

**Lingules d'Amboine, *Lingula reevii* Davidson
et *Lingula rostrum* (Shaw), données écologiques et
taxonomiques concernant les problèmes
de spéciation et de répartition**

Philippe CALS et Christian C. EMIG

Laboratoire d'Histophysiologie fondamentale et appliquée,
Université Pierre-et-Marie-Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris.
Station Marine d'Endoume (Laboratoire associé au C.N.R.S. 41),
rue de la Batterie-des-Lions, 13077 Marseille.

RÉSUMÉ

Deux espèces de *Lingula* (Brachiopodes, Inarticulés), récoltées à Amboine lors des expéditions Rumphius 2 et 3, sont décrites : *Lingula rostrum* dans sa localité-type et *Lingula reevii* considérée jusqu'à présent comme endémique des îles Hawaï. De nouvelles données sont fournies non seulement en taxonomie (une diagnose est proposée pour chaque espèce), mais aussi sur l'écologie de *L. reevii*, permettant de confirmer des travaux récents sur cette espèce ainsi que sur l'ensemble du genre *Lingula*.

SUMMARY

Two species of *Lingula* (Brachiopoda, Inarticulata), collected at Ambon during the Rumphius-Expedition 2 and 3, are described: *Lingula rostrum* from its type-locality and *Lingula reevii* considered till then as endemic of the Hawaiian Islands. New data are given on taxonomy (a diagnosis is proposed for each species) and on ecological conditions of *L. reevii*, that confirmed recent works on this species as on the genus *Lingula*.

INTRODUCTION

L'importance biogéographique des Moluques au voisinage d'une des limites géographiques les plus importantes est maintenant bien connue. Entre la ligne Wallace, établie pour la faune aérienne, et la ligne Weber, définie pour les animaux terrestres, les géologues ont tracé une ligne de partition géologique (CAREY, 1938, cf. CAREY, 1976). Cette ligne WA-TIM-EC

(West Australian-Timor-East Celebes) a pris une importance nouvelle avec l'élaboration de la théorie globale de la tectonique des plaques, car elle est interprétée comme la zone primitive de rupture entre l'Inde et l'Australie lors de la dispersion de la plaque du Gondwana. Mais pour la faune marine, surtout pour les formes ayant une vie larvaire planctonique suffisamment longue pour autoriser une dérive sur de longues distances, cette démarcation ne doit pas jouer. Les données expérimentales concernant des animaux à larves méroplanctoniques, comme les Lingules, ne seront pas faciles à établir. Ainsi, les données descriptives, tant taxonomiques qu'écologiques, se révèlent-elles irremplaçables, d'autant plus que, comme le montre ce travail, celles que nous possédons sont très fragmentaires.

Jusqu'à présent, deux espèces de *Lingula* étaient connues des Moluques et notamment d'Amboine : *Lingula rostrum* (Shaw) et *Lingula anatina* Lamarck. Nous avons ainsi découvert deux espèces que nous devons comparer aux descriptions de celles signalées ci-dessus, mais aussi examiner leur nouvelle répartition à l'Ouest de la ligne WA-TIM-EC. Du point de vue écologique, nos observations permettront de compléter ou de discuter les travaux synoptiques de EMIG *et al.* (1978) et de PLAZIAT *et al.* (1978).

DESCRIPTION DES LINGULES

L'existence de *Lingula* à Amboine est connue depuis fort longtemps; SHAW (1798) y a découvert une nouvelle espèce qu'il a nommée *Mytilus rostrum*. La révision taxonomique et systématique du genre *Lingula* provoqua la recherche de spécimens de ce groupe zoologique dans le cadre des Expéditions Rumphius 2 et 3 d'abord par le Pr Th. Monod, puis par l'un d'entre nous (Ph. Cals). Deux espèces distinctes furent récoltées à Amboine : la première *Lingula rostrum* dans sa localité-type, mais dont le biotope reste à définir, car les exemplaires ont été achetés à une femme indigène se rendant au marché pour les vendre. La deuxième espèce, par contre, *Lingula reevii*, a été étudiée en place et sa localisation écologique peut être brièvement définie. Rappelons qu'à Amboine, les Lingules sont un met fin apprécié par la population indigène et l'aide de cette dernière fut précieuse dans les récoltes (*fig. 4 b*).

a) *Diagnose de Lingula rostrum* (Shaw, 1798)

