BOUTAN

CONSIDERATIONS NOUVELLES SUR LES
AFFINITES RECIPROQUES DES
MOLLUSQUES GASTEROPODES

Cons. 1. File 124 I. Boutan
CONSIDÉRATIONS NOUVELLES

SUR LES AFFINITÉS RÉCIPROQUES

Division of Mollusk
Boutan Library

DES MOLLUSQUES GASTÉROPODES

*La science n'a pour parti pris que
la vérité.*

Henri de LACAZE-DUTHIERS.

(Leçons orales professées en 1900)

PAR

LOUIS BOUTAN

PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET DE PHYSIOLOGIE

ANIMALE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX

—
Extrait des *Actes de la Société Linnéenne
de Bordeaux*, tome LXXI.

BORDEAUX

A. SAUGNAC & E. DROUILLARD

IMPRIMEURS

Place de la Victoire, 3

—
1919

Rec'd June 28/20

Division of Mollusks
Sectional Library

B78
1899
Moll.

CONSIDÉRATIONS NOUVELLES

SUR LES AFFINITÉS RÉCIPROQUES

DES MOLLUSQUES GASTÉROPODES

*La science n'a pour parti pris que
la vérité.*

Henri de LACAZE-DUTHIERS.

(Leçons orales professées en 1900)

PAR

LOUIS BOUTAN

PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET DE PHYSIOLOGIE

ANIMALE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX

Extrait des *Actes de la Société Linnéenne
de Bordeaux*, tome LXXI.

BORDEAUX

A. SAUGNAC & E. DROUILLARD

IMPRIMEURS

Place de la Victoire, 3

1919

CONSIDÉRATIONS NOUVELLES

SUR LES AFFINITÉS RÉCIPROQUES

DES MOLLUSQUES GASTÉROPODES

PAR

Louis BOUTAN

Professeur de Zoologie et de Physiologie animale à la Faculté
des Sciences de Bordeaux.

INTRODUCTION

J'ai publié, il y a déjà fort longtemps, un travail intitulé « La cause principale de l'asymétrie des Mollusques Gastéropodes » (10) où j'essayais d'établir « que le type mollusque, originairement symétrique et tel qu'on l'observe normalement dans les Acéphales et les Céphalopodes, devient asymétrique chez les Gastéropodes, sous l'influence d'une *cause mécanique résultant de l'antagonisme de croissance du pied et de la coquille dans le cours du développement* ».

Dans ce même travail, je concluais que les Opisthobranches (*Euthyneures*) ne sont pas des Chistoneures (*Streptoneures*) détordus. C'est à cette dernière conclusion que j'attachais le plus d'importance.

A la suite des travaux de BOUVIER (12), de GUIART (19) et de PELSENEER (25), l'opinion contraire est devenue presque classique et la généralité des naturalistes admet maintenant que les Euthyneures dérivent des Streptoneures par détorsion.

Ayant été appelé à diriger, pendant plusieurs années, la

mission scientifique permanente en INDO-CHINE et, préoccupé d'autres travaux, j'avais laissé de côté cette question.

Je la reprends aujourd'hui et, après une étude approfondie du sujet, je m'aperçois que, la discussion ayant été basée sur des définitions vagues et incomplètes, il en est résulté des confusions regrettables.

Lorsque j'avais étudié, dans un tout autre ordre d'idées, le pseudo-langage des animaux (11), j'avais constaté le même phénomène ; l'absence de précision dans des termes employés couramment, mais acceptés sans examen préalable, peut conduire à une confusion extrême, dans une discussion en apparence bien ordonnée.

J'ai pu, alors, grâce à un examen critique des formules acceptées avant moi, dissocier des phénomènes qui avaient passé inaperçus et montrer la différence fondamentale qui sépare le *langage humain* du *pseudo-langage* des Anthropoïdes.

Je souhaite d'obtenir un résultat aussi heureux dans l'étude d'une question aussi controversée que celle des *affinités des Opisthobranches et des Prosobranches*, en dissociant le terme vague de *torsion* employé, jusqu'à présent, pour caractériser ce qui se passe chez les Gastéropodes.

Ce travail aura du moins un côté original : il contiendra une critique, non seulement des opinions de mes adversaires, mais aussi de celles que j'avais exprimées antérieurement.

1^{er} juillet 1919.

CHAPITRE PREMIER

Sur la nécessité de quelques Définitions préalables.

Les Mollusques subissent dans le cours de leur évolution (développement larvaire et régularisation des jeunes), des phénomènes de croissance qui peuvent modifier plus ou moins, le volume, la forme et la position relative des différents organes.

Ces phénomènes existent, aussi bien, dans les types à symétrie bilatérale que dans les types asymétriques.

Si nous examinons, par exemple, un Céphalopode (fig. 1, n° 2, p. 13), nous constatons que l'anús s'ouvre sur la face ventrale dans le voisinage de la bouche. Chez le Pélécy-pode (fig. 1, n° 1, p. 13), l'anús s'ouvre au contraire sur la face dorsale, aussi loin que possible de la bouche, et il en est de même chez le Gastéropode (fig. 1, n° 4, p. 13).

Ces particularités, ainsi que bien d'autres, ne pouvaient manquer de retenir l'attention des naturalistes qui étudiaient comparativement les Mollusques et ils ont senti la nécessité de les caractériser par des termes appropriés.

Ces mots appropriés, pour permettre une discussion sérieuse, doivent avoir la précision suffisante pour caractériser tous les faits de même ordre, *sans englober des phénomènes d'ordre différent.*

Je crois que, malgré les efforts consciencieux faits par les naturalistes, il n'en est malheureusement pas toujours ainsi

et que les termes, en quelque sorte consacrés par l'usage, ont contribué à perpétuer des confusions fâcheuses en confondant des phénomènes qu'il importe de dissocier.

C'est ainsi que M. PELSENEER (25, p. 113) écrit dans un chapitre intitulé : Torsion, asymétrie et détorsion : « Les Gastéropodes sont caractérisés essentiellement par une Torsion produisant l'asymétrie d'organisation. Cette torsion a été comprise et expliquée de diverses façons et il y a déjà toute une littérature à ce sujet. »

On comprend très bien que les naturalistes *expliquent* de diverses façons la Torsion des Gastéropodes ; mais, pour raisonner sur cette torsion, il faut nécessairement qu'ils la comprennent, *c'est-à-dire qu'ils la définissent*, de la même façon.

M. PELSENEER (25, p. 118) fait un effort louable pour arriver à cette définition précise : « La torsion, d'après lui, chez tous les Gastéropodes, se traduit par un mouvement qui a deux composantes :

« 1^o FLEXION VENTRALE : elle se manifeste par le déplacement progressif de la région anale, de la partie postérieure du corps de l'embryon vers la partie antérieure et par la courbure du tube digestif qui en résulte.

« 2^o La seconde composante est la TORSION PROPREMENT DITE : la partie *postérieure* de l'embryon, distincte de la portion Céphalo-pédieuse, tourne autour de l'axe longitudinal, sa face ventrale passant au côté dorsal par le côté droit (quand on regarde l'embryon par l'extrémité orale, ce mouvement est donc de même sens que celui des aiguilles d'une montre. » (1)

Je fais remarquer, tout d'abord, que ces deux composantes ne sont pas toujours des composantes. Elles peuvent agir isolément, indépendamment l'une de l'autre, chez les Mollusques. La flexion ventrale peut, par exemple, chez les Scapho-

(1) PELSENEER ajoute : « Telle est l'explication mécanique que j'ai donnée de l'asymétrie des Gastéropodes. Parmi les théories émises à ce sujet, c'est la seule qui ait trouvé confirmation de la part de l'embryologie et de la morphologie. »

Je ferai remarquer que ce n'est pas là une explication mécanique (pouvant expliquer l'asymétrie des Gastéropodes), mais une simple constatation de faits mécaniques, en dehors de toute explication,

podes et chez les Céphalopodes, entrer seule en jeu (1), et il en est de même pour la flexion dorsale chez les Pélécy-podes.

Il y a donc nécessité de distinguer leur action chaque fois que l'on parle de torsion chez les Gastéropodes ; car ces deux composantes ne gardent pas, forcément, *à priori*, la même valeur.

Cependant, quelques pages plus loin, PELSENEER (25, p. 121) écrit : « L'idée de la DÉTORSION des Euthyneures que BOUVIER et moi nous avons établie sur des observations d'anatomie comparée, n'a pas été universellement admise, en ce sens qu'elle a été combattue par BOUTAN, dont la manière de voir a trouvé quelque écho chez SMITH. Or les observations embryologiques dont on dispose aujourd'hui sont suffisantes pour établir :

« 1^o Que la généralité des Euthyneures montrent, pendant le développement, une TORSION correspondante à celle des Streptoneures ;

« 2^o Que les embryons des Euthyneures sont, à l'état adulte, moins tordus que leurs embryons ou larves et que la fin du développement dévoile, souvent, cette DÉTORSION. »

Nous voici placés en face d'un nouveau mot : la *détorsion*. Ce terme mérite, de toute évidence, d'être exactement précisé et défini.

Qu'est-ce qu'on doit entendre par *détorsion* ?

Est-ce un phénomène exactement inverse de la torsion, dans lequel les deux composantes, flexion ventrale et torsion proprement dite, entrent en jeu dans l'ordre inverse de la torsion ? Est-ce un phénomène où les deux composantes ont une valeur différente ?

PELSENEER ne nous le dit pas et ne paraît même pas s'être posé la question — qui est pourtant de première importance.

(1) Il en est de même chez les Gastéropodes, au moins chez les Prosobranches, dans des cas tératologiques mis en évidence par Pelseener.

Il est déjà très surprenant, qu'à un moment donné, les forces qui agissaient dans un sens se mettent à agir en sens contraire. Il serait utile de nous dire si ces forces, agissant en sens contraire, conservent la même valeur relative!

L'absence de réponse à cette question doit nous mettre en défiance sur la précision des termes employés.

En revenant sur nos pas, nous constatons en regardant la figure 1, numéro 4 (p. 13) que la *soi-disante flexion ventrale des Gastéropodes* se traduit chez l'adulte par l'apparence d'une flexion dorsale et, reprenant alors la définition de PELSENEER pour la flexion ventrale, nous constatons le vague des termes *partie postérieure du corps*, *partie antérieure*, *courbure du tube digestif*, qui auraient besoin d'être complétés par l'épithète de ventrale ou de dorsale... Car, si le Gastéropode a une *partie antérieure* et *postérieure* du corps, ces parties correspondent à une face *ventrale* et *dorsale* et la courbure du tube digestif peut se faire *dorsalement* ou *ventralement* selon les cas (Céphalopodes, Pélécy-podes).

La même imprécision nous apparaît dans la définition fournie par PELSENEER de la torsion proprement dite : « *La partie postérieure* de l'embryon distincte de la portion Céphalo-pédieuse ... etc. ».

Cette partie postérieure de l'embryon englobe, non seulement la partie moyenne du tube digestif (région œsophagienne), mais aussi la région inférieure (région de l'estomac et de l'intestin).

Or, rien ne nous prouve — *à priori* — que la torsion larvaire porte sur toute l'étendue de la région postérieure de l'embryon et l'idée directrice du travail, dont j'expose les résultats dans les chapitres suivants, est précisément de distinguer les phénomènes qui se passent dans la région œsophagienne du tube digestif (région moyenne du corps), de ceux que l'on constate dans la région stomacale et intestinale (région inférieure du corps ou abdominale).

CHAPITRE II

Définitions principales. — La Flexion ventrale. — La Flexion dorsale. — La Rotation larvaire de la région anale. — La Rotation de la coquille larvaire. — La Torsion proprement dite.

J'ai cru nécessaire de faire les citations précédentes, non par esprit de vaine critique, mais pour montrer l'impérieuse nécessité, avant toute discussion approfondie, de s'entendre, au préalable, sur le sens précis des termes employés.

Ainsi que je le faisais remarquer dans le précédent chapitre, les Mollusques, en général, subissent dans le cours de leur développement des phénomènes de croissance qui peuvent modifier plus ou moins profondément les rapports, le volume et la forme des différents organes, chez l'adulte. Il est donc indispensable de cataloguer avec précision ces phénomènes, avant toute discussion.

C'est ce que je vais essayer de faire ci-dessous :

1^o FLEXION VENTRALE (fig. 1, n^o 2).

« La flexion ventrale se manifeste, dit PELSENEER (25), par le déplacement progressif de la région anale, de la partie postérieure du corps de l'embryon vers la partie antérieure et par la courbure du tube digestif qui en résulte. »

Nous avons dit, pourquoi cette définition, avec les termes de *partie postérieure* et *partie antérieure*, nous paraissait trop vague.

Plaçant le Mollusque la bouche en haut et la face ventrale tournée vers l'observateur, selon la position indiquée par HENRI DE LACAZE DUTHIERS et adoptée, pour raison de clarté, par un grand nombre de naturalistes, je propose la définition suivante :

La flexion ventrale est caractérisée par le déplacement progressif de la région anale de la *partie inférieure et ventrale* du corps de l'embryon vers la *partie supérieure et ventrale*.

Elle se traduit à nos yeux par une courbure *ventrale* de l'intestin, qui peut être schématisée par un V, dont la branche ventrale est formée par le rectum et terminée par l'anus.

La flexion ventrale, ainsi définie, s'applique très bien au cas des Céphalopodes et des Scaphopodes, dans lesquels, l'anus se trouve rapproché de la bouche sur la face ventrale.

Elle ne s'applique plus du tout au cas des Gastéropodes (1), ainsi que le montre la figure 1, n° 4 (page 13).

Chez ces derniers, en effet, sauf dans des cas tératologiques, l'anus chez l'adulte est dorsal ou dorso-latéral.

Je crois, donc, qu'il est nécessaire, pour caractériser ce qui se passe chez les Gastéropodes, de préciser par un terme *bien choisi et bien défini* la particularité qui les distingue à ce point de vue des autres Mollusques. (Voir 3^{me} alinéa du même chapitre).

2^o FLEXION DORSALE (fig. 1, n° 1).

La FLEXION DORSALE est l'inverse de la flexion ventrale, ainsi que son nom l'indique. Elle est donc caractérisée par le déplacement progressif de la région anale de la partie inférieure du corps de l'embryon — non plus ventralement vers la bouche — mais, dans une direction opposée, qui peut, progressivement, ramener la région anale sur la face dorsale.

Elle se traduit, comme la précédente, par une courbure de l'intestin qui peut être schématisée par un V ; mais cette fois,

(1) J'entends par Gastéropodes, les Opisthobranches et les Prosobranches à l'exclusion des Amphineures, qui, d'ailleurs, n'ont pas davantage de flexion ventrale.

FIG. 1.

N° 1. — Flexion dorsale (Pélecypodes). — *I,a*, V dorsal (au-dessous).

N° 2. — Flexion ventrale (Céphalopodes). — *2,b*, V ventral (à côté).

N° 3. — Rotation larvaire de la région anale (Gastéropodes).

N° 4. — Rotation anale.

Lettres communes à toutes les figures :

A, *A'*, *A''*, *A'''*, Anus. — *B*, Bouche. — *Es*, Estomac. — *Fd*, Lobe droit du foie. — *Fg*, Lobe gauche du foie. — *Oe*, OEsophage. — *M.S*, Muscle adducteur supérieur. — *P*, Pied.

Tous les animaux sont représentés de profil et du côté droit.

la branche *dorsale* est formée par le rectum et terminée par l'anus.

La figure 1, n° 1 et n° 2 montre clairement la différence qui existe entre la flexion ventrale et la flexion dorsale.

Ce terme de flexion dorsale s'applique très bien au cas des Pélécy-podes, dans lesquels, l'anus se trouve reporté bien loin de la bouche, sur la ligne médio-dorsale.

Il s'applique, aussi mal que le terme de flexion ventrale, aux Gastéropodes ; quoique, *chez l'adulte*, ainsi que le montre la figure 1, n° 4 (page 13), l'intestin forme schématiquement un V, dont la branche dorsale est le rectum terminé par l'anus, comme chez les Pélécy-podes.

3° ROTATION LARVAIRE DE LA RÉGION ANALE DES GASTÉROPODES (fig. 1, nos 3, 3 bis et 4).

La Rotation larvaire de la région anale est un terme nouveau que je crois nécessaire d'introduire pour remplacer le terme de flexion ventrale que PELSENEER emploie pour les Gastéropodes (1).

D'abord, il ne me paraît pas clairement démontré qu'il y ait une flexion chez les Gastéropodes (2) et ensuite, la définition de la flexion ventrale « *développement progressif de la région anale de la partie postérieure du corps de l'embryon vers la partie antérieure* » malgré le vague des termes employés par PELSENEER, s'applique fort mal à leur cas comparativement à ce qui se passe chez les autres Mollusques.

Quand on a un anus finalement dorsal et une anse intestinale dorsale, comme les Gastéropodes adultes, l'épithète de flexion ventrale ne convient pas.

PELSENEER a beau dire, c'est tout de même la flexion ventrale, parce que simultanément intervient un autre phénomène, *la torsion proprement dite*, qui force l'anus à devenir dorsal et qui masque la flexion ventrale.

(1) Dans l'étude du développement d'*Acmaë Virginia* (BOUTAN 10, p. 258). Je l'avais désignée à tort sous le nom de *flexion ano-pédieuse*.

(2) Voir le chapitre VI de ce mémoire.

Cette affirmative ne peut pas être admise sans examen.

Évidemment, l'anús est dorsal ou tend à devenir dorsal chez tous les Gastéropodes ; mais devient-il dorsal par l'action de la torsion proprement dite (ce que PELSENEER admet à priori) ou bien, devient-il dorsal sous l'influence d'une autre cause indépendante de la première ? (1).

C'est là une question qu'on ne s'était pas encore posée et qui renferme, peut-être, la clef des différences que présentent les Opisthobranches et les Prosobranches.

Dans tous les cas, cette soi-disante flexion ventrale, n'est pas identique chez les Gastéropodes et chez les Mollusques cités plus haut, puisque, dans les Gastéropodes, la région anale se déplace vers la droite et vers le dos sous l'influence de deux forces qui ne sont pas dirigées dans le même sens ; tandis que dans les autres Mollusques, la région anale se déplace sous l'influence d'une force unique et reste sur la ligne médiane.

Cette soi-disante flexion ventrale n'est donc identique, ni comme mécanisme, ni comme résultat, à la flexion ventrale que nous trouvons dans d'autres Mollusques.

Le nom de *flexion ventrale* sans épithète peut créer une confusion ; celui de *flexion ventrale des Gastéropodes* n'est guère admissible, puisque le résultat final n'est jamais, chez les Gastéropodes, une flexion ventrale.

Je propose de lui substituer : *Rotation larvaire de la région anale*, qui précise un fait certain et indiscutable : le déplacement, chez la jeune larve, de la région anale.

Sans rechercher encore la cause qui détermine la rotation, je propose donc de définir la Rotation larvaire de la région anale, qui est un phénomène général chez tous les Gastéropodes (Opisthobranches et Prosobranches), de la façon suivante :

La rotation larvaire de la région anale, consiste dans le

(1) C'est en effet, là, le point capital de mon travail et, dans les chapitres suivants, j'espère démontrer que le déplacement de l'anús s'effectue en relation directe avec la rotation de la coquille larvaire et non, comme conséquence, de la torsion proprement dite, chez la plupart des Opisthobranches.

déplacement vers la droite et vers le dos, de la région anale et, en particulier, de l'anus et de l'intestin en voie de formation.

Le schéma de la figure 1, nos 3 et 3 bis (page 13), indique les positions successives occupées par l'anus au moment où le phénomène s'accomplit. L'anus d'abord ébauché en A''' sur la face ventrale, se déplace vers la droite, en passant par A'', A', A où il arrive sur la ligne médiane dorsale.

4° ROTATION DES POINTS CARACTÉRISTIQUES DE LA COQUILLE LARVAIRE DES GASTÉROPODES.

Ce terme me servira à caractériser un phénomène mis en évidence par GUIART (19) et par PELSENEER (24) dans les stades larvaires de la jeune larve des Gastéropodes.

A un stade très jeune du développement *le point caractéristique dorsal de la petite coquille embryonnaire* (le tortillon) se déplace, exécutant un mouvement de rotation de droite à gauche, dans un plan oblique à l'axe de l'embryon. Cette rotation du point caractéristique paraît liée à un phénomène de croissance dans le même sens, du manteau qui sécrète la coquille (fig. 2).

Elle représente, *comme la rotation larvaire de la région anale, un phénomène général chez tous les Gastéropodes.* Elle est de même sens que cette dernière et paraît favoriser le déplacement de la région anale, elle ne peut, en réalité, en être distinguée que théoriquement.

Il n'y aura pas d'inconvénients à accoupler les deux phénomènes, en les désignant ainsi : *Rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire.*

5° TORSION PROPREMENT DITE.

