

LA PALICHNOFAUNE DE VERTEBRES TETRAPODES DU PERMIEN SUPERIEUR DU BASSIN DE LODEVE (LANGUEDOC-FRANCE)

par

Georges GAND*, Jacques GARRIC**, Georges DEMATHIEU* et Paul ELLENBERGER***

SOMMAIRE

Résumé, Abstract	2
I. Introduction	3
II. Situation, description et âge du niveau fossilifère	5
A. Situations géographique et géologique	5
B. Description du site B à empreintes de la RNV	5
C. Ages des sites A et B de la Lieude	9
III. Ichnologie systématique et interprétation paléontologique	12
A. Traces attribuables à de possibles Therapsida Eotheriodontia Gorgonopsia ou à des Therosauria Therocephalia Bauriidae <i>sensu</i> Kemp (1982)	12
<i>Lunaepes ollierorum</i> nov. ichnosp.	12
B. Traces attribuables à de possibles Therapsida ou Therosauria, Cynodontia, Gorgonopsia ou Dicynodontia <i>sensu</i> Kemp (1982)	24
<i>Merifontichnus thalerius</i> nov. ichnogen. et nov. ichnosp.	24
C. Traces attribuables à de probables Therapsida Dinocephalia Titanosuchia (Kemp 1982)	33
<i>Planipes brachydactylus</i> nov. ichnosp.	33
D. Traces attribuables à de probables Thérapsida Dinocephalia Titanosuchia ou à de possibles Eupelycosauria Caseomorpha <i>sensu</i> Kemp (1982)	43
<i>Brontopus circagiganteus</i> nov. ichnosp.	43

(suite page 2)

* Georges Gand et Georges Demathieu, UMR 5561 du CNRS: Biogéosciences, Université de Bourgogne, Centre des Sciences de la Terre, 6, Bd Gabriel, 21000 Dijon (France).

** Jacques Garric: Ingénieur-Géologue Honoraire des Mines de la COGEMA, 16 rue des Azalées, La Chamberte, F-34070 Montpellier; Société Ichnologique de France.

*** Paul Ellenberger: EPHE, Université de Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5; Société Ichnologique de France.

Mots-clés: Empreintes de vertébrés tétrapodes, nouveaux ichnotaxons, Saxonien, Permien supérieur, bassin de Lodève, Languedoc, France.

Key-words: Footprints, new ichnotypus, Saxonian, Upper Permian, Lodève basin, Languedoc, France.

Palaeovertebrata, Montpellier, 29 (1): 1-82, 27 fig., 16 tabl., 8 pl.

(Reçu le 20 Novembre 1998, accepté le 15 Mai 1999, publié le 15 Septembre 2000)

IV. Paléomilieu et essai de paléobiologie du niveau à <i>Lunaepes ollierorum</i> nov. ichnosp., <i>Merifontichnus thalerius</i> nov. ichnogen. et nov. ichnosp., <i>Planipes brachydactylus</i> nov. ichnosp. et <i>Brontopus circagiganteus</i> nov. ichnosp. du site B ou RNV	53
A. Le paléomilieu physique et végétal	53
B. Essai de paléobiologie	53
1. Chronologie des pistes	53
2. Scénario possible des passages	56
3. Signification écologique des passages	56
V. Conclusions	58
Bibliographie	60
Tableaux	67
Légendes des planches	81

RESUME

Près du hameau de la Lieude, dans le bassin de Lodève, plus d'un millier d'empreintes de vertébrés tétrapodes sont réparties, au moins, en une vingtaine de pistes qui totalisent 220 m de longueur. Elles ont été trouvées sur un niveau silto-carbonaté dans le site B encore appelé "Réserve Naturelle Volontaire" qui appartient au sommet du Saxonien daté du Permien supérieur.

Décrites en utilisant les méthodes statistiques, les traces ont été comparées avec d'autres ichnites du Permien. Ce qui permet de distinguer les 4 ichnotaxons suivants: *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp., *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp., *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. et *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. Toutes ces empreintes sont attribuées (en termes de possibilité et/ou de probabilité) à des Therapsida ou à des Therosauria, excepté *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. qui pourrait aussi être due à des Caseamorphia. Tous ces animaux, estimés entre 1 et 5 m de longueur, vivaient dans un environnement de playa.

Le rapprochement des données biologiques et sédimentologiques obtenues à partir des niveaux fossilifères de la Lieude avec les informations fournies par l'orientation des pistes, suggèrent le scénario suivant. Les animaux venant du nord ont traversé une zone chenalisée comportant des zones végétales en se dirigeant majoritairement vers le Sud. Peut-être allaient-ils vers le milieu lacustre de la playa, tout proche du niveau silteux qu'ils ont piétiné.

ABSTRACT

Near "la Lieude", in the Lodève basin, more than a thousand of footprints are distributed in a twenty of trackways which amounts to 220 m length. They have been found on calcareous siltstone level in the B site named also "Réserve Naturelle Volontaire". This last is located in the Saxonian summit dated Upper Permian.

"La Lieude" tracks are described by using statistical methods then they are compared with others from the world Permian. What allows to distinguish 4 following ichnotaxa: *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp., *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. and nov. ichnosp., *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. and *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp.

All these traces are attributed with possibility or probability to Therapsida or to Therosauria, except *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. that could be due to Caseamorphia. All these animals whose sizes

have been estimated between 1 and 5 m lived probably in a playa environment.

The biological and sedimentological data from "la Lieude" footprints levels compared with informations provided by the tracks orientations, suggest the following scenario. Animals coming from the North have crossed a sandy channel bank with plants zones by directing to the South for the majority. May be, they were going to the lacustrian part of the playa, close to "la Lieude" footprints that they have just trampled on.

I. INTRODUCTION

Autour de 1950, M. Lugagne, viticulteur à Octon signalait à M. Prades, Instituteur dans ce village, l'existence près de la Lieude (commune de Mérifons), de grandes empreintes éléphantoïdes, connues depuis longtemps par les bergers. Celles-ci furent montrées en 1958 à Heyler par MM. Arnal et Prades puis décrites en 1963 par Heyler et Lessertisseur sous le binôme *Brontopus giganteus*.

A une cinquantaine de mètres de ce premier gisement, son propriétaire, M. Ollier en découvrit un autre, mis à jour, partiellement par le passage de ses moutons. Paul Ellenberger organisa ensuite le décapage de cette nouvelle surface fossilifère qu'il fit classer, en 1986, en Réserve Naturelle Volontaire (RNV). Celle-ci est maintenant la propriété de la Société de Protection de la Nature du Languedoc-Roussillon (SPNLR).

Après avoir levé une partie de cette surface au 1/5, Ellenberger (1983 a et b) schématisa et nomma les diverses traces biologiques de la dalle paléontologique dans 2 notes brèves, mais sans se conformer aux règles du Code International de Nomenclature Zoologique qui s'applique aussi aux ichnites. Ce qui rend sa nomenclature "non valide".

Pour cette raison, mais également parceque son étude peut-être précisée par une approche statistique et ses nouveaux résultats comparés utilement avec d'autres palichnofaunes européennes, étudiées sur place par l'un d'entre nous (G. G), nous avons décidé d'effectuer un travail plus complet des traces du site RNV. Celui-ci a nécessité un lever au 1/10 ème de la dalle fossilifère dont l'aire est estimée à 500 m². Il a été effectué par J. Garric à l'aide d'un carroyage à mailles de 10 cm de côté. Parallèlement à cette tâche, G. Gand a schématisé à l'échelle x1 les principales pistes sur un support en plastique transparent. Elles ont été ensuite mesurées par cet auteur et par G. Demathieu afin d'établir l'étude statistique.

Il en est résulté un travail qui a duré plusieurs années et dont les contributions respectives ont été coordonnées par G. Gand, au niveau d'un texte final; la schématisation étant due, en grande partie, à J. Garric.

Dans ce qui va suivre, après la situation, la description et l'interprétation paléontologique des empreintes, un essai de caractérisation du paléoenvironnement, du paléoclimat et de la paléobiologie des vertébrés sera abordé à partir des données lithologiques, sédimentologiques et paléontologiques du site RNV.

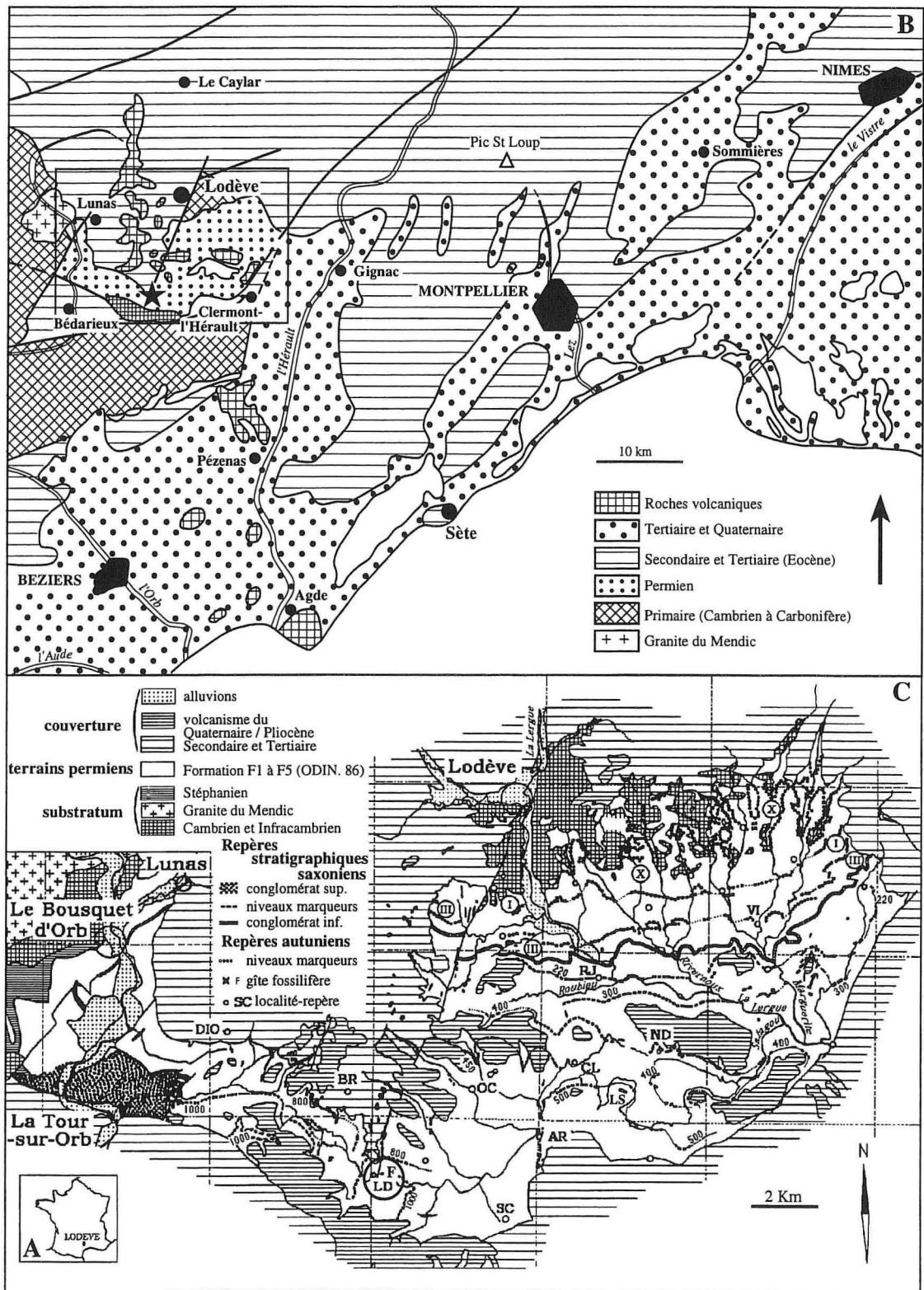


Figure 1.— A et B : situation du bassin de Lodève en France et dans le Languedoc; C : les sites à traces de vertébrés tétrapodes F de la Lieude (= LD) dans le bassin permien.

II. SITUATION, DESCRIPTION ET AGE DES SITES FOSSILIFERES A ET B

A. Situations géographique et géologique (fig. 1 à 5)

1 - Les gisements à traces de vertébrés de la Lieude ont déjà été précisés dans la littérature par les sigles G5 (Heyler et Lessertisseur 1963) équivalent de F15 (Gand 1987, 1993, Gand *et al.* 1997). Il sont situés dans le Centre-Sud du bassin de Lodève, au nord-Est de Salasc (fig. 1C; x = 675; y = 3148, 4; carte de Lodève à 1/ 50.000).

Près de la Lieude, nous avons distingué 2 sites ichnologiques différents, précisés A et B, ce dernier étant équivalent de RNV (fig. 2). A contient les empreintes *Brontopus giganteus* étudiées par Heyler et Lessertisseur (1963) et B, celles présentées par Ellenberger (1983 a, b).

Le site A est localisé le long d'un chemin non carrossable. B, situé dans le prolongement ouest de A, est protégé des pillages par une clôture et des intempéries par un hangar.

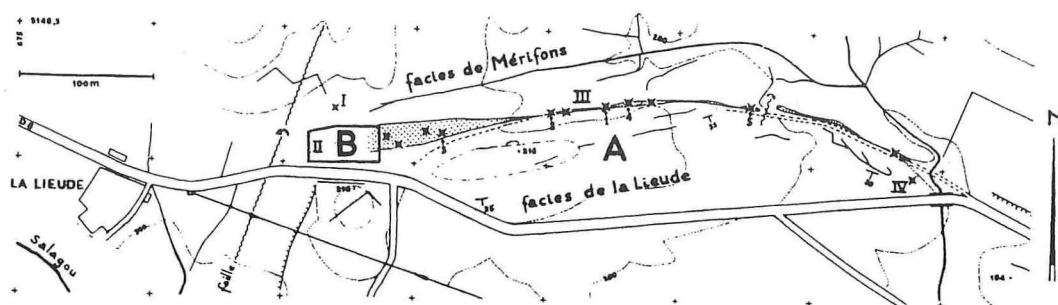


Figure 2.— Localisation des 4 niveaux I à IV à empreintes de la Lieude; A : site à *Brontopus giganteus* avec III (pointillés) et IV; les étoiles marquent l'emplacement des pistes 1 à 5; B : site de la Réserve Naturelle Volontaire ou RNV.

2 - Les empreintes de vertébrés sont situées dans le sommet du second cycle sédimentaire du bassin permien, plus connu dans la littérature sous le nom de Saxonien (COGEMA inédit, Kruseman 1962, Garric 1965, Feys et Greber 1972, Laversanne 1976, Alabouvette *et al.* 1982, Gand 1987, Châteauneuf et Farjanel, 1989) (fig. 3). Les gîtes à ichnites se trouvent dans la base de la mégaséquence conglomératique (faciès de la Lieude, *sensu* Kruseman 1962) qui termine la Formation du Salagou F5 (Odin 1986), sensiblement au niveau du repère lithostratigraphique 1000 (fig. 4), reconnu par Henriot de la COGEMA (1980-1982 inédit).

B. Description des sites A et B (fig. 2, 4, 5A et 5B)

1 - Le site A à *Brontopus giganteus* HEYLER & LESSERTISSEUR (1963) (fig. 2 et 4).

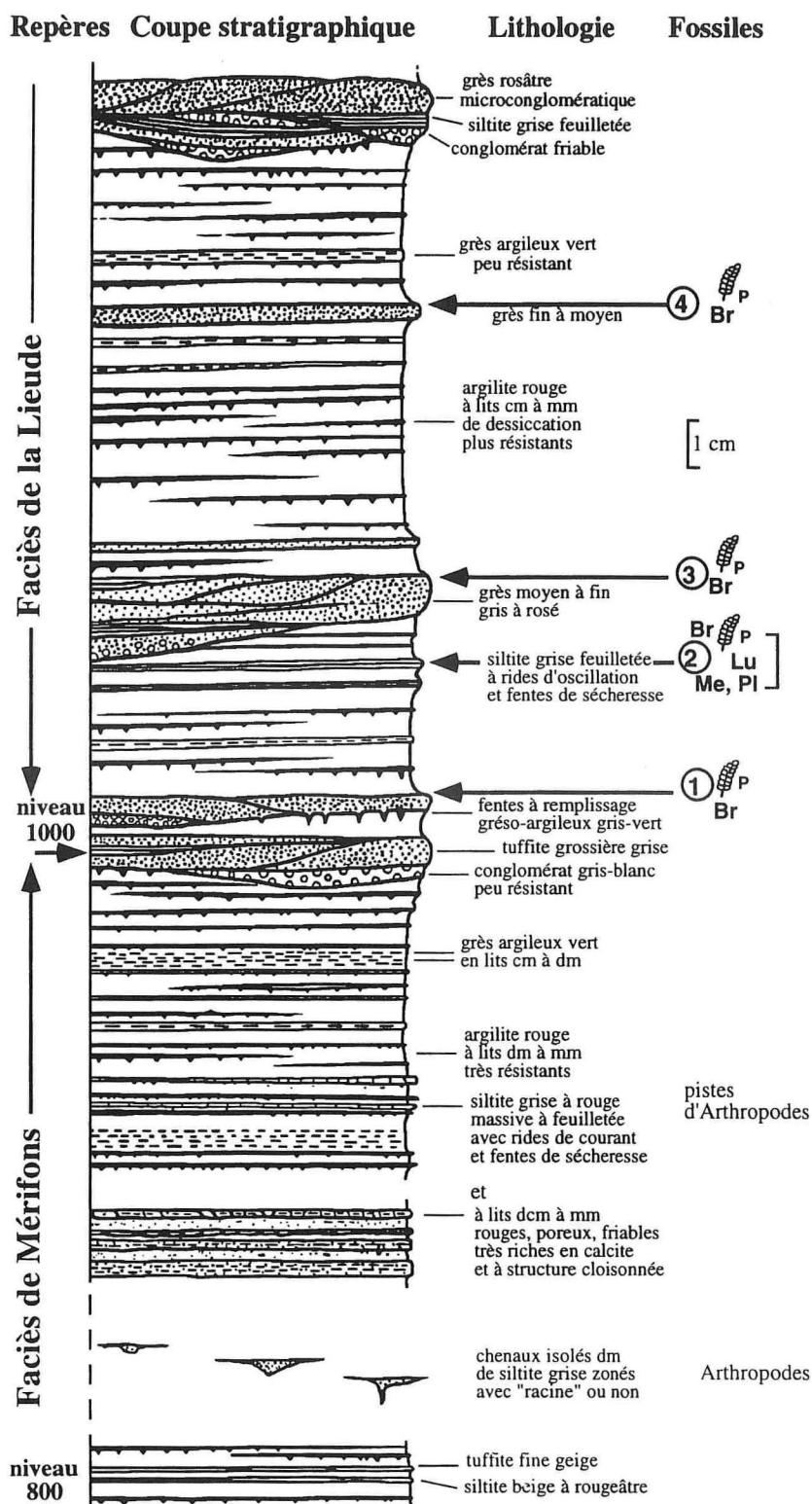


Figure 4.— Coupe lithologique de la partie de la Formation du Salagou contenant les niveaux à traces de vertébrés tétrapodes de la Lieude; 2-3 = site B ou RNV et 3 = site A à *Brontopus giganteus*; 2 = niveau à Br = *Brontopus*, Lu = *Lunaepes*, Me = *Merifontichnus*, Pl. = *Planipes*.

Une vingtaine de traces ovales, pluridécimétriques, peu profondes et évasées, parfois entourées par un bourrelet de refoulement y ont été observées. Trois d'entre elles, parmi les plus nettes sont associées dans une hémipiste (1 du site A, fig. 2).

