

Géologie de la France,
n° 2, 1986, pp.155-176, 9 fig., 8 tabl., 2 pl. photo.

Interprétations paléontologique et paléoécologique de quatre niveaux à traces de vertébrés observés dans l'Autunien du Lodévois (Hérault).*

G. Gand⁽¹⁾

Mots-clés : *Ichnites, Pelycosauria (Dimetropus leisnerianus), Labyrinthodontia (Limnopus zeilleri),*
Autunien, Piste, Hérault, Bassin de Lodève

Résumé

Etude de quatre niveaux à nombreuses traces de Vertébrés observés dans l'Autunien rouge du Lodévois (carrière d'uranium de la COGEMA). Sur trois d'entre eux, isolément ou en association, existent *Dimetropus leisnerianus* et *Ichniotherium cottae*. Ces empreintes dues à des Pélycosauriens, voire à des Thérapsidés primitifs pour *D. leisnerianus* sont mentionnées pour la première fois dans le Permien français. Elles sont, par contre, connues depuis longtemps dans le Permien allemand.

Un quatrième niveau est riche en *Limnopus zeilleri*. Laissées par des gros Amphibiens Rachitomes, ces traces sont fréquentes et relativement abondantes dans l'Autunien français. Avec *D. leisnerianus*, elles permettent d'assigner un âge Autunien supérieur aux divers niveaux palichnologiques et donc de corrélérer une partie de l'Autunien rouge du Lodévois avec l'Autunien supérieur de la Forêt de Thuringe en R.D.A.

L'étude de l'orientation des traces suggère au sein d'un milieu lacustre, l'existence de zones de passage orientées sensiblement N-S et E-W, zones, peut-être, empruntées par les animaux pour se rendre en période de sécheresse, de la bordure nord du bassin permien vers les zones marécageuses situées à l'ouest.

Abstract

Study of four levels having a lot of vertebrates footprints observed in red Autunian of Lodévois (in Uranium quarry of COGEMA). On the three areas, lonely or in association, one can see *Dimetropus leisnerianus* and *Ichniotherium cottae*. The both trackmakers footprints are Pelycosaurs or perhaps primitive Therapsids concerning *D. leisnerianus*. These two footprints are mentioned for the first time in the French Permian. But, since a long time, they are well known in German Permian.

A fourth palichnological level is rich with *Limnopus zeilleri*. Made by big Rachitomous Amphibians, these footprints are frequent and somewhat, abundant in french Autunian. With *D. leisnerianus*, they allow to date late Autunian, the different palichnological areas and therefore, to make correlation between a part of red Autunian of Lodévois and the Late Autunian of "Thuringian Wald" in D.R.

From the orientation of the trackways, one can say, it existed, in the dwelling basin, passage ways directed approximatively N-S and E-W. May be, they were used by animals during the dry period, going from the North rim of permian basin to swampy areas localised towards West.

Introduction

Les traces que nous étudions ont été observées en place dans le Lodévois (fig.1 et 2) sur quatre niveaux totalisant une surface voisine de 300 m². Les trois premiers, nommés successivement C3, C'3, C''3 sont

*Manuscrit déposé le 3 décembre 1985 et accepté le 3 février 1986.

Institut des Sciences de la Terre et Laboratoire associé au CNRS, n° 157 . Centre de Géodynamique sédimentaire et Evolution géobiologique de l'Université de Dijon, 6, boulevard Gabriel 21 100 Dijon.

situés au mur de la couche C3 (fig.3 et 4) et sont visibles actuellement dans le site MCO exploité pour l'uranium par la COGEMA. Le quatrième correspond à un affleurement naturel localisé le long du ruisseau Riviéral à environ 800 m au sud-est de Saint-Martin du Bosc.

Tous ces niveaux appartiennent à l'Autunien rouge; C3, C'3 et C''3 font partie de l'ensemble du Mas d'Alary et Riviéral de l'ensemble Viala inférieur.

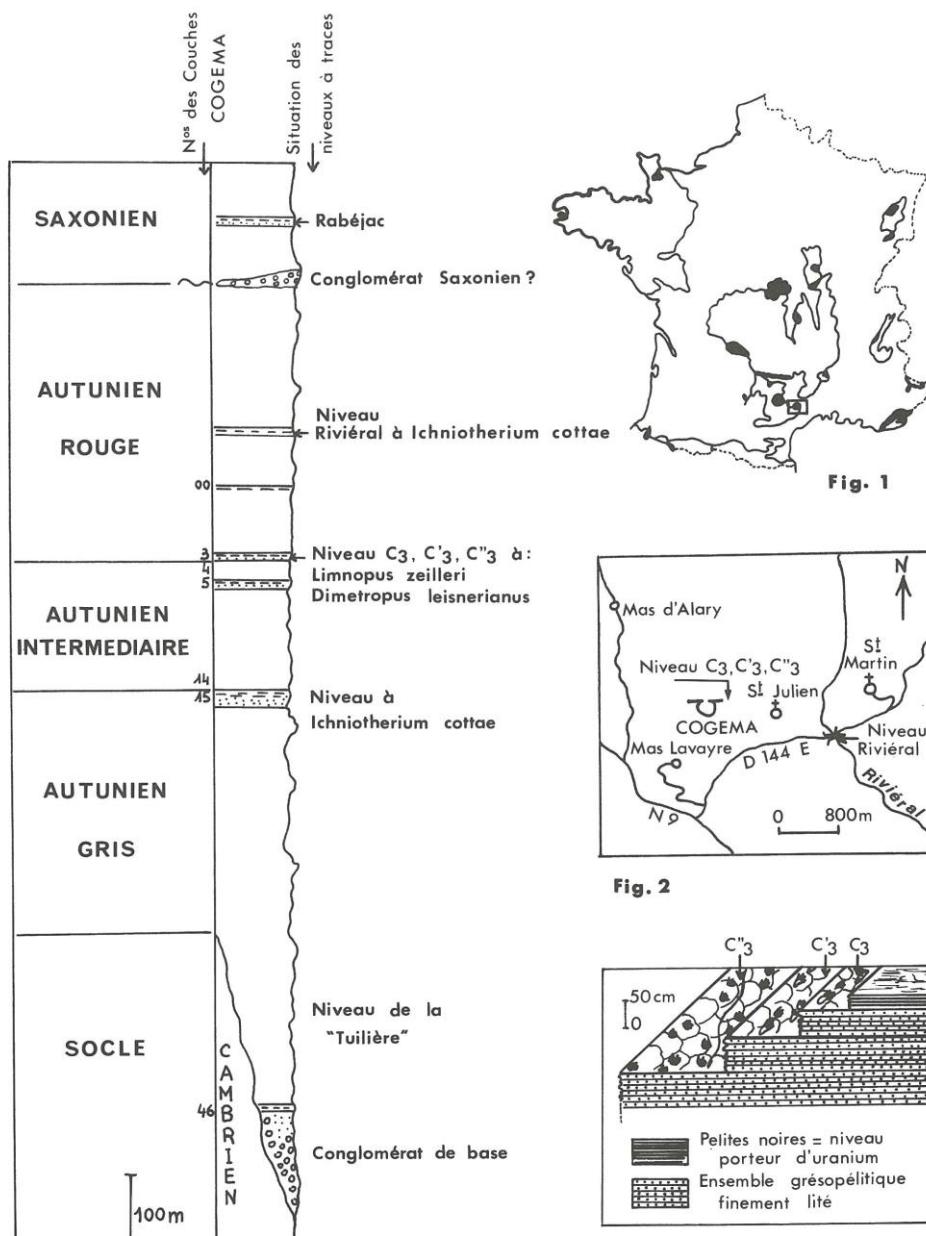


Fig. 1.- Le bassin permien de Lodève en France.
 Fig. 2.- Situation géographique des niveaux étudiés.
 Fig. 3.- 4.- Situation stratigraphique des niveaux à empreintes au sein de l'Autunien.

I.- Etude paléontologique

A. Empreintes attribuées à :

Classe Synapsida Osborn 1903 ;
 Ordre Pelycosauria Cope 1878
 1. Sous-ordre Sphenacodontia Romer et Price 1940
 a) Ichnogenre *Dimetropus* Romer et Price 1971.
Dimetropus leisnerianus (Geinitz 1863)
 Haubold 1971.

-niveau C3 (pl. I et fig 5 à 6).

a) matériel : - 16 pistes totalisant 119 pas et 137 couples pied-main observées sur un niveau riche en fentes de sécheresse et possédant des empreintes végétales.
 -4 autres traces de pied récoltées dans les déblais et provenant du même niveau.

b) description : traces de quadrupèdes pentadactyles aux doigts assez courts.

Le pied est représenté par des traces plantigrades plus longues que larges dépassant la dizaine de centimètres. Sur le niveau C3, la longueur des empreintes varie peu (coefficient de variabilité = 6,03 %) mais l'image de l'autopode est variable. Elle est soit complète, soit limitée à un contour ovale, à la seule existence des griffes ou à celle des griffes et d'un talon.

Les doigts -sauf les griffes- ont en général peu imprimé le sol, ce qui prouve qu'ils étaient plus ou moins arqués lorsque l'autopode était posé. Dans le cas assez fréquent où les phalanges ne touchaient pas ou peu le substrat, on remarque que l'extrémité des griffes est dirigée vers l'arrière de la trace (cf. 11 A, fig.5). Elles sont alors acérées ce qui suggère des animaux carnivores.

Dans les autres cas, leur extrémité est plutôt dirigée dans le prolongement des doigts. On voit alors que leur morphologie est quelque peu variable acquérant quelquefois la forme d'une spatule ou d'un Y.

Les doigts sont plutôt droits, ténus, rayonnants et divergent peu (I.V. = 39°). Leur longueur n'est pas très différente l'une de l'autre et il y a lieu de remarquer que les orteils centraux sont subégaux, le V étant légèrement plus petit que le II. La formule suivante résume les différences de longueur :

$$I < V \leq II < III \leq IV.$$

La trace du métapode est assez indistincte mais elle est nettement mieux imprimée que les orteils et forme avec eux presque un carré puisque le rapport L / L' vaut environ 0,95.