Une définition précise me paraît particulièrement nécessaire; car, c'est à propos de la torsion larvaire, que je constate surtout une fâcheuse imprécision; *l'englobement, sous un terme commun, de phénomènes différents.*

PELSENEER la définit ainsi : « *La partie postérieure de l'em-*

FIG. 2.

Rotation de la coquille larvaire.

I. Ia, Ib, *Lacuna pallidula*. — 2, 2a, 2b, *Eolis concinna*.

(Figures imitées de PELSENEER).

Lettres communes à toutes les figures :

A, Anus. — C, Coquille. — P, Pied. — P.o, Opercule. — T, Tortillon. — V, Voile. — Ca, Cellules anales. — Es, Estomac. — F.d, Lobe droit du foie.

bryon, distincte de la portion céphalo-pédieuse, tourne autour de l'axe longitudinal, sa face ventrale passant au côté dorsal par le côté droit (quand on regarde l'embryon par l'extrémité orale, ce mouvement est donc du même sens que celui des aiguilles d'une montre) ».

Je me rallie volontiers à cette définition, à condition que nous précisions le terme : *la partie postérieure de l'embryon*.

C'est là, je crois, qu'existe la confusion qui a trompé mes adversaires et qui m'a trompé moi-même, autrefois.

Il y a trois parties dans l'embryon, comme dans l'adulte :

1^o La tête, représentée surtout par le voile chez la larve ;

2^o La région œsophagienne, avec ses léguments et son contenu ;

3^o La région stomacale et intestinale, avec le manteau et la coquille.

Dans la définition de PELSENEER, la partie postérieure de l'embryon représente : la région œsophagienne, plus la région stomacale et intestinale.

Il admet, *à priori*, que ce sont ces deux dernières régions qui se tordent ; cependant, nous sommes en droit de nous demander si la torsion proprement dite ne peut pas se localiser à la *région œsophagienne seule*.

Nous avons défini, précédemment, la rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire. La torsion proprement dite est de même sens ; mais, se confond-elle nécessairement avec les deux premiers phénomènes ?

Il est bien évident, que si *torsion proprement dite* se produit, elle ajoutera son action à la *rotation de la coquille* ; mais si elle ne se produit pas ?..... La rotation de la coquille larvaire ne pourra-t-elle, cependant, s'effectuer et l'an us ne pourra-t-il pas se porter sur la face dorsale, par suite de phénomènes limités à la seule partie inférieure de l'embryon, sans torsion de la partie œsophagienne ?

Il était nécessaire de poser cette question qui, jusqu'ici, n'avait pas fixé l'attention, afin de dissocier *des phénomènes d'ordre différent englobés, à tort, sous un vocable commun*.

Je signale, en effet, deux raisons importantes pour effectuer cette dissociation :

1^o Parce que les effets produits ne sont pas les mêmes. *La torsion proprement dite* provoque la torsion sur lui-même de

FIG. 3.

1. — Larve âgée d'*Amphorina Olivacea* (d'après PELSENEER). Cette larve a subi la rotation larvaire de la coquille et de la région anale sans torsion proprement dite.

2. — La même larve, telle qu'elle devrait se présenter, si elle avait subi la torsion proprement dite, correspondant à la région œsophagienne.

Lettres communes aux deux figures :

C, Coquille. — M, Muscle. — OE, Oesophage. — P, Pied. — V, Voile.
— Fg, Lobe gauche du foie. — Fd, Lobe droit du foie. —
gl.a, Glande anale. — r, Rectum.

l'œsophage et d'une partie du système nerveux (fig: 4, page 21). La rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire produit un déplacement du tortillon et de l'anus, sans torsion nécessaire du tortillon et de la région anale sur eux-mêmes (fig. 3, page 19).

2^o Parce que, la rotation de la région anale et du tortillon

de la coquille larvaire est un phénomène général chez tous les *Gastéropodes*, tandis que la torsion proprement dite (qui porte sur la région œsophagienne de la larve) *n'existe pas toujours*.

On comprend, maintenant, toute l'importance de cette distinction. Quand on englobait les deux phénomènes sous la même rubrique, comme l'un était considéré comme général, avec toute raison d'ailleurs, l'autre passait aussi pour général et quand, chez l'adulte, on ne trouvait plus nulle trace du second, il fallait faire intervenir un phénomène inverse ; d'où l'hypothèse de la détorsion — hypothèse rendue ainsi nécessaire par la simple confusion de deux phénomènes distincts.

Il importe donc de préciser la définition de PELSENEER de la torsion proprement dite en l'énonçant ainsi :

La partie *infra-supérieure* de l'embryon (région moyenne) distincte de la portion céphalo-pédieuse, et *comprenant seulement la région œsophagienne*, tourne autour de l'axe longitudinal, sa face ventrale passant au côté dorsal par le côté droit.

Il serait bon d'ajouter pour que cette définition soit complète que la torsion finale n'est pas forcément de 180°.

Dans un mémoire : « Sur les causes principales de l'asymétrie des Mollusques *Gastéropodes* » (10, p. 283), j'avais distingué de la torsion larvaire ce que j'avais appelé la déviation larvaire en disant :

« Dans la torsion larvaire, *non seulement l'anus, mais la coquille toute entière, subissent une rotation de 180 degrés, et le phénomène a lieu brusquement* ».

« Dans la déviation larvaire, *l'anus seul subit un déplacement, à l'origine de moins de 180 degrés, la coquille garde sa position primitive, et le déplacement a lieu progressivement* ».

« Il y a donc, selon moi, une différence fondamentale dans la marche du développement, entre les formes de *Gastéropodes* Chiastoneures et Orthoneures. »

Je m'étais trompé et je ne tardai pas à rectifier mon erreur.

Dans un autre travail paru un peu plus tard, en 1902 « La détorsion chez les *Gastéropodes* » je reconnaissais que la distinction que j'avais

FIG. 4.

Parmophore Austral (ouvert par la face dorsale et montrant la torsion de l'œsophage très apparente à cause de la présence des poches œsophagiennes, *p.œ.*).

R.C., Région céphalique.

R.OE., Région œsophagienne sur laquelle porte la torsion proprement dite.

R.ab., Région abdominale.

Mus., Grand muscle en fer à cheval.

NOTA. — Le rectum, *r*, a été coupé et tous les viscères enlevés, sauf la branche croisée de la *Streptoneurie*.

établie était trop absolue et que « *dans la déviation larvaire ou torsion incomplète, non seulement le complexe anal, mais aussi le manteau et la coquille subissent une torsion de moins de 180°.* »

Je reconnaissais ainsi, formellement, que *torsion larvaire complète et déviation larvaire ou torsion incomplète*, étaient des phénomènes de même ordre, différant seulement quantitativement et non qualitativement.

Cependant, malgré cette amende honorable, je n'avais pas dû me faire bien comprendre, puisque PELSENEER écrivait en 1911 (25, p. 123), peut-être, dans des termes un peu trop vifs : « Une torsion d'un petit nombre de degrés est tout de même une torsion. Et il serait contraire *d'une part à la logique, d'autre part à l'unité et à la clarté du langage scientifique* de désigner sous le nom de déviation larvaire ce qui correspond à la torsion des Streptoneures. »

Il est parfaitement exact qu'une torsion d'un petit nombre de degré est tout de même une torsion ; j'en demeure d'accord avec le savant Belge, mais il conviendra, à la réflexion, que ce n'est manquer *ni à la logique, ni à la clarté du langage scientifique*, de préciser le degré dans une torsion, ce que je faisais de toute évidence, en opposant torsion larvaire complète à torsion larvaire incomplète (déviation larvaire).

Il y a eu là un simple malentendu et je ne vois pour mon compte, aucun inconvénient à adopter le terme de PELSENEER : *Torsion proprement dite*.

Cependant, cette torsion n'ayant pas nécessairement la même amplitude, il y a lieu, parfois, dans la torsion proprement dite, de distinguer la torsion complète de 180° ou plus et la torsion incomplète de 90° par exemple.

Cette distinction, qui reste un peu arbitraire, n'a d'ailleurs qu'une importance tout à fait secondaire (1).

Je crois qu'il est plus essentiel de dissocier, comme je viens de le faire, le phénomène de la rotation du tortillon de la coquille larvaire (liée intimement à la rotation larvaire du

(1) Elle ne paraît utile que dans des cas spéciaux, tels que celui de PHILINE par exemple, où l'anus tout en devenant dorsal n'arrive jamais chez la larve et chez l'adulte à atteindre la ligne médio-dorsale, quoique la rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire, se produise comme d'habitude.

complexe anal), du phénomène de la torsion larvaire proprement dite.

C'est pour n'avoir pas, moi-même, compris, l'importance de cette distinction, que je n'ai pas, autrefois, caractérisé clairement et exactement la différence qui existe au point de vue du développement entre les Opisthobranches et les Prosobranches.

EN RÉSUMÉ : Dire, avec PELSENEER et les autres auteurs, que la torsion que l'on observe chez *tous* les Gastéropodes (sauf les Amphineures), au moins à l'état larvaire, *est le résultat de la flexion ventrale et de la torsion proprement dite*, me paraît insuffisant et inexact.

Je crois qu'il faut supprimer le terme FLEXION VENTRALE pour les Gastéropodes et le remplacer par : *Rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire*.

Je crois qu'il faut restreindre le sens du terme TORSION PROPREMENT DITE, en l'appliquant seulement à la torsion de la portion moyenne du corps.

Cette modification des termes employés permet de distinguer :

1^o Le cas général pour tous les Gastéropodes (sauf les Amphineures) : la rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire *qui correspond à la torsion de l'embryon, autour de l'axe longitudinal du corps, limitée à la région abdominale* ;

2^o Le cas particulier aux Prosobranches et à certains Opisthobranches : la torsion proprement dite, plus la rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire *qui correspond à la torsion de l'embryon, autour de l'axe longitudinal du corps, étendue à la fois à la région moyenne (œsophagienne) et à la région abdominale*.

CHAPITRE III

**Définitions secondaires. — La Torsion générale.
— La Détorsion. — La Détorsion proprement dite et la Dérotation. — La Régularisation. — L'Enroulement de la coquille.**

1^o TORSION.

Ce terme étant employé, sans épithète, par presque tous les naturalistes, il n'y a pas grand avantage à le changer, quoiqu'il puisse provoquer une confusion avec la *torsion proprement dite* que nous venons de définir plus haut.

Je propose seulement de lui appliquer l'épithète de *générale*, et de dire *Torsion générale* par opposition à *Torsion proprement dite*.

Je crois qu'il faut, d'ailleurs, éviter d'employer ce terme vague et en user le moins souvent possible.

Ce terme serait très dangereux dans la discussion, si on le considérait comme représentant partout la même chose. On doit garder présent à l'esprit qu'il peut correspondre à des états très différents du Mollusque.

Appliqué, par exemple, à un Prosobranché adulte ou à un Opistobranché adulte, il englobe, quelle que soit la théorie explicative, sous un même vocable, des phénomènes que l'on ne peut rapprocher que très artificiellement.

En résumé, le terme de Torsion générale, caractérise, *sans précision*, l'état d'asymétrie habituel du Gastéropode.

2^o DÉTORSION.

J'ai déjà montré dans la première partie de ce chapitre la difficulté de définir exactement ce que les auteurs entendent par ce terme.

Définir la détorsion, comme je l'ai fait pour la flexion dorsale, en disant que c'est l'inverse de la torsion générale, exposerait à des confusions regrettables. La torsion générale, en effet, ainsi que nous l'avons vu plus haut est un terme sans précision, englobant des phénomènes qui peuvent être qualitativement et quantitativement distincts. Ainsi définie, la détorsion ne saurait avoir plus de précision.

En l'absence de toute définition trouvée dans les auteurs, je crois plus logique de décomposer ce terme vague en deux :

1^o LA DÉTORSION PROPREMENT DITE correspondant, en sens inverse, à la torsion proprement dite :

La détorsion proprement dite sera donc le phénomène inverse de la torsion proprement dite. Elle consistera dans un déroulement, autour de l'axe longitudinal, des parties du corps qui ont subi la torsion proprement dite.

2^o LA DÉROTATION ANALE, qui consistera dans le retour de la région anale de la face dorsale vers la face ventrale, de gauche à droite.

La dérotation anale sera donc le contraire du phénomène de la rotation larvaire de la région anale qui s'était effectué vers la droite et vers le dos.

Le terme n'est pas heureux et le vocable est peu harmonieux ; cependant, cela me paraît de peu d'importance.

J'espère, en effet, établir dans ce travail *qu'il n'y a pas de détorsion proprement dite chez les Gastéropodes et qu'il n'y a pas davantage de dérotation anale.*

Ce sont là, des *phénomènes inexistantes*, ainsi que nous le verrons par la suite.

3^o RÉGULARISATION.

Beaucoup de Gastéropodes, ayant subi dans le cours de leur développement des déformations diverses, soit par l'action de

la torsion générale, soit pour toute autre cause, tendent à reprendre à l'état adulte une conformation plus normale, sans subir d'ailleurs une détorsion proprement dite, ou une dérotation anale.

FIG. 5.

Prosobranches en voie de régularisation.

1. Parmophore. — 2. Haliotis. — 3. Stomatia. — 4. Nerita. — 5. Turbo.
6. Trochus.

NOTA. — Tous les animaux représentés, sont vus de dos après enlèvement de la coquille, et l'on peut suivre la marche de la régularisation du muscle coquillier, qui arrive à former des parties symétriques dans Stomatia et Parmophore.

Ce résultat est obtenu, secondairement, par l'agrandissement et le changement de volume d'un certain nombre d'organes qui tendent à rendre à l'animal une forme en apparence symétrique. La figure 5 de la page 26 fournit des exemples typiques de la régularisation. J'ai cherché à y mettre en évidence la régularisation du muscle coquillier.

Tel est le cas, par exemple, des *Haliotis* et des *Parmophores*.

Tous les naturalistes sont, je crois, d'accord pour considérer que cet acheminement secondaire vers la symétrie s'effectue comme nous venons de l'indiquer, au moins dans les cas que je viens de citer, puisque le système nerveux streptoneure reste, même après cette régularisation streptoneure; que l'œsophage reste tordu et que le complexe anal garde sa position dorsale; cela exclut l'intervention, dans ce phénomène, de la détorsion proprement dite et de la dérotation anale.

PELSENEER a parlé de *symétrie extérieure secondaire* (24, page 117) à propos des Hétéropodes; je préfère désigner le phénomène sous le nom, plus général, de *régularisation*, parce que le terme de symétrie extérieure secondaire implique l'idée de *réalisation de la symétrie*, alors qu'il y a simplement tendance à la symétrie comme, par exemple, dans le cas de l'*Haliotis* (fig. 5, n° 2).

Si le terme de régularisation n'était pas adopté, il faudrait, dans tous les cas, substituer à symétrie extérieure secondaire, *tendance à la symétrie extérieure secondaire*; puisqu'il est tout à fait exceptionnel qu'il y ait régularisation complète, c'est-à-dire *symétrie secondaire*.

4° ENROULEMENT DE LA COQUILLE.

L'enroulement de la coquille est un phénomène qu'on doit distinguer de la rotation du tortillon de la coquille larvaire des Gastéropodes.

C'est un phénomène secondaire qui ne se produit que tardivement sur les larves d'un grand nombre de Gastéropodes.

Je ne crois pas qu'il y ait divergence entre les auteurs pour caractériser le phénomène : *La coquille s'accroissant inégalement par place arrive à s'enrouler.*

Il m'importe seulement d'insister sur ce fait : l'enroulement se produit après la rotation larvaire de la coquille et ne se produit pas toujours, tandis que la rotation du point caractéristique (tortillon) de la coquille larvaire est un phénomène général.

Je n'aurai pas occasion d'étudier l'enroulement de la coquille dans ce travail.

CHAPITRE IV

Comparaison de deux formes caractéristiques de Streptoneures et d'Euthyneures : Parmo- phore et Doris.

Tous les naturalistes, même ceux qui interprètent les Euthyneures comme provenant par détorsion d'ancêtres analogues aux Streptoneures, sont d'accord pour reconnaître qu'il existe, entre les deux groupes de Gastéropodes Streptoneures et Euthyneures, des différences considérables et M. PELSENEER (1), par exemple, spécifie que *l'étude comparative de la morphologie des Gastéropodes adultes a conduit à les diviser en deux sous-classes généralement dénommées Streptoneures et Euthyneures.*

Il ajoute un peu plus loin : « *La grande simplicité du classement des Gastéropodes est confirmée dans ses détails par l'embryologie ; celle-ci démontre, en effet, que les Ptéropodes se développent comme des Tectibranches (Euthyneures), dans lesquels leur morphologie à l'état adulte les a fait classer. De même, pour les Hétéropodes (Streptoneures), leur embryologie les rapproche des Tœnioglosses, pour lesquels leur organisation définitive a démontré les affinités.* »

On est donc d'accord, quelque soit d'ailleurs, l'origine des Streptoneures et des Euthyneures pour considérer qu'il y a dans les Gastéropodes *deux types d'organisation* bien tranchés,

(1) Recherches sur l'embryologie des Gastéropodes, p. 135.

d'une part les Streptoneures, d'autre part les Euthyneures (1). Tous ceux qui ont poussé un peu loin leurs investigations sur le groupe des Mollusques sont maintenant de cet avis.

Je crois nécessaire de comparer dans ce chapitre quelques formes caractéristiques de Streptoneures et d'Euthyneures, pour mettre en lumière certains points, qui ne me paraissent pas avoir été suffisamment éclairés.

Au lieu de comparer des types de Streptoneures et d'Euthyneures présentant le plus de caractères communs, ainsi qu'on a l'habitude de le faire, je prendrai, tout d'abord, des formes aussi éloignées que possible et tout à fait caractérisées comme Streptoneures ou Euthyneures.

Je décrirai, sommairement, le Parmophore comme type de Streptoneure aspidobranché et la Doris, comme exemple d'Euthyneure nudibranché.

Les figures, insérées dans le texte, préciseront les faits, sur lesquels, je désire appeler l'attention.

A. — DESCRIPTION DU PARMOPHORE (2).

Le Parmophore est, malheureusement, un animal exotique; mais il est, cependant, bien connu des naturalistes.

Je l'ai recueilli en abondance dans la baie de Port-Jackson, en Australie, et je l'ai retrouvé ensuite dans le canal de Suez, où j'ai pu l'étudier à l'état larvaire et à l'état adulte.

(1) A mon avis, les deux types d'organisation seraient mieux définis et avec plus de précision, en disant : formes Opisthobranches et leurs dérivés, d'une part, et de l'autre, formes Prosobranches, puisque, selon moi, quelques Streptoneures dérivent des Euthyneures.

(2) MONFORT a créé le genre Parmophore et le décrit le premier sous le nom de Pavois (scutus).

DE BLAINVILLE, qui en fit la première étude anatomique, le nomma Parmophore et, malgré l'absence de trous et de fentes, constata ses rapports avec les Fissurelles et les Emarginules.

Je dois également signaler parmi les travaux anciens publiés sur ces animaux le mémoire de QUOY, GAYMARD et BOIS-DUVAL, dans le voyage de l'ASTROLABE.

Dans un mémoire intitulé « Recherches sur l'Anatomie et le développement de la Fissurelle » (6) j'ai décrit rapidement le système nerveux du Parmophore austral.

Dans son important mémoire sur le système nerveux « Morphologie générale et

FIG. 6.

Parmophore austral, dessiné sur des échantillons vivants provenant de Suez.

N° 1. — *Parmophore*, vue dorsale.

N° 2. — *Parmophore*, vue ventrale.

B, Bouche. — *Br*, Branchie. — *C*, Coquille. —
Col, Collerette ou manteau inférieur. —
M, Manteau. — *P*, Pied. — *T*, Tentacule.

Ce Gastéropode, dont les beaux échantillons peuvent atteindre jusqu'à dix centimètres de longueur, vit à faible profondeur sous les pierres, où, il rampe et cherche sa nourriture à la façon des Fissurelles et des Haliotis.

Il offre, d'ailleurs, une parenté remarquable avec ces formes zoologiques, malgré les différences d'aspect. Il semble constituer la forme la mieux régularisée de la série des Aspidobranches. C'est ce qui m'a amené à le prendre comme type (fig. 6, p. 31).

Le manteau, *M*, fortement pigmenté à l'air en velours noir. Il est très extensible et, sur l'animal vivant, il recouvre souvent, toute la surface extérieure de la coquille, *C*.

En renversant l'animal sur la face ventrale (fig. 6, p. 31), on aperçoit la large solé pédieuse, *P*, surmontée, à la partie antérieure, par le muffle bordé d'une lèvre circulaire.

Cette lèvre en fer à cheval présente un large sillon dans la portion qui regarde le pied. Au milieu s'ouvre la bouche, *B*, par où la radula peut faire une légère saillie à l'extérieur.

De chaque côté de la lèvre, se dressent les tentacules, *T*, longs et très extensibles dans l'espèce considérée. Ces tentacules, qui portent les yeux faiblement pédiculés, atteignent le quart de la longueur totale de l'animal.

