

Paléopathologie des ammonites — Historique et exemples pris dans le Toarcien et l'Aalénien (Jurassique) de la Région lyonnaise (France)

Louis RULLEAU

169 chemin de l'Herbetan 69380 Chasselay (France), louis.rulleau@wanadoo.fr

Résumé

Repérées de longue date, les forms pathologiques des ammonites ont d'abord donné lieu à la création d'espèces nouvelles et même de genres nouveaux avant d'être correctement attribuées à des taxons préexistants. Il est maintenant avéré que le genre *Monestieria* par exemple ne doit plus être employé. Les études des chercheurs se sont ensuite portées sur la recherche des causes de ces anomalies, qui ont été attribuées pour la plupart à des blessures provoquées par des attaques de prédateurs.

Les riches gisements jurassiques de la Région lyonnaise ont livré de nombreux exemplaires d'ammonites anormales dans les dépôts toarciens et aaléniens. Le genre *Hammatoceras* semble particulièrement affecté. Ces ammonites, en très bon état de conservation, fournissent de bons exemples des principales anomalies que l'on peut observer chez ces mollusques.

Cependant, les causes de ces anomalies restent encore relativement mal définies, car ayant en particulier été peu étudiées chez les mollusques actuels.

Mots clés: Paléopathologie, Historique, Jurassique, Ammonites

Abstract

Palaeopathology of the Ammonites. Historic review and new data from the Jurassic (Toarcian, Aalenian) of the Lyon's area.

From the beginning of the XIXth century, paleontologists noticed that certain ammonites show surprising morphological characteristics. Therefore, they often interpreted these ammonites as new species, before these anomalies were correctly attributed to wounds or diseases of already known species. So, the genus *Monestieria*, may not be used now.

The rich Jurassic deposits of the region of Lyon delivered numerous examples of abnormal ammonites in Toarcian and Aalenian levels. The genera *Hammatoceras* seems particularly affected. These ammonites, in very good state of preservation, supply good examples of the main anomalies we can observe on these mollusks.

However, the causes of these anomalies are still relatively badly defined: they are still not studied in particular on the current molluscs.

Keywords: paleopathology, historic review, Jurassic, Ammonites

Introduction

Dès le début du XIX^e siècle, des paléontologues ont remarqué que certaines ammonites présentaient des traits morphologiques surprenants. Ils ont alors fréquemment interprété ces ammonites comme des espèces nouvelles, avant que ces anomalies soient correctement attribuées à des blessures ou des maladies d'espèces préexistantes. Des études plus poussées ont montré que, si certains groupes d'ammonites semblaient plus affectés par ces pathologies, elles se rencontraient en fait dans la totalité des genres et à

tous les niveaux géologiques. En France, de nombreux cas ont été décrits en particulier dans les faunes de Normandie et des Causses, mais ils sont également fréquents dans la Région lyonnaise. Les causes de ces atteintes à l'intégrité de la coquille des ammonites semblent être diverses, mais le plus souvent dues à des blessures provoquées par des prédateurs, et se traduisent par des réactions de défense, elles aussi très variées. Les niveaux étudiés dans la Région lyonnaise (Toarcien et Aalénien) sont riches en exemples de ces malformations dans tous les genres d'ammonites, mais plus particulièrement dans le genre *Hammatoceras*.

Historique

1) Au XIX^e siècle, les premiers auteurs à avoir figuré des ammonites tératologiques les ont interprétées comme des variétés nouvelles et leur ont donc attribué des noms spécifiques. C'est par exemple le cas pour:

- *Ammonites paradoxus* ZIETEN (1830–1833)
- *Ammonites erratum* SIMPSON (1843)
- *Ammonites goslarensis* SCHLOENBACH (1865), dont un autre exemplaire est figuré sous le même nom par DENCKMANN (1887)

— *Ammonites norma* DUMORTIER (1874)

Cependant d'autres auteurs ont attribué à ces ammonites des noms d'espèces existantes:

- *Ammonites margaritatus* D'ORBIGNY (1844)
- *Ammonites comensis* MENEGHINI (1881)
- *Ammonites masseanus* et *A. amaltheus* QUENSTEDT (1886)

2) Lorsque le terme «Ammonites» fait place à de nouveaux noms génériques, de nouvelles espèces sont créées à l'intérieur de ces genres, par exemple:

Graphoceras sp. BUCKMAN (1887–1892)

— *Polymorphites senescens* BUCKMAN (1892)

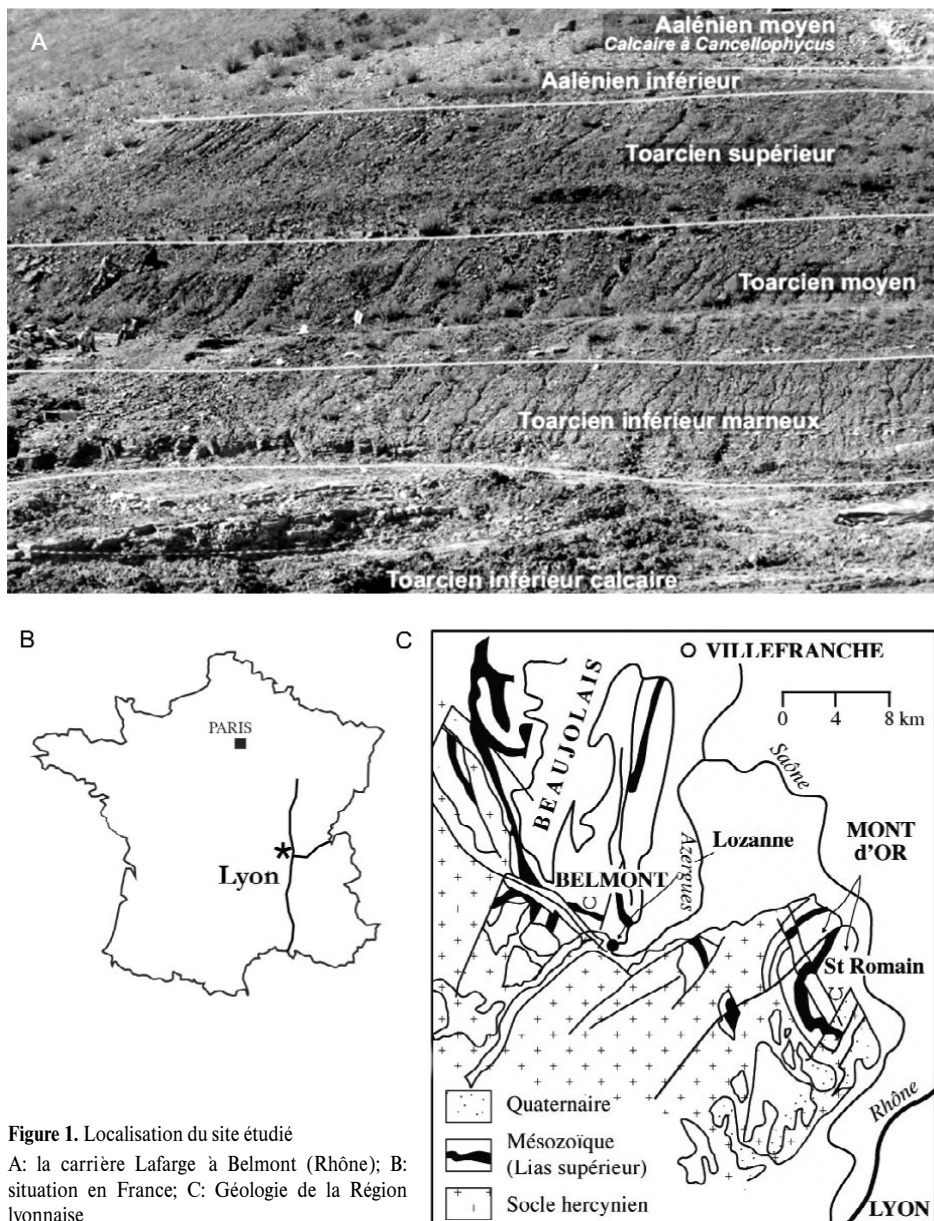
— *Grammoceras* (?) *boyeri* RESSOUCHE (1913)

— *Tmetoceras welshi* MONESTIER, in ROMAN & BOYER (1923)

— *Dactyloceras obliqucostatum* MAUBEUGE (1957; pl. 15, fig. 36), très différent de toutes les formes connues de ce genre, est sans doute également une forme anormale.

3) Certaines de ces formes ont même donné lieu à la création de genres nouveaux. Le genre le plus souvent cité est le genre *Monestieria* créé par COSSMANN (1922) pour des formes montrant des côtes traversant la région ventrale qui, non carénée, présente une section arrondie.

L'Abbé RESSOUCHE avait déjà découvert en 1913 dans la Lozère une ammonite particulière à laquelle il avait donné le



nom de *Grammoceras* (?) *boyeri* n. sp. Au cours d'une excursion en commun près de Rivière (Aveyron) avec MONESTIER, il en trouva une autre, assez proche de la première semble-t-il, qu'il offrit à son collègue.

