

Conference Paper

Anatomie interne de véligères planctoniques de Prosobranches Mésogastropodes au stade proche de la métamorphose*

C. Thiriot—Quiévreux

Centre Océanologique de Bretagne — B. P. 337 — 29273 Brest — France**

— Avec les techniques histologiques utilisées pour l'étude des larves d'Hétéropodes^{13, 14}, les structures histologiques des larves planctoniques sont décrites au stade proche de la métamorphose; les espèces sont choisies parmi les familles de Mésogastropodes (Lamellariidae, Eratoïdae, Cypraeidae, Naticidae) dont la lignée phylogénique est proche de la superfamille des Atlantacea (= Heteropoda) d'après la classification de Taylor et Sohl¹⁵. Le manteau, la cavité palléale, le pied et le tube digestif sont plus particulièrement décrits. —

C'est au niveau du manteau et de la cavité palléale que les différences interspécifiques sont les plus nettes. Le bourrelet palléal, constitué de deux assises épithéliales, est plus ou moins développé et montre des variations dans la nature et la quantité des sécrétions. Chez *Velutina velutina*, la glande hypobranchiale est formée d'un épithélium glandulaire très haut, où certaines cellules montrent une accumulation du produit de sécrétion (mucopolysaccharide acide) qui a la forme d'un ellipsoïde et se déverse dans la cavité palléale. Les extrémités du manteau sont libres et débordent de part et d'autre de l'ouverture de la coquille chez *Erato voluta* et *Lamellaria* sp.; chez *Cypraea* sp., le manteau déborde sous le pied seulement. Les filaments branchiaux sont caractérisés chez *Natica alderi* par la présence de mucocytes à leurs extrémités.

Le schéma général du tube digestif est remarquablement constant d'une espèce à l'autre et comprend: l'oesophage avec une partie orale à mucocytes, un complexe buccal avec les ébauches du proboscis, de la gaine radulaire, des cartilages radulaires et des glandes salivaires, présentes ou non selon les espèces; l'estomac avec un bouclier gastrique et lui faisant suite un »caecum« du stylet (= »style sac«) avec dans sa lumière un protostyle; une courte zone de cellules allongées à grains APS-positifs marquant le début de l'intestin; l'intestin; la glande digestive composée de 2 lobes avec 2 catégories cellulaires (cellules principales et cellules à ergoplaste) chez toutes les espèces examinées sauf chez *Cypraea* sp. où une troisième catégorie cellulaire est caractérisée par la présence de concrétions de teinte ocre naturelle.

Au cours de la discussion, la comparaison des résultats obtenus permet d'ébaucher l'organisation histologique type d'une véligère planctonique de Mesogastropoda tout en mettant en évidence des variations structurales spécifiques.

* Contribution n° 191 du Département Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

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

I. INTRODUCTION

Le développement et la morphologie externe des larves de Mollusques Prosobranches ont fait l'objet de nombreux travaux, par contre leur anatomie interne est peu connue, particulièrement en ce qui concerne l'histologie de l'organogenèse larvaire. Je rappellerai ici brièvement les travaux réalisés sur ce sujet depuis le mémoire de Franc¹ dont la bibliographie regroupe les travaux antérieurs.

Franc¹ étudie le développement de *Pisania maculosa*, espèce à développement direct, à l'aide d'observations macroscopiques et microscopiques, l'embryologie est décrite ainsi que l'histologie des principaux organes larvaires au cours du développement; des observations sur le développement d'autres espèces méditerranéennes sont données, *Pisania d'orbigny*, *Columbella rustica*, *C. scripta*, *Ocenebra aciculata*, *Purpura haemostoma*, *Mitra ebenus* et *Conus mediterraneus*.

Werner² décrit l'anatomie de la véligère et de la véliconche de *Crepidula fornicata* à l'aide d'observations à travers la coquille. Lors d'une étude exhaustive de l'embryologie des Mollusques, Fioroni³ observe la structure histologique des larves de nombreuses espèces dont la majorité ont un développement intracapsulaire, quelques espèces mentionnées ont un développement à phase pélagique (*Nassa reticulata*), mais seule la véligère à l'éclosion est étudiée; l'auteur présente une bibliographie importante sur l'embryologie des Mollusques. Fioroni et Portmann⁴ décrivent la morphogenèse du tube digestif de *Fusus*, qui éclôt au stade benthique.

D'Asaro⁵ met au point des techniques d'élevage chez des espèces à développement à phase pélagique et étudie chez *Strombus gigas* le développement des principaux organes au cours de la vie larvaire jusqu'au 60ème jour après l'éclosion; l'étude histologique est menée sur coupes à la paraffine tous les 10 μ et après une coloration à l'éosine-hématoxyline. Avec la même technique, D'Asaro^{6,7} étudie l'embryologie et l'organogenèse au stade proche de l'éclosion (10ème jour après) chez *Thais haemostoma*, *Bursa corrugata* et *Distorsio clathrata*.

Atkinson⁸ décrit brièvement la structure histologique d'une larve de *Nassarius obsoletus* âgée de 9 jours.

Avec des observations à travers la coquille, Fretter et Graham⁹ présentent des schémas de l'organisation larvaire de *Lamellaria perspicua* et *Trivia monacha*, mais sans préciser leurs structures histologiques. Fretter^{10,11} et Fretter et Montgomery¹² apportent des renseignements sur la ciliature et le mouvement des aliments à l'intérieur de la larve.

La plupart de ces travaux mentionnent des espèces à développement intracapsulaire, seul D'Asaro⁵ apporte des renseignements importants sur des espèces à développement à phase pélagique, mais les techniques histologiques mises en oeuvre sont peu variées.

L'organogenèse d'une espèce holoplanctonique, *Atlanta lesueuri*¹³ est décrite jusqu'à la métamorphose comprise à l'aide de techniques histologiques comprenant des colorations topographiques variées et quelques réactions histo-chimiques; les larves de trois autres genres d'Hétéropodes: *Carinaria*, *Pterotrachea* et *Firoloida* sont étudiées de la même manière¹⁴ au stade proche de la métamorphose.

VÉLIGÈRES DE PROSOBRANCHES MÉSOGASTROPODES

Dans ce travail, utilisant les mêmes techniques que pour l'étude larvaire des Hétéropodes, je décrirai les structures histologiques de larves planctoniques au stade proche de la métamorphose et pendant la métamorphose, lorsque celle-ci aura été observée. Les espèces sont choisies parmi les familles de Mesogastropoda dont la lignée phylogénique est proche de celle des *Atlantacea* (= Heteropoda) d'après la classification de Taylor et Sohl¹⁵:

Velutina velutina Müller, Lamellariacea, Lamellariidae;
Lamellaria sp. (*L. perspicua* + *L. latens*, Lamellariacea, Lamellariidae);
Erato voluta (Montagu), Lamellariacea, Eratoidae;
Cypraea sp., Cypraeacea, Cypraeidae;
Natica alderi (= *N. nitida*) Forbes, Naticacea, Naticidae.

Les organes du complexe palléal, le pied et le tube digestif sont plus particulièrement étudiés, les autres organes seront indiqués seulement sur les illustrations. La comparaison des résultats permettra d'ébaucher l'organisation histologique type d'une véligère planctonique de Mesogastropoda tout en mettant en évidence des variations structurales spécifiques.

II. TECHNIQUES

Les véligères ont été récoltées dans le plancton de la région de Banyuls-sur-Mer* (*Velutina*, *Lamellaria*, *Erato* et *Natica*) et au cours d'une campagne océanographique de l'Atlantis II (A II, 59, Woods-Hole Oceanographic Institution) en Méditerranée Orientale (*Cypraea*).

Après avoir été triées et isolées du plancton, les larves sont fixées par les liquides de Halmi, Bouin, Stieve ou Baker.

L'étude topographique a été réalisée sur coupes sériées de 4 à 5 μ colorées par l'azan de Heidenhain, le trichrome de Masson ou la fuchsine paraldéhyde après oxydation par le mélange de Gomori.

Quelques réactions histochimiques ont été effectuées:

— Caractérisation des composés APS-positifs et notamment des glucides: réaction à l'acide périodique-Schiff suivie de coloration à l'hématoxyline de Groat ou au bleu de toluidine à pH 4,5.

— Caractérisation des mucopolysaccharides acides: réaction métachromatique au bleu de toluidine ou coloration au bleu alcian à pH 3,2 selon Mowry suivi de réaction à l'APS et d'une coloration à l'hématoxyline.

— Caractérisation des protéines: réaction à l'alloxane-Schiff chez *Cypraea*, *Natica alderi* et *Velutina velutina*.

— Caractérisation des lipides hétérophasiques: coloration au noir Soudan de matériel fixé au Baker et postchromé (chez *Natica alderi*) et noircissement osmique sur coupes semi-fines après fixation selon André modifié¹⁶, chez *Velutina* et *Natica*. Les résultats positifs après application de ces deux méthodes rendent probables la présence de lipides.

— Caractérisation des mélanines par blanchiment à l'eau oxygénée chez *Natica alderi*.

III. DESCRIPTIONS HISTOLOGIQUES

1. *Velutina velutina*, Lamellariidae (larve échinospire nautiloïde)

La larve échinospire de cette espèce présente une coquille avec 5 larges denticulations près de son ouverture et une échinospire globuleuse, qui, sur coupes histologiques, est légèrement teintée par le bleu alcian et contient donc des mucopolysaccharides acides.

* Ces récoltes ont été effectuées au Laboratoire Arago de 1966 à 1972.

