

**SUR LES RELATIONS DU PANCHRONISME
AVEC LES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES :
LE CAS DES LINGULES (BRACHIOPODES, INARTICULÉS),**

PAR

Christian C. EMIG.

Les Lingulidés ne sont plus représentés de nos jours que par deux genres voisins, *Lingula* et *Glottidia*, connus respectivement depuis l'Ordovicien et depuis le Permien. Leur organisation générale est restée proche de l'ancêtre commun des Brachiopodes, c'est-à-dire que ces genres n'ont subi, semble-t-il, que très peu de modifications morphologiques depuis leur origine connue. Ils ont acquis très tôt des stratégies adaptatives pour faire face et résister à diverses conditions de milieu, ce qui leur permet d'être encore représentés actuellement. Sur la base des caractères, essentiellement anatomiques et morphologiques, n'ayant pas ou peu évolué (valves, muscles, soies, pédoncule, lophophore...), nous ferons état de relations du panchronisme des Lingulidés avec les conditions écologiques (hydrodynamisme, température, salinité, substrat...) et la vie endobionte, en soulignant qu'il s'agit de résultats globaux dont tel ou tel point ne peut pas s'appliquer à la totalité des espèces.

On the relationships between panchronism and ecological conditions in *Lingula* (Brachiopoda, Inarticulata).

Lingulida are at present only represented by two closely related genera, *Lingula* and *Glottidia*, known from the Ordovician and from the Permian. Their general organization remained close to the prototypic brachiopod and these genera have not apparently undergone any morphological change since their origin. They acquired early adaptive strategies enabling them to survive until the present time. On the bases of anatomical and morphological characters which have scarcely evolved or not at all (such as valves, muscles, setae, pedicle, lophophore...), we define the panchronic relationships of Lingulida with regard to ecological conditions (hydrodynamism, temperature, salinity, substrat...) and their endofaunal life.

Les Lingules ne sont plus représentées de nos jours que par deux genres très voisins : *Lingula* et *Glottidia*, qui sont tous deux caractérisés par leur faible diversité spécifique et qui n'ont connu aucune évolution morphologique marquante depuis leur origine connue, respectivement l'Ordovicien (environ 500 millions d'années) et le Permien (environ 260 millions

d'années). On peut donc considérer les Lingules comme des formes fossiles vivantes et nous admettons pour postulat la transposition, dans les temps géologiques, de la majeure partie de nos observations actuelles.

Les Lingules sont les seules formes actuelles libres et fouisseuses parmi les Brachiopodes ; le genre *Glottidia*, plus évolué, se distingue principalement du genre *Lingula* par la présence de papilles sur la face interne du manteau (MORSE, 1902 ; EMIG, 1982c) et de septums sur la face interne des valves (DALL, 1870 ; EMIG, 1982c), ces deux caractères étant aussi des critères génériques. Mais, toutes les adaptations à la vie endobionte sont similaires dans les deux genres ; les Lingules vivent dans des terriers, implantés verticalement, dont la longueur peut atteindre 10 fois la longueur de la coquille. Terrier et position de la Lingule ont été récemment étudiés par EMIG (1982a).

Les principales adaptations à la vie endobionte et au fouissage sont présentes dès les formes les plus anciennement connues :

— *forme générale de la coquille* : deux valves semblables, inarticulées, de forme oblongue ovalaire à rectangulaire, avec le bord antérieur rectiligne à légèrement concave, les bords latéraux sub-parallèles, les régions umbonales pointues, sauf chez *Lingula adamsi* (cf. EMIG, 1979, 1982b, 1982c). La coquille joue un rôle dans la protection, le fouissage et la nutrition.