MONESTIER (1921) la baptisa *Lapparentia* n. gen. *ressouchei* n. sp. et la figura avec deux autres exemplaires de l'Aveyron (pl. 2, fig. 19–21). Le caractère morphologique le plus frappant de ces ammonites est le passage des côtes sans interruption d'un flanc à l'autre. Ce fait conduisit MONESTIER à inclure dans le même genre l'*Ammonites goslariensis* de SCHLOTHEIM. COSSMANN (1922) fit alors remarquer que le nom *Lapparentia* avait été préemployé et le remplaça par le nom de *Monestieria*.

Ce genre fut adopté par de nombreux auteurs postérieurs à MONESTIER jusqu'au début de la seconde moitié du XX^e siècle. ARKELL (1957) a conservé, avec doute, le genre *Monestieria*, de même que le genre *Praehaploceras* MONESTIER, en les rangeant dans les Hildoceratidae. Il désigna alors le type du genre *Praehaploceras*: *P. zwieseli* MONESTIER et celui de *Monestieria*: *M. ressouchei* MONESTIER, sans plus de précisions. HOWARTH (1962) a aussi conservé le genre *Monestieria* pour l'*Ammonites errata* SIMPSON, bien que dès 1920 BUCKMAN ait attribuée celle-ci au genre *Pseudolioceras*.

4) On doit à SAPUNOV (1965) la création d'une sous-famille nouvelle: les Monestierinae, pour séparer ces formes des autres Hildoceratidae qui possèdent tous une carène, avec ou sans sillons péricaréniaux. Cette sous-famille comprend donc pour cet auteur les genres *Monestieria* et *Praehaploceras*, tous deux dus à MONESTIER et caractérisés par l'absence de carène. SAPUNOV (1965) choisit alors comme lectotype de *Monestieria* l'exemplaire de la planche 8, fig. 21 de MONESTIER. Il considéra alors que la figure 19 de la même planche appartenait à une espèce différente qu'il nomma *M. aveyronensis* SAPUNOV. Il inclut dans le genre *Monestieria*, l'*Ammonites goslariensis* de SCHLOENBACH, dont il figura lui-même un exemplaire. Dans une démarche identique, SAPUNOV désigna comme lectotype du genre *Praehaploceras*, l'exemplaire de la planche 7, fig. 14 de MONESTIER, refiguré par ARKELL (1957, fig. 289/6). Il considéra aussi que tous les exemplaires figurés par MONESTIER n'appartenaient pas à la même espèce et en créa une nouvelle: *P. bifurcatus* dont l'holotype était le spécimen de la planche 7, fig. 16 de MONESTIER.

Cependant, MAUBEUGE (1949) avait déjà reconnu que *P. senescens* BUCKMAN était une forme anormale de *Pleydellia* ou de *Cotteswoldia* et que les *L. ressouchei* MONESTIER étaient des malformations de différents Grammoceratinae. Mais, paradoxalement, il créa, pour une autre forme anormale, le genre *Phenakocerites* MAUBEUGE, 1952 (= *Phenakoceras* MAUBEUGE, 1949) avec l'espèce *P. phenax* MAUBEUGE, 1949.

Dans une étude détaillée, GUÉX (1967) établit que les *Monestieria* étaient des ammonites anormales, blessées dans la région ventrale et ayant résorbé leur blessure. Donc, tous ces spécimens sont définitivement rapportés à des espèces ou pour le moins à des genres existants dont elles constituent des formes anormales, et SCHLEGELMILCH

(1976), qui a figuré une *Monestieria* sp., est sans doute le dernier auteur à avoir utilisé ce nom de genre.

Pour DONOVAN et al. (1981), dans leur révision du «Treatise on invertebrate paleontology» ARKELL (1957) et pour HOWARTH (1992), la disparition de la carène est une anomalie récurrente chez quelques Hildoceratidae. Cette anomalie est difficile à reconnaître car elle ne s'accompagne pas d'une dissymétrie ou d'une déformation, telles que le déplacement de la carène sur un des côtés, anomalie également fréquente. Ces ammonites sont par ailleurs identiques à d'autres du même niveau stratigraphique dont elles sont des exemplaires aberrants. La sous-famille des Monestierinae et les genres qu'elle regroupe sont donc inutiles.

Interprétation de quelques-unes des «*Monestieria*» citées dans la littérature:

Monestieria errata SIMPSON est un *Harpoceras exaratum*.

M. goslariensis SCHLOENBACH est probablement aussi un *H. exaratum*.

M. goslariensis in SAPUNOV est sans doute un microconque de *Harpoceras falciferum*.

M. goslariensis in DENCKMANN est un *Pseudogrammoceras doerntense*.

M. ressouchei MONESTIER et *M. aveyronense* SAPUNOV sont des *Pseudogrammoceras* ou des *Phlyseogrammoceras*.

Polymorphites senescens BUCKMAN est une *Dumortieria* ou une *Pleydellia* sp.

Tmetoceras welshi MONESTIER, in ROMAN & BOYER (1923), a été décrit à partir de quatre petits exemplaires du Toarcien supérieur de la Lozère. Il s'agit vraisemblablement de *Dumortieria* ou de *Catullocceras* dont la carène est tout à fait effacée.

Phenakoceras phenax est une *Dumortieria*.

Monestieria sp. SCHLEGELMILCH est aussi une *Dumortieria*.

MORARD (2002) revient sur le cas des *Praehaploceras* MONESTIER et des *Buckmanites* GUÉX, considérées par HOWARTH (1992) comme des *Pseudolioceras*. Pour lui, comme pour GUÉX, ce ne sont ni des formes anormales, ni des *Pseudolioceras* s.s., mais doivent être maintenus sous leur nom générique initial, dans la sous-famille des Harpoceratinae. Les *Buckmanites* sont des microconques de *Pseudolioceras* qui, de très petite taille, n'ont pas encore développé de carène.

Fréquence de ces anomalies

Les cas de paléopathologie ne sont pas des cas isolés et les exemples de déformation pathologique des coquilles d'ammonites sont relativement nombreux. Présents à tous les niveaux stratigraphiques, leur fréquence varie en fonction des groupes étudiés. Pour BAYER (1970), qui figure un grand nombre d'exemples d'anomalies chez

des ammonites de l'Aalénien et du Bajocien inférieur, les pourcentages différents d'anomalies dans les genres étudiés proviennent de leur mode de vie, les soumettant plus ou moins à l'action des prédateurs.

Une étude d'un lot important (plus de 5000 ammonites) du Callovien-Oxfordien de Villers-sur-mer (Normandie) par HÛNE (2006), révèle un pourcentage de 4.2%, soit 215 individus présentant une anomalie. Ce pourcentage est un peu supérieur à celui observé par Guex sur un lot de 8000 ammonites toarciennes des Causses dans lequel il a trouvé 160 individus anormaux (soit 2%).

En 1983, MORTON a étudié un lot d'ammonites de l'Aalénien supérieur qui présentaient des déformations les rattachant toutes au groupe 4 de GUEX, dans lequel le plan de symétrie est affecté. Mais la cause ne semblait pas devoir être attribuée à des blessures qui se traduisent par de nombreux effets différents, car toutes les déformations constatées (9.7% du lot) sont du même type et s'installent graduellement sans trace de traumatisme. Il paraît donc probable qu'il faut en rechercher la cause dans le parasitisme ou la maladie. C'est à un pourcentage d'anomalies bien inférieur (1.2%) que ZATON (2010) a constaté dans un lot d'ammonites polonaises du Dogger.

Plus récemment, SCIAU (2012), a figuré plus de quarante exemplaires d'ammonites des Causses, présentant un grand nombre d'anomalies différentes, mais il n'a pas noté le pourcentage de ces aberrations.

Les causes de ces anomalies

LEHMANN (1977) avait défini le terme tératologie comme «une difformité résultant d'une blessure ou d'une maladie». Mais HENGSBACH (1990), a précisé que ce terme, selon sa définition originelle, ne peut s'appliquer qu'aux malformations ontogénétiques et a recommandé l'emploi du terme paléopathologie pour toute condition anormale, quelle qu'en soit l'origine.

L'étude des céphalopodes actuels offre peu d'explications à ces difformités et les tentatives d'explication font donc appel à plusieurs causes possibles:

Mutations et causes biologiques

MAUBEUGE (1949), après avoir examiné un lot d'échantillons «caractérisés par le fait d'une non-interruption des côtes sur la région siphonale, donc ne présentant pas de carène», émit l'hypothèse d'un cas de mutation chez ces ammonites qu'il pensait dérivées d'espèces contemporaines. Pour lui, ces formes ne pouvaient en aucun cas être rapprochées de groupes ne présentant également pas de carène, tels les Dactylioceratidae ou les Lytoceratidae. MAUBEUGE rejetait l'hypothèse d'un dimorphisme sexuel ou d'une hybridation pour ne retenir que celle d'une mutation. MORTON (1983) a cependant estimé que la possibilité de causes génétiques aux anomalies de croissance était hautement improbable puisque les tours internes ne sont pas affectés.

