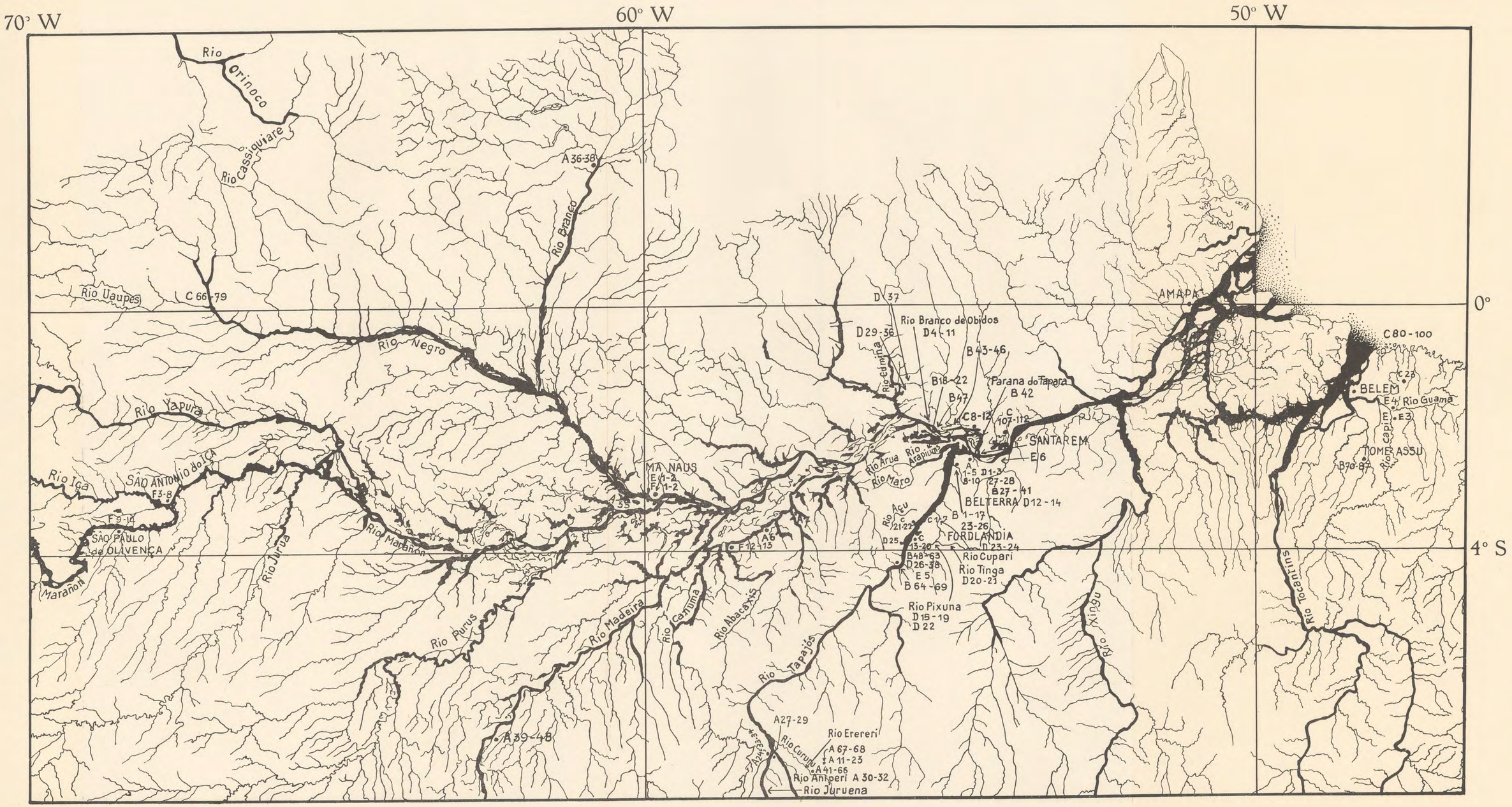

70° W
60° W
50° W
0°
4° S
Rio Orinoco
Rio Cassiquiare
A 36-38
Rio Branco
Rio Uaupes
C 66-79
Rio Negro
Rio Yapura
Rio Iça
SÃO ANTONIO do IÇA
F3-8
F 9-14
SÃO PAULO de OLIVENÇA
Marañon
Rio Jurua
Rio Marañon
Rio Purus
MANAUS
E 1-2
F 1-2
A 35
A 6
F 12-13
Rio Madeira
Rio Canuma
Rio Abacaxis
Rio Tapajós
A 39-48
A 27-29
Rio Ererei
A 67-68
A 11-23
A 41-66
Rio Anipari A 30-32
Rio Juruena
D 37
D 29-36
Rio Branco de Obidos
D 4-11
B 43-46
Rio Cumina
B 18-22
B 47
Parana do Tapara
B 42
C 8-12
C 107-112
SANTAREM
E 6
Rio Arua
Rio Arapiuns
Rio Maro
A 1-5
D 1-3
8-10
27-28
B 27-41
BELTERRA D 12-14
Rio Açu
C 21-22
C 1-2
B 1-17
23-26
FORDLANDIA
D 23-24
D 25
C 13-20
B 48-63
D 26-38
E 5
B 64-69
Rio Cupari
Rio Tinga
D 20-21
Rio Pixuna
D 15-19
D 22
Rio Xingu
AMAPA
C 80-100
C 23
BELEM
E 4
Rio Guama
E 3
Rio Capim
TOME ASSU
B 70-87
Rio Tocantins

A l'éminent zoologiste belge

PAUL PELSENEER

en témoignage de profonde reconnaissance

et de respectueuse admiration

HISTOIRE DE LA CLASSIFICATION DES MOLLUSQUES

PAR

Aug. LAMEERE (Bruxelles).

Je dédie à mon ami PAUL PELSENEER ce mémoire que j'ai écrit pour montrer la part prépondérante prise par ce naturaliste passionné de l'étude des Mollusques à l'édification de nos connaissances sur l'évolution de ces Animaux.

En Biologie, la *Classification* est la représentation de la généalogie des êtres vivants, c'est le résumé de leur phylogénie. Ce point de vue n'a pu être introduit dans la Science qu'avec la théorie transformiste, et l'on doit à LAMARCK le premier arbre généalogique du Règne animal. Antérieurement, les classifications sont de simples groupements empiriques souvent heureux du fait de rapprochements s'imposant avec évidence, parfois cependant très erronés par suite de connaissances peu approfondies.

Il n'est pas question de classification dans cette période héroïque de la science dont nous sont restées les œuvres d'ARISTOTE. L'*Histoire des Animaux* du philosophe grec est un essai de Biologie animale où les différents Animaux ne sont pas étudiés systématiquement pour eux-mêmes, comme le ferait un zoologiste aujourd'hui, mais en vue d'une synthèse des phénomènes anatomiques, physiologiques et éthologiques qu'ils présentent, avec une préoccupation dominante de la connaissance de l'Homme plutôt que de celle de la nature. Les Animaux y sont groupés commodément et ingénieusement, mais souvent d'une manière très superficielle. C'est ainsi que, parmi les Animaux soi-disant dépourvus de sang (les Invertébrés de LAMARCK), les Mollusques de la classification actuelle sont distribués en deux catégories : celle des Μαλάκια, ne comprenant que les Céphalopodes, et celle des Ὀστρακόδερματα, où sont réunis aux Oursins les Mollusques à coquille univalve ou bivalve.

PLINE n'ajoute rien à ARISTOTE, mais crée le terme d'*Histoire naturelle*; il qualifie les Invertébrés à coquille de *Testacea* et les Céphalopodes de *Mollia*. L'adjectif *molluscus* n'est appliqué par PLINE et par d'autres auteurs latins

qu'au fruit du pêcher et à une loupe de l'érable, *mollis* étant au contraire un terme très répandu, signifiant en principe flexible, mais appliqué à tout ce qui est mou, au propre et au figuré.

Les premiers traducteurs ou commentateurs d'Aristote au moyen âge, Albert le Grand et Vincent de Beauvais, entre autres, emploient, comme Pline, le terme de *Mollia* pour désigner les Μαλάκια. A la Renaissance, Ed. Wotton, dans son ouvrage : *De differentiis animalium libri decem*, publié à Paris en 1552, appelle encore *Mollia* le groupe des Céphalopodes, et *Testacea* les coquillages; il en est de même d'Aldrovande dans *De reliquiis animalibus exsanguibus* (1606).

Ce n'est, semble-t-il, qu'en 1650 que les *Mollia*, toujours dans l'acception d'Aristote et de Pline, furent baptisés *Mollusca* par Jonston dans son *Historia naturalis de exsanguibus Aquaticis*. Il est probable que cet auteur avait emprunté la nouvelle appellation au terme *molluschi* appliqué par les Italiens aux Céphalopodes, terme provenant sans doute de la basse latinité.

Avec le *Systema naturae* de Linné, l'idée s'introduit en Biologie de la possibilité de classer les êtres vivants d'une manière objective, mais nous ne sommes encore que dans une phase théologique de ce point de vue, car, pour Linné, classer les organismes c'est chercher à retrouver l'esprit dans lequel un dieu les aurait créés.

L'expression de *Mollia* est désormais oubliée, et nous voyons figurer dans le *Systema naturae* le terme de *Mollusca*, mais ces Mollusques de Linné forment, parmi ses *Vermes*, un groupe qui est un véritable salmigondis comprenant, outre des Céphalopodes, des Actinies, des Tuniciers, des Limaces, un Ptéropode, des Polychètes, des Méduses et des Échinodermes. Dans la classe des Vers, un autre ordre est appelé *Testacea* et comprend les Invertébrés à coquille, Multivalves (*Chiton*, *Lepas* et *Pholas*), Bivalves et Univalves (ceux-ci avec addition des genres *Argonauta*, *Nautilus*, *Serpula*, *Teredo* et *Sabella*).

En 1756, Guettard, dans un mémoire présenté à l'Académie des Sciences de Paris, fit le premier ressortir la nécessité de classer les espèces d'après les animaux qu'ils renferment, et Adanson, dans son *Histoire naturelle du Sénégal* (1757), où il ne parle que des *Coquillages*, fit intervenir l'anatomie dans la classification et rapprocha les Limaces des Testacés. C'est ce que fit aussi Geoffroy dans son petit *Traité des Coquilles terrestres et fluviatiles des environs de Paris* (1766).

Nous voyons alors Pallas, en 1767, dans ses *Spicilegia zoologica*, critiquer la classification de Linné et déclarer que des Animaux de même organisation ne devaient pas, sous prétexte de la présence ou de l'absence d'une coquille, être placés dans des ordres différents : il dénonce l'affinité des Seiches et des Limaces avec les Testacés, des Ascidies avec les Bivalves, des Serpules avec les Aphrodites.

S'appuyant sur la manière dont Bruguière avait déjà, en 1789, dans le *Dictionnaire encyclopédique*, modifié la classification de Linné, Lamarck, dans ses

premiers cours, faits en 1794, au Muséum d'Histoire naturelle de Paris, admit une classe des Mollusques au sens où l'entendait PALLAS, et la mit en tête de ses *Animaux sans vertèbres,* avant les Insectes, les Vers, les Échinodermes et les Polypes.

La voie était ainsi ouverte à G. CUVIER, à qui on doit d'avoir, en établissant une classification anatomique, fait entrer la Zoologie systématique dans une phase nouvelle, qu'il faut cependant qualifier encore de métaphysique, vu le rejet de la théorie de l'évolution; à CH. DARWIN revient, en effet, l'honneur d'avoir fait entrer la Biologie dans sa phase positive. En 1795, dans son mémoire *Sur une nouvelle division des Animaux à sang blanc,* le restaurateur de l'Anatomie comparée fit des Mollusques un des quatre embranchements dans lesquels il distribuait le Règne animal, se basant sur la disposition du système nerveux formé de quelques ganglions distribués irrégulièrement dans l'organisme. Il plaçait, comme LAMARCK, les Mollusques immédiatement après les Vertébrés, ainsi qu'ARISTOTE l'avait fait pour les Céphalopodes, et il les partageait, dans son *Règne animal,* en *Céphalopodes, Ptéropodes, Gastéropodes, Acéphales, Brachiopodes* et *Cirrhopodes.*

En 1822, DE BLAINVILLE débaptisa les Mollusques pour en faire un embranchement des *Malacozoaires*; adversaire de l'idée soutenue par CUVIER de l'irréductibilité de structure des divers embranchements, il constituait un sous-embranchement des *Malentozoaires,* formé des Polyplacophores et des Cirripèdes, qu'il considérait comme étant deux types intermédiaires entre les Mollusques et les Articulés.

Dès 1810 cependant, les Cirripèdes, que CUVIER mettait encore avec les Mollusques en 1830, en étaient séparés par STRAUSS, puis par LAMARCK en 1816; ce n'est qu'en 1830 que J. V. THOMPSON fit connaître leur larve, et en 1834, BURMEISTER les incorporait définitivement aux Crustacés.

Il fallut plus de temps encore avant que les Brachiopodes et les Tuniciers soient éliminés de l'embranchement des Mollusques.

H. MILNE-EDWARDS, en 1837, avait réuni les Bryozoaires aux Tuniciers, et, en 1843, avait fait de ce groupement un sous-embranchement des *Molluscoïdes* qu'il laissait parmi les Mollusques. HUXLEY, en 1853, à la suite des recherches de HANCOCK, associa les Brachiopodes aux Molluscoïdes, et, en 1855, il partagea les Molluscoïdes en deux groupes, comprenant l'un les Brachiopodes et les Bryozoaires, l'autre les Tuniciers. En 1871, H. MILNE-EDWARDS maintenait encore les Brachiopodes parmi les Mollusques du groupe des Acéphales, dont les avait séparés cependant CUVIER. Et, en 1874, LACAZE-DUTHIERS essayait de démontrer que les Tuniciers avaient une organisation pouvant être ramenée à celle des Lamellibranches. Dès 1866, les recherches embryologiques de KOWALEWSKY avaient pourtant montré que les Tuniciers se rapprochaient des Vertébrés, et, en 1876, nous voyons CLAUS élever les Molluscoïdes et les Tuniciers au rang d'embranchements complètement indépendants de celui des Mollusques.

Désormais le groupe des Mollusques est pur de tout alliage étranger, car DUJARDIN, en 1830, avait établi la véritable nature des Foraminifères, que le conchyologiste BREYN associait en 1732 aux Céphalopodes, erreur partagée en 1798 par CUVIER.

ORIGINE DES MOLLUSQUES

LAMARCK croyait encore à la génération spontanée; il admettait une origine distincte pour les Végétaux et les Animaux; bien plus, il rattachait les Animaux à deux productions différentes : les Infusoires et les Vers intestinaux. Ces derniers avaient engendré les autres Vers et l'ensemble de ce que VON SIEBOLD devait appeler plus tard les Arthropodes; les Infusoires étaient les ancêtres des Polypes, ceux-ci des Radiaires (Méduses et Échinodermes), d'une part, de l'autre, des Ascidies; des Ascidies étaient issus les Acéphales, qui avaient donné naissance aux Mollusques céphalés. Le fondateur de la théorie de l'évolution ne s'explique pas sur l'origine des Vertébrés, qu'il a cependant plutôt une tendance à rapprocher des Annélides.

Il faut arriver en 1866, avec l'apparition de la *Generelle Morphologie der Organismen*, de HAECKEL, pour voir se continuer l'initiative de LAMARCK d'élaborer une généalogie des êtres vivants. HAECKEL transfigure la Biologie systématique en y introduisant la notion de Phylogénie, et, en ce qui concerne les Mollusques, il les considère comme dérivant des Plathelminthes. Cette opinion était plausible à cette époque encore chaotique, où l'on ne comprenait pas ce qu'est le cœlome, et où l'on pouvait rapprocher les Mollusques des Turbellariés à cause du grand développement du mésenchyme. LANG, KORSCHELT et HEIDER, PLATE, THIELE, HESCHELER s'en sont tenus à cette hypothèse, et THIELE la maintient encore en 1925 dans le chapitre consacré aux Mollusques dans le grand *Handbuch der Zoologie de* KÜKENTHAL. C'est aussi l'opinion à laquelle est arrivé NIERSTRASZ (1910), à la suite de ses recherches sur les Amphineures.

A. GIARD fut le premier, en 1876, à rapprocher les Mollusques des Annélides; il réunissait ces deux groupes aux Brachiopodes, aux Bryozoaires et aux Rotifères, pour en constituer un embranchement des *Gymnotoca*, caractérisé par la larve trochosphère, la présence d'organes segmentaires et l'absence de membranes embryonnaires. Divers auteurs : HATSCHEK, SALENSKY, BALFOUR, FOL, ED. PERRIER, ROULE, ont émis une opinion semblable, mais ils sont restés dans le vague et se sont bornés à considérer la trochosphère comme la souche des Annélides et des Mollusques, et à chercher dans les Rotifères l'ancêtre commun de ces Animaux.

Il est étrange de voir, en 1891, VON IHERING considérer les Mollusques comme diphylétiques, sans rencontrer d'écho d'ailleurs; il proposait de disjoindre l'embranchement en *Platymalakia*, renfermant les Ischnopodes (Opisthobranches + Pulmonés) et les Ptéropodes, descendant des Plathelminthes, et en *Arthromalakia*, comprenant tous les autres Mollusques, et issus des Annélides.

En réponse en quelque sorte à von Ihering, Paul Pelseneer a précisé, dans un mémoire *Sur la classification générale des Mollusques* (Bull. scient. France et Belgique, XXIV, 1892), les affinités des Mollusques avec les Polychètes errantes, écartant tout rapprochement avec les Turbellariés. Il faisait valoir, notamment, chez ces derniers l'absence d'anus, la constitution des organes génitaux hermaphrodites très différents de ceux des Mollusques les plus archaïques, la structure du système nerveux. Les affinités des Mollusques avec les Polychètes s'affirment, au contraire, par la larve, l'organisation du système nerveux, la structure des yeux, la présence de corps gustatifs cyathiformes dans la partie antérieure du tube digestif de certaines Polychètes et des Mollusques les plus primitifs; la manière identique dont naissent les spicules chez les Chétopodes et chez les Amphineures; la présence chez certaines Polychètes de dents cornées pharyngiennes qui peuvent être assez semblables aux dents de la radula des Mollusques; la ressemblance que présentent les cténidies des Mollusques avec les branchies des *Eunice* quant à leur situation et à leurs relations avec le système circulatoire; l'identité des néphridies dans les deux groupes par leurs rapports, leur disposition et leur fonctionnement; l'organisation des organes génitaux et la séparation des sexes commune aux Polychètes et à tous les groupes de Mollusques archaïques. Pelseneer concluait donc que les *Eunicides* sont les formes de la nature actuelle se rapprochant le plus des Mollusques, et qu'il serait injustifié d'affirmer *a priori* que la polybranchialité des Chitons (existant aussi chez les Nautiles) et la métamérie de leur coquille soient des acquisitions secondaires.

Depuis lors, Storck a démontré, en 1912, que les Amphinomides, les plus primitives des Polychètes errantes, offrant, comme les Eunicides, un caecum ventral pharyngien homologue à la poche de la radula des Mollusques, avaient, comme les Amphineures, un système nerveux tétraneure.

Le débat sur l'origine des Mollusques est d'ailleurs dominé par le problème du cœlome.

Disons d'abord que l'on doit à Ray Lankester (1885, 1893, 1900) d'avoir fait progresser beaucoup la question en démontrant que le cœlome et le système circulatoire sont deux formations tout à fait indépendantes, et qu'il faut considérer le péricarde des Mollusques comme de nature cœlomique.

On s'est plu, en général, à considérer la cavité secondaire du corps des Cœlomates comme ayant pris peu à peu naissance chez les Animaux bilatéraux, les Turbellariés en étant encore dépourvus et étant par conséquent des formes inférieures, les Mollusques ayant un cœlome encore peu développé et représenté par le péricarde, les Chétopodes et les Vertébrés, au contraire, ayant un cœlome complet. Il y aurait donc eu gradation ascendante dans l'évolution du cœlome.

Mais cette théorie s'est montrée impuissante à nous expliquer l'origine des Mollusques, pas plus d'ailleurs que celle des Chétopodes ou des Vertébrés; il en est autrement de celle, mise au jour par Éd. Van Beneden, que les Cœlomates descendent d'Anthozoaires, en particulier de Cérianthaires, chez lesquels les loges

mésentériques se seraient séparées de la cavité digestive pour constituer des cavités cœlomiques. Celles-ci, disposées par paires, sont sujettes à s'oblitérer dans l'évolution, par la production d'un abondant mésenchyme, et elles peuvent être réduites à une glande génitale et à un péricarde chez les Mollusques, à des gonades seulement chez les Plathelminthes. Ces derniers sont donc des formes supérieures se rattachant probablement aux Hirudinées et ne pouvant à aucun titre avoir donné naissance aux Mollusques; ceux-ci ne peuvent descendre que de formes à cœlome complet, et les Polychètes seules se trouvent dans ces conditions.

Mentionnons, à titre de curiosité, l'opinion de Rauther (1905), qui donne comme ancêtres aux Mollusques les Gordiacés, et celle de Günther (1907), qui va chercher l'origine des Mollusques dans les Chétognathes. De telles aberrations, qui méconnaissent totalement le point de vue éthologique, sont de nature à jeter du discrédit sur la Phylogénie, science conjecturale, comme l'Histoire, c'est entendu, mais pouvant contribuer puissamment à nous faire comprendre les chefs-d'œuvre de l'évolution.

En 1933, dans le tome III de mon *Précis de Zoologie*, je disais que le Mollusque nous apparaît comme une Polychète adaptée par sa radula au râpage des Algues dans une vie côtière, le pied, hypertrophie de la paroi de l'actinopharynx du Cérianthaire, ancêtre des Cœlomates, constituant un organe d'adhérence, et le manteau, avec sa coquille, servant de cloche protectrice dans le balancement des marées.

AMPHINEURES

Après avoir fait partie du groupe des Multivalves parmi les Vers de la catégorie des Testacés, dans la classification de Linné, les Chitons furent incorporés par Lamarck et Cuvier aux Gastéropodes et rapprochés des Patelles, à cause de leurs branchies, comme l'avait déjà fait Adanson. L'on a vu que de Blainville, en 1821, les dénommant *Polyplaxiphores* (expression que l'on a généralement conservée sous la forme de *Polyplacophores*, de préférence à celle de *Loricata*, proposée par Schumacher en 1817), les avait séparés des Mollusques pour en faire, avec les Cirripèdes, un groupe de transition entre les Mollusques et les Articulés. En 1877, H. von Ihering créa la classe des *Amphineures*, terme faisant allusion à la structure du système nerveux, pour les *Polyplacophores* et les *Aplacophores*. Ces derniers, appelés *Solénogastres* par Gegenbaur en 1878, comprenaient les genres *Chaetoderma* et *Neomenia*. *Chaetoderma* avait été décrit en 1844 par Lovén et considéré comme appartenant aux Holothuries, à cause de ses corpuscules calcaires; le genre avait été rapproché des Siponculides par Diesing et des Priapulides par Keferstein. *Neomenia*, décrit en 1875 par Tullberg, fut envisagé par celui-ci comme formant une transition entre les Vers et les Mollusques, et par Leuckart comme se rapprochant des Chitons. H. von Ihering vit dans les Amphineures des Vers, mais il se rallia plus tard à l'opinion de la majorité des

zoologistes qui en firent soit une classe spéciale des Mollusques, soit une forme de Gastéropodes, tout en admettant que les Aplacophores sont plus archaïques que les Polyplacophores.

Hypnotisés en quelque sorte par l'idée que les Mollusques dérivent des Turbellariés, THIELE, en 1895, et PLATE, en 1901, allaient jusqu'à casser le groupe des Amphineures, mettant les Aplacophores à part, comme formes ancestrales, et réunissant les Polyplacophores aux autres Mollusques.

PELSENEER, au contraire, avait, en 1890, plaidé en faveur de l'idée que les Aplacophores ne pouvaient pas être considérés comme étant des types primitifs, que ces soi-disant formes de transition entre les Vers et les Mollusques devaient avoir subi, par convergence, notamment une réduction encore plus accentuée du pied que *Chitonellus*; contrairement à ce qu'avaient admis THIELE et HUBRECHT, PELSENEER soutenait que *Chitonellus* dérivait de *Chiton*, et que non seulement, ainsi que l'avait supposé HALLER en 1883, les Chitonides et les Aplacophores devaient être envisagés comme deux branches ayant divergé d'un même ancêtre commun, mais, ainsi que WIREN le proposait en 1892, que les ancêtres des Aplacophores devaient avoir ressemblé d'une manière générale à des Chitons. D'après ce que nous devons supposer actuellement sur l'origine des Mollusques, il est évident que les Polyplacophores doivent précéder dans la classification les Aplacophores, contrairement à ce qu'a admis NIERSTRASZ en 1910. Sans pouvoir admettre que les Chitons aient donné naissance aux Aplacophores, nous devons les considérer cependant comme ayant le mieux conservé l'organisation générale du Mollusque primitif; bien que l'Amphineure primordial dut vraisemblablement avoir dans le manteau de simples spicules calcaires dérivant des soies de la Polychète ancestrale, des huit plaques dorsales des Polyplacophores connus, les sept plaques du métasome témoignent, selon toute probabilité, de l'existence d'autant de somites en arrière du lobe préoral recouvert par la première plaque; au 5e segment (6e plaque) correspondraient les organes segmentaires génitaux avec les cténidies prégénitales, et au 6e, les organes segmentaires rénaux avec les cténidies prérénales; les cténidies postrénales accuseraient un segment correspondant à la partie antérieure de la dernière plaque, dont l'extrémité appartiendrait au téléon (LAMEERE, 1933).

GASTÉROPODES

En 1804, CUVIER sépara les *Ptéropodes* de la classe des Gastéropodes, qu'il avait créée en 1795. Cette scission fut maintenue dans la suite, et plusieurs auteurs, HUXLEY, dès 1853, par exemple, voulurent rapprocher les Ptéropodes des Céphalopodes, pensant que les tentacules des uns étaient homologues à ceux des autres, et que les nageoires des Ptéropodes étaient représentées par l'entonnoir chez les Céphalopodes. En 1883 même, RAY LANKESTER proposait de réunir les deux classes.

On doit à Pelseneer d'avoir définitivement démontré, en 1888, que les tentacules des Ptéropodes sont céphaliques, alors que ceux des Céphalopodes sont pédieux, que les lobes parapodiaux des uns n'ont rien à voir avec l'épipodium des Mollusques et par conséquent avec l'entonnoir des Céphalopodes, que les Ptéropodes sont des Gastéropodes pélagiques de la catégorie des Opisthobranches; bien plus, que les Ptéropodes sont diphylétiques, les Thécosomes étant des Bulloïdes et les Gymnosomes des Aplysioïdes.

Pelseneer établissait aussi, en 1889, que les prétendus Ptéropodes de l'Ère primaire, les *Conularia*, entre autres, ne pouvaient à aucun titre être considérés comme appartenant à ce groupe de Gastéropodes.

Auparavant, les *Hétéropodes*, séparés des Gastéropodes en 1812 par Lamarck, y avaient été réintégrés, comme étant des Taenioglosses pélagiques, par Mörch, en 1866; en 1894, Pelseneer les opposait aux autres Cténobranches, qu'il baptisait du terme de *Platypodes*; mais en 1906, il partageait en Platypodes et Hétéropodes les Taenioglosses.

Par contre, les Gastéropodes, avant d'avoir été épurés des Chitons, le furent aussi des *Scaphopodes*, que de Blainville y avait introduits en 1819 et qui en furent expulsés en 1857 par Lacaze-Duthiers.

Cuvier partageait, en 1817, les Gastéropodes en *Nudibranches*, *Inférobranches* (*Phyllidia*), *Tectibranches*, *Pulmonés*, *Pectinibranches*, *Scutibranches* et *Cyclobranches*. En 1846-1848, H. Milne-Edwards opposait aux Pulmonés les Branchifères et partageait ceux-ci, d'après la position des branchies, en *Prosobranches* (comprenant les Pectinibranches, les Scutibranches et les Cyclobranches de Cuvier) et en *Opisthobranches* (avec les Nudibranches, les Inférobranches et les Tectibranches). Un pas de plus dans la voie de la synthèse fut accompli en 1881 par Spengel, qui réunit, comme l'avait déjà fait Mörch en 1866, utilisant le terme d'*Androgynes*, les Pulmonés aux Opisthobranches et aux Ptéropodes sous la dénomination d'*Euthyneures*, et appela les Prosobranches *Streptoneures*, ceux-ci ayant le système nerveux croisé, les autres l'ayant décroisé.

C'est à tort, comme l'a démontré Pelseneer, que von Ihering, trompé par les apparences, a cru pouvoir partager les Streptoneures en *Chiastoneures* et *Orthoneures* : il n'y a pas d'Orthoneures, c'est-à-dire de Streptoneures chez lesquels les commissures viscérales ne formeraient pas de chiasma.

Pelseneer n'eut pas de peine non plus à prouver qu'une nouvelle classification des Gastéropodes due à Lacaze-Duthiers (1888), et basée exclusivement sur la conformation du système nerveux, était tout à fait artificielle.

En ce qui concerne les Streptoneures, on doit à Schweigger (1820) d'avoir remplacé les expressions vicieuses de Cuvier, de Pectinibranches et de Scutibranches, en celles de *Cténobranches* et d'*Aspidobranches*.

Troschel, dès 1856, constate que les Prosobranches présentent des différences dans la structure de la radula et les répartit en *Docoglosses*, *Rhipidoglosses*, *Taenioglosses*, *Pténoglosses*, *Rachiglosses* et *Toxiglosses*, ces deux derniers groupes réunis en celui des *Sténoglosses*.

En 1866, Mörch croit pouvoir classer l'ensemble des Mollusques suivant qu'ils offrent une ou deux oreillettes, et parmi ses *Monotocardes* il classe les Cténobranches, parmi ses *Diotocardes* les Aspidobranches.

La phylogénie des Streptoneures a été admirablement débrouillée par Bouvier (1887). De son étude ressort la classification moderne de ces Gastéropodes. Ceux-ci comprennent deux catégories : les Aspidobranches et les Cténobranches. Les premiers, qui sont Diotocardes, se partagent en Rhipidoglosses et Docoglosses, les autres, Monotocardes, en Taenioglosses et Sténoglosses (Rachiglosses et Toxiglosses).

Thiele, en 1925, préfère grouper les Prosobranches en *Archaeogastropoda* (les Aspidobranches), *Mesogastropoda* (les Taenioglosses) et *Stenoglossa*. La classification est à la fois une science et un art, comme l'écrivait Lamarck; par conséquent, elle ne doit pas dans sa forme faire se perdre la notion de descendance : les Sténoglosses doivent continuer à être réunis aux Taenioglosses en un groupe des Cténobranches. Dans le même ordre d'idées, dans mon *Précis de Zoologie* (1933), j'ai rattaché les Sténoglosses aux Doliacés, dont ils dérivent, et j'ai partagé les Cténobranches, d'après la structure de la trompe, en *Acremboliques* et *Pleuremboliques* (Doliacés et Buccinacés ou Sténoglosses), me servant des expressions d'Amaudrut (1898).

