

Vie Milieu, 1974, Vol. XXIV, fasc. 3, sér. A, pp. 389-412.

APPAREIL GÉNITAL FEMELLE DES ATLANTIDAE (MOLLUSCA HETEROPODA)

I. — ÉTUDE ANATOMIQUE

par C. THIRIOT-QUIEVREUX * et M. MARTOJA **

*Centre Océanologique de Bretagne,
B. P. 337, 29200 Brest, France*

ABSTRACT

— The anatomy of the female reproductive system of eight species of the family Atlantidae (*Oxygyrus keraudreni* (Lesueur), *Protatlanta souleyeti* (Smith), *Atlanta peroni* Lesueur, *Atlanta lesueuri* Souleyet, *Atlanta inclinata* Souleyet, *Atlanta inflata* Souleyet, *Atlanta helicinoides* Souleyet, *Atlanta fusca* Souleyet) has been studied using reconstructions from serial sections.

The reproductive system includes ovary, non-glandular oviduct, receptaculum seminis, albumen gland and capsule gland. A bursa copulatrix is not present. —

From the position of the ovary within the body and the arrangement of the connectives between the oviduct, the receptaculum seminis and the albumen gland, two types of organization can be defined. In Type I, found in *A. fusca*, *A. helicinoides*, *A. inflata*, *P. souleyeti* and *O. keraudreni*, the ovary runs along the dorsal side of the visceral mass, while the oviduct opens into the albumen gland but is independent of the receptaculum seminis. In type II, found in *A. peroni*, *A. inclinata* and *A. lesueuri*, the ovary runs along the columellar muscle, while the oviduct joins the duct of the receptaculum seminis, but not the albumen gland.

* Contribution n° 289 du Département Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

* Adresse actuelle : *Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer.*

** *Institut Océanographique, 195, rue Saint-Jacques, 75005 Paris, France.*

The position of the receptaculum seminis is very variable in the different species. It can be without any connection with the other parts of the genital system (Type I) or it can be included in the capsule gland (*A. lesueuri*).

The albumen gland and the capsule gland are contiguous and are situated in the roof of the pallial cavity. The albumen gland opens by either an independent pore or with the oviduct in a common pore. In the primitive species (*A. fusca*, *A. helicinoides*, *A. inclinata*, *A. inflata*) the capsule gland opens by a long median groove. In the more advanced species (*A. peroni*, *P. souleyeti*, *O. keraudreni*) the median groove is very short. In *A. lesueuri* the glandular genital ducts are completely combined in single large tube with the formation of a vagina.

Fertilization involves the transfer of a spermatophore; this appears to be exceptional among prosobranchs and may explain the well-known complexity of the copulatory organs of the Heteropoda. It is likely that the opening of the spermatophore is dependent on secretions from a glandular area lining the roof of the pallial cavity.

INTRODUCTION

L'analyse des documents bibliographiques (voir THIRIOT-QUIÉVREUX, 1973) montre que les Hétéropodes (= Atlantacea) ont autrefois suscité un vif intérêt mais que leur étude s'est trouvée très délaissée depuis quelques décades. Le fait est particulièrement net pour l'appareil génital femelle puisque les seules recherches récentes en ce domaine concernent l'histologie d'adultes de Pterotracheidae (GABE, 1951, 1966) et le développement larvaire d'Atlantidae (THIRIOT-QUIÉVREUX, 1969, 1971). Ainsi, l'appareil génital femelle des Atlantidae adultes n'a fait l'objet que de travaux d'anatomie très anciens. Or, la très petite taille des animaux exclut toute possibilité de dissection et ces descriptions anciennes ne reposent que sur l'observation par transparence. Une telle méthode d'examen entraîne évidemment des imprécisions allant jusqu'à l'erreur, si bien que même l'anatomie du système reste, en fait, inconnue.

Cette situation devait attirer notre attention sur l'intérêt d'une étude anatomique et histologique de l'appareil génital femelle des Atlantidae. Dans ce premier travail, nous nous proposons de décrire de façon comparative l'anatomie du système dans huit espèces appartenant aux deux lignées phylogéniques définies d'après les caractères de leur radula par RICHTER (1961). Ces huit espèces sont : *Atlanta fusca* Souleyet (ancêtre commun), *Atlanta helicinoides* Souleyet, *Atlanta inflata* Souleyet (= *A. quoyana*), *Protatlanta souleyeti* (Smith), *Oxygyrus keraudreni* Lesueur (lignée I), *Atlanta peroni* Lesueur, *Atlanta inclinata* Souleyet et *Atlanta lesueuri* Souleyet (lignée II), énumérées ici dans l'ordre indiqué par RICHTER.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les animaux que nous avons étudiés proviennent de régions diverses. La plupart des spécimens d'*Atlanta inflata* et d'*Atlanta lesueuri* ont été récoltés en Méditerranée occidentale, dans la région de Banyuls-sur-Mer. Les spécimens de *Protatlanta souleyeti*, *Atlanta fusca* et *Atlanta peroni* ont été récoltés lors de la campagne A II-59 du navire océanographique ATLANTIS II (Woods-Hole Oceanographic Institution) en Méditerranée orientale, et les spécimens d'*Atlanta inclinata* et *Atlanta helicinoides* lors de la campagne KN 38 du navire océanographique KNORA en Atlantique Nord (1). Enfin, les spécimens d'*Oxygyrus keraudreni* sont dus à l'obligeance du Dr ROGER (O.R.S.T.O.M., Nouméa, campagne Diaphus 10).

Les animaux ont d'abord été triés puis isolés vivants du plancton. Tous ont été fixés immédiatement après leur capture, par le liquide de Halmi, à l'exception des *O. keraudreni*. Ces derniers, reçus dans une solution aqueuse de formol, ont été rincés rapidement à l'eau distillée puis refixés par le liquide de Halmi. Tous les individus ont été inclus isolément à la paraffine. Les coupes de 5 μ d'épaisseur ont été montées en séries complètes puis colorées soit par l'azan de Heidenhain, soit par la méthode à l'APS-bleu alcian, pH 3,2- hématoxyline de Groat.

Les coupes ont été pratiquées selon les orientations transversale, frontale et surtout sagittale, celle-ci s'étant révélée la plus propice. Pour chaque espèce une série sagittale a fait l'objet d'une reconstitution graphique : les coupes ont été dessinées à la chambre claire, à raison de 1 sur 2; l'ensemble des dessins ainsi obtenus a été traité selon la méthode de His (voir GABE, 1968, pour l'exposé de cette méthode).

RÉSULTATS

L'appareil génital femelle des Prosobranches varie dans des limites considérables suivant la position systématique mais on sait que, en dehors des formes très primitives, on peut y distinguer fondamentalement une portion viscérale et une portion palléale. La première comprend l'ovaire et l'oviducte non glandulaire. La seconde, dérivée de la voûte palléale, comporte divers segments pour la plupart glandulaires que nous désignerons suivant la terminologie suggérée par FRANC (1968). Nous aurons à considérer

(1) C. THIRIOT-QUIÉVREUX remercie le Dr R.S. SCHELTEMA (Woods-Hole Oceanographic Institution) qui a eu l'amabilité de l'inviter à participer aux campagnes A II-59 et KN-38.

