

# UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE MISGURNUS-FORMEN VON JAPAN UND FORMOSA

VON

HIALMAR RENDAHL (Stockholm).

---

Vor kurzem habe ich in einer Abhandlung über die chinesischen *Misgurnus*-Formen solche Merkmale festzustellen versucht, die zu einer Wertung und Definition der Arten und Unterarten dieser Gattung zu benutzen sind. Aus der genauen Untersuchung eines ziemlich reichhaltigen Materials ergaben sich u. a. die folgenden Resultate.

Die früheren Einteilungsversuche der chinesischen Schlammpeitzger haben zwar zum Erkennen einiger auch nach meiner Meinung guten Haupttypen geführt, daneben sind aber auch verschiedene Formen beschrieben worden, die nicht aufrecht erhalten werden können. Die Ursache dieser recht unsicheren Kenntniss besteht z. T. darin, dass die betreffenden Auffassungen auf ein viel zu geringes Material gegründet worden sind, daneben sind aber auch die Angaben indessen zu ungenau, um guten Differentialdiagnosen zu Grunde gelegt werden zu können, und ausserdem ist der diagnostische Wert der verschiedenen Merkmale und der individuelle Schwankungsgrad derselben bei einer Spezies oder Subspezies oft nicht weiter nachgeprüft worden.

Im allgemeinen zeigen die Merkmale der chinesischen Schlammpeitzger eine erhebliche individuelle Variation. Es ist mir aber gelungen, einige Eigenschaften feststellen zu können, die für eine spezifische oder subspezifische Analyse der chinesischen Misgurni bedeutungsvoll erscheinen und ausserdem den Vorteil besitzen, dass sie metrisch ganz genau ausgedrückt werden können.

Als eine neue Methode habe ich die Feststellung der *relativen Schuppenlänge*, d. h. des Verhältnisses zwischen Schuppenlänge (von den Körperseiten unterhalb der Dorsale entnommenen Schuppen) und der Körperlänge sine caudale in ‰ der letzteren ausgedrückt, benutzt. Weitere Merkmale von diagnostischer Bedeutung sind nach meinen Auseinandersetzungen vor allem die Proportionen der grössten Körperhöhe und die Höhe und Länge des Schwanzstiels.

Die untersuchten Exemplare liessen sich unschwer auf drei Haupttypen, von mir als Arten bezeichnet, verteilen: *mizolepis* GÜNTHER (rel. Schuppenlänge 16-23) vom Jangtsebecken bis Südchina und Hainan, *anguillicaudatus* CANTOR (r. S. 10-15) von Norchina bis einschl. dem Jangtsebecken und *erikssoni* REND. (r. S. 3-7) von der Mongolei und dem nordwestlichen China.

Nachdem ich die Analyse der chinesischen Formen soweit fortgeführt hatte, als mir das zu Gebot stehende Material erlaubte, schien es mir vor allem von Interesse zu sein, nach denselben Methoden Schlammpeitzger von anderen ostasiatischen Fundorten zu untersuchen. Das vom europäischen weit getrennte ostasiatische Verbreitungsgebiet der Gattung *Misgurnus* dehnt sich vom Amurbecken im Norden bis Tonkin im Süden aus, umfasst ausserdem Hainan, Formosa und die japanische Inselkette.

In meiner früheren Arbeit habe ich die Formen des chinesischen Festlandes und der Insel Hainan besprochen, in der vorliegenden Abhandlung will ich die Resultate einer Untersuchung von Schlammpeitzgern von Japan und Formosa mitteilen. Bei der technischen Bearbeitung des grossen Materials hat mir mein Amanuensis, Mag. phil. I. JÄRNEBY gute Hülfe geleistet; Frl. J. hat die zahlreichen mikroskopischen Schuppenpräparate hergestellt und ausserdem die meisten präliminären Messungen ausgeführt.

#### BESPRECHUNG DER JAPANISCHEN EXEMPLARE

##### *Misgurnus anguillicaudatus rubripinnis* Schlegel.

###### MATERIAL :

- Hondo, eine Raststelle zwischen Tokyo und Takasaki, 1879. VEGA-Exp. coll. 169 Ex., 31,5-107 mm s. c. (Pisc. ex. Nr. 8205).  
 Hondo, Tokyo, 7-XI-1879. VEGA-Exped. coll. 3 Ex., 120, 121 & 128 mm s. c. (Pisc. ex. Nr. 8206).  
 Hondo, am Biwa-See gekauft, 16-X-1879. VEGA-Exped. coll. 1 Ex., 35 mm s. c. (Pisc. ex. Nr. 8207).  
 Hondo, Usui Tonga, 1879. VEGA-Exped. coll. 2 Ex., 58 & 86 mm s. c. (Pisc. ex. Nr. 8208).  
 Japan, 1910, A. LUTHER coll. 2 Ex., 117 & 124 mm s. c. (Ex. 117 mm : Mus. Zool. Helsingfors; Ex. 124 mm : Pisc. ex. Nr. 10353).

Die ersten Mitteilungen über Schlammpeitzger aus dem eigentlichen Japan finden sich in SCHLEGEL's grundlegender Bearbeitung der Fische in SIEBOLD's « Fauna Japonica » (1850). Es sind dort als *Cobitis rubripinnis* und *Cobitis maculata* zwei angebliche Arten beschrieben und abgebildet worden, die auf Reisfeldern in der Umgegend von Nagasaki vorkommen sollen. Allem Anschein nach handelt es sich hier nur um Varianten einer und derselben Form, die, soweit sich nach den Beschreibungen beurteilen lässt, zum Kreise des *Misgurnus anguillicaudatus* gehört, sie sind auch später (z. B. von GÜNTHER und JORDAN & FOWLER) mit der letztgenannten Art identifiziert worden.

Im Jahre 1860 beschrieb BLEEKER zwei weitere *Misgurnus*-Arten aus Japan,

die er *Cobitichthys enalios* und *Cobitichthys polynema* benannte. Leider ist die betreffende Arbeit (in Acta Soc. Sci. Indo-Neerl., Bd. 8, veröffentlicht) weder in Schweden noch in Dänemark aufzubringen, weshalb ich die von BLEEKER angeführten Diagnosen nicht kenne. Der Typus von *C. enalios* ist aber von GÜNTHER untersucht worden und von ihm (1868) als ein junges Exemplar des *M. anguillicaudatus* determiniert worden. GÜNTHER bezeichnet das betreffende Stück als eine Varietät mit langen Brustflossen — inwieweit es sich um eine Abnormität oder, wie man auch vermuten könnte, nur um ein männliches Exemplar mit den das Männchen auszeichnenden längeren Pectoralen handelt, scheint mir eine recht bedeutungslose Sache zu sein.

Der Typus von *Cobitichthys polynema* befindet sich, wie der vorige, im Besitz des British Museum und ist ebenfalls von GÜNTHER untersucht worden. Es wird von ihm als Vertreter einer besonderen Art, *Misgurnus polynema*, anerkannt, die sich durch das Vorkommen von 12 (8 maxillaren und 4 mandibularen) Barteln auszeichnet. Diese Art ist auch in JORDAN & FOWLER'S Übersicht der japanischen Cobitiden angeführt worden, sie scheint aber bisher nur nach dem Typexemplar bekannt gewesen zu sein. Meiner Meinung nach ist die Berechtigung dieser Spezies ausserordentlich zweifelhaft — mit Berücksichtigung der Tatsache, dass diese aus der Umgegend von Tokyo beschriebene Form nie wieder aufgefunden worden ist, scheint es mir ganz wahrscheinlich, dass es sich nur um ein abnormes Exemplar des *anguillicaudatus* mit einem überzähligen Bartelpaar handelt, was auch bei Mc CLELLAND'S *bifurcata* aus Tschusan der Fall zu sein scheint.

Im übrigen sind die in der Literatur erwähnten Exemplare von Schlammpeitzgern aus Japan als *M. anguillicaudatus* CANTOR bestimmt worden (vgl. z. B. JORDAN & FOWLER 1903, JORDAN & SNYDER 1906, BERG 1907.)

Nach dieser kurzen, historischen Orientierung gehe ich zu meinen eigenen Untersuchungen über. Es interessierte mich zuerst, an dem einheitlichen, von demselben Fundort stammenden Material (Nr. 8205, 169 Ex.) die kritischen Merkmale zu studieren. Nach den exakten Massen sind die folgenden relativen Werte berechnet worden.

In % der Länge s. c. : grösste Körperhöhe 9,7-12,7 (Mittel 12,0), Länge des Schwanzstiels 13,6-21,0 (Mittel 16,7), Höhe des Schwanzstiels 7,4-11,2 (Mittel 9,3).

Höhe des Schwanzstiels in % dessen Länge 38,9-73,0 (Mittel 56,1).

Relative Schuppenlänge 7,7-14,6 (Mittel 10,6). Schuppenindex 0,87-1,50 (Mittel 1,07).

Graphisch zusammengestellt zeigen die zwischen den oben angeführten Amplituden gelegenen Werte eine gute symmetrische Verteilung; eine Ausnahme bildet aber die relative Schwanzstiellänge von 21,0 % der Körperlänge bei einem 85,5 mm langen Exemplar. Ganz gewiss handelt es sich hier um eine Zuwachsanomalie; die harmonische Kurve des betreffenden Verhältnisses ist nämlich zwischen den Extremen 13,9 % und 19,6 % gelegen. Auf das oben angeführte Mittel hat aber dies keinen Einfluss.

Die acht von anderen Fundorten stammenden Exemplare stimmen recht gut mit den obigen überein. Die Körperhöhe erreicht aber bei drei Exemplaren 14,0-14,5 % der Länge s. c.; mit Berücksichtigung dieses Materials beträgt somit die Amplitude der relativen grössten Höhe 9,7-14,5 mit dem Mittel 12,1. Die Höhe des Schwanzstiels beträgt bei dem von LUTHER gesammelten Stück von 124 mm Länge 12,5 % der Länge s. c., die Proportion der relativen Schwanzstielhöhe beträgt somit für das gesammte Material 7,4-12,5 (Mittel 9,4) % der Länge s. c. und 38,9-73,8 (Mittel 56,3) % der Länge des Schwanzstiels. Die scalimetrischen Verhältnisse stimmen mit den oben angegebenen überein.

Ausserdem habe ich für die fünf grössten Exemplare einige weitere Proportionen berechnet :

Länge s. c. in mm.	117	120	121	124	128
<i>In % d. Länge s. c. :</i>					
Kopflänge . . . . .	18,8	16,8	18,2	17,7	17,0
Prädorsalabstand . . . . .	55,6	57,0	59,1	58,8	57,5
Abstand P.-V. . . . .	41,0	40,8	44,7	43,5	44,1
D.-Basis . . . . .	9,9	9,2	9,1	9,1	8,6
A.-Basis . . . . .	8,6	7,5	8,6	8,3	7,8
Körperbreite . . . . .	9,6	8,6	9,0	10,5	10,0
P.-Länge (♀) . . . . .	11,5	11,7	11,5	11,3	11,3
V.-Länge (♀) . . . . .	8,5	8,3	7,9	8,1	7,8
<i>In % d. Kopflänge :</i>					
Kopfbreite . . . . .	50,0	54,5	54,5	54,6	59,7
<i>In Kopflänge :</i>					
Körperbreite . . . . .	2,0	2,0	2,2	1,7	1,7
Schnauze . . . . .	2,6	2,5	2,6	2,5	2,6
Auge . . . . .	8,5	6,7	6,7	7,1	6,2
Zweite Maxillarbartel . . . . .	3,14	2,89	2,75	3,38	2,90
Auge in Schnauze . . . . .	3,3	2,7	2,6	2,9	2,4
Auge in Augenabstand . . . . .	1,3	1,3	1,2	1,4	1,1
<i>In % d. Abstand P.-V. :</i>					
P.-Länge (♀) . . . . .	28,2	28,6	26,7	25,9	25,7
V.-Länge (♀) . . . . .	20,6	20,4	18,6	18,5	18,0

Ich habe früher (*l. c.* 1934) die Merkmale des *anguillicaudatus* nach dem Studium der chinesischen Exemplare auf folgende Weise angegeben : Relative Schuppenlänge 10-15; grösste Körperhöhe weniger als 16 %, Länge des Schwanzstiels 13,4-19,4 %, Höhe des Schwanzstiels 7,7-12,2 % der Länge s. c.; Höhe des Schwanzstiels 40,1-89,8 % seiner Länge. Wenn wir mit diesen verhältnissen die oben angeführten entsprechenden Werte für die japanischen Stücke vergleichen, ergibt sich ohne weiteres, dass die letzteren, wenn auch die Amplituden der Schwankung der Proportionen etwas zu erweitern sind, unbedingt als Vertreter der Art *anguillicaudatus* zu bezeichnen sind.

Bei der Besprechung des *anguillicaudatus* aus China in meiner oben zitierten Abhandlung könnte ich zwischen Exemplaren aus dem Jangtsebecken und solchen, die nördlicheren Gegenden Chinas entstammten, gewisse durchschnittliche Verhältnisse nachweisen, die meiner Meinung nach zur Trennung eines im Jangtse vorkommenden *a. anguillicaudatus* von einer nördlicheren Unterart, *a. decemcirrosus*, berechtigen. Es erschien mir nun von grossem Interesse, das Verhältnis der japanischen Form zu den beiden chinesischen Unterarten zu untersuchen.

Zuerst mag daran erinnert werden, dass nach meinen Untersuchungen die nordchinesische Form sich durch verhältnismässig kürzeren Kopf, niedrigere Körperhöhe, längeren und niedrigeren Schwanzstiel und anscheinend auch durch etwas kürzere paarige Flossen von der typischen, weiter im Süden lebenden Form unterscheidet.

Wenn wir diese kritischen Merkmale für die fraglichen Formen zusammenstellen, ergibt sich folgendes (die Mittel kursiviert) :

FORM	Japanisch.	<i>a. anguillicaud.</i>	<i>a. decemcirr.</i>
<i>In % d. Länge s. c. :</i>			
Kopflänge . . . . .	16,8 -18,8 <i>17,7</i>	16,4 -19,6 <i>18,1</i>	14,7 -17,5 <i>15,9</i>
Körperhöhe . . . . .	9,7 -14,5 <i>12,1</i>	11,9 -15,9 <i>13,7</i>	10,0- 14,1 <i>11,3</i>
Länge des Schwanzstiels . . . . .	13,9 -19,6 <i>16,7</i>	13,4 -16,7 <i>14,6</i>	14,8 -19,5 <i>17,7</i>
Höhe des Schwanzstiels . . . . .	7,4 -12,5 <i>9,4</i>	9,2 -12,2 <i>10,9</i>	7,7 -10,1 <i>8,9</i>
P.-Länge (♀) . . . . .	11,3 -11,7 <i>11,5</i>	11,6 -14,4 <i>12,9</i>	9,0 -10,8 <i>9,7</i>
V.-Länge (♀) . . . . .	7,8 - 8,5 <i>8,1</i>	8,3 -10,2 <i>9,5</i>	7,0 - 7,9 <i>7,4</i>
<i>In % d. Schwanzstiellänge :</i>			
Höhe des Schwanzstiels . . . . .	38,9 -73,8 <i>56,3</i>	62,0 -89,8 <i>74,8</i>	40,1 -57,5 <i>51,0</i>
Relative Schuppenlänge . . . . .	7,7 -14,6 <i>10,6</i>	11,2 -16,7 <i>13,4</i>	9,8 -13,8 <i>11,7</i>
Schuppenindex . . . . .	0,87- 1,50 <i>1,07</i>	1,00- 1,20 <i>1,12</i>	1,06- 1,42 <i>1,22</i>

Bei den japanischen Exemplaren lassen sich somit folgende durchschnittlichen Verhältnisse feststellen.

1. — Grösser als bei *a. anguillicaudatus*, kleiner als bei *a. decemcirrosus* : Länge des Schwanzstiels.

2. — Kleiner als bei *a. anguillicaudatus*, grösser als bei *a. decemcirrosus* : Kopflänge, Körperhöhe, Höhe des Schwanzstiels, P.-Länge, V.-Länge; Verhältnis zwischen Länge und Höhe des Schwanzstiels.

3. — Kleiner als bei *a. anguillicaudatus* und *a. decemcirrosus* : Relative Schuppenlänge.

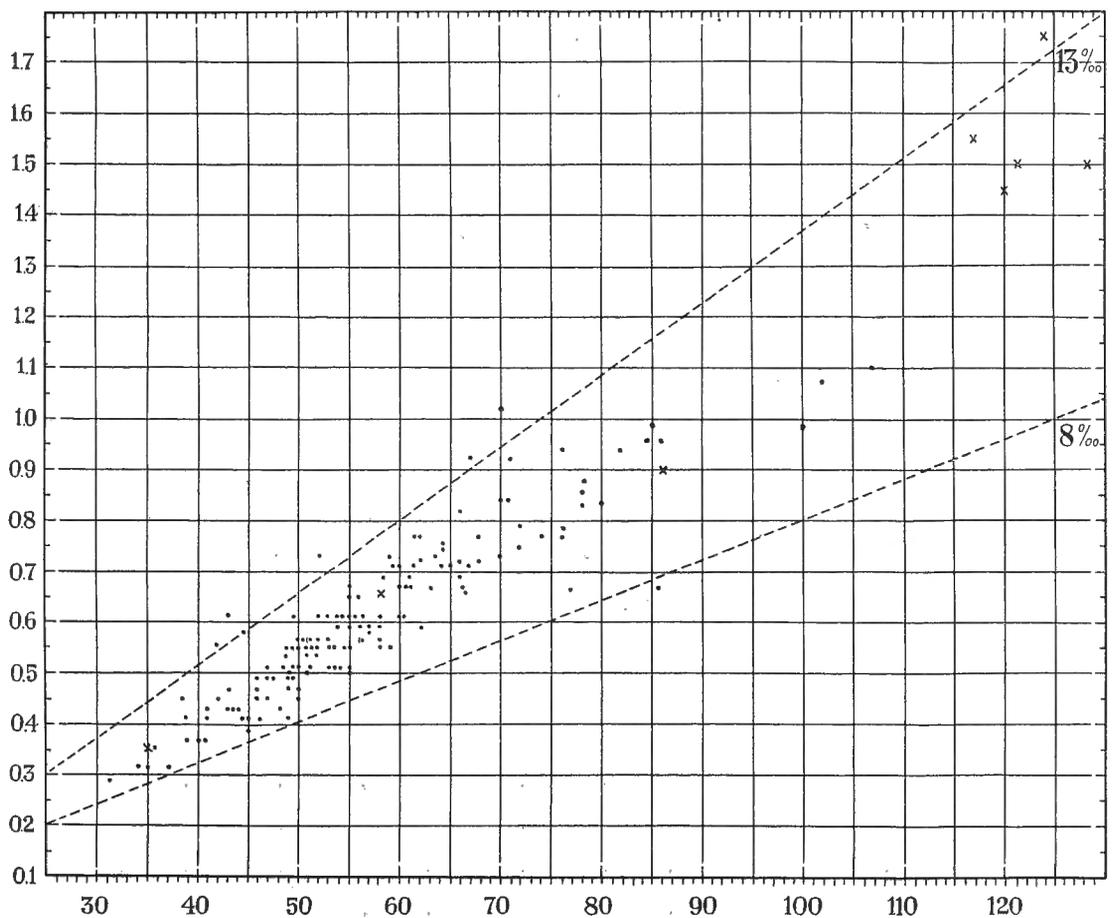


FIG. 1. — Die exakte Schuppenlänge von *Misgurnus anguillicaudatus rubripinnis* SCHLEG. Die Schuppenlänge transversal, die Länge s.c. der Exemplare horizontal in mm abgesetzt.

Die Schuppenlänge bei den japanischen Exemplaren habe ich auf der Abbildung 1 graphisch auf dieselbe Weise wie in meiner früheren Abhandlung für die chinesischen Stücke analysiert. Es ist somit in horizontaler Richtung die Länge der Exemplare, in transversaler die exakte Länge der unter dem Mikroskop gemessenen Schuppen in mm angemerkt worden. Mit Punkten sind die Exem-

plare des aus demselben Lokal stammenden Materials Nr. 8205, mit Kreuzen die übrigen Exemplare markiert worden.

In ‰ der Körperlänge berechnet verteilen sich die Schuppen auf folgende Weise :

o/oo d. Länge s. c.	7,0-	8,0-	9,0-	10,0-	11,0-	12,0-	13,0-	14,0-
	7,9	8,9	9,9	10,9	11,9	12,9	13,9	14,9
o/o d. Schuppen	0,6	6,5	17,7	43,2	23,1	5,9	1,2	1,8

Es fällt somit die relative Schuppenlänge von 96,4 % der Schuppen zwischen 8-13 ‰ der Körperlänge (Fig. 1), welche Werte somit praktisch genommen als Grenzen der Variation der relativen Schuppenlänge bei dem japanischen *M. anguillicaudatus* bezeichnet werden können.

Mit Bezug auf die Färbung der japanischen Exemplare haben schon JORDAN & FOWLER (1903) die grosse Variabilität in dieser Hinsicht hervorgehoben. Der Rücken und die Seiten sind dunkel gräulich-braun mit mehr oder weniger deutlichen, unscharf abgegrenzten und z. T. zusammenfliessenden, feinen dunkleren Flecken. Indessen kann die Oberseite recht einfarbig erscheinen. Oft ist der Rücken mit zerstreuten, grossen Flecken gezeichnet, ein Zeichnungsmuster, das, wie ich weiter unten zeigen soll, bei den formosanischen *anguillicaudatus*-Exemplaren noch schärfer ausgeprägt regelmässig vorzukommen scheint, dagegen aber von mir nie bei chinesischen Stücken gesehen worden ist.

Wie aus dem obigen hervorgeht, stimmt der japanische Schlammpeitzger mit seinen chinesischen *anguillicaudatus*-Verwandten im grossen und ganzen überein. Wie aber die letzteren durch durchschnittliche, ziemlich geringfügige Verschiedenheiten eine Trennung in zwei Rassen zeigen, scheinen auch die japanischen Exemplaren eine eigene Rasse zu vertreten, die mit Bezug auf die kritischen Merkmale meistens eine Zwischenstellung zwischen den beiden chinesischen Formen einnimmt, bezüglich der Schuppen aber eine geringere durchschnittliche relative Schuppenlänge als die letzteren aufweist. Nach den Regeln der Prioritätsnomenklatur ist diese japanische Unterart *Misgurnus anguillicaudatus rubripinnis* SCHLEGEL 1846 (*Cobitis rubripinnis* SCHLEGEL, Typlokal Hondo : der Gegend von Nagasaki) zu benennen.

#### BESPRECHUNG DER EXEMPLARE AUS FORMOSA

Über die Schlammpeitzger der Insel Formosa hat uns OSHIMA (1919) wertvolle Mitteilungen gegeben. Der japanische Forscher hat nachgewiesen, dass auf dieser Insel zwei gut unterscheidbare Formen, eine kleinschuppige und eine

grossschuppige, vorkommen, die er mit *M. anguillicaudatus* CANTOR bzw. *M. decemcirrosus* BASIL. identifiziert.

OSHIMA gibt für diese beiden Formen folgende Differentialdiagnosen an (l. c., S. 187).

*Die kleinschuppige Form* : Schuppen verhältnismässig klein, 140-150 in einer Lateralreihe; Körper schlank, Höhe 7-8 mal in Länge; Barteln kurz, die längste etwa 2,5 mal in Kopflänge; Farbe dunkelgrau, oben dunkel gefleckt und marmoriert, C.-Basis oben mit einem schwarzen Fleck.

*Die grossschuppige Form* : Schuppen verhältnismässig gross, 106-115 in einer Lateralreihe; Körper plump, Höhe 5,86-6,50 mal in Länge; Barteln lang, die längste etwa 1,8 mal in Kopflänge; Färbung verhältnismässig gleichmässig, unscharf fein dunkel gefleckt aber nicht marmoriert. C.-Basis oben ohne schwarzen Fleck.

An meinem Material habe ich OSHIMA's Angaben von dem Vorkommen einer kleinschuppigen und einer grossschuppigen *Misgurnus*-Form auf Formosa bestätigen können. Die erstere gehört zu der *anguillicaudatus*-Gruppe, die zweite zu der *mizolepis*-Gruppe.

***Misgurnus anguillicaudatus formosanus* nov. subsp.**

MATERIAL :

Formosa, Candidius-See, 30-IX-1907. HANS SAUTER coll. 12 Ex., 61-106 mm s. c. (Pisc. ex. Nr. 10354; *Typexemplar* ♀ 106 mm).

An dem vorliegenden Material lassen sich die folgenden relativen Merkmale bestimmen :

Länge s. c. in mm. . . . .	61	66	67	68	69	69	70	70	71	74	79	106
Geschlecht. . . . .	♂	♂	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♀	♀	♀	♀
<i>In % d. Länge s. c. :</i>												
Grösste Körperhöhe . . . . .	13,4	13,6	14,3	13,2	14,5	13,0	13,1	13,8	13,3	14,9	13,9	14,1
Kopflänge . . . . .	48,0	47,1	47,5	48,7	47,7	47,8	47,2	47,4	48,3	47,6	47,7	46,8
Prädorsalabstand . . . . .	57,5	57,6	56,5	57,4	56,5	56,5	55,8	57,0	57,4	56,7	55,1	55,7
Abstand P -V. . . . .	42,7	41,2	43,2	41,2	43,2	42,1	42,9	42,9	43,6	43,3	41,8	43,2
D.-Basis . . . . .	8,2	8,6	9,1	8,5	8,8	8,8	8,6	8,6	8,5	9,5	8,6	8,2
A.-Basis . . . . .	6,9	8,2	8,3	8,5	8,1	8,1	7,6	8,0	7,8	6,9	7,6	7,6
Körperbreite . . . . .	9,2	9,7	9,2	9,4	10,9	9,1	8,6	9,3	9,3	10,3	9,1	10,7
P.-Länge . . . . .	13,8	14,7	15,4	11,7	14,5	12,8	14,3	11,0	11,8	11,7	11,6	10,9
V.-Länge . . . . .	8,7	7,9	7,8	8,4	8,7	8,6	8,9	7,6	8,6	8,2	8,5	7,6
Länge des Schwanzstiels . . . . .	16,1	16,7	17,5	15,4	14,5	17,4	16,4	17,1	15,5	16,9	18,7	18,4
Höhe des Schwanzstiels . . . . .	11,5	10,6	11,0	10,3	11,3	10,4	10,4	11,4	11,3	11,4	11,4	12,3

## UEBER DIE MISGURNUS-FORMEN VON JAPAN UND FORMOSA 303

Länge s. c. in mm. . . . .	61	66	67	68	69	69	70	70	71	74	79	106
Geschlecht. . . . .	♂	♂	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♀	♀	♀	♀
<i>In % d. Schwanzstiellänge :</i>												
Höhe des Schwanzstiels . . . . .	71,5	63,7	63,2	66,7	78,0	60,0	63,5	66,7	72,7	68,0	60,9	66,7
<i>In % d. Kopflänge :</i>												
Kopfbreite . . . . .	52,8	56,6	54,7	53,5	57,4	54,5	54,1	55,7	53,0	56,2	51,8	61,8
<i>In Kopflänge :</i>												
Körperbreite . . . . .	1,9	1,8	1,9	1,9	1,6	2,0	2,0	1,9	2,0	1,7	1,9	1,5
Schnauze . . . . .	2,8	2,4	2,7	2,3	2,7	2,5	2,4	2,7	2,6	2,5	2,8	2,5
Auge . . . . .	6,1	6,3	5,7	6,4	6,1	6,2	6,0	6,1	6,5	5,9	7,0	6,5
Zweite Maxillarbartel . . . . .	3,34	3,43	3,26	3,17	3,94	3,73	3,53	3,13	3,26	3,26	3,50	3,02
Auge in Schnauze . . . . .	2,2	2,6	2,1	2,5	2,3	2,5	2,5	2,3	2,5	2,4	2,5	2,9
Auge in Augenabstand . . . . .	1,0	1,1	1,1	1,0	1,1	1,2	1,2	1,0	1,3	1,2	1,1	1,4
<i>In % d. Abstand P.-V. :</i>												
P.-Länge . . . . .	32,3	35,8	36,2	28,6	33,6	30,4	33,4	25,7	23,1	27,2	27,8	25,1
V.-Länge . . . . .	20,4	19,1	18,3	20,3	20,1	20,4	20,7	17,1	15,0	19,0	20,3	17,5

Die relative Schuppenlänge (vgl. Fig. 2) beträgt 12,3, 11,6, 11,2, 11,8, 12,3, 13,8, 12,1, 12,1, 12,0, 12,8, 12,0 bzw. 12,7 (Schwankung 11,2-13,8, Mittel 12,2), der Schuppenindex 1,25, 1,25, 1,25, 1,23, 1,31, 1,19, 1,31, 1,31, 1,42, 1,19, 1,15, 1,29 (Schwankung 1,15-1,42, Mittel 1,26).

Mit Bezug auf die Färbung ist bei den vorliegenden Exemplaren ein leichter Unterschied von den japanischen darin vorhanden, dass auf dem Rücken und den Körperseiten — besonders am Schwanzstiel — meistens grössere Flecken vorhanden sind; die bei den japanischen Stücken erwähnten dunklen Makeln am Rücken sind auch grösser und kräftiger.

Nach den oben angeführten Tatsachen lässt sich feststellen, dass der formosanische Schlammpeitzger von *anguillicaudatus*-Typus in vielen Hinsichten mit *a. rubripinnis* völlig übereinzustimmen scheint. Das geht z. B. aus dem folgenden Vergleich der Schwankung und des Mittels einiger Proportionen hervor (die Angaben betreffs *rubripinnis* in Klammern angeführt).

In % d. Länge s. c. : Prädorsalabstand *var.* 55,1-57,6 *med.* 56,6 (*var.* 55,6-

59,1, med. 57,6), Abstand P.-V. var. 41,2-43,6, med. 42,6 (var. 40,8-44,7, med. 42,8), D.-Basis var. 8,2-9,5, med. 8,7 (var. 8,6-9,9, med. 9,2), A.-Basis var. 6,9-8,5, med. 7,8 (var. 7,5-8,6, med. 8,2), grösste Körperbreite var. 8,6-10,9, med. 9,6 (var. 8,6-10,5, med. 9,5). In % d. Kopflänge : grösste Kopfbreite

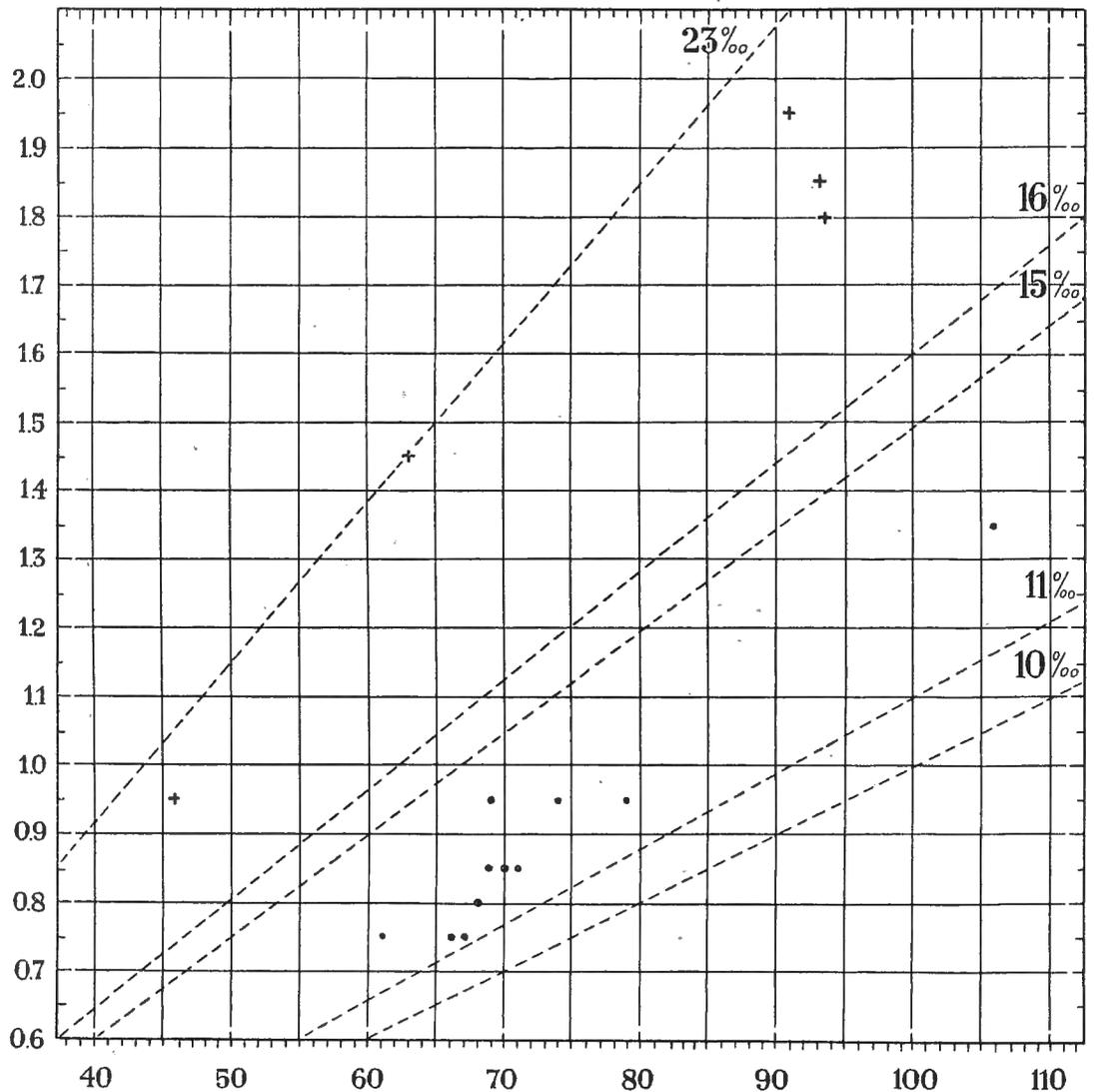


FIG. 2. — Die exakte Schuppenlänge von *Misgurnus anguillicaudatus formosanus* REND. (•) und *M. mizolepis mizolepis* aus Formosa (+) Die Schuppenlänge transversal, die Länge s.c. der Exemplare horizontal in mm abgesetzt.

var. 51,8-61,8, med. 55,2 (var. 50,0-59,7, med. 54,7). In Kopflänge : Körperbreite var. 1,5-2,0, med. 1,8 (var. 1,7-2,2, med. 1,9), Schnauze var. 2,3-2,8, med. 2,3 (var. 2,5-2,6, med. 2,6), Auge var. 5,9-7,0, med. 6,2 (var. 6,7-8,5, med. 7,0), zweite Maxillarbartel var. 3,02-3,94, med. 3,38 (var. 2,75-3,38, med. 3,01). Auge

in Schnauze *var.* 2,1-2,9, *med.* 2,4 (*var.* 2,4-3,3, *med.* 2,7), Auge in Augenabstand *var.* 1,0-1,4, *med.* 1,1 (*var.* 1,1-1,4, *med.* 1,3).

Wenn die Formosa-Exemplare mit Bezug auf die obigen Merkmale mit *rubripinnis* übereinstimmen, muss aber zugleich bemerkt werden, dass die japanische Form in denselben Hinsichten sich von den chinesischen Formen nicht zu unterscheiden scheint.

Wir wollen nun zu einem Vergleich mit den dem *rubripinnis* subspezifisch charakteristischen Merkmalen übergehen.

Einige dieser Merkmale scheinen bei Exemplaren aus Formosa und Japan ungefähr übereinzustimmen, in % der Länge s. c. ist somit die relative Kopflänge bei den ersteren *var.* 16,8-18,7, *med.* 17,3, bei den letzteren *var.* 16,8-18,8, *med.* 17,7, die P.-Länge (♀) *var.* 10,9-11,8, *med.* 11,6 bzw. *var.* 11,3-11,7, *med.* 11,5 und die V.-Länge (♀) *var.* 7,6-8,6, *med.* 8,2 bzw. *var.* 7,8-8,5, *med.* 8,1.

Mit Bezug auf die übrigen, subspezifisch bedeutungsvollen Kennzeichen kann eine kleine, durchschnittliche Verschiedenheit bemerkt werden: grösste Körperhöhe in % der Länge s. c. Formosa-Ex. *var.* 13,0-14,9, *med.* 23,8 (Japan-Ex. *var.* 12,4-14,5, *med.* 12,0), Länge des Schwanzstiels in % der Länge s. c. F.-Ex. *var.* 14,5-18,7, *med.* 16,7 (J.-Ex. *var.* 16,4-18,3, *med.* 17,2), Höhe des Schwanzstiels in % der Länge s. c. F.-Ex. *var.* 10,3-12,3, *med.* 11,1 (J.-Ex. *var.* 9,4-12,5, *med.* 10,9), Höhe des Schwanzstiels in % der Länge desselben F.-Ex. *var.* 60,0-78,0, *med.* 66,8 (J.-Ex. *var.* 55,0-59,7, *med.* 54,7), relative Schuppenlänge F.-Ex. *var.* 11,2-13,8, *med.* 12,2 (J.-Ex. *var.* 7,7-14,6, *med.* 10,6).

In Anbetracht des mir zum Gebote stehenden geringen Materials von Formosa, würde ich trotz der letztgenannten Abweichungen den *anguillicaudatus* von Formosa als mit der japanischen Form identisch angesehen haben, wenn nicht die festzustellenden Abweichungen alle eine ähnliche Tendenz der Abweichung zeigten, die kaum als ein Resultat der Zufälligkeit betrachtet werden kann.

#### Misgurnus mizolepis mizolepis Günth.

##### MATERIAL:

Formosa, Kagi, 5-31-VIII-1907. HANS SAUTER coll. 5 Ex., 46-93,5 mm s. c. (Pisc. ex. Nr. 10355).

Formosa, HANS SAUTER coll. In Tausch von Mus. Nat. d'Hist. Naturelle, Paris, erworben. 1 Ex., 79,5 mm s. c. (Pisc. ex. Nr. 10356).

Von den vorliegenden Exemplaren ist das letztgenannte infolge Eintrocknens etwas eingeschrumpft, weshalb ich an demselben nur die Masse der Schuppen bestimmt habe.

Die relativen Masse dieser formosanischen *mizolepis*-Stücke sind die folgenden:

Länge s. c. in mm. . . . .	46	63	91	93	93,5
Geschlecht . . . . .	♂	♂	♂	♀	♀
<i>In % d. Länge s. c.:</i>					
Grösste Körperhöhe . . . . .	17,0	17,9	18,5	17,7	17,8
Kopflänge . . . . .	20,2	19,4	17,1	16,5	16,8
Prädorsalabstand. . . . .	56,5	57,2	55,0	54,0	56,7
Abstand P.-V. . . . .	42,2	44,5	45,0	45,2	43,4
D.-Basis . . . . .	12,6	9,5	8,8	9,5	9,6
A.-Basis . . . . .	8,8	9,5	9,5	8,6	9,7
Körperbreite . . . . .	11,3	11,1	10,7	11,5	11,8
P.-Länge . . . . .	17,4	15,5	16,5	12,9	12,9
V.-Länge . . . . .	13,9	12,5	11,6	9,4	9,4
Länge des Schwanzstiels . . . . .	13,5	15,2	15,4	14,5	13,9
Höhe des Schwanzstiels . . . . .	15,2	15,9	16,3	16,3	16,0
<i>In % d. Schwanzstiellänge:</i>					
Höhe des Schwanzstiels . . . . .	112,9	104,0	117,4	112,5	115,2
<i>In % d. Abstandes P.-V.:</i>					
P.-Länge . . . . .	41,2	35,0	36,6	28,6	29,7
V.-Länge . . . . .	29,4	28,2	25,8	20,7	21,8
<i>In % der Kopflänge:</i>					
Kopfbreite . . . . .	53,7	56,6	57,7	57,1	60,5
<i>In Kopflänge:</i>					
Körperbreite . . . . .	1,8	1,7	1,6	1,4	1,4
Schnauze . . . . .	2,4	2,6	2,5	2,6	2,3
Auge. . . . .	4,9	5,7	5,6	5,7	6,5
Zweite Maxillarbartel . . . . .	1,66	—	1,66	1,71	1,64
Auge in Schnauze . . . . .	2,0	2,2	2,2	2,2	2,8
Auge in Augenabstand . . . . .	1,1	1,2	1,4	1,4	1,2
Relative Schuppenlänge . . . . .	20,3	23,0	21,4	20,0	19,3
Schuppenindex . . . . .	1,11	1,32	1,30	1,09	1,16

Es geht sowohl aus dem obigen, als auch aus der graphischen Darstellung der Schuppenlänge (Fig. 2) hervor, dass in den angeführten Hinsichten die formosanischen Exemplare mit den beiden von mir früher (RENDAHL, l. c., 1934) untersuchten chinesischen Stücken des *mizolepis mizolepis* sehr gut übereinstimmen.

Wenn wir den Bau der Schuppen der letzteren und der Formosa-Exemplare vergleichen, lassen sich einige anfänglich recht auffallende Verschiedenheiten feststellen, die aber, wie eine genauere Prüfung zeigt, anscheinend nur auf Wachstumsvorgänge und Altersabänderungen zurückzuführen sind.

Ein Vergleich von ein paar den Körperseiten unterhalb der D. entnommenen Schuppen von *M. mizolepis* (China, Tungtingsee) 166 mm s. c. und von *M. mizolepis* (Formosa) 63 mm s. c. ergibt folgendes.

Das Exemplar 166 mm, China. Schuppenlänge bei 30 × Vergr. 84 mm. Marginale (den Rand erreichende) Radien 95, zentrale (vom Nukleus entspringende) Radien 16, Circuli 21.

Das Exemplar 63 mm, Formosa. Schuppenlänge bei 30 × Vergr. 43,9 mm. Marginale Radien 41, zentrale Radien 13, Circuli 7.

Das aus radiären und konzentrischen Balken bestehende Gerüst erscheint somit bei den Formosa-Exemplaren viel undichter als bei den chinesischen Stücken. Man hat aber hier zu bemerken, dass mit dem Zuwachs der Schuppen einerseits immer neue Radien zwischen den alten eingeschaltet werden und andererseits die Anzahl der Circuli vermehrt wird.

In der Figur 3 habe ich in 30-maliger Vergrößerung rechts eine Schuppe des 63 mm langen Exemplars von Formosa abgebildet (B) und links in einem Ausschnitt einer Schuppe des 166 mm langen Exemplars aus dem Tungtingsee (A) mit einer weissen Linie den Umriss der vorigen Schuppe projiziert. Man kann sich hier leicht davon überzeugen, dass der betreffende Abschnitt der grösseren Schuppe ziemlich dieselben strukturellen Verhältnisse wie die kleinere Schuppe darbietet. Die zentralen Radien sind, wie schon gesagt, 16 bzw. 13. Die marginalen Radien betragen 52 bzw. 41 und die Circuli 8 bzw. 7. Nach diesen Verhältnissen kann man nicht nur behaupten, dass allem Anschein nach der Schuppenbau bei den chinesischen und formosanischen *mizolepis*-Exemplaren übereinstimmt, sondern auch die Vermutung aussprechen, dass die Körperlänge des grossen Exemplars in einem dem Formosa-Stück entsprechenden Alter nur unbedeutend von der Länge des letzteren abgewichen haben kann.

Eine besondere Erwähnung verdienen die hier und in meiner früheren Arbeit angegebenen Masse des Schwanzstiels. In derselben bediente ich mich, um entsprechende Vergleichspunkte zu erhalten, der Messungsweise, dass ich die Höhe des Schwanzstiels (dicht hinter der A.-Ende) bis zur Basis der dorsalen Hautfalte berechnete. Dadurch wurde nämlich dargelegt, dass *mizolepis* im Vergleich mit *anguillicaudatus* auch, von dieser Falte abgesehen, einen relativ höheren Schwanzstiels besitzt. Da mich aber das vorliegende Material davon überzeugt hat, dass die betreffende Falte bei *mizolepis* immer wohlentwickelt ist,

habe ich hier die aus praktischem Grund vorzuziehende Methode benutzt, in der Schwanzstielhöhe die Dorsalfalte mit zu berechnen. Hierdurch habe ich für die Formosa-Exemplare höhere Werte als früher für die chinesischen bekommen. Auf entsprechende Weise gemessen verhalten sich bei den beiden vorliegenden chinesischen Stücken die betreffenden Proportionen wie folgt :

Länge s. c. in mm ... ..	166	177
Höhe des Schwanzstiels in % der Länge s. c. ...	14,5	16,9
Höhe des Schwanzstiels in % seiner Länge ... ..	94,1	102,0

Die Färbung der Formosa-Exemplare ist auf Rücken und Seiten bräunlich-grau mit dichter, feiner und unregelmässiger dunkler Punktierung, auf dem Bauch einfarbig hell.

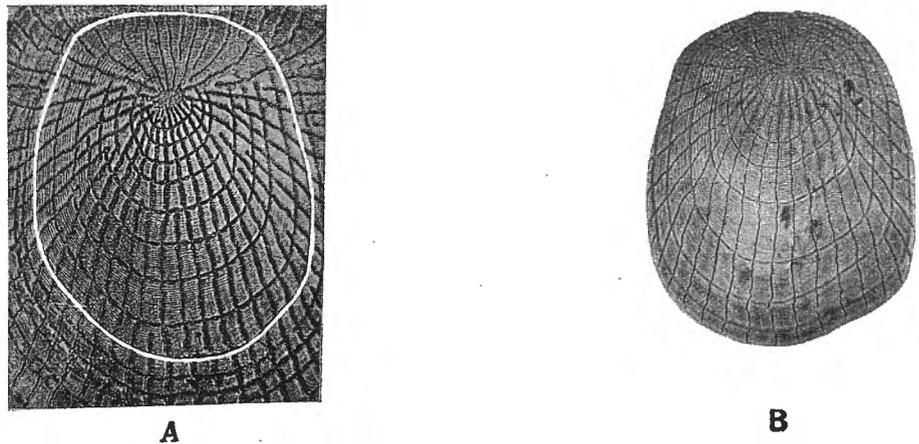


FIG. 3. — A=Zentraler Teil einer Schuppe von *M. mizolepis* (China, Tungtingsee, 166 mm s.c.); B=Schuppe von *M. mizolepis* (Formosa, 63 mm s.c.), Mikrophoto. Vergr. 30 ×.

