

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES
DE BELGIQUE

—
MÉMOIRES
—

DEUXIÈME SÉRIE, FASC. 34

KONINKLIJK BELGISCH INSTITUUT
VOOR NATUURWETENSCHAPPEN

—
VERHANDELINGEN
—

TWEEDE REEKS, DEEL 34



RECHERCHES

SUR

LA FORME ET LA MÉCANIQUE DE DÉVELOPPEMENT

DES

COQUILLES DES LAMELLIBRANCHES

PAR

LUCIEN LISON

ASSOCIÉ DU FONDS NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE.



BRUXELLES

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE
RUE VAUTIER, 31

—
1949

Distribué le 30 septembre 1949.

BRUSSEL

KONINKLIJK BELGISCH INSTITUUT VOOR NATUURWETENSCHAPPEN
VAUTIERSTRAAT, 31

—
1949

Uitgedeeld de 30 September 1949.

INTRODUCTION

Le raisonnement mathématique tient une place assez importante dans le présent travail; cependant, l'auteur aimerait qu'il fût compris avant tout comme une étude d'« *Entwicklungsmechanik* ».

Le lecteur verra qu'on essaie d'y résoudre en formules et en équations la forme d'un objet biologique. Mais cela n'a pas été considéré comme un but en soi, mais plutôt comme un moyen de déterminer les facteurs agissant lors du développement pour conditionner la forme de cet objet. On a cherché, en définitive, quel mode de croissance, quelle répartition de forces ou de facteurs de croissance agissent pour modeler cet objet suivant sa forme caractéristique. Le problème envisagé est donc avant tout celui de la causalité de la forme, et c'est bien là la principale préoccupation de l'embryologie causale.

Que la méthode adoptée ici soit profondément différente de celle de l'immense majorité des travaux d'embryologie causale moderne, nul doute sur ce point. On n'y expérimente pas, et l'on n'y a même pas recours à des « coupes dans le temps », à des descriptions de stades successifs, ce pain quotidien de l'embryologiste. Cependant, pour être peu employée, la méthode purement analytique qui a été choisie peut, elle aussi, constituer une voie d'attaque utile pour les problèmes du développement.

On est parti de la considération d'un objet biologique de forme relativement simple, la coquille des Mollusques, et plus particulièrement celle des Lamellibranches. Ces coquilles sont visiblement construites suivant une certaine régularité de forme, qu'il n'apparaît pas impossible de caractériser géométriquement. Une régularité de forme à l'état adulte fait supposer une régularité dans le mode de croissance. On pouvait donc augurer qu'une étude soignée de la géométrie des coquilles permettrait d'aborder l'analyse des facteurs de leur développement.

Ceci paraissait d'autant moins difficile, que la croissance des coquilles est d'un type tout spécial, qu'on peut appeler *croissance additive*, ou *appositionnelle*.

Dans la plupart des organes, la croissance est du type « à intérêts composés » (HUXLEY). Chaque élément nouveau résultant de la multiplication cellulaire est lui-même vivant; dès qu'il est formé, il participe immédiatement à l'activité de l'ensemble et se met pour son propre compte à produire du nouveau matériel. La croissance est donc multiplicative. Au contraire, dans une coquille

de Mollusque, la seule zone de croissance est la région du rebord libre ⁽¹⁾. Là se superposent des strates calcaires successives, sécrétées les unes après les autres par le manteau. Ce matériel calcaire est mort, il ne se multiplie pas par lui-même. S'il s'accroît, c'est par l'*apposition* de nouveau matériel. La croissance est « à intérêt simple », additive. Dans la croissance multiplicative, chaque élément est en perpétuelle modification. Au contraire, dans la croissance additive, telle qu'elle est réalisée dans la coquille des Mollusques, chaque élément se trouve soustrait à tout remaniement ultérieur dès le moment même où il est formé, et reste perpétuellement figé dans la même forme ⁽²⁾.

On énonce presque un lieu commun en disant que la forme actuelle d'un organisme résume toute son histoire. Cela est vrai en théorie. Seulement, presque toujours, cette forme est si compliquée et cette histoire si embrouillée, qu'il est impossible, connaissant la forme, de reconstituer l'histoire, et réciproquement. Ici, dans les objets à croissance additive, l'histoire est en quelque sorte inscrite de façon indélébile dans la forme; plus encore, elle y est immédiatement lisible. Ne pouvons-nous pas déterminer sans le moindre effort le moment précis où diverses zones de la coquille sont apparues, rien qu'en l'examinant attentivement ? En effet, la région de l'ombilic est toujours historiquement la plus ancienne, tandis que le rebord libre de la coquille est toujours la région formée en dernier lieu.

