

## RECHERCHES

SUR

# L'EMBRYOLOGIE DES GASTROPODES

PAR

Paul PELSENEER

MEMBRE DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

Présenté à la Classe des sciences, dans sa séance du 15 décembre 1910.

11 11

---

Extrait des *Mémoires* publiés par la Classe des sciences de l'Académie royale de Belgique.  
Collection in-4°, Deuxième série, tome III, 1911.

---



## INTRODUCTION

---

I. — Il en est des Mollusques comme de la plupart des autres embranchements : les divers travaux relatifs à leur embryologie concernent usuellement, chacun, *une seule espèce*; ils constituent surtout des « monographies ». Le seul ouvrage de ce genre, embrassant à la fois divers groupes (Gastropodes, Lamellibranches, Céphalopodes), est celui, déjà ancien, de Ray-Lankester <sup>(1)</sup>.

Au sujet de la classe des Gastropodes, de rares auteurs ont bien parfois porté leurs investigations, tour à tour, sur des représentants de plusieurs subdivisions. Mais alors chacune de leurs publications était aussi une monographie, soit d'une seule forme, soit de quelques formes voisines <sup>(2)</sup>. Et on ne peut guère citer que Bobretzky, qui ait étudié comparativement,

---

(1) RAY-LANKESTER, Contributions to the developmental History of the Mollusca. *Trans. Roy. Soc. London*, 1875.

(2) FOL, Sur le développement des Ptéropodes; Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes; Sur le développement des Gastéropodes pulmonés. *Arch. de Zool. expér.*, 1875, 1876, 1880. — CONKLIN, The embryology of *Crepidula*. *Journ. of Morphol.*, vol. XIII. — The embryology of *Fulgur*. *Proc. Acad. Natur. Sc. Philadelphia*, 1907.

dans un même mémoire, le développement de plusieurs Streptoneures marins <sup>(1)</sup>.

Il s'ensuit que l'embryologie des Gastropodes est essentiellement connue sous la forme d'une suite — presque sans aucun lien — de développements particuliers : *Paludina*, *Patella*, *Nassa*, *Aplysia*, *Limax*, etc. <sup>(2)</sup>, sans qu'on ait pu tenter d'arriver à un degré plus avancé de généralisation et de vues synthétiques.

II. — Or, ces « développements particuliers » offrent souvent entre eux des différences profondes. Et l'on ne sait si les caractères qu'ils révèlent leur sont spéciaux ou s'ils sont propres à un groupe plus étendu de formes.

D'autre part, les divergences embryologiques entre divers types peuvent être dues elles-mêmes, non seulement à :

1° Des différences dans la position systématique (parenté plus ou moins éloignée), c'est-à-dire à des causes *phylogénétiques*, mais encore à :

2° Des différences dans les conditions d'existence, c'est-à-dire à des causes *éthologiques* ou bionomiques.

Il est, en effet, dans les phénomènes du développement, deux facteurs principaux qui interviennent : l'hérédité et l'adaptation :

a) L'hérédité qui se manifeste chez les organismes adultes par leur ressemblance avec leurs parents immédiats et aussi par des ressemblances avec leurs ancêtres plus reculés, à des âges d'autant plus distants de l'état adulte que ces ancêtres eux-mêmes sont plus éloignés : c'est ce qui a fait énoncer le principe que « l'ontogénie récapitule la phylogénie » ;

---

(1) BOBRETZKY, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd XII, 1877.

(2) Voir les traités d'embryologie de Balfour et de Korschelt et Heider, ainsi que la partie embryologique des ouvrages de malacologie.

b) Mais, d'autre part, l'adaptation vient souvent troubler cette dernière « loi », par suite de l'influence que le milieu et les conditions d'existence exercent aussi sur les œufs, les embryons et les larves, pendant la période plus ou moins longue qui mène l'organisme à sa forme adulte.

III. — Or, la généralité des travaux embryologiques sur les Gastropodes sont caractérisés par la même façon de procéder : le plus souvent le développement a été observé sans que l'auteur eût recueilli lui-même les œufs en place, ni recherché les conditions naturelles de la ponte, non plus que le genre de vie ou les mœurs des parents, en un mot, sans avoir tenu compte des particularités *éthologiques*. Les pontes ont été tout au plus obtenues en aquarium ou pêchées par un autre que l'embryologiste <sup>(1)</sup>.

IV. — Et cependant le milieu exerce sur les organismes, à tous les stades de leur existence, une action souvent profonde. Il n'y a donc pas de doute qu'il faut aussi observer et reconnaître les conditions d'existence du milieu naturel où la ponte et les larves se trouvent placées. Ainsi seulement l'on pourra comprendre la raison des différences qui distinguent souvent les développements de formes génétiquement voisines.

Il faut donc rechercher, parmi les caractères ontogéniques :

1° Lesquels sont communs aux formes d'un même groupement phylogénétique;

---

(1) C'est au point que certains de ceux-ci ont reconnu eux-mêmes les imperfections d'une pareille méthode : « This lack of the living adult animals and embryonic stages has been a considerable drawback, as it is particularly desirable that one investigating the developmental history of an organism should be able to observe its physiological activities and thereby verify conclusions gained through purely morphological work. » (CASTEEL, The cell lineage and early larval development of *Fiona marina*. *Proc. Acad. Natur. Sc. Philadelphia*, 1904.)



2° Lesquels sont communs aux formes d'un même régime éthologique ; en d'autres termes :

Quelle part, dans les caractères structuraux de l'embryon et de la larve, est due à la race ou à l'hérédité (c'est-à-dire quels sont les caractères pour lesquels on peut appliquer le principe de Fritz Müller ou loi de la récapitulation) et quelle part est due au milieu ou à l'adaptation.

V. — C'est avec cette tendance que, il y a un peu plus d'une dizaine d'années, j'ai entrepris d'étudier simultanément l'embryologie de formes appartenant à des groupes différents, systématiquement et éthologiquement, en nombre aussi grand que faire se pouvait (terrestres, d'eau douce et surtout marines : de l'Océan et de la Méditerranée), non pas dans un esprit monographique purement descriptif, mais en cherchant à faire de l'embryologie à la fois comparative <sup>(1)</sup> et éthologique, et en poursuivant toujours le but d'éclairer la phylogénie du groupe. Car c'est par la comparaison de *séries de formes plus ou moins voisines* (soit à l'état d'adultes, soit à l'état d'embryons) que l'on peut le mieux éclairer les relations phylogénétiques.

J'ai donc procédé :

1° En comparant les divers modes de développement rencontrés aux modes de vie des adultes et aux conditions d'existence dans lesquelles l'évolution a lieu, en cherchant à rattacher les particularités diverses aux

---

(1) C'est-à-dire en suivant les mêmes principes que dans mes précédents travaux morphologiques (Ptéropodes, 1883; Lamellibranches, 1891 et 1911; Opisthobranches, 1894; Mollusques archaïques, 1899; Pulmonés, 1901, etc.) et en poursuivant le même but, qui est d'éclairer la phylogénie de ces groupes.

conditions éthologiques <sup>(1)</sup>; et cette influence modificatrice étant autant que possible déterminée;

2<sup>e</sup> En comparant alors les divers modes de développement entre eux, afin de préciser les indications phylogénétiques qu'on peut en tirer, — ce qui préoccupe souvent bien peu les embryologistes, — c'est-à-dire en recherchant la concordance de certaines particularités ontogéniques avec le rang phylogénétique des formes qui les présentent et en confrontant ainsi les résultats de l'anatomie comparée avec ceux de l'ontogénie : il y a là un moyen d'éviter d'orienter les séries évolutives à l'envers, ce qui peut arriver si l'on consulte une seule de ces deux disciplines.

VI. — Presque toutes les observations ont été faites « sur le frais ». La pratique continue des réactifs ne doit pas faire oublier qu'on se trouve en présence de tissus organisés et d'organismes dont l'état naturel est l'état vivant; c'est surtout cet état naturel que nous cherchons à connaître : et malgré l'utilité incontestable des techniques histologiques perfectionnées, il est bien des choses (quand ce ne serait que le fonctionnement des éléments, des organes et des organismes eux-mêmes) qui ne peuvent être vues que sur le vif!

Pour ce qui concerne les différents points de vue de l'embryologie, les détails de la segmentation ont peut-être un peu détourné l'attention de l'étude des stades plus avancés, plus voisins et conséquemment plus explicatifs des adultes et de leur conformation. Je ne me suis pas appesanti sur cette segmentation autant qu'on pourrait l'attendre, parce que je n'ai pas eu toujours l'habileté et la patience de le faire, puis parce que les espèces très différentes montrent à ce sujet une extrême analogie.

---

<sup>(1)</sup> Comme je l'avais déjà fait dans des communications préliminaires sur *Cenia* (1899) et *Purpura* (1905).

Bien des formes qu'il eût été intéressant d'examiner n'ont pu être observées; et pour celles que j'ai pu étudier, des périodes diverses sont demeurées inobservables ou insuffisamment observées. Je me rends donc exactement compte de l'état fragmentaire de mes résultats. Mais je sais aussi l'impossibilité — dans le temps relativement limité dont je dispose chaque année — d'en remplir moi-même toutes les lacunes. Je clos conséquemment ici cette série de recherches.

---

RECHERCHES  
SUR  
L'EMBRYOLOGIE DES GASTROPODES

---

PREMIÈRE PARTIE

---

EMBRYOLOGIE SPÉCIALE

---

I. *Littorina*.

HABITAT ET ACCOUPLEMENT. — Trois espèces sont communes dans la Manche : *L. obtusata*, intercotidal, dans la zone des *Fucus*; *L. littorea*, également intercotidal, mais vivant un peu plus haut, s'étendant dans la zone des algues vertes, c'est-à-dire sur des rochers relativement plus longtemps découverts; enfin *L. rudis*, franchement supralittoral.

*Littorina littorea* et *L. rudis* ont une zone commune de mélange, vers la limite des marées hautes ordinaires. *L. littorina littorea* et *L. obtusata* en ont également une, mais plus bas, et sur une plus grande étendue. Enfin *L. obtusata* et *L. rudis* sont quelquefois en mélange vers le haut des marées, moins toutefois que *L. littorea* et *L. rudis*, là où se trouvent les derniers *Fucus* isolés.

Il existe un dimorphisme sexuel caractérisé par la forme plus élancée du



mâle; il est surtout marqué chez *L. rudis*, où la femelle, plus grosse, a le bord antérieur de l'ouverture arrondi (fig. 4), tandis qu'il est anguleux chez le mâle (fig. 2). *L. obtusata* s'est montré hyperpolyandre. On rencontre parfois des mâles à pénis atrophié de *L. rudis* : ils offrent la castration parasitaire sous l'influence de Trématodes.

L'accouplement est surtout facile à observer à mer basse, chez *L. obtusata* et chez *L. rudis*. Il dure au moins cinq minutes pour ce dernier, et parfois plus de vingt minutes pour la première.

D'après Johnston <sup>(1)</sup>, la ponte dure jusqu'à novembre pour *L. obtusata* et *L. rudis*. Suivant Cooke, *Littorina* se reproduit toute l'année <sup>(2)</sup>. En réalité, la reproduction dure l'année entière chez *L. rudis* : les femelles en sont toujours pleines. Les *L. rudis* femelles s'accouplent continuellement étant déjà pleines, et le restent ainsi constamment.

Outre l'accouplement entre individus de sexe différent, on peut observer aussi l'« accouplement » entre mâles. Ce phénomène, peu connu chez les invertébrés, en dehors des Insectes (Gadeau de Kerville), n'a jamais été constaté chez les Mollusques <sup>(3)</sup> : il est très fréquent dans *L. rudis*. Sur un grand nombre de couples pris en coït (à l'état de liberté), les individus dans la cavité palléale desquels était enfoncé le pénis d'un mâle sont habituellement, pour trois quarts, des femelles, et pour un quart, des mâles.

Outre l'accouplement entre individus de la même espèce, on observe encore celui d'individus d'espèces différentes. La chose est déjà connue pour *L. obtusata* avec *L. rudis* <sup>(4)</sup>, sans qu'on ait reconnu le sexe de chaque espèce, ni la nature du produit. De mon côté, j'ai constaté une fois, en captivité, un mâle de *L. rudis* accouplé à une femelle de *L. littorea* et, en liberté, un mâle de *L. rudis* accouplé à une femelle de *L. obtusata*, un mâle de *L. obtusata* à une femelle de *L. rudis* et trois mâles de *L. rudis* à des

(1) Fide JEFFREYS, *British Conchology*, t. III, p. 367.

(2) COOKE, *Molluscs. Cambridge Natural History*, t. III, 1895, p. 129.

(3) Voir, par exemple : KARSCH, Päderastie und Tribadie bei den Tieren. *Jahrb. für sexuelle Zwischenstufen*, 1900.

(4) W. THOMPSON et BATTERSBY, fide JEFFREYS, *British Conchology*, t. III, p. 337.



femelles de *L. littorea*; enfin, un mâle de *L. rudis*, qui avait été traité en liberté comme femelle par un autre mâle de son espèce, s'accoupla en captivité à une femelle de *L. obtusata* qui venait d'être fécondée elle-même par un mâle de sa propre espèce.

Ces diverses femelles accouplées à des mâles d'autres espèces ont été sans exception conservées; mais, malheureusement, elles sont toutes mortes sans avoir pondu.

## II. *Littorina obtusata*.

1° PONTE. — Elle a lieu quelques heures après l'accouplement. Je l'ai observée de la fin de mars jusqu'en septembre; il est possible toutefois qu'elle dure davantage. Elle est constituée par une lame « gélatineuse » assez coriace, légèrement ambrée, un peu allongée, réniforme, à bords irréguliers, et plus épaisse au milieu; elle est déposée sur des *Fucus* et renferme environ cent cinquante coques dans chacune desquelles il y a normalement un œuf (fig. 1, pl. II). Elle a été représentée à tort comme ponte de *Littorina littorea* dans les deux éditions du *Tierreich de Bronn* (par Keferstein et par Simroth).

2° DÉVELOPPEMENT. — Les coques de la ponte renferment un liquide albumineux, comme celles des autres *Littorines* et de la généralité des *Gastropodes*; ce liquide semi-opaque, et fort épais ici, diminue à mesure que grandit l'embryon qui s'en nourrit.

Les premières phases de la segmentation sont moins rapides que chez *L. rudis* et *L. littorea*; elles concordent, à ce point de vue, avec celles de *Lacuna*, dont les conditions d'existence sont les mêmes. Les macromères sont plus gros que dans les deux autres *Littorina*.

A part ces différences, la segmentation est pareille à celle de *L. rudis*, à laquelle je renvoie. Les embryons un peu âgés montrent particulièrement bien un organe apical (fig. 2, pl. II) et un vélum modérément saillant (fig. 2), avec une crête postorale (même fig.). La rudimentation du vélum donne comme dernier vestige, une saillie à la base externe des tentacules (fig. 3). L'éclosion se fait avec la forme de l'adulte.

### III. *Littorina rudis*.

1<sup>o</sup> PONTE. — Cette espèce de vivipare, c'est-à-dire à ponte conservée dans l'oviducte, où les œufs éclosent un à un, lentement. Cette particularité est en relation avec le genre de vie, qui est supralittoral (très longtemps hors de l'eau à chaque marée). Cependant les œufs retirés avec précaution de l'oviducte continuent (dans l'eau de mer naturellement) à évoluer et éclosent de même.

Les femelles jeunes, après le premier accouplement, montrent le premier œuf dans l'oviducte environ dix-sept heures plus tard. Le premier accouplement donne une trentaine d'œufs en moyenne (de 28 à 37); et quarante-huit heures après leur apparition, ces œufs sont déjà transformés en trochophores, tandis que chez *L. obtusata* et *Lacuna*, « ovipares » éclosant avec la forme adulte, les œufs ne sont guère qu'au stade 4 après le même temps.

Mais les femelles pleines continuent à s'accoupler, et leur oviducte ne se vide jamais, c'est-à-dire que de nouveaux œufs fécondés y descendent sans interruption, avant que les précédents aient achevé leur évolution. Ces femelles arrivent à avoir ainsi dans l'oviducte jusqu'à près de six cents œufs à tous les stades jusqu'à l'éclosion.

La « grossesse » est donc l'état normal des femelles adultes et elle s'observe toute l'année. Sur des quantités énormes d'individus examinés, une seule (de taille moyenne) avait l'oviducte vide; une seule (très grande) avait l'oviducte non distendu, ne renfermant plus que six œufs presque éclos.

Il est rare de trouver deux œufs ou embryons dans une même coque de la ponte; c'est tout à fait exceptionnellement que j'ai observé le fait quatre fois dans une ponte et sept fois dans une autre; une coque m'a montré une cloison entre deux œufs; une seule fois j'ai vu une ponte avec trois, quatre et même cinq œufs dans une coque.

Dans l'oviducte gravide, un infusoire parasite se trouve constamment en abondance (*Protophrya oricola*, Kofoid, 1905); il se rencontre aussi dans le spermiducte du mâle, mais peu abondant, et parfois aussi chez *L. obtusata*,



mais moins fréquent. Les *Littorina* sont infectés à l'état d'embryons, quand ils sortent de leur coque, dans l'oviducte maternel. Ces infusoires exercent une action tératogène sur les embryons de *Littorina* <sup>(1)</sup>.

2° SEGMENTATION ET GASTRULATION. — L'œuf se segmente en deux cellules égales (fig. 3, pl. 1); la segmentation est égale jusqu'au stade 4, auquel il y a un grand sillon entre B et D au pôle végétatif et un plus petit au pôle formatif. Ces quatre premiers blastomères en donnent dextrotypiquement quatre petits (1a-1d : fig. 3), dont parfois deux, provenant d'une même cellule du stade 2, naissent avant les autres (fig. 4).

La segmentation se poursuit toujours régulière (fig. 6 à 11) suivant le mode où les ectomères recouvrent lentement les entomères. Ces derniers s'enfoncent finalement dans l'ectoderme, en formant une *gastrula* aplatie (fig. 12) à blastopore allongé. Celui-ci se ferme peu à peu d'arrière en avant (fig. 13) et disparaît enfin tout à fait. Cette transformation aboutit à un trochophore allongé (fig. 14).

3° ORGANOGÈNESE. — Le *stomodæum* apparaît d'une façon précoce (fig. 16), comme l'invagination coquillière et le vélum (fig. 15) qui commence à faire saillie à la face ventrale; ce vélum reste d'ailleurs toujours rudimentaire, à cils très courts, visibles seulement à un grossissement de 120 (fig. 23). Le pied fait en même temps son apparition sous forme d'une saillie (fig. 15) croissant peu à peu et devenant globuleuse (fig. 16 à 21).

La coquille, d'abord plate (fig. 15), puis saillante (fig. 17) et exogastrique (fig. 19), voit son sommet se porter vers la gauche (fig. 18). Les cellules anales, saillantes de bonne heure (avant la fermeture du blastopore, et encore médianes : fig. 13), sont déplacées ultérieurement vers la droite, avec le bord du manteau (fig. 15).

Entretemps le vélum s'étend vers la face dorsale; et au centre de l'aire vélaire se développe un « organe apical » sous forme d'une saillie antéro-postérieure (fig. 17 et 21). Les tentacules naissent auprès (fig. 20), après

---

(1) CÉPÈDE, Recherches sur les Infusoires astomes. *Arch. de Zool. expér.*, 5<sup>e</sup> série, t. III, pp. 588 et suiv.

les yeux (une fois il a été observé trois yeux gauches : cette espèce est d'ailleurs une de celles où l'on a constaté des yeux multiples chez un individu adulte) <sup>(1)</sup>.

Deux reins larvaires ectodermiques apparaissent en dehors et en arrière du vélum (fig. 20, 22 et 23); ils sont globuleux et saillants. Le *proctodæum* se perce à l'endroit occupé par les cellules anales (fig. 21); l'intestin, d'abord gros et latéral (fig. 20), suit le mouvement général de torsion qui le rendra dorsal (fig. 23). Les foies et l'estomac se différencient aux dépens de la masse endodermique; presque égaux à l'origine (fig. 22), les foies deviennent lentement inégaux, le gauche croissant plus rapidement (fig. 23).

A l'extrémité postérieure du pied, une invagination ectodermique détermine la formation d'une glande pédieuse qui se retrouve chez diverses formes adultes voisines des *Littorina*.

La région superficielle située au milieu du bord libre du manteau a développé un sinus contractile (cœur larvaire) (fig. 23), qui persiste jusqu'à la constitution et le fonctionnement du cœur véritable, battant alors moins fréquemment que ce dernier (quarante-sept fois en moyenne, tandis que le ventricule du cœur, un peu avant l'éclosion, bat soixante-trois fois).

La cavité palléale se creuse tardivement (fig. 22), après la torsion; son orifice est d'abord assez étroit. Le rein définitif se constitue au fond de la cavité palléale entre l'intestin et le cœur (fig. 23).

Exceptionnellement il a été observé des individus *sans torsion*. Des exemplaires à coquille peu enroulée se rencontrent parfois, surtout dans les pontes parasitées (quatre, un jour, dans une seule femelle); mais les monstres à coquille droite sont rares (fig. 24 et 25). Ils sont caractérisés par l'absence de torsion, c'est-à-dire qu'ils ne présentent qu'une simple *flexion ventrale* du tube digestif; leur cavité palléale et le sinus contractile sont ventraux, et le muscle columellaire a son insertion sur le côté dorsal

(1) PELSENEER, Sur l'œil de quelques Mollusques gastropodes. *Ann. Soc. belge Microscop.*, t. XVI, 1891, p. 74.



de la coquille (fig. 25). On peut y voir une preuve de la relation entre la torsion et l'enroulement; et puisque, dans ces individus, les deux foies sont asymétriques comme chez les autres, on peut y voir aussi une preuve de l'absence de relation entre l'imparité des foies et la torsion.

#### IV. *Littorina littorea*.

1° PONTE. — Malgré l'abondance de ce Gastropode sur les rochers découverts à toute marée, on n'avait jamais trouvé d'œufs auprès d'individus de cette espèce; et la ponte ainsi que l'embryologie de ce Mollusque si commun restèrent ainsi encore inconnues (c'est la ponte de *L. obtusata* qui est figurée sous le nom de *L. littorea* dans les deux éditions du *Tierreich de Bronn*, par Keferstein et par Simroth).

J'ai fait connaître récemment, en collaboration avec mon ami Caullery, que *L. littorea* pond, au moment de la marée haute, des coques ovigères non adhérentes, aussitôt emportées au large, où se passe la vie embryonnaire et larvaire <sup>(1)</sup>.

En pêchant au filet fin de surface, à petite distance de la côte (au moins pendant les mois de printemps et d'été), on obtient d'assez nombreuses petites pontes « pélagiques », toujours rares à plus grande distance du rivage. Elles font partie d'un plancton tout à fait « néritique », dont le seul élément pélagique est le petit Cténophore *Pleurobrachia pileus*, et qui, pour le reste, est composé presque exclusivement de larves et de stades jeunes d'animaux strictement littoraux : Crustacés, Mollusques, Annélides, Ophiures, Turbellariés, etc.; elles proviennent donc bien d'une forme littorale. Dans les mares isolées à mer basse, où les Littorines abondent, les pêches au filet fin n'ont jamais fourni cette ponte; il faut donc inférer que c'est à marée haute qu'elle est émise et que les coques sont immédiatement entraînées au large.

Ces pontes n'ont jamais été décrites, au moins à ma connaissance; elles

---

<sup>(1)</sup> CAULLERY et PELSENER, Sur la ponte et le développement du Vignot. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XLIV, 1910, 4<sup>e</sup> fascicule.

possèdent cependant un aspect très particulier qu'on peut décrire comme suit (fig. 1 et 2, pl. III) :

Elles sont circulaires, plan-convexes, la convexité s'étendant sur un diamètre égal à la moitié du diamètre total (moins de 1 millimètre) : elles ont ainsi la forme d'un chapeau très peu profond. Leur structure est très semblable à celle qu'on observe chez *Rissoa* (fig. 5; pl. III) : minces, incolores et transparentes; très généralement isolées, elles ne sont qu'exceptionnellement juxtaposées et plus ou moins « accolées » à quelques-unes (deux ou trois) par leur bord plat. Ces coques renferment le plus souvent deux œufs ou embryons, parfois un ou trois. Elles se percent, à la sortie du véliger, par le milieu de leur face plane.

Les pontes pêchées aux divers stades de développement, depuis l'œuf émettant ses globules polaires jusqu'au véliger près d'éclore, montrent que ces stades sont pareils aux états correspondants de *Littorina obtusata* et de *L. rudis*. Le développement peut d'ailleurs se poursuivre aisément, même dans de l'eau non agitée; il est beaucoup plus rapide que chez les deux autres espèces : sa durée est de cinq à six jours, tandis qu'il occupe plusieurs semaines chez *L. obtusata*.

2<sup>o</sup> DÉVELOPPEMENT. — Les œufs sont très petits (fig. 1 et 2, pl. III), environ une vingtaine de fois moins volumineux que chez *L. rudis*. Leur segmentation est égale jusqu'au stade 4; au stade 8, on voit que les macromères sont relativement plus petits que chez les autres *Littorina*, par suite d'une moindre quantité de vitellus nutritif (ils sont très gros chez *L. rudis* : fig. 5, pl. I). Les stades suivants conduisent, par l'enveloppement ectodermique de l'endoderme, à une gastrula sphéroïdale, opaque. Sur celle-ci apparaissent une aire ciliée vélaire, un épaissement coquillier et une saillie pédieuse. Le trochophore ainsi formé devient un véliger à coquille spiralée et operculée, pourvue de deux yeux et de deux otolithes (fig. 3, pl. III).

Le vélum présente, à droite et à gauche, une bande marginale pigmentée, comprenant d'abord environ six cellules. La coquille est incolore, finement striée en long. L'opercule est paucispire. Le tube digestif montre deux foies dont le droit est à l'origine presque aussi gros que le gauche; il n'y a pas encore de dents radulaires. L'éclosion se produit alors.



En même temps que les pontes on récolte des larves généralement plus avancées que celles qui viennent d'éclore (les plus petites passent peut-être entre les mailles du filet); les plus grosses paraissent écloses depuis plusieurs semaines et peuvent déjà ramper, quoique encore pourvues d'un vélum (fig. 4); toutes sont positivement phototropiques. Ces véligers se conservent très bien en captivité, jusqu'à la métamorphose, ce qui est une rare exception; ils perdent leur vélum et se mettent à ramper après six à onze jours, suivant la taille qu'ils avaient au moment de leur capture.

*Littorina littorea* constitue donc un curieux exemple de Gastropode marin devenu semi-aérien à l'état adulte, tout en gardant un développement ontogénique par larves pélagiques libres.

### V. *Lacuna pallidula*.

1° PONTE. — Vit et pond sur les *Laminaria* et les *Fucus*, et présente un dimorphisme sexuel excessivement marqué <sup>(1)</sup>. La ponte est coriace, orbiculaire et lenticulaire, renfermant de cent dix à cent vingt-cinq œufs jaunes, isolés chacun dans une coque distincte. Ces pontes s'observent en mars et avril; je n'en ai jamais vu en été.

2° SEGMENTATION ET GASTRULATION. — L'émission des globules polaires commence dix-huit heures après le dépôt de la ponte (pl. II, fig. 4); je n'ai jamais vu le premier globule se diviser en deux. Après trente heures, l'œuf est segmenté en deux cellules égales (fig. 5, pl. II). Après quarante-huit heures, il est formé de quatre blastomères égaux (fig. 7), montrant au pôle formatif un sillon entre B et D, et un autre, plus long, au pôle végétatif. Après soixante-huit heures, l'œuf est au stade 8, dont les quatre macromères sont grands (fig. 8) comme chez *Littorina obtusata* et *rudis*. Après quatre-vingt-six heures, il y a douze cellules ectodermiques : stade 16 (fig. 9).

---

(1) PELSENEER, Sur l'exagération du dimorphisme sexuel chez un Gastropode marin. *Journ. de Conchyl.*, vol. L, 1902, p. 41.

Des deux premiers blastomères, l'un est parfois divisé avant l'autre (fig. 6). Les quatre macromères restent très gros (fig. 9 et 10), constituant le côté le plus lourd de l'embryon : si l'on renverse celui-ci, il se retourne, démontrant expérimentalement la plus grande densité du vitellus nutritif.

Finalement, les macromères étant recouverts, il est constitué une *gastrula* globuleuse mais aplatie, à long blastopore (fig. 11, pl. II); ce dernier se ferme d'arrière en avant (fig. 12), et la *gastrula* s'élargit en avant, sa face dorsale devenant fort longue.

3<sup>e</sup> ORGANOGÈNESE. — Apparaissent d'abord : la saillie vélaire (qui débute au côté ventral : fig. 14), l'invagination coquillière (par un épaississement qui forme une troncature postérieure, fig. 13) et la saillie pédieuse, cette dernière à croissance rapide. Au dos se montre une région antérieure transparente, au-dessus du *vitellus* jaune (fig. 17).

Le *stomodaeum* s'est enfoncé devant la saillie vélaire (fig. 13). Les cellules anales sont rapidement déplacées vers la droite (fig. 14, 16, 18), tandis que le sommet saillant de la coquille l'est vers la gauche (fig. 20).

L'opercule est sécrété à la face postérieure du pied (fig. 19), avant que le vélum soit très étendu. Ce dernier organe gagne de plus en plus vers le côté dorsal et développe, comme chez *Littorina*, une saillie postorale (fig. 21, 22, 24, etc.).

La rotation de l'embryon, encore nulle au stade représenté figure 13, débute quand la saillie du pied et la coquille sont assez peu développées; elle se fait dans le sens rétrograde.

Dans le champ vélaire, sur la ligne médiane, a apparu vers le côté buccal un organe apical qui devient très saillant (fig. 17, 18, 22, 24); sur les deux côtés de la saillie apicale apparaissent deux bourgeons symétriques, rudiments des tentacules (fig. 22), bientôt suivis des yeux. Déjà avant ces derniers, on voit, en arrière du vélum, des cellules ectodermiques former les deux reins larvaires, jaunâtres (fig. 23).

Comme chez *Littorina*, un sinus contractile nuchal superficiel précède la constitution du cœur définitif; ses battements, vers le moment de l'éclosion, deviennent irréguliers et moins nombreux (25 à 30) que ceux du cœur qui, à l'éclosion, bat soixante-cinq fois par minute.



Au moment où les tentacules commencent à faire saillie, une invagination ectodermique constitue, à l'extrémité postérieure du pied, une glande ventrale (fig. 22, 23, 24) : cet organe n'est pas l'homologue de la glande ventrale « nidamentaire » des *Rachiglosses*, etc.; elle existe chez diverses formes voisines des *Lacuna* : *Litiopa*, certains *Littorina* et *Rissoa*, et y est connue comme glande filière ou byssogène.

Le développement du tube digestif est identique à celui qu'on observe chez *Littorina* ; les deux foies y sont tous deux grands, à l'origine surtout; dans la suite, le plus grand est le gauche, qui occupe une position ventrale.

La cavité palléale, qui est déjà profonde vers le moment de l'éclosion, montre avant celle-ci une active circulation d'eau dans son intérieur.

A la fin de la vie embryonnaire, le pied développe sur les côtés deux grands lobes épipodiaux (fig. 24). Le vélum se résorbe en laissant comme derniers vestiges, deux petites saillies à la base des tentacules (fig. 25). L'éclosion a lieu sous la forme adulte, comme chez *Littorina obtusata*.

## VI. *Rissoa parva* (var. *violacea*.)

1° PONTE. — Les pontes sont abondantes, au printemps et en été, sur les Algues rouges (*Callithamnium*, *Polyides*, *Griffithsia*, etc.) et même sur les coques des pontes de *Nassa reticulata*. *Rissoa* pond en captivité sur des Algues rouges.

Les pontes de *Rissoa parva* sont plus ou moins orbiculaires, plan-convexes, ayant à peu près 1 millimètre de diamètre (fig. 5, pl. III), transparentes et incolores; elles renferment en moyenne un peu plus d'une quinzaine d'œufs (de 6 à 35, une fois 40). *Rissoa membranacea* dépose sur les zostères des pontes de même aspect, mais contenant une centaine d'œufs (<sup>1</sup>).

2° SEGMENTATION ET GASTRULATION. — L'œuf, dont la plus grande partie

---

(<sup>1</sup>) FISCHER, Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXIV, 1902, p. 200.

est chargée de vitellus opaque, montre un pôle formatif clair, d'où sortent deux globules polaires.

Malgré l'égalité des deux premiers blastomères, il arrive parfois que l'un d'eux, légèrement plus petit, se divise avant l'autre et que l'on observe ainsi un stade 3 (fig. 6, pl. III). Les plans de division des deux premiers blastomères ne sont pas parallèles. Au stade 4, il y a un grand sillon végétatif entre B et D, et un plus petit au pôle formatif.

Quand les quatre premières cellules commencent à se diviser (fig. 7), elles montrent que la naissance du premier quartette ectodermique se fait dextro-tropiquement (fig. 8). De même, entre le stade 8 et le stade 12, on peut voir que l'origine du deuxième quartette ectodermique est laetotropique (fig. 9 et 10), et la segmentation continue suivant le même style.

Les macromères, malgré leur vitellus, sont moins gros que chez *Lacuna* et rapidement cachés par les cellules ectodermiques (fig. 11). Finalement, l'ectoderme transparent enveloppe les grosses cellules endodermiques : A, B, C, D et 4A, 4B, 4C (fig. 14, 15). La cellule « initiale du mésoderme », 4D, se divise en deux (fig. 12), puis donne deux trainées mésodermiques latérales et des entéroblastes (fig. 13).

3° ORGANOGÉNÈSE. — La *gastrula* voit son blastopore se fermer, et apparaît bientôt un épaississement coquillier, ainsi que la ciliation de la région vélaire; l'embryon est alors à l'état de trochophore, allongé dans le sens antéro-postérieur (fig. 16). L'invagination stomodæale s'enfonce, en même temps que le pied fait saillie et que se creusent les otocystes (fig. 17).

Le vélum s'étend dorsalement et devient saillant, mais est dépourvu de pigment; le pied sécrète son opercule, et les deux reins larvaires, globuleux et verdâtres, apparaissent sur les côtés, en arrière du vélum (fig. 18).

Une invagination proctodæale se produit au côté droit (fig. 19), et quand le vitellus s'est résorbé, les foies se sont différenciés aux dépens de l'estomac : tout le tube digestif étant constitué, l'embryon est prêt à éclore.

Après l'éclosion, la larve mène une vie plus ou moins pélagique, conservant son vélum assez longtemps; on remarque que, comme l'embryon âgé de *Lacuna*, elle a un foie droit assez petit (fig. 20). Sa coquille est légèrement mucronée au milieu du bord extérieur de l'ouverture.



VII. *Lamellaria perspicua*.

1° PONTE. — Dans le tissu superficiel de divers Tuniciers, surtout *Leptoclinum* (aussi *Polyclinum*, *Amaroecium* et même *Cynthia*). Elle y forme un « nid » transparent, de 3 à 4 millimètres de diamètre, décrit depuis bien longtemps par Peach <sup>(1)</sup>. L'époque à laquelle cette ponte est déposée est assez variable. La période s'étendrait en Angleterre de février à mai (sive Jeffreys); à Wimereux, les pontes sont abondantes en février et mars, d'après Giard; je les ai rencontrées communément aussi en avril et mai : de sorte que sur les deux rives de la Manche la saison est la même. D'autre part, plusieurs fois à la fin d'août et jusqu'au milieu de septembre, j'ai trouvé des pontes encore tout à fait fraîches; de sorte qu'il y a probablement dans la Manche, une double période de reproduction, comme dans la Méditerranée, où, d'après Lo Bianco <sup>(2)</sup>, elle comprend, à Naples, mars et septembre.

Dans chaque nid, les œufs sont fort nombreux; et ils se développent généralement presque tous.

2° SEGMENTATION. — Jamais je n'ai vu se diviser le premier globule polaire, qui sort du pôle clair de l'œuf, très chargé de vitellus nutritif (fig. 1, pl. IV). Il y a entre la sortie des deux globules polaires primaires, un intervalle beaucoup plus long que chez les Nudibranches, par exemple.

Généralement, des deux premières sphères de segmentation (fig. 2), l'une (CD) est manifestement plus grosse que l'autre (fig. 3); et cette asymétrie se conserve aux stades 4 et suivants, où D est habituellement plus gros que chacun des trois autres macromères (fig. 8, 9). Dans cette division en quatre, Giard croyait <sup>(3)</sup> que la plus grosse des deux premières sphères se

---

(1) PEACH, A few Remarks on *Lamellaria* and its nidification. *Proc. Phys. Soc. Edinburgh*, vol. I, 1858.

(2) LO BIANCO, Notizie biologiche riguardante specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del Golfo di Napoli. *Mitth. Zool. Stat., Neapel*, vol. VIII, 1888.

(3) GIARD, Sur l'embryogénie de *Lamellaria perspicua*. *Comptes rendus de l'Acad. des sciences*. Paris, t. LXXX, 1875.

divise deux fois de suite, sans que la moins grosse se segmente. Comme dans tous les autres organismes, les deux premiers blastomères se divisent également (fig. 4, où l'on voit le sens lacotropique de cette division), mais pas toujours simultanément : la plus petite (fig. 6, 7) est parfois segmentée avant la grosse, qui se divise alors peu après : ce qui a trompé Giard, croyant que les sphères A et C ont la même origine.

La division des deux premiers blastomères se fait suivant deux plans perpendiculaires entre eux et au plan de la première segmentation (fig. 5, 6, pl. IV). Ainsi les quatre premières cellules sont originairement disposées en tétraèdre (fig. 11), comme Giard l'avait déjà signalé. Aucun de ces deux seconds plans de segmentation n'est le plan médian de l'embryon ; mais, comme on le verra plus loin, c'est la droite passant par ces deux plans perpendiculaires qui constitue l'axe antéro-postérieur, et la première segmentation est donc perpendiculaire à cet axe.

Au stade 4, il y a entre B et D un grand sillon au pôle végétatif (fig. 9), tandis qu'un sillon beaucoup plus petit les sépare au pôle formatif (fig. 8, 10).

La multiplication des cellules ectodermiques se poursuit lentement : ce n'est que le quatrième jour que le stade 24 est constitué (fig. 18). La segmentation rappelle presque autant celle de certains *Rachiglosses* (tels que *Fulgur*, etc.), que celle de *Taenioglosses* comme *Littorina* et *Crepidula* ; c'est-à-dire que les micromères y sont relativement plus petits que dans ces derniers (fig. 12 à 18) ; de sorte qu'il se produit un lent recouvrement des macromères par les cellules ectodermiques, aboutissant à une *gastrula* épibolique (fig. 21).

Comme dans tous les autres Gastropodes, il ne se forme que trois quartettes de micromères aux dépens directs de macromères. Les quatre micromères du premier quartette ne se divisent pas toujours simultanément, pas plus que ceux du deuxième : de sorte qu'on peut parfois observer un stade 14 (fig. 16) avant le stade de repos 16, et des stades 22 (fig. 15) et 23 (fig. 14) avant le stade 24. Après ce dernier apparaît la cellule 4D ou mésentoblaste, bien avant 4A, 4B et 4C, qui ne naissent que lorsque l'embryon est déjà constitué de plus d'une cinquantaine de cellules (fig. 19).



3° GASTRULATION. — Peu à peu les micromères, par leur multiplication (fig. 12 à 20), recouvrent l'endoderme, et 4D s'est divisé en formant le mésoderme. Il reste alors sept grosses cellules endodermiques à vitellus, dont 4B est l'antérieure (fig. 22, 23) : ces grosses cellules occupent la face ventrale de l'embryon, leur vitellus étant tourné vers le côté dorsal (fig. 2 à 26).

Le blastopore est finalement fermé, et à sa place se produit une invagination stomodæale (fig. 23, 24), avant l'invagination de la glande coquillière.

4° ORGANOGÉNÈSE. — Une très petite région ciliée céphalique apparaît et fait saillie en avant (fig. 23) au dos du stomodæum; sur ses côtés, des cellules ectodermiques constituent les reins larvaires ovoïdes (fig. 2, 3, 4, pl. V), de plus en plus saillants. En même temps l'invagination coquillière se montre, d'abord sous forme d'un épaissement ectodermique; celui-ci s'invagine assez profondément (fig. 26, pl. V), puis s'étend rapidement tout autour, sécrétant la première coquille (fig. 2, 3, 4, pl. V).

Des cils se développent sur les cellules anales (au bord postérieur de l'épaississement qui engendre la coquille : fig. 26, pl. IV, 2, 4, pl. V), et aussi sur la face antérieure du pied.

Quant à la surface sécrétrice de la coquille, elle est rapidement asymétrique, et s'étend davantage vers la gauche (fig. 2 et 3).

Le vélum commence lentement à faire saillie (fig. 4, pl. V) sur trois côtés (le ventral et les deux latéraux, ces deux derniers s'étendant peu à peu vers le dos et finissant plus tard par se rapprocher dorsalement : fig. 7). Dans le pied apparaissent les invaginations otocystiques (fig. 8), et, dans le champ vélaire, les invaginations ectodermiques, dont le fond, par épaissement, constitue les centres cérébraux (fig. 3, pl. V).

Alors débute la sécrétion de la seconde coquille. L'existence de deux coquilles larvaires dans ce genre a été révélée par Krohn <sup>(1)</sup>, qui déterminait des larves libres d'après leur radula; mais c'est Giard qui étudia, le premier,

---

(1) KROHN, Fernere Nachträge zu dem Aufsätze über die Echinospira, nebst Beobachtungen über eine ihr verwandte Larve. *Arch. für Naturgesch.*, 1857, p. 253.

des embryons pris dans la ponte même et confirma ainsi définitivement le fait.

A l'origine, la seconde coquille n'est qu'une petite lame aplatie, apparaissant sans invagination nouvelle, sous la première, et tout au fond de celle-ci, écartée du manteau, en ce point, par la rétraction de la masse viscérale (fig. 6, 7, pl. V).

La première coquille présente deux carènes longitudinales de chaque côté, carènes elles-mêmes sillonnées en long, de telle sorte que chacune est en réalité double (fig. 13, 16, 17). Ces carènes ne sont dentelées, très finement, que sur la dernière moitié du dernier tour de spire seulement (fig. 3, pl. VI). C'est seulement tout à la fin du développement, que le dernier tour s'écarte des précédents et acquiert une arête ventrale (fig. 1, pl. VI).

La seconde coquille, calcifiée, grandit rapidement sans atteindre le bord de la première; mais elle s'écarte de plus en plus du fond de celle-ci (fig. 15, pl. V), de sorte que l'animal n'occupe dans cette dernière (continuant à croître par le bord du manteau), qu'une étendue de plus en plus petite (fig. 3, pl. VI).

Les yeux se développent par épaisissements ectodermiques, contre et derrière les invaginations cérébrales, avant que disparaissent les cavités de ces dernières (fig. 7, pl. V).

L'opercule, qui n'a pas été signalé par Krohn ni par Giard, apparaît sur la face postérieure (non ciliée) du pied, vers le même moment (fig. 9).

Le proctodæum se creuse en un point marqué par les cellules anales ciliées, quand ce point est déjà bien déplacé en avant et vers la droite (fig. 4, 8, etc., pl. V), et il continue à se déplacer dans cette direction.

Quant au vélum, simplement rectangulaire (plus large que long) à l'origine (fig. 7, pl. V), il commence à se diviser de chaque côté en deux lobes (fig. 9 et 11, pl. V) portant des taches pigmentaires symétriques, au nombre de cinq à dix paires (fig. 10 et 15, pl. V) <sup>(1)</sup>.

---

(1) Des taches pigmentaires analogues, qui seraient pourvues de corps « réfringents », ont été signalées chez *Calyptrea*, par Stepanoff, qui les considérait comme des « yeux provisoires ». (STEPANOFF, Ueber die Entwicklung von *Calyptrea*. *Bull. Soc. impér. Natur.* Moscou, t. XLVI, 1873, p. 117.)



Les sept grandes cellules endodermiques chargées de vitellus forment l'estomac, l'intestin et les foies (fig. 7 à 10, pl. V). Comme Giard l'avait déjà constaté, les foies n'ont pas leur origine dans le vitellus « nutritif ». Celui-ci existe encore au fond de l'estomac (fig. 12 et 14), quand les foies sont constitués, et se résorbe alors peu à peu, attaché à l'estomac, ventralement vers le cardia, et occupant le fond du sac viscéral.

Le muscle columellaire est alors très développé, inséré naturellement sur la seconde coquille (fig. 13, pl. V, et 2, pl. VI), au côté gauche, passant un peu obliquement sous l'œsophage. Vers le côté droit, au dos de l'œsophage, la nuque montre, à la fin de la vie embryonnaire, le même sinus contractile (cœur larvaire) que les autres Streptoneures (fig. 13, pl. V, et 2, pl. VI). L'*osphradium* apparaît au côté gauche, sous forme d'une trainée pigmentée longitudinale (fig. 2, pl. VI), avant aucun bourgeon des filaments branchiaux, quand les embryons sont sur le point d'éclore.

Je n'ai jamais vu de larves plus âgées que celles qui sortent de la ponte, au moment de l'éclosion. Elles vivent cependant assez longtemps en liberté et assez loin de la côte, et leur première coquille continue à croître encore, comme on peut le voir d'après les observations de diverses larves errantes appartenant à ce genre ou à des formes voisines.

*Lamellaria* est donc un exemple de Gastropode dans le développement duquel il y a deux coquilles successives différentes, dont la plus ancienne n'est conservée que tant que dure la vie larvaire.

Un certain nombre de coquilles analogues à cette première, ont été signalées (autrefois sous des noms génériques distincts : *Echinospira*, *MacGillivraya*, *Calcarella*, *Jasonilla*, etc.) sans qu'aient été observées les pontes dont elles provenaient ou même les larves qui les portaient. Mais presque toujours on a reconnu l'existence de *Lamellariidae* dans la région littorale ou abyssale voisine de l'endroit où ces coquilles avaient été recueillies.

Quand les larves ont été étudiées, on leur a trouvé une radule et un opercule de *Lamellariide* <sup>(1)</sup>. Certaines d'entre elles ont montré l'asymétrie

(1) PELSENEER, Biscayan Plankton (Mollusca). *Trans. Linn. Soc. London, Zoology*, vol. X, part 5, 1906.

des tentacules (fig. 4, pl. VI); tandis que chez *Lamellaria perspicua*, les tentacules sont égaux, à l'éclosion.

### VIII. Hétéropodes.

Les formes ci-après ont été étudiées au commencement d'avril, à Villefranche <sup>(1)</sup>.

1° *Pterotrachea mutica*. — Les œufs sont formés d'une grande moitié végétative, chargée de vitellus, et d'une petite moitié claire, formative (fig. 6, pl. VI); dans cette dernière, les deux pronucléi sont facilement visibles, non encore fusionnés, pendant l'émission des globules polaires; ces derniers sont au nombre de deux (fig. 7, 8, etc.). La segmentation est égale et commence pendant que le second globule polaire n'est pas encore tout à fait libéré (fig. 7). La division des deux premières sphères est simultanée (fig. 9 à 11) et se fait suivant des axes qui ne sont pas parallèles (fig. 9, 10). Il y a au pôle végétatif un grand sillon entre B et D. Les figures caryocinétiques sont très apparentes (fig. 7, 9), comme aussi les noyaux (fig. 8, 11).

Le stade 8 prend naissance par division dextrotropique (fig. 12, 14), et le deuxième quartette ectodermique naît laetotropiquement (fig. 17); puis l'alternance continue. Dans la formation du premier quartette, il arrive que l'un des micromères naisse avant les autres (fig. 13). Les macromères ne sont pas très gros, et déjà au stade 28 (fig. 18) il sont cachés sous l'ectoderme.

