

LE MECANISME DE L'AUDITION
CHEZ PLIOPATECARPUS DOLLO, 1882 ?

PAR

G. E. QUINET (Bruxelles)

(Avec 2 planches hors texte)

I. — INTRODUCTION.

Parmi les Mosasauriens, la sous-famille des Platecarpinés possède les caractéristiques suivantes : microrhynie, tronc assez court, queue allongée non modifiée en nageoise caudale, carpe et tarse partiellement cartilagineux, etc...

On devrait les considérer comme des plongeurs de profondeur.

Le type le plus parfait de ces hôtes présumés des grands fonds est représenté par *Plioplatecarpus* DOLLO, 1882.

L. DOLLO, après une étude systématique du genre, avait retenu un certain nombre de caractéristiques considérées comme des adaptations à la plongée. Il suffit de citer :

1. la dentition faible, ainsi que le prémaxillaire dépourvu de rostre,
2. le canal basioccipital médian, les canaux hypobasiliaires et la circulation céphalique,
3. le thorax court, la nageoire caudale peu développée, les fortes nageoires antérieures,
4. les orbites tournées vers le haut,
5. l'opercule tympanique calcifié.

Chacun de ces points a été examiné en détail par G. E. QUINET (1964), qui a montré la valeur toute relative que l'on pouvait accorder à chacun d'eux.

Le dernier argument mérite toutefois de retenir particulièrement l'attention.

Toujours d'après L. DOLLO (1905, p. 129), l'os carré de *Plioplatecarpus* est bulloïde et de ce fait, offre une ressemblance possible avec la caisse tympanique des Cétacés.

La membrane tympanique, par contraste avec le tympan mince et transparent de *Mosasaurus*, était calcifiée, fermant l'ouverture du quadratum, mais libre sur son pourtour et dans l'impossibilité de vibrer.

D'autres particularités méritent d'être citées.

L'apophyse quadratique de l'extracolumelle est ossifiée. Elle se place dans la fossette suprastapédiale ou extracolumellaire.

De même, l'expansion tympanique de l'extracolumelle est également ossifiée et soudée à la membrane tympanique.

Au total, ces diverses propriétés doivent être considérées comme orientées dans une optique bien particulière.

L'opercule tympanique calcifié et les osselets de l'ouïe montreraient une adaptation identique à celle des Cétacés.

Ceux-ci ont perdu l'audition ordinaire pour pouvoir plonger à des profondeurs considérables.

L'intermédiaire acoustique n'est plus une membrane tympanique vibrante.

Le mécanisme consiste, dans les deux cas, en une conduction moléculaire osseuse, grâce à une bulle osseuse compacte et une chaîne interfenestrale osseuse, également compacte.

Le plan suivi par G. E. QUINET avait deux objectifs successifs dont l'enchaînement était logique :

1. — A la lumière des recherches modernes, vérifier si l'hypothèse du processus de transmission des vibrations sonores chez le Cétacé se réalisait par une « conduction moléculaire » comme chez *Plioplatecarpus* d'après L. DOLLO.
2. — Reprendre l'examen des différentes pièces ostéologiques mentionnées par L. DOLLO et appliquer les techniques de radiographie et de tomoradiographie qui permettent une connaissance plus complète de la nature et de la texture des différents échantillons.

Le premier point a été aisément résolu.

F. C. FRASER et P. E. PURVES (1954, 1959, 1960) ont élucidé l'énigme.

Le processus auditif du Cétacé se réalise par les voies suivantes : fibres longitudinales du conduit auditif externe — ligament tympanique — osselets de l'oreille moyenne — fenêtre ovale et oreille interne, soit approximativement les voies classiques du Mammifère.

La bulle tympanique elle-même ne joue pas le rôle de collecteur de sons. Elle intervient dans l'équilibration des pressions de part et d'autre de la membrane tympanique.

Le point suivant constituera le second paragraphe de cet article.

II. — EXAMENS RADIOGRAPHIQUES ET TOMORADIOGRAPHIQUES.

L. DOLLO (1904, p. 209), décrit le quadratum de *Plioplatecarpus houzeaui*, en comparaison avec celui de *Plioplatecarpus marshi*, de la façon suivante :

« Est très sensiblement plus large, à cause de l'expansion de l'aile tympanifère, d'une part, et de la projection de l'apophyse infracolumellaire d'autre part;

Présente, dans la partie supérieure de son bord tympanifère, une profonde échancrure, qui manque au *Plioplatecarpus marshi*;

Possède une apophyse supracolumellaire libre à l'extrémité, et sur laquelle la surface articulaire squamoso-quadratique vient se terminer autrement que chez le *Plioplatecarpus marshi*;

A une fossette suprastapédiale moins enfoncée dans la direction de l'échancrure columellaire que celle de *Plioplatecarpus marshi* ne l'est vers son canal columellaire;

Montre une surface articulaire quadrato-mandibulaire de forme triangulaire presque équilatérale, au lieu qu'elle soit pyriforme, comme dans le *Plioplatecarpus marshi*.

