

Quelques phénomènes d'autorégulation

PAR

PAUL PELSENEER

Les phénomènes de régulation automatique, si nombreux et si importants dans le monde physique, ne sont pas moins fréquents dans le monde organisé. Plutôt que d'en énumérer des exemples maintes fois cités, empruntés à divers groupes, il peut être plus intéressant d'en faire connaître une série appartenant à une même subdivision : c'est le but de la présente communication.

1. — Dans le fonctionnement et l'organisation d'un individu.

1. RÉGULATION " COMPENSATRICE "

Lorsqu'un appareil a disparu, pour une cause quelconque, il arrive très généralement qu'un autre appareil s'hypertrophie, en suppléant à l'absence du premier.

1. *Hypertrophie du rhinophore*. — Quand la branchie (ctenidium) disparaît ou que la vie devient aérienne, l'organe sensoriel branchial (osphradium) ne persiste pas (Gastropodes aériens et Nudibranches) :

A. Pulmonés aériens. — J'ai signalé (1895, p. LII), chez les Stylommatophora (à la différence des Basommatophora vivant dans l'eau), le grand développement du nerf tentaculaire postérieur ou rhinophorique (*beaucoup plus gros* que chez les Basommatophores ou Pulmonés aquatiques), et la formation, à son extrémité, d'un ganglion rhinophorique. L'osphradium qui s'y constitue encore, pendant le développement ontogénétique, y disparaît à l'éclosion (PELSENEER, 1901, p. 42). Cette hypertrophie du rhinophore, en rapport avec la vie aérienne, a encore été remarquée par HANSTRÖM (1925). Mais elle n'est pas spéciale aux seuls Gastropodes aériens. En effet, elle s'observe aussi dans les :

B. Nudibranches. — Ceux-ci qui, à l'état adulte, ont perdu la coquille, la cavité palléale et le cténidium, n'ont pas conservé davantage leur organe sensoriel branchial ou osphradium. Ils possèdent, par contre, un gros nerf tentaculaire postérieur ou rhinophorique (le *plus gros* de l'organisme, comme l'a remarqué, chez *Polycerella*, SMALWOOD, 1912, p. 626), terminé par un fort ganglion rhinophorique dans le tentacule postérieur, ganglion surmonté par un épithélium sensoriel très développé.

2. *Hypertrophie de l'adducteur des Monomyaires.* — Chez les Lamellibranches monomyaires, où disparaît après l'éclosion, l'adducteur antérieur, le muscle adducteur postérieur se renforce considérablement et se déplace relativement vers le centre de figure. Ce phénomène se produit d'une façon progressive, par la croissance plus grande de la partie postérieure du corps et de l'adducteur postérieur, croissance qui conserve à ce dernier une section proportionnellement équivalente à la section totale des deux adducteurs primitifs.

3. *Formation d'un organe tactile en place d'un organe "visuel" perdu.* — Un *Patella vulgata* n'avait pas d'œil au côté droit ; mais à la place de cet œil, il y avait un tentacule supplémentaire (PELSENEER, 1928, p. 23).

Expérimentalement, cette disposition a été réalisée aussi. Après extirpation de l'œil, celui-ci a été remplacé par un tentacule accessoire,

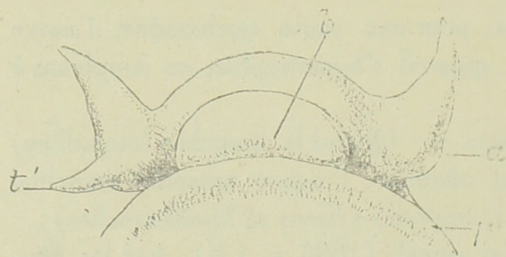


Fig. 1. — *Patella vulgata* dont l'œil droit a été amputé et remplacé par un tentacule accessoire ; partie antérieure, vue ventralement, 6 semaines après l'opération : a, œil gauche ; b, bouche ; p, pied ; t', petit tentacule poussé à la place de l'œil extirpé.

grandi en 15 jours (PELSENEER, 1920, p. 459). C'est là un cas spécial de régénération : une hétéromorphose.

Toutes les fois que la conformation extérieure normale est altérée, par une cause mécanique (traumatisme, autotomie ou autre), il y a le plus souvent reconstitution des parties perdues ou "régénération", rétablissant l'équilibre entre la forme et le milieu : c'est une autorégulation. Mais ce genre d'autorégulation n'est pas spécial à l'état adulte ; elle se produit, plus marquée encore et souvent plus facile ou plus rapide, dans les états jeunes :

2. — AUTORÉGULATION ET CONSTITUTION D'UN EMBRYON AUX DÉPENS D'UN FRAGMENT D'ŒUF.

Lorsque l'œuf est encore suffisamment isotropique, c'est-à-dire non encore différencié en régions de nature et de puissance différentes, un embryon entier peut prendre naissance aux dépens d'un fragment de l'œuf non segmenté ou d'un des premiers blastomères, isolés.

1° Un des premiers blastomères, isolé, de *Aplysia* sp. peut encore suffire à reconstituer ce qui manque à un œuf complet et mener à un développement normal (FUJITA, 1896).

2° Un fragment d'œuf de *Dentalium*, après un début de segmentation irrégulier, régularise sa segmentation et forme une larve normale, simplement plus petite (DELAGE, 1899, p. 415). De même un fragment inférieur (avec l'aire polaire inférieure) d'œuf de *Dentalium*, obtenu par section horizontale ou oblique, se segmente comme un œuf entier et peut donner une larve naine, tout à fait normale pour le reste (WILSON, 1904, p. 42).

3° Un œuf de Céphalopode (*Loligo bleekeri*), privé d'une partie de sa région à vitellus, donne quand même un embryon complet, mais plus petit (OKADA, 1927).

