

RAPPORTS TAXONOMIQUES  
D'UN LEPTONACÉ NON DÉCRIT  
"LEPTON SUBTRIGONUM" JEFFREYS  
(*nomen nudum* - 1873)

par

Gilbert Deroux  
Station Biologique de Roscoff

Résumé

La découverte d'un gisement du grand polychète aphroditien *Polyodontes maxillosus* Ranzani dans les niveaux inférieurs des grèves sableuses de l'anse de Morgat a révélé la présence d'un mollusque bivalve fixé sur les téguments du ver en un commensalisme constant pour cette localité.

L'étude comparative du commensal, un Eulamellibranche de la super-famille des Leptonoidea Gray 1847, montre des caractères conchyliologiques et une anatomie des parties molles à la fois synthétiques et primitifs par rapport aux types connus, les moins déformés, du groupe.

Un nom de genre nouveau est proposé qui pourrait regrouper deux ou trois espèces à l'intérieur de la famille des Montacutidae, en attendant une indispensable révision de toute la super-famille.

I. - L'HÔTE

*Polyodontes maxillosus* Ranzani est une très grosse Annélide Polychète tubicole, de la sous-famille des Acoetinae Grube, Aphrodiens aux glandes parapodiales capables de construire les tubes les plus complexes, dans la famille.

Sa présence sur les côtes atlantiques françaises n'était pas signalée, mais une large répartition mondiale la rendait probable (1), ce qui a permis à Fauvel de l'inclure dans le tome « Polychètes errantes »

(1) J. Paris signale dans « Vie et Milieu » (1954) la prise de très jeunes exemplaires, en Méditerranée, au large de Port-Vendres, en juillet 1953 (pp. 503 et 504, fig. 9 e).

— J'avais rencontré cet animal pour la première fois, à marée basse, dans un aber de la côte vietnamienne, à Cua-Bé, à 10 km au sud de Nha-Trang, aux environs immédiats de l'Institut Océanographique de Cauda, en 1949-1950, mais sous forme de tronçon antérieur.

de la Faune de France et de signaler, à son sujet, des captures d'échantillons incomplets, à la ligne, sur les côtes atlantiques espagnoles.

S'il est passé si longtemps inaperçu en Bretagne, c'est probablement à cause du mode de gisement des tubes dont les extrémités antérieures, ouvertes à la surface de sédiments fins et meubles, se trouvent le plus souvent à des niveaux inférieurs à ceux des mers les plus basses des marées de grandes vives-eaux. Les points où les conditions du sédiment, des courants et du climat local concourent à leur établissement plus élevé dans la zone intercotidale doivent être relativement rares.

C'est Henri Coeff, de la Station Biologique de Roscoff, qui a signalé, en 1958, des extrémités de tubes sur la côte sud du Finistère, à Morgat, dans les parties basses des plages, aux mêmes endroits où se trouve en plus grande abondance *Echinocardium cordatum*.

Ce gisement s'est révélé assez abondant aux niveaux moyens des mers basses de vive-eau et il remonte ça et là jusqu'aux niveaux des mers basses de morte-eau. Les premiers échantillons récoltés ne comportaient jamais que la partie antérieure du corps, comme c'était le cas des captures signalées précédemment. Les coups de bêche, suffisamment rapides pour éviter la fuite en profondeur de l'animal, ne permettent d'atteindre qu'une vingtaine de segments après la tête. L'animal inquiété s'enfonce rapidement et verticalement ; il échappe facilement aux plus grandes excavations qu'il soit possible de creuser individuellement, car leur profondeur est limitée par l'eau d'infiltration dont l'étiage monte très vite à ces hauteurs de plage quelle que soit l'heure par rapport à la marée.

Le tube lui-même est une formation remarquable. A la surface du sable, si l'agitation de l'eau n'a pas trop déplacé le sédiment, il apparaît comme un paquet de fibres roussâtres, épais de 4 à 5 cm, assez semblable à l'extrémité d'un piquet de bois qui se serait désagrégé sous l'action de l'eau de mer et des fermentations bactériennes. En étalant cette partie terminale dilacérée tout autour de son centre, on découvre une structure centrale plus rigide et comme cartonneuse qui résulte d'un feutrage beaucoup plus serré des fibres et dont la surface interne, soyeuse, est tout à fait lisse. Le diamètre interne, à la sortie, peut atteindre 2 à 2,5 cm.

Le sable ne pénètre pas dans ce tube et l'eau que renvoie en surface le ver, à partir du point où il s'est réfugié, est parfaitement limpide. La montée rapide de cette masse d'eau très loin au-dessus du niveau de la mer et des eaux d'infiltration et sous la seule poussée des cils vibratiles ou des contractions du Polyodontes, démontre l'étanchéité de ce terrier.

Des injections de fluorescéine, effectuées sous plus d'un mètre d'eau de pression à partir de l'orée supérieure des tubes, nous ont permis d'évaluer à une douzaine de mètres, la distance séparant cette extrémité du terrier et le point précis de réapparition du colorant (sans formation visible en surface à cet endroit). Ces deux points déterminent une ligne à peu près perpendiculaire au front de mer.

Dans ces conditions, nous n'avions jamais rien trouvé sur les tronçons de vers récoltés, jusqu'au jour où nous avons pu mettre au point une méthode de capture d'échantillons complets, en appâ-

tant le ver pour le maintenir à l'entrée de son tube pendant toute la durée du travail d'affouillement.

Un film, réalisé en 1959 et 1960, par J. Painlevé et Mlle G. Hamon en illustration du présent travail, montre l'extraction de ces animaux et l'emplacement de leurs tubes.

Les animaux extraits dans de bonnes conditions sont entiers et mesurent 60 à 85 cm de la tête au pygidium, en extension moyenne, pour un diamètre constant de 1,5 à 2 cm jusqu'aux tout derniers anneaux ; le corps, qui comporte en moyenne 250 segments, s'ameuandise assez brusquement au niveau des 10 derniers et le pygidium, arrondi postérieurement, est à peine deux fois moins large que les segments moyens ; il possède deux cirres anaux. Les échantillons obtenus pendant les grandes marées de décembre 1959 et de janvier 1960 étaient en majorité des femelles, aux ovaires bourrés d'œufs. Un gros mâle, malheureusement sectionné dans sa partie moyenne, montrait des testicules mûrs également à tous les segments jusqu'au point de rupture.

## II. - RÉPARTITION DU COMMENSAL

C'est à la surface des téguments ventraux des segments moyens, presque toujours bien au-delà des vingt premiers, qu'on aperçoit les plus visibles des petits bivalves commensaux sous forme de pastilles très foncées, vaguement circulaires et plates, d'un demi-centimètre de diamètre, ponctuées souvent de blanc au centre des valves, par usure de l'enduit noirâtre.

Aucun des *Polyodontes* récoltés jusqu'à présent n'en était complètement exempt à condition de n'être pas tronçonné trop près de la tête.

La quantité d'exemplaires complets dont nous disposons maintenant est encore insuffisante pour généraliser les observations, mais jusqu'à présent, il y a deux types d'infestation. Ou bien huit à douze commensaux de grande taille, très foncés, sont répartis uniquement sur la surface ventrale claire et nue de l'hôte, ou bien le ver est garni d'une très grande quantité d'individus de tailles moyenne, petite et très petite, dont seuls les plus grands et les plus foncés apparaissent sur la face ventrale libre ; les plus petits se répartissent sur les flancs, le plus souvent intercalés entre les parapodes et jusque sous les élytres.

Ainsi, un gros mâle, récolté en janvier 1960, à l'ouest de la jetée du port, dont seuls les 103 premiers anneaux ont pu être rapportés au laboratoire, avait une soixantaine de commensaux sur les 30 cm de longueur de son tronçon antérieur. Plus de la moitié d'entre eux mesuraient moins de 4 mm ; les plus petits, à peine plus larges que leur prodissoconque aux contours bien dessinés, blancs et transparents, avaient un diamètre de l'ordre d'un millimètre (film de J. Painlevé, 1960). Les plus caractéristiques du lot avaient des largeurs comprises entre 2,5 et 3 mm. Parmi les plus âgés, aucun

ne dépassait la taille de 4,8 mm, alors que les plus gros échantillons récoltés jusqu'ici atteignent 6 mm.

Quels que soient leur taille et leur emplacement sur les vers, ces Lamellibranches sont appendus aux téguments par un byssus très important relativement à la taille de son producteur. Un grand nombre de fibres byssales se tordent pour former un épais tronc commun câblé, puis le faisceau s'épanouit et chaque fibre est soudée individuellement par son extrémité distale ; leur ensemble divergeant tout autour de la base du tronc comme les racines d'un arbre.

Les animaux sont pourtant très mobiles et abandonnent facilement leurs byssus qu'on retrouve, en grand nombre, parsemés sur toute la surface ventrale du *Polyodontes*.

### III. - CHOIX DES CRITÈRES DESCRIPTIFS

Comme leur habitat pouvait le faire supposer, l'examen morphologique de ces petits Mollusques confirme qu'il s'agit bien d'Eulamellibranches de la tribu des Erynacea (suivant J. Thiele, 1935, et P. Haas, 1955) ou super-famille des Leptonoidea Gray, 1847 (suivant la classification adoptée par A. Franc, 1960).

C'est P. Pelseneer (1911), étudiant les Lamellibranches récoltés par le Siboga, qui pour la première fois a tenté de dégager les grandes lignes de parenté génétique qui pouvaient unir entre elles ces nombreuses espèces commensales, jusque-là classées en annexe de l'ancien ordre des *Lucinacea*.

Il montrait la nécessité de rassembler les genres dispersés de *Lucinacés* commensaux autour de l'ancienne famille des *Erycinidae* Deshayes et contrairement à ce qu'affirme Miss M.L. Popham (1940), il retenait le terme « *Erycinacea* », repris dans les traités allemands (P. Pelseneer 1911-Siboga, pp. 48 et 49).

Des auteurs français et anglais lui préfèrent ceux de *Leptonacea* ou *Leptonoidea*, bien qu'à mon avis les *Lepton* ne représentent pas un type particulièrement caractéristique, alors que le vieux nom de genre *Erycina* Lamark 1805 a vu passer en synonymie une grande quantité d'espèces représentatives de toutes les tendances du groupe.

Pourtant, au moment d'assigner aux commensaux du *Polyodontes* une place systématique précise dans l'ensemble des espèces d'une des familles de la tribu, un certain nombre de difficultés s'élèvent qui tiennent à la grande incertitude quant aux critères les plus convenables à la justification de ces familles elles-mêmes.

Or, il se trouve que les valves de l'animal de Morgat correspondent à très peu de détails près à celles d'un Leptonacé déposé au Muséum dans la collection de Folin sous le nom de *Lepton trifacies*, daté de 1873 et récolté dans la fosse du Cap Breton.

Malheureusement aucune indication, malgré un sondage très poussé des travaux de cet auteur, ne vient préciser les raisons de cette appellation.

On trouve d'autre part, dans les « Fonds de la Mer » (1875), une

analyse des dragages effectués par de Folin et L. Perrier en face de Biarritz et qui datent justement de 1872 et 1873 où ils signalent la présence de plusieurs « Lepton » dont *L. lacerum* G. Jeffreys et *L. subtrigonum* G. Jeffreys qui auraient été déterminés par G. Jeffreys en comparaison avec du matériel en cours d'étude, provenant des campagnes du Porcupine des deux années précédentes. Une planche annexée au travail de Folin et L. Perrier montre le dessin d'une valve droite de « *Lepton subtrigonum* » qui ne laisse aucun doute, malgré ce qu'elle a de sommaire, sur l'identité spécifique de « *L. subtrigonum* » avec le « *Lepton trifacies* » de la collection et avec le commensal du *Polyodontes*. D'autre part, six ans plus tard, lorsque G. Jeffreys a publié la description des nouvelles espèces du Porcupine et du Lightning (1878-1885), il a créé les espèces *Lepton lacerum* (déjà figurée dans les « Fonds de la Mer » de 1875) et *Lepton sulcatulum*, mais il a complètement négligé son « *Lepton subtrigonum* » qu'il ne mentionne même pas dans les listes de récoltes. « *Lepton subtrigonum* » Jeffreys est cependant cité par A. Locard (1886), mais avec ces mêmes références.

Il résulte de tout ceci que, jusqu'à plus ample informé, *Lepton subtrigonum* et *Lepton trifacies* sont « nomen nudum », désignant une espèce non décrite si ce n'est par le dessin hâtif d'une valve droite récoltée vide et représentée dans les collections du Museum de Paris par six ou huit valves mêlées qui, d'après un examen soigneur, ont été trouvées séparées, après avoir été usées par les mouvements des sédiments qui les contenaient.

Même avec des documents conchyliologiques plus précis, il serait désormais impossible d'admettre cette espèce dans le genre *Lepton*, Turton, après l'examen de son anatomie interne.

Avant d'entamer une discussion taxonomique, il convient donc de rechercher, sur cette espèce, les caractères anatomiques correspondant à ceux qui déterminent les grands traits de la classification des *Leptonacés* et de les comparer à ceux du plus grand nombre d'espèces de la tribu qu'il soit possible d'obtenir, dans des conditions convenables, pour en tirer des conclusions valables.

L'anatomie comparée de nombreuses espèces dans tout le groupe m'amène à retenir comme critères de comparaison beaucoup de dispositions structurales qui peuvent passer pour de simples détails. Mais si l'on tient compte du très petit nombre de descriptions complètes et du manque de vues d'ensemble dont nous disposons sur ces animaux, les uns ou les autres de ces détails serviront de repères vis-à-vis des éléments épars déjà décrits par les auteurs et qui constituent souvent les seules données utilisables pour la connaissance de types qu'il n'est pas possible d'examiner vivants, ici, dans l'immédiat. Ces descriptions serviront également de cadre à une révision systématique future, rendue ainsi plus abordable.

Ces caractères de comparaison seront les suivants :

1° *Le test* : structure des valves et forme de la charnière, avec une tentative pour dégager une structure fondamentale d'où pourraient dériver les types les plus simplifiés ou les plus déformés.

2° *La structure des replis du manteau* et la description de ses formations musculaires et glandulaires.

3° *Les particularités du pied* : l'extension du sillon, l'étalement plantaire, la forme et l'emplacement du débouché de la filière byssogène et la répartition des massifs glandulaires, byssogènes et pédieux, le mode de reptation ou de fouissage et sa capacité de turgescence.

4° La répartition des *faisceaux musculaires* et leur importance relative.

5° L'anatomie et l'histologie de la *branchie* dont il faudra plus tard définir les rapports circulatoires.

6° Le *parcours intestinal*, la taille des *palpes labiaux*, l'endroit et l'importance des ouvertures intestinales dans l'estomac, la forme du coecum de la baguette cristalline et le passage rectal dans la région rénopéricardique.

7° Les positions réciproques des organes dans le *complexe postérieur* où le volume de l'ensemble rein-cœur-rectum est remodelé par les structures qui le limitent et l'encadrent, les *annexes sexuelles postérieures*, les faisceaux musculaires latéraux des rétracteurs postérieurs du pied et la masse du muscle adducteur postérieur des valves accompagné des ganglions viscéraux.

8° La *structure des gonades*, des débouchés sexuels et des annexes ainsi que la répartition des formations mâles et femelles à l'intérieur des replis germinaux.

9° *L'incubation.*

10° Le *système nerveux* et tout particulièrement la place des ganglions pédieux dans les nappes musculaires antérieures du pied et la position des statocystes.

#### IV. - MÉTHODES D'ÉTUDE UTILISÉES

Un procédé très simple de montage *in toto* m'a permis d'obtenir rapidement les renseignements relatifs aux parties molles de l'animal et d'étendre la comparaison à toute une série de *Leptonacés* récoltés abondamment et régulièrement.

Les animaux vivants et actifs sont endormis au chlorure de magnésium afin d'éviter les rétractions.

Ils sont fixés en extension par un passage extrêmement rapide au formol bouillant : le temps de les sortir de l'anesthésique, de les tremper dans la solution bouillante et de les jeter aussitôt dans de l'eau fraîche.

Ils sont alors entrebâillés, le pied étendu et très proches de leurs statuères d'activité.

Le rinçage à l'eau n'est pas absolument nécessaire, mais il permet de rectifier, sous la loupe binoculaire, certains plis et certaines fausses positions qui deviendraient gênantes après le durcissement.

Il suffit ensuite de laisser les pièces dans un bon fixateur acide pendant la durée de dissolution de la coquille qui dépend évidemment de la taille des échantillons, de leur âge et de la structure des

valves. Elle peut être accélérée, sans danger, en ajoutant un peu d'acide trichloracétique dilué (X gouttes de  $\text{CCl}_3\text{-COOH}$  à 5 % pour 10 cc. de fixateur, par exemple), au Bouin-Duboscq ou au Pampel (Formol : 15 cc., alcool 70° : 80 cc., ac. trichoracét. : 2 g.) ou à tout autre fixateur acétique.

Pendant le lavage alcoolique, à la sortie du fixateur, les animaux sont partagés en deux moitiés symétriques suivant le plan sagittal le plus médian possible, en éliminant, au besoin, quelques portions de la masse hépatique si l'échantillon risque d'être trop opaque (cette nécessité ne se présente réellement que pour les plus gros des Leptonacés tels que des *Kellia suborbicularis* ou des *Montacuta ferruginosa*).

La coloration de ces demi-sujets droits et gauches doit respecter la transparence dans tout leur volume et, en même temps, donner la meilleure différenciation possible de tous les organes.

La meilleure et la plus simple s'effectue très rapidement en trois temps dont les derniers servent aussi d'étapes de déshydratation progressive en vue du montage.

Un carmin très léger indique l'emplacement des noyaux et souligne vigoureusement les formations sexuelles mâles ainsi que toute concentration nucléaire comme les ganglions nerveux, les parois digestives et les épithéliums réguliers.

Suivant les cas, le carmin boracique ou le carmin aluné répondent à ces besoins, mais dans tous les cas, il convient de diluer fortement les solutions classiques et une coloration plus longue mais progressive permet l'égalisation des intensités dans tout le volume de la pièce alors qu'une coloration rapide dans la solution indiquée par les auteurs risque de produire une surcoloration superficielle ou une perte de colorant en profondeur s'il faut différencier.

Il est toujours possible de régresser en alcool chlorydrique aussi loin qu'on le désire, pour éviter l'opacité au montage terminal.

La coloration cytoplasmique la plus transparente et la mieux différenciable s'obtient en passant les pièces dans l'alcool 95° verdi au vert sulfo., l'intensité est alors proportionnelle au temps de séjour dans la solution et à la concentration du colorant dans l'alcool. Les dépassements se corrigent par un simple lavage dans l'alcool 95° ordinaire.

A la sortie de l'alcool 95°, un passage rapide de la pièce dans l'alcool 100° très chargé de bleu de méthylène donne une coloration intense et tout à fait délimitée des formations glandulaires du byssus, du pied et, lorsqu'elles y existent, du manteau, des palpes labiaux et des sutures branchiales. Le lavage à l'alcool absolu pur redissout tout le bleu répandu dans la masse sans rien soustraire à ces indications, par ailleurs très durables, même sur des préparations vieillies.

L'échantillon est alors prêt, en passant par le toluène, juste le temps d'éclaircir à vue, pour le montage au baume directement sous lamelle, car très peu d'espèces de cette tribu opposeront des difficultés d'épaisseurs après le partage sagittal (fig. 1 - Pl. I).

Ces montages *in toto*, lorsque l'équilibre des divers colorants et de leur intensité absolue est réussi, donnent la plupart des rensei-

gnements structuraux indispensables et permettent de comprendre d'un coup d'œil les rapports réciproques des différents organes en dimension et en disposition spatiale y compris le trajet du connectif cérébroviscéral et celui des voies efférentes génitales.

Leur examen préalable permet de choisir à coup sûr la méthode histologique plus précise qui peut se révéler indispensable aux vérifications des détails anatomiques trop fins ou d'ordre cytologique.

Les trichromes à base d'hématoxyline, accompagnés de colorants du collagène et des mucilages sont très révélateurs, comme chez les Mollusques en général, et offrent des contrastes de couleurs très poussés entre catégories cellulaires chez la majorité des Leptonacés auxquels j'ai dû les appliquer.

Les zones de croissance et les phases sexuelles ont été étudiées sur des coupes de 7,5  $\mu$ , colorées au Feulgen-vert lumière.

Des reconstitutions totales ou partielles, à partir de coupes séries ont néanmoins été nécessaires pour reconnaître les liaisons tissulaires au niveau du passage rectal dans le complexe réno-péricardique et pour suivre les faisceaux des fibres musculaires et le trajet du connectif cérébro-pédieux dans la région céphalique, entre le muscle adducteur antérieur et la région du ganglion pédieux.

## V. - MATÉRIEL DE COMPARAISON

Les espèces retenues pour l'étude comparative du commensal des *Polyodontes maxillosus* avec différents types d'organisation chez les Leptonacés, le furent en fonction de l'abondance de leurs gisements et de la possibilité de les rapporter vivantes au laboratoire sinon de les y éléver. Ainsi fut obtenu le maximum de caractères anatomiques et cytologiques mais aussi biologiques.

