



HAL
open science

QUELQUES ASPECTS DE L'EMBRYOGENÈSE DES PROSOBRANCHES (MOLLUSCA, GASTROPODA)

Pio Fioroni

► **To cite this version:**

Pio Fioroni. QUELQUES ASPECTS DE L'EMBRYOGENÈSE DES PROSOBRANCHES (MOLLUSCA, GASTROPODA). *Vie et Milieu*, 1967, pp.153-174. <hal-02951275>

HAL Id: hal-02951275

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02951275v1>

Submitted on 28 Sep 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire HAL, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

QUELQUES ASPECTS DE L'EMBRYOGENÈSE DES PROSOBRANCHES (MOLLUSCA, GASTROPODA)

par Pio FIORONI

Zoologische Anstalt der Universität Basel

SOMMAIRE

Dans ce travail, les différents modes d'alimentation embryonnaire des Gastéropodes Prosobranches sont envisagés par rapport aux adaptations correspondantes des embryons. L'étude comparée de l'ontogenèse des Prosobranches fournit un bon exemple de cénogenèse.

INTRODUCTION

En 1943, FRANC publia un important mémoire sur l'embryologie des Prosobranches qui fut, à notre connaissance, le dernier grand travail paru en langue française traitant de ce sujet. Nous nous consacrons depuis plusieurs années à des recherches sur les organes larvaires et l'alimentation embryonnaire des Gastéropodes et nos plus importants résultats sont résumés ici. Précisons que seule l'embryogenèse nous préoccupe ici; la période postembryonnaire fera le sujet d'une note ultérieure.

Nous tenons, par cette étude, à exprimer notre grande reconnaissance aux Laboratoires de Biologie marine français (Banyuls : Professeurs PETIT et DRACH; Roscoff : Pr. TEISSIER) où nous avons pu travailler pendant plusieurs années. Nous devons une profonde gratitude au Pr. PORTMANN pour l'intérêt qu'il n'a cessé de témoigner à nos recherches.

TABLEAU I.

Les différents types des ontogenèses chez les Gastéropodes.
Le moment de l'éclosion est marqué par une barre noire.

Prosobranchia	Opisthobranchia	Pulmonata
<p>souvent de l'albumen, parfois des oeufs nutritifs (adelphophagie)</p> <p>les premières phases embryonnaires différent d'après le contenu en vitellus</p> <p>— Stade de deux cellules</p> <p>trochophore (après 1 jour) pourvu bientôt des organes typiques pour les Mollusques</p> <p>Véligère (après 2 jours)</p> <p>Véligère planctonique libre (souvent 3 à 5 semaines ; parfois pendant plus de 2 mois)</p> <p>Véligère intracapsulaire (parfois pendant plus de 4 mois)</p> <p>Phase de fixation, métamorphose</p> <p>Métamorphose (rapide ou lente)</p> <p>Métamorphose (abritée, lente)</p> <p>Stade rampant</p> <p>Stade rampant</p> <p>Stade rampant partiellement : véliconche (<i>Nassa</i>)</p>	<p>les premières phases embryonnaires différent d'après le contenu en vitellus</p> <p>Véligère planctonique libre (pendant 3 semaines environ)</p> <p>Développement intracapsulaire quelquefois avec des ébauches réduites des organes larvaires</p> <p>Métamorphose (rapide)</p> <p>partiellement métamorphose (lente)</p> <p>Stade rampant</p> <p>Stade rampant (des organes adultes souvent en forme de quelques cellules) + partiellement : métamorphose</p>	<p>albumen, CaCO₃ pour la coquille</p> <p>les premières phases embryonnaires se ressemblent à cause du contenu en vitellus pauvre</p> <p>Véligère libre</p> <p>Développement intracapsulaire sans véligère typiques, mais avec des autres organes transitoires (pendant 10 jours jusqu'à 4 mois et plus)</p> <p>Métamorphose</p> <p>Métamorphose (= cryptométabolie, lente)</p> <p>Stade rampant</p> <p>Stade rampant</p>
<p><i>Patella</i></p>	<p><i>Lamellaria, Philbertia, Fusus, Nucella, Buccinum</i></p> <p><i>Aplysia, Archidoris</i></p> <p><i>Fayssiera, Cenia, Runcina</i></p>	<p><i>Amphibola</i></p> <p><i>Helix, Limax, Arion</i></p>

A) TYPE DU DÉVELOPPEMENT

A l'exception des espèces vivipares, les œufs de Prosobranches sont presque toujours rassemblés dans des pontes plus ou moins grandes ou réunis dans des capsules (oothèques). Les œufs de quelques Archaeogastéropodes perdent leur chorion déjà pendant la segmentation; cependant, la plupart des Prosobranches quittent les enveloppes de l'œuf comme trochophore, véligère ou au stade rampant (voir Tableau I).

Le développement qui passe par un stade véligère a été toujours considéré comme comportant une métamorphose; d'autre part, on a fréquemment mal interprété l'embryogenèse conduisant à un stade rampant. PELSENER, par exemple, a parlé d'un développement condensé. En réalité, les organes larvaires sont encore mieux développés dans ce mode d'ontogenèse, appelé cryptométabolie (JEZIKOW) ou métamorphose abritée (PORTMANN, 1955). Chez les Prosobranches terrestres (*Pomatias*) et les Pulmonés, ils sont remplacés par d'autres formations transitoires. Pour cette raison, l'ontogenèse d'un Gastéropode, même lorsqu'elle est « directe », est toujours une métamorphose (1).

La métamorphose possède généralement deux caractéristiques principales (voir GARSTANG) :

1. La formation de l'organisme adulte est liée à la régression des organes larvaires, la croissance continue des organes larvo-adultes et l'apparition des organes proprement adultes. Ceux-ci se différencient souvent à partir d'ébauches qui forment un amas de quelques cellules et qui ont été comparées par PORTMANN et SANDMEIER aux disques imaginaires des insectes.

2. La répartition de l'espèce dépend des adaptations locomotrices et alimentaires de l'embryon.

Les adaptations locomotrices manquent dans le développement intracapsulaire qui, par contre, est accompagné de toute une série d'adaptations nutritives. Des organes construits pour une phase véligère libre peuvent y subir un changement de fonction, tels que ceux indiqués dans le tableau suivant.

(1) Des vrais organes transitoires se trouvent aussi chez les Céphalopodes pourvus d'un stade planctonique; il s'agit donc également d'une métamorphose (voir FIORONI, 1964).