4° Au contraire, pour les œufs extraordinairement "anisotropes" de *Nassa*, un blastomère isolé se développe comme si le reste de l'embryon était réellement présent ; c'est-à-dire que, les portions manquantes ne formant pas ce qu'elles doivent engendrer, on n'y obtient jamais un petit embryon complet aux dépens d'une partie de l'œuf (CRAMPTON, 1896, p. 6) : ainsi un blastomère isolé, du stade 2, ne constitue qu'un demi-embryon, sans pouvoir régénérateur.

Les œufs qui se comportent de cette dernière façon, "œufs à mosaïque" — par opposition aux autres, dits "œufs à régulation" —, ne sont pourtant pas séparés de ces derniers par une limite bien tranchée. Il existe des stades précédés de certains œufs à mosaïque où les diverses parties de l'œuf sont encore équipotentiellles ; et la mosaïque y est seulement réalisée au cours de la segmentation ultérieure.

Là où il n'y a pas anisotropie véritable, la séparation des diverses substances formatives (sous l'influence de la centrifugation par exemple) est sans influence sur la polarité de l'œuf, sur sa segmentation et sur son développement (*Cumingia*, MORGAN, 1908 ; *Physa*, *Limnaea*, *Planorbis*, CONKLIN, 1910 ; *Crepidula*, CONKLIN, 1917).

5° Et alors même que, pour une cause quelconque, une partie ou région d'un côté de l'embryon s'est moins bien ou insuffisamment déve-

loppée que sa symétrique, on voit, dans la suite du développement, qu'il peut y avoir autorégulation et rétablissement de l'équilibre, par reconstitution de la symétrie complète; exemple : un embryon de *Planorbis corneus* dont le côté gauche de la partie antérieure étant primitivement peu développé (fig. 2), a montré dans la suite de son

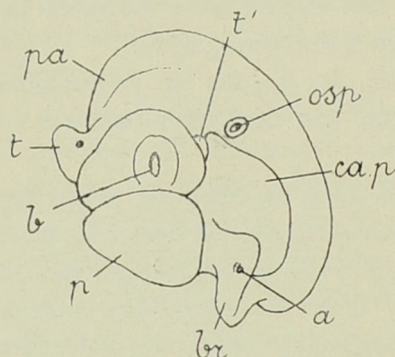


Fig. 2. — *Planorbis corneus*, embryon avant l'éclosion, dont la moitié gauche de la tête est encore peu développée, sans œil et à très petit tentacule, - vue antérieure. *a*, anus; *b*, bouche; *br*, branchie palléale; *ca p*, cavité palléale; *osp*, osphradium; *p*, pied; *pa*, manteau; *t*, tentacule droit; *t'*, tentacule gauche, très petit et encore sans œil.

évolution un retour à la symétrie, complètement atteinte peu après l'éclosion.

II. — Dans une même espèce

AUTORÉGULATION DE LA FORME

Pendant les premiers temps de la croissance, les écarts de la forme normale disparaissent, par l'action du milieu sur cette forme, soit par régulation progressive, soit par disparition brusque des formes très écartées de la normale et moins adaptées au milieu; exemples :

1. — *Limnaea stagnalis* : pendant le développement embryonnaire (intracapsulaire), il se produit d'assez nombreuses variations indivi-

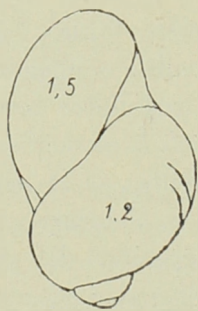


Fig. 3. — *Limnaea stagnalis*, coquille d'un individu éclos depuis quatre jours, montrant la limite de la coquille embryonnaire (variation courte) avec indice 1.2/1, tandis que l'indice de la coquille complète est 1.5/1.

duelles quant au rapport de la longueur de la coquille à son diamètre transversal (rapport dit "indice"). Après l'éclosion, les individus à indice au-dessus ou au-dessous de la normale, croissent de façon à revenir à cette dernière (fig. 3), ce qui détermine une régularisation de la forme.

2. — *Clausilia laminata* : parmi les individus très jeunes, on en observe dont la coquille est plus ou moins fort renflée ; à un stade plus avancé, ces écarts ne se rencontrent pas ou beaucoup moins fréquemment (WELDON, 1901).

3. — *Littorina rudis* : des coquilles anormalement enroulées (par l'action d'un Infusoire parasite dans l'oviducte de la mère) se rencontrent en quantité parmi les jeunes individus morts (SYKES, 1891), c'est-à-dire n'arrivent pas à l'état adulte qu'atteignent seulement les jeunes de forme normale. Dans ce dernier cas on voit une illustration de la non-conservation, jusqu'à l'état adulte, des variations brusques d'avant l'éclosion.

La courbe chronologique, ou suivant l'âge, de distribution de ces variations brusques fait voir, après un point culminant (sommet) relativement précoce, une branche descendante, correspondant à des états de variation brusque *de moins en moins nombreux* à mesure qu'on approche de l'âge adulte : c'est-à-dire que les chances de transmission héréditaire de ces variations brusques sont très restreintes. Tandis qu'au contraire, la courbe de distribution des variations continues montre un sommet relativement tardif, continué par un plateau (fig. 4) : en d'autres

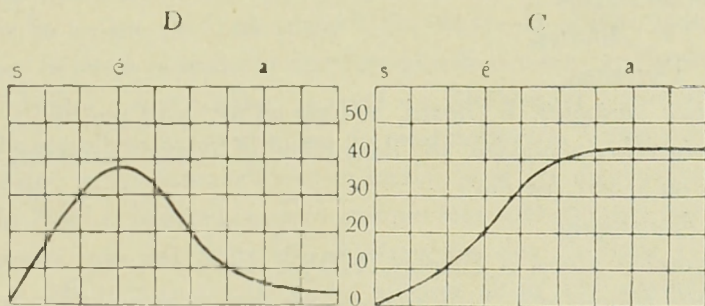


Fig. 4. — Diagramme représentant d'une façon schématique la proportion relative, aux divers âges, d'individus affectés respectivement de variations discontinues (D) ou de variations continues (C) ; s, segmentation ; é, éclosion ; a, état adulte.

termes, il y a concordance remarquable avec la courbe même de croissance de l'espèce (" courbe de VERHULST ", 1845).

