

UN NOUVEL  
OPERCULE TYMPANIQUE DE PLIOPATECARPUS

Mosasaurien plongeur (1)

PAR

LOUIS DOLLO

Conservateur au Musée royal d'Histoire naturelle, à Bruxelles.

—  
PLANCHE III.  
—

**1. Introduction.** — Au mois d'Octobre dernier (2), j'ai fait connaître la *Membrane tympanique calcifiée* de *Plioplatecarpus*, que je reproduis ici (Pl. III, fig. 1 et 2).

Rapprochant cette disposition de la présence d'un *Canal basioccipital médian* chez le même Mosasaurien, — et de ce qu'on observe chez *Chelone mydas* et chez les *Cétacés*, — j'en ai conclu que *Plioplatecarpus* était un *Mosasaurien plongeur*.

Depuis, j'ai découvert un nouvel Opercule tympanique de *Plioplatecarpus* (Pl. III, fig. 3 et 4), et cette pièce est doublement intéressante, car :

1. — Elle démontre que la structure en question n'est nullement accidentelle (elle n'en avait pas l'apparence, d'ailleurs);

2. — Elle est visible par la face interne et nous permet, ainsi, de constater ses relations avec la Chaîne des Osselets de l'Ouïe, nous renseignant donc sur le mécanisme de l'Audition chez le Mosasaurien dont il s'agit.

---

(1) Mémoire présenté à la séance du 24 février 1905.

(2) L. DOLLO. *Les Mosasauriens de la Belgique*. BULL. SOC. BELG. GÉOL. (Bruxelles). 1904. Vol. XVIII. p. 210.

**2. Les Osselets de l'Ouïe des Lacertiliens.** — Rappelons, d'abord, en quoi consiste la Chaîne des Osselets de l'Ouïe des Lacertiliens (Pl. III, fig. 5), afin d'avoir un point de départ :

« Die *Columella auris* besteht aus einem innern, stabförmigen, knöchernen Theil, dem *Stapes*, dessen Basis in der Fenestra utricularis befestigt ist, und aus einem lateralen, hyalinknorpeligen Theil, der sich mit dem Trommelfell verbindet und den ich mit Gadow *Extracolumella* nenne. »

« Diese beiden Stücke sind entweder durch ein straffes Gelenk oder durch Synchondrose verbunden. »

« Die *Extracolumella* besteht aus hyalinem Knorpel, der theilweise verkalken kann. »

« Sie hat einen stabförmigen Abschnitt, der vom Trommelfell bis zum lateralen Ende des *Stapes* reicht und den ich *Stiel* nenne, ferner einen zweiten, senkrecht auf erstem entwickelten Abschnitt, welche die Verbindung mit dem Trommelfell vermittelt und den ich als *Insertionstheil* aufführe. »

« Vom medialen Ende des Stiels, welches etwas medial von dem leistenförmig in die Paukenhöhle vorspringenden Körper des *Quadratum* liegt und diesem beinahe berührt oder ihn auch wohl aufliegt, geht bei vielen Lacertiliern ein Fortsatz ab, der nach vorn und etwas dorsal zieht und dessen Ende der medialen Fläche des Körpers des *Quadratum* mittels dessen Periost verbunden ist. Der Fortsatz, ... den ich *Processus internus* nenne, steht meist etwa senkrecht zur Längsrichtung der *Columella auris* (1). »

**3. Les Osselets de l'Ouïe de *Plioplatecarpus*.** — I. — Jusqu'à présent, nous ne connaissons rien de la *Columelle* (*Stapes*) de *Plioplatecarpus*.

Mais elle était, sans aucun doute, ossifiée, comme elle l'est, d'ordinaire, chez les Lacertiliens.

II. — D'autre part, l'*Extracolumelle* de *Plioplatecarpus* nous est connue dans plusieurs de ses parties :

1. Son Apophyse quadratique (*Processus internus*, Versluys);
2. Son Expansion tympanique (*Insertionstheil*, Versluys).

1. — L'*Apophyse quadratique* de l'*Extracolumelle* est ossifiée chez *Plioplatecarpus*.

---

(1) J. VERSLUYS. *Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia*. Zool. Jahrb. (Anat. u. Ontog.). Vol. XII. 1898. pp. 164, 294, 303 et 304.