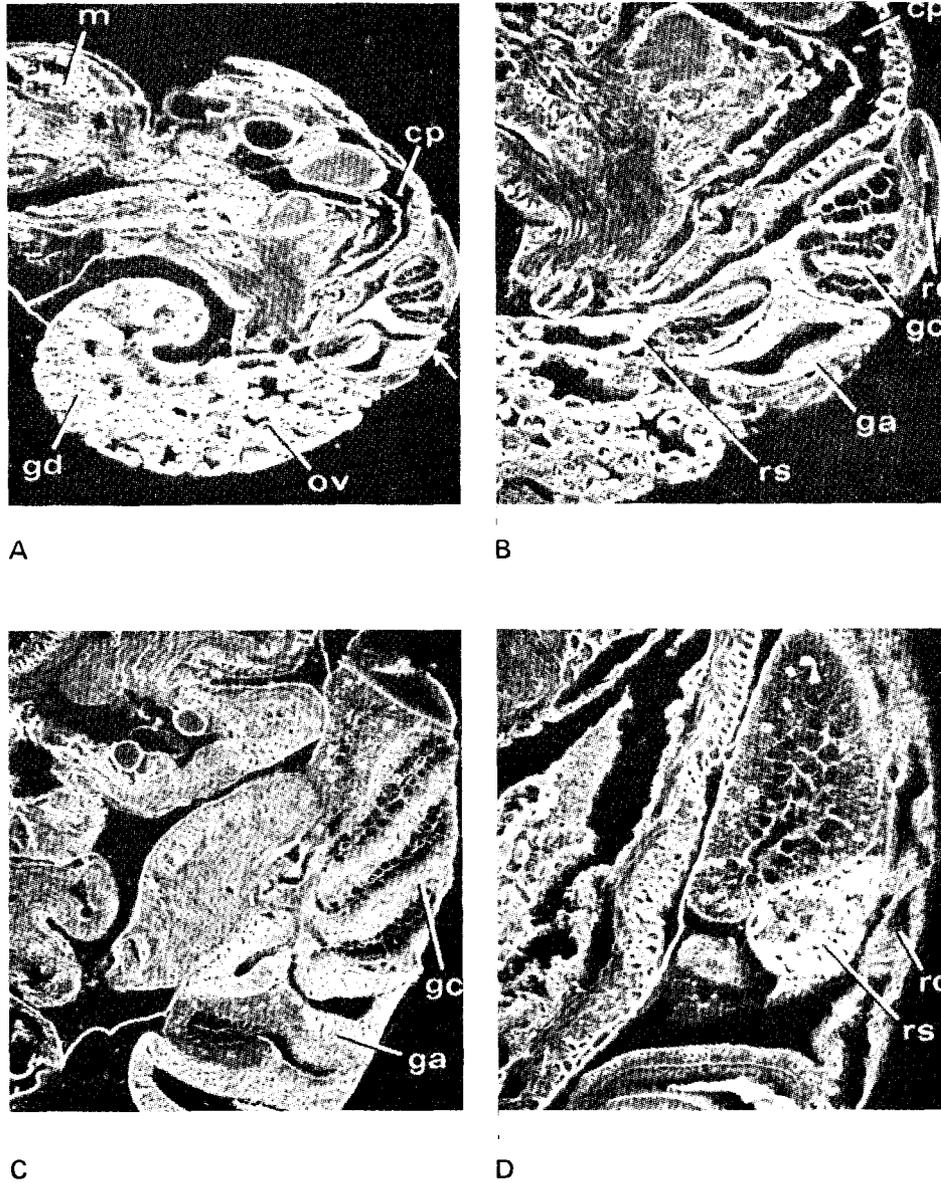


FIG. 1. — Localisation de l'appareil génital femelle des Atlantidae (Coupes histologiques photographiées au microscope électronique à balayage). A, *Protatlanta souleyeti*, vue d'ensemble, G \times 100, les voies génitales sont indiquées par une flèche ; B, *Protatlanta souleyeti*, voies génitales, G \times 180 ; C, *Atlanta lesueuri*, voies génitales, G \times 105 ; D, *Atlanta lesueuri*, détail d'une coupe au niveau du réceptacle séminal, G \times 180. cp, cavité palléale ; ga, glande de l'albumine ; gc, glande de la coque ; gd, glande digestive ; m, mufle ; ov, ovaire ; rc, rectum ; rs, réceptacle séminal.

APPAREIL GÉNITAL FEMELLE DES ATLANTIDAE : ANATOMIE

chez les Atlantidae (fig. 1) le réceptacle séminal où s'accumulent les spermatozoïdes chez la femelle fécondée, la glande de l'albumine ou segment postérieur des voies génitales glandulaires, la glande de la coque (= glande coquillère, = utérus) ou segment antérieur des voies génitales glandulaires et, dans une espèce enfin, le segment vaginal.

L'organisation de l'appareil génital femelle est la même dans ses grandes lignes, pour toutes les espèces. Toutefois, la situation relative des organes, les connexions entre les segments et la position des orifices montrant de notables variations, nous ne pouvons préciser la topographie générale qu'après une étude monographique.

1. — ETUDE MONOGRAPHIQUE.

Nous donnerons de chaque espèce une description très succincte destinée surtout à compléter nos schémas (fig. 2 et 3) et à dégager les particularités spécifiques. Nous adopterons pour cet énoncé, l'ordre phylogénique rappelé en introduction.

Atlanta fusca.

L'ovaire n'occupe dans la masse viscérale qu'un faible volume. Presque cylindrique, il manifeste toutefois une légère tendance à longer la face dorsale du tortillon. De son angle antéro-dorsal droit, se détache l'oviducte qui prend presque aussitôt une direction dorso-ventrale. Ce premier segment de l'oviducte a un calibre relativement important et une paroi assez épaisse. Il est, en outre, quelque peu pigmenté et contient des spermatozoïdes chez la femelle fécondée. Au voisinage du muscle columellaire, l'oviducte décrit un coude en même temps que son diamètre diminue. Ce second segment se dirige vers le pli ventral le plus antérieur de la glande de l'albumine où il pénètre à la fin de son parcours.

La glande de l'albumine forme quatre ou cinq plis disposés en éventail. Elle ne possède pas de canal bien différencié et s'ouvre juste en arrière de la glande de la coque. Celle-ci présente le même type de structure plissée que la glande de l'albumine mais ses plis sont tous perpendiculaires au toit de la cavité palléale. Elle s'ouvre sur cette dernière par une fente médiane qui s'étend sur toute sa longueur.

Le réceptacle séminal est un diverticule de faible volume qui s'insère entre le toit de la cavité palléale et la glande de l'albumine. Il ne contracte aucun rapport anatomique avec les autres éléments

du système génital. Son orifice propre se situe à l'extrémité postérieure de la glande de la coque.

En résumé, l'anatomie des voies génitales d'*A. fusca* est caractérisée par les traits suivants : l'oviducte ne présente pas une structure uniforme mais est pourvu d'un segment dilaté ; il se rattache à la glande de l'albumine. Le réceptacle séminal, ventral par rapport aux autres voies génitales, est indépendant de celles-ci. Les orifices sont au nombre de trois, deux pores et une fente.

Atlanta helicinoïdes.

Les caractères d'*A. helicinoïdes* sont presque identiques à ceux d'*A. fusca*. Les seules différences concernent l'oviducte uniforme qui se détache du centre de la face antérieure de l'ovaire et le réceptacle séminal dont le canal est raccourci à l'extrême.

Atlanta inflata.

L'ovaire est, à maturité égale, plus développé que précédemment. Son extrémité postérieure longe la face dorsale de la masse viscérale et c'est du milieu de la face antérieure que se détache l'oviducte. Ce dernier est uniforme et son extrémité distale pénètre dans la villosité ventrale antérieure de la glande de l'albumine.

La glande de l'albumine, plissée en éventail, est pourvue d'un court canal bien différencié formé à partir d'un pli dorsal. La glande de la coque s'ouvre sur toute sa longueur par une fente. Le réceptacle séminal, moins ventral, est inséré entre la glande de la coque et la glande de l'albumine. Il est desservi par un canal propre dont l'extrémité distale se confond avec celle du canal de la glande de l'albumine.

En résumé, le réceptacle séminal occupe donc une position assez particulière par rapport aux autres espèces. Les ouvertures sont au nombre de deux, un pore et une fente.

Protatlanta souleyeti.

L'ovaire, bien développé, s'étend assez loin vers l'arrière de la masse viscérale dont il longe la face dorsale. Le départ de l'oviducte se situe à son angle antéro-ventral si bien que ce canal est très court et son trajet presque rectiligne. L'oviducte, uniforme, fusionne avec le canal de la glande de l'albumine à quelque distance du pore de cette glande.