Beim Vergleich dieser Form mit dem *anguillicaudatus* von Formosa hat OSHIMA, wie gesagt, die grössere Bartellänge des *mizolepis* hervorgehoben. Ich habe die Richtigkeit dieser Beobachtung bestätigen können.

Die Länge der zweiten (längsten) Maxillarbartel ist somit in der Kopflänge bei *anguillicaudatus rubripinnis* aus Hondo 2,75-3,38 (Mittel 3,01) mal, bei *anguillicaudatus formosanus* aus Formosa 3,02-3,94 (Mittel 3,38) mal, bei *mizolepis mizolepis* aus Formosa 1,64-1,71 (Mittel 1,67) mal, bei 2 Ex. des *m. mizolepis* aus China 2,07 und 1,73 mal, bei 2 Ex. des *m. fukien* aus China 2,36 und 2,72 mal, bei 3 Ex. des *m. hainan* aus Hainan 1,97, 2,75 und 2,80 mal enthalten.

Bei der Untersuchung des vorliegenden Materials habe ich einen weiteren, recht interessanten Unterschied zwischen *anguillicaudatus* und *mizolepis* nachweisen können. Schon früher habe ich (RENDAHL, l. c., 1930 und 1933) die eigentümliche Ausbildung des zweiten Pektoralstrahls bei den Männchen von *Cobitis* und *Misgurnus* besprochen. Von der letztgenannten Gattung dienten mir dann Exemplare des *M. erikssoni* als Untersuchungsmaterial. Die morphologischen

Verhältnisse des genannten Strahls entsprechen bei den *anguillicaudatus*-Formen gut den von mir bei *erikssoni* nachgewiesenen (Fig. 4A und RENDAHL, 1930, Fig. 24). Bei *M. m. mizolepis* (Fig. 4B) besitzt die *Lamina circularis* (*lam. circ.*) des Dorsalschenkels nicht mehr die bei *anguillicaudatus* und *erikssoni* vorkommende, abgerundete Form, sondern hat die Gestalt einer von der Längsachse des Strahls rechtwinklig ausgehenden, länglichen Knochenscheibe von recht ansehnliche Länge. Der *Processus musculus adductor superficialis* (*proc. m. add. sup.*) ist sehr kräftig entwickelt.

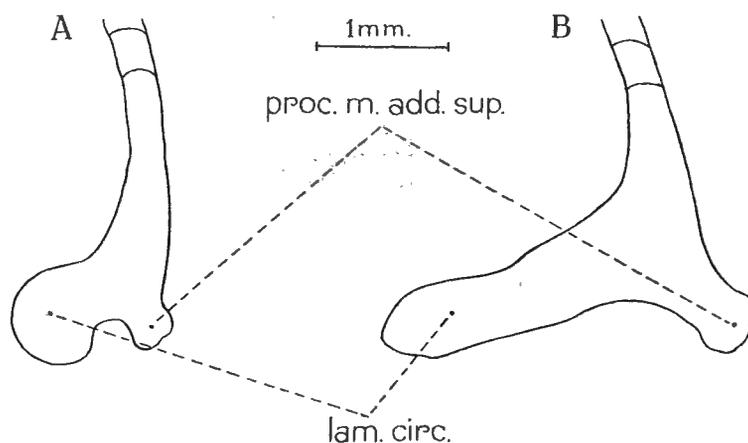


FIG. 4. — Proximalteil des 2. Strahls der Brustflosse beim ♂ von A *Misgurnus anguillicaudatus formosanus* REND. (66 mm s.c.) und B *M. mizolepis mizolepis* GÜNTH. (91 mm s.c.). Dorsalansicht des Dorsalschenkels.

#### LITERATURVERZEICHNIS

- BERG, L. S. (1907), A Review of the Cobitoid Fishes of the Basin of the Amur. (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, Bd. 32, S. 435.)
- GÜNTHER, A. (1868), Catalogue of the Fishes in the British Museum, Bd. 7, S. 345-346.
- JORDAN, D. S. & FOWLER, H. W. (1903), A Review of the *Cobitidae* or Loaches of the Rivers of Japan. (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, Bd. 26, S. 765.)
- JORDAN, D. S. & SNYDER, J. O. (1906), On a Species of Loach; *Misgurnus Decemcirrosus* (Basilewsky) from Northern China. (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, Bd. 30, S. 833.)
- OSHIMA, M. (1919), Contributions to the Study of the Fresh-water Fishes of the Island of Formosa. (*Ann. Carnegie Museum*, Bd. 12, S. 169.)
- RENDAHL, H. (1930), Einige Bemerkungen über den Schultergürtel und die Brustflossensmuskulatur einiger Cobitiden. (*Ark. f. zool.*, Bd. 21 A, No. 16.)
- (1933), Weitere Untersuchungen über den Schultergürtel und die Brustflossensmuskulatur der Cobitiden. (*Ark. f. zool.*, Bd. 25 A, No. 10.)
- (1934), Untersuchungen über die chinesischen Formen der Gattung *Misgurnus*. (*Acta Zool. Fennica*, 16.)
- SCHLEGEL, H. (1850), Pisces, S. 220-221, Taf. 103, Fig. 1 & 3. In SIEBOLD's *Fauna Japonica*. Leyden.



# LA BIPOLARITE DE LA FAUNE MARINE ET LES DONNEES ACTUELLES DE LA GENETIQUE

Suivi de considérations générales  
sur les relations de la taxonomie avec la physiologie et la génétique,

PAR

J. STROHL (Zurich).

---

Il pourrait sembler que le problème de la distribution bipolaire des organismes marins — si contradictoirement discuté depuis le temps même où, en 1886, il a été soulevé par H. Théel — gagnerait à être laissé en repos. Car, certainement, toute conclusion générale concernant la théorie de la bipolarité serait aujourd'hui encore prématurée. Mais, d'autre part — et l'exposé récent (1935, pp. 277 et 324) de M. Sven Ekman est là pour nous mettre en garde à ce sujet —, les temps sont passés où l'on pouvait purement et simplement dénier le droit à l'existence à une théorie de ce genre. Peut-être bien l'éminent et vénéré professeur d'Arcy W. Thompson lui-même ne voudrait-il plus soutenir aujourd'hui avec la même fougue le point de vue négatif développé devant la Société royale d'Édimbourg en 1898. Certes, récemment encore, M. Marcel Prenant, en discutant l'hypothèse de la bipolarité dans sa *Géographie des Animaux* (1933), — après avoir cité le cas de l'espèce *Sagitta hamata*, qui s'est révélée être un cosmopolite bathyal ne se présentant en surface que dans les eaux froides et dont la distribution bipolaire n'est par conséquent qu'apparente, — ajoutait : « Restent quelques cas, destinés peut-être à se résoudre de même ». C'est là, semble-t-il, une conclusion un peu trop sommaire, et il y a lieu, je crois, de lui préférer une attitude comme celle prise en 1909 par M. Paul Pelseneer, lorsqu'il constatait, à propos de la bipolarité, que toute théorie était tributaire d'arguments et d'objections, et qu'il lui semblait, quant à la théorie de la bipolarité, que, pour le moment, les objections l'emportaient par leur poids sur les arguments. Voilà un point de vue d'autant plus heureux que nous nous voyons ainsi tout naturellement imposer l'obligation de contrôler de temps en temps l'état de nos balances et de vérifier la qualité des mesures appliquées. C'est ce qu'il y a tout particulièrement

lieu, sans doute, de faire aujourd'hui après l'exposé d'arguments nouveaux aussi nombreux que ceux mis en avant, ces derniers temps, en faveur de la théorie de la bipolarité, par les zoologistes russes Deriugin, Berg et d'autres.

Il peut notamment aussi y avoir grand profit à examiner de plus près tout côté spécial de cette théorie pouvant être mis en rapport avec des découvertes récentes d'ordre expérimental.

Cela pourrait être tenté, par exemple, vis-à-vis du phénomène si intéressant de la répartition géographique de l'Appendiculaire *Fritillaria borealis*, établie par Lohmann en 1905. Par sa forme *typica*, cette espèce présente une distribution géographique bipolaire, tandis que les formes *sargassi* et *intermedia* se rencontrent dans les eaux chaudes de la région tropicale ou dans les eaux tempérées des régions intermédiaires. Ces deux dernières formes se distinguent de la forme *typica* par de légères modifications morphologiques : elles sont un peu plus petites, ont les ovaires situés du côté gauche et les muscles de la région caudale obtus, tandis que chez la forme *typica* l'ovaire se trouve situé dans la ligne médiane du corps et les muscles de la queue se terminent en pointe effilée.

Or, de pareilles différences sont fréquentes en génétique entre une espèce typique et une mutation qui en surgit. Ces variations peuvent de plus s'accompagner d'une disposition particulière pour un certain optimum de température, différent pour la mutation et pour l'espèce-souche. Nous avons décrit récemment, M. W. Köhler et moi (1935 a), des faits de ce genre, observés et étudiés au laboratoire zoologique de l'Université de Zurich. Parmi les élevages d'une certaine race noire du microlépidoptère *Ephestia kühniella* est apparue une mutation brune caractérisée par une diminution de la production d'œufs et une réduction de la durée de vie des imagos. Or, il s'est trouvé que cette mutation brune présente en même temps une tendance à survivance marquée dans une température plus élevée (25°) que celle où vit de préférence la race noire (18°). La constatation de pareils facteurs climatiques avait été faite précédemment par N. W. Timoféeff-Ressowsky (1933), pour deux espèces de Drosophiles à distribution cosmopolite, dont l'une, *melanogaster*, est plus répandue dans les régions tempérées, et l'autre, *funnebris*, est plus fréquente dans les régions froides. Les expériences d'élevage entreprises par M. Timoféeff lui ont prouvé que les œufs de *Dr. melanogaster* présentent, à une température de 25 degrés, un pourcentage double d'éclosions que ceux de *Dr. funnebris* et, d'autre part, qu'à une température de 15 degrés on constate une éclosion plus forte d'œufs de *Dr. funnebris* que de *Dr. melanogaster*. Dans ce cas, les caractères morphologiques et constitutionnels de deux espèces, ou bien, dans notre cas d'*Ephestia Kühniella*, les caractères de deux races se trouvent par conséquent liés à certaines dispositions différentes vis-à-vis de la température. Cela peut être décisif pour la distribution géographique de ces espèces et de ces races, ainsi que le prouve le cas de *Dr. melanogaster* et *funnebris*.

Il me semble qu'il y a lieu de tenir compte de pareilles expériences lors de l'interprétation de phénomènes tels que ceux de la distribution bipolaire de certains organismes marins. Bien que se rapportant à des organismes terrestres d'un

tout autre groupe du règne animal, la validité de ces constatations ne saurait ne pas être étendue aux organismes marins. Car il s'agit bien ici de phénomènes de biologie générale.

Or, en essayant d'appliquer les constatations en question aux faits exposés tout à l'heure à propos de la distribution de *Fritillaria borealis*, on se heurte à une difficulté provenant d'un point faible propre aujourd'hui encore à beaucoup de données de la taxonomie. Quelle est, des trois formes *typica*, *intermedia* et *sargassi*, qu'on peut distinguer chez *Fritillaria borealis*, celle qui doit être considérée comme primitive, antérieure aux autres? Ou bien, toutes les trois dérivent-elles peut-être d'une souche commune encore inconnue, éventuellement disparue? Selon Lohmann, la forme *typica* — à distribution nettement bipolaire — serait le type constant, et la forme *sargassi* représenterait un type variable sans doute dérivé de la forme *typica*. *Fritillaria borealis* devrait être considérée comme une espèce à distribution cosmopolite et en voie de ségrégation en diverses races géographiques, dont l'une, la forme *sargassi*, serait particulièrement adaptée aux températures élevées. Ce serait là une interprétation qui d'ailleurs viendrait à l'appui de la conception de Derjugin, d'après qui les espèces bipolaires seraient de préférence des formes primitivement cosmopolites (<sup>1</sup>).

Il y a, toutefois, une autre explication possible encore, premièrement émise par Kükenthal, à savoir que la forme *typica* aurait deux fois surgi de la forme *sargassi*, répandue dans les eaux équatoriales. La distribution bipolaire de la forme *typica* constituerait donc un phénomène de convergence, analogue aux aberrations coloratives qu'on voit apparaître chez des papillons dont les chrysalides ont été exposées à certaines actions de la température.

En réalité, ni l'une ni l'autre de ces deux hypothèses n'est suffisamment bien fondée pour permettre d'en tirer des conclusions certaines. Il faudrait pour cela pouvoir établir nettement quelles relations génétiques existent entre les diverses variétés constatées chez *Fritillaria borealis*. Alors seulement on aurait quelque chance de mieux comprendre la valeur des variétés en cause.

Mais quelle que soit la filiation génétique des variétés de *Fritillaria borealis*, il est des plus probable que c'est par la voie des mutations — réalisées dans nos expériences sur *Ephestia* aussi — que les variétés de l'Appendiculaire en question ont fait leur apparition. Leur répartition géographique n'a plus été alors qu'une fonction du temps. Car une fois apparue dans une population, une pareille mutation peut parfaitement se maintenir et prendre peu à peu, par l'effet de la sélection, le dessus sur la forme-souche. W. Ludwig a, en effet, établi, par un calcul récent, qu'au cas où une mutation présente un avantage d'un millièème sur la population dont elle est issue, — c'est-à-dire que s'il ne meurt que 999 individus

---

(<sup>1</sup>) Cette ségrégation spécifique bipolaire ne semble, d'ailleurs, pas être un phénomène isolé et limité à l'espèce *Fritillaria borealis*. Des cas analogues ont été signalés par Hj. Broch (en 1914) chez l'Hydraire *Plumularia pinnata*; par A. Schellenberg (en 1925) chez *Ampelisca brevicornis*, appartenant à une si intéressante famille de Crustacés amphipodes, et par divers auteurs pour d'autres groupes zoologiques encore. (Voir, à ce sujet, l'exposé de M. Sven Ekman, 1935, p. 335.)

de la mutation, alors qu'il en meurt 1,000 de la forme-souche, — cela suffit pour assurer à la mutation — à raison d'une fertilité de 50 descendants d'un couple — une densité égale à la forme-souche au bout de 300 générations et le remplacement presque complet de cette forme-souche par la mutation au bout de 300 autres générations. Or, la disposition favorable à un nouvel optimum de température constitue sûrement un avantage de beaucoup supérieur à un millièrme. (Voir aussi Rensch, 1933, pp. 66 et suiv.).

Il est d'ailleurs bon, je crois, de se rendre compte un instant, à propos du problème de la bipolarité, des méthodes qui sont en cause lors de l'établissement de pareilles constatations biogéographiques. C'est avant tout l'état donné de la taxonomie dans un certain groupe d'organismes qui décide de l'orientation de faits tels que ceux qui sont à la base de toute théorie concernant la biogéographie. Or, le procédé taxonomique est comparable, dans beaucoup de groupes, à l'établissement d'une chronique faunistique, c'est-à-dire que ce procédé présente, dans ces cas, un caractère essentiellement statique. La succession chronologique des descriptions l'emporte, en effet, dans certains groupes zoologiques où les documents paléontologiques sont rares, sur la compréhension des relations naturelles qui existent entre les formes décrites. Ainsi, dans le cas qui nous occupe, — la faune des invertébrés marins, — le fait que la connaissance des régions septentrionales a précédé de beaucoup celle des régions antarctiques n'a sans doute pas été sans importance sur l'état du tableau taxonomique des deux faunes correspondantes. Combien de fois, en effet, des formes types ne se trouvent-elles pas parmi les éléments de la faune arctique et les variétés parmi ceux de la faune antarctique ! Le tableau ci-dessous en contient quelques exemples :

GROUPE ZOOLOGIQUE	FORME SEPTENTRIONALE	FORME ANTARCTIQUE
Annélides Polychètes.	<i>Maldane Sarsi</i> MALMGREN, décrite en 1865-1867.	<i>M. Sarsi</i> var. <i>antarctica</i> ARWIDSSON, décrite en 1911.
"	<i>Notoproctus oculatus</i> ARWIDSSON, décrite en 1907.	<i>N. oculatus</i> var. <i>antarctica</i> ARWIDSSON, décrite en 1911.
Vers Géphyriens.	<i>Priapulius caudatus</i> LAMARCK, décrite en 1816.	<i>Pr. caudatus</i> f. <i>tuberculato-spinosus</i> BAIRD, décrite en 1868.
Echinodermes Holothurides.	<i>Psolus squamatus</i> (O. F. MÜLLER-KOREN), décrite en 1776-1844.	<i>Ps. squamatus</i> var. <i>segregatus</i> R. PERRIER, décrite en 1905.
Crustacés Cumacés.	<i>Campilaspis verrucosa</i> G. O. SARS, décrite en 1866.	<i>C. verrucosa</i> var. <i>antarctica</i> CALMAN (*), décrite en 1907.
Mollusques prosobranches.	<i>Puncturella noachina</i> (L.), décrite en 1771.	<i>P. noachina</i> var. <i>princeps</i> (MIGH. et ADAM.) var. <i>galeata</i> (GOULD), décrites en 1841 et 1846.

(\*) Cette variété a été considérée par Stebbing (*Das Tierreich*, Cumacea, 1913, p. 199) comme une espèce distincte.

Toutes les formes antarctiques figurant dans ce tableau ont été décrites après les formes septentrionales correspondantes. Elles sont devenues alors, en taxonomie, des variétés des espèces septentrionales. L'inverse aurait peut-être eu lieu dans l'un ou dans l'autre cas si la forme antarctique avait été connue la première. Cela ne revient toutefois pas à dire que toute forme antarctique décrite ultérieurement comme variation d'une forme septentrionale connue en premier lieu ne le soit pas avec raison au point de vue taxonomique, indépendamment de la succession chronologique des descriptions. Le cas du *Notoproctus oculatus* et de sa variété antarctique, décrite à quatre ans d'intervalle par le même auteur, est là pour nous en avertir, et de même la revision très méticuleuse, entreprise en 1911 par Théel, de la position taxonomique du *Priapulius caudatus* et de sa variété *tuberculato-spinosus*.

Mais, pourtant, il y a lieu de se rappeler que le terme de variété en taxonomie, du point de vue de la méthode employée à son discernement, ne correspond pas nécessairement à la conception de variété au sens de la génétique. Pareil état de choses, maintenues en discordance, ne peut que nuire à l'établissement d'un ensemble harmonieux des connaissances sur ce que nous sommes en droit d'appeler le « Système de la Nature », pour employer une expression récemment remise en honneur par M. W. T. Calman (1935, p. 153). Mais en tâchant de rapprocher et d'unir autant que possible les deux méthodes en cause, l'une descriptive, l'autre expérimentale, on a de grandes chances de voir jaillir une source de clarté nouvelle, inattendue et des plus vives.

D'ailleurs, dès le début des préoccupations taxonomiques, après que John Ray eut établi l'instrument de travail indispensable à ce genre de recherches, à savoir la conception de l'espèce biologique, ce concept s'est trouvé étroitement lié au critérium de la relation généalogique existant dans un groupe donné d'organismes. Des individus appartenant à une espèce donnée devaient descendre de parents du même type, c'est-à-dire être le produit d'une reproduction sexuelle. A la longue, il est vrai, cette relation entre la taxonomie et la génétique n'a pu être maintenue. On ne pouvait constater pareille relation généalogique que dans des cas exceptionnels. En général, c'était là un critérium impossible à vérifier, cela notamment pour les faunes fossiles ou pour les animaux des grandes profondeurs de la mer. Aussi n'était-ce qu'une conséquence naturelle tirée d'un état réel depuis longtemps existant que de voir, par exemple, Döderlein, dans son étude de 1902, renoncer à cet élément généalogique dans la définition du concept de l'espèce et tenter une définition d'où cet élément était absent. Une pareille définition nouvelle n'était toutefois qu'un expédient, certes des plus méritoires, mais de nature assurément éphémère, puisqu'il y a bien, en réalité, un élément génétique au fond du concept de l'espèce. Nous n'arrivons pas, il est vrai, à le définir avec précision actuellement encore.

Il suffit, toutefois, pour le moment, de nous rendre compte qu'une espèce taxonomiquement établie n'est pas représentée par un ou quelques exemplaires empaillés ou conservés dans quelque galerie de Musée, mais bien par une multi-

tude d'individus aux manifestations vitales nettes et des plus variées, pour qu'aussitôt cet élément génétique gagne en importance et en plasticité dans nos calculs.

A l'état adulte d'un animal donné, c'est l'ensemble du fonctionnement physiologique qui nous rappelle cette réalité. Celle-ci, d'ailleurs, n'est pas sans avoir son importance au point de vue biogéographique aussi, ainsi que j'ai eu l'occasion de le développer ailleurs (1921) et ainsi que Robson (1929) le fait entrevoir, à son tour, dans les chapitres III et IV de son excellent exposé sur la notion de l'espèce. Je ne voudrais ici insister que sur le fait suivant, qui fut dégagé, il y a vingt ans, par H. Eisig, sans avoir attiré jusqu'à présent l'attention qu'il mériterait. Plus, dans un groupe donné d'organismes, un organe est variable au point de vue morphologique (et par conséquent au point de vue physiologique aussi), plus il a de chance de ne figurer que comme critérium d'une espèce de ce groupe, tandis que moins il est variable, plus il conviendra pour caractériser le groupe tout entier, soit la famille ou l'ordre. C'est le cas, par exemple, parmi les organes des Polychètes, pour les néphridies, qui sont très variables dans la famille des Capitellides et très peu variables, au contraire, dans celle des Ariciides. Ceci peut parfaitement avoir sa répercussion sur la distribution géographique de l'un ou de l'autre groupe et sur son degré d'adaptation au milieu extérieur.

Mais la relation intime des valeurs taxonomiques et des valeurs morpho-physiologiques d'un organe ou d'un ensemble d'organes a sa source dans les profondeurs du mécanisme qui commande aux variations et que la biologie générale s'efforce précisément d'étudier par la voie de la génétique. Et d'ailleurs, les recherches d'embryogénie physiologique, consciemment inaugurées ces derniers temps, nous mettent en présence du même problème au cours de l'ontogénèse. J'ai exposé ailleurs (Strohl, 1936) le but et l'importance de ces recherches. Ici je voudrais attirer l'attention sur certaines conséquences qu'on peut espérer en voir tirées un jour au profit de la taxonomie.

Chacun des divers caractères qui font la particularité d'une espèce est commandé par plusieurs gènes (polygénie). D'autre part, chaque gène semble participer au contrôle de plusieurs caractères, autrement dit être de nature pléiotrope ou polyphénétique.

Je ne m'arrêterai pas ici devant le problème de la réalité du phénomène pléiotrope. C'est là une question de génétique pure. Elle a été discutée dans une note spéciale récente (Strohl-Koehler, 1935 b). Mais j'insisterai sur l'importance de cette nature pléiotrope des gènes pour la taxonomie, et par cela même pour certains phénomènes de distribution géographique.

En effet, dans les cas où un gène pléiotrope détermine à la fois divers caractères morphologiques nouveaux et de plus une disposition particulière pour un optimum de température, l'organisme porteur de ce gène aura évidemment des chances de vie favorables dans un milieu présentant cet optimum de température, sans que pour cela les caractères morphologiques de la nouvelle variété aient eux-

mêmes nécessairement une importance essentielle dans cette nouvelle ambiance. Mais leur importance n'est pour cela pas moindre au point de vue de la biologie générale. Car le gène qui les détermine est un des éléments conditionnant le milieu génotypique de la variété, c'est-à-dire l'ensemble de sa constitution génétique. Or, ce milieu génotypique peut être décisif pour ce que Timoféeff (1934) a appelé le degré d'expressivité ou de pénétration que peut présenter la manifestation des caractères contrôlés par les divers gènes. Un certain milieu génotypique peut même, d'après les constatations de Timoféeff et d'autres, rendre plus ou moins dominant un caractère qui, dans un autre milieu génotypique, a été nettement récessif.

Appliquée à la notion de la pléiotropie des gènes, cette constatation permet d'entrevoir que des caractères restés sans importance dans une situation donnée peuvent acquérir soudain une grande importance, si, grâce à la présence du gène qui les détermine, un autre gène, ultérieurement introduit ou modifié, arrive à se maintenir, et si par hasard celui-ci commande à son tour à des caractères complémentaires de ceux qui dans la combinaison précédente n'avaient pas joué de rôle essentiel. Autrement dit, cela signifie qu'une certaine combinaison de gènes, déterminant par ses caractères morphologiques et physiologiques la nature taxonomique d'une espèce ou d'une race donnée, peut contenir des éléments provisoirement indifférents, mais dont la présence peut devenir décisive pour l'affirmation d'éléments génétiques nouveaux survenus ultérieurement dans un même milieu génotypique, par suite de mutation ou de croisement. Cet état des choses peut en plus s'accompagner de nouvelles dispositions vis-à-vis de l'ambiance extérieure et acquérir ainsi une valeur biogéographique.

Pareille corrélation des facteurs constitutifs et biologiques permet de mieux entrevoir les rapports étroits existant entre deux domaines des plus importants en biologie : la taxonomie et la génétique. Dans le cas de la bipolarité des faunes marines, cette constatation nous engage à faire plus de crédit au dynamisme créateur et adaptatif des variations et à nous méfier davantage, au contraire, de cette échappatoire que constitue parfois une explication de données biogéographiques qui fait appel à des espèces-reliques ou à des réductions d'aires.

*Université de Zurich.*

#### BIBLIOGRAPHIE DES TRAVAUX CITES

- ARWIDSSON, IVAR, 1911, Die Maldaniden. (*Wissensch. Erg. d. Schwedischen Südpolar-expedition, 1901-1903, Bd. 6, Lfg. 6.*)
- BERG, L. S., 1920, La distribution bipolaire des organismes et l'époque glaciaire. (*Bull. Acad. Sc. Russie* [6], t. XIV [en russe].)
- 1932, Die bipolare Verbreitung der Organismen und die Eiszeit. (*Zoogeographica, vol. I. Jena.*)
- CALMAN, W. T., 1935, The meaning of biological classification. Presidential address. (*Proc. Linn. Soc. London Sess., 147.*)

- DERJUGIN, K., 1915, Le cosmopolitisme et la théorie de la bipolarité, dans : « La Faune du golfe de Kola et les conditions de son existence. » (*Mém. Acad. impér. Sciences, Cl. Sc. phys.-math.* [8<sup>2</sup>], t. XXXIV, n° 1, pp. 854-875 [en russe].)
- 1927, La distribution bipolaire des organismes marins. (*Bull. Inst. Océanogr.*, n° 495. Monaco.)
- DÖDERLEIN, L., 1902, Ueber die Beziehungen nahverwandter Formen zu einander. (*Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop.*, t. IV.)
- EISIG, H., 1914, Zur Systematik, Anatomie und Morphologie der Ariciiden nebst Beiträgen zur generellen Systematik. (*Mitteil. Zool. Stat. Neapel*, t. XXI.)
- EKMAN, SVEN, 1923, Ueber Psolus squamatus und verwandte Arten. Zugleich ein Beitrag zur Bipolaritätsfrage. (*Arkiv för Zoologi*, Bd. 12, n° 5.)
- 1935, Tiergeographie des Meeres. Leipzig.
- KÜKENTHAL, W., 1906-1907, Die marine Tierwelt des arktischen und antarktischen Gebietes in ihren gegenseitigen Beziehungen. (*Veröffentlichungen Inst. f. Meereskunde*. Berlin, Heft 11.)
- LOHMANN, H., 1905, Die Appendicularien des arktischen und antarktischen Gebietes, ihre Beziehungen zueinander und zu den Arten des Gebiets der warmen Ströme. (*Zool. Jahrb.*, Suppl., Bd. 8.)
- LUDWIG, W., 1933, Der Effekt der Selektion bei Mutationen geringen Selektionswertes. (*Biolog. Centralbl.*, t. LIII.)
- PELSENEER, P., 1909, A propos de la bipolarité. (*Bull. Sc. France-Belgique*, t. XLIII.)
- PRENANT, M., 1933, Géographie des Animaux. Armand Colin, Paris.
- RENSCH, B., 1933, Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. (*Verhdl. Deutsch. Zool. Ges. — Zool. Anz. Suppl.*, Bd. 6.)
- ROBSON, G. C., 1928, The Species Problem. Edinburgh-London.
- STROHL, J., 1921, Physiologische Gesichtspunkte in der Tiergeographie. (*Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich*, t. LXVI.)
- 1936, L'embryogénie physiologique. Livre en l'honneur du Prof. E.-L. Bouvier, à paraître à Paris en 1936.
- STROHL, J. et W. KOEHLER, 1935a, Die Wirkung eines pleiotropen Gens auf Färbung, Lebensdauer und Fortpflanzungsfähigkeit der Imago bei der Mehlmotte *Ephesia Kühniella* Z. (*Nachrichten von der Gesellsch. Wissensch. Goettingen Math. physik. Kl. Biologie*, Bd. 2, n° 2.)
- 1935b, Wesen und Bedeutung der Pleiotropie oder Polyphaenie. (*Actes Soc. Helv. Sc. Nat. Einsiedeln*, 1935.)
- THÉEL, HJ., 1886, Report on the *Holothurioidea*, etc. (*Challenger Rep.*, vol. XIV.)
- 1911, Priapulids and Sipunculids dredged by the Swedish Antarctic Exped. 1901-1903 and the Phenomenon of Bipolarity. (*Kgl. Sv. Vetenskap. Handlingar*, Bd. 47.)
- THOMPSON, D'ARCY WENTWORTH, 1900, On a supposed Resemblance between the Marine Faunas of the Arctic and Antarctic Regions. (Read May 2, 1898.) (*Proc. R. Soc. Edinburgh*, vol. XXII.)
- TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1933, Ueber die relative Vitalität von *Drosophila melanogaster* Meigen und *Drosophila funebris* Fabricius (Diptera, Muscidae acalypterae) unter verschiedenen Zuchtbedingungen, im Zusammenhang mit den Verbreitungsarealen dieser Arten. (*Arch. f. Naturgesch. N. F.*, 2.)
- 1934, Ueber den Einfluss des genotypischen Milieus und der Aussenbedingungen auf die Realisation des Genotyps. (*Nachrichten von d. Gesellsch. d. Wissensch. Goettingen Math. Physik. Kl. Biologie*, Bd. 1, n° 6.)

# LE PIED DE L'HOMME

(ESSAI ANTHROPOLOGIQUE)

PAR

Serge FRECHKOP (Bruxelles).

---

1. La plupart des naturalistes modernes pensent qu'il est nécessaire, dans l'évolution ayant donné l'origine à l'Homme, d'admettre un stade de grand Singe anthropomorphe précédant immédiatement le stade définitif <sup>(1)</sup>. Cette hypothèse, formulée pour la première fois par HUXLEY (1863), est fondée sur la ressemblance qui existe entre les grands Anthropoïdes <sup>(2)</sup> et l'Homme.

Mais jusqu'à quel point cette ressemblance doit-elle être attribuée à la parenté et jusqu'où peut-elle être due à l'action des lois formatives communes? Enfin, cette ressemblance est-elle si grande qu'elle le paraît à première vue?

En ce qui concerne l'action d'une loi commune dans l'évolution de deux groupes de Primates génétiquement très éloignés l'un de l'autre, SIR ARTHUR KEITH (1934, pp. 46-47) en voit un exemple dans la ressemblance de la forme du crâne, du cerveau et du cou chez le petit Singe platyrrhinien, le Saïmiri (*Chrysothrix*), et chez l'Homme. Le même auteur ne montre pas, cependant, pourquoi une explication analogue n'est pas applicable au cas de la ressemblance entre l'Homme et les Anthropoïdes; mais il est clair que c'est la présomption de leur parenté qui exclut cette possibilité dans la pensée de l'auteur. Car l'hypothèse de HUXLEY se trouve à la base des schémas phylogénétiques de SIR ARTHUR KEITH,

---

<sup>(1)</sup> Suivant beaucoup d'auteurs, il aurait suffi, pour que l'Homme apparaisse sur la Terre, qu'un grand Singe descendit des arbres. Ainsi, par exemple, BROOM (1935, p. 54) s'exprime à ce sujet ainsi : « What has clearly happened is that a large heavily built ape — probably larger than the chimpanzee — ceased to be mainly arboreal and became a cave dweller ».

<sup>(2)</sup> Dans le présent essai nous entendons par Anthropoïdes le Gorille, le Chimpanzé et l'Orang-outan, trois genres autrement appelés les Anthropomorphes. Par petits Anthropoïdes, nous entendons les Gibbons (*Hylobatidae*). Les Singes en général figureront sous le nom des Simiens, *Simiæ* (nec *Simiidae* !). Cette désignation permet d'éviter la divergence de nomenclature avec les ouvrages récents que nous citons plus loin.

ainsi qu'à la base de tous les schémas dressés antérieurement par d'autres naturalistes et cités par cet auteur.

Remarquons, à propos de ces schémas phylogénétiques, — dressés au cours des trois quarts de siècle écoulés depuis que fut émise l'idée de l'origine commune de l'Homme et des Singes (DARWIN, 1859), — que l'essentiel qui les distingue l'un de l'autre consiste, à notre point de vue, dans l'ordre de la bifurcation de la branche des Anthroïdes; cet ordre exprime les vues de chacun des auteurs de ces schémas sur la parenté immédiate de l'Homme avec tel ou tel Anthroïde.

Si l'on examine ces schémas (reproduits dans l'ouvrage récent de SIR A. KEITH) en faisant abstraction de la forme et de la longueur des lignes qui

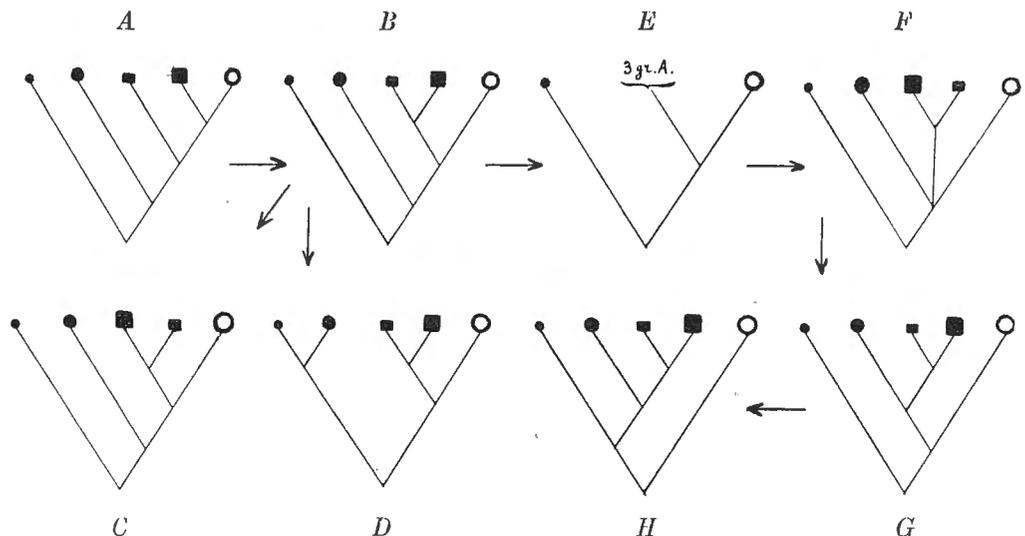


FIG. 1. — Graphique montrant l'ordre de la bifurcation des branches correspondant à divers genres de Primates dans les schémas des auteurs suivants : A=G. ELLIOT SMITH; B=HAECKEL (son premier schéma) et SIR A. KEITH (1900); C=E. DUBOIS; D=HAECKEL (son second schéma); E=C. TATE REGAN; F=W. K. GREGORY; G=SIR A. KEITH (son second schéma) et A. SCHULTZ; H=H. F. OSBORN.

LÉGENDE. — Ronds noirs : petit = Gibbon, grand = Orang-Outan; rectangles noirs : petit = Chimpanzé, grand = Gorille; rondelle blanche = Homme.

y sont tracées <sup>(3)</sup> et du choix arbitraire du tronc « principal » fait par chacun des auteurs de ces schémas, et si l'on ne tient compte que de l'ordre des bifurcations de la branche des Anthroïdes dans ces schémas, ces derniers se résument par le graphique ci-dessus (fig. 1).

Notre graphique représente, en outre, le développement logique du sens

<sup>(3)</sup> Il nous est difficile d'admettre, avec SIR A. KEITH (*op. cit.*, p. 8), qu'un « pedigree » est dépourvu de valeur scientifique s'il n'est pas « daté », c'est-à-dire, projeté sur le plan d'une échelle chronologique; du moment qu'il indique la succession des formes, sa valeur morphologique reste toujours effective.

intime de ces schémas, sans tenir compte de l'ordre chronologique de leur création. On y voit que plus on se rend compte de ce que la ressemblance entre tous les Anthropoïdes est quand même plus grande qu'entre chacun d'eux et l'Homme; d'autant plus ressort leur unité génétique, unité qui les sépare de l'Homme.

Les affinités morphologiques plus étroites entre les Gibbons et l'Orang-outan, que fait ressortir le second schéma phylogénétique de HÆCKEL, les données d'A. SCHULTZ (1926), la classification générique des Primates de R. ANTHONY et F. COUPIN (1931), etc., d'une part, et les caractères gibbonoïdes que COOLIDGE (1933) et nous-même (1935) avons constatés chez le Chimpanzé de l'espèce *Pan paniscus*, d'autre part, nous conduisent à voir dans le schéma d'OSBORN (1928) celui qui se rapproche plus que les autres de la réalité<sup>(4)</sup>.

Les travaux des auteurs dont nous venons d'examiner les schémas, les ouvrages, bien connus de tout le monde, de R. WIEDERSHEIM (1893), de W. LECHE (1909), etc., ainsi que les nombreuses recherches plus spéciales des anatomistes, des zoologistes, des paléontologistes et des anthropologistes, ont beaucoup contribué à démontrer la parenté de l'Homme avec les Anthropoïdes d'après la ressemblance morphologique<sup>(5)</sup>.

Nous limitons notre tâche à l'examen de la question de savoir combien est grande la ressemblance entre le pied du premier et les pieds des seconds; en d'autres mots, la question qui nous intéresse pour l'instant est celle-ci: la structure du pied humain témoigne-t-elle d'un stade d'Anthropoïde parcouru par l'évolution phylogénétique de l'Homme?

2. Parmi les Anthropoïdes, c'est le Gorille des montagnes, *Gorilla beringei* MATSCHIE, qui a certainement — de toutes les espèces de Singes — le pied le plus ressemblant (fig. 2) à celui de l'Homme. Remarquons immédiatement que

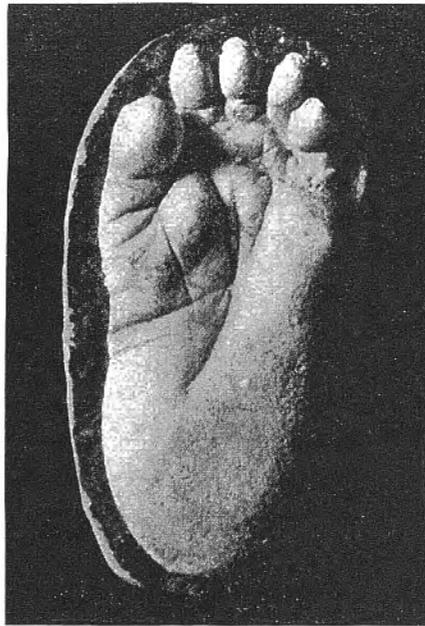


FIG. 2. — Moulage de la plante du pied du *Gorilla beringei*. (Ex : ABEL, 1931.)

<sup>(4)</sup> SIR ARTHUR KEITH, au contraire, voit dans le schéma du Prof<sup>r</sup> H. F. OSBORN plutôt l'expression d'un idéal que celle de la réalité.

<sup>(5)</sup> Certains auteurs, pour démontrer la parenté, évaluent le degré de la ressemblance entre divers genres d'animaux d'après le nombre de caractères communs chez les formes comparées. Ce n'est pas que le calcul ne soit une méthode exacte, mais l'analyse qualitative de chaque caractère séparément nous semble plus adéquate aux problèmes de la morphologie comparative et aux conclusions phylogénétiques qu'on peut en déduire.

chez les Anthropoïdes, plus le grand orteil (*hallux*) est capable de s'écarter des autres orteils et de s'opposer à ceux-ci, c'est-à-dire plus leur pied est *transformé* en un organe préhensil et ressemble à une *main* humaine, moins il ressemble à un *pied* humain.

Dans un tout autre ordre de Mammifères, il existe une espèce dont l'empreinte du pied (de l'extrémité postérieure) a donné origine à la légende, répandue parmi les indigènes du Sud de l'île de Sumatra, de l'existence d'un être mystérieux qui laisse sur le sol des traces de petits pieds humains. Cet être mystérieux, appelé par les indigènes « Orang-Pandak », se révéla aux yeux de la science comme étant l'Ours malais, *Ursus (Helarctos) malayanus* RAFFLES, ainsi que l'a démontré DAMMERMAN (1924) <sup>(6)</sup>.

Le Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique ayant reçu des moulages en plomb coulé dans les traces de l'« Orang-Pandak » <sup>(7)</sup>, nous avons pu, en comparant ces moulages avec les plantes des pieds d'un jeune spécimen d'Ours malais, conservé dans l'alcool <sup>(8)</sup>, nous assurer de l'exactitude de l'explication donnée par le D<sup>r</sup> DAMMERMAN. En même temps, nous étions frappés par la ressemblance du moulage de la patte postérieure de l'Ours malais (fig. 3b) avec un pied d'Homme de petite taille.

Cela s'explique d'autant plus aisément que les indigènes de Sumatra prennent les traces de l'Ours pour celles d'un être humain, que : 1° les traces de l'Ours par terre peuvent ne pas comporter les empreintes des griffes, et que 2° l'Ours prend souvent la position bipède, de sorte que les empreintes des pattes antérieures, très différentes (fig. 3a) des postérieures, peuvent être absentes sur le sol.

Dans le cas du Gorille des montagnes, la ressemblance de son pied avec celui de l'Homme peut être attribuée à l'unité génétique de l'ordre des Primates; dans le cas de l'Ours malais, ceci est exclu, et l'on est immédiatement porté à l'apprécier comme un cas de parallélisme, d'isomorphisme, de « homœomorphie ». C'est cela qui rend cette ressemblance particulièrement intéressante; car dans le cas du Gorille, le pied ressemblant à celui de l'Homme fut acquis au cours de l'évolution d'un groupe de Mammifères, dont la caractéristique principale s'exprime par le nom de *Quadrumanes*; tandis que dans le cas de l'Ours, un pied

<sup>(6)</sup> Suivant le D<sup>r</sup> DAMMERMAN, l'Orang-outan est exterminé ou devenu rare dans le Sud de Sumatra et la population s'y fait de fausses idées à son sujet; cet auteur donne l'explication de la légende et de l'étymologie du nom indigène (« Pandak » ou « Pendek » veut dire « nain »).

<sup>(7)</sup> Ces moulages ont été envoyés, en 1933, par M. H. R. ROOKMAKER, Résident à Atjeh (Sumatra), qui a collé sur le verso des moulages des étiquettes avec l'inscription suivante : « Voorpoot. » et « Achterpoot. Orang Pendek. Palembang, 1925. *De Tropische Natuur*, 1924, n° 12. *De Orang pendek van Sumatra*, artikel van D<sup>r</sup> K. W. Dammerman. Hoofd van het Zoologisch Museum te Buitenzorg. »

<sup>(8)</sup> C'est un des trois Oursons rapportés vivants par S. M. le Roi Léopold III du voyage en Extrême-Orient en 1932.

de forme analogue fut acquis au cours de l'évolution d'un groupe qui se caractérise par quatre pattes *plantigrades*, armées de griffes et ayant la tendance à réduire le pouce et le gros orteil <sup>(9)</sup>, plutôt que d'en former un pouce ou un gros orteil opposable aux autres doigts ou orteils.

