

BULLETIN

DU

Musée royal d'Histoire  
naturelle de Belgique

Tome XII, n° 49.  
Bruxelles, mai 1936.

MEDEDEELINGEN

VAN HET

Koninklijk Natuurhistorisch  
Museum van België

Deel XII, n° 49.  
Brussel, Mei 1936.

---

CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE DE LA FAUNE BELGE.

VI. — *Les transformations  
des gonades et des caractères sexuels externes chez  
Pandalus montagui Leach (Décapode),*

par E. LELOUP (Bruxelles).

---

I. — Origine et matériel.

Les *Pandalus montagui* LEACH (= *annulicornis* auct.), qui font l'objet de cette étude, ont été recueillis par les services du Musée, lors de l'Exploration de la mer du Nord effectuée sous la direction de M. le Prof. G. Gilson. Ils proviennent de la côte belge et des régions voisines de la partie Sud de la mer du Nord, régions comprises entre les 51° et 52° Lat. N. et délimitées par la côte française d'une part, par la côte anglaise d'autre part.

Leur capture a été réalisée pendant les mois de février, avril, mai, juillet (rare), août, septembre, octobre et novembre. Plusieurs centaines de ces crustacés décapodes nageurs, conservés dans une solution de formol, furent examinés. Les plus grands individus ont été pris en avril-mai; les plus grandes femelles mesurent jusque 72 mm. de longueur (1) et les plus grands mâles, jusque 60 mm.

(1) Etant donné que, chez ces animaux, le rostre est souvent cassé, la mensuration de la longueur des individus a été faite depuis le sommet des écailles antennulaires jusqu'à l'extrémité du telson.

## II. — Faits observés.

### A. — Caractères sexuels secondaires externes.

Ces caractères intéressent deux paires de pléopodes : *a*) l'endopodite des pléopodes I et *b*) l'appendice interne et l'appendice masculin des endopodites des pléopodes II.

Nous considérerons successivement les formes 1) jeunes, 2) femelles, 3) mâles et 4) aberrantes.

#### 1. — *Formes jeunes.*

Chez des individus de  $\pm 15-20$  mm., il n'existe aucune différence entre les endopodites I de forme oblongue ou ovulaire ( $0,7 \times 0,3$  mm.), au point de ne pouvoir préjuger du sexe auquel la crevette appartiendra (fig. 4 A, 4 B).

#### 2. — *Formes femelles.*

PLÉOPODES I. — Lorsque la crevette atteint  $\pm 15-20$  mm., l'extrémité distale de l'endopodite ne change pas beaucoup de forme. L'article s'allonge et s'élargit; chez des spécimens de  $\pm 20-30$  mm., il mesure  $0,9-4,3 \times 0,45-0,55$  mm. (fig. 1 A, 1 B, 1 C).

— Chez des individus de  $30-40$  mm., l'extrémité distale commence à s'effiler ( $1,1-1,3 \times 0,55-0,60$  mm.) (fig. 1 D).

— A partir de ce moment, le prolongement apical digitiforme, aplati, s'accroît; il continue à s'allonger, de sorte que l'endopodite devient lancéolé; chez des individus de  $40-50$  mm., il mesure  $\pm 1,5 \times 0,6$  mm.; chez les femelles ovigères de  $50-72$  mm., il atteint  $\pm 2,5 \times 0,75-1$  mm. (fig. 1 E-1 I).

— Les soies pinnées deviennent de plus en plus nombreuses. Chez les femelles ovigères (fig. 1 G), ces soies, plus abondantes que chez les femelles non ovigères, montrent leur plein épanouissement. Le sommet des endopodites se recourbe postérieurement, assurant ainsi une protection plus efficace des œufs (fig. 1 H).

PLÉOPODES II. — L'appendice interne, tubulaire, nu, atteint env.  $1,6$  mm. de longueur chez les grands individus. Sa partie distale, aplatie du côté externe, constitue une plage élargie portant des crochets (fig. 2). Ces crochets ou cincinnules, vus de profil, ont l'aspect de crochets mais, vus de face, celui d'ancres. Ils sont disposés en séries parallèles et suivant le grand axe de

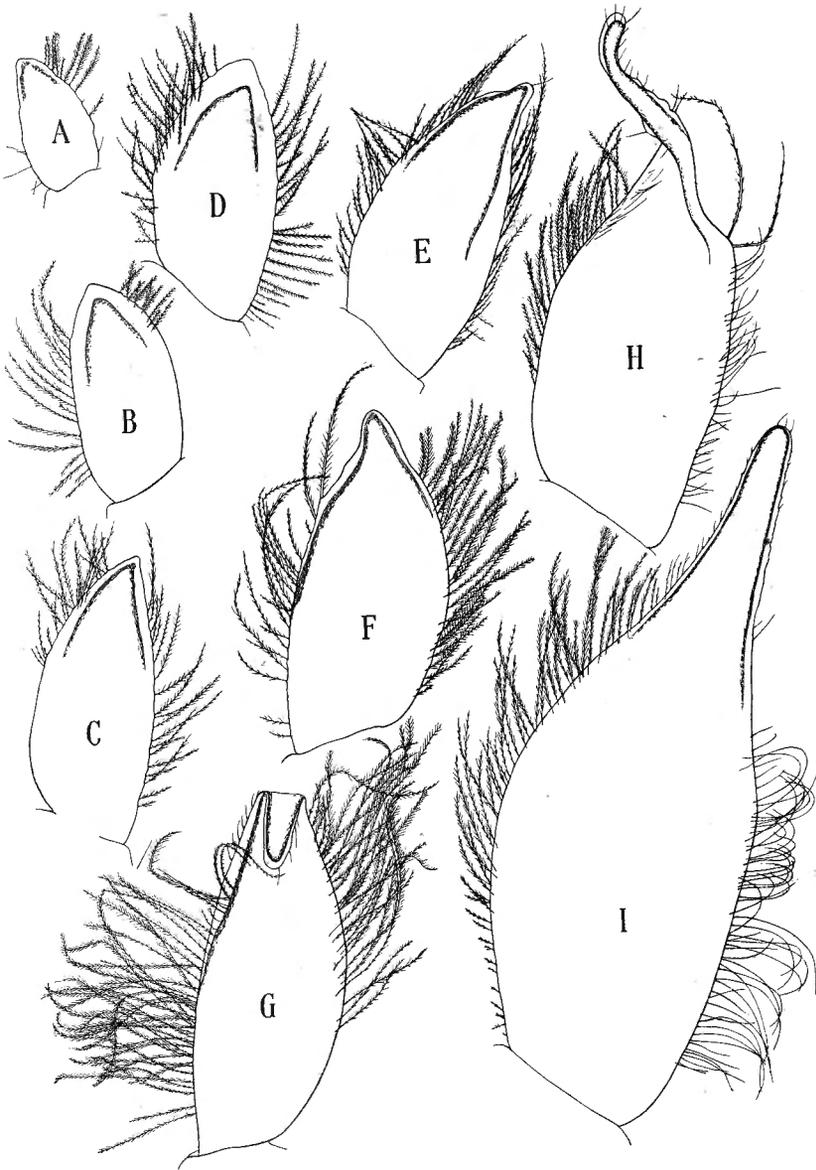


Fig. 1. — Endopodites des pléopodes I  
chez des *P. montagui* femelles,  $\times 30$ .

Les spécimens mesurent — A : 21 mm., août — B : 30 mm., septembre — C : 30 mm., août — D : 39 mm., août — E : 44 mm., novembre — F : 49 mm., septembre — G : 49 mm., avec des œufs, février — H : 60 mm., avril — I : 70 mm., mai.

l'appendice; leur nombre s'accroît progressivement avec l'âge des individus.

— Les endopodites des pléopodes II-V portent des appendices internes identiques.