C. THIRIOT — QUIÉVREUX

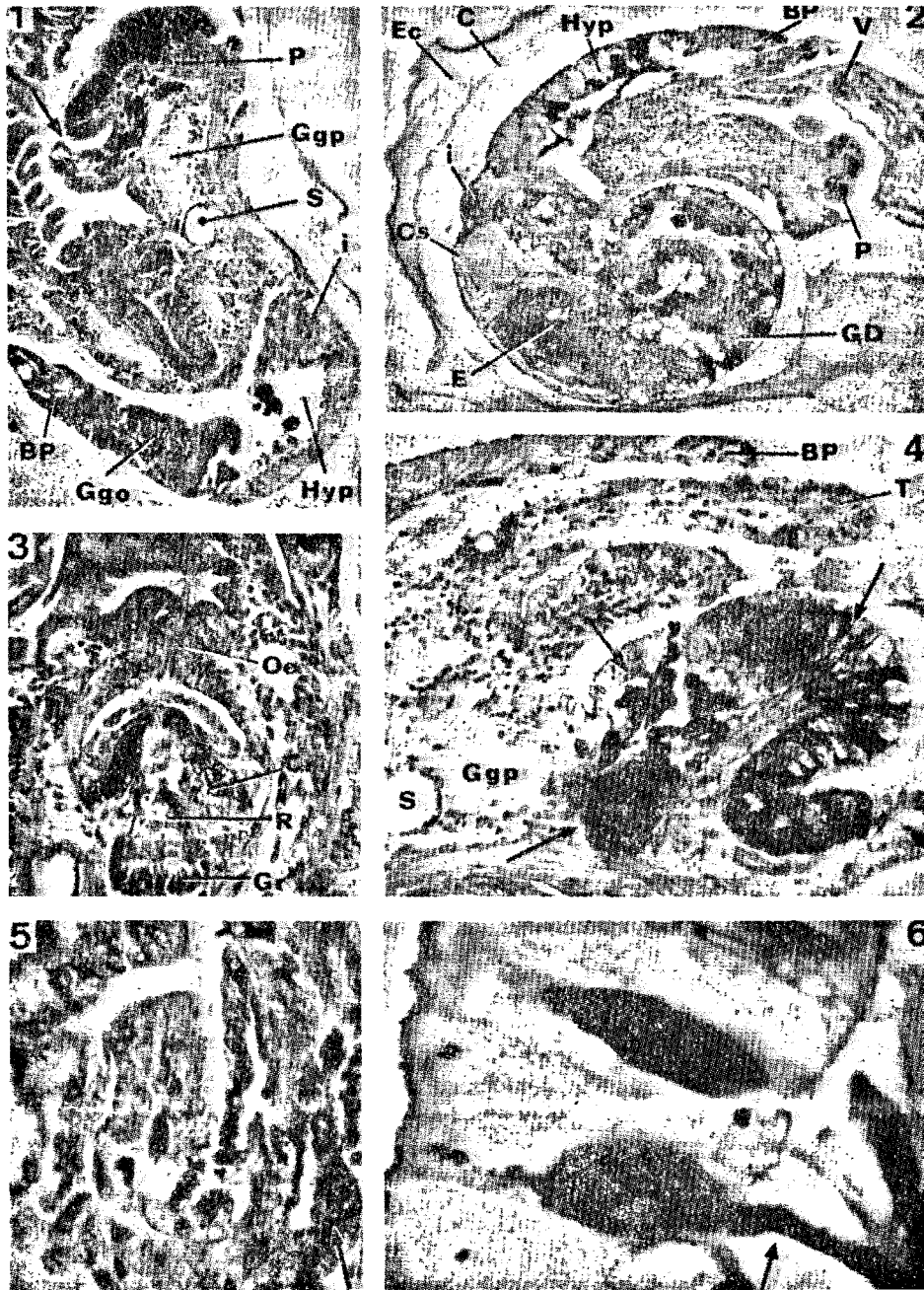


PLANCHE I

Larves de Velutina velutina

1. Coupe oblique de la partie antérieure (APS-bleu toluidine, x 145); remarquer le pied et l'ouverture de la glande moqueuse pédieuse antérieure (flèche).
2. Coupe sagittale (APS-bleu toluidine, x 115).
3. Zone antérieure de l'oesophage (bleu alcian-APS-hématoxyline de Groat, x 285).
4. Coupe longitudinale de la zone pédieuse (APS-bleu toluidine, x 285); remarquer l'épithélium glandulaire, les glandes muqueuses antérieure et postérieure (flèches).
5. Détail de l'ébauche de la glande salivaire (flèche) (bleu alcian-APS-hématoxyline de Groat, x 285).
6. Détail de la glande hypobranchiale (APS-bleu toluidine, x 1100), noter l'écoulement du produit de sécrétion dans la cavité palléale.

BP, bourrelet palléal; C, coquille larvaire; Cr, cartilage radulaire; Cs, «caecum» du stylet; E, estomac; Ec, échinospire; GD, glande digestive; Ggo, ganglion osphradial; Ggp, ganglions pédieux; Gr, gaine radulaire; Hyp, glande hypobranchiale; i, intestin; Oe, oesophage; P, pied; R, radula; S, statocyste; T, tentacule;; V, vélum.

VÉLIGÈRES DE PROSOBRANCHES MÉSOGASTROPODES

Le bourrelet palléal:

Le bourrelet palléal est constitué de deux assises épithéliales, l'assise inférieure a des cellules plates et de petite taille avec quelques rares grains APS-positifs; l'assise supérieure a des cellules hautes, souvent de forme ovoïde, leur noyau est basal avec une chromatine disposée en grains fins et un gros nucléole, leur cytoplasme est rempli dans sa partie apicale de sécrétion qui se colore selon les cellules soit à l'APS soit au bleu alcian, mettant en évidence la présence de polysaccharides, dont la nature reste à préciser, et de mucopolysaccharides acides; dans certains cas, le cytoplasme montre des travées qui lui donnent un aspect alvéolaire caractéristique.

L'osphradie:

Le ganglion osphradial et l'osphradie forment un renflement dans la cavité palléale et ne présentent pas de formation glandulaire. Les filaments branchiaux sont nettement individualisés sur la cténidie.

La glande hypobranchiale:

Dans le plafond de la cavité palléale, en forme de U, entre la cténidie et le rectum s'étend la glande hypobranchiale, ou épithélium glandulaire, très développée chez cette espèce. Les cellules, larges et hautes, présentent des noyaux avec un gros nucléole et une chromatine disposée en grains, une zone riche en ergastoplasme est parfois visible à la base de la cellule après une coloration au bleu de toluidine; le cytoplasme est rempli de sécrétion se présentant sous plusieurs aspects selon l'activité de la cellule: soit en grains très fins, cyanophiles, colorés par la fuchsine paralaldéhyde après oxydation, faiblement positif au bleu alcian; soit en flaque ayant parfois la forme d'une ellipsoïde se colorant intensément de la même manière que précédemment, cette sécrétion présente les caractéristiques des mucopolysaccharides acides. D'autres cellules montrent des grains ovales plus ou moins coalescents positifs à l'APS et à l'alloxane-Schiff et donc de nature protéique. Parfois la cellule est vide de tout produit de sécrétion et le cytoplasme paraît hyalin. Entre ces cellules glandulaires s'observent des cellules étroites et de petite taille qui ont un noyau disposé soit latéralement soit dans la partie apicale.

L'épithélium tégumentaire de la région céphalique est simple et sans sécrétion figurée.

Le pied:

Le pied est revêtu d'un épithélium qui, au niveau de la sole, se compose de hautes cellules ciliées glandulaires, les noyaux sont basaux avec une chromatine dense, les cytoplasmes sont remplis de sécrétion qui, selon les cellules, se présente soit sous la forme de grains de nature glucidique, soit en flaque diffuse ayant les propriétés des mucopolysaccharides acides. Une zone de cellules à cytoplasme fortement APS-positif s'étend sous l'épithélium glandulaire et correspond à la glande muqueuse pédieuse antérieure. La glande muqueuse pédieuse postérieure est située vers la partie basale du pied, près de l'extrémité des ganglions pédieux, et s'ouvre au milieu de la base du pied. La plupart des cellules sont larges et hautes avec une sécrétion constituée de mucopolysaccharides acides, mais quelques cellules étroites s'intercalent entre les mucocytes et montrent une sécrétion APS-positive.

Le tube digestif:

Le tube oesophagien est constitué de cellules ciliées, hautes et régulières; les noyaux sont de grande taille, ovales avec une chromatine disposée en mottes irrégulières et un gros nucléole, les cils sont longs et la lame basale est bien visible. Vers la partie orale de l'oesophage, la coloration au bleu alcian permet de repérer quelques mucocytes dont la sécrétion forme un corps ovoïde.

Après une partie rectiligne, l'oesophage se continue par quelques sinuosités et débouche dans l'estomac. L'ébauche du proboscis, encore aveugle à ce stade, est visible ventralement sous cette partie rectiligne de l'oesophage, c'est une évagination du tube oesophagien. La gaine radulaire et les premières dents de la radula, ainsi que les cartilages radulaires se distinguent à ce stade. Les glandes salivaires sont présentes sous forme d'ébauches: ce sont deux petits massifs cellulaires situés vers la partie antérieure de l'oesophage, dans le fond du massif, les cellules ont un cytoplasme d'aspect relativement homogène qui se colore au bleu alcian alors que les cellules proches de l'ouverture sont remplies de grains de sécrétion APS-positifs.

L'estomac a la forme d'une poche renflée, constituée d'une assise de cellules à noyaux basaux ronds avec une chromatine disposée en mottes, le cytoplasme contient des grains APS-positifs, plus ou moins denses selon les cellules, mais toujours plus nombreux dans la partie apicale. Une cuticule épaisse borde les cellules, formant un bouclier gastrique caractéristique. Lui faisant suite mais dirigée vers la cavité palléale, une poche cylindrique, à peine moins large que l'estomac proprement dit, est caractérisée par des cellules régulières, bordées d'un haut plateau strié, à noyaux ronds avec un nucléole volumineux et une chromatine à peine visible, le cytoplasme contient de très petites vacuoles de forme arrondie dont le contenu montre un noircissement caractéristique de la présence de lipides sur coupes semi-fines après une fixation osmiée; dans la lumière, on observe une zone délimitée de forme ovoïde, APS-positive.

