



HAL
open science

Origine et diversité des reptiles marins du Jurassique inférieur : le Beaujolais, une fenêtre sur la biodiversité marine passée

Peggy Vincent, Jeremy E. Martin

► To cite this version:

Peggy Vincent, Jeremy E. Martin. Origine et diversité des reptiles marins du Jurassique inférieur : le Beaujolais, une fenêtre sur la biodiversité marine passée. *Le Bulletin scientifique du Géoparc Beaujolais*, 2025, 2, pp.23-35. hal-05261425

HAL Id: hal-05261425

<https://hal.science/hal-05261425v1>

Submitted on 15 Sep 2025

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Origine et diversité des reptiles marins du Jurassique inférieur : le Beaujolais, une fenêtre sur la biodiversité marine passée

Peggy Vincent (chargée de recherche CNRS)¹ et **Jérémy Martin** (chargé de recherche CNRS)²

¹CR2P - Centre de Recherche en Paléontologie - Paris, CNRS, Sorbonne Université,
MNHN, 57, rue Cuvier - 75231 Paris Cedex 05, France

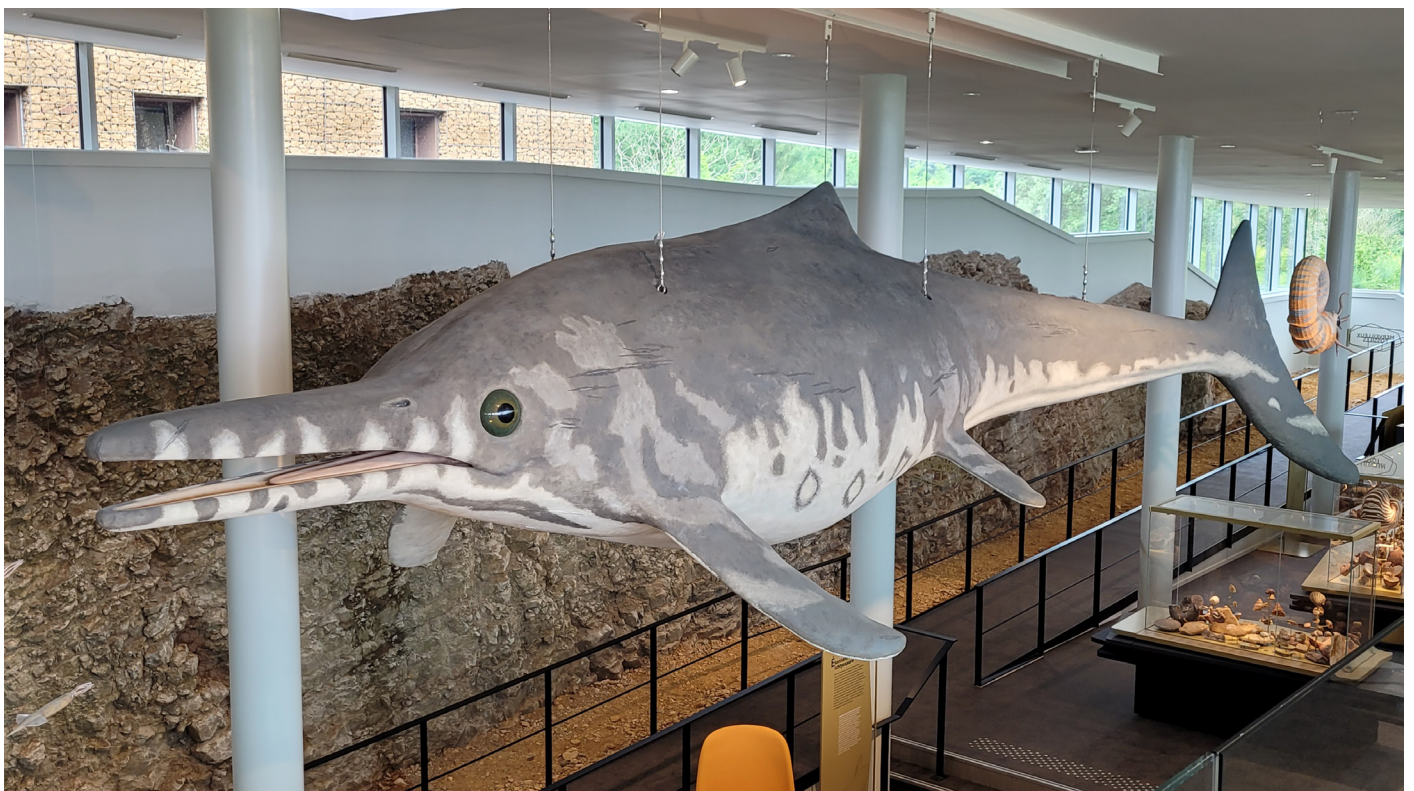
²Université de Lyon, UCBL, ENSL, CNRS, UMR 5276 Laboratoire de Géologie de Lyon-Terre,
Planètes, Environnements, 69622 Villeurbanne, France

Résumé

Le registre fossile des reptiles marins du Jurassique inférieur en Europe est particulièrement riche et diversifié en Allemagne et en Angleterre mais plus rare en France. Le gisement français toarcien du Val d'Azergues dans le Beaujolais (Sud-Est de la France) a néanmoins livré plusieurs spécimens bien préservés et conservés en connexion anatomique. L'excavation et l'examen de ces restes fossiles permettent d'enrichir le patrimoine paléontologique muséal et invitent à une comparaison de la diversité biologique entre divers sites toarciens européens déposés dans des environnements et sous des paléolatitudes différentes. La partition de niche entre Plesiosauria et Ichthyosauria inférée en Allemagne dans le gisement d'Holzmaden est également constatée dans le gisement français. Néanmoins, des nuances émergent dans l'apparente unicité de la composition faunique de ces deux gisements.

Abstract

The Lower Jurassic fossil record of marine reptiles in Europe is particularly rich and diverse in Germany and England, but rarer in France. The French Toarcian deposits at Val d'Azergues in the Beaujolais region (southeastern France) has nevertheless yielded several well-preserved articulated specimens. The excavation and study of these fossil remains has enriched the museum's palaeontological heritage and provided an opportunity to compare the diversity of various European Toarcian sites deposited in different paleoenvironments and at different palaeolatitudes. The inferred niche partitioning between Plesiosauria and Ichthyosauria for the Holzmaden assemblage in Germany is also observed for the French one. However, some nuances emerge in the apparent uniformity of the faunal composition of these two assemblages.