TABLEAU II

Exemples de changements de fonction des organes des larves véligères

	véligère libre	véligère intracapsulaire
vélum	natation dans l'eau de mer	mouvement dans le liquide pé- rivotellin partiellement : rotation oeufs nutritifs (<i>Cassidaria</i>), "placenta" (<i>Veloplacenta</i>).
gouttière nutri- tive	transport automatique du mi- croplancton pendant la nata- tion.	partiellement : transport des plaquettes de vitellus (<i>Cassi- daria</i> , voir tableau IV).
vésicule cépha- lique	contient des cellules tégumen- taires vacuolisées qui sont importantes pour les change- ments physiologiques.	assure partiellement la rota- tion des oeufs nutritifs (<i>Bursa</i>) et la résorption d'albumine (<i>Pomatias</i>).

Des organes profondément liés aux structures adultes des Mollusques peuvent jouer un rôle important pendant la période embryonnaire; ainsi des parties du muscle columellaire fonctionnent comme rétracteur du vélum de la larve.

B) LES PREMIÈRES PHASES EMBRYONNAIRES

La segmentation de tous les Gastéropodes se fait d'après le mode spiral; la richesse en vitellus n'a pas d'influence. Beaucoup

LEGENDE DES FIGURES

(al)	albumen	(IP)	intestin postérieur
(bf)	bourrelet de fermeture (<i>Fusus</i>)	(IR)	iridocytes
(BP)	bord palléal	(m)	macromère
(c)	coquille	(mc)	muscle columellaire
(civ)	cellules tégumentaires vacuo- lisées	(mce)	masse céphalique (<i>Pomatias</i>)
(cl)	cœur larvaire	(MP)	métapodium
(CD)	cœur définitif	(O)	œil
(CP)	cavité palléale	(OE)	oesophage
(CT)	cténidie (branchie)	(OP)	opercule
(eg)	élargissement en forme de gésier de l'oesophage (<i>Poli- nices</i>)	(PIG)	pigmentation
(ent)	entoderme	(PO)	proboscis
(G)	ganglion	(PP)	propodium
(gh)	glande hépatique (hépatopan- créas, foie)	(PR)	poche radulaire
(GHY)	glande hypobranchiale	(R)	rein définitif
(gn)	gouttière nutritive	(rl)	rein larvaire
(GO)	ganglion osphradial	(S)	statocyste
(GP)	glande pédieuse	(s'al)	sac de l'albumen (<i>Fusus</i>)
(IM)	intestin moyen (estomac)	(SI)	siphon
		(T)	tentacule
		(ve)	vélum
		(vc)	vésicule céphalique
		(ves)	vésicule de l'intestin posté- rieur (<i>Buccinum</i>)

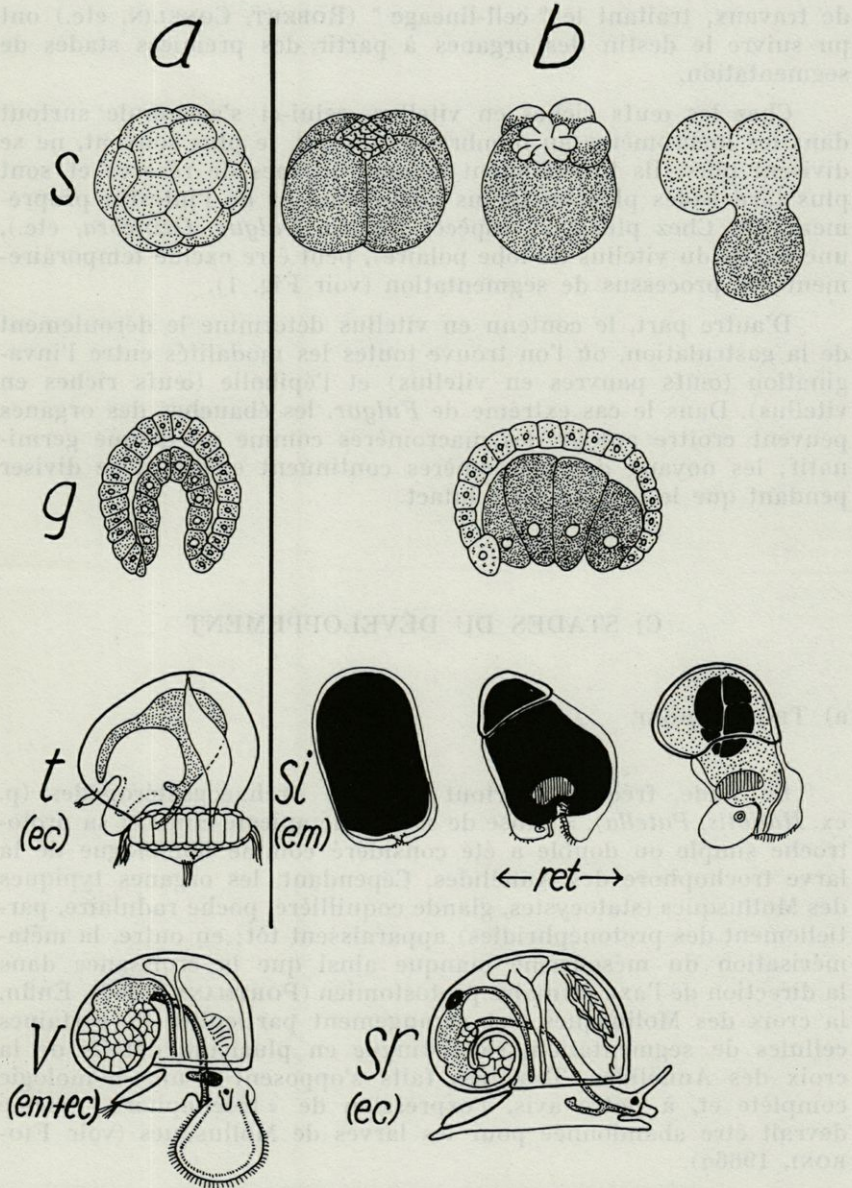


FIG. 1. — Quelques stades du développement des Prosobranches. a : formes pauvres en matières nutritives, b : formes riches en matières nutritives; s : segmentation, g : gastrulation; t : trochophore, si : stades d'ingurgitation (de gauche à droite : *Nucella*, *Ocenebra*, *Fusus*), v : véligère, sr : stade rampant; ec : stade d'éclosion, em : stade embryonnaire, ret : stades embryonnaires retardés par l'ingurgitation d'albumen ou des œufs nutritifs.

de travaux, traitant le " cell-lineage " (ROBERT, CONKLIN, etc.) ont pu suivre le destin des organes à partir des premiers stades de segmentation.