La *gastrula* qui se constitue est modérément aplatie, avec des macromères serrés et hauts (fig. 19 à 21). Après la fermeture du blastopore (dont je n'ai pas constaté la persistance), elle montre les sept grosses cellules endodermiques (fig. 23). Une invagination stomodæale se produit (fig. 24) peu

---

(1) Il m'est agréable de pouvoir remercier ici les directeurs du Laboratoire de Villefranche, et particulièrement M. le Dr Davidoff, de l'accueil si bienveillant que j'ai trouvé dans cet établissement où les naturalistes de toute nationalité sont reçus de la façon la plus généreuse.



après l'invagination coquillière, la ciliation des cellules anales et la saillie pédiense; cette dernière montre un enfoncement glandulaire ventral.

Une ponte entière s'est révélée à segmentation inverse, c'est-à-dire sénestre, le premier quartette ectodermique naissant lacotropiquement (fig. 15), etc.

2° *Pterotrachea coronata*. — Le premier globule polaire est parfois divisé (fig. 26). La segmentation est dextre, avec les mêmes caractères que chez *P. mutica*, comme le montrent les stades 8, 12, 16 (fig. 25, 26, 27).

3° *Carinaria mediterranea*. — On trouve du sperme actif dans le réceptaculum seminis des femelles; un seul accouplement suffit ainsi pour plusieurs pontes; une femelle isolée dans un aquarium dès sa capture, pond des œufs fécondés. Une fois, dans un cordon ovigère, il y avait encore des spermatozoïdes vivants autour de plusieurs œufs.

Les œufs sont plus opaques que chez les *Pterotrachea* ci-dessus. Mais la segmentation et la gastrulation y sont identiques; la première est dextre, comme on peut le voir d'après la formation du stade 8 (fig. 5, pl. VI).

## IX. *Purpura lapillus*.

1° DÉPOSITION DE LA PONTE. — Peach a déjà reconnu <sup>(1)</sup> que *Purpura* pond toute l'année (*all the year round*), et surtout pendant les quatre premiers mois de l'année.

En effet, dans la Manche et la mer du Nord, à toutes les époques de l'année où l'on peut y séjourner, on trouve toujours des pontes fraîches de la présente espèce, abondantes au commencement de l'automne comme au printemps.

Ces pontes sont composées de coques en forme d'ampoules (fig. 2, pl. VII), fixées côte à côte sous des pierres et surtout au plafond d'anfractuosités et

---

(1) PEACH, On the habits of the marine Testacea. *Reports of the XIII<sup>th</sup> meeting of Brit. Assoc. Advanc. Sc.*, 1843, p. 129.

d'excavations de rochers assez longuement découverts à toute marée. Ces coques sont coriaces, légèrement ambrées, fermées supérieurement par un bouchon incolore et transparent; leur pédicule est aplati antéro-postérieurement (par rapport à l'animal qui les a déposées).

Ces coques sont habituellement réunies en nombre plus ou moins grand : Cooke en attribue jusqu'à deux cent quarante-cinq à une seule femelle. Je suis d'avis qu'une telle quantité provient de plusieurs individus; car d'une part, en effet, ces pontes sont déposées avec une assez grande lenteur : lorsqu'on trouve une femelle isolée, auprès de coques déposées là où il n'y avait rien vingt-quatre heures plus tôt, on rencontre rarement plus de vingt coques dans la ponte, et les petites pontes isolées comprennent rarement plus d'une quinzaine ou d'une vingtaine de coques; d'autre part, les Pourpres ont le plus souvent coutume de pondre auprès de coques déjà déposées par d'autres, de sorte qu'on peut en trouver ainsi des agglomérations en nombre parfois énorme.

Le mode de formation de ces coques est demeuré inconnu jusqu'au jour où j'ai reconnu qu'elles sont constituées non dans l'oviducte, mais dans la glande pédieuse ventrale. Parfois, en enlevant une femelle occupée aux opérations de la ponte, on trouve un étui, non encore fixé et incomplètement formé, dans la cavité de la glande (fig. 1, pl. VII) : étui qui, contrairement à ceux déjà fixés, est mince, sans consistance ni couleur, et sans rétrécissement sensible à la partie inférieure (sa base de fixation étant inachevée) <sup>(1)</sup>.

2° CONTENU DES COQUES. — Chacune de ces coques renferme une très grande quantité d'œufs, pouvant atteindre jusqu'à près d'un millier.

Or de chacune d'elles ne sortent, au grand maximum, que quarante embryons au plus, comme on le sait depuis longtemps; tout le reste a servi à leur nourriture.

Les œufs dont naissent ces embryons sont les seuls qui aient subi une

---

<sup>(1)</sup> PELSENEER, Glandes pédieuses et coques ovigères des Gastropodes. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XLIV, p. 6.



segmentation régulière (voir plus loin : 5°). On peut les appeler œufs fertiles. Les autres ne montrent qu'un bourgeonnement irrégulier et superficiel; on peut les appeler ovules stériles ou, à cause de leur sort ultérieur, ovules nutritifs <sup>(1)</sup>.

La nature de ces deux sortes d'éléments a été l'objet de longues controverses, surtout entre Carpenter et Koren et Danielssen <sup>(2)</sup>.

A l'origine, ces divers petits corps ne sont pas fort différents; ils possèdent tous un noyau <sup>(3)</sup>. Ils ont tous une membrane vitelline, contrairement à l'opinion de Carpenter, qui n'en attribue qu'aux « vrais œufs » (fertiles) et qui voit dans les ovules stériles, de simples « sphères vitellines ».

La différence essentielle à l'origine, entre les deux éléments, c'est que dans des œufs fertiles dont le pôle clair est un peu grand, on peut exceptionnellement voir les deux pronuclei, quand ils émettent leurs globules polaires, tandis que dans les ovules stériles, on n'en peut jamais voir à aucun moment.

Les œufs fertiles sont segmentés avant le bourgeonnement des ovules stériles. Quand tous les premiers sont segmentés, on peut constater que tous les ovules restants sont aussi nucléés (fig. 3, pl. VII); et si après le bourgeonnement complet de la généralité des ovules stériles, il reste encore quelques corps non bourgeonnés, toujours aussi ils montrent un noyau.

Quant à la membrane vitelline, elle est bien visible quand les œufs frai-

---

(1) Chez *Fasciolaria*, où la même distinction s'observe, Osborn les nomme « food ova »: Amitosis in the Embryo of *Fasciolaria*. *Amer. natur.*, vol. XXXVIII, p. 875.

(2) KOREN et DANIELSEN, Bidrag til Pectinibranchiernes Udviklingshistorie. Bergen, 1851. — CARPENTER, On the Development of the Embryo of *Purpura Lapillus*. *Trans. Microsc. Soc.*, vol. III, 1855. — KOREN et DANIELSEN, Fauna littoralis Norvegiae, 2<sup>e</sup> livraison. Bergen, 1853. — CARPENTER, Remarks on MM. Koren and Danielssen's Researches on the Development of *Purpura Lapillus*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 1857.

(3) SELENKA (Die Anlage der Keimblätter bei *Purpura Lapillus*. *Nied. Arch. für Zool.*, t. I, p. 212) indique aussi que tous les œufs ont un noyau à l'origine; son opinion a été dénaturée par FOL (Sur le développement des Ptéropodes. *Arch. de Zool. expér.*, t. IV, 1<sup>re</sup> série, 1875, p. 34) qui lui attribue l'idée que les œufs fertiles n'ont pas de noyau. — Chez *Fasciolaria*, où les choses se passent de la même façon, tous les œufs ont aussi un noyau: MAC MURRICH, A Contribution to the Embryology of the Prosobranch Gastropods. *Stud. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ.*, vol. III, 1886, p. 409.

chement pondus sont laissés une nuit dans la « chambre humide » : tous indistinctement ont leur membrane décollée d'avec le protoplasme (fig. 14, pl. VII); la même chose a lieu avec des ovules stériles déjà bourgeonnés (fig. 13).

3° TRANSFORMATION DU CONTENU DES COQUES. — La différence entre les deux sortes d'« œufs » apparaît avant la segmentation et le bourgeonnement.

Les œufs féconds perdent naturellement des globules polaires; ceux-ci fort petits, incolores et transparents, sont généralement au nombre de deux (fig. 20, etc.); quelquefois, le premier se subdivise.

Les ovules stériles n'en émettent pas <sup>(1)</sup>.

C'est quand les œufs féconds présentent déjà une segmentation plus ou moins avancée (quarante-huit heures environ après la déposition de la ponte) que les ovules stériles montrent la particularité caractéristique qui précède leur bourgeonnement. Ce n'est pas un phénomène artificiel réalisé sous le couvre-objet : il se produit dans la coque même et est observable immédiatement sur son contenu, quand elle a été ouverte au moment voulu.

Au lieu d'éliminer des globules polaires en un pôle clair, les ovules stériles perdent, avant de commencer à bourgeonner et en une seule fois, *tout leur noyau* et leur *protoplasma formatif*, sous forme d'une sphère ayant l'aspect d'une très petite « cellule », renfermant une trainée peu importante et plus ou moins en forme de croissant, de substance brunâtre, et occupée en son centre par le noyau (fig. 6); cette sphère paraît occasionnellement pouvoir se diviser en deux (comme le premier globule polaire) ou même en trois (observé une seule fois).

Ces « noyaux » libres ne se trouvent guère qu'immédiatement avant le

---

(1) Il en est de même chez *Fasciolaria* (Mac MURRICH, loc. cit., p. 406). Il est cependant des Mollusques où des œufs qui ne se développent pas, émettent des globules polaires : le cas est alors tout différent. (DREW, The Life-History of *Nucula delphinodonta*. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. XLIV, 1901, p. 317.



bourgeonnement, ou un peu après, auprès d'ovules non encore en état de bourgeonnement ou commençant seulement à bourgeonner (mais non auprès d'ovules où cette transformation est déjà très avancée). Ils se détruisent assez rapidement en diffluant, et ne peuvent aucunement être confondus avec des globules polaires; car chez *Purpura*, ces derniers sont toujours très petits et incolores. D'ailleurs ces corpuscules ne sont pas contemporains : les globules polaires sont émis beaucoup *plus tôt* par les œufs fertiles (dans le premier jour), tandis que l'élimination des noyaux d'ovules stériles a lieu normalement après quarante-huit heures, quand la segmentation des œufs fertiles est déjà avancée.

On peut en voir souvent un certain nombre dans une coque; mais fréquemment on n'en trouve pas beaucoup, car tous les ovules stériles ne commencent pas à bourgeonner au même moment (les derniers s'y mettent quand les œufs féconds ont fermé leur blastopore). Sur cinq ovules voisins, je n'en ai jamais vu plus de trois avec leur noyau en élimination. On en observe au moment de leur sortie (fig. 5), ou encore retenus à leur ovule (fig. 4, pl. VII).

Ainsi s'explique que les ovules à bourgeonnement irrégulier et superficiel ne renferment plus que du vitellus nutritif ou deutoplasme et ne puissent se développer en embryons : ce sont des ovules stériles, par opposition aux œufs fertiles, à segmentation régulière. Ces derniers sont vraisemblablement les seuls fécondés, puisqu'ils sont les seuls où l'on puisse voir occasionnellement les deux pronuclei. Peut-être le dimorphisme des spermatozoïdes est-il lié à ce dimorphisme des œufs (1)?

J'ai rencontré exceptionnellement des pontes dont les coques ne renfermaient rien que des ovules stériles.

4° BOURGEONNEMENT DES OVULES NUTRITIFS. — Il ne commence pas pour tous en même temps : il débute par des saillies irrégulières peu marquées (fig. 7, 8, 9). Puis toute leur surface se boursouffle (les œufs fertiles sont

---

(1) Glaser admet aussi dans *Fasciolaria* deux sortes d'ovules, comme deux sortes de spermies.

alors à un stade voisin de la demi-épibolie [fig. 22, pl. VIII]; mais eux non plus ne sont pas tous exactement au même point de leur évolution).

Quand leur bourgeonnement est achevé, ces ovules stériles finissent par s'accoler les uns aux autres en commençant par leurs saillies les plus proéminentes (fig. 15, pl. VII); ils constituent finalement, par leur agglutination, une masse de vitellus informe, à surface papilleuse. Ce processus commence entre le quatrième et le huitième jour (généralement vers le huitième); mais tous les ovules n'étant pas exactement au même point, il débute, au septième jour par exemple, par quelques-uns qui se touchent en un point.

5° SEGMENTATION ET GASTRULATION DES OEUFS FERTILES. — Elle précède donc le bourgeonnement des ovules stériles. Les œufs segmentés sont en petit nombre, environ une vingtaine en moyenne (cinq et quarante étant les nombres extrêmes observés). Ils commencent par s'allonger dans le sens de leur axe et s'élargissent à leur pôle formatif (fig. 20, pl. VII) où se constitue une zone claire.

Ils présentent toujours deux globules polaires, très exceptionnellement trois, par division du premier. Plusieurs fois le premier s'est montré allongé, avec deux noyaux, et une fois même, cloisonné; une autre fois, étranglé avec deux moitiés réunies par un pont étroit et assez long, sans que la division s'achève.

Dès la première division, chaque œuf fertile se segmente inégalement, en une grosse cellule CD et une plus petite AB (fig. 21, pl. VII). Mais il ne passe pas directement du stade 2 au stade 4 : il est rare que les deux premiers blastomères se divisent en même temps. Chacun d'eux se segmente à son tour et parfois CD d'abord (fig. 22, pl. VII; fig. 5, pl. VIII) : il se produit ainsi un stade 3 (fig. 6 et 10, pl. VIII). D'autres fois, c'est AB qui se divise en premier lieu (fig. 7, 8, 9, pl. VIII) pendant que CD commence seulement à s'étrangler : on voit très bien alors que les plans de segmentation des deux premières cellules sont perpendiculaires entre eux et par rapport au plan de la première segmentation.



Exceptionnellement, AB et CD se séparent en même temps l'un de l'autre et de la masse vitelline proprement dite de l'œuf (fig. 1, 2, 3, pl. VIII), et celui-ci arrive alors à une sorte de stade dit « trifoil » (fig. 4, pl. VIII). Mais ce processus n'est nullement régulier et préalable à la division en deux sphères inégales décrite plus haut, comme Bobretzky et Crampton le pensent pour *Nassa mutabilis* et pour *Ilyanassa* <sup>(1)</sup>.

Puis, celui des deux premiers blastomères qui est demeuré indivis (CD le plus souvent) se segmente à son tour, et le stade 4 est constitué; dans ce dernier, une des quatre cellules demeure beaucoup plus grosse que les trois autres, et est presque entièrement remplie de vitellus nutritif (fig. 11 à 13). Cette inégalité de la segmentation se conserve dans la suite.

D'après Selenka <sup>(2)</sup>, la formation des feuilletts serait « fort singulière » (Fol) : une sphère de segmentation (D) demeurerait passive, et le feuillet gastrique (endodermique) se formerait par retroussement de l'ectoderme autour de cette sphère vitelline; l'ectoderme pénétrerait entre elle et la couche extérieure pour se reformer au pôle aboral.

En réalité, les choses ne se passent pas d'une façon aussi extraordinaire. La segmentation continue, en effet, suivant la loi générale, et, au stade 8, il s'est formé dextrotypiquement quatre petites cellules transparentes et quatre grosses cellules endodermiques opaques (fig. 15); parfois C se divise seul le premier (fig. 14). Les cellules endodermiques gardent les grandeurs relatives des quatre premiers blastomères, c'est-à-dire que D est beaucoup plus gros que A, B et C; et il en continue ainsi aux stades suivants : 12 (fig. 16), 16 (fig. 17), 20 (fig. 18), etc., dont la formation ne montre rien d'exceptionnel, en dehors de cette asymétrie.

L'ectoderme s'accroît donc aux dépens des quatre macromères et des premières cellules ectodermiques, en formant progressivement un revêtement incolore sur l'endoderme coloré en brun (fig. 21, 22). Après la naissance

---

<sup>(1)</sup> BOBRETZKY, Studien über die embryonale Entwicklung des Gastropoden, loc. cit., pl. VIII, fig. 1 à 5. — CRAMPTON, Experimental Studies on Gasteropod Development, Arch. für Entwicklungsmechan., Bd III, pl. I, fig. 1 à 6.

<sup>(2)</sup> SELENKA, loc. cit., pp. 213 et 214.

de la cellule mésentoblastique, l'endoderme reste composé de sept cellules fort chargées de vitellus, dont D demeure toujours de beaucoup la plus grosse (fig. 3, pl. IX).

Le bord du revêtement ectodermique s'étend beaucoup plus rapidement en arrière, recouvrant de plus en plus D accompagné par les six autres cellules endodermiques; finalement le blastopore se retrécit de plus en plus (fig. 4, pl. IX), laissant seulement saillir une partie de l'endoderme (fig. 2).

A cet état, la gastrula est un peu asymétrique et oblique, la plus grande cellule endodermique se trouvant au point opposé au reste du blastopore.

6° ORGANOGÈNESE. — Le blastopore se ferme complètement avec une grande rapidité (fig. 3, pl. IX), d'où la rareté des embryons avec cette ouverture presque close.

Puis, vers le point d'occlusion, une invagination stomodaeale se produit (fig. 5, pl. IX), véritable entonnoir cilié, et entre en communication avec la cavité entérique (Koren et Danielssen soutiennent à tort, contre Carpentier, que l'œsophage se forme *très tard*).

En même temps se développe, au dos de la tête, la bande ciliée vélaire (fig. 3 à 7) encore non saillante; le mouvement de ses cils détermine la rotation rétrograde de l'embryon.

Ensuite se forment trois épaissements ectodermiques :

a) De très bonne heure, parfois même avant l'occlusion complète du blastopore, deux épaissements latéraux, postvélares, plus ou moins symétriques (le gauche étant généralement plus grand); ils sont étendus, allongés, d'abord peu saillants, et constituent l'origine des deux reins larvaires (fig. 5);

b) Plus tard, plus ou moins exactement à l'opposé de la bouche, un troisième épaissement, ébauche de l'invagination coquillière (fig. 6, 7), que Selenka a prise pour l'invagination proctodaeale<sup>(1)</sup>, comme Leuckart l'avait fait chez *Firoloides* et Lereboullet chez *Lymnaeus*.

Enfin, vers le point opposé au centre du champ vélaire, apparaît une

---

(1) SELENKA, loc. cit., pl. XVII, fig. 7, an.



région ciliée peu étendue, constituée par les « cellules anales » (fig. 5, 6, 7, etc., pl. X).

L'ordre de succession des principaux phénomènes produits jusqu'ici est sensiblement le suivant, avec cette réserve qu'ils peuvent toutefois chevaucher plus ou moins l'un sur l'autre :

a) Reins larvaires; b) fermeture du blastopore; c) invagination stomodaeale; d) invagination coquillière; e) achèvement de l'agglutination du vitellus.

C'est alors (neuvième ou dixième jour) que les embryons ainsi constitués vont se fixer sur la masse compacte, formée par l'agglomération des ovules stériles (quand ces ovules commencent à s'agglomérer, il arrive que quelques embryons se fixent déjà sur l'un d'eux). Mais dans une même coque, tous les embryons ne sont pas exactement au même stade de développement avant cet agglutinement du vitellus; et de l'une à l'autre des coques contemporaines, il en est de même : une fois, le septième jour, avant que le vitellus fût tout réuni, les embryons étaient déjà à l'état de fixation.

Ces embryons, toujours en petit nombre (de 15 à 12 en moyenne; jamais moins de 5 ni plus de 40), s'appliquent par leur bouche définitive sur le vitellus, à peu près comme les embryons des Céphalopodes sont appliqués sur leur propre vitellus individuel (fig. 16, pl. VII).

Attachés par la bouche à une saillie du vitellus, ils tournent autour d'elle dans le sens des aiguilles d'une montre (c'est-à-dire en sens rétrograde si on les regarde du côté oral), comme s'ils s'y vissaient; et leur vitellus propre étant en très notable partie résorbé, à ce moment, ils aspirent peu à peu le vitellus de la coque et s'en bourrent.

Ce vitellus s'enfonce petit à petit dans le stomodaeum en s'y moulant pour ainsi dire, et vient s'unir au vitellus propre ou intérieur de l'embryon. Il a été vu parfois un mouvement péristaltique de l'oesophage, aidant à cette pénétration <sup>(1)</sup>.

---

(1) Je confirme l'observation de Carpenter : « I have distinctly seen vitelline spheres from the agglomerated mass pass through the oesophage and become united to the mass within the embryo. » *Ann. Mag. Nat. Hist.*, série 2, vol. XX, p. 128°.

Les embryons sont donc en quelque sorte *parasites* sur cette masse vitelline commune (fig. 17, pl. VII). Cette dernière est ainsi absorbée peu à peu, plus ou moins vite, suivant le nombre des embryons.

Ceux-ci deviennent à tour de rôle indépendants (fig. 18, pl. VII); les deux derniers restent momentanément unis par une sorte de court cordon vitellin (fig. 19, pl. VII), qui se rompt finalement.

A partir de leur fixation sur le vitellus, donc après le neuvième ou le dixième jour, les embryons sont tous sensiblement pareils. Pendant la durée de leur vie « parasitaire », ils augmentent surtout de taille; et suivant la rapidité de l'absorption, ils sont plus ou moins avancés à ce point de vue. Mais d'une façon générale, leur organogenèse n'a pas progressé d'une façon équivalente et leur organisation n'est guère modifiée.

Ils possèdent seulement alors le vélum — qui était déjà auparavant constitué et reste en ce moment encore peu saillant, — le pied, faisant aussi encore peu saillie, la glande coquillière (également formée avant le parasitisme : fig. 7, pl. IX), qui a déjà produit un premier rudiment de coquille, encore assez petite et en forme de cupule cristalline (fig. 18, pl. VII), rapidement déplacée vers la gauche, enfin les deux reins larvaires, qui ont maintenant acquis plus d'importance : ils sont plus saillants, sur les deux côtés, en arrière du vélum, toujours légèrement asymétriques, le gauche étant habituellement plus long et s'étendant plus en avant; ils commencent à se charger de substances excrétées (d'abord vacuoles liquides, puis petites conerétions brunâtres); dans la suite, ils deviennent plus saillants encore et semi-globuleux (fig. 16, pl. VII; fig. 8, pl. IX).

Outre ces divers appareils qui préexistaient à la vie parasitaire, se sont encore constituées dans l'aire vélaire, les invaginations au fond desquelles se forment, par épaissement ectodermique, les centres cérébraux (fig. 19, pl. VII) : mode intermédiaire, donc, entre l'invagination véritable et l'épaississement superficiel simple (pl. IX, fig. 9 à 14).

Puis se forment les otocystes, par invaginations dans les deux côtés du pied (fig. 9, pl. IX, parfois apparues vers le moment de la fixation sur le vitellus : fig. 7, pl. IX; les otolithes, toutefois, n'apparaissent pas avant le treizième jour). Et, intérieurement, l'épithélium endodermique de l'en-



téron s'étend en arrière en poussant une saillie conique qui dévie vers la droite : c'est l'intestin dont l'extrémité est rejointe par une courte et grêle invagination proctodaeale ventrale, en avant des cellules anales ciliées (fig. 7, pl. IX, 8 et 9, pl. IX, 19, pl. VII, 10 et suivantes, pl. IX).

Le pied a commencé à saillir et a toute sa face antérieure ciliée (fig. 9, 10, 11, pl. IX). La glande « anale » se montre de bonne heure un peu latéralement en arrière et tout près de l'anus, toujours au côté dorsal de celui-ci (fig. 8, 9, pl. IX). Dans les embryons mourants, cette glande devient verte d'abord et une couleur pourpre commence ensuite à se manifester autour d'elle (région hypobranchiale), puis se répand de là dans tout le corps, d'autant plus vite que l'embryon est plus jeune. Quand les embryons mourants n'ont pas encore de bouche ni de glande anale, et que le vitellus devient pourpre, c'est la grosse cellule endodermique du fond qui se colore la première. Quand des œufs ou des embryons meurent sous une lamelle de verre, la coloration commence par la périphérie, montrant ainsi l'oxydation nécessaire au développement de la teinte. En même temps se dégage une odeur alliagée. Dans les coques, la teinte pourprée des embryons morts est visible du dehors. Dans certaines pontes, des embryons jeunes et âgés avaient leurs reins larvaires, maintenant saillants, chargés de couleur pourpre <sup>(1)</sup>.

Le stomodaeum a développé ventralement, à la fin du premier mois, une saillie creuse, origine du caecum radulaire (fig. 1, pl. IX, 2, pl. X), sur lequel s'attache plus tard un muscle dirigé en arrière ; quant aux dents de la radula, elles ne se forment que pendant le troisième mois.

La saillie pédieuse, encore plus ou moins conique, et sans face ventrale différenciée, développe en arrière un petit opercule (fig. 1, pl. X), dont les premières portions sont spiralées (fig. 12, pl. X).

Ventralement et un peu au côté droit, en avant de l'ouverture palléale, a paru à une époque précoce (fig. 10, pl. IX) un sinus superficiel contractile, battant jusqu'à soixante-deux fois par minute, tant que le cœur définitif n'est

---

(1) Ces diverses particularités doivent être propres au genre *Purpura*, car la plupart se retrouvent chez *P. floridana*. Mac MURRAY, loc. cit., p. 406.



pas constitué; plus tard il se déplace vers la droite, par la torsion, et montre un treillis musculaire assez régulier (fig. 12 et 14, pl. IX, 2 et 3, pl. X).

Le vélum commence à faire saillie, sous forme d'un organe transparent, mais restant massif et épais, distendu par le fluide sanguin (fig. 12 et 14, pl. IX); son cercle cilié devient plus complet vers le dos.

Un peu plus tard, sur le bord extérieur des épaissements cérébraux, se forme l'œil, également par épaissement (fig. 12, pl. IX). Il m'est arrivé bien des fois de trouver des yeux multiples (jusqu'à trois) sur un même côté de la tête. D'autres fois, dans une même coque, deux individus présentaient deux yeux au tentacule droit. Dans une autre, un embryon avait deux yeux de chaque côté; enfin, une troisième ponte renfermait un individu avec les deux yeux contigus et médians.

Aussitôt après la constitution des yeux, les saillies tentaculaires commencent à se montrer, strictement symétriques, en arrière des ganglions cérébraux, laissant les yeux à leur base extérieure (fig. 12, pl. IX).

Les centres pédieux apparaissent à la fin du premier mois, par épaissements ectodermiques pairs, d'abord écartés (fig. 9 et 12, pl. IX) et ultérieurement rapprochés, à la partie antérieure et ventrale du pied, derrière et contre les otocystes. Précédemment on pouvait voir ces derniers, encore sans relations de voisinage avec les ganglions pédieux, unis aux cérébraux par des fibres nerveuses otocystiques : plus tard ces fibres passent entre les deux connectifs, et sont visibles par transparence sur les embryons âgés, bien plus nettement que chez les adultes.

Vers la fin du deuxième mois de la vie intracapsulaire, le vélum existe encore bien développé; dans le courant du mois suivant, il se rudimente et a assez bien diminué : il s'amincit et se réduit en étendue; ses deux lobes deviennent discontinus et restent insérés autour de la base des tentacules (fig. 4, 5, 6, pl. X). Le vélum finit par ne plus consister qu'en deux petites saillies minces, au côté extérieur de la base des tentacules, en arrière de l'œil (fig. 7), du soixante-quinzième au quatre-vingtième jour. Ces petits lobes, qui gardent encore leurs cils, se réduisent de plus en plus (fig. 8) et se résorbent tout à fait avant l'éclosion, leur dernière trace consistant en quelques cils, sans saillie (fin du quatrième mois). Il ne peut

donc pas être question de vélum qui « tombe », contrairement aux dires de Koren et Danielssen.

Au bord extérieur de la face plantaire du pied s'est constitué le sillon glandulaire antérieur (fig. 4, pl. X); et un des derniers organes extérieurs qui se forment est la glande pédieuse ventrale, à orifice d'abord circulaire (fin du deuxième mois), puis allongé transversalement (fig. 4), à la partie antérieure du pied, future matrice des coques ovigères.

La branchie apparaît tardivement (fin du deuxième mois), sous forme d'une crête allongée antéro-postérieure, sur laquelle se développent des saillies transversales dirigées vers la droite (fig. 3, 4, 5, pl. X), les plus âgées étant en arrière; ces saillies deviennent des filaments ciliés (le revêtement cilié possède un mouvement actif et rapide), longs et assez étroits. Entre elle et le rectum, un plissement de l'épithélium dans la cavité palléale, forme la glande hypobranchiale. L'osphradium apparaît à gauche de la branchie, en avant, comme un bourrelet peu sinueux (fig. 4 et 5).

Le cœur ne dérive pas de la « vésicule contractile » (Koren et Danielssen), mais se constitue au fond de la cavité palléale (fig. 4 et 5) (vraisemblablement par délamination dans la masse mésodermique). Il arrive, après un certain développement de la branchie, à battre synchroniquement avec le sinus contractile, devenu maintenant nuchal; et déjà avant la réduction du vélum (vers le cinquantième jour), il atteint soixante-neuf pulsations; entretemps le sinus bat de moins en moins, enfin se réduit et disparaît.

Des coques contemporaines ne renferment pas toujours des embryons du même degré de développement: leur état d'avancement dépend de leur nombre. Car quand il y a beaucoup d'œufs fertiles et d'embryons, le vitellus nutritif collectif est plus vite épuisé, et la suite du développement, pour les embryons libres dans la coque, reprend plus rapidement.

Au contraire, si leur nombre est peu élevé, le vitellus est lentement absorbé et les embryons restent plus longtemps à l'état stationnaire. C'est pourquoi la durée du développement — d'ailleurs longue — n'est pas régulièrement constante: environ quatre mois.

A l'éclosion, le jeune *Purpura lapillus* présente la conformation de l'adulte. Alors qu'il en est de même pour *Purpura floridana* (où non plus tous les



œufs ne se segmentent pas), les choses se passent différemment dans d'autres espèces, comme *P. haemastoma* et *P. sertata*; là existent des véligers libres, ainsi qu'on peut le reconnaître à la différence entre la coquille embryonnaire et la partie suivante de la coquille, ce qui constitue l'« hétérostylie » de ces espèces.

Le *Purpura* éclos est, pour la lumière ordinaire, positivement phototrope; il possède une douzaine de filaments branchiaux; sa glande anale est située un peu en arrière du bord du manteau, près de la suture du dernier tour de la coquille; celle-ci n'a pas de spire bien marquée (fig. 9, pl. X). Le manteau est cilié à l'entrée du siphon; il y a aussi un mouvement ciliaire très actif sur le côté gauche de la nuque (fig. 12, pl. IX). Les sexes ne sont pas encore distincts: le pénis n'est pas encore constitué, et le rudiment de glande génitale n'a pas encore engendré de produits différenciés. L'opercule, alors de la grandeur de l'ouverture coquillière, se trouve en travers de la partie postérieure du pied (fig. 4, pl. X).

On rencontre exceptionnellement des individus à coquille non spiralée (fig. 10 et 11, pl. X): ils sont caractérisés par l'absence de torsion; leur coquille montre aussi une courbure exogastrique (fig. 10); l'intestin ne présente qu'une simple flexion ventrale et la glande anale, le sinus contractile, etc., sont restés avec l'anus vers la face ventrale (fig. 11).

## X. *Nassa reticulata*.

Les pontes se trouvent sur les roches à l'extrême limite de la basse mer, dans le port en eau profonde de Boulogne: les premières sont déposées à la fin d'avril, les dernières, à la fin d'août. Elles se composent de coques aplaties, orbiculaires et transparentes (fig. 1, pl. XI); celles-ci renferment chacune des centaines d'œufs, tandis que chez *Nassa mutabilis* il n'y en a que cinq à dix par coque. Le développement n'a lieu qu'en partie dans la coque; l'embryon éclôt, au bout d'un mois environ, à l'état de véliger libre.

1° SEGMENTATION. — Elle est inégale dès l'origine (fig. 2, pl. XI), comme dans divers *Rachiglosses* (notamment *N. mutabilis*, étudié par



Bobretzky, et *Ilyanassa obsoleta*, étudié par Crampton). Ce stade à deux cellules inégales n'est pas précédé (pas plus que chez *Purpura*) par l'isolement d'un « lobe vitellin », puis par conjugaison de celui-ci avec l'une des deux cellules qui proviendraient de la division en deux du restant de l'œuf.

La plus grosse des deux premières sphères (CD) est souvent divisée après l'autre (fig. 3, 4, 5, pl. XI); parfois c'est l'inverse qu'on observe. Il se constitue ainsi un stade 3 : dans ce dernier, il n'y a pas de « conjugaison », supposée par Bobretzky, entre une des deux petites cellules et la grande; le stade représenté par cet auteur dans sa figure 4 s'observe entre les stades de ses figures 2 et 3, et mène à ce dernier par la division de la plus grosse des deux sphères avant l'autre.

La constitution du stade 4 donne trois cellules A, B et C et une grosse, D (fig. 6, 7, pl. XI). Cette dernière, plus grande dans *Nassa* que dans *Ilyanassa* <sup>(1)</sup>, se divise souvent plus tard que les trois autres; cependant, il y a un stade 8 de repos, où, des quatre macromères, l'un (D) est beaucoup plus gros (fig. 6, 7, 8, pl. XI), comme chez *Purpura*. Alors ces quatre macromères donnent un deuxième quartette de micromères (fig. 9, pl. XI); le stade 16 est atteint par la division des quatre premiers micromères 1a, 1b, etc. (fig. 10); puis le stade 20 est constitué par la naissance du troisième quartette de micromères, 3a, 3b, etc. (fig. 11). La suite de la segmentation montre que parfois les nouveaux blastomères ne naissent pas toujours par quatre simultanément, et qu'on peut observer par exemple un stade 23 (fig. 13) avant le stade de repos 24 (fig. 11 et 12).

2° GASTRULATION. — L'épibolie se poursuit alors (fin du deuxième jour) comme dans *Purpura* et quelques autres Rachiglosses (*Urosalpinx*, *Columbella*); mais à cause de l'opacité des embryons, il est difficile d'en donner des aspects détaillés.

L'endoderme à granulations vitellines est plus rapidement recouvert que chez *Nassa mutabilis*, par l'ectoderme à cellules claires, petites et peu saillantes; de cet ectoderme, toutefois, le bord est, à certain moment, plus épais que la région centrale (fig. 15).

(1) CRAMPTON, loc. cit., pl. I, fig. 8.

Ce bord saillant s'avance rapidement vers la face ventrale, accompagné des cellules endodermiques autres que D. Le blastopore se rétrécit (fig. 15, 16) et finit par se clôturer complètement (cinquième jour), comme dans *Nassa mutabilis*.

Il y a à ce moment sous l'ectoderme sept cellules endodermiques chargées de vitellus : A, B, C, D (ce dernier dorso-postérieur) et 4a, 4b, 4c (fig. 17, 18), puis le mésoderme, constitué de deux trainées latérales symétriques aux dépens de 4d (fig. 19).

Le blastopore fermé est encore, à ce moment, au point opposé au centre de l'aire vélaire, dont la ciliation commence bientôt (sixième jour) (fig. 19). L'embryon commence dès lors à tourner. Sous l'aire vélaire, entre l'endoderme et l'ectoderme du pôle formatif, subsiste un reste bien visible du blastocèle ou cavité de segmentation, c'est le sinus céphalique (fig. 1, 2, 3, pl. XII).

Quand D a donné la « cellule initiale du mésoderme », il reste sept macromères, origine principale du tube digestif; de celles-ci, les six autres que D ont suivi le bord ectodermique du blastopore et sont devenues peu à peu ventrales, en même temps que le blastopore se déplace sur la face ventrale, vers 4b.

3° ORGANOGÈNESE. — En même temps qu'apparaît le revêtement cilié de l'aire vélaire, il naît aussi de bonne heure, quand le blastopore se ferme, une touffe ciliée ventrale, postérieure, postblastoporique (fig. 19, pl. XI, et fig. 1, pl. XII), ultérieurement postanale (fig. 8, pl. XII). Elle peut aider à déterminer l'orientation des embryons, et elle est équivalente au bouquet cilié observé chez de nombreux Lamellibranches <sup>(1)</sup> ainsi que chez *Patella* (fig. 31, pl. VI) : elle est constituée par les « cellules anales ».

---

(1) *Ostrea* (Brooks, The development of the Oyster. *Stud. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ.*, 1880, fig. 37 et suiv.). — *Teredo* (Hatschek, Ueber Entwicklungsgeschichte von *Teredo*. *Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd III, fig. 21). — *Anodonta* (Goette, Bemerkungen über die Embryonalentwicklung der *Anodonta piscinalis*. *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd III, p. 162, fig. 4 et 7). — *Dreissensia* (Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha* Pall. *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd LXIX, fig. 46, 47).



Sur les deux côtés de la bouche, la bande ciliée vélaire allonge ses cils, constituant l'origine du vélum; puis une ciliation couvre toute la face antérieure du pied (fig. 2, 3, 4 et suivantes, pl. XII).

L'embryon a commencé à tourner peu après la fermeture du blastopore. La rotation, quand on observe l'embryon par la face orale, se fait dans le sens inverse du mouvement des aiguilles d'une montre, ou sens rétrograde.

En même temps que le blastopore se ferme, des cellules ectodermiques deviennent saillantes en deux points symétriques, sur les deux côtés de la région céphalique, un peu ventralement (fig. 19, pl. XI, et 3, pl. XII). Ces organes, donc très précoces, deviendront de plus en plus saillants, et même pendants chez les embryons âgés (fig. 10, 11, pl. XII), et persistent jusqu'à l'apparition et le fonctionnement des reins définitifs; finalement ils sont caducs et fonctionnent comme reins d'accumulation.

L'épaississement coquillier se forme de bonne heure (fig. 2, pl. XII), se creuse bientôt en sécrétant le premier rudiment de coquille. Entretemps les otocystes se constituent par des invaginations très précoces, sur les côtés du pied encore peu saillant (fig. 3, pl. XII). Après leur fermeture, chacune engendre un otolithe, d'abord très petit; une fois, j'ai observé, au lieu d'un otolithe, plusieurs centaines de petites otoconies.

Le pied, se différenciant lentement, sécrète sur sa face postérieure un petit opercule, généralement avant que les otocystes soient tout à fait clos.

Vers le point où le blastopore s'est fermé (point devenu très antérieur par suite de la croissance de la face postérieure du corps, au côté ventral), une invagination stomodaeale apparaît (fig. 6, pl. XI), entre le rudiment du pied et l'aire vélaire.

Les cellules endodermiques différencient de plus en plus leur partie protoplasmique et leur partie vitelline : cette dernière (jaune brunâtre) se localisant vers la face dorsale de l'embryon (fig. 9), tandis que le corps cellulaire (de couleur blanche) est ventral (fig. 5, 6, 7, pl. XII); mais par suite du mouvement de torsion qui affecte dès ce moment la partie postérieure de l'embryon, cette région ventrale de l'endoderme s'étend surtout sur la droite (fig. 7, pl. XII), le vitellus envahissant le côté gauche.

A ce moment se développe une courte invagination proctodaeale, posté-



rière, mais déjà déviée vers la droite aussi et immédiatement en avant des cellules ciliées anales (fig. 8, pl. XII).

Pendant que ces modifications se produisent dans le tube digestif, l'aire vélaire donne latéralement deux invaginations ectodermiques, au fond desquelles se constituent par épaissement les centres cérébraux (fig. 10 et 9, pl. XII). Les yeux naissent en dehors de ces derniers, en même temps et par un mode semblable.

Les cellules endodermiques (bien visibles ventralement, en avant du vitellus : fig. 8) donnent naissance à un vaste estomac en avant et à l'intestin en arrière (fig. 6, 7), ce dernier s'unissant à l'invagination procotodaeale (fig. 10). Aux dépens des deux côtés de la paroi stomacale se forment les foies (fig. 11).

Toute cette partie postérieure du tube digestif continue à subir une torsion régulière vers la droite par la face ventrale : le vitellus arrive ainsi finalement sur la droite (fig. 12, 13); il n'intervient en aucune façon dans la constitution des lobes hépatiques <sup>(1)</sup>, puisque ceux-ci sont déjà bien développés (aux dépens de la paroi stomacale), alors que le vitellus est encore toujours existant. Ce dernier reste finalement sur le côté droit, plus dorsal et plus postérieur que le lobe droit du foie; une seule fois (fig. 12) il a été trouvé formé de deux sacs distincts. Puis il se réduit de plus en plus, ainsi que sa surface de contact avec l'estomac (au côté droit de celui-ci); il finit par disparaître avant l'éclosion, ses dernières granulations passant dans l'estomac qu'elles peuvent emplir entièrement (fig. 14) de même que les deux lobes hépatiques (le gauche surtout). La partie postérieure de l'estomac est ciliée comme l'intestin, de sorte qu'on observe alors dans ce premier organe un mouvement continu (dans le sens des aiguilles d'une montre, si l'on regarde l'embryon par le côté ventral ou droit); à ce moment il y a aussi un courant dans les lobes hépatiques.

La différence de taille entre ces deux derniers est d'abord (fig. 12, 13, 14) beaucoup moindre que plus tard (fig. 16), où le lobe droit reste bien

---

(1) Contrairement à l'opinion de FISCHER (Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes. *Bull. scientif. de la France et de la Belgique*, t. XXIV, p. 297).

plus petit que le gauche, ce dernier se plaçant seul dans la spire de la coquille. La partie initiale de l'intestin est fortement pigmentée.

Pendant que se constituent les lobes du foie, une invagination ectodermique, au centre de la face ventrale du pied, donne naissance à la glande pédieuse ventrale, dans laquelle se formeront plus tard, chez les femelles, les coques ovigères. Dans la partie antérieure du pied, les centres pédieux ont apparu latéralement, par épaissement ectodermique (fig. 13).

L'osphradium se montre comme une saillie ciliée et pigmentée, au côté gauche de la cavité palléale. Au fond de celle-ci, le rein définitif est constitué et fonctionne avant la résorption complète du vitellus (fig. 13) et alors que les reins larvaires sont encore bien développés; il montre bientôt des concrétions pareilles à celles de ces derniers.

Les tentacules sont remarquables par leur asymétrie : le droit se développe d'abord (fig. 13), et, au moment de l'éclosion, il est encore seul, grand et long (fig. 16.); et cette asymétrie persiste après l'éclosion, pendant les premiers temps de la vie larvaire, où le tentacule gauche est encore très petit.

Un sinus contractile superficiel a apparu comme dans *Purpura*, d'abord hors de la cavité palléale, sur le côté droit; il est amené ultérieurement, par la torsion, sur la face dorsale dans la région nuchale (fig. 13); la musculature en treillis n'y est pas aussi bien marquée que chez *Purpura*; ses battements, un moment synchrones avec ceux du cœur définitif (quand celui-ci devient fonctionnel [fig. 13], après la résorption du vitellus), diminuent rapidement en nombre.

La coquille larvaire, au moment de l'éclosion, est pourvue d'un bec ou rostre dorsal, entre les deux lobes du vélum (un rostre analogue existe dans beaucoup de coquilles larvaires de *Rachiglosses* [*« Sinusigera »*] et reste souvent visible sur les premières portions de la coquille adulte). Le vélum, très saillant, porte sur son pourtour une bande pigmentée brunâtre et une rangée de cils courts en arrière de la rangée principale (fig. 13 et 16).

Des monstres doubles sont assez fréquents (jusqu'à quatre dans une même coque); ils peuvent vivre au moins jusqu'au stade à vélum bien développé; ils sont toujours soudés par deux points homologues, mais orientés en sens inverse, le plus souvent (fig. 17).



### XI. *Buccinum undatum*.

Je n'en ai jamais eu de ponte en place, mais seulement des masses d'œufs rejetés sur la plage, au printemps et en été; toujours les embryons qui s'y trouvaient étaient déjà très avancés. J'ai pu constater le petit nombre d'embryons dans chaque coque, et avec eux, plusieurs centaines d'œufs stériles (non agglomérés) qu'ils dévorent.

Dans le stade où l'anús est encore en arrière, le vélum est déjà fort développé. La branchie apparaît comme chez *Purpura*; de même que chez les autres Rachiglosses, il se forme par invagination, vers le centre de la surface pédieuse, une glande ventrale, qui s'atrophie et disparaît chez l'adulte.

Le développement du système nerveux est remarquable par l'existence d'un organe apical qui persiste assez longtemps, et se voit bien sur les coupes, entre les deux ganglions cérébraux, au milieu de leur commissure (fig. 13, pl. X). Les embryons éclosent avec la forme de l'adulte.

### XII. Pontes de Rachiglosses.

On sait que ces Gastropodes déposent leurs œufs dans des coques coriaces, isolées ou réunies. Pour beaucoup de ces pontes, on ignore encore à quel genre elles appartiennent; il est donc intéressant de rechercher leur origine, quand elles renferment des embryons assez âgés pour qu'ils aient déjà une petite radula.

Une ponte trouvée à Banyuls, sur des *Avicula*, par mon ami Caullery, se trouvait dans ce cas. Le nombre des embryons y est très réduit (fig. 15, pl. X); leur radula est caractéristique du genre *Fusus*: on peut sans hésiter rapporter cette ponte à *F. rostratus*.

Chaque coque est isolée, non pédonculée, circulaire, aplatie, plan-convexe, à bord irrégulier, offrant parfois un prolongement en rapport avec la forme du substratum. Cette coque s'ouvre par le centre de sa face convexe. Le développement doit y être long, comme chez *Purpura lapillus* et *Buccinum undatum*, car l'éclosion s'y fait avec la forme de l'adulte.



Une autre ponte de forme analogue a été trouvée sur des coquilles de *Lima* de l'océan Indien. Elle diffère surtout de la précédente par une sorte de bourrelet rayonnant, allant de la future ouverture centrale au bord extérieur; les embryons sont également peu nombreux (fig. 16, pl. X) et montrent qu'ils éclosent avec la forme adulte. Ils possèdent une radule de *Fusus*.

### XIII. *Patella vulgata*.

Cette espèce émet ses œufs isolés jusqu'à la fin de l'hiver. Une seule fois, il y a longtemps, j'ai pu séjourner assez tôt à la mer, pour trouver des individus ayant encore des œufs mûrs dont j'ai provoqué la fécondation artificielle.

Mes observations n'ont porté alors que sur les premiers stades et sur la larve, très particulière, qui n'a jamais été vue que par Patten <sup>(1)</sup>.

Patten n'indique pas l'espèce qu'il a étudiée à Trieste; c'est probablement *P. caerulea*, *P. vulgata* n'existant pas dans la Méditerranée. Ceci peut expliquer de petites différences à l'origine du développement.

*P. vulgata* (Wimereux) pond des œufs dont la membrane vitelline épaisse laisse un micropyle moins largement ouvert et surtout moins profond que chez l'espèce méditerranéenne. La première segmentation est toujours égale (fig. 28, pl. VI) (parfois inégale : Patten). La segmentation des deux premiers blastomères n'est pas toujours simultanée, mais égale (fig. 29). Au stade 8, les quatre cellules ectodermiques sont sensiblement égales aux quatre cellules endodermiques (fig. 30), disposition exceptionnelle parmi les Gastropodes et qui est probablement spéciale aux Docoglosses, disposition d'ailleurs primitive, concordant avec le rang phylogénétique de ce groupe.

Les jeunes larves sont remarquables par leur coquille, dont la courbure originelle est exogastrique ou à enroulement dirigé vers le dos (fig. 31, pl. VI). J'insiste sur cette particularité de la jeune larve, parce qu'elle a été

---

(1) PATTEN, The embryology of *Patella* (Arb. Zool. Inst. Wien, Bd VI, pl. XVIII, fig. 58).

considérée comme « pathologique » par Plate <sup>(1)</sup> : or elle est constante chez toutes les larves, parfaitement saines, que j'ai élevées dans des conditions tout à fait hygiéniques, telles qu'aucun développement anormal ne s'est produit.

#### XIV. *Philine punctata*.

J'ai trouvé une fois, à Wimereux, pendant l'été, une ponte de cette espèce. Elle est globuleuse, consistant en une masse « gélatineuse », transparente, de 2 millimètres de diamètre environ, à œufs disposés en rangée transversale; cette ponte était fixée sous une pierre, à l'extrême limite inférieure des plus basses mers.

Les œufs les plus jeunes étaient déjà au stade 8 (fig. 10, pl. XIII); on peut y voir que le premier quartette ectodermique y naît dextrotropiquement; les quatre macromères ne sont pas inégaux, comme les figure Guiart <sup>(2)</sup> dans *P. aperta*.

