

Quelques observations sur le développement des macromères vitellins et l'ébauche de l'intestin postérieur de *Nucella lapillus* L. (Gastropoda, Prosobranchia, Stenoglossa)

Renate Stöckmann-Bosbach et Pio Fioroni

Lehrstuhl für spezielle Zoologie, Zoologisches Institut, Hüfferstr. 1, D-4400 Münster

Résumé : Le développement des macromères vitellins et de l'ébauche de l'intestin postérieur pendant les jeunes phases postgastrulaires de *Nucella lapillus* est décrit.

Le plus grand des quatre macromères persiste comme macromère vitellin 4D jusqu'après le stade d'ingurgitation ; puis il se réduit progressivement avec une dégénération nucléaire. Les trois autres macromères fournissent des cellules de l'intestin moyen. Les macromères vitellins sont interprétés comme des réservoirs transitoires du protolécithe stocké en faveur de la résorption plus urgente des matières nutritives extra-embryonnaires. Le macromère 4D joue probablement un rôle inductif pour la différenciation de la glande coquillière. Malgré le grand chargement de l'intestin par des œufs nutritifs, l'intestin postérieur se déplace tôt en liaison avec la torsion. Il n'a pas une origine purement endodermique, parce qu'il s'ouvre, lors de la formation de l'anūs, dans une petite invagination ectodermique proctodéale.

Abstract : The development of the yolk macromeres and the rudiment of the hindgut during the early postgastrular development of *Nucella lapillus* is described.

Amongst the four inequal macromeres, the greatest persists as macromere 4D till after the ingurgitation stage and degenerates then successively, accompanied by a desintegration of the nucleus. The remaining three macromeres participate on the formation of the cells of the midgut. The yolk macromeres are interpreted as transitoric stores of protoleciith (= own yolk) which allow the urgent resorption of the extraembryonic nutrients. The macromere 4D has a transitoric state and nevertheless probably an inductive role for the differentiation of the shell gland. In spite of the great charge of the intestine by food eggs, the hindgut is displaced early in connection with the torsion ; it has not an entirely entodermal origin, because it opens during the formation of the anus into a little ectodermal invagination.

INTRODUCTION

Nos connaissances sur le développement des Prosobranches riches en matières nutritives se sont élargies considérablement depuis les années 1960 (voir les résumés de Fioroni & Schmekel, 1976 et Fioroni, 1982 a). Maintenant, de nombreux types d'ontogenèses caractérisés par des œufs nutritifs ou des albumines et avec des modalités de résorption très différentes sont connus pour un grand nombre d'espèces.

Il faut signaler d'autre part que très peu d'espèces sont vraiment étudiées d'une manière suffisamment détaillée. On connaît un assez grand nombre de formes dotées d'une nutrition par albumines et — parmi les espèces avec des œufs nutritifs — p. ex. *Buccinum undatum* (Giese, 1978), qui est caractérisé par un retard modéré du développement.

Ainsi, nous avons commencé de décrire l'ontogenèse de *Nucella lapillus* sous forme d'une table de développement détaillée (Stöckmann, 1985). Cette espèce démontre un stade d'ingurgitation extrêmement retardé. Ces recherches ont pour but d'approfondir les connaissances obtenues par Pelseneer (1911), Portmann (1925) et Fioroni (1966) parmi d'autres.

Le présent travail envisage deux aspects discutés depuis longtemps, à savoir le destin des macromères vitellins (cf. discussion) et la première ébauche endodermique de l'intestin postérieur et son percement dans l'ectoderme.

MÉTHODES

Après l'ouverture des oothèques, les embryons des différents stades ont été étudiés d'abord toujours à l'état vivant, en partie sous l'influence de colorants vitaux (bleu de méthylène, bleu de crésyl brillant etc.).

Techniques histologiques : fixation : Bouin ; colorations : hémalum (avec éosine ou chromotrop 2R), Azan, Halmi, Giemsa et d'autres.

Techniques pour des coupes semi-fines : fixation : glutaraldéhyde à 2,5 % dans un tampon caccodylate (0,1 M ; pH 7,4-7,9 (700 ou 900 mosmol)) et postfixation avec de l'acide osmique à 2 % (même tampon ; 1000 mosmol) pendant une heure. Les coupes semi-fines ont été faites à l'aide d'un Ultracut Reichert (prêt de la DFG).

Toutes les figures de ce travail ont été dessinées à partir de microphotographies des coupes individuelles ou sont le produit d'une combinaison de plusieurs coupes.

RÉSULTATS

La structure générale des différents stades est illustrée par les figures 1 - 6 ; elle est donc rappelée seulement d'une manière très générale.

STADE POSTGASTRULAIRE (Fig. 1).

Germe de forme ovoïde, ébauche de la glande coquillière (avec un épithélium haut et prismatique), stomodéum percé dans l'intestin moyen.

Les quatre macromères vitellins se distinguent par leur taille et leur forme ; le macromère 4D est le plus grand. Ils remplissent presque complètement l'intérieur de l'embryon et s'étalent largement dans la région céphalique.