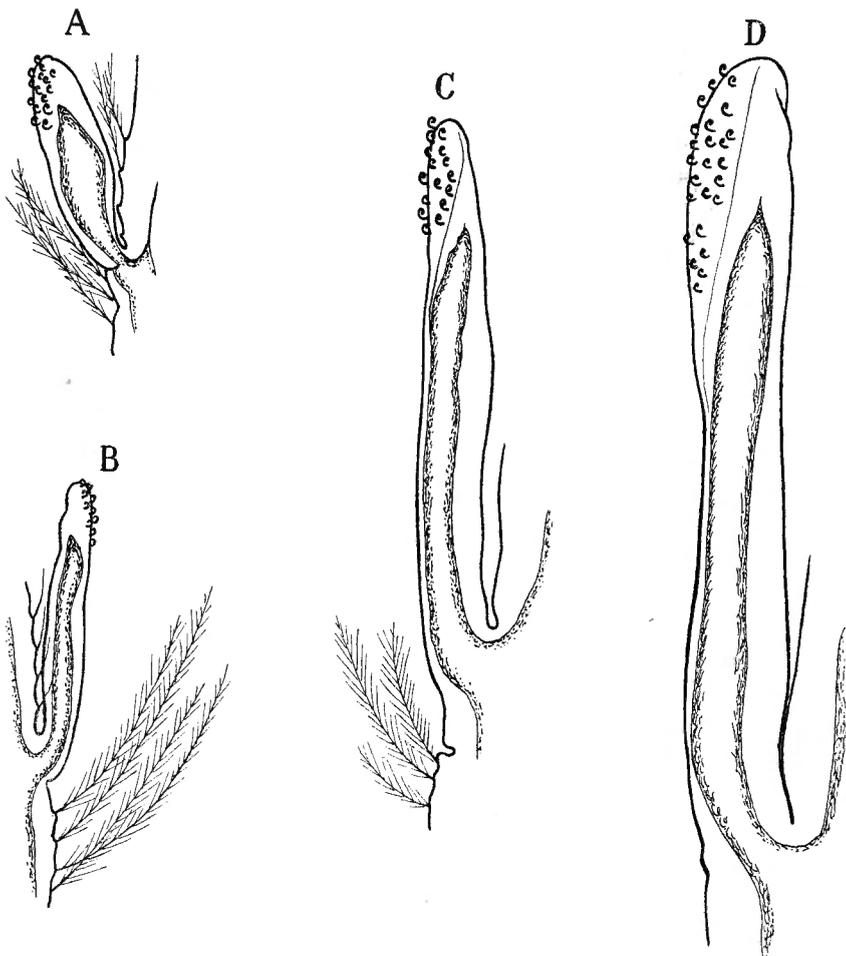


Fig. 2. — Appendices internes des pléopodes II  
chez des *P. montagui* femelles,  $\times 80$ .

Les spécimens mesurent — A : 17 mm., août — B : 23 mm., août —  
C : 45 mm., octobre — D : 70 mm., avril.

3. — *Formes mâles.*

PLÉOPODES I. — Lorsque la crevette atteint  $\pm 15-20$  mm., l'extrémité distale légèrement arrondie de l'endopodite oblong acquiert deux lobes: un interne et un externe (fig. 4 C).

Chez des individus de  $\pm 20-35$  mm., le lobe interne s'allonge progressivement (fig. 4 C - 4 F); toutefois, cet allongement n'est pas le même pour chacun des spécimens, il varie par individu. Ce lobe interne devient tubulaire, arrondi à son extrémité. Chez des crevettes de  $\pm 35$  mm., l'endopodite mesure  $1 \times 0,5$  mm. et

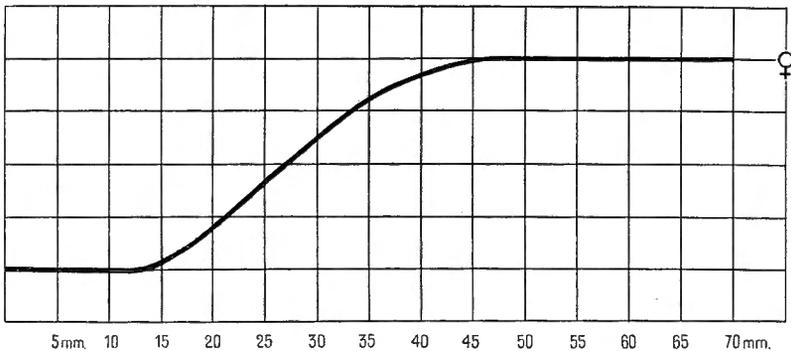


Fig. 3. — Diagramme indiquant le développement des gonades et des caractères sexuels secondaires intéressant l'endopodite des pléopodes I chez les individus femelles pures de *P. montagui* et ce, en proportion de la longueur totale des spécimens.

le prolongement digitiforme,  $0,35 \times 0,01$  mm., dépourvu de soies, dépasse parfois le tiers de la hauteur de l'endopodite. A son extrémité distale, sur la face interne, le lobe s'aplatit légèrement; il acquiert graduellement env. 10 cincinnules disposées sur 1-2 rangées. D'autre part, les soies pinnées internes de l'endopodite disparaissent et sont remplacées par des soies simples mais épaisses.

Le lobe externe ne subit pas de changement.

— A partir des individus de 38-40 mm. (fig. 4 G - 4 K), le lobe interne ne s'accroît plus en hauteur; il s'épaissit environ du double et il se forme de plus en plus de cincinnules dont le nombre peut atteindre la vingtaine et qui se disposent sur 3-4 rangées plus ou moins régulières.

— L'endopodite s'élargit et devient presque rectangulaire ( $2,3 \times 0,9$  mm.) chez des spécimens de 60 mm.

— Chez les mâles typiques, le lobe externe pousse et, tout en

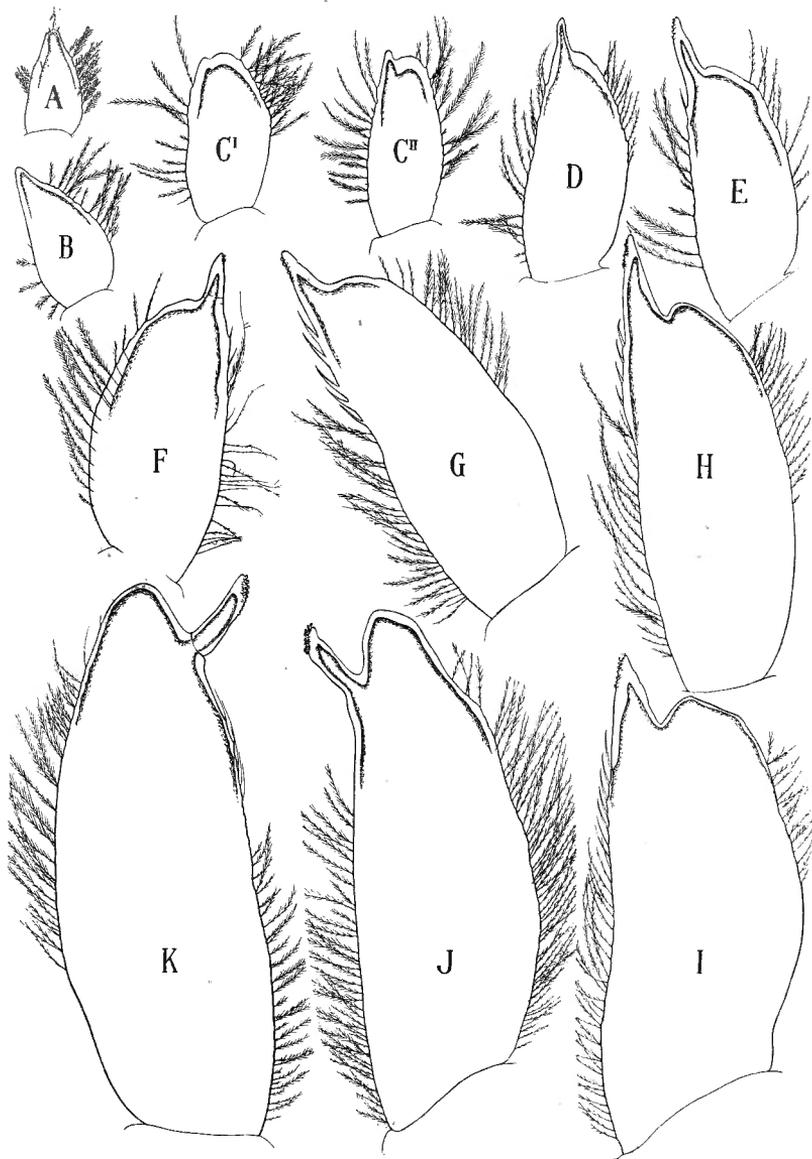


Fig. 4. — Endopodites des pléopodes I chez des *P. montagui* jeunes et chez des mâles,  $\times 30$ .

Les spécimens mesurent — A : 14 mm., août — B : 20 mm., août — C', C'' : 30 mm., août — D : 28 mm., septembre — E : 30 mm., août — F : 36 mm., août — G : 39 mm., octobre — H : 41 mm., octobre — I : 42 mm., novembre — J : 53 mm., mai — K : 60 mm., mai

conservant sa forme de mamelon obtus, s'allonge pour remonter jusqu'à plus de la moitié de la hauteur du lobe interne.

Même chez les plus grands exemplaires de 58-60 mm. (fig. 4 J-4 K), je n'ai pas constaté de dégénérescence dans le lobe interne.

