

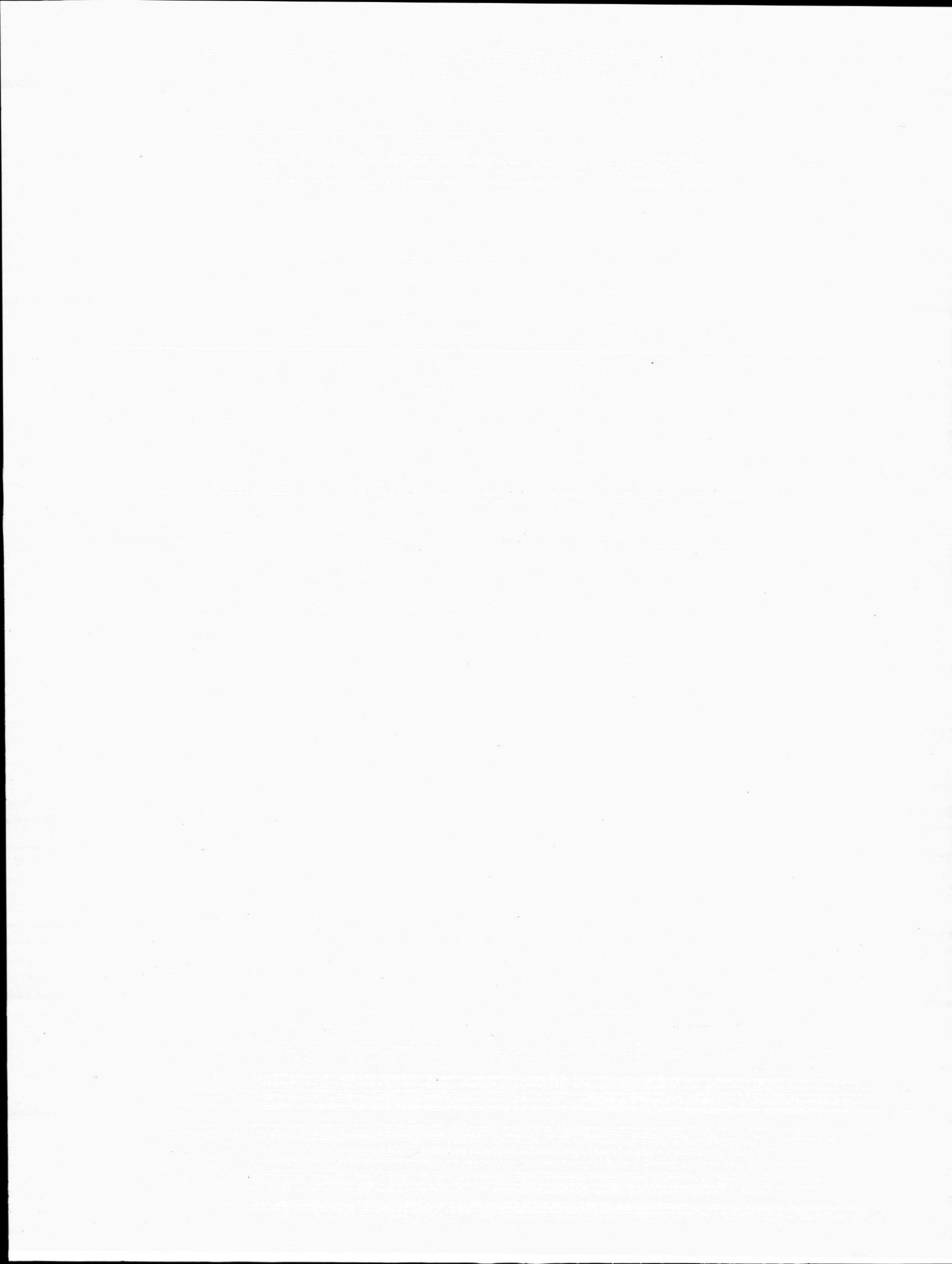
PROSOBRANCHES PARASITES

PAR

W. ADAM (Bruxelles)

Distribué le 30 avril 1934.

Vol. II, fasc. 14 (2).



PROSOBRANCHES PARASITES

PAR

W. ADAM (Bruxelles)

I. — INTRODUCTION

Parmi le matériel des Échinodermes provenant du voyage de LL. AA. RR. le Prince et la Princesse Léopold de Belgique aux Indes néerlandaises, en 1929, se trouvent quelques Prosobranches, qui vivaient sur les Échinodermes.

Parmi ces Mollusques, il se trouve quelques exemplaires du genre *Thyca* qui sont de vrais parasites et qui me permettront de décrire le mâle nain, inconnu à l'heure actuelle, de l'espèce *Thyca crystallina* (Gould, 1846).

D'autre part, il y a quelques *Melanella* dont je ne saurais dire si ce sont des parasites proprement dits ou des commensaux, car elles n'étaient pas fixées sur leurs hôtes.

La découverte d'une femelle et d'un mâle d'une espèce de *Melanella* me donne l'occasion de décrire une nouvelle espèce : *Melanella holothuricola* n. sp.

Je me fais un devoir d'adresser mes remerciements au Prof^r D^r H. F. Nierstrasz (Utrecht), qui m'a confié le matériel qu'il avait reçu pour détermination.

Je dois aussi remercier très vivement M. P. Pelseneer (Bruxelles), pour les renseignements bibliographiques et pour l'intérêt qu'il a montré pendant le cours de mes recherches, de même que M. Ph. Dautzenberg (Paris), pour ses renseignements au sujet de l'identification des *Melanella*.

II. — PARTIE SYSTÉMATIQUE

FAMILIA CAPULIDAE.

SUBFAMILIA THYCINAE.

Genus THYCA H. et A. ADAMS 1854.

Thyca crystallina (GOULD, 1846).

(Fig. 1-15.)

1846. *Pileopsis crystallina* GOULD, Proc. Boston Soc. Nat. Hist., vol. II, p. 161.
 1852. *Pileopsis crystallina* GOULD, Mollusca and shells in M. S. Exploring Expedition, p. 382 (cité d'après P. et F. Sarasin, 1887-1888).
 1858. *Capulus* (subgenus *Thyca*) *crystallinus*, H. et A. ADAMS, The genera of recent Mollusca, vol. I, p. 372.
 1876. *Capulus crystallinus* SCHMELTZ, Journal des Museum Godeffroy (Hamburg), Heft XII, p. 160.
 1886. *Hipponyx cristallinus* G. W. TRYON, Manual of Conchology, vol. VIII, p. 136, pl. XLI, fig. 18, 19.
 1897. *Thyca crystallina* G. KÜHENTHAL, Abh. Senckenberg. Naturf. Gesell., vol. 24, p. 9, pl. II, fig. 10-12.
 1909. *Thyca cristallina* M. M. SCHEPMAN et H. F. NIERSTRASZ, Siboga-Expedition, monographie XLIX², pp. 1, 6-10, pl. I, fig. 5-15.

1. ORIGINE ET MATÉRIEL. — a) Ile Weim, Nord de Misool, sur le récif, 8-II-1929. Un exemplaire (♀) sur *Linckia* spec.

b) Baie de Kema (Célèbes), sur le récif, 13-II-1929. Trois exemplaires (2 ♀ ♀ et 1 ♂) sur *Linckia* spec.

2. DESCRIPTION.

A. — LA COQUILLE

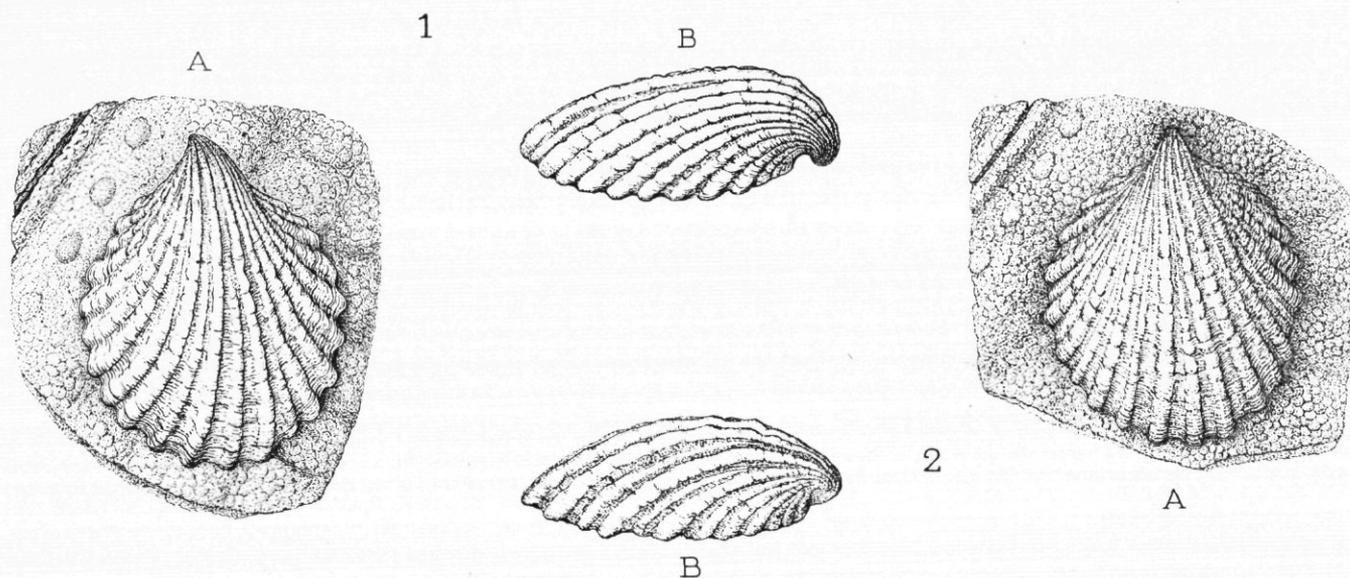
a) *Femelle*. — Dimensions :

1. (Ile Weim) : 5 × 4,2 × 1,9 mm. (fig. 1 A et B).
2. (Baie de Kema) : 4,1 × 3,3 × 1,5 mm. (fig. 2 A et B).
3. (Baie de Kema) : 10 × 7,8 × 4,2 mm. (fig. 3 A, B et C).

La coquille de la femelle correspond exactement à la description de Gould (1846). Je peux y ajouter que l'apex de la coquille, qui est extrêmement petit, se compose d'environ trois tours de spire.

Dans la coquille des petites femelles on peut distinguer très nettement deux séries de côtes (fig. 1 et 2). Les unes, les plus fortes, commencent au sommet de la coquille (c'est-à-dire qu'elles commencent au début du dernier tour de spire, qui représente la plus grande partie de la coquille). Les autres, qui sont moins saillantes, débutent à quelque distance du sommet. Ces deux séries alternent, mais pas tout à fait régulièrement.

Dans la coquille de l'exemplaire le plus grand, ces deux séries alternantes de côtes existent également, mais elles ne diffèrent que par leur longueur respective, toutes les côtes présentant la même épaisseur (fig. 3).



Thyca crystallina (GOULD).

FIG. 1. — Coquille de l'exemplaire n° 1 (Ile Weim). ×8,8.

A : Vue extérieure; B : Vue de côté.