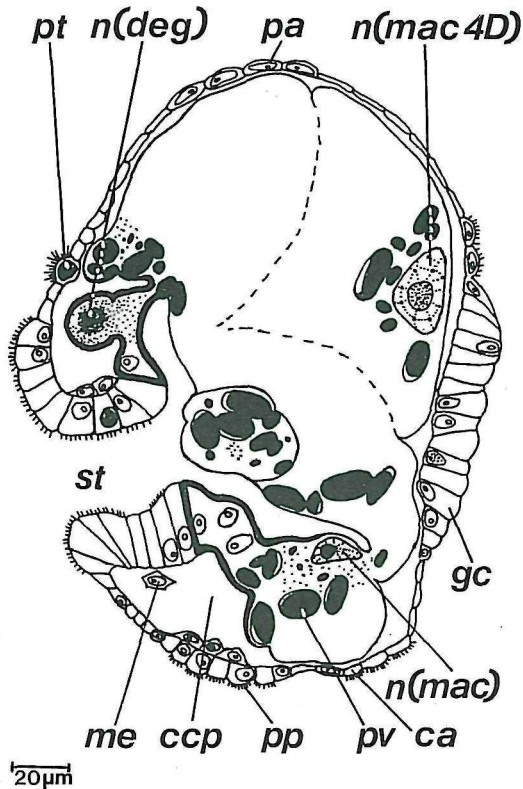


Fig. 1 - Stade postgastrulaire (section sagittale médiane).

Les grands noyaux physiologiquement actifs (Hoffmann, 1902) montrent — comme les macromères de beaucoup d'autres espèces de Prosobranches — seulement un nucléole qui est cependant géant. La coloration histologique du macromère 4D est — comme chez *Fusus* (comp. Portmann, 1955 ; Fioroni-Portmann, 1968) — plus faible que chez les noyaux des autres macromères. Le noyau est situé à la périphérie du macromère 4D et dirigé vers l'ectoderme ; il se trouve donc directement sous l'ébauche de la glande coquillière (cf. discussion).

Latéralement, les macromères sont en contact avec les cellules encore peu nombreuses de l'ébauche de l'intestin moyen (avec peu de cellules dépourvues de vitellus), qui s'étendent vers l'ébauche ectodermique de l'intestin antérieur. La cavité de l'intestin moyen est une fente plate.

L'ébauche de l'intestin postérieur ne se distingue pas encore clairement ; mais la future région anale est déjà marquée dans l'ectoderme par un faible épaissement en forme de placode.

PRÉVÉLIGÈRE JEUNE

Asymétrie faible du germe, ébauches du vélum, des reins larvaires ectodermiques, en forme de lentille (Fioroni *et al.*, 1985) et des statocystes, en forme de placodes ; cellules tégumentaires vacuolisées avec résorption périphérique des albumines (Scheidegger & Fioroni, 1983).

Le nombre des cellules de l'intestin moyen a augmenté par incorporation des cellules détachées des macromères 4A-C qui montrent déjà une taille réduite. Le contenu en vitellus de ces cellules endodermiques est faible ou absent dans la future région de l'estomac qui est en contact avec le stomodéum. Contrairement à ses partenaires, qui forment cependant avec lui la paroi dorso-postérieure de l'intestin, le macromère 4D est bloqué et ne subit plus de divisions cellulaires.

Quelques cellules prismatiques à grands noyaux, situées dans les parties postéroventrales et médianes de l'épithélium de l'intestin moyen, correspondent à la première ébauche de l'intestin postérieur. Elles contiennent encore des petits grains vitellins et sont proches de l'épaississement de la plaque cellulaire anale ectodermique qui a été observée déjà par Pelseneer (1911).

PRÉVÉLIGÈRE ÂGÉE (Fig. 2)

Asymétrie du germe renforcée ; invagination de la glande coquillière et des statocystes, début de la flexion ventrale, intestin antérieur divisé dans la région buccale et l'oesophage avec l'ébauche de la poche radulaire.

Pratiquement tout le vitellus propre (= protolécithe) est maintenant concentré dans le grand macromère 4D situé toujours sous la glande coquillière. Les cellules de l'intestin moyen, qui se sont multipliées par des divisions supplémentaires, possèdent encore du vitellus dans les parties caudales alors qu'elles sont dépourvues de vitellus dans les parties antérieures de l'intestin.

Des cellules hautes en forme de colonnes forment maintenant l'ébauche évaginée de l'intestin postérieur, qui est donc établi déjà avant le commencement de la torsion. Elle se trouve dans la partie médioventrale, légèrement à gauche de la ligne médiane, et se dirige postérieurement. La connexion vers l'intestin moyen est large ; la pointe terminale de la courte évagination de l'intestin postérieur atteint les cellules anales.

STADE D'INGURGITATION INTRACAPSULAIRE (Fig. 3, 4)

Germe en forme de sac ; arrêt temporaire du développement provoqué par une intense ingurgitation pérurale des œufs nutritifs ; évagination de la glande coquillière, statocystes en forme de vésicules.