APPAREIL GÉNITAL FEMELLE DES ATLANTIDAE : ANATOMIE

Les plis de la glande de l'albumine, aussi bien que ceux de la glande de la coque ont, dans l'ensemble, une direction parallèle au toit de la cavité palléale. La première est pourvue d'un canal bien différencié formé à partir du repli ventral. La seconde est desservie par une fente très courte. Le réceptacle séminal est inclus dans la masse viscérale, entre l'ovaire et le muscle columellaire. Il se prolonge, à l'avant, par un canal assez long qui débouche à la partie postérieure du canal de la glande de l'albumine.

En résumé, l'anatomie des voies génitales est dominée par le raccourcissement de l'oviducte, la position intraviscérale du réceptacle séminal et l'existence d'un tronc commun réunissant l'oviducte et les canaux du réceptacle séminal et de la glande de l'albumine. Les orifices sont au nombre de deux, un pore et une fente.

Oxygyrus keraudreni.

L'ovaire présente un développement moyen et s'étend contre la face dorsale du tortillon. L'oviducte, qui se rattache au centre de sa face antérieure, a un calibre nettement plus important que dans les autres espèces et contient souvent des spermatozoïdes. Il décrit d'abord quelques circonvolutions entre le réceptacle séminal et l'ovaire puis s'engage entre le réceptacle séminal et le toit de la cavité palléale ; il pénètre enfin dans le repli ventral de la glande de l'albumine.

La glande de l'albumine est pourvue d'un court canal issu du repli ventral antérieur. Quant à la glande de la coque, tous ses plis convergent vers un seul point de telle sorte que l'organe s'ouvre par un pore situé juste en avant de celui de la glande de l'albumine. Ce pore est précédé d'une zone où la paroi de la glande, très amincie, peut être interprétée comme une ébauche de canal. Le réceptacle séminal occupe un volume très important. Il est inséré entre le toit de la cavité palléale et la glande de l'albumine mais déborde largement sous le rein. Il est indépendant et s'ouvre par un pore accolé aux deux autres.

En résumé, le réceptacle séminal, très développé, n'est pas rattaché aux autres voies génitales. La fente génitale ayant disparu, le système s'ouvre par trois pores.

Atlanta peroni.

L'ovaire atteint des dimensions considérables puisque, même chez les femelles immatures, il s'étend jusqu'à l'apex du tortillon en longeant le muscle columellaire. L'oviducte se détache de la paroi ventrale de l'ovaire puis décrit une boucle qui lui permet

de contourner dorsalement le réceptacle séminal. Il longe ensuite le canal du réceptacle avant de fusionner avec lui. Son trajet diffère donc sensiblement de celui des autres espèces. Il est assez long mais néanmoins uniforme sur tout son parcours.

Les plis de la glande de l'albumine ont une direction perpendiculaire à la cavité palléale tandis que ceux de la glande de la coque lui sont parallèles. Le canal de la glande de l'albumine, formé à partir du pli ventral le plus antérieur, est beaucoup plus long que dans les autres espèces. Il s'engage, en effet, entre deux replis de la glande de la coque tout en restant parfaitement individualisé et traverse cet organe sur une assez grande longueur. Les plis de la glande de la coque sont convergents et un orifice unique, qui se confond avec l'extrémité du canal de la glande de l'albumine, les dessert.

Le réceptacle séminal est très volumineux et inséré entre l'ovaire et la glande de l'albumine. Son canal s'unit à l'oviducte et le tronc commun ainsi formé débouche sur un pore accolé aux deux autres.

En résumé, le réceptacle séminal, très développé, est rattaché à l'oviducte. Le système s'ouvre par trois pores mais il n'y a pas de fente.

Atlanta inclinata.

L'ovaire a un développement moyen et s'étend sur la face ventrale du tortillon. L'oviducte se détache de l'angle antéro-dorsal de l'ovaire et se dirige vers le muscle columellaire en épousant le contour du réceptacle séminal. Au voisinage du fond de la cavité palléale, il fusionne avec le canal du réceptacle séminal.

Les plis de la glande de l'albumine et ceux de la glande de la coque sont perpendiculaires au toit de la cavité palléale. Le pli ventral de la glande de l'albumine devient à son extrémité un canal non glandulaire qui s'ouvre isolément dans la cavité palléale. Tous les plis de la glande de la coque s'ouvrent séparément ; une fente parcourt donc cette glande sur toute sa longueur.

Le réceptacle séminal est situé entre l'ovaire et la glande de l'albumine. Son canal s'unit à l'oviducte et l'ensemble est pourvu d'un orifice indépendant.

En résumé, le réceptacle séminal est rattaché à l'oviducte. Les orifices consistent en deux pores et une fente.

Atlanta lesueuri.

L'ovaire présente un assez grand développement et s'étend sur la face ventrale du tortillon. L'oviducte est court ; il se détache du centre de la face antérieure de l'ovaire et contourne la glande de l'albumine. En fin de parcours, il s'enfonce dans la masse des annexes génitales et s'y ouvre après fusion avec le canal du réceptacle séminal.

La glande de l'albumine, la glande de la coque et même le réceptacle séminal, qui disparaît en tant qu'unité anatomique, sont confondus en un seul organe. Toutefois, les cavités et les canaux restent individualisés à l'intérieur du massif glandulaire si bien que ses éléments restent identifiables. Le réceptacle séminal, en particulier, est intégré dans le pli dorsal postérieur de la glande de la coque où il se présente comme une zone, à paroi amincie et pigmentée, contenant les spermatozoïdes.

L'ensemble du massif glandulaire est clos ventralement par une cloison, d'où l'existence d'une cavité secondaire distincte de la cavité palléale. Le canal de la glande de l'albumine, la glande de la coque, le canal commun réunissant l'oviducte et le réceptacle séminal y débouchent. Cette cavité secondaire à son tour communique avec la cavité palléale par un conduit très structuré sans équivalent dans les autres espèces et qui représente un vagin.

En résumé, les voies génitales d'*A. lesueuri* sont caractérisées par une concentration et une fusion maximales des différents segments, par l'intégration du réceptacle séminal dans la glande de la coque et par l'acquisition d'un vagin.

2. — TOPOGRAPHIE GÉNÉRALE.

Ovaire.

L'ovaire, impair, est un organe grossièrement conique qui occupe, dans la masse viscérale, une position antérieure. La base du cône est dirigée vers la cavité palléale tandis que sa pointe s'effile vers l'apex du tortillon. Selon les espèces, il est appliqué soit contre le muscle columellaire (*A. inclinata*, *A. peroni*, *A. lesueuri*), soit contre la face dorsale (*A. fusca*, *A. inflata*, *A. helicinoides*, *P. souleyeti*, *O. keraudreni*). Il n'atteint l'apex du tortillon que dans une seule espèce (*A. peroni*). Les contours de l'ovaire sont réguliers et aucune digitation ne pénètre dans la masse de l'hépatopancréas, contrairement à ce qui existe chez beaucoup de Prosobranches.