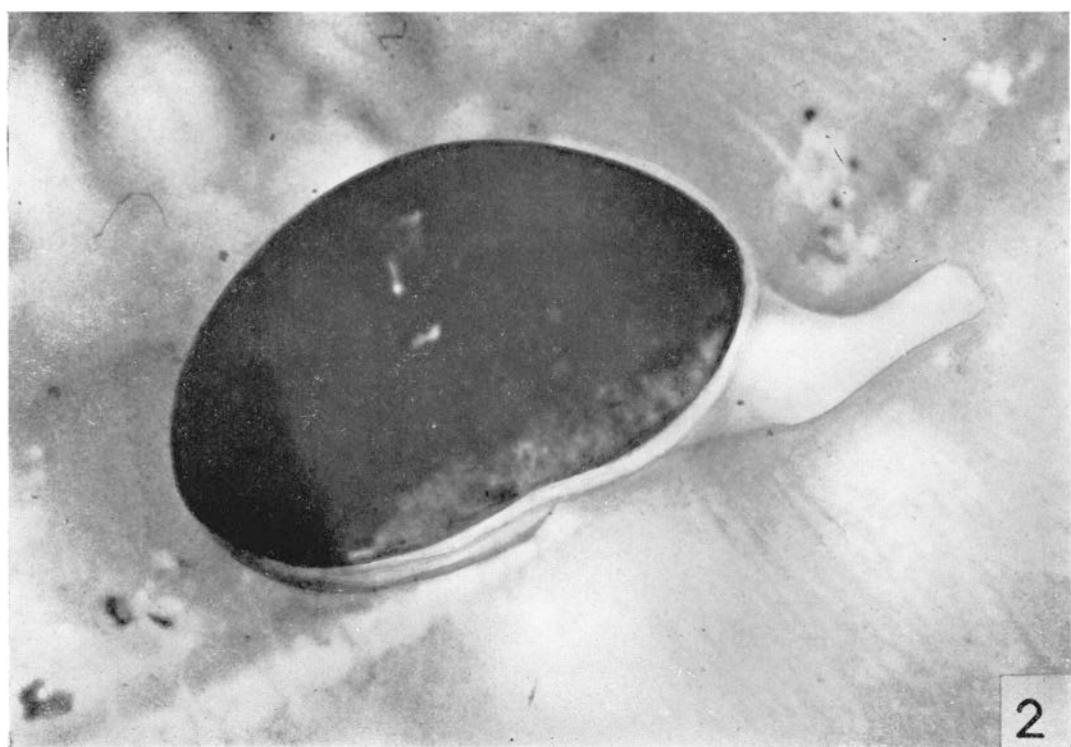
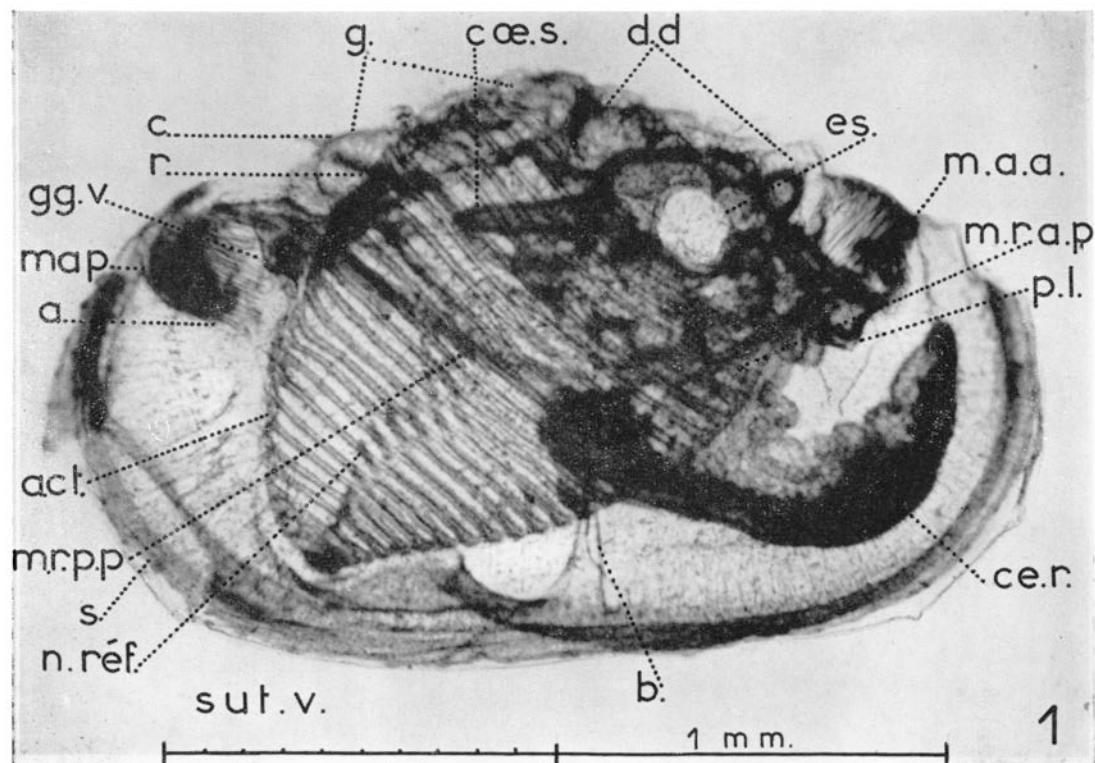
### PLANCHE I

FIG. 1. — Exemplaire adulte jeune de *Montacuta phascolionis* Dautz.

Moitié gauche montée *in toto* après coloration au carmin, vert-sulfo, bleu de méthylène. Malgré l'absence des contrastes colorés la reproduction en noir et blanc montre la transparence des préparations obtenues. La partie noire du pied représente la suite des formations glandulaires du byssus et du toit du sillon (en bleu intense sur la préparation) et le massif de cellules caractéristiques réfringentes à l'extrémité du sillon (carmin sur la préparation).

*a* : anus - *a. ct.* : axe cténidien - *b* : byssus - *c* : cœur - *ce. r.* : cellules réfringentes de l'extrémité du sillon - *coe. s.* : coecum du stylet - *d.d.* : diverticules digestifs - *es.* : estomac - *g.* : région génitale - *gg. v.* : ganglions viscéraux - *m.a.a.* : muscle adducteur antérieur des valves - *m.a.p.* : muscle adducteur postérieur - *m.r.a.p.* : muscle rétracteur antérieur du pied - *m.r.p.p.* : muscle rétracteur postérieur du pied - *n. réf.* : nappe réfléchie de la demi-branchie gauche - *p. l.* : palpes labiaux - *r.* : rectum - *s.* : siphon postérieur (exhalant) - *sut. v.* : suture ventrale, unique, du manteau.

FIG. 2. — « *Lepton* » *subtrigonum* Jeffreys ou *Potidoma subtrigonum* (Jeffreys) rampant sur les téguments ventraux d'un *Polyodontes maxillosus* Ranzani. L'emplacement équivalent du massif de cellules réfringentes chez les deux espèces est notable. (Photo extraite du film de J. Painlevé.)



Les marées et les dragages autour de Roscoff et dans la baie de Morlaix ont fourni abondamment les espèces suivantes :

*Kellia suborbicularis* (Montagu).

De très gros exemplaires ne sont pas rares à l'embouchure de la rivière de Morlaix dans les coquilles vides remplies de vase fine dans les zones peu profondes aux abords du Château du Taureau.

*Lasaea rubra* (Montagu).

Il en existe plusieurs types de population, tous extrêmement fournis : les uns dans les *Lichina pygmaea* des hauts niveaux rocheux, les autres dans les paquets de byssus de moulières à leurs différents niveaux pourvu que les moules y soient assez serrées ; enfin une population, formant une variété ou un type écologique assez différent, remplit les fentes de schistes délités le long des estuaires du genre de la Penzé (1).

*Montacuta ferruginea* (Montagu).

Très abondantes dans les sables à *Echinocardium cordatum* (Pennant) de la côte atlantique du Finistère (Morgat, baie de la Forest, etc.), on la trouve également en certains points des grands gisements d'*Echinocardium* dans la baie de Saint-Efflam - Saint-Michel-en-Grèves.

*Mysella bidentata* (Montagu)

(= *Montacuta bidentata* (Mtg.).

Extrêmement abondantes dans les terriers et sur les téguments mêmes des *Golfingia vulgare* (de Blainville) dans les zones envasées des grands herbiers à Zostères dans le lieudit Térénez sur la côte Est de la Baie de Morlaix.

J.-M. Pérès (1937), à Dinard, dans sa comparaison anatomique de trois *Montacuta* communes l'a étudiée sous le nom de *Montacuta clarkiae* (Clark) (2).

*Montacuta phascolionis* Dautzenberg.

C'est l'un des commensaux du complexe éthologique à *Phascolion strombi* décrit par Ch. Pérès (1924) et souvent réétudié depuis, très abondant dans des fonds variés de la baie de Morlaix jusqu'assez loin au large, à des profondeurs de 40 à 50 mètres.

Des dragages dans les fonds à *Spatangus purpureus* O.F. Müller du Gullmars fjord grâce aux bateaux du laboratoire de Kristineberg ont apporté :

*Montacuta substriata* (Montagu).

Le type du genre *Montacuta* sensu-stricto qui est beaucoup plus rare au large de Morlaix sur des fonds plus difficiles à atteindre.

Il a été jusqu'ici impossible de récolter vivants des échantillons de *Lepton squamosum* Montagu malgré la présence de nombreuses *Upogebia deltaura* et *U. stellaris*, mais la station biologique de Roscoff possède un certain nombre de valves draguées. C'est un terme

(1) Animaux récoltés par J. Picard en mars 1960 sous le pont du chemin de fer à quelques kilomètres en aval de Penzé.

(2) La véritable *Montacuta clarkiae*, faite « *Epilepton* » *clarkiae* par Dall en 1899, se trouve effectivement au même endroit mais elle y est beaucoup plus rare. P. Pelseneer (1924), à Wimereux, discute son appartenance générique et en donne une courte description. Cette espèce sera revue à la fin de ce travail ; son commensalisme, voisin de celui de la *Mysella*, et dans les mêmes gisements, est la source de cette erreur et complique les discussions systématiques dans toute la littérature subséquente.

de comparaison qui manque très malencontreusement dans cette étude, comme nous le verrons, à cause de la précarité des descriptions anatomiques sur cet animal et parce que les analogies de charnière avec le « *Lepton subtrigonom*, Jeffreys » appellent une vérification soigneuse des différences essentielles qui séparent théoriquement ces deux espèces entre deux types opposés.

Enfin, J. Picard m'a procuré de nombreux échantillons d'un Leptonacé méditerranéen, dont les valves correspondent à celles des *Bornia corbuloides* Philippi des collections du Museum, bien que, contrairement à d'autres Erycinidae, ces animaux n'aient aucune différenciation du manteau vers l'avant. Ces échantillons proviennent les uns de la côte Nord-Africaine, aux environs de Castiglione, les autres de Corse. Ils avaient été fixés dans l'alcool dès la récolte et se trouvaient donc impropre à l'utilisation histologique mais certains ont donné des préparations *in toto* très suffisantes pour l'étude de l'anatomie générale.

## VI. - DESCRIPTION COMPARÉE DU "LEPTON SUBTRIGONUM" JEFFREYS ET D'UN CERTAIN NOMBRE D'AUTRES LEPTONACÉS

### A. - Le squelette

#### 1° Les valves.

L'aspect extérieur est rendu très caractéristique par l'épaisseur de l'enduit noir ou brun foncé qui empâte les contours et donne à l'ensemble de l'animal extrêmement aplati son aspect de pastille lenticulaire en émoussant tous les contours (Pl. I, fig. 2 et fig. 15). Cependant, quelques individus adultes et presque tous les jeunes de moins de 3 mm restent nus et transparents, ou simplement jaunis par un début de couverture d'aspect rouillé.

La coquille, qu'elle soit naturellement nue ou après grattage de son enduit, présente beaucoup d'analogie de forme avec celle des *Lepton* aplatis, du type *Lepton squamosum* Montagu. Comme la leur, elle est très comprimée, son crochet est encore plus réduit et même tout à fait indiscernable s'il reste des traces de la couverture externe. Par ailleurs, son bord dorsal rectiligne est beaucoup plus développé et sa solidité bien plus grande. Les valves fermées laissent toujours un léger entrebâillement, au niveau de la sortie du byssus, où les bords ventraux cessent d'être parallèles sur environ 1/6<sup>o</sup> de la longueur de leur contact longitudinal. Elles sont également nettement plus inéquilatérales, la partie antérieure au crochet est plus allongée que la partie postérieure. Si l'on inscrit le contour général dans un trapèze, l'angle du sommet antérieur est plus obtus que l'angle du sommet postérieur. La coquille est équivalve.

La surface externe de chaque valve, dépouillée de son enduit, est blanchâtre et d'autant plus translucide que l'animal est plus jeune. Elle est parcourue de stries concentriques assez irrégulièrement espacées dont certaines, plus marquées, semblent pouvoir indiquer sinon l'âge exact de l'animal, du moins le nombre des étapes marquantes de sa vie physiologique ou éthologique. Le contour de la prodis-

soconque, sur le crochet, forme la première de ces stries et se reconnaît très bien au niveau de l'apex.

Même sur des animaux très encroûtés d'enduit, cette couche externe n'est pas toujours totalement cachée ; elle apparaît la plupart du temps sous forme de petits îlots d'usure vers le haut ou au centre de la surface latérale de chaque valve aux endroits de plus forte convexité.

Cet aspect blanchâtre et seulement translucide est dû à un dépoli superficiel du calcaire car, dans tout le reste de son épaisseur, observée de l'intérieur, la coquille est remarquable par sa transparence et son aspect de verre filé ou de verre moulé sauf à certains endroits de la surface interne où des frottements, ou d'autres causes, ont entraîné une opacification localisée. Cette nature de la couche interne rend quelquefois difficile la reconnaissance précise des insertions musculaires et même de la forme exacte des dents et des replis de la charnière sur les animaux fraîchement tués.

Des valves récoltées vides conservent rarement cette transparence si caractéristique sur les animaux vivants.

Une autre particularité importante de l'aspect externe de la coquille est la légère concavité qui interrompt l'arrondi du bord ventral de chaque valve de la même manière que chez la *Montacuta phascolionis* Dautz., quoique d'une façon un peu moins marquée. L'axe antéro-postérieur, pas très allongé par rapport à la hauteur, concourt à donner à l'ensemble un aspect plus ramassé que celui d'une coquille de cette *Montacuta*.

## 2<sup>e</sup> Dimensions.

La taille la plus fréquente des adultes oscille autour de 5,4 mm dans le grand axe avec une hauteur moyenne de 3,8 mm. Cependant, le rapport entre la longueur et la hauteur est variable au point de changer considérablement l'allure du contour général, même sur un lot d'animaux tous récoltés sur un même hôte.

Dans le sens transversal la plus grande largeur de la coquille vue par la tranche, du bord dorsal ou du bord ventral, y compris l'épaisseur de l'enduit, représente moins du quart de la longueur du grand axe (1,3 mm pour un échantillon de 5,8 mm de long et de 4,1 mm de haut).

L'analyse de quelques lots d'animaux récoltés en automne et en hiver 1960 montrera la grande variabilité de l'aspect externe dans cette espèce (fig. 3).

La *longueur* est calculée sur des contours relevés à la chambre claire, tous exécutés strictement dans les mêmes conditions (place sous l'objectif, inclinaison de la vitre du miroir, localisation de l'image virtuelle par rapport au papier).

La valeur retenue est celle de la plus longue des sécantes tracées sagittalement du sommet de la convexité postérieure au sommet de la convexité antérieure. En fait, cette mesure est valable parce qu'il n'y a jamais eu qu'une seule longueur maxima de cette sécante sur plus de 30 animaux mesurés. Malheureusement son emplacement par rapport à l'axe anatomique des parties molles est légèrement variable en hauteur et en angle.

*La hauteur* est la perpendiculaire menée du sommet du crochet à l'assise sur le sol de la coquille en posture morphologique, c'est-à-dire à la tangente commune aux deux convexités du bord ventral quand elles sont suffisamment nettes ou bien à la ligne de sol sur laquelle la coquille est d'aplomb si ces convexités n'apparaissent pas assez.

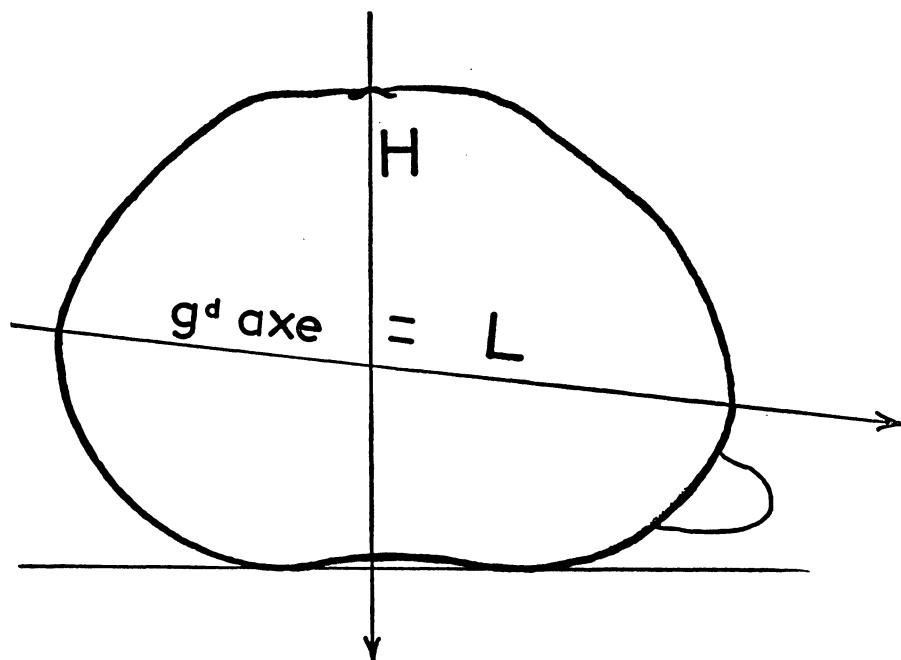


FIG. 3. — Leptonacé commensal du *Polyodontes maxillosus*.  
Mensuration des valves.

Une première série de mesures relevées sur des animaux récoltés depuis les marées de Janvier jusqu'à celles de Mars 1960 et *tous adultes* donnait une moyenne de 1,40 pour le rapport longueur/hauteur de 11 échantillons, avec des extrêmes de 1,47 à 1,31.

Grand axe = longueur	Hauteur	Rapport L/H	
5,8 mm	4,0 mm	1,45	
5,6	3,8	1,47	
5,4	3,7	1,46	
5,15	3,6	1,43	
5,1	3,8	1,34	
5,05	3,8	1,33	
5,05	3,5	1,44	
5,0	3,8	1,31	MOYENNE
5,0	3,65	1,37	
4,8	3,4	1,41	
4,8	3,4	1,41	

Une deuxième série effectuée sur vingt-deux individus de toutes tailles mais tous recueillis sur les téguments ventraux et les parapodes d'un même *Polyodontes maxillosus* qui en portait plus de cinquante à la récolte (film de J. Painlevé, 1960) donne une moyenne des rapports moins élevée. Il faut remarquer que les plus gros adultes de cette population n'atteignent que la taille des plus petits de la série précédente (animaux mêlés de récoltes différentes).

Gd axe	Hauteur	Rapport	Gd axe	Hauteur	Rapport
4,8 mm	3,6 mm	1,33	3,1 mm	2,3 mm	1,34
4,7	3,55	1,32	2,95	2,3	1,28
4,7	3,3	1,42	2,8	2,1	1,33
4,55	3,3	1,38	(2,7	2,35	1,15)
4,4	3,15	1,39	2,7	1,9	1,38
4,2	3,25	1,29	2,65	1,85	1,43
4,1	3,35	1,22	2,6	1,95	1,33
4,0	3,25	1,23	2,6	1,9	1,36
3,75	2,85	1,31	2,2	1,6	1,37
3,4	2,55	1,33	(1,8	1,4	1,28)*

\* Larve de forme presque ovalaire.

La moyenne est de 1,34 si l'on élimine la larve de 1,8 mm et l'animal fortement surélevé (distingué des autres dès le premier tri et dont le rapport  $l/h = 1,15$  montre bien l'allure exceptionnelle). Les extrêmes sont encore plus éloignés (1,22 à 1,43) sans qu'on aperçoive de relation entre la variation des rapports et l'âge des animaux (un animal de 2,65 mm donne la plus forte disproportion entre les deux axes [1,43] et, à part l'échantillon exceptionnel, à peu près de la même taille, c'est un animal de 4,1 mm adulte, qui donne la plus faible [1,22]).

Si l'on considère comme adultes les animaux sexuellement complets dont les deux parties, ovarienne et testiculaire, de la gonade sont fonctionnelles, on est amené à séparer les tailles à partir de 4,0 mm environ.

En rassemblant les adultes des deux tableaux, la moyenne  $L/H$  est alors ramenée à 1,35 avec des extrêmes de 1,47 à 1,22.

Et la moyenne des animaux post-larvaires ou immatures restants est encore de 1,35 en éliminant les deux mêmes échantillons.

Le nombre des mesures est tout à fait insuffisant pour tirer de ces chiffres d'autres constatations que cette forte variabilité du rapport longueur/hauteur, même dans une collection d'animaux tous de la même provenance.

### 3° La charnière.

La charnière est particulièrement remarquable par la réunion synthétique de caractères diversément répartis entre les Leptonaçés des tendances évolutives les plus variées. Très développée en surface et en relief, elle paraît plus complète encore que celle des *Lepfon*

ou des espèces de la famille des *Erycinidés* car elle possède une véritable dent cardinale sur chaque valve, complétant ainsi la grande symétrie de ses dispositions latérales.

*Dents latérales :*

Un caractère marquant de cette charnière est la puissance du système de verrouillage longitudinal comportant deux profondes encoches alignées parallèlement au bord dorsal de la valve droite, l'une depuis le muscle adducteur antérieur jusqu'au plateau cardinal, l'autre du plateau cardinal jusqu'au muscle adducteur postérieur, chacune encadrée de deux gros bourrelets longitudinaux qui en approfondissent d'autant la cavité réceptrice.

Dans ces encoches viennent s'engrener les lames antérieures et postérieures qui doublent le rebord dorsal de la valve gauche parallèlement à lui (fig. 4 Ps).

Chez le *Lepton squamosum* (Montagu), les deux paires de dents latérales longitudinales presque parallèles de la valve droite et la paire de dents latérales de la valve gauche paraissent tout à fait homologues. Mais l'ensemble est beaucoup plus concentré au voisinage du crochet et l'apparence de « dents » plus que de « bourrelets » ressort d'un épaississement plus rapidement marqué, suivi d'une terminaison plus brutale des mêmes formations (fig. 4 Ls).

Chez diverses espèces de *Montacutidae*, on assiste à une distorsion du même dispositif, telle que le ligament élastique passe d'une position quasi perpendiculaire, à peine décalée de l'aplomb du crochet chez *Lepton*, à une élévation latérale qui l'amène à recouvrir horizontalement toutes les parties postérieures de la charnière. Celles-ci estompent leur développement et l'adhérence postérieure des valves à la charnière se réduit pratiquement à leur liaison ligamentaire, chez *Montacuta substriata* (Montagu) (fig. 4 Ms) et *Montacuta phascolionis* Dautz. (fig. 4 Mph).

Le verrouillage du système latéral antérieur subsiste au contraire d'une façon très marquée, mais il se trouve entraîné par la distorsion générale en direction de l'apex et la *dent latérale droite* qui forme la paroi inférieure de l'encoche latérale prend des positions de plus en plus centrales jusqu'à mimer une dent cardinale sur la valve droite de *Montacuta phascolionis* Dautz. (fig. 4 Mph). La comparaison des différentes valves étudiées et le passage graduel de leurs dispositions les unes dans les autres ne me permettent pas de considérer la *dent centrale droite* de *Montacuta phascolionis*, comme l'homologue de celle de l'espèce commensale des Polyodontes, mais comme l'homologue du bourrelet inférieur de son encoche réceptrice antérieure droite.

*Dents cardinales :*

L'originalité de cette charnière et ce qui la différencie fondamentalement de celle des *Lepton* et de la plupart des autres Leptonacés réside certainement dans la présence d'une dent cardinale véritable sur chacune des deux valves.

Sur la valve gauche elle est petite, triangulaire, issue directement du rebord apical et largement assise, à sa base, sur un plateau où

elle est séparée du ligament par l'emplacement de réception de la dent cardinale droite (fig. 4 Ps).

