

Quelques mots sur l'inversion chez les Gastéropodes

Par M. ÉD. LAMY

Sous-Directeur honoraire de Laboratoire.

Le cas tératologique d'un animal offrant un organisme inversé par rapport à sa disposition normale est bien connu chez les Gastéropodes.

Dans l'immense majorité de ces Mollusques, le mouvement tournant, pouvant atteindre ou même dépasser 180°, qui constitue la torsion caractéristique amenant dorsalement et en avant l'anús et les organes voisins, primitivement situés ventralement, se fait de telle sorte que l'anús, pour gagner le dos, passe par le côté droit de l'animal : c'est le cas des Gastéropodes organiquement dextres. En outre, le plus souvent, le sommet de la spirale ne reste pas dans le plan de symétrie de celle-ci : il fait, en général, peu à peu saillie à droite, et la spirale se transforme en une hélice asymétrique ; cet enroulement turriculé asymétrique est ordinairement dextre (dans le sens d'une vis), c'est-à-dire se fait, en montant à partir du sommet, de gauche à droite dans le sens des aiguilles d'une montre. La torsion dextre avec enroulement dextre constitue la disposition habituelle des Gastéropodes.

Toutefois, dans certains cas, il y a torsion sénestre avec enroulement sénestre : ce sont les Gastéropodes organiquement sénestres, chez lesquels, d'une part, le mouvement de torsion se fait de telle façon que l'anús, pour gagner le dos, passe sur le côté gauche de l'animal, et, d'autre part, l'enroulement turriculé asymétrique s'effectue de droite à gauche. Chez un semblable animal, tout l'organisme est inversé ; il y a un complet *situs inversus viscerum* d'une forme à enroulement dextre : l'animal d'un Gastéropode sénestre est le symétrique, l'image dans un miroir, de celui d'un Gastéropode dextre. C'est ce qui se produit soit normalement dans quelques genres (*Triforis*, *Physa*, etc.) et chez diverses espèces (*Fulgur perversum* L., *Neptunea contraria* L., etc.) [sinistrorsité spécifique] (1), soit térato-

(1) Dans ces genres ou espèces sénestres, où l'enroulement normal se fait de droite à gauche, on peut rencontrer d'ailleurs des cas tératologiques de dextrorsité, c'est-à-dire d'enroulement de gauche à droite.

logiquement dans des spécimens anormaux [sinistrorsité individuelle], par exemple de *Buccinum undatum* L., d'*Helix pomatia* L., etc. (1).

Mais, à côté de ces formes organiquement sénestres, il y a certains Gastéropodes chez qui la coquille seule subit un enroulement turriculé inverse de la disposition normale. Il existe, en effet, des formes à torsion dextre avec enroulements énestre (*Lanistes* par exemple), chez lesquelles l'enroulement est hyperstrophe, c'est-à-dire où, les tours qui forment la spire étant très peu saillants, cette dernière, en se surbaissant peu à peu, est arrivée d'abord à être plane, puis est devenue finalement rentrante et s'est transformée en faux ombilic ; en même temps, ce qui correspond à l'ombilic des coquilles enroulées normalement est devenu saillant et a constitué une fausse spire dont l'enroulement paraît alors sénestre (2). Dans ces formes dextres avec enroulement hyperstrophe pseudo-sénestre, l'animal organiquement dextre a une coquille d'apparence sénestre.

On a remarqué que, dans certaines localités, les formes inverses étaient plus communes, ou tout au moins pas aussi rares que dans d'autres stations : par exemple, on a signalé comme riches en formes sénestres d'*Helix aspersa* Müll. les environs de La Rochelle (CAILLAUD) et ceux de Montpellier (MOITESSIER).

Pour expliquer ce phénomène, BOURGUIGNAT [1868, p. 90] a proposé la singulière théorie suivante : « Je pense, pour qu'une coquille sénestre puisse se reproduire, qu'une réunion similaire de circonstances est nécessaire. Il faut donc : 1° un sol bon conducteur de l'électricité, ou facilement décomposable par induction, comme, par exemple, une localité possédant des couches de minerai de fer ou des filons métalliques ; 2° un temps assez orageux pour agir par influence sur l'électricité latente des couches de cette localité ; 3° une réunion subite des électricités du nuage et du sol comme pour un coup de foudre, par exemple, pour amener dans les filons métalliques de la localité, dont l'électricité latente a été décomposée par induction, une réunion électro-magnétique instantanée ; 4° cette réunion électro-magnétique doit coïncider (point important) avec le jour où chez le germe se manifeste la première vitalité ; 5° cette réunion doit avoir lieu en sens inverse du mouvement de rotation. »

Le Dr P. FISCHER et E.-L. BOUVIER [1892, p. 128] ont notamment objecté à cette explication que la présence d'individus sénestres au milieu de spécimens dextres dans l'utérus d'un *Melantho* (= *Campeloma*) démontre qu'une action extérieure, comme celle de la réunion subite des électricités des nuages et du sol, ne peut être une cause efficiente du phénomène, puisque, dans ce cas, son influence sur les embryons aurait été générale et aurait déterminé la sinistrorsité de toutes leurs coquilles sans exception.