Toutes ces empreintes sont localisées à la surface ondulée d'un banc de grès conglomératique chenalisé à matrice silto-carbonatée (3 fig.4). Epais de 1 à 3 m, il contient aussi des niveaux de siltites à traces végétales, rides de courant et à fentes de dessiccation (2 fig.4) et se poursuit vers l'ouest en s'y dédoublant. Chaque partie gréseuse est alors séparée par une couche d'argilite rouge dont la puissance varie entre 1 m à quelques dm. Cette organisation verticale est celle du site B.

2 - Le site B ou RNV à *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp., *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp., *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. et *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. (fig. 4, 5A et 5B, pl. 1).

a. Le banc gréseux supérieur est visible dans les angles NE et SO de l'enclos (3 fig.4). Dans le coin NE, il y est réduit à quelques m² portant de grosses empreintes de même facture que celles du site A. Pour cette raison nous les avons rapportées à *Brontopus giganteus*.

b. Le banc gréseux inférieur constitue une bande étroite d'une dizaine de mètres de largeur pour une longueur de 50 m. Cette grande dalle, plutôt plane, de couleur gris-vert, peu épaisse (10 à 30 cm) est très fossilifère puisqu'on y a répertorié plus d'1 millier de traces de vertébrés tétrapodes sur une superficie d'environ 500 m² (2 fig.4 et fig. 5).

Sa partie Ouest est découpée par un réseau de failles à regard E ou O avec un rejet maximum de 40 cm. Celles-ci sont parallèles à un grand accident Nord-Sud qui abaisse les niveaux à ichnites d'une centaine de mètres à l'ouest du site B.

* organisation verticale

La dalle à empreintes est constituée de séquences millimétriques de grès fins et de siltites verdâtres parfois terminées par de minces horizons d'argilites rouges. Il existe aussi des niveaux carbonatés riches en "pellets" et en terriers. A la limite ouest du site RNV, son épaisseur est parcourue par de minces structures rougeâtres longilignes, localement assez denses, qui représentent des rhizomes et des racines.

* organisation horizontale

= figures climatiques et sédimentologiques

La surface est découpée par un réseau de fentes de dessiccation, polygonales, sensiblement isométriques, de 40 à quelques cm de diamètre. Ces figures sont très nettes et denses dans les zones verdâtres et grises, contrairement à celles des plages rosâtres, plus poreuses, grossières et planes que les précédentes. Dans la partie médiane de la dalle, ces 2 structures sont alternantes et y dessinent des bandes étroites, d'un mètre de largeur, orientées ONE-ESE. C'est dans ces parties verdâtres qu'on observe des rides d'oscillation à longueur d'onde centimétrique.

= figures d'origine biologique (fig. 5A et 5B)

Dans la partie Ouest de la dalle mais également près de sa bordure nord à surface rosâtre et bosselée, il existe des trous à développement vertical et oblique dont le diamètre est compris entre 10 et 22 cm. Comme certains sont associés topographiquement aux rhizomes et aux racines, nous les avons interprétés comme des

empreintes de troncs. D'ailleurs, quelques-unes d'entre elles, sont entourées de sillons radiaires avec la marque de cicatrices radiculaires (pl.8. 2).

Les ichnites correspondent, en général à des traces, c'est à dire à des épireliefs concaves souvent entourés d'un bourrelet de refoulement, particulièrement net et marqué dans la zone Ouest du site B.

Elles sont aussi fréquemment découpées par les fentes de dessiccation et ont été parfois érodées par les actions météoriques et anthropiques, anciennes ou récentes. Il s'agit alors de sous-traces.

C. Ages des sites A et B de la Lieude

Ils ont été attribués au Permien moyen par Ellenberger (1983 b) mais sans preuve paléontologique formelle. A partir de niveaux de microflore "autuniens" dits LO3, de la première moitié de la Formation du Viala (A fig. 3) datés du Thuringien (Zechstein 1) par Doubinger *et al.* (1987) et nettement sous-jacents aux sites permien de la Lieude, ces derniers pourraient aussi être rapportés à cet "étage" ? Cet âge a été d'ailleurs proposé pour le Groupe Saxonien qui les contient, par Diego-Orozco (1994), en se basant sur des données paléomagnétiques.

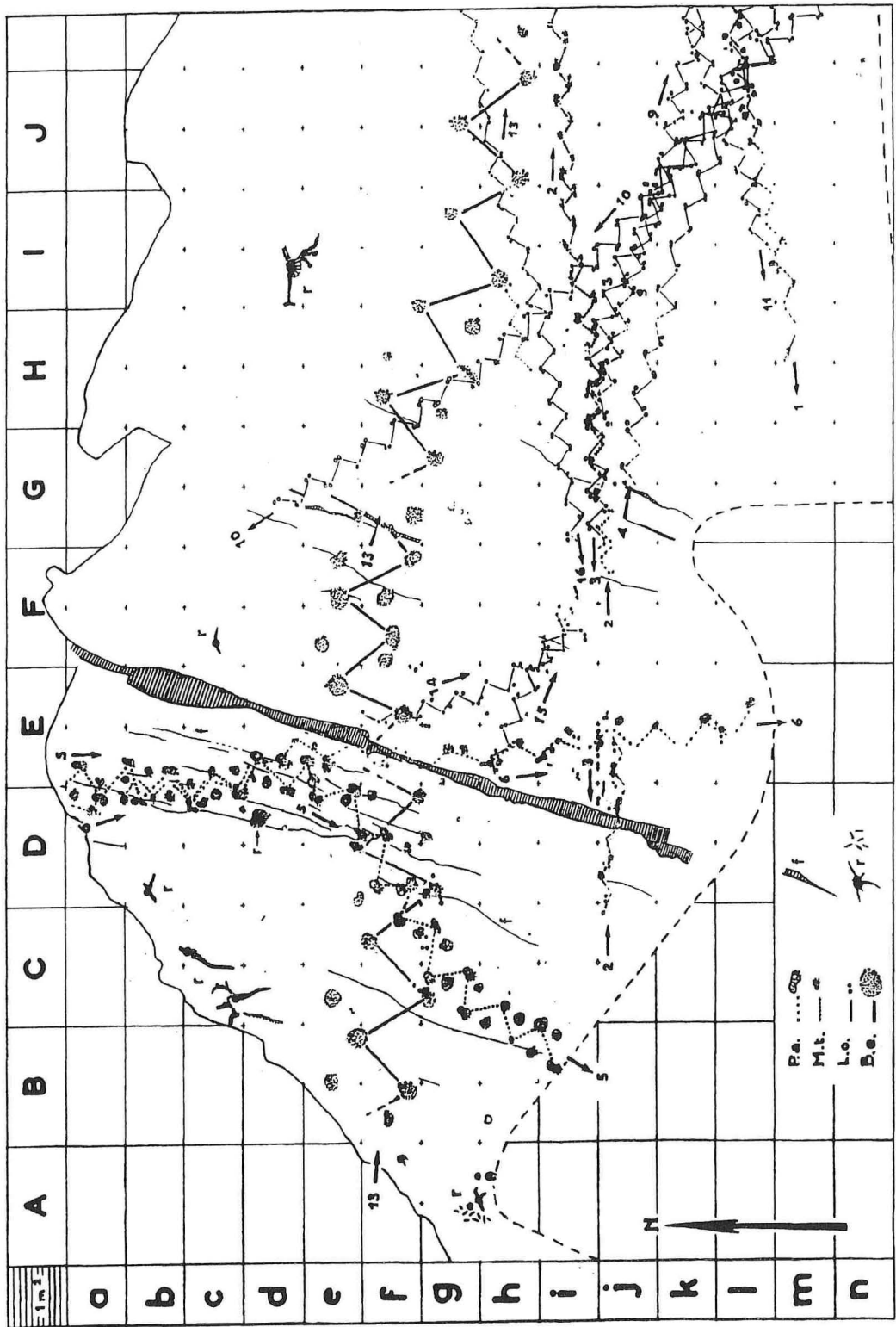
En se souvenant de l'équivalence Zechstein = Thuringien (Munier-Chalmas et de Lapparent, 1893; de Lapparent, 1893), et en se référant aux échelles marines les plus récentes, les aire à empreintes de la Lieude seraient donc ufimiennes ou kazaniennes (Harland 1990), kazaniennes ou tatariennes (Odin 1994), mais seulement tatariennes en utilisant l'échelle de Menning (1994).

La découverte d'insectes protozygoptères très proches d'espèces du Kazanien russe (Gand *et al.* 1997, Nel *et al.* 1999), dans une couche située en dessous des niveaux fossilifères de la Lieude à l'échelle du bassin, confirme l'appartenance de ces gisements au Permien Supérieur. D'après Gand *et al.* (1997), ils seraient, peut-être déjà, du Tatarien.

Dans ses observations, J.A. Boy, critique de cet article, a fait remarquer que l'âge Permien Supérieur des niveaux fossilifères de la Lieude était discutable. Il base son doute sur la mention, dans la première version de notre tapuscrit, de la présence de *Lebachia* sp. sur les surfaces à ichnites et sur l'âge de l'association LO3 qui est "pre-Zechstein" d'après Visscher (communication orale Boy-Visscher) et non pas Zechstein 1 (Doubinger *et al.* 1987; *cf. supra*).

Mais après avoir mené des vérifications bibliographiques et consulté les collègues qui travaillent actuellement activement dans le Saxonien du bassin de Lodève (J. Galtier, J. Schneider, J. Lapeyrie), il s'avère que *Lebachia* n'a jamais été identifié dans le site B de la Lieude, pas plus que dans les couches qui encadrent ce gîte fossilifère. Il en est de même de la microflore.

L'âge du site B de la Lieude, localisé à plus de 1000 m, au-dessus de l'association palynologique LO3, ne peut donc pas être déterminé par la microflore et par la macroflore, cette dernière rare étant souvent réduite à des débris végétaux oxydés non identifiables.



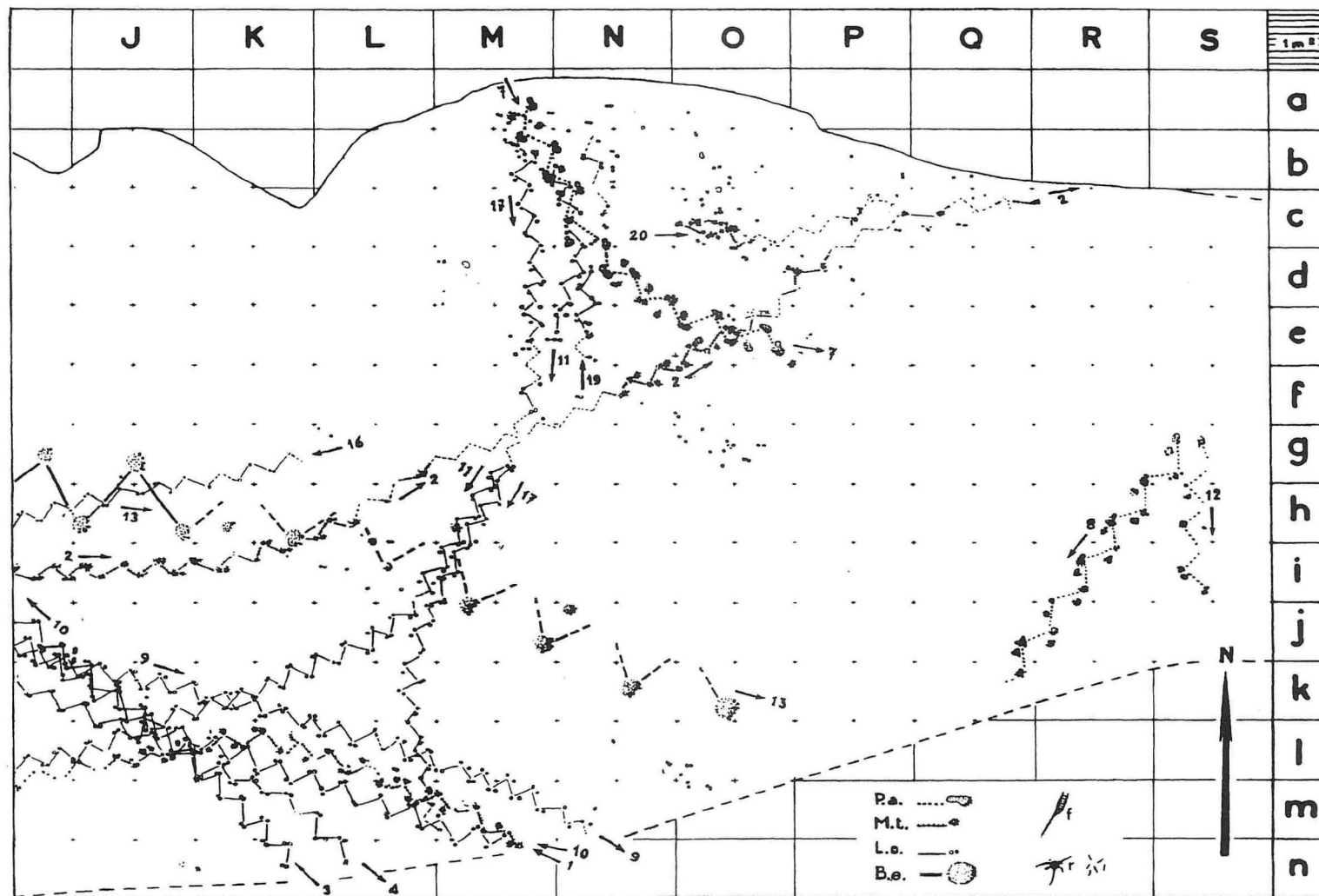


Figure 5A et 5B.— Vue d'ensemble, en 2 parties, du site B ou RNV montrant les pistes; 1, 2, 3, 4...= n° des pistes, f = failles, r = racines et troncs; P.a. = *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. ; M.t. *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp. ; = ; L.o. *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp. = ; B.e. = *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp.

III. ICHNOLOGIE SYSTEMATIQUE; INTERPRETATIONS PALEONTOLOGIQUES

A. Traces attribuables à de possibles Therapsida Eotheriodontia Gorgonopsia ou à des Therosauria Therocephalia Bauriidae *sensu* Kemp (1982)

Ichnogenre *LUNAEPES* DEMATHIEU & GAND, 1995

1995, Lunaepes, Gand, Demathieu et Ballestra, pp. 114-116, fig. 5B1, 8 et 9; pl. 3.

Ichnoespèce-type: *Lunaepes fragilis* DEMATHIEU & GAND, 1995

Lunaepes ollierorum nov. ichnosp.

(fig. 6, 8 et 9; pl. 2 et 3)

Synonymie:

1983a, "*Paranomodontipus ollieri* ", non valide, Ellenberger, *Bull. Soc. Prot. Nat. Languedoc-Roussillon*, 1, p. 2, , fig. 2 et 8

Non daté, "*Paranomodontipus ollieri* ", non valide, Ellenberger, *Bull. Soc. Prot. Nat. Languedoc*, p. 4-5, fig. 2 et 8

1983b, "*Paranomodontipus ollieri* ", non valide, Ellenberger, *C.R.Acad.Sci*, p. 553, pl. I 5.

1987, "*Laoporus ollieri* ", non valide, Gand *thèse d'Etat*, p.192-194.

1988, "*Laoporus ollieri* ", non valide, Gand & Haubold, *Z.geol. Wiss.* p. 887-889.

1993, "*Laoporus ollieri* ", non valide, Gand, *Géologie de la France*, p. 52-53.

1997a, "*Laoporus ollieri* ", non valide, Gand et al., *Geobios*, p.303.

Derivatio nominis: en l'honneur de la famille Ollier, inventeur du site B de la Réserve Naturelle Volontaire ou RNV, propriété actuelle de la Société de la Protection de la Nature du Languedoc-Roussillon (SPNLR).

Holotype: épireliefs concaves avec pied = P2.9 et main = M2.9 de la piste 9 (fig. 6, 8 et 9 ; pl.3.1)

Hypodigme: environ 633 empreintes réparties dans 10 pistes dont les longueurs sont comprises entre 3 et 16 m; total = 102 m. Elles sont précisées par les chiffres 3, 4, 9, 10, 11, 14, 15, 16 et 17, (fig. 6, 8 et 9; pl.2 et 3).

Gisement-type: il est situé à 200m, à l'est du hameau de la Lieude, protégé sous un hangar (x = 675, 25; y= 3118, 41; z = 212; carte au 25.000 ème de Lodève). C'est le site B de la RNV.

Niveau-type: il est localisé 10 m au-dessus de l'horizon repère 1000 indiqué dans la stratigraphie élaborée par la COGEMA (= Compagnie Générale d'Exploitation des Matières Nucléaires), (Gand 1993, Gand *et al.* 1997b et c) (fig. 3 et 4).

Répartition stratigraphique: partie supérieure de la Formation du Salagou (Odin 1986); faciès de la Lieude (Kruseman 1962) (fig. 4B)

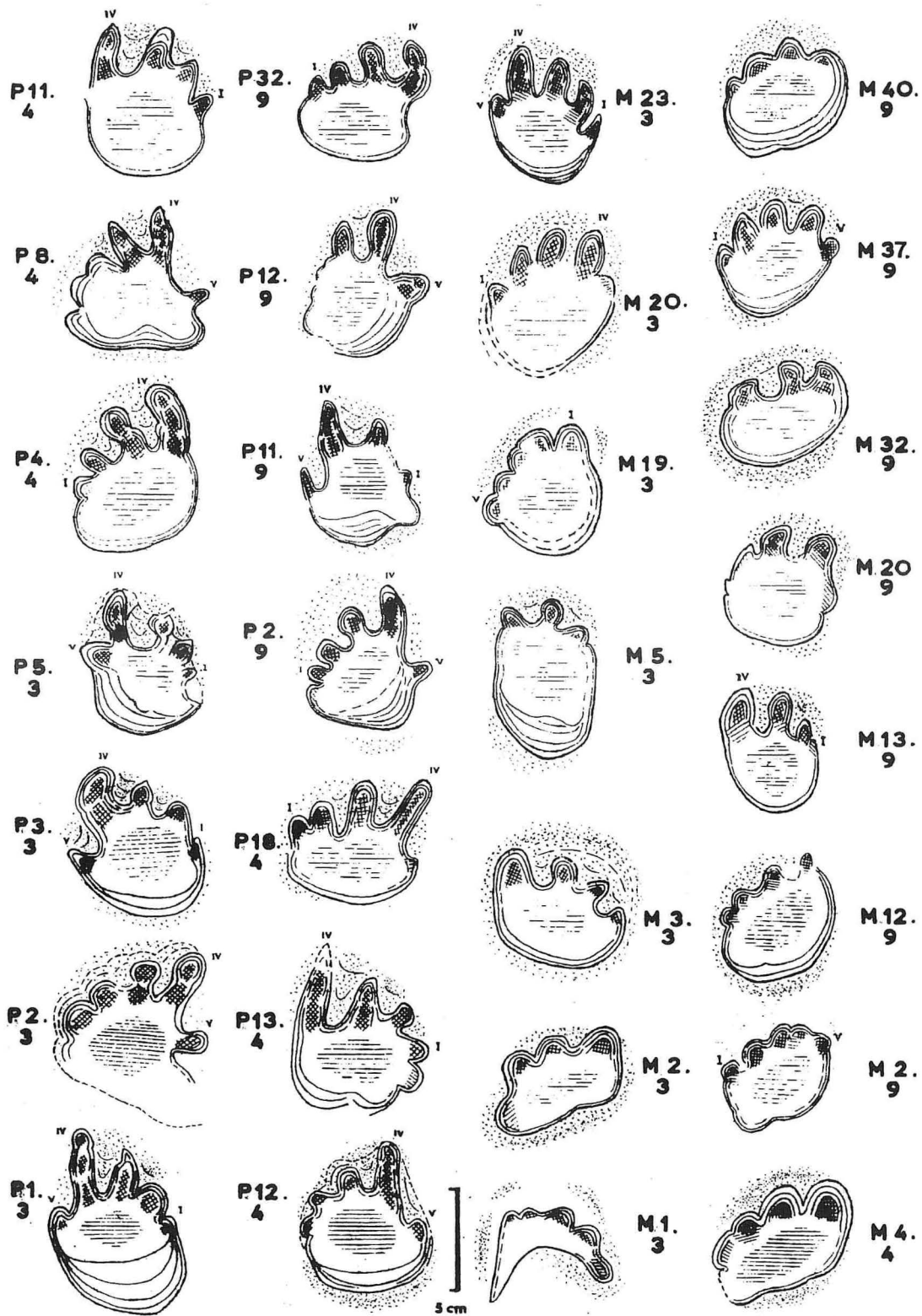


Figure 6.— Quelques mains (= M) et pieds (= P) *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp.; le premier chiffre après la lettre indique le n° de la trace dans la piste qui est aussi répertoriée par le second; P2.9 et M2.9 = holotype.