FIG. 2. — Coquille de l'exemplaire n° 2 (Baie de Kema). ×10,3

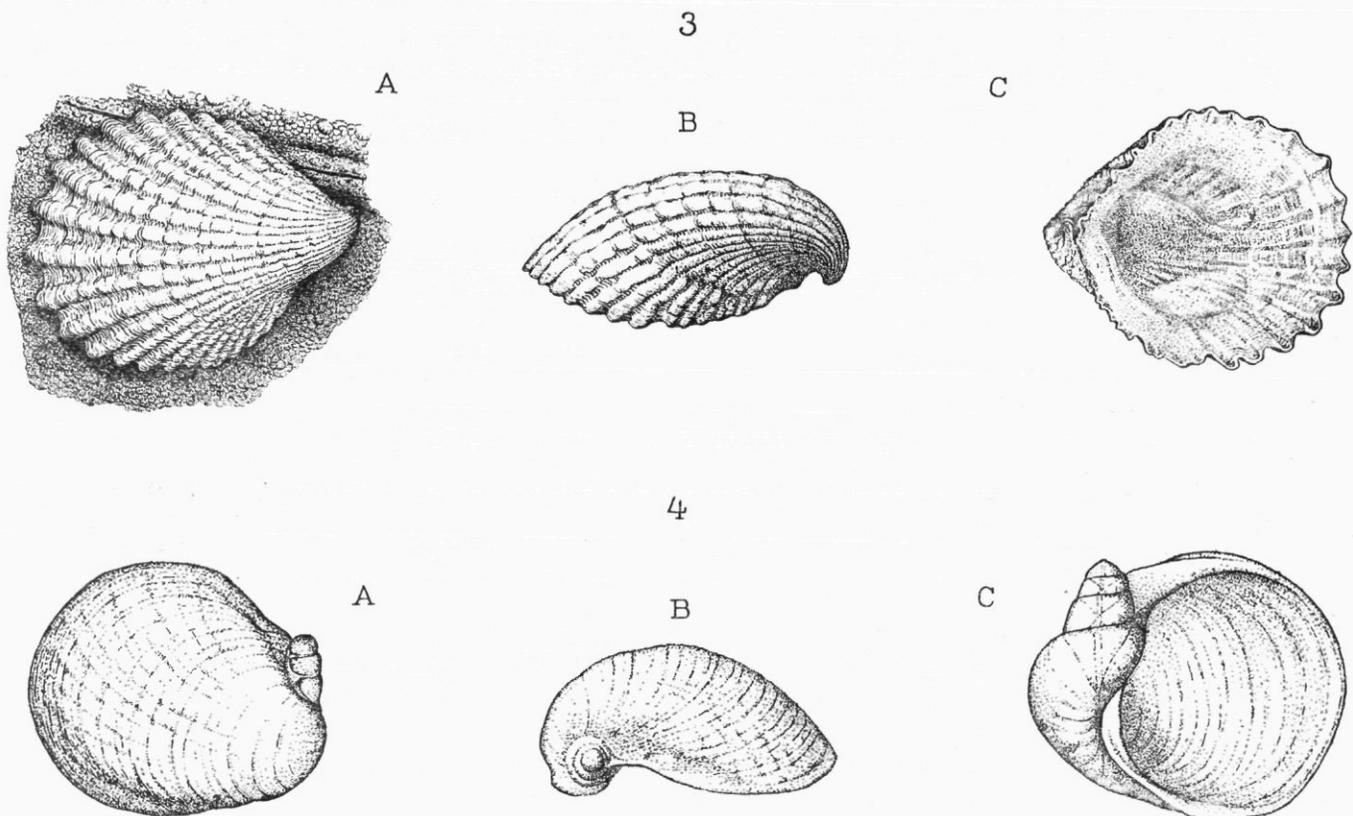
A : Vue extérieure; B : Vue de côté.

Les petits exemplaires ressemblent beaucoup à la *Thyca pellucida* Kükenthal, surtout par la formation des côtes. D'après la figure 8 de W. Kükenthal (1897) il me semble que la coquille de *Thyca pellucida* Kükenthal est plus développée en hauteur que celle de *Thyca crystallina* (Gould); seulement, comme la variabilité de la coquille n'est pas assez connue dans le genre *Thyca*, il n'est pas possible de conclure si ce caractère peut servir à la distinction certaine des coquilles chez ces deux espèces.

b) *Mâle*. — Jusqu'à l'heure actuelle, le mâle de *Thyca crystallina* (Gould) n'était pas connu. On ignorait même si la *Thyca crystallina* (Gould) est dioïque ou hermaphrodite.

Comme je l'ai fait remarquer déjà dans une note préliminaire (W. Adam, 1933), j'ai trouvé dans mon matériel un mâle nain qui était caché sous la coquille de la plus grande femelle. J'ai pu donc en même temps conclure que la *Thyca crystallina* (Gould) est dioïque.

Quant à la coquille de ce mâle nain, j'ai déjà montré qu'elle ne concorde ni avec la diagnose conchyliologique de *Thyca crystallina* (Gould) (diagnose établie d'après la coquille de la femelle), ni avec la diagnose du genre *Thyca*.



Thyca crystallina (GOULD).

FIG. 3. — Coquille de la femelle n° 3 (Baie de Kema). ×4,4.

A : Vue extérieure; B : Vue de côté; C : Vue intérieure.

FIG. 4. — Coquille du mâle (Baie de Kema). ×43,5.

A : Vue extérieure; B : Vue de côté; C : Vue intérieure.

La diagnose de la coquille du mâle est (fig. 4) :

Coquille auriforme, très petite, blanche, transparente, imperforée; spire dextre assez développée, de quatre tours, les trois premiers peu convexes, le dernier bien convexe, énorme, enveloppant presque tout le reste de la coquille; suture superficielle; sommet obtus; columelle droite, visible par transparence; ouverture subarrondie, très grande, son bord supérieur dépassant un peu le som-

met de la coquille et attaché au commencement du deuxième tour; péristome discontinu, peu réfléchi sur le bord supérieur et sur le bord columellaire ⁽¹⁾; test très mince, garni de stries longitudinales fines assez serrées, coupées vers l'ouverture à angle droit de quelques stries spirales peu visibles.

Longueur (de l'ouverture) 0^{mm}78, largeur (de la coquille entière) 0^{mm}92, épaisseur 0^{mm}45. Localité : Baie de Kema (Célèbes) sur *Linckia* spec., sous la coquille d'une femelle de *Thyca crystallina* (Gould).

Les côtes saillantes, avec leurs nodosités, qui caractérisent la coquille de *Thyca crystallina* (Gould), manquent totalement dans la coquille du mâle nain.

Les différences entre les deux coquilles (du mâle et de la femelle) sont telles que, sans avoir connu l'animal, il serait absolument justifié non seulement de créer une nouvelle espèce pour notre petite coquille, mais aussi de la mettre dans un genre à part.

Comme je l'ai déjà observé dans ma note préliminaire, il sera nécessaire de changer la diagnose du genre *Thyca* en tenant compte du dimorphisme sexuel. Toutefois, il sera préférable d'attendre que les autres espèces du genre soient mieux connues. Il faudra également tenir compte de l'anatomie de l'animal.

B. — L'ANIMAL

a) *Femelle*. — Les caractères extérieurs correspondent en général avec la description de H. F. Nierstrasz (dans Schepman et Nierstrasz, 1909).

Les deux petits exemplaires pouvaient être détachés de leur hôte sans être endommagés; par contre, il était impossible de détacher le grand exemplaire, dont le disque de fixation était soudé à son hôte.

Chez les petits exemplaires la surface ventrale du disque de fixation montre de nombreuses impressions qui correspondent aux sculptures de la surface de l'hôte (fig. 5 C).

Le disque de fixation est entouré par deux replis. Le repli antérieur (fig. 5 B et C, r. a.) porte les deux yeux, et comme il est légèrement déplacé vers la gauche, l'œil droit se trouve presque sur la ligne médiane du corps. Le repli postérieur (fig. 5 B et C, r. p.), qui est déplacé vers la droite, porte les deux glandes pédieuses, situées dans sa moitié droite et par conséquent déplacées vers le côté latéro-postérieur de l'animal.

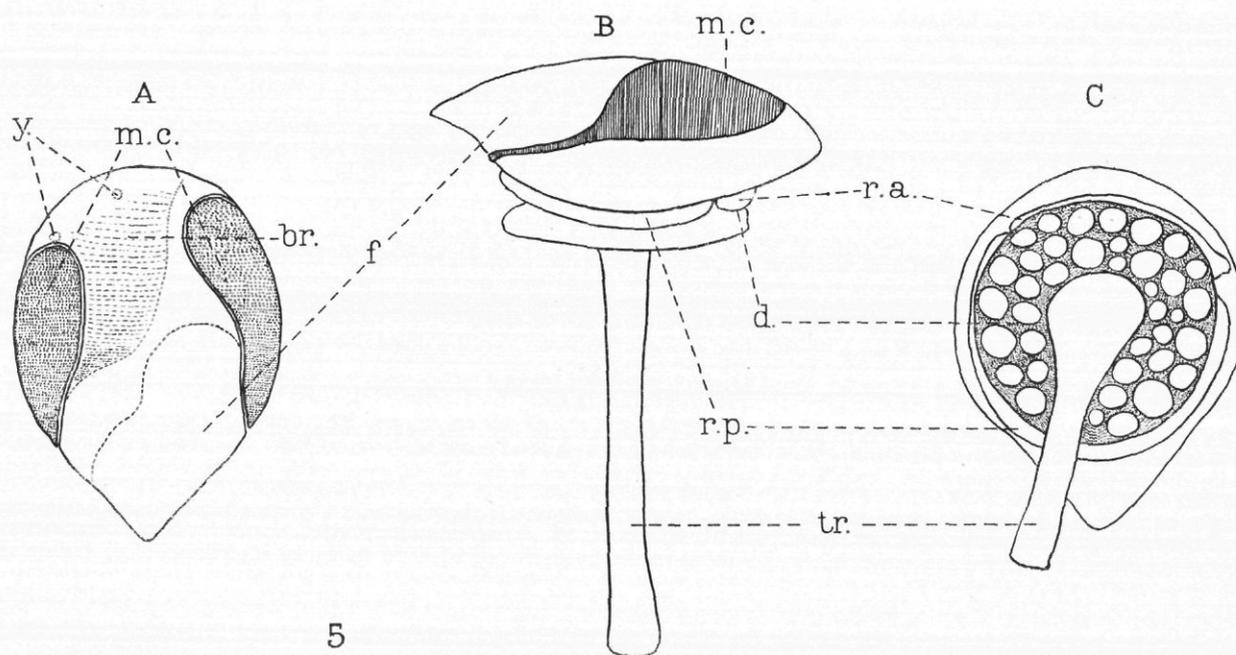
Le muscle columellaire, en forme de fer à cheval, semble se composer de deux masses musculaires séparées; cependant il existe encore une liaison minime entre ces deux masses, situées des deux côtés de la cavité palléale et de la masse viscérale (fig. 5 A et B, m. c.).

⁽¹⁾ Dans la note préliminaire j'ai oublié de remarquer que le bord columellaire est réfléchi.

Pour étudier l'anatomie interne de la femelle, j'ai fait deux séries de coupes microscopiques, une longitudinale et une transversale.

L'état de conservation de mon matériel ne me permet pas de faire partout des observations histologiques; mais néanmoins je peux donner une description anatomique assez approfondie.

Le muscle columellaire. — Les deux masses musculaires sont fixées, d'une part, à la coquille, dans laquelle l'impression est bien visible (fig. 3 C), d'autre part, pour leur plus grande partie, au disque de fixation et à la trompe (fig. 6,



Thyca crystallina (GOULD).

FIG. 5. — La femelle n° 2 (Baie de Kema). $\times 20,8$.

A : Vue dorsale ⁽¹⁾; B : Vue du côté droit; C : Vue ventrale.

Abréviations : br, branchie; d, disque de fixation; f, foie; m.c., muscle columellaire; r.a., repli antérieur; r.p., repli postérieur; tr, trompe; y, yeux.

