BULLETIN N° 232 des Laboratoires de Géologie, Minéralogie, Géophysique
et du Musée géologique de l'Université de Lausanne

Sur l'existence de deux types distincts d'empreintes de muscles rétracteurs chez les ammonites

PAR

MILOS RAKUS[1]

Résumé. – On montre ici qu'il existe deux catégories distinctes d'empreintes de muscles rétracteurs chez les ammonites. La première inclut des empreintes dites «ouvertes» qui sont limitées sur leur portion externe uniquement. Le second groupe des empreintes dites «fermées» qui sont entièrement circonscrites par une ride marginale.

La géométrie de la fixation apicale du corps des ammonites est également discutée.

INTRODUCTION

Une revue détaillée des empreintes de parties molles observables dans la partie apicale de la loge d'habitation des ammonites adultes conservées sous forme de moules internes a été publiée par R. JORDAN en 1968.

Cet auteur a reconnu trois catégories d'empreintes:

a) les empreintes des muscles rétracteurs proprement dites: ces empreintes, au nombre de deux, sont situées en position dorsale. Elles sont plus ou moins disposées à cheval sur la suture ombilicale.

b) la «Haftbandstruktur»: c'est une empreinte souvent diffuse, présente sur les flancs de l'ammonite, et qui peut être interprétée comme la terminaison apicale de la partie du manteau adhérant à la coquille. Cette structure d'adhérence ne suit pas le tracé du dernier septum et elle en est toujours plus ou moins éloignée (cf. p. 142).

c) l'empreinte siphonale: cette empreinte a la forme d'un croissant ou d'une lunule. BAYER (1974) l'interprète comme une fixation du siphon dans la loge de l'ammonite; cette interprétation est admise ici.

La morphologie des empreintes de muscles rétracteurs connues à ce jour (CRICK, 1878; JORDAN, 1968) est d'un type unique (type «ouvert»: cf. ci-dessous). Dans la première partie de la présente étude nous montrons

[1] Institut Géologique, D. Stur, Bratislava, Tchécoslovaquie.

qu'il en existe deux catégories distinctes. Dans la deuxième partie, nous discuterons la relation possible entre la position de la «Haftbandstruktur» et les empreintes dorsales et ventrale.

Empreintes des muscles rétracteurs

A) *Type ouvert* (figures 1, 3, 4, 5 et planche I, figures 1 à 3)

Ces empreintes sont semi-circulaires à semi-elliptiques. Leur convexité et leur allongement sont orientés vers l'ouverture. Leur bordure frontale est marquée par une «ride marginale» (qui se traduit par un sillon sur les moules internes) très nette dans la portion aperturale de l'empreinte (figure 1 et planche I, figures 1 à 3). Cette ride correspond à la fixation de l'enveloppe externe du muscle (=aponévrose). Sur le flanc externe de la loge d'habitation elle s'amincit latéralement et disparaît au voisinage du dernier septum. Sur la surface dorsale de la loge, elle s'amincit également et tend à pénétrer dans le creux du lobe antisiphonal. Les empreintes de ce type sont qualifiées d'«ouvertes» car elles sont limitées par une «ride marginale» dans leur portion aperturale (=frontale) uniquement.

La limite apicale de ces empreintes est estompée mais on voit toutefois qu'elle ne touche pas le septum (fig. 1 et 3). Sur ce point nos observations sont donc en contradiction avec le modèle proposé par Jordan (*op. cit.* p. 21, fig. 7) selon lequel l'empreinte musculaire est nettement imbriquée dans les incisions du dernier septum.

Figure 1. – *Lytoceras* cf. *fimbriatoides* Gemm. (spécimen illustré Pl. 1, fig. 1-3): Empreinte musculaire de type ouvert.
a: suture ombilicale
b: lobe antisiphonal du dernier septum

B) *Type fermé* (figure 2 et planche II, figures 1 à 6)

Ces empreintes ont une forme ovale à elliptique. Leur convexité est faible et leur allongement est orienté perpendiculairement au plan d'enroulement de la coquille. Elles sont limitées par une «ride marginale» qui est aussi nette en portion externe (*i.e.* vers l'ouverture) qu'en portion interne (*i.e.* près du dernier septum). La ride est estompée ou absente latéralement (fig. 2).