En continuité, à l'arrière des orteils III, IV, V apparaît le "talon" souvent entouré d'un bourrelet de refoulement. Il marque l'emplacement du tarse et correspond surtout à la trace du calcaneum et de l'astragale. Son importance est variable. Il représente en moyenne 30 % de la longueur totale de la trace.

La main est souvent mal dessinée. Elle est plus petite que le pied dans un rapport de longueur Lp / Lm voisin de 1,60. Elle est placée, en général, assez près

du pied, à une dizaine de centimètres, souvent vers l'extérieur mais de manière irrégulière. Le chevauchement primaire est possible (piste 3) mais il est assez rare.

C'est une trace d'aspect chirothéroïde, massive, aussi longue que large, tournée vers l'intérieur de la piste aux doigts épais, apparemment griffue, pentadactyle. Les doigts sont courbés vers la piste sauf le V qui est rectiligne. Il est réduit, souvent absent. IV est prédominant mais de peu sur le III. La formule suivante résume les longueurs digitales :

$$I < II < V < III < IV$$

Le rapport entre surface du pied / surface de la main est égal en moyenne à 2,38.

y) étude statistique (tableaux 1 et 2)

-le pied

Si l'on considère la totalité des empreintes mesurables, on constate d'abord pour les pieds que tous les caractères suivent la loi normale sauf I. V et I. Et d'une manière générale, les éléments longueurs s'ajustent beaucoup mieux à la distribution Gauss-Laplace que les éléments largeurs (angles et écarts interdigitaux). L'observation des rapports montre que $m1 / m2$, m/t , $voire m3/m4$ situé à la limite du seuil 5% varient de manière aléatoire et que par conséquent, ils ne peuvent pas être retenus pour de futures comparaisons. Par contre m/m' , m''/I . IV semblent acceptables.

Les coefficients de variation sont assez nettement plus faibles- sauf exception (angle q, L, m" et m/m') - pour les éléments longueurs que pour les éléments largeurs : En définitive, on voit donc que peu de rapports testés seront susceptibles d'être retenus pour affiner la description morphologique. Il y a naturellement les rapports digitaux auxquels on peut ajouter quelques autres concernant essentiellement certains écarts digitaux. Une telle conclusion n'est d'ailleurs pas nouvelle et corrobore les résultats de G. Demathieu (1970) concernant les traces de Vertébrés du Trias français. Il est un fait bien démontré que les éléments longueurs varient beaucoup moins que les éléments largeurs : Ils sont donc plus fiables. Et d'une manière générale, il vaut mieux mesurer certains écarts interdigitaux que les angles correspondants.

La différence entre les deux types de caractères relatifs aux empreintes est également nette lorsqu'on examine les coefficients de corrélations nettement meilleurs lorsqu'il s'agit des longueurs digitales.

-la main

Tous les caractères mesurés sauf m' suivent également la loi normale et ce qui a été dit précédemment à propos des coefficients de variation reste valable ici mais seulement si on considère les rapports; si on examine les valeurs relatives aux dimensions digitales et aux écarts on s'aperçoit qu'elles sont du même ordre voire quelquefois inverses de celles du pied. De telles différences s'expliquent vraisemblablement par un glissement longitudinal plus prononcé pour le pied que pour la main. Elles pourraient également signifier que les mains n'intervenaient pas de manière assurée dans la locomotion.

Précisons enfin qu'aucun des caractères largeurs n'est corrélé sauf $m3 / m4$ mais de manière négative. L'absence de linéarité entre angles et écarts

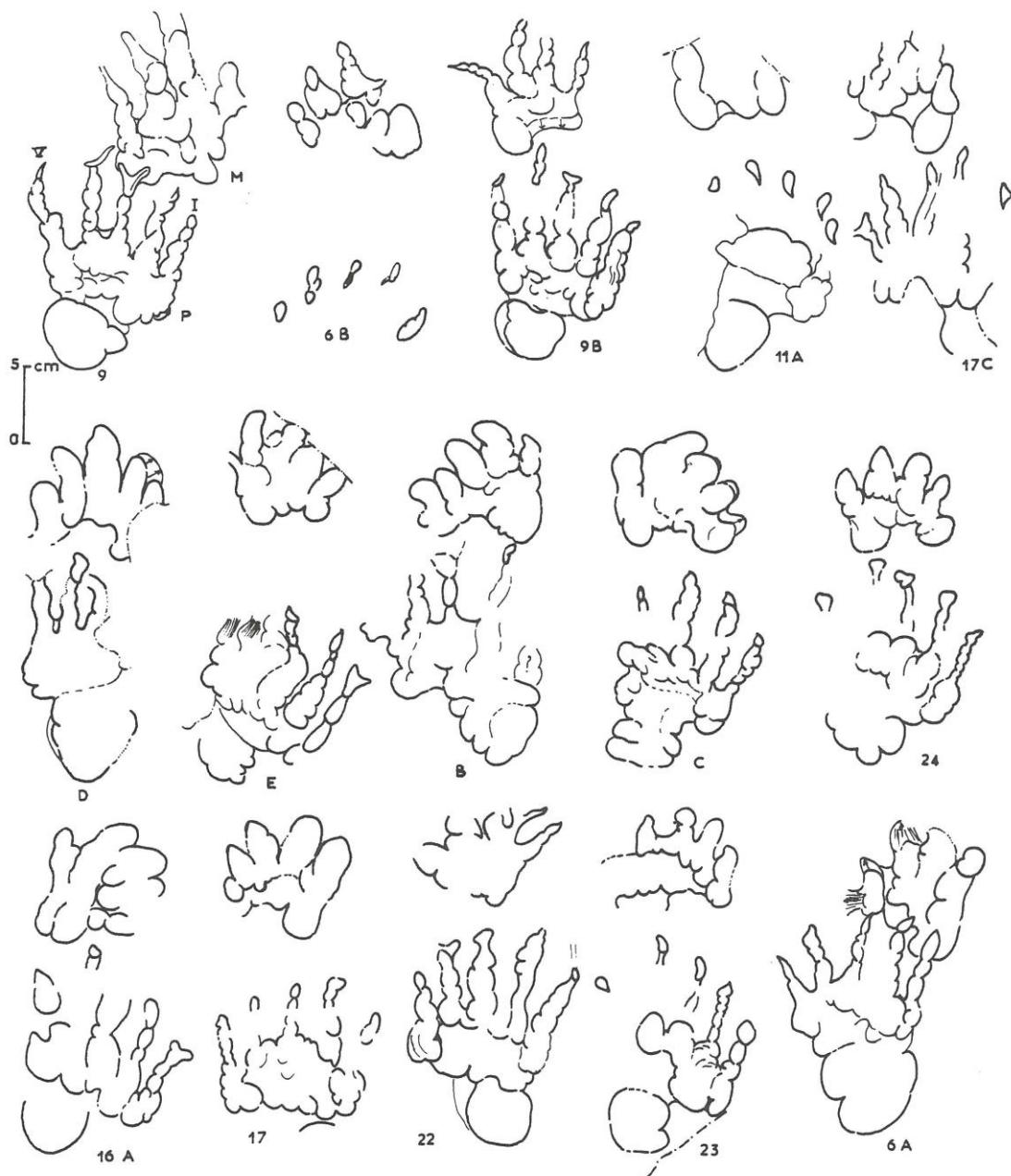


Fig.5.- Couples pied-main *Dimetropus leisnerianus* ; Niveau C3;

Autunien supérieur du bassin de Lodève.

Traces isolées : 6B, 9, 23 et 24

Piste 5 : 16 A (P2M2); 17 (P4M4); 17C (P5M5)

Piste 2 : D (P1M1); E (P2M2); B (P3M3); C (P4M4)

Piste 3 : 6A (P5M5)