8, 9, 10, 11, 12, m. c.). Il y a une petite partie de la musculature qui s'étend dans le pied.

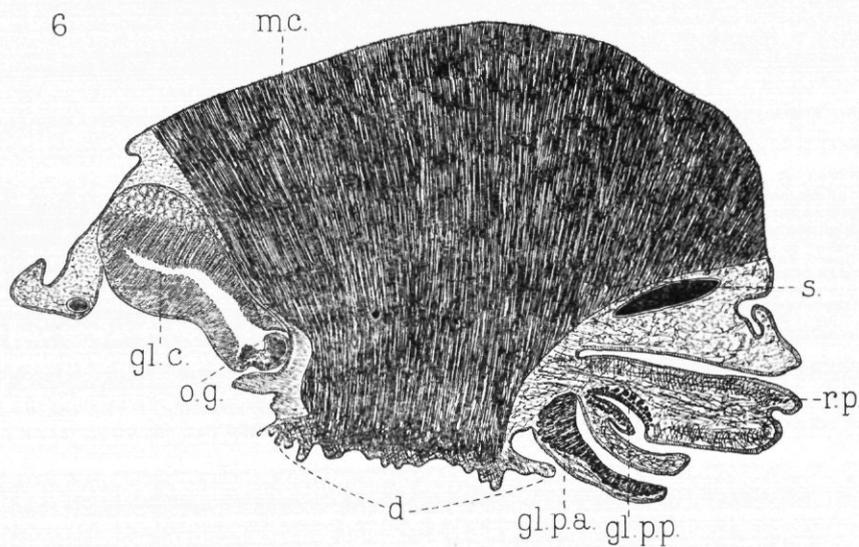
Repli antérieur (= repli frontal ou repli tentaculaire). — Ce repli, qui entoure la partie antérieure du disque de fixation, porte à sa base les deux yeux bien développés (fig. 5 A, 11, 14 C). Il se rapporte presque complètement à la

⁽¹⁾ J'ai représenté dans cette figure, au moyen d'une ligne pointillée, quelques organes visibles par transparence dans l'animal, éclairci dans l'huile de cèdre.

description du même repli chez *Thyca stellasteris* Koehler et Vaney (R. Koehler et C. Vaney, 1912).

Dans la femelle, sa base d'insertion est également moins large que son bord libre (fig. 8, 9, 10, 11, r. a.). Son épithélium se compose de cellules cylindriques assez hautes, ciliées. Sur la région dorsale, l'épithélium est aplati. Sous l'épithélium ventral on trouve, surtout chez la femelle jeune, de nombreuses travées conjonctives limitant des sinus sanguins (fig. 12 A et B).

A la base du repli tentaculaire, l'épithélium ventral est fortement développé en hauteur et forme quelques plis transversaux; les cellules épithéliales cylindriques sont très hautes et semblent être glandulaires (fig. 8, 9, 10, 11, 14 C).



Thyca crystallina (GOULD).

FIG. 6. — Coupe longitudinale à travers la moitié droite de la femelle n° 3. ×24.

Abréviations ⁽¹⁾: gl.c., glande coquillière; gl.p.a., glande pédieuse antérieure; gl.p.p., glande pédieuse postérieure; o.g., ouverture génitale; s., sang.

Cette formation glandulaire, dont la signification ne m'est pas connue, correspond à la crypte glandulaire que R. Koehler et C. Vaney (1912) ont décrite pour leur *Thyca stellasteris*; seulement, chez nos exemplaires elle ne s'étend pas seulement entre les yeux, comme dans cette dernière espèce, mais aussi au delà, et elle se trouve presque tout le long du repli frontal.

La même formation a été déjà dessinée par W. Kükenthal (sa fig. 17) dans sa *Thyca pellucida* et par H. F. Nierstrasz (dans Schepman et Nierstrasz, 1909), dans *Thyca crystallina* (Gould) (pl. I, fig. 11), sans que ces auteurs la mention-

⁽¹⁾ Les abréviations qui ont été déjà expliquées dans les figures précédentes ne seront pas répétées.

ment dans leur texte. En 1915, A. Jonker a signalé cette glande dans le matériel de H. F. Nierstrasz.

Repli postérieur (= pied proprement dit). — Ce repli est en réalité le pied, déformé à cause du développement du disque de fixation.

Dans la partie droite du repli postérieur se trouvent les deux glandes pédieuses. La glande antérieure (fig. 6, gl. p. a.) correspond à ce qu'on a appelé « Randdrüse » (H. Simroth, 1896-1907) ou la « vordere Fussdrüse » (K. Hescheler, 1900) des autres prosobranches. Elle se compose d'un canal, cilié dans sa partie ventrale, qui se dirige antérieurement, et d'une grande masse glandulaire qui se trouve principalement au côté dorsal du canal (fig. 13 B). Dans la figure 6 il semble que le canal s'ouvre postérieurement et que la masse glandulaire se trouve à la face ventrale du canal; seulement il faut tenir compte du fait que la partie antérieure du pied est pliée en arrière, à cause du développement énorme du disque de fixation. Comme nous le verrons plus loin, la disposition de ces organes chez le mâle est beaucoup plus compréhensible et nous permet par analogie de comprendre l'anatomie de la femelle.

La glande postérieure correspond à ce qu'on a appelé « Sohlendrüse » (H. Simroth, 1896-1907) ou « Fusssohlendrüse » (K. Hescheler, 1900) chez les autres prosobranches. Elle se trouve un peu derrière la glande antérieure et se compose d'une invagination épithéliale de la face ventrale du pied, limitée de tous côtés par des cellules glandulaires épithéliales, dont une partie est enfoncée dans le tissu conjonctif (fig. 6, gl. p. p., 13 A).

Ces deux glandes, qui ne sont pas observées par H. F. Nierstrasz (1909), sont signalées plus tard dans le même matériel par A. Jonker (1915). Cet auteur mentionne aussi que dans la glande antérieure la masse glandulaire se trouve seulement d'un côté du canal.

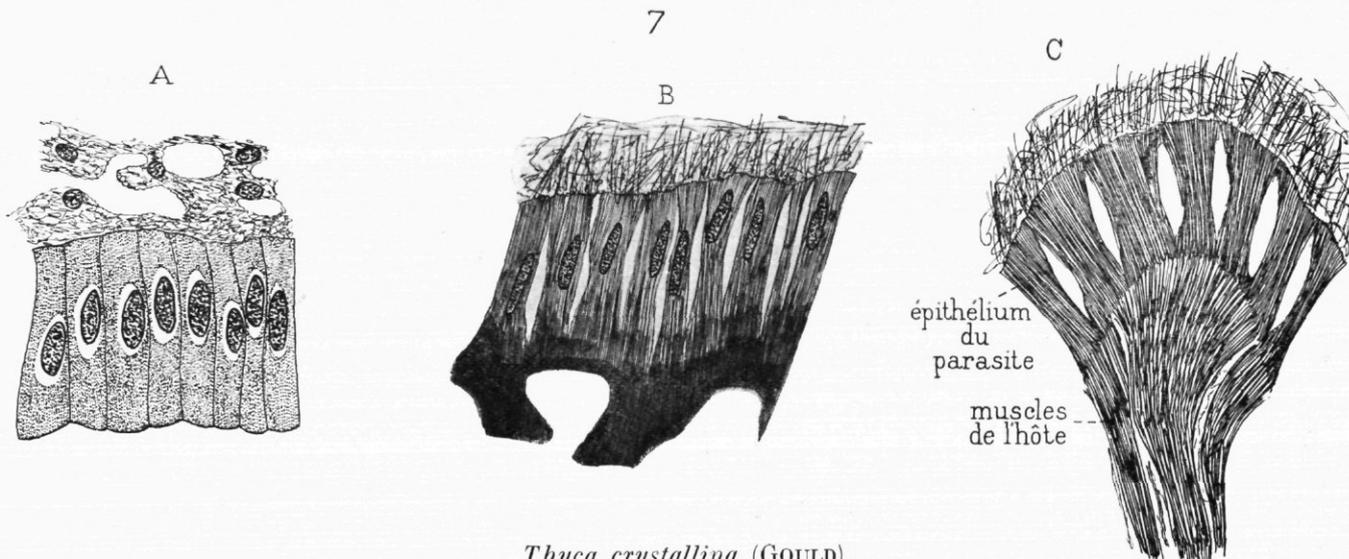
Jusqu'ici la description du pied s'accorde avec la description du pied de *Thyca stellasteris* Koehler et Vaney (R. Koehler et C. Vaney, 1912, p. 191); seulement je n'ai pu trouver une partie du pied qui corresponde à la région operculaire.

Du reste, il faut signaler encore une région épithéliale qui se trouve entre les deux glandes pédieuses (fig. 13 A, r. e. gl.). Les cellules de cette région n'ont pas une structure glandulaire et ressemblent pour ainsi dire complètement aux autres cellules épithéliales de la partie ventrale du pied; elles donnent néanmoins un produit de sécrétion qui se colore en rouge avec l'éosine.

Disque de fixation. — Ce disque, qui entoure la base de la trompe, sert à fixer le parasite sur son hôte. Dans les exemplaires jeunes, le disque n'est pas encore soudé à la surface de l'hôte. Dans ces exemplaires, l'épithélium du disque se compose de cellules cylindriques très hautes (fig. 7 A). Plus tard, les cellules se transforment, surtout dans les parties concaves du disque (qui correspondent aux tubercules de l'épiderme de l'hôte). Leur noyau s'aplatit. La

partie basale des cellules montre une structure fibrillaire, tandis que la partie externe forme une masse homogène qui se colore fortement avec l'éosine et qui montre des contours irréguliers (fig. 7 B). En même temps, la partie externe de l'épiderme de l'hôte commence à disparaître; de sorte que chez notre plus grande femelle l'épithélium du parasite se trouve dans plusieurs places en relation directe avec les muscles de l'hôte (fig. 7 C).

Dans ce cas, il ne subsiste plus que des traces de l'épithélium du parasite; les noyaux des cellules épithéliales ont presque disparu, tandis que les cellules elles-mêmes ne se laissent plus distinguer comme telles et forment une masse fibrillaire soudée aux muscles de l'hôte. Aussi il est presque impossible de désigner une limite entre les tissus du parasite et ceux de l'hôte.



Thyca crystallina (GOULD).

FIG. 7. — A : Coupe transversale à travers l'épithélium du bord du disque de fixation de la femelle n° 2. L'épithélium du bord du disque n'est pas encore transformé. $\times 1.000$;

B : Coupe transversale à travers l'épithélium du milieu du disque de fixation de la même femelle. L'épithélium a commencé de se transformer. $\times 1.000$;

C : Coupe longitudinale à travers l'épithélium du disque de fixation de la femelle n° 3. L'épithélium est soudé aux muscles de l'hôte. $\times 1.000$.

A cause du mauvais état de conservation de mon matériel, je ne puis déterminer avec certitude si l'interprétation de H. F. Nierstrasz (1909, p. 8) est exacte. Nierstrasz prétend que l'épithélium du pseudo-pied se compose de cellules épithéliales étroites; elles possèdent une fonction sécrétrice, et au moyen du produit filamenteux de cette sécrétion, le parasite se fixe sur l'hôte. Je crois plutôt que la masse filamenteuse que Nierstrasz prend pour un produit de sécrétion des cellules épithéliales se compose en réalité des cellules transformées. Cependant, je crois aussi que l'épithélium doit avoir une fonction sécrétrice et que le produit de sécrétion possède une action nocive sur l'épiderme de l'hôte.

Quant à la valeur morphologique du disque de fixation, j'en parlerai plus tard, quand j'aurai traité l'anatomie du mâle.