La segmentation se continue, égale et régulière, et il se constitue une *gastrula* à endoderme jaunâtre, dont le blastopore est bientôt fermé.

Le cercle cilié vélaire apparaît en même temps que les cellules anales font saillie, tout en arrière, sur la ligne médiane (fig. 11, pl. XIII); les premiers organes qui se montrent à ce stade sont l'invagination coquillière, à l'antipode du point où s'est fermé le blastopore, et la glande anale, au point opposé au centre de l'aire vélaire, mais sur le côté droit en avant des cellules anales. Cette grosse glande anale est rouge orangé et a apparu plusieurs fois en deux parties qui se réunissent ultérieurement en forme de V (fig. 12).

---

(1) PLATE, Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. *Zool. Jahrb. (Anat. und Ontog.)*, Bd IX, 1893, p. 183.

(2) GUIART, Contribution à l'étude des Gastéropodes Opisthobranches. *Mém. de la Soc. zool. de France*, t. XIV, 1901, p. 162, fig. 199. — Lacaze-Duthiers et Pruvôt renseignent au contraire l'égalité des quatre macromères (Sur le développement de la *Philine aperta*. *Association française pour l'avancement des sciences*, 6<sup>e</sup> session, 1887, p. 644). — La même égalité des macromères a d'ailleurs été observée aussi dans une forme voisine (SMALLWOOD, Natural History of *Haminea solitaria*. *Amer. Nat.*, t. XXXVIII, 1904).



A un état plus avancé, l'ectoderme forme en arrière du vélum, sur les côtés, les deux reins larvaires, puis, par quatre invaginations presque simultanées, les otocystes, le stomodaeum et le proctodaeum : ce dernier, au côté ventral et postérieur de la glande anale, le premier, au point où le blastopore s'est fermé. Pendant que les otocystes se creusent dans les côtés du pied, celui-ci devient plus saillant (fig. 12), et développe une pointe médiane postérieure qui se conserve assez longtemps, comme chez *Philine aperta*. L'opercule, sécrété sur la face postérieure, est paucispire.

Une torsion tout à fait identique à celle des Streptoneures, caractérise cette phase de l'évolution de *Philine* : elle déplace la coquille de la face dorsale vers la face ventrale par la gauche, et l'anús et la glande anale, de la face ventrale vers la face dorsale par la droite.

La glande anale change de coloration et devient d'un noir intense; elle est alors plus dorsale et plus céphalique que le rectum (fig. 13, pl. XIII); elle n'est pas l'ébauche du rein définitif, dont elle n'a ni l'origine, ni les rapports; elle est homologue à la glande anale des Pleurobranches et des Nudibranches (voir plus loin).

Les deux foies se différencient de la paroi stomacale, le gauche étant de beaucoup le plus gros (fig. 13). La cavité palléale se creuse au côté droit et possède d'abord une ouverture un peu étroite. La larve âgée montre une tache pigmentaire noire sur le côté droit du pied (fig. 14). Je n'ai pu suivre la métamorphose des larves, qui sont toutes mortes quelques jours après l'éclosion.

## XV. *Cymbulia peroni*.

Cette espèce pond en aquarium, au mois d'avril (Villefranche).

L'œuf est caractérisé par trois zones bien nettes, perpendiculaires à l'axe joignant les deux pôles, formatif et végétatif (fig. 15, pl. XIII) : une zone claire, au pôle formatif, une zone à fines granulations, et une troisième zone à grosses granulations occupant tout l'hémisphère végétatif.

Les œufs fraîchement pondus, et ayant émis leurs globules polaires,



montrent les deux gros pronucléi (fig. 15, pl. XIII), qui paraissent encore beaucoup plus gros dans les œufs préparés <sup>(1)</sup>.

Il y a souvent trois globules polaires (fig. 22). La segmentation est inégale (fig. 16). Des deux premiers blastomères, le plus petit (CD) est d'abord segmenté (fig. 17). Au stade 4, on voit la cellule D plus petite que les trois autres, et sans vitellus (fig. 18). Un sillon sépare les cellules C et D, aux pôles formatif et végétatif.

Le premier quartette ectodermique naît dextrotropiquement (fig. 19); le deuxième, laeotropiquement (fig. 20), donnant le stade 12. Au stade suivant, les cellules ectodermiques du premier quartette se sont divisées à leur tour (fig. 21).

L'œuf, tout en se divisant régulièrement, conserve son aspect asymétrique, dû à l'inégalité des macromères. Avant l'invagination complète de l'ectoderme, on peut déjà voir les cellules ectodermiques vélaires distinctes de leurs voisines (fig. 22); à ce stade, la cellule « initiale du mésoderme » est divisée en deux cellules symétriques, origines des deux trainées mésodermiques latérales.

## XVI. *Aplysia punctata*.

Le genre *Aplysia* est, parmi les Gastropodes, un de ceux dont on a le plus étudié l'embryologie (Lankester, Manfredi, Blochmann, Mazzarelli, Carazzi, Georgevitch, Fujita, Saunders et Poole), parce que ses pontes peuvent s'obtenir sans peine, en quantité considérable. *A. punctata* pond en aquarium, au printemps (Villefranche).

Les coques de la ponte renferment usuellement six œufs. Il y a souvent trois globules polaires. La segmentation est inégale (fig. 23, pl. XIII); quelques heures après la ponte, l'œuf est au stade 2. La segmentation des deux premiers blastomères se fait suivant des axes qui ne sont pas parallèles; il arrive fréquemment que le plus petit blastomère (CD) se divise avant

---

<sup>(1)</sup> NEKRASSOF, Analyse des Reifungs- und Befruchtungsprozesses der Eies von *Cymbulia Peronii*. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd LXXIII, 1909, pl. XXXVIII, fig. 41.

l'autre (fig. 24). Au stade 4, on observe un sillon entre B et D, au pôle végétatif, et un sillon entre A et C, au pôle formatif (fig. 25, pl. XIII). Le premier quartette ectodermique est formé de très petites cellules; une fois, deux d'entre elles sont nées avant les autres (fig. 26, c, d, pl. XIII).

L'œuf conserve son asymétrie apparente, provenant de l'inégalité des macromères (voir les stades 12, 24, 30, pl. XIV, fig. 1, 2 et 3).

### XVII. *Tritonia plebeia*.

De cette espèce, qui vit sur *Alcyonium digitatum*, j'ai obtenu anciennement une ponte en captivité. J'y ai constaté alors que les œufs sont petits et opaques, et qu'ils émettent trois globules polaires. La segmentation est égale et régulière. L'éclosion se fait au bout de huit à neuf jours (en juillet); les larves ressemblent à celles des Doridiens ci-après. La coquille embryonnaire a beaucoup d'analogie avec celle des *Philine*: elle se distingue surtout de celle des autres Nudibranches, par le fait que le bord columellaire de l'ouverture ne touche pas la partie voisine du premier tour de spire.

### XVIII. Doridiens.

J'ai pu étudier le développement chez *Ancula*, *Goniodoris*, *Polycera* et dans deux espèces de *Doris*. Les pontes des deux derniers se reconnaissent bien à leur forme en ruban aplati, assez élevé, tandis que celle de *Polycera* et d'*Ancula* est plus étroite, et celle de *Goniodoris*, presque cylindrique.

1° *Polycera ocellata*. — Cette espèce pond en été, sous les pierres. Les œufs les plus jeunes que j'ai pu voir étaient déjà au stade 4 (fig. 4, pl. XIV): ils montraient que les deux premiers blastomères ont leurs axes de segmentation perpendiculaires. La segmentation se poursuit normalement, les cellules endodermiques restant assez grosses (fig. 5 et 6, pl. XIV). Je n'ai pas suivi tous les stades successifs, menant à l'invagination de ces dernières. La gastrula qui se forme après cette phase, est caractérisée par un très long



blastopore (fig. 7, pl. XIV), dont la fermeture se fait d'arrière en avant; pendant cette fermeture, on remarque que sa partie postérieure est déviée vers la droite (fig. 8). Le blastopore finit par être très antérieur et fort étroit (fig. 9). Après sa fermeture, l'embryon est un trochophore, montrant, outre son cercle cilié, l'invagination coquillière et l'enfoncement stomodaeal (fig. 10).

Cet embryon devient un véliger typique, sur lequel on peut voir que l'anus est primitivement en arrière, avant que la torsion le mène dorsalement et en avant; la glande anale se développe dorsalement au rectum (fig. 11) et le foie gauche apparaît avant le droit.

**2° *Ancula cristata*.** — On trouve les pontes au commencement du printemps. Le premier globule polaire est souvent divisé (fig. 12, pl. XIV); la segmentation est égale (fig. 13). Les deux premiers blastomères se divisent suivant des axes perpendiculaires (fig. 14) pour conduire au stade 4 (fig. 15). Les divers stades successifs sont normaux et pareils à ceux d'autres Doridiens (fig. 16).

La *gastrula*, à long blastopore (fig. 17), est pointue à l'extrémité antérieure. Les stades qui suivent la fermeture du blastopore sont analogues à ceux des formes voisines.

Dans les embryons âgés, on constate l'existence de reins larvaires post-vélaires (fig. 18) et la torsion du muscle columellaire. L'intestin est conduit dorsalement par le côté droit, accompagné par une grosse glande anale (fig. 19); le vélum montre une seconde rangée, postérieure, de cils.

**3° *Goniodoris nodosa*.** — Les pontes, formant des cercles incomplets, sont déposées au commencement du printemps, sur des Molgules et autres Ascidies.

Exceptionnellement, le premier globule polaire se divise. Les deux premiers blastomères sont égaux (fig. 20, pl. XIV); ils se segmentent suivant des axes perpendiculaires entre eux et à l'axe de la première segmentation (fig. 23, pl. XIV). Parfois l'un de ces deux premiers blastomères se divise avant l'autre (fig. 21, 22), donnant ainsi un stade 3 temporaire. Le premier quartette ectodermique naît dextrotropiquement (fig. 24), et le deuxième,

laeiotropiquement (fig. 25). Après le stade 24 (fig. 26), la cellule *4d* (initiale du mésoderme) naît du macromère D.

Après l'invagination de l'endoderme, il se forme la même gastrula aplatie et à long blastopore, que chez *Polycera*. Et la même transformation de celle-ci y donne un embryon trochophore, à épaissement ectodermique coquillier; cet embryon, très opaque, montre presque aussitôt un enfoncement stomodæal, à l'endroit où s'est fermé le blastopore de la gastrula (fig. 1, pl. XV).

Le développement de la coquille montre de bonne heure l'existence de la torsion, qui déplace son sommet vers la gauche (fig. 2, pl. XV). Les divers organes apparaissent de la même manière et dans le même ordre que chez les autres Doridiens (voir *Doris bilamellata*); le véliger porte deux reins larvaires globuleux; la cavité palléale, qui est devenue dorsale à la fin du développement embryonnaire, a d'abord une ouverture étroite (fig. 3, pl. XV). La coquille embryonnaire ressemble un peu à celle des *Tritonia* (fig. 4, pl. XV).

4° *Doris bilamellata*. — Les pontes se rencontrent pendant tout le printemps et tout l'été. Il arrive parfois qu'il y ait deux œufs dans une même coque de la ponte, ce qui est très rare chez les autres Doridiens.

Le développement, dans les divers genres de Doridiens, est assez uniforme; on peut prendre *D. bilamellata* comme type, sans s'appesantir sur les autres. Le premier globule polaire se divise souvent (fig. 6, pl. XV); les œufs, rendus très opaques par leur vitellus (fig. 5), se segmentent très également; les deux premières cellules se divisent simultanément, mais leurs axes de segmentation ne sont pas parallèles et sont sensiblement perpendiculaires, comme le montre l'orientation des quatre premières cellules lorsqu'elles viennent de se séparer (fig. 8, 9) ou l'orientation des noyaux à l'intérieur des deux cellules non encore complètement segmentées (fig. 7).

La segmentation suit le mode « spiral » normal, les trois premiers quartettes ectodermiques étant alternativement dextrotropiques (fig. 10, pl. XV) et laeotropiques (fig. 11 et 14). Il arrive assez souvent que les quatre ectomères du premier quartette ne se divisent pas simultanément : on observe ainsi des stades 13 (fig. 12) et 14 (fig. 13). Les cellules du



deuxième quartette ectodermique sont proportionnellement plus petites que chez *Polycera* et *Ancula*, où elles sont très grosses. Dès le stade 20, l'endoderme est déjà tout à fait caché par l'ectoderme, quand on considère l'œuf par son pôle formatif; après le stade 24, la cellule endodermique D donne la cellule 4d, et l'invagination de l'endoderme se poursuit.

La gastrula qui se produit ainsi est aplatie, pointue en avant (fig. 17) et à long blastopore étroit. Pendant la fermeture de ce dernier, on peut voir sa lèvre gauche empiéter sur la droite et causer ainsi l'obliquité du blastopore (fig. 17). La fermeture gagnant d'arrière en avant, le reste du blastopore est finalement très antérieur, voisin de la partie antérieure de la cavité endodermique.

Quand le blastopore est fermé, un cercle antérieur de cellules légèrement saillantes se couvre de cils et transforme le jeune embryon en trochophore (fig. 18); en même temps, vers le point opposé à celui où s'est clos le blastopore, l'ectoderme forme un épaississement qui s'enfonce (fig. 18) et constitue l'invagination coquillière.

A la face sur laquelle la bouche primitive s'est close, une saillie forme l'ébauche du pied (fig. 19); les cellules anales, qui ont apparu en arrière de l'extrémité postérieure du blastopore primitif, sont déjà déviées vers la droite, et deviennent plus saillantes (fig. 19). En arrière du bord ventral du vélum, un enfoncement stomodaeal constitue la bouche définitive et va s'ouvrir dans la cavité endodermique. En même temps que la coquille s'étend et voit son sommet dévié vers la gauche, le pied devient plus volumineux, et forme de chaque côté une invagination otocystique. Le vélum fait davantage saillie et acquiert à son bord postérieur une seconde rangée de cils courts (fig. 20 et 22). La rotation de l'embryon est rétrograde, comme dans tous les Doridiens.

En arrière du vélum, sur les côtes de la face dorsale, l'ectoderme constitue deux reins larvaires globuleux (fig. 23); le pied sécrète, par sa face postérieure non ciliée, un opercule transparent.

La cavité endodermique différencie, aux dépens de sa paroi, un lobe hépatique de chaque côté : le droit est le plus petit dès l'origine (fig. 22). L'anus s'est percé par une invagination proctodaeale, immédiatement en

avant des cellules anales; primitivement postérieur, il est transporté d'abord au côté droit (fig. 24), puis dorsalement en avant (fig. 23) : l'intestin est ainsi tout entier dans la moitié dorsale de l'embryon. Une glande anale, formée d'éléments ectodermiques, a pris naissance aux côtés de l'anus et s'est transportée avec lui au dos du rectum et en dedans de lui (fig. 23).

La cavité palléale, devenue plus profonde au cours du développement, est tout à fait dorsale dans les embryons un peu âgés (fig. 23); elle a une ouverture qui reste assez longtemps étroite (fig. 22).

La coquille, au moment de l'éclosion, est globuleuse, à ouverture large, comme dans les Doridiens en général, contrairement à celle des Éolidiens, qui est au contraire, d'habitude, allongée et à ouverture plus réduite. L'éclosion, chez *D. bilamellata*, a lieu quatorze jours après la ponte. J'ai pu conserver des véligers éclos, pendant plusieurs semaines, dans de l'eau provenant du large et renfermant du plancton microscopique; mais au bout d'un mois l'observation a dû prendre fin, et les larves ne s'étaient pas encore transformées. La même expérience a été faite avec des larves de *Tritonia* : elle a donné le même résultat.

5° *Doris pilosa*. — Les pontes s'en trouvent au printemps et en été. Chaque coque ne renferme qu'un seul œuf. La segmentation est égale et dextre, comme chez tous les Doridiens (fig. 4, pl. XVI); les deux premières cellules ne se divisent pas toujours simultanément (fig. 24, pl. XV); elles le font suivant des axes perpendiculaires (fig. 24, pl. XV, 2 et 3, pl. XVI). La segmentation, aussi loin qu'elle a pu être suivie, n'a pas montré de divergence avec *D. bilamellata*; les véligers des deux espèces sont également très semblables.

### XIX. *Eolis papillosa*.

Les pontes peuvent se récolter surtout en mars, avril et mai. Les œufs sont petits; il y en a normalement trois ou quatre par coque, rarement moins; parfois on en trouve cinq, six, sept ou huit : dans une même ponte, entre diverses coques à sept œufs, et plusieurs à huit, il y en avait une qui en contenait douze.



Je n'ai pu observer que des stades déjà un peu avancés de la segmentation. Il est vraisemblable que les précédents sont identiques aux états correspondants des autres *Eolis* ci-après.

La segmentation est dextre : les cellules endodermiques ne sont pas grosses (ce qui est en rapport avec la petitesse des œufs), et bien avant le stade 20, elles doivent être cachées au côté formatif par les cellules ectodermiques (fig. 5, pl. XVI). Il arrive que dans un même quartette de cellules ectodermiques, deux d'entre elles se segmentent avant les deux autres (fig. 6, pl. XVI), et ce peuvent être deux cellules ne provenant pas d'un même blastomère primitif. La cellule *4d* naît après le stade 24 (fig. 7). La multiplication des éléments ectodermiques, quand l'œuf comprend plus d'une cinquantaine de cellules, montre bien la « croix ectodermique » caractéristique qui constitue essentiellement la région vélaire des Mollusques (fig. 8, pl. XVI).

La gastrula, aplatie, est proportionnellement plus large antérieurement que dans d'autres Nudibranches (*Ancula*, *Doris*, etc.) (fig. 9). Par l'invagination endodermique, il s'est produit un blastopore allongé antéro-postérieurement; au travers de celui-ci sont visibles les cellules endodermiques qui tapissent la cavité d'invagination (fig. 10).

Le blastopore se ferme comme dans les Doridiens; la région vélaire s'entoure d'un cercle saillant cilié, et en même temps l'invagination coquillière étalée commence à sécréter une coquille en forme de verre de montre : ainsi se constitue un trochophore identique à celui des autres Eolidiens (par exemple : fig. 21, pl. XVI).

En arrière du point postérieur extrême du blastopore primitif, deux cellules anales saillantes sont lentement entraînées vers la droite, tandis que le sommet de la coquille se déplace vers la gauche (fig. 11). La cavité digestive s'est rouverte par suite d'une invagination stomodaeale précoce.

Extérieurement, l'embryon se transforme par la saillie croissante du pied, qui produit sur sa face postérieure un opercule spiralé (fig. 13); par la saillie croissante du vélum sur lequel une deuxième rangée de cils (postérieure à la principale) se développe, aux dépens du revêtement cilié général de sa surface (fig. 12); par l'apparition et la croissance des reins larvaires

qui se chargent rapidement de concrétions colorées (tout comme dans d'autres Nudibranches, où ils ont été pris à tort, pour ce motif, pour des yeux).

Intérieurement, une cavité palléale d'abord peu profonde s'est creusée à droite et s'étend dorsalement (fig. 12), en conservant longtemps une ouverture assez étroite, au côté droit; la torsion embryonnaire du corps se manifeste par celle du muscle columellaire (fig. 12), dont les fibres qui viennent du côté droit et dorsal de la partie antérieure du corps, s'insèrent sur la coquille ventralement à celles qui se rendent aux parties antérieures plus ventrales : elles passent toutes ensemble entre le foie gauche et l'estomac. Le tube digestif a subi cette même torsion : l'intestin est devenu entièrement dorsal, se terminant au côté droit, au point le plus postérieur de l'ouverture palléale, et ayant entraîné à son côté dorsal la glande anale née avec lui sur la face ventrale de l'embryon trochophore.

La coquille, au moment de l'éclosion, n'a pas la forme allongée qu'on lui trouve chez d'autres Éolidiens et *Dendronotus*; elle est plus orbiculaire (fig. 13), quoique moins large que celle des Doridiens.

## XX. *Eolis concinna*.

On trouve la ponte de cet *Eolis* au printemps, sur les Hydraires. Il n'y a qu'un seul œuf par coque; les œufs sont bien plus gros que ceux de *E. papillosa*, bien que l'adulte soit beaucoup plus petit.

Généralement, il n'y a que deux globules polaires; la segmentation est égale et dextre, comme on peut le voir dès la phase préparatoire au stade 4 (fig. 15, pl. XVI) : la partie formative de chaque blastomère s'incline dans le sens du mouvement des aiguilles d'une montre. Les micromères du premier quartette sont fort petits, comparativement aux suivants, presque aussi gros que les macromères (fig. 16). Ces premiers micromères se segmentent dextrotropiquement et après le stade 12, comme dans les autres Gastropodes (fig. 17). Après l'émission du troisième quartette, ce sont les micromères du second qui se segmentent laeotropiquement (fig. 18), donnant ainsi le



stade 24 (fig. 19). Je n'ai pas vu naître alors la cellule 4d, comme chez les autres Nudibranches, mais seulement après le stade 28. Presque chaque fois, quand les blastomères du deuxième quartette sont divisés de leurs premières cellules filles (1a', etc.), deux se divisent d'abord, et elles ne sont pas originaires du même blastomère originel du stade 2 (fig. 20).

La gastrula qui se forme ressemble strictement à celle de *E. papillosa*; quand le blastopore s'est fermé, l'embryon est un trochophore à enfoncement coquillier profond (fig. 21), déviant déjà vers la gauche (fig. 22), tandis que les cellules anales saillantes émigrent en sens inverse; l'endoderme montre une saillie intestinale tendant vers les cellules anales, près desquelles s'enfonce et se perce le proctodæum.

Le pied devient proéminent (fig. 25) et le vélum plus saillant; le jeune véliger, dont l'anus est alors percé (fig. 23), n'est pas court comme celui de *E. papillosa*, mais à axe dorso-ventral allongé (fig. 23 et 26); il en résulte que la coquille embryonnaire dont le sommet pointe en ce moment vers la gauche, sera allongée plus tard, dans le sens antéro-postérieur (fig. 1, pl. XVII).

Pendant que l'embryon accroit sa face dorsale (fig. 24, pl. XVI), apparaissent les otocystes, les reins larvaires (fig. 26) et l'opercule; la cavité endodermique donne ventralement, par ses deux faces, les sacs hépatiques, la portion centrale devenant l'estomac; le lobe droit du foie est encore en ce moment, sur la face ventrale de ce dernier. Mais la torsion qui se continue sans interruption, a produit celle du muscle columellaire (fig. 24, pl. XVI).

Dans les véligers âgés, on peut voir que l'intestin est devenu tout à fait dorsal, et que le foie gauche a grandi bien plus rapidement que le droit (fig. 1, pl. XVII); sa vaste cavité communique largement avec celle de l'estomac. Une cavité palléale profonde existe au côté dorsal.

## XXI. *Eolis coronata*.

Cette espèce pond au printemps et en été; on en obtient facilement des pontes en captivité. Il y a parfois deux œufs dans une même coque.

Le protoplasme est opaque et les noyaux sont fort clairs (fig. 2 et 4,

pl. XVII). Exceptionnellement, on observe trois globules polaires. La première segmentation est égale; les deux premières cellules se divisent suivant des plans perpendiculaires; il se forme entre les blastomères B et D, un petit sillon au pôle formatif (fig. 2, pl. XVII) et un long sillon au pôle végétatif (fig. 3).

La segmentation est du type dextre, les deux premiers micromères naissant dextrotrapiquement (fig. 4, pl. XVII), et le deuxième quartette, laotrotrapiquement (fig. 5), tandis que le troisième a de nouveau le même sens que le premier (fig. 6).

Après invagination de l'endoderme, il se forme une gastrula aplatie à blastopore allongé, du même type que dans les deux espèces précédentes.

L'embryon trochophore qui fait suite à la fermeture du blastopore est sensiblement pareil à celui de *E. papillosa*, avec les mêmes organes apparaissant dans le même ordre : champ vélaire cilié, épaissement coquillier, cellules anales; dès ce moment, commence le déplacement des organes aboraux produit par la torsion.

L'invagination stomodæale et la saillie pédieuse se réalisent ensuite. Au stade véliger, on voit que le vélum est pourvu, comme probablement chez tous les Nudibranches, de cils courts sur toute sa surface extérieure, en outre de ses grands cils.

L'évolution du tube digestif est pareille à celle observée dans *E. papillosa* : la glande anale y est très longue dans le sens ventro-dorsal. Les reins larvaires, d'apparition précoce, s'emplissent de granulations plus pigmentées encore que dans les deux espèces précédentes. La cavité palléale dorsale est profonde dans les embryons âgés. La coquille est globuleuse comme chez *E. papillosa*, ce qui concorde avec le fait que le jeune embryon n'est pas allongé dorso-ventralement. L'éclosion se fait le huitième ou le neuvième jour (en été).

## XXII. *Eolis drumondi*.

Cette forme pond au commencement du printemps, comme les *Eolis* précédents et *E. smaragdina*, etc. Je n'en ai observé que les premiers stades



du développement, qui sont d'ailleurs très conformes à ceux des autres *Eolis*, mais qui m'ont montré plus nettement certains détails.

La première division est sensiblement égale (fig. 9); le premier globule a parfois une tendance à se partager, sans arriver jusqu'à la complète division (fig. 7, pl. XVII). Comme chez *E. coronata*, le protoplasme opaque laisse bien distinguer les noyaux (fig. 8), avant que la division parfaite de la cellule soit accomplie (fig. 8). La segmentation des deux premières cellules ne se fait pas suivant des plans parallèles, mais bien suivant des plans inclinés l'un sur l'autre, ou même perpendiculaires (fig. 10, 11).

La segmentation est dextre, et toutes les phases s'en passent suivant le même mode que dans les autres Nudibranches (fig. 13). Après le stade 24, le macromère D donne le premier un blastomère de la quatrième génération : c'est la cellule 4d, origine du mésoderme (fig. 14 et 15).

### XXIII. *Amphorina olivacea* (1).

J'en ai trouvé la ponte en été (c'est également en plein été que j'ai rencontré autrefois la ponte d'un autre *Amphorina* : *A. caerulea*, dans laquelle je n'ai pu observer que le stade véliger).

Cette espèce a pondu en captivité, après quatre jours d'isolement, alors que l'individu considéré avait été pris en liberté auprès d'une ponte qu'il venait de déposer : un seul accouplement suffit donc à plusieurs pontes successives. Les œufs sont très opaques; ils émettent deux globules polaires. Les quatre premiers blastomères sont strictement égaux; à la fin du premier jour, les œufs étaient déjà au stade 12. La segmentation est dextre et s'accomplit régulièrement avec les mêmes caractères que chez les autres

---

(1) Bergh, qui multiplie à l'infini les subdivisions génériques parmi les Nudibranches, a rangé cette forme dans le genre *Cratena*, à otocystes renfermant des otoconies, et appartenant à la sous-famille *Cratenidae*; or, il n'y a pas de doute que cette espèce doit entrer dans les *Tergipedinae*, par ses caractères adultes (notamment ses otocystes à otolithes) et par les caractères de ses embryons, notamment par l'apparition des yeux avant l'éclosion. Cet Éolidien est un *Amphorina*; c'est aussi ce classement qu'adopte Eliot (ALDEN et HANCOCK, The British Nudibranchiate Mollusca. Ray Society, 1910, part VIII, p. 173).

Éolidiens (fig. 16). Au troisième jour, il est constitué une gastrula aplatie et allongée, à long blastopore. Le trochophore qui en dérive, par fermeture du blastopore, est pareil à celui de *Eolis concinna*, par exemple; les jeunes véligers sont caractérisés par l'allongement de leur axe dorso-ventral (fig. 17, 18); leur côté dorsal, surtout, est saillant; l'anús s'y perce très en arrière et un peu à droite (fig. 17, pl. XVII), et la glande anale apparaît à son côté dorsal.

Alors que chez les Nudibranches en général les yeux n'apparaissent sur la larve qu'après l'éclosion, ici, ils se montrent relativement très tôt, chez des véligers encore jeunes (fig. 18, pl. XVII); ils sont situés profondément et ne prennent pas naissance par invagination superficielle; ils sont visibles de tous côtés, et leur pigment est rougeâtre <sup>(1)</sup>.

Les deux moitiés du vélum sont profondément séparées dorsalement (fig. 19, pl. XVII): leur bord postérieur porte une rangée de cils courts (fig. 20). Sur la « nuque », en arrière des yeux, s'observent de bonne heure les deux reins larvaires, dont les concrétions colorées peuvent faire croire, à première vue, à une seconde paire d'yeux (fig. 19, 20, pl. XVII).

Les véligers âgés montrent un opercule, et une profonde cavité palléale dorsale, où toute la partie antérieure du corps se rétracte avec la plus grande facilité (fig. 19, 20). A cette phase, l'extrémité postérieure du pied porte quelques très longs cils, au milieu du revêtement cilié uniforme (fig. 20). Pendant le développement embryonnaire, la torsion affecte en même temps le tube digestif et le muscle columellaire (fig. 20), dont les fibres venant de la

(1) Un autre *Amphorina* (*A. caerulea*) possède aussi des yeux avant l'éclosion (TRINCHESE, *Æolididae* e famiglia affini. *Atti Accad. Lincei*, série 3; *Mem. fis. math. e nat.*, vol. XI, pl. LXXVI, fig. 1). — *Galvina exigua* (ou *Tergipes lacinulatus*) est dans le même cas (SCHULTZE, Ueber die Entwicklung des *Tergipes lacinulatus*. *Arch. für Naturgesch.*, Bd XV, 1849, fig. 1); et j'ai observé autrefois, sur des embryons prêts à éclore, qu'il en est de même chez *Galvina picta*. — Enfin, *Tergipes edwardsi* a également les yeux développés avant l'éclosion (NORDMANN, Essai d'une monographie du *Tergipes Edwardsii*. *Ann. Sc. nat. Zool.*, sér. 3, t. V, p. 151). — Toutes ces formes appartiennent exclusivement à la sous-famille des Tergipedinae: c'est donc dans celle-ci seulement, parmi les Éolidiens, que ce phénomène se produit; chez les Doridiens, la chose n'a été signalée que pour *Chromodoris* (Rho) et *Polycera quadrilineata* (Mazzarelli).



partie dorsale du corps, sont insérées sur la coquille, ventralement aux autres; la direction des fibres fait bien voir que la torsion va de la face ventrale à la dorsale par le côté droit.

#### XXIV. *Tergipes despectus*.

La ponte s'en trouve, au printemps, sur les *Obelia*; elle est plus ou moins globuleuse et contient un peu plus de soixante-cinq œufs, un seul dans chaque coque.

Le premier globule polaire est parfois divisé en deux; les pronuclei mâle et femelle sont bien visibles sans préparation lorsque les deux globules polaires viennent d'être émis (fig. 24, pl. XVII). Il y a exceptionnellement une légère inégalité entre les deux premières cellules, mais cette inégalité de cellules d'un même groupe ne se remarque jamais plus tard. Les plans de segmentation des deux premières cellules sont perpendiculaires (fig. 22, pl. XVII).

La segmentation est parfaitement régulière et du type normal; elle n'est nullement irrégulière, comme celle que décrit et figure Selenka chez *Tergipes claviger* <sup>(1)</sup>. Il arrive bien que des segmentations irrégulières se produisent, mais alors les œufs en question ne se développent pas davantage et sont manifestement pathologiques, comme dans d'autres mollusques. Parfois deux des quatre premiers blastomères se divisent avant les deux autres et donnent un stade 6: ce sont alors deux cellules voisines, provenant d'un même blastomère primitif du stade 2. La segmentation est dextre; ses divers stades ne diffèrent aucunement des correspondants chez *Amphorina cærulea*.

Les jeunes véligers présentent le même allongement ventro-dorsal que Selenka a déjà reconnu dans *T. claviger*. Cet allongement annonce pour plus tard une coquille embryonnaire allongée (fig. 4, pl. XVIII). Le

---

(1) SELENKA, Entwicklung von *Tergipes claviger*. *Nied. Arch. für Zool.*, Bd 1, p. 2, pl. 1, fig. 2 et 3.

véliger âgé est constitué comme chez l'espèce précédente, avec les mêmes reins larvaires, le même cercle postérieur de cils courts au vélum, le même muscle columellaire tordu et la même cavité palléale dorsale très profonde (fig. 1, pl. XVIII). L'individu représenté est légèrement rétracté, et par suite de cette rétraction, l'intestin, normalement dorsal, présente une anse dirigée ventralement. Le pied montre à la partie postérieure quelques longs cils isolés.

## XXV. *Dendronotus arborescens*.

Les pontes s'en rencontrent à Wimereux, pendant les mois de mars et avril, sur *Sertularia argentea*.

L'œuf émet toujours trois globules polaires; le premier est en effet divisé au stade 2 de l'œuf et souvent avant (fig. 2, 3, pl. XVII). La première division est égale (fig. 3); cependant, parfois l'une des deux premières cellules est divisée avant l'autre (stade 3 temporaire). Le stade 4 est atteint par la division des deux premières cellules suivant des plans perpendiculaires; à ce stade, un sillon assez long sépare les cellules B et D au pôle formatif, tandis qu'elles ne sont séparées que par un court sillon au pôle végétatif.

Alors, comme dans tous les autres Nudibranches étudiés, chacune des quatre premières cellules donne dextrotropiquement un premier micromère (fig. 4, 5, pl. XVIII), et puis, laeotropiquement, le deuxième quartette ectodermique (fig. 6). Ensuite les micromères du premier quartette fournissent dextrotropiquement les cellules  $1a^2$ ,  $1b^2$ , etc. (fig. 7), et ceux du deuxième quartette, laeotropiquement, les cellules  $2a^2$ ,  $2b^2$ , etc. (fig. 8). Les macromères à leur tour donnent un troisième et dernier quartette ectodermique. Alors, au stade 24, apparaît  $4d$ . Puis se redivisent, laeotropiquement, les micromères du premier quartette (fig. 9). Je n'ai pu suivre la segmentation plus loin que ce point (stade 29).

Les œufs plus âgés que j'ai observés étaient déjà des gastrulas aplaties, à long blastopore, de la même forme que chez les Eolidiens précédents,



surtout *Amphorina* et *Tergipes*. Après la fermeture du blastopore, apparaissent le vélum, l'invagination coquillière et le stomodæum. La coquille est rapidement déplacée vers la gauche et est d'abord en forme de bouclier entouré par le bord épais du manteau (fig. 10, pl. XVIII).

Les jeunes véligers ont le vélum et le pied à l'extrémité du petit diamètre, c'est-à-dire qu'ils sont allongés dans le sens ventro-dorsal, comme chez les *Tergipedinæ* ci-dessus et *Eolis concinna* (fig. 23, 26, pl. XVI, et fig. 17, 18, pl. XVII). A la fin de la croissance embryonnaire, c'est l'axe antéro-postérieur qui est devenu le plus grand : il en résulte que la coquille change successivement de forme, suivant le stade (fig. 13, pl. XVIII, 1, 2, 3 et 4).

L'embryon acquiert de bonne heure une paire de reins larvaires (fig. 10) ; quand le pied est devenu saillant, il sécrète un opercule (fig. 11, 12), qui n'a pas été vu par Hancock <sup>(1)</sup> et qui est spiralé, comme celui de *Eolis papillosa*.

Le tube digestif se constitue et se tord comme dans les autres Nudibranches ; le lobe gauche du foie possède une cavité particulièrement vaste chez l'embryon âgé (fig. 12) ; le contenu stomacal y passe, comme dans les adultes, et le mouvement ciliaire à l'intérieur de l'estomac est le même qui s'observe dans divers autres Gastropodes au même âge.

Ainsi que le tube digestif, le muscle columellaire montre sa torsion (fig. 12) ; outre ses faisceaux droit et gauche au vélum et ventral, au pied, il envoie un mince filet à l'estomac, comme on peut le voir parfois aussi dans les *Tergipes*.

Le vélum possède à son bord postérieur une seconde rangée de cils plus courts que ceux de la rangée antérieure (fig. 12). La cavité palléale, profonde (fig. 12), est située dorsalement.

Deux fois il a été observé des monstres doubles soudés par des points homologues, notamment par leurs coquilles.

---

<sup>(1)</sup> ALDER and HANCOCK, A Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca, genus *Doris*, p. 13.

XXVI. *Doto coronata*.

La ponte se trouve, à Wimereux en mars et avril, sur des *Sertularia* ; je ne l'ai jamais rencontrée en été, bien que Alder et Hancock l'indiquent comme observable jusqu'en août. Il se présente exceptionnellement deux œufs dans une même coque de la ponte.

Fréquemment, le premier globule polaire, déjà étranglé avant l'émission du second (fig. 14, pl. XVIII), se divise en deux (fig. 15). Parfois, des deux premiers blastomères, l'un se divise avant l'autre (fig. 16). Les plans de segmentation de ces deux premières cellules sont perpendiculaires (fig. 17). Au stade 4, on voit un assez grand sillon entre B et D, au pôle végétatif, mais au pôle formatif, ce sillon est presque nul (fig. 18). Une fois, des quatre premiers blastomères, l'un s'est divisé avant les autres, montrant déjà ses deux noyaux, avant que sa segmentation fût complète (fig. 18).

Le premier quartette naît dextrotropiquement (fig. 1, pl. XIX) : l'inclinaison des axes est visible avant la division (fig. 19, pl. XVIII). Le deuxième quartette ectodermique se forme laeotropiquement (fig. 20, pl. XVIII) ; puis se constitue le stade 16, par la nouvelle division, dextrotropique, des cellules du premier quartette ectodermique ; alors naît le troisième quartette ectodermique ; ensuite se divisent les cellules du deuxième quartette (fig. 22), et ainsi est atteint le stade 24.

L'invagination de l'endoderme produit une gastrula à long blastopore (fig. 2, pl. XIX), dans laquelle l'opacité du vitellus empêche de reconnaître les limites cellulaires. Après la fermeture progressive du blastopore, apparaissent l'invagination coquillière, les deux bandes vélaires latérales (discontinues dorsalement) et les cellules anales, postérieures (fig. 3, pl. XIX) ; l'invagination stomodæale et la saillie pédieuse suivent aussitôt ; la même torsion entraîne la coquille vers la gauche (où son sommet fait bientôt saillie) et les cellules anales à droite (fig. 3). L'axe dorso-ventral est allongé à cet état, comme dans les trois derniers genres (fig. 3). Les reins larvaires se voient chez les jeunes embryons et se conservent jusqu'à l'éclosion ; la



glande anale apparaît aussi de bonne heure, au côté dorsal des cellules anales. L'opercule se montre plus tard, d'abord très petit (fig. 4). L'éclosion a lieu vers le dixième jour. La rotation directe (« dextre ») des embryons est tout à fait exceptionnelle : le sens normal en est rétrograde.

## XXVII. Elysiens.

Les œufs y sont transparents et très clairs ; ce sont à peu près les seuls, avec ceux des formes pélagiques (Hétéropodes par exemple), où se voient facilement sur le frais (sans aucun artifice de préparation) divers détails de la caryocinèse : formation des globules polaires, pronuclei mâle et femelle, fuseaux et asters, etc. (fig. 6 à 9, etc., pl. XIX).

1° *Hermaea bifida*. — Pond sur les algues rouges, et presque toujours sur *Griffithsia* (Wimereux), dès la fin de juillet, et jusqu'au mois d'octobre. L'éclosion a lieu une dizaine de jours après la ponte.

Exceptionnellement, il y a parfois deux œufs dans une coque du ruban nidamentaire. Quelquefois, le premier globule polaire se divise en deux (fig. 7, pl. XIX). Il y a assez souvent une légère asymétrie des deux premiers blastomères (fig. 11). Ces derniers ne se divisent pas toujours simultanément ; alors le plus gros est assez souvent segmenté d'abord (fig. 15 et 16).

Il a été vu un stade à trois blastomères incomplètement différenciés, montrant trois asters réunis par trois fuseaux (fig. 14). Cette disposition ne paraît pas due à une polyspermie, mais simplement à la segmentation prématurée de l'un des blastomères primitifs dont les deux noyaux filles sont encore reliés, chacun par un demi-fuseau, au noyau de l'autre blastomère.

Les axes de segmentation des deux premiers blastomères ne sont pas parallèles, mais presque perpendiculaires ou fortement obliques (fig. 18), comme cela se reconnaît à l'orientation des deux paires de nouveaux noyaux et des deux paires de nouvelles cellules (fig. 19 à 22). Après la formation du stade 4, on peut voir deux sillons, presque égaux, entre B et D (au pôle formatif : fig. 26, pl. XIX ; au pôle végétatif : fig. 1, pl. XX).

La naissance des quatre micromères du premier quartette (*a, b, c, d*)

n'est pas toujours simultanée (fig. 23, 24); deux des quatre premiers blastomères se divisent parfois avant les deux autres (fig. 25, 26); dans ce cas, ces deux éléments proviennent d'une même cellule. Dans les segmentations suivantes, la même particularité peut se produire; de sorte que, outre les stades normaux de repos, 8, 12 (fig. 27, 28), 16 (fig. 30), etc., on peut rencontrer des stades 9, 10, 13, 15, 17 (fig. 29), 18 (fig. 3, pl. XX).

Après le stade 23, naît l'initiale du mésoderme, ou cellule entomésodermique, 4d (fig. 4, pl. XX), aux dépens de D; les trois autres macromères, A, B, C, se segmentant plus tard, l'endoderme et l'initiale du mésoderme formeront alors, sous le revêtement ectodermique, un amas de huit grosses cellules plus sombres (fig. 9).

Puis, de la cellule entomésodermique 4d proviennent, par divisions successives, deux grosses cellules mésodermiques et quatre cellules plus centrales, ou entéroblastes (fig. 10). Dans la suite, les deux grosses cellules mésodermiques donneront deux trainées latérales symétriques (fig. 13). Dès ce stade, les cellules vélaires commencent à se différencier par leur aspect (fig. 10).

La continuation de la segmentation conduit, vers la fin du deuxième jour, à une gastrula aplatie, à long blastopore. Celui-ci, ordinairement large, a ses bords formés par sept cellules endodermiques : 4a<sup>2</sup>, 4a<sup>1</sup>, 5a, 4b, 5b, 4c<sup>2</sup>, 4c<sup>1</sup>; puis celles-ci augmentant en nombre, le blastopore devient plus étroit et presque linéaire, seulement ouvert largement au pôle végétatif (fig. 5, pl. XX); petit à petit, ce blastopore se ferme d'arrière en avant (fig. 6, 7), par la soudure de ses deux lèvres; la lèvre gauche croît généralement plus que l'autre et produit l'obliquité du blastopore (fig. 7). Ce dernier, toujours plus antérieur (fig. 8), se rétrécit de plus en plus.

Au point opposé à ce reste du blastopore, un épaissement ectodermique (fig. 11) produit l'invagination coquillière (fig. 12); les cils des cellules du vélum apparaissent (fig. 14) et grandissent en même temps que s'étendent les bords de l'invagination coquillière (fig. 18).

Après cette transformation (4<sup>e</sup> jour), le blastopore se ferme et l'embryon commence à tourner (en sens rétrograde, quand on regarde l'extrémité orale). Les cellules anales, primitivement médianes, se déplacent vers la



droite (fig. 15, 17); une invagination stomodaeale s'enfonce (fig. 15) à la place où le blastopore s'est fermé. Le pied commence à faire saillie et deux invaginations latérales paires y constituent les sacs otocystiques. L'épaississement coquillier émigre lentement vers la gauche. Les otolithes apparaissent dans les otocystes; mais il y a bien des fois asymétrie sur ce point: souvent deux otolithes presque égaux dans un otocyste, et un seul dans l'autre; un otolithe d'un côté avant l'autre (généralement le droit); ou un otolithe d'un côté et plusieurs otoconies (trois ou davantage) de l'autre.

Le pied, de plus en plus spécialisé (fig. 16), sécrète son opercule; les reins larvaires se développent et s'emplissent de concrétions; le vélum devient plus saillant, et l'entéron se met en rapport avec l'œsophage, tandis que, au côté dorsal de l'intestin, se constitue la glande anale (fig. 15).

Enfin, vers le huitième jour, les deux foies et l'intestin sont différenciés; dans l'estomac on observe un mouvement ciliaire, de sens direct quand l'embryon est vu ventralement.

La cavité palléale se creuse de plus en plus profonde (fig. 18); la coquille alors vers son maximum de taille, est entièrement dans un même plan, son ouverture étant un peu plus haute à gauche qu'à droite (fig. 19).

2° *Elysia viridis*. — Pendant l'été, au moins dès les premiers jours de juillet, on peut en trouver quantité de pontes sur les algues rouges: *Chondrus*, etc.

La forme dite *Elysia aurantiaca* n'est pas une variété, mais une forme physiologique dépendant du substratum végétal. Des individus vert émeraude, conservés en captivité sur des algues rouges, deviennent exactement des *E. aurantiaca* en moins de trois semaines (dix-huit jours). Ce changement de couleur commence par la sole pédieuse et par la face extérieure des lobes latéraux. Les mêmes individus, remis sur des algues vertes, sont toutefois demeurés rougeâtres, surtout dans le bord extérieur de leurs lobes latéraux.

Un seul rapprochement suffit pour plusieurs pontes. Quelques jours après avoir pondu, à la suite d'un accouplement, un *Elysia* isolé pondit encore des œufs qui se développèrent (ce qui concorde avec ce que l'on observe chez d'autres Nudibranches notamment).

Les pontes sont enroulées dans le sens direct; la durée de la ponte est

au moins d'une demi-heure; elle se fait le plus souvent à la fin de la nuit, mais aussi parfois en plein jour : il n'y a donc pas ici de périodicité régulière que l'on observe chez certains Gastropodes pélagiques, *Cavolinia tridentata*, par exemple (coucher du soleil : Fol), ou chez *Neritina* (nuit : Blochmann).

Il y a assez souvent deux œufs dans une même coque de la ponte; ils se développent également bien tous deux. Parfois il s'en trouve de trois à six, et même exceptionnellement sept. L'éclosion se fait au bout d'une douzaine de jours.

La SEGMENTATION n'a guère été étudiée précédemment <sup>(1)</sup>. Il y a deux ou trois globules polaires; sur un œuf, j'en ai même observé quatre (fig. 20, pl. XX); dans ce cas, il semble que c'est la seconde moitié du premier globule polaire qui s'est divisée elle-même.

On peut remarquer exceptionnellement une légère inégalité entre les deux premiers blastomères; parfois aussi ces deux premières sphères ne se segmentent pas exactement ensemble (fig. 22).

Comme chez *Hermaea*, les plans de segmentation de ces deux premiers blastomères sont plus ou moins perpendiculaires : c'est-à-dire que les fuseaux de division des deux premières sphères ne sont pas parallèles (fig. 21).

Il arrive aussi que, du premier quartette ectodermique, deux cellules voisines (provenant du même macromère primitif) naissent plus tôt que les deux autres (stade à six cellules : fig. 24); et de même pour les quartettes suivants : on peut ainsi rencontrer, outre les stades de repos normaux (fig. 1, 2, 3, 6, 7, pl. XXI), les stades à neuf (fig. 23, pl. XX), dix (fig. 25), treize dix-sept (fig. 4, pl. XXI), dix-huit (fig. 5), et à vingt-neuf cellules (fig. 10), de même que pour *Hermaea*.

Quand l'œuf est arrivé au stade 24, la cellule endodermique D donne naissance à la cellule dite « initiale du mésoderme », 4d (fig. 9, pl. XIX).

---

<sup>(1)</sup> Vogt, Recherches sur l'embryogénie des Mollusques Gastéropodes. *Ann. sc. nat. (Zoologie)*, t. VI, série 3, 1846. — Vogt déclare toutefois que le « fractionnement du vitellus... progresse par une série géométrique » (p. 85).



**GASTRULATION.** — Déjà à la fin du premier jour après la ponte, l'endoderme et le mésoderme, constituant comme chez *Hermæa* un petit groupe de cellules plus sombres (fig. 11), commencent à s'enfoncer dans l'ectoderme et mènent à une gastrula aplatie (comme chez tous les Nudibranches : fig. 9, pl. XVI), pourvue d'un long blastopore d'abord mal limité en arrière (fig. 12, pl. XXI), puis rétréci et linéaire (fig. 13); la gastrula montre alors (2<sup>e</sup> jour), entre l'endoderme et l'ectoderme, un espace blastocélique encore bien étendu.