Chez les œufs riches en vitellus, celui-ci s'accumule surtout dans les macromères au nombre de 1-4 qui, le plus souvent, ne se divisent plus; ils fonctionnent comme organes de réserve et sont plus tard isolés plus ou moins complètement de l'intestin proprement dit. Chez plusieurs espèces (*Nassa*, *Fulgur*, *Ocinebra*, etc.), une partie du vitellus (le lobe polaire), peut être exclue temporairement des processus de segmentation (voir Fig. 1).

D'autre part, le contenu en vitellus détermine le déroulement de la gastrulation, où l'on trouve toutes les modalités entre l'invagination (œufs pauvres en vitellus) et l'épibolie (œufs riches en vitellus). Dans le cas extrême de *Fulgur*, les ébauches des organes peuvent croître autour des macromères comme un disque germinatif; les noyaux des macromères continuent encore à se diviser pendant que le plasma reste intact.

C) STADES DU DÉVELOPPEMENT

a) TROCHOPHORE

Ce stade, fréquent surtout chez les Archaeogastéropodes (p. ex. *Haliotis*, *Patella*), à cause de sa plaque apicale ciliée et sa prototroche simple ou double a été considéré comme homologue de la larve trochophore des Annélides. Cependant, les organes typiques des Mollusques (statocystes, glande coquillière, poche radulaire, partiellement des protonéphridies) apparaissent tôt; en outre, la métamérisation du mésoderme manque ainsi que la croissance dans la direction de l'axe primaire protostomien (PORTMANN, 1960). Enfin, la croix des Mollusques, cet arrangement particulier de certaines cellules de segmentation, se distingue en plusieurs détails de la croix des Annélides. Tous ces faits s'opposent à une homologie complète et, à notre avis, l'expression de « trochophore » même devrait être abandonnée pour les larves de Mollusques (voir FIORONI, 1966a).

Le stade de Reisinger, proposé par RIEDL n'est valable que pour la forme aberrante de *Rhodope*. Des espèces avec une résorption considérable d'albumen ou avec adelphophagie possèdent des stades d'ingurgitation hautement spécialisés (Fig. 1).

b) LA VÉLIGÈRE

Ce stade larvaire asymétrique, typique pour presque tous les Prosobranches, existe comme véligère nageante libre (planctonique) ou comme forme intracapsulaire. La période postembryonnaire planctonique est le plus souvent courte (3 à 5 semaines), mais peut s'étendre aussi à quelques mois. La larve intracapsulaire montre des adaptations spéciales qui facilitent une vie embryonnaire très longue (jusqu'à 4 mois).

Les organes transitoires typiques qui disparaissent pendant la métamorphose sont les suivants (voir les Fig. 2, 3 et 4) :

1) Le vélum qui contient des cellules ciliées flanquant son bord, la gouttière nutritive, le sinus sanguin et souvent des septums vélares.

2) La vésicule céphalique.

3) Le cœur larvaire (= sinus superficiel contractile (PELSENEER)) se composant de cellules épidermiques et des éléments mésodermiques contractiles, sert surtout à la circulation du liquide coelomique entre les sinus sanguins du pied et du vélum et contribue pour cette raison aussi à la respiration.

4) Les reins larvaires pairs (cellules rénales transitoires) sont des organes d'excrétion; à côté du liquide vacuolaire qui contient aussi des produits de sécrétion et des cellules migratrices ayant pénétré dans les vacuoles, se trouvent en plus des amœbocytes (= " Kristallzellen " (PORTMANN, 1930)). Celles-ci contiennent des concrétions et se dirigent vers l'espace périvitellin. Chez certaines espèces, le rein larvaire joue peut-être aussi un rôle dans la résorption du vitellus. Chez quelques espèces se trouvent également des protonéphridies qui semblent être liés écologiquement à la vie dans l'eau douce.

5) Les cellules tégumentaires vacuolisées, spécialement grandes sur la vésicule céphalique, le vélum entre les tentacules, le pied et le bord du manteau, jouent un rôle important dans les changements physiologiques de l'embryon; leur fonction excrétrice (FRANC a appelé ces cellules des néphrocytes secondaires) n'est pas encore prouvée.

6) La coquille larvaire (protoconche) se transforme en règle directement en coquille adulte (téloconche). Chez les formes du type « echinospira » munies de deux coquilles, la coquille externe est rejetée pendant la métamorphose; l'interne devient la téloconche. L'opercule est généralement conservé (à l'exception de *Crepidula*, *Patella* et quelques autres espèces).

L'oesophage est toujours pourvu de cellules ciliées qui aident à transporter les matières nutritives extraembryonnaires. Chez *Fusus* un bourrelet de fermeture composé des hautes cellules, permet une fermeture rythmique transitoire de l'oesophage pendant la période d'ingestion. Un élargissement en forme de gésier sert chez les espèces de *Polinices* (*Natica*) comme réserve d'albumine ou des plaquettes vitellines des œufs nourriciers. Dans les ontogénèses des œufs riches en vitellus, la différenciation de la poche radulaire est retardée le plus souvent; mais elle peut aussi apparaître très tardivement chez quelques véligères planctoniques.

Les cils vibratiles de l'estomac se trouvent surtout auprès des ouvertures des autres parties de l'intestin. L'estomac contient en plus des cellules sécrétrices, mais est, histologiquement peu différencié pendant la phase embryonnaire.

Les deux sacs de la glande digestive (= hépatopancréas, foie), généralement de grandeur différente, servent à l'absorption de tous les aliments larvaires qui s'accumulent dans leurs grandes vacuoles (1). Il existe quelquefois aussi des cellules sécrétrices peu serrées; chez *Fusus* cependant elles composent d'abord tout le diverticule droit. Le sac gauche forme chez cette espèce un sac de l'albumen spécialisé qui contient d'une manière semblable aux Pulmonés toute la masse protéique dévorée par l'embryon.

L'intestin postérieur pourvu quelquefois aussi de cellules sécrétrices, possède sur toute sa longueur des cils vibratiles. Chez les formes avec des œufs nourriciers, qui peuvent être munies d'un élargissement ou même d'une large vésicule spécialisée au milieu de l'intestin postérieur (chez *Buccinum*), les cils servent à la destruction mécanique des plaquettes en vitellus. Chez *Viviparus*, l'intestin postérieur emmagasine l'albumine.