Par conséquent, il suffira d'étudier soigneusement la forme d'une coquille adulte pour pouvoir reconstituer toute son histoire. Toute étude de mécanique de développement doit nécessairement se baser sur une étude d'embryologie descriptive. Cette étude d'embryologie descriptive, nous pourrions la faire entièrement et avec la plus grande précision sur *une seule coquille adulte*. On comprend tout de suite la division de ce travail en deux grandes parties, la première consacrée à l'étude approfondie de la forme des coquilles des Lamellibranches, l'autre à l'étude proprement dite de leur mécanique de développement.

Pour atteindre une précision plus grande, on a fait un large appel aux méthodes mathématiques. Il est assez rare de voir utiliser le raisonnement mathématique en biologie. Cela tient, la plupart du temps, au fait que les problèmes biologiques sont trop compliqués et ne se laissent pas mettre en

⁽¹⁾ Ceci s'entend seulement pour la croissance en longueur et largeur, et non pas pour la croissance en épaisseur de la coquille. Celle-ci, comme on le sait, s'effectue partout à l'intérieur de la coquille, grâce à l'activité de l'ensemble du manteau. Cette croissance en épaisseur, processus purement interne, n'affecte pas la forme extérieure de la coquille. Comme c'est seulement celle-ci que nous étudierons, nous n'aurons pas à tenir compte de cette croissance en épaisseur.

⁽²⁾ Dans une coquille de Bivalve, une région cependant peut subir des remaniements profonds pendant de longues périodes. C'est la charnière. Des épines, des indentations peuvent s'y déplacer en bloc sur des trajets relativement longs. Tout ce qu'on dira dans la suite de cet exposé ne concerne pas cette région.

équation. Ici, au contraire, la situation s'est révélée exceptionnellement favorable. La forme des coquilles est simple : la spirale logarithmique, que nous verrons être caractéristique des coquilles, est en effet une courbe très simple; quelle courbe plus simple pourrait-on imaginer que celle qui, partant d'un point, reste toujours semblable à elle-même ? Le développement de la coquille est simple aussi : la répartition des forces de croissance est très régulièrement ordonnée dans l'espace, et cette répartition ne se modifie pas pendant toute la croissance.

*
**

Il est classique, au début d'un mémoire, de faire le tour d'horizon des travaux antérieurs sur le sujet. Le nôtre sera vite fait.

Beaucoup de travaux ont été consacrés à l'étude géométrique des coquilles de Gastéropodes et l'on peut estimer que le principal a été dit à leur sujet. Faisant contraste, les Lamellibranches ont été presque entièrement négligés. HAAS, après avoir dépouillé, pour la rédaction de sa monographie dans le « Bronns Tierreich », un nombre considérable de travaux sur les Lamellibranches, — près de 3.000, — a souligné cette anomalie. Il n'a trouvé qu'une seule publication d'allure géométrique, celle de SPORN. Nous n'en connaissons pas d'autres, sauf quelques pages du livre de D'ARCY-THOMPSON : « Growth and Form », reprises ultérieurement et commentées par HUXLEY.

*
**

Ce nous est un agréable devoir de remercier ici tous ceux qui se sont intéressés à notre tâche et nous ont aidé de leurs conseils et de leurs suggestions.

Pour la partie mathématique de ce mémoire, nous devons beaucoup à M. le Prof L. GODEAUX, qui, à maintes reprises, a bien voulu revoir notre travail et nous guider de son expérience éclairée. Le matériel biologique, nous le devons à la grande obligeance de M. le Prof V. VAN STRAELEN, qui nous a ouvert l'accès des collections considérables de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. Avec le concours éclairé de MM. E. LELOUP et W. ADAM, nous avons pu ainsi étudier les Mollusques de la collection « DAUTZENBERG », une des plus riches du monde. Nous avons aussi tout spécialement examiné de nombreux exemplaires de la collection « PRINCE LÉOPOLD », consacrée aux Mollusques des Indes néerlandaises; les magnifiques spécimens de cette collection, dont beaucoup sont remarquables par leur grande taille et leur excellent état de conservation, se sont révélés un matériel très favorable aux mensurations.