Le bord tympanifère est dépourvu de rainure tympanifère chez le *Plioplatecarpus houzeaui* comme chez le *Plioplatecarpus marshi*, alors que cette rainure est si bien marquée chez le *Mosasaurus giganteus*, p. ex. ». Pl. I, figs. 1, 2, 3, 4.

« Chez *Mosasaurus*, la nature du quadratum montre que la membrane devait être une membrane mince et transparente, ayant l'aspect de la membrane tympanique des Varanidés.

Chez le second, la membrane tympanique est un opercule calcifié qui ferme l'ouverture du quadratum bulloïde, mais qui est libre sur tout son pourtour, donc mobile...

Mais quelle pouvait bien être l'usage de l'opercule tympanique de *Plioplatecarpus* ?

L'auteur poursuit son idée (1905, p. 120) : « L'appareil auditif de *Plioplatecarpus* a subi une adaptation pour entendre comme chez les Cétacés, — non plus par l'intermédiaire d'une membrane tympanique vibrante, — mais par une conduction moléculaire, au moyen d'une bulle osseuse compacte... ».

La première partie de l'hypothèse de L. DOLLO était basée sur l'examen microscopique de deux pièces Ht.R.36. et E.F.R.40., soit les os carrés de *Plioplatecarpus houzeaui* et de *Plioplatecarpus marshi*, le premier exemplaire étant de loin le plus intéressant.

C'est précisément cette pièce qui a été soumise aux examens radiographiques et tomoradiographiques (examens radiographiques par coupes sériées), perpendiculairement au plan du présumé « tympan ». Pl. I, figs. 5 et 6.

La figure 6 montre parfaitement le rebord interne du bord tympanique du carré, permettant de localiser avec une grande précision l'emplacement du « tympan ».

Or, aucune structure autre que celle du sédiment remplissant la cavité du carré bulloïde n'est visible à ce niveau et certainement aucune texture osseuse ou calcaire.

Si le « tympan » était ossifié, il aurait l'aspect radiologique et la même composition qu'un os plat : une couche spongieuse centrale entre deux lames compactes.

Son éventuelle calcification donnerait lieu à une bande plus ou moins fine, non homogène, plus dense, et en tous les cas distincte de la substance d'obturation.

D'autres particularités sont également à mentionner :

- 1) une mince couche vide, non homogène dans son épaisseur, sépare le sédiment du fond de la cavité tympanique;
- 2) une zone lacunaire vide de sédiment se situe à l'arrière du carré.

Enfin, indépendamment de l'examen des clichés radiographiques, l'échancrure du bord tympanifère chez *Plioplatecarpus houzeaui*, absente chez *Plioplatecarpus marshi*, de même que la petite surface triangulaire sus-jacente, semblent avoir été des fractures ultérieures de la substance osseuse.

De ce qui précède, on peut déjà tirer la conclusion suivante :

La radiographie montre l'absence complète de toute structure ossifiée ou calcifiée au sein de la matière d'obturation du quadratum de *Plioplatecarpus houzeaui*.

En réalité, il semble bien que la face extérieure de ce contenu soit le moulage de la membrane du tympan.

En d'autres mots, on se trouverait en présence de l'empreinte de la face interne du tympan probablement membraneux.

Avant de pousser plus loin l'étude des deux pièces capitales déjà examinées par L. DOLLO, il paraît indispensable de revoir à très grands traits la structure de l'oreille moyenne chez les Reptiles et en particulier chez le lézard. La membrane tympanique s'insère au bord vertical postérieur du carré et à l'apophyse rétroarticulaire de la mandibule.

La transmission des vibrations à la fenêtre ovale se fait grâce à une columelle ou stapes, elle-même constituée de deux parties :

- une proximale ou stapédiale en rapport avec la fenêtre ovale,
- une distale, cartilagineuse, en connexion avec la membrane tympanique constitue l'extracolumelle.

Celle-ci possède deux apophyses :

- une dorsale en rapport avec le processus para-occipital,
- une apophyse à direction inférieure.