**ORGANOGENÈSE.** — Le blastopore se referme progressivement d'arrière en avant (3<sup>e</sup> jour), montrant aussi une déviation vers la droite, de sa partie postérieure, observée ailleurs (*Hermæa*, etc., fig. 14, pl. XXI).

Le troisième jour, au point opposé au reste du blastopore, apparaît l'invagination coquillière (fig. 15), rapidement déplacée vers la gauche (fig. 16, 17 et 18) dès la fin de ce troisième jour.

Les cellules vélaires, déjà précédemment différenciées (fig. 12), se couvrent de cils (fig. 17 et suivantes), en même temps qu'apparaissent les invaginations otocystiques sur les côtés du pied (fig. 17, etc.) commençant à saillir, après quatre jours. Alors le blastopore s'est fermé et une invagination stomodæale (relativement tardive, comme dans *Hermæa*) se creuse (fig. 18, 17, etc.), bientôt percée dans l'entéron.

Le véliger possède alors une constitution déjà complexe : un fort vélum à cils allongés, deux reins larvaires (fig. 20) postvélares, un rudiment d'opercule, deux cellules anales fort déviées à droite, quelques cellules pigmentées au bord droit du manteau, et des otolithes; ces derniers montrent fréquemment une apparition asymétrique : presque toujours le gauche avant le droit; plusieurs fois il a été observé deux (fig. 19) ou trois otolithes dans un même otocyste. Ces otolithes manifestent un mouvement de rotation qui ne peut être dû qu'au revêtement ciliaire de l'otocyste.

Entretemps le sommet de la coquille s'infléchit vers la gauche (fig. 19); la pigmentation du bord du manteau s'étend.

Deux foies très distincts se différencient de l'estomac (Vogt n'en renseignait qu'un seul : il est vrai que le droit est assez petit dans les véligers âgés : fig. 1 et 2, pl. XXII).

La glande anale, volumineuse (fig. 2, pl. XXII), apparaît de bonne heure et accompagne l'anus dans ses migrations. Dans le muscle columellaire, les fibres qui se rendent au velum ont une insertion ventrale sur la coquille et passent à droite, tandis que les fibres qui se rendent au pied ont une insertion dorsale et passent à gauche : ce muscle montre donc une torsion manifeste, signalée plus haut chez d'autres Nudibranches.

A la fin de la vie embryonnaire, une cavité palléale se creuse, profonde, à ouverture rétrécie, à droite (fig. 2), au dos du rectum ; elle existe encore dans les larves près d'éclore et ne se réduit que peu à peu.

Les véligers âgés ressemblent extrêmement à ceux de *Hermæa*, et s'en distinguent surtout par le pigment du bord palléal.

**3° *Cenia cocksii*.** — En 1899, j'ai déjà décrit l'accouplement et la ponte de cette espèce, en faisant connaître la durée de sa vie embryonnaire, ainsi que l'éclosion avec la forme de l'adulte, sans véliger libre, ni à aucun moment, de coquille embryonnaire <sup>(1)</sup>.

Dès la fin de mars (je n'ai jamais pu séjourner à la mer plus tôt), les *Cenia* s'étaient déjà accouplés et avaient pondu. Les dernières pontes ont été obtenues le 21 août. Ces pontes sont déposées sur les Ulves, vers la base de ces algues ; elles renferment un très petit nombre d'œufs, de quatre à dix-neuf (en moyenne de huit à dix). Par contre ces œufs sont fort gros : de vingt-cinq à trente fois plus volumineux que ceux de *Hermæa*, bien plus grand *Cenia* (voir fig. 3, pl. XXII). Il y a toujours un seul œuf dans chaque coque de la ponte. Les coques renferment un contenu albumineux, encore opaque et laiteux jusqu'au stade 4, mais s'éclaircissant ultérieurement et diminuant en épaisseur, à mesure que l'embryon grandit et lui emprunte de la nourriture.

La durée du développement est manifestement plus courte en été (dix-huit jours) qu'au printemps (vingt-six jours ou près de quatre semaines, soit un quart en plus).

---

<sup>(1)</sup> PELSENEER, La condensation embryogénique chez un Nudibranche. *Trav. Station zool. Wimereux*, t. VII, 1899.



Il y a parfois trois globules polaires, par division du premier (fig. 3). Le second est éliminé bien avant la conjonction des deux pronuclei (fig. 4).

La segmentation, suivie sans interruption jusqu'au stade 24, est absolument conforme à celle des deux autres Elysiens ci-dessus (fig. 6 à 10, pl. XXII). Les quelques stades suivants qui ont pu être observés, y sont aussi identiques (fig. 11). La transparence des œufs de *Cenia* est en tout cas beaucoup moindre, à cause du vitellus coloré en jaune.

Lorsque l'endoderme s'est invaginé (fig. 11), il se constitue une gastrula aplatie, à blastopore allongé (fig. 12) ; ce dernier se ferme d'arrière en avant et ne laisse plus qu'une petite ouverture très antérieure (fig. 13, 14). Pendant ce phénomène, se développe le vélum, dont les cellules sont et restent (fig. 14, etc.) peu saillantes et portent des cils très fins et assez courts (fig. 17).

La rotation (rétrograde) de l'embryon commence le jour après celui où le blastopore ne laisse plus qu'une étroite ouverture antérieure (fig. 14). C'est un peu plus tard que celle-ci se ferme complètement.

Au point opposé au reste du blastopore, se produit un simple *épaississement* ectodermique, qui ne s'invagine à aucun moment et s'évanouit bientôt : c'est l'unique vestige de l'invagination coquillière (fig. 15) ; elle est donc moindre encore chez *Cenia* que dans les Céphalopodes Octopodes. Il n'y a, à aucun moment, de manteau ni de cavité palléale.

Les cellules « anales », puis la saillie viscérale (fig. 16) apparaissent, au point où se percera le proctodaeum. Les otocystes se forment (par invagination) sur les côtés antérieurs du pied, avant que les yeux apparaissent.

La saillie pédieuse se montre après le vélum (fig. 15), avant la saillie viscérale ; le pied est d'abord très échancré postérieurement (fig. 16) ; il a pour origine la double saillie latérale du blastopore allongé ; toute sa surface est ciliée. Il reste échancré en arrière jusque l'apparition des yeux.

Ces derniers se montrent (fig. 18) parfois (à l'état pigmenté) en même temps que les premières traces de pigment tégumentaire, tantôt un peu avant, tantôt un peu après.

Le proctodaeum est percé postérieurement, assez loin en arrière du pied, avant que celui-ci fasse une grande saillie (fig. 17). Alors les deux foies

sont très inégaux (le gauche beaucoup plus grand : fig. 17, 20), tandis que chez l'adulte, les deux lobes redeviennent secondairement symétriques.

Les deux petits reins larvaires apparaissent en arrière et sur les côtés du vélum, constitués de cellules ectodermiques excrétrices saillantes (fig. 17, 18).

Ultérieurement l'anus se déplace en avant et à droite (fig. 18) ; puis, à mesure que le pied grandit et que sa séparation d'avec la masse viscérale s'efface, il se produit un mouvement en sens inverse : l'anus retourne en arrière et vers la ligne médiane, par le côté droit, sur la face postérieure de la convexité viscérale. Alors, quand le pied occupera plus tard toute la face ventrale du corps (un peu avant l'éclosion), l'ouverture anale se retrouvera sur le milieu de la face dorsale, bien plus en arrière que précédemment (fig. 21) : détorsion manifeste.

Les cellules vélaires et les cellules excrétrices post-vélaires (« reins larvaires ») sont caduques et se perdent alors petit à petit (fig. 19).

A l'éclosion, la radule a huit dents, les deux lobes hépatiques ne sont pas encore tout à fait égaux, le gauche s'étendant plus loin en avant (fig. 21).

### XXVIII. Nudibranches en général.

Ce groupe étant celui dont j'ai pu examiner le plus de formes représentatives, il y a lieu d'indiquer (abstraction faite des questions plus générales) un certain nombre de particularités qui leur sont propres.

Le plus souvent, il n'y a qu'un seul œuf dans une même coque : parmi les Eolidiens, les diverses espèces d'*Eolis*, *Tergipes*, *Amphorina*, *Galvina*, puis chez *Doto*, *Dendronotus*, et *Tritonia*, et parmi les Doridiens, les divers *Doris*, *Goniodoris*, *Ancula* et *Polycera*. C'est exceptionnellement qu'on trouve plus d'un œuf par coque : ainsi il est rare d'en rencontrer deux chez *Dendronotus*, *Eolis concinna* et *E. coronata*, et *Ancula* ; parfois on en observe deux dans *Doto*, *Goniodoris* et *Doris bilamellata* ; enfin *Doris tuberculata* et *Fiona* en montrent jusqu'à trois. Mais c'est chez les Elysiens que les nombres exceptionnels sont le plus élevés : *Hermara*, outre deux et



trois, une fois quatre, et même cinq à la fin d'une ponte déposée en captivité ; *Elysia*, jusque sept.

Par contre, *Eolis papillosa* se distingue de toutes les formes précédentes, par le fait que les coques de ses pontes renferment *normalement* trois ou quatre œufs, rarement moins, et parfois cinq, six, sept ou huit ; dans une même ponte présentant diverses coques à sept et huit œufs, une autre en contenait même douze ! D'autre part, ce nombre d'œufs est porté à l'extrême chez *Janus*, où chaque coque en offre jusqu'à quatre-vingt-dix.

Le premier globule polaire n'est pas toujours divisé ; et dans une même espèce, il peut l'être ou ne pas l'être. Il a été observé chez *Elysia* que la seconde moitié du premier globule polaire peut se diviser à son tour, et donner ainsi l'apparence de quatre de ces corps.

La segmentation est toujours dextre ; les Nudibranches ne sont nullement sénestres, comme on a pu le croire d'après l'aspect que présente leur coquille embryonnaire. La première segmentation est *égale*, dans tous les genres observés, contrairement à l'assertion de Bergh <sup>(1)</sup> ; les stades 2 et 4 sont normalement formés de cellules égales ; à peine peut-on voir parfois une légère asymétrie dans *Hermaca* ou *Elysia* et *Tergipes despectus*, ou une asymétrie presque insensible, dans *Doto*.

La division des deux premières sphères de segmentation — qui n'est pas toujours simultanée — se fait dans des plans perpendiculaires entre eux et au plan de la première division ; cette particularité que l'on retrouve dans les autres Mollusques, est particulièrement nette dans les Nudibranches.

La gastrula se forme toujours par invagination ; elle est aplatie, souvent à extrémité antérieure pointue dans divers Doridiens, élargie au contraire, en avant dans certains Eolidiens <sup>(2)</sup>. Son blastopore est allongé, nettement limité et arrondi en avant, où il n'atteint pas le bord de la gastrula, est élargi en entonnoir à la partie postérieure, où il s'étend sur le bord de la gastrula.

(1) BERGH, Die cladohepatischen Nudibranchien, Zool. Jahrb. (System.), Bd V, 1890, p. 26 : « Die Furchung ist vom Anfang an eine inäquale, indem das Ei zuerst in zwei ungleich grosse Furchungskugeln zerfällt ».

(2) La chose se voyait déjà dans une figure de KEFERSTEIN et EULERS (Zoologische Beiträge. Leipzig, 1861, pl. XV).

Ce blastopore se ferme toujours d'arrière en avant, par rapprochement et soudure de ses deux lèvres ; pendant ce phénomène, on observe fréquemment que le reste de l'ouverture est oblique, sa partie postérieure étant déviée à droite (*Polycera*, *Elysia*, etc.). Le dernier vestige de l'ouverture de la gastrula se ferme lui-même finalement ; mais cette fermeture est tardive chez les *Elysiens*, où elle se produit assez longtemps après que l'invagination coquillière s'est développée et a sécrété une coquille déjà appréciable, tandis qu'il m'a paru que dans les autres Nudibranches, le blastopore est totalement clos quand l'épaississement coquillier s'invagine.

L'épaississement coquillier avec son invagination forme d'abord une troncature postérieure axiale ; mais cet appareil est rapidement déplacé vers la gauche (*Eolidiens*, *Elysiens*, etc.) et la partie initiale ou sommet de la coquille fait de bonne heure saillie de ce côté : *Goniodoris*, *Eolis*, *Tergipes*, *Dendronotus*, *Doto*. La croissance de la coquille se fait souvent d'une façon prédominante vers la région céphalique, produisant ainsi une grande variation des formes successives, suivant l'âge : aplatie et allongée dorso-ventralement à l'état jeune (*Eolis concinna*, *Amphorina*, *Tergipes*, *Dendronotus*, *Doto*) et allongée dans le sens céphalo-aboral, chez l'embryon âgé, dans toutes ces formes qui n'ont pas la coquille globuleuse des *Doridiens* et de quelques *Eolis*.

Une cavité palléale, qui ne se distingue pas sur les embryons conservés <sup>(1)</sup>, apparaît sur le côté droit d'abord, puis s'étend symétriquement sur la face dorsale, où elle est souvent très profonde (*Doridiens*, *Eolis*, *Tergipes*, *Dendronotus*, *Elysiens*) ; son orifice est à l'origine plus ou moins étroit comme dans les Pulmonés adultes.

Les *Eolis* (*Amphorina*) *olivacea* et *E. (Galvina) picta*, ainsi que *Dendronotus*, où Alder et Hancock n'ont pu voir un opercule, possèdent cet organe, comme tous les Nudibranches ; dans les formes où il est assez grand pour montrer ses détails de structure, on peut reconnaître qu'il est spiralé, à spirale sénestre.

---

(1) CASTEEL, The Cell-Lineage and early larval development of *Fiona marina*. *Proc. Acad. Natur. Sc. Philadelphia*, 1904, pl. XX-XV.



C'est dans les Nudibranches qu'on a vu les cellules anales pour la première fois <sup>(1)</sup>; elles y sont volumineuses, à saillie transparente et incolore (Eolidiens, Doridiens, Elysiens); ces deux cellules anales, nées dans le plan axial du corps, en arrière du blastopore, se transportent vers la droite avec l'invagination proctodaeale et l'anوس qui en provient.

Le muscle columellaire, outre les branches qui se rendent aux deux moitiés du vélum et au pied, présente parfois un petit filet aboutissant à l'estomac et tirant cet organe au fond de la cavité viscérale pendant la rétraction de l'embryon dans sa coquille (*Tergipes*, *Dendronotus*, etc.). Ce muscle, dans les embryons âgés, montre une torsion sur lui-même de 180°, les portions qui sont dorsales à l'insertion étant ventrales à leur point d'origine et réciproquement (*Ancula*, *Eolis concinna*, *Amphorina*, *Tergipes*, *Dendronotus*, *Elysia*).

Ces divers caractères : déplacement de la coquille vers la gauche, et des cellules anales, de l'intestin et de la cavité palléale vers la droite et le dos, torsion du muscle columellaire, montrent qu'il existe chez les Nudibranches, une *torsion* équivalente à celle des Gastropodes dits Streptoneures ou Prosobranches; ce sont peut-être parmi les Gastropodes, ceux qui manifestent le mieux cette torsion pendant leur développement embryonnaire, parce que celui-ci est assez court. D'autre part, le sens dans lequel s'exécute cette torsion, et le sens de la spirale operculaire, indiquent que les Nudibranches sont dextres, et que si leur coquille embryonnaire — sensiblement tout entière dans un même plan — paraît parfois légèrement sénestre, elle doit être considérée comme « ultra-dextre ».

L'intérieur de l'estomac, au moins la partie postérieure, est cilié comme l'intestin; le contenu de l'estomac passe dans les foies; et le mouvement des particules dans l'estomac et le foie gauche, observé par le côté gauche, est de sens direct.

---

(1) LANGERHANS, Zur Entwicklung der Gastropoda Opisthobranchia. *Zeitschr. für wiss. Zool.*, Bd XXIII, pl. VIII, fig. 21-22.

Tous les Nudibranches possèdent une « glande anale » impaire <sup>(1)</sup>, appelée parfois rein anal ou larvaire; cet appareil naît immédiatement en avant des cellules anales aux dépens d'éléments ectodermiques qui émigrent sous les cellules voisines.

Les reins larvaires proprement dits existent chez tous les Nudibranches étudiés; ils sont pairs, situés dans la région nuchale, en arrière du vélum; leurs concrétions sont souvent pigmentées.

Le vélum, dans les embryons âgés, est constitué de deux lobes nettement séparés par une assez profonde échancrure au côté dorsal (divers Eolidiens, etc.); sur les embryons assez grands, on distingue un second cercle à cils plus courts, au bord postérieur des lobes; la rotation des embryons est normalement rétrograde dans tous les genres; de très rares cas de rotation directe ont été observés dans *Hermæa*, *Dendronotus* et *Doto* (une fois).

A part *Cenia*, qui n'a pas de larve libre, les yeux n'apparaissent avant l'éclosion que chez des *Tergipedinae*: *Tergipes edwardsi* (Nordmann), *T. exigua* (Schultze), *Amphorina caerulea* (Trinchese), plus *A. olivacea* et *Galvina picta* que j'ai observés personnellement. Quant aux yeux indiqués chez les embryons de *Chromodoris* <sup>(2)</sup>, il semblerait, d'après leur situation et leur apparition précoce, que ce sont les reins larvaires fortement pigmentés, n'était que leur présence y a été confirmée, ainsi que dans *Polycera*, par Mazzarelli <sup>(3)</sup>.

L'éclosion est, d'une façon générale, plus précoce dans les Tritoniens et les Eolidiens, où elle a lieu vers le dixième jour en moyenne, tandis que le développement embryonnaire dure environ deux semaines dans les Doridiens.

La métamorphose n'a pu être réalisée en captivité. Cependant il est

---

<sup>(1)</sup> Comme tous les Opisthobranches; le cas de *Umbrella*, où elle serait paire, demande confirmation (HEYMONS, Zur Entwicklungsgeschichte von *Umbrella mediterranea* Lam. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd LVI, p. 285). Il me semble qu'il y a là, non parité d'organes, mais origine aux dépens de deux cellules voisines: ce cas se rapprocherait donc de celui de *Philine* ci-dessus, où l'organe paraît aussi avoir une origine double.

<sup>(2)</sup> RUO, Studi sullo Sviluppo della *Chromodoris elegans*. Atti R. Accad. Sc. Napoli, vol. I, 1888, pl. II.

<sup>(3)</sup> MAZZARELLI, Contributo alla conoscenza delle larve libere degli Opistobranchi. Archivio Zoologico, vol. II, p. 33, 1904.



possible de conserver des véligers (*Doris bilamellata*, *Tritonia plebeia*) plusieurs semaines, dans de l'eau prise au large (contenant du plancton nutritif microscopique), sans que les larves perdent leur coquille et se transforment; il est donc probable que la vie larvaire libre est plutôt longue. *Cenia* seul naît avec la forme de l'adulte et n'a, à aucun moment, ni coquille ni cavité palléale.

### XXIX. *Pholas candida*.

Comme point de comparaison, j'ai pris pour exemple de développement des Lamellibranches, celui de *Pholas*, où la fécondation artificielle se réalise facilement. Les œufs sont clairs, laissant voir sans préparation les pronuclei et les fuseaux de segmentation. Il y a deux globules polaires; la segmentation est inégale, ressemblant à celle de la généralité des Lamellibranches connus et analogue à celle de certains Rachiglosses (*Purpura*, etc. : voir pl. XIII, fig. 1 à 5). On peut remarquer la perpendicularité des axes de segmentation des deux premiers blastomères (fig. 3). Le développement est très rapide : au bout de quelques heures, une gastrula est constituée; après vingt-quatre heures, on obtient un trochophore nageur qui, six heures après, est devenu un véliger sans flagellum, très aplati et dont la coquille possède ses deux valves distinctes.

En soumettant des ovules mûrs de *Pholas candida* à l'action des spermatozoïdes mûrs de *P. (Zirphaca) crispata*, ou réciproquement, on obtient des larves dont les caractères ne permettent pas de dire si elles se rapportent à l'une ou l'autre espèce, tant la ressemblance est grande à cet âge. Il y a eu fécondation véritable, que je n'ai pu obtenir entre les produits de *Pholas* et de *Patella*, bien que là aussi il y ait eu développement, avec caractères maternels, révélés par la segmentation différente (égale chez *Patella*, inégale chez *Pholas*).

La fécondation artificielle réussit également bien chez *Mactra subtruncata*; le développement y est aussi extrêmement rapide, et après vingt-quatre heures on obtient des larves véligères à flagellum; les caractères de la segmentation sont les mêmes que dans *Pholas*.

---

## DEUXIÈME PARTIE

---

### REMARQUES GÉNÉRALES

---

#### I. Accouplement.

La durée de cet acte est assez peu connue et apparaît d'ailleurs très variable, d'une forme à l'autre. Chez *Cenia*, il dure une minute; chez *Littorina rudis*, de quatre à cinq minutes; chez *Littorina obtusata*, plus de vingt minutes. On sait que dans diverses espèces de Pulmonés, il peut se prolonger davantage <sup>(1)</sup>. Chez *Elysia*, les deux individus peuvent rester accouplés pendant une heure. Parmi les plus longs accouplements, on doit citer celui de *Clione limacina* : quatre heures (Kuipowitsch), et de *Marginitella laevis* : de sept à huit heures (fide Jeffreys).

Un seul accouplement suffit pour plusieurs pontes : j'ai constaté la chose pour divers Nudibranches : *Eolis smaragdina*, *Amphorina olivacea*, *Elysia viridis*; le fait a été également reconnu pour *Tethys* (Viguier); il est bien

---

(1) Alors que pour *Helix pomatia* la durée du coït n'est que de cinq à sept minutes, il se prolonge pendant un quart d'heure chez les *Limax*, de vingt-cinq minutes à une heure chez *Arion ater*, de quelques minutes à une heure chez les Limnées. TURPIN affirme que pour *Helix aspersa* cet acte peut se continuer pendant douze heures (Analyse microscopique de l'œuf du Limaçon des Jardins) (*Helix aspersa*, Linn.). *Ann. des Sc. nat.*, vol. XXV, 1832, p. 427.



connu chez certains *Helix*, parmi les Pulmonés, et a été signalé chez *Crepidula* parmi les Streptoneures (Conklin) et doit se produire aussi chez les Hétéropodes d'après mes observations.

## II. Ponte.

On sait la grande variété de forme et d'aspect que présentent les pontes des Gastropodes, suivant les groupes et le régime éthologique. La durée de la déposition de la ponte est moins connue; c'est pourquoi il y a lieu d'indiquer les observations qui ont pu être faites à ce sujet.

Le cordon ou ruban ovigère des Opisthobranches prend souvent beaucoup de temps: ainsi pour *Elysia*, où il n'est pas fort étendu, il demande plus d'une demi-heure; chez *Eolis coronata*, où il est beaucoup plus allongé, la durée de la ponte est au moins de trois heures, et dans les Aplysies, de quatre à cinq heures (Carazzi). Comme exemple de durée dans les Streptoneures, on peut citer les *Purpura lapillus*, qui mettent près d'une heure à déposer une seule coque, et *Sycotypus*, environ trois heures (Conklin).

Pour ce qui concerne le nombre des œufs par coque de la ponte, il est le plus souvent d'un seul dans la plupart des Pulmonés, Opisthobranches, Rhipidoglosses et Taenioglosses; mais chez certains Rachiglosses, il peut atteindre des centaines, dont chacun donne un embryon (exemple: *Nassa reticulata*). Il faut noter, d'autre part, que parmi les Rachiglosses il en est, dits « adelphophages », où les coques renferment, auprès de quelques œufs donnant des embryons, une grande quantité d'ovules stériles qui ne se segmentent pas et sont dévorés par les embryons provenant des autres œufs; les coques de certains Dendrocèles d'eau douce renferment aussi, à côté des œufs proprement dits, des « cellules vitellines », souvent en très grand nombre <sup>(1)</sup>: mais ces formations ne sont pas comparables entre elles,

---

(1) 10,000 : METSCHNIKOFF, Die Embryologie von *Planaria polychroa*. *Zeitschr. für wiss. Zool.*, Bd XXXVIII, 1883.

non seulement parce que les cellules vitellines des Planaires ne sont pas absorbées de la même manière que les ovules stériles des Rachiglosses, mais encore parce qu'elles n'ont pas la même structure que les œufs qui se trouvent dans la même coque. Il est reconnu que les ovules stériles ou « nutritifs », dont il existe jusque deux mille trois cent huit dans *Fasciolaria* <sup>(1)</sup>, n'ont pas été fécondés, et que dans certains genres au moins, ils perdent leur noyau pendant la segmentation des œufs fertiles (*Purpura* : p. 30).

On peut admettre qu'il y a chez ces formes deux sortes d'ovules, comme il y a deux sortes de spermies dans un certain nombre de Mollusques et d'Insectes (*Purpura lapillus* et *Fasciolaria tulipa* sont des exemples typiques de cette remarquable particularité).

Enfin l'on peut faire cette remarque, que ce ne sont pas les espèces les plus grandes qui ont les plus gros œufs. Ainsi le plus grand des *Eolis* de nos mers, *E. papillosa*, possède des œufs bien moins gros que ceux de petites espèces comme *E. concinna*; *Cenia* pond des œufs trente fois plus gros que ceux de *Hermæa bifida*, qui est bien plus grand que lui; *Littorina littorea*, plus grand que *L. rudis* et *L. obtusata*, a des œufs près de vingt fois moins volumineux. Fol a fait des observations analogues sur des Hétéropodes, et Conklin sur des *Crepidula* <sup>(2)</sup>; ce dernier auteur estime que les gros œufs sont ceux qui ne donnent pas de larves libres; ce doit être souvent le cas, car il en est ainsi pour les *Littorina* à gros œufs et pour *Cenia*.

Pour ce qui concerne la constitution des œufs, on peut remarquer que dans beaucoup de Mollusques, on y observe une structure parfois assez

---

(1) GLASER, Ueber den Kannibalismus bei *Fasciolaria tulipa* und dessen larvale Excretionsorgan. *Zeitschr. für wiss. Zool.*, Bd LXXV, 1905, p. 82.

(2) FOL, Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. *Arch. Zool. expér.*, série 1, vol. V, p. 107. — CONKLIN, The Embryology of *Crepidula*. *Journ. of Morph.*, vol. XIII, p. 25.



hétérogène : Conklin <sup>(1)</sup> et Wilson <sup>(2)</sup> ont déjà attiré l'attention sur ce point, en indiquant que l'on peut reconnaître dans l'œuf les parties génératrices des feuilletés de l'embryon. Parmi les Gastropodes, les œufs les plus spécialisés à ce point de vue de l'hétérogénéité de la constitution, m'ont paru être ceux de certains Tectibranches : *Aplysia*, *Cymbulia*, où l'on peut nettement distinguer trois zones très nettes : une zone claire au pôle formatif, une zone moyenne à fines granulations, et une troisième, la plus volumineuse, à grosses granulations, au pôle végétatif (fig. 15, pl. XIII). Je dois ajouter que les œufs à structure homogène présentent une segmentation égale, tandis que là où il y a structure hétérogène, la segmentation est usuellement inégale.

### III. Maturation et fécondation.

Alors que dans certains Pulmonés, comme *Arion* <sup>(3)</sup>, l'œuf pondu est non seulement fécondé, mais encore segmenté, dans le plus grand nombre des Gastropodes, la fécondation proprement dite de l'ovule n'a lieu qu'après le dépôt de la ponte, et les pronucléi mâle et femelle restent distants l'un de l'autre : ils sont parfaitement visibles, sans aucun artifice de préparation, dans les œufs pélagiques des Hétéropodes comme *Pterotrachea* (fig. 6, pl. VI), et des Tectibranches « Ptéropodes », comme *Cymbulia* (pl. XIII, fig. 15), et dans ceux de divers Nudibranches : *Tergipes* (pl. XVII, fig. 21),

---

(1) CONKLIN, Organ-forming Germ Regions in the Eggs of Ascidians and Snails. *Amer. Natur.*, vol. XXXVIII, p. 501. — IDEM, The Embryology of Fulgur. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 1907, p. 328 (Basommatophores). — CONKLIN a reconnu que par centrifugation et déplacement de ces substances différentes, on ne change pas la polarité et l'orientation des œufs et des blastomères de ces Gastropodes (The effects of Centrifugae Force upon the Organisation and Development of the Eggs of Fresh-Water Pulmonates. *Journ. Exper. Zool.*, vol. IX, 1910).

(2) WILSON, The Germ-Regions in the Eggs of Dentalium. *Journ. Exper. Zool.*, vol. I, 1904.

(3) LAMS, Recherches sur l'œuf d'*Arion empiricorum*. *Mém. de l'Acad. de Belgique (Sciences)*, 2<sup>e</sup> série, t. II, p. 25, 1910.

*Hermaea* (pl. XIX, fig. 7), *Cenia* (pl. XXII, fig. 4) (il en est de même dans des Lamellibranches, exemple *Pholas* : pl. XIII, fig. 1).

L'expulsion des globules polaires se fait, comme dans d'assez nombreux Invertébrés, après la pénétration du spermatozoïde dans l'ovule et après le dépôt de la ponte, donc longtemps après la fécondation apparente. Le second globule suit rapidement le premier (*Dendronotus*) ou lentement (*Lamellaria*).

Dans beaucoup de Gastropodes, le premier globule polaire ne se divise plus; ce n'est guère que chez *Dendronotus*, *Tritonia* et *Cenia*, que j'ai vu le phénomène se produire couramment; il a lieu encore assez souvent dans *Doris bilamellata*, *Ancula cristata*, *Elysia*; partout ailleurs il est peu fréquent (*Purpura*, *Cymbulia*, *Aplysia*, *Eolis concinna* et *E. coronata*, *Tergipes despectus*); par contre, je n'ai jamais constaté la division de ce premier globule polaire chez les *Littorina*, *Lacuna*, *Lamellaria* et *Hétéropodes*, non plus que chez *Nassa*. Enfin, et tout à fait exceptionnellement, j'ai rencontré un œuf de *Elysia* à quatre globules polaires (fig. 20, pl. XX); un cas analogue a été signalé par Trinchese chez *Amphorina caerulea*, où le deuxième globule était aussi divisé <sup>(1)</sup>, tandis que dans *Elysia*, c'était la deuxième moitié du premier globule; mais dans aucun des deux cas, on n'avait affaire à de « faux globules polaires », comme il en a été signalé chez *Arion* <sup>(2)</sup>.

#### IV. Commencement de la segmentation.

1. Premières divisions, jusqu'au stade 4. — 1° POLYASTERS. — Il arrive qu'un œuf fécondé, non encore, ou incomplètement, segmenté, présente des asters multiples, de chacun desquels part plus d'un fuseau de segmentation. Giard <sup>(3)</sup> a signalé des tétrasters dans *Tergipes despectus* et *Ancula*

(1) TRINCHESE, I primi momenti dell' evoluzione nei Molluschi. *Atti Accad. Lincei* (sci. fis., etc.), ser. 3, vol. V, pl. I, fig. 13 et 14.

(2) LAMS, *Arch. de Zool. expér.*, 1909, notes et revues, p. 4.

(3) GIARD, Sur la signification morphologique des globules polaires. *Assoc. française pour l'avancement des sciences*, 6<sup>e</sup> session, 1877, p. 626.



*cristata*; et Carazzi, dans *Aplysia* <sup>(1)</sup>, des triasters; de mon côté, j'ai observé un triaster dans un œuf de *Hermæa* commençant à se segmenter (fig. 14, pl. XIX). Je ne vois nullement dans ces formations le résultat d'une polyspermie; je les considère seulement comme une accélération de la segmentation: dans le cas de *Hermæa* notamment, l'une des deux premières sphères de segmentation se divise déjà, avant que l'œuf lui-même soit complètement segmenté en deux.

2° DIVISION NORMALE. — La première segmentation a toujours lieu suivant l'axe passant par le point de sortie des globules polaires. Jamais, même dans les cas de segmentation inégale (*Nassa*, etc.), je n'ai constaté d'étranglement perpendiculaire à cet axe, tel qu'en figure Bobretzky <sup>(2)</sup> pour *Nassa mutabilis*, non plus que la conjugaison ultérieure de la masse de vitellus ainsi séparée, avec l'une des deux cellules provenant de l'autre moitié de l'œuf.

La division des deux premières sphères de segmentation, menant au stade 4, peut se faire en une ou deux fois; c'est-à-dire que les deux premiers blastomères, qui sont généralement divisés ensemble dans diverses formes <sup>(3)</sup>, ne montrent pas toujours cette simultanéité, et donnent alors naissance à un stade 3.

Cette segmentation successive des deux premiers blastomères se rencontre, par exemple, dans diverses formes à segmentation égale (*Patella*, *Lacuna*, *Rissoa*, *Lamellaria*, de nombreux Nudibranches: *Doris*, *Goniodoris*, *Dendronotus*, *Doto*, *Hermæa*, *Elysia*, etc.), où on l'a déjà signalée et représentée <sup>(4)</sup>. Le triaster de *Hermæa* auquel il est fait allusion plus

(1) CARAZZI, L'Embriologia dell' *Aplysia*, loc. cit., pl. XXIX, fig. 6 et 7.

(2) BOBRETZKY, loc. cit., pl. VIII, fig. 1, 2 et 3.

(3) *Trochus* (ROBERT, Recherches sur le développement des Troques. *Arch. de Zool. expér.*, série 3, vol. X, pp. 39 et 45).

(4) SALENSKY, Études sur le développement du Vermet. *Arch. de Biol.*, vol. VI, pl. XXV, fig. C. — BLOCHMANN, Ueber die Entwicklung der *Neritina fluviatilis* Müll. *Zeitschr. für wiss. Zool.* Bd XXXVI, pl. VII, fig. 40. — VIGIER, Contribution à l'étude du développe-

haut, n'en est en somme que l'exagération. Mais c'est surtout quand les deux premiers blastomères sont inégaux, que l'un d'eux se segmente fréquemment avant l'autre. C'est ce que j'ai reconnu dans : *Purpura*, *Nassa*, un genre indéterminé de Rachiglosse dont la ponte se trouvait sur une coquille de *Lima* de l'océan Indien, *Aplysia*, *Cymbulia*, etc.; d'autres formes l'ont encore montré <sup>(1)</sup>.

Dans ce cas, c'est la plus petite sphère (celle qui est la moins chargée de vitellus nutritif) qui se divise avant la plus grande, comme Meisenheimer l'a déjà fait remarquer <sup>(2)</sup> et ce qui est conforme à la « loi de Balfour » : les cellules riches en protoplasma se divisent plus vite que celles chargées de beaucoup de vitellus nutritif. Cependant *Purpura* et *Nassa* ont parfois offert des exceptions à cette règle, dont je trouve aussi confirmation dans des Lamellibranches (*Pholas*) et Annélides (*Hermella*).

La division des deux premières sphères de segmentation a lieu suivant des plans perpendiculaires entre eux et en même temps à celui de la première segmentation, c'est-à-dire que les quatre premiers blastomères sont d'abord disposés entre eux comme les sommets d'un tétraèdre. Ce fait a été signalé déjà par Giard pour *Lamellaria* <sup>(3)</sup> et partiellement par Lams; pour *Arion* <sup>(4)</sup>. Mais il est tout à fait général, et l'œuf se comporte comme une spore végétale se divisant en quatre tétraspores. J'ai reconnu la chose dans les Taenioglosses (*Lamellaria*, etc.), les Rachiglosses (*Purpura*, *Nassa*, quand les deux premiers blastomères se divisent simultanément), les Nudi-

---

ment de la *Tethys fimbriata*. *Arch. de Zool. expér.*, série 3, vol. VI, pl. VII, fig. 6. — WARNECK, Ueber die Bildung und Entwicklung des Embryos bei Gasteropoden. *Bull. Soc. impér. Natural. Moscou*, 1850, pl. II, fig. 27. — CONKLIN indique cette disposition comme « unusual ». (*The Embryology of Crepidula. Loc. cit.*, pl. I, fig. 8).

(1) Comme par exemple *Umbrella* : HEYMONS, Zur Entwicklungsgeschichte von *Umbrella mediterranea* Lam. *Zeitschr. für wiss. Zool.*, Bd LVI, pl. XIV, fig. 2.

(2) MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus* L. *Zeitschr. für wiss. Zool.*, Bd LXII (p. 13 du tirage à part comme Inaugural-Dissertation).

(3) GIARD, Sur l'embryogénie de *Lamellaria perspicua*. *Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Paris*, t. LXXX, p. 736.

(4) LAMS, Recherches sur l'œuf d'*Arion empiricorum*. *Loc. cit.*, p. 129.



branches, où elle est particulièrement nette, les Lamellibranches (*Pholas* : pl. XIII, fig. 3). Jamais, à l'origine, les quatre cellules n'y sont dans un même plan.

3° SILLONS POLAIRES ENTRE B ET D. — Cette question a déjà été traitée par Conklin <sup>(1)</sup> et par Kofoed <sup>(2)</sup>. Tout en tenant compte du fait, signalé par Robert <sup>(3)</sup>, que dans une même espèce, il peut y avoir à ce sujet une notable variabilité, il y a lieu d'orienter en sens inverse, l'ordre des figures *a, b, c, d* du diagramme 2 de Conklin, au point de vue phylogénétique :

*a)* Quand il n'y a guère de vitellus ou que l'œuf est très homogène, il n'y a qu'un sillon polaire entre B et D, au pôle végétatif : c'est ce que je constate dans certains Nudibranches (*Eolis concinna* et *E. coronata*, *Tergipes*, *Doto*, *Hermara*) et ce qui a été reconnu encore dans *Fiona* (Casteel), divers Pulmonés (*Limax*, etc.), *Crepidula plana* (Conklin), etc. ; dans ce cas, les deux cellules A et C ne se touchent guère que par un point, au pôle formatif ;

*b)* Quand il n'y a que très peu de vitellus nutritif, un petit sillon formatif peut apparaître entre B et D, outre le grand sillon végétatif : *Ancula*, *Doris billamellata*, *Dendronotus*, *Elysia* ; *Umbrella* est dans le même cas (Heymons) ainsi que *Tethys* (Viguier) ;

*c)* S'il y a plus de vitellus nutritif et que l'œuf prenne une structure hétérogène, le sillon formatif grandit : exemples, *Cymbulia*, *Aplysia*, *Nassa*, *Purpura*, et aussi *Crepidula fornicata* (Conklin) ;

*d)* Enfin, lorsqu'il y a beaucoup de vitellus nutritif, les deux sillons polaires entre B et D sont égaux et parallèles : *Neritina*, *Crepidula adunca*, etc.

## 2. Types principaux de segmentation. — Au point de vue de la durée de

(1) CONKLIN, The Embryology of *Crepidula*. *Loc. cit.*, pp. 44 et suiv.

(2) KOFOED, On the Early Development of *Limax*. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, vol. XXVII, pp. 32 et suiv.

(3) ROBERT, Recherches sur le développement des Troques. *Loc. cit.*, p. 40.

leur évolution, on peut classer les œufs des Gastropodes en œufs à développement rapide et œufs à développement lent :

1° A DÉVELOPPEMENT RAPIDE. — Ces œufs sont généralement petits, souvent pondus libres, ou, du moins, sans appareil protecteur compliqué (ce qui est en rapport avec la simplicité de l'appareil reproducteur, c'est-à-dire avec l'absence de glandes annexes. Conséquemment, à tous les points de vue, ce stade constitue la disposition primitive ; et, dans le premier cas (œufs libres), la fécondation artificielle est encore réalisable : *Patella*, généralité des Lamellibranches ;

2° A DÉVELOPPEMENT LENT. — Ces œufs sont plus gros, contenus dans une coque ou dans un ruban protecteur plus ou moins compliqué. Il y a chez eux une accumulation plus grande de vitellus nutritif, par lequel l'embryon est nourri, avant l'éclosion, pendant la vie intracapsulaire, assez longue.

Cette distinction n'est naturellement pas spéciale aux Mollusques ; et, dans d'autres groupes, on retrouvera, à côté de petits œufs à développement rapide, de gros œufs à développement plus long (*Distaplia*, parmi les Tuniciers) ; la chose peut même (comme dans les Gastropodes) s'observer à l'intérieur d'un même genre : dans les *Alpheus*, parmi les Crustacés, il y a des espèces, commensales d'Eponges, à gros œufs et à éclosion tardive, et des espèces vivant dans les rochers, dont les petits œufs éclosent rapidement <sup>(1)</sup>.

D'autre part, il est bien évident qu'il n'y a pas, entre ces deux états, une séparation absolue et une limite parfaite. On peut, en d'autres termes, trouver des phases intermédiaires. Ainsi Wilson a donné <sup>(2)</sup> une figure (reproduite par O. Hertwig, *Allgemeine Biologie*), empruntée à quatre groupes d'animaux différents et faisant voir les différences dans la segmentation qui en résultent, au stade 8. Or, on pourrait parfaitement constituer et amplifier

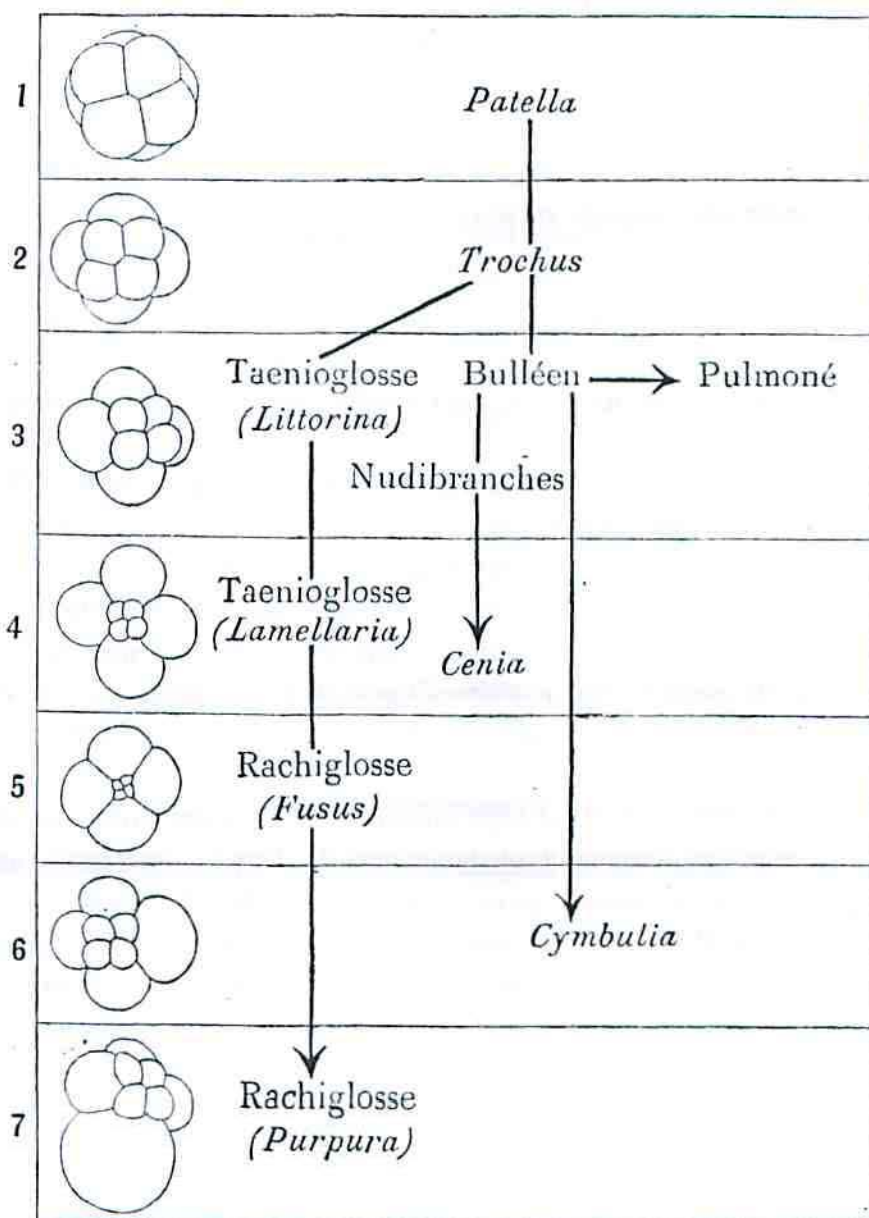
---

(1) HERRICK, Notes on the Embryology of *Alpheus*. *Johns Hopkins Univ. Circul.*, vol. VI, 1886.

(2) WILSON, The Cell in development and inheritance, 1900, p. 370, fig. 172.



cette figure, rien qu'avec des œufs appartenant au seul phylum des Mollusques et même à la seule classe des Gastropodes : les quatre œufs figurés par Wilson y ont en effet leurs correspondants (fig. A, ci-après).



On voit qu'à mesure que l'œuf devient plus gros et l'éclosion moins précoce, la différence entre les quatre premières cellules ectodermiques et les quatre premières endodermiques, va en croissant. En même temps, on constate que la spécialisation phylogénétique va en croissant aussi, des premiers aux derniers, de *Patella* aux Rachiglosses d'une part, et aux Opisthobranches à coquille réduite, d'autre part.

C'est un effet de la « loi du moindre effort », que la tendance au parasitisme de l'embryon (ou de la larve), aux dépens de l'organisme maternel, soit grâce au vitellus nutritif sécrété par la mère (et alors inclus dans l'œuf lui-même, ou bien dans des ovules qui ne se développeront pas : cas des adelphophages), soit sur l'organisme parent même (de nombreux incubateurs et placentaires), ou enfin aux dépens d'organismes étrangers : *Glochidium* d'*Unionides* sur des Poissons, larves de Pantopodes sur des Hydrires, et parmi les Crustacés : *Monstrilla* sur l'annélide *Salmacina*, *Microniscus* sur des Copépodes pélagiques, etc. La parasitisme des états jeunes de nombreux organismes parasites à l'état adulte, c'est-à-dire la multiplicité des hôtes successifs, n'est probablement qu'un cas spécial de ce fait.

Pour ce qui concerne particulièrement les œufs à éclosion tardive, l'accumulation de réserves nutritives dans leur intérieur et les conséquences qui en résultent, sont toujours en rapport avec une spécialisation dans les conditions d'existence ; elle s'accroît avec cette spécialisation et le retard de l'éclosion : la chose se remarque non seulement chez de nombreux Gastropodes auxquels il est fait allusion dans ce travail, mais encore dans le cas de Crustacés d'eau douce, abyssaux et parasites.

Ce n'est donc pas l'accumulation des réserves qui « règle » l'éclosion avec la forme adulte, mais bien l'habitat, c'est-à-dire les facteurs primaires (ou lamarckiens) d'évolution.

**3. Sens de la segmentation.** — Les fuseaux de segmentation des divers blastomères sont obliques par rapport à l'axe primitif de l'œuf non segmenté ; le sens de cette obliquité est *alternatif* d'une segmentation à la suivante : d'où l'expression de « spirale alternante » appliquée à cette segmentation.



Dans la généralité des Gastropodes (comme chez tous les autres Mollusques, les Annélides, etc.), les fuseaux caryocinétiques des deux premiers blastomères, considérés par le pôle formatif, suivent, autour de l'axe de l'œuf, une spirale de sens rétrograde (sens inverse du mouvement des aiguilles d'une montre); il en résulte que si, au stade 4, il y a un sillon polaire formatif entre B et D, celui-ci s'écarte vers la gauche du sillon de la première segmentation (fig. 10, pl. IV; 11, pl. VIII, etc.).

L'expérience montre que les Gastropodes qui offrent cette particularité sont *dextres* à l'état adulte (c'est-à-dire ont une coquille qui, considérée par le sommet, a des tours croissant dans le sens direct, et dont les orifices génital, anal, etc., sont situés au côté droit). Par suite de l'alternance de l'orientation des fuseaux caryocinétiques, la division qui transforme le stade 4 en stade 8 est de sens direct ou dextrotropique, dans ces mêmes formes dextres; et ce sens est bien visible dès avant cette segmentation, par l'obliquité des axes cellulaires, pendant que les cellules s'allongent avant de se diviser complètement (fig. 7, pl. III; 12, pl. VI, etc.). La segmentation peut être alors qualifiée de dextre.