Le protolécithe est, quand il s'agit d'une forme pauvre en vitellus, dispersé uniformément dans toutes les cellules entodermiques de l'intestin. Chez les stades avec alimentation embryonnaire riche, il est limité à une jusqu'à quatre macromères. Il est rare que les macromères se multiplient encore par des divisions supplémentaires. Celles-ci, pourvues d'un nucléus très grand, sont situées dans la région du début de l'intestin postérieur, et au moins pendant quelque temps, plus ou moins isolées de l'intestin. L'absorption du protolécithe est souvent arrêtée pendant la résorption des aliments extraembryonnaires; si tel est le cas, la résorption du protolécithe ne reprend que dans la phase post-embryonnaire.

(1) La glande embryonnaire est, chez les embryons de beaucoup d'embranchements, en relation avec la résorption du vitellus (p. ex. Céphalopodes, Araignées, Crustacés, Téléostéens, etc.).

Le vélum (avec des contours ronds), le cœur larvaire et des reins larvaires sont aussi caractéristiques pour les Opisthobranches qui ont de plus des reins anaux et souvent plusieurs autres organes de fonction inconnue. Les embryons des Pulmonés avec leur sac de l'albumen compliqué, les protonéphridies et les cellules nucales sont plus évoluées. Le vélum manque ou est seulement présent sous forme de petite ébauche; par contre, les vésicules du pied et de la tête sont fortement développées.

Les organes définitifs (cœur, reins et les organes palléaux) apparaissent chez la véligère plus âgée, soit dans la capsule, soit pendant la phase postembryonnaire chez les véligères planctoniques. Les organes génitaux se différencient même chez les formes intracapsulaires seulement pendant la période postembryonnaire (voir FIORONI, 1966a).

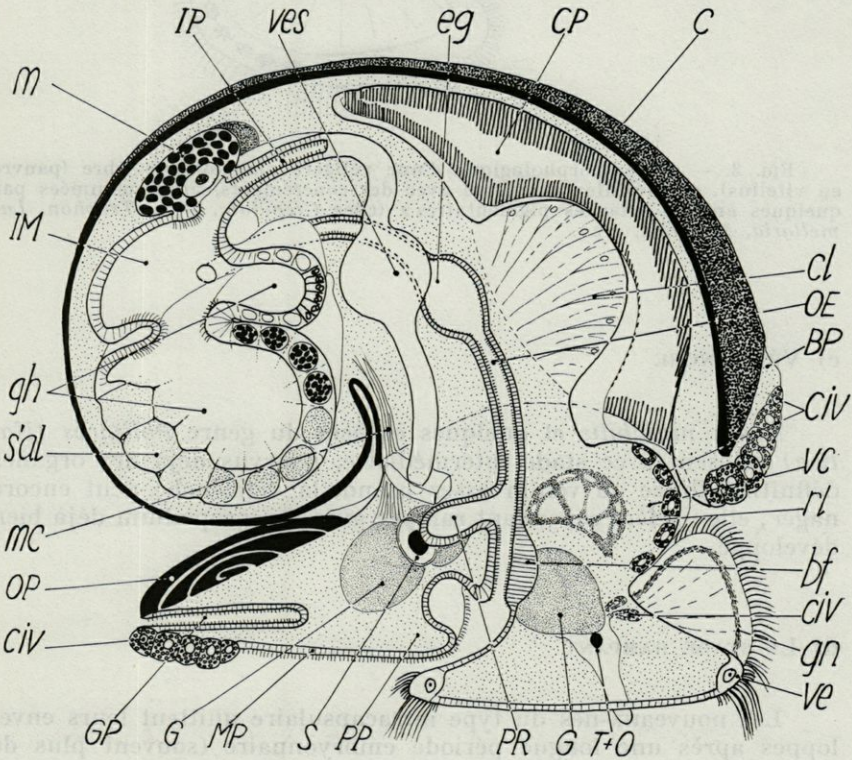


FIG. 2. — Type morphologique d'une véligère. Tous les organes larvaires des différents types sont réunis dans un seul exemplaire hypothétique. Le néphroducte du rein définitif et les autres organes adultes ne sont pas représentés.

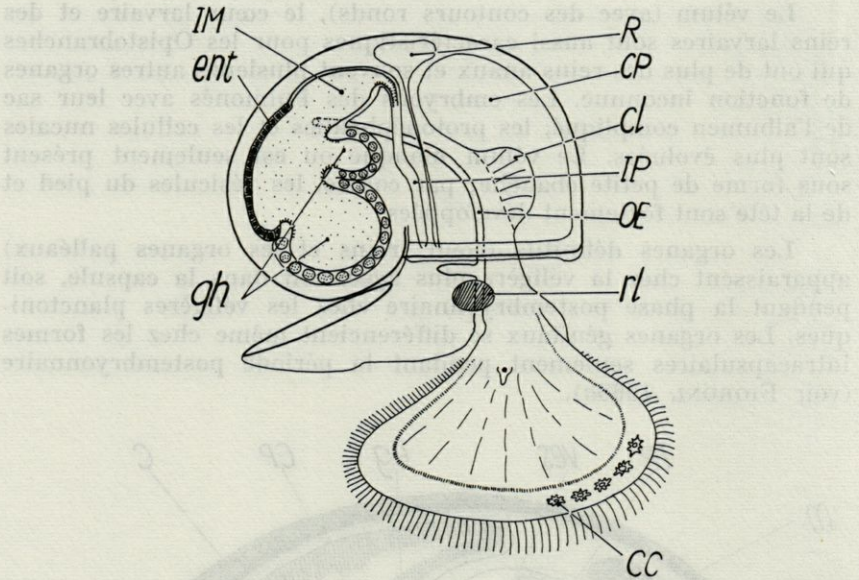


FIG. 3. — Type morphologique d'une véligère planctonique libre (pauvre en vitellus). cc : cellules du vélum avec des concrèments, aussi nommées par quelques auteurs « taches pigmentaires » (chez *Crepidula*, *Bela*, *Trophon*, *Lamellaria*, *Mangelia*, etc.).

c) VÉLICONCHE

Nassa mutabilis et quelques espèces du genre *Polinices* (*Natica*) éclosent à ce stade intermédiaire, pourvus déjà des organes définitifs. Grâce au vélum assez grand, la véliconche peut encore nager; elle préfère cependant ramper avec son propodium déjà bien développé.

d) LE STADE RAMPANT

Les nouveaux-nés du type intracapsulaire quittent leurs enveloppes après une longue période embryonnaire (souvent plus de deux mois). La structure histologique de l'intestin moyen et les réserves alimentaires considérables montrent encore des caractères embryonnaires; mais extérieurement, la ressemblance avec les adultes est parfaite.