Par son homologie très évidente, elle rattache le principe de cette charnière au principe de celle des *Leptonidae* qui possèdent la même

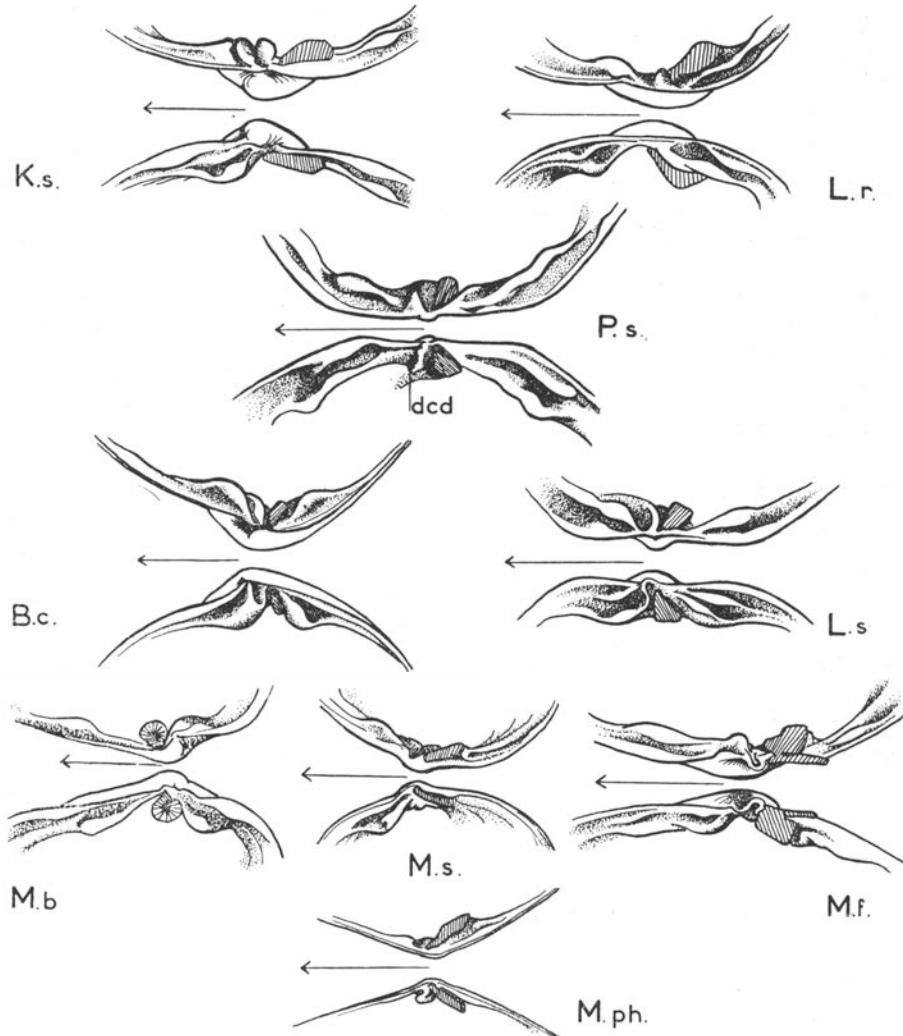


FIG. 4. — Charnières de quelques Leptonacés.

*Ks* : *Kellia suborbicularis* (Montagu) - *Lr* : *Lasaea rubra* (Montagu) - *Ps* (*Potidoma subtrigonum*) : Leptonacé commençal du *Polyodontes maxillosus* - *d.c.d.* : dent cardinale droite - *Bc* : *Bornia corbuloides* Philippi - *Ls* : *Lepton squamosum*, Montagu - *Mb* : *Mysella bidentata* (Montagu) - *Ms* : *Montacuta substriata* (Montagu) - *Mf* : *Montacuta ferruginea* (Montagu) - *Mph* : *Montacuta phascolionis*, Dautzenberg. — La flèche indique le côté antérieur.

dent, le plus souvent mieux développée, et dans les mêmes rapports avec le plateau et le ligament, de celle aussi des *Erycinidae* qui possèdent toutes également cette dent cardinale sur la valve gauche (fig. 4, *Ks*, *Lr*, *Bc*) ; mais également de celle des plus typiques des *Monta-*

*cutidae* comme la *Montacuta substriata* sur le plateau gauche de laquelle le ligament s'attache à une légère éminence qui a certainement la même signification (fig. 4 Ms.).

La dent cardinale de la valve droite (fig. 4 d.c.d.), par contre, n'a pas d'homologue ni chez le *Lepton squamosum*, ni chez les *Erycinidae* (Kellia, etc.) ni, comme nous l'avons vu plus haut, chez les *Montacutidae* à dent centrale d'origine latérale. Elle est très bien développée, nettement séparée des complexes latéraux et du ligament et se dresse en lame acérée perpendiculairement au plateau.

Je n'ai trouvé l'équivalent réel de cette dent cardinale droite que chez deux petites espèces de l'herbier à Golfsingia de Térénez dans la baie de Morlaix. Elles possèdent toutes deux le système complet du verrouillage latéral et les dents cardinales bien séparées sur les valves droite et gauche malgré des configurations assez différentes du crochet et de la charnière. L'une de ces deux petites espèces est *Montacuta* ou *Epilepton clarkiae* (fig. 18, n° 3); l'autre semble très proche, par ses valves, du *Lepton nitidum* Turton et une révision générique lui serait, dans ce cas, applicable. Ce dernier animal devra ultérieurement être étudié sur des échantillons plus nombreux et en meilleur état.

#### *Ligament :*

Le ligament est relativement petit, symétrique, légèrement recourbé et élargi en bas et en arrière. Il rappelle lui aussi l'allure du ligament de *Lepton squamosum*; cependant, son insertion sur les plateaux droit et gauche, est presque perpendiculaire au bord dorsal et il se trouve, au départ, comme coincé entre les dents cardinales et l'élargissement brusque du rebord dorsal postérieur à l'origine des bourrelets latéraux.

Les ligaments des *Montacuta* sont beaucoup plus importants, obliques et chez *Montacuta ferruginosa*, une partie du ligament devient externe (fig. 4 M.f.). Le ligament de *Lasaea*, sans repousser la place des dents latérales postérieures, a les mêmes tendances (fig. 4 Lr).

### B. - Anatomie des parties molles (fig. 14, 15, 16, 17)

#### 1° Le manteau.

Le bord du manteau se prolonge au-delà de sa zone d'adhérence aux valves par un double bourrelet dont le repli externe est entièrement garni de papilles régulières, égales, assez courtes, un peu plus serrées entre le muscle adducteur antérieur et la fin de la convexité antérieure que sur le reste du périmètre.

Il est peu débordant mais suffisamment pour être bien visible de l'extérieur jusqu'à la base de chacune de ses papilles, tout le long de son bord libre, sur un animal en extension complète, au moment où il rampe. Les mouvements ciliaires de tout son épiderme d'un blanc pur produisent des irisations bleues ou vertes sous l'éclairage oblique des lampes d'observation.

Le bourrelet interne lobé se réduit vers l'avant en abordant la

concavité antérieure, après s'être étalé en deux lobes légèrement plus développés qui se projettent face à face d'un bord à l'autre.

En position d'entrebaïlement des valves (fig. 15), ils peuvent ainsi donner l'impression d'une suture antérieure du manteau de la même façon que chez *Lasaea* où, à cet endroit, débute une extension antérieure du manteau prolongée en auvent au-dessus de l'unique ouverture pédieuse (1).

Comme chez la plupart des Leptonacés, une seule suture palléale postéro-ventrale isole une cavité postérieure derrière le point de convergence des lames branchiales droites et gauches. Cette cavité palléale postérieure communique avec l'extérieur par un siphon véritable mais extrêmement court (fig. 14 et 15), pratiquement réduit à un orifice cerclé de quelques fibres musculaires concentriques. L'ouverture principale du manteau, antérieure, commence juste au-dessus du muscle adducteur antérieur des valves et la suture postérieure qui la referme, derrière le pied, provient d'un troisième repli de la surface interne du manteau, né peu avant la jonction des feuillets branchiaux aux parois palléales, intérieur au bourrelet lobé interne ininterrompu.

L'histologie des parois du manteau et des replis marginaux est décrite par J.-M. Pérès (1937) dans son étude comparative de trois espèces de *Montacuta*.

Elle est ici très semblable à celle de *Mysella bidentata* (2). Deux épithéliums très minces, à peine décollés par de rares cellules intermédiaires dans les aires pariétales et dorsale du manteau, s'écartent progressivement l'un de l'autre dans les zones de plus en plus excéntriques laissant apparaître des espaces vides qui confluent à la périphérie pour constituer une grande lacune continue tout le long du bord ventral depuis la suture antérieure où l'épithélium interne se rebrousse sur la surface du muscle adducteur antérieur jusqu'à la paroi postérieure du siphon où cet épithélium interne quitte le manteau pour devenir viscéral. Encore plus à l'extérieur, cette lacune périphérique se referme et un épaississement tissulaire de largeur constante borde tout le périmètre palléal suivant une bande continue, d'un muscle adducteur à l'autre, extérieurement limitée par le décollement des différents bourrelets. L'épaississement correspond à une zone d'adhérence du manteau au bord d'accroissement des valves et se compose des extrémités distales de fibres musculaires rayonnantes noyées dans un épais tissu de cellules granuleuses, arrondies, colorables au bleu de méthylène ou au vert lumière. Les faisceaux de fibres circum-palléales se prolongent en direction du centre des valves au-delà du bourrelet ; ils sont très serrés les uns contre les autres, leurs fibres, insérées entre les deux épithéliums, varient peu de longueur et l'ensemble dessine une seconde bande, beaucoup plus mince, qui double la première intérieurement, sur une largeur égale.

Chez la plupart des autres Leptonacés, au contraire, les muscles

(1) Chez *Lasaea rubra*, cette disposition, mal dessinée par Deshayes, comme si les *Lasaea* avaient un tube inhalant comparable à celui des *Kellia*, est à l'origine d'un quiproquo qui dure encore, malgré l'abondance de cette espèce dans tous les milieux, et explique le maintien de ce genre dans les *Erycinidae* ou les *Kelliidae* malgré les grandes différences qu'on peut relever dans la plupart de ses traits anatomiques.

(2) Voir note p. 107.

rayonnants circum-palléaux convergent bien plus loin en direction centripète ; chez les *Erycinidés* (*Kellia*), notamment, les faisceaux de fibres s'organisent en larges rubans, espacés les uns des autres, et remontent jusqu'au voisinage du centre des valves.

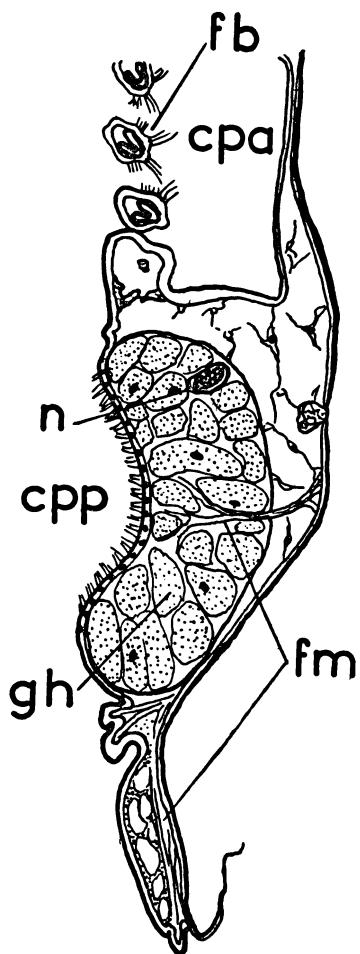


FIG. 5  
Coupe du manteau au niveau  
de la glande hypobranchiale  
cpa : chambre palliale antérieure - cpp : chambre palliale postérieure - fb : coupe des filaments branchiaux - fm : fibres musculaires - gh : cellules glandulaires hypobranchiales - n : coupe d'un nerf d'origine viscérale.

compacte de grosses cellules prismatiques serrées les unes contre les autres en une couche dont l'épaisseur correspond au grand axe des plus allongées (fig. 5 gh). Elles prennent très légèrement le bleu de méthylène alcoolique dans les montages *in toto*, mais très

C'est la disposition marginale de *Montacuta phascolionis* Dautz. qui serait la plus semblable, à part un plus long parcours des fibres en direction convergente, si le manteau de cette espèce ne présentait une structure glandulaire spécifique, intensément colorable au bleu de méthylène sur préparations *in toto* : une mince bandelette de grosses cellules à centres globuleux et munies de prolongements intriqués occupe un secteur parallèle à la convexité antéro-ventrale du manteau sur une longueur bien définie au niveau où sort normalement la partie antérieure du pied, légèrement en retrait de la bande d'adhérence aux valves ; elle se termine postérieurement avant d'avoir atteint le milieu du bord ventral.

Cet organe ventral ne se retrouve ni chez le commensal du *Polyodontes* ni chez d'autres *Leptonacés* en dehors de *Montacuta ferruginosa* où il est dans la même situation mais plus fin et beaucoup moins colorable. Cependant, on distingue dans l'épaississement marginal du manteau de *Montacuta substriata* des cellules analogues, de la même colorabilité, mais isolées et très postérieures.

Enfin, chez les adultes du « *Lepton subtrigonum* » sexuellement mûrs, deux épais coussinets symétriques, grossièrement triangulaires, occupent toutes les parois palléales internes de la cavité post-branchiale, l'encadrant de part et d'autre et représentent un développement, plus important que chez aucun autre *Leptonacé*, des formations glandulaires hypobranchiales. Ils sont limités en haut par les insertions du muscle adducteur postérieur des valves, en arrière par la bande des bourrelets marginaux du manteau et vers l'avant par la suture postérieure de l'axe céphalique au manteau. L'histologie révèle une structure

fortement le vert sulfo. Toute la surface libre de ces coussinets est recouverte d'un épithélium hautement cilié et leur masse est innervée par de gros nerfs issus des ganglions viscéraux (fig. 5 n). Quelques fibres musculaires les relient à l'épithélium externe du manteau (fig. 5 fm).

De tous les Leptonacés étudiés, seules trois espèces présentent des formations hypobranchiales palléales de ce type.

Deux coussinets symétriques encadrent de la même manière la cavité exhalante chez *Mysella bidentata* (Montagu). Ils sont moins épais que ceux de l'espèce de Morgat mais s'inscrivent dans les mêmes limites. On les reconnaît aisément à la pigmentation superficielle de l'extrémité sous-épithéliale de leurs cellules prismatiques : quelques grains d'apparence mélanaïque, gros vis-à-vis des dimensions de la cellule, se groupent autour du centre de chaque surface cellulaire et l'ensemble provoque un grisé bien apparent sur tout le champ occupé par la formation (fig. 11 Mb).

Un organe comparable existe au même endroit chez *Montacuta substriata* (Montagu), mais sous une forme plus complexe et sans pigmentation visible. La partie postéro-ventrale du coussinet dessine la pointe d'un triangle comme chez les deux précédentes espèces, mais sa surface, au lieu de s'élargir régulièrement jusqu'à la limite du débouché anal sous le muscle adducteur postérieur, présente, ici, une sorte de fenêtre en demi-cercle dont l'arc se trouve en bas et au fond de laquelle on retrouve la structure simple du manteau. Ces fenêtres creusent la surface de chaque coussinet de part et d'autre de l'anus qui est légèrement proéminent (fig. 12 Ms.).

Enfin, un léger épaissement de cette même paroi palléale postérieure apparaît quelquefois sur des *Montacuta phascolionis* adultes. Mais d'une façon beaucoup plus régulière on trouve, chez le mâle nain mûr (G. Deroux, 1960) de cette espèce, des coussinets relativement énormes, faits du même type de cellules, qui s'étendent de l'extrémité postérieure de l'ébauche ctenidienne jusqu'au muscle adducteur postérieur épousant en arrière tout le contour libre du manteau de part et d'autre du siphon postérieur, réduit de leur fait, à une simple fente virtuelle. Histologiquement, la nature sécrétoire de ces cellules ne fait pas de doute.

## 2° Le pied.

La forme générale du pied, son mode d'utilisation, la structure du sillon et de l'appareil byssogène, la localisation des différentes catégories cellulaires, ainsi que les directions des fibres musculaires et l'emplacement des ganglions pédieus révèlent une ressemblance poussée jusqu'aux détails entre le pied de l'espèce étudiée et celui de *Montacuta phascolionis* Dautz.

Comme chez cette dernière, il est susceptible d'un très grand allongement par étirement plus que par turgescence et, il se termine au-delà du sillon par une masse de section presque quadrangulaire dont la base, ciliée, forme une sole aplatie, directrice de l'ensemble pendant la reptation. Sur aucune de ces deux espèces on ne constate la moindre tendance à ces mouvements de sape, habituels chez les Eulamellibranches fouisseurs et qui se retrouvent chez des Leptonacés relativement libres par rapport à l'habitat de leurs hôtes comme

*Montacuta ferruginosa* ou *Mysella bidentata*. Cette structure pédieuse ne s'apparente pas non plus à celle des *Kellia* qui est très lacuneuse, minuscule en état de rétraction et susceptible d'énormes turgescences qui se traduisent au repos par un plissement annulaire régulier de

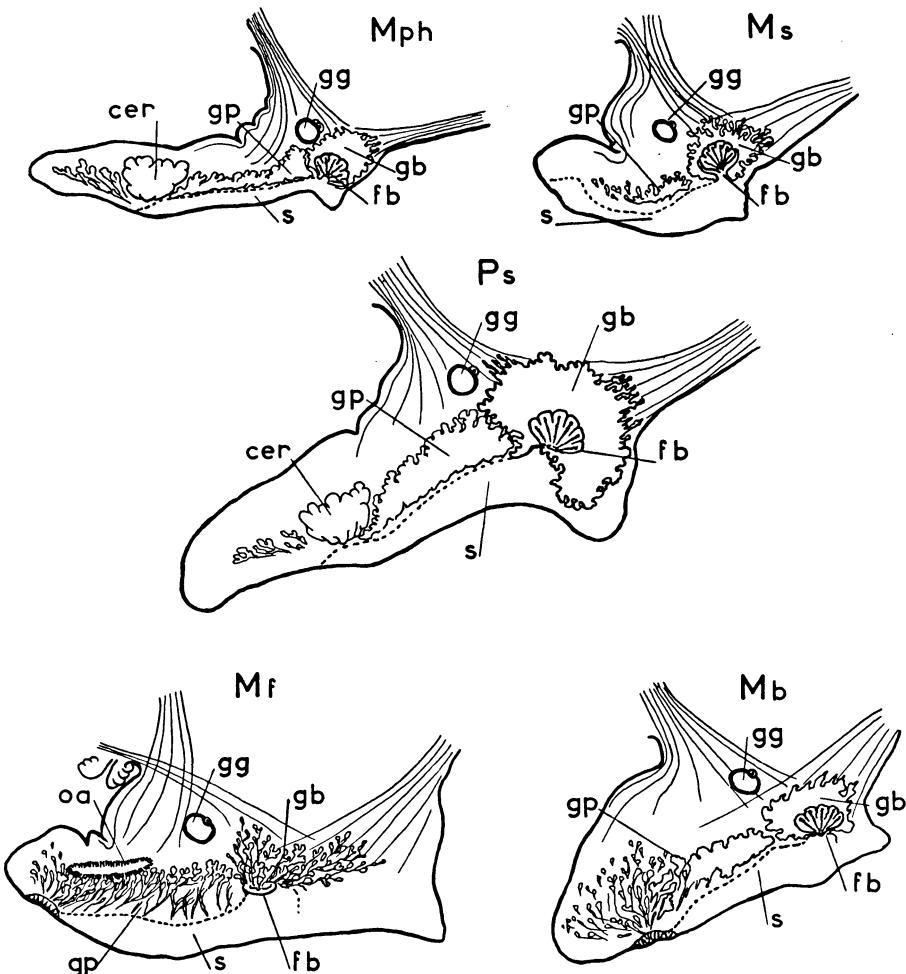


FIG. 6. — Pieds et appareils byssogènes.

Mph : *Montacuta phascolionis*, Dautzenberg - Ms : *Montacuta substriata* (Montagu)  
- Ps (*Potidoma subtrigonom*) : Leptonacé commensal du *Polyodontes maxillosus*  
- Mf : *Montacuta ferruginosa* (Montagu) - Mb : *Mysella bidentata* (Montagu).

Légende commune aux figures 6 et 7

cer : massif des cellules réfringentes et basophiles - fb : filière de l'appareil byssogène - gb : glandes byssogènes - gg : ganglion viscéral et statocyste - gp : glandes pédieuses - oa : organe fibreux axial - s : sillon.

la paroi épithéliale perpendiculairement à l'axe d'extension (fig. 7 Ks).

Ces points de comparaison, bien visibles extérieurement, ont été observés sur de très nombreux exemplaires vivants de toutes ces espèces et ils apparaissent clairement à la projection du film de J. Painlevé (1960). On y remarque particulièrement la présence d'un

massif cellulaire plus dense et beaucoup plus réfléchissant que le reste du volume du pied, au même endroit chez les *Montacuta phascolionis* et chez le « Lepton subtrigonum », sous la forme d'une sorte de boule très blanche et brillante roulant sous les tissus externes plus translucides au niveau où, dessous, se termine le sillon, c'est-à-dire à la base de la portion antérieure élargie en sole de reptation ciliée (fig. 6 Mph et Ps). Ces cellules larges, à cytoplasme dense, forment un bloc compact sur coupe, contrastent avec la structure lâche des autres tissus vacuolaires, fibreux, musculaires et glandulaires de l'épaisseur du pied. Elles se colorent de la même manière chez les deux espèces, elles

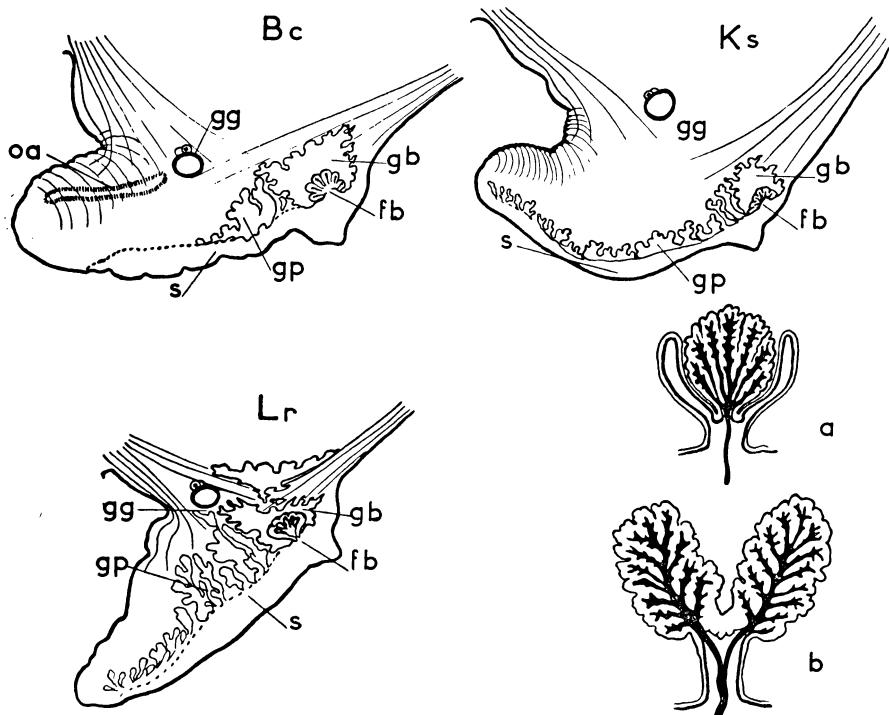


FIG. 7. — Pieds et appareils byssogènes (suite).  
 Bc : *Bornia corbuloides*, Philippi - Ks : *Kellia suborbicularis* (Montagu) -  
 Lr : *Lasea rubra* (Montagu).  
 a : filière byssogène du type *Montacuta substriata* ou *Lasea rubra* - b : filière byssogène de l'espèce commensale du *Polyodontes maxillosus* (coupes transversales).

sont également en liaison par leurs bases avec l'extrémité antérieure du toit du sillon qui à cet endroit n'a qu'une voûte, simple prolongation du canal semi-lunaire (Th. Barrois, 1885).