3. L'adaptation à la vie sur les arbres n'a pas provoqué chez les Ours le développement d'un *hallux* opposable, la fixation sur les branches étant chez eux assurée par des griffes fortement développées et par la largeur de la plante des

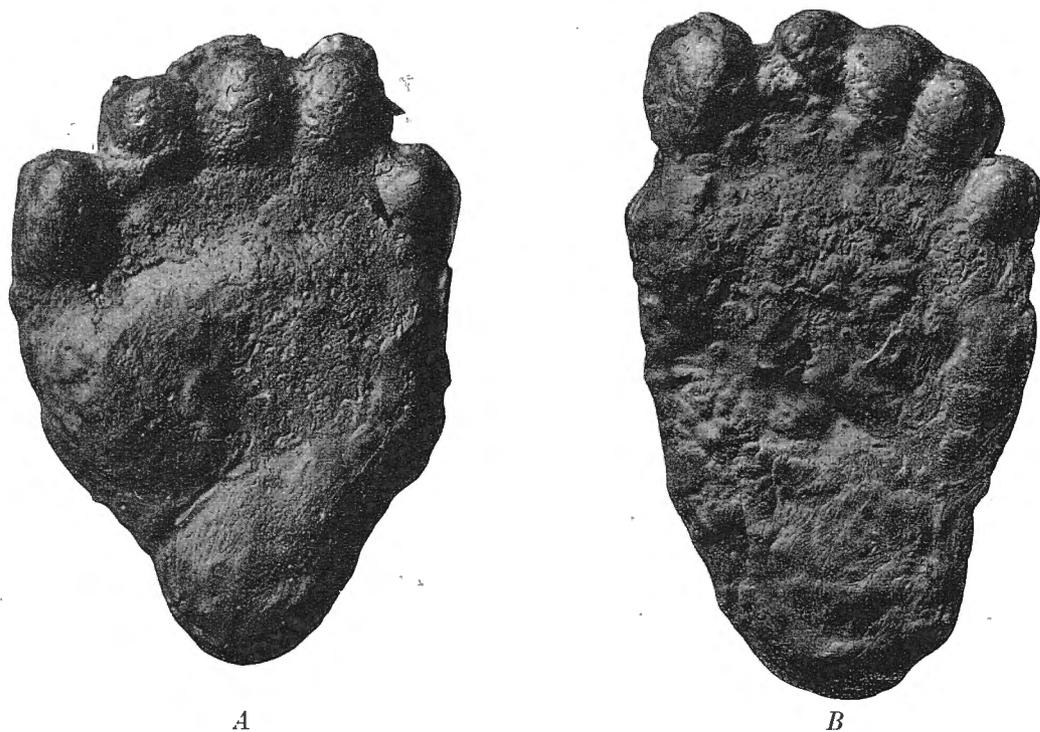


FIG. 3. — Moulages en plomb coulé dans les traces des pattes de l'Ours malais.  
A = patte antérieure; B = patte postérieure.

pieds <sup>(10)</sup>. L'Ours malais étant une des espèces les plus arboricoles et les plus végétariennes parmi les *Ursidae*, la plantigradie n'a fait que s'accroître davan-

<sup>(9)</sup> Chez les Carnivores digitigrades, — comme on le sait, — la *plantigradie* des Ours présente, au point de vue morphologique, le point de départ d'une évolution aboutissant à la *digitigradie* des Canidés et des Félidés, la forme du pied de certains Mustélidés et Viverridés présentant des états intermédiaires. Cette gradation morphologique n'est pas, cependant, la reproduction de la succession des stades phylogénétiques, car le pied de l'Ours peut être considéré comme étant spécialisé au même degré que celui du Chien, mais dans un sens diamétralement opposé à celui de ce dernier.

<sup>(10)</sup> Chez les Félidés, la réduction de la surface plantaire est compensée par l'augmentation de l'efficacité des griffes.

tage chez cette espèce : les pelotes plantaires ont fusionné en une sole plus ou moins unie, sauf les bouts des orteils, présentant chacun une pelote séparée.

D'autre part, l'opposabilité du gros orteil (*hallux*) est certainement une *adaptation* à la vie arboricole, aussi bien chez les Primates que chez les Marsupiaux, c'est-à-dire un état *secondaire* par rapport à celui que présente une patte dont les orteils sont, au point de vue de la forme et de la fonction, plus ou moins équivalents <sup>(11)</sup>.

Or, comme le rappelle BROOM (1935) <sup>(12)</sup>, la transformation, chez les Marsupiaux, du pied arboricole en forme de main en un pied terrestre à large sole est suivie d'une réduction du gros orteil et, ensuite, de sa disparition définitive; le retour à la vie arboricole, comme l'a fait ressortir, sur l'exemple des Kanguroos arboricoles, DOLLO, conformément au principe de l'*irréversibilité de l'évolution* qu'il a établi, n'amène pas la restitution du gros orteil.

Nous ne connaissons pas d'exemple de perte du *hallux* chez les Primates, mais bien un phénomène analogue concernant le *pollex* dans le membre antérieur du *Colobus* (fig. 4) <sup>(13)</sup> et de l'*Ateles* (fig. 5) <sup>(14)</sup>. Dans ce cas, de même que dans le cas du gros orteil des Marsupiaux, *la réduction et la suppression du pouce est secondaire à son opposabilité*. La tendance à réduire le gros orteil ressort des dimensions de celui-ci dans le pied de l'Orang-outan (fig. 6 E).

Si le *Gorilla beringei* a le gros orteil moins écarté des autres orteils et moins opposable que chez d'autres Anthropoïdes, devons-nous y voir un *retour* de l'évolution à un état plus primitif, ou bien y voir tout simplement un *état réellement plus primitif* dans le pied du premier?

En admettant la possibilité d'un retour à un état plus primitif dans le pied des Anthropoïdes ou des Primates en général, nous ne serions pas logique en admettant une *irréversibilité de l'évolution* dans les cas du pied des Marsupiaux,

<sup>(11)</sup> Aucun des caractères typiques de la patte postérieure des Marsupiaux récents ne présente d'ailleurs la preuve d'un genre de vie arboricole primitif : le 4<sup>e</sup> orteil, le plus long, est propre à beaucoup de Reptiles et de Batraciens, bien que l'origine arboricole des derniers soit improbable; la syndactylie des orteils II et III n'est pas une adaptation *pour grimper* sur les arbres (cf. : GOODRICH, 1935), mais semble être *conditionnée* par le genre de vie arboricole et corrélative avec la prédominance du 4<sup>e</sup> orteil et avec l'opposabilité du 1<sup>er</sup> orteil (voir plus loin).

<sup>(12)</sup> BROOM, 1935, p. 53 : « When a light arboreal animal with a hind-hand becomes terrestrial the great toe never seems to take part in the support of the body, but to become reduced and then completely lost », etc. (Voyez la fig. à la page 54, *l. c.*)

<sup>(13)</sup> Le Colobe présente un bel exemple de parallélisme et aussi de la corrélation des caractères : le Prof<sup>r</sup> O. ABEL (1931, p. 347, contexte de la fig. 252) fait ressortir l'*artiodactylie* de ce Singe; rappelons-nous que l'estomac des Colobes, de même que celui des Semnopithèques, présente une structure analogue avec celle de l'estomac des Ruminants.

<sup>(14)</sup> Suivant A. SCHULTZ (1926, p. 494), c'est une tendance largement répandue parmi les Primates arboricoles; aussi l'absence du pouce a-t-elle lieu parfois chez les Cercopithèques (voir la fig. à la page citée).

du pied des Périssodactyles, etc. Pour ce qui nous concerne, nous croyons avoir raison en voyant dans le cas du pied du Gorille des montagnes un stade de l'évolution de la forme du pied quand l'opposabilité du gros orteil n'est pas encore aussi fortement développée que chez d'autres Anthropoïdes <sup>(15)</sup>, l'opposabilité étant une tendance contraire à celle qui conduit à la formation d'un pied humain et à la station bipède, comme il sera démontré plus loin.



FIG. 4. — Main (a) et pied (b) du *Colobus*, face palmaire et plantaire respectivement. (Ex : ABEL, 1931.)



FIG. 5. — Main d'*Ateles*, face palmaire. (Ex : ABEL, 1931.)

4. Pour ce qui concerne le pied humain, BROOM (1935) fait ressortir un trait particulier de sa structure qui, comme il l'observe, n'a pas été noté antérieurement. BROOM croit (*l. c.*, p. 53) que « the human foot has been derived from the foot of a heavily built ape which used the great toe for the support of the body in walking ». Il note plus loin (*ib.*, p. 54) que « Man seems to be the only mammal in which the hallux has come to be more important in bearing the weight of the body than the other toes, and there seems to be little doubt that the condition could not have arisen had man been directly descended from any

<sup>(15)</sup> L'opposabilité du gros orteil chez le Gorille est peut-être même moins développée que chez certains *Cercopithecidae*.

of the Primates of the Eocene or Oligocene times. These are all small so far as is known », etc. Voilà donc la raison pour intercaler « a large heavily built ape » entre les Singes du Tertiaire et l'Homme et pour dévaluer, par la même occasion, un caractère cité préalablement comme une particularité de l'Homme (16).

Si l'on veut concevoir l'évolution du pied humain à la manière du D<sup>r</sup> BROOM et des Prof<sup>s</sup> O. ABEL, W. K. GREGORY, SIR A. KEITH, etc., il est nécessaire d'admettre la réversibilité de l'évolution par deux fois.

En premier lieu, par rapport à l'opposabilité du gros orteil (*hallux*).

Celui-ci a dû gagner, chez les ancêtres des Primates, à défaut de griffes et en présence d'ongles plus ou moins plats, la faculté de s'écarter le plus possible des autres orteils et de s'opposer à eux, afin que le pied puisse saisir la branche sur laquelle il a été appelé à s'appuyer. Suivant le schéma répandu de la provenance de l'Homme d'un ancêtre Anthropoïde, le gros orteil a dû, à nouveau, se rapprocher des autres orteils et devenir de moins en moins opposable, pour aboutir à la forme du pied humain.

Cependant, la tendance de l'évolution du pied des Anthropoïdes étant l'élaboration de la faculté de saisir les branches des arbres, le pied tend à gagner la forme semblable à celle que, chez les Lemuroïdes, le Prof<sup>r</sup> A. FORSTER (1933) appelle « pince », ou à celle que, par exemple, chez les *Cebidae*, les auteurs allemands appellent « Greifzangenfusz », « Klammerfusz »; c'est-à-dire que le pied tend à se diviser en deux lobes opposables.

Si l'on ne tient pas compte du nombre des doigts dans chacun des deux lobes qui constituent la « pince », cette structure est parfaitement exprimée dans le membre antérieur du Koala (*Phascolarctus*), dans les deux paires de membres des *Lorisidae*, etc. Notons que c'est de la division du pied en deux lobes opposables que résulte, chez les Marsupiaux, parallèlement avec le développement du gros orteil opposable et le développement prépondérant du quatrième orteil, — qui devient ainsi le principal antagoniste du *hallux*, — la réduction des orteils intermédiaires, dont la fonction peut être amoindrie jusqu'au rôle d'un « instrument de toilette » de l'animal (17). Parmi les Lémuroïdes, chez le *Perodicticus*, les

(16) Ainsi, suivant BROOM, la particularité du pied humain consiste dans le développement prépondérant du gros orteil. Ceci est en corrélation évidente, nous semble-t-il, avec l'allure bipède et la course sur les pointes des pieds, quand le poids du corps est transmis en premier lieu sur cet orteil. Le pied de l'Homme possède donc la potentialité d'une monodactylie *sui generis*. Qui a observé la locomotion des grands Anthropoïdes sait que leur pied ne prend jamais une position digitigrade, aussi rapide que soit leur locomotion; l'accélération de cette dernière conduit d'ailleurs toujours les Anthropoïdes à prendre l'allure quadrupède.

(17) Les Marsupiaux chez lesquels le pied est moins spécialisé (cf. GOODRICH, 1935), les orteils sont plus équivalents et il ne se forme pas d'appareil de « toilette » spécial. Ce ne sont pas les besoins de l'hygiène qui déterminent la réduction des orteils II et III. Dans d'autres groupes de Mammifères il existe d'autres dispositifs pour la toilette; ainsi nous trouvons chez le Castor le dédoublement de la griffe du second orteil, visant probablement le même rôle d'instrument de toilette.

mêmes orteils II et III (ainsi que les doigts II et III dans le membre antérieur) subissent également une réduction.

Parmi les Reptiles, le Caméléon a les extrémités présentant chacune une « pince », dont les deux bouts peuvent être considérés fonctionnellement équivalents, car l'animal saisit avec *un* des pieds une section de la branche sur laquelle il grimpe; ses pieds se placent, à la progression, l'un devant l'autre. Chez les Mammifères qui, pour grimper sur les arbres, sont obligés d'embrasser les branches ou le tronc de l'arbre, chaque *paire* de membres constitue elle-même une « pince ». Ainsi, le lobe *extérieur* d'une main ou d'un pied fonctionne comme l'antagoniste du lobe *extérieur* du membre du côté opposé, plutôt que comme l'antagoniste du lobe *interne* du même autopodium. Ceci détermine chez les Mammifères arboricoles l'état de choses suivant : *les deux lobes d'un autopodium ne s'équivalent, dès le début, ni par la quantité des doigts dans chacun d'eux*<sup>(18)</sup>, *ni par la quantité du travail qui leur incombe*. Ceci conduit à ce que les lobes *internes* dans les extrémités de certains Mammifères arboricoles sont voués à la réduction.

En effet, nous voyons chez les Primates, parallèlement avec l'allongement des éléments du lobe extérieur de l'autopodium, — allongement qui correspond au passage de l'extrémité du type « pince » au type « crochet »<sup>(19)</sup>, — la réduction du lobe interne constitué ici par le pollex ou le hallux :

1° Disparition du pouce dans la main du Singe platyrrhinien *Ateles*, dans celle du catarrhinien *Colobus*;

2° Réduction progressive de la longueur relative du gros orteil, si l'on passe du pied du Gorille à ceux du Chimpanzé et du Gibbon, puis à celui de l'Orang-outan (voir la fig. 6).

5. Ainsi, le sens dans lequel s'effectue l'évolution du pied des Anthropoïdes est orienté, tout d'abord, vers une structure à gros orteil capable de s'écarter des autres orteils; ensuite, vers une structure préhensile, à gros orteil opposable, communiquant au pied la forme d'une « main ».

Plus le lobe extérieur (orteils II-V) devient capable de s'enrouler autour d'une branche d'arbre, plus ses éléments deviennent longs et courbés<sup>(20)</sup> et plus réduit

(18) Les lobes interne et externe comportent, comme on le sait, respectivement 1 et 4 orteils dans le pied des Marsupiaux, 1 et 4 doigts dans la main de beaucoup d'entre eux et de la majorité des Primates, 2 et 3 dans la main du Koala (*Phascolarctus*); une tendance vers ce dernier état s'observe parfois aussi chez *Alouatta* (voir : MIDLO, 1934, p. 357.)

(19) « Hakenfusz » (ABEL, 1934). — Bien que dans les deux cas, l'extrémité fonctionne surtout comme organe de suspension, l'ascension des troncs d'arbres exige que les membres embrassent ces derniers; par rapport à cette dernière fonction des extrémités, la suspension se présente donc comme une fonction secondairement acquise.

(20) Voyez la courbure des os des phalanges chez l'Orang-outan; celle-ci nous a forcé d'indiquer par des lignes pointillées une position des orteils moins artificielle que celle qu'ils ont sur le dessin ayant servi d'original pour le dessin de la figure 6 ci-après.

le gros orteil (voyez le squelette du pied de l'Orang-outan sur la fig. 6) <sup>(21)</sup>. Ainsi l'opposabilité du *hallux* comporte en elle-même la condamnation de celui-ci à la disparition. Ce paradoxe trouve son explication dans le fait que *plus préhensile devient le pied, plus reculé en arrière devient le gros orteil; de sorte qu'à l'opposition de celui-ci aux autres orteils participe de plus en plus le talon du pied*. L'état de spécialisation extrême — la limite d'une évolution adaptative dans ce sens — serait la suppression complète du gros orteil <sup>(22)</sup>. Comparez, sous ce rapport, le pied de l'Orang-outan avec celui du Paresseux, *Cyclopes didactylus*, étudié par BÖKER (1932), et dans lequel la nature a même compensé la perte du

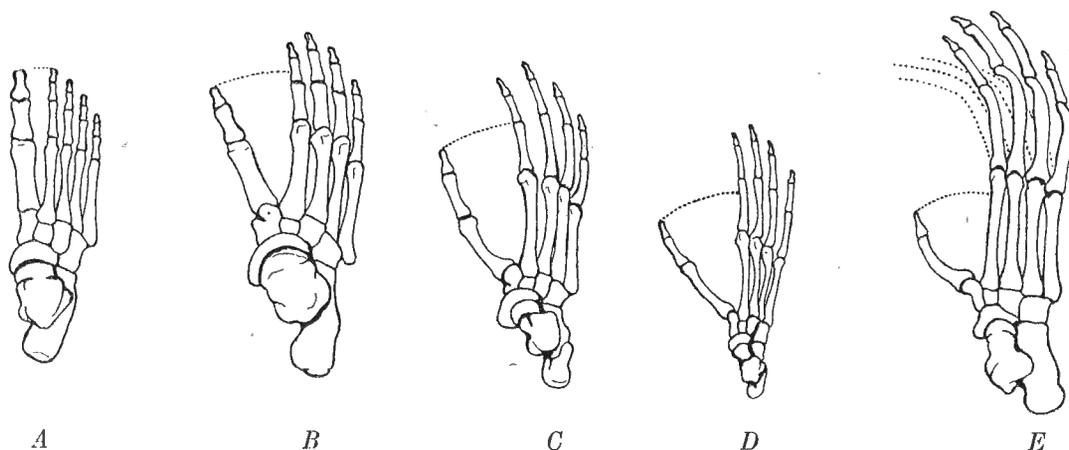


FIG. 6. — Squelettes de pieds.

A = de l'Homme; B = du Gorille; C = du Chimpanzé; D = du Gibbon; E = de l'Orang-outan.

Cette série montre l'accroissement de l'opposabilité du gros orteil et la réduction de sa longueur.

*hallux* par un renforcement du talon opposable par des éléments squelettiques de nature secondaire (fig. 7).

Tenant compte de la tendance évidente du pied des Anthropoïdes et de l'état atteint par la main de l'*Ateles* et du *Colobus*, nous devrions, pour admettre une évolution allant de l'état du pied de l'Orang-outan à celui de l'Homme, en passant par celui du pied du Gorille (voir la fig. 6), admettre une loi présidant à l'évolution du pied des Primates, diamétralement opposée à celle qui régit l'évolution de la main chez les genres *Ateles* et *Colobus*.

Comme il ne nous paraît pas possible d'admettre la réversibilité de l'évolu-

<sup>(21)</sup> Notez aussi la suppression du muscle long-fléchisseur du gros orteil chez l'Orang-outan. (FORSTER, 1924, p. 197.)

<sup>(22)</sup> C'est pourquoi le jugement exact de BROOM, qui dit (*op. cit.*, p. 54) : « had man been descended from an Eocene or Oligocene primate he would to-day have only four toes with the hallux lost », s'étend aussi, nous semble-t-il, sur la possibilité de la provenance de l'Homme d'un Anthropoïde.

tion pour déduire le type du pied humain de celui des Anthropoïdes, nous croyons pouvoir dire que *l'évolution du pied de l'Homme n'a jamais passé par un stade de pied d'Anthropoïdes*, les Gibbons y compris. Il nous paraît plus probable que le pied de l'Homme a dû passer par un état de structure plus généralisé, à partir duquel auraient pu se différencier les pieds des Gibbons et des Grands Anthropoïdes, d'une part, et le pied de l'Homme, d'autre part <sup>(23)</sup>. En outre, le pied des Anthropoïdes, comme l'indique la gradation allant du pied du Gorille

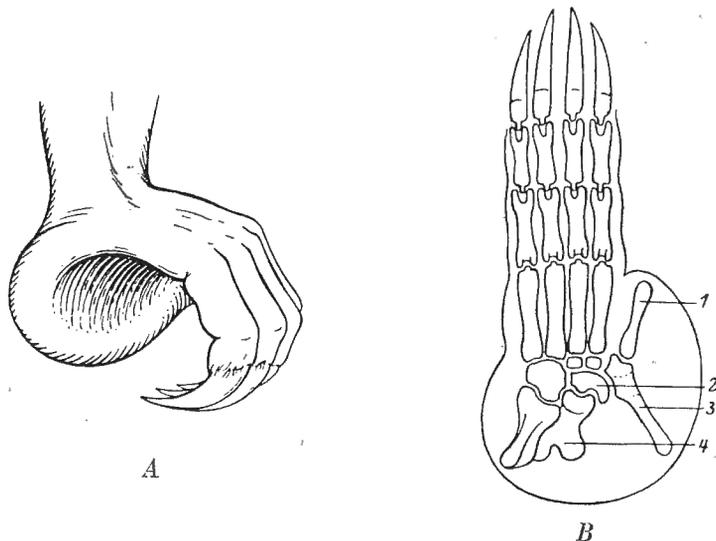


FIG. 7. — Le pied du Paresseux (*Cyclopes didactylus*).  
A = Vue externe du pied; B = Squelette du même pied; 1 = Metatarsale du gros orteil; 2 = Os naviculaire; 3 = Os cuneiforme et les os sesamoïdes; 4 = Talus. (Ex : BÖKER, 1932.)

à celui de l'Orang-outan, n'étant que *secondairement* arboricole, *le pied de l'Homme n'est pas, d'autant plus, d'origine arboricole*; ce qui n'empêche qu'une certaine potentialité d'évoluer dans le sens de l'adaptation à la vie arboricole soit, cependant, inhérente à sa structure et qu'elle se manifeste chez l'enfant et surtout chez le fœtus humain <sup>(24)</sup>.

Il nous paraît étrange que des naturalistes aussi compétents que SIR A. KEITH, W. K. GREGORY, etc., non seulement ne remarquent pas qu'ils admettent, pour l'origine du pied de l'Homme, une gradation morphologique peu probable, mais y trouvent encore une explication pour la position verticale de l'Homme <sup>(25)</sup>. C'est sous l'emprise de la même idée erronée que CH. MIDLO (1934), dans une exploration de grande précision, exprime, à titre d'une de ses conclusions, que : « Judged from the external appearance, man has a more primitive hand and a

<sup>(23)</sup> Cf. SCHULTZ, 1926, pp. 496-497.

<sup>(24)</sup> Cf. SCHULTZ, 1926, p. 498.

<sup>(25)</sup> Cf. KEITH, *op. cit.*, p. 22.

more specialised foot than any of the Pongidae » <sup>(26)</sup>. Ainsi, dans le cas unique où la main se présente sous la forme la plus parfaite d'une *extrémité débarrassée* de la fonction de *support* du poids du corps et adaptée uniquement à la préhension et au maniement des outils, l'auteur cité considère l'état de choses comme étant plus primitif que chez les Anthropoïdes <sup>(27)</sup>; tandis qu'il envisage le pied resté uniquement organe de support et *n'ayant pas acquis* la fonction de la *préhension* comme présentant l'état le plus spécialisé.

Si l'on n'entend par *spécialisation* que la *séparation* des fonctions partagées entre divers organes, c'est alors l'Homme qui présente, parmi les Primates, les



FIG. 8. — Jeune Orang-outan. (Ex : BREHM'S *Tierleben*.)

extrémités les plus spécialisées; mais si, en outre, on entend par spécialisation le *degré de l'écart d'un état primitif*, qui chez les Vertébrés terrestres est celui de deux paires d'extrémités plus ou moins équivalentes et servant toutes deux d'organes de support, c'est alors assurément la main de l'Homme qui se présente comme l'extrémité plus spécialisée, le pied ayant conservé sa fonction primitive.

L'examen sans idée préconçue de ses propres schémas aurait certainement conduit MIDLO à des conclusions plutôt contraires à celle qui est citée plus haut et qui, heureusement, ne constitue la partie ni la plus originale, ni la plus précieuse de son beau travail.

6. Le second cas dans lequel il serait nécessaire d'admettre la réversibilité de l'évolution, si l'on se ralliait aux conceptions de la majorité des auteurs modernes, concerne les proportions des bras et des jambes. C'est ce qu'a remarqué le Prof<sup>r</sup> F. WOOD JONES, qui « bases his arguments against the derivation of man from the anthropoid stock upon the postulat of « Irreversi-

<sup>(26)</sup> *Pongidae* est une des moins heureuses dénominations des grands singes Anthropoïdes.

<sup>(27)</sup> L'extrémité antérieure des Anthropoïdes présentant la particularité que par terre elle s'appuie sur le côté dorsal de ses doigts, certaines considérations, que nous espérons pouvoir exposer plus spécialement, ne nous permettent pas non plus d'admettre le contraire, c'est-à-dire de voir dans la main des Anthropoïdes un état primitif (*i. e.* antérieur) par rapport à la main humaine.

bility of Evolution », upon the existence of irreversible trends of evolution, such as the lengthening of the arms and the shortening of the legs in apes » <sup>(28)</sup>. Pour autant qu'il s'agit d'extrémités d'Anthropoïde, F. WOOD JONES nous semble avoir parfaitement raison.

Les auteurs de langue anglaise appellent les Singes qui voltigent dans les arbres d'une branche à l'autre en se suspendant principalement au moyen des extrémités antérieures (fig. 8) : « the brachiators ». Les extrémités postérieures de ces Singes ne participent que secondairement à leur locomotion, notamment pour « amarrer » pour quelques instants sur une branche leur corps, raccourci comme celui des Chauves-souris et des Oiseaux.

Le « brachiating » est, suivant GREGORY (1934, p. 17), « carried to an extreme in the Orang-utan, in which the very short hind limbs are fitted for suspension rather than for upright progression ». Les Gibbons (*Hylobatidae*), qui ont des bras encore plus longs, ne peuvent pas être envisagés comme présentant le type du « brachiator » le plus prononcé, car, comme le dit le même auteur (*l. c.*, p. 16) : « In spite of the excessive length of his arms, the gibbon can run rapidly on his hind legs ».

L'Homme, par les proportions de ses membres, présente une tendance contraire aux « brachiators », et les auteurs sont d'accord pour le distinguer, sous ce rapport tout au moins, des Anthropoïdes; il se rapporte au type de structure à jambes plus longues que les bras, auquel SIR A. KEITH applique actuellement le terme « cruriator ».

Comme les Gibbons sont les plus bipèdes, ou « orthogrades » <sup>(29)</sup>, parmi les « brachiators », — car ils courent par terre en tenant les bras en l'air (fig. 9), comme le font certains oiseaux de leurs ailes en courant sur le sol, tandis que les grands Anthropoïdes prennent la position bipède avec moins d'aisance que les Ours et retombent, pour courir, « à quatre pattes », — on serait tenté de croire que la position bipède découle de l'allongement des bras : plus ils deviennent longs, par rapport aux extrémités postérieures, plus la position « pronograde » se transforme en une position « orthograde ». Donc, le Primate le plus « orthograde » devrait avoir les bras les plus longs.

Or, l'Homme, tout en ayant la position « orthograde » parfaite, est un « cruriator ».

<sup>(28)</sup> Nous étant proposé l'examen de la question de l'origine anthropoïde du pied humain, nous ne nous occupons pas ici de la question de savoir comment le même auteur concilie le même postulat avec sa thèse de l'origine de l'Homme d'un ancêtre Tarsioïde, le pied extrêmement allongé et semi-digitigrade du *Tarsius* présentant un état d'extrémité très spécialisé. (Voir à ce sujet l'ouvrage de W. K. GREGORY, 1934.)

<sup>(29)</sup> Nous empruntons les termes « orthograde » et « pronograde » à SIR A. KEITH; par orthograde on comprend une position verticale du corps; par pronograde, une position oblique.

Aurait-il donc fallu à l'Homme, pour être bipède, passer par un stade d'Anthropoïde, « brachiator »? Aurait-il donc acquis secondairement des bras relativement courts après les avoir eus d'une longueur allant des épaules aux talons, si la position bipède était l'état-limite de l'évolution dirigée dans le sens du « brachiator » de plus en plus parfait? Fallait-il là encore qu'une réversion de l'évolution des Anthropoïdes eût lieu? <sup>(30)</sup>. A l'exception des Anthropoïdes, la majorité des Simiens et des Lémuriens sont des « cruriators » bien prononcés et qui, au cours de l'évolution, n'ont pas dû passer par un stade d'Anthropoïde; pourquoi l'Homme seul serait-il devenu un « cruriator » après avoir eu des ancêtres qui, en tant qu'Anthropoïdes, auraient dû être des « brachiators »?

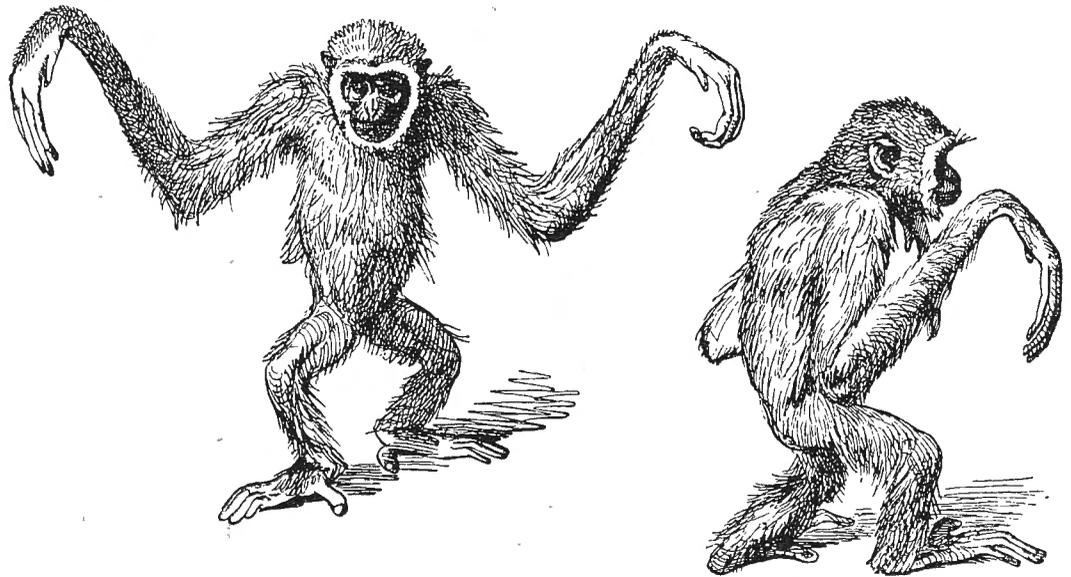


FIG. 9. — Gibbon en position bipède. (Ex : BREHM's *Tierleben*.)

Remarquons, d'autre part, que, comme le montre l'exemple des Ours, Mammifères secondairement arboricoles, rien n'impose l'idée d'attribuer la position bipède à une origine arboricole, cette position étant propre aussi à ceux des *Ursidae* qui, comme l'Ours blanc, ne grimpent jamais sur les arbres. Par contre, la position bipède semble être bien en corrélation avec la forme plantigrade du pied:

<sup>(30)</sup> La comparaison de l'Homme avec les Gibbons et les grands Anthropoïdes évoque la comparaison avec le cas analogue de la Girafe et de l'Antilope *Lithocranius*. Les deux Ruminants cueillent les feuilles des arbres; le cou et les membres antérieurs, extrêmement allongés, le permettent à la Girafe; l'Antilope-girafinoïde, dont le cou n'est pas aussi allongé que chez la Girafe, ni les membres antérieurs plus longs que les postérieurs, cueille le feuillage en se tenant en position bipède, — attitude fréquente chez la Chèvre (*Capra*). Personne ne songerait à rapprocher génétiquement les genres *Giraffa* et *Lithocranius* ou d'envisager l'un d'eux comme la forme ancestrale de l'autre, l'*Okapia* étant un jalon de la voie suivie par l'évolution de la Girafe.

et lorsque celui-ci est chargé, comme dans le cas des Anthropoïdes, d'une nouvelle fonction, — de celle de la préhension, — son fonctionnement en fait d'organe de support devient insuffisant et rend difficile la position bipède <sup>(31)</sup>.

7. Ainsi, pour ce qui concerne le  *pied*  de l'Homme, il nous semble certain que son évolution  *a évité le stade d'Anthropoïdes* , les pieds de ces derniers présentant une adaptation à la vie arboricole, c'est-à-dire une modification secondaire. Le pied de l'Homme présente, sous ce rapport, un  *état plus primitif* , analogue, par l'absence d'un stade préhensile dans sa phylogénie, au pied de l'Ours malais.

Il ne s'agit pas, nous semble-t-il, de l'ordre dans lequel on fait suivre, dans les schémas phylogénétiques, l'état d'Anthropoïde et l'état de l'Homme <sup>(32)</sup>, mais principalement de la  *divergence*  de l'évolution qui a conduit à ces deux types différents, exactement comme dans le cas des pieds d'Ours et de Chien, cité antérieurement.

Toutefois, la structure du pied humain nous suggère que les formes semblables aux Anthropoïdes par la structure du pied et par les caractères corrélatifs à celle-ci doivent être rejetées en premier lieu de la lignée des ancêtres probables de l'Homme.

Ceci s'impose, nous semble-t-il, si l'on veut approcher le plus possible de la vérité concernant l'évolution morphologique de l'Homme.

*Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique.*

#### OUVRAGES CITES OU CONSULTES

- ABEL, O., 1931, Die Stellung des Menschen im Ramen der Wirbeltiere. (G. Fischer, Jena.)
- ANTHONY, R. et COUPIN, F., 1931, Tableau résumé d'une classification générique des Primates fossiles et actuels. (*Bull. Mus. nation. d'Hist. natur.* Paris, 2<sup>e</sup> série, t. III, n<sup>o</sup> 7.)
- ANTHONY, R., 1902, L'Évolution du pied humain. (*Bull. et Mém. Soc. d'Anthropologie.* Paris [5], 3, pp. 818-835.)
- BÖKER, H., 1932, Beobachtungen und Untersuchungen an Säugetieren während einer biologisch-anatomischen Forschungsreise nach Brasilien im Jahre 1928. — 1. Ueber sekundäres Klammerfuszklettern, pp. 2-17. — 4. Eichhörnchenaffen und Eichhörnchen, pp. 40-48. (*Morpholog. Jahrb.*, Bd. 70, Heft 1-2, Leipzig.)

<sup>(31)</sup> Notons immédiatement que nous sommes loin de vouloir dire par là que les quadrupèdes proviennent des animaux bipèdes; mais il nous paraît évident que la préhensibilité est une qualité secondairement acquise par le pied, la position bipède pouvant, mais ne devant pas obligatoirement précéder dans l'évolution l'acquisition de la préhensibilité.

<sup>(32)</sup> Cf. KEITH, *op. cit.*, p. 37.

- BROOM, R., 1935, The Origin of the Human Foot. (*Annals of the Transvaal Museum*, vol. XVIII, pp. 53-54.)
- COOLIDGE JR., H. J., 1933, Pan paniscus. Pigmy chimpanzee from South of the Congo River. (*Amer. Journ. of Physic. Anthropol.*, vol. XVIII, pp. 1-59.)
- DAMMERMAN, K. W., 1924, De Orang Pandak van Sumatra. (*De Tropische Natuur*, Jaarg. XIII, afl. 12, pp. 177-182.)
- DOLLO, L., 1899, Les ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles? (*Trav. Stat. Zool. Wimereux*, vol. V, p. 7.)
- ELLIOT SMITH, G., 1927, The Evolution of Man (2<sup>d</sup> ed.). (*Oxford University Press*. London, H. Milford.)
- FORSTER, A., 1924, Étude sur l'Évolution du pied humain. La Voûte longitudinale. (*Arch. d'Anat., d'Histol. et d'Embryol.* Strasbourg, pp. 193-246.)
- 1933, La « pince palmaire » et la « pince plantaire » de *Perodicticus potto*. Étude d'adaptation squelettique et musculaire. (*Ib.*, t. XVII, pp. 181-246.)
- FRAIPONT, CH., 1931, L'Évolution cérébrale des Primates et en particulier des Hominiens. (*Arch. Instit. Paléont. humaine*. Paris, *Mém.* 8, pp. 1-86.)
- GOODRICH, E. S., 1935, Syndactyly in Marsupials. (*Proc. Zool. Soc. London*, pp. 175-178.)
- GREGORY, W. K., 1934, Man's Place Among the Anthropoids. (*Oxford Clarendon Press*.)
- HUXLEY, TH., 1863, Man's Place in Nature.
- 1868, De la place de l'Homme dans la nature. (*Trad. franç. par le Dr E. Dally*. Paris, Baillière et Fils.)
- KEITH, SIR ARTHUR, 1934, The Construction of Man's Family Tree. (London, Watts & Co.)
- LECHE, W., 1909, Människan, hennes uppkomst och utveckling. Stockholm. (*Der Mensch. Sein Ursprung und seine Entwicklung*, 2<sup>te</sup> Aufl. Jena, 1922.)
- MIDLO, CH., 1934, Form of Hand and Foot in Primates. (*Amer. Journ. of Physic. Anthropol.*, vol. XIX, pp. 337-389.)
- OSBORN, H. F., 1928, Recent Discoveries relating to the Origin and Antiquity of Man. (*Palaeobiologica*, vol. I, pp. 189-202.)
- 1929, Is the Ape-Man a Myth? (*Human Biology*, vol. I, pp. 3-9.)
- SCHULTZ, A., 1926, Fetal Growth of Man and Other Primates. (*The Quart. Review of Biology*, vol. I, pp. 465-521.)
- 1930, The Skeleton of the Trunk and Limbs of Higher Primates. (*Human Biology*, vol. II, pp. 303-438.)
- SONNTAG, CH., 1924, The Morphology and Evolution of the Apes and Man. (London, J. Bale, Sons & Danielson, Ltd.)
- TATE REGAN, C., 1930, The Evolution of the Primates. (*Ann. & Mag. of Nat. Hist.*, vol. VI, p. 368.)
- WESTENHÖFER, M., 1928, Der Gang des Gibbon in Beziehung zum Menschenfusz. (*Zeitschr. für Säugetierkunde*, Bd. III, pp. 278-283.)
- WIEDERSHEIM, R., 1893, Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. (2<sup>te</sup> Aufl. Freiburg i. B. und Leipzig.)
- WOOD JONES, F., 1929, Man's Place among the Mammals. (London, E. Arnold & Co.)

## RECHERCHES SUR QUELQUES PROBLEMES D'HISTOLOGIE THYROIDIENNE

PAR

H. de WINIWARTER (Liège).

---

Les nombreux travaux consacrés à la thyroïde ont certes apporté une ample moisson de faits; mais ils ne permettent pas encore de comprendre le fonctionnement de l'organe, ni de rattacher les formes pathologiques aux formes normales. Aussi doit-on considérer comme un progrès sensible la découverte, par F. THOMAS, de « tests » morphologiques nouveaux à l'aide desquels on peut interpréter les diverses étapes du fonctionnement. L'auteur a réussi parce qu'il s'est astreint d'employer la seule méthode capable de mener au but : elle consiste à réunir un matériel considérable, bien sérié; à étudier d'abord systématiquement la thyroïde normale, aux divers âges, et, ensuite seulement, à tenir compte du matériel pathologique, à condition de le comparer constamment à des organes-contrôles de même âge.

Cette méthode est peut-être longue, mais elle a toujours abouti à des conclusions fermes dans le cadre desquelles les faits isolés s'intercalent pour ainsi dire d'eux-mêmes. Ajoutons que les recherches de THOMAS portent sur l'homme et qu'il a reconnu de la sorte que les petits mammifères habituellement employés se prêtent beaucoup moins à cette étude. Ceci explique les désaccords entre les auteurs et peut-être aussi pourquoi les tests de THOMAS ont si longtemps passé inaperçus.

Ses résultats sont loin d'être admis par les histologistes; aussi toute confirmation obtenue sur un matériel autre que la thyroïde humaine présente un incontestable intérêt.

C'est ce qui m'engage à publier des observations recueillies en partie sur une série d'embryons de Cobaye et de Chat qui m'ont servi pour l'histogénèse du thymus, en partie sur un matériel expérimental. Mes observations ne portent que

sur certains points, spécialement controversés, et par conséquent n'ont pas la prétention d'épuiser le sujet. Mais les arguments que j'apporte me paraissent concluants et susceptibles d'étayer les conclusions de THOMAS.

\*

\*\*

Pour tout ce qui concerne matériel et méthodes employés, je renvoie aux publications antérieures auxquelles je viens de faire allusion.

### I. — VACUOLES DE LA COLLOÏDE.

On sait depuis longtemps que dans les préparations microscopiques de la thyroïde, la colloïde ne remplit pas toujours exactement l'espace délimité par l'épithélium. Cette disposition résulte de plusieurs causes. Tantôt la fixation détermine une rétraction de la colloïde, qui se détache de l'épithélium et fait apparaître entre les deux un vide plus ou moins accentué; le contour externe de la colloïde est le plus souvent festonné, en raison du sommet arrondi des cellules épithéliales et peut-être aussi de l'adhérence plus forte de la colloïde aux cloisons intercellulaires. Il s'agit donc d'un simple artefact, et ce n'est pas lui qui nous intéresse.

Tantôt le phénomène se rapporte à de véritables « vacuoles » qui surmontent les cellules épithéliales et proéminent plus ou moins dans la masse de la colloïde. Ces vacuoles n'ont rien de régulier : leurs dimensions peuvent varier d'un point à l'autre du pourtour folliculaire, comme leur nombre et même leur structure; car tantôt elles semblent constituées d'une substance plus fluide que la colloïde; tantôt elles paraissent vides, comme si le contenu n'avait pas été conservé.

Aussi, selon les cas, les vacuoles se colorent comme la colloïde, mais plus pâles; tantôt elles ne se colorent pas du tout et se présentent comme des orifices taillés à l'emporte-pièce aux dépens de la colloïde.

Ces vacuoles n'ont pris de l'importance que depuis que l'on a reconnu que la thyroïde était une glande endocrine. En effet, pour la majorité des auteurs (sauf pour BENSLEY), la colloïde représente le produit actif; aussi tous les auteurs se sont-ils efforcés de rechercher comment cette colloïde, accumulée par l'épithélium dans le follicule, parvient à passer dans les vaisseaux sanguins ou lymphatiques. Ce passage se conçoit facilement si l'on suppose que la colloïde, très dense et capable de se coaguler spontanément, se liquéfie pour être reprise par les cellules et rejetée dans le sang. Les vacuoles représenteraient précisément cette colloïde modifiée et ne seraient par conséquent que l'expression d'une excrétion active de colloïde hors du follicule.

Cette opinion a rallié la majorité des auteurs. ARON se base sur l'apparition des vacuoles pour noter, au cours du développement embryonnaire, l'époque où la thyroïde devient fonctionnelle. De même, pour apprécier la réaction thyroïdienne vis-à-vis des extraits hypophysaires. Et tout récemment encore, GUYÉNOT,

PONSE et DOTRENS ont recours à ce même test pour évaluer le degré et le genre d'activité des extraits hypophysaires et autres qu'ils ont soumis à une enquête approfondie.

Au contraire, THOMAS distingue soigneusement deux phases dans l'activité de la thyroïde : la première, la *sécrétion*, consiste dans la production de la colloïde; celle-ci s'accompagne de vacuoles qui seraient un pro-produit, très fluide et destiné à s'épaissir, de la colloïde. Les vacuoles sont d'autant plus abondantes que cette sécrétion est plus active; elles serviraient donc à mesurer en quelque sorte la rapidité et l'intensité de celle-ci.

La seconde phase comporte l'*excrétion* du produit endocrine; elle ne s'effectue qu'au niveau de certains territoires du follicule et s'accompagne d'images histologiques caractéristiques, mais différentes de celle de la sécrétion. Il n'est donc pas possible de confondre les deux processus, bien qu'ils puissent coexister dans un même follicule, mais répartis sur des territoires distincts.

On voit, par ce rapide exposé des diverses opinions proposées, que la question est d'importance; car la valeur des travaux précités est directement liée à l'interprétation des vacuoles; leurs conclusions ne sont valables que pour autant que les vacuoles possèdent la signification que chaque auteur leur attribue.

J'ai pensé que la méthode embryologique permettrait de trancher le débat, et c'est dans cette intention que j'ai repris mes embryons de Cobaye et de Chat. Il est indispensable de refaire brièvement l'histogenèse de la thyroïde, un peu différente dans chacune de ces deux espèces, afin de sérier les stades en toute certitude.

#### A. — COBAYE.

Chez des embryons de 21 à 23 jours, l'ébauche thyroïdienne se constitue et s'étale devant le larynx et les vaisseaux, qui descendent obliquement, en avant de celui-ci. L'ébauche se compose de quelques cordons grêles, formés le plus souvent de deux rangées de cellules. Ces cordons sont un peu plus épais et déjà anastomosés dans la portion médiane et inférieure; alors une ou deux assises de noyaux s'intercalent irrégulièrement entre les couches superficielles.

On n'observe que très rarement des pycnoses (si fréquentes dans le thymus); mais, par contre, de nombreuses divisions.

Chez les embryons de 24 jours, les cordons s'épaississent, surtout au niveau des futurs lobes latéraux. De nouvelles branches se forment, plus arrondies et plus régulièrement séparées par les capillaires, lesquels ont pris une grande extension. Beaucoup de mitoses. La rangée externe et continue de noyaux ovalaires ou circulaires ne constitue pas une zone palissadique nette; les limites cellulaires sont peu visibles; en dedans, deux ou trois couches de noyaux irrégulièrement distribués. Plus aucune pycnose.

Cette disposition s'accroît à 25 jours, où les lobes latéraux sont bien marqués. La glande se compose de travées cellulaires pleines, disposées en un réseau dont les mailles sont occupées par de larges capillaires sanguins.

Les noyaux, bien qu'ayant partout la même structure, se colorent plus vivement aux bords des travées qu'au niveau du centre. A faible grossissement, l'assise externe tranche

sur le reste. Cet aspect caractéristique permet de distinguer tout de suite la thyroïde des parathyroïdes (uniformément claires et massives) et du thymus (riche en cellules et foncé).

A 27 et 28 jours, toujours de nombreuses mitoses, surtout dans les couches périphériques. La thyroïde a progressé, en ce sens que de nouveaux cordons, plus minces et plus serrés, se sont édifiés à la surface, tandis que les cordons primitifs, devenus plus épais et plus clairs, sont massés vers le centre.

La constitution réticulée des cordons s'aperçoit d'autant mieux que les capillaires sont très développés et en général dilatés.

Mais une disposition nouvelle s'observe à ce stade : sur le trajet de certaines travées, les cellules, très irrégulières jusqu'alors, s'ordonnent en une rosette, une couronne autour d'un minuscule orifice central. Malgré sa petitesse, cet orifice attire l'attention, parce que bordé par les extrémités internes des cellules, où le protoplasme est condensé et plus coloré. La cavité centrale paraît vide; ni les fixateurs, ni les colorations les plus diverses ne parviennent à mettre en évidence un contenu quelconque (fig. 1).