Entre le manteau et le pied, on distingue en écartant la frange du manteau avec des pinces (fig. 6, n° 2), une rangée de petits tentacules blanchâtres, *Col*, qui s'étendent sur toute la longueur des flancs; c'est la collerette ou manteau inférieur, homologue à la collerette de l'Haliotis ou de la Fissurelle.

Au-dessus de le tête, s'ouvre une large cavité qui occupe

classification des Gastéropodes Prorobranche » (14) M. E. L. BOUVIER a complété la description du système nerveux du Parmophore, en relevant une omission commise par moi au sujet de la commissure sous-œsophagienne.

M. PELSENEER, dans son mémoire (23) sur les Epipodiures des Mollusques, a également dit quelques mots sur le Parmophore.

Enfin, à propos d'une discussion qui s'était élevée au sujet de la masse nerveuse ventrale des Fissurellidés et de sa signification morphologique, j'ai publié en 1890 un travail sur le système nerveux du Parmophore dans ses rapports avec le manteau, la collerette (manteau inférieur et le pied).

toute la portion antéro-dorsale de l'animal; c'est la chambre branchiale, *Br* (fig. 6 et fig. 7).

Dans l'intérieur de cette chambre, en écartant les deux

FIG. 7.

Parmophore dont la cavité palléale a été ouverte après l'enlèvement de la coquille.

Le plafond de la cavité palléale *L.p.*, a été rejeté sur le côté droit. Il porte, à sa face interne, les branchies avec le rectum *R.*, coupé en *r'* au niveau du péricarde, *Peri.*

A., Anus. — *Br.*, Branchies. — *C.P.*, Plancher de la cavité palléale. — *L.p.*, Plafond de la cavité palléale. — *M.T.*, Manteau. — *Mu.*, Muscle en fer à cheval. — *M.V.*, Masse viscérale. — *P.*, Pied. — *Peri.*, péricarde. — *R.*, Rectum.

lobes supérieurs du manteau, on distingue sur la ligne médiane, l'anus. *L'orifice terminal du tube digestif se trouve donc reporté immédiatement au-dessus de la tête et le rectum suit le plafond de la cavité dans toute son étendue* (fig. 7, *R.*).

Les branchies, au nombre de deux (fig. 7, *Br.*), s'étendent

dans toute la longueur de la cavité branchiale, qu'elles remplissent en grande partie.

Les orifices génitaux et urinaires sont situés, à la base de l'organe branchial, de chaque côté du tube digestif.

La cavité branchiale n'ayant qu'un seul orifice, l'orifice

FIG. 8.

N° 1. — **Parmophore ouvert sur le côté gauche**, la portion dorsale des léguments rejetée sur le côté droit.

N° 2. — Une poche œsophagienne du Parmophore ouverte pour montrer ses rapports avec l'œsophage.

Lettres communes : *Br*, Branchies. — *C*, Collerette ou manteau inférieur. — *Es*, Estomac. — *M.g*, Masse génitale. — *OE*, OEsophage. — *P*, Pied. — *OE.p.*, Poche œsophagienne. — *Po*, Poche œsophagienne. — *T*, Tentacule.

antérieur, l'eau, contrairement à ce qui a lieu chez l'*Haliotis* et la *Fissurelle*, entre et sort par cette unique ouverture.

Le renouvellement du liquide est assuré par les contractions rythmiques des lobes du manteau, qui agrandissent et rapetissent la cavité de la chambre branchiale.

La forme de la coquille est très caractéristique chez l'adulte. Aplatie en forme de bouclier, elle est légèrement échancrée à la partie antérieure. Cette échancrure est homologue : à la

rangée de trous de la coquille de l'Haliotis, à la fente de la coquille de l'Emarginule et au trou apical de la coquille de la Fissurelle.

La coquille est lisse et nacrée; on y remarque une large impression musculaire en forme d'U très allongé. Ce muscle a été figuré, fig. 5, n° 1 et fig. 7, *Mu*. La face supérieure est striée par des zones d'accroissement, et porte, chez l'adulte, une petite proéminence peu développée, située sur la ligne médiane, au tiers postérieur de la coquille.

L'étude des stades larvaires du Parmophore prouve que cette éminence représente l'ancien tortillon de la coquille primitive, coquille nautiloïde chez le jeune comme chez les Gastéropodes normaux.

Coquille, manteau, tête et pied (c'est-à-dire l'ensemble des organes extérieurs) paraissent tout à fait symétriques chez l'adulte, par suite d'un phénomène secondaire de régularisation.

Cette symétrie de l'animal n'est qu'apparente, ainsi que va nous le montrer l'organisation interne et, en particulier, l'appareil digestif.

Celui-ci représente avec le système nerveux l'un des points les plus importants de cette description anatomique, étant donné le but particulier que je me propose.

Le tube digestif (fig. 4 et 12, n° 3) est formé par la bouche, le bulbe radulaire, l'œsophage muni d'une seule paire de grandes poches latérales (fig. 8, *œ p. p.* 34), un estomac volumineux, un intestin qui se poursuit par le rectum, *R*, et se termine par l'anus dorsal et médian, *A*, qui vient s'ouvrir au sommet de la cavité palléale (*Lp*, fig. 7).

Je ne décrirai pas en détail ces différentes parties; leur disposition est sensiblement la même que dans la Fissurelle que j'ai étudiée minutieusement à ce point de vue (7). Cela m'exposerait à des redites sans intérêt pour le sujet.

J'insiste seulement sur les particularités suivantes qui me paraissent capitales :

1^o La bouche et le bulbe radulaire sont parfaitement symétriques ;

2^o L'œsophage est nettement tordu sur lui-même (fig. 4 et 12, n^o 3), ainsi que l'indique la position relative des poches œsophagiennes : La poche droite se trouvant originairement latérale, comme la poche gauche, est reportée sur la face dorsale du côté gauche ; tandis que la poche gauche est placée ventralement sur l'œsophage, ce qui nous indique le sens de l'enroulement vers la droite et dorsalement.

Cette torsion de l'œsophage est encore indiquée par les filets du stomato-gastrique, qui sont disposés en spirale autour du cylindre œsophagien ;

3^o L'estomac volumineux s'abouche avec l'œsophage dans sa partie inférieure et *ventrale* et avec l'intestin dans sa portion supérieure et *dorsale*, *Es* (fig. 4 et 8) ;

4^o Malgré ses circonvolutions, l'intestin est tout entier dorsal et peut se schématiser par un V dont la branche libre dorsale se termine par l'anus (fig. 12, n^o 3, p. 43).

En somme, l'appareil digestif peut se diviser en trois régions :

a, Une région buccale et pédieuse symétrique, *RC* (fig. 4).

b, Une région œsophagienne tordue sur elle-même, *Ræ*.

c, Une région stomacale et intestinale pliée sur elle-même, mais non tordue, *R. ab*.

J'ai décrit anciennement le système nerveux du Parmophore (6). Dans son beau travail sur le système nerveux des Prosobranches (12), BOUVIER a complété plusieurs points de ma description trop sommaire et il a prévu que l'étude plus approfondie du système nerveux du Parmophore « serait d'un grand intérêt pour régler la question de l'épipodium » (1). C'est, en effet, en poursuivant l'examen de ce système nerveux, que j'ai pu montrer que l'épipodium du Parmophore ou manteau inférieur, était innervé par des nerfs partant de la

(1) BOUVIER, Système nerveux des Prosobranches, p. 27.

masse nerveuse ventrale et que ces nerfs se prolongeaient dans les lobes supérieurs du manteau.

FIG. 9.

Ensemble du système nerveux de l'Haliotis vu par la face dorsale.

1. *G. Céph.*, Ganglions céphaliques et stomatogastriques.
2. *G. P. pall.*, Ganglions pédieux et palléaux.
3. *G. Œ.*, Ganglions sus-intestinal, sous-intestinal et génital.

En réalité, sauf sur quelques points intéressants, mais secondaires pour le sujet qui nous occupe, le système nerveux du Parmophore reproduit les grands traits du système

nerveux des Aspidobranches (fig. 9, p. 37), c'est-à-dire un système nerveux streptoneure.

C'est sur le caractère streptoneure, et sur la présence de la commissure viscérale croisée que je désire insister.

De même que nous l'avons fait pour l'intestin, nous pouvons diviser le système nerveux en trois parties :

1^o Ganglions situés dans la tête (ganglions cérébroïdes) (1 *G. cep.*, fig. 9);

2^o Ganglions situés sur le pied et intimement accolés à lui (ganglions pédieux et ganglions palléaux) (2 *G. P. pall.*, fig. 9);

3^o Ganglions situés dans la région œsophagienne du corps (ganglions sus-intestinal, sous-intestinal et génital, fig. 9, 3 *G. œ.*).

Tous les ganglions situés dans la tête et sur le pied sont *normalement* disposés; connectifs, commissures et ganglions sont symétriques par rapport au plan sagittal.

Tous les ganglions situés dans la région œsophagienne sont *anormalement* placés et la commissure qui les réunit est tordue en 8 de chiffre (fig. 4 et fig. 9).

L'étude des autres appareils du Parmophore est moins intéressante pour le sujet qui nous occupe. Ils apparaissent beaucoup plus tardivement.

Il est, cependant, intéressant de noter : La présence de deux branchies symétriquement placés dans la cavité palléale et *prosobranches*; la présence d'un cœur à deux oreillettes, dont le ventricule est traversé par le rectum et encadré par deux reins inégaux en volume; enfin, la présence, entre la branchie droite et le rectum, de l'orifice de la glande, soit mâle, soit femelle.

Ce dispositif général peut, je crois, se résumer ainsi :

Le complexe anal (rectum et orifice, branchies, orifices rénaux et génitaux) est dorsal, disposé à peu près symétriquement par rapport au plan sagittal et — c'est là le caractère sur lequel j'insiste particulièrement — *tous les orifices sont dirigés vers le haut du corps.*

J'ai décrit succinctement le développement du Parmophore

(8) que j'avais étudié à Suez. Ce développement rappelle, tout à fait, dans les premières phases larvaires, le développement de la Fissurelle (7) et de l'Haliotis (10). C'est un développement de Prosobranch, suivi de régularisation.

FIG. 10.

Doris Tuberculata (d'après le règne animal de Cuvier).

N° 1: — Doris vue de dos.

N° 2. — Doris vue par la face ventrale.

N° 3. — Complexe anal et branchial. — A, Anus. — R, Orifice du rein.

B. — DESCRIPTION DE LA DORIS.

Doris Tuberculata (Cuvier), *Archidoris Tuberculata* (Bergh), est une espèce qu'on trouve communément à marée basse sur toutes nos côtes.

A condition de la rechercher au printemps, en mars et en avril, on la trouve, abritée sous les pierres, particulièrement abondante dans les prairies de Zostères et dans les flaques sableuses des herbiers.

Le régime de l'animal paraît mixte. HECHT dans son important travail (20, p. 85) donne un curieux renseignement à ce sujet :

« On sait, dit-il, que les Éponges servent assez rarement d'aliments à d'autres animaux. *Doris Tuberculata*. et *Doris Johnstoni* font volontiers leur nourriture d'une Éponge jaunâtre, *Halichondria panicea* (Johnston). »

J'extraits de la table dichotomique des Nudibranches de ROSCOFF, les caractères très bien résumés par HECHT (20, p. 17), de l'espèce en question : *branchies peu nombreuses en formes de feuilles déchiquetées, disposées en rosette autour de l'anus dans le plan médian et du côté du dos. — Bords latéraux du dos sans prolongements. — Téguments dorsaux élargis en une sorte de manteau formant bouclier. — Corps peu élevé à contours arrondis. — Couleurs vives, jaune ou orangé avec taches violettes ou brunes.*

Après cette présentation générale, reprenons plus en détail les caractères de la *Doris Tuberculée* que nous voulons opposer au *Parmophore austral*.

Au point de vue extérieur, la forme un peu plus élargie, ne diffère pas beaucoup de celle du *Parmophore*, mais si nous retrouvons la grande sole pédicuse et le muffle proéminent de ce dernier, il n'est plus question, ici, de collerette ou manteau inférieur ni d'une cavité palléale antérieure contenant les branchies et le complexe anal (fig. 10).

Ce qui représente les branchies et le complexe anal (anus et rein, moins le canal et l'orifice génital) se trouve; sans protection, librement en contact avec l'eau, vers le tiers inférieur du corps, sur la ligne médio-dorsale (fig. 10, n° 1. et n° 3).

L'animal est parfaitement symétrique extérieurement; mais le manteau proprement dit a disparu, pour faire place à une sorte de carapace ou de *bouclier dorsal* qui ne présente plus

du tout les caractères typiques du manteau du Parmophore.

Cette sorte de bouclier dorsal (N. fig. 10, n° 1) hérissé de papilles ou de verrues est dur et coriace et sa charpente est endurcie par des spicules (fig. 11).

Il ne protège plus la tête, en restant distinct de la région céphalique, comme chez le Parmophore; *il se confond, en avant, avec la portion dorsale de la tête, sans qu'on puisse*

FIG. 11.

Spicules de *Doris Pilosa* formant la charpente du Notœum,
vus par la face dorsale.

(Imité de Alder et Hancock.)

établir de limites précises entre la région céphalique et la région palléale proprement dite.

Sa région supérieure paraît céphalique, puisqu'on lui voit donner naissance aux rhinophores rétractiles et perfoliés, qui représentent, de toute évidence, une paire de tentacules.

Sa région inférieure, qui supporte les branchies et où s'ouvre l'anous, offre au niveau de ces organes une membrane plus souple et plus délicate qui correspond, certainement, à une portion palléale. Là, le manteau, rudimentaire il est vrai, offre la structure habituelle.

Le bouclier céphalique de *Doris*, qu'on désigne sous le nom

de *Notœum*, est regardé par quelques auteurs comme une formation mixte.

PELSENEER (24, p. 40) ne paraît pas de cet avis et semble le considérer comme équivalent au manteau des Prosobranches. « Chez plusieurs Gastéropodes nus, dit l'auteur, à l'état adulte, il se développe dans le tissu conjonctif du *manteau* des spicules calcaires assez volumineux « Pleurobranches, Nudi-branches (Doridiens.). »

Pour FISCHER (18, p. 518) le nom de manteau est morphologiquement et anatomiquement impropre, et le *notœum* représente probablement « A la fois, les lobes épipodieux des *Elysia* ou des *Aphysia* soudés sur la ligne médiane et percés par les orifices respiratoire et anal et le disque céphalique des *Philine*. »

Le *Notœum* serait ainsi d'origine : céphalique, pédieuse et palléale.....

Cela me paraît beaucoup... et je crois que le *Notœum* est seulement d'origine céphalique et palléale.

S'il était, également, d'origine pédieuse, il devrait y avoir des nerfs partant des ganglions pédieux qui viendraient s'y ramifier, alors qu'il n'en est rien.

En résumé, malgré les grosses différences avec le *Parmophore* causées par la présence du *Notœum* : pied, muffle, *notœum*, sont exactement symétriques par rapport au plan sagittal (fig. 10).

Étudions maintenant l'organisation interne de *Doris Tuberculata*.

Comme dans le *Parmophore*, c'est surtout l'étude du tube digestif et du système nerveux qui va nous préoccuper, conformément au plan que je me suis tracé.

Le tube digestif de *Doris* comprend, essentiellement, les mêmes parties que dans le *Parmophore* : bouche, bulbe radulaire, œsophage, estomac et intestin qui se poursuit par le rectum dorsal et médian (fig. 12, nos 1 et 2).

Ce dernier vient s'ouvrir à la surface du *Notœum*, dans

- A*, Anus. — *Al*, Anus larvaire ou place de cet anus chez l'adulte. — *Br*, Bulbe radulaire. — *Es*, Estomac. — *Fg*, *Fd*, Lobes gauche et droit du foie. — *OE*, OEsophage. — *Or.h*, Orifice hépaphique. — *R*, Rectum.

une cavité palléale rudimentaire, simple cupule, à ciel ouvert.

Pas plus que chez le Parmophore, je ne décrirai en détail ces différentes parties, qui ont été étudiées minutieusement depuis longtemps.

J'insiste seulement sur les points suivants :

1^o La bouche et le bulbe radulaire sont parfaitement symétriques ;

2^o L'œsophage, qui ne présente pas de poches œsophagiennes, se dilate en un jabot volumineux. Cet œsophage, quoique ses différentes parties soient déviées sur la gauche et tassées les unes sur les autres par suite de leur grand développement, *ne présente aucune trace de torsion sur lui-même*. Je n'ai pu suivre le trajet des nerfs du stomato-gastrique avec une netteté suffisante sur *Doris Tuberculata*, on les distingue, cependant, suffisamment par place, pour se rendre compte de leur disposition rectiligne si bien accusée chez *Philine* que l'on avait accusée d'avoir un œsophage tordu ;

3^o L'estomac volumineux s'abouche avec l'œsophage dans sa partie inférieure et ventrale et avec l'intestin dans sa portion supérieure et dorsale (fig. 12, n^o 5).

Cet intestin relativement court présente une particularité fort importante à mes yeux et sur laquelle HECHT (20, p. 133) a déjà appelé l'attention :

« Je n'insisterai, dit-il, que sur un point très important du tube digestif des Nudibranches, la présence d'un volumineux repli ou bourrelet qui fait saillie dans la cavité de l'intestin... L'existence de ce repli a déjà été signalé très brièvement par BERGH et par PELSENEER chez plusieurs Nudibranches. »

L'intestin est tout entier placé dorsalement par rapport à l'estomac. Par suite de sa brièveté et de la position de l'anus, on ne peut plus le schématiser comme un V droit mais plutôt par un V renversé (fig. 12, n^o 1 et n^o 5, p. 43).

En somme, si nous divisons l'appareil digestif, comme chez le Parmophore, nous trouvons :

a, Une région buccale et pédieuse symétrique.

b, Une région œsophagienne non tordue sur elle-même.

c, Une région stomacale et intestinale pliée sur elle-même mais non tordue (1).

Le système nerveux (fig. 13) présente une forme très spéciale chez Doris, forme spéciale propre à tous les Nudi-branches et qui a été étudiée avec grand soin par beaucoup d'auteurs et, en particulier, par HENRI DE LACAZE-DUTHIERS (21).

FIG. 13.

Système nerveux de Doris (*Archidoris Tuberculata*)
vu par la face dorsale (d'après GUIART).

G, Ganglions cérébroïdes. — P, Ganglions pédiéux. — Pv, Ganglions pleuro-viscéraux fusionnés. — P', Commissure pédiéuse. — V', Commissure palléo-viscérale. — gb, Nerf genito-branchial. — M, M, M, Nerfs palléaux.

On y retrouve les centres caractéristiques des Gastéropodes, tassés et en partie fusionnés autour de la partie supérieure du tube digestif.

La figure 13, que j'emprunte au beau travail de GUIART sur les Gastéropodes Opisthobranches (19), suffit à en montrer les caractéristiques sans longue description. Ainsi qu'on le voit

(1) Nous étudierons plus particulièrement cette question dans un chapitre spécial.

dans cette figure, *tous les centres nerveux sont réunis au-dessus du tube digestif* :

Les centres cérébroïdes accolés, sont unis directement, d'une part, aux ganglions pédieux et, d'autre part, aux ganglions pleuraux-viscéraux.

Lorsque PELSENEER écrit **24**, p. 46) : « Le système nerveux des Gastéropodes présente les mêmes centres que chez les autres Mollusques » j'en demeure d'accord avec lui ; mais lorsqu'il ajoute : « *la disposition des centres y est toujours caractérisée par l'asymétrie spéciale aux centres viscéraux* ou aux nerfs qui en sortent, asymétrie résultant de celle des organes viscéraux » je n'ai qu'à renvoyer à la figure 13.

On constatera ainsi que c'est aller trop loin que de dire que la disposition des centres est caractérisée, chez Doris, par l'asymétrie spéciale aux centres viscéraux

En résumé, contrairement à ce que nous avons trouvé chez le Parmophore, nous constatons : que *tous les ganglions du système nerveux sont situés dans la tête du côté dorsal et qu'il n'y a pas de ganglions dans la région œsophagienne*, par conséquent pas de ganglions placés d'une façon anormale et pas de commissure tordue en 8 de chiffre.

L'étude des autres appareils de *Doris Tuberculata* est moins intéressante pour l'objet qui nous occupe. Comme chez le Parmophore, ils apparaissent plus tardivement.

Il est, cependant, nécessaire de noter la présence des branchies en forme de feuilles déchiquetées, placées en cercle autour de l'anus, dans une cavité palléale à ciel ouvert et correspondant à un cœur franchement Opistobranché.

Il est, aussi, intéressant de signaler la disposition du rein, très éloigné comme type de celui du Parmophore et se rapprochant, comme l'ont déjà signalé Adler et Hanckok, ainsi que Rémy Perrier (**27**), du rein des Chitons.

