

Sur la régulation bathymétrique des ammonites (Cephalopoda)

Autor(en): **Guex, Jean / Rakus, Milos**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **71 (1971-1973)**

Heft 337

PDF erstellt am: **12.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-276295>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Sur la régulation bathymétrique des ammonites (Cephalopoda)

PAR

JEAN GUEX * et MILOS RAKUS **

ABSTRACT

In this paper we attempt to show that the siphuncle of the living *Nautilus* has the sole and irreversible function to actively pump the residual liquid out of the chambers of the phragmocone. The mode of bathymetric regulation of ammonites is discussed.

INTRODUCTION

Il est généralement admis que la régulation bathymétrique des céphalopodes à coquille externe s'effectue par adjonction ou soustraction d'eau dans le phragmocône. Outre sa fonction évidente d'appareil flotteur, le phragmocône aurait également une fonction bathyscaphoïde (BASSOT et MARTOJA, 1966, p. 982¹; DENTON et GILPIN-BROWN, 1966, p. 740²; HEPTONSTALL, 1970, p. 317³). Par l'intermédiaire du siphon, de l'eau pourrait être injectée dans les loges. Cela entraînerait une augmentation de la densité de l'animal et permettrait sa plongée. Inversement, le pompage de l'eau se trouvant dans les loges diminuerait la densité de l'animal, provoquant sa remontée en surface.

Si séduisante qu'elle soit, cette théorie très simple mérite d'être discutée.

¹ BASSOT et MARTOJA, 1966, p. 982 : « Du fait des variations de densité du gaz en fonction de la pression, la valeur du rapport liquide/gaz doit aussi être modifiée au cours de la plongée si l'animal veut garder une vitesse de déplacement vertical constante. Le siphon est de toute évidence impliqué dans ces fonctions, etc. »

² DENTON et GILPIN-BROWN, 1966, p. 740 : « We see, therefore, that in both *Nautilus* and *Sepia* the animal can control its density and determine its posture by using liquid within the chambers of its shell. »

³ HEPTONSTALL, 1970, p. 317 : « It is now well established that this is achieved in cuttlefish (Denton & Gilpin-Brown, 1961), *Nautilus* (Denton & Gilpin-Brown, 1966), and several species of squids (Denton *et al.*, 1958). In all cases the controlling mechanism involves the use of liquids, *Sepia* and *Nautilus* being able to add or remove small quantities of water from buoyancy chambers in the cuttlebone and phragmocone respectively. »

* Institut de paléontologie, rue des Maraîchers 11, Genève.

** Geologické ústav, Mlynská dolina 1, Bratislava, Tchécoslovaquie.

LES FAITS ÉTABLIS PAR DENTON ET GILPIN-BROWN (1966)

Pour évaluer le bien-fondé de cette hypothèse, nous devons reprendre à la base les données objectives fournies par DENTON et GILPIN-BROWN (1966) dans leur remarquable étude du mode de flottation des Nautilus actuels.

Ces auteurs ont étudié la pression de gaz, la quantité de liquide résiduel et la tonicité de ce liquide dans chacune des loges du phragmocône. Leur étude a porté sur 13 Nautilus fraîchement pêchés, numérotés B à N. Douze de leurs Nautilus ont un poids de l'ordre de 500 gr (± 50 gr). Seul l'individu C est plus petit (334 gr). Leurs mesures ont été consignées dans des tableaux (DENTON et GILPIN-BROWN, tables 2, 3, 4). Chaque paramètre mesuré (pression de gaz, volume et tonicité du liquide résiduel dans les loges) est donné en fonction de la loge dans laquelle la mesure a été faite. Chez tous les individus, la pression de gaz et le volume de liquide résiduel varient régulièrement d'une loge à l'autre suivant une loi approximativement exponentielle. Pour la commodité de la discussion, nous avons calculé les moyennes des mesures individuelles de DENTON et GILPIN-BROWN et reporté ces résultats dans les diagrammes I à III (fig. 1). Les courbes obtenues sont du même type que les courbes individuelles.