Il y a là une autorégulation sélective, par l'action du milieu. Les variations discontinues trop fortes, non en harmonie avec l'environnement, sont éliminées avant l'âge de la reproduction ; de sorte que, en milieu relativement constant, les organismes adultes adaptés cessent de varier ou varient peu, contrairement aux individus des espèces immigrées.

III. — Au sein d'un groupement étendu : régulation automatique du nombre d'œufs.

L'observation montre que ce nombre d'œufs est en raison inverse du degré de sécurité pendant le développement, c'est-à-dire aussi en raison inverse de la lenteur de l'éclosion. C'est là une sorte de formule, plus ou moins implicitement admise, mais qui n'a pas été démontrée méthodiquement par de multiples preuves précises. Il y a donc utilité à l'exposer spécialement, avec les faits qui l'établissent.

1. — CONSTANCE DES POPULATIONS

D'une façon générale, pour chaque espèce sédentaire, il y a, dans une station naturelle déterminée, une approximative *constance de population*. Celle-ci peut correspondre à l'abondance maximum durable pour cette station. Ce maximum, réalisé dans les conditions optimales, dépend naturellement, pour une grande partie, de l'abondance de la nourriture présente.

Quelques rares exemples notés avec un peu de précision, donneront une idée de cette valeur de la population en certaines stations, pour une unité de surface :

1° Adultes.

A. Terrestres.

- a. *Helix variabilis*, à Dinard, 304 sur un m², ou 3 par dm² ;
- b. *Testacella haliotoidea*, 182 dans 10 m² (LACAZE-DUTHIERS, 1888, p. 464), ou 0,182 par dm².

B. Aquatiques.

- a. *Hydrobia ulvae*, à Étaples, 120 par dm² ;
- b. *Doris bilamellata*, à Wimereux, un millier par m² (PELSENEER, 1922, p. 28) ou 10 par dm² ;
- c. *Littorina littorea*, à Halifax, 415 par m² (GOWANLOCH et HAYES, 1926, p. 11) ou 4 par dm² ;
- d. *Tellina tenuis*, Sandy Bay (Bay of Cambrae), 4000 par m² (STEPHEN, 1928), ou 40 par dm².

Il faut remarquer maintenant que, pour les jeunes et surtout pour les larves, les nombres sont plus élevés ou même bien plus considérables.

2° Jeunes.

- a. *Meleagrina panaszae* : une cinquantaine par pied carré (ALLEN, 1906, p. 410) ou 5 par dm² ;
- b. *Dreissensia polymorpha* : 138 sur une feuille de nénuphar de 30 cm² (WELTNER, 1891, p. 449) ou 46 par dm² ;

c. *Sliqua patula* : 1,400 en un pied carré (WEYMOUTH, 1926, p. 208) ou 155 par dm^2 .

3° Larves.

a. *Ostrea virginiana* : 1000 larves fixées sur une coquille adulte (de 8 cm.) de la même espèce (NELSON, 1924, p. 148) ou environ 1700 par dm^2 ;

b. *Quadrula ebena* : 3740 sur un *Pomolobus chrysocloris* de taille moyenne (SURBER, 1914, p. 110), soit environ 600 par dm^2 ;

c. *Anodonta* : 2000 sur les nageoires d'une perche de 13 cm. de long (SCHIERHOLTZ, 1888, p. 7), soit plusieurs centaines par cm^2 ;

d. *Teredo navalis* : 437 larves établies sur un pouce carié ($6,25 \text{ cm}^2$) (KOFOID, 1921), ou environ 7000 par dm^2 .

Et ces derniers nombres paraissent sensiblement proportionnels aux nombres respectifs d'œufs donnés par les femelles adultes correspondantes : *Ostrea*, 50 à 60 millions d'œufs pour un *Ostrea virginiana* de 6 ans, pendant une saison (NELSON, 1917) ; Najades : 1.280.000 œufs pour une femelle de *Anodonta fluviatilis* (LEIDY, 1883) ; *Teredo* : 100 millions d'œufs dans une femelle de *Teredo dilatatus* (SIGERFOOS, 1908, p. 196).

4° Le nombre d'individus croît donc très fortement à mesure que l'on remonte en arrière, de l'état adulte à des stades de plus en plus jeunes, montrant combien la mortalité doit être grande pendant ces derniers. Or :

A. Déjà à l'état adulte, quantité de Mollusques pluriannuels (cas le plus général) ne meurent guère de mort naturelle. Cette constatation a été faite, précédemment, par exemple, pour les Mollusques de la Mer du Nord (Helgoland), dont presque tous sont mangés par d'autres Mollusques, par des Vers, des Astéries ou des Poissons (HEINCKE, 1898, p. 141) ; il en est de même ailleurs, où ils sont dévorés par un nombre considérable d'ennemis extérieurs : Crustacés, Insectes, Poissons, Batraciens, Oiseaux, Mammifères, Échinodermes et jusqu'à des Cœlentérés et même d'autres Mollusques. Et, au surplus, la chose se produit pour quantité d'animaux marins, qui ne meurent pas davantage de mort naturelle (BIDDER, 1925, p. 156). La principale exception réside dans des formes de Mollusques à vie de courte durée (annuelles ou ne vivant guère plus d'une année), où la mort survient régulièrement peu de temps après la ponte (beaucoup d'hermaphrodites : Opisthobranches et Stylomatophores) : exemples, *Haminea navicula* (BOHN, 1911, p. 344) ; *Clione linacina* (KNIPOVITCH, 1901, p. 301) ; *Goniadoris nodosa* (GARSTANG, 1890) ; *Eolis papillosa*, *Eolis coronata* (HECHT, 1896, p. 26 et 28) ; *Melibe leonina* (GUBERLET, 1928,

p. 269); *Hermaea bifida* (observations personnelles); *Arion empiricorum*, *Arion hortensis* (KÜNKEL, 1916, p. 332 et 334); *Vittrina pellucida* (BOUCHARD, 1837, p. 170), etc.