Le stomodéum est extrêmement large en fonction de l'ingurgitation des œufs nourriciers. Les premiers œufs nutritifs se trouvent dans la vaste cavité spacieuse de l'intestin moyen ; leur nombre augmente successivement par l'ingurgitation très intense.

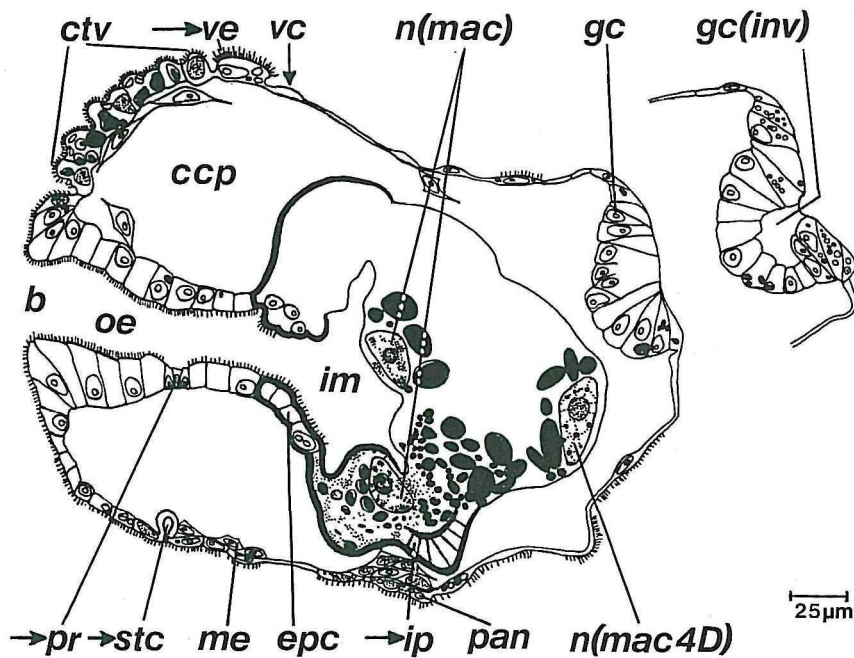


Fig. 2 - Prévéligrèe avancée (section sagittale médiane), à la droite section de la glande coquillière invaginée.

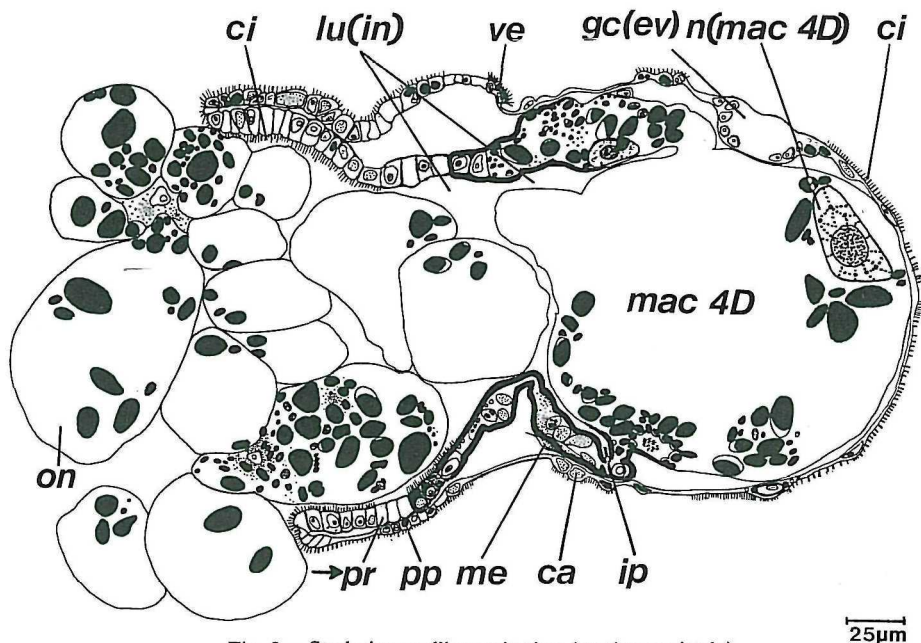


Fig. 3 - Stade jeune d'ingurgitation (section sagittale).