Attaques de prédateurs

C'est l'hypothèse la plus souvent invoquée, mais cette cause est souvent difficile à distinguer d'une collision des coquilles avec le substrat dans des milieux à haute énergie. Les prédateurs possibles sont le plus vraisemblablement des reptiles marins ou d'autres céphalopodes (ammonites, bélemnites, nautilus).

Pour ARKELL (1957, p. L123), les anomalies sont causées par des attaques de prédateurs: «Les blessures causées par des prédateurs (reptiles, poissons, crustacés) durant la vie de l'ammonite sont nombreuses et entraînent souvent des anomalies. Quand elles se produisent avant la maturité de l'ammonite, une importante partie de la coquille peut montrer des modèles variés de distorsion de la forme, de l'ornementation et de la suture avec, communément, un déplacement du siphon et de la carène, entraînant une nette dissymétrie. Ces anomalies peuvent persister jusqu'à la fin de la coquille mature ou disparaître subitement, avec un complet retour à la normale. Lorsque le traumatisme se produit tôt, la coquille entière peut montrer des caractères entièrement différents sur les deux faces, donnant l'impression d'avoir à faire à deux espèces différentes».

GUEX (1967, 1968) est l'auteur de l'étude en langue française la plus approfondie sur la question, à partir d'un lot important d'ammonites du Toarcien des Causses. Pour lui, «les blessures du manteau sont à l'origine certaine de la quasi totalité des anomalies dont sont affectées les ammonites de cette collection». GUEX s'est donc borné à l'étude de ces blessures et en a déterminé quatre types provoquant des réactions différentes:

1) blessures ne provoquant pas de réactions post-vulnéraires: légère déchirure du manteau se traduisant sur la coquille par une cicatrice: strie plus ou moins large, aire lisse ou arrêt momentané de la construction de la coquille, parfois accompagné d'une constriction.

2) altération du manteau provoquant une réaction post-vulnéraire caractérisée par la perte d'une partie du «potentiel ornemental du manteau»: disparition de caractères ornementaux, remplacés par d'autres.

3) destruction d'une partie de la coquille dans une région de la loge d'habitation située en arrière de l'ouverture. La fracture est résorbée par construction d'une plaque non ornée et assez mal ajustée au reste de la coquille, précédée et suivie d'une ornementation normale. La fracture peut aussi donner lieu à la création d'une boursouflure.

4) les blessures ayant atteint non seulement le manteau mais aussi les centres d'équilibre de l'ammonite provoquent une rupture de son plan de symétrie. Cependant seules les formes évolutives peuvent sortir de leur plan d'enroulement.

Le déplacement de la carène vers le flanc blessé, accompagné de l'ornementation du côté indemne est dû, selon GUEX, au fait que la blessure est suffisamment grave pour entraîner un phénomène de compensation ornementale.

Pour LEHMANN (1981), chez le nautilus actuel, les blessures au péristome sont fréquentes et semblent provenir principalement de morsures par des membres de la même espèce. Chez les ammonites, les blessures visibles concer-

nent la chambre d'habitation, les dommages causés au phragmocône entraînant l'entrée de l'eau dans les chambres et une mort plus ou moins rapide. La cause de toutes les anomalies est un dysfonctionnement du manteau, responsable de la sécrétion de la coquille, soit par une influence extérieure, soit en raison de quelque maladie.

Selon MORARD (2002), l'aspect de l'anomalie dépend de l'emplacement de la blessure et de sa gravité. Les lésions affectant les parties molles ne sont évidemment pas discernables. Selon MORARD, les paléopathologies les plus fréquentes et les plus complexes sont dues à des lésions survenues au niveau du péristome. Suivant la gravité des cas, la réparation intervient plus ou moins vite, depuis des cicatrices locales jusqu'à une réorganisation de l'ornementation. Quant aux blessures du phragmocône, elles devaient la plupart du temps être mortelles.

Maladies et parasitisme

Ce domaine est mal connu chez les céphalopodes actuels et à plus forte raison chez les formes fossiles. Cependant des attaques microbiennes sont sans doute par exemple la cause d'un accroissement de volume de l'épithélium se traduisant par une ou plusieurs bosses sur la coquille. Cependant, contrairement à GUEX, LEHMANN attribue à des maladies le déplacement de la carène sur un flanc, ou la disparition de la carène et des sillons.

Epizoaires

La fixation d'un organisme étranger sur la coquille, du vivant de l'ammonite, peut entraîner une pliure de la spirale.

Plusieurs chercheurs allemands (HÖLDER, LEHMANN, HENGSBACH et KEUPP en particulier) ont étudié toutes ces déformations et élaboré une nomenclature spéciale pour les désigner. Ainsi, HÖLDER (1956) a présenté une synthèse sur les anomalies affectant les ammonites jurassiques et a introduit une classification de celles-ci, en les regroupant dans des «formes-types» dont les noms commencent par «aegra» et dont actuellement plus de 25 ont été dénombrées. L'emploi de ces catégories est assez délicat quant il s'agit de les attribuer à une des causes possibles: lésions mécaniques, parasitose, origine génétique ou environnement. Par ailleurs, GUEX (1968) critique l'emploi du terme «aegra» qui, selon lui, vient de «aeger» qui signifie maladie et n'est donc pas valable dans les cas de traumatismes. Cette nomenclature semble cependant d'un intérêt très limité et d'interprétation discutable en ce qui concerne les causes attribuées à ces anomalies.

Quelle que soit leur origine exacte, il apparaît que les anomalies les plus fréquentes (ou les plus facilement observables) sont celles entraînant une profonde modification de l'aspect de l'ammonite:

— Disparition de la carène (et des sillons) remplacés par des côtes annulaires (caractère déterminant du «genre» *Monestieria*). Les deux flancs restent identiques. (Pl. 1, fig. 5, 7-9; Pl. 3, fig. 3; Pl. 4, fig. 5; Pl. 5, fig. 1)

— Déplacement de la carène (et de la partie supérieure de l'ornementation d'un des flancs) sur le flanc opposé: les deux faces ne sont plus symétriques. (Pl. 1, fig. 1, 4, 10; Pl. 3, fig. 2; Pl. 4, fig. 6; Pl. 5, fig. 3)

— Aspect totalement dissemblable des deux faces, donnant l'impression d'avoir à faire à deux espèces différentes. La région ventrale correspond à l'espèce originelle. (Pl. 1, fig. 6; Pl. 2; Pl. 3, fig. 1; Pl. 5, fig. 2)

— Présence d'une «cicatrice» spirale plus ou moins longue sur un des flancs, modifiant l'aspect de la costulation. (Pl. 4, fig. 4; Pl. 5, fig. 4)

— Le traumatisme subi entraîne sur l'une ou les deux faces une interruption provisoire de l'ornementation, remplacée par une portion lisse ou à costulation anarchique. (Pl. 4, fig. 1-3; Pl. 6, fig. 1-4).

Il ne faut pas confondre ces anomalies paléopathologiques avec une quelconque déformation mécanique due aux aléas de la fossilisation, les ammonites dépourvues de carène (*Dactylioceratidae*, *Lytoceratidae*, *Stephanoceratidae*), les formes naines (influence du milieu), les microconques, chez lesquels le dernier tour est souvent partiellement déroulé, ou les ammonites hétéromorphes (déroulés). Cependant, parmi ces dernières, certains auteurs (GUEX, 1967; THOMEL, 1980) estiment que les *Nipponites* sont des formes totalement aberrantes.

Ammonites pathologique de la Région lyonnaise

Parmi les très nombreuses ammonites récoltées aux environs de Lyon (mines de fer de l'Isère, Mont d'Or Lyonnais et Beaujolais méridional), les paléontologues professionnels ou amateurs se sont fréquemment trouvés en présence d'exemplaires pathologiques. Dans le riche gisement des carrières Lafarge de Belmont-Charnay, qui a livré des milliers d'ammonites toarciennes, aucune étude de pourcentage n'a cependant pu être conduite, du fait des conditions de collecte par de nombreux chercheurs différents qui n'ont fait état de leurs découvertes que lorsque cette étude a été entreprise (environ 70 exemplaires ont été examinés). Toujours est-il que ces exemplaires, parfois spectaculaires, recouvrent un large éventail des pathologies citées dans la littérature. Les ammonites étudiées appartiennent principalement aux genres *Hildoceras*, *Catacoeloceras*, *Grammoceras*, *Pseudogrammoceras*, *Hammatoceras*, *Dumortieria* et *Leioceras*, ce qui n'est guère étonnant, puisque ces genres sont aussi les mieux représentés à Belmont.