— *musculature* : ces valves sont actionnées par un système musculaire complexe, hautement adapté à la mobilité (EMIG, 1982a, 1982b, 1982c) (muscles adducteurs pour la fermeture, muscles obliques pour tous les mouvements de rotation, glissement, cisaillement ; muscles longitudinaux et transversaux de la paroi du corps pour l'ouverture des valves et le maintien en position normale dans le terrier. Chez les *Glottidia*, l'ancrage des muscles obliques internes et de la ligne périmyale, c'est-à-dire des muscles de la paroi du corps, est renforcé, donc l'action de ces muscles, par leur insertion sur les septums internes des valves (EMIG, 1982c).

— *bord du manteau* : il a un rôle double — par la sécrétion de mucus pour assurer le maintien des parois du terrier et faciliter le glissement de la coquille dans le terrier, — par la disposition des soies dont l'espace varie de 15 à 30 μm et la formation des trois pseudosiphons antérieurs qui sont liés avec la position étalée du lophophore (de forme spirolophé comme chez tous les Brachiopodes Inarticulés, forme dérivée de celle primitive trocholo-phé), divisant la cavité palléale en trois compartiments, deux extérieurs inhalants et un médian exhalant, mais aussi avec les canaux du manteau qui sont disposés pour recevoir principalement les courants inhalants. Les Lingules sont des suspensivores. Ainsi, les soies interviennent dans le mécanisme de fouissage (THAYER et STEELE-PETROVIC, 1975), dans la nutrition et la respiration, dans la protection de la cavité palléale et enfin elles ont un rôle sensoriel (MORSE, 1902 ; EMIG, 1982a).

— *pédoncule* : assurant essentiellement l'ancrage de la Lingule au fond du terrier grâce à son renflement postérieur auquel adhère une masse de particules, mais aussi les mouvements verticaux dans le terrier.

Ces adaptations font que les Lingules ont une très nette préférence pour un sédiment sableux, surtout des sables fins bien classés (EMIG, 1981, 1972a, 1982a) dont les particules se situent entre 40 et 250 μm , pouvant contenir parfois une fraction grossière ou vaseuse assez importante (EMIG, 1984). Si un sédiment trop grossier empêche les Lingules de former leur terrier, une vase ne provoque pas un colmatage de la cavité palléale comme le pensaient THAYER et STEELE-PETROVIC (1975), mais rend difficile le maintien en position normale à cause de la fluidité du substrat. Grâce à la très grande extension du pédoncule, les Lingulés peuvent compenser une rapide sédimentation (expérimentalement au moins jusqu'à 30 cm), ce qui accrédite l'hypothèse de MACKAY et HEWITT (1978), à savoir que le pédoncule permet aux Lingules de répondre à de telles situations depuis leur origine.

D'autre part, les Lingules ont besoin d'une certaine agitation de la masse d'eau au niveau du fond et de conditions relativement stables, ce qui fait qu'elles vivent préférentiellement entre quelques mètres et environ 25 m, bien que leur répartition bathymétrique aille de la zone intertidale jusqu'à presque 500 m. Ce besoin de biotope stable, peu perturbé, est lié à leur très lente vitesse de fouissage (quelques centimètres par heure : PAINE, 1963, 1970 ; THAYER et STEELE-PETROVIC, 1975 ; EMIG, 1981a, 1983) et au fait que les Lingules ne changent probablement plus de terrier lorsque la taille de leur coquille dépasse 2 cm de long (EMIG, 1981a, 1983).

Enfin, les Lingules actuelles possèdent des adaptations leur permettant de répondre aux stress osmotiques (PAINE, 1963 ; HAMMEN et LUM, 1977) ; ainsi, la salinité ne peut être considérée comme un facteur limitant, les Lingules sont euryhalines, supportant des salinités entre 42 et 18 ‰ environ, mais elles peuvent résister quelques jours à des salinités plus basses ou plus élevées (EMIG, 1981a, 1981b). En fait, les Lingules vivent généralement dans des milieux à salinité normale et leur présence près d'embouchure de fleuve n'est probablement liée qu'à des apports nutritionnels.