Il est difficile de dire si ces follicules en miniature se séparent aussitôt des cellules environnantes ou s'ils continuent à faire partie de la travée dont ils proviennent; en beaucoup de places, les cellules passent insensiblement aux cellules irrégulières du voisinage. De même, il n'est guère possible, chez le Cobaye tout au moins, de savoir si des follicules voisins en coupe sont isolés ou continus, c'est-à-dire si les cavités communiquent et représentent en réalité un tube plus ou moins long. Il semble plutôt que ces formations soient d'emblée isolées; mais en raison de la complication et de la petitesse des figures, il est malaisé de reconstituer la série des coupes avec quelque certitude.

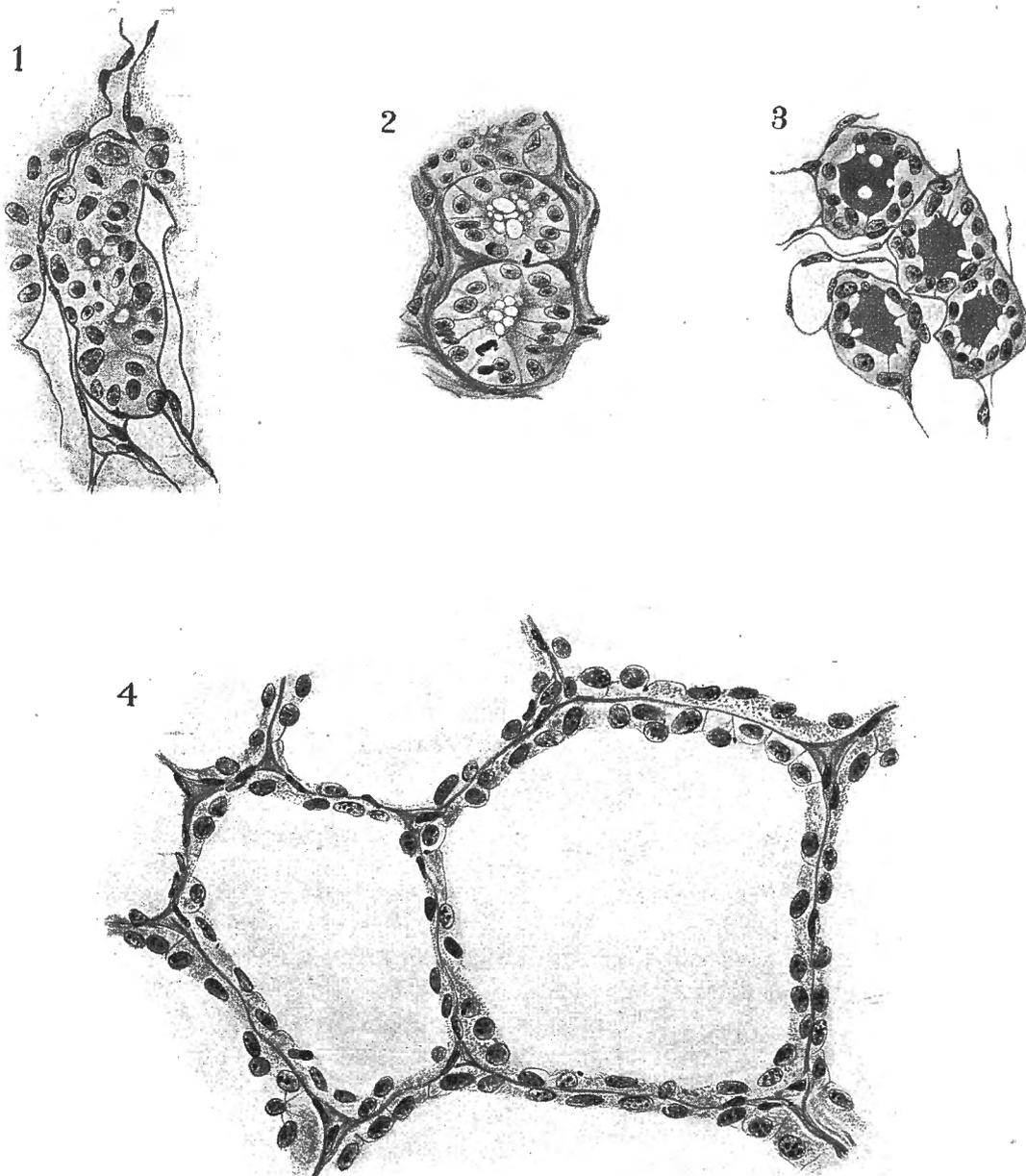
Un peu plus tard (embryons de 33 jours), mêmes particularités, mais accentuées. Nouvel accroissement périphérique, tandis qu'au centre les follicules sont plus nombreux; petit à petit, l'organe prend l'aspect de la thyroïde. Or, en examinant les follicules avec soin, on constate que la lumière centrale est occupée de temps à autre par deux, trois ou quatre vacuoles : cercles délimités par une fine ligne sombre. Ces vacuoles s'observent surtout nettement après fixation au Helly; dans un organe un peu plus âgé, ces follicules à vacuoles sont plus fréquents et plus volumineux (fig. 2). Enfin, mais très rarement, on trouve au centre du cercle des vacuoles un peu de colloïde, dont les caractères tinctoriaux sont bien connus.

Chez les embryons de 38 jours, il existe d'innombrables petits follicules à lumière vide, des follicules à vacuoles; enfin, un certain nombre de follicules à vacuoles *et* à colloïde, les plus volumineux siégeant par groupes, surtout répartis dans les lobes latéraux; la portion isthmique en est dépourvue. Quelques très rares follicules moyens possèdent un contenu à colloïde sans vacuoles; c'est l'exception à ce stade. Le tissu conjonctif et les vaisseaux sont plus développés, ce qui isole davantage les parties épithéliales.

La comparaison entre les derniers stades démontre que les vacuoles apparaissent *avant* la colloïde. Alors qu'au début la lumière semble vide, — il est probable qu'il existe du liquide, mais la fixation ne permet pas de s'en assurer, — dans la suite elle est occupée par des gouttes d'une substance très fluide; car la coagulation ne précipite qu'une fine ligne de démarcation à leur surface. Ces vacuoles se multiplient et distendent le follicule, dont le diamètre augmente; secondairement, enfin, de la colloïde apparaît au centre du groupe des vacuoles.

Ce processus s'étend peu à peu à toute la thyroïde. C'est ce que l'on observe chez des embryons de 40 (fig. 3), 45 et 50 jours.

Au fur et à mesure que les derniers stades se multiplient, ils se substituent aux stades du début, qui, relégués d'abord à la périphérie, finissent par disparaître complètement.



M. de Rans del.

FIG. 1 à 4. — Dessins : Zeiss. Oc. 6 compens. Obj. D, tube rentré, papier sur la table de travail. = Gross. 680 (réduit à 544).

FIG. 1. — Cobaye. Embryon de 33 jours. Travée de thyroïde où les noyaux commencent à s'orienter autour de fines lumières.

FIG. 2. — Idem, 34 jours. Apparition de vacuoles dans les lumières; début de sécrétion.

FIG. 3. — Idem, 40 jours. Vacuoles et colloïde.

FIG. 4. — Idem, nouveau-né; follicules sans vacuoles, épithélium surbaissé; état de repos.

Au moment de la naissance, la thyroïde entière est découpée en follicules; ceux du centre, très distendus, se compriment mutuellement et sont devenus polygonaux (fig. 4); la plupart ne possèdent plus que des vacuoles discrètes et petites. Plus superficiellement, des follicules moyens à vacuoles nombreuses; les follicules les plus petits sont irrégulièrement distribués, surtout à la périphérie, et montrent des vacuoles serrées.

En résumé, la succession des stades telle qu'elle vient d'être décrite se comprend si les vacuoles sont des images de sécrétion. Puisque les vacuoles précèdent la colloïde, il ne peut s'agir de l'excrétion d'une substance qui n'est pas encore formée. Dans la suite, la répartition des vacuoles dans les follicules qui s'accroissent, leur diminution dans ceux qui, devenus polygonaux par compression, semblent avoir atteint un certain équilibre sont de même explicables par la sécrétion et non par le phénomène inverse.

Enfin, l'absence de vacuoles, signe de suspension momentanée de la sécrétion, ne s'observe que rarement chez le Cobaye, tout au moins aux stades étudiés ici. Les phénomènes physiologiques s'exerçant presque toujours par vagues successives, il se peut que la récolte des embryons ait coïncidé par hasard avec les périodes d'activité. En comparant les diamètres des follicules depuis leur apparition jusqu'à la naissance, on constate une augmentation continue qui, elle aussi, ne peut valablement s'expliquer que par une sécrétion progressive.

#### B. — CHAT.

Je me bornerai aux différences que l'on relève chez le Chat, par comparaison avec le Cobaye.

Au stade de 20 jours, l'ébauche se compose d'une masse centrale, située dans l'angle aigu formé par les deux arcs aortiques et comprenant des cordons plus épais et plus courts que ceux du Cobaye. De ce noyau central se détachent quelques travées grêles et plus longues qui s'étendent latéralement vers les ébauches du thymus, sans les atteindre. Chez le Chat, la structure des cordons est caractéristique : l'assise de cellules superficielles possède des noyaux ovalaires, sombres, très régulièrement alignés en une zone palissadique serrée. A l'intérieur de ces noyaux, plusieurs couches de noyaux plus pâles, dispersés sans ordre; les mitoses y sont nombreuses. Au centre, les limites cellulaires sont peu nettes; on y remarque quelques pycnoses. Dès ce stade, la masse centrale comprend des travées anastomosées, bien que le tissu conjonctif et les vaisseaux interposés soient encore peu abondants.

Pendant les jours qui suivent (embryons de 23, 24, 25 et 30 jours), la surface du massif central se couvre de multiples bosselures, arrondies et courtes; phénomène surtout actif sur les côtés de l'ébauche, ce qui accentue la proéminence des lobes latéraux dont le développement va bientôt dépasser celui de la future portion isthmique. Les travées possèdent toujours une couche externe, palissadique et continue, et une zone interne, irrégulière, à mitoses abondantes. Les capillaires prennent de l'extension, moins le tissu conjonctif.

Si, chez le Cobaye, la progression s'opère par des branches nouvelles d'emblée disposées en réseau, chez le Chat, la structure réticulée est secondaire. Aussi, à 33 jours, les coupes de la thyroïde affectent une apparence radiaire : les travées divergent à partir du centre et se divisent un certain nombre de fois, pour se terminer par des bouquets, des arborisations courtes et arrondies. Quelques branches obliques réunissent les divisions principales. A ce moment, la thyroïde du Chat ressemble à l'ébauche d'une glande exocrine quelconque, où les portions sécrétantes commenceraient à se marquer. La

thyroïde du Cobaye n'acquiert jamais cet aspect radiaire, étalé, parce que l'ébauche s'accroît continuellement par branches courtes, d'emblée anastomosées. Chez le Chat, c'est à ce stade que surviennent encore les premières lumières; certaines sont punctiformes ou arrondies; mais par places, il se forme un véritable canal, assez long, parfois même ramifié, absolument comme le canal central d'une glande exocrine. Aussitôt les cellules se régularisent et deviennent cubiques, larges, basses, et se munissent de bandes obturantes nettes.

A côté de lumières vides et alors étroites, il y a des cavités gorgées de vacuoles, surtout apparentes dans les préparations à l'hématoxyline ferrique. Enfin, quelques rares lumières contiennent aussi de la colloïde au centre des vacuoles.

Bien que lumières, vacuoles et colloïde apparaissent au même stade chez le Chat, leur fréquence relative permet cependant de conclure à un ordre identique à celui qui a été reconnu chez le Cobaye. En d'autres termes, ici encore, les vacuoles précèdent la colloïde et doivent être considérées comme des images de sécrétion.

A 40 jours, la thyroïde est plus compacte, par suite de la formation de nouveaux bourgeons superficiels et le tassement des parties centrales. Parmi les follicules, on ne relève plus que des lumières arrondies, peu volumineuses, le plus souvent remplies de colloïde sans vacuoles. Il semble que les tubes si nets du stade précédent se soient fragmentés en un certain nombre de follicules sphériques. Car si les canaux ont disparu, on ne peut l'expliquer en admettant que, par hasard, *tous* les tubes aient été sectionnés transversalement. En somme, la thyroïde semble moins active que précédemment, en ce sens que la sécrétion subit un temps d'arrêt.

Il y a peu de mitoses et elles siègent de préférence à la périphérie.

Chez les embryons de 45 jours, la thyroïde s'est encore développée, surtout à la périphérie, composée de cordons serrés, tantôt pleins, tantôt munis de petites cavités avec vacuoles ou non. Le tassement central s'accroît; aussi les cloisons conjonctives avec leurs vaisseaux deviennent-elles de plus en plus étroites et comprimées. Enfin, au centre, persistent des follicules de faible volume, les uns avec vacuoles et colloïde, les autres uniquement à colloïde. On retrouve exceptionnellement deux ou trois tubes.

A 55 jours, nouvelle augmentation de volume aux dépens des couches périphériques, où, comme au stade de 45 jours, les massifs pleins, mais surtout les lumières avec ou sans vacuoles sont légion. Plus au centre, les portions plus âgées comprennent de nombreux follicules moyens, avec vacuoles et colloïde et quelques follicules plus volumineux.

Enfin, au moment de la naissance (1 jour p.p.), l'image histologique de la thyroïde paraît moins avancée que chez l'embryon: augmentation de volume, mais les massifs pleins et les follicules à lumière et à vacuoles sont de loin les plus nombreux; à la périphérie, ils règnent seuls; au centre ils sont entremêlés de quelques follicules moyens sans vacuoles. Il n'y a plus de grands follicules. Mais en cherchant longuement, on rencontre deux ou trois follicules à parois plissées et irrégulièrement festonnées qui sont manifestement des figures d'excrétion.

Il semble donc qu'il y eut immédiatement avant la naissance, ou tout au moins pendant les quelques derniers jours de la vie intra-utérine, une abondante excrétion de colloïde, et qu'après la naissance, l'aspect peu différencié soit dû en partie à cette excrétion, en partie à de nouveaux bourgeons superficiels, où des follicules jeunes sont en voie de formation.

\*  
\*\*

J'aurais pu me borner à décrire les stades nécessaires à la démonstration du rôle des vacuoles; mais j'ai tenu à montrer en même temps que chez les divers

Mammifères l'évolution de la thyroïde ne présente pas une allure aussi régulièrement progressive que chez le Cobaye. Il peut y avoir des poussées successives qui, suivant les circonstances, peuvent être séparées par des phases de repos ou, au contraire, devenir subintrantes et, de la sorte, masquer la succession véritable du phénomène.

Néanmoins, il ressort, tant de l'étude du Cobaye que de celle du Chat, que l'histogenèse de la thyroïde comporte plusieurs phases : d'abord une prolifération épithéliale dont l'allure rappelle plus ou moins celle d'une glande exocrine banale; ensuite remaniement des cellules, qui se rangent en couronnes ou en files autour d'une lumière centrale; celle-ci se remplit d'une substance fluide qui, par fixation, se présente sous forme de vacuoles. En dernier lieu, la colloïde apparaît entre les vacuoles comme un dérivé de ce pro-produit fluide.

La sécrétion continuant, de nouvelles vacuoles naissent en dedans de l'épithélium; la colloïde augmente, en même temps que les dimensions totales du follicule s'accroissent.

L'ébauche épithéliale ne se transforme pas partout à la fois; au début, les remaniements sont dispersés très irrégulièrement et séparés par de larges espaces non différenciés. De plus, comme après trente-cinq jours et jusqu'à la naissance, la thyroïde continue à proliférer, surtout par ses couches superficielles, de nouveaux territoires sont petit à petit atteints par la différenciation. Mais ces vagues successives ne sont continues ni dans l'espace, ni dans le temps; c'est-à-dire que la transformation ne s'étend pas dans un sens centrifuge régulier et peut subir des temps d'arrêt. Ceci se mesure aux dimensions des follicules et à l'absence périodique des vacuoles. A cet égard, la thyroïde du Cobaye évolue beaucoup plus schématiquement que celle du Chat.

Ma conclusion générale est qu'il faut considérer les vacuoles comme le témoignage morphologique de la *sécrétion* de colloïde et non comme l'indice de son excrétion. Du reste, comme les follicules augmentent de volume, tout en contenant des vacuoles, cet accroissement ne se comprend plus si l'on admet qu'au même moment la colloïde est extraite du follicule.

Cependant, pour la majorité des auteurs, les vacuoles signifient excrétion. ARON, qui a examiné un matériel abondant du Cobaye, ne semble pas avoir fait une étude embryologique complète; il se borne à constater que, chez l'embryon de 40 jours, des vacuoles apparaissent dans la colloïde; ces vacuoles sont l'expression d'une activité nouvelle de la thyroïde, qui rejette dans le milieu interne une substance que jusqu'alors elle avait simplement accumulée dans les follicules. La thyroïde deviendrait donc fonctionnelle. Mais ces vacuoles existent bien avant 40 jours et précèdent la colloïde; ARON n'a pas recherché le mode de formation de celle-ci.

D'autre part, la description que donne ARON de l'action stimulante des extraits d'hypophyse sur la thyroïde s'applique bien mieux à une sécrétion qu'à une excrétion; l'auteur constate une augmentation de volume et de poids de l'organe, un accroissement des follicules, du nombre de vacuoles; la colloïde

devient plus fluide et moins colorable, etc. J'avoue que ce comportement est incompréhensible en cas d'excrétion exagérée.

Parmi les partisans de cette théorie, je citerai seulement ANDERSON, CHAMPY, LUCIEN, OKKELS et KROGH, n'ayant pas l'intention de réunir une bibliographie complète.

Pourtant la conception du rôle sécrétoire des vacuoles a trouvé des défenseurs; j'ai signalé THOMAS; j'ajouterais les noms de UHLENHUTH, LOEB, RABINOVITCH et CHARIPPER, qui tous s'expriment catégoriquement dans ce sens.

FLORENTIN considère les vacuoles comme un artefact. Elles ne seraient pas visibles sur le frais. Du reste, la sécrétion thyroïdienne pour FLORENTIN est du type holo-méocrine. C'est à peu près aussi l'avis de SEVERINGSHAUS : les cellules, lors de la sécrétion, deviennent turgescents et se prolongent en un dôme apical qui simule une vacuole, surtout si la coupe est un peu oblique par rapport à l'axe cellulaire.

A mon avis, il s'agit de préciser ce que l'on entend par artefact. Évidemment, les vacuoles sont le résultat d'un artefact, puisque la substance fluide qui occupait la place des vacuoles n'a pas été fixée; d'où apparition d'un vide. Mais je considère néanmoins les vacuoles comme réelles, puisqu'elles correspondent à un liquide siégeant à cette place sur le frais. Le fait de ne pas les observer sur le vivant (FLORENTIN) ne signifie pas nécessairement que leur existence soit illusoire.

Si donc je conclus à la réalité des vacuoles et à leur intervention dans la sécrétion de la colloïde, comment faut-il concevoir l'action indubitable des extraits hypophysaires sur la thyroïde? La stimulation de toute glande augmente les phénomènes de sécrétion et il doit en être de même pour la thyroïde : l'apparition des vacuoles, jusqu'alors discrètes ou absentes, leur abondance de plus en plus grande, l'augmentation de poids et de volume de l'organe sont la conséquence d'une sécrétion exagérée. Que celle-ci s'accompagne ou aboutisse aussi à des phénomènes d'excrétion, c'est probable; mais ceux-ci se traduisent par des images différentes. Les vacuoles se rapportent à la sécrétion. J'aurai l'occasion de fournir d'autres arguments dans la suite.

## II. — EFFET DE L'EXTIRPATION PARTIELLE SUR LE CORPS THYROÏDE.

L'analyse d'un vaste matériel humain a permis à F. THOMAS de formuler une série de propositions relatives aux images histologiques et aux stades d'activité qu'elles traduisent. Il est possible, à l'aide de ces « tests », de se faire une idée exacte des phénomènes dont le follicule est le siège au moment de la fixation.

Les recherches de THOMAS ont ainsi mis de l'ordre dans un domaine très exploré, mais où, malgré l'accumulation des faits, on n'était encore parvenu ni à une sériation des diverses phases de l'activité, ni à une interprétation satisfaisante des aspects histologiques concomitants.

En résumé, pour THOMAS, l'épithélium sécrétant est représenté par un épithé-

lium cubique; l'épithélium très surbaissé ou plat est peu actif ou même au repos. Enfin, l'excrétion, c'est-à-dire rejet de la colloïde dans le sang, s'accompagne toujours d'un épithélium cylindrique. Celui-ci n'occupe jamais tout le pourtour d'un follicule, mais reste localisé en un secteur où se constitue parfois une sorte de bourrelet au contact duquel les vaisseaux sous-jacents sont particulièrement dilatés.

L'excrétion conduit à l'affaissement de la paroi folliculaire, qui se fragmente en micro-follicules. Au contraire, l'accumulation de colloïde et l'accroissement consécutif du follicule aboutissent à la rupture des parois et à la confluence de follicules voisins en une cavité unique, plus vaste.

Ces aspects ne sont pas exclusifs à l'espèce humaine. THOMAS les retrouve chez les petits mammifères, animaux habituels de nos laboratoires. Mais il n'a pu les reconnaître ici que parce qu'il les avait découverts chez l'homme. Ils sont d'ordinaire trop discrets pour s'imposer à l'observateur non prévenu.

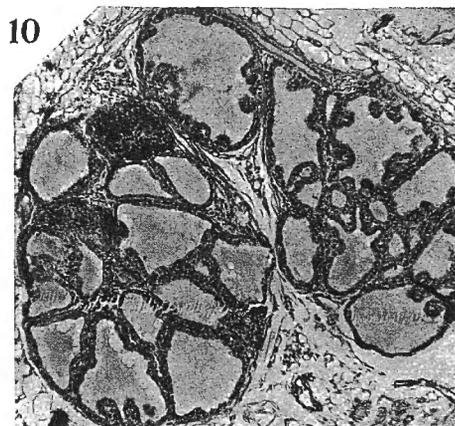
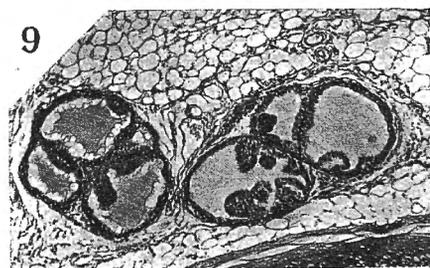
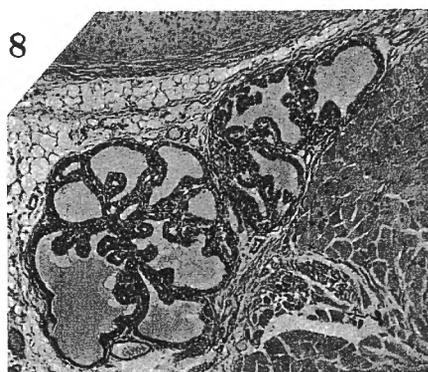
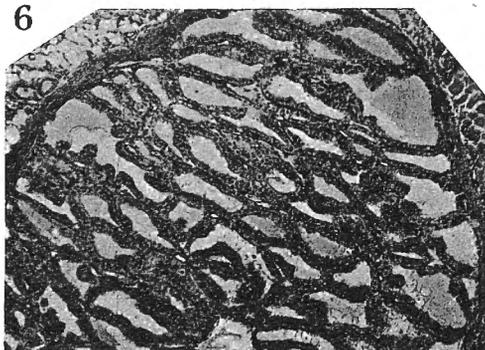
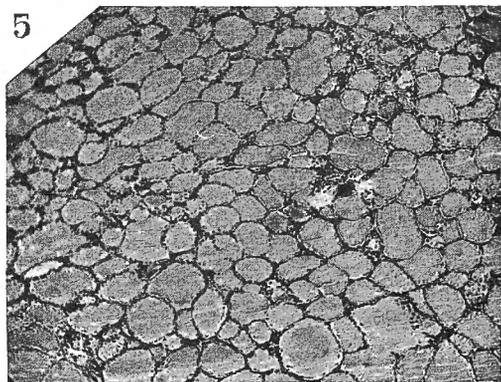
Mais on peut exagérer ces aspects. FLORENTIN, COUFRIER, GARNIER, THOMAS et d'autres, à l'aide de substances telles que l'ésérine, la pilocarpine, ou par l'action du froid, ont reproduit chez l'animal des images plus nettes.

J'ai été amené à m'occuper de cette question au cours d'expériences d'extirpation de la thyroïde chez des Cobayes nouveau-nés. Les animaux supportent en général bien cette intervention et n'ont présenté aucun signe de tétanie, par exemple. Conservés pendant quelques semaines à un mois, ils furent ensuite sacrifiés; les organes du cou furent prélevés en bloc, fixés et débités en coupes sériées. Mais l'extirpation de la thyroïde, qui aurait dû être totale, s'est parfois révélée à l'examen microscopique comme incomplète. Les dispositions anatomiques expliquent ces échecs: l'isthme est mince et délicat; les tissus sont friables et, à l'insu de l'opérateur, un fragment demeure en place.

Or, l'extirpation partielle de la thyroïde exerce une action très spéciale sur le fragment conservé: celui-ci semble avoir subi une stimulation intense, une sorte d'hypertrophie compensatrice, au point de s'être pour ainsi dire vidé de sa colloïde. Il montre avec toute la netteté désirable les images décrites par THOMAS chez l'homme et si rares chez l'animal normal.

Pour se rendre compte des modifications survenues, il suffit d'examiner, à titre de comparaison, une coupe de thyroïde d'un Cobaye de même âge que l'opéré et de la même portée (fig. 5). La plupart des follicules sont de volume moyen, à épithélium peu élevé ou même plat, à contenu sans vacuoles. Vers le centre, les follicules sont plus volumineux, mais identiques, sous tous les autres rapports, aux follicules moyens. La plupart sont de forme polygonale par compression réciproque. En somme, c'est l'image d'une thyroïde en état de charge, mais au repos pour ainsi dire complet, aussi bien au point de vue sécrétion (absence de vacuoles) qu'au point de vue excrétion.

Examinons maintenant des coupes d'un animal opéré. A certaines places (fig. 6), les follicules, beaucoup plus volumineux que chez le témoin, ont subi



A. Julin, phot.

FIG. 5 à 10. — Microphotographies. Gross. 65 (réduit à 52).

FIG. 5. — Cobaye âgé de 30 jours, témoin, *non* opéré. Follicules moyens, sans vacuoles. Repos presque complet.

FIG. 6. — Cobaye opéré, âgé de 30 jours. Follicules très agrandis, pour la plupart vidés et affaissés. Épithélium élevé.

FIG. 7. — Idem. Follicules plissés; sur les bords, trois follicules à colloïde conservée, là où l'épithélium est aplati.

FIG. 8. — Follicules à « coussinets » d'excrétion. Formation de microfollicules.

FIG. 9 et 10. — Idem.

une excrétion massive de colloïde. Celle-ci a disparu dans la plupart des follicules; l'épithélium est élevé, cylindrique; en quelques endroits on remarque des bourrelets. Mais, de façon générale, les follicules se sont affaissés et, par suite, la cavité est devenue une fente allongée, plus ou moins étroite. En cherchant, on trouve aussi des follicules irréguliers, à coussinets et lumière compliquée; mais ces follicules s'observent mieux en d'autres endroits.

La coupe fig. 7 est plus caractéristique. Quelques follicules se sont vidés en partie et la paroi correspondante s'est affaissée et plissée. Les portions où la colloïde est conservée sont tapissées d'un épithélium surbaissé, par conséquent au repos.

En d'autres endroits encore (fig. 8 et 9), les follicules plus isolés se sont librement épanouis, en ce sens qu'aux endroits où il y a sécrétion de colloïde, les cellules sont cubiques, larges et souvent surmontées d'un dôme clair. À l'intérieur de ces cellules on observe des vacuoles. Ailleurs l'épithélium excrète : il s'est formé des plis, des coussinets de cellules cylindriques reposant sur un axe conjonctif à capillaires dilatés et gorgés de sang. L'aspect irrégulier de la paroi, comme parsemée de petits papillomes, frappe immédiatement et tranche vis-à-vis du contour uniforme des follicules tels qu'ils se présentent habituellement chez les mammifères.

Au niveau des « coussinets », les cellules possèdent souvent, à la base, des gouttes ou vésicules claires qui correspondent aux vacuoles de BENSLEY. Les capillaires y sont facilement visibles, parce que dilatés, alors que dans les cloisons interfolliculaires ils sont le plus souvent réduits à leur paroi.

Comme l'activité du fragment thyroïdien est exagérée, on peut trouver dans un même follicule des images de sécrétion et d'excrétion : elles sont d'autant plus instructives qu'elles montrent la différence entre les vacuoles de sécrétion et la désagrégation de la colloïde résorbée; cette dernière est réduite à un coagulum irrégulier, une sorte de magma grossièrement réticulé où il n'y a pas traces de vacuoles.

Aux endroits où les cellules secrètent, elles ne possèdent jamais de vacuoles basales (= v. de BENSLEY). Et, d'autre part, le dôme clair qui les surmonte parfois ne correspond pas aux vacuoles, comme le pense SEVERINGSHAUS. Il s'agit de deux phénomènes bien distincts.

Les mitoses, si fréquentes chez l'embryon, sont très rares dans les pièces d'opérés. Et, notamment, elles n'occupent jamais les « coussinets » ou zones d'excrétion. J'insiste sur ce point, en raison de l'argument, invoqué par certains auteurs, que les « coussinets » seraient simplement des endroits de multiplication et non des organes d'excrétion.

Il ressort de cette description et plus encore des figures, que l'extirpation incomplète de la thyroïde détermine une véritable hypertrophie compensatrice des fragments conservés. Elle se traduit par une augmentation considérable du

volume des follicules, suivie d'une excrétion massive de la colloïde. L'augmentation se reconnaît, malgré l'excrétion, soit à l'aplatissement du follicule, soit au plissement de sa paroi. De plus, on retrouve ici toutes les images décrites par THOMAS chez l'homme. La thyroïde du Cobaye se comporte donc comme celle de l'homme; mais l'identité du phénomène est plus brutalement reconnaissable lorsque l'activité est exagérée.

A côté des stimulants chimiques (ésérine, etc.), l'extirpation partielle conduit au même résultat.

Enfin, les figures réalisées confirment celles de THOMAS, aussi bien en ce qui concerne la sécrétion que l'excrétion. Elles sont surtout concluantes au point de vue de cette dernière. Les follicules vidés sont garnis d'un épithélium cylindrique, à fréquentes gouttelettes basales. Même constatation au niveau des bourrelets qui reposent sur des vaisseaux dilatés. Enfin, la résorption s'accompagne d'un affaissement du follicule, dont la paroi se plisse. THOMAS suppose que les îlots interstitiels des petits mammifères correspondent aux microfollicules de l'homme. Mes observations me semblent confirmer cette thèse, bien que chez le Cobaye, les plis n'aboutissent peut-être pas à la séparation complète avec le follicule. Mais dans ces microfollicules en puissance, on constate des phénomènes de sécrétion, notamment des vacuoles. Ils constituent par conséquent des territoires de régénération, comme les microfollicules.

Enfin, le procédé d'extirpation partielle pourrait encore servir à sérier les phases de sécrétion et d'excrétion. Il suffirait — ce qui n'était pas mon intention — de prélever les fragments à des intervalles de plus en plus éloignés du moment de l'intervention. L'identité des images chez l'animal et chez l'homme permettra d'utiliser avec plus de certitude les résultats d'expériences pratiquées chez l'animal.

## AUTEURS CITES

1. ANDERSSON, E. M. (*Arch. f. Anat. Entw.* **18**, 1894.)
2. ARON, M. (*Rev. fr. Endocrin.* **8**, 1930.)
3. — (*Bull. biol. Fr. et Belg.* **65**, 1931.)
4. BENSLEY, R. (*Ann. Jour. of Anat.* **19**, 1916.)
5. CHAMPY, C. (*Arch. morph. gen. exp.* **4**, 1922.)
6. CHARIPPER, H. A. (*Anat. Rec.* **44**, 1929.)
7. COURRIER, R. (*C. R. Soc. Biol.* **91**, 1924.)
8. — (*C. R. Ass. Anat.*, 1925.)
9. FLORENTIN, P., La glande thyroïde des Mammifères. Nancy, 1932.
10. GARNIER, Thèse. Paris, 1899.
11. GUYÉNOT, PONSE et DOTRENS. (*Arch. Anat. Hist. et Embr.* **20**, 1935.)
12. KROGH et OKKELS. (*Act. path. Scand.*, 1932.)
13. — (*Bull. Hist.* **10**, 1933.)

14. LOEB, L. (*Am. Jour. Path.* **5**, 1929.)
15. LUCIEN, PARISOT et RICHARD, La thyroïde. Doin, 1925.
16. RABINOVITCH, I. (*Ann. Journ. Path.* **5**, 1929.)
17. SEVERINGHAUS, A. (*Zeit. Zellf. Mikr. Anat.* **19**, 1933.)
18. THOMAS, F. (*Arch. Biol.* **45**, 1934.)
19. UHLENHUTH, E. (*Anat. Rec.* **27**, 1924.)
20. — (*Brit. I. Exp. Biol.* **5**, 1927.)
21. WINIWARTER, H. (DE). (*C. R. Soc. Biol.*, 1935.)

# LES CREPIDULA DE LA COTE OCCIDENTALE DE L'AFRIQUE

PAR

W. ADAM et E. LELOUP (Bruxelles).

---

## INTRODUCTION

L'examen de nombreuses *Crepidula* de l'Afrique occidentale, dont la plus grande partie appartient à la collection Dautzenberg (Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, I. G. : 10591), nous a amenés à faire la revision des différentes espèces et variétés qu'on a signalées pour cette côte. Ce sont notamment les espèces qu'Adanson a décrites sous les noms de *Sulin*, *Garnot* et *Jenac*; les *Crepidula hepatica* Deshayes, *Crepidula aculeata* [(Chemnitz) Gmelin] et *Crepidula adpersa* Dunker.

Une telle revision est malaisée, à cause de la grande variabilité de forme et de couleur des *Crepidula*, qui se complique du fait qu'elles vivent sur des corps marins fort divers, pierres ou coquilles dont elles épousent la forme générale, plane ou bombée, large ou étroite, et dont elles reproduisent souvent exactement la sculpture.

Ce n'est que par l'examen de milliers de spécimens que nous avons pu arriver au résultat développé dans le présent travail.

Nous traiterons ci-dessous les différentes espèces et variétés d'après la littérature et d'après le matériel que nous avons manipulé; nous discuterons la question de savoir à quelles espèces appartiennent les crépidules de la côte occidentale de l'Afrique (l'analyse du matériel observé se trouve dans le tableau I).

Nous laissons hors de considération les *Crepidula lentiginosa* Sowerby et *Crepidula capensis* Quoy du cap de Bonne-Espérance, dont nous ne possédons pas de matériel.

---

## LES ESPECES DECRITES DE LA COTE OCCIDENTALE DE L'AFRIQUE

1. *Crepidula porcellana* Lamarck, 1801.

(Pl. I; Pl. II, fig. 1-6.)

— Adanson (1757, p. 38), sous le nom de *Le Sulin*, a décrit une *Crepidula* abondante sur les rochers de l'île de Gorée. C'est une coquille ovale dont le sommet se trouve « sur son bord postérieur, où il se termine en un bec légèrement recourbé vers le côté droit ». « Sa base est elliptique et onnée assez irrégulièrement sur ses bords, qui sont fort tranchants. » « Sa couleur est assez variable : elle est tantôt brune et tantôt rousse, tant à l'intérieur qu'à l'extérieur. Quelquefois elle est verte <sup>(1)</sup>, avec de petits points bruns. Le plus grand nombre est à fond blanc au dehors, parsemé de longues taches d'un brun rougeâtre; au dedans ce fond est blanc ou couleur de chair, sans aucun mélange. »

Comme la figure 8, planche II, qu'Adanson donne de son *sulin*, présente une couleur blanche avec de longues taches, nous prendrons cette coquille comme forme typique du *Sulin*.

— Il est nécessaire ici de décider du nom latin qu'il faut employer pour le *Sulin* d'Adanson.

En 1758, Linné avait décrit sans connaître le livre d'Adanson, le *Patella fornicata* d'après les indications de Gualtieri (1742, pl. IX, pl. 69, fig. H) et d'Argenville (1742, p. 241, pl. 6, fig. N). Or, ces deux références sont mises par d'Adanson dans la synonymie du *Sulin*. On serait donc tenté d'admettre que le *Patella fornicata* est identique avec le *Sulin*, ce qui est confirmé d'autre part par la douzième édition de Linné (1767, p. 1257), où le *Sulin* d'Adanson est mis dans la synonymie du *Patella fornicata*. Mais, selon S. Hanley (*Ipsa Linnaei Conchyliæ*, 1855, p. 416) qui a vu les collections de Linné, le *Patella fornicata* Linné est le *Crepidula fornicata* Lamarck, une espèce de la côte Est de l'Amérique. Plusieurs auteurs ont employé le nom *Crepidula fornicata* pour le *Sulin*, mais comme cette espèce diffère distinctement de l'espèce américaine, nous ne pouvons adopter cette manière de voir. Il reste le nom *Crepidula porcellana*, qui a été employé par la plupart des auteurs pour désigner le *Sulin*.

En 1758, Linné (*Systema Naturæ*, 10<sup>e</sup> éd., p. 781, n° 657) a décrit le *Patella porcellana*, qui a pour unique référence la figure O, pl. XL, de Rumphius (1741, p. 123). Or, selon von Martens (1902, p. 124), cette figure de Rumphius représente le *Septaria (Navicella) suborbicularis* (Sowerby). S. Hanley (1855, p. 416) avait déjà constaté que la coquille de la collection linnéenne, inscrite sous le nom de *Patella porcellana*, est le *Navicella elliptica* Lamarck. Le nom *Patella porcellana* Linné 1758 ne peut donc pas être employé pour le *Sulin*, comme tant d'auteurs l'ont fait.

(1) Dans ce cas, il s'agit sans doute d'algues marines fixées sur la coquille.

Schröter (1784 p. 399) a confondu, sous le nom *Patella porcellana* Linné, le *Septaria* de Rumphius avec les *Crepidula* de Lister (1685, tabl. 545, fig. 34), Martini (1869, tabl. 13, fig. 127, 128) et Adanson (*Le Sulin*), bien que Linné lui-même (1867) ait mis les coquilles de Lister (tabl. 545, fig. 34), d'Argenville (tabl. 6, fig. IV) et d'Adanson (tabl. 2, fig. 8) dans la synonymie du *Patella fornicata*. La même confusion se trouve chez Gmelin (1790), dans la 13<sup>e</sup> édition de Linné, où l'on trouve, sous le nom *Patella porcellana*, le *Sulin* d'Adanson (1757) et les *Septaria* représentés par Rumphius (1741) et par Chemnitz (1786, p. 68, tabl. 124, fig. 1082), bien que Chemnitz ait bien fait ressortir que la coquille en question est d'une espèce fluviatile.

Lamarck, en 1801 (p. 70), a employé le nom *Crepidula porcellana* pour le *Sulin* d'Adanson; dans la synonymie il signale Martini (1769, t. 13, fig. 127, 130) et la figure de Lister (1685, t. 545, fig. 34).

C'est donc le nom de *Crepidula porcellana* Lamarck qu'il faut employer pour le *Sulin*.

Cependant, plus tard, Lamarck (1822, p. 24), a également confondu son *Crepidula porcellana* avec celui de Gmelin (Linné) et avec la figure de Rumphius, mais ceci ne nous empêche pas d'accepter le nom de *Crepidula porcellana* Lamarck pour le *Sulin* d'Adanson.

— Dans la liste suivante, nous donnons la synonymie du *Crepidula porcellana* Lamarck d'après la littérature que nous avons eue à notre disposition; cette liste n'est peut-être pas complète, mais il nous a semblé préférable de ne donner que les indications que nous avons pu vérifier nous-mêmes.

« *Sulin* ».

(Pl. I, fig. 1-7.)

1757. *Le Sulin* ADANSON, Voyage au Sénégal, p. 38, pl. II, fig. 8.  
 1767. *Lépas à coquille chambrée* DAVILA, Catal. Collect. Davila, I, p. 89.  
 1769. *Lepas oblonga, etc.* MARTINI, Conch. Cab. I, p. 156, pl. XIII, fig. 127, 128 (excl. synonym. plur.).  
 1784. *Patella porcellana* (Lin.) SCHRÖTER (pars, non Linné), Einleit., II, p. 399 (excl. synonym. Rumphius).  
 1790. *Patella Porcellana* (Lin.) GMELIN (pars, non Linné), Syst. Nat. edit., XIII, p. 3692.  
 1801. *Crepidula porcellana* LAMARCK, Système des Anim. sans vert., p. 70.  
 1804. *Crepidula porcellana* (Lin.) DE ROISSY (non Linné), Hist. Nat. Moll., V, p. 237.  
 1817. *Patella porcellana* (Lin.) DILLWYN (pars, non Linné), Descr. Catal., II, p. 1019.  
 1818. *Crépidula porcellana* Lam. DE BLAINVILLE, Dict. des Sc. Nat., XI, p. 598.  
 1822. *Crepidula porcellana* LAMARCK, Anim. sans vert., VI, 2<sup>e</sup> partie, p. 24 (excl. synonym. Rumphius).  
 1825. *Crepidula porcellana* DE BLAINVILLE, Manuel de Malac., p. 505, pl. 49<sup>bis</sup>, fig. 3, 3a.  
 1830. *Crepidula porcellana* SOWERBY, Genera of recent and fossil Shells, I, p. 140, pl. LXII, fig. 7.

1831. *Crepidula porcellana* Lam. DESHAYES, Encycl. Méthod., II, p. 25 (excl. synonym. Linné; Gmelin; Rumphius).
1836. *Crepidula porcellana* Lam. LAMARCK, Anim. sans vert., édit. Deshayes, VII, p. 642 (excl. synonym. Linné; Gmelin; Rumphius).
1839. *Calyptraea* (*Crepidula*) *porcellana* Lam. (2) ANTON, Verzeichn., p. 28.
1842. *Crepidula porcellana* Lam. REEVE, Conch. Syst., II, p. 29, pl. CXLIII, fig. 7 (excl. synonym. Linné).
1842. *Crepidula Porcellana* SOWERBY, Conchol. Man., 2<sup>e</sup> édit., p. 304, fig. 239.
1845. *Crepidula porcellana* Lam. CATLOW et REEVE, Conchol. Nomencl., p. 106 (excl. synonym. Linné).
1852. *Crepidula Porcellana* SOWERBY, Conch. Man., 4<sup>e</sup> édit., p. 323, fig. 239.
1853. *Crepidula fornicata* (*Patella*) L. DUNKER (non Linné), Index Moll. Guin. Inf., p. 34 (= *sulin* Adanson).
1854. *Crepidula porcellana* (Lin.) H. et A. ADAMS (non Linné), Gen. of rec. Moll., I, p. 369.
1859. *Crepidula porcellana* Lam. REEVE, Conch. Icon., XI, pl. I, fig. 2 (excl. synonym. Linné).
1860. *Crepidulum porcellana* (Lin.) REEVE (non Linné), Elem. of Conch., II, p. 23.
1865. *Crepidula porcellana* Lam. REIBISCH, Moll. Cap verd. Ins. (*Malakoz. Blätter*, p. 127).
1867. *Crypta porcellana*, Adams; Lamk. GRAY, Calyptraeidae. (*Proc. Zool. Soc. London*, p. 738 [pars].)
1875. *Crypta porcellana* (Lin.) MARRAT (non Linné), List of Moll. (*Quart. Journ. of Conch.*, I, p. 244.)
1881. *Crypta porcellana* (Lin.) ROCHEBRUNE (non Linné), Faune Arch. du Cap Vert. (*Nouv. Arch. du Mus.*, p. 274.)
1883. *Crepidula porcellana* (Lin.) SOWERBY (non Linné), Thes. Conch. XXXIX, p. 66, pl. 452, fig. 120, 121.
1886. *Crepidula porcellana* (Lin.) TRYON (non Linné), Manual of Conch., VIII, p. 126, pl. 37, fig. 22.
1887. *Crepidula porcellana* (Lin.) PAETEL (non Linné), Catal. Conch. Samml., I, p. 508.
1890. ? *Crepidula fornicata* (Linné) DAUTZENBERG (non Linné), Réc. Malac. Culliéret aux îles Canaries et au Sénégal. (*Mém. Soc. Zool. France*, III, p. 21.)
1891. *Crepidula fornicata* (Lin.) DAUTZENBERG (non Linné), Voyage « Melita ». (*Mém. Soc. Zool. France*, IV, p. 32.)
1898. *Crepidula fornicata* (Lin.) LOCARD (non Linné), Exp. scient. « Travailleur et Talisman », II, pp. 62-63.
1906. *Crepidula fornicata* (Lin.) DAUTZENBERG et FISCHER (non Linné), Moll. Ouest Afrique. (*Comp. Scient. Monaco*, fasc. XXXII, p. 49.)
1910. *Crepidula fornicata* (Lin.) DAUTZENBERG (non Linné), Contrib. faune malac. Afrique Occid. (*Actes Soc. Linn. Bordeaux*, p. 83 [pars].)
1911. *Crepidula fornicata* (Lin.) G. DOLLFUS (pars, non Linné), Coq. du quatern. marin du Sénégal. (*Mém. Soc. Géol. France*, XLIV, p. 44 [excl. figg.])