« L'axe de la glande rénale, dit Hecht (**20**, p. 104) est constitué chez *Doris Tuberculata* par un long tube qui s'étend depuis le bord postérieur du péricarde, jusque et souvent au

delà, de l'extrémité antérieure du foie. Il se dilate en une vaste chambre urinaire, réservoir commun des produits excrétés par les lobes de la glande. Cette chambre communique, on le sait depuis longtemps, avec le péricarde, par un canal réno-péricardique, et avec l'extérieur par un canal excréteur qui débouche au voisinage de l'anus, jusqu'au centre de la rosette branchiale. » (R, fig. 10, n° 3.)

« Les lobes de la glande sont répartis sur toute la longueur du canal collecteur médian et s'y abouchent à plein canal. On en compte cinq principaux, trois à droite relativement courts, deux à gauche de beaucoup les plus étendus, enfin, un grand nombre de petits. Ces lobes, ceux de gauche surtout, se subdivisent à leur tour en d'autres plus petits et arrivent à couvrir de grandes étendues. »

En somme, le rein est unique chez Doris; mais, son canal médian, qui se déverse au milieu de la rosette branchiale, nous indique un organe sensiblement symétrique par rapport au plan sagittal.

Les organes génitaux sont formés par la glande hermaphrodite :

Leurs orifices, mâle et femelle, ont perdu tout rapport avec le complexe anal proprement dit. Ils sont situés sur le côté du corps; le plus antérieur, correspondant au pénis.

Le dispositif général peut, je crois, se résumer ainsi au point de vue qui nous occupe :

Le complexe anal de Doris (rectum et orifice, branchie et orifice rénal) est *dorsal* comme chez le Parmophore, *mais il est placé très bas sur cette face dorsale et tous les orifices sont dirigés vers le bas*, à l'inverse de ce que nous avons constaté chez le Parmophore.

Les formes larvaires qui ont été étudiées avec soin par plusieurs auteurs, parmi lesquels, je citerai GUIART (19) et PELSENEER (25) nous montrent les embryons avec une coquille nautiloïde que nous ne retrouvons pas chez l'adulte, mais qui offre, dans les stades jeunes, la même physionomie générale que celle des larves du Parmophore.

CHAPITRE V

Comparaison de Parmophore Adulte et de Doris Adulte.

J'ai fait un assez long examen du type Parmophore et Doris; en mettant en lumière leurs particularités anatomiques, non pour faire œuvre originale, mais parce que ces particularités, décrites dans un grand nombre de mémoires, devaient être, en quelque sorte condensées, pour le but que je me propose.

Lorsqu'on compare un Parmophore et une Doris, malgré les différences si frappantes de leur organisation et quoique l'on ait la sensation que l'on se trouve en présence de types éloignés l'un de l'autre, on sent que l'on a bien à faire à deux Gastéropodes.

L'impression est la même qu'en face d'un Aigle ou d'un Apteryx. L'un et l'autre sont certainement des Oiseaux, quoique l'on constate la nécessité de les mettre dans des groupes différents, les Ratites et les Carinates, ainsi que l'a fait Huxley, qui a mis en évidence le caractère précis qui permet de les séparer nettement.

Remarquons, tout d'abord, que le type Parmophore et le type Doris sont tous les deux, symétriques à l'état adulte, du moins, si l'on considère *seulement* l'extérieur de l'animal : le manteau, le pied et la bouche sont rigoureusement symétriques par rapport au plan médian sagittal. L'orifice anal, reporté très haut, il est vrai, chez le Parmophore et très bas chez la Doris, se trouve exactement sur la ligne médiane dor-

sale qui divise les branchies (très différentes dans les deux types) en parties symétriques.

D'autre part, le développement nous apprend que l'orifice anal était primitivement ventral chez tous les deux.

Cet ensemble de caractères communs permet, déjà, de les différencier parmi les autres Mollusques sans symétrie extérieure.

La disposition des organes internes nous montre, au contraire, deux fortes différences dans la partie infra-supérieure ou moyenne du corps :

L'appareil digestif, que nous considérons dans les deux types vu par sa face dorsale comme dans la figure 12, n° 3 et n° 5, est *fortement tordu sur lui-même*, dans sa portion œsophagienne, chez le Parmophore et ne présente *aucune trace de cette déformation* chez Doris, ou tout au plus une légère déviation sur la gauche (simple déplacement sans enroulement).

Cette première différence ne porte que sur la région œsophagienne et ne s'étend pas à la région abdominale, comme le montre la figure 12, n° 2 et n° 5. Il en est de même pour la seconde particularité :

Le système nerveux est streptoneure chez le Parmophore et présente, par conséquent, *une commissure croisée en 8 de chiffre* (fig. 4, page 21).

Le système nerveux est euthyneure chez la Doris, et offre le type *notoneure*, fig. 13. Il n'a donc *aucune commissure croisée et pas de ganglions dans la région œsophagienne*.

L'appareil circulatoire, a comme caractère d'être du type Prosobranch dans le Parmophore, Opistobranch dans Doris, c'est-à-dire, qu'il a une situation inverse dans les deux animaux, au point de vue de la position du cœur.

Le rein, qui forme dans les deux cas, un organe *à peu près* symétrique, est formé de deux poches distinctes chez Parmophore, d'une seule poche chez Doris et ses canaux évacuateurs sont dirigés en haut (du côté de la tête) chez Parmophore, dans une direction exactement inverse chez Doris.

Enfin, les organes génitaux offrent le type unisexe, chez Parmophore et le type hermaphrodite, chez Doris.

Maintenant que nous avons résumé, comparativement, les caractères Parmophore et Doris, voyons ce qu'en pensent les auteurs.

« Les Euthyneures, dit BOUVIER, ont été d'abord Streptoneure et l'Euthyneurie qui les caractérise est le résultat d'un déplacement de gauche à droite. Étant Prosobranches, les ancêtres des Euthyneures ont été caractérisés par un déplacement de 180° de l'appareil branchio-anal; chez leurs descendants, un mouvement s'est produit en sens inverse ramenant la branchie et l'anus à droite et détruisant en même temps la torsion en 8 de chiffre du système nerveux. »

« Tous ceux, dit PELSENEER (25, p. 135), qui ont poursuivi sur l'ensemble du groupe des investigations prolongées et détaillées, ont interprété les Euthyneures comme provenant par détorsion d'ancêtres analogues aux Streptoneures. »

« L'embryologie des Gastéropodes ne fait que confirmer ces déductions : *Elle révèle chez les Euthyneures une flexion et une torsion de même nature que celle des Streptoneures.* D'autre part, elle montre à la fin de la vie embryonnaire ou au commencement de la vie larvaire *une torsion plus grande qu'à l'état adulte* (1)..... On peut donc conclure que dans la classe monophylétique des Gastéropodes, *les Euthyneures sont moins tordus que les autres parce qu'ils ont été détordus.* »

Ainsi, Doris étant incontestablement un Euthyneure a subi, selon les auteurs que nous venons de citer (lui ou ses ancêtres), une torsion, c'est-à-dire, d'après Pelseeneer, une flexion ventrale, plus une torsion proprement dite, à l'état larvaire.

(1) Les points de suspensions correspondent à cette phrase : « Enfin, elle fait voir que par tous leurs caractères embryologiques les Euthyneures sont plus spécialisés que les Streptoneures archaïques qui représentent dans la nature actuelle, la souche commune de tous les Gastéropodes ». Il y a là, un argument que je me réserve de discuter dans un des chapitres suivants.

Puis, il a subi une détorsion, c'est-à-dire, un phénomène assez mal défini par les auteurs, mais que nous pouvons interpréter comme une dérotation et une détorsion proprement dite.

Admettons-le pour un instant :

Doris, avec son œsophage sans trace d'enroulement, son système nerveux notoneure, son appareil circulatoire, branchial et rénal symétrique, a dû subir une sérieuse détorsion et sa larve a dû montrer « *à la fin de la vie embryonnaire ou au commencement de la vie larvaire* » une torsion plus grande qu'à l'état adulte.

Cependant, l'anüs (et le complexe anal tout entier, branchie, rein, appareil central circulatoire) est à l'état adulte, non seulement dorsal, mais situés sur la ligne médiane-dorsale, ce qui, d'après les auteurs, *correspond à une torsion proprement dite* de 180°.

La larve à aucun stade nous montre-t-elle une torsion proprement dite du complexe anal supérieure à 180° ?

Non. Les figures de PELSENEER sont trop caractéristiques pour que je ne les reproduise pas ici (fig. 14, page 52).

Il est vrai que l'anüs chez l'adulte est situé plus bas que chez la larve sur la ligne médio-dorsale (fig. 10 et 12); mais, il pourrait être situé encore plus bas, du moment qu'il reste sur la ligne médiane, on ne peut interpréter ce phénomène comme une détorsion.

Ainsi, tandis que d'après les auteurs, Doris montrerait que tous ses organes ont subi une détorsion complète, nous constatons, cependant, que le complexe anal n'a subi qu'un simple abaissement sur la ligne médio-dorsale.

Devant cette constatation, on sent qu'il y a quelque chose qui ne va pas dans l'interprétation des auteurs.

Quel est, en effet, l'argument invoqué pour prétendre que les organes se sont tordus de 180° ?

On prend par argument principal *le déplacement de 180° de l'appareil branchio-anal*. Si l'anüs reste dans une même position, il ne peut pas, logiquement, y avoir détorsion.

On est donc en droit de se demander si la position de l'anus sur la ligne médio-dorsale est, nécessairement, liée à la torsion

FIG. 14.

Développement de Doris (*Bilamellata*) d'après PEISENEER.

1. — Jeune embryon avec invagination coquillière, vue dorsale.
2. — Jeune embryon avec invagination coquillière, vue ventrale.
3. — Jeune embryon avec invagination coquillière, vue du côté gauche, mais en projection, car il est vu du côté gauche et en dessous.
4. — Embryon plus avancé, face ventrale.
5. — Embryon âgé, face ventrale.
6. — Embryon âgé, vu du côté droit.

Lettres communes :

A, Anus. — g.A, Glande anale. — B, Bouche. — C, Coquille. — Es, Estomac. — F, Foie. — M, Muscle. — ot, Otocyste. — P, Pied. — r, Rein larvaire. — V, Voile.

proprement dite et si le complexe anal n'a pas pu prendre cette position par un tout autre procédé.

Supposons, en effet, que Doris est un animal qui a toujours

eu un œsophage non tordu et qui, ni à l'état larvaire, ni à l'état adulte ne subit la torsion proprement dite. Il n'y aura plus de détorsion à invoquer pour expliquer son organisation symétrique et il suffira d'expliquer pourquoi l'anús est dorsal chez l'adulte.

On pourrait imaginer, par exemple, que l'anús, chez la jeune larve, s'est progressivement déplacé, sur la ligne médiane, vers la partie inférieure de l'animal et qu'il a été amené ainsi dorsalement, dans la position figurée dans la larve âgée (fig. 14) où il occupe une position si caractéristique.

Cela pourrait très bien se produire sans que l'animal ait eu à subir une torsion quelconque, ni du système nerveux, ni de l'œsophage.

Si les choses se passaient ainsi, comme on peut le constater pour le Pélécy-pode, ce serait vraiment trop simple et des auteurs habiles et aussi compétents, au lieu de bâtir la théorie un peu étrange de la torsion et de la détorsion, auraient, du premier coup d'œil, constaté le phénomène.

En réalité, la supposition que je viens de faire n'est pas complètement exacte et le résultat a été obtenu par des procédés, appropriés à la forme larvaire gastéropode, différents de ceux employés pour la forme larvaire pélécy-pode.

J'espère le démontrer dans les chapitres suivants.

En attendant, je constate que l'étude comparative du Parmophore et de Doris, malgré la différence frappante dans les détails de l'organisation, ne nous montre au point de vue du plan général de symétrie, que deux différences profondes :

1^o Torsion de la partie œsophagienne du corps chez le Parmophore adulte ; pas de torsion de la région œsophagienne chez Doris adulte :

2^o Malgré la position de l'anús dans les deux types, sur la ligne médio-dorsale, direction inverse de l'anús, orienté : *en haut* chez le Parmophore, *en bas*, chez Doris.

Cette deuxième différence disparaît si l'on compare directe-

ment la larve âgée de Doris avec le Parmophore (fig. 14).

Il ne reste plus dès lors que la première différence essentielle : *Torsion de la partie moyenne du corps chez le Parmophore, absence de cette torsion chez Doris.*

Laissant de côté toute théorie et analysant seulement les faits, je constate que la comparaison du Parmophore et de Doris adultes nous montre :

1^o Que ces deux types *portent la trace d'une torsion autour de l'axe longitudinal du corps, dans la région abdominale*, torsion qui se traduit extérieurement par la position de l'anús sur la ligne médio-dorsale ;

2^o Que le Parmophore *seul* porte la trace d'une torsion autour de l'axe longitudinal *dans la région moyenne du corps.*

En résumé, tandis que chez le Parmophore l'étude de l'adulte nous montre *la torsion proprement dite, de la portion œsophagienne du tube digestif*, qui malgré la régularisation chez l'adulte, a laissé une empreinte visible dans l'organisation interne ; chez Doris, l'étude de l'adulte, avec *l'absence de toute torsion de la même portion du tube digestif*, nous incite à rechercher si l'anús a pu devenir dorsal sans torsion proprement dite, c'est-à-dire sans torsion portant sur la région œsophagienne.

CHAPITRE VI

Examen des conditions de fait qui rendent l'anüs dorsal pendant le développement des Gastéropodes.

L'anüs, d'abord terminal ou ventral, tend à devenir dorsal aussi bien chez les *Opisthobranches* que chez les *Prosobranches*.

Je crois qu'il y a intérêt à déterminer exactement, avant toute interprétation, ce que l'observation directe nous permet de constater à ce sujet. -

Au moment où se passent les premiers phénomènes, les différentes parties de la larve sont mal différenciées :

A l'extérieur (fig. 15) on aperçoit : un rudiment de velum, *V*, qui se reconnaît au développement de longs cils vibratiles ; un rudiment de coquille, *C*, en verre de montre, et une petite proéminence, *P*, une bosse à peine perceptible, qui représente le pied.

Tout l'intérieur de l'animal est obscurci par une masse endodermique opaque.

Dans les cas plus favorables, on aperçoit, vaguement : une tâche noirâtre, *gl. A*, la glande anale ; un petit enfoncement correspondant à la future bouche, *St*, (stomodæum) ; un otocyste ; un rein larvaire, *Rl*, qu'on peut rendre plus net par une coloration physiologique.

Enfin, tout à fait exceptionnellement, à côté de deux cellules proéminentes, qu'on appelle les cellules anales, *CA*, on distingue, parfois, le premier indice d'un *proctodæum*, c'est-à-

dire l'orifice du futur anus, comme l'a figuré Pelseneer (fig. 15, n° 4, A.)

Ce point anal, ce petit enfoncement considéré comme le futur anus n'est pas toujours visible et l'on distingue parfois, pas toujours, deux petites cellules, dont l'existence n'est pas constante, et qu'on appelle les *cellules anales*.

Voilà la larve telle qu'elle se présente après la fermeture du blastophore et la formation, à peine ébauchée, d'une coquille cuticulaire à contours mal définis, C, figure 15.

Que se passe-t-il ensuite ?

L'anús situé à peu près à l'opposé de la bouche et du voile, par conséquent vers l'extrémité inférieure du corps remonte-t-il sur la face ventrale ou redescend-il vers la face dorsale ?

Les auteurs ne nous l'indiquent pas sur leurs figures et les renseignements que je puis fournir d'après mes observations me laissent incertain.

Dans les figures que je relève dans les ouvrages, nous passons immédiatement à un stade plus avancé, où l'anús est déjà sur le côté, latéralement placé. (Voir, par exemple, le n° 2 et le n° 4 de la figure 15.)

PELSENEER, a étudié comparativement toute une série de formes d'Opisthobranches : *Polycera ocellata* planche XIV, fig. 10 et 11. — *Goniodoris nodosa*, planche XV, fig. 1, 2, 3. — *Doris bilamellata*, planche XV, fig. 18, 19, 20, 21, 22, 23. — *Eolis concina*, planche XVI, fig. 21, 22, 23, 24, 25, 26. — *Amphorina olivacea*, planche XVI, fig. 17, 18, 19, 20. — *Dendronotus arborescens*, planche XVIII, fig. 10, 11, 12. — *Doto coronata*, planche XIX, fig. 3, 4. — *Hermæa bifida*, planche XX, fig. 11, 15, 16, 17, 18. — *Elysia viridis*, planche XXI, fig. 17, 18, 20 (25).

On voit que les observations sont abondantes et, cependant, en orientant toutes ces larves dans la même position, pas plus qu'en examinant l'ensemble des images de la figure 15, que j'ai choisies parmi les plus caractéristiques, il n'est possible de décider, si l'anús remonte sur la face ventrale dans les différents stades, ou s'il recule en sens inverse.

FIG. 15.

Larves de Philine montrant la position de la région anale.

N° 1 et n° 2. — Deux stades du développement de Philine, d'après GUIART.

Vue de profil du côté droit.

N° 3, n° 4 et n° 5. — Stades du développement de Philine, d'après PELSENEER.

N° 3, profil côté gauche. — N° 4, profil côté droit. — N° 5, face ventrale.

Lettres communes à toutes les figures :

A, Anus. — B, Bouche. — C, Coquille. — CA, Cellules anales. — gl.A., Glande anale. — Es, Estomac. — Hg., Lobe gauche du foie. — P, Pied. — R, Rectum. — Rl, Rein larvaire. — St, Stomodæum. — V, Voile.

NOTA. — Dans les figures de GUIART, la région A est beaucoup moins visible que dans la reproduction.

Je crois qu'il n'y a pas lieu de tenir rigueur aux naturalistes de ne pas avoir fourni, dans leurs figures, de renseigne-

ment plus précis sur ce point particulier, l'observation étant particulièrement délicate.

Dans les stades jeunes, *il n'y a pas d'anus, pas d'intestin; il y a seulement des régions.*

Il ne me paraît pas douteux, cependant, que la région anale

FIG. 16.

Deux larves âgées de Philine, d'après GUIART.

N° 1. Larve vue de dos. — N° 2. Larve vue de trois-quart.

Lettres communes aux deux figures :

A, Anus. — In, Intestin. — Es, Estomac. — P, Pied. — R, Rein. — V, Voile.

NOTA. — Ces deux larves montrent que chez *Philine*, l'anus tout en étant dorsal reste à droite de la ligne médio-dorsale.

pendant l'accroissement de la coquille de droite à gauche, dont nous allons parler dans le chapitre suivant, se trouvant à proximité du manteau en formation, ne s'accroisse, avec lui, dans le même sens.

Ce n'est que lorsque cet accroissement est terminé que l'intestin se délimite et vient se mettre en rapport avec l'estomac, dessinant alors pour le tube digestif inférieur, une

anse, qui, par son apparence, semble représenter l'anse de la flexion dorsale et non l'anse de la flexion ventrale.

On a alors l'aspect de la figure 16, nos 1 et 2, d'après GUIART, pour la Philine, où l'anوس n'est pas exactement sur la ligne médiane et reste à droite, comme le montre nettement la vue dorsale de la larve âgée, et celui de la figure 14, n° 6, d'après PELSENEER, pour Doris, où l'anوس est dans une position à peu près identique, mais cependant plus rapproché de la ligne médio-dorsale.

Ces deux figures montrent que l'estomac et l'intestin forment un V dorsal, dont une des branches est l'intestin terminé par l'anوس.

On peut se demander, maintenant, si le point où l'intestin s'unit à l'estomac est dorsal secondairement, après que l'estomac a tourné de 180° et s'il ne représente pas un point ventral de l'estomac ?

PELSENEER, qui malgré l'insuffisance des figures, ne met pas en doute la réalité de la flexion ventrale, a trouvé des larves tératologiques de *Littorina rudis*, qui, quoique Prosobranches, *n'avaient subi aucune torsion proprement dite et avaient gardé l'anوس ventral* (fig. 17, n° 2).

Il y a vu une belle démonstration de la réalité de la flexion ventrale qui se *trouverait masquée d'ordinaire, d'après lui, par la torsion proprement dite*. Je reproduis cette intéressante figure (fig. 17) avec la larve normale de *Littorina rudis*, à anus dorsal (n° 1, fig. 17).

Au premier abord la démonstration paraît élégante et convaincante ; mais, en y regardant de près, on s'aperçoit que ce cas tératologique, fort curieux, ne prouve rien du tout de ce que l'auteur veut prouver.

En effet, lorsque l'anوس ou la région anale gagne vers la face dorsale, rien ne permet de dire que l'intestin existe déjà, et tout semble indiquer au contraire qu'il ne se forme qu'après le déplacement anal, lorsque la larve est devenue plus âgée.

