

# VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

Université de Paris - Biologie Marine - Banyuls-sur-Mer

Série A : Biologie marine

Tome XVII - 1966 - Fasc. 2 - A



MASSON & C<sup>ie</sup>

120, Bd St-Germain, Paris VI<sup>e</sup>

# VIE ET MILIEU

## BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITE DE PARIS - BIOLOGIE MARINE

**Vie et Milieu** paraît par fascicules séparés tous les deux mois. Chaque volume annuel, comprenant six fascicules, contient environ 1 200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries :

Série A : Biologie marine; Série B : Océanographie; Série C : Biologie terrestre.

Pour chaque toison, deux fascicules sont en principe réservés à chacune des trois séries. La succession des trois séries au cours de l'année peut être sujette à variations d'un tome au suivant. La Rédaction se réserve de modifier la répartition en trois sections suivant l'abondance relative des manuscrits acceptés pour chaque série.

Les manuscrits sont reçus par le Professeur P. DRACH, Directeur de la Publication, ou M. L. LAUBIER, Secrétaire de Rédaction (Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, 66, France). Ils ne seront acceptés définitivement qu'après avoir été soumis au Comité de Rédaction spécialisé.

### Membres des Comités de Rédaction

#### Série A : Biologie marine

B. BATTAGLIA (Padoue, Italie), C. BOCQUET (Paris, France), J. FELDMANN (Paris, France), J. FOREST (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), J. MAETZ (C.E.A., Villefranche-sur-Mer, France), M. PAVANS DE CECCATTY (Lyon, France), G. PETIT (Paris, France), G. TEISSIER (Paris, France), O. TUZET (Montpellier, France).

#### Série B : Océanographie

M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BLANC (Paris, France), P. BOUGIS (Paris, France), J. BROUARDEL (Monaco), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), A. IVANOFF (Paris, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), J.M. PÉRÈS (Marseille, France), J. POCHON (Paris, France).

#### Série C : Biologie terrestre

E. ANGELIER (Toulouse, France), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris, France), W. KÜHNELT (Vienne, Autriche), M. KUNST (Prague, Tchécoslovaquie), M. LAMOTTE (Paris, France), B. POSSOMPES (Paris, France), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT-GIRONS (Paris, France), C. SAUVAGE (Montpellier, France), M. VACHON (Paris, France).

L'abonnement part du n° 1 de chaque année (6 fascicules par an).

Les abonnements sont reçus par la Librairie MASSON & Cie, 120, boulevard Saint-Germain, Paris VI.

France et zone franc (Pays acceptant le tarif d'affranchissement intérieur français pour les périodiques) ..... 60 FF

Règlement par chèque bancaire ou chèque postal (C.C.P. 599, Paris) ou mandat.

Belgique et Luxembourg ..... 650 FB

Autres pays ..... 65 FF

Prix payables dans les autres monnaies au cours des règlements commerciaux du jour du paiement, par l'une des voies suivantes : chèque sur Paris d'une banque étrangère; virement par banque sur compte étranger; mandat international.

Prix du fascicule séparé ..... 18 FF

Changement d'adresse ..... 0,50 FF

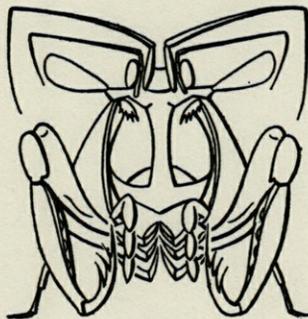
# VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

Université de Paris - Biologie Marine - Banyuls-sur-Mer

Série A : Biologie marine

Tome XVII - 1966 - Fasc. 2 - A



MASSON & C<sup>ie</sup>

120, Bd St-Germain, Paris VI<sup>e</sup>



## SOMMAIRE

M. GABE. — Contribution à l'histologie de <i>Firoloida desmaresti</i> Lesueur .....	845
Katharina MANGOLD. — <i>Sepia officinalis</i> de la Mer catalane .	961
J. LAUGA et J. LECAL. — Etude comparée du milieu intérieur de quatre espèces d'Holothuries .....	1013
Jacques MAZZA. — Evolution de l'appareil buccal au cours du développement post-larvaire des <i>Aetideidae</i> et des <i>Euchaetidae</i> (Copépodes pélagiques). Ses incidences sur le sex-ratio des adultes .....	1027
Michel GLEMAREC. — <i>Paraonidae</i> de Bretagne. Description de <i>Paradoneis armata</i> nov. sp. ....	1045
Aline MEDIONI et Jacques SOYER. — <i>Laophonte ? drachi</i> n. sp. Copépode harpacticoïde associé au Bryozoaire <i>Schismopora armata</i> (Hincks, 1860) .....	1053
<i>Documents faunistiques et écologiques</i>	
J. SOYER. — Sur la présence en Méditerranée de <i>Tachidiella minuta</i> Sars, 1909 ( <i>Copepoda, Harpacticoida</i> ) .....	1065
Daniel REYSS. — Présence de l'Annélide Polychète <i>Rhodine loveni</i> Malmgren, 1865, dans le Rech Lacaze-Duthiers .	1066



**CONTRIBUTION A L'HISTOLOGIE DE  
FIROLOIDA DESMARESTI Lesueur**

par M. GABE

*Laboratoire d'Evolution, Faculté des Sciences, Paris*

**PLAN DU TRAVAIL**

Sommaire .....	846
Introduction .....	846
Matériel et techniques .....	848
Résultats .....	849
I. — Topographie générale .....	849
II. — Tégument .....	851
III. — Tissu de soutien .....	856
IV. — Appareil digestif .....	860
A. Bulbe buccal .....	861
B. Glandes salivaires .....	868
C. Œsophage .....	871
D. Jabot .....	872
E. Estomac .....	874
F. Intestin .....	877
G. Glande digestive .....	881
H. Interprétation histophysique et comparai- son avec <i>Pterotrachea</i> .....	886
V. — Appareil excréteur .....	891
VI. — Système nerveux .....	897
VII. — Organes des sens .....	906
A. Bourgeons sensoriels péri-buccaux .....	907
B. Osphradium .....	910
C. Statocyste .....	913
D. Œil .....	918
VIII. — Appareil génital mâle .....	922
IX. — Appareil génital femelle .....	931
A. Ovaire .....	932
B. Oviducte .....	936

C. Réceptacle séminal .....	937
D. Utérus .....	938
E. Vagin .....	943
F. Glande latérale .....	943
Discussion générale et conclusion .....	948
Résumé .....	952
Summary .....	953
Zusammenfassung .....	955
Bibliographie .....	956

### SOMMAIRE

Les principaux organes de *Firoloida desmaresti* Lesueur sont étudiés au moyen des techniques histologiques actuelles; les résultats ainsi acquis sont confrontés avec les données concernant l'histologie des autres Hétéropodes, interprétés du point de vue histophysiologique et discutés en fonction des conceptions admises quant à la position systématique du groupe.

### INTRODUCTION

Depuis la description *princeps* de LESUEUR (1817), *Firoloida desmaresti* a fait l'objet de quelques études morphologiques; l'anatomie interne de cet animal est, toutefois, beaucoup moins bien connue que celle de *Pterotrachea*, deuxième genre de la famille des *Pterotracheidae* et ce manque d'information, que souligne, à juste titre, VANNUCCI (1951) contraste avec la grande fréquence de *Firoloida*, bien mise en lumière par TESCH (1949).

Les anciennes études de LESUEUR (1817), Delle CHIAJE (1842), EYDOUX et SOULEYET (1852) ne portent que sur la forme extérieure de l'animal, les dimensions somatiques et la morphologie du bulbe buccal, telle qu'elle apparaît par transparence. HUXLEY (1853) précise quelques points de morphologie externe et d'anatomie interne; GEGENBAUR (1855) consacre l'un des chapitres de sa monographie fondamentale à *Pterotrachea* et y inclut des observations relatives à *Firoloida desmaresti*, mais les données concernant cette dernière espèce restent très sommaires et ne sont le plus souvent mentionnées qu'à titre de comparaison.

D'autres travaux publiés avant 1900 et cités dans le corps de cet article précisent l'anatomie de certains organes de *Firoloida* et

la structure de certains de ses tissus, mais sans donner une vue d'ensemble de l'organisation de cet animal.

Parmi les travaux postérieurs à 1900 et devant être mentionnés ici, certains portent à peu près exclusivement sur la morphologie externe; c'est le cas des publications de TESCH (1906), KALKSCHMIDT (1913), VAYSSIÈRE (1904, 1927). D'autres mémoires contiennent des données histologiques, mais celles-ci se rapportent le plus souvent à un seul organe. C'est ainsi que TSCHACHOTIN (1908) décrit, à l'occasion d'une étude minutieuse du statocyste des Hétéropodes, celui de *Firoloida*; TESCH (1913), BRÜEL (1921) analysent soigneusement l'anatomie des centres nerveux, en s'attachant avant tout à la description des connectifs et commissures, ainsi qu'aux points d'émergence et à la répartition des nerfs; c'est sur leurs résultats que reposent les descriptions et les figures données dans les Traités d'anatomie comparée du système nerveux des Invertébrés (FORTUYN, 1920; HANSTRÖM, 1928; BULLOCK et HORRIDGE, 1965). BUCHMANN (1924) décrit avec soin la structure du bulbe buccal; TESCH (1949), FRANC (1949a) rappellent les données anatomiques essentielles; un autre texte de FRANC (1949b) apporte quelques détails relatifs au développement embryonnaire. VANNUCCI (1951) redécrit la morphologie externe de *Firoloida* ainsi que les caractères anatomiques décelables lors de l'examen *in toto* d'animaux montés à la glycérine. DALES (1957) reprend, sous forme de diagnose, les particularités anatomiques essentielles de *Firoloida desmaresti*.

Il résulte de cette revue sommaire que les données actuellement acquises quant à la morphologie externe de *Firoloida desmaresti* sont assez nombreuses, mais que nos connaissances anatomiques sont des plus limitées. Il n'existe, à ma connaissance, aucune étude monographique de cette espèce qui puisse être comparée aux mémoires de GEGENBAUR (1855), LEUCKART (1855), KRASUCKI (1911) et REUPSCH (1912), portant sur *Pterotrachea*.

Cette insuffisance des données morphologiques relatives à l'un des deux genres de la famille des *Pterotracheidae* rendait opportune l'étude histologique des organes de *Firoloida desmaresti*. Les résultats de ce travail sont présentés ici sous forme de monographie; c'est chemin faisant que sont discutées les interprétations histophysiologiques relatives aux divers organes et qu'est faite la comparaison avec *Pterotrachea*, la discussion finale étant réservée aux problèmes d'ordre général.

## MATÉRIEL ET TECHNIQUES

La majeure partie du matériel étudiée en vue de ce travail est due à l'extrême obligeance du Dr G. TREGOUBOFF, Directeur Honoraire de la Station zoologique de Villefranche-sur-Mer. MM. A. FRANC (Faculté des Sciences, Paris) et A. HOLLANDE (Faculté des Sciences, Paris) ont également mis à ma disposition un certain nombre d'individus fixés par leurs soins.

J'ai ainsi pu étudier des pièces fixées par les liquides de Duboscq-Brazil, Bouin, Carnoy et Helly, par l'alcool à 95° et par le liquide de Flemming fort. Toutes les inclusions ont été faites à la paraffine.

L'étude topographique a été faite sur coupes sériées de 5  $\mu$ ; l'hémalun-picro-indigocarmin, le trichrome de Ramon y Cajal, l'azan, la méthode de Mann au bleu de méthyle-éosine, celle de Mann-Dominici et le trichrome en un temps sans différenciation (GABE et MARTOJA, 1957) ont été utilisées en tant que méthodes générales. Les pièces destinées aux techniques mitochondriales ont été postchromées à la température du laboratoire, dans une solution aqueuse de bichromate de potassium à 3 p. 100, débitées en coupes sériées de 3  $\mu$  et colorées par l'hématoxyline au fer ainsi que par la fuchsine d'Altmann-picrate de vert de méthyle (GABE, 1947).

La réaction à l'acide périodique-Schiff (APS) avec contrôle par l'acétylation réversible suivant le mode opératoire préconisé dans un travail précédent (GABE et MARTOJA, 1956) la coloration par le bleu de toluidine à pH 4,2, celle par le bleu alcalin suivant MOWRY (1956), la méthode au carmin de Best, avec contrôle par une préparation commerciale de diastase du malt et celle au mucicarmin de Mayer ont été utilisées pour la recherche histochimique des glucides.

A côté de quelques réactions générales de mise en évidence de certains amino-acides (réaction à l'alloxane-Schiff, tétrazoréaction de Danielli, méthode de Landing et Hall pour la détection de l'histidine), j'ai utilisé la réaction nucléale de Feulgen et Rossenbeck, la coloration par le vert de méthyle-pyronine et par la gallocyanine, avec contrôle par une préparation commerciale de ribonucléase cristallisée, la réaction au ferricyanure ferrique suivant ADAMS (1956) et celle au 2,2'-dihydroxy-6-6'-disulfure de dinaphtyle (DDD) suivant BARNETT et SELIGMAN (1952).

Les matières minérales totales ont été étudiées sur spodogrammes obtenus par micro-incinération au four de Policard; le calcium a été recherché par la réaction de Stoelzner au nitrate de cobalt et par celle de von Kossà, le fer ionique par celle de Tirmann et Schmeltzer.

L'étude histochimique des lipides est restée des plus sommaires; je n'ai pu pratiquer, pour des raisons d'ordre matériel, que la recherche des lipides osmiophiles.

De même, l'étude histo-enzymologique a été limitée à la mise en évidence des phosphomonoestérases alcalines par la méthode de Gomori

au glycérophosphate de solium, avec recherche simultanée des lieux d'activité phosphatasique et du fer figuré (ARVY et GABE, 1949).

## RÉSULTATS

La morphologie externe de *Firoloida desmaresti* a été décrite à plusieurs reprises; les publications de TESCH (1949) et de VANNUCCI (1951) comportent un relevé soigneux des travaux à proprement parler morphologiques et font également état des caractères anatomiques discernables lors de l'examen *in toto*; il suffit donc de rappeler ici les grands traits de l'organisation générale du corps de l'animal.

Quant aux données à proprement parler histologiques, elles forment la majeure partie de ce chapitre. L'étude histologique de la musculature a été laissée de côté, puisque l'examen des préparations ne montre aucune différence par rapport aux muscles des autres Gastéropodes Prosobranches. De même, l'étude des éléments figurés du sang et celle de la spermatogenèse, nécessitant l'examen de frottis, sont restées en dehors de ce travail. Les notions relatives à la neurosécrétion et à l'appareil génital mâle, déjà rapportées dans des publications précédentes (GABE, 1951*a*, 1965*c*) sont résumées ici, pour ne pas rompre l'unité de l'exposé.

### I. — TOPOGRAPHIE GÉNÉRALE

On sait, depuis les descriptions *princeps*, que le corps de *Firoloida desmaresti* est grossièrement cylindrique, légèrement effilé vers l'extrémité aborale. Le quart oral du corps forme avec le reste un angle plus ou moins ouvert suivant l'état de contraction ou de relâchement de la musculature longitudinale; il porte l'orifice buccal, suivi du bulbe buccal, assez court et massif (fig. 1 et 2). C'est au sommet de l'angle qui vient d'être mentionné que se situent les yeux, les tentacules du mâle et le ganglion cérébroïde, flanqué des statocystes (fig. 3).

La nageoire est ventrale, rattachée au reste du corps par une base rétrécie (fig. 1). Sa forme générale peut être comparée à celle d'une massue très courte; la partie orale du bord libre porte, chez le mâle, une ventouse de dimensions réduites. Des faisceaux musculaires entrecroisés (fig. 13) convergent, au sein de la nageoire, vers des points d'attache antérieur et postérieur; un ligament assez

épais, qui rattache la base de la nageoire au reste du corps, apparaît nettement par transparence. C'est dorsalement par rapport à la nageoire et dans un plan transversal correspondant à son tiers antérieur que se trouvent les ganglions pédieux (fig. 4).

Le centre du corps est occupé par un segment du tube digestif qu'il paraît légitime de désigner sous le nom de jabot et non sous celui d'estomac, terme qu'emploient les auteurs classiques; comme chez *Pterotrachea* (GABE, 1952) les caractères histologiques de cette partie du tube digestif sont très différents de ceux qui correspondent à l'estomac de tous les Prosobranches Monotocardes; il y a lieu de signaler, dès maintenant, l'absence de toute traduction morphologique d'un phénomène de sécrétion et de tout rapport anatomique avec les canaux excréteurs de la glande digestive. Le jabot de *Firoloida* est beaucoup plus étendu que celui de *Pterotrachea*. Chez les représentants de ce dernier genre, il est représenté par une dilatation fusiforme du tube digestif, située à mi-chemin entre le bord aboral de la nageoire et le *nucleus*; chez *Firoloida*, le jabot déborde largement la nageoire dans le sens oral et occupe la majeure partie de l'espace compris entre le plan transversal où siègent les ganglions cérébroïdes d'une part, le *nucleus* d'autre part. Sa forme générale est celle d'un boudin aux extrémités légèrement effilées (fig. 1).

Le *nucleus* occupe une position terminale; c'est là une différence par rapport à *Pterotrachea* qui a été décrite par tous les auteurs classiques et au sujet de laquelle il n'y a pas lieu de

---

PLANCHE I. — Morphologie générale

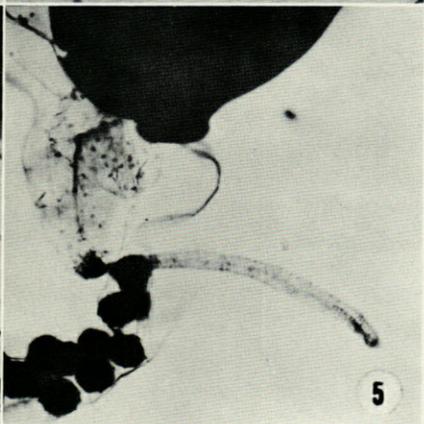
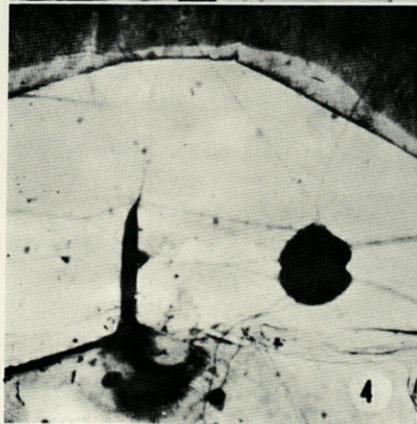
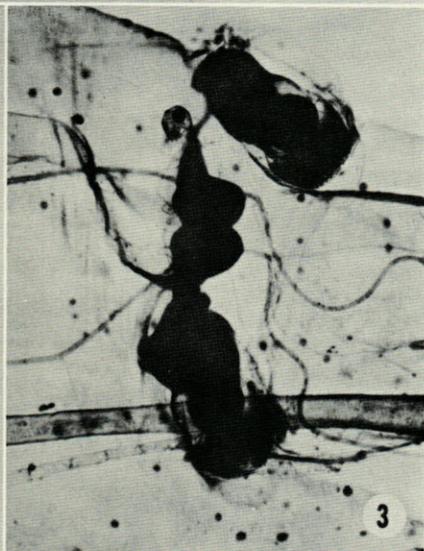
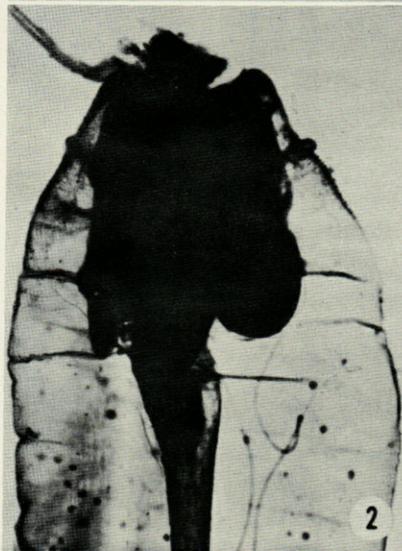
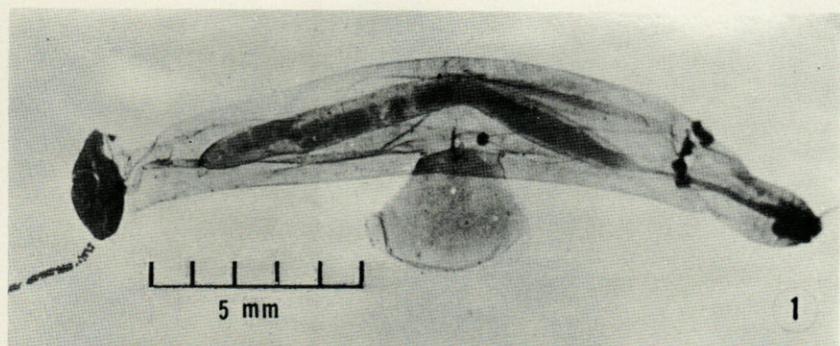
FIG. 1. — Femelle de *Firoloida desmaresti* fixée en pleine ponte. Formol, coloration *in toto* au carmin aluné, montage au baume. Remarquer le bulbe buccal, les yeux, les ganglions cérébroïdes et le statocyste gauche, visibles par transparence dans la partie droite de la figure, la nageoire et les ganglions pédieux, l'étendue du jabot (partie centrale de la figure), le *nucleus*, l'osphradium et le cordon ovigère (partie gauche de la figure).

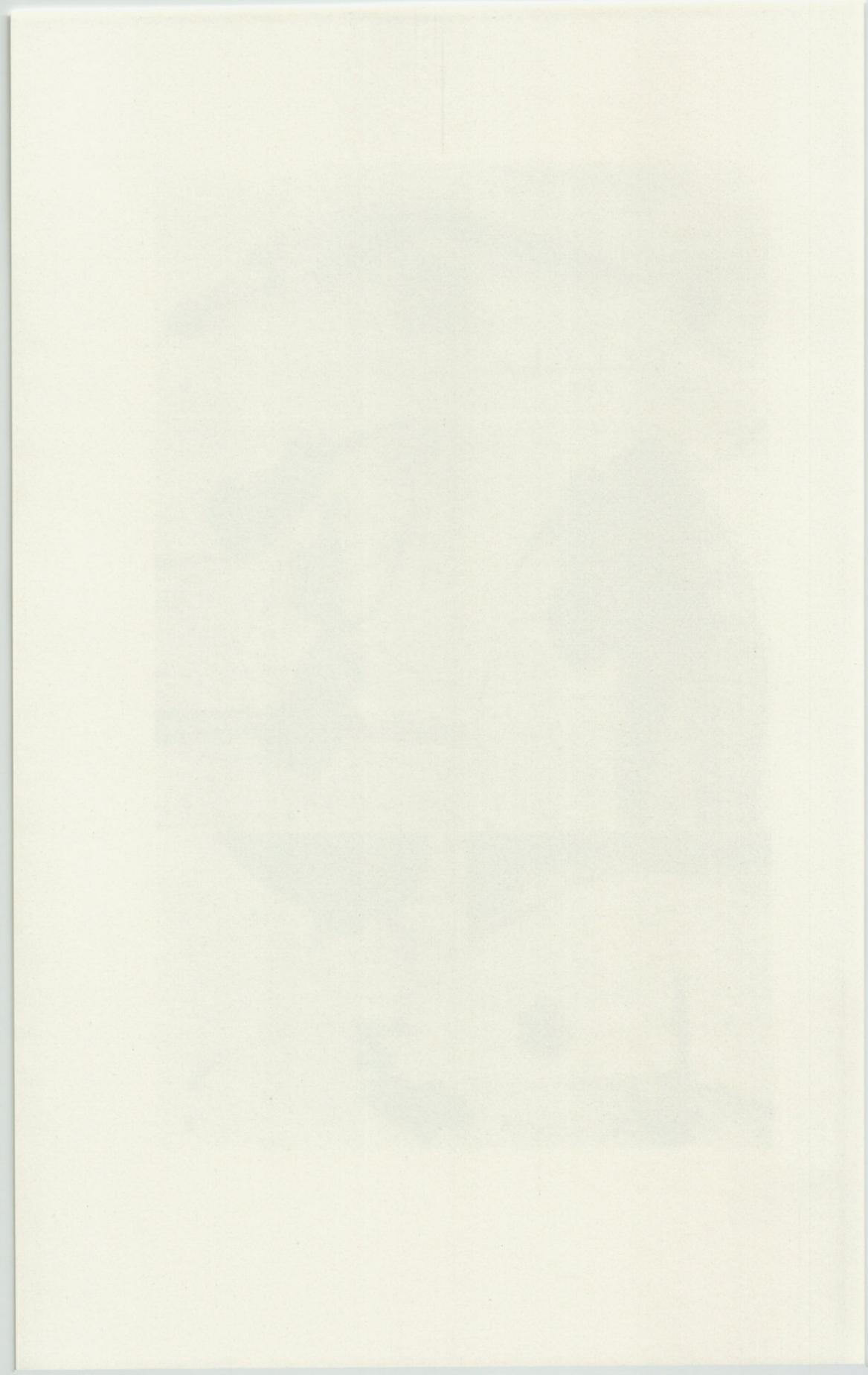
FIG. 2. — Bulbe buccal d'une autre femelle; même technique que fig. 1. Remarquer la saillie ventrale de l'appareil de soutien de la radula (partie droite de la figure) et la glande salivaire, dorsale (partie gauche).

FIG. 3. — Ganglions cérébroïdes du même animal que fig. 1, photographiés à un plus fort grossissement. Remarquer les yeux (parties supérieure et inférieure de la figure), le ganglion cérébroïde (au centre), le statocyste gauche, appendu à la pointe du ganglion, le départ des connectifs cérébro-buccaux (à droite) et cérébro-pédieux (à gauche).

FIG. 4. — Base de la nageoire du même animal que fig. 1, photographiée à un plus fort grossissement. Remarquer le jabot (bord supérieur de la figure), le ganglion pédieux, avec l'arrivée des connectifs cérébro-pédieux (à droite) et le départ du tronc commun contenant les nerfs caudaux, les anastomoses pédo-viscérales et la boucle viscérale (à gauche), l'attache musculaire de la nageoire.

FIG. 5. — Partie ventrale du *nucleus* de la même femelle que fig. 2. Remarquer le bourrelet qui entoure l'orifice de ponte, le cordon ovigère (angle inférieur gauche du cliché) et le filament caudal.





s'étendre ici. Ce segment du corps, où se trouve logée la masse viscérale est de forme variable suivant les sexes. Chez le mâle, son profil général est celui d'une poire à extrémité effilée dirigée dans le sens dorsal, la base étant assez large et peu saillante. Chez la femelle, les extrémités dorsale et ventrale du *nucleus* sont effilées, l'extrémité ventrale, légèrement rejetée sur le flanc droit, portant l'orifice de ponte. Le tube digestif forme, avant de rejoindre le *nucleus*, un petit renflement en cornue. Contrairement à la disposition anatomique bien connue chez *Pterotrachea*, il ne pénètre jamais véritablement au sein de la masse viscérale et reste appliqué contre elle, tout son trajet étant visible lors de l'examen par transparence de l'animal monté *in toto*. L'anus est dorsal. Juste en avant de lui se trouvent chez certains individus, notamment chez les femelles de grande taille, deux ou trois saillies coniques du tégument, interprétées par TESCH (1949) et par VANNUCCI (1951) comme étant des branchies rudimentaires. Le rein est appliqué contre la partie de l'intestin qui longe le *nucleus*; son orifice se situe sur le flanc droit, à peu de distance des branchies rudimentaires. En avant de ce pore se trouve l'osphradium, muni d'un petit ganglion. Le cœur, situé juste en avant du rein comporte, comme chez tous les Prosobranches Monotocardes, une seule oreillette et un seul ventricule.

La morphologie de l'extrémité postérieure du corps diffère, elle aussi, suivant le sexe. Chez le mâle, le corps se prolonge, à la base du *nucleus*, en deux saillies latérales, coniques et courtes entre lesquelles se situe la racine d'un filament terminal assez court, dont le contour externe présente, à intervalles réguliers, des étranglements qui lui confèrent une allure annelée. L'appareil copulateur est situé sur le flanc droit, à la base du *nucleus*. Chez la femelle, l'orifice de ponte, entouré d'un bourrelet circulaire (fig. 5), fait saillie à la base du *nucleus*; les deux soulèvements coniques de l'extrémité postérieure du corps sont plus courts que chez le mâle et plus massifs; le filament terminal existe également, mais est très court.

## II. — TÉGUMENT

Les données bibliographiques concernant le tégument de *Firoloida* sont des plus sommaires.

Les auteurs classiques signalent uniquement la minceur de l'enveloppe extérieure du corps et son allure striée, nette lorsque des fragments sont examinés à plat. FRANC (1949b) insiste sur la minceur du tégument de la véligère, minceur qui s'accroît encore peu de temps après la métamorphose. VANNUCCI (1951) mentionne sommairement une

formation cuticulaire très mince, d'origine épidermique, qui entoure entièrement le corps.

L'examen histologique montre que le tégument présente d'assez importantes différences d'aspect suivant les régions du corps; il est donc nécessaire d'envisager successivement les caractères généraux du tégument banal et les différenciations régionales.

La majeure partie du corps de *Firoloida* est recouverte d'un épithélium simple, pavimenteux, à cellules remarquablement plates. La hauteur de ces éléments ne dépasse généralement pas 2  $\mu$ . La région centrale de chaque cellule dessine une petite saillie, correspondant au noyau. Ce dernier a la forme d'une galette, épaisse de 2 à 3  $\mu$ , le diamètre allant, suivant les régions, de 5 à 9  $\mu$ . Dans la plupart des cas, les contours de ces noyaux sont réguliers et on ne retrouve pas les noyaux franchement lobés, voire « bourgeonnants » que signalent, chez *Pterotrachea*, les auteurs classiques (PANETH, 1885; REUPSCH, 1912). La chromatine des noyaux épidermiques de *Firoloida* est le plus souvent représentée par des mottes anguleuses, assez nombreuses, d'où l'aspect sombre de ces noyaux. Les nucléoles sont difficiles à identifier sur préparations traitées par les méthodes topographiques; les techniques de mise en évidence de l'acide ribonucléique montrent, au sein de chaque noyau, un nucléole sphérique, assez petit, homogène et fortement pyroninophile. Les images de division nucléaire sont exceptionnelles dans les cellules épidermiques de *Firoloida*.

Les cytoplasmes sont assez finement grenus après fixation par les mélanges contenant de l'alcool ou de l'acide acétique; faiblement acidophiles après coloration par les trichromes usuels, ils se montrent pauvres en ribonucléines et dépourvus de lipides osmio-philés. La méthode à l'APS confère à ces cytoplasmes une teinte rose uniforme, due, comme le montre l'épreuve de l'acétylation réversible, à la présence de composés glucidiques; la recherche du glycogène et celle des mucopolysaccharides acides donnent des résultats entièrement négatifs. De même, ces cellules ne paraissent pas être le siège d'une accumulation particulière de protides décelables par les réactions histochimiques utilisées en vue de ce travail. La recherche des activités phosphomonoestérasiques alcalines donne des résultats entièrement négatifs, de même que la réaction de Stoelzner; les préparations traitées par la méthode de Tirmann et Schmeltzer ainsi que les spodogrammes illustrent l'absence, dans les cellules épidermiques de *Firoloida*, de fer histochimiquement décelable.

Le pôle apical des cellules épidermiques porte une formation cuticulaire extrêmement mince; dans la plupart des cas, l'exploration des préparations avec les combinaisons optiques les plus puissantes du microscope photonique ne fait apparaître qu'une

bordure très ténue, pouvant représenter soit une condensation du cytoplasme apical, soit une véritable cuticule (fig. 6); cette formation cuticulaire est, au contraire, très nette dans certaines régions particulières du tégument, envisagées ci-dessous. Faiblement APS-positive, la cuticule en question n'est pas mise en évidence de façon élective par la réaction à l'alloxane-Schiff ou par la tétrazoréaction de Danielli; elle ne contient pas de mucopolysaccharides acides.

L'aplatissement du tégument est moins marqué de place en place; les cellules épidermiques atteignent, dans des régions bien délimitées, une hauteur de 4 à 5  $\mu$  et leurs autres dimensions sont réduites en conséquence, d'où un rapprochement apparent des noyaux qui ont alors une forme sphérique et occupent le centre des cellules épidermiques.

Entre les cellules épidermiques banales sont encastrées, surtout dans les régions où l'aplatissement de l'épiderme n'atteint pas le degré extrême correspondant à la description qui vient d'être donnée, d'assez rares cellules à noyaux basaux, riches en chromatine, dont le corps cytoplasmique est à peu près entièrement rempli d'un produit de sécrétion cyanophile, pourvu de toutes les affinités tinctoriales et caractères histochimiques des mucopolysaccharides acides. APS-négatif (fig. 7), ce produit est métachromotrope, prend énergiquement le bleu alcian et se colore par le mucicarmin de Mayer. Des cellules comparables existent dans le tégument de *Pterotrachea* et REUPSCH (1912) désigne ces éléments sous le nom de « cellules caliciformes »; il ne saurait être question de suivre cette nomenclature. En effet, les mucocytes du tégument des *Pterotracheidae* contiennent, certes, un produit de sécrétion aussi riche en mucopolysaccharides acides que celui des cellules caliciformes des Vertébrés, mais ces dernières sont caractérisées par leur forme au moins autant que par les affinités tinctoriales et caractères histochimiques du produit de l'activité sécrétrice.

Toute différente est l'allure du tégument dans certaines régions du corps de l'animal.

a) *L'extrémité rostrale du corps et le pourtour de l'orifice buccal* (fig. 8 à 12) sont recouverts d'un épithélium prismatique; la hauteur des cellules augmente progressivement, pour atteindre, au pourtour de l'orifice buccal, 20  $\mu$  ou plus. Pourvues de noyaux sphériques ou ovoïdes, à chromatine disposée en mottes assez denses et de nucléoles petits, sphériques et homogènes, ces cellules épithéliales ont des cytoplasmes assez clairs, faiblement acidophiles, où les méthodes histochimiques employées ici ne montrent aucune accumulation de glycogène, de mucopolysaccharides acides, d'inclusions riches en protides ou de lipides osmiophiles.

Entre les cellules épidermiques se trouvent enserrées d'une part des bourgeons sensoriels, décrits à propos des organes des

sens, d'autre part des mucocytes, isolés ou réunis en groupes de deux ou trois. La forme générale de ces dernières cellules est identique à celle des cellules épidermiques banales; comme dans les autres régions du corps, il ne saurait être question de leur appliquer l'épithète « caliciforme ». Les caractères nucléaires des cellules en question ne diffèrent en rien de ceux des cellules épidermiques banales, mais une partie plus ou moins grande du corps cellulaire est occupée par un produit de sécrétion, bien conservé par tous les fixateurs utilisés en vue de ce travail. Le produit revêt l'aspect de boules ou de flaques homogènes; cyanophile après coloration par les trichromes usuels, il donne assez faiblement la réaction à l'APS, mais se colore intensément par le bleu alcian, le mucicarmin et se montre nettement métachromotrope; la coloration au bleu de toluidine lui confère la teinte  $\gamma$  caractéristique des mucopolysaccharides très acides.

L'épiderme de la région rostrale est recouvert d'une cuticule d'autant plus épaisse que les cellules sont plus hautes. Assez faiblement acidophile après coloration par les méthodes dites générales, cette cuticule donne la réaction à l'APS, ne prend pas le bleu alcian et se montre dépourvue de métachromotropie résistant à la déshydratation par l'alcool. Le résultat positif de la tétrazoréaction de Danielli et de la réaction à l'alloxane-Schiff atteste la présence de protides; il paraît donc probable que des glycoprotéines au sens large du terme entrent, pour une bonne part, dans la constitution de cette cuticule.

---

PLANCHE II. — Tégument, musculature

FIG. 6. — Paroi dorsale du corps en coupe transversale. Bouin, méthode de Mann-Dominici, 1 500 diamètres. Remarquer de la gauche vers la droite l'épiderme avec ses noyaux très plats, la membrane basale, mince, la musculature engainée de la couche gélatiniforme.

FIG. 7. — Paroi ventrale du corps en coupe transversale. Duboscq, hémalun-picro-indigocarmin, 1 500 diamètres. Remarquer le mucocyte (en clair) encadré entre les cellules épidermiques banales.

FIG. 8. — Coupe sagittale de la région dorsale du pourtour buccal. Bouin, hématoxyline au fer, 100 diamètres. Remarquer l'augmentation progressive de la hauteur des cellules épidermiques et les mucocytes (en clair).

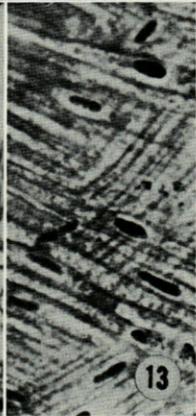
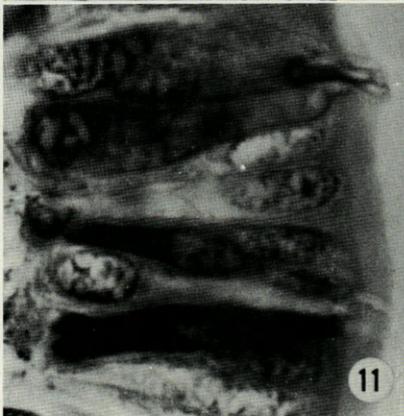
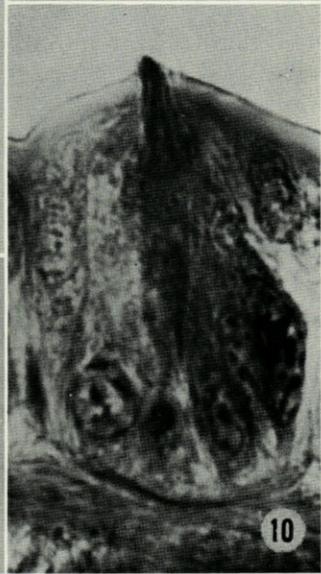
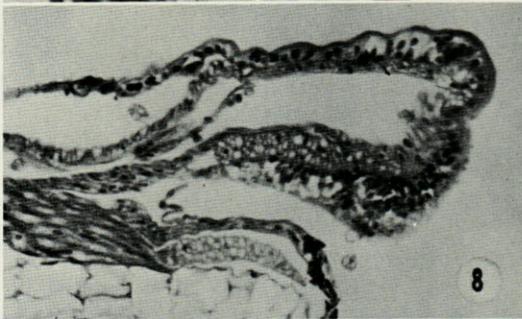
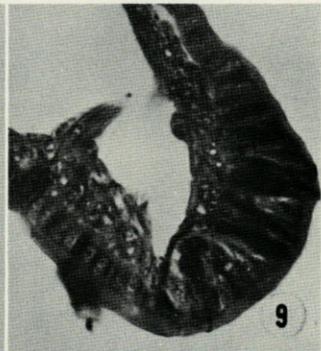
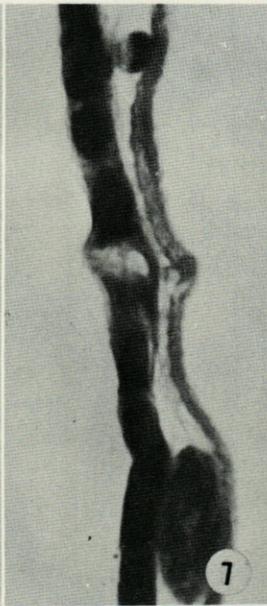
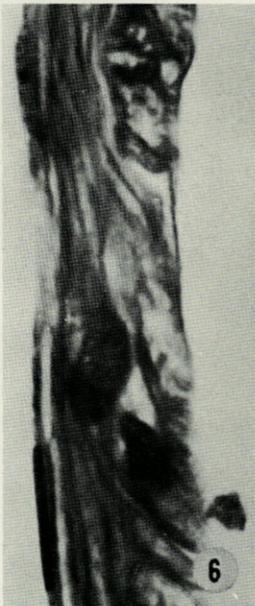
FIG. 9. — Zone dorsale du pourtour buccal. Flemming, trichrome de Ramon y Cajal, 375 diamètres. Remarquer les nombreux bourgeons sensoriels.

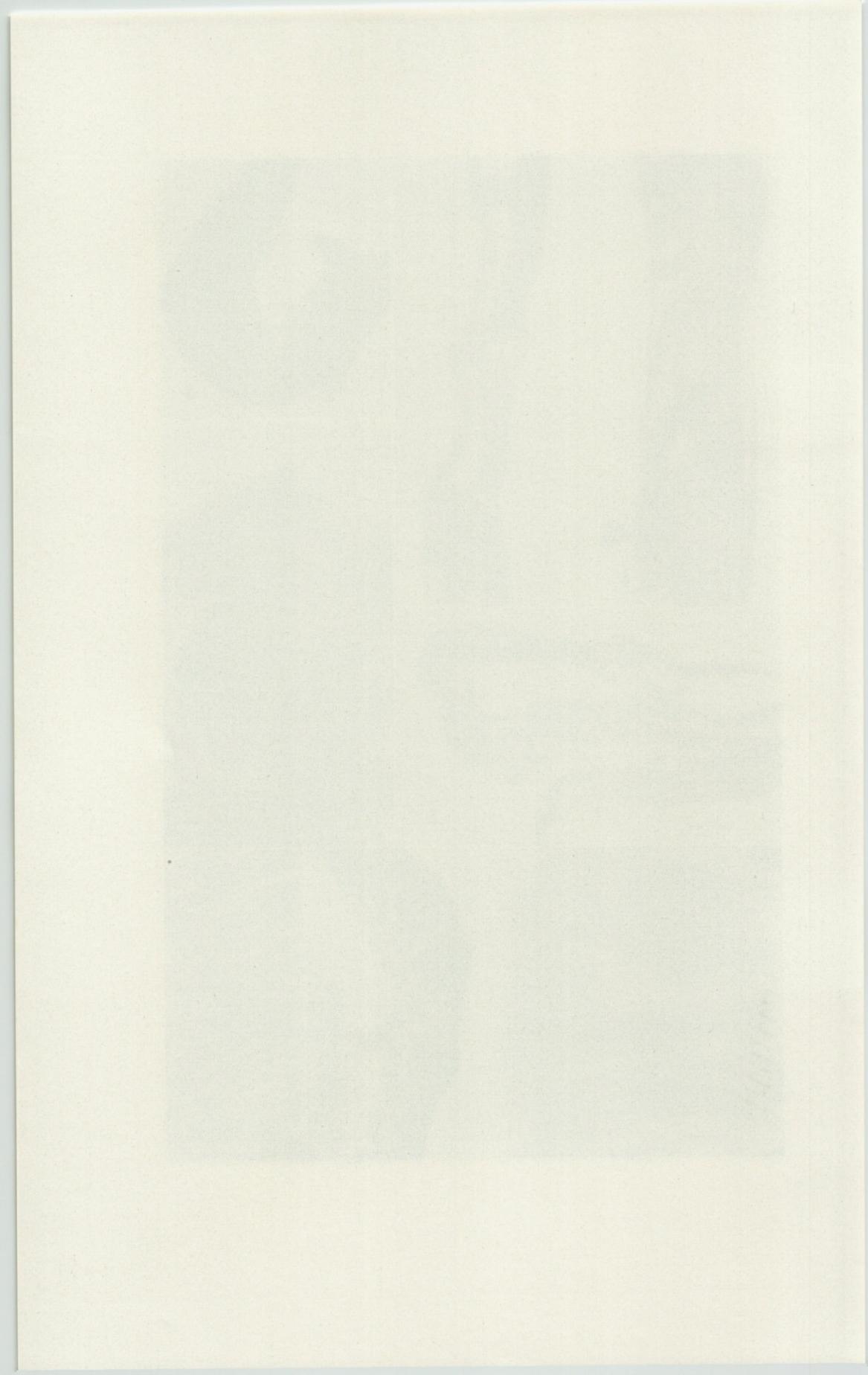
FIG. 10. — Détail de la même préparation. 1 500 diamètres. Remarquer les cellules sensorielles et leurs prolongements.

FIG. 11. — Coupe voisine de celle qui est représentée fig. 9 et 10. Hématoxyline au fer. Remarquer les prolongements apicaux des cellules sensorielles (partie haute de la figure) et la sidérophilie de leur partie basale.

FIG. 12. — Coupe de la zone dorsale du pourtour buccal. Bouin, hémalun-nucicarmin, 200 diamètres. Remarquer les mucocytes (en noir).

FIG. 13. — Coupe sagittale de la couche musculuse de la nageoire. Bouin, hémalun-picro-indigocarmin, 100 diamètres. Remarquer les fibres musculaires entrecroisées.





Des perforations très nettes de la cuticule correspondent d'une part aux pôles apicaux des mucocytes, d'autre part à ceux des cellules sensorielles, décrites dans un paragraphe suivant.

b) *Les tentacules du mâle* sont revêtus d'un tégument fortement plissé après fixation, cet aspect étant probablement dû à la contraction extrême de la couche musculaire sous-tégumentaire. Recouvert d'une cuticule nette, quoique moins épaisse qu'au pourtour de l'orifice buccal, l'épiderme est constitué de cellules cubiques, hautes de  $6\ \mu$  en moyenne, à noyaux sphériques, centraux, assez clairs et pourvus de nucléoles petits, mais nets. Les caractères morphologiques des cytoplasmes ne présentent rien de particulier par rapport aux autres régions du corps. Des mucocytes n'existent, en petit nombre, qu'à la base des tentacules, le tégument de ces appendices en étant toujours dépourvu.

c) *Les saillies tégumentaires coniques situées juste avant l'an*us et considérées par la plupart des auteurs modernes comme étant des branchies rudimentaires sont recouvertes d'un tégument qui ne se distingue de celui du reste du corps par aucune particularité histologique. Aux saillies visibles à l'examen de l'animal entier correspondent, comme le montrent les coupes, des évaginations de la cavité générale. Mais la taille de celles-ci est bien moindre que chez *Pterotrachea*, même lorsqu'on tient compte des dimensions somatiques respectives et l'exploration des « branchies » de *Firoloida* ne montre jamais les cellules si caractéristiques des branchies de *Pterotrachea*, qui cloisonnent la lumière centrale (REUPSCH, 1912). C'est donc uniquement sur un emplacement comparable dans les deux genres que repose l'assimilation à des branchies rudimentaires des saillies du tégument préanal de *Firoloida* et l'examen histologique ne fournit aucun argument en faveur du caractère fonctionnel de ces « branchies ».

d) *Le pourtour de l'orifice de ponte* est tapissé d'un épithélium prismatique, fait de cellules hautes de 15 à  $20\ \mu$ . Comme dans le cas du pourtour de l'orifice buccal, la cuticule est très nette. A côté de cellules épidermiques banales, en tous points comparables à celles de l'orifice buccal, l'examen des préparations montre d'assez nombreux mucocytes, à noyaux basaux, la majeure partie du corps cellulaire étant occupée par une volumineuse flaque d'un produit cyanophile, doué de tous les caractères histochimiques des mucopolysaccharides acides.

e) *Le tégument du filament caudal* rappelle, par le profil cubique de ses cellules, celui des tentacules, mais la cuticule apicale

est moins nette, le pôle apical des cellules épidermiques dessinant de petites saillies en dôme; des mucocytes encastrés entre les cellules épidermiques banales n'existent qu'à la base de l'appendice.

L'épiderme repose sur une membrane basale dont l'épaisseur est variable suivant les régions; il n'existe pas de parallélisme absolu entre la hauteur des cellules épidermiques et le développement de cette membrane basale, mais dans l'ensemble la plus grande épaisseur de cette dernière correspond aux régions où les cellules épidermiques sont prismatiques. Nettement cyanophile et douée d'une forte affinité pour tous les colorants des fibres collagènes, cette membrane basale, qui paraît homogène au microscope photonique, réagit intensément à l'APS, ne prend pas le bleu alcian et se montre dépourvue de métachromotropie (métachromasie) nette. La coloration au bleu de toluidine lui confère une teinte violette qui passe au bleu lorsque les coupes sont déshydratées par l'éthanol.

Dans l'ensemble, les caractères histologiques du tégument de *Firoloida desmaresti* sont donc assez particuliers et différencient nettement cette espèce non seulement des Prosobranches Taenioglosses en général, mais également des autres Hétéropodes, en particulier de *Pterotrachea*. En effet, les cellules épidermiques de *Firoloida* sont particulièrement plates, si bien que leur existence même peut échapper lors de l'examen sommaire des coupes à des grossissements faibles ou moyens; les mucocytes sont plus rares que chez *Pterotrachea*. Dans les régions où l'épiderme de *Firoloida* est composé de cellules prismatiques, l'aspect se rapproche davantage de celui que l'on connaît chez les autres Hétéropodes, sans que les mucocytes et les bourgeons sensoriels atteignent le développement que signale REUPSCH (1912) chez *Pterotrachea*. L'impression d'ensemble qui se dégage de la confrontation des caractères histologiques du tégument des deux genres de *Pterotracheidae* est donc celle d'une nette réduction chez *Firoloida*.

### III. — TISSU DE SOUTIEN

Les publications qui m'ont été accessibles ne comportent aucune donnée histologique concernant le tissu de soutien de *Firoloida*; la plupart des données bibliographiques concernant ce tissu des Hétéropodes ont trait à *Pterotrachea* et à *Carinaria*.

L'ancien mémoire de PANETH (1885) et la monographie plus récente de REUPSCH (1912) comportent des précisions sur la substance fondamentale et les cellules conjonctives de *Pterotrachea*; ces auteurs décrivent la « gelée » qui représente le tissu de soutien sous-tégumentaire et les diverses catégories de cellules qui s'y trouvent englobées. Plusieurs

mémoires de SCHAFFER (voir 1930 pour l'énumération des travaux antérieurs de cet auteur) apportent des données sur la structure de certaines zones plus rigides du corps chez *Pterotrachea* et chez *Carinaria*.

La disposition de la *substance fondamentale* du tissu de soutien de *Firoloida desmaresti* correspond, dans l'ensemble, à celle qui a été minutieusement décrite par REUPSCH chez *Pterotrachea*. La membrane basale sur laquelle repose l'épiderme est doublée intérieurement d'une couche de substance fondamentale, plus ou moins importante suivant les régions du corps, couche qui sépare le tégument de la musculature. Une deuxième couche de substance fondamentale tapisse intérieurement la musculature sous-tégumentaire, la limite interne de la couche sous-musculaire de tissu de soutien étant marquée simplement par une condensation de la masse gélatiforme. Cette couche sous-musculaire de substance fondamentale n'existe pas à la partie antérieure du corps; elle apparaît à une certaine distance de l'orifice buccal et augmente progressivement d'épaisseur. C'est elle qui forme l'axe de la nageoire; au niveau du *nucleus*, elle se confond avec la couche sous-tégumentaire, puisque la musculature qui sépare les deux couches de substance fondamentale s'arrête dans cette zone. Seule la partie basale du filament caudal comporte une couche sous-tégumentaire de substance fondamentale.

Du point de vue histologique, il y a lieu de souligner les différences d'aspect de la substance fondamentale suivant la fixation des pièces. Les mélanges à base d'alcool, ceux qui contiennent de l'acide acétique confèrent, en effet, à la substance fondamentale la structure réticulée bien décrite par REUPSCH chez *Pterotrachea* et considérée par cet auteur comme n'étant pas un artéfact; mais la substance fondamentale du tissu de soutien de *Firoloida desmaresti* est, à l'échelle du microscope photonique, homogène après fixation par les mélanges à base de bichromate de potassium et de tétr oxyde d'osmium.

Les affinités tinctoriales de la substance fondamentale correspondent, dans l'ensemble, à la description donnée par REUPSCH à propos de *Pterotrachea*. Pratiquement dépourvue d'affinité pour les colorants du groupe de l'éosine, cette « gelée » est faiblement cyanophile dans les conditions techniques des trichromes usuels, si bien que les méthodes topographiques n'en assurent pas une bonne mise en évidence.

L'étude histochimique donne des résultats nets et univoques. Faiblement APS-positive, métachromotrope et colorable par le bleu alcian, douée d'une forte affinité pour le mucicarmin de Mayer, la substance fondamentale du tissu de soutien de *Firoloida desmaresti* est, de toute évidence, très riche en mucopolysaccharides acides. Les mêmes données histochimiques sont valables pour la substance fondamentale de *Pterotrachea* et de *Carinaria*, ainsi que pour la

pseudoconque des Ptéropodes Pseudothécosomes (voir à ce sujet GABE, 1962). La teneur en protides de la substance fondamentale semble être assez faible, puisque la réaction à l'alloxane-Schiff ainsi que la tétrazoréaction de Danielli ne lui confèrent qu'une teinte pâle et diffuse.

Les *cellules conjonctives*, englobées dans la substance fondamentale dont les caractères morphologiques et histochimiques viennent d'être définis peuvent être rattachées aux types cellulaires individualisés par REUPSCH dans le tissu de soutien de *Pterotrachea*; leur moindre abondance et les quelques différences cytologiques entre les cellules conjonctives des deux genres sont probablement à mettre en parallèle avec le développement plus faible du tissu de soutien de *Firoloida*.

Une première catégorie de cellules conjonctives est identique à des éléments décrits par REUPSCH sous le nom de *cellules rondes*. Il s'agit, en effet, d'éléments arrondis ou ovalaires sur coupes, à noyaux excentriques, régulièrement arrondis ou réniformes, assez riches en chromatine, dont les nucléoles ne sont pas très nets après mise en œuvre des méthodes dites générales, mais faciles à identifier sur préparations colorées par le vert de méthyle-pyronine. D'après REUPSCH, ces cellules seraient pourvues, chez *Pterotrachea*, de nombreuses « vacuoles » intracytoplasmiques, ne correspondant pas à des lipides. Chez *Firoloida*, ces « vacuoles » sont beaucoup plus rares et l'examen histologique montre des zones cytoplasmiques assez étendues, faiblement acidophiles, entourant quelques « vacuoles » rondes, aux bords très nets ou une volumineuse vacuole souvent logée dans la concavité du noyau réniforme. Ces vacuoles ne correspondent ni à des lipides osmiophiles, ni à des mucopolysaccharides acides; leur signification reste à élucider.

Une autre catégorie cellulaire, décrite par REUPSCH sous le nom de *cellules à prolongements épais et mousses*, existe également chez *Firoloida*. Les caractères nucléaires de ces éléments correspondent à ceux des cellules rondes et les affinités tinctoriales des cytoplasmes sont identiques dans les deux cas. Mais le contour cellulaire est irrégulier et présente, comme chez *Pterotrachea*, des prolongements assez courts et épais, digitiformes. Aucun caractère histochimique ne différencie les deux types cellulaires et il y a lieu de se demander dans quelle mesure il ne s'agit pas de deux aspects différents d'une même catégorie de cellules conjonctives.

Ces éléments sont surtout abondants dans la substance fondamentale qui forme l'axe de la nageoire; il paraît difficile de souscrire à l'interprétation de REUPSCH qui individualise, dans la nageoire de *Pterotrachea*, une catégorie cellulaire particulière différente du deuxième des types cellulaires décrits ci-dessus par le caractère plus effilé des prolongements. En réalité l'examen

histologique incite à réunir les trois formes en une seule catégorie; la mobilité de ces éléments paraît très probable et ceci expliquerait de façon satisfaisante les différences de forme qui viennent d'être mentionnées.

Les *cellules étoilées* si particulières, décrites dans la nageoire de *Pterotrachea* par PANETH (1885), EDINGER (1887), REUPSCH (1912) et interprétées par les deux premiers auteurs comme étant des neurones, par le dernier comme étant des cellules conjonctives sont moins nombreuses et moins nettes chez *Firoloida*. L'examen des préparations montre, toutefois, au sein de la substance fondamentale, des cellules pyramidales ou franchement étoilées, pourvues de prolongements longs et fins qui arrivent au contact de ceux des cellules voisines. Moins grandes que chez *Pterotrachea* (environ 15  $\mu$  de grand diamètre contre 25), ces cellules ne sont pourvues d'aucun des caractères histologiques du neurone et leurs particularités morphologiques chez *Firoloida* corroborent entièrement l'interprétation proposée par REUPSCH. En effet, les noyaux, généralement sphériques et centraux, sont denses, les cytoplasmes se montrent à peu près entièrement dépourvus d'acide ribonucléique histochemiquement décelable, la morphologie des prolongements n'évoque nullement celle de dendrites ou d'axones, alors qu'elle se rapproche singulièrement de l'aspect des histiocytes rameux.

Encore plus pauvrement représentées chez *Firoloida* sont les cellules *chordoïdes* décrites par REUPSCH ainsi que par SCHAFFER dans les saillies tégumentaires de *Carinaria* et de *Pterotrachea*. Il y a lieu de mettre en parallèle leur rareté et l'absence des saillies « en pustule » du tégument de *Carinaria* ou des crêtes latérales du corps de *Pterotrachea*. Seule la partie périphérique de la nageoire, caractérisée par la rareté des fibres musculaires, contient quelques cellules « vésiculeuses ». Il s'agit d'éléments de grande taille (30  $\mu$  de diamètre en moyenne), ovoïdes, à noyaux centraux et relativement clairs, pourvus de nucléoles petits, mais nets. La majeure partie du cytoplasme de ces cellules est « chromophile » après mise en œuvre des méthodes topographiques et seul le cytoplasme périphérique prend assez fortement les colorants acides. Pourvues des caractères morphologiques de la cellule chordoïde au sens de SCHAFFER (1930), ces éléments contiennent une petite quantité de glycogène; la recherche des mucopolysaccharides acides reste négative et elles ne sont pas le siège d'une accumulation particulière de protides. Le caractère chordoïde des cellules en question est encore souligné par l'absence de toute différenciation de la substance fondamentale dans la région où elles se trouvent. En effet, la substance fondamentale garde les mêmes caractères morphologiques et histochemiques qu'en dehors de la zone où se trouvent les cellules vésiculeuses, d'où l'impossibilité d'assimiler la région en question au tissu chondoïde de *Carinaria* ou de *Pterotrachea*.

Comme dans le cas du tégument, la comparaison du tissu de soutien des deux genres de *Pterotracheidae* fait donc apparaître une tendance très nette à la simplification chez *Firoloida*. La couche sous-musculaire de substance fondamentale est beaucoup moins développée que chez *Pterotrachea*; malgré des caractères communs, les catégories cellulaires du tissu conjonctif paraissent moins diversifiées chez *Firoloida*. L'absence de certains types cellulaires bien représentés chez *Pterotrachea* est à rattacher à des différences de la morphologie externe du corps.

Les données obtenues à l'occasion de ce travail ne permettent malheureusement pas de discuter l'intervention éventuelle des cellules conjonctives dans l'élaboration de la substance fondamentale. Il y a lieu de rappeler qu'une intervention de ce type est largement démontrée dans le cas de la plupart des tissus de soutien des Vertébrés et qu'elle paraît probable dans celui qui nous retient ici. Mais aucun des caractères histochimiques des cellules conjonctives de *Firoloida* ne représente un indice en faveur de l'élaboration intracellulaire des constituants de la substance fondamentale ou de leurs précurseurs, si bien que la solution du problème évoqué ici est réservée aux travaux futurs.

#### IV. — APPAREIL DIGESTIF

La plupart des travaux d'orientation faunistique consacrés à *Firoloida desmaresti* comportent des indications sommaires quant à l'anatomie de certains segments de l'appareil digestif. La morphologie des dents radulaires a été décrite à plusieurs reprises, la forme des dents, le nombre et l'emplacement des denticules étant pris en considération par les auteurs qui discutent du problème épineux que représente la subdivison en espèces du genre *Firoloida* (voir TESCH, 1949; VANNUCCI, 1951 pour l'énumération des travaux antérieurs à cette date). Le mémoire de BUCHMANN (1924) apporte une étude anatomique détaillée du bulbe buccal et de sa musculature.

Mais les techniques histologiques modernes n'ont jamais été appliquées à l'étude de l'appareil digestif de *Firoloida* et même l'anatomie microscopique de ses segments autres que le bulbe buccal est très mal connue.

L'appareil digestif de *Firoloida desmaresti* comporte d'une part le tube digestif à proprement parler, d'autre part les glandes salivaires et la glande digestive (hépatopancréas des anciens auteurs). La subdivision en segments du tube digestif qui est adoptée ici correspond, à quelques retouches près, à celle qui est admise chez *Pterotrachea* (REUPSCH, 1912; GABE, 1952); elle conduit à distinguer :

— le pharynx ou bulbe buccal, qui communique avec le milieu

ambiant par l'intermédiaire de l'orifice buccal et dont l'anatomie est bien connue (BUCHMANN, 1924);

— l'œsophage qui fait suite à la partie dorsale et aborale du bulbe buccal;

— le jabot (estomac des auteurs classiques), situé au centre du tube que forme la partie moyenne du corps de l'animal et dépassant largement la nageoire dans le sens oral comme dans le sens aboral;

— un renflement piriforme de petite taille, situé au contact du *nucleus*; non mentionné par les auteurs classiques, ce segment du tube digestif est doué de caractères anatomiques qui doivent lui valoir le nom d'estomac;

— l'intestin à proprement parler, appliqué contre le *nucleus* et composé de trois segments qui diffèrent les uns des autres par la composition cellulaire de l'épithélium intestinal.

Les glandes salivaires, paires et symétriques, communiquent avec le compartiment dorsal du bulbe buccal par deux orifices situés de part et d'autre de l'orifice œsophagien.

La glande digestive, qui occupe la partie orale du *nucleus*, communique avec le tube digestif par deux orifices d'abouchement, situés sur la paroi aborale du segment désigné sous le nom d'estomac; cette dualité des canaux excréteurs représente le seul vestige de la lobulation originelle de la glande digestive des Gastéropodes.

Les caractères anatomiques et les particularités histologiques des différents segments du tube digestif et des glandes qui lui sont annexées sont envisagés ci-dessous.

#### A. Bulbe buccal

Comme chez *Pterotrachea*, le bulbe buccal de *Firoloida* est situé à l'extrémité antérieure du mufle, communiquant largement avec le milieu extérieur par l'intermédiaire de l'orifice buccal, circulaire et béant chez tous les individus que j'ai pu examiner. Sa forme générale est grossièrement cylindrique, avec deux saillies latérales qui correspondent aux cartilages radulaires, engainés d'une puissante musculature. La face aborale porte, du côté ventral, une saillie médiane qui représente l'extrémité de la gaine radulaire. Le versant dorsal de cette face se prolonge par l'œsophage et reçoit les glandes salivaires.

La lumière du bulbe buccal est occupée, en majeure partie, par l'odontophore comportant la radula et son appareil de soutien; cet ensemble permet de définir, dans la cavité pharyngienne, un secteur dorsal qui se continue par l'œsophage et où débouchent les glandes salivaires, ainsi qu'un secteur ventral, fermé en cul-de-sac (fig. 14).

La radula de *Firoloida*, étudiée à plusieurs reprises, répond à la formule 2-1-R-1-2, caractéristique des Prosobranches Taenioglosses au

sens des anciens systématiciens; le nombre des rangées dentaires serait, d'après VANNUCCI (1951), de 16 à 20 chez *Firoloida desmaresti*, de 22 à 28 chez *F. lesueuri*, de 26 chez *F. ligurica*; la discussion de ces données ne serait pas à sa place ici, d'autant que d'autres auteurs, en particulier TESCH (1949) estiment que le genre *Firoloida* ne comporte qu'une seule espèce valide, à savoir *F. desmaresti*. Chaque rangée dentaire porte, latéralement par rapport aux dents marginales, un « bâtonnet chitineux », pair et symétrique, dont la signification morphologique reste à préciser, non seulement dans le cas de *Firoloida*, mais dans celui des Hétéropodes en général. En effet, les anciens auteurs (RÖSSLER, 1885; REUPSCH, 1912) considéraient cette structure comme faisant partie intégrante de la radula, alors que BUCHMANN (1924) en fait un épaississement localisé du revêtement cuticulaire de la face ventrale du bulbe buccal, n'ayant aucune communauté d'origine avec la radula. Ce « bâtonnet chitineux » est évidemment moins développé chez *Firoloida* que chez les espèces de grande taille.

L'appareil de soutien de la radula comporte, à côté d'une musculature très développée, dont la structure et le fonctionnement sont minutieusement décrits par BUCHMANN, deux cartilages radulaires dont la structure est envisagée ci-dessous. Du point de vue anatomique, il s'agit de plaques presque verticales dans leur portion ventrale, inclinées latéralement dans leur portion dorsale, d'où la forme en V de l'espace ainsi délimité, où se loge la gaine radulaire. C'est sur ces pièces de soutien que prennent insertion les muscles radulaires; la saillie de la face latérale des cartilages radulaires, correspondant à ces insertions, est beaucoup moins marquée chez *Firoloida* que chez *Pterotrachea*.

La face dorsale de la paroi du bulbe buccal comporte, comme chez *Pterotrachea*, des plaques de soutien, paires et symétriques, décrites par BUCHMANN (1924); ces formations, dont la structure correspond exactement à celle des cartilages radulaires, sont beaucoup plus petites que ces derniers; des muscles s'y attachent. Il y a lieu de rappeler, avec BUCHMANN, que deux seulement des trois familles d'Hétéropodes, à savoir les *Pterotracheidae* et les *Carinoridae*, possèdent ces formations, qui font défaut chez les *Atlantidae*.

Des dents palatines, comparables à celles de *Pterotrachea*, existent chez *Firoloida* au voisinage de l'orifice buccal.

Du point de vue histologique, la musculature du bulbe buccal ne présente aucune particularité par rapport au tissu musculaire des Gastéropodes Prosobranches en général; il n'y a donc pas lieu de s'y appesantir ici.

L'épithélium pharyngien qui rejoint l'épiderme au niveau de la « lèvre » circulaire représentant l'orifice buccal est dans l'ensemble beaucoup moins diversifié chez *Firoloida* que chez *Pterotrachea*. Le passage de l'épiderme particulier qui revêt l'extrémité

antérieure du muffle vers l'épithélium pharyngien est progressif, comme chez *Pterotrachea mutica*; on ne retrouve pas l'accumulation importante de mucocytes qui caractérise cette région chez *Pterotrachea coronata* et chez *Carinaria lamarcki* (GABE, 1952). Les rares mucocytes éparpillés entre les cellules banales de l'épithélium pharyngien de *Firoloida* sont doués des mêmes caractères morphologiques que ceux des autres régions du pharynx.

La cavité pharyngienne à proprement parler est tapissée d'un épithélium cubique ou prismatique, la hauteur moyenne des cellules variant, suivant les régions, de 8 à 14  $\mu$ . Ce n'est qu'au sommet des plis que dessine la paroi pharyngienne que l'on rencontre des éléments prismatiques dont la hauteur approche de 20  $\mu$ , mais dont les dimensions restent toujours inférieures à celles des éléments correspondants de l'épithélium pharyngien de *Pterotrachea*. Les particularités cytologiques et histochimiques permettent de distinguer, au sein de l'épithélium pharyngien, deux types cellulaires.

Les cellules épithéliales banales, dont les caractères histologiques sont les mêmes, quelle que soit leur hauteur, sont pourvues de noyaux aux contours réguliers, sphériques ou ovoïdes suivant les dimensions du corps cellulaire et situés en général au centre des cellules. Assez pauvres en chromatine, d'où leur aspect clair, ces noyaux contiennent des nucléoles petits, sphériques et homogènes. Les cytoplasmes, dont la structure est homogène ou très finement grenue, ne contiennent pas de glucides décelables par les méthodes mises en œuvre en vue de ce travail; ils sont assez riches en ribonucléines, donnent faiblement et de façon diffuse les réactions des amino-acides aromatiques et celles des protides sulfhydrylés. On n'y rencontre pas de lipides osmiophiles et l'absence de « vacuoles » sur préparations traitées par les méthodes dites générales rend improbable la présence d'autres lipides figurés. Les chondriomes sont représentés, dans ces cellules, par de rares chondriocontes assez trapus, ainsi que par des mitochondries, l'ensemble du chondriome ne montrant aucune orientation au sein de la cellule. Le pôle apical porte une formation cuticulaire dont l'épaisseur est très variable suivant les régions; particulièrement importante sur les flancs de la radula, cette cuticule pourrait effectivement correspondre au « bâtonnet chitineux » mentionné ci-dessus et l'examen des préparations incite à admettre l'interprétation de BUCHMANN, qui nie toute communauté d'origine des bâtonnets et de la radula proprement dite. De toute manière, la formation cuticulaire donne nettement la réaction à l'APS, se montre dépourvue de mucopolysaccharides acides, contient des amino-acides aromatiques et des protides sulfhydrylés, cet ensemble de données histochimiques rendant très vraisemblable la présence de glycoprotéines.

La deuxième catégorie cellulaire est représentée par des éléments dont les dimensions correspondent à celles des cellules épithéliales banales qui les entourent, mais dont les caractères histologiques sont essentiellement différents. Il s'agit, en effet, de cellules à noyaux basaux, en forme de galette, très riches en chromatine et à nucléoles peu nets; la majeure partie du cytoplasme est occupée par une volumineuse flaque d'un produit doué de tous les caractères histochimiques des mucopolysaccharides acides, mais ayant conservé une certaine réactivité à l'égard de la méthode de l'APS. Ces éléments correspondent donc aux mucocytes décrits dans l'épithélium du bulbe buccal de *Pterotrachea* (KRASUCKI, 1911; REUPSCH, 1912; GABE, 1952); il y a toutefois lieu d'éviter l'emploi du terme « cellules caliciformes » utilisé par REUPSCH pour les désigner, puisque leurs caractères morphologiques généraux ne correspondent nullement à ceux de la cellule caliciforme classique, pourvue d'un pôle basal effilé et d'une partie apicale renflée en calice. Seuls les caractères histochimiques du produit de sécrétion incitent au rapprochement de ces mucocytes et des cellules caliciformes de l'intestin des Vertébrés.

Il y a lieu d'insister sur l'absence, dans l'épithélium du bulbe buccal de *Firoloida*, de la troisième catégorie cellulaire caractéristique de cet épithélium chez *Pterotrachea*, à savoir les cellules glandulaires à volumineux grains de sécrétion acidophiles (GABE, 1952). Les éléments isolés de ce type, assez fréquents entre les cellules épithéliales banales chez *Pterotrachea*, font toujours défaut chez *Firoloida*; même le cul-de-sac ventral du bulbe buccal, exclusivement tapissé de cellules glandulaires chez les deux espèces de *Pterotrachea* étudiées à cet égard en est entièrement dépourvu chez *Firoloida*. Cette importante différence dans la constitution cellulaire de l'épithélium du bulbe buccal est à rapprocher de particularités de structure des glandes salivaires, envisagées dans un paragraphe suivant.

Les caractères histologiques de la gaine radulaire correspondent à ceux qui ont été signalés chez *Pterotrachea* (REUPSCH, 1912; GABE et PRENANT, 1950). La forme de cet organe est celle d'un V très ouvert à son extrémité orale, qui se referme progressivement dans le sens aboral. C'est dans la gouttière ainsi délimitée que se trouve logée la partie aborale de la radula, entourée d'un revêtement épithélial continu qui se réfléchit, à l'extrémité orale de la gaine, sur l'épithélium pharyngien. Il est classique (RÖSSLER, 1885) de distinguer, dans cet épithélium, trois régions (fig. 14 à 17).

Les *odontoblastes* occupent, comme chez tous les Gastéropodes Prosobranches, un emplacement terminal. Leurs caractères histologiques ne diffèrent pas de ceux qui ont été signalés chez les autres Prosobranches Monotocardes. Il s'agit de cellules dont la

hauteur dépasse 50  $\mu$ , très étroites et serrées les unes contre les autres. Pourvues de noyaux allongés dans le sens de la hauteur et assez pauvres en chromatine, ces cellules ont des cytoplasmes basaux homogènes, alors que les régions apicales contiennent des granulations acidophiles assez clairsemées. Du point de vue histo-chimique il y a lieu de signaler avant tout une nette réactivité à l'APS, les résultats de l'acétylation réversible attestant la nature glucidique des composés ainsi mis en évidence. Conformément aux données rapportées dans un travail précédent (GABE et PRENANT, 1958), la dent radulaire en cours de formation qui se trouve appliquée contre le coussinet d'odontoblastes est, elle aussi, APS-positiv. Cette réactivité va de pair avec l'absence de glycogène histo-chimiquement décelable et de mucopolysaccharides acides; le résultat positif de la recherche des  $\alpha$ -amino-acides, des amino-acides aromatiques et des protides sulfhydrylés dans les odontoblastes et dans la dent en cours d'élaboration incite à rapporter le résultat positif de la réaction à l'APS à la présence de glycoprotéines. Il y a lieu de signaler, en outre, que la recherche du calcium et du fer ionique reste négative aussi bien dans le coussinet d'odontoblastes que dans la dent appliquée contre celui-ci. La recherche des ribonucléines donne des résultats pratiquement négatifs dans le coussinet d'odontoblastes.

L'épithélium supérieur (*interne*) de la gaine radulaire est composé de cellules prismatiques dont la hauteur varie de façon régulière, de manière à dessiner des franges qui s'insinuent entre les dents récemment formées. Les caractères morphologiques généraux de ces éléments ne présentent rien de particulier par rapport à ceux des autres Prosobranches; la teneur en ribonucléines est nettement plus grande que dans le cas des odontoblastes; les réactions histo-chimiques des glucides et des amino-acides mentionnés ci-dessus donnent des résultats comparables à ceux qui ont été décrits à propos des odontoblastes; la teneur en protides sulfhydrylés paraît moindre que pour ces dernières cellules. La recherche histo-chimique du calcium reste négative dans les deux rangées dentaires qui suivent celle qui se trouve appliquée sur les odontoblastes, ainsi que dans les franges de l'épithélium supérieur qui leur correspondent. A partir de la troisième rangée en partant du fond de la gaine radulaire, la réaction de von Kossà et celle de Stoelzner donnent des résultats nettement positifs dans les dents elles-mêmes et confèrent aux cellules de l'épithélium supérieur situées en regard de cette première rangée dentaire minéralisée une teinte brunâtre diffuse; on ne rencontre pas d'inclusions calciques figurées et les méthodes de détection histo-chimique du calcium ne montrent pas les granulations acidophiles qui existent dans la partie apicale des cellules de l'épithélium supérieur. Il y a lieu d'ajouter à ceci que l'examen des spodogrammes confirme

les données qui viennent d'être énoncées en montrant un accroissement net de la teneur en matières minérales totales à partir de la troisième rangée dentaire.

Cette modification chimique des dents radulaires se traduit d'ailleurs par un changement de leurs affinités tinctoriales; de cyanophiles elles deviennent franchement érythrophiles à partir de la rangée où débute la minéralisation.

*L'épithélium inférieur* est constitué de cellules beaucoup moins hautes que celles des autres parties de la gaine radulaire; en effet, la plus grande dimension de ces éléments n'atteint pas 15  $\mu$ . Les noyaux sont sphériques, placés au centre des cellules, assez riches en chromatine. Les cytoplasmes apparaissent homogènes ou finement grenus sur préparations colorées par les méthodes topographiques; ils ne contiennent pas de glycogène, mais leur réactivité à l'APS est nette et les épreuves complémentaires incitent à admettre, comme dans le cas des odontoblastes et de l'épithélium supérieur, une certaine richesse en glycoprotéines. La recherche des protides sulfhydrilés donne des résultats nettement positifs aussi bien dans l'épithélium inférieur que dans le ruban radulaire, appliqué contre la surface apicale de ces cellules. Cyanophile après emploi des trichromes usuels, métachromatique et colorable par le bleu alcian, le ruban radulaire contient, à côté de ses constituants protidiques, des mucopolysaccharides acides.

---

PLANCHE III. — Appareil digestif

FIG. 14. — Bulbe buccal en coupe parasagittale. Bouin, Mann-Dominici, 100 diamètres. Remarquer le rebord dorsal de l'orifice buccal (angle supérieur droit du cliché), l'odontophore et la glande salivaire (en haut, partie moyenne de la figure).

FIG. 15 et 16. — Coupes transversales de la partie antérieure du corps. Bouin, trichrome de Ramon y Cajal, 100 diamètres. Remarquer la gaine radulaire, dont l'extrémité aborale est intéressée par la coupe représentée fig. 15, alors que la fig. 16 montre son ouverture en V, les dents étant déjà minéralisées. Les cartilages radulaires et la musculature du bulbe buccal entourent la gaine radulaire. Une section transversale de la glande salivaire apparaît fig. 15 (angle supérieur gauche du cliché).

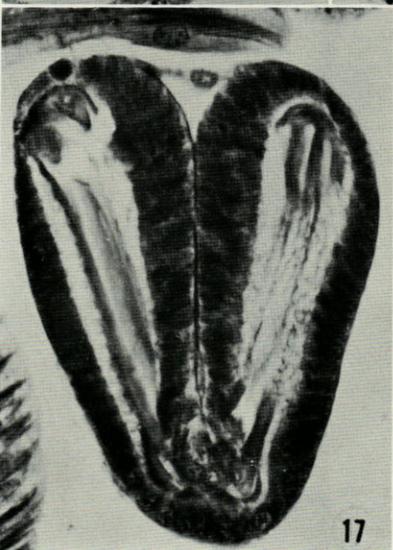
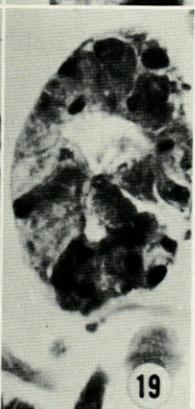
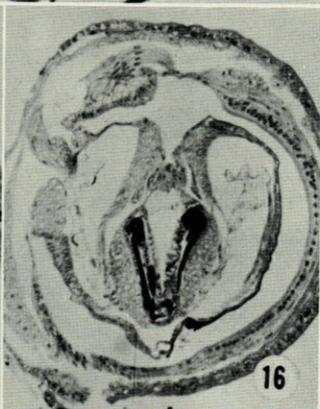
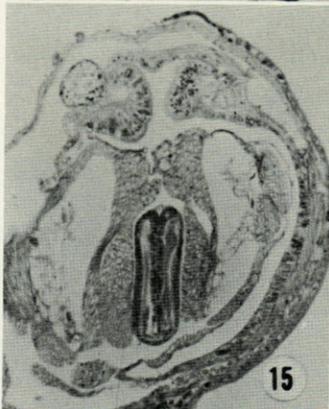
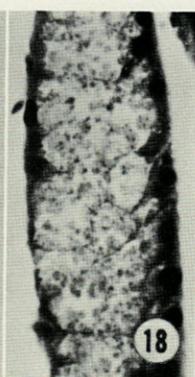
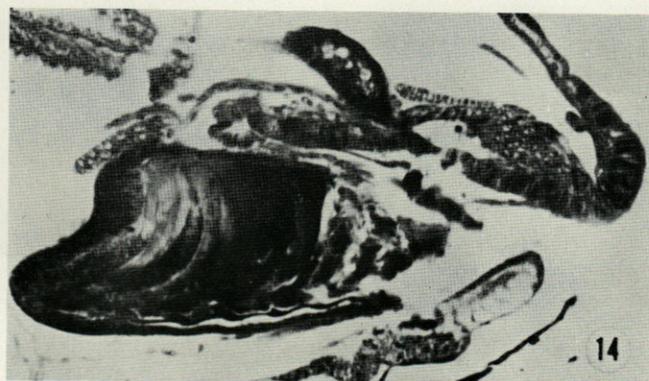
FIG. 17. — Coupe transversale de la gaine radulaire, intéressant une rangée dentaire incomplètement minéralisée. Bouin, Mann, Dominici, 375 diamètres. Remarquer les dents marginales, en crochet.

