

**ANALYSE MICROSTRUCTURALE DES TESTS DE MOLLUSQUES DU
CALLOVIEN DE LUKOW (POLOGNE) -
COMPARAISON DE L'ETAT DE CONSERVATION DE QUELQUES TYPES STRUCTURAUX MAJEURS**

par

Yannicke DAUPHIN

et

Alain DENIS

*Laboratoire de pétrologie sédimentaire et paléontologie, U.R.A. 723 du C.N.R.S., bât. 504,
Université Paris XI, 91405 Orsay cedex, France*

MOTS CLES

Microstructure, diagenèse, Callovien, nacre, prismes.

KEY WORDS

Microstructure, diagenesis, Callovian, nacre, prisms.

RESUME

Le site callovien de Lukow (Pologne) est réputé pour la bonne conservation des tests d'invertébrés. L'observation et la comparaison des principaux types structuraux calcitiques et aragonitiques, connus chez les Mollusques permettent de préciser le degré de conservation des coquilles. Les structures étudiées peuvent aisément être attribuées aux types classiques (nacre, prismes ...), mais elles ne sont pas dépourvues de diagenèse, notamment au niveau de leur ultrastructure. Cependant grâce à cet état de conservation relativement bon, certains fragments, non identifiables par leur morphologie externe, ont pu être déterminés après examen de leur microstructure.

ABSTRACT

Microstructural analysis of molluscan shells of the Callovian site of Lukow (Poland) - comparison of the state of preservation of some main structural types.- The callovian site of Lukow (Poland) is known because of the good preservation of the invertebrate shells. The observation and comparison of the main structural calcitic and aragonitic molluscan types allow us to precize the real state of preservation of shells. The studied structures are easily recognizable (prismatic layer, nacre ...), but they are not devoid of diagenesis : their ultrastructure is generally altered. However, the identification of the microstructures in some unidentified fragments of Mollusks allows us to determine their taxonomical appartenance.

INTRODUCTION

Depuis les travaux de MAKOWSKI (1952), le site callovien de Lukow (Pologne) est connu pour sa faune abondante et variée. Mais si ce gisement comporte des taxons aussi divers que des Foraminifères, Bryozoaires, Brachiopodes ..., les Mollusques restent les plus nombreux et les plus variés. Outre sa diversité faunique, le site de Lukow est réputé pour l'état de conservation des tests qui présentent un aspect nacré caractéristique (JORDAN & STAHL, 1971). Ainsi la reconstitution du paléoenvironnement de cette région proposée par BRAND (1986) repose sur les analyses chimiques et isotopiques des coquilles d'ammonites. De plus, la description de bélemnites dont le rostre a conservé sa minéralogie aragonitique (MAKOWSKI, 1952) a contribué à relancer la polémique sur la composition originelle des rostrés de ce groupe.

Etant donné leur état de conservation, les Céphalopodes de Lukow ont été le groupe le plus étudié. En effet les Ammonites se présentent sous la forme de spécimens entiers ou de fragments de taille variable, dont les loges sont généralement dépourvues de remplissage sédimentaire. Il est donc relativement aisé d'isoler cloisons et siphon pour une étude microstructurale et ontogénique. De ce point de vue le genre *Quenstedtoceras* est probablement l'un des mieux connus, puisque son abondance a permis de multiples travaux (ontogénie : KULICKI, 1975, 1979; cols septaux : MUTVEI, 1967; BANDEL, 1981; KULICKI & MUTVEI, 1982) ayant des implications pour l'anatomie fonctionnelle (KULICKI & MUTVEI, 1986). Les bélemnites, moins nombreuses et appartenant à des taxons moins variés, ont également été étudiées à diverses reprises (MAKOWSKI, 1952; BANDEL, ENGESER & REITNER, 1984; BANDEL & KULICKI, 1986).

Cependant, ces travaux comportent très peu de données sur l'ultrastructure des éléments coquilliers des taxons décrits, et concernent seulement les Céphalopodes. Or la présence de taxons variés et l'abondance des tests sont des facteurs tout à fait favorables à un autre type d'étude que celui de la connaissance précise de la disposition des couches et leur rôle dans une espèce donnée. En effet, on peut envisager sur ce site une analyse comparée des modalités de conservation des tests carbonatés (ici les Mollusques) en éliminant les inconvénients rencontrés lorsque plusieurs gisements sont utilisés. La multiplicité des données de références sur les Mollusques actuels constitue un autre élément favorable à cette étude.

A. MATERIEL ET METHODES D'ETUDE

1. Matériel

Parmi les taxons représentés dans les blocs de Lukow, seuls les Mollusques ont été pris en considération. Les Céphalopodes et surtout les Ammonites sont dominants, sinon en variété du moins en quantité. Le genre *Quenstedtoceras* est particulièrement abondant.

Les Bivalves sont variés, souvent très fragmentaires, ce qui rend leur détermination délicate malgré la liste faunique publiée par MAKOWSKI (1952). Les plus nombreux et les plus facilement identifiables grâce à leur ornementation caractéristique de côtes concentriques appartiennent aux Crassatellacea, et probablement aux Crassatellidae. D'autres fragments ont été attribués à *Perna* ou *Pinna*. Les Gastéropodes, incomplets et plus rares que les Bivalves, avaient été identifiés comme *Turritella* ou *Cerithium* par MAKOWSKI (1952). Il s'agit peut-être de *Procerithium* (Jurassique), mais l'état fragmentaire des spécimens ne permet pas une détermination plus précise. Enfin de très nombreux petits tubes, attribués à *Serpula* dans la liste faunique, sont dispersés dans les blocs.