La récente comparaison de spécimens rapportés à diverses autres espèces avec ceux ici étudiés a conduit EMIG (1978 *a*) à réunir sous le seul vocable

de *rostrum* les espèces suivantes : *L. hians* Swainson, *L. exusta* Reeve, *L. bancrofti* Johnston et Hirschfeld et probablement *L. affinis* Hancock. Cette riche synonymie s'explique aisément quand on connaît l'absence de réels critères taxonomiques : aucun de ces auteurs ne reconnaissant la similitude de ses exemplaires avec ceux décrits sous le nom de *L. rostrum*, une espèce « nouvelle » fut donc chaque fois créée. Enfin, *L. rostrum* fut souvent confondue, voire mélangée, avec *L. anatina*, par exemple, par HEDLEY (1916), JOHNSTON et HIRSCHFELD (1920), probablement aussi par HANCOCK (1858) et par SOWERBY (1846).

L'étude de *L. rostrum* provenant des collections du Museum national d'Histoire naturelle de Paris et du Australian Museum de Sydney permet d'étendre la distribution géographique de cette espèce aux localités suivantes : Nouvelle-Guinée, Nouvelles-Hébrides, Java, Manille, Pulo Pinang, Che-foo, Ceram.

— Coquille allongée, ovulaire, avec la plus grande largeur généralement au tiers postérieur. Bords latéraux subparallèles. Bord frontal peu arrondi avec une légère pointe médiane. Stries d'accroissement peu marquées (*fig. 1 a*).

— Coloration de la coquille jaunâtre à brune avec une ou plusieurs stries soulignées par une bande d'un vert brillant, ainsi que le bord frontal. Pédoncule beige (*fig. 1 a*).

— Deltidium de la valve ventrale caractérisé par un bec en forme de rostre et un sillon pédonculaire en continuité avec la face interne de la valve. Deltidium de la valve dorsale arrondi avec une petite pointe externe (*fig. 2 b*).

— Disposition de la musculature selon la figure 3 *a*.

— Canaux antérieurs principaux du manteau légèrement incurvés (*fig. 3 a*).

— Coloration palléale absente ou très faible.

b) *Diagnose de Lingula reevii* Davidson, 1880

La deuxième espèce de Lingule découverte récemment à Amboine se rapporte à *Lingula reevii*; nous avons pu comparer nos exemplaires à ceux, récemment redécrits par EMIG (1978 *b*), de la localité type, Hawaï, et conclure à leur similitude, aucune différence n'ayant pu être relevée, si ce n'est une coloration moins brillante de nos exemplaires. *L. reevii*

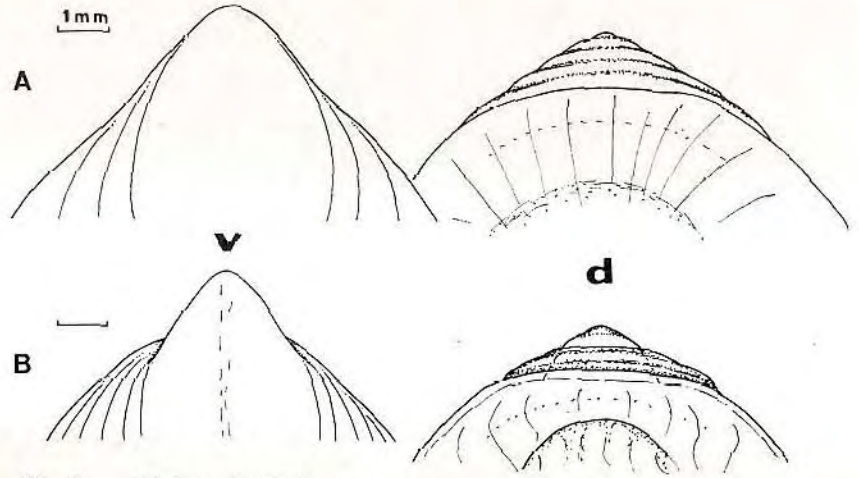
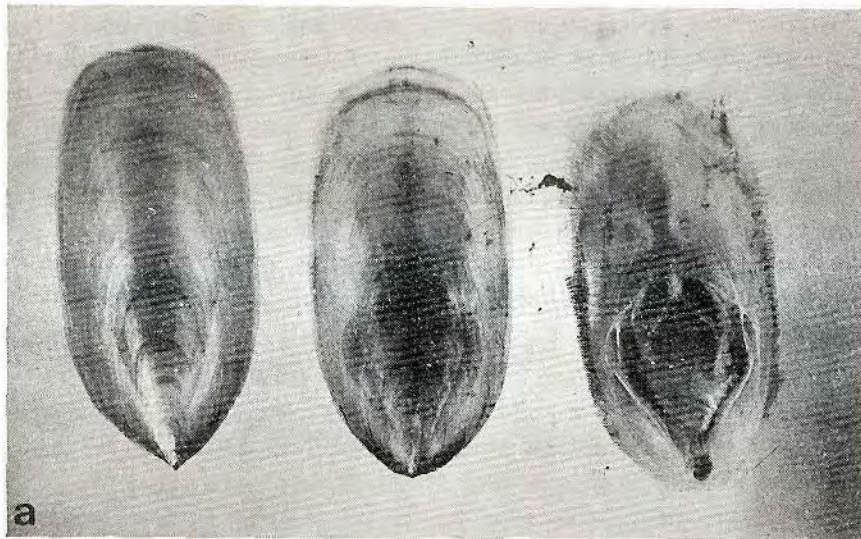