La trompe. — Comme l'a déjà observé H. F. Nierstrasz (1909), la trompe de *Thyca crystallina* (Gould) est très longue et pas du tout courte, comme le veut W. Kükenthal (1897).

L'épithélium du disque de fixation se poursuit graduellement dans celui de la trompe, de sorte qu'une partie de l'épithélium de la trompe est également transformée et soudée aux tissus de l'hôte. La plus grande partie de la trompe cependant possède un épithélium bien développé, composé de cellules très hautes.

A la fin de la trompe se trouve la bouche, et des deux côtés de celle-ci s'ouvrent les deux glandes salivaires. (Il faut remarquer qu'il n'est pas prouvé que ces glandes sont des glandes salivaires proprement dites; mais, pour plus de facilité, je me servirai de ce nom, par lequel tous les autres auteurs les ont décrites.)

La trompe est assez musculeuse. Une partie de cette musculature provient du muscle columellaire.

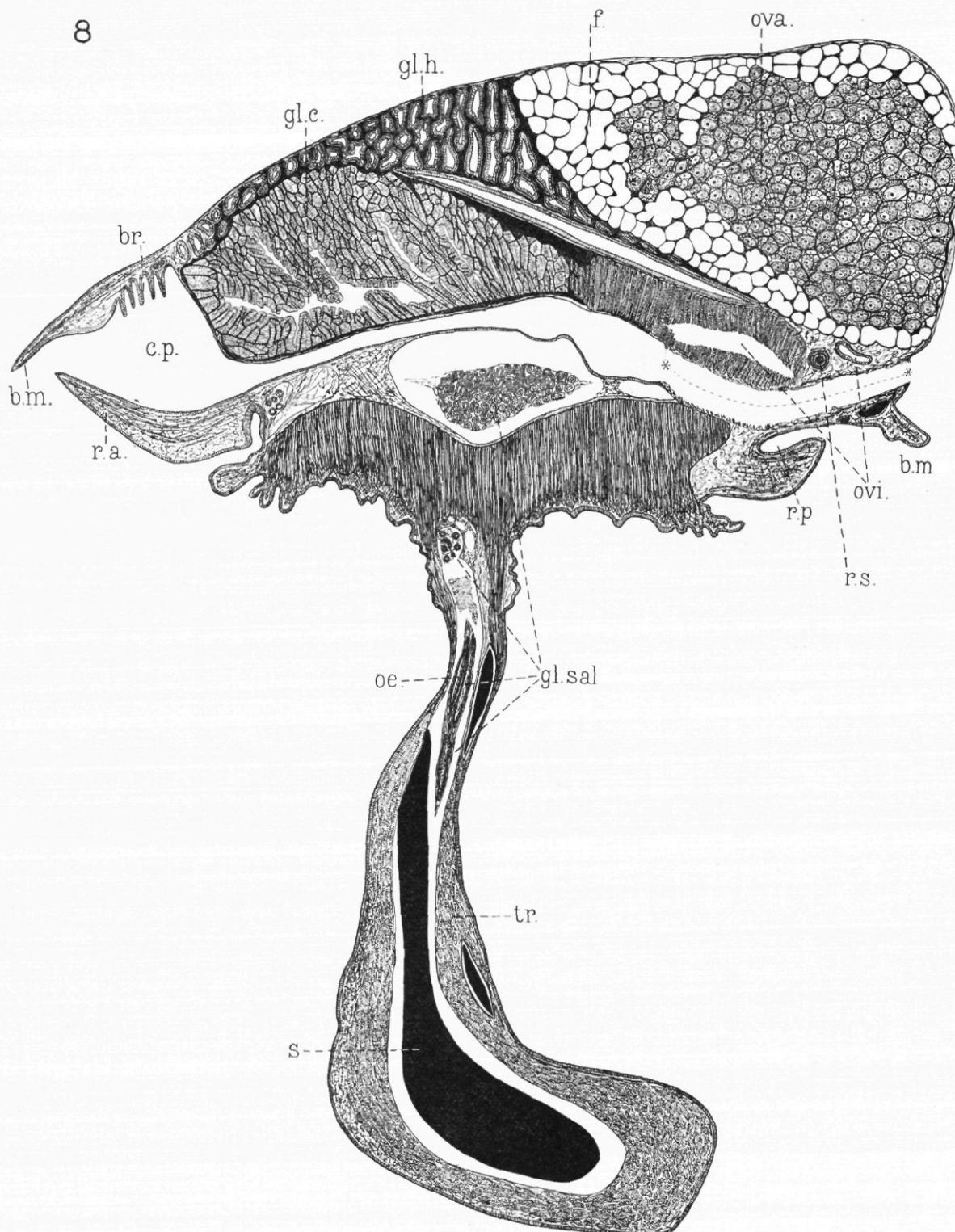
Du reste, elle renferme, outre l'œsophage et les canaux abducteurs des glandes salivaires, des sinus sanguins énormes (fig. 8, s.); de sorte que, probablement, la trompe peut s'allonger par la pression du sang et se rétracter par l'action du muscle columellaire.

Le tube digestif. — Comme chez toutes les *Thyca* connues, la radula manque totalement.

La bouche, située à la fin de la trompe, donne accès à un pharynx bien développé et fortement musculaire. Celui-ci se compose d'un épithélium de cellules cubiques très aplaties, entouré d'une couche épaisse de muscles transversaux, qui à leur tour sont entourés d'une gaine peu épaisse de muscles longitudinaux. H. F. Nierstrasz (1909) a décrit le pharynx comme suit : « die Wand zeigt im Inneren eine Schicht von kubischen Epithelzellen, welche von hohen sehr schmalen stark faserigen Epithelzellen umgeben wird, etc. » Il me semble qu'il y a ici une erreur d'impression, car il est évident que les dernières cellules dont il parle sont les muscles transversaux.

Le pharynx atteint une longueur qui égale environ la moitié de la longueur de la trompe. Après le pharynx vient l'œsophage, dont les cellules épithéliales sont beaucoup plus hautes. Ces dernières sont entourées des muscles longitudinaux, tandis que les muscles transversaux manquent.

L'œsophage passe par l'anneau nerveux, puis se dirige presque horizontalement vers l'arrière (fig. 10, œ.). Derrière la cavité palléale, l'œsophage se dirige vers le haut (fig. 10 et 12A), où il débouche à la partie supérieure de l'estomac (fig. 10 et 12A, es.), poche entourée par le foie bien développé. (Je ne sais rien dire sur la communication du foie avec l'estomac.) A la base de l'estomac l'intes-



Thyca crystallina (GOULD).

FIG. 8. — Coupe presque médiane à travers la femelle n° 3. ×24.

Abréviations : b.m., bord du manteau; c.p., cavité palléale; cr.gl., crypte glandulaire; gl.h., glande hypobranchiale; gl.s., glandes salivaires; œ, œsophage; ova., ovaire; ovi., oviducte; r.s., receptaculum seminis.

Entre les deux signes * le tissu est déchiré, et à cause de cela la masse viscérale s'est détachée du reste de l'animal.

tin continue par le rectum (fig. 10 et 12B; r.). Celui-ci se dirige vers l'avant et finit par l'anus (fig. 29 an.), qui se trouve environ au milieu de la cavité palléale, derrière la branchie, et qui est entouré par une partie de la glande hypobranchiale (fig. 9, gl.h.).

Ici nous avons donc une grande différence avec la description de H. F. Nierstrasz (1909). Selon cet auteur, l'intestin se dirige de la trompe, presque en ligne droite vers la cavité palléale, dans le plancher de laquelle elle s'ouvre par l'anus. Le foie se trouverait entre les deux masses du muscle columellaire et la cavité palléale, tandis que la soi-disant masse viscérale ne se composerait que des organes génitaux.

Je ne crois pas que cette interprétation soit exacte. Dans mon matériel, le foie se trouve, comme dans tous les autres Gastropodes, dans la masse viscérale, et à l'endroit où Nierstrasz a vu le foie se trouvent les glandes salivaires, énormément développées. Ces dernières se composent de deux canaux abducteurs qui traversent la trompe et qui se ramifient fortement dans l'espace compris entre les masses du muscle columellaire et la cavité palléale (fig. 8, 9, 10, 11, 12B).

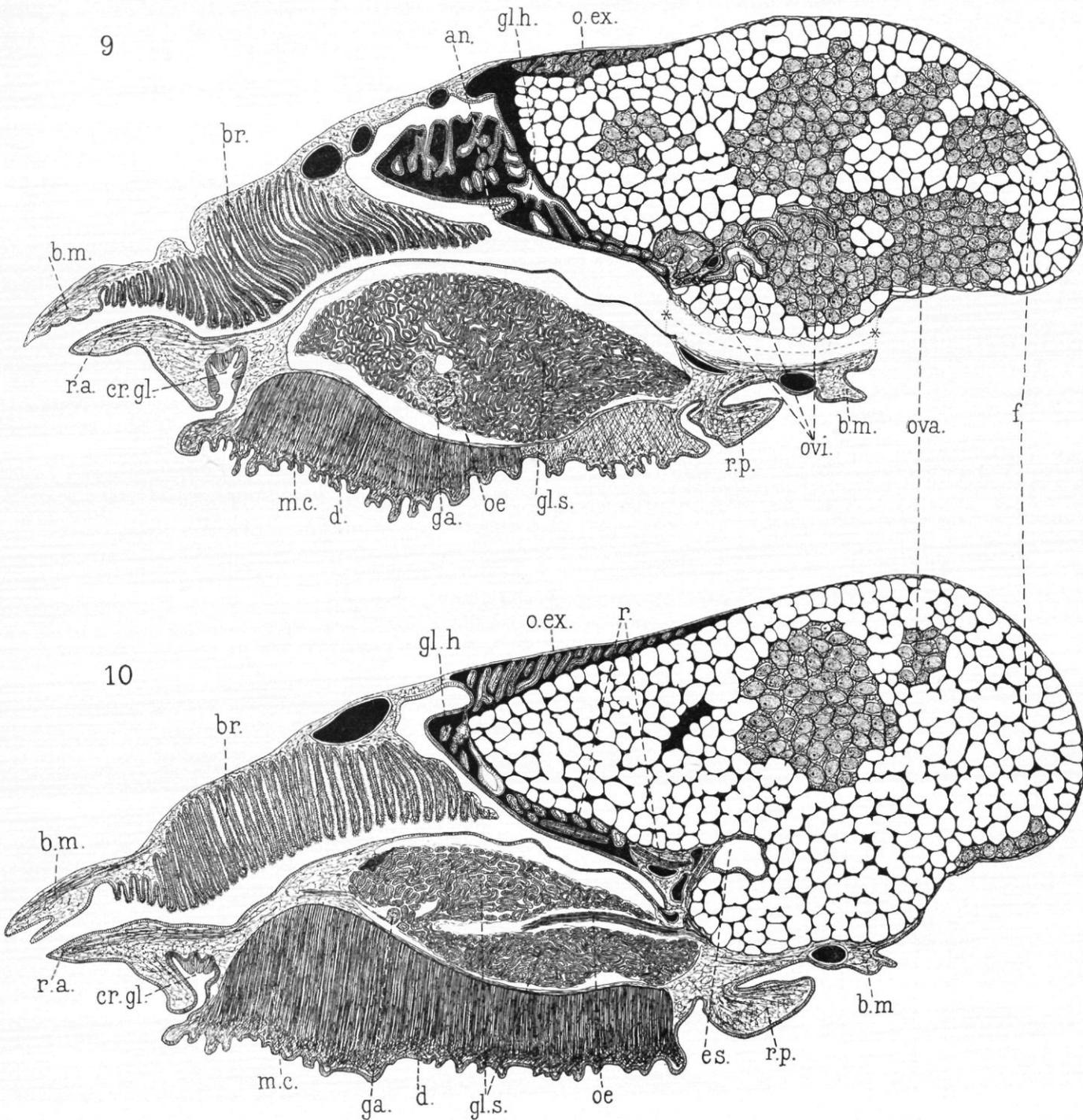
L'épithélium des canaux abducteurs se compose de cellules assez hautes, tandis que celui des ramifications, qui se terminent en cœcum, se constitue de cellules glandulaires beaucoup plus grandes et plus aplaties (fig. 14A).