Il faut toutefois noter la nette prédominance des représentants du genre *Hammatoceras* parmi l'échantillon étudié, bien que statistiquement les *Hammatoceras* soient plutôt moins nombreux que les *Pseudogrammoceras* par exemple. Le groupe de *H. speciosum* JANENSCH semble particulièrement affecté et la similitude des traumatismes que montre un grand nombre de ses représentants, pourrait laisser penser dans certains cas à une atteinte microbienne plutôt qu'à une attaque de prédateur. Dans ces ammonites, la

partie lésée, précédée d'une constriction, est marquée par un net épaissement de la coquille et une costulation anarchique qui laisse vite la place à une ornementation à nouveau normale (Pl. 4, fig. 1; Pl. 6, fig. 1–4).

Un petit *Hildoceras* de Cures (Pl. 5, fig. 5) montre deux faces totalement différentes durant toute l'ontogénèse, représentant deux stades successifs de l'évolution du groupe, la face 5c rappelant les *Hildaites*, prédecesseurs des *Hildoceras*. Mais nos exemplaires les plus curieux sont deux *Pseudogrammoceras*, en très bon état de conservation, de la zone à Thouarsense. Le premier (Pl. 2, fig. 1), entièrement cloisonné et déterminé comme *P. doertense* (DENCKMANN), montre une face normale 1a) et une aire ventrale conforme à l'espèce. La paroi ombilicale est arrondie et peu élevée. Sur la deuxième face (1b), les tours internes sont bien ceux de l'espèce, mais très rapidement la paroi ombilicale devient abrupte et très élevée, la costulation plus forte et plus irrégulière et ce jusqu'à l'extrémité du dernier tour conservé. Cette deuxième face ne ressemble à aucune ammonite connue. Le second exemplaire (Pl. 3, fig. 1), attribué à *P. rotundum* RULLEAU, présente apparemment beaucoup de similitudes avec le précédent: première face (1a) et région ventrale conformes au type, de même que les tours internes de la seconde face (1b). Puis, à la suite d'un traumatisme bien visible, une cicatrice ayant généré un épais bourrelet au tiers de la hauteur du flanc modifie profondément l'allure de la costulation, sans que l'on puisse dire cette fois que l'on a à faire à deux espèces différentes. Comment interpréter ce phénomène particulièrement spectaculaire: faut-il y voir une préfiguration de formes ultérieures ou une redistribution des caractères de base avec réapparition de caractères ancestraux? SCIAU (2012) attribue ce cas de malformation à un possible dérèglement génétique ou à un traumatisme précoce non observable, ce qui n'est pas le cas ici.

Le morphotype «*Monestieria*» est illustré dans notre matériel par une petite *Haugia* des Causses (Pl. 3, fig. 3) et deux *Cotteswoldia* de Belmont (Pl. 4, fig. 5; Pl. 5, fig. 6).

Une anomalie très fréquente, le déplacement de la carène, est figurée ici sur les Planches 3 (fig. 2), 4 (fig. 6) et 5 (fig. 3). La présence, également fréquente d'une «cicatrice» spirale est illustrée Pl. 4, fig. 4).

Conclusion

Il est maintenant reconnu que la création de nouveaux taxa, à partir de formes pathologiques, n'est pas justifiée.

Ainsi, le genre *Monestieria* doit être abandonné. Il est cependant parfois difficile de rattacher la forme considérée à une espèce précise et, bien que de nombreux chercheurs se soient intéressés aux phénomènes de paléopathologie des ammonites, il reste certainement encore bien des incertitudes en ce qui concerne les causes de ces anomalies. Le pourcentage de cas tératologiques parmi les faunes d'ammonites jurassiques n'est pas négligeable, mais en présence d'une forme inhabituelle, la première démarche consiste bien entendu à s'assurer que l'on se trouve bien en présence d'une forme anormale. Pour cela on peut s'appuyer sur les nombreuses figurations publiées dans la littérature, auxquelles viennent se joindre les nouveaux exemples en provenance de la Région lyonnaise présentés dans cet article. Il est en effet indéniable que cette faune, par son excellent état de conservation, offre des exemples particulièrement intéressants, qui permettent de bien différencier les principales anomalies.

Dans un deuxième temps, il convient d'essayer de nommer cette ammonite en la comparant aux autres représentants de la faune accompagnante du même niveau stratigraphique et en notant en quoi, elle diffère des formes habituelles. Ceci peut nous éclairer sur les causes de ces anomalies, encore que cette interprétation des causes et des effets se révèle beaucoup plus délicate, ce qui explique les divergences constatées entre les différents auteurs.

Remerciements

Cet article a été motivé par la découverte d'une ammonite exceptionnelle dans les sédiments toarciens de la carrière Lafarge. Son découvreur, Denis MURIENNE, a bien voulu la mettre à ma disposition pour étude, imité en cela par d'autres membres de la section Géo-paléo Lafarge que je remercie également vivement. Tous ces spécimens sont venus s'ajouter à ceux que j'avais moi-même collectés et à d'autres provenant d'autres régions (Causses, Centre-ouest...), l'ensemble du matériel restant principalement daté du Toarcien.

Il s'est avéré, au cours de mon travail que les études parues sur ce sujet étaient fort nombreuses et je dois remercier Alain MORARD pour m'avoir communiqué sa liste bibliographique et ses réflexions. Je suis également reconnaissant à François OVÉ pour la mise en page du texte et des planches de cet article et à Zoltán KOVÁCS pour m'avoir proposé de le publier dans *Hantkeniana*.

Bibliographie sommaire

- ARKELL, W. J. 1957: Mesozoic Ammonoidea. — In: MOORE, R. C. (ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea*. Kansas University Press, Kansas and New York, 80–471.
- BAYER, U. 1970: Anomalien bei Ammoniten des Aalenium und Bajocium und ihre Beziehung zur Lebensweise. — *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.* **135**, 19–41.
- BOONE, Abbé 1925: Note sur la résorption chez les ammonites et explication des divers accidents de leurs coquilles. — *Bulletin de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne* **6/1**, 46–62, 8 pl.