La première, chez l'adulte, se transforme en un ligament, sauf à la partie supérieure qui devient le nodule intercalaire de Versluys.

Mosasaurus présenterait une membrane tympanique proche de celle des Varanidés.

Son extracolumelle serait, en plus, partiellement ossifiée. Les osselets de l'oreille moyenne de *Plioplatecarpus* sont décrits de la façon suivante par L. DOLLO (1888, 1905) :

1. — La columelle est inconnue; elle était probablement ossifiée.
2. — L'extracolumelle est connue par plusieurs de ses parties :
 - a) une apophyse quadratique ou suprastapédiale qui se loge dans la fossette suprastapédiale du quadratum.

La pièce répertoriée Ht.R.38, *Plioplatecarpus marshi*, ossifiée, est composée d'une tige terminée apparemment par un nodule ovalaire se plaçant dans la fossette suprastapédiale.

Latéralement une apophyse partiellement fracturée, aplatie, part de la tige cylindrique. Son axe se dirige vers l'opercule tympanique. Pl. II., fig. 1.

b) Une expansion tympanique, également ossifiée, soudée à la membrane tympanique calcifiée. Pl. II, fig. 2.

Cette dernière pièce, répertoriée Hyp.R.37, *Plioplatecarpus houzeaui*, a fait l'objet des mêmes techniques d'étude par tomoradiographie que les spécimens précédents.

Diverses tranches perpendiculaires à la face plane de la pièce, suivant son grand axe, ont été réalisées à différents niveaux. Pl. II, figs. 3 et 4.

Si l'on s'en réfère à ces coupes, on obtient le schéma suivant : la base lamellaire se caractérise par une structure rappelant typiquement celle d'un os plat. Elle est séparée du matériau voisin sous-jacent par une ligne sombre transparente (air).

De plus, une apophyse saillante se détache du corps même de la lamelle.

Si l'identification de L. DOLLO se révélait exacte, ces formations devaient se retrouver dans les figures 5 et 6 de la planche I.

On a déjà mentionné leur absence.

III. — SOMMAIRE.

L. DOLLO avait admis l'existence chez *Plioplatecarpus* d'un type de transmission des ondes sonores par « conduction moléculaire ».

La présence d'un tympan calcifié et d'une chaîne interfenestrale osseuse et calcifiée renforçait cette façon de voir.

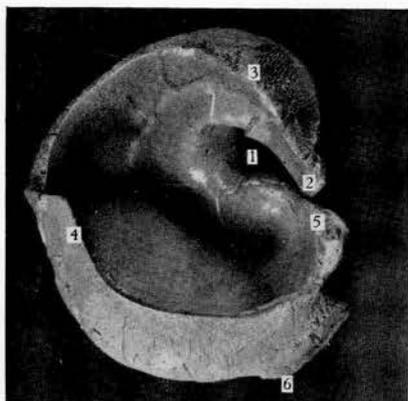
L'auteur admettait un phénomène de convergence avec les Cétacés accoutumés aux plongées profondes, qui auraient possédé un mode d'audition identique.

F. C. FRASER et P. E. PURVES (1954, 1959, 1960) ont démontré que le processus auditif du Cétacé suivait approximativement les voies classiques du Mammifère.

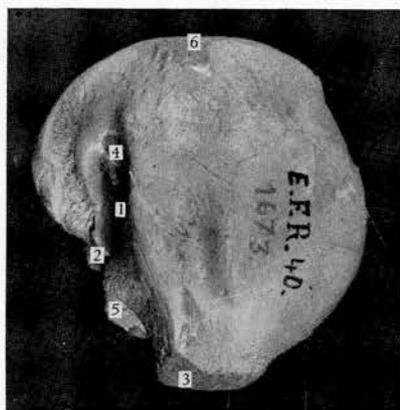
L'application de techniques radiographiques et tomoradiographiques a révélé certains défauts d'examen (tympan calcifié, pseudo-expansion tympanique de l'extracolumelle) ayant entraîné une interprétation qu'on peut croire erronée.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