Tous les autres Leptonacés comparés, dans la famille des *Montacutidae* comme chez les espèces à branchies complètes, ont des pieds sillonnés presque jusqu'à l'extrémité antérieure.

Le bleu de méthylène en solution alcoolique, appliqué à la coloration des échantillons disséqués et montés *in toto*, permet une comparaison immédiate et très précise de toutes les formations glandulaires annexées à l'appareil byssogène et au canal semi-lunaire. C'est

ainsi que cette technique fait apparaître ces éléments chez *Montacuta ferruginosa* très distinctement (fig. 6 Mf), malgré leur développement incontestablement plus faible qu'ailleurs et leur dispersion considérable au milieu de tissus assez denses. (Ils avaient échappé à Th. Barrois dans son étude fondamentale de 1885 ainsi qu'à des auteurs plus récents qui ne se basaient que sur des colorations histologiques sur coupes.)

Comme les autres particularités le laissaient supposer, les glandes pédieuses chez *Montacuta phascolionis* et chez l'espèce de Morgat sont très semblables avec une densité beaucoup plus grande chez cette dernière (fig. 6 Mph et Ps). D'ailleurs, les deux séries de glandes, les unes annexées à l'appareil byssogène, les autres au fond du canal semi-lunaire, se retrouvent chez toutes les espèces avec des densités et des extensions diverses.

Chez le commensal du Polyodontes, le nombre, la densité et la colorabilité des glandes du byssus sont considérables et des cellules à écoulement byssogène se retrouvent jusqu'au-dessus de la confluence des faisceaux musculaires antérieurs et postérieurs. Les glandes du canal semi-lunaire forment, elles aussi, une zone profonde continue par leur accrolement sur toute la longueur du sillon et, jusqu'au-dessus de la sole élargie terminale, on les retrouve en grand nombre avec des prolongements rebroussés vers l'arrière en direction de l'extrémité antérieure du sillon.

Le schéma est le même chez *Montacuta phascolionis* avec une densité et une extension moindres, mais au-delà du sillon on peut encore mettre en évidence quelques cellules colorables en bleu et allongées vers l'arrière.

A ce point de vue, *Mysella bidentata* et *Montacuta ferruginosa* différentes des précédentes, sont très semblables entre elles (fig. 6 Mb et Mf). Les glandes du sillon notamment, ne forment pas une zone continue, mais leurs cellules, munies de prolongements très allongés, se trouvent, à des niveaux différents, disséminées au milieu du feutrage musculaire et lacuneux dans toute l'épaisseur du pied. Nombreuses et bien visibles chez *Mysella bidentata*, très discrètes et dispersées chez *Montacuta ferruginosa*, on peut les suivre cependant jusqu'à l'extrémité antérieure du pied. Les glandes byssogènes des adultes sont également séparées les unes des autres, grêles et faiblement colorées chez *Montacuta ferruginosa* alors que l'appareil byssogène de *Mysella bidentata* est entouré d'un éventail glandulaire aussi important que celui de *Montacuta phascolionis* ou de *Montacuta substriata*.

Des figures intermédiaires entre l'alignement dense des glandes pédieuses du premier groupe et la dispersion dans tout le volume des tissus chez le deuxième, s'obtiennent par la même technique, chez *Montacuta substriata*, pauvre en glandes du sillon, chez *Kellia suborbicularis* avec, au contraire, un tout petit massif byssogène mais une belle suite d'éléments glandulaires jusqu'au bout du pied et chez les *Lasaea*, très riches en cellules colorables des deux catégories (fig. 6 Ms et fig. 7 Ks et Lr).

Les cavités et l'ouverture de la filière byssogène ont été décrites chez *Montacuta ferruginosa* par Th. Barrois et par Pelseneer. J.-M. Périer ajoute de nombreux détails à propos des trois espèces qu'il a étudiées.

Chez l'espèce de Morgat, la structure répond à la description qu'il donne pour *Montacuta phascolionis* et *Mysella bidentata* (sous le nom de *Montacuta clarkiae*). Les deux chambres byssogènes, elles-mêmes plus ou moins redivisées par plissements, sont séparées par une lame à parois sécrétrices identiques à celles de leur plafond et de leurs autres surfaces internes. Cette disposition bilobée n'est ici que le prolongement et l'approfondissement terminal du canal semi-lunaire lui-même plié en Y sur le tiers postérieur de son parcours par un repli médian du plafond de sa voûte (fig. 7 - b).

Chez *Montacuta phascolionis*, la voûte du canal est simple jusqu'à la jonction avec la chambre sécrétrice cependant bilobée.

Chez *Montacuta substriata*, ce même sillon forme une cavité trifoliée sur son tiers postérieur. D'autre part, chez cette dernière espèce, l'appareil byssogène n'est pas équivalent car l'écoulement de la fibre s'effectue par la pointe d'une volumineuse filière qui pend du plafond de la cavité byssogène et la sépare en deux fentes aplatis. C'est à l'intérieur de cet organe en forme de tétine que la paroi sécrétrice se plisse en un éventail de canaux convergents qui représentent une complication terminale du fond de la branche médiane visible sur les coupes transversales du sillon trifolié. Les parois latérales de la cavité sont de même nature que les parois du canal semi-lunaire et ne participent pas à la sécrétion byssale, elles sont la suite des branches latérales de la coupe du sillon (fig. 7 - a).

Cette filière invaginée au fond d'une cavité se retrouve chez les *Lasaea* sous une forme très semblable, alors que l'appareil byssogène de *Kellia* (toujours considérée systématiquement comme très proche) ne comporte qu'une cavité simple, petite et très peu plissée intérieurement.

Il existe enfin un organe axial, quasi squelettique, dans le pied de deux espèces, par ailleurs sans liens de parenté proche : *Montacuta ferruginosa* (Mtg.) et *Bornia corbuloides* Phil. L'histologie n'en est faite que chez *Montacuta ferruginosa*, il n'est donc pas permis d'affirmer l'homologie de cet organe chez les deux espèces, mais l'aspect sur préparations *in toto*, bien transparentes, est tellement analogue, qu'elle est très vraisemblable.

C'est une sorte de bâtonnet semi-rigide qui occupe l'axe géométrique du volume antérieur du pied sur une grande longueur chez la *Bornia* (du voisinage immédiat du ganglion pédieux presque jusqu'à l'extrémité antérieure) et seulement au milieu de la partie extensible chez *Montacuta ferruginosa* (fig. 7 - Bc, oa et 6 - Mf, oa). L'examen histologique montre un axe de petites cellules arrondies, encapsulées par groupes dans une matière fibreuse fortement colorable au bleu de méthyle, comme du collagène. Les rapports de cette matière interstitielle avec les cellules donnent à cette partie centrale un aspect chondroïde étonnant. Autour de cet axe sont rassemblées des cellules plus larges mais toujours assez sphériques fortement vacuolarisées et dont certaines sont entourées, individuellement à cet endroit, d'une coque plus ou moins amincie, de même colorabilité que la matière interstitielle de l'axe. Aucune des autres espèces examinées ne possède cet organe ni même une variation sensible de la disposition cellulaire à l'endroit correspondant.

## 3° Les muscles.

a) *Système musculaire antérieur.*

Pour évaluer la valeur systématique des trajets musculaires, il est indispensable d'étudier un grand nombre d'animaux et pour en comprendre les homologies, il faut renoncer à distinguer formellement des muscles « protracteurs » et des muscles « rétracteurs antérieurs » du pied. En effet, l'anatomie comparée des espèces disponibles a montré qu'il y a parfois passage de fibres d'un faisceau à l'autre et qu'un même muscle, bien délimité histologiquement à certains endroits de son parcours, peut contenir des fibres jouant les unes un rôle évidemment protracteur, les autres un rôle rétracteur.

Une caractéristique accessoire du genre *Montacuta*, tel que le comprenait Pelseneer, repose sur la division du muscle adducteur antérieur en deux parties par le passage de fibres protractrices du pied ou du massif buccal.

Le commensal du *Polyodontes* présente des trajets musculaires antérieurs tout à fait typiques à ce point de vue.

Parmi les Leptonacés groupés autour de la famille des *Montacutidae* pour leurs caractères sexuels et branchiaux, seule l'espèce *Mysella bidentata* fait exception dans le lot de comparaison. Son muscle adducteur antérieur n'est pas clairement séparé en deux blocs malgré la pénétration dans la masse des fibres de deux replis de l'enveloppe qui plongent l'un vers l'autre sans se rejoindre ; un léger paquet de fibres protractrices se dirige perpendiculairement à sa surface et s'y soude pour le contourner vers l'avant mais n'y entre pas (fig. 8 Mb).

On peut opposer ce schéma à celui des autres familles de *Leptonacés* où les muscles du pied évitent complètement le muscle adducteur antérieur soit par un passage antérieur soit postérieurement.

A l'intérieur même du type normal des *Montacutidae*, il y a de multiples variations.

*Montacuta substriata* (Montagu), sur laquelle a été défini le genre, montre de chaque côté deux insertions communes à des fibres agissant sur l'appareil byssogène et à des fibres qui s'irradient sous la surface antérieure du pied. Les masses principales des fibres antérieures du pied se réunissent au-dessus du ganglion pédieux et forment deux cordons musculaires symétriques qui s'insèrent finalement à la surface antérodorsale du manteau, juste en arrière des insertions du muscle adducteur antérieur, tout contre elles et sur des aires presqu'aussi importantes. Cependant, un certain nombre de fibres aboutissant au byssus passent directement en avant et, après avoir croisé les quelques fibres pédieuses antérieures qui remontent vers l'insertion dorsale, elles se joignent au reste des fibres de la partie extensible du pied et forment un deuxième cordon musculaire mixte qui suit les téguments péribucaux sous les ganglions cérébroïdes de chaque côté et viennent s'insérer antérieurement, coupant le muscle adducteur antérieur en deux parties inégales, la partie antérieure plus réduite que la postérieure (fig. 8 Ms).

A l'opposé de cette distribution mixte se situe celle de *Montacuta (Tellimya) ferruginea* (Montagu) à propos de laquelle on peut

réellement parler de « muscles rétracteurs antérieurs » et de « muscles protracteurs ». Toutes les fibres rétractrices restent groupées depuis un large éventail enraciné dans tout l'avant du pied jusqu'aux insertions palléales qui s'inscrivent derrière les insertions adductrices des valves suivant deux petits secteurs arrondis et situés beaucoup plus près de la ligne médiol dorsale que les larges empreintes du muscle

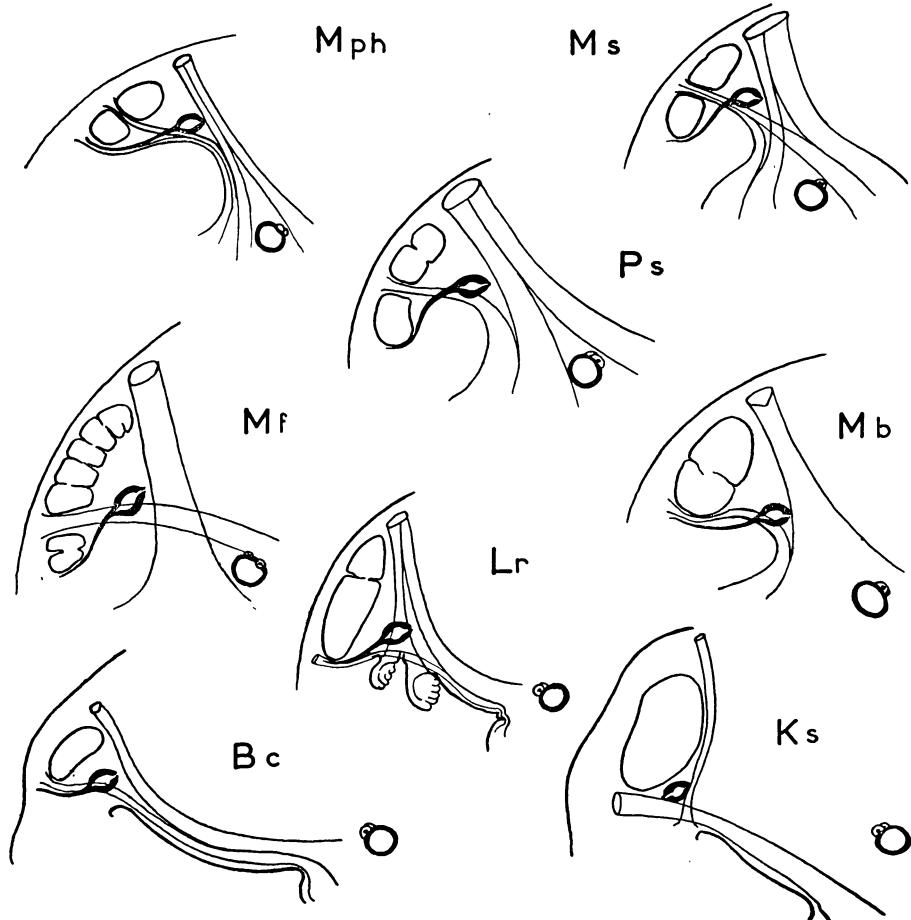


FIG. 8. — Muscles antérieurs.

En traits épais : les ganglions cérébroïdes et pédieux - *Mph* : *Montacuta phascolionis*, Dautzenberg - *Ms* : *Montacuta substriata* (Montagu) - *Ps* : (*Potidoma subtrigonum*) : Leptonacé commensal du *Polyodontes maxillosus* - *Mf* : *Montacuta ferruginosa* (Montagu) - *Mb* : *Mysella bidentata* (Montagu) - *Lr* : *Lasaea rubra* (Montagu) - *Bc* : *Bornia corbuloides*, Philippi - *Ks* : *Kellia suborbicularis* (Montagu.)

adducteur. Quant aux fibres protractrices, elles ont un trajet presque perpendiculaire au muscle rétracteur et, s'insérant le long des parois postéro-latérales du pied et sur l'appareil byssogène réduit, elles encadrent les ganglions pédieux, traversent les faisceaux rétracteurs sans y opérer d'échanges de fibres visibles et après un passage péri-buccal sous les ganglions cérébroïdes viennent s'insérer entre les masses anté-

rieures et postérieures du muscle adducteur antérieur (fig. 8 MF). Ce dernier prend d'ailleurs un aspect très particulier : très allongé, il se décompose en une série de paquets de fibres distincts, tous plus ou moins complètement cloisonnés, dont six sont dorsaux par rapport à l'insertion du muscle protracteur qui en laisse deux en avant.

Très différente est la *Mysella bidentata* (Montagu) dont le muscle adducteur antérieur indivis détermine des insertions beaucoup plus circulaires que chez aucune autre des espèces rapportées aux familles de la série hermaphrodite à branchie monofoliée (fig. 8 Mb). Le muscle pédieux antérieur principal se distribue vers le bas dans tout le pied depuis l'appareil byssogène jusqu'à sa pointe antérieure et s'insère dorsalement assez près du muscle adducteur et derrière lui sur deux petites surfaces triangulaires. Seules quelques fibres s'en séparent brusquement au niveau des palpes et sous les ganglions cérébroïdes, suivent le trajet du nerf palléal antérieur et arrivent au contact du muscle adducteur ; sans pénétrer dans sa masse, elles le contournent vers l'avant en divergeant chacune vers la face correspondante. L'aspect global de ces parcours rappelle beaucoup celui qu'on trouve chez la *Bornia corbuloides* Phil. méditerranéenne bien qu'elle appartienne incontestablement à la série opposée par Pelseneer aux Montacutidae à cause de la séparation des sexes et surtout par sa branchie complète (fig. 8 Bc).

Entre ces types dont les différences montrent la variabilité très grande des liaisons musculaires chez des animaux par ailleurs voisins nous retrouvons une nouvelle fois une très grande ressemblance entre l'espèce de Morgat et *Montacuta phascolionis* Dautz.

Leur disposition commune se rapporte au type décrit pour *Montacuta substriata*, sauf cette grosse différence de principe : aucune fibre insérée dans la masse du muscle adducteur ne s'attache au byssus par son autre extrémité ; il n'y a pas de véritables croisements entre les fibres du système musculaire pédieux antérieur.

Chez *Montacuta phascolionis* Dautz., les fibres issues de l'insertion protractrice et celles de l'insertion dorsale, très discrète, allongée derrière l'empreinte adductrice, se distribuent en grande majorité dans la masse antérieure du pied, en avant du ganglion pédieux (fig. 8 Mp). Seuls quelques faisceaux se détachent des colonnes rétractrices, passent au-dessus des ganglions pédieux et vont rejoindre l'appareil byssogène. De plus, au-dessus de la bouche, quelques fibres se détachent de la portion protractrice à partir des palpes labiaux, suivent le parcours du nerf palléal antérieur comme chez *Mysella bidentata* et contournent le muscle adducteur par l'avant.

Chez le commensal des *Polyodontes*, ces quelques fibres antérieures au muscle adducteur n'existent pas, mais tout le reste est semblable, à part un développement beaucoup plus poussé de tout le système musculaire antérieur. Les ganglions pédieux se trouvent noyés à l'endroit où divergent les fibres destinées à l'avant du pied et celles qui rejoindront le byssus, les deux éventails sont aussi importants en volume l'un que l'autre et l'insertion dorsale de l'ensemble est bien détachée en arrière du muscle adducteur antérieur et occupe une surface ovale assez grande. Les faisceaux protracteurs se séparent des paquets de fibres rétractrices au niveau des ganglions cérébroïdes

et pénètrent dans le muscle adducteur dans lequel ils provoquent une première coupure antérieure. Celui-ci, moins étiré que celui de *Montacuta ferruginosa* est cependant très allongé et comporte une seconde partition incomplète en arrière de celle que provoquent les fibres protractrices et se présente au total sous forme de trois faisceaux subégaux alignés (fig. 8 Ps).

Tous ces modèles s'opposent nettement à ceux des Ericynidae. Chez *Kellia suborbicularis* la grosse masse des fibres antérieures du pied est en position protractrice et passe directement du pied à l'avant du muscle adducteur antérieur après un parcours péribuccal (fig. 8 Ks). Chez les *Lasaea*, un faisceau rétracteur du massif péribuccal, isolé, rejoint indépendamment du faisceau rétracteur antérieur du pied, une insertion postérieure à celle du muscle adducteur antérieur et très peu de fibres passent en avant de celui-ci (fig 8 Lr et E. Oldfield, 1955).

Enfin chez *Bornia corbuloïdes* Phil., les fibres antérieures se distribuent entre des faisceaux protracteurs péribuccaux à insertion antérieure au muscle adducteur et des faisceaux rétracteurs post-buccaux à insertion postérieure dorsale, tous très grêles, le muscle adducteur antérieur ayant lui-même un volume réduit (fig. 8 Bc).

#### b) *Système musculaire postérieur.*

L'agencement postérieur des muscles du pied et des valves est beaucoup plus uniforme, les différences n'interviennent que dans les proportions relatives et la prolongation plus ou moins poussée des fibres à l'intérieur du pied. L'importance du développement de l'appareil byssogène et sa place dans le pied sont déterminantes à cet égard.

Avec des dispositions très semblables entre *Montacuta phascolionis* et l'espèce de Morgat, les différences de détail correspondent aux mêmes caractères généraux qui distinguent leur musculature antérieure. Celle du commensal du *Polyodontes* est beaucoup plus puissante de même que tous ses tissus ont un aspect plus dense et moins lacuneux. Dans toutes ses structures, *Montacuta phascolionis* est grêle, l'allongement de ses surfaces considérable et ses tissus plus ténus jusqu'à leurs détails histologiques. Il en résulte un grand allongement et une minceur extrême des faisceaux rétracteurs postérieurs qui enveloppent cependant tout le dessus de l'appareil byssogène entrecroisant l'extrémité de leurs fibres avec celles des faisceaux isolés de la musculature antérieure. Quelques fibres, de part et d'autre, s'avancent sous la masse viscérale et sur les côtés des glandes byssogènes jusqu'aux environs de l'éventail principal des muscles antérieurs du pied.

Leur trajet commun suivant le plan de symétrie se prolonge depuis le byssus jusqu'au contact avec la paroi rénale. La séparation en deux racines divergentes se fait sous un angle très ouvert au moment du passage au-dessus des ganglions viscéraux.

Au contraire, chez le « Lepton subtrigonum », le tronc commun est compact et massif, il s'épanouit sur toute la surface de l'appareil byssogène et les fibres débordent de part et d'autre sur les flancs pour se prolonger très loin dans le pied vers l'avant où elles s'intri-

quent à angle droit (en position d'extension moyenne du pied) avec les fibres antérieures. Vers l'arrière, les faisceaux droits et gauches se séparent suivant un angle un peu moins obtus en deux gros cordons qui se recouvrent vers l'extérieur, longent, l'un à droite, l'autre à gauche, le muscle rétracteur postérieur et viennent s'insérer en avant de son insertion, presqu'à son contact, en passant tangentielle-ment aux ganglions viscéraux qui se logent sous la courte fourche ainsi dessinée.

#### 4° La branchie.

Les structures branchiales, fondements des grandes lignes de la classification des Lamellibranches, demeureront un guide précieux dans le détail de la systématique. Elles faciliteront la reconnaissance de lignées génétiques à travers l'évolution complexe d'un groupe comme celui des *Leptonacés* où les caractères purement adaptatifs en rapport avec une éthologie aussi particulière, masquent le plus souvent les véritables liens de filiation. Mais l'étude détaillée de la circulation branchiale et viscérale ne peut entrer dans le cadre de ce travail. Cependant, les renseignements donnés par l'allure externe et l'histologie topographique de l'appareil branchial sont suffisamment liés à son fonctionnement pour qu'on soit autorisé à tenir compte de ces observations superficielles au moins autant que des caractères du test ou des muscles.

P. Pelseneer, le seul auteur qui se soit attaché à l'examen fondamental des *Leptonacés* dans leur ensemble, s'est efforcé d'en dégager un système logique et rationnel, à partir d'un fatras d'espèces placées dans une série de petites familles interchangeables annexées le plus souvent aux *Lucinacea*, aux hasards de l'importance reconnue à tel ou tel caractère isolé.

A travers des discussions échelonnées de 1891 à 1924, il a établi l'une des dichotomies principales sur la présence ou l'absence du feuillet externe de chaque cténidie.

Même les espèces à cténidie complète ont une tendance à la réduction du feuillet externe. Le feuillet externe des *Kellia* développe ses deux nappes : une directe et une réfléchie ; mais sa surface totale est des deux tiers inférieure à celle du feuillet interne. Celui des *Lascea* pousse très tardivement chez l'animal déjà bien développé et il se réduit à une petite nappe directe. Il n'est pas impossible que ce caractère des branchies complètes ou réduites de moitié soit moins fondamental que P. Pelseneer ne le supposait, bien qu'il doive nécessairement s'accompagner d'un déplacement des lacunes afférentes de la circulation palléale et viscérale et d'un changement considérable des sutures palléo-viscérales.

Quoiqu'il en soit, l'identité de la disposition branchiale de l'espèce de Morgat avec celle de la lignée que P. Pelseneer fondait autour de la famille des *Montacutidae* est complète.