Mais malgré que, chaque année, les larves et les embryons soient beaucoup plus nombreux que les adultes de la même espèce, la population reste sensiblement constante. Et la loi de MALTHUS de la "progression géométrique de la population" n'est nullement valable dans les phénomènes biologiques naturels; elle ne tient pas compte, en effet, de l'immense mortalité des premiers stades, c'est-à-dire de la destruction d'œufs, d'embryons, de larves et de jeunes, qui est si souvent énorme, ainsi qu'on va le voir (B, a, b, c, ci-après). D'ailleurs, dans les sociétés humaines, il est constaté aussi que la courbe de croissance des populations est du même ordre que celle de la croissance des individus, c'est-à-dire qu'elle se termine par un plateau (PEARL, 1925, p. 571): cette courbe, correspondant à la formule du mathématicien belge VERHULST, dans ses travaux sur la loi d'accroissement de la population (1845, p. 8), peut être dénommée "courbe de VERHULST".

B. Dans les stades jeunes, aux divers degrés de développement, il disparaît un nombre d'individus bien plus grand qu'à l'état adulte :

a. Beaucoup de *jeunes* ne deviennent pas adultes; exemples :

Meleagrina panasesae : sur un pied carré où il y avait une cinquantaine de jeunes fixés, il n'y avait plus rien quelques jours après (ALLEN, 1906, p. 410);

Siliqua patula : sur 1400 jeunes comptés par pied carré, beaucoup n'arrivent pas à l'état adulte (WEYMOUTH, 1926, p. 208) : il n'en restait que 18, quatre mois plus tard (p. 215);

Limnaea et autres Basommatophores : dans les élevages, on constate que, pour de nombreuses pontes, il n'y a qu'un nombre restreint d'embryons éclos qui parviennent jusqu'à l'âge adulte, malgré que, cependant, ils soient à l'abri de beaucoup de dangers qui les menacent dans la nature.

b. De même, parmi les *larves* souvent en quantité énorme (1.700.000 pour un seul individu de *Ostrea*, d'après des mesures de LACAZE-DUTHIERS, 1854), beaucoup ne se métamorphosent pas ou sont détruites avant leur transformation :

Ostrea virginiana (Floride) : une dizaine de larves seulement arrivent à se fixer, pour 50 à 60 millions d'œufs émis en une saison par une femelle adulte (NELSON, 1917), et dont la généralité sont cependant fécondés et développés jusqu'à l'état de larve;

Ostrea angulata : une seule larve est fixée, pour toutes celles

qui proviennent d'une même mère (BOUCHON-BRANDELY, 1882);

Unionidae : les jeunes larves écloses hors des kystes dans lesquels elles passent leur phase parasitaire, sur des Poissons, tombent au fond, où de grandes quantités sont dévorées par d'autres organismes (surtout de petits Crustacés : ISELY, 1911).

Teredo navalis : il y a une très grande mortalité dans les dernières générations de larves de la saison, qui ne peuvent plus se métamorphoser (GRAVE, 1928, p. 267).

On sait d'ailleurs combien le plancton constitue la nourriture fondamentale des animaux marins et d'eau douce et combien les larves d'organismes les plus variés forment une part importante de ce plancton ; on sait aussi, d'autre part, quelles hécatombes de larves, généralement sténothermes, causent les brusques variations de température.

c. Enfin beaucoup d'ovules émis ne sont pas fécondés, ou bien, fécondés, sont détruits ou ne se développent pas (par exemple un certain nombre en sont absorbés automatiquement par des Lamellibranches dont ils proviennent, le courant branchial de ceux-ci entraînant quantité de ces ovules dans la cavité palléale jusqu'à l'ouverture buccale). Et malgré le nombre immense d'ovules émis par ces Lamellibranches (voir ci-dessus), il n'y en a finalement qu'un nombre très réduit dont le développement se poursuit.

Ainsi se maintient, très approximativement, l'importance de la population d'une station, pour la généralité des espèces ("constance de la population"), avec parfois, pour certains endroits, des variations temporaires causées par des épidémies parasitaires, mais variations suivies bientôt de régularisation (*Donax vittatus* décimé par des Cercaires, reparaît en quantité équivalente, peu d'années après : plage du port en eau profonde de Boulogne-sur-mer : PELSENEER, 1928, p. 181).

2. — DIFFÉRENCE DU NOMBRE DES ŒUFS CHEZ LES DIFFÉRENTES ESPÈCES

La destruction considérable des états jeunes n'est nullement — au point de vue du nombre absolu — la même dans toutes les espèces ou tous les groupes. On reconnaît qu'elle est toujours en raison directe du nombre des œufs, larves, embryons ou jeunes, donnés par individu de ces espèces. En effet :

1°. Cette destruction est énorme dans les formes à ovules *libres*, où le nombre de ces ovules est bien plus énorme encore ; exemples, *Ostrea virginiana* : 50 à 60 millions ; *Venus (Tivela) stultorum* : 47 à 98 millions (WEYMOUTH, 1923, p. 72) ; etc.