2. Méthodes d'étude

Une première estimation de l'état de conservation des tests est établie d'après leur aspect plus ou moins nacré; cependant l'insuffisance de ce critère est connue depuis longtemps, et d'autre part il n'est pas valable pour les couches calcitiques. Une indication beaucoup plus précise est fournie par une coloration de Feigl. Sur les surfaces polies préparées pour cette coloration, il apparaît que dans une coquille donnée, d'aspect uniforme, certaines zones sont colorées (indiquant la présence d'aragonite) tandis que d'autres restent blanches (calcite). Un tel phénomène a déjà été observé sur d'autres échantillons issus d'autres gisements (DAUPHIN, 1988). La conservation d'une coquille n'est donc pas homogène, puisque certaines zones sont encore en aragonite tandis que d'autres sont déjà en calcite. Cette coloration est particulièrement démonstrative sur les fragments composés d'un seul type de couche initialement aragonitique, comme les cloisons nacrées des ammonites ou les sections des tubes de scaphopodes (couche lamellaire croisée aragonitique).

Les spécimens ont été préparés selon une méthode désormais classique pour l'observation des structures au microscope électronique à balayage (SEM 505 Philips, URA 723 du CNRS). Des fragments ont tout d'abord été prélevés par simple fracture afin d'éviter tout artefact qui pourrait être dû à une préparation chimique. Ensuite d'autres fragments ont été légèrement attaqués à l'acide formique (5 %, de 5 à 15 s), ce qui permet de mieux révéler certains détails ultrastructuraux. Enfin, des surfaces polies orientées et traitées à l'acide formique ont été préparées. A cette concentration et pour ces durées, l'acide formique ne provoque pas de figures secondaires dans les structures.

B. OBSERVATIONS

1. Céphalopodes

a. Ammonites

- paroi externe

La fine couche prismatique externe de la paroi de

Quenstedtoceras n'est pas conservée sur la plupart des spécimens examinés, et la nacre sous-jacente affleure directement (Pl. I, fig. 1).

La zone protégée de l'ombilic offre une disposition différente. La couche externe y est conservée, et présente un aspect sphérolitique prismatique assez semblable à ce qui est connu chez le nautilus (Pl. I, fig. 7). Sa surface externe localement altérée, montre les diverses orientations des baguettes composant les sphérolites. Les piliers verticaux des tablettes de la couche nacrée médiane ne sont pas parallèles entre eux, mais divergent et la disposition résultante est proche de celle de la transition nacre - prismes aragonitiques observées chez *Haliotis* (Pl. I, fig. 8). Dans les côtes, la couche prismatique interne est très épaisse, et s'atténue latéralement dans les intervalles inter-costaux.

L'épaisseur de la couche nacrée peut atteindre 140 μm . Les tablettes ont un diamètre variant de 3 à 8 μm et une épaisseur de 0,15 μm . Chez des ammonites de sites différents, les dimensions de ces tablettes sont similaires en ce qui concerne le diamètre (3 μm pour les spécimens de l'Albien de Bully et des Périssphinctidés du Jurassique de Madagascar), mais plus épaisses) (0,21 à 0,35 μm pour les mêmes échantillons). Dans la paroi de *Quenstedtoceras*, les tablettes sont organisées en piles parfois très régulières simulant une structure prismatique à faible grandissement (Pl. I, fig. 1, 2). L'aspect en nacre lenticulaire signalé par BRAND (1986) dans la légende de sa figure 2, n'a pas été observé; en fait d'après les clichés correspondants à cette légende, la nacre de la paroi externe est plutôt de type colonnaire. L'état de conservation des tablettes est variable. Dans certaines zones, elles sont divisées en secteurs radiaires multiples, chaque secteur étant composé de baguettes aciculaires dont les orientations diffèrent d'un secteur à l'autre (Pl. I, fig. 3). Un aspect similaire a été décrit (MUTVEI, 1978; 1980) dans la nacre de *Nautilus* et des Gastéropodes, après attaque au sulfate de chrome ou avec une solution de glutaraldéhyde et acide acétique. Les baguettes aciculaires des secteurs semblent elles-mêmes composées de petits granules alignés, mais cette disposition n'est pas toujours visible. La légère attaque acide a parfois accentué cet aspect, mais cette structure existe sur les cassures dépourvues de tout traitement. La structure en coupe de ces tablettes est également modifiée. Elles semblent composées d'une alternance de niveaux horizontaux très peu épais, réunis par des piliers verticaux non contigus (Pl. I, fig. 4). Cette disposition est similaire à celle des Gastéropodes (MUTVEI, 1978, 1980). Toutefois deux faits conduisent à supposer que cet aspect n'est pas complètement primaire. D'une part, l'épaisseur des tablettes dans ces zones atteint 0,7 μm , ce qui est supérieur à la moyenne observée, sur le même échantillon, dans la nacre "normale". Les orientations des baguettes aciculaires dans deux niveaux horizontaux consécutifs encadrant les piliers diffèrent. De plus, lorsque les piles sont très

régulières, on voit qu'une tablette à piliers correspond latéralement à deux ou trois tablettes normales (Pl. I, fig. 5). Dans ces conditions, il est probable que la structure initiale de la nacre a favorisé cet aspect, mais ce dernier est partiellement diagénétique.