La limite entre cette partie ciliée et l'intestin est marquée par un rétrécissement important; du côté convexe de l'animal, on observe une zone de cellules allongées étroites et tronconiques, ciliées et de petite taille, à petits grains APS-positifs dans la zone apicale.

Les cellules de l'intestin, qui débouche dans la cavité palléale, sont cylindriques et ciliées; quelques très petites vacuoles à contenu lipidique sont visibles dans le cytoplasme; la partie terminale est marquée par la présence d'une courte zone à mucocytes. L'anus est situé au plafond de la cavité palléale.

La glande digestive est formée de deux lobes; le lobe gauche occupe l'apex de la coquille et débouche dans l'estomac par un orifice postéroventral, le lobe droit s'étend dans la direction de la cavité palléale et débouche dans l'estomac par un orifice latérodorsal. Deux catégories cellulaires sont présentes; les cellules les plus fréquentes sont hautes, le noyau est basal avec un nucléole net et une chromatine disposée en mottes, la partie basale de la cellule est occupée par une ou plusieurs vacuoles de taille variable dont le contenu lipidique est mis en évidence sur coupes à la paraffine colorées par le noir Soudan après une fixation au Baker suivi de postchromisation; le reste du cytoplasme est rempli d'inclusions arrondies de taille diverse, mais souvent plus petites vers la partie apicale, ces inclusions sont APS-positives avec plus ou moins d'intensité, cyano-

VÉLIGÈRES DE PROSOBRANCHES MÉSOGASTROPODES

philes et plus ou moins colorables par la fuchsine paraldéhyde après oxydation. Cette catégorie cellulaire correspond aux «cellules principales» décrites dans la glande digestive d'Atlantidae adultes¹⁷ ou aux «cellules à ferments» chez la larve d'*Atlanta lesueuri*.¹³ La deuxième catégorie cellulaire est moins fréquente et s'observe surtout le long du tégument des lobes, ces cellules sont caractérisées par la présence de noyaux de grande taille à nucléoles volumineux et à chromatine disposée en mottes éparses; l'ergastoplasme est très développé dans la partie basale, alors que dans la partie apicale s'observent des petites inclusions figurées. Ces cellules correspondent aux «cellules à ergastoplasme» des Atlantidae¹⁷ ou aux «cellules d'attente» des larves d'*Atlanta lesueuri*.¹³

Métamorphose:

Lors de la métamorphose, l'animal perd l'échinospire et ne conserve que la coquille larvaire à denticulations, le vélum est généralement avalé et il ne reste plus qu'un petit bourrelet dégénérescent à la base des lobes vélares qui disparaîtra peu à peu. Le proboscis s'est déplacé vers l'avant, entraînant la mise en place du complexe radulaire et des glandes salivaires. Dans la lumière du tube digestif s'observent les débris du vélum en digestion.

La glande hypobranchiale ne montre pas de changement notable.

2. *Lamellaria* sp., *Lamellariidae* (larve échinospire nautiloïde)

Lors de la description de cette espèce et des suivantes, je ne reprendrai pas les détails de structures histologiques analogues à celles de *Velutina*, je préciserai seulement les différences.

L'extrémité du manteau au-dessus de la cavité palléale est libre et déborde en lamelle au-dessus de l'ouverture de la coquille; bordée par une assise épithéliale à cellules serrées de petite taille, cette lamelle du manteau présente des cellules polygonales à cytoplasme hyalin très étendu et à noyaux ovoïdes situés latéralement. Des grains APS-positifs s'observent dans quelques cellules marginales, disposées du côté interne de la lamelle.

Du côté opposé à l'ouverture, sous le pied, le manteau déborde également, présentant les mêmes caractères histologiques.

L'osphradie et les filaments branchiaux ont une position légèrement plus dorsale que la glande hypobranchiale. Celle-ci s'étend sur toute la hauteur de la cavité palléale, du bord du manteau au rectum; les cellules sont remplies d'une substance diffuse, cyanophile, colorable par le bleu alcian, quelques cellules étroites à grains APS-positifs s'intercalent entre ces cellules glandulaires larges.

La sole pédieuse est légèrement moins développée que chez *Velutina* mais présente les mêmes structures glandulaires.

L'anatomie du tube digestif est analogue à celle de *Velutina*, avec toutefois un complexe radulaire de plus grande taille et situé plus à l'avant de l'animal; les glandes salivaires n'ont pas été observées. La glande digestive est de taille réduite, mais l'animal a une forme très aplatie et tous les organes sont repoussés vers la partie élargie de la coquille, l'apex étant pratiquement inexistant.

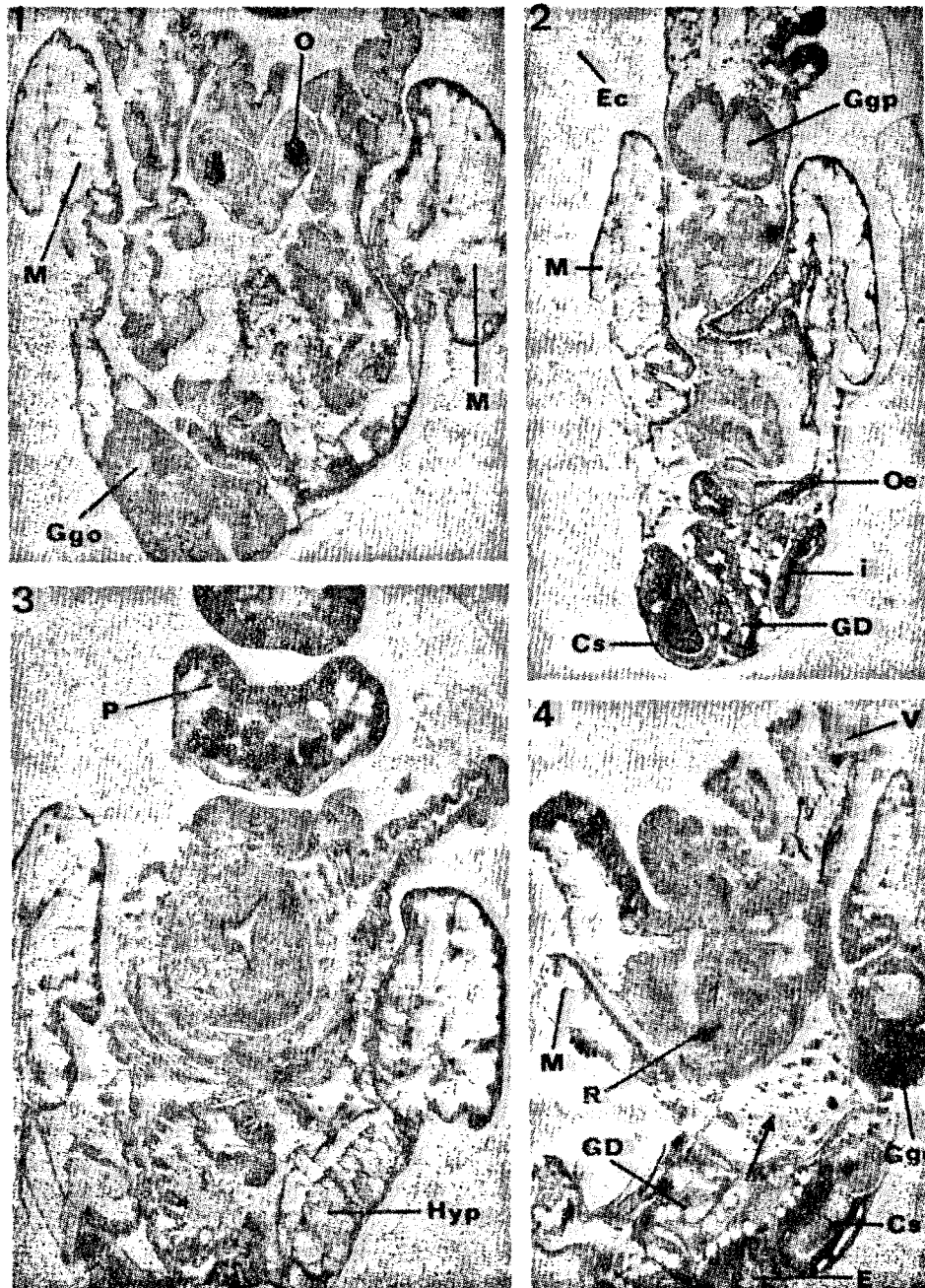


PLANCHE II

Larves de Lamellaria sp.

1. Partie antérieure (bleu alcian-APS-hématoxyline de Groat, x 145); remarquer les parties libres du manteau (M).
2. Coupe transversale (même coloration, x 115).
3. Coupe oblique du pied et de l'oesophage (même coloration, x 145).
4. Animal en métamorphose (Azan, x 115), remarquer les débris du vélum dans l'oesophage (flèche).

Cs, «caecum» du stylet; E, estomac; Ec, échinospire; GD, glande digestive; Ggo, ganglion osphradial, Ggp, ganglions pédieux; Hyp, glande hypobranchiale; i, intestin; M, manteau; O, oeil; Oe, oesophage; P, pied, R, radula; V, vélum.