Ce fait apporte également un argument à invoquer contre l'hypothèse d'E.-L. BOUVIER [1887, p. 19], qui pensait que, quand on trouve, localisés dans un petit canton, un

(1) E.-R. SYKES [1905, p. 269], C.-F. ANCEY [1906, p. 188], Ph. DAUTZENBERG [1914, p. 55], P. PELSENEER [1920-a, p. 356 ; 1920-b, p. 30] ont dressé la liste des espèces de Gastéropodes chez lesquelles des cas d'inversion tératologique ont été observés.

Dès 1786. CHEMNITZ [p. 1-137, Pl. CIII-CXIV] avait écrit sur les coquilles sénestres une importante dissertation accompagnée de planches représentant toutes celles qu'il avait pu se procurer.

P. FISCHER et E.-L. BOUVIER [1892, p. 122] ont donné l'énumération de toutes les formes de Mollusques nus et testacés chez lesquelles on a constaté la sinistrorsité générique, spécifique ou tératologique.

(2) Cf. PELSENEER [1897, p. 21].

nombre parfois très considérable d'Hélicidés sénestres, l'étude des conditions pétrographiques et hydrographiques du lieu pourrait peut-être donner d'utiles renseignements sur cette abondance.

Il est aujourd'hui parfaitement établi que l'inversion n'est pas due au milieu extérieur.

Divers modes d'explication ont été donnés en vue d'interpréter l'inversion tératologique.

Pour certains naturalistes, un tel phénomène aurait été le résultat d'un accident : par exemple, COMPANYO [1863, p. 432] admettait que c'était toujours à la suite de quelque dommage que cette bizarrerie se formait, et il disait avoir toujours remarqué que les coquilles sénestres offrent la trace d'altérations.

Au contraire, LOCARD [1881, p. 530] affirme, avec raison, que toutes les coquilles inverses examinées par lui sont parfaitement régulières et normales dans leur monstruosité. Il regarde l'inversion comme originelle : elle n'est point le résultat d'un accident postérieur à l'éclosion du Mollusque, elle existe chez celui-ci au sortir même de l'œuf et elle a pour point de départ l'embryon lorsqu'il commence sa rotation (1).

Chez les Gastéropodes organiquement sénestres, c'est-à-dire ceux dont toute l'anatomie est transposée, on constate que, dans le développement embryogénique, la segmentation est inversée dès le début, à partir de la deuxième division de l'œuf, celle qui produit le stade à quatre cellules. Comme le dit A. ROBERT [1903, p. 230], il semble donc bien indiqué de croire à une relation entre cette inversion totale de la segmentation et la disposition sénestre de l'adulte : par suite, il paraît rationnel d'admettre que l'asymétrie dextre ou sénestre des Gastéropodes adultes a sa source dans leur segmentation et de penser que le sens de cette asymétrie, qui se manifeste, dans l'ontogenèse, dès les premiers stades de cette segmentation, est prédéterminé dans l'œuf lui-même.

La sinistrorsité est donc un caractère d'apparition très précoce qui est commandé par la structure du cytoplasme ovulaire : elle a son origine lointaine dans cet œuf lui-même, dont les morphoplasmes ont vraisemblablement une disposition inverse de l'ordinaire [CUÉNOT, 1911, p. 46, et 1932, p. 128].

L'inversion totale des viscères qui intéresse l'organisme dans son entier et, en particulier, chez les Gastéropodes, tout aussi bien la sole céphalo-pédieuse que la masse du tortillon, doit être regardée comme étant, depuis le début de l'évolution ovulaire jusqu'à l'achèvement de l'être, la copie exacte, symétrique suivant les lois de l'image dans un miroir, de la morphologie ordinaire : elle est aussi normale que celle-ci et sujette aux mêmes accidents pathologiques ou tératologiques. Dans la sinistrorsité, il n'y a donc aucune déformation du blastoderme : cette inversion normale n'est pas malformative, et on y constate simplement une répétition autonome symétrique de l'ontogenèse des formes dextres [Edm. GUILLEMIN, 1912, p. 6 et 9].

Le sens de l'asymétrie (dextre ou sénestre) des Gastéropodes, étant une propriété

(1) On sait que les embryons des Mollusques exécutent dans l'œuf, avant la segmentation, un mouvement de rotation sur eux-mêmes dû à une action ciliaire ou vitale. W. D. HARTMAN [1881, p. 176] attribuait aussi la sinistrorsité à un renversement des forces vitales agissant pendant la segmentation.

dérivée du cytoplasme de la cellule ovulaire, est prédéterminé dans l'œuf ovarien non encore fécondé (1) et n'est pas immédiatement influencé, lors de la copulation, par l'intervention du spermatozoïde, dont l'effet ne se fera sentir que dans la génération suivante.

A.-E. BOYCOTT et C. DIVER [1925, p. 113 ; 1930, p. 51], avec le concours de plusieurs collaborateurs, ont poursuivi depuis 1920, en Angleterre, des expériences continues d'élevage en partant de quatre spécimens sénestres de *Limnæa peregra* Müll., qui est une espèce normalement dextre, chez laquelle il peut y avoir autofécondation, quand on isole les individus, et ils ont observé les faits suivants.

Lorsque l'on croise un spécimen sénestre avec un dextre, l'œuf de ce *Limnæa* sénestre P_1 , fécondé par le sperme du dextre, donne un individu sénestre F_1 : il y a eu dominance du cytoplasme ovulaire maternel, et l'intervention du sperme n'a pas affecté le sens de l'enroulement du zygote produit par la fécondation : c'est un cas d'« hérédité maternelle ».

