 538, pp. 632-634).
1930. — MOUCHET (S.) : Sur la biologie de *Paguristes oculatus* (Fabr.) dans les environs de Salammbô. (*Notes Stat. Océan. Salammbô*, n° 12).
1930. — MOUCHET (S.) : Formation des spermatophores non pédonculés des Crustacés Décapodes. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 191, p. 1.090).
1930. — MOUCHET (S.) : Morphologie comparée des canaux déférents des Pagures. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 191, p. 875).
1930. — MOUCHET (S.) : Mode de formation des spermatophores chez quelques Pagures. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 190, p. 691).
1930. — MOUCHET (S.) : Morphologie comparée des canaux déférents de quelques Pagures. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 190, p. 396).
1899. — OUDEMANS (J. Th.) : Falter aus castiren Raupen, wie sie aussehen und wie sie sich benehmen. (*Zool. Jahrb. Abth. f. Syst.*, XII, pp. 71-88).
1928. — PÉREZ (Ch.) : Sur le cycle évolutif du genre *Chlorogaster*. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 187, p. 771).

1928. — PÉREZ (Ch.) : Notes sur les Epicardies et les Rhizocéphales des côtes de France. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, LII, p. 524).
1928. — PÉREZ (Ch.) : Sur l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax chez les Décapodes Brachyures. (*C. R. Acad. Sc.*, p. 461).
1928. — PÉREZ (Ch.) : Sur le cycle évolutif des Rhizocéphales du genre *Chlorogaster*. (*C. R. Acad. Sc.*, p. 771).
1929. — PÉREZ (Ch.) : Caractères sexuels chez un Crabe Oxyrhynche (*Macropodia rostrata*). (*C. R. Acad. Sc.*, t. 188, p. 91).
1929. — PÉREZ (Ch.) : Non spécificité du parasitisme de *Liriopsis pygmæa*. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, LIV, p. 607).
1929. — PÉREZ (Ch.) : Notes sur les Epicarides et Rhizocéphales des côtes de France. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, LII, p. 523).
1930. — PÉREZ (Ch.) : Assymétrie viscérale et dimorphisme des spermatophores chez quelques Pagures. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 190, p. 393).
1931. — PÉREZ (Ch.) : Sur les racines des Rhizocéphales parasites des Pagures. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 192, p. 769).
1879. — PÉREZ (J.) : Effets du parasitisme de Stylops sur les Apiaires du genre *Andrena*. (*Proc. verb. Soc. Sc. phys. nat. Bordeaux*, série 2, t. III).
1886. — PÉREZ (J.) : Des effets du parasitisme des Stylops sur les Apiaires du genre *Andrena*. (*Arch. Soc. Linn. Bordeaux*, t. LX).
1918. — PESTA (O.) : Die Decapodenfauna der Adria. (*Leipzig*).
1924. — POPOV (V.) : Entwicklung der Spermatophoren bei *Diogenes varians* und *Clibanarius misanthropus*. (*Bull. Acad. Sc. Leningrad*, pp. 85-104, 2 fig., 1 pl.).
1906. — POTTS (F. A.) : The modification of the sexual characters of the hermit crab caused by the parasite *Peltogaster*. (*Quart. Journ. micr. Sc.*, 50, new ser.).
1909. — POTTS (F. A.) : Observations on the changes in the common shore-crab caused by *Sacculina*. (*Proc. Camb. Phil. Soc.*, 15).
1909. — POTTS (F. A.) : Some phenomena associated with parasitism. (*Parasitology*, vol. II, n° 1 and 2, pp. 42-56).
1927. — RABAUD (E.) et MILLOT (J.) : Sur les Guêpes *Polistes gallicus* infestées par *Stylops*. (*C. R. Soc. Biol.*, t. XCVI, p. 944).
1929. — RABAUD (E.) et MILLOT (J.) : Etude sur *Polistes gallicus* (Fr.) infesté par *Xenos vesparum* (Rossi). (*Arch. Anat. Micr.*, XXV).
1909. — REGEN (J.) : Kastration und ihre Folgerscheinungen bei *Gryllus campestris* L. (mâle). (*Mittheilung. Zool. Anzeig.*, n° 15, XXXIV, pp. 477-478).
1912. — ROBSON (C.) : The effect of *Sacculina* upon the fat metabolism of his host. (*Quart. Micr. Sc.*, t. 57, p. 267).
1927. — SALT (G.) : The effect of Stylopisation on Aculeate Hymenoptera. (*Journ. Exp. Zool.*, vol. XLVIII, n° 1).
1869. — SANDERS (M. R. C. S.) : Notes on the Zoosperms of Crustacea. (*Trans. Roy. Micr. Soc. Microscopical Journal*, vol. I, p. 267).
1923. — SCHULZE und KÜNIKE : *Biologische Centralblatt*. Bd. 43, pp. 556-559.
1906. — SMITH (G.) : Rhizocephala. (*Fauna und Flora Neapel*. Monog. 29).
- 1910-1913. — SMITH (G.) : Studies in the experimental analysis of sex. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. 50, pp. 57-59).
1888. — STAMATI (G.) : Sur l'opération de la castration de l'Ecrevisse. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, XIX, p. 188).

1926. — SUSEATA (J.) : Eclatement des spermatozoïdes des Crustacés Décapodes. (*Bull. Biol.*, LX, p. 113).
1752. — SWAMMERDAMM : *Bibel der Natur.*, p. 84.
1903. — THOMSON (M. T.) : Metamorphoses of the hermit crab. (*Proc. Bost. Soc. Nat. Hist.*, XXXI, pp. 147-209).
1924. — VANDEL (A.) : Le déterminisme du développement des oostégites et des caractères sexuels secondaires temporaires des Crustacés. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 178, p. 974).
1930. — VANDEL (A.) : La production d'intercastes chez la fourmi *Pheidole pallidula* sous l'action de parasites du genre *Mermis*. (*Bull. Biol. France et Belg.*, t. LXIV, fasc. 4).
1910. — WHEELER (W. M.) : The effect of parasitic and other kinds of castration in Insects. (*Journ. Exp. Zool.*, vol. VII, p. 377-438).
-

# EXPLICATION DES PLANCHES

## PLANCHE I

Canaux déférents de quelques Pagures vus en coupe optique et schématisés.

Les spirales sont considérablement grossies par rapport à la partie distale.

I. — *Eupagurus bernhardus*.

III. — *Eupagurus cuanensis*.

II. — *Eupagurus prideauxi*.

IV. — *Eupagurus anachoretus*.

1. Sécrétion de la coque; 2. Fragmentation du flux spermatique; 3. Sécrétion des embases;  
4. Fragmentation des embases; 5. Mouvement spiral des embases; 6. Rotation des embases  
à 90°; 7. Chevauchement des embases.

## PLANCHE II

Canaux déférents de quelques Pagures vus en coupe optique et schématisés.

Les spirales sont considérablement grossies.

I. — *Eupagurus excavatus*.

III. — *Clibanarius misanthropus*.

II. — *Diogenes pugilator*.

IV. — *Paguristes oculatus*.

1. Sécrétion de la coque; 2. Fragmentation du flux spermatique; 3. Sécrétion des embases;  
4. Fragmentation des embases; 5. Mouvement spiral des embases; 6. Rotation des embases  
à 90°; 7. Chevauchement des embases; 8. Sécrétion des pédicules; 9. Formation du  
double voile; 10. Ondulation de l'embase.

## PLANCHE III

Canaux déférents de quelques Pagures vus en coupe optique et schématisés.

I. — *Anapagurus hyndmanni* (côté droit).

III. — *Anapagurus laevis* (côté gauche).

II. — *Anapagurus hyndmanni* (côté gauche).

IV. — *Galathæa squamifera*.

## PLANCHE IV

Canaux déférents étirés montrant les diverses parties signalées dans le texte.

Les spermatophores sont représentés conventionnellement par des cercles.

1. — *Dromia vulgaris*.

4. — *Ebalia cranchi*.

2. — *Dorippe lanata*.

5. — *Macropodia rostrata*.

3. — *Ethusa mascarone*.

6. — *Inachus dorsettensis*.

7. — *Pisa tatraodon*.

*f* : point où se forment les spermatophores.

## PLANCHE V

Canaux déférents étirés montrant les diverses parties signalées dans le texte.

8. — *Pisa armata*.

11. — *Lambrus massena*.

9. — *Eurygnome aspera*.

12. — *Cancer pagurus*.

10. — *Maia squinado*.

13. — *Carcinus mænas*.

14. — *Portunus depurator*.

*f* : point où se forment les spermatophores.

## PLANCHE VI

Canaux déférents étirés montrant les diverses parties signalées dans le texte.

15. — *Pilumnus hirtellus*.

18. — *Eriphia spinifrons*.

16. — *Xantho floridus*.