Je l'ai décrite, en 1888, sous le nom de « Suprastapédial », d'après la terminologie de W. K. Parker (1).

Elle se loge dans une Fossette bien connue du Quadratum, que j'avais appelée alors « Fossette suprastapédiale », et qu'il vaudrait mieux désigner, aujourd'hui, comme « Fossette extracolumellaire ».

2. — L'*Expansion tympanique de l'Extracolumelle* est, également, ossifiée chez *Plioplatecarpus*, et, de plus, soudée à la Membrane tympanique calcifiée (Pl. III, fig. 3 et 4).

III. — Quelle est, maintenant, la *Signification physiologique* de cette *Surossification* de la *Chaîne des Osselets de l'Ouïe* chez *Plioplatecarpus*?

Je ne parle pas, en ce moment, de la *Membrane tympanique calcifiée*. Nous savons que c'est une *Adaptation pour plonger*.

Mais pourquoi l'*Extracolumelle*, habituellement cartilagineuse, ou tout au plus partiellement calcifiée, est-elle, dans ce cas, *entièrement ossifiée*?

**4. L'Audition chez les Cétacés.** — Pour le comprendre, étudions la structure et le fonctionnement de l'appareil auditif chez les Cétacés, — qui représentent, parmi les Mammifères, l'Adaptation à la Vie pélagique, — comme les Mosasauriens représentent, parmi les Reptiles, une des Adaptations à la Vie pélagique.

« *Vergleichen wir nun, um die Wichtigkeit des Gehörs für den Wal zu begreifen, die Sinnesorgane des Wales mit den Sinnesorganen des Fisches, des höchst organisirten autochthonen — sit venia verbo — Wasserthiers: Der Fisch hat einen ausgezeichneten Olfactorius, dem Zahnwal ist er zu Grunde gegangen, und dem Bartenwal ist er im Begriff zu Grunde zu gehen, weil der Olfactorius der Säugethiere im Wasser suspendirte Riechstoffe nicht riechen kann. Das Auge des Fisches und des Wales kann man als gleichwerthig betrachten, denn das Auge des Wales hat sich vorzüglich dem Wasser angepasst, es ist fischähnlich geworden. Der Fisch hat ein ausgedehntes, hoch entwickeltes Hautsinnesorgan, das Seitenorgan, das wahrscheinlich der Empfindung der Erschütterung des Wassers dient. Der Wal hat in seiner Haut nach Untersuchungen von KÜKENTHAL nur sehr wenige Nerven und empfindet selbst sehr unsanfte Berührungen sehr wenig, was unter anderm aus dem eben gegebenen Bericht des Capitäns des « August » hervorgeht. So dürfte also der Wal den ihm abhanden gekommenen Geruchsinn und den*

(1) L. DOLLO. *Sur le Crâne des Mosasauriens*. BULL. SCIENT. GIARD. Vol. XIX. 1888. p. 1.

*nur schlecht entwickelten Hautsinn durch seinen vollkommenen, dem Wasserleben angepassten Gehörsinn ersetzen. Auge und Ohr, das sind die Sinnesorgane, mittels deren der Wal im Wesentlichen sich über seine Umgebung orientirt, und da bei dem Dämmerzustand, welcher im Wasser herrscht, das Auge der Wasserthiere nicht entfernt die Wichtigkeit hat wie das Auge der Landthiere, so müssen wir sagen, das Ohr ist für den Wal das wichtigste Sinnesorgan. »*

*« Bei dieser Unsicherheit der Beobachtung am lebenden Thier sind nun unsere anatomischen Kenntnisse des Walohres doppelt werthvoll für die Beurtheilung des Gehörs dieser Thiere : Die Schalleitung ist in eclatanter Weise dem Wasser angepasst durch die akustische Isolirung des Labyrinths, durch die Einrichtung des Schalltrichters, durch die Verbesserung der Schalleitung in der Gehörknöchelchenkette, durch die Verbesserung der Reflexion im Vorhof. Der Schall percipirende Apparat ist gut entwickelt. Mit diesen Apparaten ausgerüstet, muss der Wal hören. Hörte er nicht, dann wäre schliesslich auch der Umbau des Schalleitungsapparats gar nicht erfolgt, und der Schall percipirende Apparat wäre untergegangen. »*