Mais ce sperme a introduit un facteur dextre qui influe sur les œufs de cet individu sénestre F_1 avant toute fécondation de ceux-ci et les détermine comme dextres (2). Il en résulte que, quand ces œufs de ce *Limnæa* sénestre F_1 sont fécondés par ses propres spermatozoïdes, ils constituent une ponte homogène donnant une génération F_2 d'individus qui sont tous uniformément dextres : l'effet des chromosomes du sperme de la première copulation se fait donc sentir seulement à ce moment ; il s'est trouvé ainsi retardé pour une génération : il vaut donc mieux, à l'expression d'« hérédité maternelle », substituer celle d'« hérédité retardée ».

Puis ces individus dextres F_2 émettent une ponte mixte qui donne une génération F_3 , comprenant des dextres et des sénestres dans la proportion de 3 à 1.

Un Mollusque sénestre peut donc produire une descendance dextre.

La constatation que la sinistrorsité se montre souvent dans une localité déterminée permettait de supposer qu'elle pourrait se transmettre, et cette question de l'hérédité ou de la non-hérédité est restée longtemps litigieuse. Mais les faits ont démontré que la sinistrorsité peut être transmise chez certaines formes et ne pas l'être chez d'autres.

Il y a, en effet, des espèces pour lesquelles, en faisant accoupler des animaux sénestres, on n'a obtenu que des produits dextres. C'est ainsi que, d'après CAILLIAUD [1865, p. 220], plusieurs *Helix aspersa* Müll. sénestres, élevés ensemble, ont donné naissance à plus de vingt petits dont pas un n'était sénestre : tous les jeunes étaient, au contraire, revenus au type normal. Les observations de CHEMNITZ [1786, p. 19], de LANG [1896, p. 488] et de KÜNKEL [1903, p. 661] sur l'*Helix pomatia* L., où les spécimens sénestres sont très rares (1 sur 20 000 ou 100 000 suivant les localités), ont conduit à un résultat semblable : sur plusieurs centaines de petits provenant de l'accouplement d'individus sénestres, tous ont été dextres, et ces dextres, à leur tour, n'ont encore engendré que des dextres, sans aucun retour du caractère grand-parental. De même, DEWITZ [1916, p. 1], ayant placé, dans un aquarium, des Limnées sénestres, a obtenu une centaine de descendants, tous dextres.

(1) Il y a ce que E.-B. WILSON appelle une « prélocalisation cytoplasmique » [T.-D.-A. COCKERELL, 1925, p. 23].

(2) BOYCOTT et DIVER ont reconnu [1930, p. 53] à l'état dextre le caractère dominant qu'ils lui avaient d'abord refusé [1925, p. 128].

Dans ces différents cas, d'après le D^r Edm. GUILLEMIN [1912, p. 13], il semblerait que les dispositions morphoplasmatiques spéciales (si l'on admet l'existence de morphoplasmes dans l'œuf) productrices de la sinistrorsité naissent dans l'ovule même sous l'influence de circonstances physiques encore inconnues présidant au développement ovulaire et qu'elles ne sont pas un héritage germinal de morphoplasmes déjà existant chez les parents et transmis du père ou de la mère à l'enfant.

Mais, par contre, d'autres cas venant à l'appui de la thèse de l'hérédité ont été observés. Chez l'*Helix aspersa* Müll., où ordinairement il n'y a pas hérédité, on a signalé à La Rochelle l'existence d'une race sénestre qui s'est reproduite pendant plusieurs années [CAILLIAUD, 1865, p. 220]. COLLIN [1872, p. 83 et 92] rapporte que, dans une mare M. DE BULLEMONT trouva une vingtaine de *Limnæa stagnalis* L. sénestres en compagnie de nombreux exemplaires dextres : placées en aquarium, ces Limnées sénestres émirent des pontes qui donnèrent exclusivement des petits sénestres. Dans un abreuvoir du Nord de l'Angleterre, *Limnæa peregra* Müll. a présenté, durant cinquante ans, des formes sénestres, 3 p. 100 environ du nombre total [BATESON, 1913, p. 133]. On a trouvé parfois des *Helix* sénestres en telle quantité (2 000 *Helix nemoralis* L. fossiles en Irlande) qu'il n'est pas douteux que la variation était héréditaire [CUÉNOT, 1921, p. 221].

Les expériences d'élevage d'individus sénestres de *Limnæa peregra*, poursuivies depuis 1920 pendant plus d'une dizaine d'années consécutives, ont montré que cette variation « inverse » pouvait progressivement devenir héréditaire, si l'on a soin d'isoler, d'une façon continue, dès leur éclosion, tous les individus sénestres.

D'abord, pendant les premières générations, on a obtenu, à côté de pontes uniquement sénestres, des pontes exclusivement dextres et des pontes mixtes, comprenant à la fois des embryons dextres et d'autres sénestres [HARGREAVES, 1919, p. 55].

Ensuite, après quelques générations où ces retours au type dextre se montrèrent moins nombreux, il a été constaté que l'hérédité est devenue régulière et, en 1932, depuis sept ans déjà, la nouvelle race sénestre s'était maintenue sans aucune réapparition de spécimens de la race dextre originelle : la variation « inverse » a, par conséquent, acquis « progressivement » une hérédité régulière [PELSENEER, 1932, p. 288].