VÉLIGÈRES DE PROSOBRANCHES MÉSOGASTROPODES

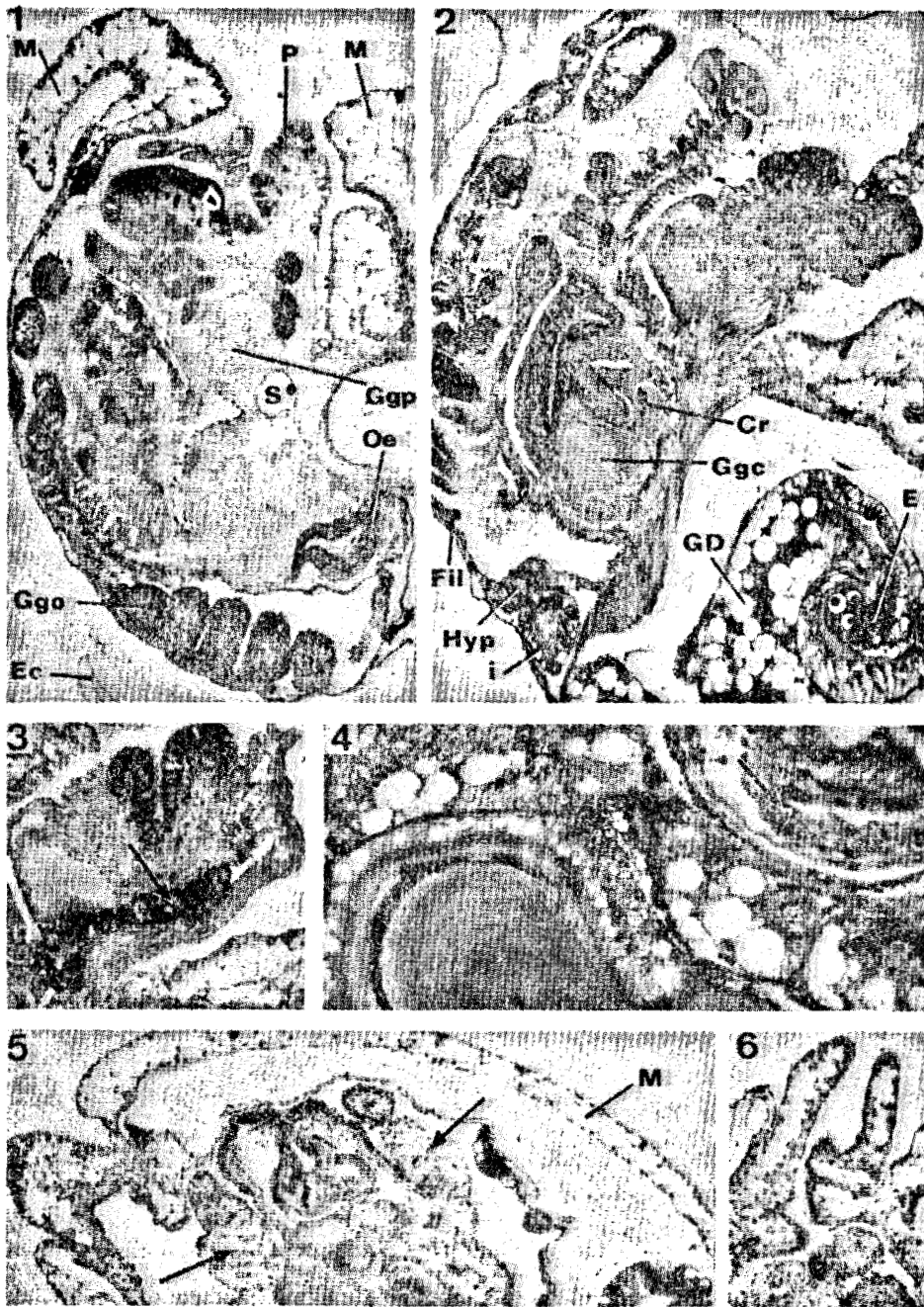


PLANCHE III
Erato voluta

1. Partie antérieure d'une larve (APS-bleu toluidine, x 115); remarquer le pied et les bords libres du manteau.
 2. Coupe oblique d'une larve (bleu alcian-APS-hématoxyline de Groat, x 115); remarquer les cellules stomacales (flèche) à grains APS-positifs et le bouclier muqueux.
 3. Détail du pied (même coloration, x 115); remarquer la glande muqueuse postérieure allongée (flèche).
 4. Détail d'une coupe transversale d'une larve (même coloration, x 285); remarquer la glande salivaire (flèche) et, à gauche du cliché, le «caecum du stylet» et le protostyle.
 5. Coupe d'un animal 24H après la métamorphose (APS-bleu toluidine, x 115); remarquer le manteau qui entoure l'animal, et les restes du vélum dégénéré (flèche).
 6. Détail de la partie antérieure céphalique du même animal (même coloration, x 115).
- Cr, cartilage radulaire; E, estomac; Ec, échinospire; Fil, filaments branchiaux; Gd, glande digestive; Ggc, ganglions cérébroïdes; Ggo, ganglion osphradial; Ggp, ganglions pédiéux; Hyp, glande hypobranchiale; i, intestin; M, manteau; P, pied; S, statocyste.

3. *Erato voluta*, *Eratoidea* (larve à échinospire helicoïde)
(l'échinospire et la coquille larvaire ont un enroulement différent)

L'assise épithéliale supérieure du bourrelet palléal est très mince, alors que l'assise inférieure, après une zone glandulaire à mucocytes, s'élargit et déborde au-dessus de la coquille d'une manière encore plus étendue que chez *Lamellaria*; les cellules sont très étirées avec un cytoplasme hyalin et des noyaux marginaux de petite taille. Du côté opposé, sous le pied, le manteau déborde également.

Le ganglion osphradial et l'osphradie sont très développés et montrent une digitation nette. Sous les filaments branchiaux, minces et longs, s'observe la glande hypobranchiale, qui est moins étendue que dans les précédentes espèces, mais montre les mêmes caractères histologiques que chez *Lamellaria*.

Les structures glandulaires du pied sont analogues à celles de *Velutina*, cependant la glande muqueuse pédieuse postérieure est très longue et s'étend jusque sous les ganglions pédieux.

Le tube digestif présente un oesophage avec de nombreux mucocytes dans sa partie orale et des grains de pigment mélanique dans sa partie postérieure. La gaine radulaire, la radula et les cartilages radulaires sont de longueur légèrement supérieure à celles des espèces précédentes. Les glandes salivaires sont visibles sous la forme de deux massifs allongés creusés d'une mince lumière, et sont situés de part et d'autre de la fin de la portion rectiligne oesophagienne; les cellules sont remplies de grains de sécrétion APS-positifs ou colorés par le bleu alcian selon les cellules. Le reste du tube digestif est analogue à celui de *Velutina*.

Métamorphose:

A ce stade, le manteau fait le tour de l'animal et une mince lame épithéliale entoure la coquille, l'échinospire étant tombée. La mise en place de la masse buccale est analogue à celle de *Velutina* et les débris du vélum sont visibles dans la lumière du tube digestif.

4. *Cypraea* sp., *Cypraeidae*

Très volumineuse par rapport aux espèces précédentes, et de nature différente, la coquille brune de cette véligère est très ornementée¹⁸ et le vélum quadrilobé a de longs lobes bordés d'un liseré rose.

Le bourrelet palléal est long et mince, l'assise épithéliale supérieure est constituée de cellules aplaties sans sécrétion apparente alors que l'assise inférieure est légèrement plus haute et présente, sur une courte zone, des cellules glandulaires à mucopolysaccharides acides. Les cellules voisines sont bordées de pigment mélanique et montrent une sécrétion constituée d'un mélange de mucopolysaccharides acides et de composés APS-positifs non métachromatiques.

La zone osphradiale est particulièrement massive et l'osphradie est digitée.

La glande hypobranchiale longe la partie convexe de la cavité palléale et est très longue. Les cellules sont hautes avec des noyaux basaux de petite taille; on observe plusieurs catégories cellulaires, les unes sont étroites et ont un cytoplasme rempli d'inclusions arrondies positives à l'APS et à l'alloxane-Schiff donc de nature protéique; d'autres sont ovales avec une sécrétion diffuse