Les *Euthyneures* ont la moitié droite du complexe palléal, amenée à gauche par la torsion chez leur ancêtre Streptoneure, ramenée secondairement à droite, la cténidie morphologiquement droite ayant passé en arrière du cœur; on pourrait croire qu'ils doivent se rattacher aux Cténobranches, ceux-ci ayant aussi perdu la moitié morphologiquement gauche du complexe palléal, mais l'unique branchie des Opisthobranches et leur radula sont d'un type ne pouvant être ramené qu'à ceux des Aspidobranches, et c'est par conséquent des Trochomorphes, comme l'a montré Pelseneer, que les Euthyneures doivent être issus. Il est étonnant de voir Thiele (1926) donner à ceux-ci comme ancêtres les Pyramidellides, Cténobranches sans mâchoires ni radula, sous prétexte d'hermaphrodisme et d'une ressemblance de leur coquille avec celle d'*Actaeon*, le plus archaïque des Euthyneures de la nature actuelle.

Les *Opisthobranches* ont continué à être classés en *Tectibranches* et *Nudibranches*, après immersion dans les Nudibranches, par Duméril, en 1806, du genre *Phyllidia*, dont Cuvier avait fait un groupe des Inférobranches. Mais, comme les Nudibranches dérivent manifestement des Pleurobranchomorphes et que dans la classification les ancêtres doivent aller avec leurs descendants, j'ai partagé les Opisthobranches en *Tectibranches* et *Phanérobranches*, ceux-ci comprenant les *Pleurobranchiés* et les *Nudibranchiés*.

La classification des *Pulmonés* a probablement trouvé sa forme définitive par la création des deux termes de *Basommatophores* et *Stylommatophores* par A. Schmidt, en 1855.

En 1883, dans le remarquable article qu'il a consacré aux Mollusques dans l'*Encyclopédie britannique*, Ray Lankester a qualifié les Gastéropodes d'*Aniso-*

pleures, expression faisant allusion à l'asymétrie de ces Animaux, asymétrie résultant de la torsion ayant permis au pied de dépasser l'emplacement primitif de l'anus et de s'étendre en longueur au delà de la masse viscérale. Les Gastéropodes actuels doivent évidemment descendre de formes symétriques à pied court, et nous devons nous demander si parmi les fossiles il n'y aurait pas de ces *Isopleures*. Les *Bellérophontes* du Primaire, que Denys de Montfort (1808) plaçait dans les Céphalopodes, à cause de leur ressemblance avec la loge initiale de ceux-ci, que Deshayes (1831) associait aux Hétéropodes et que de Koninck (1882) introduisit dans les Aspidobranches, ne témoignent-ils pas, par leur coquille symétrique, pourvue d'une large ouverture transversale à grande échancrure marginale, d'une structure devant nous les faire considérer comme étant peut-être des Isopleures? C'est l'hypothèse que j'émettais en 1933, en appelant l'attention sur le fait que les *Odontomorphes* (*Hyolithes*, *Tentaculites*, *Conularia*) appartenaient peut-être aussi à cette catégorie.

SCAPHOPODES

Le genre *Dentalium*, rapproché des Serpules par Linné et encore par Cuvier et Lamarck, fut placé en 1819 par de Blainville parmi les Gastéropodes, non loin des *Fissurella*, en une catégorie spéciale des *Cirrhobranches*, et, en 1825, Deshayes confirma par l'anatomie qu'il s'agissait bien d'un Mollusque. En 1857 parut une monographie magistrale du genre due à Lacaze-Duthiers, qui créa pour lui la classe des *Solénoconques*, distincte des Gastéropodes, et que l'auteur tendait à rapprocher des Bivalves. Dans la suite, par esprit de symétrie, le terme de *Scaphopodes* créé pour le groupe par Bronn, en 1862, a été universellement adopté.

BIVALVES

C'est encore à Pelseneer que nous devons la découverte des directives de la classification de la classe des Mollusques à laquelle Linné avait conservé, parmi ses Vers testacés, la dénomination très ancienne de *Bivalves* et n'y avait ajouté aucun élément étranger. En 1795, Cuvier crée le terme d'Acéphales pour l'ensemble des Mollusques bivalves, des Tuniciers, des Brachiopodes et des Cirripèdes, mais en 1806, il en sépare les Brachiopodes. Pour ceux-ci, de Blainville, en 1817, invente l'appellation de *Palliobranches*, les opposant aux autres Bivalves, qu'il dénomme *Lamellibranches*. Ce n'est qu'en 1820 que Goldfuss donne au groupe la dénomination, très usitée dans la suite, de *Pélécypodes*.

Pelseneer a montré, en 1889, que toutes les classifications imaginées pour classer les Bivalves, et principalement celles basées sur la structure de la coquille, étaient étrangères à l'évolution véritable du groupe, les phénomènes de convergence y étant encore plus fréquents que chez les autres Mollusques. Il en était ainsi pour la classification de Lamarck en *Dimyaires* et *Monomyaires*; de Wood-

WARD en *Asiphonés* et *Siphonés*; de D'ORBIGNY en *Pleuroconques* et *Orthoconques*, en *Intégripalléales* et *Sinupalléales*; de NEUMAYR en *Taxodontes*, *Hétérodontes* et *Desmodontes*; de LOVÉN d'après les perforations du manteau; de VON IHERING d'après les otocystes; de RAWITZ d'après le développement plus ou moins grand des ganglions viscéraux; de FISCHER d'après le nombre des branchies.

PELSENEER a pu classer avec succès les Bivalves d'après la complication plus ou moins grande de la structure des branchies, et, en 1891, il publia l'impressionnant travail dans lequel il les distribue en *Protobranchiés*, *Filibranchiés*, *Pseudolamellibranchiés*, *Eulamellibranchiés* et *Septibranchiés*.

Les Pseudolamellibranchiés descendant des Filibranchiés et n'étant pas les ancêtres des Eulamellibranchiés, j'ai proposé, en 1905, de réunir ces deux groupes sous la dénomination de *Mésobranchiés*, et j'ai appelé *Métabranchiés* l'ensemble des Eulamellibranchiés et des Septibranchiés, ces derniers étant des Eulamellibranchiés dérivant du groupe des Anatinacés. En 1933, j'ai même incorporé les Septibranchiés aux Anatinacés, et j'ai opposé aux Protobranchiés tous les autres Bivalves, réunis en un groupe des *Lamellibranchiés* et répartis en Mésobranchiés et Métabranchiés.

CÉPHALOPODES

Création de CUVIER, cette classe, débarrassée des Foraminifères par DUJARDIN, fut divisée par OWEN en *Tétrabranchiaux* et *Dibranchiaux*, dans le travail qu'il publia en 1832 sur l'anatomie du Nautile, ce dernier ayant été reconnu en 1705 comme étant parent de la Seiche, par RUMPH.

Tout le monde était d'accord pour voir dans les Ammonites des Tétrabranchiaux, lorsque MUNIER-CHALMAS, en 1873, s'avisa que la loge initiale des Ammonites était différente de celle du Nautile et ressemblait à celle de *Spirula*. Il crut de ce fait pouvoir rattacher les Ammonites aux Dibranchiaux. L'on pouvait *a priori* trouver singulier que des organismes recouverts d'une coquille et aussi volumineux que durent l'être les Ammonites n'auraient eu qu'une seule paire de branchies. Le géologue français ignorait que le Nautile est exceptionnel parmi les Céphalopodes à coquille externe, en ce sens que la loge initiale de celle-ci est chez lui atrophiée, de sorte qu'on ne voit plus qu'une cicatrice là où les Orthocératides, les Ammonites et *Spirula* offrent une tigelle, le prosiphon, rattachant le siphon au fond de la loge initiale qui perdure.

CLASSIFICATION DES MOLLUSQUES

Les cinq classes en lesquelles se partagent les Mollusques : Amphineures, Gastéropodes, Scaphopodes, Bivalves et Céphalopodes, sont actuellement reconnues par tous les zoologistes, et il s'agit d'établir leurs rapports généalogiques et de savoir comment il faut les grouper.

En 1876, GIARD voulait opposer les Céphalopodes à tous les autres Mollusques, et, en 1890, PELSENEER partageait cette manière de voir, son argument principal étant le fait, démontré définitivement par lui en 1888, que le pied, sous forme de tentacules, entoure complètement la tête chez les Céphalopodes.

HUXLEY, en 1877, proposait, à cause de l'absence de radula, de séparer les Bivalves du reste des Mollusques, et il fut suivi, en 1891, par RAY LANKESTER qui donna à ces deux groupes les noms de *Lipocephala* et *Glossophora*.

En 1889, HATSCHEK opposait les Amphineures aux *Conchifères*, groupe dans lequel il rangeait tous les autres Mollusques. Cette proposition peut être admise, car les Amphineures représentent vis-à-vis du reste de la classe ce que les Monotrèmes sont par rapport aux autres Mammifères, le système nerveux en témoignant immédiatement.

Parmi les Conchifères, nous pouvons opposer les Céphalopodes à tous les autres; j'ai groupé ces derniers en 1927 sous la dénomination d'*Archéopodes*.

Nous pouvons partager les Archéopodes en *Univalves* et *Bivalves*, les Univalves comprenant les Gastéropodes et les Scaphopodes; ces derniers, considérés par LACAZE-DUTHIERS comme voisins des Bivalves, ont été au contraire reconnus en 1892 par PLATE et par PELSENEER comme se rattachant aux Gastéropodes primitifs : on peut y voir une forme spécialisée des Gastéropodes du groupe des Isopleures, comme les Bivalves en sont une autre.

Voici donc, comme conclusion, le tableau de la classification des Mollusques que j'ai fait figurer en 1931 dans la 2e édition de mon *Abrégé de la Classification zoologique*, et en 1933 dans le tome III de mon *Précis de Zoologie* :

- Amphineures . . . .
  - Polyplacophores
  - Aplacophores
- Conchifères . . . . .
  - Archéopodes . . . .
    - Univalves . . . . . .
      - Gastéropodes
      - Scaphopodes
    - Bivalves. . . . . .
      - Protobranchiés
      - Lamellibranchiés
  - Céphalopodes. . . .
    - Tétrabranchiaux
    - Dibranchiaux

QUELQUES OBSERVATIONS SUR L'ANGUILLULOSE DES *HYDRANGIA* ET SON TRAITEMENT

PAR

J. H. SCHUURMANS STEKHOVEN Jr (Utrecht).

Il y a cinq ans, j'ai fait, sur l'anguillulose d'un *Hydrangia*, quelques observations qui me semblent importantes pour l'horticulture. Je ne les ai pas encore publiées, parce que j'espérais faire des expérimentations complémentaires plus étendues sur les relations entre l'hôte et le parasite. Comme mes autres études ne me permettent pas de poursuivre ce but, je livre maintenant à la publicité les résultats de mes études, bien qu'ils soient incomplets. Mais je suis certain d'avoir trouvé une idée intéressante à poursuivre et j'espère que d'autres, qui disposent de plus de temps et d'une meilleure opportunité que moi, y trouveront un stimulant pour résoudre ce problème.

Au mois de juillet 1930, l'Inspecteur du « Plantenziektenkundige Dienst » des Pays-Bas, M. J. Dikstaal, m'apportait une grande plante d'*Hydrangia* bien développée, dans un baquet. Cette plante souffrait visiblement d'anguillulose, ce qui se manifestait par des taches brunes ou des points brunâtres sur certaines feuilles. D'autres feuilles présentaient des taches brunes irrégulières disposées le long des veinules, caractère typique de la maladie. Les feuilles infectées contenaient quantité de Nématodes appartenant tous à l'espèce *Tylenchus dipsaci*; les tiges étaient renflées aux nœuds.

Vers le 15 juillet, la plante fut transportée à la forcerie du Jardin botanique de l'Université d'Utrecht, et M. Romijn en prit bien soin. Dans la forcerie, la température normale s'élève à 73° Fahrenheit. Mais, pendant le temps qui a suivi le transport de la plante, il faisait très chaud au dehors et, dans la forcerie, la température atteignait jusqu'à 97°-100° Fahrenheit pendant les heures de midi.

Après environ une semaine, le 24 juillet, j'ai revu la plante : le premier fait qui me frappa, fut la vigueur saine de la plante; le nombre de feuilles brunâtres avait visiblement diminué. Les quelques feuilles encore tachetées de brun contenaient seulement un petit nombre de parasites. Les autres feuilles non

tachetées de brun, dont j'ai examiné un certain nombre, ne présentaient pas de Nématodes. Ce même jour, M. Romijn a émondé la plante et enlevé les tiges infestées.

Pendant la première moitié du mois d'août, des boutons adventifs ont poussé. J'ai coupé et planté quelques jets.

Le 29 août, les jets examinés n'étaient pas contaminés. Toutefois, la plante n'était pas encore tout à fait débarrassée des Nématodes, car deux feuilles brunâtres en contenaient.

Pendant les semaines suivantes, les jets coupés restaient tout à fait sains et la plante, dans le baquet, se portait de mieux en mieux.

Le 9 octobre, je n'ai plus trouvé de Nématodes dans la plante mère.

Pendant l'hiver, M. Romijn a placé la plante dans un cellier froid, où il ne gelait pas.

En avril 1931, j'ai réexaminé la plante : elle était tout à fait guérie et elle poussait bien.

En conséquence, pour soigner une plante dont les tiges ou les feuilles sont infestées de Nématodes, il s'agit de chauffer la forcerie où elle se trouve jusqu'à 95°-100° Fahrenheit pendant quelques heures de la journée. Ce chauffage doit être répété chaque jour pendant un temps qui doit être déterminé expérimentalement pour chaque espèce de plantes. Il peut se faire que d'autres plantes exigent des températures différentes : c'est aux expérimentateurs à trouver la moyenne convenable.

Pendant les mois de mai et de juin 1931, j'ai fait avec le même succès des expérimentations semblables sur d'autres *Hydrangia* infestés. Soumises à la méthode de traitement décrite ci-dessus, les plantes se recouvraient, le gonflement de leurs tiges disparaissait et elles formaient des jets non infestés qui pouvaient être plantés.

M. Romijn, à qui je dois des remerciements sincères pour les soins qu'il a pris de mes plantes, m'a raconté qu'un des horticulteurs des environs d'Utrecht a suivi, avec un certain succès, ma méthode de traitement de l'anguillulose chez des Chrysanthèmes atteints par l'*Aphelenchus ritzemabosi*. Le même résultat me fut confirmé par M. Dikstaal pour un autre horticulteur à qui il avait donné le conseil de suivre cette méthode.

Des études ultérieures et plus étendues promettent des renseignements scientifiques intéressants au sujet de la physiologie des Nématodes. En outre, quand la méthode sera perfectionnée, j'espère et j'attends des résultats économiques dignes d'intérêt pour les horticulteurs.

Zoologisch Laboratorium der Rijks Universiteit, Utrecht.

LA PHYLOGÉNIE POSSIBLE DES SILICODERMES

PAR

Alphonse LABBÉ (Nantes).

La phylogénie n'est pas plus actuellement à la mode, que les Mollusques, et les zoologistes de la génération montante ont autant de dédain pour celle-ci que pour ceux-là. C'est juger d'avance l'exposé qui va suivre, puisqu'il a la prétention de vouloir construire un arbre généalogique pour un groupe démodé. « Mieux vaudrait », dit Giard, « se présenter dans une soirée en tenue de chasse, que de s'aventurer à discuter un arbre phylogénique en présence d'un biologiste dernier cri. Et, cependant, qui pourrait prétendre de sang-froid que les problèmes de cet ordre sont sans importance, ou qu'ils sont résolus, ou qu'ils sont insolubles? » (1).

Et pourquoi les Mollusques sont-ils considérés par les modernes zoologistes, comme « un groupe terne » et manquant d'intérêt? « L'âme du poivre est aussi intéressante que l'âme du sucre », dit la fée Berylune dans l'*Oiseau bleu* (1).

Mais la mode est cyclique, périodique. Jean sans Terre repassera par là, et les « groupes ternes, — les branches mortes, — les vieux problèmes » ne seront pas toujours délaissés.

On aurait tort de négliger ce moyen d'études de la phylogénie, qui nous fait peut-être concevoir des mirages, mais qui est essentiellement représentatif, qui coordonne des rapports, des corrélations, des homologies, des affinités, qui plante des poteaux indicateurs montrant les croisements de routes; qui devient ainsi un faisceau d'hypothèses de travail. Il est légitime, pour nous, comme pour le Stentor, de faire des « Essays and Errors » (2); et qui sait si quelques-uns de nos poteaux indicateurs ne résisteront pas sur le sable mouvant de la phylogénie?

Or, lorsqu'un nouveau groupe vient s'intercaler dans les cadres d'une classification, il vient bousculer plus ou moins l'ordre établi, qui semblait, l'instant

---

(1) *De la méthode dans les sciences*, 1re série, *Morphologie*, p. 217.

(1) MAETERLINCK.

(2) JENNINGS.

d'avant, définitif, et peut aussi bien désagréger que compléter la sériation phylogénique dont nous avions patiemment et péniblement forgé les chaînes. Si cet intrus ne dérange rien, c'est que la sériation était bonne.

Paul Pelseneer a consacré une vie de travail à construire un formidable essai phylogénétique que l'on ne saurait trop admirer. Mais nous allons le mettre à l'épreuve

Je lui apporte un nouveau groupe, celui des Silicodermés, c'est-à-dire un nouveau chaînon à la chaîne des Mollusques, chaînon qui a montré des caractères si originaux et si particuliers, que j'ai dû, pour lui, créer un ordre. Les Silicodermés ne sont ni Pulmonés, ni Prosobranches, ni Opisthobranches; ils sont *Silicodermés*.

Nous nous représenterons un Silicodermé comme un Mollusque nu, dont le *notum* dorsal est séparé de la sole plantaire par un *hyponotum* ventral. La tête, bien distincte porte deux tentacules oculifères. Sur le *notum* sont des branchies ramifiées (*dendrobranchies*) ou tout au moins des tubercules à fonction respiratoire. Il possède également des yeux dorsaux, isolés ou groupés, constitués suivant deux types différents (yeux semperiens, yeux oncidiellidiens) dont l'appareil réfringent est formé de sable siliceux et qui sont peut-être sensibilisés pour les rayons ultra-violets [1].

Pas de coquille; pas de cavité palléale ni de cténidie, mais une armure de spicules siliceux. Parfois des glandes périnotales métamériques (*Oncidiella*).

Le système nerveux, euthyneure, a une chaîne viscérale formé de trois ganglions un peu asymétriques et ressemble à celui des Pleurobranchiés.

Une radula typique; quatre estomacs et trois hépato-pancréas distincts; un intestin enroulé suivant des courbes spécifiques.

Respiration branchiale ou cutanée. Cœur opisthobranche, le ventricule en avant de l'oreillette. Un rein, pris autrefois pour un poumon; deux urèthres, l'un débouchant dans le rectum, l'autre formant, entre le pied et l'hyponotum, une gouttière ciliée droite, qui fusionne dans la tête avec le canal déférent, pour aboutir au pénis. Ce rein est entouré de cavités périrénales, qui débouchent à l'extérieur par un orifice situé au-dessous de l'anus et considéré autrefois comme respiratoire (pneumostome, Athemloch). La fonction respiratoire de ces cavités est douteuse, et leur origine mal définie; elles ne correspondent pas à une cavité palléale.

Organes reproducteurs hermaphrodites; orifice femelle près de l'anus; orifice mâle à côté du tentacule droit.

Organe d'accouplement très complexe, parfois réduit à un pénis qui est en même temps un urèthre; le plus souvent formé d'un organe excitateur (*éréthо-*

---

[1] Bien que les yeux dorsaux des Chitons soient construits sur le type *Mollusque*, et ceux des Silicodermés sur le type *Vertébré*, le développement de ces organes paraît se faire suivant le même mode.

phore) muni de dents chondroïdes et de plaquettes siliceuses; et d'un organe éjaculateur (*spermophore*) comprenant une canule chondroïde creuse et un sac musculaire propulseur; dans la paroi épithéliale du spermophore, les spermatides amenées par le canal déférent se transforment en spermatozoïdes.

Le développement n'est connu que chez *Oncidiella celtica* Cuv., où Joyeux Laffuie a constaté, chez la larve, dont le développement se fait à l'intérieur de l'œuf, la présence d'une coquille nautiloïde caduque. Le trait le plus saillant des transformations larvaires est une torsion, suivie d'une détorsion telle que l'adulte redevient presque symétrique; cette régulation est donc beaucoup plus forte que celle constatée par Pelseneer et Bouvier chez les Opisthobranches.

En dehors des caractères morphologiques que nous venons de résumer, il faut mettre en évidence la fonction siligène: un métabolisme de la silice, qui, chez eux, se substitue au métabolisme du calcium, caractéristique des autres Mollusques, et qui leur permet avec « du sable siliceux » d'édifier des organites de silice, spicules, plaquettes, sphérules, etc.

Je ne discuterai pas ici les affinités des Silicodermés; j'insisterai seulement sur le fait qu'ils n'ont aucun rapport avec les Pulmonés, auxquels les auteurs antérieurs, depuis Cuvier, les avaient incorporés. Ils se rapprochent davantage des Opisthobranches, dont ils sont cependant distincts, et surtout des Pleurobranchiés. Mais il faudra, discuter aussi leurs rapports avec les *Vaginulidae* et les *Rathousiidae*, qui, peut-être, ont été victimes des mêmes erreurs.

La phylogénie s'appuie sur des données de temps : paléontologie, ontogénèse. Encore, pour Cope, la première compte-t-elle seule. Or, nous n'avons que des renseignements vagues au point de vue embryologique et pas du tout au point de vue paléontologique. Nous allons voir cependant que, d'une façon indirecte, nous pouvons savoir que les Silicodermés ont dû apparaître au Carboniférien (ouralien) ou un peu postérieurement, c'est-à-dire que leur apparition serait à peu près synchrone de celle des Actaeonidés (*Actoeonina*), qui, pour Pelseneer et Bouvier, représentent la souche des Opisthobranches.

Cette donnée indirecte, nous est fournie par la Biogéographie. En effet, la distribution géographique va nous donner des indications très intéressantes et très suggestives [1].

*
* *

Nous avons le droit de supposer que les Silicodermés ont été et sont encore, pour le plus grand nombre, marins.

---

[1] Je ne ferai point l'historique de la question, que l'on trouvera exposé dans le travail de Hoffmann (1929). L'illusion de celui-ci, comme de ses prédécesseurs, Cuvier, Semper, Plate, a été de ne pas mettre en doute que les Silicodermés ne fussent des Pulmonés; toutes les conclusions dépendant de cette erreur préconçue deviennent naturellement caduques. En particulier, la méconnaissance de tous les Dendrobranchiés ôte tout intérêt aux résultats anciens, qui ne tiennent compte que des Abranchiés.

On ne connaît, en effet, que quelques espèces dulcicoles : *Oncidium typhae* Buchan., du Gange; *Elophilus Ajuthiae* Labbé, du Mei-nam (Siam); *Oncis Martensis* Plate, de Petshabury (Siam).

Comme espèces terrestres : *Semperella montana* Plate, des montagnes des Philippines; *Oncidium* (?) *Ponsonbyi* Coll., de celles de Bornéo; *Oncidium aberrans* Semper, de Singapour; *Oncis Stuxbergi* Semper, de Sambelang.

Toutes les autres espèces vivent dans la région côtière, dans la zone intercotidale, et nous sommes en droit d'admettre qu'il en fut de même autrefois.

Il est facile de constater, par le seul examen des localités habitées par les espèces des genres *Scaphis* Labbé et *Peronia* de Blainville, que la répartition des espèces de ces deux genres s'étend, depuis la mer Rouge et la côte orientale de l'Afrique, à tout l'océan Indien, la Malaisie, l'Australie et la Polynésie jusqu'à Tahiti.

Or, c'est bien là le territoire qu'occupait au Carboniférien l'ancien continent du *Gondwana*, qui reliait l'Amérique du Sud, l'Afrique aux Indes et à l'Australie.

Tous les Dendrobranchiés polytypiques (*Scaphis, Peronia, Paraperonia*) ont une très large répartition depuis la mer Rouge jusqu'aux îles Samoa.

Les Abranchiés (*Oncidium, Oncis, Paraoncidium, Semperella*) sont plus localisés. Mais les limites de cette répartition sont les mêmes pour tous.

Ainsi, les Silicodermés sont gondwaniens et ont la même distribution que les *Peripatus*. On prévoit alors que, lors de l'effondrement du Gondwana, ils ont trouvé des conditions favorables autour des îles ou continents qui restèrent émergés.

Mais dans cette histoire, nous avons volontairement laissé de côté le genre *Oncidiella*, qui comprend au moins dix-sept espèces. La répartition de ces espèces est très curieuse. A part un petit foyer océanien, les *Oncidiella* se trouvent là où l'on ne trouve pas les autres Silicodermés; ils se partagent, en effet, la partie du globe terrestre non occupée par les autres Silicodermés.

Voyons donc la distribution des Oncidielles :

1° Côte Ouest-américaine. — Les Oncidiella jalonnent la côte Ouest-américaine depuis le cap Horn jusqu'à la mer de Behring. *O. marginata* Couthouy est commune au Cap Horn (baie d'Orange, Terre de Feu); on la retrouve à l'île Juan-Fernandez (var. *Juan fernandeziana*, von Wissel); *O. chilensis* Huppé vit sur les côtes du Chili (îles Chiloe, Coquimbo); *O. Hildae* Hoffmann, sur les côtes de l'Équateur jusqu'à Panama; plus au large, *O. Steindachneri* Semper se trouve aux Galapagos, avec *Watsoniella Lesliei* Stearns; *O. Carpenteri* Benney dans le golfe de Californie, et *O. borealis* Dall dans l'Alaska;

2° Côte Est-américaine. — Dans le golfe du Mexique, Antilles et Bermudes, on trouve *O. floridana* Dall et *O. armadilla* Mörch. Aucun Oncidielle n'a été trouvé sur la côte Est de l'Amérique du Sud;

3° Côte Ouest de l'Europe. — *O. celtica* Cuv. existe sur les côtes de Cornouailles (Couch), Plymouth (Jeffreys), Saint-Servan (Audouin et Milne-Edwards), Roscoff (Marty), Morgat, île d'Yeu et golfe de Gascogne (de Beauchamp), Portugal (Nobre, Lami), Alger (Seurat), Sicile (Delle Chiaje, Philippi), Açores (Barrois);

4° Côte Ouest de l'Afrique. — *O. acrensis* Plate existe à Acra (Côte d'Or): *O. pachyderma* Plate à Victoria (?), Afrique du Sud; *O. maculata* Plate à l'embouchure de l'Orange (mais aussi à la Nouvelle-Guinée, Labbé);

5° Enfin, il y a un petit foyer océanien (espèces notogaiques de Hoffmann); *O. patelloides* Q. et G.; *O. nigricans* Q. et G.; *O. reticulata* Semper; *O. flavescens* von Wissel; *O. maculata* Plate, celle-ci très voisine d'*O. marginata* Couthouy, qui se trouve au cap Horn. On peut donc penser que le foyer polynésien est venu de l'Amérique du Sud par le Continent antarctique et par l'Est.

Remarquons, que sur le méridien des îles Hawaï il n'a pas été trouvé de Silicodermé; c'est là, jusqu'ici, et à ma connaissance, une sorte de « No Oncidian's Land ».

Plus loin, aux Galapagos, vers le méridien 95°, nous retrouvons les Oncidielles; et sur le méridien 150°, à Tahiti, *Oncidium Platei* Hoffmann, qui paraît être le plus oriental des autres Silicodermés.

D'après ce qui précède, il semble bien que les Silicodermés aient eu deux foyers d'origine, et non un seul, antarctique, comme le soutient Hoffmann [1]. Il y a eu celui des *Oncidiella* et celui de tous les autres.

La distribution des Oncidielles se comprend aussi bien par la théorie de Wegener, des translations continentales, que par celle des « ponts continentaux ». La souche des Oncidielles devait habiter la mer épicontinentale qui traversait l'Amérique centrale; ainsi ces animaux purent-ils persister des deux côtés du continent, peupler toute la côte occidentale, et, du golfe du Mexique et des Bermudes, gagner les Açores, les côtes anglaise, française, portugaise, pénétrer dans la Méditerranée occidentale et suivre la côte africaine occidentale.

Le petit foyer australo-zélandais s'explique par la fusion ancienne de l'Amérique du Sud et de l'Afrique du Sud avec l'Australie par le continent antarctique. Il s'est isolé ainsi, en Polynésie, quelques Oncidielles de même origine que les autres, puisque *Oncidiella maculata* Plate se trouve à la fois à Angra-Pequena (Afrique du Sud) et en Nouvelle-Guinée : île Mansinam, Manokwari (Labbé).

*
* *

Nous pouvons maintenant aller plus loin. Dans son livre « Age and Area », le botaniste Willis a formulé l'opinion, peut-être un peu absolue, qu'il existe un rapport entre la répartition des espèces (*Area*) et leur ancienneté (*Age*) : les espèces à large répartition seraient les plus anciennes; les genres monotypiques seraient des genres récents et occuperaient un espace limité; le nombre des espèces dans un genre exprime la mesure de son ancienneté; si la descendance d'un individu s'accroît en proportion géométrique, il doit en être de même du nombre des espèces dans un genre; donc le transformisme par mutation doit être un processus

---

[1] Hoffmann considère les Oncidiadés comme monophylétiques, et dérivant des *Oncidiella* : ceux-ci seraient d'origine antarctique; les *Oncidiella*, pourtant, ne semblent pas plus primitifs que les autres Silicodermés et n'ont pas de branchies.

sensiblement régulier, et le nombre des mutations, approximativement, doit être proportionnel au nombre des individus dans une espèce et au nombre des espèces dans un genre.

Sans entrer dans les détails de la théorie de Willis, notamment, les *courbes creuses*, par lesquelles il exprime les aires de dispersion, nous pouvons dire que cette théorie s'applique très bien aux Silicodermés et que, dans ce groupe, les genres *Scaphis*, avec neuf espèces et *Oncidiella*, avec dix-sept espèces, peuvent être considérés comme les plus anciens, chacun dans son phylum.

L'émiettement du Gondwana en nombreuses îles ou continents a permis une extension considérable des côtes; c'est là un facteur de l'accroissement du nombre des espèces; la fixation de l'espèce a dû dépendre ensuite des variations de la fécondité; seulement, il y a aussi un facteur de raréfaction, qui est la discontinuité des populations : suivant les modalités géographiques, les aires ont donc pu se modifier suivant l'augmentation ou la diminution de reproduction des individus dans une localité, dont dépendent la multiplicité des races locales ou géographiques, amenant un plus grand nombre d'espèces dans le genre, et aussi des mutations plus nombreuses.

Ces considérations ont certainement un fond de vérité; mais la faiblesse de la théorie consiste dans l'incertitude de nos classifications elles-mêmes. Car, qu'est-ce qu'une espèce? Qu'est-ce qu'un genre? Ce sont là des cases artificielles et non des réalités génétiques; par conséquent, la distribution des genres et des espèces sera toujours artificielle et relative, un même genre pouvant être polyphylétique.

Néanmoins, en attribuant à la théorie de Willis une exactitude relative et si nous supposons, ce qui est légitime, que les formes dendrobranchiées ont précédé les formes abranchiées [1], nous constatons que le genre *Scaphis*, avec ses neuf espèces connues, occupe l'aire la plus étendue depuis la mer Rouge jusqu'à la Polynésie, suivi de près par *Peronia* (six espèces) et son sous- genre *Paraperonia* (quatre espèces), qui ont la même aire de distribution.