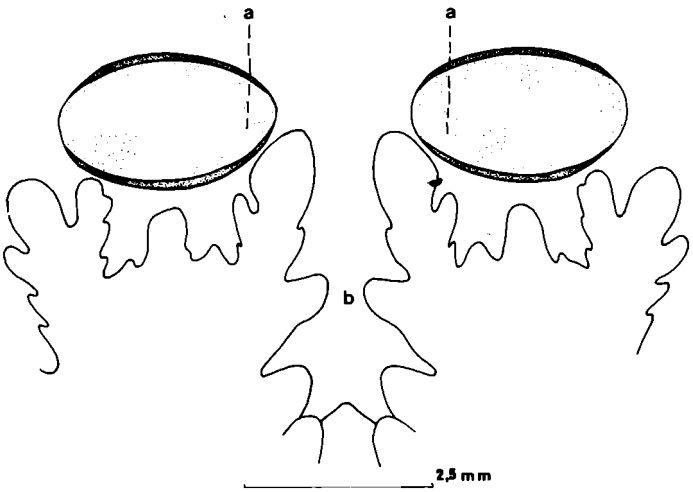


Figure 2. – *Derolytoceras* sp., Toarcien (zone à *Bifrons*) du Clapier (Aveyron, France): empreinte musculaire de type fermé.
a: suture ombilicale
b: lobe antisiphonal du dernier septum

Ces empreintes musculaires ont été qualifiées de «fermées» car leurs limites sont parfaitement distinctes aussi bien dans leur portion apicale qu'aperturale.

Discussion

Il est intéressant de noter que les empreintes «fermées» n'ont été observées que chez des formes microconches adultes alors que les empreintes «ouvertes» n'ont été observées que chez des macroconches. Les observations sur ce nouveau type d'empreinte sont encore trop peu nombreuses pour permettre de conclure que les différences entre les deux catégories sont réellement une fonction du dimorphisme sexuel des ammonites. Ces différences pourraient en effet être simplement liées à la taille des individus étudiés. Pour résoudre cette question il faudrait pouvoir analyser la forme des empreintes chez des macroconches juvéniles: ceci est difficile car il est évident que seuls les moules internes d'individus adultes (*i.e.* ayant terminé leur croissance) montrent des empreintes bien nettes.

RELATION ENTRE LA POSITION DE LA «HAFTBANDSTRUKTUR» ET LES EMPREINTES SIPHONALE ET DORSALES (Fig. 3 à 5)

Les rares cas que nous avons pu observer semblent indiquer que la «Haftbandstruktur» rejoint la portion apicale de l'empreinte musculaire dorsale d'une part et que sa terminaison externe se situe en arrière de l'empreinte siphonale (cf. également JORDAN, 1968). Ces observations sont illustrées dans les figures 3 à 5 ci-dessous.

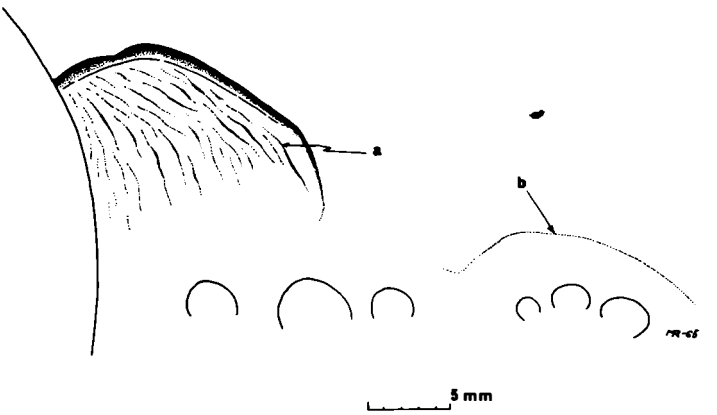


Figure 3. – *Paroxynoticeras* aff. *salisburgense* (HAUER), Lotharingien (zone à *Oxynotum*) du Djebel Oust (Tunisie): empreinte de type ouvert.
a: détail de la structure superficielle de l'empreinte
b: «Haftbandstruktur»

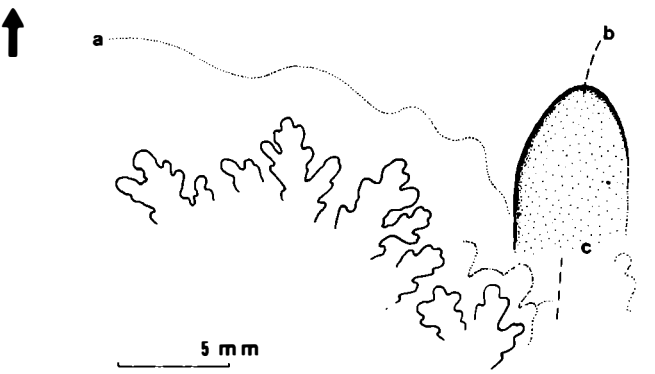


Figure 4. – *Eoderoceras* sp., Lotharingien du Djebel Oust (Tunisie): empreinte de type ouvert.
a: «Haftbandstruktur»
b: suture ombilicale
c: empreinte musculaire