Il existe donc deux ordres de faits observés, l'inversion pouvant se manifester héréditaire ou non. L. CUÉNOT [1921, p. 233] a donné une explication de cette divergence. On sait que, dans un animal, l'ensemble des cellules sexuelles constitue le *germen*, que l'on oppose au reste du corps, le *soma*. Quand la sinistrorsité n'est pas héréditaire, elle serait une *somation*, c'est-à-dire une variation due à ce qu'un changement dans les conditions de milieu aurait affecté le soma seul de l'individu, sans toucher au germen. Lorsque la sinistrorsité est héréditaire, elle serait une *mutation*, c'est-à-dire une variation qui aurait porté sur la constitution physico-chimique d'une cellule sexuelle et qui, passant dans le germen du descendant, continuerait à se transmettre.

Ainsi donc, la sinistrorsité des Gastéropodes est une seule et même variation morphologique qui pourrait avoir l'une ou l'autre de ces deux origines physiologiques différentes.

L'inconstance de l'hérédité de la variation, c'est-à-dire le fait qu'un individu donne

des jeunes tous d'un sens d'enroulement contraire au sien, a été constatée non seulement dans le cas de fécondation croisée, mais dans celui d'autofécondation. De même que, parmi les *Partula* amphidromes, où l'accouplement est rendu possible par la rencontre d'un individu de même type, un *Partula nodosa* Pfr. (vivipare) dextre pourra parfois renfermer seulement une progéniture sénestre [PELSENEER, 1920-*b*, p. 656 et 662], il arrive qu'un *Limnæa peregra* Müll. sénestre, isolé et par conséquent autofécondé, aura une descendance entièrement dextre [CUÉNOT, 1932, p. 128].

L. CUÉNOT a proposé pour ce dernier cas une explication basée sur les lois de MENDEL.

Rappelons en quoi celles-ci consistent et prenons pour exemple les expériences de A. LANG (1906) sur l'*Helix hortensis* Müll.

Dans cette espèce, il existe notamment deux types : chez l'un, la coquille est jaune uniforme ; chez l'autre, elle présente cinq bandes noires.

Tout Mollusque naît de la fusion de deux cellules sexuelles ou gamètes. Désignons par J chaque cellule sexuelle de la race jaune : un Escargot jaune né de deux cellules J sera donc défini par la formule JJ. De même, si R est le symbole de la cellule sexuelle de la race rayée, un Escargot rayé issu de deux cellules R aura pour formule RR. Dans les deux cas, l'individu sera dit « homozygote ».

Si l'on croise un Escargot jaune avec un rayé, on obtient une 1^{re} génération F₁ d'hybrides ou « hétérozygotes ». Or, on constate que tous ces hybrides F₁ sont jaunes : le caractère jaune l'a donc emporté, et on dit qu'il est « dominant », tandis que le caractère rayé est « récessif ».

Croisons entre eux ces deux hybrides F₁ à caractère jaune dominant. Cette fois, dans la progéniture F₂, il y a non seulement des jaunes, mais aussi des rayés.

Les rayés de cette 2^e génération, croisés entre eux, n'engendrent plus jamais que des rayés : on les appelle rayés purs.

Quant aux jaunes de cette 2^e génération, certains (jaunes purs) ne produisent de même que des jaunes, tandis que d'autres (jaunes mixtes) donnent, à la génération suivante, encore des jaunes et des rayés.

Si l'on opère sur de très grands nombres, on constate qu'il existe une relation définie et constante entre les deux races, soit 3 jaunes pour 1 rayé.

Les hybrides de 1^{re} génération F₁ étaient formés par la fusion d'un gamète renfermant le caractère jaune avec un autre gamète contenant le caractère rayé ; mais, le facteur jaune dominant l'autre, ces hybrides sont jaunes.

Cependant, les deux facteurs ont passé dans toutes les cellules du corps de l'hybride, y compris les cellules sexuelles.

Au moment de la formation des gamètes (œufs et spermatozoïdes) de cet hybride, il y a disjonction des deux facteurs : la moitié des gamètes reçoit le caractère jaune J, l'autre moitié le caractère rayé R.

Lorsque l'on croise les hybrides entre eux, il peut se produire quatre combinaisons de gamètes :

$$\begin{array}{l} \text{♂ J} \times \text{♀ J} = \text{JJ, jaunes purs.} \\ \text{♂ R} \times \text{♀ R} = \text{RR, rayés purs.} \\ \text{♂ J} \times \text{♀ R} = \text{JR} \\ \text{♂ R} \times \text{♀ J} = \text{RJ} \end{array} \left. \vphantom{\begin{array}{l} \text{♂ J} \times \text{♀ J} = \text{JJ, jaunes purs.} \\ \text{♂ R} \times \text{♀ R} = \text{RR, rayés purs.} \\ \text{♂ J} \times \text{♀ R} = \text{JR} \\ \text{♂ R} \times \text{♀ J} = \text{RJ} \end{array}} \right\} \text{jaunes mixtes.}$$

Il y aura donc 1 rayé pur (homozygote) et 3 jaunes, dont 1 pur (homozygote) et 2 mixtes (hétérozygotes).