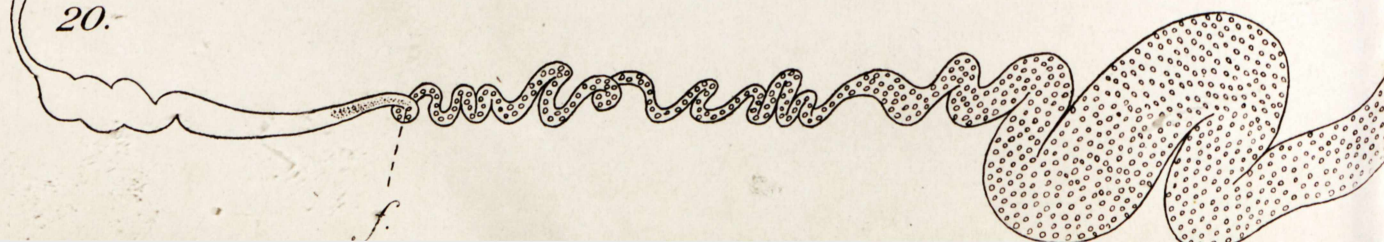
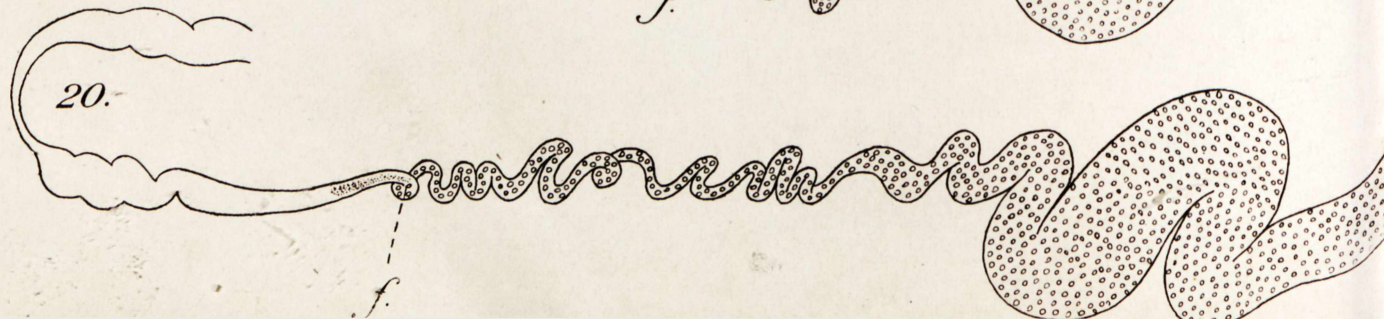
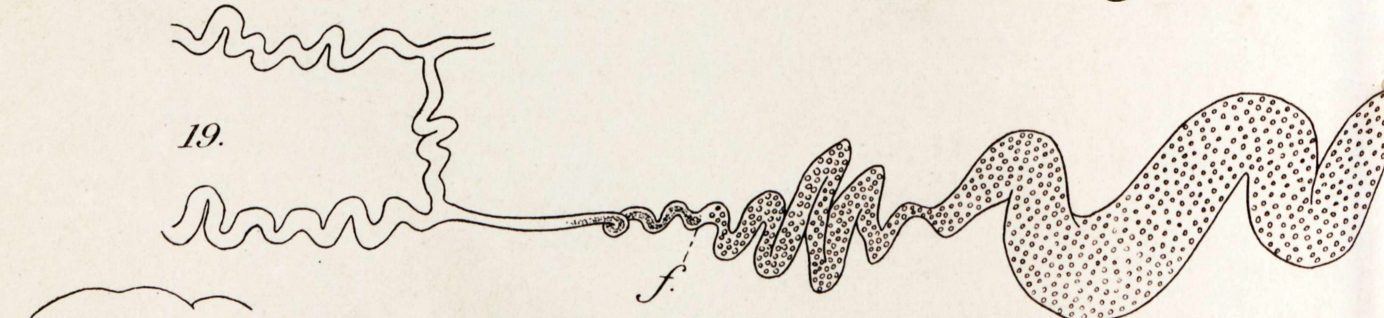
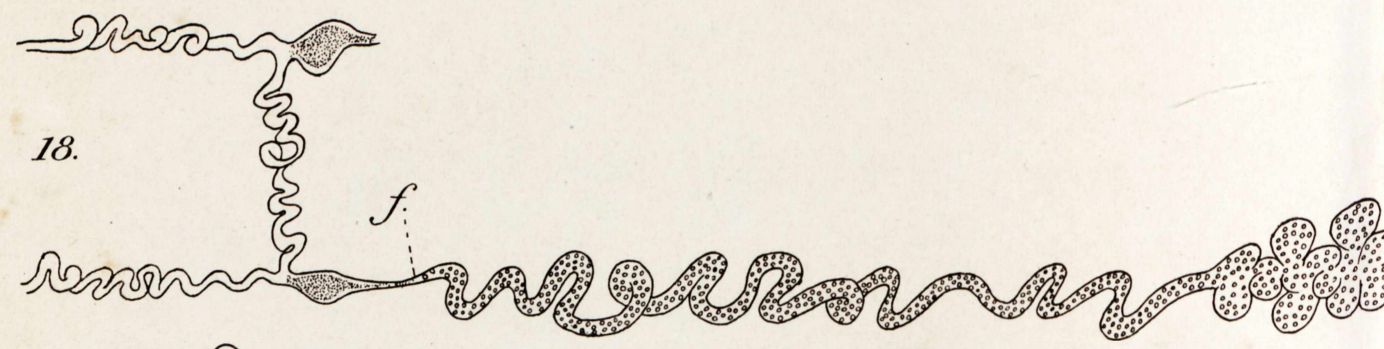
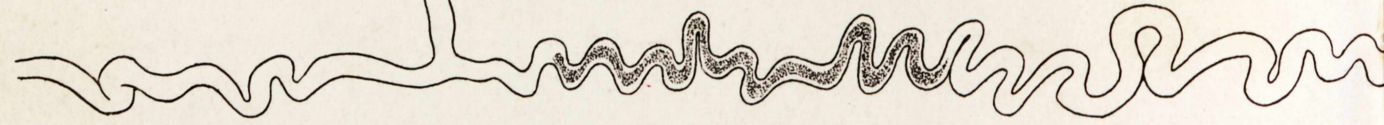
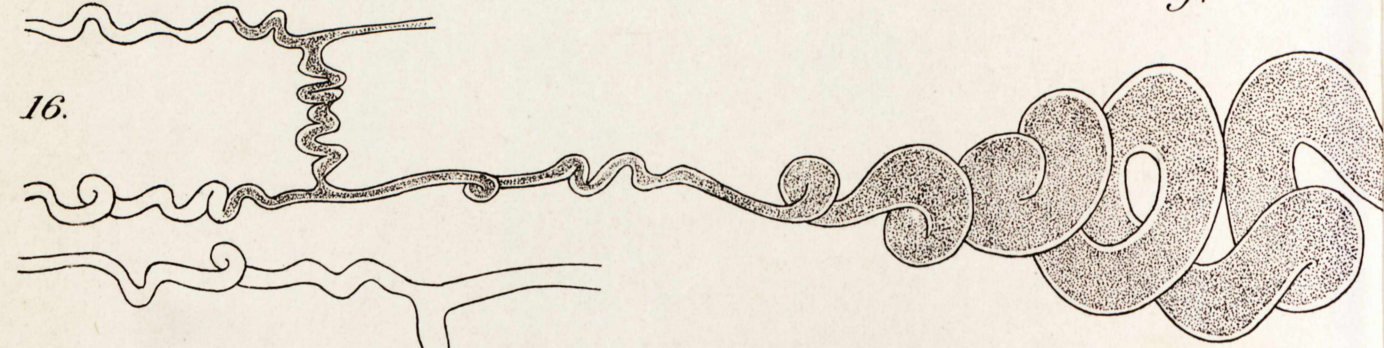
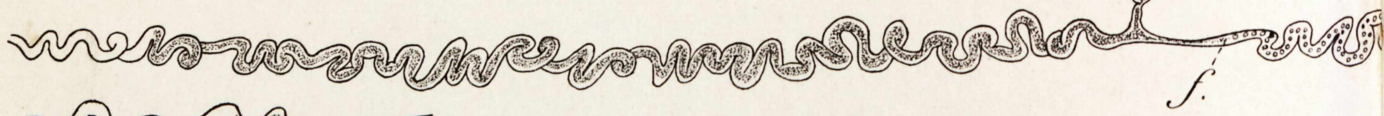
19. — *Pachygrapsus marmoratus*.

17. — *Xantho hydrophilus*.