(2) Il n'est pas certain que le « *porcellana* Lam. » dont Anton parle soit le vrai *Crepidula porcellana* Lam., puisqu'il dit : « Bildet einen schönen Uebergang zu *Navicella* und *Neritina* ».

1912. *Crepidula fornicata* (Lin.) PALLARY (non Linné), Malac. du Maroc. (*Expl. Scient. Maroc*, p. 53) (= *sulin* Adanson).

1913. *Crepidula sulin* Adanson DAUTZENBERG, Ann. Inst. Océan., V, p. 50.

— En 1910, Ph. Dautzenberg (p. 83) a décrit quelques nouvelles variétés du *Sulin* :

a) Var. *tigrina*, nov. var. (pl. II, fig. 3) « blanche, parsemée de taches ou de ponctuations noirâtres ». Comme cette description se rapporte exactement à la forme typique du *Sulin*, ce que nous avons pu vérifier dans le matériel de Dautzenberg et ce qui est confirmé dans une note manuscrite de Dautzenberg, la var. *tigrina* tombe en synonymie avec le *Sulin* typique.

b) Var. *radiata*, nov. var. « blanche, avec deux larges rayons bruns ». Comme la coloration indiquée pour la var. *radiata* se rapporte exactement à la description typique du *Garnot*, cette variété tombe en synonymie avec le *Garnot*, ce qui est confirmé également par l'examen et par une note manuscrite de Dautzenberg.

c) Var. *albida*, nov. var. « entièrement blanche ». Les exemplaires de cette variété de la collection Dautzenberg ont la forme du *Garnot* (pl. I, fig. 9) et portent l'indication : var. ex f. *garnotus*, var. ex col. *albida*. Cette variété devrait donc être placée sous le *Garnot*. D'autre part, nous avons trouvé dans la collection Dautzenberg des exemplaires blancs de la forme du *Sulin* (pl. I, fig. 4), du *Garnot*, du *Jenac* (pl. II, fig. 1) et de *paculeata* (pl. II, fig. 6). Comme on trouve des exemplaires albinos dans beaucoup d'espèces de Mollusques et d'autres animaux, il nous semble inutile de donner un nom spécial à une telle variété de couleur, tant qu'il n'est pas prouvé qu'elle soit héréditaire.

## 2. *Crepidula adansonii* (Martini, 1769).

— Adanson (1757, p. 40) a décrit sous le nom *Le Garnot* une espèce de *Crepidula* qui avait beaucoup de rapport avec son *Sulin*, mais qui en diffère cependant à bien des égards : « Elle est si mince qu'on voit le jour au travers. Sa longueur passe rarement dix lignes; sa largeur est un quart moindre, et égale à sa profondeur. Il semble que la figure de cette coquille a été forcée par une compression faite sur ses côtés. Lorsqu'on la retourne sur le dos elle a la forme d'une nacelle ou d'un petit canot, dont la cloison, qui s'étend à peine jusqu'à son milieu et qui est très enfoncée, fait comme une espèce de banc ou de cabane ménagée à son extrémité. A l'extérieur elle est ordinairement recouverte d'un périoste brun, membraneux et très fin, qui s'enlève facilement. Lorsqu'on a dépouillé la coquille de cette enveloppe, on voit que sa couleur est brune dans les unes et blanche dans d'autres, avec deux rayes brunes, qui prenant leur origine au sommet, en parcourent la longueur, pour se terminer au bord opposé. » Adanson a trouvé cette espèce avec le *Sulin*, surtout dans les sables, « où elle s'attache aux coquillages qui y restent cachés. »

Les figures (pl. II, fig. 9) qu'Adanson donne de cette espèce ne représentent pas très bien la coquille dont il parle dans sa description; elles ne montrent pas une coquille comprimée latéralement en forme de canot; toutefois les deux bandes brunes sont présentes, ce qui semble donc constituer, selon Adanson, un caractère spécifique.

C'est Martini (1769, p. 158) qui a désigné le *Garnot* d'Adanson comme « *varietas Adansonia* » de son *Lepas oblonga*, etc., dans la synonymie duquel était compris, entre autres, le *Sulin* (= *Crepidula porcellana* Lamarck).

— Dans la liste suivante, nous avons énuméré les indications bibliographiques qui, selon notre avis, pourraient être placées dans la synonymie du *garnot*. La discussion des formes qui se trouvent dans cette liste sous le nom de *Crepidula hepatica* sera donnée à propos de cette dernière espèce.

« **Garnot** ».

(Pl. I, fig. 8-11; Pl. II, fig. 5.)

1757. *Le Garnot* ADANSON, Voyage au Sénégal, p. 40, pl. II, fig. 9.
1769. *Lepas oblonga*, etc., *varietas Adansonia*, MARTINI, Conch. Cab., I, p. 158.
1818. *Crepidula crepidula* DE BLAINVILLE, Dict. Sc. nat., XI, p. 399 (= *Cr. Garnot*).
1845. *Crepidula Garnotus* Adanson, CATLOW et REEVE, Conch. Nomencl., p. 105.
1853. *Crepidula fornicata* (Lin.) DUNKER (non Linné), Index Moll. Guin. Inf., p. 34.
1853. *Crepidula hepatica* (Desh.) DUNKER (non Deshayes), Index Moll. Guin. Inf., p. 34, pl. V, fig. 4, 5.
1891. *Crepidula fornicata* var. *Garnot* Adanson, DAUTZENBERG, Voyage « Melita ». (*Mém. Soc. Zool. France*, p. 32.)
1891. *Crepidula hepatica* (Desh.) DAUTZENBERG, Voyage « Melita ». (*Mém. Soc. Zool. France*, p. 32.)
1903. *Crepidula hepatica* (Desh.) VON MARTENS (non Deshayes), Gastrop. deutsch. Tiefsee-Exp. (*Wiss. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Exp.*, VII, p. 14 [pars].)
1906. *Crepidula fornicata* (Lin.) var. *Garnot* Adanson, DAUTZENBERG et FISCHER, Moll. Ouest Afrique. (*Comp. Scient. Monaco*, fasc. XXXII, p. 49.)
1910. *Crepidula fornicata* (Lin.) DAUTZENBERG (non Linné), Contr. Faune Malac. Afrique Occident. (*Actes Soc. Linn. Bordeaux*, p. 83 [pars].)
1911. *Crepidula fornicata* (Lin.) G. DOLLFUS (pars, non Linné), Coq. du quatern. marin du Sénégal. (*Mém. Soc. Géol. France*, XLIV, p. 44, pl. II, fig. 51, 52.)
1912. *Crepidula fornicata* (Lin.) var. *radiata* Dautz., PALLARY (non *fornicata* Linné), Malac. du Maroc, Expl. scient. Maroc, p. 54.
1913. *Crepidula sulin* Adanson var. *garnot* Adanson, DAUTZENBERG, Ann. Inst. Océan., V, p. 50.
1920. *Crepidula fornicata* (Lin.) var. *Garnot* Adanson, PALLARY (non *fornicata* Linné), Malac. du Maroc, Expl. scient. Maroc, p. 54.

### 3. *Crepidula goreensis* (Gmelin, 1790).

— Sous le nom de *Le Jenac*, Adanson (1757, p. 41) a décrit une *Crepidula* qui diffère de son *Sulin* : « en ce qu'elle est ronde et infiniment plus aplatie. Son diamètre n'excède pas cinq à six lignes et surpasse quatre à cinq fois sa profondeur. Elle est fort mince et cachée au dehors sous un périoste composé de plusieurs lames en recouvrement lès unes sur les autres, qui la rendent assez rude au toucher... Cette coquille est fort blanche, surtout dans sa surface intérieure, qui est du plus beau poli. » Adanson a trouvé cette espèce « sur les rochers exposés de l'isle de Gorée. »

Gmelin (1790, p. 3694) a donné au *Jenac* d'Adanson le nom de *Patella goreensis* avec la diagnose : « P. testa ovali plana tenui alba nitide, exterius lamellosa ».

Les autres auteurs qui ont signalé l'espèce, ont également désigné sous ce nom une forme de petite taille, de forme arrondie, très aplatie, avec une sculpture qui se compose de lamelles concentriques, très serrées, peu saillantes. D'autre part, nous avons trouvé dans la collection Dautzenberg, sous le nom de *Crepidula goreensis*, des spécimens de formes diverses (« sulin », « garnot » et « jenac »), que cet auteur avait sans doute réunis sous ce nom, à cause de leur couleur blanche.

— Comme la liste de la synonymie le prouve, il n'existe pas de différence d'opinion quant à l'identité de cette espèce.

Plus loin, nous discuterons le rapport de cette espèce (?) avec les autres *Crepidula* des mêmes régions.

#### « Jenac ».

(Pl. II, fig. 1-4.)

1757. *Le Jenac* ADANSON, Voyage au Sénégal, p. 41, pl. II, fig. 10.  
 1769. *Lepas concamerata*, etc. MARTINI, Conch. Cab., I, p. 160, pl. XIII, fig. 131, 132.  
 1790. *Patella goreensis* GMELIN, Syst. Nat., édit. XIII, p. 3694 (= *Jenac* Adanson).  
 1817. *Patella goreensis* DILLWYN, Descript. Cat., II, p. 1020, n° 12.  
 1818. *Crepidula goreensis* DE BLAINVILLE, Dict. Sc. nat., XI, p. 599.  
 1831. *Crepidula goreensis nob.* DESHAYES, Encycl. Méthod., II, 2<sup>e</sup> partie, p. 25.  
 1836. *Crepidula goreensis* Desh. LAMARCK, Anim. sans vert., édit. Deshayes, VII, p. 645.  
 1839. *Calyptraea (Crepidula) goreensis* (Desh.) ANTON, Verzeichn., p. 28.  
 1845. *Crepidula goreensis* Desh. CATLOW et REEVE, Conch. Nomencl., p. 105.  
 1854. *Crypta goreensis* Gmel. H. et A. ADAMS, Gen. of rec. Moll., I, p. 369.  
 1883. *Crepidula goreensis* Adams, SOWERBY, Thes. Conch., V, p. 74 (non identifié).  
 1887. *Crepidula goreensis* Desh., PAETEL, Cat. Conch. Samml., I, p. 507.  
 1910. *Crepidula goreensis* Gmel., DAUTZENBERG, Contr. Faune Malac. Afrique Occid. (Actes Soc. Linn. Bordeaux, p. 84.)

1912. *Crepidula goreensis* Gmel., PALLERY, Malac. du Maroc. (*Expl. Scient. Maroc*, p. 54.)

1913. *Crepidula goreensis* Gmel., DAUTZENBERG, Ann. Inst. Océan., p. 51.

#### 4. *Crepidula hepatica* Deshayes, 1830.

— Deshayes (1830, p. 26) a décrit sous ce nom une espèce de *Crepidula* dont la localité d'origine était inconnue. La diagnose originale est « C. testâ ovatâ, apice acutâ, undiquè fuscâ, irregulariter striato-lamellosa; septo albido, plano, subsinuato ». Cette coquille se distingue par sa couleur, qui, « aussi bien en dehors qu'en dedans, est d'un brun foncé sans taches ».

Comme la provenance de la coquille est inconnue, il est difficile d'identifier cette espèce. Pour le moment nous ne parlerons que des *Crepidula hepatica* trouvées sur la côte de l'Afrique.

Dunker (1953, p. 34) a décrit et figuré sous le nom de *Crepidula hepatica* Deshayes des coquilles qui, selon leur forme, correspondent au *Garnot* d'Adanson, tandis que leur couleur, qui consiste en des taches brunes sur un fond moins foncé, ne correspond pas à la description originale de Deshayes.

Après Dunker, Ph. Dautzenberg (1891, p. 32) a signalé le *Crepidula hepatica* Deshayes de la côte du Sénégal. Il s'agit, dans ce cas, d'une coquille d'un brun uniforme avec le septum blanc. Plus tard, Ph. Dautzenberg (Ms.) a mis cette *hepatica* dans la synonymie du *Garnot*.

von Martens (1903) a signalé le *Crepidula hepatica* Deshayes comme vivant dans l'Afrique Sud-Ouest sur *Nassa plicatella* A. Adams<sup>(3)</sup>. M. le Prof<sup>r</sup> Rensch (Berlin) a eu la bienveillance de nous envoyer en communication les exemplaires que von Martens avait déterminés comme *Crepidula hepatica* Deshayes. Les exemplaires du cap Agulhas (Stat. 95, Valdivia-Expedition) ont la forme du *garnot*, tandis que la couleur des coquilles varie entre blanc et brun très clair, ce qui ne correspond pas à la description de Deshayes. Un autre exemplaire du « Agulhasbank » (n° 60005, Valdivia-Expedition) montre la couleur brun foncé du *Crepidula hepatica*, mais sa forme est celle du *Sulin* avec le côté gauche un peu comprimé. A notre avis, les *Crepidula hepatica* de von Martens sont identiques au *Crepidula porcellana* Lamarck.

Nous pouvons ajouter que le *Crepidula hepatica* que Turton (1933, n° 1104) a signalé pour Port Alfred (Afrique du Sud) est, selon l'exemplaire que M. Turton a bien voulu nous envoyer, également identique au *Crepidula porcellana* Lamarck; il s'agit d'une coquille de forme *Garnot* et d'une couleur brun foncé. C'est sans doute à cause de cette couleur brune que Turton l'a mise dans

(<sup>3</sup>) ODHNER (1917, p. 46) donne, entre autres, comme référence, pour le *Crepidula aculeata*, von Martens (1903), ce qui se rapporte au *Crepidula hepatica* (c'est la seule espèce de *Crepidula* mentionnée par von Martens). Comme von Martens ne donne pas une description de son matériel, on ne voit pas pourquoi Odhner a mis le *Crepidula hepatica* de von Martens sous la synonymie du *Crepidula aculeata*.

le *Crepidula hepatica*. Le *Crepidula hepatica onyx*, que Turton signale de la même localité et dont il nous a également cédé un exemplaire, possède la même forme que le précédent (donc *Garnot*), tandis que la couleur se compose d'un fond plus ou moins blanc avec des taches et des lignes brunes ayant la même disposition que chez le *Crepidula fornicata* Linné.

Quant aux autres *Crepidula hepatica* que Turton a signalés :

le *Crepidula hepatica corrugata* Turton ne ressemble pas du tout au *Crepidula hepatica* Deshayes, parce qu'il n'est pas brun; à notre avis, il s'agit d'une forme *Sulin* à des côtes radiaires dues au substratum;

le *Crepidula hepatica complanata* Krauss ressemble, selon la figure de Krauss (*Die Südafrikanischen Mollusken*, 1848, tab. IV, fig. 12b), au *Jenac*;

le *Crepidula hepatica alboradiata* Turton, dont nous avons figuré (pl. I, fig. 7) un exemplaire d'une localité inconnue, est, selon notre opinion, une coquille de forme *Sulin* avec la coloration du *Garnot* (les deux bandes brunes sont extrêmement larges, de sorte qu'on a l'impression d'une coquille brune avec une bande médiane blanche).

Nous n'avons pas contrôlé l'identité des autres *Crepidula hepatica* qu'on a signalés dans la littérature, le matériel nous faisant défaut. Mais, selon le résultat de nos recherches sur les crépidules de la côte occidentale africaine il nous semble qu'on ait employé le nom *Crepidula hepatica* pour des variétés de couleur brune de différentes espèces. Dans le matériel que nous avons étudié, nous avons trouvé des exemplaires d'une couleur brun foncé dans les formes : *Sulin* (pl. I, fig. 5), *Garnot* (pl. I, fig. 10), *Jenac* (pl. II, fig. 4) du *Crepidula porcellana* Lamarck et également dans le *Crepidula aculeata* (qui est peut-être une forme *aculeata* du *Crepidula porcellana* Lamarck).

##### 5. *Crepidula adpersa* Dunker, 1846.

— Dunker (*Zeitschr. f. Malakozool.*, 1846, p. 25) a décrit cette espèce comme suit : *C. testa ovata plus minusve convexa, irregulariter rugulosa, alba maculisque fuscis adpersa, epidermide pallide olivacea induta; septo plano medio subsinuato.*

Long. 6-7''' . Lat. 4,5-5''' .

« Quoad formam *Crepidulae hepaticae*, Desh. affinis, sed testa rugulosa, alba, maculis fuscis ornata, ut videtur bene distincta.

» Habitat in litore lapidoso ad Benguelam, rara. »

En 1853, Dunker a aussi figuré l'espèce (pl. V, fig. 12, 16, 26, 27, 28). Il a reproduit une Crépidule assez allongée, avec l'apex saillant et la surface rugueuse. La couleur est blanche, parsemée de taches brunes.

Parmi les nombreux exemplaires de *Crepidula* que nous avons eus sous les yeux, on trouve des spécimens avec l'apex variant depuis peu saillant jusqu'à fortement saillant; ce caractère n'est donc pas un caractère spécifique pour

*l'adpersa*. Pour identifier *l'adpersa* il ne nous resterais donc que la surface rugueuse. Seulement la structure de la surface est un caractère qui n'est nullement spécifique, mais plutôt oecologique, puisqu'elle dépend de la structure du substratum (nous parlerons encore de cette question à propos du *Crepidula aculeata*).

Nous avons vu la surface rugueuse chez les spécimens de forme « sulin » (pl. I, fig. 2), « garnot et jenac » (pl. II, fig. 3), et à notre avis, ce caractère est tout à fait individuel et ne mérite pas d'être considéré comme critère d'espèce ni de variété.

— Dans la liste suivante se trouve la synonymie des *Crepidula* de surface rugueuse qui pourraient être réunies sous le nom d'*aspersa*.

« *Adpersa* ».

(Pl. I, fig. 2; Pl. II, fig. 3.)

1685. *Patella laevis*, etc. LISTER, Hist. Conch., pl. 545, fig. 34.  
 1753. *Cochlearia*, *Patella laevis dense maculata*, etc. KLEIN, Tent. Method. Ostracol., p. 119, n° 4.  
 1753. *Cochlearia*, *Patella laevis expurpura nigricans*, etc. KLEIN, Tent. Method. Ostracol., p. 119, n° 5.  
 1846. *Crepidula adpersa* DUNKER, Zeitschr. f. Malakozool., p. 25.  
 1852. *Crepidula porcellana* JAY, Catal. Collect. Jay, p. 107.  
 1853. *Crepidula adpersa*, DUNKER Dunker, Index Moll. Guin. Inf., p. 35, pl. V, fig. 12, 16, 26, 27, 28.  
 1854. *Crypta adpersa* Dunker, H. et A. ADAMS, Gen. of rec. Moll., I, p. 369.  
 1883. *Crepidula adpersa* Dunker, SOWERBY, Thes. Conch., XXXIV, p. 68, pl. 452, fig. 126, 127.  
 1886. *Crepidula adpersa* Dunker, TRYON, Manual of Conch., VIII, p. 125, pl. 36, fig. 11, 12.  
 1887. *Crepidula adpersa* Dunker, PAETEL, Cat. Conch. Samml., I, p. 506.  
 1890. ? *Crepidula adpersa* Dunker, DAUTZENBERG, Réc. Malac. Culliéret aux îles Canaries et au Sénégal. (*Mém. Soc. Zool. France*, III, p. 21.)  
 1891. *Crepidula adpersa* Dunker, DAUTZENBERG, Voyage « Mérita ». (*Mém. Soc. Zool. France*, IV, p. 32.)  
 1932. *Crepidula adpersa* Dunker, TURTON, Marine Shells of Port Alfred, p. 156.

6. *Crepidula aculeata* [(Chemnitz) Gmelin].

Dans l'ouvrage anonyme *A Conchology a Natural History of shells* (1771) se trouve, pl. 6, fig. 1, l'image d'une coquille de *Crepidula* avec le sommet fortement recourbé vers la gauche et avec la surface munie d'épines.

da Costa (1776, *Elements of Conchology*, p. 140) a reproduit cette figure (pl. II, fig. 2) et signale que la coquille vient de l'Amérique. Il désigne cette coquille comme *Patella concamerata*; mais comme Martini (1869) avait déjà

employé l'expression *concamerata* pour d'autres Crépidules, nous ne pouvons pas accepter le nom de da Costa comme nom spécifique.

En 1788, Chemnitz a désigné cette Crépidule épineuse comme *Patella fornicata aculeata* et, en 1790, Gmelin l'a nommée *Patella aculeata*.

Plus tard, on a décrit plusieurs espèces différentes de *Crepidula*, qui sont toutes caractérisées par une sculpture épineuse ou rugueuse.

Tryon (1886, *Manual VIII*) a réuni un certain nombre de ces espèces sous le nom de *Crepidula aculeata* Gmelin; celui-ci est, selon lui, une espèce cosmopolite. Quand on observe les figures qu'il donne (pl. 39), on voit que non seulement la structure mais aussi la forme générale est très variable. Les figures 61, 62 (*Crepidula aculeata*), 63 (*Crepidula echinus*) et 64 (*Crepidula hystrix*) représentent des coquilles qui possèdent plus ou moins la même forme générale, mais dont la sculpture est tout à fait différente. La figure 65 (*Crepidula costata*), au contraire, ne ressemble, aux précédentes ni par sa forme (à remarquer la position différente de l'apex), ni par sa sculpture. Il semble que le seul caractère qui réunisse toutes ces coquilles soit la possession d'une structure épineuse. Il est intéressant de lire chez Tryon (1808) un extrait d'une lecture de P. P. Carpenter (1859) qui a dit, entre autres : « The most common Calyptraeid on the backs of one Spondylus valves, however, was *Crepidula aculeata* Gmel. It was first described from West-Indian specimens, which are generally dead and in collections, and afterwards re-described from fine West coast shells, as *C. hystrix* and *C. echinus* Brod. The stunted northern form was named *C. californica* by Nuttall, etc... » D'après cet auteur, le *Crepidula aculeata* se trouve donc sur des supports qui sont eux-mêmes épineux (*Spondylus*).

En 1867, Gray (*Proc. Zool. Soc.*, p. 738) a réuni un grand nombre d'espèces de Crépidules sous le nom de *Crypta porcellana*, Adams, Lmk. Il a divisé cette espèce en quelques groupes, dont l'un se compose de formes à surface altérée par le substratum (*Crepidula lirata* Reeve et *C. rugosa* Nuttall). Il conclut : « and if the specimens from different localities prove to be distinct each doubtless will furnish the varieties in shape and surface produced by the form and surface of the body to which they happen to be attached. »

D'après ce qui précède, il nous semble probable que le *Crepidula aculeata* n'est pas une espèce distincte, mais une forme qui peut se produire dans différentes espèces quand les spécimens sont attachés sur un support épineux.

Dans les publications de Graf (1895) et d'Odhner (1917), cette assimilation de la coquille des Crépidules à leur support est très évidente. A. Graf (1895, *Trans. New York Acad. of Sciences*, XV, p. 67) a décrit un cas où un exemplaire de *Crepidula forcata* était fixé sur un *Pecten* et avait reproduit exactement les côtes rayonnantes de son support. De son côté, Odhner (1917, *Result. Mjöberg's Swed. Scient. Exped. to Australia*, XVII, pp. 45-46) a trouvé sur le *Delphinula distorta* Linné var. *zonata* deux spécimens de *Crepidula aculeata* Gmel. « with a sculpture of fine prickles and even in its brown colour resembling the *Delphinula* ».

D'autre part, cette adaptation d'une coquille à son support est un phénomène

bien connu; E. Leloup (*Ann. Soc. Zool. Belgique*, 1933, p. 136) a, entre autres, attiré l'attention sur le fait que des « coquilles normalement lisses se déforment et reproduisent les ornements de leur substratum lorsqu'elles se trouvent fixées sur d'autres coquilles ».

— Dans notre matériel de *Crepidula porcellana* Lmk., nous avons trouvé plusieurs exemples de ce phénomène (pl. II, fig. 5), mais ce matériel ne nous permet cependant pas de résoudre la question : la *Crepidula aculeata* de la côte occidentale d'Afrique est-elle une espèce distincte, ou bien une forme du *Crepidula porcellana*?

Parmi les *Crepidula porcellana* Lmk., nous avons trouvé quelques coquilles qui possèdent la forme générale du *Crepidula aculeata* typique, mais qui ont la surface lisse (pl. II, fig. 6). D'autre part, nous avons trouvé parmi les *Crepidula aculeata* un spécimen avec la couleur du « garnot typique » (c'est-à-dire une coquille blanche avec deux bandes brunes).

Pour résoudre cette question, il nous faudrait non seulement un matériel plus important de formes à surface épineuse, mais également les animaux. Nous espérons pouvoir poursuivre prochainement cette étude.

#### DISCUSSION DES RESULTATS

Les espèces qu'on a trouvées sur la côte occidentale de l'Afrique et que nous avons réunies sous les noms *Crepidula porcellana* Lamarck; *C. adansonia* (Martini); *C. goreensis* (Gmelin); *C. hepatica* Deshayes; *C. adpersa* Dunker et *C. aculeata* [(Chemnitz) Gmelin] méritent-elles d'être considérées comme espèces distinctes?

— Pour le *Crepidula aculeata*, nous avons déjà émis l'hypothèse qu'il s'agit peut-être d'une forme *aculeata* du *Crepidula porcellana* Lamarck, mais, à l'heure actuelle, nous ne pouvions pas résoudre la question, le matériel nécessaire nous manquant.

— Le *Crepidula adpersa* Dunker, qui se distingue par sa surface rugueuse, caractère tout à fait individuel et non spécifique, ne mérite pas, à notre avis, d'être séparé des formes dans lesquelles il se montre; nous avons trouvé cette sculpture *adpersa* sur des coquilles de forme « sulin » (pl. I, fig. 2), « garnot » et « jenac » (pl. II, fig. 3). Le sommet saillant qui constitue un autre caractère de l'*adpersa* se rencontre dans des formes « sulin » et « jenac »; dans le « garnot » ce caractère est moins prononcé à cause de la forme haute et courbée de la coquille.

— Quant au *Crepidula hepatica* Deshayes, il est impossible de constater s'il est une espèce distincte, parce que son lieu d'origine est inconnu. Mais les *Crepidula hepatica* que l'on a décrits de la côte africaine se rapportent tous, à notre avis, aux autres formes de ces régions; elles n'en sont que des variétés de couleur.

Nous avons constaté la couleur brune chez le « sulin » (pl. I, fig. 5), le « garnot » (pl. I, fig. 10), le « jenac » (pl. II, fig. 4) et même chez l'*aculeata*.

— Il reste donc les trois premières espèces, qui sont représentées par les *sulin*, *garnot* et *jenac* d'Adanson (1757).

Dans le riche matériel de la collection Ph. Dautzenberg que nous avons pu étudier, nous avons facilement retrouvé des formes qui sont identiques aux *sulin* (pl. I, fig. 1), *garnot* (pl. I, fig. 8) et *jenac* (pl. II, fig. 1) typiques. Ces formes paraissent caractériser trois espèces différentes mais nous avons trouvé des centaines d'exemplaires qui sont intermédiaires entre ces trois formes typiques.

De plus, nous avons constaté chez des coquilles d'une même couleur toutes les formes intermédiaires entre les formes typiques des « *sulin* », « *garnot* » et « *jenac* ». D'autre part, nous avons trouvé des coquilles de forme « *sulin* », couleur « *garnot* » (avec les deux bandes (pl. I, fig. 6, 7); de forme « *garnot* », couleur « *sulin* » (pl. I, fig. 11); de forme « *jenac* », couleur « *sulin* » (pl. II, fig. 3), etc. (voir aussi le tableau du matériel observé).

Enfin, l'examen de toutes ces formes intermédiaires nous a amenés à considérer les trois espèces d'Adanson comme étant une seule espèce, le *Crepidula porcellana* Lamarck.

— La cause de la divergence constatée dans la forme se trouve dans la facilité avec laquelle les Crépidules modèlent leur coquille sur les différents substratums auxquels elles se fixent. Sur un substratum large, on trouve les formes « *sulin* » et « *jenac* »; sur un support étroit, au contraire, il est évident que la coquille n'a pas la place nécessaire pour se développer en largeur, et il en résulte la forme haute du « *garnot* » (pl. I, fig. 8a). Sur un substratum plat ou concave, comme l'intérieur d'une autre coquille, la *Crepidula* prend la forme du « *jenac* » (pl. II, fig. 1c). Quand la surface du support n'est pas lisse, la *Crepidula* développe la même sculpture que son substratum (pl. II, fig. 5) et montre ainsi la forme *adpersa* ou *aculeata*.

— D'après ce résultat, il nous semble très probable qu'une révision de toutes les Crépidules pourrait réduire considérablement le nombre d'espèces du genre.

#### CONCLUSION

D'après l'examen de milliers d'exemplaires de *Crepidula* provenant de la côte occidentale de l'Afrique, nous croyons pouvoir conclure qu'il n'existe qu'une espèce de ce genre sur cette côte : le *Crepidula porcellana* Lamarck <sup>(4)</sup>, qui montre une variabilité infinie dans sa forme, sa couleur et sa sculpture.

Musée royal d'Histoire naturelle, Bruxelles.

(4) Il est possible que le *Crepidula aculeata* doive être considéré comme espèce distincte, mais, à l'heure actuelle, nous ne pouvons pas résoudre cette question.

CREPIDULA PORCELLANA (LAMARCK), matériel observé.

PAYS	LOCALITE	DATE	RECOLTEUR	Nombre d'exemplaires.	OBSERVATIONS
Rio de Oro.	Rio de Oro.		Taquin.	1	<i>sulin</i> .
Rio de Oro.	Cap Santa Ana.	2-XII-1912.	Gruvel.	1	L'exemplaire se trouve sur une coquille de <i>Mesalia brevialis</i> Lmk. et possède une forme très haute ( <i>garnot</i> ) à cause du support étroit.
Rio de Oro.	Cap Santa Ana. (N.-W. de la pointe Nord.)	1-XII-1912.	Gruvel.	2	16 M. : jeunes.
Mauritanie.	Cap Blanc.	1875.	de Dalmas.	8	1 <i>jenac</i> ; 1 de forme <i>garnot</i> et de couleur <i>hepatica</i> ; 6 de forme entre <i>jenac</i> , <i>sulin</i> et <i>garnot</i> et de couleur <i>sulin</i> .
Mauritanie.	Baie de l'Ouest.	1911-1912.	Gruvel.	617	309 de différentes formes (surtout <i>jenac</i> ), couleur <i>albida</i> (quelques-unes avec le sommet fortement recourbé vers la droite comme dans <i>aculeata</i> ); 18 ± <i>sulin</i> ; 20 <i>garnot</i> , couleur <i>sulin</i> ; 20 <i>adspersa</i> de différentes formes; 4 <i>garnot</i> ; 21 <i>hepatica</i> de différentes formes; 225 jeunes de formes et couleurs diverses.
Mauritanie.	Port-Étienne (Baie de Cansado).	15-IV-1908.	Gruvel.	4	2 de forme <i>garnot</i> et de couleur <i>sulin</i> ; 2 <i>jenac</i> très allongés.
Mauritanie.	2 milles N. du phare de Cansado.	15-IV-1909.	Gruvel.	8	plus ou moins <i>sulin</i> .
Mauritanie.	3 ½ milles N. du phare de Cansado.	15-IV-1909.	Gruvel.	9	dragage 9-10 M. : 2 <i>sulin</i> (jeunes); 6 entre <i>sulin</i> et <i>garnot</i> ; 1 <i>garnot</i> (jeune).
Mauritanie.	Baie du Lévrier; Pointe Chacal.	IX-1912.	Gruvel.	1	L'exemplaire se trouve sur une coquille de <i>Turritella tomboza</i> Kiener et possède une forme très haute ( <i>garnot</i> ).
Mauritanie.	Baie du Lévrier; Pointe du Désert.	12-XI-1912.	Gruvel.	37	2 <i>sulin</i> sur <i>Amycla pfeifferi</i> Philippi; 10 <i>sulin</i> sur <i>Conus papilionaceus</i> Hwass.; 7 <i>garnot</i> sur <i>Marginella amygdala</i> Kiener; 3 <i>sulin</i> sur <i>Marginella glabella</i> Lin.; 5 <i>sulin</i> sur <i>Marginella irrorata</i> Menke; 8 de forme entre <i>sulin</i> et <i>garnot</i> sur <i>Marginella limbata</i> Lmk.; 2 (l'un sur l'autre) sur <i>Nassa miga</i> (bd.) Brug. (l'exemplaire qui est fixé sur le <i>Nassa</i> possède la même sculpture que celui-ci).
Mauritanie.	Baie de Cansado.	7-XII-1912.	Gruvel.	95	3 <i>sulin</i> ; 92 jeunes.
Mauritanie.	-Baie du Lévrier; Pointe du Marais.	11-XI-1912.	Gruvel.	5	1 <i>sulin</i> (jeune) sur <i>Amycla pfeifferi</i> Philippi; 1 de forme incertaine sur <i>Clavatula sacerdos</i> Ros. (avec la même sculpture que son support); 1 sur <i>Nassa miga</i> (Ad.) Brug. (avec la même sculpture que le <i>Nassa</i> ); 2 ± <i>sulin</i> (jeune).
Mauritanie.	Bilaouah.	1906.	Gruvel.	5	4 de forme entre <i>sulin</i> et <i>garnot</i> ; 1 ± <i>garnot</i> avec couleur <i>sulin</i> et structure <i>adspersa</i> .
Sénégal.	?	?	Fauvel.	1	forme <i>jenac</i> , couleur <i>sulin</i> , sculpture <i>adspersa</i> .
Sénégal.	?	1882.	Thibaudeau.	1	<i>sulin</i> .

Sénégal.	?	19-V-1890.	E. Dorr.	1	forme ± <i>sulin</i> , couleur <i>albida</i> .
Sénégal.	?	1890.	Chevreux.	3	forme <i>garnot</i> , couleur <i>sulin</i> (sur une grosse coquille).
Sénégal.	?	V-1922 (?)	Gruvel.	1	forme ± <i>sulin</i> , couleur <i>garnot</i> .
Sénégal.	Dakar.	10-III-1890.	Cuilhétet.	15	6 <i>jenac</i> ; 2 de forme <i>sulin</i> , couleur <i>albida</i> ; 6 de forme <i>garnot</i> , couleur <i>albida</i> ; 1 <i>garnot</i> avec des taches à côté des bandes.
Sénégal.	Plage de Dakar (Bel-Air).	?	Chautard.	13	7 <i>sulin</i> , structure <i>adpersa</i> ; 4 entre <i>sulin</i> et <i>jenac</i> de couleur <i>albida</i> ; 1 forme <i>garnot</i> , couleur <i>sulin</i> ; 1 <i>garnot</i> , structure <i>adpersa</i> .
Sénégal.	Plage de Dakar.	3-II-1890 = 10-II-1890.	?	16	4 forme entre <i>garnot</i> et <i>sulin</i> ; 10 <i>garnot</i> , couleur <i>sulin</i> . 1 forme <i>jenac</i> , couleur <i>hepatica</i> ; 1 avec la forme du <i>Crepidula aculeata</i> (c'est-à-dire le sommet recourbé très fort vers la droite), mais avec la surface lisse.
Sénégal.	Rade de Dakar.	5-II-1890.	Chevreux.	17	6 M.: sur des coquilles habitées par des pagures; 1 <i>sulin</i> ; 2 <i>sulin</i> , couleur <i>hepatica</i> ; 3 <i>sulin</i> , sculpture <i>adpersa</i> ; 10 <i>garnot</i> , couleur <i>sulin</i> ; 1 <i>jenac</i> .
Sénégal.	Rade de Dakar.	7-II-1890.	Chevreux.	30	6 M.: sur des coquilles habitées par des pagures; 27 de forme entre <i>sulin</i> et <i>jenac</i> et de couleur <i>albida</i> ; 3 (l'un sur l'autre) dont le plus grand <i>jenac</i> , couleur <i>garnot</i> , les deux autres entre <i>sulin</i> et <i>garnot</i> de couleur <i>albida</i> .
Sénégal.	Anse de Dakar.	15-II-1890.	Chevreux.	9	8 M.: 8 de forme entre <i>sulin</i> et <i>garnot</i> , couleur ± <i>albida</i> ; 1 <i>garnot</i> .
Sénégal.	Bel-Air.	29-III-1909.	Gruvel.	36	en face du cimetière; 35 entre <i>sulin</i> et <i>garnot</i> (surtout <i>garnot</i> ), couleur <i>sulin</i> ; 1 <i>garnot</i> .
Sénégal.	Gorée.	?	Cantraine.	91	36 ± <i>sulin</i> (en partie structure <i>adpersa</i> ); 32 entre <i>jenac</i> et <i>sulin</i> , structure <i>adpersa</i> ; 23 <i>jenac</i> , structure <i>adpersa</i> (toutes les coquilles sont rouées).
Sénégal.	Gorée.	?	von Maltzan.	9	1 <i>sulin</i> ; 1 <i>sulin</i> , structure <i>adpersa</i> ; 1 entre <i>garnot</i> et <i>sulin</i> , couleur <i>sulin</i> ; 2 <i>garnot</i> ; 3 <i>garnot</i> , couleur <i>sulin</i> .
Sénégal.	Rade de Gorée.	7-II-1890.	Chevreux.	18	15 M.: 6 <i>garnot</i> ; 12 entre <i>jenac</i> et <i>garnot</i> , couleur <i>albida</i> .
Sénégal.	Baie de Hann (pointe de Bel-Air).	1-XII-1909.	Gruvel.	27	forme entre <i>garnot</i> et <i>sulin</i> , couleur <i>hepatica</i> , structure <i>adpersa</i> .
Sénégal.	Plage de Hann.	?	Chautard.	17	5 entre <i>sulin</i> et <i>garnot</i> , couleur ± <i>hepatica</i> (brun clair); 12 entre <i>jenac</i> et <i>sulin</i> , couleur <i>sulin</i> (le sommet est chez quelques-unes très pointu et proéminent).
Sénégal.	Entre Rufisque et Hann.	III/IV-1909.	Gruvel.	758	6-9 M.: 2 <i>garnot</i> sur une coquille de gastéropode et 1 <i>jenac</i> à l'intérieur de cette coquille; 529 de forme entre <i>jenac</i> , <i>sulin</i> et <i>garnot</i> (surtout <i>garnot</i> ), couleur <i>sulin</i> (plusieurs ont la forme du <i>Crepidula lentiginosa</i> ); 97 entre <i>garnot</i> et <i>sulin</i> , couleur <i>sulin</i> ; 51 entre <i>garnot</i> et <i>sulin</i> , couleur <i>garnot</i> ; 38 <i>garnot</i> ; 19 <i>garnot</i> , couleur <i>albida</i> ; 51 <i>garnot</i> , couleur <i>hepatica</i> (plusieurs coquilles de ce lot ont la structure <i>adpersa</i> ). Dans le même lot se trouvent encore quelques milliers d'exemplaires jaunes que nous n'avons pas analysés.

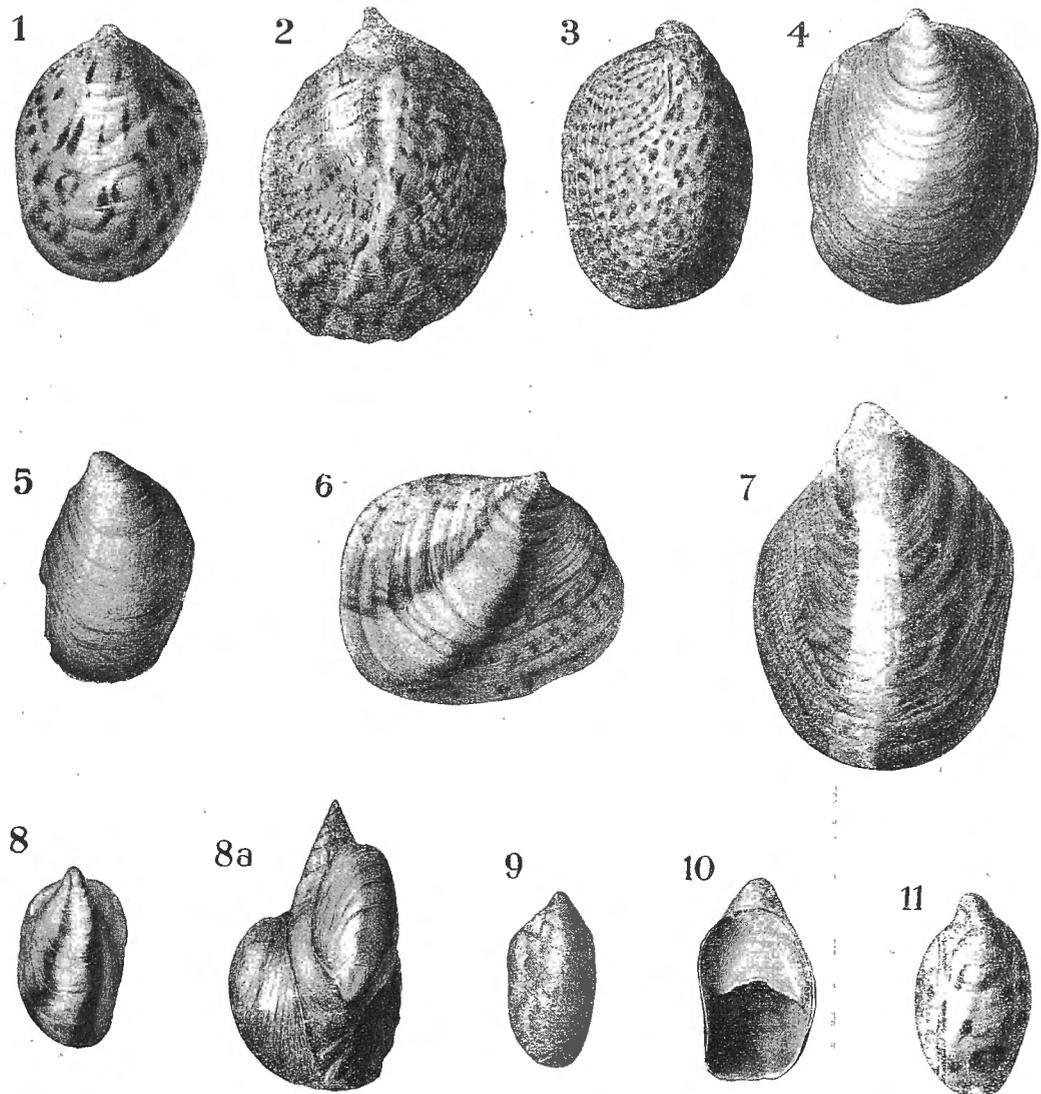
CREPIDULA PORCELLANA (LAMARCK), matériel observé (suite).

PAYS	LOCALITE	DATE	RECOLTEUR	Nombre d'exemplaires.	OBSERVATIONS
Sénégal.	Plage de Rufisque.	?	Chautard.	1	forme <i>sulin</i> , sculpture <i>adpersa</i> .
Sénégal.	Baie de Rufisque.	III/IV-1909.	Gruvel.	102	18-20 M. : 84 entre <i>sulin</i> et <i>garnot</i> (surtout <i>garnot</i> ), couleur <i>sulin</i> ; 17 <i>garnot</i> (1 de la forme du <i>Crepidula lentiginosa</i> ); 1 <i>jenac</i> .
Sénégal.	Rufisque.	?	Gruvel.	1	<i>garnot</i> .
Sénégal.	Rufisque (sur la roche du phare).	7-IV-1890.	Chevreux.	8	1 <i>sulin</i> , couleur $\pm$ <i>albida</i> ; 1 entre <i>sulin</i> et <i>garnot</i> , couleur <i>albida</i> ; 6 entre <i>sulin</i> et <i>jenac</i> , couleur <i>albida</i> (quelques-unes ont la forme du <i>Crepidula aculeata</i> , mais la surface sans épines).
Sénégal.	Rufisque (sur la roche du phare).	8-IV-1890.	Chevreux.	6	1 <i>sulin</i> , sculpture <i>adpersa</i> ; 5 entre <i>sulin</i> et <i>garnot</i> , couleur <i>sulin</i> .
Sénégal.	Rufisque.	19-III-1890.	Chevreux.	4	6 M. : 4 <i>garnot</i> , couleur <i>sulin</i> .
Sénégal.	Rufisque (sur l'îlot de rochers en face du phare).	20-III-1890.	Chevreux.	1	entre <i>sulin</i> et <i>jenac</i> , couleur <i>albida</i> .
Sénégal.	Cap Vert (îlot Branco).	9-XII-1895	?	4	2 <i>garnot</i> ; 2 <i>garnot</i> , couleur <i>hepatica</i> .
Sénégal.	Plage de M'Bour.	?	Chautard.	7	3 forme entre <i>sulin</i> et <i>jenac</i> , couleur <i>sulin</i> , sculpture <i>adpersa</i> ; 3 <i>garnot</i> , couleur <i>albida</i> ; 1 <i>jenac</i> .
Sénégal.	W. du Cap Rouge en allant vers M'Bour.	III/IV-1909.	Gruvel.	20	15 forme entre <i>sulin</i> et <i>garnot</i> , couleur <i>sulin</i> ; 5 forme entre <i>sulin</i> et <i>garnot</i> , couleur <i>garnot</i> .
Sénégal.	Phare des Mamelles.		Chautard.	23	2 <i>sulin</i> ; 10 entre <i>sulin</i> et <i>jenac</i> , couleur <i>sulin</i> , sculpture <i>adpersa</i> ; 4 <i>jenac</i> , couleur <i>sulin</i> , structure <i>adpersa</i> ; 7 <i>jenac</i> , sculpture <i>adpersa</i> .
Guinée française.	Entre Conakry et le phare de Boulbiné.	7-XII-1909.	Gruvel.	10	1 <i>sulin</i> , couleur <i>hepatica</i> ; 1 <i>garnot</i> ; 3 <i>jenac</i> ; 3 jeunes; 2 avec des côtes, dues probablement au substratum.
Guinée française.	Anse de Boulbiné.	6-XII-1909.	Gruvel.	5	3 <i>sulin</i> ; 1 <i>garnot</i> , couleur <i>albida</i> (avec des côtes); 1 <i>jenac</i> .
Guinée française.	Iles de Los, W. du banc de Crawford.	8-XII-1909.	Gruvel.	4	2 <i>sulin</i> ; 2 <i>garnot</i> .
Guinée française.	Iles de Los, Wharf de Tamara.	8-XII-1909.	Gruvel.	3	1 <i>garnot</i> ; 1 <i>jenac</i> ; 1 <i>adpersa</i> .
Guinée française.	Iles de Los.	22-XII-1909.	Gruvel.	2	<i>sulin</i> , avec des côtes, dues probablement au substratum.
Archipel du Cap Vert.	Maio.		Bouvier.	14	9 forme entre <i>sulin</i> et <i>garnot</i> , couleur <i>sulin</i> , sculpture <i>adpersa</i> ; 4 <i>garnot</i> , couleur <i>sulin</i> ; 1 <i>garnot</i> , couleur <i>hepatica</i> .
Archipel du Cap Vert.	S.-W. de Santa Lucia.	22/23-VII-1901.	?	2	16 M. : 1 <i>garnot</i> (roulé); 1 entre <i>sulin</i> et <i>jenac</i> (roulé).
Archipel du Cap Vert.	Baie de Praya.	28-V-1910.	Gruvel.	11	15-35 M. : 9 jeunes; 1 <i>garnot</i> , couleur <i>albida</i> ; 1 <i>jenac</i> , couleur <i>hepatica</i> .