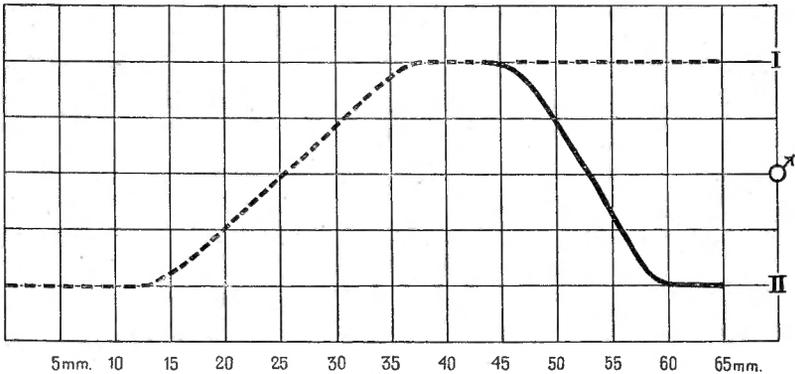


Fig. 5. — Diagramme montrant l'importance relative des caractères sexuels secondaires chez les individus mâles de *P. montagui* et ce, en relation avec la longueur totale des individus.

La ligne pointillée représente le caractère intéressant l'endopodite des pléopodes I; le trait plein, le caractère donné par l'appendice masculin des pléopodes II.

**PLÉOPODES II.** — Un appendice particulier aux mâles, l'appendice masculin, apparaît dans l'angle formé par l'appendice interne avec l'endopodite. Cet appendice interne est identique à celui de la femelle et chez les grands spécimens, il mesure env. 1,3 mm.

— A partir des individus de  $\pm 15-20$  mm., une évagination prend naissance sur l'endopodite à la base de l'appendice interne (fig. 6 A - 6 C); elle devient tubuliforme et s'allonge progressivement (6 D - 6 E). Chez des mâles de  $\pm 35$  mm., cet appendice acquiert une, puis, plusieurs pointes apicales, débuts de soie.

— Chez les mâles typiques, de  $\pm 35-45$  mm. (fig. 6 F - 6 G), l'appendice masculin arrive au point maximum de son développement. L'appendice interne mesure  $\pm 0,8 \times \pm 0,06$  mm. et l'appendice masculin,  $\pm 0,5 \times 0,12$  mm. Ce dernier possède  $\pm 8$  soies plus longues que l'appendice lui-même, raides, fortes, droites, simples. Ces soies apicales sont disposées suivant une spirale qui descend jusqu'à la moitié de la longueur de l'appendice.

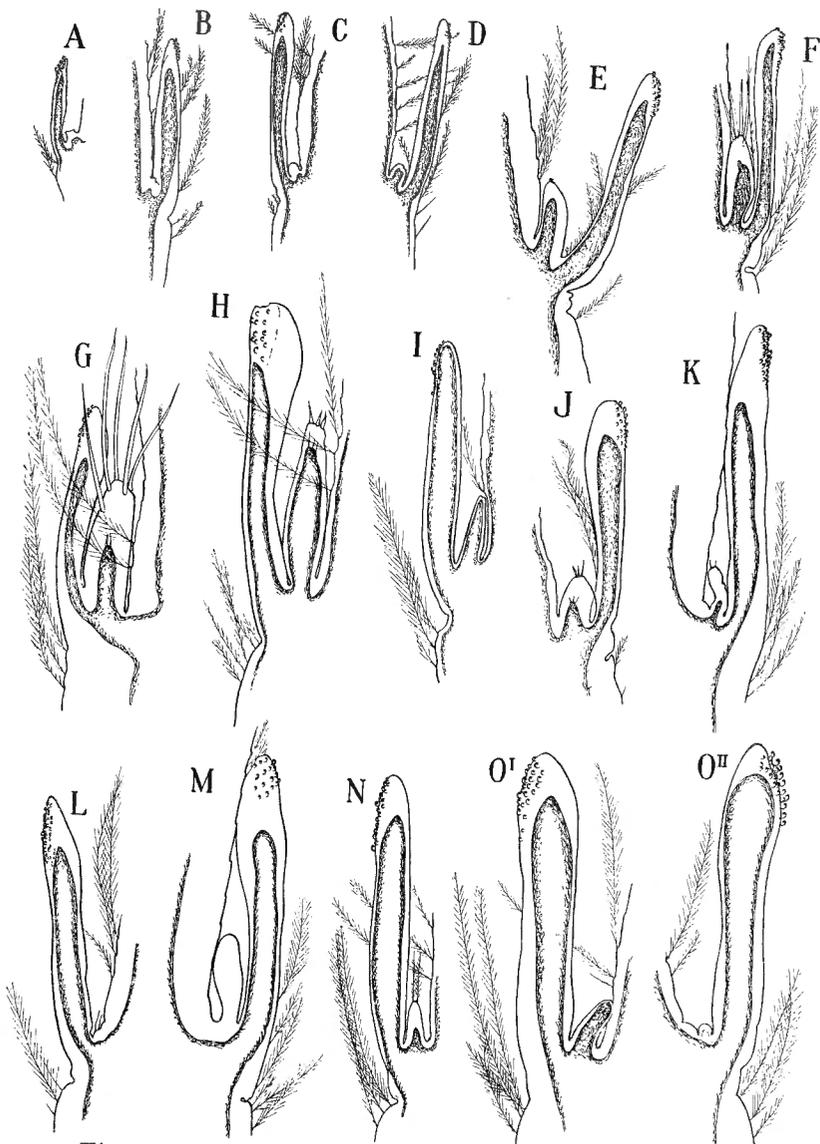


Fig. 6. — Appendices internes et appendices masculins des pléopodes II chez des *P. montagui* mâles,  $\times 45$ .

Les spécimens mesurent — A : 12 mm., août — B : 26 mm., août  
 — C : 30 mm., août — D : 33 mm., août — E : 39 mm., août  
 — F : 41 mm., octobre — G : 35 mm., février — H : 51 mm., février  
 — I : 44 mm., mai — J : 44 mm., octobre — K : 52 mm., avril  
 — L : 54 mm., août — M : 58 mm., août — N : 59 mm., mai  
 — O', O'' : 60 mm., septembre.

— A partir des individus de  $\pm 45 - \pm 55$  mm. (fig. 6 H - 6 O), l'appendice masculin subit une réduction graduelle; les soies tombent et l'appendice se résorbe, de sorte que, chez les plus grands individus, il se trouve réduit à un simple soulèvement de la paroi chitineuse.

— Ces appendices masculins servent à maintenir la femelle pendant que les mâles déposent leurs spermatophores.

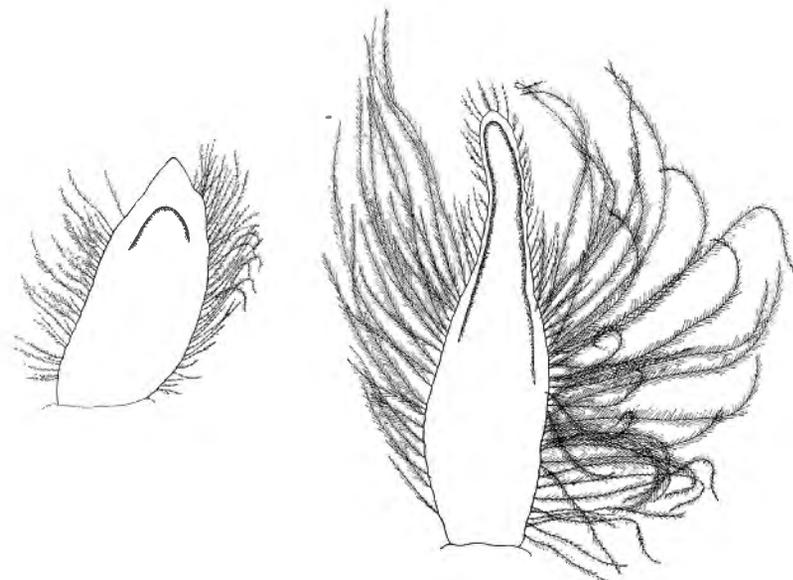


Fig. 7. — Endopodites des pléopodes I chez un individu femelle de *P. montagui* (36 mm., août) ayant subi l'action d'un parasite,  $\times 30$ .

#### 4. — *Formes aberrantes.*

##### I. — *Femelles.*

PLÉOPODES I. — Trois individus recueillis au mois d'août; un de 30 mm., parasité par un isopode mâle: un de 33 mm., parasité par un isopode femelle: un de 36 mm. (fig. 7).

Les deux endopodites qui, chez les animaux normaux, subissent une évolution identique, marquent une différence dans la vitesse d'acquisition du caractère adulte: un endopodite est normal pour les individus de cette taille, tandis que l'autre est lancéolé et pourvu de nombreuses soies pinnées. Je n'ai pas pu établir si le parasite influence le côté où il se trouve fixé.

PLÉOPODES II. — Ils sont du type femelle normal (fig. 2).

II. — *Mâles*.

Dix individus présentent des anomalies qui peuvent se répartir en trois catégories.

PLÉOPODES I.