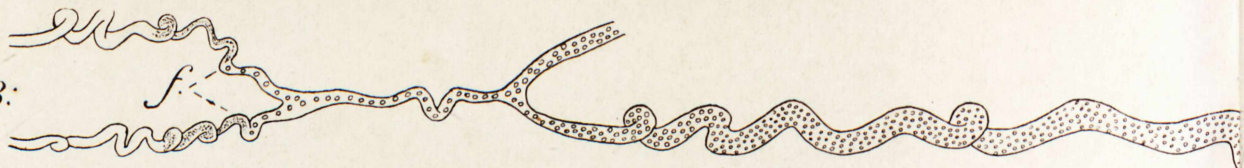
20. — *Atelecyclus septemdentatus*.

*f* : point où se forment les spermatophores.

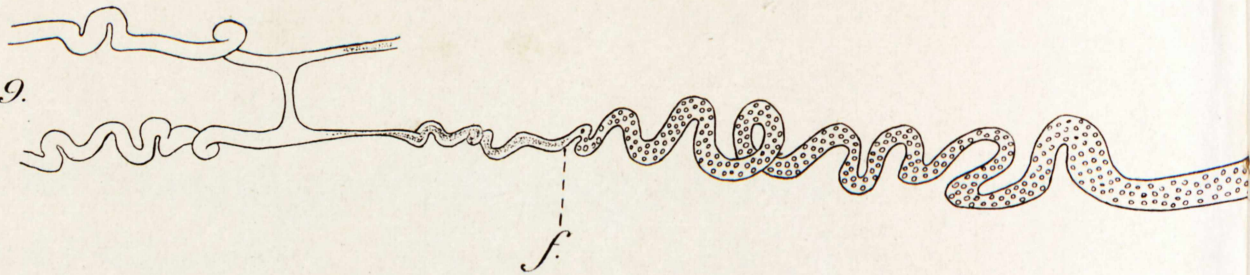




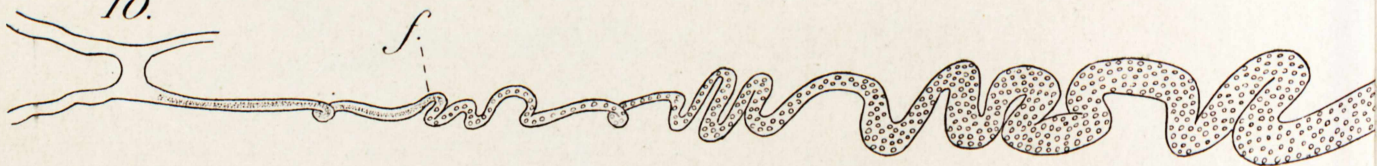
8.



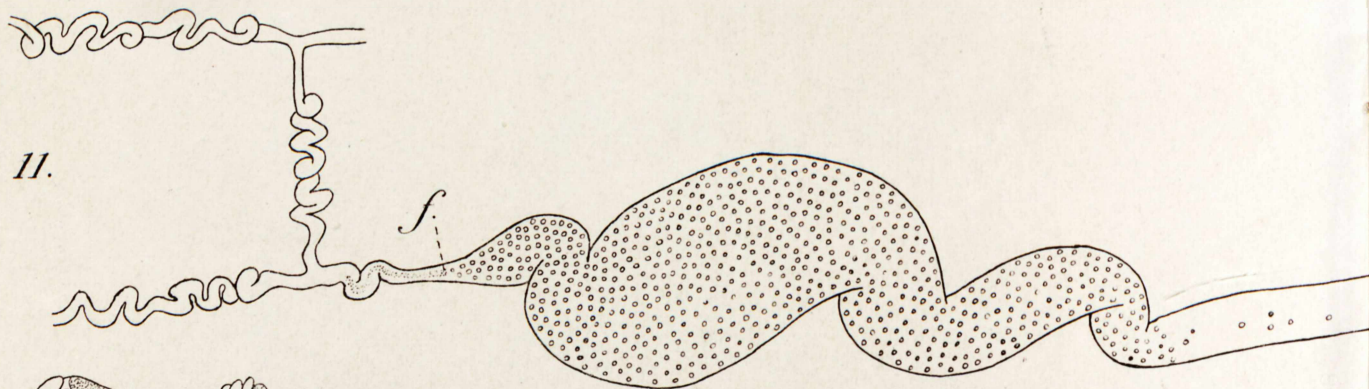
9.



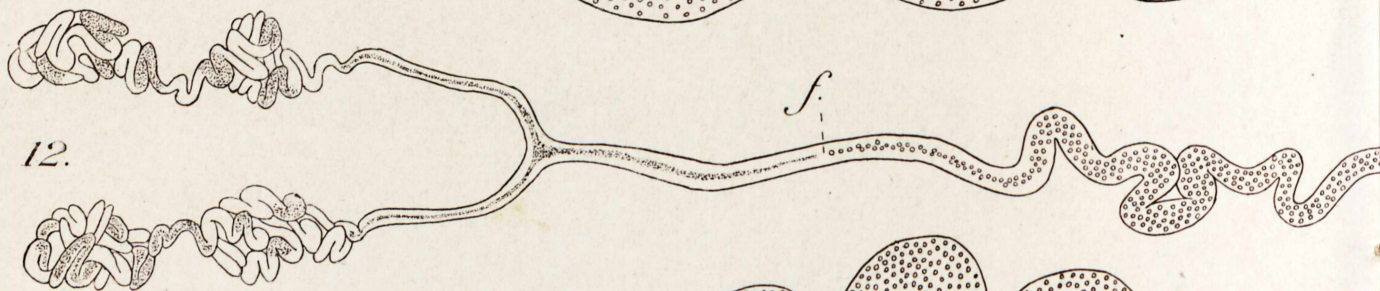
10.



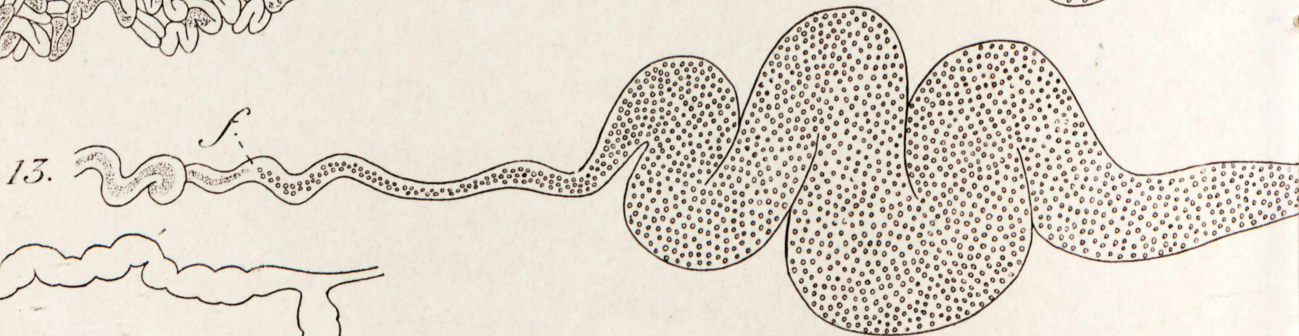
11.



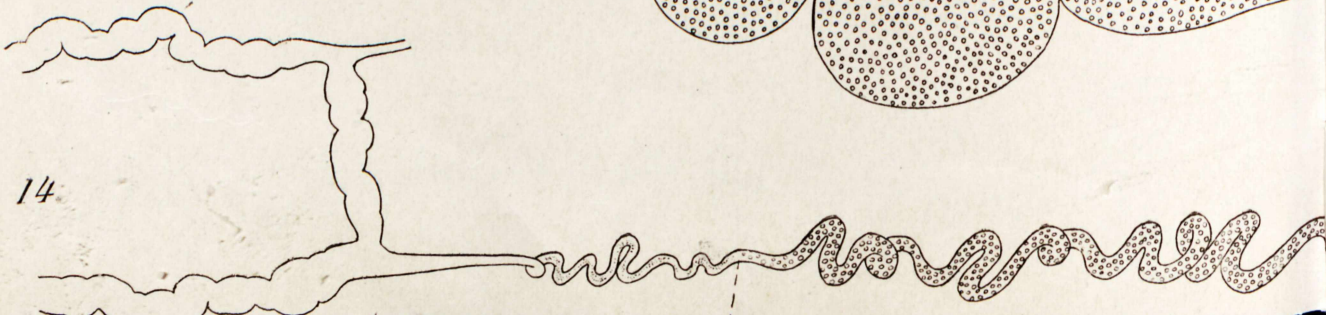
12.



13.



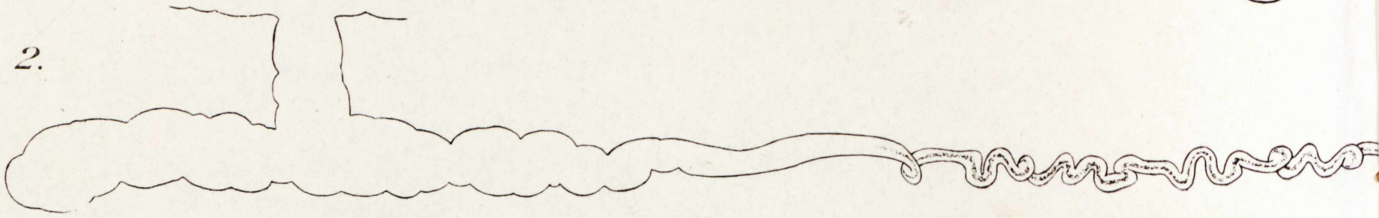
14.