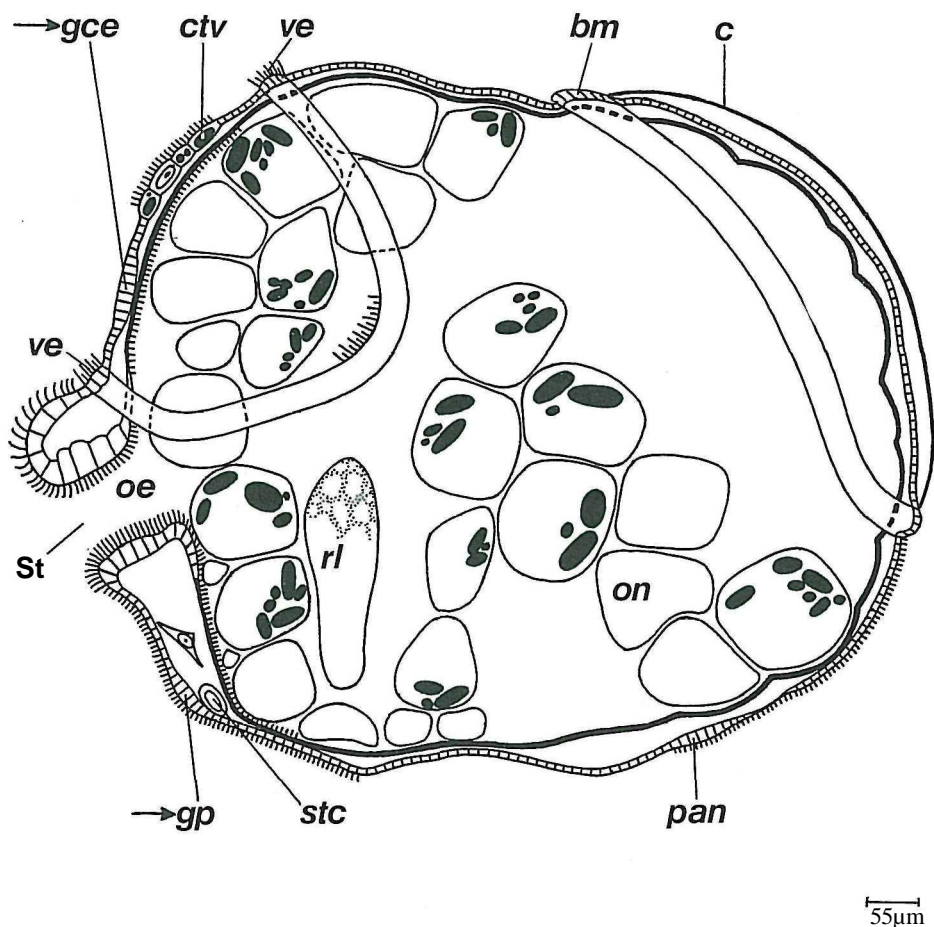


Fig. 4 - Stade à la fin de l'ingurgitation (vue latérale).

L'épithélium de l'intestin moyen se transforme en une "membrane" très mince. Le macromère vitellin 4D a diminué en volume et est transféré légèrement en direction ventrale ; il forme maintenant une véritable "lentille vitelline" (cf. discussion).

A cause de l'arrêt temporaire de tous les processus de différenciation, la situation de l'intestin postérieur n'a pas changé.

JEUNE VÉLIGÈRE APRÈS LA FIN DE L'INGURGITATION DES ŒUFS NUTRITIFS (Fig. 5, 6)

La différenciation de tous les organes reprend. Elle est combinée avec la torsion en deux phases qui est due surtout à une croissance inégale ; derrière le pli du manteau avec une cavité palléale encore petite, la coquille forme un protoconch patelliforme.

Des substances vitellines sont entassées dans l'épithélium de l'intestin moyen qui se transforme donc histologiquement ; elles démontrent l'initiation de la résorption des œufs nutritifs entassés.

On voit maintenant les ébauches de la glande digestive qui possèdent des noyaux avec deux nucléoles et dans leur plasma des vacuoles vitellines.

Le macromère vitellin 4D est très réduit en volume ; son noyau montre des signes de dégénérescence comme la vacuolisation du contenu nucléaire et du nucléole ainsi qu'une condensation de la chromatine. Contrairement à divers autres Prosobranches (cf. discussion), le macromère 4D de *Nucella* reste sans une augmentation supplémentaire des noyaux.

En liaison avec la torsion, le macromère passe vers le côté droit ou, par rapport aux ébauches de l'estomac et de l'intestin postérieur, dans une position médio-dorsale.