Le genre *Scaphis* Labbé, outre *Peronia* de Blainville et *Paraperonia* Labbé, a pu donner trois genres monophylétiques : *Lessonia* Labbé, *Elophilus* Labbé et *Quoya* Labbé.

Ces diverses formes par réduction des dendrobranchies à des tubercules découpés ou non, mais non ramifiés, ont donné les Abranchiés. Chez ceux-ci, la présence ou l'absence du spermophore (glande péniale *auct.*) est un caractère important, et comme il n'y a pas de termes de passage entre présence ou absence, nous pensons que la disparition du spermophore est consécutive à sa présence, que c'est un organe primitif.

---

[1] Il me paraît tout à fait évident que les formes dulcicoles ou terrestres sont dérivées de formes marines primitives et que chez celles-ci les branchies devaient être bien développées.

Donc *Peronia* et *Paraperonia* ont pu donner *Oncidium* Buchan. [1] et *Semperella* Labbé, qui ont encore un spermophore; et, d'autre part, *Paraoncidium* Labbé et *Oncis* Féruss., qui l'ont perdu.

De la même façon, *Lessonia* Labbé aurait donné *Oncidina* Semper, et *Quoya* Labbé aurait donné *Peronina* Plate.

L'organisation phylétique du premier phylum est donc relativement simple.

Le second phylum, celui des *Oncidiella*, est vraisemblablement aussi ancien que le premier, et l'évolution des deux phylums a probablement été synchrone.

En arguant de la théorie de Willis, son aire de distribution est très étendue, et le genre comprend dix-sept espèces certaines.

Celui-ci est caractérisé par ses glandes périnotales spécifiquement métamériques; sa ligne hyponotale, qui sépare en deux l'hyponotum; ses yeux dorsaux différents des yeux sempériens; son système digestif court et simplifié; son orifice mâle à droite du tentacule droit et son pénis inerme sans spermophore, etc. Le genre *Watsoniella* Hoffmann, des îles Galapagos, peut être placé près d'*Oncidiella*. Nous n'irons pas plus loin, aucun critérium ne pouvant actuellement classer génétiquement les espèces, et nous arrêterons là cet essai phylogénique.

De ce qui précède, nous conclurons que les Silicodermés n'ont aucun rapport avec les Pulmonés. Cet ordre nouveau n'est pas un groupement provisoire, mais une unité systématique très homogène et autonome. Ses affinités avec les autres ordres de Gastéropodes sont encore obscures et nous ne pouvons les discuter ici.

A divers points de vue, ils paraîtraient se rapprocher des Amphineures; mais ils s'en éloignent par leur asymétrie; leur symétrie, en effet, n'est qu'apparente; elle est faite d'une détorsion, d'une régulation larvaire, et n'est pas primitive : leur système nerveux n'est pas tordu, mais un peu asymétrique, et l'orifice périrénal et le rein sont souvent asymétriques. Ils ont donc des points communs avec les Opisthobranches, surtout avec les Tectibranches et les Pleurobranchiés.

Rappelons que, comme les *Actaeonidae*, ils paraissent être apparus au Carbonifèrien supérieur.

Telles sont les réflexions que nous suggèrent les Silicodermés au point de vue phylogénique. Elles nous montrent que ce nouveau groupe ne dérange en rien la sériation phylogénique de Paul Pelseneer, et que, à l'épreuve, l'*arbre tient bon*.

École de Médecine, Nantes.

---

[1] Il est fort probable que le genre *Oncidium*, très nombreux en espèces, mais dont la distribution est plus restreinte que celle de *Scaphis* ou de *Peronia*, devra, ultérieurement, être scindé en sous-genres. J'en ai déjà séparé les *Paraoncidium* Labbé, qui ont perdu le spermophore.

SUR LE PROBLÈME DE LA MYASE INTESTINALE

PAR

J. KOMÁREK (Prague).

Dans la littérature médicale, on cite de nombreux cas d'affections produites par des larves de Diptères arrivées accidentellement dans l'estomac ou dans l'intestin avec certaines matières alimentaires. Dans les cas dus à l'ingestion, par accident, de larves avec des aliments, les espèces banales telles que *Calliphora vomitoria, Sarcophaga carnaria, Piophila caseï, Drosophila* sp., *Musca domestica,* etc., dont les larves sont fréquentes dans diverses matières alimentaires, seules peuvent entrer en ligne de compte. Pour les affections gastriques en question se présentant sous forme de catarrhes intestinaux, on a même adopté le nom de myase intestinale.

Pourtant, parmi les espèces de Diptères dont les larves vivent dans les matières alimentaires, nous ne trouvons aucun vrai parasite intestinal, tel que *Gastrophilus equi,* par exemple. Chez toutes les espèces en question, les larves possèdent un système trachéal très développé; ce sont donc des organismes accusant une respiration atmosphérique très intensive. Les parois du corps de ces larves sont très minces et ne peuvent résister à une pression tant soit peu forte. Elles séjournent normalement près de la surface des liquides et on ne les trouve jamais au fond de liquides en putréfaction.

Toutes les circonstances précitées mettent donc en doute la possibilité de la survie des larves de Diptères, arrivées avec des matières alimentaires dans le tube digestif, où, d'une part, l'oxygène de l'air fait complètement défaut et, d'autre part, leur corps, faiblement protégé, étant soumis à l'action des ferments protéolitiques et de l'acide.

J'ai donc essayé de répondre à quelques questions dont la solution pourrait jeter un peu plus de lumière sur le problème tant discuté de la myase intestinale, à savoir :

1° Les larves des espèces *Calliphora vomitoria, Sarcophaga carnaria, Musca domestica* et *Piophila casei* peuvent-elles vivre dans un milieu exempt d'oxygène, c'est-à-dire sans accès pour l'air?

2° Quelle quantité d'oxygène les larves mentionnées ci-dessous consomment-elles?

3° Les larves en question peuvent-elles supporter le passage par le tube digestif d'un mammifère omnivore?

EXPÉRIENCES SUR LA RESPIRATION DES LARVES

Expérience 1. — Des larves de *Calliphora vomitoria* de divers âges sont placées dans une éprouvette avec du sang de bœuf additionné de poudre de viande. Dans ce milieu elles se développent très bien et grandissent. Elles restent pourtant toujours près de la surface du sang, de sorte que l'air a libre accès dans leurs stigmates.

Expérience 2. — Les larves sont placées dans le même milieu, mais l'accès de l'air est empêché par une mince couche d'huile d'olive répandue sur la surface du liquide. Elles essaient d'abandonner le milieu de culture (sang) et de sortir à la surface à travers la couche d'huile. Ces tentatives n'ont pas de succès et les larves périssent au bout de deux à quatre heures, présentant des symptômes évidents d'étouffement.

Expérience 3. — La répétition de l'expérience précédente, mais au lieu d'huile on a employé de l'eau bouillie. De même que dans le cas précédent, les larves en expérience abandonnent la nourriture et par la paroi du récipient essaient d'atteindre la surface de l'eau. Si on les empêche à l'aide d'une toile métallique, toutes les larves périssent par suite d'étouffement.

Expérience 4. — Le sang servant de milieu de culture est versé dans un récipient plat, à bord rodé, de sorte que le niveau du liquide est à même du bord. On y met des larves de *Sarcophage* et *Musca* de divers âges et de diverses dimensions. Le récipient est ensuite hermétiquement fermé par une plaque de verre rodé, de sorte que le sang s'applique directement à la plaque, sans laisser aucun espace rempli d'air. Au bout de deux heures tout au plus, toutes les larves sont mortes par étouffement.

J'ai répété plusieurs fois les expériences mentionnées ci-dessus avec des larves de différents âges, les variant de diverses façons. Les résultats ont toujours été identiques. Dans un récipient ouvert, contenant du milieu sanguin de culture, les larves se développaient très bien, mais elles périssaient par étouffement presque instantanément dès que l'accès de l'air était supprimé.

EXPÉRIENCES AVEC LES ŒUFS

Des expériences analogues relatives à la respiration ont aussi été effectuées avec les œufs des espèces précitées, à savoir :

1° Des œufs récemment pondus sont enveloppés dans de minces tranches de viande ou de foie, de sorte qu'il s'est formé une sorte de capsule contenant les œufs. Dans des conditions normales, à la température de laboratoire, l'éclosion a lieu au bout de deux jours;

2° Ces mêmes capsules sont placées sous une couche d'huile. A la même température pas une seule larve n'éclôt;

3° Les mêmes capsules contenant les œufs, à la même température qu'au cours des expériences précédentes, sont placées sous une couche d'eau de robinet. Le résultat est le même que dans le cas précédent : aucune larve n'éclôt.

De même que les larves, les œufs périssent par suite d'étouffement. Ils se montrent aussi sensibles que celles-ci à l'accès de l'oxygène atmosphérique. Aussitôt que l'accès de l'air est empêché, l'éclosion n'a pas lieu.

CONSOMMATION D'OXYGENE ATMOSPHÉRIQUE PAR LES LARVES

Le fait que les larves sont très sensibles au manque d'oxygène et ne peuvent pas vivre sans ce gaz étant évident, il était important d'établir, compte tenu de la possibilité éventuelle du passage par le tube digestif, quelle est en réalité la consommation d'oxygène atmosphérique. Si la consommation du gaz en question est considérable, il est alors impossible que les larves puissent vivre ou éventuellement continuer leur évolution dans le tube digestif. Pour cette raison j'ai procédé, à l'aide d'un microrespirateur, à la mensuration de l'intensité de la respiration chez les larves de diverses grandeurs des espèces précitées. Les résultats de ces mensurations sont relatés dans le tableau ci-dessous :

1° 2 larves de *Calliphora vomitoria* d'environ 14 mm de longueur, poids global de $0^{gr}087$ à la température de +22.5°C durant 60 secondes,

ont consommé... ... ... 1.93 cm^3 O_2
ou 1 larve durant 60 secondes ... ... 0.97 cm^3 O_2
ou 1 g. durant 60 secondes... ... ... 22.19 cm^3 O_2

2° 5 larves de *Calliphora vomitoria*, longueur 8 mm, poids global de $0^{gr}065$, à la température de +23.2°C.,

ont consommé durant 60 secondes ... ... 2.32 cm^3 O_2
ou 1 larve durant 60 secondes ... ... 0.506 cm^3 O_2
ou 1 g. durant 60 secondes... ... ... 38.93 cm^3 O_2

3° 10 larves de *Calliphora vomitoria*, longueur 5 mm environ, poids global de $0^{gr}055$ à la température de +24°C.,

ont consommé durant 60 secondes ... ... 3.316 cm^3 O_2
ou 1 larve durant 60 secondes ... ... 0.332 cm^3 O_2
ou 1 g. durant 60 secondes... ... ... 62.1 cm^3 O_2

4° 10 larves de *Musca domestica*, longueur 4 mm environ, poids global de $0^{gr}036$ à la température de +23.3°C.,

ont consommé durant 60 secondes ... ... 2.025 cm^3 O_2
ou 1 larve durant 60 secondes ... ... 0.203 cm^3 O_2
ou 1 g. durant 60 secondes... ... ... 56.250 cm^3 O_2

5° 10 larves de *Musca domestica*, longueur 6 mm environ, poids global de $0^{gr}045$ à la température de +23.6°C.,

ont consommé durant 60 secondes ... ... 2.55 cm^3 O_2
ou 1 larve durant 60 secondes ... ... 0.255 cm^3 O_2
ou 1 g. durant 60 secondes... ... ... 34.444 cm^3 O_2

Tous les chiffres de consommation d'oxygène mentionnés ci-dessus sont si élevés qu'ils prouvent d'une façon indubitable que la consommation d'oxygène atmosphérique par les larves en expériences est extrêmement intensive. Du fait qu'une petite larve de l'espèce banale *Calliphora vomitoria* a besoin pour vivre de consommer environ 0.5 cm^3 d'oxygène par minute, il est évident que les larves des Diptères vivant dans certains produits alimentaires appartiennent au nombre des organismes oxybiotiques qui ne peuvent pas exister sans oxygène atmosphérique. Il est donc impossible qu'elles puissent rester longtemps vivantes dans le contenu de l'intestin, à peu près entièrement exempt, comme on le sait, d'oxygène libre.

RÉSISTANCE AUX FERMENTS DIGESTIFS

On a plusieurs fois observé l'arrivée des larves dans le tube digestif et le passage de celles-ci dans l'intestin. Une question se pose : les larves des Diptères mentionnées dans ce qui précède, larves vivant dans des matières alimentaires, peuvent-elles supporter sans altération l'action lytique des ferments digestifs? Cette question est d'autant plus intéressante qu'il existe un genre de Diptères *Gastrophilus* qui parfait normalement son évolution dans l'estomac.

On pourrait donc croire qu'une certaine résistance vis-à-vis des ferments digestifs est probablement propre aux larves de toutes les mouches et que ces larves peuvent, durant un certain laps de temps, séjourner dans l'intestin sans être altérées (nous laissons cette fois de côté le problème des besoins en oxygène). Nous avons donc essayé d'étudier l'action des ferments digestifs sur les larves vivantes des mouches vivant dans des matières alimentaires et nous avons entrepris dans ce but les expériences suivantes :

On a donné à un jeune chat une petite écuelle de lait. Immédiatement avant l'ingestion on y avait mis environ 50 larves vivantes de *Calliphora vomitoria* prélevées d'une culture sur un mélange de viande et de sang en putréfaction.

Le chat a aussitôt avalé le lait contenant les larves de *Calliphora* qu'il ingérait avec le liquide. Sur les 50 larves, il n'en est resté que 8 dans l'écuelle.

Au bout de vingt-quatre heures le chat fut sacrifié, et à l'autopsie on n'a retrouvé que quelques exemplaires de larves dans l'estomac. Dans les autres régions du tube digestif on n'a rien trouvé. Quant aux larves signalées dans l'estomac, elles étaient identiques à celles que le chat avait avalées vingt-quatre heures auparavant. Toutes les larves étaient mortes. L'examen au microscope a montré que sous l'épiderme chitinisé les tissus étaient complètement dissous et transformés en liquide. Le tube digestif seul est resté intact.

Quant aux autres larves, elles avaient été évacuées avec les excréments et l'on n'a pas réussi à les retrouver.

Une autre expérience aussi prouve que les larves de *Calliphora vomitoria* et *Musca domestica* ne supportent pas le séjour dans le contenu acide de l'esto-

mac. Dans un récipient de verre chauffé à la température du corps, on a versé le contenu de l'estomac d'un chat qui avait préalablement mangé de la viande. On y a mis ensuite des larves de différentes dimensions des espèces mentionnées dans ce qui précède. L'accès de l'air était libre. On a constaté que les larves ne supportaient pas ce milieu, puisqu'elles s'efforçaient de le quitter, et peu de temps après elles réussissaient à monter les parois du récipient. Elles n'ont pas voulu y retourner, car dès que les larves rampant sur le verre touchaient au liquide, elles se dirigeaient immédiatement dans la direction opposée.

*
* *

Résumant toutes les observations et expériences mentionnées dans ce qui précède, nous pouvons signaler trois faits importants touchant la biologie des larves des mouches qui vivent dans certaines substances alimentaires : en tout premier lieu, il faut signaler que les larves en question ont un système trachéal très développé, ce qui nous oblige à les considérer comme des animaux dont la respiration s'effectue à l'aide de l'air atmosphérique (animaux oxybiotiques). On ne peut pas croire qu'ils puissent vivre sans oxygène durant un laps de temps quelque peu important. Nos expériences ont de plus montré que les larves périssent très vite par suite d'étouffement, une fois que l'accès de l'air est obstrué. Dans aucun cas elles ne peuvent vivre plongées dans un liquide. Elles étouffent aussitôt que leurs stigmates ne peuvent plus aspirer l'air. Enfin nos expériences avec le chat montrent que les larves des mouches en question ne supportent pas l'action des liquides digestifs. Placées dans un milieu qui en contient, elles essaient de le quitter; une fois dans le tube digestif elles périssent et leurs tissus subissent une désagrégation.

Toutes nos expériences ont été effectuées avec des larves de divers âges de *Calliphora vomitoria, Sarcophaga carnaria, Musca domestica* et *Piophila caseï*.

Il est très improbable que ces larves puissent passer vivantes par l'appareil digestif d'un mammifère ou de l'homme. D'une part, elles ne pourraient pas supporter durant un laps de temps tant soit peu considérable le manque d'oxygène atmosphérique; d'autre part, elles seraient tuées par l'action des liquides digestifs. Si le premier facteur, c'est-à-dire le manque d'air seul, leur était fatal, on pourrait s'attendre à l'éventuelle possibilité de la survie dans l'estomac où l'air peut pénétrer par l'œsophage. Nous avons vu pourtant que les larves ne supportent pas l'action du suc gastrique. En ce qui touche l'intestin elles n'y peuvent absolument pas vivre, puisque, même si l'on ne tient pas compte de l'action fâcheuse des ferments, l'air indispensable à la respiration y fait totalement défaut, ce qui provoque la mort des larves, incapables, comme nous l'avons signalé, de s'adapter à une existence anoxybiotique.

On ne peut donc pas ne pas être surpris par le fait que, dans la littérature médicale, s'est établie la conviction que les larves des mouches qui vivent dans

des matières alimentaires apportées dans le tube digestif y peuvent rester vivantes et provoquer des affections plus ou moins graves, se manifestant par de violentes douleurs, des hémorragies et des diarrhées. On peut voir dans quelle mesure cette conviction traditionnelle s'est implantée, d'une part, par l'existence du terme *Myasis intestinalis*, d'autre part, par ce fait que tous les manuels d'entomologie et de parasitologie considèrent comme une chose indiscutable que les larves des mouches peuvent vivre dans l'intestin de l'homme et exercer une influence fâcheuse sur sa santé.

On considère comme dangereuse même la larve de *Musca domestica*, bien que cette mouche soit si exigeante en ce qui touche le choix du milieu propre à son évolution, que celle-ci ne peut s'effectuer sur maintes substances qui pourtant paraissent lui être propices. Les larves les abandonnent et périssent. Notamment, elles ne supportent pas un milieu acide.

Je me borne à ne citer que quelques-uns des manuels de parasitologie médicale dans lesquels la myase intestinale est considérée comme une affection dont l'existence est prouvée et qui est attribuée aux larves des mouches avec lesquelles j'ai fait des expériences. Nous trouvons les indications en question, par exemple, chez Patton et Evans, Byam et Archibald, Stitt, Brumpt, Martini, etc. Ma conviction est que toutes les données qui ont servi de base à l'hypothèse sur la longévité et sur l'effet nocif des larves de mouches vivant dans des matières alimentaires sont dues à une interprétation erronée d'observations cliniques. Dans tous les cas il ne s'agissait, selon moi, que des larves tombées par hasard sur les déjections ou sur le contenu de l'estomac lors de l'examen des malades. En ce qui touche les symptômes gastriques, ils provenaient probablement d'une autre cause interne. Il est impossible que les larves en question, si exigeantes en ce qui concerne l'accès de l'air et ne supportant pas l'action du suc gastrique, aient pu siéger et se développer dans l'estomac ou même dans l'intestin de l'homme. Quant aux constatations cliniques, on ne s'est probablement trouvé qu'en présence de larves mortes ou tombées par hasard sur les déjections.

Nous ne devons pas oublier que les larves de mouches servent elles-mêmes de nourriture à plusieurs vertébrés qui les ingèrent vivantes. Il serait donc assez étrange que ces larves fussent résistantes devant les ferments digestifs. Les vrais parasites tels qu'*Oestridae* se présentent comme unique exception, puisque leur épiderme résiste à l'action des ferments en question. Au contraire, la biocoenose propre aux larves vivant dans certains aliments, ce sont les couches superficielles des substances organiques en putréfaction. Ces larves y ont un libre accès à l'air. Elles ne peuvent jamais se développer sous l'eau. A cet égard il est intéressant de signaler les observations que j'ai faites cette année sur un oestridé (*Cephemomyia stimulator*) dont les larves vivent dans l'arrière-cavité des fosses nasales du chevreuil. Les larves de cette espèce, elles aussi, sont exigeantes en ce qui concerne l'accès de l'air. J'ai immergé dans l'eau la tête d'un chevreuil récemment abattu, et le lendemain j'ai trouvé sur la surface de l'eau un grand nombre de larves de l'oestridé en question, qui, dans d'autres circonstances, n'abandonnent

jamais la tête d'un chevreuil mort. Toutes ces larves nageaient à la surface et aspiraient l'air par leurs fentes stigmatiques largement ouvertes. Menacées d'étouffement, elles ont abandonné l'endroit, qu'elles ne quittent jamais après la mort de l'hôte, et sont montées à la surface de l'eau pour respirer.

L'hypothèse sur la faculté des larves de certaines mouches de vivre anoxybiotiquement durant un certain laps de temps est corroborée par les observations récentes de quelques auteurs sur *Gastrophilus equi*. Ce sont les travaux de V. Kemnitz, Weinland et Blanchard-Dinulescu, qui s'accordent à attribuer à cette espèce la faculté de vivre assez longtemps sans oxygène libre. D'autre part, l'observation et les expériences de Weinland sur les tissus broyés des larves et des pupes de *Calliphora vomitoria* montrent que plusieurs processus énergétiques s'y effectuent par voie d'anoxybiose.

Au point de vue physiologique, il est impossible de comparer la larve de *Gastrophilus* à celles des mouches vivant à l'état larvaire dans des matières alimentaires, car les deux groupes présentent une rigoureuse spécialisation oecologique. La larve de *Gastrophilus*, même en ce qui touche son système trachéal, est adaptée à la vie dans l'estomac, tandis que celles du second groupe, étant très mobiles et consommant pour cette raison une grande quantité d'énergie, ne peuvent vivre dans un milieu approprié qu'à la condition que l'accès de l'air soit assuré. Cette dernière circonstance est de première importance, si l'on veut se reporter aux expériences de Weinland avec les tissus broyés. Les résultats obtenus par ce chercheur sont sans valeur en tant qu'il s'agit d'une larve vivante de mouche. La consommation d'oxygène par les larves vivant dans les aliments est si élevée qu'elle ne peut pas être remplacée, même pour un court laps de temps, par des processus anoxybiotiques.

Desoil et Delhaye ont déjà attiré l'attention sur la considération mentionnée ci-dessus. (C. R. Soc. Biol., Paris, 1922.) Ces auteurs ont expérimenté avec les larves de *Calliphora vomitoria* placées dans divers liquides. Ils arrivent à cette conclusion que les larves de cette espèce supportent l'action du suc gastrique, mais la longévité de celles-ci dans l'intestin est peu probable, puisqu'elles ne supportent pas le manque d'oxygène atmosphérique. Nos observations montrent que les larves des mouches vivant dans les aliments sont des organismes rigoureusement oxybiotiques. Nous sommes en présence de sténooxybiontes types. Pour cette raison, les larves en question en peuvent pas supporter le passage par le tube digestif d'un mammifère et de l'homme. En ce qui touche la possibilité de développement de ces larves dans le tube digestif de l'homme ou de certains mammifères, elle est absolument exclue.

CONCLUSION

Nous avons étudié les larves des mouches *Calliphora vomitoria, Sarcophaga carnaria, Musca domestica* et *Piophila caseï* quant à la possibilité du séjour et du développement de celles-ci dans le tube digestif des mammifères et de

l'homme. Nous avons tenté de résoudre deux questions principales, à savoir : 1° les larves étudiées peuvent-elles vivre durant un laps de temps tant soit peu considérable dans un milieu pauvre en oxygène et sans accès à l'air? 2° Peuvent-elles supporter le passage par l'intestin et l'action des sucs digestifs?

Les larves des mouches vivant dans des matières alimentaires sont des organismes sténooxybiotiques qui ne peuvent pas vivre sans accès à l'air. Elles consomment beaucoup d'oxygène et leur besoin en ce qui touche ce gaz ne saurait être remplacé par l'anoxybiose, même pour un temps très court. Leur système trachéal très bien développé et présentant de nombreux capillaires le corrobore une fois de plus.

D'autre part, les larves en question ne supportent pas le passage par le tube digestif d'un mammifère, et les tissus de leur corps soumis à l'action des sucs digestifs se désagrègent. Les larves périssent donc par suite du manque d'oxygène et de l'action des ferments digestifs.

Pour les raisons mentionnées ci-dessus, il est impossible que les larves des mouches puissent rester vivantes, à plus forte raison continuer leur développement dans le tube digestif. On ne peut donc pas croire non plus que l'activité de ces larves puisse causer des transformations pathologiques quelconques dans l'intestin. Les affections gastriques désignées sous le nom de « myase intestinale », ne peuvent pas être directement provoquées par l'activité des larves de mouches arrivées dans l'intestin. Si, vivant dans des substances alimentaires, elles arrivent occasionnellement dans l'intestin, elles ne peuvent y rester et périssent. Je considère donc comme impossible qu'elles puissent causer des affections quelconques de l'appareil digestif.

BIBLIOGRAPHIE

BRUMPT, E., Précis de Parasitologie, 1927. Paris.

BYAM, W. and ARCHIBALD, R. G., The practice of medicine in the tropics, 1921.

DESOIL, P. et DELHAYE, R., Contribution à la pathologie des myases intestinales par l'étude de la résistance des œufs et larves de *Calliphora*, etc. (*C. R. Soc. Biologie*. Paris, 1922, t. 87.)

— Essais d'infestation expérimentale du tube digestif par œufs et larves de *Calliphora vomitoria*. (*C. R. Soc. Biol.* Paris, 1922, t. 87.)

KEMNITZ v., G. A., Der Stoffbestand und Stoffwechsel der Larven von *Gastrophilus equi*. (*Zeitschrift für Biologie*. Berlin, 1917, B. 67.)

MARTINI, E., Lehrbuch der medizinischen Entomologie. Jena, 1923.

PATTON, W. S. and EVANS, A. M., Insects, ticks, mites and venomous Animals. Croydon, 1929.

STITT, R. E., Practical Bacteriology, Blood Work and Animal Parasitology. Philadelphia.

WEINLAND, E., Ueber den anaeroben Abschnitt der intermediären chemischen Processe in den Puppen von *Calliphora*. (*Zeitschrift für Biologie*, 1906, B. 48.)

ÉMISSIONS SONORES PRODUITES PAR DES MOLLUSQUES

PAR

Edouard LAMY (Paris).

Les Mollusques sont, en général, « muets ». Le contraire s'observerait cependant, d'après H. et A. Adams (1858), chez les Céphalopodes, qui crieraient et grogneraient quand on les retire de l'eau.

Parmi les Pélécypodes, on peut rappeler que Ph. François (1890) a signalé, avec humour, le « bruit de castagnettes » que font les Chames et les Spondyles, fixés sur les récifs coralliens de la Nouvelle-Calédonie : en entr'ouvrant, puis en fermant brusquement leur coquille, ces Bivalves produisent un clic-clac qui forme un roulement continu d'autant plus bruyant que le soleil est plus vif.

Chez les Gastéropodes, on a mentionné plusieurs fois le cas d'animaux capables d'émettre des sons musicaux.

T.-L. Taylor (1849) et J.-E. Tennent (1861) ont dit qu'au cours de visites à un lac d'eau saumâtre, à Batticaloa, dans l'île de Ceylan, ils ont, à diverses reprises, entendu des sons qui venaient du fond de l'eau et ressemblaient à ceux résultant du jeu d'un instrument musical (accordéon, harpe éolienne, guitare) ou des vibrations d'un verre à boire quand son bord est frotté par un doigt mouillé : ce n'était pas une note soutenue, mais une multitude de très petits sons, dont chacun en lui-même était clair et distinct et où le fausset le plus aigu se mêlait à la basse la plus grave. Les pêcheurs donnaient le nom de « coquilles criantes » ou « chantantes » aux animaux qu'ils supposaient produire ces bruits musicaux et qui auraient été des *Pyrazus palustris* L. et des *Littorina lævis* Phil.

Mais il ne paraît pas certain que ces émissions sonores fussent dues à des Mollusques. Dans d'autres régions de l'Inde, les pêcheurs affirment que cette musique est produite par un Poisson qu'ils disent « chanter ».

Des bruits semblables ont été signalés comme émanant de l'eau dans certaines parties du Chili et sur les côtes septentrionales du Mexique (A.-H. Cooke, 1895).

Le lieutenant-colonel Portlock (1849) a confirmé le fait [déjà mentionné par

Rossmässler (1837)] que l'*Helix aperta* Born a la faculté de faire entendre des sons quand il est inquiété. Selon cet observateur, qui a conservé à Corfou, pendant un temps considérable, des individus de cette espèce, très commune dans le Sud de l'Europe, chaque fois que l'animal venait à être irrité par le contact d'un fétu de paille ou tout autre objet léger, il faisait entendre un bruit très net ayant le ton d'un murmure plaintif.

Portlock ajoute qu'il a plusieurs fois constaté que l'*Helix aspersa* Müll. peut émettre un son semblable, bien que très faible.

Karl Soffel (1906) aurait découvert que les Escargots ronflent. Ayant mis dans sa bibliothèque un récipient en verre contenant plusieurs de ces animaux, il entendit, un soir, un bruit particulier comme si une personne eût ronflé dans la chambre voisine. Il constata que ce son était produit par ses Escargots, qui dormaient profondément et ronflaient paisiblement, le plus bruyant de tous étant un individu qui avait été capturé au milieu de grains de raisin.

Différentes causes ont été invoquées pour expliquer la production de sons par les Mollusques.

Certains auteurs les ont attribués au frottement de la coquille sur un substratum.

H. Glanville Barnacle (1883) dit avoir entendu aux îles Sandwich, sur les montagnes d'Oahu, une musique fantastique apportée par la brise et produite par l'ensemble des sons dus à ce que de très nombreux *Achatinella*, en traînant sur les arbres leur coquille, frottent celle-ci contre le bois.

De même, F. Vlès (1908) a constaté que les *Helix*, en se déplaçant sur la vitre d'une fenêtre, font entendre parfois un bruit assez intense, périodique, ressemblant comme timbre au grincement d'un tour à métaux, et il pensait que ce son était dû au frottement de la coquille contre la vitre.

Pour A. Bavay (1908), ce bruit est plutôt causé par le frottement de la radula.

Cette opinion est conforme à une assertion d'Edw. Osler (1826), qui, en appliquant son oreille sur une Patelle attaquée par un Buccin, aurait entendu distinctement une série de coups se succédant les uns aux autres à des intervalles plus courts qu'une seconde : ces bruits discontinus paraîtraient être dus au frottement de la radula (P.-H. Fischer, 1922).

Le Dr F. Jousseaume (1909) a observé des bruits analogues émis par deux Limaces (*Limax maximus* L.) se poursuivant sur un mur peint. Comme alors on ne peut faire intervenir la coquille, il a supposé que le son provenait de la bouche de ces animaux. Mais, d'autre part, il ne croyait pas que le frottement de la radula sur un mur peint soit assez sonore pour être entendu. Il est donc resté dans l'incertitude sur la cause de ces clappements, qu'il compare au bruit que produit la langue appliquée sur le palais et retirée brusquement, ou bien à celui que font parfois les Anguilles et qui est appelé « sapement » par les Saintongeais.