Par conséquent, il doit se produire 25 p. 100 de jaunes purs, 50 p. 100 de jaunes mixtes (ceux-ci ayant la couleur jaune, en vertu de la loi de dominance) et 25 p. 100 de rayés purs.

Les rapports suivant lesquels sont fournis les divers produits du croisement sont, par suite, $\frac{1}{4}$, $\frac{2}{4}$, $\frac{1}{4}$, soit 1, 2, 1, et on voit que le croisement d'hétérozygotes (hybrides) peut donner des individus homozygotes (représentants de races pures).

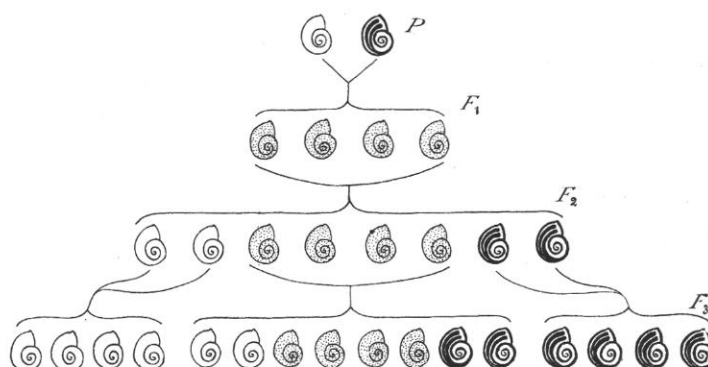


Schéma représentant les résultats du croisement d'un Escargot à coquille jaune avec un Escargot à coquille rayée ; les coquilles des individus jaunes purs ont été laissées en blanc ; celles des jaunes mixtes ont été conventionnellement teintées en gris, mais en réalité, le caractère jaune étant dominant, elles ne se distinguent en rien de celles des jaunes purs. — P, individus parents ; F₁, F₂, F₃, 1^{re}, 2^e, 3^e génération.

Revenons maintenant au cas d'une Limnée engendrant par autofécondation des rejets d'un sens d'enroulement contraire au sien.

Partons d'un œuf à structure cytoplasmique sénestre dont le noyau renferme le facteur S (état sénestre) et supposons qu'il soit fécondé par un spermatozoïde de valeur D (état dextre). Il produira un individu sénestre (vu la structure du cytoplasme) à noyau mixte DS. Lorsque cet individu formera à son tour ses œufs ovariens, ils auront une structure cytoplasmique dextre par suite de la dominance du facteur D sur S. La disjonction fournira des gamètes mâles ou femelles portant dans le noyau soit D, soit S. L'autofécondation aboutira à des œufs de structure cytoplasmique dextre ayant des noyaux DD ou DS ou SS, dans les proportions 1, 2, 1.

L'œuf à structure dextre et à noyau DD fondera une lignée pure dextre. L'œuf à structure dextre et à noyau SS donnera un animal dextre, mais qui formera des œufs ovariens à structure sénestre, de sorte que le parent dextre donnera des petits sénestres et, par autofécondation, ceux-ci fonderont une lignée pure sénestre. Enfin l'hétérozygote, à structure cytoplasmique dextre et à noyau mixte DS, recommencera le cycle des disjonctions [CUÉNOT, 1932, p. 128].

Entre l'hérédité parfaite et régulière (espèces normalement sénestres : *Physa*, etc.) d'une part, et le défaut total d'hérédité (sinistrorsité accidentelle d'*Helix pomatia*, etc.), d'autre part, on observe tous les intermédiaires.

Citons, en particulier, le cas du *Partula otaheitana* Brug. [Tahiti]. Dans les portions centrales de son aire géographique, l'espèce est amphidrome : il y a simultanément des adultes dextres et des adultes sénestres et, malgré que l'accouplement paraisse impossible entre individus d'enroulement différent, chacun, qu'il soit dextre ou sénestre, donne indistinctement des jeunes dextres ou sénestres. Mais, dans les vallées de l'une des extrémités de la dispersion, on ne trouve que des adultes exclusivement dextres, et ils produisent uniquement des jeunes dextres, tandis que, dans les localités de l'autre extrémité, tous les adultes sont sénestres et engendrent exclusivement des jeunes sénestres : ainsi a pu prendre naissance une race locale sénestre à hérédité constante [PELSENEER, 1920-a, p. 366 ; 1920-b, p. 448].

Rappelons encore le cas des *Campeloma* ou *Melantho*, celui des *Limnæa peregra* et *L. stagnalis* des petites mares, etc.

Du fait que l'on rencontre ainsi tous les degrés entre l'hérédité obligatoire et l'absence d'hérédité, PELSENEER (1920-a, p. 373 ; 1920-b, p. 746) conclut que les deux variations germinale [mutation] et somatique [fluctuation], identiques morphologiquement, diffèrent seulement par l'intensité de la fréquence et de l'hérédité.

D'ailleurs, P. HESSE [1914, p. 377] a montré que deux cas sont à distinguer chez les Pulmonés terrestres.

Tandis que, chez l'*Helix pomatia* L., les individus sénestres, qui ne se présentent qu'isolément (1), descendent, sans aucun doute, de parents dextres, on doit admettre, dans un grand nombre de cas, *Pupidæ*, *Buliminidæ*, *Clausiliidæ*, que la production d'animaux à enroulement inverse résulte d'une transmission héréditaire.

