

Louis GALLIEN. — Etude de deux Mollusques
Opisthobranches d'eau saumâtre.

Si la plupart des espèces de Gastéropodes Opisthobranches sont marines, il existe cependant quelques rares formes qui tendent à abandonner leur milieu originel, pour évoluer peu à peu vers le milieu terrestre en passant par des faciès biologiques intermédiaires.

C'est ainsi qu'en 1900 Dybowski a décrit sous le nom d'*Ancylodoris Baïkalensis* un petit Doridien vivant dans le lac Baïkal. De même *Embletonia pallida* Ald. et Hanck a été trouvé dans la baie de Kiel, et plus récemment dans le canal de Caen à la mer. Enfin, dans le groupe des Ascoglosses le genre *Alderia* Allman paraît propre aux vases salées (1) ainsi que *Limapontia depressa* Ald. et Hanck.

C'est la description, l'éthologie, les premiers stades du développement, la répartition géographique de ces deux dernières formes qui font l'objet de ce travail.

LE MILIEU : LES VASES SALÉES DE SALLENELLES

Le petit village de Sallenelles est situé sur la rive droite de l'embouchure de l'Orne, au sud de la vaste concavité que présente l'estuaire de cette rivière avant de s'ouvrir dans la Manche.

Au nord du village, et jusqu'au lit mineur de l'Orne, s'étend depuis le lieu dit « le Corps-de-Garde » au sud, jusqu'aux dunes de Merville au nord, c'est-à-dire sur une longueur de quatre kilomètres et une largeur de 800 à 1.000 mètres une formation spéciale bien connue

(1) Appelées encore : prés salés, marais salés et en Angleterre salt-marsh, saltings.

des Géologues, qui lui ont donné le nom d'*argile à Scrobiculaires* en raison de la présence dans cette argile de coquilles de ce Bivalve.

Ce dépôt qui s'effectue, soit dans les anses abritées du littoral, soit dans l'estuaire de certains cours d'eau, est constitué par une argile compacte, d'un gris bleuâtre à laquelle se mêle un peu de sable.

A Sallenelles, les courants marins dirigés W.-E. ont déterminé la formation d'une longue langue de dunes qui va de Ouistreham à la pointe du siège. Cette flèche de sable a forcé l'Orne, qui depuis Caen coulait sensiblement N.-S., à incliner son cours vers l'est avant de se diriger à nouveau vers le nord, pour se jeter dans la mer. La rivière décrit ainsi une courbe à grand rayon, que domine le village de Sallenelles.

La ligne de dunes préserve l'estuaire des influences du large, d'autre part celui-ci est abrité par la butte de Bavent à l'est, les coteaux Bathoniens au sud et à l'Ouest. Toutes les conditions nécessaires au dépôt de l'argile à Scrobiculaires sont ainsi réalisées. Massart (1908) a distingué deux grandes zones dans les vases salées. La première est la *Slikke* recouverte deux fois par jour à marée haute. La seconde qui n'est recouverte qu'aux marées de Syzygies et d'Equinoxes est le *Schorre*. La *Slikke* qui borde plus ou moins régulièrement ce dernier constitue une vaste étendue de vase nue, gluante, très peu consistante. On y trouve peu d'animaux : *Scrobicularia plana* da Costa, *Nereis diversicolor* O. F. Müller, *Corophium volutator* Pallas, de petites exemplaires de *Carcinus maenas* Pennant. Les végétaux y sont également rares : ils manquent totalement sur de vastes espaces et en d'autres n'ont pu s'établir que grâce à une Graminée : *Spartina glabra* Mühlb. variété *Townsendi* (Groves) Corb. et Chev. qui introduite

récemment à Sallenelles (1) s'y est développée d'une façon remarquable.

Contrairement à la Slikke le Schorre est relativement plus riche en espèces et en genres. C'est une véritable prairie dont la coloration générale, vert glauque ou grisâtre l'été, vert roux ou gris violacé l'hiver, est tout à fait caractéristique. Il y a là une douzaine d'espèce de Phanérogames. Le fond de la végétation est constitué par *Glyceria maritima* Wahlberg, qui peuple surtout les parties basses du marécage. Sur les bords des nombreux ruisseaux qui découpent en tous sens le Schorre, ainsi que dans les régions humides, vit en abondance *Obione portulacoïdes* Moq. A Sallenelles cette espèce couvre une grande étendue de terrain particulièrement au sud-ouest du marais salé. Au nord-est au contraire, c'est *Spartina Townsendi* qui est le plus dense. *Aster tripolium* L. existe lui aussi en grande abondance et un peu partout. Parmi les plantes communes je signalerai encore : *Glaux maritima* L., *Spergularia marginata* Bor., *Triglochin maritimum* L., *Cochlearia anglica* L., *Succeda maritima* L., *Plantago maritima* L., *Salicornia herbacea* L., *Statice limonium* L. Vers l'intérieur des terres apparaissent des halophytes spéciaux moins aptes à subir une immersion prolongée : *Beta maritima* L., *Juncus maritimus* L., *Agropyrum pungens* Roem. et Schult, *Artemisia maritima* L., *Scirpus maritimus* L., *Phragmites communis* Trin.

Parmi les Phanérogames et surtout dans les parties basses du Schorre existent de nombreuses Algues

(1) La première indication bibliographique qui se rapporte à cette localité paraît être due à P. Le Brun (1920) : la découverte de la plante remonterait à 1918 et aurait été faite par M. JANOWICZ. M. BUGNON (1920) à qui j'emprunte ces renseignements l'a récoltée pour la première fois le 9 août 1920.

comme *Enteromorpha intestinalis*, *Enteromorpha percusa* Ag., *Ulva clathrata* Ag., *Ulva lactuca* Le Jolis, *Bostrychia scorpioides* Gmelin.

Les animaux qui peuplent la Schorre sont plus nombreux que ne le laisseraient croire de prime abord les conditions biologiques d'un tel milieu.

J'en citerai seulement quelques-uns; en particulier ceux qui vivant en compagnie des *Alderia* et des *Limapontia* témoignent du caractère euryhalin des Opisthobranches de Sallenelles.