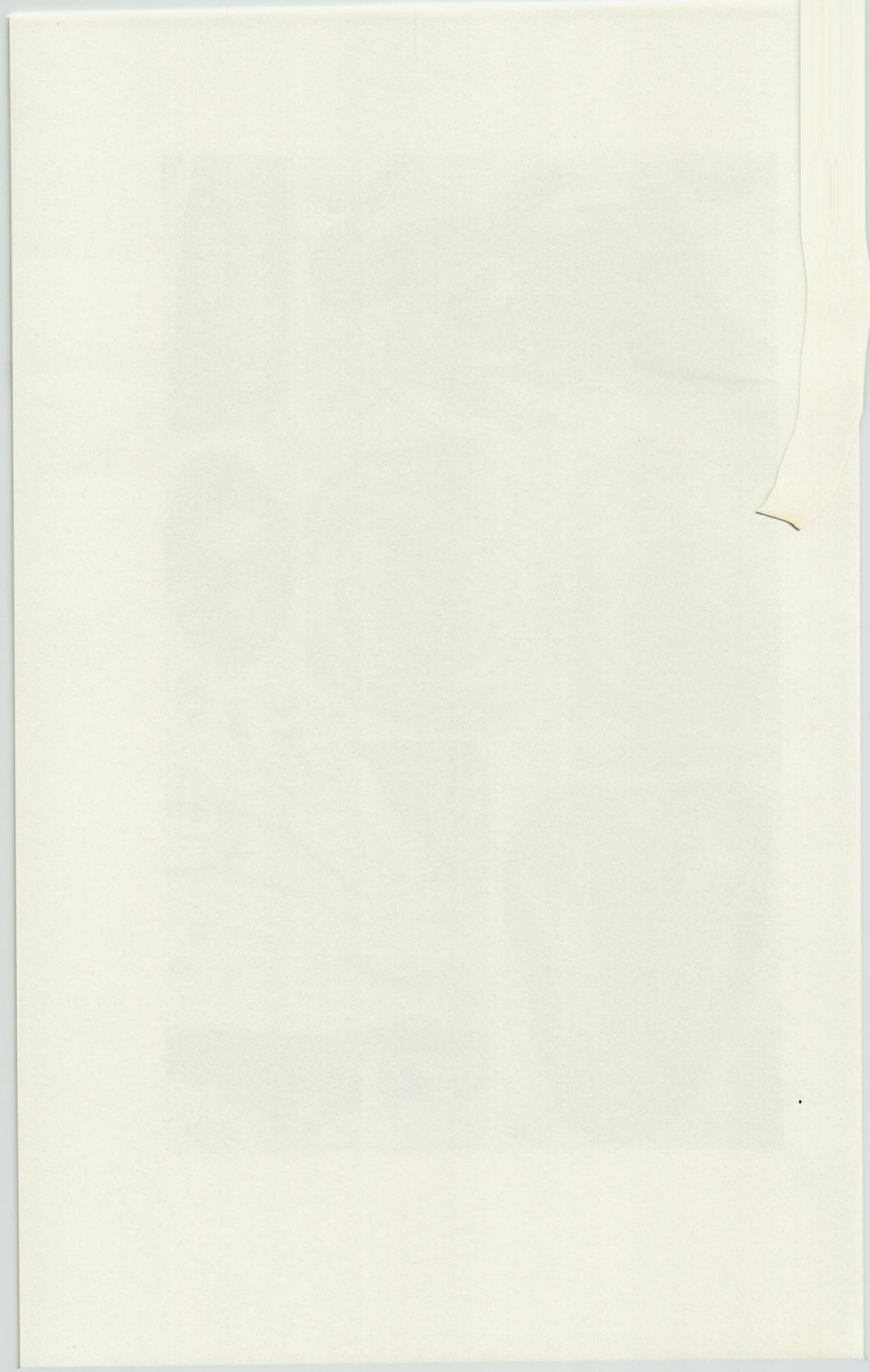
FIG. 18. — Coupe parasagittale d'une glande salivaire. Même technique et même grossissement que fig. 17. Remarquer l'abondance des granulations éosinophiles.

FIG. 19. — Coupe transversale de la partie distale d'une glande salivaire. Même technique et même grossissement que fig. 17 et 18. Remarquer les deux catégories cellulaires.

FIG. 20. — Coupe sagittale de la partie aborale du corps d'une femelle. Duboscq, trichrome en un temps, 75 diamètres. Remarquer les groupements de cellules en massue et l'étranglement qui marque la limite aborale du jabot.

FIG. 21. — Détail de la même préparation. 375 diamètres. Remarquer la position distale des noyaux dans les cellules en massue.





La *papille radulaire* forme l'extrémité aborale de la gaine; c'est à elle que correspond la saillie médiane que porte la face aborale du bulbe buccal. Ses caractères histologiques sont les mêmes que chez *Pterotrachea* (REUPSCH, 1912; GABE, 1952). Une substance fondamentale dont les caractères histochimiques sont les mêmes que ceux de la « gelée » fondamentale formant le tissu de soutien du corps de l'animal englobe des cellules conjonctives très petites et écartées les unes des autres; ces éléments correspondent aux cellules rondes et à prolongements mous, décrites à propos du tissu de soutien. La structure fibrillaire de la masse fondamentale, signalée chez *Pterotrachea* (GABE et PRENANT, 1950; GABE, 1952) est beaucoup moins nette chez *Firoloida*.

Les *cartilages radulaires* sont composés, comme chez les autres Prosobranches Monotocardes, de cellules très volumineuses; la taille de ces éléments peut dépasser 100  $\mu$ . Chaque cellule occupe une « logette » délimitée par une substance intercellulaire qui dessine des cloisons plus ou moins régulières entre cellules voisines, si bien que l'ensemble du tissu évoque un parenchyme végétal. La substance intercellulaire, qui paraît homogène dans les conditions de la microscopie photonique, est douée d'une affinité nette pour les colorants des fibres collagènes des Vertébrés; elle prend la fuchsine acide du mélange de van Gieson, se montre cyanophile après mise en œuvre des trichromes usuels et l'azan de Heidenhain lui confère une teinte bleue intense. APS-positive, elle est, en outre, métachromotrope et colorable par le bleu alcian. Il s'agit donc d'une substance fondamentale riche en mucopolysaccharides acides.

Les cellules englobées par la substance fondamentale dont les caractères histologiques viennent d'être définis ont une tendance nette à se décoller de cette substance lors des manœuvres préparatoires à la confection des coupes à la paraffine. De ce fait, elles paraissent entourées de « logettes » dont la taille n'atteint pas celle des « champs péricellulaires » des chondrocytes des Vertébrés. Chaque cellule comporte une couche « ectoplasmique » assez dense, contenant un noyau aplati en galette ou globuleux, mesurant en moyenne 10  $\mu$  de diamètre et pourvu de grains de chromatine assez nombreux. La couche « ectoplasmique » contient, en outre, une petite quantité de ribonucléines, apparaissant en grains ou en mottes après fixation par les liquides à base d'acide acétique, alors que la pyroninophilie des cytoplasmes est homogène après fixation au moyen du liquide de Helly. La réaction à l'APS est faiblement positive, ce résultat n'étant pas modifié par un prétraitement des coupes à la diastase du malt. La partie centrale de la cellule est représentée, après toutes les techniques mises en œuvre ici, par une énorme « vacuole », optiquement vide.

L'ensemble de ce tissu est entouré d'une gaine fibreuse assez

mince, douée de toutes les affinités tinctoriales et caractères histochimiques des fibres collagènes.

L'interprétation de ce tissu, bien décrit par les auteurs classiques chez *Pterotrachea* et chez *Carinaria*, a donné lieu à des discussions. D'après REUPSCH (1912) il s'agirait de tissu chordoïde au sens de SCHAFFER, la rigidité de la pièce de soutien étant due avant tout à la turgescence de chacune de ses cellules constitutives. SCHAFFER lui-même (1913, 1930) redresse cette erreur d'interprétation, en faisant remarquer la présence, dans tous les coussinets de soutien de la radula des Gastéropodes Prosobranches, d'une substance intercellulaire; il s'agirait donc de tissu chondroïde et non de tissu chordoïde.

En réalité, les recherches plus récentes ont abouti à l'effacement progressif de la limite entre le tissu chondroïde d'une part, le cartilage d'autre part. Il n'existe, à l'heure actuelle, aucun argument d'ordre cytologique ou histochimique pouvant justifier la distinction entre ces deux tissus (voir GABE, 1962; PERSON et PHILPOTT, 1963 pour la bibliographie); même les différences quantitatives liées au faible développement de la substance intercellulaire du tissu chondroïde ne sauraient être retenues, puisque cette substance n'est pas plus abondante dans le cartilage à stroma capsulaire (cartilage cellulaire) des Vertébrés, dont la nature cartilagineuse n'a jamais été discutée. Inspirée, en dernière analyse, du désir de faire du cartilage l'apanage des Vertébrés, l'érection en catégorie autonome du tissu chondroïde n'est plus justifiée à l'heure actuelle; il en résulte que le terme « cartilage radulaire » utilisé par les auteurs du XIX<sup>e</sup> siècle pour désigner le coussinet de soutien de la radula des Gastéropodes Prosobranches est justifié même à l'échelle histologique.

Les *plaques de soutien de la paroi dorsale du pharynx*, signalées ci-dessus, sont pourvues de tous les caractères histologiques du cartilage radulaire et les données qui viennent d'être exposées sont également valables pour ces formations.

## B. Glandes salivaires

Paires et symétriques, les glandes salivaires de *Firoloida desmaresti* sont deux tubes rattachés aux parties latérales de la face dorsale du pharynx. Il y a lieu de rappeler d'emblée que leur brièveté par rapport à celles des autres Hétéropodes n'a pas échappé à l'attention des auteurs classiques; elle est mentionnée dans la plupart des travaux d'orientation faunistique et VANNUCCI (1951) insiste sur l'aspect massif de ces organes.

L'étude histologique conduit à distinguer, comme chez *Pterotrachea*, un segment distal, qui traverse la paroi, pharyngienne et

prend fin au niveau où l'épithélium de la glande salivaire se continue avec celui du bulbe buccal, ainsi qu'un segment libre. Ces deux segments sont pourvus de caractères histologiques très différents (fig. 18 et 19).

Le segment distal, intramural, est un tube de calibre réduit, tapissé par un épithélium plat, la hauteur des cellules n'atteignant généralement pas 10  $\mu$ . Une membrane basale très fine l'entoure extérieurement et se continue avec celle de l'épithélium pharyngien. Les cellules épithéliales sont pourvues de noyaux régulièrement arrondis, assez riches en chromatine, d'où leur aspect dense; les nucléoles sont difficiles à identifier sur préparations traitées par les méthodes topographiques; les techniques de mise en évidence élective des ribonucléines montrent qu'ils sont petits et homogènes. Les cytoplasmes sont très faiblement acidophiles et ne contiennent pas de produit de sécrétion décelable par les méthodes utilisées en vue de ce travail.

Le segment libre, cylindrique, est entouré d'une membrane basale assez épaisse, homogène, douée d'affinité pour tous les colorants du tissu collagène des Vertébrés. Sur cette membrane basale nettement APS-positive repose un épithélium fait de cellules hautes, prismatiques ou coniques, dont le grand diamètre atteint ou dépasse 40  $\mu$ . Les noyaux, régulièrement arrondis sur coupes, mesurent 6 à 8  $\mu$  de diamètre et occupent pour ainsi dire toujours un emplacement basal. La chromatine y est disposée en mottes nombreuses et denses, d'où l'aspect sombre de ces noyaux sur préparations colorées par les méthodes topographiques; chaque noyau contient un nucléole volumineux et sphérique, net même après emploi des trichromes banaux. La structure des cytoplasmes varie suivant les stades du cycle sécrétoire; le fonctionnement des cellules qui composent une glande salivaire donnée n'est pas absolument synchrone, si bien que l'exploration méthodique des préparations montre, chez un même animal, tous les stades du fonctionnement des cellules et permet de distinguer deux lignées.

Certaines cellules sont, en effet, caractérisées par une zone cytoplasmique basale, riche en ribonucléines et montrant la striation dans le sens de la hauteur qui caractérise un véritable ergastoplasme, ainsi que par une partie apicale dont la structure varie beaucoup en fonction de l'abondance du produit de sécrétion. Ce dernier se présente sous forme de granulations sphériques, égales entre elles et dépourvues de tendance à la coalescence, conservées par toutes les fixations utilisées dans ce travail; fortement acidophiles, ces granulations prennent, en outre, l'hématoxyline au fer. Faiblement APS-positives, elles ne contiennent pas de mucopolysaccharides acides, sont assez riches en amino-acides aromatiques et en protides sulfhydrilés. Lorsque leur abondance n'est pas

grande, la zone basophile remonte assez haut dans les cellules; elle est, au contraire, réduite à une mince bande dans les cellules qui sont remplies de grains acidophiles. On rencontre de place en place, une cellule de ce type dont le produit de sécrétion vient de subir l'extrusion et dont le cytoplasme supranucléaire présente un aspect « vidé » caractéristique.

D'autres cellules sont pourvues d'une zone cytoplasmique basophile beaucoup moins nette, la majeure partie du corps cellulaire étant occupée par des boules plus ou moins volumineuses, voire par une flaque unique d'un produit de sécrétion APS-positif, dépourvu de métachromotropie et d'affinité pour le bleu alcian, mais prenant, après les réactions des amino-acides utilisées ici, une teinte assez faible et diffuse. Cette deuxième catégorie cellulaire élabore donc un produit de sécrétion riche en mucopolysaccharides neutres ou en glycoprotéines au sens large du terme. Les modifications de structure des cellules en question au cours du cycle sécrétoire sont beaucoup moins nettes que celles de la catégorie cellulaire à grains de sécrétion acidophiles; l'exploration méthodique des préparations montre, néanmoins, des cellules ne contenant que quelques boules APS-positives et d'autres dont le cytoplasme en est littéralement rempli.

Comme chez *Pterotrachea*, les cellules des glandes salivaires de *Firoloida desmaresti* ne sont pas ciliées.

Il résulte de la description qui précède que les glandes salivaires de *Firoloida* diffèrent de celles de *Pterotrachea* par un caractère histologique très important, à savoir la présence de deux catégories cellulaires. On sait, en effet, que toutes les cellules de la glande salivaire de *Pterotrachea mutica* et de *Pterotrachea coronata* correspondent à un seul type morphologique (REUPSCH, 1912), le produit élaboré étant un composé « mucoïde », c'est-à-dire un mucopolysaccharide neutre ou une glycoprotéine (GABE, 1952).

Cette différence est à rapprocher de la constitution différente de l'épithélium du bulbe buccal dans les deux genres de *Pterotracheidae*. En effet, des cellules glandulaires, souvent très riches en granulations érythrophiles, sont très abondantes dans cet épithélium chez les deux espèces de *Pterotrachea* étudiées à cet égard (GABE, 1952) et leur accumulation dans le diverticule ventral du pharynx, fermé en cul-de-sac, transforme cette région en un véritable « champ glandulaire ». Des cellules correspondant à ce type morphologique font entièrement défaut dans l'épithélium du bulbe buccal de *Firoloida desmaresti*. Inversement, les glandes salivaires de *Pterotrachea* ne contiennent qu'une catégorie cellulaire, dont le produit de sécrétion est un composé mucoïde, alors que des cellules de ce type et des éléments à grains de sécrétion acidophiles forment l'épithélium de la glande salivaire de *Firoloida*.

### C. Oesophage

Comme chez les autres représentants de la famille des *Pterotracheidae*, l'oesophage de *Firoloida desmaresti* est un conduit grossièrement cylindrique, qui fait suite au diverticule dorsal de l'oesophage et dont le calibre peut subir des variations considérables, liées au transit des proies ingérées par l'animal.

L'étude histologique fait apparaître des différences importantes par rapport à *Pterotrachea*, différences qui vont dans le sens d'une simplification.

On sait, en effet, que la paroi oesophagienne de *Pterotrachea* comporte (REUPSCH, 1912; GABE, 1952) un épithélium cylindro-cubique, soulevé en plis longitudinaux et composé de deux catégories cellulaires, une basale assez épaisse, une musculeuse à fibres internes longitudinales et à fibres externes circulaires, puis une enveloppe « gélatiniforme » identique à la substance fondamentale du tissu de soutien du corps.

Chez *Firoloida*, l'examen des coupes permet de retrouver les mêmes couches, mais certaines d'entre elles sont réduites à leur plus simple expression.

L'épithélium oesophagien est cubique, haut de moins de 10  $\mu$ ; ses cellules correspondent toutes au même type, les mucocytes si nets de l'oesophage de *Pterotrachea* — et des Gastéropodes Prosobranches en général — faisant entièrement défaut. L'ensemble du revêtement interne de l'oesophage est donc représenté par des cellules à noyaux centraux, arrondis ou ovalaires, contenant des mottes de chromatine relativement volumineuses, mais clairsemées, ainsi qu'un nucléole de petite taille. Les cytoplasmes de ces éléments sont homogènes ou finement grenus après fixation topographique; les méthodes mitochondriales y montrent un chondriome fait de rares chondriocontes courts et trapus, ainsi que de mitochondries, l'ensemble des chondriosomes ne présentant pas d'orientation nette au sein de la cellule. Du point de vue histochimique, il y a lieu de signaler l'absence de glycogène et de mucopolysaccharides en quantité supérieure au seuil de sensibilité des méthodes utilisées ici, la très faible teneur en ribonucléines, l'absence de fer et de calcium ionique ainsi que d'activité phosphomonoestérasique alcaline histochimiquement décelable. Le pôle apical des cellules porte un revêtement cuticulaire dont les caractères morphologiques et les particularités histochimiques correspondent exactement à la description donnée à propos de l'épithélium du bulbe buccal.

Cet épithélium est soulevé en nombreux plis longitudinaux; quatre d'entre eux, plus nets que les autres, sont pourvus d'un axe constitué avant tout par un pli de la membrane basale. Cette dernière, assez épaisse, est pourvue des caractères histochimiques

habituels, déjà mentionnés à plusieurs reprises. Les autres plis sont de hauteur moindre que les précédents et correspondent à des vallonements peu importants de l'épithélium.

La tunique musculuse interne, longitudinale, est discontinue et représentée par des fibres assez clairsemées, écartées les unes des autres. La musculuse externe, circulaire, est continue, assez mince, son épaisseur ne dépassant guère deux à trois rangées de fibres.

Quant à l'enveloppe gélatiniforme, si nette chez *Pterotrachea*, elle fait entièrement défaut jusqu'à un plan transversal correspondant en gros à l'angle que dessine la partie antérieure du corps avec le reste; à partir de cette région, elle est facile à mettre en évidence par les méthodes de détection histochimique des mucopolysaccharides acides, mais son épaisseur reste toujours faible.

#### D. Jabot

Cette région du tube digestif correspond, suivant la nomenclature proposée à propos d'un travail sur l'appareil digestif de *Pterotrachea* (GABE, 1952) à l'« estomac » des anciens auteurs. Des raisons d'ordre anatomique, valables pour *Firoloida* comme pour *Pterotrachea*, imposent l'abandon de la nomenclature classique.

En effet, le segment en question ne représente qu'un renflement de l'œsophage; sa paroi épithéliale ne montre aucune des particularités histologiques habituelles de l'estomac des Gastéropodes Prosobranches; on n'y décèle aucun phénomène de sécrétion. Argument anatomique complémentaire, le prétendu estomac des auteurs classiques est dépourvu du moindre rapport avec les canaux excréteurs de la glande digestive, dont l'abouchement au véritable estomac des Gastéropodes est trop connu pour qu'il y ait lieu de le rappeler ici.

La limite entre l'œsophage et le jabot est facile à tracer lors de l'examen par transparence de l'animal entier; elle est indiquée par une augmentation brusque et importante du diamètre extérieur du tube digestif, située dans un plan nettement oral par rapport à la nageoire, à peu de distance des yeux et du ganglion cérébroïde. Un étranglement aussi net, situé dans un plan transversal aboral par rapport à la nageoire et assez proche du *nucleus* indique la limite postérieure du jabot.

Les caractères histologiques de ce segment du tube digestif sont très différents de ceux qui ont été décrits chez *Pterotrachea* (REUPSCH, 1912; GABE, 1952). Dès l'exploration sommaire des coupes transversales, on est frappé par l'effacement des plis si nets de la paroi œsophagienne; même les quatre plis principaux mentionnés ci-dessus disparaissent à l'extrémité orale du jabot.

La paroi comporte les mêmes couches que celle de l'œsophage. L'enveloppe gélatiniforme externe est très mince, la musculature circulaire externe continue, mais mince, la musculature interne, longitudinale, discontinue comme dans l'œsophage. Une membrane basale assez mince la sépare de l'épithélium.

Les caractères histologiques de ce dernier correspondent, dans les trois quarts oraux du jabot, à ceux de l'épithélium œsophagien, à ceci près que tout plissement fait défaut. Il s'agit de cellules cubiques, à noyaux centraux, arrondis ou ovalaires; les cytoplasmes sont relativement pauvres en ribonucléines histochimiquement décelables, dépourvus de glycogène; on n'y rencontre aucun produit de sécrétion figuré et les caractères morphologiques du chondriome sont les mêmes que dans les cellules œsophagiennes; le revêtement cuticulaire apical est, lui aussi, comparable à celui de l'épithélium œsophagien.

C'est dans le quart aboral du jabot qu'apparaissent des structures épithéliales caractéristiques de ce segment du tube digestif. En effet, la paroi dorsale est le siège d'une augmentation d'épaisseur très nette, du fait que l'épithélium cubique dont les caractères histologiques viennent d'être énoncés se trouve parsemé de nids assez irréguliers de cellules dont la hauteur atteint 25 ou 30  $\mu$ . Ces éléments sont pourvus de noyaux centraux, assez clairs, à nucléoles volumineux, les cytoplasmes étant homogènes ou finement réticulés après mise en œuvre des techniques histologiques dites générales. Les colorations mitochondriales aboutissent à la mise en évidence d'un chondriome nettement plus abondant que celui des cellules œsophagiennes, constitué de chondriocotes trapus et courts, ainsi que de mitochondries. Ce chondriome n'est pas orienté. Aucun produit de sécrétion figuré ne peut être décelé, dans mes conditions techniques, au sein des cellules en question; il y a lieu de signaler que le pôle apical de ces éléments, revêtu d'une très mince bordure cuticulaire, a souvent l'aspect d'un dôme, faisant saillie dans la lumière.

Un autre type cellulaire, très particulier et n'existant pas chez *Pterotrachea*, apparaît dans le quart distal du jabot; plus fréquent dans le revêtement de la paroi dorsale, il existe également dans la paroi ventrale (fig. 20 et 21). Il s'agit de cellules dont la forme générale peut être comparée à celle d'une poire ou d'une massue, l'extrémité effilée étant tournée vers la membrane basale. C'est le renflement apical de ces cellules qui contient le noyau. Grossièrement sphérique, ce dernier est dense, riche en chromatine; le nucléole, très petit, n'apparaît nettement qu'après coloration par les méthodes de détection élective de l'acide ribonucléique. Le cytoplasme est homogène et ne contient aucun produit de sécrétion figuré. Les techniques mitochondriales font apparaître un chon-

driome comparable à celui des cellules prismatiques décrites ci-dessus, mais abondant surtout dans la partie apicale, renflée du corps cellulaire. Pauvres en ribonucléines, les cellules en question donnent faiblement la réaction à l'APS, ne contiennent pas de mucopolysaccharides acides et ne sont le siège d'aucune accumulation particulière de protides; la recherche des activités phospho-monoestérasiqes alcalines donne des résultats négatifs, de même que celle du calcium ionique et du fer figuré.

A l'étranglement visible, sur les montages *in toto*, à la limite aborale du jabot, correspond une bande de cellules tranchant nettement sur le reste du revêtement épithélial par une ciliature assez longue. La bordure cuticulaire apicale fait évidemment défaut dans ces éléments, dont tous les autres caractères correspondent à ceux des cellules prismatiques. Cette bande, assez peu étendue dans le sens de la longueur du corps, se soulève, dans le plan sagittal, pour former deux bourrelets étroits, dorsal et ventral, où les cellules sont beaucoup plus hautes et les cils particulièrement longs, sans que les autres caractères histologiques s'en trouvent modifiés.

#### E. Estomac

C'est la partie du tube digestif dont les caractères viennent d'être décrits et qui représente, de toute évidence, un jabot qui est considéré par les auteurs classiques comme représentant l'es-

---

#### PLANCHE IV. — Appareil digestif

FIG. 22. — Coupe parasagittale du *nucleus* d'un mâle. Bouin, Mann-Dominici, 100 diamètres. Remarquer de gauche à droite le testicule, la glande digestive et le rein; le pore excréteur, entamé tangentiellement, appareil dans l'angle supérieur droit de la figure. L'estomac et les orifices des deux canaux excréteurs de la glande digestive sont intéressés par la coupe (angle inférieur droit de la figure).

FIG. 23. — Détail de la même préparation. 375 diamètres. Remarquer l'éperon médian qui sépare les deux orifices d'abouchement des canaux de la glande digestive ainsi que la ciliature apicale des cellules épithéliales.

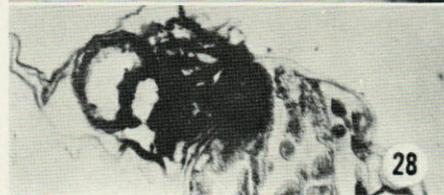
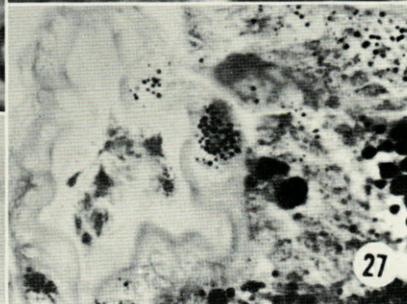
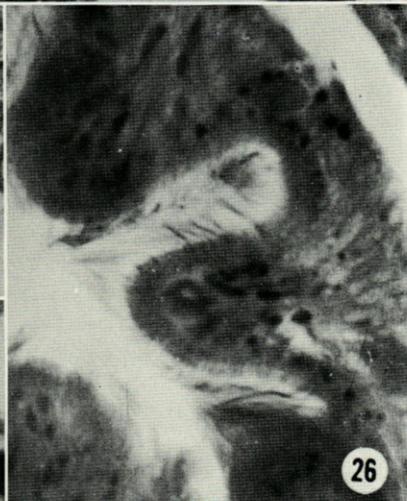
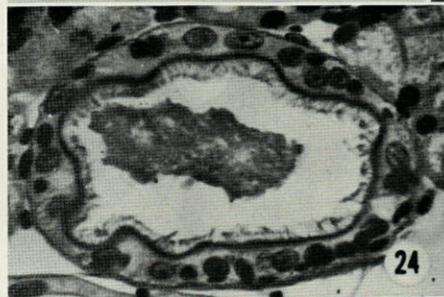
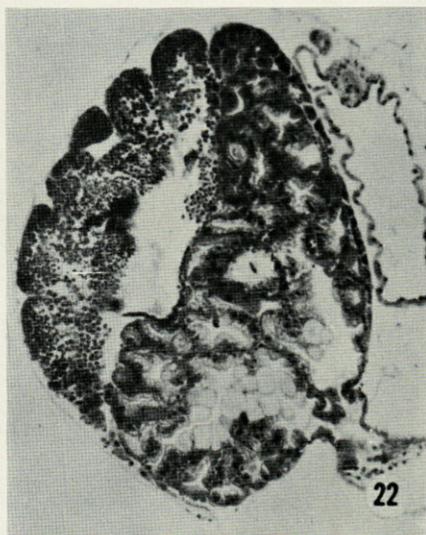
FIG. 24. — Troisième portion de l'intestin en coupe transversale. Bouin, Azan, 375 diamètres. Remarque la netteté des corpuscules ciliaires et de la ciliature.

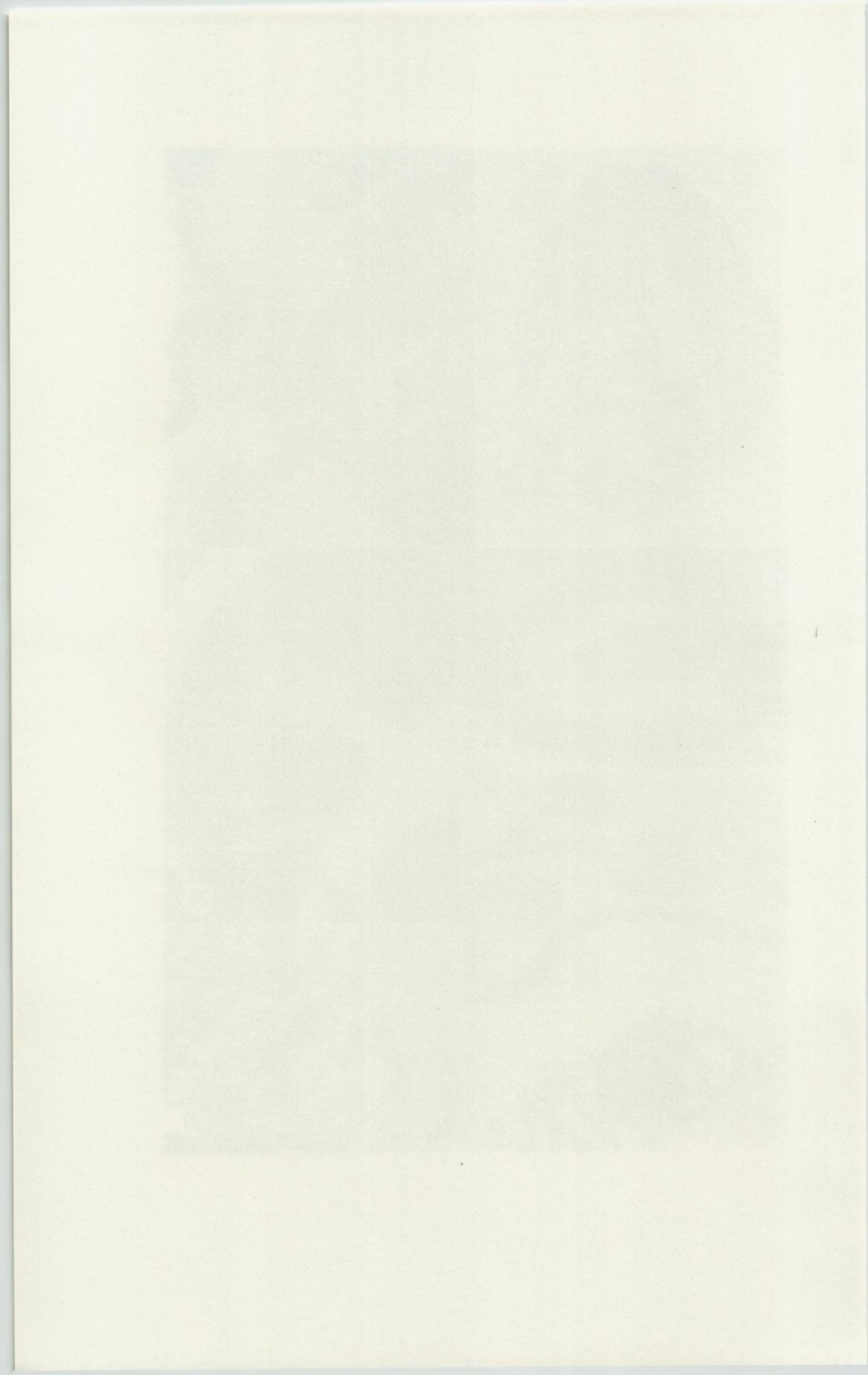
FIG. 25. — Détail de la préparation précédente; 1 500 diamètres.

FIG. 26. — Deuxième portion de l'intestin en coupe transversale. Helly, hététoxyline au fer. Remarquer les chondriocontes basaux et apicaux, les corpuscules ciliaires et la ciliature.

FIG. 27. — Détail d'une coupe transversale du *nucleus*. Flemming, trichrome de Ramon y Cajal, 375 diamètres. Remarquer les inclusions lipidiques osmiophiles des cellules de la glande digestive (à droite) et les grains de sécrétion des cellules glandulaires de l'intestin (à gauche).

FIG. 28. — Coupe transversale du *nucleus* d'une femelle. Alcool, réaction de Gomori pour la mise en évidence des glycérophosphatases alcalines, 100 diamètres. Remarquer la réactivité intense de l'intestin et du rein.





tomac. Cette interprétation, contraire aux données de l'anatomie et de l'histologie, a pour conséquence une regrettable confusion dans la nomenclature des parties distales du tube digestif.

En effet, REUPSCH (1912) estime, contrairement à KRASUCKI (1911), que toute la partie du tube digestif aborale par rapport au renflement fusiforme qu'est le jabot (« estomac ») de *Pterotrachea* représente l'intestin. Le désir de conserver la nomenclature généralement admise m'a conduit à adopter dans mon travail de 1952, consacré à l'histologie de l'appareil digestif de *Pterotrachea*, les subdivisions proposées par REUPSCH. Ainsi s'est trouvée perpétuée une erreur d'anatomie dont la rectification s'impose. En effet, les seules connexions avec les canaux excréteurs de la glande digestive, qui débouchent, chez *Pterotrachea* comme chez *Firoloida*, dans un segment du tube digestif situé en amont du *nucleus* suffisent pour prouver qu'il s'agit là d'un organe homologue de l'estomac des autres Gastéropodes Prosobranches. Les deux premiers segments de l'intestin, tels qu'ils sont décrits par REUPSCH (1912) et par moi-même (1952) représentent donc l'estomac, le véritable intestin commençant à l'entrée du tube digestif dans le *nucleus*.

L'estomac de *Firoloida desmaresti* s'étend donc depuis l'étranglement qui marque la fin du jabot jusqu'au début de l'intestin, correspondant à un net changement d'orientation du tube digestif au sein de l'animal et à des modifications importantes de sa structure. Les caractères anatomiques et les particularités histologiques du revêtement épithélial imposent la subdivision en deux segments (fig. 20 à 23).

En effet, la forme générale de l'organe est celle d'une cornue dont l'extrémité effilée rejoint le jabot, la partie renflée étant appliquée contre le *nucleus* (fig. 20). La paroi comporte, dans les deux zones, une enveloppe gélatiniforme, une musculuse circulaire et une musculuse longitudinale comparables à celles du jabot. Les caractères histologiques de l'épithélium varient notablement suivant le segment envisagé.

Dans la partie grêle on trouve, comme dans le jabot, des cellules très plates, recouvertes d'une bordure cuticulaire, ainsi que d'assez nombreuses cellules en massue, dont les caractères histologiques correspondent exactement à la description donnée ci-dessus.

La morphologie de l'épithélium de la partie renflée varie suivant les régions. En effet, la partie orale du renflement appliqué contre le *nucleus* est tapissée de cellules cubiques, hautes de 10  $\mu$  en moyenne, pourvues de noyaux centraux, assez clairs du fait de la rareté relative des mottes de chromatine, les nucléoles étant peu nets. Les cytoplasmes de ces éléments ne contiennent que de rares chondriocotes assez courts, ainsi que des mitochondries, l'ensemble du chondriome n'étant pas orienté. Aucun produit de sécrétion figuré n'est décelable dans le cytoplasme de ces éléments, qui

sont faiblement APS-positifs, mais ne contiennent ni glycogène, ni mucopolysaccharides acides. Le pôle apical de ces cellules ne porte aucune différenciation particulière. Les cellules en massue, si nettes dans la partie aborale du jabot et dans le segment grêle de l'estomac, font complètement défaut dans la partie renflée.

L'aspect de l'épithélium stomacal change notablement dans la partie aborale du renflement, étirée en deux diverticules, dont le gauche se continue par l'intestin, alors que le droit, fermé en cul-de-sac reçoit les canaux excréteurs de la glande digestive. Les cellules épithéliales mesurent de 15 à 20  $\mu$  de haut; elles reposent sur une membrane basale beaucoup plus épaisse que celle du segment oral, membrane basale dont les affinités tinctoriales et caractères histochimiques ne présentent rien de particulier. Les noyaux des cellules épithéliales sont centraux, sphériques ou ovoïdes, à chromatine disposée en mottes anguleuses, écartées les unes des autres. Les nucléoles, fortement basophiles, sphériques et homogènes sont visibles même sur préparations colorées par les trichromes usuels. La partie basale des cytoplasmes contient des chondriocontes assez trapus; des chondriocontes de même allure, mélangés à des mitochondries, existent dans la région supra-nucléaire. Une rangée de corpuscules ciliaires très faciles à déceler même après coloration topographique correspond à l'abondante ciliature que porte le pôle apical de chaque cellule. Du point de vue histochimique, il y a lieu de signaler l'absence de glycogène histochimiquement décelable, de lipides figurés et de toute accumulation de protides riches en amino-acides aromatiques. Les ribonucléines sont parcimonieusement représentées au pôle basal de ces cellules, la majeure partie des cytoplasmes en étant entièrement dépourvue. La recherche des activités phosphomonoestérasiqes alcalines, du calcium et du fer donne des résultats entièrement négatifs.

Il existe, en somme, des différences de structure non négligeables entre l'estomac de *Firoloida desmaresti* d'une part, celui des deux espèces de *Pterotrachea* étudiées de ce point de vue d'autre part. En effet, l'estomac de ces dernières, considéré dans les travaux cités au début de ce paragraphe comme étant la partie initiale de l'intestin, est tapissé d'un épithélium où coexistent des cellules ciliées, des mucocytes et des cellules chargées de pigment mélanique. La répartition des trois types cellulaires est telle qu'aucune subdivision en régions ne peut être fondée sur elle. Chez *Firoloida*, les mucocytes si caractéristiques de l'estomac de *Pterotrachea* font entièrement défaut; cette particularité appartient en commun à l'œsophage, au jabot et à l'estomac de *Firoloida* et représente une différence histologique importante de ces segments du tube digestif par rapport aux régions équivalentes de celui de *Pterotrachea*. Les cellules ciliées sont limitées, chez *Firoloida*, à la partie toute aborale de l'estomac, entourant les orifices d'abouchement des canaux

excréteurs de la glande digestive et à la zone de transition de l'estomac vers l'intestin. Quant aux cellules chargées de pigment mélanique, elles font défaut chez tous les exemplaires de *Firoloida* que j'ai pu examiner. La tendance à la simplification par rapport à *Pterotrachea*, déjà signalée à plusieurs reprises, est donc particulièrement nette dans le cas de l'estomac.

## F. Intestin

Les publications qui m'ont été accessibles ne comportent que des indications très sommaires se rapportant à l'intestin de *Firoloida*. VANNUCCI (1951), qui passe en revue les travaux antérieurs à cette date, signale que le quart postérieur du tube digestif, délimité par rapport aux trois quarts antérieurs par une forte constriction, rejoint le *nucleus*, se coude à angle droit et se dirige dans le sens ventro-dorsal vers l'anus. Ce dernier occupe une position préterminale et postbranchiale.

Cette indifférence des auteurs qui ont étudié l'anatomie de *Firoloida* est d'autant plus difficile à comprendre que même l'examen *in toto* de l'animal simplement monté entre lame et lamelle fait apparaître une importante différence anatomique par rapport à *Pterotrachea*. Chez les espèces de ce genre qui ont été étudiées du point de vue histologique, l'intestin plonge véritablement dans le *nucleus*, s'y place entre la gonade, orale et la glande digestive, aborale, l'anus se trouvant au sommet de la masse viscérale; chez *Firoloida*, l'intestin ne fait partie intégrante du *nucleus* dans aucune partie de son trajet. Il est simplement appliqué contre la glande digestive, orale et déprimée en une gouttière où se loge ce segment du tube digestif, si bien que l'anus se trouve en position orale par rapport au sommet de la masse viscérale.

Parmi les rapports anatomiques de l'intestin, il y a lieu de signaler, à côté de la glande digestive, le rein, oral par rapport à lui et les ganglions viscéraux. L'anus est séparé de l'osphradium par les « branchies rudimentaires », mentionnées à propos du tégument.

Du point de vue histologique, l'intestin de *Firoloida desmaresti* peut être divisé, comme celui de *Pterotrachea coronata* et *mutica*, en trois régions.

La paroi intestinale comporte, quelle que soit la zone envisagée, une musculature assez mince, les couches externes étant circulaires, les couches internes, discontinues et longitudinales. Une membrane basale, douée des affinités tinctoriales et caractères histochimiques habituels, assez épaisse, sépare la musculature d'un épithélium dont la constitution cellulaire varie suivant les segments.

L'élément cellulaire fondamental, présent dans toutes les zones, est représenté par des cellules prismatiques, hautes de 15 à 20  $\mu$ ,

à noyaux centraux, sphériques ou ovoïdes (fig. 24 à 26). Dans la plupart des cas, les contours nucléaires sont parfaitement réguliers, mais il existe des noyaux dont la membrane présente des indentations peu profondes. La chromatine de ces noyaux est disposée en mottes peu nombreuses, mais assez volumineuses; même les colorations topographiques permettent d'identifier un volumineux nucléole, rond et homogène. Les cytoplasmes sont faiblement acidophiles après coloration topographique et présentent une structure homogène ou finement grenue. Les techniques mitochondriales mettent en évidence un chondriome très caractéristique, fait de chondriocontes basaux, assez courts et épais, de mitochondries et chondriocontes apicaux, tous ces chondriosomes étant nettement orientés dans le sens de la hauteur des cellules. La partie apicale des cytoplasmes est caractérisée avant tout par une rangée de corpuscules ciliaires très nets, serrés les uns contre les autres, d'où l'apparence d'une ligne continue marquant le pôle apical de ces cellules, lorsque les préparations sont explorées à un faible grossissement (fig. 24 à 26). La ciliature correspondant à ces corpuscules basaux est faite de cils longs, restant individualisés même après fixation topographique. Certains des caractères histochimiques de ces cellules sont identiques dans tous les segments intestinaux. C'est ainsi que la réaction à l'APS donne des résultats modérément positifs dans tous les cas, l'épreuve de la diastase du malt permettant d'affirmer que cette réactivité est due à la présence de glycogène et de glycoprotéines au sens large du terme. La recherche des mucopolysaccharides acides donne des résultats entièrement négatifs dans ces cellules, celles des  $\alpha$ -amino-acides et des amino-acides aromatiques des résultats faiblement positifs. Il n'existe pas d'accumulation importante de ribonucléines et la recherche des protides sulfhydrilés ne montre pas de concentration notable de ces composés. La recherche des lipides osmiophiles donne des résultats entièrement négatifs; celle des activités phosphomonoestérasiqes alcalines fournit l'un des éléments de la subdivision en segments de l'intestin de *Firoloida desmaresti*.

Les autres éléments de cette subdivision sont représentés par l'absence ou la présence, à côté des cellules ciliées, de deux types cellulaires nettement définis.

En effet, le premier segment intestinal, faisant suite au diverticule gauche de la partie renflée de l'estomac tranche nettement sur les autres parties du tube digestif par la présence de mucocytes. Il s'agit là de cellules encadrées entre les éléments ciliés décrits ci-dessus, dont les dimensions correspondent à celles des autres cellules intestinales, mais dont les autres caractères morphologiques assurent l'identification immédiate. En effet, les noyaux sont basaux, en galette, d'où leur aspect aplati sur coupes. Les zones cytoplasmiques périnucléaires, faiblement basophiles après coloration topo-

graphique, contiennent une petite quantité de ribonucléines et d'assez rares chondriocontes. La majeure partie de la région supra-nucléaire du corps cellulaire est occupée par une volumineuse flaque d'un produit de sécrétion doué de tous les caractères histo-chimiques des mucopolysaccharides acides; APS-négatif, ce produit est métachromotrope, prend énergiquement le bleu alcian et se colore en rouge intense par le mucicarmin de Mayer. Il y a lieu d'insister sur la délimitation très nette de ce segment intestinal. En effet, aucune mucocyte n'est décelable dans le diverticule gauche de la partie renflée de l'estomac. Ces éléments apparaissent dès que les sections transversales ont pris la forme caractéristique de l'intestin et disparaissent dès qu'apparaissent les cellules spécifiques du segment suivant. Fait remarquable, la recherche des activités phosphomonoestérasiques alcalines reste entièrement négative dans toutes les cellules correspondant à ce premier segment intestinal.

Le deuxième segment de l'intestin est caractérisé par l'absence de mucocytes et l'apparition, entre les cellules ciliées, d'éléments dont les caractères morphologiques autorisent la comparaison avec les « cellules glandulaires » de l'intestin de *Pterotrachea*, bien que les caractères histologiques du produit de sécrétion ne se correspondent pas exactement de genre à genre (fig. 27). Les cellules en question sont un peu moins hautes que les cellules ciliées et piriformes, si bien que leur extrémité apicale s'insinue en coin entre celles des cellules ciliées avoisinantes. Les noyaux des cellules glandulaires sont généralement basaux, à grand axe souvent parallèle à la membrane basale; la densité de la chromatine correspond à celle des noyaux des cellules ciliées et les nucléoles sont très nets. La zone cytoplasmique périnucléaire contient d'assez nombreux chondriocontes; elle se révèle riche en ribonucléines. Toute la partie apicale du corps cellulaire est occupée par des grains de sécrétion régulièrement arrondis, bien individualisés et ne montrant aucune tendance à la coalescence. Contrairement à ce qui se passe chez *Pterotrachea*, ces grains de sécrétion ne sont bien conservés que par les fixateurs dits cytologiques, chromo-osmiques ou chromiques sans acide acétique. Les fixations topographiques aboutissent à la dissolution presque complète des grains en question, si bien que les trichromes usuels, appliqués à des coupes provenant de matériel fixé par les liquides qui viennent d'être mentionnés fournissent des « images négatives » des granules. Lorsqu'ils ont été conservés en place par une fixation appropriée, les grains de sécrétion sont acidophiles, prennent l'hématoxyline au fer et la fuchsine basique (fig. 27). Du point de vue histochimique, ils sont APS-positifs, ne contiennent ni glycogène ni mucopolysaccharides acides et donnent nettement les réactions des amino-acides aromatiques; leur teneur en protides sulfhydrilés est assez faible. Le pôle apical des cellules glandulaires ne porte pas de ciliature.

A côté de la présence des cellules qui viennent d'être décrites, une particularité histo-enzymologique permet de tracer une limite nette entre le premier et le deuxième segment de l'intestin de *Firoloida desmaresti*. Comme chez *Pterotrachea*, la recherche des activités phosphomonoestérasiques alcalines donne des résultats fortement positifs dans toutes les cellules intestinales correspondant à la région pourvue de cellules glandulaires. Cette réactivité représente la seule différence histologique entre les cellules ciliées des deux segments que permettent de déceler les techniques mises en œuvre dans ce travail (fig. 28).

Le troisième segment de l'intestin est caractérisé, du point de vue de la constitution cellulaire, par la disparition des cellules glandulaires signalétiques du segment précédent, si bien que l'épithélium intestinal ne comporte, dans cette région terminale, que des cellules ciliées. Contrairement à ce qui se passe chez *Pterotrachea*, toutes les cellules ciliées de ce dernier segment intestinal sont pourvues d'une activité phosphomonoestérasique alcaline décelable dans les conditions techniques de la méthode de Gomori au glycéro-phosphate de sodium; cette activité reste forte jusqu'à l'orifice anal, si bien que seule la disparition des cellules glandulaires permet de définir, à l'échelle cytologique, la limite du troisième segment intestinal par rapport au deuxième.

A côté de la composition cellulaire de l'épithélium intestinal et des particularités de ses éléments constitutifs, un critère d'ordre topographique permet, dans une certaine mesure, de distinguer les trois segments intestinaux les uns des autres. La lumière de l'intestin est ovalaire sur coupes transversales du premier segment, les différences de hauteur des cellules intestinales étant réduites. Dans le deuxième segment, des cellules ciliées plus hautes alternent régulièrement avec des cellules également ciliées mais de hauteur moindre, d'où un aspect étoilé de la lumière sur coupes transversales. Dans le troisième segment enfin, la lumière intestinale redevient ovalaire sur coupes transversales. De toute manière, l'épithélium intestinal de tous les segments ne dessine jamais de véritables plis, intéressant la membrane basale, ni *a fortiori* de villosités au sens anatomique du terme.

Il résulte, en somme, de la confrontation des particularités histologiques de l'intestin de *Pterotrachea* et de *Firoloida* que les mucocytes sont beaucoup plus localisés chez cette dernière. Ces éléments ne font véritablement défaut dans aucun des segments intestinaux de *Pterotrachea*, alors qu'ils sont, chez *Firoloida*, strictement cantonnés au premier segment intestinal. Des cellules glandulaires existent, dans les deux genres, uniquement dans le deuxième segment intestinal, caractérisé, en outre, par son activité phosphomonoestérasique alcaline, activité enzymatique qui existe,

chez *Firoloida*, également dans le troisième segment de l'intestin, alors qu'elle y fait défaut chez *Pterotrachea*. L'une des catégories cellulaires caractéristiques du premier segment intestinal de *Pterotrachea*, à savoir les cellules chargées de pigment mélanique, manque entièrement chez *Firoloida*, cette différence étant à rapprocher de l'abondance relative bien moindre des pigments mélaniques dans d'autres organes.

### G. Glandes digestives

Les caractères histologiques généraux de la glande digestive (foie, hépatopancréas) de *Firoloida desmaresti* sont, certes, comparables à ceux du même organe chez les autres Gastéropodes Prosobranches, mais les différences par rapport à *Pterotrachea* sont néanmoins importantes.

Les publications qui m'ont été accessibles ne comportent aucune description histologique de la glande digestive de *Firoloida* et même les caractères anatomiques de l'organe paraissent avoir été laissés de côté par les auteurs classiques.

Une première donnée anatomique, qui saute aux yeux dès l'examen sommaire des coupes du *nucleus* est un emplacement de la glande digestive qui diffère essentiellement de celui qui est connu chez *Pterotrachea*. Au lieu d'occuper, comme chez cette dernière, la partie ventrale et gauche du *nucleus*, en s'étendant du côté aboral, la glande digestive siège, chez *Firoloida*, dans la partie orale de la masse viscérale. Elle s'étend sur la majeure partie de la hauteur de celle-ci, sa face orale portant une gouttière où se loge l'intestin, alors que sa face aborale est adossée à la gonade chez le mâle, à la gonade et aux glandes annexes de l'appareil génital chez la femelle.

Du point de vue de l'anatomie microscopique, il s'agit d'une glande tubuleuse composée, dont les tubes convergent dans la partie ventrale et orale du *nucleus*, pour former deux conduits excréteurs très courts. Ces derniers s'abouchent à l'estomac, en s'ouvrant dans le diverticule droit que présente la partie renflée de ce segment du tube digestif. Les orifices, séparés par une sorte d'éperon médian, revêtu de cellules prismatiques assez hautes et ciliées, sont alignés suivant une ligne parallèle au plan sagittal du *nucleus*. Les mêmes cellules ciliées tapissent la paroi des canaux (fig. 22 et 23).

Le nombre des tubes glandulaires est beaucoup plus petit que chez *Pterotrachea*; il ne dépasse guère la dizaine. Chaque tube glandulaire est entouré d'une membrane basale très mince, cyanophile et APS-positive, contre laquelle se trouvent appliquées de

rare cellules conjonctives, à noyaux très petits et denses, les cytoplasmes étant faiblement acidophiles et difficiles à délimiter sur coupes colorées par les trichromes usuels.

L'examen histologique de l'épithélium qui repose sur cette membrane basale fait apparaître une autre différence importante par rapport à la glande digestive de *Pterotrachea*. En effet, deux seulement des quatre catégories cellulaires décrites dans la glande digestive de *Pterotrachea* (REUPSCH, 1912; GABE, 1952) existent dans celle de *Firoloida*.

Les cellules aplaties, dépourvues de produit de sécrétion et riches en ribonucléines (cellules d'attente), si nettes chez *Pterotrachea*, font entièrement défaut chez tous les individus de *Firoloida* examinés en vue de ce travail. Leur absence est peut-être à rapprocher d'une particularité histologique dont l'interprétation définitive appartient aux recherches futures. En effet, toutes les zones de la glande digestive qui se trouvent au contact de la paroi du corps et non d'organes appartenant à la masse viscérale sont engainées par une rangée de cellules prismatiques, hautes de 20  $\mu$  en moyenne, à noyaux sphériques, centraux et assez riches en chromatine; cette dernière forme des mottes bien individualisées, à côté desquelles même les colorations topographiques permettent d'identifier un volumineux nucléole. Le cytoplasme de ces éléments est homogène et ne contient aucun produit de sécrétion décelable par les méthodes utilisées en vue de ce travail. Les techniques mitochondriales font apparaître un chondriome peu abondant, fait avant tout de chondriocentes orientés parallèlement au grand axe des cellules. La particularité histochimique majeure est la grande

---

PLANCHE V. — Appareil digestif

FIG. 29. — Détail d'une coupe parasagittale du *nucleus* d'un mâle. Bouin. Mann-Dominici, 375 diamètres. Remarquer les deux catégories cellulaires de la glande digestive.

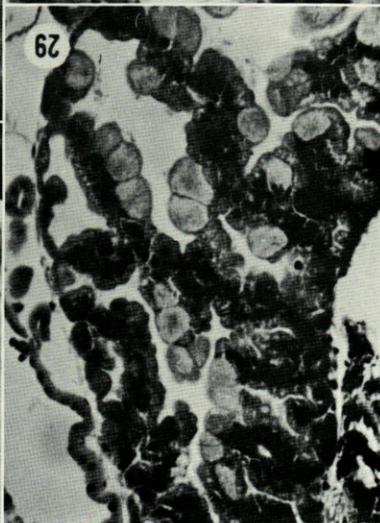
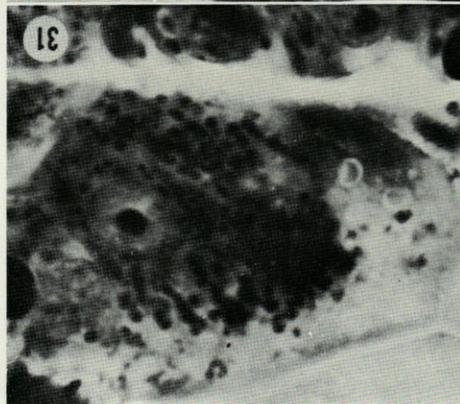
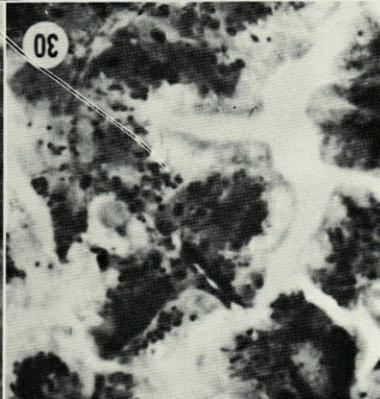
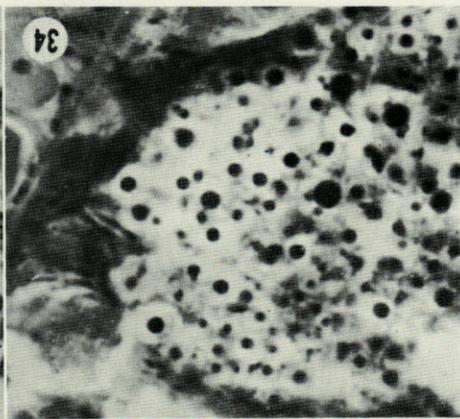
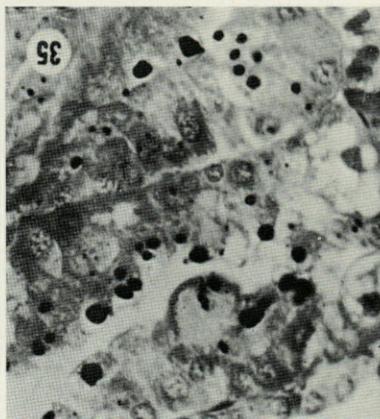
FIG. 30. — Cellules à ferment de la glande digestive. Helly, hématoxyline au fer, 900 diamètres. Remarquer le chondriome basal et l'aspect « clair » des zones cytoplasmiques apicales.

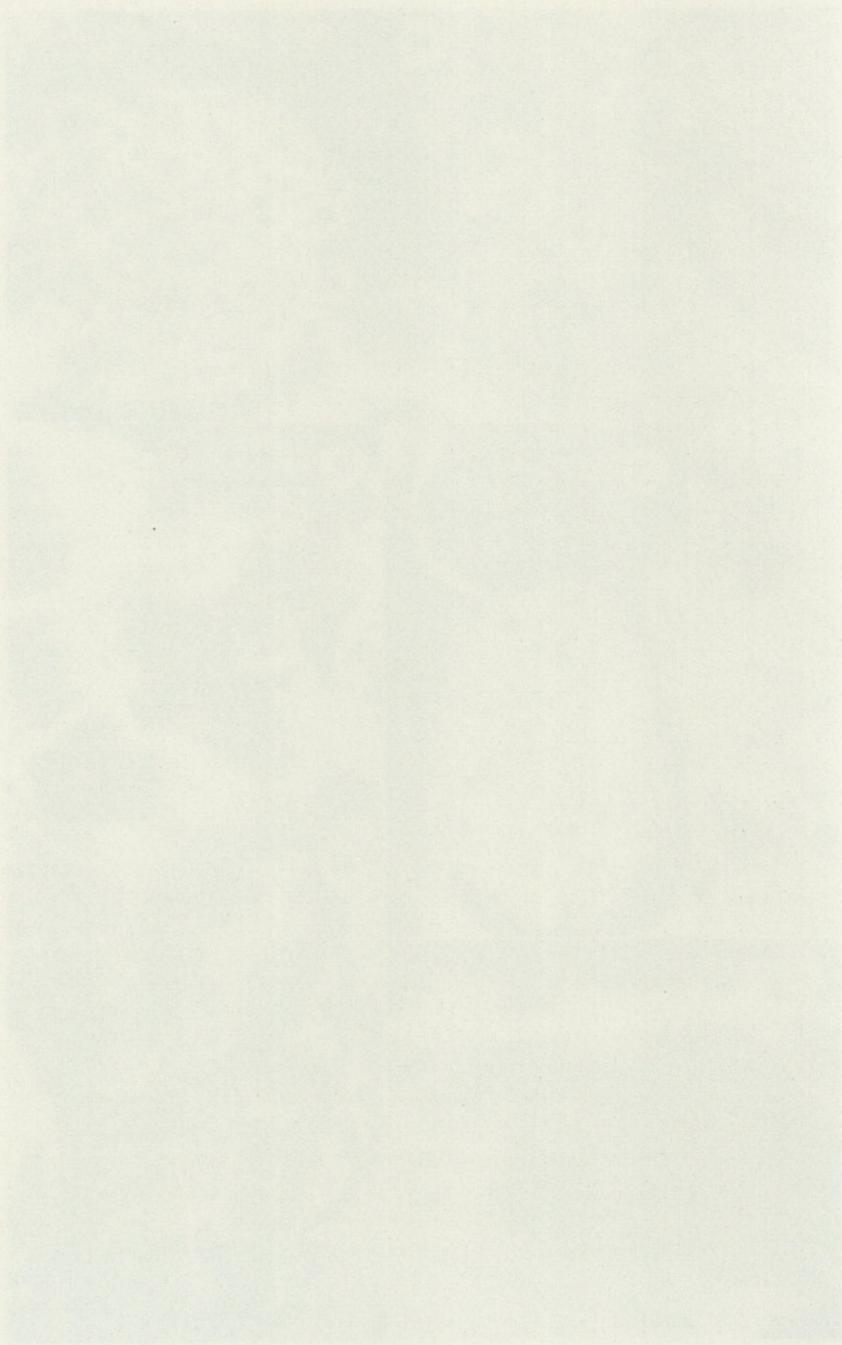
FIG. 31. — Cellule à ferment de la glande digestive. Même technique que fig. 30, 1 500 diamètres. Remarquer le chondriome périnucléaire et l'état vacuaire de la partie apicale du corps cellulaire.

FIG. 32. — Cellules à inclusions minérales de la glande digestive. Bouin, trichrome de Ramon y Cajal, 375 diamètres. Remarquer la richesse en granulations de la partie apicale, renflée des corps cellulaires.

FIG. 33 et 34. — Cellules à inclusions minérales de la glande digestive. Même technique et même grossissement que fig. 31. Remarquer le chondriome basal et l'abondance des granulations dans la partie apicale, renflée du corps cellulaire.

FIG. 35. — Cellules à ferment de la glande digestive. Flemming, trichrome de Ramon y Cajal, 375 diamètres. Remarquer les inclusions lipidiques osmio-philés.





richesse des cytoplasmes en ribonucléines. Ces cellules ne contiennent ni glucides APS-positifs, ni mucopolysaccharides acides et ne semblent pas être le siège d'une accumulation particulière de protides. Le recherche des lipides osmiophiles et celle des activités phosphomonoestérasiques alcalines donnent des résultats entièrement négatifs.

L'exploration méthodique des préparations ne fait apparaître aucune continuité entre la rangée de cellules dont les caractères viennent d'être définis et les tubes de la glande digestive. Il semble s'agir d'une enveloppe discontinue de la glande digestive qui paraît toujours séparée de cette dernière par une lacune sanguine; cette enveloppe n'existe, de toute manière, que dans les zones où la glande digestive ne se trouve au contact d'aucun autre organe de la masse viscérale.

L'interprétation histophysiologique des cellules en question nécessiterait évidemment une connaissance précise de leur origine embryologique et de leur évolution au cours de la vie de l'animal. Ces données font actuellement défaut, si bien qu'il ne paraît pas possible d'aller au-delà de la description qui vient d'être donnée. La présence de ces cellules d'une part, l'absence, dans les tubes de la glande digestive, de cellules d'attente riches en ribonucléines d'autre part représentent peut-être une coïncidence et c'est uniquement à titre indicatif que les deux données ont été rapprochées.

La deuxième catégorie cellulaire de la glande digestive de *Pterotrachea* est, au contraire, bien représentée dans les tubules de cet organe chez *Firoloida*. Il s'agit des classiques « cellules à ferment ». La forme générale des éléments en question est prismatique, la hauteur allant de 15 à 25  $\mu$ . Les noyaux sont généralement basaux, sphériques, assez clairs après coloration topographique, les mottes de chromatine étant bien individualisées et nettement séparées les unes des autres. Les nucléoles sont très nets, sphériques et homogènes; on en rencontre le plus souvent un seul par noyau. La partie basale, périnucléaire, du cytoplasme est faiblement basophile après coloration par les méthodes dites générales et les techniques de détection des ribonucléines montrent la présence d'une petite quantité de ces composés. La partie apicale du cytoplasme est, au contraire, acidophile et creusée, sur préparations topographiques, d'une série de « vacuoles » tracées à l'emporte-pièce.

Au pôle basal des cellules à ferment se trouvent, dans la plupart des cas, quelques inclusions arrondies ou anguleuses, fortement acidophiles dans les conditions techniques des méthodes dites générales, fuchsinophiles et sidérophiles après coloration mitochondriale. Des chondriocotes courts et trapus ainsi que des mitochondries existent au voisinage des inclusions en question, qui

sont APS-positives, ne contiennent pas de mucopolysaccharides acides et sont nettement mises en évidence par les réactions des amino-acides utilisées dans ce travail. La région supra-nucléaire des cellules à ferment est le siège d'un chondriome abondant, fait de chondriocontes plus déliés que ceux de la partie basale du corps cellulaire, ainsi que de mitochondries. Les « vacuoles » de la partie apicale correspondent à des lipides osmiophiles. Autour d'elles se trouvent de nombreux grains de sécrétion acidophiles et APS-positifs, dépourvus de mucopolysaccharides et riches en amino-acides aromatiques, dont la nature glycoprotidique paraît probable. Le pôle apical de ces cellules ne porte pas de ciliature; seule l'étude au moyen des techniques de la cytologie infrastructurale permettrait de se prononcer quant à la présence ou à l'absence de microvillosités (fig. 29, 30, 31 et 35).

L'exploration des préparations fournit des indices en faveur d'un fonctionnement rythmique des cellules à ferment. En effet, certaines cellules sont plates, les inclusions acidophiles du pôle basal et les images négatives de lipides figurés du pôle apical ainsi que les grains de sécrétion étant assez rares; le chondriome des éléments se trouvant à ce stade du cycle sécrétoire est représenté avant tout par des chondriocontes. Dans d'autres cellules, hautes, les enclaves mentionnées ci-dessus sont, au contraire, abondantes, le chondriome comportant des chondriocontes et des mitochondries. Il n'existe aucune traduction morphologique d'un fonctionnement holocrine de ces cellules ou d'une extrusion du produit de sécrétion suivant le mode apocrine. C'est donc une évolution de type mérocrine au cours du cycle sécrétoire que suggère l'examen des préparations.

La troisième catégorie de cellules de la glande digestive de *Pterotrachea*, désignée sous le nom de cellules à inclusions minérales (GABE, 1952) existe également chez *Firoloida*, mais ses caractères morphologiques diffèrent sensiblement de ceux qui ont été signalées chez les deux espèces de *Pterotrachea* étudiées de ce point de vue. En effet, les cellules à inclusions minérales de *Pterotrachea* sont en général prismatiques; celles de *Firoloida* sont piriformes à pointe appliquée contre la membrane basale des tubes de la glande digestive, la partie renflée faisant largement saillie dans la lumière (fig. 29, 32 à 34). Les noyaux, nettement plus petits que ceux des cellules à ferment, occupent toujours un emplacement basal; on y distingue des mottes de chromatine assez nombreuses, petites et anguleuses, ainsi qu'un nucléole sphérique, homogène et fortement pyroninophile. Les cristalloïdes érythrophiles intranucléaires, si caractéristiques des cellules à inclusions minérales de *Pterotrachea*, font entièrement défaut. Le cytoplasme basal apparaît homogène ou réticulé après mise en œuvre des techniques topographiques;

les colorations mitochondriales y montrent un chondriome fait de chondriocontes assez fins, parallèles au grand axe de la cellule. Toutes les méthodes de détection des glucides et des protides utilisées en vue de ce travail donnent des résultats négatifs ou faibles et diffus dans cette partie du corps cellulaire.

La partie apicale, renflée, de la cellule est plus ou moins développée suivant les cas. Elle comporte une mince « enveloppe » faiblement basophile ainsi qu'une « cavité » étendue où se trouvent de nombreux granules dont la teinte jaune sur coupes non colorées attire immédiatement l'attention lors de l'exploration des préparations. La taille des granulations en question est variable; on rencontre tous les intermédiaires entre la poussière fine, à la limite du pouvoir séparateur du microscope photonique et le grain dont le diamètre approche de 1  $\mu$ . Toutes les fixations utilisées ici conservent les grains en question; les techniques cytologiques montrent que les plus volumineux d'entre eux sont « envacuolés », le produit de sécrétion ne se trouvant pas dans une vraie « vacuole », mais se détachant, en réalité, sur un fond cytoplasmique très peu colorable. Quant aux affinités tinctoriales des granulations en question, il y a lieu de signaler que les trichromes usuels, appliqués à des coupes provenant de matériel fixé par le liquide de Duboscq-Brazil, par celui de Bouin ou par celui de Carnoy les montrent avec leur teinte jaune naturelle. Une forte fuchsinophilie ainsi qu'une sidérophilie intense des granulations apparaissent, au contraire, après fixation cytologique, suivie de postchromisation et de coloration par la fuchsine d'Altmann-picrate de vert de méthyle ou par l'hématoxyline au fer. Faiblement APS-positifs quelle que soit la fixation mise en œuvre, les grains prennent, après cette réaction, une teinte brunâtre, due au mélange de la couleur naturelle et de la réactivité. La méthode à l'alloxane-Schiff et la tétrazoréaction de Danielli, ainsi que la méthode de mise en évidence des protides sulfhydrilés au DDD donnent des résultats entièrement négatifs; la coloration au noir Soudan B, pratiquée sur coupes à la paraffine, confère aux granulations une teinte noire. Jointes à la persistance de la coloration naturelle après traitement des coupes au moyen d'un oxydant énergique, au caractère réducteur, ces données incitent à admettre que la couleur naturelle des grains contenus dans les cellules à inclusions minérales de *Firoloida desmaresti* traduit la présence de dérivés d'oxydation des lipides du type des lipofuscines. La recherche du calcium figuré donne des résultats positifs, mais l'intensité de la réaction est bien moindre que chez *Pterotrachea*; certaines seulement des granulations prennent, après réaction de Stoelzner au nitrate de cobalt, une teinte franchement noire. La recherche du fer ionique reste entièrement négative, mais l'examen des spodogrammes prouve la présence d'une petite quantité de fer masqué dans certaines des granulations

en question. Il y a lieu de rappeler, dans cet ordre d'idées, que toutes les granulations de la catégorie cellulaire correspondante de *Pterotrachea* donnent fortement les réactions du calcium ionique, que la plupart d'entre elles contiennent en outre du fer figuré et que leurs dimensions sont beaucoup plus uniformes que chez *Firoloida*.

La quatrième catégorie cellulaire de la glande digestive de *Pterotrachea*, à savoir les cellules à pigment mélanique, siégeant dans les parties de l'organe adossées à la paroi du *nucleus* n'a pas son équivalent chez *Firoloida*.

#### H. Interprétation histophysiologique

Les données exposées dans les paragraphes précédents et la prise en considération de celles qui se rapportent à *Pterotrachea* permettent d'aboutir à une interprétation histophysiologique de l'appareil digestif de *Firoloida*, interprétation dont la confirmation par l'étude méthodique du cycle digestif, l'analyse biochimique et l'expérimentation doit paraître à la fois éminemment souhaitable et difficile.

Le fonctionnement du bulbe buccal et de la radula peut être considéré comme étant élucidé grâce à l'étude minutieuse de BUCHMANN (1924). On sait que la structure de la radula et le jeu de ses muscles indiquent clairement que la radula de tous les Hétéropodes est spécialisée en vue de la préhension et de l'ingestion de proies entières. La présence, dans l'œsophage et le jabot de certains individus, d'animaux entiers, parfaitement identifiables et dont même le détail de structure peuvent être étudiés sur coupes sériées du prédateur, lorsque le délai écoulé entre leur ingestion et la fixation de l'Hétéropode est bref, représente une excellente confirmation de la conception de BUCHMANN.

Le fonctionnement de la gaine radulaire de *Firoloida* semble correspondre en tous points à celui qui est admis pour les autres Gastéropodes Prosobranches. Il résulte des données exposées ici qu'aucun fait ne plaide en faveur de la genèse des dents radulaires par « chitination superficielle » des odontoblastes et que ces derniers ont, au contraire, les caractères morphologiques de la cellule glandulaire. Il paraît donc légitime d'admettre, comme chez les autres Mollusques étudiés à cet égard, que la genèse des dents radulaires de *Firoloida desmaresti* résulte non d'une transformation holocrine des odontoblastes, mais d'un processus de sécrétion mérocrine, une même série d'odontoblastes pouvant élaborer successivement plusieurs rangées dentaires. L'intervention de l'épithélium supérieur de la gaine radulaire dans l'achèvement des

dents, notamment dans leur minéralisation, est également conforme au schéma général, valable pour tous les Mollusques.

La différence de structure entre les glandes salivaires de *Pterotrachea* et celles de *Firoloida* est d'interprétation plus difficile. En effet, les glandes salivaires de cette dernière comportent deux catégories cellulaires, alors qu'il n'en existe qu'une seule chez *Pterotrachea*; inversement, l'épithélium du bulbe buccal de *Pterotrachea* est riche en cellules « glandulaires » dont le cytoplasme est plus ou moins chargé de volumineux grains de sécrétion acidophiles et des cellules de ce type forment, dans le diverticule ventral du pharynx, une véritable nappe de tissu glandulaire. Des cellules ayant ces caractères morphologiques font entièrement défaut dans l'épithélium pharyngien de *Firoloida*, alors qu'il en existe dans les glandes salivaires. Il paraît donc permis d'admettre, à titre d'hypothèse, que les cellules glandulaires de l'épithélium buccal de *Pterotrachea* et les cellules à grains acidophiles des glandes salivaires de *Firoloida* pourraient avoir la même signification fonctionnelle, seul l'emplacement étant différent dans les deux cas. Il y a lieu de signaler à cet égard le résultat d'une comparaison encore inédite des glandes salivaires de représentants des trois familles d'Hétéropodes; la structure de ces organes chez *Oxygyrus keraudreni* et *Atlanta peroni* se rapproche de celle qui est décrite ici chez *Firoloida*, alors que les glandes salivaires de *Carinaria lamarcki* correspondent, du point de vue de leur composition cellulaire, à celles de *Pterotrachea*. De toute manière, l'étude biochimique des produits de sécrétion élaborés par les glandes salivaires des différents Hétéropodes et celle des produits qui ont pour origine les cellules glandulaires de l'épithélium pharyngien permettrait seule de juger du bien-fondé de l'interprétation proposée ici.

Toutes les données histologiques incitent à attribuer à l'œsophage une fonction purement mécanique; l'épithélium de ce segment du tube digestif ne présente aucune traduction morphologique d'un phénomène de sécrétion. Il est évidemment possible que les proies qui y séjournent subissent l'action d'enzymes contenues dans le produit de sécrétion des glandes salivaires.

De même, le jabot, dont les caractères morphologiques se rapprochent beaucoup de ceux de l'œsophage, pourrait être le siège d'une digestion extracellulaire des aliments, les agents de cette digestion provenant de la « salive » et non des cellules épithéliales qui tapissent la lumière de ce conduit; le reflux de sucs digestifs provenant de la glande digestive paraît peu probable.

Tout différent est le cas de l'estomac. En effet, les cellules épithéliales de celui-ci ne semblent pas élaborer, à en juger d'après l'absence de produits de sécrétion au sens histologique du terme,

des composés intervenant dans la digestion, mais c'est dans ce segment du tube digestif que se déversent les produits élaborés par la glande digestive. Il paraît donc plausible de considérer l'estomac comme étant le principal siège de la digestion extra-cellulaire, temps préliminaire de l'absorption digestive.

Quant à l'intestin, les données cytologiques et histochimiques rapportées dans le paragraphe correspondant incitent à adopter une interprétation comparable à celle qui a été proposée pour *Pterotrachea* (GABE, 1952) et à faire de ce segment du tube digestif le siège de l'absorption. A côté de la morphologie générale des cellules, de la disposition du chondriome, avec ses chondriocentes basaux et apicaux, nettement orientés, la présence d'une forte activité phosphomonoestérasique alcaline est très évocatrice et conduit à la mise en parallèle avec les segments du tube digestif dont le rôle dans l'absorption a été expérimentalement démontré chez d'autres animaux. Les cellules glandulaires du deuxième segment intestinal de *Firoloida* ont leurs équivalents non seulement chez *Pterotrachea*, mais également chez tous les Gastéropodes Prosobranches étudiés de ce point de vue. La limite orale de la zone intestinale pourvue d'activité phosphomonoestérasique alcaline est strictement comparable chez *Pterotrachea* et chez *Firoloida*; la limite aborale est différente dans les deux genres, puisque toute la troisième portion de l'intestin donne également cette réaction chez *Firoloida*. Il y a peut-être lieu d'établir un lien entre cette répartition plus large de l'activité enzymatique en question et la brièveté extrême du segment intestinal à cellules glandulaires de *Firoloida*; nettement plus long, ce segment est, chez *Pterotrachea coronata* et *mutica*, le seul siège de l'activité phosphomonoestérasique alcaline.

L'interprétation consistant à faire de l'intestin le siège de l'absorption digestive d'un Gastéropode est évidemment en contradiction formelle avec la conception généralement admise pendant de nombreuses années; dans l'esprit de cette conception, longuement défendue par HIRSCH (1915, 1924), dont les travaux portent sur des Gastéropodes carnivores, notamment sur *Pterotrachea coronata*, la digestion intracellulaire, se déroulant dans les cellules « absorbantes » de la glande digestive, jouerait le rôle essentiel dans l'alimentation de ces animaux. Toutes les réserves qui ont été formulées, au sujet de cette théorie, dans le cas de *Pterotrachea* (GABE, 1952) sont valables pour *Firoloida*.

En effet, la lumière de la glande digestive ne contient, pas plus que chez *Pterotrachea*, le moindre débris pouvant être d'origine alimentaire, même chez les individus fixés en pleine digestion. La disposition anatomique des canaux excréteurs de la glande digestive paraît très peu propice à un passage de substance de l'estomac vers cet organe et il n'existe pas la moindre traduction morphologique

d'une digestion intracellulaire dans le revêtement épithélial des tubules de la glande digestive. Il y a d'ailleurs lieu de rappeler que les idées en matière de physiologie de la glande digestive des Gastéropodes ont subi, depuis la publication de mon travail de 1952, une nette évolution. Le concept de la glande digestive, organe central du métabolisme intermédiaire, dépourvu de rôle direct dans l'absorption, a été exprimé avec toute la netteté voulue (URICH, 1961). Dans le cas des Gastéropodes carnivores de la famille des Nassaridés, l'étude histophysiologique et l'expérimentation ont apporté la preuve irréfutable d'une absorption intestinale au vrai sens du terme (MARTOJA, 1964).

Il paraît donc légitime de maintenir, à propos de *Firoloida*, le point de vue exprimé lors de l'étude histophysiologique de l'appareil digestif de *Pterotrachea* et de considérer que l'intestin joue le rôle essentiel dans l'absorption des aliments préparés à celle-ci par une digestion extracellulaire, l'intervention de la glande digestive dans le processus de digestion au sens strict du terme se bornant à l'élaboration de sucs digestifs, probablement riches en activités enzymatiques diverses.

C'est dans les cellules à ferment de la glande digestive que les techniques histologiques conduisent à localiser cette élaboration d'enzymes; douées de tous les caractères morphologiques de la cellule glandulaire, les éléments en question parcourent, de toute évidence, les différents stades d'un cycle sécrétoire, dont l'étude précise nécessiterait évidemment l'analyse de pièces provenant d'animaux fixés à des moments différents et exactement connus du cycle digestif.

Plus difficile est l'interprétation de la deuxième catégorie cellulaire de la glande digestive, désignée, par analogie avec *Pterotrachea*, sous le nom de cellules à inclusions minérales. Ces éléments diffèrent non seulement des cellules à calcaire, si répandues dans la glande digestive des Gastéropodes, mais également des cellules équivalentes de *Pterotrachea*, par une teneur moindre en calcium et en fer, ainsi que par l'abondance de dérivés d'oxydation de lipides, généralement considérés comme étant des pigments d'usure. Comme les cellules à ferment, celles à inclusions minérales parcourent un cycle sécrétoire, mais leur signification fonctionnelle ne peut pas être élucidée au moyen des seules données obtenues dans ce travail.

Non moindre est la difficulté d'interprétation que soulève l'absence, dans la glande digestive de *Firoloida*, des « cellules d'attente », riches en ribonucléines et si bien représentées dans la glande digestive de *Pterotrachea*. La fréquence de cellules de ce type dans la glande digestive des Mollusques en général et dans celle des Gastéropodes en particulier est trop connue pour être

rappelée ici; l'interprétation histophysiologique admise, pour ces cellules, par les auteurs actuels, résulte clairement de leur nom. Or, les cellules d'attente font entièrement défaut chez tous les individus de *Firoloida* que j'ai pu examiner; il existe peut-être un rapport entre leur absence dans l'épithélium des tubes glandulaires et la présence, autour de la glande digestive, de la gaine discontinue de cellules épithéliales riches en ribonucléïnes qui a été décrite dans un paragraphe précédent, mais la manière dont ces dernières cellules pourraient servir de réserve, destinée à compenser les pertes par usure des autres catégories cellulaires de l'organe n'apparaît pas à l'examen des préparations; l'interprétation définitive des particularités de structure qui viennent d'être évoquées est donc réservée aux travaux futurs.

Une différence nette entre le tube digestif de *Firoloida* et celui des espèces de *Pterotrachea* examinées du point de vue histologique est représentée par la moindre abondance des mucocytes. Puisqu'il s'agit de cellules dont la fonction mécanique, à savoir l'élaboration de produits « lubrifiants » qui facilitent le glissement du contenu à travers le tube digestif, paraît très probable, cette différence pourrait correspondre à la plus petite taille de *Firoloida* et peut-être aussi à des différences de régime alimentaire.

Dans l'ensemble, les données histologiques suggèrent, en somme le déroulement suivant de la digestion de *Firoloida desmaresti*.

Des proies entières sont saisies, comme chez les autres Hétéropodes, par la radula et acheminées vers l'œsophage, le glissement du bol alimentaire étant facilité par les mucines élaborées dans certaines cellules des glandes salivaires; d'autres cellules de ces organes pourraient élaborer des enzymes auxquelles incomberait le début de la digestion extracellulaire, se faisant dans le jabot. C'est dans l'estomac que se poursuit le processus de digestion extracellulaire, la glande digestive étant la principale source de sucs digestifs. L'intestin semble jouer, à côté de la fonction mécanique banale que représente le transit des produits de la digestion, le principal rôle dans l'absorption.