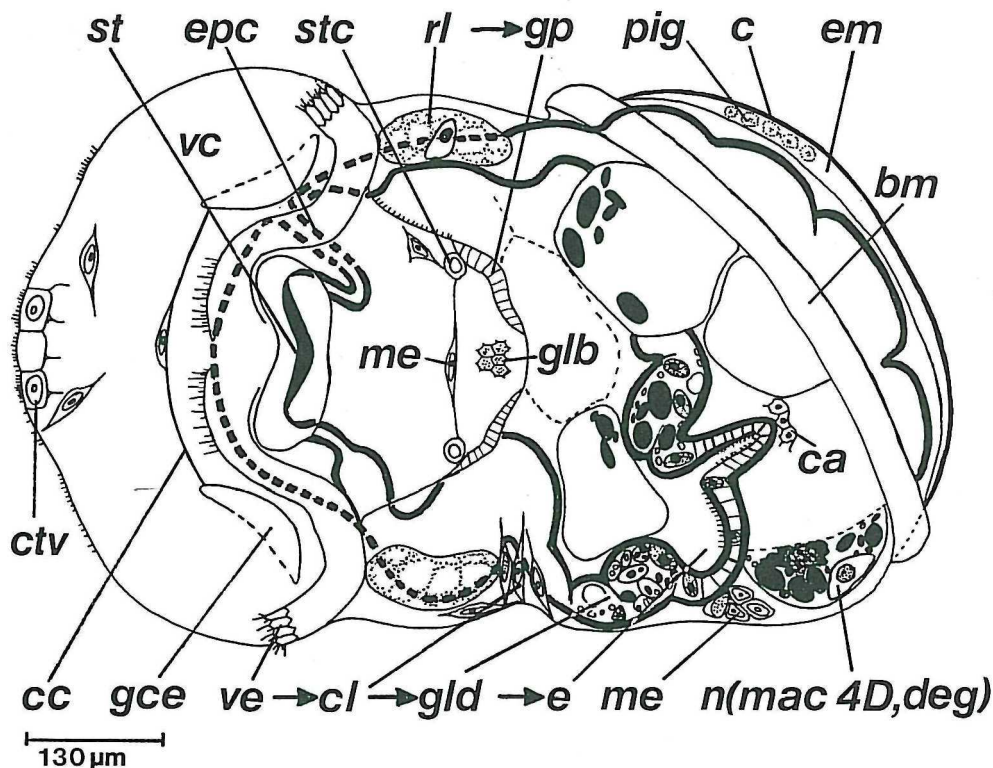


Fig. 5 - Véligrè jeune après l'ingurgitation des œufs nutritifs : embryon total (vu du côté ventral).

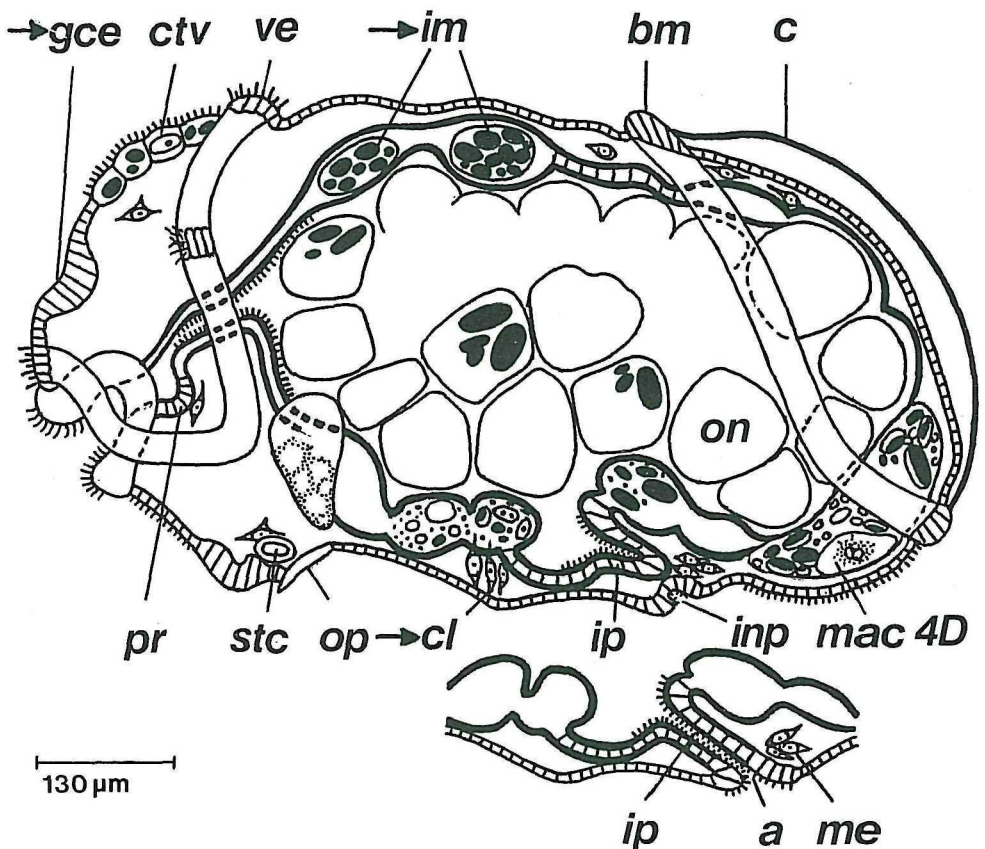


Fig. 6 - Véligrè jeune après l'ingurgitation des œufs nutritifs, montrant les relations entre l'intestin postérieur et l'invagination proctodéale (coupe sagittale).

Contrairement à la situation observée chez *Buccinum undatum* (Portmann, 1925 et Giese, 1978), l'intestin postérieur ne possède jamais dans sa partie moyenne une vésicule élargie. Il suit à peu près le pli du manteau et se prolonge de façon continue ; la torsion le dirige de sa position initiale médioventrale successivement vers la droite. En même temps, la vaste connexion avec l'intestin moyen se rétrécit. L'épithélium endodermique de l'intestin postérieur développe une garniture de cils. La pointe de l'intestin postérieur atteint une courte invagination ectodermique qui correspond selon sa position à l'ancienne plaque des cellules anales. Le percement vers l'extérieur se fera un peu plus tard et conduira à la formation de l'ouverture anale.

DISCUSSION

Nos résultats présentés ici permettent quelques conclusions d'un intérêt embryologique général.