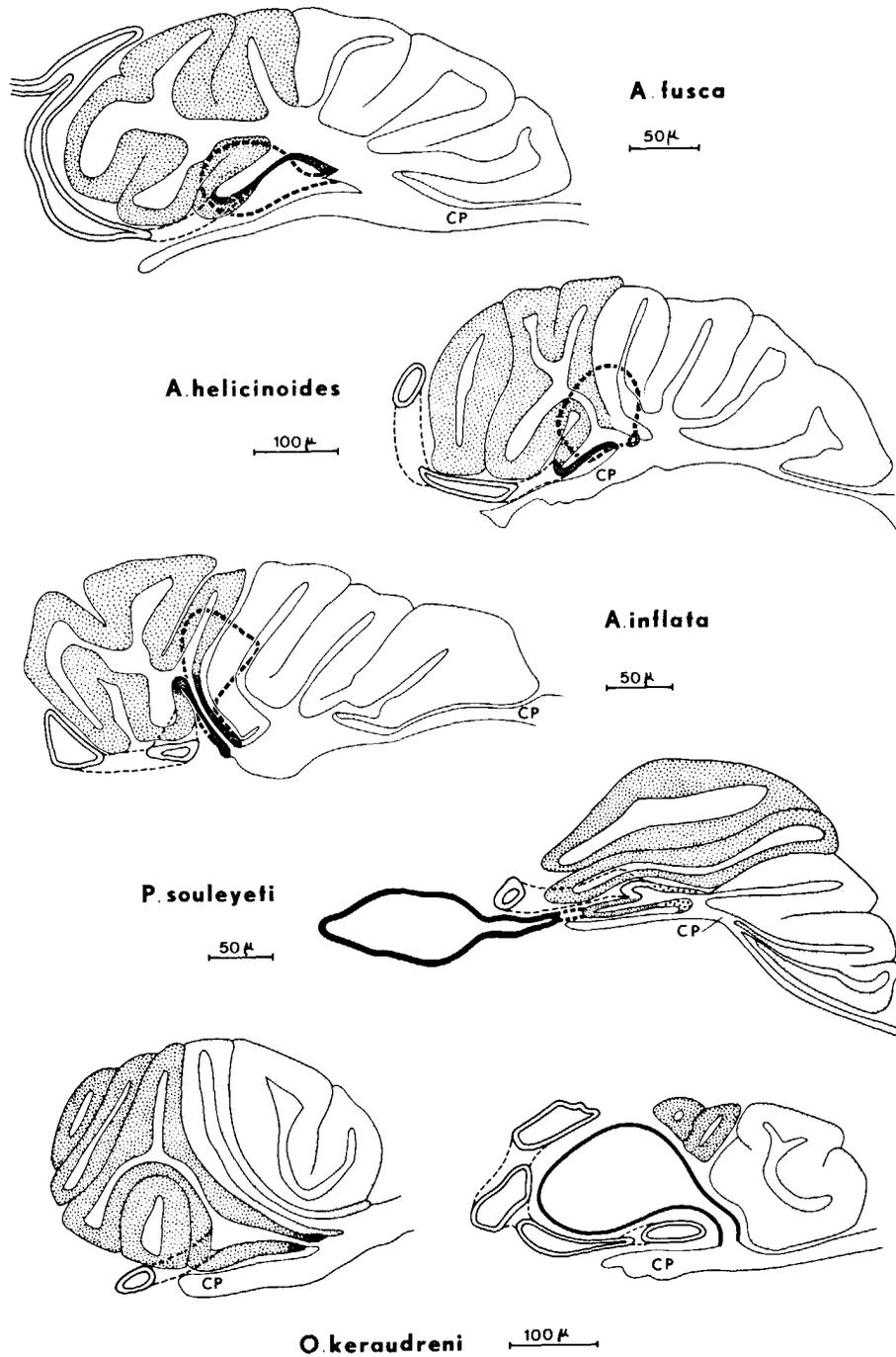


FIG. 2. — Voies génitales femelles des Atlantidae en coupes sagittales (semi-schématisation). Les figurés en pointillé correspondent aux segments des voies génitales hors du plan de coupe.

APPAREIL GÉNITAL FEMELLE DES ATLANTIDAE : ANATOMIE

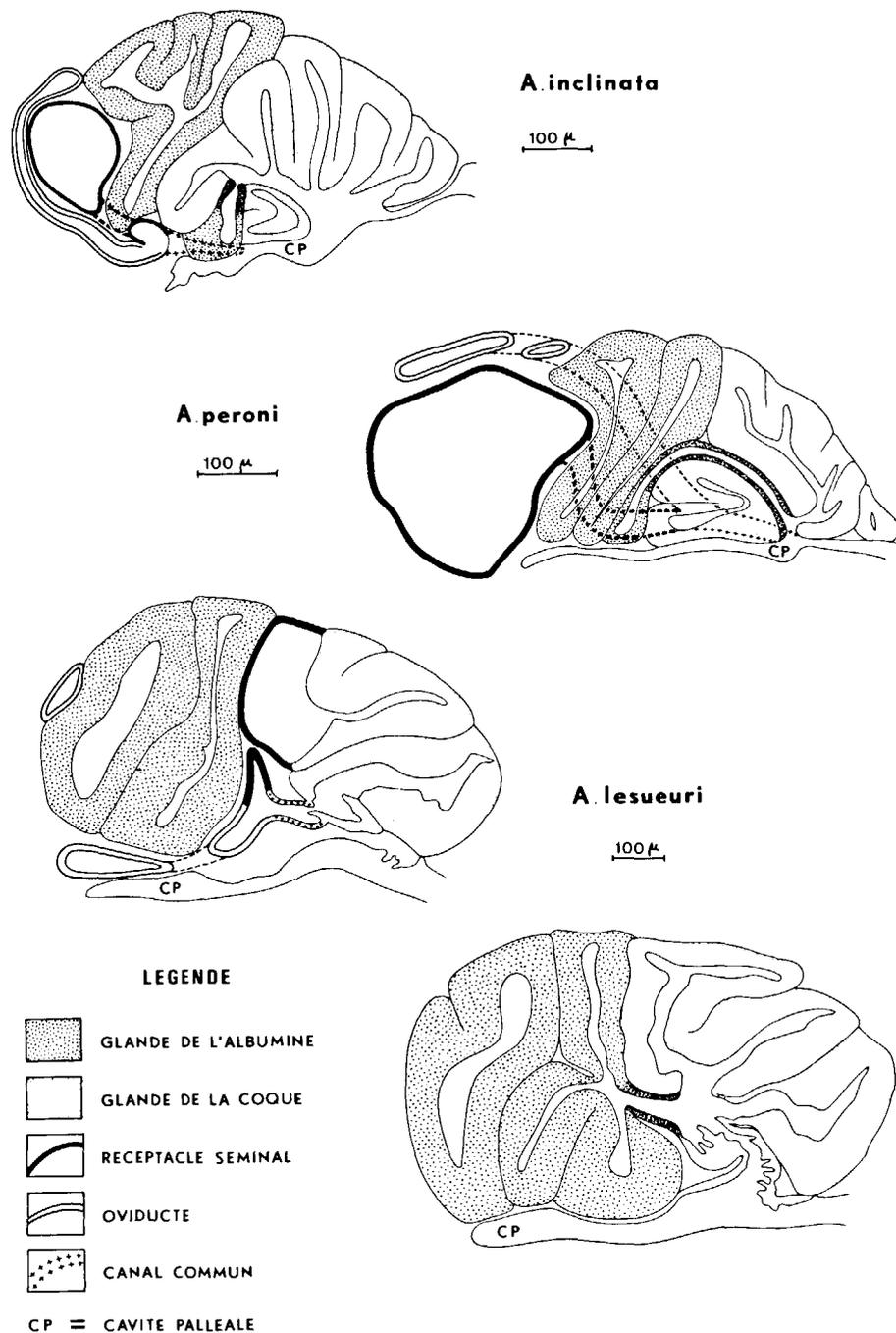


FIG. 3. — Voies génitales femelles des Atlantidae en coupes sagittales (semi-schématisation). Les figurés en pointillé correspondent aux segments des voies génitales hors du plan de coupe.

Oviducte.