1.



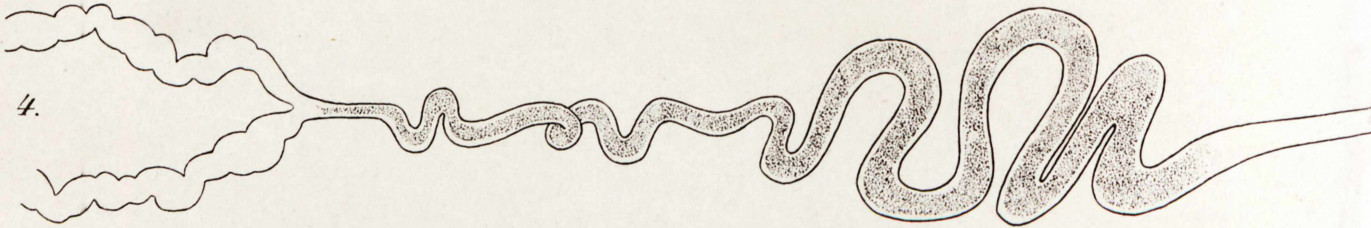
2.



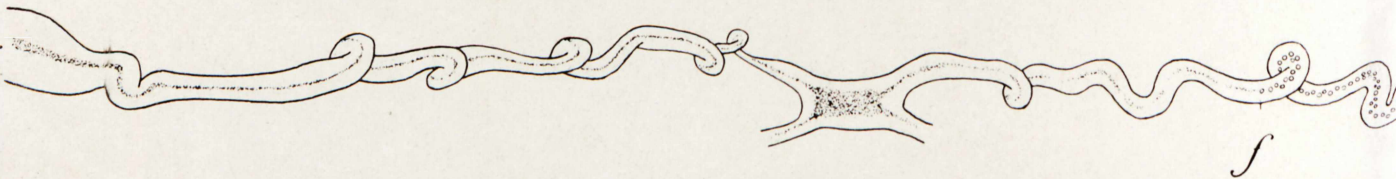
5.



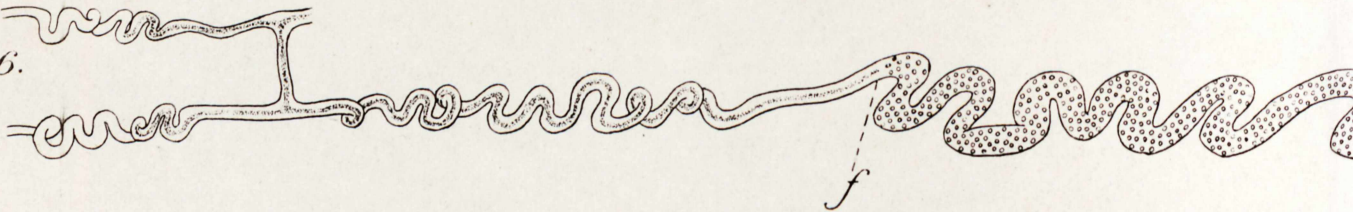
4.



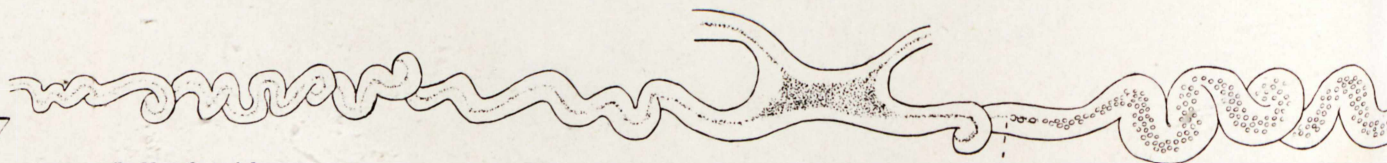
5.



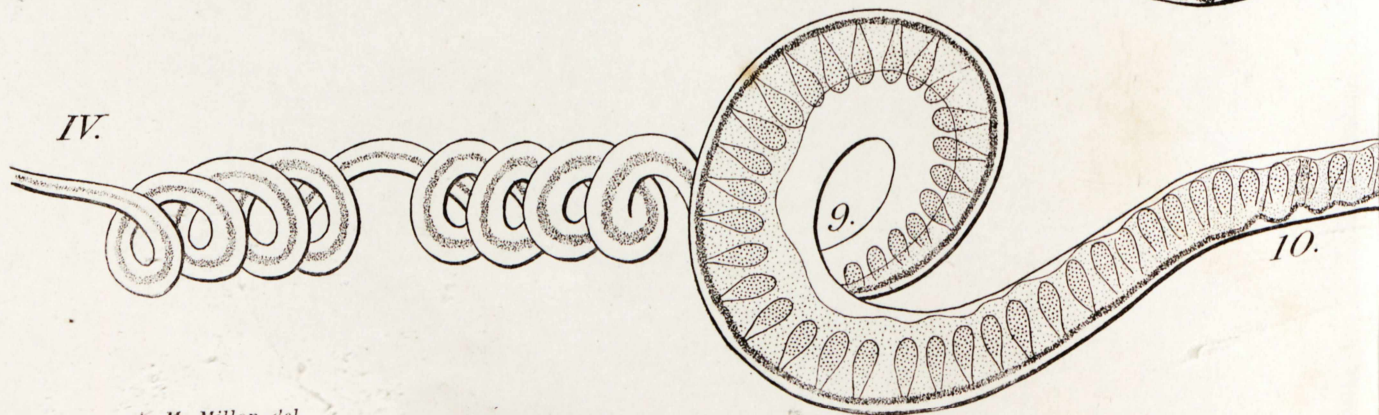
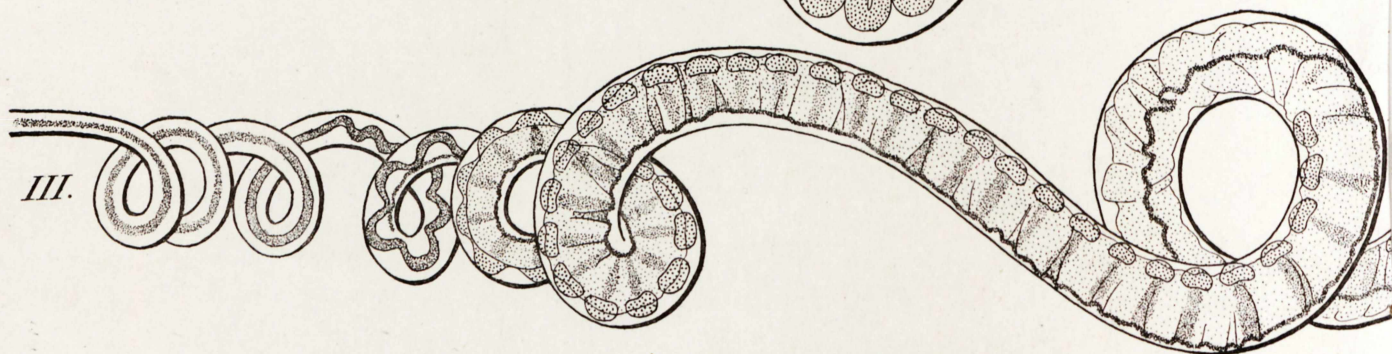
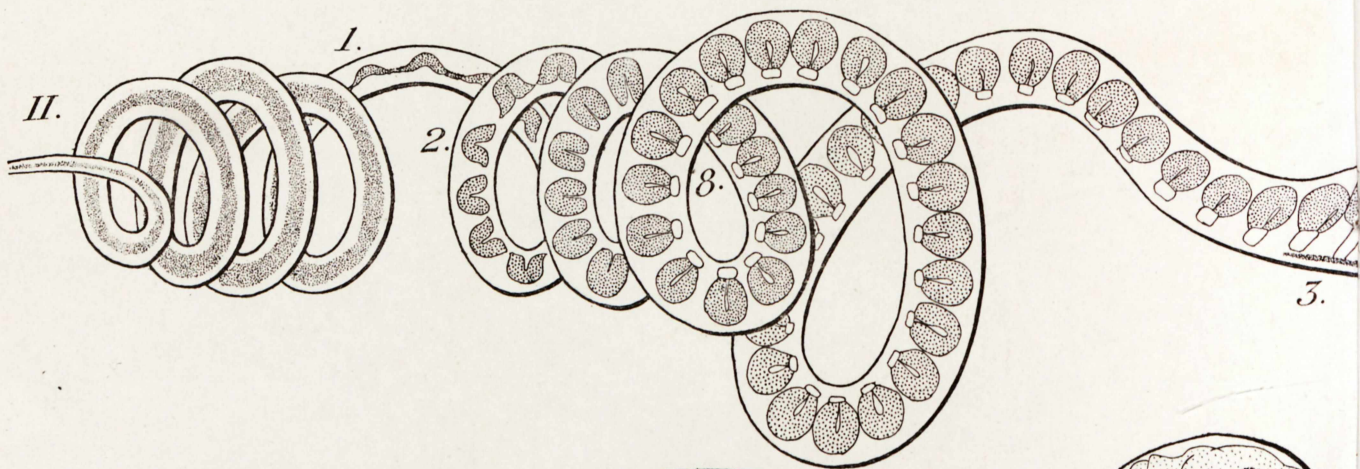
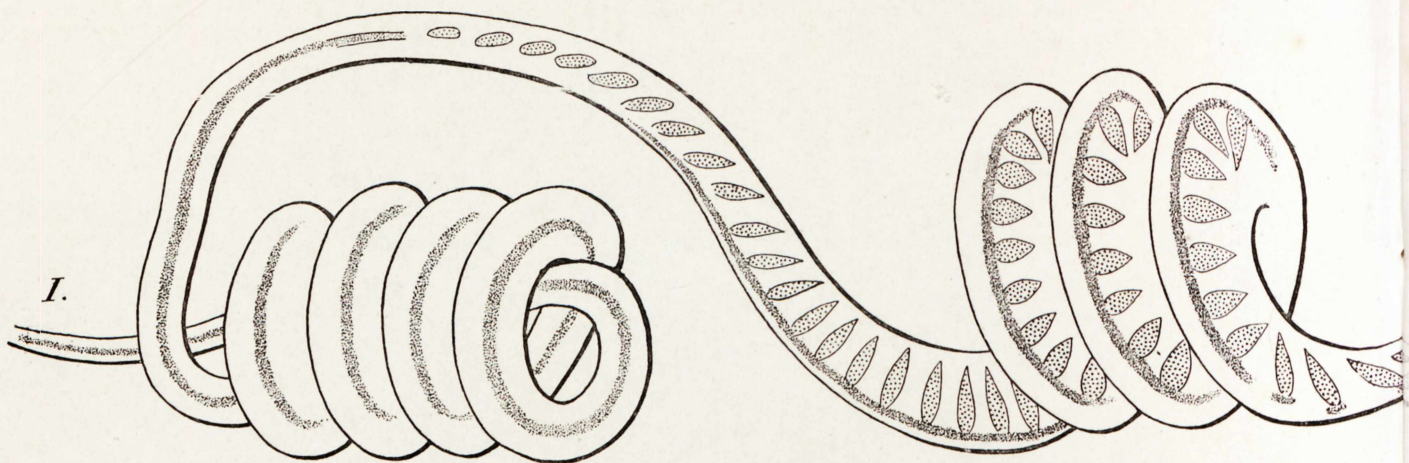
6.