Piste 7 : 11A - 9B

TRACES DE VERTEBRES OBSERVEES DANS L'AUTUNIEN DU LODEVOIS

159

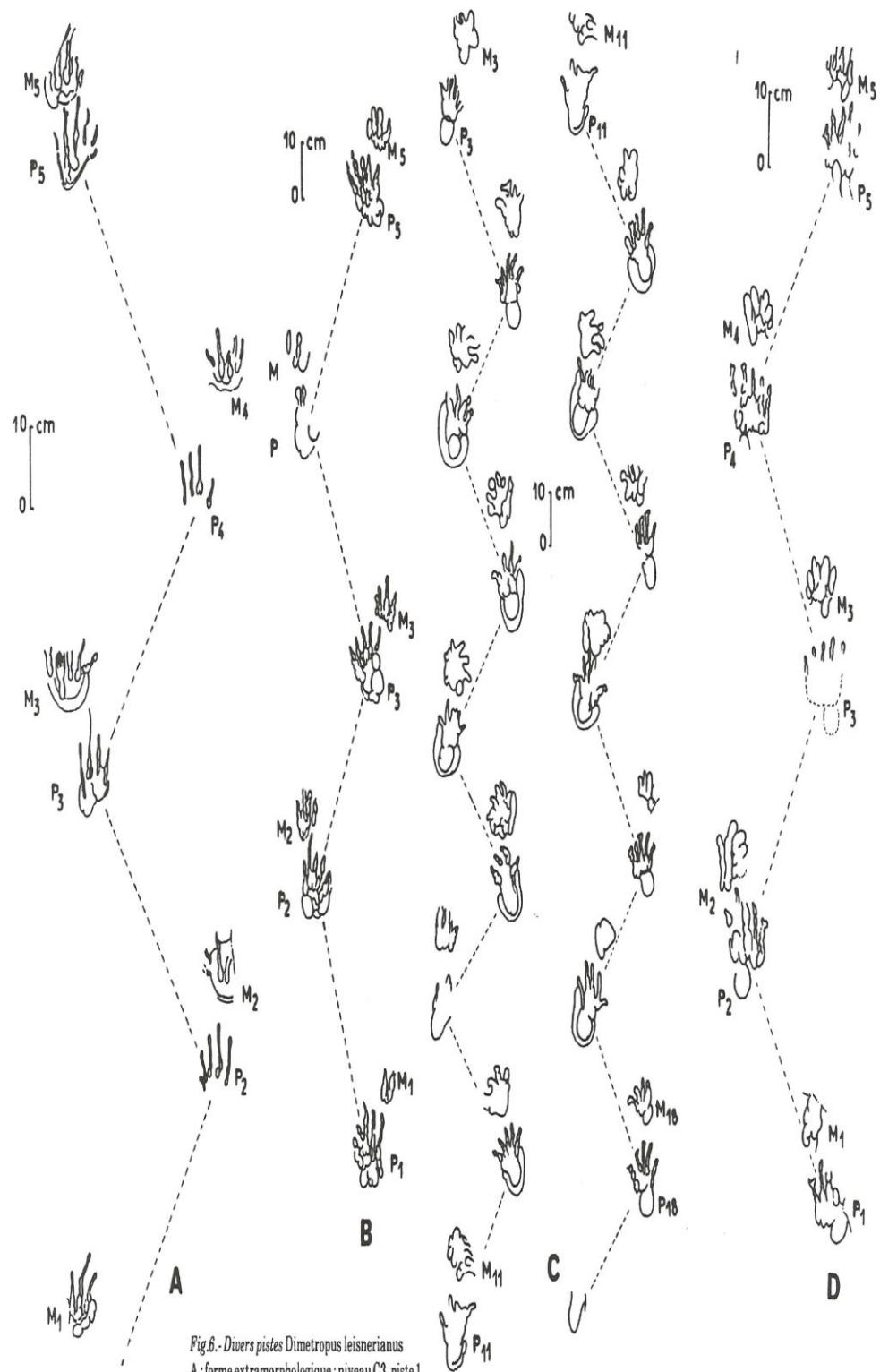


Fig. 6.- Divers pistes *Dimetropus leisnerianus*
A : forme extramorphologique ; niveau C3, piste 1
B : niveau C'3
C : piste 4; D : piste 5 ; niveau C3

Paramètres Caractères	n	m moyenne	Ecart-type	% Variabilité	Bornes de l'intervalle de confiance pour la moyenne (5%)	G : Asymétrie	VR: Variable réduite.Test de CRAMER	P Probabilité de dépasser VR (seuil 5%)
du Pied								
L	24	141,33	8,524	6,03	138-145	- 0,279	0,591	66
I	21	106,85	6,126	5,73	104-110	0,324	0,646	52
II	29	33,03	3,630	10,99	31-35	1,206	2,783	11
III	29	41,41	6,543	15,80	38-44	0,785	1,810	77
IV	24	49,62	6,247	12,58	46-52	0,495	1,048	30
V	23	39,04	5,919	15,16	35-43	0,237	0,492	63
m (II.IV)	22	53,86	8,013	14,88	50-57	0,719	1,464	15
m'(I.V)	21	101,28	16,501	16,29	94-109	0,543	1,084	28
m''(I.IV)	21	81,43	10,132	12,44	77-86	0,152	0,303	77
t(II.IV)	24	18,58	8,587	46,21	15-22	0,302	0,640	53
I.IV	15	29,60	7,462	25,21	25-34	0,733	1,263	21
I.V	20	38,75	9,851	25,42	34-43	1,661	3,245	01
q	23	83,48	4,747	5,69	81-86	0,530	1,103	28
L'	25	90,88	9,514	10,47	87-95	0,070	0,151	88
de la piste								
Enjambée P	62	615,40	59,257	9,53	600-630	0,119	0,391	70
Enjambée M	35	610,91	69,856	11,43	587-635	0,013	0,033	98
Pas oblique P	62	377,52	36,347	9,53	368-387	0,127	0,419	68
Pas oblique M	44	370,54	52,547	14,18	395-387	0,389	1,089	28
Angle du pas P	54	107,02	8,817	8,24	109-105	- 0,727	2,243	07
Angle du pas M	35	109,97	14,843	13,50	105-115	- 1,186	2,984	01
Angle du P/axe	43	- 11						
Angle de la M/axe	25	- 11,8						
Longueur couple P-M	55	131,09	22,688	17,31	125-137	0,827	2,573	01

TABLEAU 1

Tableau 1 : Paramètres statistiques concernant les traces de pied ; Dimetroplus leismerianus ; I, II, ..., V : longueur des doigts, m ; distance séparant les doigts I-IV, m ; I-IV, et m' : I-IV ; distance des doigts I-II... angle I-V ; f : t : angle II-IV ; q : mesure oblique ; angle défini par l'axe passant par III et l'axe tangent aux coussinets digito-métatarsiens I-V ; L : mesure la longueur de la masse pentadactyle ; couple P-M : couple pied-main, LP : longueur de la main, angle en degrés - dimension en mm.

Paramètres Corrélations Rapports	n	m moyenne	Ecart type	K% Variabilité	Bornes de l'intervalle de confiance pour la moyenne (5%)	G Asymétrie	VR Variable réduite. Test de CRAMER	Corrélation calculée R	Corrélation théorique (5%) R'
L/1	20	1,335	0,104	7,81	1,26 -1,40	0,666	1,301	0,08	0,44
L/L'	24	1,571	0,173	10,98	1,68 -1,46	- 0,453	0,959	0,14	0,40
II/I	26	1,29	0,170	13,22	1,21 -1,36	0,375	0,823	0,51	0,39
III/II	27	1,16	0,123	10,62	1,11 -1,21	- 0,082	0,183	0,76	0,38
IV/III	23	1,08	0,107	9,93	1,04 -1,13	0,610	1,267	0,66	0,40
IV/V	21	1,30	0,198	15,26	1,21 -1,39	1,310	0,261	0,41	0,43
m/m'	19	0,54	0,073	13,58	0,49 -0,59	- 0,409	0,782	0,59	0,46
m/m"	20	1,24	0,189	15,20	1,12 -1,37	- 0,609	1,188	0,54	0,44
m/m'''	20	0,66	0,092	13,82	0,73 -0,60	- 1,026	2,004	0,56	0,44
m/t	22	4,26	4,354	102,30	1,47 -7,04	3,839	7,819	0,49	0,42
m''/I.IV	13	2,85	0,556	19,49	2,39 -3,32	0,067	0,109	0,60	0,55
m'/f	20	2,71	0,646	23,82	2,28 -3,15	0,828	1,616	0,36	0,44

Tableau 2 : légende idem tableau 1

correspondants s'explique aisément par la grande difficulté de la mesure angulaire. Celle relative aux divers écarts interdigitaux considérés ici peut s'expliquer par la position aléatoire des doigts durant la pose de l'autopode. Les valeurs $t = r\sqrt{N-2}/\sqrt{1-r^2}$ montrent que les coefficients de corrélation significatifs au seul 5 % ne sont néanmoins pas dues au hasard.

δ) approche paléontologique

-silhouette et dimensions des animaux établis à partir des pistes (tableau 3).

L'angle du pas de pied est assez faible (107°) et varie peu (K % = 9 %). Par contre, celui de la main, en moyenne légèrement supérieure (109°), varie plus et ne suit pas la loi normale, comme du reste la longueur du couple pied-main. De tels résultats soulignent la position assez aléatoire de la main durant la locomotion qui ne se place pas de manière régulière devant le pied. Elle peut être située vers l'extérieur ou l'intérieur de la piste, être convergente ou divergente. Dans quelques pistes, l'angle du pas de main est supérieur à celui du pied.

Tous ces caractères semblent indiquer des animaux à locomotion peu aisée munis de membres postérieurs et antérieurs relativement fléchis et de longueur peu différente. La position du barycentre déterminé à partir du rapport de surfaces des traces de pied et de main (G. Demathieu, 1970) était situé à environ au tiers de la longueur du tronc à partir de l'acétabulum. Il nous est donc permis d'imaginer des animaux au train arrière plus fort que le train avant et possédant sans doute une queue assez forte et longue. Le tronc devait être assez court, si l'on se réfère à la position de la main : "coupling value" évalué à 0, 94 ; (E.F. Peabody, 1959).

En utilisant les méthodes de D. Baird, 1952 et W. Soergel, 1925, nous avons calculé pour chacune des pistes la dimension du tronc. La moyenne des résultats obtenue à partir de chacune de ces méthodes est comprise entre 49 et 59 cm et montre bien que tous ces animaux avaient des tailles comparables comprises environ entre 1,50m et 2 m.

e) Essai de position systématique

Les caractères de la piste ainsi que ceux des autopodes (l'hétéropodie, l'existence de griffes acérées) nous orientent vers des Reptiles plantigrades comme auteurs de ces ichnites. A l'Autunien, ceux-ci sont connus. Ce sont les Cotylosauriens : Diadectidés, peut-être même déjà des Pareiosauridés bien qu'ils n'apparaissent qu'à partir du Permien moyen (Saxonien ?), les Pélycosauriens qui forment le groupe dominant (Edaphosaura - Coseidé au 5ème orteil très grand, Sphenacodontia et Ophiacodontia). Les Thérapsidés n'existent théoriquement pas à l'Autunien car les premiers apparaissent semble-t-il en Afrique du Sud au Permien moyen.

Afin d'essayer de cerner la position systématique des auteurs des traces, *Dimetropus leisnerianus*, nous avons comparé :

- les traces dessinées à partir des squelettes d'autopodes d'animaux ayant vécu à la même époque, y compris les Thérapsidés (A.S. Romer, 1956, J. Piveteau, 1961, H. Haubold, 1984).

- ces divers squelettes avec quelques reconstitutions osseuses établies à partir des meilleures traces de pied *Dimetropus*.

- statistiquement les rapports digitaux II / I, III / II, IV / III, IV / III et IV / V entre Cotylosauriens, Pélycosauriens et Thérapsidés et entre traces *Dimetropus* et chacun de ces groupes (tabl. 4).