J'ai recueilli

Vers { Tubellariés.
Nématodes.

Crustacés { *Carcinus moenas* Pennant.
Sphaeroma rugicauda Leach.

Insectes { *Ochthebius punctatus* Steph.
(Coléoptères) { *Ochthebius marinus* Payk.

Mollusques : *Peringia ulvae* Pennant.

Poissons : *Gobius microps* Kroyer.

Les conditions de vie de ces animaux sont très spéciales. Si pendant l'hiver les dépressions du Schorre sont envahies par l'eau, dont la température est fort variable, l'été au contraire le sol est sec. D'autre part la concentration de l'eau peut se modifier notablement. Au moment des marées d'équinoxes elle est celle de l'eau de mer. Les pluies diminuent la concentration, tandis que sous l'action du soleil celle-ci augmente.

Telles sont les conditions générales du milieu dans lequel vivent les *Alderia* et les *Limapontia*. La station où je les ai trouvés correspond à une des nombreuses dépressions du marécage envahies temporairement par l'eau. Là, parmi les *Glyceria*, *Aster tripolium*, *Statice*

limonium, *Plantago maritima* stagnent des Algues vertes en particulier *Enteromorpha intestinalis*. Cette station se trouve à environ 300 mètres à l'ouest du village de Sallenelles à 30 mètres du chemin qui borde les laisses des plus hautes mers, par conséquent à 800 mètres de l'Orne et à 3 kilomètres de la mer.

Si j'ai insisté sur la description du milieu c'est afin de mettre en évidence la rapidité relative avec laquelle il peut se modifier, et de marin devenir terrestre, fait qui ne peut manquer d'entraîner de profonds changements dans la bionomie.

DESCRIPTION : PRINCIPAUX CARACTÈRES

1° *Alderia modesta*. — C'est à la suite d'un coup de filet heureux que je trouvai le 12 décembre 1927 un premier exemplaire d'*Alderia modesta*.

S'il me fut impossible d'en recueillir d'autres en employant cette méthode, par contre en ramassant des Algues, des tiges de *Glyceria* et en les étalant au laboratoire dans des cristallisoirs sous une légère couche d'eau, j'ai pu récolter le lendemain de chaque pêche un certain nombre d'individus de cette intéressante espèce. C'est ainsi que le 13 décembre, j'en ai isolé trois, puis six le 12 janvier (après une forte gelée) et un le 24 février.

Voici d'après l'étude sur le vivant les principaux caractères des *Alderia* de Sallenelles.

Taille : 8 à 10 millimètres de long, 3 à 4 millimètres de large.

Corps : Oblong, ovale. Région antérieure tronquée arrondie et légèrement déprimée en son centre.

Tête : Distincte, dépassant le pied, d'un vert plus sombre que celui du dos, légèrement déprimée en son

milieu, portant de chaque côté deux lobes céphaliques, arrondis, mobiles, bordés d'une tache blanche.

Dos : Arrondi, de couleur variable, chez certains individus, vert jaunâtre, moucheté de taches sombres d'un vert glauque, parties latérales d'un vert accentué ; chez d'autres individus presque décoloré, fauve, parsemé de taches plus sombres rousses ou verdâtres.

Cirres : Chez certains individus, verts dans la région antérieure, blancs en dessous et au sommet ; chez d'autres individus fauves ou roux verdâtre comme le reste du corps. Elliptiques, oblongs, ou claviformes. Leur taille va en augmentant d'avant en arrière et du pied vers le dos. Disposés suivant trois rangées longitudinales et six ou sept rangées transversales. Les derniers cirres dépassent un peu le pied lorsque l'animal rampe.

Anus : Postérieur, médio-dorsal.

Pied : Épais, jaunâtre, grossièrement quadrangulaire, plus ou moins relevé sur les bords.

Radula : Unisériée à 13-14 dents, les dents âgées sont caduques dans un sac ou asque.

Bulbe : Petit, présente une poche (asque) dans laquelle tombent les vieilles dents.

Pénis : Blanc, épais, long de 2 millimètres. Situé sur le côté droit du corps, en arrière du lobe céphalique.

D'après la structure du bulbe et la conformation de la radula, il est évident que cet Opisthobranchie appartient au sous-ordre des Ascoglosses, groupe créé par Bergh en 1876. D'autre part la diagnose que je viens de donner permet de rapporter ce Mollusque au genre *Alderia* Allmann 1844 (Famille des Hermœidae) dont les caractères sont mentionnés dans le bel ouvrage de Alder et Hancock (1845).

Les recherches bibliographiques auxquelles je me

suis livré semblent établir qu'à ce jour, 4 espèces d'*Alderia* ont été décrites :

- A. modesta* Loven 1844;
- A. scaldiana* Nyst 1855;
- A. Comosa* Costa 1866;
- A. Harvardiensis* Agassiz.

Les conditions de milieu dans lesquelles Allman a trouvé *A. modesta* correspondent presque exactement à celles où vit l'*Alderia* de Sallenelles.

Par ailleurs l'examen des planches que donnent Alder et Hancock, et surtout Eliot (1910) montrent que les *Alderia* de Sallenelles ressemblent en tout point à l'espèce qui fut décrite par Loven sous le nom d'*Alderia modesta*.

Dans une note malheureusement trop brève H. Nyst (1855) a proposé le nom d'*Alderia scaldiana* pour une espèce d'Ascoglosse trouvée sur la vase que les eaux de l'Escaut venaient d'abandonner. D'après cet auteur *A. scaldiana* diffère d'*A. modesta* par les caractères suivants : 1° sa couleur verte à l'état vivant au lieu de jaunâtre ; 2° les taches noirâtres qui occupent la partie supérieure du corps et se terminent postérieurement en une bande de même couleur ; 3° les branchies lamelleuses qui se recouvrent lorsque l'animal est hors de l'eau et qui sont disposées sur deux rangées au lieu d'une seule. La largeur de l'animal est de 6 à 7 millimètres.