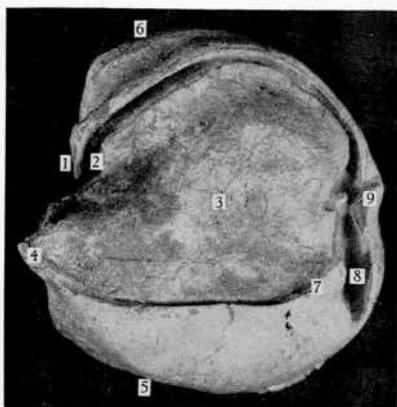
- BAUR, G.
1894. *On the Morphology of the Skull in the Mosasauridae.* (J. Morph., 7, pp. 1-22.)
- BEAUREGARD, M.
1894. *Recherches sur l'appareil auditif chez les Mammifères.* (J. Anat., pp. 367-413.)
- BOENNINGHAUS, G.
1902. *Der Rachen von Phocaena communis. Eine biologische Studie.* (Zool. Jahrb., 17, pp. 1-92.)
1903. *Das Ohr des Zalmwales, zugleich an Beitrag zur Theorie der Schalleitung.* (Zool. Jahrb., 19, pp. 189-360.)
- CALLISON, G.
1967. *Intracranial Mobility in Kansas Mosasaurs.* (Un. Kans. Pal. Publ., 30, 26, 15 p.)
- CAMP, C. L.
1942. *Californian Mosasaurs.* (Mem. Univ. Calif., 13, 1, 68 p.)
- CORDIER, R. et DALQ, A.
1954. *Organe stato-acoustique.* (In Traité de Zoologie par P. P. GRASSÉ, 12, pp. 453-521.)
- de BURLET, H. M.
1934. *Vergleichende Anatomie des stato-akustischen Organs.* (Handbuch d.v. Anat. Wirbeltiere, 2, 2, pp. 1293-1432.)
- DECHASEAUX, C.
1955. *L'audition des Ichthyosaures.* (In Traité de Paléontologie par J. PIVETEAU, 5, pp. 398-399.)
- DOLLO, L.
1882. *Note sur l'ostéologie des Mosasauridae.* (Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, 1, p. 55.)
1884. *Le Mosasaure.* (Revue des Questions scientifiques, 16, p. 648.)
1885. *Sur la présence d'un canal basioccipital médian et de deux canaux hypobasiliaires chez un genre de Mosasauriens.* (Ann. Soc. scientif. de Brux., 9, p. 332.)
1888. *Sur le crâne des Mosasauriens.* (Bulletin scientifique de Giard, 19, p. 1.)
1889. *Première note sur les Mosasauriens de Mesvin.* (Bulletin de la Société Belge de Géologie, 3, p. 271.)
1890. *Sur la présence du Plioplatecarpus marshi dans les musées de Haarlem, Leyde, Londres, Paris.* (Bulletin de la Société Belge de Géologie, 4, p. 55.)
1891. *La vie au sein des Mers.* (Paris, Librairie J. B. Baillière et Fils, 304 p.)
1892. *Nouvelle note sur l'ostéologie des Mosasauriens.* (Bulletin de la Société Belge de Géologie, 6, p. 219.)
1892. *Sur l'origine de la nageoire caudale des Ichtyosauriens.* (Bulletin de la Société Belge de Géologie, 6, 8 p.)
1893. *Les lois de l'évolution.* (Bulletin de la Société Belge de Géologie, 7, p. 164.)
1904. *Les Mosasauriens de la Belgique.* (Bulletin de la Société Belge de Géologie, 18, p. 207.)
1904. *L'origine des Mosasauriens.* (Bulletin de la Société Belge de Géologie, 18, p. 217.)
1905. *Un nouvel opercule tympanique de Plioplatecarpus, Mosasaurien plongeur.* (Bulletin de la Société Belge de Géologie, 19, p. 125.)