VÉLIGÈRES DE PROSOBRANCHES MÉSOGASTROPODES

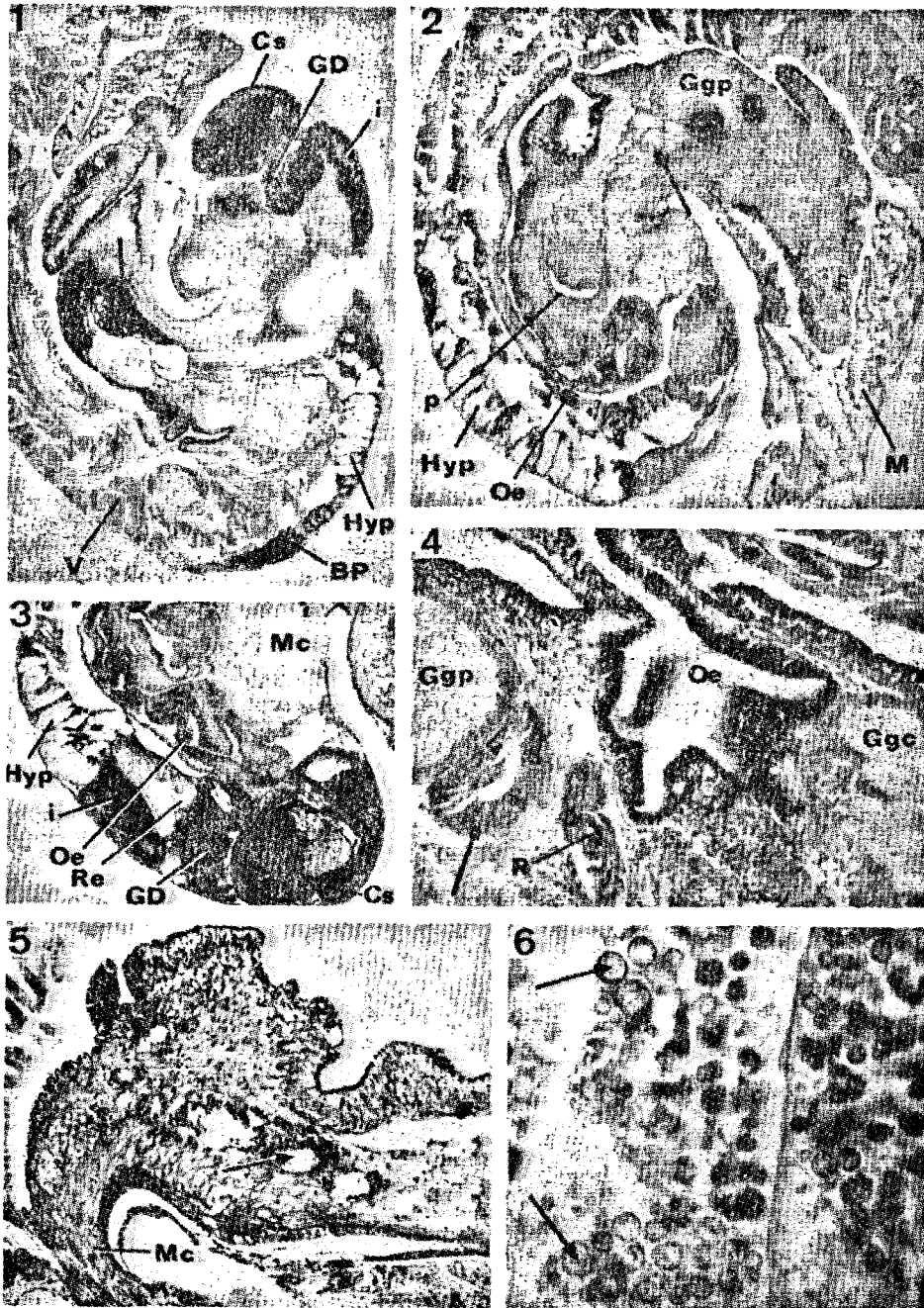


PLANCHE IV

Larves de Cypraea sp.

1. Coupe oblique (APS-bleu toluidine, x 115); remarquer la partie bifide de la glande muqueuse pédieuse postérieure (flèche).
 2. Partie antérieure de l'animal (bleu alcian-APS-hématoxyline de Groat, x 115); remarquer la gaine radulaire (flèche) et le bord libre du manteau.
 3. Détail d'une coupe oblique (APS-bleu toluidine, x 115).
 4. Zone oesophagienne (bleu alcian-APS-hématoxyline de Groat, x 285); remarquer la gaine radulaire (flèche) à proximité des ganglions pédieux.
 5. Pied (Azan, x 115); noter l'ouverture de la glande muqueuse pédieuse postérieure (flèche).
 6. Détail de la glande digestive (APS-bleu toluidine, x 1100); remarquer les cellules à concrétions (flèche).
- BP, bourrelet palléal; Cs, «caecum du stylet»; GD, glande digestive; Ggc, ganglions cérébroïdes; Ggp, ganglions pédieux; Hyp, glande hypobranchiale; i, intestin; M, manteau; Mc, muscle columellaire; Oe, oesophage; P, ouverture du proboscis; R, radula; Re, rein; V. vélum.

et cyanophile, qui se colore faiblement au bleu alcian; d'autres paraissent vides, le produit de sécrétion semblant avoir été dissout par les fixateurs utilisés.

Du côté concave de la cavité palléale, l'épithélium tégumentaire bordant le complexe céphalique montre une légère différenciation au niveau de la base des ganglions cérébroïdes, les cellules allongées et ciliées sont brusquement d'une hauteur supérieure.

Le pied court et massif présente des structures glandulaires analogues à celles des espèces précédentes, comme chez *Erato*, la glande muqueuse pédieuse postérieure est particulière: elle a une forme allongée et biramée au niveau des ganglions pédieux. Sous le pied, le manteau forme une mince expansion épithéliale libre.

Les différentes parties du tube digestif présentent le même schéma que chez les autres espèces, cependant on peut noter quelques caractères spécifiques. L'oesophage comporte des mucocytes dans sa partie orale alors que dans sa partie postérieure on remarque des cellules élaborant des composés APS-positifs non muqueux. La gaine radulaire, la radula et les cartilages radulaires sont orientés d'une manière inverse par rapport aux autres espèces: la gaine radulaire s'observe près des ganglions pédieux et la radula est dirigée vers l'intérieur de l'animal, l'évagination du proboscis se trouvant alors sous la portion sinueuse de l'oesophage. Il n'y a pas de glande salivaire. Dans la glande digestive, en plus des deux catégories cellulaires, cellules principales et cellules à ergastoplasme, on distingue une troisième catégorie cellulaire, caractérisée par la présence de concrétions arrondies de teinte ocre naturelle après les colorations utilisées. Ces concrétions semblent analogues à celles observées dans les cellules à inclusions minérales de la glande digestive des larves d'Hétéropodes^{13, 14} et des adultes d'Atlantidae¹⁷; ces cellules ne présentent pas de regroupement particulier, mais sont disséminées dans toute la glande digestive.

Du pigment mélanique s'observe le long de l'épithélium tégumentaire de la région céphalique, sur les différents lobes du pied, dans les cellules des différentes parties du tube digestif.

5. *Natica alderi*, *Naticidae*

Après un court et mince bourrelet palléal avec quelques rares mucocytes, on distingue le ganglion osphradial et l'osphradie puis les filaments branchiaux; ceux-ci présentent des cellules glandulaires, parmi lesquelles se trouvent des mucocytes.

La glande hypobranchiale est peu développée par rapport aux espèces précédentes et de hauteur moindre; on y observe des cellules à grains APS-positifs et des cellules contenant une substance diffuse, faiblement positive au bleu alcian.

L'épithélium bordant la région céphalique, présente des cellules éparses et aplaties, avec des petites inclusions APS-positives. On retrouve au niveau de la base des ganglions cérébroïdes la même zone spéciale ciliée que chez *Cypraea* sp. Sous chaque tentacule est situé un bourrelet épithélial avec des cellules hautes dont le cytoplasme est rempli d'une substance positive au bleu alcian et métachromatique au bleu de toluidine. Les tentacules eux-mêmes montrent quelques mucocytes de petite taille.

VÉLIGÈRES DE PROSOBRANCHES MÉSOGASTROPODES

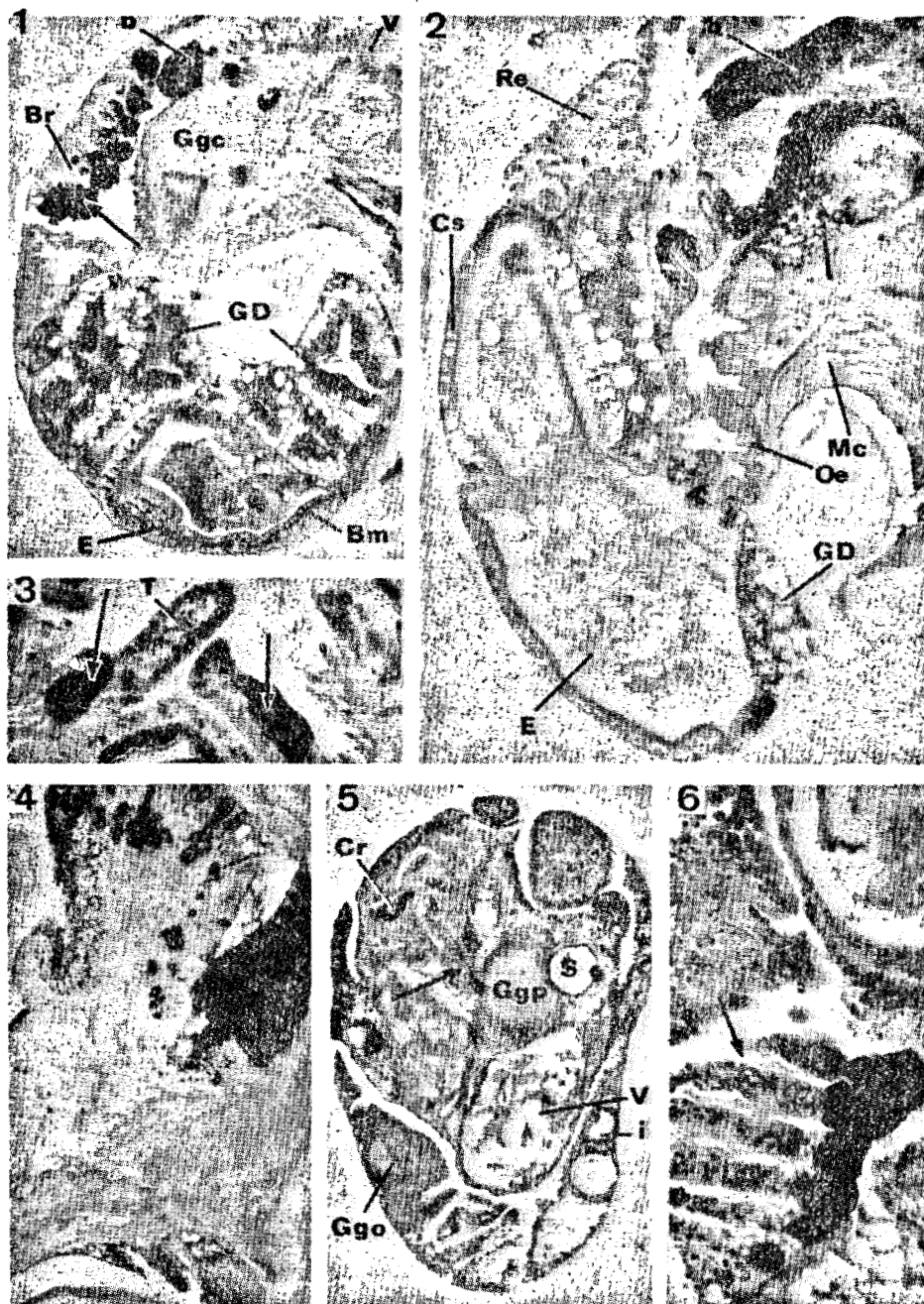


PLANCHE V
Natica alderi

1. Coupe sagittale d'une larve (APS-bleu toluidine, x 145); remarquer les extrémités glandulaires des filaments branchiaux (flèche).
2. Détail au niveau du tube digestif larvaire (même coloration, x 285); remarquer le «caecum» du stylet (Cs) avec des vacuoles intracellulaires et le pigment mélanique dense (flèche) dans l'oesophage.
3. Bourrelets épithéliaux (flèches) sous-tentaculaires (même coloration, x 145).
4. Zone pédieuse larvaire (même coloration, x 285).
5. Coupe de la partie antérieure d'un animal 12H après la métamorphose (bleu alcian-APS-hématoxyline de Groat, x 145); remarquer les débris du vélum (V) dans l'oesophage et le ruban radulaire (flèche).
6. Détail des extrémités glandulaires (flèches) des filaments branchiaux d'un animal 12H après la métamorphose (APS-bleu toluidine, x 285).