- les proportions de divers squelettes avec les mensurations des pistes. Au terme de cette analyse, il ressort que des rapprochements sont possibles avec un Diadectidé du genre *Diasparactis* essentiellement en raison d'une analogie de structure existant entre les mains. Mais, d'une manière générale, la comparaison statistique entre Cotylosauriens et *Dimetropus* indique qu'il existe des différences significatives importantes entre les rapports digitaux testés (tabl. 4, 5 à 8).

L'exiguité du tarse *Dimetropus* fait beaucoup penser aux Pélycosauriens comme auteurs possibles. Seulement il y a également des différences significatives au seuil 5 % entre les deux séries d'échantillons. Celles-ci intéressent les rapports III / II, IV / III pour les moyennes et III / II, IV / V pour les variances. Le tableau 4 montre enfin qu'entre Thérapsidés et *Dimetropus* les différences significatives sont moins nombreuses. Elles

Eléments de la piste en mm et en degrés	1	2	3	4	5	6	9	D	F	G
Enjambée P	776	646	615	553	670	695	590	746	866	731
Enjambée M	761	658	575	557	679	710	564	-	872	742
Enjambée P	502	409	374	357	392	424	407	517	485	500
Pas oblique M	554	390	404	325	403	398	401	-	534	493
Longueur couple P-M	130	123	109	135	110	162	165	194	121	176
Largeur de la piste extérieur	505	375	430	333	350	360	460	460	372	497
" " intérieur	300	115	280	61	75	70	160	-	75	200
Ecartement des P	340	220	250	214	220	245	315	415	290	355
" M	400	260	150	162	210	190	250	390	292	310
Longueur du tronc	620	480	355	410-440	420	558	480	-	550	-
P	102	115	106	102	118	112	88	92	128	95
Angle du pas M	88	102	90	118	119	122	90	-	110	97
Orientation de la trace P	- 3,4°	- 10°	- 50	- 19°	- 3°	- 13°	-	c	- 16	c
M	- 6°	- 3°	- 29°	- 18°	- 8°	4°	- 4°	c	- 6	c
Pied L	101	128	144	138	140	152	156	180	147	147
Pied I	86	100	105	113	104	108	127	-	118	110
Main L	98	82	88	91	85	104	96	110	91	
I	-	85	87	102	92	86	95	-	86	
Doigts I Pied - Main	45 56	36 24	33 28	34 26	32 16	35 28	-	-	36	-
II	81 83	46 36	43 35	39 37	38 32	38 40	-	-	46	37
III	96 94	54 49	52 41	46 49	43 41	45 56	-	-	56	51
IV	104 106	55 56	51 49	49 52	47 45	48 66	-	-	57	63
V	98 77	- 40	40 45	35 52	39 40	41 60	-	-	41	50
Angle II - IV Pied - Main	- -	18 28	22 33	23 21	18 33	11 50	-	-	28	14
Angle I - IV Pied - Main	- -	- -	28 -	33 36	- -	26 27	-	-	-	-
Angle I - V Pied - Main	39 -	- -	39 -	48 60	38 55	33 32	-	-	47	-
Distance II - IV (m) Pied - Main	53 -	- 39	59 58	56 44	53 48	50 50	-	-	65	52
Distance I - IV (m") Pied - Main	80 -	- 58	78 -	86 84	83 -	81 78	-	-	91	-
Distance I - V (m') Pied - Main	83 -	- 80	101 -	110 105	99 80	49 82	-	-	116	-
Angle q (oblique)	-	68	85° -	85 -	83 -	84 -	-	-	85	-
Longueur enjambée P / Longueur du P	7,71	5,05	4,46	4,00	4,78	4,57	378	-	5,87	
Longueur enjambée P / largeur extérieure de la piste	1,54	1,72	1,43	1,66	1,91	1,93	1,28	1,62	2,32	1,47

Tableau 3.- Mensuration des pistes D. leisnerianus
1, 6 et 9 : niveau C3 ; D, F, G : niveau C'3 ; C : convergent

Eléments statistiques Rapports		n	m	Ecart-type	K %	t calculé	t lu (5%)	F calculé	F lu (5%)
1 II / I	D T	26 7	1,29 1,43	0,170 0,272	13 19	1,70	2,03	2,86	2,49 (3,63)
2 III / II	D T	27 7	1,15 1,15	0,123 0,099	11 9	0,08	2,03	1,36	3,83
3 IV / III	D T	23 7	1,08 1,12	0,107 0,122	10 11	0,90	2,05	1,45	2,55
4 IV / V	D T	21 07	1,30 1,07	0,198 0,193	15 18	2,64	2,06 (2,78)	1,05	2,60
5 II / I	D C	26 10	1,29 1,47	0,171 0,144	13 10	2,97	2,03 (2,72)	1,32	2,73
6 III / II	D C	27 10	1,15 1,56	0,123 0,592	11 37	3,46	2,03	2,49	2,27
7 IV / III	D C	23 10	1,08 1,28	0,107 0,147	10 11	4,55	2,04	2,02	2,34
8 IV / V	D C	21 10	1,30 1,73	0,198 0,366	15 21	4,31	2,04	3,60	2,39 (3,46)
9 II / I	D P	26 8	1,29 1,29	0,171 0,185	13 14	0,01	2,03	1,29	2,40
10 III / II	D P	27 8	1,15 1,29	0,123 0,204	11 16	2,26	2,03	3,05	2,39 (3,42)
11 IV / III	D P	33 8	1,08 1,19	0,107 0,121	10 10	2,58	2,04 (2,76)	1,39	2,46
12 IV / V	D P	21 8	1,30 1,44	0,198 0,314	15 21	1,43	2,05	2,74	2,51 (3,56)

Tableau 4.- Comparaisons statistiques entre quelques rapports digitaux concernant :

-Dimetropus leisnerianus et les squelettes d'autopodes de Cotylosauriens (9 à 12)

-D. leisnerianus et les squelettes d'autopodes de Cotylosauriens (5 à 8)

-D. leisnerianus et les squelettes d'autopodes de Thérapsidés (1 à 4)

Le chiffre entre parenthèses représente la valeur du seuil 1 %.

Eléments statistiques Rapports		n	m	Ecart-type	K%	t calculé	t lu (5%)	F calculé	F lu (5%)
II/I	SA R	8 15	1,31 1,77	0,12 0,46	10 26	2,75	2,08 (2,83)	13,77	3,53
III/II	SA R	7 16	1,17 1,24	0,07 0,12	6 9	1,43	2,08	2,69	3,94
IV/III	SA R	9 16	1,07 1,07	0,04 0,10	4 10	0	2,07	5,92	2,64
IV/V	SA R	5 10	1,38 1,15	0,05 0,11	5 9	4,39	2,16	4,30	6,00
V/III	SA R	5 10	0,79 0,88	0,09 0,09	11 11	1,82	2,16	1,12	3,63
m/m'	SA R	4 9	0,69 0,57	0,06 0,08	9 14	2,66	2,20 (3,11)	1,50	8,85

Tableau 5.- Comparaisons statistiques entre quelques rapports concernant le pied de Limnopus zeilleri (SA) et celui d'Ichnotherium cottae (R : Rivieral).

Paramètres Caractères	n	m moyenne	Ecart-type	K% Variabilité	Bornes de l'intervalle de confiance pour la moyenne (5%)	G : Asymétrie	VR: Variable réduite Test de CRAMER	P Probabilité de dépasser VR (seuil 5%)
L	8	111	17,038	15,35	97-125	- 0,038	0,050	88
I	8	116,50	11,501	9,87	107-126	- 0,490	0,651	52
I	8	72	11,940	16,58	62-82	1,625	2,161	03
II	8	99	13,331	13,46	88-110	0,721	0,959	44
III	8	107,37	13,574	12,64	96-119	- 0,546	0,726	47
IV	8	91,62	16,422	17,92	78-105	0,099	0,132	99
m(II.IV)	8	82,87	12,665	15,28	72-93	- 0,561	0,746	46
m"(I.IV)	7	107,86	10,057	9,32	98-117	- 0,899	1,134	26
t(II.IV)	6	36,17	10,496	29,02	25-47	0,531	0,628	53
I.IV	7	42,86	10,885	25,40	33-53	0,402	0,507	62
III.IV	7	22	7,594	34,52	15-29	1,899	2,392	01
I.III	7	21,28	4,786	22,48	17-26	0,864	1,089	28

Tableau 6.-Paramètres statistiques concernant les traces de mains L. zeilleri (niveau C'3).

Tableau 7.-Comparaisons statistiques entre quelques rapports concernant les mains de Limnopus zeilleri (SA : échantillon de Saint-Affrique ; C'3 : échantillon du niveau C'3 du Lodévois).

éléments statistiques Rapports		n	m	Ecart-type	K%	t calculé	t lu (5%)	F calculé	F lu (5%)
L/I	SA C'3	16 8	0,86 0,95	0,11 0,14	12 15	1,68	2,07	1,74	2,71
II/I	SA C'3	17 8	1,31 1,39	0,13 0,16	10 12	1,33	2,07	1,31	2,66
III/II	SA C'3	18 8	1,10 1,09	0,08 0,06	8 5	0,31	2,06	1,65	3,48
IV/III	SA C'3	16 8	0,87 0,85	0,05 0,08	6 10	0,73	2,07	3,02	3,51
IV/II	SA C'3	16 8	0,96 0,92	0,09 0,09	10 10	1,03	2,07	1,07	2,71
m2/m3	SA C'3	14 7	0,84 0,82	0,15 0,17	18 20	0,28	2,09	1,36	2,92
m/m"	SA C'3	12 7	0,72 0,78	0,07 0,10	9 13	1,56	2,11	2,05	3,09
m1/m2	SA C'3	14 7	1,02 0,99	0,30 0,43	30 43	0,19	2,09	2,20	2,92
I.III/III.IV	SA C'3	14 7	1,74 1,05	0,69 0,39	40 37	2,44	2,09	2,92	3,98

concernent uniquement les rapports II / I pour les variances et IV / V pour les moyennes toujours au seuil 5 %.

Il paraît donc vraisemblable au vue de ces résultats qu'il faille peut-être rechercher parmi les Thérapsidés primitifs les auteurs possibles de ces empreintes plantigrades.