Ces caractères que Nyst trouvait suffisants pour séparer *A. scaldiana* d'*A. modesta* le sont très peu à mon sens si l'on considère les échantillons de Sallenelles. En effet la couleur de ces *Alderia* est essentiellement variable ainsi que la disposition des taches noirâtres. J'ai pu observer tous les passages entre la

teinte verte et jaunâtre du corps. D'autre part si la taille des échantillons de l'Escaut est de 6 à 7 millimètres, distincte en cela des *Alderia* décrits par Loven et qui atteignent 12 millimètres, j'ai parmi mes échantillons tous les passages entre la taille de 8 mm. et celle de 12 mm. Le troisième caractère invoqué par Nyst est assez obscur car dans la description donnée par Alder et Hancock il n'est pas question de branchies disposées sur une rangée mais bien sur trois. Il est donc probable qu'*A. scaldiana* n'est qu'une forme d'*A. modesta*.

A. comosa qui fut décrit en 1866 par Costa d'après des échantillons très rares recueillis dans la baie de Naples apparaît lui aussi comme très voisin d'*Alderia modesta*. Les caractères invoqués par Costa sont :

- 1° La couleur verte des exemplaires de Naples ;
- 2° La longueur qui ne dépasse pas 8 millimètres ;
- 3° L'extrémité des cirres qui est blanche. On sait ce qu'il faut penser des deux premières objections. En ce qui concerne la troisième j'ai parmi les échantillons recueillis à Sallenelles des exemplaires dont l'extrémité des cirres est blanche et d'autres où cette coloration n'est pas visible.

D'après Eliot, *A. modesta* est une forme extrêmement variable et il est probable que le genre *Alderia* compte une seule bonne espèce. Voici d'ailleurs ce que cet auteur pense de la question :

« *A. comosa* is green, with numerous long cerata, and the anal papilla lies behind the pericardium. It must be regarded as very doubtful if *A. harvardiensis* is really distinct from *A. modesta*. It differs in being darker, in having fewer and smaller cerata, and if Gould's figure may be trusted, in the more angular shape of the head. But the description and the figure do not quite agree as to the disposition of the cerata, and the colour of *A. modesta* is very variable ».

Mais que les espèces d'*Alderia* considérées comme distinctes d'*Alderia modesta* le soient ou non, il semble bien que les exemplaires recueillis à Sallenelles ne puissent être rapportés qu'à l'espèce décrite par Loven.

R. Weill (1926) ayant observé des nématocystes chez *Hermœa bifida* Mont. qui appartient à la même famille qu'*Alderia modesta*, il était intéressant de rechercher ces éléments chez cette dernière espèce.

L'étude de coupes histologiques m'a montré l'absence totale de nématocystes. De plus je n'ai jamais trouvé à Sallenelles de Cœlentérés auxquels les *Alderia* auraient pu emprunter des nématocystes. D'ailleurs nous verrons plus loin qu'*Alderia modesta* est phytophage.

Il n'existe, ni orifice externe, ni nématocystes, ni canal cilié dans les cirres. En coupe transversale une papille est constituée :

1° D'un épithélium mince externe;

2° D'une gaine musculaire formée de fibres longitudinales dont le jeu provoque les mouvements des papilles;

3° De travées conjonctives internes qui émettent des ramifications sur lesquelles sont fixées de grosses cellules glandulaires.

2° *Limapontia depressa* : Ald. et Hanc. — Dans les dépressions du marais salé où vivent les *Alderia*, j'ai récolté une autre espèce d'Opisthobranchie Ascoglosse que je rapporte à *Limapontia depressa* Ald. et Hanck.

Voici d'après l'étude sur le vivant quels sont les principaux caractères de *L. depressa*.

Taille : La longueur est très variable, les plus petits exemplaires ont de 2 à 3 millimètres de longueur et les plus grands atteignent 6 à 7 millimètres. La dimension moyenne oscille entre 3 et 4 millimètres. La largeur

varie elle aussi suivant les individus et suivant que l'animal est retractoré ou en extension.

Corps : oblong, ovale, contractile, allongé lorsque l'animal rampe, terminé postérieurement en une pointe mousse, renflé dans la région médiane. Région antérieure tronquée, légèrement déprimée en son centre. Téguments noirs ou brun noirâtres, parsemés de taches blanches ou jaunâtres particulièrement abondantes dans la région postérieure et inférieure du corps.

Chez la plupart des individus l'une des taches jaunâtres est plus développée que les autres. Elle est située dans la région médio-dorsale, un peu en avant de l'anus. Les ramifications du foie sont très nettement visibles par transparence à travers le corps.

Tête : Arrondie en avant, légèrement déprimée en son centre, anguleuse sur les côtés. Les régions latérales se relèvent légèrement, pour former deux lobes céphaliques peu saillants qui portent les yeux. Ceux-ci sont situés au tiers postérieur d'une aire jaunâtre, allongée suivant le lobe céphalique. La région médiane de la tête est généralement plus sombre que les régions latérales. La tête débordé le pied en avant.

Dos : Arrondi, dépourvu de cirres, brun noirâtre.

Pied : Étroit, blanchâtre ou jaunâtre, laissant voir par transparence le tube digestif. Tronqué dans la région antérieure, se terminant en pointe postérieurement. Largement débordé par le corps même lorsque l'animal est en extension.

Orifices du corps : Anus subterminal, situé au fond d'une dépression arquée dont la concavité est tournée vers la partie postérieure du corps. Il existe en plus deux orifices antérieurs situés sur le côté droit du corps. Le premier, en forme de fente allongée, est placé

immédiatement sous l'œil : il sert à l'émission des pontes. Le second orifice, très apparent est situé un peu en avant de la région médiane du corps. A plusieurs reprises j'ai vu sortir par cet orifice de petites masses muqueuses.

Radula : Unisériée, à 14 dents, formée de deux branches ; l'une ascendante, l'autre descendante. A la base de la branche ascendante il existe un renflement volumineux constitué par l'ensemble des dents de remplacement. La taille de la radula varie suivant les individus. Ses dimensions moyennes sont les suivantes : branche ascendante 192 μ , branche descendante 140 μ , renflement formé par les dents de remplacement : 177 $\times$ 150 μ . Les dents sont sabatiformes non denticulées, mais plus ou moins sinueuses et sont longues d'environ 60 μ .