La couche prismatique interne de la paroi de *Quenstedtoceras* est régulièrement conservée, avec une épaisseur de 10 à 35 μm . Les prismes sont très fins, parallèles entre eux et perpendiculaires à la surface de la nacre (Pl. I, fig. 6).

• cloisons

La nacre des cloisons de *Quenstedtoceras* montre une disposition identique à celle de la paroi, avec les tablettes hexagonales organisées en piles. Les dimensions des tablettes sont similaires à celles de la paroi externe. A proximité de l'insertion sur la couche prismatique interne de la paroi, les cloisons développent une zone prismatique qui double localement la couche prismatique interne de la paroi (Pl. I, fig. 1).

b. Bélémnites

Seuls deux fragments de rostrs de bélémnites ont été observés. Aucun élément du phragmocône n'était présent dans les blocs étudiés. Ces rostrs sont composés des grands cristaux radiaires prismatiques habituellement décrits dans les rostrs (Pl. I, fig. 9). Aucune zone similaire à celles décrites dans les spécimens aragonitiques (MAKOWSKI, 1952; BANDEL & KULICKI, 1988) n'était présente dans ces spécimens manifestement calcitiques.

2. Bivalves

Parmi les types structuraux présents dans les tests de Bivalves de ce site, nacre et prismes sont les plus abondants, mais les couches lamellaires croisées et granulaire sont également figurées.

• la nacre :

L'épaisseur des tablettes de nacre varie de 0,5 μm à 1,2 μm selon les spécimens et leur diamètre peut atteindre 12 μm (Pl. I, fig. 10). Ces tablettes sont donc nettement plus épaisses que celles des ammonites. Les dimensions habituellement signalées chez les Bivalves sont de 1 μm pour l'épaisseur et 10 μm pour le diamètre. Toutes les tablettes observées possèdent une forme polygonale et sont généralement découpées en secteurs dont la disposition radiaire est nettement moins développée que chez les ammonites. Il n'y a pas d'axe central peu minéralisé. Dans deux secteurs contigus, les directions des baguettes aciculaires sont différentes, ainsi que cela a été signalé dans la nacre des ammonites (Pl. I, fig. 11). Par contre le jumelage et la forme en sablier due à la différence de solubilité des secteurs décrite par MUTVEI (1980) comme étant caractéristique des Bivalves n'a pas été reconnue dans la nacre de Lukow. Sur les coupes verticales de la couche nacrée,

on retrouve des zones à baguettes perpendiculaires à la surface des tablettes, donnant un aspect identique à celui précédemment décrit chez les ammonites (Pl. I, fig. 12).

La structure aciculaire des tablettes est visible sur la plupart des échantillons, à des degrés divers (Pl. II, fig. 1). Or une telle structure n'a été obtenue par MUTVEI qu'après une attaque assez forte (1978, 1980). La faible attaque à l'acide formique subie par certaines préparations de Lukow n'a jamais provoqué de telles figures sur des échantillons actuels. Cette structure n'est donc pas un artefact.

- prismes

Parmi les divers types de prismes répertoriés chez les Bivalves, quelques-uns ont été identifiés (Pl. II, figs 2-8).

Certains prismes à contour pentagonal ont un diamètre de 24 µm pour une hauteur de 100 µm. Leur face interne présente parfois des structures en secteurs radiaires très similaires à ceux des prismes juvéniles de *Pinna* actuelle (CUIF, DENIS & RAGUIDEAU, 1983 : pl. 1, fig. 5), avec un centre dont le degré de dissolution est variable (Pl. II, fig. 4). La morphologie de ces prismes et leur association avec une couche nacrée évoque les *Pinna*. Cependant chez *Pinna* la nacre est en tablettes rectangulaires, alors qu'ici elles sont hexagonales. Il s'agit donc plus vraisemblablement du genre *Perna*, également répertorié dans ce gisement. Alors que la nacre est suffisamment altérée pour révéler son ultrastructure, les prismes semblent être restés intacts et leur surface latérale lisse (Pl. II, fig. 2). Sur d'autres spécimens, les proportions des prismes sont différentes, mais l'absence de structure interne visible ne permet pas une grande précision dans la description et la détermination des taxons. De tels prismes sont, chez les spécimens actuels, calcitiques.

D'autres prismes, également associés à une couche nacrée interne, révèlent par contre une ultrastructure tout à fait caractéristique des Trigonidés (BEN MLIH, 1983, CUIF *et al.*, 1987), groupe dont l'existence est connue à Lukow. Leur diamètre varie de 30 à 85 µm, pour une hauteur de 220 µm (Pl. II, fig. 5). Ils sont composés de deux zones principales : un axe médian constitué de fibres et d'une couronne externe d'éléments plus grands (Pl. II, figs 7-8). Localement des stries de croissance, se correspondant d'un prisme à l'autre, sont visibles. Là encore, cet aspect n'a pu être obtenu sur les formes actuelles qu'après une attaque enzymatique (Pl. II, fig. 6), attaque absente sur les spécimens de Lukow. Ces prismes sont initialement aragonitiques.