Φ) Autres traces Dimetropus leisnerianus

-En Allemagne (Thuringe) et en Angleterre
Dans un récent travail, H. Haubold (1983) a

représenté certaines formes *D. leisnerianus* (Geinitz) observées depuis le siècle dernier dans le Permien de Thuringe. Le rapprochement des formes 10 et 11 (H. Haubold, 1983, p. 221) avec celles du niveau C3 figurées 11A et B, fig.5) est particulièrement convaincant. Il montre sans aucune ambiguïté possible que cette ichnoespèce est également présente dans le Lodévois⁽¹⁾.

Elle est aussi connue en Angleterre dans l'Envile Group.

⁽¹⁾Lors d'un récent voyage en DDR, nous avons vu à Halle et au Musée de Gotha ces empreintes.

Eléments de la piste en mm et en degrés	A	C	E	F	8	10	11	12
Enjambée P	677	618	640	699	900	852	870	565
M	-	603	617	706	-	858	865	-
P	470	399	527	574	692	601	580	461
Pas oblique								
M	-	383	464	556	-	617	640	-
Longueur couple P - M	153	181	189	296	-	181	210	-
largeur de la piste extérieure	545	366	580	617	650	600		
intérieure	-	80	110	278	-	325		
Ecartement des P	350	276	492	464	480	415		
Ecartement des M	340	223	230	413	-	470		
Longueur du tronc	-	550	555	600 710	-	645		
P	89	102	74	77	82	91	96	72
Angle du pas								
M	-	105	85	78	-	86	85	
P	c	c	c	-1,5	-24	-12		
Orientation de la Trace								
M	c	c	-30	-29	-	-17		
Pied L	165	176	-	157	101	136		97
I	-	-	-	188	140	162		
Main L	92	104	84	113	-	56		
J	-	-	103	120	-			
Doigts I Pied - Main	-	51	(79) 52,3		(117) -		(78) -	
Doigts II	-	59,2	79,1		(128) -		(71) -	(91) -
Doigts III	-	71	91,8		(127) -		(86) -	(93) -
Doigts IV	-	59,2	79,7		(127) -			
Doigts V	-		(87)		(77) -			
Angle II - IV Pied - Main	-	29	40					
Angle I - IV Pied - Main	-	37	45					
Angle I - V Pied - Main	-							
Distance II - IV (m) Pied - Main	-	69	87		80 -			
Distance I - IV (m") Pied - Main	-	93	111					
Distance I - V (m') Pied - Main	-							
Angle q (oblique)	-							
Longueur enjambée P/Longueur du P	4,10	3,51	-	4,45	8,91	6,26		5,82
Longueur enjambée P/largeur extérieure de la piste	1,24	1,69	1,10	1,13	1,38	1,42		

Tableau 8.- Mensuration des pistes. A à F : *Limnopus zeilleri*
niveau C"3; 8 à 12 : *Ichnotherium cottae*; niveau C3

-Dans le Lodévois

Quelques empreintes observées dans la collection Lugagne, au musée J. Audibert à Lodève et décrites de manière originale par P. Ellenberger (1983) fig.11 et 12, planche II, appartiennent en réalité à cette ichnoespèce. Elles proviennent de la carrière de Rabéjac ouverte dans un niveau stratigraphique plus élevé que le niveau C3 (fig.3).

D'après H. Haubold (1971), *D.leisnerianus* est une empreinte qui apparaît à l'Autunien supérieur et qui existe encore à la base du Saxonien (Tambacher sandsteins de la Forêt de Thuringe). Les observations faites dans le Lodévois confirment cette répartition verticale.

-niveau C3 (planche I et fig .6)

a) *Matériel* : Plus au nord du niveau C3, à une cinquantaine de mètres, sur un niveau également riche en fentes de sécheresse, nous avons observé de nombreuses pistes. Mais les traces - plus d'une centaine - n'y sont pas bien dessinées, limitées pour la grande majorité d'entre elles au seul contour sauf pour quelques - unes de la piste F qui a été schématisée en partie (fig.6).

β) Brève présentation. Par rapport aux traces précédentes, elles apparaissent plus massives, apparemment plus larges. Les doigts sont moins déliés, et le talon est moins distinct du métapode. Elles sont en moyenne un peu plus longues (156 mm contre 141 mm) si bien qu'on peut penser que les animaux étaient plus grands que ceux qui ont piétiné le niveau C3.

Dans plusieurs cas , des empreintes C3 se superposent sur celles du niveau C3, ce qui laisse supposer que ces ichnites ne sont pas très différents l'un de l'autre. La comparaison statistique de divers rapports relatifs au pied, ainsi que celle intéressant les éléments de la piste (même angle du pied 105 /107 °, autopodes convergents...) confirmant que ces deux échantillons ne diffèrent pas de manière significative.

2) S / O Edaphosaura Case 1915**b) Ichnogenre *Ichniotherium* Pohlig 1892
Ichniotherium cf. cottae (Pohlig, 1885)**

a) *Matériel.* Niveau Riviéral : 174 empreintes de pied et de main dont 35 ont été moulées au plâtre. Aucune piste n'est visible.

Niveau C3 : 14 pistes dont une -la piste 10- comporte plus de 22 pas.

β) Description (Fig. 7 D2 à F7). Grandes traces de quadrupèdes pentadactyles apparemment plus larges que longues dépassant la dizaine de centimètres. L'image de la plupart des empreintes est limitée aux cinq extrémités digitales en forme de boules ou en celle de trou de serrure, et en raison de glissements survenus lors de la pose de l'autopode il existe également des trainées digitales (fig.8, piste 8). Dans tous les cas , ces traces représentent des formes limites (traces extramorphologiques d'H.Haubold) peu caractérisables . Elles sont souvent incomplètes. Les doigts larges sont néanmoins bien écartés et rayonnants et leur extrémité est située sur un arc de cercle assez régulier.

Les pistes sont larges (pistes 10 et 8, fig.8) ; l'angle du pas faible (environ 85°).

y) Sur l'attribution de ces ichnites à l'ichnogenre Ichniotherium - discussion

Ces traces nous ont longtemps intrigué et nous les avions successivement attribuées à *Laoporus* puis à des formes extramorphologiques de *Limnopus*.Mais récemment ,en compagnie du docteur Haubold et du docteur Martens, au Muséum de Gotha, en RDA, nous avons vu de nombreuses empreintes d'*Ichniotherium cottae* et en particulier des formes limites. Après avoir revu le matériel de Riviéral, il nous paraît plus assuré aujourd'hui d'attribuer la majorité de ces ichnites à *Ichniotherium cottae* pour les raisons suivantes :

- la main, lorsqu'elle est complète est d'abord pentadactyle.

- au pied, le doigt V est long, presque aussi long que le III, les deux étant légèrement plus courts que le rayon IV qui est le plus grand (E1 à E5, fig.7) ; c'est un argument important qui est confirmé par la comparaison statistique entre l'échantillon *Limnopus zeilleri* de Saint-Affrique et celui de Riviéral (tabl.5). Il existe trois différences significatives. L'une intéresse précisément les moyennes du rapport IV / V les deux autres concernent les variances de II / I et IV / V.

-d'autre part, sur le niveau C3, *Ichniotherium cottae* existe bien avec , en particulier, la trace typique du basipode elliptique et les extrémités digitales.Celles-ci sont tout à fait semblables à ce que nous avons observé sur le matériel allemand. La morphologie dénote l'existence de griffes émoussées plutôt que d'ongles car on voit fréquemment un petit crochet latéralement à l'extrémité arrondie du doigt (E2 : fig.7).

Les traces de glissement digital telles que nous les avons observées (D1 à D12, fig.7) existent également chez cet ichnogenre (cf. H. Haubold,1973, p.54). Ce sont elles qui nous ont fait d'abord penser à *Laoporus* mais elles n'ont bien entendu aucune valeur systématique puisqu'elles se rencontrent également dans d'autres ichnogénres comme *Limnopus*.

δ) Répartition. Ces traces sont fréquentes et abondantes dans le Permien allemand (Autunien et Saxonien) où elles cotoient *Dimetropus leisnerianus*. Il semble donc bien qu'il en soit de même dans le Permien français. Seulement, pour des raisons encore obscures (érosion météorique, glissements) *Ichniotherium cottae* semble surtout représenté par des formes incomplètes et extramorphologiques. Comme ces traces rappellent également celles de *Limnopus*, il est parfois difficile d'être sûr de l'attribution générique concernant certaines d'entre elles.C'est le cas, en particulier pour les mains (G1 à H, fig.7) qui, en l'absence du doigt I ou V et de la trace du basipode, ressemblent à s'y méprendre à celle de *Limnopus*. Mais la morphologie des extrémités digitales et la valeur des rapports digitaux nous permettent d'attribuer la majorité des traces de Riviéral à *Ichniotherium cf. cottae* mais sans que le doute soit pour autant définitivement levé pour quelques unes d'entre-elles en raison de la conservation partielle du matériel.