b, bourrelet épithélial sous tentaculaire; Bm, bouclier muqueux; Br, branchies; Cs, «caecum» du stylet; Cr, cartilage radulaire; E, estomac; GD, glande digestive; Ggc, ganglions cérébroïdes; Ggo, ganglion osphradial; Ggp, ganglions pédieux; i, intestin; Mc, muscle columellaire; Oe, oesophage; Re, rein; S, statocyste; T, tentacule; V, vélum.

C. THIRIOT — QUIÉVREUX

Le pied est très large avec un muscle columellaire épais. Du côté interne près de la base de l'opercule, on distingue deux petits replis épithéliaux dont les cellules présentent de minuscules grains APS-positifs; au niveau de l'opercule, toujours du côté interne du pied, se différencie une zone à cellules allongées: les noyaux sont ovales et de grande taille, avec un nucléole volumineux, l'ergastoplasme est nettement visible après une coloration au bleu de toluidine. La sole pédieuse est bordée par un épithélium cilié avec quelques cellules glandulaires muqueuses éparses, cet épithélium est nettement moins haut que chez les espèces précédentes, par contre de nombreux mucocytes de petite taille sont répartis à l'intérieur de la sole. Dans la partie pédieuse correspondant au métapodium s'observe une zone glandulaire où les cellules larges et hautes sont remplies de mucopolysaccharides acides.

Le tube digestif montre la même anatomie que chez *Velutina*, seule l'absence de glandes salivaires et de mucocytes dans l'intestin en diffère. Le complexe radulaire est développé.

Cette espèce se caractérise par la présence de pigment mélanique tout au long du tube digestif mais particulièrement abondant au niveau de l'oesophage.

A la métamorphose, le pied s'est considérablement développé, formant une sole très large dont le propodium s'est élargi en bouclier qui peut se rabattre au-dessus de la coquille. Avec la chute du vélum et la mise en place du complexe buccal, douze heures après la métamorphose, les bourrelets tentaculaires sont toujours visibles et les filaments branchiaux à extrémités glandulaires sont identiques.

IV. DISCUSSION

La comparaison de l'anatomie interne des espèces étudiées dans ce travail avec les résultats des travaux antérieurs^{1, 3, 5-7, 13, 14} est envisagée en essayant de dégager leurs caractères communs et spécifiques, ainsi que la signification fonctionnelle des différents organes.

1. Organes du complexe palléal

La succession: bourrelet palléal, osphradie, cténidie et glande hypobranchiale, se retrouve chez toutes les espèces étudiées ici et dans celles observées par Franc, Fioroni et D'Asaro. Cependant des différences dans la nature des sécrétions ont pu être mises en évidence. C'est au niveau de la glande hypobranchiale qu'on observe les plus grandes variations.

La glande hypobranchiale de la larve de *Velutina* est particulièrement riche en mucopolysaccharides acides, et le déversement des sécrétions dans la cavité palléale est nette. Chez les Prosobranches adultes, l'élaboration de mucopolysaccharides acides par la glande hypobranchiale est un phénomène généralement admis parmi les Monotocardes et les Prosobranches supérieurs¹⁹. Au stade larvaire, le développement de la glande hypobranchiale est précoce et son rôle dans l'élaboration du mucus important. Chez *Velutina*, ceci pourrait être en relation avec la présence d'une échinospire. Bien que la nature chimique de l'échinospire n'ait pas été précisée dans ce travail, la fraction de mucopolysaccharides acides a pu être mise en évidence. (D'après Fretter et Graham⁹, la composition de l'échinospire consisterait en une couche interne de conchioline

VÉLIGÈRES DE PROSOBRANCHES MÉSOGASTROPODES

renforcée par une matrice calcaire et une couche plus large de conchioline; la conchioline correspondrait à une vraie coquille ou »true shell« alors que la partie externe correspondrait à la »scaphoconch«). Or le déversement de mucus dans la cavité palléale influe probablement sur la composition du liquide extra-palléal et contribue peut-être ainsi à la formation de l'échinospire.

Chez *Erato* et *Lamellaria*, le bourrelet palléal est peu développé, par contre, on observe une expansion du manteau qui déborde largement sur la coquille; on retrouve, en relation avec la présence d'une échinospire, la richesse en mucus de la glande hypobranchiale.

Chez *Cypraea* sp., la glande hypobranchiale présente des sécrétions de nature différente par rapport aux autres espèces considérées, mais son rôle physiologique reste inconnu.

Chez *Natica alderi*, le bourrelet palléal et la glande hypobranchiale montrent les structures les plus simples parmi les espèces envisagées. Par contre, les extrémités glandulaires des filaments branchiaux présentent une particularité qu'il serait intéressant de vérifier chez d'autres espèces de *Natica*. Le bourrelet épithélial sous-tentaculaire pourrait se comparer aux vésicules céphaliques décrites par Franc¹ et Fioroni³ mais les cellules ne contiennent pas de vacuoles et s'observent encore douze heures après la métamorphose, alors que les »Hautvakuolenzellen« de Fioroni disparaissent à la métamorphose.

2. Pied

Le pied a une structure très proche chez *Velutina* et *Lamellaria*. Celui de *Erato* en diffère par l'allongement caractéristique de la glande muqueuse pédiéuse postérieure alors que chez *Cypraea*, cette glande est biramée. Les formations glandulaires de l'épithélium et de la glande muqueuse antérieure sont analogues. Dès le stade larvaire proche de la métamorphose, *Natica alderi* présente une ébauche de sole pédiéuse et un opercule épais.

3. Tube digestif

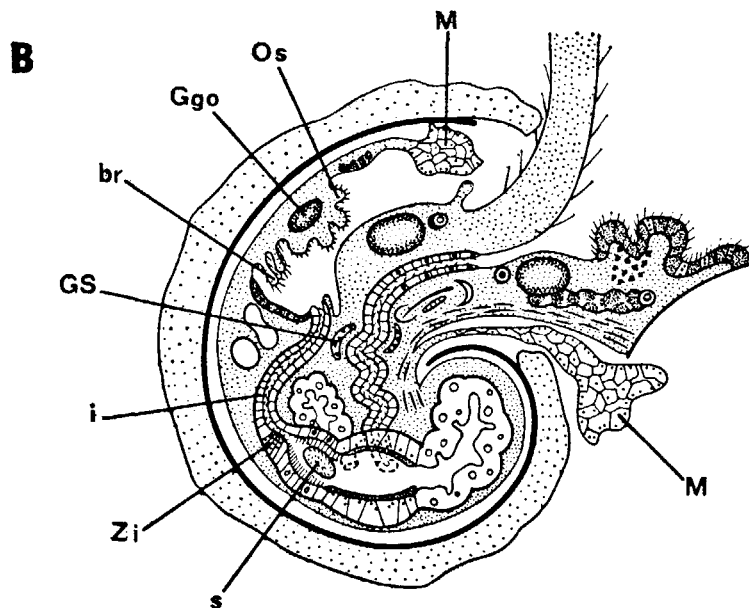
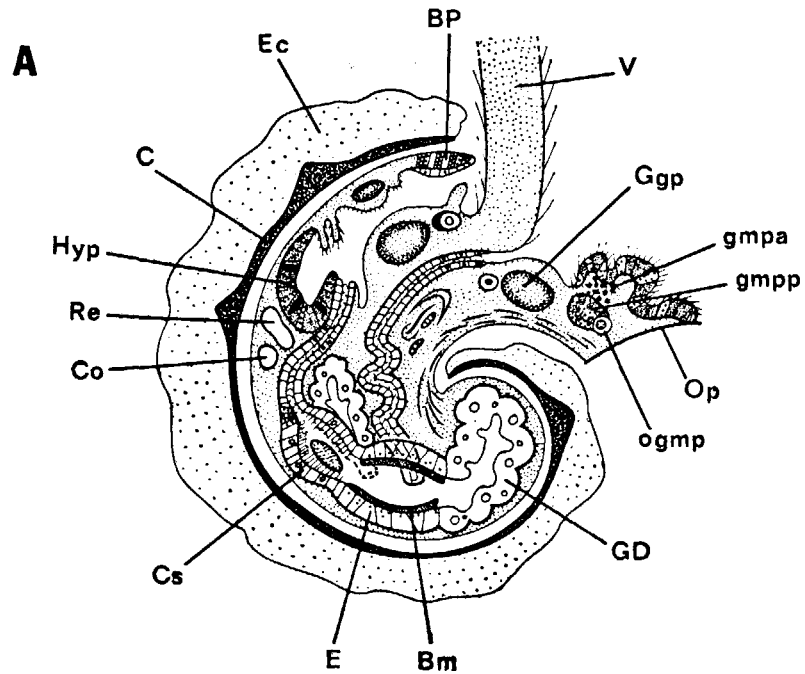
La nomenclature des différentes parties du tube digestif larvaire est très variable selon les auteurs surtout en ce qui concerne l'estomac et l'intestin.