Cette disposition des glandes salivaires correspond tout à fait à la description de R. Koehler et C. Vaney (1912) pour leur *Thyca stellasteris*.

Il ne me semble pas impossible que Nierstrasz ait pris pour le foie les glandes salivaires, tellement développées, et qu'il ait considéré comme glandes salivaires les canaux abducteurs de ces dernières. Cela devient d'autant plus probable quand on examine sa figure 11 (pl. I). Cette figure a été faite d'après un exemplaire d'une longueur d'environ 2,5 mm., c'est-à-dire d'après une jeune femelle. Or, j'ai coupé une femelle de la même longueur, et dans celle-ci les organes génitaux ne sont pas encore développés, tandis que Nierstrasz dessine un organe génital bien développé dans sa figure 11. Il est donc plus probable que l'organe qu'il désigne comme organe génital soit le foie, tandis que l'organe qu'il prend pour le foie, ce sont les glandes salivaires. Mais dans ce cas il est impossible que l'intestin ait le cours que Nierstrasz a décrit, parce qu'il doit y avoir une communication entre l'intestin et le foie. Il me semble que dans l'animal que Nierstrasz a décrit il y a eu une rupture; car, nécessairement, il doit exister une communication entre les deux parties qui sont dessinées comme étant séparées dans sa figure 11.

Cela me semble d'autant plus probable, parce que dans un de mes exemplaires coupés, j'ai eu la même chose. Par les manipulations, la masse viscérale s'est détachée du reste de l'animal (fig. 8, 9, 11), donnant ainsi l'impression que l'œsophage s'ouvre dans le plancher de la cavité palléale. (Dans la figure 10, j'ai reconstruit cette rupture.)

Par une étude plus approfondie de cet exemplaire et après l'examen d'un



Thyca crystallina (GOULD).

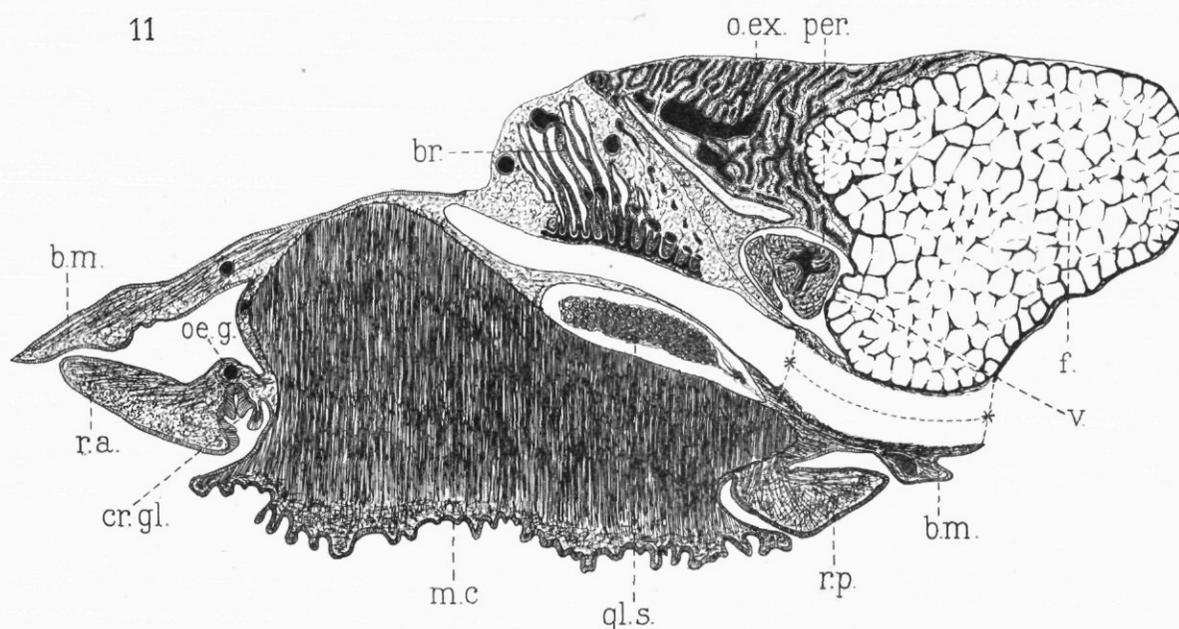
FIG. 9. — Coupe longitudinale, un peu à gauche de la ligne médiane, à travers la femelle n° 3. ×24.

FIG. 10. — Coupe longitudinale de la même femelle, un peu à gauche de la coupe précédente. ×24.

Dans cette figure j'ai reconstruit la rupture entre la masse viscérale et le reste de l'animal.
 Abréviations : an, anus; es, estomac; ga, ganglion; o.ex., organe excréteur; r, rectum.

animal intact, j'ai pu me convaincre qu'en effet l'œsophage se continue dans la masse viscérale (fig. 10, 12A) et que, en réalité, il suit le trajet que je viens de décrire⁽¹⁾.

Cela correspond tout à fait avec la description que P. et F. Sarasin (1887-1888) ont donnée du tube digestif de leur *Thyca ectoconcha*. Seulement, il me faut remarquer que, probablement, ces auteurs aussi ont pris la plus grande partie des glandes salivaires pour une partie du foie (voir leur fig. 4, pl. IV, et fig. 11, pl. V). Pour résoudre définitivement cette question il serait nécessaire d'examiner leurs préparations.



Thyca crystallina (GOULD).

FIG. 11. — Coupe longitudinale à travers la moitié gauche de la femelle n° 3. ×24.

Abréviations : œ.g., œil gauche; per., péricarde; v, ventricule du cœur.

C. Vaney (1913, pp. 10 et 11), en parlant de l'anatomie de *Thyca stellasteris* Koehler et Vaney, remarque que les replis très nombreux des glandes salivaires ont été parfois confondus avec ceux du foie; seulement il ne dit pas qui les a confondus.

Le système nerveux. — Dans la description de H. F. Nierstrasz (1909) nous ne trouvons pas d'indications sur le système nerveux de *Thyca crystallina* (Gould). Nous ne le connaissons que par quelques remarques d'A. Jonker (1915), qui a étudié le matériel de Nierstrasz. Cet auteur a trouvé que le pied proprement dit est innervé par les ganglions pédieux et que le pseudo-pied (= le disque de fixation) ne reçoit que des nerfs des ganglions cérébraux.

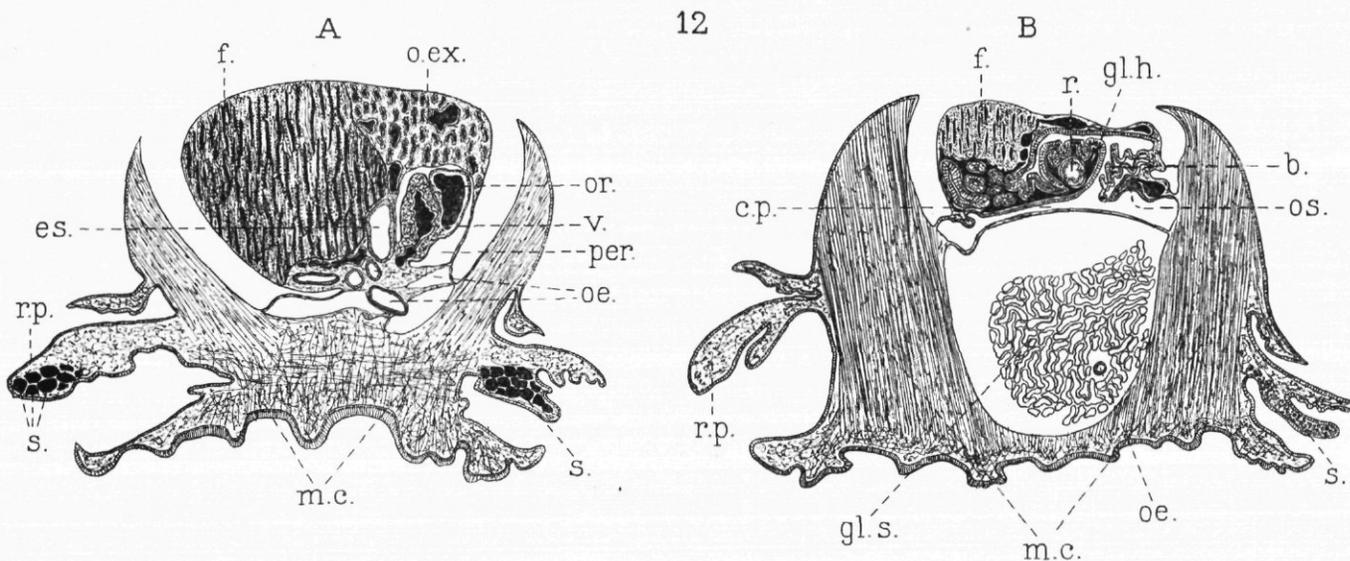
(¹) Voir Appendice (p. 113).

Le système nerveux streptoneure est très concentré. A cause de cette concentration il était extrêmement difficile de se rendre compte de la composition exacte du système central qui se trouve au milieu des ramifications des glandes salivaires, dont les canaux abducteurs ne passent pas à travers l'anneau nerveux.

Le système central se compose des ganglions cérébraux, pleuraux, pédieux et des ganglions supra- et subintestinaux.

Les commissures et les connectifs entre ces ganglions sont très courts, de sorte que les ganglions se sont fortement rapprochés. Je n'ai pas pu constater des traces de zygoneurie, mais je n'ose conclure qu'il n'y existe pas de zygoneurie.

Les ganglions cérébraux innervent, entre autres, les yeux, les otocystes pairs,



Thya crystallina (GOULD).

FIG. 12. — Coupes transversales à travers la femelle n° 1. ×36.

A : Coupe dans la région où l'œsophage communique avec l'estomac.

B : Coupe vers le milieu de l'animal.

Abréviations : ar, oreillette du cœur; os, osphradium.

qui sont situés environ entre les ganglions pédieux et pleuraux et qui renferment chacun un grand otolithe, la trompe et le disque de fixation. Je peux confirmer l'observation d'A. Jonker (1915), à savoir que le disque de fixation ne reçoit que des nerfs des ganglions cérébraux, tandis que le pied proprement dit est innervé exclusivement par les ganglions pédieux.

Je n'ai pu retracer des ganglions viscéraux ni des ganglions buccaux, mais mon matériel ne me permet pas de conclusions à ce sujet.

Appareil circulatoire. — Le cœur se trouve tout à fait à gauche derrière la branchie (fig. 11, 12A). Il se compose d'une oreillette à paroi mince et d'un ventricule fortement musculaire, le tout entouré d'un péricarde. Je n'ai pu trouver un orifice réno-péricardique. Le vaisseau branchial efférent communique

directement avec l'oreillette, tandis que le ventricule est en communication avec les vaisseaux qui se ramifient dans le foie, les organes génitaux, etc. Il ne m'est pas possible de donner une description détaillée du système circulatoire.

L'organe excréteur. — Cet organe est bien développé et se trouve dorsalement du péricarde (fig. 9, 10, 11, 12A). Son ouverture se trouve derrière la branchie, un peu à gauche et au-dessus de l'anus, tout à fait au plafond de la cavité palléale. Je ne puis donner de détails histologiques.