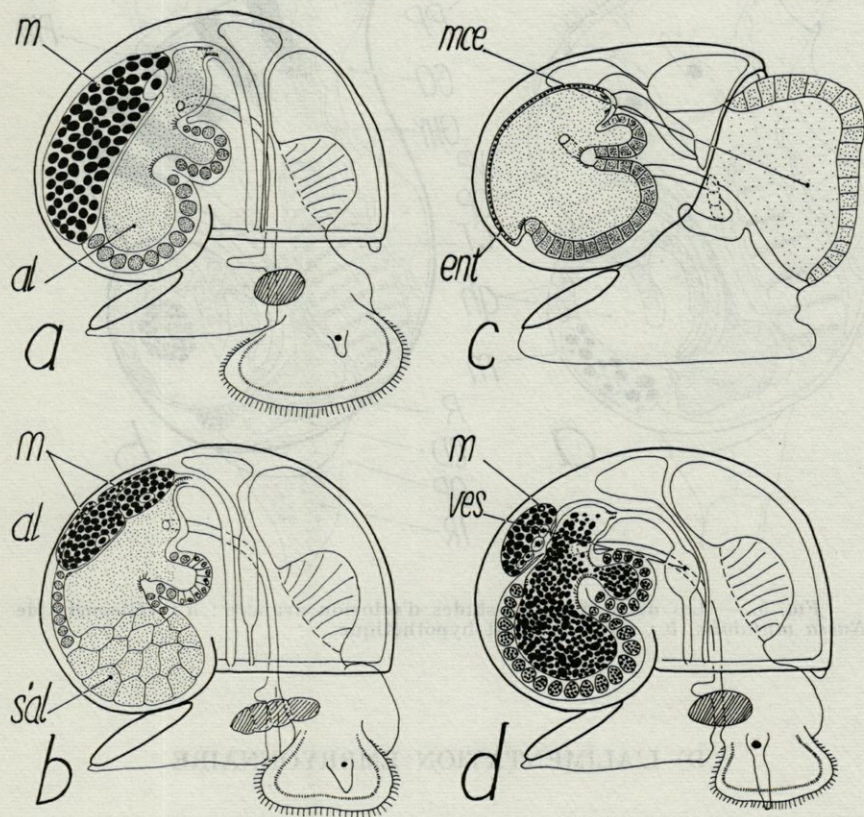


FIG. 4. — Types de véligères intracapsulaires (riches en matières nutritives) : a-c : nutrition avec albumine (a : *Nassa mutabilis*; b : *Fusus spec.*, c : *Pomatias elegans*). d : nutrition par des œufs nutritifs (*Buccinum undatum*) (voir aussi les tableaux III et IV).

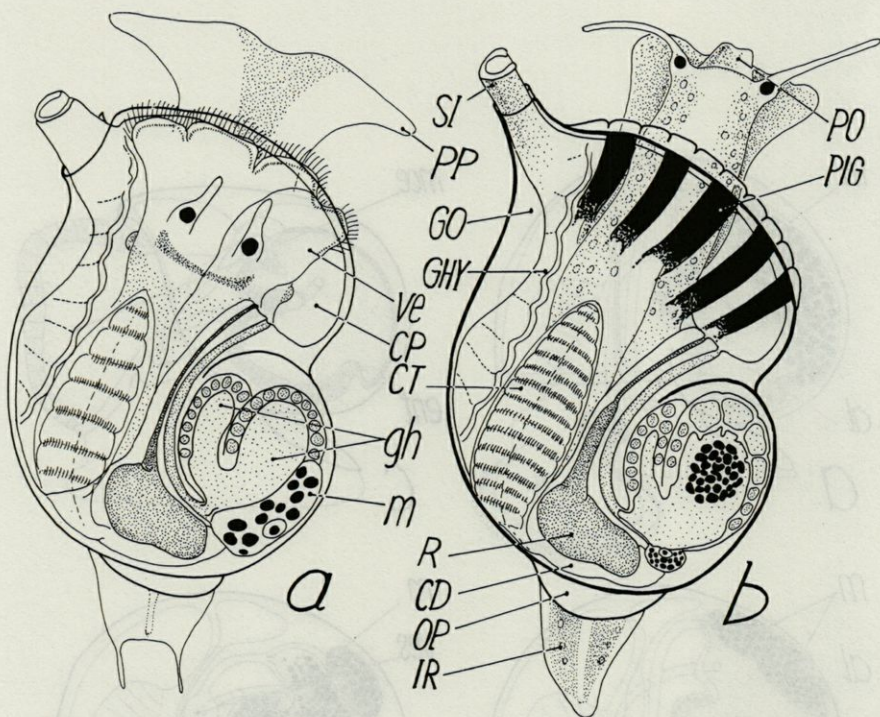


FIG. 5. — Les deux types de stades d'éclosion avancée : a : véliconche de *Nassa mutabilis*, b : stade rampant hypothétique.

D) L'ALIMENTATION EMBRYONNAIRE

Les tableaux III et suivants démontrent qu'il existe à côté du protolécithe (= vitellus propre à l'embryon) des aliments extraembryonnaires : albumen (= deutolécithe (FOL)) et des œufs nourriciers.

a) PROTOLÉCITHE

Chez plusieurs Prosobranches (Fig. 3) et presque tous les Opisthobranches, le vitellus propre à l'embryon représente la seule source nutritive embryonnaire. Il est distribué pendant la segmen-

tation sur l'ensemble de l'entoderme et sur beaucoup d'autres cellules du corps. Il existe dans ce cas une relation directe entre le diamètre de l'œuf et la longueur de la coquille (de la véligère ou du stade rampant) au moment de l'éclosion.

b) RESSOURCES NUTRITIVES SUPPLÉMENTAIRES (voir tab. III)

Dans ce cas, le protolécithe est presque toujours concentré dans des macromères; l'éclosion se déroule au stade rampant. Les