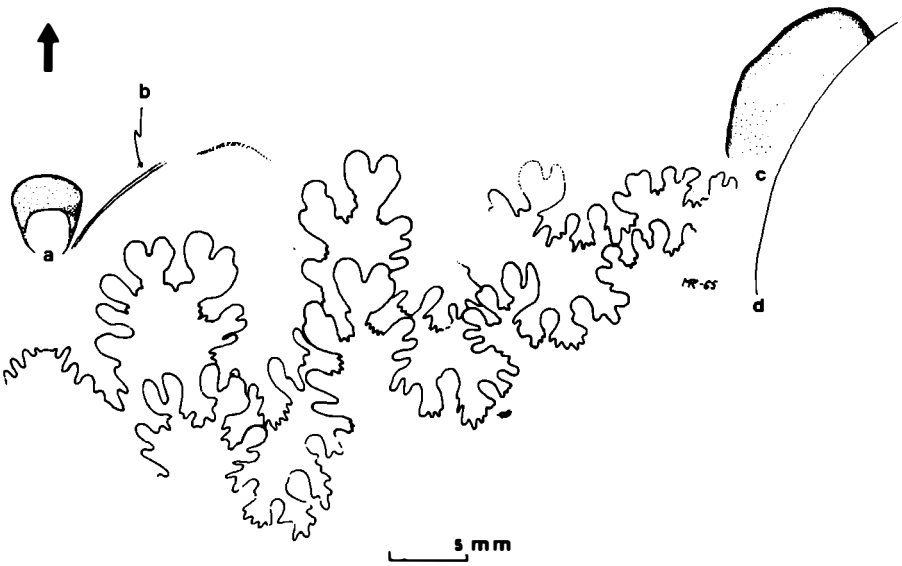


Figure 5. – *Paroxynoticeras salisburgense* (HAUER), Lotharingien (zone à *Oxynotum*) du Djebel Oust (Tunisie): empreinte de type ouvert.
a: point de fixation du siphon
b: «Haftbandstruktur»
c: empreinte du muscle rétracteur
d: suture ombilicale

CONCLUSIONS

La géométrie de la fixation apicale du corps des ammonites peut ainsi être schématisée de la manière suivante:

a) l'appareil musculaire est constitué par deux rétracteurs fixés en position dorsalo-apicale. L'empreinte de ces rétracteurs peut être limitée sur la bordure externe uniquement (type «ouvert»: fig. 6-d) ou être entièrement circonscrite par une ride marginale (type «fermé»: fig. 6-e).

b) la «Haftbandstruktur» (fig. 6-c) marque la limite apicale de la zone du manteau qui adhère fermement à la coquille. Dans sa portion externe elle semble rejoindre le point de fixation du siphon (empreinte siphonale: fig. 6-a) et dans sa portion interne (dorsale) elle semble se terminer contre l'aponévrose des muscles rétracteurs. On pourrait comparer cette empreinte à la ligne palléale des bivalves. Notons encore que toutes les observations relatives à cette «Haftbandstruktur» sont en contradiction avec une hypothèse récente de BLIND (1975) et SEILACHER (1975) qui pensent que la partie apicale du manteau est fixée aux incisions du dernier septum, hypothèse qui a déjà été réfutée par WESTERMANN (1975).

c) l'empreinte siphonale sert de point d'attache du siphon dans la loge d'habitation adulte (BAYER, 1974).

Ces hypothèses sont schématisées dans la figure 6 ci-dessous.