Le diagramme I montre que la loge en formation est pleine de liquide (DENTON et GILPIN-BROWN, p. 738). Il montre également que ce liquide est extrait intensément dès l'achèvement du septum¹. Le fait que la loge en formation soit pleine de liquide n'est pas surprenant. Il est en effet indispensable que la pression régnant derrière le septum en formation soit égale à la pression extérieure.

Le diagramme II nous apprend que la concentration osmotique dans la loge en formation est voisine de celle de l'eau de mer (et par conséquent voisine de celle du sang — comparez la figure 5, p. 739 de DENTON et GILPIN-BROWN avec le début de la p. 743 de ces auteurs). En revanche, dans la dernière loge achevée (n° 1), la concentration diminue fortement. Elle s'accroît à nouveau dans les loges plus anciennes, parallèlement à la diminution du volume du liquide résiduel.

Le diagramme III montre que la pression de gaz est très faible dans la dernière loge achevée. Elle tend à s'équilibrer à la pression atmosphérique dans les loges plus anciennes.

¹ Un report de la diminution de la quantité de liquide en fonction de la diminution du volume des loges eût été préférable. Malheureusement, un tel diagramme n'a pu être établi, car DENTON et GILPIN-BROWN n'ont pas donné, sous forme de tableaux de chiffres, la variation du volume des loges des individus qu'ils ont étudiés. Ils ont fourni deux courbes individuelles de cette variation en échelle logarithmique, ce qui rend délicate la restitution correcte des volumes exacts de chaque loge.