B. - Traces attribuées à :

Classe Labyrinthodontia Meyer 1842
Ordre Temnospondyli Zittel 1887 - 1890

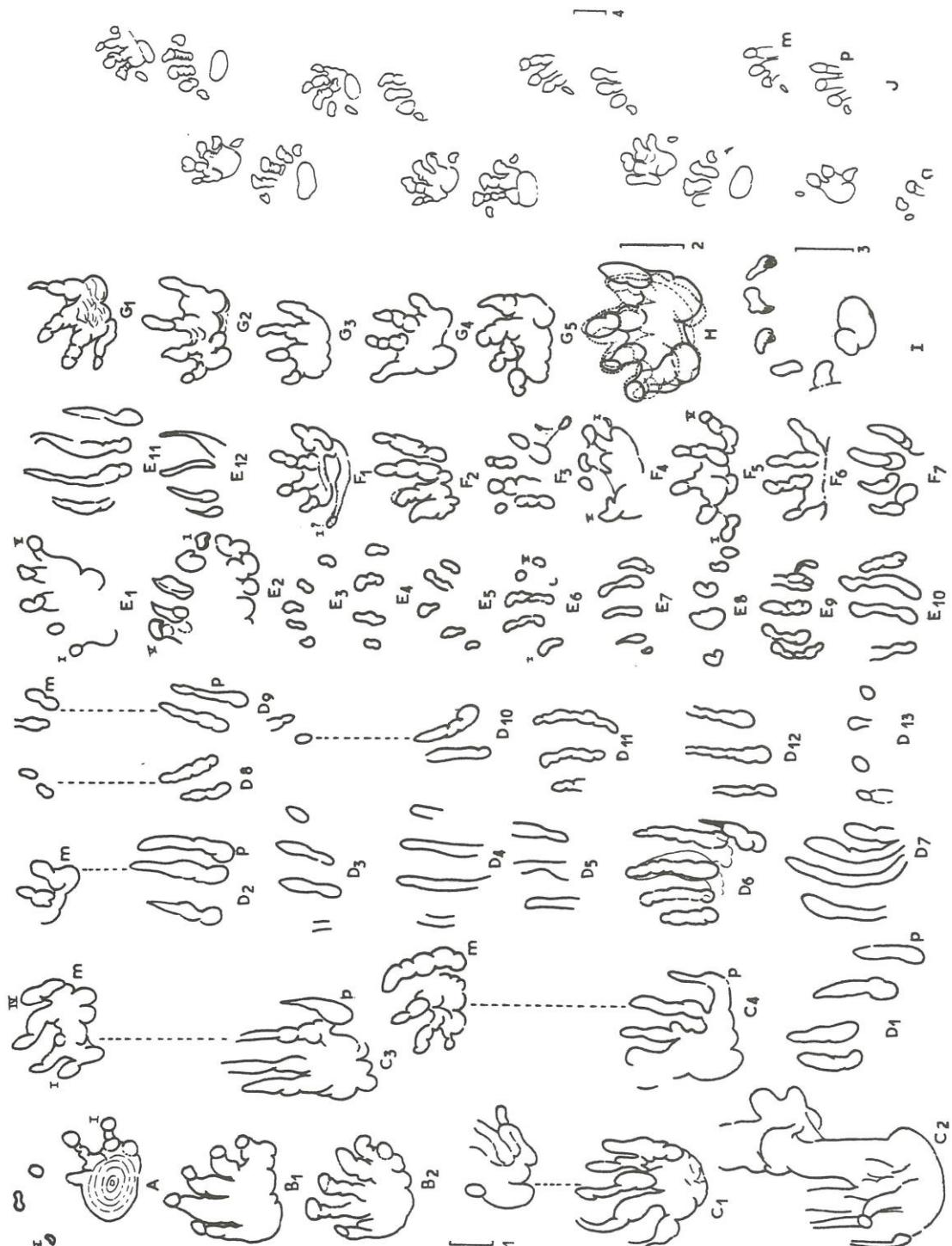


Fig.7.- A à C 4 : *Limnopus zeilleri* (B1 - B2) : pieds ; Bassin de Saint-Affrique ; les autres proviennent du bassin de Lodève, C1 à C4 : niveau C'3)

D2 à F7 : formes extramorphologiques d'*Ichnoitherium cottae*

D2 à D12 : couples P - M ou pieds ; niveau C3

E 1 à E 12 : pieds niveau Riviéral

F1 à F7 : mains ? niveau Riviéral
G1 à H : mains de *Limnopus zeilleri* (Autunien du bassin de Saint-Affrique)

I : pieds d'*Ichnoitherium cottae* ; niveau C3 déblais :

Echelle = 5 cm ; 1 pour A à F7 ; 2 pour H ; 3 pour I et 4 pour la piste

J : piste *Ichnoitherium cottae* observée au Muséum de Gotha (DDR)

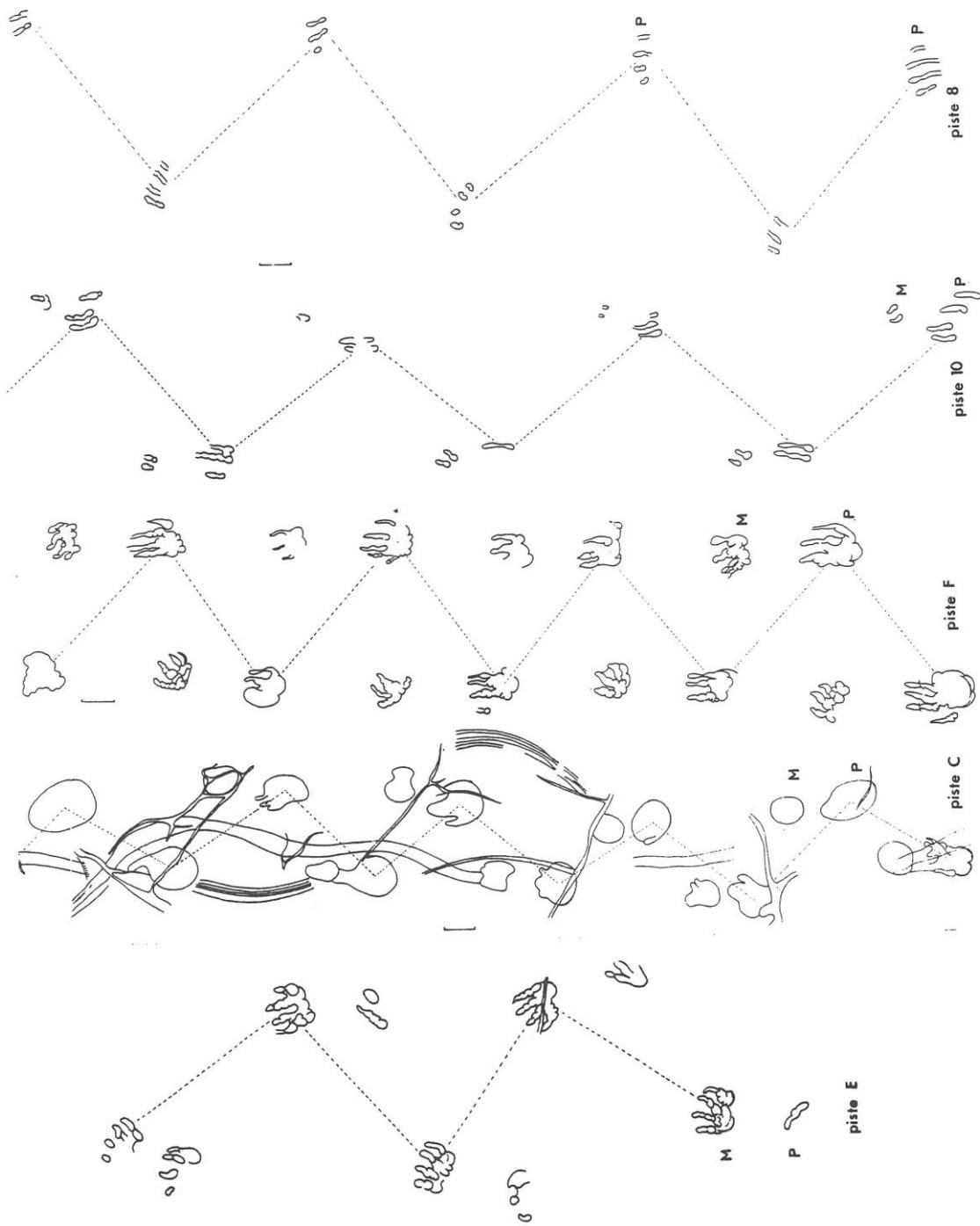


Fig.8.-*Limnopus zeilleri* : pistes E, C, F : niveau C"3
Ichniotherium cottae : pistes 8 et 210 : niveau C3 ; échelle = 10 cm.

Ichnogenre *Limnopus* Marsh 1894

-diagnose (in Haubold, 1917, p. 17)
-répartition stratigraphique : Carbonifère supérieur à Autunien d'Europe et d'Amérique du Nord.

Limnopus zeilleri Delage 1912 (Gand, 1985)

a) Matériel : niveau C" 3 : 16 pistes totalisant plus de 83 pas.(A à C 4 , fig 7 et pistes E,C,F, fig.8)

b) Brève présentation :

Traces de quadrupèdes digitigrades atteignant 170 mm de longueur. La main est souvent mieux et plus complètement imprimée que le pied. Ce dernier pentadactyle montre fréquemment des traces de glissement . Les doigts sont moins écartés que dans l'ichnogenre précédent.

La main est digitigrade et tétradactyle. Les doigts sont larges droits à flexueux, à extrémité arrondie. La partie postérieure de la trace est généralement mal délimitée. La formule suivante résume les longueurs digitales.

I < IV < II < III (tableau 6)

La piste est large, l'angle du pas assez faible : 86 ° pour les pieds et il existe souvent la trace de la queue qui apparaît large et sinuuse.

c) Sur l'appartenance de ces ichnites à *Limnopus zeilleri* :

Plusieurs arguments prouvent que ces diverses pistes doivent être attribuées à *L. zeilleri* rencontré en grand nombre dans le bassin de Saint-Affrique (G. Gand, 1985).

Il y a d'abord aucune trace de griffe et les mains sont tétradactyles. Celles du niveau C"3 sont d'ailleurs superposables morphologiquement et morphométriquement semblables à celles du bassin de Saint-Affrique. (Comparer C4 et Gs, fig. 7). Ensuite, la comparaison statistique (tabl.7) entre les mains de l'échantillon du bassin de Saint - Affrique (G.Gand, 1985) et celui du niveau C"3 montre que la valeur des rapports de variance F ainsi que les différences entre les moyennes sont inférieures à celles du seuil 5 %, sauf pour I. III / IV. V très variable et donc peu fiable. Ces résultats renforcent l'idée selon laquelle les deux échantillons -celui de Saint-Affrique et celui du Lodévois- sont issus d'une même population palichnologique.