- BUCKMAN, S. S. 1887–1907: A Monograph of the Ammonites of the Inferior Oolite Series. — *Monographs of the Paleontographical Society*: 456 p., 124 pl.
- BUCKMAN, S. S. 1909–1930: Yorkshire Type Ammonites et Type Ammonites, 7 vol., 778 pl., London.
- COSSMANN, M. 1922: Paléoconchiologie. — *Revue critique de Paléozoologie et de Paléophytologie* **26**, 102–110, Paris.
- DENCKMANN, A. 1887: Die Geognostischen Verhältnisse des Umgegend von Dörnten. — *Herausgegeben von der Königlich Preussischen geologischen Landesanstalt*. Berlin: 108 p., 10 pl.
- DONOVAN, D. T., CALLOMON, J. H. & HOWARTH, M. K. 1981: Classification of Jurassic Ammonitina. — In: HOUSE, M. R. & SENIOR, J. R. (eds): *The Ammonoidea. Systematics Association Spec. Vol.* **18**, 140–141, Academic Press, London.
- DUMORTIER, E. 1874: *Etudes paléontologiques sur les dépôts jurassiques du Bassin du Rhône, tome 4: Lias supérieur*. — Savy éd.: 339 p., 62 pl.
- GÉCZY, B. 1965: Pathologische jurassische Ammoniten aus dem Bakony-Gebirge. — *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando Eötvös nominatae, Sectio Geologica* **9**, 31–40.
- GUEX, J. 1967: Contribution à l'étude des blessures chez les ammonites. — *Bulletin du Laboratoire de Géologie de l'Université de Lausanne* **165**, 16 p., 7 pl.
- GUEX, J. 1968: Sur deux conséquences particulières des traumatismes du manteau des ammonites. — *Bulletin du Laboratoire de Géologie de l'Université de Lausanne* **175**, 127–147.
- HENGSBACH, R. 1990: Studien zur Paläopathologie der Invertebraten. 1. Die Paläoparasitologie, eine Arbeitsrichtung der Paläobiologie. — *Senckenb. Lethaea* **70**, 439–461.
- HÖLDER, H. 1956: Ueber Anomalien an Jurassischchen Ammoniten. — *Palaeontologische Zeitschrift* **30/1–2**, 182–195.
- HOWARTH, M. K. 1962: The Yorkshire type ammonites and nautiloids of Young and Bird, Phillips, and Martin Simpson. — *Palaeontology* **5(1)**, 93–136.
- HOWARTH, M. K. 1992: The Ammonite Family Hildoceratidae in the Lower Jurassic of Britain, part 1. — *Palaeontographical Society, monogr.* **145**, p. 52; pl. 13, fig. 1.
- HÜNE, L. et P. 2006: Des phénomènes paléopathologiques chez une faune d'ammonites du Callovien supérieur de Bénerville-sur-mer (Calvados). — *Echo des falaises* **10**, 33–35.
- KEUPP, H. 1980: Skulptur-Anomalien bei *Lytoceras siemensi*. — *Geo. Bl. NO-Bayern* **30/3–4**, 135–147.
- KEUPP, H. 1997: Abnormal kiellöse Hildoceratidae: Ursache taxonomischer Konfusion. — *Berliner geowiss. Abh.* **25**, 233–241.
- KNITTER, H. & RIEGRAF, W. 1984: Biostratigraphie des Oberen Toarcium von Blumberg-Achdorf (Baden-Württemberg). — *Jh geol. Landesamt Baden-Württemberg* **26**, 57–97.
- LEBRUN, P. 1997: Ammonites. — *Minéraux et Fossiles*, H.S. **6, fasc. 2**, 165–167.
- LEHMANN, U. 1977: *Paläontologisches Wörterbuch*. — Enke, Stuttgart, 439 p.
- LEHMANN, U. 1981: *The ammonites, their life and their world*. — Cambridge University Press, London, 246 p.
- MAUBEUGE, P. L. 1949: Sur quelques échantillons anormaux d'ammonites jurassiques. — *Archives de l'Institut grand-ducal du Luxembourg* **18**, 127–147.
- MAUBEUGE, P. L. 1952: Nouvelles recherches paléontologiques. — *Archives de l'Institut grand-ducal du Luxembourg*, p. 397.
- MAUBEUGE, P. L. 1957: Les Ammonites de la zone à *Dactyloceras semicelatum-tenuicostatum* dans l'Est de la France et plus spécialement dans le Grand-Duché de Luxembourg. — *Archives de la Section des Sciences de l'Institut Grand-Ducal* [N. S.] **24**, 189–226.
- MENEGHINI, J. 1867–1881: *Monographie des fossiles du calcaire rouge ammonitique de Lombardie et de l'Apennin de l'Italie centrale*. 242 p., 31 pl.
- MONESTIER, J. 1921: Ammonites rares ou peu connues et ammonites nouvelles du Toarcien supérieur du Sud-Est de l'Aveyron. — *Mémoires de la Société Géologique de France* **15**, 70 p.
- MORARD, A. 2002: Post-pathological keel-loss compensation in ammonoid growth. — *Lethaia* **35**, 21–31, Oslo.
- MORTON, N. 1983: Pathologically deformed *Graphoceras* from the Jurassic of Skye, Scotland. — *Palaeontology* **26**, 443–453.
- ORBIGNY, A. d' 1842–1851: Paléontologie française, vol. 1: Céphalopodes jurassiques. — Paris: 641 p., 235 pl.
- QUENSTEDT, F. A. 1883–1888: *Die Ammoniten des schwäbischen Jura*. — Schweizerbart éd., Stuttgart: 3 vol., 1140 p., 126 pl.
- RESSOUCHE, J. 1913: Une ammonite nouvelle remarquable. — *Bulletin de la Société des Sciences et des Arts de la Lozère*: 50–53.
- RENZ, C. 1912: Neuere fortschritte in der geologie und paläontologie und paläontology Griechenland. — *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* **64**, 529–630, pl. 14–18.
- REYNES, P. 1879: Monographie des ammonites. — *Baillière et fils ed.*, Paris: 72 p., 58 pl.
- ROMAN, F. & BOYER, P. 1923: Sur quelques Ammonites de la zone à «Ludwigia murchisonae» du Lyonnais. — *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 4 mém. **4**, 47 p., 9 pl.
- SAPUNOV, I. G. 1965: Monestierinae subfam. nov. Toarcian ammonites. — *Travaux sur la Géologie de Bulgarie, Paléontologie* **7**, 120–133.
- SCHLOENBACH, U. 1865: Beiträge zur Palaontologie der Jura und Kreidformation im Nordwestlichen Deutschland. — *Palaeontographica* **13**, 147–192, pl. 25, fig. 7–8.
- SCHLEGELMILCH, R. 1976: *Die Ammoniten des Süddeutschen Lias*. — Verlag. G. Fischer, Stuttgart: p. 90.
- SCIAU, J. 2012: Quelques cas de blessures ou de malformations sur des coquilles d'ammonites du Domérien et du Toarcen des Causses. — *Association Paléontologique des Causses, Millau*: 40 p., 18 pl.
- SEILACHER, A. 1960: Epizoans as a key to ammonoid Ecology. — *Journal of Paleontology* **34/1**, 189–193.
- SIMPSON, M. 1843: *The fossils of the Yorkshire Lias*. — Whittaker ed., London: 149 p.
- THEOBALD, N. 1958: Quelques malformations chez les ammonites. — *Bulletin scientifique de l'Université de Besançon* **8**, 19–28, 1 pl.
- THOMEL, G. 1980: *Ammonites*. — Éditions Serre, Nice: 227 p., 333 fig.
- TINTANT, H. 1976: Le polymorphisme intraspécifique en paléontologie. Exemples pris chez les ammonites. — *Haliotthis* **6**, 49–69, 2 pl.
- ZATOŃ, M. 2010: Sublethal injuries in Middle Jurassic ammonite shells from Poland. — *Geobios* **43/3**, 365–375.
- ZIETEN, C. H. von 1830–1833: *Dei versteineringen Württembergs*. — Stuttgart: 4 vol., 102 p., 72 pl.

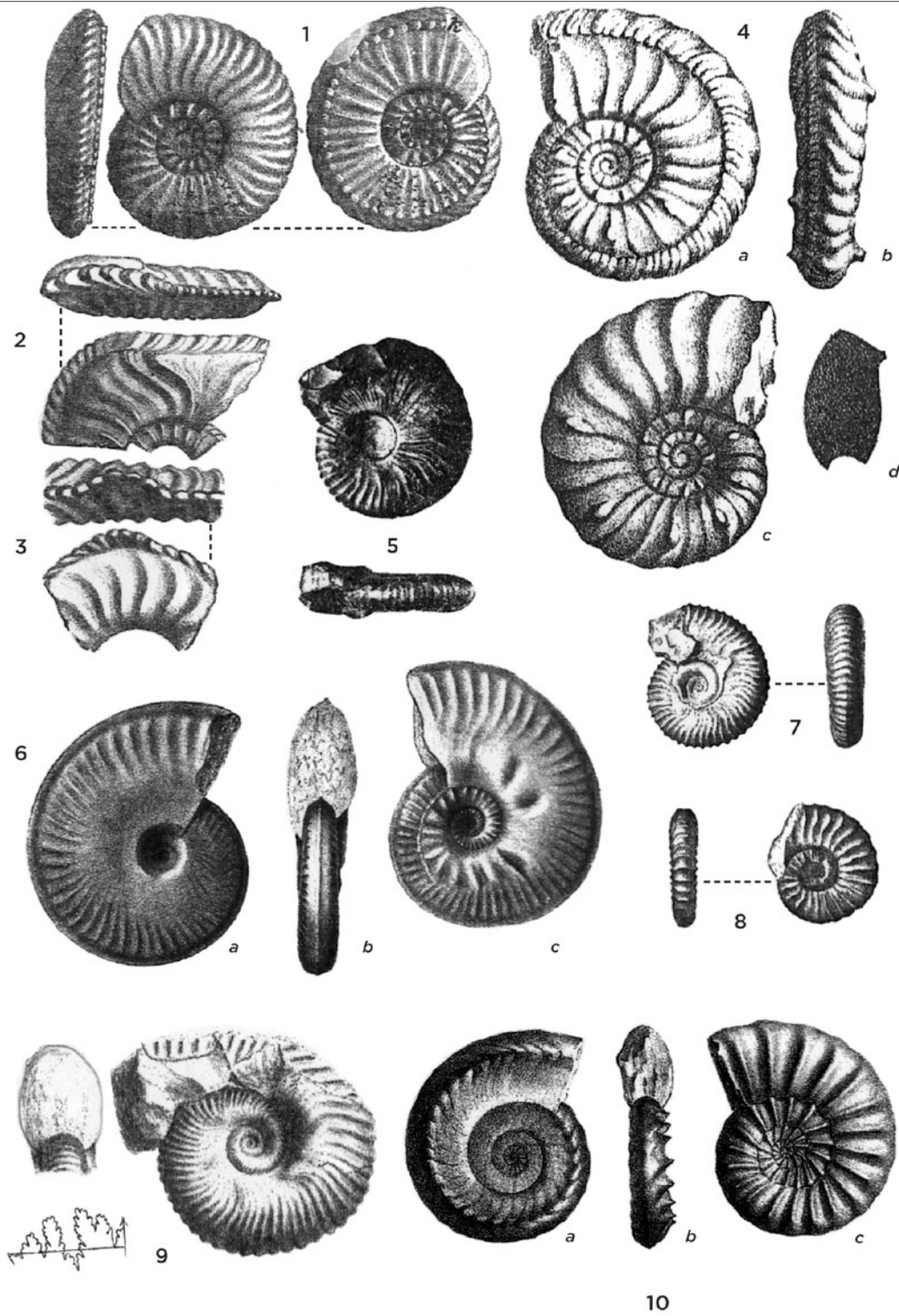


Planche 1

1-3. *Ammonites Amaltheus paradoxus* (QUENSTEDT 1886; pl. 41, fig. 10-12)