Il va de soi que les techniques mises en œuvre dans ce travail ne permettent pas de se prononcer quant au rôle que jouerait la glande digestive dans le métabolisme intermédiaire de *Firoloida*, mais il n'existe aucune donnée contraire à l'hypothèse suivant laquelle ce rôle correspondrait exactement à celui qui a été expérimentalement démontré chez d'autres Prosobranches carnivores.

V. — APPAREIL EXCRÉTEUR

Seule la morphologie externe du rein de *Firoloida* est sommairement décrite dans les publications qui m'ont été accessibles et même les données histologiques concernant l'appareil excréteur des autres Hétéropodes, notamment de *Pterotrachea*, sont anciennes. La monographie de REUPSCH (1912) comporte une revue des publications antérieures à cette date et l'exposé de résultats personnels; à côté d'eux, des données inédites concernant le rein de *Pterotrachea* sont utilisées ici lors de la comparaison avec celui de *Firoloida*.

Ce dernier organe est situé oralement par rapport à l'intestin, qu'il sépare du péricarde contre lequel est appliquée sa face orale. La forme générale est celle d'un sac dont partent ventralement deux canalicules au trajet légèrement sinueux, fermés en cul-de-sac; leur extrémité ventrale se situe à proximité des ganglions intestinaux, non loin de la partie renflée de l'estomac, appliquée contre le *nucleus*. Le pore urinaire est situé sur le flanc droit, en position subterminale, le sac rénal formant une poche dorsale par rapport à cet orifice, dont la hauteur correspond approximativement à celle du ganglion osphradial (fig. 36).

Du point de vue histologique (fig. 37 à 41), la constitution du sac rénal et des deux canalicules qui en partent est d'une grande uniformité; les seules régions différenciées par rapport au reste sont le revêtement du pourtour du pore rénal et l'orifice réno-péricardique.

Dès l'examen sommaire des coupes l'attention est attirée par l'épaisseur considérable de la membrane basale sur laquelle repose l'épithélium rénal; en effet, cette épaisseur atteint, suivant les individus, 2 à 3  $\mu$  et dépasse de loin celle de toutes les autres membranes basales du corps de l'animal. Les techniques de la microscopie photonique ne montrent au sein de la membrane basale en question, aucune stratification ou autre différenciation. Les affinités tinctoriales correspondent à celles des autres membranes basales de *Firoloida*; faiblement cyanophile, dans les conditions techniques des trichromes usuels, la membrane basale de l'appareil excréteur réagit intensément à l'APS, ne contient pas de mucopolysaccharides acides, ne semble pas particulièrement riche en protéides sulfhydrilés mais est mise en évidence avec une certaine électivité par la réaction à l'alloxane-Schiff ainsi que par la tétrazoréaction de Danielli. Interrompue au niveau de l'orifice réno-péricardique, la membrane basale se continue, à l'ouverture du pore urinaire, avec celle de l'épiderme.

Mises à part les deux zones particulières mentionnées ci-dessus, les cellules rénales de *Firoloida* sont des éléments cubiques, assez volumineux, dont la hauteur atteint ou dépasse 12  $\mu$ ; leurs noyaux, ovoïdes ou sphériques occupent dans la plupart des cas un emplacement central. On y rencontre des mottes de chromatine anguleuses, assez clairsemées, ainsi qu'un nucléole sphérique, net même après coloration topographique. Les cytoplasmes sont homogènes ou réticulés après fixation par les liquides contenant de l'alcool ou de l'acide acétique; les fixations à base de bichromate de potassium ou de tétroxyde d'osmium leur confèrent une structure régulièrement aréolaire, des « vacuoles » assez nombreuses et petites, dessinées à l'emporte-pièce alternant avec des zones cytoplasmiques homogènes dans la région basale des cellules et le long des flancs du noyau.

Le chondriome des cellules rénales est représenté par des chondriocoques assez courts, le plus souvent rectilignes, placés dans les zones cytoplasmiques qui entourent les « vacuoles », ainsi que par des mitochondries; la majeure partie des chondriosomes sont orientés parallèlement à la hauteur des cellules, mais cette orientation est moins stricte que dans l'épithélium urinaire des Arthropodes ou des Vertébrés. À côté des chondriosomes, les colorations par l'hématoxyline au fer ou par la fuchsine d'Altmann, appliquées à des coupes provenant de matériel fixé par le liquide de Helly et postchromé, montrent des inclusions plus volumineuses que les mitochondries, rondes ou anguleuses, dont l'abondance varie suivant les individus et suivant les cellules, ce qui pourrait indiquer des étapes différentes du cycle fonctionnel de la cellule rénale.

---

PLANCHE VI. — Appareil excréteur

FIG. 36. — Coupe parasagittale du *nucleus* d'un mâle (même pièce que fig. 22). Bouin, Mann-Dominici, 100 diamètres. Remarquer le sac rénal, appliqué contre l'intestin (partie droite de la figure).

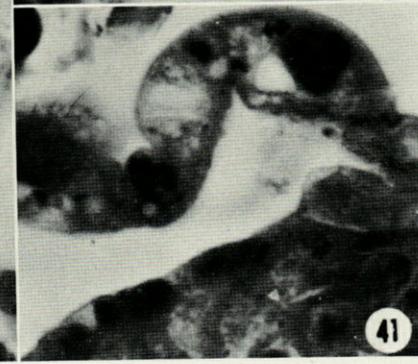
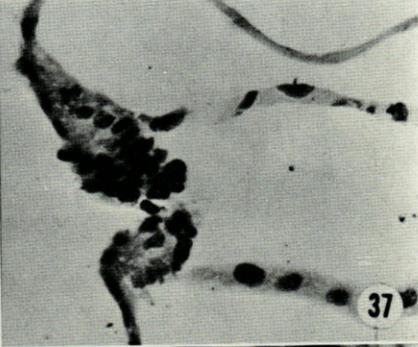
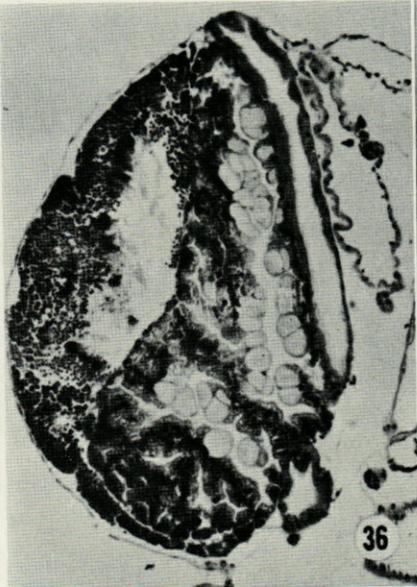
FIG. 37. — Pore rénal en coupe perpendiculaire à la surface du tégument. Bouin, Azan, 375 diamètres. Remarquer l'aplatissement notable des cellules du sac rénal (à droite) et le bourrelet qui entoure l'orifice (à gauche).

FIG. 38. — Paroi du sac rénal. Helly, hématoxyline au fer, 1 500 diamètres. Remarquer la « vacuolisation » des cellules et les rares chondriosomes.

FIG. 39. — Paroi du sac rénal. Duboscq, réaction à l'APS-hématoxyline de Groat, 1 500 diamètres. Remarquer l'épaisseur de la membrane basale et la bordure en brosse.

FIG. 40. — Coupe voisine de la précédente, montrant la paroi du sac rénal (en haut) et le coussinet du pore rénal (en bas). Remarquer les fibres musculaires lisses et les cellules conjonctives du coussinet.

FIG. 41. — Sac rénal (en haut) et coussinet du pore rénal (en bas). Même technique et même grossissement que fig. 38. Remarquer l'aplatissement des cellules épithéliales qui recouvrent le coussinet et la raréfaction des chondriomes par rapport au sac rénal.





Le pôle apical des cellules rénales porte une différenciation qui rappelle, par certains de ses caractères, la bordure en brosse du tube contourné du néphron des Vertébrés. D'une épaisseur inférieure à  $1\mu$ , cette structure, qui paraît homogène dans les conditions techniques de ce travail, se montre assez faiblement cyanophile, mais donne fortement la réaction à l'APS; c'est cette dernière méthode qui en assure la meilleure mise en évidence.

Du point de vue histochimique, les cellules rénales ne contiennent que peu d'inclusions glucidiques. De petits granules APS-positifs, présents chez certains individus, se révèlent être du glycogène; la recherche des mucopolysaccharides acides donne des résultats entièrement négatifs et il n'existe aucune accumulation particulière de protides décelables par les méthodes utilisées ici. Les cytoplasmes ne contiennent pas d'acide ribonucléique en quantité supérieure au seuil de sensibilité de la coloration au vert de méthyle-pyronine ou à la galloxyanine. Les « vacuoles » signalées ci-dessus ne correspondent pas à des lipides osmiophiles. La recherche du fer et celle du calcium figuré donnent des résultats négatifs; l'examen des spodogrammes montre la pauvreté des cellules rénales en matières minérales totales. Le caractère histochimique majeur des cellules rénales de *Firoloida desmaresti* est une très forte activité phosphomonoestérasique alcaline. Même dans les conditions techniques très défectueuses de ce travail (fixation par l'alcool à  $95^\circ$  suivie d'inclusion à la paraffine, réaction de Gomori au glycérophosphate de sodium), l'intensité de la réaction est telle qu'il faut une réduction considérable du temps d'incubation pour obtenir non le noircissement homogène de l'épithélium rénal et de la membrane basale, mais une prédominance de la réactivité dans la partie apicale des cellules.

Le pore urinaire est le siège d'un épaississement considérable de la paroi du sac rénal, qui forme une sorte de coussinet conique, percé d'un orifice central. L'épithélium rénal se réfléchit à la hauteur de l'orifice, sur un épithélium à cellules nettement plus petites, dépourvues des « vacuoles » si caractéristiques mentionnées ci-dessus ainsi que de bordure en brosse; la membrane basale s'amincit considérablement et recouvre un véritable sphincter, fait de fibres musculaires lisses, à orientation générale circulaire; entre les fibres musculaires se trouvent quelques cellules vésiculeuses, comparables à celles qui ont été décrites à propos du bord libre de la nageoire. Il y a lieu de signaler que l'activité phosphomonoestérasique alcaline de cet épithélium est aussi forte que celle du sac rénal et des canalicules; la réaction de Gomori ne devient négative qu'au ras du tégument.

L'orifice réno-péricardique est entouré d'une zone de cellules plus petites que celles du reste du rein, reposant, elles aussi, sur

une membrane basale plus mince; les caractères histologiques des éléments en question se superposent à ceux de l'épithélium du pore urinaire. Mais le coussinet musculo-conjonctif de ce dernier fait défaut dans le cas de l'orifice réno-péricardique et l'examen des coupes montre juste d'assez rares fibres musculaires qui prennent attache sur le pourtour de cet orifice, dont les dimensions sont assez réduites, mais qui paraît perméable chez tous les individus examinés. En raison de la proximité du rein et du péricarde il ne saurait y avoir de véritable canal réno-péricardique. Comme dans le cas du pore urinaire, l'activité phosphomonoestérasique alcaline de l'épithélium s'arrête au ras de l'orifice réno-péricardique.

La comparaison de ces données avec la description du rein de *Pterotrachea*, telle qu'elle est donnée par REUPSCH (1912) fait apparaître des différences importantes, dont certaines correspondent à la tendance générale déjà signalée à plusieurs reprises et qui va dans le sens d'une réduction de la plupart des organes chez *Firodoila*. La taille bien moindre du rein chez cette dernière est à mettre en parallèle avec la différence des dimensions somatiques des animaux et il n'y a pas lieu de s'y étendre ici. Beaucoup plus significative est la réduction, chez *Firoloida*, du nombre des canalicules fermés en cul-de-sac qui partent de la face ventrale de la poche rénale. En effet, REUPSCH en signale une cinquantaine chez *Pterotrachea coronata* et *mutica*, alors qu'il n'en existe que deux chez *Firoloida desmaresti*.

Du point de vue histologique, l'allure générale de l'épithélium rénal de *Firoloida desmaresti* rappelle de près la description de REUPSCH, relative à *Pterotrachea*. Il existe, toutefois, des différences non négligeables, dont la principale est la structure du pôle apical des cellules. En effet, REUPSCH signale, dans les cas où la fixation est très bonne, la présence, au pôle apical de chaque cellule rénale, d'un cil long de 7 à 8  $\mu$ ; il ne mentionne aucune autre différenciation. Aucun des individus de *Firoloida desmaresti*, examinés en vue de ce travail, ne montre de cils apicaux correspondant à ceux que décrit REUPSCH; la bordure en brosse existe dans tous les cas. L'étude des coupes de *nucleus* de *Pterotrachea* faites à l'occasion de mes recherches précédentes sur l'histologie des Hétéropodes, me conduit à émettre des doutes sérieux quant à la réalité de la ciliation observée occasionnellement par REUPSCH chez *Pterotrachea*. En effet, la bordure en brosse des cellules rénales est aussi facile à mettre en évidence chez *Pterotrachea* que chez *Firoloida*, notamment grâce à la méthode à l'APS, dont REUPSCH ne disposait évidemment pas; aucune de mes préparations de rein de *Pterotrachea* ne montre, au contraire, de cils au pôle apical des cellules rénales, bien que les autres organites de ces cellules et des éléments constitutifs des tissus avoisinants ne laissent rien à désirer du point

de vue de la fixation. Cette différence entre la description de REUPSCH et les résultats exposés ici pourrait être due simplement aux progrès accomplis en matière de technique histologique depuis 1912.

Une importante différence histochimique entre les cellules rénales de *Firoloida* et celles de *Pterotrachea* découle de la comparaison des préparations traitées pour la mise en évidence des activités phosphomonoestérases alcalines. En effet, la méthode de Gomori au glycérophosphate de sodium donne des résultats entièrement négatifs dans les cellules rénales de *Pterotrachea*, la forte réactivité de l'épithélium du deuxième segment intestinal excluant l'hypothèse d'une erreur grossière dans la pratique de la réaction. Dans les mêmes conditions techniques, les cellules rénales et le deuxième segment intestinal de *Firoloida* réagissent de façon intense, ce qui prouve l'existence d'une réelle différence histochimique entre les cellules rénales dans les deux genres. Il y a lieu de rappeler, à cet égard, que la facilité ou la difficulté de conservation en place d'une même activité enzymatique varie considérablement suivant les objets, la signification d'un résultat positif étant de loin supérieure à celle d'un résultat négatif. L'absence, dans le rein de *Pterotrachea*, d'activité phosphomonoestérasiqne alcaline décelable par la méthode de Gomori au glycérophosphate de sodium ne signifie donc pas l'absence, dans cet organe, de l'activité enzymatique en question; il n'est pas exclu que les techniques biochimiques en montrent la présence.

L'interprétation histophysiologique du rein de *Firoloida desmaresti* est rendue difficile par l'état fragmentaire de nos connaissances en matière d'excrétion chez les Gastéropodes. Les anciennes conceptions relatives au fonctionnement rénal de *Pterotrachea*, évoquées par REUPSCH (1912) ne présentent qu'un intérêt historique et même la manière de voir de cet auteur paraît difficile à retenir. D'après REUPSCH, l'urine serait « élaborée » par les canalicules urinaires, qui baignent librement dans le sang qui remplit la cavité générale; de là, cette urine serait évacuée dans le sac rénal, mélangée à de l'eau de mer, puisée dans le milieu extérieur à travers le pore urinaire, puis rejetée dans ce milieu à travers le même pore. Certaines données anatomiques concordent avec l'hypothèse de REUPSCH; la présence d'un véritable sphincter, susceptible d'assurer la fermeture du pore urinaire est assez suggestive à cet égard. Mais d'autres faits anatomiques s'opposent à l'adoption de cette hypothèse et surtout à sa transposition chez *Firoloida*. En effet, le jeu du sac rénal, tel que l'imagine REUPSCH, suppose des contractions rythmiques de la paroi de celui-ci et une synchronisation des contractions en question avec l'ouverture et la fermeture du pore urinaire. S'il existe, chez *Pterotrachea*, matériel du travail

de REUPSCH, une enveloppe musculaire assez lâche autour du sac rénal, cette musculature fait à peu près complètement défaut chez *Firoloida*. D'autre part, l'hypothèse de REUPSCH assigne des fonctions différentes au sac et aux canalicules rénaux; chez *Pterotrachea* comme chez *Firoloida*, les caractères histologiques de l'épithélium qui tapisse le sac rénal et ceux du revêtement épithélial des canalicules sont strictement comparables. Le sac rénal affecte, avec le sang de la cavité générale, les mêmes rapports de contact intime que les canalicules, ce qui signifie que toutes les prémices d'une fonction identique des deux parties constitutives du rein se trouvent réalisées.

En fait, l'interprétation histophysiologique du rein de *Firoloida* doit tenir compte des notions modernes concernant la part de la filtration et de la résorption dans le fonctionnement rénal des Invertébrés. Il résulte des recherches physiologiques et biochimiques dont KÜMMEL (1965) fait le point que la morphologie de l'appareil excréteur des Mollusques est compatible avec l'hypothèse suivant laquelle le processus d'excrétion de ces animaux se déroulerait, comme chez beaucoup d'autres Invertébrés et chez l'ensemble des Vertébrés, en deux temps, une « urine primaire » étant séparée du sang par un processus de filtration sous pression et introduite dans la lumière de l'organe excréteur, puis modifiée par ce dernier grâce à des phénomènes de résorption. Il y a lieu de rappeler, dans ce contexte, que la réalité d'une filtration se produisant dans le péricarde a été démontrée par l'analyse chimique chez le Lamellibranche *Anodonta cygnea* (PICKEN, 1937; FLORKIN et DUCHATEAU, 1948), chez les Gastéropodes *Haliotis lamellosa* (HARRISON, 1962, et *Limnaea stagnalis* (PICKEN, 1937). Chez ces espèces, l'urine primaire, qui résulte d'une filtration, s'accumule dans le péricarde, est évacuée par le canal réno-péricardique vers le rein et modifiée ici par des processus de résorption.

L'existence, chez les Hétéropodes examinés de ce point de vue, d'un orifice réno-péricardique perméable autorise l'hypothèse suivant laquelle le fonctionnement rénal de ces Prosobranches se déroulerait conformément aux données expérimentalement obtenues chez *Haliotis*. Certaines des particularités cytologiques et histochimiques du rein de *Firoloida desmaresti*, rapportées dans ce paragraphe, seraient faciles à interpréter dans le cadre de cette hypothèse. En effet, l'existence d'une bordure en brosse APS-positive au pôle apical des cellules rénales et l'intensité de l'activité phosphomonoestérasique alcaline incitent à la mise en parallèle de ces cellules avec celles du tube contourné proximal du rein des Vertébrés. La fonction de résorption du tube à bordure en brosse du rein des Vertébrés n'est plus à démontrer et toutes les particularités cytologiques et histochimiques de ce segment du néphron

témoignent clairement de l'intensité du transport de substances, allant de l'apex à la base des cellules. Un fonctionnement du même type expliquerait aisément les caractères des cellules rénales de *Firoloida* qui viennent d'être évoqués. Il y a toutefois lieu de rappeler l'existence de différences de structure non négligeables entre les deux types cellulaires. Le chondriome des cellules rénales de *Firoloida* est beaucoup moins abondant que celui des éléments du tube à bordure en brosse du rein des Vertébrés et la disposition des chondriosomes est assez différente dans les deux cas. Par ailleurs, les techniques de la microscopie photonique ne fournissent aucun indice en faveur de l'existence, dans les cellules rénales de *Firoloida*, des plissements si caractéristiques de la membrane cellulaire au pôle basal des cellules des tubes à bordure en brosse du rein des Vertébrés ( $\beta$ -cyto-membranes). C'est évidemment à l'étude biochimique et à l'expérimentation qu'appartient l'explication définitive du fonctionnement rénal des Hétéropodes, explication dont l'obtention doit paraître difficile en raison des particularités biologiques de ces animaux.

## VI. — SYSTÈME NERVEUX

Le système nerveux représente, de tous les appareils de *Firoloida desmaresti*, celui dont l'anatomie a été étudiée avec le plus de soin. Les anciennes recherches, passées en revue dans le mémoire de TESCH (1913), ce dernier travail et les publications de BRÜEL (1921) et de VANNUCCI (1951) comportent toute une série de détails anatomiques dont la synthèse est faite dans les ouvrages consacrés à l'anatomie du système nerveux des Invertébrés (FORTUYN, 1920; HANSTRÖM, 1928; BULLOCK et HORRIDGE, 1965). La cytoarchitectonie des ganglions formant le système nerveux central de *Firoloida* est beaucoup moins bien connue et l'histologie des centres nerveux n'a pour ainsi dire pas été étudiée. L'existence de cellules neurosécrétrices dans les ganglions cérébroïdes de *Firoloida desmaresti* a toutefois été signalée et des relations entre le cycle sécrétoire de ces éléments d'une part, l'état de l'appareil reproducteur d'autre part ont été mises en évidence (GABE, 1951a).

L'étude anatomique du système nerveux et l'analyse cytoarchitectonique des ganglions sont volontairement laissées en dehors de ce travail; en effet, le matériel dont je disposais a été traité en vue de l'étude des autres appareils, les imprégnations neurofibrillaires n'ayant pas été mises en œuvre. A côté de celles-ci, la coloration vitale au bleu de méthylène aurait été indispensable à une vraie analyse architectonique, allant au-delà de l'identification de quel-

ques trajets nerveux. Il doit donc paraître opportun de laisser entièrement de côté cette question, tout en signalant l'opportunité de recherches systématiques orientées dans ce sens. Un rappel sommaire des données anatomiques acquises dans ce domaine paraît néanmoins indiqué, d'autant que la topographie du système nerveux des Hétéropodes n'est décrite dans aucun travail d'ensemble rédigé en français.

Certains des traits d'organisation généraux du système nerveux sont communs à *Firoloida* et aux autres Hétéropodes. Il y a lieu de rappeler, dans cet ordre d'idées (voir HANSTRÖM, 1928; BULLOCK et HORRIDGE, 1965, pour la bibliographie) que parmi les *Atlantidae*, *Oxygyrus keraudreni* est pourvu d'un système nerveux typique de Gastéropode streptoneure, les ganglions cérébroïdes et pleuraux étant nettement individualisés; des connectifs relient les premiers aux ganglions buccaux et pédieux; la boucle viscérale, nettement chiastoneure, comporte, comme d'habitude, trois ganglions (supra-intestinal, viscéral, sous-intestinal).

Chez tous les autres Hétéropodes (*Atlanta*, *Carinariidae* et *Pterotracheidae*) les ganglions cérébroïdes et pleuraux sont réunis en un complexe unique; les connectifs cérébro-pédieux et pleuro-pédieux sont fusionnés chez *Atlanta* et chez les *Pterotracheidae*; ils sont nettement distincts chez *Carinaria*.

Des connexions homolatérales, inconnues chez tous les autres Mollusques, relient les ganglions pédieux aux ganglions de la boucle viscérale; ces anastomoses pédo-viscérales existent chez les *Carinariidae* et les *Pterotracheidae*.

La boucle viscérale de *Pterotrachea* et de *Firoloida* ne comporte que deux ganglions, la plupart des auteurs estimant que la fusion porte sur les ganglions sous-intestinal et viscéral.

La chiastoneurie est évidente chez les *Atlantidae* et les *Carinariidae*; elle devient difficile à apprécier chez *Pterotrachea*, du fait d'une fusion assez poussée des connectifs cérébro-pédieux et pleuroviscéraux. Anatomiquement unis et formant des troncs uniques jusqu'aux ganglions pédieux, ces connectifs se continuent, à la face aborale des ganglions pédieux, par des connectifs pédio-viscéraux distincts des anastomoses pédo-viscérales. Ces connectifs se fusionnent partiellement en un tronc commun, mais leur décussation apparaît encore à l'examen des montages *in toto* ou des coupes sériées. C'est chez *Firoloida desmaresti* que la chiastoneurie est la plus effacée, puisque les connectifs issus de la partie aborale du ganglion pédieux s'unissent en un tronc unique, dont la ramification en branches, qui se fait au voisinage du *nucleus*, est sujette à des variations individuelles très importantes. Le mémoire de BRÜEL (1921) comporte une étude détaillée de cette variabilité individuelle, dont la complexité interdit tout rappel dans le cadre du présent travail.

La morphologie externe des ganglions et les émergences des troncs nerveux ont fait, chez *Firoloida*, l'objet d'une étude minutieuse de TESCH (1913), dont les données essentielles sont rappelées ici.

Les ganglions cérébroïdes sont plus massifs, plus ramassés que chez *Pterotrachea*. Leur face antérieure donne issue aux troncs nerveux suivants, paires et symétriques par rapport au plan sagittal :

— le connectif cérébro-buccal, allant vers les ganglions buccaux, paires, situés ventralement par rapport à la portion initiale de l'œsophage, à la partie aborale du bulbe buccal. Grossièrement arrondis, réunis entre eux par une commissure assez courte, les ganglions buccaux donnent issue à trois nerfs, également paires et symétriques, qui innervent le bulbe buccal, la lèvre circulaire qui borde l'orifice buccal ainsi que l'œsophage.

- un nerf dorsal, fin, destiné au mufler;
- un nerf qui se dirige vers la partie antérieure de la capsule oculaire et qui innerve, en outre, les tentacules du mâle.

Des faces latérales du ganglion cérébroïde partent trois nerfs, à savoir :

- un nerf destiné à la partie dorsale de la capsule oculaire;
- le nerf optique;
- le nerf statique.

De la face aborale du ganglion cérébroïde partent, à côté d'un nerf assez grêle, destiné à la partie du corps situé en arrière des yeux, les connectifs cérébro-pédieus et pleuro-pédieus, réunis en un tronc commun. Les gros troncs en question contiennent, en outre, les connectifs pleuro-viscéraux, mais les interprétations des auteurs classiques divergent à ce sujet. En effet, TESCH (1913) admet l'atrophie, chez les *Pterotracheidae*, du connectif pleuro-viscéral droit, unissant le ganglion cérébroïde droit au ganglion gauche de la boucle viscérale; seul le connectif pleuro-viscéral gauche existerait donc chez *Firoloida* et serait contenu dans le connectif cérébro-pédieus gauche. Les autres auteurs cités au début de ce paragraphe décrivent et figurent, chez *Pterotrachea*, les deux connectifs pleuro-viscéraux, anatomiquement confondus avec les connectifs cérébro-pédieus.

Les ganglions pédieus, situés dans un plan transversal correspondant à la partie antérieure de la nageoire, forment une masse aplatie, divisée en deux par un sillon sagittal assez peu profond, faisant le tour de l'organe. Leur face orale reçoit les connectifs cérébro-pédieus, non croisés. Toutes les descriptions classiques et les figures qui leur sont jointes illustrent ce dernier fait; seule l'étude de VANNUCCI (1951) fait état d'une décussation des connectifs cérébro-pédieus, située avant la jonction de ceux-ci avec les ganglions pédieus (VANNUCCI, 1951, p. 78 et pl. 2, fig. 8). L'examen de quatre individus de *Firoloida desmaresti*, montés *in toto*, me

permet de confirmer entièrement les descriptions classiques et d'écarter l'interprétation suivant laquelle la chiastoneurie se traduirait, chez cette espèce, par une décussation intéressant non seulement le ou les connectifs pleuro-viscéraux, mais également les connectifs cérébro-pédieux, avec lesquels ils sont anatomiquement confondus. La question est compliquée du fait que l'étude de VANNUCCI porte sur une espèce considérée comme état *Firoloida lesueuri* (D'ORBIGNY, 1936); or, TESCH (1949, p. 8 et 47) ne retient, dans le genre *Firoloida*, qu'une seule espèce valide, à savoir *Firoloida desmaresti*. Il y a lieu de faire remarquer, en outre, qu'il serait difficile de concevoir l'omission, dans l'ensemble des descriptions classiques, d'une disposition anatomique aussi particulière que la décussation des connectifs cérébro-pédieux, qui représenterait une exception unique parmi les Gastéropodes Prosobranches. Une très grande variabilité individuelle de l'anatomie de certains connectifs est bien connue chez *Firoloida desmaresti* (BRÜEL, 1921), mais les nombreuses différences individuelles minutieusement analysées par ce dernier auteur portent sur la disposition et la ramification des connectifs issus de la face aborale des ganglions pédieux, mais non sur les connectifs cérébro-pédieux. Il paraît donc impossible de retenir, sans l'apport de recherches complémentaires portant sur un matériel nombreux, l'interprétation proposée par VANNUCCI (1951).

Mis à part les connectifs cérébro-pédieux, les ganglions pédieux donnent issue aux troncs suivants :

- trois paires de nerfs destinés aux portions antérieure, moyenne et postérieure du corps;
- une paire de nerfs pour les parties ventrales du corps, situées distalement par rapport à la nageoire;
- une paire de nerfs assez grêles, formant, avec les suivants, un tronc commun allant aux ganglions viscéraux et représentant donc les anastomoses pédo-viscérales;
- une paire de nerfs qui se fusionnent avec les précédents pour former le tronc commun, impair et médian, mentionné ci-dessus; ce dernier suit l'aorte et se résoud, à proximité du *nucleus*, pour donner des branches dont certaines représentent les nerfs caudaux, alors que d'autres rejoignent les ganglions viscéraux;
- les nerfs de la nageoire.

Les ganglions viscéraux sont au nombre de deux; le droit, plus volumineux, innerve le cœur, le rein et l'osphradium, un amas de cellules ganglionnaires étant situé à la base de ce dernier organe; il est généralement admis que ce ganglion résulte de la fusion des ganglions supra-intestinal et viscéral. Le deuxième ganglion viscéral, également supra-intestinal du point de vue anatomique, cor-

responderait, du point de vue de la morphologie comparée, au ganglion sous-intestinal; plus petit que le précédent, il innerve l'intestin et la gonade.

Les différences anatomiques majeures par rapport à *Pterotrachea* sont donc, d'après TESCH (1913) la fusion des nerfs caudaux et des anastomoses pédo-viscérales, avec formation d'un tronc commun qui se ramifie secondairement, ainsi que la fusion du ou des connectifs pleuro-viscéraux avec le ou les connectifs cérébro-pédieux, puis avec l'anastomose pédo-viscérale, la décussation des fibres pleuro-viscérales se faisant au sein des ganglions pédieux.

L'histologie des centres nerveux de *Firoloida desmaresti* ne semble pas avoir été étudiée par les auteurs dont les travaux représentent la base du rappel anatomique donné ci-dessus. Parmi les autres Hétéropodes, seule *Pterotrachea* a été examinée avec soin par REUPSCH (1912); c'est donc la monographie de ce dernier auteur qui fournit le barème de comparaison avec les constatations exposées ci-dessous.

Les ganglions, connectifs et troncs nerveux de *Firoloida* sont entourés d'une gaine que l'adoption de la nomenclature de REUPSCH devrait faire qualifier de perinèvre; en réalité, les rapports de cette gaine avec le tissu nerveux sont ceux d'un épινèvre et c'est donc ce dernier terme qui est adopté ici. L'épινèvre de *Firoloida desmaresti* est nettement moins épais que celui de *Pterotrachea*; en effet, REUPSCH indique, pour *Pterotrachea coronata* et *mutica* une épaisseur moyenne de 4  $\mu$ , alors que celle de l'épινèvre de *Firoloida*, espèce notablement plus petite, n'atteint que rarement 2  $\mu$ . Il s'agit, de toute manière, d'une gaine riche en fibres, au sein de laquelle se trouvent d'assez rares cellules conjonctives, à noyaux le plus souvent allongés, riches en chromatine; les cytoplasmes des éléments en question sont assez difficiles à délimiter sur préparations colorées par les méthodes topographiques. Quant aux fibres, elles sont cyanophiles, APS-positives et se rapprochent par tous leurs caractères morphologiques des fibres collagènes; le métachromasie après coloration au bleu de toluidine, signalée par REUPSCH chez *Pterotrachea*, n'existe pas chez *Firoloida*. Les variations d'épaisseur de l'épινèvre lors de son passage de la surface des ganglions à celle des gros troncs nerveux ne sont pas importantes, au moins dans la partie initiale des connectifs et commissures. Il va de soi que les nerfs plus grêles sont entourés d'une gaine plus fine.

Du point de vue de l'anatomie microscopique, la constitution des ganglions nerveux de *Firoloida desmaresti* correspond au schéma général des Prosobranches Monotocardes. Une écorce cellulaire, formée de cellules nerveuses et névrogliales, entoure un neuropile central constitué de fibres nerveuses; ces dernières for-

ment des tractus entrecroisés dans tous les sens (fig. 42). On rencontre également des zones d'allure glomérulaire. Le neuropile contient, en outre, des cellules névrogliales. A côté de ces éléments constitutifs, communs à tous les ganglions, les ganglions cérébroïdes contiennent des cellules neurosécrétrices très particulières, dont les caractères morphologiques et l'évolution au cours du cycle reproducteur ont été définis dans un travail précédent (GABE, 1951a).

Les cellules nerveuses sont de taille petite ou moyenne; comme chez *Pterotrachea* (REUPSCH, 1912), leur grand diamètre oscille entre 15 et 40  $\mu$ ; les éléments les plus volumineux siègent dans les ganglions pédieux. Les centres nerveux de *Firoloida* — et ceux des autres Hétéropodes — ne contiennent pas les énormes cellules nerveuses couramment qualifiées par les neuro-anatomistes de « neurones géants ». De même, on ne rencontre pas les petites cellules nerveuses (cellules caryochromes) si caractéristiques des centres nerveux des Arthropodes.

La morphologie générale de ces cellules est celle de neurones unipolaires. Piriformes à noyaux centraux, les péricaryones sont pourvues de cônes d'émergence très nets, point de départ de prolongements dont la destinée ultérieure n'est pas étudiée ici; chez *Pterotrachea mutica* et *coronata*, explorées au moyen des techniques neurofibrillaires, le prolongement se divise en plusieurs branches, cette ramification se faisant à l'intérieur du neuropile central du ganglion, c'est-à-dire à faible distance du péricaryone d'origine. Les noyaux des cellules nerveuses de *Firoloida desmaresti* sont, dans l'ensemble, assez clairs, des mottes de chromatine petites et anguleuses, écartées les unes des autres, étant disposées sans ordre précis; un nucléole volumineux, sphérique et le plus souvent central est facile à identifier même après coloration par les méthodes histologiques dites générales.

Les cytoplasmes des neurones apparaissent le plus souvent homogènes après fixation par les mélanges à base d'alcool ou par ceux qui contiennent de l'acide acétique; on ne trouve pas, chez *Firoloida*, les nombreuses « vacuoles » caractéristiques des neurones des Gastéropodes Euthyneures; cette donnée est à rapprocher du résultat entièrement négatif que donne la recherche des lipides osmiophiles. Le chondriome est représenté par des chondriocontes relativement courts, disposés sans ordre net au sein du cytoplasme; ces éléments sont surtout abondants dans les neurones de grande taille (fig 43); on en rencontre couramment dans les cônes d'émergence des prolongements. La détection des ribonucléines montre, suivant les cas, soit de véritables corps de Nissl, soit des zones basophiles plus ou moins étendues, souvent périnucléaires. Les cellules nerveuses de *Firoloida desmaresti* contiennent, à côté d'une certaine quantité de glycogène, de rares inclusions naturellement

colorées en jaune clair, faiblement APS-positives et réductrices, prenant, sur coupes à la paraffine, le noir Soudan B; ces caractères histochimiques correspondent à ceux des chromolipoides au sens large du terme. Il y a lieu d'insister sur la rareté relative de ces inclusions, qui sont beaucoup plus abondantes dans les neurones des Gastéropodes Euthyneures. Par ailleurs, les neurones de *Firoloida* ne sont le siège d'aucune accumulation particulière de protides décelables par les procédés utilisés en vue de ce travail, ne contiennent ni calcium ionique ni fer figuré, mais sont pourvues d'une nette activité phosphomonoestérasique alcaline histochimiquement décelable.

Le neuropile est entouré, dans la plupart des cas, d'une écorce plus ou moins épaisse de cellules ganglionnaires, mais ce revêtement n'est pas toujours continu; il existe des zones où le neuropile affleure à la surface et se trouve ainsi au contact de l'épînèvre; la partie aborale des ganglions cérébroïdes comporte deux régions de ce type. Les caractères histologiques des divers neuropiles des ganglions de *Firoloida desmaresti* ne présentent rien de particulier par rapport aux autres Gastéropodes Prosobranches et il n'y a pas lieu de s'étendre à leur sujet. Des alignements de gliosomes, surtout nets après fixation cytologique et coloration mitochondriale, mais également décelables après coloration topographique, dessinent les principaux trajets nerveux intraganglionnaires.

Les cellules névrogliales apparaissent surtout grâce à leurs noyaux denses et souvent à contours anguleux; on les rencontre aussi bien dans l'écorce cellulaire que dans les neuropiles. Les cytoplasmes de ces éléments sont beaucoup plus difficiles à identifier sur préparations traitées par les méthodes dites générales. Dans la plupart des cas, les cellules névrogliales ont une forme étoilée; des prolongements cytoplasmiques entourent les péricaryones et les fibres des neuropiles; certains de ces prolongements rejoignent l'épînèvre. Les gliosomes sont APS-positifs, cette réactivité persistant après action de la diastase du malt et allant de pair avec l'absence de mucopolysaccharides acides; elle est probablement due à la présence de glycoprotéines au sens large du terme et la mise en évidence des gliosomes par la réaction à l'alloxane-Schiff ainsi que par la tétrazoréaction de Danielli plaide dans le même sens. La recherche des lipides osmiophiles ainsi que celle des activités phosphomonoestérasiques alcalines donnent des résultats négatifs dans les cellules névrogliales.

L'existence, chez *Firoloida desmaresti*, de cellules neurosécrétrices a été envisagée à titre d'hypothèse par VANNUCCI (1951), cet auteur se fondant sur certains résultats de REUPSCH (1912); en effet, REUPSCH signale la présence, dans la région médiodorsale des ganglions cérébroïdes, de part et d'autre du plan sagittal, de cellules

dont les caractères morphologiques sont très différents de ceux des neurones banaux. Il s'agit, chez *Pterotrachea mutica* et *Pt. coronata*, d'éléments grossièrement sphériques, dont le corps cellulaire est occupé, en majeure partie, par une volumineuse « vacuole », le noyau étant rejeté à la périphérie. VANNUCCI discute la présence éventuelle de cellules de ce type dans les ganglions cérébroïdes de *Firoloida* et soulève le problème de leurs rapports avec un éventuel phénomène de neurosécrétion. L'année même de la parution du travail de VANNUCCI et indépendamment de cet auteur, les cellules neurosécrétrices de *Firoloida desmaresti* ont été identifiées grâce à leurs particularités morphologiques et grâce à leur évolution au cours du cycle reproducteur (GABE, 1951a).

Les cellules en question occupent, chez *Firoloida desmaresti*, un emplacement qui correspond exactement à celui qui vient d'être rappelé à propos de *Pterotrachea* (fig. 42). Leurs caractères morphologiques subissent des modifications très importantes en fonction d'un cycle sécrétoire dont seul le dernier stade a été décrit et figuré, chez *Pterotrachea*, par REUPSCH. En effet, la cellule neurosécrétrice ne diffère, au début de ce cycle, du neurone banal que par la densité un peu plus grande de la chromatine du noyau ainsi que par la position périphérique des blocs de substance basophile, riches en ribonucléines (corps de Nissl). Le produit de sécrétion apparaît sous forme de granulations régulièrement arrondies, assez petites, fortement acidophiles et APS-positifs, dépourvus de la moindre affinité pour l'hématoxyline chromique de la méthode

---

PLANCHE VII. — Centres nerveux, organes des sens.

FIG. 41. — Coupe sagittale du ganglion cérébroïde d'une femelle au début de la vitellogenèse. Bouin, Mann-Dominici, 375 diamètres. Remarquer les cellules neurosécrétrices (partie dorsale de la couche cellulaire du ganglion).

FIG. 43. — Neurones plasmochromes du ganglion pédieux. Helly, hématoxyline au fer, 100 diamètres. Remarquer l'abondance des chondriosomes dans les péricaryones.

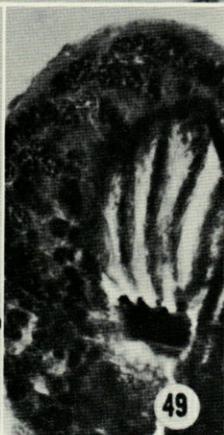
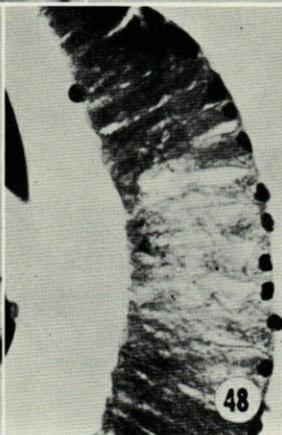
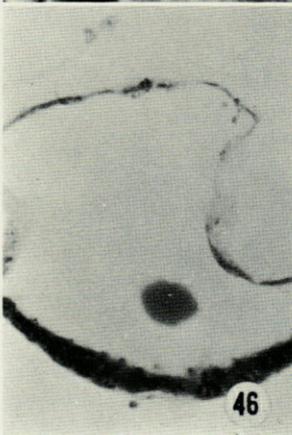
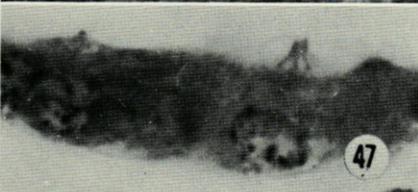
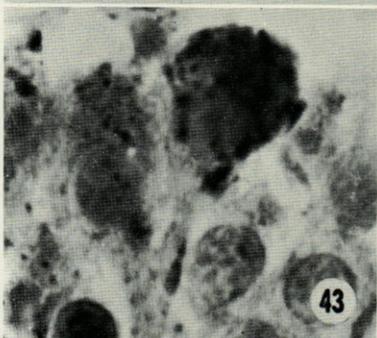
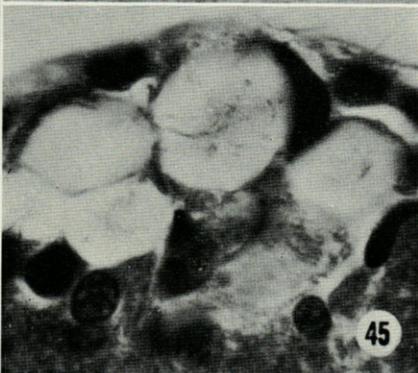
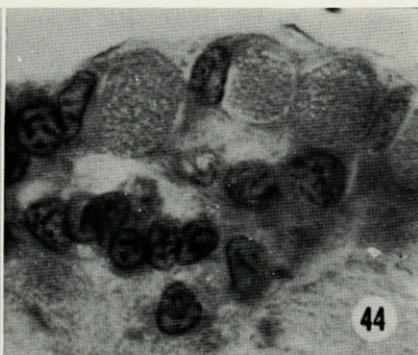
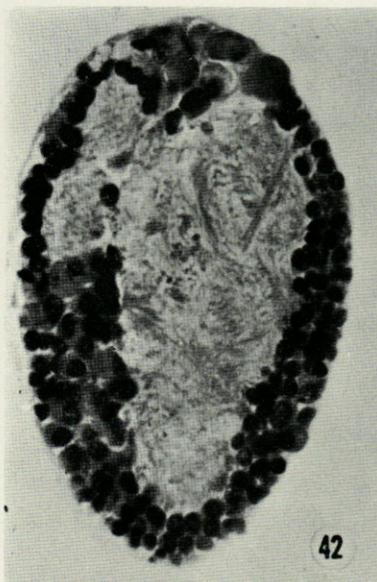
FIG. 44 et 45. — Cellules neurosécrétrices du ganglion cérébroïde de femelles fixées au début de la vitellogenèse (fig. 44) et en pleine ponte (fig. 45). Bouin, hémalun-picro-indigocarmin, 1 000 diamètres. Remarquer les volumineuses inclusions acidophiles dans les cellules neurosécrétrices de l'animal fixé au début de la vitellogenèse et leur dissolution au moment de la ponte.

FIG. 46. — Vue d'ensemble du statocyste. Flemming, trichrome de Ramon y Cajal, 375 diamètres. Remarquer la matrice organique du statolithe dans la lumière de la vésicule et la *macula* (partie basse de la vésicule).

FIG. 47. — Détail de la même préparation, 1 500 diamètres. La coupe intéresse les cellules sensorielles péricentrales de la *macula*, dont les cils apparaissent nettement.

FIG. 48. — Coupe transversale de la cornée. Bouin, réaction à l'APS-hématoxyline de Groat, 375 diamètres. Remarquer l'aspect « clair » des cellules cornéennes centrales.

FIG. 49. — Rétine en coupe transversale. Flemming, trichrome de Ramon y Cajal, 375 diamètres. Remarquer les alignements de « bâtonnets » et la limitante homogène qui les recouvre.





de Gomori et pour la fuchsine-paraldéhyde. La tendance à la coalescence de ces grains de sécrétion est très grande; leur augmentation de nombre va de pair avec la fusion en une volumineuse inclusion sphérique, homogène et douée des mêmes affinités tinctoriales que les premiers grains. Cette inclusion remplit la majeure partie du corps cellulaire; le noyau, aplati en galette, est rejeté à la périphérie de la cellule. Ainsi se trouve réalisé l'aspect en « châton de bague » caractéristique des cellules neurosécrétrices des Hétéropodes au stade de mise en charge, aspect très éloigné de celui de la cellule nerveuse banale (fig. 44). Il y a lieu de rappeler que des cellules neurosécrétrices pourvues des mêmes caractères morphologiques généraux ont été signalées chez des animaux très éloignés des Hétéropodes dans la classification zoologique, en particulier chez le Sipunculien *Phascolion strombi* (GABE, 1953), chez le Xiphosure *Xiphosura (Limulus) polyphemus* (B. SCHARRER, 1941) et chez le Téléostéen *Cristiceps argentatus* (E. et B. SCHARRER, 1954). Quoi qu'il en soit, la suite du cycle sécrétoire est représentée par la redissolution intracytoplasmique des inclusions volumineuses qui viennent d'être décrites; d'homogènes, celles-ci deviennent granuleuses, se décomposent en une série de traînées qui disparaissent progressivement; c'est l'aspect « vidé » de la cellule neurosécrétrice, stade ultime du cycle sécrétoire, qui a été, seul, analysé et figuré par REUPSCH (fig. 45).

L'exploration méthodique des autres organes au cours du cycle sécrétoire fait apparaître une relation des plus nettes entre l'état des cellules neurosécrétrices d'une part, celui de l'appareil reproducteur d'autre part. Chez les animaux des deux sexes dont la gamétogenèse n'est pas encore active, les cellules neurosécrétrices se trouvent au stade de « mise en charge » plus ou moins avancée. Les mâles dont la spermatogenèse est achevée et les femelles fécondées, dont le réceptacle séminal contient des spermatozoïdes montrent, au contraire, des cellules neurosécrétrices « vidées ».

Du point de vue anatomique, la comparaison des centres nerveux de *Firoloida* avec ceux des autres Hétéropodes a été faite un certain nombre de fois. Les mémoires de REUPSCH (1912), TESCH (1913, 1949), BRÜEL (1921), ainsi que les traités d'anatomie comparée du système nerveux des Invertébrés, cités au début de ce chapitre, comportent une abondante documentation à ce sujet et il est donc inutile de s'y étendre ici.

Les caractères histologiques des neurones banaux, des cellules névrogliques, des neuropiles et de l'épinèvre sont les mêmes chez *Firoloida* et chez *Pterotrachea*; des constatations inédites, se rapportant à *Carinaria lamarcki* et aux *Atlantidae* me permettent d'affirmer la remarquable uniformité histologique du système ner-

veux des Hétéropodes, donnée qui souligne, une fois de plus, la grande homogénéité de cette tribu de Gastéropodes Prosobranches.

Quant aux cellules neurosécrétrices, dont la morphologie et le cycle sécrétoire ont été décrits ci-dessus, il y a lieu d'insister sur le caractère très particulier de leur structure; en effet, ces éléments sont très différents des péricaryones neurosécréteurs décrits chez les autres Gastéropodes Prosobranches (voir GABE, 1965*b*, *c* pour la bibliographie). Au sein de la tribu des Hétéropodes l'uniformité du siège et de la morphologie des cellules neurosécrétrices est, au contraire, saisissante; en effet, les *Atlantidae* et *Carinaria lamarcki* sont pourvus de péricaryones neurosécréteurs qui siègent dans les ganglions cérébroïdes et tous les éléments de la description donnée ci-dessus sont applicables aux cellules en question (GABE, 1953).

Du point de vue histophysiologique, les relations entre l'état des péricaryones neurosécréteurs et celui de l'appareil génital correspondent à des notions admises par la plupart des auteurs actuels; il n'est peut-être pas inutile de rappeler que c'est à propos des Hétéropodes qu'a été affirmée pour la première fois (GABE, 1951*a*) l'existence d'un rapport entre la neurosécrétion et le cycle reproducteur des Gastéropodes. Des particularités du fonctionnement de l'appareil génital, envisagées dans un chapitre suivant, expliquent la netteté toute particulière de ces relations, telles qu'elles apparaissent chez *Firoloida desmaresti*.

## VII. — ORGANES DES SENS

La parcimonie des données anatomiques et histologiques relatives à *Firoloida desmaresti*, déjà mentionnée à propos de la plupart des organes envisagés ici, est valable pour les organes des sens. Il n'existe, à ma connaissance, aucun travail consacré aux récepteurs sensoriels cutanés et même les bourgeons sensoriels si nets qui entourent l'orifice buccal ne semblent pas avoir été étudiés. L'osphradium est, certes, mentionné dans toutes les descriptions anatomiques, mais même les techniques de l'anatomie microscopique ne semblent pas avoir été appliquées à son étude. Le statocyste est bien connu grâce à l'excellent travail de TSCHACHOTIN (1907); les anciennes publications de HENSEN (1866), KEFERSTEIN (1876), apportent des descriptions et des figures relatives à l'anatomie microscopique de l'œil, mais même cet organe est beaucoup moins bien connu que chez les autres Hétéropodes.

Les données personnelles exposées ci-dessous ne représentent, en matière d'histologie des organes sensoriels de *Firoloida desmaresti*, qu'une première approximation. En effet, les techniques à

proprement parler neurohistologiques n'ont pas été maniées au cours de ce travail et leurs résultats sont, dans l'état actuel de nos connaissances, indispensables à une étude correcte des récepteurs sensoriels. Il y a donc lieu d'insister sur le fait que la véritable étude histologique des organes sensoriels de *Firoloida* reste à faire.

A côté de récepteurs cutanés libres, dont l'importance en physiologie neurosensorielle des Mollusques est bien connue (voir à ce sujet BULLOCK et HORRIDGE, 1965), mais qui restent entièrement en dehors de ce travail, il y a lieu d'envisager successivement les récepteurs sensoriels groupés autour de l'orifice buccal et l'osphradium qui représentent des organes des sens chimiques, le statocyste et l'œil.

#### A. Bourgeons sensoriels péribucaux

La fréquence, autour de l'orifice buccal, de bourgeons épithéliaux comparables à ceux qui ont été décrits par REUPSCH (1912) chez *Pterotrachea* a été signalée à propos de l'étude du tégument (fig. 9 à 12). Ces formations sont surtout abondantes dans la partie dorsale de la lèvre circulaire qui délimite l'orifice buccal, mais on en rencontre également du côté ventral. Elles tranchent sur l'épithélium avoisinant par la hauteur légèrement plus grande des cellules et surtout par leur groupement qui évoque celui des feuilles dans un bourgeon, d'où leur nom classique.

Les limites des bourgeons par rapport aux cellules épithéliales banales sont moins tranchées que chez *Pterotrachea*, cette différence étant liée à une épaisseur nettement moindre de la gaine conjonctive qui entoure les structures en question; les affinités tinctoriales de la lame conjonctive qui délimite les bourgeons et ses caractères histochimiques sont les mêmes que ceux des autres structures fibreuses du tissu conjonctif et des membranes basales.

Quant à la constitution cellulaire des bourgeons en question, l'étude de *Pterotrachea mutica* et *Pt. coronata* avait conduit REUPSCH (1912) à distinguer trois catégories. Certains des bourgeons sont constitués, chez les espèces qui viennent d'être mentionnées, de cellules groupées en bulbe d'oignon, mais de hauteur égale à celle des cellules épithéliales avoisinantes; pourvues de noyaux très denses et de cytoplasmes peu colorables, ces cellules ne contiennent aucun produit de sécrétion et ne portent aucune différenciation apicale particulière. Dans d'autres bourgeons, il existe, à côté de cellules strictement comparables à celles qui viennent d'être décrites, de volumineux mucocytes prismatiques, dont un prolongement apical traverse la cuticule. Une troisième catégorie de bourgeons comporte des cellules de soutien prismatiques, identiques à celles qui existent dans les deux catégories précédentes, ainsi que des cellules sensorielles hautes et grêles, à prolongement basal traversant

la membrane basale; le prolongement apical de ces cellules forme une sorte de bâtonnet qui traverse la cuticule. Pourvues de noyaux basaux, ces cellules sensorielles seraient souvent très colorables chez *Pterotrachea*.

Deux seulement des trois catégories de bourgeons péribuccaux individualisés chez *Pterotrachea* existent dans le cas de *Firoloida*. En effet, l'exploration des préparations ne montre pas les bourgeons de la première catégorie de REUPSCH, constitués uniquement de cellules épithéliales et dépourvus à la fois de mucocytes et de cellules sensorielles. Les deux autres catégories sont, au contraire, bien représentées.

Les bourgeons sensoriels (fig. 9, 10, 11) sont constitués d'une vingtaine de cellules dont la hauteur dépasse légèrement celle des éléments épidermiques avoisinants, d'où un faible soulèvement en dôme de la surface du tégument. Groupées de la manière qui a été décrite ci-dessus, les cellules en question sont de deux types. Certaines d'entre elles, prismatiques ou légèrement effilées aux deux extrémités, sont pourvues de noyaux basaux, assez clairs, les nucléoles apparaissant nettement. Les cytoplasmes de ces cellules ont, après fixation topographique, une structure aréolaire; ils sont dépourvus de glucides décelables par les méthodes utilisées ici, ne contiennent aucune accumulation particulière de protides et se montrent faiblement acidophiles après mise en œuvre des techniques topographiques. Elles correspondent, de toute évidence, aux cellules de soutien décrites par REUPSCH dans les bourgeons sensoriels péribuccaux de *Pterotrachea*. D'autres cellules, nettement plus étroites, sont coniques ou fusiformes. Leurs noyaux occupent un emplacement central; plus étroits que ceux des cellules de soutien, ils sont nettement plus riches en chromatine que ceux-ci et les nucléoles ne peuvent généralement pas être distingués après coloration topographique. Les cytoplasmes de ces éléments présentent, après fixation par les liquides contenant de l'acide acétique ou de l'alcool, une très faible affinité pour les colorants basiques; cette affinité est beaucoup plus nette après mise en œuvre des fixateurs chromo-osmiques; elle n'est pas due à une teneur particulièrement élevée en ribonucléines. Les colorations par l'hématoxyline au fer font apparaître, après fixation par le liquide de Flemming, une striation cytoplasmique parallèle au grand axe des cellules. Dans les mêmes conditions de fixation, l'affinité pour la fuchsine basique du trichrome de Ramon y Cajal est telle que l'ensemble du corps cellulaire prend une teinte rouge homogène. Les pôles apicaux des cellules en question, dont la nature sensorielle est suggérée par tous les caractères morphologiques qui viennent d'être évoqués sont étirés en bâtonnets qui traversent la cuticule et font saillie à la surface du tégument.

Une deuxième catégorie de bourgeons épidermiques péri-buccaux est caractérisée par la présence, entre des cellules strictement comparables aux éléments de soutien des bourgeons sensoriels, de mucocytes correspondant aux « cellules caliciformes » décrites par REUPSCH dans certains des bourgeons péri-buccaux de *Pterotrachea*. Prismatiques et plus larges que les cellules de soutien, ces mucocytes sont pourvus de noyaux toujours basaux, assez riches en chromatine, les nucléoles n'étant nets qu'après coloration par le vert de méthyle-pyronine ou par la galloxyanine. La majeure partie du corps cellulaire de ces éléments se montre cyanophile après coloration par les trichomes usuels; on y décèle, assez rarement, des boules d'un produit de sécrétion; dans la plupart des cas, toute la région supranucléaire est occupée par une volumineuse flaque homogène, dont toutes les affinités tinctoriales et caractères histochimiques illustrent la richesse en mucopolysaccharides très acides. En effet, ce produit de sécrétion est doué d'une forte affinité pour les laques aluminiques d'hématoxyline; il prend énergiquement le mucicarmin de Mayer et le bleu alcian, reste incolore après mise en œuvre de la réaction à l'APS; la réaction métachromatique au bleu de toluidine lui confère la teinte rouge intense correspondant à la métachromotopie  $\gamma$ . Il y a lieu de signaler que le produit de sécrétion riche en mucopolysaccharides acides remplit toute la partie apicale des cellules; c'est à sa présence qu'est due la mise en évidence très nette, par toutes les méthodes de détection des sulfomucopolysaccharides, d'un prolongement cellulaire qui traverse la cuticule (fig. 12) et par l'intermédiaire duquel le produit de sécrétion est déversé à l'extérieur. Les images de mucocytes « vidés » sont exceptionnelles sur mes préparations et l'hypothèse d'un fonctionnement continu de ces éléments ne peut pas être exclue.

L'interprétation histophysiologique des bourgeons épidermiques péri-buccaux correspondant à la première catégorie, c'est-à-dire pourvus de cellules sensorielles, paraît aisée; conformément aux données de REUPSCH, ces structures sont à considérer comme étant des récepteurs sensoriels. Seule l'étude physiologique permettrait de décider s'il s'agit de récepteurs tactiles ou d'organes d'un sens chimique, mais cette deuxième hypothèse paraît de loin la plus probable. Il y a lieu d'ajouter que l'étude détaillée des cellules sensorielles et de leurs prolongements apicaux bénéficierait grandement de l'application des techniques de la cytologie infra-structurale.

Quant aux bourgeons péri-buccaux pourvus de mucocytes, leur interprétation est rendue difficile du fait que les techniques mises en œuvre dans ce travail n'ont pas permis d'identifier d'authentiques cellules sensorielles. Le caractère tout provisoire de cette

donnée négative va de soi; seule l'application, à un matériel abondant et correctement fixé, des techniques à proprement parler neurohistologiques permettrait d'affirmer, le cas échéant, l'absence, dans les bourgeons péribuccaux pourvus de mucocytes, de récepteurs sensoriels. Il faut noter, à ce sujet, que REUPSCH (1912), dont le travail comporte la description de préparations obtenues par imprégnation neurofibrillaire, n'a pas réussi à mettre en évidence des cellules sensorielles ou des terminaisons nerveuses dans les bourgeons péribuccaux à mucocytes de *Pterotrachea*; cet auteur estime, en conséquence, que seuls les bourgeons contenant des cellules sensorielles décelables après coloration topographique représentent véritablement des organes sensoriels; il n'en est pas moins vrai que la reprise de cette étude au moyen des techniques actuelles paraît très opportune.

### B. Osphradium

L'osphradium des Hétéropodes a été identifié dès les travaux d'ensemble de GEGENBAUR (1855) et de LEUCKART (1855), mais son interprétation correcte et son homologation à l'organe correspondant des autres Gastéropodes Prosobranches sont dues à SPENGLER (1881). Toutes les descriptions de la morphologie externe des Hétéropodes en font état et des figures indiquant son emplacement existent dans la plupart des travaux consacrés à *Firoloida desmaresti*, fussent-ils d'orientation faunistique. Mais l'étude histologique de l'osphradium de *Firoloida* semble avoir été délaissée par les auteurs dont les travaux m'ont été accessibles et même les études de cet organe chez les autres Hétéropodes sont anciennes et sommaires. WARLOMONT (1886) décrit de façon très succincte l'osphradium de *Pterotrachea*. Aucun Hétéropode ne figure parmi les espèces étudiées par BERNARD (1890), si bien que les notions relatives à l'un des principaux chémorécepteurs de ces animaux, mentionnées dans les Traités classiques (LANG, 1900; SIMROTH, 1907) reposent sur le travail de WARLOMONT. Le mémoire plus récent de DEMAL (1955) ne comble pas cette lacune de nos connaissances.

L'emplacement de l'osphradium de *Firoloida desmaresti* correspond strictement à celui qui a décrit chez *Pterotrachea*. De type sessile, cet organe siège près du sommet du *nucleus*, en avant de l'anus, dont le séparent les saillies tégumentaires considérées par certains auteurs comme étant des branchies rudimentaires. Sa forme générale est celle d'un disque, le centre étant marqué d'une très légère dépression, due à une moindre hauteur des cellules.

Les coupes perpendiculaires à la surface montrent que l'organe est formé, dans la partie périphérique, plus haute que le centre, d'une seule rangée de cellules prismatiques; la partie centrale,

déprimée, comporte des cellules nettement plus petites, à disposition moins régulière que celle des éléments périphériques; l'allure générale de cette partie centrale est celle d'un épithélium pseudo-stratifié au sens de l'anatomie microscopique des Vertébrés, les noyaux étant situés à des hauteurs variables.

Deux catégories cellulaires nettement distinctes forment la partie périphérique de l'organe, à savoir des cellules ciliées et des éléments que leurs caractères morphologiques généraux incitent à qualifier de sensoriels.

Les cellules ciliées, nettement majoritaires dans le bourrelet annulaire qui forme la périphérie de l'organe, mesurent en moyenne  $23\ \mu$  de haut; leurs noyaux occupent un emplacement assez proche du pôle basal et sont ovoïdes à grand axe parallèle à la hauteur des cellules; la plus grande dimension des noyaux atteint ou dépasse  $6\ \mu$ . La chromatine y est disposée en mottes assez volumineuses, écartées les unes des autres, d'où l'aspect clair sur coupes traitées par les méthodes histologiques dites générales. Les nucléoles sont petits, sphériques, difficiles à identifier après coloration topographique. Homogènes ou finement grenus, les cytoplasmes contiennent des chondriocontes assez rares, mais volumineux, disposés dans le sens de la hauteur des cellules. La limite apicale de ces éléments est bordée d'une rangée régulière de corpuscules ciliaires très nets, bien conservés par tous les fixateurs usuels. Ces corpuscules sont en relation avec une abondante ciliation, longue de  $10\ \mu$  environ. Du point de vue histochimique, il y a lieu de signaler l'absence de toute accumulation particulière de glucides ou de protides au sein des cytoplasmes, la pauvreté en acide ribonucléique cytoplasmique, allant de pair avec l'acidophilie nette après coloration par les trichromes usuels, l'absence de lipides figurés et le résultat négatif de la recherche des activités phosphomonoestérasiques alcalines.

Entre ces cellules ciliées se trouvent des éléments de même hauteur, mais beaucoup plus étroits, qui attirent l'attention dès l'examen sommaire des préparations en raison de la teinte plus sombre de leurs cytoplasmes. Dans la partie moyenne des corps cellulaires, où siègent les noyaux, le diamètre transversal de ces cellules atteint  $4\ \mu$ , alors que celui des cellules ciliées est de  $10\ \mu$  environ. Les parties basales et apicales de ces éléments sont effilées. Les noyaux sont, dans la plupart de cas, nettement plus riches en chromatine que ceux des cellules ciliées; leurs contours montrent parfois de petites indentations. La partie basale des cytoplasmes, qui apparaît homogène après fixation topographique, est douée d'une nette basophilie, d'où la teinte sombre après mise en œuvre des trichromes usuels; les ribonucléines y sont nettement plus abondantes que dans les cellules ciliées. Le chondriome est repré-

senté par de rares chondricontes, beaucoup plus fins et plus difficiles à mettre en évidence que ceux des cellules ciliées. La partie supranucléaire du corps cellulaire, encore plus grêle que la partie basale, s'insinue entre les pôles apicaux des cellules ciliées avoisinantes et se termine, à la surface de l'osphradium, par des structures de très petite taille, dont le profil évoque les bâtonnets terminaux si fréquents dans les cellules sensorielles des chémorécepteurs, mais dont l'étude détaillée nécessiterait évidemment la mise en œuvre des techniques de la cytologie infrastructurale. Mise à part la plus grande richesse en ribonucléines, les caractères histo-chimiques de ces cellules sensorielles ne diffèrent pas de ceux qui ont été décrits à propos des cellules ciliées. Il y a lieu de signaler que l'examen méthodique des préparations incite à admettre l'existence d'un prolongement basal des cellules sensorielles, mais seule l'étude après imprégnation neurofibrillaire pourrait apporter la certitude à cet égard.

La partie centrale de l'osphradium est constituée de cellules prismatiques dont la hauteur est un peu moindre que celle des éléments ciliés qui forment le bourrelet périphérique. Dans l'ensemble, la disposition des cellules centrales est moins régulière que celle des cellules ciliées et cette impression d'irrégularité est encore accrue par les différences d'emplacement des noyaux, signalées ci-dessus. De taille un peu moindre que dans le cas des cellules ciliées, les noyaux des cellules centrales ne diffèrent pas de ceux-ci par leurs caractères morphologiques généraux. Les cytoplasmes sont homogènes ou finement grenus suivant la fixation mise en œuvre; ils contiennent un chondriome fait de chondriocoques assez rares, rectilignes et disposés dans le sens de la hauteur des cellules. Le pôle apical de ces éléments ne porte aucune différenciation particulière. Il n'existe pas de différence histo-chimique entre ces éléments et les cellules ciliées du bourrelet périphérique. Aucune des méthodes mises en œuvre dans ce travail ne fait apparaître d'hétérogénéité dans la constitution cellulaire de la partie centrale de l'osphradium de *Firoloida desmaresti*. La recherche de cellules sensorielles est restée entièrement négative dans cette région, mais seules les techniques neurofibrillaires et celles de la cytologie infrastructurale pourraient apporter la certitude en la matière.

L'épithélium osphradial repose sur une membrane basale assez épaisse, homogène dans les conditions d'examen de la microscopie photonique; les affinités tinctoriales et les caractères histo-chimiques de cette membrane ne présentent aucune particularité par rapport aux autres membranes basales du corps de *Firoloida*, déjà mentionnées. La membrane basale se continue, au bord de l'organe, par celle de l'épiderme; elle se réfléchit sur l'épinièvre au niveau de deux fentes qui livrent passage aux fibres nerveuses faisant communiquer l'osphradium et le ganglion osphradial, globuleux,

situé à proximité immédiate de la membrane basale sous-osphradiale et au contact du sac rénal.

Il résulte des données qui viennent d'être exposées que l'osphradium de *Firoloida desmaresti* est pourvu des caractères morphologiques habituels de cet organe chez les Gastéropodes Prosobranches; les catégories cellulaires de la zone périphérique correspondent à ceux qui ont été retrouvés chez tous les Gastéropodes étudiés à cet égard (voir DEMAL, 1955 pour la bibliographie). Il y a lieu d'insister sur l'absence de cellules glandulaires, notamment de mucocytes, dans le revêtement épithélial de l'organe, alors que des éléments de ce type sont fréquents chez d'autres Gastéropodes, notamment chez les espèces pourvues d'un osphradium cténidiforme. L'interprétation de la région centrale est plus délicate et ne pourra être donnée de façon définitive que lorsque l'absence de cellules sensorielles aura été vérifiée au moyen des techniques à proprement parler neurohistologiques et de celles de la microscopie électronique.

### C. Statocyste

Le statocyste de *Firoloida desmaresti* est connu depuis les premières descriptions anatomiques de cet animal et sa structure, qui ne présente aucune particularité par rapport à celle de l'organe statique de *Pterotrachea*, a été soigneusement décrite à plusieurs reprises. L'excellent mémoire de TSCHACHOTIN (1908) apporte, à côté d'une revue exhaustive des publications antérieures à cette date, l'énoncé d'importants résultats personnels, anatomiques et physiologiques. C'est sur le travail qui vient d'être mentionné que reposent les descriptions de l'organe en question, qui figurent dans les Traités de Zoologie, ainsi que dans les monographies consacrées au système nerveux des Invertébrés. L'examen de mes préparations n'apporte, en ce qui concerne le statocyste, que la confirmation de la description de TSCHACHOTIN et un petit nombre de précision d'ordre histochimique.

Pair et symétrique, le statocyste de *Firoloida* est situé un peu en arrière des ganglions cérébroïdes, auxquels le relie un tractus fibreux. Il s'agit d'une formation sphérique, facile à voir par transparence et dont la taille est variable suivant celle des individus examinés. Le nerf statique, dont l'origine a été mentionnée à propos de l'énumération des troncs nerveux issus du ganglion cérébroïde, aborde l'organe par sa face médioventrale et se divise en une quinzaine de branches qui parcourent des méridiens et rejoignent la *macula statica*, située dorsalement; comme le font remarquer tous les auteurs classiques, cette position particulière est à mettre en rapport avec la posture particulière des Hétéropodes lors de

leurs déplacements. En effet, le pôle morphologiquement dorsal du statocyste est physiologiquement ventral, puisque les Hétéropodes nagent sur le dos. Le secteur de cercle qui sépare le centre de la *macula* et le point où le nerf statique aborde l'organe est d'environ 140°. Au niveau de la *macula*, les fibres terminales du nerf statique se mettent en rapport avec les cellules sensorielles.

Du point de vue de l'anatomie microscopique, la paroi du statocyste comporte une capsule, une couche discontinue de fibres nerveuses et un épithélium au sein duquel existent six types cellulaires (fig. 46 et 47).

La capsule est considérée par les auteurs classiques comme étant acellulaire; TSCHACHOTIN en souligne, à juste titre, l'aspect homogène et estime qu'il pourrait s'agir d'une structure élaborée par les cellules épithéliales du statocyste. En réalité, toutes les particularités morphologiques et tous les caractères histochimiques de cette capsule sont ceux d'une membrane basale; quant à son mode d'élaboration, il paraît difficile de retenir l'hypothèse de TSCHACHOTIN, peu conforme aux données actuellement admises en matière de genèse des membranes basales; l'exploration des préparations montre effectivement de rares noyaux conjonctifs, aplatis et riches en chromatine, donc très différents de ceux des cellules épithéliales de l'organe, qui sont appliqués contre la face externe de la membrane homogène; les caractères morphologiques de ces noyaux correspondent à ceux des rares cellules conjonctives incluses dans les tractus qui réunissent le statocyste au ganglion cérébroïde et à la paroi du corps. Il semble donc légitime d'admettre, dans l'état actuel de nos informations, que la capsule du statocyste représente une structure d'origine conjonctive et que son mode de formation ne diffère pas de celui des autres membranes basales du corps de l'animal.

La couche de fibres nerveuses, nettement individualisée par TSCHACHOTIN, est, comme le signale cet auteur, discontinue; elle est représentée par les fibres « méridiennes » mentionnées ci-dessus et par des fibres plus grêles qui les relient entre elles. Il y a lieu de signaler dès maintenant que la véritable étude neurohistologique du statocyste de *Firoloïda desmaresti* reste à faire, l'examen de mes préparations n'apportant, de ce point de vue, aucune donnée nouvelle par rapport aux travaux classiques.

L'épithélium du statocyste comporte deux régions nettement distinctes, à savoir la *macula statica*, dont l'emplacement a été décrit ci-dessus, ainsi que le reste de revêtement intérieur de l'organe; le nom d'*antimacula*, proposé par TSCHACHOTIN, est conservé ici pour désigner cette deuxième région, qui représente approximativement les deux tiers de l'épithélium.

Quatre types cellulaires existent dans la *macula statica*, à savoir la cellule centrale, les cellules de soutien péricentrales, les petites cellules sensorielles et les petites cellules de soutien.

La *cellule centrale*, volumineuse, mesure environ  $15\ \mu$  de haut, ses autres dimensions atteignent ou dépassant couramment  $15\ \mu$ . Son noyau siège à mi-hauteur du corps cellulaire; il est légèrement déplacé dans le sens latéral. Sa forme générale est celle d'un disque aplati dans le sens de la hauteur de la cellule. Le contour est généralement très régulier. La chromatine se présente, après toutes les fixations mises en œuvre en vue de ce travail, sous forme de mottes anguleuses, assez volumineuses, mais peu nombreuses, d'où l'aspect « clair » déjà signalé par TSCHACHOTIN. Comme l'a fait remarquer ce dernier auteur, le nucléole, sphérique, volumineux et homogène, est facile à reconnaître même après coloration topographique. Le pôle basal du cytoplasme contient une très petite quantité de ribonucléines, d'où sa faible basophilie; les techniques mitochondriales y montrent d'assez rares chondriocotes. La partie apicale du cytoplasme est faiblement acidophile; les techniques mitochondriales y font apparaître de rares chondriocotes courts, ainsi que des mitochondries. L'ensemble du chondriome n'est pas orienté. L'élément structural dominant de cette partie du corps cellulaire est représenté par une ciliature très nette, chacun des volumineux cils étant relié à un gros corpuscule basal. Des racines ciliaires d'une netteté toute particulière, douées d'une forte affinité pour la fuchsine basique du trichrome de Ramon y Cajal lorsque les coupes proviennent de matériel fixé par un liquide chromo-osmique relient les corpuscules ciliaires à un point situé à peu près à la même hauteur que le noyau. Cet ensemble, également décelable par l'hématoxyline au fer, a été décrit de façon précise par TSCHACHOTIN et comparé par lui à un cône à sommet intracellulaire. Les cils, fortement colorables par la fuchsine basique dans les conditions techniques qui viennent d'être définies, son peu nombreux, mais volumineux et longs.

Les *cellules de soutien péricentrales*, au nombre de quatre, entourent la cellule centrale. Ce sont des éléments dont la taille correspond en gros à celle de la cellule centrale, mais dont les autres caractères morphologiques sont très particuliers. En effet, les noyaux, sphériques, sont plus proches du pôle apical que dans le cas de la cellule centrale; les cytoplasmes ont une structure grossièrement aréolaire, de volumineuses « vacuoles » étant entourées de travées cytoplasmiques où siègent des chondriocotes très courts et des mitochondries. Conformément aux données de TSCHACHOTIN, la recherche des lipides osmiophiles donne des résultats entièrement négatifs dans les « vacuoles » qui viennent d'être mentionnées. Le pôle apical des éléments en question porte une bor-

de dure cuticulaire assez épaisse, nettement APS-positif et il n'existe pas de trace d'appareil ciliaire.

Les *petites cellules sensorielles* de la *macula* sont disposées en quatre ou cinq cercles concentriques autour de l'ensemble formé par la cellule centrale et ses quatre cellules de soutien. Leur taille est nettement moindre que celle de la cellule centrale, mais les autres caractères morphologiques sont comparables dans les deux cas; il existe, comme dans la cellule centrale, un bouquet de cils longs et épais, dont les corpuscules basaux sont très nets; les racines ciliaires dessinent un cône à sommet intracellulaire.

Entre ces petites cellules sensorielles se trouvent d'assez rares *cellules de soutien*, à noyaux ovoïdes, orientés parallèlement à la hauteur du corps cellulaire. Les cytoplasmes sont aussi vacuolisés que ceux des cellules de soutien péricentrales; le pôle apical ne porte évidemment pas de ciliature et la bordure cuticulaire est beaucoup moins nette que dans le cas des quatre cellules de soutien péricentrales.

La partie du revêtement épithélial du statocyste située en dehors de la *macula* (*antimacula* de Tschachotin) est composée de deux types cellulaires, à savoir les cellules sensorielles, ciliées et les cellules de soutien.

Les *cellules ciliées de l'antimacula* (cellules à cils en soies des auteurs classiques) sont plates et étoilées; leurs cytoplasmes tranchent sur ceux des cellules de soutien avoisinantes par une plus forte chromaticité, déjà signalée par tous les anciens auteurs. Leurs prolongements arrivent au contact de ceux des cellules sensorielles voisines; Tschachotin décrit, d'après des préparations vitales au bleu de méthylène, leur innervation par des fibres venues du nerf statique. Les noyaux des cellules en question sont basaux, ovoïdes, assez clairs, les nucléoles étant moins nets que dans le cas de la cellule centrale de la *macula*. La partie supranucléaire des cytoplasmes est basophile, cette affinité tinctoriale étant due à une certaine richesse en acide ribonucléique; la netteté de la zone cytoplasmique en question sur préparations colorées par l'hématoxyline au fer est à l'origine de l'appellation « cellules à coussinet », parfois utilisée pour désigner les cellules sensorielles de l'*antimacula*. Au-dessus de la zone basophile se trouvent des corpuscules ciliaires aussi nets que ceux des cellules sensorielles de la *macula*. Les cils qui leur correspondent sont nombreux et volumineux; leur longueur est variable suivant les régions. Il résulte du travail minutieux de Tschachotin que le maximum de cette longueur correspond aux cellules diamétralement opposées à la *macula*; à partir de ce point, la longueur des cils décroît régulièrement vers la *macula*, si bien que le statolithe est maintenu près de cette der-

nière lorsque tous les cils de l'*antimacula* sont dressés. Les racines ciliaires sont nettes, mais n'affectent pas la disposition conique décrite à propos des cellules sensorielles de la *macula*. Il y a lieu de signaler que les cytoplasmes des cellules en question prennent, après réaction à l'APS une teinte rose diffuse et qu'ils sont dépourvus de glycogène ainsi que de mucopolysaccharides acides; on ne rencontre ni accumulation particulière de protides, ni lipides figurés.

Entre ces cellules sensorielles se trouvent des cellules de soutien, plates et moins colorables qu'elles, dont les noyaux sont aplatis en galette, les limites des corps cellulaires étant difficiles à tracer avec précision. Ces cellules de soutien ne portent pas de ciliature et leur pôle apical ne montre pas la bordure cuticulaire si nette des cellules péricentrales de la *macula*. Mise à part l'absence de ribonucléines cytoplasmiques décelables dans les conditions techniques de ce travail, les caractères histochimiques des cellules de soutien ne diffèrent pas de ceux des cellules sensorielles avoisinantes.

La statolithe, dont la morphologie a été décrite avec soin par TSCHACHOTIN, est pourvu d'une cavité centrale, autour de laquelle sont disposées des lamelles concentriques plus ou moins nombreuses suivant les individus. Les constituants minéraux ont été identifiés par l'auteur russe, qui a pu y déceler du calcium, du magnésium, de l'acide phosphorique, de l'acide carbonique, des traces d'acide sulfurique. Le constituant minéral majeur est du carbonate de calcium, la forme minéralogique correspondant à la calcite. Quant au stroma organique, il s'agirait, d'après TSCHACHOTIN, de protides, solubles dans les alcalis concentrés et chimiquement proches de ceux qui constituent le cristallin de l'œil des Hétéropodes. Ces dernières notions sont à réviser en fonction des résultats que donnent les techniques histochimiques. En effet, la tétrazoréaction de Danielli et celle à l'alloxane-Schiff confirment la notion d'une accumulation de protides dans la matrice organique du statolithe, mais les méthodes de détection des glucides y donnent également des résultats positifs. La matrice organique du statolithe est fortement APS-positive, perd cette réactivité après acétylation et la recouvre entièrement après saponification des coupes acétylées; l'épreuve de la diastase du malt ne modifie pas la réactivité à l'APS. L'affinité pour le bleu alcian est nulle et la coloration au bleu de toluidine aboutit à une teinte orthochromatique; après sulfonation, la matrice organique du statolithe devient, au contraire, le siège d'une métachromotropie intense. Jointes à l'absence de toute affinité pour le mucicarmin et à l'affinité assez forte pour les laques aluminiques d'hématoxyline, ces caractères histochimiques sont signalétiques de la présence de mucopolysaccharides neutres ou de glycoprotéines au sens large du terme.

L'examen de mes préparations ne fournit aucune donnée concernant le mode d'élaboration du statolithe, question qui ne semble pas avoir été envisagée par les auteurs classiques. La sécrétion de la matrice organique par les cellules épithéliales du statocyste représente évidemment la seule interprétation possible; on est également forcé d'admettre que les composés qui assurent la minéralisation de cette matrice traversent les cellules épithéliales, mais l'étude du matériel dont je disposais n'a pas permis de saisir la moindre traduction morphologique du processus de sécrétion en question. De nouvelles recherches orientées dans ce sens seraient donc très opportunes.

