



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

PAUL PELSENEER

VLIZ (vzw)

VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE

FLANDERS MARINE INSTITUTE

Oostende - Belgium

LA SURFACE RESPIRATOIRE DES MOLLUSQUES AMPHIBIES

SOMMAIRE

21698

- I. *La surface respiratoire et quelques-uns de ses caractères.*
 1. La surface respiratoire proprement dite.
 2. L'étendue de la surface respiratoire chez l'adulte.
 3. La surface respiratoire suivant la taille ou l'âge.
 4. La surface respiratoire chez les Mollusques amphibies.
- II. *Réduction de la surface branchiale de Mollusques aquatiques périodiquement émergés.*
Cas spécial de *Littorina*.
- III. *Formation et accroissement d'une surface branchiale secondaire chez des Mollusques aériens immergés.*
 1. Cas de *Planorbis*.
 2. Cas de *Bulinus*.
- IV. *Les modifications de la surface respiratoire au point de vue de l'Évolution.*

I. LA SURFACE RESPIRATOIRE ET QUELQUES-UNS DE SES CARACTÈRES

1. *La surface respiratoire proprement dite.*

De nombreux organismes ont, comme surface respiratoire, la totalité de la surface générale du corps. Ce sont les formes à *respiration cutanée*. Cette disposition est normalement primitive ; mais il peut arriver que, dans un groupe spécialisé, pourvu d'appareils respiratoires proprement dits, la perte de ceux-ci, au cours de l'évolution phylogénétique, détermine un retour secondaire à cette disposition originelle. C'est le cas, — parmi les Mollusques à branchies, pour les Éolidiens, les Élysiens, les Phyllidiens, divers Thécosomes et Gymnosomes et les Septibranches — pour les Mollusques à poumon, les Vaginulidæ.

Mais la surface respiratoire *proprement dite* est celle des appareils spéciaux, siège essentiel de l'activité respiratoire : branchies, poumons, trachées, etc. C'est de cette surface spécialisée à activité prépondérante qu'il est question ici.

Vol. Jubil. Raullery, 1938.

2. Mesure de la surface respiratoire proprement dite chez l'adulte.

La mesure de la surface respiratoire a été rarement entreprise. Je l'ai tentée pour divers groupes de Mollusques (PELSENEER, 1935). Les mesures obtenues ont été, par rapport au poids du corps, assez uniformes : environ 8 centimètres carrés par gramme, — par conséquent analogues au rapport chez les Vertébrés aériens : un peu plus de 10 centimètres carrés par gramme (chez l'homme).

Cette surface respiratoire ne mesure pas l'activité de la respiration. Celle-ci n'a pour mesure que la quantité d'oxygène absorbé pendant l'unité de temps. Et les formes à respiration très active se distinguent par un passage plus considérable ou plus rapide du fluide porteur d'oxygène sur ou dans l'appareil respiratoire (comme c'est le cas pour les Céphalopodes).

3. Surface respiratoire suivant la taille ou l'âge.

Mais si, dans une espèce déterminée, la surface respiratoire est constante pour tous les exemplaires adultes, il n'en est plus de même pour les divers âges. L'expérience montre que les individus plus jeunes possèdent, par rapport au poids du corps, une surface d'absorption d'oxygène relativement plus considérable que les adultes.

Ainsi, chez *Littorina littorea*, le plus grand individu observé ne possédait que 61 feuillets branchiaux, alors que de moins gros exemplaires en présentent une cinquantaine et les moyens encore un peu moins, sans que ces feuillets soient sensiblement moins étendus.

Il en est de même chez les Amphineures (*Chiton marginatus*) : le nombre des branchies — et conséquemment la surface branchiale — y est proportionnellement plus considérable chez les jeunes que chez les adultes.

Ceci concorde avec le fait que, entre les diverses espèces, les plus petites ont aussi la surface respiratoire proportionnellement la plus étendue.

Bien que la surface d'absorption de l'oxygène ne soit pas l'unique facteur de l'activité respiratoire, ce fait concorde aussi avec l'observation que les petites espèces et les jeunes individus respirent plus activement, — c'est-à-dire absorbent relativement plus d'oxygène que les grosses espèces ou les individus âgés. Et, si on considère les deux fonctions si connexes de la circulation et de la respiration, on voit aussi que la vitesse de circulation du sang oxyphorique est plus rapide (pulsations cardiaques plus nombreuses) dans les jeunes individus.