Reconstitution artistique de l'ichtyosaure de la carrière Lafarge du Val d'Azergues, © Musée Fossilea

1 - L'héritage du Trias

1.1 - Apparition des principales lignées de reptiles marins mésozoïques

Le début de l'Ère Mésozoïque est marqué par la crise de la fin du Permien, la troisième des cinq (ou six, si l'on compte celle en cours) grandes crises biologiques qui ont ponctué l'histoire de la Terre. L'interaction de divers événements telluriques et facteurs biotiques est certainement à l'origine de cette formidable catastrophe écologique considérée comme la plus sévère du Phanérozoïque pour la biodiversité (80% des espèces auraient disparu) (Racki, 2021). Une très forte activité volcanique à l'emplacement de l'actuelle Sibérie en serait à l'origine (Palfy et al. 2000, Cui et al. 2021). De nombreux taxons disparaissent et d'autres entrent en scène, occupant les niches écologiques laissées vacantes (Benton et al. 2013). Dans les mers, l'émergence de nouvelles lignées de tétrapodes secondairement adaptées au milieu aquatique est concomitante à l'établissement de conditions environnementales favorables : morcellement de la Pangée et multiplication des zones côtières peu profondes (Miller et al. 2005, Hays & Pitman 1971). Les reptiles, et notamment les ichtyosaures, sauroptérygiens et thalattosaures, deviennent ainsi des composantes incontournables des écosystèmes marins dès le Trias inférieur (Kelley & Pyenson 2015) et prospèrent durant tout le Trias.

Les plus anciens restes d'ichtyosaures proviennent des niveaux spathiens (Olénékien supérieur, environ -248 millions d'années) de Chine. L'ichtyosaure basal, *Chaohusaurus* (Ichthyopterygia), qui provient de ces niveaux était de petite taille et ne disposait pas d'aileron dorsal et sa nageoire caudale était peu développée (Fig. 1). Dans les niveaux olénékiens plus récents, les neuf genres recensés à travers le monde (Colombie Britannique, Chine, Canada, USA, Japon, Svalbard, Thaïlande et Timor) démontrent la très large répartition paléogéographique des ichtyosaures dès le Trias inférieur. La grande diversité des ichtyosaures du Trias se manifeste par la présence de formes inféodées aux eaux peu profondes se nourrissant par succion (tel l'ichthyosauriforme *Cartorhynchus*), de formes au corps allongé, à nageoire caudale faiblement développée, indiquant une vie proche des côtes et avec une dentition laissant présager un régime possiblement durophage (tel *Phalarodon*), de formes à la morphologie hydrodynamique adaptée à la haute mer, considérées comme des super-prédateurs (tel *Thalattoarchon*) et de formes édentées de très grande taille (tel *Shastasaurus* qui mesurait possiblement jusqu'à 20 mètres de long). En France, les restes d'ichtyosaures datés du Trias sont relativement rares. Néanmoins, des restes de shastasauridés de grande taille ont été signalés dans le Sud de la France et en Bourgogne (Fischer et al. 2014).

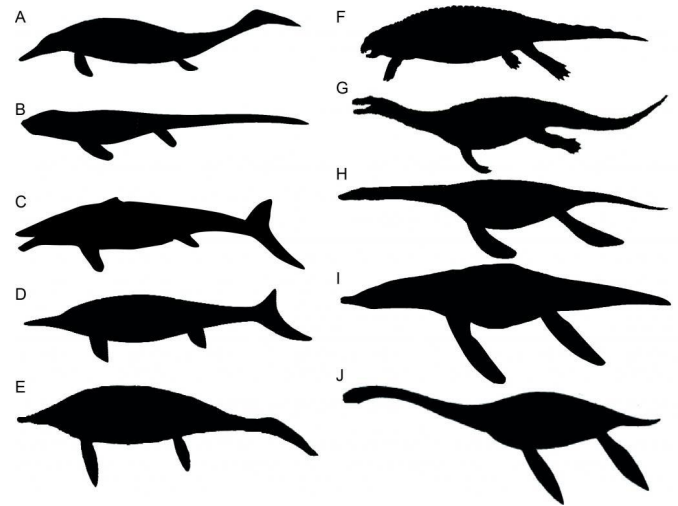


Figure 1 : Silhouettes de quelques ichthyosaures et sauroptérygiens du Trias. A, *Chaohusaurus*, B, *Cartorhynchus*, C, *Thalattoarchon*, D, *Guizhouichthyosaurus*, E, *Shastasaurus*, F, *Placodus*, G, *Nothosaurus*, H, *Pistosaurus*, I, *Bobosaurus*, J, *Rhaeticosaurus*. Les silhouettes ne sont pas à l'échelle.

Le Trias voit aussi se diversifier les sauroptérygiens. Les plus anciens représentants de ce groupe sont connus dès le Trias inférieur et sont représentés par des formes évoluant à proximité des côtes dans les eaux peu profondes (Fig. 1). Contrairement aux ichtyosaures, leur répartition paléogéographique est restreinte aux eaux de la Téthys, de l'Europe de l'Ouest à la Chine, en passant par l'Afrique du Nord. Le groupe des sauroptérygiens présente une grande diversité morphologique et écologique. Les placodontes, durophages, disposaient de crânes robustes, de dents plates, et parfois d'une armure dermique, sorte de carapace située dorsalement et/ou ventralement. Les pachypleurosaures graciles, au cou légèrement allongé et de petite taille se nourrissaient de petites proies. Ils se déplaçaient par ondulation dans les mers épicontinentales. Les nothosaures et pistosaures, de taille plus importante, étaient piscivores et chassaient près des côtes. C'est au sein des pistosaures que l'émergence de la nage para-axiale permettant un mode de vie pélagique se met en place et ce sont les plésiosaures au tronc raidi, à la queue réduite, aux membres avant et arrière robustes modifiés en palettes natatoires, qui l'utiliseront pour évoluer en haute mer. Des restes fossiles isolés attribués à des plésiosaures ont été mentionnés dans des dépôts du Trias moyen, mais leur datation demeure incertaine (Storrs 1994). Les premiers restes avérés de plésiosaures datent du Trias supérieur de Grande-Bretagne, mais ils sont rares et peu diagnostiques (Storrs 1994, Worsley & Heintz 1977). Récemment, plusieurs spécimens ont été décrits comme étant les plus anciens représentants du clade des Plesiosauria : 1) *Bobosaurus*, du Carnien inférieur d'Italie, est alternativement considéré comme le plus ancien représentant du clade (Dalla Vecchia 2006, Fabbri et al. 2014, Liu et al. 2015, Ma et al. 2015), ou son groupe-frère (Benson et al. 2012) ; et 2) *Alexeyisaurus karnoushenkoi* du Norien de

Russie connu par des restes très fragmentaires, dont l'attribution au clade des Plesiosauria (Sennikov & Arkhangelsky 2010) est remise en question par plusieurs auteurs (p.ex., Renesto 2017, Wintrich et al. 2017). Si l'on exclut ces deux espèces dont l'inclusion dans le clade des Plesiosauria ne fait pas consensus, il faut alors s'intéresser à des niveaux bien plus récents dans le Rhétien d'Allemagne pour disposer d'un spécimen suffisamment complet pour être identifiable : *Rhaeticosaurus mertensis*. En France quelques restes isolés ont été mis au jour dans le Rhétien de Bourgogne, près d'Autun, dans le gisement de la Coudre, mais également dans le Rhône, près de Sainte-Paule (Fig. 2). Ces restes sont trop partiels pour permettre une identification précise au-delà du clade des Plesiosauria et il faut ajouter que l'âge Trias supérieur pour la vertèbre de Sainte-Paule conservée dans les collections du musée Fossilea (qui succède au musée de l'Espace Pierres Folles), n'est pas confirmé. Les restes de plésiosaures étant rares dans les niveaux antérieurs au Rhétien à l'échelle mondiale, il est couramment admis que les Plesiosauria, bien que présents dans les environnements marins dès le Trias, n'ont commencé à se diversifier qu'après la crise finitriasique.