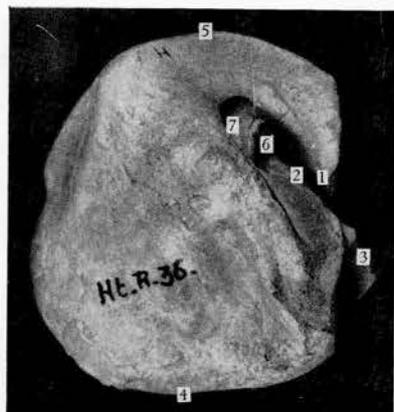
1



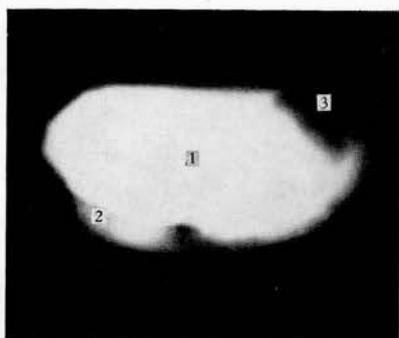
2



3



4

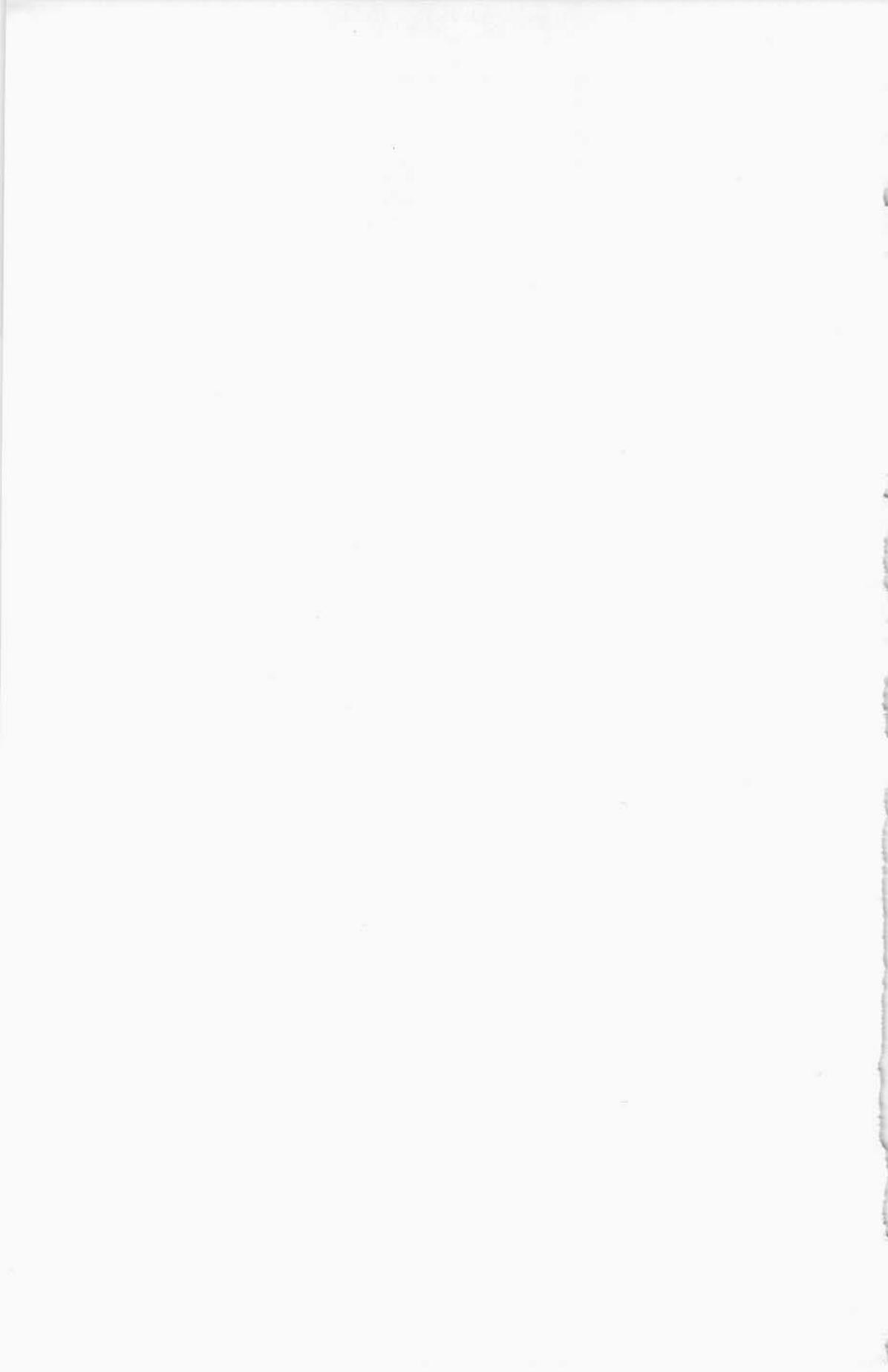


5



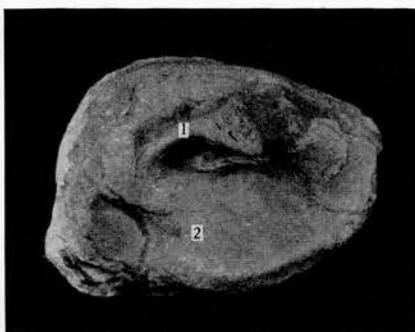
6

G. E. QUINET. — Le mécanisme de l'audition
chez *Plioplatecarpus* DOLLO, 1882 ?

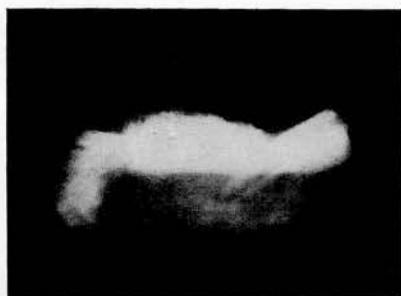




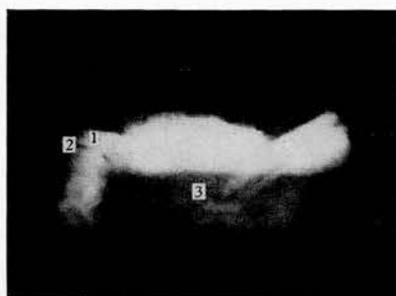
1



2

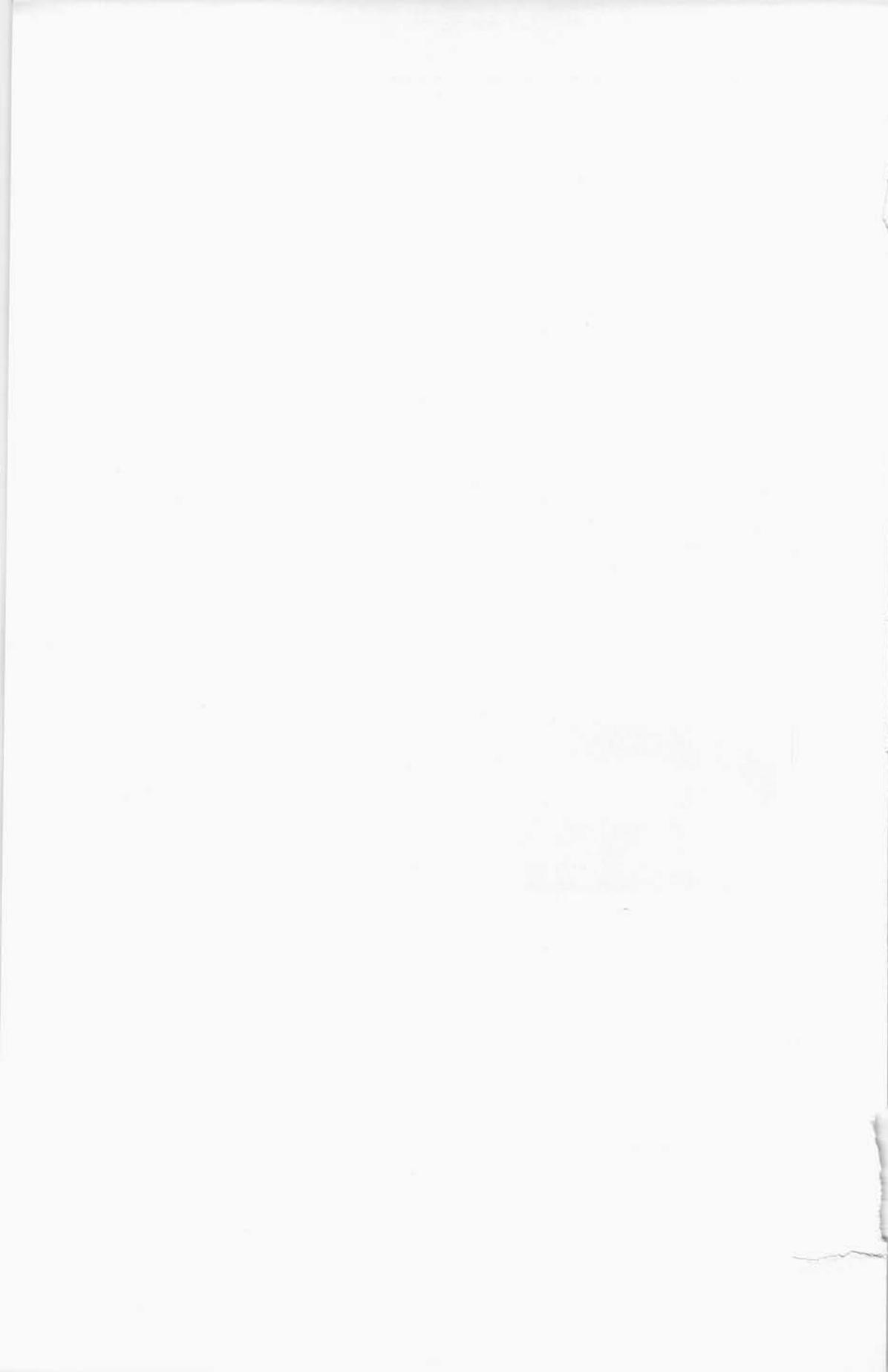


3



4

G. E. QUINET. — Le mécanisme de l'audition
chez *Plioplatecarpus* DOLLO, 1882 ?



1907. *Audition chez les Ichthyosauriens.* (Bulletin de la Société Belge de Géologie, 21, pp. 157-163.)
1909. *La paléontologie éthologique.* (Bulletin de la Société Belge de Géologie, 23, p. 377.)
1913. *Globidens fraasi, Mosasaurien mylodonte nouveau du Maestrichtien du Limbourg et l'éthologie de la nutrition chez les Mosasauriens.* (Archives de Biologie, 28, p. 609.)
1924. *Globidens alabamaensis.* (Archives de Biologie, 34, 1, p. 167.)
- FRASER, F. C. et PURVES, P. E.
1954. *Hearing in Cetaceans.* (Bull. British Museum (Nat. Hist.), 2, 5, pp. 103-116.)
1959. *L'audition chez les Cétacés.* (Endeavour, 18, 70, pp. 93-98.)