MACROMÈRES VITELLINS

Les macromères sont typiques pour la segmentation spirale, donc pour tous les Prosobranches, ils sont égaux ou inégaux, le macromère 4D est le plus grand. Leur sort ultérieur diffère. Ils peuvent se transformer —en réduisant leurs plaquettes vitellines— en cellules épithéliales de l'intestin moyen. Comme macromères vitellins (décrits par Franc (1943) comme "lentille vitelline"), ils subissent, après la séparation des quartettes des micromères, un arrêt des divisions cellulaires (Portmann & Sandmeier, 1965, Fioroni, 1979 et d'autres). Ils persistent donc dans ce cas en nombre de un ou quatre comme macromères vitellins, qui entassent provisoirement le vitellus propre en faveur de la résorption plus urgente des aliments extraembryonnaires, œufs nutritifs ou albumines. Au stade chez *Nucella*, où les œufs nutritifs remplissent complètement la cavité de l'intestin qui n'est pas encore histologiquement différencié et non fonctionnel, la nutrition du germe se base sur la résorption des albumines du liquide capsulaire (= périvitellin) par des cellules tégumentaires vacuolisées (Scheidegger-Fioroni, 1983); celles-ci sont aidées dans cette fonction par les reins larvaires (Fioroni *et al.*, 1985; Fioroni, 1985).

Le moment de la résorption des réserves vitellines des macromères est variable (Fioroni, 1979), mais il commence généralement plus tôt chez les formes ayant des œufs nutritifs que chez les espèces marines avec des albumines. Leur comportement ultérieur, qui d'ailleurs est souvent très peu connu, montre des variations considérables.

Le comportement des macromères vitellins de *Nucella* décrit dans cette étude —persistance du macromère 4D suivie de la dégénérescence du noyau— devrait être typique aussi pour d'autres Prosobranches (p. ex. *Conus mediterraneus* (Franc, 1943)). L'espèce proche *Nucella (Purpura) haemastoma* (Franc, 1943) montre en effet également la conservation du macromère 4D; cependant son noyau se divise encore. Des divisions nucléaires supplémentaires sont souvent fréquentes chez les espèces à 4 macromères vitellins comme *Buccinum undatum* (Giese, 1978), *Fusus (Fusinus) syracusanus* (Fioroni & Portmann, 1968) et d'autres.

FORMATION DE L'INTESTIN POSTÉRIEUR

L'idée d'une origine purement endodermique de l'intestin postérieur chez les Mollusques n'est pas généralisable. Des extrêmes avec une grande portion ectodermique se trouvent surtout chez les Polyplacophores et chez le Bivalve *Dreissensia*, où l'invagination proctodéale est assez longue.

Cette variabilité est également typique des Prosobranches. Dans le genre *Viviparus*, le blastopore, étant le futur anus, reste continuellement ouvert et sert à l'ingestion peranale des albumines (Dautert, 1929, Sathananthan, 1967 et Fioroni, 1980). Chez les autres espèces, qui possèdent en partie —comme *Nucella*— des cellules anales agrandies, existent des formes avec ou sans proctodéum ectodermique (Tabl. 1). L'invagination chez le pourpre, déjà mentionnée par Pelseneer (1911), se trouve aussi chez d'autres espèces, où une portion ectodermique participe à la formation de l'intestin postérieur contrairement à une origine purement endodermique.

Le tableau 1 indique la présence des deux possibilités de la formation de l'intestin postérieur chez les trois ordres des Prosobranches ; celles-ci sont en outre indépendantes de la richesse nutritive du germe.

Malgré l'influence de la charge des œufs nutritifs sur le développement, les changements de la position de l'intestin postérieur, liés avec la torsion, commencent tôt chez *Nucella* ; mais il faut souligner que —contrairement à la première phase très rapide de la torsion chez les formes pauvres en vitellus (voir p. ex. Crofts, 1938)— la phase initiale est lente chez *Nucella*.

FONCTION INDUCTIVE DE L'ENDODERME

Diverses raisons nous interdisent de maintenir l'ancienne idée d'un caractère purement mosaïque du développement spiral (Fioroni, 1977 avec littérature supplémentaire).

On suppose depuis les expériences de Hess (chez *Bithynia tentaculata* ; Hess, 1962) un rôle inductif de l'endoderme à petites cellules vis-à-vis de l'ectoderme, qui conduit à la formation de la glande coquillière. La même situation se trouve chez les Céphalopodes (Fioroni, 1974) : le syncytium vitellin doté des noyaux souvent très grands dans cette région est directement en contact avec l'ectoderme de la future glande coquillière alors que l'ectoderme non différencié des autres parties du disque germinal est séparé de l'épithélium vitellin par une couche mésendodermique. Pour cette raison, l'idée d'Arnold (1965 et suiv.) d'une fonction inductive du syncytium vitellin, même si celui-ci n'a qu'une nature transitoire, trouve ainsi probablement une base morphologique supplémentaire.

Le macromère 4D de *Nucella* avec son noyau se trouve directement sous la région de la future glande coquillière (Fig. 1). On peut donc établir un parallélisme avec les résultats mentionnés. Contrairement aux Prosobranches pauvres en vitellus et en correspondance avec les Céphalopodes, une partie transitoire du germe de *Nucella* semble avoir des potentiels inductifs.