2° Là où les œufs sont réunis dans une enveloppe qui les protège efficacement contre les divers risques de destruction, ces œufs sont moins nombreux, mais ils le sont encore suffisamment lorsque leur éclosion se fait sous forme de larves libres (éclosion larvipare) :

Aplysia limacina, de 1.500.000 à 3 millions (CARAZZI, 1906, p. 240) ; *Anisodoris nobilis*, 800.000 à 2 millions (O'DONOGHUE, 1922, p. 22) ; *Janthina communis*, 1 million (COSTA, 1841), etc.

3° Enfin, à mesure que la durée du développement dans l'enveloppe protectrice devient plus longue et que l'éclosion des embryons se fait plus tardivement à un stade plus voisin de l'état adulte (embryons "éphélicimorphes"), et que ces embryons sont conséquemment moins exposés à être détruits facilement (puisqu'ils sont protégés pendant plus longtemps), le nombre d'œufs et d'embryons devient *de plus en plus petit* (ce fait a déjà été reconnu par CONKLIN, pour *Crepidula* [1897, p. 20] : *C. fornicata* et *C. plana*, à éclosion précoce, sous forme de larves nageuses, ayant respectivement 13200 et 9000 œufs ; tandis que *C. convexa* et *C. adunca* à éclosion tardive, sous forme d'embryons éphélicimorphes, en donnent respectivement 220 et 180).

4° C'est là un phénomène tout à fait général : on peut s'assurer que le plus petit nombre d'œufs ou d'embryons est réalisé là où il y a le plus de protection pour l'embryon et son évolution.

Cette dernière particularité est surtout frappante : a) chez les Rachiglosses, où les œufs sont contenus dans des coques ou capsules ovigères solides ; b) chez les Mollusques incubateurs et ovovivipares :

A. Rachiglosses.

a. Déjà le nombre des coques y est peu élevé :

α. Les Rachiglosses pondent des œufs contenus dans des coques ou "oothèques", d'assez grande taille et à paroi résistante. Mais on a bien des fois attribué à chaque femelle des centaines de coques par ponte individuelle ; exemples :

Jusqu'à 100 chez *Urosalpinx cinereus* (BROOKS, 1879, p. 122) ;

125 chez *Argobuccinum oregonense* (PHILPOTT, 1925, p. 370) ;

126 chez *Melo* sp. (SMITH, 1910, p. 4) ;

Jusqu'à 150 chez *Murex erinaceus* (COOKE, 1895, p. 124) et même 400 à 600 (BOUCHARD-CHANTEREAUX, 1835, p. 64) ;

278 chez *Rapana thomasi* (HIRASÉ, 1926, p. 175) ;

300 à 400 chez *Buccinum undatum* (JOHNSON, 1926, p. 2), même 544 (CAILLIAUD, 1865, p. 183) et jusqu'à 2000 et 2500 par d'autres auteurs encore, ayant trouvé des masses considérables de coques unies, ayant notamment 42,5 cm. suivant leur grand axe (c'est-à-dire un

volume 200 à 250 fois plus grand que celui de l'animal lui-même).

β. Déjà le volume de ces dernières masses, malgré le gonflement des pontes au contact de l'eau, pourrait faire douter que toutes ces coques provinssent d'une seule femelle (déjà en 1849, par DUJARDIN, *Dictionnaire d'histoire naturelle de D'ORBIGNY*, t. VIII, p. 290). Mais l'observation a démontré que le dépôt de chaque coque ovigère de Rachiglosse exige des heures : exemples, *Sycotypus canaliculatus*, près de trois heures (CONKLIN, 1907, p. 323), *Argobuccinum oregonense*, 2 heures 40 (PHILPOTT, 1925, p. 370), *Purpura lapillus*, près de 3 heures (observations personnelles) ; et il y a, en outre, une interruption notable entre les dépositions de deux coques successives.

Des centaines de coques nécessiteraient donc, si elles provenaient d'une seule et même femelle, plusieurs mois d'un travail continu de sécrétion, en même temps qu'une immobilité presque complète, sans possibilité de s'alimenter, — ce qui n'a jamais été constaté.

D'autre part, on voit très souvent des femelles nombreuses, se réunissant pour pondre *simultanément au même endroit* : leurs coques ainsi juxtaposées ou accolées constituent alors un amas qui, après que les mères s'en sont éloignées, est pris facilement pour la "ponte" d'une femelle unique. Le même phénomène peut se produire d'ailleurs dans d'autres Mollusques : 1° Taenioglosses siphonés : *Cassidaria echinophora*, masses de 20 cm. $\times$ 30, formées par divers individus : LO BIANCO, 1899, p. 521) ; 2° Céphalopodes : *Loligo*, où des centaines de masses ovigères peuvent provenir de plusieurs femelles : VERRILL, 1882, p. 310 ; DREW, 1911, p. 337 ; CUÉNOT, 1927, p. 279). La longue durée de la déposition des coques d'une ponte individuelle est prouvée encore par le fait que dans une même "ponte" de *Fulgur* et de *Sycotypus*, on trouve des embryons à des stades très différents de développement, suivant le capsule examinée (GRABAU, 1903, p. 516).

γ. Mais si l'on veut apprécier sûrement le nombre de capsules d'une ponte individuelle, il est nécessaire de pouvoir reconnaître dans la nature l'opération exécutée par une femelle isolée. C'est ce que j'ai essayé de faire pour *Purpura lapillus*. Pendant les marées basses de plusieurs jours successifs, j'ai recherché les pontes récemment terminées, en dehors des stations où étaient réunies de nombreuses femelles en période de ponte. Sur un ensemble de 41 pontes de cette nature, j'ai trouvé une moyenne de 14 coques, avec minimum de 5 et maximum de 31.