TABLEAU III

Quelques types d'alimentation embryonnaire des Prosobranches, d'après les résultats de CLAPARÈDE, PORTMANN (1925, 1955), SMITH, CREEK et FIORONI

ressources alimentaires embryonnaires :	disposition du protolécithe :	organes au service de l'alimentation embryonnaire (hors de l'intestin) :	exemple :
protolécithe	distribué dans toutes les cellules entodermiques	-	<i>Patella vulgata</i>
protolécithe et albumines	distribué dans toutes les cellules entodermiques	élargissement en forme de gésier de l'oesophage (entassement) masse céphalique (résorption)	<i>Polinices (Natica) spec.</i> <i>Pomatias elegans</i>
	isolé dans des macromères	- bourrelet de fermeture de l'oesophage et sac de l'albumen (entassement)	<i>Nassa mutabilis</i> <i>Fusus spec.</i>
protolécithe et des oeufs nourriciers	distribué dans toutes les cellules entodermiques	vélum (destruction mécanique des plaquettes en vitellus) et élargissement goitreux de l'oesophage (entassement)	<i>Polinices catena</i>
	isolé dans des macromères	vélum et pied (rotation des oeufs nutritifs)	<i>Neritina fluviatilis</i>
		vélum (rotation des oeufs nutritifs)	<i>Cassidaria spec.</i>
		vésicule céphalique (rotation des oeufs nutritifs)	<i>Bursa spec.</i>
		oesophage aplati (ingurgitation) et vésicule de l'intestin postérieur (destruction mécanique des plaquettes en vitellus)	<i>Buccinum undatum</i>

variations individuelles de taille sont remarquables, fait qui correspond à la nutrition variable de chaque embryon. La résorption des aliments supplémentaires est liée à un stade d'ingurgitation spécialisé; elle est le facteur principal responsable du retard du développement. Ce fait divise la période embryonnaire de ces formes en trois périodes :

1. phase : l'absorption du protolécithe est relativement faible; pendant cette période les premiers organes se différencient (tube digestif, statocystes, glande coquillière, reins larvaires, cellules tégumentaires vacuolisées);

2. phase : la digestion du protolécithe est interrompue pendant la résorption des aliments supplémentaires; ce processus retarde pour quelque temps le développement des autres organes;

3. phase : la résorption des ressources alimentaires extraembryonnaires et du reste du protolécithe se poursuit dans la phase postembryonnaire; elle est accompagnée par l'apparition et la différenciation continue des organes adultes et par la régression des éléments transitoires.

1°) *Albumines* (= deutolécithe; Fig. 4 a-c, tab. IV)

Les albumines sont entassées dans l'espace périvitellin entre l'embryon et le chorion ou dans le liquide de l'oothèque. Elles sont ingurgitées par l'oesophage et résorbées dans la glande hépatique; la quantité d'albumen varie d'une espèce à l'autre. Des adaptations particulières se trouvent chez quelques formes spécialisées; telles le bourrelet de fermeture et le sac de l'albumen de *Fusus* qui représente, en analogie avec les Pulmonés, la partie antérieure du diverticule droit de la glande digestive, spécialisée pour entasser les albumines. Chez *Pomatias*, les cellules tégumentaires vacuolisées prennent part à la résorption des masses protéiques.

Les Pulmonés présentent un maximum de digestion d'albumine parmi les Gastéropodes; (les œufs de *Helix waltoni* peuvent atteindre la grandeur des œufs du passereau).

2°) *Œufs nutritifs* (Fig. 4 d, tab. V)

Des œufs arrêtés dans leur développement (avant la segmentation ou pendant les premières phases de celle-ci) servent de nourriture aux embryons normaux (adelphophagie). Leur détermination est encore incertaine (STAIGER et DUPOUY); le rôle des spermatozoïdes atypiques à ce sujet (voir HYMAN et PORTMANN, 1926) n'est pas encore prouvé.

TABLEAU IV

*Les caractères embryonnaires de quelques Prosobranches
spécialisés dans la résorption de l'albumine,*
d'après les recherches de BOBRETZKY, HOFFMANN, CREEK, PORTMANN (1925)
et FIORONI (1965)

espèce	ponte	oeufs	résorption de l'albumen	digestion de l'albumen	localisation du protolécithe	organes larvaires
<i>Nassa mutabilis</i> (forme marine)	Les 5 à 27 oeufs sont dans une oothèque tubulaire et flottent dans l'albumen liquide	riches en vitellus ; diamètre 500 μ	par l'oesophage (avec des cellules ciliées)	dans les deux sacs de la glande hépatique qui atteignent leur structure histologique définitive seulement dans la période post-embryonnaire	Une macromère grande se réduit surtout dans la période post-embryonnaire	typiques ; le vélum atteint des dimensions remarquables
<i>Fusus spec.</i> (forme marine)	Les 3 à 21 oeufs sont dans une oothèque lentiforme et situés dans l'albumen compact	très riches en vitellus ; forme ovale, longueur : 540-650 μ , largeur : 440-550 μ	par l'oesophage (avec des cellules ciliées) qui peut se fermer rythmiquement pendant l'ingurgitation par un bourrelet de fermeture transitoire	surtout dans un sac de la glande hépatique qui est spécialisé d'abord pour l'entassement. Il se réduit dans la période postembryonnaire. Les deux diverticules hépatiques atteignent leur structure définitive seulement dans la période postembryonnaire	quatre macromères grandes se réduisent seulement dans la période post-embryonnaire	typiques ; le vélum reste cependant petit
<i>Pomatias elegans</i> (forme terrestre)	L'oeuf isolé est entouré par une couche d'albumen épaisse (diamètre vers 2 mm)	pauvres en vitellus ; diamètre 140 μ	par les cellules spécialisées de la masse céphalique (= région transformée de la vésicule céphalique et du vélum)	dans les deux sacs de la glande hépatique qui se forment déjà avant la torsion et sont transformées encore pendant l'embryogenèse dans leur structure adulte	des macromères isolées manquent	manquent surtout les reins larvaires typiques et le coeur larvaire

TABLEAU V
Les différentes formes d'adelphophagie chez les Prosobranches,
 d'après les travaux de CLAPARÈDE, GLASER, PORTMANN (1925),
 PORTMANN-SANDMEIER, FRANC, FIORONI (1966a) et FIORONI-SANDMEIER

principe de l'adelphophagie	organes en service de l'adelphophagie :	disposition des oeufs nutritifs (dans l'oothèque) :	espèces :
rotation des oeufs nutritifs	rotation avec l'aide de la vésicule céphalique	les oeufs nutritifs forment une colonne médiane peu serrée	<i>Bursa spec.</i>
	rotation derrière le vélum ; les plaquettes en vitellus détachées parviennent par la gouttière nutritive dans le stomodéum	les oeufs nutritifs sont disposés d'une manière lâche	<i>Cassidaria spec.</i>
	rotation avant le stomodéum avec l'aide du vélum et du pied	les oeufs nutritifs sont peu serrés	<i>Neritina fluviatilis</i>
destruction mécanique des oeufs nutritifs	détachement des plaquettes en vitellus par les cellules ciliées du vélum	les oeufs nutritifs forment une colonne médiane dense	<i>Polinices catena</i>
ingurgitation des oeufs nutritifs	le stomodéum forme des lèvres proéminentes pendant l'ingurgitation, cellules ciliées de l'oesophage, les mouvements péristaltiques de l'oesophage provoquent un changement de forme des oeufs nutritifs pendant l'ingurgitation	la masse centrale dense des oeufs nutritifs est retenue ensemble par une membrane détachée de la paroi de la capsule	<i>Fasciolaria tulipa</i> <i>Nucella lapillus</i> <i>Pisania maculosa</i> <i>Ocenebra spec.</i>
		les oeufs nutritifs sont peu serrés	<i>Buccinum undatum</i> <i>Nuxes spec.</i> <i>Cassidaria echinophora</i> , etc.