L'expérience montre, d'autre part, que dans les Gastropodes sénestres à l'état adulte, la segmentation est également « sénestre », c'est-à-dire que pendant la division de quatre en huit cellules, les axes sont orientés suivant une spirale rétrograde ou laetotropique (la division précédente, de deux en quatre, étant naturellement dextrotropique : fig. 8, pl. XIII). Cette différence, bien que ressortant déjà des figures de Rabl, en 1879 <sup>(1)</sup>, n'a été nettement reconnue que par Crampton et par Holmes <sup>(2)</sup>, puis maintes fois confirmée. Les longues discussions sur l'orientation de coquilles à spire non saillante, comme celles des *Planorbis* et des embryons de Nudibranches, deviennent absolument oiseuses, en présence du sens de l'asymétrie de l'adulte et du sens de la segmentation de l'œuf.

---

(1) RABL, Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. *Morph. Jahrb.*, Bd V, pl. XXXII, fig. 9 et 10.

(2) CRAMPTON, Reversal of Cleavage in a sinistral Gasteropod. *Ann. New-York Acad. of Sc.*, vol. VIII, 1894, p. 167, pl. V. — HOLMES, Reversal of Cleavage in Ancyclus. *Amer. Natur.*, vol. XXXIII, 1899, p. 873, fig. 1 et 2.

Quant à la migration oblique des quatre premiers micromères, puis des cellules suivantes, elle ne peut s'expliquer que mécaniquement, ces micromères devant fatalement aller se placer dans les sillons entre les macromères : position « d'économie d'espace » (Wilson).

Les Gastropodes sénestres sont assez peu nombreux. Mais on sait que dans les espèces dextres, même nues, apparaissent des individus anormaux sénestres (à orifices situés à gauche), ou réciproquement des individus dextres, chez des formes sénestres, individus qu'on découvre parfois, sur le tard, quand ils sont plus ou moins adultes. Cependant il n'est jamais arrivé qu'on ait observé de jeunes stades de développement chez de tels individus, notamment qu'on ait pu y suivre les premières segmentations. Toutefois, connaissant la loi ci-dessus, on pouvait présumer que cette segmentation doit être inverse, chez ces individus anormaux, de ce qu'elle est régulièrement dans l'espèce à laquelle ils appartiennent.

On en trouve la preuve dans l'observation que cette variation du sens de la segmentation peut se produire exceptionnellement dans des espèces normalement dextres : c'est ce qui est arrivé pour un *Pterotracheu*, où j'ai trouvé une ponte provenant d'une femelle dextre, et dont les œufs présentaient la segmentation sénestre (fig. 15, pl. VI).

D'après Conklin <sup>(1)</sup>, ce renversement du sens de la segmentation serait dû à la migration du noyau d'un pôle vers l'autre avant la maturation de l'œuf. Cependant là où le noyau est strictement central, ou même parfois plus voisin du pôle végétatif, on voit que la segmentation reste dextre (*Patella*).

4. Rapport entre la segmentation de l'œuf et l'orientation de l'embryon. — La première division de l'œuf ne se fait pas suivant une direction quelconque. Il n'est pas possible de dire si cette direction est déterminée par le point d'entrée du spermatozoïde dans l'ovule ; car dans la généralité des Gastropodes, la ponte n'a lieu qu'après cette pénétration et celle-ci ne laisse pas de trace après elle, comme la trainée pigmentaire que l'on observe chez les Batraciens.

---

(1) CONKLIN, The cause of inverse symmetry. *Zool. Anz.*, 1903.



Etant donné toutefois que dans les œufs à membrane vitelline épaisse, ou « chorion », le spermatozoïde doit pénétrer par le micropyle, et que d'autre part la sortie des globules polaires se fait en regard de ce micropyle (*Patella*) ou au point opposé (*Trochus*, Lamellibranches), il semble que l'entrée du spermatozoïde détermine le plan de la première segmentation de l'œuf.

Pour divers auteurs anciens, la première segmentation a lieu suivant un plan correspondant au plan sagittal médian de l'adulte. Pour d'autres, le plan de la première division de l'œuf est oblique par rapport à ce dernier. A côté de ceux pour lesquels il n'y aurait pas de rapport géométrique entre ces deux plans, restent enfin les auteurs pour lesquels la première segmentation se ferait suivant un plan *perpendiculaire* au plan sagittal médian de l'embryon et de l'adulte <sup>(1)</sup>.

Lorsque les deux premiers blastomères se sont divisés à leur tour, et que les quatre premières cellules se sont finalement disposées au même niveau, le plan de symétrie passe par celui qui sépare A de B et C de D ; puis quand ces quatre cellules se divisent pour donner les quatre premiers micromères, c'est suivant un plan correspondant au plan horizontal longitudinal de l'embryon.

C'est à cette conception que conduisent aussi toutes mes observations. Le plan de symétrie de l'embryon est indiqué dès le stade 4 ; et dans la suite, quand les macromères ont donné les cellules du quatrième quartette, 4b, entre A et B, se trouve à l'extrémité antérieure de la gastrula ou du trochophore (fig. 15, pl. III ; 23, pl. IV ; 23, pl. VI ; 3, pl. IX ; 17, 18, pl. XI) <sup>(2)</sup>.

---

(1) C'est l'opinion de HATSCHKE pour *Teredo*, de WILSON pour *Nereis*, HEYMONS pour *Umbrella*, KOFOD pour *Limax* (On the Early Development of *Limax*. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, vol. XXVII, 1893, p. 48), CONKLIN pour *Crepidula* (The Embryology of *Crepidula*. *Loc. cit.*, pp. 25, 26, 163) et *Fulgur* (The Embryology of *Fulgur*. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 1907, p. 354).

(2) Il en est de même en dehors des Gastropodes, par exemple dans les Chitonides : HEATH, The Development of *Ischnochiton*. *Zool. Jahrb. Anat. und Ontog.*, Bd XII, 1899, pl. XXXIV, fig. 40.

## V. Suite de la segmentation.

De même que la formation des quatre premiers blastomères n'est pas toujours simultanée, de même, plus tard, on peut observer de nombreux exemples de formation non simultanée des quatre cellules d'un même quartette. Ainsi, il a été rencontré des stades 6 (*Littorina*, *Aplysia*, divers Nudibranches, notamment Elysiens), 9 et 10 (Elysiens), 13, 14 (*Doris bilamellata*), 15, 17 (*Hermæa*), 19 (*Dendronotus*), etc.

Quant à son allure générale, la segmentation s'est révélée partout « spirale alternative » ; et cette allure n'est en aucune façon troublée par l'accumulation du vitellus nutritif, même en quantité énorme (*Nassa*, *Purpura*).

Dans les différents groupes étudiés, les phénomènes de la segmentation offrent donc la plus grande analogie. Chez tous les Rachiglosses et chez tous les Opisthobranthes, contrairement aux dires de Bobretzky et de Viguier<sup>(1)</sup>, l'ectoderme provient entièrement, comme ailleurs, des trois premières générations de quatre cellules (quartettes) qu'engendrent les quatre premiers blastomères ; il n'y a pas, à ce point de vue, de différences suivant la grosseur des œufs ; et les plus gros œufs de Rachiglosses n'ont que trois quartettes de micromères, comme les plus petits œufs de Nudibranches.

L'origine des « trochoblastes » aux dépens des ectomères du premier quartette et la formation de la « croix ectoblastique » entre les bras de laquelle se trouvent ces trochoblastes, a été retrouvée dans toutes les formes dont la segmentation a pu être suivie jusqu'au moment voulu.

Les seules différences reconnues résident dans l'ordre d'apparition relative de certains éléments cellulaires. Ainsi, la division du deuxième quartette ectodermique et la formation des cellules  $2a^{11}$ ,  $2a^{12}$ , etc., est plus précoce dans divers Nudibranches, où elle a lieu après le stade 24 (*Doris bilamellata*) ou 28 (*Dendronotus*), que dans d'autres Opisthobranthes, et surtout que dans

---

(1) BOBRETZKY, *loc. cit.*, p. 107. — VIGUIER, Contribution à l'étude du développement de la *Tethys fimbriata*. *Arch. de Zool. expér.*, série 3, vol. VI.



les Streptoneures (où elle se produit, par exemple, après le stade 34 chez *Crepidula*, et même après le stade 36, chez *Trochus*). De même pour certaines autres cellules encore, comme notamment 4d : il y a d'un groupe à un autre des différences chronologiques assez sensibles, cette cellule apparaissant d'une façon beaucoup plus tardive dans les formes archaïques (après le stade 63 dans *Trochus*, après 72 dans les Chitonides) que chez les Streptoneures plus spécialisés et les Euthyneures, où elle se montre après le stade 24 généralement. Des œufs segmentés, formés du même nombre de cellules, ne sont donc pas nécessairement comparables dans tous leurs composants.

## VI. Gastrulation, Blastopore et ouvertures définitives du tube digestif.

1° GASTRULATION. — Dans les deux cas auxquels il a été fait allusion plus haut — développement rapide ou développement lent, — la segmentation aboutit à une gastrula plus ou moins aplatie dans le sens dorso-ventral; cette dernière peut se constituer :

- a) Par invagination, dans le premier cas;
- b) Par épibolie, dans le second.

Naturellement, de même qu'il y a des transitions entre les développements rapide et lent, de même il y a des états intermédiaires entre l'invagination typique et l'épibolie caractéristique. Et d'autre part, comme le développement rapide ou lent n'est pas propre à telle subdivision déterminée, il en est de même pour chaque forme particulière de gastrula. Ainsi la généralité des Opisthobranches ressemblent davantage, à ce point de vue, aux Taenioglosses « inférieurs » ou archaïques (gastrula invaginée), tandis que les Taenioglosses spécialisés et les Hétéropodes se rapprochent un peu des Rachiglosses (à vitellus abondant et à gastrula épibolique);

2° BLASTOPORE. — La gastrula invaginée, après invagination complète de l'endoderme, présente un blastopore étroit mais allongé, et s'étendant

antéro-postérieurement, sur la plus grande partie de la face ventrale, prolongeant ainsi sur cette face une ouverture qui ne reste pas localisée au point antipode de l'orifice de sortie des globules polaires.

Dans les formes à vitellus plus abondant, où l'invagination de l'endoderme est accompagnée de l'épibolie de l'ectoderme, l'orifice blastoporique est aussi allongé et ventral. Tandis que là où une très grande accumulation de vitellus a amené l'épibolie pure, la limite séparatrice de l'endoderme et de l'ectoderme (c'est-à-dire le blastopore) forme un cercle qui se rétrécit de plus en plus sur la face ventrale; mais par suite de la croissance inégale de l'ectoderme dans les diverses directions, cet orifice, au moment de son maximum de contraction, se trouve aussi à la partie antérieure de la face ventrale de l'embryon.

Que la gastrula se constitue par invagination ou par épibolie, toujours la « bouche » de cette gastrula va donc en diminuant d'étendue avec l'âge. Dans les deux cas, le rapport est le même entre la position du centre blastoporique et celle du dernier reste du blastopore, comparativement au pôle formatif de l'œuf et de l'embryon : au moment de son minimum d'étendue, le blastopore est beaucoup plus rapproché du pôle formatif, alors qu'à l'origine, son centre lui est opposé, marquant exactement le pôle végétatif. Ce résultat est amené notamment, dans le premier cas, par la soudure progressive des bords du blastopore allongé; dans le second cas, par la croissance plus rapide de la face dorsale vers le côté formatif de l'embryon. On a maintes fois insisté sur ce phénomène, sous le nom de « changement d'axes », l'axe passant par les positions successives du centre du blastopore, s'écartant de plus en plus de l'axe primitif passant par les deux pôles, formatif et végétatif, de l'œuf.

Sedgwick a déjà réclamé <sup>(1)</sup> un nom différent pour le reste final de l'ouverture blastoporique et pour la bouche primitive de la gastrula : on pourrait désigner comme « stomoblastopore », cette partie qui reste ouverte

---

(1) SEDGWICK, On the Origin of metamerie Segmentation and some other morphological questions. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. XXIV, 1884, p. 52.



en avant et marque la place de l'invagination stomodaeale et de la bouche définitive.

Il semble que le plus souvent le blastopore des Gastropodes se ferme totalement. Cela a été constaté au cours de ce travail dans les genres *Littorina*, *Rissoa*, *Lamellaria*, *Pterotrachea* <sup>(1)</sup> parmi les Taenioglosses, puis, parmi les Rachiglosses, chez *Purpura* et *Nassa reticulata* <sup>(2)</sup>, et parmi les Opisthobranches, chez *Philine*, la généralité des Nudibranches : Doridiens, *Eolis*, *Tergipes*, *Elysia*, *Hermæa*, etc. (dans *Philine*, *Elysia* et *Hermæa*, assez tardivement, quand l'invagination coquillière est déjà fort développée) <sup>(3)</sup>.

Le fait d'une invagination stomodaeale encore à l'état d'enfoncement caecal (fig. 9, pl. IX, *Purpura*; fig. 6, pl. XII, *Nassa*; fig. 24, pl. VI, *Pterotrachea*; fig. 17, pl. XXI, *Elysia*, etc.) montre suffisamment bien que l'enteron est bien clos et le blastopore disparu. Cependant il est parfois

(1) For., cependant, indique les Hétéropodes comme conservant leur blastopore ouvert (Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. *Loc. cit.*, p. 123). — D'autre part, la fermeture finale complète du blastopore a été encore reconnue dans d'autres Taenioglosses : *Natica* (BOBRETZKY, *loc. cit.*, p. 155), *Bithynia* (VON ERLANGER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Gasteropoden. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, Bd X, p. 386), *Crepidula* (CONKLIN, The Embryology of *Crepidula*. *Loc. cit.*, p. 27); et parmi les Docoglosses : chez *Patella* (PATTEN, The Embryology of *Patella*. *Loc. cit.*, p. 158), ainsi que chez *Trochus*, parmi les Rhipidoglosses (ROBERT, Recherches sur le Développement des Troques. *Loc. cit.*, p. 164).

(2) BOBRETZKY renseigne cependant *Fusus* comme conservant le blastopore ouvert (Studien über die embryonale Entwicklung der Gasteropoden. *Loc. cit.*, p. 127); mais d'après le même auteur, l'orifice se ferme chez *Nassa mutabilis*; et il en est de même chez *Fasciolaria* (GLASER, Ueber den Kannibalismus bei *Fasciolaria tulipa*, etc. *Loc. cit.*, p. 84), et très probablement *Fulgur* (CONKLIN, The Embryology of *Fulgur*. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 1907, p. 347). — Quant à l'assertion de BROOKS, que l'ouverture de la gastrula deviendrait l'invagination coquillière chez *Urosalpinx* (Preliminary Observations upon the Development of the marine Prosobranchiate Gasteropods. *Stud. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ.*, vol. V, p. 122, pl. VIII, fig. 11 et 12), elle a été reconnue basée sur une erreur d'observation.

(3) D'après CARAZZI, le blastopore ne se ferme pas complètement dans *Aplysia* (L'embriologia dell' *Aplysia*. *Loc. cit.*, p. 482); par contre, la fermeture complète est observée dans *Fiona* (CASTELL. *Loc. cit.*, 386).

conservé sous forme d'un fin canal cilié, au moins dans certains Pulmonés, d'après les observations précises de Meisenheimer et de Wierzejski <sup>(1)</sup>.

D'autre part, il y a absence de stomoblastopore dans *Paludina*, où la partie restée la dernière ouverte du blastopore est la portion la plus postérieure de celui-ci : « proctoblastopore », marquant la place de l'anوس de l'embryon et de l'adulte; on ne peut donc pas dire que l'anوس de *Paludina* est à la place de la bouche des autres Mollusques, puisqu'il est constitué à la même place que le proctodaeum et l'anوس des autres Mollusques Gastropodes;

3° BOUCHE ET ANUS DÉFINITIFS. — La face blastoporique de la gastrula correspond à la face ventrale de l'embryon. Le blastopore proprement dit se ferme plus ou moins complètement (très souvent totalement); la partie antérieure, ou stomatoblastopore, est la dernière fermée (ou exceptionnellement conservée sous forme d'un fin canal cilié); la place de ce stomatoblastopore est celle où se produit l'invagination ectodermique stomodaeale, et conséquemment la bouche définitive (tout au plus, cette dernière peut-elle être, *en apparence*, un peu plus antérieure).

La partie postérieure, ou généralement fermée du blastopore primitif, est conservée la dernière chez *Paludina* et y devient l'anوس : c'est un « proctoblastopore ». Stomoblastopore et proctoblastopore, avec la partie blastoporique plus ou moins longue qui les sépare, représentent l'ouverture unique des Coelentérés.

Partout ailleurs que chez *Paludina*, le proctodaeum s'invagine à l'endroit correspondant à ce point le plus postérieur du blastopore primitif de la gastrula;

4° CELLULES ANALES. — L'endroit où le proctodaeum va s'invaginer est indiqué par les cellules dites « anales », généralement et originairement au nombre de deux. Ces deux cellules sont saillantes et souvent fort grosses

---

(1) MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus* L. *Zeitschr. für wiss. Zool.*, Bd LXII, 1896, p. 453. — WIERZEJSKI, Embryologie von *Physa fontinalis* L. *Zeitschr. für wiss. Zool.*, Bd LXXXIII, 1905, p. 663.



chez les Nudibranches, où elles ont été remarquées la première fois par Langerhans <sup>(1)</sup> : on les observe dans tous les Doridiens (fig. 19, pl. XV); *Eolis* (fig. 11, pl. XVI); *Doto* (fig. 3, pl. XIX); *Hermaca* (fig. 17, pl. XX), etc. Il en est de même dans les autres Opisthobranches : *Philine* (fig. 11, pl. XIII), *Accra*, *Aplysia*, *Umbrella*, *Tethys*, etc. Elles existent également chez la généralité des Streptoneures, où elles sont ordinairement ciliées et souvent moins saillantes : *Patella* (fig. 31, pl. VI), *Littorina* (fig. 13, pl. I), *Lamellaria* (fig. 26, pl. IV), *Calyptraea* <sup>(2)</sup>, *Purpura* (fig. 7, pl. IX), *Nassa* (fig. 3, pl. XII), *Fusus* et *Urosalpinx* <sup>(3)</sup>.

5° BLASTOCÈLE. — La gastrulation donne encore naissance, à la suite du recouvrement du feuillet végétatif par l'autre, à une cavité intérieure de segmentation (blastocèle), entre l'endoderme et l'ectoderme. Cette cavité plus ou moins étendue, a pu parfois passer inaperçue. J'ai constaté sa présence, avec un développement considérable, dans divers Nudibranches (fig. 13, pl. XXI) et Hétéropodes (fig. 22, pl. VI).

Dans les Gastropodes à vitellus nutritif abondant, cette cavité est au contraire rapidement réduite; chez les Rachiglosses, un reste bien visible s'en trouve dans la région antérieure, sous le champ vélaire (fig. 1, 2, pl. XII).

La cavité blastocélique, progressivement envahie par du tissu conjonctif, ne se conserve que sous forme de sinus constituant l'appareil circulatoire

(1) LANGERHANS, Zur Entwicklung des Gasteropoden. *Zeitschr. für wiss. Zool.*, Bd XXIII, pl. VIII, fig. 21 et 22.

(2) CONKLIN, The Embryology of Crepidula. *Loc. cit.*, fig. 63 et 76.

(3) BOBRETZKY, loc. cit., fig. 76 et 77 (*Fusus*). — BROOKS, Preliminary Observations upon the Development of the Marine Prosobranchiate Gasteropods *Stud. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ.*, vol. V, pl. VIII, fig. 12 (*Urosalpinx*). — Il n'y a pas de doute que ces cellules anales ciliées sont homologues de la petite aire ciliée anale observée chez de nombreux Lamellibranches à l'état larvaire : *Teredo* (HATSCHKE, Ueber Entwicklungsgeschichte von *Teredo*. *Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd III, 1880, pl. II, fig. 21 et 22); *Ostrea* (BROOKS, The Development of the Oyster. *Stud. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ.*, vol. I, pl. V, fig. 38 et 41); *Anodonta* (GOETTE, Bemerkungen über die Embryonalentwicklung der *Anodonta piscinalis*. *Zeitschr. für wiss. Zool.*, Bd LII, 1891, p. 162, fig. 4 à 7); *Dreissensia* (MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha* Pall. *Zeitschr. für wiss. Zool.*, Bd LXIX, pl. IV, fig. 46 et 47); *Mytilus*, d'après mes observations.

lacunaire des embryons et des larves; de ces sinus, quelques-uns de situation superficielle peuvent acquérir des parois contractiles et jouer pendant le développement le rôle de « cœur », celui-ci apparaissant d'habitude assez tard : c'est le cas pour le sinus contractile situé sur le plancher de la cavité palléale, et qui est constant dans les Streptoneures (fig. 23, pl. I; fig. 43, pl. V; fig. 12, pl. IX).

## VII. Organogenèse.

1. **Vélum.** — La gastrula, de quelque manière qu'elle se soit formée, aboutit au stade « trochophora », à couronne ciliée (architroque) dorsale à la bouche. Outre ce cercle cilié, toute la surface inscrite dans son intérieur (« champ vélaire ») est couverte d'un court revêtement ciliaire : exemples, *Lamellaria* parmi les Taenioglosses (fig. 5, pl. V), *Nassa* parmi les Rachiglosses (fig. 7, pl. XII), *Eolis* parmi les Nudibranches (fig. 18, pl. XVII, etc.).

Quant à l'architroque, il présente, suivant l'allure de l'ontogénie, un développement différent :

1° Dans le cas d'un développement très rapide, avec éclosion très précoce, l'appareil consiste en un simple cercle cilié, non ou peu saillant (comme il l'est dans *Chiton*) : ainsi en est-il chez *Patella* (fig. 31, pl. VI), *Trochus* <sup>(1)</sup>, *Acmaea* et *Haliotis* <sup>(2)</sup>, *Fissurella* <sup>(3)</sup>;

2° Dans le cas d'un développement moins rapide, le vélum devient saillant et prend une importance d'autant plus grande que la *vie larvaire libre* est plus prolongée <sup>(4)</sup>.

(1) ROBERT, loc. cit., pl. XVIII, fig. 78-82.

(2) BOUTAN, La cause principale de l'asymétrie des Mollusques gastéropodes. *Arch. de Zool. expér.*, série 3, vol. VII, fig. 6 et 7, pp. 262-263, et fig. 11, p. 271.

(3) BOUTAN, Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle. *Arch. de Zool. expér.*, série 2, vol. III bis, pl. XXXVIII, fig. 15, et pl. XXXIX, fig. 1 à 5.

(4) Ce vélum, rabattu en arrière et enveloppant alors plus ou moins complètement la partie postérieure de la larve, constitue, dans d'autres classes, le « test » caractéristique des Nuculidae parmi les Lamellibranches, de *Dentalium* (Scaphopodes) et des Neomeniidae (Amphineures).



Le bord postérieur de ce vélum offre une seconde rangée de cils moins longs que ceux de la première. Ce deuxième cercle ciliaire n'a encore été signalé que dans peu de cas, mais paraît cependant devoir être assez général : Taenioglosses (*Littorina*, *Rissoa*), Rachiglosses (*Nassa*, etc.), Nudibranches (fig. 19, pl. XIV); cette rangée de cils paraît se continuer le plus souvent avec les cils qui limitent ventralement l'ouverture buccale (*Littorina*, fig. 2, pl. II); elle a été nommée, pour ce motif, par les embryologistes américains, vélum postoral (<sup>1</sup>).

Dans tous les embryons, dextres ou sénestres, considérés par leur face orale, la rotation imprimée par l'action des cils vélaires, est toujours de sens *rétrograde*.

Quant au phénomène de régression du vélum saillant, il est impossible à suivre sur des larves libres, car aussitôt qu'elles ne nagent plus, on n'en prend plus au filet de surface. Mais cette régression progressive peut s'observer aisément dans les formes qui éclosent avec la forme adulte : *Purpura*, *Lacuna*, certains *Littorina*, etc. On y constate que les lobes vélaires se résorbent en se réduisant de plus en plus dans les deux sens, et que leurs dernières traces sont de petites saillies ciliées, à la base et au côté extérieur des tentacules (fig. 6, 7, 8, pl. X). Que le vélum, en se réduisant, ne devient pas le disque péribuccal des Limnéens, cela est bien démontré par l'exemple de *Planorbis*, où l'on voit ce disque bien constitué alors que les dernières traces du vélum n'ont pas encore disparu (fig. 9, pl. XIII).

2. Pied et opercule. — Le pied apparaît sous forme d'une saillie dont le développement est très lent dans les formes à vie larvaire nageuse. On ne peut conclure de cette particularité, qu'il n'est pas un organe ancestral archaïque, mais simplement que son développement complet est retardé tant que son fonctionnement comme appareil de reptation n'est pas imminent.

---

(<sup>1</sup>) CONKLIN, The Embryology of *Crepidula*. *Loc. cit.*, p. 137. — MAC MURRICH, A Contribution to the Embryology of the Prosobranch Gastropods. *Stud. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ.*, vol. III, p. 433 (*Fulgur*, *Fasciolaria*). — HADDON a aussi décrit cette bande ciliée postorale dans *Fiona* (Notes on the Development of Mollusca. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. XXII, pl. XXXI, fig. 4).

La face ventrale et antérieure du pied embryonnaire a seule un revêtement de cils courts et serrés; certains Nudibranches montrent en arrière, quelques longs cils isolés. La face postérieure (ultérieurement dorsale) n'est pas ciliée, et sécrète de bonne heure l'opercule. A l'origine, ce dernier est toujours spiralé; mais dans les Streptoneures Rachiglosses, sa spirale n'est visible que sur l'embryon ou la larve [*Purpura* : fig. 12, pl. X; *Nassa*; *Buccinum* : fig. 14, pl. X; *Columbella* <sup>(1)</sup>]; ailleurs, quand cette spirale ne se continue pas dans les portions nouvelles, elle se retrouve dans la partie tout à fait initiale : *Oxygyrus* (Hétéropode). Quand il y a anormalement plus d'un opercule, chacun présente son nucleus propre, spiralé.

Les Opisthobranches montrent aussi un opercule larvaire spiralé (*Philine*, Nudibranches : *Eolis papillosa*, fig. 13, pl. XVI, *Dendronotus*, etc.), comme d'ailleurs les seuls Opisthobranches qui le conservent à l'état adulte : *Actaeon* et *Limacina*, et les larves des *Cymbuliidae*.

Les glandes pédieuses apparaissent tardivement : sillon antérieur chez presque tous les Gastropodes, glande ventrale chez divers Rachiglosses (*Purpura*, *Nassa*, fig. 14, pl. XII) et Hétéropodes (fig. 24, pl. VI), glande postérieure chez quelques Taenioglosses seulement (fig. 22, pl. II : *Littorina*, *Lacuna*).

**3. Manteau, coquille et cavité palléale.** — L'invagination coquillière est caractérisée par sa position, toujours exactement opposée à la bouche définitive. L'invagination est rapidement suivie de l'étalement en une surface convexe, et de la sécrétion de la coquille. Chez *Cenia* seulement, l'épaississement ectodermique ne s'invagine aucunement et s'évanouit sans tarder (fig. 15, 16, pl. XXII).

La coquille a d'abord une courbure exogastrique (dirigée vers la face dorsale), comme on peut s'en assurer dans les formes archaïques (*Patella* : fig. 31, pl. VI) et dans les individus anormaux non tordus que l'on rencontre parfois ailleurs (*Purpura*, fig. 10, pl. X).

---

(1) PELSENEER, Biscayan Plankton : Mollusca. *Trans. Linn. Soc. London, Zoology*, vol. X, 1906, pl. X, fig. 3.



Normalement la coquille de l'adulte continue celle de l'embryon ou de la larve (malgré la limite souvent très nette qu'on peut observer entre les deux). Mais il existe un groupe où les larves pélagiques possèdent deux coquilles successives, dont la première, extérieure à la coquille définitive, est caduque, et constitue la coquille larvaire proprement dite : c'est le groupe des *Lamellariidae*.

Chez *Lamellaria*, la seconde coquille apparaît sans invagination coquillière nouvelle, sous la première, vers le fond de celle-ci, sous la forme d'une petite lame aplatie, sécrétée par la surface du manteau, dont la première s'est écartée par le retrait de la masse viscérale (fig. 6, pl. V).

Cette formation d'une seconde coquille n'est qu'une spécialisation du cas de divers Gastropodes où se produit un cloisonnement et éventuellement une chute de la portion initiale de la coquille unique (*Cuvierina*, *Bulimus*, etc.). Conséquemment, les deux coquilles successives de *Lamellaria* représentent ensemble la coquille entière d'un autre Gastropode.

Il y a donc ici « hétérostylie », avec portion hétérostylique continuant à croître par le bord extérieur du manteau avec lequel elle reste en contact. Cette partie hétérostylique, ou coquille larvaire, est non calcifiée et adaptée à la vie pélagique libre, très prolongée — en redevenant secondairement symétrique — et est finalement caduque (comme la partie vide derrière la cloison des formes citées plus haut. Il n'y a donc pas ici de « dimorphisme spécifique », dans le sens où on l'observe chez des végétaux inférieurs, — bien qu'il y ait eu également deux noms différents appliqués à une seule et même forme : *Echinozpira* et *Lamellaria*.

La cavité palléale présente un creusement tardif, ce qui concorde avec la morphologie des adultes, dont les plus archaïques (*Chiton*, *Patella*, *Acmaea*) offrent une cavité palléale peu profonde. Chez les Trochidae, la cavité palléale s'est approfondie en arrière de la branchie, dont le sommet seulement est libre : le reste de cet organe est une néoformation dans la portion cénogénétique de la cavité palléale.

Tous les Nudibranches (exemples : *Eolis papillosa*, *E. concinna*, *Ter-gipes*, *Amphorina*, *Dendronotus*, *Elysia*, etc.) ont à la fin de la vie embryonnaire et au commencement de l'état larvaire, une cavité palléale

étendue et normalement constituée; cette cavité, située d'abord sur le côté droit, est définitivement dorsale, profonde et à orifice plus ou moins étroit (Doridiens, *Eolis papillosa*, *E. coronata*, *Elysia*, etc.) <sup>(1)</sup>. Cette cavité palléale, commune à tous les Nudibranches <sup>(2)</sup> (fig. 23, pl. XV, 12, pl. XVI, 20, pl. XVII, 1 et 12, pl. XVIII, 18, pl. XX), ne disparaît qu'assez longtemps après l'éclosion.

Les branchies apparaissent comme une saillie longitudinale de la face interne du manteau, saillie sinueuse, dont les sinuosités deviennent les filaments; il en est ainsi chez les *Purpura* (fig. 4, pl. X), *Littorina*, etc., comme dans *Fasciolaria* <sup>(3)</sup>.

Mais les conclusions que Osborne tire de l'étude de ce dernier genre ne sont nullement acceptables : le fait que deux rangées de filaments n'apparaissent pas dans le développement de la branchie des Taenioglosses et Rachiglosses, ne prouve pas que la forme bipectinée n'est pas la forme archaïque du cténidium des Mollusques; car *tous* les organes perdus ne réapparaissent pas nécessairement dans le développement; et pour ce qui concerne l'évolution de la branchie dans les Gastropodes, les preuves phylogénétiques s'en trouvent dans les faits tirés de l'anatomie comparée chez les Rhipidoglosses : *Pleurotomaria*, *Scissurella*, *Trochus*, etc.

**4. Reins larvaires.** — De nombreux Gastropodes possèdent des « reins larvaires » céphaliques, pairs, sur les côtés de la nuque, en arrière du vélum.

---

(1) Cette ouverture étroite s'observe aussi dans les embryons de Streptoneures : *Natica* (BOBRETZKY, loc. cit., pl. X, fig. 49), *Littorina*.

(2) Le fait qu'on ne l'a pas remarquée ne prouve pas son absence; elle a été reconnue dans *Fiona*, quand les embryons sont examinés vivants : HADDOX, Notes on the Development of Mollusca. Loc. cit., pl. XXXI, fig. 5.

(3) OSBORN, Development of the Gill in *Fasciolaria*. Stud. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ., vol. III. — Osborn décrit la branchie comme y apparaissant en dehors de la cavité palléale, sur la région nuchale de l'embryon; cela tient à l'accumulation énorme de vitellus nutritif qui forme ici dans la région antérieure du corps une bosse analogue à celle qu'offrent beaucoup de Pulmonés Stylommatophores : l'invagination formant la cavité palléale ne peut avoir lieu qu'après la résorption de ce vitellus, et il en résulte que les tissus qui formeront le plafond de la cavité palléale et les filaments branchiaux demeurent extérieurs et que la branchie paraît se former sur la nuque. Pareille disposition se rencontre parfois dans des embryons de *Purpura* extraordinairement remplis de vitellus.



Ils sont souvent de très grande taille chez les Rachiglosses, où ils ont été observés d'abord (et tenus pour « glandes salivaires » par Koren et Danielsen) : *Purpura* (fig. 3, pl. IX), *Nassa* (fig. 7, pl. XII), *Fusus* (Bobretzky), *Urosalpinx* (Brooks), *Fulgur* (Mac Murrich), *Fasciolaria* (Glaser), etc. <sup>(1)</sup>.

Mais les Rachiglosses ne sont pas les seuls Streptoneures qui possèdent ces appareils : parmi les Taenioglosses, je les ai rencontrés chez *Littorina* (fig. 20, pl. I), *Lacuna* (fig. 23, pl. II), *Rissoa* (fig. 18, pl. III), *Lamellaria* (fig. 7, pl. V); et ils ont été signalés dans *Calyptraea*, *Natica*, *Crepidula*, respectivement par Salensky, Bobretzky et Conklin <sup>(2)</sup>.

D'autre part, des formations analogues par leur situation, leur structure et leur origine, ont été observées dans beaucoup d'Euthyneures marins ou Opisthobranches; je les ai notamment reconnues chez *Philine* (fig. 14, pl. XIII), *Polycera*, *Ancula* (fig. 18, pl. XIV), *Goniodoris* (fig. 23, pl. XV), *Eolis* (fig. 12 et 24, pl. XVI), *Amphorina* (fig. 20, pl. XVII), *Tergipes* (fig. 1, pl. XVIII), *Dendronotus* (fig. 12, pl. XVIII), *Doto* (fig. 4, pl. XIX), *Hermaea* (fig. 18, pl. XX), *Elysia* (fig. 20, pl. XXI), *Cenia* (fig. 17, pl. XXII); et on les a encore signalés dans les genres suivants :

*Pleurobranchaea* (Ray Lankester) <sup>(3)</sup>, *Ercolania* et *Janus* (Trinchese, qui a baptisé ces organes : néphrocystes) <sup>(4)</sup>, *Aplysisia*, *Bulla* et *Actaeon* (Mazzarelli) <sup>(5)</sup> et *Fiona* (Haddon) <sup>(6)</sup>.

(1) BOBRETZKY, loc. cit., pl. XI, fig. 63 et suiv. (*Fusus*). — BROOKS, Preliminary Observations. Loc. cit., pl. VIII, fig. 10, 12 et suiv. (*Urosalpinx*). — MAC MURRICH, loc. cit., pl. XXIV, fig. 10 et 11 (*Fulgur*). — GLASER, Ueber den Kannibalismus bei *Fasciolaria tulipa* und dessen larvale Excretionsorgan. Loc. cit., pl. VIII, fig. 23, et p. 97, fig. 3 et 4.

(2) SALENSKY, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd XXII, pl. XXVI, fig. 14, 15 et 17. — BOBRETZKY, loc. cit., pl. X, fig. 47. — CONKLIN, The Embryology of *Crepidula*. Loc. cit., pl. VII, fig. 80 et 81.

(3) RAY LANKESTER, Contributions to the Developmental History of the Mollusca. Phil. Trans., 1875, pl. VIII, fig. 20 et suiv.

(4) TRINCHESE, Aeolididae e Famiglie affini. Mem. Accad. Lincei (sc. fis. math. e natur.), sér. 3, vol. I, pl. V, fig. 1, et pl. LXXIX, fig. 1.

(5) MAZZARELLI, Contributo alla conoscenza delle larve libere degli Opisthobranchi. Arch. Zool., vol. II, 1904, pl. III, fig. 24. — Monografia delle Aplysiidae del Golfo di Napoli. Mem. Soc. Ital. delle Sc., ser. 3, t. IX, pl. XI, fig. 19.

(6) HADDON, loc. cit., pl. XXXI, fig. 11.

Ce « rein primitif », chez les Rachiglosses, peut comprendre plusieurs grosses cellules juxtaposées, mais exclusivement superficielles : elles ne sont jamais sous-épidermiques comme les représente Brooks <sup>(1)</sup>. Chez les Opisthobranches, l'appareil est constitué d'une seule grosse cellule ; mais il est vraisemblable que cette disposition résulte de la fusion de plusieurs cellules, comme c'est le cas dans les Taenioglosses.

Pour ce qui concerne leur origine, ces cellules constitutrices des reins larvaires sont nettement ectodermiques : cela est manifeste pour tous les Streptoneures <sup>(2)</sup> et pour les divers Nudibranches où j'ai vu l'apparition de ces organes. Cela ne concorde donc pas avec l'opinion de Mazzarelli, qui considère les reins primitifs des Opisthobranches comme mésodermiques <sup>(3)</sup>.

A cette similitude de situation, de structure et d'origine, vient s'ajouter encore la similitude de fonctionnement. Dans l'organe jeune, on constate des vacuoles excrétrices <sup>(4)</sup> ; dans la suite, on voit s'y former des concrétions solides, souvent pigmentées, aussi bien dans les Streptoneures que dans les Opisthobranches ; ces concrétions ont même parfois la forme de cristaux.

Ces divers caractères permettent d'homologuer ces reins larvaires ou primitifs postvélares dans les deux grands groupes de Gastropodes. Mais on ne peut, d'autre part, les assimiler aux « protonéphridies » des Pulmonés, ainsi que Rabl l'avait déjà reconnu depuis longtemps <sup>(5)</sup> ; il n'est pas possible d'y voir un état de régression de reins à flamme vibratile, non plus que des reins primitifs à cellules perforées de *Paludina*. Ils ne sont qu'une spécialisation des cellules ectodermiques excrétrices paravélaires.

---

(1) BROOKS, loc. cit., pl. VIII, fig. 10.

(2) CONKLIN, The Embryology of *Crepidula*. Loc. cit., p. 143. — OSBORN, Amitosis in the Embryo of *Fasciolaria*. Amer. Natur., vol. XXXVIII, p. 869.

(3) MAZZARELLI, Monografia delle Aplysiidae del Golfo di Napoli. Loc. cit., p. 145.

(4) GLASER tient ces vacuoles pour remplies d'une « solution d'urée ». (Excretory Activities in the Nuclei of Gastropod Embryos. Amer. Natur., vol. XXXVIII, p. 516).

(5) RABL, Ueber den « pedicle of invagination » und das Ende der Furchung von Planorbis. Morph. Jahrb., Bd VI, p. 574, note.



Il est intéressant de constater que ces reins larvaires sans orifice excréteur, sont communs aux seuls Gastropodes marins dont l'embryon subit une *longue* vie intracapsulaire, et dont conséquemment les produits d'excrétion empoisonneraient l'espace limité où ils se développent. Ainsi s'explique l'apparition de ces organes fonctionnant comme « reins d'accumulation », et leur naissance souvent très précoce (avant le vélum dans *Fasciolaria*) <sup>(1)</sup>.

**5. Organe apical et centres cérébraux.** — Un organe sensoriel embryonnaire situé exactement au pôle formatif, et dit « apical », a été reconnu et décrit d'abord par Conklin, chez *Crepidula* <sup>(2)</sup>. Il existe également dans les *Littorina* (fig. 17, 21, pl. I), et *Lacuna* (fig. 17, 18, pl. II). Cependant, il n'est pas spécial aux Taenioglosses.

En effet, dans les Rhipidoglosses, il a été découvert chez *Trochus* par Robert <sup>(3)</sup>, où il est formé par une invagination, de même que dans *Neritina* <sup>(4)</sup> probablement. Mais il apparaît aussi dans les Rachiglosses, non plus comme l'organe plus ou moins saillant en dehors des Taenioglosses, mais comme un appareil situé à la jonction des deux branches obliques de la commissure cérébrale primitive, c'est-à-dire exactement avec les mêmes relations que dans le groupe précédent : il en est ainsi chez *Nassa* et *Purpura* ; et cela se voit très nettement dans des coupes d'embryons âgés de *Buccinum* (fig. 13, pl. X).

Par contre, dans les Opisthobranches, je n'ai pas réussi à apercevoir cet appareil, bien que Viguier l'indique dans *Tethys* <sup>(5)</sup>.

Cet organe sensoriel transitoire est donc généralement répandu dans les Gastropodes, au moins chez les Streptoneures. On le retrouve dans les

(1) GLASER, Science, vol. XXI, p. 374.

(2) CONKLIN, The Embryology of *Crepidula*. *Loc. cit.*, p. 109, pl. VII, fig. 79, 80, 81.

(3) ROBERT, Recherches sur le développement des Troques. *Loc. cit.*, p. 136.

(4) BLOCHMANN, Ueber die Entwicklung der *Neritina fluviatilis* Müll. *Zeitschr. für wiss. Zool.*, Bd XXXVI, p. 159, pl. VIII, fig. 59.

(5) VIGUIER, Contribution à l'étude du développement de la *Tethys fimbriata*. *Arch. de Zool. expér.*, série 3, vol. VI, pl. VIII, fig. 36.

divers Lamellibranches <sup>(1)</sup> et chez *Chiton* <sup>(2)</sup>, et il correspond à l'organe apical des larves d'Annélides, ayant la même situation et la même origine, pourvu comme lui d'un bouquet de poils tactiles.

Quant aux centres cérébraux, dans tous les Taenioglosses, Rachiglosses et Opisthobranches que j'ai examinés, ils naissent par épaissement ectodermique. D'autre part, d'après des observations un peu sommaires de Fol, et plus précises de Salensky <sup>(3)</sup>, les centres cérébraux naîtraient par *invagination*, respectivement chez les Cavoliniidae et chez *Fermetus*. Chez des Taenioglosses (*Lamellaria*: fig. 5, pl. V), et chez des Rachiglosses (*Purpura* et *Nassa*), j'ai vu aussi (fig. 10, pl. IX et fig. 10, pl. XII) la naissance des centres cérébraux précédée d'une invagination ectodermique à large ouverture : mais la formation des centres y est due à une prolifération et à un épaissement de l'épithélium, au fond de cette invagination sans que celle-ci se referme et qu'il y ait à aucun moment une cavité intérieure fermée (comme dans le cas du centre cérébral postérieur des Pulmonés) <sup>(4)</sup>. Il se pourrait qu'il en fût de même dans les deux autres exemples de Gastropodes renseignés comme acquérant leurs ganglions cérébraux par « invagination », car il semble que même dans les formes les plus archaïques de cette classe, ces centres se constituent par épaissement. L'examen des figures relatives à leur origine dans les Scaphopodes et dans les Lamellibranches <sup>(5)</sup> donne l'impres-

(1) *Teredo* (HATSCHKE, Ueber Entwicklungsgeschichte von *Teredo*. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd III, pl. II, fig. 21 et suiv.). — *Ostrea* (HOUSTON, Embryogénie de l'huître. Tydschr. Ned. Dierkund. Vereen, Suppl. Deel, I, pl. VI, fig. 16). — *Dreissensia* (MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha* Pall. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd LXIX, pl. VIII, fig. 103, et pl. X, fig. 130). — *Yoldia* (DREW, *Yoldia limatula*. Mem. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ., vol. IV, 3, pl. IV, fig. 41 et suiv.). — *Pecten* (DREW, The Habits, Anatomy, and Embryology of the Giant Scallop. Univ. Maine Stud., n° 6, pl. XVI, fig. 34). — *Mytilus*, d'après mes observations.

(2) HEATH, The Development of *Ischnochiton*. Loc. cit., pl. XXXIV, fig. 48, p. 587.

(3) FOL, Sur le développement des Ptéropodes. Loc. cit., p. 152. — SALENSKY, Études sur le développement du Vermet. Arch. de Biol., t. VI, pp. 687 et suiv., pl. XXIX, fig. 21 B.

(4) PELSENER, Études sur les Gastropodes pulmonés. Mém. de l'Acad. de Belgique, t. LIV, pl. VII, fig. 57 à 60, et pl. VIII, fig. 70 et 73.

(5) KOWALEVSKY, Étude sur l'embryogénie du Dentale, Ann. du Musée de Marseille, t. I, fig. 72 et 76, p. 33. — MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha* Pall. Loc. cit., pl. VIII et IX, fig. 103 et 109. — DREW, *Yoldia limatula*. Loc. cit., pl. V, fig. 58 et 59.



sion que là également, des invaginations paires ou impaires ont engendré les centres cérébraux en épaississant leur fond par prolifération cellulaire.

**6. Organes sensoriels et leur asymétrie.** — 1° **TENTACULES.** — Ces organes apparaissent vers la fin de la vie embryonnaire. Symétriques dans les formes qui éclosent avec l'aspect de l'adulte (*Littorina rudis*, *Lacuna*, *Purpura lapillus*, etc.), il arrive qu'ils présentent une asymétrie fort marquée dans des espèces qui ont une vie larvaire errante prolongée : ainsi *Nassa reticulata* naît avec un seul tentacule, le droit (fig. 16, pl. XII); *Lamellaria* sp. est dans le même cas (fig. 4, pl. VI); enfin, il en est de même pour *Firoloides*, d'après Krohn <sup>(1)</sup>, confirmé par Fol. Peut-être ce développement précoce du tentacule droit, dans ces trois exemples, est-il dû à la rotation rétrograde de l'embryon dans la coque, qui fait que le côté droit est le premier exposé à chaque tour et subit ainsi une excitation fonctionnelle plus grande.

2° **OTOCYSTES.** — Ils naissent toujours par invagination : Taenioglosses (*Lamellaria*), Rachiglosses (*Purpura*, *Nassa*), Nudibranches (*Elysia*, etc.). Ces organes présentent assez fréquemment dans le développement, la même asymétrie que les tentacules ; je dois ajouter que ce n'est pas toujours à l'avantage du côté droit, comme le pensait Fol <sup>(2)</sup>; chez *Elysia*, en effet, c'est fréquemment l'otocyste gauche dont l'otolithe est le premier développé ou le plus gros, et Moseley a constaté la même chose dans la larve de *Dexiobranchaca* <sup>(3)</sup>; cette asymétrie n'a rien à faire avec l'asymétrie de position qu'on observe dans certains Rachiglosses adultes (*Purpura*, etc.).

3° **YEUX.** — Dans les formes assez spécialisées que j'ai examinées, je n'ai pas vu les yeux se constituer par invagination, mais bien par épaississement, comme les centres cérébraux voisins. Bien des fois des yeux multiples ont apparu, voisins des normaux et de même structure (Taenio-

(1) KROHN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pteropoden und Heteropoden. Leipzig, 1860, pl. II, fig. 20.

(2) FOL, Sur le développement des Pteropodes. *Loc. cit.*, p. 150.

(3) MOSELEY, On *Stylochus pelagicus*, etc. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 1877, pl. III, fig. 11.

glosses : *Littorina*), Rachiglosses (*Purpura*, *Buccinum*), Nudibranches (*Hermaca*, etc.).

7. Mésoderme. — Chez toutes les espèces où il m'a été possible d'observer son origine, le mésoderme primaire provient nettement de l'endoderme, jamais de l'ectoderme à la façon de Fol, ni même nulle part, par migration d'éléments ectodermiques plus ou moins voisins du blastopore. Quant à un mésoderme secondaire ou embryonnaire, engendré dans la partie antérieure du corps par des éléments ectodermiques de notation *a*, *b* et *c*, je n'en ai pas reconnu l'existence, mon attention n'ayant pas été attirée sur ce point au moment où furent faites mes observations.