De la paroi antérieure de l'ovaire se détache l'oviducte. Le point d'émergence se situe à l'angle dorsal (*A. fusca*, *A. inclinata*) ou à l'angle ventral (*A. peroni*, *P. souleyeti*) ou entre ces deux positions extrêmes (*A. helicinoïdes*, *A. inflata*, *A. lesueuri*, *O. keraudreni*). Dans toutes les espèces, à l'exception de *P. souleyeti* et *A. peroni*, le parcours de l'oviducte comprend deux tronçons, le premier situé entre l'ovaire et la face postérieure de la glande de l'albumine, le second entre la face ventrale de la glande de l'albumine et le toit de la cavité palléale; chez *P. souleyeti*, l'oviducte très court est réduit à la portion comprise entre la glande de l'albumine et le toit de la cavité palléale; chez *A. peroni*, il est entièrement dorsal par rapport aux voies génitales glandulaires. L'oviducte se présente, dans tous les cas, comme un fin conduit uniforme sauf chez *A. fusca* et *O. keraudreni*. Dans ces deux espèces, le segment proximal logé dans la masse viscérale a un calibre plus important que le segment distal; il décrit même chez *O. keraudreni*, quelques circonvolutions. Chez les femelles fécondées de ces deux espèces, il contient un certain nombre de spermatozoïdes, ce qui n'est peut-être pas sans rapport avec son développement. Dans le cas le plus fréquent (*A. fusca*, *A. helicinoïdes*, *A. inflata*, *O. keraudreni*, *P. souleyeti*), il s'engage à la fin de son parcours dans le repli ventral le plus antérieur de la glande de l'albumine où il apparaît alors comme une gouttière non glandulaire ouverte sur la cavité de cette glande. Chez *A. peroni*, *A. inclinata* et *A. lesueuri*, il est indépendant de la glande de l'albumine mais s'unit au canal du réceptacle séminal. Chez *P. souleyeti*, des relations topographiques existent également mais différentes, entre l'oviducte et le canal du réceptacle séminal, les deux pénétrant presque au même point dans la glande de l'albumine. Dans les quatre autres espèces (*A. fusca*, *A. helicinoïdes*, *A. inflata*, *O. keraudreni*), l'oviducte ne contracte aucun rapport avec le canal du réceptacle séminal.

Réceptacle séminal.

Parmi les annexes génitales, c'est le réceptacle séminal qui manifeste le plus de diversité. Dans toutes les espèces, cependant, à l'exception de *A. lesueuri*, il se présente comme une poche à paroi pigmentée desservie par un canal. Son individualité se perd chez *A. lesueuri* où il n'est qu'un secteur de la glande de la coque, identifiable néanmoins grâce à sa pigmentation, aux spermatozoïdes qu'il contient et au canal qui le prolonge. Il est situé entre la

cavité palléale d'une part, la glande de l'albumine et la glande de la coque d'autre part, chez *A. fusca* et *A. helicinoides*, entre la glande de l'albumine et l'ovaire chez *A. peroni* et *A. inclinata*, entre la glande de l'albumine et la glande de la coque chez *A. inflata*. Chez *P. souleyeti*, il se trouve inclus dans la masse viscérale, entre l'ovaire et le muscle columellaire ; chez *O. keraudreni*, enfin, il est situé à gauche de la glande de l'albumine. La longueur de son canal oscille entre deux extrêmes représentés par *P. souleyeti* où il s'étend jusqu'à l'intérieur de la masse viscérale et par *A. helicinoides* où il est virtuel. Le réceptacle séminal est indépendant des autres segments des voies génitales chez *A. fusca*, *A. helicinoides* et *O. keraudreni* : il s'ouvre alors isolément dans la cavité palléale. Dans les autres espèces, il est rattaché au reste de l'appareil génital : chez *A. peroni*, *A. inclinata* et même *A. lesueurii*, malgré les particularités de cette espèce, son canal débouche dans l'oviducte, ainsi que nous l'avons signalé plus haut ; chez *A. inflata*, il conflue avec l'extrémité distale du canal de la glande de l'albumine ; chez *P. souleyeti*, il pénètre comme l'oviducte dans cette glande et s'y prolonge par une gouttière non glandulaire commune avec celle qu'y forme l'oviducte.

Voies génitales glandulaires.

Les voies génitales glandulaires issues de la voûte palléale forment un massif unique où une étude microscopique précise permet toutefois de reconnaître deux composantes. En effet, le plus souvent, les cavités de ces deux formations ne communiquent pas et chacune est desservie par un orifice propre. L'une et l'autre sont des organes dont la paroi très épaisse forme des replis profonds qui réduisent leurs cavités à un système de fentes. Leurs formes sont complexes et leurs plis emboîtés. La glande de l'albumine est surmontée à la fois par le rein et le rectum, la glande de la coque par le seul rectum. La glande de l'albumine est située juste en avant de l'ovaire sauf chez *A. inclinata* et *A. peroni* où le réceptacle séminal les sépare en partie. La glande de la coque est étroitement accolée contre la face antérieure de la glande de l'albumine, sauf chez *A. inflata* où le réceptacle séminal est interposé entre elles.

Les plis de la glande de l'albumine sont disposés en éventail autour d'un point situé à l'avant de l'organe si bien que certains plis sont dorsaux et les autres ventraux. Il n'existe de canal à proprement parler que chez *A. peroni*. Ailleurs, c'est l'extrémité de l'un des plis glandulaires qui joue ce rôle et se différencie en un canal plus ou moins rudimentaire et très court ; il s'agit toujours du repli ventral le plus antérieur, sauf chez *A. inflata* où le canal est formé à partir d'un pli dorsal. Ce canal, qu'il soit bien individualisé

ou simple gouttière, débouche dans la cavité palléale au voisinage immédiat de l'ouverture de la glande de la coque. Dans une seule espèce (*A. lesueuri*), la glande de l'albumine s'ouvre à l'intérieur d'une cavité secondaire formée par la fermeture de la glande de la coque. Nous rappellerons enfin que dans cinq espèces (voir ci-dessus), la glande de l'albumine est traversée par l'oviducte et, en outre, dans l'une de ces cinq espèces (*P. souleyeti*) par le canal du réceptacle séminal.

Les plis de la glande de la coque sont, le plus souvent, parallèles entre eux mais même lorsque leurs directions sont convergentes (*O. keraudreni*, *A. peroni*) il n'existe pas de véritable canal desservant l'ensemble de l'organe. Les plis s'ouvrent séparément sur la cavité palléale chez *A. fusca*, *A. helicinoïdes*, *A. inflata*, *A. inclinata* et *P. souleyeti*. Dans ces cinq espèces, la glande de la coque est donc desservie par une fente longitudinale et médiane. Chez *O. keraudreni* et *A. peroni*, la convergence des plis donne lieu à l'apparition d'un pore ; à cet égard, il faut noter qu'une telle convergence s'amorce déjà chez *P. souleyeti* et que la fente y est très réduite. Enfin, chez *A. lesueuri*, l'organe est fermé ventralement ce qui a pour effet d'isoler une cavité secondaire où débouchent tous les plis. C'est dans cette cavité que se déversent également la glande de l'albumine et l'oviducte après sa jonction avec le canal du réceptacle séminal ; la cavité secondaire, quant à elle, s'ouvre sur la cavité palléale par un orifice unique.

Orifices génitaux.

Il ressort de ces descriptions que le nombre des orifices du système génital aussi bien que leur forme ou leur signification anatomique diffèrent beaucoup suivant les espèces (tableau I). Chez *A. fusca* et *A. helicinoïdes*, il existe une fente et deux pores l'un desservant l'ensemble oviducte-glande de l'albumine, l'autre le réceptacle séminal. La situation est apparemment la même chez *A. inclinata* mais l'un des pores correspond à l'ensemble oviducte-réceptacle séminal et l'autre à la seule glande de l'albumine. Chez *P. souleyeti* et *A. inflata*, il n'y a plus, à côté de la fente, qu'un seul pore regroupant tous les segments autres que la glande de la coque. La fente disparaît chez *O. keraudreni* et *A. peroni* ; dans ces deux espèces, il y a trois pores d'ailleurs étroitement contigus. L'un est celui de la glande de la coque ; quant aux deux autres, ils se rattachent soit à la seule glande de l'albumine d'une part, au système oviducte-réceptacle séminal d'autre part (*A. peroni*), soit inversement au seul réceptacle séminal d'une part, au système glande de l'albumine-oviducte d'autre part (*O. keraudreni*). Le cas d'*A. lesueuri*, ici encore, se situe tout à fait en dehors des autres puisque

APPAREIL GÉNITAL FEMELLE DES ATLANTIDAE : ANATOMIE

l'ensemble du système génital s'ouvre sur un orifice unique par l'intermédiaire d'un véritable canal différencié pouvant être interprété comme un vagin.