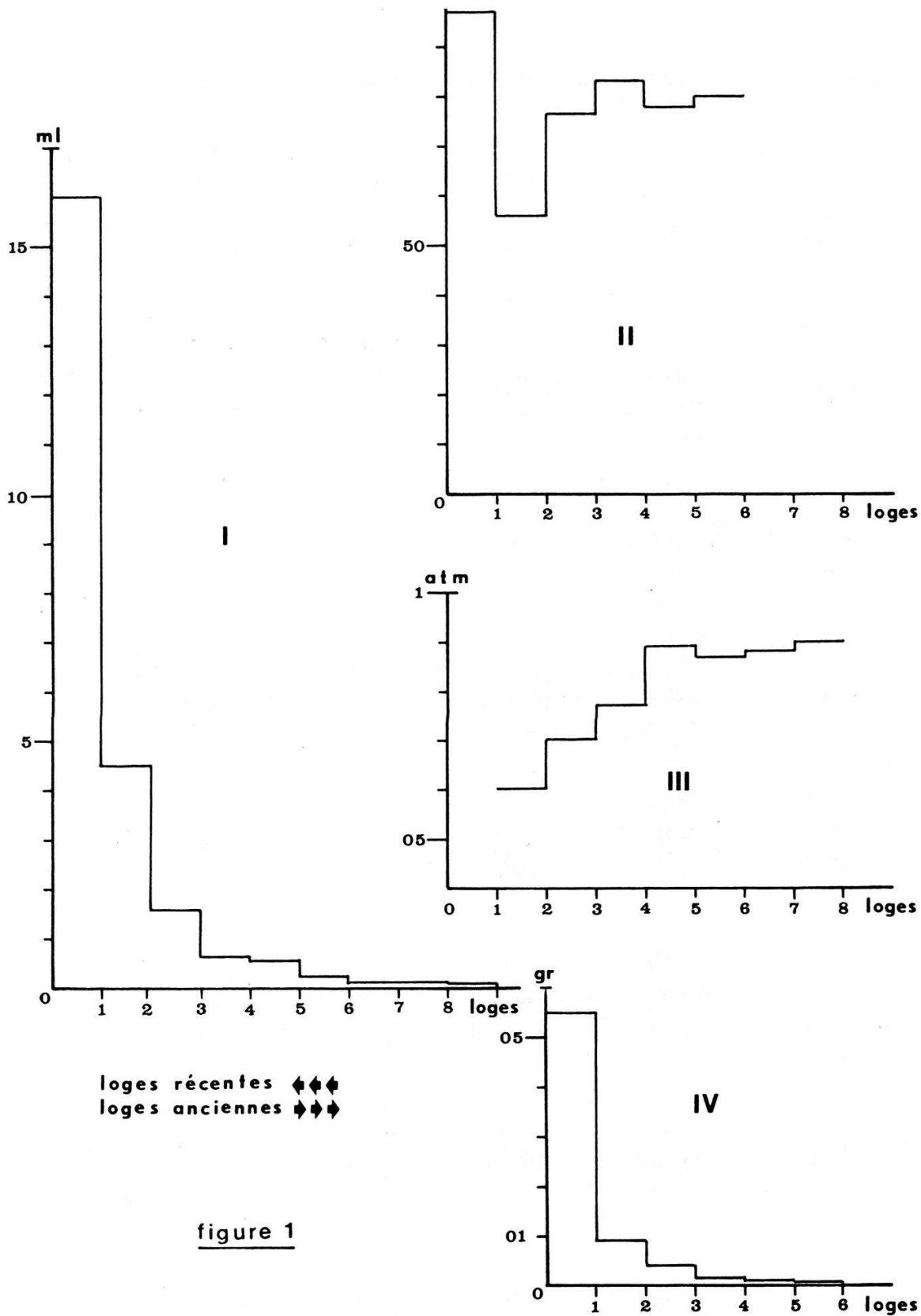


Diagramme I : Volume de liquide résiduel dans les loges (en ml) : moyenne calculée d'après les mesures individuelles de DENTON et GILPIN-BROWN, p. 738, table 2.

Diagramme II : Osmolarité du liquide résiduel des loges (en % de celle de l'eau de mer) : moyenne calculée d'après les mesures individuelles de DENTON et GILPIN-BROWN, p. 738, table 3.

Diagramme III : Pression du gaz dans les loges (en atm.) : moyenne calculée d'après les mesures individuelles de DENTON et GILPIN-BROWN, p. 749, table 4.

Diagramme IV : Poids de NaCl résiduel dans les loges (en gr) : calcul, cf. texte.

Loge 0 = loge en formation (pleine de liquide) ; loge 1 = dernière loge formée ; loge 2 = avant-dernière loge formée, etc.

Le diagramme IV nous montre que le poids de NaCl dans les loges diminue suivant une loi de type approximativement exponentiel. Ce diagramme a été établi de la manière suivante :

La figure 5, p. 739 de DENTON et GILPIN-BROWN nous montre que la concentration osmotique du liquide résiduel des loges (en % de celle de l'eau de mer) est égale à la concentration en Na^+ et Cl^- (en % de celle de l'eau de mer). Connaissant la concentration en NaCl dans l'eau de mer, on peut calculer le poids de NaCl résiduel dans les loges à l'aide des données reportées dans les diagrammes I et II. La courbe résultante donne le diagramme IV.

La forte hypotonie du liquide résiduel par rapport à l'eau de mer dans les loges récentes implique un transport actif des ions (contre le gradient de concentration) à travers le siphon poreux.

Le transport de l'eau à travers l'épithélium (du siphon) est une conséquence passive du transport actif des solutés (WALL et al., 1970, p. 1497 : nombreuses références). Ceux-ci sont d'abord pompés dans les étroits espaces intercellulaires de l'épithélium absorbant, créant une hypertonicité locale qui induit un gradient osmotique permettant l'absorption de l'eau (WALL *et al.*, 1970). La basse pression de gaz dans les loges récentes résulte donc du transport osmotique de l'eau résiduelle. Dans le cas qui nous intéresse, tout se passe comme si le pompage de l'eau était également actif (agissant contre le gradient de pression). L'équilibrage de la pression de gaz dans les loges plus anciennes s'explique par la diffusion du gaz dissous dans le sang de l'haemocoel (DENTON et GILPIN-BROWN, p. 724) à travers le siphon poreux.

Jusqu'ici, mises à part une discussion et une présentation différente des résultats établis par DENTON et GILPIN-BROWN, nous nous en tenons à la même conclusion que ces auteurs (p. 724) : toutes leurs observations prouvent que l'extraction du liquide résiduel des loges s'effectue par transport actif, c'est-à-dire par un pompage agissant contre le gradient de concentration et le gradient de pression.