4a-d. *Ammonites paradoxus* (ZIETEN 1830-1833; pl. 11, fig. 6a-d)

5. *Ammonites erratus* SIMPSON, 1843 (figurée par BUCKMAN 1920; pl. 188)

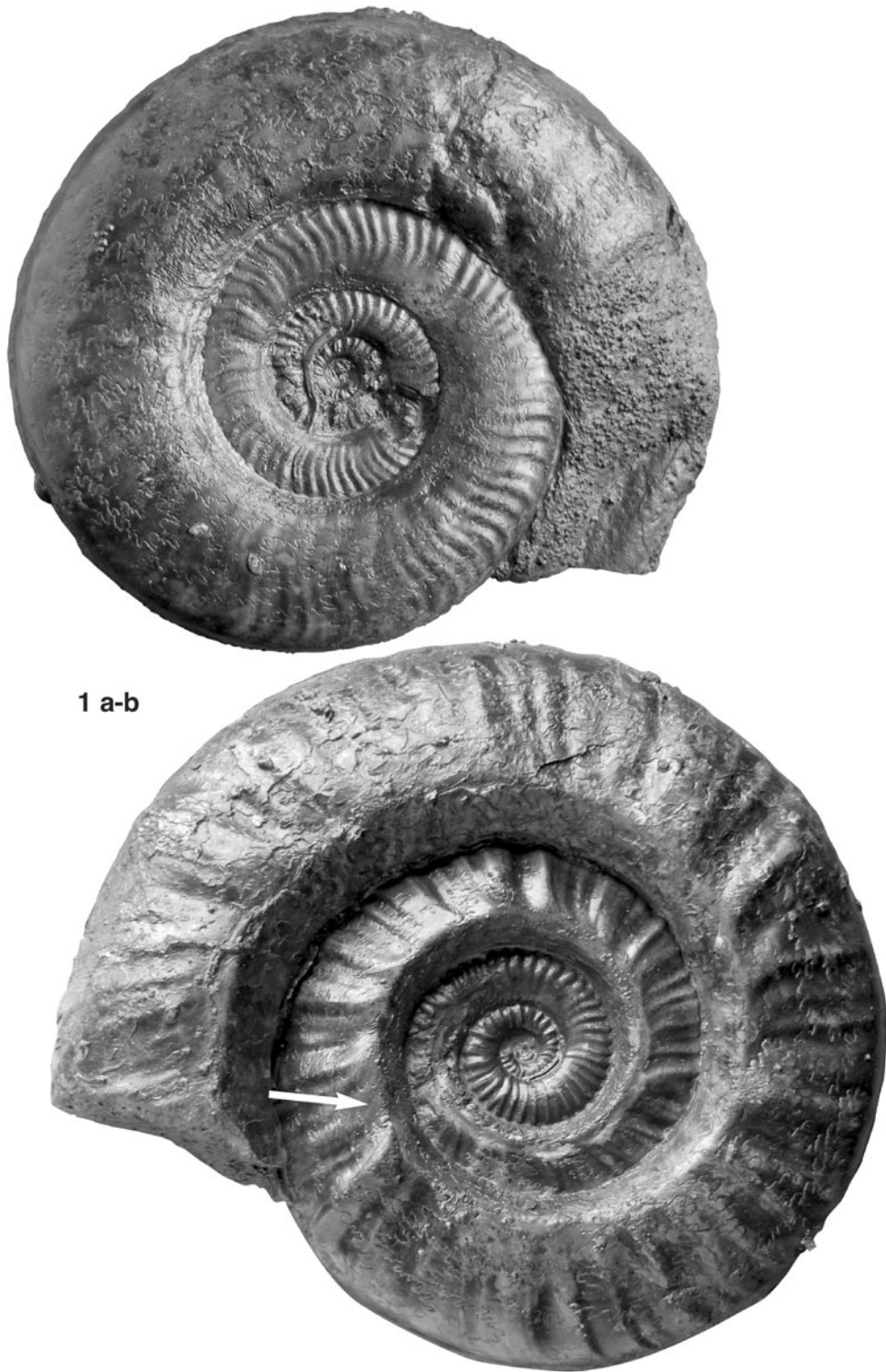
6a-c. *Graphoceras* sp. (BUCKMAN 1887-1892; pl. 9, fig. 8-10)

7. *Ammonites goslarensis* SCHLOENBACH; exemplaire figuré par DENCKMANN (1887; pl. 1, fig. 3)

8. *Polymorphites senescens* (BUCKMAN 1892; pl. 48, fig. 13-15). Quelques-unes des ammonites anormales figurées par les anciens auteurs.

9. *Ammonites goslarensis* (SCHLOENBACH 1865; pl. 25, fig. 7-8)

10. *Ammonites margaritatus* (D'ORBIGNY 1844; pl. 68, fig. 6-8)



1 a-b

Planche 2

La plupart des ammonites figurées ne le sont pas en grandeur naturelle, mais leur diamètre maximum est précisé dans la légende. La mention P.F. désigne le musée des Sciences de la Terre de Pierres Folles dans le Beaujolais. Les flèches indiquent la localisation du traumatisme subi par l'ammonite.

1a–b. *Pseudogrammoceras doerntense* (DENCKMANN) (PF Toa 829, coll. D. MURIENNE), zone à Thouarsense, Charnay (Rhône), D max.: 140 mm.

Cette ammonite est conforme au type de l'espèce sur sa première face (1a), sa région ventrale et les 2 premiers tours de la seconde face (1b). Le traumatisme subi alors entraîne une ornementation aberrante, absolument inédite, combinant des côtes simples, fortes et irrégulières, avec une paroi ombilicale abrupte et très élevée.

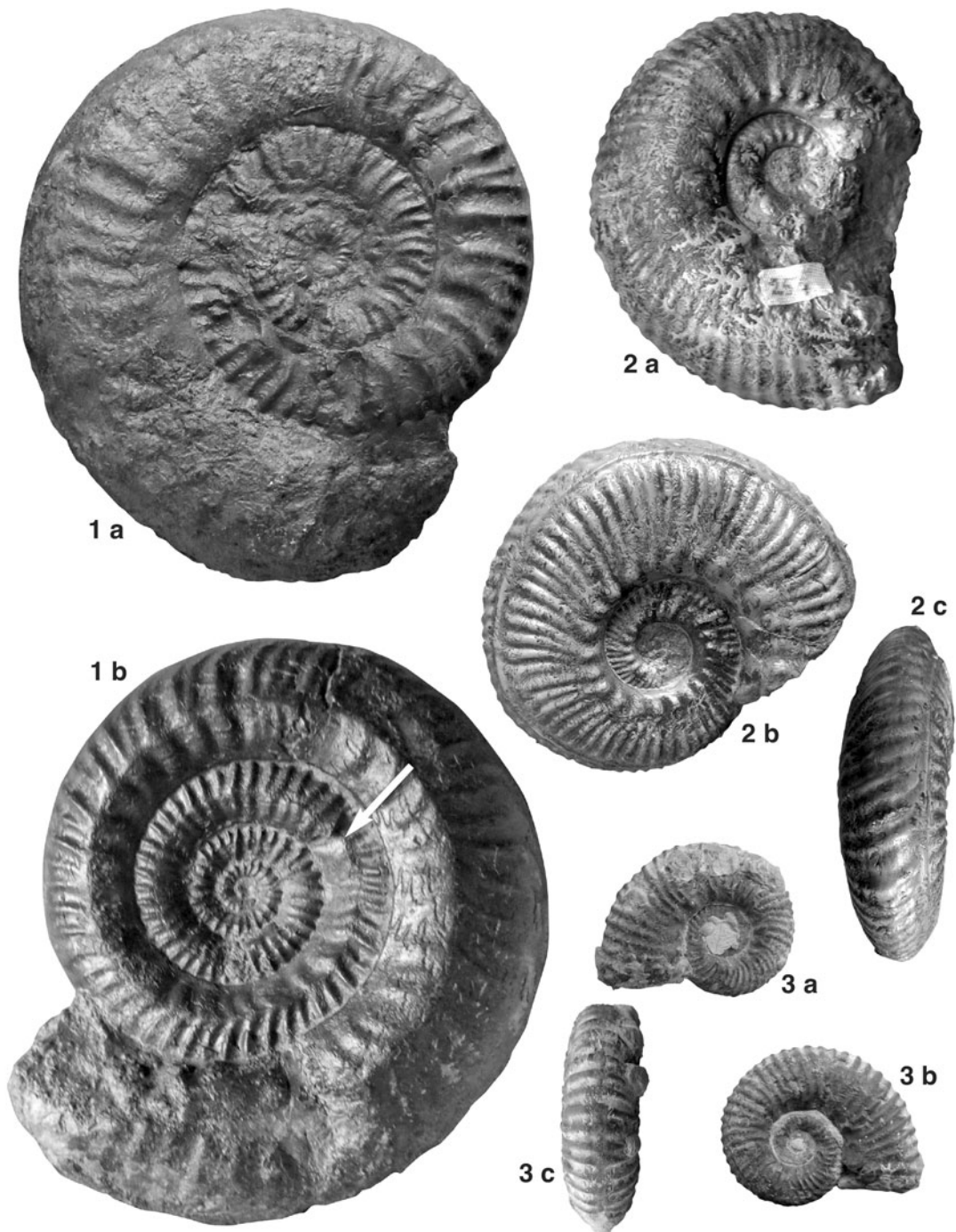


Planche 3

1a–b. *Pseudogrammoceras rotundum* RULLEAU (P 478, coll. T. FUENTES), zone à Thouarsense, Belmont (Rhône), D max.: 100 mm.