Dès lors, si la région anale se trouve, comme dans le cas

tératologique, immobilisée sur la face ventrale, à un stade correspondant à celui où l'intestin se forme, il est tout naturel que ce dernier, *refoulement ectodermique de l'anüs resté ventral*, s'abouche ventralement avec l'estomac.

Il dessine, ainsi, dans cette larve monstrueuse un V ventral,

FIG. 17.

Deux larves de *Littorina Rudis*, d'après PELSENEER.

N° 1. Larve âgée normale, vue de profil. — N° 2 Larve tératologique, vue de profil.

Lettres communes aux deux figures :

A, Anus. — C.p., Cavité palléale. — Es, Estomac. — h.d, h.g, Lobe droit et gauche du foie. — M, Muscle. — OE, OEsophage. — Op, Opercule. — P, Pied. — R, Rectum. — Ri, Rein. — Rl, Rein larvaire. — T, Tentacule. — V, Voile.

qui n'existe, normalement, ni chez les Prosobranches, ni chez les Opistobranches et qui ne peut pas exister, normalement, puisque l'anüs se déplace, avant que l'intestin ne se forme.

Si l'intestin se déplaçait avec l'anüs, après sa formation et sa soudure avec l'estomac, *il devrait naître sur la face ventrale et cela se verrait* (1) à moins que l'estomac ne tourne de 180°.

(1) Cela se verrait, car l'intestin devrait croiser l'estomac pour se porter dorsalement.

Or, l'examen des larves permet de constater, grâce aux lobes du foie, que l'estomac est déplacé légèrement de droite à gauche, mais que ce déplacement ne peut pas dépasser quelques degrés (fig. 16 et fig. 17).

L'inspection des figures publiées nous montre, que le déplacement larvaire de la région anale, vers la droite et le dos, est un phénomène général chez les Gastéropodes (sauf chez les Amphineures).

Faut-il interpréter ce phénomène comme une flexion ventrale qui, secondairement, nous conduit à une flexion dorsale ?

Faut-il, au contraire, y voir une flexion dorsale, contrariée par la position de la coquille, placée sur la ligne médiane dorsale et faisant obstacle au refoulement de l'anús sur la ligne médiane, lors de l'accroissement du pied ?

C'est une affaire d'interprétation qui n'a, selon moi, qu'une importance relative.

Je crois, plutôt, *qu'il n'y a pas de flexion du tout.*

L'examen consciencieux des figures ne permet pas de répondre à la question d'une façon précise et je crains que la question ne puisse être tranchée d'ici à longtemps, car, ainsi que je le faisais remarquer, si l'intestin n'existe pas d'une façon distincte au moment où l'anús arrive sur le côté droit, l'anse intestinale qui se forme ensuite secondairement, ne saurait nous indiquer la réalité d'une flexion primitive, soit ventrale, soit dorsale.

Une flexion réelle du corps, semble, d'autre part, si l'on y réfléchit, très douteuse chez les Gastéropodes.

Le pied chez le Gastéropode et, en particulier chez l'Opisthobranch, est développé et forme déjà une bosse saillante, quand l'anús n'est encore décélé que par la présence des cellules anales, ou une toute petite cavité correspondant au premier indice du *proctodæum* (fig. 15).

Pourquoi, dans ces conditions, l'anús tendrait-il à se rapprocher de la bouche ? Il semble, au contraire, qu'il devrait être refoulé vers le bas, comme chez le Pélécy-pode ou

l'Amphineure, si, d'autre part, le développement du manteau et de la coquille ne s'opposait pas à cette descente vers le bas du corps.

PELSENEER invoque (24, p. 117) une *croissance plus grande de la face dorsale*, une *dévagination de l'invagination coquillière*, une *invagination de la face ventrale* pour former le *Stomodæum*, enfin, le *faible volume du pied*, qui *n'est pas attaché tout le long de la masse viscérale devenue saillante et qui s'étend, peu à peu, suivant une direction antéro-postérieure*.

Ces arguments ne me paraissent pas avoir grande valeur :

Le pied, d'abord petit, s'accroît rapidement et dans une direction qui tend à refouler l'anus loin de la bouche.

S'il n'est pas attaché le long de la masse viscérale, ne l'est-il pas encore moins dans le Pélécyopode ?

L'invagination du Stomodæum, n'existe-t-elle pas aussi chez le Pélécyopode et ne se fait-elle pas, dans les deux cas, au-dessus du pied ?

Reste la croissance plus grande de la face dorsale et la dévagination de l'invagination coquillière.

Ces phénomènes, qui se passent en arrière de la région anale, peuvent modifier la direction du refoulement de l'anus, mais ne sauraient empêcher l'action produite par le développement du pied.

C'est ce que je constate en analysant les figures des mémoires publiés, où en étudiant les larves vivantes. J'ai beau passer en revue toutes les figures publiées, nulle part, je ne puis constater que l'anus s'est rapproché notablement de la bouche, comme l'exigerait la flexion ventrale.

On constate seulement que le tortillon de la coquille embryonnaire se déplace dorsalement vers la gauche, que l'accroissement de la région anale se fait dans le même sens, et que l'anus passe progressivement sur le côté droit, puis dorsalement.

Tous ces faits correspondent à un déplacement de la région anale vers la droite, mais non à un rapprochement de l'anus et de la bouche, soit du côté ventral, soit du côté dorsal.

Ce point n'a du reste qu'une importance secondaire, car si la flexion ventrale ou dorsale existait chez les Gastéropodes, ce phénomène différerait complètement par ses résultats de la flexion ventrale des Céphalopodes et de la flexion dorsale des Pélécy-podes. Il est plus intéressant de constater que cet examen rapide de la larve met en évidence *la réalité du déplacement de l'anus ou la rotation larvaire de la région anale, chez tous les Gastéropodes*. Il semble indiquer, en outre, une certaine relation entre le déplacement de l'anus et celui du tortillon de la coquille larvaire que nous allons étudier dans les deux chapitres suivants.

Il restera ensuite à examiner si la rotation larvaire de la région anale peut se produire indépendamment de la torsion proprement dite, telle que nous l'avons définie dans le chapitre II.

CHAPITRE VII

La rotation de quelques points caractéristiques de la coquille chez les Pélécypodes adultes.

Certains phénomènes qui se passent chez les Pélécypodes, me paraissent de nature à éclairer l'étude de la rotation du tortillon dans les phases larvaires des Gastéropodes. Je les exposerai donc tout d'abord.

Ils ont été étudiés soigneusement par HENRI DE LACAZE-DUTHIERS (22).

Son beau mémoire que j'ai eu la bonne fortune de mettre au point après sa mort, forme une sorte de synthèse de ses travaux et, sans flatterie posthume, j'ai pu dire, dans l'introduction (22, page 99) : « L'histoire du Tridacne et de l'Hippope ne représente pas une monographie quelconque, elle a une portée plus haute : Elle est la suprême étape de la route jalonnée par l'étude de l'Anomie, du Dental, du Taret, du du Vermet, de l'Arrosoir et de bien d'autres types anormaux. »

« N'est-il pas intéressant de constater que cette œuvre originale a été menée à bien par un savant de près de quatre-vingts ans ? »

Les Bivalves ont des parties tout à fait caractéristiques dans leur coquille : ligaments, crochets, charnière, etc. Or, dans les Tridacnes, ces parties sont situées dans une position inverse de celle qu'elles occupent dans les types normaux.

Les naturalistes, qui avaient étudié ce Mollusque, n'avaient pas compris sa véritable physionomie.

FIG. 18.

**Rotation des points caractéristiques de la coquille
chez les Pélécypodes adultes.**

N° 1. *Cytherea Chione*. — N° 2. Moule. — N° 3. Huitre. — N° 4. Chama.

Lettres communes :

B, Bouche. — C, Crochet. — L, Ligament. — ad.s., Muscle adducteur supérieur. —
ad.I., Muscle adducteur inférieur.

Toutes les figures sont représentées de profil et du côté droit.

« L'animal de la Tridacne, avait dit CUVIER (16, p. 142) est fort extraordinaire, *parce qu'il n'est pas placé dans sa coquille, comme la plupart des autres.* »

Cette interprétation avait été généralement adoptée et il en est résulté des descriptions tout à fait extraordinaires, comme celle, par exemple, que nous a fournie VAILLANT (29), dans un travail étendu.

Il ressort de l'étude faite par HENRI DE LACAZE-DUTHIERS que, si l'on place quelques types caractéristiques de Pélécy-podes dans leur position morphologique (c'est-à-dire la bouche en haut et en avant, la face ventrale et le pied tournés vers l'observateur).

En regardant ces Mollusques de profil, encore contenus dans leur valve gauche, comme dans la figure 18, on constate que :

1^o Dans *Cytherea Chione*, par exemple, les crochets, *C*, et le ligament, *L*, sont situés sur la face dorsale à l'opposé de la bouche, *B*, fig. 18, n^o 1 ;

2^o Dans la Moule, le ligament se trouve beaucoup plus haut sur la face dorsale et les crochets forment la partie la plus élevée (point de réunion de la face dorsale et ventrale), *C*, fig. 18, n^o 2 ;

3^o Dans l'Huître, ligament et crochets se trouvent reportés dans la partie supérieure, fig. 18, n^o 3 ;

4^o Dans Chama, ligament et crochets tendent à devenir ventraux, tout en restant au-dessus de la bouche, fig. 18, n^o 4.

5^o Enfin dans la Tridacne, ligament et crochets sont placés ventralement, du même côté que la bouche, fig. 19.

L'on peut dire que les *points de repère de la coquille de la Tridacne, par rapport à ceux de la coquille de Cytherea ont subi une rotation de 180°.*

C'est là le résultat brut facile à constater.

En analysant les faits et en suivant ce voyage des points de repère de la coquille, dans la série, on constate qu'il est dû, de toute évidence, *non pas à une rotation réelle de la*

coquille toute entière, mais à un *accroissement exagéré dans certaines parties* et à un *ralentissement de la croissance* dans d'autres points.

C'est ainsi, par exemple, que dans les coquilles dymiaires (fig. 18, n° 1, 2, 4), si nous examinons le muscle adducteur inférieur, *ad.i* et le muscle adducteur supérieur, *ad.s*, nous voyons que, tandis que le premier reste en position sensiblement constante par rapport à la bouche, le second s'éloigne de plus en plus vers le haut (Moule) pour devenir franchement ventral dans Chama, ainsi que l'a noté HENRI DE LACAZE-DUTHIERS (1).

Ce phénomène ne peut être dû qu'à un accroissement considérable de la portion de la coquille comprise entre les deux muscles, accroissement qui mesure à peu près exactement la rotation des points de repère.

Ce phénomène de croissance, qui aboutit au déplacement des points de repère de la coquille, n'altère pas la symétrie de l'animal puisque tout se passe dans le plan sagittal. On serait même tenté de croire, en voyant le plan général de l'organisation pélecypode respecté, que l'accroissement du manteau et de la coquille se produit *en entière indépendance* avec le reste de l'organisme.

En réalité, il n'en est pas tout à fait ainsi. *S'il n'y a pas dépendance absolue, il y a certainement influence réciproque.*

C'est ainsi, par exemple, que par rapport au Pélécypode normal (*Cytherea*), chez la Tridacne (fig. 19), le cœur est

(1) « Le Chame griphoïde de la Méditerranée, dit H. DE LACAZE-DUTHIERS (22, p. 200), fournit déjà un exemple bien caractérisé du déplacement du muscle adducteur supérieur. Mais, sur des individus de taille bien supérieure et que je dois encore à l'obligeance de M. BOUTAN qui me les a rapportés de la Mer Rouge, le muscle adducteur supérieur ne mérite plus son nom : Il est tellement passé en avant et en bas, que son bord inférieur est sur la même horizontale que le bord inférieur du muscle adducteur postérieur. Personne je crois n'a eu l'idée de parler de la torsion, de l'animal de Chama dans sa coquille. Il est trop évident que cet acéphale n'est nullement tordu et, cependant, outre cette position pré-orale du muscle, je constate que le ligament est directement supérieur à la bouche, la charnière également, mais plus en avant. »

FIG. 19.

***Triclaena Elongata*, vue de profil, d'après HENRI DE LACAZE-DUTHIERS,**
pour montrer l'Organisation-générale de l'animal et la position relative du rein, du cœur
et du foie.

placé plus haut; en effet, les reins énormes, *R*, reposent encore sur le muscle adducteur inférieur, mais ils refoulent le péricarde, *Peri*, et la glande génitale (fig. 19); si bien, que le cœur

remonte et que le foie, *F*, forme au-dessus de la bouche une masse considérable.

La bouche (située entre les palpes, *Pal.*) se trouve ainsi plus bas que l'estomac et le foie. *Certains organes ont donc pris un accroissement exagéré les uns par rapport aux autres.*

Cependant, malgré ce déplacement des points caractéristiques de la coquille, malgré cet accroissement de certaines parties, tous les organes restent dans leurs relations normales. Certains d'entre eux sont simplement accrus en volume.

En résumé, l'étude comparée de la rotation de points de repère de la coquille dans les principaux types de Pélécy-podes (1), montre que *certaines parties de la coquille et du manteau peuvent prendre un accroissement considérable et changer de position relative par rapport aux organes principaux de l'animal (bouche, pied, etc.)* si bien que les rapports ordinaires paraissent renversés.

Personne, je crois après l'étude si concluante de HENRI DE LACAZE-DUTHIERS ne continue à soutenir que l'animal de la Tridacne s'est retourné dans sa coquille ou que la coquille *toute entière* a tourné autour de l'animal, ce qui reviendrait au même.

Il était intéressant de montrer que certains points caractéristiques de la coquille peuvent se déplacer, chez les Pélécy-podes, par rapport aux principaux organes du corps sans qu'il se produise aucun phénomène rappelant de près ou de loin la torsion proprement dite, telle que nous l'avons définie dans le Chapitre II.

(1) Je n'ai choisi à dessein que quelques types, pour ne pas allonger cet exposé.

CHAPITRE VIII

La Rotation du tortillon de la coquille larvaire et de la région anale chez les Gastéropodes.

Nous ne pouvons conclure de ce qui se passe dans la série des Pélécy-podes adultes, où la coquille est bivalve, à ce qui va se passer chez les embryons de Gastéropodes, où la coquille est univalve et nautiloïde. Rien ne nous empêche, cependant, de comparer les phénomènes, en face desquels nous allons nous trouver avec ceux que nous connaissions déjà et d'en tirer d'utiles indications.

Voyons d'abord les faits :

La larve du Gastéropode présente, de très bonne heure, une invagination coquillière, qui va donner naissance à une petite pellicule en verre de montre, premier indice de la coquille.

Peu à peu la coquille va augmenter de taille et, pendant que l'anús se déplace vers la droite et vers le dos, ainsi que nous l'avons noté dans le Chapitre VI, une bosse de la coquille (le futur tortillon), d'abord dorsale, va se porter vers la gauche et devenir finalement ventrale. C'est ce phénomène que j'ai caractérisé, dans le Chapitre II, sous le nom de *rotation du point caractéristique (tortillon) de la coquille larvaire*.

C'est là un phénomène général chez les Gastéropodes, dont nous pouvons constater la réalité aussi bien chez les Opisthobranches que chez les Prosobranches (fig. 20).

FIG. 20.

Rotation de la coquille larvaire.

I, Ia, Ib, Lacuna pallidula. — 2, 2a, 2b, Eolis concinna.

(Figures imitées de PELSENER).

Lettres communes à toutes les figures :

A, Anus. — *C*, Coquille. — *P*, Pied. — *P.o*, Opercule. — *T*, Tortillon. — *V*, Voile. — *Ca*, Cellules anales. — *Es*, Estomac. — *F.d*, Lobe droit du foie.

La figure 20 nous montre à la fois les embryons 1, 1a, 1b, de *Lacuna* (Prosobranche) et ceux, 2, 2a, 2b d'Eolis (Opisthobranche), d'après Pelseneer.

Elle indique bien cette différence de position du tortillon, T, d'abord dorsal, puis ventral, pendant la croissance de la jeune larve. On est d'accord sur le fait brutal, *le déplacement du tortillon*, mais non sur la façon dont s'effectue ce déplacement.

GUIART (19, p. 169 et suivantes), qui a fourni sur le développement de *Philine* une étude très documentée, écrit ceci :

« La coquille larvaire de *Philine*, dit-il, n'est tout d'abord qu'une simple cuticule ectodermique, qui se développe au pôle opposé à la bouche, en un point où l'ectoderme est aminci et limité par un bourrelet circulaire qui constitue le bord libre du manteau. Mais cette coquille ne va pas rester longtemps dorsale. De très bonne heure elle subit un mouvement de torsion qui l'amène graduellement à gauche, puis ventralement. »

D'après GUIART, ce serait donc la coquille toute entière qui subirait un mouvement de torsion.

Je ne vois pas très bien ce qui pourrait faire subir à la coquille un mouvement de torsion ; une coquille ne se tord pas et nous ne voyons apparaître chez la larve aucune force capable de produire un pareil phénomène.

Si nous nous appuyons sur l'exemple des Pélécy-podes, on peut, au contraire, expliquer ce déplacement du tortillon, par une croissance inégale en certains points du Manteau et de la coquille.

Je pense qu'il y a simplement une confusion de langage dans l'explication de GUIART et que la torsion se produit d'après lui, en dehors de la coquille, sans porter sur la coquille elle-même.

C'est du moins, ainsi que paraît le penser PELSENEER (25, p. 49) puisqu'il écrit : « Une torsion, tout à fait identique à

celle des Streptoneures, caractérise cette phase de l'évolution de la Philine : *Elle déplace la coquille de la face dorsale vers la face ventrale par la gauche, et l'an us et la glande anale de la face ventrale vers la face dorsale par la droite.* » —

PELSENEER a, d'ailleurs, noté le même phénomène à plusieurs reprises pour les Nudibranches.

Le fait que le tortillon se déplace est indéniable nous l'avons vu ; mais, affirmer à priori, comme une *conséquence inéluctable* de ce phénomène, une torsion (une torsion tout à fait identique à celle des Streptoneures, ainsi que le note Pelse neer) c'est évidemment aller un peu trop vite.

Je demande à insister sur ce point qui me paraît capital.

Il y a, en effet, dans l'affirmation de PELSENEER *une généralisation trop hâtive*.

Le déplacement du tortillon de la coquille larvaire peut s'expliquer par une action extrinsèque ou par une action intrinsèque, et même, à la fois, par une action intrinsèque et extrinsèque.

Il y a donc trois cas à envisager :

1^o Si nous supposons que la torsion proprement dite, telle que nous l'avons définie (*la région œsophagienne, seulement, tourne autour de l'axe longitudinal*) intervient seule dans le phénomène, nous avons affaire à une torsion purement extrinsèque ;

La coquille et la région anale seront entraînés passivement par la torsion proprement dite ;

2^o Si nous supposons que la torsion proprement dite est supprimée (c'est-à-dire que la portion œsophagienne ne tourne pas autour de l'axe longitudinal), le déplacement du tortillon et de l'an us va s'expliquer, comme chez les Pélécy-podes, par une inégalité de croissance dans certaines régions de la partie abdominale (manteau et région anale) ;

Nous aurons affaire, ainsi, à une action purement intrinsèque ;

Le tortillon et la région anale seront entraînés activement par suite d'inégalité de croissance ;

3^o Enfin, si nous supposons qu'interviennent, à la fois, la torsion proprement dite et l'inégalité de croissance, nous aurons affaire à des forces à la fois extrinsèques et intrinsèque qui concourront, chacune pour leur part, dans le phénomène.

D'après la citation précédente, PELSENEER n'hésite pas ; il admet, *à priori*, le premier cas : *une torsion tout à fait identique à celle des Streptoneures déplace la coquille et l'anus.*

Pourquoi n'hésite-t-il pas et pourquoi n'envisage-t-il pas les autres cas possibles ?

Parce que sa définition de la torsion proprement dite est trop générale (1) et ne lui permet pas de distinction *entre ce qui peut se passer dans la région œsophagienne et la région abdominale.*

Pour lui, il n'y a qu'un seul phénomène. L'exemple des Pélécy-podes nous indique, cependant, qu'il y en a vraisemblablement deux, car il peut se produire une action intrinsèque, même si l'on admet comme lui, que la torsion proprement dite est un phénomène général chez tous les Gastéropodes.

La torsion proprement dite (*portion œsophagienne tournant autour de l'axe longitudinal*) est-elle un phénomène général chez tous les Gastéropodes ?

Je comprends très bien, ayant moi-même partagé cette erreur, que la réponse de la plupart des naturalistes soit positive, ou pour mieux dire, que la question ne se soit même pas posée à leur esprit.

En effet, l'observation directe est fort délicate et en jetant, par exemple, les yeux sur la figure 20, on ne constate pas de différences notables entre les Prosobranches et les Opistobranches, au point de vue de l'aspect général de la larve.

Or, l'on est sûr que la torsion proprement dite existe chez un

(1) *La partie postérieure* de l'embryon distincte de la portion cépho-pédieuse, tourne autour de l'axe longitudinal, PELSENEER (24).