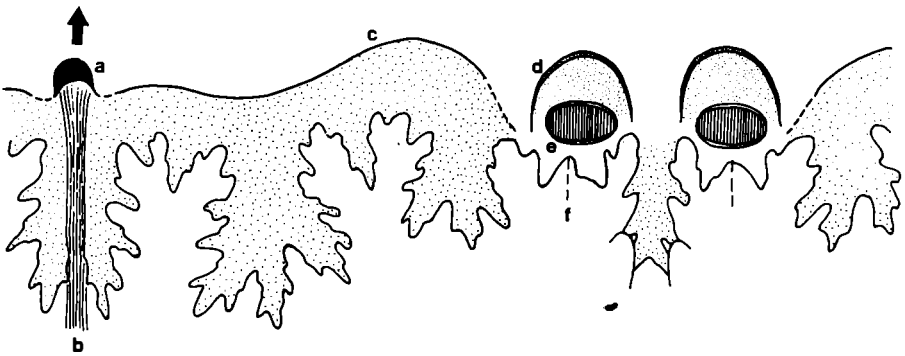
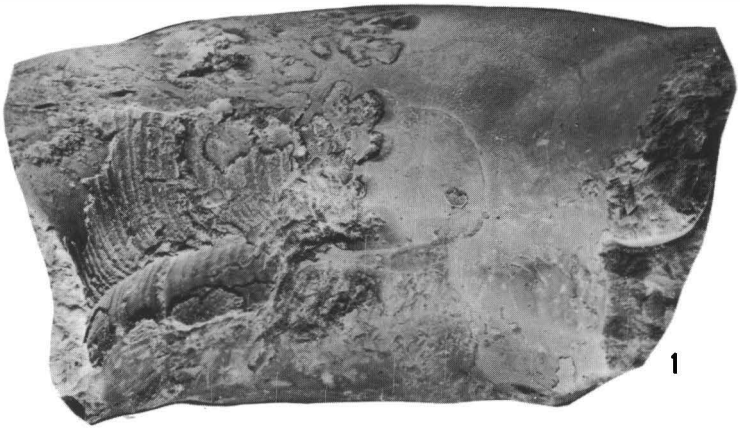


Figure 6. – Géométrie de la fixation apicale du corps de l'ammonite dans la loge d'habitation (schéma sans échelle):
a: point d'attache du siphon (=empreinte siphonale)
b: siphon
c: «Haftbandstruktur»
d: empreinte de type ouvert
e: empreinte de type fermé
f: suture ombilicale

LÉGENDES DES PLANCHES

PLANCHE I. – Empreintes de type ouvert.
Figure 1. – *Lytoceras* cf. *fimbriatoides* GEMELLARO.
Provenance: Djebel Oust, Tunisie.
Age: Carixien, zone à *Ibex*
Vue oblique de la fin du phragmocône et de la partie apicale de la loge d'habitation montrant la position des empreintes des muscles rétracteurs. ×1,2.
Figure 2. – Vue dorsale du même spécimen. Détail des empreintes des muscles rétracteurs. ×3.
Figure 3. – Détail de la partie frontale de l'empreinte musculaire gauche illustrée à la figure 2. ×8.5.


1

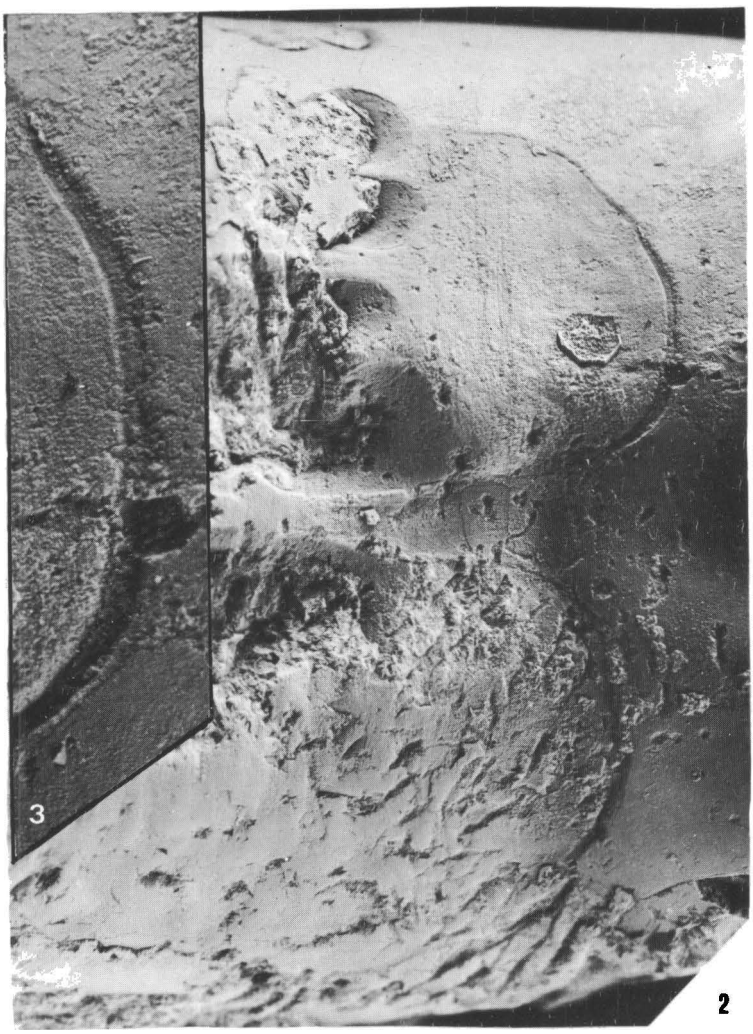
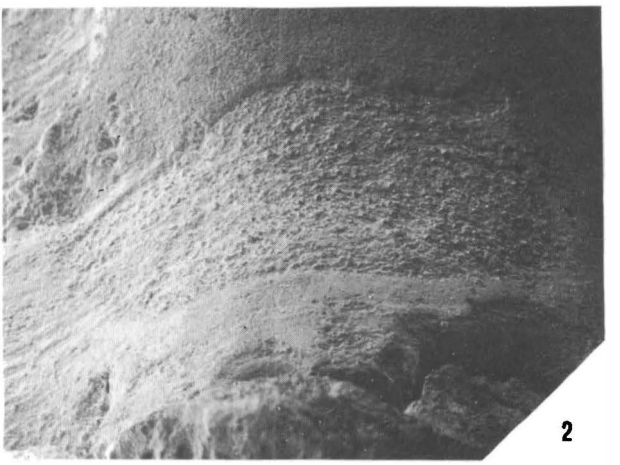

