

(Communication présentée le 20 septembre 1958)

QUELQUES OBSERVATIONS SUR LA NATURE DE LA COQUILLE CHEZ LES MOLLUSQUES

par

Jean BOUILLON

*Laboratoire de Zoologie et de Biologie animale,
Université libre de Bruxelles.*

La coquille des Mollusques se compose en principe de trois couches cristallines recouvertes par une pellicule de conchyoline ou periostracum. La couche cristalline la plus externe est formée de prismes perpendiculaires ou obliques à la surface de la coquille. Lui succède une couche intermédiaire faite de lamelles entrecroisées. Ces deux assises constituent l'ostracum. La couche la plus profonde, ou hypostracum, présente généralement une structure feuilletée, formée de lames cristallines parallèles entrecroisées de conchyoline. L'hypostracum apparait souvent nacré ou porcelanique. Les couches cristallines sont principalement constituées de carbonate de calcium associé à de la conchyoline auxquels s'ajoutent de faibles quantités de carbonate de magnésium, de phosphate, de silice, etc.

Le carbonate de calcium se présente sous deux de ces variétés cristallines : la calcite et l'aragonite.

D'après la majorité des traités de Zoologie, l'ostracum serait formé de calcite et l'hypostracum d'aragonite.

De nombreux auteurs, pour la plupart Physiciens ou Minéralogistes ont toutefois trouvé des résultats tout-à-fait différents et ont montré que les coquilles pouvaient être soit entièrement calcitiques, soit formées exclusivement d'aragonite ou encore d'un mélange des deux formes de calcaire. Ces résultats disparates n'ont cependant jamais été collationnés ni même mentionnés dans les ouvrages classiques de Zoologie bien que plusieurs soient déjà anciens, MEIGEN (1901, 1903, 1904), KELLY (1901), LACROIX (1910).

Deux auteurs ont néanmoins fait la synthèse des données relatives à la distribution du calcaire soit dans l'entièreté du

règne animal (PRENNANT 1927), soit dans le groupe des Mollusques (STOLKOWSKY 1951); mais ces auteurs se sont intéressés davantage au déterminisme de la formation des coquilles qu'à la répartition des deux formes de calcaire à l'intérieur de l'embranchement des Mollusques.

Nous nous proposons : 1) d'étudier la répartition de l'aragonite et de la calcite dans les diverses classes de Mollusques, d'examiner si cette répartition est constante au sein d'une même famille. 2) de vérifier s'il existe une relation entre cette répartition et les données évolutives de l'embranchement.

Il existe plusieurs méthodes pour aborder l'étude de la composition minéralogique des coquilles, méthodes minéralogiques, chimiques, physiques : tels que les tests de MEIGEN, la réaction de l'alizarine, les caractères optiques des figures de corrosion, la stabilité, la dureté. L'une des plus précises et des plus rigoureuses consiste en l'étude des cristaux par diffraction aux rayons X. Outre l'obtention de diagrammes nettement définis pour chaque forme calcaire cette méthode permet d'étudier la composition quantitative de mélanges binaires (par exemple d'aragonite et de calcite); les erreurs de mesures sont inférieures à 4 %. On peut ainsi en variant le pourcentage des constituants du mélange d'aragonite et de calcite obtenir une véritable échelle de comparaison. Il suffit dès lors de comparer les diagrammes obtenus à partir des spécimens étudiés avec ceux de l'échelle. Nous avons employé cette dernière méthode pour étudier la composition globale des coquilles examinées, celles-ci étant préalablement réduites sous forme de poudre. Le tableau I résume nos observations et celles d'auteurs précédents : LACROIX (1910), PRENNANT (1927) par méthodes chimiques et physiques autres que les rayons X, STOLKOWSKY (1951), SABATIER (1953) par rayons X.

1) Une première constatation s'impose immédiatement lorsque l'on envisage l'ensemble du tableau, contrairement aux idées généralement admises les coquilles formées d'aragonite et de calcite c'est-à-dire ostracum calcaire hypostracum d'aragonite sont l'exception; la majorité des coquilles des Mollusques sont en aragonite; quelques formes sont uniquement constituées de calcite (1).