Angola.	Baie de Mossamédès.	31-V-1910.	Gruvel.	35	19 <i>sulin</i> ; 4 <i>sulin</i> , couleur <i>hepatica</i> ; 1 <i>garnot</i> ; 11 jeunes.
	Devant Cotonou.	1909-1910.	Gruvel.	5	20-22 M. : 5 <i>sulin</i> . (jeunes).
Afrique du Sud.	Cap de Bonne-Espérance.	15-II-1891.	G. Dollfus.	1	forme entre <i>sulin</i> et <i>garnot</i> , couleur <i>hepatica</i> .
Afrique du Sud.	Cap de Bonne-Espérance.	11-I-1888.		3	forme entre <i>sulin</i> et <i>garnot</i> , couleur <i>hepatica</i> .

**CREPIDULA ACULEATA [(CHEMNITZ) GMELIN], matériel observé.**

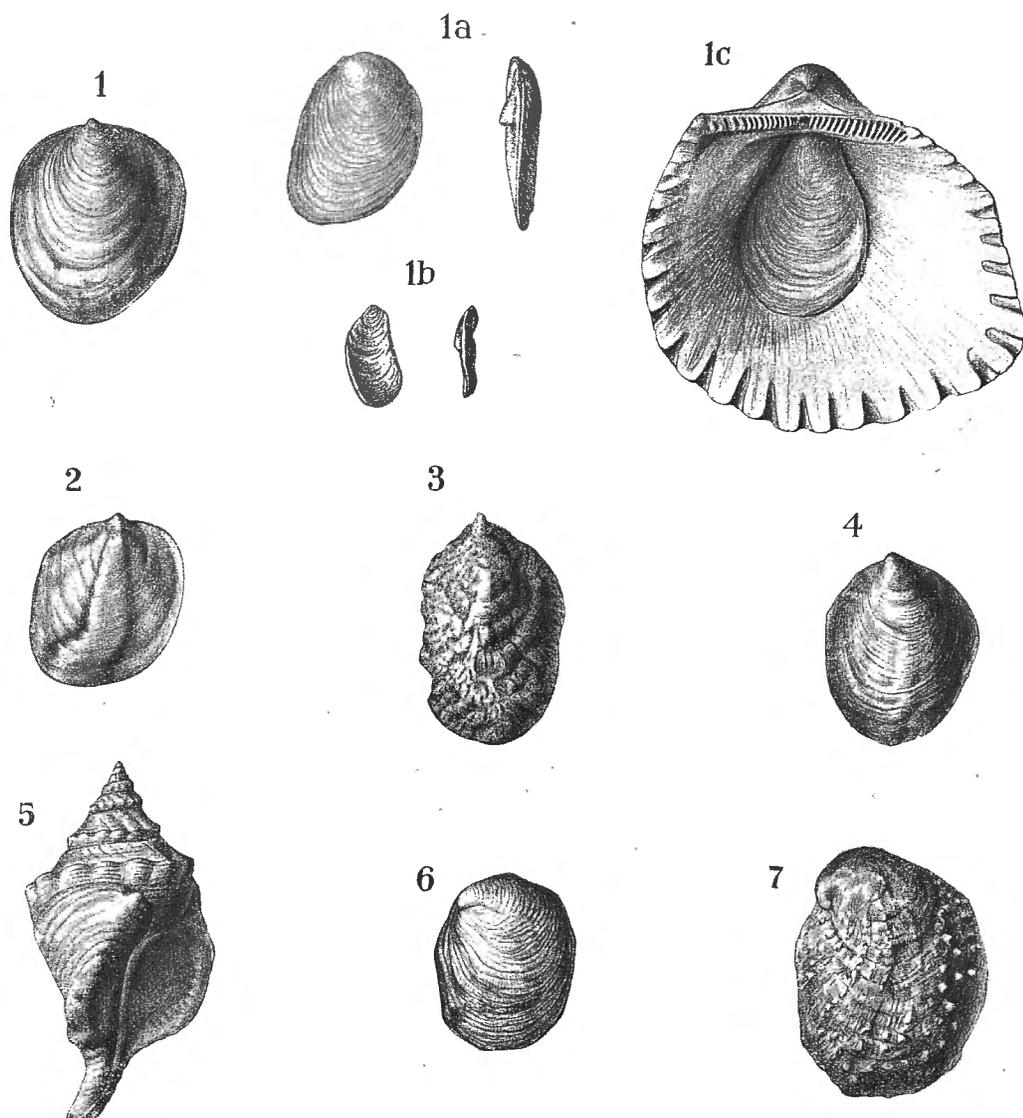
PAYS	LOCALITE	DATE	RECOLTEUR	Nombre d'exemplaires.	OBSERVATIONS
Sénégal.	Plage de Dakar (Bel-Air).		Chautard.	1	
Sénégal.	Plage de Hann.		Chautard.	4	
Sénégal.	Plage de M'Bour.		Chautard.	1	
Sénégal.	Cap Vert.			2	
Sénégal.	Plage au pied du phare des Mamelles.		Chautard.	7	un spécimen montre la couleur du <i>garnot</i> .
Archipel du Cap Vert.			Bouvier.	71	formes différentes, mais toutes épineuses.



M. Thiriart del.

*Crepidula porcellana* LAMARCK.  $\times 1,5$ .

- FIG. 1. — Forme *Sulin*, couleur *Sulin*. — Loc. Port-Etienne (Gruvel).  
 FIG. 2. — Forme *Sulin*, couleur *Sulin*, sculpture *adpersa*. — Loc. Plage de Rufisque (Chautard).  
 FIG. 3. — Forme *Sulin*, couleur *tigrina*. — Loc. Phare de Mamelles.  
 FIG. 4. — Forme *Sulin* (dans le même lot, des formes *Garnot* et *Jenac*), couleur *albida*. — Loc. Dakar. (Culliéret, 1890).  
 FIG. 5. — Forme *Sulin*, couleur *hepatica*. — Loc. Afrique occidentale.  
 FIG. 6. — Forme  $\pm$  *Sulin*, couleur *Garnot*, avec flammules latérales. — Loc. Sénégal (Gruvel, V. 22).  
 FIG. 7. — Forme *Sulin*, couleur *alboradiata* Turton. — Loc. ?  
 FIG. 8. — Forme *Garnot*, couleur *Garnot*. — Loc. rade de Gorée, 15 M. (Chevreux, 7. III. 1890).  
 FIG. 8a. — Forme *Garnot*, couleur *Garnot*, in situ. — Loc. entre Rufisque et Hann.  
 FIG. 9. — Forme *Garnot*, couleur *albida*. — Loc. entre Rufisque et Hann (Gruvel).  
 FIG. 10. — Forme *Garnot*, couleur *hepatica*, face interne. — Loc. entre Rufisque et Hann (Gruvel).  
 FIG. 11. — Forme *Garnot*, couleur *Sulin*. — Loc. Afrique occidentale. (Joly, 30. VII. 84).



*Crepidula porcellana* LAMARCK.  $\times 1,5$ .

M. Thiriard del.

FIG. 1. — Forme *Jenac*, couleur *Jenac*. — Loc. Dakar (Culliéret).

FIG. 1a. — Forme *Jenac* plate. Loc. M'Bour.

1b. — Forme *Jenac* concave. — Loc. entre Conakry et le phare de Boulbiné.

1c. — Forme *Jenac* concave in situ. — Loc. ?

FIG. 2. — Forme *Jenac*, couleur *Garnot*. — Loc. rade de Dakar, 6 M. (7. II. 1890).

FIG. 3. — Forme *Jenac*, couleur *Sulin*, structure *adspersa*. — Loc. phare des Mamelles.

FIG. 4. — Forme *Jenac*, couleur *hepatica*. — Loc. plage de Dakar (Chevreux, 3. II. 1890).

FIG. 5. — *Crepidula porcellana* Lam., avec la sculpture du support sur *Afer afer* Gmelin. — Loc. Baie de Cansado (Gravel, 1911-1912).

FIG. 6. — Forme *aculeata*, couleur *albida*, sculpture lisse. — Loc. Rufisque sur le rocher du phare (Chevreux, 7. IV. 1890).

*Crepidula aculeata*.  $\times 1,5$ .

FIG. 7. — Loc. plage de M'Bour (Chautard).



# LE PHENOMENE DE L'EVAGINATION CHEZ *CYSTICERCUS BOVIS* ET LA MIGRATION DU PARASITE CHEZ L'HOMME

PAR

A. DE WAELE et L. DEDEKEN (Gand).

---

## LOCALISATION DES LARVES

La cysticerose des bovidés est une infection qui à l'inspection passe souvent inaperçue; cependant elle doit être très répandue dans nos contrées, car il suffit à l'homme de se nourrir durant quelques semaines de viande crue pour voir le *Taenia saginata* (Goeze) se développer dans son intestin. Malheureusement la législation belge, contrairement aux lois d'autres pays, n'ordonne pas à l'inspecteur, l'incision des muscles masséters qui, on le sait, sont le gîte de prédilection des parasites. L'objet de cette note est un cas d'infection, cependant massive, qui aurait échappé à l'investigation, si par hasard la surface du cœur n'avait, à l'abatage, montré quelques excroissances de nature parasitaire. Il s'agit d'un bœuf, âgé de vingt mois, venant des environs d'Ypres et tué aux abattoirs de Gand.

La surface du cœur présentait, sous l'épicarde douze excroissances de la grosseur d'une noisette. Elles se laissaient extraire, sans difficulté, du tissu musculaire et contenaient chacune une vésicule, qu'un examen approfondi a déterminé comme étant un cysticerque appartenant à l'espèce *Cysticercus bovis*. En outre, l'incision du cœur a révélé la présence de vingt parasites dans le myocarde. Il est à noter que dans cet organe l'enveloppe kystique des larves se présentait sous forme d'une capsule épaisse et scléreuse, tandis qu'ailleurs, elle était mince et membraneuse.

Dans les autres viscères le nombre des cysticerques était restreint : le poumon gauche n'en renfermait que deux, l'un à la surface directement sous la plèvre, l'autre à l'intérieur des tissus. Un seul parasite était localisé dans la muqueuse de l'œsophage. Par contre, dans le diaphragme, une trentaine étaient régulièrement espacés sur toute son étendue.

L'infection des organes et des tissus était plus accentuée. Nous avons trouvé des parasites un peu partout dans le tissu adipeux, surtout autour des reins, des muscles pectoraux et sous le sternum. Cependant le tissu musculaire était principalement parasité : le masséter était littéralement farci de cysticerques; chaque tranche de ce muscle prenait l'aspect de vésicules à peine séparées par quelques fibres musculaires. Dans les ptérygoïdes et dans les muscles de la langue le nombre de parasites, quoique moindre, était encore important. Par ailleurs, presque tous les muscles du corps étaient infectés, surtout ceux des membres antérieurs.

L'étude de la localisation du *Cysticercus bovis*, dans le cas qui nous occupe, n'apporte aucun fait nouveau sur la répartition du parasite et sur ses proportions respectives dans les tissus, les organes et les viscères. Mais elle fait ressortir une fois de plus que, même en cas d'infection massive, les cysticerques, lors de l'abatage, ne sont apparents que sur la paroi du cœur. Il s'ensuit que, pour dépister les infections de moindre envergure, l'examen des muscles masséters, lors de l'inspection, s'impose. C'est là un contrôle facile et de grande utilité, car il contribuerait à limiter dans de grandes proportions les possibilités de développement du parasite chez l'homme, l'hôte définitif.

#### LE PHENOMENE DE L'EVAGINATION

Ces larves, qui toutes étaient bien vivantes, ont formé un matériel de choix qui nous a permis de reprendre, sur le *Cysticercus bovis*, les expériences que l'un de nous avait effectuées sur le *Cysticercus pisiformis* : il importait, en effet, de vérifier si les conclusions qui avaient été émises, dans ce cas particulier, sur le mécanisme physiologique des migrations, pouvaient s'appliquer à d'autres espèces et dès lors étaient susceptibles de généralisation.

L'étude du phénomène de l'évagination a fait l'objet de nos premières recherches. Quand le *Cysticercus bovis* est dégagé de son enveloppe kystique, il ne subit, de prime abord, aucune modification de forme : la première phase de l'évagination, l'expulsion du germe, qui, chez le *Cysticercus pisiformis*, a lieu d'une façon brusque et immédiate, se fait chez l'espèce envisagée d'une façon progressive et lente, pendant l'immersion dans l'eau physiologique ou le liquide de Ringer qui, au cours de l'expérimentation, succède à son extraction des tissus de l'hôte. Il faut donc admettre que chez l'espèce envisagée, ce n'est pas l'élasticité du réceptaculum qui produit l'expulsion, mais une pression osmotique qui se développe dans la vésicule par suite d'une différence de concentration existant dans le liquide externe et le contenu vésiculaire. Le phénomène s'arrête à ce stade, si des conditions particulières ne sont pas suscitées dans le milieu : en effet, comme chez le *Cysticercus pisiformis*, la seconde phase, l'évagination du scolex et du cou, nécessite la réalisation d'une valeur de pH supérieure à 6 et d'une température voisine de 37° à 39°. L'évagination se produit alors d'une façon lente et irrégulière, après plusieurs heures d'immersion.

Nous avons ensuite repris, sur les cysticerques, les essais d'activation au moyen de la bile et de ses constituants. La bile, quelle que soit son origine, possède sur le phénomène une action stimulante très marquée, quoique moins immédiate que chez le *Cysticercus pisiformis* : il faut cinq à dix minutes d'immersion pour voir le scolex apparaître et se dégager entièrement du manchon. Par la suite, la recherche de l'élément responsable qui, dans la bile, déclenche le phénomène, a démontré que les sels biliaries, indistinctement, sont les véritables agents de cette activation. L'essai subséquent des produits de décomposition de ces substances a fait apparaître une nouvelle fois l'activité des cholestérols et de l'acide cholique dont le pouvoir stimulant s'est montré en tous points semblable à celui des sels biliaries.

Il s'ensuit que, en ligne générale, la marche du phénomène de l'évagination, chez les deux espèces, est parfaitement comparable. On y trouve une succession identique de deux phases : l'une, l'expulsion du germe, entièrement mécanique; l'autre, l'évagination du scolex et du cou, sensible aux mêmes excitants biliaries. Il est vrai que les deux parasites ne réagissent pas avec une vitesse égale dans des milieux identiques : ce sont là des différences spécifiques, sans importance dans le problème qui nous occupe et qui d'ailleurs sont absolument normales. Ce qui importe, c'est que se trouvent confirmées d'une part, la notion d'identité fonctionnelle des diverses biles, dans le phénomène d'évagination des cysticerques, et d'autre part, la conclusion qui ramène la fonction péristaltique des sels biliaries à une propriété du radical cholique présent dans leur molécule.

#### COMPORTEMENT DU PARASITE DANS LES SUCS DIGESTIFS

Dans le but de comprendre le mécanisme de la migration du *Cysticercus bovis*, nous avons, après la détermination des conditions d'évagination, étudié le comportement du parasite vis-à-vis des liquides physiologiques qu'il traverse dans le système digestif de l'hôte. Les mélanges employés pour ces expériences ont été décrits antérieurement <sup>(1)</sup>.

Si l'on plonge des cysticerques dans le suc gastrique, à une température voisine de 37° à 39°, on assiste à l'expulsion progressive des germes; mais, par suite du pH défavorable du milieu, l'évagination subséquente du scolex et du cou ne se produit pas, quelque soit la durée de l'immersion. Les organes vitaux de la larve se trouvent donc protégés contre l'imprégnation du liquide gastrique par le manchon dans lequel ils restent invaginés.

Si maintenant, après deux heures de séjour dans le suc gastrique, on transporte les cysticerques dans le mélange intestinal, on voit se produire, après quelques minutes, l'évagination du scolex et du cou. Par la suite, les organes

---

<sup>(1)</sup> DE WAELE, A., Recherches sur les migrations des Cestodes. Quatrième note. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, Cl. des Sc.*, 1934, p. 911.)

annexes des larves, la vésicule, le réceptaculum et le manchon, dont la cuticule a subi une imprégnation préalable par l'acide du liquide stomacal, sont progressivement digérés par la pancréatine; par contre, les organes essentiels, grâce à l'imperméabilité de leur cuticule, intacte, résistent à l'action du ferment. Il est utile de noter que l'ablation préalable de la vésicule ne modifie en aucune façon le comportement du parasite dans les sucs digestifs.

L'allure du phénomène n'est guère influencée par la nature de la pancréatine : nous nous sommes servis de pancréatine de bœuf et de porc, que l'on se procure facilement dans le commerce, et aussi de ferments extraits de pancréas d'hommes et de chiens, préparés avec les soins décrits antérieurement <sup>(1)</sup>. Ainsi se trouve confirmée la notion d'identité fonctionnelle des ferments chez les animaux appartenant à une même classe systématique. Il en résulte que chez le *Cysticercus bovis*, la spécificité de l'hôte définitif n'est pas dépendante de la nature des ferments digestifs, et qu'il faut, comme dans le cas du *Cysticercus pisiformis*, en rechercher les facteurs dans la nature des sels biliaires.

D'autre part, il est intéressant de signaler que le comportement des parasites, au cours de leurs pérégrinations dans les sucs digestifs de l'hôte, peut s'expliquer par deux autres notions émises précédemment : la notion de protection cuticulaire, et la notion de perméabilisation chimique de la cuticule.

#### LE MECANISME DE LA MIGRATION CHEZ L'HOMME

Ces observations permettent de comprendre le comportement de *Cysticercus bovis* au cours de sa migration, dans le système digestif de l'hôte. Lors de l'ingestion par l'homme, d'organes contaminés, les cysticerques peuvent ou bien traverser la bouche intacts, ou bien être déchirés par la mastication : si, dans cette dernière éventualité, le manchon du germe est atteint, le scolex sera exposé ultérieurement à l'imprégnation successive du suc gastrique acide et du liquide intestinal alcalin, et par conséquent sera digéré par la pancréatine. La mastication peut donc, en rompant le manchon, mettre une fin à l'évolution du parasite.

Il en est tout autrement quand seule la vésicule est atteinte, ou quand le cysticerque est avalé intact : dans ce cas, le contact du liquide stomacal aura pour conséquence d'expulser le germe; mais l'évagination du scolex, par suite du pH défavorable du milieu ne se fera pas. Seul le manchon du germe sera donc exposé à l'imprégnation néfaste de l'acide du suc gastrique. Déversé par le pylore dans le duodénum, le parasite sera imprégné par l'alcali du suc pancréatique et par la bile : la valeur du pH s'accroît; les sels biliaires stimulent les contractions péristaltiques du manchon, produisant l'évagination du scolex

<sup>(1)</sup> DE WAELE, A., Recherches sur les migrations des Cestodes. Premier note. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, Cl. des Sc.*, 1933, p. 654.)

et du cou. En même temps les organes annexes du parasite, le manchon tout comme le réceptaculum et la vésicule, dont la cuticule a été perméabilisée par l'imprégnation successive d'un liquide acide et d'un liquide alcalin, seront progressivement disloqués par l'action digestive de la pancréatine qui s'infiltré dans leurs tissus. Par contre, les organes vitaux, le cou et le scolex, qui ont été protégés contre le contact du liquide gastrique, présentent au ferment pancréatique une cuticule intacte et imperméable. Dès lors, plus rien ne s'oppose au développement du jeune Cestode : le scolex va se fixer à la muqueuse intestinale et le cou se mettra à bourgeonner une chaîne de proglottis.

*Université de Gand, Laboratoire de Parasitologie.*

#### BIBLIOGRAPHIE

- DE WAELE, A., Étude de la fonction biliaire dans le phénomène de l'évagination chez les cysticerques des Cestodes. (*Annales de Parasitologie humaine et comparée*. Paris, XII, 1934.)
- Recherches sur les migrations des Cestodes. Première, deuxième et troisième note. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, Cl. des Sc.*, 1933); quatrième note (*Idem*, 1934); cinquième note (*Ibidem*, 1935.)
-



## OBSERVATIONS SUR LES MANŒUVRES RESPIRATOIRES CHEZ LES ANOURES AGLOSSES

PAR

Victor WILLEM (Gand).

---

En 1931 <sup>(1)</sup>, après avoir eu l'occasion d'observer des *Xenopus* vivants, j'ai exposé que les Aglosses occupent, au point de vue des manœuvres respiratoires, une place exceptionnelle dans le groupe des Amphibiens. C'est que *Xenopus* présente, d'une part, à l'état adulte, une respiration *bucco-pharyngienne aquatique* analogue à celle des larves des autres Anoures et des Tritons adultes vivant sous l'eau : une alternance d'expirations par les narines, brusques, et d'inspirations beaucoup plus lentes, au rythme d'environ 50 par minute. Il constitue ainsi une exception parmi les Anoures adultes.

Et, d'autre part, il présente un mode de *ventilation pulmonaire* absolument unique chez un Amphibien : tandis que chez tous les autres Amphibiens, archaïques ou évolués sous ce rapport, le gonflement pulmonaire de la phase inspiratrice se fait par une sorte de déglutition, vers les poumons, d'air préalablement aspiré dans la cavité bucco-pharyngienne, l'inspiration pulmonaire est ici une *aspiration abdominale* comparable à celle des Reptiles.

C'est-à-dire que le *Xenopus*, venant de temps en temps respirer à la surface, l'eau de la cavité bucco-pharyngienne est d'abord expulsée par un relèvement du plancher buccal; puis surviennent des manœuvres répétées de ventilation buccale, par les narines ouvertes : une forme assez fugace de respiration bucco-pharyngienne aérienne, beaucoup moins développée que chez les autres Amphibiens.

Et ensuite surviennent une série de manœuvres correspondant à la ventilation pulmonaire.

Chacune de ces manœuvres débute par une expiration, relativement courte, pendant laquelle l'air pulmonaire s'échappe directement par les narines ouvertes.

---

<sup>(1)</sup> V. WILLEM, Les manœuvres respiratoires chez les Poissons et les Amphibiens. (*Mémoires in-4° de l'Académie royale de Belgique*, 2<sup>e</sup> série, t. X, 1931 [pp. 139-155].)

Puis survient une inspiration buccale et pulmonaire à la fois, les narines grandes ouvertes, au cours de laquelle de l'air extérieur pénètre directement dans les poumons. Le mécanisme de cette dernière manœuvre, exceptionnelle chez un Amphibien, est en rapport avec une disposition particulière de la musculature abdominale.

Les muscles longitudinaux <sup>(2)</sup>, le m. rectus abdominis, doublé d'un long m. pectoralis abdominalis, le m. latissimus dorsi, au lieu de s'insérer, postérieurement, sur le bassin, s'attachent ventralement et dorsalement sur une portion plus ou moins étendue du fémur. Cette disposition, qui donne au tronc des Aglosses sa forme carrée remarquable, fait que la semi-flexion des cuisses, qu'adopte le *Xenopus* venant respirer à la surface, entraîne, dans la mesure où elle s'accompagne de la tension des muscles longitudinaux de l'abdomen, un accroissement notable de la cavité abdominale; là me paraissait résider le facteur principal de l'aspiration abdominale signalée ci-dessus.

Comme muscles essentiellement expirateurs apparaissent immédiatement le transversus et l'obliquus externus, qui produisent un resserrement général des flancs. En outre, l'observation directe fait apercevoir, à l'expiration, un relèvement de l'appareil sternal, qui comprime la région antérieure de la cavité abdominale et qui est vraisemblablement opéré par les portions sternale et coracoïdienne du m. pectoralis.

Tels sont, en résumé, les faits que j'avais observés sur le mécanisme de la ventilation pulmonaire chez *Xenopus*. Mais deux grands exemplaires vivants de *Pipa* m'ont récemment révélé d'autres manœuvres, très inattendues, que je n'avais pas remarquées chez l'autre Aglosse, de taille relativement petite, et dont la manipulation est très difficile en raison de l'extrême viscosité de la peau.

#### OBSERVATIONS SUR « PIPA AMERICANA »

##### A.

Tout d'abord, il ne reste pas de trace, chez cet Aglosse, de la *respiration aquatique bucco-pharyngienne* constatée chez *Xenopus* : disparition probablement en rapport avec le fait que les larves de *Pipa* ne se développent plus librement dans l'eau.

De fait, chez le *Pipa* immergé, généralement à plat sur le fond de l'aquarium, on ne perçoit aucun mouvement du plancher buccal et les narines restent fermées.

L'animal reste, pendant des périodes très longues, absolument immobile, dans la position horizontale, et son corps, si singulièrement aplati, prend alors une forme curieuse, qui ne s'observe pas chez les échantillons conservés : la

<sup>(2)</sup> Voir la disposition de ces muscles sur les figures ci-jointes, qui concernent *Pipa* : fig. 3, 1; fig. 2, M3; fig. 4, M1d.

région latérale de l'abdomen se soulève, des deux côtés, en volumineuses protubérances dorsales (fig. 1), tandis que les régions ventrales correspondantes s'excavent d'autant. Cette déformation résulte de la poussée verticale exercée par le contenu de chaque poumon sur les parois abdominales en relâchement musculaire<sup>(3)</sup>. La dite déformation diminue lorsque l'animal se met en mouvement et disparaît lorsqu'il se dirige verticalement vers la surface.

D'autre part, j'ai observé une fois, chez un de mes échantillons, dressé contre la paroi, les narines émergeant, des mouvements correspondant à une *ventilation bucco-pharyngienne* : des séries d'une dizaine de balancements rapides du plancher buccal, se succédant à quelques minutes d'intervalle. Ces

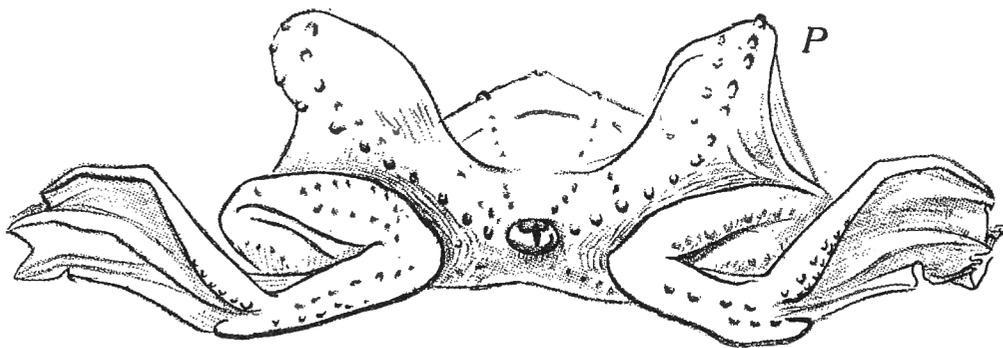


FIG. 1. — *Pipa*, à plat sur le fond de l'aquarium, vu dans le sens postéro-antérieur.  
P, soulèvement de la paroi abdominale sous la poussée du poumon.

manœuvres n'intéressaient que la tête, sans participation du sternum ou des flancs; chaque série débutait par un abaissement du plancher buccal, accompagné d'un fort relèvement du museau par flexion de la nuque. Il persiste donc, chez *Pipa*, au moins une trace de la respiration bucco-pharyngienne aérienne, qui peut être si importante chez d'autres Amphibiens.

#### B.

Lorsque l'animal vient à la surface ventiler ses poumons, on le voit ordinairement se dresser dans l'eau, nager verticalement, pousser ses narines hors du liquide et presque immédiatement couler à pic, sans que l'observateur ait pu saisir l'allure de la manœuvre respiratoire. D'autres fois, le niveau de l'eau ayant été abaissé dans l'aquarium, on trouve l'animal dressé plus ou moins obliquement

<sup>(3)</sup> A l'état normal, chaque poumon s'étend dans le sens caudal, jusqu'au muscle crural, occupant tout l'espace libre; mais chez la plupart des échantillons conservés, on trouve le poumon partiellement contracté (voir les figures de BEDDARD, par exemple) : semblable décollement du poumon de la paroi abdominale est le résultat d'une fixation lente, qui a permis l'aspiration dans la cavité abdominale d'une quantité, souvent considérable, de liquide lymphatique.

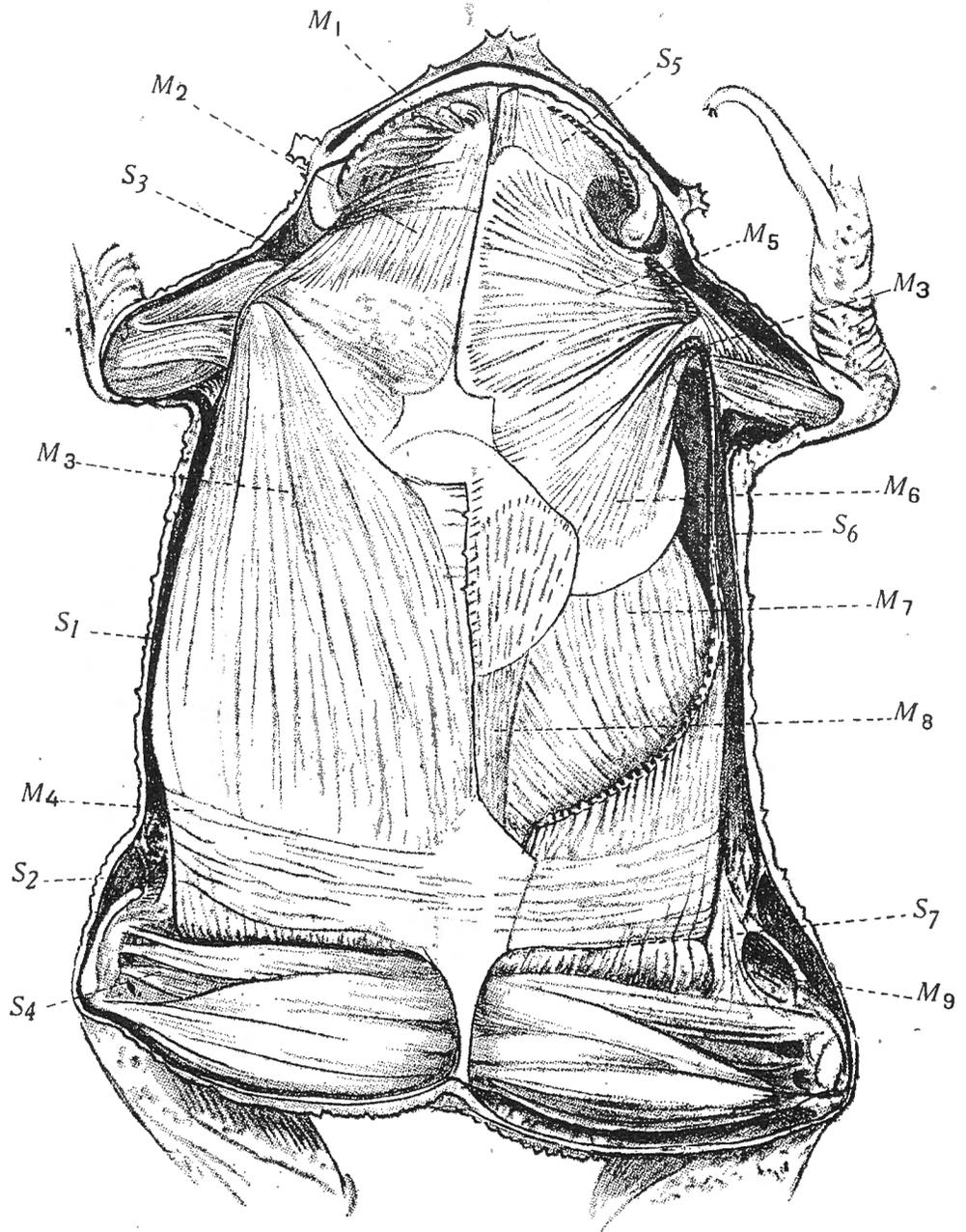


FIG. 2. — *Pipa*, muscles de la face ventrale.

*A gauche*, plan superficiel, après enlèvement de la peau. *M1*, musculus submaxillaris; *M2*, m. sterno-maxillaris (MAYER) et sa lame tendineuse d'insertion sur le sternum; *M3*, m. pectoralis abdominalis (obliquus externus, C. MAYER); *M4*, m. obliquus externus; *S1*, sinus lymphatique ventral; *S2*, sinus lymphatique dorsal; *S3*, sinus lymphatique brachial; *S4*, sinus lymphatique fémoral.

*A droite*, après enlèvement du complexe du m. submaxillaris, de la barre mince du sterno-maxillaris, ainsi que de la portion antérieure du m. pectoralis abdominalis (*M3*), jusqu'à sa ligne de soudure avec la face ventrale du m. transversus (*M7*); on découvre ainsi: *S5*, le sinus lymphatique submaxillaire; *M5*, le m. coraco-radialis; *M6*, le m. pectoralis (pars coracoidea); *C*, la lame cartilagineuse du coracoïde; *M7*, le m. transversus, plongeant sous le coracoïde; *S6*, portion latérale du sinus lymphatique sternal, s'étendant dans le sens ventral, en lame mince sur les organes précédents et sous les expansions cartilagineuses sternales, là où le m. rectus abdominis ne rattache pas l'appendice sternal au plan du m. pectoralis abdominalis; *M8*, le m. rectus abdominis, s'insérant en avant sur la face dorsale de la lame cartilagineuse sternale; *S7*, masse spongieuse du septum inguinal, dans laquelle se distingue un grand orifice, conduisant dans un diverticule du sinus coiffant, sous le péritoine de la cavité abdominale, le m. cruralis, *M9*.

contre une vitre, soutenu par l'appui de deux orteils sur le fond, le museau émergeant quelque peu. Et non inquiété, il peut rester ainsi longtemps, les narines ouvertes ou plus ou moins fermées, immobile, sans qu'une déformation de ses flancs révèle une manœuvre respiratoire. De la sorte, l'étude, dans les conditions normales, de la ventilation pulmonaire, qui ne se reproduit qu'à de longs intervalles, survient à l'improviste et se réalise ordinairement en moins d'une seconde,

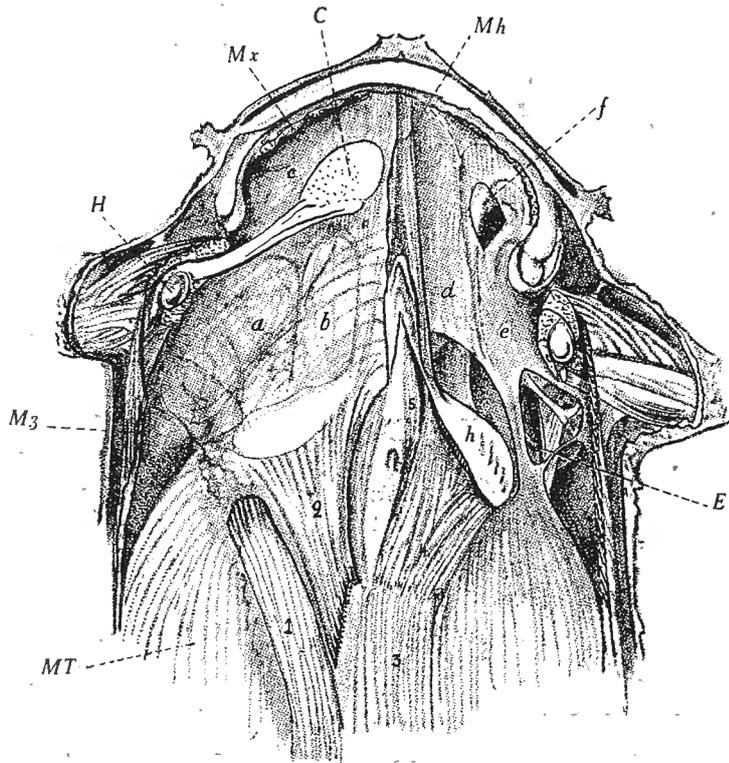


FIG. 3. — *Pipa*. Muscles et sinus lymphatiques de la face ventrale, sur un plan plus profond.

A. — *A gauche*, on a enlevé la ceinture scapulaire, dont on n'a conservé, comme repère libre, que la clavicule et l'expansion rostrale du coracoïde (*C*); est ainsi mise à nu la partie antérieure d'un grand sinus (s. sternalis de GAUPP?), divisé en deux lobes (*a* et *b*) qui s'encastrent dans une cavité similaire logée sous le système des muscles submaxillaires (*c*); il s'étend en arrière sur le coracoïde, le sternum, à la face ventrale du m. rectus (*1*) et du m. sterno-hyoïdien (*2*).

B. — *A droite*, l'enlèvement du m. rectus abdominalis, du m. sterno-hyoïdeus et de la lamelle mince qui forme le plafond du sinus précédent met à nu une grande cavité lymphatique plate, s'étendant en deux lobes (*d*, *e*) jusqu'à la mâchoire inférieure, immédiatement sous le plancher buccal; j'ai supposé enlevée une portion de son plafond, de façon à montrer la limite latérale de la paroi du tube digestif et un espace lymphatique s'étendant au-dessus du plafond de la cavité buccale, sous la base du crâne. Plus en arrière, la portion principale de ce grand sinus thoracique, limitée latéralement par la paroi des flancs (m. pectoralis abdominalis et m. latissimus dorsi), médialement par la paroi de la cavité abdominale (m. transversus), paraît s'arrêter plus en avant contre l'hyoïde (*H*) et le m. hyo-maxillaris (*Mh*); en fait, le lobe *c* se prolonge, entre l'hyoïde et la face ventrale de l'œsophage, jusqu'au péricarde; et, d'autre part, du côté dorsal de la membrane *e* et de la bride qui l'attache au m. transversus, le même sinus s'élève jusqu'au système des muscles costaux, et de là, dans le sens médial, jusque sur la face dorsale de l'œsophage (où il rejoint son équivalent de l'autre côté) et dans le sens rostral, dépassant l'articulation de l'humérus, il rejoint l'espace suspharyngien aperçu par la fenêtre *f*; en arrière, du côté dorsal de l'œsophage, il atteint le milieu de la longueur du coccyx.

*M3*, m. pectoralis abdominalis; *E*, extrémité de l'avant-dernière côte; *MT*, m. transversus; *1*, m. rectus abdominalis; *2*, m. sterno-hyoïdeus; *3*, *4*, *5*, muscles allant, sur un plan plus dorsal, à l'hyoïde: probablement différenciés du m. transversus.

ne m'a pas beaucoup éclairé sur le mécanisme de la manœuvre. Tout au plus ai-je vu que la plongée s'accompagne — ou est suivie — de l'expulsion d'une certaine quantité d'air, qui peut atteindre deux centimètres cubes.

Mais la première manipulation d'un sujet extrait de l'eau et maintenu par les deux membres postérieurs serrés l'un contre l'autre, m'a immédiatement révélé un facteur nouveau, très inattendu : les *variations de la dimension longitudinale de l'abdomen, en raison de la mobilité du bassin sur le sacrum*. Un jeu considérable : chez un *Pipa*, qui mesure ordinairement 14 centimètres de l'extrémité du museau à l'anus, il est de 1 1/2 centimètre et peut atteindre, par faible traction expérimentale, vingt millimètres.

La figure 4 montre le développement considérable des apophyses transverses de la vertèbre sacrée, soudée d'ailleurs au long coccyx, disposition assez particulière aux Aglosses. Or, le tranchant arrondi de chacune de ces apophyses, en forme de hache, peut glisser, dans le sens longitudinal, dans une gouttière formée ventralement par la surface dorso-médiale de l'iléon et dorsalement par une zone fortement renforcée de la fascia dorsalis, qui s'attache là à l'iléon.

En fait, toute l'apophyse transverse est logée et se meut dans une cavité lymphatique; celle-ci se termine en arrière dans la selle formée par la fourche des deux portions du m. *iliacus internus* (i, f.) (4). En avant, la pointe rostrale du tranchant du sacrum peut un peu dépasser la pointe de l'iléon, dans une expansion latérale du même sinus, dont la portion dorsale s'étend, le long de la colonne vertébrale, entre la fascia dorsalis et le paquet des muscles vertébraux.

Le sacrum, et avec lui toute la colonne vertébrale et la région du corps qui en est solidaire, est tiré en avant par la contraction d'un fort muscle coccygeo-iliacus (*ci*, fig. 4), qui s'insère, d'une part, sur la région latérale du coccyx et, d'autre part, passant sous l'expansion de la vertèbre sacrée, sur les deux tiers antérieurs du bord médial de l'iléon.

Comme antagonistes de ce gros muscle, dont la contraction allonge la distance comprise entre la tête et l'anus, peuvent coopérer une série de muscles qui unissent directement ou indirectement le tronc au bassin ou aux fémurs : entre autres, *a*) ventralement, le m. *pectoralis abdominalis* (fig. 2, *M3*), le m. *rectus abdominis* (fig. 3, *1*) et peut-être le m. *transversus* (fig. 2, *M7*); *b*) dorsalement, le m. *latissimus dorsi* (fig. 4, *Mld.*); *c*) plus profondément, le m. *pulmonum proprius* (fig. 5, *p.*), considéré à tort par C. MAYER comme un muscle inspireur et dont l'étude fonctionnelle m'a conduit à des constatations intéressantes, formant le chapitre suivant de mon travail.

En résumé, il faut comprendre comme suit la *manœuvre de la ventilation pulmonaire* :

L'animal se dirigeant vers la surface contracte les muscles de la paroi abdo-

(4) Le m. *iliacus internus* (fig. 4, *i.f.*) est formé de deux chefs : le principal part de la moitié postérieure du bord médial de l'iléon; l'autre, plus dorsal et beaucoup plus court, d'une insertion ovale sur la face ventrale de la fascia dorsalis. Les deux chefs se réunissent en une masse effilée qui se termine sur la partie dorsale de la base du fémur.

minale (ce qui est indiqué par la disparition des protubérances pulmonaires). Et de la sorte, comme chez tous les Amphibiens, la manœuvre pulmonaire, dès l'arrivée à la surface, débute par une expiration rapide. Puis, immédiatement, se produit une contraction, inspiratoire, des muscles coccygeo-iliaques; ensuite, au moment de la replongée, une expiration, ramenant le contenu pulmonaire à

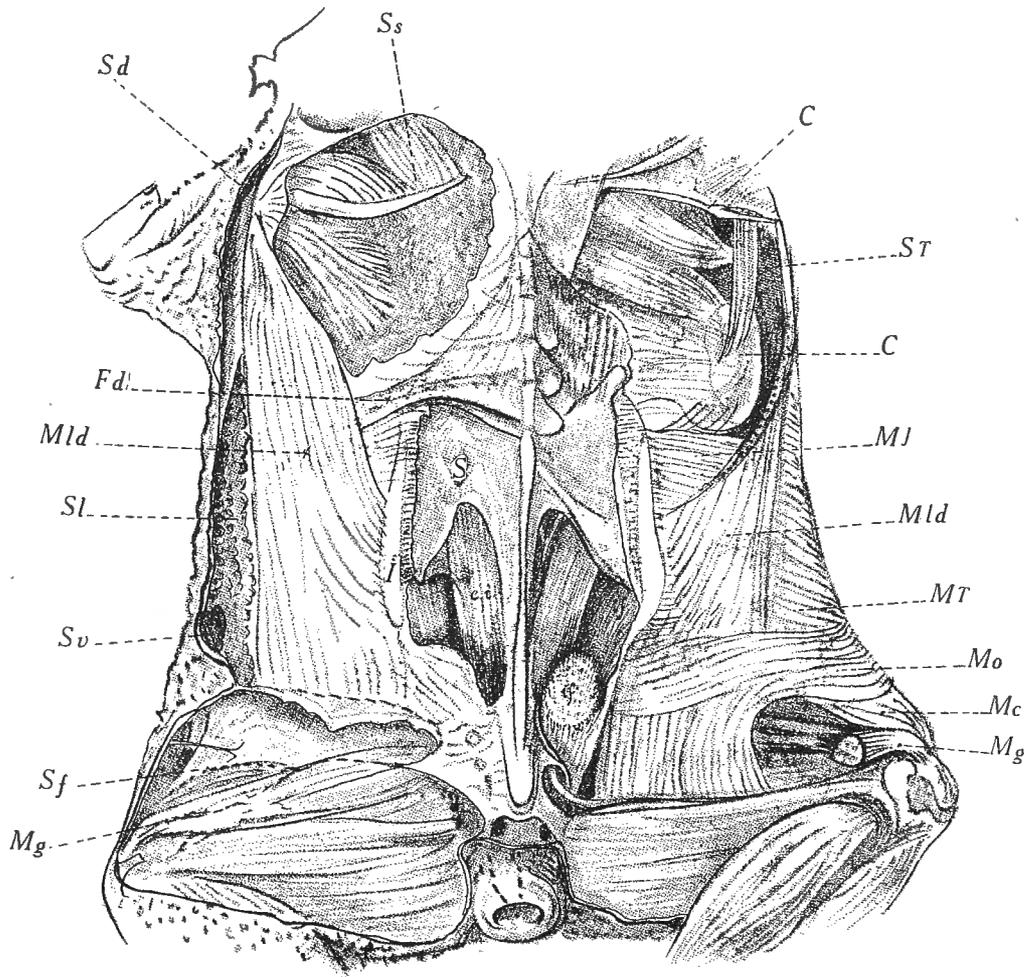


FIG. 4. — *Pipa*. Muscles et sinus lymphatiques de la face dorsale du tronc.