La structure des cordons de soutien qui rattachent le statocyste au ganglion cérébroïde et à la paroi du corps a été précisée par TSCHACHOTIN dont je suis en mesure de confirmer entièrement la description. Le cordon médian, qui rattache l'organe au ganglion cérébroïde contient de très rares fibres musculaires lisses, ce qui explique sa contractilité, observée *in vivo* par TSCHACHOTIN. Les cordons latéraux, non contractiles, ne contiennent que des fibres collagènes et de rares cellules conjonctives, dont la morphologie ne présente rien de particulier.

Du point de vue histophysiologique, les quelques données personnelles rapportées ci-dessus n'ajoutent rien à l'interprétation classique du statocyste, interprétation étayée d'un ensemble d'expériences physiologiques indiscutables (TSCHACHOTIN, 1908; POLIMANTI, 1911; FRIEDRICH, 1932). L'exposé des protocoles expérimentaux et des résultats obtenus, résultats qui illustrent non seulement le rôle du statocyste dans l'équilibration, mais également la possibilité de réactions compensatrices mettant en jeu un mécanisme central, serait évidemment déplacé ici.

#### D. Œil

L'œil représente, selon toute probabilité, le plus étudié parmi les organes des Hétéropodes. Ses particularités par rapport à l'organe visuel des autres Gastéropodes Prosobranches sont telles que l'attention des investigateurs devait nécessairement être mise en éveil, dès les premières études anatomiques de cet organe dont l'examen est, par ailleurs, grandement facilité du fait de la transparence du corps. Aussi, les descriptions sont-elles nombreuses et détaillées; la mise au point de SIMROTH (1907) comporte un relevé exhaustif des travaux antérieurs à cette date. Il y a lieu de signaler ici les publications de KEFERSTEIN (1864/66) et de HENSEN (1876) qui, à la suite du travail princeps de GEGENBAUR (1855), décrivent l'œil de *Firoloida desmaresti*.

Le manque d'observations vitales et le fait que les techniques à proprement parler neurohistologiques n'ont pas été mises en œuvre rendent particulièrement fragmentaires mes données personnelles concernant l'appareil visuel de *Firoloida desmaresti*; des précisions d'ordre histochimique, concernant notamment les milieux réfringents de l'œil résument entièrement l'apport de ce travail à la connaissance des organes photorécepteurs de cet animal. C'est pour faciliter la compréhension que les notions histochimiques mentionnées ci-dessus sont intégrées dans une description d'ensemble dont la partie à proprement parler morphologique ne représente que la confirmation des travaux classiques.

L'œil de *Firoloida desmaresti* est, comme celui des autres Hétéropodes, entièrement isolé du tégument; très mobile, il est contenu à l'intérieur d'un sinus sanguin (capsule oculaire des auteurs classiques); une musculature très compliquée, minutieusement étudiée par HESSE (1900) chez *Pterotrachea mutica* et dont l'étude détaillée reste à faire chez *Firoloida*, le relie à la paroi du corps et en assure les mouvements. La forme générale de l'organe correspond à celle qui est bien connue chez *Pterotrachea*. Un segment antérieur, hémisphérique, se continue par un segment moyen, tronconique et un segment postérieur, aplati en carène dans le sens dorso-ventral. C'est à la partie postérieure de ce dernier segment qu'émergent les fibres du nerf optique, se rendant au lobe optique, dont le développement important chez tous les Hétéropodes est bien connu (voir à ce sujet HANSTRÖM, 1928; BULLOCK et HORRIDGE, 1965).

Conformément aux descriptions classiques, la paroi oculaire comporte deux couches, dont l'externe est conjonctive, l'interne étant épithéliale. La couche conjonctive est de la plus extrême minceur au niveau du segment antérieur, où elle est faite de cellules très plates, à noyaux largement écartés les uns des autres et difficiles à apercevoir; dans les parties correspondant au segment postérieur, son épaisseur augmente notablement et des fibres collagènes se trouvent mêlées aux cellules conjonctives, dont la disposition est moins régulière qu'au niveau des autres segments. Les structures fibreuses dominent dans la carène qui marque le pôle postérieur de l'œil; elles entourent les fibres du nerf optique et les petits amas de cellules nerveuses situés sur le trajet de celles-ci.

La paroi épithéliale, engainée par cette couche conjonctive, offre à considérer trois régions nettement distinctes, à savoir le segment cornéen, la couche pigmentaire et la rétine.

Le segment cornéen est fait de cellules dont la hauteur augmente considérablement depuis la jonction avec la couche pigmentaire jusqu'aux régions centrales de la cornée, où elle atteint son

maximum. La forme générale des cellules qui composent ce segment de la paroi épithéliale est prismatique dans les zones périphériques; elle devient très rapidement conique, les sommets des cônes étant tournés vers le cristallin. Pourvues de noyaux très denses, ovoïdes ou aplatis et toujours basaux, c'est-à-dire proches de l'enveloppe conjonctive et éloignés de la cavité centrale de l'œil, ces cellules ont des cytoplasmes granuleux, dont les caractères morphologiques varient notablement en fonction de l'emplacement par rapport à l'axe optique de l'œil. En effet, les cellules des zones périphériques comportent des cytoplasmes entièrement remplis de grains de sécrétion très nombreux, doués d'une forte affinité pour les laques aluminiques d'hématoxyline, basophiles après fixation chromosomique et APS-positifs, mais dépourvus de toute affinité pour le bleu alcian et ne donnant pas la réaction métachromatique. Dans les régions proches du centre de la cornée, les grains de sécrétion, qui conservent l'ensemble de leurs affinités tinctoriales et caractères histochimiques, sont beaucoup plus clairsemés; au centre même, les cytoplasmes paraissent vides et seule l'exploration méthodique des préparations avec des combinaisons optiques puissantes fait apparaître de très rares grains doués des mêmes caractères que ceux des zones périphériques.

Les caractères histochimiques du produit de sécrétion des cellules cornéennes correspondent en gros à ceux du cristallin. Cette dernière structure (lentille des auteurs allemands et anglo-saxons) est une sphère assez volumineuse, séparée de l'épithélium cornéen par un espace pré-lenticulaire dont la réalité est attestée par les observations vitales de HESSE (1900). Les coupes montrent une stratification concentrique; acellulaire, le cristallin représente, comme l'a affirmé HESSE, un produit de sécrétion. Les données histochimiques en illustrent l'hétérogénéité. En effet, la tétrazoréaction de Danielli et celle à l'alloxane-Schiff confèrent à l'ensemble du cristallin une teinte assez intense et diffuse, seule une coque périphérique restant incolore; la réactivité à l'APS est diffuse et globale; seule la couche périphérique, qui ne semble pas contenir d'accumulation particulière de protides, prend le bleu alcian, se montre métachromotrope et se colore par le mucicarmin de Mayer. L'interprétation consistant à rattacher les caractères de la coque périphérique à la présence de mucopolysaccharides acides, alors que le reste du cristallin semble être riche en glycoprotéines au sens large du terme souligne une différence du cristallin par rapport au statolithe, dont la matrice organique ne contient pas de mucopolysaccharides acides.

La partie moyenne, tronconique de l'œil est entourée d'un épithélium qualifié, depuis HESSE (1900), de pigmentaire; ce terme est justifié par la présence, au pôle apical des cellules, de grains d'un pigment brun ou noir qui a tous les caractères histochimiques

des mélanines. C'est entre les cellules de cet épithélium que se trouvent des cellules nerveuses uni- et multipolaires, ainsi que de volumineuses cellules à noyaux clairs et basaux, le pôle apical portant une différenciation en forme de bâtonnet (cellules visuelles accessoires de HESSE); les cellules de ce type sont groupées dans les zones qui font face aux solutions de continuité dorsale et ventrale (fenêtres) de la couche de pigment mélanique. L'emplacement de ces solutions de continuité ne montre aucune différence notable par rapport à *Pterotrachea mutica* et *coronata*, espèces soigneusement étudiées par HESSE. L'exploration de cette partie de l'épithélium oculaire de *Firoloida* ne m'a pas permis de retrouver une autre catégorie cellulaire, bien décrite chez *Pterotrachea coronata* (GRENACHER, 1896; HESSE, 1900), mais absente chez *Pt. mutica*, à savoir les cellules costales, caractérisées par une volumineuse inclusion réfringente.

La hauteur des cellules épithéliales de la couche pigmentaire augmente progressivement dans la moitié postérieure de l'œil; de 5  $\mu$  environ dans les zones proches de la cornée, elle passe à 15, voire 20  $\mu$ . Ces cellules prismatiques présentent, après coloration topographique, un état de vacuolisation marquée du pôle apical, le contenu de ces « vacuoles » étant cyanophile. Le produit de sécrétion en question est APS-positif, doué d'une faible affinité pour le bleu alcian et dépourvu de métachromotropie résistant à la différenciation par l'éthonal. Ces caractères histochimiques sont identiques à ceux du corps vitré, qui remplit la partie rétrolenticulaire du globe oculaire et dont l'élaboration est probablement due à l'activité sécrétrice des cellules qui viennent d'être mentionnées. Au pôle postérieur de la cavité oculaire, le corps vitré est séparé de la rétine par une « limitante » acellulaire et hyaline, simple condensation douée des mêmes affinités tinctoriales et caractères histochimiques que le reste du corps vitré, mais plus dense que lui.

Les cellules rétinienne de *Firoloida desmaresti* ne présentent pas de particularité morphologique par rapport à celles de *Pterotrachea coronata* et *mutica*, magistralement décrites par GRENACHER (1892) et par HESSE (1900). Disposées dans le fond de la cavité oculaire, déprimée en carène, elles sont intercalées en rangées parallèles entre les cellules épithéliales qui tapissent la gouttière que dessine, en raison de l'aplatissement du pôle postérieur de l'œil, le revêtement épithélial interne. Le nombre de ces rangées est de cinq chez *Pterotrachea mutica*, de six chez *Pterotrachea coronata*. Chez *Firoloida*, le dénombrement sur coupes montre trois rangées dorsales et deux rangées ventrales. Chaque cellule rétinienne comporte un corps, allant depuis la membrane basale jusqu'à la hauteur de la limitante très fine que dessine le bord cuticulaire des cellules épithéliales pigmentées, un prolongement qui dépasse ce niveau (socle des auteurs classiques) et une diffé-

renciation apicale faite, comme l'ont montré GRENACHER et HESSE, d'une série de disques empilés. Ce prolongement apical, incurvé de manière à se trouver dans l'axe optique de l'œil, correspondrait, d'après HESSE, au rhabdome des ommatidies d'Arthropodes. Il va de soi que son étude au moyen des techniques de la cytologie infra-structurale serait des plus opportunes. Du point de vue histochimique il y a lieu de signaler que les cellules rétiniennes sont assez pauvres en ribonucléines; seule la partie basale des cytoplasmes, comprise entre la membrane basale et le volumineux noyau situé au tiers inférieur du corps cellulaire, en contient une petite quantité. Les produits APS-positifs sont également assez rares; cette réaction confère à l'ensemble des cellules rétiniennes une teinte rose assez pâle, qui ne traduit pas la présence de glycogène; la recherche des mucopolysaccharides acides donne des résultats entièrement négatifs. Le prolongement en bâtonnet est nettement APS-positif et donne la réaction à l'alloxane-Schiff ainsi que la tétrazoréaction de Danielli; il contient une quantité modérée de protides sulfhydrilés. Comme les cellules épithéliales qui tapissent le segment moyen de l'œil, les cellules rétiniennes contiennent un pigment doué de tous les caractères histochimiques des mélanines et disposé en grains; ces derniers sont étroitement localisés au « socle » et à la base de bâtonnets. La recherche des lipides figurés donne des résultats entièrement négatifs.

L'examen histologique sommaire de l'œil de *Firoloida desmaresti* ne montre, en somme, aucune différence essentielle par rapport à *Pterotrachea*; de ce fait, toutes les déductions concernant le mécanisme de la vision des Hétéropodes en général sont applicables à l'espèce étudiée ici. Il va de soi que l'exposé de la conception formulée par HESSE (1900) et développée par HESS et GEWERZHAGEN (1914) sortirait du cadre de ce travail.

#### VIII. — APPAREIL GÉNITAL MÂLE

L'appareil génital mâle de *Firoloida desmaresti* ne semble pas avoir été étudié par les auteurs classiques et les seules données qui se dégagent des travaux anciens concernent la morphologie de l'organe copulateur (HUXLEY, 1853) et la présence de caractères sexuels secondaires, à savoir la ventouse et les tentacules. Même les données bibliographiques concernant les autres Hétéropodes ne sont pas très nombreuses. Mis à part le mémoire princeps de GEGENBAUR (1855), seules les voies génitales de *Pterotrachea* semblent avoir été étudiées au moyen des techniques histologiques (LEUCKART, 1855; KRASUCKI, 1911; REUPSCH, 1912). Ce n'est que très récemment que cette lacune de nos informations a été com-

blée grâce à une étude comparée de l'appareil génital mâle des Hétéropodes, portant sur des représentants des trois familles qui composent la tribu (GABE, 1965c). *Firoloida desmaresti* fait partie des espèces étudiées dans le travail qui vient d'être cité et il suffirait peut-être d'y renvoyer, mais il paraît néanmoins opportun, afin de ne pas rompre l'unité de la description, d'exposer succinctement les principales données relatives aux organes génitaux mâles de l'espèce étudiée ici.

Du point de vue anatomique, l'appareil génital mâle de *Firoloida* comporte les mêmes segments que chez les autres Hétéropodes à savoir le testicule, le canal déférent, la vésicule séminale et le segment prostatique, situés à l'intérieur du *nucleus*, ainsi que la gouttière ciliée et l'appareil copulateur, placés sur le flanc droit de l'animal.

Contrairement à ce qui se passe chez les espèces de *Pterotrachea* examinées de ce point de vue, le testicule de *Firoloida desmaresti* occupe, au sein de la masse viscérale, un emplacement aboral. Il siège dans la partie dorsale et postérieure du *nucleus*, en s'étendant depuis un plan correspondant approximativement aux orifices d'abouchement de la glande digestive jusqu'à proximité de l'anus. Les tubes séminifères qui composent l'organe ne sont pas nombreux; chez les plus grands parmi les mâles examinés en vue de ce travail, leur nombre n'atteint pas la dizaine. L'extrémité borgne des tubes en question est effilée, les extrémités terminales des différents tubes s'unissant pour former le canal déférent; cette extrémité distale de chaque tube montre également une certaine réduction du diamètre.

Les caractères histologiques des tubes séminifères sont très proches de ceux qui ont été minutieusement décrits chez *Pterotrachea* par REUPSCH (fig. 50 à 54). Chaque tube est entouré d'une membrane basale dont les affinités tinctoriales et caractères histo-chimiques ne présentent rien de particulier; contre cette membrane sont appliquées, du côté externe, de rares cellules conjonctives à noyaux très petits et denses, les cytoplasmes étant difficiles à délimiter. A l'intérieur de cette membrane, homogène dans les conditions techniques de la microscopie photonique, se trouve la classique masse basale du testicule de tous les Gastéropodes Proso-branches, c'est-à-dire une masse cytoplasmique assez plate, dont la nature syncytiale est admise par certains auteurs, alors que d'autres estiment y avoir mis en évidence des limites cellulaires. Au sein de cette masse cytoplasmique se trouvent des noyaux volumineux, aplatis dans le sens du rayon des tubes, pourvus de grosses mottes de chromatine, écartées les unes des autres, ainsi que de volumineux nucléoles. Les cytoplasmes contiennent un chondriome fait de chondriocotes courts et de mitochondries, l'ensemble n'étant

pas orienté, si bien que même les techniques mitochondriales ne facilitent pas le tracé de limites cellulaires. Parmi les particularités histochimiques il y a lieu de signaler la présence de rares inclusions lipidiques, osmiophiles, celle d'une petite quantité de glycogène et d'inclusions glycoprotidiques assez peu abondantes. Contrairement à d'autres Hétéropodes, les cytoplasmes de la masse basale du testicule de *Firoloida* ne contiennent ni lipufuscines ni mélanines.

La masse basale sert de support aux cellules de la lignée séminale dont l'étude cytologique reste à faire, puisque l'ensemble du matériel dont je disposais a été fixé immédiatement après la capture, d'où l'impossibilité de l'examen sur frottis, temps nécessaire lors de l'étude de la spermatogenèse de tout Gastéropode. Il y a juste lieu de signaler que les spermatogonies contiennent une certaine quantité de ribonucléines cytoplasmiques, l'abondance de ces composés diminuant notablement au cours de la spermatogenèse. L'acroosome est faiblement APS-positif. La morphologie des spermatozoïdes ne présente aucune particularité par rapport à la description de REUPSCH, donnée d'après l'étude de deux espèces de *Pterotrachea*.

Le problème de la spermatogenèse atypique des Hétéropodes ne saurait être abordé ici; les principaux éléments du débat ont été exposés dans un travail précédent (GABE, 1965c). Il y a juste lieu de rappeler que l'examen des coupes de testicule de *Firoloida* montre, comme chez tous les autres Hétéropodes étudiés de ce point de vue, des corps résiduels hyperpyrènes et des microspermatides oligopyrènes signalétiques d'une spermatogenèse atypique se rapprochant de celle qui a été décrite par ANKEL (1924, 1933) chez *Bythinia tentaculata*. *Firoloida desmaresti* semble, au contraire,

---

PLANCHE VIII. — Appareil génital mâle

FIG. 50. — Testicule d'un mâle en pleine spermatogenèse. Bouin, trichrome de Ramon y Cajal, 375 diamètres. Remarquer les différents stades de la spermatogenèse et l'abondance des mitoses.

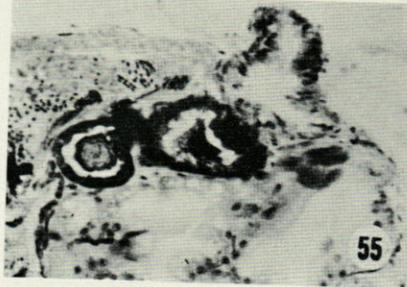
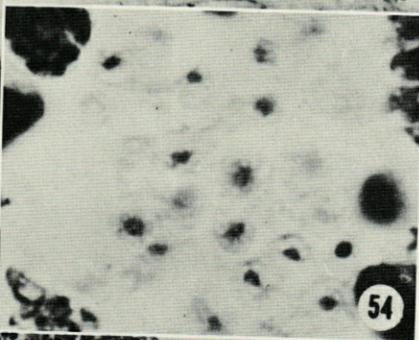
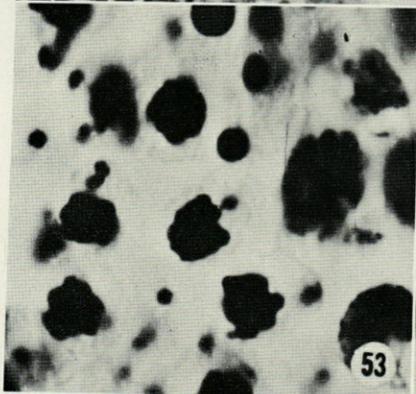
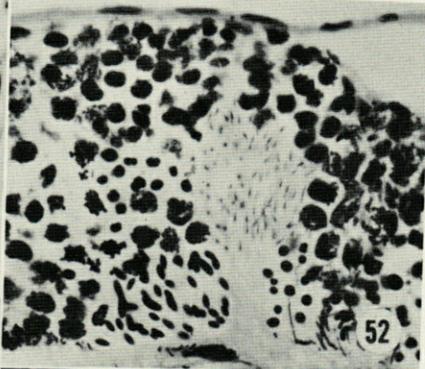
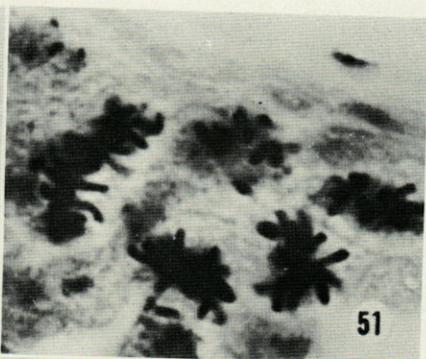
FIG. 51. — Détail de la même préparation. 1 500 diamètres.

FIG. 52. — Testicule d'un animal en pleine spermatogenèse. Bouin, Azan, 375 diamètres. Remarquer les corps résiduels et les microspermatides oligopyrènes.

FIG. 53 et 54. — Détails de la même préparation. 1 500 diamètres.

FIG. 55. — Vésicule séminale (centre de la figure) et début de la gouttière ciliée (partie supérieure du cliché) d'un mâle en pleine spermatogenèse. Bouin, Azan, 150 diamètres. Remarquer la mélanisation de l'épithélium de la vésicule séminale, les spermatozoïdes dans la lumière et la hauteur des cellules de la partie initiale de la gouttière ciliée.

FIG. 56. — Détail d'une coupe transversale du *nucleus* d'un animal en pleine spermatogenèse, faisant apparaître le testicule et la vésicule séminale (bord gauche du cliché), le segment prostatique coupé transversalement (bord inférieur) et l'excroissance glandulaire de l'appareil copulateur (partie droite du cliché). Même technique et même grossissement que fig. 55.





être dépourvue de spermatides oligopyrènes de grande taille comparables à celles qui existent chez *Carinaria lamarcki* (TUZET, 1936; GABE, 1965c).

Le canal déférent prend naissance, par confluence des tubes testiculaires, dans la région centrale du *nucleus*. Sa membrane basale est en tous points comparable à celle des tubes en question. L'épithélium qui borde une lumière relativement étroite (30 à 35  $\mu$  de diamètre) est composé de cellules cubiques, hautes de 10  $\mu$  en moyenne et pourvues de noyaux centraux, sphériques ou ovoïdes, assez pauvres en chromatine. Les cytoplasmes, homogènes ou finement grenus, contiennent un chondriome fait de chondriocotes très courts et fins, ainsi que de rares mitochondries. A peu près dépourvus de ribonucléines histochimiquement décelables, ces cytoplasmes contiennent une petite quantité de glycogène. Le pôle apical des cellules porte une ciliature assez courte. Le conduit dont les caractères histologiques viennent d'être définis décrit deux circonvolutions avant qu'apparaissent les modifications de structure qui annoncent le segment suivant des voies génitales, à savoir l'augmentation du diamètre intérieur et de la hauteur des cellules ainsi que la présence, dans celles-ci, de grains de mélanine. Il y a lieu de préciser que le canal déférent ne contient, chez aucun des mâles de *Firoloida desmaresti* examinés en vue de ce travail, la moindre accumulation de spermatozoïdes; cette particularité, commune à *Firoloida* et aux autres Hétéropodes étudiés, incite à admettre qu'il s'agit d'un segment à transit rapide, où le sperme ne stagne pas.

La vésicule séminale (fig. 55) est facile à distinguer du canal déférent auquel elle fait suite; son calibre est nettement plus grand (75 à 90  $\mu$  de diamètre), ses cellules sont plus hautes et contiennent toutes des grains de mélanine, localisés surtout dans les régions apicales des cytoplasmes. Les autres caractères morphologiques des cellules épithéliales correspondent à ceux qui ont été décrits à propos du canal déférent, à ceci près qu'il n'existe pas de ciliature apicale. La lumière de la vésicule séminale est occupée, chez tous les mâles fixés au moment de la période de reproduction, par de très nombreux spermatozoïdes, souvent groupés en paquets. Comme chez les autres Hétéropodes, il n'existe aucune traduction morphologique d'une phagocytose de spermatozoïdes par les cellules de l'épithélium. Nettement plus courte que celle de *Pterotrachea mutica* et *coronata*, la vésicule séminale de *Firoloida desmaresti* ne décrit, au sein du *nucleus*, que deux tours de spire assez serrés avant de se continuer par le segment suivant des voies génitales mâles; la transition est marquée par un très court passage rétréci.

Le segment prostatique (fig. 56), nettement moins développée que celui de *Pterotrachea*, forme un tube pelotonné sur lui-même,

qui décrit deux ou trois tours de spire à l'intérieur du *nucleus*, en se rapprochant du flanc droit de l'animal. Comme chez les autres Hétéropodes, son diamètre extérieur est égal ou légèrement inférieur à celui de la vésicule séminale, mais la lumière est beaucoup plus réduite, du fait de la hauteur des cellules épithéliales, qui dépasse souvent 70  $\mu$ . Deux types cellulaires concourent à former cet épithélium. Certaines cellules sont prismatiques, pourvues de noyaux ovoïdes, situés au tiers basal du corps cellulaire et surmontant une zone cytoplasmique fortement basophile, striée dans le sens de la hauteur, riche en chondriocontes assez longs qui remontent latéralement par rapport aux noyaux. Au pôle apical de ceux-ci se trouve une région cytoplasmique claire, image « négative » d'une « zone de Golgi ». Toute la partie apicale des cytoplasmes est remplie de grains de sécrétion fortement acidophiles, APS-positifs, mais dépourvus de mucopolysaccharides acides. Le pôle apical lui-même ne porte, comme chez les autres Hétéropodes, aucune différenciation particulière. Entre ces cellules prismatiques siègent des cellules coniques à sommet tourné vers la membrane basale, les noyaux étant proches de la partie apicale, élargie du corps cellulaire. Ces noyaux sont fusiformes, pauvres en chromatine, les nucléoles étant très petits. Les cytoplasmes, pauvres en ribonucléines, ne contiennent que de rares chondriocontes courts, non orientés et ne sont le siège d'aucune accumulation particulière de glucides ou de protéides décelables par les méthodes utilisées ici. On y rencontre d'assez rares grains de mélanine. Le pôle apical est doublé d'une rangée de corpuscules ciliaires dont part une ciliature assez longue.

C'est le segment des voies génitales dont les caractères histologiques viennent d'être sommairement évoqués qui s'ouvre sur le flanc droit du corps de l'animal, à la hauteur du ganglion intestinal, pour se continuer par la gouttière ciliée. A la vérité, le passage de la prostate à cette gouttière est progressif du point de vue de la constitution cellulaire de l'épithélium, puisque des cellules prismatiques dépourvues de grains de sécrétion acidophiles et riches en mucopolysaccharides acides apparaissent entre les cellules caractéristiques de la prostate avant l'ouverture à la surface du corps.

La *gouttière ciliée* (fig. 56) accomplit, à la surface du corps, un trajet dorso-ventral proche de la verticale et assez court; elle rejoint l'appareil copulateur. Sa partie initiale est composée de mucocytes et de cellules ciliées, coniques à sommet tourné vers la membrane basale, si bien que l'aspect de l'épithélium rappelle, à certains égards, celui du segment prostatique. Mais la hauteur des cellules diminue très rapidement, l'abondance des mucocytes décroît et les cellules ciliées prennent une forme prismatique; ce sont elles qui forment la majeure partie de l'épithélium de la gouttière ciliée dans la partie proche de l'appareil copulateur.

L'appareil copulateur (fig. 57 à 61) des Hétéropodes présente une complexité anatomique que l'on ne rencontre pas chez les autres Gastéropodes Prosobranches et qui rend très difficile son interprétation histophysologique. Comme je l'ai signalé dans un travail précédent (GABE, 1965c), l'étude histologique impose le retour à la conception classique et le rejet des hypothèses formulées, à l'occasion de recherches portant sur *Pterotrachea*, par REUPSCH (1912). Seule la morphologie externe de cet organe semble avoir été étudiée chez *Firoloida*; des descriptions en figurent dans la plupart des publications d'orientation faunistique. Les données histologiques classiques se résument à quelques remarques formulées incidemment par LEUCKART (1853) et par GEGENBAUR (1855).

Du point de vue anatomique, l'appareil copulateur de *Firoloida desmaresti* comporte, comme celui des autres Hétéropodes, un sac basal porteur d'une excroissance glandulaire, ainsi que deux appendices dont l'un représente, pour les auteurs classiques, le pénis. L'autre est désigné sous le nom de *flagellum* et sa signification fonctionnelle reste à élucider.

Le *sac basal* représente une saillie de la paroi du corps et on y retrouve toutes les couches de celle-ci; l'épithélium ne présente, en dehors de l'excroissance glandulaire, aucune différenciation particulière et les couches sous-jacentes ne se signalent à l'attention par aucun caractère spécial. La lumière de ce sac contient la partie proximale, invaginée du *flagellum*; elle est parcourue par quelques tractus conjonctifs et communique librement avec la cavité générale du corps et avec la lumière de l'excroissance glandulaire, qui n'en est qu'une dépendance.

L'*excroissance glandulaire*, dont la paroi ne diffère de celle du sac basal que par les caractères de l'épithélium, porte deux franges dont l'une, orale, est tapissée de cellules hautes de 20  $\mu$  en moyenne, à noyaux basaux et à cytoplasmes riches en un produit de sécrétion acidophile, APS-positif et dépourvu de mucopolysaccharides acides, mais contenant des protides, dont la nature glycoprotidique est donc probable; l'autre frange, aborale, porte des cellules légèrement plus hautes, à noyaux également basaux, les cytoplasmes étant littéralement remplis d'un produit de sécrétion doué de tous les caractères histochimiques des mucopolysaccharides acides. Entre ces mucocytes se trouvent, par places, des cellules dont les caractères morphologiques correspondent à tous égards à ceux des éléments qui recouvrent la frange orale de l'excroissance glandulaire.

La forme générale du *pénis* est celle d'une languette dont les bords peuvent s'enrouler en gouttière. La face convexe est revêtue d'un épithélium dont les caractères histologiques ne diffèrent de ceux de l'épiderme banal que par la plus grande hauteur des cel-

lules. Toute la face concave porte un épithélium cilié et des différences de hauteur des cellules indiquent clairement la continuation, sur cette face concave, de la gouttière ciliée. Les couches sous-jacentes de la paroi correspondent point par point à celles du sac basal.

Le *flagellum* diffère de celui des autres Hétéropodes par sa forme globuleuse, mais ses constituants sont les mêmes que chez les autres espèces étudiées de ce point de vue. La partie basale, invaginée à l'intérieur du sac basal, est notablement plus courte que chez les autres Hétéropodes et peut même se trouver entièrement hors de ce sac chez les animaux fixés en extension. L'extrémité distale est effilée en pointe. La lumière de l'organe a la forme d'une poire à pointe distale; elle est tapissée, dans les deux tiers basaux, d'un épithélium plat, les cellules contenant une très petite quantité de mélanine; dans le tiers distal, cet épithélium fait place à des cellules glandulaires assez hautes (15 à 20  $\mu$ . de grand diamètre), pourvues de noyaux basaux et de cytoplasmes riches en un produit de sécrétion granuleux, acidophile et APS-positif, mais dépourvu de mucopolysaccharides acides et assez riche en amino-acides aromatiques. Les cellules glandulaires se continuent, dans le collet assez court qui relie la lumière du flagellum au milieu extérieur, par des cellules cubiques comparables, à la hauteur près, à celles de l'épiderme.

Autour de cet épithélium se trouve une musculature, doublée extérieurement d'une couche glandulaire très particulière. Il s'agit de rosettes composées de cellules pyramidales ou coniques, à sommet dirigé vers la lumière centrale. Leurs noyaux sont volumineux, situés près de la base, à la périphérie des rosettes. Une zone cytoplasmique douée de tous les caractères cytologiques et histo-

---

PLANCHE IX. — Appareil génital mâle

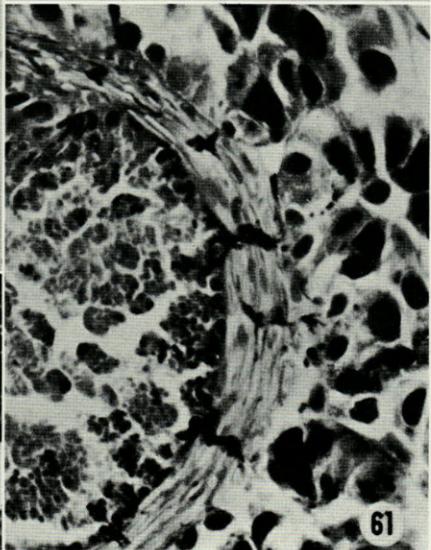
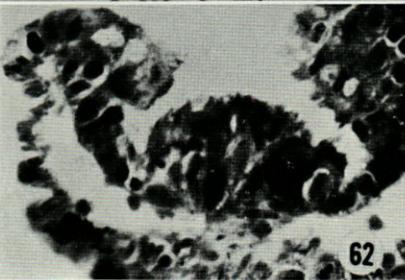
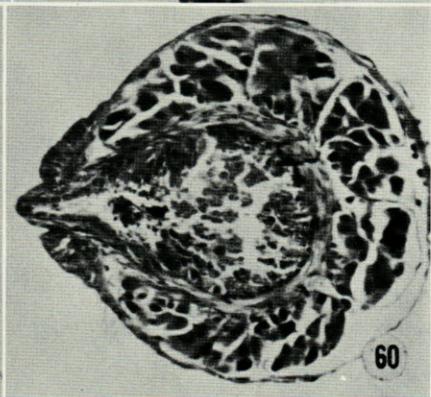
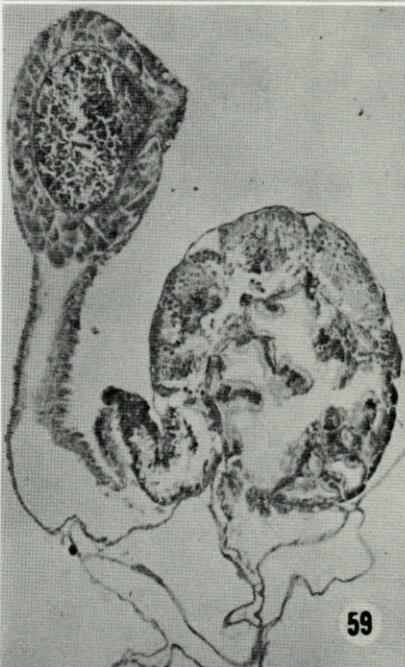
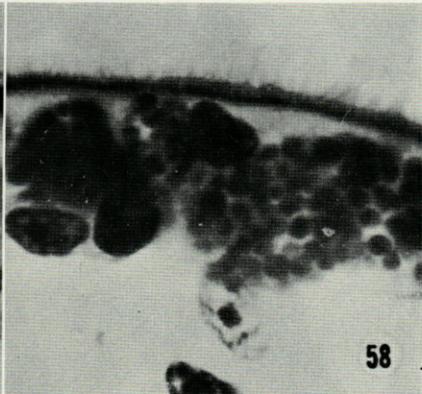
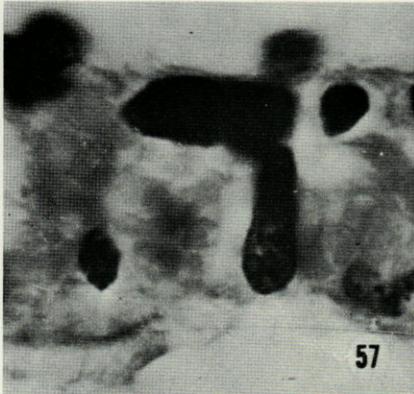
FIG. 57 et 58. — Versants « muqueux » (fig. 57) et « séreux » (fig. 58) de l'excroissance glandulaire du sac basal de l'appareil copulateur. Bouin, Azan, 1500 diamètres. Remarquer les flaques cyanophiles (en bleu sur la préparation) des cellules « muqueuses » et les grains de sécrétion des cellules « séreuses ».

FIG. 59. — Coupe transversale du *nucleus*, intéressant le testicule et la glande digestive (à droite), l'excroissance glandulaire de l'appareil copulateur (au centre) et le flagellum (à gauche). Duboscq, trichrome en un temps.

FIG. 60. — Flagellum en coupe sagittale. Bouin, hématoxyline ferrique, 150 diamètres. Remarquer la lumière, remplie d'un produit de sécrétion granuleux, la couche musculature qui double d'épithélium et les rosettes glandulaires.

FIG. 61. — Détail de la même préparation, 400 diamètres. Remarquer les prolongements des cellules glandulaires et le cheminement du produit de sécrétion vers la lumière de l'organe.

FIG. 62. — Coupe transversale du pénis. Bouin, hémalum-picro-indigocarmin, 375 diamètres. Remarquer la gouttière de la face concave.





miques de l'ergastoplasme les entoure. Dans le cytoplasme supranucléaire on rencontre, en plus ou moins grande abondance, des grains de sécrétion sphériques, bien individualisés, fortement acidophiles et sidérophiles, APS-positifs et dépourvus de mucopolysaccharides acides, mais très riches en amino-acides aromatiques et en protides sulfhydrilés. Ces grains de sécrétion cheminent dans les prolongements cellulaires qui partent des sommets des cônes que représentent les corps cellulaires et qui traversent les interstices de la musculature ainsi que des pores que ménagent, entre elles, les cellules de l'épithélium qui tapisse la lumière du flagellum. Très facile à mettre en évidence tout le long de ce trajet, le produit de sécrétion s'accumule dans des renflements en massue, saillants dans la lumière du flagellum, qui terminent les prolongements des cellules glandulaires. Le mode d'extrusion du produit de sécrétion n'a pas pu être précisé, mais la réalité de cette extrusion est surabondamment illustrée par la présence, dans la lumière du flagellum de tous les individus ayant atteint la maturité sexuelle, d'une quantité plus ou moins grande et souvent considérable d'un produit doué des mêmes caractères morphologiques et histo-chimiques que les grains intracellulaires. La couche glandulaire qui vient d'être décrite est recouverte d'une paroi musculo-conjonctive qui ne présente rien de particulier par rapport à celle du sac basal. L'ouverture distale de cet appendice est étirée en pointe, alors qu'elle se situe, chez les autres Hétéropodes, au centre d'une surface plane et circulaire. Autour d'elle, l'épithélium tégumentaire banal est remplacé par un bourrelet de cellules glandulaires, prismatiques, moins hautes que celles de l'excroissance glandulaire du sac basal, mais doués des mêmes caractères histologiques qu'elles; des cellules à inclusions glycoprotidiques et des mucocytes se trouvent ainsi mélangés sans ordre apparent.

Parmi les caractères sexuels secondaires du mâle de *Firoloida desmaresti*, les tentacules ont été décrits à propos du tégument. La ventouse que porte le bord oral de la nageoire est connue depuis les premières descriptions des systématiciens, mais seul un travail très succinct de LEUCKART (1853) fournit quelques précisions relatives à sa structure, précisions obtenues avec les moyens de l'époque.

Il s'agit d'une formation dont le diamètre n'excède guère 250  $\mu$  et dont la face convexe est tapissée d'épithélium banal, comparable à celui de la nageoire. Quand à la face concave, l'examen des préparations fait apparaître des différences importantes par rapport à la ventouse de *Pterotrachea coronata* et *mutica*, espèces étudiées par REUPSCH (1912). En effet, ce dernier auteur signale que le bord de la ventouse est recouvert, chez les deux espèces de *Pterotrachea*, d'un épithélium prismatique haut, fait avant tout

de mucocytes. La hauteur de ces cellules diminue vers le centre de la face concave, si bien que le fond est de nouveau recouvert de cellules pavimenteuses comparables à celles du tégument. Il en est tout autrement chez *Firoloida*. La face concave de la ventouse, nettement plus évasée que chez *Pterotrachea*, est entièrement recouverte d'un épithélium prismatique, composé de trois catégories cellulaires. Certaines cellules, hautes de 20  $\mu$  environ, sont pourvues de noyaux ovoïdes, centraux, disposés dans le sens de la hauteur des cellules, assez clairs et dotés de nucléoles de petite taille. Les cytoplasmes de ces éléments sont finement grenus, le bord apical étant souligné d'une rangée de corpuscules ciliaires, en rapport avec une ciliature assez dense, mais courte, la longueur des cils ne dépassant pas 4 à 5  $\mu$ . D'autres cellules, de hauteur comparable à celle des précédentes, mais nettement plus larges, sont pourvues de noyaux basaux, ovoïdes à grand axe parallèle à la surface épithéliale, toute la partie supra-nucléaire du corps cellulaire étant remplie de grains sphériques ou ovoïdes, fortement acidophiles, APS-positifs, ne donnant aucune des réactions histo-chimiques des mucopolysaccharides acides. D'autres cellules enfin, de forme générale comparable à celle des éléments à grains acidophiles, ont des noyaux basaux, aplatis en galette et très denses, la partie supra-nucléaire des corps cellulaires étant remplie d'une volumineuse flaque d'un produit doué de tous les caractères histo-chimiques des mucopolysaccharides acides. Les deux catégories de cellules glandulaires ne portent pas de ciliature. La répartition, entre les cellules ciliées qui forment la majeure partie du revêtement de la face concave de la ventouse, des deux catégories de cellules glandulaires ne semble obéir à aucune règle définie, des mucocytes et des cellules à grains acidophiles peuvent siéger en n'importe quel point de la face concave de l'organe.

L'épithélium dont les caractères histologiques viennent d'être décrits repose sur une membrane basale assez mince. Dans l'axe de la ventouse se trouvent d'assez rares fibres musculaires lisses, dont certaines sont disposées dans le sens radiaire, d'autres rejoignant la musculature de la nageoire.

*L'interprétation histophysiologique* des différents segments de l'appareil génital mâle des Hétéropodes en général et de *Firoloida desmaresti* en particulier a été discutée dans le travail déjà mentionné à plusieurs reprises (GABE, 1965c); seules les notions essentielles sont à reprendre ici.

Le fonctionnement du testicule de *Firoloida desmaresti* ne pose aucun problème particulier à cette espèce; l'existence d'une relation très nette entre l'état des cellules neurosécrétrices du ganglion cérébroïde et le déroulement de la spermatogenèse a été mentionnée à propos de l'étude du système nerveux; une relation de même

type existe d'ailleurs dans le cas de la gonade femelle. Quant à la spermatogenèse atypique, sa réalité paraît indiscutable et sa similitude avec celle de *Bythinia tentaculata* mérite d'être soulignée.

Les données mentionnées ci-dessus doivent inciter à considérer le canal déférent comme étant une région à transit rapide, où le sperme ne s'accumule pas, alors que la vésicule séminale sert, de toute évidence, de réservoir à spermatozoïdes. Les seules données histologiques ne permettent pas de formuler un avis quant à la signification fonctionnelle de la prostate et la même incertitude existe dans le cas des autres Hétéropodes. Il est possible que les produits de sécrétion de ce segment des voies génitales mâles jouent un rôle dans la nutrition des spermatozoïdes, mais il se peut également que ces produits ne se trouvent mélangés aux spermatozoïdes qu'au moment même de l'accouplement. Le rôle mécanique de la gouttière ciliée est trop clair pour qu'il y ait lieu de s'étendre à ce sujet.

Quant au fonctionnement de l'appareil copulateur, des arguments tirés de l'anatomie comparée et de l'histologie incitent à considérer l'appendice musculéux, recouvert, sur l'une de ses faces, d'un épithélium cilié, comme étant le véritable pénis; cette interprétation, conforme à la conception classique et contraire à celle de REUPSCH (1912) est valable pour l'ensemble des Hétéropodes et a été discutée plus longuement dans un travail précédent (GABE, 1965c). Le rôle du flagellum et des franges glandulaires que porte le sac basal est impossible à préciser à la seule lumière des données histologiques, en l'absence de toute description de l'accouplement des Hétéropodes, acte dont l'observation directe se heurte évidemment à de grandes difficultés techniques. Il en est de même du rôle de la ventouse; la structure de cette dernière incite à en faire un organe de préhension ou d'adhérence de l'animal à un objet voisin, mais seule l'observation directe pourrait confirmer cette interprétation.

#### IX. — APPAREIL GÉNITAL FEMELLE

Les données bibliographiques concernant l'appareil génital femelle de *Firoloida desmaresti* sont des plus sommaires. HUXLEY (1853) signale succinctement l'emplacement de l'ovaire; GEGENBAUR (1855) ne fournit aucune précision concernant l'anatomie des organes reproducteurs femelles, mais mentionne sommairement le cordon ovigère. Les figures qui accompagnent les travaux d'orientation faunistique font apparaître la place aborale de l'ovaire au sein du *nucleus* et la situation ventrale de l'orifice de ponte; TESCH

(1949) insiste sur le fait que les œufs en cours de segmentation, inclus dans le cordon ovigère, ne semblent pas avoir retenu l'attention des embryologistes. Le caractère sommaire en matière d'appareil reproducteur femelle de *Firoloida desmaresti* résulte à l'évidence du schéma rudimentaire donné par VANNUCCI (1951, pl. 1, fig. 7), schéma où n'apparaissent qu'un ovaire beaucoup plus étendu qu'en réalité et un cordon ovigère.

Cette indifférence des investigateurs est aussi difficile à comprendre que le dédain des embryologistes pour les premiers stades du développement de *Firoloida*, bien mis en lumière par TESCH. En effet, la seule connaissance de l'emplacement des orifices de ponte chez *Pterotrachea* d'une part, chez *Firoloida* d'autre part, différence qui apparaît sur tous les dessins schématiques, permet de prévoir d'importantes différences anatomiques entre les deux genres et garantit la rentabilité de l'étude histologique.

Les différences anatomiques et histologiques entre l'appareil génital femelle de *Firoloida desmaresti* et celui des deux espèces de *Pterotrachea* étudiées à cet égard sont, en effet considérables.

L'emplacement même de la gonade est différent dans les deux cas; comme le testicule, l'ovaire occupe, chez *Firoloida*, la partie aborale et gauche du *nucleus*, alors que celui de *Pterotrachea* siège dans la partie moyenne et ventrale de la masse viscérale. Tous les segments des voies génitales femelles qui ont été décrits chez *Pterotrachea* existent chez *Firoloida*, mais la tendance à la simplification, déjà soulignée à plusieurs reprises, se traduit dans leur cas par la disparition de glandes anatomiquement individualisées, les fonctions sécrétrices correspondantes étant dévolues à l'épithélium qui tapisse les conduits servant à l'évacuation des gonocytes femelles.

#### A. Ovaire

L'ovaire, dont la position au sein du *nucleus* vient d'être définie, s'étend depuis le sommet de la masse viscérale jusqu'à l'orifice de ponte. Il est donc notablement plus volumineux que le testicule. Etroitement appliqué contre la glande digestive et contre les voies génitales, il n'a pas le moindre contact avec l'intestin, alors que ce segment du tube digestif de *Pterotrachea* chemine entre l'ovaire et la glande digestive. Du point de vue de l'anatomie microscopique, il est, comme le testicule, un organe tubuleux composé. La membrane basale qui entoure les tubes ovariens ne diffère en rien de celle des tubes séminifères. A l'intérieur se trouve un revêtement comportant de façon à peu près exclusive des oocytes aux différents stades de leur développement. En effet, les animaux dont je disposais en vue de ce travail ont tous atteint un stade relativement

avancé de l'évolution ovarienne. Les oocytes primordiaux sont beaucoup plus rares que dans l'ovaire des femelles de *Pterotrachea* examinées lors d'un travail précédent (GABE, 1951b). Dans ces conditions, il est assez difficile de se prononcer sur l'existence, dans l'ovaire de *Firoloida*, de cellules folliculeuses ou nourricières. L'exploration méthodique des préparations montre de rares aspects rappelant la phagocytose, par l'oocyte, de cellules nourricières, telle qu'elle a été décrite récemment chez *Lamellaria perspicua* (RENAULT, 1965), mais je n'ai pas pu acquérir la certitude à cet égard, si bien que l'examen de stades moins avancés du développement ovarien et la mise en œuvre des techniques de la cytologie infra-structurale seraient des plus souhaitables.

Le déroulement de l'oogenèse ne diffère pas de celui qui a été décrit chez *Pterotrachea mutica* et *coronata* (REUPSCH, 1912; GABE, 1951b). Les cinq stades schématiques, proposés dans le travail qui vient d'être cité, sont adoptés ici pour la commodité de la description (fig. 63 à 65).

L'oocyte primordial (stade 1) est de petite taille; régulièrement arrondi sur coupes, il ne dépasse guère 10  $\mu$  de diamètre, la plus grande partie du corps cellulaire étant occupée par un volumineux noyau, sphérique et assez clair. Durant l'interphase, la chromatine y forme un réseau lâche. Les mitoses rencontrées sur mes préparations ne montrent rien de particulier et sont, de toute façon trop rares pour qu'une véritable étude caryologique des phénomènes ait pu être envisagée. Même les colorations topographiques permettent de reconnaître, dans le noyau de l'oocyte primordial, un volumineux nucléole, sphérique et fortement basophile, homogène. Le cytoplasme, également très basophile en raison de sa grande richesse en ribonucléines, ne contient, à ce stade de l'oogenèse, aucun glucide décelable par les techniques mises en œuvre ici. Les réactions des amino-acides aromatiques confèrent aux cytoplasmes des oocytes primordiaux une teinte assez pâle et diffuse. A la structure homogène de ces cytoplasmes après fixation topographique correspond l'absence de lipides osmiophiles. Les techniques mitochondriales montrent des chondriocontes assez courts et très fins, ainsi que des mitochondries, l'ensemble des chondriosomes dessinant souvent une couronne périnucléaire.

La suite du développement de l'oocyte comporte des modifications importantes des structures nucléaires et cytoplasmiques; dans l'ensemble, les phénomènes rappellent d'assez près ceux qui caractérisent l'interphase de grand accroissement de l'oocyte de *Pterotrachea*, d'où la possibilité d'une description succincte.

Le stade 2 de l'oogenèse est caractérisé par la disparition progressive de l'acide désoxyribonucléique histochimiquement décelable dans le noyau. Le volume du nucléole augmente, mais il

reste homogène et fortement basophile. Malgré l'accroissement du noyau, le rapport nucléo-cytoplasmique diminue du fait d'une augmentation encore plus importante des dimensions globales de la cellule, qui reste sphérique et dont le diamètre atteint, à la fin de ce stade, 20 à 25  $\mu$ . La teneur en ribonucléines des cytoplasmes reste élevée, la disposition du chondriome et les caractères histo-chimiques ne subissent pas de changement.

Le stade 3 correspond à une nouvelle augmentation des dimensions de la cellule, qui atteint ou dépasse 40  $\mu$  de diamètre; parmi les modifications nucléaires, il y a lieu de signaler la disparition de l'acide désoxyribonucléique, à l'exception de la classique « chromatine nucléolo-associée », représentée par deux ou trois granules Feulgen-positifs, accolés au nucléole. Ce dernier est volumineux et a perdu son homogénéité, les aspects étant différents de ceux qui ont été décrits chez *Pterotrachea* (GABE, 1951b); à la place des « vacuoles » si nettes dont se creuse, chez les deux espèces de ce genre, le nucléole de l'oocyte parvenu au stade en question, on rencontre, chez *Firoloïda*, la concentration de l'ensemble des ribonucléines histo-chimiquement décelables du nucléole en un croissant fortement basophile et périphérique qui enserre le reste de l'organite, devenu fortement acidophile. Les cytoplasmes des oocytes cessent d'être homogènes à ce stade de l'oogenèse; les trichromes

---

PLANCHE X. — Appareil génital femelle

FIG. 63. — Ovaire au début de la vitellogenèse. Bouin, Mann-Dominici, 100 diamètres. Remarquer l'abondance des oocytes encore très riches en ribonucléines cytoplasmiques.

FIG. 64. — Ovaire en pleine vitellogenèse. Flemming, hématoxyline au fer, 150 diamètres. Remarquer les structures nucléolaires des oocytes et le nombre d'éléments à cytoplasmes riches en plaquetets vitellines.

FIG. 65. — Détail de la même préparation que fig. 64. 375 diamètres. Remarquer les structures nucléolaires des oocytes et les boudins de deutoplasmes d'attente.

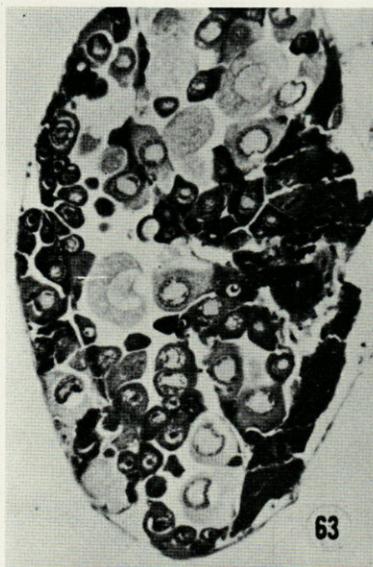
FIG. 66. — Réceptacle séminal d'une femelle en pleine ponte. Carnoy, vert de méthyle-pyronine, 375 diamètres. Remarquer la mélanisation de l'épithélium du réceptacle séminal (centre de la figure) et l'abondance des spermatozoïdes dans sa lumière.

FIG. 67. — Réceptacle séminal (en haut) et début de l'utérus du même animal que fig. 64 et 65. Même technique, 1500 diamètres. Remarquer les spermatozoïdes dans la lumière du réceptacle séminal (angle supérieur droit) et l'œuf en segmentation dans la lumière utérine.

FIG. 68. — Épithélium du réceptacle séminal d'un animal au début de la vitellogenèse. Flemming, trichrome de Ramon y Cajal, 1500 diamètres. Remarquer les cellules épithéliales cubiques.

FIG. 69. — Même région d'un animal en pleine ponte. Remarquer la hauteur plus grande des cellules épithéliales et les spermatozoïdes dans la lumière.

FIG. 70. — Passage de l'oviducte au réceptacle séminal d'une femelle en pleine ponte. Flemming, réaction nucléale-picro-indigocarmin, 375 diamètres. Remarquer la section transversale de l'oviducte, tapissée de cellules ciliées, invaginée dans le réceptacle séminal, dont la lumière contient de nombreux spermatozoïdes.



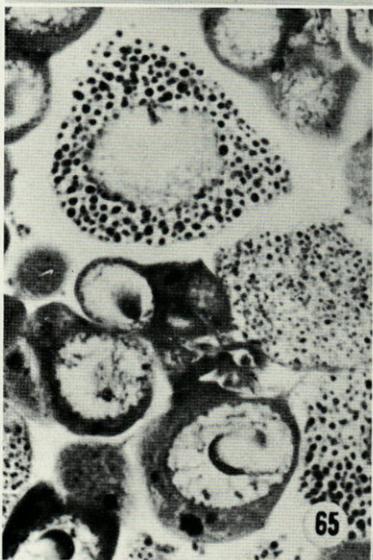
63



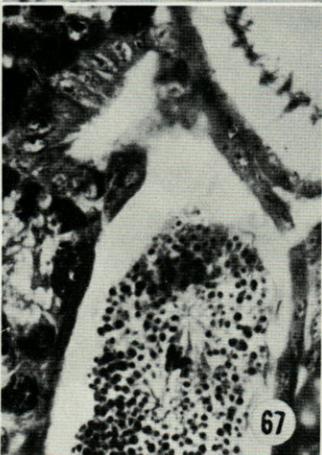
64



66



65



67



68



69



70



usuels y montrent d'une part des zones « chromophobes » irrégulières et assez peu nombreuses, ne correspondant pas à des lipides osmiophiles, d'autre part des condensations de substances rondes, ovoïdes ou en forme de boudin, à limites très nettes, douées de tous les caractères histochimiques des zones cytoplasmiques voisines, mais plus denses, d'où leur mise en évidence par toutes les techniques qui colorent le cytoplasme de l'oocyte. Comme chez *Ptérotrachea*, ces structures, désignées par REUPSCH (1912) sous le nom de noyaux vitellins, correspondent donc à du deutoplasme d'attente au sens de JACQUIERT (1936). Il va de soi que la perte de l'homogénéité des cytoplasmes a pour corollaire une modification de la disposition du chondriome. Les chondriocentes très courts et les mitochondries caractéristiques de la région périnucléaire des oocytes du stade précédent se disposent autour des « vacuoles » et des condensations de deutoplasme d'attente, sans que l'exploration des préparations fournisse le moindre indice en faveur de leur participation à la constitution de ces dernières. La teneur en ribonucléines des cytoplasmes reste importante, les autres caractères histochimiques ne subissent aucun changement.

C'est au stade 4 que correspond la vitellogenèse. La taille de l'oocyte augmente considérablement sans que sa forme subisse de changement important. On ne rencontre pas, chez *Firoloida desmaresti*, les aspects classiques d'oocytes piriformes ou en massue, reliés à la paroi du tube ovarien par une zone cytoplasmique effilée, aspects si fréquents chez d'autres Gastéropodes Prosobranches. De toute manière, cet accroissement de taille a pour conséquence de réduire encore le rapport nucléo-cytoplasmique. Le noyau reste sphérique; toute trace d'acide désoxyribonucléique décelable par la réaction nucléale de Feulgen et Rossenbeck a disparu. Le nucléole, toujours unique et volumineux, conserve l'hétérogénéité de structure signalée au stade précédent, mais la pyroninophilie de la zone en croissant diminue au fur et à mesure qu'augmente l'abondance des enclaves cytoplasmiques. Ces dernières sont représentées avant tout par les grains de vitellus, dont la taille est, au départ, légèrement supérieure à celle des mitochondries et qui sont doués des affinités tinctoriales et caractères histochimiques habituels du vitellus des Prosobranches; fortement fuchsinophiles et sidérophiles, elles contiennent des amino-acides décelables par les méthodes utilisées ici, donnent la réaction à l'APS mais ne contiennent ni glycogène, ni mucopolysaccharides acides. Contrairement à ce qui se passe chez *Pterotrachea coronata* et *mutica*, elles ne contiennent pas de lipides osmiophiles. On n'y trouve ni calcium ionique ni fer figuré et la recherche des activités phosphomonoestérasiques alcalines reste négative, quel que soit le stade de l'oogenèse. Les progrès de la vitellogenèse se traduisent par l'augmentation du nombre de ces grains et par l'accroissement de leur taille; les pla-

quettes vitellines une fois achevées mesurent 1 à 2  $\mu$ . de grand diamètre. C'est dans les zones cytoplasmiques comprises entre elles que se trouvent de rares chondriocontes et mitochondries dont la mise en évidence est d'autant plus difficile que le vitellus est plus abondant. Les zones cytoplasmiques qui viennent d'être mentionnées contiennent, en outre, de rares granulations APS-positives dont la réactivité disparaît entièrement après épreuve de la diastase du malt et qui correspondent donc à du glycogène. Les modifications de structure du cytoplasme au cours de la vitellogenèse vont de pair avec la disparition progressive du deutoplasme d'attente et avec une baisse graduelle de la teneur en ribonucléines allant jusqu'à la disparition complète lorsque l'oocyte a atteint sa taille définitive. Cette diminution des ribonucléines, qui pourrait traduire en partie la « dilution » des composés en question dans une masse cytoplasmique considérablement accrue s'inscrit sur les spodogrammes par une baisse importante de la teneur de l'oocyte en matières minérales totales.

L'oocyte ayant achevé l'interphase de grand accroissement (stade 5) est donc une cellule grossièrement sphérique, dont le diamètre approche de 100  $\mu$ .; son noyau, central ou légèrement excentrique, ne montre, dans les conditions techniques de ce travail, qu'un nucléole sphérique et volumineux, redevenu homogène, mais beaucoup moins basophile qu'au début de l'oogenèse. Le cytoplasme contient un grand nombre de plaquettes vitellines, ayant conservé tous les caractères morphologiques et histochimiques signalés ci-dessus.

C'est dans cet état que l'oocyte quitte le tube ovarien pour cheminer à travers les voies génitales.

## B. Oviducte

L'oviducte naît dans la région centrale du *nucleus*, par confluence des tubes ovariens; son diamètre est d'environ 100  $\mu$ . La structure est très proche de celle qui a été décrite chez *Pterotrachea* (REUPSCH, 1912; GABE, 1951b). Une membrane basale plus épaisse que celle des tubes ovariens porte un épithélium cilié, haut de 10  $\mu$  environ. Les cellules sont pourvues de noyaux sphériques ou ovoïdes, centraux, à chromatine assez clairsemée et à nucléoles nets. Les cytoplasmes, faiblement acidophiles après coloration topographique, contiennent un chondriome fait de chondriocontes courts et fins, ainsi que de mitochondries. Le pôle apical est doublé d'une rangée de corpuscules ciliaires, nets seulement après fixation par les mélanges chromo-osmiques. Il n'existe aucune traduction morphologique d'un phénomène de sécrétion dans ces cellules; faiblement APS-positifs, les cytoplasmes ne contiennent ni muco-

polysaccharides acides, ni accumulation particulière de protides. Les grains de mélanine qui existent au pôle apical des cellules de l'oviducte de *Pterotrachea coronata* et *mutica* font défaut chez *Firoloida*.

### C. Réceptacle séminal

Le réceptacle séminal (fig. 66 à 70) qui fait suite à l'oviducte est relié à ce dernier segment des voies génitales femelles par un dispositif anatomique comparable à celui qui existe chez les espèces de *Pterotrachea* étudiées de ce point de vue, à savoir une invagination de la partie distale de l'oviducte dans la partie proximale du réceptacle séminal (fig. 70); cette zone rappelle, du point de vue anatomique, la valvule stomodéale de certains Insectes. La paroi du réceptacle séminal est constituée, comme celle de l'oviducte, d'une membrane basale assez épaisse et d'un épithélium cubique, à cellules ciliées, dont les caractères morphologiques rappellent de près ceux qui ont été décrits à propos de l'oviducte, à ceci près que la partie apicale des cytoplasmes montre un nombre plus ou moins grand de grains régulièrement arrondis, dont la teinte naturelle va du jaune foncé au brun et qui sont pourvus de tous les caractères histochimiques des mélanines. L'abondance de ces grains est très variable suivant les individus et il existe une relation très nette entre ces variations d'une part, le stade du cycle reproducteur d'autre part. La lumière du réceptacle séminal est traversée par les oocytes qui ont achevé l'interphase de grand accroissement; on y rencontre, en outre, des spermatozoïdes en plus ou moins grande abondance. Il existe, à cet égard, une différence très nette entre le réceptacle séminal de *Firoloida desmaresti* et celui des deux espèces de *Pterotrachea* explorées à cet égard. En effet, chez ces dernières, le réceptacle de toutes les femelles qui ont atteint la maturité sexuelle contient, quel que soit le stade du cycle ovarien, un nombre appréciable de spermatozoïdes et on rencontre de nombreuses images de phagocytose de ces éléments par les cellules épithéliales; il y a lieu de rappeler qu'il s'agit là d'une éventualité assez fréquente chez les Prosobranches Monotocardes. Or, seules les femelles de *Firoloida desmaresti* se trouvant manifestement en pleine ponte présentent des spermatozoïdes dans le réceptacle séminal et il n'existe jamais d'images de phagocytose par les cellules du revêtement épithélial. C'est lorsque le réceptacle séminal contient des spermatozoïdes et que les voies génitales dans leur ensemble véhiculent des oocytes mûrs et des œufs déjà fécondés que les cellules épithéliales du réceptacle se montrent riches en grains de mélanine; lorsque les individus ont été fixés en dehors de la période de ponte, la recherche des grains de mélanine ne permet

pas de distinguer l'épithélium de l'oviducte de celui du réceptacle séminal. Ces constatations sont assez difficiles à interpréter en l'absence de données précises sur la biologie sexuelle de *Firoloida desmaresti*, mais on peut se demander dans quelle mesure l'accouplement et la ponte ne sont pas suivis, à brève échéance, de la mort de l'animal, ce qui expliquerait de façon simple l'absence de phagocytose de spermatozoïdes dans le réceptacle séminal. Il y a lieu de rappeler, en outre, que la période de ponte coïncide chronologiquement avec la « vidange » du produit de sécrétion dans les cellules neurosécrétrices du ganglion cérébroïde.

C'est dans le réceptacle séminal que s'opère la fécondation et l'examen des animaux fixés en pleine ponte y montre souvent la première mitose de segmentation de l'œuf.

#### D. Utérus

Le segment des voies génitales femelles désigné sous le nom d'utérus présente, par rapport à *Pterotrachea*, des différences considérables, portant à la fois sur l'anatomie et la constitution cellulaire (fig. 71 à 74). On sait, en effet, que l'utérus de *Pterotrachea* forme un conduit aplati, situé dans la partie antérieure et dorsale du *nucleus*; les glandes annexes, au nombre de trois, l'entourent de tout côté. Dans le cas de *Firoloida*, il s'agit d'un tube dépourvu de tout rapport avec des formations glandulaires anatomiquement individualisées et dont le trajet est tout différent. Faisant suite au réceptacle séminal, dont les deux ou trois boucles se situent dans la région centrale du *nucleus*, l'utérus, dont le début est souvent marqué par une constriction légère, suivie d'un élargissement considérable du diamètre intérieur, se dirige vers le sommet de la masse viscérale, en décrivant deux ou trois coudes orientés dans le sens transversal. Parvenu au sommet du *nucleus*, l'utérus accomplit un trajet dorso-ventral, en épingles à cheveux, occupe la partie toute postérieure du *nucleus* et se continue, près de la pointe ventrale de la masse viscérale par le vagin, dernier segment des voies génitales femelles.

Non moindres sont les différences de structure chez les représentants des deux genres de *Pterotracheidae*. En effet, l'utérus de *Pterotrachea* est tapissé d'un épithélium comportant des cellules ciliées, cubiques, ainsi que des mucocytes; il y a lieu de lui rattacher l'épithélium si particulier qui tapisse les conduits excréteurs des glandes annexes, épithélium dont les caractères morphologiques, notamment l'intervention dans l'évacuation des produits de sécrétion des glandes sous-jacentes correspondent à l'éventualité normale chez les Prosobranches Monotocardes. Toute différente est la structure de l'utérus de *Firoloida*. Les éléments cellulaires qui for-

ment, chez *Pterotrachea*, les glandes anatomiquement individualisées annexées à l'utérus sont, chez *Firoloida*, incorporés à l'épithélium utérin lui-même; les glandes annexes font défaut.

L'utérus de *Firoloida desmaresti* offre donc à considérer une membrane basale, assez épaisse, doublée de rares cellules conjonctives et de quelques fibres musculaires lisses, ainsi qu'un revêtement épithélial dont les caractères varient considérablement suivant les régions.

Certaines zones, notamment le premier coude ascendant ainsi que les deux derniers coudes descendants sont tapissés d'un épithélium prismatique cilié, haut de 15  $\mu$  en moyenne, dont les caractères cytologiques et histochimiques ne présentent rien de particulier par rapport aux premiers segments des voies génitales femelles, à ceci près que les grains de mélanine y font entièrement défaut. Le premier coude ascendant comporte un épithélium fait uniquement de cellules ciliées; dans les deux derniers coudes descendants, on rencontre, en outre, de rares mucocytes dont l'abondance augmente légèrement à proximité du vagin.

Le reste de l'épithélium utérin est beaucoup plus haut (30 à 40  $\mu$ ) et comporte deux catégories cellulaires, à savoir des cellules prismatiques, manifestement glandulaires et des cellules coniques à sommet dirigé vers la membrane basale, la partie élargie du corps cellulaire recouvrant partiellement les pôles apicaux des cellules glandulaires avoisinantes; cette disposition simule l'existence d'une ciliature continue.

Les *cellules ciliées* dont la forme vient d'être définie sont pourvues de noyaux situés près de la partie apicale, large des corps cellulaires. Aplatis ou coniques, ces noyaux contiennent des mottes de chromatine assez clairsemées et des nucléoles sphériques, nets même après coloration topographique. Les cytoplasmes sont homogènes ou granuleux suivant la fixation mise en œuvre; les techniques mitochondriales y font apparaître d'assez rares chondriocontes courts, non orientés, ainsi que des mitochondries. Le pôle apical est doublé d'une rangée de corpuscules ciliaires assez petits et conservés uniquement par les fixateurs cytologiques. La ciliature est assez longue (8 à 10  $\mu$ ), abondante. Du point de vue histo chimique, ces cellules ne diffèrent pas des éléments ciliés qui tapissent les premiers segments des voies génitales femelles; elles ne sont le siège d'aucune accumulation de glucides ou de protides décelables par les méthodes mises en œuvre dans ce travail, ne contiennent pas de lipides osmiophiles et se montrent entièrement dépourvues de calcium, de fer figuré ainsi que d'activité phosphomonoestérasi que alcaline histo chimiquement décelable.

Les *cellules glandulaires* correspondent à deux catégories différentes et à localisation strictement définie. Leur morphologie varie

considérablement en fonction du cycle sécrétoire, ce dernier étant en rapport étroit avec le fonctionnement de la gonade. Aussi, l'état des éléments en question chez l'animal en pleine ponte est-il décrit avant l'exposé des modifications qui viennent d'être évoquées.

Les cellules glandulaires de la partie proximale de l'utérus, correspondant aux derniers lacets ascendants et aux premiers lacets descendants sont prismatiques, à noyaux proches du pôle basal, sphériques ou ovoïdes, assez riches en mottes de chromatine très nettement délimitées. Chaque noyau contient un ou deux volumineux nucléoles sphériques, homogènes et fortement basophiles. La zone cytoplasmique basale, qui entoure le noyau est douée d'une très forte affinité pour les colorants basiques et l'existence d'une striation perpendiculaire à la membrane basale lui confère l'aspect classique de l'ergastoplasme des cellules glandulaires. Les techniques mitochondriales montrent, dans les parties basales et péri-nucléaires des cellules, des chondriocontes volumineux et longs, recitilignes ou légèrement incurvés, qui remontent le long des flancs des noyaux. Les parties supra-nucléaires des cytoplasmes sont plus ou moins acidophiles et réduites à de minces travées qui entourent des grains de sécrétion volumineux, régulièrement arrondis sur coupes, fortement acidophiles et douées d'une affinité marquée pour la laque ferrique d'hématoxyline. L'abondance du produit de sécré-

---

PLANCHE XI. — Appareil génital femelle

FIG. 71. — Coupe parasagittale du *nucleus* d'une femelle en pleine ponte. Dubosq, réaction à l'APS-hématoxyline de Groat, 150 diamètres. Les anses descendantes de l'utérus occupent la moitié gauche de la figure. Remarquer de haut en bas la dernière anse pourvue de cellules à inclusions glycoprotidiques, les deux anses à mucocytes et le segment de transition avec le vagin.

FIG. 72. — Détail d'une coupe transversale du *nucleus* d'une femelle en pleine ponte. Bouin, réaction à l'APS-hématoxyline de Gront. 375 diamètres. Remarquer les grains de sécrétion glycoprotidiques dans la partie supra-nucléaire des corps cellulaires.

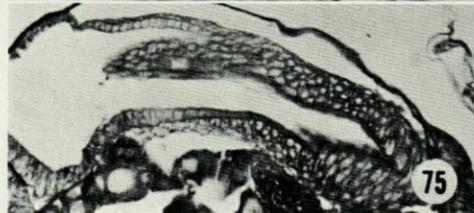
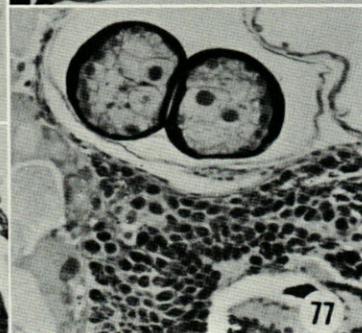
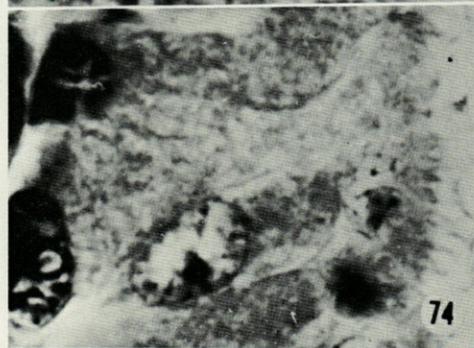
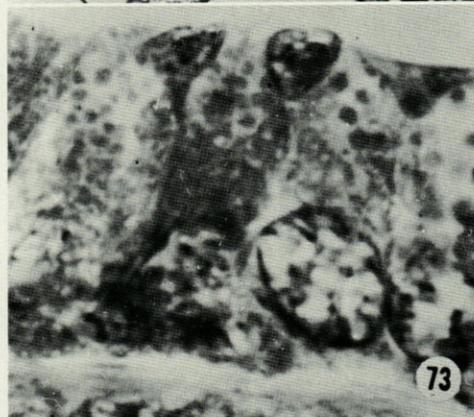
FIG. 73. — Détail de la paroi utérine d'une femelle au début de la vitellogénèse. Bouin, hémalun-picro-indigocarmin, 1500 diamètres. Remarquer les cellules prismatiques, encore pauvres en produit de sécrétion et les cellules coniques, à noyaux proches du pôle apical.

FIG. 74. — Détail de la paroi utérine d'une femelle en pleine ponte. Flemming, réaction nucléale-picro-indigocarmin. Remarquer les mucocytes prismatiques et les cellules coniques, ciliées.

FIG. 75. — Coupe du même animal que figure 71, montrant le passage de l'utérus au vagin (partie supérieure de la figure). Même technique et même grossissement que figure 75.

FIG. 76. — Détail d'une coupe transversale du *nucleus* d'une femelle fixée avant l'accouplement. Bouin, hémalun - jaune métanile - mucicarmin, 375 diamètres. Remarquer l'importance du sphincter vaginal (partie inférieure de la figure).

FIG. 77. — Coupe provenant de la même série que figure 72. 100 diamètres. Remarquer la forte réactivité de la coque des œufs en cours de segmentation, non encore réunis en cordons.





tion est telle chez les individus fixés en pleine ponte que l'étude du chondriome de la partie apicale des cellules est pratiquement impossible après emploi des techniques mitochondriales classiques. Il y a lieu de signaler que les grains de sécrétion ne montrent, au sein des cellules, aucune tendance à la confluence et restent bien individualisés jusqu'à l'extrusion. Il en est tout autrement du produit une fois rejeté dans la lumière de l'utérus. Du point de vue histochimique, la forte basophilie du pôle basal des cellules correspond évidemment à une teneur élevée en ribonucléines. La recherche des glucides par la méthode à l'APS ne montre pas d'accumulation particulière de ces composés en dehors du produit de sécrétion. Celui-ci est fortement APS-positif, perd sa réactivité après acétylation et la recouvre intégralement après saponification des coupes acétylées. Le prétraitement par la diastase du malt ne modifie pas ce caractère histochimique et la recherche des mucopolysaccharides acides donne des résultats entièrement négatifs. Les grains de sécrétion sont mis en évidence avec netteté par la réaction à l'alloxane-Schiff et par la tétrazoréaction de Danielli; leur teneur en protides sulphydrilés paraît inférieure au seuil de sensibilité des méthodes utilisées ici. Dans l'ensemble, les caractères histochimiques du produit de sécrétion sont donc signalétiques de la présence de glycoprotéines au sens large du terme ou de mucopolysaccharides neutres, une distinction tranchée entre ces deux groupes de composés ne pouvant pas être obtenue au moyen des techniques histochimiques actuelles; tout au plus la richesse des grains en amino-acides pourrait-elle représenter un indice en faveur de leur nature glycoprotidique. Il y a lieu d'ajouter à ceci que la recherche des lipides osmiophiles donne des résultats négatifs, de même que celle du calcium et du fer figuré.

L'examen des préparations ne laisse aucun doute quant au devenir du produit de sécrétion qui vient d'être décrit (fig. 77). En effet, les œufs en cours de segmentation qui remplissent la lumière de l'utérus sont entourés d'une coque épaisse, douée des mêmes affinités tinctoriales et caractères histochimiques que les grains contenus dans les cellules glandulaires. L'exploration méthodique des coupes montre des images de coalescence de grains qui viennent de subir l'extrusion et d'assez rares traînées de substance APS-positive, non encore appliquée contre les œufs. Il y a donc lieu de considérer les cellules glandulaires à grains acidophiles et APS-positifs comme représentant l'équivalent fonctionnel de la glande coquillière des autres Hétéropodes et des Prosobranches Monotocardes « normaux ».

Les cellules glandulaires qui tapissent les derniers « lacets » descendants de l'utérus sont sensiblement de la même taille que les éléments correspondant à la glande coquillière, mais leurs autres

caractères morphologiques en sont très différents. Les noyaux occupent un emplacement central, les ribonucléines du pôle basal sont beaucoup moins abondantes et la partie supra-nucléaire des cellules est occupée par une flaque d'un produit de sécrétion dépourvu de toute acidophilie particulière, faiblement APS-positif et prenant, après coloration au bleu alcian, une teinte gris-bleuâtre assez pâle. Dépourvu de métachromasie  $\gamma$ , ce produit prend, après coloration au bleu de toluidine une teinte violette qui vire au bleu clair lors de la déshydratation par l'éthanol. La réaction à l'alloxane-Schiff et la tétrazoréaction de Danielli n'aboutissent pas à une mise en évidence nette de ce produit de sécrétion, dont les caractères histo-chimiques correspondent, en somme, à ceux des mucopolysaccharides faiblement acides.

Des composés doués des mêmes caractères histo-chimiques que ce produit intracellulaire existent dans le cordon ovigène. Les cellules dont les particularités morphologiques viennent d'être décrites correspondent donc aux glandes mucigènes annexées aux voies génitales femelles des autres Hétéropodes et de la plupart des Prosobranches Monotocardes.

Les deux catégories de cellules glandulaires dont la signification fonctionnelle se trouve ainsi définie subissent, au cours de la maturation de l'appareil génital femelle, des modifications morphologiques dont l'ampleur a été mentionnée ci-dessus.

Dans l'ensemble, l'apparition des phénomènes de sécrétion dans les cellules glandulaires de l'utérus se fait à un stade assez tardif de la maturation de l'appareil reproducteur. En effet, les moins évoluées parmi les femelles de *Firoloida desmaresti* dont je disposais en vue de ce travail montrent un ovaire déjà assez riche en oocytes ayant nettement commencé l'interphase de grand accroissement (stades 2 et 3 de la classification adoptée ici). Et pourtant, l'utérus de ces animaux est tapissé d'un épithélium prismatique dont les cellules, hautes de  $15\ \mu$  en moyenne, sont pourvues de noyaux ovoïdes à grand axe parallèle à la plus grande dimension du corps cellulaire, les cytoplasmes étant entièrement dépourvus de produit de sécrétion figuré. La zone ergastoplasmique basale des cellules à grains de sécrétion glycoprotidiques est moins nettement délimitée que chez les femelles en pleine ponte, les cellules coniques à ciliature apicale étant peu distinctes. Il en est de même pour les cellules mucigènes; aucun produit de sécrétion n'est décelable dans les cytoplasmes et les cellules compagnes ciliées sont peu apparentes. C'est chez les femelles dont l'ovaire est riche en oocytes au stade 4, c'est-à-dire lorsque la vitellogénèse atteint son apogée que les deux catégories de cellules glandulaires acquièrent leurs caractères histologiques définitifs, caractères qui persistent sans changement chez les femelles dont la gonade s'est à peu près vidée d'oocy-

tes mûrs et dont l'utérus est rempli d'œufs en pleine segmentation. Le fonctionnement des différentes cellules glandulaires d'un animal donné semble être à peu près synchrone, mais l'exploration méthodique montre dans tous les cas où le fonctionnement des glandes utérines a déjà commencé, des cellules aux différents stades du cycle sécrétoire. Cette donnée renforce l'impression que donne l'analyse des caractères cytologiques, à savoir celle d'un fonctionnement suivant le mode mérocrine.

### E. Vagin

Le vagin (fig. 75 et 76), segment terminal des voies génitales femelles, fait suite à la région distale de l'utérus, tapissée d'un épithélium cilié, dont les éléments constitutifs se rapprochent de ceux qui existent dans les segments proximaux des voies génitales. Entre les cellules ciliées, se trouvent de rares mucocytes, nettement moins hauts que les cellules mucigènes de l'utérus; leur produit de sécrétion est d'ailleurs différent de celui des éléments utérins, puisqu'il se montre pourvu de tous les caractères histologiques des mucopolysaccharides très acides. Le début du vagin est facile à délimiter par rapport à l'utérus, du fait d'une augmentation importante et soudaine de la couche musculuse. A la place des rares fibres musculaires lisses, non orientées, qui doublent extérieurement la basale conjonctive sur laquelle repose l'épithélium utérin, on rencontre une musculuse épaisse, faite de fibres en majorité circulaires. La membrane basale qu'engaine cette musculuse porte un épithélium entièrement dépourvu de mucocytes, constitué de cellules dont les caractères histologiques sont très proches de ceux de l'épiderme, une bordure cuticulaire remplaçant la ciliature si caractéristique des autres segments des voies génitales femelles. La musculuse se différencie, autour de l'orifice de ponte, en un puissant sphincter. Le pourtour de l'orifice est le siège d'un épithélium haut, relativement riche en mucocytes.