Des observations concordantes ont été faites chez quelques formes voisines :

Urosalpinx cinereus : 5 à 20 coques (OSBORNE, 1887, p. 67) ;
Fasciolaria tulipa : 3 à 10 coques (OSBORNE, 1887, p. 67) ; une
 vingtaine et jusqu'à un maximum de 30 à 35 (GLASER, 1904, p. 82) ;
Nassa obsoleta : 5 à 15 coques (DIMON, 1905, p. 11) ;
Euthria cornea : environ 40 coques (LO BIANCO, 1899, p. 523) ;
Fasciolaria lignaria : groupes de 20 coques (LO BIANCO, 1909,
 p. 636) ;

Chrysodomus decemcostatus : 40 à 45 coques (JOHNSON, 1926, p. 3).

δ. Une autre preuve que la quantité des coques d'une ponte individuelle de Rachiglosse ne peut atteindre des nombres de l'ordre d'une ou plusieurs centaines, se trouve dans les formes où les capsules ovigères, au lieu d'être simplement voisines et juxtaposées sur un même substratum étranger, sont unies côte à côte sur un cordon commun, de même nature (conchyoline) que la paroi des coques et sécrété en même temps par la mère. C'est le cas des remarquables pontes des *Fulgur* et des *Sycotypus*, dont la longueur peut atteindre et dépasser un mètre.

On y a la certitude que c'est une seule femelle qui a produit toutes les capsules, car on a observé des femelles isolées de *Fulgur* dans l'acte de la ponte, dont le cordon, fixé par une extrémité et porteur de multiples coques, était encore contenu par l'autre bout, avec plusieurs capsules, dont l'oviducte (J. WILLCOX, 1885, p. 119). Or les pontes les plus longues de ces Gastropodes ne montrent que 70 coques au plus dans *Fulgur carica* (CONKLIN, 1907, p. 323) et 75 chez *Sycotypus canaliculatus* (OSBORNE, 1887, p. 68).

Enfin un certain nombre de Taenioglosses siphonnés pondent des capsules ovigères analogues à celles de Rachiglosses, et dont la confection exige aussi une durée du même genre. On constate que chez eux aussi le nombre des coques d'une ponte individuelle n'est pas très élevé. Exemple : *Tritonium (Litorium) spengleri*, environ 35 capsules (HEDLEY, 1904, p. 193).

En résumé, la ponte d'un Gastropode rachiglosse se compose d'un petit nombre de capsules ovigères, dépassant rarement la quarantaine. Les groupes très nombreux de coques (100 à 600 ou plus) qu'on rencontre assez fréquemment, sont l'œuvre de femelles multiples.

b. Le nombre d'embryons par coque est peu élevé.

D'une coque ou capsule ovigère de Rachiglosse sans larve nageuse, il ne sort qu'un petit nombre d'embryons. Mais ce nombre est sans rapport avec celui des ovules originellement enfermé dans la coque.

En effet, une coque de ces Rachiglosse peut renfermer de nombreux ovules (comme celles des quelques Rachiglosses à larves nageuses : *Nassa reticulata* par exemple) ; chez :

Rapana thomasiana, environ 395 (HIRASE, 1928, p. 175);
Purpura lapillus, jusqu'à 600 (KOREN et DANIELSEN, 1856, p. 21);
Buccinum undatum, jusqu'à 800 (BOUCHARD-CHANTEREAUX, 1835, p. 67);

Fulgur carica, jusqu'à 1500 (CONKLIN, 1907, p. 328);

Fasciolaria canaliculata, 2300 (GLASER, 1904).

Mais la plus grande partie de ces ovules ne se développent pas, ne commencent même pas à se segmenter et n'ont pas été fécondés. Il a été démontré (chez *Purpura lapillus*) qu'ils éliminent leur noyau (PELSENEER, 1911, p. 44). Ces ovules stériles s'agglomèrent et forment une masse nutritive que dévorent les embryons développés qui deviennent ainsi "adelphophages".

Quant au nombre peu élevé d'œufs développés et d'embryons éclos, il peut descendre très bas. Le tableau suivant montre la réduction progressive du nombre d'embryons éphélicimorphes qui, chez ces Rachiglosses, sortent d'une capsule ovigère :

Nassa obsoleta : 33 à 86 (DIMON, 1905, p. 21);

Scyotypus canaliculatus : jusqu'à 35 (FISCHER, 1880, p. 92);

Euthria cornea : 24 (LO BIANCO, 1899, p. 523);

Turbinella pyrum : 20-30 (ADAMS, 1858, p. 3);

Buccinum undatum : 18-25 (CAILLIAUD, 1865, p. 183);

Hemijusus colosseus : 15-30 (OHDNER, 1927, p. 356);

Purpura lapillus : 15-22, en moyenne (observations personnelles);

Eupleura caudata : 12-20 (DALL, 1889, p. 203);

Murex erinaceus : 12-20 (BOUCHARD-CHANTEREAUX, 1835, p. 64);

Fulgur carica : 10-20 (CONKLIN, 1907, p. 328);

Urosalpinx cinereus : 6-15 (OSBORNE, 1887, p. 67);

Voluta ancilla : 6 (MELVILL et STANDEN, 1914, p. 123);

? *Trophon muricatum* (ROSCOFF) : 5-6 (observations personnelles);

Fusus rostratus : 4 (PELSENEER, 1911, p. 46);

Neptunea antiqua : 2-4 (HOWSE, 1847, p. 164);

Volutopsis sp. (Alaska) : 2-4 (DALL, 1889, p. 311);

— *norvegica* : 2-3 (HOWSE, 1847, p. 164);

Voluta arabica : 1-3 (SUTER, 1919, p. 73);

Chrysodomus decemcostatus : 1-2 (JONHSON, 1926, p. 3).