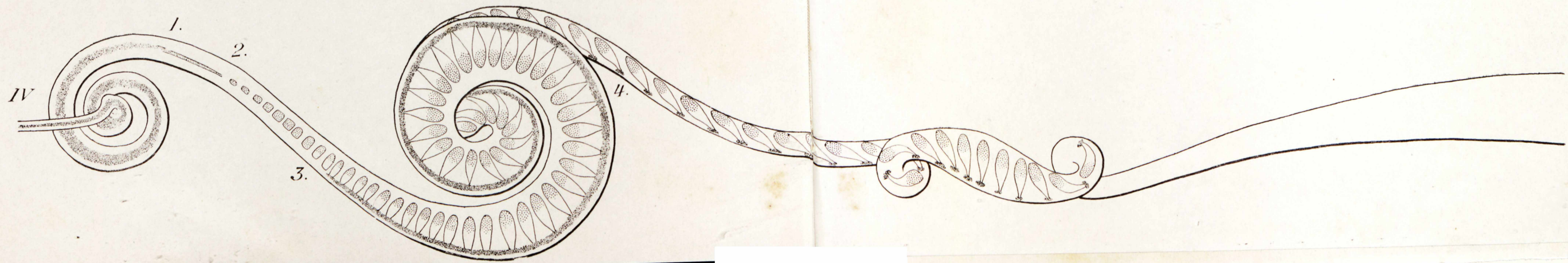
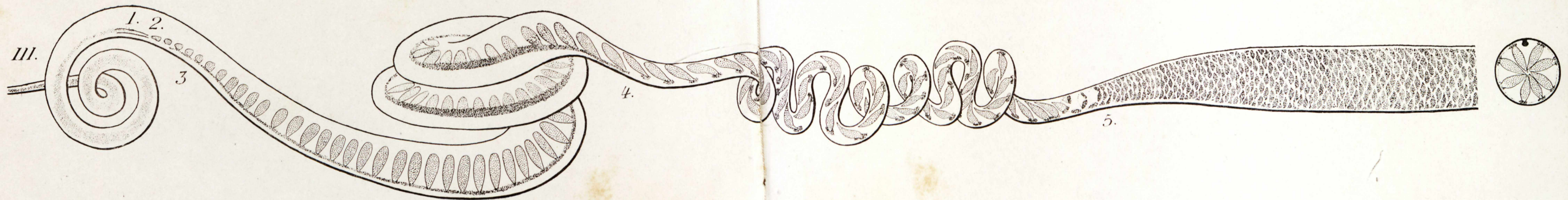


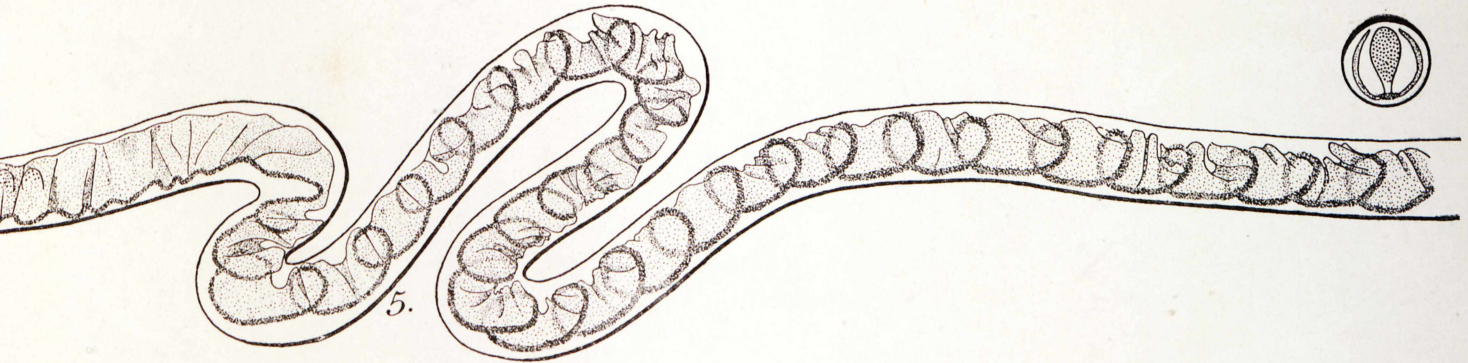
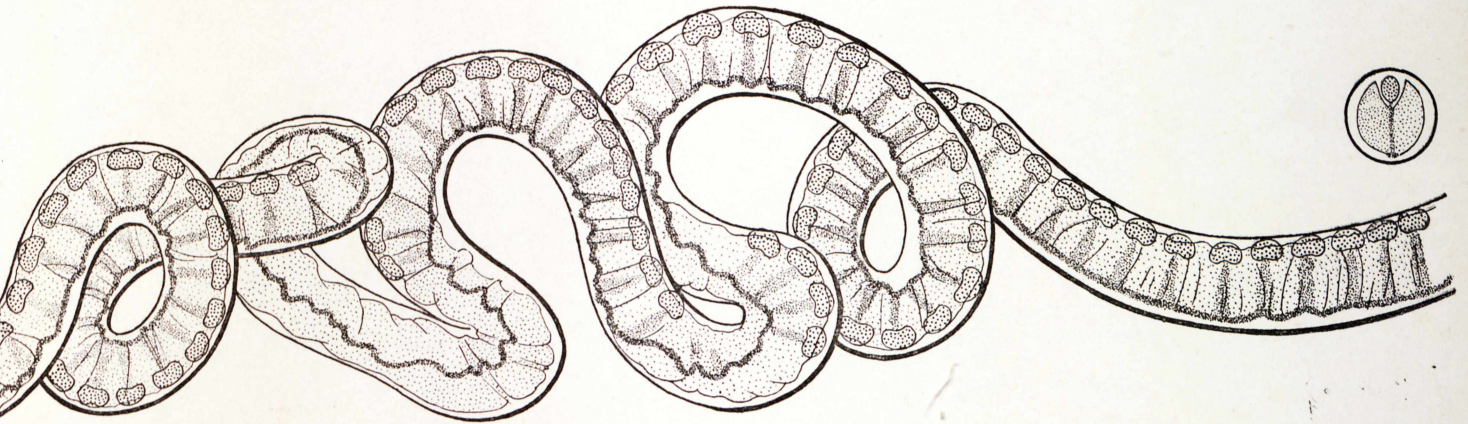
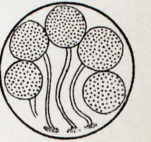
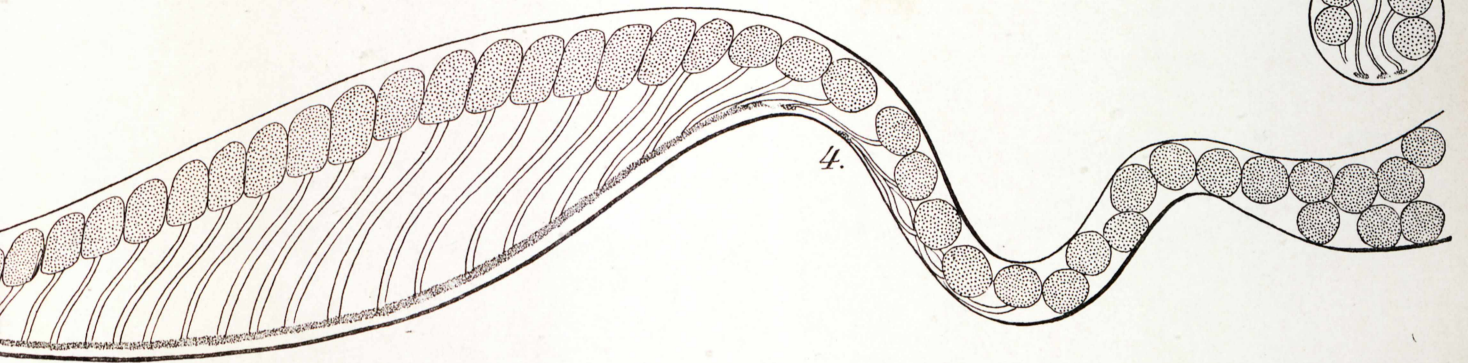
7.