En effet, l'accouplement d'un *Helix pomatia* sénestre avec des individus normaux de la même espèce ne peut pas avoir lieu : l'orifice génital étant à droite chez les spécimens normaux et à gauche chez les sénestres, la coquille volumineuse forme un obstacle insurmontable au rapprochement sexuel, qui ne peut se faire que de côté. Par suite, chez l'*H. pomatia* et la grande majorité des *Helicidæ*, un animal sénestre, parmi d'autres normaux, est condamné au célibat : c'est seulement dans le cas, certainement très rare, où, dans une colonie, un individu présente la même anomalie que, la copulation pouvant s'effectuer, il y a possibilité de transmission de la sinistrorsité, sinon à la première génération, vraisemblablement aux postérieures.

Au contraire, chez les espèces qui ont une coquille grêle à haute spire, avec une base étroite, l'obstacle doit avoir beaucoup moins de valeur et, par suite, un accouplement de côté pourra avoir lieu : comme conséquence, un animal unique à enroulement inverse, qui se trouvera par hasard dans une colonie d'individus normaux, aura la possibilité de se reproduire en se croisant avec un spécimen normal ; parmi les descendants, une certaine proportion présentera le même enroulement inverse, et ainsi se formera une race offrant cette anomalie.

En outre, comme l'a signalé L. CUÉNOT [1921, p. 415 ; 1932, p. 392], si, d'une manière

(1) Chez l'*Helix pomatia*, c'est un seul œuf qui se segmente inversement ; mais PELSENEER [1920-b, p. 303] a observé chez le *Pterotrachea mutica* Les. un cas où une ponte tout entière s'était segmentée en sens inverse des pontes normales.

générale, quand dans une espèce dextre apparaît un individu sénestre, à qui la copulation avec les dextres est tout à fait interdite, il ne peut se reproduire qu'à la condition de se trouver en présence d'un autre individu sénestre, il est cependant un cas où cette rencontre devient très possible : c'est celui des espèces « amphidromes », c'est-à-dire celles chez lesquelles, dans une même localité, normalement les individus ont un enroulement indifférent, tantôt dextre, tantôt sénestre, un même parent donnant naissance à des jeunes, les uns dextres, les autres sénestres : certaines formes de *Limnæa* et *Achatinella* des îles Sandwich, *Amphidromus* de la Cochinchine, *Partula* de l'archipel de la Société, *Clausilia* de Transylvanie, etc.

D'autre part, L.-E. ADAMS [1923, p. 261] a fait remarquer que, si l'accouplement d'un individu sénestre avec un dextre semble, chez les formes terrestres, être, en général, sinon impossible, du moins extrêmement difficile, on peut espérer arriver à un résultat avec les espèces aquatiques, qui ont la possibilité de se suspendre dans une position quelconque. En plaçant dans un bocal contenant des *Elodea* un *Limnæa peregra* Müll. sénestre vierge avec un individu dextre de même taille et de même âge, cet auteur a constaté, de mai à août 1922, vingt tentatives de copulation, dont plusieurs infructueuses. Une fois, le 11 juillet, il a observé que chaque individu avait réussi à placer son pénis en extension sur le pore génital de l'autre : c'est la seule occasion où il a noté une possibilité de succès, sans pouvoir d'ailleurs affirmer qu'il y a eu véritablement pénétration. Entre le 6 juin et le 15 avril, vingt capsules d'œufs ont été déposées, soit parmi les herbes, soit sur le fond du bocal. Parmi ces différentes pontes, les unes ont donné, à l'éclosion, uniquement des individus dextres, les autres des sénestres, et, dans les deux cas, il y avait eu probablement autofécondation. Mais il s'est trouvé deux pontes mixtes qui ont fourni, l'une 10 individus dextres et 5 sénestres, l'autre 1 dextre et 6 sénestres, et qui indiquent la possibilité d'une copulation suivie de succès.

Cependant G. COLLIN [1872, p. 93], qui a signalé (Voir plus haut, p. 405) la découverte d'une vingtaine de *Limnæa stagnalis* L. sénestres dans une mare où se trouvaient également des exemplaires dextres et qui a obtenu en aquarium l'hérédité de cette variation *sinistrorsa*, a dit avoir constaté que, chez le *L. stagnalis*, nul individu dextre ne peut s'accoupler par aucun moyen avec un sénestre. Il a admis que de la première ponte qui avait donné dans la mare la variété sénestre ont dû surgir en même temps plusieurs individus affectés de cette anomalie : puis ceux-ci, étant les uns vis-à-vis des autres dans les mêmes conditions que les Limnées ordinaires et pouvant, par suite, s'accoupler parfaitement entre eux, ont engendré de nombreux descendants. Ces derniers ne peuvent naturellement pas varier pour retourner au type, car il n'y a pas de subsénestre ou d'intermédiaire entre la forme dextre et la forme sénestre : les individus de la variété *sinistrorsa* doivent se reproduire tels qu'ils sont ou disparaître tout d'un coup.