Nos opinions commencent à diverger dans l'interprétation de la manière dont les céphalopodes à coquille externe peuvent effectuer leur contrôle bathymétrique, en d'autres termes comment ils font varier leur densité.

DISCUSSION

DENTON et GILPIN-BROWN (1966, p. 740) pensent que le phragmocône est utilisé comme appareil bathyscaphoïde. Si l'on pousse plus loin l'interprétation des données objectives établies par ces auteurs, on est vite amené à trouver cette explication insatisfaisante. En effet, si du liquide était injecté dans les loges formées afin de faire augmenter la densité du corps animal-coquille, il est peu probable que les paramètres étudiés par ces auteurs varieraient de la manière qu'ils ont établie :

A. Les courbes I, III et IV traduisent exactement ce que l'on attend d'un phénomène irréversible (en l'occurrence le pompage du liquide résiduel par le siphon) agissant suivant une loi approximativement exponentielle. Elles paraissent incompatibles avec une succession d'adjonctions et de soustractions répétées du liquide des loges du phragmocône. Au contraire, elles semblent montrer que les variations de la quantité de liquide résiduel et de la pression de gaz dans les loges sont uniquement une fonction de l'âge¹ des individus. En effet :

1° Si le contrôle bathymétrique était effectué par adjonction d'eau dans les loges, on ne devrait pas observer de relation évidente entre la quantité de liquide résiduel dans les dernières loges formées et l'âge des individus, tandis qu'une telle relation devrait se présenter si l'animal ne pouvait qu'extraire de l'eau de ses loges (de manière irréversible). Or, c'est bien ce que l'on constate en réalité :

L'individu N de DENTON et GILPIN-BROWN montre une quantité de liquide résiduel particulièrement faible dans ses loges les plus récentes (1,5 ml dans la dernière, 1,3 ml dans l'avant-dernière, etc.). Le fait que cet animal est adulte et que sa septation a cessé ou va cesser, est prouvé par la text-figure 10, p. 755 de ces auteurs : cette figure nous montre que le volume de la dernière loge est nettement plus faible que celui de l'avant-dernière. Cela implique un fort resserrement cloisonnaire (critère classique de l'état adulte et de la fin de la septation chez les ammonites).

L'individu C de DENTON et GILPIN-BROWN montre, au contraire, une quantité de liquide résiduel particulièrement forte dans ses loges récentes (7,0 ml dans la dernière, 2,5 ml dans l'avant-dernière, etc.). Le fait que cet animal est jeune (n'a pas terminé sa croissance) est prouvé par son poids très nettement inférieur à celui des autres individus.

2° Si la variation de la quantité de liquide résiduel est uniquement une fonction de l'âge des individus, on doit également observer une relation entre l'âge des individus et la pression de gaz dans les loges récentes. Nous avons admis avec DENTON et GILPIN-BROWN que le gaz dissous dans le sang diffusait dans les loges à travers le siphon, tendant à s'équilibrer à la pression atmosphérique. Cette pression devrait donc être d'autant plus voisine de 1 atm. dans les loges récentes que l'individu est sur le point de cesser sa septation. Or, chez l'individu N (dont la croissance est terminée), la pression de gaz dans la dernière loge est de 0,89 atm., celle de l'avant-dernière est de 0,94 atm. En revanche, chez l'individu C (en cours de croissance), la pression de gaz dans la dernière loge est de 0,1 atm. !

B. On sait que le liquide remplissant une loge en formation ne peut être sécrété que par l'épithélium qui construit le septum (DENTON et

¹ Par âge nous entendons « stade de croissance » (septation en cours ou achevée).

GILPIN-BROWN, p. 723 et suiv.). La tonicité de ce liquide est voisine de celle du sang. Si du liquide était injecté par l'épithélium (à travers le siphon, bien entendu) dans les dernières loges achevées, on devrait s'attendre à ce qu'il ait une tonicité identique à celle du liquide qui remplit la loge en formation. Or, le liquide résiduel des dernières loges formées est très hypotonique par rapport à celui que sécrète l'épithélium (diagramme II).