Dans les conditions normales de température et de pression

(1) Celles-ci sont plus abondantes chez les Bivalves que chez les Gastéropodes, l'ordre des Anisomyaires par exemple est presque entièrement représenté par des espèces à coquilles en calcite.

l'aragonite est cependant moins stable que la calcite, c'est donc la forme la moins stable du carbonate de calcium qui est la plus abondante dans les coquilles de Mollusques.

Il faut noter également que l'aspect nacré de l'hypostracum n'implique pas nécessairement la présence d'aragonite puisque chez l'anomie, comme le signale SABATIER (1953) la face interne bien que fortement irisée est entièrement constituée de calcite.

2) Si l'on examine les formes les plus primitives, tant chez les Amphineures, les Gastéropodes, les Bivalves que les Céphalopodes, on s'aperçoit que la calcite apparaît secondairement dans l'évolution; toutes les formes archaïques présentent une coquille d'aragonite (p.ex. *Neopilina*).

L'évolution des Mollusques est donc caractérisée par la transformation d'espèces à coquille d'aragonite en espèces à coquille de calcite.

3) Cette évolution vers les formes calcitiques se marque nettement, bien qu'à des degrés variables, au sein de la majorité des familles où l'on peut observer que les espèces primitives sont dépourvues ou moins riches en calcite que les formes évoluées. Certains groupes sont cependant caractérisés, par la stabilité de la composition minéralogique de leurs constituants (par exemple Buccinacea, Mactracea, Tellinacea, Solenacea, etc.).

4) Les coquilles réduites ou les coquilles néoformées sont généralement composées de calcite (par exemple Arion, Limace, Carinaria, Teredo, Argonaute).

5) Existe-t-il une relation entre la distribution, l'évolution de la nature de la coquille et les données de la phylogénèse classique?

L'étude de nos résultats nous montre que si dans l'ensemble, l'évolution de la nature de la coquille se superpose dans ses grandes lignes à l'évolution anatomique (par exemple chez les *Prosobranches Archeogasteropoda*, les *Opisthobranches*, les *Pulmonés* parmi les Gastéropodes; les *Taxodondes*, les *Anisomyaires* certains *Hétérodontes* chez les Bivalves) il existe certains groupes dont la situation est confuse. Chez les Gastéropodes par exemple les Ptenoglossa dont la coquille est calcitique se rattachent aux Cerithiacea les plus primitifs, or les formes actuelles de ces derniers ont une coquille aragonitique, de même les Naticacea, les Cypreacea et le Cerithiacea à coquille aragonitique dérivent de certains Litorinomorphes dont les représentants actuels présentent déjà des traces de calcite.

L'absence d'information au sujet des formes fossiles rend, nous le voyons, très difficile tout essai d'interprétation.

6) Récemment STOLKOWSKY (1951) a montré que l'anhydrase carbonique joue un rôle important dans la formation et le déterminisme de la forme minéralogique du calcaire des coquilles de mollusques. Nous ne savons pas en effet d'une façon sûre, pourquoi il se forme tantôt de la calcite et tantôt de l'aragonite.

Cet auteur a démontré que la formation de l'aragonite était liée à l'existence de l'anhydrase carbonique. Il existerait d'après STOLKOWSKY deux catégories d'animaux à coquille en calcite, l'une dont le manteau ne possède pas l'enzyme (*Ostrea*) l'autre qui en possède (*Gryphea*) mais dont les tissus palléaux baignent dans le milieu ambiant inhibiteur par le Na Cl.

Il est intéressant de noter que l'analyse des formes dulcicoles confirme les données de l'auteur puisque les coquilles des Mollusques d'eau douce sont presque exclusivement formées d'aragonite ; dans les très rares cas où la calcite existe, elle est sous forme de faibles traces.

Nous remercions vivement Mademoiselle de Brouckère qui a bien voulu nous autoriser à utiliser les installations de rayons X dans les laboratoires de Chimie qu'elle dirige ainsi que Monsieur et Madame Florent Bouillon qui se sont chargés de l'interprétation des figures de diffraction. Nous leur exprimons notre vive gratitude.