La comparaison statistique de quelques caractères des pistes du niveau C"3 et du bassin de Saint-Affrique complète également l'argumentation. Pour l'angle, du pas de pied, du pas de main, les rapports longueur de l'enjambée / largeur de la main et longueur de l'enjambée / longueur du couple pied-main, t calculé est partout inférieur à t 5 % ou à t 1 %. Une seule valeur est significative. Elle concerne l'angle du pied de main.

d) Approche paléontologique (tableau 8) :

Les auteurs de l'ichnite *L. zeilleri* étaient des animaux à démarche globalement assez variable puisque l'angle du pas de pied est compris entre 102 et 74 ° sur le niveau C"3. Mais lorsqu'on considère, isolément chaque piste on s'aperçoit que l'allure de l'animal était plus régulière (piste F : 74 - 79 °). Il faut certainement relier cette différence à la nature du substrat qui a été piétiné, la locomotion pouvant

être plus aisée et donc plus rapide dans une zone sèche que dans une partie gorgée d'eau du biotope.Ceci expliquerait également la présence plus ou moins fréquente de la trace de queue qui apparaît sur les niveaux où les empreintes sont souvent déformées par glissement.

En moyenne, l'angle du pas des mains est peu différent de celui du pied bien que régulièrement plus variable si bien que membres antérieurs et postérieurs de ces amphibiens étaient sensiblement de même longueur. L'empreinte de la main, toujours mieux dessinée, toujours plus complète et plus profonde que celle du pied laisse supposer également que ces animaux possédaient une tête volumineuse ; Ce qui a été discuté à propos des autopodes (G. Gand, 1985) ajouté aux données précédentes nous orientent vers les Eryopsidés comme auteurs probables de ces ichnites.

Il s'agissait d'Amphibiens assez lourds, à démarche difficile, dont la taille pouvait être comprise entre 1,50 m et un peu plus de 2 mètres. Les plus petits ont laissé les pistes A,C,E (tronc ~57 cm), les plus grands, les pistes F,10 et 11 (tronc ~72 à 75 cm).

II.- Etude paléoécologique

A.-Orientation des traces.

1) Méthode.

Des surfaces à empreintes assez grandes, environ 10 m² à Riviéral, 100m² pour C3 et C"3, 140 m² pour C"3, un nombre important de pistes ont permis un relevé directionnel. Nous avons ensuite construit pour chaque niveau fossilifère, soit à partir des traces (Riviéral) soit à partir des pistes (niveaux C3, C"3 et C"3) des histogrammes polaires du même type de ceux qui furent établis pour les empreintes du Trias moyen de la bordure est du Massif central (G. Demathieu, 1970 et G. Gand,1978, notamment). A Riviéral, 174 empreintes de pieds et de mains ont été mesurées.

2) Résultats (fig.9)

Pour chaque niveau, on voit apparaître des directions préférentielles. Il n'y a donc pas eu piétement sur place.

Si on envisage les histogrammes de manière globale,sans tenir compte des modes secondaires (qui soulignent plutôt l'insuffisance du nombre de mesures pour les pistes) on voit qu'à Riviéral, les animaux se sont déplacés dans la direction N-S (23 % des traces) et dans une direction sensiblement perpendiculaire avec un sens plus utilisé : l'ouest qui regroupe près de 41 % des empreintes.

Sur le niveau C3, ces deux directions apparaissent également avec

-un sens NNW-SSE dominant puisque 55 % des pistes *Dimetropus leisnerianus* sont comprises entre 144° et 180° et 57,14 % des pistes *Ichnotherium cottae* sont situées entre 162 et 202°.

-un sens ENE-WSW dominant avec 25 % des pistes *D. leisnerianus* orientées entre 225 et 315°, les 14 % de pistes *I. cotta* étant comprises entre 225 et 270°. Le niveau C"3 montre que globalement, la direction WNW a été suivie majoritairement avec 62,5 % des pistes orientées entre 240 et 330° (mode principal à 305°).

Le résultat est quelque peu différent pour C'3 où plus de 50 % des pistes vont vers le nord-est (entre 36 et 75°). Les autres sont dirigées sensiblement N-S.

3) Essai d'interprétation

Ces résultats ne sont pas sans rappeler ceux qui ont été obtenus pour le Trias moyen de la bordure est du Massif central et qui montrent, que dans le Lyonnais, la région de Largentière (G. Demathieu, 1970) et dans l'Autunois (G. Gand, 1978), des Reptiles se

déplaçaient au sein de vastes lagunes en empruntant dans les deux sens des zones de passages.

Dans l'Autunois, la direction de ces passages se perpétua dans le temps ce qui indique que la paléogéographie de ce milieu resta stable, du moins durant l'intervalle qui concerne ces divers niveaux fossilifères.

Peut-être en fut-il donc de même dans ce milieu lacustre permien et loin de correspondre à des zones de "pataugeage", celles-ci seraient également des sortes de passages utilisés par les animaux pour se rendre d'un point à un autre du bassin.

Ces points sont difficiles à connaître. Mais les nombreux sondages occasionnés pour la recherche de l'uranium ainsi que les études sédimentologiques de la série permienne en facilitant l'établissement d'un

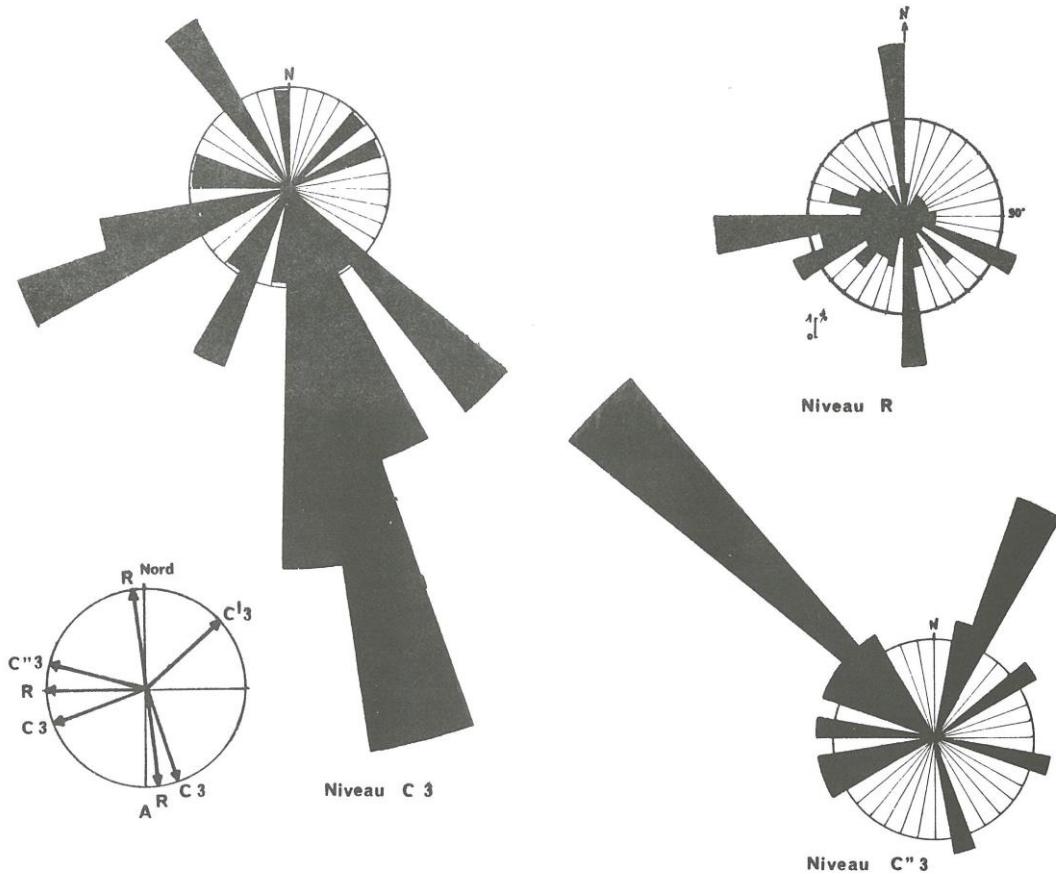


Fig.9.-Histogrammes polaires représentant la fréquence des directions des empreintes (niveau R : Rivieral) ou des pistes (niveaux C3, C'3) ;
A : directions principales relevées sur les 3 niveaux.

schéma paléogéographique du bassin au début de la sédimentation autunienne, permettent malgré tout de s'en faire une idée.

Sur la bordure nord, ont été mises en évidence des petites paléovallées parallèles entre elles et orientées N-S. On sait aussi que le bassin était alimenté par un cours d'eau venant de l'ouest. Comme on le voit, ces deux directions sont, à quelque chose près, celles que nous avons relevées sur les niveaux palichnologiques et il est donc tentant de faire le rapprochement.

En somme, si il y a une relation entre ces diverses données, nous pouvons imaginer alors, que sur la bordure nord du bassin autunien, les animaux accédaient aux zones aquatiques situées à l'ouest, en utilisant - non plus les paléovallées du socle en voie de comblement ou comblées à l'Autunien supérieur - mais des sillons ou sortes de couloirs qui existaient sur leur emplacement.

A Riviéral, sur le niveau C"3, les Reptiles et Amphibiens se sont déplacés en troupeau sur un sédiment qui avait été immergé quelque temps avant leur passage, comme le prouvent les rides d'oscillations. Sur le niveau C3, les passages sont moins denses et sont décalés dans le temps semble-t-il. Les premiers animaux ont piétiné un sédiment argilo-sableux encore gorgé d'eau comme le montrent les bourrelets de refoulement. Les derniers sont venus quelques heures plus tard, peut-être quelques jours ? Les traces étant dans ce dernier cas à peine dessinées. A moins que les animaux progressant ensemble aient imprimé un sol diversement humide selon les endroits.

Quoiqu'il en soit, après ces divers passages, les zones se sont assez rapidement desséchées. Et c'est leur image qui nous est parvenue.