Le Dr R.-E. Grant (1826) avait antérieurement constaté qu'un Nudibranche,

Dendronotus arborescens Müller, conservé vivant pendant un mois dans un vase de verre rempli d'eau de mer, émettait des sons semblables à ceux que causerait un fil d'acier que l'on ferait tinter sur le bord du récipient, chaque coup isolé se répétant à l'intervalle d'une minute ou deux. Il admettait que le son sortait évidemment de la bouche de l'animal, dont on voyait, à chaque émission sonore, les lèvres s'écarter instantanément, comme pour laisser l'eau pénétrer dans un petit vide formé à leur intérieur [1].

O. Schmidt (1869) a fait remarquer que cette assertion de Grant relative au *Dendronotus* n'a pas été confirmée; cependant, comme elle a été émise aussi pour un autre Nudibranche, l'*Æolis* (*Facelina*) *punctata* Ald. et Hanc., il croit qu'elle semble correspondre à un fait réel et il suppose que ces bruits sont produits par les pièces buccales indurées.

Le commandant Eug. Caziot (1913) pensait qu'il y aurait une distinction à faire entre différents sons.

D'après lui, le mouvement de la radula broyant les aliments ne détermine aucun bruit appréciable, et la coquille est le facteur nécessaire pour l'émission du grincement observé par F. Vlès.

Quant aux sons qui ressemblent à ceux signalés par le Dr Jousseaume et dans lesquels la coquille ne joue aucun rôle, ils se rattacheraient pour Caziot à un phénomène physique : sous l'effet d'une rétraction brusque de l'animal, les bulles d'air emprisonnées dans la cavité palléale se trouvent violemment chassées à travers l'orifice respiratoire étroit, encombré de liquide plus ou moins visqueux, et cette expulsion de gaz « barbotant » serait la cause des émissions sonores entendues.

Le Dr J. Reynes (1874) a constaté que des *Planorbis corneus* L. peuvent, en ouvrant brusquement leur méat respiratoire, lancer une note aiguë analogue à un son de flûte.

A. Moquin-Tandon (1855) avait déjà signalé que, quand un *Limnœa auricularia* L., placé dans l'air, veut faire une forte expiration, son orifice pulmonaire laisse entendre un petit bruit.

Il a rappelé que Lister (1695) avait indiqué anciennement chez le *Limnœa stagnalis* L. le même phénomène : *id genus Cochlea vocem quandam sive crepitum sponte in aquis edere solet.* En effet, ainsi que le dit Brard (1815), quand cette Limnée, qui nage ordinairement renversée à la surface de l'eau, veut regagner le fond, elle se laisse tomber en lâchant quelques bulles d'air, dont l'expulsion produit un léger bruissement.

Moquin-Tandon ajoute que quelque chose de semblable s'observe aussi chez les Pulmonés terrestres et que ce bruit est manifeste dans l'*Helix pomatia* L. et surtout dans l'*H. aperta* Born : Cuvier (1817) a, en effet, mentionné que, quand

---

[1] H. et A. Adams (1858) pensaient que les sons ainsi émis par un *D. arborescens* sont destinés à être entendus par d'autres individus.

l'Escargot, en se retirant dans sa coquille, chasse l'air au dehors, on perçoit alors un léger son, produit naturel du passage rapide de l'air par une ouverture étroite.

H. Drouet (1867) a constaté que le *Vitrina annularis* Venetz, détenu en captivité, fait entendre également un bruit sec, fréquemment répété, qu'il faut attribuer, sans doute, à l'orifice respiratoire.

Enfin, un auteur, a mis en cause le frottement du pied du Mollusque sur le substratum.

S. Jourdain (1901) a observé un *Helix aspersa* Müller qui, en se promenant à la surface extérieure d'une vitre de fenêtre, causait un bruit musical particulier assez analogue à celui que produisent les fils télégraphiques sous l'action du vent, et il explique ce phénomène ainsi :

La progression du Mollusque sur une surface plane est due à des séries de mouvements ondulatoires dont la sole pédieuse est le siège. En outre, cette sole étant enduite d'un mucus visqueux, il se produit des vibrations sonores comme on en obtient en promenant le doigt humide à la surface d'une lame de verre.

De ce qui précède il résulte évidemment que la genèse des sons émis par différents Mollusques est un phénomène complexe et que bien des causes disparates peuvent intervenir pour amener la production de bruits plus ou moins analogues.

Laboratoire de Malacologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1858. Adams (H. et A.), The Genera of Recent Mollusca, I, p. 9.

1883. Barnacle (H.-G.), Musical sounds caused by *Achatinellidae*. (*Journ. of Conchol.*, IV, p. 118.)

1908. Bavay (A.), Sur le bruit produit par des *Helix*. (*Bull. Soc. Zool. France*, XXXIII, p. 145.)

1815. Brard (P.), Histoire des coquilles terrestres et fluviatiles qui vivent aux environs de Paris, p. 134.

1913. Caziot (Eug.), Le chant des Mollusques et principalement de l'Escargot. (*Annales Soc. Linn. Lyon*, LX, p. 40.)

1895. Cooke (A.-H.), Molluscs, *in* The Cambridge Natural History, p. 50.

1817. Cuvier (G.), Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques : Mémoire sur la Limace et le Colimaçon, p. 231.

1867. Drouet (H.), Mollusques terrestres et fluviatiles de la Côte-d'Or, p. 32.

1922. Fischer (P.-H.), Sur les Gastéropodes perceurs. (*Journ. de Conchyl.*, LXVI, p. 42.)

1890. François (Ph.), Mission à Nouméa : 7e lettre. (*Archiv. Zool. expér. et génér.*, 2e série, VIII. Notes et revue, p. xi.)

1826. Grant (R.-E.), Sur le son produit sous l'eau par le *Tritonia arborescens*. (*Edinburgh Philos. Journ.*, XIV, p. 188; *Ann. Sc. Nat.*, IX, p. 111.)

1901. JOURDAIN (S.), Bruit particulier produit par les Gastéropodes Pulmonés. (*C. R. Soc. Biologie*, 11e série, III, p. 406.)

1909. JOUSSEAUME (Dr F.), Bruit de clappement produit par des Limaces. (*Bull. Soc. Zool. France*, XXXIV, p. 108.)

1695. LISTER (M.), Exercitatio anatomica altera, p. 49.

1855. MOQUIN-TANDON (A.), Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France, t. I, p. 82.

1826. OSLER (EDW.), On burrowing and boring marine Animals. (*Philos. Transact. R. Soc. London*, V, p. 356.)

1849. PORTLOCK (Lt-Cl), Note on sounds emitted by Mollusca. (*Report 18th Meeting British Assoc. Advanc. Sc.* [1848]. Notices, p. 80.)

1874. REYNES (Dr J.), L'Escargot : sa réhabilitation, p. 7.

1837. ROSSMÆSSLER (E.-A.), Iconographie der Land- und Süsswasser-Mollusken, V Ht., p. 1.

1869. SCHMIDT (O.), Leben der Wirbellose Thiere, *in* BREHM (A.-E.), Thierleben, t. VI, p. 869.

1906. SOFFEL (K.), Popular Conchology. *Nautilus*, XX, p. 71.

1849. TAYLOR (T.-L.), Notice on a observation at Batticaloa, Ceylon, on the sounds emitted by Mollusca (*Report 18th Meeting British Assoc. Advanc. Sc.* [1848]. Notices, p. 82.)

1861. TENNENT (J.-E.), Sketches of the Natural History of Ceylon, p. 382.

1908. VLÈS (F.), Observations sur le bruit produit par des *Helix*. (*Bull. Soc. Zool. France*, XXXIII, p. 145.)

COMMENSALISME DES PONTES DE CÉPHALOPODES AVEC DES ÉPONGES ET DES CNIDAIRES

PAR

L. CUÉNOT (Nancy).

Les Céphalopodes attachent leurs œufs volumineux à des supports variés, et parfois ils effectuent de très longues migrations pour trouver ceux qui leur conviennent; les œufs de *Sepia Filliouxi* Lafont, embrassant par leur anneau les lanières des Zostères, sont bien connus sur le littoral de l'Atlantique et de la Manche, depuis fin avril jusqu'à fin juillet. Parfois le support est un animal vivant, et il semble qu'il existe chez quelques espèces un rapport fixe de commensalisme entre celui-ci et la ponte du Céphalopode; les cas les plus remarquables sont présentés par des Seiches du sous-genre *Parasepia* : *S. orbignyana* Férussac et *S. elegans* d'Orbigny, et par un Sépiolide, *Rossia glaucopis* Lovén.

SEPIA ORBIGNYANA

La ponte de cette espèce est constamment incluse à l'intérieur d'Éponges; c'est Viallanes (1890) qui a le premier signalé cette association : dans l'Éponge *Ficulina* (*Suberites*) *ficus* Johnston, pêchée au printemps et en été par les chalutiers de la région d'Arcachon par 100 mètres environ de profondeur, Viallanes a trouvé presque constamment un ou plusieurs œufs enfermés dans le parenchyme; l'œuf a la forme d'un ovoïde allongé, légèrement acuminé au bout qui est dirigé vers l'extérieur et arrondi à l'autre, et mesure environ 10^{mm} de long sur 5 de large; son enveloppe est translucide, parcheminée et adhère fortement au tissu feutré de l'Éponge. L'œuf est logé dans la région périphérique de la Ficuline, sans qu'aucune saillie révèle sa présence; il est probable qu'il est pondu et comme forcé dans un oscule largement ouvert; l'irritation déterminée par sa présence doit provoquer une modification des tissus de l'hôte, aboutissant à une fixation solide.

Dans la Méditerranée, Jatta trouve aussi les œufs de cette Seiche dans une Éponge (*Reniera cratera* O. Schmidt); le rapport est donc constant. Du reste,

l'œuf n'a pas la forme habituelle de celui des autres Seiches, ni sa couleur; il est dépourvu de l'appareil d'accrochage, conséquence de certaines modifications de l'appareil génital femelle (réduction des glandes nidamentaires); il est construit en vue de l'habitat très spécial que la femelle a l'instinct de lui procurer.

L'attribution de ces œufs à une espèce déterminée est restée assez longtemps incertaine : Viallanes ne s'est pas prononcé, hésitant entre les deux petites Seiches de la région du Sud-Ouest (*elegans* et *orbignyana*); Gruvel (1898) rapporte la ponte à *S. elegans* (qu'il appelle *S. ruppellaria* d'Orbigny), de même que Jatta. Mais Naef, qui a étudié d'une façon approfondie les embryons des Seiches de la région napolitaine, affirme que ce sont les œufs d'*orbignyana*.

ROSSIA

On connaît dans le genre *Rossia*, de la famille des Sépiolides, d'autres cas d'œufs inclus dans des Éponges : G. O. Sars (1878) signale aux Lofoten des œufs de *Rossia glaucopis* Lovén dans des Éponges; Appellöf (1891) rencontre les œufs du même Céphalopode dans l'Éponge *Chalina*, et J. A. Grieg chez *Thenea muricata* et *Mycale lingua* (Groenland); enfin, Verrill (1882) et Russell (1921) confirment le fait de l'inclusion des œufs dans des Éponges; le rapport est donc constant pour cette espèce. D'autres exemples sont moins certains: Lönnberg (1891) trouve des œufs et des jeunes de *Rossia macrosoma* Delle Chiaje [1] (qu'il appelle *Oweni*, terme synonyme) dans une *Esperia* (*Mycale*); Arndt (1913) reconnaît la présence de quatre œufs embryonnés de *Rossia palpebrosa* Owen [1] dans un gros exemplaire de *Mycale lingua* Bowerbank (Moldefjord); Anne L. Massy signale encore une ponte de *Rossia* sp. sur ou dans la cavité de l'Éponge *Pheronema Grayi* S. Kent pêchée dans le Sud de l'Irlande, entre 625 et 710 brasses.

SEPIA ELEGANS

Les chalutiers à vapeur qui pêchent au large de la côte du Sud-Ouest (région d'Arcachon) rapportent souvent des groupes d'animaux sur lesquels sont fixés des œufs de *Sepia elegans* : ce sont de petits œufs, sphériques ou à peine pyriformes, attachés à leur support par une lanière formant anneau, et présentant à l'extrémité opposée libre une petite saillie conique; ils mesurent de 4 à 6 mm. dans leur plus grande dimension; ils ont une enveloppe noirâtre, ou gris jaunâtre plus ou moins translucide, à travers laquelle on peut distinguer la petite Seiche avec son sac vitellin.

Le support des œufs est toujours constitué par des Cnidaires; les œufs

---

[1] Il est possible qu'il y ait erreur de détermination, car d'autres auteurs (Jatta, Racovitza, Russell) trouvent, dans la mer du Nord et la Méditerranée, que les œufs de *Rossia macrosoma* sont attachés à des supports quelconques (hydrorhizes de *Tubularia*, rameau d'*Isidella elongata* Esper, fragment de coquille).

figurés par Jatta (qu'il attribue par erreur à *orbignyana*), pêchés au mois de mars à Naples, par 60 m. de profondeur, étaient attachés à des rameaux d'Antennulaire (*Nemertesia*); Lo Bianco les cite aussi sur *Aglaophenia, Antipathes* et d'autres Cnidaires. Les exemplaires pêchés au large d'Arcachon, pendant les mois d'août et de septembre, par des profondeurs allant de 20 à 80 m., sur un fond de vase côtière (zone des grands Buccins de P. Fischer), étaient aussi attachés à des Cnidaires variés, qui eux-mêmes étaient toujours fixés sur des coquilles de Rostellaire (*Aporrhais pespelecani* L.), habitées ou non par le Sipunculien *Phascolion strombi* Montagu et son commensal habituel, *Syllis* (*Ehlersia*) *cornuta* Rathke; j'ai ainsi trouvé un œuf isolé sur une branche de *Nemertesia antennina*; une autre fois huit œufs disposés en quatre couples sur des polypes d'un Zoanthide, le *Sidisia* (*Epizoanthus*) *arenacea* Delle Chiaje; à plusieurs reprises, des œufs assez nombreux, jusqu'à 16, étranglaient de leurs anneaux des branches d'*Alcyonium digitatum* L.

L'association des œufs de *Sepia elegans* avec des Cnidaires paraît donc constante; mais on ne saurait affirmer que c'est bien un cas de commensalisme vrai ou préférentiel, comme pour *Sepia orbignyana* et *Rossia glaucopis* par rapport aux Éponges; il se pourrait que la Seiche, en l'absence d'Algues d'une solidité convenable, fût contrainte de fixer ses œufs sur les seuls objets saillant au-dessus du fond vaseux qu'elle fréquente. D'autres Céphalopodes, du reste, confient accidentellement leurs œufs à des Cnidaires: j'ai trouvé une fois une ponte de *Sepiola atlantica* d'Orbigny, dans la région océanique d'Arcachon, collée en plusieurs paquets parmi les filaments embrouillés d'un Hydraire (*Sertularia operculata* L.), fixé lui-même sur le dos d'un *Maïa squinado* Herbst; mais d'habitude les œufs des Sépioles sont collés sur des tuniques d'Ascidies ou des coquilles d'Avicules. J'ai mentionné plus haut l'attache d'œufs de *Rossia macrosoma* sur *Isidella* et *Tubularia*; Jatta rapporte que les pontes gélatineuses de *Loligo loligo* L. de la Méditerranée, qui sont attachées à toutes sortes de corps solides, peuvent avoir comme support des rameaux d'Anthozoaires; d'après Grimpe, les œufs de *Sepia officinalis* sont fixés parfois sur des Gorgones, des *Antipathes*, des *Isidella*, etc.

REMARQUES

S'il n'est pas très certain que *Sepia elegans* recherche systématiquement des Cnidaires pour leur confier sa ponte, il reste acquis que les Céphalopodes, cependant si sensibles, ne redoutent nullement la décharge des nématocystes. Il est assez surprenant que deux espèces aussi proches que *elegans* et *orbignyana*, dont les jeunes individus sont difficiles à séparer, présentent une différence éthologique aussi notable, et il n'est pas facile de comprendre comment celle-ci a pu s'établir; si les œufs des Céphalopodes sont attaqués par quelque ennemi, ce que nous ne savons pas, il est évident que ceux d'*orbignyana* sont admirablement protégés à l'intérieur de l'Éponge, incomestible par excellence; logiquement, les œufs étant moins détruits, leur nombre peut diminuer sans inconvé-

nient pour le maintien de l'espèce; il paraît bien qu'il en est ainsi par rapport à *elegans*. Mais ce rapport étroit entre la Seiche et l'Éponge, qu'il soit avantageux ou simplement indifférent, n'est pas sans conséquence future; il place le Mollusque dans la dépendance de l'hôte, de sorte qu'il est maintenant limité par ce dernier, en ce qui concerne sa distribution dans l'espace et sa persistance dans le temps; cette adaptation ou spécialisation pourrait avoir un effet rétrécissant sur les possibilités d'extension de l'espèce, ce qui est du reste la rançon de toutes les spécialisations.

BIBLIOGRAPHIE

APPELLÖFF (A.), Om Bergensfjordenes faunistike prag. (*Bergens Museums Aarsberetning for* 1891.)

ARNDT (W.), Zoologische Ergebnisse der ersten Lehrexpedition der Dr. P. Schottländer'schen Jubiläums-Stiftung. (*Jahresb. der schles. Ges. f. vaterl. Cultur.* Breslau, 1913, II. *Abt. Zool.-bot. Sekt.*)

GRIEG (J. A.), Bidrag til kundskapen om Hardangerfjordens Fauna .(*Bergens Museums Aarbok*, 1913, 1.)

GRIMPE (G.), Biologische Beobachtungen an Sepia officinalis. (*Verhandl. deuts. Zool. Ges.*, 31 *Jahresvers.*, 1926, 148.)

GRUVEL (A.), Notes sur quelques résultats d'un dragage dans le golfe de Gascogne. (*Procès-verbaux des séances, Soc. Sci. phys. nat. Bordeaux*, 21 juillet 1898.)

JATTA (G.), I Cefalopodi viventi nel golfo di Napoli (sistematica). (*Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 23. *Monogr.*, 1896.)

CUÉNOT (L.), Contributions à la faune du Bassin d'Arcachon. IX. Revue générale de la faune et bibliographie. (*Bull. Stat. biol. Arcachon*, 24, 1927, 229.)

LO BIANCO (S.), Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. (*Mitth. zool. St. Neapel*, 19, 1909, 513.)

LÖNNBERG (E.), Ofversigt öfver Sveriges Cephalopoder. (*Bih. till. k. Svenska Vet. Akad. Handlingar*. Stockholm, 17, 1891.)

MASSY (ANNE L.), The Cephalopoda dibranchiata of the coasts of Ireland. (*Fish. Ireland, Scient. Inv.*, 1907, paru en 1909.)

NAEF (A.), Die Cephalopoden. (*Fauna e Flora del Golfo di Napoli*, 35ª Monogr., 1ª Part., 1ª Vol., 2ª Puntata, 1923.)

PELSENEER (P.), Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des Mollusques. (*Acad. roy. Belgique, Sci., public. de la Fondation Agathon de Potter*, n° 1, 1935, voir p. 500.)

RACOVITZA (E. G.), Notes de Biologie. III. Mœurs et reproduction de la Rossia macrosoma (D. Ch.). (*Arch. Zool. exp.*, 3e sér., 2, 1894, 491.)

RUSSELL (E. S.), Report on the Cephalopoda collected by the research steamer « Goldseeker » during the years 1903-1908. (*Fisheries, Scotland, Sci. Invest.*, 1921, n° 111, paru en 1922.)

SARS (G. O.), Mollusca regionis articae Norwegiae. (*Bidrag till Kundskaben om Norges arktiske Fauna*. Christiania, 1878.)

VERRILL (A. E.), Report U. S. A. Comm. Fisheries for 1879, 1882, 211.

VIALLANES (H.), Note sur la ponte d'une Seiche d'espèce indéterminée. (*Revue biol. du Nord*, 3, 1890-1891, 114.)

SUR UNE DIFFORMITÉ DU *CASSIS CORNUTA* (L.) CAUSÉE PAR DES BALANES

PAR

Ch. BAYER (Leiden).

Au cours de la revision du matériel des CASSIDIDAE du « Rijksmuseum van Natuurlijke Historie » à Leyde, je rencontrai deux exemplaires du *Cassis cornuta* (L.) qui présentaient une anomalie curieuse dans la croissance de leur coquille.

Les deux exemplaires en question, marqués 1*d* et 1*i*, peuvent être considérés comme ayant atteint le terme de leur croissance. L'un (1*d*) provient de l'île de Biliton, à l'Est de Sumatra (don de Mme Vosmaer), et mesure 21 cm., tandis que l'autre Casque, dont la localité et le collecteur ne sont pas connus, a une hauteur de 19 cm. 5.

L'interruption de la croissance normale est occasionnée par une colonie de Balanides, dont l'espèce m'est inconnue. Pendant une partie de la croissance de ces Casques, chez l'un des exemplaires (1*d*), déjà après la formation de la cinquième varice, ces Cirripèdes se sont fixés sur le côté extérieur de la coquille, occasionnant une petite déviation lors de la formation du tour de spire suivant, déviation qui consiste dans une sinuosité formée par la ligne de suture autour de la Balanide.

Après la formation de la varice pénultième, une grande colonie de Balanes s'est développée sur le côté extérieur de la coquille, occupant à peu près la moitié de sa surface. Par cet obstacle, le Mollusque était dans l'impossibilité de former sa coquille de façon que les tours de spire se touchent complètement. Le côté intérieur du dernier tour se déroule par suite sur la colonie, ce qui occasionne du côté de la suture un large entre-bâillement entre les bords duquel ces Crustacés sont encore visibles (fig. 1), tandis que dans l'ouverture de la coquille le bord interne au-dessus de la columelle a pris un aspect verruqueux. Ces verrues sont dues aux Balanes fixés sur le tour précédent et qui ont été moulés par la substance calcaire du test, ainsi qu'on le voit clairement sur la figure 2.

Le second exemplaire (1*i*) montre à peu près le même aspect que l'objet dont

il a été question, excepté que les Balanes ne se sont fixés sur la coquille qu'après la formation de l'avant-dernière varice, mais cette colonie est alors aussi développée que chez 1*d* et occasionne la même difformité.

Il est rare de ne pas trouver sur quelques objets, surtout dans les collections provenant des mers tropicales, une plus ou moins grande agglomération de Balanides, mais ces Cirripèdes n'occasionnent en général aucune difformité.

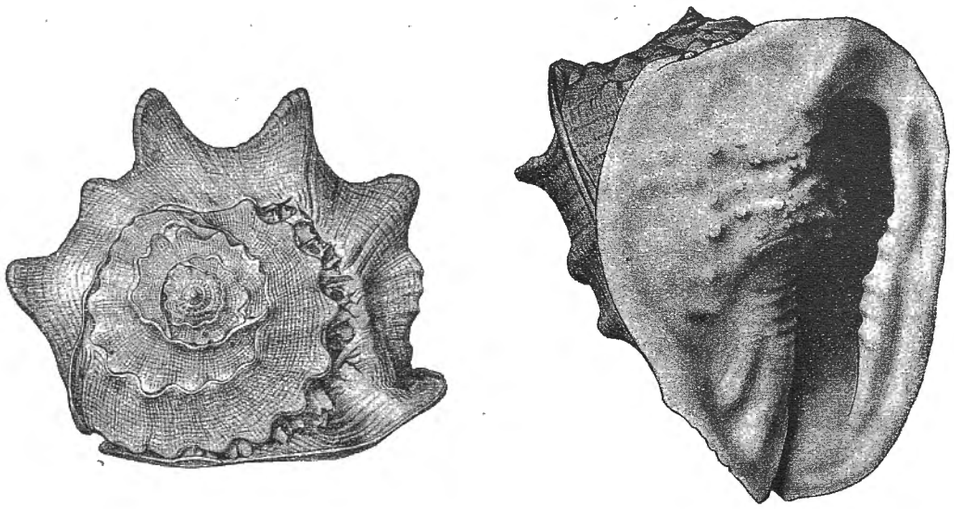


FIG. 1. FIG. 2.

Cette anomalie dans la croissance des Casques en question m'a paru avoir une valeur méritant d'être mentionnée, d'autant plus que je n'ai pu trouver dans la littérature, aussi loin qu'il me fut possible de la contrôler, aucune mention d'une semblable difformité.

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden.

PRÉHENSILITÉ ET MOYENS DE PRÉHENSION CHEZ LES VERTÉBRÉS

PAR

Etienne RABAUD (Paris).

Les rapports de l'organe et de la fonction constituent un problème ancien, mais dont la solution demeure en suspens, étroitement liée à celle du problème, plus général, de l'adaptation des êtres vivants à leur milieu et à l'ensemble des conditions de leur existence. La plupart des naturalistes conçoivent une relation directe de cause à effet : l'organe, quelle que soit son origine, impliquant une certaine fonction, ou la fonction déterminant l'organe. Bien que s'opposant en apparence, les deux conceptions admettent une liaison étroite, obligatoire en quelque mesure, dérivant d'une exacte adaptation morphologique et fonctionnelle.

Quant à choisir entre les deux, on n'y saurait parvenir. Les faits paraissent favoriser l'une aussi bien que l'autre; aux faits, des arguments s'ajoutent, qui soulèvent des objections : rien n'entraîne la conviction. Dire que l'organe est fait pour la fonction revient à insérer dans les données propres du problème une donnée de sentiment sur la genèse du monde, ce qui risque de mener à une solution fausse. Dire que la fonction fait l'organe paraît, sans doute, plus satisfaisant; c'est, en apparence, envisager le déterminisme des phénomènes. Et, pourtant, cette seconde solution diffère à peine de la première : que la main soit faite pour prendre, ou que la nécessité de prendre provoque la formation d'une main sont deux conceptions très voisines.

Certes, la première introduit dans le raisonnement scientifique un élément qui lui est étranger et le déforme; mais la seconde part de l'idée à priori que tout organe répond à un besoin de l'individu; elle repose, en outre, sur l'hypothèse de l'hérédité des caractères acquis par l'adulte, que tous les faits connus rendent difficilement soutenable.

Une seule voie nous reste, qui est d'examiner si nous ne négligerions pas quelque élément important d'information. Ne faudrait-il pas, au lieu d'envisager

de manière imprécise les rapports de l' « organe » et de la « fonction », analyser en détail comment telle fonction déterminée s'exerce chez les divers animaux, comment fonctionne — s'il fonctionne — tel organe qui paraît en relation avec cette fonction?

A cet égard, rien n'est plus suggestif que l'étude des rapports que soutiennent la préhensibilité et les moyens par lesquels elle s'exerce, notamment chez les Vertébrés. Aucun de ceux-ci ne possède d'appareil à usage exclusif; tous capturent ou prennent en utilisant la bouche, les appendices, le corps lui-même. La question se pose alors de savoir si l'utilisation s'accompagne de particularités anatomiques « adaptées » à la préhension. Suivant que la réponse sera positive ou négative, telle conclusion suivra.

I. — LA PRÉHENSION CHEZ LES PRIMATES

Les moyens de préhension sont développés au maximum chez les Singes et chez l'Homme. Outre que les différences qui les séparent donnent de fort intéressantes indications, l'apparente perfection de la main, la précision de ses mouvements suggèrent l'idée d'un organe remarquablement en accord avec la fonction qu'il exerce. L'idée s'impose surtout pour les Hommes, dont la main et l'appendice antérieur semblent exclusivement dévolus à la fonction préhensile, tandis qu'ils sont en même temps locomoteurs chez les Singes. La main humaine serait donc étroitement spécialisée, la spécialisation aboutissant à une exacte adaptation de la forme à la fonction : l'appendice antérieur des Hommes serait, en définitive, le type même de l'organe préhensile; il partage, il est vrai, cette particularité avec l'appendice antérieur des Gibbons. Pour ces motifs, sans doute, la main humaine a servi de thème à l'étude de la préhension; et de cette étude dérivent la plupart des considérations générales habituellement admises sur la préhensilité. Il faut donc reprendre l'examen des particularités diverses de la structure du membre antérieur et des caractères d'où dériverait la préhensilité.

Au dire des naturalistes, le pouvoir de préhension du membre antérieur serait lié à quatre caractéristiques principales :

La mobilité de l'articulation scapulo-humérale;
L'existence d'une clavicule écartant les épaules;
La possibilité de mouvements de pronation et de supination;
L'opposabilité du pouce.

Cuvier insiste spécialement sur cette dernière particularité, qui permettrait de saisir les plus petites choses.

Cette énumération ne suffit pas. Si elle met en relief l'étendue des mouvements du pouce, liée à son mode d'articulation, elle néglige la structure des doigts. Celle-ci, pourtant, intervient directement dans la préhension, et il importe de noter que l'articulation des segments entre eux (phalange, phalangine, phalan-

gette) permet une flexion telle que ces segments peuvent se placer en angle droit, voire en angle aigu, les uns par rapport aux autres; il faut aussi noter que l'articulation métacarpo-phalangienne, outre la flexion, permet des mouvements d'abduction et d'adduction tels que les doigts s'écartent ou se rapprochent les uns des autres. De cette grande mobilité résulte que, s'écartant et se rapprochant, deux doigts consécutifs saisissent et retiennent des objets sans le concours des autres doigts.

Sans contredit, cette structure de la main et son mode de fonctionnement donnent une préhensilité très étendue, que le jeu coordonné des deux mains augmente encore.

La main des Hommes, et aussi celle des Singes, passe donc, à bon droit, pour un remarquable organe de préhension. Autorise-t-elle à parler d'étroite adaptation de l'organe à une fonction?

Il s'agit de préciser. La préhension se réduit strictement au fait de saisir un objet : ce fait dépend-il exclusivement de la structure de la main et de son fonctionnement? D'autres dispositions anatomo-fonctionnelles interviennent-elles?

La mobilité scapulo-humérale, apanage des Hommes et des Singes, conditionne-t-elle le fonctionnement des doigts? Certes, le membre antérieur se meut autour de son articulation dans de multiples directions, et de telle manière que la main atteigne presque toutes les parties du corps. Le champ d'action de la main se trouve ainsi très largement étendu; mais cette extension ne crée pas, pour la main, la possibilité de prendre : terminant un appendice à mouvements limités, la main conserverait intégralement sa capacité de préhension, et les déplacements d'ensemble du corps conserveraient à son champ d'action une égale étendue. La preuve en est dans le pied préhensile des grands Singes, placé à l'extrémité du membre postérieur, bien moins mobile que l'antérieur; la preuve en est encore dans les serres des Rapaces ou celles des Perroquets, franchement préhensiles, bien qu'appartenant à un membre postérieur fort limité dans ses mouvements.

L'existence d'une clavicule ne constitue pas davantage une condition de préhensilité. Pour s'en convaincre, ne suffit-il pas de constater que les Chéiroptères, les Insectivores et divers Rongeurs dépourvus d'appendices préhensiles possèdent une clavicule? Chez eux, du moins, la préhensilité unilatérale n'existe guère.

Pas davantage, la possibilité de pronation et de supination ne crée ni ne favorise la préhension. Ces mouvements n'existent guère dans le membre postérieur des Singes, qui ne se termine pas moins par un pied préhensile. En revanche, ces mouvements de pronation et de supination existent, à un certain degré du moins, chez les Carnassiers comme chez les Rongeurs. Or, les uns et les autres sont privés de préhensilité *unilatérale*. En fait, ces mouvements facilitent simplement la préhensilité *bilatérale*; ils permettent aux Rongeurs de tourner l'une vers l'autre les faces palmaires de leurs pattes antérieures et de maintenir un objet à portée de la bouche. Or, ce mode de préhension diffère profondément de celui qui caractérise les Hommes et les Singes : la préhension unilatérale.