Prosobranch tel que celui représenté dans la figure 20 ; puisqu'il conserve à l'état adulte la torsion caractéristique de l'œsophage et la commissure croisée de la Streptoneurie.

Il semble donc logique de conclure que l'Opistobranch qui lui ressemble, en apparence, présente également la torsion proprement dite (ce qui force, il est vrai, à supposer qu'il se détord après s'être tordu) : puisqu'à l'état adulte, la torsion caractéristique de l'œsophage et la commissure croisée de la Streptoneurie n'existent pas chez lui.

C'est peut-être logique, mais notre logique, à nous, n'est pas toujours celle de la nature.

En réalité, *il existe, malgré l'apparence, une grosse différence entre les deux formes larvaires représentées figure 20.*

En effet, les larves Prosobranches rentrent dans le troisième cas, et la rotation du tortillon de la coquille larvaire et de la région anale s'opère chez elles par une action extrinsèque (torsion proprement dite) et par une action intrinsèque (accroissement dans certaines régions de la portion abdominale) :

Certaines larves Opistobranches, au contraire, telles, que *Philine* et *Doris* rentrent, exclusivement, dans le deuxième cas et la rotation du tortillon et de la région anale s'effectue, chez elles, *sans torsion larvaire proprement dite, par simple inégalité de croissance dans la région abdominale.*

La preuve de ce que je viens d'avancer sera fournie dans le chapitre suivant. J'ai cru nécessaire, étant donnée son importance, de la mettre en évidence dans un chapitre spécial.

CHAPITRE IX

L'examen du muscle columellaire des Nudibranches prouve que leurs larves ne subissent pas la torsion proprement dite.

J'ai affirmé, dans le chapitre précédent, que les larves de Nudibranches, c'est-à-dire d'une partie des Opisthobranches, ne subissaient pas la torsion proprement dite (*torsion de la région œsophagienne autour de l'axe longitudinal de l'embryon*). Ce qui revient à dire, que la rotation de la coquille larvaire et de la région anale, se produit chez elles, sans torsion larvaire proprement dite.

La preuve de cette assertion va nous être fournie par les belles observations de PELSENEER (25). Ce qui prouve, une fois de plus, l'importance des faits bien observés, même lorsque leur découverte a été suivie d'une mauvaise interprétation.

Le muscle columellaire, qui réunit la coquille larvaire au voile, est très visible dans beaucoup de larves d'Opisthobranches et PELSENEER a montré dans une série de figures (fig. 21, nos 1, 2 et 3) se rapportant à plusieurs types de Nudibranches que ce muscle *se tordait progressivement sur lui-même* à mesure que la larve avançait en âge et que le tortillon, de dorsal, tendait à devenir ventral.

GUIART (19) a fait les mêmes observations sur *Philine* et, moi-même, j'ai pu constater la même disposition chez les larves de *Philine*, de *Doris* et d'*Eolis*.

Le fait est donc hors de doute. Il reste à l'interpréter exactement.

FIG. 21.

Torsion du muscle collumellaire d'après PELSENEER.

N° 1. — Embryon d'*Ancula cristata* âgé, côté gauche.

N° 2. — Embryon d'*Eolis concina* âgé, côté gauche.

N° 3. — Embryon de *Dendronotus arborescens*, côté droit.

Lettres communes aux trois figures :

B, Bouche. — Cp, Cavité palléale. — Es, Estomac. — h.d, Lobe droit du foie. — g.A, Glande anale. — M, Muscle. — op., Opercule. — P, Pied. — V, Voile.

Chez ces Gastéropodes, le muscle columellaire réunit, comme il est facile de le voir dans la figure 21, un point de la

coquille au voile; ou peut-être seulement à la région moyenne de la larve.

On peut considérer, avec les auteurs, comme point fixe, le voile (qui ne tourne jamais autour de l'axe) et comme point mobile, le point où le muscle s'insère sur la coquille. C'est le déplacement de ce point qui va forcément, amener la torsion sur lui-même du muscle.

Une comparaison simple permettra de schématiser le phénomène :

Si j'attache l'extrémité d'une ficelle (muscle) à un piton (point fixe) et si je déplace ma main, tenant la ficelle à son extrémité libre, en tournant de gauche à droite; la ficelle (muscle) se tordra, ma main (point d'attache sur la coquille) tournera, et le point fixe (voile de la larve) restera fixe.

Plaçons autour de la ficelle un tube (paroi œsophagienne) rattaché seulement au piton, la ficelle se tordra dans l'intérieur du tube, mais le tube restera immobile.

Plaçons dans le tube un cordon (œsophage) attaché au piton et libre à son extrémité. La première ficelle (muscle) pourra se tordre, si nous répétons la première manœuvre, mais le tube et le cordon (œsophage) ne se tordront pas pour cela.

Pour que le tube et le cordon suivent le mouvement de la ficelle, il faudra les rendre solidaires et alors, lorsque la ficelle se tordra, la génératrice, du cylindre que représente le tube, prendra une forme en spirale et le cordon s'enroulera autour de la ficelle.

De cette comparaison simple, nous pouvons déduire que si nous trouvons dans la larve un muscle collumellaire tordu et un œsophage rectiligne sans trace de torsion, nous avons affaire à une larve qui n'a pas subi de torsion proprement dite, c'est-à-dire qui n'a pas subi de torsion dans la région moyenne.

Or, c'est précisément le cas que nous avons sous les yeux. Très nettement, dans la figure 22, n° 1 (d'après Pelseneer), l'œsophage ne présente aucune trace d'enroulement autour du muscle, aucune trace d'enroulement sur lui-même.

La figure que j'ai dessinée à côté est purement imaginaire et nous indique ce qui serait arrivé si la région œsophagienne s'était tordue (fig. 22, n° 2).

De la constatation de ces faits nous pouvons conclure :

FIG. 22.

1. — Larve âgée d'*Amphorina Oliuacea* (d'après PELSENEER). Cette larve a subi la rotation larvaire de la coquille et de la région anale sans torsion proprement dite.

2. — La même larve, telle qu'elle devrait se présenter, si elle avait subi la torsion proprement dite, correspondant à la région œsophagienne.

Lettres communes aux deux figures :

C, Coquille. — M, Muscle. — OE, Œsophage. — P, Pied. — V, Voile.
— Fg, Lobe gauche du foie. — Fd, Lobe droit du foie. —
gl.a, Glande anale. — r, Rectum.

1^o que, dans le cas des Nudibranches, l'œsophage ne se tord pas comme le muscle collumellaire; 2^o que la torsion du muscle collumellaire indique qu'il n'y a pas eu de torsion proprement dite dans la région moyenne de la larve.

Si donc, chez l'adulte, nous trouvons plus tard un tube digestif qui, depuis la bouche jusqu'à l'estomac, ne nous

présente aucune trace de torsion sur lui-même, comme c'est le cas pour la Doris, par exemple, voir chapitre IV, page 44, nous ne devons pas conclure que cette partie du tube digestif s'est tordue sur elle-même de 180°, puis s'est détordue. Nous devons conclure, au contraire, que cette région du tube digestif ne présente aucune trace de torsion, parce qu'elle n'a jamais été tordue.

Nous pouvons nous demander, maintenant, comment s'explique, la torsion du muscle columellaire, en dehors de toute torsion proprement dite.

Les Pélécy-podes doivent encore nous fournir d'utiles indications à ce sujet.

J'ai noté, dans le chapitre VII, que dans le cas des dymiaires, pendant l'accroissement de la coquille, le point d'attache du *muscle adducteur supérieur* se déplaçait notablement en suivant l'accroissement de la coquille.

Or, si nous étudions, par exemple, le développement de la Moule, nous constatons que les deux valves de la coquille s'étant étendues de manière à commencer à recouvrir l'embryon, on n'aperçoit encore que le muscle adducteur supérieur. C'est donc lui qui se forme le premier et que nous pouvons comparer au muscle columellaire de la larve du Gastéropode. Le fait est remarquable, car l'on sait que le muscle adducteur inférieur est beaucoup plus développé chez la Moule adulte.

Ce muscle adducteur supérieur peut se trouver reporté sur la face ventrale, subissant ainsi, comme conséquence de cet accroissement, un déplacement (une rotation) considérable, dépassant dans les cas extrêmes 90° (*Chama*) sans qu'il y ait eu pour cela rotation de la coquille toute entière.

Le cas n'est pas, cependant, tout à fait le même, dans le Pélécy-pode et dans la jeune larve de Gastéropode.

Chez le Pélécy-pode, les muscles réunissent les deux valves, l'accroissement est symétrique et il n'y a pas lieu d'observer une torsion du muscle adducteur supérieur qui se déplace.

Chez le Gastéropode le muscle columellaire réunit, comme

il est facile de le voir dans les figures 21 et 22, un point de la coquille et la région du voile de la larve.

En outre, l'accroissement de cette coquille, en verre de montre, s'effectue non plus dans le plan sagittal, mais dans un plan perpendiculaire ou légèrement oblique au premier, ainsi que nous le montre le développement du point caractéristique (le futur tortillon) de la coquille.

Dans ces conditions, le déplacement, consécutif à l'accroissement de la coquille dans la direction de droite à gauche, du point d'attache du muscle columellaire, explique la *torsion* du muscle, comme conséquence du déplacement du tortillon et de la région anale.

L'examen que nous venons de faire, en nous servant des figures de PELSENEER et de ses propres constatations, mais sans adopter son interprétation et en nous guidant, au contraire, sur les renseignements fournis par la rotation des points caractéristiques de la coquille du Pélécy-pode adulte, est particulièrement instructif pour nous, puisqu'il nous montre à la fois :

1^o Que la rotation de la coquille larvaire peut se produire indépendamment de la torsion proprement dite ;

2^o Que la torsion proprement dite ne s'est pas encore effectuée au stade relativement âgé où le muscle columellaire est tordu sur lui-même, alors que chez les Prosobranches, la torsion proprement dite se produit à un stade extrêmement jeune.

Il serait intéressant d'étudier comparativement le muscle columellaire dans la larve des Prosobranches ; je n'ai malheureusement que trop peu de documents à ce sujet. Cependant, dans quelques figures, en particulier dans la figure 2 de la planche 6 du beau mémoire de PELSENEER (25), le muscle columellaire représenté chez un Prosobranch vu du côté gauche, ne semble présenter aucune trace de torsion. Il en est de même dans la figure 16 de la planche 12 du même travail.

Si l'observation se confirme, et si, réellement, les Prosobranches ne présentent pas de muscle columellaire tordu, on serait amené par cette constatation à conclure que l'attache du muscle columellaire a lieu dans la partie moyenne du corps et non sur le voile lui-même. Dans ces conditions, le muscle columellaire *ne se tordrait plus sur lui-même, parce que la région moyenne du corps* (le point d'attache du muscle) *aurait subi la torsion proprement dite.*

Cette hypothèse a besoin d'être confirmée par de nouvelles observations, rendues malheureusement très difficiles par l'opacité des larves de la plupart des Prosobranches.

CHAPITRE X

Comparaison de la rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire avec la torsion proprement dite.

La torsion du muscle columellaire chez les Nudibranches, si heureusement mise en évidence par PELSENEER, nous a permis dans des conditions qui me paraissent très élégantes, de différencier la rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire, de la torsion proprement dite.

Comparons maintenant ces deux phénomènes, pour mettre en évidence, non seulement leurs différences, mais aussi leurs ressemblances.

Les Gastéropodes sont caractérisés, d'une manière générale, par la rotation du point caractéristique de la coquille larvaire et de la région anale.

A ce phénomène *général*, se surajoute, chez *tous* les Prosobranches et chez *un certain nombre* d'Opistobranches, un second phénomène *particulier* que nous pouvons considérer indépendamment du premier : *la torsion proprement dite*.

Le phénomène général comporte un déplacement de la partie inférieure du tube digestif (rectum anus et en partie, estomac) sans que ces organes se tordent sur eux-mêmes.

Le phénomène particulier consiste dans une torsion sur lui-même de l'œsophage et d'une partie du système nerveux.

Pour comprendre facilement la rotation larvaire, nous pouvons comparer la partie inférieure de l'embryon à un cône

droit, renversé et à base circulaire, dont le sommet, *S*, est occupé par l'estomac et où l'anūs ventral et le tortillon dorsal se trouvent sur un point *A* et *T* (fig. 23, n° 1) de la circonférence de base.

L'anūs se déplace de la face ventrale vers la face dorsale, en passant par la droite et, le tortillon, de la face dorsale vers la face ventrale, en passant par la gauche. Les points *A* et *T* vont se transporter progressivement en *A'*, *A''* et *A'''*, *T'*, *T''* et *T'''* (fig. 23) et l'intestin, lorsqu'il se sera formé, représentera une arête du cône.

Cette arête, d'abord incomplète, va se déplacer en même temps que le point *A*, sans se tordre sur elle-même.

Pour schématiser de même la torsion proprement dite, nous pouvons comparer la région œsophagienne à un cylindre, contenant à son intérieur l'œsophage et portant, à sa surface, les régions épidermiques qui vont donner naissance aux ganglions sus, sous-intestinal, génital et à leur commissure (fig. 23, n° 2 et n° 3).

Le cylindre, fixé par son extrémité supérieure au voile qui ne prend pas part au mouvement, va subir une torsion de droite à gauche, sa partie supérieure restant fixe. L'œsophage va se tordre sur lui-même, et les génératrices du cylindre vont prendre une forme spiralée (fig. 23, n° 3).

Ainsi, dans les deux phénomènes que nous venons d'envisager, *les parties du corps* où siège le mouvement de déplacement sont différentes ainsi que *le résultat du mouvement*.

Il était donc nécessaire de dissocier les deux phénomènes et de les désigner sous deux noms différents pour éviter toute confusion.

Dans les deux cas, cependant, il y a torsion du corps de l'embryon autour de l'axe du corps et dans le même sens. Seulement, dans le premier cas, la torsion du corps se limite à la région abdominale et, dans le second, elle correspond à la région œsophagienne et s'ajoute à la première.

FIG. 23.

N° 1. — Schéma de la Rotation larvaire du Tortillon de la région anale (la région abdominale est représentée par le cône contenant l'estomac, la face ventrale en avant). — A, A', A'', A''' : positions successives de l'anus. — T, T', T'', T''' : positions successives du tortillon.

Nos 2 et 3. — Schéma de la Torsion proprement dite (le cylindre représente la région œsophagienne rattachée au voile, V). — N° 2. — Le cylindre avant la torsion avec le système nerveux symétrique. — Le cylindre après la torsion, et la formation de la Streptoneurie.

La torsion proprement dite, ainsi envisagée, représente donc une action complémentaire qui s'ajoute, dans un certain nombre de cas, à celle que nous caractérisons sous le nom de rotation larvaire de la région anale.

Je n'ai pas cru devoir faire entrer le mot *torsion* dans la désignation du phénomène général parce que, quoiqu'il y ait torsion de la portion abdominale du corps, il y a seulement *rotation* et non torsion de la région anale.

La région anale se comporte d'une façon différente de celle de l'œsophage, parce que l'œsophage forme l'axe de la partie moyenne du corps et se confond, si je puis m'exprimer ainsi, avec l'axe longitudinal de l'embryon; tandis que l'anus et la partie intestinale qui prend naissance à ses dépens, font partie de la zone périphérique (fig. 23).

Pour se rendre un compte exact du phénomène, il faut donc comparer le déplacement de l'anus, non pas à celui de l'œsophage, mais à celui des régions épidermiques qui vont donner naissance aux ganglions de la Streptoneurie.

On peut s'étonner que, lorsque la torsion larvaire proprement dite vient s'ajouter à la rotation larvaire du tortillon et de la région anale, elle ne produise pas, finalement, une torsion beaucoup plus considérable du corps de l'embryon.

Théoriquement, si la rotation larvaire de la région anale amène l'anus dorsalement, elle correspond à une rotation sur une demi-circonférence, mesurée par un angle de 180° .

La torsion proprement dite devrait produire une nouvelle rotation, dans le même sens, d'une demi-circonférence; d'où un nouvel angle de 180° et l'anus devrait se retrouver sur la face ventrale, après une rotation complète sur la circonférence toute entière (fig. 23).

Cette objection, qui ne laisse pas d'être embarrassante au premier abord, est en réalité paradoxale parce qu'elle n'est vraie que pour des objets mécaniques et rigides et non pour les objets vivants.

Les différentes parties de l'embryon ne sont pas rigidement soudées entre elles et l'accroissement relatif des parties peut varier dans des limites étendues.

L'exemple du Pélécy-pode, que nous avons cité précédemment, peut nous venir en aide encore une fois.

Dans la série des Pélécy-podes, il n'y a pas, ainsi que nous l'avons vu dans le chapitre VI, de torsion autour de l'axe du corps, puisque tous les phénomènes de croissance se passent dans le plan sagittal, il y a cependant rotation des points caractéristiques de la coquille (charnière, crochets, etc.). Le phénomène est variable dans les différents types et nous trouvons toute une série intermédiaire avant d'arriver au cas de la Tridacne, où la rotation atteint environ une demi-circonférence, soit 180°.

Il doit en être, probablement, de même dans la larve du Gastéropode, et si nous observons un déplacement de la région anale de 180°; l'estomac ainsi que le montre la position des lobes droit et gauche du foie (fig. 17, p. 60) ne tourne que d'un beaucoup plus petit nombre de degrés.

Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que la torsion proprement dite, qui porte sur la région œsophagienne, puisse s'effectuer sans exagérer outre mesure la rotation de la région anale.

La raison visible de cet accroissement considérable par place de certaines régions du corps, avec ralentissement de croissance sur d'autres points, qui conditionne le phénomène dans les deux cas, n'est-il pas d'amener l'anús, le complexe anal et la cavité palléale sur la face dorsale du corps ?

Les accroissements qui amènent la torsion du corps, soit dans la partie abdominale seulement, soit dans la partie abdominale et œsophagienne, doivent s'harmoniser pour produire, dans les deux cas, le résultat cherché : *l'anús dorsal*.

Cependant, il est probable, que dans beaucoup de cas, la torsion de la portion œsophagienne du corps fait réellement sentir son action, par une rotation plus accentuée de l'anús.

Une observation de GUIART, m'incite à le croire.

« Il suffit, dit l'auteur (19, p. 187), de se reporter aux dessins donnés par les différents auteurs qui se sont occupés du développement des *Opisthobranches* pour constater l'exacti-

tude de la torsion (1), torsion portant également sur la coquille et les organes qu'elle renferme. *Toutefois, nous devons indiquer que jamais nous n'avons vu la portion renflée de la coquille se porter entièrement ventralement. Elle reste toujours un peu à gauche, au niveau du gros sac nourricier, de l'orifice gauche du foie qui est logé dans le renflement (chez les Opisthobranches).* »

Cette observation est très intéressante. Elle tend à montrer que l'absence de torsion proprement dite diminue la rotation du tortillon. Nous pouvons observer le même fait dans la rotation anale de la Philine, l'anus n'arrive pas à la ligne médio-dorsale et reste dorsalement et à droite (fig. 16, p. 58). Je crois que des observations attentives sur les larves de Prosobranches, montreraient dans bien des cas, le phénomène inverse (2).

En résumé : la comparaison de la rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire, d'une part, avec la torsion proprement dite, d'autre part, montre que si le résultat en gros est le même : *Torsion* d'une partie du corps de l'embryon de droite à gauche, il y a lieu cependant de distinguer les deux phénomènes, parce qu'ils intéressent deux parties différentes du corps :

1^o La torsion proprement dite, agissant sur la portion œsophagienne, qui se tord autour de l'axe longitudinal et entraîne dans ce mouvement la portion inférieure du corps qui subit *passivement* les effets de cette torsion ;

2^o La rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire agissant, au contraire, sur la portion abdominale seule.

Ce deuxième phénomène est général chez tous les Gastéropodes, tandis que le premier s'observe seulement chez les Prosobranches et une partie des Opisthobranches.

(1) GUIART, bien entendu, ne fait aucune distinction entre la rotation larvaire du point caractéristique de la coquille et de la région anale et la torsion proprement dite.

(2) Ce qui expliquerait le cas observé à propos du muscle columellaire des Prosobranches (Ch. IX, p. 82).

CHAPITRE XI

Les types archaïques des Opisthobranches.

L'étude que nous avons faite dans les chapitres précédents, de la rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire, nous a montré que l'enroulement caractéristique des Gastéropodes autour de l'axe de l'embryon se produit, chez les Nudibranches, tels que Doris, *seulement, dans la portion abdominale du corps, sans affecter la région œsophagienne.*

On peut prétendre qu'en opposant Doris à Parmophore, j'ai choisi avec Doris un type hautement différencié et nullement archaïque.

Cela est parfaitement exact; mais, n'infirme en rien ce que j'ai voulu démontrer tout d'abord : c'est-à-dire, *qu'il existe des Opisthobranches qui n'ont jamais éprouvé de torsion proprement dite et qui ne subissent aucune détorsion.*

Doris étant un animal bien étudié, il m'a paru avantageux de l'opposer au Parmophore, sans me préoccuper s'il n'y avait pas de formes plus archaïques dans son voisinage.