Chez ceux dont est connu le nombre moyen de capsules pondues par une femelle, cela fait un total de 100 embryons à 900 (maximum). avec une moyenne d'environ 300. On peut donc être certain que *Buccinum undatum*, par exemple, ne donne que quelques centaines d'embryons par ponte individuelle, c'est-à-dire qu'une ponte de ce Rachiglosse ne

compte guère plus d'une vingtaine de capsules, en moyenne et non des centaines ou des milliers, comme on a pu le croire en voyant des masses si considérables de capsules formées par des femelles multiples.

B. Incubateurs et ovovivipares.

Le nombre d'œufs ou d'embryons y est toujours petit :

a. Amphineures ovovivipares :

Halomenia grvida : deux douzaines d'œufs (HEATH, 1914, p. 150) ;

Callistochiton viviparus : 15 embryons (PLATE, 1899, p. 159).

b. Gastropodes.

Paludina vivipara : 6-40 ;

Paludina contecta : environ 30 (MOQUIN-TANDON, 1855, p. 534) ;

Campeloma subsolidum : 25-64 (CALL, 1886, p. 494) ;

Paludestrina jenkinsi : une trentaine (VAN BENTHEM, 1922, p. 407) ;

Melania divers : 2 à 19 (SARASIN, 1898, p. 16-42) ;

Cymba proboscidalis : 4 ou 5 (ADAMS, 1858, p. 158) ;

Streptaxis birmanicus : quelques œufs (STOLICZKA, 1871, p. 143) ;

Vitrina sp. : 5 ou 6 (SEMPER, 1862, p. 107) ;

Helix rupestris : 3 à 7 (MOQUIN-TANDON, 1853, p. 226) ;

— *inaequalis* : une dizaine (FISCHER, 1878, p. 7) ;

— *unidentata* : 2-3 (STEENSTRUP, 1880, p. 301) ;

Achatina alabaster : 24 (DOHRN, 1866, p. 123) ;

— *lamellata* : 9 (BAKER, 1927, p. 24) ;

— *scopulorum* : 4 (BAKER, 1927, p. 13) ;

— *Smithi* : 3-4 (ROBSON, 1913, p. 32) ;

— *cavernicola* : 3-4 (ANNANDALE, 1924, p. 36) ;

— *sinistrorsa* : 3 (FÉRUSAC et DESHAYES, 1851) ;

Stenogyra mamillata : 4 (PELSENEER, 1901, p. 34) ;

— *octona* : 4 (WIEGMANN, 1893, p. 215) ;

Pyramidula strigosa : 4-5 (SIMROTH, 1912, p. 573) ;

Balea perversa : 3-4 (STEENBERG, 1914, p. 39) ;

Ferussacia jolliculus : 2-7 (MOQUIN-TANDON, 1855, p. 308) ,

— *oranensis* : 2-4 (WATSON, 1898, p. 231) ;

— *lamellata* : 6-8 (GIBBONS, 1879, p. 130) ;

— *funcki* : " " " "

Partula hyalina : 5 (SEMPER, 1870, p. 158) ;

— *vanikorensis* : 4 " " "

— *canalis* : 3 " " "

— *filosa* : 2 (MAYER, 1902, p. 128) ;

Pupa cylindracea : 3-5 (MOQUIN-TANDON, 1855, p. 391) ;

— *muscorum* : 3-7 " " " p. 394) ;

c. Lamellibranches.

Modiolarca magellanica : 20 (IGEL, 1908, p. 24) ;

Lasaea rubra : 10-20 (CLARK, 1855, p. 93) ;

Lepton parasiticum : une douzaine (SMITH, 1877, p. 189) ;

Isconcha sibogai : une vingtaine (PELSENEER, 1911, p. 48) ;

Montacuta clarkiae : 20-50 (PELSENEER, 1925, p. 173) ;

Cyclas cornea : une trentaine (CROWTHER, 1894, p. 420) ;

Pisidium henslowianum : 7-15 (MOQUIN-TANDON, 1855, p. 582) ;

Pseudokelleya cardiformis : 36 (PELSENEER, 1903).

C. Limite du nombre d'œufs et d'embryons.

Cette limite concorde avec le minimum : l'unité, c'est-à-dire le nombre strictement suffisant pour entretenir la constance de la population (tandis que chez les ovovivipares ci-dessus, à œufs ou embryons plus nombreux, une partie seulement des embryons éclos arrivent à l'état adulte : 2/5 dans *Partula otaheitana* où il y a de 3 à 9 embryons (CRAMPTON, 1916, p. 50-51).

a. Rachiglosses :

Melo sp. : 1 (SMITH, 1910, p. 5) ;

Voluta : 1 (D'ORBIGNY, 1842, p. 121) ;

— (*Alcithoe*) *arabica* : parfois 1 (1 à 3, SUTER, 1919, p. 73) ;

Chrysodomus decemcostatus : parfois 1 (1 ou 2, JOHNSON, 1926, p. 3) ;

Boreofusus berniciensis : 1 (REMY, 1927).

b. Mollusque incubateur :

Condylocardia pauliana : 1 (BERNARD, 1896, p. 6).

c. Mollusques ovovivipares :

α. Taeniglosses.

Melania palicolarum : 1 (SARASIN, 1898, p. 16).

— *patriarchalis* : 1 " " 19).

— *gemmifera* : 1 " " 20).

— *insulae sacrae* : 1 " " 32).

β. Stylommatophora.