De sorte que les trois courbes suivant l'âge, pour la surface respiratoire, la consommation d'oxygène et le nombre de pulsations cardiaques, seront bien concordantes entre elles et avec celle de la croissance générale.

4. La surface respiratoire chez les Mollusques amphibies.

On observe, chez les Mollusques, le passage de la respiration branchiale à la respiration pulmonaire, en rapport avec une existence périodiquement émergée, et d'autre part, un retour à une respiration branchiale secondaire chez des formes pulmonées menant une vie plus ou moins complètement aquatique. Ces deux sortes d'animaux sont les Mollusques « *amphibies* ».

Si donc on connaît la surface respiratoire des Mollusques à vie constamment aquatique ou à respiration aérienne continue, il est nécessaire de rechercher dans les deux groupes de Mollusques « *amphibies* », combien a diminué la surface branchiale chez les premiers et quelle est la valeur de la surface branchiale nouvelle constituée chez les seconds. C'est là l'objet des deux chapitres suivants.

II. RÉDUCTION DE LA SURFACE BRANCHIALE DE MOLLUSQUES AQUATIQUES PÉRIODIQUEMENT ÉMERGÉS

Parmi les Mollusques aquatiques, il existe d'assez nombreux Gastropodes dont une partie de l'existence se passe *hors de l'eau*, soit pendant une période saisonnière comme pour les *Ampullaria* fluviatiles, soit pour des périodes irrégulières comme pour les *Cremnoconchus* fluviatiles, soit pour les quelques heures de marée basse, comme chez divers *Littorina* et *Cerithidea*, c'est-à-dire des formes intercotidales.

Cas de *Littorina*.

1° *Conditions d'existence*. — De nombreux animaux vivent entre les limites de balancement des marées (« zone intercotidale »). Ils y sont soumis à des conditions d'existence très spéciales, telles que : *a*, grandes variations de température ; *b*, agitation très grande du milieu aquatique ; *c*, principalement, émergence et immersion alternatives périodiques.

C'est surtout ce dernier facteur qui, avec le précédent, détermine des changements essentiels dans le comportement des animaux intercotidaux.

Parmi ces derniers, dans nos régions, un genre caractéristique est *Littorina*. Par la forme et l'épaisseur de sa coquille, il s'est accommodé à l'agitation de son milieu. A l'émersion périodique, il s'est adapté au point de vue de la reproduction, par l'émission de coques de ponte *libres* emportées au large (*L. littorea*), ou par l'éclosion éphélicimorphe (*L. obtusata*), par l'ovoviviparité (*L. rudis*), — et, au point de vue de l'activité respiratoire, par une respiration aérienne ou pulmonaire, coexistant avec la respiration branchiale originelle des Gastropodes marins.

2° *Durée de l'émersion*. — Parmi les espèces de *Littorina* vivant dans nos régions, *L. obtusata* est le moins longtemps émergée, et *L. rudis*, le plus longtemps émergée à chaque marée descendante, tandis que *L. littorea* occupe une position intermédiaire ; puis, comme les divers exemplaires ne sont pas tous distribués exactement au même niveau, la durée totale de l'émersion à chaque marée n'est pas parfaitement identique pour eux ; elle varie même un peu suivant la nature de la marée : morte eau (ou de quartier), vive eau (pleine lune ou nouvelle lune). En moyenne, elle est, pour *L. littorea*, de 6 à 7 heures par marée, soit environ 13 heures par jour.

3° *Branchie et surface branchiale, réduction de la branchie*. — De telles modifications dans le milieu habité, ne sont possibles et durables sans changements correspondants dans la fonction respiratoire et ses organes. On sait, en effet, que dans les Gastropodes amphibies semi-aériens, on observe une modification de la cavité branchiale, notamment la réduction de la branchie et la transformation d'une partie du plafond palléal en surface pulmonaire.