L'axe cténidien se développe suivant une ligne oblique très redressée, soulignant de haut en bas une frontière très nette entre le système viscéral digestif et sexuel en avant et un complexe postérieur, principalement réno-péricardique, très concentré à l'arrière. Aucune trace de feuillet externe n'apparaît et la nappe directe du feuillet interne

dessine un large triangle, dont les filaments antérieurs, les plus longs, forment le côté apico-buccal depuis la région du ligament jusqu'à leur point de plicature derrière l'origine des palpes labiaux. La longueur des filaments directs est ensuite régulièrement décroissante jusqu'à l'extrémité présiphonale de l'axe où les deux derniers se réduisent à de simples papilles.

La nappe réfléchie forme une surface beaucoup moins étendue ; elle se rattache aux téguments viscéraux par une suture arquée qui correspond, au départ de la bouche, à l'accolement du premier filament réfléchi assez court et ensuite à la série jointive de toutes les extrémités des filaments réfléchis suivants, d'abord de plus en plus longs dans le tiers antérieur, puis régulièrement décroissants jusqu'à la pointe postérieure.

La nappe directe comporte 48 à 50 filaments, la nappe réfléchie un ou deux de moins. Les 34 ou 35 filaments antérieurs de la nappe réfléchie débouchent dans un sinus longitudinal accolé à la masse viscérale par une suture très lâche et garnie d'une ligne continue de cellules glandulaires bien mises en évidence par le bleu de méthylène sur les préparations *in toto*. Au-delà du périmètre de la masse viscérale, le sinus longitudinal (pour les 14 ou 15 derniers filaments réfléchis) rencontre son symétrique et s'y joint par une suture épithéliale qui interdit toute communication entre la cavité palléale antérieure et la chambre post-branchiale ouverte à l'extérieur par le siphon exhalant.

La surface de chaque nappe reste continue grâce à des alignements parallèles de jonctions fibreuses. Il existe 8 à 9 de ces lignes de jonction interfilamentaire sur toute la surface de la nappe directe et 5 ou 6 sur la nappe réfléchie, elles recoupent les filaments eux-mêmes presqu'à angle droit. Au-dessus de ces alignements de ponts fibreux discontinus et rangés dans le plan de la surface postérieure des filaments qu'ils relient, on distingue des cordons tissulaires *continus*, très peu nucléés, qui forment un *gaufrage* sur cette surface postérieure des nappes en s'attachant à chacun des filaments au-dessus desquels ils passent aux endroits mêmes des jonctions fibreuses par ponts discontinus. L'ensemble de la ligne longitudinale ainsi dessinée est enveloppé d'un seul épithélium en continuité avec celui des filaments (fig. 9 B). Il est difficile d'interpréter cette formation en relief comme un réseau de sinus car l'histologie ne montre que des structures pleines colorables au bleu de méthyle (dans certaines conditions, le squelette fibreux des gouttières filamentaires et des ponts discontinus montre plus d'affinité pour les colorants cytoplasmiques acides que pour les colorants du collagène ce qui n'arrive jamais au « squelette » (?) du gaufrage interne).

Enfin, d'autres ponts, purement fibreux, s'attachent perpendiculairement, par de petites fourches terminales de leur squelette, d'un côté aux deux bords de la gouttière d'un filament direct et de la même façon à la portion réfléchie qui lui fait face, joignant les deux nappes du feuillet. Ces jonctions interfoliaires sont clairsemées mais bien visibles dans la partie la plus ouverte de la branchie, c'est-à-dire postérieurement à la suture viscérale de la nappe réfléchie.

La coupe de chaque filament correspond à un schéma très clas-

sique avec des faces externes ou frontales, morphologiquement antérieures par rapport à la circulation palléale de l'eau, dont les téguments dessinent une gouttière épithéliale externe bordée d'un alignement de hautes cellules à cils agglomérés en fouets (les cils « latéro-frontaux » de D. Atkins), suivies sur les flancs, en regard du filament voisin, par un bourrelet épithélial de cellules ciliées plus arrondies qui animent les parois de chaque fente (cils latéraux). Ces téguments se referment sur les faces internes par des cellules plates sans ciliature qui tapissent également les diverses jonctions interfilamentaires et interfoliaires (fig. 9 F).

Le squelette fibreux interne isole une grande lacune dans la concavité du chevron qu'il dessine en coupe transversale, la pointe tournée vers la face externe et l'ouverture face à la chambre palléale postérieure. Aucun septum ne coupe cette cavité, mais un décollement assez constant de la pointe du chevron et de l'épithélium cilié externe réserve à l'avant de chaque filament un espace lacunaire irrégulier qui peut n'être dû qu'à la résistance plus grande des fibres sous l'attaque du microtome. Les cavités comprises entre les gouttières fibreuses et les parois postérieures des filaments se trouvent seules en continuité avec l'espace lacunaire de l'axe cténidien.

*Montacuta phascolionis* Dautz. présente les mêmes caractères généraux mais les nappes n'ont que 33 à 35 filaments. Les jonctions interfilamentaires sont beaucoup moins rigoureusement alignées et forment 8 à 9 séries sur la nappe directe (fig. 9 A). Il n'y a pas de gaufrage interne mais de place en place entre les deux ponts fibreux successifs il se produit un enjambement de la gouttière filamentaire. Le décollement du dos du chevron squelettique et de l'épithélium cilié extérieur est beaucoup plus régulier et l'espace lacunaire ainsi créé est en continuité d'un filament à l'autre par un décollement correspondant qui s'établit entre l'épithélium du pont et sa partie fibreuse. Il semble n'y avoir jamais de bride interfoliaire.

A l'opposé, *Montacuta (Tellimya) ferruginosa* (Montagu) possède des nappes branchiales densément garnies avec une surface réfléchie aussi importante que la surface directe, les deux nappes se recouvrant presque exactement. La suture viscérale de la nappe réfléchie suit, à courte distance, l'axe cténidien et le premier filament est presqu'aussi long dans sa partie réfléchie que dans son trajet direct. Il y a 75 à 80 filaments dont plus de 20 font face à leurs symétriques après la fin de la suture viscérale. Les lignes de jonctions interfilamentaires forment avec les filaments un quadrillage serré ; on en compte jusqu'à 40 sur une nappe. Elles ont la même structure que chez *Montacuta phascolionis*, l'axe fibreux est en continuité avec les bords des gouttières squelettiques en regard, l'enveloppe épithéliale lâche semble également mettre en communication les parties décollées de la face externe des filaments voisins. De plus, les deux faces internes sont reliées par un grand nombre de brides interfoliaires qui sont ici creuses, l'épithélium externe recouvre un tube fibreux interne qui s'ouvre sur les gouttières filamentaires d'où il prend naissance (fig. 9 E).

*Montacuta substriata* (Montagu) avec 24 à 26 filaments et 5 ou 6 séries de jonctions longitudinales fibreuses, la plupart du temps désordonnées, rappellerait beaucoup *Montacuta phascolionis*. Mais les cou-

pes histologiques, peut-être meilleures, ne montrent aucun décollement entre la pointe du chevron fibreux des gouttières et l'épithélium cilié externe, pas plus qu'entre le squelette des ponts interfilamentaires et leur épithélium.

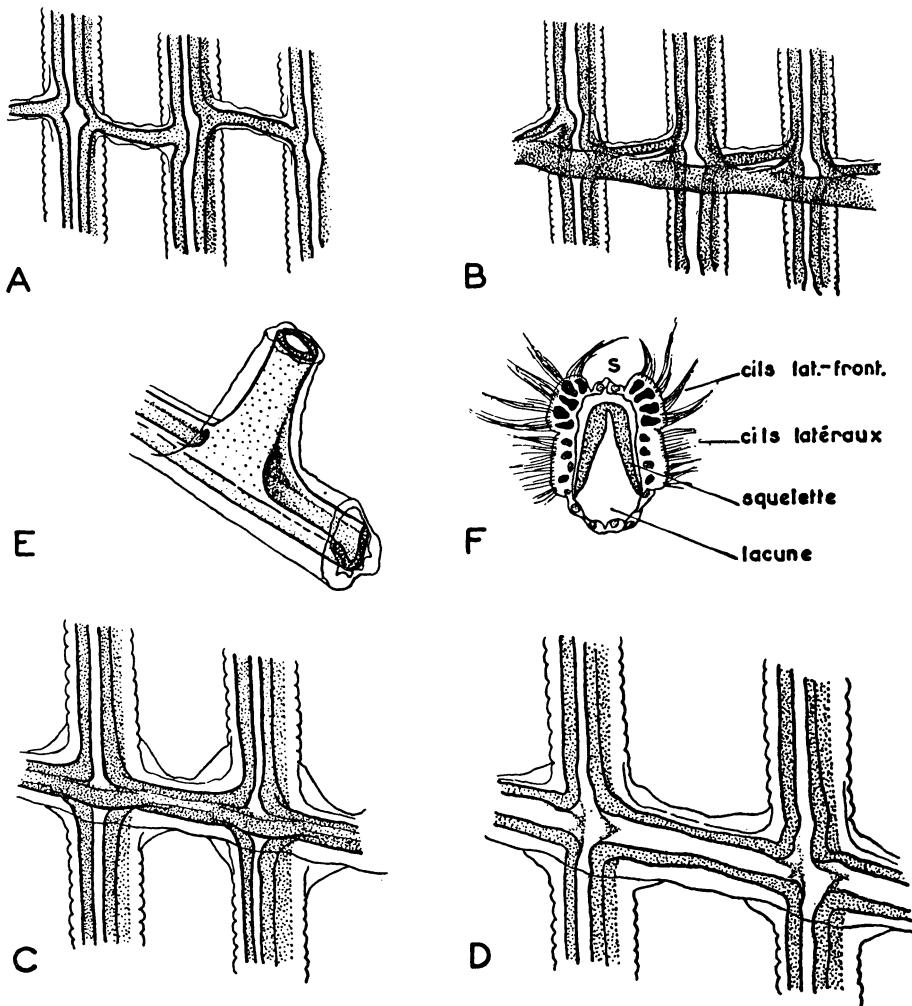


FIG. 9. — Structures branchiales.

A : jonctions inter-filamentaires dans le genre *Montacuta* et chez *Lasaea rubra* (Montagu) - B : jonctions inter-filamentaires chez l'espèce commensale du *Polyodontes maxillosus* - C : jonctions inter-filamentaires (avec sinus transverses) chez *Kellia suborbicularis* (Montagu) - D : id. chez *Bornia corbuloides*, Philippi - E : jonction inter-foliaire chez *Montacuta ferruginea* (Montagu) - F : coupe d'un filament branchial chez l'espèce commensale du *Polyodontes*, l'obliquité du plan de coupe est responsable de la multiplicité apparente des cellules latéro-frontales sur une seule rangée - s : sillon de la face externe du filament.

*Mysella bidentata* (Montagu), nettement plus grande que *Montacuta substriata* et dont la branchie prend un aspect plus trapu, n'a cependant qu'une trentaine de filaments assez écartés et une dizaine de ponts fibreux entre chacun des filaments des parties les

plus allongées. Ces jonctions sont encore plus désordonnées et parviennent rarement à dessiner des alignements véritables. Mais pourtant *Mysella bidentata* possède, comme *Montacuta ferruginosa*, quelques jonctions interfoliaires de structure complexe vers le fond du dièdre ventral formé par la plicature des nappes : leur cavité est entourée d'un tube fibreux et elle joint les cavités circulatoires des filaments reliés.

Aucune de ces particularités ne peut cacher un trait commun à ces quatre espèces de Montacutidae : les jonctions interfilamentaires simples ne débordent jamais le plan interne des nappes et leurs axes squelettiques sont pleins.

Ceci les distingue et du « *Lepton subtrigonum* » (structure continue des lignes de gaufrage interne), et aussi des autres espèces étudiées, parmi les familles à cténidies complètes, où le gaufrage interne est d'une nature assez différente.

Il faut cependant noter que les *Lasaea*, toujours rattachés aux *Erycinidae* en partie à cause de la présence d'un demi-feuillet externe et de l'avent antérieur du manteau, en partie par des analogies discutables de la charnière, présentent une structure des nappes branchiales très proche de celle des *Montacutidae* avec 24 à 25 filaments peu serrés sur la lame interne, recoupés de 10 séries de ponts fibreux en files obliques et entièrement contenus dans le plan de la nappe.

Chez *Kellia suborbicularis* (Montagu), comme chez les *Bornia* de Castiglione et de Corse, le relief interne des lames est dû aux parois de véritables sinus perpendiculaires aux filaments et seuls les détails de leurs armatures fibreuses et la dimension des sinus eux-mêmes distinguent les parois des branchies des deux espèces.

*Kellia* est enveloppée d'un vaste feuillet interne, arrondi, de 90 filaments, très régulièrement quadrillé par 35 rangées perpendiculaires de sinus internes, minces, à squelette fibreux étroit mais continu d'un bout à l'autre, en relief sur la face interne (fig. 9 C). Tandis que *Bornia corbuloides* Phil. possède une branchie triangulaire comme celle des *Montacutidae* avec 78 filaments internes et seulement 10 lignes irrégulières de très gros sinus dont la partie fibreuse est nettement en gouttière et s'interrompt à chaque croisement avec celle des filaments en s'y ouvrant largement en continuité de paroi avec les gouttières squelettiques filamentaires (fig. 9 D).

##### 5° L'appareil digestif.

Les comparaisons portant sur l'intestin et ses annexes montrent des variations anatomiques très peu significatives sur un plan général commun.

L'histologie comparée précise de l'intestin et surtout des diverticules digestifs de l'estomac (ou « Foie »), à travers toute la tribu, donnerait sans doute des indications plus nettes sur la valeur philogénétique des groupements d'espèces.

Les indications fournies par le travail de J.-M. Pérès à propos des espèces qu'il a comparées, *Montacuta ferruginosa*, *Mysella bidentata* et *Montacuta phascolionis* s'appliquent, *grosso modo*, à l'espèce

nouvelle à condition de bien préciser que les animaux étant en position morphologique, le pied vers le sol, et vus du dessus de la charnière, l'intestin pylorique passe à droite du plan sagittal et contourne le coecum du stylet par la droite, le caecum lui-même étant presque médian ou nettement à gauche.

Les variations les plus marquantes qu'il soit possible de noter, sans entrer dans le détail cytologique, se réduisent à la forme et à l'emplacement de l'origine des diverticules dans le plancher ou les parois stomachales, à la place de l'orifice pylorique par rapport à l'ouverture du coecum, au parcours des anses intestinales, à la forme des palpes labiaux et au passage rectal dans le complexe réno-péricardique.

Comme *Montacuta phascolionis* et *Montacuta ferruginosa*, le commensal du Polyodontes a le coecum du stylet dans le prolongement de la paroi gauche de l'estomac et l'ouverture pylorique se trouve à droite de l'orifice du coecum et presque sur le même plan. Chez ces trois espèces, l'intestin quitte la paroi stomachale sous des angles très faibles à la fois dans le plan sagittal et dans un plan frontal presqu'horizontal déterminé par l'axe du coecum et celui de l'intestin pylorique.

Entre ces trois espèces, quelques différences interviennent :

1° De grosses poches bossèlent les parois latérales et ventrales de l'estomac de *Montacuta ferruginosa* accentuant la complexité du labryrinthe des embranchements diverticulaires qui confluent entre ces poches (fig. 10 Mf). Les deux autres espèces ont des parois continues avec des ouvertures latéroventrales chez *Montacuta phascolionis* et, chez l'espèce de Morgat, une absence presque totale d'épithélium cilié ou cuticulaire sur la face ventrale de l'estomac qui est grand ouverte sur l'énorme carrefour de ses diverticules digestifs (fig. 10 Mp et Ps).

2° Avec les restrictions apportées par J.-M. Pérès sur la valeur histologique de la limite apparente entre l'œsophage et l'estomac, on peut souligner une différence de forme entre ces raccordements chez les trois espèces. *Montacuta phascolionis* est la seule à présenter un véritable étranglement entre la portion allongée qui descend vers la bouche et la partie évasée, continue avec les parois stomachales proprement dites. Chez le « Lepton subtrigonum », l'œsophage s'évase plus progressivement et l'arrondi de la paroi dorsale de l'« estomac œsophagien » est régulier, il ne s'interrompt que peu après où sa paroi butte contre les hautes cellules de l'épithélium stomachal proprement dit. Il en est de même chez *Montacuta ferruginosa* où l'évasement est cependant plus brutal (fig. 10 Mp).

3° Le coecum du stylet est long et massif, il écrase l'estomac chez *Montacuta ferruginosa* ; il est moyen et d'un diamètre régulièrement décroissant chez l'espèce de Morgat, et presque cylindrique chez *Montacuta phascolionis*.

4° Les palpes labiaux de l'espèce de Morgat et ceux de *Montacuta phascolionis* sont de simples lèvres retroussées, côtelées plutôt que lobées, formant deux nappes parallèles, celle du haut continue et en auvent au-dessus de la bouche et de la zone cérébroïde, celle du dessous réduite à un simple liseré à l'endroit de l'ouverture bu-

cale. Les palpes de *Montacuta ferruginosa* forment des éventails plus développés et fortement ondulés.

Des lignes de cellules, au fond des sillons qui séparent les côtes du relief superficiel, sont décelables, grâce à leur forte colorabilité au bleu de méthylène alcoolique, sur les palpes de l'espèce de Morgat. On ne les retrouve pas chez les deux autres espèces.

5° Enfin, l'entrée de l'intestin dans le complexe postérieur s'effectue par la paroi dorsale du ventricule chez le « *Lepton subtrigonum* » et le rectum reste accolé au plafond ventriculaire pendant toute la traversée du cœur.

Ceci l'oppose aux Montacutidae étudiés ici, y compris à *Montacuta phascolionis* où le rectum aborde le péricarde par la droite mais retrouve une position axiale, au centre du ventricule, parfaitement détaché de toutes les parois cardiaques jusqu'à sa sortie.

\*\*

Pour tous ces détails, *Mysella bidentata* (Montagu) se sépare nettement de ce premier groupe et offre de grandes ressemblances avec *Montacuta substriata* (Montagu), mais aussi avec les *Lasaea* (fig. 10 Mb, Ms, Lr). Chez ces trois autres formes, le débouché pylorique est nettement antérieur à l'ouverture du coecum et plus ventral, la coupe sagittale de l'estomac tend vers une forme tronconique et sa paroi est très régulière. Le coecum du stylet se détache perpendiculairement à la base, un peu évasée, de ce tronc de cône, avec une nette discontinuité soulignée par un gros bourrelet interne, enfin sa direction est nettement oblique et sa forme courte et massive.

L'intestin quitte l'estomac bien plus obliquement, de haut en bas, il contourne le coecum sur la droite puis retrouve une position médiane, en général pendant la traversée de la gonade, rapidement chez *Montacuta substriata*, plus progressivement chez *Mysella bidentata* et suivant un angle de rebroussement brutal chez *Lasaea rubra* au passage de la partie terminale droite de la gonade (fig. 10 Ms, Mb, Lr) (E. Oldfield, 1955).

Une caractéristique particulière à *Mysella bidentata* est le développement considérable de ses palpes à la fois par un allongement latéral et l'accroissement de leur superficie.

Les diverticules digestifs partent surtout médio-ventralement chez *Montacuta substriata*, mais sont franchement latéraux chez *Mysella bidentata* et *Lasaea rubra*.

\*\*

Chez les espèces à branchie complète, l'allure de tout le tube digestif est différente. L'œsophage est grêle, le reste de l'appareil s'allonge beaucoup vers l'arrière en fonction de l'étendue des régions postérieures étirées par la présence d'un axe cétnidien complet et par le retour latéral de la réflexion branchiale externe.

Cependant, l'émergence du coecum s'effectue, comme dans le second groupe des Montacutidae, obliquement et à partir d'un bourrelet notable. L'origine pylorique de l'intestin dessine un angle inha-

bituel : elle est antérieure au coecum et très ventrale, à peine plus à droite chez la *Bornia* méditerranéenne (fig. 10 Bc) que chez *Kellia suborbicularis* (fig. 10 Ks), mais le premier tronçon intestinal se dirige perpendiculairement au plancher stomacal chez *Kellia* et fran-

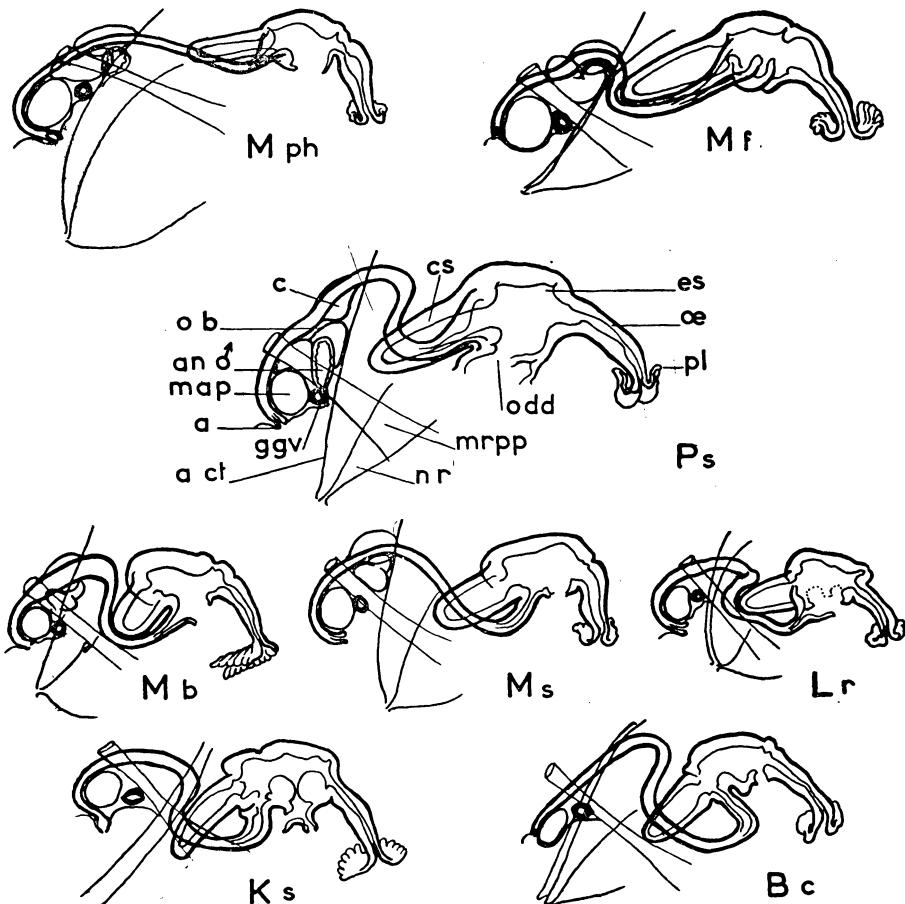


FIG. 10. — Aspect général comparé des tubes digestifs.