D'après ce qui précède, chez les Pulmonés terrestres, ce serait donc par stations que se trouveraient les formes sénestres et, de cette façon, il se serait fondé des races isolées qui ne se mélangent plus avec la souche d'où elles sortent. C'est ainsi que les *Buliminus* du Nord-Ouest de l'Inde constituent parfois des colonies assez nombreuses où tous les indi-

vidus sont sénestres et dans lesquelles l'anomalie a pris un caractère de race [ANCEY, 1906, p. 192]. De même, plusieurs espèces (*Pupoides pacificus* Pfr. [Australie], *Eulota mercatoria* Gray [Japon], etc.) sont exclusivement sénestres dans certaines stations et constamment dextres dans d'autres [PELSENEER, 1920-a, p. 366 ; CUÉNOT, 1921, p. 415].

Selon le D^r Edm. GUILLEMIN [1912, p. 14], on aurait là affaire à des colonies qui, à l'origine, seraient provenues des pontes d'un même individu chez qui les conditions physiques de déclenchement ovulaire de la sinistrorsité se seraient rencontrées au moment de la formation des ovules.

Il paraît en être de même pour les Gastéropodes marins, ainsi que le montre un cas mentionné chez le *Turbinella pirum* L.

J. HORNELL [1914, p. 654] a cherché à établir une statistique indiquant, chez cette forme, la rareté des exceptions inverses à la disposition normale, qui constituent le « chank » sacré des Hindous, et il estime que, dans l'espace de trois cents ans, sur 750 000 000 coquilles de cette espèce, il a été trouvé seulement 120 spécimens sénestres, ce qui donne la proportion infinitésimale de 1 individu inverse sur 6 250 000 exemplaires normaux.

Il n'existe pas de données suffisantes pour savoir si la rencontre de chanks sénestres est plus fréquente dans une localité que dans une autre ou s'il y a quelques conditions naturelles qui favorisent leur production. En majorité, on les a trouvés isolément à de longs intervalles. Cependant HORNELL signale un cas où, en une seule saison (1900-1901), dans un même banc vaseux au Nord du golfe de Manaar, ont été prises 12 coquilles sénestres, qui étaient toutes attaquées par des *Clione* et autres organismes perforants : les circonstances générales rendent probable la supposition que ces individus appartenaient à la même ponte et, en raisonnant par analogie, il n'est pas invraisemblable de penser que l'un des parents offrait le même caractère sénestre.

Un autre cas d'une race de Gastéropodes marins inversés a été indiqué.

Le *Neptunea* (*Chrysodomus*) *antiqua* L., qui, répandu dans les mers du Nord, ne descend pas plus bas que la côte du Portugal, présente une forme sénestre qui est la mutation *sinistrorsa* MÖRCH [1852, p. 104]. Il ne faut pas confondre, comme l'a fait JEFFREYS [1867, p. 325], cette variété avec le *Neptunea contraria* L., espèce bien distincte, normalement sénestre, vivant dans l'Atlantique (du golfe de Gascogne au Maroc) [E.-A. SMITH, 1906, p. 68 ; DAUTZENBERG et H. FISCHER, 1912, p. 80]. Cependant, L. CUÉNOT [1921, p. 221 et 415 ; 1932, p. 393] admet qu'il est probable que ce *N. contraria* est, lui aussi, incontestablement dérivé, au pliocène inférieur, du *N. antiqua*, qui a dû présenter, à cette époque, une variation sénestre héréditaire (1).

Comme GIARD l'a, en effet, suggéré [1877, p. 139], du fait que les individus inverses sont plus fréquents dans certains endroits que dans d'autres, il résulte que, si l'on suppose qu'une disjonction se soit opérée entre deux localités où se présentait un pareil dimorphisme

(1) Un cas analogue se présente parmi les Mollusques terrestres. MÜLLER [1774, p. 94 et 95] a séparé deux espèces, l'une dextre, l'*Helix interrupta*, l'autre sénestre, l'*H. contraria*. BRUGUIÈRE [1789, p. 316] les regardait comme de simples variétés, quoiqu'il reconnût l'existence de certains caractères différentiels. En réalité, ce sont deux *Amphidromus* bien distincts spécifiquement, l'*A. interruptus* Müll., de Java, Bornéo, Célèbes, et l'*A. contrarius* Müll., de Timor. Mais l'*A. interruptus*, de son côté, offre lui-même une variété sénestre un peu plus rare que la forme dextre [PILSBRY, 1900, p. 150 et 210].