II. — CONDITIONS ANATOMIQUES

De celle-ci, quelles sont donc les conditions anatomiques?

La comparaison de l'extrémité des appendices de Vertébrés divers fournit, sur ce point, des renseignements très précis. Elle montre que la possibilité d'appréhender avec le segment terminal d'un appendice réside essentiellement dans une particularité de la structure de ce segment : il faut que les doigts en flexion normale puissent se rabattre sur la face palmaire; il faut donc des doigts relativement longs et dont rien ne gêne la flexion.

Ces conditions anatomiques nécessaires sont remplies par la main des Hommes et par celle des Singes parmi les Mammifères; elle l'est également chez les Bradypodidés. En revanche, elle manque à la plupart des Onguiculés (Carnassiers, Rongeurs, Insectivores). Non que leurs doigts soient spécialement courts; examinés sur le squelette, ils paraissent même assez longs. Mais, sur l'animal vivant, la face palmaire et l'origine des doigts, aussi bien que la face plantaire et l'origine des orteils, sont bloquées par cinq tubercules fibro-graisseux, les « pelotes », dont l'un occupe la paume et les autres les phalanges. Dès lors, les mouvements de flexion étant pratiquement nuls, les doigts ne se replient pas et n'appréhendent pas.

La présence d'un pouce, opposable ou non, n'y change rien, en dépit de l'affirmation contraire de Cuvier. L'opposabilité du pouce détermine un certain mode de préhension; elle ne crée pas la préhension en général : Gorilles et Chimpanzés ont un pouce très court; les Bradypodidés n'ont pas de pouce. La seule condition anatomique réside donc dans la longueur des doigts et leur possibilité de flexion. L'existence d'une palmure reliant entre eux doigts ou orteils n'y fait point obstacle, car elle ne porte pas atteinte à la flexion; elle diminue simplement le jeu des doigts les uns par rapport aux autres et restreint en quelque mesure le champ de la préhensilité; elle ne la supprime pas dans ce qu'elle a d'essentiel.

III. — DIVERS MODES DE PRÉHENSION

Mais si la condition anatomique est nécessaire en ce qui concerne l'extrémité libre des appendices des Vertébrés, d'une part, elle n'est pas suffisante, d'autre part, elle n'est pas la seule possible. Et pour comprendre vraiment la préhensilité, il importe d'étendre les comparaisons en recherchant les divers modes de préhension.

Si la structure anatomique de la main des Hommes et de celle des Singes était la structure même permettant seule la préhension, cette structure paraîtrait véritablement adéquate à une fonction s'exerçant avec une précision remarquable. En réalité, saisir un objet et le retenir est un mouvement très répandu, qui s'exerce par les moyens les plus variés.

Pour ce qui est des Poissons, les faits sont clairs. Tous happent avec la bouche, et celle-ci ne présente aucune particularité corrélative. Or, de très nombreux Poissons capturent des proies mobiles; ils appréhendent, au sens strict du mot. De plus, le mouvement ne se borne pas à la capture; certains Poissons arrachent des Algues et les transportent dans leur nid. En toute occurrence, la comparaison des espèces montre, pour un même mode de fonctionnement, une extrême diversité de la forme, de la position et des dimensions relatives de l'orifice buccal: directement antérieur pour les uns, regardant plus ou moins directement en haut pour les autres, directement en bas pour d'autres encore. La diversité exclut toute possibilité de concordance spéciale entre les dispositions de cet orifice et la préhension. Même, la situation ventrale de la bouche des Sélaciens ne facilite guère la préhension. De plus, circonstance aggravante, Téléostéens et Sélaciens n'ont d'autre moyen de capture que la bouche : la forme et la rigidité de leurs appendices s'opposent à toute utilisation préhensile.

Les Batraciens procèdent de même. Urodèles et Anoures saisissent les proies au passage, d'un mouvement rapide des mâchoires. Pas plus que celle des Poissons, leur bouche ne présente la moindre disposition capable de favoriser la capture. Bien mieux, quelques-uns sont complètement édentés, et si l'absence d'armure buccale n'empêche pas la préhension, elle ne la facilite évidemment pas.

Dès lors, n'est-il pas remarquable que jamais n'interviennent les pattes antérieures? Ni les Urodèles, ni les Anoures ne les utilisent d'une façon quelconque. Pourtant, les doigts de la main de ces animaux sont longs, libres, flexibles. En frôlant avec un stylet la face palmaire d'une *Rana temporaria* immobilisée sur le dos, on provoque la flexion des doigts; la main se ferme en partie et les dispositions anatomiques sont telles qu'elle pourrait se fermer complètement et saisir Or, la Grenouille n'exécute pas ce mouvement, en dehors d'une excitation expérimentale *directe*; quand on l'excite en effleurant les lèvres avec un stylet, d'un mouvement de pattes, elle l'écarte avec l'avant-bras, la main demeurant inactive.

Cette remarque est de la plus haute importance; elle touche au problème essentiel de la préhensilité. Elle s'étend, en effet, à de nombreux animaux et se présente suivant des modes variés. Sauriens et Chéloniens, parmi les Reptiles, procèdent de manière analogue. Un Lézard mangeant un Ver de farine l'attire progressivement dans sa bouche par le jeu des mâchoires; à aucun moment n'interviennent les pattes antérieures.

Le même procédé paraît s'imposer à priori pour les Ophidiens, puisque tout appendice leur fait défaut. Or, précisément, certains d'entre eux ne capturent pas avec la bouche; ils s'enroulent rapidement autour de leur proie, la compriment fortement et l'étouffent avant de l'avaler. Au surplus, c'est par un mouvement très voisin de l'enroulement que divers Serpents grimpent aux arbres; les uns grimpent très bien (*Elaphis Æsculapei*) et fréquemment; d'autres grimpent moins souvent et grimpent mal (*Tropidonotus natrix*); d'autres encore grimpent accidentellement (*T. viperinus*); un très grand nombre ne grimpent pas.

IV. — CONDITIONS PHYSIOLOGIQUES

Là réside un enseignement : tous les Serpents pourraient grimper en toutes circonstances; la souplesse de leur colonne vertébrale diffère peu de l'un à l'autre. Pour tous, la capture par enroulement ou l'ascension des arbres s'effectuerait avec facilité. Que les uns l'emploient et non les autres ne dépend d'aucune disposition anatomique corrélative. Tous s'enroulent à de certains moments, mais tous ne s'enroulent pas autour d'une proie ou autour des branches. Ceux qui capturent par enroulement, ou qui grimpent, possèdent assurément quelque chose de plus, mais qui n'appartient ni à la possibilité de s'enrouler, ni à la morphologie de l'animal. Il faut donc admettre que le réflexe d'enroulement, commun à tous les Serpents, ne se déclenche pas chez tous dans les mêmes conditions. S'agirait-il d'un mode de sensibilité à certains excitants, d'une réaction comparable à celle de la Grenouille, dont la main se ferme sous l'action d'un contact immédiat? C'est l'hypothèse la plus plausible : le réflexe existe; il s'agit de sa mise en jeu, et celle-ci dépend de la sensibilité spéciale de chaque système nerveux.

Ainsi s'introduit une notion qui domine, nous allons le voir, toute la question de la préhensilité. Nous la retrouvons sous une autre forme, mais essentiellement comparable, chez les Chéloniens et chez certains Oiseaux.

La Cistude d'Europe utilise parfois ses pattes, sinon comme moyen de préhension, du moins comme moyen de contention. Elle saisit, par exemple, un Escargot par la tête avec sa bouche et, d'un coup de patte, l'extrait de sa coquille et l'avale [1].

Parmi les Oiseaux, les Rapaces diurnes et nocturnes se comportent de façon comparable. Milan, Buse, Crécerelle, Chouettes, Hibous, etc., capturent généralement leurs proies avec le bec. Quand elle est de petite taille, ils la mangent incontinent; mais quand elle est volumineuse, ou quand elle se débat, ils la posent sur le sol et la maintiennent avec une patte, puis la dévorent : jamais la patte ne se soulève et ne porte l'aliment au bec; la patte se borne à maintenir la proie, que l'animal dépèce, en baissant la tête, par l'action exclusive du bec. Sans doute, ces mêmes Oiseaux saisissent-ils parfois les proies directement avec les serres; mais, la capture effectuée, la proie est posée sur le sol; les serres ne la portent pas au bec.

Ce que les Rapaces ne font pas, les Perroquets le font. Leurs pattes ne sont pas seulement un moyen de préhension et de contention, elles sont de véritables mains: l'Oiseau tient l'objet saisi et le porte au bec. En revanche, l'immense majorité des Oiseaux n'utilisent les pattes que comme moyen de locomotion ou de fixation sur un substrat.

---

[1] R. Martin et Rollinat, *Vertébrés de la France centrale*. Paris, 1924, p. 270.

Or, si l'on compare entre elles les pattes des diverses espèces d'Oiseaux, on ne leur trouve, du point de vue qui nous occupe, aucune différence importante. Tous ces Oiseaux pourraient aussi bien appuyer sur un morceau volumineux et le maintenir, tandis qu'ils le dépèceraient avec le bec; tous, également, pourraient soulever une patte et la rapprocher du bec. La disposition des articulations, la longueur des orteils, leur puissance musculaire sont, dans tous les cas, suffisantes. La plupart, d'ailleurs, se posent sur des branches d'arbres, ou sur des supports analogues, précisément en s'agrippant au moyen de leurs orteils. Il s'agit donc bien de tout autre chose que d'une disposition anatomique; il s'agit de fonctionnements variables pour des organes morphologiquement analogues; la sensibilité propre du système nerveux est directement en jeu.

Nous voici donc directement ramené aux Mammifères. Eux aussi fournissent des indications précises, et qui deviennent décisives.

Plusieurs parmi eux n'utilisent que la bouche, voire la langue, comme moyen de préhension; d'autres, au contraire, font de leurs pattes un outil de contention. Qui n'a vu un Chien ramasser un os avec la bouche, puis se coucher, placer l'os entre ses deux pattes antérieures et le maintenir ainsi pendant qu'il ronge? Certes, la bouche demeure l'organe de préhension courant; les pattes ne sont qu'un instrument de secours. Tout de même, le Chien, comme le Chat, poursuit un autre animal, l'arrête parfois avec les pattes antérieures, toutes deux jouant simultanément. Leur rôle, pourtant, n'est qu'un rôle d'arrêt et de contention; ni le Chien, ni le Chat, ni probablement aucun Carnassier, ne soulèvent la proie jusqu'à la bouche.

Or, c'est cela même que font les Rongeurs. Souvent, sans doute, ils saisissent une graine ou un fruit avec les dents; mais souvent aussi ils s'assoient sur leurs tarses, saisissent le fruit avec les deux pattes antérieures et le maintiennent au niveau de la bouche.

Ces pattes, pourtant, diffèrent peu de celles des Carnassiers. L'une d'elles, fonctionnant isolément, ne peut saisir un objet, en raison de la brièveté apparente des doigts, pas plus que ne peut saisir une patte antérieure de Chien ou de Chat; mais le concours des deux pattes permet la préhension. Celle-ci s'effectue par un mouvement très précis et synergique, mouvement vraiment indépendant de la structure anatomique, puisqu'il se produit chez les uns et ne se produit pas chez les autres.

Ainsi, l'observation courante fournit les indications nombreuses montrant que le fait de prendre ne dépend pas de dispositions anatomiques déterminées. Parfois ces dispositions sont médiocres ou moins encore, et l'animal en tire le meilleur parti; parfois ils sont excellents, et l'animal ne s'en sert pas.

Et voici un autre fait, singulièrement remarquable et suggestif, celui des Bradypodidés. Ces animaux vivent constamment accrochés aux branches des

arbres et se déplacent peu. Ils se suspendent par l'extrémité de leurs membres, formée de doigts longs et mobiles, terminés par une griffe recourbée. Ainsi conformée, l'extrémité du membre antérieur constitue une « main », excellent outil de préhension qui permettrait à l'animal, non seulement de s'accrocher aux branches, mais aussi d'arracher les feuilles dont il se nourrit et de les porter à la bouche. Or, les Paresseux n'exécutent pas ces deux derniers mouvements; ils broutent le feuillage à la manière des Ongulés, directement avec la bouche : le fonctionnement de leur main reste donc en deçà des possibilités anatomiques.

En définitive, nous apercevons, avec toute l'évidence nécessaire, que la forme des appendices, comme leur existence même, ne soutient aucun rapport véritable avec la capacité de préhension. D'organe préhensile proprement dit, n'exécutant que cette fonction, on n'en trouve guère; tandis que la préhension est un mouvement très répandu et souvent très développé. Bien mieux, lorsque, en raison des conformations anatomiques, la préhensilité unilatérale est impossible, tout au moins difficile, la préhensilité bilatérale entre en jeu. Et quand on compare des animaux qui ont toutes les facilités de préhension, on constate que les uns les utilisent moins que les autres, tels que les Hommes et les Singes, avec des moyens anatomiques presque identiques.

Il n'y a pas, d'ailleurs, que les appendices et leurs extrémités. Outre l'enroulement des Serpents, moyen de préhension pour les uns et non pour les autres, on rencontre chez les Mammifères des organes préhensiles singuliers. A leurs mains et à leurs pieds, les Singes du groupe des Cébidés ajoutent une queue prenante, fort sensible et capable de mouvements précis. Elle ne leur apporte peut-être pas un grand secours, et l'on n'aperçoit vraiment pas à quelle condition d'existence elle correspond. D'autant moins que bien d'autres Cercopithèques ont une queue pendante, incapable de saisir le moindre objet. De même en est-il de la trompe des Éléphants. Ceux-ci n'ont évidemment pas d'autre moyen de préhension que la bouche, à la manière des Herbivores; il est certain, pourtant, que le fonctionnement du proboscis est, en quelque mesure, fortuit. Ce proboscis n'est que l'exagération de celui que l'on rencontre chez les Insectivores, parfois relativement long, toujours mobile, voire très mobile, comme celui des Macroscélidés, mais incapable de saisir, et dont l'existence, comme la mobilité, ne correspond à aucun mode spécial d'existence.

V. — CONCLUSION

Nous voici directement conduit à dire que la préhensilité est indépendante des moyens anatomiques. Ceux-ci ne sont certainement pas *adaptatifs*; ils existent en fonction de conditions sans rapports avec le genre de vie; ils donnent une possibilité de mouvements de préhension plus ou moins étendus et variés; mais, d'une part, ces mouvements se produisent avec des dispositions anatomiques

réduites; d'autre part, ils ne se produisent pas avec des dispositions anatomiques très favorables et, en apparence, très bien « adaptées ». Sans doute, quand on considère la main humaine, on est, en quelque sorte, aveuglé par la diversité de ses mouvements, leur souplesse, leur précision; et l'on conclut, presque sans y penser, que jamais conformation ne fut mieux ajustée à son objet, que jamais instrument plus étudié dans le détail ne fut mis au service de l'intelligence qui l'utilise. Les appendices des Hommes, animaux redressés, se seraient donc spécialisés, les uns pour la marche, les autres pour la préhension; ceux-ci, même, se seraient accordés avec la parole pour l'accompagner, la soutenir, l'éclairer par le geste. Mais la conclusion à peine formulée, l'image des Gorilles, des Orangs, des Chimpanzés se dresse aussitôt : bras, avant-bras, mains ne diffèrent en rien d'essentiel de celle des Hommes quant aux dispositions anatomiques et aux possibilités fonctionnelles; le membre, pourtant, n'est pas spécialisé; l'animal l'utilise quand il marche, ce qui n'enlève rien à la précision ni à la souplesse des doigts et de la main. Servi par une acuité visuelle souvent très développée, un Chimpanzé extrait de très menus objets pris dans les fentes d'un plancher. Mais évidemment l'utilisation de la main demeure limitée.

Serait-ce en conséquence de son utilisation locomotrice? Aussitôt apparaît le Gibbon. Le membre antérieur est aussi « spécialisé » que celui des Hommes; il a les mêmes possibilités fonctionnelles; il ne prend aucune part à la locomotion, sinon par exception, comme le fait un Homme. Or, la « spécialisation » n'ajoute rien à l'usage que le Gibbon fait de sa main; son comportement, à cet égard, ne diffère pas de celui d'un Chimpanzé. Au surplus, comment expliquerions-nous sa « spécialisation adaptative »? Le Gibbon mène une vie arboricole à la manière de beaucoup d'autres Singes et rien, dans ses conditions d'existence, ne paraît impliquer pareille « adaptation »; il n'utilise son membre antérieur ni mieux ni autrement qu'un autre Singe.

Ainsi informés, nos regards se reportent vers les Hommes; ils ne nous apparaissent plus comme possédant un outil spécialement en rapport avec l'ensemble de leur comportement; et l'idée que la forme et le fonctionnement de leur membre antérieur résultent d'une « adaptation » spéciale et étroite nous apparaît insoutenable.

L'insuffisance des faits anatomiques nous conduit à chercher ailleurs que dans la conformation des organes les raisons de leur fonctionnement, et à nous tourner vers le système nerveux. On conçoit alors que, sous certaines excitations, le système nerveux réagisse d'une certaine manière et mette en mouvement un appendice ou toute autre partie du corps.

Quand il s'agit de l'extrémité des membres antérieurs, la préhension unilatérale implique plusieurs réflexes. Il ne suffit pas, en effet, d'étendre les doigts et de les fléchir, il faut encore les diriger vers un objet déterminé, puis les ramener à soi. Bien que presque tous les Oiseaux soient capables de saisir et, en fait, saisissent un support, bien peu saisissent une proie, ce qui est un autre réflexe;

un plus petit nombre portent la proie jusqu'au bec, ce qui est encore un autre réflexe. Pourvus d'une véritable main, les Paresseux s'accrochent à un support et ne prennent aucun autre objet. Inversement, les animaux dépourvus, ou mal pourvus de moyens anatomiques liés aux appendices, utilisent toute autre disposition. D'une façon plus générale, l'utilisation d'un outil dépend du développement du système nerveux, et plus spécialement peut-être du système nerveux encéphalique. Le même outil est plus ou moins utilisé suivant l'animal qui le possède : les Hommes, mieux que les Singes, les adultes mieux que les jeunes.

La conclusion s'impose donc. Les réflexes de préhension ne correspondent nullement à des organes spéciaux ou spécialisés : l'animal utilise ce qu'il a et l'utilise suivant les possibilités de son système nerveux. En aucun cas n'existe de relation génétique entre le fait de prendre et les moyens de préhension; et l'on ne saurait, sous aucun prétexte, parler d' « adaptation morphologique ». La préhension s'effectue par les moyens les plus variés. Parfois, sans doute, tel moyen affecte l'apparence d'un remarquable perfection, entre autres la main des Hommes et celle des Singes. Il ne faut voir là qu'une coïncidence pure, l'une de ces coïncidences d'où est née, précisément, l'illusion d'une concordance entre certaines conditions de vie et certaines conformations. Ne suffit-il pas d'envisager la question dans son ensemble, d'un point de vue comparatif, pour dissiper l'illusion et remettre toutes choses au point?

Laboratoire de Biologie expérimentale, Sorbonne, Paris.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA GARNITURE CHROMOSOMIQUE DES ORTHOPTÈRES (*GRYLLIDAE* ET *TETTIGONIIDAE*)

PAR

Maurice FAVRELLE (Lille).

L'étude, faite précédemment, de la formule chromosomique chez les *Phasmidae* nous a amené à faire la comparaison avec les autres Orthoptères. Le présent travail donne les résultats d'observations entreprises sur trois espèces, deux faisant partie des *Gryllidae* et une des *Tettigoniidae*, familles moins connues et plus variables, à ce point de vue, que les *Acrididae*.

I. — GRYLLIDAE

On peut s'étonner que deux espèces aussi communes en France que le *Nemobius sylvestris* Bosc et le *Gryllomorpha dalmatina* Ocsk. soient encore inconnues, au point de vue du nombre de chromosomes. En fait, à part quelques exceptions, les *Gryllidae*, dont la garniture a été décrite, sont des espèces d'Extrême-Orient, étudiées pour la plupart par Honda (1926) et surtout par Ohmachi (1927 et 1929); celui-ci a même proposé un nouveau regroupement des représentants de cette famille, en se basant en partie sur leur cytologie.

1. Nemobius sylvestris Bosc.

Les *Nemobius sylvestris* étudiés proviennent des environs de Vittel (Vosges). La formule diploïde mâle, telle qu'elle se manifeste dans les dernières divisions spermatogoniales, comporte dix-sept éléments chromatiques (fig. 1A). Parmi les seize autosomes, il est facile de déterminer des paires d'homologues. En effet, deux éléments sont petits, globuleux ou légèrement allongés, placés ordinairement vers le centre de la plaque, et, par conséquent, assez rapprochés l'un de l'autre. Trois paires d'autosomes ont la forme de bâtonnets à peu près droits,

disposés le plus souvent radiairement; les tailles de ces trois paires sont légèrement différentes, mais la longueur de la plus petite est d'au moins une fois et demie celle des éléments globuleux.

La même différence de taille se retrouve à peu près entre les plus grands bâtonnets et les moins longs des huit autres autosomes. Ceux-ci se distinguent donc nettement par leurs dimensions, mais aussi par leur forme : leurs deux extrémités sont, en effet, généralement dirigées vers la périphérie, et, par suite, ils sont, soit simplement arqués, soit tout à faits repliés en J ou en U.

Le dix-septième élément, l'hétérochromosome, présente un aspect tout différent des précédents. Les autosomes, malgré leurs inégalités de longueur, ont tous à peu près la même épaisseur; l'hétérochromosome, au contraire, est très

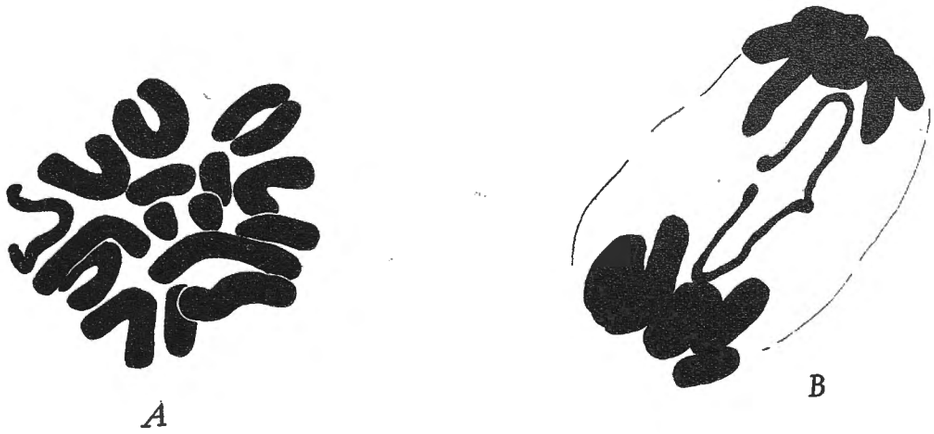


FIG. 1. — *Nemobius sylvestris*. — Spermatogonies secondaires.
A. — Métaphase; B. — Fin d'anaphase. Gr. : 5.500.

grêle. Souvent aussi il est granuleux et se colore irrégulièrement. Son insertion est médiane, ses deux longues branches très sinueuses sont rarement étalées complètement dans le plan de la coupe; il est, par suite, généralement difficile d'apprécier leur véritable longueur, d'après les plaques métaphasiques. Vers la fin de l'anaphase, au contraire, les hétérochromosomes-fils, restant longtemps unis par leurs extrémités, sont tendus d'un pôle à l'autre du fuseau; leur taille et leur forme caractéristiques se manifestent alors nettement (fig. 1B).

Sans entreprendre l'étude complète de la spermatogenèse, dont le processus est d'ailleurs celui des *Gryllidae* en général, il est cependant intéressant de relever que, malgré la forme spéciale de l'hétérochromosome dans les spermatogonies, son comportement est ensuite tout à fait typique. Dès le tassement polaire des dernières mitoses spermatogoniales, il se replie sur lui-même et devient massif. Durant le synizesis, il est très condensé; puis, pendant la centrotaxie, il est allongé, dressé, avec une extrémité renflée et l'autre, rétrécie, orientée vers le point de polarisation des anses chromatiques. Il se condense ensuite de nouveau. A la première mitose de maturation, il se place très tôt près d'un pôle du

fuseau, où il revêt une forme épaisse, légèrement arquée, que de SINÉTY (1901) a signalée; c'est sous une forme semblable qu'il se retrouve à la seconde division. Sa configuration si spéciale aux métaphases spermatogoniales n'a donc pas d'équivalent aux stades ultérieurs.

COMPARAISON AVEC LES AUTRES « NEMOBIUS » CONNUS

Parmi les *Gryllidae* étudiés par les auteurs japonais, huit espèces appartiennent au genre *Nemobius*; leurs formules diploïdes mâles sont diverses : deux espèces ont quinze chromosomes, une en a onze, et une quatrième, dix-neuf. Les quatre dernières possèdent, comme le *Nemobius sylvestris*, dix-sept éléments. C'est d'abord le *Nemobius csikii*, pour lequel HONDA ne donne pas de renseignement sur la taille et la forme des éléments; le *Nemobius yesoensis* Shir., le *N. nigrofasciatus* Mats. et le *N. flavoantennalis* Shir. ont été étudiés par OHMACHI (1927 et 1929_a), qui figure ou décrit les plaques métaphasiques et remarque que, malgré leur nombre identique, les éléments ne sont nullement comparables d'une espèce à l'autre. Le *N. yesoensis* présente la particularité d'avoir une paire hétéromorphe, tous les autres autosomes étant en bâtonnet; dans le *N. nigrofasciatus*, l'auteur figure trois éléments courbés, en dehors de l'hétérochromosome. Chez le *N. flavoantennalis*, enfin, « besides a pair of large V' s, all the others are nearly straight, though some are slightly bent » (1929_a, p. 356).

De ce qui précède, on voit que la formule du *Nemobius sylvestris* est d'un type encore différent, avec ses trois catégories tranchées d'éléments, le nombre de ses grands autosomes courbés et la présence des deux petits chromosomes globuleux, qui n'ont d'équivalent dans aucune des figures données par OHMACHI.

Par contre, il est très significatif de retrouver dans l'espèce occidentale l'hétérochromosome si caractéristique, entièrement semblable à celui des espèces japonaises et opposant nettement le genre *Nemobius* aux autres *Gryllidae*. Avant même les remarques cytologiques d'OHMACHI, les caractères morphologiques propres aux *Nemobius* avaient d'ailleurs paru suffisants pour en faire une sous-famille spéciale.

2. **Gryllomorpha dalmatina** Ocsk.

L'étude de cette espèce a été faite sur des individus recueillis dans les environs de Montpellier et envoyés par M. de VICHET, que nous remercions vivement.

Les métaphases des spermatogonies secondaires ne présentent ici que treize chromosomes, de formes diverses. Deux petits autosomes globuleux, souvent voisins l'un de l'autre, rappellent ceux de l'espèce précédente; deux autres leur ressemblent, mais sont un peu plus allongés. Puis la taille devient double dans la paire suivante, qui garde une forme droite ou légèrement arquée. Les six der-

niers autosomes sont courbés en U et situés à la périphérie, mais leurs deux branches, courtes et épaisses, leur forme massive ne permettent aucun rapprochement avec les éléments courbés du *Nemobius sylvestris*; ils n'ont de commun entre eux que leur insertion médiane. Tous les chromosomes sont d'ailleurs serrés et le diamètre total de la plaque équatoriale est beaucoup plus court que dans l'espèce précédente (fig. 2A).

L'hétérochromosome, toujours périphérique, légèrement plus étroit que les autosomes, dessine un J dont la longue branche peut se couder à angle droit, tangentiellement à la plaque (fig. 2B), ou, au contraire, se rapprocher de l'autre extrémité (fig. 2A). Il n'est donc nullement comparable comme forme à celui du *Nemobius*.

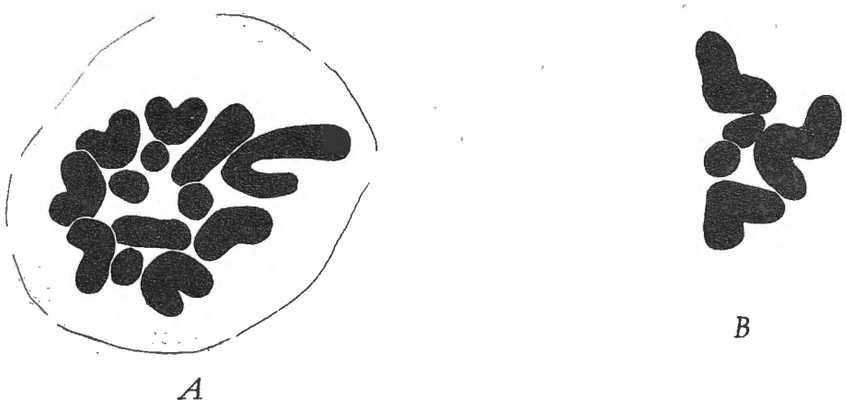


FIG. 2. — *Gryllomorpha dalmatina*. — Spermatogonies secondaires.
A. — Métaphase; B. — Portion d'une autre plaque équatoriale montrant la forme typique de l'hétérochromosome. Gr. : 5.500.

COMPARAISON AVEC LES AUTRES « GRYLLIDAE »

La formule chromosomique d'aucun *Gryllomorpha* n'a encore été établie, et, parmi les *Gryllidae*, deux espèces seulement sont connues comme ayant une formule diploïde mâle de treize éléments. C'est d'abord le *Tridactylus japonicus* de Haan, dont onze chromosomes sont courbés en U. Ce nombre impair montre que l'hétérochromosome est compris parmi eux; mais celui-ci n'est pas identifiable dans les spermatogonies. OHMACHI (1929$_b$), qui a étudié cette espèce, figure des U à branches longues, étroites, bien écartées. Par tous ces caractères, le *Tridactylus* et le *Gryllomorpha* s'opposent nettement l'un à l'autre. Le *Loxoblemmus arietulus* Sauss., dont la formule peut probablement varier (HONDA, 1926), a également, d'après les figures données par OHMACHI (1927), deux autosomes en U et quatre en J, à branches longues; les autres éléments sont droits, en bâtonnets; aucun n'est globuleux. L'hétérochromosome est grêle, à branches inégales.

Une fois de plus, le nombre des éléments n'autorise donc pas, à lui seul, un rapprochement des garnitures chromosomiques. Au point de vue de la forme, des

chromosomes courbes et compacts, rappelant deux des *Gryllomorpha*, n'ont été représentés par OHMACHI chez aucune espèce de *Gryllidae*, bien que ceux du *Madasumma hibinonis* Mats. (*Eneopterinae*) s'en rapprochent.

Quant à l'hétérochromosome du *Gryllomorpha dalmatina*, il est bien du type que l'on rencontre chez les *Gryllinae* en général et qu'on retrouve d'ailleurs dans les autres familles d'Orthoptères; ainsi, parmi les *Tettigoniidae*, sur les figures classiques de métaphase du *Leptophyes punctatissima* Bosc, par exemple, et, parmi les *Phasmidae*, chez le *Phobœticus sinetyi* Br. (FAVRELLE, 1934).