Mph : *Montacuta phascolionis*, Dautzenberg - Mf : *Montacuta ferruginosa* (Montagu) - Mb : *Mysella bidentata* (Montagu) - Ms : *Montacuta substriata* (Montagu) - Lr : *Lasaea rubra* (Montagu) - Ks : *Kellia suborbicularis* (Montagu) - Bc : *Bornia corbuloïdes*, Philippi - Ps : (*Potidoma subtrigonum*) : Leptonacé commensal du *Polyodontes maxillosus*.

a : anus - a ct : axe cténidien - an ♂ : annexe spermatique - c : cœur - cs : coecum du stylet - es : estomac - ggv : ganglion viscéral - m.a.p. : muscle adducteur postérieur - m r p p : muscle rétracteur postérieur du pied - nr : nappe réfléchie (interne) de l'hémibranche gauche - ob : organe de Bojanus - odd : orifice des diverticules digestifs - oe : oesophage - pl : palpes labiaux.

chement d'arrière en avant chez *Bornia corbuloïdes*, ce qui, dans les deux cas, entraîne la formation de deux anses intestinales, l'une à convexité antéroventrale sous le coecum, l'autre à convexité dorsale avant le débouché dans la région cardiaque.

La paroi ventrale de l'estomac, simple chez *Bornia* avec une con-

fluence antéroventrale des diverticules, est extrêmement tourmentée chez *Kellia suborbicularis*.

Il s'y forme de gros bourrelets internes et une intrication difficile à démêler d'ilots histologiquement stomachaux et de surfaces de nature sécrétrice ou absorbante.

Les palpes des *Bornia* sont à peine plus étalés que ceux de l'espèce de Morgat, ceux des *Kellia* sont largement épanouis et chaque ondulation de la surface se termine par un lobe sur la frange externe. Les uns et les autres possèdent à leur surface des alignements de cellules colorables au bleu de méthylène, comme ceux du commensal du Polyodontes.

\*\*

Il semble, sur les coupes, que le « Foie » (somme des diverticules digestifs) soit l'organe dont l'agencement anatomique et la qualité cytologique restent les plus stables sous deux ou trois aspects bien tranchés de densité cellulaire et de contiguïté des tubules digestifs.

Son volume est toujours très important par rapport à celui du reste des organes sauf l'ovaire en fin de maturation. Il est complètement en avant de la gonade chez *Montacuta substriata* et *Montacuta phascolionis*, il mêle ses lobes les plus postérieurs aux acini antérieurs et latéraux de la zone ovarienne chez *Mysella bidentata* et l'espèce de Morgat, de même que chez *Montacuta ferruginea* où, de plus, il bossèle la surface de la masse viscérale débordant dans la cavité palléale sous la branchie.

A l'examen rapide des coupes, la structure histologique des tubules sécrétaires et absorbants se différencie surtout par la proportion la plus habituelle des zones cytoplasmiques denses et des zones vacuolarisées de leurs parois. Les plus denses se trouvent chez *Mysella bidentata* où les lumières débutant au centre des groupes de cellules du côté des vacuoles se retrouvent, une fois élargies, en de nombreux endroits, au dos des mêmes cellules, du côté cytoplasmique dense, sans autre délimitation spéciale pour les canaliser.

Le « foie » de l'espèce de Morgat présente les mêmes caractères avec une vacuolarisation plus poussée des cellules sécrétrices. Le départ des diverticules digestifs se trouve seul canalisé, par des parois propres, aux derniers stades des confluentes avant l'estomac.

Ces dispositions impliquent, en partie au moins, une complication centripète des parois du « foie » en cours de croissance après un long stade de développement en larges cavités : cette constatation est confirmée par l'examen de coupes transversales d'animaux jeunes (2 mm, 3 mm) où il n'existe qu'une expansion encore à peine subdivisée des parois latéroventrales de la cavité stomachale avec d'énormes cavités à parois simples.

Chez les *Montacuta substriata* et *phascolionis*, l'aspect moyen est beaucoup plus aéré à cause du très grand volume des vacuoles, chaque cellule comportant une toute petite proportion de cytoplasme dense ou granulaire pour une partie optiquement vide environ dix fois plus importante chez *M. substriata* et 4 ou 5 fois chez *M. phascolionis*. Ces proportions sont ramenées à des valeurs plus moyennes dans les parties périphériques du « foie ».

Le « foie » énorme de *Montacuta ferruginosa* présente des variations de densité encore plus marquées suivant les secteurs observés, mais il paraît plus vide à l'examen histologique qu'à l'observation *in toto*, à cause de la largeur des lumières qui s'étendent très loin au fond de chaque tubule.

Chez ces trois *Montacuta*, la structure semble entièrement acineuse, les produits de sécrétions se trouvent d'un bout à l'autre au centre des formations sécrétrices du côté vacuolaire de leurs cellules.

Chez tous ces animaux enfin, qu'ils aient un « foie » à complication centripète des parois ou à développement ramifié depuis le début, les limites extérieures de toutes les parties de l'organe sont appliquées les unes aux autres avec un revêtement mésenchymateux très mince et des fissurations lacunaires réduites au minimum.

\*  
\*\*

Chez les *Kellia*, au contraire, chaque diverticule est extérieurement séparé des autres jusqu'à son embranchement par un mésenchyme lacuneux abondant.

Chaque tubule, longuement cylindrique, comporte trois étages d'apparence bien distincte, une mince couche extérieure de cytoplasme homogène et dense (au fond de chaque cellule), puis un grand volume de cytoplasme bourré de granules, enfin, autour de la lumière centrale, des vacuoles vraies, bien visibles, mais rarement contiguës comme c'était le cas chez la plupart des autres espèces.

Les diverticules digestifs de *Lasaea rubra* ont été étudiés en détail par E. Oldfield (1955) qui signale la présence de deux types distincts de cellules dans les tubules digestifs.

#### 6° Le complexe postérieur.

Sans faire une analyse détaillée de toute la région viscérale postérieure, il apparaît très vite :

— d'une part que, chez les *Montacutidae* à branchies monofoliées le complexe postérieur est complètement séparé de la masse viscérale par une surface de contact unie presque plane, tendue entre les deux axes céphaliques avec une exception pour *Montacuta ferruginosa* où la gonade déborde dans plusieurs directions ses limites habituelles avec des annexes s'étalant sous le rein et d'autres passant entre les deux nappes branchiales ;

— d'autre part, que chez les *Kellia* et d'autres Leptonacés à branchie complète, l'espace postérieur est beaucoup moins strictement délimité, moins comprimé, les reins sont plus nettement tubulaires, et la zone péricardique s'étend dorsalement au-dessus de la masse viscérale beaucoup plus loin en avant.

Cette région, chez l'espèce de Morgat, présente, en les accentuant, tous les caractères de densité et de compression constatés chez les *Montacutidae*. L'organe de Bojanus est ramassé sur lui-même et massif, et l'espace qu'il laisse libre au-dessus est surbaissé, le cœur est aplati dans un péricarde très peu décollé de sa paroi.

Le rectum passe dorsalement dans le ventricule sans jamais se détacher de la paroi, contrairement à ce qui se passe chez tous les

autres Leptonacés, et à l'inverse du rectum de *Mysella bidentata* qui longe la paroi cardiaque ventrale. La partie libre du ventricule se

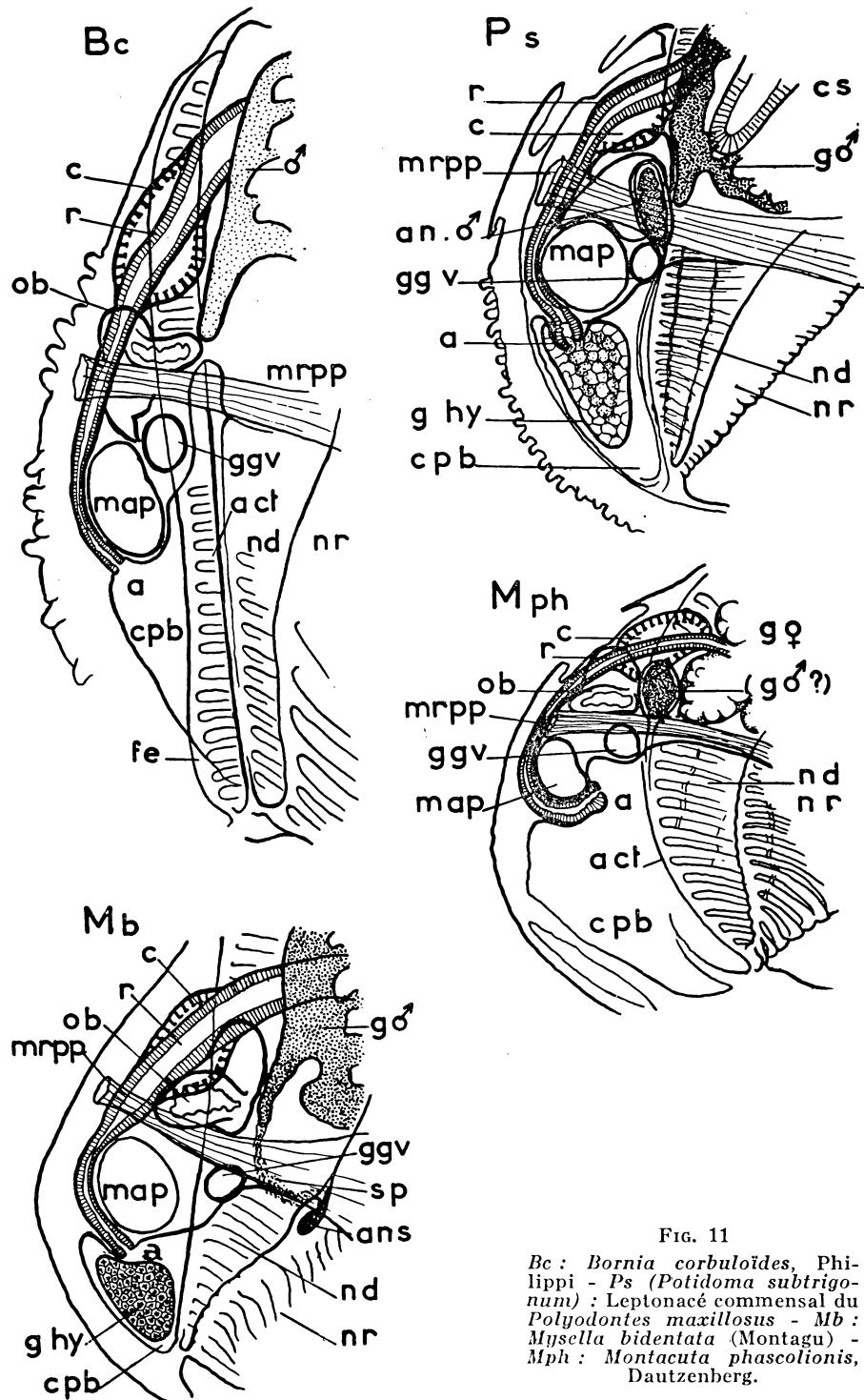


FIG. 11

Bc : *Bornia corbuloïdes*, Philippi - Ps (*Potidoma subtrigonum*) : Leptonacé commensal du *Polyodontes maxillosus* - Mb : *Mysella bidentata* (Montagu) - Mph : *Montacuta phascolionis*, Dautzenberg.

trouve ensellée sur la jonction médiane des reins entre leurs deux grosses expansions latérales (fig. 11 Ps).

L'organe de Bojanus a des parois très épaisses dont les cellules répondent à la description de J.-M. Pérès à propos des *Montacuta*,

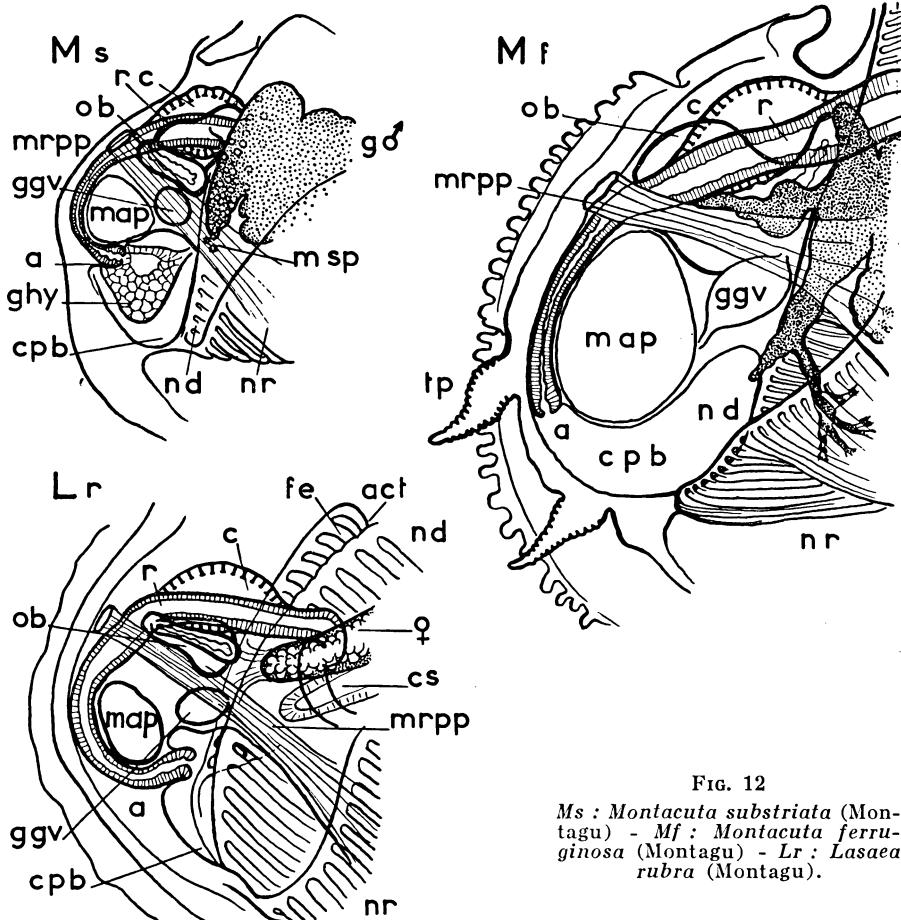


FIG. 12

*Ms* : *Montacuta substriata* (Montagu) - *Mf* : *Montacuta ferruginea* (Montagu) - *Lr* : *Lasaea rubra* (Montagu).

FIG. 11 et 12. — Organisation du complexe postérieur.

*a* : anus - *a ct* : axe cétnidien - *an s* : annexe séminale spéciale de *Mysella bidentata* - *an ♂* : annexe spermatique - *c* : cœur - *c p b* : chambre post-branchiale de la cavité palléale - *c s* : cœcum du stylet - *fe* : feuillet externe de la branchie - *g ♂* : partie ♂ de la gonade hermaphrodite - *g ♀* : partie ♀ de la gonade hermaphrodite - *gg v* : ganglion viscéral - *g hy* : glande hypobranchiale - *m a p* : muscle adducteur postérieur - *m r p p* : muscle rétracteur postérieur du pied - *m sp* : morulas de spermatides libérées dans la branchie - *n d* : nappe directe du feuillet interne de la branchie - *n r* : nappe réfléchie du feuillet interne de la branchie - *o b* : organe de Bojanus - *r* : rectum - *sp* : écoulement spermatique libre entre l'orifice génital et l'annexe séminale de *Mysella bidentata* - *t p* : tentacules postérieurs au-dessus et au-dessous du siphon exhalant (*Montacuta ferruginea*) - *♂* : testicule - *♀* : ovaire.

mais avec une plus forte densité cytoplasmique. Le contour pariétal est triangulaire mais la forme est quadrangulaire vue de l'arrière, avec un prolongement en pointe à la base de chaque rein, coincé

à cet endroit entre le rectum et les bords internes des faisceaux divergents du muscle rétracteur postérieur du pied.

La jonction médiane des deux reins, en profondeur sous le ventricule, forme un pont très épais dont la largeur est presque égale à celle des deux massifs qu'il relie.

Sa surface extérieure apparaît, sur le vivant, comme carrelée de larges cellules polygonales (qui représentent la surface externe du fond des grosses cellules excrétrices) colorées à leur centre d'une tache pigmentaire bien visible, brun-doré, comme celle de l'organe de Bojanus des *Montacuta substrata*.

Sous les reins, le cœur et le rectum, la disposition des faisceaux musculaires, des ganglions viscéraux et du voile épithéial ano-viscéral n'offre que des variations de tailles relatives et d'espacement, peu caractéristiques.

La position de l'anus est précisée dans le travail de J.-M. Pérès (1937) pour les trois espèces étudiées ; chez celle de Morgat, elle est intermédiaire entre celle de *Montacuta ferruginosa* (fig. 12 Mf) (anus sessile, très dorsal) et celle de *Montacuta phascolionis* (fig. 11 Mph) ramenée très en avant ; elle rappelle beaucoup celle de *Mysella bidentata* (fig. 11 Ms). Le rectum contourne toute la partie postérieure du muscle et, parvenu au niveau du coussinet hypobranchial, il se redresse dans l'axe de la cavité palléale postérieure et l'anus s'ouvre à l'extrémité d'une petite éminence très courte. La papille anale, le muscle adducteur et les ganglions viscéraux sont resserrés les uns contre les autres et il n'y a pratiquement pas d'espace libre entre tous ces organes et les faisceaux obliques des muscles rétracteurs postérieurs du pied (fig. 11 Ps).

L'anus de *Bornia corbuloïdes* comme celui de *Montacuta ferruginosa* est très dorsal et ne déborde pas le décollement entre la paroi du manteau et la surface inférieure du muscle adducteur postérieur des valves (fig. 11 Bc). Au contraire, le rectum des *Kellia* suit le contour du muscle beaucoup plus loin, revient en direction antérieure et se termine par un élargissement en ampoule très caractéristique.

#### 7° Les gonades.

On pourrait être tenté, au sujet des gonades, de ne comparer l'espèce de Morgat, hermaphrodite, qu'aux *Montacutidae*, également hermaphrodites et de laisser de côté les *Lasaea*, les *Kellia* et les *Bornia* tous dioïques. Or, il se trouve que l'emplacement et la morphologie de la gonade en formation chez les animaux jeunes de cette espèce rappelle le même stade du développement de l'ovaire ou du testicule d'animaux à sexes séparés. Des ressemblances apparaissent inversement entre d'autres *Montacutidae* hermaphrodites et d'autres espèces dioïques. De plus, des caractères tranchés comme la séparation ou au contraire l'intrication des zones spermatiques et ovariennes dans les gonades doubles, amènent à penser que même la question de l'hermaphroditisme ou de la séparation des sexes ne représente pas forcément une coupure fondamentale entre les groupements d'espèces.

On trouve dans l'étude de J.-M. Pérès la description des gonades de la *Montacuta phascolionis* adulte qui est l'exemple, au moins

apparent, d'une espèce hermaphrodite à zones sexuelles mâle et femelle franchement séparées. L'ovaire se développe sur chaque flanc suivant deux branches faiblement divergentes produisant à maturité deux masses obliques l'une dorsale qui sépare le « Foie » du complexe réno-péricardique au niveau de l'axe cténidien qu'elle longe par-dessous, l'autre médiane passant sur le côté du foie, sous l'estomac. Quant aux parties où se trouvent les éléments mâles, elles restent à la hauteur où se situe l'ébauche génitale de la larve, à la base de la réunion des deux moitiés de l'ovaire, tout contre l'axe cténidien sur chaque flanc ; leur volume reste petit et si J.-M. Pérès n'avait montré qu'il s'agit de testicules, dont les orifices propres, en entonnoirs ciliés, sont bien visibles sur les coupes une trentaine de  $\mu$  plus à l'extérieur que les orifices ovariens, on pourrait facilement prendre ces capsules pleines de spermatozoïdes pour des vésicules séminales. En effet, sur l'ensemble des animaux coupés et colorés et des animaux préparés *in toto* dont je dispose, ou bien ces organes sont très réduits, ou bien ils sont remplis de spermatozoïdes achevés sans qu'il soit jamais possible d'y déceler une évolution spermatogénétique quelconque. Une étude histologique systématique et étendue sur plusieurs saisons pourra seule déceler leur véritable signification.

Ces particularités, ajoutées à la formation de testicules fonctionnels chez des larves de 0,35 mm (G. Deroux, 1960) à peine libérées de l'incubation branchiale du parent, rejettent la *Montacuta phascolionis* assez à part des autres espèces du genre au point de vue génital. Cependant la place du réduit mâle de l'adulte et ses dimensions permettront peut-être d'établir un rapprochement avec une curieuse disposition dans les parties mâles du commensal des *Polyodontes* (cf., p. 133).

C'est *Montacuta substriata* (Montagu) qui représente le cas le plus simple de juxtaposition des deux zones génitales. Un gros testicule monolithique ramassé sur l'arrière de la masse viscérale ne traduit la symétrie de son évolution que par les prolongements droits et gauches qu'il envoie dans le fond de la cavité palléale et qui sont les simples antichambres, en saillies, des orifices spermatiques. Il y a cependant, ici aussi, une originalité dans le fonctionnement du testicule car les spermatozoïdes ne sortent pas achevés de ces orifices (du moins entre le mois de mars et le mois de mai chez les animaux récoltés dans le Skagerrak). L'émission des produits mâles se fait sous forme de petites « morula » de spermatides en cours d'évolution, qui tombent dans la cavité branchiale, sont retenues sur les filaments où elles se collent et paraissentachever à cet endroit leur différenciation. L'ovaire se trouve inséré entre le « foie » et le testicule et les déborde tous les deux légèrement sur les flancs mais il est très peu lobé et son contact avec le testicule ne constitue pas une surface très complexe ni intriquée.

Au contraire, chez *Montacuta (Tellimya) ferruginosa* et *Mysella bidentata*, le testicule développe des branches très prolongées vers l'avant, suivant un plan analogue à celui des ramifications de la gonade indifférenciée au début de son développement.

Ces ramifications enserrent tout l'arrière de la masse viscérale comme des doigts saisissant un objet un peu trop volumineux pour bien le retenir et ce n'est qu'au point de convergence postérieur de

tous ces troncs séminaux qu'on trouve une masse testiculaire pure. Les zones ovariques, toujours antérieures vis-à-vis des zones spermatiques, se trouvent alors refoulées par chacune de ces branches qui s'enfoncent dans leurs masses et, finalement, les parties intermédiaires de la gonade se présentent comme des grappes d'acini dont la paroi externe serait faite d'ovocytes plus ou moins avancés, en général sur une seule couche circulaire, autour d'un remplissage interne de produits mâles en évolution avec des spermatozoïdes achevés dans les lumières terminales.

J.-M. Pérès a décrit l'annexe séminale exceptionnelle de *Mysella bidentata*. Elle est formée d'un repli cilié issu de l'épithélium qui unit les extrémités postérieures des feuillets internes droit et gauche de la branchie lorsqu'ils viennent de dépasser vers l'arrière leur suture avec la masse viscérale.

J'ai tout lieu de penser que cette poche n'est pas un simple réceptacle séminal mais l'endroit où est sécrétée l'enveloppe des spermatophores capsulaires blanc-nacrés qu'on trouve abondamment, à cer-

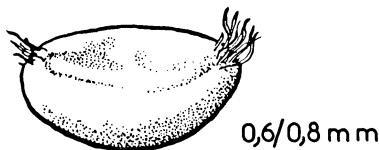


FIG. 13.  
Spermatophore (?)  
de *Mysella bidentata* (Montagu).

taines époques, dans la branchie de cette espèce (fig. 13). L'identité du contenu de ces spermatophores avec les spermatozoïdes sinueux et très allongés de *Mysella bidentata* semble bien établie par des préparations au Feulgen et au vert de méthyle-pyronine, mais il est nécessaire de faire d'autres observations pour s'assurer du mode de fabrication de l'enveloppe.