D'après le mode de conservation différent dans ces deux grands types prismatiques, il semble que l'aragonite soit plus altérée que la calcite, phénomène apparemment confirmé par l'état général de la nacre.

- lamellaire croisé

Alors que prismes et nacre existent chez les Bivalves,

Gastéropodes et Céphalopodes, les structures de type lamellaire croisé sont inconnues chez ces derniers.

Chez les spécimens attribués aux Crassatellidae, la couche lamellaire croisée, en position externe (CUIF, DENIS & TRICLOT, 1985) présente les diverses figures classiques selon l'orientation du plan de coupe (Pl. II, fig. 9). Dans deux lamelles adjacentes de premier ordre, les lamelles de deuxième ordre ont des directions d'orientation opposées donnant un aspect en "parquet" typique. L'association avec la couche interne prismatique (BOGGILD, 1930) ou homogène (TAYLOR, KENNEDY & HALL, 1973) n'a pas toujours été identifiée. Dans les cas où elle est conservée, elle est régulièrement granulaire ou homogène selon la terminologie et les grossissements utilisés. Comme pour la nacre et les prismes de Trigonie, ces deux couches ont un aspect altéré.

La présence d'une couche lamellaire croisée externe et d'une couche interne homogène ou granulaire incite à attribuer ces spécimens à la famille des Crassatellidae. En effet, selon TAYLOR, KENNEDY & HALL (1973 : 261), les Astartidae possèdent une couche interne "largely built of myostracal-type prisms, with only traces of complex crossed-lamellar or homogeneous". Bien que le seul représentant des Crassatellacea signalé par MAKOWSKI soit un Astartidae : *Astarte*, les microstructures observées correspondent davantage à celles des Crassatellidae.

3. Gastéropodes et autres

Peu abondants dans ce site, les gastéropodes de petite taille présents dans les blocs appartiennent probablement au genre *Procerithium*. Les Cerithiidae sont composés de couches de type lamellaire-croisé disposées concentriquement (BOGGILD, 1930). La seule structure observée, lamellaire-croisée (Pl. II, fig. 10), n'a donc pas permis de préciser l'appartenance systématique des spécimens analysés.

Les blocs de Lukow contiennent également de très nombreux petits tubes de contour transversal circulaire. D'après la liste faunique, ces tubes semblent devoir être attribués au genre *Serpula*. Cependant leur aspect en direction longitudinale est presque rectiligne, et les torsions ou enroulements irréguliers généralement bien développés sur les serpules ne semblent pas exister sur ces tubes. La comparaison des microstructures de serpules actuelles, de gastéropodes à enroulement irrégulier (vermets) et de scaphopodes (dentales) apporte des données positives pour la détermination de ces tubes.

Les tubes de Lukow sont composés d'une couche lamellaire-croisée, soulignée sur sa bordure externe par une très fine couche d'aspect prismatique (Pl. II, fig. 11). Or les diverses serpules étudiées ne comportent aucune couche de ce type, et présentent surtout une disposition de couches concentriques à dominante organique. Les vermets sont formés de plusieurs couches lamellaires-croisées, dont les orientations diffèrent d'une couche à l'autre. De plus les dentales

montrent une couche lamellaire-croisée épaisse, bordée à l'extérieur par une fine couche prismatique représentant moins de 1/10 de l'épaisseur totale du tube. Enfin en coupe transversale, les tubes de Lukow et les dentales offrent une structure lamellaire-croisée de même type.

Etant donné les aspects morphologiques et microstructuraux de ces tubes, il semble raisonnable de les attribuer à des Scaphopodes.

4. Sédiment

Le sédiment présente des aspects différents. Certaines loges de Gastéropodes sont remplies de faisceaux de fibres à extrémités aciculaires (Pl. II, fig. 12) ou rectangulaires. L'intérieur des loges d'ammonites ou de tubes de Scaphopodes peuvent également contenir ces faisceaux plus ou moins compacts, ainsi que l'illustrent les fig. 1-3 de BANDEL (1981). Elles peuvent également être comblées par un sédiment dont la structure est moins régulièrement organisée, et probablement calcitique. Des zones pyriteuses sont localement bien développées.

C. DISCUSSION

1. Comparaison avec les structures actuelles : exemple de la nacre

Les différences de disposition des tablettes de nacre dans les trois principales classes de Mollusques ont été décrites dès 1970 par WISE, puis détaillées par ERBEN