3
2

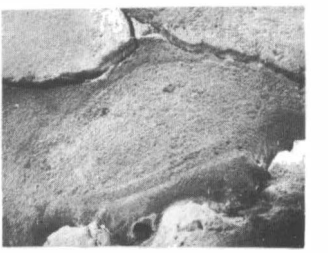
PLANCHE II

1

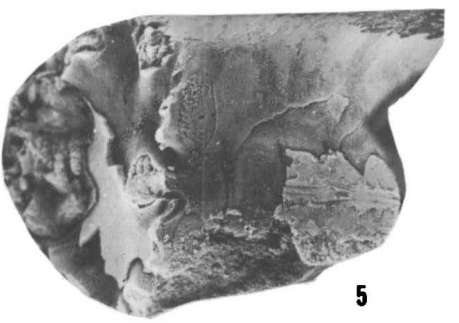
3



2



4



5

6

BIBLIOGRAPHIE

BAYER, U. 1974. – Die Runzelschicht – ein Leichtbauelement der Ammonitenschale. *Paläont. Zt. 48/2.*

BLIND, W. 1975. – Über die Entstehung und Funktion der Lobenlinie Ammonoideen. *Paläont. Zt. 49/3.*

CRICK, G.G. 1898. – On the muscular attachment of the animal to its shell in some fossil Cephalopoda (Ammonoidea). *Trans. Linn. Soc. London (Zool.), ser. 2,* vol. *7.*

JORDAN, R. 1975. – Zur Anatomie mesozoischen Ammoniten nach den Strukturelementen der Gehäuse–Innenwand. *Geol. Jb. Beih. 77.*

SEILACHER, A. 1975. – Mechanische Simulation und funktionelle Evolution des Ammoniten-Septums. *Paläont. Zt. 49/3.*

WESTERMANN, G. 1975. – Model for origin, function and fabrication of fluted cephalopod septa. *Paläont. Zt. 49/3.*

Manuscrit reçu le 18 août 1978

PLANCHE II. – Empreintes de type fermé.
Figure 1. – *Lytoceras* cf. *cornucopiae* (YOUNG et BIRD), microconche adulte.
Provenance: Le Clapier, Aveyron, France.
Age: Toarcien, zone à *Bifrons*
Vue dorsale de la partie apicale de la loge d'habitation montrant deux empreintes subelliptiques fermées. ×4,5.
Figure 2. – Détail de l'empreinte musculaire droite du même spécimen (fig. 1). ×32.
Figure 3. – *Derolytoceras annulosum* (MONESTIER), microconche adulte.
Provenance: Le Clapier, Aveyron, France.
Age: Toarcien, zone à *Bifrons.*
Vue dorsale de la partie apicale de la loge d'habitation montrant deux empreintes dont la partie postérieure est délimitée par un sillon marginal très net. ×4,5.
Figure 4. – Détail de l'empreinte musculaire gauche du même spécimen (fig. 3). ×15.
Figure 5. – *Lytoceras* sp., microconche adulte.
Provenance: Le Clapier, Aveyron, France.
Age: Toarcien, zone à *Bifrons.*
Vue dorsale de la partie apicale de la loge d'habitation montrant deux empreintes fermées. ×4,5.
Figure 6. – *Derolytoceras annulosum* (MONESTIER), microconche adulte.
Provenance: Le Clapier, Aveyron, France.
Age: Toarcien, zone à *Bifrons.*
Vue dorsale de la partie apicale de la loge d'habitation montrant deux empreintes fermées dont la partie frontale est délimitée par un sillon marginal bien net. ×4,5.