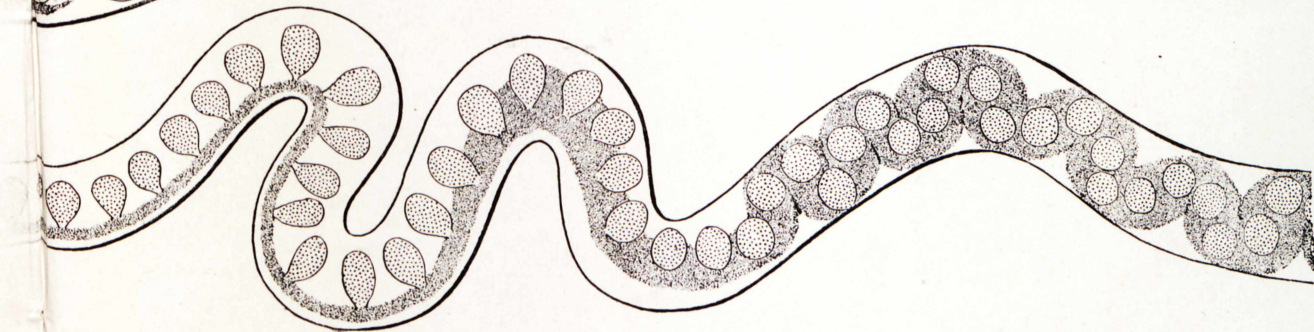
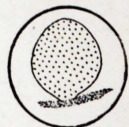
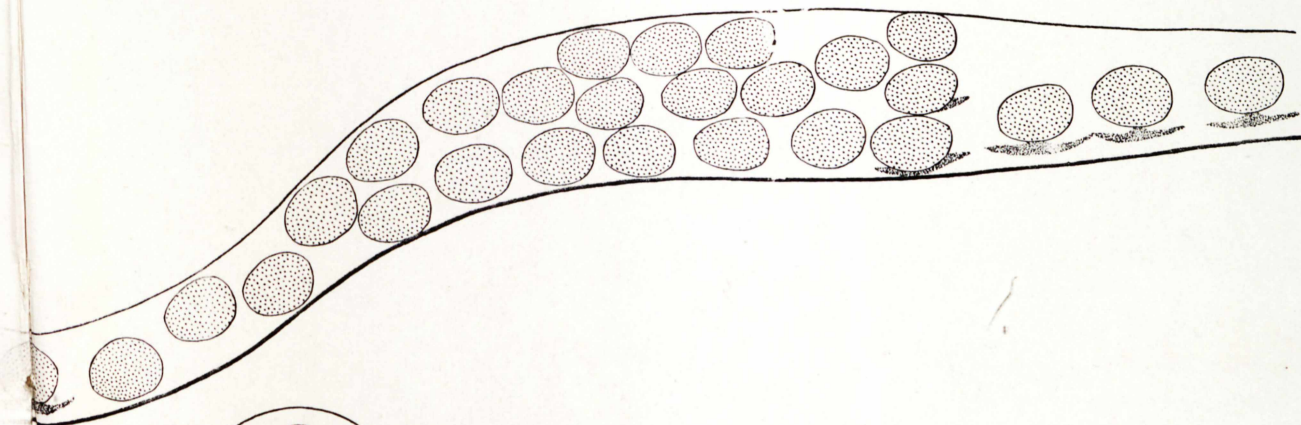
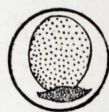
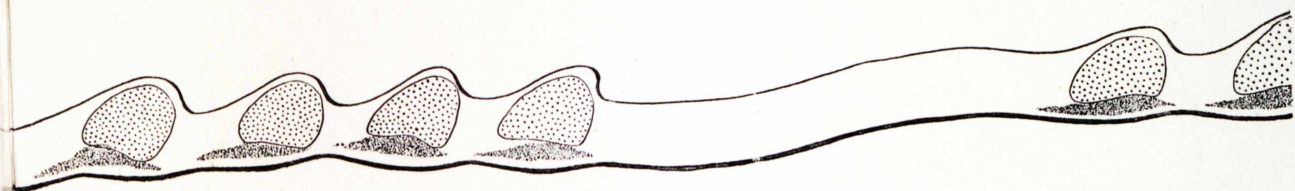
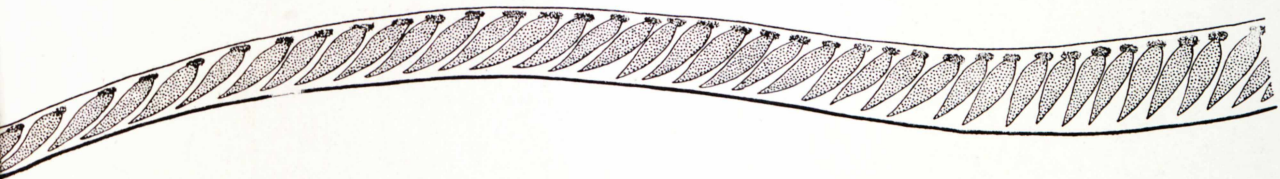