1960. *Hearing in Cetaceans.* (Bull. British Museum, (Nat. Hist.), 7, 1, pp. 1-140.)
- HOFFSTETTER, R.
1955. *Squamates de type moderne.* (In Traité de Paléont. par J. PIVETEAU, 5, pp. 606-662.)
- KELLOG, W. N.
1953. *Ultrasonic Hearing in the Porpoise.* (J. Comp. Phys. Psych., 46, pp. 446-450.)
1958. *Echo-ranging in the Porpoise.* (Science, 128, pp. 982-986.)
1959. *Size Discrimination by Reflected Sound in a Bottlenose Porpoise.* (J. Comp. Phys. Psych., 52, pp. 509-514.)
- NORRIS, K. S., PRESCOTT, J. H., ASA-DORIAN, P. V. and PERKINS, P.
1961. *An Experimental Demonstration of Echolocation Behaviour in the Porpoise Tursiops Truncatus.* (Biol. Bull., 120, 2, pp. 163-175.)
- OGAWA, T. et ARIFUHI, S.
1948. *On the Acoustic System in Cetacean Brains.* (Sci. Reports of Whales, Res. Inst., 2, pp. 1-30.)
- QUINET, G. E.
1964. *Plioplatecarpus DOLLO, 1882, animal plongeur des grandes profondeurs?* (Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., 40, 7, 29 p.)
- REYSENBACH DE HAAN, F. W.
1957. *Hearing in Whales.* (Acta otolaryngologica: Supplementum 134, pp. 1-114.)
- ROMER, A. S.
1945. *Vertebrate Palaeontology.* (University Chicago Press, 687 p.)