II. — TETTIGONIIDAE

Eugaster guyoni Serv.

Aucun représentant de la tribu des *Hetrodinae*, à laquelle appartient le genre *Eugaster*, n'est encore connu au point de vue cytologique. Les exemplaires étudiés ont été recueillis par M. l'abbé G. DUBAR, chargé de mission géologique, sur le versant Sud du Haut-Atlas marocain, en particulier à la montée du col de Tirerouzine et près du col de Tizi-Hamdoum, soit vers 2,400 à 2,500 mètres d'altitude. Sur l'avis autorisé de MM. B. P. UVAROV et L. CHOPARD, à qui nous exprimons notre reconnaissance, l'espèce étudiée est désignée ici sous le nom d'*Eugaster guyoni* Serv., malgré les nombreuses variations que peut présenter cette forme. Il n'est cependant pas inutile de préciser que tous les exemplaires recueillis aux points ci-dessus indiqués sont absolument dépourvus de taches jaunes sur l'abdomen et que les épines latérales de leur prothorax sont aiguës. Leur teinte est d'un noir brillant uniforme; toutefois, chez quelques individus, le pronotum est rouge, sans que cela change rien aux accouplements observés en captivité.

Comme on le voit immédiatement sur la figure 3, dessinée au même grossissement que les précédentes, les plaques équatoriales des spermatogonies secondaires occupent ici une surface beaucoup plus grande que chez les *Gryllidae*. La disposition des chromosomes y est aussi toute différente. On n'y voit, en effet, aucun élément à insertion non terminale. Une rangée périphérique de longs bâtonnets encadre des éléments globuleux ou légèrement étirés (fig. 3A). Sur les vingt-neuf chromosomes de la formule diploïde, quatorze, dont deux un peu plus allongés, garnissent ainsi la zone centrale de la plaque. Sur le pourtour se trouvent quinze bâtonnets de tailles diverses; ils comprennent sept paires d'autosomes, dont les longueurs augmentent progressivement, la plus grande étant toutefois nettement supérieure aux autres.

L'hétérochromosome, enfin, qui prend place parmi les bâtonnets périphériques, a la même forme qu'eux, mais les surpasse tous en longueur, atteignant une taille double de celle des plus grands autosomes. Par suite, son extrémité distale, rencontrant la limite cellulaire, se recourbe souvent vers la plaque, des-

sinant ainsi un faux élément en U inversé. En fait, son insertion reste nettement terminale; elle l'est plus manifestement encore en anaphase et se retrouve à la première division de maturation, où l'hétérochromosome est toujours droit; sa taille est telle qu'il s'étend d'un pôle jusqu'à l'équateur du fuseau, comme on le voit sur la figure 3B.

COMPARAISON AVEC LES AUTRES « TETTIGONIIDAE »

Les nombres de chromosomes que l'on rencontre le plus fréquemment chez les *Tettigoniidae* sont ceux de 31 et 33. Dans ces cas, les éléments sont tous simples et disposés comme chez l'*Eugaster* : au centre, petits chromosomes globu-

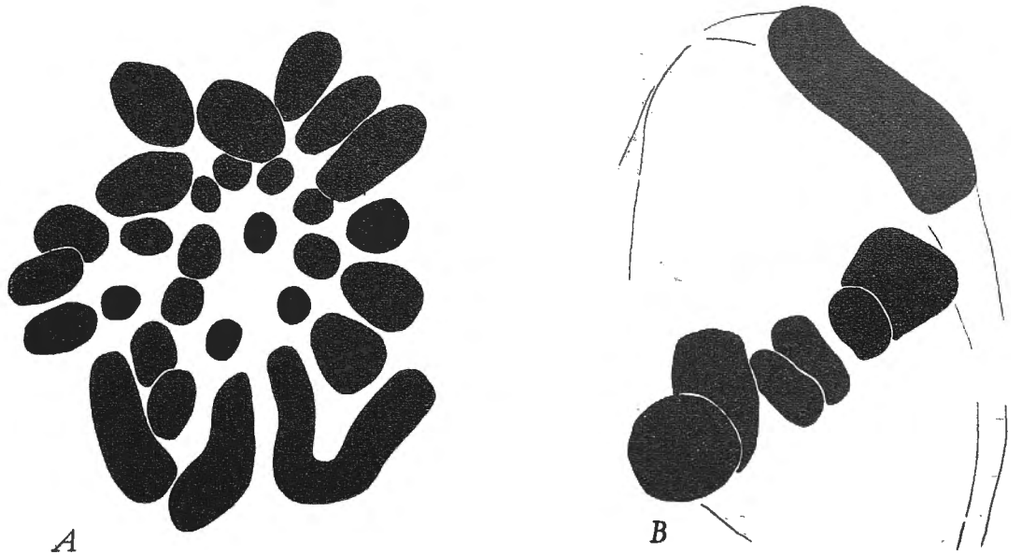


FIG. 3. — *Eugaster guyoni*. — A. — Métaphase de spermatogonie secondaire; B. — Première division de maturation. Gr. : 5.500.

leux, en nombre variable suivant les espèces, et, à la périphérie, une rangée d'éléments droits, plus ou moins allongés. Le nombre de 29 n'avait été trouvé jusqu'ici que chez deux espèces : à savoir *Steiroxys trilineatus* Thomas (*Decticinae*), étudié par DAVIS (1908), et *Phasgonura viridissima* L., décrit par MOHR (1919). Or, l'une et l'autre possèdent une paire de grands autosomes courbés. Ces deux exemples classiques plaidaient en faveur de cette opinion de ROBERTSON (1916) que, dans les grandes familles d'Orthoptères au moins, lorsque le nombre d'éléments d'une espèce est plus faible que dans les formes voisines, cette diminution n'est qu'apparente; elle serait due, en réalité, à la soudure de deux éléments simples, à insertion terminale, en un chromosome en U, « bivalent ». Ainsi, pour le cas du *Steiroxys*, « if we assume that the two large V's are twofold, the number in reality is thirty one » (p. 217). L'absence de chromosome courbé, à insertion médiane, est donc particulièrement intéressante à rele-

ver chez l'*Eugaster*. Ses plaques diploïdes, aux vingt-neuf éléments, tous simples, montrent que les observations précédentes ne peuvent pas être généralisées et que les conclusions qu'on pouvait en tirer ne sont pas applicables à la famille entière des *Tettigoniidae*.

Par ailleurs, en ce qui concerne l'hétérochromosome, l'*Eugaster guyoni* se distingue du *Phasgonura viridissima*, qui a pourtant le même nombre de chromosomes, mais possède un élément impair courbé, semblable aux grands autosomes « bivalents ». Il se rapproche, au contraire, en cela, du *Steiroxys trilineatus* et d'autres espèces à chromosomes plus nombreux, telles qu'*Orphania denticauda* Charp. (DE SINÉTY, 1901), *Tettigonia verrucivora* L. (BUCHNER, 1909) et *albifrons* F. (DE WINIWARTER, 1931).

RESUME

La formule chromosomique de trois Orthoptères (deux *Gryllidae* et un *Tettigoniidae*) a été déterminée :

Nemobius sylvestris a seize autosomes et un hétérochromosome en U, à branches longues et grêles.

Gryllomorpha dalmatina a douze autosomes et un hétérochromosome à insertion subterminale.

Eugaster guyoni a vingt-neuf chromosomes simples, dont quatorze globuleux et un hétérochromosome en bâtonnet très long.

La comparaison avec les formules déjà connues des espèces voisines montre que :

Le nombre seul d'éléments ne permet pas de rapprocher entre elles les diverses espèces d'une tribu, ni même d'un genre (*Nemobius*);

La forme de l'hétérochromosome est plus caractéristique des affinités admises par la systématique;

Le nombre d'éléments peut diminuer, même chez les *Tettigoniidae*, sans qu'il y ait formation de chromosomes courbés, à insertion médiane (*Eugaster*).

Laboratoire de Zoologie, Faculté libre des Sciences, Lille.

BIBLIOGRAPHIE

1909. BUCHNER, P., Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Reduktion. (*Arch. für Zellf.*, III, pp. 335-430.)

1908. DAVIS, H. S., Spermatogenesis in *Acrididae* and *Locustidae* .(*Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll.*, LIII, pp. 59-158.)

1934. FAVRELLE, M., Recherches sur la spermatogenèse des Phasmes. Paris, 155 pages.

1926. HONDA, H., The chromosome numbers and the multiple chromosomes in *Gryllidae*. (*Proc. Imp. Acad. Tokyo*, II, pp. 562-564.)

1919. MOHR, O. L., Studien über die Chromatinreifung der männlichen Geschlechtszellen bei *Locusta viridissima*. (*Arch. Biol.*, XXIX, pp. 579-752.)

1927. OHMACHI, F., Preliminary note on cytological studies on *Gryllodea*. (*Proc. Imp. Acad. Tokyo*, III, pp. 451-456.)

1929*a*. OHMACHI, F., On the chromosome-numbers and sex-chromosomes of four species of *Gryllodea*. (*Proc. Imp. Acad. Tokyo*, V, pp. 354-356.)

1929*b*. OHMACHI, F., A short note on the chromosomes of *Tridactylus japonicus* de Haan and its taxonomical position. (*Proc. Imp. Acad. Tokyo*, V, pp. 364-366.)

1916. ROBERTSON, W. R. B., Chromosome Studies. I. Taxonomic relationships shown in the chromosomes of *Tettigidae* and *Acrididae* : V-shaped chromosomes and their significance in *Acrididae*, *Locustidae* and *Gryllidae*; chromosomes and variation. (*Journ. Morph.*, XXVII, pp. 179-332.)

1901. SINÉTY, R. DE, Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. (*La Cellule*, XIX, pp. 1-164.)

1931. WINIWARTER, H. DE, Évolution de l'hétérochromosome chez *Tettigonia* (*Decticus*) *albifrons* Fabr. (*Arch. Biol.*, XLII, pp. 201-228.)

AU SUJET DE LA PHYLOGÉNIE DU GENRE *HYDRAENA* (Col. *Palpicornia* Fam. *Hydraenidae*)

PAR

A. d'ORCHYMONT (Bruxelles).

On sait combien il est difficile, à cause du chevauchement continuel des caractères palin- et coenogénétiques [1], d'établir une classification rationnelle des *Hydraena*. Par ses élytres régulièrement paurosériés, *Haenydra* par exemple, l'une des grandes subdivisions du genre, est à rattacher directement à la souche de celui-ci; il en est de même des premiers phyla (*pulchella*, etc.) de l'autre grande subdivision, celle des *Hydraena* s. str.; mais ici les séries élytrales, bien que réduites, comme chez *Haenydra*, à 5-7 entre la suture et le calus huméral, sont très rarement bien régulières et bien espacées. Par contre, la perte des paramères à l'édéage chez les *Haenydra* (fig. 2) alors que les *Hydraena* s. str. en sont constamment pourvus (fig. 1), est certainement secondaire, quoique monophylétique. Les *Haenydra* ne sont représentées que dans les contrées plus ou moins montagneuses : 1° de l'Europe depuis la Norvège jusqu'à l'Algarve au Portugal, l'Andalousie, la Corse et la Sardaigne, l'Italie péninsulaire, le Péloponèse, le Bosphore sur sa rive de Roumélie, et l'Oural (Slatoust); 2° du Caucase jusqu'en Arménie; 3° du bord Nord-Ouest de l'Asie Mineure, c'est-à-dire d'après mes captures, l'île de Lesbos [2], la presqu'île de Kyzikos ou Kapu Dag, au Sud de la mer de Marmara, le Keschisch Dag [3] ou Olympe de Brousse, enfin le Bosphore sur

---

[1] Voir *Bull. et Ann. Soc. Ent. Belg.*, LXXI, 1931, p. 71.

[2] Il s'agit d'une espèce nouvelle, inédite encore, dont un ♂ ♀ fut trouvé aux environs d'Agiasos. Les *H. levantina* et *smyrnensis* J. Sahlberg, décrites de Lesbos (Mitylène) et des environs de Smyrne, placées par cet auteur parmi les *Haenydra*, sont des *Hydraena* s. str. J'ai vu les types [au Musée d'Helsinki, Finlande].

[3] J'ai vu aussi un ♂ unique — paratype — d'Amizmiz au Maroc, d'une espèce décrite de la région européenne, portugaise et espagnole, avoisinant le détroit de Gibraltar (*H. exasperata* m.), mais cette capture exige confirmation. Cette espèce se trouve aussi à Cordoba (Andalousie) et à El Escorial (Nouvelle-Castille).

sa rive d'Anatolie. Il est très homogène, malgré des réalisations parfois très différenciées, ordinairement d'ordre sexuel, tant primaire que secondaire. Quant aux *Hydraena* s. str., sous-genre le plus nombreux en espèces, il a envoyé des représentants dans presque toutes les contrées du globe, à l'exception principalement du Chili et de la Nouvelle-Zélande. Mais le premier de ces lointains pays héberge cependant le représentant le plus primitif de la famille des *Hydraenidae*, le genre *Hydraenida* Germain, dont l'édéage — je viens de le constater sur un exemplaire authentique de l'*Hydraenida ocellata Germain* — est garni de deux courts paramères; en Nouvelle-Zélande le genre *Hydraena* est remplacé par *Orchymontia* Broun, 1919 (syn. : *Hydraenodes* Broun, 1921), dont l'édéage n'a pu encore être

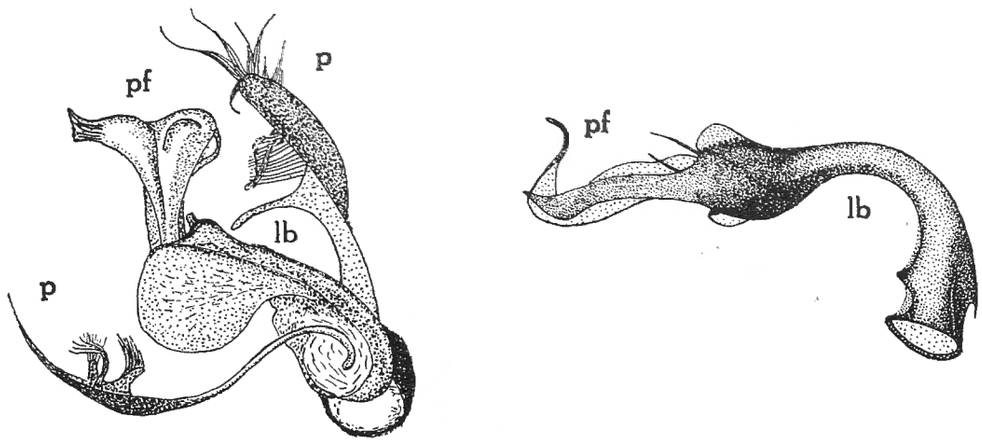


FIG. 1. — Édéage d'une *Hydraena* s. str. (*armata* REITTER).
pp = paramères; *lb* = lobe basal; *pf* = partie fonctionnelle de l'organe ou lobe médian. ×100.

FIG. 2. — Édéage d'une *Haenydra* (*planata* KIESENWETTER).
Les lettres ont la même signification que dans la figure 1. ×100.
Remarquer l'absence de paramères *pp*.

examiné. Il n'y a pas d'*Hydraena* non plus dans certaines îles, cependant très montagneuses et non dépourvues d'eau courante, comme, par exemple, Gran Canaria, du groupe des Canaries, Madère [1], etc.

Il est encore prématuré de songer à rédiger une monographie du genre *Hydraena*, monographie qui devrait exprimer les relations de parenté existant entre les quelque 150 espèces connues. Car si quelques-unes de celles-ci peuvent déjà être réunies en séries phylétiques d'espèces, très limitées en étendue d'ailleurs, d'autres ne peuvent encore être hiérarchisées. L'étude des diverses formes,

---

[1] La description — très sommaire, bien trop même — d'une *Hydraena carinulata* Rey de Madère (1886) paraît reposer sur une erreur de provenance. Ni Wollaston, ni Fauvel, ni moi-même nous n'avons pu trouver d'*Hydraena* dans cette île. Quant au type de *carinulata* (Lethierry), il n'a pu être retrouvé. Il y a une espèce d'*Hydraena* (*sinuaticollis* Wollaston) à l'île de Ténérife et à celle de La Gomera. Je l'ai reprise cette année dans ces deux îles, mais je l'ai vainement cherchée à Gran Canaria.

paléarctiques et exotiques, prises individuellement, n'est pas encore assez avancée, bien que cette étude le soit déjà davantage chez les *Haenydra*, que chez les *Hydraena* s. str. Certains noms sont toujours encore des énigmes qu'il faudra débrouiller d'abord. Enfin il reste une bonne série de formes nouvelles à étudier et à décrire : celles-ci feront apparaître ou expliqueront certaines affinités existant entre espèces voisines.

Mais on peut, en appliquant les principes exposés dans un travail antérieur [1], dresser dès maintenant un tableau résumant la phylogénie du genre en tant que l'évolution de celui-ci porte sur sa subdivision en grandes catégories, l'étendue et l'homogénéité de celles-ci étant bien plus grandes que celles des séries phylétiques d'espèces. Dans la publication dont il s'agit, j'avais envisagé l'opportunité de distinguer peut-être un jour des formes comme *pulchella* et *pygmaea*, par un nom de sous-genre nouveau, à proposer. Mais je me vois forcé d'y renoncer, ne parvenant pas à circonscrire cette subdivision; certains exemplaires d'*H. subirregularis* Pic (*calabra* Knisch), par exemple, et aussi *Sharpi* Rey forment transition évidente entre les deux groupes distingués plus loin dans le sous-genre *Hydraena* in sp. Quant aux sous-genres monospécifiques *Holcohydraena* et *Taenhydraena* de Kuwert, je les ai admis, bien que je ne sois pas encore tout à fait convaincu de la validité du premier. Ce sont en somme des *Hydraena* s. str. spécialisées dans un sens déterminé; la première coupe a du reste été proposée avant la découverte et la divulgation, en 1893, d'*H. sternalis* Rey, dont le ♂, comme celui de *pachyptera* et de *simonidea*, ne présente pas de plaques longitudinales glabres au métasternum. Or, c'est précisément l'absence de ces plaques, mais aussi bien chez la ♀ que chez le ♂, qui caractérise uniquement *Holcohydraena*, car les autres caractères — sillon longitudinal postérieur du métasternum pour Kuwert, front impressionné, sculpture forte et dense du dessus pour Ganglbauer — n'ont pas de valeur subgénérique. Par contre, la validité du sous-genre *Phothydraena* paraît mieux établie, car elle s'appuie sur plusieurs particularités de structure bien spéciales et qui sont communes aux trois espèces qu'on y range. Enfin, c'est avec raison que Ganglbauer a supprimé le sous-genre *Hoplydraena* Kuwert, qui n'était basé que sur un caractère sexuel secondaire, les tibias postérieurs du ♂ garnis d'une forte épine intérieure. Ce peut-être là une caractéristique de phylum d'espèces, mais non de sous-genre. *Hoplydraena* doit rentrer parmi les *Hydraena* s. str., au même titre que d'autres espèces présentant en commun des caractères sexuels de même ordre, comme, par exemple, le phylum *Britteni, morio, pachyptera, riparia, sternalis*, chez lequel le dernier article des palpes maxillaires ♂ est anguleusement asymétrique au côté interne.

Quelques remarques au sujet de la nomenclature de l'un de ces sous-genres, *Haenydra* notamment, sont de circonstance.

---

[1] *Mém. Soc. Ent. Belg.*, XXIII, 1930, pp. 35-36.

TABLEAU RESUMANT LA PHYLOGENIE DES « HYDRAENA »

					Elytres entre la suture et le calus huméral avec :
Édéage pourvu de deux paramères (1) (fig. 1).	Élytres contre le bord externe, avant l'angle sutural, sans points translucides. Métasternum sans plages glabres supplémentaires.	Interstries des élytres non alternativement costiformes. Pseudépipleures des élytres, même lorsqu'ils sont très larges, s'arrêtant un peu avant l'angle sutural.	Métasternum avec deux plaques glabres bien développées ou réduites (*pygmaea* ♀) ou sans plaques glabres mais alors seulement chez certains ♂♂ (*sternalis*, *pachyptera*, *simonidea*) **Hydraena s. str.**		5-7 séries ± irrégulières ou même embrouillées [*pulchella*, *pygmaea*, *Sharpi*, etc.; *subirregularis* (*calabra*), etc.];
					7-10 séries ± embrouillées [*filum*, etc., *angustata*, etc.] ou très régulières [*similis*, *riparia*, etc., *spinipes*, etc., *grandis*, etc.];
			Métasternum sans plaques glabres (2) dans les deux sexes. **Holcohydraena.**		7-8 séries de points très embrouillées au delà de la troisième interne (*rugosa*);
		Interstries alternes des élytres costiformes. Pseudépipleures des élytres demeurant appréciables jusque contre l'angle sutural.	Métasternum sans plaques glabres dans les deux sexes. **Taenhydraena.**		8-9 séries de points régulières (*exarata*);
	Élytres avec quelques gros points translucides en cet endroit.	Interstries tous étroits. Pseudépipleures des élytres demeurant appréciables, même à l'angle sutural.	Métasternum avec un rudiment ± développé de carène lisse à l'extérieur des plaques glabres médianes qui sont cariniformes et convergent en se réunissant en avant. Il paraît ainsi y avoir quatre carènes lisses et glabres. **Phothydraena.**		7-8 séries de points régulières [*testacea*, *Paganettii*, *pallidula*].
Édéage sans paramères (fig. 2).	Élytres sans points translucides, avec 5-6 séries, ordinairement très régulières, de points entre suture et calus huméral.	Métasternum avec deux plaques lisses . . . . . **Haenydra** (*Hadrenya* REY, ex p.)			[*lapidicola*, *gracilis*, *dentipes*, *minutissima*, etc.]

(1) L'édéage d'*H. exarata*, que je viens d'examiner pour la première fois, est aussi pourvu de deux paramères.
(2) Ce caractère pourrait être secondairement acquis. J'ai pu vérifier maintenant aussi l'édéage d'*H. rugosa* : il y a deux parameres.

Hydraena minutissima Stephens, 1829 (*flavipes* Sturm, 1836; *atricapilla* auctor. ab 1881), fut rangée par Rey ([1]), avec *Sieboldi* (=*pygmaea*), dans un sous-genre *Hadrenya*. L'espèce est citée en premier lieu sous *flavipes* dans la publication; elle a été désignée par moi comme subgénotype sous *H. atricapilla* auctor ([2]). Comme j'en ai exprimé l'avis en même temps, ce sous-genre est artificiel et à supprimer comme synonyme d'*Haenydra*. Il était basé sur la forme des plaques lisses du métasternum, « réduites à de fines carènes assez brillantes et subparallèles » (Rey). Ceci n'est vrai que pour le ♂ et non pour la ♀ de *minutissima*, dont les plaques lisses métasternales sont plus larges. C'est d'ailleurs souvent le cas chez les ♀ ♀ d'*Hydraena*, quel que soit le sous-genre auquel elles appartiennent. *H. Sieboldi* (=*pygmaea*), l'autre espèce introduite par Rey dans *Hadrenya*, est, il est vrai, finement carénée sur le métasternum, aussi bien chez le ♂ que chez la ♀, mais, chose bien plus importante, l'édéage est encore muni de paramères; elle n'appartient donc pas à la même catégorie naturelle que *minutissima*, laquelle est dépourvue de paramères à l'édéage. Cette dernière espèce, ne possédant en outre que cinq séries régulières et espacées de points primaires entre la suture et le calus huméral, est à ranger parmi les *Haenydra* Rey, sous-genre cité avant *Hadrenya* dans la publication. Comme je l'ai fait remarquer déjà, toutes les espèces de ce sous-genre sont dépourvues de paramères chez le ♂, et toutes ont les élytres régulièrement paurosériés (5-6 séries bien espacées entre la suture et le calus huméral).

C'est Bedel qui, en 1881 ([3]), et sans justification, a remis le nom *atricapilla* (Waterhouse, 1833) ([4]) en usage pour cette petite espèce si caractéristique et dont le ♂ a en outre le dernier article des palpes maxillaires anguleusement dilaté vers l'intérieur. Ce dimorphisme sexuel, découvert par Kiesenwetter ([5]), n'est pas mentionné par Waterhouse, ni par Stephens ([6]), qui s'est borné à analyser le mémoire de ce dernier, ni encore par Spry ([7]). Pas davantage pour le synonyme *flavipes* d'avant Kiesenwetter, par Strum, l'auteur ([8]), ni par Mulsant ([9]). Quant au type unique de *minutissima* Stephens, il a pu être examiné encore (British Museum); il est de sexe ♂; ses palpes maxillaires présentent la forme particulière rappelée ci-dessus. Si l'interprétation de Bedel

---

([1]) *Ann. Soc. Linn. Lyon*, XXXII, 1885 (1886), p. 96.

([2]) *Mém. Soc. Ent. Belg.*, XXIII, 1930, p. 35.

([3]) *Fne Col. Bass. Seine*, I, 1881, p. 297.

([4]) *The Entomoligal Magazine*, I, 1833, pp. 292-293 (*Amphibolus atricapillus*).

([5]) *Linnaea entomologica*, IV, 1849, p. 186.

([6]) *Ill. Brit. Ent. Mandib.*, V, appendix, 1835, p. 398; *Man. Brit. Col.*, 1839, p. 86.

([7]) *Brit. Col.*, 1840, p. 32, pl. 38, fig. 5.

([8]) *Deutschl. Fna Käf.*, X, 1836, p. 78, t. CCXXV, fig. cC.

([9]) *Hist. Nat. Col. Fr. Palp.*, 1844, p. 84.

était exacte, *Amphibolus*, coupe monotypique ne comprenant que l'espèce de Waterhouse, ne serait pas un synonyme pur et simple d'*Hydraena*, comme les catalogues l'admettent, mais le sous-genre *Haenydra* devrait s'appeler *Amphibolus*. L'article 25 (nouveau) des *Règles internationales de Nomenclature* assure, en effet, aux noms proposés avant le 1er janvier 1931, une priorité plus grande qu'à ceux publiés après le 31 décembre 1930.

Cependant, j'ai établi que l'*Amphibolus atricapillus* initial est douteux, aussi bien comme espèce que comme coupe générique ou subgénérique. Le génotype, un unique, n'existe plus et n'a pu être commenté dans une publication par une personne autorisée, avant sa disparition. Même Stephens, contemporain de Waterhouse, paraît ne pas avoir eu l'occasion de l'examiner. Au reste, même s'il pouvait être prouvé plus tard que l'*A. atricapillus* de 1833 était réellement la même espèce que l'*H. flavipes* de 1849 ou l'*H. atricapilla* de 1881, remettre en vigueur l'ancien nom, presque oublié, en élargissant nécessairement la notion qu'en avait l'auteur, n'aurait d'autre résultat que de bouleverser inutilement, sans profit pour personne, une nomenclature adoptée depuis près de cinquante ans, en ce qui concerne une catégorie d'insectes figurant sous *Haenydra* dans nombre de publications et dans presque tous les traités récents consacrés à la faune coléoptérologique des pays d'Europe. Ce ne serait même pas un devoir d'équité envers l'auteur ancien, attendu que la création du genre *Amphibolus*, dont l'opportunité était déjà mise en doute par Stephens (1), n'était pas basée sur des constatations bien pertinentes. Logiquement Rey aurait dû s'abstenir cependant, en 1886, de créer le nom de sous-genre *Hadrenya*. Puisqu'il croyait se trouver en présence de l'*A. atricapillus* original (2), qu'il nommait *flavipes*, il aurait dû reprendre la dénomination *Amphibolus* existant depuis 1833; cela n'aurait toutefois simplifié les choses qu'à demi, attendu que, jugeant d'après des apparences, il rangeait cette *flavipes* et les espèces du groupe de la *lapidicola* (*Haenydra*) dans deux sous-genres différents. Quant aux noms *Spaenhydraena* et *Grammhydraena* Kuwert (3), c'était des appellations mort-nées, de simples synonymes des désignations choisies par Rey deux ans auparavant. Le principe appliqué par l'auteur pour les proposer est la négation de la loi de priorité en ce qui concerne la nomenclature des sous-genres déjà valablement établis (4).

Comme on le voit, cette nomenclature est une succession d'erreurs, heureusement en grande partie déjà rectifiées. Pour stabiliser cette nomenclature défi-

---

(1) *L. c.*, 1835, p. 398.

(2) Rey, *l. c.*, p. 110 : « On rapporte à *flavipes* l'*atricapilla* de Waterhouse ».

(3) *Deuts. Ent. Zeits.*, XXXII, 1888, p. 114.

(4) Voici, ce principe : le nom du sous-genre est composé de celui du genre précédé d'un préfixe. Ce principe est bon pour les noms de sous-genres nouveaux à proposer, mais est inapplicable aux coupes subgénériques déjà nommées.

nitivement, on aimerait voir inscrire le nom *Haenydra* Rey, le seul en usage actuellement, dans la liste des « nomina conservanda », avec une synonymie basée sur les considérations qui précèdent et que voici :

Hydraena subg. **Haenydra** Rey, 1886 (ex p.; — *pulchella*) (1) nomen conservandum. Subgénotype : *Hydraena lapidicola* Kiesenwetter (2).

Synonymes :

? *Amphibolus* Waterhouse, 1833 (nomen inusitatum).

Hadrenya Rey, 1886 (ex p.; — *Sieboldi*=*pygmaea*) (1).

Sphaenhydraena Kuwert, 1888 (ex p.; — *spinipes*=*Hydraena* s. str.; — *pulchella*) (1).

Grammhydraena Kuwert, 1888 (ex p.; — *Sieboldi*=*pygmaea* [1]; — subsp. *reflexa* Rey [1]; — *Stussineri* Kuwert=*Hydraena* s. str.)

Grammydraena Seidlitz, 1888 (ex p.; — *Sieboldi*=*pygmaea*) (1).

Sphaenydraena Seidlitz, 1888 (ex p.; — *pulchella*) (1).

Pour des cas de l'espèce, Heikertinger (3) vient de proposer d'appliquer ce qu'il appelle le « principe de continuité ». En vertu de ce principe, le spécialiste serait autorisé, sans procédure spéciale, à désigner lui-même le nom à conserver définitivement, par l'adjonction de la mention « fix. » (fixum). Les formalités à remplir actuellement pour la fixation, par dérogation à la loi de priorité absolue, des « nomina conservanda » sont en effet trop lentes, trop compliquées, et la portée de la mesure n'est pas assez générale. Ceci intéresse la généralité des zoologistes-systématistes et mériterait de retenir la sérieuse attention des sections de nomenclature des congrès internationaux d'Entomologie et de Zoologie.

Musée royal d'Histoire naturelle, Bruxelles.

---

(1) Paramères présents à l'édéage.

(2) Nom cité en premier lieu par Rey dans son travail de 1886 (*l. c.*, pp. 95 et 96). Cette espèce alpine offre l'avantage de pouvoir être reconnue au premier coup d'œil, sans extraction des *genitalia*, à l'épaississement très apparent et unique dans le sous-genre des trois articles terminaux des palpes maxillaires du ♂.

(3) *Entom. Rundschau*, 52, 1935, pp. 199-202.