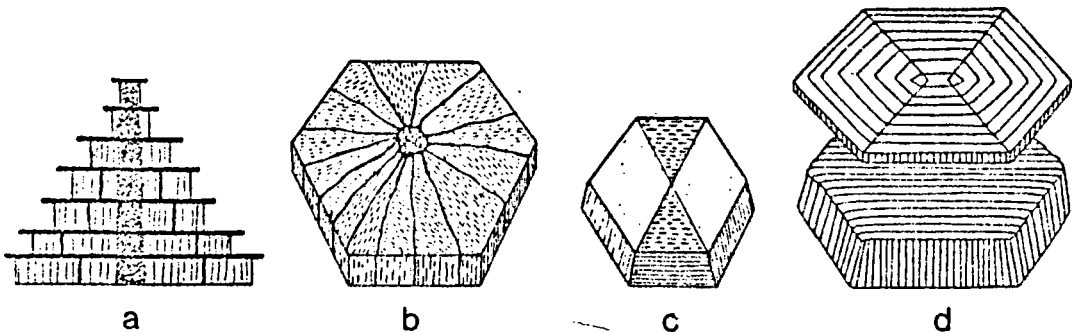
(1972, 1974) : nacre en colonnes ou piles chez les Gastéropodes et Céphalopodes, nacre en lentilles chez les Bivalves. Mais la structure interne des tablettes, c'est-à-dire leur ultrastructure, a surtout été étudiée par MUTVEI (1978, 1980, 1983). A l'aide d'attaques chimiques différentielles, il a reconnu des types ultrastructuraux caractéristiques des taxons majeurs.

Ainsi chaque tablette de la nacre colonnaire des Gastéropodes est composée de nombreux secteurs radiaux, eux-mêmes composés de baguettes aciculaires dont les orientations diffèrent d'un secteur à l'autre (MUTVEI, 1980). Chaque tablette comporte en outre un axe central peu minéralisé (Fig. 1a, b). Ce type de structure est également celui de la nacre de *Nautilus*. Les tablettes de nacre des Bivalves comportent deux niveaux, dont le plus externe montre des secteurs jumelés, de solubilité différente et généralement au nombre de 4 (MUTVEI, 1980, 1983). Le niveau interne montre des baguettes parallèles. Elles sont dépourvues d'axe central (Fig. 1c, d).

Les tablettes de nacre des Bivalves de Lukow ne montrent pas le motif en sablier provoqué par la solubilité différentielle des secteurs jumelés de la nacre actuelle. Toutefois la structure en baguettes aciculaires est très nette. MUTVEI (1983), en comparant la nacre actuelle à celle de spécimens ordoviciens, a mis en évidence une évolution de l'ultrastructure des tablettes. La nacre des Bivalves de Lukow présente des caractères intermédiaires entre les deux stades évolutifs signalés par MUTVEI. L'absence de nacre sur les Gastéropodes étudiés ne permet pas d'apprécier les modifications éventuelles de cette couche. Quant à la

Fig. 1 : Ultrastructure des tablettes de nacre (d'après MUTVEI 1979, 1980) :

- Gastéropode : coupe d'une pile de tablettes, avec les centres organiques alignés verticalement.
- Gastéropode : vue oblique d'une tablette montrant la disposition en secteurs radiaux nombreux, formés de baguettes aciculaires d'orientations différentes.
- Bivalve : vue oblique d'une tablette composée de secteurs jumelés peu solubles (en hachures), et très solubles (en pointillés).
- Bivalve : structure d'une tablette chez *Mytilus edulis* composée de deux niveaux. La fine couche externe est formée de cristaux jumelés avec des stries de croissances concentriques. La couche inférieure est composée de baguettes aciculaires verticales.



nacre des ammonites, elle est conforme à ce qui est connu chez le nautilus actuel. Cependant, chez les Céphalopodes, il semble que le problème soit rendu plus complexe par les modalités d'adaptation fonctionnelle de la nacre, différente dans les cloisons et la paroi externe.

Bien que la nacre soit le tissu squelettique le mieux connu, les données sur son ultrastructure au cours du temps demeurent exceptionnelles. Il est donc tout à fait prématuré de proposer un schéma évolutif basé sur ce critère. De plus, il faut envisager l'hypothèse où l'évolution de l'ultrastructure est accompagnée par une évolution de la composition chimique de la couche concernée.

2. Comparaison avec d'autres gisements : exemple de la nacre des ammonites

Les ammonites dont la couche nacrée de la paroi externe est conservée ne sont pas rares. Ainsi dans le Crétacé des Ardennes, des ammonites (*Douvilleiceras* notamment) possèdent une nacre assez bien conservée morphologiquement, les loges étant remplies de sédiment calcitique et pyriteux comme à Lukow. Par contre l'aspect en piliers des tablettes est absent dans les spécimens des Ardennes. Dans l'Albien de Bully (France), la nacre est également bien conservée dans les ammonites, mais présente parfois un aspect particulier de structure en train de "fondre"; là aussi le remplissage sédimentaire est calcitique et pyriteux. De plus des excroissances sédimentaires probablement aragonitiques ont été observées sur ces couches nacrées, phénomène non reconnu à Lukow (DAUPHIN, 1989).

Quant aux Périspinctidés du Jurassique de Madagascar, ils ne présentent ni excroissances secondaires ni découpage des tablettes en piliers (DAUPHIN, 1989).

La comparaison de cet éventail très réduit de ces formes d'ammonites met en évidence quelques faits. Ainsi malgré certaines similitudes dans le remplissage des loges, l'état de conservation des couches nacrées est donc assez variable, tant dans l'aspect de l'ensemble de la couche à faible grandissement que dans la morphologie de chaque tablette (ultrastructure). D'autre part dans tous ces gisements, un échantillon donné montre des zones plus ou moins bien conservées, à l'échelle d'une cloison par exemple.