Figure 2 : Vertèbre de Plesiosauria indéterminée (PF Tr 11) du Trias de Sainte-Paule en vue antérieure et postérieure. Collection Gilles Gutty. Photos originales Bruno Rousselle.

1.2 - Recouvrement post-crise Trias-Jurassique

Les écosystèmes marins ont été très affectés par les changements environnementaux de la fin du Trias (réchauffement global, acidification des océans et conditions anoxiques locales) et ont eu un effet profond sur l'évolution des lignées de reptiles marins du Mésozoïque.



Figure 3 : Croquis humoristiques de l'ichthyosaure *Stenopterygius* chassant des ammonites et belemnites (à gauche) et d'un thalattosuchien (à droite).

Ces perturbations ont entraîné une chute brutale de la biodiversité marine (baisse de la diversité chez les ichtyosaures et les sauroptérygiens et disparition des thalattosaures) et ont réduit la disparité des formes existantes chez les ichtyosaures et les sauroptérygiens (Benson et al. 2012). Les lignées survivantes n'occupent plus, au Jurassique, que les environnements pélagiques. Chez les sauroptérygiens, seuls les plésiosaures sont encore présents dans les écosystèmes du Jurassique. Déjà présents, mais discrets, dans les environnements marins du Trias supérieur, ils se diversifient et pullulent en Europe après la crise Trias-Jurassique. Plus d'une trentaine d'espèces de plésiosaures sont connues à travers l'Europe au Jurassique inférieur. À l'Hettangien, 8 espèces de plésiosaures sont présentes majoritairement en Angleterre, une seule espèce (*Lindwurmia thiuda*) est connue en Allemagne (Vincent & Storrs 2019). Au Jurassique inférieur, le pic de diversité des Plesiosauria est atteint au Toarcien avec l'occurrence de 8 genres et 14 espèces en Europe, répartis entre l'Angleterre, l'Allemagne, la France et le Luxembourg (Vincent et al. 2019). Seules deux espèces du Jurassique inférieur sont endémiques à la France : *Cryonectes neustriacus* du Pliensbachien de Normandie et *Microcleidus tournemirensis* du Toarcien de l'Aveyron.

En ce qui concerne les ichtyosaures, on observe une baisse de disparité sur le long terme (Thorne et al. 2011) et seules les formes parvipelviennes (clade des Parvipelvia) à la morphologie fusiforme et au mode de vie pélagique persistent après le Trias (Weedon & Chapman 2022). Deux genres connus au Trias sont encore présents dans les mers de l'Hettangien (*Leptonectes* et *Wahlisaurus*), ainsi qu'un représentant des shastasaurides *Ichthyotitan severnensis* (Weedon & Chapman 2022, Lomax et al. 2024) ; ils disparaîtront rapidement. La grande radiation des ichtyosaures dans les écosystèmes du Jurassique inférieur se traduit par l'apparition du méga-prédateur *Temnodontosaurus* (Hettangien - Toarcien), des taxons très spécialisés *Excalibosaurus* (au Sinémurien) et *Eurhinosaurus* (au Toarcien), dont les rostres allongés à l'extrême laissent entrevoir une écologie piscivore, et des taxons se nourrissant majoritairement de céphalopodes, tels *Ichthyosaurus* et *Stenopterygius* (Fig. 3).

Néanmoins, malgré cette radiation importante, la disparité morphologique et la diversité écologique des ichthyosaures n'atteindront plus jamais les niveaux précédemment relevés pour le Trias moyen (Reeves et al. 2020).

Une lignée notable qui conquiert le milieu marin à la suite de la crise fini-triasique est celle des thalattosuchiens, étymologiquement « crocodiles marins ». L'origine de ces organismes reste énigmatique ; elle serait peut-être liée de manière distante à certaines formes terrestres du Trias (Wilberg, 2015). En effet, le plus ancien membre connu des thalattosuchiens, *Turnersuchus hingeyae*, qui provient du Pliensbachien de Charmouth en Angleterre, n'est représenté que par un squelette partiel (Wilberg et al. 2022). Les relations de parenté des thalattosuchiens avec les formes du Trias restent incertaines, et cela pour une raison majeure : chez les Crocodylomorpha, les formes les plus ancestrales étaient terrestres et ressemblaient davantage à l'idée que l'on se fait d'un petit dinosaure que d'un crocodile. Pour cette raison, l'identification de caractères communs entre des organismes adaptés à des milieux très différents est très difficile. Aucune forme intermédiaire permettant de relier les crocodylomorphes du Trias aux thalattosuchiens n'a encore été découverte, un manque qui ne permet pas de tester l'hypothèse de l'origine de ce dernier groupe. Les thalattosuchiens du Jurassique inférieur sont donc déjà adaptés au milieu aquatique avec des formes amphibies représentées par le genre *Pelagosaurus* et plusieurs espèces de la famille des téléosauridés. Ces derniers ressemblent grossièrement au gavial du Gange : ils possèdent un museau très allongé portant un grand nombre de dents coniques et effilées adaptées à la piscivorie, ayant un corps filiforme témoignant d'une nage par ondulation latérale.

2 - Des reptiles marins sous les pierres dorées du Beaujolais

Les séries du Jurassique inférieur sont particulièrement riches en restes de vertébrés en Europe. Plus précisément, c'est l'étage du Toarcien qui est le plus prolifique. En Allemagne (gisements d'Holzmaden et de Dotternhausen dans le Jura souabe) et en Angleterre (section Whitby - Saltwick, carrières de Kettleness et Loftus et gisement de Strawberry Bank), les découvertes de reptiles marins d'âge Toarcien sont historiques et nombreuses. En France, les découvertes sont plus récentes et plus modestes. Elles proviennent de Normandie, de l'Hérault ou du Beaujolais (Vincent et al. 2013 ; Martin et al. 2021 ; Bomou et al. 2021). Régionalement, le paléoenvironnement et le registre fossile des reptiles marins du Beaujolais sont similaires à ceux observés ailleurs en Europe et plus largement dans le monde au Jurassique inférieur. Bien que les découvertes ne soient pas aussi spectaculaires que celles mises au jour dans les gisements contemporains allemands, la faune découverte jusqu'à présent est très similaire.