SEX RATIOS AND SEX CHANGES IN MOLLUSKS

BY

W. R. COE (New Haven, Conn.).

In nearly all groups of mollusks, and particularly in the gastropods and pelecypods, the sex ratios of supposedly dioecious species have been found to differ widely in various environments, in various size groups and at various ages. Some collections show that all or nearly all the individuals are of the same sex, regardless of the fact that no intentional selection as to age or size has been made.

Some of the most notable contributions to our knowledge of these aberrant sex ratios have been made by the distinguished zoologist in whose honor this volume has been prepared, Professor Paul Pelseneer. His investigations (Pelseneer, 1926) have shown that the proportions of the sexes in all groups of mollusks usually show a considerable departure from equality, and in some species the deviation is very great. Of the many species of gastropods, lamellibranchs and cephalopods which he has so extensively studied, the majority indicate that the females exceed the males in number by an average of about 3 to 12 per cent. In relatively few species are the males the more abundant sex.

Pelseneer (1926) has also demonstrated that in those species of mollusks which show an excess of females among the older members of the population there are more males in the group of younger individuals than among the older. It is obvious therefore that the males must disappear more rapidly than the members of the other sex.

This could be explained by assuming that the males have a shorter life; that is, that they have a higher mortality rate or less resistance to unfavorable environments than have the females. Another theoretical explanation would be that for each individual the environment might determine which of the two alternative sexual conditions would develop, as is known to be the case in some species both of plants and of animals. There remains also the possibility that the sex may actually change from male to female during the lifetime of at least

some of the individuals that comprise any given population. The evidence as to the validity of each of these explanations will be examined in this paper.

Careful study of all stages in the life histories of some of the species that have been shown to exhibit these aberrant sex ratios has revealed that they have a strong tendency toward protandry and that the functional sexual phase may actually change during the lifetime of the individual. Of such forms the viviparous and oviparous oysters, the quohog (*Venus*), *Teredo, Patella* and *Crepidula* have been the most thoroughly studied and in all of these it has been found

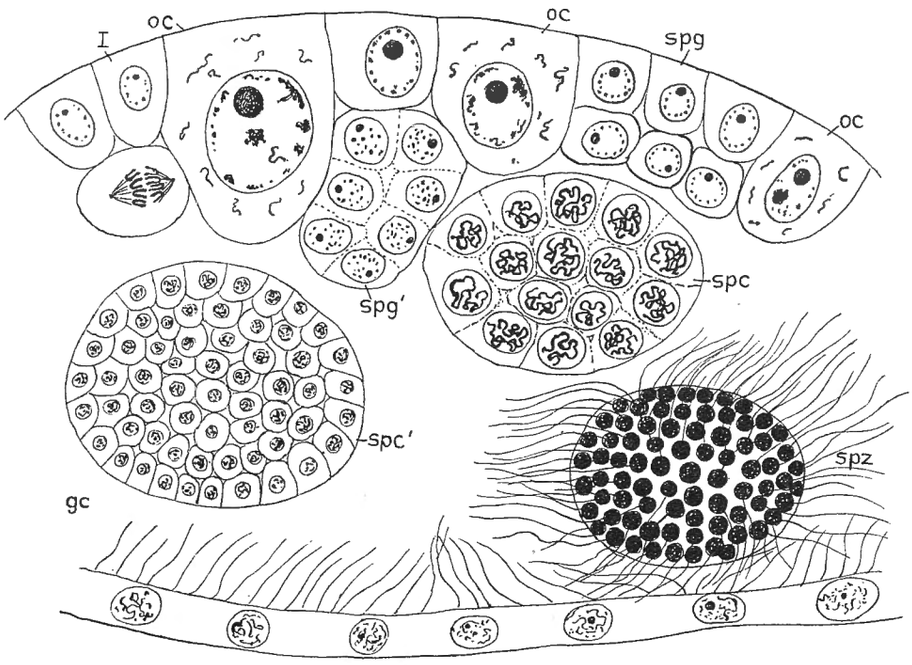


FIG. 1. — Portion of bisexual gonad of *O. lurida*, showing cortical layer of ovocytes, with balls of spermatocytes and spermatozoa in the lumen. Letters as in figure 2.

that many or nearly all individuals experience at least one change of functional sexuality during a normal lifetime. In some there is an alternating rhythm of male and female phases; in others the sex change is evidently dependent upon metabolic or environmental conditions, while in the three species of *Crepidula* which have been most fully investigated only a single change, from male to female, occurs.

Functional hermaphroditism, with frequent or occasional self-fertilization, is found in numerous species both of gastropods and pelecypods. In some the hermaphroditic phase is preceded by a functional male phase and in at least one species of gastropod, *Limax laevis*, the initial sexual phase, preceding the hermaphroditic condition, may be either male or female, depending upon the environmental conditions under which the young animal develops (Rosenwald, 1926).

A thorough investigation of each phase in the life cycle has shown that at least some of the hermaphroditic gastropods are strictly protandric in that the sperm produced during any breeding season, including the first, are ripened and discharged before any of the ova are liberated. In *Valvata*, for example, a functional male phase always precedes the female phase and at the next breeding season the sequence is repeated (Furrow, 1934).

The sequence of functional phases may be indicated thus :

Male .. Female .. Recuperation ... Male .. Female, etc.

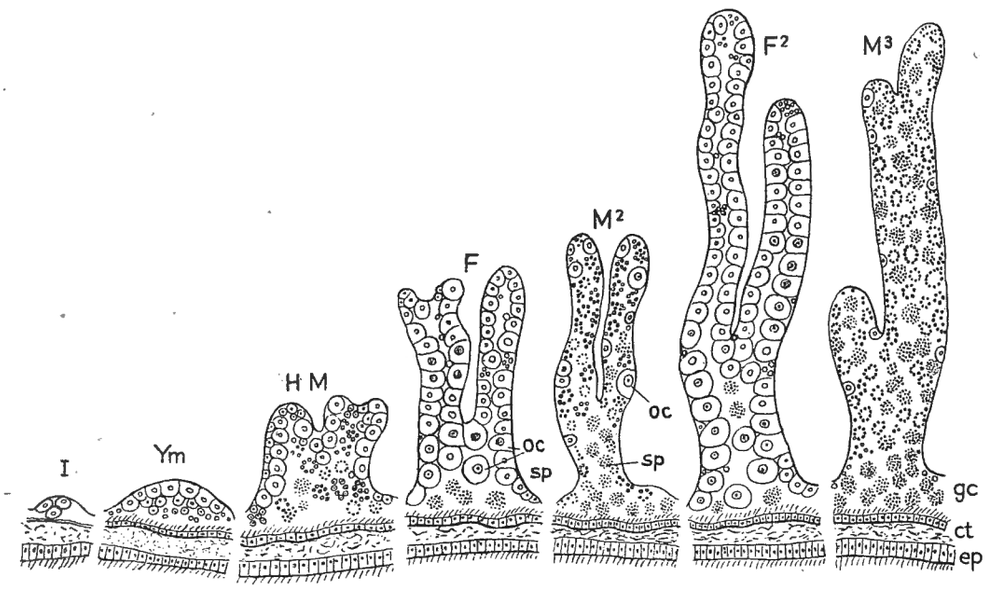


FIG. 2. — Diagram showing the sequence of sexual phases in *Ostrea lurida*. *I*, primary indifferent gonad; *Ym*, bisexual gonad with ovocytes on wall of follicle and spermatogenic cells in lumen; *HM*, first (hermaphroditic) male phase; *F*, extension of follicles and growth of ovocytes in female phase; some sperm-balls remain; M^2, F^2, M^3, second male phase, second female phase and third male phase respectively; *ct*, connective tissue and *ep*, epithelium of body wall; *gc*, genital canal; *oc*, ovocytes; *sp*. sperm balls.

In the larviparous oysters there is a similar but less regular alternating rhythm of male and female phases, the initial phase being male. The histological basis of these changes of sex depends upon the essential bisexuality of the primary gonad which consists of a cortical layer of ovogonia with spermatogenic cells filling the lumens (fig. 1). Rapid proliferation of the spermatogenic cells soon brings the gonad into the functional male phase. Following the discharge of most of the sperm balls the ovocytes reach maturity. The individual now functions as a female, the eggs being fertilized and the larvae reared within her mantle cavity. Meanwhile residual spermatogonia remaining from the initial male phase begin proliferation for the second male phase which may follow directly after the larvae are discharged (fig. 2).

In *Ostrea lurida* three sexual phases may thus take place in one year on the coast of Southern California if the individual is hatched in early Spring. But individuals from broods hatched later in the year or living in colder waters may complete only two, or even only one of those sexual phases during the first year (Coe, 1934). In *O. edulis* the conditions are similar (Orton, 1926-1927).

But it is doubtful whether all individuals in these species experience this sexual rhythm. A small proportion of the young individuals appear to retain the initial male phase for at least a year or more and possibly for their entire lives. These so-called true males have fewer and smaller ovocytes in the gonads. Still other individuals, known as secondary males, show an intermediate condition between the hermaphroditic males and the true males. In these the initial male phase is of longer duration than in the former and the young gonad has correspondingly fewer ovocytes. The relative proportion of these types of individuals appears to be correlated to some extent with the environmental and metabolic conditions under which they mature, but there is some evidence that differences in hereditary factors may give some individuals a more feminine or a more masculine tendency than others. Similar metabolic and hereditary factors presumably underlie the later sequence of sex changes.

In the larviparous oysters the sequence of sexual phases may be represented as follows, the first recuperation period depending upon the time of year when the larva was hatched :

(*a*) Male . . Female . . Male . . Recuperation . . . Female . . Male . . Recuperation . . . Female . . Male, etc.

(*b*) Male . . Female . . Recuperation . . . Male . . Female . . Male . . Recuperation . . . Female . . Male, etc.

(*c*) Male (true male) . . Recuperation . . . Male . . Recuperation . . . Male (or female?).

In the more northern portion of its range the phases of *O. edulis* appear to be :

(*d*) Male . . Recuperation . . . Female . . Recuperation . . . Male . . Recuperation . . . Female, etc.

In the oviparous oysters, as *Ostrea virginica, O. gigas, O. cucullata* and *O. commercialis* the primary gonad is usually more or less distinctly bixexual (fig. 3) and the sequence of sexual phases also appears to be strongly influenced by the metabolic conditions preceding gametogenesis, with a strong tendency toward protandry (Coe, 1934). In such localities and under such environmental conditions as are favorable to the rapid growth and early sexual maturity of the young oysters the initial male phase may be omitted or aborted in some individuals, the first functional sexual phase being female. The proportion of individuals which thus function as females at the end of their first year is evidently correlated with the environmental conditions. The more favorable these condi-

tions are, as indicated by the rapidity of growth, the greater the proportion of females. Here again the sex differentiating mechanism is so labile as to be largely dependent upon the environmental or metabolic conditions.

The sexual phases assumed after the first breeding season appear likewise to be governed by metabolic conditions, the change of sex taking place during the recuperative period between two breeding seasons (Amemiya, 1929; Needler, 1932; Roughley, 1933; Coe, 1934). In the adult population the ratio of the two

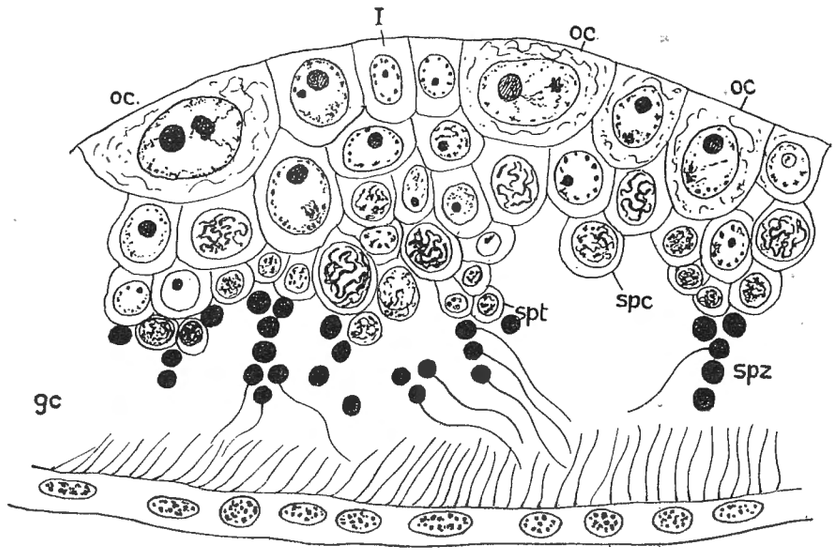


FIG. 3. — Portion of primary bisexual gonad of *Ostrea virginica*, showing the cortical layer of indifferent gonia (*I*) and ovocytes (*oc*), with spermatogenic cells filling the lumens; *gc*, genital canal; *spc*, spermatocytes; *spz*, spermatozoa.

sexes is about equal. The sexual phases of the oviparous oysters may be schematized as follows :

(*a*) Male .. Recuperation ... Male or female ... Recuperation .. Male or female, etc.

(*b*) Female (following abortive or omitted male phase) .. Recuperation ... Male or female .. Recuperation ... Male or female, etc.

The quohog (*Venus mercenaria*) is shown by Loosanoff to resemble the oviparous oysters in having a functional male phase when very young age and consequently while very small. Presumably there are facultative changes of sex thereafter, for an approximately equal number of each sex is found in the adult population. In this form likewise the initial, male phase may sometimes be abortive, the first functional phase being female.

Teredo navalis has a somewhat similar sequence of sexual phases but its usually shorter life limits the number of sexual changes (Coe, 1933, 1934*a*). In

the variety of this species found on the coast of southern New England, the following variations in the sexual phases have been observed :

(*a*) Male .. Female .. Recuperation ... Female.

(*b*) Male .. Female .. Recuperation ... Male .. Female.

(*c*) Male (true male) .. Recuperation ... Male .. Female (?).

(*d*) Female (following abortive male phase) .. Recuperation ... Female (or male).

These differences are due in part to the season of the year when the individual is hatched and presumably in part to differing hereditary factors as well as to environmental influences. About 90 per cent of the older and larger individuals in the population will generally be found in the female phase in autumn.

One or more changes of sex is evidently common among the Prosobranch gastropods, as Orton (1928) has shown for *Patella vulgata*.

The three species of another prosobranch *Crepidula* (*C. convexa, C. plana, C. fornicata*) found on the coast of southern New England normally function as males in their first breeding season, when the body of the individual has reached only a small size. Nearly all individuals thereafter function as females for the rest of their lives unless they are in close association with other adult individuals, preferably females. In the latter case the male phase may be retained for several yeas. The change in sex is thereby postponed until the body has attained practically its full size (Orton, 1922; Coe, 1935, 1936).

Many experiments have been devised in the effort to determine the precise nature of this apparent influence of one individual on the sexual condition of its associates (Gould, 1917, 1919), but the problem is not yet completely solved. Merely separating the sedentary individuals of *C. fornicata* which have retained the male phase for a year or more and compelling them to move about actively causes most of them to change promptly to the female phase. In one experiment about 89 per cent of the functional males thus treated began the sexual transformation within two months after the beginning of the experiment as compared with only about 15 per cent which showed the same change when left in their normal associations (Coe, 1935). The more frequently the males are stimulated to muscular activity or to the repair of their broken shells, the more rapid is their sexual transformation. Males left in pairs so that one member of the pair has forced activities while carrying on its back the other which retains its sedentary position show marked differences in the rate of sexual change. Other alterations of the environment are likewise effective. Even removing an underlying individual from its shell causes the superimposed male, although otherwise undisturbed, to show a similar response. (Coe, 1936).

Such a change of sex is not entirely similar to the sex changes or « sex reversals » which occur in the oysters or in *Teredo*, for the change is always from male to female. The changed environment merely brings into action certain hereditary factors at an earlier age than would have occurred under normal con-

ditions. The animal is prematurely aged in the sense that its definitive, female, sexual phase, normally characteristic of an older age group, appears when the body is less than half as large than it might otherwise have been at the beginning of the female phase.

In such forms as *Crepidula,* which are regularly protandric and experience but a single change of sex, the scheme of sexuality may be indicated as follows :

(*a*) Male .. Recuperation ... (if suitably associated) Male .. Recuperation ... Female .. Recuperation ... Female.

(*b*) Male .. Recuperation ... (under isolated conditions) Female .. Recuperation ... Female.

(*c*) Occasionally the initial male phase is aborted, in which case only the female phase is realized during the entire lifetime.

In some other species of mollusks there is more or less substantial evidence that at least one change of sex occurs in a considerable proportion of the population. In some forms the sex differentiating mechanism is strictly hereditary and independent of the environment to the same extent as are the other genetic factors. In others the sexual factors are so labile that even comparative slight alterations in the environment, with the associated changes in metabolism, may cause a wide departure in the sex ratios of any age groups. Still others show an intermediate condition in their response to environmental influences. But in nearly all groups there is found at least a small proportion of individuals that fail to respond to the stimuli that change the sex of the others. The former evidently have a somewhat different genetic make-up, as shown by their gonads as well as by their behavior. These genetic differences may give the young animals a more feminine or a more masculine tendency and hence a difference in their response to identical environmental influences.

The sex ratios in a representative collection of any of these forms will consequently depend upon (*a*) the locality at which it is made, (*b*) the season, (*c*) the age of the individuals selected, (*d*) the size, and (*e* for Crepidula) the associations. The sex ratios of the protandric species will thus have but little significance, since the sexual phase represented by any individual may be only the expression of a temporary condition in a life cycle in which both sexes become functional.

The question remains as to whether the excess of females which Pelseneer (1926) has reported for other species of mollusks may likewise be due to inherent capacities for sex changes. Many of his observations are in harmony with such a possibility.

On the other hand, the protandric and hermaphroditic species may prove to be only exceptional cases in mollusks, as the excellent summary by Pelseneer shows them to be in other groups of animals.

Osborn Zoölogical Laboratory, Yale University.

LITERATURE CITED

AMEMIYA, I., 1929, On the sex change in the Japanese common oyster (*Ostrea gigas*). (*Proc. Imp. Acad. Tokyo*, 5 : 284-286.)

BURKENROAD, M. D., 1931, Sex in the Louisiana oyster (*Ostrea virginica*). (*Science*, 74 : 71-72.)

COE, W. R., 1933, Sexual phases in *Teredo*. (*Biol. Bull.*, 65 : 283-303.)

— 1934, Alternation of sexuality in oysters. (*Amer. Nat.*, 68 : 236-251.)

— 1934*a*, Sexual rhythm in the pelecypod mollusk *Teredo*. (*Science*, 80 : 192.)

— 1935, Sexual phases in prosobranch mollusks of the genus *Crepidula*. (*Science*, 81 : 570-572.)

— 1936, Sexual phases in *Crepidula*. (*Jour. Exp. Zoöl.*, 72 : 455-477.)

FURROW, CLARENCE, L., 1935, Development of the hermaphrodite gental organs of *Valvata tricarinata*. (*Zeits. Zellforsch.*, 22 : 282-304.)

GOULD, HARVEY, N., 1917, Studies on sex in the hermaphrodite mollusc *Crepidula plana*. II. Influence of environment on sex. (*Jour. Exp. Zoöl.*, 23 : 225-250.)

— 1919, III. Transference of the male producing stimulus through sea-water. (*Jour. Exp. Zoöl.*, 29 : 113-120.)

LOOSANOFF, V. L., 1936, Sexual phases in the quohog (*Venus mercenaria*). (*Science*, 83.)

NEEDLER, ALFREDA, B., 1932, American Atlantic oysters change their sex. (*Prog. Rept. Atlantic Biol. Sta. and Fish. Exp. Sta.*, 5 : 3, 4.)

ORTON, J. H., 1922, The phenomena and conditions of sex change in the oyster (*O. edulis*) and *Crepidula*. (*Nature*, 110 : 212-214.)

— 1926-1927, Observations and experiments on sex change in the European oyster (*O. edulis*). (*Jour. Mar. Biol. Ass.*, 14 : 967-1045.)

— 1928, Observations on *Patella vulgata*. Part 1, Sex phenomena, breedling and shell growth. (*Jour. Mar. Biol. Ass.*, 15 : 851-862.)

PELSENEER, P., 1926, La proportion relative des sexes chez les animaux et particulièrement chez les Mollusques. (*Mém. Acad. roy. Belg., Sci.*, 8 : 1-256.)

ROSENWALD, K., 1926, Beeinflussung des Geschlechts von *Limax laevis*. (*Zeits. für ind. Abst. und Vererb.*, 43 : 238-251.)

ROUGHLEY, T. C., 1933, The life history of the Australian oyster (*Ostrea commercialis*). (*Proc. Linnean Soc., N. S. Wales*, 58 : 279-333.)

THE EVOLUTION OF THE SWIMMING HABIT IN THE LAMELLIBRANCHIA

BY

C. M. YONGE (Bristol).

1. — INTRODUCTION

The ability to swim is possessed by a wide variety of Mollusca. In the Dibranchiate Cephalopoda, where it is universal, the shell is reduced and internal and the necessary force is supplied by the muscles in the mantle the contraction of which drives out water through the siphon. The direction in which this is pointed controls the direction in which the animal moves. The pelagic squids are most highly adapted for rapid movement, the body being stream-lined with lateral, stabilizing fins. Amongst the Gastropoda, swimming is associated with the reduction or modification of the shell, as in *Carinaria* and the Thecasomatous Pteropoda, or its complete absence, as in *Pterotrachea* and the Gymnosomatous Pteropoda. The motive power is supplied by the foot which is modified to form lateral « wings » in the Pteropoda or a fin in the Heteropoda.

In the Lamellibranchia, on the other hand, the ability to swim has been acquired by only a few species all of which, with the exception of *Solenomya* which may, as Drew (1906) has shown, swim for short distances, are included in the Pectinacea and there confined to the Pectinidae, Amussiidae and Limidae. In these the shell is not reduced, although conditions in the Galeommatidae reveal that this can occur in the Lamellibranchia though only in association with a commensal or parasitic life. Swimming in the Lamellibranchia is carried out by movements of the shell valves and has been made possible by comparatively minor modifications of the mantle, shell and adductor muscle.

It is the aim of this paper to indicate the nature of these modifications and their probable mode of origin. This has involved a study of the literature dealing with conditions in monomyarian genera of the Filibranchia and also of the Sub-Order Ostraeacea and of the Family Aetheriidae of the Eulamellibran-

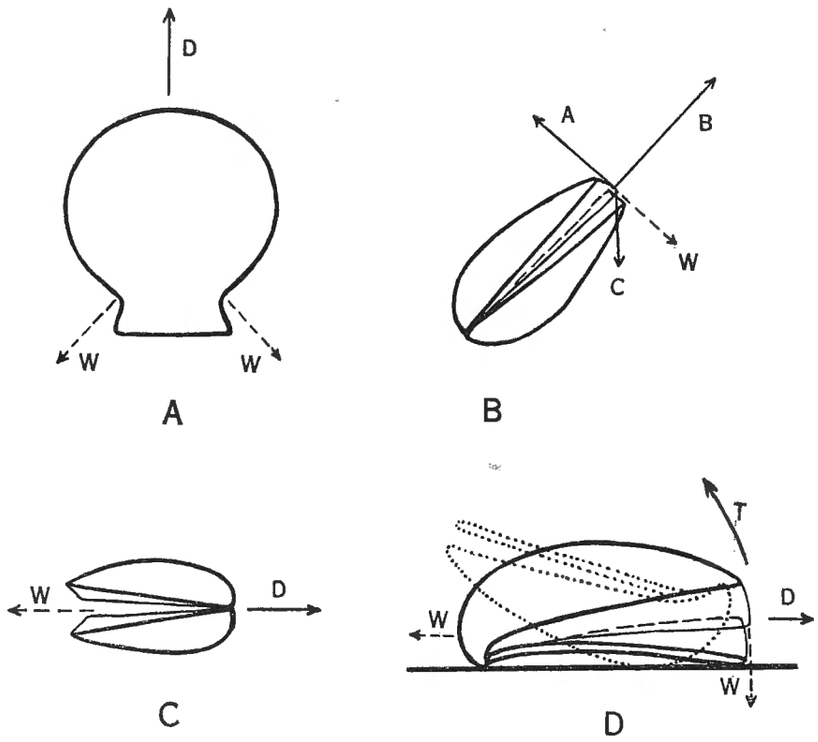
chia. As far as possible actual specimens have also been studied. Material has been obtained from a variety of sources. Specimens of *Pinctada* and *Spondylus* were obtained from the Great Barrier Reef of Australia through the kind offices of Mr. F. W. Moorhouse, a variety of other material was obtained on loan from the British Museum (Natural History) and I have to thank Mr. G. C. Robson for his assistance in this, while other material was purchased from the Plymouth Laboratory. My friend Prof. T. C. Nelson has assisted me out of the wealth of his knowledge and above all by sending me a copy of part of his forthcoming paper (Nelson, 1936). Finally I have to thank Mr. H. F. Steedman, Laboratory Steward in the Department of Zoology of the University of Bristol, for great help in the preparation of sections.

2. — MODE OF SWIMMING

Judging from the shape and delicacy of the shell, *Amussium* is probably the best swimmer amongst the Lamellibranchia. But it is an inhabitant of tropical or deep seas and little is known of its habits. *Pecten* (including *Chlamys*) contains species more specialized for swimming than does *Lima*. The larger species, such as *Pecten maximus* and *P. tenuicostatus*, do not swim so frequently or so efficiently as the smaller species. In *P. maximus* and *P. jacobaeus* the right valve, on which the animal lies, is convex and the left flat. In the giant scallop of America, *P. tenuicostatus*, both valves are convex but the right valve is flatter than the left. In the most active swimmers *P.* (*Chlamys*) *opercularis* of European waters and the American *P. irradians*, both of which live in shoals on sandy bottoms at moderate depths and make extensive migrations from time to time, both shell valves are moderately convex. This is also the case in *Amussium* where the convexity is reduced to the minimum. In *Lima* the convexity is greater than in the Pectinidae but the right and left shell valves are almost identical In the Pectinidae and in *Amussium* the shells are almost circular and are equilateral in the actively swimming species but less so in the fixed species of *Pecten* in which the anterior auricles are enlarged in association with the presence of the byssal gape and the posterior auricles tend to be reduced. In *Lima* the shell is roughly oval in outline and is not equilateral.

The swimming of *Pecten* has been described in most complete detail by Buddenbrock (1911) who has analysed the forces involved. Two swimming movements and one turning movement can be executed. In normal swimming the animal moves with the ventral region foremost, repeatedly flapping its valves and appearing, as Dakin (1909) expresses it, « to take a series of bites out of the water ». At the same time that it moves forward it moves upwards. The water taken in when the shell valves open is prevented from escaping ventrally owing to the greatly enlarged inner folds of the mantle edge or velum. Instead the greater part of it passes out at an oblique angle dorsally at the base of the auricles

on each side as shown in Text-figure 1, A. This causes the forward movement. Owing to the fact that the velum on the left (upper) valve passes down over that on the right valve a certain amount of water is forced downward from the ventral side (see Text-fig. 1, B) which causes an upward movement of the animal which thus progresses obliquely upwards in a series of jerks, falling back a little between each. When suddenly stimulated the animal moves in the opposite direction, executing the « escape » movement. In this case the velum is draw back and so does not obstruct the forward passage of water when the shell valves close and,

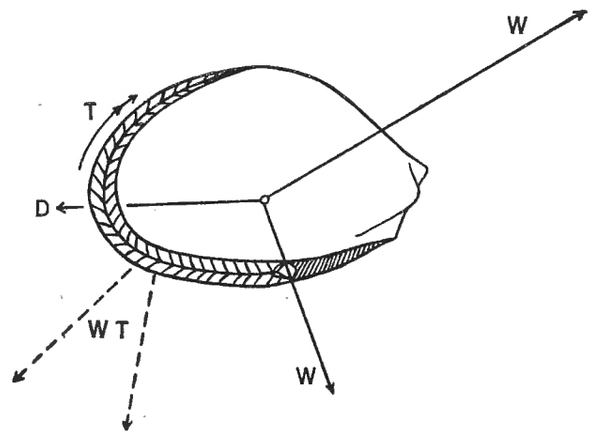


TEXT-FIG. 1. — Movements of *Pecten* (from BUDDENBROCK, 1911).
A, swimming movement, from above; D, direction in which animal moves, W, direction in which water is expelled. **B**, swimming movement, side view; A, B, C, three components of swimming movement, A, being upward movement due to expulsion of water downwards on ventral side, B, forward movement due to backward expulsion of water on dorsal side, C, downward movement due to gravity and resistance of water. **C**, escape movement, side view; lettering as above. **D**, turning movement of *P. jacobaeus;* T, direction of turning movement, other lettering as above.

as a result, the animal makes a sudden darting movement with the hinge foremost, as shown in Text-figure 1, C. All swimming species of *Pecten* lie on the right valve and when turned over on to the left valve they invariably right themselves by a characteristic turning movement. This is most clearly seen in species such as *P. maximus* or *P. jacobaeus* where the valves are different.

Turning is brought about by forcing water downward, the extended velum on the right (temporarily upper) side being arranged over that on the left side, and also dorsally as in the normal swimming movement, so that the animal moves upward and slightly forward, turning over as a result of this. The hings acts to some extent as a fulcrum in this turning movement which is illustrated diagrammatically in Text-figure 1, D. Rotating and « scuttling » movements have also been observed (see Gutsell [1931] for references to these and other observations on the movements of American species of *Pecten*).

In *Lima hians*, which has been studied by Studnitz (1931), swimming movements are neither so frequent nor so complex as in *Pecten*. This animal has a well-developed foot and is capable of crawling with the aid of this. In the



TEXT-FIG. 2. — Movements of *Lima hians* (from STUDNITZ, 1931).
D, direction of movement when swimming; T, turning movement from horizontal to vertical position preliminary to swimming; W, direction in which water expelled when swimming; WT, direction in which water expelled in the turning movement.

swimming process the animal is arranged as it is in crawling, namely with the shell valves vertical, instead of horizontal as in *Pecten*, and with the anterior side uppermost, as shown in Text-figure 2. Only one swimming movement is executed, with the ventral side foremost, and this corresponds in every way with the normal swimming movement of *Pecten* except that the upward movement (impossible owing to the orientation of the valves) is absent. As a result the animal sinks to the bottom again at the end of each movement, while these are less frequent than those of *Pecten*. The animal may also turn from a horizontal position to the vertical position assumed when swimming by forcing out water near the ventral end of the anterior margin of the shell as shown in Text-figure 2 (WT).

3. — FACTORS INVOLVED IN SWIMMING

Four sets of organs are involved in swimming. First there is the shell which tends to become more equilateral and flatter (hence better stream-lined) with increased capacity for swimming, i. e. in the series *Lima-Pecten-Amussium*. It also tends to become thinner, though not with the same regularity. Thus the shell of *Amussium* is thinner than that of *P. opercularis* which in turn is thinner than that of *P. maximus* but the shell of *Lima hians* is thinner than that of either of these species of *Pecten* although the animal is not so efficient a swimmer. Second, all swimmers are monomyarian and the solitary adductor (posterior) is divided into two regions, a larger portion composed of striated fibres and a smaller one composed of smooth fibres. In functional association with this, although actually concerned with the shell, are the absence of hinge teeth and the presence of a powerful internal cartilaginous ligament Third, the inner lobe of the mantle edges has been greatly developed, especially on the ventral side, to form the velum (1) which controls the direction in which water is expelled when swimming. Fourth, there is a notable development of sense organs which may assist swimming by orientating the movements. These consist of eyes and tentacles on the pallial margins and statocysts.