### F. Caractères sexuels secondaires

Parmi les caractères sexuels secondaires, certains, dont la forme générale du *nucleus*, se passent de commentaires. D'autres sont négatifs (absence de tentacules, de ventouse) et il n'y a également pas lieu de s'appesantir à leur sujet. Un important caractère anatomique, appartenant en propre aux femelles de *Firoloida desmaresti* semble avoir échappé à l'attention de tous mes prédécesseurs; il s'agit d'une glande exocrine, appliquée contre le flanc droit du *nucleus*, dans sa partie centrale, glande qui n'existe pas chez les autres Hétéropodes et qui subit des modifications de

structure considérables en fonction du cycle reproducteur. A défaut de données expérimentales concernant sa signification fonctionnelle, le nom de *glande latérale* est utilisé ici pour désigner l'organe en question (fig. 78 à 84).

Encastrée dans l'épiderme, dont la membrane basale se continue avec celle qui la porte, la glande latérale est composée, chez les femelles dont l'ovaire se trouve au début de la maturation, de cellules prismatiques dont la hauteur augmente progressivement depuis la périphérie jusqu'au centre de l'organe, où elle peut atteindre 30, voire 40  $\mu$ . Entre les pôles apicaux de ces cellules prismatiques se trouvent des cellules coniques à sommet tourné vers la membrane basale, la partie apicale, élargie, portant une ciliature très courte. Les cellules prismatiques sont pourvues de noyaux volumineux, ovoïdes, orientés dans le sens de la hauteur des cellules; la chromatine de ces noyaux est disposée en mottes assez fines, nombreuses et bien individualisées; on rencontre un ou deux nucléoles sphériques et assez volumineux. La partie basale des cytoplasmes est occupée par un ergastoplasme bien développé et des chondriocotes parallèles à la hauteur des cellules. Faiblement acidophile, la partie supra-nucléaire des corps cellulaires ne contient, à ce stade du développement, aucun produit de sécrétion figuré.

Lorsque la vitellogenèse a atteint son apogée, la hauteur des cellules de la glande latérale est encore plus grande qu'au stade précédent; elle dépasse couramment 50  $\mu$  dans la partie centrale. Les autres caractères morphologiques des cellules en question sont

---

PLANCHE XII. — Appareil génital femelle

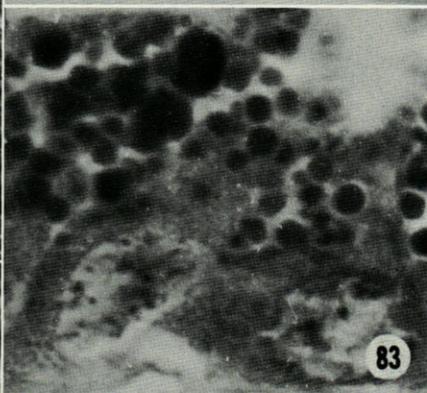
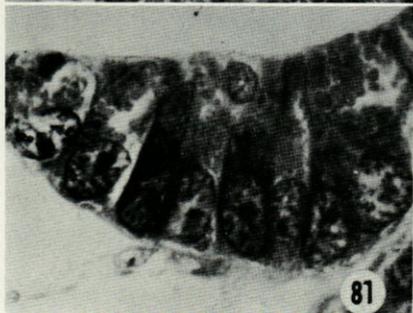
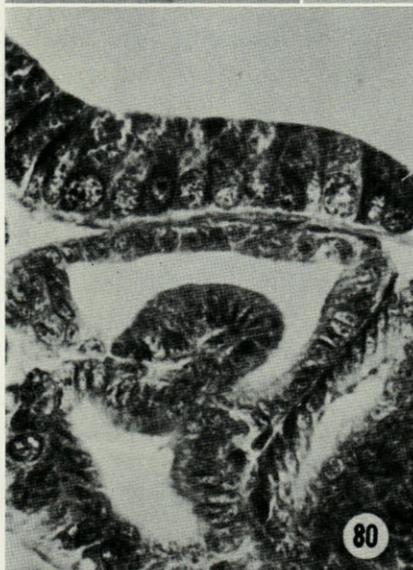
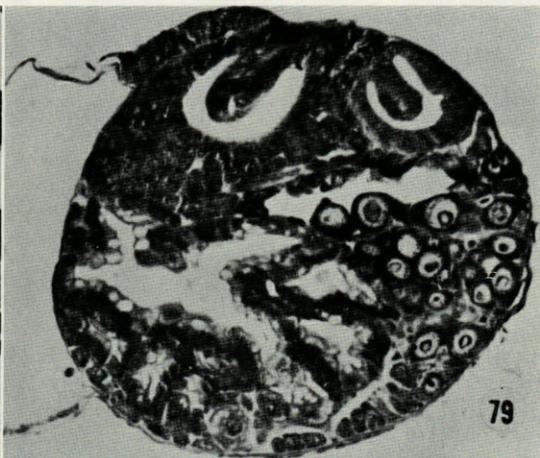
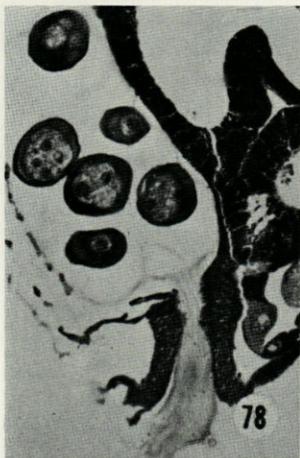
FIG. 78. — Coupe parasagittale de la partie ventrale du *nucleus* d'une femelle fixée en pleine ponte. Bouin, Mann-Dominici, 100 diamètres. Remarquer le sphincter vaginal, les œufs en cours de segmentation dans la lumière vaginale et la faible coloration du cordon ovigère.

FIG. 79. — Coupe transversale du *nucleus* d'une femelle fixée au début de la vitellogenèse. Bouin, hémalun - picro - indigocarmin, 75 diamètres. Remarquer la glande latérale, appliquée contre la paroi du *nucleus* (partie supérieure de la figure).

FIG. 80. — Glande latérale (en haut) et utérus (en bas) d'une femelle fixée en pleine vitellogenèse. Bouin, trichrome en un temps, 375 diamètres. Remarquer les cellules prismatiques et coniques de la glande latérale ainsi que le début de l'épanouissement des cellules prismatiques de l'utérus.

FIG. 81. — Détail de la glande latérale d'une femelle dont la vitellogenèse est encore plus avancée, mais non encore accouplée. Même technique et même grossissement que figure 80. Remarquer les grains de sécrétion des cellules ciliées.

FIG. 82 à 84. — Détails de la glande latérale de femelles fixées au début de la vitellogenèse (82), juste avant l'accouplement (83) et en pleine ponte (84). Bouin, trichrome en un temps, 1 500 diamètres. Remarquer la hauteur des cellules prismatiques et l'absence de produit de sécrétion chez l'animal au début de la vitellogenèse, l'accumulation importante du produit de sécrétion avant l'accouplement et la régression spectaculaire au moment de la ponte.





considérablement modifiés en raison de l'apparition, en grande abondance, d'un produit de sécrétion figuré. En effet, les noyaux occupent un emplacement basal et leur grand axe est souvent parallèle à la membrane basale; la zone ergastoplasmique a perdu sa netteté, les chondriocentes du pôle basal sont plus difficiles à mettre en évidence et toute la partie supra-nucléaire des cytoplasmes est encombrée d'un produit de sécrétion; celui-ci forme des grains sphériques ou des mottes anguleuses, les différences de taille entre inclusions contenues dans une même cellule pouvant être considérables. Conservé par tous les fixateurs utilisés en vue de ce travail, le produit de sécrétion est fortement acidophile et prend énergiquement la laque ferrique d'hématoxyline. Son affinité pour la fuchsine basique du trichrome de Ramon y Cajal égale celle de la chromatine des noyaux. Du point de vue histochimique, il y a lieu de signaler que la méthode à l'APS confère aux grains et mottes de produit de sécrétion une teinte rouge brique nettement différente du rouge violacé des grains glycoprotidiques de l'utérus. Moins intense que cette dernière coloration, celle des grains de la glande latérale disparaît lorsque la réaction à l'APS est précédée d'acétylation des coupes; elle réapparaît après saponification des coupes acétylées, mais il est difficile de se prononcer quant au rétablissement complet de la réactivité. La recherche du glycogène et celle des mucopolysaccharides acides donnent des résultats entièrement négatifs, la réaction à l'alloxane-Schiff et la tétrazoréaction de Danielli des résultats fortement positifs; les protides sulfhydrilés paraissent être moyennement abondants dans ce produit qui est, par ailleurs, dépourvu de lipides osmiophiles, de calcium ionique et de fer figuré.

Non moindres sont les modifications de structure que l'on constate chez les femelles accouplées, dont les ovaires ne contiennent plus d'oocytes mûrs, les réceptacles séminaux étant pourvus de spermatozoïdes et les voies génitales encombrées d'œufs en cours de segmentation. La hauteur des cellules de la glande latérale a subi une diminution spectaculaire; elle est généralement inférieure à 10  $\mu$ , les noyaux, redevenus sphériques ou ovoïdes, occupant à peu près toute cette hauteur. La basophilie cytoplasmique a entièrement disparu de même que le produit de sécrétion. Les cellules sont devenues semblables à celles de l'épiderme avoisinant et seules leurs dimensions transversales plus grandes attirent l'attention lors de l'examen des coupes au faible grossissement. Cette involution profonde rend l'organe à peu près méconnaissable.

La comparaison de l'appareil génital femelle de *Firoloida desmaresti* avec celui des espèces de *Pterotrachea* qui ont fait l'objet d'études histologiques amène donc à constater des différences importantes. Même l'emplacement des organes au sein du *nucleus*

diffère dans les deux genres, cette différence étant prévisible d'après les emplacements respectifs des orifices de ponte. Si la maturation des oocytes et la vitellogenèse donnent lieu à des traductions morphologiques à peu près identiques, des différences non négligeables existent, du point de vue histochimique, entre les réserves vitellines de *Firoloida* et celles de *Pterotrachea*; en effet, le glycogène et les lipides figurés sont beaucoup plus abondants dans l'oocyte de *Pterotrachea*, alors que les glycoprotéines semblent prédominer dans celui de *Firoloida*.

Encore plus importantes sont les différences concernant les voies génitales femelles. Du point de vue anatomique, toute glande individualisée a disparu chez *Firoloida*, les fonctions glandulaires correspondant à la sécrétion de la coque des œufs et à celle du cordon ovigère étant assumées par des cellules encastrées dans l'épithélium utérin. Du point de vue histochimique, les sécrétions riches en mucopolysaccharides acides sont beaucoup plus rares dans les voies génitales de *Firoloida* que dans celles de *Pterotrachea*, *mutica* et *coronata*, espèces caractérisées par une volumineuse glande mucigène annexée à l'utérus, le cordon ovigère lui-même étant riche en mucopolysaccharides acides, fortement métachromotropes et colorables par le bleu alcian. Chez *Firoloida*, les mucopolysaccharides neutres et les glycoprotéines dominent, au contraire, aussi bien dans la coque des œufs que dans le cordon ovigère.

La notion d'ordre général qui se dégage de cette comparaison correspond à celle qui a été énoncée, dans le corps de ce travail, à propos d'autres appareils, à savoir une forte tendance à la simplification des structures chez *Firoloida*. Les différences en question ne peuvent pas être expliquées par la petite taille de cette dernière espèce, puisque les Atlantidae nous offrent l'exemple d'animaux dont la masse viscérale n'est guère plus volumineuse que celle de *Firoloida* et qui présentent pourtant, dans le cas de l'appareil génital femelle, les glandes annexes anatomiquement individualisées qui ont disparu chez *Firoloida*.

Quant à l'interprétation histophysiologique de l'appareil génital femelle de *Firoloida desmaresti*, certains de ses segments n'appellent aucun commentaire particulier. Il en est ainsi de l'ovaire, dont l'évolution correspond, à des différences mineures près, à celle qui est bien connue chez deux espèces de *Pterotrachea*. De même, la fonction mécanique des cellules ciliées qui tapissent les voies génitales s'explique facilement et le rôle vecteur de ces éléments paraît évident. Les caractères histochimiques des produits de sécrétion des cellules prismatiques qui tapissent la partie glandulaire de l'utérus indiquent clairement l'intervention de ces éléments dans l'élaboration de la coque des œufs et dans celle du cordon ovigère. Quant au

vagin, il s'agit, de toute évidence, d'un segment des voies génitales doué uniquement d'une fonction mécanique.

Certaines particularités histophysiologiques de l'appareil génital femelle de *Firoloida* posent, toutefois, des problèmes difficiles à résoudre dans l'état actuel de nos connaissances. C'est ainsi que la présence de spermatozoïdes dans le réceptacle séminal des seules femelles dont la vitellogenèse est achevée et l'absence de toute image de phagocytose de gonocytes mâles par les cellules épithéliales de ce segment des voies génitales femelles pourraient être signalétiques d'une différence nette du cycle reproducteur par rapport à *Pterotrachea*. En effet, le réceptacle séminal de toutes les femelles de *Pterotrachea mutica* et *coronata* ayant atteint la maturité sexuelle contient des spermatozoïdes en grand nombre, quel que soit l'état de l'ovaire. De nombreuses images de phagocytose de spermatozoïdes provient que les gonocytes mâles séjournent dans le réceptacle séminal des femelles pendant des délais assez longs. Dans l'ensemble, la comparaison fournit donc des données qui incitent à se demander dans quelle mesure *Firoloida desmaresti* connaît plusieurs périodes de ponte. Il est, certes, possible que les spermatozoïdes de *Firoloida* ne puissent survivre dans le réceptacle séminal que pendant un temps notablement plus court que chez *Pterotrachea*, mais aucune donnée ne permet d'écarter, dans l'état actuel des connaissances, l'hypothèse consistant à admettre que la ponte précède de peu la mort de l'animal.

C'est la glande latérale qui pose probablement, en matière d'appareil génital femelle de *Firoloida*, les problèmes histophysiologiques les plus difficiles à résoudre. Son cycle sécrétoire correspond, certes, au schéma habituel du fonctionnement de la cellule glandulaire dite séreuse, mais la signification fonctionnelle du produit de sécrétion, manifestement déversé dans le milieu ambiant paraît impossible à préciser. La corrélation si nette du fonctionnement de l'organe avec l'état de l'appareil génital femelle doit faire admettre que l'extrusion du produit de sécrétion a lieu au moment de l'accouplement. La surcharge considérable des cellules glandulaires des femelles se trouvant en pleine vitellogenèse, mais non encore accouplées, ainsi que la vidange non moins spectaculaire de la glande latérale des femelles dont le réceptacle séminal contient des spermatozoïdes sont des plus significatives à cet égard. Mais le rôle qui revient, lors de l'accouplement, au produit de sécrétion en question ne peut pas être défini à la lumière des seules données histologiques. Il n'existe aucun argument permettant de trancher entre deux hypothèses dont l'une consiste à admettre que ce produit joue, au moment de l'accouplement, un rôle mécanique, l'autre à lui attribuer une fonction hédonique. Seule l'observation directe de l'accouplement, combinée avec des examens histologiques d'ani-

maux fixés aux stades voulus, permettrait une interprétation définitive en la matière. De même, les données actuellement acquises ne permettent pas de se prononcer sur l'évolution ultérieure de la glande latérale profondément involuée des femelles accouplées; une nouvelle poussée d'activité lors d'une période de ponte ultérieure est parfaitement concevable, mais il se peut également, comme je l'ai signalé ci-dessus, que la ponte soit suivie, à brève échéance, de la mort de l'animal. Il y a lieu de signaler que la comparaison avec les autres Hétéropodes n'apporte aucune précision concernant la signification de la glande latérale, organe qui n'existe que chez *Firoloida desmaresti*.

#### DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

Les quelques points de cytologie générale que soulèvent les résultats mentionnés dans les chapitres précédents ainsi que les problèmes histophysiologiques particuliers à chacun des organes envisagés ici ont été discutés chemin faisant. La discussion ci-dessous est donc réservée aux questions que pose l'organisation générale du corps de *Firoloida desmaresti* et à une comparaison synthétique avec les autres Hétéropodes dont les organes ont fait l'objet de recherches histologiques. A côté des données bibliographiques, des résultats personnels et encore inédits concernant *Carinaria lamarcki* et les *Atlantidae* sont utilisés en vue de cette discussion.

Du point de vue de l'organisation générale, la partie antérieure du corps de *Firoloida* ne présente, par rapport à *Pterotrachea*, aucune particularité saillante et on comprend sans peine que les anciens auteurs aient opéré un rapprochement entre les deux genres, en les rangeant dans une même famille. La disposition d'ensemble des organes du bulbe buccal, des ganglions cérébroïdes et du statocyste est comparable dans les deux cas. Seul l'examen histologique fait apparaître, pour certains des organes mentionnés, des différences dont l'ampleur ne dépasse pas celle des différences intergénériques rencontrées dans d'autres familles de Gastéropodes Prosobranches. Il en est tout autrement lorsque la comparaison porte sur la masse viscérale. En effet, les différences entre le *nucleus* de *Firoloida* et celui de *Pterotrachea* sont considérables, certaines des dissemblances en question étant d'ailleurs prévisibles d'après le seul examen *in toto*.

C'est ainsi que les différences d'emplacement des orifices de ponte des femelles appartenant aux deux genres laissent prévoir

les emplacements très différents de la gonade dans les deux cas, emplacements qui ont été décrits ci-dessus. Les pores génitaux mâles occupent, au contraire, une position très comparable, qu'il s'agisse de *Firoloida* ou de *Pterotrachea*, si bien que seul l'examen histologique montre une différence importante dans l'emplacement du testicule au sein de la masse viscérale.

Non moindre est la différence intergénérique concernant l'emplacement de l'intestin; appliqué simplement contre le *nucleus* de *Firoloida* il le traverse de part en part et en forme l'axe chez *Pterotrachea*.

On peut donc se demander dans quelle mesure ces différences anatomiques trouvent une expression suffisante dans la position systématique actuellement assignée à *Firoloida desmaresti*.

Lorsque la comparaison est faite à l'échelle histologique, des différences aussi importantes que celles qui viennent d'être envisagées surgissent à propos de certains organes. Fait essentiel, toutes ces différences vont dans le sens d'une simplification chez *Firoloida*, donnée qui n'est que partiellement expliquée par la taille plus petite de cet animal.

La plupart des organes offrent des exemples de cette simplification. Les différenciations tégumentaires de *Firoloida* sont moins variées que celles de *Pterotrachea*; il en est de même des catégories cellulaires du tissu conjonctif. Les cellules à grains de sécrétion acidophiles, si nombreuses dans l'épithélium du bulbe buccal de *Pterotrachea*, font défaut chez *Firoloida*. Le polymorphisme cellulaire du revêtement épithélial des premiers segments du tube digestif est nettement moindre chez *Firoloida* que chez *Pterotrachea*; même dans l'intestin et dans la glande digestive, ce polymorphisme est moins apparent. La réduction du nombre des canalicules rénaux et la longueur moindre du canal réno-péricardique de *Firoloida* peuvent s'expliquer par la petite taille de la masse viscérale de cet animal, mais une explication de ce type ne rend évidemment pas compte de la simplification considérable des voies génitales femelles, simplification qui va jusqu'à la disparition de toute glande annexe anatomiquement individualisée; il résulte des faits exposés dans le chapitre correspondant que les fonctions de ces glandes sont assumées par des cellules glandulaires qui siègent dans l'épithélium de revêtement des voies génitales elles-mêmes.

Cette confrontation avec *Pterotrachea* fait toutefois apparaître, pour d'autres appareils, une similitude remarquable. Il n'existe, en effet, aucune différence essentielle entre les organes des sens dans les deux genres; les bourgeons sensoriels péri-buccaux et l'osphradium sont strictement comparables et seules des différences de taille, ne soulevant aucun problème particulier, sont à mentionner

dans le cas du statocyste ainsi que dans celui de l'œil. La même considération est valable pour le système nerveux; celui-ci présente, certes, des différences anatomiques non négligeables par rapport à *Pterotrachea*, différences qui vont de pair avec une grande variabilité individuelle de certains connectifs (voir BRÜEL, 1921), mais la structure des ganglions eux-mêmes et les caractères histologiques des cellules nerveuses sont identiques dans les deux genres de *Pterotracheidae*. La même identité existe quant aux caractères histologiques des cellules neurosécrétrices. Des constatations du même ordre découlent de la comparaison de l'appareil génital mâle des deux genres. En dépit de la différence anatomique importante concernant l'emplacement du testicule, l'étude histologique fait apparaître une ressemblance frappante des différents segments de cet appareil chez *Pterotrachea* et chez *Firoloida*.

Certaines particularités histologiques de *Firoloida* par rapport à *Pterotrachea* existent dans le cas d'appareils divers. C'est ainsi que l'abondance du pigment mélanique est moindre chez la première aussi bien dans l'appareil digestif que dans l'appareil génital. La différence de taille de *Firoloida* par rapport à *Pterotrachea* ne peut évidemment pas être invoquée en guise d'explication, puisqu'il n'existe pas de relation directe entre les dimensions somatiques d'un animal et l'abondance de pigment mélanique dans ses organes. Une différence de régime alimentaire pourrait, au contraire, être en cause. Il y a lieu de signaler, à cet égard, qu'il existe, dans le cas des autres Hétéropodes, des différences aussi importantes quant à la teneur de certains organes en pigment mélanique. Dans l'ensemble, les mélanines sont plus abondantes chez *Oxygyrus* que chez *Atlanta*, chez *Carinaria* que chez *Pterotrachea*. Une autre particularité histologique de *Firoloida* par rapport à *Pterotrachea* est la rareté relative, chez la première, des produits de sécrétion riches en mucopolysaccharides acides. L'abondance bien moindre des mucocytes dans les segments proximaux du tube digestif est frappante à cet égard et pourrait être signalétique d'une différence de régime alimentaire. Mais cette explication ne saurait être retenue dans le cas des glandes annexes de l'appareil génital femelle, où la différence entre les deux genres est encore beaucoup plus grande. De tous les Hétéropodes que j'ai pu examiner, c'est *Firoloida desmaresti* dont l'appareil génital femelle est le moins bien doté de glandes uni- ou multicellulaires, élaborant des produits riches en mucopolysaccharides acides. Cette différence se solde évidemment par la rareté des mucopolysaccharides acides dans le cordon ovigère, ainsi que dans la coque des œufs, alors que le cordon ovigère des autres Hétéropodes est riche en « mucines » au sens de la terminologie classique.

La comparaison de *Firoloida* avec les autres Hétéropodes fait apparaître, en somme, un grand nombre de caractères spécialisés.

Il est classique de considérer ce genre comme étant le plus éloigné du schéma primitif de l'Hétéropode, tel qu'il est représenté, dans la faune actuelle, par *Oxygyrus keraudreni*. Mais des différences non négligeables existent même par rapport au deuxième genre de la famille des Pterotracheidae, différences qui ont été signalées dans les chapitres consacrés aux divers appareils. A certains égards, il est donc possible de souscrire à l'assertion de BRÜEL (1921), fondée sur l'étude minutieuse de la variation anatomique des troncs nerveux issus du ganglion pédieux et consistant à admettre que *Firoloida* représente un genre en pleine évolution, pourvu d'une forte tendance à se spécialiser et à s'écarter des autres Hétéropodes.

Ces considérations ne doivent, toutefois, pas faire oublier l'unité fondamentale du type morphologique « Hétéropode », unité largement illustrée par les résultats histologiques concernant *Firoloida desmaresti*. En effet, chacun des organes étudiés ici offre des exemples de caractères très spécialisés d'une part, de structures strictement comparables à celles des moins « évolués » parmi les Hétéropodes d'autre part.

C'est l'évolution du système nerveux qui est généralement prise comme exemple lorsqu'il s'agit d'illustrer l'ampleur de l'évolution des structures au sein de la tribu des Hétéropodes. Il est classique d'opposer, dans cet ordre d'idées, le système nerveux d'*Oxygyrus keraudreni*, doué de tous les caractères communs aux Prosobranches Taenioglosses de la classification ancienne (Mésogastropodes des auteurs actuels) (ganglions pleuraux anatomiquement individualisés, streptoneurie, boucle viscérale pourvue de trois ganglions) et celui de *Firoloida desmaresti*, où même la streptoneurie est pratiquement effacée. Fait remarquable, l'anatomie des centres nerveux d'*Atlanta*, de *Carinaria* et de *Pterotrachea* montre les termes intermédiaires de cette évolution. Mais à cette diversité anatomique des centres nerveux s'oppose un caractère histologique commun à tous les Hétéropodes et entièrement ignoré des auteurs classiques, à savoir la morphologie très particulière des cellules neurosécrétrices. Localisées dans le ganglion cérébroïde chez toutes les espèces étudiées à cet égard (voir GABE, 1953, 1965a, 1965c), les éléments en question présentent des caractères histologiques qui n'existent chez aucun autre Prosobranché étudié à ce jour, à savoir l'existence, à certains stades du cycle sécrétoire, d'une coalescence des grains de sécrétion allant jusqu'à la constitution de cellules en « châton de bague » ; un autre stade de ce cycle est caractérisé par la redissolution intracytoplasmique de cette volumineuse inclusion. Les centres nerveux des Hétéropodes nous offrent ainsi un exemple net de modification profonde de certains caractères morphologiques à travers les membres de la tribu, d'autres caractères morphologiques présentant, au contraire, une remarquable stabilité.

Des considérations du même ordre sont valables pour l'appareil génital mâle. L'emplacement de la gonade est très variable suivant les familles d'Hétéropodes et même suivant les genres. Identique, dans le cas des Atlantidae, à celui que l'on connaît chez les Prosobranches Monotocardes « normaux », cet emplacement devient franchement dorsal au sein de la masse viscérale chez *Carinaria lamarcki*; il est oral chez *Pterotrachea*, nettement aboral chez *Firoloida*. Mais à cette différence importante correspond une homogénéité de structure des voies génitales mâles qui mérite d'être soulignée; les particularités morphologiques de l'appareil copulateur, particularités qui n'ont jamais été signalées, à ce jour, chez aucun autre Gastéropode Prosobranch, sont les mêmes chez tous les Hétéropodes, la similitude allant jusqu'aux détails cytologiques de l'élaboration de certains produits de sécrétion.

Il est donc légitime d'admettre, avec les auteurs classiques, que la diversification des formes atteint, dans le cas des Hétéropodes, un degré rarement réalisé au sein d'une tribu de Gastéropodes, mais ce fait ne doit pas conduire à l'oubli de l'extraordinaire uniformité de certains caractères morphologiques, uniformité qui souligne clairement l'homogénéité du groupe et l'ancienneté phylétique de son individualisation.

## RÉSUMÉ

L'examen histologique des principaux organes de *Firoloida desmaresti* Lesueur apporte, à côté d'un certain nombre de précisions d'ordre cytologique et histochimique, les résultats suivants :

1°) Comparable à celui de *Pterotrachea* quant à son organisation générale, le tégument comporte des différences régionales moins tranchées que chez celle-ci; les principales zones particulières sont le pourtour de l'orifice buccal, les tentacules du mâle, les « branchies » rudimentaires, le pourtour de l'orifice de ponte et le filament caudal.

2°) La substance fondamentale du tissu de soutien, moins abondante que chez *Pterotrachea*, est riche en sulfomucopolysaccharides; sa répartition est décrite. Les catégories cellulaires du tissu conjonctif sont moins nombreuses et moins différenciées que chez les autres Hétéropodes.

3°) Composé des mêmes segments que celui de *Pterotrachea*, l'appareil digestif de *Firoloida* en diffère par une nette simplification des segments proximaux. D'importantes différences anatomiques entre les deux genres concernent l'anatomie de l'intestin, mais les caractères histologiques concordent et conduisent à faire de ce

segment du tube digestif le lieu de l'absorption. La diversité des catégories cellulaires de la glande digestive est moindre chez *Firoloida* que chez *Pterotrachea*.

4°) L'anatomie de l'appareil excréteur et les caractères histologiques de ses constituants épithéliaux sont compatibles avec l'hypothèse suivant laquelle le fonctionnement rénal de *Firoloida* comporterait un phénomène de filtration, « l'urine primaire » ainsi séparée du milieu intérieur étant modifiée par l'épithélium rénal.

5°) En dépit d'importantes différences anatomiques par rapport aux autres Hétéropodes, les centres nerveux de *Firoloida* ne se singularisent par aucun caractère histologique; les particularités cytologiques et histochimiques des neurones ordinaires correspondent au schéma général, valable pour tous les Hétéropodes; il en est de même des cellules neurosécrétrices, dont le cycle sécrétoire correspond de très près à l'évolution de l'appareil reproducteur.

6°) Les organes sensoriels présentent, de toutes les parties du corps étudiées ici, la plus grande ressemblance avec les structures correspondantes de *Pterotrachea*.

7°) Anatomiquement différent de celui de *Pterotrachea* en raison d'un emplacement particulier du testicule au sein du *nucleus*, l'appareil génital mâle est, du point de vue de la structure, très proche de celui des autres Hétéropodes; l'uniformité morphologique remarquable, à travers la superfamille, de l'appareil copulateur ainsi que la complexité de cet organe sont à souligner.

8°) L'appareil génital femelle présente, par rapport aux autres Hétéropodes, des différences anatomiques considérables. L'oogenèse se déroule suivant le schéma habituel, mais l'absence de glandes annexes anatomiquement individualisées va de pair avec l'acquisition, par l'épithélium utérin, d'une fonction sécrétrice tout à fait inhabituelle chez un Hétéropode. Une glande exocrine non encore connue, particulière aux femelles de *Firoloida desmaresti*, est décrite et sa signification fonctionnelle discutée.

Ces données sont discutées à la lumière des conceptions actuelles sur les liens de parenté au sein de la tribu des Hétéropodes.

#### SUMMARY

A histological study of the main organs of *Firoloida desmaresti* Lesueur leads, together with a number of cytological and histochemical details, to the following statements.

1°) The general structure of the integument is comparable to that of *Pterotrachea*, but the local peculiarities of the lip, the ten-

tacles of males, the so-called gills, the caudal filament and the vaginal aperture are less conspicuous.

2°) The mucopolysaccharide-containing ground substance is less abundant than in *Pterotrachea*; its distribution is described. The connective tissue cell types are less numerous and differentiated than in other Heteropoda.

3°) The digestive apparatus consists of the same organs as in *Pterotrachea*, but each one of them exhibits a distinct tendency towards simplification. Important anatomical differences between the two genera are concerned with the anatomy of the intestine; identical histological peculiarities lead, however, to localization of digestive absorption in the same intestinal segment. The cell types of the midgut gland are less numerous than those of *Pterotrachea*.

4°) The anatomical characteristics of the excretory system and the histological features of its epithelia are consistent with the hypothesis according to which the separation, by means of filtration, of a "primary urine", followed by secretion and reabsorption are the essential steps of urine elaboration in *Firoloida*.

5°) Despite the well-known anatomical differences between the nervous systems of *Firoloida* and the other genera of Heteropoda, considerable uniformity of the histological structure of the ganglia is shown by all the representatives of the tribe. The ordinary neurons and neuroglia exhibit a similar general pattern; the same applies to the neurosecretory cells, the secretory cycle of which is strictly correlated with the stages of sexual maturation.

6°) Of all the organs studied, the sensory system shows the greatest resemblance with that of the corresponding structures in *Pterotrachea*.

7°) The male genital apparatus which, due to the aboral situation of the testis, differs anatomically from that of *Pterotrachea* is histologically similar to the latter. The morphological uniformity of the copulatory organs and their complexity in all Heteropoda are to be emphasized.

8°) Considerable anatomical differences with other Heteropoda are shown by the female reproductive tract. Ovogenesis occurs in the usual way, but anatomically differentiated accessory glands are lacking; the secretory function assumed by these glands in other Prosobranchia Monotocardia are devoted, in *Firoloida*, to the uterine epithelium. A yet unknown exocrine gland existing in females of *Firoloida* only, is described and its functional significance discussed.

These facts are considered in the light of the prevailing opinion dealing with phylogenetical links between the different genera of the tribe Heteropoda.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die histologische Untersuchung der wichtigsten Organe von *Firoloida desmaresti* Lesueur erbringt neben einer Reihe von cytologischen und histochemischen Einzelbefunden, folgende Feststellungen.

1°) Das Integument entspricht in seinem allgemeinen Aufbau dem von *Pterotrachea*, die örtlichen Unterschiede (Mundöffnung, Fühler der Männchen, sogenannte Kiemen, Schwanzfaden und Rand der Vagina) sind aber weniger ausgeprägt.

2°) Die an sauren Mukopolysacchariden reiche Grundsubstanz des Bindegewebes ist spärlicher als bei *Pterotrachea*; auch die Zelltypen des Bindegewebes sind weniger zahlreich als bei dieser und nicht so deutlich differenziert.

3°) Alle Organe des Verdauungsapparates, der aus denselben Teilen wie bei *Pterotrachea* besteht, sind durch eine ganz deutliche Neigung zur Vereinfachung ausgezeichnet. Trotz erheblicher anatomischer Unterschiede in der Lage des Darmes beider Genera sind die histologischen Merkmale recht einförmig und gestatten die Annahme von Resorption in homologen Segmenten. Die Zelltypen der Mitteldarmdrüse sind weniger zahlreich als bei *Pterotrachea*.

4°) Der anatomische Aufbau des Exkretionsapparates und die histologischen Eigentümlichkeiten seiner epithelialen Anteile stimmen mit der Annahme von Druckfiltration im Perikard, Sekretion und Resorption im Nierensack und in den Harnkanälchen überein.

5°) Ungeachtet der wohlbekannteren anatomischen Unterschiede des Nervensystems der diesbezüglich untersuchten Vertreter der Sippe sind die histologischen Merkmale der Neurone und der Neuroglia sehr einförmig; das gleiche gilt für die neurosekretorischen Zellen, deren Zyklus streng der Reifung der Geschlechtorgane entspricht.

6°) Die Sinnesorgane weisen keine oder nur geringfügige Unterschiede gegenüber *Pterotrachea* auf.

7°) Der Hoden unterscheidet sich von den entsprechenden Organen bei *Pterotrachea* durch die aborale Lage im Nukleus, seine Struktur und die der männlichen Geschlechtswege weisen aber keinen wesentlichen Unterschied im Verhältnis zu dieser Gattung auf. Die Einförmigkeit der höchst verwickelten Begattungsorgane aller Vertreter der Sippe ist nachdrücklich zu unterstreichen.

8°) Erhebliche Unterschiede bestehen dagegen im Aufbau der weiblichen Fortpflanzungsorgane. Der Eierstock liegt aboral im Nukleus und die Oogenese verläuft in der bei Prosobranchiern üblichen Art und Weise, anatomisch differenzierte Anhangsdrüsen

der Geschlechtswege fehlen aber und deren Funktion ist durch das Uterusepithel übernommen worden. Eine bisher unbekannte, nur bei Weibchen vorhandene exokrine Drüse wird beschrieben und ihre funktionelle Bedeutung in Erwägung gezogen.

Diese Befunde werden im Rahmen der heute gültigen Auffassung über Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Sippe erörtert.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ANKEL, W.E., 1924. Der Spermatozoendimorphismus bei *Bythinia tentaculata* L. und *Viviparus viviparus* L. *Z. Zellenlehre*, 1 : 85-166.
- ANKEL, W.E., 1933. Untersuchungen über Keimzellenbildung und Befruchtung bei *Bythinia tentaculata* L. *Z. Zellforsch.*, 17 : 160-198.
- ARVY, L. et M. GABE, 1949. Mise en évidence simultanée du fer figuré et de la phosphatase alcaline sur coupes à la paraffine. *Bull. Histol. appl.*, 26 : 99-102.
- BERNARD, F., 1890. Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes Prosobranches. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 9 (7) : 89-404.
- BLACKBURN, M., 1956. Sonic scattering layers of heteropods. *Nature*, 177 : 374-375.
- BRÜEL, L., 1921. Artumbildungs- und Variationstudien am Nervensystem von *Firoloida kovalewskyi* Vayss. (*desmaresti*). *Zool. Jhb. Allg. Zool.*, 38 : 517-564.
- BUCHMANN, W., 1924. Über den Pharynx der Heteropoden. *Z. Anat. Entw.-Gesch.*, 73 : 501-540.
- BULLOCK, T.H. et G.A. HORRIDGE, 1965. *Structure and function in the nervous system of Invertebrates*. Freeman & C<sup>o</sup>, San Francisco.
- DALES, R.P., 1957. Heteropoda. *Fich. Ident. Zooplanc. Sheet*, 66 : 1-4.
- DELLE CHIAJE, P., 1841. Dei Molluschi Pteropodi a Eteropodi. *Rendic. Accad. Borb. Sci. Napoli*, 2 : 106-148.
- DEMAL, J., 1955. Essai d'Histologie comparée des organes chémorécepteurs des Gastéropodes. *Mém. Acad. Roy. Belg., Cl. Sci.*, 39 : 1-82.
- FLORKIN, M. et Gh. DUCHATEAU, 1948. Sur l'osmorégulation de l'Anodonte (*Anodonta cygnea* L.). *Physiol. comp. Oecol.*, 1 : 29-45.
- FORTUYN, Ae., B.D., 1920. *Vergleichende Anatomie des Nervensystems. I. Die Leitungsbahnen im Nervensystem der wirbellosen Tiere*. Bohn, Haarlem.
- FRANC, A., 1949a. Hétéropodes et autres Gastropodes planctoniques de Méditerranée occidentale. *J. Conchyliol.*, 89 : 209-230.
- FRANC, A., 1949b. Notes histologiques sur la métamorphose de *Firoloida desmaresti* Lesueur. *Bull. Soc. zool. France*, 74 : 141-146.
- FRANC, A. et M. GABE, 1951. Anomalie de la gonade chez *Pterotrachea coronata*. *Bull. biol. France Belgique*, 85 : 340-346.
- FRIEDRICH, H., 1932. Studien über die Gleichgewichtserhaltung und Bewegungsphysiologie bei *Pterotrachea*. *Z. vergl. Physiol.*, 16 : 346-361.

- GABE, M., 1951a. Données histologiques sur la neurosécrétion chez les Pterotracheidae (Hétéropodes). *Rev. canad. Biol.*, 10 : 391-410.
- GABE, M., 1951b. Données histologiques sur l'appareil génital femelle de *Pterotrachea mutica* Lesueur. *La Cellule*, 54 : 1-38.
- GABE, M., 1952. Contribution à l'étude histologique de l'appareil digestif des Pterotracheidae. *La Cellule*, 54 : 363-396.
- GABE, M., 1953. Particularités histologiques des cellules neurosécrétrices chez quelques Prosobranches Monotocardes. *C.R. Acad. Sc.*, 236 : 333-336.
- GABE, M., 1962. *Résultats de l'histochemie des polysaccharides : Invertébrés*. *Hdbch. Histochemie*, 2/1 : 95-356. G. Fischer, Stuttgart.
- GABE, M., 1965a. La neurosécrétion chez les Mollusques et ses rapports avec la reproduction. *Arch. Anat. micr.*, 54 : 371-385.
- GABE, M., 1965b. *Neurosecretion*. Pergamon Press, Oxford.
- GABE, M., 1965c. Données morphologiques et histologiques sur l'appareil génital mâle des Hétéropodes (Gastéropodes Prosobranches). *Z. Morphol. Oekol. Tiere*, 55 : 1024-1079.
- GABE, M. et M. MARTOJA, 1956. Rôle du facteur temps dans l'acétylation réversible suivant McManus et Cason. *Ann. Histochemie*, 1 : 180-190.
- GABE, M. et M. MARTOJA, 1957. Une coloration trichrome en un temps sans différenciation. *Bull. Micro. appl.*, 7 : 60-63.
- GABE, M. et M. PRENANT, 1949. Contribution à l'histologie de l'ovogénèse chez les Polyplacophores. *La Cellule*, 53 : 99-116.
- GABE, M. et M. PRENANT, 1950. Recherches sur la gaine radulaire des Mollusques. II. Données histologiques sur l'appareil radulaire des Hétéropodes. *Bull. Soc. zool. France*, 75 : 176-184.
- GEGENBAUR, C., 1855. *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden*. Engelmann, Leipzig.
- GRENACHER, H., 1892. Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. II. Das Auge der Heteropoden geschildert an *Pterotrachea coronata* Forsk. *Abh. naturforsch. Ges. Halle*, 17 : 1-64.
- HANSTRÖM, B., 1928. *Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere*. Springer, Berlin.
- HARRISON, F.M., 1962. Some excretory processes in the Abalone, *Haliotis rufescens*. *J. exp. Biol.*, 39 : 179-192.
- HENSEN, V., 1876. Über den Bau des Schneckenauges. *Arch. mikr. Anat.*, 2 (cité d'après HESSE, 1900).
- HESS, C. et A. GEWERZHAGEN, 1914. Die Akkomodation bei *Pterotrachea*. *Arch. vergl. Ophthalmologie*, 4 : 300-304.
- HESSE, R., 1900. Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VI. Die Augen einiger Mollusken. *Z. wiss. Zool.*, 68 : 397-477.
- HIRSCH, G.C., 1915. Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden. I. *Zool. Jhb., Physiol.*, 35 : 357-504.
- HIRSCH, G.C., 1924. Der Weg des resorbierten Eisens und des phagozytierten Carmins bei *Murex trunculus*. *Z. vergl. Physiol.*, 2 : 1-22.
- HUXLEY, Th., 1853. Upon the morphology of the cephalous Mollusca as illustrated by the anatomy of certain Heteropoda and Pteropoda. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, part II for 1852* : 29-53.
- JACQUIERT, Cl., 1936. *Recherches sur l'oogenèse des Aranéides et sur les corps vitellins de Balbiani*. Thèse Doct. Sc., Paris.

- KALKSCHMIDT, J., 1912. Adriatische Heteropoden. *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien*, 121 (Abt. I) : 999-1013.
- KEFERSTEIN, H., 1862-66. *Mollusca cephalophora. Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs*, III/2. Akad. Verlagsges., Leipzig.
- KRASUCKI, A., 1911. Untersuchungen über Anatomie und Physiologie der Heteropoden. *Bull. Internat. Acad. Krakow*, 5B : 391-448.
- KÜMMEL, G., 1965. Druckfiltration als ein Mechanismus der Stoffausscheidung bei Wirbellosen. *Sekretion und Exkretion*, 203-227. Springer, Berlin.
- LESUEUR, A., 1817. *Bull. Soc. Philomat.* (cité d'après TESCH, 1949).
- LECKART, R., 1853. Ueber den Bauchsaugnapf und die Copulationsorgane bei *Firola* und *Firoloides*. *Arch. Naturgesch.*, 19 : 253-254.
- LEUCKART, R., 1855. *Zoologische Untersuchungen*, 3. Giessen.
- MACDONALD, J.D., 1862. On the anatomy and classification of the Heteropoda. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 4 : 524-525.
- MARTOJA, M., 1964. Contribution à l'étude de l'appareil digestif et de la digestion chez les Gastéropodes carnivores de la famille des Nasaridés. *La Cellule*, 64 : 235-334.
- MOWRY, R.W., 1956. Alcian blue technics for the histochemical study of acidic carbohydrates. *J. Histochem.*, 4 : 407-408.
- PERSON, Ph. et D.E. PHILPOTT, 1963. Invertebrate cartilage. *Ann. New York Acad. Sci.*, 109 : 113-126.
- PICKEN, E.R., 1937. The mechanism of urine formation in Invertebrates. 2. The excretory mechanism in certain Mollusca. *J. exp. Biol.*, 14 : 20-34.
- POLIMANTI, O., 1911. Contributo alla fisiologia del movimento e del sistema nervoso degli animali inferiori. III. *Z. allg. Physiol.*, 12 : 379-405.
- RENAULT, L., 1965. Observations sur l'oogenèse et sur les cellules nourricières chez *Lamellaria perspicua* (L.). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, (2), 37 : 282-284.
- REUSCH, E., 1912. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Heteropoden. *Z. wiss. Zool.*, 102 : 249-376.
- RÖSSLER, R., 1885. Die Neubildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. *Z. wiss. Zool.*, 41 : 447-482.
- SCHAFFER, J., 1930. *Die Stützgewebe. Möllendorff's Hdbch. mikr. Anat.*, 2/2 : 1-390. Springer, Berlin.
- SIMROTH, H., 1907. *Gastropoda Prosobranchia. Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs*, 3/2 : 1-1056. Akad. Verlagsges., Leipzig.
- SPENGLER, J.W., 1881. Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. *Z. wiss. Zool.*, 35 : 333-383.
- TESCH, J.J., 1906. *Die Heteropoden der Siboga-Expedition. Siboga-Exped.*, 51 : 1-112.
- TESCH, J.J., 1913. Das Nervensystem der Heteropoden. *Z. wiss. Zool.*, 105 : 243-279.
- TESCH, J.J., 1949. *Heteropoda. Dana-Rep. n° 34*, 1-54. Carlsberg Found, Copenhagen.
- THIELE, J., 1925. *Gastropoda. Kükenthal's Hdbch. Zool.*, 5 : 33-155.
- TROSCHEL, F.H., 1856. *Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Klassifikation untersucht.* Springer, Berlin.

- TSCHACHOTIN, S., 1908. Die Statocyste der Heteropoden. *Z. wiss. Zool.*, 90 : 343-435.
- TUZET, O., 1936. Sur la spermatogenèse de *Carinaria lamarcki* Per. *Les. Arch. Zool. exp. gén.*, 78, N.R. : 68-78.
- URICH, K., 1961. Mitteldarmdrüsen und Insektenfettkörper als Zentralorgane des Stoffwechsels. *Ergebn. Biologie*, 24 : 155-190.
- VANNUCCI, M., 1951. Resultados científicos do cruzeiro do "Baependi" e do "Vega" à ilha da Trindade. O genero *Firoloida*, Prosobranchia Heteropoda. *Bol. Inst. paulista Oceanografia*, 2 : 73-93.
- VAYSSIÈRE, A., 1904. *Mollusques Hétéropodes provenant des campagnes des yachts Hirondelle et Princesse Alice. Camp. sci. Albert I<sup>er</sup>, Prince de Monaco*, 26 : 3-65. Imprim. Monaco.
- VAYSSIÈRE, A., 1927. *Mollusques Hétéropodes provenant des campagnes des yachts Hirondelle et Princesse Alice. Res. Camp. sci. Albert I<sup>er</sup>, Prince de Monaco*, 71 : 3-30. Imprim. Monaco.
- WARLOMONT, R., 1886. Etude sur quelques points de structure des Firoles. *J. Anat. Physiol.*, 22 : 331-350.

Manuscrit reçu le 4 janvier 1966.



**SEPIA OFFICINALIS**  
**DE LA MER CATALANE**

par Katharina MANGOLD (1)

**SOMMAIRE**

INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	962
HISTORIQUE .....	964
<i>SEPIA OFFICINALIS</i> DE LA MER CATALANE .....	967
A) INTRODUCTION .....	967
B) DISTRIBUTION ANNUELLE, MATURATION SEXUELLE ET STRUCTURE DU SÉPION .....	970
C) SEICHES MÉDITERRANÉENNES ET SEICHES ATLANTIQUES ..	976
D) LA CROISSANCE DU SÉPION ET LA TRANSFORMATION DES SEICHES .....	979
1. Modes théoriques de la transformation .....	981
2. La transformation de la population (transformation générale) .....	985
3. La transformation individuelle .....	987
4. Le nombre de stries d'accroissement .....	988
5. La croissance du sépion .....	992
E) MATURATION SEXUELLE ET CROISSANCE DU SÉPION .....	998
1. Femelles .....	998
2. Mâles .....	1002
DISCUSSION .....	1005
RÉSUMÉ .....	1009
SUMMARY .....	1010
ZUSAMMENFASSUNG .....	1010
BIBLIOGRAPHIE .....	1011

(1) Ce travail est respectueusement dédié au Dr J. VERWEY, Directeur du Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Den Helder, à l'occasion de son 65<sup>e</sup> anniversaire.

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'unité de l'espèce linnéenne, *Sepia officinalis*, a été contestée pour la première fois par LAFONT, en 1868. Dès lors, la question de la spéciation de la Seiche commune a été traitée par de nombreux auteurs préoccupés de problèmes d'évolution. Les uns ont soutenu l'hypothèse énoncée par LAFONT, à savoir que *Sepia officinalis* est en réalité une espèce composée de plusieurs sous-espèces; d'autres, au contraire, ont affirmé l'existence d'une seule et unique espèce. Mais la question n'a pas été résolue d'une façon définitive.

Lors de notre étude sur la biologie des Céphalopodes de la Mer catalane, nous avons été confrontée rapidement avec ce problème. Nous sommes finalement arrivée à la conclusion qu'en Méditerranée, il n'existe qu'une seule espèce de *Sepia officinalis*. Dans le présent travail, nous tâcherons d'expliquer les raisons qui nous ont amenée à ce résultat.

Toutes les discussions sur la formation et l'existence de sous-espèces ou de races de *Sepia officinalis* portent sur la structure du sépion. C'est, en effet, le seul organe qui présente, à prime abord, des différences entre les sous-espèces (ou les races). Nous rappelons brièvement sa structure.

La face dorsale du sépion est constituée d'une mince lame calcaire très dure, d'aspect granuleux (fig. 1, B); elle se termine à l'extrémité postérieure par une pointe plus ou moins forte, le rostre. La partie postérieure de la face dorsale est couverte d'une fine couche chitineuse.

La face ventrale (fig. 1, A) se compose d'un tissu plus mou. Elle est formée par de nombreux feuilletts calcaires aérifiés. Ces feuilletts ou plaques, soutenus par des trabécules, ne se recouvrent pas entièrement à l'extrémité postérieure. Chaque plaque déposée correspond à une strie, dite strie d'accroissement. La partie striée de la face ventrale est, par conséquent, composée de l'affleurement de toutes les plaques calcaires; la partie lisse, elle, représente la dernière plaque dont la limite postérieure forme nécessairement la limite antérieure de la partie striée (fig. 1, A).

La croissance du sépion ne peut se faire que par la partie lisse, c'est-à-dire, par le dépôt continu de feuilletts calcaires, marqué chacun par une strie sur la face ventrale. Les feuilletts sont sécrétés par l'épithélium de la cavité coquillière. Cet épithélium sécréteur des plaques calcaires croît à l'extrémité antérieure et se résorbe à son extrémité postérieure, ce qui mène à un recouvrement incomplet des feuilletts. La relation des longueurs de la partie lisse et de la

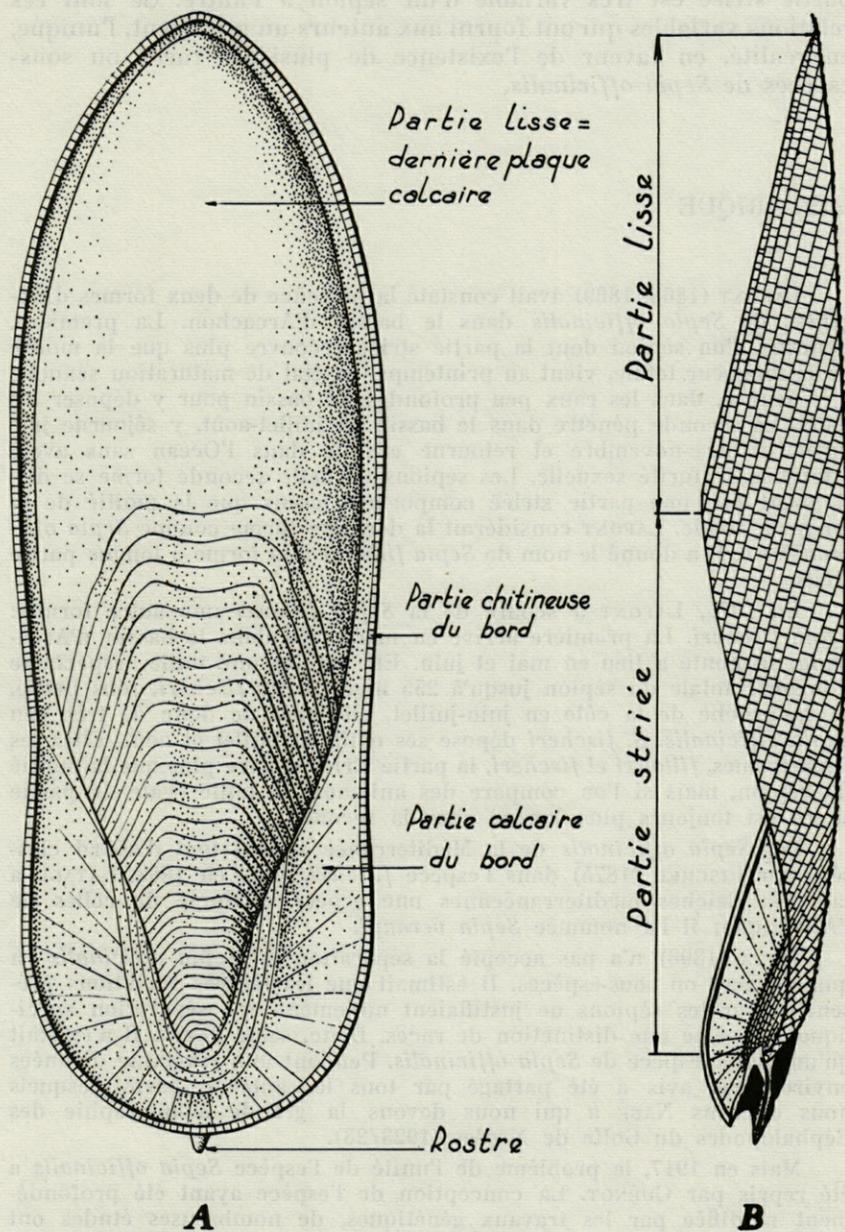


FIG. 1. — A, siphon vu par la face ventrale; B, coupe longitudinale du siphon.

partie striée est très variable d'un sépion à l'autre. Ce sont ces relations variables qui ont fourni aux auteurs un argument, l'unique, en réalité, en faveur de l'existence de plusieurs races ou sous-espèces de *Sepia officinalis*.

## HISTORIQUE

LAFONT (1868, 1869) avait constaté la présence de deux formes différentes de *Sepia officinalis* dans le bassin d'Arcachon. La première, pourvue d'un sépion dont la partie striée recouvre plus que la moitié de la longueur totale, vient au printemps, en état de maturation sexuelle très avancé, dans les eaux peu profondes du bassin pour y déposer les œufs. La seconde pénètre dans le bassin en juillet-août, y séjourne jusqu'en octobre-novembre et retourne ensuite dans l'Océan sans avoir atteint la maturité sexuelle. Les sépions de cette seconde forme se distinguent par une partie striée comportant moins que la moitié de la longueur totale. LAFONT considérait la dernière forme comme *Sepia officinalis* s.s. Il a donné le nom de *Sepia fillouxi* à la forme à longue partie striée.

En 1871, LAFONT a séparé de la *Sepia fillouxi* une autre forme : *Sepia fischeri*. La première arrive en mars-avril dans le bassin d'Arcachon, sa ponte a lieu en mai et juin. Elle atteint une taille respectable (longueur totale du sépion jusqu'à 255 mm). *Sepia fischeri*, plus petite, se rapproche de la côte en juin-juillet, elle précède donc de très peu *Sepia officinalis*. *S. fischeri* dépose ses œufs en juillet et août. Chez les deux formes, *fillouxi* et *fischeri*, la partie striée couvre plus que la moitié du sépion, mais si l'on compare des animaux de taille égale, la partie striée est toujours plus longue chez la seconde.

Les *Sepia officinalis* de la Méditerranée étaient tout d'abord classées par FISCHER (1875) dans l'espèce *fillouxi*. Mais en 1888, LATAGU a fait des Seiches méditerranéennes une espèce distincte de celles de l'Atlantique; il l'a nommée *Sepia veranyi*.

JATTA (1896) n'a pas accepté la séparation de *Sepia officinalis* en quatre races ou sous-espèces. Il estimait que les légères variations présentées par les sépions ne justifiaient nullement une séparation spécifique ou même une distinction de races. Donc, selon JATTA, il n'existait qu'une seule espèce de *Sepia officinalis*. Pendant une vingtaine d'années environ, cet avis a été partagé par tous les auteurs, parmi lesquels nous citerons NAEF à qui nous devons la grande Monographie des Céphalopodes du Golfe de Naples (1923/28).

Mais en 1917, le problème de l'unité de l'espèce *Sepia officinalis* a été repris par CUÉNOT. La conception de l'espèce ayant été profondément modifiée par les travaux génétiques, de nombreuses études ont vu le jour, tendant toutes à démontrer qu'une espèce considérée jusqu'alors comme uniforme, était en réalité composée de plusieurs sous-espèces.

Les différentes formes de *Sepia officinalis* décrites par LAFONT ont apparemment fourni un matériel de choix pour appuyer cette nouvelle conception de l'espèce. CUÉNOT a donc essayé de prouver qu'il existe chez les Mollusques également des espèces que l'on croyait uniformes et qui, en réalité, enfermeraient plusieurs espèces naissantes.

CUÉNOT confirmait les résultats acquis par LAFONT, à savoir que les trois espèces atlantiques se distinguent morphologiquement par la relation de la longueur des parties striée et lisse du sépion ainsi que par la taille maximale que chacune peut atteindre. Ethologiquement, les animaux diffèrent par le moment de l'immigration dans les eaux côtières et par la période de reproduction.

CUÉNOT a apporté des précisions. Les différences que présentent les sépions ne se manifestent qu'à partir d'une certaine longueur, voire d'un certain âge. Les *fischeri* peuvent être séparées des *officinalis* à partir d'une longueur de 76 mm, les *fillouxi* à partir de 97 mm.

Si les résultats auxquels est arrivé CUÉNOT coïncident avec ceux obtenus par LAFONT, l'interprétation qui leur a été donnée par ces deux auteurs, n'était pas la même. En effet, LAFONT pensait que les trois Seiches sont des espèces complètement séparées, alors que CUÉNOT les considérait comme affiliées, la forme nodale étant *Sepia officinalis*, *Sepia fillouxi* et *Sepia fischeri* se présentent comme des espèces naissantes. Pour LAFONT, l'évolution des trois espèces était accomplie.

Quelques années plus tard, en 1927, CUÉNOT a réuni *Sepia fischeri* et *Sepia fillouxi* dans une même espèce. Désormais, il n'en distinguait plus que deux : *Sepia fillouxi* et *Sepia officinalis*. En outre, il précisait alors, que toutes les conditions étaient requises pour faire de *Sepia officinalis* et *Sepia fillouxi* de vraies espèces et non seulement des espèces naissantes.

Indépendamment des travaux de CUÉNOT dont il n'avait pas connaissance, GRIMPE (1925) a été amené à la même conclusion, à savoir que *Sepia officinalis* est représentée, dans la Mer du Nord, par deux races (GRIMPE parlait de races et non pas d'espèces). La première correspond à *Sepia fillouxi*, elle pond en été. La seconde qui ressemble à *Sepia officinalis*, se reproduirait en hiver. GRIMPE attribuait le dimorphisme des sépions au fait que le développement postembryonnaire des animaux nés en été ou en hiver a lieu à des conditions fort différentes.

Dans son travail sur les Céphalopodes recueillis par le Navire-école belge, le « Mercator », sur la côte africaine, ADAM (1941) a consacré un important chapitre à la distribution géographique des différentes formes de *Sepia officinalis*. La côte atlantique de la France est fréquentée par deux formes : *Sepia officinalis* et *fillouxi*, mais elles ne s'y trouvent pas à la même période de l'année. La mer du Nord semble être habitée, toujours selon ADAM, par la seule *Sepia fillouxi*. Sur la côte occidentale de l'Afrique, ADAM a noté la présence d'au moins trois formes de *Sepia* (*Sepia officinalis*, *S. hierredda*, *S. vermicularis*) qui affectionnent des régions différentes. Cependant, à la limite des aires de répartition de deux d'entre elles, l'existence de formes intermédiaires suggère la possibilité d'un croisement (*Sepia officinalis* × *S. hierredda*). L'Atlantique est, par conséquent, peuplé de quatre formes de Seiches. ADAM, à l'encontre de la plupart des auteurs qui avaient érigé ces formes en

espèces, leur a donné la valeur systématique de races géographiques puisqu'elles se trouvent ou bien dans des régions différentes, ou bien dans la même région mais à diverses périodes de l'année. De ces quatre races, deux sont susceptibles, d'après ADAM, d'habiter la Méditerranée. Ce sont *Sepia officinalis* et *Sepia fillouxi*. La première est caractérisée par une courte partie striée, la seconde est une race de grande taille dont la partie striée couvre plus que la moitié de la longueur totale du sépion.

En 1933, CUÉNOT a publié une étude sur les *Sepia officinalis* de la Méditerranée. L'auteur avait pu constater l'existence de deux formes distinctes dans cette mer. Une première, à longue partie striée, correspond à la *fillouxi* de l'Atlantique; elle a été nommée forme A. La seconde, la forme B, à courte partie striée, diffère un peu de *Sepia officinalis* de l'Océan. Notons encore que dans ce dernier travail, CUÉNOT n'attribuait plus aucune importance à la valeur systématique donnée à ces différentes formes; on pouvait les ériger en espèces autonomes, espèces naissantes ou formes saisonnières (Saisonformen des auteurs allemands).

En 1938, l'espèce *veranyi*, créée par LATAGU et abandonnée par la suite, a été réhabilitée par COZZI. L'auteur estimait que les différences entre les animaux de la Mer tyrrhénienne, possédant tous un sépion à longue partie striée, et les *Sepia fillouxi* de l'Atlantique, justifiaient largement une séparation spécifique. Ceci fut, à notre connaissance, le dernier essai de placer les Seiches méditerranéennes dans une espèce distincte de celles de l'Atlantique.

Nous trouvons encore quelques indications sur la relation de la partie striée et de la partie lisse dans un travail de SAVASTANO (1927) qui étudiait les caractères sexuels secondaires chez *Sepia officinalis* et *Sepia orbignyana* de la région de Catania (Sicile). Les *Sepia officinalis* récoltées entre août et octobre, et dont la longueur ne dépassait pas 60 mm, appartenaient au type A, alors que les plus grandes, récoltées pendant la même période, étaient du type B. A taille égale, la partie striée des mâles est plus longue que celle des femelles, fait que SAVASTANO interprétait précisément comme un caractère sexuel secondaire.

Les travaux les plus approfondis sur la *Sepia officinalis* de la Méditerranée sont dus à GHIRARDELLI (1947, 1950). L'auteur s'est consacré plus spécialement à l'étude des animaux de l'Adriatique moyenne. Pendant trois années consécutives, GHIRARDELLI a constaté que les Seiches qui apparaissent les premières, au printemps, dans les eaux peu profondes, sont de taille très variable. Vers l'été, la population devient plus homogène par la disparition continue des animaux de grande taille. L'auteur a proposé deux explications : ou bien, la diversité de la taille est en relation avec l'âge — les animaux les plus âgés arrivent les premiers, accompagnés de quelques exemplaires plus jeunes, et se retirent également les premiers, ou bien, deux populations génétiquement différentes viennent dans les eaux côtières. La population constituée de Seiches de grande taille retournerait avant l'autre vers les fonds plus importants. Cependant, les années suivantes, les animaux de juin-juillet étaient de tailles aussi diverses que ceux du printemps. Les deux hypothèses étaient donc désormais dénuées de fondement. Nous aurons l'occasion de revenir sur les observations relatées par l'auteur italien.

Dans son travail de 1950, GHIRARDELLI a repris à son compte la discussion des théories de CUÉNOT. Une première hypothèse, à savoir que la différence de la longueur de la partie striée pourrait s'expliquer par le fait que les Seiches qui se rassemblent à un certain endroit sur la côte, proviennent de diverses régions, fut rapidement écartée. L'auteur s'est ensuite penché sur le problème de la croissance du sépion et de l'action probable de celle-ci sur l'étendue de la partie striée. 344 mâles et 303 femelles, récoltés entre avril et juillet, ont été examinés. Tous ces animaux appartenaient au type A. La partie striée des Seiches pêchées entre le 15 mai et le 15 juin était relativement plus grande que celle des animaux récoltés en avril. L'auteur en tirait la conclusion que la longueur relative de la partie striée augmente au fur et à mesure que le sépion croît. Cependant, si l'on dresse un graphique en inscrivant sur l'abscisse la longueur totale du sépion et sur l'ordonnée la longueur relative de la partie striée, on voit immédiatement que cette dernière peut comporter toutes les valeurs comprises entre 50 et 70 % pour toutes les longueurs du sépion. Le coefficient de corrélation est donc très éloigné de la valeur de 1. Malgré cette multitude de relations possibles, GHIRARDELLI était persuadé que l'étendue de la partie striée dépend de la croissance et par conséquent de l'âge de l'animal. A partir d'une certaine longueur (125 mm env.), la relation entre la longueur du sépion et celle de la partie striée se stabiliserait.

GHIRARDELLI avait en outre récolté des Seiches du type B, à 10 milles de la côte, en septembre. Elles étaient toutes de petite taille. Il s'agissait, selon l'auteur, des Seiches nées les premières, la même année. GHIRARDELLI concluait qu'il faudrait trouver des Seiches B de toutes les tailles et pendant toute l'année, qu'il faudrait en plus découvrir leur ponte pour affirmer qu'il existe réellement deux races (ou sous-espèces) de *Sepia officinalis* dans l'Adriatique. Au demeurant, une hypothèse s'imposait : les Seiches B sont les stades non mûrs des Seiches A.

Les nombreux travaux consacrés au problème des races de *Sepia officinalis* n'avaient donc pas abouti à une solution définitive. Au cours de nos recherches sur la biologie des Céphalopodes de la Mer catalane, nous avons eu l'occasion de récolter un très important matériel de *Sepia officinalis* pendant huit années consécutives. Il nous a paru utile de reprendre la question.

## SEPIA OFFICINALIS DE LA MER CATALANE

### A) INTRODUCTION

Pour bien préciser le point de départ de notre étude, il faut revenir un instant aux travaux de CUÉNOT, et en particulier aux observations faites sur les Seiches méditerranéennes, observations que l'auteur a interprétées à la lumière de ses résultats d'Arcachon.

Les Seiches du Golfe de Gascogne, extérieurement toutes identiques, se divisent en deux groupes qui se distinguent morphologiquement par la structure du sépion et par la taille maximale. La forme *fillouxi* que CUÉNOT appelait plus tard la forme A, à longue partie striée, quitte les fonds de l'Océan en janvier-février et se dirige vers la côte. De nombreuses Seiches pénètrent dans le bassin d'Arcachon à partir de mi-mars jusqu'en juillet. La ponte commence fin avril et se termine début août. En août et septembre, les Seiches A quittent le bassin. Aucune Seiche du type B ne se trouve dans les eaux côtières au printemps. Elles entrent dans le bassin en juillet et août, y séjournent jusqu'en octobre et retournent ensuite dans l'Océan, leurs organes génitaux étant plus ou moins développés. Les mâles ont, en partie, des spermatophores, mais les femelles, bien que leurs glandes nidamentaires soient déjà assez volumineuses, n'ont encore que des œufs de très petite taille.

Le matériel récolté par les chalutiers en hiver dont disposait CUÉNOT, n'était pas très abondant. Les Seiches du type A étaient presque mûres, parmi les B, les mâles avaient des spermatophores alors que les femelles n'avaient que des œufs peu développés. La ponte de la forme B n'avait jamais été trouvée. CUÉNOT supposait qu'elle devait avoir lieu entre décembre et mars, en février probablement.

L'auteur excluait la possibilité d'une transformation du sépion A en sépion B, une fois la période de reproduction passée. La théorie, suivant laquelle les deux types de Seiches sont des formes réellement distinctes (le dimorphisme du sépion ne pouvait donc pas être interprété comme étant en relation avec l'âge ou comme effet d'un changement saisonnier), semblait être confirmée par l'absence de passages insensibles entre les deux formes. Toutefois, CUÉNOT admettait que les deux formes ne pouvaient être séparées qu'à partir d'une certaine longueur, voire d'un certain âge, toutes les jeunes Seiches appartenant au type B.

En 1925, GRIMPE signalait non seulement l'existence, dans la Mer du Nord, de deux races de *Sepia officinalis*, mais encore celle de deux formes d'un autre Céphalopode, *Alloteuthis subulata*. Pour ce dernier, l'auteur distinguait une forme *typica* qui pond fin juin et une forme *autumnalis* qui se reproduit en septembre-octobre. La théorie de CUÉNOT de la formation d'espèces par décalage de la période de ponte, chez les Céphalopodes, se trouvait fortement appuyée par la découverte de GRIMPE.

Nous n'avions donc, *a priori*, aucune raison de douter de l'existence de deux races de *Sepia officinalis* en Méditerranée (1). Lorsque l'on compare, comme l'avait fait CUÉNOT, les sépions des animaux pris dans les nasses au printemps et en été à ceux des

(1) C'est pour nous un devoir très agréable de remercier M. M. GALANGAU, aide technique spécialisé au Laboratoire Arago. C'est grâce à son dévouement, son aide constante et efficace que nous avons pu mener à bien ce travail. M. GALANGAU, observateur averti, n'a jamais cru à l'existence de deux races ou espèces de *Sepia officinalis* en Méditerranée.

Seiches pêchées au chalut en automne, on est frappé par une différence qui semble être trop importante pour que l'on envisage la transformation d'un type de sépion dans l'autre. L'idée qui s'impose tout naturellement est celle de l'existence de deux races ou de deux espèces (fig. 2).

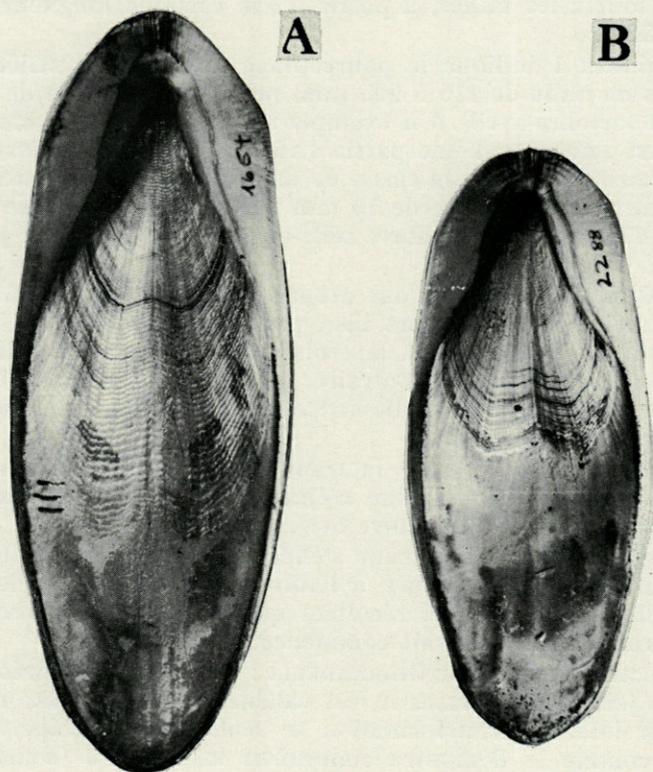


FIG. 2. — A, sépion d'une Seiche A, mûre, prise le 9 mai 1956, longueur 183 mm; B, sépion d'une Seiche B, non mûre, récoltée le 18 octobre 1957, longueur 141 mm.

Des observations minutieuses ont cependant révélé que les Seiches se transforment du type B en type A entre novembre et avril, au fur et à mesure que la maturation de leurs gonades progresse. Ceci est surtout valable pour les femelles, car, comme CUÉNOT l'avait remarqué justement, les mâles B, récoltés en hiver, sont pourvus de spermatophores quand ils ont atteint une certaine taille. Mais pendant huit années de recherches, nous n'avons jamais trouvé une femelle mûre qui soit encore au stade B.

La partie striée des sépions recueillis en octobre recouvre 45,9 % de la longueur de la partie lisse et de la partie striée (1). En novembre, elle a atteint 47,3 %, en décembre, elle est presque aussi longue que la partie lisse, en janvier et surtout à partir de février, elle est plus longue que la partie lisse. Ce processus de la transformation du sépion B en sépion A est réalisé chez les animaux de toutes les tailles, à partir d'une certaine longueur minimale (p. 343).

Le tableau 1 indique le pourcentage de la partie striée pour les classes de taille de 115 à 235 mm, pendant la période de transformation (octobre-avril). Un exemple : les Seiches de la classe de 125 mm en octobre ont une partie striée de 45,0 %. En novembre, nous les retrouvons dans la classe de taille de 135 mm — en admettant un taux de croissance de 10 mm par mois — avec une partie striée de 47,9 %. En décembre, celle-ci aura 48,7 % et en janvier 50,8 %.

En février, les Seiches ont atteint une longueur de 165 mm, la partie striée recouvre alors bien plus que la moitié de la longueur du sépion (58,6 %). Si la croissance mensuelle n'était d'ailleurs que de 5 mm ou, au contraire, de 20 mm, l'augmentation de la longueur relative de la partie striée est toujours aussi nette pour toutes les classes de taille.

Une fois la certitude de la transformation des Seiches B en Seiches A acquise, le problème n'était pas pour autant résolu, il se posait simplement d'une autre façon.

La période pendant laquelle s'effectue la transformation, peut légèrement varier d'une année à l'autre. En 1955, p. ex., les premières Seiches A n'ont été récoltées qu'en décembre, alors qu'en 1957, la transformation avait commencé fin septembre.

L'hypothèse émise par GHIRARDELLI : les formes B représentant les stades jeunes des formes A, est valable, mais dans une mesure assez restreinte. La transformation se réalise, en principe, à tous les âges comme le démontre clairement la figure 3 (courbes de fréquence de taille des formes A et B).

#### B) DISTRIBUTION ANNUELLE, MATURATION SEXUELLE ET STRUCTURE DU SÉPION

Un fait cependant semble être acquis : la structure du sépion est en relation avec l'état des gonades. Elle dépendrait donc de

(1) La longueur de la partie striée sera toujours exprimée en % de la longueur de la partie lisse et de la partie striée et non pas en % de la longueur totale du sépion. La valeur de 52-53 % de la partie striée correspond à 50 % de la longueur totale.

TABLEAU 1

*Pourcentage de la partie striée du sépion des Seiches de 115 à 235 mm,  
récoltées entre octobre et avril (valeurs moyennes de huit ans)*

Classe	Octobre	Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars	Avril
115	44,9	45,1	45,4	49,2	50,2	54,1	57,1
125	45,0	45,0	45,6	48,4	50,0	51,6	57,4
135	46,2	47,9	48,0	51,0	53,9	55,7	57,0
145	45,3	48,5	48,7	51,2	57,7	54,4	61,6
155	44,7	47,3	49,9	50,8	56,8	59,7	61,0
165	45,1	47,3	50,2	53,7	58,6	60,3	60,3
175	44,7	45,8	49,8	53,4	56,3	61,8	61,9
185	44,0	46,6	50,5	53,3	56,8	58,4	61,7
195	44,5	48,0	51,6	52,9	56,1	58,5	64,9
205	43,1	44,7	48,9	50,8	57,3	54,2	61,3
215	41,5	46,3	48,8	49,0	58,4	56,0	56,6
225		45,9	49,0	49,7	53,8	55,0	
235			46,3			58,7	

leur cycle saisonnier. Le présent chapitre traitera des déplacements qu'effectuent les *Sepia officinalis* dans la région de pêche de Port-Vendres (MANGOLD-WIRZ, 1963), de la maturation sexuelle et, très brièvement, de la structure du sépion.

### Janvier

Pendant ce mois, les Seiches de taille moyenne et grande se tiennent sur des fonds de 30 à 80 mètres. Les mâles ont presque tous la poche de Needham emplie de spermatophores. Par contre, peu de femelles sont mûres, elles ont, en majorité, des œufs de taille moyenne.

Chez *Sepia officinalis*, la taille des œufs que nous distinguons correspond aux diamètres suivants (MANGOLD-WIRZ) :

— femelles non mûres et avec de très petits œufs	jusqu'à 2,0 mm
— femelles avec de petits œufs .....	2,1 - 4,0 mm
— femelles avec des œufs moyens .....	4,1 - 6,0 mm
— femelles avec de grands œufs .....	6,1 - 8,0 mm

Les quelques femelles aptes à se reproduire ont des glandes nidamentaires pleinement développées et leur ovaire est gonflé d'œufs lisses. Vers la fin de ce mois, on récolte exceptionnellement de petites pontes, dont les œufs, dans la plupart des cas, ne se développent pas.

61,8 % de mâles et 69,0 % de femelles appartiennent au type A (moyenne de huit ans). Les animaux à parties striée et lisse sub-égales sont assez nombreux. Les sépions B prédominent chez les animaux de 100 mm de longueur et chez les très grands exemplaires (tableau 1).

La longueur relative de la partie striée pour l'ensemble des Seiches récoltées en janvier est de 51,1 %.

### Février

Au cours de ce mois, les plus grandes Seiches viennent tout près du rivage. Les mâles devancent les femelles de quelques jours. Mâles et femelles pris très près de la côte sont parfaitement mûrs. Les animaux de taille moyenne se trouvent un peu plus éloignés du bord, entre 20 et 60 mètres de profondeur.

Sur des fonds allant de 50 à 80 mètres finalement, on pêche de petites Seiches aux gonades faiblement développées qui, le mois précédent, vivaient dans des eaux plus profondes, sur les fonds détritiques du large.

Les mâles sont mûrs à partir d'une longueur de 90 à 100 mm ; les femelles à partir de 140 à 150 mm.

69,5 % de mâles et 65,6 % de femelles récoltés en février ont des sépions à longue partie striée. L'augmentation du nombre de femelles B par rapport à janvier est due à la présence d'animaux de petite taille, non mûrs, et parmi lesquels les femelles B sont plus nombreuses que les mâles B. Les sépions des animaux moyens et grands ainsi que ceux des très petits (en dessous de 40 mm) sont du type A. La longueur moyenne de la partie striée de tous les animaux récoltés en février est de 53,6 %.

### *Mars*

Les animaux de taille moyenne se sont également rapprochés de la côte. Les mâles sont mûrs, les femelles les moins avancées ont de grands œufs.

Les petites Seiches qui appartenaient encore, en majeure partie, au type B le mois précédent, sont devenues presque toutes des Seiches A. Elles vivent sur des fonds de 20 à 60 mètres.

94,1 % des Seiches pêchées en mars sont du type A. La longueur de la partie striée a atteint 56,8 %.

### *Avril*

A partir de ce mois, les grandes Seiches sont prises dans les nasses que les pêcheurs immergent le long des côtes sableuses, à quelques mètres de profondeur. La quantité de Seiches pêchées par les chalutiers diminue sensiblement; les animaux se trouvent, en majorité, dans des eaux très côtières.

97 % des Seiches récoltées en avril sont du type A. La partie striée du sépion comporte 61,0 %.

Quelques individus d'une longueur de 60 à 90 mm environ, à gonades réduites, pris à une distance plus importante de la côte, sur le détritique du large, ont des sépions à courte partie striée.

### *Mai*

La taille moyenne des animaux qui vivent près du bord a sensiblement baissé par rapport au mois d'avril, fait qui s'accorde avec les premières observations de GHIRARDELLI (p. 966). Les très grands animaux qui ont déposé leurs œufs les premiers ont quitté les eaux littorales.

93,4 % des animaux récoltés en mai appartiennent à la catégorie A.

La partie striée comporte 63,3 %.

Sur les fonds détritiques du large on trouve, comme le mois précédent, des animaux de taille moyenne et petite, à gonades non développées.

### *Juin*

Les Seiches recueillies dans les nasses, particulièrement nombreuses ce mois, et au chalut côtier, sont de taille moyenne. Les grands animaux ont disparu des eaux littorales. Toutes les Seiches sont du type A, elles sont mûres ou en état de maturation très avancé.

La partie striée du sépion recouvre 64,4 %.

Les animaux à gonades réduites, décelés dès avril sur les fonds de 90 à 100 mètres, se rapprochent à leur tour de la côte. Leur nombre a augmenté. Signalons que les très petits parmi eux sont du type A, les autres, en tous 9 % des Seiches prises en juin, ont des sépions à courte partie striée.

### *Juillet*

Le nombre de mâles récoltés dans les nasses est à peu près trois fois supérieur à celui des femelles (1954 : 100 mâles pour 32 femelles; 1957 : 100 mâles pour 37 femelles; 1958 : 100 mâles pour 34 femelles, etc.). Les femelles quittent donc les eaux côtières avant les mâles.