La gonade de l'espèce de Morgat est bâtie sur le modèle ramifié et les arcs droits et gauches dessinés par les branches maîtresses de son système de ramifications au début de son développement ont une forme et une place très semblables aux mêmes éléments de *Mysella bidentata* dans le même état. Chez ces deux espèces, le schéma des travées convergentes où les produits mâles mûrissent sous leur étui de gros ovocytes en évolution est le même et la plus grande différence provient de la disparité de leurs annexes sexuelles mâles.

Chez le commensal du Polyodontes, on trouve, en effet, en arrière de la gonade mixte, séparées d'elle par toute l'épaisseur de l'axe cténidien, deux vésicules presque cylindriques ou en forme de poire, dont l'enveloppe indépendante est fortement appliquée contre la paroi extérieure du rein correspondant et y imprime une dépression, visible aussi bien en coupe que sur les préparations *in toto* (fig. 11 Ps et fig. 17 an). Leur extrémité supérieure, du côté cardiaque, se ferme en cul-de-sac arrondi, tandis qu'en bas leur paroi se resserre en pointe puis s'étire parallèlement à l'axe cténidien. La cavité délimitée par une couche cellulaire continue vers l'intérieur, doublée à l'extérieur par une enveloppe conjonctive fibreuse qui se prolonge le long de l'étirement basal, ne semble communiquer avec rien.

Chez les jeunes immatures, la couche interne, cellulaire, est faite de hautes cellules palissadiques à gros noyaux clairs.

Mais pas plus chez ces immatures que chez les adultes, il ne m'a été possible de déceler un creusement du prolongement basal, ni la moindre solution de continuité des parois de ces ampoules.

Pourtant, chaque animal sexuellement mûr exhibe ces vésicules, bien discernables même sur le vivant, bourrées de spermatozoïdes actifs souvent jusqu'à en être distendues.

Il est tentant de souligner l'analogie entre ces « ampoules spermatiques » et les petits « testicules » postérieurs de *Montacuta phascolionis* Dautz. Ces deux organes n'ont tous deux été vus que vides ou pleins de spermatozoïdes mûrs, leur forme générale et leur place anatomique sont très voisines (le « testicule » de *M. phascolionis* est directement mitoyen de la gonade ovarienne mais ses enveloppes l'en séparent totalement). Si le prolongement ventral de l'ampoule se révélait tubulaire à certaines époques et ouvert à son extrémité distale, la ressemblance deviendrait très grande. Il n'y a pour l'instant aucune indication dans ce sens.

Quoi qu'il en soit, chez l'espèce de Morgat, à la dissection sur le vivant, on récolte des spermatozoïdes actifs dans ces trois points parfaitement distincts : la partie testiculaire postérieure et impaire de la gonade et chacune des deux ampoules sur les flancs externes des reins.

La forme en « bois de cerf », sertissant la masse hépatique, qui caractérise le plan d'expansion germinal des derniers animaux décrits se retrouve chez des Leptonacés à branchie complète et à sexes séparés. C'est le schéma du testicule des *Kellia suborbicularis* (Montagu) et aussi celui des gonades des *Bornia corbuloides* Phil. méditerranéennes.

Par contre, la gonade des *Lasaea* (toujours trouvée fonctionnellement femelle jusqu'à maintenant) (1) présente une activité ovocytaire limitée aux secteurs les plus éloignés du point de départ de ses parties droite et gauche qui ont chacune, sur le flanc correspondant, la forme d'un Y dont la base aurait une direction oblique depuis les points où les faisceaux rétracteurs postérieurs du pied croisent les axes cténidiens jusqu'à surplomber à droite et à gauche le coecum de la baguette cristalline. Ces bases à droite et à gauche, au fond desquelles s'ouvrent les orifices génitaux et, souvent, jusqu'à l'embranchement de la fourche de l'Y (quelquefois moins loin de l'origine) se présentent toujours comme une réserve germinale contrastant brusquement avec les parties distales, en cours de maturation, où les ovules prêts à la ponte ont des tailles considérables.

Cette disposition rappelle beaucoup celle de la gonade de *Montacuta phascolionis* et se sépare nettement de celle des autres Leptonacés dioïques.

Cette étude des gonades et de leurs annexes montre l'extrême variété des dispositifs sexuels mâles, chez des espèces très voisines pour d'autres caractères. *Montacuta substriata* « incube » la fin de sa spermatogénèse à l'extérieur, *Mysella bidentata* construit vraisem-

(1) E. Oldfield (1955, p. 243) fait la même remarque pour les localités qu'elle a étudiées.

blablement des spermatophores dans une poche annexée à l'extrémité terminale des nappes réfléchies branchiales, *Montacuta phascolionis* produit des mâles nains larvaires et, s'il y a une spermato-génèse à l'état adulte, les dispositifs séminaux postérieurs rappellent ceux de l'espèce de Morgat et sont aux mêmes places que les annexes complexes de *Montacuta ferruginosa*.

#### 8° Incubation.

En ce qui concerne les œufs, les constatations, jusqu'ici, se limitent au degré d'incubation dans la branchie, des œufs fécondés. Ce degré d'incubation est lié à la taille relative atteinte par les ovules dans les parties femelles de la gonade au cours de l'ovogenèse. Tous les animaux décrits ici incubent, mais l'état des larves à la libération ne peut indiquer un degré quelconque de parenté entre les espèces.

Les incubations poussées le plus loin se trouvent chez *Lasaea rubra* d'une part et chez *Montacuta phascolionis* d'autre part. Chez les deux espèces, les larves libérées sont à peu près au même stade de développement, la branchie possède trois à cinq filaments directs, elle est loin d'amorcer sa plicature ; il n'y a pas trace de lame externe chez la jeune larve de *Lasaea*.

Il n'y a jamais de passage par une forme véligère et le pied bien développé est utilisé dès le moment de la sortie hors du siphon postérieur du parent. Ces larves mesurent alors 0,3 à 0,4 mm chez *Montacuta* et près de 0,6 mm chez *Lasaea* et elles complètent très rapidement les traits essentiels de leur anatomie fonctionnelle (diverticules digestifs, rectum et circulation), à l'exception de celles des larves de *Montacuta phascolionis* qui sont appelées à se transformer en mâles nains, sous des influences encore indéterminées (film de J. Painlevé, 1960).

Je n'ai pas eu l'occasion, jusqu'à présent, de suivre les modalités de l'incubation chez *Mysella bidentata*, mais elle semble bien connue après avoir été signalée par Loven en 1879, notée par P. Pelseneer et suivie dans la Manche par Miss Lebour (1938). Un très beau travail de K.A. Zachvatkina (Sébastopol, 1959) sur l'anatomie comparée des prodissoconques de Lamellibranches la situe dans le cadre général de la métamorphose des véligères.

Par contre, l'incubation chez *Montacuta ferruginosa* et *Kellia suborbicularis* est très remarquable par l'énorme quantité de larves retenues à la fois entre les nappes branchiales. Chez ces deux espèces, ce sont des véligères qui s'échappent, par le siphon anal chez la *Montacuta* grâce à des mouvements de fermeture brusque des valves, et, chez la *Kellia*, par la nage des larves à travers les replis de la branchie et du manteau et leur remontée active, peut-être à contre-courant, à travers le tube inhalant antérieur que le parent déploie au maximum à cette occasion comme nous avons pu le filmer en 1959 (J. Painlevé).

*Montacuta substriata* de même que *Bornia corbuloïdes* ne m'ont fourni que quelques stades de segmentation de l'œuf dans la branchie sans autre précision sur la suite de l'incubation, si ce n'est que les tailles relativement grosses des œufs et leur charge vitelline

peuvent laisser croire à un développement un peu plus poussé que chez *Montacuta ferruginosa*.

Sur une centaine d'individus adultes récoltés d'octobre 1958 à septembre 1960, je n'ai pu obtenir qu'un seul cas d'incubation en ce qui concerne le commensal du *Polyodontes*. Jusqu'en 1960, aucune recherche n'avait eu lieu en été et les plus jeunes larves trouvées en automne mesuraient déjà au moins 1,5 mm, rampaient sur un pied développé, capable de sécréter un byssus typique et la branchie montrait six à huit filaments différenciés. Ce n'est que le 10 août 1960, toujours sur le même gisement, que j'ai récolté un incubateur aux branchies bourrées de véligères. Elles se sont échappées, sous la loupe binoculaire, au premier attouchement et elles ont survécu dans de telles conditions qu'on peut supposer leur trouble minime et leur incubation tout près de sa fin normale. Ce sont des véligères très semblables à celles de *Montacuta ferruginosa*, mais pourvues d'un *flagellum*, sans développement précoce ni du pied ni des bourgeons filamentaires branchiaux.

#### 9° Le système nerveux.

Les trois paires de ganglions et leurs connectifs offrent peu de variations significatives en situation et en morphologie externe. Il sera probablement utile d'entreprendre leur examen cytologique et celui du parcours extérieur des nerfs qui en sortent. Il y a cependant des éléments bien visibles sur préparations *in toto* comme sur coupes, où se distinguent quelques caractères plus tranchés, variables à travers le groupe, et qui intéressent les ganglions pédieux, les plus volumineux et les plus faciles à atteindre : ce sont leur degré de coalescence et la place des statocystes qui les coiffent.

Les statocystes apparaissent nettement postérieurs chez l'espèce de Morgat comme ils le sont chez *Montacuta phascolionis* dont l'ensemble du pied est si semblable. Ils le sont également chez tous les autres animaux, à demi-branchie, examinés.

Ils sont, au contraire, nettement orientés en avant chez les formes à feuillet branchial externe autant chez les *Lasaea* que chez les *Kellia* et les *Bornia*.

Chez les *Montacutidae* comme chez le commensal du *Polyodontes*, les connectifs cérébroviscéraux quittent les ganglions viscéraux à l'endroit de leur contact antérieur avec les faisceaux rétracteurs postérieurs du pied, remontent le long des faces externes du muscle devenu impair et abordent les côtes de la masse viscérale un peu au-dessus des orifices sexuels, à l'endroit où le bord distal de la nappe branchiale réfléchie s'accorde à la masse viscérale. Ils suivent ensuite tout au long la suture branchiale juste sous les téguments ou très légèrement en retrait jusqu'au passage des faisceaux rétracteurs antérieurs dans lesquels ils pénètrent quelque peu et qu'ils suivent jusqu'à leurs jonctions cérébroïdes.

Les ganglions pédieux toujours intimement accolés peuvent être plus ou moins confondus en une même masse nerveuse suivant les espèces.

Chez *Kellia suborbicularis*, ils sont placés très haut dans le fond

de la masse viscérale, noyés au milieu des dernières circonvolutions des diverticules digestifs et de la gonade, ils sont petits et leur ensemble forme une seule masse ovoïde, au grand axe transversal, mais l'histologie montre une séparation assez profonde par la pénétration d'une lame de l'enveloppe fibreuse entre les deux parties ganglionnaires distinctes.

A l'opposé chez l'espèce de Morgat, ils forment toujours un bloc homogène de tissu nerveux et leur enveloppe fibreuse commune est continue sur toute la surface de l'ensemble dont on ne peut distinguer la dualité que par la disposition des neurones et l'orientation des fibres.

En coupe transversale, la section est quadrangulaire mais le profil sagittal est régulièrement arrondi.

Les ganglions pédieus de *Montacuta phascolionis* répondent à la même description, sans sillon séparateur de l'enveloppe et avec les mêmes contours.

Chez *Mysella bidentata*, un sillon très superficiel, mais bien indiqué, marque à l'extérieur la limite des deux ganglions, le profil est très légèrement ellipsoïdal avec un grand axe relevé obliquement dans le sens des fibres protractrices qui l'entourent.

Chez *Montacuta (Tellimya) ferruginea*, le sillon pénètre plus profondément encore entre les deux masses presque cubiques des ganglions et les statocystes sont extrêmement écartés l'un de l'autre.

Enfin, chez *Montacuta substriata*, la disposition rappelle celle des *Kellia* en ce sens que les deux ganglions sont accolés par une face élargie et plane où s'introduit une lame séparatrice fibreuse issue de l'enveloppe externe, tandis que les pôles opposés à cette lame s'étirent en pointe vers les côtés du pied. Le profil sagittal est légèrement déprimé dorso-ventralement et les statocystes, plus gros, proportionnellement, que chez les autres espèces, sont intimement accolés l'un à l'autre sur le plan médian.

Dans tous les cas, le connectif cérébro-pédieus se mêle aux fibres musculaires antérieures du pied et les variations du parcours terminal sont liées au degré d'écartement des ganglions cérébroïdes de part et d'autre de l'œsophage.

## VII. - CONCLUSIONS

L'élaboration d'une systématique rationnelle et zoologique des *Erynaea* (ou *Leptonoidea*) est avant tout l'œuvre de P. Pelseneer à travers des hésitations et des remises en question très nombreuses. Avant, comme après lui, on ne trouve que des apports partiels, rarement anatomiques ou biologiques (J.-M. Pérès, 1937 ; M.-L. Popham, D. Atkin, 1938-1940, etc.) et le plus souvent, purement faunistiques, par adjonctions perpétuelles d'espèces nouvelles dans des genres déjà quelquefois discutables, ou bien par des créations de genres nouveaux, simplement additionnels, tissant un réseau de familles dont la valeur taxonomique varie continuellement.

Même après la revue extrêmement partielle que permet la faune de nos côtes, il est évident que les caractères de charnière n'ont trop souvent qu'une étroite signification spécifique. Or la plupart des espèces ou des genres décrits partout dans le monde ne sont établis que sur ces caractères. L'apport paléontologique important de ces dernières années ne simplifie pas la question, les figures et les photographies n'étant même pas suffisantes pour juger des rapports exacts entre le relief des dents et leurs attaches au plateau ou au rebord dorsal (C.R. Laws, 1944; F. Kautsky, 1946; M. Glibert, 1946-1947; L. Strausz, T. Szalai, 1947; N.H. Ludbrook, 1955; etc.).

De toutes les considérations de P. Pelseneer, quelques-unes ont été retenues aussi bien par F. Hass (1929 à 1955) dans le Traité de H.G. Bronns, que par J. Thiele (1935) dans son Traité de Malacologie. Un point précis semble universellement admis : la division de la Tribu ou, si l'on préfère de la Super-famille (A. Franc, 1960), entre deux groupes opposés :

- l'un où l'axe cténidien se garnit, tôt au tard, de filaments branchiaux sur ses deux faces ;
- l'autre, à branchie monofoliée où les filaments internes seuls se développent.

Le premier groupe admet des évolutions variées du manteau, mais se rattache toujours aux types des Erycinidae et des Leptonidae.

Le second groupe forme, à partir du type relativement simple des animaux du genre *Montacuta* actuel, une série évolutive où le manteau devient de plus en plus enveloppant.

Même si le critère branchial n'a pas réellement la valeur qui lui est ainsi donnée, sa coïncidence avec le fonctionnement unisexuel ou hermaphrodite de la gonade peut avoir une signification taxonomique.

Dans ce premier cadre, le « Lepton substrigatum » de G. Jeffreys (1873) = « Lepton trifacies », *nomen nudum*, de la collection de Folin, identifié à l'espèce commensale du *Polyodontes maxillosus* de Morgat, s'insère typiquement et sans aucun doute dans les séries d'espèces du groupe hermaphrodite et monofolié.

Il y a donc lieu, en première approximation, de ne plus retenir le nom de genre « Lepton ».

D'après P. Pelseneer, ce groupe des espèces hermaphrodites et monofoliées forme une série continue où le recouvrement progressif des valves par le manteau aboutit à leur régression. Tous les membres de cette série (*Montacuta* → *Jousseumiella* → *Scioberetia* → *Entovalva*) sont rangés dans l'unique famille des *Montacutidae*.

Depuis cette époque, de nombreux nouveaux genres ont été créés mais toutes les mises au point et tous les grands Traité (J. Thiele, F. Haas, A. Franc) ont conservé cette famille unique pour tous les *Erycinacea* monofoliés.

Quels que soient les résultats d'enquêtes plus poussées sur les relations phylogénétiques entre ces espèces (qui ne me semblent pas suivre une ligne évolutive aussi continue), je pense qu'il est normal de voir dans le commensal des *Polyodontes maxillosus* une espèce

parfaitement à sa place, dans la famille actuelle des *Montacutidae*, au voisinage des genres primitifs de la série, au manteau non débordant,

Nous avons vu à l'examen du très petit nombre d'espèces étudiées que ses affinités les plus remarquables étaient dirigées vers une espèce extrêmement spécialisée, la *Montacuta phascolionis* Dautz., d'une part (anatomie du pied, musculature antérieure, système nerveux, anatomie des annexes testiculaires), et, d'autre part, qu'il semblait réunir un certain nombre de caractères généralisés :

1° la charnière complète, symétrique, comparable à celle des moins spécialisés des *Leptonacea* (*Kellia*, *Bornia*, *Lasaea*) et aussi à celles des Lepton vrais ;

2° le gaufrage branchial qui le place à mi-chemin entre des espèces à circulation interfilamentaire (*Erycinidae*) et tous les *Montacutidae* à simples brides fibreuses.

Il semble donc qu'au milieu de la profusion des formes, entraînées par la diversité des commensalismes vers les adaptations les plus imprévisibles, cette espèce nous offre un fil conducteur rattachant les *Montacutidae* à la souche commune de la tribu par le type squelettique et la structure intermédiaire des nappes branchiales. Elle comporte, d'autre part, une réunion de caractères qu'on retrouve les uns ou les autres chez les *Montacuta*, des sous-genres et des genres voisins de *Montacuta*, par exemple : la formation glandulaire hypo-branchiale en coussinet, les annexes testiculaires para-rénales, la forme de l'intestin et du coecum de la baguette cristalline et la division du muscle adducteur antérieur des valves par les fibres protractrices du pied. La couverture colorée des valves, qui peut être le résultat d'une certaine forme du commensalisme, semble également plus généralisée dans le genre *Montacuta* et les genres très proches que chez les représentants des autres familles du groupe.

L'hypothèse que tout cet ensemble de commensaux se trouve secondairement homogénéisé par le mode de vie ne peut non plus être totalement exclue, surtout s'il s'agit de caractères biologiques comme la sexualité.

Il n'en reste pas moins nécessaire de traduire les relations du « *Lepton subtrigonum* » avec le genre *Montacuta* et ses satellites en définissant un genre nouveau dans lequel il sera possible très rapidement de rassembler quelques espèces réunissant les mêmes qualités.

Je propose le genre : *POTIDOMA* (1) qui serait ainsi défini :

« Eulamellibranches, *Erycinacea* (ou *Leptonoidea* A. Franc, 1960) hermaphrodites, à branchies dépourvues de feuillet externe, dont la charnière, à ligament interne, comporte une dent cardinale, centrale, primitive sur chaque valve.

— Valve gauche avec une dent latérale antérieure et une dent latérale postérieure, indépendantes de la dent cardinale. — Valve

(1) *Potidoma*, de ποτὶ δῶμα, expression évoquant le commensalisme et l'attrait du mollusque pour le « home » de l'annélide, tirée du leit-motiv de l'idylle II de Théocrite :

“ Ἰψη, ἔλκε τὸ τῆνον ἐμὸν ποτὶ δῶμα τὸν ἄνδρα. ”

*Potidoma* étant une expression et non un substantif entraînera la forme neutre du nom d'espèce si celui-ci est un adjectif.

droite avec la dent cardinale bien détachée de deux dents latérales antérieures et de deux dents latérales postérieures. »

Il n'y a pas de raison de changer le nom d'espèce « *subtrigonum* » qui est en rapport avec la forme des valves de l'espèce de Morgat puisqu'il en existe au moins une mention associée à une figure incomplète mais reconnaissable.

L'espèce *Potidoma subtrigonum* (fig. 14, 15, 16, 17) peut se définir ainsi :

« Coquille équivalve, comprimée latéralement, de forme trapézoïdale au bord dorsal rectiligne légèrement oblique vers l'avant, au bord ventral sub-rectiligne ou légèrement concave au milieu, couverte en partie ou totalement d'un enduit brun noirâtre épais.

« Valves légèrement inéquivalves, plus allongées antérieurement, vitreuses intérieurement, avec une charnière occupant toute la partie rectiligne du bord dorsal et un crochet à peine indiqué. Stric concentriques peu marquées, irrégulièrement espacées.

« Valve droite avec une dent cardinale largement assise sur le plateau ligamentaire, tout contre le ligament triangulaire, et deux paires de dents latérales en bourrelets parallèles superposés démitant à l'avant et à l'arrière du plateau de profondes cavités en sillons, allongées parallèlement au bord dorsal.

« Valve gauche avec une dent cardinale issue du rebord dorsal et assise sur un large plateau, et une dent latérale en bourrelet longitudinal de chaque côté du plateau cardinal.

« Impressions palléales intégripalliées, avec une impression musculaire antérieure allongée, interrompue transversalement dans son tiers antérieur.

« Manteau blanc iridescent, à bords papilleux, très peu débordant, ouvert antérieurement depuis le muscle adducteur antérieur des valves jusqu'à la jonction branchiale postérieure et, postérieurement par un siphon exhalant sessile.

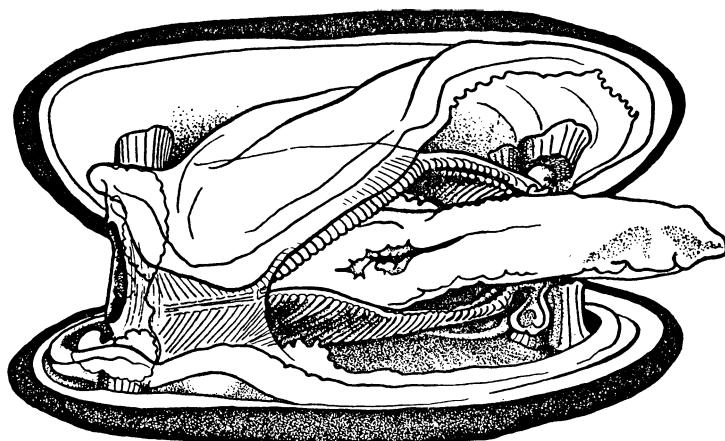
« Sillon pédieux interrompu avant l'extrémité antérieure du pied qui est pleine et forme, en s'étalant, une sole ciliée de reptation.

« Branchies triangulaires, sans feuillet externe, palpes en lèvres à bords parallèles, roulés vers le haut pour la lèvre dorsale et vers la masse viscérale pour la lèvre ventrale.

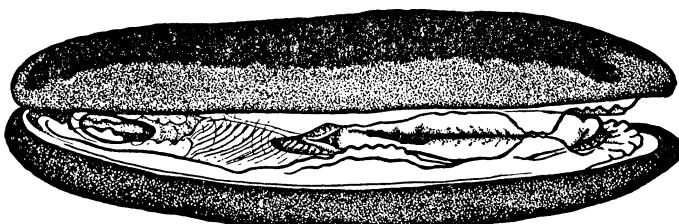
« Hermaphrodite, avec des annexes séminales séparées, en ampoules, appliquées de chaque côté de l'organe de Bojanus. De grosses formations glandulaires hypobranchiales en coussinets palléaux de part et d'autre du siphon postérieur, en période d'activité sexuelle.