Ammonite à l'ornementation conforme à celle du type sur la région ventrale, la première face (1a) et dans les trois premiers tours de la seconde (1b). Le traumatisme subi alors entraîne une rupture de pente sur le flanc, désormais séparé en deux parties bien distinctes.

2a–c. *Hammatoceras speciosum* JANENSCH (P.F. Toa 828, coll. J. LENOIR), zone à Dispansum, Belmont (Rhône), D max.: 80 mm. Le traumatisme subi par cette ammonite, à un stade probablement très jeune, a entraîné un déplacement de la carène sur un des flancs (2b), cette face prenant alors un faux-air d'*Haugia variabilis*.

3a–c. *Haugia* sp. (P.F. Toa 827, coll. L. RULLEAU), zone à Variabilis, Aveyron, D max.: 40 mm. Exemple dont la carène a disparu, remplacée par des côtes annulaires et une région ventrale arrondie, conforme aux espèces du «genre» *Monestieria*.

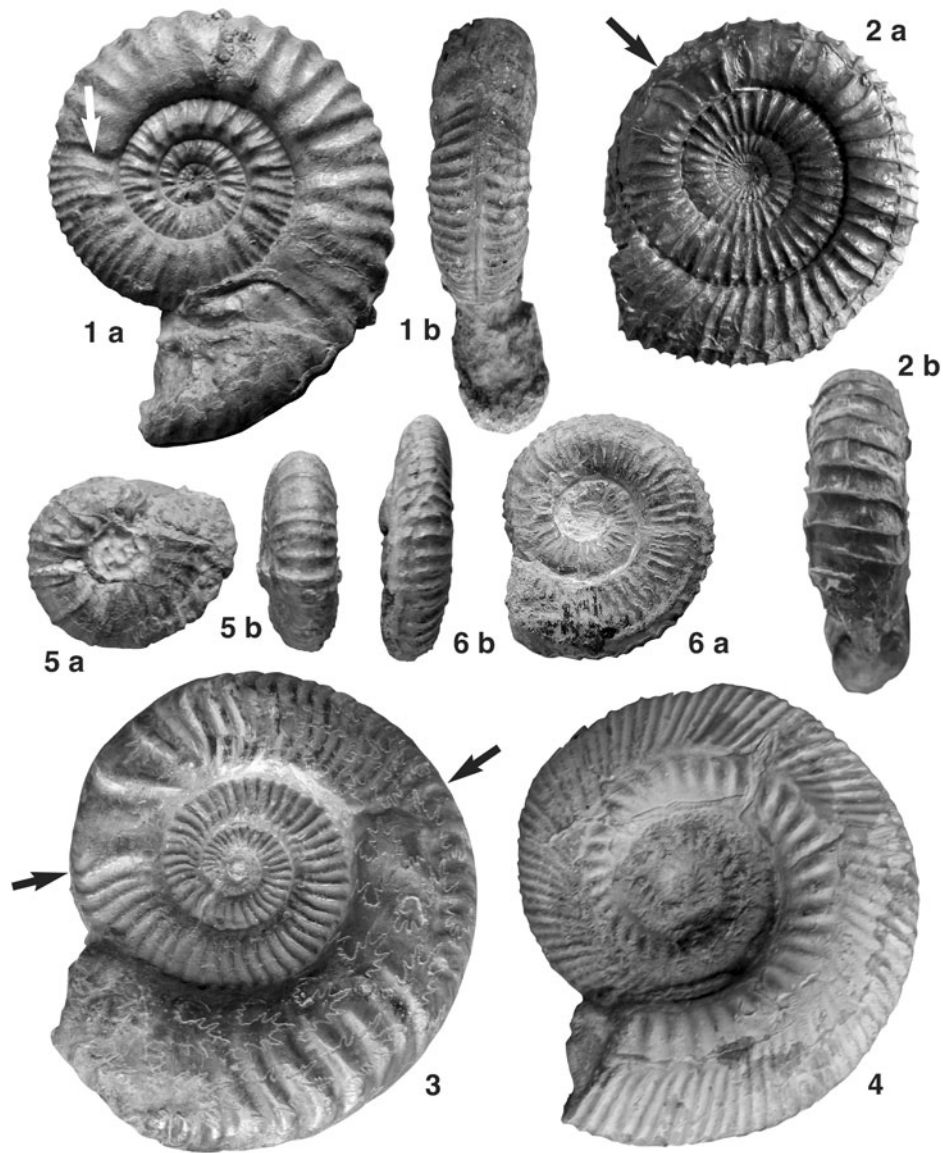


Planche 4

- 1a–b. *Hammatoceras* gr. *insigne* (SCHÜBLER) (Hm 440, coll. T. FUENTES), zone à Dispansum, Belmont (Rhône), D max.: 100 mm. Le traumatisme probablement d'origine microbienne a entraîné après un étranglement, un épaississement du dernier tour et une modification de l'ornementation affectant les deux faces de l'ammonite.
- 2a–b. *Catacoeloceras raquinianum* (D'ORBIGNY) (Dt 191, coll. N. BONNOT), sommet zone à Bifrons, Saône et Loire, D max.: 80 mm. La blessure, sans doute peu importante, n'a affecté qu'une petite partie de la coquille (flancs et région ventrale) qui a très vite retrouvé son ornementation naturelle.
3. *Pseudogrammoceras struckmanni* (DENCKMANN) (B 6114, coll. D. FUSELIER), base zone à Thouarsense, Belmont (Rhône), D max.: 110 mm. La blessure a provoqué l'effacement temporaire de la costulation qui a cependant repris très rapidement son aspect initial, perturbé à nouveau un peu plus loin.
4. *Hammatoceras speciosum* JANENSCH (P.F. Toa 830, coll. M. DUPOIZAT), zone à Dispansum, Belmont (Rhône), D max.: 120 mm. Modification spectaculaire de l'ornementation sur une seule face de cette ammonite: les tubercules sont remplacés par des côtes primaires fortement rétroversées et séparées par un sillon des côtes secondaires projetées vers l'avant.
- 5a–b. *Cotteswoldia* (?) sp. (P.F. Toa 831, coll. L. RULLEAU), Toarcien supérieur, Belmont (Rhône), D max.: 40 mm. Autre exemple de «*Monestieria*»: la carène a disparu et les côtes annulaires traversent sans interruption la région ventrale arrondie.
- 6a–b. *Dumortieria* sp. (Dm 235, coll. H. DARMAILLACQ), zone à Pseudoradosa, Belmont (Rhône), D max.: 60 mm. Le traumatisme survenu à un stade juvénile a provoqué un déplacement de la carène sur un des flancs, les côtes du flanc opposé recouvrant partiellement la région ventrale.