Chez *Littorina*, la branchie diminue d'importance par la réduction de son étendue et de la saillie de ses feuillets. Cette saillie des feuillets est même, proportionnellement, cinq fois moindre que dans des formes voisines, mais constamment immergées (telles que *Lacuna*).

Surface branchiale. — Chez un individu adulte, dont le corps sans coquille, pèse 0 85 gr., il y a 61 feuillets branchiaux. Les plus grands de ceux-ci (vers le milieu) ont une saillie de 1,2 mm. ; cette saillie va en décroissant progressivement jusqu'aux deux feuillets extrêmes (antérieur et postérieur) où elle est presque nulle : la moyenne générale est ainsi d'un peu plus de 0,6 mm. Quant à la base, elle est en moyenne de 3,5 mm. La surface totale des 61 feuillets de la branchie est ainsi voisine de 2,5 cm² pour 0,85 gr., soit environ 3 centimètres par gramme.

On voit donc que cette surface respiratoire branchiale de *L. littorea* adulte n'atteint pas la moitié de cette surface dans les Gastropodes marins toujours immergés (8 centimètres carrés par gramme : voir plus haut).

Respiration pulmonaire complémentaire. — La réduction de l'activité respiratoire branchiale, accompagnant l'émersion périodique prolongée, se manifeste donc dans l'organisme par une diminution de la surface branchiale. Pendant toute la durée de l'émersion, la branchie n'intervient plus guère dans l'acte respiratoire : ses feuillets sont accolés les uns aux autres et ne flottent plus librement dans l'eau. C'est alors que la paroi interne de la cavité palléale ou branchiale se substitue à elle comme appareil respiratoire actif : elle a acquis, en effet, une vascularisation très richement ramifiée et anastomosée, lui donnant tout le caractère d'une paroi pulmonaire. L'air, emplissant la cavité branchiale, n'est en effet séparé du sang circulant dans le réseau vasculaire, que par la mince paroi des vaisseaux, au travers de laquelle il diffuse aisément.

Mais, dans l'eau, toute la cavité palléale étant remplie de ce fluide, la surface pulmonaire complète l'activité respiratoire de la branchie réduite.

Autres Gastropodes aquatiques semi-aériens. — Quelques autres Gastropodes ont montré la même modification que *Littorina*, dans la fonction respiratoire et ses organes : *Cremnoconchus* et *Cerithidea*. Or, tous deux sont caractérisés aussi par une vie émergée et semi-aérienne d'une durée notable :

a) le premier est un genre fluviatile de l'Inde, fixé sur les rochers des cours d'eau torrentiels à émersion irrégulière, mais constamment répétée (STOLICZKA, 1866);

b) le second est un genre marin, vivant dans les estuaires tropicaux, attaché par un byssus, vers le niveau supérieur des marées, — donc longuement hors de l'eau.

Le manque de nouveaux matériaux n'a pas permis de mesurer la diminution de la surface branchiale ; mais on voit que cette surface est encore proportionnellement plus réduite en étendue et en saillie que dans *Littorina* (PELSENER, 1895).

III. FORMATION ET ACCROISSEMENT D'UNE SURFACE BRANCHIALE SECONDAIRE CHEZ DES MOLLUSQUES AÉRIENS IMMERGÉS

Un phénomène inverse s'observe chez des Pulmonés qui se sont accomodés secondairement à la vie aquatique, — tels que des Planorbidæ : *Planorbis*, *Bulinus*, *Miratesta*, etc. — Ancyliidæ, Pompholycidæ *Acrorbis*, (Odhner 1937) et enfin *Siphonaria*.

Ces animaux possèdent une branchie palléale : intrapulmonaire chez *Siphonaria*, mais extrapulmonaire dans tous les autres. Et ceci est en rapport avec l'établissement progressif d'une respiration aquatique chez tous ces Gastropodes Pulmonés.

1° Cas de Planorbis.

Dans *Planorbis corneus* adulte, pesant, sans sa coquille, 1 gramme, la surface respiratoire totale de cette branchie palléale extrapulmonaire est déjà un peu supérieure à 4 centimètres carrés, pour l'ensemble des deux faces ce qui n'est guère que la moitié de la surface branchiale des gastropodes marins toujours immergés. Mais *Planorbis* possède encore une respiration aérienne ou pulmonaire quoique réduite. Les *P. corneus* viennent en effet quelquefois à la surface de l'eau et y ouvrent leur pneumostome ; mais ils le font beaucoup moins souvent que *Limnæa*. Chez ce dernier, il y a une douzaine d'inspirations par heure, tandis que chez *Planorbis corneus*, il n'y en a qu'une à cinq par heure (JORDAN et HIRSCH, 1927).