La branchie. — La branchie pectiniforme se compose d'un grand nombre (au moins 30) de filaments, pourvus de cils vibratiles (fig. 8, 9, 10, 11, 12B). Le long de son bord ventral il se trouve un grand sinus sanguin efférent, tandis qu'au bord dorsal se trouve le sinus afférent.

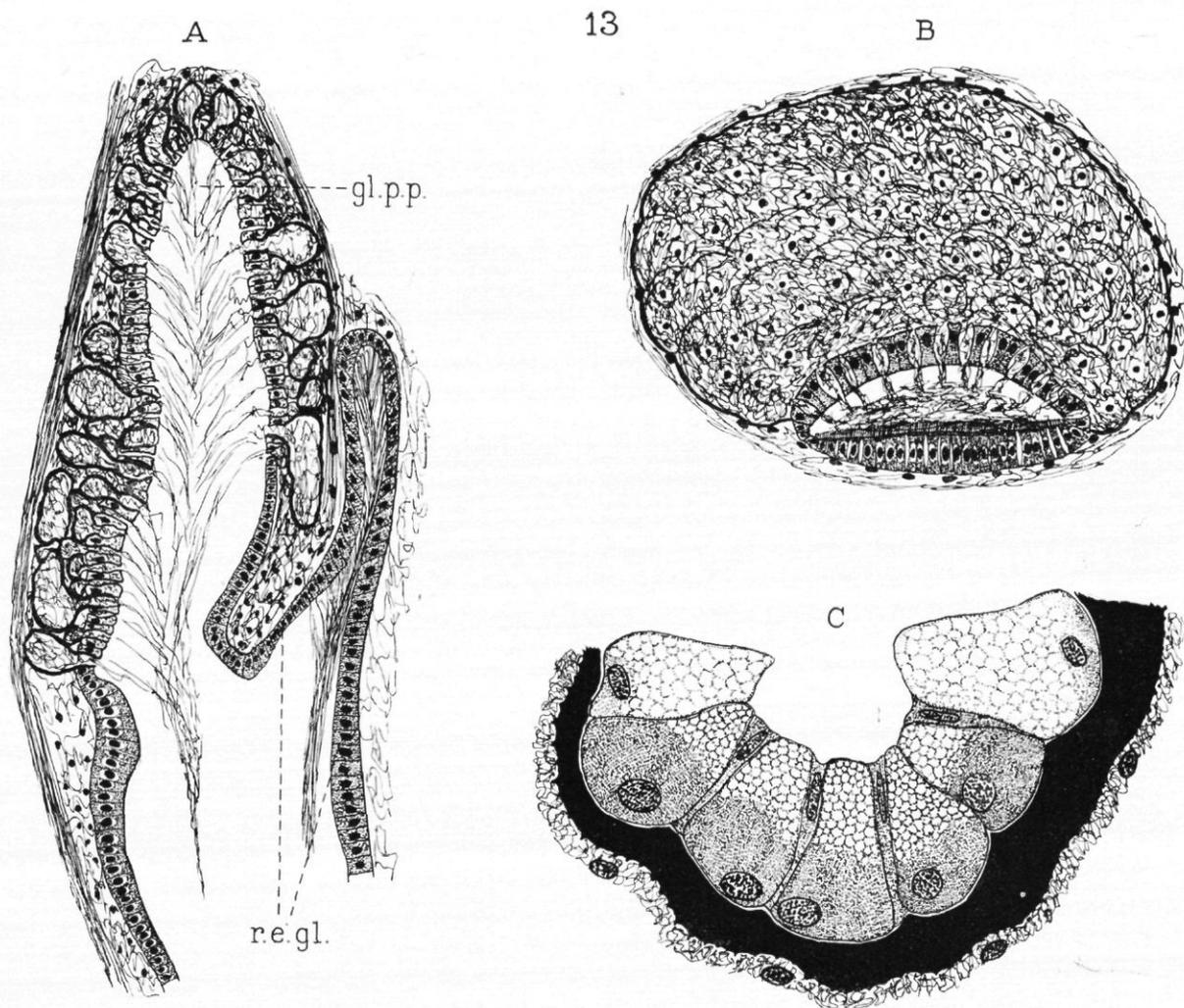
L'osphradium. — J'ai observé à gauche de la branchie un organe que je prends pour l'osphradium (fig. 12B); mais comme mon matériel ne me permet ni une étude anatomique, ni histologique, je ne saurais conclure avec certitude.

La glande hypobranchiale. — Derrière la branchie et à peu près au-dessous de l'organe excréteur se trouve, au milieu de la cavité palléale, la glande hypobranchiale, bien développée et traversée par le rectum. Cette glande est tellement plissée qu'elle donne, dans l'animal adulte, l'impression d'être une glande interne plutôt qu'externe. Mais l'examen d'un exemplaire jeune et l'étude exacte de l'animal adulte montrent qu'en effet c'est une glande ectodermique. Elle surprend par sa richesse en lacunes sanguines, qui se trouvent directement au-dessous de l'épithélium glandulaire. Sa fonction m'est absolument inconnue. Il est peu probable qu'elle joue un rôle dans la formation des œufs, parce qu'il n'existe aucune relation avec l'organe génital, dont l'ouverture se trouve éloignée de la glande hypobranchiale, tout à fait antérieurement du côté droit de la cavité palléale.

L'organe génital. — J'ai pu étudier l'organe génital dans une femelle mère. L'ovaire se trouve environ au milieu du foie (fig. 8, 9, 10, ova.). Il se compose d'un grand nombre d'acini, dans lesquels on distingue deux sortes de cellules. Les unes petites, avec un protoplasme qui se colore fortement avec l'hémalum, les autres d'une grandeur énorme, bourrées de plaquettes vitellines, avec un noyau très grand qui possède un nucléole et avec quelques restes de protoplasme (fig. 14B). Entre ces deux sortes de cellules on trouve toutes les formes intermédiaires.

Les cellules les plus grandes représentent les ovules mûrs. A l'ovaire fait suite l'oviducte, dont la paroi est, dans son commencement, peu développée en épaisseur (fig. 8, 9, ovi.). Tout près de l'ovaire se trouve le *receptaculum seminis* (fig. 8, r. s.), une poche ronde assez petite, fortement musculaire, qui communique avec l'oviducte par un canal très court. Les parois de l'oviducte se développent de plus en plus en épaisseur, à mesure qu'il s'éloigne de l'ovaire. Au point

de communication avec le *receptaculum seminis*, la paroi de l'oviducte est très épaisse et montre de nombreuses cryptes de structure glandulaire, qui se colorent en bleu avec l'hémalun. Un peu plus loin, l'oviducte passe dans un organe énormément développé, que je considère, comme l'ont fait R. Koehler et C. Vaney



Thyca crystallina (GOULD).

FIG. 13. — Coupes à travers la femelle n° 1.

- A : Coupe longitudinale de la glande pédieuse postérieure et la région épithéliale glandulaire (r.c.gl.). $\times 375$.
 B : Coupe transversale de la glande pédieuse antérieure. $\times 375$.
 C : Quelques cellules glandulaires de la glande hypobranchiale entourées d'un sinus sanguin. $\times 1.000$.

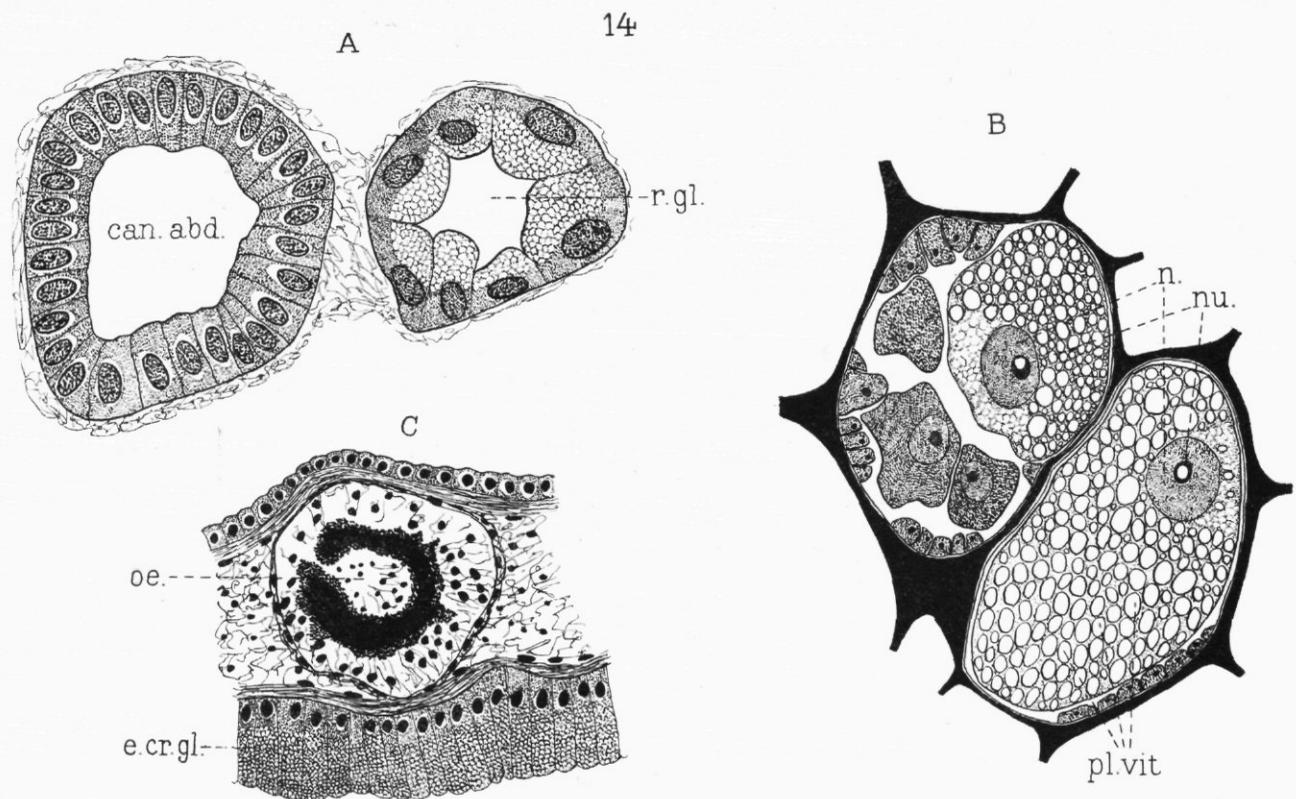
(1912), pour leur *Thyca stellasteris*, comme la glande coquillière; ses cellules ne se colorent pas avec l'hémalun et il ne m'est pas possible d'en donner une description histologique.

L'organe génital s'ouvre enfin tout à fait antérieurement à droite, près du disque de fixation (fig. 6).

C'est à cet endroit que j'ai trouvé le mâle nain.

Dans l'oviducte et dans le *receptaculum seminis* il se trouvait de grandes masses de spermatozoïdes.

Il me semble que la fécondation a lieu dans la partie de l'oviducte comprise entre l'ovaire et l'embouchure du *receptaculum seminis* dans l'oviducte, parce que jusqu'à cet endroit on observe les spermatozoïdes.



Thyca crystallina (GOULD).