Enfin, des observations que nous rapporterons ci-dessous nous incitent à rattacher au système génital une zone glandulaire particulière qui tapisse le fond de la cavité palléale. Elle s'étend en arrière des orifices génitaux, jusqu'au niveau du ganglion viscéral. Son développement est très variable selon les individus.

3. — MODALITÉS DE LA FÉCONDATION.

Les femelles que nous avons examinées étaient soit immatures, soit déjà fécondées à l'exception de trois qui nous ont permis d'observer l'une des étapes de la fécondation. Elles appartenaient aux espèces *A. peroni*, *A. inclinata* et *A. helicinoïdes*.

Ces trois femelles étaient parvenues à maturité génitale. Leur réceptacle séminal était vide tandis qu'une formation particulière occupait tout le fond de la cavité palléale dont elle épousait étroitement les contours. Il s'agissait d'une sorte de sac à paroi anhiste et

TABLEAU I
Anatomie de l'appareil génital femelle des Atlantidae

Espèces	Ovaire	Oviducte	Ouverture des glandes génitales		
			Réceptacle séminal	Glande de l'albumine	Glande de la coque
Type I					
<i>Atlanta fusca</i>	dorsal	rattaché à la glande de l'albumine	1 pore	1 pore	1 fente
<i>Atlanta helicinoïdes</i>	dorsal	rattaché à la glande de l'albumine	1 pore	1 pore	1 fente
<i>Atlanta inflata</i>	dorsal	rattaché à la glande de l'albumine	canal commun 1 pore		1 fente
<i>Protatlanta souleyeti</i>	dorsal	rattaché à la glande de l'albumine	canal commun 1 pore		1 fente
<i>Oxygyrus keraudreni</i>	dorsal	rattaché à la glande de l'albumine	1 pore	1 pore	1 pore
Type II					
<i>Atlanta inclinata</i>	ventral	rattaché au réceptacle séminal	1 pore	1 pore	1 fente
<i>Atlanta peroni</i>	ventral	rattaché au réceptacle séminal	1 pore	1 pore	1 pore
<i>Atlanta lesueuri</i>	ventral	rattaché au réceptacle séminal	fusion des canaux génitaux en vagin		

fibreuse contenant un mélange de grains de sécrétion et de spermatozoïdes extrêmement nombreux. Au stade observé, seuls les spermatozoïdes s'en échappaient.

Cette formation représente de toute évidence un spermatophore.

La zone glandulaire qui tapisse le fond de la cavité palléale et que nous venons de mentionner, était beaucoup plus développée chez ces trois femelles que chez les autres. L'existence de cette zone nous semble donc liée aux modalités de la fécondation par spermatophores.

DISCUSSION

Nos observations montrent que l'organisation de l'appareil génital femelle des Atlantidae est conforme à celle des Prosobranches Mésogastropodes. Toutefois, dans ce vaste groupe, le schéma fondamental de l'appareil génital présente d'importantes variations qui concernent, comme le rappellent FRETTER et GRAHAM (1962), l'équipement glandulaire, le nombre et la position des réservoirs à spermatozoïdes et le degré de fermeture du conduit palléal. Il importe donc d'envisager ces quatre caractères pour définir les Atlantidae et tenter de les situer parmi les autres Prosobranches. Or, seuls l'équipement glandulaire, d'une part, le nombre de réservoirs à spermatozoïdes d'autre part, sont constants à travers toute la famille, encore que le cas d'*A. lesueurii* appelle, sur ce dernier point, une certaine réserve. Au contraire, la position du réservoir à spermatozoïdes et le degré de fermeture du conduit palléal sont variables selon les espèces. Ainsi, la structure de l'appareil génital femelle ne saurait caractériser les Atlantidae. Les différences profondes qui existent entre les espèces s'opposent à tout essai de rapprochement entre elles et un type déterminé de Prosobranchie benthique ainsi qu'à toute considération sur les affinités phylogéniques du groupe basée sur l'appareil génital.

Comme chez tous les Mésogastropodes, semble-t-il, l'équipement glandulaire est représenté par deux glandes, une glande de l'albumine et une glande de la coque parfois quelque peu confondues sur le plan anatomique mais toujours distinctes par la nature de leurs sécrétions (ainsi que nous le montrerons dans un travail ultérieur). Le nombre de réservoirs à spermatozoïdes est réduit à un, ce qui paraît moins fréquent. La plupart des Prosobranches, en effet, sont pourvus à la fois d'une bourse copulatrice où les spermatozoïdes sont déposés de façon temporaire lors de l'accouplement et

un réceptacle séminal où ils sont mis en réserve jusqu'à la fécondation. L'unique réservoir des Atlantidae qui, dans l'immense majorité des cas, est rempli de spermatozoïdes, ne peut être un lieu de dépôt temporaire. Il s'agit de toute évidence d'un réceptacle séminal et c'est la bourse copulatrice qui manque. Cette absence de bourse copulatrice pourrait n'être que peu significative du point de vue de l'anatomie comparée : elle pourrait n'être qu'un caractère adaptatif lié à l'existence de spermatophores, ceux-ci représentant, en quelque sorte, une bourse copulatrice mobile et éphémère.

Parmi les caractères variables, il ne semble pas que la position du réceptacle séminal puisse donner lieu à une interprétation particulière. Nous noterons qu'elle paraît indépendante du degré d'évolution de l'espèce. L'isolement du réceptacle séminal dans plusieurs espèces mérite d'être souligné, ne serait-ce que du point de vue fonctionnel puisqu'une telle disposition ne peut que compliquer le trajet que les spermatozoïdes doivent parcourir pour qu'ait lieu la fécondation. La forme et le nombre des orifices sont, au contraire de la position du réceptacle séminal, très significatifs : la fermeture progressive de la gouttière palléale traduit certainement ici une évolution. Chez quelques Mésogastropodes, il se produit certes une réouverture du canal glandulaire liée à l'exiguïté de la cavité palléale. Ce cas ne peut être celui des Atlantidae puisque, précisément, la monaulie stricte n'existe que dans l'espèce qui, par les caractères de sa radula (RICHTER, 1961) et de son appareil digestif (MARTOJA et THIRIOT-QUIÉVREUX, 1972), se montre la plus évoluée.

Il serait, par ailleurs, des plus intéressant de pouvoir comparer l'appareil génital des Atlantidae à celui des autres Hétéropodes. Les données bibliographiques, cependant, ne permettent pas de l'envisager avec toute la rigueur nécessaire puisque la famille des Carinariidae est totalement inconnue à cet égard. Les seules références possibles sont donc *Pterotrachea* et *Firoloida*, minutieusement décrites par GABE (1951, 1966), mais dont la morphologie est telle que le rapprochement devient quasi impossible ; on sait, en effet, que la disparition de la cavité palléale dans les deux genres entraîne l'incorporation des glandes annexes au sein de la masse viscérale ou « nucleus ». En outre, ces deux genres présentent entre eux des différences considérables. Il est remarquable toutefois que le réceptacle séminal ne soit, chez les Pterotracheidae, qu'une dilatation de l'oviducte. Par rapport aux Atlantidae, il s'agit là d'une opposition fondamentale qui ne semble pas liée à la disparition de la cavité palléale. Inversement, nos constatations nous permettent de rapprocher de la « glande latérale » de *Firoloida* la zone glandulaire du fond de la cavité palléale des Atlantidae. Cette question, directement liée au spermatophore, sera discutée plus loin.