Diagnose: pied et main pentadactyles semiplantigrades, aussi longs que larges. Doigts courts, terminés par des formes plus ou moins arrondies. Croissance en longueur des rayons, du I au IV. Orteil V détaché de l'ensemble des 4 premiers. Main située à l'avant du pied. Angle du pas de l'ordre de 90°, compris entre 78° et 99°, plus grand pour le membre antérieur avec un angle de 97° (90°-108°).

Description et analyse statistique (fig. 6, 8 et 9; pl. 2 et 3, tabl. 1 à 4):

Dans le texte, les abréviations suivantes seront utilisées: L = longueur (length), l = largeur (width), P = pied (pes), M = main (manus), Enj. = longueur de l'enjambée (stride), Le = largeur externe de la piste (external trackway width), CPM = longueur du couple pied-main (set). On se reportera aussi à la légende des tableaux statistiques (tabl.1 et 4).

Après le calcul des paramètres classiques, moyenne, écart-type, etc., nous avons utilisé le test de Cramer basé sur l'asymétrie pour apprécier la distribution de chaque caractère (Van der Waerden 1967, Courel et Demathieu 1976; Gand 1987). Celui-ci suit d'autant mieux la loi normale que la probabilité de dépasser la variable réduite (= VR) est supérieure au seuil 5%; soit VR = 1,960. Pour comparer les échantillons, le test du rapport des variances dit de Fisher ou de Snédecor et celui de Student pour les moyennes ont été calculés selon la méthode classique, explicitée *in* Monjallon (1968) et *in* Moroney (1970).

La description morphologique est basée sur toutes les pistes 3 à 17 (cf. *supra*). Les mesures et l'étude statistique des autopodes ne concernent que les n° 3, 4 et 9. Celles des différents caractères des pistes encore appelés éléments des pistes sont relatives à 3, 4, 9, 10 et 11 (tabl. 3).

Ces empreintes de quadrupèdes correspondent à des épireliefs concaves, peu détaillés, assez profonds et de forme générale ovale. Elles sont comprises entre 80 et 43 mm de longueur.

Pour les pistes 3, 4, et 9, avec les dimensions moyennes $L \times l = 65 \times 64$ mm, le pied est aussi long que large et un peu plus grand que la main dont $L \times l = 57 \times 58$ mm. Il est régulièrement placé derrière cet autopode à une distance comprise entre le 1/7 et le 1/5 de la longueur de l'enjambée (tableau 4).

Le pied (pes) (tabl.1). Il affecte parfois sur les empreintes floues, la forme vague d'un croissant dont la limite digito-métatarsienne est à peu près perpendiculaire au sens de la locomotion. Il est pentadactyle bien que le doigt V soit souvent absent ou incomplètement dessiné dans la plupart des cas.

Les orteils I à IV sont échelonnés. Ce qui donne à l'empreinte un aspect un peu lacertoïde puisque la ligne qui joint les extrémités digitales I-IV est très oblique par rapport à celle de l'articulation digito-métatarsienne.

Les doigts sont courts, larges et groupés, en général peu distincts l'un de l'autre et sans coussinets. Parfois, cependant, le IV est bien séparé de ses voisins III et V. Les angles interdigitaux, difficiles à mesurer, sont de l'ordre de 35° pour II-IV et 42° pour I-IV. L'angle IV-V est souvent grand, atteignant 90° dans plusieurs cas. Nous avons aussi présenté dans le tableau 2, les dimensions des écarts entre les extrémités digitales: m pour II-III, m' pour I-V et m" pour I-IV avec les rapports correspondants (tabl. 1). Pour

les deux autopodes, ces valeurs sont distribuées normalement (tabl.1) avec pour P, K% voisin de 10 et pour M, une variabilité nettement plus grande pour m et m".

Les extrémités digitales sont arrondies et toujours mieux marquées que leur partie proximale, indissociable de la trace du métapode qui termine ces ichnites. Régulièrement, mais de manière variable, ces dernières sont accompagnées de figures de glissement au niveau des doigts et de leur bord postérieur, indiquant que les pieds se sont déplacés un peu vers l'avant après leur pose. Chez les traces les plus profondes, les pointes des orteils plongent ainsi obliquement sous la surface de piétinement.

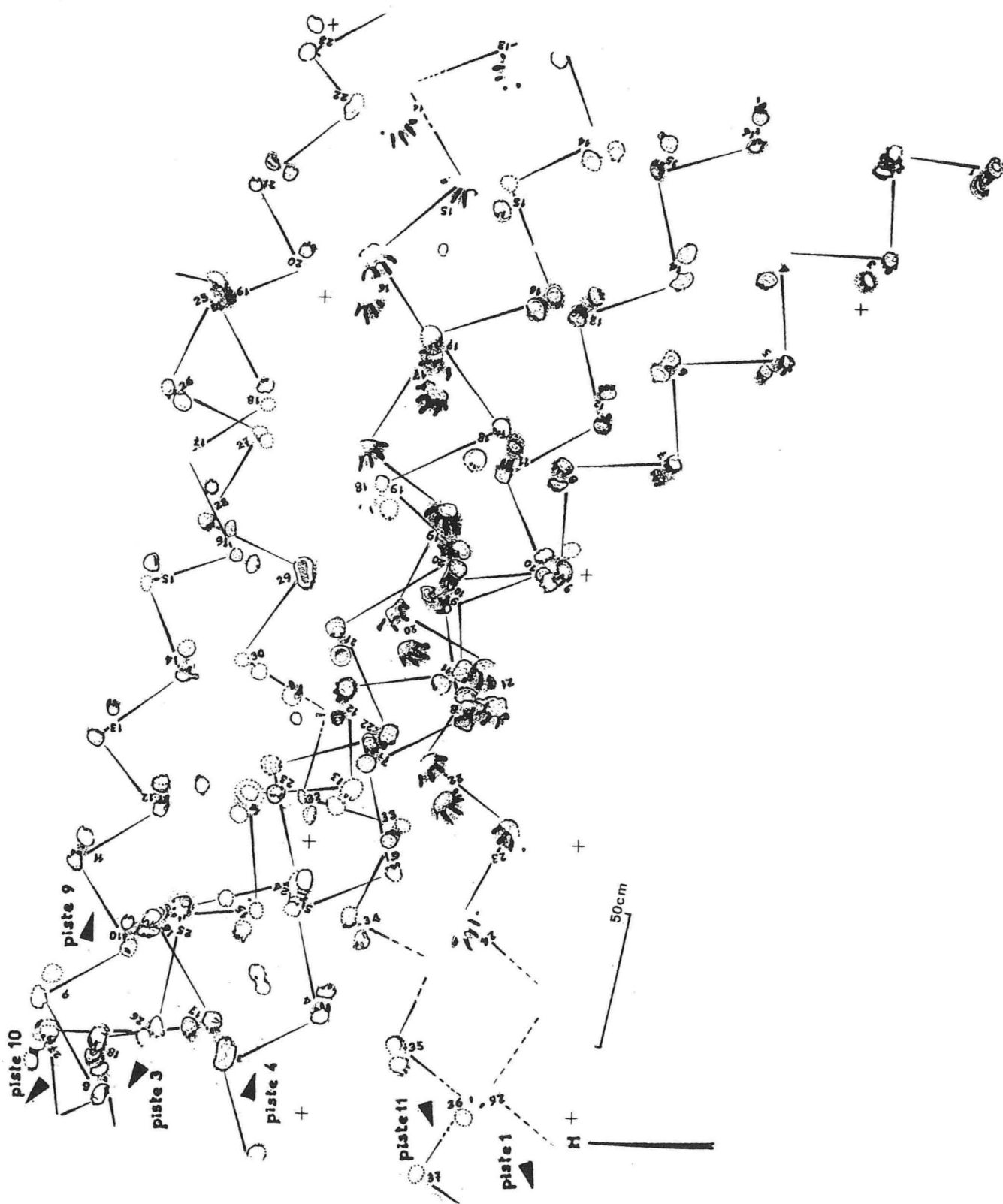
En raison de doigts mal délimités (cf. *supra*), peu de mesures numériques ont été possibles. C'est pourquoi, à côté de celles relatives à " la longueur du doigt libre" (Casamiquela *et al.* 1987, Gand 1987 p. 20), notée D dans les tableaux de ce travail, nous présentons aussi celles des rayons plus faciles à obtenir. Elles sont précisées R et correspondent à la longueur du doigt, augmentée de celle du métapode (cf Gand 1987 p.20). A partir de ces deux méthodes nous avons obtenu des résultats proches, avec pour D: $I < II < III < IV$, II étant égal à V et pour R: $RI < RII < RIII < RIV$, RV étant $<$ à RI. Mais on remarquera que pour D, les coefficients de variabilité sont élevés pour les caractères I à V, avec pour ce dernier, une non distribution normale au seuil de 5 % puisque $P >$ à 1,960. 4 coefficients de corrélation sur 9, intégrant des caractères d'origine anatomique, sont aussi significatifs d'une non corrélation au même seuil. (tabl. 1). Toutes ces valeurs suggèrent que les dimensions mesurées sont éloignées des réelles, généralement difficiles à connaître en raison de la limite acropode-métapode peu distincte ou absente. L'utilisation de la méthode des Rayons (Gand, 1987) est donc, en l'occurrence, plus fiable pour effectuer avec sécurité les comparaisons statistiques.

Précisons aussi que la base du métapode et les extrémités digitales sont plus imprimées que le reste de l'empreinte. Ce qui suggère un autopode semi-plantigrade muni d'une voûte plantaire.

La surface moyenne d'appui des autopodes a été mesurée en utilisant du papier millimétré mais aussi calculée par la formule de l'aire de l'ellipse: $A = (\pi) \times ab$; a étant le demi-grand axe et b, le petit. Cette deuxième méthode conduit à des estimations d'une assez bonne approximation d'après nos tests, de l'ordre de 34 cm² pour la piste 3, 37 cm² pour la 4 et 30 cm² pour la 9. Compte tenu des incertitudes, on peut considérer que les pieds de ces trois pistes présentent des aires à peu près égales.

La main (manus) a une forme plus compacte que le pied, plus empâtée, de sorte que les doigts sont moins distincts que les orteils. Cet autopode est aussi long que large avec $L/l = 1,04$ (tabl.2). Il est également pentadactyle mais ne montre souvent que 4 doigts, larges et épais, aux extrémités arrondies qui sont faiblement échelonnés du I au IV. Ce qui donne un aspect paraxonien.

La longueur moyenne des doigts et des rayons, obtenue à partir des pistes 4, 3, et 9 permet d'écrire les formules suivantes. D: $I < II < III < IV$ avec $V = ?$ et R: $RI < RII < RIII < RIV$ avec $RI < RV < RII$. Les coefficients de variabilité K % des caractères I à IV sont très grands (tabl.2) puisqu'ils dépassent 50%. Ces valeurs ont vraisemblablement la même origine que celle qui a été évoquée pour le pied (cf. *supra*).



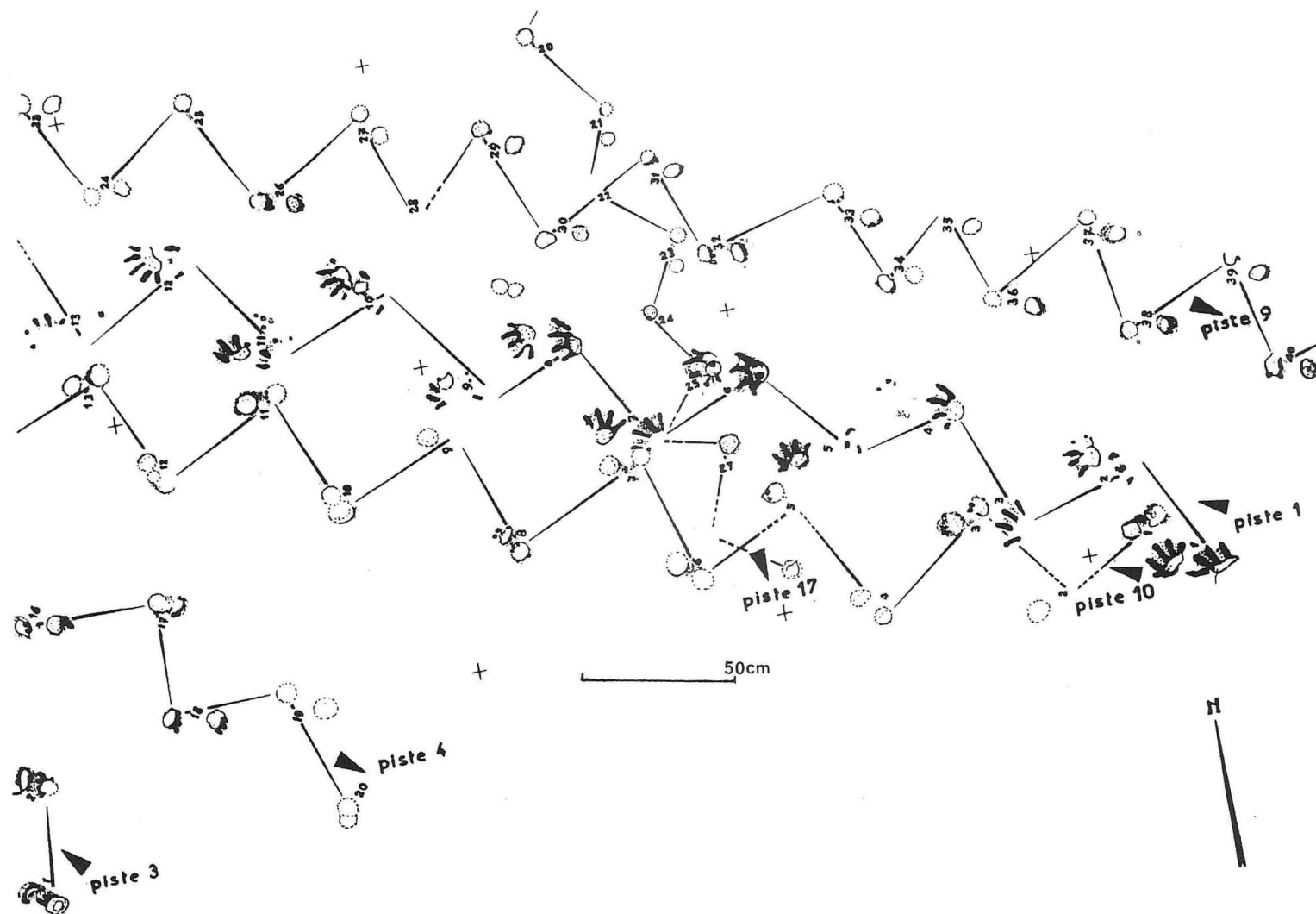


Figure 7A et 7B.— Vue agrandie de la partie encadrée de la figure 5 montrant les pistes *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp. (n° 3, 4, 9, 10, 11, 17) et *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp. (n° 1).

La ligne de l'articulation digito-métacarpienne est légèrement oblique d'une dizaine de degrés par rapport à la direction du déplacement. Et comme pour le pied: l'autopode antérieur a glissé un peu vers l'avant après sa pose. L'acropode et le métapode sont indistincts et la limite de ce dernier est aussi celle de l'articulation basipodo-métapodiale.

Dans quelques couples P-M, la trace de la main a été déformée postérieurement lors de la pose du pied unilatéral. Poussé vers l'avant, le sédiment a ainsi rempli, en partie, l'empreinte de la main qui s'est déformée et a acquis une forme en croissant (fig. M1.3, fig. 6). Cela pourrait expliquer la forte variabilité de 34% du rapport L/l, valeur double de celle du pied (tabl.2).

Son aire d'appui est de 25 cm² en moyenne pour une variabilité de 4%.

La piste (trackway) (fig. 7A et 7B; 8 et 9). Elle est large avec un rapport longueur de l'enjambée du pied (Enj.P) sur la largeur externe (Le) compris entre 1,41 et 1,88 (moyenne = 1,54). C'est la conséquence d'un angle du pas de pied assez faible, variant de 78° à 99° (moyenne = 88°). Ce dernier est plus grand pour la main d'une dizaine de degrés avec une moyenne de 97° comprise entre 94° et 108°.

A l'échelle des pistes (tabl.3), ces angles varient peu, puisque la valeur de K% est inférieur à 10. Mais pour certaines d'entre elles, le test de Cramer est négatif avec VR> à 1,96 au seuil de 5% (pistes 3, 4, et 11). Il en est de même pour la longueur de l'enjambée du pied (pistes 3 et 10) et de la main (piste 10). Les autres caractères sont, par contre, relativement homogènes.

Le rapport de l'enjambée à la longueur du pied atteint 9,06 en moyenne, comprise entre 8,4 et 9,85. Celui de la main est égal à 10,02, situé entre 9,4 et 10,5. Ce sont des valeurs très hautes et très rares pour des animaux de cette période. La distance main-pied est fluctuante et la variabilité de ce caractère peut atteindre 22%.

Pied et main sont convergents vers l'axe de la piste avec une valeur plus forte pour le deuxième autopode (tabl.3).

Nomenclature palichnologique:

Comparaison avec *Chelichnus* JARDINE, 1850

Les traces de la Lieude ressemblent à plusieurs ichnoespèces chélichnoïdes, *sensu* Hickling 1909, qui ont été observées souvent en abondance et depuis longtemps dans le Permien :

- anglais, régions de Mansfield et de Penrith (Hickling 1906, 1909, Sarjeant, 1966),

- écossais, dans les environs d'Elgin et de Cummingstown (Duncan 1828, Grierson 1828, Jardine 1850, 1851-1853, Harkness 1850, 1851, Dudgeon 1875-1878, Huxley 1877, Delair 1966, 1967, Hickling 1909, McKeever 1990, 1991, 1994 a et b)

- allemand: Sarre-Palatinat (Fichter 1983, Fichter & Kowalczyk 1983) et Grès du Cornberg (Schmidt 1959, Fichter 1994).

- américain, Etats-Unis (Lull 1918, Gilmore 1926, 1927, 1928).