La partie striée de ces animaux mûrs comporte 67,7 %. Les animaux à organes génitaux non développés constituent maintenant 13 % de la population. Ils remplacent peu à peu les animaux mûrs dans les eaux côtières. A l'exception des très petits, ils appartiennent à la catégorie B.

### *Août*

Au cours de ce mois, les dernières Seiches, venues vers la côte pour pondre, se retirent dans les eaux plus profondes. Leur taille moyenne a encore sensiblement baissé par rapport à juillet.

La partie striée de leur sépion est très longue, elle comporte 70 %.

Les Seiches du type B sont devenues plus nombreuses que les animaux mûrs. Elles sont à peu près de la même taille que ces derniers. Les plus grands parmi les mâles B ont des spermatophores en formation, alors que le développement des gonades des femelles n'est pas encore amorcé.

### *Septembre*

Les Seiches B constituent plus de 80 % de la population. On pêche accidentellement quelques exemplaires A qui ne se sont pas encore reproduits ou des animaux qui s'attardent dans les eaux littorales après la ponte.

Les mâles B les plus précoces ont des spermatophores en réserve. Chez les femelles, même les plus grandes, l'ovaire est encore minuscule alors que les glandes nidamentaires commencent à se développer.

La partie striée du sépion de ces animaux B comporte 45,1 %.

### *Octobre*

A partir de ce mois, les eaux côtières sont exclusivement peuplées par des animaux à gonades en voie de développement. Les plus précoces des femelles, fort rares encore, ont des œufs petits ou moyens.

6 % des animaux recueillis en octobre ont déjà atteint le stade A.

La longueur moyenne de la partie striée de tous les animaux est passée à 45,9 %.

### *Novembre*

Pendant ce mois, les Seiches sont récoltées sur des fonds de 30 à 70 mètres environ. Le pourcentage de mâles pourvus de spermatophores est le même que le mois précédent. Les femelles les plus avancées ont des œufs moyens ou grands.

Si les animaux appartiennent encore, en majeure partie, au type B, 18 % contre 6 % en octobre, se sont déjà transformés en animaux A.

La longueur de la partie striée a atteint 47,3 %.

### *Décembre*

Au début de ce mois, certaines années dès fin novembre, les Seiches se retirent sur les fonds détritiques du large. Plus de 80 % des mâles sont pourvus de spermatophores. Les femelles ont encore, en majorité, des œufs petits ou moyens, mais il y a déjà un nombre important avec de grands œufs.

36 % de mâles et 35 % de femelles se sont transformés en Seiches A. Il s'agit essentiellement d'animaux qui ont dépassé une longueur de 140 mm.

La longueur de la partie striée de l'ensemble des Seiches récoltées en décembre est de 49,7 %.

En résumé : les Seiches pénètrent dès février dans les eaux peu profondes où a lieu la ponte. Les individus de grande taille arrivent les premiers; les mâles devancent les femelles de quelques jours. Les animaux qui viennent vers la côte sont mûrs ou en état

de maturation très avancé. Les petites Seiches qui passent du stade B au stade A fin février ou au courant du mois de mars, et dont les gonades sont encore peu développées, se trouvent plus au large que les animaux mûrs.

Les plus grandes Seiches, après avoir pondu, quittent les eaux littorales dès fin avril. La longueur moyenne de la population diminue assez régulièrement jusqu'à la fin de la période de reproduction. L'activité reproductrice atteint son maximum en juin. En juillet et août, les dernières Seiches se retirent des eaux côtières; les femelles partent avant les mâles.

Toutes les Seiches qui se sont reproduites appartiennent, sans exception aucune, au type A.

Dès avril, mais surtout à partir de juin-juillet, des Seiches de petite taille du type B, à gonades non développées, pénètrent peu à peu dans les eaux côtières. Elles ne se rapprochent cependant jamais autant du rivage que les animaux qui se reproduisent. Leurs gonades se développent plus ou moins pendant le séjour dans les eaux littorales. Ces Seiches retournent sur les fonds détritiques du large en décembre. Les mâles ont alors, en majorité, des spermatophores en réserve. Les femelles ont des œufs petits, moyens ou grands. Au cours de l'hiver, ces animaux se transforment en animaux du type A.

### C) SEICHES MÉDITERRANÉENNES ET SEICHES ATLANTIQUES

Le comportement des Seiches de la Mer catalane ne diffère pas de celui des animaux atlantiques de la région d'Arcachon :

- migration printanière des animaux mûrs ou en état de maturation avancé vers la côte en vue de la ponte,
- arrivée dans les eaux littorales et retour en profondeur des grandes Seiches avant celles de taille moyenne,
- disparition des Seiches mûres en juillet et août,
- apparition en été, dans les eaux côtières, de Seiches à gonades non développées,
- retour de ces animaux dans les eaux plus profondes au début de l'hiver, avant d'avoir atteint la maturité sexuelle (femelles).

Revenons encore une fois aux arguments de CUÉNOT. L'auteur considérait que la transformation d'un sépion A en sépion B après la période de reproduction était impossible. La transformation inverse, celle de B en A, n'a jamais été envisagée par lui. L'auteur dit (1933, p. 323) : « l'isolement de fait (des deux races) est encore prouvé par l'absence de sépions intermédiaires entre les formes

A et B, j'ai toujours classé facilement les centaines de sépions... ». Et d'ajouter : « il est bon de noter que les formes A et B ne peuvent être distinguées l'une de l'autre qu'à partir d'une certaine taille du sépion; en effet, toutes les jeunes Seiches, sans exception, ont un sépion du type B ».

Or, en Méditerranée, les très petites Seiches (moins de 35 mm) ont des sépions du type A, quelle que soit la saison à laquelle elles ont été récoltées. Comme le démontre la figure 3, les formes B dominent nettement dans les classes de taille de 75 à 115 mm. La majorité des Seiches passent donc d'un stade A précoce à un stade B pour redevenir, plus ou moins tardivement, des Seiches A.

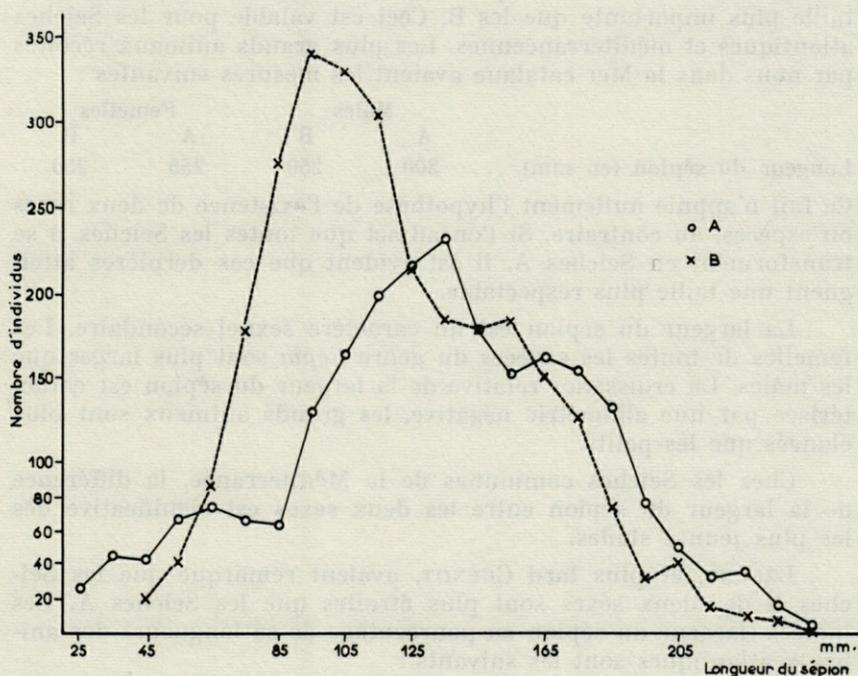


FIG. 3. — Courbes de fréquence de taille des Seiches A et B.

Les propres chiffres de CUÉNOT suggèrent d'ailleurs une transformation des Seiches B en Seiches A, et ceci malgré le manque de matériel pendant la période de transformation, c'est-à-dire, en hiver. Les animaux récoltés par CUÉNOT en novembre représentent le type B parfait, à longue partie lisse. Les animaux pris à partir de janvier ont été rangés par CUÉNOT dans la catégorie *fillouxi* (A), sans tenir compte de la relation des parties lisse et striée. 44 Seiches recueillies entre janvier et mai figurent ainsi dans la caté-

gorie A, alors qu'en réalité, chez 13 d'entre elles, la partie striée recouvre moins que la moitié du sépion ou atteint tout juste 50 % de sa longueur totale.

Voici, à titre d'exemple, les mesures de trois animaux pêchés un 12 janvier :

— longueur du sépion .....	120 mm	190 mm	220 mm
— longueur de la partie striée ...	55 mm	86 mm	105 mm
— longueur de la partie lisse ....	55 mm	90 mm	92 mm

Il s'agit donc d'une forme B, d'une forme A et d'une forme que l'on ne peut qualifier que d'intermédiaire.

CUÉNOT avait constaté que les formes A peuvent atteindre une taille plus importante que les B. Ceci est valable pour les Seiches atlantiques et méditerranéennes. Les plus grands animaux récoltés par nous dans la Mer catalane avaient les mesures suivantes :

	Mâles		Femelles	
	A	B	A	B
Longeur du sépion (en mm) ..	300	250	255	233

Ce fait n'appuie nullement l'hypothèse de l'existence de deux races ou espèces, au contraire. Si l'on admet que toutes les Seiches B se transforment en Seiches A, il est évident que ces dernières atteignent une taille plus respectable.

La largeur du sépion est un caractère sexuel secondaire. Les femelles de toutes les espèces du genre *Sepia* sont plus larges que les mâles. La croissance relative de la largeur du sépion est caractérisée par une allométrie négative, les grands animaux sont plus élancés que les petits.

Chez les Seiches communes de la Méditerranée, la différence de la largeur du sépion entre les deux sexes est significative dès les plus jeunes stades.

LAFONT, et plus tard CUÉNOT, avaient remarqué que les Seiches B des deux sexes sont plus étroites que les Seiches A. Les indices (largeur du sépion en pourcentage de sa longueur) des animaux atlantiques sont les suivants :

A		B	
♂	♀	♂	♀
37,0	40,8	35,7	38,4

Pour les Seiches méditerranéennes, nous avons obtenu les indices suivants :

A		B	
♂	♀	♂	♀
35,9	38,4	36,0	37,0

(ont été exclus les animaux « intermédiaires » avec une partie striée de 49 à 51 %).

Les femelles A sont plus larges que les B, alors que les mâles A sont un peu plus étroits que les B, mais pour ces derniers, la différence n'est pas significative. Dans l'ensemble, les animaux méditerranéens sont plus élancés que ceux d'Arcachon. L'élargissement de la femelle doit sans doute être mis en rapport avec le développement de l'ovaire et des glandes nidamentaires qui remplissent, chez les animaux mûrs, une très grande partie de la cavité palléale. On conçoit donc que les femelles A, les seules qui soient mûres, sont plus larges que les B.

En réalité, ces indices qui se rapportent à l'ensemble de la population A et B (à l'exclusion des formes intermédiaires) sont dépourvus de signification. Seuls sont comparables les animaux des deux types de la même taille.

#### D) LA CROISSANCE DU SÉPION ET LA TRANSFORMATION DES SEICHES

Les très jeunes Seiches (moins de 35 mm de longueur totale) appartiennent sans exception à la catégorie A. Les animaux A prédominent jusqu'à une longueur de 55 mm (fig. 3). Ils passent ensuite, en très grande majorité, au stade B. En effet, les courbes de fréquence de taille mettent en évidence qu'entre 75 et 115 mm, les Seiches B sont bien plus nombreuses que les Seiches A. Cependant un très petit nombre d'animaux se développent « directement », c'est-à-dire, sans passer par un stade B.

Les Seiches B se transforment en Seiches A au cours de l'hiver. Cette transformation peut se produire à toutes les tailles à partir de 95 mm. Entre novembre et mars, on récolte avant tout des Seiches qu'il faut bien qualifier d'intermédiaires, leur partie striée variant entre 48 et 52 %.

Il n'en est pas de même en été. Nous trouvons dès avril-mai à côté de très nombreux animaux mûrs d'un type A parfait, des Seiches à gonades non développées, d'un type B très marqué. Ces dernières remplacent les animaux mûrs dans les eaux littorales à la fin de l'été et en automne. Elles deviendront à leur tour des animaux A au cours de l'hiver.

Le dimorphisme des sépions serait donc l'expression de différents stades dans le développement de chaque Seiche. L'étendue de la partie striée est en relation avec l'état de maturation des gonades. Nous l'avons déjà dit, il n'existe pas de femelles B qui soient mûres et si les mâles sont pourvus de spermatophores, ils ne sont pas pour autant prêts à s'accoupler (p. 1003).

Deux questions se posent : par quel processus se réalise la transformation des jeunes Seiches A en B et celle, plus tardive, des

Seiches B en A ? Pourquoi cette deuxième transformation se passe-t-elle à des tailles si diverses ?

Nous nous préoccupons tout d'abord de la première question. L'accroissement du sépion se fait par le dépôt continu de plaques calcaires sécrétées par un épithélium particulier de la cavité coquillière.

En 1893, APPELLÖF avait publié un important mémoire sur la structure et la croissance des coquilles de *Sepia*, *Spirula* et *Nautilus*. Les conceptions exposées par APPELLÖF ont été acceptées et reprises par la plupart des auteurs, et notamment par NAEF qui avait reconnu, le premier, la parenté entre la Seiche et la Spirule.

APPELLÖF distinguait plusieurs parties de l'épithélium coquillier, correspondant chacune à une structure bien définie du sépion : l'épithélium de la face dorsale et du rostre, ceux qui sécrètent les différentes parties du bord du sépion et enfin celui qui nous intéresse ici, l'épithélium qui fournit les plaques calcaires.

L'aposition de ces plaques est en réalité un processus extrêmement compliqué. L'épithélium doit en effet sécréter tantôt une couche chitineuse uniforme très dure (à laquelle APPELLÖF avait donné le nom de septum), tantôt une partie de ses cellules forme une masse qui se calcifie immédiatement (les trabécules) tandis que, conjointement, d'autres cellules sécrètent une masse chitineuse assez molle. Lorsqu'une plaque entière est formée, la partie postérieure de l'épithélium qui l'a sécrétée, cesse sa fonction d'épithélium actif. Les cellules dégénèrent. La plaque suivante ne recouvrira donc pas entièrement celle qui vient d'être déposée.

La croissance du sépion dépend de la vitesse de croissance de l'épithélium qui sécrète les plaques calcaires. Le nombre de plaques déposées par unité de temps n'intervient pas. Si, pour une longueur donnée, le nombre de plaques ajoutées est petit, le sépion aura un aspect plat et étiré. Si, au contraire, le nombre est élevé, le sépion sera moins aplati vers son extrémité antérieure.

La relation de la longueur des parties striée et lisse est réglée par la relation de la vitesse de formation et de dégénération de l'épithélium qui fournit les plaques. Là non plus, le rythme qui préside au dépôt de plaques ne joue pas de rôle. Dans une unité de temps, la résorption se fera par stries étroites si ce rythme est accéléré, par stries espacées s'il est lent, mais la totalité de la partie résorbée sera la même. Donc, selon que la formation ou la dégénération se passe à une plus grande vitesse, n'importe quel sépion B peut se transformer en A et vice-versa (1).

(1) Nous avons eu l'occasion de discuter ce problème avec le Dr. H. MUTVEY, du Muséum d'Histoire naturelle de Stockholm, spécialiste des questions de structure et de croissance de coquilles des Mollusques récents et fossiles. Qu'il veuille bien accepter nos plus sincères remerciements pour l'aide que son avis autorisé nous avait apporté.

1. Modes théoriques de la transformation

Nous avons envisagé plusieurs modes théoriques de transformation.

a. La résorption de l'épithélium se fait deux fois moins vite que sa formation, ou, autrement dit, la partie lisse croît deux fois plus vite que la partie striée. La différence initiale qui existe entre les deux parties au moment où commence ce mode de croissance, sera toujours la même. Une Seiche A restera A bien que la longueur relative de sa partie striée diminue; une Seiche B restera B.

1. Exemple (fig. 4)	A				A
Partie lisse (en mm)	20	25	30	45	95
Longueur totale .....	50	60	70	100	200
Partie striée .....	30	35	40	55	105

Il s'agit d'une forme A qui restera A et qui conservera la différence initiale de 10 mm entre la partie lisse et la partie striée.

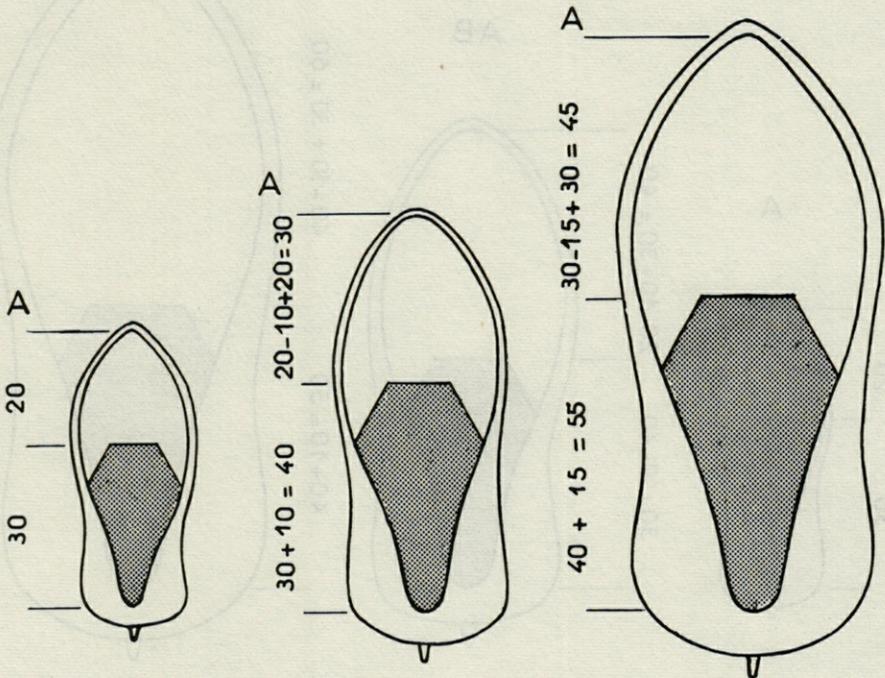


FIG. 4. — Schéma du développement d'un sépion A dont la croissance de la partie lisse est égale au double de celle de la partie striée. Le sépion A reste A.

2. Exemple	B			B
Partie lisse (en mm)	27	32	52	102
Longueur totale .....	50	60	100	200
Partie striée .....	23	28	48	98

Il s'agit d'une Seiche B qui restera B, la différence entre les deux parties étant toujours de 4 mm.

b. Pour qu'une Seiche A se transforme en Seiche B, il faut donc que la vitesse de formation de l'épithélium dépasse plus de deux fois celle de résorption. Tous les sépions A deviennent obligatoirement des sépions B et ceci d'autant plus rapidement que la vitesse de formation est accélérée par rapport à celle de dégénération, et que la longueur relative de la

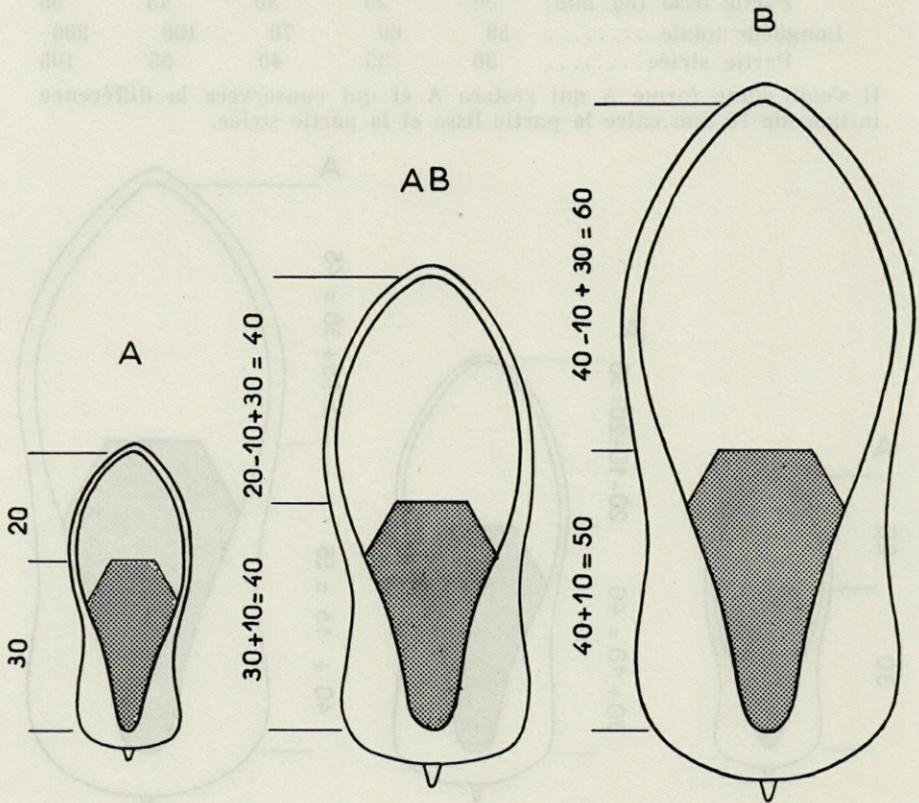


FIG. 5. — Schéma de la transformation d'une Seiche A en Seiche B. La croissance de la partie lisse est trois fois supérieure à celle de la partie striée.

partie striée au moment où commence ce mode de croissance est proche de 50 %.

1. <i>Exemple</i> (fig. 5)	A	A	AB	B
Partie lisse (en mm)	20	30	40	60
Longueur totale .....	50	65	80	110
Partie striée .....	30	35	40	50

La formation de l'épithélium se fait trois fois plus vite que sa dégénération. La différence initiale entre les deux parties est de 10 mm. Une croissance du sépion de 30 mm amène la transformation d'A en AB.

2. <i>Exemple</i>	A		AB	B
Partie lisse (en mm)	20	32	44	56
Longueur totale .....	50	70	90	110
Partie striée .....	30	38	46	54

La formation de l'épithélium se fait seulement deux fois et demie plus vite que la résorption. Pour qu'une Seiche A se transforme en Seiche AB il faut une croissance du sépion de 50 mm.

3. <i>Exemple</i>	A		AB	B
Partie lisse (en mm)	10	30	50	80
Longueur totale .....	50	80	110	155
Partie striée .....	40	50	60	75

La différence initiale entre les deux parties est de 30 mm. La vitesse de croissance de l'épithélium est trois fois supérieure à celle de la dégénération. Pour que ce sépion, d'un type A très marqué, devienne AB, il faut une croissance de 90 mm.

c. Afin qu'une Seiche B passe au stade A, il faut que la vitesse de formation de l'épithélium n'atteigne pas tout à fait le double de vitesse de résorption. La transformation est réalisée d'autant plus rapidement que la vitesse de formation se rapproche de celle de dégénération et que la différence initiale entre les deux parties est moins importante.

1. <i>Exemple</i>	B	AB	A	
Partie lisse (en mm)	30	30	30	30
Longueur totale .....	50	60	70	100
Partie striée .....	20	30	40	70

Formation et résorption se font au même rythme. Très rapidement, après une croissance de 10 mm, la Seiche B est devenue une Seiche AB.

2. <i>Exemple</i> (fig. 6)	B		AB	
Partie lisse (en mm)	40	40	40	40
Longueur totale .....	50	60	80	100
Partie striée .....	10	20	40	60

Formation et dégénération sont encore présidées par le même rythme. Le sépion appartenant à un type B très prononcé, il faut une croissance de 30 mm pour arriver au stade intermédiaire.

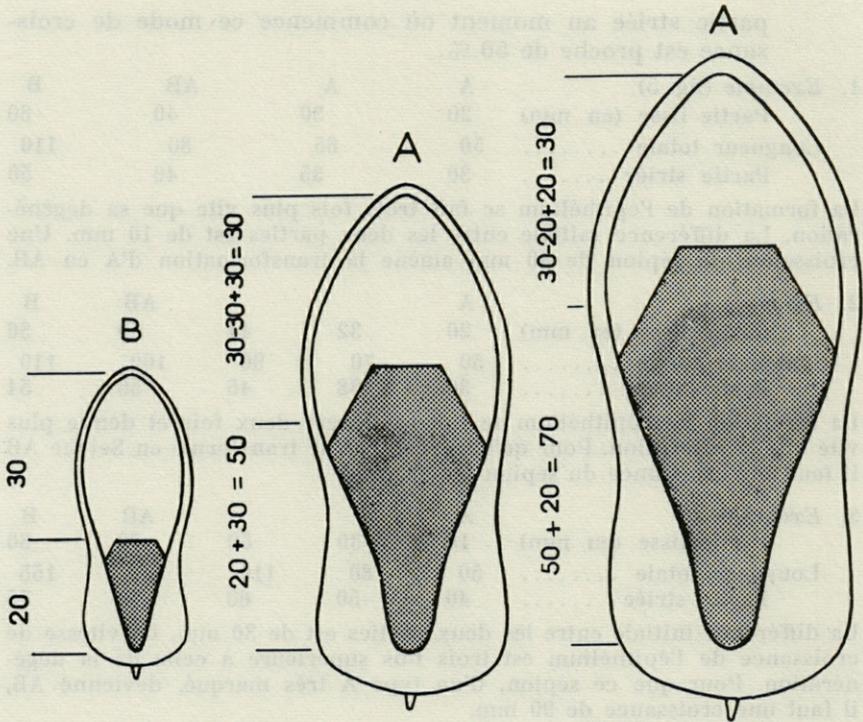


FIG. 6. — Schéma de la transformation d'une Seiche B en Seiche A. La vitesse de croissance des deux parties est égale.

3. Exemple	B	B	B	B	AB
Partie lisse (en mm)	30	34	42	46	50
Longueur totale .....	50	60	80	90	100
Partie striée .....	20	26	38	44	50

La vitesse de formation par rapport à celle de dégénération est de 100 : 60. Avec une différence initiale de 10 mm, il faut une croissance de 50 mm pour atteindre le stade intermédiaire.

En résumé : pour qu'une Seiche A devienne une Seiche B, il faut que la vitesse de formation de l'épithélium coquillier qui sécrète les plaques calcaires, soit plus élevée que le double de la vitesse de dégénération. Pour qu'une Seiche B se transforme en Seiche A, la vitesse de formation ne doit pas atteindre le double de celle de résorption.

L'exposé de ces modes de transformation ne tient pas compte d'une unité de temps, c'est-à-dire du taux effectif de croissance mensuelle (hebdomadaire ou annuelle) des sépions. Pour vérifier

nos théories, on peut suivre, d'une part, la croissance et le changement de relation des parties lisse et striée chez l'ensemble de la population. D'autre part, il est facile de contrôler cette relation pour n'importe quel stade de croissance (c'est-à-dire, pour les différentes longueurs du sépion) chez un individu par une section longitudinale du sépion.

## 2. La transformation de la population (transformation générale)

Ignorant dès l'abord le taux exact de croissance mensuelle (ou annuelle), il est indispensable de vérifier le processus de la transformation à des taux différents. Nous savons cependant, que la croissance mensuelle oscille entre 5 et 20 mm environ. Nous suivrons donc la transformation en admettant des taux de croissance de 5, 10 et 20 mm.

1. Exemple : les Seiches B qui deviennent des Seiches A au cours de l'hiver (tabl. 2). La vitesse de formation de l'épithélium doit être inférieure au double de celle de résorption. On pourra suivre, dans le tableau 2, la transformation des Seiches qui, en octobre ont une longueur de 85 à 105 mm. Si elles grandissent de 10 mm par mois, elles auront une taille de 95 à 115 mm en novembre. Si leur croissance mensuelle n'est que de 5 mm, elles auront cette même taille en décembre. Au contraire, si elles grandissent de 20 mm par mois, elles mesureront, en novembre, entre 105 et 125 mm.

TABLEAU 2

*Pourcentage de la partie striée des Seiches B de petite taille d'automne, se transformant en Seiches A en hiver.*

*Taux minimum de croissance = 5 mm, taux maximum = 20 mm*

	Octobre	Novembre	Décembre	Janvier	Février
85	45,4	43,8			
95	43,7	44,9	47,1	47,7	
105	44,0	44,9	47,0	48,7	49,0
115		45,1	45,4	49,2	50,2
125		45,0	45,6	48,4	50,0
135			47,9	51,0	53,9
145			48,5	51,2	57,7
155				50,8	56,8
165				53,7	56,8
175					56,3
185					58,6

2. Exemple : les petites Seiches de février, mesurant 75 à 95 mm qui se transforment en animaux du type A dès mars.

TABLEAU 3

*Pourcentage de la partie striée des petites Seiches de février.  
Taux minimum = 5 mm, taux maximum = 20 mm*

Classe	Février	Mars	Avril	Mai
75	48,7	51,1		
85	48,7	51,6	55,9	61,1
95	48,5	50,4	55,3	64,3
105		53,8	60,0	63,9
115		54,1	57,1	61,0
125			57,4	61,4
135			57,0	63,6
145				63,6
155				64,4

3. Exemple (tabl. 4) : les très petites Seiches, pêchées en mai, alors qu'elles se trouvent encore au stade A et qui deviendront des Seiches B au cours de l'été et de l'automne pour se transformer de nouveau en Seiches A en hiver.

TABLEAU 4

*Pourcentage de la partie striée des très petites Seiches de mai,  
se transformant en Seiches B en été.  
Taux minimum = 5 mm, taux maximum = 20 mm*

Classe	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre
25	56,0	55,9			
35	54,8	54,2	55,5	53,4	
45	54,7	54,3	53,5	52,2	47,8
55		51,1	50,7	48,2	45,4
65		48,2	44,3	46,1	40,3
75			45,2	45,0	44,2
85			44,2	44,0	46,6
95				44,2	45,2
105				44,8	45,5
115					45,3
125					45,2

Les chiffres des tableaux 2, 3 et 4 représentent les valeurs moyennes de huit ans. Quel que soit le taux de croissance mensuel (5, 10 et 20 mm) les très petites Seiches A deviennent des Seiches B, la vitesse de formation de l'épithélium dépasse donc le

double de vitesse de résorption. Le stade B va en s'accroissant, la croissance de la partie lisse par rapport à celle de la partie striée est accélérée. Ensuite, la vitesse de formation baissera progressivement, elle n'atteindra plus le double de celle de dégénération. Les Seiches B passent au stade A. L'agrandissement de la partie striée se fait assez brusquement; la relation des vitesses de formation et de résorption est renversée en faveur de cette dernière. Il peut en résulter une diminution non seulement relative mais absolue de la longueur de la partie lisse.

La transformation de A en B se passera d'autant plus vite que le taux de croissance que nous choisissons est plus élevé; celle de B en A se réalisera plus rapidement si la croissance est lente.

### 3. La transformation individuelle

Nous avons mesuré la longueur de la partie striée et compté le nombre de stries correspondant à chaque accroissement du sépion de 10 mm, et ceci chez 500 individus (fig. 7).

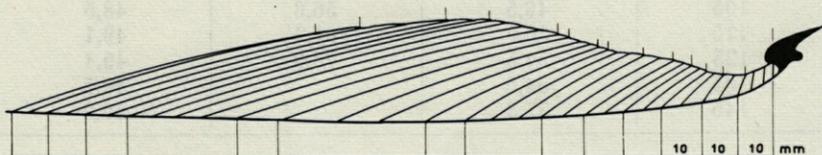


FIG. 7. — Coupe longitudinale d'un sépion (schéma). La longueur de la partie striée par 10 mm de longueur totale est mesurée et le nombre de stries compté.

Dans le tableau 5, nous avons indiqué le pourcentage de la partie striée par 10 mm de longueur de sépion pour trois animaux, dont deux capturés à la fin de l'hiver alors que la transformation venait de s'effectuer, et un, de petite taille, récolté en août. Ces trois exemples confirment la double transformation du sépion de A en B et de B en A.

Le passage du stade B au stade A se fait souvent insensiblement, parfois assez rapidement. Mais tous les sépions sont caractérisés, une fois le stade A atteint, par une augmentation très accusée de la partie striée, réalisée par un petit nombre de stries très espacées.

Certaines Seiches, peu nombreuses en réalité, ne parcourent jamais de stade B. Mais tout en restant plus longue que la partie lisse, la partie striée, étendue chez les très jeunes, devient relativement plus courte entre 55 et 95 mm de longueur totale pour acquérir, lentement d'abord, assez brusquement ensuite, une lon-

TABLEAU 5

Date de la récolte .....	mars 1956	août 1957	février 1957
Sexe .....	femelle	femelle	femelle
Maturation .	grands œufs	mûre	grands œufs
Longueur totale au moment de la capture ....	145 mm	124 mm	146 mm
Classe	% p. striée	% p. striée	% p. striée
25	57,3	63,6	60,0
35	56,8	58,1	56,7
45	53,8	53,7	55,0
55	50,0	51,0	51,0
65	47,5	50,0	50,0
75	46,5	50,0	50,0
85	46,8	52,4	48,8
95	46,0	52,7	48,9
105	46,5	56,6	48,5
115	50,0	64,2	49,1
125	54,5	70,8	49,4
135	54,5		49,5
145	57,3		59,2

gueur importante. Ce mode de croissance se trouve surtout chez les petites Seiches qui sont mûres en juillet et août, mais il existe également chez les grandes Seiches du printemps (tabl. 6).

La différence entre ces Seiches et les animaux qui traversent un stade B n'est pas fondamentale. La relation des parties striée et lisse subit les mêmes modifications. La partie striée, toujours plus longue chez les très jeunes Seiches, devient relativement plus courte à partir de 55 à 65 mm environ. Ce raccourcissement conduit chez la majorité des animaux au stade dit B. Toutes les Seiches quittent ce stade pour redevenir des Seiches A.

#### 4. Le nombre de stries d'accroissement

La transformation dans les deux sens, A - B et B - A, est réglée, nous l'avons vu, par la relation des vitesses de formation et de dégénération de l'épithélium coquillier, le nombre de plaques déposées ne jouant, théoriquement, aucun rôle. On pourrait donc concevoir que les Seiches de taille égale aient un nombre de stries identique, que leur partie striée soit courte ou longue.

TABLEAU 6  
Développement « direct »

Date de la récolte .....	juillet 1958	avril 1956
Sexe .....	mâle	mâle
Maturation .....	spermatophores	spermatophores
Longueur totale au moment de la capture .....	122 mm	166 mm
Classe	% p. striée	% p. striée
15	57,1	61,1
25	56,5	56,0
35	56,3	55,6
45	55,8	54,3
55	52,9	53,3
65	52,5	52,6
75	50,7	52,7
85	52,9	50,6
95	54,4	51,2
105	58,0	51,0
115	60,0	50,9
125	64,1	51,3
135		51,6
145		55,9
155		60,0
165		64,6

Le tableau 7 montre cependant que les sépions B sont réalisés par un nombre de plaques légèrement inférieur à celui des sépions A. Dans le tableau 8, nous avons indiqué le nombre de stries par classe de taille de 10 mm et par longueur de la partie striée de 2 mm. D'une façon générale, le nombre augmente légèrement, et d'ailleurs assez irrégulièrement, avec la longueur de la partie striée. On peut donc conclure que le nombre de plaques déposées dans une unité de temps n'est pas rigoureusement le même chez une Seiche qui s'attarde longtemps dans le stade B et chez une autre qui évolue rapidement vers le stade A. Si le rythme du dépôt était vraiment identique, la croissance absolue devrait être différente. Nous y reviendrons plus bas.

Chez toutes les Seiches, A et B, les premières stries sont très rapprochées, à l'exception des stries embryonnaires qui, elles, sont relativement espacées. Les stries deviennent progressivement plus écartées vers l'avant. Chez certains individus, le sépion présente un relief très régulier, les stries, au fur et à mesure que le sépion croît, laissent de plus en plus d'espace entre elles. Chez la majorité des Seiches, cependant, une zone de stries serrées interrompt la

TABLEAU 7  
Nombre des stries

Classe	A			B		
	Nombre de stries	Q*	Longueur p. striée	Nombre de stries	Q*	Longueur p. striée
35	35	100	18 mm	28	80	15 mm
45	44	98	23	37	82	21
55	47	85	27	40	73	24
65	54	83	32	49	75	28
75	57	76	36	53	71	32
85	59	69	42	56	66	35
95	67	71	50	59	62	40
105	72	69	58	64	61	45
115	79	69	69	67	58	49
125	81	65	75	73	58	53
135	83	62	78	81	60	59
145	90	63	79	90	63	62
155	97	63	85	95	61	67
165	105	63	89	99	60	71
175	110	63	93	103	59	75
185	114	62	101	106	57	79
195	116	59	105	109	56	83
205	118	58	110	109	53	86
215	120	56	112	115	53	89
225	119	53	114	118	53	96

$$Q^* = \frac{\text{nombre de stries} \times 100}{\text{longueur totale du sépion}}$$

première zone de stries écartées. A ces stries serrées suit une autre zone de stries plus espacées dont la régularité n'est pas toujours parfaite.

Les petites Seiches ont donc un nombre de stries relativement plus élevé que les grandes. Chez les petits animaux, on compte 8 à 10 stries par 10 mm de longueur du sépion, chez ceux de taille moyenne 6 à 6,5 et chez les grands finalement 5 à 5,3.

A taille égale, le nombre de stries est un peu plus important chez les A que chez les B. La différence n'est cependant pas assez grande pour que la répartition des stries soit la même chez les deux formes. Les stries sont nettement plus espacées chez les A que chez les B, à l'exception toutefois des très jeunes animaux (moins de 50 mm) où elles sont plus espacées chez les B.

Cette distribution inégale, mise en valeur par la figure 2, est encore démontrée par l'analyse de deux sépions, un A et un B, de la même longueur. Leur développement a été suivi à partir d'une longueur de 40 mm.

TABLEAU 8

*Nombre de stries par 10 mm de longueur totale  
et 2 mm de longueur de partie striée*

	l.t.	45	55	65	75	85	95	105	115	125	135	145	155	165	175	185	195	205	215	
p. str.																				
18		31																		
20		37	36																	
22		40	37																	
24		46	41	38																
26		46	45	45																
28		49	45	47	46															
30		48	51	52	45	56														
32			52	52	55	62														
34			54	54	54	55														
36				58	56	52														
38				63	57	56	49													
40				59	58	56	55	58												
42					58	57	59	64												
44					58	61	61	62	58											
46						64	65	62	63											
48						64	65	67	72											
50						57	67	67	71											
52						60	64	67	71	69	67									
54						74	65	69	77	76	89									
56						78	74	71	79	82	90									
58							72	65	75	78	93	92								
60							80	70	82	86	92	94								
62							73	73	69	85	90	90	90							
64							75	78	71	88	91	97	103							
66							79	78	75	87	92	93	101	92						
68							79	76	76	77	91	94	99	104						
70							81	83	81	84	96	96	100	103						
72							81	81	86	92	97	99	102							
74							77	82	83	81	87	97	99	97						
76							82	85	89	79	95	100	104	105						
78							83	84	84	91	103	106	102	104	98	96				
80								83	83	88	95	107	107	107	111	108				
82								88	85	87	91	104	106	110	104	109	119			
84								85	84	84	92	107	106	105	117	119	118			
86								83	87	100	95	104	106	109	114	113				
88									86	91	96	103	110		107		115			
90									94	97	96	106	94		112	113				
92										93	101	105	109	104		118				
94										93	103	104	108	107	109	113	119			
96											99	109	109	116	118		109			
98											91	105	110	108	114	112	113	119		
100												115	110	110						
102												112	111	116	108	115				
104													110	119	110	112				
106													115	118	120	113	123			
108													120	122	115	116	123	119		
110															119	116	116	116		
112															128	116	133			
114															117	114	114	118	122	

1. sépion A, mâle, mûr, pris en avril, 166 mm

			<i>Différence</i>
Longueur totale .....	40 mm	166 mm	126 mm
Longueur partie striée .....	20	93	73
Nombre de stries .....	37	105	68

L'accroissement de 126 mm de sépion et de 73 mm de la partie striée est réalisé par le dépôt de 68 plaques. Il y a donc 5,3 stries par 10 mm de longueur totale et 9,3 stries par 10 mm de partie striée.

2. sépion B, femelle, petits œufs, prise en novembre, 166 mm

			<i>Différence</i>
Longueur totale .....	40	166	126
Longueur partie striée .....	20	70	50
Nombre de stries .....	38	103	65

Il y a 5,2 stries par 10 mm de longueur du sépion et 13,3 stries par 10 mm de partie striée.

Voici finalement la distribution des stries chez une femelle mûre de 200 mm, pêchée en février, qui est passée du stade B au stade A entre 170 et 190 mm.

1. période, croissance du type B

			<i>Différence</i>
Longueur totale .....	40	170	130
Longueur partie striée .....	29	73	44
Nombre de stries .....	35	99	64

2. période, croissance du type A

			<i>Différence</i>
Longueur totale .....	170	200	30
Longueur partie striée .....	73	107	34
Nombre de stries .....	99	112	13

Pour la première phase de croissance, il y a 14,5 stries par 10 mm de partie striée, pour la seconde, il y en a seulement 4.

5. La croissance du sépion

La transformation du sépion est réglée par la relation des vitesses de formation et de dégénération de l'épithélium. On pourrait concevoir que la vitesse de formation est la même chez une forme qui reste toujours au stade A ou ne parcourt qu'un stade B de courte durée et chez une autre qui demeure longtemps au stade B. La seule différence entre les deux formes serait alors la vitesse de

résorption. Si, au contraire, cette dernière était identique chez les A et les B, les deux types devraient se distinguer par une vitesse de croissance différente.

Les modèles théoriques exposés ci-dessous faciliteront la solution de cette question. Nous suivrons la croissance de deux formes à partir d'une longueur totale de 40 mm, alors que l'une et l'autre sont au premier stade intermédiaire. Nous choisissons délibérément des chiffres simples.

1. La croissance du sépion s'élève à 10 mm par mois, elle est réalisée par le dépôt de 5 plaques.

A	Longueur totale	.....	40	60	80	La relation de la vitesse de formation et de résorption est de
	Longueur p. str.	.....	20	35	50	
	Nombre de stries	.....	35	45	55	
						2 : 1,5
B	Longueur totale	.....	40	60	80	La relation est de
	Longueur p. str.	.....	20	25	30	
	Nombre de stries	.....	35	45	55	
						4 : 1

La Seiche A et la Seiche B grandissent de 40 mm en 4 mois, la longueur de leur partie striée augmente de 30, respectivement de 10 mm. A longueur égale, les deux Seiches ont le même âge et le même nombre de stries. Celles-ci sont plus espacées chez les A (10,5 stries par 10 mm de partie striée) que chez les B (18,5).

2. La vitesse de résorption est la même chez les A et les B. La vitesse de formation (croissance) est différente.

A	Longueur totale	.....	40 (2 mois)	60 (2 mois)	80
	Longueur p. str.	.....	20	35	50
	Nombre de stries	....	35	45	55
B	Longueur totale	.....	40 (2 mois)	80 (2 mois)	120
	Longueur p. str.	.....	20	35	50
	Nombre de stries	....	35	45	55

La partie striée s'allonge de 30 mm en 4 mois chez les deux formes. La croissance de la Seiche A est de 40 mm, celle de la Seiche B de 80 mm. A taille égale, la Seiche B est donc plus jeune que la Seiche A. La différence du nombre de stries (à taille égale) des deux formes est trop importante (Tabl. 7). Il faudrait que le rythme du dépôt soit légèrement augmenté chez les B ou ralenti chez les A.

Le développement A par rapport au développement B pourrait donc être réalisé par une croissance ralentie de la première forme, accompagnée d'un ralentissement du rythme du dépôt des plaques (ou une accélération de ce rythme chez la forme B).

3. Le contraire, c'est-à-dire, un ralentissement de la croissance chez la forme B par rapport à la forme A, avec une vitesse de résorption égale, est inconcevable. La forme qui est sensée devenir B se transformerait plus rapidement en A que la forme A elle-même. Une

croissance ralentie de la forme B implique donc une vitesse de résorption extrêmement lente.

A	Longueur totale ...	40 (2 mois)	60 (2 mois)	80 (4 mois)	120
	Longueur p. str. ..	20	35	50	80
	Nombre de stries .	35	45	55	75
B	Longueur totale ...	40 (2 mois)	50 (2 mois)	60 (4 mois)	80
	Longueur p. str. ..	20	22,5	25	30
	Nombre de stries .	35	45	55	75

A taille égale, la forme A serait plus jeune que la forme B. Le nombre de plaques de cette dernière est beaucoup trop élevé. Pour réaliser la forme B par un ralentissement de la croissance, il faudrait qu'il y ait également un ralentissement considérable du rythme du dépôt des plaques.

L'agrandissement de la partie striée est de 15 mm en deux mois chez la Seiche A et de 2,5 mm seulement chez la B.

Les développements vers les stades A ou B, sont-ils finalement garantis par une croissance absolue égale et une différence de la vitesse de résorption de l'épithélium ? Ou, au contraire, est-ce une différence de la croissance absolue qui conduit à ces deux formes ? Dans le premier cas, les Seiches de taille égale ont le même âge, dans le second, les A ou les B sont plus âgées.

En suivant la transformation de groupes d'animaux, nous pouvons voir que le passage de A en B s'effectue d'autant plus vite que le taux de croissance admis est plus élevé. Le passage de B en A s'effectue plus rapidement si le taux de croissance est bas (tabl. 2, 3 et 4).

D'autre part, la section transversale des sépions a démontré que d'un stade initial A, les Seiches passent, en majorité, par un stade B plus ou moins prolongé et plus ou moins accusé. La longueur relative de la partie lisse augmente régulièrement; elle diminue ensuite. Cette diminution devient très rapide et conduit vers des stades A très accentués, alors que la croissance du sépion est lente, souvent plus lente que celle de la partie striée.

En outre, nous savons que les stries sont serrées sur la face ventrale chez les formes B, espacées chez les A et qu'à une taille égale, les A ont un nombre de stries légèrement supérieur à celui des B.

Si le taux de croissance chez les formes demeurant B et celle se transformant en A était le même, l'augmentation très rapide de la partie striée impliquerait alors une vitesse de résorption de l'épithélium extrêmement grande.

Cette augmentation rapide de la partie striée ne peut pas non plus être le seul effet d'un ralentissement du rythme du dépôt des plaques, puisque leur nombre est plus important chez les A que chez les B.

Une vitesse de croissance ralentie des formes évoluant vers le stade A ne nécessiterait point une telle accélération de la vitesse de résorption.

De nombreux sépions, nous l'avons vu, sont caractérisés par une zone de stries très serrées. ADAM (1941, p. 89) dit à propos de cette zone : « ... Cependant, cette régularité est interrompue dans une région située entre les 40° et les 60° stries de croissance, à une distance de 2,5 à 4 cm du début de la région striée. A cet endroit, on trouve une zone longue de  $\pm 4$  mm, où une dizaine de stries de croissance sont brusquement très serrées. Ce phénomène qu'on rencontre chez tous les sépions de la côte de France et de la Mer du Nord, appartenant aux formes *fillouxi* et *officinalis*, signifie que chez des animaux d'une longueur de  $\pm 7-8$  cm, la formation des cloisons calcaires est accélérée par rapport à la croissance en longueur. Ou, autrement dit, la croissance de l'animal est retardée par rapport à la formation des cloisons calcaires. Or, nous savons que chez des animaux d'une longueur de  $\pm 7-8$  cm, les organes génitaux commencent à se développer. Peut-être existe-t-il un rapport entre ces deux phénomènes... ».

Les stries deviennent plus serrées au moment même où les animaux évoluent vers le point le plus accentué du stade B. ADAM suppose que la croissance du sépion est ralentie et retardée par rapport à la vitesse de formation des cloisons calcaires. Si des stries serrées sur la face ventrale résultaient effectivement d'une croissance ralentie, il faudrait que les Seiches à courte partie striée soient dotées d'un nombre plus important des cloisons que les Seiches à longue partie striée de la même taille. Les Seiches B seraient plus âgées que les Seiches A de la même longueur. Or, le nombre de stries est plus élevé chez les A que chez les B. Si la vitesse de croissance n'était pas changée, mais la formation des plaques accélérée, le nombre de stries serait également plus important chez les B que chez les A, mais les deux formes auraient, à taille identique, le même âge.

Une croissance ralentie des formes B nécessiterait, nous l'avons vu, une vitesse de résorption extrêmement réduite pour qu'elles ne se transforment pas en A.

Nous ne pouvons faire nôtres les déductions d'ADAM. La comparaison de la transformation individuelle avec la transformation d'un groupe d'animaux (p. 987 et 985) a permis de déterminer approximativement le taux de croissance caractérisant chaque stade de développement.

On note la longueur de la partie striée d'un sépion à différentes tailles, dans notre cas, tous les 10 mm (fig. 7). On dispose d'autre part d'un tableau indiquant les longueurs de la partie striée d'un groupe d'animaux pêchés pendant une période donnée, p. ex. un an. En faisant coïncider les valeurs de la partie striée d'un individu avec celles d'un

groupe d'animaux — à taille égale — on peut se rendre compte si la croissance de 10 mm de longueur totale a nécessité 1, 2 ou 3 mois.

Pendant la période où la longueur relative de la partie striée diminue, le taux de croissance s'élève à 12 jusqu'à 17 mm par mois. Il baisse au fur et à mesure que le sépion se rapproche de nouveau du stade A (en réalité, le ralentissement de la croissance amène la transformation). Le taux est estimé à 8-10 mm jusqu'à la transformation. Il atteint finalement une valeur de 5 mm environ, et c'est ce ralentissement considérable qui conduit au stade A très accusé.

Le passage au stade A est donc réalisé par une croissance ralentie. A ce propos, il est intéressant de signaler les résultats, d'ailleurs inattendus, de deux auteurs anglais, DENTON et TAYLOR (1964) qui, en voulant extraire du gaz du sépion afin d'analyser sa composition, se sont aperçus que chez les Seiches mûres du printemps, les dernières plaques (chambres) ne contenaient qu'une minime quantité de gaz. La coupe longitudinale du sépion révèle que les dernières cloisons sont très rapprochées, fait que les auteurs mettent sur le compte d'une croissance ralentie. Mais sur la face ventrale du sépion, les stries d'accroissement, correspondant à ces cloisons, sont espacées (fig. 7). La vitesse de dégénération était très grande par rapport à celle de formation. La figure donnée par DENTON et TAYLOR est le type parfait d'un sépion A dont les cloisons sont rapprochées sur la face dorsale (croissance ralentie) mais dont les stries sur la face ventrale sont espacées.

Si le ralentissement de la croissance est le principal facteur amenant la transformation de B en A, il ne doit cependant pas être l'unique. Il est probable que la vitesse absolue de résorption soit plus grande chez les A que chez les formes qui restent longtemps au stade B. La formation des plaques calcaires est légèrement ralentie.

Le développement schématique, donc simplifié, d'une Seiche A et d'une Seiche B peut être présenté de la manière suivante :

A	Long. totale ..	40 (2 mois)	55 (2 mois)	70 (2 mois)	85 (2 mois)	100
	Long. p. str. ..	20	30	40	50	60
	Nombre stries	35	44	53	62	71

La croissance du sépion est de 15 mm en deux mois, celle de la partie striée de 10 mm pendant la même période. 9 plaques sont déposées en deux mois.

B	Long. totale ..	40 (2 mois)	60 (2 mois)	80 (2 mois)	100 (2 mois)	120
	Long. p. str. ..	20	28	36	44	52
	Nombre stries	35	45	55	65	75

La croissance du sépion est de 20 mm en deux mois, celle de la partie striée de 8 mm pendant la même période. 10 plaques sont déposées en deux mois.

A taille égale, les A sont plus âgées que les B; leur nombre de stries est légèrement supérieur.

Il reste à connaître le ou les facteurs responsables des changements de vitesse de croissance. Cette question est en réalité la même que celle posée plus haut : pourquoi la transformation de B en A a-t-elle lieu à des tailles si diverses ?

\*

\*\*

Nous ne voudrions cependant pas clore ce chapitre de la transformation et de la croissance des sépions sans parler des recherches effectuées récemment chez un autre espèce du genre *Sepia*, *Sepia esculenta* Hoyle. L'auteur de ces travaux, YAGI (1960) démontre que l'indice loculaire qui n'est autre que la longueur de la partie lisse (et non pas de la partie striée) exprimée en pourcentage de la longueur du sépion, est en relation, d'une part, avec l'âge de l'animal et d'autre part avec le nombre de stries. L'indice loculaire ne dépend pas de la longueur du sépion. Cet indice est d'autant plus faible (c'est-à-dire, la partie lisse relativement plus courte) que l'animal est plus âgé et que le nombre de cloisons calcaires est plus important.

L'auteur japonais a dressé la courbe de croissance de *Sepia esculenta* en inscrivant sur l'ordonnée la longueur du sépion et sur l'abscisse l'âge, assez facile à déterminer puisque les éclosions se produisent autour du premier juillet. La courbe met en évidence une phase de croissance très rapide entre le 3<sup>e</sup> et le 6<sup>e</sup> mois environ. La vitesse de croissance s'atténue ensuite pour devenir presque nulle à partir du 9<sup>e</sup> mois. YAGI pense que les courbes de croissance (générales et individuelles), les relations entre l'indice loculaire et l'âge d'une part et entre cet indice et le nombre de stries d'autre part, sont caractéristiques pour chaque race de *Sepia esculenta*.

Les résultats de YAGI nous semblent être d'un grand intérêt. L'indice loculaire décroît plus régulièrement avec l'âge qu'avec la longueur du sépion, ou, autrement dit, la longueur de la partie striée augmente plutôt avec l'âge qu'avec la longueur du sépion. Ce fait, constaté chez *Sepia esculenta*, vient appuyer notre hypothèse sur la croissance de *Sepia officinalis*. Nous disions qu'à taille égale, une Seiche A, à faible indice loculaire, est plus âgée qu'une Seiche B, à indice élevé.

Plus récemment encore, CHOE (1963) a démontré que chez *Sepia esculenta* et chez *Sepia subaculeata*, le nombre de stries correspond, à peu de choses près, à l'âge de l'animal, c'est-à-dire au nombre de ses jours. Le dépôt de plaques serait donc réglé par un rythme très strict, une plaque est formée chaque jour. Cependant, l'auteur admet que ce rythme peut être perturbé par des

facteurs tels une baisse de température, un changement de salinité, une nourriture insuffisante, etc...

Il est certain que chez *Sepia officinalis*, le processus de la formation des plaques n'est pas aussi régulier durant toute l'existence de l'animal; il va en ralentissant. Une Seiche de 200 mm de longueur avec un nombre de stries de 110 à 120, est évidemment plus âgée que 4 mois !!

#### E) MATURATION SEXUELLE ET CROISSANCE DU SÉPION

Le fait qui nous avait frappée le premier et qui est capital pour le problème qui nous préoccupe, est l'absence de femelles mûres du stade B. Nous le répétons : pendant 8 années de recherches, nous n'avons jamais récolté une femelle mûre qui soit encore au stade B. Même celles avec de grands œufs appartiennent déjà en très grande majorité au type A. Il n'y a donc pas de doute : la transformation du sépion, effet d'un ralentissement de la croissance, est intimement liée aux dernières phases de la maturation des produits sexuels.

Il ne s'agit pas là d'un phénomène isolé. Nous avons démontré (1963) à propos de la croissance d'un autre Céphalopode, *Eledone cirrosa*, que la maturation des produits sexuels est le principal facteur responsable du ralentissement de la croissance. Chez *Sepia officinalis*, ce ralentissement est particulièrement mis en évidence par la transformation du sépion.

Les mâles, eux, ont des spermatophores en réserve à partir d'une certaine taille, qu'ils soient encore au stade B ou déjà passés au stade A. Cependant, à partir d'une longueur de 120 mm, les A sont plus nombreux que les B. Les mâles B qui possèdent des spermatophores ne sont pas encore prêts à s'accoupler.

#### 1. Femelles

La figure 8, représentant 4 diagrammes de fréquence de taille celui des femelles mûres et à grands œufs, celui des femelles non mûres, à petits œufs et à œufs moyens, celui des femelles A et finalement celui des femelles B, démontre d'une façon extrêmement claire que la transformation du sépion va de paire avec la maturation des gonades. La courbe des femelles mûres révèle deux sommets, un premier à 135 mm, un second à 185 mm. A ces deux maxima correspondent deux maxima de la courbe des femelles A. Les femelles à gonades non ou peu développées sont particulièrement abondantes en dessous d'une longueur de 100 mm bien entendu, mais également à une taille de 155 à 165 mm. A ce

deuxième sommet de la courbe des femelles non mûres correspond le second sommet de la courbe des femelles B et un minimum de la courbe des femelles aptes à se reproduire.

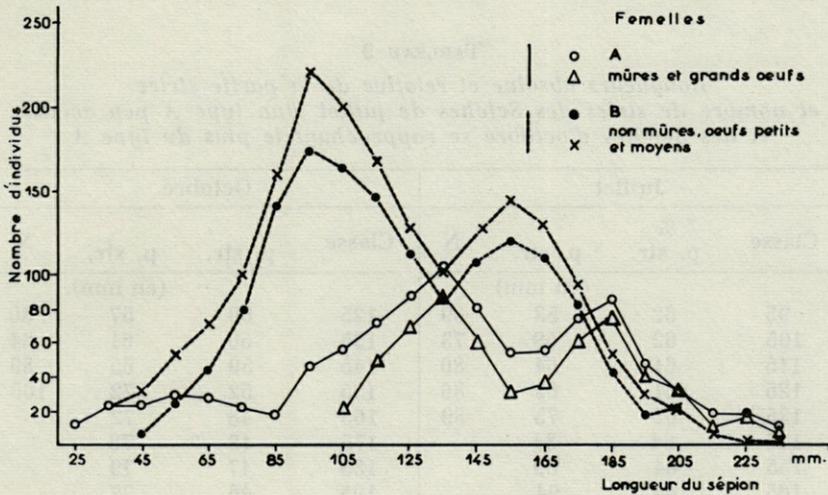


FIG. 8. — Courbes de fréquence de taille des femelles A, B, mûres et non mûres.

Un premier groupe de femelles, le plus important, se reproduit à une taille moyenne de 135 mm. Les femelles du second groupe, moins nombreuses, sont aptes à se reproduire à une taille moyenne de 185 mm seulement. Deux hypothèses peuvent être envisagées :

- 1) Les petites femelles meurent ou disparaissent des fonds accessibles à la pêche après la ponte.
- 2) Les petites femelles se transforment, la période de ponte passée, en Seiches du type B, transformation à laquelle correspondrait une régression des gonades. Elle deviendraient ensuite, au fur et à mesure que leurs gonades se développent, à nouveau des animaux A.

Si la première hypothèse était juste, il faudrait admettre que les femelles ne pondent qu'une fois, soit à 135 mm soit à 185 mm. Si la seconde hypothèse se révélait être la bonne, les femelles se reproduiraient au moins deux fois dans leur existence. Cette deuxième hypothèse semble être peu probable. Les petites femelles qui pondent à une taille moyenne de 135 mm, sont particulièrement nombreuses entre juin et août. Ce sont celles que LAFONT avait désignées sous le nom de *Sepia fischeri*. Leur partie striée est très longue, elle comporte plus de 60 % de la longueur du sépion. Ces animaux devraient parcourir un stade B en automne et se mêler, au cours de l'hiver, à la catégorie des Seiches A. Leur croissance

après la ponte, tout en étant plus lente que pendant la première année, serait accélérée par rapport à celle de la période précédant la ponte. Une Seiche A de juillet de 135 mm pourrait avoir, en octobre, une longueur de 155 à 175 mm. Dans le tableau 9, nous

TABLEAU 9  
*Longueurs absolue et relative de la partie striée  
 et nombre de stries des Seiches de juillet d'un type A peu accusé  
 et des Seiches d'octobre se rapprochant le plus du type A*

Juillet				Octobre			
Classe	% p. str.	p. str. (en mm)	N	Classe	p. str.	p. str. (en mm)	N
95	62	53	69	125	50	57	80
105	62	59	73	135	50	61	84
115	61	64	80	145	50	65	89
125	61	69	86	155	52	72	100
135	62	75	89	165	48	72	
145	64	84		175	48	76	
155	64	89		185	47	79	
165	64	94		195	46	77	

avons indiqué les formes A de juillet les moins accusées et celles d'octobre se rapprochant le plus du type A. La transformation d'A en B serait donc relativement peu importante. Mais ce tableau met en évidence que les animaux mûrs de juillet et les Seiches à gonades non développées pêchées en octobre, ne peuvent pas être les mêmes. Ou bien, les plaques seraient déposées à une vitesse telle que les dernières stries devraient former une zone extrêmement serrée — ce qui n'est pas le cas — ou bien, la longueur absolue de la partie striée des animaux d'octobre devrait être plus courte que celle des Seiches de juillet, processus irréalisable. Si cette transformation d'une Seiche de juillet d'un type A relativement peu prononcé en Seiche B peu accusée s'avère être impossible, elle est *a priori* à exclure pour les autres Seiches (tab. 10).

Les Seiches récoltées en octobre, comme d'ailleurs celles prises en novembre, ne sont, en aucun cas, les mêmes que celles qui se sont reproduites en été. Cependant, ces dernières pourraient, théoriquement, se joindre à la population d'hiver, aux animaux qui sont déjà passés au stade A; leurs gonades étant en état de maturation très avancé (tabl. 11). Dans ce cas, les Seiches d'été ne se transformeraient pas en Seiches B une fois la ponte terminée. La longueur relative de leur partie striée deviendrait seulement un peu moins

TABLEAU 10  
Valeurs moyennes des longueurs absolue et relative  
de la partie striée de Seiches de juillet et octobre

Juillet			Octobre		
Classe	%		Classe	%	
	p. str.	p. str. (en mm)		p. str.	p. str. (en mm)
95	63	55	125	47	54
105	63	62	135	46	57
115	67	70	145	45	59
125	68	78	155	45	64
135	67	82	165	45	68
145	68	90	175	45	71
155	67	94	185	44	74
165	69	104	195	45	79

importante, processus provoqué par une croissance plus rapide pendant la période succédant à la reproduction. Ces Seiches disparaîtraient des fonds accessibles à la pêche puisqu'elles n'ont jamais été récoltées pendant l'automne. Mais à la fin de l'hiver, on recueille effectivement un très petit nombre de femelles de grande taille qui ne sont jamais passées par un stade B (vérification par coupe longitudinale du sépion). Il semble donc que quelques rares femelles de petite taille qui pondent en été ne meurent pas et se reproduisent une seconde fois au printemps prochain. Mais, en majorité, les Seiches meurent (ou disparaissent) après la ponte.

TABLEAU 11  
Longueur totale, longueur de la partie striée  
et nombre de stries des femelles de juillet, janvier et février  
(valeurs moyennes)

Juillet			Janvier			Février		
l. t.	p. str.	N	l. t.	p. str.	N	l. t.	p. str.	N
95	55	75	145	67	85	145	77	92
105	62	80	155	72	90	155	80	103
115	70	83	165	81	103	165	88	103
125	78	87	175	84	106	175	89	107
135	82	88	185	89	107	185	96	113
145	90	94	195	94	109	195	99	111

Les femelles qui se reproduisent peuvent donc être rangées dans deux groupes principaux. Les plus petites, particulièrement nombreuses en été, pondent entre mai et août. Les plus grandes mûrissent au cours de l'hiver et se reproduisent dès janvier.

En outre, on récolte en hiver quelques rares femelles de grande taille (205 - 255 mm) qui se trouvent, soit encore au stade B — et elles n'ont alors que des œufs moyens, soit tout juste au stade A, leurs œufs étant alors presque mûrs. Est-ce que ces femelles pondent pour la première fois dans leur vie malgré leur taille très importante ? Cela semble en effet être le cas puisque après avoir parcouru un stade initial A plus ou moins prolongé, elles sont restées au stade B jusqu'à ce qu'elles aient atteint une taille supérieure à 200 mm (section longitudinale du sépion).

Il apparaît donc que les femelles de *Sepia officinalis* de la Mer catalane se reproduisent, en très grande majorité, une fois dans leur vie, mais à des tailles, voire des âges différents. On distingue deux grands groupes. Le premier, le plus important, est composé de Seiches dont la longueur moyenne est de 135 mm. Ces Seiches pondent entre mai et août, elles sont particulièrement nombreuses à partir de juillet. Les Seiches du deuxième groupe, moins important, ont une taille moyenne de 185 mm, elles se reproduisent à partir de janvier. Quelques Seiches finalement ne pondent qu'à une taille de 215 mm environ, elles forment le troisième, et très petit groupe.

## 2. Mâles

A partir d'une longueur de 85 mm, les mâles peuvent avoir des spermatophores dans la poche de Needham. Mais des mâles à gonades non développées ou avec des spermatophores en formation se trouvent jusqu'à une taille de 135 mm. Les mâles qui ont dépassé cette longueur sont toujours pourvus de spermatophores.

Les très petits mâles, comme les petites femelles, sont en majorité du type A. A partir d'une longueur de 65 mm, les B deviennent plus nombreux, ils le restent jusqu'à une taille de 115 mm. Ensuite, et jusqu'aux plus grandes tailles, les mâles A sont plus abondants que les B. La figure 10 démontre que les mâles peuvent déjà être munis de spermatophores alors qu'ils se trouvent encore au stade B. Le développement des gonades et la transformation du sépion sont apparemment moins intensément liés chez eux que chez les femelles. Cela veut dire que chez les mâles, la maturation des produits sexuels ne cause pas obligatoirement un ralentissement aussi marqué de la croissance que chez les femelles. Mais il est très probable que les mâles qui sont vraiment aptes à se reproduire appartiennent tous au type A.

En effet, les mâles qui sont prêts à s'accoupler, se distinguent de ceux qui ne sont pas encore entrés dans la phase reproductrice, par des mouvements et des couleurs caractéristiques. Des bandes

blanches et noires recouvrent le dos et les bras ventraux, donnant ainsi l'impression d'une peau zébrée, alors que les couleurs sont fondues, gris-brunâtres, chez les animaux en état de repos sexuel. Le désir de s'accoupler est en outre signalé par un mouvement particulier d'un bras ventral; il est dirigé vers la femelle. En s'écartant des autres bras, la coloration zébrée est parfaitement mise en évidence. Rien de tel chez les animaux en repos. Non seulement, le bras ne porte pas cette coloration, mais, fait très important, il est beaucoup plus court que chez les mâles qui se reproduisent.

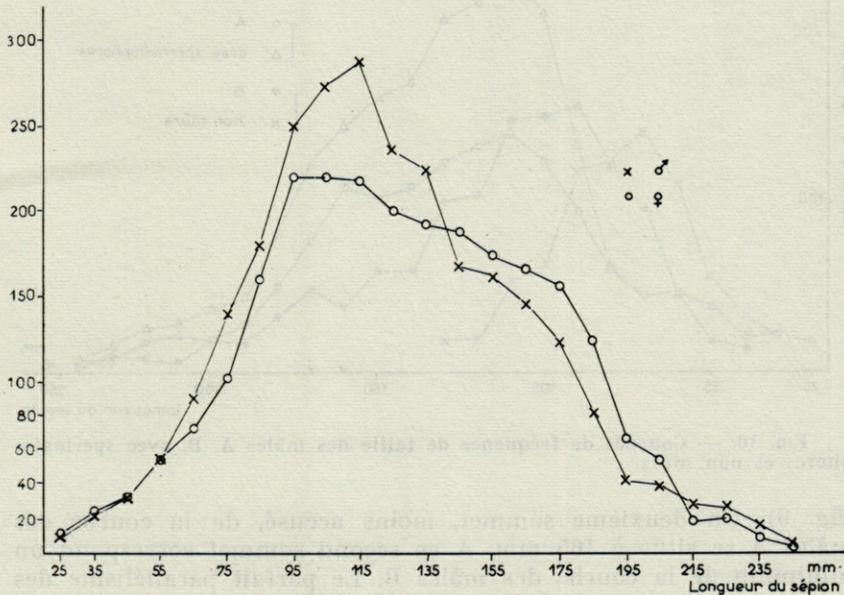


FIG. 9. — Courbes de fréquence de taille de toutes les femelles (A et B) et de tous les mâles (A et B).

Nous avons mesuré les bras ventraux d'un grand nombre de mâles A et B. Chez les individus de petite taille, à gonades non développées, la différence de la longueur des bras ventraux entre les types A et B est nulle ou insignifiante. Chez les mâles A qui ont des spermatozoïdes dans la poche de Needham, ces bras deviennent très longs, ils peuvent atteindre la longueur dorsale du manteau. Parmi les mâles B pourvus de spermatozoïdes, ceux dont la longueur relative de la partie striée est inférieure à 48 %, ont des bras ventraux de taille normale, mais chez ceux qui se rapprochent du type intermédiaire, les bras ventraux s'allongent très nettement. La différence de la longueur des bras ventraux chez les mâles dont la partie striée est inférieure à 48 %, et ceux dont

cette partie est supérieure à 49 %, est hautement significative ( $P = 0,001$ ). Ce fait appuie très solidement notre hypothèse, à savoir que les mâles qui se reproduisent appartiennent au type A ou se trouvent tout au moins au stade intermédiaire.

La courbe de fréquence de taille des mâles (fig. 10) révèle un premier sommet, le plus haut, à 115 mm. A ce maximum correspond celui de la courbe des mâles munis de spermatophores ainsi que celui de la courbe de tous les mâles récoltés pendant 8 ans

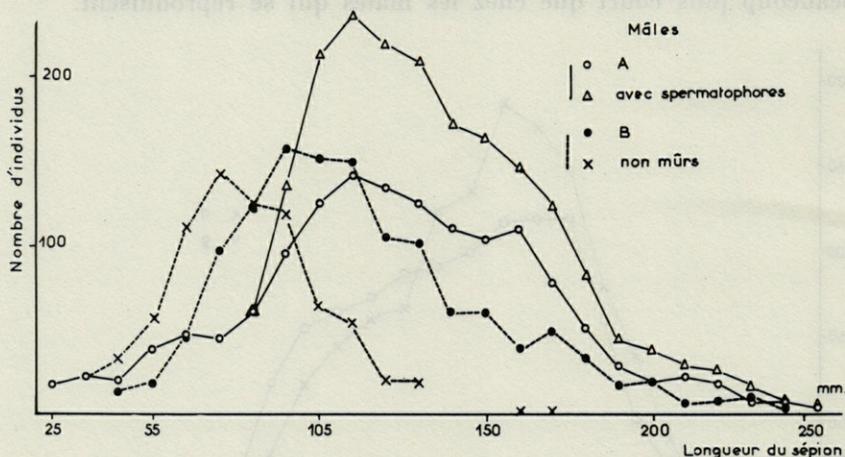


FIG. 10. — Courbes de fréquence de taille des mâles A, B, avec spermatophores et non mûrs.

(fig. 9). Un deuxième sommet, moins accusé, de la courbe des mâles A se situe à 165 mm. A ce second sommet correspond un minimum de la courbe des mâles B. Le parfait parallélisme des courbes des femelles A et des femelles mûres ne se retrouve pas chez les mâles A et ceux pourvus de spermatophores, puisque les mâles peuvent déjà être porteurs de spermatophores alors qu'ils sont encore au stade B. Cependant, il existe deux groupes distincts de mâles A. Le premier, le plus important, se reproduit à une taille moyenne de 115 mm, un second, de moindre importance, à 165 mm. Les petits mâles sont très abondants à partir de mi-avril jusqu'à la fin de la saison de ponte. Bien que les mâles murissent plus vite que les femelles et peuvent se reproduire à une taille inférieure, la taille moyenne des mâles d'été est légèrement supérieure à celle des femelles. Les grands mâles, appartenant au deuxième groupe, se reproduisent en hiver et au début du printemps, mais il n'est pas rare de récolter de grands exemplaires en été. Comme pour les femelles, il se pose la question de savoir si les petits mâles d'été sont les mêmes que les grands mâles de l'automne et de l'hiver, question à laquelle il faut répondre par la négative pour la grande

majorité parmi eux. Mais il convient de noter que les mâles qui n'ont jamais traversé un stade B, qui sont simplement passés par un stade A un peu moins accusé, sont un peu plus nombreux que les femelles. Il est donc probable que la fraction de mâles qui se reproduisent deux fois dans leur existence, est plus importante.

En outre, on récolte chez les mâles également un très petit nombre d'individus qui, malgré leur taille respectable, sont demeurés au stade B. D'aucuns ont parcouru un stade A prolongé au cours duquel ils se sont certainement reproduits; d'autres cependant ont très vite quitté le stade A initial, ils ne se sont probablement jamais accouplés.

## DISCUSSION

Nous avons essayé de résoudre le problème posé par le dimorphisme des sépions, appelés sépions A et B. Il a été démontré que ce dimorphisme n'est pas l'expression de l'existence de plusieurs races ou espèces de *Sepia officinalis*, mais qu'il traduit différents états physiologiques.

Entre avril et août, on récolte, dans la Mer catalane, dans les eaux littorales, des Seiches mûres ou en état de maturation sexuelle avancé dont le sépion est caractérisé par une longue partie striée. Mais on capture également, plus au large, des Seiches à gonades non développées; la partie lisse de leur sépion est plus longue que la partie striée. Les Seiches mûres, appartenant donc toutes au type A, disparaissent à la fin de l'été. Les Seiches du type B se rapprochent du rivage, leurs gonades commencent à se développer, la partie striée de leurs sépions devient progressivement plus longue. Ces Seiches se transforment au cours de l'hiver du type B en type A. Chez les femelles, cette transformation précède, sans exception aucune, la maturation des produits sexuels.

Toutes les petites Seiches, celles dont la longueur totale du sépion est inférieure à 35 mm, ont des sépions dont la partie striée est plus longue que la partie lisse; elles appartiennent à la catégorie A. Elles passent ensuite, en très grande majorité, par un stade B qui peut être plus ou moins prolongé, plus ou moins accusé. Même chez celles qui n'entrent pas dans un stade B, la longueur relative de la partie striée diminue passagèrement. Toutes les Seiches se transforment finalement en animaux du type A. Cette transformation, assez régulière au début, est très accélérée dans les derniers stades, juste avant que la maturation sexuelle ne soit atteinte.

La question d'une éventuelle signification physiologique d'une partie striée courte ou longue vient tout naturellement à l'esprit. Le comportement de l'animal, se trouve-t-il changé si la longueur de la partie striée de son sépion augmente ?

La fonction des plaques calcaires, ou, plus exactement, des « chambres » formées par l'épithélium coquillier a été brillamment démontrée par plusieurs auteurs anglais, DENTON, GILPIN-BROWN et HOWARTH (1961).

Les Seiches sont capables de varier la densité de leur sépion. La densité normale d'une Seiche flottant entre deux eaux est de 0,6. Elle peut être augmentée par du liquide pompé dans les chambres. Ce liquide comprime le gaz contenu dans le sépion. D'autre part, le sépion est rendu plus léger par l'expulsion de liquide, le gaz se répand à nouveau. Le liquide entre et sort uniquement par la partie striée, appelée "siphuncular wall" par les auteurs anglais. Les cloisons des chambres étant étanches, le liquide ne peut circuler qu'à l'intérieur de chaque chambre.

La chambre la plus récemment formée est entièrement remplie de liquide. Au fur et à mesure que d'autres chambres sont déposées, le liquide est remplacé par du N, à basse pression d'abord (env. 4 atm.). La pression augmente vers l'extrémité postérieure du sépion, les 9° et 10° chambres contiennent du N dont la pression est de 8 atm. Les chambres plus anciennes sont remplies de liquide et de gaz, le premier étant situé vers le siphuncular wall, donc ventralement. Les chambres formées les premières, les plus petites, ne contiennent que du liquide.

Le changement de densité s'effectue sous l'influence de la lumière. Dans l'obscurité, les Seiches se maintiennent à la surface ou entre deux eaux. Exposées à la lumière, elles gagnent le fond.

On peut admettre qu'une longue partie striée, donc une longue partie perméable au liquide, augmente les possibilités d'un changement de densité, celui-ci peut se réaliser plus rapidement. Les Seiches seraient donc particulièrement mobiles juste avant d'atteindre la maturation sexuelle, ce qui leur permet d'effectuer des mouvements verticaux rapides. Nous savons, en effet, que les Seiches qui viennent pondre dans les eaux côtières se retirent assez brusquement en profondeur si les conditions météorologiques ne leur conviennent pas. En outre, il est possible que les produits sexuels changent le poids spécifique normal de l'animal et que ce poids modifié nécessite de plus grandes possibilités d'adaptation. Toujours est-il qu'une longue partie striée permet un changement plus rapide de la densité du sépion et que cette possibilité se trouve réalisée au moment de la maturation définitive des produits sexuels.

Les transformations dans les deux sens, A - B et B - A, sont réglées par la relation des vitesses de formation et de dégénération

de l'épithélium coquillier qui forme les cloisons calcaires. Pour qu'une Seiche A devienne B, il faut que la vitesse de formation dépasse le double de celle de résorption. Une Seiche B, au contraire, passe au stade A lorsque la vitesse de formation n'atteindra plus le double de celle de résorption. La relation des vitesses de formation et dégénération dépend, en premier lieu, de la croissance absolue de l'épithélium coquillier. La vitesse de résorption n'intervient qu'en second lieu. Le nombre de plaques déposées dans une unité de temps ne joue pas de rôle, bien qu'il ne soit pas identique chez les deux formes, le rythme du dépôt étant quelque peu ralenti chez les A. Une croissance accélérée conduit aux formes B, une croissance ralentie, au contraire, renverse l'équilibre en faveur de la vitesse de résorption, le sépion devient du type A. La cause de la transformation de B en A est donc finalement le ralentissement de la croissance. Le facteur responsable de ce changement de vitesse est la maturation des produits sexuels.

Il serait d'ailleurs sans doute plus juste de dire « le principal facteur ». Si nous sommes persuadée que le ralentissement de la croissance est effectivement dû, principalement, à la maturation des produits sexuels, d'autres facteurs peuvent intervenir dans le règlement de la croissance. L'abondance de nourriture, p. ex. serait à considérer. Mais si elle est importante à l'échelon individuel, elle peut être tenue pour négligeable quand il s'agit d'une population, et à plus forte raison, quand il s'agit de plusieurs populations, c'est-à-dire, si les recherches s'étendent à un certain nombre d'années. Plus importantes nous paraissent les conditions du milieu, les facteurs externes. Nous y reviendrons.

Une grande partie des femelles se reproduit à une taille moyenne de 135 mm, les autres ont environ 185 mm quand elles pondent et quelques exemplaires se reproduisent à une taille de 215 mm. Il est très probable qu'en majeure partie, les femelles ne pondent qu'une seule fois dans leur existence.

Une question se pose alors : pourquoi les femelles murissent-elles à des tailles si différentes ? Quelles sont les femelles qui se reproduisent à 135 mm, lesquelles ne pondent qu'à 185 mm ? Ce problème n'a pas encore trouvé de solution irréfutable. Nous proposons l'hypothèse suivante : les femelles qui pondent en été, entre juin et août (septembre) sont les premières nées de l'année précédente. Elles sont issues d'œufs déposés entre février et mai, les éclosions ont eu lieu à partir d'avril. Arrivées au stade de la maturation sexuelle, à une taille moyenne de 135 mm, elles sont âgées de 14 à 16 mois.

Les femelles qui quittent les œufs entre août et octobre (novembre), qui proviennent donc de pontes tardives, n'arrivent pas à maturation pendant l'année qui succède à celle de leur naissance :

elles ne pourront se reproduire qu'à partir de fin janvier de l'année suivante. Elles seront alors âgées de 18 mois environ, leur taille moyenne sera de 185 mm.

Les Seiches qui naissent au printemps d'œufs déposés tôt dans l'année, grandissent pendant l'été à des températures assez élevées; leur croissance est rapide (tabl. 4, transformation des petites Seiches de mai). On peut admettre un léger ralentissement en hiver, causé par des températures plus basses. A la fin de l'hiver, les gonades mûrissent, la croissance s'en trouve très nettement ralentie. Les Seiches se reproduiront en été.