	CALCITE	ARAGONITE
CLASSE DES MONOPLACOPHORA		
a) Tryblidiacea		
<i>Neopilina</i> (4)		+
CLASSE DES LORICATA		
I) CHITONIDA		
a) Chitonidae		
<i>Chiton</i> (1)		+
CLASSE DES GASTROPODA		
A) PROSOBRANCHIA		
I) ARCHAEOGASTROPODA		
a) Zeugobranchia		
<i>Pleurotomaria</i> (*)		+
<i>Fissurella</i> (*)	tr (3)	+
<i>Haliotis</i> (2,3,*)	tr	+
b) Patellacea		
<i>Patella</i> (1,2,*)	+	tr
c) Trochacea		
<i>Gibbula</i> (*)		+
<i>Monodonta</i> (2,3,*)	tr	+
<i>Calliostoma</i> (3)	tr	+

	CALCITE	ARAGONITE
d) Neritacea		
<i>Nerita</i> (*)	tr	+
<i>Neritina</i> (*)	tr	+
II) MESOGASTROPODA		
a) Architaenioglossa		
<i>Ncothauma</i> (*)		+
<i>Pila</i> (*)		+
b) Littorinacea		
<i>Littorina</i> (3 esp.)	tr → +	+
(2,3,*)		
<i>Cyclostoma</i> (*)	tr	+
c) Rissoacea		
<i>Hydrobia</i> (*)		+
<i>Rissoa</i> (*)		+
d) Cerithiacea		
<i>Turritella</i> (*)		+
<i>Melania</i> (*)		+
<i>Spekia</i> (*)		+
<i>Stanleya</i> (*)		+
<i>Typhobia</i> (*)		+
<i>Cerithium</i> (*)		+
<i>Vermctus</i> (3)	tr	+
e) Ptenoglossa		
<i>Scalaria</i> (1,*)	+	tr
<i>Janthina</i> (1)	+	tr
f) Calyptraeacea		
<i>Crepidula</i> (*)		+
<i>Capulus</i> (3)	tr	+
g) Heteropoda		
<i>Carinaria</i> (1)	+	
h) Naticacea		
<i>Natica</i> (*)		+
i) Cypraeacea		
<i>Cypraea</i> (*)		+
III) STENOGLOSSA		
a) Muricacea		
<i>Murex</i> (*)	tr	+
<i>Ocenebra</i> (2)	tr	+
<i>Purpura</i> (2,3)	+	+
b) Buccinacea		
<i>Buccin</i> (*)		+
<i>Columbella</i> (*)		+
<i>Nassa</i> (*)		+
c) Toxoglossa		
<i>Conus</i> (*)		+

	CALCITE	ARAGONITE
B) OPISTOBRANCHIA		
I) PLEUROCOELA		
a) Cephalaspidea		
<i>Acteon</i> (*)		+
<i>Bullaria</i> (*)		+
C) PULMONATA		
I) BASOMMATOPHORA		
a) Patelliformia		
<i>Siphonaria</i> (*)		+
b) Hygrophila		
<i>Limnea</i> (*)		+
<i>Planorbis</i> (*)		+
<i>Bulinus</i> (*)		+
II) STYLOMMATOPHORA		
a) Succineacea		
<i>Succinea</i> (*)		+
b) Vertiginacea		
<i>Clausilia</i> (*)		+
<i>Pupilla</i> (*)		+
c) Achatinacea		
<i>Limicolaria</i> (*)		+
<i>Rumina</i> (*)	tr	+
d) Zonitacea		
<i>Oxychilus</i> (*)		+
<i>Arion</i> (1)	+	
<i>Limax</i> (1)	+	
e) Helicacea		
<i>Helix</i> (*)	tr	+
f) Streptaxacea		
<i>Gulella</i> (*)	tr	+
CLASSE DES SCAPHOPODA		
a) Dentaliidae		
<i>Dentalium</i> (1,*)		+
CLASSE DES BIVALVIA		
I) TAXODONTA		
a) Nuculacea		
<i>Nucula</i> (*)		+
b) Arcacea		
<i>Glycymeris</i> (*)		+
<i>Arca</i> (3,*)	tr	+