The evolution of the swimming habit has also been accompagnied by the reduction in the foot which, though still an organ of locomotion in *Lima hians*, has lost this power in *Pecten* and *Amussium*.

It is now necessary to consider the probable reasons for these modifications.

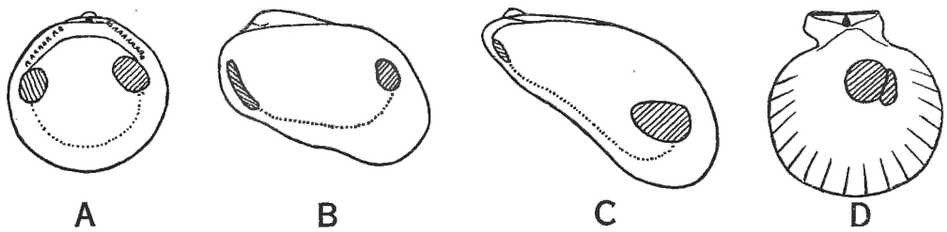
4. — CHANGE IN SHAPE OF THE SHELL

The change in the shape of the shell was undoubtedly due originally to the assumption of a fixed habit, in the first place by means of a byssus, the acquisition of the power of swimming being, it is here maintained, secondary. This change in the shell involves, as Pelseneer (1906) has shown, a shortening of the antero-posterior axis and a proportional increase in the dorso-ventral axis. The process is well shown by a comparison between the shells of different filibranchs, ranging from the Arcacea by way of the Mytilacea to the Pectinacea, and exemplified by *Glycimeris* (sand burrower, never attached), then *Modiolaria* and *Modiola* (both attached by a byssus) and finally *Pecten* (of which some species, such as *P. (Chlamys) varius* and *P. (Chlamys) pusio*, are attached by a byssus and others swim). It is clear from the outline drawings of these shells shown in Text-figure 3 that the tissues must be swinging round anteriorly because there is a

(1) Prof. T. C. Nelson informs me that he proposes to introduce the term « pallial curtains » in place of velum (Nelson, 1936). I am entirely in favour of this.

progressive movement toward the umbo and an accompanying reduction in the size of the anterior adductor muscle which ultimately, in *Pecten*, disappears. In the words of Drew (1906) « a large part of the body of *Pecten* is to be considered morphologically posterior ».

This process is revealed more clearly in development, for instance in that of *Ostrea* which has been most thoroughly studied. Stafford (1913) states that at the time of fixation the two adductors of *O. virginica* are of nearly equal size, the anterior being, if anything, slightly larger. But as the organs of the adult are formed the anterior adductor becomes smaller and moves upwards and backwards owing to the general rotation of the tissues until, when the spat is about 0.5 mm. long, it disappears altogether. The process is indicated in Text-figure 4. At the same time the posterior adductor becomes larger and more central in position. This change in position is the result primarily of the turning movement of the tissues but may have been accentuated, as Pelseneer (1906) has



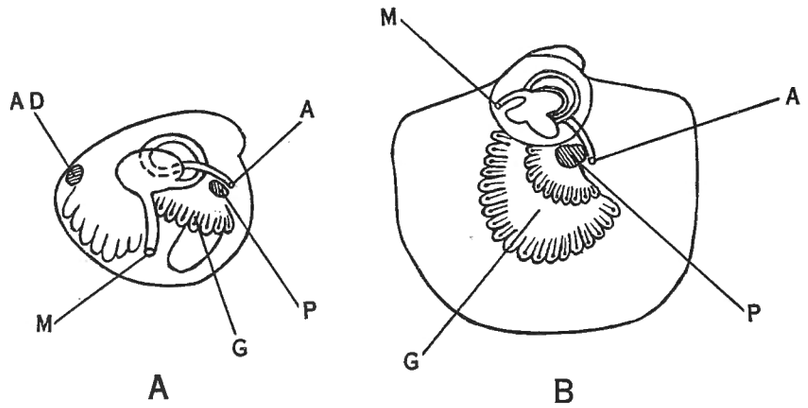
TEXT-FIG. 3. — Right valves of **A**, *Glycimeris*, **B**, *Modiolaria*, **C**, *Modiola*, **D**, *Pecten*, showing stages in the change in shape of the shell and consequent reduction and final loss of the anterior adductor resulting in the monomyarian condition. (Modified from PELSENEER 1906.)

observed, for the attainment of greater mechanical efficiency which is certainly the reason for its increase in size. The course of development in the Pectinacea is very similar, as shown by Gutsell (1931) for *P. irradians*.

Douvillé (1912) has put forward a very interesting suggestion as to the cause of these changes. This can most suitably be presented in his own words. « Dans les eaux agitées, ces filaments s'allongent et la coquille est ballottée par les courants; leur action est plus forte sur la partie postérieure plus développée comme nous venons de le voir, et elle est dirigée à peu près suivant la ligne médiane du profil latéral de la coquille. Le byssus tend alors à se placer sur le prolongement de cette ligne et du côté opposé à la poussée, et par suite à se rapprocher du côté antérieur. Dans ce mouvement il entraîne le pied auquel il adhère et celui-ci presse sur le muscle antérieur qui fait obstacle à ce mouvement; cette pression du pied gêne le développement du muscle qui s'atrophie de plus en plus; de là l'inégalité des deux muscles (le postérieur étant toujours le plus développé) qui caractérise les Anisomyaires de Neumayr. L'atrophie du muscle antérieur peut même aboutir à sa disparition complète, comme on le voit dans les Monomyaires.

Le pied occupant toujours la partie moyenne du corps de l'animal, son déplacement du côté antérieur entraîne non seulement l'atrophie du muscle correspondant, mais encore celle de toute la partie antérieure de l'animal; de là, la grande inégalité des deux côtés de la coquille dans les Avicules et dans les *Pecten*; chez ces derniers, le côté antérieur n'est plus représenté que par l'aile comprise entre la charnière et l'échancrure byssale. »

Whatever be the cause, the end result of this turning movement is that the foot (except in *Plicatula, Ostrea* and *Mulleria* where this later atrophies) comes to lie just anterior to the umbo instead of being mid-ventral. Moreover the mantle lobes remain either entirely free from one another, as in the Anomiacea and most Pectinacea, or else attached at one point only, separating the inhalent and exhalent cavities, as in the Ostraeacea. As a result the animals attach them-



TEXT-FIG. 4. — Stages in the postlarval development of *Ostrea virginica* showing changes in the shape of the shell and body and loss of the anterior adductor. (Modified from STAFFORD, 1913.) **A**, late free-swimming larva; **B**, settled spat of 1 mm length. A, anus; AD, anterior adductor; G, gills; M. mouth; P. posterior adductor.

selves permanently near the umbo with a byssus (cementation in *Spondylus, Plicatula, Ostrea* and the Aetheriidae is secondary) and so are able to draw in water with contained food particles over a wide surface. The velum controls the areas through which water enters and leaves the mantle cavity. The mantle edges may be widely separated as they are usually in *Ostrea virginica* (Nelson, 1921) or a more limited inhalent aperture be formed by their apposition, as also shown by Hopkins (1933) for *O. gigas*, except in the mid-ventral area as in *O. edulis* (Text-fig. 5, C), but in all species the mantle edges are continually altering their position (Hopkins, 1933; Nelson, 1936) thereby controlling the amount of water which at any time enters. In *Pecten tenuicostatus* the inhalent aperture may vary in position (Drew, 1906), but Orton (1912) states that in *P. maximus* the separation of the inner mantle folds permits of an ingoing current in the mid-ventral region and another near the base of the anterior

auricles of the shell. In *Ostrea* the mantle edges are withdrawn in the exhalent chamber to allow the passage of the exhalent current, in *P. maximus* this passes out near the base of the posterior auricles of the shell.

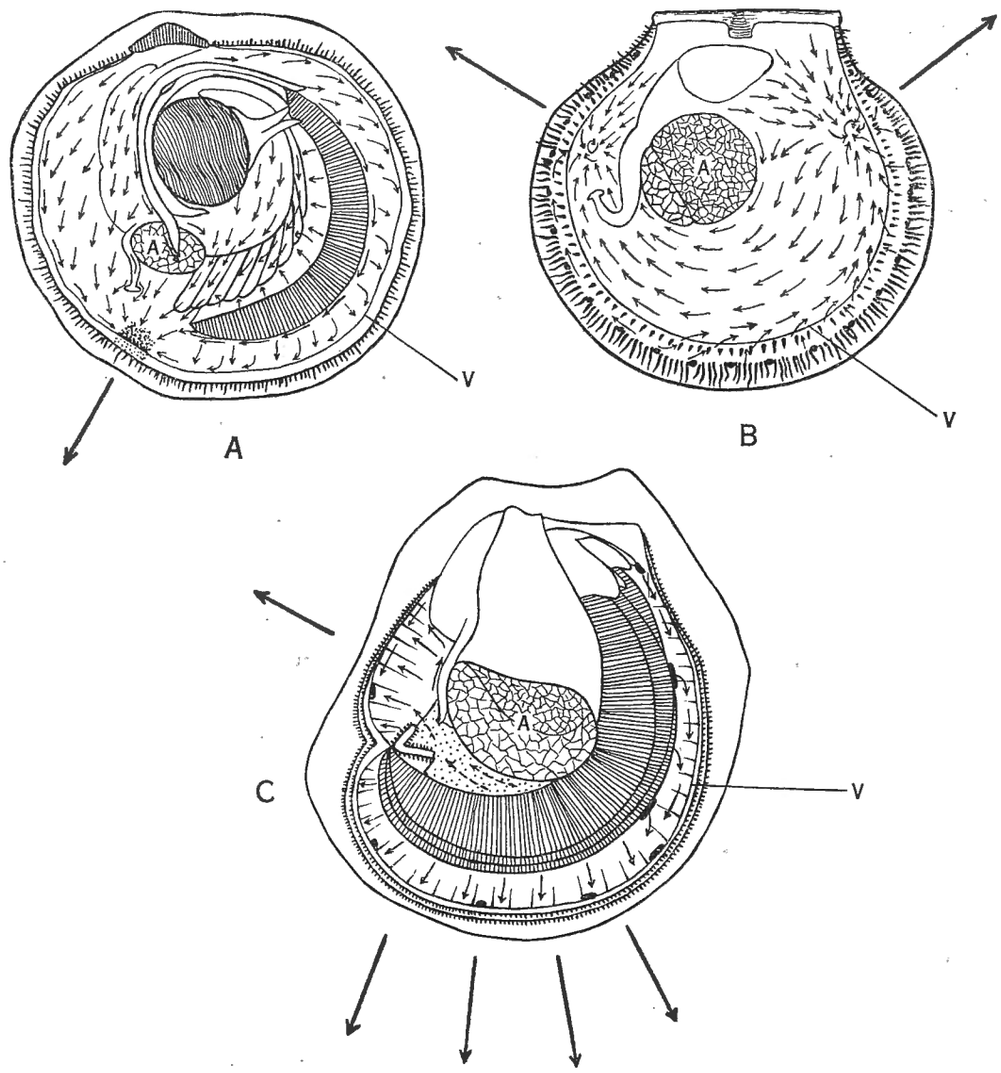
The absence of siphons and the wide area over which food material is drawn into the inhalent cavity exposes lamellibranchs of this type to great danger from the amount of sediment which will accumulate within the mantle cavity should the water be turbid, and which would quickly clog the feeding and respiratory mechanisms were it not promptly removed. In siphonate lamellibranchs where this danger is not so great because they can control and to some measure select the water which enters the mantle cavity, waste material accumulates at the base of the inhalent siphon and is expelled through this from time to time by contractions of the adductor muscles (see Kellogg [1915] and Yonge [1928*a*] for a general review of this subject). In the monomyarian lamellibranchs under consideration special mechanisms have been evolved for overcoming this danger. In the first place the ciliation on the gills, associated with the muscular activity of these, is such that large masses of material are passed directly to the mantle surface and not to the palps. Such mechanisms, varying in details but with the same effect, have been described in Anomiacea (*Monia machrochisma*, Kellogg, 1915) Pectinacea (*Pecten irradians* and *P. tenuicostatus*, Kellogg, 1915) and Ostraeacea (*Ostrea edulis*, Yonge, 1926; *O. edulis*, *O.* (*Gryphea*) *angulata*, *O. virginica*, Nelson, 1936). The waste matter which accumulates on the mantle surface, directly from the inhalent current or after rejection by the gills or palps, is carried away by ciliated tracts on this. In *Monia* (Text-fig. 5, A) Kellogg has shown that waste material accumulates in one large mass in the mid-ventral region and is « thrown out by a sudden contraction of the adductor muscle which closes the valves ». In *P. irradians* (Text-fig. 5, B) and *P. tenuicostatus* it is carried for later expulsion to the base of the auricles on both sides, i. e. to both inhalent and exhalent regions. In *O. edulis* (Yonge, 1926) it is carried to the inner side of the ventral mantle edges (Text-fig. 5, C) where it accumulates and is expelled by frequent contractions of the adductor; in *O. virginica*, where the shell is more elongated, material is carried to the anterior side for expulsion (Kellogg, 1915, Nelson, 1921). It is of great significance that, as indicated by the large arrows in Text-figure 5, only in *Pecten* is material expelled from the *dorsal* regions of the shell, i. e. where expulsion will produce water currents which induce ventrally directed movements in the free animal. Free specimens of *Ostrea* occasionally execute dorsally directed « escape » movements [1] but only in *Pecten* (and other swimmers) is movement in the opposite direction possible — owing to the different regions where waste material collects and is expelled.

The sudden closure of the valves during this cleansing operation forces

---

[1] The swimming movements of *Solenomya* are of the same character.

water against the gills. Ruptures are avoided because, as Ridewood (1903) noted, the upper edges of the ascending lamellae in the filibranchs are almost invariably free. In the Ostraeacea, out of fives species of *Pinna* examined by Ridewood the



TEXT-FIG. 5. — Distribution of ciliary currents concerned with the ejection of excess material from the mantle cavity of **A**, *Monia machrochisma* (KELLOGG, 1915); **B**, *Pecten tenuicostatus* (KELLOGG, 1915); **C**, *Ostrea edulis* (YONGE, 1926). A, adductor; V, velum. Small arrows indicate direction of ciliary currents in the mantle cavity, large arrows the direction in which material accumulated by these currents is expelled by the contraction of the adductor muscles.

lamellae are free in all but *P. nobilis*. In *Ostrea* alone are they always fused. Here the larger size of the exhalent cavity added to the stouter character of the Eulamellibranch gill may account for the fusion.

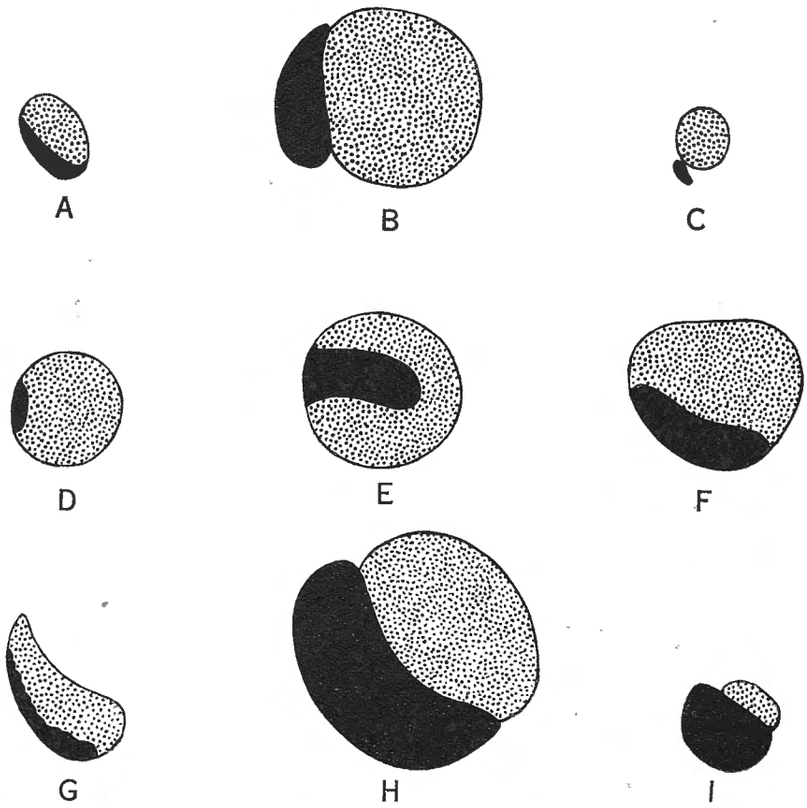
5. — MODIFICATION OF THE ADDUCTOR MUSCLE

The reasons for the disappearance of the anterior adductor muscle have already been considered. There remains for discussion the exceptionally well-marked division of the remaining (posterior) adductor into two regions composed in *Pecten*, where they have been most thoroughly studied, one of smooth and the other of striated fibres. The functions of these have long been known, full references to previous literature being given by Bayliss, Boyland and Ritchie (1930) who have made the most recent and detailed study of the physiology of the adductor muscle in *Pecten*. The smooth or « catch » muscle is responsible for the slow but often long-continued closure of the shell, the striated or « quick » muscle for the rapid movements used in swimming but primarily, as will be shown, for the ejection of waste matter from the mantle cavity.

Probably because species of *Pecten* have almost exclusively been used for the investigation of these muscles, it has too often been assumed that this division of the adductor is largely confined to swimming species and is a modification concerned exclusively with the swimming habit. Thus Dakin (1928*a*) appears to regard the division of the adductor in *Spondylus* as additional evidence that this genus is descended from swimming ancestors (as it may have done, but the presence of a quick muscle is no evidence of this). Actually this division of the adductors is widespread, as shown by Marceau (1909). It is especially well-marked in the great majority of monomyrians, including not only all Pectinacea but also all Anomiacea, all Ostraeacea including the Pinnidae where a small anterior adductor is present. It is also of frequent occurrence in dimyarians, affecting both adductors as in *Anodonta* which has been investigated in great detail by Brück (1914).

The division of the adductors in the dimyarians has been most thoroughly investigated by Marceau (1909). Pelseneer (1911) has made an important generalization on this matter. He states that « La portion striée (à contractions rapides) des adducteurs est de plus en plus développée dans les formes largement ouvertes, et, en général, de plus en plus réduite dans les formes « enfermées »». The significance of this lies in the fact that the more widely open the mantle the greater is the need for frequent closures of the shell for the removal of the large amounts of waste matter which enter. This accounts for the great development of the quick muscle in the monomyarians which have evolved as a result of the processes outlined above and in which the mantle is widely open. In the Tridacnidae, as demonstrated on morphological grounds by Lacaze-Duthiers (1902) and on functional grounds by Yonge (1936), the monomyarian condition has been attained in a different way, namely by a twisting of the mantle and shell round the visceral mass. As a result the mantle remains closed to a large extent. Owing to this, and also to the fact that these animals invariably establish themselves on or in rocks near the surface of coral reefs owing to the

light requirements of zooxanthellae contained in the exposed mantle edges (Yonge, 1936), thereby living in water with little contained sediment, there is little need for frequent expulsions of waste matter. This is probably the reason why the quick muscle in the adductor in this family is so poorly developed. According to Woodward (1898) the adductor in *Mulleria Dalyi* is not divided. This monomyarian Eulamellibranch lives in fresh water and it is probable that, as it is cemented to rocks, it lives in clear water.



TEXT-FIG. 6. — Relative sizes of the catch muscle (shown black) and the quick muscle (stippled) in the adductor of various monomyarians. Magnification varies. **A**, *Lima hians* (PELSENEER, 1911); **B**, *Pecten maximus* (DAKIN, 1909); **C**, *Amussium electrum* (PELSENEER, 1911); **D**, *Monia patelliformis* (original); **E**, *Placuna placenta* (HORNELL, 1909); **F**, *Pteria radiata* (original); **G**, *Pinctada (Margaritifera) vulgaris* (HERDMAN, 1904); **H**, *Spondylus gaederopus* (DAKIN, 1928*a*); **I**, *Plicatula australis* (WATSON, 1930).

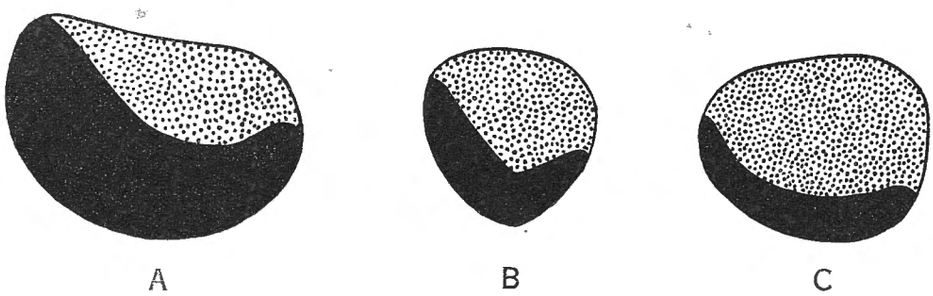
The relative size of the two portions of the adductor varies greatly in different monomyarians as shown in Text-figure 6. The quick muscle is naturally well-developed in all swimmers, progressively so relative to the catch muscle in the series *Lima* (A)-*Pecten* (B)-*Amussium* (C). But examination of a representative series of fixed genera (excluding *Ostrea* considered below) shows

that the quick muscle may be equally well developed in these, although conditions vary, most probably owing to the different habitats of the animals. In the six examples figured, in two only—*Spondylus* (H) and *Plicatula* (I) — is the catch muscle larger than the quick muscle. In *Monia* (D) the quick muscle is as large, in relation to the catch muscle, as in *Amussium*. Jackson (1890) and Marceau have shown that the place of the adductor has in part been taken in *Anomia* by the pedal muscles attached to the calcified byssus; these largely take the place of the catch muscle. But the Anomiidae have a wide vertical range and, owing to their close application to rocks, will be greatly exposed to sediment. It is therefore not unreasonable to correlate the large size of the quick muscle with the need for efficient cleansing. In the allied *Placuna* (E) the quick muscle is also very large. This animal is unattached but lives on muddy bottoms where sediment is very heavy. *Pteria* (F) and *Pinctada* (G) are both of them attached by a byssus but frequently extend to fair depths in muddy areas; they both have well-developed quick muscles. *Spondylus* (H) and *Plicatula* (I) are both cemented to rocks but, certainly in *Spondylus* and possibly in *Plicatula* about the habitat of which no definite statements have been found, nearer to the surface and so in clearer water. Moreover the presence of prominant hinge teeth (the nature of which will be discussed later) in both will render frequent movements of the valves more difficult.

A point of great interest emerges when the adductors of various species of oysters are compared, namely *Ostrea edulis*, *O.* (*Gryphea*) *angulata* and *O. virginica* (Text-fig. 7). The quick muscle is notably larger in *O. angulata* and *O. virginica* than it is in *O. edulis* where it is smaller than the catch muscle, although in the others it is almost double the size of this. These differences are almost certainly correlated with the habitat of these species. Nelson (1936) has shown from a detailed study of the ciliary feeding mechanisms on the gills and palps that *O. angulata* and *O. virginica* are fitted for life in water of much greater turbidity than is *O. edulis*. They will need, therefore, to eject excess material more frequently and this is reflected in the greater development of the quick muscle in these.

Another factor has to be considered in this connection; the greater development of the catch muscle in species, and actually in individuals of a species, which are exposed for long periods on the shore when they need to keep the shell closed. Hopkins (1930) has shown that in *O. virginica* the ratio by weight of quick muscle to catch muscle in the adductors of eighteen animals living near the upper level of growth was 1.26 ± 0.09, whereas in seventeen oysters taken from a level 2 ½ feet lower down where they were submerged for a correspondingly longer period the ratio was 2.51 ± 0.09. But even when allowance is made for this increase in the size of the catch muscle in individuals which live between tide marks, the large *specific* difference between the relative sizes of the two parts of the adductor in *O. edulis* on the one hand and *O. angulata* and *O. virginica* on the other hand, remains as a significant fact.

The supreme importance of the quick muscle in the ejection of waste matter from the mantle cavity — and so in the continued survival of the animals — has been experimentally demonstrated in a very striking manner by Nelson (1921). He made kymograph records of the shell movements of *O. virginica* when the animal was living under natural conditions. He found, as shown in Text-figure 8, that there is a direct correlation between the number of contractions and the degree of sediment in the water. In the course of one hour an oyster made 8 complete or almost complete contractions of the adductor when the turbidity of the water corresponded to a content of about 0.1 grams of dry material per litre (Text-fig. 8, A), but when the turbidity was approximately doubled the same individual made 27 complete and many more smaller contrac-

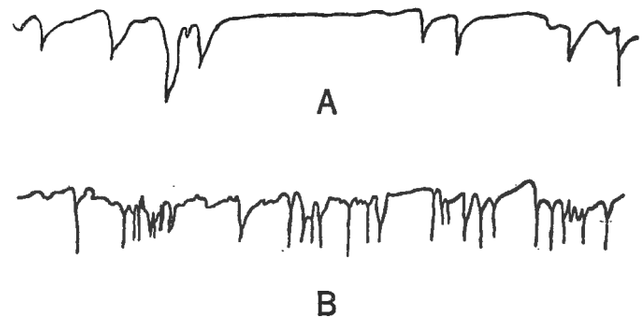


TEXT-FIG. 7. — Relative sizes of the catch muscle (shown black) and the quick muscle (stippled) in the adductor of **A**, *Ostrea edulis;* **B**, *O. (Gryphea) angulata;* **C**, *O. virginica.* (Original.)

tions (Text-fig. 8, B). He has more recently greatly extended these observations and experiments (Nelson, 1936).

The quick muscle of *Pecten, Lima* and *Spondylus* is striated (Marceau) and there are certain records of the nature of the quick muscle in other monomyarians which do not swim. Herdman (1904) speaks of the quick muscle of *Margaritifera* (= *Pinctada*) *vulgaris* as having « an appearance which has been described as striation, but is by no means distinct ». Hornell (1909) states that the fibres of the quick muscle in *Placuna placenta* are finer than those of the catch muscle but he saw no striation. Marceau (1909) found transverse striation in *Anomia.* Dakin (1928*a*) speaks of the quick muscle of *Spondylus gaederopus* as though it had the same microscopic structure as that of *Pecten maximus.* Brück (1914) studied the histological structure of the two parts of the adductors of *Anodonta cellensis* in great detail and showed that the catch muscle is composed of fibres which are larger than those of the quick muscle and contain longitudinal striations, the fibrillae being arranged in concentric rings. The fibres of the quick muscle, on the other hand, he found contain heterogeneous fibrillae in that they possess light-refractile elements. Moreover these fibrillae tend to be accumulated in bundles and to be arranged peripherally in the form of spirals. These run in both directions and the two series cross repeatedly (see also Marceau [1909]).

In the hope of obtaining further evidence on the nature of the striation in the quick muscle of swimmers and other monomyarian species, sections were cut of the adductors of the following : *Monia (Anomia) patelliformis, Pinctada margaritifera, Pecten opercularis, Spondylus* sp., *Lima hians, Ostrea virginica* and *Pinna fragilis*. All sections were stained with Heidenhain's haematoxylin. No essential difference was found in any case between the structure of the catch muscle fibres and that described by Marceau and Brück. With the exceptions of *Monia, Pecten, Spondylus* and *Lima,* the fibres of the quick muscle, so far as can be determined, have the same spiral striations as the quick muscle of *Anodonta*. They certainly do not exhibit transverse striations. In *Monia* the fibres of the quick muscle have a peculiar appearance owing to the presence of



TEXT-FIG. 8. — Kymograph tracings of mevements of shell valves of *Ostrea virginica* in water of varying turbidity. **A**, in water of turbidity approximating to 0.1 grams dry matter per litre ; **B**, in water approximating to 0.2 grams of dry matter per litre (after NELSON, 1921).

very thick, rounded striations which are arranged somewhat obliquely although there is no evidence of a true spiral formation. In *Lima* the fibres are striated transversely, individual striations being thick and single. In *Pecten* transverse striation is better developed than in *Lima,* delicate staining showing that striations are double. In *Spondylus* transverse striation is clear but less well-marked than in *Pecten* or *Lima,* while the individual striations are much thinner than those of *Monia*. These observations confirm those of Marceau.

These facts, as noted by Anthony (1918), are of interest. It is generally accepted that the difference between smooth and striated muscle is one of degree and not of kind. Smooth muscle appears first in the animal kingdom and is replaced by striated muscle when quick and frequent movements are needed. Thus in the Coelenterata striated muscle is confined to the pulsating bell of Scyphozoa. In the Mollusca, where quick movement is infrequent, striated muscle is correspondingly rare. Pelseneer (1906) states that in Gastropoda it occurs in the buccal mass of certain species, in the heart, in the fins of Pteropods

and Heteropods (swimmers) and in the colummellar muscle of the larvae of certain Nudibranchs, while in the Cephalopoda it appears in the siphon (again in association with swimming). In Lamellibranchia, apart from species here considered, transversely striated muscle has been described in the adductors of *Teredo* (Miller, 1924) and in the septum of *Cuspidaria* (Grobben, 1892; Yonge, 1928*a*) both of them muscles which are called upon to make continuous movements throughout life.

It would appear that the development of striations in muscle is preceeded by a reduction in the thickness of the fibres. Brück states that the spirally striated fibres of *Anodonta* arise from fibres with homogeneous fibrillae. As stated by Anthony the initial development of striation apparently results in the spiral condition. Further demands on the quick contractibility of the muscle — corresponding to the difference between the demands made on the quick muscle in *Pinctada* and *Ostrea* on the one hand and in swimmers such as *Lima* and *Pecten* on the other — lead to the appearance of much more pronounced striations ([1]) which become transverse instead of spiral. Moreover this striation is better developed in *Pecten* than in *Lima* corresponding to the greater powers of swimming possessed by the former. The condition in *Monia*, however, reveals that the appearance of transverse striation is not necessarily an exclusive characteristic of swimming species. The great size of the quick muscle in *Monia* has been discussed above and correlated with the great danger from sediment to which species of this genus are exposed. It is for this reason, it may not unreasonably be assumed, that the muscle fibres have developed horizontal striations although of a more primitive character than those of *Lima* which in turn are less well-developed than those of *Pecten*.

In functional association with the greater development of the quick muscle are the reduction or absence of hinge teeth (except in *Spondylus* and *Plicatula*). The presence of the internal ligament characteristic of all of these Filibranchia and of all Ostraeacea provides a mechanically more efficient and quicker opening mechanism than would an external ligament.

The swimming species differ from their fixed relatives in the greater length of the adductor and also in the oblique arrangement of the quick muscle as shown in *Amussium* by Pelseneer (1911). This permits of a wider gape and so of the entrance of a greater volume of water with correspondingly greater movement when it is expelled. The adductor in swimming species is also arranged more centrally than in allied fixed genera, that of *Plicatula* being notably excentric (Watson, 1930). Moreover the elastic ligament of the shell is condensed into a massive pad which causes the shell valves to spring widely open as soon as the adductor relaxes. This is very notable in the Pectinidae and in *Amussium* where the ligament is triangular in cross section. In *Lima* it is cresent-shaped.

([1]) These persist in a less pronounced form in *Spondylus*.