A. — *Arrêt dans l'évolution des caractères sexuels secondaires mâles.*

Quatre spécimens recueillis au mois d'août, dont trois proviennent de la même station.

a) — un de 38 mm. (fig. 8 A', A'') : lobes internes bien développés pourvus de deux cincinnules mal conformés.

a') — un de 38 mm. (fig. 8 B', B''), parasité par un isopode femelle : un pléopode du type femelle (fig. 8 B') et un pléopode du type mâle (fig. 8 B''). Mais le lobe interne du pléopode mâle, au lieu d'être turgescent, se termine par une pointe aiguë et se montre le siège d'une dégénérescence.

a'') — un de 38 mm. (fig. 8 C', C'') (2). Un pléopode (fig. 8 C') montre les deux lobes conformés comme chez des individus de  $\pm$  30 mm. ; le lobe interne n'est qu'un épaississement chitineux dont les muscles se sont retirés. L'autre pléopode (fig. 8 C''), sans cincinnules, présente un lobe interne mal développé, effilé.

b) — un de 44 mm. (fig. 8 D', D''). Ses pléopodes ressemblent à ceux de Aa'', seulement le lobe interne du pléopode normal porte trois cincinnules bien développés.

B. — *Régression du lobe interne mâle et accroissement longitudinal du lobe externe.*

a) — un spécimen de 49 mm. (fig. 8 E', E''), recueilli en octobre. Le lobe externe atteint l'extrémité du lobe interne coiffée de quelques cincinnules ; il n'y a plus de communication musculaire.

b) — un spécimen de 53 mm. (fig. 8 F', F'') ; recueilli en avril.

(2) Dans la même pêche, une autre crevette de 18 mm. (trop petite pour donner une indication sur les transformations des caractères sexuels secondaires) portait deux isopodes parasites : une femelle et un mâle. Dans les résidus accumulés au fond du bocal se trouvaient deux isopodes parasites mâles. Il est à présumer que l'exemplaire Aa'', de même que Aa, était parasité.

Sur un pléopode (fig. 8 F'), le lobe externe atteint la hauteur du lobe interne pourvu de cincinnules; quoique de taille plus

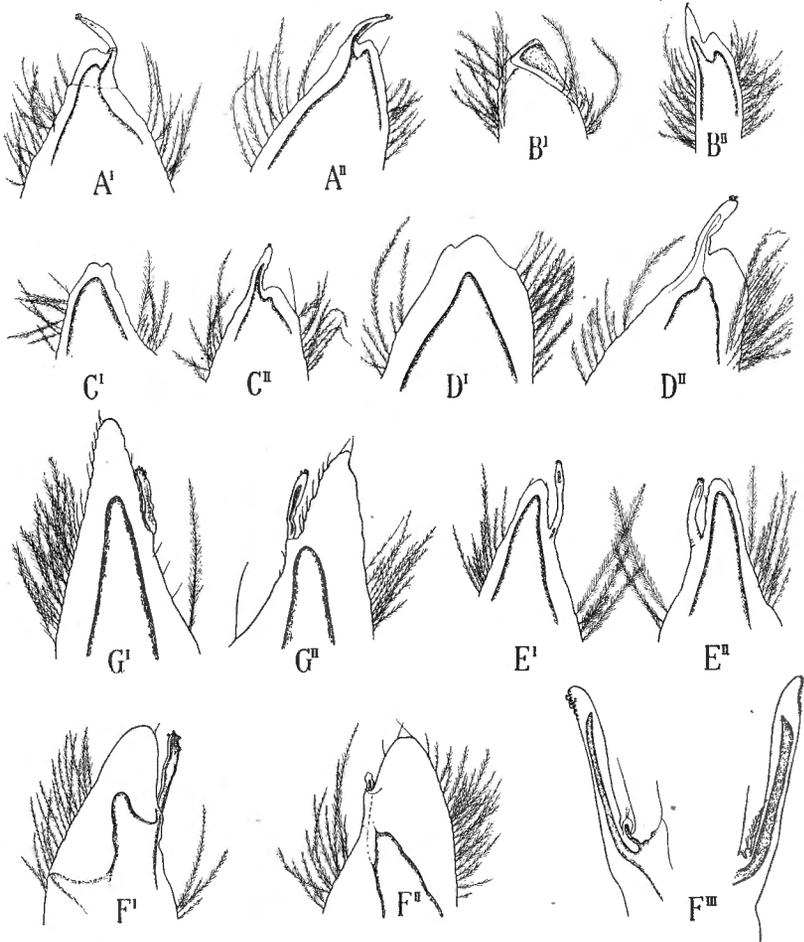


Fig. 8. — Anomalies des endopodites des pléopodes I chez *P. montagui* mâles,  $\times 30$ .

= Arrêt dans le développement du caractère sexuel secondaire.

A', A'' : 38 mm., août — B', B'' : 38 mm., août, parasite — C', C'' : 38 mm., août, parasite (?) — D', D'' : 44 mm., août.

= Régression du lobe interne et acquisition du prolongement apical caractéristique de la femelle.

E', E'' : 49 mm., octobre — F', F'' : 53 mm., avril — G', G'' : 60 mm., août.

Fig. 8 F''' — Appendices internes et appendices masculins de l'individu F', F''.

réduite que la normale, il reste en communication avec le système musculaire de l'endopodite. Sur l'autre pléopode (fig. 8 F''), le lobe interne ne paraît plus qu'un appendice nu et insignifiant.

c) — un spécimen de 60 mm. (fig. 8 G', G''), recueilli en août. Le lobe externe pourvu de soies dépasse en longueur le lobe interne qui présente des cincinnules et montre des traces de dégénérescence de sa partie musculaire.

### C. — *Un pléopode mâle et un pléopode femelle* (3).

a) — un spécimen de 48 mm. (fig. 9 A', A''), recueilli en février et parasité par un isopode femelle. Le pléopode mâle (fig. 9 A'') bien constitué, n'atteint cependant pas le degré d'évolution caractéristique chez les individus normaux de cette taille; il a l'aspect d'un pléopode appartenant à un mâle de  $\pm$  38 mm. Le lobe externe, toutefois, a une tendance à l'allongement.

b) — un spécimen de 47 mm. (fig. 9 B', B''), recueilli en août. Chez le pléopode mâle (fig. 9 B'), le lobe externe atteint l'extrémité du lobe interne qui montre des traces de dégénérescence des muscles et un cincinnule mal formé.

c) — un spécimen de 63 mm. (fig. 9 C', C''), recueilli en septembre. Le lobe externe du pléopode mâle s'est allongé (fig. 9 C') et dépasse de moitié le lobe interne dégénéré, mais toujours pourvu de cincinnules.

— La possession d'un pléopode mâle et d'un pléopode femelle par le même individu, a déjà été mentionnée par W. T. Calman (1899, p. 32).

### PLÉOPODES II.

Tous les pléopodes sont du type femelle, sauf pour les individus Bb où il existe un appendice masculin ayant la forme d'un lobe plissé (fig. 8 F''').

(3) Dans cette catégorie, on peut également comprendre le spécimen Aa'.

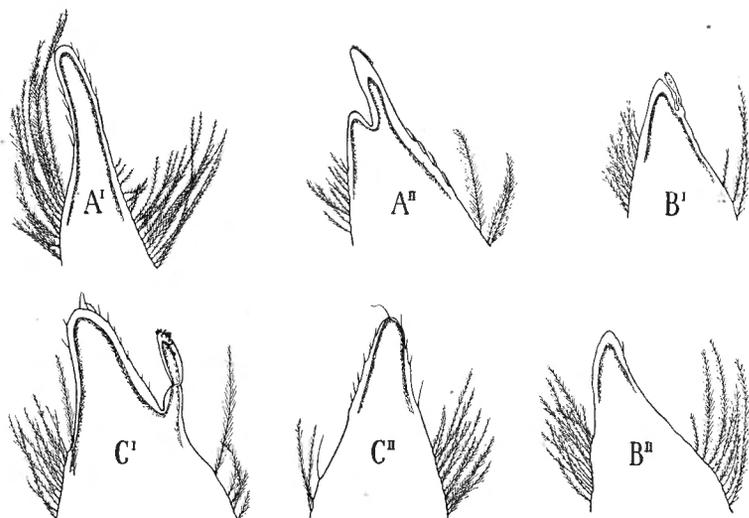


Fig. 9. — Anomalies des endopodites des pléopodes I chez *P. montagui* mâles, un pléopode femelle et un pléopode mâle,  $\times 30$ .

A', A'' : 48 mm., février, parasite — B' B'' : 47 mm., août  
— C', C'' : 63 mm., septembre.

## B. — Gonades.

### 1) Caractères extérieurs.

Les gonades forment deux tubes symétriques. Elles apparaissent cylindriques chez les mâles et grosses ou de volume réduit chez les femelles, selon qu'elles sont en train de mûrir ou non leurs ovocytes. Situées dorsalement, de part et d'autre du plan médian, sous le cœur, elles recouvrent la partie postérieure de l'estomac et s'étendent légèrement vers l'abdomen. Un pont de substance les réunit vers leur tiers antérieur et leur ensemble affecte la forme de la lettre H. Postérieurement et moins souvent antérieurement, les gonades sont accolées et sur les grands spécimens, elles paraissent soudées. Elles peuvent atteindre jusque 6 mm. de longueur.