*« Der Wal hat einen nahezu obliterirten Gehörgang. Das Lumen, welches gegen das Trommelfell zu noch vorhanden ist, ist mit abgestossenen Gehörgangsepithelien ausgefüllt. Dem Trommelfell ist daher die Möglichkeit, durch Schallwellen nennenswerth bewegt zu werden, entzogen. »*

*« Dagegen ist der andere Weg, die Gehörknöchelchenkette, nicht nur nicht reducirt, wie man es erwarten müsste, wenn ihre Bedeutung beim Wal durch die Ankylose eine nebensächliche geworden wäre, sondern in progressiver Weise entwickelt. Die Gehörknöchelchen sind bei weitem grösser und compacter als bei den Landsäugethieren ; es ist das Gewicht der Knöchelchen bei Phocaena (Länge des ausgewachsenen Thieres : 1, 5-2, 0 m) nach HENNICKE nahezu 5 Mal so gross wie beim Menschen und nahezu 5 Mal so gross wie beim Pferd. Diese progressive Entwicklung der Gehörknöchelchen beim Wal bedeutet geradezu eine Durchbrechung des Principis der starken und allgemeinen Reduction des Knochenskelets zur Erleichterung des specifischen Gewichts. Sie muss daher eine besondere Bedeutung haben. Diese Bedeutung kann nur darin bestehen, die Schalleitung zum ovalen Fenster zu verbessern, und das führt uns zu dem Schluss, dass beim Wal für die Erregung der Endzellen des Nervus cochlearis die Eintrittsstelle der Schallwellen in das Labyrinth keine gleichgültige sei, dass vielmehr das ovale Fenster als die günstigste Eintrittsstelle zu betrachten sei. »*

« Die Schalleitung in der Gehörknöchelchenkette ist eine *moleculare*. »

« Der Wal vermag in ungeheure Tiefen zu tauchen, bis zu 1000 m hinab, wie das feststeht. (1) »

**5. L'Audition chez Plioplatecarpus.** — 1. La *Membrane tympanique calcifiée*, donc incapable de vibrer (Convergence avec les Cétacés);

2. L'*Extracolumelle ossifiée*, donc la Surossification des Osselets de l'Ouïe (Convergence avec les Cétacés);

3. Le *Quadratum bulloïde* (Convergence avec la Caisse tympanique des Cétacés);

montrent que 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 et d'une Chaîne interfenestrale osseuse et compacte aussi, et que *Plioplatecarpus* est bien un *Mosasaurien plongeur*, — puisque c'est pour pouvoir plonger à des profondeurs parfois considérables que les Cétacés ont perdu l'Audition ordinaire et ont acquis un Organe de l'Ouïe fortement transformé (Épaississement de la Membrane tympanique, et ses conséquences).

**6. L'Audition chez Mosasaurus.** — Le genre *Mosasaurus* :

1. Par sa *Membrane tympanique de Lézard*;

2. Par son *Extracolumelle de Lézard* (i. e. au plus partiellement ossifiée);

3. Par son *Quadratum de Lézard*;

devait, au contraire, avoir une *Audition de Lézard*, c'est-à-dire être un *Mosasaurien nageur* restant au voisinage de la surface de l'Océan, ce que confirme l'absence de Canal basioccipital médian.

**7. Le Trou pariétal de Plioplatecarpus.** — Le Trou pariétal est infiniment plus développé dans le genre *Plioplatecarpus* que dans le genre *Mosasaurus*.

Et développé à tel point qu'on peut, vraiment, se demander s'il ne correspondait pas à un organe fonctionnel, sensible à la lumière.

---

(1) G. BOENNINGHAUS. *Das Ohr des Zahnwales*. ZOOLOG. JAHRB. (Anat. u. Ontog.). Vol. XIX. 1904. pp. 280, 282, 338, 343 et 346.

Ce qui serait encore une Adaptation pour plonger, — analogue aux Orbites tournées vers le haut, — car il est utile, pour un animal qui descend dans les profondeurs, d'être renseigné, à la remonte, sur la lumière qui lui vient de la surface.

Naturellement, il ne pouvait s'agir, ici, d'un véritable OEil pinéal.