Ainsi, les dépôts marins du Toarcien renferment une faune franchement marine composée d'organismes capables de vivre dans des milieux de transition comme des estuaires ou des lagunes. Dans les niveaux datés du Toarcien inférieur (zone à *Serpentinum*) de la carrière du Val d'Azergues, des restes de poissons actinoptérygiens du genre *Leptolepis* ont été découverts. Dans les niveaux datés du Toarcien moyen, ce sont des restes d'élaémobranches : des dents d'*Hybodus* ou *Asteracanthus*, ainsi que des épines d'hybodontiformes (épines disposées en avant de chacune des nageoires dorsales de ces requins) qui ont été mis au jour. De nombreux restes fragmentaires ou plus complets d'ichtyosaures et de thalattosuchiens ont également été excavés, alors que les découvertes de plésiosaures sont restées rares (Fig. 4).

2.1 - Les premiers crocodiles marins

Ce groupe n'est pas très abondant dans les dépôts de la carrière du Val d'Azergues. Néanmoins, quelques restes témoignent de leur présence, tels quelques morceaux de mâchoires, des vertèbres isolées ou des plaques dermiques. Les quelques restes retrouvés dans le Beaujolais témoignent des plus anciens restes connus pour cette famille et nous rappellent qu'elle a connu une diversification remarquable pendant le Jurassique, et ce avec une distribution mondiale, à l'exception des hautes latitudes, trop froides pour soutenir son métabolisme.

2.2 - Des restes d'ichtyosaures abondants

Dans le Beaujolais, les ichtyosaures sont les taxons de reptiles marins les plus représentés. Plusieurs spécimens ont été découverts dans les niveaux toarciens de la carrière du Val d'Azergues et appartiennent à deux taxons phares du Toarcien : les genres *Temnodontosaurus* et *Stenopterygius*.

La découverte en 1984 d'un spécimen quasi complet d'ichtyosaure dans les niveaux Toarcien moyen (zone à *Bifrons*) marque le début d'une longue histoire qui aboutit à la création, presque 30 ans plus tard, d'une nouvelle espèce : *Temnodontosaurus azerguensis*, Martin et al., 2012 (Fig. 5). Le spécimen type est l'unique spécimen référencé à cette espèce à ce jour. Conservé au Musée des Amis de la Mine de Saint-Pierre La Palud dans le Rhône (un moulage est présenté dans l'exposition permanente du musée Fossilea), le spécimen est exposé en vue ventrale sur une plaque de béton, dans la position dans laquelle il a été découvert sur le terrain, c'est-à-dire, en quasi-connexion anatomique. Ses restes crâniens, relativement complets, ont subi une légère dislocation et une compaction lors du processus de fossilisation. Le rostre gracile et allongé (la mandibule mesure 1.7 mètres de long) était très probablement édenté. Les 73 vertèbres récoltées constituent un compte minimum. Elles permettent d'estimer la taille du spécimen à plus de 10 mètres de long. L'absence

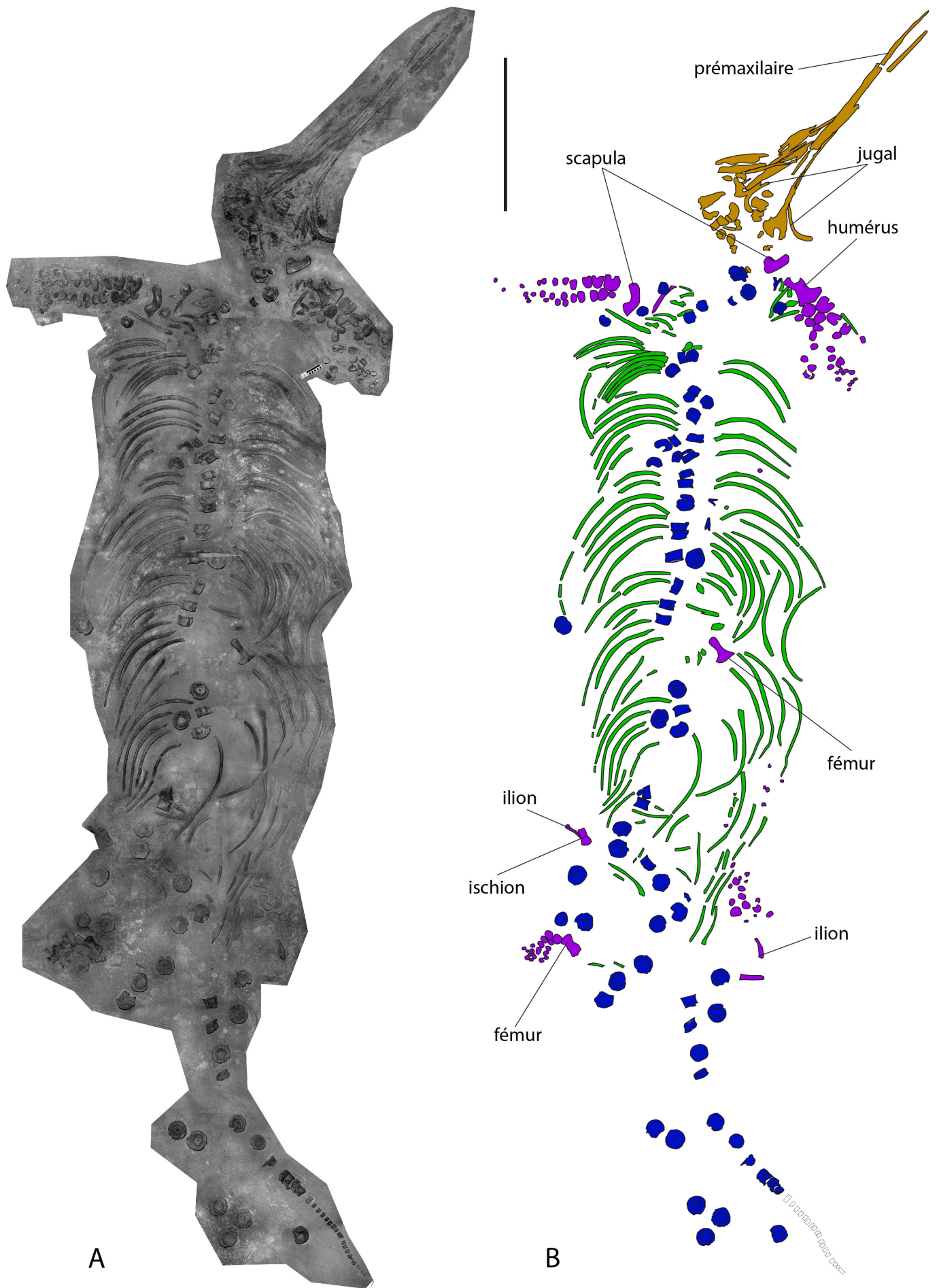


Figure 5 : *Temnodontosaurus azerguensis*, spécimen type conservé au Musée des Amis de la Mine de Saint-Pierre La Palud (Rhône) et provenant des niveaux toarciens (zone à Bifrons) de la carrière Lafarge du Val d'Azergues. A, photo du spécimen, B, dessin interprétatif. Les restes crâniens sont colorés en orange sur le dessin interprétatif, les membres en violet, les côtes en vert et les vertèbres en bleu. Echelle : 1 mètre. Figure modifiée d'après Martin et al. (2012).