Rhenea coreia : 1 (MURDOCH, 1901, p. 168) ;

Helix mambocansi : 1 (ADAMS) ;

Partula lineata : 1 (SEMPER, 1870, p. 158) ;

— *filosa* : parfois 1 (MAYER, 1902, p. 124, 126 et CRAMPTON 1916, p. 87 et 291) ;

— *otaheitana* : parfois 1 (MAYER, 1902, p. 124, 126 et CRAMPTON, 1916, p. 87 et 291).

D. Grosseur des embryons peu nombreux à l'éclosion.

Les ovules libres et nombreux sont petits par rapport à ceux des

formes incubatrices, des formes à ponte agglomérée et des formes à embryons éphélicimorphes. Par exemple :

Ostrea virginiana et *O. plicata* ont de petits œufs ; *O. edulis*, *O. lurida*, *O. angasi* et *O. mordax* ont de gros œufs (ORTON, 1928, p. 320) ;

Trochus magus a de petits œufs ; *T. striatus* a de gros œufs (ROBERT, 1903, p. 27).

De même, parmi les Mollusques à pontes agglomérées, les espèces éclosant sous forme de larve nageuse ont de plus petits œufs que celles dont les embryons éclos sont éphélicimorphes ; exemple :

Crepidula fornicata et *C. plana* ont de petits œufs ; *C. convexa* et *C. adunca* ont de gros œufs (CONKLIN, 1897, p. 20) ;

Elysia viridis a de petits œufs ; le genre voisin *Cenia* a de gros œufs (PELSENEER, 1911, p. 81).

Enfin les œufs et embryons peu nombreux, éclos tardivement avec la forme adulte, des Rachiglosses et des Mollusques incubateurs ou ovo-vivipares sont aussi très gros, beaucoup plus gros par rapport à l'adulte, que les larves libres des Mollusques à œufs nombreux. Le tableau suivant montre le rapport entre la taille de l'*embryon* éphélicimorphe éclos et la taille de l'adulte, chez toute une série de formes, rapport établi d'après des mesures de spécimens vivants ou d'après des figures de divers auteurs :

a. Amphineures.

Callistochiton viviparus : 1/30 (PLATE, 1899 p. 155).

b. Gastropodes.

Cymba proboscidalis : 1/8 ;

Voluta magellanica : 1/6 (DALL, 1890, p. 311) ;

Melo diadema : 1/4 ;

Buccinum undatum : 1/23 ;

Purpura lapillus : 1/30 ;

Paludina contecta : 1/5 (MOQUIN-TANDON, 1855) ;

Melania palicolarum : 1/5 (SARASIN, 1898, p. 16) ;

Achatina sinistrorsa : gros œufs (FÉRUSSAC et DESHAYES, 1851) ;

— *zebra* : 1/12 (LONGSTAFF, 1921) ;

— *lamellata* : gros œufs (BAKER, 1927, p. 24) ;

Ferussacia oranensis : 1/5 (WATSON, 1928, p. 24) ;

Partula hyalina : 1/5 (CRAMPTON, 1916, p. 40) ;

Streptaxis burmanica : gros œufs (STOLICZKA, 1871) ;

Pupa cylindracea : 1/5 (MOQUIN-TANDON, 1855) ;

Helix rupestris : 1/5 (MOQUIN-TANDON, 1855).

c. Lamellibranches.

Nucula delphinodonta : 1/7 (DREW, 1901) ;

Modiolarca magellanica : 1/16 (PELSENEER, 1903) ;

Philobrya aviculoides : très gros œufs (BERNARD, 1897, p. 21) ;

Montacuta phascolionis : œuf de grande taille (PELSENEER, 1925, p. 176) ;

— *clarkiae* : 1/5 (PELSENEER, 1925), p. 174 ;

Parastarte triquetra : gros œufs (DALL, 1883, p. 33) ;

Lasaea rubra : 1/2 (PELSENEER, 1903) ;

Kellya suborbicularis : œufs fort gros (PELSENEER, 1903, p. 48) ;

Cyclas cornea : 1/3 ;

Pisidium henslowianum : 1/5 (MOQUIN-TANDON, 1855, p. 582).

Au contraire, dans les formes où l'éclosion est précoce et sous forme de larve nageuse, la différence des tailles est bien plus grande et le rapport conséquemment bien plus petit, supérieur à un centième et pouvant atteindre un millième ou moins encore :

Patella vulgata (1/333) ; *Littorina littorea* (1/180) ; *Nassa reticulata* (1/140) ; *Dendronotus arborescens* (1/294) ; *Dentalium tarentinum* (1/120) ; *Mytilus edulis* (1/120) ; *Pecten tenuicostatus* (1/157, d'après DREW, 1906) ; *Anodonta cygnaea* (1/300) ; *Donax vittatus* (1/120) ; *Pholas candida* (1/1200) ; *Teredo* (1/1000) ; etc.

E. Constance relative de la masse.

Les œufs et embryons des Rachiglosses et des Mollusques incubateurs ou ovovivipares sont donc les plus gros. Et sans que le produit du nombre des œufs de Mollusques par leur taille soit une valeur mathématique constante, il y a une *raison inverse* très nette entre le volume et le nombre des œufs, puisque ces œufs et embryons très peu nombreux sont toujours très gros.

L'œuf devient très gros lorsque, pendant sa constitution, il absorbe plus de vitellus. Or les œufs gros sont tous ceux dont le développement dure longtemps et dont l'embryon n'éclôt que très évolué (éphéliforme), soit hors d'une coque solide, protectrice, soit hors de la cavité palléale ou hors de l'utérus de la mère, où ils ont été à l'abri des causes nombreuses de destruction : ce sont justement ceux des Rachiglosses et des Mollusques incubateurs et ovovivipares.

En résumé, à mesure que la sécurité des jeunes stades augmente, une régulation automatique se produit, par laquelle le nombre d'œufs diminue, tandis que leur volume augmente proportionnellement.