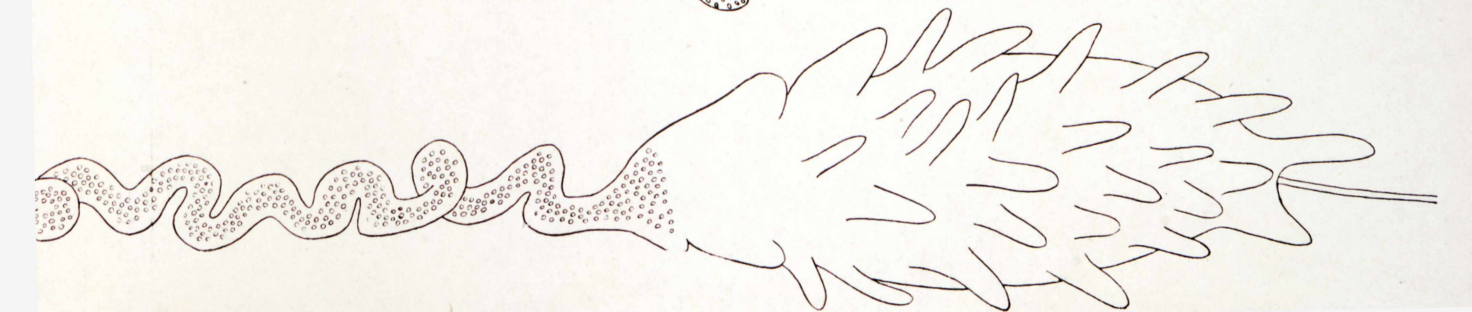
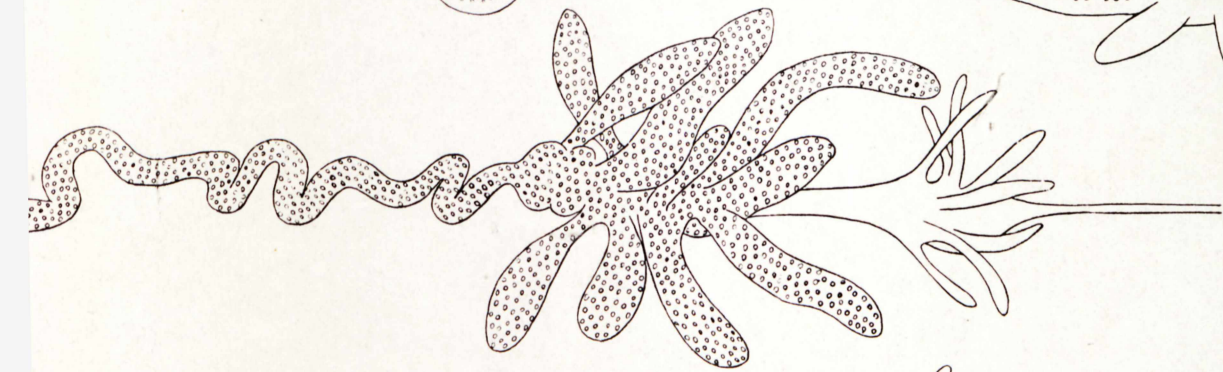
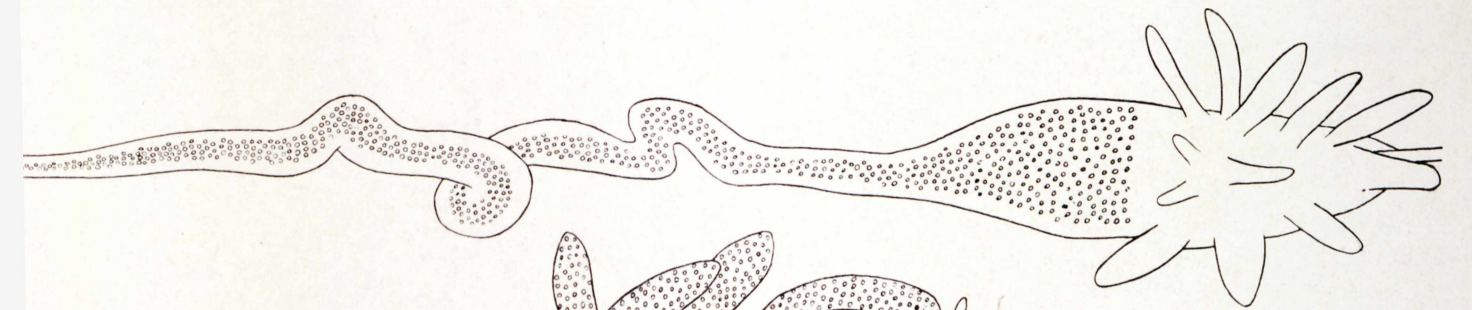
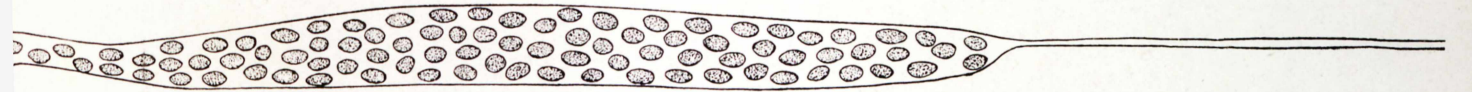
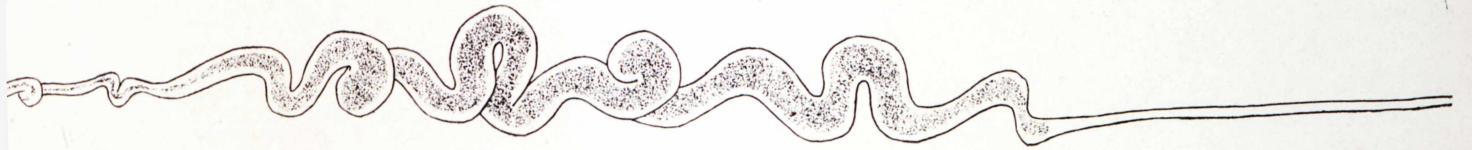
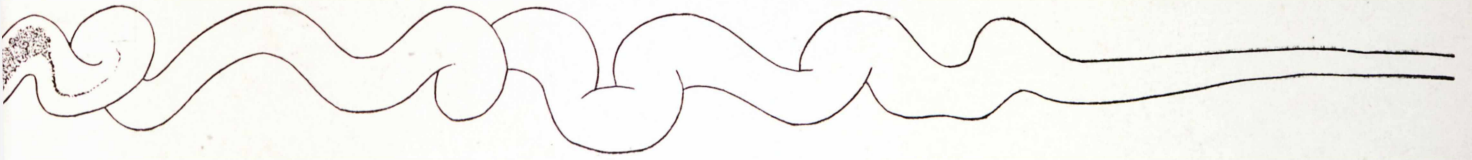


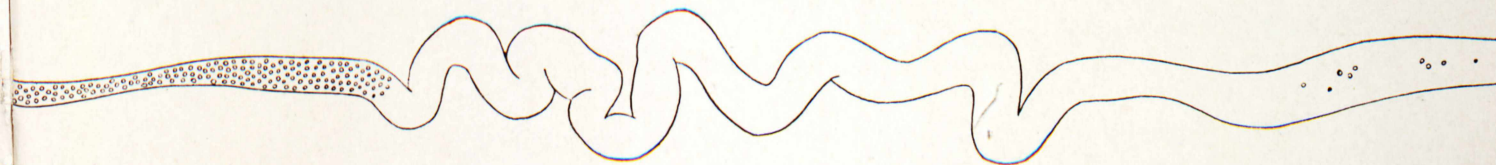
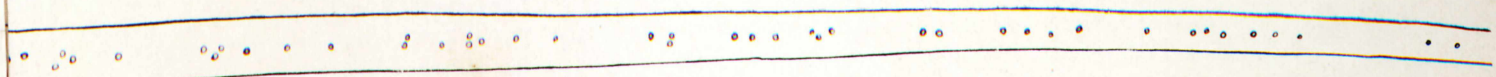
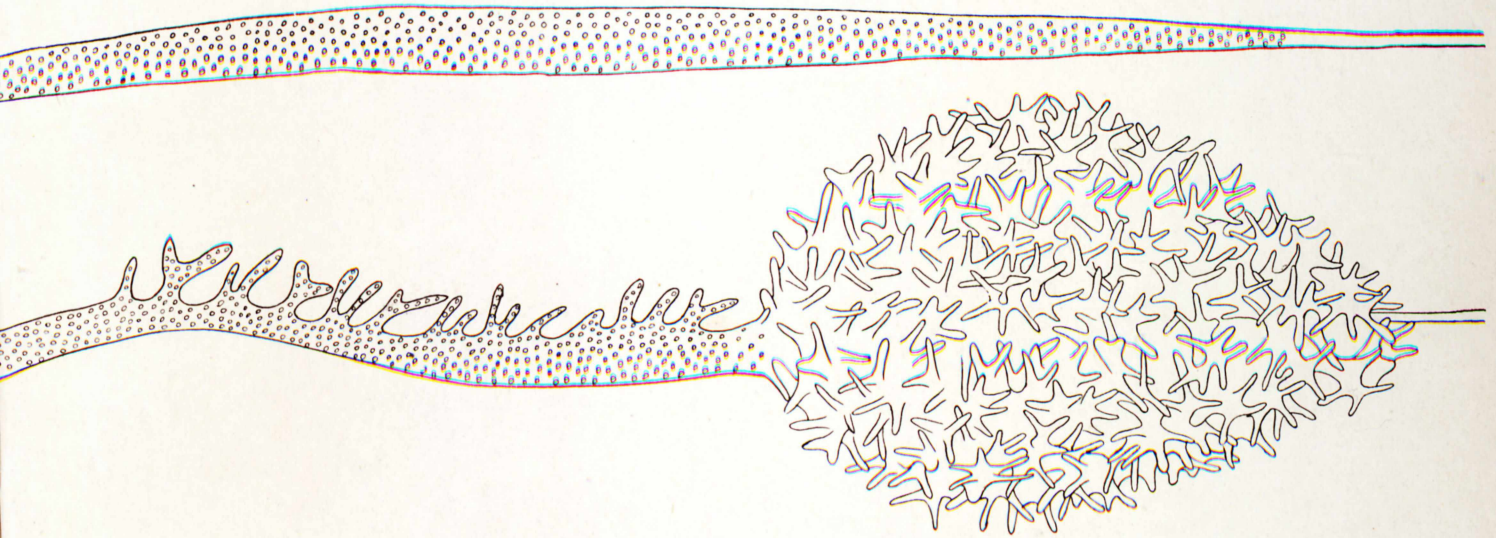
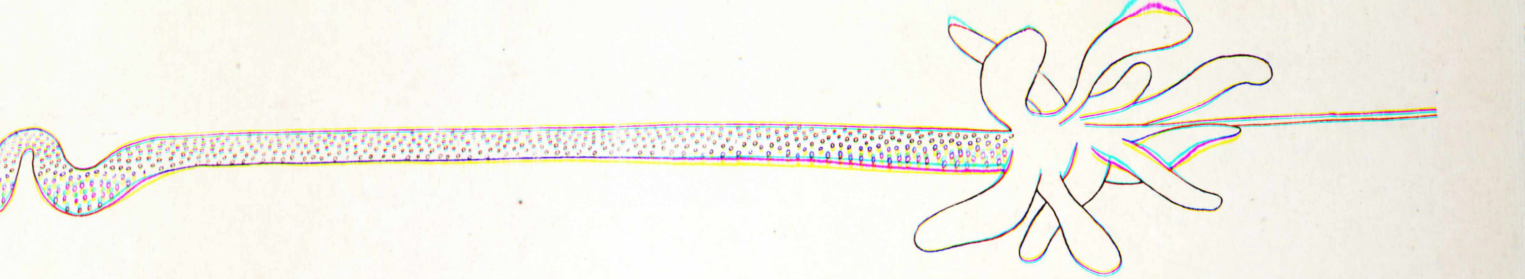