Doris est une forme bien différenciée; cependant, il ne faut rien exagérer, car elle présente encore des caractères qui n'indiquent pas une organisation sensiblement plus élevée que celle du Parmophore et je ne vois pas, à la réflexion, qu'il y ait des raisons bien nettes pour prétendre que l'un constitue un type supérieur à l'autre. Or, le Parmophore est sans conteste, une forme inférieure par rapport aux Prosobranches.

C'est parmi les Opisthobranches et en particulier, parmi les Nudibranches que Doris représente un type relativement

supérieur; pourtant, il conserve des caractères primitifs par rapport à la généralité des Gastéropodes et en particulier le *Notæum*.

Ce bouclier dorsal, encombré de spicules et de nodosités, ne constitue certainement pas l'équivalent du manteau des *Prosobranches* (fig. 11).

« Il est probable, dit Paul Fischer (18, p. 518) qu'il représente à la fois les lobes épipodiaux des *Elysia* et des *Aphysia* soudés sur la ligne médiane et percés par les orifices respiratoire et anal et le disque céphalique des *Philine*. »

Tout en reconnaissant la nature complexe du *Notæum*, j'y vois, bien plutôt l'équivalent du pseudo-manteau des *Chitons*, qui, lui non plus, n'est pas comparable au manteau des *Prosobranches* et qui est formé par la région céphalique intimement fusionnée avec le manteau proprement dit, en dehors de toute fusion avec des dépendances du pied.

Malgré l'absence de coquille chez *Doris* adulte et la présence de la coquille multi-segmentée chez le *Chiton*, on constate la présence d'organes sensoriels (rhinophores chez *Doris*, microstètes et mégaloètes chez *Chiton*). D'autre part, l'aspect général, la structure, la disposition par rapport aux différentes parties du corps, l'absence de toute cavité palléale, rendent ce rapprochement très plausible.

Si la coquille segmentée a une plus grande importance chez le *Chiton*, on ne doit pas oublier que des genres voisins présentent, à ce point de vue, des différences considérables. *Chitonellus*, par exemple, où les segments de coquille se réduisent beaucoup; *Cryptochiton*, où les plaques coquillières sont entièrement recouvertes, et qu'enfin, dans les *Aplacophores*, il n'y a plus de coquille du tout dans l'organe équivalent à celui des *Chitons*.

Dans ce dernier cas, la structure du *Notæum* et du pseudo-manteau des *Amphineures* offre des ressemblances frappantes, comme le montre la figure 25.

Nous avons, cependant, intérêt, maintenant, à laisser de

FIG. 24.

Phyllidia trilineata (les deux premiers dessins sont imités du règne animal de Cuvier).

N° 1. — Phyllidie vue par la face dorsale.

N° 2. — Phyllidie ouverte par la face dorsale pour montrer la disposition du tube digestif.

N° 3. — Phyllidie vue par la face ventrale ; du côté droit, le pied est légèrement relevé pour montrer les branchies en lames.

Lettres communes aux trois figures :

A, Anus. — B, Bouche. — Br, Branchie. — Es., Estomac. — m, Muscle rétracteur du bulbe œsophagien. — N, Nœtum. — o, OEsophage. — P, Pied. — r, Rectum. — T, Tentacule.

côté Doris, pour des types incontestablement plus archaïques, comme *Phyllidia*, où nous voyons l'animal, qui reste aussi

symétrique que Doris, prendre des ressemblances extérieures beaucoup plus frappantes avec les Chitonidés (fig. 24).

Dans *Phyllidia Trilineata* (Cuvier), figure 24, nous retrouvons l'anus sur la ligne médio-dorsale, déjà beaucoup plus bas que chez Doris. Les branchies, formées non plus d'arborescences, mais de lames nombreuses, placées entre le Notœum et le pied, rappellent la disposition des lames branchiales des Chitons (*Br*, fig. 24, n° 3).

Un pas de plus et nous arrivons à *Fryeria* où la disposition des branchies est la même que chez *Phyllidia*, mais où l'anus a la situation de celui du Chiton entre le Notœum et le pied (fig. 25, n° 3).

Là, la ressemblance devient tout à fait suggestive et nous avons presque tous les caractères extérieurs du Chiton (1) : Grande sole pédieuse occupant toute la face ventrale, muflle aussi peu indiqué que chez les Amphineures, grand Notœum dorsal, avec branchies périphériques et anus situé sur la ligne médiane entre le pied et le Notœum.

Je ne prétends pas, bien entendu, que *Fryeria* soit un Chiton, ni un Amphineure — non — il y a de grosses différences au point de vue de l'organisation interne, mais alors que parmi les Prosobranches archaïques nous trouvons la Patelle, et en général les Cyclobranches, qui reproduisent certains traits de la physionomie extérieure des Chitons, il est intéressant de remarquer que ces traits se trouvent encore mieux accentués chez *Fryeria*, par suite de la position de l'anus et de la présence du Notœum.

Nous n'avons donc pas besoin des formes Prosobranches, même archaïques, pour rapprocher de tels Opistobranches des formes symétriques du groupe des Amphineures, et il m'a semblé intéressant de comparer dans une figure d'ensemble les rapports extérieurs des formes archaïques de Prosobranches, d'Amphineures et d'Opistobranches (fig. 25).

(1) Sauf, peut-être, pour les orifices rénaux et pour les orifices génitaux.

FIG. 25.

Comparaison de Patella, Chitonellus, Fryeria

N° 1 et 1 b. — Patella, face ventrale et profil.

N° 2 et 2 b. — Chitonellus, face ventrale et profil.

N° 3 et 3 b. — Fryeria, face ventrale et profil.

Lettres communes aux six figures :

A, Anus. — B, Bouche. — Br, Branchies. — M, Manteau. — N, Notœum. — P, Pied.

Dans la Patelle (la forme qui se rapproche le plus des Amphineures, parmi les Prosobranches) (nos 1 et 1 b, fig. 25), nous retrouvons, en dehors de la sole pédieuse aplatie, les branchies en lames des Chitons, mais *la tête est déjà dégagée du manteau* qui forme au-dessus d'elle, *une cavité palléale dans laquelle débouche l'anüs et les orifices du complexe anal.*

Dans Doris, les branchies en lames des Chitons n'existent pas, mais le Notæum prend l'apparence du pseudo-manteau des Chitons.

Dans Fryeria (3 et 3 b, fig. 25), nous retrouvons les branchies en lames disposées comme chez les Chitons, nous constatons l'absence de toute cavité palléale et l'anüs terminal, comme chez ces derniers et, enfin, la présence du Notæum déjà signalé chez Doris.

La ressemblance extérieure avec les Amphineures est donc beaucoup plus complète chez Fryeria que chez la Patelle. Quoique la disposition extérieure de Fryeria suggère très naturellement l'idée d'une forme encore plus archaïque que celle de la Patelle, je ne crois pas, cependant, que la position de l'anüs soit primitive chez elle et j'y vois un phénomène secondaire de régularisation.

Fryeria et Phyllidia *sont déjà des formes Gâstéropodes et leurs larves à coquille nautiloïde* nous montrent que nous sommes déjà loin de l'Amphineure.

La position de l'anüs et du complexe anal offre, d'ailleurs, beaucoup de variété chez les Nudibranches adultes, quoique leur position primitive soit, d'après moi, sensiblement la même pour tous, au moment où la larve, même âgée, possède encore sa coquille.

Fryeria et Phyllidia, dont je ne connais pas le développement, ont certainement, au moment où leurs larves sont au stade caractéristique (après que la rotation de la région anale est complètement effectuée) un anus dorsal placé comme chez Doris ou Philine (fig. 12, nos 4 et 5, p. 43). Mes observations personnelles, appuyées sur les nombreux dessins figurés par

les auteurs, sur les Opisthobranches et sur les Prosobranches permettent d'affirmer qu'il y a toujours chez les larves, à un stade relativement jeune, un anus dorsal ou sensiblement dorsal, comme dans la figure 12.

Prenant pour point de départ cette première constatation, il est très intéressant de suivre les modifications du complexe anal dans la série des Opisthobranches. Partant de ce que l'on peut appeler le point *AL* (anus larvaire), figure 12, n° 4 et n° 5, page 43, point où se trouvait situé l'anüs chez la larve munie de sa coquille nautiloïde, on constate les modifications suivantes :

1° Dans les Inférobranches (type Phyllidia), le rectum descend à peu près en droite ligne à partir du point *AL*, jusqu'à l'extrémité inférieure du corps ou presque jusqu'à cette extrémité, et les branchies ont la même situation que chez les Amphineures ;

2° Dans les Antobranches (type Doris), le rectum suit le même trajet que dans les précédents, c'est-à-dire qu'il descend à peu près en droite ligne à partir du point *AL*, mais il n'atteint pas l'extrémité inférieure du corps, et les branchies entourent l'anüs, comme une rosette ;

3° Dans les Polybranches et les Pellibranches (types : Eolis, Tethys, Elysia), le rectum est court, et l'anüs a tendance à passer sur le côté droit, tout en restant le plus souvent dorsal ;

4° Dans les Inférobranches (type Pleurophyllidia) le rectum s'incline obliquement à partir du point *AL* pour aboutir à un anus latéral, les branchies gardant leur forme archaïque ;

5° Dans les Pleurobranches (type Umbrella), le rectum s'incline d'abord à partir du point *AL* et vient aboutir à un anus dorsal et postérieur tandis que la branchie, malgré son insertion latérale est franchement dirigée en arrière ;

6° Dans les Pleurobranches (type Pleurobranchus), le rectum s'achemine obliquement en arrière et aboutit à un anus latéral, comme la branchie, franchement dirigée en arrière ;

7^o Dans les Tectibranches anaspides (type *Aphysia*), le rectum a sensiblement les mêmes dispositions que dans le Pleurobranche, mais l'obliquité du rectum à partir du point *AL* est déjà moins grande, la branchie est encore dirigée en arrière;

8^o Dans les Tectibranches inoperculés (type *Philine*, type *Acera*, type *Scaphander*), nous voyons le rectum à partir du point *AL* devenir de plus en plus transversal et la branchie prendre une direction latérale et latérale supérieure.

9^o Enfin, dans les Tectibranches operculés (type *Actéon*), le rectum à partir du point *AL* se dirige franchement vers le haut, gardant sa direction primitive, celle qu'il a normalement dans les Prosobranches et la branchie tout en restant du côté droit est devenue une branchie Prosobranchie.

Nous pouvons traduire tous ces déplacements que nous observons dans la série des Opistobranches adultes, par une comparaison :

Le point *AL* est le centre du cadran d'une horloge ; la grosse aiguille figure le rectum et suit, dans la série des Opistobranches, par un mouvement rétrograde, depuis la demie jusqu'à l'heure, en passant successivement par les points intermédiaires, les divisions du cadran.

La comparaison n'est cependant pas absolument exacte, car l'aiguille varie de longueur dans les différents types.

Dans aucun cas, on ne peut prétendre qu'il s'agit dans ces déplacements du rectum et de l'anus dans la série des Opistobranches adultes, d'une *détorsion proprement dite* ou d'une *dérotation* (voir Chapitre III). Le phénomène ne porte, dans la région abdominale, que sur une fraction de l'intestin et il rentre, nettement, dans la catégorie des *régularisations*.

Après ces constatations, prétendre avec BOUVIER, qu'*Actéon* est la forme la plus archaïque du groupe des Opistobranches, ou affirmer avec PELSENEER que les formes *Chilina* (pulmonés) et *Actéon* forment le point de départ du type Opistobranchie, semble une assertion presque paradoxale.

Elle ne peut s'expliquer que par la nécessité de trouver une série de formes conduisant des Prosobranches aux Opistobranches.

Si Actéon se rapprochait des formes Cyclobranches ou Aspidobranches, qui dans le groupe des Prosobranches offrent, comme nous venons de le voir, un certain nombre de traits communs avec les Amphineures, on pourrait à la rigueur comprendre cette manière de voir ; mais, il n'en est pas ainsi ; Actéon se rapproche visiblement des formes les plus élevées du groupe des Prosobranches et des plus différenciées !

Quant à Chilina, avec son orifice pulmonaire protégé par un lobe du manteau, son grand pied dilaté en avant, sa coquille auriculiforme, très développée et spiralée, avec son péristome simple et tranchant, on ne peut guère le rapprocher que des Auricula, formes maritimes, très spécialisées, sur la signification desquelles, je crois que personne n'est très bien fixé.

Aussi, considérant que les formes inférieures des Nudiobranches inférobranches, Phyllidia, Fryeria et Doridella, ont des ressemblances tout à fait suggestives, avec les Amphineures, par leur notœum et par la disposition relative des branchies et du pied (ressemblances extérieures plus complètes encore que chez les Cyclobranches) il nous semble impossible de ne pas les considérer, malgré l'apparence plus condensée de leur système nerveux, comme des formes relativement rapprochées des Amphineures ; car à côté de ce système nerveux, il y a un système circulatoire et un rein qui offre des analogies frappantes avec les mêmes appareils du Chiton.

La condensation des ganglions nerveux dans la région céphalique est-elle d'ailleurs toujours une preuve de la supériorité d'un type zoologique ?

Il me suffira de rappeler que personne ne songe à mettre un Annélide au-dessous d'une Planaire, à cause de la présence d'une chaîne nerveuse ventrale. Dans les Pélécy-podes, le type

Nucula, si bien étudié par PELSENEER, se place-t-il au-dessus d'un Anodonte et d'un Unis, parce qu'une partie des ganglions viscéraux tend à se fusionner avec les ganglions cérébroïdes ?

Le système nerveux de Doris (fig. 13), ou celui de Thétys condensé en une masse dorsale, me semble plus facile à rapprocher de celui du Chiton que celui des Prosobranches, si l'on tient compte du fusionnement (qui correspond plus exactement à une *non apparition*) des ganglions sous, sus-intestinal et génital, avec les ganglions palléaux.

Il semble donc plus naturel de partir des Nudibranches inférieurs pour remonter progressivement par les formes Tectibranches, vers les Bulles et les Actéons, qui se spécialisent comme les Prosobranches en s'entourant d'une coquille relativement énorme et perdent toute trace de Notæum.

Les mêmes causes produisant les mêmes effets, nous verrons dans le chapitre suivant que Actéon aboutit vraisemblablement aux Prosobranches par un phénomène de convergence, *qu'il est un aboutissement et non un commencement*.

CHAPITRE XII

Les Causes ou les Coïncidences.

Dans son important mémoire (25, p. 113 et suivantes) sur l'embryogénie des Gastéropodes, PELSENEER, consacre le premier chapitre de la troisième partie à la torsion, à l'asymétrie et à la détorsion et recherche les raisons explicatives des phénomènes, que l'embryologie empêche d'accepter et celles qu'elle rend le plus acceptable.

Après avoir montré que la torsion n'est pas due à la rotation de l'embryon sur lui-même, ni à l'asymétrie des deux lobes du foie, comme le voulait PLATE (26, p. 189) ni à l'asymétrie de la glande génitale, PELSENEER écrit : « La torsion est due au mode de développement du pied. Tous les Mollusques, en dehors des Céphalopodes, présentent un grand développement du pied en arrière de la région céphalique. Ceci contrarie le développement de la branchie sur sa face originelle postérieure. Par réaction se produit l'extension de l'appareil branchial en avant chez :

a) « Les Lamellibranches, par simple croissance en avant sans multiplications, jusqu'auprès de la bouche. »

b) « Les Polyplacophores, par multiplications des Cténidies. »

c) « Les Gastropodes, par le phénomène de torsion ».

Rendre le développement du pied, à lui seul responsable de la torsion, me paraît une assertion hardie. Une cause simple comme celle-ci : *développement du pied* produirait des effets bien divergents, car, ainsi que le reconnaît, lui-même, l'auteur

dans la citation, le développement du pied aurait des effets très différents chez les Lamellibranches, les Polyplacophores et les Gastropodes, et il serait nécessaire, tout d'abord, de nous dire d'une façon très précise, qu'est-ce qui, dans le mode de développement du pied, varie pour produire des effets si peu comparables !

L'anus ou le complexe anal a une position différente, chez l'Acéphale, le Polyplacophore et le Gastéropode et, cependant, ce serait dans tous ces cas, le pied qui par son développement serait responsable de résultats si divers ?

Si nous ne faisons pas intervenir au moins, parmi d'autres causes aussi vraisemblables, le manteau et la coquille à deux valves du Lamellibranche, le Notœum du Polyplacophore, et le manteau avec la coquille univalve du Gastéropode, il me semble que le pied, à lui tout seul, reste impuissant à produire des phénomènes si différents.

J'ai renoncé pour mon compte à indiquer, avec précision, la cause de la torsion des Gastéropodes. Il me paraît plus utile d'indiquer exactement, tout d'abord, ce qui se passe réellement, avant d'en rechercher les causes lointaines, d'autant plus, que si nous admettons pour un instant que le développement du pied est responsable de la torsion, il faudra rechercher aussitôt la cause de ce développement du pied, ce qui peut entraîner un peu loin dans l'hypothèse.

Les Gastéropodes (moins les Amphineures) présentent à l'état larvaire *une petite coquille univalve avec un tortillon ou une bosse saillante*. Tous (moins les Amphineures) éprouvent, pendant que la coquille s'accroît, une rotation de certains points de la région abdominale autour de l'axe longitudinal de l'embryon, rotation qui transporte la région anale, originellement ventrale, dorsalement de droite à gauche et le tortillon, originellement dorsal, de gauche à droite, dans le même sens que la région anale.

C'est ce phénomène que j'ai caractérisé sous le nom de *rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire*. (Voir Chapitre II.)

Les Gastéropodes ne sont pas les seuls parmi les Mollusques à présenter un pied rampant, puisque les Amphineures offrent, sous ce rapport, une grande ressemblance avec eux.

Ce pied rampant ne peut être, à lui seul, la cause du phénomène que nous observons chez tous les Gastéropodes, puisque chez les Amphineures, nous ne constatons, chez la larve, aucune rotation de la région anale et que les Amphineures n'ont pas de coquille univalve à tortillon.

On peut donc en conclure, vraisemblablement :

1^o Soit que *la cause principale* de la torsion de la région abdominale, qui se produit chez tous les Gastéropodes sans exception, réside dans la présence de cette coquille univalve à tortillon qui existe chez tous les Gastéropodes sauf chez les Amphineures (1).

2^o Soit qu'on se trouve en face d'une simple coïncidence, ce qui est infiniment moins vraisemblable.

Au lieu de considérer les Gastéropodes en général, si nous étudions les différents groupes qui les composent, nous pouvons faire, également, des rapprochements intéressants.

Les Nudibranches à *notœum* très développé, sans coquille et sans manteau distinct chez l'adulte, restent symétriques dans la région supérieure et moyenne du corps, ainsi que nous l'avons établi dans le Chapitre IX. Leur système nerveux est Orthoneure (notoneure), leur œsophage ne présente aucune trace de torsion et le rectum se trouve refoulé sur la ligne médiane-dorsale, vers la partie inférieure du corps, beaucoup plus bas que ne le comportait sa position chez la larve.

Les Prosobranches n'ont jamais de Notœum et ont, en revanche, une coquille bien développée secrétée par un manteau distinct. Ils ne sont symétriques que dans la région céphalo-pédieuse du corps. Leur système nerveux est Strep-

(1) On peut, cependant, déduire de l'exemple des Céphalopodes que le pied rampant est également une cause efficiente du phénomène. Chez ces derniers le pied prend une forme particulière et la coquille nautiloïde lorsqu'elle existe ne suffit pas à déterminer la rotation anale.

toneure, leur œsophage est tordu et l'anus et le rectum se trouvent en avant, vers la partie supérieure et dorsale du corps, plus haut que ne le comportait leur position chez la larve.

On peut en conclure comme précédemment, soit :

1^o Qu'un *notœum* très développé et l'absence de coquille chez l'adulte, empêchent la torsion moyenne du corps et favorisent le refoulement du rectum vers la partie inférieure et que l'absence de *Notœum* et la présence d'un manteau et d'une coquille fortement développée favorisent la torsion de la portion moyenne du corps et l'acheminement du rectum vers la partie supérieure du corps.

2^o Soit qu'il y a là de simples coïncidences.

Les coïncidences se multiplient si l'on tient compte des types intermédiaires :

Les formes, en effet, où le *Notœum* est très développé, où, cependant, le manteau commence à se différencier et où la coquille persiste chez l'adulte, sans acquérir une grosse importance, restent symétriques dans la région supérieure et moyenne du corps. Leur système nerveux est notoneure, leur œsophage ne présente aucune trace de torsion, mais le *rectum* et surtout le complexe anal (branchies) ont tendance à se porter sur le côté comme si la présence de cette coquille qui se conserve chez l'adulte mettait obstacle à leur refoulement en arrière (Pleuròbranches).