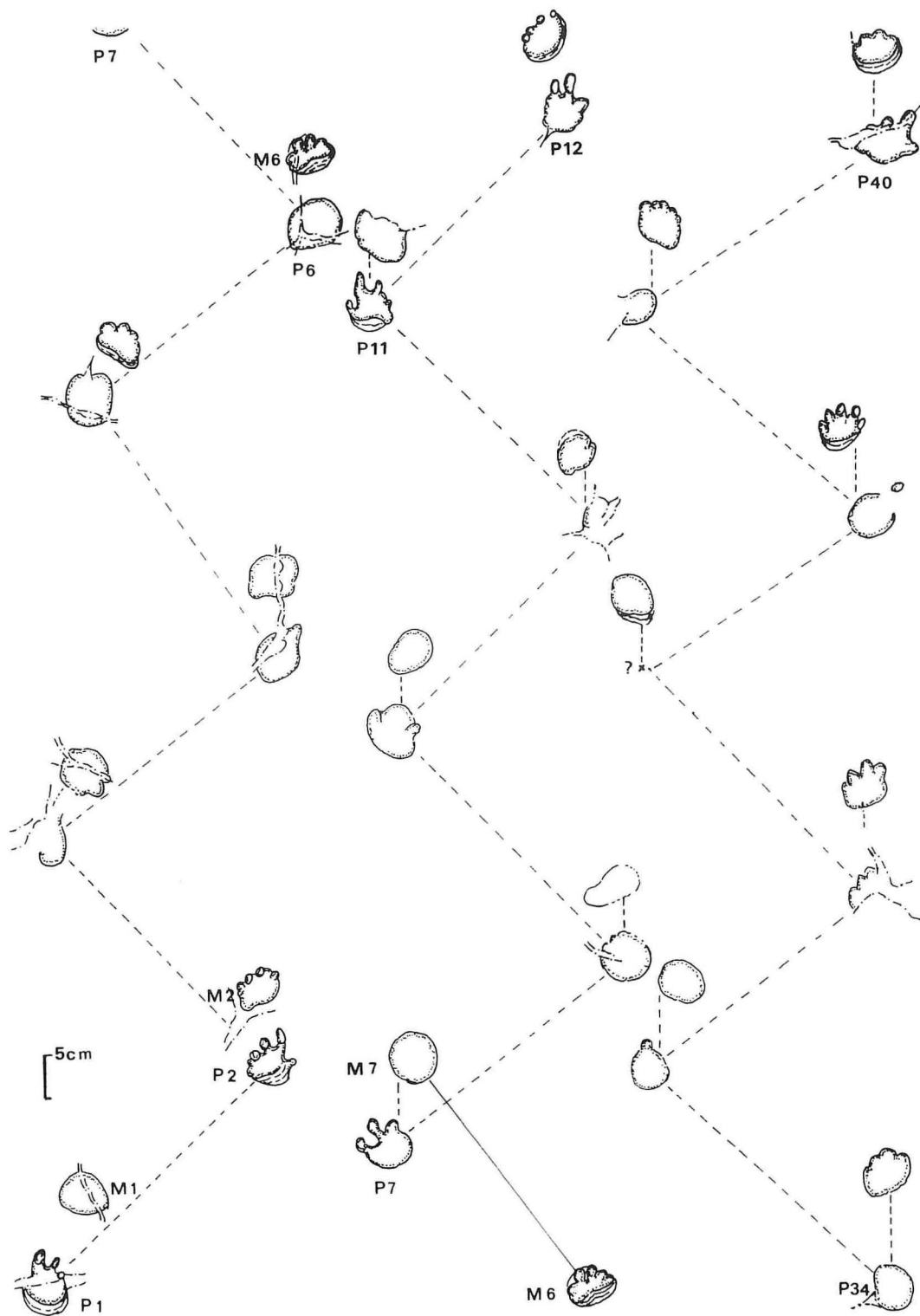


Figure 8.— Parties de la piste n° 9 *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp. de P1 à P12 et de P34 à P40; P2 et M2 = holotype, la main M est située devant le pied P; les tirés alternant avec des points représentent des fractures.

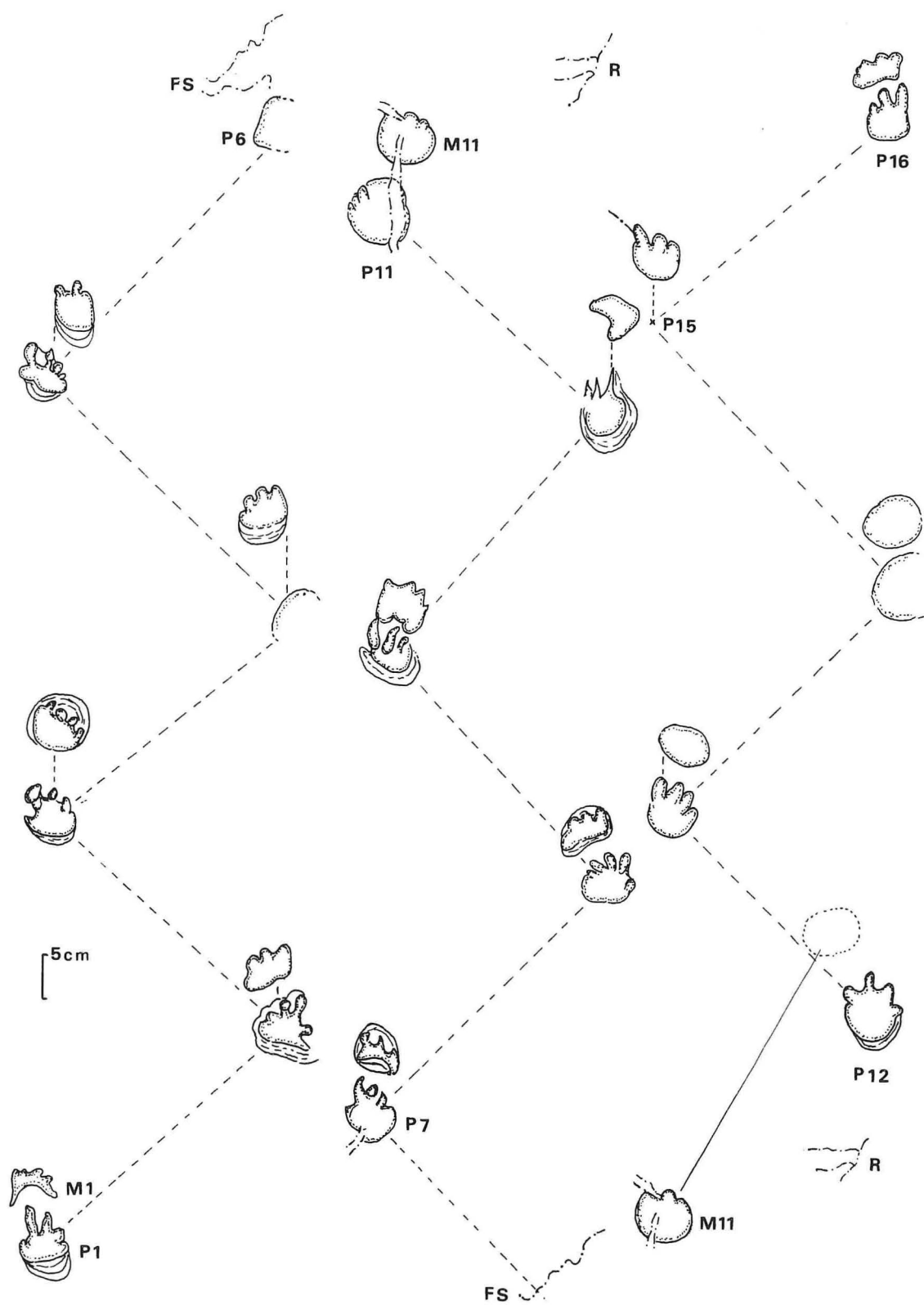


Figure 9.— piste n° 3 *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp. de P1 à P16, FS = fente de sécheresse; FS et R = repères pour reconstituer la piste de P1 à P16.

Ces diverses ichnites correspondent à des pistes larges montrant des empreintes "plantigrades" ou "semi-plantigrades", ovales, presque aussi longues que larges, réduites à des doigts très courts légèrement échelonnés du I au IV et prolongés par une sole arrondie sans détail. Le V, court et décalé des quatre autres est peu fréquent voire absent dans plusieurs ichnoespèces comme nous l'avons constaté dans le matériel écossais (cf. *supra*).

Bien que morphologiquement proches l'une de l'autre, ces diverses ichnites *chélichnoïdes* ont été rangées dans un grand nombre d'ichnogenres qui ont été mis, en grande partie, en synonymie avec *Laoporus* LULL, 1918 et *Chelichnus* JARDINE, 1850 par Haubold (1971, 1973, 1974 et 1984) puis seulement avec *Chelichnus* par Morales & Haubold 1995, McKeever & Haubold 1996.

Pour ce qui nous concerne, si on se limite à l'existence d'une quasi homopodie et à la pentadactylie observée et non supposée, c'est avec *Chelichnus hicklingi* SARJEANT, 1966 des Penrith sandstones, *Chelichnus megacheirus* HUXLEY, 1877 du Morayshire et *Chelichnus duncani* JARDINE, 1850 du Dumfriesshire, que les traces de la Lieude ressemblent le plus. Mais ces ichnotypes que nous avons eu l'occasion d'étudier successivement dans les musées de Manchester, de Keyworth et de Dumfries possèdent des doigts minces et griffus bien différents de ceux des empreintes du Lodévois pour lesquelles, au contraire, ces derniers sont larges avec des extrémités arrondies.

Comme, cette différence morphologique est renforcée par les résultats négatifs au seuil 5 et 1% des tests de Fischer et de Student concernant la comparaison du rapport de la longueur de l'enjambée du pied à celle du pied (Enj.P/LP) pour l'échantillon de l'ichnotype *Chelichnus duncani* (tabl.4), il nous a paru difficile d'inclure les traces françaises dans ce dernier ichnogenre.

Comparaison avec *Lunaepes fragilis* DEMATHIEU & GAND, 1995

Des empreintes *chélichnoïdes* semblables aussi à celles de la Lieude sont connues dans le Permien supérieur de l'Estérel (Gand *et al.* 1995). Il s'agit de *Lunaepes fragilis* DEMATHIEU & GAND, 1995 définies par une quasi homopodie, des pieds en forme de croissant de lune plus affirmée qu'à la Lieude et par l'existence de doigts courts, échelonnés du I au IV, aux extrémités nettement arrondies. En se basant sur ce dernier caractère et sur les autres données morphologiques des deux séries d'empreintes qui traduisent une structure osseuse analogue dans chacun des cas, il nous a paru raisonnable de les ranger dans le même ichnogenre *Lunaepes*. Mais pour tenir compte des différences significatives concernant plusieurs rapports, précisés dans le tableau 4, nous avons créé une nouvelle ichnoespèce *Lunaepes ollierorum* pour distinguer ces très nombreuses empreintes du site B de la Lieude.

Essai d'attribution paléontologique

Silhouette et dimensions de l'ichnopoïète estimées à partir des éléments des pistes *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp. (fig. 10)

Un angle du pas faible et un rapport de la largeur externe de la piste à la longueur moyenne de l'enjambée du pied égal à 0,65 suggèrent que l'animal ait eu une posture semi-érigée des membres avec des basipodes proches de l'horizontale. Une main plus interne que le pied et un rapport des surfaces d'appui M/P variant de 0,76 à 0,96 (tabl.5), montrent aussi que les membres antérieurs étaient un peu plus courts que les

postérieurs. Ils avaient tous les deux un autopode de taille assez voisine avec $LM/LP = 0,89$ calculé à partir des pistes 3, 4 et 9.

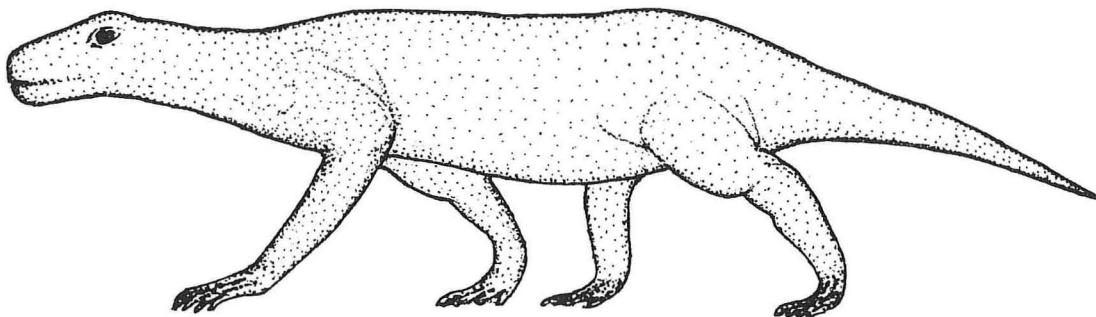


Figure 10.— Silhouette possible de l'ichnopoïète de *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp., attribué à un Therapsida ou à un Therocephalia (x1/8).

En se basant sur les données des éléments de la piste 9 (tabl.3) et en utilisant la méthode Demathieu (1970 p. 30), on peut estimer que son ichnopoïète avait un membre antérieur de 32 cm et postérieur de 35 cm; chacun d'eux étant 2, 7 fois plus long que l'autopode; proportion assez rare chez les Reptiles. Le tronc estimé à 36 cm était relativement long et plus grand que le membre postérieur. Ce qui est rare chez les Tétrapodes "évolués". Les profondeurs des empreintes P et M étant presque égales (= 1, 07), il apparaît aussi que les membres étaient de type porteur (tabl. 5).

Au terme de ces déductions, nous imaginons donc un animal de taille modeste, d'1,20m environ, aux membres semi-érigés et grêles, possédant des autopodes pentadactyles et semiplantigrades relativement petits où le IV est le plus long. Il possédait aussi une quasi homopodie et présentait des griffes émoussées. L'ichnopoïète de *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp. devait avoir un corps équilibré avec une tête, plus un cou, de masse analogue à celle de la queue qui n'a jamais laissé son empreinte.

Structure possible des autopodes de l'ichnopoïète de *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp.; comparaison avec les squelettes permien

A partir de quelques traces complètes et représentatives, nous avons dessiné le squelette de l'acropode et du métapode (fig. 11). Bien qu'hypothétiques, les résultats obtenus sont néanmoins utiles car ils permettent d'avoir une meilleure idée de la structure osseuse de l'autopode et de mieux apprécier les dimensions approximatives du basipode et la largeur du zeugopode.

En ajoutant ces dernières données à toutes les informations observées ou/et déduites de l'étude des pistes puis en les comparant avec les squelettes des vertébrés tétrapodes permien (Romer & Price 1940, Haughton & Brink 1954, Romer 1956, Piveteau 1955, 1961; Haubold 1973, 1984, Gand 1988, Carroll 1988), il nous a semblé raisonnable d'attribuer *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp. à des Thérapsidés. G.D a suggéré un Gorgonopsien comme *Lycaenops* car son squelette s'adapte assez bien aux pistes. En se basant sur la structure des autopodes, Ellenberger (1983a) a imaginé un

Bauriamorphe, un Dicynodontidé ou un Lystrosauridé comme ichnopoïète.

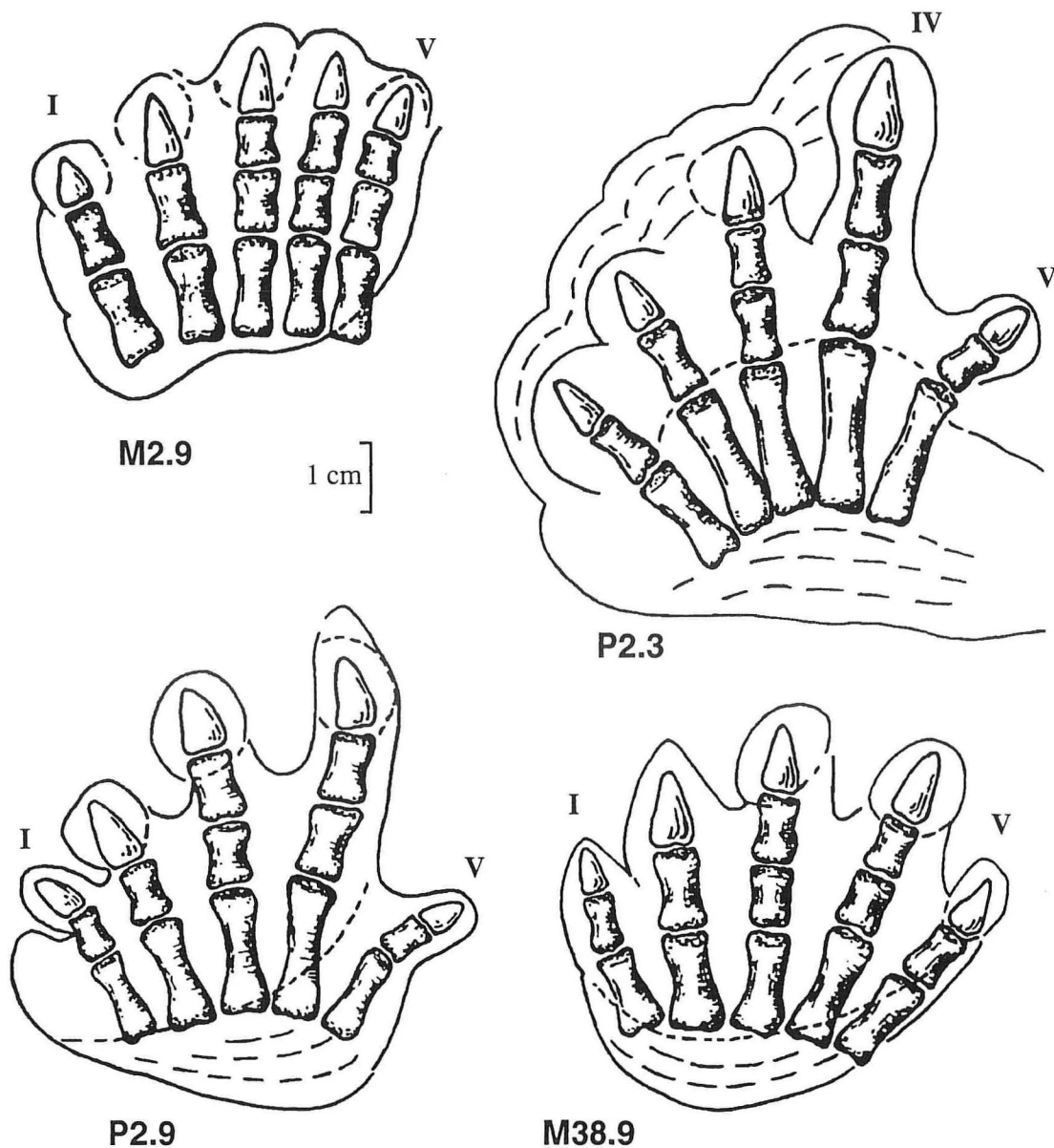


Figure 11.— Essais de reconstruction squelettique de l'acropode et du métapode de *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp., P2.9 et M2.9 = holotype. Selon la trace de main considérée, le doigt V aurait pu avoir 1 (M38.9) ou 2 phalanges (M2.9).

B. Traces attribuables à de possibles Therapsida ou Therosauria, possibles Cynodontia, Gorgonopsia ou Dicynodontia sensu Kemp (1982)

MERIFONTICHNUS nov. ichnogenus

Ichnoespèce-type: *Merifontichnus thalerius* nov. ichnosp.

Derivatio nominis. L'ichnogenre rappelle le nom de la commune de Mérifons dans laquelle est situé le site B.

Diagnose: Pieds et mains homopodes, digitigrades à semi-plantigrades et plus larges que longs. Les doigts sont minces, souples, bien déliés et rayonnants, munis de griffes peu marquées. La main pentadactyle est localisée devant le pied tétradactyle parfois pentadactyle. Elle en a la même morphologie. La piste est large avec un angle du pas un peu supérieur à 90°.