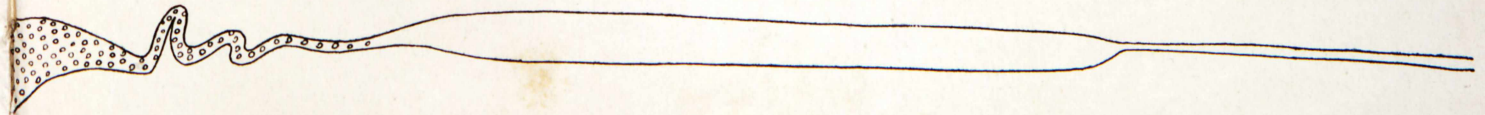
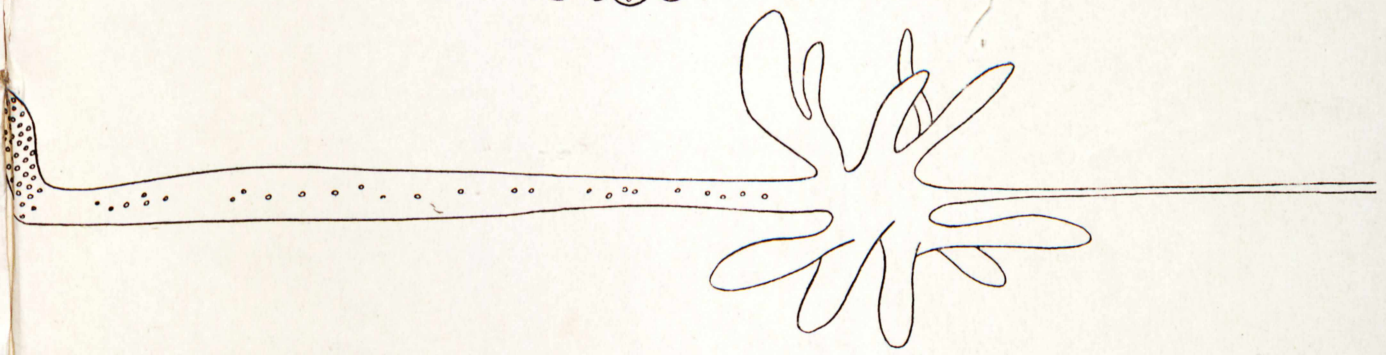
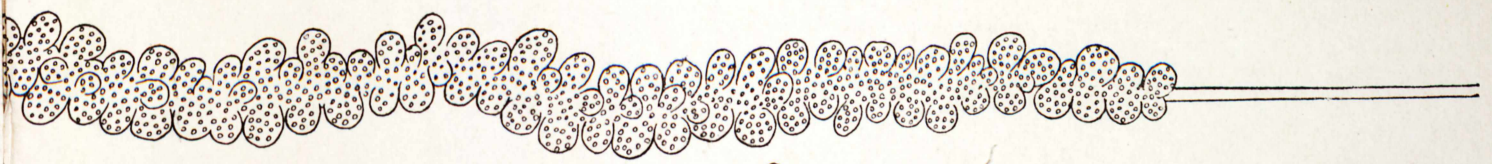
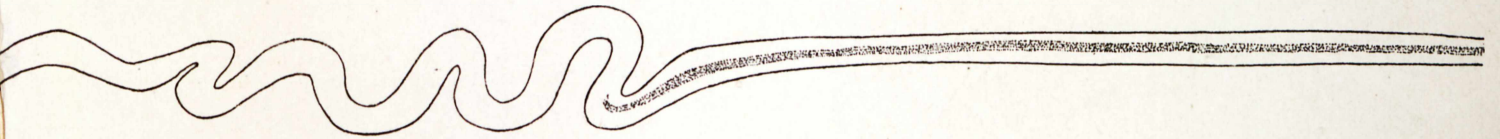
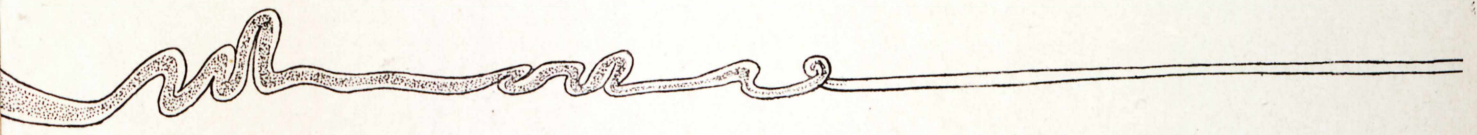
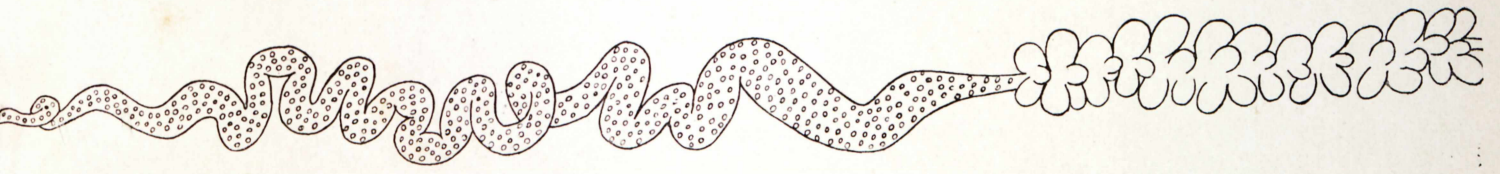


PLANCHE VII

*Spermatophores pédonculés et non pédonculés.*

- FIG. 1. — Spermatophore d'*Eupagurus sculptimanus*.  
FIG. 2. — Spermatophore d'*Eupagurus cuanensis*.  
FIG. 3. — Spermatophore d'*Anapagurus brevicarpus* (canal déférent gauche).  
FIG. 4. — Spermatophore d'*Anapagurus brevicarpus* (canal déférent droit).  
FIG. 5. — Spermatophore d'*Eupagurus prideauxi*.  
FIG. 6. — Spermatophore d'*Anapagurus hyndmanni* (canal déférent gauche).  
FIG. 7. — Spermatophore d'*Anapagurus hyndmanni* (canal déférent droit).  
FIG. 8. — Spermatophore d'*Eupagurus bernhardus* (canal déférent droit).  
FIG. 9. — Spermatophore d'*Eupagurus bernhardus* (canal déférent gauche).  
FIG. 10. — Spermatophore d'*Anapagurus lævis* (canal déférent gauche).  
FIG. 11. — Spermatophore d'*Anapagurus lævis* (canal déférent droit).  
FIG. 12. — Spermatophore d'*Eupagurus timidus* (canal déférent droit ?).  
FIG. 13. — Spermatophore d'*Eupagurus timidus* (canal déférent gauche ?).  
FIG. 14. — Spermatophores de *Clibanarius misanthropus*.  
FIG. 15. — Spermatophore de *Pagurus arrosor*.  
FIG. 16. — Spermatophore de *Diogenes pugilator*.  
FIG. 17. — Spermatophores de *Lambrus massena*.  
FIG. 18. — Spermatophores de *Pachygrapsus marmoratus*.  
FIG. 19. — Spermatophores de *Pisa armata*.  
FIG. 20. — Spermatophores d'*Eurynome aspera*.  
FIG. 21. — Spermatophores de *Carcinus mænas*.  
FIG. 22. — Spermatophores d'*Atelecyclus septemdeniatus*.  
FIG. 23. — Spermatophores d'*Inachus dorhynchus*.