3. Conclusion

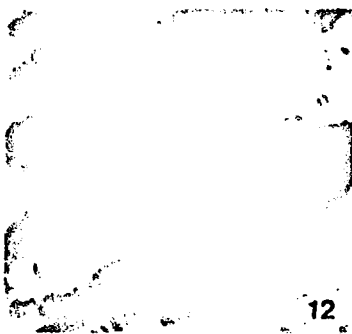
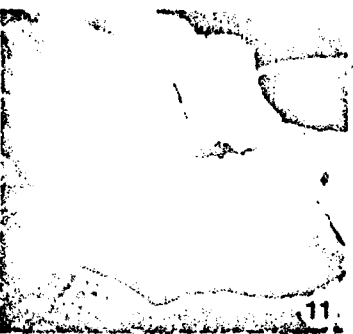
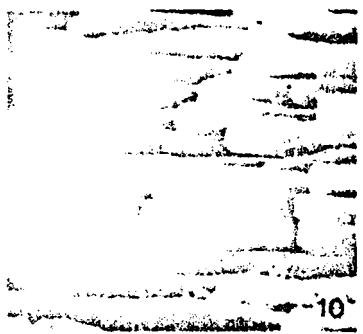
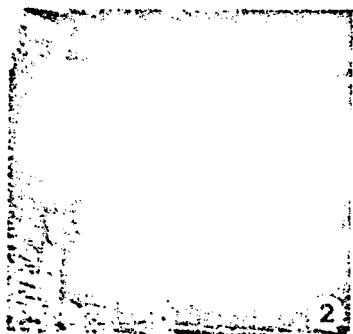
Dans l'ensemble, l'étude microstructurale confirme la réputation du gisement de Lukow quant à la bonne conservation des tests. Les coquilles sont généralement présentes, avec tout ou partie de leurs couches initiales. Les diverses structures des Mollusques y sont aisément identifiables, et peuvent même constituer une aide non négligeable pour la détermination de certains taxons. La nacre des Céphalopodes a conservé sa disposition en colonnes caractéristique du groupe, les couches lamellaires-croisées montrent les diverses orientations décrites chez les Bivalves, et tous les prismes ne sont pas identiques.

Toujours cette appréciation doit être nuancée. En effet, ainsi que le montrait la coloration de Feigl, dans un même fragment la conservation minéralogique est inégale. Cependant, dans l'état actuel des données, il

Planche I

- Fig. 1 : Coupe dans la paroi externe (p) et une cloison (s) de *Quenstedtoceras* montrant la nacre colonnaire et la fine couche prismatique au niveau de l'insertion de la cloison. Loge partiellement remplie de sédiment - acide formique 10 %, 10 s - x 220.
- Fig. 2 : Coupe dans la nacre en colonnes de la paroi externe de *Quenstedtoceras* - acide formique 10 %, 5 s - x 1300.
- Fig. 3 : Aspect de la nacre dans une côte de *Quenstedtoceras*, montrant la structure interne des tablettes en aiguilles - acide formique 5 %, 10 s - x 2400.
- Fig. 4 : Coupe dans une côte de *Quenstedtoceras*. La nacre y est altérée et présente des piliers verticaux - acide formique 5 %, 10 s - x 9500.
- Fig. 5 : Paroi de *Quenstedtoceras*, montrant le passage des tablettes de nacre normale à la nacre à piliers - acide formique 10 %, 5 s - x 8095.
- Fig. 6 : Couche prismatique interne (à gauche sur le cliché) et nacre de la paroi de *Quenstedtoceras* - acide formique 10 %, 10 s - x 2140.
- Fig. 7 : Paroi externe de *Quenstedtoceras* dans le repli de l'ombilic. La zone externe est sphérolitique prismatique, la nacre peu épaisse et avec des tablettes mal différenciées. La couche prismatique interne (en bas sur le cliché) est épaisse - acide formique 5 %, 5 s - x 320.
- Fig. 8 : Détail de la précédente dans la transition nacre prisme. x 2430.
- Fig. 9 : Coupe transversale dans un rostre de bélémnite montrant la structure radiaire en gros cristaux calcitiques typiques - acide formique 10 %, 5 s - x 125.
- Fig. 10 : Couche nacrée d'un Bivalve - acide formique 5 %, 5 s - x 4350.
- Fig. 11 : Aspect de la surface des tablettes de nacre, découpée en secteurs composés de baguettes aciculaires - même spécimen que Pl. I, fig. 4 - x 4000.

AS Pl. I, fig. 4 - x 9500.



n'est pas possible de corréler l'aspect ultrastructural des éléments coquilliers et leur composition minéralogique. En effet, et cela est particulièrement net sur la nacre, structure la plus abondamment représentée, l'ultrastructure des tests n'est pas dépourvue de toute diagenèse. Les dispositions en secteurs et baguettes aciculaires sont identiques à celles obtenues, sur des spécimens actuels, par des attaques chimiques relativement poussées. Il en est de même pour les couches lamellaires-croisées. Il semble que les couches aragonitiques soient plus altérées que les couches calcitiques, mais ces dernières ne sont pas exemptes d'altération, ainsi que le montre la division en secteurs radiaires de certains prismes. De plus dans l'échantillonnage étudié, les structures initialement aragonitiques sont plus abondantes que les structures initialement calcitiques. Il faut également noter que si des rostrés de bélemnites en aragonite ont été décrits à plusieurs reprises, la plupart des rostrés de ce gisement est calcitique. Dans un même site, il s'avère donc que la diagenèse peut affecter différemment des structures initialement similaires. Un tel phénomène avait déjà été signalé à une échelle encore plus fine, puisqu'il s'agissait d'un spécimen de bélemnite (DAUPHIN, 1988), dans lequel la couche nacrée de la paroi du phragmocône était parfois calcitique, parfois aragonitique, avec dans les deux cas une structure apparemment parfaitement conservée. Sur ce site de Lukow, une analyse microstructurale exclusivement morphologique est donc insuffisante pour préciser l'état exact de conservation des tests. En effet, ainsi que le montrait la coloration de Feigl, dans un même fragment la conservation minéralogique est inégale. Cependant, dans l'état actuel des données, il n'est pas possible de