	CALCITE	ARAGONITE
II) ANISOMYARIA		
a) Mytilacea		
<i>Mytilus</i> (2,3,*)	+	+
b) Pteriacea		
<i>Avicula</i> (1)	+	+
<i>Pinna</i> (*)	+	
c) Pectinacea		
<i>Chlamys</i> (3,*)	+	
<i>Pecten</i> (1)	+	
<i>Spondylus</i> (1)	+	
d) Anomiacea		
<i>Anomia</i> (2,3)	+	
e) Ostreacea		
<i>Gryphea</i> (2,3)	+	
<i>Ostrea</i> (1,*)	+	
III) EULAMELLIBRANCHIATA		
A) SCHIZODONTA		
a) Trigonacea		
<i>Trigonia</i> (1)	+	+
b) Unionacea		
<i>Anodonta</i> (*)		+
<i>Grandidiera</i> (*)		+
<i>Caclatura</i> (*)		+
<i>Iridina</i> (*)		+
<i>Unio</i> (3)	tr	+
B) HETERODONTA		
a) Sphaeriacea		
<i>Sphaerium</i> (3)	tr	+
b) Dreissenacea		
<i>Dreissena</i> (*)	tr	+
c) Lucinacea		
<i>Lucina</i> (*)	tr	+
d) Cardiacea		
<i>Cardium</i> (3)	tr	+
<i>Hippurites</i> (1)	+	+
e) Veneracea		
<i>Venus</i> (3)	tr	+
<i>Tapes</i> (3,*)	tr	+
f) Mactracea		
<i>Mactra</i> (*)		+
<i>Lutraria</i> (*)		+
g) Tellinacea		
<i>Tellina</i> (*)		+
<i>Donax</i> (*)		+
C) ADAPEDONTA		
a) Solenacea		
<i>Solen</i> (2)		+

	CALCITE	ARAGONITE
b) Myacea		
<i>Mya</i> (3)	tr	+
c) Gastrochaenidae		
<i>Gastrochaena</i> (1)		+
d) Adesmacea		
<i>Barnea</i> (*)		+
<i>Pholas</i> (3)	tr	+
<i>Teredo</i> (1,3)	+	
D) ANOMALODESMATA		
a) Clavagellacea		
<i>Aspergillum</i> (1)		+
<hr/>		
CLASSE DES CEPHALOPODA		
A) TETRABRANCHIA		
a) Nautilidae		
<i>Nautilus</i> (1,2,*)		+
b) Ammonitidae		
<i>Ammonites</i> (1)		+
B) DIBRANCHIA		
I) DECAPODA		
a) Sepiacea		
<i>Sepia</i> (2,*)		+
<i>Spirula</i> (1)		+
II) OCTOPODA		
a) Argonautacea		
<i>Argonauta</i> (1,*)	+	

(1) = PRENNANT 1927

(2) = SABATIER 1953

(3) = STOLKOWSKY 1951

(4) = SCHMIDT 1959

(*) = Personnel

tr = trace

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- BØGGILD, O. : The shell structure of the Molluscs. Copenhagen. *Mem. Acad. R. Sc. et Lettres*, 9^e ser., T. II, 1939.
- DECHASEAUX, C. : in *Traité de Paléontologie*, J. PIVETEAU, T. 2, Masson et Cie, 1952.
- KELLY, A. : Beiträge zur mineralogischen Kenntnis der Kalkausscheidungen im Tierreich. *Jen. Zeitschr.*, 35, 1901.
- LACROIX : *Traité de minéralogie*, 1910.
- MEIGEN, W. : Eine einfache Reaktion zur Unterscheidung von Aragonit und Kalkspath. *Centralbl. Miner. Geol.*, 1901.
- MEIGEN, W. : Die Unterscheidung von Kalksparth und Aragonit auf chemischem Wege. *Ber. Oberrhein Geol. Ver.*, 35, 1902.
- MEIGEN, W. : Beiträge zur Kenntnis des Kohlensauren Kalkes. *Naturf. Gesells. Freiburg Ber.*, 13 et 15, 1903, 1905.
- PRENNANT, M. : Les formes minéralogiques du calcaire chez les êtres vivants, et le problème de leur déterminisme. *Biological Reviews*, 2, 1926-27.
- SABATIER, G. : Application de la diffraction des rayons X à l'étude des coquilles de Mollusques. *Cahiers des Naturalistes N.S.*, 8, 1953.
- SCHMIDT, W. : Bemerkungen zur Schalenstruktur von *Neopilina galathea*. *Galathea report*, Vol. 3, Copenhagen 1959.
- STOLKOWSKY, J. : Essai sur le déterminisme des formes minéralogiques du calcaire chez les êtres vivants. *Ann. Inst. Ocean.*, 96, 1, 1951.