Les Seiches issues de pontes tardives grandissent pendant l'hiver à un taux de croissance sans doute moins élevé que celui des animaux qui passent les premiers mois de leur existence en été. Il s'agit des Seiches B qui se rapprochent de la côte dès juin. Ayant déjà atteint, en automne, une certaine taille, leurs gonades se développent, la croissance est ralentie de ce fait, et sans doute également, à un moindre degré, par la baisse de température. Les animaux se transforment en animaux A et se reproduisent dès fin janvier.

Après avoir terminé le présent mémoire, nous avons pu prendre connaissance d'un très récent travail de RICHARD (1966) sur l'influence de la température dans la croissance de *Sepia officinalis*. L'auteur a élevé trois lots de Seiches, pendant 8 mois, à partir de l'éclosion, à trois températures différentes : 20 °C, 15 °C et 10 °C, toutes les autres conditions expérimentales étant rigoureusement identiques pour les trois lots. Pour le premier lot, l'accroissement comportait 148,2 mm en 8 mois, soit 18,5 mm par mois. Les Seiches élevées à 15 °C ont grandi de 68,4 mm en 8 mois, soit de 8,5 mm par mois. Le taux de croissance mensuel des Seiches du troisième lot était de 5,9 mm. Ces expériences démontrent de façon très nette que la température est le principal facteur externe impliqué dans la croissance des Seiches pendant les premiers mois de leur existence.

Si notre hypothèse est donc juste, cela veut dire que la cause d'une maturation « précoce » ou « tardive » est finalement d'ordre écologique. Mais la diversité des conditions n'a pas conduit à la naissance de différentes races ou espèces. Tous les animaux passent d'un stade initial A par un stade B (ou un stade A moins accusé) pour redevenir des animaux A. Il faut bien dire d'ailleurs qu'il n'existe pas deux périodes de ponte bien délimitées, mais une seule période de reproduction très longue, s'étendant de fin janvier à fin août. Il est impossible de fixer un moment précis à l'intérieur de cette période qui séparerait les Seiches à maturation précoce de celles à maturation tardive.

On ne peut cependant pas exclure la possibilité que la cause de la maturation à différentes tailles ne soit pas d'ordre écologique mais génétique. Il se pourrait, théoriquement, qu'une partie de la ponte de chaque Seiche, qu'elle ponde tôt ou tard dans l'année, contienne des animaux à maturation précoce, une autre partie de la ponte des animaux à maturation tardive. Seul l'élevage de Seiches issues de pontes de printemps et de pontes d'été que l'on conduirait jusqu'à la reproduction, en respectant les conditions de leur milieu habituel, saurait résoudre le problème. Mais d'ores et déjà, nous accordons peu de crédit à cette hypothèse.

Quoi qu'il en soit, un fait est acquis. Il n'existe, en Méditerranée, qu'une seule espèce de *Sepia officinalis*. Il était, certes, séduisant de voir dans le dimorphisme du sépion l'expression de l'existence de plusieurs races, mais ce dimorphisme traduit, dans le cas de *Sepia officinalis*, des états physiologiques.

## RÉSUMÉ

Les très jeunes Seiches (jusqu'à 35 mm de longueur dorsale du manteau) sont toutes du type A; la partie striée de leur sépion est plus longue que la partie lisse. En grandissant, elles deviennent des animaux à courte partie striée (type B) qui eux, se transforment de nouveau en Seiches A, au cours de l'hiver, au fur et à mesure que leurs gonades murissent.

La transformation dans les deux sens, A - B et B - A, est réglée par la relation des vitesses de formation et de dégénération de l'épithélium coquillier qui sécrète les plaques calcaires du sépion. Cette relation est déterminée en premier lieu par la vitesse de croissance absolue de l'épithélium. Une croissance accélérée conduit au stade B, une croissance ralentie au stade A. Le principal facteur responsable du changement de vitesse de croissance est la maturation des produits sexuels.

Les sépions A et B ne représentent donc pas deux races ou espèces mais traduisent différents états physiologiques. Il n'existe qu'une seule espèce de *Sepia*, *Sepia officinalis* en Méditerranée.

### SUMMARY

Very young cuttle-fishes (up to 35 mm dorsal length of the mantle) always belong to A - type; the scratched part of their cuttle-bone is longer than the smooth one. During their growth, they become animals with a short scratched part (B - type); in the winter, they again turn into A - type as their gonads mature.

Transformation into the two ways A - B and B - A is determined by the relation between formation and degeneration speeds of the shelly epithelium which secretes the cuttle-bone calcareous plates. First of all, this relation is determined by the absolute growth speed of the epithelium. An accelerated growth leads to B - stage, a decreasing one to A - stage. The main factor responsible for the change of growth speed is the ripening of the sexual products.

The A and B cuttle-bones do not intend two races or species, but demonstrate the presence of different physiological stages. There is only one species of *Sepia* in the Mediterranean, *Sepia officinalis*.

### ZUSAMMENFASSUNG

Die ganz jungen Sepias (bis 35 mm dorsaler Mantellänge) gehören alle dem Typ A an; der gestreifte Teil ihres Schulp ist länger als der glatte. Die Tiere wachsen, ihr Schulp verändert sich, der glatte Teil wird länger als der gestreifte (Typ B). Im Laufe des Winters, mit zunehmender Reifung der Geschlechtsprodukte, verwandeln sich diese Sepias wiederum in Tiere vom Typ A. Es sind die gleichen, die im Frühling in die küstennahen Gewässer kommen um dort zu laichen.

Die Verwandlung in beiden Richtungen, A - B und B - A, hängt vom Verhältnis der Bildungs- und Degenerationsgeschwindigkeit des Schalenepithels ab das die Kalkplatten des Schulp ausscheidet. Das Verhältnis dieser beiden Geschwindigkeiten wird in allererster Linie von der absoluten Wachstumsgeschwindigkeit des Epithels bestimmt. Ein schnelles Wachstum führt zum Typ B, ein langsames zum Typ A. Verantwortlich für die Änderung der absoluten Wachstumsgeschwindigkeit ist in erster Linie die Reifung der Geschlechtsprodukte.

Die Schulpe A und B stellen also nicht zwei verschiedene Arten oder Rassen dar, sondern sie sind Ausdruck verschiedener physiologischer Zustände. Es gibt im Mittelmeer nur eine einzige Art von *Sepia*, *Sepia officinalis*.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM, W., 1940. Les races de la Seiche commune (*Sepia officinalis* Linné). *Bull. Soc. Zool. France*, 65 : 125-131.
- ADAM, W., 1941. Résultats scientifiques des croisières du Navire-école belge « Mercator ». I. Cephalopoda. *Mém. Mus. Hist. nat. Belg.*, sér. 2, 21 : 83-162.
- APPELLÖF, A., 1893. Die Schalen von *Sepia*, *Spirula* und *Nautilus*. K. *Svenska Vetensk. Akad. Handl.*, 25 (7) : 1-106.
- CHOE, S., 1963. Daily age markings on the shell of Cuttlefishes. *Nature* (G.B.), 197 (4864) : 306-307.
- COZZI, S., 1938. Prime ricerche sulla *Sepia* del Mar Ligure. *Boll. Mus. Labor. Zool. Anat. Comp. R. Univ. Genova*, 18 : 125-127.
- CUÉNOT, L., 1917. *Sepia officinalis* est une espèce en voie de dissociation. *Arch. Zool. exp. gén.*, 56 : 315-346.
- CUÉNOT, L., 1927. Contribution à la faune du bassin d'Arcachon. IX. *Bull. Stat. Biol. Arcachon*, 24 : 269-282.
- CUÉNOT, L., 1933. La Seiche commune de la Méditerranée, étude sur la naissance d'une espèce. *Arch. Zool. exp. gén.*, 75 : 319-330.
- DENTON, E.J. et J.B. GILPIN-BROWN, 1961. The buoyancy of the Cuttlefish, *Sepia officinalis* (L.). *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 41 : 319-342.
- DENTON, E.J. et J.B. GILPIN-BROWN, 1961. The effect of light on the buoyancy of the Cuttlefish. *Ibid.*, 41 : 343-350.
- DENTON, E.J. et J.B. GILPIN-BROWN, 1961. The distribution of the gas and liquid within the cuttlebone. *Ibid.*, 41 : 365-381.
- DENTON, E.J., J.B. GILPIN-BROWN et J.V. HOWARTH, 1961. The osmotic mechanism of the cuttlebone. *Ibid.*, 41 : 351-364.
- DENTON, E.J. et D.W. TAYLOR, 1964. The composition of gas in the chambers of the cuttlebone of *Sepia officinalis*. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 44 (1) : 203-207.
- FISCHER, P., 1875. Catalogue des Nudibranches et Céphalopodes des côtes océaniques de la France. 3<sup>e</sup> suppl. *J. Conch. Paris*, 23 : 204-214.
- GHIRARDELLI, E., 1947. Considerazioni sull'influenza della pesca con le nasse sulla biologia delle specie costiere. *Boll. Pesca Piscicult. Idrobiol.*, 2 (n.s.) (1), 6 pp.
- GHIRARDELLI, E., 1947. Nota sulla variazioni delle Seppie durante il periodo estivo. *Ibid.*, 11 pp.
- GHIRARDELLI, E., 1947. La pesca delle seppie con le nasse nella provincia di Pesaro. *La pesca italiana*, 8 (n.s.) (5).
- GHIRARDELLI, E., 1947. Le associazioni biologiche delle nasse da Seppie. *Note Labor. biol. mar. Fano*, 1 (4).
- GHIRARDELLI, E., 1950. Ulteriori osservazioni su « *Sepia officinalis* » del medio Adriatico. *Boll. Pesca Piscicult. Idrobiol.*, 5 (2) : 180-201.
- GRIMPE, G., 1925. Zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Nordsee. *Zool. Inst. Univ. Leipzig*, 16 et *Wiss. Meeresunt. Kiel*, N.F., 16, III (1) : 1-124.
- JATTA, G., 1896. I Cefalopodi viventi nel Golfo di Napoli. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 23.

- LAFONT, A., 1868. Journal d'observations faites sur les animaux marins du bassin d'Arcachon pendant les années 1866-1868. *Act. Acad. Sci. Bordeaux*, 30 : 630.
- LAFONT, A., 1869. Notes sur une nouvelle espèce de *Sepia* des côtes de France. *J. Conch. Paris*, 17 : 11-14.
- LAFONT, A., 1871. Note pour servir à la faune de la Gironde contenant la liste des animaux dont la présence a été constatée à Arcachon pendant les années 1869-1870. *Act. Soc. Linn. Bordeaux*, 28 : 273.
- LATAGU, H., 1888. Caractères distinctifs de l'espèce et du sexe dans les coquilles types de 4 *Sepia*. *Act. Soc. Linn. Bordeaux*, 42 : 105.
- MANGOLD-WIRZ, K., 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer catalane. *Vie et Milieu*, suppl. 13 : 1-285.
- NAEF, A., 1923. Die Cephalopoden. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 35, 1. Teil, I. Systematik.
- RICHARD, A., 1966. La température, facteur essentiel de la croissance pour le Céphalopode *Sepia officinalis* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 263, sér. D : 1138-1141.
- SAVASTANO, A., 1927. Contributi alla conoscenza dei caratteri sessuali secondari dei Cefalopodi (*Sepia officinalis*, *Sepia orbignyana*). *Riv. Biol.*, 9 : 179-212.
- YAGI, T., 1960. Studies on the identification method of races in *Sepia esculenta* Hoyle by using the locular index of shells. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 26 (7) : 640-645.
- YAGI, T., 1960. On the growth of the shell in *Sepia esculenta* Hoyle caught in Tokyo Bay. *Ibid.*, 646-652.

Manuscrit reçu le 12 mars 1965.

## ÉTUDE COMPARÉE DU MILIEU INTÉRIEUR DE QUATRE ESPÈCES D'HOLOTHURIES

par J. LAUGA et J. LECAL

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, 31 - Toulouse

### SOMMAIRE

Les auteurs ont étudié la composition du fluide coelomique de quatre espèces d'Holothuries. Le pH, la teneur en protéines, le nombre de cellules transportées, les différents types cellulaires, ont été comparés. Certaines caractéristiques sont particulières aux espèces, alors que d'autres sont communes aux espèces d'un même genre.

Les Holothuries, objet de cette étude, proviennent de récoltes de la région de Banyuls faites en septembre-octobre 1964 et avril 1965, conservées, de quelques jours à quelques mois, en aquarium marin à un pH oscillant entre 7,9 et 8; ces individus étaient nourris régulièrement plusieurs fois par semaine.

Ce sont *Cucumaria planci* Brandt, le plus abondant numériquement, puis *Holothuria tubulosa* Gmelin et *Holothuria stellati* Delle Chiaje dont la synonymie est admise par certains auteurs malgré une morphologie assez différente, et enfin l'énorme *Stichopus regalis* Cuvier.

Le pH du fluide coelomique se montre différent de celui ambiant, et des variations individuelles, de faible amplitude, ont été enregistrées. Les valeurs obtenues sont de 7,28 en moyenne pour *Cucumaria planci*, avec un chiffre minimum de 7,08 tandis que la moyenne établie pour *Holothuria tubulosa* et *stellati* est de 6,8 avec des valeurs extrêmes de 6,75 et 6,92; enfin *Stichopus regalis* est très différent des espèces précédentes avec un pH beaucoup plus élevé, dont la moyenne est de 7,78.

Le fluide cœlomique est donc un milieu tamponné, et cela par la présence de protéines libres circulantes qui doivent jouer le rôle de tampon, protéines mises en évidence et dosées par spectrophotométrie.

Les mesures des taux en protides totaux, albumine et globulines ont été réalisées sur le fluide cœlomique de ces différentes Holothuries, mais sur un fluide exempté de cellules, par centrifugation.

Les taux obtenus, en mg/ml, sont les suivants :

Holothuries étudiées	N° des individus	Protides totaux	Albumine	Globulines
<i>Cucumaria planci</i>	1	2,881	0	2,881
	2	2,107	0	2,107
	3	3,354	0	3,354
	4	2,064	0	2,064
	5	1,978	1,622	1,978
	6	3,970	0	2,348
	7	4,86	0	4,86
<i>Holothuria tubulosa</i>	1	1,806	0	1,806
	2	0,891		0,891
<i>Holothuria stellati</i>	1	3,01	0,860	2,150
	2	3,407	0,811	2,596
<i>Stichopus regalis</i>	1	1,900	1,72	0,180
	2	2,881	1,72	1,161
	3	3,100	1,72	1,380
	4	4,705	1,622	3,083
	5	4,462	1,622	2,840

Les protéines dans le fluide cœlomique sont donc en quantité minime par unité de volume; les valeurs mises en évidence par ces nouvelles techniques permettent de comprendre que différents auteurs, GELLHORN, SARCH, HOWELL, BOTAZZI, aient émis des opinions divergentes quant à la présence et à la nature des protéines.

Le taux relatif de variation individuelle est peu important, avec un pourcentage du même ordre de grandeur pour les quatre espèces. Si les quantités globales de protides montrent des variations individuelles, par contre les taux d'albumine sont stables, tant dans leur nullité pour *Cucumaria planci* et *Holothuria tubulosa* que pour ceux moyens de *H. stellati* et élevés de *Stichopus regalis*.

Dans les diverses données, les individus montraient une bonne vitalité sauf deux, le n° 6 de *Cucumaria planci* et le n° 2 de *H. tubulosa*.

L'individu n° 6 de *Cucumaria planci* s'est trouvé dans une phase d'infestation de la cavité générale par des sporozoïtes de grégarines, qui s'est manifestée par des modifications importantes dans sa morphologie et par la présence de kystes dans les cellules coelomiques : cela se traduit dans le fluide, par une augmentation anormale du taux d'albumine; cette modification doit être considérée comme une réaction de défense de l'organisme, au parasitisme.

De même l'éviscération de *H. tubulosa* (n° 2) vingt-quatre heures avant l'expérience s'est traduit par une chute du taux des protéines : ce faible pourcentage de protéines marque le besoin, en substances plastiques, des phénomènes de régénération, qui suivent normalement.

Le taux global moyen des protéines du fluide coelomique des Holothuries est approximativement de 0,25 %. Les seuls résultats d'analyse du fluide coelomique sont ceux du taux en matière organique azotée de *Strongylus dröachiensis* fournis par MYERS avec un chiffre de 0,48 %. Pour rapprocher ce chiffre de nos résultats il faut tenir compte des matières organiques azotées, tel l'acide

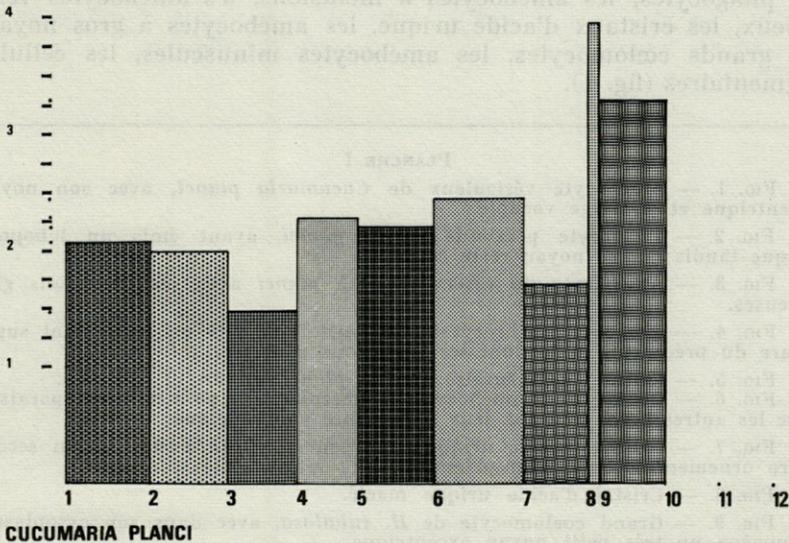


FIG. 1. — Histogramme pour *Cucumaria planci*.

En coordonnées logarithmiques, le nombre de cellules en pourcentage relatif en ordonnée, tandis qu'en abscisse les types cellulaires sont représentés par leur volume cellulaire relatif moyen.

(1 phagocytes - 2 amébocytes de réserves - 3 amébocytes athrocytaires - 4 amébocytes vésiculeux - 5 cristaux d'acide urique - 6 grands coelomocytes - 7 coelomocytes à gros noyaux - 8 amébocytes minuscules - 9 cellules pigmentaires - 10 amébocytes homogènes - 11 coelomocytes fusiformes - 12 coelomocytes filiformes).

urique qui n'est pas dosé par nos méthodes, et des cellules nombreuses que véhicule ce fluide.

Dans le fluide cœlomique des Holothuries évoluent des cellules dont les types morphologiques peuvent, dans l'ensemble, se ramener aux principaux types cellulaires définis par BOOLOOTIAN pour l'ensemble des Echinodermes, mais chaque espèce outre les cinq types communs (amébocytes à réserves incolores, amébocytes filiformes, hémocytes ou cellules pigmentaires, cellules à cristaux, phagocytes) contient d'autres types plus spécifiques, avec un pourcentage qui définit, également, l'espèce.

Ainsi le fluide cœlomique de *Cucumaria planci*, de teinte jaune orange, contient en moyenne 15 000 cellules ou cristaux au mm<sup>3</sup>; la sédimentation des cellules commence 35 secondes après le prélèvement pour ne s'achever qu'après 1'30'', en groupant les cellules et cristaux en un agglomérat ovoïde, le surnageant, clair, ambré, ne comprenant plus qu'un nombre infime de cellules (planche II, n° 13).

Huit types cellulaires ont été définis pour *Cucumaria planci* : les phagocytes, les amébocytes à inclusions, les amébocytes vésiculeux, les cristaux d'acide urique, les amébocytes à gros noyau, les grands cœlomocytes, les amébocytes minuscules, les cellules pigmentaires (fig. 1).

---

PLANCHE I

FIG. 1. — Amébocyte vésiculeux de *Cucumaria planci*, avec son noyau excentrique et sa large vacuole.

FIG. 2. — Phagocyte pétaloïde de *C. planci*, ayant émis un lobopode unique tandis que le noyau reste central.

FIG. 3. — Amébocyte de réserves de *C. planci* avec ses inclusions globuleuses.

FIG. 4. — Amébocyte athrocytaire de taille similaire ou légèrement supérieure du précédent, mais dont les inclusions sont très réfringentes.

FIG. 5. — Cellules pigmentaires de *C. planci*, en fin de division.

FIG. 6. — Groupe de 3 amébocytes minuscules, qui permet la comparaison avec les autres types quant à leur importance volumétrique.

FIG. 7. — Cristal d'acide urique déjà pourvu d'une cristallisation secondaire ornementant le cristal primaire.

FIG. 8. — Cristal d'acide urique maclé.

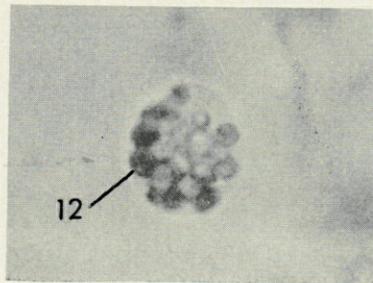
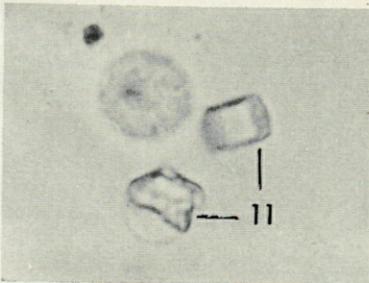
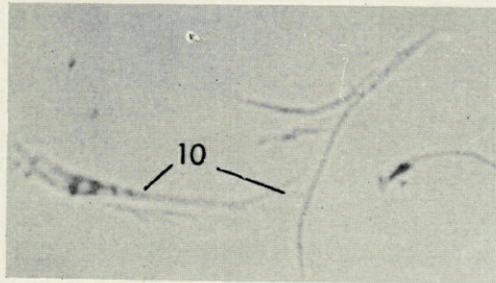
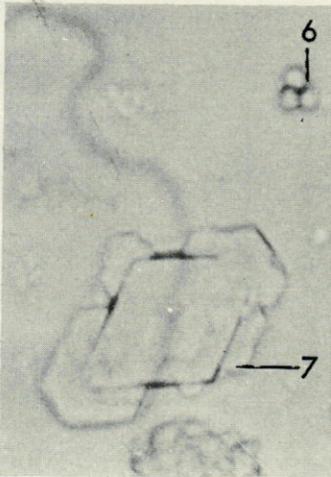
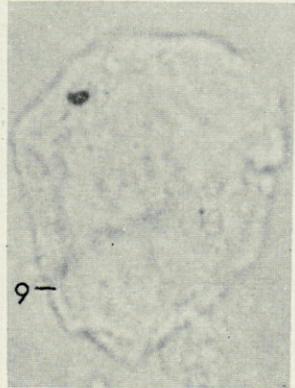
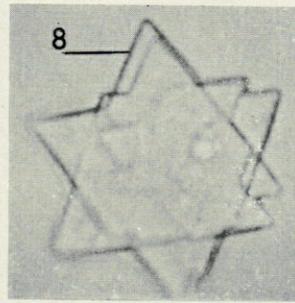
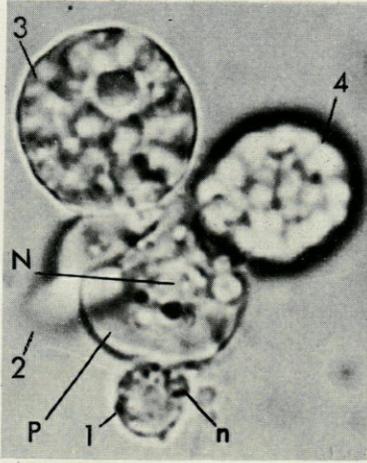
FIG. 9. — Grand coelomocyte de *H. tubulosa*, avec dans son cytoplasme homogène un très petit noyau excentrique.

FIG. 10. — Coelomocytes filiformes de *H. tubulosa* avec leurs noyaux sphériques très denses.

FIG. 11. — Amébocytes vésiculeux de *H. tubulosa*, dont les cristaux d'acide urique, en cours d'élaboration n'ont pas encore acquis leurs formes définitives.

FIG. 12. — Amébocyte athrocytaire de *H. tubulosa* qui, bien qu'étant du même type cellulaire que celui de *C. planci* (n° 4) montre un aspect assez différent.

Toutes les photographies de cette planche sont au grossissement de 1 200 environ.





Les phagocytes, au nombre de 210 au  $\text{mm}^3$ , représentent 1,4 % du nombre cellulaire; ces cellules dont le noyau mesure en moyenne  $10 \mu$ , émettent des lobopodes arrondis, à structure non macrovacuolaire, et très minces (planche I, n° 1).

Les amébocytes à inclusions, de 20 à  $25 \mu$  en moyenne, sont de deux types, l'un à inclusions non colorées, l'autre à inclusions colorées. Le premier type représente 1 % du nombre cellulaire, tandis que le second type ne représente que 0,3 % de ce nombre. Le premier de ces deux types est caractérisé par la présence d'inclusions globuleuses, de couleur grisâtre, au nombre d'une dizaine : ce sont des inclusions lipidiques ou protéiques. Ce type cellulaire joue donc un rôle de réserve ou de transporteur (planche I, n° 3). Dans le deuxième type, les inclusions sont de plus petite dimension ( $2 \mu$  au lieu de 6), plus nombreuses (10 à 30) et fortement colorées en jaune brun. Ce type est considéré par tous les auteurs ayant étudié les Echinodermes comme ayant une fonction athrocytaire, avec accumulation et excrétion de déchets. Ils doivent jouer comme chez les Echinoïdes un rôle dans la synthèse pigmentaire (planche I, n° 4).

Les amébocytes vésiculeux, de  $10 \mu$  de diamètre en moyenne, avec un noyau de  $3 \mu$ , sont également appelés cellules à cristaux, car leur énorme vacuole est occupée le plus souvent par un cristal d'acide urique, qui est libéré dans le fluide (planche I, n° 1).

Les cristaux d'acide urique sont nombreux et de morphologie variée : de forme rhomboïdale simple, ils se compliquent par la présence d'expansions ornementées symétriques très diverses; les macles sont communes. Ces cristaux, terme ultime du catabolisme protéique, sont éliminés par les organes arborescents (planche I, nos 7-8).

Les amébocytes à gros noyau, dont le diamètre est de  $12 \mu$  en moyenne, sont caractérisés par la taille de leur noyau ( $10 \mu$  en moyenne); ils représentent 0,5 % du nombre cellulaire. Ce type n'est pas présent chez les autres espèces : on peut penser à des cellules indifférenciées, vu l'importance de leur noyau.

Les grands cœlomocytes, qui représentent 3 % du nombre cellulaire, sont des grandes cellules ( $50 \times 25 \mu$ ) à contours grossièrement polygonaux, dont le cytoplasme possède souvent une ou deux inclusions chromophiles, tandis que le noyau, très petit, est déjeté sur un côté de la cellule. On peut penser à des cellules en cours de dégénérescence.

Les amébocytes minuscules sont les plus fréquents puisqu'ils représentent 69 % du nombre cellulaire; de petites dimensions,  $2 \mu$  de diamètre environ, ils ont été interprétés par HYMAN comme des éléments libres du péritoine (planche I, n° 6).

Les cellules pigmentaires sont les plus communes après les amébocytes minuscules puisqu'elles représentent 22 % du nombre cellulaire. Très polymorphes, elles atteignent de 8 à 18  $\mu$  et sont pigmentées en jaune; leur cytoplasme possède une ou deux inclusions chromophiles, et se prolonge toujours par de fines expansions; le noyau a environ 5  $\mu$  de diamètre. Ces cellules sont capables de se diviser par amitose, assez fréquemment, aussi un grand pourcentage d'entre elles possèdent de fins pédicules cytoplasmiques, reliquat de cytodièrese. Le pigment s'accumule sous forme d'inclusions à la périphérie de la cellule, ce pigment serait ici de l'échinochrome, comme chez les Echinides (planche I, n° 5).

Le contenu de la vésicule de Poli de *Cucumaria planci* a fait l'objet également d'examen : son pH est notablement différent de celui du fluide cœlomique, et il ne contient qu'un nombre infime d'éléments cellulaires semblables aux grands cœlomocytes décrits ci-dessus : ces cellules auraient donc pour origine l'épithélium péritonéal de la cavité cœlomique.

Pour les deux espèces d'*Holothuria*, dans un fluide cœlomique abondant et incolore on a dénombré huit types cellulaires; avec des nombres cellulaires moyens très voisins, 3 100 cellules au  $\text{mm}^3$  pour *H. tubulosa* et 3 200 pour *H. stellati* (figs 2 et 3).

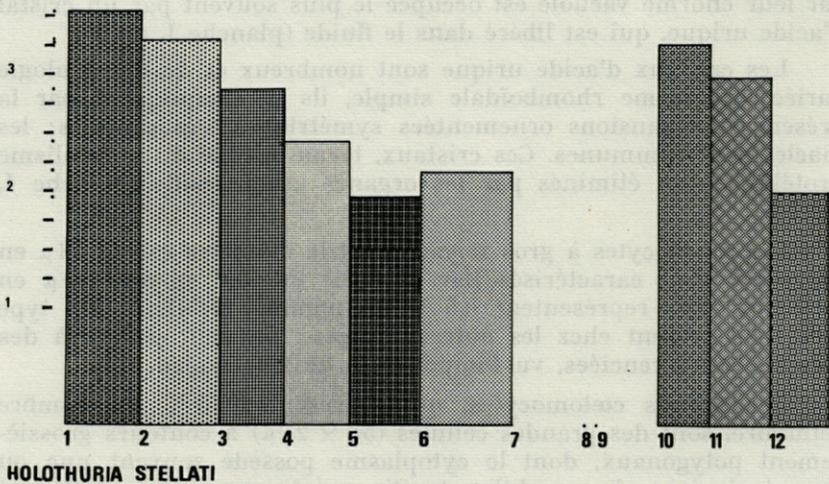


FIG. 2. — Histogramme pour *Holothuria stellati*.

En coordonnées logarithmiques, le nombre de cellules en pourcentage relatif en ordonnée, tandis qu'en abscisse les types cellulaires sont représentés par leur volume cellulaire relatif moyen.

(1 phagocytes - 2 amébocytes de réserves - 3 amébocytes athrocytaires - 4 amébocytes vésiculeux - 5 cristaux d'acide urique - 6 grands coelomocytes - 7 coelomocytes à gros noyaux - 8 amébocytes minuscules - 9 cellules pigmentaires - 10 amébocytes homogènes - 11 coelomocytes fusiformes - 12 coelomocytes filiformes).

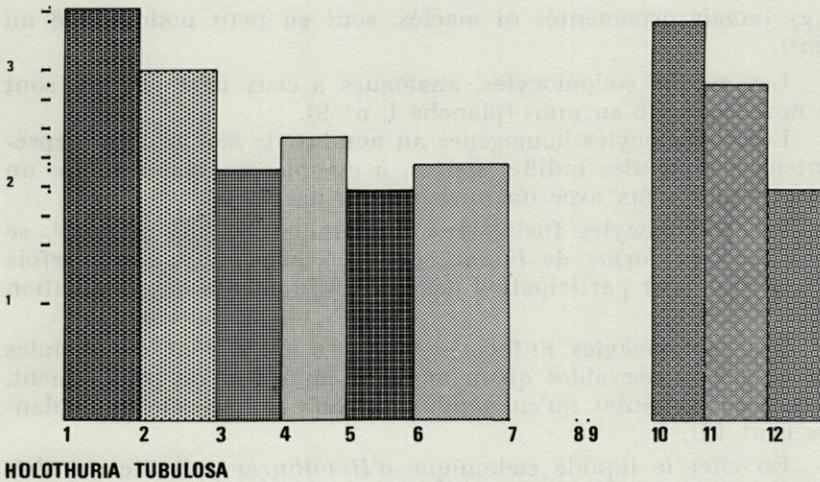


FIG. 3. — Histogramme pour *Holothuria tubulosa*.

En coordonnées logarithmiques, le nombre de cellules en pourcentage relatif en ordonnée, tandis qu'en abscisse les types cellulaires sont représentés par leur volume cellulaire relatif moyen.

(1 phagocytes - 2 amébocytes de réserves - 3 amébocytes athrocytaires - 4 amébocytes vésiculeux - 5 cristaux d'acide urique - 6 grands coelomocytes - 7 coelomocytes à gros noyaux - 8 amébocytes minuscules - 9 cellules pigmentaires - 10 amébocytes homogènes - 11 coelomocytes fusiformes - 12 coelomocytes filiformes).

Les phagocytes de *H. tubulosa* au nombre de 1 058 au  $\text{mm}^3$ , sont des cellules de grandes dimensions (15 à 25  $\mu$ ) à noyaux chromophiles granuleux, dont le cytoplasme fournit des lobopodes arrondis. Ces formes globuleuses donnent naissance, très rapidement, à des formes de rétraction, avec un cytoplasme réparti en fins tractus rayonnants autour du noyau ces figures jouent un rôle important au cours du déroulement des phénomènes d'agglutination.

Les amébocytes à inclusions sont également de deux types, l'un avec des inclusions grisâtres de nature protéique (20 à 25  $\mu$ ), l'autre avec des inclusions périphériques colorées (12 à 15  $\mu$ ). Dans l'amébocyte de réserve, une masse unique se forme puis se clive à la périphérie pour donner lieu à la production des masses globuleuses typiques. Ces amébocytes de réserve sont au nombre de 620 au  $\text{mm}^3$ , tandis que les amébocytes colorés à fonction athrocytaire ne sont qu'au nombre de 124 au  $\text{mm}^3$ .

Les amébocytes vésiculeux, au nombre de 77 au  $\text{mm}^3$ , ont un aspect identique à celui présenté par ce même type cellulaire chez *Cucumaria planici* (planche I, n° 11).

Les cristaux d'acide urique rhomboïdaux, de petite taille (10 à

15  $\mu$ ) jamais ornementés ni maclés, sont en petit nombre (28 au  $\text{mm}^3$ ).

Les grands coelomocytes, analogues à ceux de *C. planci*, sont au nombre de 46 au  $\text{mm}^3$  (planche I, n° 9).

Les coelomocytes homogènes au nombre de 880 au  $\text{mm}^3$  représentent des cellules indifférenciées, à cytoplasme limpide avec un noyau volumineux avec un nucléole réfringent.

Les coelomocytes fusiformes, au nombre de 232 au  $\text{mm}^3$ , se présentent en forme de fuseau, dont les extrémités sont parfois bifurquées : leur participation dans les phénomènes d'agglutination est essentielle.

Les coelomocytes filiformes, de  $100 \mu \times 4 \mu$ , sont des cellules qui ne sont observables qu'au moment immédiat du prélèvement, et ne sont présentes qu'en nombre variable — 1 % environ (planche I, n° 12).

En effet le liquide coelomique d'*Holothuria* présente un phénomène d'agglutination qui débute dès le prélèvement et est pratiquement achevé en 2 minutes. Le phénomène commence par formation d'un mince filament vertical blanc, dont la base va s'épaissir en formant une masse pelliculaire blanchâtre; la phase surnageante ne contient plus que des phagocytes pétaloïdes, tandis que l'agglutinat groupe les autres types cellulaires. L'agglutinat est composé par une trame qui se constitue par les phagocytes rétractés en forme étoilée, tandis que les cellules fusiformes et les cellules filiformes sont jointes en un véritable filet, sur lequel vont se disposer les autres types cellulaires (planche II, n° 14).

Par agitation il y a réversibilité d'une partie du phénomène, avec rupture de la trame et dispersion des cellules, à l'exception des phagocytes qui conservent leurs formes rétractées et des cellules filiformes qui restent adhérentes aux phagocytes.

Ces phénomènes d'agglutination permettent de comprendre les réactions de défense des Holothuries, à une blessure : l'agrégat

---

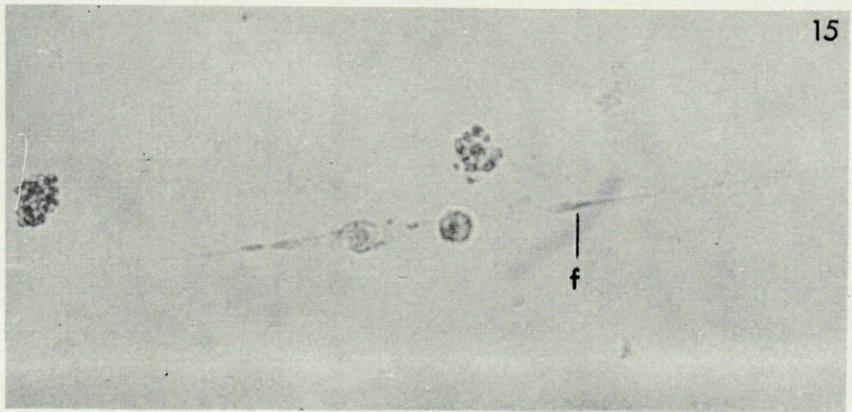
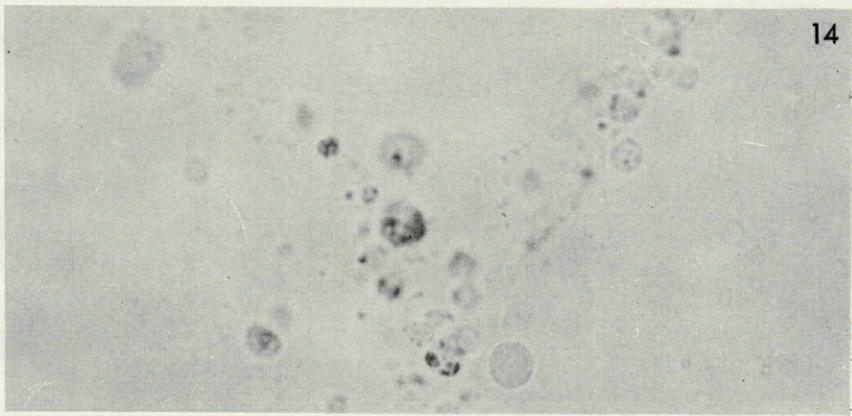
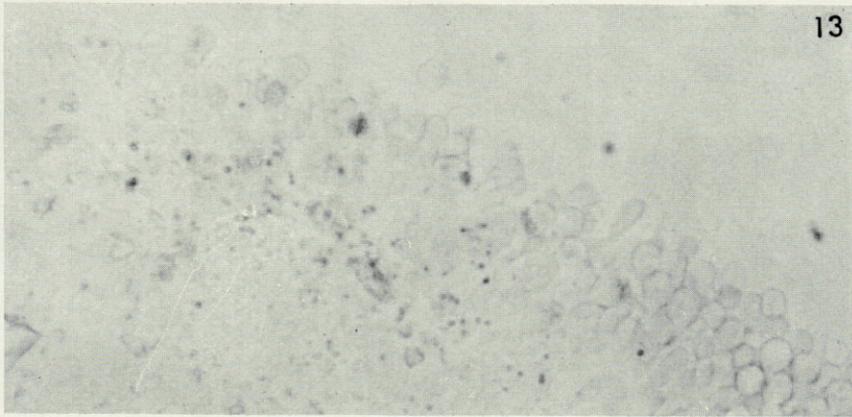
PLANCHE II

FIG. 13. — Agglutination du liquide coelomique de *C. planci* : les cellules s'agglomèrent en un amas globuleux sans ordre avec les cellules pigmentaires à la périphérie, tandis que le liquide surnageant ne comporte qu'un pourcentage infime de cellules (pigmentaires et minuscules).

FIG. 14. — Le phénomène d'agglutination de *H. tubulosa* produit une trame en maillage, dont on observe ici un fragment, sur lequel se disposent les différents types cellulaires.

FIG. 15. — Avec *Stichopus regalis*, le phénomène d'agglutination débute par la formation de filaments par incorporation des coelomocytes filiformes et participation des améboocytes pétaloïdes, qui attireront les améboocytes athrocytaires; ces filaments grossis de cette manière, se réuniront dans un stade ultérieur.

Les photographies de cette planche sont au même grossissement 430 environ.





provoque une obturation mécanique tandis que l'accumulation des phagocytes provoque la défense à une infection.

Les types cellulaires d'*Holothuria tubulosa* se retrouvent pour *H. stellati*, mais avec des pourcentages différents.

Si les mêmes types cellulaires sont présents dans les deux espèces, leur répartition numérique marque une spécificité :

Types cellulaires	<i>H. tubulosa</i>	<i>H. stellati</i>
Coelomocytes homogènes .	28,5	20
Amébocytes à réserves ...	20	23
Amébocytes à granules ...	4	6,7
Coelomocytes fusiformes .	7,5	10

Le fluide cœlomique de *Stichopus regalis*, très abondant, incolore, mais légèrement trouble, présente les mêmes phénomènes d'agglutination avec mise en jeu des mêmes types cellulaires, mais en formant une trame discontinue à l'origine, par formation de petits amas qui s'agglomèrent par la suite (planche II, n° 15).

3 600 cellules au mm<sup>3</sup> en valeur moyenne, se répartissent en huit types.

Les phagocytes, comparables à ceux décrits précédemment, représentent 15,5 % du nombre cellulaire.

Les amébocytes de réserve sont au nombre de 15 %, avec un aspect comparable à celui du même type cellulaire d'*Holothuria*, mais les substances de réserve restent agglomérées en une masse indivise. Les amébocytes à granules colorés ne sont qu'au nombre de 4 % et sont présents soit sous la forme sphérique soit sous un aspect fusiforme.

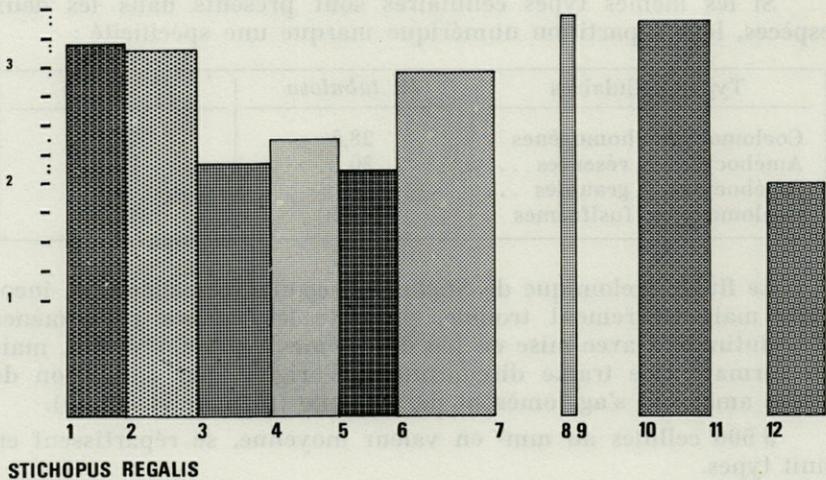
Par contre les amébocytes vésiculeux, sont analogues à ceux de *Cucumaria*, mais ne représentent que 2,3 %.

Les cristaux d'acide urique sont de petite taille, de forme simple, avec pour la plupart d'entre eux, une granulation centrale (1,2 %).

Les grands cœlomocytes, ainsi que les amébocytes minuscules sont comparables à ceux de *Cucumaria* : les premiers sont au nombre de 0,8 %, tandis que les seconds sont importants numériquement puisqu'ils représentent 31,2 %.

Les cœlomocytes homogènes se présentent sous les différents aspects évolutifs de la forme sphérique à l'aspect en fuseau, avec un cytoplasme clair homogène et un noyau volumineux. L'ectoplasme acquiert un nombre croissant de granules colorés, ce qui a pour résultat d'aboutir à des stades cellulaires à inclusions colorées.

Ces faits permettent de comprendre que les amébocytes athrocytaires dérivent des amébocytes homogènes, fait entrevu pour *Cucumaria*, qui se confirme ici par la présence des stades intermédiaires (fig. 4).



STICHOPUS REGALIS

FIG. 4. — Histogramme pour *Stichopus regalis*.

En coordonnées logarithmiques, le nombre de cellules en pourcentage relatif en ordonnée, tandis qu'en abscisse les types cellulaires sont représentés par leur volume cellulaire relatif moyen.

(1 phagocytes - 2 amébocytes de réserves - 3 amébocytes athrocytaires - 4 amébocytes vésiculeux - 5 cristaux d'acide urique - 6 grands coelomocytes - 7 coelomocytes à gros noyaux - 8 amébocytes minuscules - 9 cellules pigmentaires - 10 amébocytes homogènes - 11 coelomocytes fusiformes - 12 coelomocytes filiformes).

Les coelomocytes filiformes s'incorporent à la trame, comme chez les *Holothuria*, et ne représentent également qu'une faible proportion des cellules (1 %).

Les différences, pour les quatre espèces d'*Holothurians*, du contenu du fluide cœlomique tant pour la composition que pour l'importance numériquement et volumétrique, peuvent se traduire dans les histogrammes ci-contre.

Chaque fluide, outre ces types cellulaires qui le définissent, est également caractérisé par les valeurs et l'importance de ces éléments (Histogrammes A - B - C - D).

*Cucumaria* possède seul des cellules pigmentaires, *Holothuria* ne possède pas d'amébocytes minuscules mais deux types de coelomocytes homogènes, tandis que *Stichopus* possède des amébocytes minuscules et un seul type de coelomocytes homogènes.

Mais les phagocytes, les amébocytes à réserves et les amébocytes athrocytaires se rencontrent non seulement chez les autres Echinodermes, mais aussi chez d'autres Invertébrés.

Les différents types morphologiques cellulaires, la présence des protéines libres dans un milieu tamponné, les réactions d'agglutination, contribuent à mieux comprendre la complexité du milieu intérieur des Holothuries.

### RÉSUMÉ

Le fluide cœlomique de quatre espèces d'Holothuries, *Cucumaria planci* Brandt, *Holothuria tubulosa* Gmelin, *Holothuria stellati* Delle Chiaje et *Stichopus regalis* Cuvier, a été comparé.

Les valeurs moyennes du pH pour les trois genres auxquelles appartiennent ces espèces sont de 7,28, 6,8 et 7,78. A ces valeurs correspondent corrélativement des teneurs moyennes en protéines de 3,07, 2,27 et 3,40 en mg/ml.

De même, les nombres de cellules véhiculées par ces fluides, de composition différente, sont variables : 15 000, 3 100, 3 200 et 3 600 au mm<sup>3</sup>.

Une variable supplémentaire se présente avec la rubrique types cellulaires : 5 types cellulaires sont communs à ces espèces; ce sont les phagocytes, les amébocytes de réserve, les amébocytes athrocytaires, les amébocytes vésiculeux, les grands cœlomocytes (voir les histogrammes), auxquels nous associons la présence des cristaux d'acide urique.

Trois autres types cellulaires sont présents au sein de chaque liquide cœlomique, et leurs associations avec les types principaux caractérisent les espèces.

En conclusion le pH, le taux et la nature des protéines circulantes, le déroulement des processus d'agglutination sont des caractéristiques génériques, tandis que la fréquence, et l'association des types cellulaires semblent particulariser les espèces, chez les Holothuries.

### SUMMARY

The coelomic fluid of four species of sea-slugs (*Cucumaria planci* Brandt, *Holothuria tubulosa* Gmelin, *Holothuria stellati* Delle Chiaje, and *Stichopus regalis* Cuvier) has been compared.

The averages of pH values for the three genera to which belong these species are 7,28 - 6,8, and 7,78. Mean proteinic contents correlatively agree with these values : 3,07 - 2,27 and 3,40 mg/ml.

In the same way, numbers of cells carried by the different coelomic fluids vary : 15.000 - 3.100 - 3.200 and 3.600 by cubic millimeter.

A further variable is given by the cellular types : 5 cellular types are in common for these species : phagocysts, reserve amebocysts, athrocytic amebocysts, vesiculate amebocysts, large coelomocysts (see histograms), to which we associate the presence of uric acid crystals.

Three other cellular types are present in each coelomic fluid; their associations with the main categories characterize the species.

In conclusion, pH, rate and nature of circulating proteins, agglutination processes are generic features for Holothurians, whereas frequency and association of cellular types seem to characterize the species.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BOOLOOTIAN, R.A., 1962. The perivisceral elements of echinoderm body fluids. *Amer. Zool.*, n° 2 : 275-284.
- BOOLOOTIAN, R.A. et A.C. GIESE, 1958. Coelomic corpuscles of echinoderms. *Biol. Bull. Woods Hole*, 115 : 53-63.
- CHERBONNIER, G., 1958. Faune marine des Pyrénées-Orientales : Echinodermes. Fasc. 2. Hermann Edit.
- CUÉNOT, L., 1891. Etudes sur le sang dans la série animale : Invertébrés. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, série 2, 9.
- ELIASSEN, E., 1954. The physiology of the vascular system of invertebrates I : Monograph of the blood pigments, physical-chemical qualities, distribution and physiological importance. *Arb. Naturv. Bergens*, n° II : 1-66.
- ENRIQUES, P., 1902. Digestione circolazione e assorbimento nelle oloturie. *Arch. Zool. Ital.*, I.
- HYMAN, L.H., 1953. The invertebrates. IV Echinodermata. Mc Graw Hill C° New-York Edit. : 121-144.
- HOGBEN, L. et Van der LINGEN, 1928. Occurrence of haemoglobin and erythrocytes in the perivisceral fluid of holothurian. *Brit. Journ. Exp. Biol.*, 5 : 292-294.
- JACOBSON, F. et N. MILLOT, 1953. Phenolases and melanogenesis in the coelomic fluid of Diadema. *Proc. Roy. Soc. London*, 141 B.
- KINDRED, J.E., 1924. The cellular elements in the perivisceral fluid of Echinoderms. *Biol. Bull.*, 46.

- MILLOT, N., 1953. Skin pigment and amebocytes and the occurrence of phenolases in the coelomic fluid of Holothuria. *Journ. Marine Biol. Assoc.*, 31 (3).
- TADOKORO, T. et S. WATANABE, 1928. Chemical studies on sex differences of blood protein in Caudina. *Sci. Repts Tohoku Univ.*, Ser. 4, Biol. 3.
- THEEL, H., 1921. On amebocytes and other coelomic corpuscles in the perivisceral cavity of Echinoderms. II. Holothurids. *Arkiv. Zoologi.*, 13, art. 25.

*Manuscrit reçu le 20 septembre 1965.*



ÉVOLUTION DE L'APPAREIL BUCCAL  
AU COURS DU DÉVELOPPEMENT POST-LARVAIRE  
DES *AETIDEIDAE* ET DES *EUCHAETIDAE*  
(COPÉPODES PÉLAGIQUES)  
SES INCIDENCES  
SUR LE SEX-RATIO DES ADULTES

par Jacques MAZZA

*Laboratoire de Biologie animale (Plancton)*  
*Faculté des Sciences, Marseille*

**SOMMAIRE**

L'auteur étudie la réduction des pièces buccales des mâles de Copépodes bathypélagiques (*Gaetanus*, *Euchirella*, *Euchaeta*) pendant le développement ontogénique. Elle a lieu au cours de la dernière mue, et indique un passage à un régime alimentaire à base de phytoplancton. La diminution du nombre de mâles est peut-être en rapport avec la difficulté à trouver une nourriture suffisante en profondeur.

Les *Aetideidae* et les *Euchaetidae* constituent deux familles de Copépodes exclusivement pélagiques dont la plupart des espèces présentent même une tendance méso- ou bathyplanctonique nette. Ces Copépodes, que nous avons déjà considérés sous l'angle du développement et de l'écologie (MAZZA, 1964-1965), offrent une particularité intéressante qui fait l'objet de cette note.

D'après nos observations dans le golfe de Marseille et en Méditerranée occidentale jusqu'à des profondeurs de plus de

2 000 m, les mâles sont beaucoup moins nombreux que les femelles à l'état adulte. Leurs pièces buccales, comparées à celles des femelles, montrent par ailleurs une réduction très marquée. Or chez les copépodites des stades IV et V, où la séparation des sexes est possible, mâles et femelles sont en proportions sensiblement égales et la structure de ces appendices, bâtie sur le même plan que chez les femelles adultes, est identique. Ces faits indiquent donc que lors du passage des copépodites mâles du cinquième stade à l'état adulte, il se produit des transformations très particulières, dont, faute de pouvoir expliquer le déterminisme, nous tenterons d'enviesager les conséquences, notamment sur le sex-ratio et sur le régime alimentaire des adultes.

Nous examinerons successivement le cas de deux *Aetideidae* (*Gaetanus kruppi* et *Euchirella messinensis*) et de deux *Euchaetidae* (*Euchaeta acuta* et *E. spinosa*). Les appendices buccaux de ces espèces ont déjà été partiellement décrits par GIESBRECHT (1892 et 1903), SEWELL (1947) et TANAKA (1957 *a* et *b* et 1958); SARS (1903) et WITH (1915) ont souligné leur réduction chez les mâles, mais aucune étude de morphologie comparée portant sur les copépodites et sur les adultes n'a été faite. Nous nous proposons donc de donner une vue d'ensemble de leur organisation, encore incomplètement connue, surtout pour les mâles et pour les copépodites, en insistant principalement sur les différences entre jeunes et adultes.

Les résultats mentionnés dans ce travail sont tirés de l'analyse de pêches profondes effectuées par le « Président-Théodore-Tissier » en Méditerranée occidentale à l'automne 1958 (29 prélèvements verticaux répartis sur 13 stations).

## I. — CAS DES AETIDEIDAE

### 1) *Gaetanus kruppi* Giesbrecht

Etudions successivement la structure de l'appareil buccal chez les copépodites des quatrième et cinquième stades (où, rappelons-le, la séparation des sexes est possible) et chez les adultes, ainsi que les pourcentages d'individus mâles et femelles correspondant à chaque stade.

#### A) Morphologie comparée des pièces buccales (1)

Elles sont de même conformation chez les copépodites et les femelles adultes.

(1) La plupart des abréviations employées ici sont tirées de ROSE (1933).

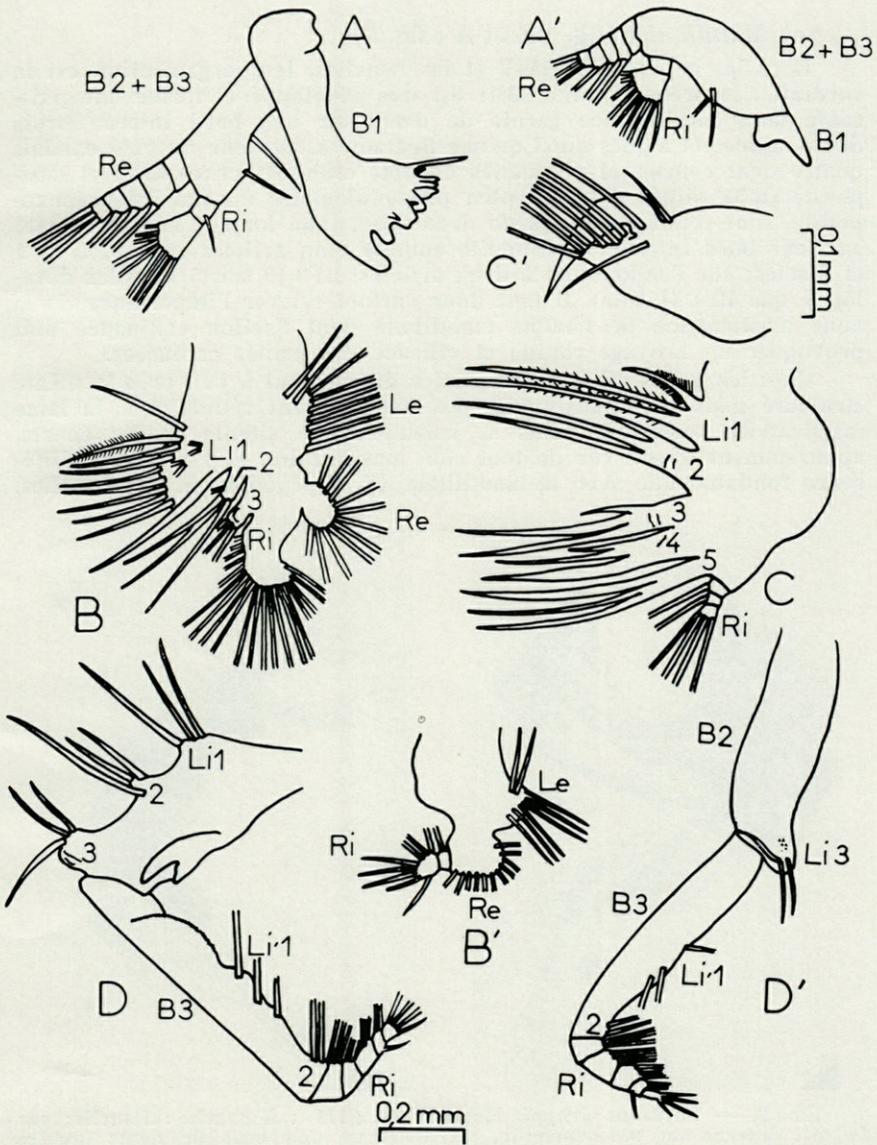


FIG. 1. — *Gaetanus kruppi* : appendices buccaux gauches. A : mandibule (femelle); A' : mandibule (mâle); aucune expansion dentiforme sur B1; B : maxillule (femelle); B' : maxillule (mâle); disparition des trois lobes internes du protopodite et réduction de l'endopodite; C : maxille (femelle); C' : maxille (mâle); presque totalement atrophiée (le quart environ de Mx2 femelle); D : patte-mâchoire (femelle); D' : patte-mâchoire (mâle); sauf Li3 réduit, les lobes internes de B2 ont disparu. Tous ces dessins (sauf C') sont à la même échelle. Sens des abréviations : B1 : precoxopodite; B2 : coxopodite; B3 : basipodite; Ri : endopodite; Re : exopodite; Li, Li' : lobe interne; Le : lobe externe.

a) *Mandibules* (fig. 1 A et A'; fig. 2)

Chez les copépodites IV-V et les femelles, leur organisation est la suivante : le précoxopodite (B 1) est très développé et forme une puissante lame masticatrice garnie de dents sur son bord interne (trois dents minces et aiguës ainsi qu'une fine soie sensorielle du côté caudal; quatre dents courtes et puissantes du côté crânial); coxo- (B 2) et basipodite (B 3), situés dans un plan perpendiculaire à celui du précoxopodite, sont soudés et ornés de deux soies (une longue, l'autre courte) sur leur bord interne; l'exopodite compte cinq articles avec 0, 1, 1, 1 et 3 soies; sur l'endopodite à deux articles, Ri 2 (9 soies) est plus développé que Ri 1 (1 soie). Il faut donc surtout relever l'importance de la lame masticatrice de chaque mandibule dont l'action conjuguée doit provoquer un broyage rapide et efficace des proies capturées.

Chez les mâles adultes, les parties distales ont à peu près la même structure mais le précoxopodite est extrêmement réduit et à la lame masticatrice ornée de dents se substitue une simple écaille courte, apparemment dépourvue de tout rôle masticatoire. Il y a là une différence fondamentale avec la mandibule des copépodites et des femelles.

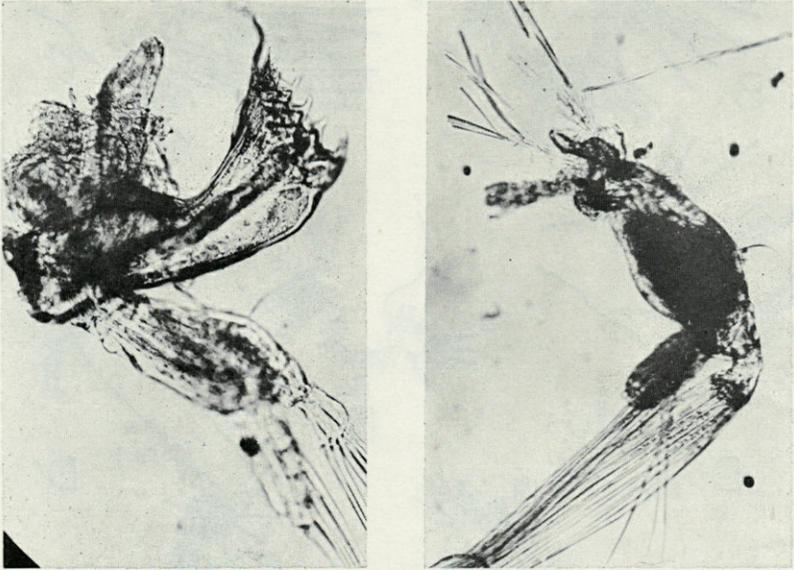


FIG. 2. — *Gaetanus kruppi*. Mandibule ( $\times 115$ ) : à gauche : femelle; sur le côté interne du précoxopodite, on distingue une série de dents (quatre fortes et trois fines, moins distinctes) et une soie sensorielle sur le bord caudal (supérieur ici); à droite : mâle; le précoxopodite a presque complètement disparu.

b) *Maxillules* (fig. 1 B et B')

Chez les copépodites IV-V et les femelles, cet appendice est ainsi construit : précoxopodite, coxo- et basipodite, intimement soudés, portent trois lobes (endites) sur leur bord interne (Li 1 à Li 3) et un seul

(épipodite) sur leur bord externe (Le). Chacun des lobes internes est armé d'un certain nombre de soies fortes et spinulées à rôle préhensile évident : 10 (ainsi que 4 plus fines) sur Li 1, qui est très développé, 4 sur Li 2 et 3 sur Li 3 (ce lobe étant en outre garni d'une vingtaine de petites dents); les soies de l'épipodite (7 longues et 2 courtes) sont minces et plumeuses. La segmentation de l'endopodite est peu apparente; les soies sont dirigées suivant trois faisceaux (4, 9 et 7 soies); quant à l'exopodite, il montre 11 soies. Remarquons donc l'extrême complexité de cet appendice caractérisé surtout par le grand développement des soies fixées sur les lobes internes du protopodite (précoxo-, coxo- et basipodite).

Chez les mâles, l'organisation se trouve simplifiée; les lobes internes du protopodite sont marqués par de simples saillies; seul l'épipodite (8 soies) est bien développé; il en est de même pour l'exopodite (11 soies disposées comme chez les femelles). Mais l'endopodite avec deux articles (1 et 8 soies) est réduit. On doit particulièrement noter l'absence de soies à caractère préhensile sur les maxillules des mâles.

c) *Maxilles* (fig. 1 C et C')

Chez les copépodites et les femelles, précoxo-, coxo- et basipodite soudés portent cinq lobes (endites) sur leur bord interne (Li 1 à Li 5) avec trois soies sur chacun. Toutes ces soies sont spinulées et, sur chaque lobe, l'une est plus courte que les deux autres. Quant à l'endopodite, il est à trois articles (1, 1 et 4 soies de même nature que celles du protopodite). Notons encore que Li 2, Li 3 et Li 4 sont garnis de fins aiguillons dentiformes; cette ornementation, ajoutée à la spinulation des soies, confère un caractère nettement préhensile à cet appendice.

Chez les mâles, on assiste, au contraire, à la réduction quasi complète de Mx 2 (environ cinq fois plus petit que chez la femelle). On peut seulement distinguer un certain nombre de soies fines et plumeuses (4 sur un lobe terminal, 5 sur le bord interne de cet appendice) et une curieuse expansion digitiforme.

d) *Pattes-mâchoires* (fig. 1 D et D')

Des différences de même nature s'observent sur les pattes-mâchoires.

Chez les copépodites IV et V et les femelles, les divers éléments sont ainsi agencés : protopodite à deux articles; le premier correspond au coxopodite (B 2), le second au basipodite (B 3); le précoxopodite est absent. Sur B 2, on trouve trois lobes du côté interne (Li 1 à Li 3); chacun porte trois soies (deux sont égales, la troisième plus forte); de plus, Li 3 forme une petite proéminence sphérique hérissée de très nombreuses aspérités; du côté externe se trouve un fort crochet. Sur B 3, il y a deux lobes moins développés (Li' 1 et Li' 2) avec 3 et 2 soies; la partie proximale de cet article est encore garnie d'une rangée de fines dents. L'endopodite est à cinq articles avec respectivement, 3, 3, 3, 4 et 4 soies.

Chez les mâles, la réduction touche essentiellement les lobes internes du coxo- et du basipodite. B 2 ne porte qu'un seul lobe (Li 3), bâti sur le même plan que chez la femelle, mais avec des aspérités moins

nombreuses sur la proéminence sphérique. B 2 est dépourvu de toute dent; Li' 1 et Li' 2 subsistent. Dans ce cas encore, on observe chez les mâles la disparition ou l'atrophie de certains lobes à caractère préhensile.

*En conclusion*, d'après la morphologie comparée des différents appendices buccaux de *Gaetanus kruppi*, on peut dire qu'il y a analogie complète dans leur organisation chez les copépodites et les femelles alors qu'ils se caractérisent chez les mâles par une extrême réduction des parties à rôle masticateur ou préhensile : lame masticatrice des mandibules, lobes internes (endites) des maxillules, maxilles et pattes-mâchoires.

#### B) *Sex-ratio*

La comparaison entre les pourcentages de mâles et de femelles aux différents stades met en lumière deux faits intéressants :

- les pourcentages sensiblement voisins, ou même à l'avantage des mâles, au cours des quatrième et cinquième stades de développement (56,93 % de mâles et 43,07 % de femelles pour C 5);
- la disparition presque totale des mâles à l'état adulte (1 mâle pour 136 femelles, soit 0,73 % !).

C'est donc au cours de la dernière mue post-larvaire, pendant le passage de C 5 au mâle adulte, que les pièces buccales se modifient. Il est probable que les mâles adultes ont en conséquence un régime alimentaire différent de celui des femelles et des copépodites : aux appendices à caractère masticateur ou préhensile de ces derniers, signe d'un régime carnivore, les pièces buccales des mâles semblent indiquer un régime essentiellement phytoplanctonophage. Or, *Gaetanus kruppi* étant une espèce bathypélagique (MAZZA, 1965), la disparition des mâles pourrait s'expliquer par l'impossibilité pour eux de trouver une nourriture végétale suffisante aux grandes profondeurs.

### 2) *Euchirella messinensis* (Claus)

#### A) *Morphologie comparée des pièces buccales*

Comme pour *Gaetanus kruppi*, nos observations ont montré que les appendices buccaux des copépodites et des femelles étaient identiques.

##### a) *Mandibules* (fig. 3 A et A')

Chez les copépodites IV-V et les femelles, la structure de cet appendice est la suivante : le précoxopodite (B 1) est très développé et forme une lame chitineuse dont le bord coupant porte un certain nombre

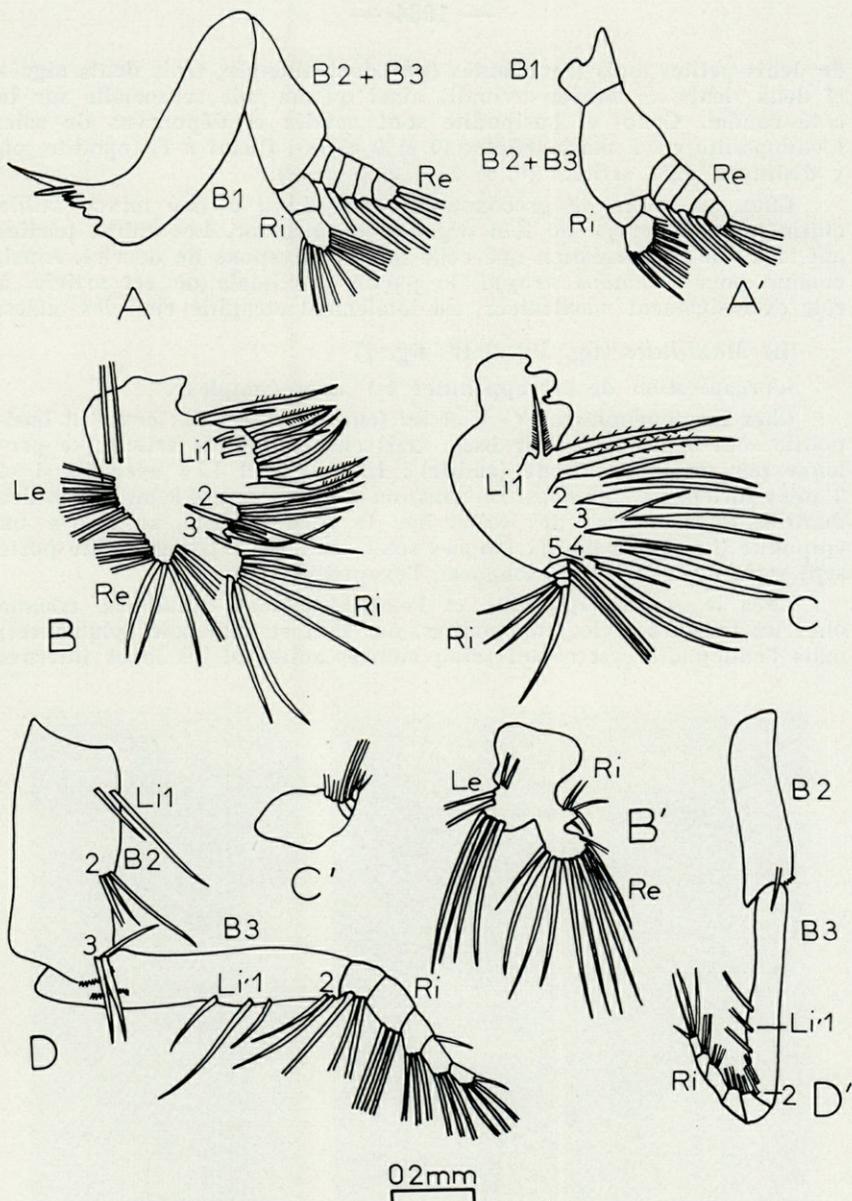


FIG. 3. — *Euchirella messinensis* : appendices buccaux droits. A : mandibule (femelle); A' : mandibule (mâle); aucune expansion dentiforme sur B1; B : maxillule (femelle); B' : maxillule (mâle); lobes internes du protopodite inexistant; Ri très réduit avec cinq courtes soies; C : maxille (femelle); C' : maxille (mâle); cinq fois plus petite que chez la femelle; D : patte-mâchoire (femelle); D' : patte-mâchoire (mâle); sauf Li 3 (d'ailleurs réduit), les lobes internes de B2 ont disparu. Tous ces dessins sont à la même échelle. Pour le sens des abréviations, consulter la légende de la figure 1.

\*

de dents petites mais tranchantes (une dent allongée, trois dents aiguës et deux dents à sommet arrondi) ainsi qu'une soie sensorielle sur le côté caudal. Coxo- et basipodite sont soudés et dépourvus de soie. L'endopodite est à deux articles (0 et 9 soies). Quant à l'exopodite, on y distingue cinq articles (0, 1, 1, 1 et 3 soies).

Chez les mâles, le précoxopodite est réduit à une mince saillie chitineuse, dépourvue de tout organite masticateur. Les autres parties ont la même conformation que celle que nous venons de décrire. Ainsi, comme pour *Gaetanus kruppi*, la partie proximale de cet article, à rôle exclusivement masticateur, est totalement atrophié chez les mâles.

b) *Maxillules* (fig. 3 B et B'; fig. 4)

L'organisation de cet appendice est assez complexe.

Chez les copépodites IV-V et les femelles, précox-, coxo- et basipodite sont soudés par leur base, mais chacun de ces articles se prolonge par un lobe interne (endite) : Li 1, Li 2 et Li 3 avec 10, 4 et 3 soies fortement spinulées. De plus, on observe sur Li 3 un appendice dentiforme à la base des soies. Sur le bord externe, se trouve un épipodite (Le) garni de dix longues soies plumeuses. L'endopodite porte sept soies (2 courtes et 5 longues), l'exopodite onze.

Chez le mâle, l'épipodite et l'exopodite sont constitués, comme chez les femelles et les copépodites, par huit et onze soies plumeuses; mais l'endopodite est réduit (cinq courtes soies) et les lobes internes

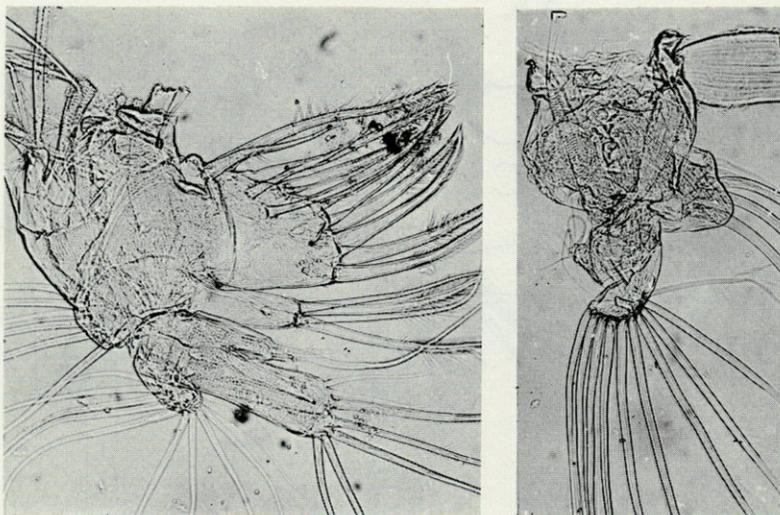


FIG. 4. — *Euchirella messinensis*. Maxillule ( $\times 95$ ) : à gauche : femelle; on voit les différences de structure entre les soies à caractère préhensile des lobes internes du protopodite et de l'endopodite, fortes et garnies de nombreuses épines, et les soies sans différenciation particulière de l'exopodite et de l'épipodite; à droite : mâle; on note la disparition des lobes internes du protopodite et l'extrême réduction de l'endopodite; exo- et épipodite ont même développement que chez la femelle.

du protopodite complètement atrophiés. Ainsi, la réduction de cet appendice concerne encore les portions à caractère préhensile.

c) *Maxilles* (fig. 3 C et C'; fig. 5)

Chez les copépodites IV-V et les femelles, le protopodite indivis montre cinq lobes internes (Li 1 à Li 5) ornés chacun de trois soies spinulées (une courte et deux longues). L'endopodite, de segmentation indistincte (trois articles sans doute), présente six soies de longueur inégale.

Chez le mâle, l'atrophie de cet appendice est tout à fait remarquable. On distingue quatre articles avec 2, 1, 1 et 3 soies. Cet organe est quatre à cinq fois plus petit que chez la femelle.

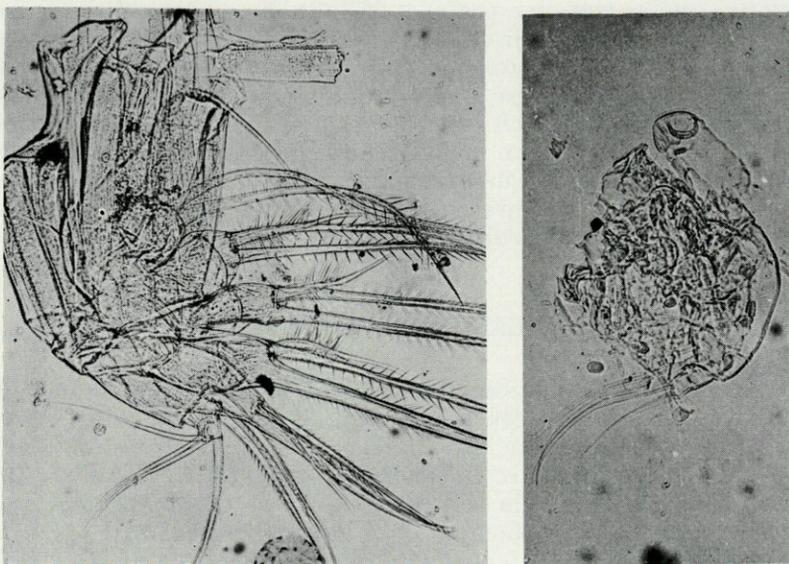


FIG. 5. — *Euchirella messinensis*. Maxille ( $\times 95$ ) : à gauche : femelle; le caractère préhensile des soies apparaît nettement; à droite : mâle; réduction considérable, comme en témoignent ces photographies prises au même grossissement.

d) *Pattes-mâchoires* (fig. 3 D et D')

Le précoxopodite est absent. Coxo- (B 2) et basipodite (B 3) constituent deux articles allongés. B 2 porte trois lobes internes (Li 1 à Li 3) avec 2, 3 et 3 soies. De plus, Li 3 montre une saillie garnie de petites dents. Sur B 3, on remarque dans la partie proximale une rangée de fines dents et il semble exister une relation entre les dents du bord distal de B 2 et celles-ci; en arrière, on trouve deux lobes internes, Li' 1 et Li' 2. L'endopodite est à cinq articles avec 3, 3, 3, 4 et 4 soies.

Chez le mâle, l'organisation est du même type. Mais B 2 ne présente qu'un seul lobe interne (Li 3) avec une courte soie et une saillie ornée

de dents. La partie proximale de B 3 est dépourvue de dent. Enfin, les soies de l'endopodite sont fines et recourbées.

*En conclusion*, comme pour l'espèce précédente, il faut relever la parfaite analogie des pièces buccales chez les copépodites IV-V et les femelles adultes ainsi que la réduction de ces appendices chez les mâles. Cette atrophie touche essentiellement les parties à rôle masticateur ou préhensile.

#### B) *Sex-ratio*

L'égalité de pourcentage entre mâles et femelles des quatrième et cinquième stades (53,71 % de mâles et 46,29 % de femelles pour C5) ne se retrouve pas chez les adultes où les mâles sont en nombre réduit (8,93 % de mâles pour 91,07 % de femelles). Ils sont cependant plus nombreux que pour l'espèce précédente. On peut donc avancer l'hypothèse que leur augmentation est liée au fait qu'*Euchirella messinensis* est une espèce mésopélagique, capable de migrer dans les eaux superficielles, en particulier pendant la nuit; à la faveur de ces mouvements ascensionnels, les mâles trouveraient là une nourriture en quantité suffisante, ce qui explique qu'ils puissent se maintenir plus longtemps en survie.

## II. — CAS DES *EUCHAETIDAE*

La structure des pièces buccales et la proportion numérique des sexes offrent chez les *Euchaetidae* beaucoup d'analogies avec les résultats établis pour les *Aetideidae*. Nous considérerons le cas de deux espèces du genre *Euchaeta* (*E. acuta* et *E. spinosa*), dont nous avons pu décrire la série des stades de développement post-larvaire (MAZZA, 1964). Comme pour la famille précédente, la séparation des mâles et des femelles est possible dès le quatrième stade par la présence d'une cinquième paire de pattes thoraciques chez les premiers.

### 1) *Euchaeta acuta* Giesbrecht

#### A) *Morphologie comparée des pièces buccales*

La structure des pièces buccales est identique chez les copépodites IV-V et chez les femelles; au contraire, les mâles manifestent une nette atrophie de ces appendices.