Au niveau du tiers postérieur, on remarque la paire de canaux excréteurs.

Chez les mâles, les canaux déférents consistent en deux tubes cylindriques, minces, peu circonvoqués, avec une ampoule latérale près de leur extrémité distale, débouchant à la base des péréiopodes V. Chez les femelles, les oviductes plus larges et aplatis se terminent à la base des péréiopodes III.

## 2. — Contenu cellulaire.

### a) — Stades jeunes.

Chez les individus de  $\pm 15-20$  mm., les cellules semblent indifférentes; elles montrent un gros noyau arrondi, pourvu de nombreux grains de chromatine.

### b) — Stades plus évolués.

Sur une coupe transversale microscopique, les canaux déférents montrent un épithélium prismatique simple et les oviductes, un épithélium cubique simple. Les parois des deux glandes génitales paraissent formées de deux couches cellulaires simples, une externe pavimenteuse et une interne cubique. La couche externe réunit également les deux glandes et entoure les canaux excréteurs. La couche interne constitue la paroi même de la glande génitale. Elle prolifère activement le long d'une bande, la bande germinative qui, vers la partie postérieure de la gonade, s'allonge en suivant la ligne médiane du plancher, mais qui, dans la moitié antérieure, se déplace du côté interne de la gonade et se situe en regard de la bande germinative appartenant à la bande opposée.

Une coupe transversale dans la bande germinative (fig. 11) montre les poussées successives d'éléments reproducteurs qui se disposent en couches concentriques renfermant des stades identiques et plus évolués à mesure qu'elles se trouvent éloignées de la périphérie.

La cavité de la gonade n'est pas uniforme. Des prolongements internes mais peu accentués de la paroi la subdivisent, de sorte que la gonade comprend une cavité médiane continue et des logettes périphériques annulaires (fig. 10).

### b') — Formes femelles.

Depuis la taille de  $\pm 20$  mm., les exemplaires reconnaissables extérieurement comme femelles présentent, tous, les mêmes caractères essentiels.

A la zone périphérique de la bande germinative, on remarque des cellules germinales primordiales fortement pressées les unes contre les autres, avec une membrane protoplasmique indistincte et un gros noyau arrondi, riche en grains chromatiques (fig. 11). A mesure que, poussées par les nouvelles cellules germinatives qui se multiplient activement, les ovogonies s'éloignent de la paroi, les noyaux augmentent de volume, les grains chromati-

ques deviennent plus diffus et on voit apparaître un, deux, trois, quatre nucléoles, d'abord constitués de grains très rapprochés, ensuite de structure homogène. Le protoplasme translucide devient apparent; d'abord très mince, il prend progressivement plus d'importance.

Parmi ces ovogonies, des cellules plus petites représentent les

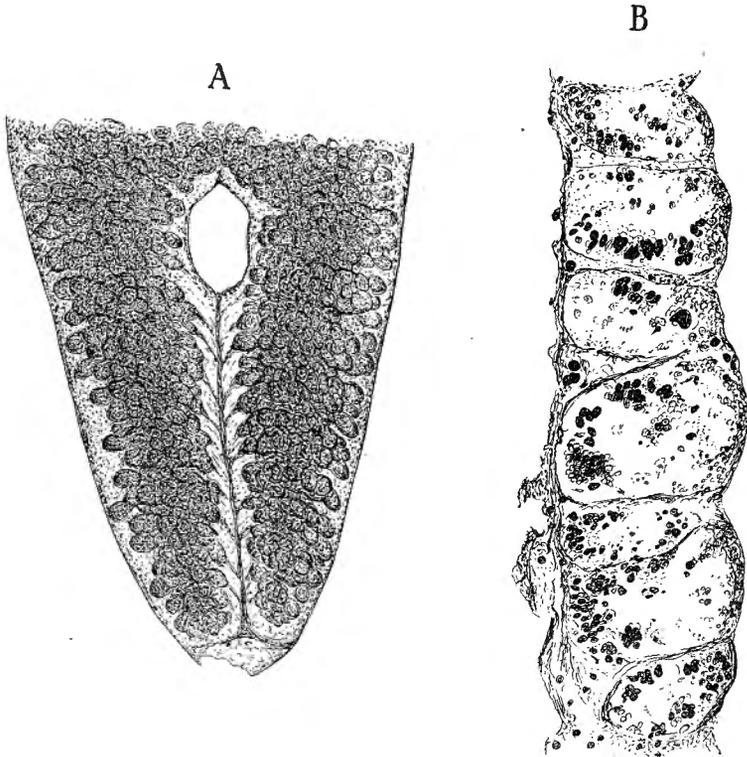


Fig. 10. — Gonades de *P. montagu*.

- A — Vue d'ensemble de la partie postérieure d'un ovaire (individu de 60 mm., avril).  
 B — Coupe tangentielle d'un testicule (individu de 42 mm., novembre).

cellules folliculaires, polygonales, à noyaux pourvus d'amas irréguliers de chromatine très chromophiles, dépourvues de limites cellulaires nettes.

Ensuite, dans les ovogonies, les grains chromatiques des noyaux deviennent de plus en plus petits, de sorte que les noyaux vésiculeux, turgescents, paraissent clairs avec des nucléoles bien

définis. Les ovocytes de premier ordre, arrondis, ovalaires, sont situés dans la région opposée de la bande germinative; leur cytoplasme extrêmement déformable s'épaissit, il se charge de gouttelettes vitellines périphériques de plus en plus nombreuses. Les cellules folliculeuses leur forment une couche protectrice unicellulaire, pavimenteuse.

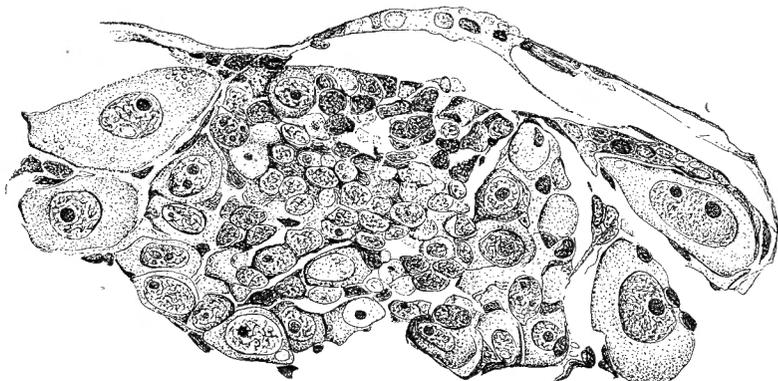


Fig. 11. — Coupe transversale d'un ovaire montrant la bande germinative et les poussées concentriques d'éléments reproducteurs (individu de 50 mm., mai),  $\times 300$ .

Dans les gonades, les cellules sexuelles femelles subissent les phases de multiplication et de croissance; pour autant que j'aie pu le constater, elles ne montrent pas de phénomène de maturation. Les ovaires offrent plusieurs poussées successives d'ovocytes dans les conduits excréteurs; ils sont probablement émis, comme chez les autres décapodes, pendant une mue précédant l'accouplement.

Des femelles de 47 mm. possèdent des œufs fixés à leurs pléopodes garnis de nombreuses soies pinnées.

*b'')* — *Formes mâles.*

Chez les crevettes pourvues d'endopodites I bilobés et d'un appendice masculin aux pléopodes II, les gonades montrent une structure différente selon la grandeur des individus et, chez des individus de même taille, selon le mois où ils sont examinés.

$\alpha$ ) Chez les formes atteignant  $\pm 49$  mm., les gonades possèdent une bande germinative caractérisée par des ovogonies et des cellules folliculeuses semblables à celles des femelles de dimensions comparables. Toutefois, dans l'ensemble, les ovogonies semblent moins nombreuses.

$\beta$ ) Chez les formes de  $\pm 35 - \pm 45$  mm., on constate des différences histologiques selon la saison où leurs gonades sont examinées.

$\beta'$ ) Chez des individus capturés en février, avril, mai, août, septembre, les glandes génitales en période d'inactivité sexuelle ressemblent à celles des crevettes plus jeunes.

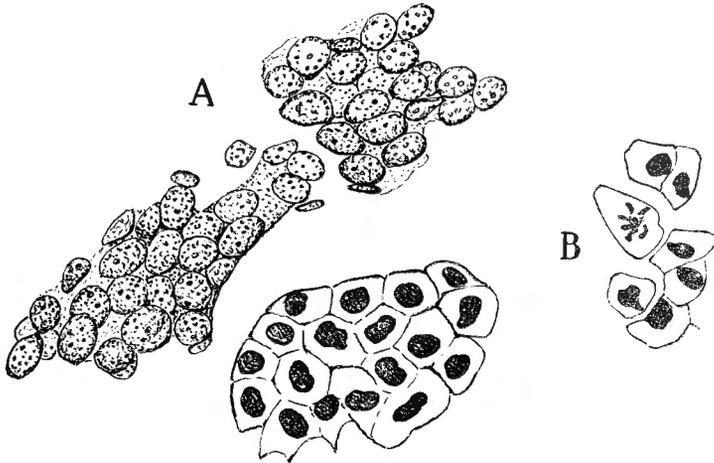


Fig. 12. — Coupe transversale d'un testicule (individu de 41 mm., octobre),  $\times 450$ .