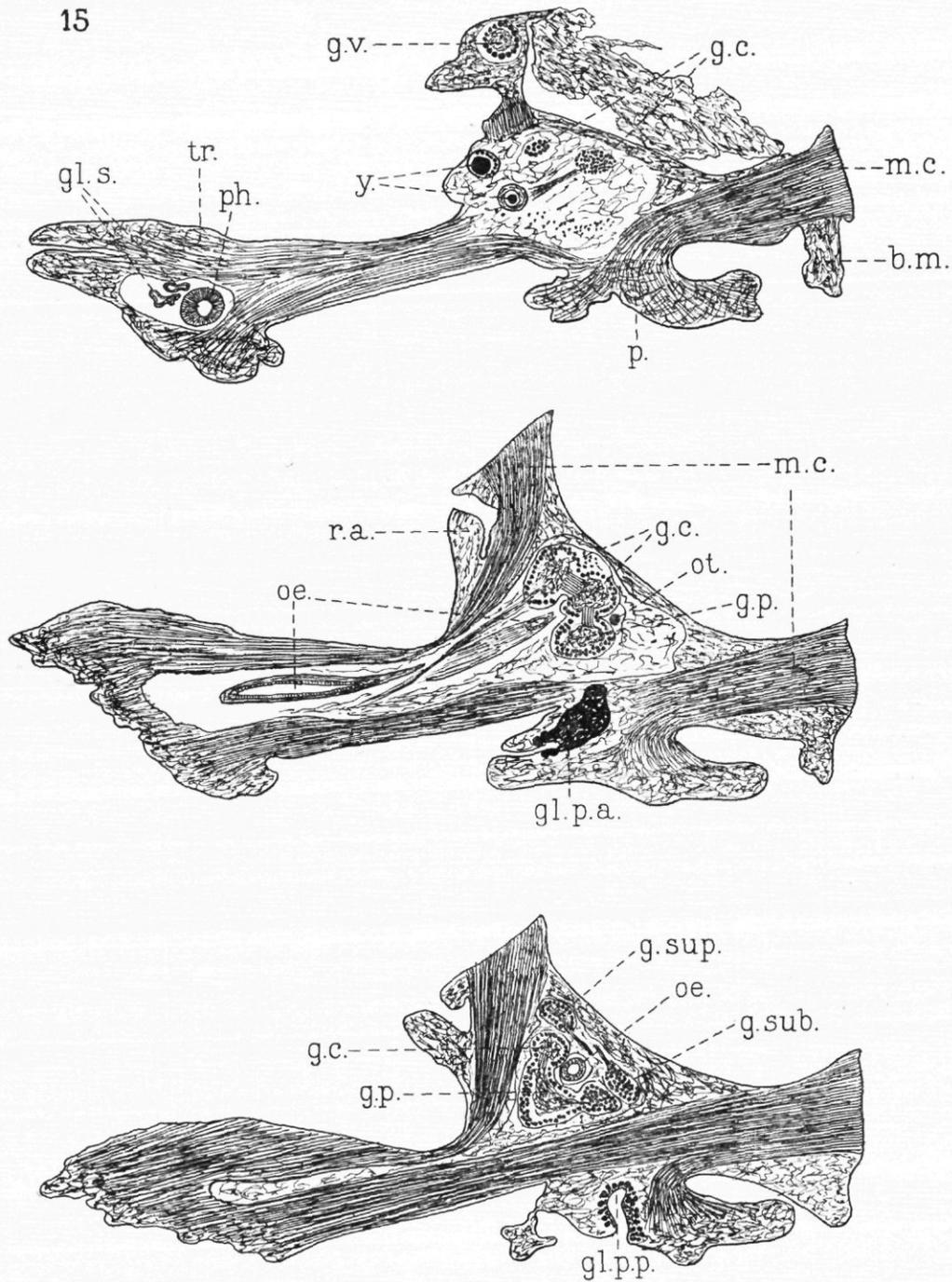
FIG. 14. — A : Coupe transversale du canal abducteur (can.abd.) et d'une ramification glandulaire (r.gl.) de la glande salivaire de la femelle n° 3. $\times 1.000$.

B : Coupe de deux acini de l'ovaire de la même femelle. $\times 375$.

C : Coupe transversale du repli antérieur de la femelle n° 1. $\times 375$.

Abréviations : can.abd., canal abducteur; e.cr.gl., épithélium de la crypte glandulaire; n, noyau; nu, nucléole; r.gl., ramification glandulaire de la glande salivaire.

b) *Mâle*. — Comme je l'ai remarqué déjà, ailleurs (W. ADAM, 1933), je n'ai pas réussi à enlever l'animal entier de sa coquille. Une partie de la masse viscérale est restée dans les tours de spire de la coquille; mais la partie enlevée suffisait pour montrer que notre petit exemplaire est un mâle adulte. Les acini testiculaires et le *vas deferens* étaient bourrés de spermatozoïdes.



Thya crystallina (GOULD).

FIG. 15. — Trois coupes à peu près longitudinales du mâle. ×95.

Abréviations : g.c., ganglion cérébral; g.p., ganglion pédal; g.sub., ganglion sub-intestinal; g.sup., ganglion supra-intestinal; g.v., ganglion viscéral; ot., otocyste; p., pied; ph., pharynx

Comme l'animal se trouvait dans un assez mauvais état de conservation, il s'est brisé en deux parties, une comprenant l'animal entier, sauf la masse viscérale, et l'autre une partie de cette masse.

La description anatomique du mâle n'est donc pas du tout complète, mais néanmoins j'ai pu constater quelques faits très intéressants.

En premier lieu, il est à remarquer que le disque de fixation, qui est si caractéristique pour la femelle, manque totalement dans le mâle.

Le muscle columellaire, qui, pour sa plus grande partie, s'attache au disque de fixation chez la femelle, s'étend chez le mâle principalement dans la trompe, tandis qu'une partie de la musculature est en relation avec le pied (fig. 15).

Le repli antérieur vaut celui de la femelle et porte également à sa base les yeux. Mais à la place du repli postérieur le mâle possède un pied bien développé avec deux glandes pédieuses (fig. 15).

Le mâle diffère encore de la femelle par le développement des glandes salivaires. Comme nous l'avons vu, ces glandes atteignent chez la femelle un développement énorme, de sorte qu'elles remplissent presque tout l'espace compris entre le muscle columellaire et la cavité palléale.

Dans le mâle, au contraire, ces glandes ne représentent que deux canaux rectilignes qui n'atteignent pas même la longueur de la trompe. Ils ne mesurent que 500 μ , tandis que la trompe a une longueur d'environ 800 μ .

Sur les autres organes, je ne peux donner que quelques remarques. La bouche se trouve à l'extrémité de la trompe. La radula manque, mais le pharynx est bien développé : il atteint une longueur d'environ 300 μ . L'œsophage passe par l'anneau nerveux, mais je n'ai pu le suivre plus loin.

L'espace entre le muscle columellaire et la cavité palléale est occupé presque tout entier par le système nerveux central. Tandis que dans la femelle il y a une grande distance entre le système nerveux central et les deux replis, à cause du développement énorme des glandes salivaires et du disque de fixation, on observe dans le mâle que les yeux se trouvent tout près des ganglions cérébraux (fig. 15) et que les ganglions pédieux touchent la glande pédieuse postérieure, qui débouche au milieu du pied.

Comme dans la femelle, le système nerveux central est très concentré. Les ganglions cérébraux, pédieux, palléaux et les ganglions supra- et subintestinaux se trouvent tous rapprochés. Je n'ai pu trouver avec certitude des ganglions buccaux. Le ganglion viscéral, que je n'avais pas trouvé dans la femelle, se trouve chez le mâle antérieurement dans la masse viscérale, à peu près au-dessus des autres ganglions (fig. 15). Il semble être composé de deux parties.

Les ganglions cérébraux innervent les yeux, qui se trouvent à la base du repli tentaculaire, les otocystes, situés entre les ganglions pédieux et pleuraux, et renfermant chacun un grand otolithe et la trompe. Le pied est innervé par les ganglions pédieux.

Malheureusement, je ne puis donner des observations sur le reste de l'animal.

C. — LA VALEUR MORPHOLOGIQUE DU DISQUE DE FIXATION

Depuis que P. et F. Sarasin (1887-1888) ont décrit pour leur *Thyca ectoconcha* le pseudo-pied (« Scheinfuss »), l'interprétation de cet organe a été le sujet d'une longue discussion. P. et F. Sarasin, qui avaient déjà conclu que ce n'était pas le pied proprement dit, considéraient le pseudo-pied comme homologue avec le pseudo-pallium de *Stilifer* et pensaient que ces deux organes prenaient leur origine dans le velum de la larve.

P. Pelseener (1888) a démontré que le pseudo-pallium de *Stilifer* ne correspond ni avec le velum, ni avec le pied.

P. Schiemenz (1889), qui ne semble pas connaître cette publication de Pelseener, ne s'accorde pas à l'interprétation de P. et F. Sarasin. Il remarque (p. 587) qu'il est impossible que le pseudo-pied prenne son origine dans le velum, parce que ce dernier se trouve dorsalement de la bouche et jamais autour de la bouche. Aussi, il n'est pas d'accord avec P. et F. Sarasin sur le fait que le repli postérieur représenterait le pied proprement dit. Selon lui (p. 588) ce repli ne représente que la partie du pied qui, chez les autres prosobranches, porte l'opercule. La partie antérieure du pied qui, chez les autres prosobranches, porte les glandes pédieuses se trouverait chez *Thyca* dans le pseudo-pied. Cette interprétation a perdu sa valeur depuis qu'on a découvert les glandes pédieuses dans le repli postérieur même. (R. KOEHLER et C. VANEY, 1912; A. JONKER, 1915.)

W. Kükenthal (1897) ne croit pas que le pseudo-pied et le pseudo-pallium soient homologues. Selon lui le pseudo-pallium de *Stilifer* serait homologue avec la partie élargie basale de la trompe de *Mucronalia eburnea* Deshayes, et le pseudo-pallium serait donc une modification de la trompe.

Le pseudo-pied, au contraire, qui chez *Thyca ectoconcha* P. et F. Sarasin représente un organe uniforme, se compose chez *Thyca pellucida* Kükenthal de trois parties, dont deux (les parties latérales) représenteraient des parties du pied proprement dit et la troisième (la partie antérieure) une prolifération du tissu de la tête. Selon W. Kükenthal (1897) le repli postérieur représenterait un métapodium.

H. F. Nierstrasz (1909) s'accorde avec ces interprétations.

N. Rosen (1910), au contraire, n'est pas convaincu que l'interprétation du pseudo-pied émise par Kükenthal soit exacte. Il remarque (p. 27) qu'il n'est pas prouvé que le pseudo-pied de *Thyca pellucida* Kükenthal se compose réellement de trois parties et qu'il est bien possible que c'est par la conservation que le pied s'est contracté ainsi, donnant l'impression de se composer de trois parties.

R. Koehler et C. Vaney (1912), qui, pour la première fois, ont trouvé des glandes pédieuses dans leur *Thyca stellasteris*, concluent (p. 199) : « La présence de ces deux glandes permet d'homologuer complètement le repli pédieux de la

Thyca stellateris avec le pied des *Pelseneeria* ». Quant au disque de fixation, ils disent (p. 200) : « il est difficile de décider si le repli tentaculaire et le disque de fixation ou pseudo-pied sont des dépendances du pied exclusivement ou s'ils représentent des productions spéciales de la trompe ou de la tête ». En se basant sur les résultats de W. Kükenthal (1897) ils concluent : « Il n'est plus possible d'admettre que ce pseudo-pied puisse dériver exclusivement du velum, comme le pensaient les Sarasin, et soit ainsi une formation purement céphalique.

C. Vaney (1913) donne plus positivement son opinion sur le pseudo-pied (p. 61) : « Il est formé en grande partie par des productions pédieuses; sa portion antérieure paraît être d'origine céphalique ».