D'après l'ensemble des caractères ci-dessus mentionnés, il est facile de rapporter cet Opisthobranch au sous-ordre des Ascoglosses et plus particulièrement au genre *Limapontia* de la famille des *Limapontiadae*. Le genre *Limapontia* comprend deux espèces.

Limapontia capitata O. F. Müller (*Pontolimax capitata*, *Limapontia nigra* Johnston).

Limapontia depressa A. et H.

La première vit dans la zone de balancement des marées, alors que la seconde vit dans les eaux saumâtres. Par ailleurs les caractères sont sensiblement les mêmes puisque suivant Eliot (1910) « *L. depressa* differs from *L. nigra* in being larger, flatter and wider, and almost shows a commencement of wing like expansions as in *Elysia* ». Or, ce sont des caractères difficilement appréciables car parmi le lot de *Limapontia* que j'ai recueillis, la taille est extrêmement variable et change suivant la concentration du milieu en sel, les animaux vivant dans une eau presque douce, étant beaucoup plus turgescents que ceux mis dans de l'eau de mer.

Cependant, les caractères des *Limapontia* de Sallesnelles, leur habitat, l'examen de la planche donnée par Eliot me déterminent à rapporter ces Opisthobranches à *Limapontia depressa*.

ETHOLOGIE

1° *Homochromie*; *moyens de défense*. — Si la recherche des *Alderia* et des *Limapontia* offre certaines difficultés, cela tient à plusieurs causes. Outre leur petite taille et leur faible mobilité, ces deux Opisthobranches, en particulier *Alderia modesta*, sont homochromes avec le milieu dans lequel ils vivent. Cette homochromie jointe à leur forme plus ou moins globuleuse, les rend peu discernables parmi les algues vertes mêlées de tiges et de feuilles sèches d'une tonalité rousse ou jaunâtre. Les *Limapontia* dont la couleur brune semblerait moins protectrice sont cependant peu visibles lorsqu'ils rampent sur l'argile noirâtre du fond des dépressions.

La grande quantité de mucus qu'émettent ces Opisthobranches est, elle aussi, un moyen de défense. Ce fait avait frappé Allman qui dit en parlant des *Alderia* : « Their bodies were enveloped in an exceedingly abundant mucous secretion, which was poured out more copiously than I recollect to have witnessed in almost any other gasteropod (In Ald. et Hanc. I) » ; l'auteur pensait qu'il y avait probablement une relation entre cette grande quantité de mucus et la vie amphibie de ces animaux. Eliot (1910) n'a pas été sans remarquer cette particularité puisqu'il dit dans sa monographie d'*Alderia* : « The animal yields a quantity of mucus, has a strong sugar smell, and is sluggish in its motions (In Eliot Brit. Nud. Noll. II). »

Pour ma part j'ai pu observer chez *Limapontia depressa* le rôle protecteur de ce mucus. Un petit indi-

vidu de cette espèce se trouvait entouré par six Copépodes très actifs qui l'attaquaient violemment. L'animal émit alors par l'orifice droit du corps un certain nombre de petites masses muqueuses dans lesquelles il enroba en se roulant les Copépodes. Ceux-ci me semblèrent alors paralysés et incapables de bouger pendant quelques minutes comme si le produit émis par *Limapontia depressa*, outre son caractère adhésif était encore anesthésiant.

2° *Nourriture*. — Les avis des auteurs sont assez partagés sur le régime alimentaire des Opisthobranches en général. Alors que Ad. Dollfus et Vayssièr estiment qu'ils ont un régime herbivore, d'autres, en particulier Giard, soutiennent que ce sont surtout les Eponges, les Hydraires et les Bryozoaires qui deviennent la proie de ces Mollusques.

En ce qui concerne *Alderia modesta* et *Limapontia depressa* il semble que ces deux espèces sont strictement phytophages. En effet, j'ai élevé au laboratoire, les premiers pendant un mois, les seconds pendant trois, dans des cristallisoirs où la seule nourriture qui leur était offerte consistait en algues vertes. Ils venaient brouter ces algues dont la bordure était bientôt marquée par de nombreuses denticulations irrégulières. Cette observation est corroborée par le fait que les excréments qui se présentent sous forme de tubes muqueux longs de 5 millimètres à 1 centimètre ne contiennent que des débris d'algues.

3° *Mœurs et habitudes*. — Ces deux Mollusques qui paraissent bien spéciaux aux vases salées, vivent facilement en captivité puisque pendant plusieurs mois je les ai élevés dans des cristallisoirs.

Leurs habitudes semi-aquatiques sont remarquables. Fréquemment ils viennent à l'air pour ramper de longs

moments sur les parois du vase ou sur les frondes humides des algues vertes, après quoi ils retournent à l'eau.

J'ai réalisé à ce sujet l'expérience suivante : dans un cristalliseur contenant du coton humide et quelques filaments d'algues j'ai placé 10 *Limapontia depressa*. Ces animaux ont vécu normalement pendant un mois et se sont montrés assez actifs. La vie semi-marine d'*Alderia modesta* et de *Limapontia depressa* correspond à une euryhalinité remarquable. J'ai pu préciser ce degré d'euryhalinité par un certain nombre d'expériences effectuées sur *L. depressa* :

a) *Limapontia depressa* s'adapte parfaitement et immédiatement à l'eau de mer : j'ai placé 10 *Limapontia depressa* dans de l'eau de mer contenant 33 grammes de Cl Na par litre. Ces animaux se sont adaptés à ce milieu dans lequel ils ont vécu deux mois. Mais j'ai remarqué qu'ils présentaient une diminution de la turgescence ; de plus les téguments étaient devenus roux ou jaunâtres, presque transparents ;

b) *Limapontia depressa* peut vivre dans une eau notablement sursalée : ayant placé des *L. depressa* dans l'eau de mer j'ai augmenté progressivement la concentration de celle-ci en sel. Dans une eau contenant 43 grammes de Cl Na les *Limapontia* vivaient normalement ;