Une conclusion paraît donc s'imposer : il est peu probable que le phragmocône puisse être utilisé comme appareil bathyscaphoïde chez les céphalopodes à coquille externe. Le siphon a apparemment pour fonction unique de pomper activement le liquide résiduel des loges.

LA CAVITÉ PRÉSEPTALE DES AMMONITES (SCHMIDT, 1925)

Si l'hypothèse de la fonction bathyscaphoïde du phragmocône est peu vraisemblable, on est naturellement conduit à se demander comment les céphalopodes à coquille externe opèrent leur régulation bathymétrique. Pour discuter cette question, nous allons reporter nos réflexions sur les ammonites. Selon toute probabilité le phragmocône et le siphon de ces animaux avaient un fonctionnement identique à celui des Nautilus. Or, on observe très souvent sur les moules internes d'ammonites la trace d'une membrane située devant le dernier septum (« Haftbandstruktur » de JORDAN, 1968, pp. 34-36, p. 44). Dans le schéma ci-dessous, nous rappelons la position de cette trace par rapport aux empreintes musculaires (cf. JORDAN, 1968).

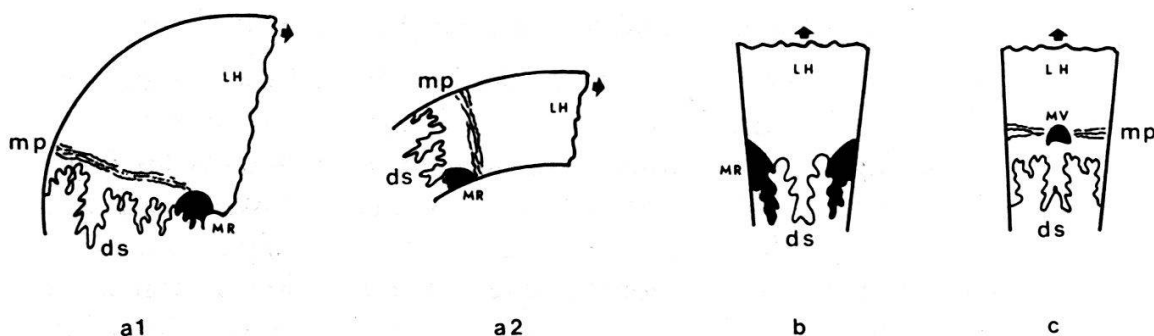


Fig. 2 (schéma, sans échelle)

a. Vue latérale — a1 = forme oxycône. a2 = forme à tours équidimensionnels.
b. Vue dorsale. c. Vue ventrale. L.H. = loge d'habitation ; m.p. = membrane préseptale ; M.R. = muscle rétracteur ; M.V. = muscle ventral ; d.s. = dernier septum.

Cette trace détermine la limite apicale de l'adhésion du manteau dans la loge d'habitation (cf. HUBENDICK, 1958 ; JORDAN, 1968, p. 44). Elle

traduit donc l'existence d'une membrane qui détermine une cavité préseptale entre le dernier septum et la partie apicale du corps de l'ammonite dans sa loge. Pendant les périodes d'inactivité du manteau (entre deux sécrétions septales), cette cavité était remplie soit de gaz, soit de liquide, soit d'un mélange liquide-gaz (cf. JORDAN, 1968, p. 44).

Remarque

Soulignons que la cavité préseptale ne peut s'individualiser de manière permanente que lorsque la septation est achevée. Pour cette raison, on ne l'observe que sur les moules internes des individus adultes.

CONCLUSIONS

Hypothèse I : la cavité préseptale contenait du gaz.

Cette hypothèse permet de formuler une explication simple de la manière dont l'ammonite opérait sa régulation bathymétrique : le volume de la cavité préseptale variait par absorption ou sécrétion du gaz préseptal (MEIGEN, 1870 ; SCHMIDT, 1925), faisant ainsi varier la densité de l'animal, à l'instar de la vessie natatoire des poissons. Il est possible que le volume de la cavité préseptale fût aussi partiellement réglé par le muscle ventral dont on observe l'empreinte sur la portion apicale-siphonale de la loge d'habitation.