A = flots de bande germinative; B = flots du centre de la cavité.

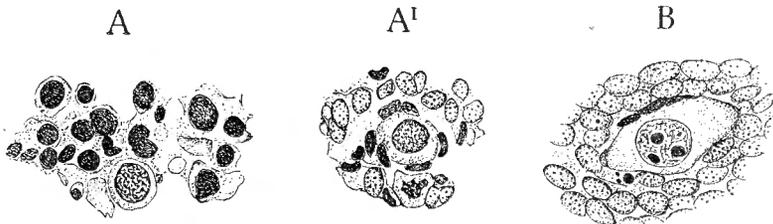


Fig. 13. — Ovocytes rencontrés au milieu des stades de spermatogénèse,  $\times 330$ .

A — Individu de 42 mm., novembre.

B — Individu de 41 mm., octobre.

$\beta''$ ) Les individus capturés en octobre-novembre, en période d'activité sexuelle, sont au point culminant du développement de leurs caractères sexuels secondaires. Chez ceux-ci, la glande génitale subit une évolution spermatogène; dans les nouvelles

proliférations du tissu germinal, les cellules évoluent dans le sens mâle (fig. 12).

Dans les bandes germinatives, les spermatogonies montrent des noyaux arrondis, à gros grains chromatiques très chromophiles. Ces noyaux ne grossissent que d'une façon insignifiante; ils s'entourent d'une mince couche de protoplasme translucide et leurs grains chromatiques tendent à se grouper, de sorte que, chez les spermatoctes, les noyaux offrent une structure très homogène.

On ne voit plus que de très rares ovocytes parfaitement constitués (fig. 13).

A cette période, les gonades sont des ovario-testis. Toutefois, la grande rareté de leurs éléments sexuels femelles permet de supposer que, chez certains individus, les gonades ne renferment plus d'ovocytes temporairement et qu'à ce moment, on peut les considérer comme testicules.

γ) Chez des spécimens de  $\pm 45$  mm. jusque 60 mm., les éléments spermatiques ont disparu: les cellules génitales évoluent

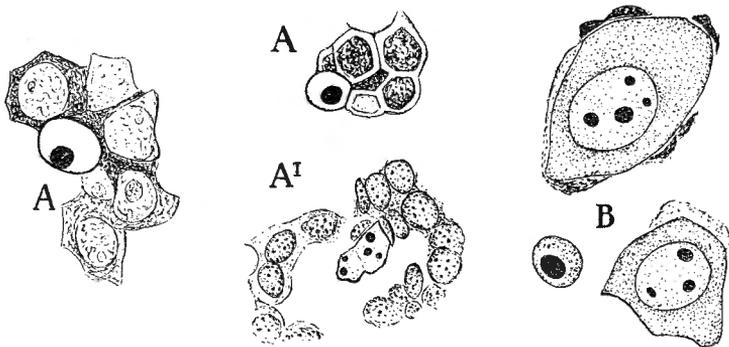


Fig. 14. — Éléments énigmatiques,  $\times 450$   
rencontrés dans — A : individu mâle de 50 mm., mai — A' : individu mâle de 41 mm., octobre — B : individu mâle de 60 mm., mai.

de nouveau dans le sens femelle. Les ovogonies et les ovocytes réapparaissent; ils ressemblent à ceux observés chez des femelles de même taille (fig. 14 B).

— Il faut mentionner, chez les formes de  $\pm 45$  mm., au milieu des spermatoctes (fig. 14 A) ou des ovocytes (fig. 14 B), la présence de corps arrondis, de la dimension des spermatogonies, au protoplasme clair, pourvus de deux-quatre gros grains sphé-

riques de chromatine homogène rappelant des nucléoles et très avides de substances colorantes.

La signification de tels corpuscules m'échappe (4).

En résumé, les spermatozoïdes, chez *P. montagui*, n'apparaissent qu'à un certain moment de l'année (en automne) chez les mâles d'une certaine taille ( $\pm 40$  mm.) dont les appendices masculins sont pourvus de longues soies raides, apicales; alors, les gonades (ovario-testis et peut-être, testicules purs) fonctionnent comme testicules. Mais, en dehors de cette courte période, les gonades des individus, caractérisés extérieurement comme mâles, produisent des ovogonies.

Les ovogonies provenant des individus mâles ne doivent pas être capables de perpétuer l'espèce: aucun des exemplaires examinés ne portait des œufs sur les pléopodes. Les ovogonies développées avant l'apparition des spermatozoïdes se résorbent-elles? sont-elles phagocytées? s'autolysent-elles? ou bien sont-elles expulsées pendant une mue précédant la période d'activité sexuelle mâle? La dernière hypothèse semble la plus plausible. En effet, dans les gonades étudiées, on ne rencontre que des ovogonies, rares, mais non en dégénérescence et, d'autre part, je n'ai pas vu de spécimens renfermant des spermatogonies et

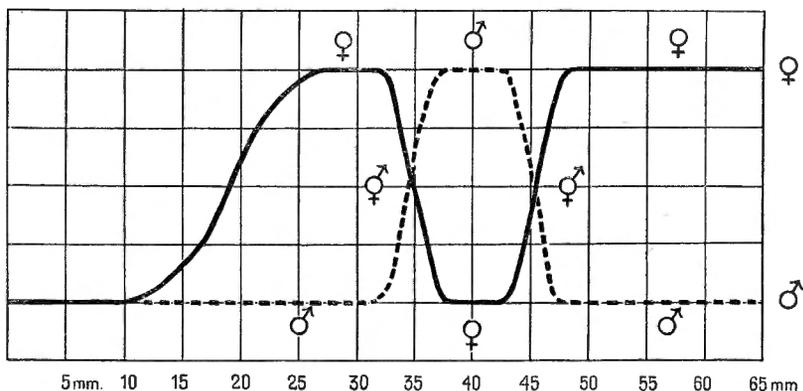


Fig. 15. — Diagramme indiquant les phases successives de la sexualité dans les gonades chez les individus de *P. montagui* présentant des caractères sexuels secondaires mâles permanents et ce, en relation avec la longueur des spécimens.

Le trait plein indique l'influence du facteur femelle et le trait interrompu, celle du facteur mâle.

(4) Des corps identiques ont été mentionnés par A. Berkeley (1930, p. 46, fig. 15 A, g) dans les gonades de *Pandalus danae* STIMPSON. Cet auteur les interprète avec doute comme étant des cellules sexuelles primaires très indifférenciées.

des ovogonies en quantités égales. Les seules conclusions d'ordres morphologique et histologique que donne le matériel traité, ne peuvent permettre qu'une solution théorique. Une démonstration expérimentale est nécessaire.

*b''') — Formes aberrantes.*

Ces formes, conditionnées par la présence temporaire ou permanente d'un parasite, rentrent dans le cadre général des observations réalisées chez les Crustacés au sujet de la castration parasitaire. En effet, on assiste, chez les femelles, à une évolution plus rapide des caractères sexuels secondaires vers l'acquisition d'une forme adulte et, chez les mâles, à une féminisation. Chez les spécimens examinés, le contenu cellulaire des gonades ressemble à celui des femelles de même taille (fig. 16).

Ces faits prouvent, chez *Pandalus montagui*, ce que M. Avel (1929) a démontré chez les Lombriciens, à savoir que les caractères sexuels secondaires dépendent du métabolisme général de l'organisme.

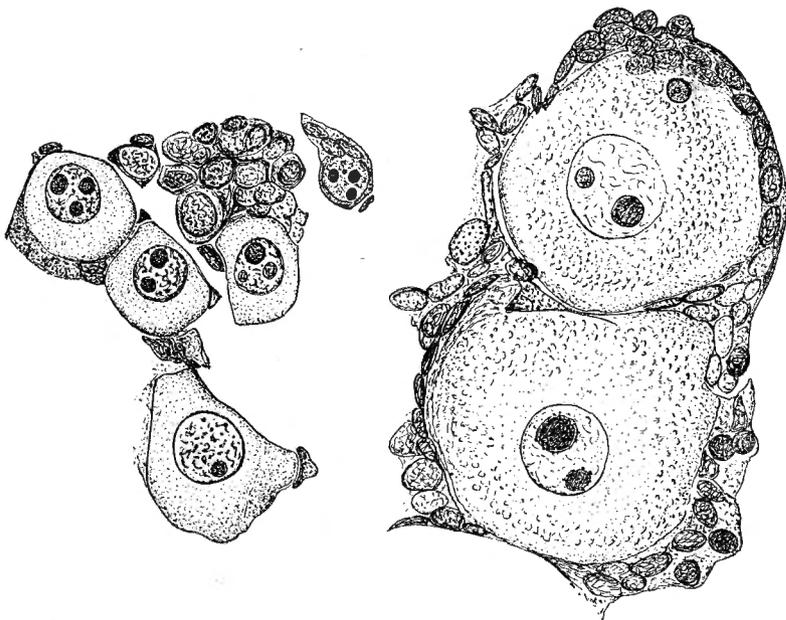


Fig. 16. — Eléments de la gonade d'un individu femelle ayant subi l'action d'un parasite et possédant un endopodite I femelle et un endopodite I mâle (voir fig. 9 B', B'') individu de 47 mm., septembre,  $\times 450$ .