de symétrie et qu'en ces points différents de la distribution géographique de l'espèce les variétés respectives aient été avantagées, on pourra comprendre comment sont arrivés à prendre naissance deux types zoologiques, l'un dextre, l'autre sénestre, qui ont pu d'ailleurs acquérir ultérieurement des caractères très divergents, mais qui sont issus cependant d'une seule et même forme ancestrale.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1774. MUELLER (O.-F.), Vermium terrestrium et fluviatilium Historia, t. II.
1786. CHEMNITZ (J.-H.), Einleitung in die Geschichte und Abhandlung von den Linksschnecken (*Neues System. Conch. Cab.*, Bd. IX).
1789. BRUGUIÈRE (J.-G.), Encyclopédie méthodique, Vers, t. I.
1852. MÖRCH (O. A. L.), Catalogus Conchyliorum quæ reliquit Yoldi, fasc. I.
1863. COMPANYO (L.), Histoire naturelle des Pyrénées-Orientales, t. III.
1865. CAILLIAUD (F.), Catalogue des Radiaires, etc., et des Mollusques recueillis dans le département de la Loire-Inférieure.
1867. JEFFREYS (J. G.), British Conchology, t. IV.
1868. BOURGUIGNAT (J.-R.), in MOITESSIER (P.-A.), Histoire malacologique du département de l'Hérault.
1872. COLLIN (G.), *Limnæa stagnalis* L. var. *sinistrorsa* Jeffr. (*Ann. Soc. malac. Belgique*, t. VII).
1877. GIARD (A.), Le développement des Pleuronectes, par A. AGASSIZ [Traduction] (*Revue Sc. nat. Montpellier*, t. VI).
1881. LOCARD (A.), Étude sur les variations malacologiques, t. II.
1881. HARTMANN (W.-D.), Observations on the species of the genus *Partula* (*Bull. Museum comp. Zool. Harv. Coll.*, t. IX).
1887. BOUVIER (E.-L.), Sur l'organisation des Gastéropodes sénestres (*Le Naturaliste*, 9^e année).
1892. FISCHER (P.) et BOUVIER (E.-L.), Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves (*Journ. de Conchyl.*, t. XL).
1892. PELSENEER (P.), A propos de l'asymétrie des Mollusques univalves (*Ibid.*).
1892. FISCHER (P.) et BOUVIER (E.-L.), Sur l'enroulement des Mollusques univalves (*Ibid.*).
1896. LANG (A.), Kleine biologische Beobachtungen ueber die Weinbergschnecke [*Helix pomatia* L.] (*Viertelj. Ges. Zurich.*, t. XLI).
1897. PELSENEER (P.), Mollusques, in BLANCHARD (R.), Traité de Zoologie, fasc. XVI, Paris.
1900. PILSBY (H. A.), in TRYON (G. W.), Manual of Conchology, *Pulmonata*, vol. XIII.
1903. KUENKEL (K.), Zuchtversuche mit linksgewundenen Weinbergschnecken [*Helix pomatia*] (*Zool. Anz.*, t. XXVI).
1903. ROBERT (A.), Recherches sur le développement des Troques (*Arch. Zool. expér. et gén.*, 3^e série, t. X).
1905. SYKES (E. R.), Variation in recent Mollusca (*Proc. Malac. Soc. London*, t. VI).
1906. SMITH (E. A.), Note on *Neptunea antiqua* (*Ibid.*, t. VII).
1906. ANCEY (C.-F.), Quelques observations sur les Mollusques Gastéropodes sénestres de l'époque actuelle (*Bull. scient. France et Belgique*, t. XL).
1911. CUÉNOT (L.), La Genèse des espèces animales, 1^{re} édit., Paris.

1912. DAUTZENBERG (Ph.) et FISCHER (H.), Mollusques provenant des campagnes de l'*Hirondelle* et de la *Princesse-Alice* dans les mers du Nord (*Résult. camp. scient. Prince de Monaco*, fasc. XXXVII).
1912. GUILLEMIN (Dr Edm.), Sur les théories modernes de l'inversion splanchnique totale (*Revue médicale de l'Est*, Nancy).
1913. BATESON (W.), Problems of genetics, Londres.
1914. DAUTZENBERG (Ph.), Sinistrorsités et dextrorsités tératologiques (*Bull. Soc. Zool. France*, t. XXXIX).
1914. HESSE (P.), Kann sich die abnorme Windungsrichtung bei den Gastropoden vererben? (*Zool. Anz.*, t. XLIV).
1914. HORNELL (J.), On the occurrence of the sinistral form in shells of the Sacred Indian Chank, *Turbinella pyrum* Lin. (*C. R. IX^e Congrès intern. Zool. Monaco*, 1913).
1916. DEWITZ (J.), Ueber die Erbllichkeit der Inversion der Molluskenschale (*Zool. Anz.*, t. XLVIII).
1919. HARGREAVES (J. A.), Sinistral *Limnæa pereger* and its Progeny (*Journ. of Conchol.*, t. XVI).
- 1920-a. PELSENEER (P.), L'inversion chez les Mollusques au point de vue de la variation et de l'hérédité (*Bull. scient. France et Belgique*, t. XLVIII).
- 1920-b. PELSENEER (P.), Les variations et leur hérédité chez les Mollusques (*Mém. Acad. R. Belgique*, 2^e série, t. V).
1921. CUÉNOT (L.), La Genèse des espèces animales, 2^e édit., Paris.
1923. ADAMS (L. E.), An attempt to pair a dextral with a sinistral *Limnæa pereger* (*Journ. of Conchol.*, t. XVII).
1925. DIVER (C.), BOYCOTT (A.-E.) et GARSTANG (Miss S.), The inheritance of inverse symmetry in *Limnæa peregra* (*Journ. of Genetics*, t. XV).
1925. COCKERELL (T. D. A.), Reversed *Limnæa peregra* (*The Nautilus*, t. XXXIX).
1930. BOYCOTT (A. E.), DIVER (C.), GARSTANG (Miss S. [Mrs. A.-C. HARDY]) et TURNER (F.-M.), The inheritance of sinistrality in *Limnæa peregra* (*Philos. Transact. R. Soc. London*, série B, vol. CCXIX).
1932. CUÉNOT (L.), La genèse des espèces animales, 3^e édit., Paris.
1932. PELSENEER (P.), L'hérédité progressive d'une variation individuelle (*C. R. 56^e session Assoc. franç. avanc. Sciences*, Bruxelles, 1932).