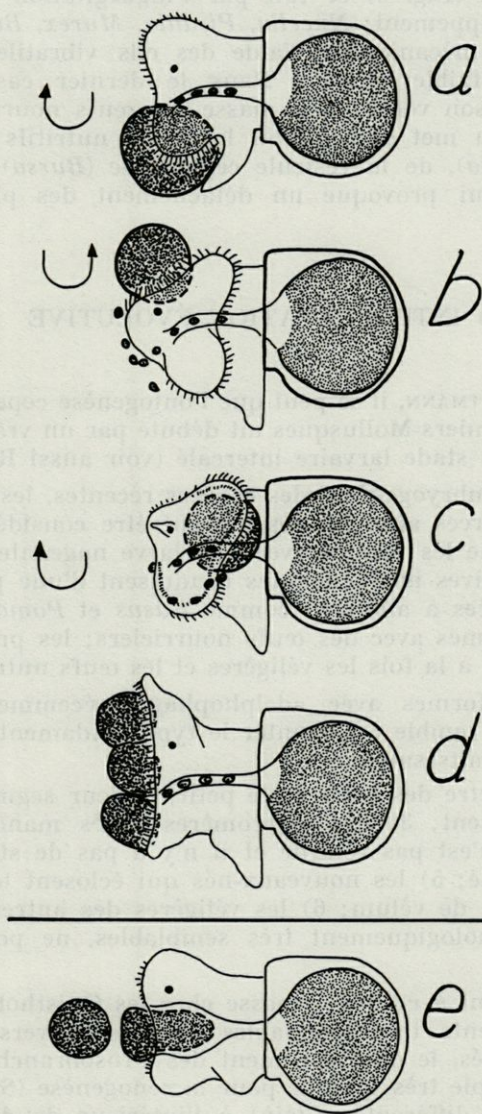


FIG. 6. — Les différents types d'adelphophagie. a-c : rotation des œufs nourriciers (a : *Neritina fluviatilis*, b : *Bursa spec.*, c : *Cassidaria spec.*), d : destruction mécanique par les cils vibratiles du vélum (*Polinices catena*); e : absorption par ingurgitation (type hypothétique). — Les flèches donnent la direction de la rotation des œufs nutritifs. — Voir aussi le tableau IV.

L'absorption (Fig. 6) se fait par l'ingurgitation (avec grand retard du développement; *Nucella*, *Pisania*, *Murex*, *Buccinum*) ou par destruction mécanique à l'aide des cils vibratiles du vélum (sans ou avec faible retard). Dans le dernier cas, l'embryon s'accroche avec son vélum à la masse des œufs nourriciers (*Polinices catena*) ou met en rotation les œufs nutritifs à l'aide du vélum (*Cassidaria*), de la vésicule céphalique (*Bursa*) ou du pied (*Neritina*), ce qui provoque un détachement des plaquettes de vitellus.

E) INTERPRÉTATION ÉVOLUTIVE

D'après PORTMANN, il se peut que l'ontogenèse cependant hypothétique des premiers Mollusques ait débuté par un vrai développement direct sans stade larvaire intercalé (voir aussi RIEDL).

Parmi les embryogenèses des espèces récentes, les ontogenèses riches en ressources alimentaires doivent être considérées comme plus évoluées que les formes avec une larve nageante libre. Deux tendances évolutives indépendantes conduisent d'une part vers les formes spécialisées à albumen comme *Fusus* et *Pomatias*, d'autre part vers les formes avec des œufs nourriciers; les processus évolutifs concernent à la fois les véligères et les œufs nutritifs.

Parmi les formes avec adelphophagie récemment connues, *Polinices catena* semble représenter le type fondamental comme le démontrent les faits suivants :

1) Le diamètre des œufs reste petit; 2) leur segmentation est arrêtée tardivement; 3) des macromères isolés manquent; 4) le développement n'est pas retardé et il n'y a pas de stade d'ingurgitation spécialisé; 5) les nouveaux-nés qui éclosent tôt possèdent souvent un reste de vélum; 6) les véligères des autres espèces de *Polinices*, morphologiquement très semblables, ne possèdent pas d'œufs nutritifs.

Contrairement à ce qui se passe chez les Opisthobranches, où des développements très semblables conduisent vers des stades adultes très variés, le développement des Prosobranches nous démontre un exemple très typique pour la cénogenèse (SEWERTZOFF). Des ontogenèses différentes (déjà) à l'intérieur de divers genres ayant des adaptations embryonnaires spécialisées, finissent par des formes adultes très semblables (= "umwegige Entwicklung" (NAUCK)).

En regardant la résorption embryonnaire des ressources alimentaires, il faut distinguer plusieurs possibilités qui ont été réa-

lisées chez les Prosobranches. A l'encontre de l'opinion de plusieurs auteurs (voir la littérature chez BOBRETZKY, SACCARRÃO et PORTMANN, 1960), les ontogénèses riches en vitellus des Prosobranches ne représentent pas un premier degré de l'embryogenèse des Céphalopodes. Les différences ontogénétiques, morphologiques et fonctionnelles sont trop grandes (voir tab. VI). Le complexe des macro-

TABLEAU VI
*Comparaison de quelques différences ontogénétiques
entre les Prosobranches et les Céphalopodes*

	Prosobranchia	Cephalopoda
oeufs	pauvres ou riches en vitellus	riches ou très riches en vitellus
gastrulation	invagination (embolie) ou épibolie	très spécialisée (pseudogastrulation, cryptomère)
complexe entodermique	organogénétique (des macromères sont quelquefois temporairement isolées de l'intestin)	divisé en deux parties : 1. syncytium de vitellus transitoire du sac vitellin 2. plaque entodermique comme ébauche de l'intestin moyen et postérieur
ressources alimentaires de l'embryon	protolécithe et souvent des matières nutritives supplémentaires : albumine, oeufs nourriciers	protolécithe
type du développement	indirect avec beaucoup d'organes transitoires	plus ou moins direct (les larves planctoniques avec des vrais organes larvaires!)

mères (1 à 4) représente une formation propre aux Prosobranches. Il ne correspond pas à une phase primaire du syncytium du sac vitellin, mais doit, à notre avis, être considéré comme une adaptation spéciale à la nutrition embryonnaire; elle permet en liaison avec la résorption des ressources nutritives extraembryonnaires un arrêt transitoire de la digestion du protolécithe.