L'hétérogénéité des caractères de l'appareil génital femelle des Atlantidae, qui rend difficile la recherche des affinités du groupe, présente, en revanche, un intérêt certain pour l'étude de la famille elle-même. Nos observations nous conduisent à définir deux types d'appareil génital femelle. Le type I est caractérisé par la position dorsale de l'ovaire dans la masse viscérale et par le rattachement de l'oviducte à la glande de l'albumine ; le type II est caractérisé par la position ventrale de l'ovaire dans la masse viscérale et le rattachement de l'oviducte au réceptacle séminal. Les espèces *A. fusca*, *A. helicinoides*, *A. inflata*, *P. souleyeti* et *O. keraudreni* appartiennent au type I tandis que les espèces *A. peroni*, *A. inclinata* et *A. lesueuri* appartiennent au type II. Or, ces deux groupes d'espèces correspondent aux deux lignées évolutives mises en évidence par RICHTER (1961) et dont l'existence se trouvait déjà confirmée par nos propres résultats sur l'appareil digestif (MARTOJA et THIRIOT-QUIÉVREUX, sous presse). Toutefois, à l'intérieur de chaque lignée, l'ordre des espèces, énoncé par RICHTER et rappelé dans notre introduction, pourrait être révisé si l'on admet que l'évolution se traduit par une disparition progressive de la fente palléale. Ainsi, *A. peroni*, chez qui la fente palléale a disparu, est certainement plus évoluée qu'*A. inclinata*.

L'espèce *A. fusca* apparaît bien comme une forme tout à fait primitive qui se situe à la base de la lignée I. Il est moins évident qu'elle représente l'ancêtre commun qui puisse également se situer à la base de la lignée II. Cette hypothèse conduirait, en effet, à admettre que l'oviducte perde ses connexions avec la glande de l'albumine pour en contracter de nouvelles avec le réceptacle séminal. Plus probablement, l'ancêtre commun devait être pourvu d'un oviducte indépendant qui s'est rattaché différemment aux voies génitales secondaires pour donner naissance aux deux types actuels. Pour les mêmes raisons, une filiation entre les genres *Protatlanta* et *Oxygyrus* paraît improbable puisqu'il faudrait alors supposer que le réceptacle séminal, qui est rattaché à l'appareil génital chez le premier, redevient indépendant. Il semble plutôt que ces deux genres ont évolué de façon divergente à partir d'une forme commune. L'espèce *A. lesueuri* constitue un autre cas particulier. Les caractères de son appareil génital, tout comme ceux de son appareil digestif (MARTOJA et THIRIOT-QUIÉVREUX, sous presse) la désignent comme l'espèce la plus évoluée parmi celles que nous avons pu examiner. Il faut souligner, de plus, qu'elle diffère des autres par des caractères anatomiquement importants comme la disparition du réceptacle séminal et l'acquisition d'un vagin.

L'existence de spermatophores est connue chez les Mollusques : beaucoup de Gastéropodes Pulmonés Stylommatophores et la plupart des Céphalopodes en sont pourvus. Toutefois, d'après les

données bibliographiques, les spermatophores sont rares chez les Prosobranches où ils semblent avoir été signalés seulement chez *Theodoxus* (BOURNE, 1908), *Diodora* (VON MEDEM, 1945) et *Chrysallida* (HOISAETER, 1965) (1). La réalité des spermatophores des Atlantidae restait, quant à elle, incertaine. TESCH (1949) avait observé quelques femelles de très petite taille et d'apparence immature, portant collé sur leur coquille, un « objet en forme de saucisse » (sausage-like object) dont le contenu était sombre et « sans structure particulière » ; il avait alors émis l'hypothèse qu'il s'agissait d'un spermatophore. GABE (1965) rejetait l'hypothèse mais VAN DER SPOEL (1972) la reprenait après avoir retrouvé des structures analogues à celles décrites par TESCH, dans les voies génitales de femelles examinées *in toto*. L'étude de coupes sériées nous permet non seulement d'affirmer l'existence des spermatophores des Atlantidae mais encore d'apporter quelques précisions complémentaires. En premier lieu, le spermatophore ne pénètre pas dans les voies génitales mais reste logé au fond de la cavité palléale ; les spermatozoïdes s'en échappent et remontent seuls dans les voies génitales. Ainsi s'expliquent d'ailleurs les réserves de GABE à l'égard de l'hypothèse de TESCH, réserves basées sur le fait que, chez les femelles de Pterotracheidae, les spermatozoïdes emmagasinés dans le réceptacle séminal sont dépourvus d'enveloppe. Il semble que la durée de vie du spermatophore soit assez éphémère dans la cavité palléale, puisque sur 120 femelles examinées, 3 seulement en hébergeaient un et qu'il n'en subsistait aucune trace chez les femelles dont le réceptacle était rempli de spermatozoïdes. Le spermatophore vidé pourrait être rejeté mais il semble plus probable qu'il soit dissous sous l'effet de sécrétions déversées par la femelle, comme chez les Pulmonés. Les trois spécimens étudiés présentaient, en effet, des différences d'aspect portant sur l'intégrité de la paroi et l'abondance des inclusions mêlées aux spermatozoïdes. Les sécrétions provoquant la lyse du spermatophore pourraient provenir de la zone glandulaire qui tapisse le fond de la cavité palléale et qui précisément est hypertrophiée chez les femelles hébergeant une telle formation. Ce mécanisme assurerait également la libération des spermatozoïdes puisque, selon nos observations, aucun dispositif particulier ne permet leur éjection par des procédés comparables à ceux mis en œuvre dans les spermatophores de Céphalopodes (voir FRETTER et GRAHAM, 1964).

Nous rapprocherons, ainsi que nous l'avons dit plus haut, la zone glandulaire de la cavité palléale et l'hypothèse fonctionnelle que nous proposons à son sujet d'un organe énigmatique décrit par

(1) Plus récemment HOUBRICK (1973, *Bull. Mar. Sci.*, 23) signale un spermatophore chez *Cerithium muscarum*.

GABE (1966), sous le nom de « glande latérale ». Il s'agit d'une glande exocrine appliquée sur le flanc droit du nucleus et « la corrélation si nette du fonctionnement de l'organe avec l'état de l'appareil génital doit faire admettre que l'extrusion a lieu au moment de l'accouplement ». Il nous semble donc plausible de considérer ces structures comme homologues, au moins sur le plan fonctionnel. L'absence de cavité palléale chez *Firoloida* rend l'homologie plus difficile à établir du point de vue de l'anatomie comparée.

Enfin, et bien que ceci sorte du cadre de ce travail, nous remarquerons que l'existence de spermatophores doit conduire à reconsidérer l'interprétation fonctionnelle de l'appareil génital mâle. Celui-ci comporte, en effet, un organe copulateur bifide dont un élément représente sans conteste le pénis alors que l'autre est une très volumineuse glande (le flagellum) sans équivalent chez les Prosobranches benthiques. La glande annexe de l'organe copulateur a été diversement interprétée et plus souvent non interprétée. Seul TESCH (1949) a suggéré qu'elle pouvait élaborer un spermatophore ; nos observations personnelles, sur le spermatophore et sur la glande en question, nous autorisent à partager son opinion.

En conclusion, l'anatomie de l'appareil génital femelle des Atlantidae se rapproche de celle des Mésogastropodes benthiques alors qu'elle semble assez éloignée de celle des autres Hétéropodes connus. Les espèces présentent entre elles de grandes différences sans être pour autant disparates. Les modifications s'étagent, en effet, selon des lignes directrices nettement perceptibles. Ainsi qu'il était apparu lors de l'étude de l'appareil digestif, les Atlantidae présentent les caractères d'une famille en pleine évolution.

RÉSUMÉ

L'anatomie de l'appareil génital femelle de huit espèces d'Atlantidae (*Oxygyrus keraudreni* (Lesueur), *Protatlanta souleyeti* (Smith), *Atlanta peroni* Lesueur, *Atlanta lesueuri* Souleyet, *Atlanta inclinata* Souleyet, *Atlanta inflata* Souleyet, *Atlanta helicinoïdes* Souleyet, *Atlanta fusca* Souleyet) a été étudiée par la méthode de reconstitution de coupes sériées.

L'appareil génital comporte un ovaire, un oviducte non glandulaire, un réceptacle séminal, une glande de l'albumine et une glande de la coque. Il n'existe pas de bourse copulatrice.