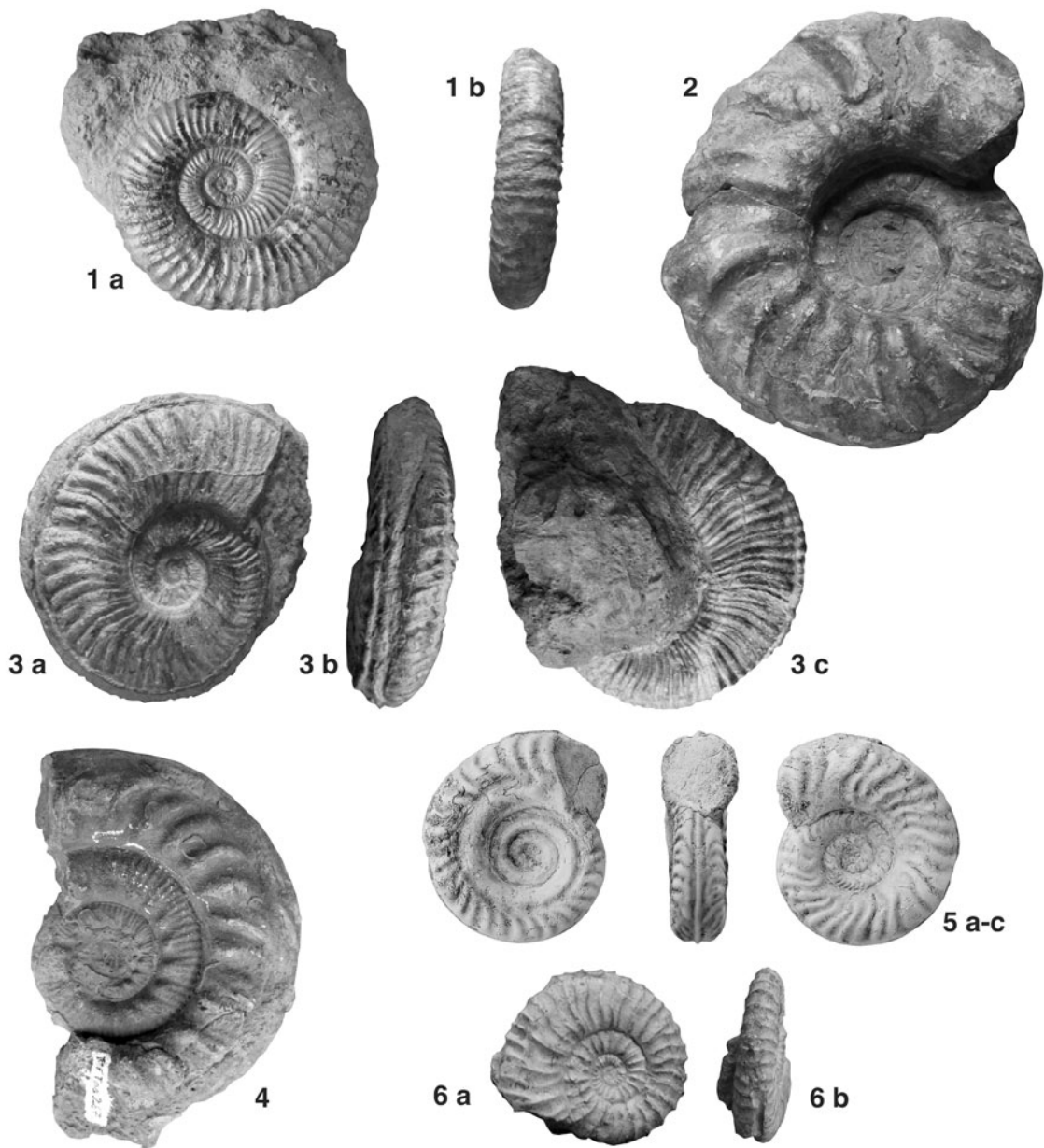


Planche 5

- 1a–b. *Pseudogrammoceras* sp. (P 477, coll. M. GOUTTENOIRE), zone à Thouarsense, Belmont (Rhône), D max.: 70 mm. La 2^e face n'est pas visible, mais il s'agit encore bien d'un exemple de «*Monestieria*».
2. *Hammatoceras insigne* (SCHÜBLER) (P.F. Toa 853, coll. M. DUPOIZAT), zone à Dispansum, Belmont (Rhône), D max.: 110 mm. Ornementation totalement anarchique sur la seule face conservée.
- 3a–c. *Pseudogrammoceras* gr. *fallaciosum* (BAYLE) (P. 476, coll. M. GOUTTENOIRE), zone à Thouarsense, Belmont (Rhône), D max.: 90 mm. Le déplacement de la carène sur un des flancs entraîne une ornementation très différente sur les deux faces.
4. *Geczyceras* aff. *perplanum* (PRINZ) (P.F. Toa 267, coll. R. LEVESQUE), Toarcien supérieur, Belmont (Rhône), D max.: 100 mm. Alors que la région ventrale et l'un des flancs ne sont pas perturbés, le deuxième côté est marqué par une longue cicatrice et un changement radical de l'ornementation.
- 5a–c. *Hildoceras bifrons* (BRUGUIÈRE) (coll. D. GUILLET, photo G. BEAULIEU), Cures (Sarthe), D: 28 mm. La première face (5a) et la région ventrale sont bien conforme au type de l'espèce, alors que la seconde face (5b) rappelle les *Hildaïtes*.
- 6a–b. *Cotteswoldia* sp. (P.F. Toa 834, coll. L. RULLEAU), zone à Pseudoradiosa, Belmont (Rhône), D max.: 35 mm.

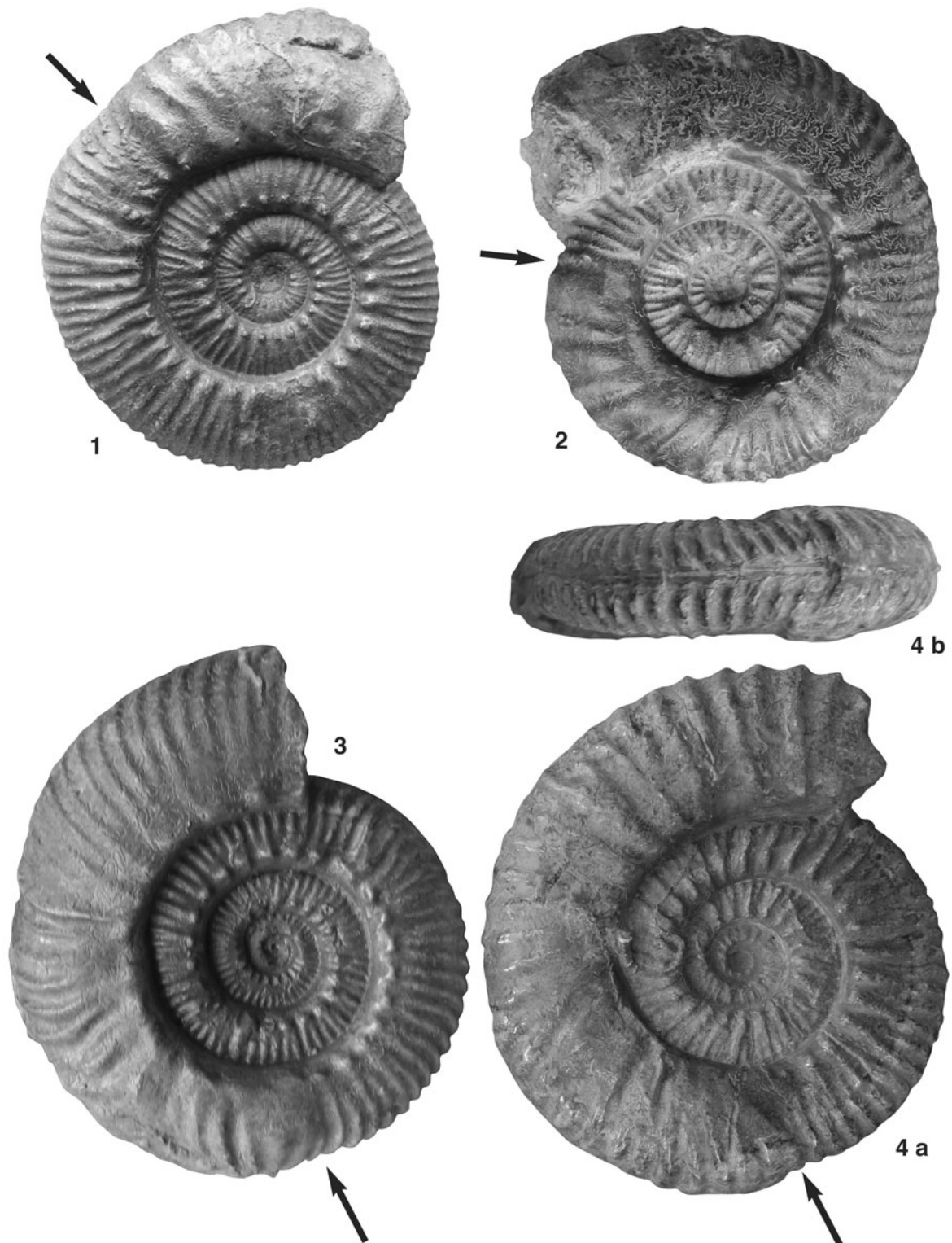


Planche 6

Ces quatre ammonites, provenant de la zone a Dispansum des carrieres Lafarge a Belmont, sont des *Hammatoceras speciosum* JANESCH, montrant le meme type de pathologie: le traumatisme subi entraîne une période temporaire d'ornementation anarchique, débutant le plus souvent par un étranglement auquel succede un net épaissement de la coquille.

1. B 6119 (coll. D. FUSELIER), D max.: 120 mm.

2. PF Toa 832 (coll. L. RULLEAU), D max.: 155 mm.

3. B 6128 (coll. D. FUSELIER), D max.: 130 mm.

4a-b. B 6127 (coll. D. FUSELIER), D max.: 110 mm.