Fig. 2. — Régions deltidiales : vue externe pour la valve ventrale et interne pour la valve dorsale chez *Lingula reevii* (A) et chez *Lingula rostrum* (B).

était, jusqu'à présent, considérée comme une espèce endémique de Hawaï. Sa découverte à Amboine infirme donc l'ancienne répartition et, surtout, peut laisser supposer que cette espèce a peut-être été étudiée ailleurs et confondue avec d'autres espèces, notamment *L. anatina*.

— Coquille allongée et ovale, avec la plus grande largeur vers la moitié de la longueur. Bords latéraux subparallèles. Bord frontal plutôt concave, avec une pointe médiane. Stries d'accroissement peu marquées (fig. 1 b).

— Coloration de la coquille d'un vert brillant avec un bord antérieur noir chez les plus grands individus. Pédoncule blanc.

— Deltidium de la valve ventrale avec un bec proéminent, un sillon pédonculaire en continuité avec la face interne de la valve. Deltidium de la valve dorsale en forme de pointe (fig. 2 a).

— Disposition de la musculature selon la figure 3 b.

Fig. 1. — *Lingula rostrum* : (a) faces externes des valves ventrale et dorsale et une vue ventrale du corps ($G \times 2$). *Lingula reevii* : (b) animal sans pédoncule en vue ventrale et animal entier en vue dorsale ($G \times 2$); (c) disposition et intensité de la coloration palléale ($G \times 2$); (d) ouverture du terrier à la surface du sédiment, à marée basse (photographies C. EMIG, a-c, et P. CALS, d; tirage : M. MARIGLIANO).