A. — *Côté gauche*, immédiatement sous la peau enlevée : *Sd*, sinus lymphatique dorsal; *Sl*, sinus lymphatique latéral, lacuneux; *Sv*, communication avec le sinus lymphatique ventral; *Sf*, diverses parties du s. lymphatique fémoral : septa indiqués par des traits interrompus; *Ss*, sinus scapulaire; *Fd*, fascia dorsalis, plissée par la flexion de la colonne vertébrale; *Mld*, m. latissimus dorsi; *Mc*, m. cruralis, vu par transparence; *Mg*, m. gluteus magnus; *I*, iléon; *Ci*, m. coccygeo-iliacus; *S*, apophyse transverse du sacrum; par une fenêtre pratiquée dans la fascia dorsalis, entre l'iléon et le sacro-coccyx, on découvre le m. coccygeo-iliacus (*ci*) et le m. iliacus externus (*if*). Une fenêtre pratiquée dans la fascia dorsalis découvre la partie dorsale du sinus lymphatique, qui contient le système de l'omoplate.

B. — *Côté droit* : Ont été enlevées, en outre, la fascia dorsalis, la partie postérieure de l'omoplate (*O*) et une partie du m. latissimus dorsi (*Mld*), et, en arrière, le m. gluteus magnus (*Mg*). *ST*, grand sinus lymphatique; *C*, extrémité élargie, cartilagineuse, de la dernière côte; *MJ*, m. obliquus internus; *MT*, m. transversus; *Mo*, m. obliquus externus; *Mc*, m. cruralis; *Mg*, m.<sup>2</sup> gluteus magnus sectionné.

un volume permettant la pose tranquille sur le fond. Comme je l'ai dit, le volume de l'air renouvelé est d'environ 2 à 3 centimètres cubes.

## C.

Au cours des manipulations faites pour étudier les manœuvres respiratoires chez mes *Pipa*, j'ai remarqué un autre fait curieux : *l'extensibilité extraordinaire de la cavité œsophagienne*.

On représente d'ordinaire, d'après les exemplaires conservés, le pharynx et l'œsophage de *Pipa* réduits à une sorte d'entonnoir étroit, plissé longitudinalement <sup>(5)</sup>. Mais je constate que chez mon exemplaire, qui mesure 14 centimètres de l'extrémité antérieure à l'anus, je puis, par la bouche que j'entrouvre de force, enfoncer mon index dans la cavité pharyngienne, de 11 centimètres, avant de sentir la résistance du fond; l'origine de l'estomac est reportée à près d'un centimètre de la pointe du stylet coccygien. En même temps, on peut sentir que la cavité s'est élargie, latéralement, jusqu'à la tête de l'humérus.

Comment semblable extension peut-elle se comprendre? Divers muscles sont susceptibles de dilater les parois de la partie antérieure du tube digestif :

1° Les m. sterno-hyoïdiens (2, fig. 3), qui vont de la ligne médiane de la face dorsale du sternum (fig. 2) à chaque expansion postérieure de l'hyoïde, lesquelles font partie de la paroi ventrale du pharynx.

2° Un groupe de trois chefs (3, 4, 5, fig. 3) plats et minces, allant, de la paroi abdominale, s'insérer, plus profondément que les précédents, sur diverses régions des cornes postérieures de l'hyoïde. Il faut les considérer comme des parties individualisées du m. transversus.

3° Le muscle transverse celui-ci dorsalement (fig. 4, *MT*), s'insère sur une grande partie de la longueur du bord latéral de l'iléon, plus en arrière sur la fascia dorsalis, et ensuite sur les deux tiers proximaux du fémur (entre le m. cruralis et le m. glutæus magnus; les fibres de ce muscle lamellaire courent d'abord transversalement sous le m. latissimus dorsi, se retrouvent latéralement dans le triangle formé par le bord de ce m. latissimus et celui du m. pectoralis abdominalis; ventralement (fig. 2, *M7* et fig. 3, *MT*), ses fibres se dirigent dans le sens nasal, pour s'attacher, au-dessus de la ceinture scapulaire, au péricarde et à la paroi ventrale de l'œsophage; la traction se fait ainsi vers l'arrière et dans la direction latérale.

4° Du côté dorsal du tube digestif intervient ce muscle remarquable, observé seulement chez les Aglosses et signalé pour la première fois, chez *Pipa*, par C. MAYER (1815) <sup>(6)</sup>, sous le nom de m. pulmonum proprius, parce que ce

<sup>(5)</sup> Fait exception la figure de GRÖNBERG : Zur Anatomie der *Pipa americana* (Taf. 87, Fig. 3). (*Zoologische Jahrbücher [Anat. und Ontogenie]*, Bd. 7, 1894.)

<sup>(6)</sup> C. MAYER, Beiträge zur einer anatomischen Monographie der *Rana pipa*. (*Verhandlungen der K. Leop. Carol. Akad. der Naturforscher*, Bd. IV, 1825.)

morphologiste lui attribuait comme fonction une dilatation, inspiratoire, du poumon. En fait, comme l'a déjà fait remarquer BEDDARD (1895) <sup>(7)</sup>, ce muscle naît, postérieurement, par un chef étroit sur le fémur, à côté du bord distal du m. iliacus externus (fig. 5, *P*); il court d'abord, dans la direction rostrale, parallèlement à ce muscle, puis s'étale en un large éventail qui court sous le péritoine dorsal, et dont la partie latérale, une lame mince, s'arrête sur la région dorsale du poumon, le long d'une ligne (*p*) qui comprend une bonne portion de la soudure de ce poumon à la paroi abdominale. La portion principale de l'éven-

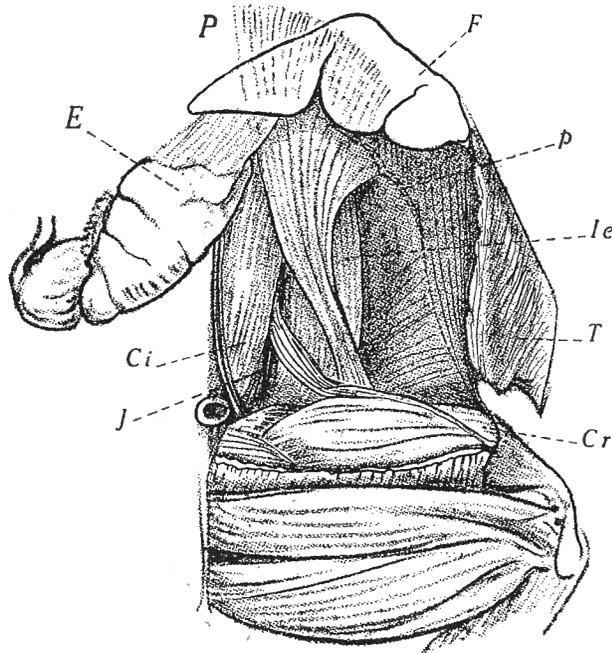


FIG. 5. — *Pipa*. Cuisse et cavité abdominale, côté gauche; vue ventrale: la paroi abdominale a été rabattue vers l'extérieur; le péritoine est enlevé.

*P*, insertion antérieure du m. pulmonum proprius; *F*, foie supposé transparent; *p*, attache du poumon à la paroi dorsale; *Ie*, m. iliacus externus; *T*, m. transversus, à la face intérieure de la paroi rabattue; *Cr*, m. cruralis, à l'intérieur de la cavité abdominale; *J*, iléon; *Ci*, m. coccygeo-iliacus; *E*, estomac déjeté à droite.

tail, cependant, plus médiale, s'insère sur l'attache du foie et sur la région dorsale du pharynx.

L'expansion du tube digestif est facilitée, dans le sens transversal tout au moins, par l'existence entre lui et la paroi du corps, dans la région de la base du membre antérieur (fig. 3) d'une grande cavité lymphatique, dont le contenu peut refluer dans le reste du système, si développé, des sinus lymphatiques. Cet aspect de la question a naturellement attiré mon attention sur le système lymphatique de *Pipa*; mais mon entreprise était singulièrement limitée par la parcimonie de

<sup>(7)</sup> F. E. BEDDARD, On some points of the Anatomy of *Pipa americana* (*Proceedings Zool Soc. London*, 1895 [p. 831].)

mon matériel et son état de conservation. Ainsi, je ne me suis pas évertué à établir la synonymie compliquée des sinus que je repérais et dont seul le rôle m'importait. Ce qu'il faut remarquer présentement, c'est que les parois du pharynx et de l'œsophage baignent de toutes parts dans des cavités lymphatiques, étendues dans le sens transversal, réduites dans le sens vertical et d'ailleurs souvent superposées en plusieurs étages, disposition qui facilite singulièrement leurs mouvements et explique l'extensibilité observée.

Dans la direction caudale, ce sont les viscères abdominaux qui seront déplacés, et il interviendra comme adjuvant sérieux, la contraction des m. coccygeo-iliaques qui peut ajouter, dans les cas extrêmes, avons-nous vu, presque deux centimètres à la longueur de l'abdomen.

Il restait à se rendre compte de la signification de cette extensibilité de l'œsophage dans la vie normale de *Pipa*. Partant du fait que nous alimentons nos sujets au moyen de vers de terre, qu'ils avalent goulûment, il était raisonnable de supposer que la manœuvre en question permet une capture rapide de proies multiples et que l'organe joue le rôle de jabot.

En effet, ayant offert à un exemplaire une ration renforcée, j'ai vu l'animal avaler en cinq minutes une quarantaine de lombrics d'une dizaine de centimètres de long, les derniers avec la même précipitation vorace que les premiers. Il saisit chaque proie au moyen des mâchoires et l'ingurgite par des happements successifs, qui projettent le rostre en avant, ainsi, naturellement, que tout l'avant-train, tandis que l'arrière-train reste plus ou moins solidaire du sol, sur lequel il est posé; en d'autres termes, chaque happement s'accompagne de la contraction des muscles coccygeo-iliaques; très certainement aussi s'exécute, dans une mesure qui semble varier, la manœuvre d'extension de l'œsophage, car, presque chaque fois, on voit ensuite de l'eau rejetée par les commissures de la bouche fermée<sup>(8)</sup>. Ce n'est que dans les cas difficiles que les deux membres antérieurs exécutent ou esquissent des mouvements d'adduction, de façon que les mains poussent la proie vers l'arrière; cette manœuvre est moins fréquente que chez *Xenopus*.

Après semblable repas, qui comporte une masse alimentaire égale à plus d'un tiers du volume de l'animal, *Pipa* a naturellement perdu sa minceur antérieure: le profil du corps indique le gonflement momentané de la région gulaire et celle du ventre.

Puis, le repas cessant, s'exécutent spasmodiquement une série de manœuvres analogues: jeu longitudinal très accentué de l'articulation coccygeo-iliaque, l'arrière-train étant projeté en avant avec brusquerie; un étranglement relatif en forme de ceinture apparaît un peu en avant des pointes iléales, traduisant vraisemblablement un mouvement péristaltique du fond de l'œsophage. Entre-temps,

---

(8) Quand on détermine un *Pipa*, extrait de l'eau, à gonfler son jabot, l'expulsion ultérieure de l'air absorbé s'accompagne d'une vibration des commissures labiales produisant une sorte de grondement inusité.

la fente buccale s'entrouvre quelquefois et laisse échapper une ou deux extrémités d'un lombric, qui sont reprises d'un mouvement de la tête projetée en avant. De temps en temps, un soulèvement du plancher buccal refoule vers l'arrière le contenu de la cavité buccale proprement dite. Après une vingtaine de minutes, le plancher buccal a repris sa position ordinaire; la ligne correspondant à la ceinture scapulaire la continue comme antérieurement : indices du passage dans l'estomac de tout le contenu du jabot. On s'assure, en entr'ouvrant la fente buccale, que cette cavité est vide et même que l'extrémité du doigt, en excitant son fond, peut encore s'y enfoncer à dix centimètres du museau (l'animal étant suspendu par les deux bras); pendant cette tentative, l'abdomen devient naturellement plus volumineux encore.

\*  
\*\*

Il existe donc chez les Aglosses un procédé assez particulier de happement des proies, par un engloutissement rapide d'une forte quantité d'eau; il n'est guère applicable qu'à des proies vivant dans l'eau; un volume égal d'air n'aurait pas une puissance comparable, capable, comme je l'ai vu accidentellement, de projeter dans la bouche un caillou arrondi d'un demi-centimètre cube. Le mécanisme en question est donc lié à la vie aquatique particulière aux Aglosses.

Il nécessite l'expansion décrite ci-dessus de l'œsophage; mais avec cette acquisition fondamentale marchent de pair : la forme particulière de l'appareil hyoïdien, le développement extraordinaire du muscle transverse, l'existence du m. pulmonum proprius, la forme des mains (les membres postérieurs ne servant plus à la locomotion), le développement du volume du système lymphatique, la régression de la langue...

D'autre part, avons-nous vu, les manœuvres de la déglutition sont celles de la ventilation pulmonaire : jeu alternatif rythmique des m. coccygeo-iliaques et de leurs nombreux antagonistes, dont le m. pulmonum proprius. Il y a là un ensemble très important de dispositions anatomiques connexes, propres aux Aglosses parmi les Anoures; et il est curieux de remarquer que, tout en étant liées en fin de compte à une condition de vie primitive, elles sont toutes cœnogénétiques. Des recherches d'anatomie comparée doivent nous dire comment elles se rattachent aux structures fondamentales des Anoures, c'est-à-dire nous faire comprendre comment, d'une souche archaïques d'Anoures sont dérivés les Aglosses.

---



## L'INSTINCT ET L'INTELLIGENCE CHEZ LES MOLLUSQUES

### Les Gastéropodes perceurs de coquilles

PAR

L. VERLAINE (Liège).

---

Nous devons à P. PELSENEER d'avoir remarqué que les Gastéropodes perceurs forent très généralement leurs trous dans les coquilles des Lamellibranches au niveau de la glande génitale.

Cette curieuse conduite du prédateur vis-à-vis de sa proie devient particulièrement évidente, lorsqu'on compare, avec P. PELSENEER, les orifices pratiqués par les *Natica Alderi* dans les *Donax vittatus*, les *Tellina balthica* et diverses *Macra*, dont la glande génitale est concentrée sous la partie moyenne de la coquille, avec les orifices forés par les *Purpurea lapillus* dans les *Mytilus edulis*, dont la glande génitale s'étend jusqu'au bord du manteau.

La glande génitale serait donc l'organe du Lamellibranche le plus riche en substances nutritives pour les Natiques, et la très grande majorité de celles-ci posséderaient une connaissance innée de sa position ou bien elles apprendraient à la repérer.

Pour établir ce qu'il en est, il conviendrait d'observer les toutes jeunes Natiques, lorsqu'elle attaquent leurs premières proies. Mais cette étude, sans être impossible, me paraît cependant devoir présenter de très grandes difficultés. En attendant qu'on l'ait faite, il n'est pas sans intérêt d'interpréter les perforations que présentent les coquilles rejetées par la mer sur l'estran :

« Les cas des trous observés en dehors du contour de la glande génitale de la victime (*Donax* ou *Tellina*), écrit P. PELSENEER <sup>(1)</sup>, paraissent représenter des essais infructueux ou entrepris mal à propos par des Mollusques perceurs « inexpérimentés ». Le fait que ces cas sont très rares serait alors un indice que

---

<sup>(1)</sup> P. PELSENEER, Comment mangent divers Gastéropodes aquatiques. (*Ann. Soc. roy. Zool. Belgique*, 1924, p. 41.)

les individus ayant ainsi mal réussi ne sont pas retombés dans leur erreur et ont tiré parti de l'expérience acquise; or, ceci est le critérium, généralement accepté, de l'existence d'intelligence. »

H. PIÉRON <sup>(1)</sup>, lui aussi, conclut de son importante étude sur les Gastéropodes perceurs à « la réalité de facteurs de discrimination dans le comportement général » du prédateur. Chez les *Donax* examinés par lui, les trous sont, en effet, le plus souvent forés dans le tiers moyen de la coquille et beaucoup moins dans la région postérieure qui contient les siphons, que dans la région antérieure. Ils y occupent un endroit privilégié à une distance un peu supérieure au quart de la distance séparant le crochet du bord de la valve; tandis que chez *Macra* les trous sont presque toujours situés aux environs du crochet.

Les observations de C. R. BOETTGER <sup>(2)</sup> semblent bien démontrer que le rapport des tailles du prédateur et de la proie peut avoir une influence purement mécanique sur la localisation de la perforation en avant ou en arrière du crochet. Mais, en montrant que le diamètre moyen des orifices s'accroît avec la grandeur des valves perforées, H. PIÉRON prouve que les Naticques révèlent, en grandissant, « une tendance à s'adresser à des victimes appropriées à leur propre taille » (pp. 14, 16, 19). Chez les *Macra*, notamment, plus la coquille est grande, plus il y a de chances pour que les trous soient relativement grands et percés près du sommet; plus la coquille est petite, au contraire, plus il y a de chances que les perforations soient de grandeur moyenne et dispersées à sa surface.

\*  
\*\*

L'étude des trous inachevés suggère également à H. PIÉRON des remarques intéressantes concernant la possibilité d'un apprentissage de la part des Naticques :

« La proportion des perforations incomplètes paraît en corrélation étroite avec l'épaisseur des coquilles. Elle est plus grande chez les Mactres que chez les *Donax*, et, parmi les Mactres et les *Donax*, nettement plus grande pour les coquilles de plus grande taille » (pp. 6-7). Ces perforations incomplètes ne devraient donc pas être considérées comme des entreprises maladroites de sujets inexpérimentés. Mais les grandes coquilles, surtout celles des *Donax*, qui sont très dures, sont très rarement percées. On pourrait donc supposer que les Naticques arrivent à établir une relation entre la grandeur du Lamelibranche et l'épaisseur de sa coquille, la difficulté ou la durée du travail que leur imposent des proies de grande taille.

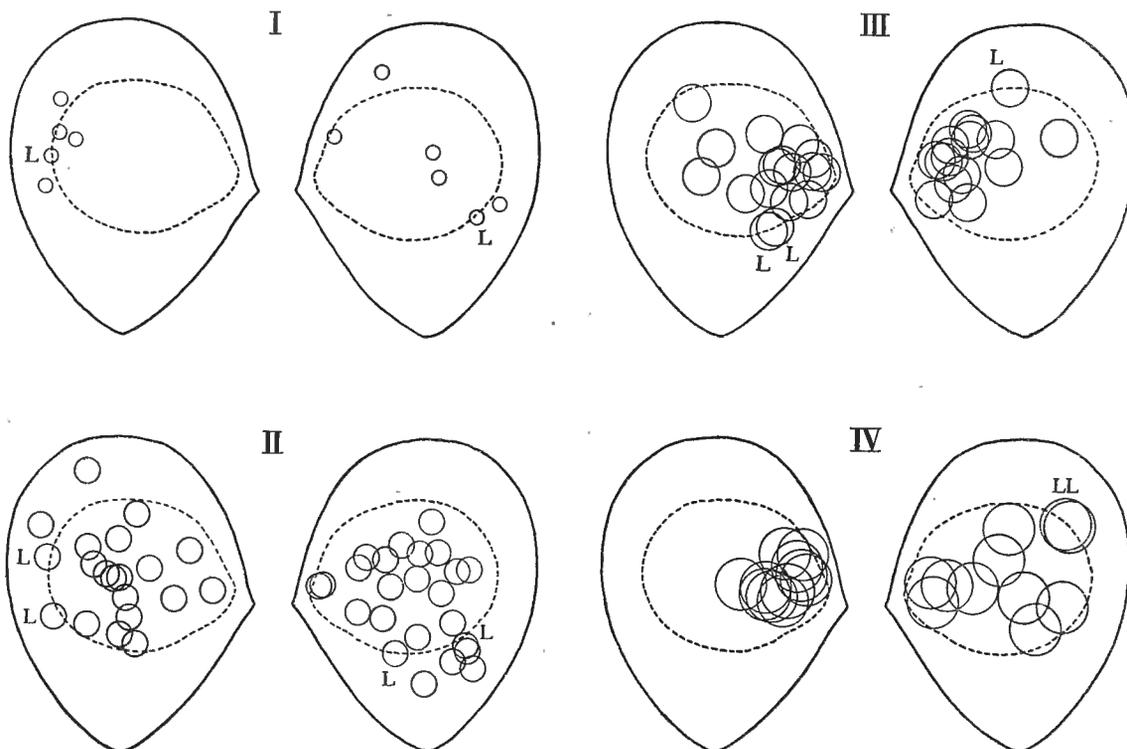
<sup>(1)</sup> H. PIÉRON, Notes éthologiques sur les Gastéropodes perceurs et leur comportement. (*Arch. de Zool. Expér.*, 1933, p. 19.)

<sup>(2)</sup> C. R. BOETTGER, Die Lage der Bohrstelle beim Angriff der Raubschnecken aus der Familie Naticida. (*Zeitschr. f. Wissenschaftliche Zool.*, 1930, pp. 453-463.)

Dans une grande valve particulièrement épaisse, H. PIÉRON a trouvé trois trous incomplets (deux de 2<sup>mm</sup>25 de diamètre et un de 1<sup>mm</sup>75) et un trou inachevé (de 2<sup>mm</sup>25 de diamètre), « comme si une *Natica* avait essayé et renoncé, et qu'une autre *Natica* ait réussi après deux tentatives avortées à aboutir enfin » (p. 7).

\*  
\*\*

Les *Natiques* apprendraient donc à choisir des proies d'une taille proportionnée à la leur et à éviter les trop grosses d'entre elles, qui les astreignent inu-



Valves gauches et valves droites de *Tellina balthica* percées par des *Natica* d'âges différents.

I. Orifices de 0,5 mm. et moins de diamètre. — II. Orifices de plus de 0,5 mm. à 1 mm. de diamètre. — III. Orifices de plus de 1 mm. à 1,5 mm. de diamètre. — IV. Orifices de plus de 1,5 mm. de diamètre.

tilement à un travail excessif. Mais apprendraient-elles aussi à localiser les perforations au niveau de la glande génitale?

J'ai pensé qu'il était possible d'obtenir des indications à cet égard, en recherchant s'il existe une *corrélation* entre le diamètre de l'orifice, qui nous renseigne sur l'âge du prédateur et la localisation de cet orifice à la surface de la coquille, quelle que soit la grandeur de celle-ci.

J'ai donc recueilli sur la côte belge des valves de *Tellina balthica*, de *Donax vittatus* et de *Mactra subtruncata* perforées par des *Natica Alderi*. Je les ai clas-

sées, dans chaque espèce, en plusieurs catégories, sans me soucier de leur taille, d'après la grandeur de leur orifice : I, valves percées d'un trou de 0<sup>mm</sup>5 de diamètre et moins; II, trou de plus de 0<sup>mm</sup>5 à 1 mm. de diamètre; III, de plus de 1 mm. à 1<sup>mm</sup>5; IV, de plus de 1<sup>mm</sup>5 à 2 mm.; V, de plus de 2 mm. à 2<sup>mm</sup>5, etc., en ajoutant toujours 0<sup>mm</sup>5.

Mais je me suis bientôt rendu compte que les orifices d'un diamètre supérieur à 1<sup>mm</sup>5 étaient presque toujours parfaitement localisés et que, d'ailleurs, les valves devenaient si rares à partir de la V<sup>e</sup> catégorie, qu'il n'était plus possible de tenir compte des chiffres fournis par elles.

Je n'ai donc retenu que quatre catégories, mettant dans la dernière toutes les valves percées d'un trou d'un diamètre supérieur à 1<sup>mm</sup>5, et j'ai séparé, dans chaque catégorie, les valves gauches et les valves droites.

Au moyen d'une lanterne à projection, j'ai pu projeter et dessiner sur une feuille de papier blanc les contours d'une valve gauche et d'une valve droite de même grandeur provenant de deux *Tellina* de taille moyenne et perforées toutes deux d'un orifice de 0<sup>mm</sup>5 de diamètre à peu près. J'ai tracé le contour de cet orifice, puis, théoriquement, les limites de la glande génitale, en m'inspirant des figures données par P. PELSENEER. A ce premier tracé, j'ai superposé les ombres projetées par toutes les autres valves gauches et droites de la première catégorie, que je possédais, en les agrandissant ou en les rapetissant quand elles étaient plus petites ou plus grandes que les deux premières valves utilisées. Leurs orifices étaient, de ce fait, augmentés ou amoindris. Je les ai, en les dessinant, ramenés au diamètre des orifices obtenus pour les deux premières valves.

J'ai procédé de la même manière pour les valves gauches et droites des *Tellina* des trois autres catégories, puis pour les valves gauches et droites de chacune des quatre catégories de *Maetra* et de *Donax*.

\*  
\* \*

Les résultats de mes observations se trouvent condensés dans trois tableaux. Il suffit de les parcourir des yeux pour constater que les Natiques semblent bien apprendre aussi, très rapidement, et localiser convenablement leurs perforations.

Chaque tableau est divisé en quatre sections correspondant chacune à un diamètre différent de l'orifice percé dans les valves du Lamellibranche et, par conséquent, à un âge différent du prédateur.

Dans chaque section, j'indique le nombre de valves gauches, de valves droites, le total du nombre de valves présentant une perforation *sur* la glande génitale, *à la limite* de la glande et *en dehors* d'elle.

Dans les figures que je donne, à titre d'exemple pour la *Tellina*, les trous désignés par la lettre L ne sont considérés comme étant à la limite de l'organe génital que s'ils dépassent celui-ci, vers l'extérieur, d'une distance au moins égale à la moitié de leur diamètre, sans être supérieure à ce diamètre. Il faut, en effet, que l'orifice dépasse assez bien la glande génitale pour que la Natique commence à éprouver des difficultés à exploiter le morceau qu'elle paraît préférer.

## TELLINA BALTHICA

## I. — Diamètre des orifices de 0,5 mm. et moins.

SITUATION DES ORIFICES	VALVES GAUCHES	VALVES DROITES	TOTAL DES VALVES	POUR CENT
Sur la glande génitale . . . . .	2	3	5	45,46
A la limite. . . . .	1	1	2	18,18
En dehors . . . . .	2	2	4	36,36
TOTAL . . . . .	5	6	11	100

## II. — Diamètre des orifices de plus de 0,5 mm. à 1 mm.

Sur la glande génitale . . . . .	16	19	35	77,78
A la limite. . . . .	2	2	4	8,89
En dehors . . . . .	2	4	6	13,33
TOTAL . . . . .	20	25	45	100

## III. — Diamètre des orifices de plus de 1 mm. à 1,5 mm.

Sur la glande génitale . . . . .	15	14	29	90,93
A la limite. . . . .	2	1	3	9,07
En dehors . . . . .	0	0	0	0
TOTAL . . . . .	17	15	32	100

## IV. — Diamètre des orifices de plus de 1,5 mm.

Sur la glande génitale . . . . .	11	9	20	90,90
A la limite . . . . .	0	2	2	9,10
En dehors . . . . .	0	0	0	0
TOTAL . . . . .	11	11	22	100

**MACTRA SUBTRUNCATA**

---

I. — Diamètre des orifices de 0,5 mm. et moins.

SITUATION DES ORIFICES	VALVES GAUCHES	VALVES DROITES	TOTAL DES VALVES	POUR CENT
Sur la glande génitale . . . . .	3	9	12	57,15
A la limite. . . . .	1	2	3	14,28
En dehors . . . . .	2	4	6	28,57
TOTAL . . . . .	6	15	21	100

II. — Diamètre des orifices de plus de 0,5 mm. à 1 mm.

Sur la glande génitale . . . . .	14	17	31	46,23
A la limite. . . . .	6	6	12	17,93
En dehors . . . . .	14	10	24	35,84
TOTAL . . . . .	34	33	67	100

III. — Diamètre des orifices de plus de 1 mm. à 1,5 mm.

Sur la glande génitale . . . . .	20	11	31	93,94
A la limite. . . . .	1	0	1	3,03
En dehors . . . . .	1	0	1	3,03
TOTAL . . . . .	22	11	33	100

IV. — Diamètre des orifices de plus de 1,5 mm.

Sur la glande génitale . . . . .	18	12	30	97,75
A la limite. . . . .	0	0	0	0
En dehors . . . . .	0	2	2	6,25
TOTAL . . . . .	18	14	32	100

## DONAX VITTATUS

## I. — Diamètre des orifices de 0,5 mm. et moins.

SITUATION DES ORIFICES	VALVES GAUCHES	VALVES DROITES	TOTAL DES VALVES	POUR CENT
Sur la glande génitale . . . . .	8	3	11	61,12
A la limite. . . . .	2	2	4	22,22
En dehors . . . . .	0	3	3	16,66
TOTAL . . . . .	10	8	18	100

## II. — Diamètre des orifices de plus de 0,5 mm. à 1 mm.

Sur la glande génitale . . . . .	14	22	36	60
A la limite. . . . .	4	10	14	23,34
En dehors . . . . .	4	6	10	16,66
TOTAL . . . . .	22	38	60	100

## III. — Diamètre des orifices de plus de 1 mm. à 1,5 mm.

Sur la glande génitale . . . . .	19	26	45	71,42
A la limite. . . . .	3	4	7	11,12
En dehors . . . . .	6	5	11	17,46
TOTAL . . . . .	28	35	63	100

## IV. — Diamètre des orifices de plus de 1,5 mm.

Sur la glande génitale . . . . .	9	10	19	70,37
A la limite. . . . .	2	4	6	22,22
En dehors . . . . .	2	0	2	7,41
TOTAL . . . . .	13	14	27	100

La réalité d'un apprentissage paraît indiscutable quand on examine les coquilles perforées de *Tellina* et de *Mactra*. Cet apprentissage semble bien se faire très rapidement chez la plupart des jeunes Natiques.

Les sujets qui font des trous de 0<sup>mm</sup>5 et moins commettent encore 36,36 (*Hors*) et 18,18 (*Limite*), soit 54,54 pour cent d'erreurs. Ceux dont les trous ont un diamètre de plus de 0<sup>mm</sup>5 à 1 mm. n'en font déjà plus que 13,33 (*Hors*) et 8,89 (*Limite*), soit 22,22 pour cent. Enfin, les Natiques plus âgées, dont les orifices ont un diamètre qui dépasse 1 mm., se comportent, dans l'ensemble, à peu près de la même manière : elles ne forent plus en dehors du contour de la glande et ne percent à la limite que dans 9,08 pour cent des cas environ.

Il en est à peu près de même quand il s'agit des *Mactra*. Les plus jeunes Natiques percent en dehors et à la limite respectivement 28,57 et 14,28 fois sur 100 et font donc en tout 42,85 pour cent de fautes.

Un peu plus âgées, elles peuvent même en faire encore 35,84 et 17,93, soit 53,77 sur 100.

Mais, dès qu'elles atteignent l'âge qui leur permet de percer des trous de 1 mm., elles ne se conduisent mal que dans 6,26 pour cent des cas seulement.

L'apprentissage paraît être plus immédiat, mais donne finalement de moins bons résultats chez le *Donax*. En effet, le pourcentage des erreurs commises par les Natiques qui percent les plus petits trous est moins élevé : 38,38 au lieu de 54,54 pour les *Tellines* et de 42,85 pour les *Mactres*. Et les progrès sont peu sensibles chez les Natiques les plus âgées, puisqu'elles font encore en moyenne 29,10 pour cent d'erreurs, tandis qu'elles n'en font plus que 9,08 et 6,26 pour cent respectivement quand elles s'attaquent à des *Tellines* et à des *Mactres*.

\*

\*\*

Je conclurai avec H. PIÉRON : « Sans nous apprendre rien de bien nouveau sur la complexité des tendances instinctives, ces données montrent la réalité des facteurs de discrimination dans le comportement général du perceur » (p. 19). Et je me permettrai d'ajouter : chaque fois que nous étudions la genèse d'un comportement général chez un animal quelconque, nous apercevons des facteurs de discrimination, mais nous ne parvenons à rien apprendre de nouveau sur les tendances instinctives.

## UN PSOQUE QUI PERD UNE PARTIE DE SES PIÈCES BUCCALES EN DEVENANT ADULTE

PAR

Antoine BALL (Bruxelles).

---

En 1912 <sup>(1)</sup> le D<sup>r</sup> G. ENDERLEIN décrit, d'après une femelle unique capturée à Paris, il y a plus d'un siècle, une espèce de Copéognathes qu'il dénomma *Scoliopsyllopsis latreillei* (Type au Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, coll. DE SELYS-LONGCHAMPS, ex coll. LATREILLE).

L'insecte n'ayant plus été retrouvé depuis cette époque reculée, et sa position systématique paraissant étrange, l'auteur avait mis en doute l'exactitude de la localité de capture.

*S. latreillei* ENDERL. passait donc pour une espèce exotique, peut-être accidentellement importée en Europe, mais dont la véritable patrie demeurait inconnue, lorsqu'en 1931, M. A. BADONNEL publia une excellente description des parties buccales d'une deuxième femelle prise à Callian (Var) par M. BERLAND.

L'espèce était donc bien à considérer comme autochtone en France, mais rien n'était encore connu de sa biologie, ni de son éthologie.

Parmi les caractères les plus frappants relevés par M. BADONNEL, notons l'absence de la « lacinia » ou lobe interne de la maxille, et la forme anormale des mandibules. Ces dernières sont proéminentes à région incisive courbée en faucille, du type carnassier (fig. 1).

Chez aucun autre Psocoptère de semblables caractéristiques n'ont été constatées, si bien que la création d'une famille spéciale des *Scoliopsyllopsidae* paraissait plausible.

Or, le 16 juillet 1933, M. R. LERUTH, en explorant les cavernes belges, a capturé à l'entrée de la grotte de Hohière, à Heyd-lez-Bomal, une troisième femelle qu'il me remit récemment pour la détermination.

---

(1) Pour les références bibliographiques, voir la liste de synonymie, pp. 398-399.

Des recherches ultérieures, au cours desquelles M. LERUTH a eu l'amabilité de me guider aux cavernes qu'il avait visitées, nous ont fait retrouver l'espèce à l'état de larves, de nymphes et d'adultes, mâles et femelles.

L'étude de ce matériel m'a permis de faire la curieuse constatation que l'imago présente bien, dans les deux sexes, les anomalies décrites par M. BADONNEL, mais que, par contre, les larves et les nymphes sont pourvues de lacinias fort bien développées et de mandibules robustes, sclérifiées, se rapprochant absolument du type normal chez les Psocoptères (fig. 2 et 3)!

Des nymphes vivantes furent gardées en captivité sous une dalle humide, et plusieurs d'entre elles arrivèrent une quinzaine de jours plus tard (30.VII.1935) à l'éclosion. Les lobes internes des maxilles se retrouvent dans les exuvies, alors que les adultes ne possèdent plus ces organes.

D'autre part, notre insecte étant à présent reconnu comme cavernicole, il me vint à l'idée que la forme larvaire pourrait bien être identique à l'insecte décrit en 1909 par le D<sup>r</sup> ENDERLEIN du Midi de la France sous le nom de *Prionoglaris stygia*.

L'auteur, après la diagnose du genre, émet des doutes quant à la maturité des individus décrits :

Die Stellung dieser eigenartigen und extremen Gattung dimerer Copeognathen ist völlig unsicher. Ebenso ist es zweifelhaft, ob die vorliegenden Stücke reif sind oder das Nymphenstadium repraesentieren, obgleich die Fühler und vor allem die ausgeprägte Chitinstructur der Körperhaut durchaus für das Imaginalstadium sprechen. (*Arch. Zool. Exp. et Gen.*, 5<sup>e</sup> série, t. I, n<sup>o</sup> 7, p. 534.)

Dans la classification générale des Copéognathes qu'il donne dans *Palaeontographica*, 1911, le D<sup>r</sup> ENDERLEIN omet intentionnellement son genre, la position systématique en étant trop incertaine.

M. H. H. KARNY (*Treubia* XII, 1930) place le genre *Prionoglaris* ENDERL. dans une sous-famille dimère spéciale, les *Prionoglarinae*, des *Trogiidae*.

Voulant m'en référer au type, je m'adressai au D<sup>r</sup> KÄSTNER <sup>(1)</sup> du Musée d'Histoire naturelle de Stettin qui m'a aimablement communiqué un exemplaire typique de *Pr. stygia*, monté en préparation microscopique par le D<sup>r</sup> ENDERLEIN.

L'examen de ce spécimen m'a convaincu du fait que *Prionoglaris stygia* ENDERL. 1909 est bien la forme larvaire d'une espèce dont l'adulte correspond à *Scoliopsyllopsis latreillei* ENDERL. 1912. C'est donc le premier nom qu'il convient d'adopter pour désigner ce Psoque.

---

(<sup>1</sup>) Je prie de D<sup>r</sup> KÄSTNER de trouver ici l'expression de mes vifs remerciements pour le service qu'il a bien voulu me rendre.

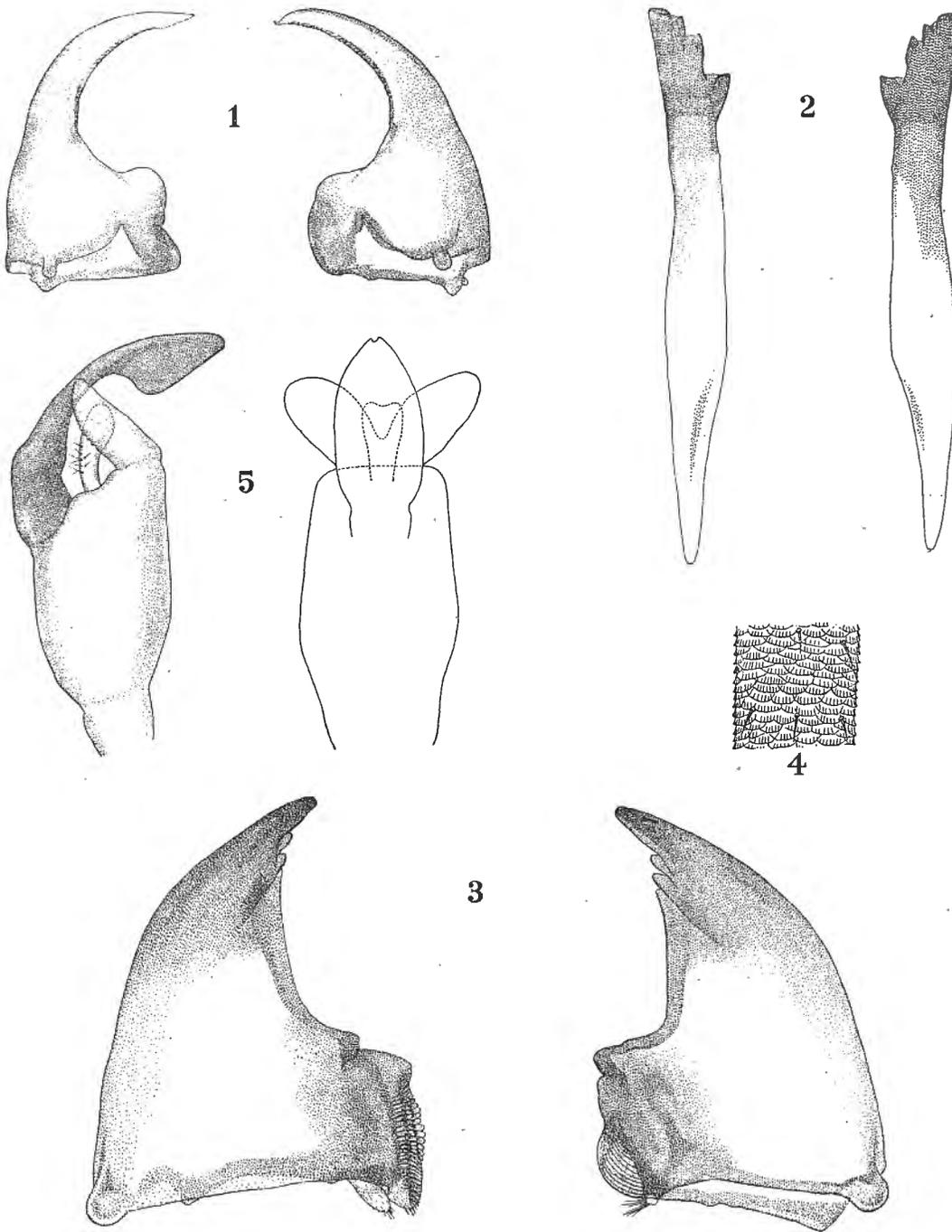


FIG. 1. — *Prionoglaris stygia* ENDERL. — Mandibules du mâle adulte, vues de dessous.  $\times 100$ .  
 FIG. 2. — *Id.* — Lobes internes des maxilles de la nymphe, vus de dessous.  $\times 100$ .  
 FIG. 3. — *Id.* — Mandibules de la nymphe, vues de dessous.  $\times 100$ .  
 FIG. 4. — *Id.* — Fraction d'un tibia postérieur du mâle.  $\times 200$ .  
 FIG. 5. — *Id.* — Édéage du mâle.  $\times 100$ .

Le tableau comparatif suivant fera ressortir quelques différences morphologiques importantes entre le stade nymphal et le stade adulte de *Prionoglaris stygia* :

NYMPHE.	IMAGO, ♂, ♀.
Lacinia bien développée, à extrémité sclérifiée, quadridentée.	Lacinia absente; un moignon peu distinct, membraneux, rappelle son existence chez la nymphe.
Mandibules de forme et de consistance normales, à région incisive quadridentée à l'extrémité, et à région molaire rayée.	Mandibules de forme anormale, à région incisive courbée, longue et effilée, le bord interne finement denticulé, région molaire simplement bordée d'un bourrelet sclérifié.
Ongles des tarsi offrant une forte dent préapicale.	Ongles des tarsi non dentés, offrant tout au plus un léger épaissement préapical.
Surface des pattes non réticulée, densément recouverte de microtriches.	Pattes paraissant entièrement recouvertes de petites plaques en forme d'écailles imbriquées, portant chacune environ 4 à 6 traits longitudinaux. Pas de microtriches (fig. 4).
Palpes maxillaires à articles peu allongés.	Palpes maxillaires à articles de forme plus allongée.

Dans l'état actuel de nos connaissances il ne me paraît plus nécessaire de maintenir une coupe taxonomique d'ordre supérieur pour notre espèce, dont la position systématique et la synonymie peuvent s'établir comme suit :

#### FAM. PSYLLIPSOCIDAE ENDERLIN 1911.

*Prionoglarinae* KARNY, *Treubia*, XII, pp. 437, 443, 448, 1930.

*Scoliopsyllopsidae* BADONNEL, *Bulletin de la Société zoologique de France*, t. LVI, n° 3, p. 256, 1931.

#### GEN. PRIONOGLARIS ENDERL. 1909.

*Prionoglaris* ENDERLEIN, *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 5<sup>e</sup> série, t. I, n° 7 (*Biospeologica*, XI), pp. 533-534, 1909. — ENDERLEIN, *Palaeontographica*, LVIII, p. 287, 1911.

*Scoliopsyllopsis* ENDERLEIN, *Palaeontographica*, LVIII, p. 339, 1911 (nomen nudum). — ENDERLEIN, *Zoologischer Anzeiger*, XXXIX, n° 8/9, p. 304, 26. März, 1912. — ENDERLEIN, *Collections zoologiques du baron Edm. de Selys-Longchamps. Catalogue systématique et descriptif*, fasc. III (2<sup>e</sup> partie), p. 48, 1919. — KARNY, *Treubia*, XII, p. 447, 1930.

*Prionoglaris* KARNY, *Treubia*, XII, p. 448, 1930.

*Scoliopsyllopsis* BADONNEL, *Bulletin de la Société zoologique de France*, t. LVI, n° 3, pp. 250-257, 1931.

## PRIONOGLARIS STYGIA ENDERL. 1909.

*Prionoglaris stygia* ENDERLEIN, *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 5<sup>e</sup> série, t. I, n<sup>o</sup> 7 (*Biospeologica*, XI), pp. 534-535, Pl. XVIII, Figs. 1-8, 1909.

*Scoliopsyllopsis latreilli* ENDERLEIN, *Zoologischer Anzeiger*, XXXIX, n<sup>o</sup> 8/9, p. 304, 26. März, 1912. — ENDERLEIN, *Collections zoologiques du baron Edm. de Selys-Longchamps. Catalogue systématique et descriptif*, fasc. III (2<sup>e</sup> partie), pp. 48-49, Taf. IV, Fig. 21; Taf. V, Fig. 30, 1<sup>er</sup> mars 1919.

*Prionoglaris stygia* JÉANNEL, *Encyclopédie Entomologique*, série A, VII, *Faune cavernicole de la France*, p. 207, 1926.