Bien entendu, ce n'est jamais par entérocoèles que le mésoderme est constitué; toujours c'est aux dépens de la cellule *4d*, née elle-même de D. C'est aussitôt après que les trois quartettes ectodermiques sont édifiées, que, avant que les trois macromères antérieurs se divisent une quatrième fois, apparaît la cellule mère du mésoderme *4d* : *Lamellaria*, Nudibranches divers (fig. 15, pl. XVII). Il y a en ceci concordance parfaite avec les cas où la segmentation des Gastropodes (et d'autres Mollusques) a été suivie en détail.

Dans ce fait que le mésoderme n'apparaît que lorsque *tout* l'ectoderme est déjà constitué aux dépens de l'endoderme, on peut voir une confirmation de l'opinion que les animaux triploblastiques sont phylogénétiquement postérieurs à ceux qui ne possèdent que deux feuilletts.

S'il n'y a pas de discordance à ce point de vue, des différences — évidemment d'ordre secondaire — se montrent dans l'état de développement de l'ectoderme au moment où naît *4d*. Ainsi, c'est presque toujours après qu'il y a vingt-quatre cellules ectodermiques, que D se divise pour la quatrième fois dans la généralité des Nudibranches que j'ai étudiés (*Eolis*, *Hermaca*, *Elysia*, fig. 9, pl. XXI, *Dendronotus*, etc.). C'est également après que l'ectoderme comprend vingt-quatre cellules, que *4d* apparaît dans la plupart des autres Euthyneures <sup>(1)</sup>. Par contre, chez des formes plus archaïques,

---

(1) *Umbrella* (HEYMANS), *Aplysia* (CARAZZI), *Fiona* (CASTEEL), *Siphonaria* (FUJITA, On the Formation of the Germinal Layers in Gastropoda. *Journ. Coll. of Sc. Univ. Tokyo*, vol. XX, p. 36), *Physa* (WIERZEJSKI).



l'ectoderme est déjà beaucoup plus divisé, au moment où naît la cellule *4d* : *Trochus*, après soixante-trois, et *Chiton*, après soixante-douze <sup>(1)</sup>. Il semble donc qu'il y ait là une condensation embryogénique dans l'apparition du mésoderme, chez les Euthyneures et les Streptoneures plus spécialisés.

Après s'être segmenté transversalement, *4d* donne antérieurement de petites cellules qui contribuent à former la partie intestinale du tube digestif (fig. 10, pl. XX), et de plus grosses cellules postérieures dont naissent les trainées latérales mésodermiques, symétriques à l'origine (fig. 19, pl. XI, *Nassa*; fig. 13, pl. XX, *Hermæa*; etc.).

La destinée du mésoderme primaire est essentiellement la formation d'un amas cellulaire dont provient sûrement le rein définitif (abstraction faite de l'uretère éventuel, ectodermique) et très probablement le péricarde (avec le cœur) et la glande génitale <sup>(2)</sup>.

**8. Annexes du tube digestif. — 1° RADULA.** — Elle est constituée partout par un cæcum d'apparition assez précoce, qui est une invagination de l'œsophage; c'est-à-dire qu'elle a une origine ectodermique, provenant de l'invagination stomodæale.

**2° FOIES ET SACS VITELLINS.** — Dans aucun cas, les lobes hépatiques ne sont le reste de sacs vitellins de l'embryon <sup>(3)</sup>. *Nassa reticulata* montre très bien les deux lobes du foie, provenant de la paroi de l'entéron, coexistant avec la masse vitelline (fig. 13, pl. XII); il en est de même dans *Lamellaria* (fig. 12, pl. V) <sup>(4)</sup>.

<sup>(1)</sup> ROBERT, loc. cit., pl. XIX. — HEATH, The Development of Ischnochiton. Loc. cit., pl. XXXII, fig. 24.

<sup>(2)</sup> Les observations de MEISENHEIMER qui voit tous ces appareils d'origine ectodermique, sont en contradiction avec celles de RABL chez *Planorbis* et surtout de WIERZEWSKI chez *Physa*; j'ai moi-même constaté l'origine mésodermique de la portion sécrétante du rein définitif dans *Helix aspersa* (PELSENER, Études sur les Gastropodes pulmonés. Loc. cit., p. 57).

<sup>(3)</sup> Contrairement à l'opinion défendue par H. FISCHER (Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes. Bull. scientif. de la France et de la Belgique, t. XXIV, p. 330).

<sup>(4)</sup> Ces observations concordent avec celles de BOBRETZKY chez *Nassa mutabilis*, de

Dans le développement de tous les Gastropodes, il apparaît deux lobes hépatiques; il en est ainsi notamment chez tous les Nudibranches (Eolidiens, Doridiens, Elysiens : fig. 2, pl. XXII), contrairement aux descriptions de Vogt et de Casteel <sup>(1)</sup>, qui n'en font mention que d'un seul.

A l'origine, les deux lobes du foie ne sont guère égaux que dans le développement des Rhipidoglosses (*Neritina* : Fischer); chez *Littorina*, le droit est d'abord encore presque égal au gauche (fig. 22, pl. I); mais ailleurs, ils sont inégaux dès leur formation, la différence de taille devenant néanmoins plus grande dans la suite (*Nassa*, etc.). Le foie gauche est alors toujours le plus grand : c'est lui qui est logé dans la spire normalement très développée chez les Gastropodes. Si la spire vient à se réduire ou à disparaître, deux cas peuvent se produire : ou bien les deux lobes redeviennent latéraux et symétriques (*Fissurellidae*) <sup>(2)</sup>, *Arion*, Elysiens (fig. 24, pl. XXII), ou bien le lobe de la spire se réduit avec celle-ci : c'est ce qui arrive dans des Pulmonés testacés (*Siphonaria*, *Otina*, *Gadinia*) <sup>(3)</sup>, où c'est le lobe gauche qui est le plus petit. Cette asymétrie des foies n'est pas spéciale aux Gastropodes à spire bien marquée; elle se montre aussi dans le développement des Lamellibranches : fig. 6, 7, pl. XIII, *Donax*.

Au point de vue physiologique, on peut noter que les particules alimentaires circulent d'une façon continue dans l'estomac et dans les foies chez les embryons de tous les Gastropodes où ce phénomène est observable

GIARD chez *Lamellaria perspicua*, de RYDER chez *Ampullaria* (*Amer. Natur.*, vol. XXIII : les deux diverticules hépatiques et le vitellus sont distincts), de HOFFMANN chez *Nassa* (Ueber die Ernährung der Embryonen von *Nassa mutabilis* Lam. *Zeitschr. für wiss. Zool.*, Bd LXXII, fig. 9, pl. XXXVII). — Il en est d'ailleurs de même dans les Lamellibranches, notamment chez les formes incubatrices (*Lasaea* : PELSENER, Résultats du Voyage du S. Y. Belgica. Mollusques, pl. IX, fig. 128, pl. IX).

(1) VOGT, Recherches sur l'embryogénie des Mollusques gastéropodes. *Loc. cit.*, pp. 64, 71 et 76. — CASTEEL, The Cell-Lineage and Early larval Development of *Fiona marina*. *Loc. cit.*, pl. XXXV, fig. 110; mais ce que Casteel appelle « large enteric cell » n'est pas autre chose que le foie droit.

(2) HALLER, Studien über Docoglosse und Rhipidoglossen Prosobranchier. Leipzig, 1894, p. 90.

(3) PELSENER, Études sur les Gastropodes pulmonés. *Loc. cit.*, p. 55.



(exemple : *Littorina*, *Nassa*, *Dendronotus*, *Hermæa*, etc.); et dans tous, le mouvement ciliaire produit dans l'estomac un courant dans le sens du mouvement des aiguilles d'une montre, quand on regarde l'embryon par le côté droit.

### VIII. Monstres doubles.

Ceux-ci peuvent s'observer dans divers groupes; mais il est rare que dans les Streptoneures ils atteignent à un stade d'évolution un peu avancé. Chez *Nassa reticulata*, j'ai cependant plusieurs fois rencontré des monstres doubles à l'état de véliger. Chez les Opisthobranches la chose est plus fréquente encore, et les monstres évoluent assez loin, comme il a été constaté pour *Philine* (Lacaze-Duthiers) et *Umbrella* (Heymons). Dans tous les cas, j'ai trouvé que les deux individus sont unis par des points homologues (*Nassa* : fig. 47, pl. XII; *Dendronotus*, etc.). D'après Tur, il en serait parfois autrement pour *Philine aperta* <sup>(1)</sup>.

---

(1) Tur, Sur les pontes anormales chez *Philine aperta* L. *Arch. für Entwicklungsmech.*, Bd XXX, part. 2, p. 367.

---

## TROISIÈME PARTIE

---

### TORSION, ASYMÉTRIE ET DÉTORSION

---

#### I. Torsion.

Les Gastropodes sont caractérisés essentiellement par une torsion produisant l'asymétrie d'organisation. Cette torsion a été comprise et expliquée de diverses façons, et il y a déjà toute une littérature à ce sujet.

Sans refaire ici un historique inutile de la question, je montrerai simplement quelles sont les raisons explicatives que l'embryologie empêche d'accepter et quelle est celle qu'elle rend la plus acceptable.

1° La torsion n'est pas due à la rotation de l'embryon sur lui-même. Le sens de cette rotation n'a guère été indiqué par les anciens auteurs, et cependant plusieurs d'entre eux voient un rapport de cause à effet entre cette rotation et le sens de l'enroulement du corps des Gastropodes (Grant, Carus, Jacquemin, Dumortier, Moquin-Tandon, etc.). Dumortier, à propos de *Limnéens* <sup>(1)</sup>, et Moquin-Tandon, à propos de *Fiona* <sup>(2)</sup> donnent seuls quelque indication à ce sujet. De mon côté, j'ai déjà fait voir, en comparant diverses espèces de Nudibranches à *Cenia* (1899), que leurs embryons ont toujours un mouvement de rotation rétrograde. L'observation des embryons

---

(1) DUMORTIER, Mémoire sur l'embryogénie des Mollusques gastéropodes. *Ann. des sciences nat.*, série 2, t. VIII, 1837.

(2) FRÉDOL (MOQUIN-TANDON), *Le monde de la mer*. Paris, 1881, pl. XVIII.



de tous les autres Gastropodes dextres étudiés dans le présent mémoire a montré sans aucune exception, que leur rotation est rétrograde (Taenioglosses, Rachiglosses, Opisthobranches).

Si donc ce mouvement de rotation a une influence quelconque sur la torsion et l'asymétrie des Gastropodes, il faut nécessairement que le mouvement de rotation des espèces sénestres soit direct (c'est-à-dire dans le sens des aiguilles d'une montre, quand on regarde l'embryon par la face orale). Or les *Planorbis* et les *Physa*, formes sénestres, que j'ai examinées dans ce but (les auteurs précédents ne donnant pas d'indication à ce sujet), m'ont révélé le même mouvement de rotation *rétrograde* que les espèces dextres.

D'ailleurs dans les autres Classes de Mollusques, les embryons sont aussi doués de mouvement de rotation (Lamellibranches et même Céphalopodes), et il ne s'y produit aucune torsion. Quant aux changements accidentels observés parfois dans quelques Nudibranches (*Polycera*, *Hermaca*), on les a rencontrés aussi dans les embryons de Grenouille (Roux); et ils me paraissent devoir être attribués au renversement du mouvement des cils, renversement qu'offrent parfois les cils des palpes des Lamellibranches.

2° La torsion n'est pas due non plus à l'asymétrie des deux lobes du foie à laquelle l'attribue Plate (1).

En effet :

a) La torsion et l'asymétrie sont déjà sensibles bien avant que les rudiments des lobes hépatiques apparaissent sur les deux côtés de l'estomac;

b) Cette asymétrie des foies n'est pas spéciale aux Gastropodes. Elle se rencontre dans d'autres Mollusques *non tordus*, Scaphopodes (2) et Lamellibranches (3), chez lesquels il n'y a aucune asymétrie du corps;

(1) PLATE, Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. *Zool. Jahrb. (Anat. und Ontog.)*, Bd IX, p. 189.

(2) *Siphonodentalium* (SARS, Om *Siphonodentalium vitreum*. *Christiania Univ. Progr.*, 1861, p. 18, pl. I, fig. 19).

(3) Non seulement dans les Nuculidae adultes (DREW, *Yoldia limatula*. *Loc. cit.*, p. 10), mais dans presque toutes les larves connues : *Modiolaria* (LOVEN, *Bidrag till kännedom om utvecklingen af Mollusca Acephala Lamellibranchiata*. *K. Vet. Akad. Handl.*, 1848,

On peut donc en conclure que cette asymétrie est un caractère commun à trois classes de Mollusques au moins, et comme d'autre part il n'est pas connu chez les Céphalopodes, il y a toute apparence que la forme hypothétique dite « Prorhipidoglosse » (ancêtre commun des trois classes ci-dessus) a vu naître chez elle cette particularité de structure ;

c) Enfin, il apparaît parfois, au cours du développement, des individus non tordus et non enroulés : ils n'en ont pas moins les deux lobes hépatiques inégaux (*Littorina* : fig. 24, pl. I).

3° L'asymétrie et la torsion ne sont pas dues davantage à l'asymétrie de la glande génitale<sup>(1)</sup>. Les Scaphopodes et les Céphalopodes, qui ont aussi une glande génitale impaire, et souvent un seul orifice génital, n'en sont pas moins non tordus et symétriques. Et d'autre part, la glande génitale est un des organes les plus tardifs à se constituer, tandis que la torsion se manifeste de très bonne heure, bien avant l'apparition des moindres indices de gonade. Cela ne résulte pas seulement de mes propres constatations sur un grand nombre de formes très variées, mais aussi des observations de Drummond sur *Paludina* <sup>(2)</sup>.

4° La torsion est due au mode de développement du pied. Tous les Mollusques, en dehors des Céphalopodes, présentent un grand développement du pied en arrière de la région céphalique. Ceci contrarie le développement de la branchie sur sa place originelle (postérieure). Par réaction se produit l'extension de l'appareil branchial *en avant* chez :

a) Les Lamellibranches, par simple croissance en avant sans multiplication, jusqu'auprès de la bouche ;

---

pl. XII, fig. 85 et 86); *Mytilus* (LACAZE-DUTHIERS, Mémoire sur le développement des Branchies des Mollusques acéphales lamellibranches. *Ann. des sciences nat. (Zool.)*, série 4, t. V, pl. 11, fig. 3 et 4); *Dreissensia* (MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha* Pall. *Loc. cit.*, pl. V, fig. 53 et suiv.); *Donax* (fig. 6 et 7, pl. XIII du présent travail).

<sup>(1)</sup> THIELE, Ueber die Ausbildung der Körperform der Gastropoden. *Arch. für Naturgesch.*, 1901, p. 14.

<sup>(2)</sup> DRUMMOND, Notes on the Development of *Paludina vivipara*. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. XLVI, p. 131.



- b) Les Polyplacophores, par multiplication des cténidies;
- c) Les Gastropodes, par le phénomène de torsion.

D'après quelques auteurs, la forme primitive des Gastropodes serait un véliger ou trochophore à anus rapproché de la bouche <sup>(1)</sup>. Déjà en 1899 <sup>(2)</sup>, j'ai combattu cette conception mal fondée, due à ce que ses auteurs n'ont pas personnellement étudié la morphologie des Mollusques les plus archaïques, notamment celle des Polyplacophores, et qu'ils prennent pour type de constitution primitive, une larve de Gastropode déjà âgée et adaptée secondairement à la vie pélagique.

L'anatomie comparée et l'embryologie viennent à l'encontre de leur manière de voir. Elles montrent que ce n'est ni dans l'habitat pélagique ni dans le rapprochement des deux extrémités du tube digestif, que se trouve une disposition primitive. En effet :

a) Les formes nageuses ou pélagiques à l'état adulte ne sont pas représentées dans les groupes archaïques de Mollusques, et résultent toutes d'adaptations secondaires.

Toutes appartiennent exclusivement à la Classe des Gastropodes et même, parmi eux, à des subdivisions déjà hautement spécialisées par leur grande asymétrie d'organisation, et notamment aux « Hétéropodes » (Taenioglosses), aux « Ptéropodes » (Opisthobranches : Bulléens ou Aplysiens), aux Nudibranches (*Phylliroe*).

Dans tous ces cas où des Mollusques adultes sont pélagiques, ils ne manifestent pas une tendance à rapprocher l'anus de la bouche (Hétéropodes, *Phylliroe*, par exemple), et, en tout cas, ne conservent jamais une constitution de véliger (« Ptéropodes », Hétéropodes, *Phylliroe*).

(1) VERRILL, Molluscan Archetype considered as a Veliger-like Form. *Amer. Journ. Sc.*, série 4, vol. II, pp. 92 et suiv. — GOETTE, Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken. *Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch.*, 1896, p. 162. — PERRIER, *Comptes rendus de l'Acad. de Paris*, 1903, p. 136. — ROBERT, Recherches sur le développement des Troques. *Loc. cit.*, p. 217.

(2) PELSENEER, Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. *Mém. cour. de l'Acad. de Belgique*, t. LVII, p. 82.

Ils se montrent même tellement spécialisés qu'ils redeviennent symétriques extérieurement, tout en offrant une grande asymétrie d'organisation intérieure. La vie pélagique n'est pas chez eux la cause de la torsion et de l'asymétrie, puisqu'ils offrent même une tendance à la détorsion : Thécosomes droits et Hétéropodes sans coquille. Et les meilleurs types de nageurs pélagiques (à ventre en l'air) sont des Hétéropodes de forme *allongée*, à anus en arrière (*Pterotrachea*).

Ces organismes ne sont donc nullement primitifs, car ils unissent une très grande asymétrie d'organisation à une symétrie extérieure *secondaire*, tandis qu'il existe d'autres formes rampantes, à organisation moins spécialisée, présentant une grande symétrie d'organisation intérieure et un anus originellement et définitivement terminal (Amphineures).

b) De même, dans le développement, l'anús est d'abord en arrière : dans le trochophore des Gastropodes, des Scaphopodes et des Lamellibranches, aussi bien que chez les Amphineures et les Céphalopodes.

La bosse abdominale telle qu'elle s'observe dans les Gastropodes, n'est nullement une disposition primitive, comme le supposaient, d'après la larve âgée, Götte, Verrill, Perrier, etc. Car les plus jeunes stades de tous les groupes ont une forme plus allongée, sans flexion, avec l'anús postérieur (tel que le conservent les Amphineures et la majorité des Lamellibranches).

La flexion de l'intestin et la formation de la bosse abdominale est toujours caractéristique d'un stade d'âge *plus avancé*, amené lorsque se produit une croissance plus grande de la face dorsale, une dévagination de l'invagination coquillière, une invagination de la face ventrale pour former le stomodaeum (fig. 17, pl. XXI) et le « changement d'axe ».

Tout comme il en est pour les formes adultes, *les plus pélagiques* parmi les larves appartiennent aussi aux groupes les plus spécialisés. Les larves à grand vélum très saillant, profondément découpé en 4, 6 ou même 8 lobes, proviennent d'Hétéropodes, de formes abyssales, etc.; tandis que le vélum peu saillant (simple cercle cilié préoral, comme chez le trochophore des Annélides) est propre aux formes réellement les plus archaïques de Gastropodes : *Patella* (fig. 31, pl. VI), *Trochus*, *Fissurella*.



En réalité, le pied se développe autrement chez les Gastropodes (où il n'est pas attaché tout du long à la masse viscérale devenue saillante) que dans les Amphineures, où il est attaché tout du long à cette masse non saillante. Il est d'abord petit (fig. 4, pl. XII), puis s'étend peu à peu suivant une direction antéro-postérieure.

Ce mode de développement du pied est accompagné d'un changement de la forme du corps par un mouvement qui a deux composantes :

1<sup>re</sup> FLEXION VENTRALE : elle se manifeste par le déplacement progressif de la région anale, de la partie postérieure du corps de l'embryon vers la partie antérieure et par la courbure du tube digestif qui en résulte ;

2<sup>o</sup> La seconde composante est la TORSION PROPREMENT DITE : la partie postérieure (viscérale) de l'embryon, distincte de la portion céphalo-pédieuse, tourne autour de l'axe longitudinal, sa face ventrale *passant au côté dorsal par le côté droit* (quand on regarde l'embryon par l'extrémité orale, ce mouvement est donc de même sens que celui des aiguilles d'une montre) <sup>(1)</sup>.

Telle est l'explication mécanique que j'ai donnée de l'asymétrie des Gastropodes. Parmi les théories émises à ce sujet, c'est la seule qui ait trouvé confirmation de la part de l'embryologie et de la morphologie <sup>(2)</sup>.

L'étude du développement embryonnaire que j'ai poursuivie chez tant

<sup>(1)</sup> C'est cette torsion que PLATE a niée d'une façon sommaire en disant d'elle qu'elle « kommt ... nirgends vor » (Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. *Loc. cit.*, p. 184). — C'est ce que GOETTE a déjà relevé (Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken. *Loc. cit.*, p. 158).

<sup>(2)</sup> « An examination of the broad features of the two great classes into which we divided the theories of Gasteropod torsion leaves, then, a balance of embryological evidence in favour of that class of which Pelseneer was the first exponent. » (DRUMMOND, Notes on the Development of *Paludina vivipara*. *Loc. cit.*, p. 130.) — « Or, ceci est parfaitement d'accord avec les faits embryogéniques, et aucune théorie ne respecte mieux les phénomènes de cet ordre. » (ROBERT, Recherches sur le développement des Troques. *Loc. cit.*, p. 215.) — « La théorie qui se rapproche le plus de la réalité des faits est celle de Pelseneer. » (ANAUDRUT, La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes. *Ann. des sciences nat. (Zool.)*, série 8, t. VII, p. 260.)

de formes diverses de Gastropodes, n'infirmes en rien cette interprétation, et confirme, au contraire, dans tous les cas observés, l'existence de ce double mouvement.

La flexion ventrale du tube digestif s'observe partout dans la première partie du développement; et lorsque, pour une cause indéterminée, la torsion et l'enroulement du sac viscéral ne se produisent pas (fig. 24, pl. I), la flexion reste distincte et complète.

La torsion proprement dite, d'autre part, est décelée par toute une série de particularités :

a) Le déplacement de la bosse de la coquille (fig. 24, pl. II) et même déjà de l'invagination coquillière (*Eolis* : fig. 22, pl. XVI, *Hermæa*, fig. 44, pl. XX);

b) Le déplacement des cellules anales (fig. 11, pl. XVI), puis de l'anus lui-même (fig. 20, 23, pl. I);

c) La torsion de la partie postérieure du blastopore allongé (fig. 8, pl. XIV);

d) La torsion du muscle columellaire, bien visible chez les Nudibranches (fig. 4, pl. XVIII) et le déplacement vers la droite, de sa branche dorsale ou vélaire, par rapport à sa branche ventrale ou pédieuse.

Ces deux mouvements (flexion et torsion) ne sont pas, bien entendu, strictement successifs, mais se poursuivent, au contraire, en grande partie simultanément, et leur séparation ne peut être obtenue que dans des cas tératologiques auxquels il a été fait allusion plus haut.

En effet, tandis que l'anus se creuse vers la ligne médiane, postérieurement, il se produit une flexion ventrale et, *simultanément*, une torsion latérale droite qui le déplace peu à peu vers le côté avec les cellules anales, ciliées ou non, tout en le rapprochant à la fois de l'extrémité antérieure et de la face dorsale.

Ce double mouvement, bien perceptible dans le développement de tous les Gastropodes, avec l'asymétrie qui en résulte, est d'ailleurs très précoce, comme le montrent le déplacement vers la droite des cellules anales, et le déplacement vers la gauche du sommet de la coquille (primitivement



exogastrique, non seulement dans des formes archaïques comme *Patella* : fig. 34, pl. VI, mais dans des types plus spécialisés comme *Lacuna* : fig. 21, pl. II, ou dans des individus non tordus : *Purpura*, fig. 10, pl. X). Et comme elle commence bien avant l'apparition des sacs hépatiques et des rudiments de la glande génitale, elle n'est donc pas entraînée par l'asymétrie de ces appareils.

Enfin, si la torsion est simultanée à la flexion, elle en est cependant indépendante, ainsi que le montrent les embryons flexionnés mais non tordus : *a*) de *Littorina* (fig. 24, pl. I), *b*) de *Purpura* (fig. 11, pl. X), *c*) de *Paludina* <sup>(1)</sup>; ces individus anormaux ont la cavité palléale ventrale, le sinus contractile, lorsqu'il existe, ventral, et le muscle columellaire différemment orienté.

D'autre part, la torsion et l'asymétrie sont *simultanées* à l'enroulement spiral et en sont *interdépendantes*. Le fait que cet enroulement spiral n'est pas très précoce <sup>(2)</sup> ne prouve rien contre cette dépendance de l'enroulement spiral; cette dépendance chez les Gastropodes est, au contraire, rendue très sensible par les faits suivants :

*a*) Quand il n'y a pas de torsion, il n'y a pas non plus d'enroulement spiral : les embryons précités non tordus de *Littorina*, *Purpura* et *Paludina* ont une coquille sans enroulement spiral, droite, ou à courbure exogastrique (fig. 10, pl. X : *Purpura* et *Paludina*) <sup>(3)</sup>.

*b*) Quand la segmentation, la torsion et l'asymétrie sont inverses, l'enroulement spiral l'est aussi : *Physa*, *Triforis* etc. <sup>(4)</sup>.

(1) DRUMMOND, Notes on the Embryology of *Paludina vivipara* *Loc. cit.*, pl. IX, fig. M 2 et M 3, p. 121.

(2) Chez *Trochus* (ROBERT, *loc. cit.*, p. 234.)

(3) DRUMMOND, *loc. cit.*, pl. IX, fig. M 2, p. 140. Cet enroulement exogastrique, que montrent aussi les Thécosomes déroulés (FOL, Sur le développement des Pteropodes. *Loc. cit.*, pl. IV, fig. 43), est le sens de la courbure de la coquille avant la torsion, comme on peut le voir dans les plus jeunes larves de divers Docoglosses (*Patella*) et Rhipidoglosses (*Fissurella*, *Trochus*, *Haliotis*) et comme le présentaient probablement les *Bellerophon*.

(4) Les objections qu'ont faites Fischer et Bouvier à cette relation constante entre l'asymétrie et l'enroulement, sont appuyées soit sur des hypothèses, soit sur des erreurs,

## II. Détorsion des Euthyneures.

L'idée de la détorsion des Euthyneures, que Bouvier et moi nous avons établie sur des observations d'anatomie comparée, n'a pas été universellement admise, en ce sens qu'elle a été combattue par Boutan <sup>(1)</sup>, dont la manière de voir a trouvé quelque écho chez Simroth <sup>(2)</sup>.

Or les observations embryologiques dont on dispose aujourd'hui sont suffisantes pour établir :

1° Que la généralité des Euthyneures montrent, pendant le développement, une *torsion* correspondante à celle des Streptoneures ;

2° Que la généralité des Euthyneures sont à l'état adulte moins tordus que leurs embryons ou larves, et que la fin du développement dévoile souvent cette détorsion.

1° TORSION PRÉALABLE. — a) Elle est montrée par la migration des cellules anales et de l'anus qui, dans l'ontogénie des Tectibranches et des Nudibranches, occupent successivement les mêmes positions que dans les Streptoneures (fig. 14, pl. XVI, fig. 17, pl. XX ; comparer avec la fig. 16, pl. II).

b) Elle est montrée par le développement, chez les Nudibranches, d'une cavité palléale qui occupe finalement la même situation dorsale que dans les Streptoneures, c'est-à-dire a subi le même déplacement de 180 degrés,

---

comme, par exemple, la coquille embryonnaire *symétrique* des *Patella* et *Oxygyrus* (FISCHER et BOUVIER, Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves. *Journ. de Conchyol.*, 1892, p. 196) ; la coquille embryonnaire ou plutôt larvaire de *Patella* est à spirale dextre, d'après mes propres observations (PELSENEER, Mollusca, part V de « A Treatise on Zoology » de RAY-LANKESTER, 1906, p. 77, fig. 56) ; d'autre part, on peut parfaitement voir que la coquille larvaire de *Oxygyrus* n'est pas symétrique (SOULEYET, Zoologie du voyage de la Bonite [Mollusques], pl. XVIII, fig. 11) et que sa première partie suit une spirale dextre.

(1) BOUTAN, La cause principale de l'asymétrie des Mollusques gastéropodes. *Arch. de Zool. expér.*, série 3, t. VII, 1899. — IDEM, La détorsion chez les Gastéropodes. *Ibid.*, série 3, t. X, 1902.

(2) SIMROTH, Bronn's Tier-Reich, Bd III. Mollusca, II. Abth., p. 690.



ou, en d'autres termes, une torsion larvaire aussi parfaite (fig. 12, pl. XVI, 20, pl. XVII, 4, pl. XVIII, 12, pl. XVIII).

c) Elle est démontrée aussi par les positions successives de l'épaississement coquillier et de la coquille (fig. 22, pl. XVI ou 16, pl. XXI, et fig. 4, pl. XVII) dont le sommet est toujours infléchi vers le côté gauche (droit dans les Euthyneures sénestres <sup>(1)</sup>), et ultérieurement ventral; cette asymétrie de la glande coquillière est souvent précoce : *Elysia*, *Hermaca* (fig. 11, pl. XX).

d) Elle est montrée ensuite par l'asymétrie encore plus précoce d'autres organes primitivement médians, comme le blastopore : *Polycera* (fig. 8, pl. XIV), *Hermaca* (fig. 7, pl. XX), *Elysia* (fig. 14, pl. XXI).

e) Enfin elle est montrée encore très manifestement par la torsion de 180° que subit le muscle columellaire dans les Nudibranches (fig. 18, pl. XIV : *Ancula*; fig. 12, pl. XVI : *Eolis*; fig. 4, pl. XVIII : *Tergipes*).

2° DÉTORSION DES EUTHYNEURES. — Beaucoup d'Euthyneures larvaires ont ainsi, par leur torsion, l'anus aussi antérieur et dorsal que les Streptoneures adultes typiques, c'est-à-dire que ce que Boutan appelle l'« angle de déviation larvaire » est à un certain moment du développement *beaucoup plus grand* que dans l'adulte : *Philine* (fig. 14, pl. XIII), *Polycera* (fig. 11, pl. XIV), *Ancula* (fig. 19, pl. XIV), *Doris* (fig. 23, pl. XV), *Cenia* (fig. 17, pl. XXII) <sup>(2)</sup>.

Dans tous ces divers cas, donc, la torsion va en diminuant de la larve à l'adulte. Or, d'après Boutan, au contraire, « l'angle de la déviation larvaire *doit* être le même chez tous les Opisthobranches à l'état larvaire et

(1) FOL, Sur le développement des Gastéropodes pulmonés. *Arch. de Zool. expér.*, série 1, vol. VIII, pl. XI-XII, fig. 3. — RABL, Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. *Morph. Jahrb.*, Bd V, p. 614.

(2) On peut retrouver des observations confirmatives de cette constatation dans bien d'autres formes encore : *Umbrella* (HEYMONS, Zur Entwicklungsgeschichte von *Umbrella mediterranea* Lam. *Loc. cit.*, pl. XVI, fig. 36); *Pleurobranchaea* (RAY LANKESTER, Contributions to the Developmental History of the Mollusca. *Loc. cit.*, pl. VIII, fig. 33); *Aplysia* (MAZZARELLI, Monografia delle Aplysiidae del Golfo di Napoli. *Loc. cit.*, pl. XI, fig. 19); *Clione* (FOL, Sur le développement des Ptéropodes. *Loc. cit.*, pl. X, fig. 7); *Fiona* (CASTEEL, The Cell-Lileage and Early larval Development of *Fiona marina*. *Loc. cit.*, pl. XXXV, fig. 109); *Janus* (TRINCHESE, Aeolididae e famiglie affini. *Loc. cit.*, pl. XLIX, fig. 3); *Oncidella* (JOYEUX-LAFFITE, Organisation et développement de l'Oncidie. *Arch. de Zool. expér.*, série 1, t. X, pl. XX, fig. 8 et 9, et pl. XXI, fig. 2).

à l'état adulte » (1). Les faits ne sont ainsi nullement d'accord avec sa façon de voir.

Les Euthyneures comme les Streptoneures manifestent tous, dans les diverses phases de leur développement, la torsion caractéristique des Streptoneures. Mais ils ne sont pas tous également tordus à l'état adulte.

Ceux qui ont à l'état adulte la torsion la plus profonde, ne l'ont pas par hasard : ce sont les plus archaïques des Gastropodes Euthyneures, *Actaeon* et *Chilina*; et ils manifestent leur torsion dans toute leur organisation (2).

Or, s'ils ne sont pas tous également tordus à l'état adulte, c'est qu'ils ne sont pas tous également détordus :

Les plus archaïques ont encore un maximum de torsion, parce qu'ils ont subi un minimum de détorsion ;

Les plus spécialisés ont une torsion minimum, parce qu'ils ont subi la détorsion poussée au maximum ; comme je l'ai déjà indiqué autrefois, c'est chez les Thécosomes que l'on trouve l'exemple le plus caractérisé de cette détorsion maximum, puisque leur cavité palléale est redevenue tout à fait ventrale (3).

Or une différence d'intensité ne fait pas une différence de phénomène ; et il n'y a pas plus de distinction à faire à ce point de vue, entre Streptoneures et Euthyneures, qu'entre les plus tordus et les moins tordus de ces derniers. Une torsion d'un plus petit nombre de degrés est tout de même une torsion. Et il serait contraire d'une part à la logique, d'autre part à

---

(1) BOUTAN, La détorsion chez les Gastéropodes. *Loc. cit.*, p. 266.

(2) Contrairement à ce que paraît croire MAZZARELLI qui, au sujet d'*Actaeon*, tout en admettant la détorsion des Euthyneures, pense que c'est seulement au point de vue du système nerveux qu'elle s'exerce (La detorsione negli Opistobranchi e la voluta primitiva del gen. *Actaeon*. *Monit. Zool. Ital.*, anno XIV, 1903, p. 368).

(3) Les jeunes embryons y ont l'anus d'abord ventral ; les embryons âgés l'ont au côté droit et les adultes l'ont de nouveau ventral. C'est-à-dire que leur cas n'est pas comparable à celui des embryons non tordus de Streptoneures (*Littorina*, *Purpura*, *Paludina*) où la cavité palléale est restée ventrale. Dans les Thécosomes, il y a eu torsion et détorsion successives, prouvées par l'enroulement du conduit génital autour du tube digestif : l'état primitif n'y est donc pas reconstitué, ce qui devrait être, s'il y avait simplement torsion incomplète ou « déviation larvaire ».



l'unité et à la clarté du langage scientifique, de désigner sous le nom de « déviation larvaire » (Boutan) ce qui correspond à la torsion des Streptoneures, tout comme il est contraire à la logique d'appeler « régularisation secondaire » une détorsion dont on ne peut nier l'existence <sup>(1)</sup>.

La détorsion peut se produire d'ailleurs partout où il y a eu torsion ; elle n'est pas spéciale aux Euthyneures et s'observe dans des Streptoneures : lorsque par exemple, sous l'influence de la vie pélagique, les Hétéropodes voient leur masse viscérale ramenée en arrière, leur partie antérieure du corps s'allonger comme chez les Pulmonés et les Opisthobranches et leur saillie viscérale diminuer d'importance, l'anوس et le complexe circumanal se reportent en arrière dans les formes à coquille réduite ou disparue.

3° Ces divers phénomènes embryonnaires ne sont en tout cas pas la cause de la constitution de l'adulte. Ils sont, au contraire, la conséquence et rappel héréditaire de la structure de toute la série d'ancêtres adultes successifs.

L'asymétrie qui se manifeste dans les toutes premières segmentations ne détermine pas non plus l'asymétrie (torsion) des adultes, mais seulement le sens de cette asymétrie <sup>(2)</sup>.

Car elle est dans les Gastropodes *dextres*, la même que chez les Mollusques symétriques comme les Lamellibranches (*Unio*, *Pholas* : fig. 5, pl. XIII), et que chez les Annélides (*Nereis*, *Hermella*, etc) ; et elle est simplement inverse de celle-ci chez les Gastropodes *sénestres*.

Et cette asymétrie de la segmentation n'est donc pas la cause de celle de l'adulte : c'est bien plutôt l'inverse. Elle résulte aussi de l'asymétrie des ancêtres, et l'embryon qui descend d'une longue lignée d'adultes successifs se ressent de cette hérédité dans toute sa structure et en porte les traces précoces.

---

(1) BOUTAN, La cause principale de l'asymétrie des Mollusques gastéropodes. *Loc. cit.*, p. 294.

(2) Il n'est pas juste de dire, comme DAVENPORT : « Upon the lack of symmetry of cleavage in Gastropod, the lack of symmetry is probably to be referred » (*Science*, new series, vol. XX, 1904, p. 700).

---

## QUATRIÈME PARTIE

---

### ÉTHOLOGIE.

---

On trouve dans presque chaque groupe de Gastropodes, des formes se développant dans des conditions extérieures très différentes. Or ces conditions d'existence peuvent exercer une influence appréciable sur l'allure et sur certains caractères du développement; et l'on peut trouver dans bien des cas un rapport entre certains de ces derniers et les conditions de milieu où l'évolution se poursuit.

#### I. Influence des facteurs primaires sur la rapidité du développement embryonnaire.

1° TEMPERATURE. — Diverses formes pondent pendant une assez grande partie de l'année; l'expérience montre alors que l'éclosion est plus précoce pendant la saison chaude. *Cenia cocksi*, au commencement du printemps (mars-avril), met environ un quart de temps en plus qu'en été (juillet) pour éclore. *Doris bilamellata* et *Purpura lapillus* m'ont révélé le même effet sous la même influence. Au reste, toutes les fois que les embryologistes ont fait attention à ce point, ils ont fait la même constatation dans tous les groupes: la différence de durée entre un temps très froid et un temps très chaud pouvant atteindre à peu près celle du simple au double (1).

---

(1) Exemples: *Paludina* (TÖNNIGES, Die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd LXI, p. 542); *Aplysia* (CARAZZI, L'Embriologia delle *Aplysia*. Arch. di Anat. ed Embriol., vol. IV, p. 241); « Ptéropodes » (FOL, Sur le développement



D'autre part, des Gastropodes marins pondant à la même saison sous des latitudes différentes, évoluent beaucoup plus lentement dans les mers froides : c'est le cas pour les Nudibranches : *Eolis*, *Doris* et *Dendronotus arborescens* (*Tritonia ascanii*) n'éclosent qu'au bout d'un mois en Norvège, d'après M. Sars <sup>(1)</sup>, tandis que dans la Manche, ces mêmes genres et espèces sont éclos en dix ou quinze jours. Les embryons et larves sont plus sensibles que les adultes aux écarts de température; la dispersion des espèces par leurs larves errantes est ainsi nettement limitée à des zones dont les variations thermiques ont une amplitude déterminée <sup>(2)</sup>;

2° DENSITÉ. — Les variations expérimentales de la densité du milieu liquide font varier la durée de la vie embryonnaire; la dessalure, notamment, ralentit le développement en retardant l'éclosion : des pontes de *Nassa reticulata*, de *Hermaca bifida*, placées dans de l'eau de mer dessalée, éclosent plusieurs jours après des pontes de même âge laissées dans l'eau de mer normale, et d'autant plus tard que la densité de l'eau est plus faible <sup>(3)</sup>.

Une conséquence de ce fait est l'abréviation du développement par disparition de la vie larvaire libre chez la généralité des Mollusques fluviatiles d'origine ancienne (*Neritina*, etc.; l'exception du Lamellibranche *Dreissensia* — qui présente un véliger libre — s'explique par son introduction relativement récente dans les eaux douces);

3° LUMIÈRE. — Des pontes de Nudibranches (*Elysia viridis*) soumises

---

des Ptéropodes. *Loc. cit.*, p. 12); *Tergipes* (NORDMANN, Essai d'une monographie du *Tergipes Edwardsii*. *Loc. cit.*, p. 144). — De nombreuses observations portent aussi sur les Pulmonés, terrestres ou d'eau douce : *Helix pomatia*, de vingt à trente jours; *Helix aspersa*, de dix-sept à trente jours; enfin, exemple très frappant, par temps chaud et humide, *Arion ater* éclôt au bout de quarante jours; il en met soixante-quatorze par temps froid et sec (WOTTON, *Journ. of Conchyl.*, vol. VII, 1893, pp. 158 et suiv.).

(1) SARS, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken und Zoophyten. *Arch. für Naturgesch.*, 1845, p. 205.

(2) PELSENEER, Sur le degré d'eurythermie de certaines larves marines. *Bull. de l'Acad. de Belgique*, 1901, p. 279.

(3) PELSENEER, L'origine des animaux d'eau douce. *Bull. de l'Acad. de Belgique*, 1906, p. 722.

à l'action exclusive de rayons rouges ou violets (c'est-à-dire placées dans des tubes entourés de toutes parts d'une solution respectivement de fuchsine ou de violet de Parme), ont éclos plus vite que par tout autre éclairage, même qu'exposées à la lumière blanche normale; en effet, dans les deux premiers cas (toutes les autres conditions restant égales), l'éclosion s'est effectuée le neuvième jour au matin; elle n'a eu lieu que la nuit suivante, dans le second cas.

A l'éclosion, toutes les larves véligères sont positivement phototropiques (*Nassa reticulata*, *Littorina littorea*, Nudibranches divers); il en est de même des jeunes fraîchement éclos de *Purpura lapillus* (les véligers d'autres Mollusques présentent d'ailleurs le même caractère : chez *Chiton*, par exemple).

## II. Relations entre la nature du milieu et l'éclosion ou la fin du développement.

Outre qu'ils peuvent posséder un habitat terrestre ou fluviatile (eau douce), les Gastropodes sont répandus surtout dans le milieu marin, et dans ses trois subdivisions : littorale, pélagique et abyssale.

1° Les formes littorales proprement dites ou « côtières » pondent des œufs libres ou contenus dans une ponte fixée et toujours baignée dans l'eau; ces œufs éclosent sous forme de larves libres littorales : leur vélum est peu saillant (*Patella*), ou modérément saillant, formé de deux lobes rarement subdivisés (*Rissoa*, *Nassa*, *Lamellaria*, Nudibranches); la vie larvaire est plus ou moins longue;

2° Les pontes des formes pélagiques sont planctoniques ou fixées sur des corps planctoniques; la vie larvaire libre est fort longue. Le vélum très saillant est souvent profondément divisé en quatre ou même six lobes étroits dans les larves âgées <sup>(1)</sup>;

3° Les pontes de Gastropodes abyssaux ne sont pas connues. Cependant

---

(1) Exemple : dans les larves âgées de Hétéropodes. — PELSENER, Biscayan Plankton. *Trans. Linn. Soc. London (Zool.)*, vol. X, pl. XI, fig. 36 et 38.



pour assez bien d'entre elles, il existe une vie larvaire pélagique très longue; lorsque le pied est déjà prêt à pouvoir ramper, la larve possède encore un vélum très développé, divisé de chaque côté en deux ou trois longues lanières <sup>(1)</sup>. Il en est ainsi pour des *Coralliophila*, *Solarium*, *Columbella*, et les Familles des *Natica* <sup>(2)</sup> et des *Lamellaria*. Il ne serait pas étonnant qu'il y eût des Gastropodes abyssaux incubateurs, vu qu'il existe assez bien de Lamellibranches abyssaux où les embryons sont incubés.

Il y a en somme, entre ces trois subdivisions de développements larvaires, une certaine analogie; et leur séparation n'est pas nettement tranchée : des Gastropodes vivant dans la région côtière un peu profonde ont une vie larvaire libre prolongée que l'on peut qualifier de « pélagique ». Et toutes les fois qu'il y a ainsi une phase libre un peu longue, il se produit un dimorphisme de la coquille : la protoconque, correspondant à la phase véligère, est distincte par sa forme et son aspect de la coquille définitive. C'est le phénomène de l'hétérostylie, auquel il faut rapporter aussi l'existence d'une coquille larvaire caduque (*Lamellaria* : voir p. 102).

4° Les formes intercotidales des mers à marée ont des pontes fixées qui sont alternativement immergées et émergées. Le développement y est caractérisé par la suppression de la phase larvaire nageuse et l'éclosion sous la forme adulte. Toute l'évolution s'achevant dans la coque de la ponte, l'embryon ne possède jamais qu'un vélum sensiblement réduit. Les œufs sont souvent gros et peu nombreux; l'incubation est parfois réalisée; d'autre part, comme la vie embryonnaire est prolongée, le vitellus de chaque ovule n'est pas toujours suffisant, et l'on trouve des cas de cannibalisme ou adelphophagie (*Purpura*).

5° Les Gastropodes terrestres (d'origine polyphylétique) ont aussi perdu la phase larvaire libre; ils présentent une rudimentation ou plus généralement une disparition du vélum (seuls parmi les Pulmonés, quelques formes assez archaïques pondant dans l'eau de mer, montrent encore un stade

---

(1) PELSENEER, Biscayan Plankton : Mollusca. *Loc. cit.*, p. 151, pl. X, fig. 14 et 19, et pl. XI, fig. 24.

(2) VERRILL, Molluscan Archetype considered as a Veliger-like Form. *Loc. cit.*, fig. 10 et 11, p. 99.

véliger dans leur ponte : *Auricula*, *Siphonaria*, *Gadinia*, *Oncidiella*). Les Gastropodes terrestres sont fréquemment incubateurs.

6° Les Gastropodes fluviatiles ont également perdu la phase véligère libre, à laquelle les grands espaces liquides sont nécessaires. Le ralentissement du développement causé par la diminution de densité du milieu, est ainsi compensé par une condensation embryogénique qui fait éclore l'embryon à l'état de l'adulte. Le vélum est toujours très réduit, tant chez les Streptoneures que chez les Pulmonés Basommatophores ; il n'est assez développé que dans le Rhipidoglosse *Neritina*.

7° Il suit de ce qui précède que l'on trouve des caractères analogues dans le développement de formes appartenant à des subdivisions différentes, mais ayant le même régime éthologique : c'est un phénomène de *convergence*. Par contre, il apparaît des phénomènes de « divergence », dans une même subdivision (famille ou genre), lorsque, par suite de régime éthologique différent, on voit se produire des différences grandes dans le mode de développement de formes voisines.

L'un des meilleurs exemples se trouve dans le genre *Littorina* : l'une des espèces, dont les pontes sont libres et entraînées au large, présente de petits œufs à éclosion précoce, et des larves nageuses libres (*L. littorea*) ; une deuxième a des pontes fixées, intercotidales, avec gros œufs à éclosion tardive, sous la forme adulte (*L. obtusata*) ; la troisième, supralittorale, presque aérienne, également à gros œufs, est vivipare (*L. rudis*).

Dans le genre *Purpura*, l'espèce *P. lapillus* (intercotidale) éclôt avec la forme adulte, ainsi que *P. floridana*, et ne produit que quelques embryons par coque (avec adelphophagie) ; les *P. haemastoma* et *P. sertata* ont un véliger libre qui éclôt d'une façon précoce.

Le genre *Crepidula* montre les mêmes différences suivant les espèces vivant dans des conditions différentes <sup>(1)</sup>. Parmi les *Nassa*, il y a aussi des espèces à véligers libres, provenant soit d'œufs nombreux et petits (*N. reticulata*), soit d'œufs gros et peu nombreux (*N. mutabilis*) ; peut-être y trouvera-t-on également des formes à œufs encore plus gros et sans véligers libres.

(1) CONKLIN, The Embryology of *Crepidula*. *Loc. cit.*, p. 20.



## CINQUIÈME PARTIE

---

### PHYLOGÉNIE.

---

#### I. Caractères systématiques des subdivisions de Gastropodes tirés de l'embryologie.

1° Ce sujet est particulièrement difficile à traiter; et c'est ici la première tentative de ce genre qui soit faite. Aussi convient-il de demeurer circonspéct, en ne généralisant pas d'après un exemple unique.

Ainsi l'inégalité de la segmentation n'est pas un caractère systématique essentiel, comme le montre l'exemple du groupe des Rachiglosses. On y trouve en effet :

a) Des formes à segmentation égale, dont les 4 macromères sont égaux entre eux, comme le sont les micromères : *Fulgur* (Turbinellidæ), *Fusus* et *Fasciolaria* (Fasciolariidæ);

b) Des formes à segmentation inégale, avec un macromère (D) plus gros que les trois autres : *Nassa*, *Ilyanassa*, *Purpura*, *Urosalpinx*, *Columbella* (*Astyris* : Brooks).