Il y a là peut-être un indice du rôle de la coquille persistante. Nous le voyons s'affirmer dans les cas suivants.

Lorsque le *Notœum* se scinde en deux parties : 1^o un disque céphalique très développé ; 2^o un manteau sécrétant une coquille encore faiblement développée. Les formes restent encore symétriques dans la partie supérieure et moyenne du corps, mais l'ouverture de la coquille se trouve reportée sur le côté droit et vers la partie inférieure de l'animal, comme si elle était refoulée par le développement du disque céphalique vers le bas. Le complexe anal suit le même mouvement (Aplysie).

Lorsque le Notœum, toujours scindé en deux parties, présente : 1^o un disque céphalique moins important ; 2^o un manteau sécrétant une coquille plus fortement développée, les formes offrent une tendance de plus en plus marquée à *une torsion de la partie moyenne et œsophagienne du corps*. La torsion proprement dite (voir Chapitre II) s'ébauche et l'ouverture de la coquille toujours tournée vers la droite ne s'incline plus en arrière. Il semble, dans ce cas, que le développement du disque céphalique devient insuffisant pour empêcher la torsion de la partie moyenne du corps et pour refouler le complexe anal vers le bas (1) (Bulle Scaphander).

Enfin, lorsque le Notœum a disparu, qu'il ne reste plus qu'un rudiment de disque céphalique et que le manteau et la coquille ont pris la même importance que chez les Prosobranches, la région moyenne du corps subit la torsion proprement dite, la coquille a son ouverture dirigée comme chez les Prosobranches, vers le haut. Il semble que les conditions qui ont donné naissance au Prosobranché (absence de Notœum, présence d'un manteau sécrétant une coquille enroulée et volumineuse) se trouvent maintenant réalisées, après s'être ébauchées dans les cas précédents.

Le parallélisme que nous venons de noter entre les positions du complexe anal chez les Opistobranches et les proportions relatives du Notœum, du manteau, et de la coquille, peuvent être considérés comme des coïncidences.

Avec un peu de hardiesse, on serait tenté d'y reconnaître les causes qui expliquent les différences des principaux types d'Opistobranches et les jalons de la voie par laquelle l'Opistobranché converge vers le Prosobranché.

Ces coïncidences donnent certainement à l'esprit plus de satisfaction pour expliquer les phénomènes que le seul développement du pied, pris comme facteur principal de tant de phénomènes variés.

(1) Il existe une série de formes intermédiaires où l'on peut suivre le phénomène pas à pas (Philine, Acère, etc.).

On doit, cependant, remarquer que le Notœun, le disque céphalique, la coquille volumineuse ne s'aperçoivent que chez les adultes et que les particularités qu'ils représentent n'ont pas été mises, encore, en évidence chez les larves.

Existent-elles dans les larves, au moins à l'état de rudiment? Je ne puis l'affirmer dans l'état actuel de nos connaissances qui sont trop incomplètes sur ce point.

Peut-être que des recherches ultérieures nous éclaireront à ce sujet et nous montreront chez la larve de l'Opisthobranché à Notœum, volumineux chez l'adulte, une soudure intime du voile avec la partie moyenne du corps, qui rendrait la torsion proprement dite impossible.

CHAPITRE XIII

La détorsion est un phénomène inexistant chez tous les Gastéropodes.

Nous avons vu, dans le chapitre précédent, par quelle voie l'Opisthobranchie archaïque pouvait progressivement s'acheminer ou converger vers la forme Prosobranchie.

En dehors de toute théorie, nous pouvons suivre ses modifications, en partant de formes ayant une ressemblance extérieure frappante avec l'Amphineure.

Ces formes (Phyllidie, Doris, etc.) sont rigoureusement symétriques dans la partie supérieure et moyenne du corps, et sont également symétriques, *en apparence*, par rapport au plan sagittal, après la rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire, dans la région abdominale.

Après beaucoup d'intermédiaires (série des Tectibranches), nous arrivons progressivement, jusqu'à des formes telles que l'Actéon où le caractère prosobranchie apparaît, avec la torsion proprement dite de la région moyenne du corps, entraînant la *Streptoneurie* et la torsion sur lui-même de l'œsophage.

Nous assistons ainsi, progressivement, à la torsion autour de l'axe longitudinal, d'abord dans la portion abdominale, puis dans la portion moyenne du corps, coïncidant avec la suppression du Notœum et avec le développement du manteau et de la coquille.

Nulle part, l'étude comparée de chaque larve avec son adulte ne montre le phénomène désigné par les auteurs sous

le nom de *détorsion*, phénomène que j'ai décomposé, pour plus de clarté dans le Chapitre II, en : *Détorsion proprement dite* et *Dérotation anale*.

Les formes les plus inférieures (Nudibranches) subissent seulement au stade larvaire la rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire; si bien que, en comparant la larve et l'adulte, on ne constate nulle trace dans ces formes (Phyllidie, Doris et Nudibranches en général) d'une torsion de la portion moyenne du corps (Torsion proprement dite) que l'on ne doit pas confondre avec la rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire qui a rendu l'anus dorsal.

Pour préciser, je prendrai pour exemple Doris que j'ai étudié précédemment.

Peut-on dire que la portion moyenne du corps de Doris (région œsophagienne) est détordue à l'état adulte ?

Non. Puisque la condition indispensable pour se détordre à l'état adulte est d'avoir été tordue à l'état larvaire.

Nous devons en conclure que Doris ne *subit pas la détorsion proprement dite*.

Peut-on dire que la portion abdominale du corps de Doris est détordue à l'état adulte (ou pour être plus précis a subi la dérotation anale) ?

Non. Puisque l'anus et le rectum se trouvent aussi bien chez l'adulte que chez la larve sur la ligne médio-dorsale.

Nous devons en conclure que Doris ne subit pas la dérotation anale.

Dérotation anale et détorsion proprement dite correspondant exactement au terme plus vague de détorsion employé par les auteurs, nous pouvons conclure que c'est à tort que l'on a affirmé que *tous les Euthyneures provenaient par détorsion des Streptoneures*. Le seul exemple de Doris suffirait à infirmer cette assertion.

L'examen des autres formes n'est pas moins concluant :

Prenons par exemple un Tectibranche, tel que Philine. Nous ne trouvons pas trace de la torsion proprement dite

chez la larve, donc pas de détorsion proprement dite chez l'adulte.

L'anüs chez l'adulte, n'étant plus sur la ligne médiane, comme chez la larve (1), dira-t-on qu'il y a eu dérotation chez l'adulte ?

Non, ce serait là une fausse interprétation. Pour qu'il y eut dérotation, il faudrait que l'intestin tout entier prit part au mouvement en sens contraire. Or, nous avons vu *qu'une fraction seulement de l'intestin se déplace secondairement* à partir du point *AL* (anus larvaire). C'est un phénomène de régularisation analogue à celui que nous avons décrit dans le Chapitre III.

L'étude de Philine, confirme donc l'absence de toute détorsion.

Il est facile d'en déduire que si, dans d'autres formes (telles que Scaphander, etc.), nous trouvons chez l'adulte un œsophage en partie tordu et un système nerveux qui commence à devenir Streptoneure, cela tient à ce que chez la larve, il y a eu un commencement de torsion de la partie moyenne du corps, torsion qui se trouve conservée chez l'adulte.

Enfin, dans le cas extrême d'Actéon, personne ne peut parler de détorsion, puisque chez l'adulte, nous trouvons la partie moyenne du corps franchement tordue et un système nerveux Streptoneure.

Nulle part chez les Opisthobranches nous n'avons trouvé place pour la détorsion. Certains Prosobranches vont-ils, enfin, nous montrer ce phénomène ?

L'étude du Parmophore (chapitre IV) et celle de tous les types archaïques d'Aspidobranches et de Cyclobranchés nous offrent de remarquables phénomènes de régularisation qui tendent à donner à ces animaux une symétrie secondaire ; mais, sans aucun doute, tous ces Gastéropodes ont *un œsophage tordu, un système nerveux franchement Streptoneure et*

(1) Cela n'est pas absolument vrai, l'anüs même chez la larve est sur le côté droit et non sur la ligne médio-dorsale.

un anus dorsal. Il ne peut donc être question de détorsion dans leur cas.

Bouvier (12) qui a si magistralement étudié le système nerveux des Prosobranches, avait cru un instant trouver le pont faisant le passage aux Opistobranches par certains Prosobranches, qu'il avait appelé les Orthoneuroïdes. J'ai pu, sans peine, mettre en évidence, dans mon travail sur la *Nerita Polita* et la *Navicella Porcellana* (9), la branche sous-intestinale du système nerveux Streptoneure en voie d'atrophie et montrer que ces animaux ne méritaient pas le nom d'Orthoneuroïdes. Le savant auteur, presque en même temps, constatait lui-même son erreur et la rectifiait.

Tous les Prosobranches à l'état adulte régularisés ou non, zygoneures à droite, ou zygoneures à gauche, conservent l'empreinte de la torsion générale primitive, *torsion proprement dite et rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire*. On ne peut donc parler de détorsion, à leur propos.

Cette revue rapide des Opistobranches et des Prosobranches nous prouve que la détorsion *est un phénomène inexistant chez les Gastéropodes*.

Si les Euthyneures provenaient, réellement, par détorsion d'ancêtres analogues aux Streptoneures, nous devrions trouver des termes de passage nous conduisant des Streptoneures aux Euthyneures.

En un mot, les Streptoneures, en voie de détorsion ou de régularisation, devraient nous conduire à la forme Euthyneure. Or il n'en est pas ainsi et c'est, au contraire, chez certains Euthyneures que nous trouvons, exceptionnellement, un système nerveux nous acheminant vers la forme si caractéristique du système nerveux tordu en 8 de chiffre, et, dans ce cas, les caractéristiques du type Opistobranch se trouvent conservées.

Faut-il s'en étonner? Non. — La théorie de la détorsion se heurte, en effet, à une grande loi naturelle qui ne souffre guère d'exceptions.

Lorsque, par suite, des influences extérieures (changements d'habitat, etc.), certains caractères ont apparu chez les jeunes, si les conditions anciennes se reproduisent et nécessitent des adaptations nouvelles, il ne se produit jamais un retour en arrière, par le même chemin, comme on serait tenté de le croire.

Ce retour en arrière qui nous semble très naturel et donne tant de satisfaction à notre esprit, n'existe pas dans la nature, même chez les organismes les plus élevés, témoin l'apneumie des Amphibiens.

Si nous pouvons très bien concevoir comment sous l'influence de causes d'ailleurs mal définies, par exemple à la suite de la suppression du Notœum, l'Opistobranche arrive à présenter les mêmes caractéristiques que le Prosobranché, c'est-à-dire une torsion de la partie moyenne du corps, nous ne pouvons admettre, avec les données actuelles de la science, que l'Opistobranche après avoir subi la torsion moyenne du corps et être devenu Streptoneure, se détorde ensuite pour reprendre une forme Orthoneure. *Le fait serait en contradiction avec ce qu'on peut observer dans le reste du règne animal. Pour qu'on puisse l'admettre, il faudrait tout d'abord mettre en évidence les forces qui, après avoir tordu l'embryon dans un sens, se renversent pour le tordre ensuite en sens contraire.*

CONCLUSIONS

Il y a flexion ventrale chez les Céphalopodes et les Scaphopodes.

Il y a flexion dorsale chez les Pélécypodes.

Il n'y a pas de *flexion comparable aux deux premières* chez les Gastéropodes. Il se produit un phénomène différent que je caractérise sous le nom de *rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire*.

Tous les Gastéropodes semblent avoir une origine monophylétique. Les Prosobranches et les Opisthobranches présentent, en effet, un remarquable parallélisme dans les premiers stades du développement et leurs larves offrent à l'origine des ressemblances frappantes.

Elles sont *caractérisées, comme larves de Gastéropodes*, par la rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire.

Aucun Gastéropode ne se tord autour de l'axe longitudinal de l'embryon *dans la région céphalo-pédieuse*.

Tous les Gastéropodes (sauf les Amphineures) se tordent autour de l'axe *longitudinal* de l'embryon, *dans la région abdominale*.

Une partie seulement des Gastéropodes se tord autour de l'axe longitudinal de l'embryon, à la fois, dans la région abdominale et *dans la région moyenne du corps*.

Les Opistobranches, qui n'ont qu'une coquille larvaire faiblement développée et qui possèdent à l'état adulte un Notœum, ne subissent pas la torsion proprement dite des Prosobranches.

Les Opistobranches, qui ont une coquille développée comme celle des Prosobranches et un disque céphalique peu développé, subissent la torsion proprement dite, d'abord incomplète, puis complète. Ils peuvent avoir, alors, un œsophage tordu sur lui-même et un système nerveux Streptoneure comme les Prosobranches.

Les formes archaïques du groupe des Opistobranches doivent être recherchées dans les Nudibranches, où certains types, offrent des ressemblances frappantes avec les Amphineures et non, dans les formes se rapprochant des Prosobranches.

Les ressemblances présentées par les Opistobranches, munis d'une coquille fortement développée à l'état adulte, avec les Prosobranches paraissent constituées par des phénomènes de convergence dus vraisemblablement à la disparition progressive du Notœum, à l'atrophie progressive du disque céphalique, à la formation d'une coquille de plus en plus encombrante.

La détorsion n'existe dans aucun type de Prosobranchie ou d'Opistobranchie :

1^o Ceux qui, comme les Nudibranches n'ont jamais été tordus à l'état larvaire dans la région moyenne du corps (région œsophagienne) ne se détordent pas en devenant adultes ;

2^o Ceux qui comme certains Tectibranches se sont faiblement tordus au stade larvaire, dans la région moyenne du corps, restent faiblement tordus à l'état adulte ;

3^o Ceux qui comme l'Actéon se sont tordus complètement dans la région moyenne du corps (torsion proprement dite)

et sont devenus Streptoneures à l'état larvaire, restent Streptoneures à l'état adulte ;

4^o Enfin les Prosobranches, qui subissent tous la torsion proprement dite, gardent, en dépit de toute régularisation ultérieure à l'état adulte, les caractéristiques de la torsion subie par les larves et ne se détordent dans aucun cas.

L'hypothèse de la détorsion a été formulée par les auteurs par suite de la confusion qu'ils ont faite entre la torsion proprement dite (phénomène particulier) et la rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire (phénomène général).

Quand on englobait ces deux phénomènes sous le même terme, l'un étant visiblement général, l'autre passait également pour général et quand on ne trouvait plus nulle trace de ce dernier chez certains Gastéropodes adultes, on imaginait qu'il s'était produit un phénomène exactement inverse. Malgré son invraisemblance, cette hypothèse était ainsi, rendue nécessaire pour expliquer les faits.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	5
CHAPITRE I ^{er} . — Sur la nécessité de quelques définitions préalables.	7
CHAPITRE II. — Définitions principales. — La flexion ventrale. — La flexion dorsale. — La rotation larvaire de la région anale. — La rotation de la coquille larvaire. — La torsion proprement dite	11
CHAPITRE III. — Définitions secondaires. — La torsion générale. — La détorsion. — La détorsion proprement dite et la dérotation — La régularisation. — L'enroulement de la coquille ...	24
CHAPITRE IV. — Comparaison de deux formes caractéristiques de Streptoneures et d'Euthyneures : Parmophore et Dorls	29
CHAPITRE V. — Comparaison de Parmophore adulte et de Doris adulte	48
CHAPITRE VI. — Examen des conditions de fait qui rendent l'anus dorsal pendant le développement des Gastéropodes	55
CHAPITRE VII. — La rotation de quelques points caractéristiques de la coquille chez les Pélécypodes adultes	64
CHAPITRE VIII. — La rotation du tortillon de la coquille larvaire et de la région anale chez les Gastéropodes	70
CHAPITRE IX. — L'examen du muscle columellaire des Nudibranches prouve que leurs larves ne subissent pas la torsion proprement dite	76
CHAPITRE X. — Comparaison de la rotation de la région anale et du tortillon de la coquille larvaire avec la torsion proprement dite	83
CHAPITRE XI. — Les types archaïques des Opisthobranches	89
CHAPITRE XII. — Les causes ou les coïncidences	99
CHAPITRE XIII. — La détorsion est un phénomène inexistant chez tous les Gastéropodes	105
CONCLUSIONS	110
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	114

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

DES

MÉMOIRES CITÉS DANS LE COURS DE CE TRAVAIL ⁽¹⁾

1. — ALDER et HANCOCK. — Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca, *Mémoires de la Société royale de Londres*, 1849 à 1856.
2. — AMAUDRUT (M.-A.). — La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques Gastéropodes, *Thèse*, Masson, éditeur, Paris, 1898.
3. — BERGH (Dr R.). — Dié Cladohepatischen Nudibranchien Zoologischen Jahrbüchern, *Jena*, Gustave Fischer, Band V, 1890.
4. — BERGH (Dr R.). — Nudibranchiata, Vol. X de l'*Expédition du Challenger*.
5. — BOURNE (Gilbert C.). — Contributions to the Morphology of the group Neritacea of Aspidobranch Gasteropods, Part I, the Neritidæ, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1908, Published April 1909.
6. — BOUTAN (Louis). — Sur le système nerveux du Parmophorus Australis (Scutus), *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, juin 1884, Paris.
7. — BOUTAN (Louis). — Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 2^{me} série, T. III bis suppl., 1885, Reinwald, Paris.
8. — BOUTAN (Louis). — Voyage dans la mer Rouge, *Revue biologique du Nord de la France*, Lille, 1892.
9. — BOUTAN (Louis). — Le système nerveux de la Nerita Polita et de la Navicella Porcellana, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 3^{me} série, T. I, 1893.

(1) Pour un index bibliographique plus complet sur l'ensemble de la question, voir l'index publié par GUIART, 19.

10. — BOUTAN (Louis). — La cause principale de l'asymétrie des Mollusques Gastéropodes, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 3^{me} série, T. VII, 1899.
11. — BOUTAN (Louis). — Pseudo-langage, *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, avril 1913, T. LXVII.
12. — BOUVIER (E.-L.). — Système nerveux, morphologie et classification des Gastéropodes Prosobranches, *Annales des sciences naturelles de zoologie*, T. III, 1887, Masson, Paris.
13. — BOUVIER (A.). — Observations sur les Gastéropodes Opisthobranches de la famille des Actæonidés, *Bulletin de la Société Philomatique de Paris*, 8^{me} série, T. V, n° 1
14. — BOUVIER (A.) et FISCHER (P.). — Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves, *Journal de Conchyliologie*, T. XXXII, 1892.
15. — COOKE (A.-H.). — Molluscs, *The Cambridge natural history*, Vol. III, Macmillan, London, 1895.
16. — CUVIER. — *Règne animal*, T. III, Masson, Paris.
17. — DESHAYES (G.-P.). — Atlas des Mollusques, *Le règne animal*, par Georges Cuvier, Fortin, Masson, libraire, Paris.
18. — FISCHER (Paul). — *Manuel de Conchyliologie*, Savvy, Paris, 1887.
19. — GUIART (J.). — Contribution à l'étude des Gastéropodes Opisthobranches, *Mémoires de la Société zoologique de France*, T. XIV, 1^{re} partie, 1901.
20. — HECHT (E.). — Contribution à l'étude des Nudibranches, *Thèse*, imprimerie Le Bigot, Lille, 1896.
21. — LACAZE-DUTHIERS (Henri de). — La classification des Gastéropodes basée sur la disposition du système nerveux, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, p. 716, 1888, Paris.
22. — LACAZE-DUTHIERS (Henri de). — Morphologie de Tridacna elongata et de Hippopus, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 3^{me} série, T. X, 1902.
23. — NAEF. — Torsion et dissymétrie chez les Gastéropodes, *Ergebnisse Fortschritte*, 1911, vol. III.
24. — PELSENEER (Paul). — Mollusques, *Traité de zoologie* publié sous la direction de Raphaël Blanchard, Rueff, Paris, Fascicule XVI, 1897.
25. — PELSENEER (Paul). — Recherches sur l'embryologie des Gastéropodes, Bruxelles, Haye, 1911.
26. — PLATE. — Bemerkunge über die Phylogenic und die Eutstehung

der Asymetrie der Mollusken, *Zool. Jahrb.*, (anat. und Ontog.), band IX.

27. — PERRIER (R.). — Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes Prosobranches, *Annales des sciences naturelles de zoologie*, t. VIII, 1890.
 28. — PRUVÔT (et Lacaze-Duthiers). — Développement de *Philine aperta*, *Association française pour l'avancement des sciences*, 6^{me} session, 1887, p. 624, Paris.
 29. — VAILLANT (Léon), — Recherches sur la famille des Tridacnides, *Thèse*, Martinet, imprimeur, Paris, 1865.
 30. — WEGMANN (Henri). — Contribution à l'histoire naturelle des Haliotides, Hennuyer, Paris, 1884.
-

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

3 9088 00563 3177