Franc¹, chez l'embryon de *Pisania maculosa*, note un intestin antérieur et un intestin moyen qui sont à l'origine du foie et de l'estomac. Fioroni³ mentionne une masse buccale, un oesophage, un estomac et une glande digestive; un caecum du stylet est cité seulement chez *Crepidula adunca*, *Melania* et *Crepidula fornicata*. Werner², chez *Crepidula fornicata*, décrit dans l'estomac un bouclier muqueux, un caecum du stylet et un stylet cristallin. D'Asaro⁵⁻⁷ note chez des espèces à développement à phase pélagique un estomac avec caecum du stylet et stylet cristallin, puis un intestin. Fretter et Graham⁹ chez *Trivia monacha* observent un caecum du stylet. Aucune ébauche de glande salivaire n'est signalée sauf par Fioroni³ chez *Cassidaria* sp. Chez les Hétéropodes^{13, 14}, sont mentionnés: un oesophage, le proboscis et le complexe radulaire, des glandes salivaires, l'estomac, les parties antérieures moyenne et postérieure de l'intestin.

En comparant la structure du tube digestif chez les espèces étudiées au cours de ce travail et chez les Hétéropodes, on constate que le schéma général du tube digestif est identique chez toutes les espèces mentionnées et comprend:

C. THIRIOT — QUIÉVREUX

l'oesophage avec une partie orale à mucocytes; un complexe buccal avec les ébauches du proboscis, de la gaine radulaire, des cartilages radulaires et des glandes salivaires, présentes ou non selon les espèces; l'estomac avec un bouclier gastrique et une partie ciliée lui faisant suite avec dans sa lumière une zone délimitée APS-positive; une courte zone de cellules allongées à grains APS-positifs marquant le début de l'intestin et les deux lobes de la glande digestive s'ouvrant dans l'estomac par deux orifices différents, sauf chez les Atlantidae où l'orifice est unique.



VÉLIGÈRES DE PROSOBRANCHES MÉSOGASTROPODES

Par sa situation anatomique et son rôle dans le brassage des particules alimentaires, la partie ciliée faisant suite à l'estomac est analogue au »style

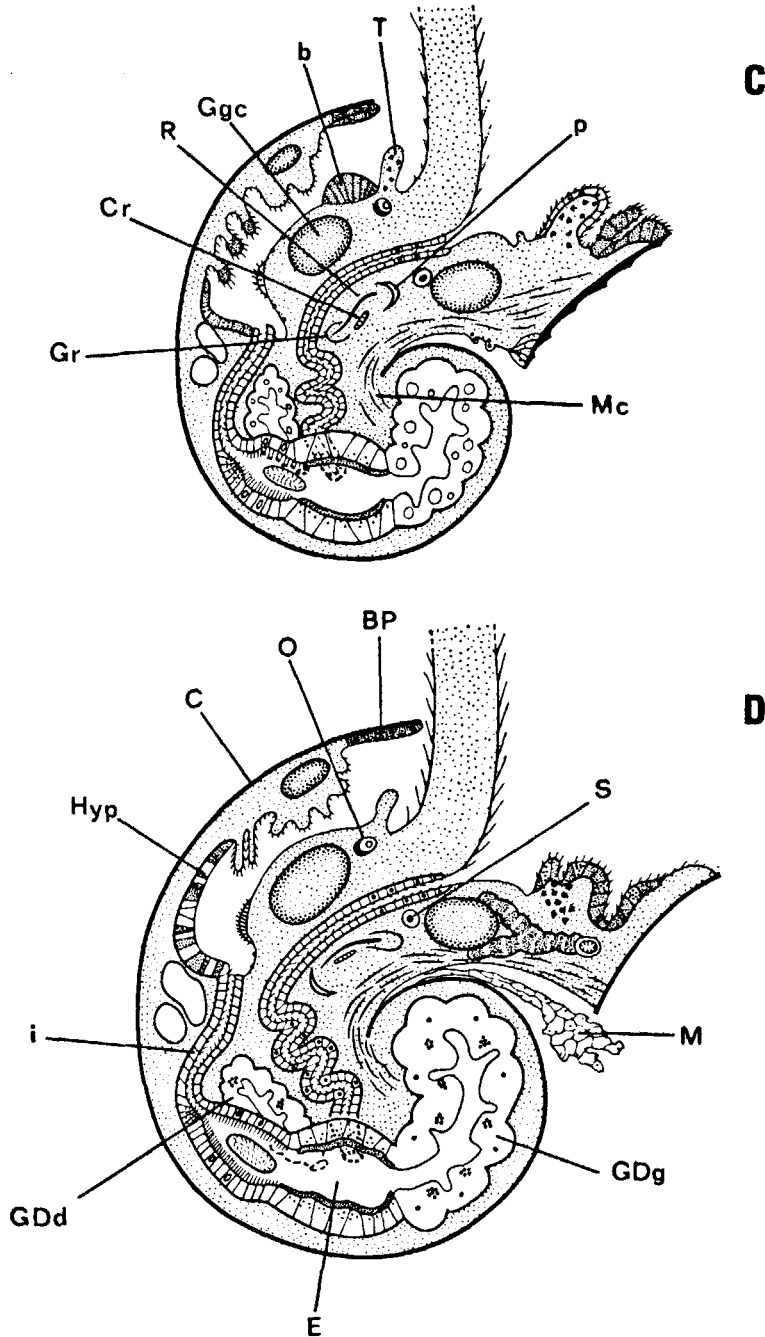


Fig. 1. Schémas de larves aux stades proches de la métamorphose

A, *Velutina velutina*; B, *Erato voluta*; C, *Natica alderi*; D, *Cypraea* sp.
 b, bourrelet épithélial sous-tentaculaire; br, branchies; Bm, bouclier muqueux; BP, bourrelet palléal; C, coquille; Co, cœur; Cr, cartilage radulaire; Cs, »caecum« du stylet; E, estomac; Ec, échinospire; Gd, glande digestive; GDd, lobe droit de la glande digestive; GDg, lobe gauche de la glande digestive; gmpa, glande muqueuse pédieuse antérieure; gmpp, glande muqueuse pédieuse postérieure; Ggc, ganglions cérébroïdes; Ggo, ganglion osphradial; Ggp, ganglions pédieux; Gr, gaine radulaire; GS, glande salivaire; Hyp, glande hypobranchiale; i, intestin; M, manteau; O, oeil; ogmp, ouverture glande muqueuse pédieuse postérieure; Op, opercule; Os, osphradie; p, ouverture du proboscis; R, radula; Re, rein; S, statocyste; s, protostyle; T, tentacule; V, vélum; Zi, zone intermédiaire intestinale.

sac», traduit habituellement en français par caecum du stylet; dans le cas présent, ce mot est impropre car cette portion n'est pas aveugle et serait plutôt analogue à une »gaine du stylet«; dans sa lumière, la zone APS-positive correspondrait à un protostyle. En effet, d'après la définition de Morton²⁰ c'est une baguette plus ou moins rigide qui contribue à la digestion de façon mécanique. Il diffère du stylet cristallin par l'absence d'enzymes digestives, de plus il n'y a pas coexistence de stylet cristallin et de glandes oesophagiennes⁹. Pour Morton, le protostyle serait à l'origine phylogénique du véritable stylet cristallin et se trouve chez les formes primitives herbivores. Au stade larvaire, ce protostyle paraît avoir essentiellement un rôle mécanique; à la métamorphose, il disparaît chez les espèces carnivores (Hétéropodes) ou se transforme en véritable stylet cristallin chez les espèces herbivores.

Quelques variations spécifiques s'observent cependant dans ce schéma général, *Velutina* et *Lamellaria* présentent des mucocytes dans l'intestin; les glandes salivaires sont très développées chez *Erato* et les *Atlantidae*, alors qu'elles sont petites chez *Velutina* et absentes chez les autres espèces. La radula est plus ou moins longue selon les espèces, *Cypraea* se distingue par une orientation différente de la gaine radulaire et sa situation proche des ganglions pédieux. Dans la glande digestive, les cellules principales et les cellules à ergastoplasme s'observent chez toutes les espèces; *Cypraea* et les Hétéropodes présentent une troisième catégorie cellulaire caractérisée par la présence de cellules à concrétions de teinte ocre naturelle. J'ai pu également observer des cellules à concrétions dans la glande digestive de la larve de *Simnia spelta*, autre Cypraeidae.

L'interprétation fonctionnelle de ces variations spécifiques est délicate à envisager au niveau larvaire. L'absence ou la présence de glandes salivaires est un phénomène important lors de la physiologie de la digestion mais il serait nécessaire de les vérifier chez les adultes, or à ma connaissance les données concernant la présence et la structure des glandes salivaires de ces espèces à l'état adulte sont peu nombreuses: Hirsch²¹ observe des petites et grandes glandes oesophagiennes chez *Natica haebræa*; Fretter²² note des glandes salivaires chez *Erato voluta* et *Simnia patula*. Martoja et Thiriot-Quévieux²³ précisent la structure histologique des glandes salivaires chez les *Atlantidae*.