H. F. Nierstrasz (1913) ne semble pas être tout à fait convaincu de l'exactitude de cette interprétation, car il dit (p. 544) : « Es ist schade dass Koehler und Vaney nicht untersucht haben, wie Scheinfuss und hintere Falte innerviert werden ».

C'est A. Jonker (1915) qui a étudié cette question et qui a trouvé que le pseudo-pied de *Thyca crystallina* (Gould) est innervé exclusivement par les ganglions cérébraux, tandis que le repli postérieur ne reçoit que des nerfs des ganglions pédieux. Elle conclut que selon l'innervation il faut considérer le pseudo-pied de *Thyca crystallina* comme une formation de la tête.

Je peux confirmer ces résultats d'A. Jonker et je crois que l'opinion différente des autres auteurs s'explique par le fait qu'on ne s'est jamais représenté l'animal dans la position normale d'un Gastéropode, c'est-à-dire avec la trompe en avant et le pied ventral.

Dans la figure 15 j'ai dessiné le mâle dans cette position. Quand nous comparons cette figure avec les figures de la femelle (fig. 6, 8, 9 10, 11), il est évident que pour mieux comprendre la femelle il est nécessaire de tourner ces figures de 90 degrés. Alors il devient encore plus évident que le disque de fixation constitue une formation de la tête (peut-être un repli de la trompe).

Il me semble inutile de faire des remarques sur les autres espèces du genre *Thyca* avant que leur anatomie (surtout l'innervation) soit mieux connue.

3. POSITION SYSTÉMATIQUE. — D'après l'étude de la coquille, il ne m'était presque pas possible de conclure si mes exemplaires étaient des *Thyca crystallina* (Gould) ou bien des *Thyca pellucida* Kükenthal. La description que W. Kükenthal (1897) a donnée de la coquille de cette dernière espèce ne permet pas de la distinguer avec certitude de *Thyca crystallina* (Gould).

M. M. Schepman et H. F. Nierstrasz (1909) ont eu la même difficulté; mais, comme ces auteurs, j'ai pris mes exemplaires pour des *Thyca crystallina* (Gould), après l'étude de l'anatomie de l'animal.

Comme W. Kükenthal ne remarque pas si les exemplaires d'après lesquels il a décrit l'anatomie de sa *Thyca pellucida* étaient des adultes, il n'est pas possible de comparer les deux espèces.

dulaires se trouvent tout autour du canal. Cela correspond tout à fait avec les mêmes glandes *Thyca crystallina* (Gould).

Je n'ai pu constater si dans notre *Melanella* la glande postérieure débouche avec deux ouvertures, comme chez *Eulima polita* (A. JONKER, 1915, p. 60).

Dans le pied, la plus grande partie du muscle columellaire s'attache à la région operculaire.

L'intestin est caractérisé par l'absence de la radula des mâchoires et des glandes salivaires; mais, comme chez *Thyca*, il possède un pharynx avec des muscles radiaires. L'œsophage, avant de passer par l'anneau nerveux, présente une longue boucle, qui peut-être se forme quand la trompe est rétractée. Je ne puis donner des renseignements exacts sur le reste du trajet du tube digestif. Le foie occupe une grande partie du tortillon viscéral.

Dans la cavité palléale se trouvent la branchie, peu développée, et la glande hypobranchiale.

Je ne sais rien dire au sujet du système circulatoire et de l'organe excréteur.

Le système nerveux est très concentré, comme je l'ai décrit pour le *Thyca crystallina* (Gould). Il y a une paire de statocystes, dont chacun enferme un gros otolithe.

L'organe génital femelle se compose d'un ovaire qui s'étend le long du foie. Les acini ovariens ressemblent tout à fait à ceux de *Thyca crystallina* (Gould) (fig. 14B). Dans notre exemplaire il y avait déjà des ovules mûrs chargés de plaquettes vitellines. A l'ovaire fait suite l'oviducte, à parois épaisses et glandulaires. A quelque distance de l'ovaire, le *receptaculum seminis*, tout à fait rempli de spermatozoïdes, s'ouvre dans l'oviducte. Je n'ai pu suivre tout le parcours de l'oviducte, mais comme dans le *Thyca crystallina* (Gould), notre *Melanella* possède également un organe très développé que je prends pour la glande coquillière.

L'organe génital mâle se compose d'un testicule bien développé qui s'étend, tout comme l'ovaire chez la femelle, le long du foie. Sur le cours du *vas deferens* et du pénis (quand celui-ci est présent) je ne puis donner de renseignements.

D'après les observations incomplètes sur l'anatomie de notre *Melanella*, on sait en tout cas conclure que notre espèce se rapporte très bien au genre *Melanella*. En général, l'anatomie de notre espèce s'accorde à celle d'*Eulima polita* Linné, comme elle a été décrite par A. Jonker (1915).

Comme notre espèce a été trouvée sur une holothurie, je l'ai nommée *Melanella holothuricola*.

Melanella sp.

A. (Fig. 16 C.)

ORIGINE ET MATÉRIEL. — Ile Weim, Nord de Misool, sur le récif, 26-II-1929. 1 exemplaire sur les tentacules de *Holothuria atra* Jäger (il a été trouvé sur le même exemplaire d'holothurie que le *Melanella holothuricola*).

Diagnose de la coquille. — Coquille turriculée, petite, blanche et brillante, peu transparente, imperforée; spire dextre de ± 10 tours aplatis, dont les quatre premiers sont un peu courbés vers la gauche; depuis le 4^e tour, tous les tours montrent du côté droit (pas visible dans la fig. 16C) un sillon longitudinal (G. W. Tryon, 1886, indique ces sillons comme « impressed varices »). Ces sillons ne se trouvent pas tous sur une même ligne droite; les deux derniers sont déplacés graduellement vers l'ouverture; suture superficielle; au-dessous de la suture on voit par transparence une deuxième ligne qui me semble être causée par le fait que le bord supérieur de l'ouverture qui s'applique contre le tour précédent est très épais; sommet obtus; ouverture piriforme, assez petite; péristome discontinu; opercule corné, piriforme; test assez épais, pourvu de lignes de croissance très fines.

Longueur 2^{mm}8; largeur 1^{mm}2.

Cette espèce de *Melanella* ne se rapproche d'aucune espèce décrite; mais comme je ne possède qu'un exemplaire et que je ne puis donc en étudier l'anatomie, je préfère de ne pas la décrire comme une nouvelle espèce.

B. (Fig. 16 B.)

ORIGINE ET MATÉRIEL. — Baie de Paloe, près de Dongala (Célèbes), à marée basse, profondeur 1 m., 5-II-1929. 1 exemplaire sur les tentacules de *Holothuria atra* Jäger.

Diagnose de la coquille. — Cet exemplaire ressemble beaucoup à l'espèce précédente, mais pourtant il existe des différences. Les tours de spire sont encore plus aplatis; les premiers tours sont également courbés (comme le sommet est cassé, je ne puis indiquer le nombre de tours); il n'y a qu'un sillon (« impressed varice ») sur l'avant-dernier tour. La coquille est également blanche et luisante, mais elle est tout à fait couverte d'une croûte brune. L'ouverture est beaucoup plus grande que dans l'espèce précédente; elle est également piriforme, mais sa partie supérieure est beaucoup plus pointue.

Longueur 3^{mm}0 (comme la coquille est cassée, je ne puis donner la longueur exacte); largeur 1^{mm}3.

Dans tous les autres caractères les deux coquilles se ressemblent; mais pour une conclusion définitive il serait nécessaire d'avoir un matériel plus grand, afin de pouvoir étudier l'anatomie des animaux, car il est toujours possible que les différences entre les coquilles ne sont que des différences entre les deux sexes d'une même espèce.

APPENDICE

Comme je ne pouvais pas examiner personnellement les préparations de *Thyca crystallina* de H. F. Nierstrasz, mon ami et collègue L. Bretschneider (Utrecht) m'a fait le plaisir d'étudier ce matériel, pendant l'impression de mon manuscrit. Il a confirmé mes suppositions, à savoir que H. F. Nierstrasz avait pris le foie pour les organes génitaux et les glandes salivaires pour le foie. L'examen des préparations de Nierstrasz ne lui a pas permis de me donner des renseignements au sujet du trajet de l'intestin, à cause du mauvais état du matériel. Toutefois, les observations de Bretschneider sur le foie et les glandes salivaires confirment mon opinion que l'intestin ne peut pas avoir eu le cours décrit par Nierstrasz (1909).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ADAM, W., 1933, *Note préliminaire sur le mâle de Thyca crystallina* (Gould, 1846). (Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, t. IX, n° 39.)
- ADAMS, H. et A., 1858, *The genera of recent Mollusca*, vol. I, p. 372.
- ENGEL, H., 1933, *Holothuries*, Résultats scientifiques du voyage aux Indes orientales néerlandaises. (Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, hors série, vol. III, fasc. 13.)
- GOULD, 1846, *On the Shells collected by the United States Exploring Expedition*. (Proceedings of the Boston Society of Natural History, vol. II, [1848], p. 161.)
- 1852, *Mollusca and shells in United States Exploring Expedition*. (Vide. P. et F. Sarasin, 1887-1888.)
- HESCHELER, K., 1900, *Mollusca*, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere, von A. Lang, Lief. 1.
- JONKER, A., 1915, *Over den Bouw en de Verwantschap van parasitische Gastropoden*. (Diss. Utrecht.)
- KOEHLER, R. et VANEY, C., 1912, *Nowvelles formes de Gastéropodes ectoparasites*. (Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, t. XLVI, p. 191.)
- KÜKENTHAL, W., 1897, *Parasitische Schnecken*. (Abhandlungen der Senckenbergischen Gesellschaft, Band 24.)
- NIERSTRASZ, H. F., 1913, *Die parasitischen Gastropoden*. (Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, Band 3, Heft 5.)
- PELSENEER, P., 1888, *Mollusques déformés par le parasitisme*. (Bulletin des séances de la Société royale malacologique de Belgique, t. XXIII, p. LXXXVII.)
- 1928, *Les parasites des Mollusques et les Mollusques parasites*. (Bulletin de la Société zoologique de France, t. LIII, p. 158.)
- ROSÉN, N., 1910, *Zur Kenntnis der parasitischen Schnecken*. (Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Afd., 2, Bd. 6, Nr. 4.)
- SACCO, F., 1896, *I molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria*. Parte XX, p. 41, Torino.
- SARASIN, P. et F., 1887-1888, *Ueber zwei parasitische Schnecken*. (Ergebnisse naturwissenschaftlichen Forschungen auf Ceylon, Band 1, p. 21.)
- SCHEPMAN, M. M. und NIERSTRASZ, H. F., 1909, *Parasitische Prosobranchier der Siboga-Expedition*. (Siboga-Expedition, monographie XLIX².)
- SCHIEMENZ, P., 1889, *Parasitische Schnecken*. (Biologisches Centralblatt, Band 9.)

- SCHMELTZ, 1876, *Capulus crystallinus* Gld. (Journal des Museum Godeffroy, Heft XII, p. 160.)
- SIMROTH, H., 1896-1907, *Gastropoda prosobranchia*. (Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs, Band III (Mollusca), Abt. II.)
- STEARNS, R. E. C., 1891, *Descriptions of new West American land, freshwater, and marine shells, with notes and comments*. (Proceedings of the United States National Museum, vol. XIII [1890], p. 205.)
- THIELE, J., 1929, *Handbuch der systematischen Weichtierkunde*, Teil 1.
- TRYON, G. W., 1886, *Manual of Conchology*, vol. VIII.
- VANEY, C., 1913, *L'adaptation des Gastropodes au parasitisme*. (Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, t. XLVII, p. 1.)
-