de dents préservées et l'anatomie des éléments de la mâchoire, qui semblent aller dans le sens d'une absence totale de dents lors du vivant de l'animal, sont des caractéristiques tout à fait uniques chez le genre *Temnodontosaurus*. Les individus classés dans ce genre sont traditionnellement considérés comme de grands prédateurs évoluant dans les niveaux trophiques les plus élevés. Les sept espèces du genre *Temnodontosaurus* sont toutes de grande taille et sont principalement connues en Europe (Angleterre, Allemagne, France, Belgique et Luxembourg). Elles présentent une grande variété de morphologie crânienne et dentaire, reflet probable d'un partage des ressources alimentaires (Bennion et al. 2024) ; *Temnodontosaurus platyodon* dispose d'un museau allongé et robuste, muni de dents de grande taille lui permettant une bonne capacité de préhension de ses proies et l'utilisation possible d'un effet de cisaillement ; *Temnodontosaurus eurycleidus*, avec ses dents bien plus petites, pouvait probablement infliger de fortes blessures ; *Temnodontosaurus azerguensis*, avec son absence de dentition, devait disposer d'un régime alimentaire spécialisé, probablement similaire à celui des shastasaurides du Trias ; cet écotype aurait été perdu avec l'extinction des shastasaurides à la fin du Trias, avant de réapparaître, par convergence, au Jurassique inférieur chez le genre *Temnodontosaurus*.

Le spécimen type de *Temnodontosaurus azerguensis* est le spécimen de reptile marin le plus complet découvert sur le gisement. Néanmoins, un spécimen extrait de la carrière du Val d'Azergues

(MHNL 20103364) dans les niveaux de la base de la zone à *Serpentinum* en 2012 est possiblement sub-complet et seules la queue et la ceinture pelvienne seraient manquantes. Il est contenu dans un bloc calcaire massif noduleux de plus d'un mètre de diamètre qui, bien que non préparé, laisse entrevoir une partie du squelette de l'animal à sa surface : une série de vertèbres en connexion associées à des côtes arrangées de manière sub-circulaire, un rostre garni de dents et un ensemble de phalanges en connexion anatomique (Fig. 6). Une coloration violacée est également visible au centre de l'amas de côtes du spécimen et pourrait correspondre à des traces de parties molles. L'analyse préliminaire de ces restes indique qu'il s'agit d'un ichthyosaure sténopterygiidé de petite taille (Martin et al. 2021). Le spécimen n'étant pas observable dans son entièreté, une détermination plus poussée est pour le moment impossible et il faudra attendre qu'il soit préparé avant de pouvoir confirmer ou non son appartenance au genre *Stenopterygius*.

Un second ichthyosaure sténopterygiidé (MHNL 20103062) bien conservé a été extrait de la carrière du Val d'Azergues (Fig. 7). Il s'agit d'un crâne presque complet attribué au genre *Stenopterygius* (Martin et al. 2021). Les caractères diagnostiques des différentes espèces de ce genre sont essentiellement situés sur les éléments post-craniens et sur diverses mesures prises sur l'ensemble du squelette (Maxwell et al. 2012). L'absence de restes post-craniens associés à ce spécimen ne permet donc pas de déterminer l'espèce à laquelle il appartient.

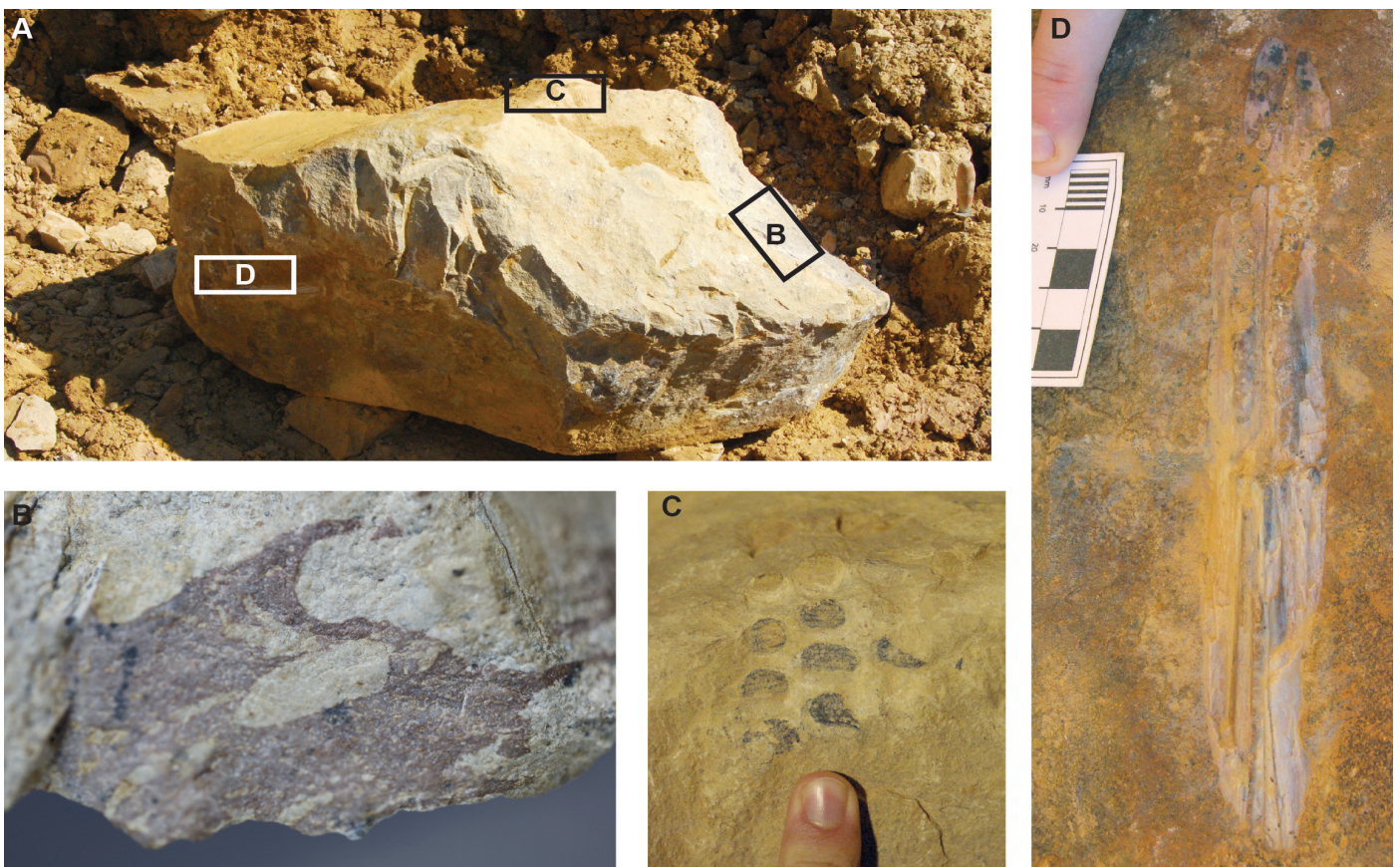


Figure 6 : A, Nodule calcaire contenant les restes d'un ichthyosaure (MHNL 20103364), B, détail de la zone violacée délimitée par les côtes et gastralia et leur position sur le nodule ; C, phalanges et leur position sur le nodule, D, extrémité antérieure du rostre et sa position sur le nodule.