RELATIONS ENTRE L'HISTOGENÈSE ET LA TOPOGENÈSE

Le présent travail confirme le fait de l'indépendance entre la topo-, l'organo- et l'histogenèse chez les diverses classes des Mollusques (Fioroni, 1982, 1987 ;

Fioroni & Portmann, 1968). Comme chez les autres Prosobranches ayant des ontogénèses riches en matières nutritives, la différenciation histologique des futurs organes précède la topogénèse également chez *Nucella*, alors que la situation est justement l'inverse chez les Céphalopodes.

TABLEAU 1 — Exemples de la formation variable de l'intestin postérieur chez les Prosobranches.

- On considère également la situation de *Viviparus*.

+ : avec invagination proctodéale, — : sans invagination proctodéale, ca : des cellules anales démontrées, a : espèce typique avec des albumines, on : espèce avec des œufs nutritifs, p : partiellement, * : le présent travail.

<i>Archaeogastropoda</i>				
Zeugobranchia	<i>Haliotis tuberculata</i>	+		Crofts 1938
Patellacea	<i>Patella vulgata</i>	— ca		Smith 1935
<i>Mesogastropoda</i>				
Architaenioglossa	<i>Ampullarius canaliculatus</i>	—	a	Honegger 1974
	<i>Marisa cornuarietis</i>	—	a	Demian—Yousif 1973
Rissoacea	<i>Bithynia tentaculata</i>	—		Hess 1956
	<i>Rissoa parva</i>	+		Pelseener 1911
Calyptraeacea	<i>Crepidula adunca</i>	—		Moritz 1939
Lamellariacea	<i>Lamellaria perspicua</i>	+ ca		Pelseener 1911
Doliacea	<i>Distorsio clathrata</i>	+		D'Asaro 1969
<i>Stenoglossa (Neogastropoda)</i>				
Muricea	<i>Thais haemastoma</i>	+	on(p)	D'Asaro 1966
	<i>Nucella lapillus</i>	+ ca	on	Pelseener 1911, *
Buccinacea	<i>Pisania maculosa</i>	— ca	on	Franc 1943
	<i>Buccinum undatum</i>	—	on	Giese 1978
	<i>Hinia (Nassarius) reticulata</i>	+	a	Pelseener 1911
Toxoglossa	<i>Conus mediterraneus</i>	+		Franc 1943

Zusammenfassung : Das Verhalten der Dottermacromeren und der Enddarmanlage während der frühen postgastrulären Entwicklungsphasen von *Nucella lapillus* wird beschrieben.

Von den 4 inaequalen Macromeren persistiert die größte als 4D-Macromere bis nach dem Freß-Stadium, wonach sie sich sukzessive unter Kerndegeneration reduziert. Die übrigen 3 Dottermacromeren gehen in der Mitteldarmbildung auf. Die Dottermacromeren werden als transitorische Protoleithspeicher interpretiert, welche die vordringliche Aufnahme extraembryonaler Nährstoffe ermöglichen. Die 4D-Macromere spielt trotz ihrem transitorischen Status wahrscheinlich eine induktive Rolle bei der Schalendrüseneentwicklung. Der Enddarm wird trotz der extremen Nährreierbelastung des sackförmigen Verdauungstraktes früh in Zusammenhang mit der Torsion verlagert und ist nicht rein entodermaler Entstehung, da er anlässlich der Anusbildung in eine kleine ectodermale, proctodeale Invagination durchbricht. —

LISTE DES ABRÉVIATIONS

a	anus	em	épithélium du manteau
b	bouche	epc	entoderme à petites cellules
bm	bord du manteau	(ev)	évagination
c	coquille	gc	glande coquillière
ca	cellules anales	gce	ganglion cérébral
cc	commissure cérébrale	gld	glande digestive
ccp	cavité coelomique primaire	gep	glande pédieuse
ci	cils (cellules ciliées)	gp	ganglion pédieux
ctv	cellules tégumentaires vacuolisées	im	intestin moyen
cl	cœur larvaire	inp	invagination proctodéale
(deg)	en dégénérescence	(inv)	invagination
e	estomac	ip	intestin postérieur

lu (in)	lumière de l'intestin	pig	pigment
mac	macromère vitellin (4A, 4B, ou 4C)	pp	plaque pédieuse
mac4D	macromère vitellin 4D	pr	poche radulaire
me	mésoblaste	pt	prototroche
n	noyau	pv	plaquettes vitellines
œ	œsophage	rl	rein larvaire
on	œuf(s) nourricier(s) (nutritif(s))	st	stomodéum
op	opercule	stc	statocyste
p	pied	ve	vésicule céphalique
pa	plaque apicale	ve	vélum
pan	plaque anale	→	ébauche de