corrélér l'aspect ultrastructural des éléments coquilliers et leur composition minéralogique. Une étape supplémentaire doit être envisagée pour mieux apprécier le degré et la variabilité de la diagenèse : des analyses chimiques localisées. Cependant, une étude chimique sans analyse topographique préalable serait tout aussi insuffisante.

REMERCIEMENTS

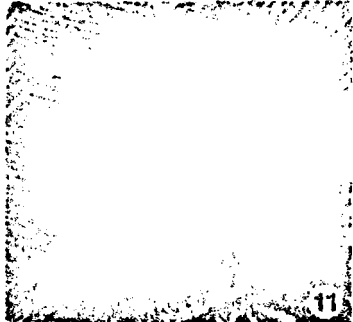
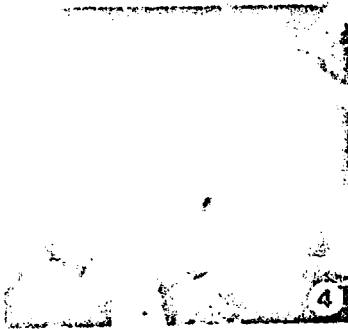
Nous remercions le Professeur H. MUTVEI, du département de Paléozoologie du Swedish Museum of natural History de Stockholm qui nous a aimablement fourni les échantillons de Lukow pour cette étude.

REFERENCES

- BANDEL, I. (1981) -
The structure and formation of the siphuncular tube of *Quenstedtoceras* compared with that of *Nautilus* (Cephalopoda). N. Jb. Geol. Paläont. Abh., Stuttgart, vol. 161 (2), p. 153-171.
- BANDEL, K., T. ENGESER & J. REITNER (1984) -
Die Embryonalentwicklung von *Hibolites* (Belemnitida, Cephalopoda). N. Jb. Geol. Paläont. Abh., Stuttgart, vol. 167 (3), p. 275-303.
- BANDEL, K. & C. KULICKI (1988) -
Belemnoteuthis polonica : a belemnite with an aragonitic rostrum. In : Cephalopods - Present and past, WIEDMANN, J. & J. KULLMANN eds, Schweiz. Verlag. Stuttgart, p. 303-316.

Planche II

- Fig. 1 : Surface interne avec nacre altérée dans une *Perna* - cassure non traitée - x 2430.
- Fig. 2 : Vue oblique de prismes calcitiques chez un Bivalve (*Perna*) à structure macro-prismatique. Les surfaces des prismes ne révélant aucun détail de la structure interne - acide formique 5 %, 5 s - x 310.
- Fig. 3-4 : Aspect de la surface des prismes montrant un centre plus soluble et la disposition en secteurs irréguliers dans une autre zone du même spécimen que fig. 2. Fig. 3 : x 425; fig. 4 : x 1170.
- Fig. 5 : Couche prismatique d'une trigonie, chaque prisme est composé d'un axe central et d'une couronne externe - acide formique, 5 %, 10 s - x 265.
- Fig. 6 : *Neotrigonia margaritacea* (actuel, Australie) : coupe dans les prismes aragonitiques après protéolyse enzymatique : pronase, pH 7,4, 37°, 4 h. Comparer avec la fig. 5. x 700.
- Fig. 7 : Détail de la structure des prismes à proximité de leur sommet (surface externe du test) - acide formique, 5 %, 10 s - x 2150.
- Fig. 8 : Détail de l'aspect des cristaux de la couronne externe d'un prisme de trigonie - acide formique 5 %, 10 s - x 2010.
- Fig. 9 : Couche lamellaire-croisée dans un Bivalve (probablement un Vénéridé) - cassure non traitée - x 1300.
- Fig. 10 : Couche lamellaire-croisée dans un Gastéropode - acide formique 5 %, 5 s - x 620.
- Fig. 11 : Couche lamellaire croisée et très fine couche prismatique externe composant le test des tubes de Scaphopodes. Coupe transversale - acide formique 5 %, 10 s - x 705.
- Fig. 12 : Sédiment en faisceaux de baguettes plus ou moins aciculaires remplissant une coquille de bivalve - cassure non traitée - x 120.