Les Lingules ont une consommation d'oxygène plus faible que certains Mollusques (HAMMEN *et al.*, 1962) et peuvent accepter de faible teneur en oxygène grâce à la présence d'hémérythrine dans le sang (MANWELL, 1960).

Enfin, si la limite inférieure de la température (10 à 12°C) semble être un facteur limitant pour le genre *Glottidia*, le genre *Lingula* est présent dans les eaux dont la température hivernale avoisine 3 à 5°C.

En brève conclusion, les Lingules, malgré leur nette préférence pour des biotopes stables, peuvent de par leur adaptation supporter plus ou moins longuement des conditions écologiques défavorables. ce qui leur a permis de se maintenir avec succès jusqu'à nos jours.

Station Marine d'Endoume (L.A. CNRS n° 41), Rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.

RÉFÉRENCES.

- DALL, W. H. (1870). — A revision of the Terebratulidae and Lingulidae, with remarks and description of some recent forms. *Amer. J. Conchol.*, 6, (1), 88-168.
- EMIG, C. C. (1979). — Three *Lingula* of the Queensland coast. *Mem. Qld Mus.*, 19 (3), 381-391.
- EMIG, C. C. (1981 a). — Observations sur l'écologie de *Lingula reevei* Davidson (Brachiopoda : Inarticulata). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 52 (1), 47-61.
- EMIG, C. C. (1981 b). — Implications de données récentes sur les Lingules actuelles dans les interprétations paléocéologiques. *Lethaia*, 14 (2), 151-156.
- EMIG, C. C. (1982 a). — Terrier et position des Lingules (Brachiopodes, Inarticulés). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 107 (2), 185-194.
- EMIG, C. C. (1982 b). — Taxonomie du genre *Lingula* (Brachiopodes : Inarticulés). *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, (4^e sér.), 4, sect. A (3/4), 337-367.
- EMIG, C. C. (1982 c). — Taxonomie du genre *Glottidia* (Brachiopodes : Inarticulés). *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, (4^e sér.) 5, sect. 4 (2), 469-489.
- EMIG, C. C. (1983). — Comportement expérimental de *Lingula anatina* (Brachiopode, Inarticulé) dans divers substrats meubles (Eaie de Mutsu, Japon). *Mar. Biol.*, 75 (2/3), 207-213.
- EMIG, C. C. (1984). — Importance du sédiment dans la distribution des Lingules (Brachiopodes, Inarticulés). *Lethaia*, 17 (2) (sous presse).
- HAMMEN, C. S., HANLON, D. P. et LUM, S. C. (1962). — Oxydative metabolism of *Lingula*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 5, 185-191.
- HAMMEN, C. S. et LUM, S. C. (1977). — Salinity tolerance and pedicle regeneration of *Lingula*. *J. Paleontol.*, 51 (3), 548-551.
- MACKAY, S. et HEWITT, R. A. (1978). — Ultrastructure studies on the Brachiopod pedicle. *Lethaia*, 11, 33-339.
- MANWELL, C. (1960). — Oxygen equilibrium of the Brachiopod *Lingula* hemerythrin. *Science*, 132, 550-551.
- MORSE, E. S. (1902). — Observations on living Brachiopoda. *Mem. Boston Soc. Nat. Hist.*, 5 (8), 313-386.
- PAINE, R. T. (1963). — Ecology of the Brachiopod *Glottidia pyramidata*. *Ecol. Monographs*, 33, 187-213.
- PAINE, R. T. (1970). — The sediment occupied by recent lingulid brachiopods and some paleoecological implications. *Paleogeogr. Paleoclim. Paleoecol.*, 7, 21-31.
- THAYER, C. W. et STEELE-PETROVIC, H. M. (1975). — Burrowing in the lingulid brachiopod *Glottidia pyramidata* : its ecologic and paleoecologic significance. *Lethaia*, 8, 209-221.