Merifontichnus thalerius nov. ichnogen. et nov. ichnosp.

(fig. 12 à 14; pl. 3 et 4)

Synonymie:

1983a, "*Macrochelichnus thaleri* ", non valide, Ellenberger, *Bull. Soc. Prot. Nat. Languedoc-Roussillon* 1, 15 juin 1983, p. 2, 4, fig. 2 et 7

Non daté, "*Macrochelichnus thaleri* ", non valide, Ellenberger, *Bull. Soc. Prot. Nat. Languedoc-Roussillon*, p. 4, 4, fig. 2 et 7.

1983b, "*Macrochelichnus thaleri* " non valide, Ellenberger, *C.R.Acad. Sci*, p. 553, pl. I, 4.

1987, "*Macrochelichnus thaleri* ", non valide, Gand thèse d'Etat, p.192-193.

1988, "*Macrochelichnus thaleri* ", non valide, Gand et Haubold, *Z.geol. Wiss.* p. 887-889.

1993, "*Macrochelichnus thaleri* ", non valide, Gand, *Géologie de la France*, p. 52-53.

1997, "*Macrochelichnus thaleri* ", non valide, Gand et al., *Geobios*, p.303.

Derivatio nominis: en l'honneur du Professeur Louis Thaler de l'Université des Sciences et Techniques de Montpellier.

Holotype: épireliefs concaves avec main = M1 de la piste 1 et pied = P13 de la piste 2, (fig. 12, 13 et 14; pl. 3.5 et 4.1)

Hypodigme: 2 pistes 1 et 2, longues respectivement de 10 et 30 m. La n° 1 comporte 45 empreintes et la n° 2, 93 (fig. 13 et 14 *partim*).

Gisement-type, Niveau-type, Répartition stratigraphique: les mêmes que ceux de *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp.

Diagnose: Pied et main de même taille, plus larges que longs dans un rapport L/l de 0,77. Les doigts I et V sont plus petits que les centraux II, III et IV, subégaux. Les angles interdigitaux sont ouverts avec II-IV = 52°, I-IV = 81° et I-V au moins égal à 100°.

La main, parfois empiétée, est située devant l'autopode postérieur à 22% de la dimension de l'enjambée (Enj.P). Elle est très convergente vers l'axe de la piste (-32°).

Les angles des pas valent 100°.

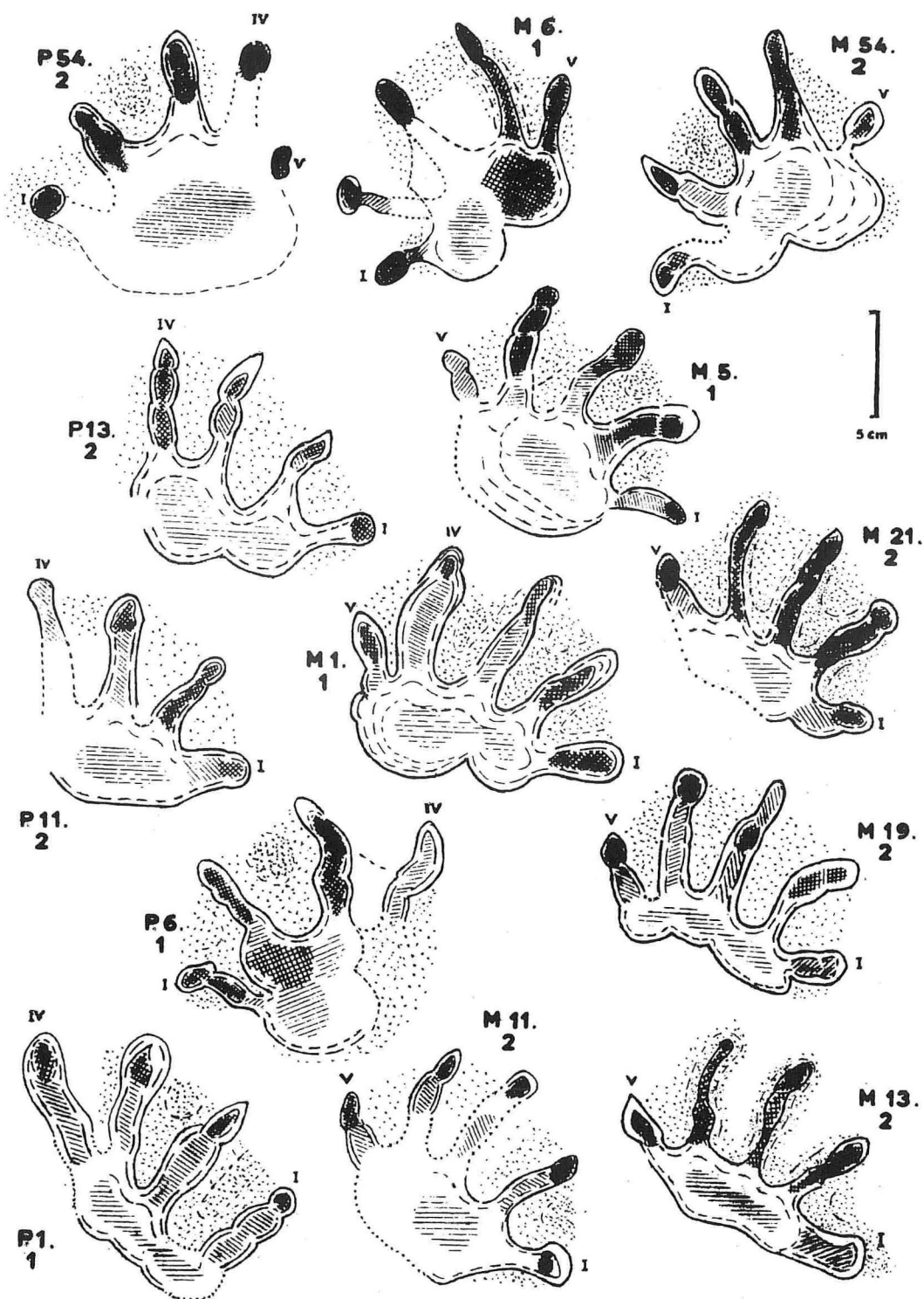


Figure 12.— Quelques mains (= M) et pieds (= P) *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et ichnosp.; le premier chiffre après la lettre indique le n° de la trace dans la piste qui est aussi répertoriée par le second; M1 de la piste 1 et P13 de la piste 2 = holotype.

Description et analyse statistique. (fig. 12, 13 et 14; pl. 3 et 4; tabl. 6 à 9)

Ces épireliefs concaves correspondent à des empreintes de quadrupèdes digitigrades à semi-plantigrades sensu Casamiquela *et al.* (1987).

Le pied (pes) (tabl.6). Il est nettement plus large que long avec $L \times l = 105 \times 144$ mm et $L/l = 0,76$, un peu ectaxonien et pentadactyle mais le doigt V est rarement marqué. Les orteils émergeant d'une plante irrégulièrement imprimée sont élancés, minces et souples. Ils montrent parfois quelques coussinets et sont parcourus, dans le sens de leur longueur, par des stries parallèles qui pourraient correspondre à des replis cutanés. Ils sont généralement terminés par des extrémités arrondies ou ovales suggérant l'existence de griffes émoussées. Mais pour Ellenberger (1983a), celles-ci seraient quasi-absentes.

Les dimensions digitales sont proches l'une de l'autre avec des différences millimétriques qui conduisent à proposer la formule suivante: $DI < DII < DIII < DIV$; DIV étant légèrement supérieur à $DIII$. Il n'y a pas assez de mesures pour connaître la longueur de DV . L'ordre de grandeur des rayons est le même avec $RV < RI$ mais $n = 2$.

Les angles interdigitaux sont assez bien circonscrits. $II-IV$ est de 52° , $I-IV$, 81° et $I-V$ peut être proche de 180° , d'après Ellenberger (1983a).

La surface du pied déterminée par la méthode des ellipses vaut en moyenne 125 cm^2 .

Hormis l'angle t , tous les autres caractères mesurés suivent la loi normale puisque $P = \text{Probabilité de dépasser } VR \text{ est supérieur à } 5\%$ (tabl.6). Dans l'ensemble l'échantillon est donc homogène avec des dimensions qui varient assez peu puisque les valeurs de $K\%$ sont comprises entre 12 et 18

Celles relatives aux coefficients de corrélation ne sont pas significatives au seuil de 5% sauf pour L/l . Mais ce résultat est à mettre en relation avec la position variable de l'orteil V qui influence évidemment la largeur.

La main (manus) (tabl.7). Elle est placée assez près devant le pied, au point d'être parfois empiétée. Comme l'autopode postérieur, elle est également plus large que longue avec $L \times l = 106 \times 135$ mm et $L/l = 0,79$. Elle en a la même longueur puisque $LM/LP = 1,009$! et la même morphologie (fig. 13). La main est cependant plus souvent pentadactyle que ce dernier avec des doigts plutôt recourbés vers l'intérieur de la piste.

La formule suivante: $DV < DI < DII < DIII > DIV$ résume leurs différences de longueur, très faibles puisqu'elles ne sont que de quelques mm entre DII , $DIII$ et DIV . La mesure des rayons conduit à un résultat très proche avec $RI < RV < RII < RIII > RIV$.

Les angles interdigitaux $II-IV$ et $I-IV$ sont très voisins de ceux du pied. Avec une valeur de 112° , $I-V$ est, semble-t-il, plus petit que son homologue pédieux mais il est vrai que ce dernier est peu fiable car l'effectif mesuré est très petit.

La surface de la main déterminée à partir de la méthode des ellipses vaut 113 cm^2 , en moyenne. Elle est donc un peu plus petite que celle du pied dans un rapport $SM/SP = 0,91$, valeur différente de celle qui a été obtenue en utilisant le papier millimétré: 1,17 avec $K\% = 20$. En retenant la moyenne des deux résultats, l'impression visuelle d'homopodie est ainsi confirmée.

Les valeurs de P des différents caractères, toutes supérieures à 5%, montrent qu'ils sont homogènes avec des coefficients de variation dont la moyenne avoisine 10%

(tabl.7). Les mesures de l'échantillon sont donc fiables.

La piste (trackway) (fig. 13 et 14; tabl.8). Elle est large avec un rapport Enj.P/Le compris entre 1, 62 et 1, 74. C'est la conséquence d'angles du pas de pied et de main peu ouverts. Ceux-ci, égaux à 100° sont stables avec K% = 6.

La main, à peine plus interne que le pied, est par contre plus fortement tournée vers l'axe de la piste; -32° contre -12°.

Les rapports Enj.P/LP et Enj.M/LM sont successivement égaux à 5,72 et 5,68, en moyenne.

Les mesures des éléments de la piste sont homogènes sauf pour l'enjambée de la main (Enj.M) et la distance du couple pied-main (CPM). Comme ces 2 résultats sont liés puisque leurs valeurs dépendent de la position de la main, ils nous suggèrent que l'animal posait son autopode antérieur de manière très irrégulière durant la locomotion pour une raison qui reste à expliquer.

Les valeurs de K% indiquent que les diverses dimensions des éléments de la piste sont fiables sauf celles concernant les inclinaisons des autopodes.

Nomenclature palichnologique (tableaux A et 9)

Les traces qui viennent d'être décrites ne sont pas sans rappeler la morphologie d'*Amphisauropus latus* HAUBOLD, 1970, ichnites digitigrades à semi-plantigrades, d'une cinquantaine de mm de longueur qui ont été mentionnées dans diverses formations allemandes, russes, et françaises du Permien Inférieur (Haubold 1973, Fichter 1983a et Gand 1987). Mais en menant une analyse précise, on peut mettre en évidence plusieurs divergences qui sont indiquées dans les tableaux A et 9.

Dans le tableau A, nous avons indiqué des moyennes qui ont été comparées avec les tests de Student et de Snédécor. Pour chaque caractère, les différences entre les deux ichnoespèces sont signicatives au seuil de 5%. Il en est de même pour plusieurs autres rapports digitaux aux niveaux des variances (F) et des moyennes (t) (tabl.9). Ces résultats confortent donc l'originalité des empreintes de la Lieude que nous avons nommées *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp.

Ichnotaxons Caractères	<i>Amphisauropus latus</i>	<i>Merifontichnus thalerius</i> nov. ichnogen. et nov. ichnosp.
LM/LP	0,69	1,00
Angle du pas	82°	100°
Enj.P/LP	4,34	5,70

Tableau A.— Comparaison de quelques caractères d'*Amphisauripus latus* et de *Merifontichnus thalerius* nov. ichnog., nov. ichnosp.

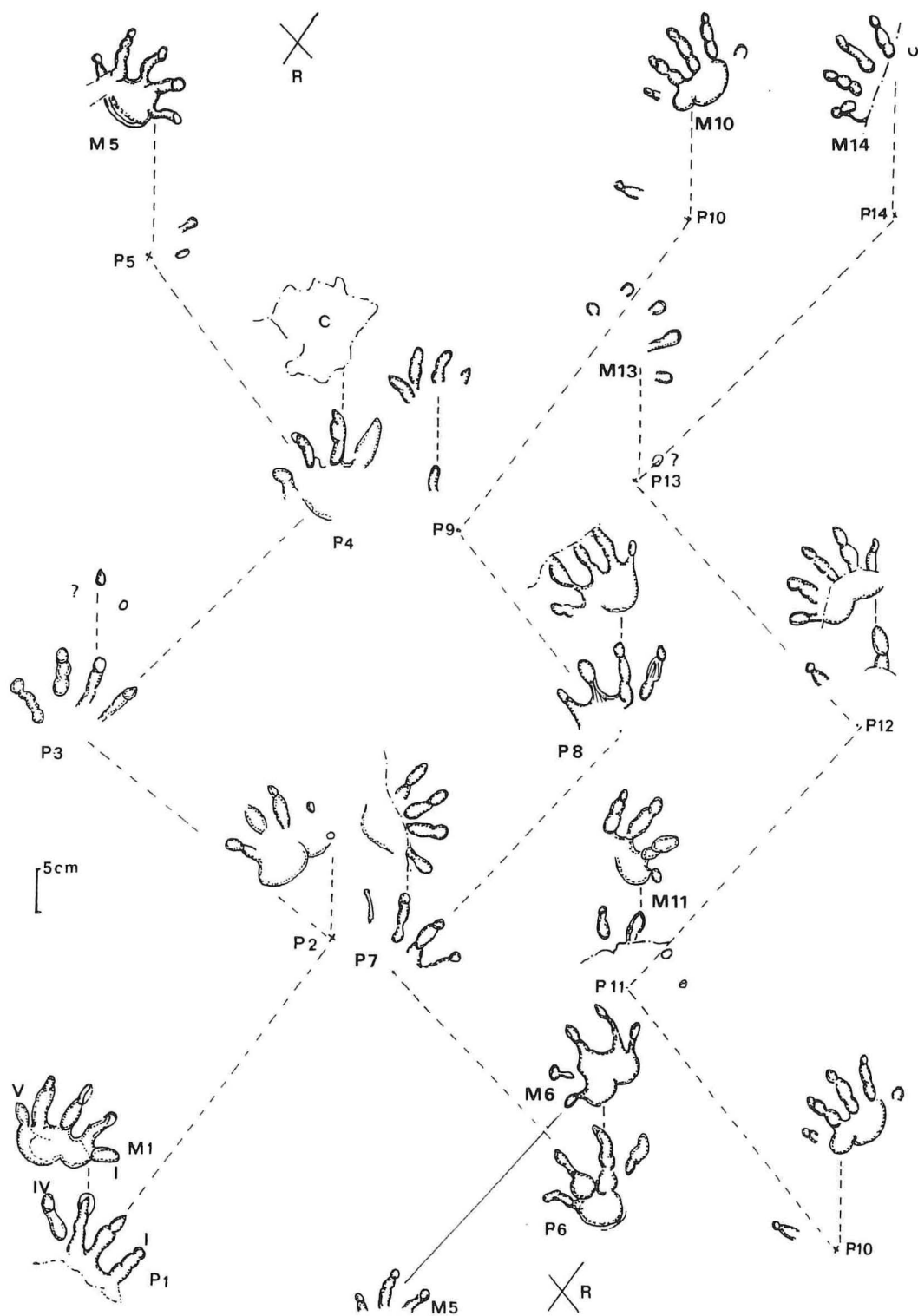


Figure 13.— Piste n° 1 *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp., de P1 à P14, R = repère pour aligner la piste 1 de P1 à P10., C = cassure, M1 = holotype.

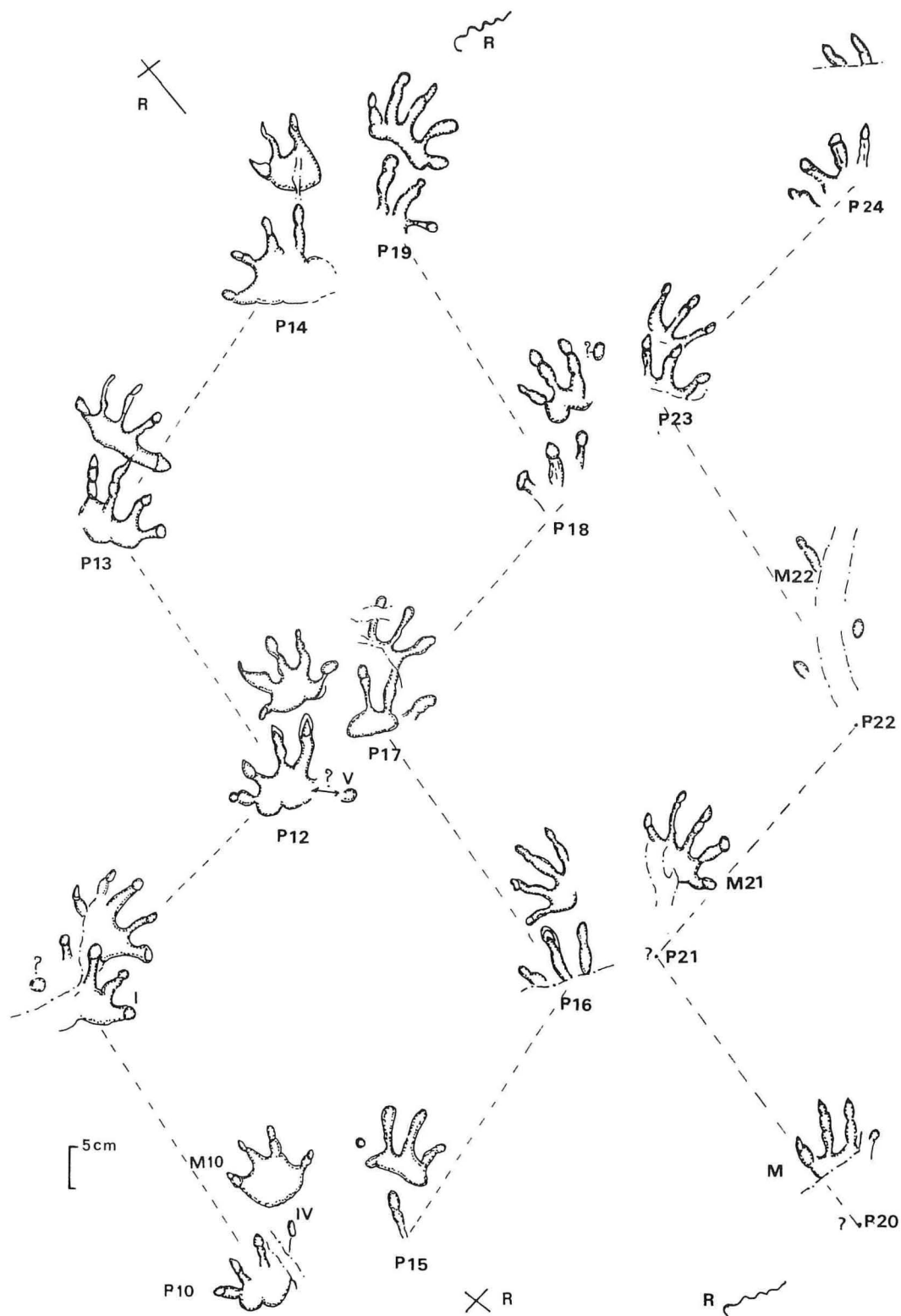


Figure 14.— Piste n° 2 *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp., de P10 à P24; P13 = pied = holotype, R = repère pour aligner la piste 2 de P10 à P24.