Cet organe, déjà atrophié chez les Rhynchocephaliens, l'était, à plus forte raison, chez les Mosasauriens, Reptiles bien plus spécialisés.

Et les Organes atrophiés ne reprennent jamais leur structure passée, en vertu de l'*Irréversibilité de l'Évolution* (1).

Mais la Glande pinéale de *Plioplatecarpus* était, sans doute, capable de recevoir des sensations lumineuses, sans qu'elles fussent visuelles au sens strict du mot, et, surtout, sans que la Glande en question fut redevenue l'OEil qu'elle avait été.

— A propos de l'*Irréversibilité de l'Évolution*, j'ai été heureux de voir avec quelle faveur mes idées ont été acceptées par mon éminent Maître, M. A. Giard, Membre de l'Institut de France et Professeur à la Sorbonne, dans son récent et important Discours prononcé au Congrès des Sciences et des Arts de l'Exposition de Saint-Louis (États-Unis) (2) :

« Et même pour ceux qui ont encore une réserve d'élasticité plasmique suffisante pour permettre de nouvelles adaptations, il ne faut pas oublier qu'ils ne peuvent évoluer que dans un certain nombre de directions bien définies et qu'il y a toujours lieu de tenir compte de deux faits essentiels qui règlent les transformations désormais possibles : 1° l'indestructibilité du passé, 2° l'irréversibilité de l'évolution. »

« L'évolution n'est pas réversible et on ne peut par aucun procédé faire remonter un être vivant vers le point où il est séparé de son phylum originel pour lui faire suivre ensuite une voie différente de celle qu'il avait primitivement adoptée. »

« La généralité des processus pœcilogoniques montre l'instabilité de l'évolution. Or, d'après Brillouin, l'irréversibilité s'introduit en Mécanique rationnelle avec l'instabilité. L'irréversibilité, qui est le caractère presque universel des phénomènes naturels réalisés en un temps fini, n'est nullement une objection contre l'explication mécanique du monde physico-chimique. »

(1) L. DOLLO. *Les Lois de l'Évolution*. BULL. SOC. BELG. GÉOL. (Bruxelles). 1893. Vol. VII. p. 164.

« L'évolution est discontinue, — irréversible, — limitée. »

(2) A. GIARD. *Les tendances actuelles de la Morphologie et ses rapports avec les autres Sciences*. REVUE SCIENTIFIQUE. 1905, Vol. III. pp. 171 et 172.

Nous ne sommes pas moins d'accord, M. Giard et moi, sur la *Limitation de l'Évolution* (1) :

« Après une série de transformations innombrables dont il nous est possible parfois de retrouver des traces sous formes d'empreintes fossiles dans les entrailles de la terre, la plupart des êtres vivants sont arrivés à un état d'équilibre relativement stable. Ils ont épuisé les disponibilités de ce que j'ai appelé leur *potentiel plastique*, ne peuvent plus effectuer que de faibles oscillations autour d'une position moyenne et tout changement un peu considérable dans les conditions éthologiques n'est plus susceptible en général d'être compensé par un dispositif nouveau de réactions régulatrices. »

« Ainsi s'explique aussi pourquoi il existe encore aujourd'hui des formes vivantes très vieilles, mais non évoluées, parce qu'elles n'ont plus de potentiel plastique disponible et qu'elles périraient plutôt que de se transformer. »

---

(1) L. DOLLO. *Les Lois de l'Évolution*, etc. 1893. p. 165. — A. GIARD. *Les tendances actuelles de la Morphologie*, etc. 1905. pp. 171 et 172.