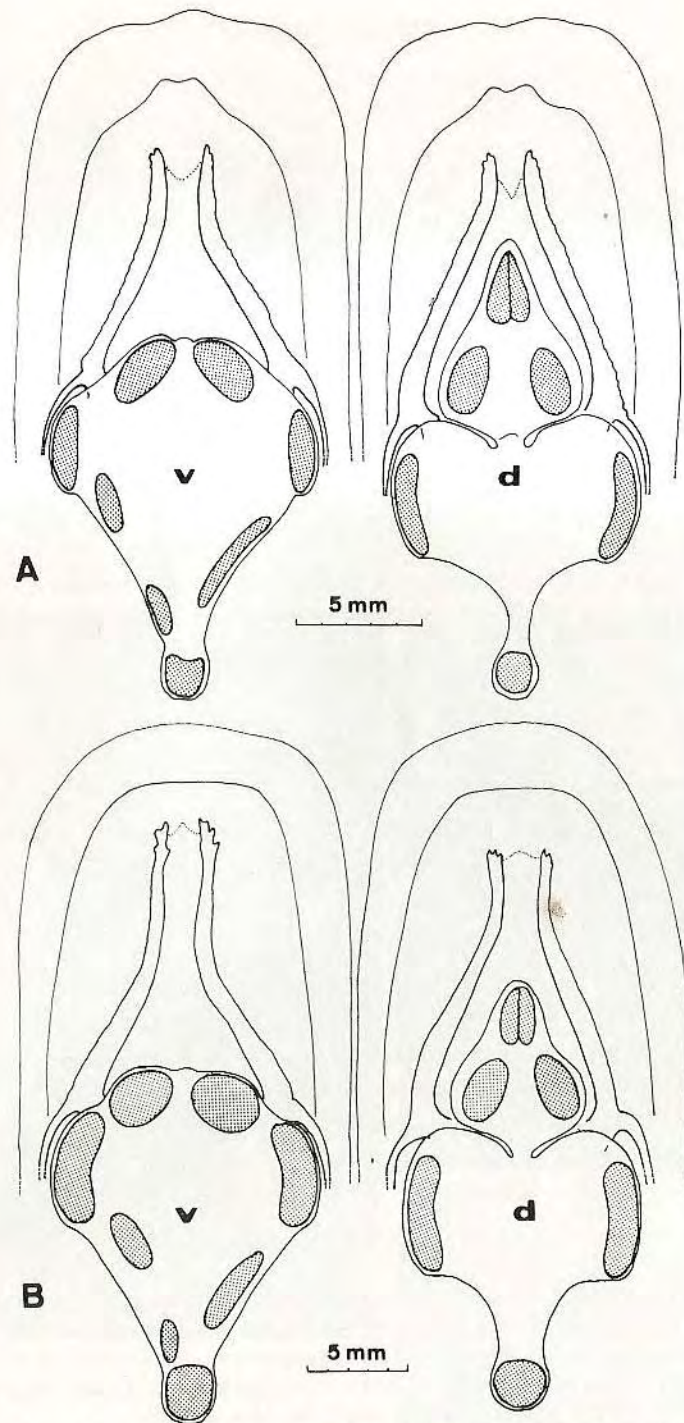


Fig. 3. — Arrangement de la musculature et disposition des canaux principaux antérieurs chez *Lingula rostrum* (A) et chez *Lingula reevii* (B).

— Canaux antérieurs principaux du manteau fortement incurvés au-dessus des muscles (fig. 3 b).

— Très forte coloration palléale (fig. 1 c).

En comparant *L. rostrum* et *L. reevii*, on constate immédiatement que ces deux espèces sont proches, mais possèdent quelques caractères qui permettent ou devraient permettre de les distinguer. Pour les régions deltidiales, le bec en rostre de *L. rostrum* n'est pas en continuité avec le bord postérieur de la valve ventrale, la pointe de la valve dorsale et externe chez *L. rostrum* est continue et plus marquée chez *L. reevii*; des différences apparaissent pour les canaux antérieurs et la disposition musculaire, comme le montre la figure 3. Plus secondaires, la coloration palléale est très marquée chez *L. reevii*, et la coloration des valves et du pédoncule des espèces est différente.

REMARQUES SUR LA LOCALISATION ET L'ÉCOLOGIE DES LINGULES D'AMBOINE

La baie d'Amboine se présente comme un V ouvert vers le large, ses bords sont occupés par des plages de sable volcanique où débouchent de nombreux ruisseaux. En arrière de ces plages croissent dans les zones humides les Palmiers sagous, et par endroit des mangroves résiduelles occupent la partie haute de ces plages. Au sable gris volcanique se trouvent mélangés des galets et des débris de madréporaires.

Nous avons cherché à définir au mieux les paramètres d'un des biotopes à Lingules et les résultats, encore partiels, s'inscrivent dans les travaux de révision entrepris par l'un de nous (EMIG *et al.*, 1978). Les recherches ont été effectuées dans la zone Nord de la baie, au voisinage de l'Université scientifique et du village de Poka. Ce village est situé au niveau d'un resserrement des rivages, c'est un lieu de traversée pour les bateaux à voiles, un embarcadère y a été construit. En partant de l'embarcadère vers le village, les plages (intertidales) présentent successivement d'abord une zone de sable avec des gros galets et la présence de pneumatophores d'arbres à mangroves, puis la mangrove devient dense sur environ 300 m, enfin la troisième zone est une plage de sables fins d'environ 500 m de long devant le village de Poka, dépourvue de toute mangrove. Nos récoltes ont été effectuées au début du mois de novembre 1977, entre 11 et 13 h 30, alors que la marée était basse vers 13 h. Aucune arrivée d'eau douce n'a



pu être observée dans ces zones. Nous décrirons avec plus de détail deux de ces zones, ci-dessous.