Essai d'attribution paléontologique

Silhouette et dimensions de l'ichnopoïète estimées à partir des éléments des pistes *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp. (fig. 15)

Les valeurs des angles du pas (100°) permettent d'imaginer des animaux aux membres semi-érigés dont les longueurs probables ont pu être calculées par la méthode Demathieu (1970 et *supra*). Celle des antérieurs a été estimée à 384 mm et des postérieurs à 412 mm.

La dimension du tronc (= distance gléno-acétabulaire), déduite des pistes 1 et 2, est la même dans chacun des cas, c'est à dire 425 mm. Elle est très proche de celle qui a été calculée par la méthode Baird (1952), puisqu'elle est égale à 410 mm.

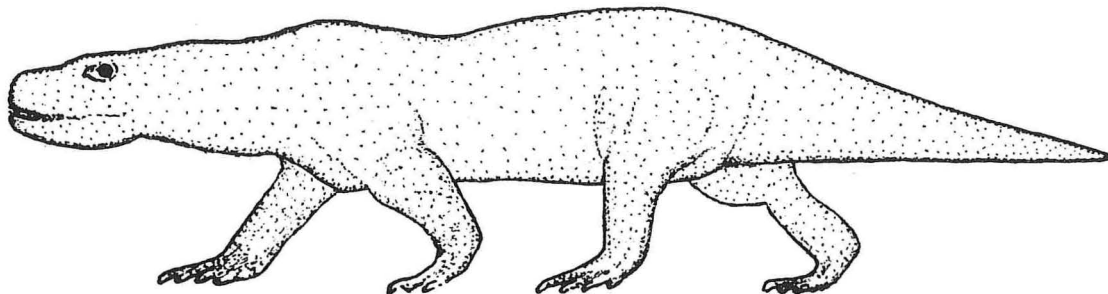


Figure 15.— Silhouette possible de l'ichnopoïète de *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp., attribué à un Therapsida ou à un Therocephalia (x 1/10).

Dans l'ensemble, ces diverses valeurs permettent d'évoquer un animal au tronc court par rapport aux dimensions des membres, "short coupled" au sens de Peabody (1952). Ce qui est confirmé aussi par les positions relatives des pieds et des mains, ces dernières étant quelquefois empiétées.

Comme les aires de ces deux autopodes ont le même ordre de grandeur (*cf. supra*), le bipède antérieur devait supporter, à peu près, la même charge que le postérieur. Et comme les mains sont, le plus souvent, mieux visibles et plus complètes que les pieds, il semble aussi que le train avant était plus lourd que le train arrière. Ce qui peut s'expliquer par la présence d'un cou et d'une tête assez volumineux et d'une queue assez courte.

Les dimensions des pistes 1 et 2 étant très voisines ainsi que celles des autopodes respectifs (tabl.6 à 9), il semble acquis que leurs auteurs avaient des tailles comparables, de l'ordre d'1,50 m, d'après nos calculs et nos estimations.

L'analyse des résultats statistiques (tabl.6 à 8) et, en particulier des coefficients de variabilité, montre que ces quadrupèdes homopodes se déplaçaient régulièrement mais en plaçant leurs mains de manière très variable et de façon nettement plus convergente vers l'axe de la piste que pour les pieds (-32° contre -12°). Ces valeurs négatives suggèrent une torsion latérale non négligeable du tronc durant la marche. C'est, sans doute, la marque d'animaux à locomotion encore peu évoluée.

Comparaison avec les squelettes et les pistes du Permien

= Les Temnospondyles

En raison des extrémités digitales arrondies, peu griffues, nous avons d'abord pensé que les ichnopoïètes de *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp. avaient pu être des Temnospondyles pentadactyles. Ceux-ci sont connus dans le Permien et en particulier dans celui des USA, par *Eryops*, de la Formation de Wichita, et par *Cacops* provenant de celle de Clear-Fork (Piveteau 1955, Romer 1956). Dans les deux cas, il s'agit d'animaux lourdement bâtis, ayant une tête et une ceinture scapulaire massives, atteignant 2,10 m de longueur pour *Eryops megacephalus* et 55 cm pour *Cacops*.

La superposition de *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp. avec des squelettes d'autopodes d'*Eryops megacephalus*, étudiés au Geological Museum de Londres, montre que ses mains s'adaptent plutôt bien aux traces de la Lieude, nonobstant les largeurs digitales. Pour les pieds aux orteils assez étroits, cela correspond mieux mais des différences accusées au niveau des longueurs de II, III et IV, éloignent les ichnites *Merifontichnus* nov. ichnogen., des squelettes de cette espèce d'*Eryops*.

La comparaison de *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp. avec des pistes *Limnopus zeilleri* (DELAGE, 1912) GAND, 1985, fréquentes dans le Permien français (Gand 1985, 1987), anglais (Formation des Keele Beds) et allemand (Formation de Lebach) (Gand, inédit), permet d'ajouter une autre divergence importante concernant l'angle du pas; du pied en l'occurence.

Le tableau B montre, en effet, que les tets de Snédécór (F) et de Student (t) sont significatifs au seuil de 5%. Comme la valeur de l'angle du pas dépend surtout de l'orientation des membres, il est logique d'en déduire que ceux des auteurs de *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp. (M.t) et de *Limnopus zeilleri* (L.z) étaient construits de manière significativement différente. Ils étaient ainsi assez nettement plus relevés pour l'ichnopoïète de *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp.

Caractères Ichnotaxons	n	m	T	K%	t. calculé	t. lu	F. calculé	F. lu
L.z	44	89,9	13,2	15				
					4	1.96	5,33	1,89
M.t.	26	100	5,71	6				

Tableau B.— Comparaisons statistiques des moyennes (t calculé = test de Student) et des variances (F calculé = test de Snédécór) de l'angle du pas de *Limnopus zeilleri* (L.z) et de *Merifontichnus thalerius* nov. ichnog., nov. ichnosp.

Si on ajoute à toutes ces divergences, l'absence dans les traces de *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp., de celle du coussinet du métacarpien I ou du métatarsien I -une caractéristique des ichnites de Temnospondyles *Limnopus* et *Antichnium*-, on peut raisonnablement douter de l'appartenance de *Merifontichnus* nov. ichnogen. à ces animaux.

Mais ce n'est pas l'avis d'un des critiques, le Pr. J.A. Boy, qui pense que "The close resemblance of *Merifontichnus* to *Amphisauropus* (which is of amphibian origin)

contradicts the interpretation as a therapsid track". Il ajoute également "Amphibians and therapsids exhibit a quite different tarsus which is documented by main differences in the impression of the pes". Ce qui semble sous-entendre que les Thérapsidés étaient tous plantigrades.

Nous avons montré, plus haut, qu'il n'y avait pas de ressemblances étroites entre *Merifontichnus* nov. ichnogen et *Amphisauropus* puisqu'il existe des différences morphométriques significatives entre plusieurs rapports de longueurs digitales, autopodiales (tabl. A et 9) et entre l'angle du pas. Comme pour *Limnopus* et *Antichnium*, il faut ajouter pour *Amphisauropus*, l'existence des coussinets métacarpien I et métatarsien I bien marqués et celle de doigts mieux imprimés en allant du V au I (Gand 1987 p. 117). Ces caractères typiques des pistes d'Amphibiens, absents chez *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp., indiquent que leurs auteurs n'étaient pas construits comme ces derniers animaux, par ailleurs hétéropodes.

Pour ces raisons, nous pensons que les ichnopoïètes de *Merifontichnus* nov. ichnogen., clairement homopodes, étaient plutôt des Thérapsidés dont la plantigradie n'était pas exclusive (Gorgonopsiens, Cynodontes, Dicynodontes), si on s'en réfère à Abel 1911, Carroll 1988, von Huene 1956, Piveteau 1961 et Savage 1986.

Structure possible des autopodes de l'ichnopoïète de *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp.; comparaison avec des Amniotes.

A partir de traces favorables, nous avons représenté une reconstitution osseuse de la main et du pied, en admettant les coussinets articulaires. Ce qui est le cas général chez les Amniotes (fig. 16).

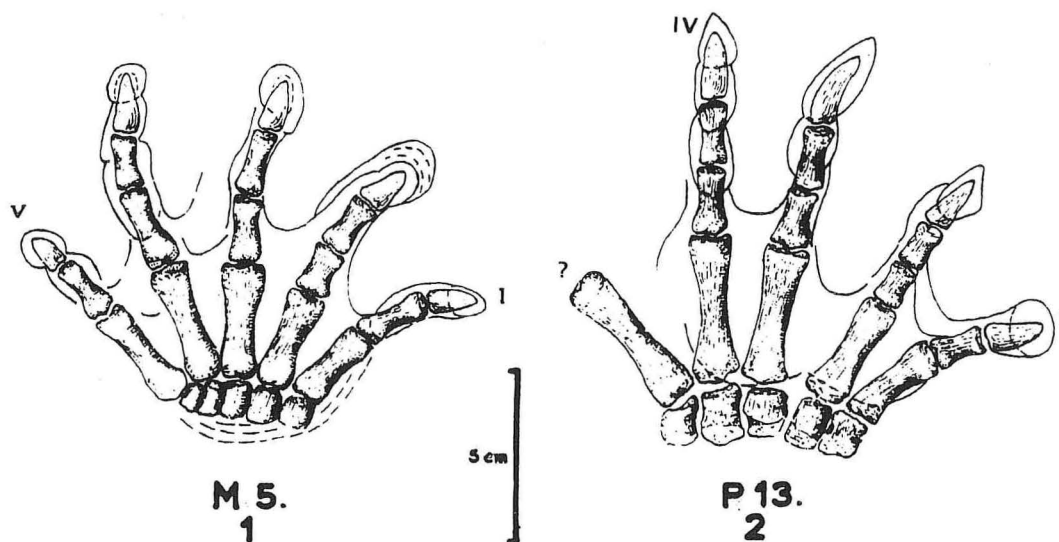


Figure 16.— Essai de reconstruction squelettique de l'acropode, du métapode et d'une partie du basipode de *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp.

La comparaison de ces deux structures osseuses autopodiales hypothétiques et des données, observées ou déduites à partir des ichnites et des pistes, avec les squelettes permien, nous oriente vers les Therapsida et les Therosauria (*sensu* Kemp 1982) comme auteurs de *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp.

En raison de l'absence de "talon", de l'existence de doigts bien séparés et de la semi-plantigradie, G. D. suggère des Thériodontes et de possibles Cynodontes comme ichnopoïètes. Cette dernière unité taxonomique avait été évoquée par Ellenberger (1983a p.2) qui parla aussi d'Anomodontes "arboricoles" (1983b).

Pour G. G., un Gorgonopsien pourrait-être aussi envisagé bien que les doigts V soient trop longs. De ce point de vue, les autopodes d'un Dicynodonte s'adaptent mieux à *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. nov. ichnosp. mais ces animaux lourds étaient plantigrades, avaient des griffes aplaties et fortes et se déplaçaient avec difficulté (Piveteau, 1955); caractères qui ne sont pas déduits des pistes.

En définitive, comme c'est souvent le cas, il sera difficile de relier avec certitude et précisément ces ichnites à un taxon ostéologique fossile connu. Probablement parce que les auteurs de *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp. n'ont pas été conservés ou pas encore été découverts mais aussi parce que les squelettes d'autopodes sont plutôt rares et souvent incomplets au niveau du basipode.

C. Traces attribuables à de probables Therapsida Dinocephalia Titanosuchia (Kemp 1982)

Ichnogenre *PLANIPES* DEMATHIEU & GAND, 1995

1995. *Planipes*, Gand, Demathieu et Ballestra, pp. 108-111, fig. 5A1 et A2, pl. 2 et 3.

Ichnoespèce-type: *Planipes caudatus* DEMATHIEU & GAND, 1995

Planipes brachydactylus nov. ichnosp.

(fig. 17 à 20 et pl. 5 et 6)

Synonymie:

1983a, "*Eocynodontipus antecursor* ", non valide, Ellenberger, *Bull. Soc. Prot. Nat. Languedoc-Roussillon*, 15 juin 1983, p. 2, 2, fig. 5

1983a, "*Pseudopithepus recurvidigitus* ", non valide, Ellenberger, *Bull. Soc. Prot. Nat. Languedoc-Roussillon*, 15 juin 1983, p. 3, 3, fig. 6

Non daté, "*Eocynodontipus antecursor* ", non valide, Ellenberger, *Bull. Soc. Prot. Nat. Languedoc-Roussillon*, p. 3, 2, fig. 5

Non daté, "*Pseudopithepus recurvidigitus*" non valide, dans le texte p.4, 3 et "*Pseudopithecopus recurvidigitus*" non valide, légende de la fig. 6; Ellenberger, *Bull. Soc. Prot. Nat. Languedoc-Roussillon*.

1983b, "*Eocynodontipus antecursor* " et "*Pseudopithecopus recurvidigitus* ", non valides, Ellenberger, *C.R.Acad.Sci*, 17 octobre 1983, p. 553, 557; pl. I. 6 et 7.

1987, "*Dimetropus recurvidigitus* " et "*Dimetropus antecursor* ", non valides, Gand thèse d'Etat, p.190-

192.

1988, "*Dimetropus antecessor* " et "*Dimetropus antecursor* ", non valides, Gand et Haubold, *Z.geol.Wiss.* p. 887-889.

1993, "*Dimetropus recurvidigitus* " et "*Dimetropus antecursor* ", non valides, Gand, *Géologie de la France*, p. 52-53.

1997, "*Dimetropus recurvidigitus* " et "*Dimetropus antecursor* ", non valides, Gand et al., *Geobios* p. 303.

Derivatio nominis: *brachydactylus* souligne des doigts courts.

Holotype: épireliefs concaves avec pour le pied = P11.7 de la piste 7 et pour la main, M2.6 de la piste 6; (fig. 17 et 19; pl. 5.3 et 6.5).

Hypodigme: pistes 5, 6, 7, 8 et 12, comprenant successivement 55, 25, 33, 23 et 7 empreintes. Soit un total de 138 traces d'autopodes pour une longueur de 36m; (fig. 17 à 20; pl. 5, 6 et 7.1).

Gisement-type, niveau-type, répartition stratigraphique: les mêmes que pour *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp.

Diagnose. Le pied est plus long que large dans un rapport moyen de 1, 60. Il est plantigrade avec un talon bien marqué (= taligrade *sensu* P.E), pentadactyle avec des doigts courts de longueur voisine; ces derniers n'étant souvent représentés que par les traces de griffes.

La main a les mêmes caractéristiques que le pied mais elle est aussi longue que large ($L/l = 1,03$) et elle est moins longue que l'autopode postérieur avec $LM/LP = 0,64$. Dans la piste, elle est placée devant le pied, en moyenne, à 43% de la longueur de l'enjambée.

L'angle du pas de pied est compris, au seuil de 5%, entre 79° et 91°; celui de la main l'est, entre 98° et 107°.

Description et analyse statistique. (fig. 17 à 20; tabl. 10 à 15; pl. 5 à 7).

Ce sont de grandes empreintes de quadrupèdes en épireliefs concaves généralement entourées d'un large bourrelet de refoulement. Leur morphologie varie entre une image ovale, sans détail, à celle d'autopodes pentadactyles et plantigrades.

Le pied (pes) (tabl.10). Il est plus long que large avec $Lxl = 231 \times 147$ mm et $L/l = 1,60$. Les orteils sont imprimés de manière irrégulière et incomplètement. Ils peuvent être seulement représentés par les griffes. Celles-ci sont, généralement arrondies, de temps à autre, curvilignes (P22 piste5, fig. 17) et parfois bordées par une petite zone de refoulement. Elles suggèrent des autopodes faiblement griffus.

Lorsque les empreintes digitales sont plus complètes, elles montrent souvent la forme d'une quille, plus ou moins évasée dans leur partie distale. Cette morphologie souligne l'existence d'une courbure permanente des orteils ou de la phalange unguéale.

Les doigts sont rayonnants avec des extrémités disposées en arc de cercle régulier. Les mesures des longueurs des orteils et des rayons suggèrent la relation d'ordre suivant, D et RV: $V < I < IV < II < III$. Mais comme les différences sont comprises dans un intervalle de 7 mm pour D, on peut considérer que les doigts sont de longueur subégale. Ils sont également courts.

Ces traces digitales sont reliées à une empreinte profonde et cratériforme, plus large que longue, correspondant, en grande partie, à celle du métapode rattaché par une

sorte d'isthme à celle du basipode, arrondie à oblongue, située en position latérale postérieure.

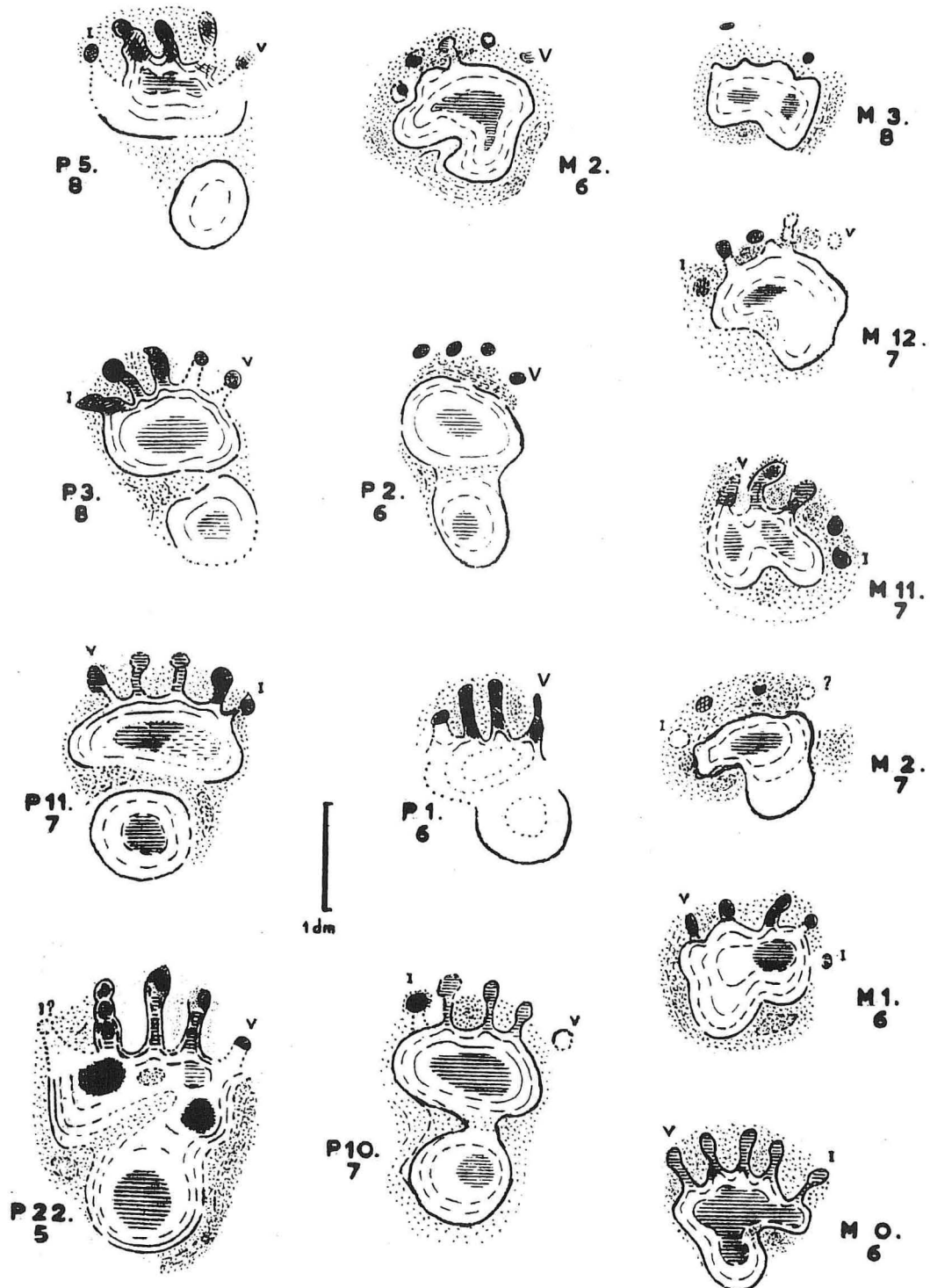


Figure 17.— Quelques mains (= M) et pieds (= P) *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp.; holotype : main = M2 de la piste 6 (M2.6) et pied = P11 de la piste 7 (P11.7).