---

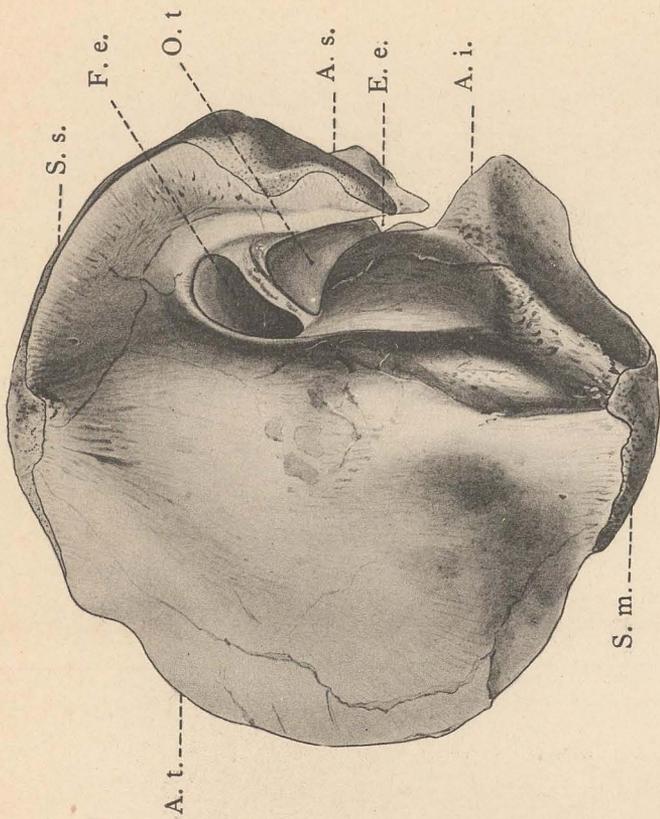


FIG. 1. — Quadratum droit, face interne.  
Localité : Ciplly (Hainaut), près de Mons. — 3100.

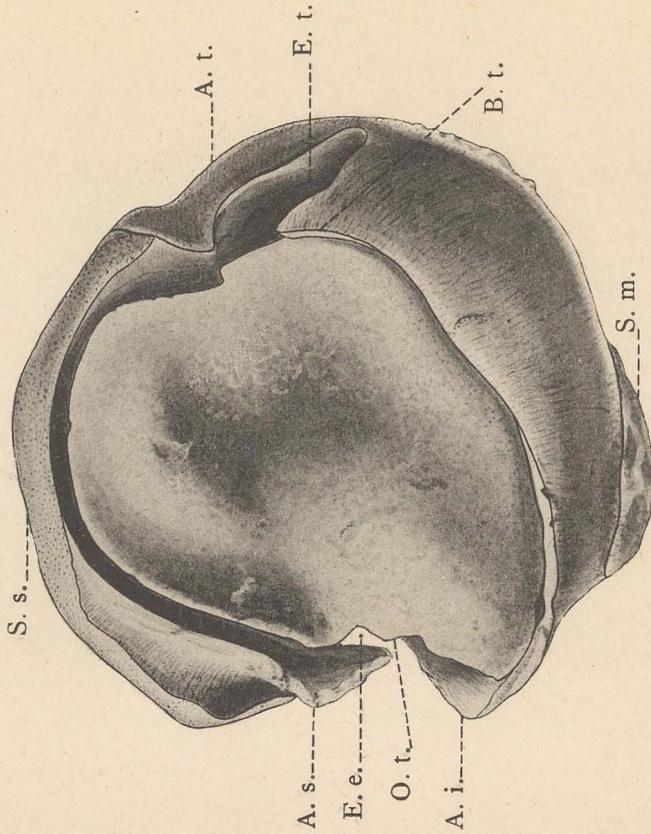


FIG. 2. — Quadratum droit, face externe.  
Localité : Ciplly (Hainaut), près de Mons. — 3100.

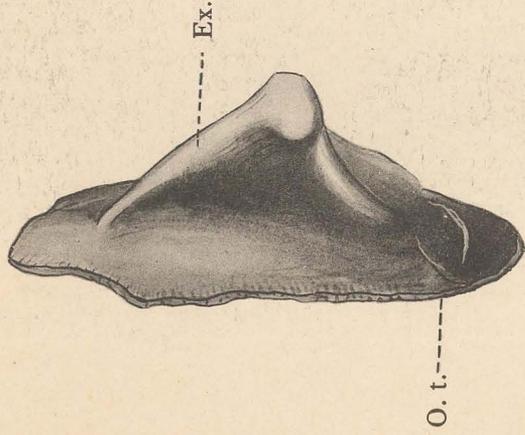


FIG. 3. — Opercule tympanique droit, profil.  
Localité : Spiennes (Hainaut), près de Mons.  
3188.