Plage à mangrove résiduelle

L'étroit étage supralittoral est formé de sables fins, creusés de terriers d'Ocypodidae et couverts de débris de feuilles. La zone supérieure de l'étage médiolittoral est parsemée de pneumatophores. C'est là que l'on découvre les premières Lingules (*L. reevii*), comme le montre la figure 4 a, sur laquelle des Amboinais extrayent quelques exemplaires avec leur

TABLEAU

Fractions granulométriques du biotope de *Lingula reevii*
(tamisage sur tamis AFNOR NEX 11-501 par M. J. Roulet, Université de Paris-VI).

Maille des tamis	Poids des résidus	Pourcentage cumulatif
2	43,00	31,9
1,60	3,70	34,6
1,25	3,65	37,3
1,00	2,00	38,8
0,800	4,50	42,1
0,630	4,40	45,4
0,500	6,30	50,0
0,400	5,90	54,4
0,315	10,00	61,8
0,250	15,15	73,0
0,200	5,95	77,4
0,160	14,20	88,0
0,125	8,70	94,4
0,100	4,05	97,4
0,080	1,30	98,4
0,063	0,70	98,9
0,050	0,40	99,2
0,040	0,20	99,3
	0,90	100
	135,00	

Fig. 4. — *Lingula reevii* : (a) Plage à mangrove résiduelle; (b) Amboinais récoltant des Lingules; (c) animaux en place; (d) animal dans son puits, dégagé d'un coup de pelle (photographies P. CALS, a-c, et A. G. HORRIDGE, d; tirage : M. MARIGLIANO).

coupe-coupe. Immédiatement sous la surface du sédiment se trouvent des galets dont les plus gros sont de la taille du poing; l'eau qui sort est laiteuse chargée de matériel en suspension : une analyse granulométrique a été réalisée dans ce sable colmatant la fraction grossière (tableau). Bien que les Lingules soient éparses, elles présentent là leur taille maximale. Avec elles, vivent essentiellement des Vénérides à coquille épaisse, à ornementation modérément accusée, indicateurs de mode calme et de sédiment hétérogène.

Les Lingules occupent tout l'étage médiolittoral, mais c'est dans sa zone inférieure que les populations sont les plus denses : on trouve jusqu'à dix animaux dans un trou de l'ordre de 20 cm de profondeur, long de 30 cm sur 15 cm de large (fig. 4 c), soit environ 220 individus par mètre carré. La remontée d'une eau interstitielle trouble rend l'observation *in situ* difficile; pour cette raison, il est impossible de préciser, du fait des moyens manuels de collecte, seuls employés, si les Lingules descendent dans l'étage infralittoral, ici caractérisé par les Echinodermes fouisseurs, des Astéroïdes *Phanerozonia* et des Echinoïdes Clypeastrides.

Plage de sable fin

Le sable fin, épais de 20 à 40 cm, repose sur des débris grossiers de madréporaires. La localisation des Lingules est, là aussi, médiolittorale, entre la zone à Ocypodidae et la zone à Clypeastrides; comme dans la station précédente, on ne peut voir si cette dernière zone est aussi peuplée par les Lingules.

Le sédiment de cette plage est particulièrement propice à l'observation des animaux en place dans leurs puits. Les orifices en surface sont bien marqués (fig. 1 d, 4 d).

On peut observer l'animal en place d'un coup de pelle donné à une dizaine de centimètres de profondeur parallèlement à l'orifice du puits. Contrairement au sable volcanique, le sable d'origine corallienne est originellement blanc, sa couleur grise provient d'une imprégnation de matière organique en décomposition, la présence d'une zone blanche dans la partie supérieure du puits témoigne d'une oxygénation due à l'activité des Lingules.

CONCLUSION

Il existe dans la rade d'Amboine au moins deux espèces distinctes de Lingules : *Lingula reevii* et *Lingula rostrum*. Les données bionomiques

que nous apportons uniquement pour *Lingula reevii* devraient faire l'objet de recherches relatives à *L. rostrum*. La comparaison du biotope de ces deux formes ne manquera pas de fournir de précieuses indications sur les conditions de la spéciation écologique de ces deux espèces, qui coexistent dans un cadre géographique restreint.