Figure 7 : Crâne de *Stenopterygius* sp. (MHNL 20103062) du Toarcien du Beaujolais.

De très nombreux restes plus fragmentaires ont également été mis au jour. Il s'agit majoritairement de vertèbres isolées, mais il faut également signaler des restes très partiels et non diagnostiques de rostrs d'ichtyosaures (Vincent et al. 2013) dont une section spectaculairement bien préservée laissant apparaître la relation entre divers os du crâne (PF Toa. 467).

2.3 - Les grands absents : les plésiosaures

Le Beaujolais est très pauvre en restes de plésiosaures. Les niveaux datés du Jurassique inférieur de la carrière du Val d'Azergues n'ont produit qu'un seul spécimen de plésiosaure, très fragmentaire puisqu'il s'agit d'une vertèbre (centre vertébral et épine neurale) conservée dans les collections du musée Fossilea (Fig. 8). Deux spécimens (centres vertébraux) de plésiosaure ont également été découverts non loin de là dans les niveaux toarciens du Mont d'Or lyonnais et sont actuellement conservés au Musée des Confluences (n° inventaires 8480 et 8479). Ce matériel fragmentaire ne permet pas une identification précise de ces spécimens. Ailleurs, des restes de plésiosaures plus complets et plus nombreux ont été excavés dans des niveaux contemporains. C'est en Allemagne que le registre fossile est le plus abondant : dans le gisement d'Holzmaden, plusieurs spécimens sub-complets ont permis l'érection de 5 espèces de Plesiosauria. Comparé aux 7 espèces d'ichtyosaures répertoriées dans ce même gisement, la différence ne paraît pas significative. Pourtant, le nombre de spécimens découverts dans chacun de ces deux groupes n'est en rien comparable : une vingtaine pour les plésiosaures et plusieurs centaines pour les ichthyosaures. Cette observation, ajoutée au fait que les contenus gastriques des ichtyosaures et plésiosaures du gisement allemand diffèrent fortement (Vincent et al. 2017), suggère que les aires de répartition géographique des ichtyosaures et des plésiosaures ne se recouvraient

que partiellement, peut-être en lien avec des habitudes alimentaires différentes. De la même manière, il est envisageable que la quasi-absence de restes fossiles de plésiosaures dans les niveaux toarciens beaujolais soit le fruit d'une partition de niche entre ces deux taxons.



Figure 8 : Vertèbre cervicale de Plesiosauria indéterminé (PF Toa 470) du Toarcien de la carrière du Val d'Azergues en vue antérieure. Photo originale Bruno Rousselle.

3 - Gisements à préservation exceptionnelle

3.1 - Paléoenvironnements au Toarcien

Au Toarcien inférieur, l'Europe actuelle était recouverte par les eaux chaudes de la Téthys occidentale, qui correspondait alors à une zone de jonction entre le domaine téthysien (Méditerranée et Afrique du Nord), le domaine boréal (îles britanniques, Europe du Nord et Arctique) et le proto-océan Atlantique. Les données géochimiques (isotopes stables du carbone et de l'oxygène) indiquent que les sédiments datés du Toarcien inférieur déposés en Europe enregistrent un événement climatique global qui a profondément affecté la Terre à cette époque (-183 millions d'années) : l'évènement anoxique océanique du Toarcien ou T-OAE (Jenkyns, 1988). Cet événement a produit des conditions environnementales propices à l'excellente préservation des fossiles : le dépôt généralisé de marnes noires laminées (schistes à posidonies, schistes cartons ou black shales) témoigne d'eaux marines en grande partie dépourvues d'oxygène dissous (anoxie), défavorables au développement d'animaux nécrophages et à l'activité des microorganismes (Kauffman 1981, Martill 1993). Seule la partie superficielle de la colonne d'eau, en contact avec l'atmosphère, était oxygénée. La matière organique s'accumulant lentement sur le fond (taux de sédimentation faible (Suan et al. 2008, 2013)) formait d'épais bancs de vases noires dans lesquelles les cadavres sombraient et étaient rapidement enfouis (Martill, 1993). Ces séries sédimentaires composées de vases noires riches en matière organique et en pyrite sont présentes et bien documentées dans le Bassin Parisien en France, en Belgique et au Luxembourg. Dans le Beaujolais, la série toarcienne à l'affleurement dans la carrière du Val d'Azergues se compose de « marnes jaunes » correspondant à une forme très oxydée des « Schistes Cartons » (Suan et al. 2013). Cette oxydation, causée par l'infiltration récente d'eau météorique, a engendré un appauvrissement très net en matière organique et une transformation de la pyrite en oxyde de fer, donnant à ces « marnes jaunes » leur teinte caractéristique. Néanmoins, les rares blocs de sédiments épargnés par ce lessivage récent, particulièrement riches en matière organique et en pyrite, démontrent que les conditions originelles de dépôt des sédiments dans ce gisement devaient être similaires à celles du gisement d'Holzmaden (Suan et al. 2013).

3.2 - Peut-on parler de préservation exceptionnelle pour le gisement du Beaujolais ?

La composition faunique du gisement toarcien de la carrière du Val d'Azergues est similaire à celle observée dans le gisement contemporain allemand. On retrouve dans le Beaujolais et dans le Bade-Wurtemberg l'occurrence de sténopterygiidés (tel le genre *Stenopterygius*) et de temnodonsaurides (tel que le genre *Temnodontosaurus*), ainsi que de thalattosuchiens. Bien que d'apparence similaire, quelques différences sont à souligner entre ces deux ensembles fauniques : 1) l'un des spécimens de *Stenopterygius* du Beaujolais (MHNL 20103062 ; Fig. 7) se situe dans une gamme de taille haute, comparée à ce qui est connu dans le gisement allemand ; 2) l'espèce *Temnodontosaurus azerguensis* n'est pas connue dans le gisement allemand et présente des caractéristiques anatomiques uniques ; 3) l'absence (ou quasi absence) de plésiosaures dans le Beaujolais, comparée au gisements allemands qui ont produit une vingtaine de spécimens.