1950. *The Vertebrate Body.* (W. B. Saunders and Company, Philadelphie et Londres, 643 p.)
1956. *Osteology of the Reptiles.* (Chicago Univ. Press., 772 p.)
- RUSSELL, D. A.
1967. *Systematics and Morphology of American Mosasaurs.* (Peab. Mus. Nat. Hist., Yale Univ., 23, 240 p.)
- SHEVILL, W. E. et LAWRENCE, B.
1953. *Auditory Response of a Bottlenosed Porpoise, Tursiops Truncatus to Frequencies above 100 kc.* (J. Exp. Zool., 124, pp. 147-165.)
1956. *Food-Finding by a Captive Porpoise (Tursiops Truncatus).* (Breviora, Mus. Comp. Zool., Harvard, 53, pp. 1-15.)
- SLIJPER, E. J.
1958. *Walvissen.* (Drukkerij en Uitgeverij v/h. C. de Boer Jr. N. V. Amsterdam-Hilversum — Den Helder. D. B. Centen's Uitgevermaatschappij. Amsterdam, 513 p.)
1961. *Riesen des Meeres. Eine Biologie der Wale und Delphine.* (Berlin — Göttingen — Heidelberg, Springer Verlag, 119 p.)
- TUMARKIN, A.
1955. *On the Evolution of the Auditory Conducting Apparatus: a New Theory Based on Functional Considerations.* (Evolution, 9, 3, pp. 221-243.)
- VANDEBROEK, G.
1961. *Eléments d'Anatomie comparée des Chordés (Cours professé à l'Université Catholique de Louvain, 480 p.)*

VAUGHN, P. P. et DAWSON, M. R.