*Scoliopsyllopsis latreilli* ENDERLEIN in BROHMER *et al.*, *Tierwelt Mitteleuropas*, IV, Lief. 2, VII, p. 13, Fig. 28, 1927. — BADONNEL, *Bulletin de la Société zoologique de France*, t. LVI, n<sup>o</sup> 3, pp. 250-257, Figs. 1-5, 1931. — A. BALL, *Bulletin et Annales de la Société Entomologique de Belgique*, LXXV, fasc. V-VI, p. 171, 14 juin 1935.

Nous figurons (fig. 5) l'édéage du mâle, ce sexe étant resté inconnu jusqu'à présent.

La transformation énigmatique des pièces buccales chez l'adulte correspond-elle à un changement du régime alimentaire?

Les mandibules proéminentes et effilées rendraient-elles les mêmes services que les lacinias chez les autres Psoques?

Pour permettre de répondre à ces questions, les données nous font encore défaut. Mais, plusieurs stations de *Prionoglaris stygia* étant dorénavant connues en Belgique et en France, il sera peut-être possible de faire bientôt des observations intéressantes relatives à la biologie de ce curieux Psocoptère.

Musée royal d'Histoire naturelle. Bruxelles.

---



## A PROPOS DE LA TORSION DE LA QUEUE CHEZ LES UROCHORDES

PAR

Marc de SELYS LONGCHAMPS (Bruxelles).

---

On sait que, chez les Appendiculaires, la queue est déviée vers la gauche, autour de son axe, de telle sorte que, au lieu de se trouver dans le plan sagittal du tronc, elle est au contraire dans le plan frontal. Cette queue, lancéolée, très plate, présente deux faces symétriques, droite et gauche, et deux bords, dorsal et ventral. Le bord dorsal, caractérisé par le cordon nerveux, se trouve dévié du côté gauche, tandis que la face droite est tournée vers le haut. Dans une certaine mesure, ces conditions rappellent celles qui sont réalisées chez les Poissons pleuronectes, tels que la Sole, où c'est l'une des faces latérales, dépigmentée, qui joue le rôle de face ventrale, l'œil du côté devenu ventral étant remonté du côté dorsal de la tête, qui est ainsi, jusqu'à un certain point, tordue par rapport au corps. Toutefois, les alevins des Pleuronectes sont symétriques, et la torsion subie par la tête résulte de ce que le jeune poisson, abandonnant la vie pélagique, se pose sur le fond par l'un de ses côtés, celui qui est appelé à prendre le rôle de face ventrale. La torsion des Pleuronectes a donc une cause actuelle flagrante.

Chez les Appendiculaires, par contre, qui ont une vie pélagique hautement spécialisée, la torsion de la queue s'explique beaucoup plus difficilement. L'animal habite une capsule mucilagineuse, à l'intérieur de laquelle les mouvements ondulatoires de la queue font passer un courant d'eau, qui assure à la fois la respiration et l'alimentation. A supposer que l'animal dans sa capsule et la capsule elle-même conservent habituellement leur équilibre, on se représente malaisément qu'il puisse résulter un avantage quelconque de ce que la queue batte dans un plan plutôt que dans un autre, les mouvements ondulatoires de cet appendice devant, de toutes façons, assurer le passage d'un courant d'eau à travers la capsule. Il s'en faut donc de beaucoup que l'on puisse voir dans la torsion des Appendiculaires le résultat d'une adaptation aussi manifeste que celle qui se produit chez les Pleuronectes.

Les Tuniciers caducichordes ont en principe des larves urodèles que l'on désigne couramment sous le nom de têtards, nom à propos duquel il faut remarquer que la « tête » comprend en réalité tout le corps, la queue étant exclusivement locomotrice.

La larve urodèle fait défaut chez les Thaliacés, avec cette réserve toutefois que les *Doliolum* présentent deux types de larves, un urodèle et l'autre anoure, le premier étant assurément, à ce point de vue, primitif par rapport à l'autre. Tous les Ascidiacés, d'autre part, possèdent des larves urodèles, à la seule exception, peut-être, parmi les Molgulides, de quelques *Anurella* à développement condensé. Ces têtards d'Ascidies, tout en présentant de grandes ressemblances entre eux, manifestent pourtant de grandes différences dans leurs dimensions, fonction directe du volume de l'œuf, et dans leur structure, surtout dans le degré de développement de la partie antérieure, généralement beaucoup plus avancé dans les grosses larves que dans les petites. Toutefois, ce n'est pas là ce qui doit retenir aujourd'hui notre attention, mais bien le fait que, chez certaines espèces d'Ascidies tout au moins, les larves ont la queue tordue, et cela dans le même sens que chez les Appendiculaires. SEELIGER, dans LE BRONN, a déjà établi ce rapprochement, mais sans s'y attarder autrement. Faute d'information suffisante, il admet que cette torsion est la règle chez les larves urodèles des Ascidies, mais il établit cette différence avec les Appendiculaires que, chez ceux-ci, la queue est déviée tout d'une pièce, à partir de la base, tandis que chez les Ascidies, l'extrémité antérieure de la queue aurait conservé des rapports normaux, la torsion se faisant sur le trajet de la queue elle-même, qui décrit donc une spirale d'un quart de tour. Ainsi que SEELIGER le fait observer, la torsion de la queue n'est pas primitive, et ne se produit qu'au fur et à mesure de l'allongement de cet appendice, à l'intérieur des membranes de l'œuf, allongement qui s'accompagne nécessairement d'un enroulement autour du corps larvaire. Or, cet enroulement se fait d'une façon asymétrique, de telle sorte que la queue se place en sautoir autour du corps, et SEELIGER croit trouver là l'explication de la torsion définitive de la queue. Cette torsion serait donc congénitale, la torsion infligée à la queue dans l'œuf s'étant en quelque sorte ankylosée. Cette hypothèse me paraît fort sujette à caution, étant donné que les exemples sont innombrables, à travers toute la série animale, d'embryons qui se développent dans une position contorsionnée, que ce soit à l'intérieur de l'œuf ou dans le corps maternel, sans qu'il en résulte, après la naissance, aucune rupture de la symétrie. Les têtards des Amphibiens eux-mêmes, tout comme les têtards des Ascidies, se développent avec la queue déviée et contournée, ce qui ne l'empêche pas, très vite après l'éclosion du têtard, de reprendre sa position naturelle. Donc, si la torsion de la queue des larves d'Ascidies, quand elle existe, était le résultat en quelque sorte traumatique du développement dans une membrane ovulaire trop étroite, nous nous trouverions là en présence d'un cas dont le moins qu'on puisse dire est qu'il serait bien exceptionnel dans le domaine de l'ontogénèse.

Mais, pour autant que je sache, la torsion de la queue, si elle est fréquente chez les larves des Ascidies, n'est pourtant, à beaucoup près, pas générale, bien que je ne sois pas beaucoup mieux documenté, à cet égard, que SEELIGER ne paraît l'avoir été. Il semble bien que ceux qui ont eu l'occasion d'étudier les têtards d'Ascidies ont tout naturellement porté leur attention sur le corps de ces organismes, qui est assurément le siège des phénomènes les plus intéressants; la queue de ces têtards a été plus négligée, et l'on a, le plus souvent, tout à fait oublié de préciser les rapports exacts du corps et de la queue, de sorte qu'il serait à souhaiter que nous ayons à ce sujet un supplément d'information.

À ce que je crois, la torsion de la queue ne se produit pas chez les larves de petite taille, telles qu'en présentent en général les Ascidies simples, par exemple *Ascidia mamillata*, devenue classique par les observations de Kowalevsky. Il n'y a, je crois, pas davantage de torsion chez les larves d'*Ascidiella*, *Ciona*, *Corella*, pas plus que chez les Cynthiadés, Styéliidés et Molgulidés.

Les grosses larves se rencontrent surtout chez les formes bourgeonnantes, qui produisent des larves d'autant plus volumineuses qu'elles sont moins nombreuses; ces larves atteignent un degré de développement beaucoup plus avancé que ce n'était le cas pour les petites larves des Ascidies simples. Leur séjour à l'intérieur des membranes ovulaires est beaucoup plus prolongé et leur queue subit donc beaucoup plus longtemps l'effort de torsion qui, dans l'hypothèse de SEELIGER, serait la cause de la torsion persistant après l'éclosion de la larve.

Tout en répétant que nous sommes mal informés sur les rapports de la queue de la plupart des têtards d'Ascidies, car ce sont toujours les mêmes espèces, en très petit nombre, qui sont étudiées, je crois pouvoir affirmer que le fait est que les Appendiculaires, d'une part, certaines larves d'Ascidies d'autre part, ont la queue déviée d'un quart de tour, de telle sorte que le bord dorsal, neural, de la queue occupe le côté gauche, et que la queue se trouve dans un plan horizontal, en supposant que le corps conserve son équilibre par rapport à la verticale. La vérité est que nous ne savons pas, en fait, comment ces têtards nagent, si c'est avec la queue horizontale, les ondulations se faisant dans un plan parallèle à la surface de l'eau, ou bien verticale, comme c'est le cas pour tous les Poissons autres que les Pleuronectes déjà évoqués. Les mouvements frétilants de ces petits têtards sont si rapides, qu'il est bien difficile de les analyser, mais l'impression — peut-être fausse — que cela m'a toujours donné est que les larves des Ascidies, qu'elles aient ou non la queue tordue, nagent à la manière des têtards de Grenouille, donc avec la queue allongée horizontalement dans un plan vertical — il n'y a là qu'une apparence d'antinomie. Toujours est-il que, pas plus que chez les Appendiculaires, on ne peut imaginer que la torsion de la queue des larves d'Ascidies résulte des rapports actuels de l'organisme avec son milieu, et qu'elle ait une valeur adaptative comparable à ce qui est réalisé chez les Pleuronectes.

Or, s'il ne paraît pas que la torsion qui nous occupe puisse avoir un carac-

tère adaptatif, si, d'autre part, nous hésitons à y voir le résultat d'une compression embryonnaire, quelle autre hypothèse pouvons-nous encore formuler, si ce n'est que cette torsion, inexplicable par des causes actuelles, doit avoir son origine dans la phylogenèse, et être la répétition d'une disposition réalisée par un ancêtre éloigné, chez lequel cette torsion aurait eu sa raison d'être ?

Que les Appendiculaires soient ou non des larves d'Ascidies devenues sexuées, il n'en est pas moins vrai que, si spécialisés qu'ils soient, ils sont plus primitifs que les Caducichordes, précisément en ce qu'ils conservent la queue locomotrice et qu'ils sont restés mobiles. Il ne paraît pas douteux que les ancêtres de tous les Tuniciers aient été des formes pélagiques nageantes, sans doute très voisines de celles qui ont par ailleurs engendré l'étonnant Amphioxus, dont l'évolution larvaire est manifestement entachée de palingénèse; tout le groupe des Céphalochordés présentant, au moins transitoirement, des altérations de la symétrie, qui persistent même à l'état adulte chez tous les genres autres que *Branchiostoma* (= *Amphioxus*) et notamment chez *Asymmetron*. Le fait que la larve, après avoir perdu sa symétrie primitive retrouve une nouvelle symétrie au moins partielle, permet de supposer que l'ancêtre, pélagique et symétrique, étant tombé au fond de l'eau, a subi une torsion comparable à celle des Pleuronectes, après quoi l'adoption de la vie fouisseuse aurait provoqué la reconstitution d'une symétrie secondaire, le souvenir de cette torsion étant resté enregistré dans le patrimoine héréditaire.

L'ancêtre des Tuniciers, sans doute prochement apparenté à celui auquel nous devons l'Amphioxus, peut difficilement se concevoir autrement que sous l'aspect d'une forme pélagique urodèle, adoptant la vie sessile, ce qui entraîne les remaniements de structure les plus considérables, tant par la disparition de l'appareil locomoteur que par le développement prépondérant du pharynx, organe voué à la préhension des aliments, bien plus sans doute qu'à la respiration.

En conclusion, nous dirons que si la torsion de la queue, tant chez les Appendiculaires que chez les têtards d'Ascidies, ne s'explique que par des raisons ataviques, ce sont, parmi les larves d'Ascidies, celles qui ont la queue tordue qui, sous ce rapport du moins, seraient les plus primitives, tandis que l'absence de torsion, la queue dans le plan sagittal du corps, serait secondaire. Nous aurions donc ici encore un exemple de ce que la disposition qui paraît la plus simple peut en réalité être le résultat d'une simplification et non pas un caractère primitif.

Souhaitons que les rapports exacts de la queue des têtards d'Ascidies attirent désormais l'attention : que l'on nous dise quelles sont les espèces dont les larves ont la queue déviée; si cette déviation est bien toujours dans le même sens; et si, parmi les espèces à queue non tordue, on trouve des indices de ce que cet état serait le résultat d'une symétrie secondaire.

\*  
\*\*

Ayant pris tardivement connaissance de ce que LOHMANN dit [dans le *Handbuch der Zoologie* de KÜHENTHAL (*Tunicata*, p. 9)] au sujet de la question qui nous occupe, je ne puis passer sous silence l'opinion du spécialiste le plus qualifié en matière d'Appendiculaires. Après avoir établi une forme ancestrale, nécessairement hypothétique, du groupe des Tuniciers, LOHMANN se pose le problème de la façon dont les différentes catégories, aujourd'hui vivantes, de Tuniciers seraient dérivées de cette « Urform ». Il estime que le mode de vie si particulier (et assurément secondaire) des Appendiculaires, à l'intérieur de leur étonnante capsule, a nécessité la courbure vers l'avant de la queue ainsi que sa torsion; c'est-à-dire que la disposition insolite de la queue aurait sa raison d'être et son origine chez les Pérennichordes eux-mêmes, et que la torsion de la queue ne serait pas le souvenir d'une torsion survenue chez un ancêtre éloigné. L'hydro-mécanique m'est trop étrangère pour que je puisse apprécier jusqu'à quel point l'interprétation de LOHMANN est justifiée, encore qu'elle paraisse fort plausible. Toujours est-il que si l'on admet le bien-fondé de cette explication, le fait que la même torsion caudale se retrouve chez certaines larves d'Ascidies pose l'alternative de savoir si cette torsion est atavique, — auquel cas les Appendiculaires retrouveraient une partie de leurs titres à se poser en ancêtres du groupe des Tuniciers — ou bien si elle a, chez les larves d'Ascidies, une cause indépendante de ce qui est réalisé chez les Appendiculaires, ce qui me paraît difficile à admettre.

---



## L'ONTOGENESI (DAL PUNTO DI VISTA EMBRIOLOGICO E DAL PUNTO DI VISTA GENETICO)

PAR

Carlo JUCCI (Pavia).

---

Può dirsi che la recente assegnazione del Premio Nobel a Morgan abbia segnato il concludersi di un secondo ciclo della giovane scienza genetica, quello con il quale, per opera essenzialmente della scuola americana, è stata completata nel modo migliore la costruzione di una teoria che, se non spiega alla nostra mente il meccanismo della eredità, spiega però adeguatamente il meccanismo della distribuzione dei caratteri ereditari. Siamo così entrati in una nuova fase nella quale s'impone la ricerca diretta del meccanismo di estrinsecazione delle potenzialità ereditarie. Così il centro di accrescimento della scienza genetica accenna a trasferirsi nella zona di confine con la fisiologia dello sviluppo. Questo terreno ancora vergine, appena smosso quà e là dal piccone di qualche pioniere isolato, diventerà il più meravigliosamente fecondo dei campi biologici se sarà sistematicamente dissodato dagli sforzi combinati del fisiologo e del genetista.

Due problemi fondamentali s'impongono alla nostra attenzione : come può dall'azione di innumerevoli fattori ereditari relativamente indipendenti risultare lo sviluppo dell'organismo tanto meravigliosamente armonico da sembrare di natura unitaria? Come avviene nel corso dello sviluppo embrionale la differenziazione, senza una distribuzione qualitativamente differenziale del genere di quella postulata da Weissmann e che oggi non è certo più possibile ammettere?

Il primo di questi problemi è divenuto un pochino meno formidabile da quando si è assodato che, come un carattere dipende spesso evidentemente da più fattori, così uno stesso fattore può esercitare la sua influenza su svariati caratteri. Morgan anzi dichiara esplicitamente che, di fronte al primitivo concetto che per ogni carattere ci sia un gene specifico, è senza dubbio assai più vicino alla verità il concetto opposto che ogni carattere sia il prodotto di tutti i geni. A me veramente questo concetto sembra un po' esagerato. Io ammetterei

volentieri che il numero dei geni che partecipa alla determinazione di un dato carattere è tanto più ristretto quanto più il carattere è di natura particolare. Mentre un carattere come quello del sesso può risultare dall'equilibrio dei prodotti intracellulari di tutti i geni — secondo le note ricerche di Bridges che hanno portato alla teoria fondamentale della « genic balance » — per un carattere come il colore dell'occhio io credo sia interessato solo un numero relativamente ristretto di geni.

Trovo però necessario l'ammettere che ogni gene abbia, a parte l'effetto con il quale ci si manifesta nelle mutazioni, una funzione di più fondamentale importanza. Data una coppia di fattori allelomorfi si può supporre che il loro ufficio non si limiti a quella manifestazione caratteristica per la quale risultano in contrasto. Può ammettersi che essi abbiano un'azione morfogena comune, tranne a quel riguardo. E' perciò che sostituendo un allelomorfo all'altro si osserva solo quella particolare variazione : per il resto l'uno o l'altro sono identici, fanno lo stesso servizio. Se fosse possibile distruggere quel *locus*, produrre una limitata deficienza, allora forse potrebbe mettersi in evidenza la vera importanza del *locus*; o per lo meno qualche altro aspetto funzionale del *locus* stesso.

Come quando si modifica una proprietà chimica di un determinato composto organico con la sostituzione di un gruppo : varia quella proprietà in rapporto a questa sostituzione, mentre il complesso delle altre, legate alla particolare costruzione del castello molecolare, permangono. S'ingannerebbe assai chi confrontando un determinato composto e il suo metilderivato, poniamo, supponesse che tutte le proprietà del composto si riducono a quella del gruppo per il quale le due sostanze differiscono.

Naturalmente il paragone è estremamente grossolano, ma può riuscire efficace. Il confronto tra i mutanti può istruirci solo su alcuni determinati effetti dell'azione dei geni : quelli per i quali i mutanti differiscono. Quindi nelle esperienze d'incrocio non solo non vediamo che l'azione dei geni per i quali le due forme differiscono — e gli altri non possiamo neanche sospettarli — ma anche per questi geni noi vediamo solo quei particolari effetti per i quali essi sono differenziati e non possiamo nient'affatto apprezzare il complesso — che può essere magari assai complesso — delle proprietà dei geni in questione.

E' vero che può dirsi che non c'è ragione per la quale un gene mutando debba mutar sempre in un punto della sua costituzione, sicchè i vari mutanti di un dato *locus*, considerati comparativamente, potrebbero darci una idea più vasta, se pure incompleta, del raggio d'azione funzionale del gene, della sua costituzione magari (come saggiando i vari gruppi in chimica organica si riesce a determinare la formula di struttura dei composti).

Bisogna sperimentare assai ampiamente per verificare sino a che punto la serie dei mutanti di un determinato gene o *locus* possa interessare diverse manifestazioni fenotipiche.

In ogni modo può sempre supporre — e non è nemmeno improbabile —

che siano essenzialmente alcuni punti o catene laterali o strutture secondarie del gene che possano facilmente e frequentemente mutare, mentre il corpo principale di struttura del gene rimarrebbe inalterato.

Anche per questo può essere interessante sperimentare sempre nuovi agenti induttori di mutazioni, sperando che se ne trovino capaci di scompaginare la struttura di un gene più profondamente (analogamente a quanto si verifica per quei composti organici per i quali p. es. il doppio legame in una data posizione può sciogliersi con un determinato processo chimico e in un'altra posizione con un altro).

Se le mutazioni che generalmente abbiamo sott'occhio riguardano solo le strutture complementari dei geni, è possibile che i fattori letali ci rappresentino le mutazioni più profonde, quelle che arrivano ad interessare le vere strutture molecolari del gene.

Mi pare che questo concetto meriti di ispirare dei tentativi sperimentali. Naturalmente non è detto che sia il modo migliore di considerare la natura dei fattori letali.

Demerec, avendo sperimentato l'azione dei raggi X sulle mutazioni in *Drosophila*, ha ottenuto una quantità preponderante (60 %) di mutazioni letali ed afferma di aver dimostrato che la maggior parte di queste mutazioni sono dovute a deficienza di un *locus* genetico. Ne deduce che il gene può sopportare solo leggere variazioni o piccoli aggiustamenti del suo assetto molecolare, e che una più profonda alterazione distrugge la sua capacità riproduttiva e così automaticamente elimina il gene. Certo si è che l'assenza di un gene basta a turbare il sistema equilibrato del corredo genetico; si sa p. es. che la deficienza del *locus bar* è la sola tra trenta deficienze conosciute in *Drosophila* che non sia letale all'organismo, quand'è in condizione omozigote.

Io credo che bisognerebbe studiare a fondo le mutazioni letali per vedere se almeno una categoria di esse non consistano in una alterazione grave del gene, anziché in una deficienza dello stesso.

In ogni modo non mi pare ben giustificata la conclusione di Demerec : che probabilmente in ogni cellula sia in funzione attiva la maggior parte dei geni.

Eccoci dunque al secondo problema.

Di fronte alla enorme difficoltà di spiegare come avvenga, nel corso dello sviluppo embrionale, la differenziazione cellulare, senza che abbia luogo una distribuzione differenziale della sostanza cromatica, non c'è davvero da illudersi di trovare una facile spiegazione generale.

Tuttavia vale la pena di tentar di applicare a questo problema il poco che sappiamo circa il modo di esplicarsi dei fattori cromosomici nell'ontogenesi. Dallo studio dei fenomeni della cosiddetta eredità materna il predominio dei caratteri materni nei primi stadi di sviluppo dell'ibrido, ci appare come la più semplice manifestazione di quei fenomeni che negli ibridi tra forme diverse provocano l'inattività dei caratteri paterni se pure non l'espulsione dei cromosomi

che li portano. Questo ci dimostra, quanto del resto era prevedibile, che i geni sono potenzialità che si esplicano nella sintesi di un materiale protoplasmatico caratteristico e che questa sintesi dipende non solo dalle potenzialità geniche ma ben anche dalle condizioni di ambiente interno in cui si trovano a svolgersi. Ora, tenendo presente come in realtà sostanze organoformatrici siano presenti nell'uovo anche prima della fecondazione e come la segmentazione più che altro isoli queste sostanze distribuendole nei vari blastomeri, possiamo pensare — lasciando per ora intentata la soluzione del problema di come si costituisca nell'uovo l'organizzazione citoplasmatica che evidentemente regola, anche da sola, il corso dei primi stadi di sviluppo — che sia essenzialmente la distribuzione di queste varie sostanze organo-formative nei diversi blastomeri che dà a questi una differenziazione, un orientamento prospettico diverso: dapprima facilmente reversibile, ma poi sempre più spiccato e fissato, benchè permanga sempre una più o meno elastica capacità di reversione.

Ora questa primitiva differenziazione di natura esclusivamente citoplasmatica nei vari blastomeri dell'uovo segmentato tenderebbe a procedere, specificarsi e fissarsi per il vantaggio che una particolare costituzione citoplasmatica offrirebbe alla esplicazione funzionale di certi gruppi di geni piuttosto che di altri. E' specialmente in questo senso che ogni stato dell'ontogenesi condiziona i fenomeni successivi. Intervengono certamente condizioni topografiche, correlazioni e limitazioni di ordine funzionale, tutta una folla di condizionamenti sempre più complessi.

Ma l'origine del diverso orientamento dei primi elementi del germe sarebbe essenzialmente nella distribuzione differenziale delle sostanze organo-formative e nell'influenza che queste esercitano sullo sviluppo delle potenzialità geniche. E' per questo giuoco che, pur rimanendo invariato il corredo cromosomico, diventano sempre più divergenti le costituzioni citoplasmatiche dei vari elementi cellulari.

Il fatto che dissociandosi i primi blastomeri ciascuno può dar luogo ad un organismo completo dimostra che ai primi stadi questo processo di differenziazione citoplasmatica non è ancora progredito e si conserva tuttavia facilmente reversibile. Ma questo è naturale, dato che durante tutta la segmentazione avviene poco più che il « *decoupage* » della sostanza ovulare in vari territori cellulari e che anche nei primi stadi seguenti l'influenza dei geni comincia appena ad accennarsi, aiutata probabilmente dal fatto che comincia una sintesi di citoplasma, sia pure, ancora per un certo tempo, a spese di deutoplasma ovarico soltanto.

Naturalmente, se anchè con questo concetto — generalizzazione dei concetti che derivano dallo studio sperimentale dei fenomeni di eredità materna — si potesse spiegare discretamente bene il corso dello sviluppo, rimarrebbe sempre il problema di come insorga nell'uovo ancora vergine e indiviso la differenziazione di varie sostanze organo-formative. Dobbiamo ammettere ch'essa avvenga

sotto l'influenza direttiva del nucleo diploide il cui complesso genico agirebbe attivamente in un certo periodo della maturazione ovulare (anche l'istologia richiama la nostra attenzione sul diverso aspetto del nucleo nei diversi periodi).

Insomma il concetto è questo: come negli incroci le uova di diversi mutanti o razze o specie offrono un ambiente citoplasmatico sempre meno adatto — quanto più le forme sono distinte — allo sviluppo di un dato patrimonio genetico eterologo; così i diversi blastomeri con le loro diverse qualità e quantità di sostanze organo-formative offrono un ambiente citoplasmatico variamente favorevole alla estrinsecazione funzionale dei diversi gruppi di geni. Alla disparità originaria si aggiungono naturalmente tutte quelle che insorgono in dipendenza della posizione delle cellule, della loro relazione reciproca, della diffusione per contatto di sostanze dall'una all'altra: tutte disparità che facilitando l'entrata in funzione e l'intensità funzionale di certi complessi genici piuttosto che di altri possono spingere sempre più avanti il processo di differenziazione.

Si può supporre che man mano che la differenziazione procede vada sempre più limitandosi la schiera dei geni effettivamente attivi; raggiungendosi così un effetto analogo a quello postulato dalla distribuzione differenziale della cromatina secondo Weismann.

La riattivazione dei geni — con reversione più o meno spiccata verso la totipotenza — resterebbe possibile in circostanze particolari, come in quei casi di incroci nei quali il corredo cromosomico paterno si dimostra paralizzato nell'ibrido  $F_1$  ma riappare inalterato ed attivo quando un reincrocio lo riporti in condizioni opportune.

A voler tentare di specificare il meccanismo degli effetti di queste influenze differenziali dell'ambiente citoplasmatico sulla estrinsecazione funzionale dei vari elementi del corredo genetico, si può pensare che la velocità delle catene di reazioni caratteristiche catalizzate dal gene, traverso la produzione di enzimi specifici, debba dipendere, oltrechè dalla quantità di catalizzatore fondamentale, il gene stesso cioè (secondo la concezione di Goldschmidt), anche dalla condizione del substrato nel quale si trova il gene a svolgere la sua attività. Si può ammettere che questa dipendenza sia tanto efficace da poter ridurre anche a zero, praticamente, la velocità di estrinsecazione di certe determinate capacità caratteristiche.

Bisognerebbe tentare di sottoporre questi concetti e queste ipotesi ad analisi sperimentale, associando i metodi della genetica con quelli dell'embriologia sperimentale.

Credo, p. es., che il tentativo di fecondare con degli spermatozoi eterogenei i vari blastomeri di un uovo aploide — ad es. per partenogenesi sperimentale — dissociati a stadi intermedi tra quelli ai quali può ottenersi facile sviluppo regolativo e quelli ai quali è ormai irreversibile la differenziazione a mosaico, potrebbe riuscire a risultati interessanti allo scopo di dimostrare — traverso diversità di caratteri insorti, sotto l'influenza dello stesso corredo nucleare, nel

prodotto dell'ulteriore sviluppo dei diversi blastomeri — l'appoggio selettivo che la differenziazione citoplasmatica può dare a determinati fattori cromosomici. Certo sono fecondissimi i campi ai quali la convergenza di due strade maestre della Zoologia sperimentale, la Genetica e l'Embriologia, potrebbe condurre e certamente condurrà in un futuro assai prossimo.

*Dall' Istituto di Zoologia della R. Università di Pavia.*

---

## SUR UN CURIEUX COMPLEXE D'ASTERIE ET DE DONAX

PAR

Marcel PRENANT (Paris).

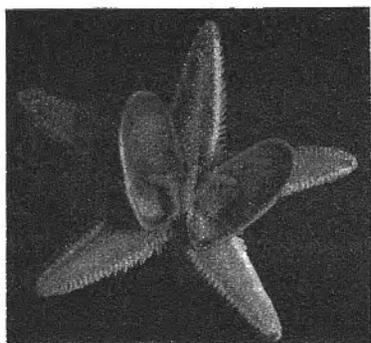
J'ai recueilli en août 1935, sur la plage sableuse du Caon, dans la baie de Douarnenez (Finistère), le curieux échantillon représenté dans les figures A et B. Il s'agit d'une Astérie (*Astropecten irregularis* [LINCK]) qui porte une coquille bivalve de *Donax trunculus* L., comme encastrée à son pôle aboral. Le plan de symétrie de la coquille coïncide exactement avec le plan du radius I et de l'interradius 3 (dans la nomenclature de LOVEN), et l'avant de la coquille est tourné vers l'interradius 3. Une bride, passant dans le plan de symétrie par-dessus la charnière de la coquille, ne laissait, sur l'animal vivant, que très peu de jeu à des déplacements de celle-ci. De part et d'autre, deux expansions de cette bride simulent deux petits bras régénérés; mais un examen plus attentif, que confirment les résultats de la dissection et de l'étude histologique, montre qu'il n'y a pas eu régénération : la bride est formée par un décollement de la paroi dorsale de l'Astérie, et ses prolongements proviennent de l'arrachement partiel de ces parois, dans les radius II et V.

A la dissection, on constate, de façon plus précise, que la partie dorsale de l'estomac adhère à la bride et que les deux valves du Donax trouent la paroi gastrique. Dans les radius II et V, l'arrachement du tégument dorsal s'étend en largeur jusqu'au contact des plaques margino-dorsales, et, en longueur, respectivement jusqu'aux 10° et 11° de ces plaques, comptées à partir de la base du bras : soit sur 12 mm. de long environ. Dans toute la portion lésée, ces bras sont sensiblement plus étroits que les bras normaux (10 mm. au lieu de 12 mm., environ), comme si la distension par les viscères contribuait à donner leur forme aux bras intacts. Si, d'autre part, les prolongements latéraux de la bride ont une surface nettement plus faible que les lésions des bras, c'est que le tégument arraché y est enroulé sur lui-même.

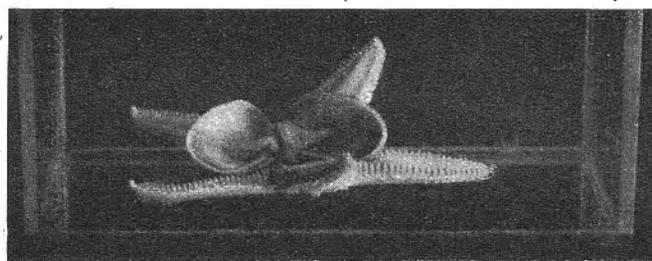
La bride ne montre aucun indice de soudure secondaire, ni sur son trajet, ni à sa jonction avec la paroi du corps. Ceci (et aussi les rapports de l'estomac avec la coquille) empêche de supposer que la coquille ait pu pénétrer de l'extérieur dans l'Astérie, par effraction. Pour les mêmes raisons, on ne peut admet-

tre que ce complexe ait été réalisé par une opération artificielle : hypothèse qui serait d'ailleurs particulièrement peu vraisemblable sur une plage aussi peu fréquentée que la plage du Caon.

La seule interprétation plausible semble donc être celle-ci. On sait, depuis SCHIEMENZ (<sup>1</sup>), que les *Astropecten*, au lieu de digérer les Mollusques à l'extérieur, l'estomac dévaginé, comme font, par exemple, les *Asterias*, capturent bien leurs proies en dévaginant leur estomac, mais ramènent ensuite le tout à l'intérieur du corps. On peut donc supposer que l'Astérie a ingéré un Donax exceptionnellement gros, qui devait distendre considérablement l'estomac et la paroi dorsale relativement mince du disque. La digestion ayant détruit les



A



B

A. L'échantillon est vu à plat, par la face dorsale. — B. Il est vu à peu près latéralement. Réduit. Dimensions réelles de l'Astérie :  $R=43$  mm.;  $r=11$  mm. Dimensions du Donax : longueur maxima, 33 mm.; hauteur maxima, 19 mm.; épaisseur maxima, 13 mm.

muscles adducteurs, le ligament a écarté les valves et la distension a été telle qu'estomac et paroi se sont rompus. L'Astérie ne semblant pas sérieusement affectée par sa blessure, il est probable que la bride aurait fini par se nécroser, que la coquille aurait été libérée et que la face dorsale de l'Astérie aurait été régénérée.

Cette hypothèse s'accorde bien avec la position des valves, symétrique par rapport à un des plans de symétrie approximative de l'Astérie. Il subsiste cependant deux difficultés : l'une est l'énorme distension de la bouche, qui serait nécessaire à l'ingestion d'un aussi gros Donax; l'autre est l'aspect normal, sans indices de régénération ni de nécrose, que présentent en coupes les tissus de la bride et de ses prolongements, ce qui semble indiquer pour la lésion une date assez récente; or, les muscles adducteurs étant parmi les parties molles les plus résistantes du Donax, il semble qu'après leur rupture il doive en subsister quelque temps des débris adhérents à la coquille; et l'absence de tels débris ne paraît s'expliquer que par un nettoyage assez prolongé de la coquille au contact de l'eau de mer. Cette hypothèse semble pourtant la seule admissible.

Faculté des Sciences de Paris.

(<sup>1</sup>) SCHIEMENZ, *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, IV, 1895-1897, p. 266.

## SUR LE MÉCANISME D'ACCUMULATION DES RÉSERVES DANS LES GEMMULES DES SPONGILLIDAE

PAR

Nelly POURBAIX (Bruxelles).

---

Les gemmules, éléments de reproduction asexuée des *Spongillidae*, se constituent progressivement au cours de la vie de l'éponge et, sous nos climats, à la fin de l'automne, elles subsistent seules, soutenues par le squelette de spicules de la colonie; elles ne donneront naissance à la nouvelle éponge que le printemps suivant.

Chez l'espèce encroûtante : *Ephydatia fluviatilis*, la zone constituant la base de fixation renferme déjà de nombreuses gemmules dès les premiers mois d'été. Cellés-ci se déposent en couches successives, si bien qu'en automne, l'éponge est constituée d'une véritable croûte de gemmules brunes surmontée d'une mince couche de tissu vivant, laquelle disparaît vers les mois de novembre, décembre.

Chez l'espèce *Spongilla lacustris*, présentant en outre de la base encroûtante des digitations, nous retrouvons le même processus : les gemmules se forment d'abord à la base de l'éponge; progressivement elles arrivent aux rameaux, où le phénomène est encore plus visible. C'est ainsi qu'en automne on trouve des gemmules constituées à la base du rameau; ensuite on les voit envahir petit à petit toute l'étendue et toujours en suivant la même loi : elles se forment en premier lieu dans l'axe du rameau, puis s'étendent jusqu'à la périphérie.

Ce genre de formation peut être mis en rapport avec l'état physiologique de l'organisme, car le phénomène de gemmulation suit, avec un certain espace de temps, la croissance. Les extrémités des rameaux, c'est-à-dire les régions les dernières apparues, les plus jeunes, les plus actives, les mieux aérées et irriguées, entrent en dernier lieu en phase de gemmulation. Les gemmules n'appar-

raissent donc pas simultanément dans toute l'éponge à un moment déterminé, mais semblent se constituer d'une façon continue; elles apparaissent dans les régions vieilles de l'organisme, où le métabolisme est ralenti, où les conditions de nutrition et d'oxygénation sont handicapées. D'ailleurs, MULLER (1911) a montré expérimentalement que des Éponges laissées en aquarium entrent rapidement en régression et donnent des sphérules comparables aux gemmules. Cependant, la gemmule se forme entièrement aux dépens des matériaux se trouvant dans son voisinage immédiat; les cellules jeunes, en pleine activité nutritive, n'interviennent nullement à la constitution des gemmules, qui se poursuit dans les régions vieilles. Des rameaux de *Spongilla* décapités continuent normalement à former des gemmules.

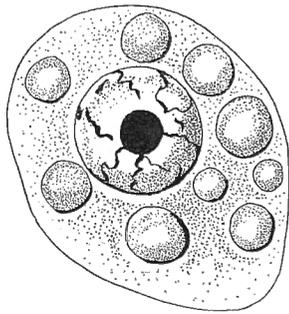


FIG. 1.

Archéocyte du mésenchyme de l'éponge un peu avant la gemmulation. G. = 2500.

Les cellules vieilles renferment des substances protéiques résultant de la digestion et qui servent de base à l'élaboration des réserves hivernales. Dans les éponges toutes jeunes, quelques jours après la germination, les archéocytes sont de belles cellules extrêmement déformables avec le noyau vésiculeux caractéristique et le cytoplasme clair, finement granulé. Dans une extrémité de rameau de *Spongilla lac.*, toutes les cellules sont en pleine activité; la circulation d'eau y est abondante et la capture des proies intensive. Aussi, voit-on de beaux archéocytes de  $15\ \mu$  de diamètre renfermer des substances alimentaires en voie de digestion. Examinons un fragment de tissu quelque temps avant la gemmulation. Nous y voyons *in vivo* des phénomènes vitaux normaux. Cepen-

dant, notons dans cette préparation l'absence totale de cellules éosinophiles, si caractéristiques de l'éponge jeune. Une catégorie de cellules présente des caractères intéressants : ce sont les archéocytes (fig. 1). Ils sont très déformables, se déplacent au moyen de leurs pseudopodes hyalins et mesurent, à l'état de repos, environ  $15\ \mu$  de diamètre; le noyau de  $7\ \mu$  occupe une position presque centrale et le gros nucléole mesure  $3\ \mu$  de diamètre. Ces cellules sont chargées d'inclusions plus ou moins sphériques, réfringentes, de différents diamètres, variant entre  $2$  et  $3\ \mu$ . Ces inclusions donnent les réactions des substances protéiques et glycoprotéiques. A ce stade, il n'y a pas de lipines dans les cellules. L'apparition de ces réserves dans les archéocytes de l'éponge est le point de départ de l'édifice de la gemmule.

Les archéocytes renferment de plus en plus d'inclusions et augmentent en volume; ils deviennent par le fait même moins aptes à se déformer, à pousser des pseudopodes protoplasmiques et par conséquent à se faufiler par des passages étroits. C'est ainsi qu'on en trouve immobilisés dans un enchevêtrement de spicules, par exemple; d'autres, arrivant en leur contact, sont arrêtés, et ainsi se constitue une grappe de forme irrégulière qui grossit, s'individualise et constitue l'ébauche de la gemmule dans le mésenchyme de l'éponge.

En même temps, le métabolisme se ralentit dans l'éponge; la circulation d'eau et le fonctionnement des corbeilles vibratiles deviennent irréguliers. Les archéocytes, à peine groupés, ont toujours les mêmes dimensions, mais les inclusions protéiques réfringentes deviennent de plus en plus volumineuses; les plus grandes d'entre elles atteignent 4 à 5  $\mu$  et sont devenues bien sphériques; de nouvelles petites inclusions apparaissent (fig. 2). L'examen histochimique a montré qu'en outre des substances protéiques, ces archéocytes renferment des granules de substance grasse. Ces lipines se présentent sous forme de sphérules de 1 à 3  $\mu$  de diamètre chez *Spongilla lac.*, alors que dans un stade correspondant chez *Ephydatia fl.*, elles constituent une véritable poussière de granules extrêmement petits. Les archéocytes renferment dès à présent tous les constituants chimiques des gemmules mûres; leur organisation reste à se réaliser et leur quantité à accroître.

L'organisation histologique de la gemmule a été suffisamment étudiée par WIERJESKI (1886-1915), EVANS (1901) et d'autres; nous n'envisageons que les modifications relatives aux substances de réserve elles-mêmes dans la gemmule en formation.

Les archéocytes constituant la masse centrale de la gemmule augmentent de taille, ce qui les rapprochent les uns des autres; ils s'allongent aussi quelque peu (fig. 3). Ils ont chacun leur beau noyau nucléolé et les inclusions prennent une forme allongée; leur masse devient opaque; d'autres sont au stade de sphérules de 4 à 5  $\mu$  avec contours opaques, et de nouvelles inclusions de 2 à 3  $\mu$  se forment encore. Chez l'espèce *Ephydatia fl.*, la graisse apparue sous forme de petits granules épars, indépendants, est maintenant enchâssée dans la substance protéique. *Spongilla lac.* montre la graisse sous forme de granules indépendants, distribués sans ordre dans la masse de l'archéocyte; ces caractères se retrouvent dans la gemmule constituée.

Pendant que s'organise la coque de la gemmule, les cellules centrales augmentent considérablement en grandeur; elles sont comprimées et s'étirent radiairement. Sur coupes histologiques, les noyaux sont souvent masqués par la masse énorme de granules de réserve, dont certains ont déjà l'aspect caractéristique aux gemmules mûres; il y en a à tous les stades de formation et de nouveaux apparaissent toujours. L'apparition dans les cellules de substances glycoprotéiques, protéiques et grasses en quantité toujours croissante semble liée à un état métabolique particulier de l'organisme. Elle commence dans les cellules vieilles de l'éponge, ayant assimilé pas mal de substances nutritives et se trouvant dans un milieu où les conditions d'irrigation, d'oxygénation deviennent défavorables. Cet état d'intoxication paraît déclencher la synthèse des substances glycoprotéiques et les lipines constituant les réserves. Ces substances continuent

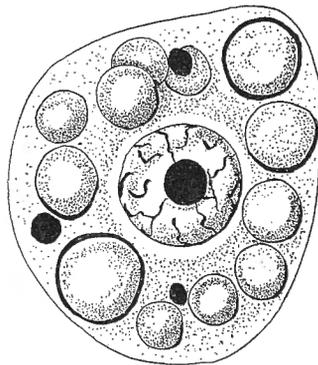


FIG. 2. — Archéocyte de la première ébauche de la gemmule.  
G. = 2500.

à se produire abondamment dans la gemmule en formation. Le matériel nécessaire à cette élaboration doit être fourni aux archéocytes, tout comme l'ovule se remplit de réserves apportées par les cellules nourricières. Lorsque la jeune gemmule est complètement isolée de l'extérieur par une couche continue de substance chitinoïde, les granules de réserve continuent à se former et à s'accroître; leur nombre augmente en quantité considérable, à tel point que sur coupes histologiques faites à  $4\ \mu$  d'épaisseur, on ne peut même plus distinguer les limites cellulaires ni les détails cytologiques. Il semble bien que le matériel nécessaire à la synthèse des substances protéiques et grasses est apporté sous forme dissoute par un liquide nourricier intercellulaire baignant les cel-

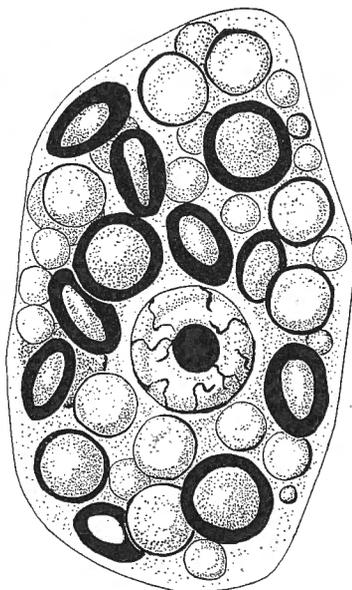


FIG. 3.

Archéocyte interne d'une jeune gemmule en formation. G. = 2500.



FIG. 4.

Archéocyte binucléé, rempli de réserves. Frottis, G. = 2500.

lules, qui diffuse à travers les membranes et arrive ainsi aux archéocytes centraux. Des substances en suspension ou en solution peuvent sous cet état seulement traverser la membrane de chitine à peine formée.

Dans un stade correspondant à la division mitotique du noyau, l'archéocyte est entièrement rempli de grains de réserve (fig. 4). Chez *Ephydatia fl.*, les granules sont ovalaires et aplatis, longs de  $6\ \mu$ , très réfringents et constitués d'une substance fondamentale formée de protéides et de glycoprotéides dans laquelle est enchâssée, selon une zone médiane couvrant les deux faces et un pôle, une substance grasseuse, une lipine dont la nature exacte ne peut pas être déterminée actuellement d'après les dernières données de LISON (1934) à ce sujet. Par deux colorations histologiques superposées, on peut mettre en évidence ces deux substances différentes. La bande grasseuse médiane, en bleu foncé, par le Noir Soudane B., se dessine fort bien sur l'ensemble du granule

coloré en rouge par le Carmin de Best. Chez *Spongilla lac.*, les granules réfringents sont formés uniquement d'un mélange de substances protéiques et glycoprotéiques, tandis que les lipines se trouvent indépendants sous forme de sphérules dont le diamètre est inférieur à 1  $\mu$ .

Les éléments parvenant sous forme dissoute aux archéocytes, nécessaires à la synthèse d'une quantité considérable de réserve, doivent provenir d'une zone très voisine de la gemmule, car un grand nombre de gemmules se forment côte à côte, et nous avons vu que les cellules jeunes n'interviennent pas. Ces substances seraient cédées par des cellules vieilles qui restent en dehors de la gemmule. En effet, nous trouvons autour de chaque gemmule en formation un anneau de cellules qui entrent en nécrose et il est fort probable que les substances protéiques accumulées par ces cellules pendant leur phase active de digestion passent à l'état de sol dans le liquide intercellulaire et arrivent ainsi jusqu'aux archéocytes centraux de la gemmule.

---