De faibles variations du volume de cette cavité pourraient suffire à permettre la plongée ou la remontée passive de l'ammonite. En effet, si l'on se réfère de nouveau au Nautilé actuel, on sait que la densité du corps animal-coquille est très voisine de celle de l'eau de mer, 80 % du volume du gaz du phragmocône étant utilisé à supporter le poids de la coquille (DENTON et GILPIN-BROWN, p. 723). Le moteur de plongée des ammonites était vraisemblablement le même que celui des Nautilés : l'entonnoir, qui sert de propulseur, la direction de plongée étant réglée par la position des tentacules (BIDDER, 1962).

Hypothèse II : la cavité préseptale était remplie de liquide.

Cette hypothèse exclut la possibilité d'une régulation jouant sur des variations importantes de la densité du corps animal-coquille. L'ammonite devrait se mouvoir verticalement avec la seule aide de son propulseur (l'entonnoir) et de son gouvernail (les tentacules). Le siphon, fonctionnant à sens unique, maintiendrait une densité égale à celle de l'eau de mer en pompant le liquide résiduel tout au long de la croissance de l'animal.

Le premier auteur à proposer pour les Nautilés un mode de régulation bathymétrique identique à celui exposé dans l'hypothèse I fut MEIGEN, en 1870. BIDDER (1962, p. 454) affirme toutefois qu'une telle hypothèse est dénuée de fondements.

En l'occurrence, malgré un préavis favorable à l'hypothèse II, il nous est impossible de trancher entre les deux théories. Des études ultérieures des zoologistes sont encore nécessaires pour connaître de manière définitive et indiscutable le mode de régulation bathymétrique des céphalopodes à coquille externe.

REMERCIEMENTS

Nous remercions MM. Héli BADOUX (Professeur à l'Institut de Géologie, Lausanne), Valentin BONIFAS (Professeur à l'Institut de Microbiologie, Lausanne) et Henri MASSON (Privat-docent à l'Institut de Géologie, Lausanne) de leurs judicieuses et intéressantes critiques.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- BASSOT, J. M. et MARTOJA, M. 1966. — Histologie et fonction du siphon chez le Nautilé. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 263.
- BIDDER, A. 1963. — Use of the tentacles, swimming and buoyancy control in the Pearly Nautilus. *Nature*, 196, 3.
- DENTON, E. J. et GILPIN-BROWN, J. B. 1966. — On the Buoyancy of the Pearly Nautilus. *Journ. mar. biol. Assoc. U.K.*, 46.
- HEPTONSTALL, W. B. 1970. — Buoyancy control in ammonoids. *Lethaia*, 3.
- HUBENDICK, B. 1958. — On the molluscan adhesive epithelium. *Ark. Zool.*, 11.
- JORDAN, R. 1968. — Zur Anatomie mesozoischer Ammoniten nach den Strukturelementen der Gehäuse-Innenwand. *Beih. Geol. Jb.*, 77.
- JORDAN, R. et STAHL, W. 1970. — Isotopische Paläotemperatur-Bestimmung an jurassischen Ammoniten. *Geol. Jb.* 89.
- MEIGEN, W. 1870. — Über den Hydrostatischen Apparat des Nautilus pompilius. *Arch. Naturgeschichte*, 36.
- MEISCHNER, D. 1968. — Perniciöse Epökie von Placunopsis auf Ceratites. *Lethaia*, 1.
- MERKT, J. 1966. — Über Austern und Serpeln als Epöken auf Ammonitengehäusen. *N. Jb. Geol. Pal. Abh.*, 125.
- SCHMIDT, M. 1925. — Ammonitenstudien. *Fortschr. Geol. Pal.*, Ht 10.
- SEILACHER, A. 1960. — Epizoans as key to ammonoid ecology. *J. Paleont.*, 36.
- STENZEL, H. B. 1964. — Living Nautilus. In MOORE (ed.) : *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K*.
- WALL, B. J., OSCHMAN, J. L. et SCHMIDT-NIELSEN, B. 1970. — Fluid Transport : Concentration of the Intercellular Compartment. *Science*, 167.

Manuscrit reçu le 28 septembre 1971.