c) *Limapontia depressa* ne peut pas vivre dans l'eau douce : j'ai placé 10 *L. depressa* dans de l'eau douce pendant quelques minutes. Tout d'abord les animaux se montrent actifs, puis leurs tissus se gonflent considérablement et la mort survient bientôt. J'ai observé le même phénomène sur *Alderia modesta* ;

d) *Limapontia* ne peut vivre dans une eau contenant moins de 3 grammes de Cl Na par litre. Dans une eau

contenant 3 grammes de Cl Na par litre, *L. depressa* vit mais se montre peu actif. Dans une eau contenant 2,45 grammes par litre, beaucoup d'individus meurent. Dans de l'eau à 1,56 grammes par litre aucun individu ne s'adapte. Il semble donc que c'est entre 2 et 3 grammes de Cl Na par litre que se trouve le seuil de vie de *L. depressa* en eau saumâtre.

LA REPRODUCTION ET LES PREMIERS STADES DU DÉVELOPPEMENT

J'ai pu suivre au laboratoire sur des *Alderia* et des *Limapontia*, les différentes phases de l'accouplement et le début du développement larvaire. Mes observations complètent ou confirment celles que plusieurs auteurs, en particulier Hecht (1896) et Trinchese (1879) ont faites sur d'autres espèces d'Opisthobranches.

Accouplement

1° *A. modesta*. — Allman, lorsqu'il découvrit pour la première fois *A. modesta* pendant l'automne de 1842 signale qu'il trouva en même temps que les adultes les pontes « .. their ova were abundantly deposited in the usual gelatinous masses » (in Ald. et Hanc.). Pour ma part j'ai observé l'accouplement, que suit de près la ponte, chez des individus recueillis en janvier et février ce qui semblerait indiquer que ces animaux peuvent se reproduire pendant une grande partie de l'année.

L'accouplement chez *Alderia* se fait assez rapidement, après de courts préliminaires. Lorsque deux individus à maturité sexuelle se rencontrent, ils se frottent l'un à l'autre et se déplacent, en rampant, en arquant leurs corps ou en s'enlaçant de manière à amener leurs orifices génitaux en contact. L'un d'eux dévagine alors

son pénis et féconde le conjoint. Au bout de quelques minutes, les deux individus se séparent et reprennent leur marche, celui qui a rempli le rôle de mâle ne rentrant son pénis qu'au bout d'un temps parfois assez long.

L'accouplement s'accomplit sous l'eau, mais aussi hors de l'eau et se renouvelle plusieurs fois en quelques jours.

2° *Limapontia depressa*. — En raison de la faible taille de ces animaux, il m'a été plus difficile de suivre l'accouplement ; je n'ai pu notamment observer le pénis. La fécondation dure moins longtemps que chez *Alderia*, mais elle est précédée de préliminaires plus longs. Les deux *Limapontia* se touchent du mufle, passent en se frottant l'un contre l'autre, se rétractent ou se mettent en complète extension avant de s'accoupler. Chaque individu passe alors à la droite de l'autre et rampe de manière à s'accoler par le côté droit, celui des orifices génitaux. Il en résulte que chaque animal a l'extrémité céphalique dirigée vers l'extrémité caudale du voisin. Lorsque la fécondation est terminée chacun des conjoints reprend sa marche, mais ses orifices génitaux ne se referment pas immédiatement. C'est pendant la dernière semaine de février que les accouplements ont été les plus nombreux. Mais comme chez *Alderia* il semble que la période de maturité sexuelle soit assez longue puisque dès le début de janvier j'ai observé plusieurs pontes.

• Modes de ponte

1° *Alderia modesta*. — Après avoir agglutiné à l'aide de son mucus quelques détritiques et des débris d'algues qui se trouvent au fond des cristallisoirs, l'animal plonge, pendant une dizaine de minutes, son mufle

dans ce substratum, y fixe solidement l'extrémité du ruban de ponte et commence à le dérouler, ceci dure une vingtaine de minutes après quoi la ponte est terminée.

A propos d'*Alderia* je signalerai le cas des pontes multiples que Hecht (1896) avait déjà observées chez *Calma glaucoïdes* et qui pour lui indiquent, à juste titre, l'existence d'une certaine sociabilité chez les Opisthobranches. J'ai observé que si *A. modesta* émettait parfois des pontes séparées, il arrivait à plusieurs individus de venir fixer leurs œufs sur le substratum où leurs congénères avaient déjà fixé les leurs. De sorte que, finalement il pouvait y avoir cinq à six rubans de ponte réunis autour de la même masse de mucus.

Chacun des individus émet, en l'espace de quelques jours, plusieurs pontes, en général 2 ou 3. C'est ainsi que cinq *Alderia* ont donné 12 pontes.

2° *Limapontia depressa*. — Le mode de ponte chez *Limapontia depressa* est beaucoup moins compliqué et moins long que chez *Alderia*, il dure seulement quelques minutes. L'animal après avoir fixé sa ponte, soit contre la paroi du cristalliseur, soit de préférence dans les algues vertes, la déroule en quelques minutes et reprend sa marche.

Structure des pontes

1° *Alderia modesta*. — Les pontes, que j'ai étudiées sur le vivant, sont assez difficiles à observer, en raison de leur transparence. Elles sont blanches ou jaunâtres et ont la forme d'un cordon arqué, légèrement clavi-forme, dont la taille est essentiellement variable. La longueur maximum paraît être 2 centimètres, le plus souvent elle oscille entre 1 et 1,5 cm, les dernières pontes étant les plus petites et ne dépassant pas 4 à 5 m/m. La largeur oscille entre 2 et 3 m/m.