C. — **Durée de la vie.**

— Les femelles ovigères sont présentes en hiver et au printemps, surtout de février à mai. Les mâles, avec des caractères sexuels externes jeunes ou séniles, se montrent pendant toute l'année, mais les adultes, avec leurs appendices masculins bien développés, se rencontrent en automne et en hiver, d'août à février. Les spermatoocytes apparaissent dans les glandes génitales en octobre-novembre; en conséquence, le dépôt des spermato-phores sur le thorax et l'abdomen de la femelle, ainsi que la ponte des femelles doivent s'effectuer une fois par an, pendant l'hiver. Les œufs fécondés et retenus par les pléopodes de la crevette-mère effectuent leur premier développement pendant l'hiver et les larves éclosent pendant la saison printanière.

— L'examen du matériel semble prouver que les mâles de *P. montagui* vivent trois années. Les larves écloses au printemps de l'année (x) poursuivent leur développement jusqu'à l'automne de l'année suivante (x + 1), époque où, chez les mâles ( $\pm 35 \pm 45$  mm.), les spermatoocytes apparaissent et mûrissent. Les mâles fonctionnent pendant une saison. Après l'émission des spermatozoïdes, ils continuent à s'accroître pendant l'année (x + 2) jusqu'à ce qu'ils atteignent la taille de 60 mm. au printemps de l'année (x + 3).

Les femelles grandissent plus rapidement et mènent une existence plus longue que celle des mâles. En effet, elles sont ovigères au printemps de l'année (x + 2) (47 mm.), au printemps de l'année (x + 3) ( $\pm 60$  mm.) et au printemps de l'année (x + 4) ( $\pm 70$  mm.).

III. — **Exposé critique des faits décrits par les auteurs.**A. — Chez *Pandalus montagui* LEACH.

— En 1899, W. T. Calman trouve sur l'endopodite du pléopode I de trois mâles: « The inner process is club-shaped, narrow at the base and swollen at the tip, and it projects somewhat inwards from the inner edge of the endopod. » Selon lui, ce caractère est dû à l'immaturité des spécimens dont il disposait.

L'étude des transformations successives des endopodites I démontre que les mâles supposés immatures par W. T. Calman (Pl. IV, fig. 1 h' de l'auteur et fig. 4 J, 4 K de ce texte) sont, au contraire, à un stade de développement plus avancé que les

individus considérés comme typiques par l'auteur (sa fig. 1 h. pl. IV et les fig. 4 H, 4 I de ce texte).

— En 1908, A. Wollebaek a décrit, avec quelques détails, l'organisation des organes de reproduction et des caractères sexuels secondaires. Il distingue deux formes de mâles selon qu'on les considère en période d'activité sexuelle ou de repos. Les premiers ont la branche interne du pléopode I prolongée latéralement par une pointe raide (fig. 5, I de l'auteur) et l'appendice masculin du pléopode II, bien développé, digitiforme, pourvu de quelques longues soies apicales simples (fig. 5, 1 de l'auteur). Par contre, pendant la période de repos sexuel, ces deux prolongements sont plus ou moins atrophiés (fig. 5, III et 5, 3 de l'auteur) ; dans ce cas, ils présentent une grande ressemblance avec ceux des individus jeunes (fig. 6 de l'auteur).

A. Wollebaeck (p. 67) rejette l'interprétation de W. T. Calman au sujet de ces dernières formes et il conclut : « it becomes all the more improbable when we consider that we are in possession of a group of SMALLER males with strongly developed organs of copulation ». Or, l'auteur signale, page 66, que « The male with shrunken organs of copulation... were all rather large specimens — about 50-60 mm. » Cette citation confirme notre interprétation à savoir que, chez les mâles qui ont fonctionné, les caractères sexuels secondaires régressent et tendent à disparaître.

— En 1930, A. Berkeley, se basant sur l'étude du développement postembryonnaire de Pandalides communs dans les eaux de la Colombie britannique, émet l'hypothèse (p. 40) que certains mâles de *P. montagui* pourvus de caractères particuliers « were undergoing a change of sex ». Les faits exposés précédemment s'opposent à cette conception.

En 1935, G. Jägersten mentionne (p. 103) qu'environ 50 % des individus de *P. montagui* sont femelles pures et passent toute leur vie dans cet état. Les autres individus hermaphrodites, chez lesquels on ne trouve pas de mâles purs, se transforment en femelles après avoir fonctionné comme mâles.

#### B. — CHEZ D'AUTRES ESPÈCES DU GENRE *Pandalus*.

a) = En 1930, A. Berkeley étudie les espèces *P. danae*, *P. borealis*, *P. hypsinotus*, *P. platyceros* ainsi que *Pandalopsis dispar*, communes dans les eaux du Pacifique, sur la côte de la Colombie britannique.

L'auteur se base sur l'examen approfondi du développement

de *P. danae* (5) et sur l'analogie morphologique des quatre espèces pour conclure à une réversion du sexe chez les Pandalides. Les crevettes commencent leur ontogénèse comme mâles et ensuite, après transformation histologique de leurs gonades, ils finissent comme femelles. Chez *P. danae*, il y a toujours de petits mâles et jamais de petites femelles. Les œufs existent déjà dans les gonades, même lorsque les crustacés ne montrent aucun caractère sexuel secondaire; mais ces œufs ne changent pas de taille ni de nombre tant que l'animal se trouve dans la phase mâle. Immédiatement après la dernière émission des spermatozoïdes, les œufs se développent. Pendant le développement des œufs, les appendices mâles dégèrent, disparaissent et les caractères sexuels secondaires femelles font leur apparition. Chez ces espèces, il existerait donc une réversion sexuelle, le même animal fonctionnant successivement comme mâle puis comme femelle: ce sont des « intersexués mâles ».

Chez *P. montagui*, je n'observe rien de semblable; les sexes séparés présentent chacun leurs caractéristiques et, dès le moment de l'apparition des caractères sexuels secondaires, il n'y a jamais d'hésitation dans la détermination du sexe d'une crevette.

Si nous examinons comparativement les transformations des endopodites I, des appendices masculins et des gonades des Pandalides décrits par A. Berkeley, nous constatons que les divers éléments offrent les mêmes caractéristiques essentielles que le *P. montagui* de la mer du Nord.

L'auteur remarque, chez les formes de transition (fig. 14 Ec, Fc) et chez les jeunes femelles (fig. 14 Gc, Hc) de *P. danae*, la présence de deux paires de canaux excréteurs, l'une antérieure (oviductes) et l'autre postérieure (canaux déférents, vestiges de la phase mâle). Cependant, il ne donne aucune indication relative, ni à l'apparition ni à la formation des oviductes. Chez le *P. montagui* à sexe séparé, les femelles ne possèdent qu'une paire de canaux excréteurs. Parfois, en examinant à faible grossissement des gonades isolées, j'ai cru voir deux paires de ca-

(5) Dans le but de contrôler les observations relatives au *P. danae*, j'avais demandé à la « Pacific Biological Station, Nanaimo, Canada », de me fournir du matériel. Grâce à l'extrême obligeance du directeur, Dr. W. A. Clémens, j'ai reçu un lot de ces crevettes. Malheureusement, elles avaient dû servir à une étude antérieure; car, elles étaient, en majorité, dépourvues de leurs pléopodes I et les rares animaux qui les possédaient encore, étaient mâles. Dans ces conditions, je ne puis ni confirmer, ni infirmer les données de A. Berkeley et je dois m'en tenir aux descriptions de cet-auteur.

naux. Mais, dans chaque cas, un examen plus détaillé m'a montré l'existence réelle d'une seule paire. La seconde paire, illusoire, représentait, soit des lambeaux de la membrane péri-cardique restés accolés à la gonade, soit des prolongements de la couche externe enveloppante de la gonade, prolongements rubannés qui soutiennent les canaux déférents. Chez *P. danae*, j'ai observé le même fait sur un mâle de 80 mm. de longueur; dans ce cas également, les rubans cellulaires reliaient les diverses circonvolutions des canaux déférents.