La position de l'ovaire, les connexions entre l'oviducte, le réceptacle séminal et la glande de l'albumine permettent de définir

APPAREIL GÉNITAL FEMELLE DES ATLANTIDAE : ANATOMIE

deux types d'organisation. Dans le type I où se rangent *A. fusca*, *A. helicinoïdes*, *A. inflata*, *P. souleyeti* et *O. keraudreni*, l'ovaire longe la face dorsale de la masse viscérale, l'oviducte débouche dans la glande de l'albumine mais est indépendant du réceptacle séminal. Dans le type II, auquel appartiennent *A. peroni*, *A. inclinata* et *A. lesueuri*, l'ovaire longe le muscle columellaire, l'oviducte est rattaché au canal du réceptacle séminal mais non à la glande de l'albumine.

Le réceptacle séminal occupe un emplacement très variable selon les espèces. Il peut être dépourvu de toute connexion avec les autres segments de l'appareil génital (type I). Il est incorporé à la glande de la coque chez *A. lesueuri*.

La glande de l'albumine et la glande de la coque, accolées l'une à l'autre, sont incluses dans la voûte palléale. La glande de l'albumine s'ouvre par un pore indépendant ou commun avec l'oviducte. La glande de la coque s'ouvre dans les espèces primitives par une longue fente médiane (*A. fusca*, *A. helicinoïdes*, *A. inclinata*, *A. inflata*) ; la fente médiane devient très courte dans les espèces plus évoluées (*A. peroni*, *P. souleyeti*, *O. keraudreni*). Enfin, les voies génitales glandulaires sont complètement refermées et il apparaît un vagin chez *A. lesueuri*.

La fécondation fait intervenir un spermatophore, particularité qui semble exceptionnelle chez les Prosobranches et explique, sans doute, la complexité bien connue de l'appareil copulateur des Hétéropodes. Il est probable que l'ouverture du spermatophore soit due aux sécrétions élaborées par une zone glandulaire qui tapisse le fond de la cavité palléale.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Anatomie des weiblichen Genitaltraktes von acht Arten der Familie der Atlantidae (*Oxygyrus keraudreni* (Lesueur), *Protatlanta souleyeti* (Smith), *Atlanta peroni* Lesueur, *Atlanta lesueuri* Souleyet, *Atlanta inclinata* Souleyet, *Atlanta inflata* Souleyet, *Atlanta helicinoïdes* Souleyet, *Atlanta fusca* Souleyet) wurde mit Hilfe der Rekonstruktion aus Schnittserien untersucht.

Der Genitalapparat besteht aus einem Ovar, einem drüsenlosen Oviduct, einem Receptaculum seminis, einer Albumindrüse und einer Schalendrüse. Eine Bursa copulatrix fehlt.

Nach der Lage des Ovars und nach den Verbindungen zwischen Oviduct, Receptaculum seminis und Albumindrüse lassen sich zwei

Organisationsformen unterscheiden. Beim Typ I, welchem *A. fusca*, *A. helicinoïdes*, *A. inflata*, *P. souleyeti* und *O. keraudreni* angehören, liegt das Ovar der Dorsalseite des Eingeweidetraktes an, der Oviduct mündet in die Albumindrüse ein, besitzt aber keine Verbindung zum Receptaculum seminis. Beim Typ II dagegen, zu welchem die Arten *A. peroni*, *A. inclinata* und *A. lesueuri* gehören, verläuft das Ovar längs dem Columella-Muskel, der Ovidukt ist mit dem Receptaculum seminis verbunden, nicht aber mit der Albumindrüse.

Die Lage des Receptaculum seminis variiert bei den verschiedenen Arten sehr. Es kann ohne Verbindung zu den übrigen Teilen des Genitalapparates sein (Typ I). Bei *A. lesueuri* ist es der Schalendrüse eingegliedert.

Die Albumindrüse und die Schalendrüse sind, aneinander geheftet, in der Mantelhöhle eingeschlossen. Die Albumindrüse mündet durch eine mit dem Ovidukt gemeinsame oder von ihm getrennte Oeffnung nach aussen. Die Schalendrüse mündet bei den primitiven Arten (*A. fusca*, *A. helicinoïdes*, *A. inclinata*, *A. inflata*) durch einen langen medianen Spalt ; bei den evoluierten Formen (*A. peroni*, *P. souleyeti*, *O. keraudreni*) ist dieser Spalt sehr stark verkürzt. Bei *A. lesueuri* schliesslich sind die drüsigen Genitalductus ohne äussere Oeffnung und es besteht ein Vagina.

Bei der Begattung treten Spermatophoren auf, eine Ausnahme unter den Prosobranchiern, die ohne Zweifel die wohlbekanntere Komplexität der Kopulationsorgane bei den Heteropoden erklärt. Die Spermatophoren werden wahrscheinlich durch Sekrete eröffnet, welche von einer am Grunde der Mantelhöhle liegenden Drüschicht abgesondert werden.

BIBLIOGRAPHIE

- BOURNE, C.G., 1908. Contribution to the morphology of the group of the Neritacea of Aspidobranch Gastropods. Part. I. The Neritidae. *Proc. zool. Soc. Lond.* : 810-887.
- FRANC, A., 1968. Classe des Gastéropodes. In : *Traité de Zoologie*, vol. 5 (3), P.-P. Grassé Ed., Paris Masson : 1-893.
- FRETTER, V. and A. GRAHAM, 1962. British Prosobranch Molluscs. Ray Society, London : 755 p.
- FRETTER, V. and A. GRAHAM, 1964. Reproduction. In : *Physiology of Mollusca*, vol. I. K.M. Wilbur and C.M. Yonge Ed., Academic Press, New-York-London : 127-164.
- GABE, M., 1951. Données histologiques sur l'appareil génital femelle de *Pterotrachea mutica* (Lesueur). *Cellule*, 54 : 1-38.

APPAREIL GÉNITAL FEMELLE DES ATLANTIDAE : ANATOMIE

- GABE, M., 1965. Données morphologiques et histologiques sur l'appareil génital mâle des Hétéropodes (Gastropodes Prosobranches). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **55** : 1024-1079.
- GABE, M., 1966. Contribution à l'histologie de *Firoloida desmaresti* Lesueur. *Vie Milieu*, **17** (2 A) : 845-959.
- GABE, M., 1968. Techniques histologiques. Masson Ed., Paris : 1113 p.
- HOISAETER, T., 1965. Spermatophores in *Chrysallida obtusa* (Brown) (Opisthobranchia, Pyramidellidae). *Sarsia*, **18** : 63-68.
- MARTOJA, M. et C. THIRIOT-QUIEVREUX, 1972. Particularités histologiques des glandes salivaires et de la glande digestive des Atlantidae (Prosobranches Atlantacea = Hétéropodes). *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **275** : 1247-1249.
- MARTOJA, M. et C. THIRIOT-QUIEVREUX, sous presse. Données histologiques sur l'appareil et la digestion des Atlantidae. *Malacologia*.
- RICHTER, G., 1961. Die Radula der Atlantiden (Heteropoda, Prosobranchia) und ihre Bedeutung für die Systematik und Evolution der Familie. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **50** : 163-238.
- TESCH, J.J., 1949. Heteropoda. *Dana Rep.*, **34** : 1-54.
- THIRIOT-QUIEVREUX, C., 1969. Organogénèse larvaire du genre *Atlanta* (Mollusque Hétéropode). *Vie Milieu*, **20** (2 A) : 347-395.
- THIRIOT-QUIEVREUX, C., 1971. Contribution à l'étude de l'organogénèse des Hétéropodes (Mollusca Prosobranchia). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **69** : 363-384.
- THIRIOT-QUIEVREUX, C., 1973. Heteropoda. *Oceanogr. Mar. Annu. Rev.*, **11** : 237-261.
- VAN DER SPOEL, S., 1972. Notes on the identification and speciation of Heteropoda. *Zoöl. Meded.*, **47** : 545-560.
- VON MEDEM, F., 1945. Untersuchungen über die Ei- und Spermienwirkstoffe bei marinen Mollusken. *Zool. Jb. (Zool. Physiol.)*, **61** : 1-44.

Reçu le 2 septembre 1974.