Les œufs sont enveloppés d'une gaine gélatineuse épaisse ; l'une des extrémités est fixée au substratum, l'autre est libre et arrondie ; la surface externe de cette gaine retient un certain nombre de particules solides qui gênent l'observation des œufs. Ceux-ci logés à l'intérieur de l'enveloppe muqueuse protectrice, sont disposés bout à bout en une ligne spirale, à l'intérieur du ruban de ponte. Si on sectionne une des extrémités de ce ruban il est facile de dérouler la spirale. La taille du ruban de ponte variable suivant les individus varie aussi suivant l'âge de la ponte. Au fur et à mesure que les œufs se développent, la gaine gélatineuse qui les enveloppe semble se gorger d'eau : son volume augmente notablement en même temps qu'elle devient plus hyaline. Finalement lorsque les embryons véligères vont sortir de leur coque, l'extrémité libre de la gaine muqueuse se liquéfie, les œufs sont libérés et les jeunes larves d'*Alderia* qui ont brisé leur coque nagent activement dans l'eau à l'aide des cils vibratils du voile.

2° *Limapontia depressa*. — La dimension des pontes est plus variable encore que chez *Alderia modesta* et est en rapport avec la taille essentiellement différente des individus. Les plus petits donnent des pontes elliptiques dont la longueur ne dépasse pas 2 m/m., alors que les plus grands fournissent des pontes atteignant 1 cm. de longueur, leur largeur étant environ 1 m/m.

Le cordon ovigère, jaune d'or a une section circulaire ; il est droit ou plus ou moins arqué. Tronqué à son extrémité libre, il est fixé aux algues ou aux parois des cristalloirs.

La gaine muqueuse entourant les œufs a une structure analogue à celle qui s'observe chez *A. modesta*.

Elle aussi englue un certain nombre de particules solides mais elle ne paraît pas augmenter de taille avec l'âge de la ponte.

Les premiers stades du développement
d'après l'étude sur le vivant :

1° *Alderia modesta*. — Les œufs situés dans la gaine muqueuse ont une forme ellipsoïdale. Leur taille n'est pas absolument constante, elle varie légèrement suivant les pontes, entre 140 μ et 200 μ .

Quelques heures après la ponte, la première division de segmentation se produit : le lendemain il est facile d'observer le stade à quatre blastomères. La segmentation se poursuit activement et le soir du second jour de nombreux blastomères se sont déjà constitués. Cette segmentation est inégale mais il y a peu de différence entre la taille des macromères et celle des micromères.

Le stade blastula est très court, bientôt la gastrula se forme par embolie. Cette gastrula vue par-dessus a une forme grossièrement quadrangulaire, le blastopore est constitué par une fente allongée parallèlement aux côtés de la gastrula. Peu à peu le blastopore s'arrondit et reste ouvert. Les bords s'invaginent alors pour former le début de l'œsophage. Celui-ci est bien visible par transparence à travers le corps de l'embryon. Ces transformations exigent deux jours.

A ce moment, au niveau du blastopore, et dans un plan perpendiculaire au plan de symétrie de la fente blastoporique, des cils apparaissent. La larve prend ainsi les caractères d'une trochosphère et commence à tourner lentement dans l'œuf. Les cellules ciliées vont donner le voile. Celui-ci commence à se différencier le neuvième jour par deux expansions épaisses qui entourent le blastopore. En même temps devant celui-ci.

et un peu au-dessus, un épaississement prend naissance, c'est l'ébauche du pied. Dès lors la larve véligère présente ses éléments principaux ; par la suite ceux-ci vont se développer et la forme de l'embryon changer.

Globuleux et aplati tout d'abord dorso-ventralement (si l'on convient d'appeler face ventrale, celle du pied) il s'allonge, s'étrangle légèrement sous le voile et le pied, et se comprime peu à peu latéralement. Lorsque la larve véligère est sur le point de briser la coque de l'œuf, son corps paraît formé de deux parties. Une région inférieure en forme de sac où se différencient un certain nombre d'organes, et une région supérieure plus large constituée par les deux lobes du voile et par le pied. Pendant que ces transformations s'effectuent la taille de l'embryon augmente jusqu'à emplir complètement la coque. J'ai noté que, pour un œuf dont les dimensions étaient $200 \times 152 \mu$ l'embryon mesurait au moment où il allait éclore : $196 \times 140 \mu$.

En même temps la coloration de la larve se modifie. Elle était d'un jaune clair au début. Peu à peu elle s'obscurcit. Des corpuscules verts apparaissent dans certaines cellules. De très bonne heure l'orifice buccal se colore en noir par des pigments ainsi que le début de l'œsophage, et le pied. Cette pigmentation rend difficile l'étude des organes par transparence.

Au fur et à mesure que l'embryon modifie ainsi sa morphologie externe, différents organes prennent naissance à l'intérieur de son corps. C'est ainsi que dès le neuvième jour il est facile d'observer, au niveau du pied, de part et d'autre de la bouche deux taches claires arrondies qui correspondent aux ébauches des statocystes.

A partir du onzième jour, le sac qui est appendu sous le voile et le pied, commence à s'organiser. Trois régions

se différencient. Si l'on suppose la larve placée sur le dos, il est facile d'observer : à droite un premier bourgeon volumineux constitué par de grandes cellules qui circonscrivent une cavité. Cette poche correspond à ce que Trinchese appelle le grand diverticule. Au centre, un lobe, qui d'abord petit, s'agrandit peu à peu. Dès la 12^e journée, j'ai pu y observer un corpuscule noir continuellement en mouvement par suite des pulsations rapides. Cette région médiane constitue l'estomac de l'embryon. Enfin, à gauche, deux petits lobes se différencient ; ils sont formés de petites cellules et constituent la région du petit diverticule de Trinchese.

Lorsqu'on observe latéralement l'embryon pendant les 11^e et 12^e jours on peut voir, sous le pied, le grand diverticule. Dorsalement, entre la base du voile et la région stomacale, il semble se produire un décollement entre la surface externe du corps de l'embryon et l'intérieur. C'est dans la cavité ainsi délimitée que se différenciera l'intestin postérieur. Cet intestin postérieur aboutit à l'anus situé à la base du voile, il est maintenu en place par trois tractus très fins qui le relient à la paroi externe du corps. A ce stade la larve rappelle de près la figure que donne Trinchese de *Berghia coerulescens* (1). Mais cette cavité postérieure semble être transitoire. A partir d'un stade plus âgé (17^e jour) je ne l'ai plus observée. Il est probable que la membrane externe s'accolle contre l'intestin pendant que les tractus disparaissent.