REMERCIEMENTS

Cette étude a pu tirer profit de plusieurs séjours à la Station d'océanologie et de biologie marine de Roscoff. Nous remercions vivement le directeur, Monsieur le professeur Pierre Lasserre, de nous avoir donné la possibilité de travailler comme toujours dans d'excellentes conditions.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARNOLD, J.M., 1965. The inductive role of the yolk epithelium in the development of the squid, *Loligo pealii* (Lesueur). *Biol. Bull.* 129 (1) : 72-78.
- CROFTS, D.R., 1938. The development of *Haliotis tuberculata* with special reference to organogenesis during torsion. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 228 : 219-268.
- DAUTERT, E., 1929. Die Bildung der Keimblätter bei *Paludina*. *Zool. Jb. Anat.* 50 : 433-496.
- FIORONI, P., 1966. Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (Mollusca, Gastropoda). *Rev. Suisse Zool.* 73 : 621-876.
- FIORONI, P., 1974. Zur Entstehung des Dotterepithels bei verschiedenen Octopoden-Arten (Mollusca, Cephalopoda). *Rev. Suisse Zool.* 81 : 813-837.
- FIORONI, P., 1977. Probleme und Ergebnisse der Entwicklungsbiologie der Mollusken. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 70 : 216-228.
- FIORONI, P., 1979. Zur Struktur der Pollappen und der Dottermakromeren - eine vergleichende Übersicht. *Zool. Jb. Anat.* 102 : 395-430.
- FIORONI, P., 1980. Zur Signifikanz des Blastoporusverhaltens in evolutiver Hinsicht. *Rev. Suisse Zool.* 87 : 261-272.
- FIORONI, P., 1982. Allgemeine Aspekte der Molluskenentwicklung. *Zool. Jb. Anat.* 107 : 85-121.
- FIORONI, P., 1982a. Larval organs, larvae, metamorphosis and types of development of mollusca - a comprehensive review. *Zool. Jb. Anat.* 108 : 375-420.
- FIORONI, P., 1985. Struktur und Funktion der larvalen Zellen des Cephalopodiums bei jungen intrakapsulären Larven von *Nucella lapillus* (Gastropoda, Prosobranchia). *Zool. Beitr. N.F.* 29 : 103-117.
- FIORONI, P., 1987. Allgemeine und vergleichende Embryologie der Tiere. Ein Lehrbuch. *Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New-York*.
- FIORONI, P., und A. PORTMANN, 1978. Zur Morphogenese der Verdauungsorgane und der Larvalorgane von *Fusus* (Gastropoda, Prosobranchia). *Rev. Suisse Zool.* 75 : 833-882.
- FIORONI, P., und L. SCHMEKEL, 1976. Die nährstoffreiche Gastropoden-Ontogenese. *Zool. Jb. Anat.* 96 : 74-171.

- FIORONI, P., D.P. SCHEIDEGGER und G. SUNDERMANN, 1985. Die Ultrastruktur der Larvalnieren bei intrakapsulären Larven von *Nucella lapillus* (Gastropoda, Prosobranchia, Stenoglossa). *Zool. Jb. Anat.* 113 : 145-164.
- FRANC, A., 1943. Études sur le développement de quelques prosobranches méditerranéens. Thèse. Alger.
- GIESE, K., 1978. Zur Embryonalentwicklung von *Buccinum undatum* L. Gastropoda, Prosobranchia, Stenoglossa (Neogastropoda). *Buccinacea. Zool. Jb. Anat.* 100 : 65-117.
- HESS, O., 1962. Entwicklungsphysiologie der Mollusken. *Fortschr. Zool.* 14 : 130-163.
- HOFFMANN, W., 1902. Über die Ernährung der Embryonen von *Nassa mutabilis* Lam. *Z. wiss. Zool.* 72 : 657-720.
- PELSENNER, P. 1911. Recherches sur l'embryologie des Gastéropodes. *Mem. Acad. Roy. Belg. Cl. Sci. Sér.* 2, 3 : 1-163.
- PORTMANN, A., 1925. Der Einfluß der Nähreier auf die Larvenentwicklung von *Buccinum* und *Purpura*. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 3 : 526-541.
- PORTMANN, A., 1955. La métamorphose "abritée" de *Fusus* (Gastr. Prosobranches). *Rev. Suisse Zool.* 62 (Suppl.) : 236-252.
- PORTMANN, A. und E. SANDMEIER, 1965. Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluß von Nähreiern bei *Buccinum*, *Murex* und *Nucella* (Gastrop. Prosobranchia). *Rev. Suisse Zool.* 72 : 187-204.
- SATHANANTHAN, A.H., 1967. The face of the blastoporus in the Gastropod *Paludina vivipara*. *Ceylon J. Sci. Biol. Sci. (N.S.)* 7 : 124-127.
- SCHEIDEGGER, D.P. und P. FIORONI, 1983. Die Ultrastruktur der Hautvakuolenzellen der Kopfblase bei intrakapsulären Larven von *Nucella lapillus* (Gastropoda, Prosobranchia, Stenoglossa). *Zool. Jb. Anat.* 110 : 153-166.
- STÖCKMANN, R., 1985. Embryonalstadien von *Nucella lapillus* L. (Gastropoda, Prosobranchia, Stenoglossa, Muricacea) unter besonderer Berücksichtigung von Larval- und Verdauungsorganen. *Staatsexamensarbeit (Sekundarstufe II) am Zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster* 1-114.