##### a) *Mandibules* (fig. 6 A et A'; fig. 7)

Chez les copépodites IV-V et les femelles, le précoxopodite (B1) prend un développement considérable et forme une puissante lame mas-

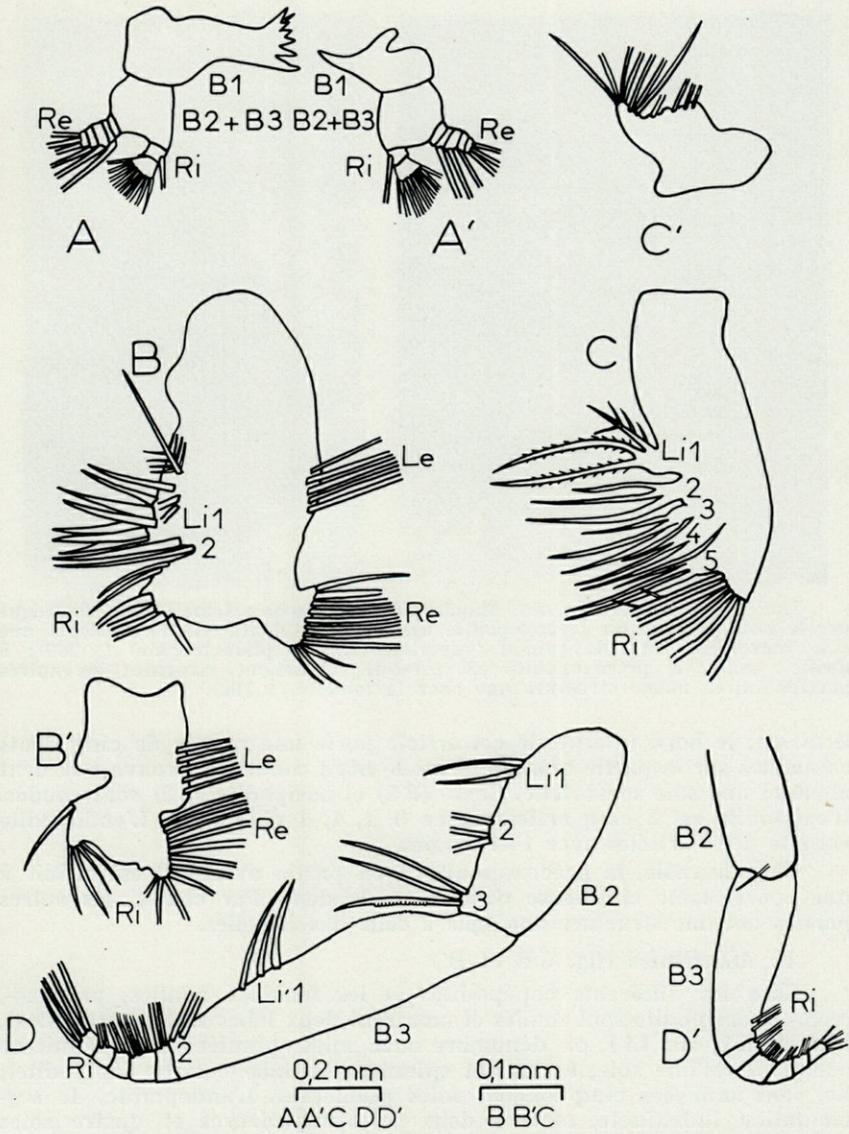


FIG. 6. — *Euchaeta acuta* : appendices bucaux. A : mandibule (femelle); A' : mandibule (mâle); B1 est réduit et dépourvu de dents; B : maxillule (femelle); B' : maxillule (mâle); les lobes internes du protopodite ont disparu et Li est réduit; C : maxille (femelle); C' : maxille (mâle); appendice très réduit ne portant que onze soies sans différenciation particulière; D : patte-mâchoire (femelle); D' : patte-mâchoire (mâle); les lobes internes de B2 ont disparu, sauf Li3. Les dessins figurés en A' et D concernent des appendices droits; tous les autres des appendices gauches. Pour le sens des abréviations, consulter la légende de la figure 1.

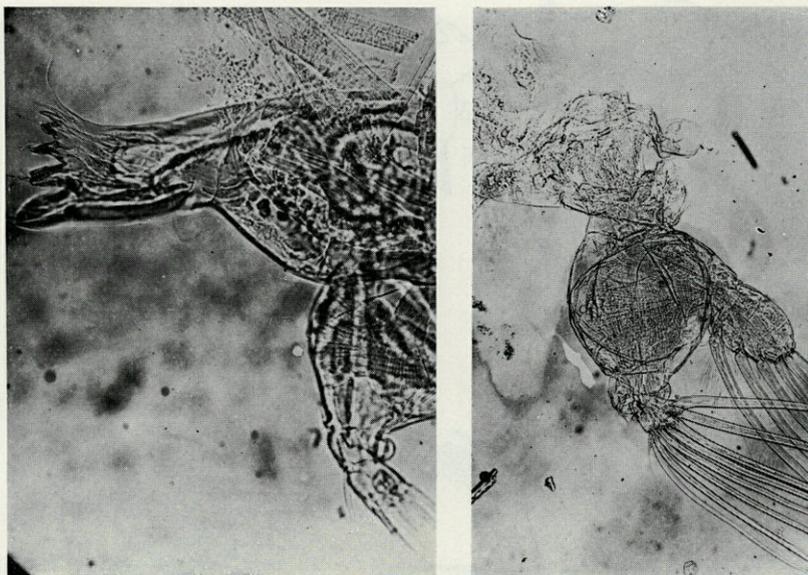


FIG. 7. — *Euchaeta acuta*. Mandibule : à gauche : femelle ; on distingue sur le bord interne du précoxopodite une série de dents (six en tout) et une soie sensorielle du côté caudal (supérieur sur la photographie) ( $\times 200$ ) ; à droite : mâle ; le précoxopodite est presque totalement atrophié ; les autres parties ont la même structure que chez la femelle ( $\times 130$ ).

ticatrice ; le bord interne de cet article porte une rangée de cinq dents coupantes sur la partie crâniale ; vers le bord caudal, se trouve une dent aiguë et une soie sensorielle. Coxo- (B 2) et basipodite (B 3) sont soudés. L'exopodite est à cinq articles avec 0, 1, 1, 1 et 3 soies. L'endopodite compte deux articles avec 1 et 9 soies.

Chez le mâle, le précoxopodite a en partie avorté et est réduit à une courte lame chitineuse dépourvue de dent. Par contre, les autres parties ont une structure analogue à celle des femelles.

#### b) *Maxillules* (fig. 6 B et B')

Chez les différents copépodites et les femelles adultes, précoxo-, coxo- et basipodite sont soudés et montrent deux lobes internes (endites), Li 1 et Li 2 ; sur Li 1, on dénombre onze soies spinulées ; Li 2 réduit ne comporte qu'une soie, également spinulée. Au lobe externe (épipodite), Le, sont annexées cinq longues soies plumeuses. L'endopodite, de segmentation indistincte, montre deux soies supérieures et quatre soies inférieures. Sur l'exopodite enfin, s'insèrent onze soies plumeuses.

Chez les mâles, l'atrophie des lobes internes est presque totale. A Li 1 correspond une simple évagination de la paroi du protopodite ; Li 2 présente une petite soie. L'endopodite compte quatre courtes soies. Epipodite et exopodite ont la même organisation que chez les femelles. La réduction porte donc *essentiellement* sur les parties préhensiles de ces appendices.

c) *Maxilles* (fig. 6 C et C')

Chez les différents copépodites et les femelles adultes, le protopodite est soudé et montre cinq lobes internes (Li 1 à Li 5) avec trois soies sur chacun (une courte et deux longues). Sur l'endopodite s'insèrent six soies. La garniture des soies varie suivant les lobes : sur Li 1, Li 2 et Li 3, elles sont toutes spinulées; sur Li 4 et Li 5, seule la plus courte offre cette particularité. Toutes les autres soies sont garnies d'une unique rangée de petites épines très serrées, à l'exception de l'une des soies de l'endopodite, fortement spinulée, comme l'a noté SEWELL (1947).

Chez les mâles, cet appendice est partiellement atrophié, minuscule et ne développe que de petits lobes portant en tout onze fines soies. Aucune de celles-ci ne conserve une ornementation à caractère préhensile.

d) *Pattes-mâchoires* (fig. 6 D et D')

Les articles proximaux (sauf le précoxopodite, absent) sont allongés.

Chez les femelles et les copépodites IV-V, le coxopodite se prolonge par trois lobes internes (endites), Li 1, Li 2 et Li 3, respectivement garnis de 2, 3 et 3 soies spinulées totalement ou à leur base seulement; l'une des soies de Li 3 présente des sortes de petites dents polyédriques sur sa partie inférieure et celles-ci semblent venir s'articuler avec une rangée d'autres dents plus petites encore fixées sur la partie proximale du basipodite. Sur celui-ci, on observe aussi deux lobes internes, Li' 1 et Li' 2, avec 3 et 2 soies respectivement. L'endopodite montre cinq articles (Ri 1 à Ri 5) avec 2, 4, 2, 2 et 4 soies.

Une structure générale analogue se retrouve chez les mâles, mais le coxopodite est dépourvu de tout lobe; sur le basipodite, les deux lobes internes existent, moins développés. Quant à l'endopodite, il compte le même nombre de soies, mais celles-ci sont plus grêles que chez les femelles et les copépodites.

*En résumé*, les mâles sont caractérisés par une atrophie de leurs pièces buccales, en particulier au niveau des organes masticateurs et collecteurs de proies. Comme nous l'avons noté à propos des *Aetideidae*, il est donc probable qu'ils ont un régime alimentaire différent de celui des femelles.

B) *Sex-ratio*

Plusieurs centaines de spécimens jeunes ou adultes ont été dénombrés dans les prélèvements étudiés et les pourcentages obtenus sont les suivants : 78 % de femelles et 22 % de mâles à l'état adulte; 46 % de femelles et 54 % de mâles pour C5; 43 % de femelles et 57 % de mâles pour C4. Ainsi on observe chez cette espèce un fait analogue à celui mentionné chez les *Aetideidae* : aux pourcentages de mâles et de femelles sensiblement égaux pendant les stades C4 et C5 succède une régression du nombre des mâles à l'état adulte. Celle-ci est cependant moins accentuée que chez les

*Aetideidae* puisqu'on dénombre 22 % de mâles. Or la répartition bathymétrique d'*Euchaeta acuta* montre qu'il s'agit d'une espèce mésopélagique, répartie entre 1 000 m et la surface, mais souvent localisée en concentrations importantes dans les deux cents premiers mètres. On peut donc en conclure qu'à la faveur de séjours prolongés dans les couches sub-superficielles, où ils trouvent une quantité suffisante de nourriture phytoplanctonique, les mâles ont davantage de chances de survie.

## 2) *Euchaeta spinosa* Giesbrecht

Les pièces buccales de cette espèce ont une structure à peu près identique à celles d'*E. acuta*. Seules quelques différences de détail concernent le nombre de soies de certains appendices. Les mâles présentent également une réduction très marquée de leurs pièces buccales, ce qui se traduit par l'atrophie des lames masticatrices des mandibules et des soies spinulées portées par les organes de capture des proies (Mx 1, Mx 2 et Mxp).

Nous n'avons pas pu étudier de manière suffisamment précise les relations numériques entre mâles et femelles, en raison du petit nombre de spécimens; cette espèce, d'habitat comparable à celui d'*E. acuta*, se révèle, en effet, beaucoup moins abondante. De nos observations, il ressort cependant que les mâles adultes sont extrêmement rares (deux en tout) alors que, pendant les quatrième et cinquième stades de développement, ils sont en même nombre que les femelles.

## CONCLUSION

Les rapports numériques entre les mâles et les femelles d'une même espèce ont déjà été étudiés chez quelques Copépodes néritiques en Méditerranée. Ainsi, nous avons constaté (1961) que parmi les Copépodes les plus abondants du golfe du Lion (*Clausocalanus arcuicornis*, *Temora stylifera*, *Calanus minor*, *Candacia armata*, *Centropages typicus*), le pourcentage des mâles n'atteignait jamais 30 %. Ces résultats sont confirmés par M.-L. FURNESTIN et F. GIRON (1963), qui, pour ces mêmes espèces, observent des pourcentages voisins en Mer catalane. Par contre, dans le golfe de Marseille, GAUDY (1962) note l'égalité des sexes chez *Centropages typicus* et la prédominance très légère des mâles chez *Temora stylifera*. Il semble donc que pour les espèces néritiques, les indications fournies par les auteurs soient sujettes à variations. Elles le sont davantage encore chez les *Podoplea* (*Oithonidae*, *Oncaeidae*, *Corycaeidae*) et,

dans cette catégorie de Copépodes, la proportion des sexes serait fortement soumise à l'influence du milieu (BATTAGLIA, 1958 *a* et *b* et 1959).

Pour les *Aetideidae* et les *Euchaetidae*, la diminution du nombre des mâles à l'état adulte est liée à un facteur d'ordre anatomique, la réduction des pièces buccales. Cette atrophie a été mise en évidence par SARS et par WITH, ce dernier pensant que les maxillules (Mx 1) n'ont pratiquement aucun rôle dans la mastication. Ces diverses constatations ont conduit ORR (1934) à supposer que la réduction des pièces buccales des mâles adultes diminuant leur capacité de capture des proies et donc la quantité de nourriture ingérée, entraînerait leur dégénérescence rapide; la brièveté de leur existence expliquerait ainsi leur rareté dans les pêches. En fait, comme nous l'avons indiqué, c'est davantage la différence de régime alimentaire entre les femelles (et les copépodites) et les mâles qui doit causer la sélection des sexes. Au régime carnivore des premières, les mâles, chez lesquels les éléments intervenant dans la mastication et la prédation (lames masticatrices des mandibules, soies à caractère préhensile des autres appendices) sont presque totalement atrophiés, opposent sans doute une alimentation de type essentiellement phytoplanctonique. Il est donc probable que les mâles des espèces bathypélagiques de cette sorte voient leurs chances diminuer de s'alimenter convenablement dans les couches profondes et que leur longévité en est raccourcie. Ceci rend compte de leur absence presque totale chez *Gaetanus kruppi* (qui fait toujours défaut dans nos prélèvements au-dessus de 500 m). Chez les espèces mésopélagiques comme *Euchirella messinensis*, *Euchaeta acuta* et *E. spinosa*, dont la localisation momentanée au voisinage de la surface permet aux mâles de trouver plus facilement leur nourriture, on voit augmenter le pourcentage de ces derniers. Il serait intéressant d'établir des comparaisons entre ces deux *Euchaetidae* mésoplanctoniques et une troisième espèce, très répandue en Méditerranée, *E. marina*, d'habitat assez nettement épiplanctonique.

Il faut enfin noter que l'atrophie des pièces buccales chez les mâles se produit seulement au cours de la dernière mue post-larvaire, pendant la transformation de C5 mâle en mâle adulte. Jusque là, la structure de ces appendices est analogue pour les mâles et les femelles. Il faut donc admettre qu'une différence radicale de régime alimentaire existe entre les mâles à l'état jeune et adulte.

En résumé, en ce qui concerne les *Aetideidae* et les *Euchaetidae*, il apparaît comme certain que le facteur trophique, lui-même conditionné par de profondes différences de structure dans l'appareil buccal des femelles et des mâles, influe grandement sur le

sex-ratio. Nos observations et nos hypothèses rejoignent en les complétant les conclusions formulées par ORR et soulignent l'importance du régime alimentaire dans le cycle vital des espèces.

### RÉSUMÉ

La réduction des pièces buccales chez les mâles adultes de plusieurs Copépodes méso- ou bathypélagiques est connue depuis les travaux de SARS (1903), mais rares sont les auteurs qui ont tenté de l'expliquer; on s'accorde seulement à reconnaître que, chez ces espèces, les pourcentages des mâles sont très inférieurs à ceux des femelles.

La description préalable des stades de développement post-larvaires de quatre Copépodes (*Gaetanus kruppi*, *Euchirella messinensis*, *Euchaeta acuta* et *E. spinosa*) nous a permis d'apporter quelques éléments nouveaux à l'étude de ce problème important pour le cycle vital des espèces :

1°) Les pourcentages de mâles et de femelles sont à peu près identiques au cours des stades IV et V (où la séparation des sexes est possible) et la diminution du nombre des mâles ne s'opère que pendant la dernière mue.

2°) C'est au cours de celle-ci que se produit aussi la réduction de leurs pièces buccales, bâties jusqu'alors sur le même plan pour tous les copépodites.

3°) Les appendices buccaux servant à la prédation chez les copépodites et les femelles sont dépourvus chez les mâles de tout organe masticateur ou préhensile; ce caractère anatomique indique deux régimes alimentaires opposés : carnivore chez les uns (copépodites et femelles), à base de phytoplancton chez les autres (mâles).

Nous déduisons de ces observations que la diminution du nombre des mâles à l'état adulte est due, au moins en partie, à la difficulté qu'ils éprouvent à trouver une nourriture suffisante en profondeur; c'est pourquoi, les espèces vivant dans les couches intermédiaires ou sub-superficielles comptent davantage de mâles que les formes essentiellement bathypélagiques.

## SUMMARY

In male adults of many Copepoda (meso- or bathypelagic) shrinking of the buccal pieces has been known since Sars work (1903), but few authors have offered an explanation; it is merely recognised that in these species, the percentage of males is much lower than females.

The previous description of the post-larval stages of development of four Copepoda (*Gaetanus kruppi*, *Euchirella messinensis*, *Euchaeta acuta* and *E. spinosa*) enables us to add some new elements to this important problem of the study of the vital cycle of these species :

1° During stages IV et V (when separation of the sexes is possible) the percentage of males and females is approximately the same. The decrease in the number of males only takes place during the last stage.

2° It is in the same stage that the reduction of their buccal pieces takes place, having previously been built on the same plan for all copepodites.

3° The buccal appendages, which are used for preying in the copepodites and the females, are, in the males, deprived of all masticatory or prehensile organs. This anatomical characteristic indicates two opposing alimentary regimens : carnivorous in one case (copepodites and females) and phytoplanktonic in the other (males).

From these observations we deduce that the decrease in the number of males in the adult state is due, at least in part, to the difficulty they experience in finding sufficient nourishment in the depths. This is why species living in the intermediate layers or sub-superficial ones, have more males than those kinds which are essentially bathypelagic.

## BIBLIOGRAPHIE

- BATTAGLIA, B., 1958a. Sex-ratio in *Tisbe gracilis*, a marine Copepod. *Rep. XV<sup>th</sup> int. Congr. Zool.*, sect. III, **XXIV** : 2 p.
- BATTAGLIA, B., 1958b. Selezione e rapporto dei sessi nel Copepode Harpacticòide *Tisbe gracilis* (T. Scott). *Rend. Accad. naz. Lincei*, s. 8, **XXIV** (3) : 327-335.
- BATTAGLIA, B., 1959. Facteur thermique et différenciation saisonnière chez un Copépode Harpacticòide de la lagune de Venise. *Vie et Milieu*, **X** (1) : 1-13.

- FURNESTIN, M.-L. et F. GIRON, 1963. Copépodes de la Mer catalane. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **XXVII** (2) : 137-152.
- GAUDY, R., 1962. Biologie des Copépodes pélagiques du golfe de Marseille. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, **XXVII** (42) : 93-184.
- GIESBRECHT, W., 1892. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des golfes von Neapel un der angrenzenden meeres abschnitte. *Fauna und Flora des golfes von Neapel*, **XIX** : 1-831.
- GIESBRECHT, W., 1903. Le pesche abissali eseguite da F.A. Krupp col yacht « Puritan » nelle adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, **XVI** : 202-203.
- MAZZA, J., 1961. Remarques sur la répartition qualitative et quantitative des Copépodes en Méditerranée. *Comm. int. Explor. sci. Mer Médit., Rapp. et P.V.*, **XVI** (2) : 157-164.
- MAZZA, J., 1964. Le développement de quelques Copépodes en Méditerranée. I. - Les stades jeunes d'*Euchaeta acuta* Giesbrecht et d'*E. spinosa* Giesbrecht. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **XXVIII** (3) : 271-292.
- MAZZA, J., 1965. Le développement de quelques Copépodes en Méditerranée. II. - Les stades jeunes de *Gaetanus kruppi* Giesb., *Euchirella messinensis* Cl., *Chiridius poppei* Giesb., *Pseudaetideus armatus* (Boeck) et *Heterorhabdus spinifrons* Cl. *Ibid.*, **XXIX** (2) : 285-320.
- ORR, A.P., 1934. The weight and chemical composition of *Euchaeta novogica* Boeck. *Proc. Roy. Soc., Edinburgh*, **LIV** : 51-55.
- ROSE, M., 1933. Copépodes pélagiques. *Faune de France*, **XXVI** : 374 p.
- SARS, G.O., 1903. Copepoda Calanoida. *Crustacea of Norway*, **IV** : 145-171.
- SEWELL, S., 1947. The free-swimming planktonic Copepoda — Systematic account. *John Murray Exped., 1933-1934. Sci. Rep.*, **VIII** (1) : 1-303.
- TANAKA, O., 1957a. The pelagic Copepods of the Izu region, middle Japan. Systematic account III. Family Aetideidae (part 1). *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, **VI** (1) : 31-68.
- TANAKA, O., 1957b. Id., IV. Family Aetideidae (part 2). *Ibid.*, **VI** (2) : 169-207.
- TANAKA, O., 1958. Id., V. Family Euchaetidae. *Ibid.*, **VI** (3) : 327-367.
- WITH, C., 1915. Copepoda. I. - Calanoida Amphascandria. *Danish Ingolf. Exped.*, **III** (4) : 1-260.

Manuscrit reçu le 20 novembre 1965.



La famille des *Paraonidae* comprend donc 7 genres :

- *Aricidea* Webster, 1879.
- *Cirrophorus* Ehlers, 1908.
- *Aedicira* Hartman, 1957.
- *Paraonis* Grube, 1872.
- *Paradoneis* Hartman, 1965.
- *Paraonides* Cerruti sensu Hartman, 1965.
- *Aparaonis* Hartman, 1965.

Cette famille est très mal représentée en Bretagne, l'Inventaire de la Faune marine de Roscoff, par exemple (RULLIER, F. et CORNET, R., 1951), n'en signale pas. *Paradoneis lyra* (Southern, 1914) a été trouvée en Irlande et au Danemark, FAUVEL dans la Faune de France (1927) ne cite pas de station précise pour la France. Ce même auteur signale *Paraonis fulgens* (Levinsen, 1883) près de Cherbourg. DOLLFUS (in FAUVEL, 1927) aurait trouvé *Paraonides neapolitana* Cerruti, 1909, aux îles Glénans. Personnellement nous avons récolté à plusieurs reprises sur la plage de Morgat (Presqu'île de Crozon, Finistère) de nombreux exemplaires d'une espèce de *Paradoneis* inconnue, dont nous donnons ci-dessous la diagnose. Au large du sud de la Bretagne sur la « Grande Vasière » nous avons dragué un exemplaire de *Cirrophorus branchiatus* Ehlers, 1908, espèce rare, encore assez mal connue malgré les très récentes données de LAUBIER (1966).

#### *Paradoneis armata* nov. sp.

Un exemplaire désigné comme holotype est déposé au Muséum d'Histoire Naturelle, Paris.

Le corps de petite taille mesure de 15 à 35 mm de long, pour 0,5 mm de large. La région branchiale est légèrement plus large, mais surtout plus aplatie que la région postérieure longue et de section arrondie (fig. 1, B). Le nombre de sétigères varie de 95 à 140. Le prostomium, de forme triangulaire, est aussi large que long et se termine en un tronc de cône allongé. Il porte deux yeux et deux fentes nucales profondes et divergentes. Le segment buccal achète est très peu distinct, en partie caché et fusionné avec le prostomium; seuls deux sillons latéro-dorsaux sont visibles.

Les trois premiers sétigères ne sont pas très larges (quatre fois plus larges que longs). Les branchies apparaissent toujours au 4<sup>e</sup> sétigère et sont présentes jusqu'au 19<sup>e</sup>, ou plus rarement 22<sup>e</sup>. Il y a en effet généralement 17 ou 18 paires de branchies. Elles sont larges et se rejoignent sur la ligne médiane dorsale, les dernières sont de taille légèrement décroissante. Les segments de cette région branchiale sont cinq fois plus larges que longs. Le cirre dorsal est postérieur par rapport aux soies; il est présent dès le premier sétigère, où il est petit, puis il s'allonge quand les branchies

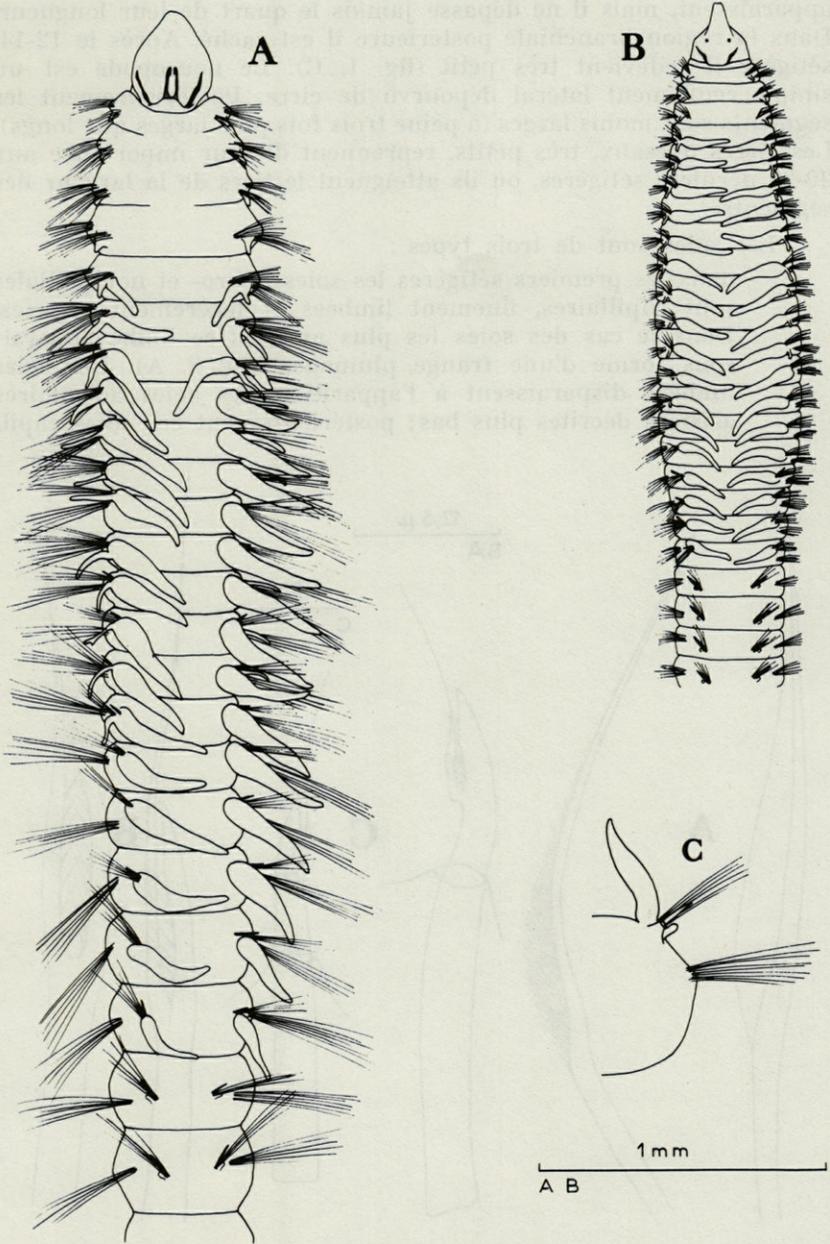


FIG. 1. — *Cirrophorus branchiatus* Ehlers, 1908; A, vue dorsale. *Paradoneis armata* sp. n.; B, vue dorsale; C, 18<sup>e</sup> sétigère en vue antérieure.

apparaissent, mais il ne dépasse jamais le quart de leur longueur. Dans la région branchiale postérieure il est caché. Après le 12-14<sup>e</sup> sétigère il redevient très petit (fig. 1, C). Le neuropode est un simple renflement latéral dépourvu de cirre. Postérieurement les segments sont moins larges (à peine trois fois plus larges que longs). Les cirres dorsaux, très petits, reprennent de leur importance aux 20-25 derniers sétigères, où ils atteignent le tiers de la largeur des segments.

Les soies sont de trois types :

- dans les premiers sétigères les soies neuro- et notopodiales sont capillaires, finement limbées et légèrement arquées. Dans le cas des soies les plus arquées ce limbe apparaît sous forme d'une frange plumeuse (fig. 2, A). Les soies limbées disparaissent à l'apparition des soies aciculaires aristées décrites plus bas; postérieurement ces soies capil-

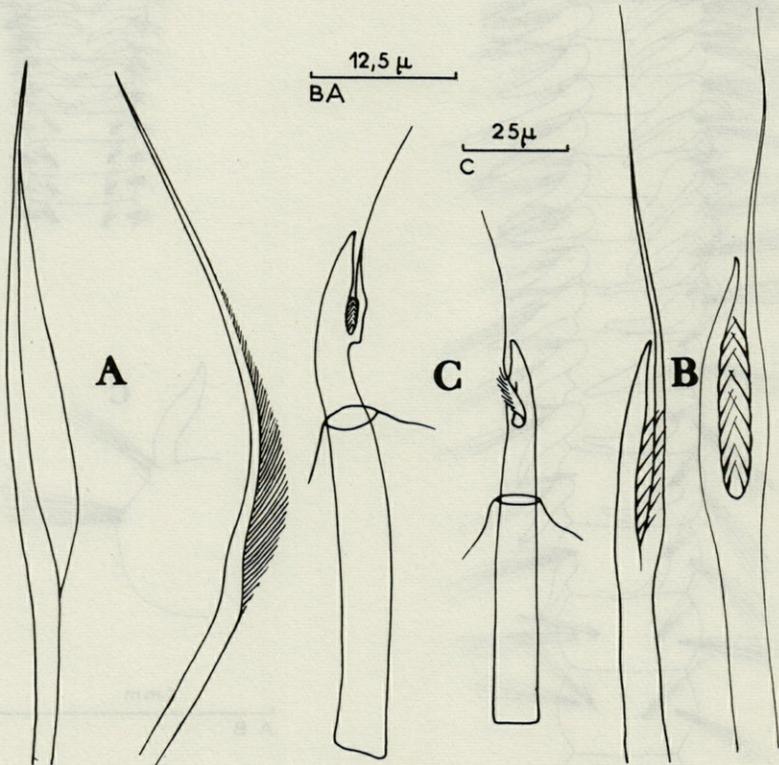


FIG. 2. — *Paradoneis armata* sp. n.; A, soies limbées antérieures; B, soies lyriformes; C, soies en baïonnette.

lares ne sont pas limbées et elles sont moins nombreuses. De plus, le nombre des soies neuropodiales est toujours supérieur à celui des soies notopodiales (20 contre 15 antérieurement, 12 contre 6 postérieurement);

- des soies modifiées apparaissent entre le 3° et le 10° sétigère. Ce sont, antérieurement, des soies lyriformes, au nombre de 2 à 4 dont les branches sont inégales et pectinées (8 à 10 très fines soies) (fig. 2, B). A partir du 17° ou 18° sétigère, et jusqu'à l'extrémité postérieure, apparaît à la rame dorsale une soie, plus rarement deux, que l'on peut considérer comme une soie lyriforme modifiée (fig. 2, C). Ce sont de larges soies aciculaires sur lesquelles prend naissance, à la moitié de leur partie externe, une soie coudée à angle droit à la base, très longue, capillaire et dont la partie basale interne est pectinée (comme le sont les branches d'une soie lyriforme). Nous désignons ces soies aciculaires aristées sous le nom plus évocateur de soie en baïonnette.

Le pygidium porte trois cirres anaux allongés, un ventral et deux dorsaux. Tous les exemplaires sont d'un blanc incolore dans l'alcool, blanc-rougeâtre vivants.

De nombreux exemplaires de cette espèce ont été récoltés sur la plage de Morgat, aux bas-niveaux dans du sable très fin, en compagnie de *Magelona papillicornis* Müller, au Sud de la digue.

Cette espèce est bien distincte de la seule autre espèce européenne de *Paradoneis* : *P. lyra* (Southern, 1914). Elle en diffère en effet par la forme du prostomium non arrondie, la présence d'yeux, les soies antérieures limbées, les soies lyriformes bipectinées et surtout par la présence des soies en baïonnette. Il en est de même de la variété sud-africaine *P. lyra capensis* (Day, 1961) peu différente de l'espèce-type. *Paradoneis abranchiata* Hartman, 1965, est une espèce abyssale dépourvue de branchies et évidemment très distincte.

#### *Cirrophorus branchiatus* Ehlers, 1908

L'exemplaire étudié, dont la partie postérieure est absente, mesure 15 mm de long et 0,5 mm de large pour 49 sétigères. La région antérieure est très légèrement plus large que le reste du corps (fig. 1, A). Le prostomium est en forme de cône obtus, un peu plus long que large. Il ne porte pas d'yeux, mais deux fentes nucales très allongées et profondes, et une antenne insérée au point médio-dorsal du prostomium, égale à la moitié de la longueur du prostomium. Le segment buccal est légèrement visible dorsalement. Les segments antérieurs sont moins de quatre fois plus larges que longs. Les branchies sont présentes du 5° sétigère.

gère au 21<sup>e</sup>, il y a donc 17 paires de branchies qui, sauf aux deux premiers et derniers segments branchiaux, atteignent les deux-tiers de la largeur du corps. Le notopode porte un cirre postérieur par rapport aux soies. Il est présent dès le premier sétigère, petit aux cinq premiers sétigères, puis allongé et dépassant le tiers de la longueur de la branchie. A partir du 17<sup>e</sup> sétigère ils sont très réduits. Le neuropode est un simple renflement latéral dépourvu de cirre. Les segments postérieurs sont moins de deux fois plus larges que longs et montrent entre eux une constriction, ce qui donne à toute cette région un aspect moniliforme.

Les soies sont de trois types :

— dans les premiers sétigères les soies notopodiales et neuropodiales sont capillaires, finement limbées et légèrement arquées; elles peuvent dépasser la largeur du corps; elles sont au nombre d'une vingtaine à chaque rame. Postérieurement ces soies ne sont plus limbées, encore plus fines et droites, au nombre d'une dizaine ventralement, de quatre à cinq au notopode;

— des soies modifiées notopodiales apparaissent au 7<sup>e</sup> sétigère. Ce sont du 7<sup>e</sup> au 9<sup>e</sup> sétigère des soies lyriformes modifiées, à branches très inégales et pectinées, et très proches des soies aciculaires aristées (soies en baïonnette), qui sont présentes au 10<sup>e</sup> sétigère à raison d'une seule par segment, et ceci jusqu'à la fin. Elles sont identiques à celles décrites chez *Paradoneis armata* sp. n.

La couleur est brun-clair, très uniforme dans l'alcool.

Un seul exemplaire de cette espèce a donc été dragué en juillet 1965 au Sud de la pointe de Penmarc'h vers 100 mètres de profondeur, dans un sable fin envasé. Si l'on considère le nombre de branchies en fonction du rang d'apparition des soies aciculaires (cf. diagramme de LAUBIER, 1966), notre exemplaire fait bien partie intégrante du groupe constitué par les trois autres exemplaires français, ceux de Banyuls. Cependant notre exemplaire est dépourvu d'yeux et les soies aciculaires aristées ne sont pas tout à fait identiques : elles sont bien nervurées, mais bipectinées et sans constriction visible dans la partie aciculaire. A l'intérieur de l'espèce *branchiatus*, les quatre exemplaires français sont semblables et constituent un groupe assez différent des autres exemplaires mondiaux connus, mais malheureusement trop peu nombreux; nous les rappelons ici : ceux d'EHLERS et DAY (Afrique du Sud), ceux de SOUTHWARD (Irlande) et de BERKELEY et BERKELEY (Vancouver, Canada). Comme caractère de différenciation notable, soulignons la présence d'un étui ou capuchon à l'extrémité de la soie aciculaire chez les exemplaires irlandais et canadiens.

Comme l'a souligné LAUBIER, l'espèce *aciculatus* n'est pas suffisamment bien décrite pour qu'il soit possible de la séparer nettement de l'espèce *branchiatus*. Quant aux autres espèces décrites à ce jour, elles sont caractérisées par leurs soies modifiées lyriformes : *C. furcatus* Hartman, 1957 et *C. lyriformis* (Annenkova, 1934).

LAUBIER a découvert au large de Banyuls un spécimen qui « constitue un terme de passage morphologique entre les espèces de *Cirrophorus* à soies en lyre ». Ceci illustre bien le fait qu'à ce jour certaines diagnoses sont incomplètes, les soies notamment ont été très mal observées. La systématique de cette famille est à réétudier dans son ensemble.

L'étude des deux espèces : *Paradoneis armata* sp. n. et *Cirrophorus branchiatus* met en évidence un certain parallélisme existant entre le genre *Cirrophorus* et le genre *Paradoneis*. A l'intérieur de chacun d'entre eux les espèces se répartissent en deux groupes, celles qui ne possèdent que des soies modifiées lyriformes : groupe « *lyriformis* », et celles à soies modifiées lyriformes ou aciculaires aristées (en baïonnette) : groupe « *branchiatus* ». Cependant l'espèce *aciculatus* (à supposer qu'elle soit bien distincte de l'espèce *branchiatus*) ne semble pas se ranger dans aucun de ces deux groupes. Cette restriction faite, les *Cirrophorus* et les *Paradoneis* s'opposent nettement aux deux autres genres : *Aricidea* et *Paraonis*, dont les soies modifiées sont, non seulement neuropodiales, mais surtout d'un tout autre type (sigmoïde, spioniforme, avec ou sans capuchon, ou plus rarement de type aciculaire, mais avec une hampe brutalement terminée en un mince filament). Cette différence importante est mise en évidence dans le tableau ci-dessous, où sont esquissées les grandes lignes d'une clé systématique de la famille des *Paraonidae*.

## RÉSUMÉ

L'auteur décrit la nouvelle espèce *Paradoneis armata* sp. n. et un exemplaire de *Cirrophorus branchiatus*, espèce assez mal connue. L'étude de ces deux espèces met en évidence un certain parallélisme entre les genres *Paradoneis* et *Cirrophorus*, qui par ailleurs s'opposent nettement aux autres genres de la famille.

## SUMMARY

The author describes the new species *Paradoneis armata* sp. n. and one specimen of the poorly known species *Cirrophorus branchiatus*. The survey of these two species demonstrates a relative parallelism between the genera *Paradoneis* and *Cirrophorus*, which in other respects are clearly opposed to the other genera of the family.

MORPHOLOGIE COMPARÉE DES GENRES DE *PARAONIDAE*

	Avec antenne	Sans antenne
I) Soies modifiées notopodiales et de type lyriforme :	<b><i>Cirrophorus</i> Ehlers, 1908</b>	<b><i>Paradoneis</i> Hartman, 1965</b>
a) lyriforme uniquement : groupe « <i>lyriformis</i> »	— <i>lyriformis</i> (Annenkova, 1934) — <i>furcatus</i> Hartman, 1957.	— <i>lyra</i> (Southern, 1914) — <i>lyra capensis</i> (Day, 1961) — <i>abranchiata</i> Hartman, 1965
b) lyriforme ou aciculaire aristée : groupe « <i>branchiatus</i> »	— <i>branchiatus</i> Ehlers, 1908 — ? <i>aciculatus</i> Hartman, 1957	— <i>armata</i> sp. n.
II) Soies modifiées neuropodiales et d'un autre type.	<b><i>Aricidea</i> Webster, 1879</b> 15 espèces	<b><i>Paraonis</i> Grube, 1872</b> 12 espèces
III) Pas de soies modifiées	<b><i>Aedicira</i> Hartman, 1957</b> 5 espèces	<b><i>Aparaonis</i> = <i>abyssalis</i> Hartman, 1965</b> <b><i>Paraonides neapolitana</i> Cerruti sensu Hartman, 1965</b>

BIBLIOGRAPHIE

- BERKELEY, E. et C. BERKELEY, 1956. Notes on Polychaeta from the East Coast of Vancouver Island and from Adjacent Waters, with a Description of a new Species of *Aricidea*. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 13 (4) : 541-546.
- DAY, J.H., 1963. The Polychaeta fauna of the South Africa. Part 8. New species and records from grab samples and dredgings. *Bull. British Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, 10 (7) : 383-445.
- FAUVEL, P., 1927. Polychètes Sédentaires. Faune de France, 16 : 1-412.
- HARTMAN, O., 1957. *Orbiniidae, Apistobranchidae, Paraonidae* and *Longosomidae*. *Allan Hancock Pac. Exped.*, 15 : 211-393.
- HARTMAN, O., 1965. Deep-water benthic polychaetous Annelids off New England to Bermuda and other north Atlantic areas. *Allan Hancock Found. Publ., Occ. Pap.*, n° 28 : 1-378.
- LAUBIER, L., 1966. Sur la présence du genre *Cirrophorus* (Polychètes, *Paraonidae*) en Méditerranée. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 90 (4) : 469-477.
- SOUTHWARD, E.C., 1956. On some Polychaeta of the isle of Man. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (12) IX : 257-279.

Manuscrit reçu le 1<sup>er</sup> juin 1966.

**LAOPHONTE ? DRACHI n. sp.**  
**COPÉPODE HARPACTICOÏDE**  
**ASSOCIÉ AU BRYOZOAIRE**  
**SCHISMOPORA ARMATA (HINCKS, 1860)**

par Aline MEDIONI et Jacques SOYER  
*Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer*

**SOMMAIRE**

Des recherches sur les Bryozoaires de la Mer Catalane ont entraîné la découverte sur *Schismopora armata* d'une forme de Copépodes Harpacticoïdes nouvelle pour la Science, dont la position systématique n'a pu être définie avec certitude.

Au cours d'une étude générale des Bryozoaires de la mer catalane, l'un d'entre nous eut l'occasion d'observer une abondante population de Copépodes harpacticoïdes sur les colonies du Bryozoaire *Schismopora armata*, fixées à la base de *Cystoseira spinosa*.

A côté de quelques individus appartenant à des espèces banales, bien connues du domaine phytal, nous avons constaté que la majeure partie de cette faunule était composée d'une forme originale se rattachant à la famille des *Laophontidae* T. Scott. Sa position générique est délicate à établir avec certitude et nous nous sommes heurtés aux difficultés rencontrées par NOODT (1958) lors de la description de *Laophonte ? platychelipusioides*. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous pensons cependant que cette forme doit être rapprochée du groupe *innopinata* du genre *Laophonte*, avec quelques réserves.

*Laophonte? drachi* n. sp.

MATÉRIEL EXAMINÉ

4 ♀♀ ovigères : 310  $\mu$ , 318  $\mu$ , 343  $\mu$  et 410  $\mu$  — 6 ♀♀ adultes : 300 à 425  $\mu$  — 3 ♂♂ : 310  $\mu$ , 335  $\mu$ , 400  $\mu$ . Ce matériel a été récolté sur plusieurs colonies de *Schismopora armata* provenant de l'herbier de Posidonies situé au large de la plage du Racou par 10 m de fond.

DESCRIPTION

La présente description est fondée sur la dissection complète d'une femelle (343  $\mu$ ) et d'un mâle (400  $\mu$ ) qui ont été désignés l'une comme holotype (♀), l'autre comme allotype. Les caractères principaux ont été reconnus sur les autres exemplaires en notre possession qui deviennent paratypes. Les préparations et le matériel utilisés dans cette note sont conservés dans les collections du Laboratoire Arago.

*Femelle*

La forme du corps est caractérisée par un aplatissement dorso-ventral marqué et par la grande largeur des segments abdominaux. Les dimensions principales sont les suivantes :

— Longueur totale (soies furcales non comprises) . . . .	343 $\mu$
— Largeur maximale . . . . .	136 $\mu$
— Largeur (segment 3 de l'urosome) . . . . .	100 $\mu$
— Longueur : Tête - Th 1 . . . . .	121 $\mu$
Métasome . . . . .	100 $\mu$
Urosome . . . . .	100 $\mu$
Rames furcales . . . . .	22 $\mu$

Le rostre est peu marqué, l'ornementation extrêmement faible : quelques soies sensorielles au bord postérieur des segments. Le segment génital est formé par la soudure des deux premiers segments de l'urosome. La ligne de suture est bien visible latéralement et les soies sensorielles subsistent dorsalement. Les trois segments suivants sont larges par rapport à leur longueur. L'opercule anal, en arc, présente un bord libre lisse. Les rames furcales fortes sont environ une fois et demie plus longues que larges. A la face supérieure est implantée une soie articulée. L'armature est formée de trois soies externes, deux soies apicales dont l'interne est la plus développée, d'une soie interne et d'une forte épine. La face interne des rames furcales est couverte d'une fine spinulation.

### Antennule

L'antennule robuste se compose de six articles. Les deux premiers subégaux ne présentent pas d'éperon interne. Le troisième est aussi long que le sixième. Le quatrième, qui porte l'aesthète qui dépasse largement l'extrémité de l'appendice, et le cinquième sont courts. La chétotaxie est la suivante : 1, 5 + 3, 6, 1 + aesthète, 1, 6 + 5.

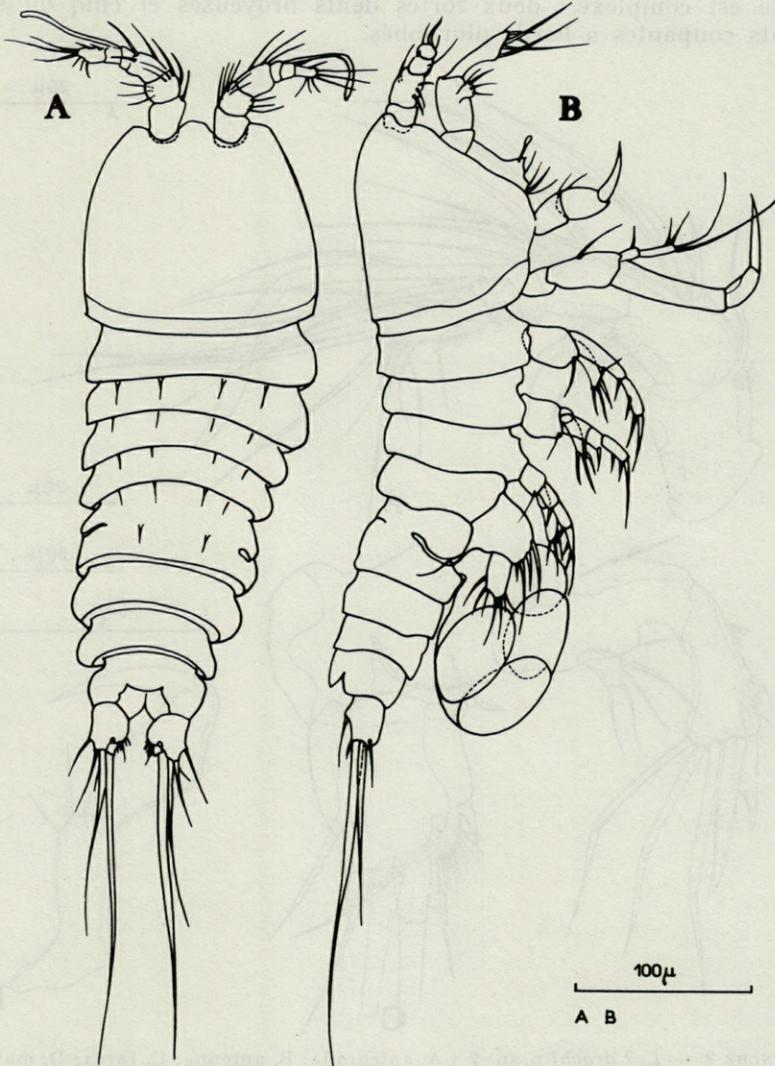


PLANCHE 1. — *L. ? drachi* n. sp. ♀ : A, habitus dorsal; B, vue latérale.

### Antenne

Courte et robuste elle est constituée de deux articles dont le distal est armé de trois forts crochets et de trois soies coudées. L'exopodite d'un seul article porte quatre soies plumeuses.

### Mandibule

Elle montre un palpe réduit armé de cinq addendes. Le gnathite est complexe : deux fortes dents broyeuses et cinq ou six dents coupantes à bords plurilobés.

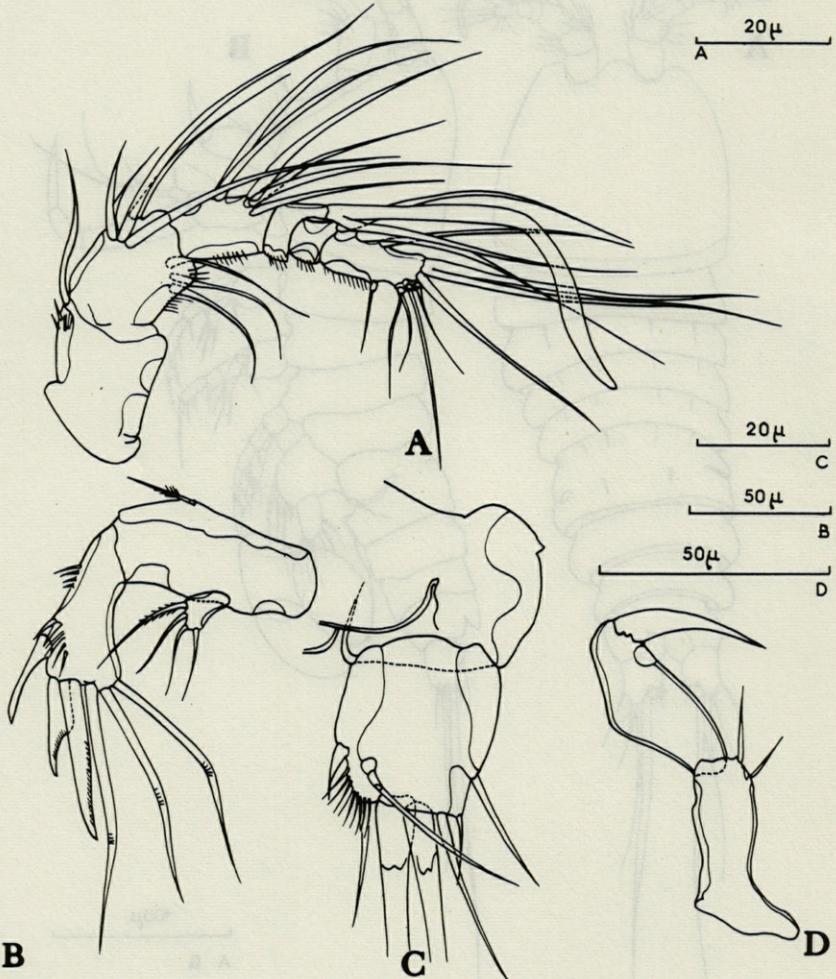


PLANCHE 2. — *L. ? drachi* n. sp. ♀ : A. antennule ; B, antenne ; C, furca ; D, maxillipède.

### Maxillule

Sa structure est normale. L'exopodite et l'endopodite sont articulés et portent chacun deux soies. Sur la précoxa est implantée une courte soie. La partie distale est armée de six crochets et de deux fortes épines. La coxa porte deux soies à son apex et le basis présente quatre addendes.

### Maxille

La maxille est composée de quatre endites. Le proximal est réduit, avec une soie. Les trois suivants montrent trois addendes chacun, ceux du distal étant particulièrement forts. Le palpe est réduit à un article porteur de trois soies dont l'une est particulièrement courte.

### Maxillipède

Le maxillipède est puissant. La précoxa porte deux soies, la coxa est inerme. Le distal, très fort, est en crochet.

### Pattes thoraciques

L'articulation et la chétotaxie des pattes thoraciques font apparaître l'originalité de cette forme.

La P1 très développée montre un basipodite particulièrement allongé. L'endopodite est composé d'un premier article deux fois plus long que l'exopodite et d'un article distal armé d'un très fort crochet. Au contraire, l'exopodite est faible, biarticulé. Le proximal porte une épine externe faible et le distal quatre addendes.

Les P2 - P4 présentent toutes des exopodites robustes à trois articles et des endopodites à deux articles. La chétotaxie, réduite, en est la suivante :

		1	2	3
P2	Exp.	0	0	0-1-3
	End.	0	1-1-1	
P3	Exp.	0	0	0-1-3
	End.	0	1-1-1	
P4	Exp.	0	0	0-1-2
	End.	0	1-1-1	

Les épines externes des articles de l'exopodite sont particulièrement fortes.

La P5 est biarticulée. Le lobe interne du basendopodite, peu développé, présente quatre soies. L'exopodite, une fois et demie plus long que large, est armé de six soies.

*Mâle*

Le dimorphisme sexuel apparait dans la forme générale du corps, l'antennule, la P3 et la P4 ainsi que la P5.

Le mâle présente en effet un rétrécissement marqué des segments abdominaux : pour une largeur maximale de  $116\ \mu$ , le segment 3 de l'urosome ne dépasse pas  $66\ \mu$  de large. Les bords postérieurs des segments abdominaux sont pourvus latéralement de spinules et les rames furcales apparaissent légèrement plus courtes que chez la femelle. L'antennule est chirocère comme dans toute la famille. Les pattes thoraciques présentent la même articulation

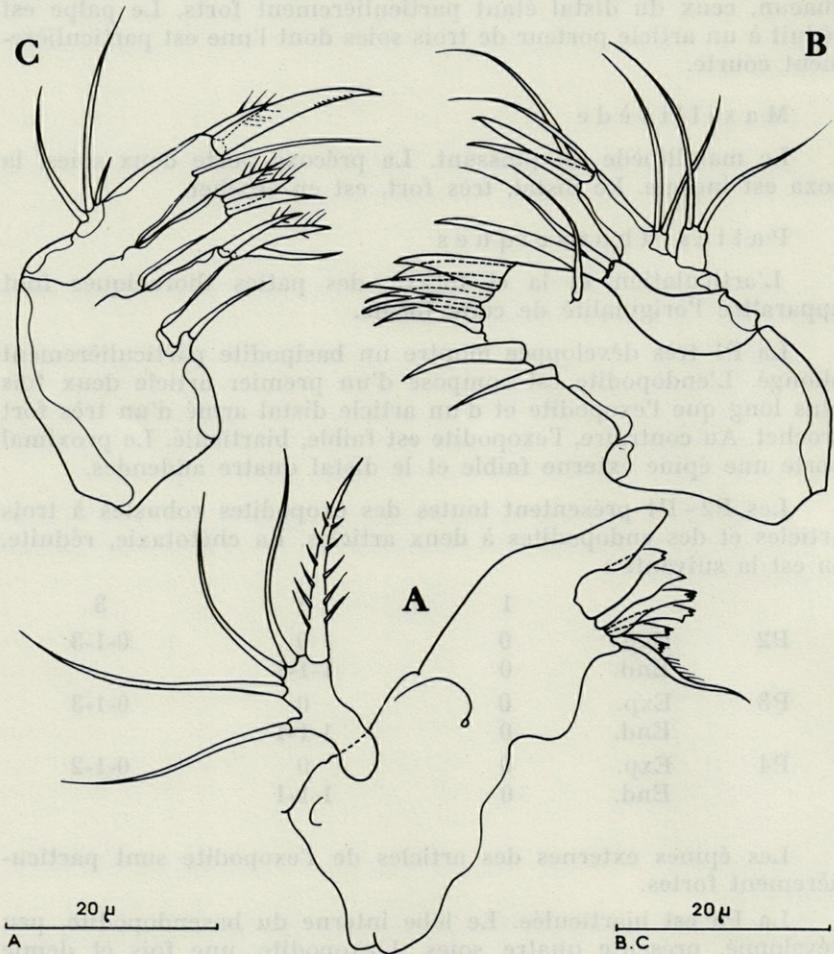


PLANCHE 3. — *L. ? drachi* n. sp. ♀ : A, mandibule; B, maxillule; C, maxille.

et la même chétotaxie que chez la femelle mais la forme des addendes est différente. Les épines externes des exopodites sont plus longues que chez la femelle. L'article distal de l'endopodite P3 possède une soie externe modifiée avec une dilatation basale. Enfin les soies distales de l'endopodite de P4 sont plus fortes.

La P5 est réduite. Le lobe interne du basendopodite porte deux soies et l'exopodite, deux fois plus long que large, est armé de quatre soies.

#### POSITION SYSTÉMATIQUE

Comme nous l'avons indiqué au début de cette note, la position systématique de cette forme est délicate à établir. *L. ? drachi* n. sp. présente de nombreux points communs avec *L. ? platychelipusioides* Noodt, 1958 dont il possède l'armature aux exopodites P2-P4 et l'endopodite biarticulé à P4. Ce dernier caractère permet de les séparer du reste des *Laophonte* du groupe *innopinata* : *L. innopinata* T. Scott, *L. longistylata* Willey et *L. cesareae* Por, 1964, qui présentent tous un endopodite de P4 uniarticulé. Dans une publication récente LANG (1965) émet l'hypothèse de l'appartenance de *L. ? platychelipusioides* au genre *Paralaophonte* Lang ou au genre *Arenolaophonte* Lang, 1965. Par sa chétotaxie, *L. ? drachi* n. sp. serait à rapprocher de *P. subterranea* Lang, 1965 ou d'*A. stygia* Lang, 1965. Cependant ces deux formes possèdent un endopodite de P4 d'un seul article. Les caractères des pièces buccales présentent de nombreuses affinités avec celles des *Paralaophonte* notamment la présence d'un exopodite et d'un endopodite articulés à Mx 1 et de quatre endites à Mx 2.

La comparaison des mâles du genre *Laophonte* du groupe *innopinata*, *L. longistylata* dont la description de WILLEY (1935) est malheureusement incomplète, et *L. cesareae*, des genres *Paralaophonte* et *Arenolaophonte* avec notre description de *L. ? drachi* ne permet pas davantage de préciser la position systématique de cette dernière forme.

Chez *L. longistylata* comme chez *L. cesareae*, le basendopodite de P5 ne porte aucune soie interne. *A. stygia* montre une soie transformée à l'article distal de l'endopodite de P3 et de P4. Par contre, le basendopodite est armé d'une soie interne. Dans le genre *Paralaophonte*, on observe toujours une soie transformée à l'endopodite de P2 (la soie apicale interne) et les espèces de ce genre qui possèdent deux articles à l'endopodite de P4 montrent un endopodite de P3 à trois articles. Chez *P. subterranea*, l'endopodite de P2 montre une soie modifiée et l'endopodite de P4 est formé de deux articles. Le basendopodite porte également une soie interne.

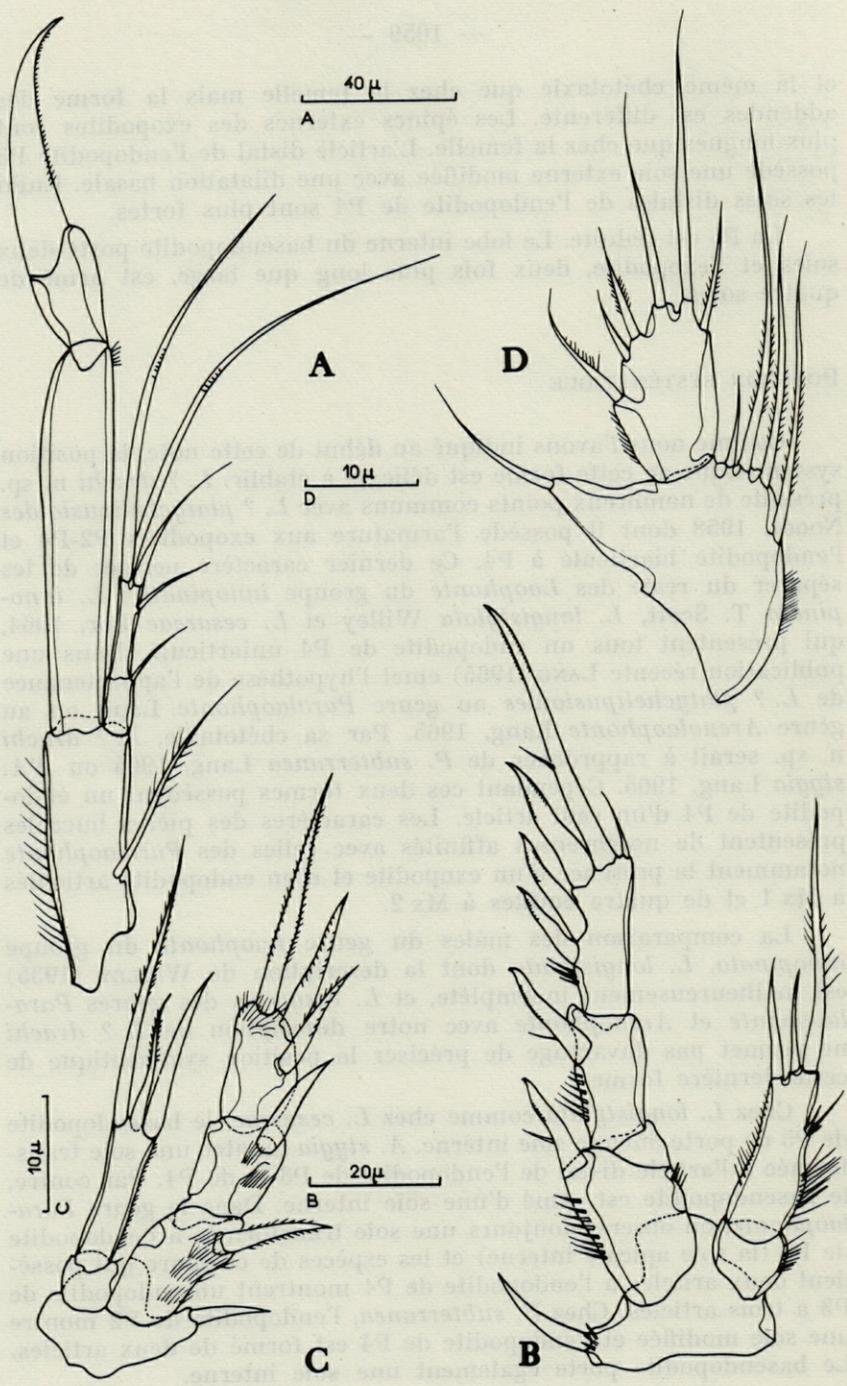


PLANCHE 4. — *L. ? drachi* n. sp. ♀ : A, P1, B, P3. C, P4, D, P5.

En l'absence de la description du mâle de *L. ? platychelipusioides*, nous sommes dans l'obligation de classer *L. ? drachi* dans les *incertae sedis* et nous nous bornerons à indiquer les principales différences entre les deux formes.

*L. ? drachi* se distingue de *L. ? platychelipusioides* par son antennule à six articles, par la chétotaxie de son palpe mandibulaire et par l'armature des endopodites de P2-P4 :

		<i>L. ? platychelipusioides</i>	<i>L. ? drachi</i>
P2	1	0	0
	2	0(1)-(1)	1-1-1
P3	1	0	0
	2	(1)-(1)-(1)	1-1-1
P4	1	0	0
	2	1-0-1	1-1-1

L'ornementation de la P5 ♀ et les proportions des rames furcales sont sensiblement différentes dans les deux espèces.

L'association de *L. ? drachi* avec le Bryozoaire *Schismopora armata* ne semble pas être le fait du hasard. En étudiant la faunule des touffes de *Cystoseira spinosa*, nous n'avons jamais encore rencontré cette forme malgré sa présence pratiquement constante sur le Bryozoaire voisin. Tous les stades larvaires, nauplius, métanauplius et copépodites sont représentés et il semble que le cycle complet se déroule sur *Schismopora armata*. De plus *L. ? drachi* nous paraît particulièrement bien adapté à la vie sur le zoarium du Bryozoaire. La femelle montre un aplatissement dorsoventral important, une réduction des pattes natatoires dont les addendes de la rame externe sont courts et forts. La P1 avec son endopodite en crochet et le Mxp sont très développés et facilitent la fixation sur le substrat. Le mâle semble moins caractéristique.

Les observations sur le vivant nous ont confirmé les mauvaises aptitudes à la nage de *L. ? drachi*. Les Copépodes rampent lentement sur la colonie. Le plus souvent ils sont immobiles, fixés au substrat par les Mxp et les P1. Ils ne semblent jamais se mouvoir en pleine eau, même momentanément, et la progression s'effectue au contact du Bryozoaire au moyen des P2-P4, les P1 étant couchées en arrière entre les pattes natatoires. Détachés du substrat, ils paraissent incapables de se mouvoir. P2-P4 tendent à faire avancer lentement l'animal alors qu'au contraire la brusque détente des P1 vers l'avant provoque un recul sensible. La plupart du temps, l'animal ne tarde pas à se mettre sur le dos, pratiquement immobile, les P1 et Mxp largement écartés et dressés. Si on lui présente un support, les endopodites des P1 s'en emparent, puis se repliant en arrière le long de la ligne médioventrale, rapprochent le corps du substrat et permettent aux Mxp de s'en saisir. Placé dans une saignée en présence d'un fragment de *Schismopora*, *L. ? drachi* semble incapable de le rejoindre par lui-même.

La présence de *Laophontidae* sur les Invertébrés marins a été fréquemment signalée. Actuellement, trois formes ont été considérées comme

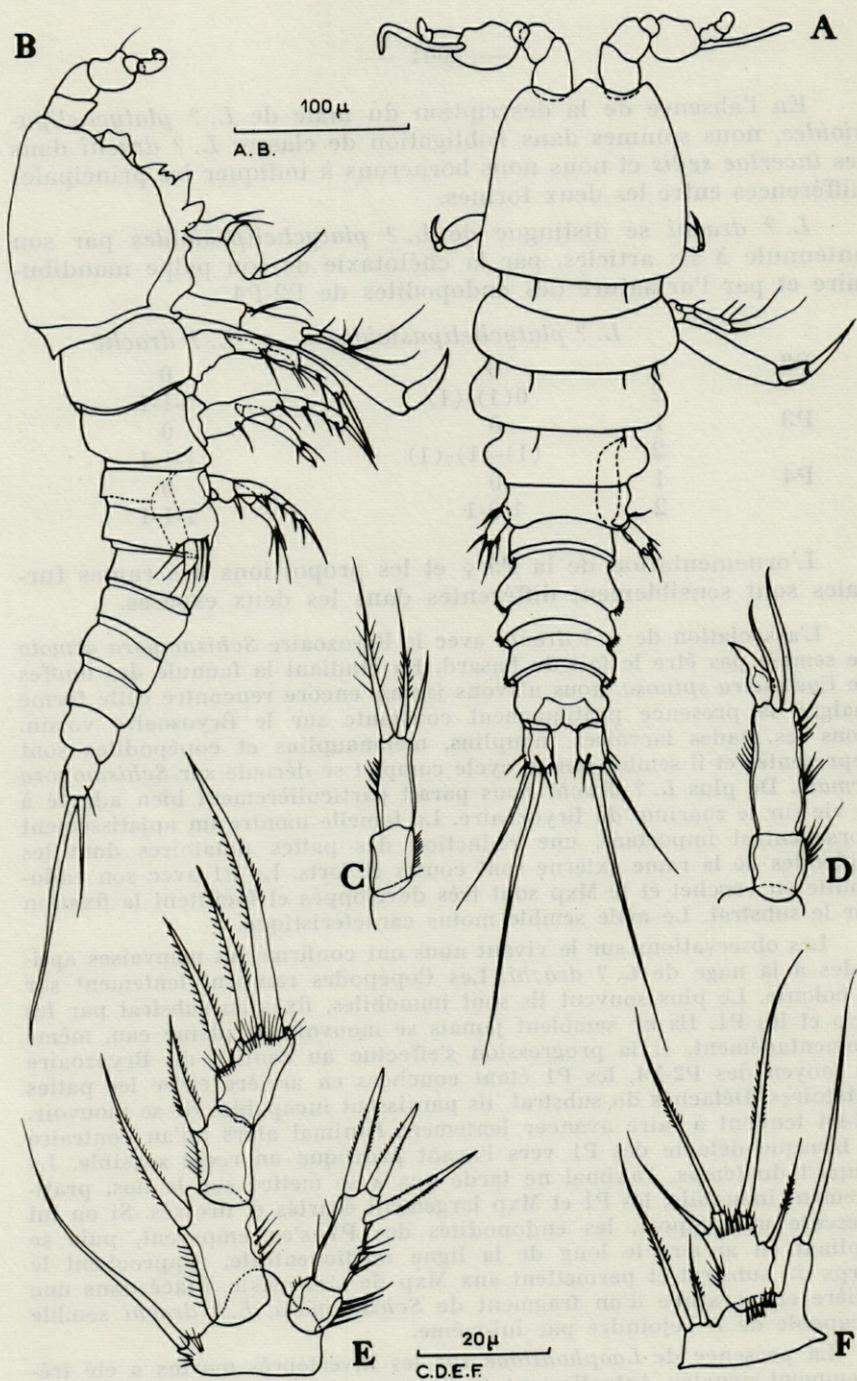


PLANCHE 5. — *L. ? drachi* n. sp. ♂ : A, habitus dorsal; B, vue latérale; C, endopodite P2, D, endopodite P3, E, P4, F, P5.

commensales par leurs auteurs. JAKUBIZIAK (1932) décrit *L. royi* considéré par LANG (1948) comme *incerta sedis*, et *Hemilaophonte janinae* rencontrés sur la carapace de *Maia squinado*. Plus récemment RAIBAUT (1961) récolte en abondance sur la carapace de *Xantho rivulosus* une espèce originale, *L. commensalis*.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il est difficile de distinguer si ces associations sont le fait d'une simple épibiose ou d'un véritable commensalisme. Les limites de la spécificité des associations de surface Harpacticoïdes - Invertébrés marins sont mal connues. Celles-ci, à notre avis, doivent être de nature éthologique, les facteurs fondamentaux étant substrat et nourriture. Il est vraisemblable que *L. ? drachi* se nourrit de l'épifaune ou épiflore, bactéries, diatomées, etc..., qui trouvent sur le zoarium du Bryozoaire un terrain particulièrement favorable à leur développement. Seules de véritables expériences de comportement permettraient de préciser s'il y a réelle attraction du Bryozoaire envers le Copépode et quelle en est sa nature, mais malheureusement la faible mobilité de notre espèce devrait en limiter considérablement l'intérêt.

## RÉSUMÉ

Description de *L. ? drachi* n. sp., Copépode Harpacticoïde épibionte du Bryozoaire *Schismopora armata*.

## SUMMARY

Description of *L. ? drachi* n. sp., Harpacticoid Copepod living on the Bryozoan *Schismopora armata*.

## BIBLIOGRAPHIE

- JAKUBIZIAK, S., 1932. Sur les Harpacticoïdes hébergés par *Maia squinado*. *Bull. Soc. Zool. France*, 57 : 506-513.
- LANG, K., 1948. Monographie der Harpacticiden. Lund. 2 V.
- LANG, K., 1965. Copepoda Harpacticoidea from the Californian Pacific coast. *Kungl. Svensk. Vetén. Handl.*, 10 (2) : 1-560.
- NOODT, W., 1958. Die Copepoda Harpacticoidea des Brandungsstrand von Teneriffa (Kanarische Inseln). *Abh. Math. Nat. Akad. Wiss. Mainz*, 2 : 53-116.
- POR, F.D., 1964. A study of the Levantine and Pontic Harpacticoida (Crustacea, Copepoda). *Zool. Verh.*, 64 : 1-128.
- RAIBAUT, A., 1961. Un Harpacticoïde (Copepoda) commensal des *Xantho* (Decapoda). 86° Congr. Soc. Sav. 1961 : 623-629.
- WILLEY, A., 1935. Harpacticoid Copepoda from Bermuda. - II. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 10, 6 : 1-188.

Manuscrit reçu le 25 mai 1966.



## DOCUMENTS FAUNISTIQUES ET ÉCOLOGIQUES

---

### SUR LA PRÉSENCE EN MÉDITERRANÉE DE *TACHIDIELLA MINUTA* SARS, 1909 (COPEPODA, HARPACTICOIDA)

Le genre *Tachidiella* Sars est monospécifique et sa présence n'avait jamais encore été signalée en Méditerranée. La forme-type *Tachidiella minuta* est rare et n'a pas fait encore l'objet que d'un petit nombre de signalisations. La description originale est fondée sur l'étude d'exemplaires provenant de fonds vaseux ou sableux de la côte de Skutesnäs (Norvège) par 35 à 40 m de fond. Dans sa monographie de 1948, LANG déclare avoir retrouvé un grand nombre d'individus des deux sexes sur le même type de fond dans le Gullmarfjord, entre 8 et 70 m. A ma connaissance, la découverte la plus méridionale de cette espèce est celle de MONARD (1935) dans un dragage à faible profondeur à Roscoff sur la plage du Goc. L'auteur indique que ses exemplaires étaient conformes à la description originale, avec cependant une taille légèrement plus importante (0,50 à 0,52 mm).

Mon unique exemplaire femelle a été récolté dans un dragage par 32 m de fond dans la baie de Banyuls, à environ 600 m de la côte. Sa longueur totale est de 0,410 mm (soies furcales non comprises). Les dimensions principales sont les suivantes : Tête + Th1 : 149  $\mu$ ; métasome : 99  $\mu$ ; urosome : 166  $\mu$ . Le rostre seul mesurait 25  $\mu$ .

Le bord postérieur des trois premiers segments thoraciques est festonné alors que les deux derniers apparaissent dépourvus d'ornementation. La chétotaxie des différents appendices céphaliques est conforme à quelques détails près à la description de SARS.

Les pattes thoraciques ont une armature un peu différente de celle donnée par cet auteur, avec notamment une soie interne au premier article de l'exopodite de P2-P3.

La découverte du genre *Tachidiella* en Méditerranée s'ajoute aux nombreuses signalisations récentes dans cette mer de formes jusqu'alors connues de la zone atlantico-boréale.

J. SOYER

#### BIBLIOGRAPHIE

LANG, K., 1948. Monographie der Harpacticiden. 2 Vol. Lund.

MONARD, A., 1935. Etude sur la faune des Harpacticoides marins de Roscoff. *Trav. stat. biol. Roscoff*, 13 : 5-85.

SARS, G.O., 1906-1920. An account of the Crustacea of Norway. Bergen.

### PRÉSENCE DE L'ANNÉLIDE POLYCHÈTE

*RHODINE LOVENI* MALMGREN, 1865,

DANS LE RECH LACAZE-DUTHIERS

*Rhodine* Malmgren, 1865, est un genre assez particulier de la famille des *Maldanidae*, caractérisé par la présence de collerettes à un certain nombre de segments et de rangées doubles et engrenantes d'uncini, seul exemple chez les *Maldanidae*, ce qui a conduit ARWIDSSON (1907) à créer une sous-famille spéciale, les *Rhodininae* avec le seul genre *Rhodine*.

Ce genre, inconnu des côtes françaises (occidentales comme méridionales) n'a été signalé, en Méditerranée, que de la baie de Haïfa par FAUVEL (1957) avec l'espèce *Rh. loveni*, var. *gracilior* Tauber.

Nous avons récolté trois exemplaires de *Rh. loveni* dans le rech Lacaze-Duthiers, vallée sous-marine de la mer catalane, dans deux dragages sur fonds de vase gluante entre 600 et 400 m (dragages R2 et H2).

La systématique des *Rhodininae* est assez discutée : HARTMAN, 1959, cite sept espèces : *Rh. loveni* Malmgren, 1865, de Suède, *Rh. attenuata* Verrill, 1873, du New Jersey; *Rh. gracilior* Tauber, 1879, de la mer du Nord; *Rh. sima* Ehlers, 1887, du Golfe du Mexique;

*Rh. antarctica* Gravier, 1907, de l'Antarctique; *Rh. intermedia* Arwidsson, 1911, de l'Antarctique également et *Rh. bitorquata* Moore, 1923, de Californie.

FAUVEL (1957) ne reconnaît qu'une seule espèce avec trois variétés, *Rh. loveni* var. *typica*, *gracilior* et *intermedia*. Il assimile les espèces *attenuata* et *sima* à la var. *typica*, *antarctica* et *intermedia* à la var. *intermedia* (mais ne mentionne pas la *Rh. bitorquata* de Moore).

« En effet, dit-il, *Rh. loveni*, *Rh. gracilior* et *Rh. intermedia* ne diffèrent guère que par la longueur relative des segments et par le bord des collerettes plus ou moins sinueux ou échancrés, caractère variable et bien peu important. Il ne semble donc exister qu'une seule espèce, la *Rhodine loveni*. »

Quoi qu'il en soit, espèces ou variétés, *Rh. intermedia* n'est connue que de l'Antarctique et des Kerguelen, alors que *typica* et *gracilior* ont une plus large répartition : mers nordiques (Suède, Norvège, Danemark, Feroë, Ecosse, New Jersey) et mers tropicales (Golfe du Mexique, Somalie italienne, Indes Néerlandaises, mer de Bali, Florès, détroit de Macassar). L'espèce de Haïfa appartient à la var. *gracilior* selon FAUVEL, et cet auteur estime que son passage en Méditerranée s'est fait par Suez et la Mer Rouge et non par Gibraltar.

L'étude des uncini nous a conduit à faire de nos exemplaires des *Rh. loveni* var. *typica* selon FAUVEL; il existe en effet des différences entre les uncini des var. *typica* et *gracilior* (ARWIDSSON, 1907, Table 7, fig. 235 et 237).

La présence à Banyuls de cette espèce laisse supposer son introduction en Méditerranée par Gibraltar, et nous pensons que cette espèce, vivant en profondeur dans notre région, appartient à une faune relictive du Quaternaire froid dont certains représentants sont actuellement vivants dans les rechs (comme *Melinna cristata* Sars, REYSS, 1961) et d'autres, morts, forment la thanatocoenose décrite par PRUVOT et ROBERT en 1897.

Daniel REYSS

#### AUTEURS CITÉS

- ARWIDSSON, I., 1907. Studien über skandinavischen und arktischen Maldaniden. *Zool. Jb. Suppl.*, 9 : 1-308.
- ARWIDSSON, I., 1911. Die Maldaniden. *Wiss. Ergebn. schwed. Suedpolar-exped.* 1901-1903, Stockholm, 6 (6) : 1-44.
- EHLERS, E., 1887. Report on the Annelids of the dredging expedition of the U.S. Coast Steamer « Blake ». *Mus. comp. Zool. Harv.*, 15 : 235 p.

- FAUVEL, P., 1957. Contribution à la faune des Annélides Polychètes des côtes d'Israël. II. *Bull. Research. Counc. Israël*, **6B** (3-4) : 213-219.
- GRAVIER, Ch., 1907. Annélides Polychètes. *Expéd. Antarct. Française*, Paris, Masson, 1-75.
- HARTMAN, O., 1959. Catalogue of the Polychaetous Annelids of the world. *Allan Hancock Found. Publ., occ. papers*, n° 23.
- MALMGREN, A.F., 1865. Nordiska Hafs Annulater. *Ofvers. Vetensk Akad. Forh.*, Stockholm.
- MOORE, J.P., 1923. The Polychaetous Annelids dredged by the U.S.S. « Albatross » off the coast of southern California in 1904. *Spionidae to Sabellariidae. Acad. Nat. Sci. Phila. Proc.*, **75** : 179-259.
- PRUVOT, G. et A. ROBERT, 1897. Sur un gisement sous-marin de coquilles anciennes au voisinage du cap de Creus. *Archs. Zool. exp. gén.*, (3) **5** : 479-510.
- REYSS, D., 1961. Présence à Banyuls de *Melinna cristata* (Sars), Polychète *Ampharetidae*. *Vie et Milieu*, **XII** (1) : 180-190.
- TAUBER, P., 1879. *Annulata Danica*. Kjobenhavn, Reitzel, 1-144.
- VERRIL, A., 1873. Report on the Invertebrate Animals of Vineyard Sound and the adjacent waters. *U.S. Com. Fish. Rep. for 1871-1872* : 295-778.

# RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

---

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

## 1) TEXTE :

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement de feuilles numérotées, seront présentés sous leur forme définitive. Les noms propres doivent être en capitales, ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (familles, genres et espèces ou sous-espèces) d'un seul trait.

Le titre du manuscrit doit être suivi du prénom usuel et du nom du ou de chacun des auteurs, ainsi que de l'adresse du Laboratoire dans lequel a été effectué le travail. Deux résumés, l'un en français, l'autre en anglais, doivent obligatoirement figurer à la fin du texte; ils seront conformes au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177).

Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles doivent être conformes au modèle suivant :

FOREST, J. and L.-B. HOLTHUIS, 1960. The occurrence of *Scyllarus pygmaeus* (Bate) in the mediterranean. *Crustaceana*, 1 (2) : 156-163, 1 fig.

PRUVOT, G., 1895a. Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Archs Zool. exp. gén.*, (3) 3 : 629-658, 1 pl.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales (*World list of scientific periodicals*, 4<sup>e</sup> édition).

## 2) ILLUSTRATIONS :

Les dessins devront être exécutés à l'encre de Chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Lettres et chiffres seront soigneusement écrits, et suffisamment grands pour qu'ils demeurent lisibles après la réduction. Les clichés photographiques seront en principe reproduits sans réduction, soit au format de 105 x 160 mm environ.

Le numéro d'ordre des figures sera indiqué au crayon bleu sur les originaux ou au dos des clichés photographiques. Le texte des légendes sera placé à la fin du manuscrit sur feuilles séparées, et non sur les figures.

## 3) EPREUVES ET TIRÉS A PART :

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé aux auteurs, qui doivent retourner l'ensemble après correction dans les meilleurs délais.

Cinquante tirés à part sont offerts aux auteurs. Les exemplaires supplémentaires, facturés directement par l'imprimeur, doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial.

IMPRIMERIE  
LOUIS-JEAN  
— GAP —

Le Directeur de la publication : P. DRACH

---

Dépôt légal : N° 4291 — Date de parution : Mars 1967

N° d'impression : 121 - 1967