Jusqu'au moment où il quittera la coque de l'œuf, l'embryon ne modifiera guère sa structure. Le développement sera simplement marqué par une accentuation

(1) Trinchese : p. 141, pl. LXXVIII, 4-5.

des trois lobes qui seront de plus en plus différenciés. L'estomac s'organise et finalement il a l'aspect d'une vaste poche, aux parois épaisses, animée de pulsations rythmiques.

Lorsque ce développement interne est achevé, le voile et le pied auront acquis leur structure définitive. Celui-ci prend un grand développement; pour une larve dont les dimensions étaient $196 \times 140 \mu$ le pied mesurait 115μ de long et 90μ de large. Il a grossièrement la forme d'un trapèze dont la grande base correspond à l'insertion sur le corps. Il présente sur son bord libre des cils courts différents de ceux du *velum*. Ces cils sont animés d'un mouvement très actif. Enfin le pied est mobile; il se redresse et s'abaisse grâce à l'action de deux muscles qui ont une insertion unique dans la partie postérieure médio-dorsale du corps.

Le voile, qui avait au début de son développement la forme d'un fer à cheval, se divise bientôt et donne deux couronnes ciliées situées de part et d'autre de la bouche. Ces couronnes très développées, arrondies, contractiles, constituent une sorte de cupule à rebord épais, sur laquelle sont implantés les cils. Ceux-ci sont longs, sauf dans la région du voile qui se trouve près de la bouche. Ces cils sont animés de mouvements variables. A l'état de repos ils sont rabattus vers le centre de la cupule. Lorsque l'animal se déplace dans la coque de l'œuf et plus tard dans l'eau, ils peuvent ou se rabattre vers l'extérieur et, par un mouvement simultanée de haut en bas très actif, faire avancer la larve, ou bien s'abaisser successivement de haut en bas de manière à constituer une sorte de membrane ondulante qui fait avancer et tourner l'animal sur lui-même, ou encore se rassembler par groupes de quatre ou cinq de manière à constituer des flammes vibratiles qui se déplacent

dans le sens des aiguilles d'une montre et dont le but paraît être d'amener vers la bouche des particules nutritives.

Quand la larve a réalisé complètement le stade véligère, elle emplit alors totalement la coque de l'œuf dans laquelle elle se montre très active. A ce moment, par le jeu combiné des cils vibratils et des contractions du pied, elle finit par faire éclater suivant une ligne régulière, la région de la coque sous laquelle se trouve le voile. Celui-ci passe alors à l'extérieur, le reste du corps reste protégé; les cils vibratils battent activement et leur mouvement entraîne l'animal, tout d'abord dans la gaine gélatineuse qui se liquéfie, ensuite dans l'eau. Ceci se passe le treizième jour après la ponte.

Les larves véligères après avoir nagé quelques heures au sein de l'eau se rassemblent en groupes, à la surface, où l'aspect argenté de leur coque permet de les reconnaître. Elles tournent là en rond, à l'aide de leurs couronnes ciliées, certaines abandonnant momentanément la surface pour y revenir peu après.

Au vingtième jour après la ponte, la larve véligère se libère complètement de la coque de l'œuf. Après avoir abandonné celle-ci à la surface de l'eau, le jeune embryon gagne le fond des cristallisoirs pour y poursuivre son évolution. Malheureusement cette métamorphose entraîne une très forte mortalité des larves.

Dans la dernière phase qu'il m'a été possible d'observer, le voile très développé s'était gaudronné et relevé vers la face dorsale; le pied l'avait amené dans cette position en se redressant fortement pour venir s'appliquer contre lui. La bouche était ainsi au centre d'un entonnoir profond, constitué par les deux lobes du voile et le pied. L'étranglement qui séparait cet entonnoir du reste du corps s'était accentué. Les diver-

ticules et l'estomac étaient encore nettement visibles, les pulsations de celui-ci continuant à créer un mouvement de brassage.

A partir de ce moment je n'ai pu continuer mes observations, toutes les larves étant mortes.

Avant de terminer ce chapitre, je dirai quelques mots de la coque de l'œuf. Elle est très fragile, le poids d'une lamelle suffit à la faire éclater. Lorsque la larve végilère va sortir, elle fait éclater cette coquille, suivant une ligne régulière. La coque montre des bandes transversales alternativement sombres et claires.

Ce qu'il y a d'intéressant à retenir dans le développement d'*A. modesta*, c'est l'existence d'une larve véligère libre. On serait en droit de s'attendre, chez cette espèce, en raison de son mode de vie, à l'existence d'un développement condensé, dans lequel le stade pélagique qui caractérise les Opisthobranches serait passé. Il n'en est rien et *A. modesta* a conservé la forme larvaire de ses alliés marins.

2° *Limapontia depressa*. — Le développement de *Limapontia depressa*, qui semble très particulier, est difficile à observer sur le vivant en raison de l'opacité des pontes. Les premiers stades sont sensiblement les mêmes que ceux d'*Alderia modesta*, mais ils sont franchis beaucoup plus rapidement que chez cette dernière espèce.

Les œufs ont une forme ellipsoïdale; leurs dimensions sont $160 \times 140 \mu$; ces chiffres étant d'ailleurs légèrement variables.

Les premières divisions de segmentations de l'œuf se produisent rapidement. C'est ainsi que dans une ponte émise un samedi j'ai pu dès le lundi suivant observer le stade morula. Cette morula tout d'abord globuleuse ne tarde pas à s'aplatir pour prendre peu à peu la forme

d'un disque dont le diamètre mesure environ $85\ \mu$ et l'épaisseur $50\ \mu$. En même temps que cet aplatissement se produit, les stades blastula et gastrula s'indiquent et le quatrième jour la larve prend l'aspect d'une trochosphère : deux touffes de cils apparaissent, qui la font tourner dans sa coque. A ce moment deux grosses vésicules (vésicules directrices de Trinchese) prennent naissance sur le côté du corps de l'embryon.