« Byssus abondant et solide, sécrété fil à fil, puis tissé en torsades formant des colonnettes épaisses enracinées sur le support par l'éventail de leurs filets constitutifs. »

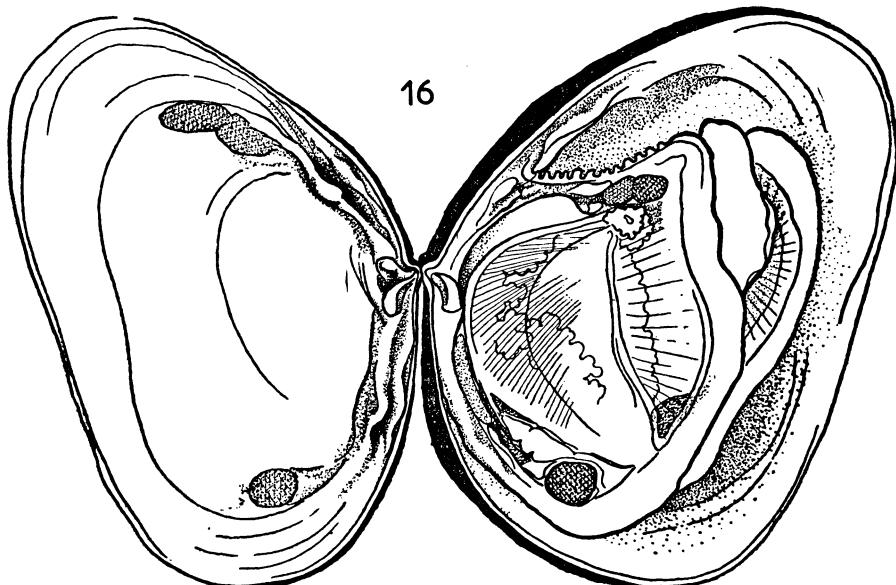
A cette espèce pourra s'ajouter le petit commensal des *Golfingia* et de divers tubes de *Terebellidae* que P. Pelseneer revendiquait à présent en faveur du genre *Montacuta* (Wimereux, 1924) à partir de l'espèce « *Lepton clarkiae* » G. Jeffreys (1852). C'est en effet un animal hermaphrodite, à un seul feuillet branchial, avec un sillon pédieux nettement interrompu avant l'extrémité pour faire place à une sole plantaire de reptation (fig. 18-2). Il possède également une forte



14



15



16

FIG. 14. — *Potidoma subtrigonum* vivant, endormi au chlorure de magnésium et artificiellement écarté au-delà du seuil d'élasticité des muscles adducteurs. On remarque les glandes hypobranchiales en bourrelet autour du siphon postérieur. ( $\times 18$  env.).

FIG. 15. — *Potidoma subtrigonum* vivant, en position naturelle d'entrebailement des valves ( $\times 18$  env.).

FIG. 16. — *Potidoma subtrigonum* ouvert après fixation formolée, sans anesthésie préalable. Le manteau, par contraction brutale, se détache des valves sans y laisser d'adhérence ( $\times 18$  env.).

dent cardinale au centre de sa charnière du côté droit en face d'une petite dent cardinale gauche (fig. 18-3).

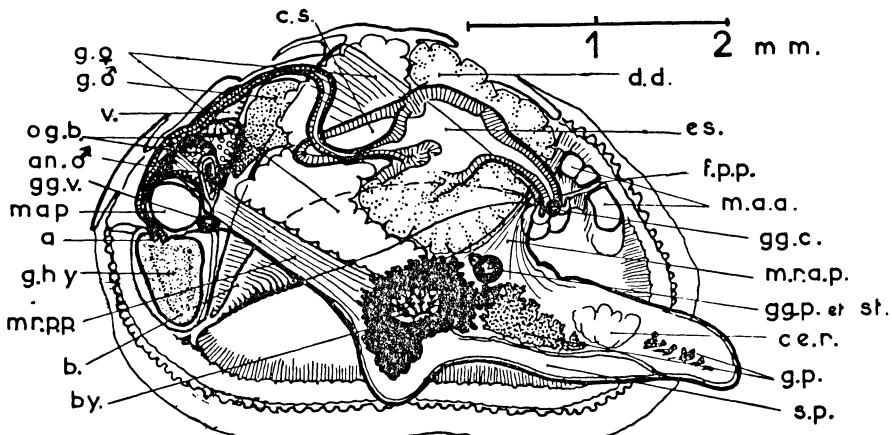


FIG. 17. — Anatomie générale du *Potidoma subtrigonum* (Jeffreys).

*a* : anus - *an ♂* : annexe spermatique - *b* : branchie - *by* : appareil byssogène - *ce r* : cellules réfringentes et basophiles de l'extrémité du pied - *d.d.* : diverticules digestifs - *es* : estomac - *f p p* : fibres protractrices du pied - *g ♂* : partie ♂ de la gonade - *g ♀* : partie ♀ de la gonade - *gg c* : ganglion cérébroïde - *gg p* et *st* : ganglion pédieus et statocyste - *gg v* : ganglion viscéral - *g hy* : glande hypobrachiale - *g p* : glandes muqueuses du sillon pédieus - *m a p* : muscle adducteur postérieur des valves - *m a a* : muscle adducteur antérieur des valves - *m r a p* : muscles rétracteurs antérieurs du pied - *m r p p* : muscles rétracteurs postérieurs du pied - *og b* : organe de Bojanus - *s p* : sillon pédieus.

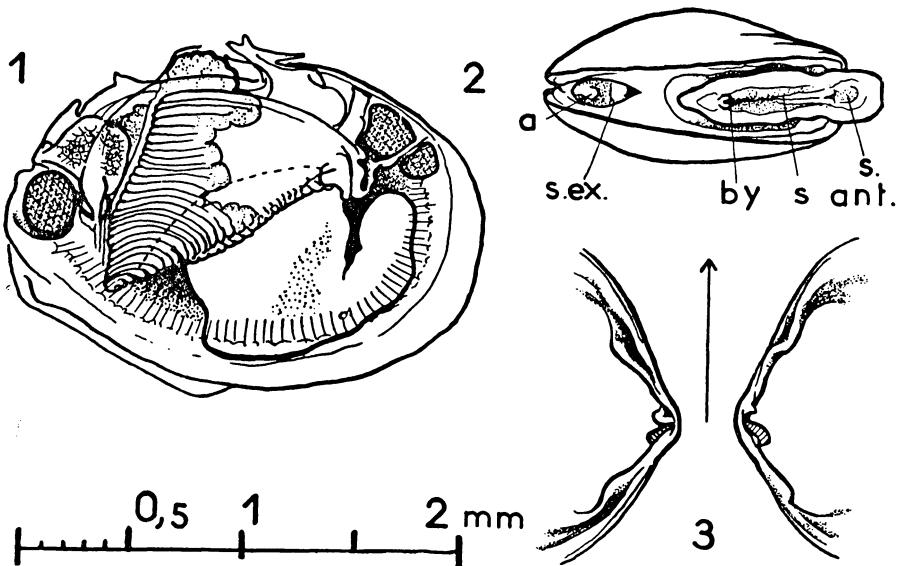


FIG. 18. — *Epilepton (Neolepton) clarkiae* (Clark) = *Potidoma clarkiae* (Clark).  
1 : vue d'ensemble du côté droit, le manteau enlevé (dessin à la chambre claire d'un animal endormi et en cours de fixation) - 2 : animal vivant en position naturelle de progression.

*a* : anus - *by* : byssus - *s* : sillon pédieus - *s. ant.* : sole pédieuse antérieure aplatie - *s. ex.* : siphon postérieur exhalant - 3 : charnière.  
L'échelle est valable pour la figure n° 1

L'histologie d'un seul exemplaire de cette espèce, récolté à Ternez avec les *Mysella bidentata* (voir p. 107 en note et p. 114), montre un « foie » d'un type très proche de celui qui a été décrit pour *Potidoma subtrigonom* de Morgat et pour *Mysella bidentata*. Le muscle adducteur antérieur des valves est très nettement scindé par des fibres protractrices du pied (fig. 18-1). Après de trop nombreuses vicissitudes, cette espèce qui était passée du genre *Lepton* au genre *Neolepton* de Monterosato (1875), puis au genre *Epilepton* grâce à Dall (1899), se trouverait maintenant entraînée en dehors des Leptonacés, uniquement par un jeu de synonymies hâtives. J. Thiele (1934), acceptant *Epilepton* en tant que sous-genre de *Neolepton*, fait une famille des *Neoleptonidae* qu'il rattache à une tribu complètement différente : les *Cyamacea*. Il est tout à fait possible que certaines espèces décrites dans le genre *Lepton* avant P. Pelseneer n'aient aucun rapport avec ce qui constitue à l'heure actuelle l'ensemble des *Erycinacea* (*Leptonoidea*), mais tant que les animaux connus seulement par leurs valves vides n'auront pu être examinés vivants le risque demeure d'assembler des espèces fondamentalement différentes. Même si, parmi les « *Neolepton* », il a pu se glisser des espèces à deux siphons postérieurs, à cause d'une convergence des caractères du test, c'est une très grosse imprudence de baser là-dessus un remaniement tel que celui-là, avec si peu de données sur les espèces impliquées. Malheureusement, F. Haas a repris la systématique de Thiele dans le « Bronns Tierreichs » (1955) et l'usage risque de s'établir. Il est clair néanmoins en ce qui concerne *Lepton clarkiae* = *Montacuta clarkiae* décrit par P. Pelseneer en 1924 à Wimereux (fig. 4, dans les « Travaux de la Station »), que cet animal appartient à la famille des Montacutidae et que, dans ce cas, il deviendrait : *Potidoma clarkiae* (Clark).

### Abstract

A small bivalve mollusc, an Eulamellibranch of the superfamily of Leptonacea, is found in large numbers on the beaches at Morgat, where it lives commensally with the polychaete annelid *Polyodontes maxillosus* Ranzani.

Its identification has been made from samples classed under the name of *Lepton trifacies* by de Folin, at the Museum National d'Histoire Naturelle of Paris, and from a drawing of a right valve attributed to G. Jeffreys, in "Fonds de la Mer" (1895), where de Folin published it to illustrate the species *Lepton subtrigonom* G. Jeffreys, cited in a list of species.

The comparative anatomy of the Morgat samples and other different types of French Leptonacea shows that this species cannot belong to the Leptonidae family, even though there exist superficial analogies of the hinge.

Its characteristic hermaphroditism, reduction of the gill to a single internal lamella, the division of the anterior adductor muscle of the valve into two distinct masses by the passage of the protractile fibers of the foot, the position of the statocysts, and the compact structure of the foot, link it clearly to typical species of the genus *Montacuta* Turton, in the single family of the Montacutidae.

Nonetheless, the very primitive hinge, the presence of a cardinal tooth on the right valve, exceptional for this superfamily, and other characteristics of internal anatomy such as the singular posterior seminal annexes separate from the hermaphroditic gonad, justify creating the new genus *Potidoma* in which can be classed:

1. the Morgat species, as *Potidoma subtrigonom* (G. Jeffreys);
2. the species *Lepton clarkiae*, which entirely corresponds to the generic definitions, under the name of *Potidoma clarkiae* (Clark).

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ATKINS, D., 1936-37-38-44. — On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, part. I, v. 79, n° 314, pp. 181-308, part. II, III et IV, n° 315, pp. 339-446, part. V, VI et VII, vol. 80, n° 319, pp. 321-436, et part. VIII, v. 84, n° 335, pp. 187-256.
- BARROIS, TH., 1879. — Sur l'anatomie du pied des Lamellibranches. *Bull. Sc. dép. Nord*, p. 7.
- BARROIS, TH., 1885. — Contribution à l'étude des glandes byssogènes et des pores aquifères chez les Lamellibranches. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 100, pp. 188-189.
- BARROIS, TH., 1885. — Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches. *Lille*.
- CARPENTER, W.B., et JEFFREYS, J.G., 1870. — Report on deep sea researches carried on the month of July, Aug. and Sept. 1870 in H.M. Surveying-Ship "Porcupine". *Proc. Roy. Soc.*, n° 125.
- CARPENTER, W.B., JEFFREYS, J.G., et THOMSON, 1870. — On the scientific exploration of the deep-sea in the Surv.-Vessel "Porcupine". *London in-8°*.
- CLARK, W., 1849. — Observations on the animal of *Kellia rubra*. *Ann. Nat. Hist. London*, 2<sup>e</sup> sér. III, pp. 292, 452 ; IV, p. 142.
- CLARK, W., 1852. — On a new British species of *Lepton* (*L. clarkiae*). *Ann. Nat. Hist. London*, 2<sup>e</sup> sér., IX, pp. 191 et 293.
- CLARK, W., 1852. — On the genus *Lepton*. *Ann. Nat. Hist. London*, 2<sup>e</sup> sér. X, p. 129.
- CLARK, W., 1855. — British marine Testacea Mollusca. *London in-8°*.
- CORNET, R. et MARCHE-MARCHAD, I., 1951. — Mollusques, in « Inventaire de la faune marine de Roscoff ». *Trav. Stat. Biol. Roscoff, suppl. 5*.
- DALL, W.H., 1878. — Molluscs, in "Contributions to the natural history of Kerguelen Island". *Smithson Inst. Miscell. Collection*, XIII, § 3.
- DALL, W.H., 1899. — Synopsis of the recent and tertiary *Leptonacea* of the west Indies. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, XXI.
- DAUTZENBERG, PH., et FISHER, PH., 1925. — Les Mollusques marins du Finistère. *Trav. Stat. Biol. de Roscoff*, fasc. 3, pp. 126-127.
- DAUTZENBERG, PH., 1927. — Mollusques (Océan Atlantique et Golfe de Gascogne). *Rés. Camp. Sci. Pr. Monaco*, fasc. LXXII (*Kellya*, *Montacuta*, *Lasaea*), pp. 298-300.
- DESHAYES, G.P., 1839-1858. — Traité de conchyliologie, Paris, 3 v., in-8°.
- DEROUX, G., 1960. — Formation régulière de mâles mûrs, de taille et d'organisation larvaire chez un Eulamellibranche commensal (*Montacuta phascolionis* Dautz.). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 250, n° 12, pp. 2.264-2.266.
- FAUVEL, P., 1914. — Sur la classification des Acoëtinés, IX<sup>e</sup> Congrès Int. de Zool., Monaco, 1913, pp. 468-473.
- FAUVEL, P., 1923. — Polychètes errantes, in *Faune de France*, t. 5, Paris, pp. 96-98.
- FISCHER, P., 1887. — Description d'une nouvelle espèce de *Kellia* des mers d'Europe. *Journ. Conch.*, XV, p. 194.
- FISCHER, P., 1887. — Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique, *Paris in-8°*.
- FOLIN (DE), L., et PÉRIER, L., 1867 à 1880. — Les fonds de la mer, I, II, III et IV. *Paris in-8°*.
- FOLIN (DE), L. et PÉRIER, L., 1878. — Notice sur les fonds de la mer. *Mém. Soc. Sc. Phys. et Nat. de Bordeaux*.
- FORBES, E., et HANLEY, S., 1855. — History of British Mollusca, and their Shells. *London*, 4 vol., in-8°.
- FRANC, A., 1960. — Classe des Bivalves in « Traité de Zoologie », de P.P. Grassé, *T.V. fasc. 2*, pp. 1845-2133.
- GARDNER, J., 1943. — Mollusca from the Miocene and Lower Miocene of Virginia and North Carolina. Part. I: Pelecypoda. *Prof. Pap. U.S. Geol. Surv. Washington*, 199-a, pp. 82-88.
- GLIBERT, M., 1945. — Faune malacologique du Miocène de la Belgique. *Mém. Mus. Hist. Nat. Belg.*, 103.
- GRAY, J.E., 1847. — List of the genera of recent Mollusca, *London in-8°*.

- HAAS, F., 1931-1955. — Bivalvia in *Bronns Tierreichs*, T. I, pp. 1-984; T. II, pp. 1-909.
- IREDALE, T., 1939. — Mollusca, Great Barrier Reef Exp. (1928-29). *Sc. Rep.* 5 et 6, pp. 209-425.
- JEFFREYS, J.G., 1863. — British Conchology, v. II, *London in-8°*.
- JEFFREYS, J.G., 1881. — On the Mollusca procured during the Lightning and Procupine Exped. Part. III. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 693-700.
- JÖRGENSEN, C.B., 1946. — Lamellibranchia, in "Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates". *Medd. f. Komm. f. Danm. Fisk. sér. Plankton*, B. 4, n° 1, pp. 290-292.
- KAUTSKY, F., 1939. — Die Erycinen des niederösterreichischen Miocen. *Ann. naturh. Mus. Wien*, 50, pp. 584-671.
- LAWS, C.R., 1944. — The Molluscan faunule at Pakaurangi Point Kaipara. *Trans. Proc. Roy. Soc. Nw. Z.*, 73, IV, pp. 297-312.
- LEBOUR, M.V., 1938. — Notes on the breeding of some lamellibranchs from Plymouth and their larvae. *Journ. Mar. Biol. Ass.*, v. 23, n° 1.
- LOCARD, A., 1882. — Prodrome de Malacologie française. 1 vol. in-8° Lyon-Paris, pp. 467-475.
- LOCARD, A., 1898. — Mollusques Testacés, t. II, in *Exped. sci. du Travailleur et du Talisman*, pp. 296-304.
- LOVEN, S., 1879. — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Mollusca Acephala Lamellibranchiata, *Stockholm in-8°*.
- LUDBROOK, N.H., 1954. — The Molluscan fauna of the Pliocene strata underlying the Adelaide Plains. Part. I. *Trans. Roy. Soc. S. Austr.*, n° 77, pp. 42-64.
- LUDBROOK, N.H., 1955. — The Molluscan fauna of the Pliocene strata underlying the Adelaide Plains Part. II, Pelecypoda. *Trans. Roy. Soc. S. Austr.*, n° 78, pp. 56-60.
- MONTAGU, G., 1803-1808. — Testacea Brittanica, 2 v. et 1 suppl. in-4°, *London*.
- MONTEROSATO (DE), A., 1879. — Enumerazione e Sinonimia. *Giorn. Sc. e Lett.*, v. XIV, p. 8.
- ODHNER, N., 1912. — Morphologische und phylogenetische Untersuchungen über die Nephridien der Lamellibranchien. *Zeitsch. Wiss. Zool.*, v. 100, pp. 287-391.
- ODHNER, N., 1914. — Notizen über die Fauna der Adria bei Rovigno. Beiträge zur Kenntniss der marinen Molluskenfauna von Rovigno in Istrien. *Zool. Anz. Bd* 94, n° 4.
- ODHNER, N., 1917. — Results of Dr. E. Mjoberg's Swedisch Sc. Exp. to Australia, 1910-1913. *Mollusca, K. Vetensk. Acad. Handl.* LII, n° 16.
- OLDFIELD, E., 1955. — Observations on the anatomy and mode of life of *Lasaea rubra* (Montagu) and *Turtonia minuta* (Fabricius). *Proc. Malac. Soc. London*, 31, pp. 226-249.
- OLDROYD, I.S., 1924. — Marine shells of Puget Sound and vicinity. *Publ. Puget Sound Biol. Stat.* IV.
- PAINLEVÉ, J., HAMON, G., et DEROUX, G., 1960. — "Leptonacés, Eulamellibranches commensaux." Film de 16 mm. Producteurs : *Station Biologique de Roscoff et Institut de Cinéma Scientifique*.
- PARIS, J., 1954. — Contribution à la connaissance de la «Zone Nord des Cannalots». *Vie et Milieu*, t. V, fasc. 4, pp. 469-512.
- PELSENEER, P., 1909. — Phylogénie des Lamellibranches commensaux. *Bull. Acad. Belg. (Sciences)*, pp. 1144-1150.
- PELSENEER, P., 1911. — Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga, partie anatomique. *Siboga Expedit. part. LIII a*.
- PELSENEER, P., 1912. — Mollusques parasites de Mollusques. *Zool. Jarhb. suppl. XV, 1*.
- PELSENEER, P., 1925. — Un Lamellibranche commensal de Lamellibranche et quelques autres Lamellibranches commensaux. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, t. IX, pp. 164-182.
- PELSENEER, P., 1935. — Essai d'Ethologie zoologique d'après l'étude des Mollusques. *Acad. Roy. Belge (Sciences)*, *Publ. Fond. A. de Potter*, n° 1, 662 pp.
- PÉRÈS, J.-M., 1937. — Sur trois espèces du genre *Montacuta* (Kellyidae), *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, fasc. 15, pp. 5-28.
- PÉREZ, CH., 1924. — Le complexe éthologique de la *Turritelle* et du *Phascolion strombi*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. XLIX, pp. 341-343.
- PÉREZ, CH., 1925. — Sur le complexe éthologique du *Phascolion strombi* (2<sup>e</sup> note). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. L, pp. 74-76.

- POPHAM, M.L., 1940. — The mantle cavity of some of the Erycinidae, Montacutidae and Galeommatidae with special reference to the ciliary mechanisms. *Jour. Mar. Biol. Ass.*, v. 24, pp. 549-587.
- RECLUZ, C.A., 1844. — Prodrome d'une monographie du genre Erycina, *Rev. Zool. Paris*, pp. 291-325.
- REES, C.B., 1950. — The identification and classification of lamellibranch larvae. *Hull. Bull. Mar. Ecology*, III, n° 19, pp. 73-104.
- SALISBURY, A.E., 1932. — On *Lepton squamosum* (Montagu) and *Montacuta ferruginea* (Montagu) and some other molluscs observed at the Salcombe estuary, Devon. *Proc. Malac. Soc.*, XX, pp. 100-103.
- SMITH, E.A., 1885. — Report on the lamellibranchiata. *Rep. Sci. Res. Expl. Voy. H.S.M. Challenger*, v. XIII, part. XXXV, pp. 1-341 (Leptonidae, pp. 201-208), 25 pl.
- STRAUSZ, L., et SZALAI, T., 1943. — A várpalotai filsó meditterán Kagylok. *Rel. Ann. Inst. Geol. Publ. Hungaric*, V, n° 3, pp. 112-154.
- THIELE, J., 1935. — Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Bd. II Iena, pp. 854-877.
- TURTON, V., 1922. — Conchylia Insularum Britannicum, Conchylia Dithyra Britan in-4° Exeter
- WINCKWORTH, R., 1923. — *Montacuta bidentata* (Mtg.). *Journ. Conch. Leeds*, 17, p. 86.
- WINCKWORTH, R., 1924. — *Lepton squamosum* (Mtg.). *Journ. Conch. Leeds*, 17, p. 158.
- WINCKWORTH, R., 1933. — Names of British Marin Mollusca. *Journ. Conch. London*, XIX, n° 10, pp. 211-252 et 334-338.
- WINCKWORTH, R., 1934. — Names of British Mollusca. *Journ. Conch. London*, XX, n° 1, pp. 9-15, et n° 2, pp. 51-53.
- WOODWARD, S.P., 1851. — Manual of the Mollusca, *London* in-8°, 3<sup>e</sup> édit. (1856). "Manuel de Conchyliologie", 2<sup>e</sup> édit. trad. Humber, Paris (1870).
- ZACHVATKINA, K.A., 1959. — Larves des Mollusques bivalves de la Mer Noire dans la région de Sébastopol. *Trav. Stat. Biol. Sébastopol*, t. XI, pp. 108-152.