La différence majeure entre le gisement à préservation exceptionnelle d'Holzmaden en Allemagne, contemporain des dépôts de la carrière du Val d'Azergues, demeure la quantité de fossiles mise au jour. Alors que le gisement allemand a produit des centaines de spécimens, le gisement français est beaucoup moins riche. Le faible nombre de découvertes en Beaujolais peut trouver une explication dans l'intensité de l'exploitation des niveaux d'intérêt, beaucoup plus systématique dans la carrière allemande que dans la carrière française, engendrant un biais de découvertes. Les niveaux toarciens du gisement allemand sont en effet exploités industriellement depuis le XIX^e siècle pour la fabrication de ciment, la récupération d'hydrocarbures et la décoration intérieure, contrairement à la carrière du Val d'Azergues dont l'exploitation industrielle remonte aux années 1960 et qui exploite de surcroît les niveaux d'âge Toarcien moyen et supérieur ainsi que les niveaux d'âge Aalénien et non les niveaux d'âge Toarcien inférieur. La faible présence de restes de plésiosaures dans le Beaujolais serait ainsi simplement le reflet de ce biais de découvertes couplé à une partition de niche identique à celle observée en Allemagne (voir ci-dessus).

Une explication complémentaire aux biais de découvertes qui viennent d'être évoqués réside dans les conditions climatiques qui régnaient dans cette région du territoire français à l'époque. En effet, les niveaux sédimentaires de la base de la zone à *Serpentinum* (Toarcien inférieur) sont marqués, dans la carrière du Val d'Azergues, par des figures entrecroisées en mamelons (« tempestites ») (Suan et al. 2013). Ces figures sédimentaires indiquent que le bassin était régulièrement battu par les tempêtes, des phénomènes brefs mais propices aux remaniements des dépôts et donc à la dislocation des restes squelettiques.

Si la quantité des fossiles découverts nous empêche de qualifier le gisement français de *Konzentrat-Lagerstät*, la qualification de *Konservat-Lagerstät* ne peut pas être immédiatement écarté(e). En effet, plusieurs squelettes d'ichtyosaures du gisement beaujolais sont sub-complets, conservés en sub-connexion anatomique et l'un d'eux pourrait avoir conservé des traces de parties molles. Des investigations en laboratoire et des recherches de terrain supplémentaires seront nécessaires avant d'en débattre plus avant.

4 - Conclusion et perspectives

Les découvertes de restes de reptiles marins dans les niveaux datant du Jurassique inférieur en Beaujolais sont rares mais riches d'informations. Le gisement français toarcien du Val d'Azergues est notamment un gisement plus méridional que le gisement allemand d'Holzmaden du même âge et permet une comparaison de la diversité biologique dans deux environnements situés sous des paléolatitudes différentes. Une certaine unicité concernant la composition taxonomique est observée, confirmant sur le site français les interactions écologiques observées pour le gisement allemand. La partition de niche entre représentants du groupe des Plesiosauria et des Ichthyosauria en question en Allemagne, se confirme pour ce gisement français. Le grand avantage du gisement du Val d'Azergues réside dans la succession stratigraphique quasi continue du Toarcien inférieur au Bajocien, permettant une analyse de l'évolution des assemblages dans le temps et notamment pendant et après la crise du T-OAE. De nouveaux spécimens actuellement en cours d'examen apporteront sans aucun doute des perspectives intéressantes à ce sujet.

Remerciements

Nous remercions Bruno Rousselle pour son invitation à participer au Bulletin Scientifique n°2 du Géoparc Beaujolais, ainsi que pour nous avoir fourni un certain nombre de clichés utilisés pour illustrer notre propos. Nous remercions nos collègues Guillaume Suan (LGL-TPE, Lyon) et Bruno Rousselle (Musée Fossilea) pour la relecture attentive et bienveillante de la version préliminaire de notre manuscrit. Leurs commentaires ont grandement amélioré la qualité de notre travail. Enfin, nous remercions les collègues, membres de l'association Paleorhodania, fouilleurs bénévoles, membres de la section Géo-Paléo et personnels de la carrière Lafarge du Val d'Azergues ainsi que le musée des Confluences qui nous ont accompagnés dans nos recherches sur les reptiles marins du Beaujolais sur le terrain et en laboratoire !

Bibliographie

- BARDET N., 1994. Extinction events among Mesozoic marine reptiles, *Historical Biology*, 7, 313–324
- BENNION R.F., MAXWELL E.E., LAMBERT O., FISCHER, V. 2024. Craniodental ecomorphology of the large Jurassic ichthyosaurian *Temnodontosaurus*, *Journal of Anatomy*, 244, 22–41
- BENSON R.B.J, EVANS M., DRUCKENMILLER P.S., 2012. High diversity, low disparity and small body size in plesiosaurs (Reptilia, Sauropterygia) from the Triassic–Jurassic boundary, *PLoS One* 7, 1–15
- BENTON M.J., ZHANG Q., HU S., CHEN Z.Q., WEN W., LIU J., HUANG J., ZHOU C., XIE T., TONG J., CHOO B., 2013. Exceptional vertebrate biotas from the Triassic of China, and the expansion of marine ecosystems after the Permo–Triassic mass extinction, *Earth–Science Review*, 137, 85–128
- BOMOU B., SUAN G., SCHLÖGL J., GROSJEAN A.-S., SUCHERAS-MARX B., ADATTE T., SPANGENBERG J., FOUCHE S., ZACAÍ A., GIBERT C., BRAZIER J.-M., PERRIER V., JANNEAU K., MARTIN J., VINCENT P., 2021. The palaeoenvironmental context of Toarcian vertebrate–yielding shales of southern France (Hérault), *The Geological Society, London, Special Publications, Geological Society of London*, 514 pp
- CUI Y., LI M., VAN SOELEN E.E., PETERSE F., KÜRSCHNER W.M. 2021. Massive and rapid predominantly volcanic CO₂ emission during the end-Permian mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, 118 (37) e2014701118
- DALLA VECCHIA F.M., 2006. A new sauropterygian reptile with plesiosaurian affinity from the Late Triassic of Italy, *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 112, 207
- FABBRI M., DALLA VECCHIA F.M., CAU A., 2014. New information on *Bobosaurus forojuliensis* (Reptilia: Sauropterygia): implications for plesiosaurian evolution, *Historical Biology*, 26, 661–669
- FISCHER V., CAPPETTA H., VINCENT P., GARCIA G., GOOLAERTS S., MARTIN J.E., ROGGERO D., VALENTIN X. 2014. Ichthyosaurs from the French Rhaetian indicate a severe turnover across the Triassic–Jurassic boundary, *Naturwissenschaften*, 101, 1027–1040
- JENKYN H.C., 1988. The Early Toarcian (Jurassic) event: stratigraphy, sedimentary, and geochemical evidence, *American Journal of Science*, 288, 101–151
- KAUFFMAN E.G., 1981. Ecological reappraisal of the German Posidonienschiefer (Toarcian) and the stagnant basin model, pages 311–381. In *Communities of the Past* (J. Gray, A.J. Boucot & W.B.N. Berry, eds.). Hutchinson Ross, Stroudsburg, 623 pp
- KELLEY N.P., PYENSON N.D., 2015. Evolutionary innovation and ecology in marine tetrapods from the Triassic to the Anthropocene, *Science*, 348(6232), 301
- LIU J., LIN W.B., RIEPPEL O., SUN Z.Y., LI Z.G., LU H., JIANG D.Y., 2015. A new specimen of *Diandongosaurus acutidentatus* (Sauropterygia) from the Middle Triassic of Yunnan, China, *Vertebrata Palasiatica*, 10, 281–290
- LOMAX D.R., DE LA SALLE P., PERILLO M., REYNOLDS J., REYNOLDS R., WALDRON J.F., 2024. The last giants: New evidence for giant Late Triassic (Rhaetian) ichthyosaurs from the UK. *PLoS ONE* 19(4), e0300289
- MA L.T., JIANG D.Y., RIEPPEL O., MOTANI R., TINTORI A., 2015. A new pistosauroid (Reptilia, Sauropterygia) from the late Ladinian Xingyi marine reptile level, southwestern China, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35, e881832