La présence d'une catégorie cellulaire à inclusions minérales dans la glande digestive larvaire de *Cypraea* sp. et *Simnia spelta* est un phénomène particulier à ces deux espèces, mais des concrétions analogues existent également chez les Hétéropodes larves et adultes^{14, 17, 24} et chez la larve de *Cymbulia peroni*²⁵.

D'une manière générale, ces cellules à inclusions ocre se retrouvent chez les adultes d'autres Gastéropodes.

Les réserves lipidiques larvaires des Gastéropodes sont connues³ et sont surtout localisées dans la glande digestive chez les larves à longue vie pélagique¹³. Holland et Spencer²⁶ montrent chez les larves d'*Ostrea edulis* une augmentation des lipides neutres (triglycérides) de 8,8% chez la larve à l'éclosion à 23% chez la larve au stade proche de la métamorphose; puis à la métamorphose, il y a une nette diminution du taux des lipides; d'après ces auteurs, les lipides neutres constitueraient la principale réserve d'énergie de la larve. Par ailleurs, des vacuoles de graisse ont été signalées dans le manteau d'une larve planctonique de Bivalve, *Planktomya henseni*²⁷; les lipides serviraient aussi à la flottaison des organismes à longue vie planctonique.

VÉLIGÈRES DE PROSOBRANCHES MÉSOGASTROPODES

La présence de petites vacuoles à contenu lipidique dans les cellules du «caecum du stylet» ou «gaine du stylet» et au début de l'intestin n'est signalée ni chez les larves de Gastéropodes ni chez les larves de Bivalves. Graham²⁸ décrit la région intestinale de *Patella vulgata* et mentionne une zone «A», correspondant au caecum du stylet, semblant sécréter une substance mucoïde et une zone «B» avec des gouttes de graisse («fatdroplets»), les autres zones «C» à «E» ne sécrètent ni mucus ni graisse. Lufty et Demian²⁹ dans le tube digestif de *Marisa cornuarietis* (Mesogastropoda, Ampullariidae) notent un caecum du stylet où les cellules ont un cytoplasme avec de nombreuses vacuoles qui sont remplies de sécrétion incolore («The vacuoles are filled with nearly colourless secretion»); après fixation au Flemming, le contenu des vacuoles paraît bleu ou gris clair. Ces auteurs n'ont pas effectué de technique spécifique de mise en évidence des lipides; cependant la présence de vacuoles et d'une légère osmophilie après fixation au Flemming semble mettre en évidence une similitude de nature avec les observations des caecums de stylet larvaires.

Le contenu lipidique des cellules du «caecum du stylet» (ou «gaine du stylet») ne traduirait pas seulement un caractère larvaire planctonique (réserve ou flottaison) mais serait également en relation avec les processus de la digestion à l'état adulte si cette analogie avec un caecum du stylet d'un Mésogastropode se confirmait chez d'autres espèces.

A la métamorphose les différents éléments de la masse buccale se mettent en place, mais douze heures après la métamorphose, on n'observe pas de transformation importante au niveau de l'estomac et de l'intestin. Or, parmi toutes ces espèces, si le régime alimentaire larvaire phytoplanctonophage est analogue, il en est tout autrement chez les adultes. Les Hétéropodes sont des carnivores actifs, les Cypraeidae sont commensaux de Gorgones, *Velutina* se nourrit de *Phallusia* ou de *Styela*, *Lamellaria* de Tuniciers et *Erato* de Botrylles, les *Natica* sont mangeurs de Bivalves. *Crepidula fornicata* est, par contre, herbivore. L'étude de l'organogenèse du tube digestif après la métamorphose devrait apporter des renseignements nécessaires à la compréhension du tube digestif liée aux changements de régime alimentaire. La métamorphose met en place le complexe buccal, mais les transformations ultérieures du tube digestif surviennent probablement au fur et à mesure que s'installe le nouveau régime alimentaire et demandent une observation de la post-larve plus longue pour étudier la mise en place définitive du tube digestif adulte.

RÉFÉRENCES

1. A. Franc, Etudes sur le développement de quelques Prosobranches méditerranéens, *These Faculté Science Alger.*, 1943, 158 pp.
2. B. Werner, Über die Anatomie, die Entwicklung und der Biologie des Veligers und der Veliconcha von *Crepidula fornicata* L. (Gastropoda Prosobranchia), *Helgol. wiss. Meeresunters.* 5 (1955) 169—217.
3. P. Fioroni, Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (Mollusca, Gastropoda), *Rev. suisse Zool.* 72 (1966) 621—876.
4. P. Fioroni et A. Portmann, Zur Morphogenese der Verdauungsorgane und der Larvalorgane von *Fusus* (Gastropoda, Prosobranchia), *Rev. suisse Zool.* 75 (1968) 833—882.
5. C. N. D'Asaro, Organogenesis, development and metamorphosis in the queen conch, *Strombus gigas*, with notes on the breeding habits, *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.* 15 (1965) 359—416.

C. THIRIOT — QUIÉVREUX

6. C. N. D'Asaro, The egg capsules, embryogenesis, and early organogenesis of a common oyster predator, *Thais haemostoma floridana* (Gastropoda, Prosobranchia), *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.*, 16 (1966) 884—914.
7. C. N. D'Asaro, The comparative embryogenesis and early organogenesis of *Bursa corrugata* Perry and *Distorsio chathrata* Lamarck (Gastropoda, Prosobranchia), *Malacologia* 9 (1969) 349—389.
8. J. W. Aktinson, Organogenesis in normal and lobeless embryos of the marine prosobranch gastropod *Ilyanassa obsoleta*, *J. Morphol.* 133 (1971) 339—352.
9. V. Fretter et A. Graham, British prosobranch molluscs, *Ray Society.*, 1962, 755 pp.
10. V. Fretter, The prosobranch veliger, *Proc. Malacol. Soc. Lond.* 37 (1967) 357—366.
11. V. Fretter, Aspects of metamorphosis in prosobranch gastropods, *Proc. Malacol. Soc. Lond.* 38 (1969) 375—386.
12. V. Fretter et M. C. Montgomery, The treatment of food by prosobranch veligers, *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 48 (1968) 499—520.
13. C. Thiriote-Quiévreux, Organogenèse larvaire du genre *Atlanta* (Mollusque Hétéropode), *Vie Milieu* 20 (2A) (1969) 347—396.
14. C. Thiriote-Quiévreux, Contribution à l'étude de l'organogenèse des Hétéropodes (Mollusca Prosobranchia), *Z. Morphol. Tiere* 69 (1971) 363—384.
15. D. W. Taylor et N. F. Söhl, An outline of gastropod classification, *Malacologia* 1 (1962) 7—32.
16. M. O. Soyer, Les ultrastructures liées aux fonctions de relation chez *Noctiluca miliaris* S. (Dinoflagellata), *Z. Zellforsch.* 104 (1970) 29—55.
17. M. Martoja et C. Thiriote-Quiévreux, Données histologiques sur l'appareil digestif et la digestion des Atlantidés (Prosobranches Hétéropodes), *Malacologia* 15 (1) (1975) 1—27.
18. C. Thiriote-Quiévreux, Microstructures de coquilles larvaires de Prosobranches au microscope électronique à balayage, *Arch. Zool. Exp. Gén.* 113 (1972) 553—564.
19. M. Gabe, Résultats de l'histochemie des polysaccharides: *Invertébrés*, *Handb. Histochemie*, G. Fischer Stuttgart. II (1) 1962) 95—336.
20. J. E. Morton, The functions of the gastropod stomach, *Proc. Linn. Soc.* 164 (1953) 240—246.
21. G. C. Hirsch, Die Ernährungsbiologie fleisch-fressender Gastropoden (*Murex*, *Natica*, *Pterotrachea*, *Pleurobranchea*, *Tritonium*), *Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere* 35 (1915) 662—688.
22. V. Fretter, Some observations on the British cypraeids, *Proc. Malacol. Soc. Lond.* 29 (1951) 14—20.
23. M. Martoja et C. Thiriote-Quiévreux, Particularités histologiques des glandes salivaires des Atlantidae (Prosobranches Atlantacea = Heteropoda), *C. R. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 275 (1972) 1247—1249.
24. M. Gabe, Contribution à l'histologie de *Firoloida desmaresti*, *Vie Milieu* 17 (2A) (1966) 845—959.
25. C. Thiriote-Quiévreux, Transformations histologiques lors de la métamorphose chez *Cymbulia peroni* (Mollusca, Opisthobranchia), *Z. Morphol. Tiere* 67 (1970) 106—117.
26. D. L. Holland et B. E. Spencer, Biochemical changes in fed and starved oysters *Ostrea edulis* during larval development, metamorphosis and early spat growth, *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 53 (1973) 387—298.
27. J. A. Allen et R. S. Scheltema, The functional morphology and geographical distribution of *Planktomya henseni*, a supposed neotenous pelagic Bivalve, *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 52 (1972) 19—31.
28. A. Graham, On the structure and function of the alimentary canal of the limpet *Trans. R. Soc. Edinb.* 57 (1932) 287—308.
29. R. G. Lufty et E. S. Demian, The histology of the alimentary system of *Marisa cornuarietis* (Mesogastropoda: Ampullariidae), *Malacologia* 5 (1967), 375—422.

VÉLIGÈRES DE PROSOBRANCHES MÉSOGASTROPODES

IZVOD

Anatomija planktonskih veligera prosobranhnh Mesogastropoda u stadiju pred metamorfozom

C. Thiriot-Quévieux

U radu su opisane histološke strukture planktonskih ličinki *Velutina velutina* (Lamellariidae), *Lamellaria* sp. (Lamellariidae), *Erato voluta* (Eratoidae), *Cypraea* sp. (Cypraeidae) i *Natica alderi* (Naticidae) u stadiju pred metamorfozom.

Usporedbom rezultata uočena je tipična histološka organizacija Mesogastropodnih planktonskih veligera, kao i specifične strukturne varijacije.