2° Cas de Bulinus.

Mais d'autres formes voisines de *Planorbis* viennent encore moins souvent à la surface ou ne quittent plus le fond (*Miratesta*, *Bulinus*, *Physopsis*). Chez elles, la respiration aquatique prend une importance plus grande. On remarque que la branchie, lisse chez *Planorbis*, y est transformée en branchie plissée transversalement, offrant une surface beaucoup plus étendue. Chez *Bulinus* (= *Isidora* ou *Pulmobranchia*), la branchie palléale est fortement plissée, perpendiculairement à sa longueur : les plis saillants de chaque face correspondant à des creux équivalents sur l'autre face (PELSENEER, 1895 et 1901). Il en résulte que la longueur totale, au lieu d'y être seulement un peu supérieure à la longueur, comme dans *Planorbis*, y est sept fois plus grande.

En effet, chez *B. tabulatus*, la branchie mesure 8,5 mm. de longueur, suivant son grand axe, lorsque celui-ci est entièrement développé en ligne droite ; la largeur de l'organe n'est que de 1,4 mm. La surface totale utile des deux faces de l'appareil est ainsi de 0,8 cm² pour un animal pesant 0,12 gr. La surface respiratoire branchiale est donc environ 6,5 cm² par gramme ; c'est-à-dire que dans ce « Pulmoné » vivant et respirant toujours sous l'eau, cette surface branchiale est bien supérieure à celle de *Planorbis* ; elle est même presque égale à celle des gastropodes marins branchiés, toujours immergés.

IV. LES MODIFICATIONS DE LA SURFACE RESPIRATOIRE AU POINT DE VUE DE L'ÉVOLUTION

1. *Variations générales.* — Ces variations n'ont pas le caractère de modifications brusques, discontinues, ou mutations ; on y observe, en effet, des degrés de développement progressif, — exemples : *Littorina* et *Cerithidea* pour la réduction de la branchie cténidiale, dans le premier cas, — pour la complication croissante de la branchie secondaire : *Planorbis* et *Bulinus*, dans le deuxième cas.

D'autre part, ces deux sortes de modifications ne sont pas des variations individuelles : ce sont des *variations générales*, car elles ont affecté tous les individus de la race.

2. *Variations adaptatives.* — Ces variations générales sont des variations *adaptatives*.

En effet, chacune de ces modifications de l'appareil respiratoire (dans le fonctionnement puis dans la conformation) est étroitement en relation avec un changement dans le genre de vie :

- a) premièrement, la réduction de la surface branchiale, chez *Littorina* et *Cerithidea*, avec la vie hors de l'eau pendant des périodes prolongées ;
- b) en second lieu, le développement et la croissance d'une surface branchiale chez *Planorbis*, *Bulinus*, etc..., en rapport avec la substitution de la vie sous l'eau à la vie aérienne.

Dans ces deux cas, au cours de leur évolution phylogénétique, les formes considérées se sont accomodées à ce nouveau genre de vie. Leur accomodation est une adaptation ; la variation acquise qui l'accompagne, et la rend possible, est une *variation adaptative*.

3. *Variations héréditaires.* — Ce n'est pas de nos jours, à chacune des générations successives, tour à tour, que la vie modifiée provoque, par son action, la variation dont il s'agit : celle-ci est un héritage des générations plus ou moins anciennes. La chose est démontrée là où on a pu observer l'apparition embryonnaire de la variation. C'est le cas pour *Planorbis corneus* : on y voit la nouvelle branchie se former et grandir pendant le développement intracapsulaire dans la ponte, c'est-à-dire avant que l'embryon éclore, qu'il emplisse d'air son poumon, puis qu'il adopte la vie complètement aquatique (PELSENEER, 1937).

Bruzelles,

(Mémoire reçu le 1^{er} février 1938).