1956. *On the Occurrence of Calcified Tympanic Membranes in the Mosasaur Platecarpus.* (Kans. Acad. Sci. Trans., 59, pp. 382-384.)

WATSON, D. M. S.

1953. *Evolution of the Mammalian Ear.* (Evolution, 7, 2, pp. 159-177.)

1953. *The Evidence Afforded by Fossil Vertebrates on the Nature of Evolution.* (In Jepsen, G. L., MAYR, E. and SIMPSON, G. G., Genetics Paleontology and Evolution, 1949, pp. 45-63.)

WILLISTON, S. W.

1898. *Mosasurs.* (Univ. Geol. Surv. Kansas, 4, pp. 83-221.)

1904. *The Relationships and Habits of the Mosasurs.* (Journ. of Geol., 12, 1, pp. 43-51.)

1914. *Water Reptiles of the Past and Present.* (Chicago Univ. Press, 251 p.)

1925. *The Osteology of Reptiles.* (Published posthumously, arranged and edited by W. K. Gregory, Cambridge : Harvard Univ. Press, 300 p.)

YAMADA, M.

1953. *Contribution to the Anatomy of the Organ of Hearing of Whales.* (Sci. Rep. Whales Research Inst. Japan, 8, pp. 1-79.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

EXPLICATION DE LA PLANCHE I.

Fig. 1. — *Plioplatecarpus marshi* DOLLO, 1882.

Quadratum gauche — Face externe — E. F. R. 40.

1. — Canal columellaire.
2. — Apophyse supracolumellaire.
3. — Surface articulaire quadrato-squamosale.
4. — Bord tympanifère.
5. — Apophyse infracolumellaire.
6. — Surface articulaire quadrato-mandibulaire.

Fig. 2. — *Plioplatecarpus marshi* DOLLO, 1882.

Quadratum gauche — Face interne — E. F. R. 40.

1. — Canal columellaire.
2. — Apophyse supracolumellaire.
3. — Surface articulaire quadrato-mandibulaire.
4. — Fossette suprapédiale.
5. — Apophyse infracolumellaire.
6. — Surface articulaire quadrato-squamosale.

Fig. 3. — *Plioplatecarpus houzeaui* DOLLO, 1889.

Quadratum droit — Face externe — Ht. R. 36.

1. — Apophyse supracolumellaire.
2. — Echancre columellaire.
3. — Opercule tympanique (?).
4. — Apophyse infracolumellaire.
5. — Surface articulaire quadrato-mandibulaire.
6. — Surface articulaire quadrato-squamosale.
7. — Bord tympanifère.
8. — Echancre tympanifère (?).
9. — Aile tympanifère (?).

Fig. 4. — *Plioplatecarpus houzeaui* DOLLO, 1889.

Quadratum droit — Face interne — Ht. R. 36.

1. — Apophyse supra columellaire.
2. — Echancre columellaire.
3. — Apophyse infracolumellaire.
4. — Surface articulaire quadrato-mandibulaire.
5. — Surface articulaire quadrato-squamosale.
6. — Opercule tympanique (?).
7. — Fossette suprapédiale.

Fig. 5. — *Plioplatecarpus houzeaui* DOLLO, 1889.

Quadratum droit — Ht. R. 36.

Tomoradiographie perpendiculaire au plan du résumé « tympan ».

1. — Sédiment de remplissage.
2. — Couche vide non homogène.
3. — Zone lacunaire vide de sédiment.

Fig. 6. — *Plioplatecarpus houzeaui* DOLLO, 1889.

Idem. La zone lacunaire est plus marquée.

EXPLICATION DE LA PLANCHE II.

Fig. 1. — *Plioplatecarpus marshi* DOLLO, 1882.

Quadratum droit — Face interne — Ht. R. 38.

1. — Apophyse quadratique de l'extracolumelle.

Fig. 2. — *Plioplatecarpus houzeaui* DOLLO, 1889.

Opercule tympanique (?). Hyp. R. 37.

1. — Expansion tympanique (?).
2. — Opercule tympanique (?).

Fig. 3. — *Plioplatecarpus houzeaui* DOLLO, 1889.

Tomoradiographie de l'opercule tympanique
suivant un plan perpendiculaire à la face plane de la pièce,
suivant son grand axe.

Fig. 4. — *Plioplatecarpus houzeaui* DOLLO, 1889.

Idem suivant un plan différent.

1. — Base lamellaire avec structure d'os plat.
2. — Ligne sombre transparente.
3. — Sédiment.