2. = Chez *Pandalus borealis* KRÖJER, selon A. Berkeley (1930). tous les individus sont hermaphrodites protandriques. Dans les très rares stades de transition, les spécimens mâles montrent une paire d'oviductes et une paire de canaux déférents; chez les femelles pures, il n'y a plus trace des canaux déférents.

= En 1934, F. Leopoldseder commente des figures d'ensemble et des coupes de gonades. Chez *P. borealis*, les individus d'environ 60 mm. (fig. 1, 3, 4, 5 de l'auteur) (6) sont hermaphrodites protandriques. Les coupes démontrent la façon dont la partie testiculaire constitue un sillon dont l'épithélium représente la partie ovarienne. Cette dernière est donc entourée de follicules testiculaires contenant les spermatozoïdes (7).

Je n'ai pas trouvé de stades semblables chez *P. montagui*, ce qui n'indique nullement leur absence permanente chez cette espèce. Il est très probable que, chez les individus de  $\pm 60$  mm. de *P. borealis* examinés par F. Leopoldseder, les gonades s'observent à un moment où, dès la formation des spermatozoïdes, la bande germinative subit une nouvelle poussée d'ovocytes. Car, d'après l'auteur, chez les gros individus adultes ayant des caractères sexuels externes mâles, les gonades (fig. 6 Ez de l'auteur) ne renferment que des ovocytes.

F. Leopoldseder se demande si, chez *P. borealis a)* les mâles sont des gynandromorphes et les femelles, des femelles pures ou si, *b)* l'espèce est surtout hermaphrodite et vraisemblablement protandrique. L'auteur, qui n'a pas vu de gonades où les ovo-

(6) Dans la fig. 1 de l'auteur, la distinction entre les parties ovariennes (*Ot*) et testiculaires (*Hf*) ne se justifie pas. En réalité, *Ot* représente la bande germinative qui donne naissance aux différentes catégories d'éléments sexuels.

(7) Les petits noyaux granuleux et foncés marqués E z sur le côté gauche de la fig. 5 de l'auteur sont des stades de développement des spermatozoïdes plutôt que des ovocytes si on juge d'une part, d'après les jeunes ovocytes figurés E z, fig. 6 et d'autre part, d'après les données de *P. montagui*.

cytes sont extrêmement rares, tient la seconde hypothèse pour la plus plausible.

— Dans sa considération sur les caractères sexuels secondaires, F. Leopoldseder n'envisage que l'appendice masculin des pléopodes II. Il conclut que la présence ou l'absence de cet appendice peut ne pas être prise en considération pour la détermination du sexe et ce, pour plusieurs raisons : il n'a pas trouvé de mâles purs, toutes les formes hermaphrodites (avec exception des fig. 8 a, 8 b de l'auteur) possèdent les appendices masculins et certaines gonades sont femelles pures malgré la présence d'appendices masculins. L'auteur semble ne pas avoir suivi le développement progressif de l'appendice masculin, car A. Wollebaek (1908, p. 59-60, fig. 8 a, 8 b) a décrit et figuré des appendices masculins parfaitement constitués et pourvus de longues soies apicales.

— Dans les spermatocytes de deuxième ordre, F. Leopoldseder a trouvé deux chromosomes isolés, situés près de la plaque équatoriale et qui représentent des hétérochromosomes. Selon les théories généralement admises, il s'avère indubitable qu'un ovocyte de femelle pure fécondé par un spermatozoïde à hétérochromosome va donner naissance à un individu gynandromorphe.

= D'après G. Jägersten (1935, p. 103) on trouve, chez *P. borealis*, à côté d'animaux hermaphrodites protandriques, environ 5 à 10 % de femelles pures.

= A la lumière des faits rapportés par les différents auteurs, il se montre probable que, chez *P. borealis*, on observe les mêmes phénomènes que chez *P. montagui*.

#### IV. — Conclusions.

Les observations que j'ai pu réaliser sur le matériel de *P. montagui* provenant de la côte belge et de la partie Sud de la mer du Nord confirment, d'une part, l'exactitude des faits morphologiques fragmentaires rapportés par W. T. Calman (1899) et A. Wollebaek (1908) ; d'autre part, elles démontrent que l'évolution des gonades et des caractères sexuels secondaires donnent lieu à une interprétation différente de celles émises par G. Jägersten (1935) sur la même espèce, par A. Berkeley (1930) et F. Leopoldseder (1934) sur des espèces voisines.

*Pandalus montagui* LEACH comprend des femelles pures et des mâles gynandromorphes exclusivement androgènes.

## V. — Considérations générales.

Chez *Pandalus montagui* LEACH, crustacé décapode nageur, le sexe est déterminé très tôt; peut-être est-il conditionné par un hétérochromosome ?

De nombreux auteurs qui s'occupent des questions d'interversion sexuelle considèrent que l'individu bivalent subit les influences simultanées de deux facteurs, un mâle et un femelle. Or, *P. montagui* possède un véritable sexe somatique et la détermination de ses caractères sexuels secondaires s'effectue par l'intervention de modifications humorales qui conditionnent tantôt l'alternative mâle, tantôt l'alternative femelle.

Chez les mâles, les caractères sexuels secondaires apparaissent rapidement. A mesure que l'individu poursuit son développement, ces caractères se transforment progressivement, mais ils restent toujours reconnaissables et cela, quel que soit le contenu des gonades. Or, dès l'apparition de ces caractères, les gonades contiennent des ovogonies: par conséquent, au début de l'ontogénèse, l'influence du facteur mâle, qui est prépondérante dans les caractères somatiques extérieurs, reste inhibée dans les gonades. A un certain moment, sans que les caractères sexuels secondaires subissent de transformations, l'équilibre morpho-physiologique de l'animal change brusquement dans les gonades et le facteur mâle reprend le dessus: dans les bandes germinatives, les nouvelles poussées d'éléments reproducteurs donnent naissance à des spermatogonies. Après l'émission des spermatozoïdes, les caractères sexuels secondaires régressent graduellement et les gonades émettent de nouveau, exclusivement, des ovogonies; le facteur femelle a repris son influence temporairement annihilée.

Toutefois, si un parasite infecte l'animal avant l'apparition des spermatogonies, il exerce, sur le métabolisme de son hôte, une action telle que l'effet du facteur mâle est détruit et que le facteur femelle se manifeste d'une façon continue.

Donc, chez *P. montagui*, les gonades et les caractères sexuels secondaires ne sont pas subordonnés l'un à l'autre. Pour le développement de ces derniers, il ne peut être question d'une hormone secrétée par une partie quelconque de la gonade, car aucune relation entre ces organes ne se manifeste au cours de l'ontogénèse. Ils dépendent tous deux d'une même condition en rapport avec le métabolisme général de l'individu: chez les mâles, les caractères secondaires somatiques subissent constam-

ment l'influence du facteur mâle, influence d'abord ascendante, puis régressive, tandis que les gonades n'y sont soumises que pendant une courte période déterminée.

La cause qui donne la prédominance au facteur mâle dans le processus physiologique des glandes génitales provient d'un changement temporaire dans le métabolisme de l'organisme. Cette transformation dans le milieu interne de l'animal dérive probablement d'une modification synchrone du milieu physico-chimique externe. En effet, l'augmentation saisonnière des sels dissous dans l'eau marine peut agir sur les organes sexuels et notamment celle du phosphore qui détermine l'accélération de leur formation.

*Musée royal d'Histoire naturelle, Bruxelles.*

---

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

---

- AVEL, M., 1929, *Recherches expérimentales sur les caractères sexuels somatiques des Lombriciens*. Bull. biol. France et Belgique, t. LXIII, fasc. 1, pp. 149-318, pl. IV-VII, 19 fig. texte.
- BERKELEY, A., 1930, *The Post-Embryonic Development of the Common Pandalids of British Columbia*. Stud. from the Biol. St. of Canada, N. S., vol. VI, n° 6, pp. 1-85, 30 fig. texte.
- CALMAN, W. T., 1899, *On the British Pandalidae*. An. and Mag. of Nat. Hist., vol. III, 7<sup>e</sup> série, pp. 27-39, pl. I-IV.
- JAEGERSTEN, G., 1935, *Untersuchungen über den strukturellen Aufbau der Eizelle*. Zool. Bidrag från Uppsala, vol. 16, pp. 1-282, pl. 1-26, 50 fig. texte.
- LEOPOLDSIEDER, F., 1934, *Geschlechtsverhältnisse und Heterochromosomen bei Pandalus borealis KRÖJER (Decapoda)*. Zeits. wiss. Zool., vol. 145, pp. 337-350, 10 fig. texte.
- WOLLEBAEK, A., 1908, *Remarks on Decapod Crustaceans of the North Atlantic and the Norwegian Fiords*. Bergens Museums Aarbog, 1908, n° 12, pp. 1-77, pl. I-XIII, 9 fig. texte.
-

GOEMAERE, Imprimeur du Roi, Bruxelles.