Dans le courant de la cinquième journée la larve véligère commence à s'ébaucher : trois lobes apparaissent de chaque côté du blastopore, deux d'entre eux constituent l'ébauche du voile et acquièrent des cils, le troisième donnera le pied. Dans les jours qui suivent, la larve véligère, continue de s'organiser. Les vésicules directrices ont été rejetées et flottent dans le liquide que contient la coque de l'œuf. L'embryon développe peu à peu son voile, son pied, ainsi que ses organes internes. Le voile est petit, bien moins développé que chez *A. modesta* ; le pied prend des cils et remue lentement de bas en haut. A sa base il est facile d'observer deux statocystes. Le corps de la larve est comprimé latéralement et on retrouve les trois grands lobes observés chez *A. modesta* : estomac, petit et grand diverticule.

Si jusqu'à ce moment le développement de *L. depressa* s'est effectué d'une manière identique à celui d'*A. modesta* il n'en est plus de même à partir du quinzième jour.

A ce moment, la larve véligère a acquis sa structure définitive, mais au lieu de se montrer active comme cela se passe chez *Alderia modesta*, elle semble au contraire engourdie et ne remue que faiblement.

De plus les pontes fixées sur le substratum sont entourées peu à peu de détritits qui masquent bientôt

les œufs complètement. Il est facile d'observer alors, au fond du cristalliseur, un certain nombre de petites masses ovoïdes. Au sein de chacune d'elles se trouve une ponte. Le réseau formé par les algues et les détritiques constitue un véritable feutrage, paraissant susceptible de remplir un rôle protecteur en maintenant les œufs dans un milieu humide lorsque les dépressions du Schorre s'assèchent. Il faut voir là une adaptation particulière à la vie en eau saumâtre.

Mais les pontes ne demeurent pas indéfiniment dans cet état de vie ralentie. Au bout d'un temps variable qui oscille entre trois semaines et un mois, on voit les petites masses contenant les œufs se gonfler. Le mucus des pontes se gorge d'eau et finit par se liquéfier en un point. A ce moment les embryons se montrent de nouveau actifs et bientôt, grâce aux cils de leur voile, ils font éclater la coque de l'œuf suivant une ligne régulière en forme de demi-cercle. Immédiatement après les larves quittent définitivement la coquille et nagent librement dans l'eau. Il est bon de remarquer que, contrairement à ce qui existe chez *Alderia modesta*, les larves de *Limapontia depressa* n'entraînent pas momentanément la coque de l'œuf.

De même que chez *Alderia modesta*, à partir du moment où la larve est libre, je n'ai pu suivre son développement.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

1° *Alderia modesta*. — Cette espèce fut trouvée en 1844 par Allman dans un marais salé près de Skibberen (Comté de Cork). En 1844 Loven avait également eu l'occasion de la recueillir. En 1850 M. Moggridge et M. Spence Bate ont signalé sa présence dans le Loughor Marsh près de Swansea « in the centre of a ditch made

brakish by the occasional admission of sea water » : M. W. I. Beaumont a remis à Eliot plusieurs spécimens de cette forme intéressante, étiquetés « Ardfry County Galway, May 1904 ». Enfin *A. modesta* a été recueilli par A. Luther (1902) et K. M. Levander (1914) dans les eaux dessalées du Golfe de Finlande.

Jusqu'à présent à ma connaissance, le genre *Alderia* n'est pas connu des côtes de France : il n'est pas signalé dans les listes d'Opisthobranches données par Giard (Wimereux), Hecht (Roscoff), Labbé (Le Croisic), Cuénot (Arcachon), Pruvot-Fol (Banyuls), Vayssière (Marseille).

2° *Limapontia depressa*. — Cette espèce fut décrite par Alder et Hancock qui l'avaient recueillie en eau saumâtre parmi les Conferves près de Sunderland et de Swansea. D'après Eliot, elle ne paraissait pas, au moins jusqu'en 1910, avoir été retrouvée. Mes recherches bibliographiques ne peuvent que confirmer cette assertion.

Limapontia depressa serait donc également une forme nouvelle pour les côtes de France.

Laboratoire de Zoologie
de la Faculté des Sciences de Caen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1845. ALDER et HANCOCK. — A monograph of the British nudibranchiate Mollusca.
1920. BUGNON. — Contributions à la connaissance de la flore de Normandie : Observations faites en 1920. *Bull. Soc. Linn. Norm.*, sér. 7, t. III.
- 1864-69. COSTA. — Divers mémoires in : *Annuario del Museo Zool. della R. Università di Napoli*.
1900. DYBOWSKI. — Beschreibung einer Hinterkiemer Schnecke aus dem Baïkal-See. *Nach. deutsch. malakozool. Ges. Jahrg.*, 32, p. 143.

1910. ELIOT. — British Nudibranchiate, t. II.
1896. HECHT. — Contribution à l'étude des Nudibranches.
Thèse, Paris.
1914. LEVANDER. — Om förekomsten af *Alderia modesta*
(Loven) i Finska viken. *Meddel. Soc. Fauna flora
fennica*, haft 40, p. 51.
- LOVEN. — Index *Molluscorum Scandinaviae*.
1902. LUTHER. — Ueber das vorkommen von *Alderia modesta*,
bei Helsingfors. *Meddel. Soc. Fauna Flora fennica*,
haft 28 B, p. 41.
1908. MASSART. — Essai de géographie botanique des districts
littoraux et alluviaux de la Belgique. *Recueil de
l'Institut botanique Léo Errera*, t. VII, Bruxelles.
1855. NYST. — Description succincte d'un nouveau Mollusque
marin des rives de l'Escaut. *Bull. Acad. Roy. Belg.*,
t. XXII, p. 435.
- 1877-79. TRINCHESE. — Aeolidiadae e famiglie affini del porto
di Genova, t. I, II.
1926. WEILL. — Le problème des Cleptocnides. Les nématocystes de *Hermea bifida* Mont. *C. R. Ac. Sc.*,
t. CLXXXIII, p. 154.
-