Les conditions liées au deuxième aspect essentiel de la diversification des espèces, la spéciation géographique représentent un problème que notre travail permet de poser avec netteté dans le cas de *Lingula reevii*. En effet, sa présence simultanée à Hawaï et à Amboine ne permet plus de la considérer comme endémique, il faudrait alors pouvoir vérifier que les conditions écologiques définies à Amboine se retrouvent aux îles Hawaï. En tout cas, nos observations confirment la présence de cette espèce dans la zone intertidale, contrairement à certaines autres espèces (EMIG et LE LOEUFF, 1978; EMIG *et al.*, 1978).

La large distribution de *L. rostrum* de chaque côté de la ligne WA-TIM-EC est en faveur de l'hypothèse rapportée dans l'introduction de notre travail. Cette hypothèse implique que les larves planctoniques des Lingules ont un potentiel de dispersion élevé avec un stade pélagique prolongé. Nous manquons d'indications précises à ce sujet.

Ces problèmes démontrent de façon particulièrement frappante la nécessité de révisions d'ordre taxonomique et écologique, dont notre travail ajoute un nouvel élément, complémentaire de ceux entrepris précédemment (EMIG, 1977; EMIG, 1978 a; EMIG et LE LOEUFF, 1978; EMIG *et al.*, 1978; PLAZIAT *et al.*, 1978). A l'heure actuelle, certains travaux de systématique trouvent un nouvel essor dans l'association de données géophysiques et biogéographiques (CALS, 1978).

REMERCIEMENTS

Ce travail a pu être réalisé grâce à la participation du Pr Th. Monod, puis de l'un d'entre nous (P.C.) aux Expéditions Rumphius 2 et 3. Pour toutes les facilités accordées, nous tenons à remercier le Lembaga Oseanologi Nasional et son Directeur, le Dr Aprilani Soegiarto.

Nos spécimens sont déposés au Museum national d'Histoire naturelle de Paris, sous les références suivantes : *Lingula rostrum* MNHN-BRA-78-33; *Lingula reevii* MNHN-BRA-78-32.

BIBLIOGRAPHIE

- CALS (P.), 1978. — Spéciation benthonériétique et tectonique globale. *Réunion Association Sciences de la Terre*, R.A.S.T.
- CAREY (S. W.), 1976. — The expanding earth. *Development in Geotectonics*, **10**, Elsevier Sci. Publ. Co. Amsterdam.
- DAVIDSON (T.), 1880. — Report on the Brachiopoda dredged by the Challenger during the years 1873-1876. *Rep. Sci. Res. Voyage Challenger, Zool.*, **1** (1), 1-67.
- EMIG (C. C.), 1977. — Réflexions sur la taxonomie des espèces du genre *Lingula* (Brachiopodes, Inarticulés). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **285**, D, 523-525.
- , 1978 a. — Three *Lingula* of the Queensland coast. Mem Q1 d Mus. (sous presse).
- , 1978 b. — A redescription of the Inarticulate Brachiopod *Lingula reevii* Davidson. *Pacific Science*, **32**, (1), 31-34.
- EMIG (C. C.), GALL (J. C.), PAJAUD (D.) et PLAZIAT (J. C.), 1978. — Réflexions critiques sur l'écologie et la systématique des Lingules actuelles et fossiles. *Géobios* (sous presse).
- EMIG (C. C.) et LE LOEUFF (P.), 1978. — Description de *Lingula parva* Smith (Brachiopoda, Inarticulata), récoltée en Côte-d'Ivoire, avec quelques remarques sur l'écologie de l'espèce. *Téthys*, **8**, (3), 271-274.
- HANCOCK, 1858. — On the organization of the Brachiopods. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **148**, 792-869.
- HEDLEY (C.), 1916. — Studies on Australian Mollusca. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, **41**, 680-719.
- JOHNSTON (T. H.) et HIRSCHFELD (O. S.), 1920. — The Lingulidae of the Queensland Coast. *Proc. R. Soc. Qd.*, **31**, 46-84.
- PLAZIAT (J. C.), PAJAUD (D.), EMIG (C. C.) et GALL (J. C.). — Environnements et distribution bathymétrique des Lingules actuelles. Conséquences pour les interprétations paléogéographiques. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (sous presse).
- SHAW (G.), 1798. — *Naturalists Miscellany*, **9**, pl. 315.
- SOWERBY (G. B.), 1846. — Monograph on genus *Lingula*. *Thes. Conch.*, **1**, 337-339.