Le pied, légèrement *varus*, est souvent entouré d'un large bourrelet de refoulement, plus ou moins conservé et dans lequel sont imprimées les extrémités digitales.

Dans l'ensemble, les variabilités sont basses, voisines ou inférieures à 10% (tabl.10). Mais elles atteignent plus du double pour les doigts. Ces résultats sont à relier à la difficulté qu'il y a à connaître leur dimension par suite d'une limite proximale incertaine. C'est la même remarque que pour *Lunaepes ollerorum* nov. ichnosp. (cf. *supra*).

Les valeurs de VR montrent que les caractères pédieux sont majoritairement homogènes, hormis l'angle t et III qui ne suivent pas la loi normale au seuil de 5%.

Sur les 11 coefficients de corrélation R, intégrant des mesures de caractères anatomiques, 1 seul, IV/V, a une valeur inférieure au seuil de 5% (tabl.10). Avec les bons résultats de VR, ceux de R soulignent donc que l'échantillon de référence *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. contient des images fidèles des autopodes pour lesquels il y a une liaison fonctionnelle entre les caractères.

La main (manus) (tabl. 11), a la même morphologie que le pied mais elle est plus courte que ce dernier avec (LM/LP = 0,64) et une surface SM/SP = 0, 55. Elle est presque aussi longue que large (Lxl = 145 x 143 mm; L/l = 1, 03) avec la trace du basipode, très rarement séparée de celle du métapode.

Elle est toujours placée à l'avant du pied mais d'une manière fort variable, à tel point que, dans un cas, (M15, piste 7, non figurée), elle a été piétinée par le pied latéral droit P16. Les dimensions des longueurs digitales et des rayons suggèrent les formules suivantes, pour D: I<II<III>IV = V et pour R: RI<RII<RIII>RIV>RV avec RV<RI. Les doigts ont des longueurs voisines, comprises dans un intervalle de 7 mm.

Les variabilités K% des différents caractères sont faibles (tabl.11) et il n'y a que L' qui ne suive pas la loi normale. Ce résultat souligne que la limite entre le métapode et l'acropode n'est pas assez bien dessinée sur la trace pour connaître la dimension L'. Ce caractère ne contribue donc pas à définir les autopodes.

La piste (trackway) (tabl.12)

Nous ne considérerons que l'échantillon global obtenu à partir des données des pistes 5 et 7, les plus longues et les mieux conservées.

La piste est large avec un rapport Enj.P/Le, égal à 1,34 en moyenne. L'angle du pas de pied est faible (85°) mais avec 103°, il est nettement plus grand pour la main. Celle-ci est placée assez loin devant le pied à une distance stable (34-38 cm), atteignant 43% de la longueur de l'enjambée du pied (CPM/Enj.P = 0, 43).

Contrairement au pied qui est, de manière stable, parallèle à l'axe de la piste, la main, avec -25°, est au contraire fortement convergente et instable avec un coefficient atteignant 53% !

Dans l'ensemble, les éléments testés sont homogènes et varient entre 13 et 20% pour la majorité d'entre eux.

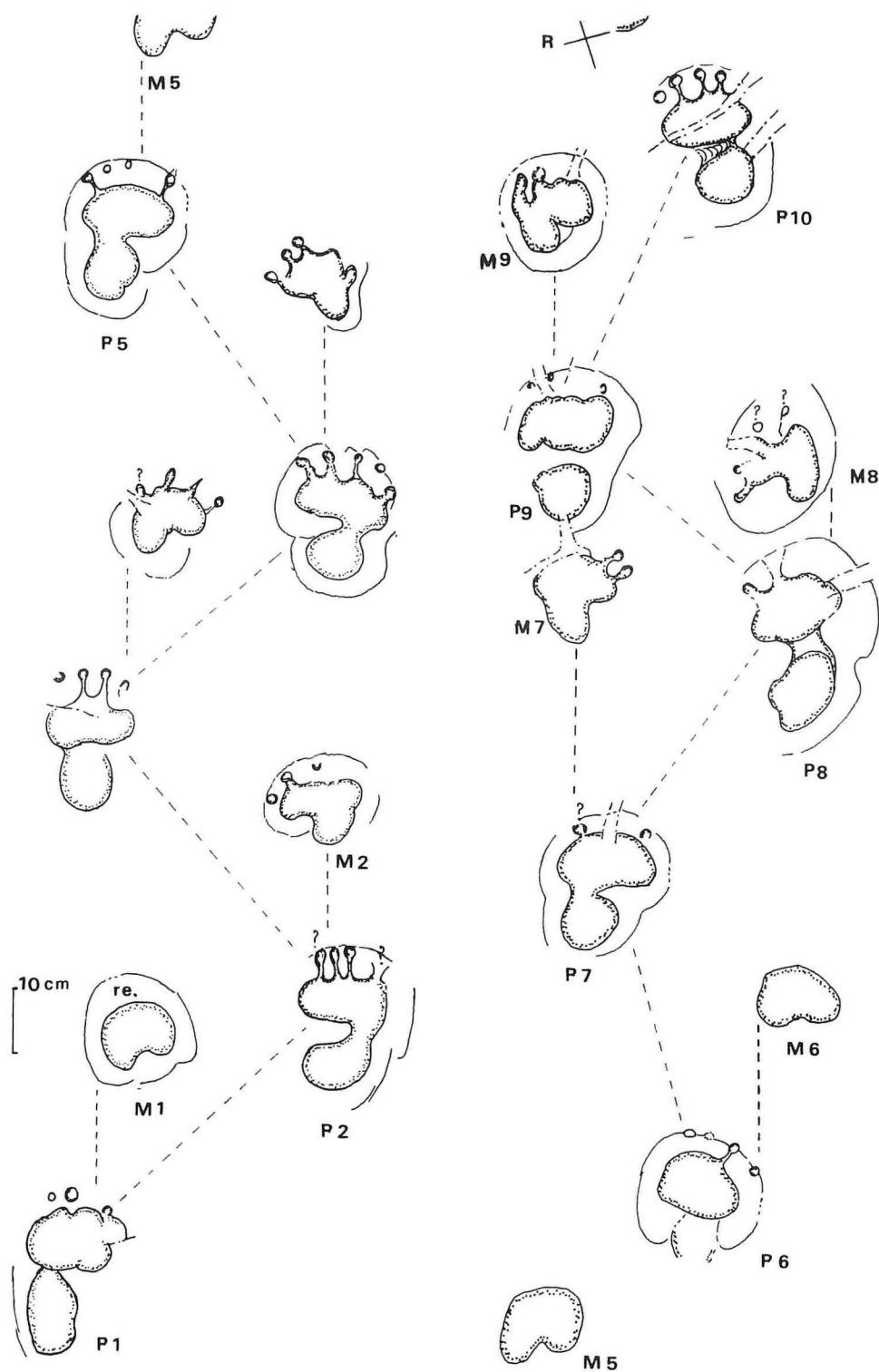


Figure 18.— Piste n° 7 *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp., de P1 à P10, re. = bourrelet de refoulement, R = repère pour aligner la piste de P1 à P10.

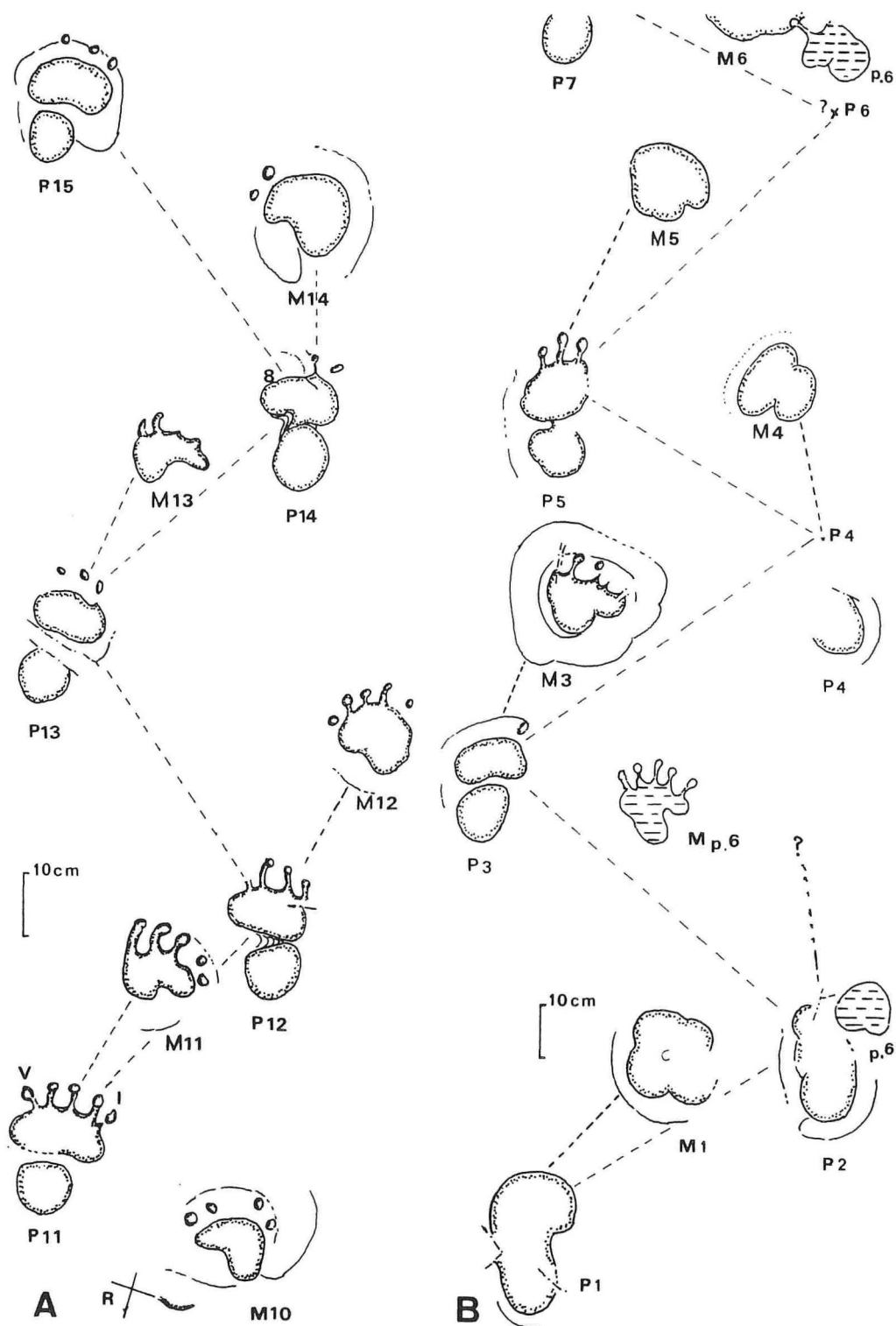


Figure 19.— A : piste n° 7 (suite) *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp., de M10 à P15, holotype = pied = P11.7; B : piste 5 *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp., de P1 à P7 (en partie); Mp.6 et p.6 représentent des mains *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. de la piste 6.

Nomenclature paléontologique

Comparaison avec *Ichniotherium cotta* POHLIG, 1886 (HAUBOLD, 1971)

Ces empreintes ont été trouvées dans les Formations de l'Unterrotliegendes de la Thuringe *sensu* Schneider & Gebhardt (1993), Schneider (1995), et Schneider *et al.* (1995) mais également dans celle de Manebach (Pabst 1908, Haubold 1971 et 1984; Haubold & Katzung 1975).

Ichniotherium cotta partage avec les traces décrites ici, la plantigradie, pentadactylie et des doigts courts, souvent présents que par les griffes arrondies formant des boules sur les hyporeliefs. Bien que de visu les rapports L/l du pied nous aient semblé suffisamment différents, l'un de l'autre, pour séparer ces deux taxons, nous les avons néanmoins comparés statistiquement.

Les résultats ont été obtenus à partir d'une série d'*Ichniotherium cotta* du musée de Gotha (Thuringe), provenant de la carrière de Broomacker et à partir de l'échantillon global de la Lieude. Ils montrent, pour le pied et pour la main (tabl.13), une majorité de valeurs de t (différences entre les moyennes) et de F (rapports des variances), supérieures au seuil de signification de 5% (t et F lus). Ce qui confirme l'existence de deux ichnoespèces.

Comparaison avec *Dimetropus leisnerianus* (GEINITZ, 1863) HAUBOLD, 1971

La même démarche a été effectuée pour *Dimetropus leisnerianus*, empreintes de quadrupèdes, trouvées en Thuringe sur les niveaux à *Ichniotherium cotta* et qui ont été observées en abondance dans la carrière d'uranium de la Formation de Tuilières-Loiras (Ensemble du Mas d'Alary) du Permien de Lodève (Laversanne 1976, Odin 1986, Gand 1986, 1987, 1990).

Avec *Dimetropus leisnerianus*, les traces de la Lieude partagent une morphologie d'ensemble semblable mais chez *D. leisnerianus*, les doigts y apparaissent en général plus longs et plus fins. Les résultats de la comparaison statistique montrent que pour le pied, 7 valeurs de t sur 10 sont significatives au seuil de 5% (tabl.14) et 4 sur 10 pour la main avec en plus, 2 valeurs de F calculé $>$ à F lu au seuil de 5% (tabl.15). Au terme de cette analyse, il apparaît aussi que *Dimetropus leisnerianus* du Lodévois et les empreintes de la Lieude sont deux ichnopopulations différentes. Mais on remarquera qu'elles le sont moins que dans le couple *Ichniotherium cotta*/ichnites de la Lieude.

Comparaison avec *Planipes caudatus* DEMATHIEU & GAND, 1995

Ces grandes empreintes plantigrades, pentadactyles et massives proviennent de la Formation des Pradineaux du Permien de l'Estérel *sensu* Toutin-Morin (1980,) Toutin-Morin & Vinchon (1989). Elles ont été étudiées par Gand *et al.* (1995). En raison du peu de caractères mesurables chez *Planipes caudatus*, la comparaison entre les deux séries d'empreintes a été surtout faite à partir de critères morphologiques.

La superposition de plusieurs traces de la piste 7 de la Lieude sur celles de la piste 4 de l'Estérel formant l'holotype, a montré que les dimensions et la structure des autopodes des ichnites du Lodévois et de l'Estérel étaient très proches. Pour cette raison, nous avons groupé les premières dans l'ichnogenre *Planipes* DEMATHIEU & GAND, 1995. Par ailleurs, comme les deux séries d'empreintes diffèrent par la trace d'une queue, large et constante, chez *Planipes caudatus* DEMATHIEU & GAND, 1995

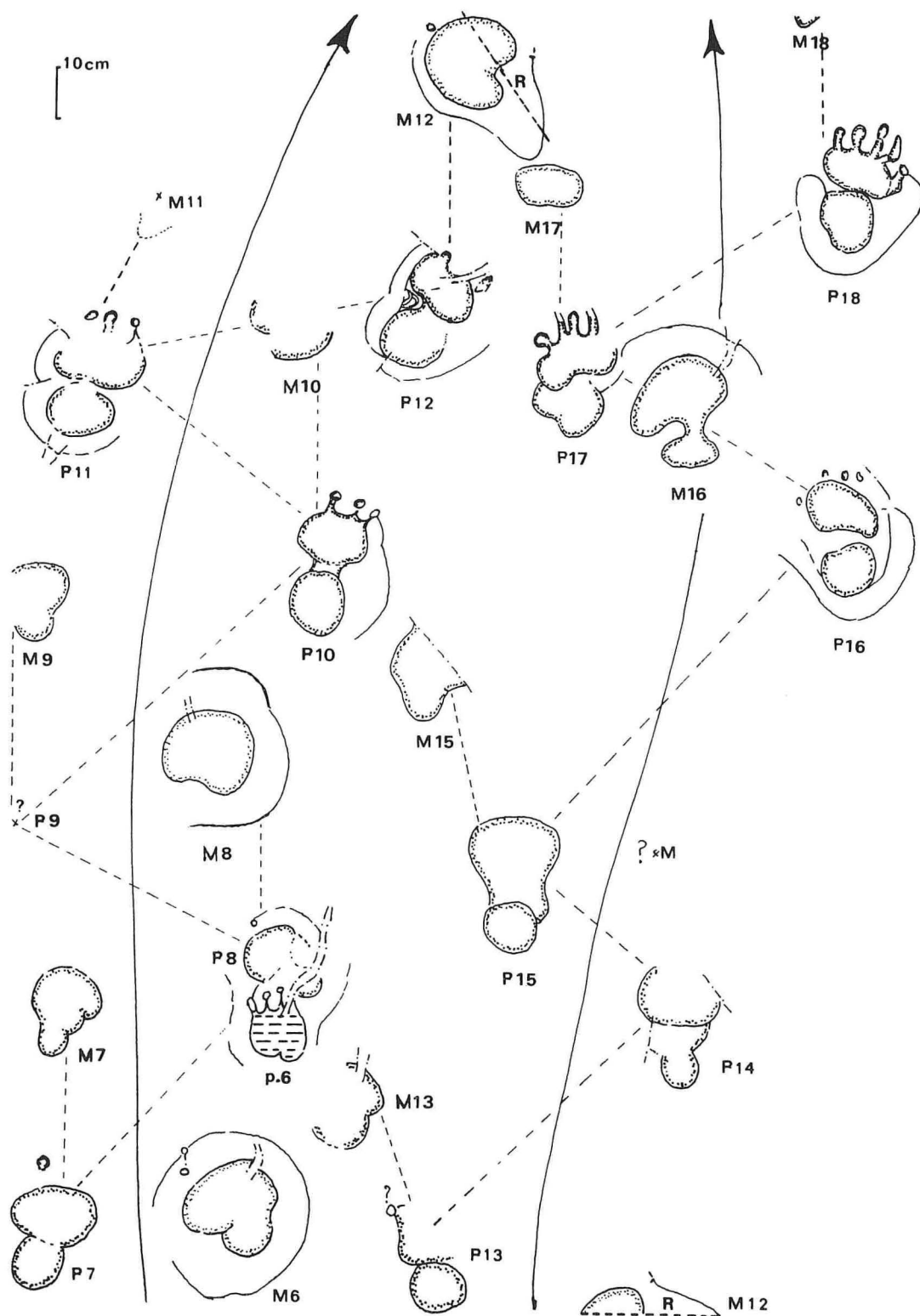


Figure 20.— Piste n° 5 *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. de M6 à M18; la piste tourne vers la droite à partir de P12, R = ligne repère pour aligner la piste 5 de M6 à P18; p.6 = autopode de la piste 6.

résolument absente chez les pistes de la Lieude, nous proposons de distinguer ces dernières en les nommant *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp.