L'inégalité de la segmentation se retrouve encore ailleurs : peu marquée dans certains Tænioglosses comme *Lamellaria*, dans divers Tectibranches : *Philine*, et bien nette dans d'autres formes du même groupe : *Cymbulia*, *Acera*, *Aplysia*, à côté d'autres où il y a égalité sensible.

L'inégalité est en tout cas une *spécialisation*; et toutes les formes à segmentation inégale sont, en effet, morphologiquement plus spécialisées que celles à segmentation égale.

Cependant la nature du macromère le plus gros, en cas d'inégalité, a son importance. Alors que chez les Streptoneures, c'est la cellule D, chez les Opisthobranches à segmentation inégale c'est D qui est le *plus petit* macromère; et conséquemment, chez eux, à la première division, c'est AB qui est le plus grand des deux blastomères, contrairement aux Strophoneures à inégale segmentation.

Si l'on tient compte du rapport qui existe entre la division de l'œuf et l'orientation de l'embryon, et du fait que les tissus provenant de AB forment la partie antérieure du corps, on s'expliquera que AB soit plus grand dans les Opisthobranches que dans les Streptoneures, parce que la portion antérieure du corps y est proportionnellement plus développée et la portion postérieure plus réduite. Il y a probablement même un rapport entre la réduction de CD et la détorsion, car les Opisthobranches sont des Gastropodes détordus, et les Streptoneures qui montrent aussi de la détorsion (Hétéropodes allongés, à partie postérieure du corps réduite) présentent également une cellule D plus petite que les trois autres macromères : *Pterotrachea* <sup>(1)</sup>.

2° a) Les DOCOGLOSSES et les RHIPIDOGLOSSES sont les Gastropodes où il a le moins de différence dans la taille entre les micromères et les macromères (*Patella*, *Trochus*); la naissance de 4d y paraît plus tardive que dans les autres Gastropodes; ce sont les seuls Gastropodes dont le vélum soit constitué simplement par une bande ciliée, non saillante (Patelliens, Rhipidoglosses marins); les premiers (Docoglosses) possèdent un flagellum apical; il n'y a pas de rein larvaire; l'éclosion est toujours précoce; ce sont les Gastropodes qui montrent le plus nettement la courbure exogastrique primitive de la coquille larvaire.

b) Les TAENIOGLOSSES ont, d'une façon générale, la segmentation égale et les macromères toujours plus grands que les micromères, sans atteindre cependant à une véritable disproportion. La cellule 4d naît d'une façon plus

---

(1) FOL., Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. *Loc. cit.*, pl. IV, fig. 7 et 8.



précoce que dans les deux groupes ci-dessus; le vélum est saillant; il existe des reins larvaires postvélaire. L'éclosion est plus tardive que dans les précédents.

c) Dans les RACHIGLOSSES, les macromères atteignent leur maximum de taille relativement aux micromères; assez souvent même, l'un des quatre macromères (D) est plus gros que les trois autres (au moins dans les familles Nassidae, Muricidae, Collumbellidae). Fréquemment, malgré le grand nombre d'ovules de chaque coque, il ne naît qu'un petit nombre d'embryons, qui, souvent aussi, éclosent avec la forme adulte. Grands reins larvaires.

d) TECTIBRANCHES. — Quand la segmentation n'est pas égale, c'est D qui est le plus petit macromère.

e) NUDIBRANCHES. — Segmentation donnant quatre macromères égaux; gastrula invaginée, à long blastopore.

Tectibranches et Nudibranches éclosent sous forme de véliger (à l'exception de *Cenia* et *Runcina*); les cellules anales ne sont pas ciliées, alors qu'elles le sont d'une façon générale dans les Streptoneures; les uns et les autres sont caractérisés par la présence d'une glande anale (dite parfois rein anal, rein secondaire, œil anal, etc.) <sup>(1)</sup>, reins larvaires postvélaire.

f) PULMONÉS. — Segmentation donnant quatre macromères égaux;

---

(1) Cet organe larvaire est toujours formé de cellules ectodermiques émigrant sous d'autres cellules de l'ectoderme; il n'est pas d'origine mésodermique (MAZZARELLI); il n'a rien de commun avec le rein de l'adulte (auquel CASTEEL l'identifie chez *Fiona*), rein définitif, qui se développe tardivement, est d'origine mésodermique et est pourvu d'un entonnoir cilié; d'ailleurs, dans le développement de *Cenia*, qui possède un rein définitif, il n'apparaît pas de glande anale. C'est un appareil dont la fonction, mal connue, est essentiellement propre à la vie larvaire. SAUNDERS et POOLE arrivent à la même conclusion, d'après l'étude de *Aplysia* (*The Development of Aplysia punctata. Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. LV, p. 534). Peut-être se conserve-t-il parfois sous forme d'une petite glande située près de l'orifice du rein (FISCHER, *Recherches anatomiques sur un Mollusque Nudibranche* appartenant au genre *Corambe. Bull. scientif. de la France et de la Belgique*, t. XXIII, p. 386, pl. XI, fig. 32), et surtout sous celle de la petite glande fortement pigmentée de certains Bulléens, également auprès de l'anus et de l'orifice rénal (PELSENEER, *Recherches sur divers Opisthobranches. Mém. cour. de l'Acad. de Belgique*, t. LIII, p. 15, pl. V, fig. 41).

gastrula invaginée; vélum réduit ou nul; éclosion sous la forme adulte; pas de reins larvaires postvélares, mais des protonéphridies à flamme ciliée.

## II. Conclusions phylogénétiques tirées de l'embryologie.

Toutes les hypothèses phylogénétiques sont basées sur l'interprétation des dispositions morphologiques. Dans ce domaine, il est donc prudent de ne pas hasarder de suggestions d'après l'étude — dans un groupe déterminé — d'une seule forme ou d'un petit nombre de formes voisines. Aussi, en ces matières, ai-je toujours eu, dans mes travaux antérieurs, le souci extrême de multiplier les comparaisons.

Et si j'ai porté — un peu tardivement — mon attention sur le développement des Gastropodes, ce n'est point pour essayer d'élucider sur une forme quelconque l'une ou l'autre question générale d'embryologie; c'est pour y chercher, par l'étude des diverses subdivisions, plus de certitude au sujet des déductions phylogénétiques tirées de l'étude des Mollusques adultes correspondants. C'est là un soin que les anatomistes négligent souvent, tout comme d'ailleurs les embryologistes oublient fréquemment l'étude des organismes adultes : ce qui cause parfois des désaccords entre eux <sup>(1)</sup>.

I. Gastropodes archaïques et spécialisés. — L'origine monophylétique des Gastropodes, jadis combattue par von Jhering, trouve sa complète démonstration dans l'embryologie, qui montre l'identité fondamentale de leur développement, et la formation semblable des organes correspondants. Cela étant, il y a à voir, au point de vue embryologique, quels sont les Gastropodes les moins spécialisés ou les plus archaïques :

1° Une des premières différences apparaissant entre les développements

---

(1) « The comparative anatomists maintain one side, the embryologists another; and probably because the former are less convenient with the facts of embryology, and the latter with the facts of adult structure. » (MONTGOMERY, On Phylogenetical Classification. *Proc. Acad. Natur. Sc. Philadelphia*, 1902, p. 225).



des divers Gastropodes, est celle qui consiste dans la régularité ou l'irrégularité plus ou moins grande de la segmentation après le stade 4 (ou même parfois dès la première division). Cette irrégularité est due à une accumulation de vitellus nutritif qui est évidemment une spécialisation.

Or, l'expérience montre que la plus grande régularité de la segmentation s'observe dans les formes que l'organisation des adultes a révélées comme les plus archaïques (Patelliens, Rhipidoglosses marins), ce qui concorde aussi avec ce que l'on connaît des plus archaïques des autres Mollusques (*Chiton*, parmi les Polyplacophores; *Nucula*, parmi les Lamellibranches).

Au contraire, l'irrégularité plus ou moins grande de la segmentation (amenée par l'abondance de plus en plus grande du vitellus nutritif) est propre à des formes que l'étude morphologique de l'adulte a révélées comme plus spécialisées voir : figure A, page 88;

2° Le développement à segmentation plus ou moins régulière est accompagné de la plupart des caractères embryologiques suivants, confirmant l'archaïcité :

- a) Absence ou faible quantité de vitellus nutritif (souvent en rapport avec l'absence de glandes accessoires sur les conduits génitaux);
- b) Gastrulation embolique ou invaginée;
- c) Évolution ontogénique rapide;
- d) Larve à vélum peu ou pas saillant.

Au contraire, le développement à segmentation franchement irrégulière est accompagné des caractères opposés suivants :

- a) Présence de vitellus abondant;
- b) Évolution ontogénique plus lente, dans une enveloppe protectrice;
- c) Vie larvaire pélagique prolongée ou remplacée par une longue vie embryonnaire dans la coque;
- d) Vélum saillant et étendu, pouvant même être divisé en plusieurs paires de lobes allongés;

3° La suppression du stade larvaire libre (avec ou sans réduction de la quantité de vitellus nutritif et du vélum) est un caractère de spécialisation encore plus grande; elle entraîne une évolution de durée assez longue et

l'éclosion d'un plus petit nombre de jeunes, et finalement même, la viviparité.

Ici, l'expérience montre également que ces caractères embryologiques sont propres à des formes encore plus spécialisées que les précédentes, surtout par leur régime éthologique : vie intracotidale (*Purpura lapillus*, *Cenia cocksi*), vie supralittorale (*Littorina rudis*), vie fluviale (*Paludina*, *Nerita*, *Basommatophora*), vie terrestre (*Stylommatophora*).

**2. Streptoneures et Euthyneures.** — L'étude comparative de la morphologie des Gastropodes adultes a conduit à les diviser en deux sous-classes, généralement dénommées Streptoneures et Euthyneures. D'autre part, tous ceux qui ont poursuivi sur l'ensemble du groupe des investigations prolongées et détaillées, ont interprété les Euthyneures comme provenant par *détorsion* d'ancêtres analogues aux Streptoneures.

L'embryologie des Gastropodes ne fait que confirmer ces déductions : elle révèle chez les Euthyneures une flexion et une torsion de même nature que celles des Streptoneures ; d'autre part, elle montre à la fin de la vie embryonnaire ou au commencement de la vie larvaire, une torsion plus grande qu'à l'état adulte ; enfin, elle fait voir que par tous leurs caractères embryologiques, les Euthyneures sont plus spécialisés que les Streptoneures archaïques, qui représentent, dans la nature actuelle, la souche commune de tous les Gastropodes. On peut donc conclure que dans la classe morphologique des Gastropodes, les Euthyneures sont moins tordus que les autres, parce qu'ils ont été détordus.

La grande simplicité du classement des Gastropodes est confirmée dans ses détails par l'embryologie. Celle-ci démontre en effet que les « Ptéropodes » se développent comme des Tectibranches, dans lesquels leur morphologie à l'état adulte les a fait classer. De même pour les Hétéropodes : leur embryologie les rapproche des Tænioglosses, pour lesquels leur organisation définitive a démontré les affinités <sup>(1)</sup>.

---

(1) Ce n'est pas des *Janthina*, non plus que des *Strombus*, que les Hétéropodes se rapprochent, mais bien des Tænioglosses des familles Naticidae et Lamellariidae : notamment par les centres pleuraux soudés aux cérébraux, par les otocystes distants des centres



3. Le principe de Müller et l'embryologie des Gastropodes. — Le principe de Fritz Müller, dénommé « principe biogénétique fondamental » par Haeckel, est aussi connu comme « loi de la récapitulation », et souvent énoncé sous la forme condensée : « l'ontogénie récapitule la phylogénie ».

L'expérience a montré que dans bien des cas, cette « récapitulation » est dénaturée. Aussi divers naturalistes se sont-ils déjà élevés contre l'application trop rigoureuse de cette « loi ». Après les critiques déjà anciennes comme celles de Sedgwick (1894), de Cope (1896), de Cunningham (1897), etc., deux auteurs récents ont représenté le principe de Müller comme peu ou pas défendable <sup>(1)</sup>.

Dans tous les phénomènes naturels, on observe une tendance à atteindre le maximum de rendement avec le minimum de dépense ou d'effort. Cela est manifesté notamment dans la condensation embryogénique, où ne se conserve guère que ce qui est plus ou moins *maintenu par l'usage* pendant la vie larvaire (par exemple les yeux larvaires de Crustacés abyssaux à larves pélagiques [Doflein], les yeux larvaires *pairs* des larves libres de *Anomia* et *Meleagrina* [où l'adulte fixé ne possède plus que l'œil droit]). Le reste, s'il ne persiste pas chez l'adulte à l'état normal, ne réapparaît pas dans la vie embryonnaire, ou n'y réapparaît que sous forme d'organes rudimentaires non fonctionnels, même quand il y a conservation chez l'adulte, avec changement de fonction.

De sorte que les caractères transitoires présentés par les embryons, ne sont

---

pédieux (PELSENER, Le système nerveux Streptoneure des Hétéropodes. *Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Paris*, t. CXIV, 1892, pp. 776-777), la division de leurs centres pédieux correspondant à la division du pied en régions distinctes, les dents de la radule, le gésier, le bulbe aortique, les glandes génital esaccessoire et la gouttière séminale menant à un pénis à flagellum et à glandes, l'opercule paucispire à spire sénestre (PELSENER, L'opercule des Hétéropodes. *Procès-verbaux de la Soc. malacol. de Belgique*, 1892, p. XXXV. Atlantidae). Les caractères embryologiques révèlent la même analogie : vélum à 4 ou 6 lobes (*Natica*, *Lamellaria*, Hétéropodes), opercule paucispire sénestre des larves des Hétéropodes sans opercule à l'état adulte, gastrula invaginée (*Natica*, Hétéropodes).

<sup>(1)</sup> MONTGOMERY, The Analysis of Racial Descent in Animals. New-York, 1906. — VIALLETON, Un problème de l'Évolution. La Théorie de la récapitulation des formes ancestrales au cours du développement embryonnaire. Paris, 1909.

que le rappel *partiel* des types de structure traversés par leur lignée ancestrale au cours des temps.

Mais d'autre part, à côté de ces caractères « archaïques » (qui sont conservés parce qu'ils correspondent aux conditions du milieu habité par les larves), d'autres caractères des embryons et larves sont des adaptations spéciales aux nécessités de leur vie embryonnaire ou larvaire. Sur l'existence de ces derniers caractères influent donc également (non plus en *conservant*, cette fois, mais en engendrant, c'est-à-dire en édifiant ou *innovant*) les conditions de milieu : caractères qui, conséquemment, ne sont pas dus à un héritage de longue durée (ou « palingenétiques »), mais sont au contraire des formations cénogénétiques, et bouleversent ainsi plus ou moins la loi de la récapitulation.

Enfin certains de ces derniers caractères peuvent être à leur tour ultérieurement perdus, par suite de nouveaux changements survenus pendant le développement : ainsi les embryons incubés peuvent perdre des organes acquis secondairement dans les stades larvaires libres (vélu, etc.), aussi bien que d'anciens organes hérités d'ancêtres adultes.

Tout cela montre l'importance et l'influence considérable des facteurs « primaires » (ou Lamarckiens) d'évolution dans le développement : ils contribuent, avec l'hérédité, à constituer les caractères embryonnaires et larvaires.

Il ne faut donc voir dans la loi de la récapitulation, comme dans toute loi qui ne peut être qu'approchée, qu'une simple *formule générale*, susceptible de vérifications plus ou moins nombreuses. Elle montre, en effet, dans bien des cas, des vestiges importants, et apporte des indications précieuses; mais vouloir l'appliquer sans réserves, d'une façon constante, peut entraîner à de graves erreurs, car elle peut ne pas donner toujours une image nécessairement exacte.

Avec ces réserves, il n'est pas sans utilité de rappeler ce que les Gastropodes apportent à l'appui du principe de Müller :

1° Ils montrent, au commencement de leur ontogénie, une plus grande symétrie, un anus plus postérieur, des foies plus égaux, un plus grand



nombre d'organes pairs, comme les formes les plus archaïques des Mollusques;

2° Une coquille externe et un opercule existent dans le développement des formes qui, à l'état adulte, ont une coquille interne, rudimentaire ou nulle;

3° Les Nudibranches et autres formes nues à l'état adulte, possèdent dans le cours de leur développement un manteau et une cavité palléale, comme les types moins spécialisés;

4° La coquille larvaire est enroulée dans les Gastropodes à coquille définitive déroulée ou conique, tout comme elle l'est à l'état adulte dans les types plus primitifs;

5° La flexion ventrale et la torsion latérale caractéristiques de tous les Gastropodes moins spécialisés, réapparaît dans l'évolution ontogénique des formes moins ou non tordues à l'état adulte (Euthyneures);

6° Le pied et la masse viscérale continus et indistincts à l'état adulte dans les Gastropodes coniques ou limaciformes (Patelliens, Nudibranches, Stylommatophores, etc.) y sont distincts au cours du développement, ainsi que chez les autres formes moins spécialisées;

7° Le pied est large et bien développé dans les larves dont les adultes présentent un pied aplati en nageoire (Hétéropodes) ou sont même tout à fait apodes (*Phylliroe*, Parasites);

8° Les Pulmonés terrestres montrent au cours de leur développement le rudiment de l'organe osphradial caractéristique de tous les Gastropodes aquatiques.

4. Relations phylogénétiques avec d'autres groupes. — La segmentation dans ses caractères fondamentaux (spirale alternante, origine de l'ectoderme par trois quartettes, origine du mésoderme primaire par la cellule 4d, etc.) est comparable chez les Gastropodes (et les Mollusques en général), les Annélides et les Polyclades<sup>(1)</sup>. Mais dans les stades plus avancés,

---

(1) Voir surtout pour ces derniers : SURFACE, The Early Development of a Polyclad, *Planocera inquilina*. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 1907.

les analogies se conservent seulement entre les Gastropodes et les Annélides Polychètes. Il serait difficile, par exemple, de distinguer l'un de l'autre, un peu avant la formation de la gastrula, un embryon de Gastropode tel que *Hermæa* (fig. 9, pl. XX), et un embryon de Polychète tel que *Arenicola* <sup>(1)</sup>.

Quant au stade trochophore, bien qu'il ne doive pas être considéré dans toute sa conformation extérieure comme un stade phylogénétique, il est cependant dans toute sa structure, identique chez les Gastropodes (et autres Mollusques) et chez les Polychètes; et il n'est pas jusqu'à la houppe apicale (flagellum) qui ne soit commune à la généralité des Polychètes et aux plus archaïques des Gastropodes : *Patella*, *Acmaea* (et des Mollusques : Amphineures; Lamellibranches Nuculidae, etc.).

C'est-à-dire que segmentation, forme embryonnaire et forme larvaire unissent les plus archaïques des Gastropodes et des Mollusques, non seulement entre eux, mais encore aux Annélides.

D'autre part, les caractères embryologiques depuis longtemps connus distinguent trop nettement les *Sagitta* et les Gastropodes ou autres Mollusques, pour autoriser entre eux un rapprochement que Günther a récemment tenté (1907) de remettre en honneur <sup>(2)</sup>.

---

(1) CHILD, The Early Development of *Arenicola* and *Sternaspis*. *Arch. für Entwicklungsmech.*, Bd IX, 1900, p. XXII, fig. 29.

(2) GÜNTHER, The Chaetognatha, or primitive Mollusca. *Quart. Journ. Micr. Sci.*, vol. LI, 337 et suiv.



## SIXIÈME PARTIE

---

### RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

---

#### I. Embryologie « prohibitive ».

Comparée à l'anatomie comparée, l'embryologie a surtout une valeur prohibitive plutôt qu'édificatrice, en ce sens qu'elle a surtout pour résultat d'interdire les spéculations dans certaines directions.

Elle ne permet plus notamment :

1° D'affirmer : *a)* qu'il y a polyphylétisme dans les Gastropodes, vu l'identité du développement et de la formation homologue des organes correspondants ;

*b)* Que la phase larvaire errante, flexionnée et à anus antérieur, est un stade phylogénétique primitif, — ou que le stade primitif des Gastropodes (et des Mollusques) est nageur (pélagique) ;

*c)* Que la phase chargée de vitellus est un stade phylogénétique ;

2° De nier : *a)* Que tous les Gastropodes dérivent d'ancêtres éloignés, plus symétriques ;

*b)* Que tous les Gastropodes actuels coniques, limaciformes, à coquille interne ou nus, ont eu un précurseur plus éloigné, testacé, à coquille enroulée et operculée ;

*c)* Que les « Ptéropodes » et les Hétéropodes sont des Gastropodes respectivement Euthyneures Tectibranches, et Streptoneures Tænioglosses,

et que les *Sagitta*, malgré de grossiers caractères de convergence, sont bien des organismes sans relations de voisinage avec les Mollusques ;

d) Que tous les Gastropodes actuels, y compris les Euthyneures, ont eu des ancêtres nettement tordus ;

e) Que les Gastropodes (et les Mollusques) ont plus d'affinités pour les Annélides Polychètes que pour tout autre groupe d'animaux.

## II. Les deux sortes de caractères embryologiques.

Dans l'embryologie des Gastropodes, il faut distinguer des caractères de deux sortes :

a) Ceux qui sont propres à la race, ou à une longue hérédité.

b) Ceux qui sont propres à l'action du milieu ou à l'adaptation.

Si l'on considère alors l'action respective de l'hérédité et de l'adaptation, on constate que la seconde n'est cependant pas toute-puissante, comme le veulent les modernes épigénistes.

D'une part, chaque groupe possède ses caractères embryologiques propres, d'autant plus généraux habituellement qu'ils sont d'apparition plus précoce.

D'autre part, suivant les régimes éthologiques différents, il y a dans l'intérieur d'une même subdivision, des différences embryologiques ; et celles-ci se montrent souvent à des stades plus avancés, quand par l'apparition des tissus différents et la spécialisation fonctionnelle qui en résulte, la réaction des embryons à l'action des facteurs externes est devenue plus grande.

C'est-à-dire que ni l'hérédité des modernes préformationnistes, ni l'adaptation des épigénistes, n'est la cause exclusive des transformations de l'œuf et de l'embryon. Mais il est vraisemblable qu'à ce point de vue, les choses ne se passent pas exactement de même dans tous les groupes du règne animal ; là où, par exemple, avant la maturation, l'ovule a déjà une constitution hétérogène, l'hérédité agit d'une façon puissante et précoce en faisant apparaître une « mosaïque » que les premières segmentations accentuent :



cela n'est pas spécial aux seuls Mollusques. Toute la suite du développement des Gastropodes démontre cependant l'action simultanée des deux principes et la nécessité de concilier les deux doctrines.

En tenant compte de ces remarques, le principe de Müller ou loi de la recapitulation — loi essentiellement préformationniste — n'est nullement ébranlé par l'embryologie des Mollusques Gastropodes. Car celle-ci confirme d'une façon générale l'évolution phylogénétique telle qu'elle est reconstituée d'après l'anatomie comparée, et elle retrouve dans les formes que cette dernière désigne comme les plus archaïques, les caractères embryologiques les plus primitifs.

Il y a donc, d'accord avec le principe de Fritz Müller, réapparition embryologique de caractères d'adultes ancestraux. Mais il y a aussi, d'autre part, réapparition de certains caractères *embryonnaires* proprement dits, alors même que l'influence qui les a fait naître a cessé d'agir.

Tel est notamment le vélum. A l'origine simple cercle cilié non saillant (vie larvaire littorale, courte), il est devenu l'organe saillant, lobé, que les Mollusques ont acquis par une vie errante plus prolongée, dans une vaste étendue liquide.

Ce dernier facteur venant à manquer, on voit cependant le vélum se développer encore comme organe saillant, non seulement dans une forme fluviale à larve libre (*Dreissensia*), mais aussi dans la généralité de celles qui éclosent avec la forme adulte (Pulmonés aquatiques; certains Ténioglosses : *Littorina*, *Lacuna*; plusieurs *Crepidula*; de nombreux Rachioglosses : *Purpura*, *Buccinum*, *Fulgur*, *Fusus*, *Fasciolaria*, etc.; deux Opisthobranches : *Cenia* et *Runcina*).

Or, si cet organe ne réapparaît pas par suite de la persistance du facteur extérieur qui l'a fait naître, il doit son maintien à l'hérédité. Et si des caractères *acquis* autrefois, *après l'éclosion*, sont *héréditaires*, cela ne permet pas de nier d'une façon absolue l'hérédité des caractères acquis.

Si l'on considère l'organe apical, appareil sensoriel larvaire, il en est de lui comme du vélum, et l'on voit ses vestiges et son centre nerveux réapparaître dans des formes éclosant sous la forme adulte, et aussi spécialisées par exemple que *Buccinum*.

### III. L'embryologie des Gastropodes dans le débat entre Néo-Darwiniens et Néo-Lamarckiens.

1. — L'étude de l'embryologie des Gastropodes a montré la rareté extrême des variations congénitales en régime constant : sur les nombreux millions d'œufs, d'embryons et de larves qui ont passé sous mes yeux pendant une douzaine d'années, les seules formes anormales que j'ai rencontrées sont — à côté de monstres doubles et d'individus non tordus — quelques cas de multiplication d'organes extérieurs : yeux et tentacules. On doit en conclure pour ces organismes à l'importance très peu considérable des mutations brusques avant la naissance.

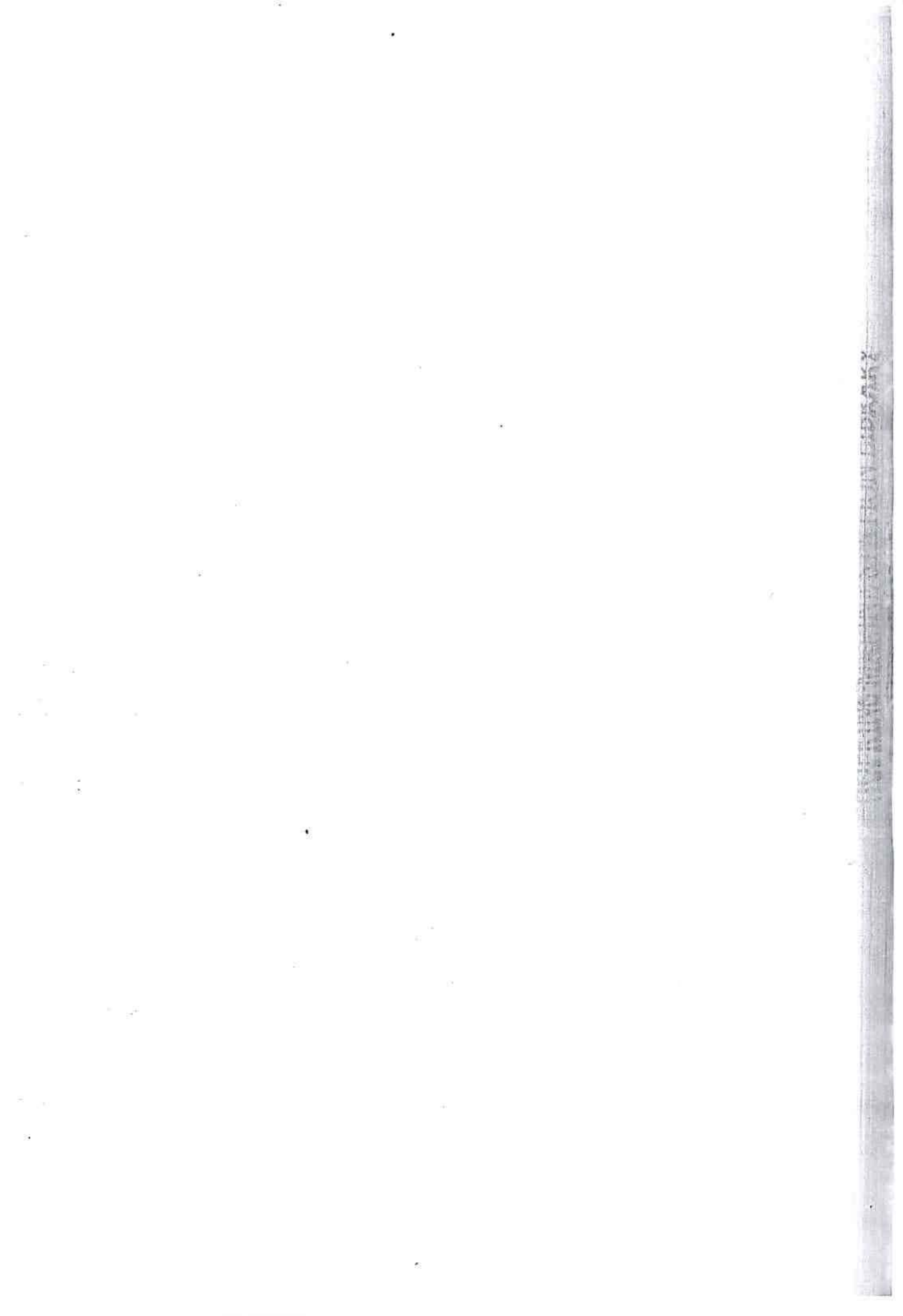
2. — Par contre, puisque l'on y a reconnu dans des espèces voisines, de régime éthologique différent, des caractères distincts, apparaissant au cours du développement, ce fait démontre :

1° L'importance des facteurs primaires ou Lamarckiens dans les phénomènes de variation et dans l'évolution organique ;

2° La possibilité de l'hérédité de caractères acquis, d'autant plus aisée que les caractères en question sont acquis avant l'éclosion et avant l'achèvement de la croissance.

---





## EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes à diverses figures.

<i>a.</i>	anus.	<i>osp.</i>	osphradium.
<i>b.</i>	bouche.	<i>ot.</i>	otocyste.
<i>bc.</i>	blastocèle.	<i>ov.</i>	œuf.
<i>bl.</i>	blastopore.	<i>o. a.</i>	organe apical.
<i>br.</i>	branchie.	<i>o. pa.</i>	ouverture palléale.
<i>c.</i>	cœur.	<i>p.</i>	pied.
<i>c. p.</i>	cavité palléale.	<i>pa.</i>	manteau.
<i>c. a.</i>	cellules anales.	<i>pi.</i>	pigment.
<i>ci.</i>	cils.	<i>po.</i>	globule polaire.
<i>cq.</i>	coquille.	<i>pr.</i>	proctodæum.
<i>ec.</i>	ectoderme.	<i>prn.</i>	pronucleus.
<i>em.</i>	embryon.	<i>r.</i>	rein définitif.
<i>en.</i>	endoderme.	<i>r. l.</i>	rein larvaire.
<i>ent.</i>	entéroblastes.	<i>ra.</i>	caecum radulaire.
<i>g. c.</i>	ganglion cérébral.	<i>s.</i>	sommet de la coquille.
<i>g. p.</i>	ganglion pédieux.	<i>s. ct.</i>	sinus contractile.
<i>gl. a.</i>	glande anale.	<i>s. cp.</i>	sinus céphalique.
<i>gl. p. a.</i>	glande pédieuse antérieure.	<i>sm.</i>	stomodæum.
<i>gl. p. v.</i>	glande pédieuse ventrale.	<i>st.</i>	estomac.
<i>gl. p. p.</i>	glande pédieuse postérieure.	<i>te.</i>	tentacule.
<i>in.</i>	intestin.	<i>vi.</i>	vitellus nutritif.
<i>i. c.</i>	invagination coquillière.	<i>vl.</i>	vélum.
<i>i. cé.</i>	invagination cérébrale.	<i>vn.</i>	ventricule.
<i>m. c.</i>	muscle columellaire.		
<i>mi.</i>	micropyle.		
<i>m. v.</i>	membrane vitelline.		
<i>ms.</i>	mésoderme.		
<i>n.</i>	noyau.		
<i>oc.</i>	œil.		
<i>œ.</i>	œsophage.		
<i>op.</i>	opercule.		
<i>or.</i>	oreillette.		

A, B, C, D, les 4 premiers blastomères et les macromères qui en proviennent.

1a, 2a, 3a, 1b, ... 3d, les micromères des trois premiers quartettes; les exposants indiquent le degré de leur descendance.

4a, 5a, ... 5d, quatrième et cinquième quartettes (endoderme et mésoderme).



## PLANCHE I.

*Littorina rudis.*

- FIG. 1. — Coquille de la femelle, côté ventral,  $\times 5$ .  
 FIG. 2. — Coquille du mâle, côté ventral,  $\times 6$ .  
 FIG. 3. — OEuf au stade 2, vu de côté,  $\times 80$ .  
 FIG. 4. — OEuf au stade 6, pôle formatif,  $\times 80$ .  
 FIG. 5. — OEuf au stade 8, à peu près du côté formatif,  $\times 120$ .  
 FIG. 6. — OEuf au stade 12, vu de côté,  $\times 120$ .  
 FIG. 7. — OEuf au stade 12, pôle formatif,  $\times 100$ .  
 FIG. 8. — OEuf au stade 16, vu de côté,  $\times 120$ .  
 FIG. 9. — OEuf au stade 16, pôle formatif,  $\times 100$ .  
 FIG. 10. — OEuf au stade 24, pôle formatif,  $\times 120$ .  
 FIG. 11. — OEuf au stade 24, vu de côté,  $\times 120$ .  
 FIG. 12. — Gastrula avec blastopore au maximum de longueur, vue ventrale,  $\times 96$ .  
 FIG. 13. — Gastrula à blastopore déjà raccourci, vue ventrale,  $\times 96$ .  
 FIG. 14. — Jeune embryon à blastopore fermé, avant l'apparition du pied, vue latérale,  $\times 96$ .  
 FIG. 15. — Jeune embryon avec saillie pédieuse, invagination coquillière et vélum, vu du côté droit,  $\times 120$ .  
 FIG. 16. — Jeune embryon à peine plus âgé que le précédent, vu du côté droit, un peu ventralement,  $\times 96$ .  
 FIG. 17. — Embryon plus âgé, avec pied bien saillant, vu du côté droit,  $\times 96$ .  
 FIG. 18. — Embryon montrant l'invagination stomodaeale, vue ventrale,  $\times 96$ .  
 FIG. 19. — Embryon à coquille encore exogastrique, vu du côté droit,  $\times 96$ .  
 FIG. 20. — Embryon avec reins larvaires, tentacules, etc., vu du côté droit,  $\times 96$ .  
 FIG. 21. — Embryon vu ventralement, montrant l'invagination proctodaeale,  $\times 96$ .  
 FIG. 22. — Embryon âgé, avec les foies différenciés, yeux, etc., vu du côté droit,  $\times 96$ .  
 FIG. 23. — Embryon plus âgé, avec le rein définitif, vu du côté droit,  $\times 96$ .  
 FIG. 24. — Embryon âgé sans torsion, vu du côté gauche,  $\times 96$ .  
 FIG. 25. — Autre embryon sans torsion, vu du côté droit,  $\times 96$ .

## PLANCHE II.

- FIG. 1. — *Littorina obtusata*, ponte,  $\times 6$ .  
 FIG. 2. — *Littorina obtusata*, embryon âgé, à vélum encore complet, vue ventrale,  $\times 96$ .

- FIG. 3. — *Littorina obtusata*, embryon âgé avec vélum rudimentaire, vu du côté droit,  $\times 96$ ; *pv.*, partie postorale du vélum.
- FIG. 4. — *Lacuna pallidula*, œuf expulsant ses globules polaires,  $\times 50$ .
- FIG. 5. — *Lacuna*, œuf au stade 2, vu de côté,  $\times 96$ .
- FIG. 6. — *Lacuna*, œuf au stade 3,  $\times 96$ .
- FIG. 7. — *Lacuna*, œuf au stade 4, vu par le pôle formatif,  $\times 96$ .
- FIG. 8. — *Lacuna*, œuf au stade 8, vu par le pôle formatif,  $\times 50$ .
- FIG. 9. — *Lacuna*, œuf au stade 16, vu par le pôle formatif,  $\times 100$ .
- FIG. 10. — *Lacuna*, œuf au stade 24, vu par le pôle formatif,  $\times 100$ .
- FIG. 11. — *Lacuna*, gastrula avec blastopore à sa longueur maximum, vue ventrale,  $\times 100$ .
- FIG. 12. — *Lacuna*, gastrula avec son blastopore se fermant en arrière, vue ventrale,  $\times 96$ .
- FIG. 13. — *Lacuna*, jeune embryon, avec vélum et stomodaeum, vue ventrale,  $\times 50$ .
- FIG. 14. — *Lacuna*, jeune embryon avec pied et invagination coquillière, vu du côté droit,  $\times 96$ .
- FIG. 15. — *Lacuna*, jeune embryon, avec pied et invagination coquillière, vue ventrale,  $\times 96$ .
- FIG. 16. — *Lacuna*, jeune embryon au commencement de la torsion, vue ventrale,  $\times 96$ .
- FIG. 17. — *Lacuna*, jeune embryon montrant l'organe apical, vu du côté droit,  $\times 96$ .
- FIG. 18. — *Lacuna*, jeune embryon montrant l'organe apical, vue ventrale,  $\times 96$ .
- FIG. 19. — *Lacuna*, jeune embryon, avec son opercule, vu du côté droit,  $\times 50$ .
- FIG. 20. — *Lacuna*, jeune embryon avec opercule, vue ventrale,  $\times 50$ .
- FIG. 21. — *Lacuna*, jeune embryon, pendant la torsion, avec la coquille entre la situation exogastrique et la situation endogastrique, vue ventrale,  $\times 50$ .
- FIG. 22. — *Lacuna*, embryon âgé, avec tentacules et glande pédieuse postérieure, vue ventrale,  $\times 96$ .
- FIG. 23. — *Lacuna*, embryon âgé, avec intestin et reins larvaires, vu du côté droit,  $\times 96$ .
- FIG. 24. — *Lacuna*, embryon âgé, avec saillies épipodiales (*ép.*) et vélum encore complet, vue ventrale,  $\times 64$ .
- FIG. 25. — *Lacuna*, embryon très âgé, montrant la réduction du vélum, vue ventrale,  $\times 64$ .

## PLANCHE III.

- FIG. 1. — *Littorina littorea*, ponte, vue de côté,  $\times 50$ .
- FIG. 2. — *Littorina littorea*, ponte, vue de dessus,  $\times 50$ .
- FIG. 3. — *Littorina littorea*, embryon âgé, près d'éclore, vu du côté droit,  $\times 180$ .
- FIG. 4. — *Littorina littorea*, larve pouvant ramper déjà, vue de dos,  $\times 50$ .
- FIG. 5. — *Rissoa parva*, ponte sur un filament de *Griffithsia*,  $\times 50$ .
- FIG. 6. — *Rissoa*, œuf au stade 2, l'un des blastomères commençant à se diviser,  $\times 320$ .



- FIG. 7. — Rissoa, œuf au stade 4, dont les blastomères commencent à se diviser, vu de côté,  $\times 320$ .
- FIG. 8. — Rissoa, œuf au stade 8, vu de côté,  $\times 320$ .
- FIG. 9. — Rissoa, œuf entre les stades 8 et 12, vu de côté,  $\times 320$ .
- FIG. 10. — Rissoa, œuf au stade 12, vu de côté,  $\times 320$ .
- FIG. 11. — Rissoa, œuf au stade 40, vu par le pôle végétatif,  $\times 320$ .
- FIG. 12. — Rissoa, gastrula avec le blastopore fermé et l'initiale du mésoderme divisée en deux,  $\times 320$ .
- FIG. 13. — Rissoa, gastrula montrant les trainées mésodermiques, vue ventrale,  $\times 320$ .
- FIG. 14. — Rissoa, gastrula avec le blastopore fermé, vue ventrale,  $\times 320$ .
- FIG. 15. — Rissoa, jeune embryon, vu ventralement,  $\times 450$ .
- FIG. 16. — Rissoa, jeune embryon, vu du côté gauche,  $\times 450$ .
- FIG. 17. — Rissoa, jeune embryon avec stomodaeum, pied et rudiment du vélum, vue ventrale,  $\times 450$ .
- FIG. 18. — Rissoa, embryon avec vélum très développé, yeux et reins larvaires, vu du côté droit,  $\times 450$ .
- FIG. 19. — Rissoa, embryon avec proctodaeum, vue ventrale,  $\times 450$ .
- FIG. 20. — Rissoa, embryon âgé prêt à éclore, vu du côté droit,  $\times 450$ .

## PLANCHE IV.

*Lamellaria perspicua.*

- FIG. 1. — OEuf émettant le premier globule polaire, vu de côté,  $\times 96$ .
- FIG. 2. — OEuf au stade 2, le blastomère CD étant à peine plus grand que l'autre,  $\times 96$ .
- FIG. 3. — OEuf au stade 2, le blastomère CD étant manifestement plus grand, vu de côté,  $\times 96$ .
- FIG. 4. — OEuf au stade 2, les deux blastomères commençant à se diviser simultanément, vu de côté,  $\times 96$ .
- FIG. 5. — Même stade, vu du dessus,  $\times 100$ .
- FIG. 6. — OEuf au stade 3, le plus petit blastomère se divisant le premier, vu de côté,  $\times 100$ .
- FIG. 7. — OEuf au stade 3, avant que CD manifeste une tendance à se diviser,  $\times 96$ .
- FIG. 8. — OEuf au stade 4, B et D inégaux, vu du côté formatif,  $\times 96$ .
- FIG. 9. — OEuf au stade 4, vu obliquement du côté végétatif,  $\times 96$ .
- FIG. 10. — OEuf au stade 4, B et D sensiblement égaux, vu du côté formatif,  $\times 96$ .
- FIG. 11. — OEuf au stade 4, montrant que les premiers plans de segmentation sont perpendiculaires, vu de côté,  $\times 100$ .

- FIG. 12. — OEuf au stade 8, vu par le pôle formatif,  $\times 96$ .  
 FIG. 13. — OEuf au stade 12, vu par le pôle formatif,  $\times 96$ .  
 FIG. 14. — OEuf au stade 23, vu par le pôle formatif,  $\times 96$ .  
 FIG. 15. — OEuf au stade 22, vu par le pôle formatif,  $\times 96$ .  
 FIG. 16. — OEuf au stade 14, vu de côté,  $\times 96$ .  
 FIG. 17. — OEuf au stade 20, vu de côté,  $\times 96$ .  
 FIG. 18. — OEuf au stade 24, vu de côté,  $\times 96$ .  
 FIG. 19. — OEuf au stade de cinquante cellules, vu de côté,  $\times 120$ .  
 FIG. 20. — OEuf au stade de soixante cellules, vu par le pôle végétatif,  $\times 120$ .  
 FIG. 21. — Gastrula avant la fermeture du blastopore, vue ventrale,  $\times 96$ .  
 FIG. 22. — Gastrula avec le blastopore fermé,  $\times 96$ .  
 FIG. 23. — Embryon avec l'invagination stomodaeale, vu dorsalement,  $\times 96$ .  
 FIG. 24. — Embryon avec l'invagination stomodaeale, vu du côté gauche,  $\times 96$ .  
 FIG. 25. — Embryon avec l'invagination stomodaeale, vu ventralement,  $\times 96$ .  
 FIG. 26. — Embryon avec l'invagination coquillière, vu du côté gauche,  $\times 96$ .

## PLANCHE V.

*Lamellaria perspicua.*

- FIG. 1. — Embryon vu ventralement,  $\times 84$ .  
 FIG. 2. — Embryon vu du côté droit,  $\times 120$ .  
 FIG. 3. — Embryon vu dorsalement,  $\times 84$ .  
 FIG. 4. — Embryon avec l'invagination proctodaeale, vu du côté droit,  $\times 96$ .  
 FIG. 5. — Véliger montrant les invaginations cérébrales, vu ventralement,  $\times 96$ .  
 FIG. 6. — Véliger montrant la naissance de la seconde coquille, vu du côté gauche,  $\times 96$ .  
 FIG. 7. — Embryon avec la seconde coquille et les reins larvaires, vu dorsalement,  $\times 96$ .  
 FIG. 8. — Embryon plus âgé, vu ventralement,  $\times 84$ .  
 FIG. 9. — Embryon avec l'opercule, vu du côté gauche,  $\times 96$ .  
 FIG. 10. — Embryon avec les taches pigmentaires au vélum, vu du côté droit,  $\times 96$ .  
 FIG. 11. — Embryon à peu près pareil au précédent, vu ventralement,  $\times 96$ .  
 FIG. 12. — Embryon âgé, retiré de sa première coquille, vu du côté gauche,  $\times 84$ .  
 FIG. 13. — Embryon âgé, montrant le sinus contractile, vue ventrale,  $\times 96$ .  
 FIG. 14. — Tube digestif du véliger, fig. 12, vu du côté droit,  $\times 84$ .  
 FIG. 15. — Embryon âgé, vu du côté droit,  $\times 60$ .  
 FIG. 16. — Les deux coquilles en place, vue ventrale,  $\times 84$ .  
 FIG. 17. — Embryon âgé, dans sa première coquille,  $\times 96$ .



## PLANCHE VI.

- FIG. 1. — *Lamellaria*, les deux coquilles l'une dans l'autre, chez un embryon très âgé, vue ventrale,  $\times 60$ .
- FIG. 2. — *Lamellaria*, embryon presque éclos, vu du côté gauche,  $\times 96$ .
- FIG. 3. — *Lamellaria*, coquille d'un embryon venant d'éclore, vue du côté gauche,  $\times 108$ .
- FIG. 4. — *Lamellaria* sp. du Golfe de Gascogne, vélum, vue orale,  $\times 20$ .
- FIG. 5. — *Carinaria mediterranea*, œuf au stade 8, vu de côté,  $\times 250$ .
- FIG. 6. — *Pterotrachea mutica*, œuf fécondé émettant son premier globule polaire, vu de côté,  $\times 300$ .
- FIG. 7. — *Pterotrachea mutica*, œuf montrant le premier fuseau de segmentation, vu de côté,  $\times 250$ .
- FIG. 8. — *Pterotrachea mutica*, œuf au stade 2, vu de côté,  $\times 250$ .
- FIG. 9. — *Pterotrachea mutica*, œuf dont les deux premiers blastomères commencent à se segmenter, vu de côté,  $\times 250$ .
- FIG. 10. — *Pterotrachea mutica*, œuf au même stade, vu obliquement,  $\times 250$ .
- FIG. 11. — *Pterotrachea mutica*, œuf au stade 4, vu de côté,  $\times 250$ .
- FIG. 12. — *Pterotrachea mutica*, œuf dont les quatre premiers blastomères commencent à se segmenter, vu de côté,  $\times 250$ .
- FIG. 13. — *Pterotrachea mutica*, œuf dont un seul des quatre premiers micromères est constitué, vu de côté,  $\times 250$ .
- FIG. 14. — *Pterotrachea mutica*, œuf au stade 8, dextre,  $\times 250$ .
- FIG. 15. — *Pterotrachea mutica*, œuf au stade 8, sénestre, vu de côté,  $\times 250$ .
- Dans le numérotage des figures, le nombre 16 a été oublié par inadvertance.
- FIG. 17. — *Pterotrachea mutica*, œuf au stade 12, vu de côté,  $\times 250$ .
- FIG. 18. — *Pterotrachea mutica*, œuf au stade 28, vu par le pôle végétatif,  $\times 250$ .
- FIG. 19. — *Pterotrachea mutica*, œuf au stade 20, coupe optique, vue latérale,  $\times 250$ .
- FIG. 20. — *Pterotrachea mutica*, œuf au stade 28, coupe optique, vue latérale,  $\times 250$ .
- FIG. 21. — *Pterotrachea mutica*, œuf plus âgé, avec l'endoderme presque invaginé, vu de côté,  $\times 250$ .
- FIG. 22. — *Pterotrachea mutica*, gastrula, coupe optique, vue latérale,  $\times 250$ .
- FIG. 23. — *Pterotrachea mutica*, gastrula à blastopore fermé, vue de côté,  $\times 250$ .
- FIG. 24. — *Pterotrachea mutica*, véliger, avant l'éclosion, vu du côté droit,  $\times 250$ .
- FIG. 25. — *Pterotrachea coronata*, œuf au stade 8, vu de côté,  $\times 250$ .
- FIG. 26. — *Pterotrachea coronata*, œuf au stade 12, vu de côté,  $\times 250$ .
- FIG. 27. — *Pterotrachea coronata*, œuf au stade 16, vu de côté,  $\times 250$ .
- FIG. 28. — *Patella vulgata*, œuf au stade 2 dans sa membrane vitelline, vu de côté,  $\times 110$ .