- MARTILL D.M. 1993. Soupy substrates: a medium for the exceptional preservation of ichthyosaurs of the Posidonia Shale (Lower Jurassic) of Germany, *Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*, 2, 77-97
- MARTIN J.E., FISCHER V., VINCENT P., SUAN G. 2012. A longirostrine Temnodontosaurus (Ichthyosauria) with comments on Early Jurassic ichthyosaur niche partitioning and disparity. *Palaeontology*, 55, 995-1005
- MARTIN J.E., SUAN G, SUCHÉRAS-MARX B., RULLEAU L., SCHLÖGL J., JANNEAU L., WILLIAMS M., LÉNA A., GROSJEAN A.-S., SARROCA E., PERRIER V., FERNANDER V., CHARRUAULT A.-L., MAXWELL E., VINCENT P., 2021. Stenopterygiids from the lower Toarcian of Beaujolais and a chemostratigraphic context for ichthyosaur preservation during the Toarcian Oceanic Anoxic Event Running header: Toarcian ichthyosaurs and the T-OAE, The Geological Society, London, Special Publications, Geological Society of London, 514 pp
- MAXWELL E.E., 2012. New metrics to differentiate species of *Stenopterygius* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Lower Jurassic of southwestern Germany. *Journal of Paleontology* 86, 105-115
- PALFY J., MORTENSEN J.K., CARTER E.S., SMITH P.L., FRIEDMAN R.M., TIPPER H.W., 2000. Timing the end-Triassic mass extinction: First on land, then in the sea? *Geology*, 28, 39-42
- RAKI G., 2021. *Encyclopedia of Geology (Second Edition) Edition: 2. Chapter: 44, pp 603-616. Academic Press – Elsevier*
- REEVES J.C., MOON, B.C., BENTON, M.J., STUBBS, T.L., 2021. Evolution of ecospace occupancy by Mesozoic marine tetrapods. *Palaeontology*, 64: 31-49
- RENESTO S., DALLA VECCHIA F.M.D., 2017. Late Triassic Marine Reptiles, pp. 263-313. In *The Late Triassic world*, Tanner L.H. (ed.). *Topics in Geobiology*, 46
- SENNIKOV A.G., ARKHANGELSKY M.S., 2010. On a Typical Jurassic Sauropterygian from the Upper Triassic of Wilczek Land (Franz Josef Land, Arctic Russia), *Paleontological Journal*, 44, 567-572
- STORRS G.W., 1994. Fossil vertebrate faunas of the British Rhaetian (latest Triassic), *Zoological Journal of the Linnean Society*, 112, 217-259
- SUAN G., MATTIOLI E., PITTET B., MAILLIOT S., Lécuyer C., 2008. Evidence for major environmental perturbation prior to and during the Toarcian (Early Jurassic) oceanic anoxic event from the Lusitanian Basin, Portugal, *Paleoceanography*, 23, PA1202
- SUAN G., RULLEAU L., MATTIOLI E., SUCHERAS-MARX B., ROUSSELLE B., PITTET B., VINCENT P., MARTIN J.E., LENA A., SPANGENBERG J.E., FÖLLMI K., 2013. Palaeoenvironmental significance of Toarcian black shales and event deposits from southern Beaujolais, France, *Geological Magazine*, 150, 728-742
- THORNE P.M., RUTA M., BENTON M.J., 2011. Resetting the evolution of marine reptiles at the Triassic-Jurassic boundary, *The Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 8339-44
- VINCENT P., MARTIN J.E., FISCHER V., SUAN G., KHALLOUFI B., SUCHERAS-MARX B., LENA A., JANNEAU K., ROUSSELLE B., RULLEAU L., 2013. A marine vertebrate fauna from the Toarcian-Aalenian succession of southern Beaujolais, Rhône, France, *Geological Magazine*, 150, 822-834
- VINCENT P., ALLEMAND R., TAYLOR P.D., SUAN G., MAXWELL E.E., 2017. New insights on the systematics, palaeoecology and palaeobiology of a plesiosaurian with soft tissue preservation from the Toarcian of Holzmaden, Germany, *The Science of Nature*, 104, 51
- VINCENT P., WEIS R., KRONZ G., DELSATE D., 2019. *Microcleidus melusinae*, a new plesiosaurian (Reptilia, Plesiosauria) from the Toarcian of Luxembourg, *Geological Magazine*, 1,99-116

VINCENT P., STORRS G., 2019. *Lindwurmia*, a new genus of Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia) from the earliest Jurassic of Halberstadt, northwest Germany, *The Science of Nature*, 106 (1-2), 5

WEEDON G.P., CHAPMAN S.D., 2022. *Ichthyosaurs from the Early Jurassic of Britain*. Siri Scientific Press. 448 pp. hbk

WILBERG, E.W., 2015. What's in an outgroup? The impact of outgroup choice on the phylogenetic position of *Thalattosuchia* (Crocodylomorpha) and the origin of Crocodyliformes. *Systematic Biology*, 64, 621-637

WILBERG, E.W., GODOY, P.L., GRIFFITHS, E.F., TURNER, A.H., BENSON, R.B., 2022. A new early diverging thalattosuchian (Crocodylomorpha) from the Early Jurassic (Pliensbachian) of Dorset, UK and implications for the origin and evolution of the group. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 42, p.e2161909

WINTRICH T., HAYASHI S., HOUSSAYE A., NAKAJIMA Y., SANDER P.M., 2017. A Triassic plesiosaurian skeleton and bone histology inform on evolution of a unique body plan, *Science Advances*, 3, e1701144

WORSLEY D., HEINTZ N., 1977. The stratigraphical significance of a marine vertebrate fauna of Rhaetian age, Kong Karls Land, *Norsk Polarinstitut Årbok*, 1976, 69-81