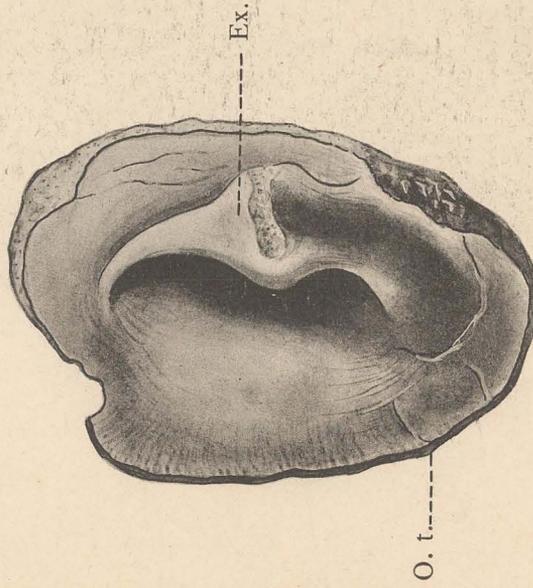


FIG. 4. — Opercule tympanique droit, face interne.  
Localité : Spiennes (Hainaut), près de Mons.  
3188.

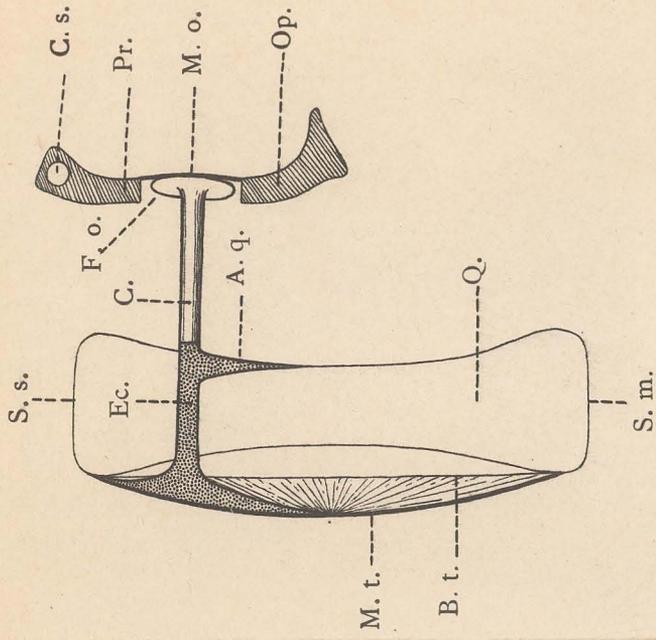


FIG. 5. — Chaîne interfenestrale des Osselets de l'Ouïe d'un Lacertilien, avec les Os et Membranes limitrophes.  
(Figure schématique imitée de W. K. Parker et de M. J. Versluys).

ABRÉVIATIONS.

- A. i. — Apophyse infraoculomellaire.
- A. q. — Apophyse quadratique de l'Extracolomelle.
- A. s. — Apophyse supracolomellaire.
- A. t. — Aile tympanifère.
- B. t. — Bord tympanifère.
- C. — Columelle (Ossifiée).
- C. s. — Canal semi-circulaire horizontal.
- Ec. — Extracolomelle (Cartilagineuse).
- E. e. — Echancre extracolomellaire.
- E. t. — Echancre du Bord tympanifère.
- F. e. — Expansion tympanique de l'Extracolomelle (Ossifiée).
- F. o. — Fosselette extracolomellaire.
- F. o. — Fenêtre ovale.
- M. o. — Membrane ovale.
- M. t. — Membrane tympanique.
- Op. — Opisthotique.
- O. t. — Opercule tympanique.
- Pr. — Prootique.
- Q. — Quadratum.
- S. m. — Surface articulaire quadrato-mandibulaire.
- S. s. — Surface articulaire squamoso-quadratique.

Plioplatecarpus Houzeau, Dollo, 1889. — Sénonien supérieur.

Échelle : Grandeur naturelle. — Type : Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, à Bruxelles.

L. DOLLO. — L'OPERCULE TYMPANIQUE DE PLIOPATECARPUS, MOSASAURIEN PLONGEUR.

E. C. Menger ad nat. del.  
L. Lagaert, Photo.