FIG. 29. — *Patella vulgata*, œuf au stade 4, vu de côté,  $\times 110$ .

FIG. 30. — *Patella vulgata*, œuf au stade 8, vu par le pôle formatif,  $\times 110$ .

FIG. 31. — *Patella vulgata*, véliger, vu du côté gauche,  $\times 110$ .

## PLANCHE VII.

### *Purpura lapillus*.

FIG. 1. — Coque retirée de la glande pédieuse, vue du côté gauche,  $\times 5$ .

FIG. 2. — Coque fixée, vue du côté gauche,  $\times 5$ .

FIG. 3. — Ovule stérile, renfermant encore son noyau,  $\times 96$ .

FIG. 4. — Ovule stérile ayant éliminé son noyau et son vitellus formatif,  $\times 96$ .

FIG. 5. — Ovule stérile éliminant son noyau et son vitellus formatif,  $\times 200$ .

FIG. 6. — Noyau et vitellus formatif éliminés,  $\times 250$ .

FIG. 7 à 12. — Ovules stériles à divers stades de leur bourgeonnement, jusqu'au quatrième jour (fig. 12),  $\times 96$ .

FIG. 13. — Ovule stérile bourgeonné, après une nuit dans la chambre humide,  $\times 96$ .

FIG. 14. — OEufs fertiles fraîchement pondus, traités comme l'ovule précédent,  $\times 96$ .

FIG. 15. — Trois ovules stériles, bourgeonnés, commençant à s'agglomérer,  $\times 50$ .

FIG. 16. — Embryon fixé sur le vitellus aggloméré,  $\times 108$ .

FIG. 17. — Masse vitelline d'une coque, avec les embryons fixés,  $\times 20$ .

FIG. 18. — Vitellus presque absorbé, portant encore deux embryons,  $\times 20$ .

FIG. 19. — Les deux derniers embryons absorbant le reste du vitellus, sur le point de se séparer,  $\times 20$ .

FIG. 20. — OEuf commençant à se segmenter, vu de côté,  $\times 70$ .

FIG. 21. — OEuf plus avancé dans la division, vu de côté,  $\times 70$ .

FIG. 22. — OEuf au stade 2, vu de côté,  $\times 70$ .

## PLANCHE VIII.

### *Purpura lapillus*.

FIG. 1. — OEuf commençant à se segmenter tout en isolant un lobe vitellin, vu de côté,  $\times 96$ .

FIG. 2. — OEuf analogue, avec le lobe vitellin moins complètement séparé, vu de côté,  $\times 96$ .

FIG. 3. — OEuf analogue, isolant à peine son « lobe vitellin », vu de côté,  $\times 96$ .



- FIG. 4. — OEuf analogue, se séparant en deux, avec le « lobe vitellin » très peu séparé d'un des blastomères, vu de côté,  $\times 96$ .
- FIG. 5. — OEuf montrant la naissance de C avant A, vu de côté,  $\times 250$ .
- FIG. 6. — OEuf plus avancé, stade 3, C et D séparés, vu de côté,  $\times 250$ .
- FIG. 7. — OEuf montrant la séparation de A et B avant la naissance de C, et les axes de segmentation perpendiculaires, vu de côté,  $\times 96$ .
- FIG. 8. — OEuf au stade 3, A et B complètement séparés, vu de côté,  $\times 96$ .
- FIG. 9. — OEuf au même stade, vu sous un autre angle,  $\times 96$ .
- FIG. 10. — OEuf au stade 3, avant la séparation de A et B, vu de côté,  $\times 96$ .
- FIG. 11. — OEuf au stade 4, vu par le pôle formatif,  $\times 175$ .
- FIG. 12. — OEuf au stade 4, vu par le pôle végétatif,  $\times 175$ .
- FIG. 13. — OEuf au stade 4, vu de côté,  $\times 175$ .
- FIG. 14. — OEuf montrant C commençant à se segmenter, vu par le pôle formatif,  $\times 120$ .
- FIG. 15. — OEuf au stade 8, vue latérale,  $\times 150$ .
- FIG. 16. — OEuf au stade 12, vue latérale,  $\times 150$ .
- FIG. 17. — OEuf au stade 16, vue latérale,  $\times 150$ .
- FIG. 18. — OEuf au stade 21, vue latérale,  $\times 175$ .
- FIG. 19. — OEuf au stade 20, vu du côté gauche,  $\times 250$ .
- FIG. 20. — OEuf au stade 20, vu du côté droit,  $\times 175$ .
- FIG. 21. — OEuf au stade 24, vu de côté,  $\times 180$ .
- FIG. 22. — OEuf plus avancé, l'ectoderme recouvrant B, vu par le pôle formatif,  $\times 120$ .

## PLANCHE IX.

*Purpura lapillus*.

- FIG. 1. — Gastrula épibolique, vue de côté,  $\times 64$ .
- FIG. 2. — Gastrula à blastopore presque fermé, vue de côté,  $\times 108$ .
- FIG. 3. — Embryon à blastopore fermé et à reins larvaires, vue ventrale,  $\times 96$ .
- FIG. 4. — Embryon de même âge, vue dorsale,  $\times 96$ .
- FIG. 5. — Embryon avec invagination stomodaeale, vue ventrale,  $\times 96$ .
- FIG. 6. — Embryon de même âge, vu du côté gauche,  $\times 96$ .
- FIG. 7. — Embryon avec invagination coquillière et saillie intestinale, vu du côté gauche,  $\times 50$ .
- FIG. 8. — Embryon avec proctodaeum et glande anale, vue ventrale,  $\times 50$ .
- FIG. 9. — Embryon au même stade, vu du côté droit,  $\times 50$ .
- FIG. 10. — Embryon avec le stomodaeum percé, vu du côté droit,  $\times 50$ .

- FIG. 11. — Embryon du même âge, vu du côté gauche,  $\times 64$ .  
 FIG. 12. — Embryon avec yeux, vue ventrale,  $\times 64$ .  
 FIG. 13. — Embryon à vitellus peu abondant, correspondant au stade figure 10, vu du côté gauche, un peu en dessous,  $\times 64$ .  
 FIG. 14. — Embryon avec le caecum radulaire et l'intestin déjà dirigé en avant, vue ventrale,  $\times 64$ .

## PLANCHE X.

*Purpura lapillus* (fig. 1 à 15).

- FIG. 1. — Embryon avec opercule, vu du côté droit,  $\times 50$ .  
 FIG. 2. — Embryon avec caecum radulaire, vu dorsalement,  $\times 50$ .  
 FIG. 3. — Embryon avec pied reptateur et glande pédieuse antérieure, vu du côté droit,  $\times 64$ .  
 FIG. 4. — Embryon du troisième mois, vue ventrale,  $\times 50$ .  
 FIG. 5. — Embryon un peu plus âgé, vu dorsalement,  $\times 50$ .  
 FIG. 6. — Région céphalique d'un embryon du troisième mois, vue du côté droit,  $\times 50$ .  
 FIG. 7. — Région céphalique d'un embryon plus âgé, vue du côté droit,  $\times 50$ .  
 FIG. 8. — Région céphalique d'un embryon encore plus âgé, vue du côté droit,  $\times 50$ .  
 FIG. 9. — Coquille d'un embryon prêt à éclore, vue du côté de l'ouverture,  $\times 50$ .  
 FIG. 10. — Embryon très âgé, non tordu, à coquille exogastrique, vue antérieure,  $\times 25$ .  
 FIG. 11. — Embryon ayant encore son vélum, non tordu, vu du côté droit,  $\times 50$ .  
 FIG. 12. — Opercule d'un *Purpura* éclos, vue extérieure,  $\times 50$ .  
 FIG. 13. — Coupe longitudinale d'un embryon âgé de *Buccinum undatum*, passant par les centres cérébraux,  $\times 50$ .  
 FIG. 14. — Opercule d'un embryon de *Buccinum*, vue extérieure,  $\times 50$ .  
 FIG. 15. — Ponte de *Fusus rostratus* (Méditerranée),  $\times 10$ .  
 FIG. 16. — Ponte de *Fusus* sp. (Océan Indien),  $\times 22$ .

## PLANCHE XI.

*Nassa reticulata*.

- FIG. 1. — Ponte vue du côté gauche,  $\times 14$ .  
 FIG. 2. — OEuf au stade 2, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 3. — OEuf dont les deux blastomères commencent à se diviser simultanément, les axes de segmentation étant perpendiculaires, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 4. — OEuf dont les cellules A et B sont séparées, vu de côté,  $\times 216$ .



- FIG. 5. — OEuf au stade 3, D et C commençant à se séparer, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 6. — OEuf au stade 4, vu par le pôle formatif,  $\times 216$ .  
 FIG. 7. — OEuf au stade 4, vu par le pôle végétatif,  $\times 216$ .  
 FIG. 8. — OEuf au stade 8, vu par le pôle formatif,  $\times 216$ .  
 FIG. 9. — OEuf au stade 12, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .  
 FIG. 10. — OEuf au stade 16, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 11. — OEuf au stade 24, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 12. — OEuf au stade 24, vu par le pôle végétatif,  $\times 96$ .  
 FIG. 13. — OEuf au stade de vingt-trois cellules, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .  
 FIG. 14. — Gastrula vue de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 15. — Gastrula à blastopore rétréci, vu de côté,  $\times 175$ .  
 FIG. 16. — Gastrula à blastopore presque fermé, vue du côté droit,  $\times 175$ .  
 FIG. 17. — Gastrula à blastopore fermé, vue dorsalement,  $\times 175$ .  
 FIG. 18. — Gastrula à blastopore fermé, vue ventrale,  $\times 175$ .  
 FIG. 19. — Jeune embryon avec trainées mésodermiques et reins larvaires, vue ventrale,  $\times 216$ .

## PLANCHE XII.

*Nassa reticulata.*

- FIG. 1. — Jeune embryon vu du côté droit,  $\times 216$ .  
 FIG. 2. — Jeune embryon avec l'épaississement coquillier, vu du côté droit,  $\times 250$ .  
 FIG. 3. — Jeune embryon montrant l'invagination otocystique, vu du côté droit,  $\times 216$ .  
 FIG. 4. — Jeune embryon avec saillie pédieuse, vu du côté droit,  $\times 250$ .  
 FIG. 5. — Jeune embryon avec opercule, vu du côté droit,  $\times 216$ .  
 FIG. 6. — Jeune embryon avec l'invagination stomodaeale, vu du côté droit,  $\times 216$ .  
 FIG. 7. — Embryon avec l'invagination stomodaeale, vue ventrale,  $\times 250$ .  
 FIG. 8. — Embryon avec le proctodaeum, vue ventrale,  $\times 250$ .  
 FIG. 9. — Embryon avec les ganglions cérébraux, vu dorsalement,  $\times 250$ .  
 FIG. 10. — Embryon avec les invaginations cérébrales, vue ventrale,  $\times 216$ .  
 FIG. 11. — Embryon âgé avec la glande pédieuse ventrale,  $\times 250$ .  
 FIG. 12. — Tube digestif d'un embryon âgé, présentant deux masses vitellines, vu du côté droit,  $\times 250$ .  
 FIG. 13. — Embryon âgé avec le rein définitif, vu du côté droit,  $\times 250$ .  
 FIG. 14. — Estomac d'un embryon prêt à éclore, vu du côté gauche,  $\times 250$ .  
 FIG. 15. — Embryon près d'éclore, vu du côté gauche, en dessous,  $\times 216$ .  
 FIG. 16. — Embryon éclos, vue ventrale,  $\times 216$ .  
 FIG. 17. — Monstre double, vu de côté,  $\times 250$ .

## PLANCHE XIII.

- FIG. 1. — *Pholas candida*, œuf émettant son premier globule polaire,  $\times 450$ .  
FIG. 2. — *Pholas candida*, œuf au stade 2, vu de côté,  $\times 450$ .  
FIG. 3. — *Pholas candida*, œuf dont les deux premiers blastomères commencent à se diviser suivant des axes perpendiculaires, vu par le pôle végétatif,  $\times 450$ .  
FIG. 4. — *Pholas candida*, œuf au stade 4, vu de côté,  $\times 450$ .  
FIG. 5. — *Pholas candida*, œuf au stade 8, vu de côté,  $\times 450$ .  
FIG. 6. — *Donax trunculus*, jeune larve, vue du côté gauche,  $\times 50$ .  
FIG. 7. — *Donax trunculus*, jeune larve, vue du côté droit,  $\times 50$ .  
FIG. 8. — *Physa fontinalis*, œuf au stade 8, vu de côté,  $\times 118$ .  
FIG. 9. — *Planorbis corneus*, embryon âgé, vu de côté,  $\times 56$ .  
FIG. 10. — *Philine punctata*, œuf au stade 8, vu de côté,  $\times 450$ .  
FIG. 11. — *Philine punctata*, embryon avec l'invagination coquillière, vu du côté gauche,  $\times 250$ .  
FIG. 12. — *Philine punctata*, embryon avec stomodaeum, vu du côté droit,  $\times 250$ .  
FIG. 13. — *Philine punctata*, embryon âgé, vue ventrale,  $\times 250$ .  
FIG. 14. — *Philine punctata*, embryon plus âgé, vu du côté droit,  $\times 450$ .  
FIG. 15. — *Cymbulia peroni*, œuf ayant émis ses deux globules polaires, vu de côté,  $\times 250$ .  
FIG. 16. — *Cymbulia peroni*, œuf au stade 2, vu de côté,  $\times 250$ .  
FIG. 17. — *Cymbulia peroni*, œuf dont les cellules C et D sont déjà séparées, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .  
FIG. 18. — *Cymbulia peroni*, œuf au stade 4, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .  
FIG. 19. — *Cymbulia peroni*, œuf au stade 8, vu de côté,  $\times 250$ .  
FIG. 20. — *Cymbulia peroni*, œuf au stade 12, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .  
FIG. 21. — *Cymbulia peroni*, œuf au stade 16, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .  
FIG. 22. — *Cymbulia peroni*, jeune embryon avec l'« initiale du mésoderme » divisée en deux,  $\times 250$ .  
FIG. 23. — *Aplysia punctata*, œuf au stade 2, les deux blastomères commençant à se diviser suivant des plans perpendiculaires,  $\times 250$ .  
FIG. 24. — *Aplysia punctata*, œuf au stade 3, C et D séparés, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .  
FIG. 25. — *Aplysia punctata*, œuf au stade 4, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .  
FIG. 26. — *Aplysia punctata*, œuf au stade 6, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .

## PLANCHE XIV.

- FIG. 1. — *Aplysia punctata*, œuf au stade 12, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .  
FIG. 2. — *Aplysia punctata*, œuf au stade 24, vu par le pôle végétatif,  $\times 250$ .



- FIG. 3. — *Aplysia punctata*, œuf au stade 30, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .  
 FIG. 4. — *Polycera ocellata*, œuf au stade 4,  $\times 450$ .  
 FIG. 5. — *Polycera ocellata*, œuf au stade 12, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .  
 FIG. 6. — *Polycera ocellata*, œuf au stade 16, vu par le pôle formatif,  $\times 600$ .  
 FIG. 7. — *Polycera ocellata*, gastrula avec son blastopore au maximum d'extension, vue ventrale,  $\times 450$ .  
 FIG. 8. — *Polycera ocellata*, gastrula à blastopore raccourci, et dévié à droite en arrière, vue ventrale,  $\times 450$ .  
 FIG. 9. — *Polycera ocellata*, gastrula à blastopore très réduit, vue ventrale,  $\times 450$ .  
 FIG. 10. — *Polycera ocellata*, jeune embryon, avec l'invagination coquillière, vu du côté droit,  $\times 450$ .  
 FIG. 11. — *Polycera ocellata*, embryon avec proctodæum et glande anale, vue ventrale,  $\times 450$ .  
 FIG. 12. — *Ancula cristata*, œuf ayant émis ses globules polaires, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 13. — *Ancula cristata*, œuf au stade 2, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 14. — *Ancula cristata*, œuf au stade 2, les deux blastomères commençant à se diviser suivant des axes perpendiculaires, vu par le pôle formatif,  $\times 216$ .  
 FIG. 15. — *Ancula cristata*, œuf au stade 4, vu par le pôle formatif, un peu obliquement,  $\times 216$ .  
 FIG. 16. — *Ancula cristata*, œuf au stade 28, vu par le pôle formatif,  $\times 216$ .  
 FIG. 17. — *Ancula cristata*, gastrula à blastopore au maximum d'extension, vue ventrale,  $\times 216$ .  
 FIG. 18. — *Ancula cristata*, embryon âgé vu du côté gauche,  $\times 216$ .  
 FIG. 19. — *Ancula cristata*, embryon prêt à éclore, vu du côté droit,  $\times 216$ .  
 FIG. 20. — *Goniadoris nodosa*, œuf commençant à se segmenter, vu de côté,  $\times 175$ .  
 FIG. 21. — *Goniadoris nodosa*, œuf au stade 3, vu de côté,  $\times 175$ .  
 FIG. 22. — *Goniadoris nodosa*, œuf au stade 3, sous un autre aspect,  $\times 175$ .  
 FIG. 23. — *Goniadoris nodosa*, œuf au stade 4, vu de côté,  $\times 175$ .  
 FIG. 24. — *Goniadoris nodosa*, œuf au stade 8, vu de côté,  $\times 175$ .  
 FIG. 25. — *Goniadoris nodosa*, œuf au stade 12, vu par le pôle formatif,  $\times 175$ .  
 FIG. 26. — *Goniadoris nodosa*, œuf au stade 20, vu par le pôle formatif,  $\times 175$ .

## PLANCHE XV.

- FIG. 1. — *Goniadoris nodosa*, jeune embryon avec stomodæum et épaissement coquillier, vu du côté gauche,  $\times 216$ .  
 FIG. 2. — *Goniadoris nodosa*, embryon avec velum saillant, vue ventrale,  $\times 216$ .  
 FIG. 3. — *Goniadoris nodosa*, embryon âgé, vue ventrale,  $\times 216$ .

- FIG. 4. — *Goniodoris nodosa*, coquille embryonnaire, vue du côté de l'ouverture,  $\times 175$ .  
 FIG. 5. — *Doris bilamellata*, œuf commençant à se segmenter, vu de côté,  $\times 118$ .  
 FIG. 6. — *Doris bilamellata*, œuf au stade 2, vu de côté,  $\times 118$ .  
 FIG. 7. — *Doris bilamellata*, œuf dont les deux blastomères sont en train de se diviser, vu de côté,  $\times 116$ .  
 FIG. 8. — *Doris bilamellata*, œuf au stade 4, vu de côté,  $\times 175$ .  
 FIG. 9. — *Doris bilamellata*, œuf au stade 4, autre aspect,  $\times 118$ .  
 FIG. 10. — *Doris bilamellata*, œuf au stade 8, vu de côté,  $\times 118$ .  
 FIG. 11. — *Doris bilamellata*, œuf au stade 12, vu de côté,  $\times 118$ .  
 FIG. 12. — *Doris bilamellata*, œuf au stade 13, vu par le pôle formatif,  $\times 118$ .  
 FIG. 13. — *Doris bilamellata*, œuf au stade 14 vu par le pôle formatif,  $\times 118$ .  
 FIG. 14. — *Doris bilamellata*, œuf au stade 12, vu par le pôle formatif,  $\times 118$ .  
 FIG. 15. — *Doris bilamellata*, œuf au stade 20, vu par le pôle végétatif,  $\times 118$ .  
 FIG. 16. — *Doris bilamellata*, œuf au stade 24, vu par le pôle formatif,  $\times 118$ .  
 FIG. 17. — *Doris bilamellata*, gastrula dont le blastopore est déjà raccourci, la lèvre gauche recouvrant la droite, vue ventrale,  $\times 175$ .  
 FIG. 18. — *Doris bilamellata*, jeune embryon avec l'invagination coquillière, vue dorsale,  $\times 118$ .  
 FIG. 19. — *Doris bilamellata*, jeune embryon, vue ventrale,  $\times 118$ .  
 FIG. 20. — *Doris bilamellata*, jeune embryon, vu du côté gauche,  $\times 118$ .  
 FIG. 21. — *Doris bilamellata*, embryon plus avancé, vue ventrale,  $\times 118$ .  
 FIG. 22. — *Doris bilamellata*, embryon âgé, vue ventrale,  $\times 175$ .  
 FIG. 23. — *Doris bilamellata*, embryon âgé, vu du côté droit,  $\times 175$ .  
 FIG. 24. — *Doris pilosa*, œuf dont les deux blastomères se divisent suivant des axes perpendiculaires,  $\times 216$ .

## PLANCHE XVI.

- FIG. 1. — *Doris pilosa*, coquille embryonnaire, vue du côté de l'ouverture,  $\times 216$ .  
 FIG. 2. — *Doris pilosa*, œuf au stade 2, les deux blastomères se divisant perpendiculairement, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 3. — *Doris pilosa*, stade 4, dont les cellules sont encore disposées en tétraèdre, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 4. — *Doris pilosa*, œuf au stade 8, vu par le pôle formatif,  $\times 216$ .  
 FIG. 5. — *Eolis papillosa*, œuf au stade 24, vu par le pôle végétatif,  $\times 216$ .  
 FIG. 6. — *Eolis papillosa*, œuf au stade 22, vu par le pôle formatif,  $\times 216$ .  
 FIG. 7. — *Eolis papillosa*, œuf au stade 24, vu par le pôle formatif,  $\times 216$ .  
 FIG. 8. — *Eolis papillosa*, œuf divisé en quarante-huit cellules environ, vu par le pôle formatif,  $\times 216$ .



- FIG. 9. — *Eolis papillosa*, gastrula, vue antérieure,  $\times 216$ .  
 FIG. 10. — *Eolis papillosa*, gastrula, vue ventrale,  $\times 216$ .  
 FIG. 11. — *Eolis papillosa*, jeune embryon, vue ventrale,  $\times 216$ .  
 FIG. 12. — *Eolis papillosa*, embryon âgé, vu du côté gauche,  $\times 216$ .  
 FIG. 13. — *Eolis papillosa*, opercule embryonnaire, vu par la face extérieure,  $\times 450$ .  
 FIG. 14. — *Eolis papillosa*, coquille embryonnaire, vue du côté droit,  $\times 250$ .  
 FIG. 15. — *Eolis concinna*, œuf au stade 4, commençant à se diviser, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 16. — *Eolis concinna*, œuf au stade 12, vu par le pôle formatif,  $\times 320$ .  
 FIG. 17. — *Eolis concinna*, œuf au stade 16, vu par le pôle formatif,  $\times 216$ .  
 FIG. 18. — *Eolis concinna*, œuf au stade 24, vu par le pôle formatif,  $\times 320$ .  
 FIG. 19. — *Eolis concinna*, œuf au stade 24, vu par le pôle végétatif,  $\times 320$ .  
 FIG. 20. — *Eolis concinna*, œuf au stade 26, vu par le pôle formatif,  $\times 320$ .  
 FIG. 21. — *Eolis concinna*, très jeune embryon, avec invagination coquillière, vu du côté droit,  $\times 216$ .  
 FIG. 22. — *Eolis concinna*, très jeune embryon, vu dorsalement,  $\times 216$ .  
 FIG. 23. — *Eolis concinna*, embryon, vue orale,  $\times 216$ .  
 FIG. 24. — *Eolis concinna*, embryon plus âgé, vu du côté gauche,  $\times 216$ .  
 FIG. 25. — *Eolis concinna*, embryon plus jeune que le précédent, vu du côté droit,  $\times 216$ .  
 FIG. 26. — *Eolis concinna*, embryon de l'âge de celui représenté figure 23, vu du côté droit,  $\times 216$ .

## PLANCHE XVII.

- FIG. 1. — *Eolis concinna*, embryon âgé, vu ventralement,  $\times 216$ .  
 FIG. 2. — *Eolis coronata*, œuf au stade 4, vu par le pôle formatif,  $\times 216$ .  
 FIG. 3. — *Eolis coronata*, œuf au stade 4, vu par le pôle végétatif,  $\times 216$ .  
 FIG. 4. — *Eolis coronata*, œuf au stade 8, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .  
 FIG. 5. — *Eolis coronata*, œuf au stade 12, vu de côté,  $\times 450$ .  
 FIG. 6. — *Eolis coronata*, œuf au stade 24, vu de côté,  $\times 450$ .  
 FIG. 7. — *Eolis drummondii*, œuf ayant émis ses globules polaires, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 8. — *Eolis drummondii*, œuf commençant à se segmenter, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 9. — *Eolis drummondii*, œuf au stade 2, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 10. — *Eolis drummondii*, œuf dont les deux blastomères commencent à se segmenter, suivant des axes non parallèles,  $\times 216$ .  
 FIG. 11. — *Eolis drummondii*, œuf au stade 4, les quatre cellules étant encore groupées en tétraèdre, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 12. — *Eolis drummondii*, œuf au stade 12, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 13. — *Eolis drummondii*, œuf au stade 16, vu par le pôle formatif,  $\times 216$ .  
 FIG. 14. — *Eolis drummondii*, œuf au stade 25, vu par le pôle formatif,  $\times 216$ .

- FIG. 15. — *Eolis drummondi*, œuf au stade 25, vu par le pôle végétatif,  $\times 216$ .  
 FIG. 16. — *Amphorina olivacea*, œuf au stade 24, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .  
 FIG. 17. — *Amphorina olivacea*, jeune embryon vu du côté droit, 250.  
 FIG. 18. — *Amphorina olivacea*, jeune embryon vu du côté oral,  $\times 250$ .  
 FIG. 19. — *Amphorina olivacea*, embryon âgé, vu du côté dorsal,  $\times 250$ .  
 FIG. 20. — *Amphorina olivacea*, embryon très âgé, vu du côté droit,  $\times 250$ .  
 FIG. 21. — *Tergipes despectus*, œuf ayant émis ses globules polaires, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 22. — *Tergipes despectus*, œuf au stade 4, montrant que les axes de segmentation des deux premiers blastomères ne sont pas parallèles,  $\times 216$ .

## PLANCHE XVIII.

- FIG. 1. — *Tergipes despectus*, embryon âgé, vu du côté droit,  $\times 216$ .  
 FIG. 2. — *Dendronotus arborescens*, œuf émettant son second globule polaire, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 3. — *Dendronotus arborescens*, œuf commençant à se diviser, vu de côté,  $\times 216$ .  
 FIG. 4. — *Dendronotus arborescens*, œuf au stade 4, vu de côté,  $\times 250$ .  
 FIG. 5. — *Dendronotus arborescens*, œuf au stade 8, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .  
 FIG. 6. — *Dendronotus arborescens*, œuf au stade 12, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .  
 FIG. 7. — *Dendronotus arborescens*, œuf au stade 16, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .  
 FIG. 8. — *Dendronotus arborescens*, œuf au stade 24, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .  
 FIG. 9. — *Dendronotus arborescens*, œuf au stade 28, vu par le pôle formatif,  $\times 250$ .  
 FIG. 10. — *Dendronotus arborescens*, jeune embryon vu dorsalement,  $\times 175$ .  
 FIG. 11. — *Dendronotus arborescens*, embryon vu ventralement,  $\times 216$ .  
 FIG. 12. — *Dendronotus arborescens*, embryon âgé, vu du côté droit,  $\times 216$ .  
 FIG. 13. — *Dendronotus arborescens*, coquille embryonnaire, montrant les formes successives qu'elle affecte, vue du côté gauche,  $\times 175$ .  
 FIG. 14. — *Doto coronata*, œuf émettant son premier globule polaire, vu de côté,  $\times 96$ .  
 FIG. 15. — *Doto coronata*, œuf au stade 2,  $\times 96$ .  
 FIG. 16. — *Doto coronata*, œuf au stade 3,  $\times 96$ .  
 FIG. 17. — *Doto coronata*, œuf au stade 2, dont les blastomères commencent à se diviser suivant des axes non parallèles,  $\times 96$ .  
 FIG. 18. — *Doto coronata*, œuf au stade 4, vu par le pôle formatif,  $\times 96$ .  
 FIG. 19. — *Doto coronata*, œuf au stade 4, dont les cellules commencent à se diviser, vu de côté,  $\times 96$ .  
 FIG. 20. — *Doto coronata*, œuf au stade 12, vu de côté,  $\times 96$ .  
 FIG. 21. — *Doto coronata*, œuf au stade 16, vu par le pôle formatif,  $\times 175$ .  
 FIG. 22. — *Doto coronata*, œuf au stade 20, vu par le pôle formatif,  $\times 175$ .



## PLANCHE XIX.

- FIG. 1. — *Doto coronata*, œuf au stade 8, vu de côté,  $\times 120$ .
- FIG. 2. — *Doto coronata*, jeune gastrula, vue ventrale,  $\times 120$ .
- FIG. 3. — *Doto coronata*, très jeune embryon, vu par la face orale,  $\times 120$ .
- FIG. 4. — *Doto coronata*, embryon plus âgé, vu du côté droit,  $\times 120$ .
- FIG. 5. — *Hermæa bifida*, œuf émettant son premier globule polaire, vu de côté,  $\times 450$ .
- FIG. 6. — *Hermæa bifida*, œuf émettant le second globule polaire, vu de côté,  $\times 450$ .
- FIG. 7. — *Hermæa bifida*, œuf avec le premier globule polaire divisé, vu de côté,  $\times 450$ .
- FIG. 8. — *Hermæa bifida*, œuf montrant les deux pronuclei, vu de côté,  $\times 450$ .
- FIG. 9. — *Hermæa bifida*, œuf montrant le premier fuseau de segmentation, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .
- FIG. 10. — *Hermæa bifida*, œuf montrant le premier fuseau de segmentation, vu de côté,  $\times 450$ .
- FIG. 11. — *Hermæa bifida*, œuf se divisant en deux, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .
- FIG. 12. — *Hermæa bifida*, œuf presque divisé en deux, vu de côté,  $\times 450$ .
- FIG. 13. — *Hermæa bifida*, œuf au stade 2, vu de côté,  $\times 450$ .
- FIG. 14. — *Hermæa bifida*, œuf avec un triaster,  $\times 450$ .
- FIG. 15. — *Hermæa bifida*, œuf montrant les axes de segmentation perpendiculaires des deux blastomères, vu de côté,  $\times 450$ .
- FIG. 16. — *Hermæa bifida*, œuf au stade 3, vu de côté,  $\times 450$ .
- FIG. 17. — *Hermæa bifida*, œuf dont les deux blastomères ont déjà leur noyau divisé suivant des axes perpendiculaires, vu de côté,  $\times 450$ .
- FIG. 18. — *Hermæa bifida*, œuf au commencement du stade 4, montrant que les deux premiers blastomères se sont divisés suivant des axes perpendiculaires, vu de côté,  $\times 450$ .
- FIG. 19. — *Hermæa bifida*, œuf au stade 4, montrant l'obliquité des axes de segmentation.
- FIG. 20. — *Hermæa bifida*, œuf au stade 4, dont les quatre cellules sont disposées en tétraèdre,  $\times 450$ .
- FIG. 21. — *Hermæa bifida*, œuf au stade 4, dont les cellules commencent à se placer dans un même plan, vu de côté,  $\times 450$ .
- FIG. 22. — *Hermæa bifida*, œuf au stade 4, dont les cellules s'allongent et se disposent obliquement (dextrotropiquement) pour se segmenter, vu de côté,  $\times 450$ .
- FIG. 23. — *Hermæa bifida*, œuf dont les premières cellules sont déjà divisées, vu de côté,  $\times 450$ .
- FIG. 24. — *Hermæa bifida*, œuf dont les quatre premières cellules commencent à se diviser, vu de côté,  $\times 450$ .
- FIG. 25. — *Hermæa bifida*, œuf au stade 6, vu de côté,  $\times 450$ .
- FIG. 26. — *Hermæa bifida*, œuf au stade 6, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .

FIG. 27. — *Hermæa bifida*, œuf au stade 12, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .

FIG. 28. — *Hermæa bifida*, œuf au stade 12, vu de côté,  $\times 450$ .

FIG. 29. — *Hermæa bifida*, œuf au stade 17, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .

FIG. 30. — *Hermæa bifida*, œuf au stade 16, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .

## PLANCHE XX.

FIG. 1. — *Hermæa bifida*, œuf au stade 24, vu par le pôle végétatif,  $\times 450$ .

FIG. 2. — *Hermæa bifida*, œuf au stade 16, vu de côté,  $\times 450$ .

FIG. 3. — *Hermæa bifida*, œuf au stade 18, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .

FIG. 4. — *Hermæa bifida*, œuf au stade 25, vu par le pôle formatif,  $\times 700$ .

FIG. 5. — *Hermæa bifida*, jeune gastrula, vue par la face orale,  $\times 250$ .

FIG. 6. — *Hermæa bifida*, gastrula commençant à se fermer, vue orale,  $\times 250$ .

FIG. 7. — *Hermæa bifida*, gastrula à blastopore réduit et dirigé à droite postérieurement, vue orale,  $\times 250$ .

FIG. 8. — *Hermæa bifida*, gastrula à blastopore très réduit et antérieur, vue orale,  $\times 250$ .

FIG. 9. — *Hermæa bifida*, œuf avant l'invagination complète de l'endoderme, vu du côté blastoporique,  $\times 450$ .

FIG. 10. — *Hermæa bifida*, stade plus avancé, vu du côté blastoporique,  $\times 450$ .

FIG. 11. — *Hermæa bifida*, jeune embryon avec l'invagination coquillière, vu de côté,  $\times 450$ .

FIG. 12. — *Hermæa bifida*, jeune embryon avec l'invagination coquillière encore étroite, vu de côté,  $\times 450$ .

FIG. 13. — *Hermæa bifida*, embryon avec coquille et vélum, vue ventrale,  $\times 450$ .

FIG. 14. — *Hermæa bifida*, jeune embryon, vu dorsalement,  $\times 450$ .

FIG. 15. — *Hermæa bifida*, embryon avec stomodæum, vu du côté droit,  $\times 450$ .

FIG. 16. — *Hermæa bifida*, embryon avec les reins larvaires, vu du côté droit,  $\times 450$ .

FIG. 17. — *Hermæa bifida*, embryon un peu moins avancé, vu ventralement,  $\times 450$ .

FIG. 18. — *Hermæa bifida*, embryon âgé (huitième jour), vu du côté droit,  $\times 450$ .

FIG. 19. — *Hermæa bifida*, coquille embryonnaire, vue du côté de l'ouverture,  $\times 450$ .

FIG. 20. — *Elysia viridis*, œuf au stade 2, vu de côté,  $\times 450$ .

FIG. 21. — *Elysia viridis*, œuf dont les deux blastomères se divisent suivant des axes perpendiculaires,  $\times 450$ .

FIG. 22. — *Elysia viridis*, œuf dont la plus petite des deux cellules est déjà complètement divisée,  $\times 450$ .

FIG. 23. — *Elysia viridis*, œuf au stade 9, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .

FIG. 24. — *Elysia viridis*, œuf au stade 6, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .

FIG. 25. — *Elysia viridis*, œuf au stade 10, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .

FIG. 26. — *Elysia viridis*, œuf au stade 12, vu de côté,  $\times 450$ .



## PLANCHE XXI.

*Elysia viridis.*

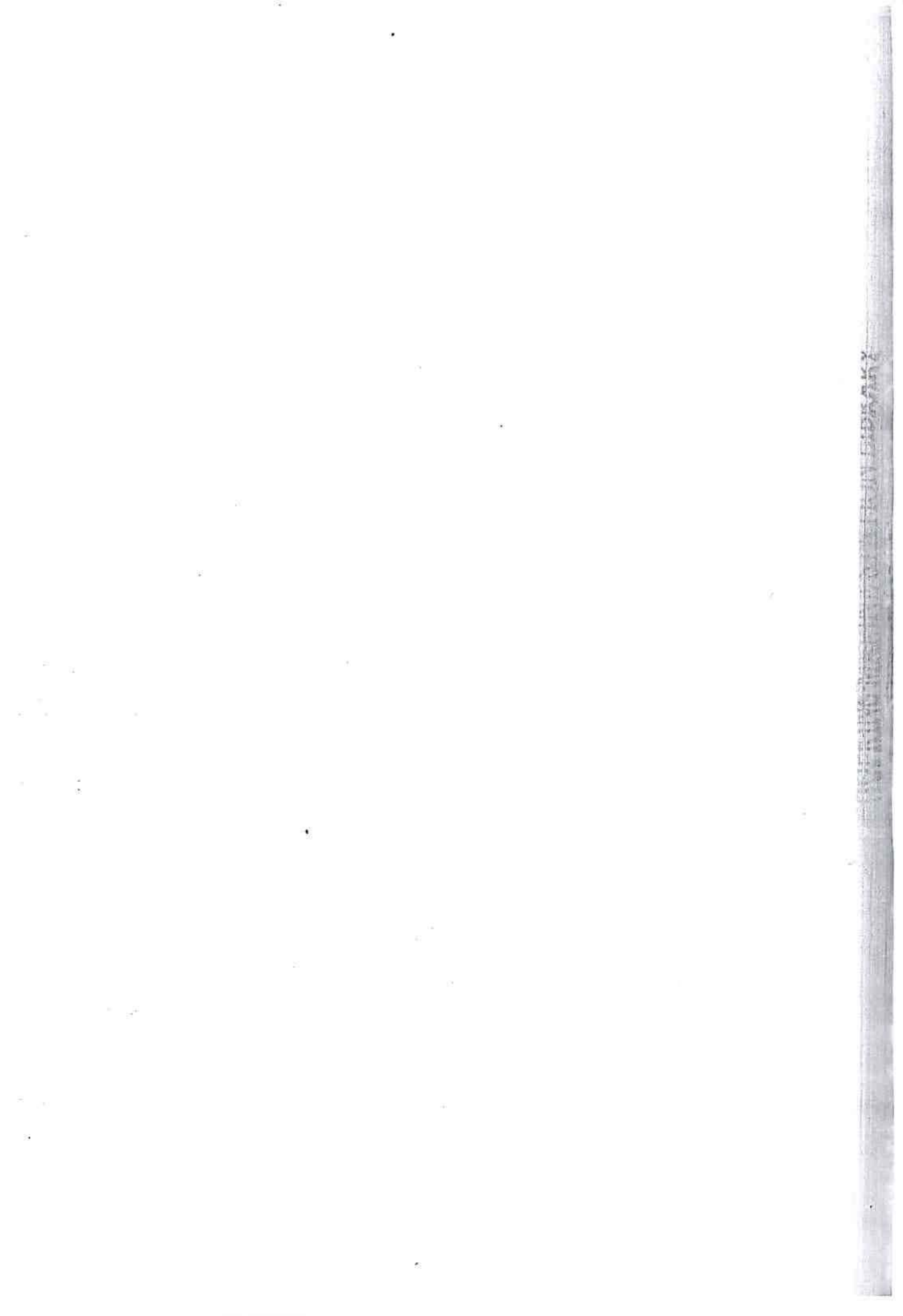
- FIG. 1. — Œuf au stade 12, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .  
 FIG. 2. — Œuf au stade 16, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .  
 FIG. 3. — Œuf au stade 16, vu de côté,  $\times 450$ .  
 FIG. 4. — Œuf au stade 17, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .  
 FIG. 5. — Œuf au stade 18, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .  
 FIG. 6. — Œuf au stade 24, vu par le côté,  $\times 450$ .  
 FIG. 7. — Œuf au stade 24, vu par le pôle végétatif,  $\times 450$ .  
 FIG. 8. — Œuf au stade 24, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .  
 FIG. 9. — Œuf au stade 25, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .  
 FIG. 10. — Œuf au stade 29, vu par le pôle formatif,  $\times 450$ .  
 FIG. 11. — Œuf dont l'endoderme commence à s'invaginer, vu par le pôle végétatif,  $\times 450$ .  
 FIG. 12. — Jeune gastrula à blastopore encore très large, vue par la face blastoporique,  $\times 450$ .  
 FIG. 13. — Gastrula à blastopore ayant sa longueur maximum, vue par la face blastoporique,  $\times 450$ .  
 FIG. 14. — Gastrula plus avancée à blastopore oblique, vue par la face blastoporique,  $\times 450$ .  
 FIG. 15. — Embryon à invagination coquillière, vu de côté,  $\times 450$ .  
 FIG. 16. — Embryon avec l'invagination coquillière, vu dorsalement,  $\times 450$ .  
 FIG. 17. — Embryon avec stomodaeum, vu du côté droit,  $\times 450$ .  
 FIG. 18. — Embryon avec stomodaeum, vu du côté gauche,  $\times 450$ .  
 FIG. 19. — Embryon dont l'œsophage est percé, vu ventralement,  $\times 450$ .  
 FIG. 20. — Embryon avec opercule, vu du côté droit,  $\times 450$ .

## PLANCHE XXII.

- FIG. 1. — *Elysia viridis*, embryon avec ses deux foies, vue ventrale,  $\times 450$ .  
 FIG. 2. — *Elysia viridis*, embryon âgé, vue ventrale,  $\times 450$ .  
 FIG. 3. — Œufs de *Hermæa* (a) et de *Cenia* (b), au même grossissement ( $\times 50$ ); les traits horizontaux indiquent la grandeur naturelle de *Hermæa bifida* (a) et de *Cenia cocksi* (b).  
 FIG. 4. — *Cenia cocksi*, œuf ayant émis ses deux globules polaires, vu de côté,  $\times 180$ .  
 FIG. 5. — *Cenia cocksi*, œuf au stade 2, vu de côté,  $\times 96$ .

- FIG. 6. — *Cenia cocksi*, œuf au stade 8, vu par le pôle formatif,  $\times 96$ .
- FIG. 7. — *Cenia cocksi*, œuf au stade 13, vu par le pôle formatif,  $\times 96$ .
- FIG. 8. — *Cenia cocksi*, œuf au stade 16, vu par le pôle formatif, un peu obliquement,  $\times 96$ .
- FIG. 9. — *Cenia cocksi*, œuf au stade 20, vu par le pôle formatif,  $\times 96$ .
- FIG. 10. — *Cenia cocksi*, œuf au stade 24, vu par le pôle végétatif,  $\times 96$ .
- FIG. 11. — *Cenia cocksi*, stade à cinquante-deux cellules environ, l'endoderme commençant à s'invaginer, vu par la face blastoporique,  $\times 200$ .
- FIG. 12. — *Cenia cocksi*, gastrula vue par la face blastoporique,  $\times 200$ .
- FIG. 13. — *Cenia cocksi*, gastrula à blastopore raccourci, vue par la face blastoporique,  $\times 200$ .
- FIG. 14. — *Cenia cocksi*, gastrula âgée à blastopore presque fermé, vue par la face blastoporique,  $\times 200$ .
- FIG. 15. — *Cenia cocksi*, jeune embryon avec épaissement coquillier, vu du côté droit,  $\times 96$ .
- FIG. 16. — *Cenia cocksi*, jeune embryon à masse viscérale saillante, vu du côté droit,  $\times 96$ .
- FIG. 17. — *Cenia cocksi*, jeune embryon avec reins larvaires, vue ventrale,  $\times 96$ .
- FIG. 18. — *Cenia cocksi*, embryon à pied reptateur, vu du côté droit,  $\times 96$ .
- FIG. 19. — *Cenia cocksi*, embryon dont le vélum disparaît, vu du côté droit,  $\times 96$ .
- FIG. 20. — *Cenia cocksi*, embryon dont le pied a atteint sa forme définitive, vu dorsalement,  $\times 96$ .
- FIG. 21. — *Cenia cocksi*, embryon prêt à éclore, vu dorsalement,  $\times 40$ .
-





# TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
INTRODUCTION . . . . .	3

## PREMIÈRE PARTIE.

### Embryologie spéciale.

I. Littorina en général . . . . .	9
II. Littorina obtusata . . . . .	11
III. Littorina rudis . . . . .	12
IV. Littorina littorea . . . . .	13
V. Lacuna pallidula . . . . .	17
VI. Rissoa parva . . . . .	19
VII. Lamellaria perspicua . . . . .	21
VIII. Hétero-podes . . . . .	26
IX. Purpura lapillus . . . . .	27
X. Nassa reticulata . . . . .	40
XI. Buccinum undatum . . . . .	46
XII. Pontes de Rachiglosses . . . . .	46
XIII. Patella vulgata . . . . .	47
XIV. Philine punctata . . . . .	48
XV. Cymbulia Peroni . . . . .	49
XVI. Aplysia punctata . . . . .	50
XVII. Tritonia plebeia . . . . .	51
XVIII. Doridiens . . . . .	51
1° Polycera . . . . .	51
2° Ancula . . . . .	52
3° Goniodoris . . . . .	52
4° Doris bilamellata . . . . .	53
5° Doris pilosa . . . . .	55



	Pages.
XIX. <i>Eolis papillosa</i> . . . . .	55
XX. <i>Eolis concinna</i> . . . . .	57
XXI. <i>Eolis coronata</i> . . . . .	58
XXII. <i>Eolis drummondi</i> . . . . .	59
XXIII. <i>Amphorina olivacea</i> . . . . .	60
XXIV. <i>Tergipes despectus</i> . . . . .	62
XXV. <i>Dendronotus arborescens</i> . . . . .	63
XXVI. <i>Doto coronata</i> . . . . .	65
XXVII. <i>Elysians</i> . . . . .	66
1° <i>Hermæa bifida</i> . . . . .	66
2° <i>Elysia viridis</i> . . . . .	68
3° <i>Genia cocksii</i> . . . . .	71
XXVIII. Nudibranches en général. . . . .	73

## DEUXIÈME PARTIE.

## Remarques générales.

I. Accouplement . . . . .	79
II. Ponte . . . . .	80
III. Maturation et fécondation . . . . .	82
IV. Commencement de la segmentation . . . . .	83
1. Premières divisions jusqu'au stade 4 . . . . .	83
2. Types principaux de segmentation . . . . .	86
3. Sens de la segmentation . . . . .	89
4. Rapport entre la segmentation de l'œuf et l'orientation de l'embryon . . . . .	91
V. Suite de la segmentation . . . . .	93
VI. Gastrulation, blastopore et ouvertures définitives du tube digestif. . . . .	94
VII. Organogenèse . . . . .	99
1. Vélum . . . . .	99
2. Pied et opercule . . . . .	100
3. Manteau, coquille et cavité palléale. . . . .	101
4. Reins larvaires . . . . .	103
5. Organe apical et centres cérébraux . . . . .	106
6. Organes sensoriels et leur asymétrie . . . . .	108
7. Mésoderme . . . . .	109
8. Endoderme et annexes du tube digestif . . . . .	110
VIII. Monstres doubles . . . . .	112

## TROISIÈME PARTIE.

## Torsion, Asymétrie et Détorsion.

	Pages.
I. Torsion . . . . .	113
II. Détorsion des Euthyneures . . . . .	121

## QUATRIÈME PARTIE.

## Éthologie.

I. Influence des facteurs primaires sur la rapidité du développement embryonnaire . . . . .	125
II. Relations entre la nature du milieu et l'éclosion ou la fin du développement. . . . .	127

## CINQUIÈME PARTIE.

## Phylogénie.

I. Caractères systématiques des subdivisions de Gastropodes, tirés de l'embryologie. . . . .	130
II. Conclusions phylogénétiques tirées de l'embryologie. . . . .	133
1. Gastropodes archaïques et spécialisés . . . . .	133
2. Streptoneures et Euthyneures . . . . .	135
3. Le principe de Müller et l'embryologie des Gastropodes . . . . .	136
4. Relations phylogénétiques avec d'autres groupes . . . . .	138

## SIXIÈME PARTIE.

## Résumé et conclusions générales.

I. Embryologie « prohibitive » . . . . .	140
II. Les deux sortes de caractères embryologiques . . . . .	141
III. L'embryologie des Gastropodes dans le débat entre néo-darwiniens et néo-lamarckiens . . . . .	143
EXPLICATION DES PLANCHES . . . . .	145