RÉSUMÉ

Le travail résume surtout les différents modes d'alimentation embryonnaire des Prosobranches (protolécithe, albumines, œufs nutritifs). Les adaptations correspondantes de l'embryon sont toujours liées à une métamorphose qui peut être plus compliquée dans le cas du développement intracapsulaire que pour la larve véligère nageante libre. Les différents modes d'ontogénèses des Prosobranches représentent des exemples pour la cénogénèse.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Arbeit referiert vor allem über die verschiedenen Möglichkeiten der embryonalen Ernährung der Prosobranchier (Protoleicith, Eiweisse, Nähreier). Die damit korrelierten Anpassungen des Embryos sind immer mit einer Metamorphose verbunden, welche im Falle der intrakapsulären Entwicklung noch komplizierter als beim Typ mit freischwimmendem Veliger sein kann. Die verschiedenen Ontogenesetypen der Vorderkiemer werden als Beispiele für Kaenogenese betrachtet.

SUMMARY

The paper deals namely with the different modes of embryonic nutrition (protolécithe, albumines, food-eggs). The adaptations of the embryo are always connected to a metamorphosis, which is often more complicated by the intracapsular development than by the free swimming veliger. The different ontogenetic types of the Prosobranchs are regarded as examples of caenogenesis.

BIBLIOGRAPHIE

- BOBRETZKY, M., 1877. Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropden. *Arch. mikr. Anat.*, 13 : 95-169.
CLAPARÈDE, E., 1857. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Neritina fluviatilis*. *Müllers Arch.*, 1857 : 109-248.

- CONKLIN, E.G., 1897. The Embryology of *Crepidula*. *J. Morph.*, 13 : 1-226.
- CREEK, G.A., 1951. The reproductive system and embryology of the Snail *Pomatias elegans* (Müller). *Proc. Zool. Soc. London*, 121 : 599-640.
- DUPOUY, J., 1964. La tératogenèse germinale mâle des Gastéropodes et ses rapports avec l'oogenèse atypique et la formation des œufs nourriciers. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 103 : 217-368.
- FIORONI, P., 1964. Zum embryonalen Grössenwachstum bei Tintenfischen. *Rev. Suisse Zool.*, 71 : 777-804.
- FIORONI, P., 1965. Zur embryonalen Entwicklung und zum Schlüpfzustand von zwei mediterranen *Nassa*-Arten. *Rev. Suisse Zool.*, 72 : 543-568.
- FIORONI, P., 1966. Un nouveau cas de rotation des œufs nutritifs chez un gastéropode Prosobranchie marin. *Vie Milieu*, 17 : 109-119.
- FIORONI, P., 1966a. Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern. *Rev. Suisse Zool.*, 73 : 621-876.
- FIORONI, P., und E. SANDMEIER, 1964. Ueber eine neue Art der Nöhreierbewältigung bei Prosobranchierveligern. *Vie Milieu, Suppl.* 17 : 235-249.
- FOL, H., 1879-80. Etudes sur le développement des Mollusques. Troisième mémoire : Sur le développement des Gastéropodes pulmonés. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 8 : 103-222.
- FRANC, A., 1943. Etudes sur le développement de quelques Prosobranches méditerranéens. *Thèse Fac. Sc. Alger*.
- GARSTANG, W., 1929. The origin and evolution of larval forms. *Brit. Assoc. Adv. Sc. Rep.*, 79 : 77-98.
- GLASER, O., 1906. Ueber den Kannibalismus bei *Fasciolaria tulipa* (var. *distanis*) und deren larvale Exkretionsorgane. *Z. wiss. Zool.*, 80 : 80-121.
- HOFFMANN, W., 1902. Ueber die Ernährung der Embryonen von *Nassa mutabilis* Lam. *Z. wiss. Zool.*, 72 : 657-720.
- HYMAN, O.W., 1923. Spermic dimorphism in *Fasciolaria tulipa*. *J. Morph.*, 37 : 307-383.
- HYMAN, O.W., 1935. Natural partial fertilization in *Fasciolaria tulipa*. *J. Morph.*, 41 : 267-281.
- PELSENEER, P., 1935. Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des Mollusques. *Publ. Fond. Agathon de Potter (Acad. Roy. Belgique)*, 1 : 1-662.
- PORTMANN, A., 1925. Der Einfluss der Nöhreier auf die Larvenentwicklung von *Buccinum* und *Purpura*. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 3 : 526-541.
- PORTMANN, A., 1926. Le rôle du spermatozoïde atypique dans la formation des œufs nourriciers de *Buccinum undatum*. *Arch. Zool.*, 65 : 103-124.
- PORTMANN, A., 1930. Die Larvalnieren von *Buccinum undatum* L. *Z. Zellforsch.*, 10 : 401-410.
- PORTMANN, A., 1955. La métamorphose « abritée » de *Fusus* (Gast. Prosobranches). *Rev. Suisse Zool.*, 62 (Suppl.) : 236-252.
- PORTMANN, A., 1960. Généralités sur les Mollusques. *Traité de Zool. (Grassé)*, 5 (II) : 1625-1654.

- PORTMANN, A. und E. SANDMEIER, 1965. Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluss von Nähreiern bei *Buccinum*, *Murex* und *Nucella* (Gastrop. Prosobranchia). *Rev. Suisse Zool.*, **72** : 187-204.
- RIEDL, R., 1960. Beiträge zur Kenntnis der *Rhodope veranii*, Teil II : Entwicklung. *Z. wiss. Zool.*, **163** : 237-316.
- ROBERT, A., 1902. Recherches sur le développement des Troques. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **10** : 269-538.
- SACARRÃO, G.F., 1962. On the position of the ontogeny of Cephalopods in relation to the development of the other molluscs. *Rev. Fac. Ciênc. Univ. Lisboa*, **10** : 5-54.
- SMITH, F.G.W., 1935. The development of *Patella vulgata*. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **B 225** : 95-125.
- STAIGER, H., 1951. Cytologische und morphologische Untersuchungen zur Determination der Nähreier bei Prosobranchiern. *Z. Zellforsch.*, **35** : 495-549.

Reçu le 11 décembre 1965.