- BEN MLIH, A. (1983) -
Organisation de la phase carbonatée dans les prismes de *Neotrigonia margaritacea* Lmk. C. R. Acad. Sc. Paris, sér. 2, vol. 296, p. 585-590.
- BOGGILD, O.B. (1930) -
The shell structure of the Mollusks. D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr., Nat. Mat. Afd., Copenhagen, vol. 9, n° 2 (2), p. 230-326.
- BRAND, U. (1986) -
Paléoenvironmental analysis of Middle Jurassic (Callovian) ammonoids from Poland: trace elements and stable isotopes. J. Paleont., Tulsa, vol. 60 (2), p. 293-301.
- CUIF, J.P., Y. DAUPHIN, A. DENIS, P. GAUTRET, A. LAWNICZAK & A. RAGUIDEAU (1987) -
Résultats récents concernant l'analyse des bicristaux carbonatés; implications biologiques et sédimentologiques. Bull. Soc. géol. Fr., Paris, vol. 3 (8), p. 269-288.
- CUIF, J.P., A. DENIS & A. RAGUIDEAU (1983) -
Observations sur les modalités de mise en place de la couche prismatique du test de *Pinna nobilis* L. par l'étude des caractéristiques de la phase minérale. Haliotis, Paris, vol. 13, p. 131-143.
- CUIF, J.P., A. DENIS & M. P. TRICLOT (1985) -
Ultrastructure de la couche externe du test d'un Veneracea: *Dosinia ponderosa* (GRAY, 1838) (Mollusque, Lamellibranche). Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4è sér., 7, sect. A, vol. 4, p. 741-759.
- DAUPHIN, Y. (1988) -
Microstructure versus mineralogical and chemical data to estimate the state of preservation of fossil shells: a belemnite example (Cephalopoda - Coleoidea). Revue de Paléobiol., Genève, vol. 7, n° 1, p. 1-10.
- DAUPHIN, Y. (1989) -
Rapports entre microstructure, composition chimique et diagenèse chez quelques ammonites mésozoïques. Paläont. Z., Stuttgart, vol. 63, n° 3/4, p. 297-308.
- ERBEN, H.K. (1972) -
Über die Bildung und das Wachstum von Perlmutter. Biomineralization, Mayence, vol. 4, p. 16-36.
- ERBEN, H.K. (1974) -
On the structure and growth of the nacreous tablets in gastropods. Biomineralization, Mayence, vol. 7, p. 14-27.
- JORDAN, R. & W. STAHL (1971) -
Isotopische Paläotemperaturbestimmungen an jurassischen Ammoniten und grundsätzliche Voraussetzungen für diese methode. Geol. Jb., KULICKI, C. (1975) -
Structure and mode of origin of the ammonite proseptum. Acta Palaeont. Pol., Varsovie, vol. XX (4), p. 535-543.
- KULICKI, C. (1979) -
The ammonite shell: its structure, development and biological significance. Palaeont. Pol., Varsovie, vol. 39, p. 97-142.
- KULICKI, C. & H. MUTVEI (1982) -
Ultrastructure of the siphonal tube in *Quenstedtoceras* (Ammonitina). Stockholm contrib. Geol., vol. XXXVII (10), p. 129-138.
- KULICKI, C. & H. MUTVEI (1988) -
Functional interpretation of ammonoid septa. In Cephalopods - Present and past, WIEDMANN, J. & J. KULLMANN eds, Schweiz. Verlg. Stuttgart, p. 303-316.
- MAKOWSKI, H. (1952) -
La faune callovienne de Lukow en Pologne. Palaeont. pol., Varsovie, vol. 4, p. 1-64.
- MUTVEI, H. (1967) -
On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids. N. Jb. Geol. Paläont. Abh., Stuttgart vol. 129 (2), p. 157-166.
- MUTVEI, H. (1978) -
Ultrastructural characteristics of the nacre in some Gastropods. Zoologica Scripta, Stockholm, vol. 7, p. 287-296.
- MUTVEI, H. (1980) -
The nacreous layer in molluscan shells. In: The mechanisms of biomineralization in animals and plants, OMORI, M. & N. WATABE eds, Tokai Univ. Press, Tokyo, p. 49-56.
- MUTVEI, H. (1983) -
Ultrastructural evolution of nacre. In biomineralization and biological metal accumulation, WESTBROEK, P. & E.W. DE JONG eds, Reidel pub. C., p. 267-271.
- TAYLOR, J.D., W.J. KENNEDY & A. HALL (1973) -
The shell structure and mineralogy of the Bivalvia 2. Lucinacea, Clavagellacea, conclusions. Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.) Zool., Londres, suppl 3, 120 p.
- WISE, S.W. Jr. (1970) -
Microarchitecture and mode of formation of nacre (mother-of-pearl) in Pelecypods, Gastropods and Cephalopods. Eclogae geol. Helv., Bâle, vol. 63, n° 3, p. 775-797.

Проведены

239

Изучение и сравнение основных типов структуры арагонитовых и кальцитовых раковин моллюсков на материале из келловейских отложений Лукова. В исследованном материале преобладали аммониты, особенно *Quenstedtoceras*, из двустворчатых моллюсков изучены представители *Crassatellidae*, *Pinna Perna*, из гастропод — *Turritella* или *Cerithium*; рассмотрены также трубки *Seroula*. В результате была установлена степень сохранности раковин и их структур. Изученные структуры легко различаются, ~~но тем не менее~~ ^{однако} они подверглись диагенезу на уровне ультраструктуры. Тем не менее, благодаря относительно хорошей сохранности, некоторые не определяемые по внешней морфологии обломки раков и могли быть определены на основании особенностей их микроструктуры. 2 ототабл.

Библ. 25

Л. А. Навескал