Conclusion

1) Malgré une grande diversité morphologique, l'étude d'un échantillon important de traces observées sur plusieurs niveaux palichnologiques a montré que les empreintes étaient déjà connues dans la nomenclature. *Dimetropus*, *Ichnotherium* n'étaient mentionnés jusqu'ici qu'en Allemagne, en Angleterre et aux USA. Ces ichnogenres sont donc également présents dans le Lodévois avec les mêmes ichnoespèces qu'en Allemagne : *D. leisnerianus* et *I. cottae*. Ces empreintes attestent l'existence de grands Pelycosauriens dans le bassin lacustre du Lodévois à l'Autunien. Elles cotoient *Limnopus zeilleri*, traces peu connues actuellement dans le Permien allemand mais par contre relativement fréquentes et assez abondantes dans les bassins de Saint-Affrique et de Lodève. Laissées par de gros Amphibiens Rachitomes, comme pour *I. cottae*, elles se présentent sur les niveaux fossilifères souvent sous la forme de traces extramorphologiques atypiques.

Toutes ces traces, avec d'autres plus petites, comme *Anthicnium salamandroides*, *Dromopus lacertoïdes*, *Amphisauropus latus*, *Gilmoreichnus brachydactylus*, *Salichnium*, *Hyloidichnus*, également connues dans le Permien allemand, constituent un ensemble

palichnologique qui caractérise ainsi un Autunien européen.

2) L'étude statistique de l'orientation des empreintes suggère qu'il existait au sein du bassin permien des zones de passage orientées globalement N-S et E-W dans le secteur étudié. A partir de ces résultats et en liaison avec les données paléogéographiques de la bordure nord du bassin, nous avons imaginé que les animaux (Reptiles et Amphibiens) empruntaient des sortes de vallons orientés N-S pour se rendre vraisemblablement vers les zones aquatiques situées dans la partie ouest du bassin aux époques concernées qui correspondent à des périodes de sécheresse comme l'atteste l'existence des fentes de dessication.

Remerciements

L'auteur remercie bien vivement tous les chercheurs et ingénieurs-géologues de la COGEMA qui l'ont toujours accueilli avec sympathie dans le site et lui ont toujours beaucoup facilité le travail sur le terrain: M. Bavoux, directeur, M. Comte, chef du service géologique, MM. Ambroise, Courrèges, Barlhet, J. Michel, Sirot et Serewa.

Il remercie tout particulièrement J. Michel de lui avoir montré en avril 1984 les niveaux fossilifères dans la carrière d'uranium et M. Bavoux d'avoir répondu favorablement à sa demande concernant le décapage des niveaux à traces de vertébrés. Ils ont ainsi permis et facilité l'étude de grandes surfaces palichnologiques uniques pour la période considérée.

Mes remerciements les plus vifs s'adressent également à MM. Courrèges et Barlhet qui m'ont fourni de précieux renseignements stratigraphiques et paléogéographiques concernant le Permien du bassin de Lodève ainsi qu'à Mr le Professeur L. Courel, M. Chaline, directeur CNRS, M. le Docteur G. Demathieu qui ont suivi, conseillé, facilité de manière efficace et compétente la rédaction de ce travail.

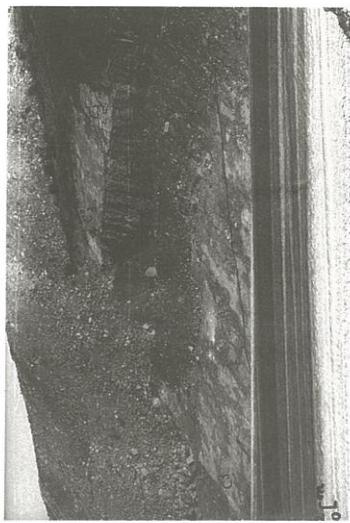
Références bibliographiques

- BAIRD D. (1952).- Revision of the Pennsylvanian and Permian footprints: Limnopus, Allopus and Baropus. *J. paleont.*, **26**, pp. 832-840, 4 fig., 3 pl., 1 tabl.
- DEMATHIEU G. (1970).- Les empreintes de pas de vertébrés du Trias de la bordure nord-est du Massif central. *Cahiers de Paléontologie*, Ed. CNRS, Paris, 291 p., 76 fig., 8 pl., 83 tabl.
- ELLENBERGER P. (1983).- Sur la zonation ichnologique du Permien moyen (Saxonien) du bassin de Lodève (Hérault). *C.R.Acad. Sci. Fr.* pp. 553-558, **297**, série II.
- ELLENBERGER P. (1983).- Sur la zonation ichnologique du Permien inférieur (Autunien) du bassin de Lodève (Hérault). *C.R.Acad. Sci. Fr.* pp. 631-636, **297**, série II.
- ELLENBERGER P. (1984).- Données complémentaires sur la zonation ichnologique du Permien du Midi de la France (bassins de Lodève, Saint-Affrique et Rodez). *C.R.Acad. Sci. Fr.* pp. 581-586, 299, série II, n°9.

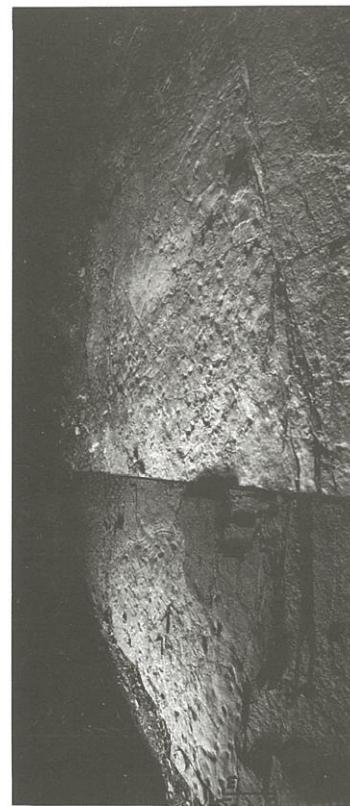
- GAND G. (1978).- Interprétations paléontologique et paléoécologique d'un sixième assemblage à traces de Reptiles des carrières triasiques de Saint-Sernin du Bois (Autunois - France). Conclusions générales à l'étude du gisement fossile. *Bull. Soc. Hist. nat. Autun*, n° 87, pp. 9-29, 5 pl., 4 tabl.
- GAND G. (1985).- Significations paléobiologique et stratigraphique de *Limnopus zeilleri* dans la partie nord du bassin permien de Saint-Affrique (Aveyron-France). *Geobios*, pp. 215-227, 6 fig., 1 pl., 3 tabl.
- HAUBOLD H. (1971).- *Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium*. In *Handbuch der Paläoherpetology*, Gustav Fischer Verlag, Part. 18, 123 p., 65 fig.
- HAUBOLD H. (1983).- Die Lebewelt des Rotliegenden. A. Ziemsen Verlag, 246 p., 163 p.
- HAUBOLD H. (1984).- *Saurierfährten*. A Ziemsen Verlag, 230p., 135 fig., 19 tabl.
- PEABODY E.F. (1959).- Trackways of living and Fossil Salamanders. *University of California publications in Zoölogy*, 63, n° 1, pp. 1-72, 11 fig.
- PIVETEAU J. (1961).- L'origine des Mammifères et les aspects fondamentaux de leur évolution. *Mammifères origine Reptilienne - Evolution*, 6, 1er volume, 1138 p.
- ROMER A.S. (1956).- *Osteology of the reptiles*. The University of Chicago Press. Chicago and London, 772 p.
- SOERGEL W. (1925).- *Die Fährten der Chirotheria. Eine paläobiologische studie*. Iéna : Fischer Ed., 92 p., 62 fig.

PLANCHE I

- A : Vue générale des niveaux C3 et C'3 avant le décapage par la COGEMA
- B : Niveau C"3 montrant de nombreuses pistes de *Limnopus zeilleri*
- C : Niveau C3 : piste 4 : *Dimetropus leisnerianus*
- D : Niveau C"3 : piste F : *Limnopus zeilleri*
- E : Niveau Riviéral à nombreuses empreintes *Ichnoitherium cf. cottae* et à rides d'oscillation



A



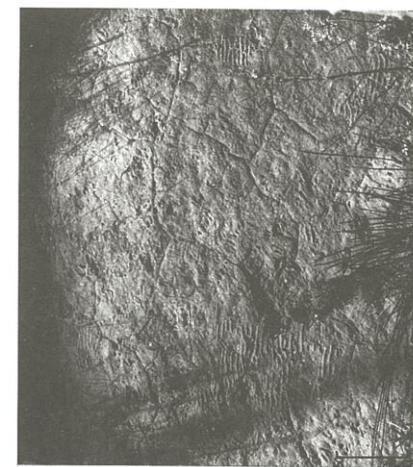
B



C



D



E

PLANCHE II

A : Deux couples P-M de *Dimetropus leisnerianus* ; L : pied *Ichniotherium cottae* (niveau C 3)

B et C : Pied *D. leisnerianus* (Musée de Lodève ; collection Lugagne)

D : *D. leisnerianus*; piste 1, niveau C3 : forme extramorphologique .

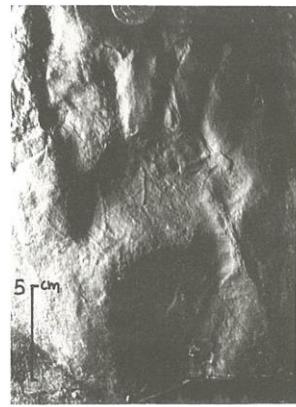
E et F : *Ichniotherium cottae* ; formes extramorphologiques (traces de glissement niveau C3).

G et H : Couple P.M. *Limnopus zeilleri*.

I : *Ichniotherium cottae* ; Main : niveau Riviéral.



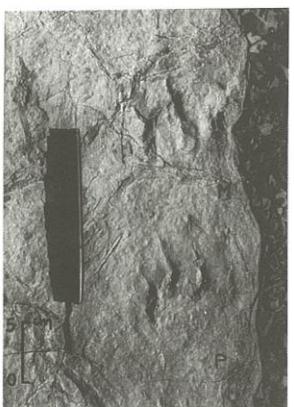
A



B



C



D



E



F



G



H



I