Essai d'attribution paléontologique

Silhouette et dimensions de l'ichnopoïète estimées à partir des éléments des pistes *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. (fig. 21)

Les angles du pas de pied et de la main respectivement égaux à 85° et 103° montrent que les membres étaient semi-érigés et assez fléchis, plus courts pour les antérieurs que pour les postérieurs. La position de la main vis à vis du pied suggère aussi que le tronc était plus long que le membre postérieur.

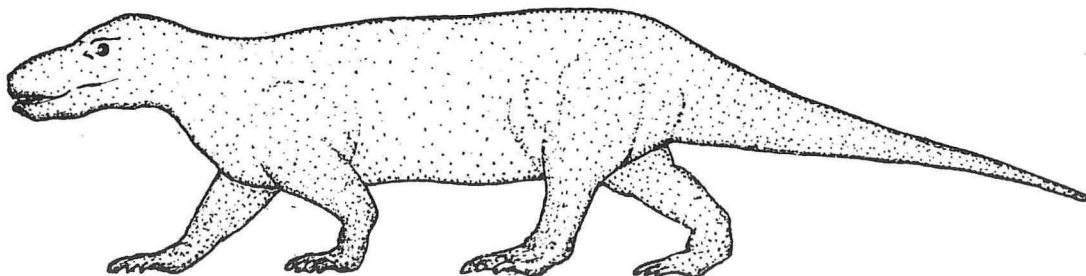


Figure 21.— Silhouette possible de l'ichnopoïète de *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. attribué à un Therapsida Titanosuchia (x 1/16).

En considérant les éléments de la piste 7, prise comme référence (tabl.12) et en utilisant les méthodes de Baird (1954) et de Demathieu (1970), quelques dimensions de l'ichnopoïète *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. ont été calculées. La distance glèno-acétabulaire devait être comprise entre 65 et 75 cm. La longueur du membre antérieur est estimée à 60 cm et celle du membre postérieur à 70 cm en choisissant un angle de marche de 70° , valeurs qui sont respectivement de 53 et 65 cm en prenant 80° . Dans ce dernier cas, ces dimensions sont, à notre avis trop courtes pour correspondre aux enjambées de 82 cm. Et c'est pour cette raison que nous avons préféré construire la silhouette de l'animal en nous basant sur l'angle le plus bas.

Le rapport des surfaces d'appui de quelques traces de pied et de main des pistes 5 et 7 ont été mesurées (tabl.5). Les valeurs du rapport M/P sont proches dans chacun des cas, 0, 53 contre 0, 57. Elles indiquent que l'hétéropodie est importante, suggérant ainsi que le barycentre était localisé dans la moitié postérieure du tronc et l'existence de membres postérieurs plus volumineux et plus forts que les antérieurs. Les premiers devaient être ainsi moteurs et les seconds plutôt porteurs. Et, il est possible aussi que la différence de profondeur notée entre les empreintes d'autopodes, 1, 3 fois plus grande pour le pied que pour la main, traduise la présence d'une tête assez grosse.

En résumé, l'ichnopoïète de la piste 7 *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. semble avoir été un animal mesurant 2, 25 m environ, à démarche malaisée, assez primitif, au train arrière plus massif que l'antérieur plus souple. Une telle morphologie

pourrait expliquer la position très variable de la main dans le sens latéral et sa forte convergence vers l'axe de la piste.

Pour P.E, la démarche est, au contraire, originale et évoluée, très spécifique avec la mobilité exceptionnelle des membres antérieurs y compris latéralement. Certaines morphologies arrondies et cratériformes des mains de la piste 5 lui suggèrent que l'ichnopoïète posait sur le sol la main sous la forme d'un poing.

Structure possible des autopodes et comparaison avec les squelettes permien

Les reliefs des traces ont été relevés avec un conformateur à aiguilles qui permet de restituer fidèlement les profils suivant des transects donnés. Celui qui a été établi dans le sens de la longueur, de la griffe III au talon, montre que les empreintes de griffes sont relayées rapidement en arrière par une grande "cuvette" en forme de V très ouvert et dissymétrique. Celle-ci est environ, 3, 5 fois plus profonde que celles des extrémités digitales et elle correspond, à la fois, à la trace de la partie proximale de l'acropode et du métapode. On peut estimer que les points les plus bas dessinent la limite acrométapodiale de l'autopode. Beaucoup plus observé pour le pied que pour la main, le bord postérieur de cette cuvette se relie ensuite par un léger relief au talon. Celui-ci est moins profond que cette dernière, à peu près des trois quarts. Il correspond à la trace du calcanéum et de l'astragale qui devaient être massifs et solidaires.

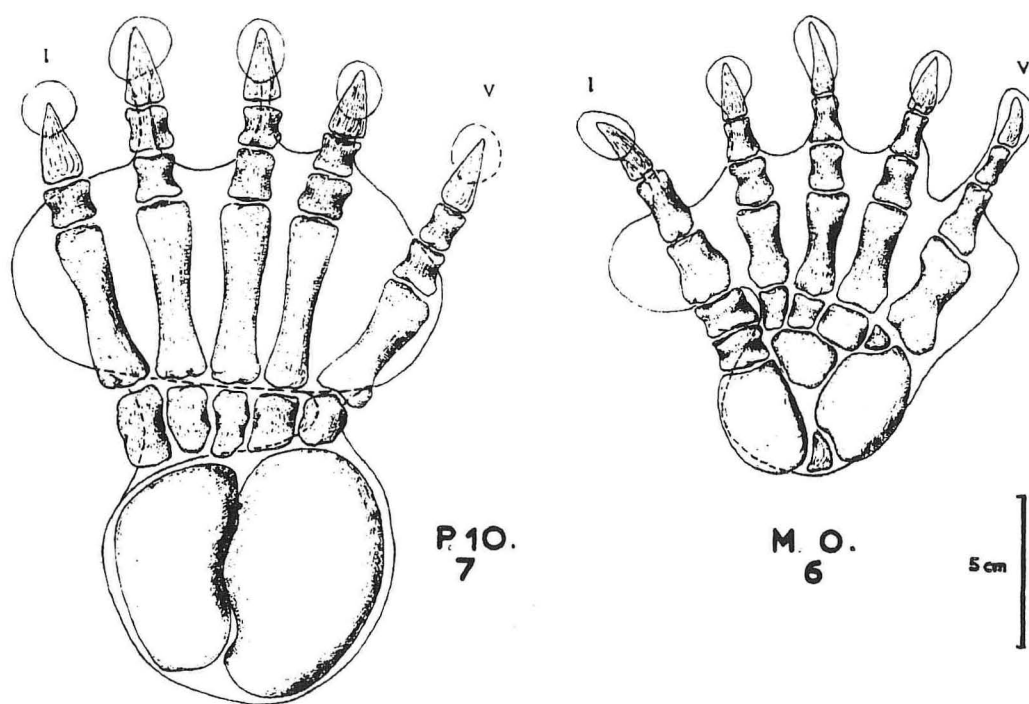


Figure 22.— Essai de reconstruction squelettique du pied P (P10, piste 7) et de la main M (M0, piste 6) de *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp.

C'est à partir de ces diverses observations et déductions que nous avons proposé, à titre d'hypothèse, une reconstitution du squelette des autopodes (fig. 22). Avec les autres

données de cette étude et après comparaison avec les squelettes des Reptiles permien (cf. *supra*), l'ensemble permet de suggérer des Thérapsidés Titanosuchiens comme auteurs probables de *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp.

D. Traces attribuables à de probables Thérapsida Dinocephalia Titanosuchia ou à de possibles Eupelycosauria Caseomorpha sensu Kemp (1982).

Ichnogénre **BRONTOPUS** HEYLER & LESSERTISSEUR, 1963

Derivatio nominis: du grec "brontê": tonnerre.

Holotype. C'est un plastotype qui est conservé à l'Institut de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris; n° d'inventaire: LOD 70, coll. Heyler et Lessertisseur.

Diagnose non faite par les inventeurs.

Diagnose proposée dans ce travail.

Grandes empreintes de quadrupèdes semi-plantigrades à plantigrades, pluridécimétriques et arrondies, un peu plus longues que larges aux griffes bien marquées. Le pied est pentadactyle avec les doigts II à V de longueur décroissante, II étant plus grand ou subégal à I. L'acropode est prolongé vers l'arrière par une sole, plus ou moins ovale et en forme de cuvette. Les traces sont entourées d'un bourrelet de refoulement diversement imprimé et conservé.

La main, située devant le pied, a la même structure.

La largeur de la piste est sensiblement égale à la longueur de l'enjambée.

Ichnoespèce-type: *Brontopus giganteus* HEYLER & LESSERTISSEUR, 1963

1963, *Brontopus giganteus*, Heyler et Lessertisseur, *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*: 175-176 et fig. 1 pl.VIII.

1971, *Ichniotherium giganteus*, Haubold, *Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium*, p. 35

1973, *Ichniotherium giganteus*, Haubold, *Die Tetrapodenfährten aus dem Perm*, p. 25

1983a, *Brontopus giganteus*, Ellenberger, *Bull. Soc. Prot. Nat. Languedoc-Roussillon*, 1, 1°, p. 2, fig. 4, (15 juin 1983).

Non daté, *Brontopus giganteus*, Ellenberger, *Bull. Soc. Prot. Nat. Languedoc-Roussillon*, p. 3, 1°, fig. 4.

1983b, *Brontopus giganteus*, Ellenberger, *C. R. Acad. Sci.*, p. 553, pl. I. 3.

1987, *Brontopus giganteus*, Gand, *thèse d'Etat*, p.193 et 212.

1988, *Brontopus giganteus*, Gand & Haubold, *Z. geol. Wiss.* p. 888.

1993, *Brontopus giganteus*, Gand, *Géologie de la France*, p. 52-53.

1997, *Brontopus giganteus*, Gand, *Geobios*, p. 303.

***Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp.**

(fig. 23, pl. 7 et 8)

Synonymie:

1983a "*Moschopopus enormis* " non valide, Ellenberger, *Bull. Soc. Prot. Nat. Languedoc-Roussillon*, 1, 1°, p. 2, fig. 3, (15 juin 1983).

Non daté, "*Moschopopus enormis* " non valide, Ellenberger, *Bull. Soc. Prot. Nat. Languedoc*, p. 3, 1°, fig. 3.

1983b "*Moschopopus enormis* " non valide, Ellenberger, *C.R.Acad.Sci*, p. 553, pl.I.2.

1988 *Brontopus giganteus* (= *Moschopopus enormis*), non valide, Gand *thèse d'Etat*, p.193 et 212.

Derivatio nominis: Ce nom souligne la ressemblance avec *B. giganteus*.

Holotype: pied = P33 et main = M19 de la piste 13; (fig. 23B; pl. 7.5 et 8.1).

Hypodigme: les autres traces de la piste 13 du site B. Soit environ 42 empreintes souvent dégradées. Les plus compréhensibles sont représentées sur la fig. 23B.

Gisement-type, Niveau-type, Répartition stratigraphique: les mêmes que ceux de *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp.

Diagnose. Le pied arrondi et pentadactyle est un peu plus long que large avec $L \times l = 35,5 \text{ cm} \times 30 \text{ cm}$ pour $n = 2$. Il est souvent réduit à 5 grosses griffes émoussées, de forme variable, prolongeant ou non une sole ovale sans détail. La longueur des orteils décroît du II au V avec $I < II$.

La main est quasi aussi longue que large, en moyenne, avec $L \times l = 29,5 \text{ cm} \times 28 \text{ cm}$; $L/l = 1,06$. Elle est plus petite que le pied dans un rapport LP/LM voisin de 1, 2.

La distance du couple pied-main vaut la moitié de l'enjambée du pied et l'angle du pas est faible et compris entre 70° et 76° au seuil de probabilité 5%.

Description et analyse statistique de la piste 13 (tabl.16).

Brontopus circagiganteus nov. ichnosp. correspond à une longue piste de quadrupède de 30 mètres de longueur, légèrement sinueuse (fig. 5A et 5B; 23A; 26A et 26B).

Les autopodes sont tous des épireliefs concaves représentant des traces ou des sous-traces, peu détaillées, mal conservées et pour certaines, en partie détruites par l'érosion. Les pieds sont plus nombreux que les mains qui ne semblent pas avoir imprimé le sol à partir de P31. Et les couples P-M n'existent pas au-delà de P24, sur la voie gauche.

Le pied (pes) est une grande empreinte, ronde à ovale, un peu plus longue que large ($L = 35,5 \text{ cm} \times l = 30 \text{ cm}$; $L/l = 1,2$). On y remarque presque uniquement les 5 griffes seulement présentes ensemble de P31 à P37. Celles-ci sont plus ou moins cernées d'un bourrelet diversement conservé. Selon le cas, elles ont une forme circulaire, ovale voire celle d'une quille à courte queue pour I à IV. Elle est plus étroite et plutôt pointue pour le V, dirigée vers l'intérieur de la piste (fig. 23B, P31 à P37).

La disposition des griffes des autopodes P27, P31 et P33 suggère que la longueur des doigts s'accroît du V au II; ce dernier étant le plus long des 5 avec I presque égal à III. Pour P. Ellenberger (1983a et b), III est le plus long voire, subégal à II.

Dessinant une sorte d'haltère oblique, les griffes I et II sont souvent contiguës (P31, P33) et séparées des 3 autres. A partir de l'observation de ces ichnites, l'autopode postérieur paraît être entaxonien à paraxonien.

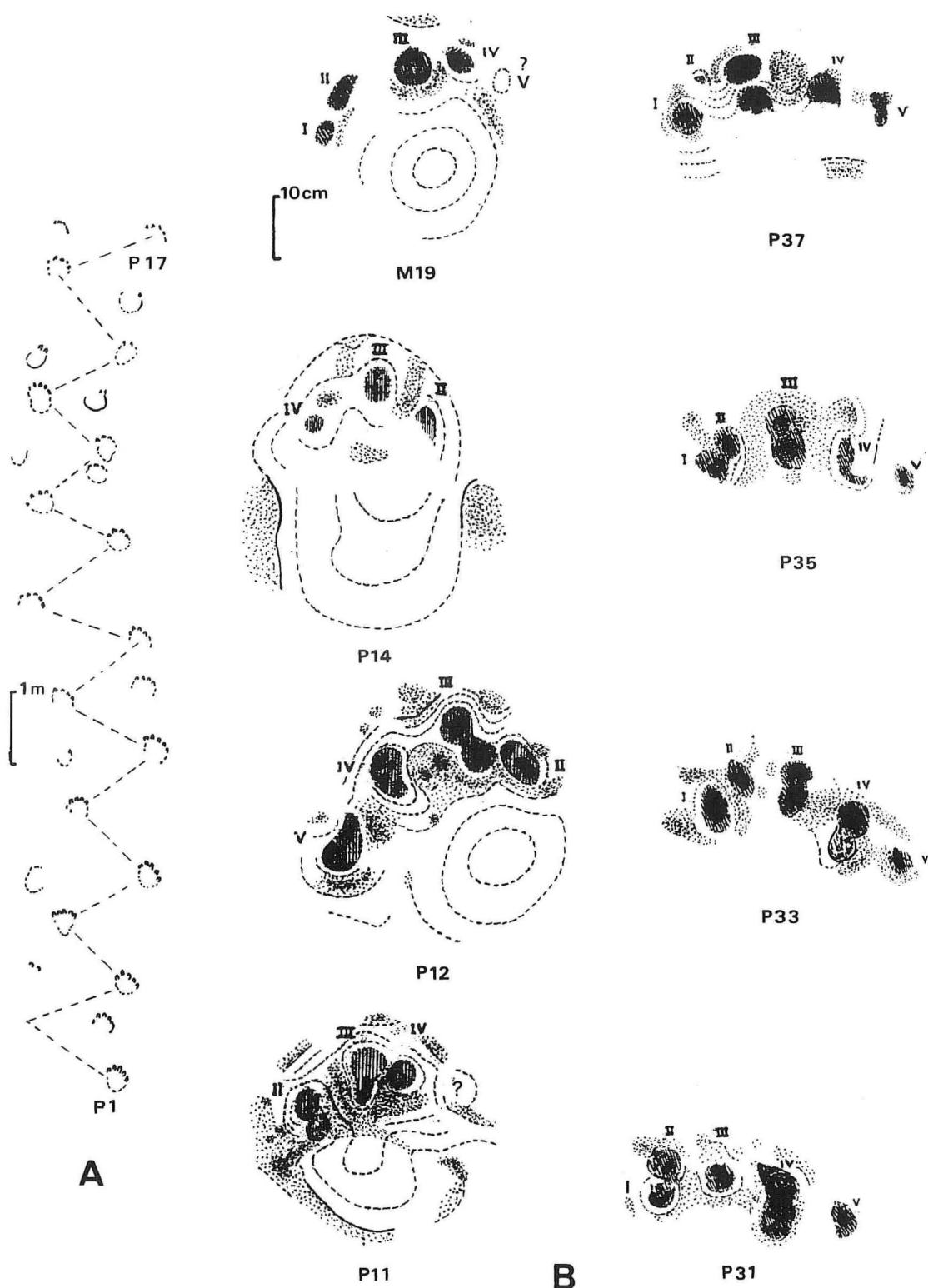


Figure 23.— A : piste 13 *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp., de P1 à P17. B : Quelques mains (= M) et pieds (= P) *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. de la piste 13; le pointillé représente le sédiment refoulé et les hachures, les griffes; holotype : pied = P33.13 et main = M19.13.

Dans les empreintes de pied plus complètes, P12 par exemple, les orteils sont relayés postérieurement par une sorte de cuvette plus ou moins arrondie, bordée par un bourrelet de refoulement incomplètement conservé. Dimensions et forme suggèrent un autopode plutôt semi-plantigrade.

La main (manus) est un peu plus longue que large ($L = 29,5 \text{ cm} \times l = 28 \text{ cm}$; $L/l = 1,06$) et un peu plus petite que le pied ($LP/LM = 1,2$). Elle en a la même structure bien qu'elle tende -semble-t-il- à être plutôt paraxonienne.

M19 (fig. 23B) montre 4 griffes mais la cinquième a été cassée. Les morphologies sont semblables à celles de l'autopode postérieur. Dans cette empreinte, les extrémités digitales sont séparées postérieurement du reste de l'empreinte, par un relief plissé, orienté dans le sens de la largeur. Celui-ci résulte de la compression du sédiment et ne peut s'expliquer que par un rapprochement antéro-postérieur des phalanges après la pose de l'acropode. Il suggère aussi que les doigts étaient recourbés dans un plan vertical durant la locomotion.

La piste (trackway) (fig. 23A; tabl. 16) est très large avec un rapport de la longueur de l'enjambée du pied (Enj.P) à la largeur externe (Le) légèrement inférieur à 1 (Enj.P / Le = $156 / 168 = 0,93$). C'est la conséquence d'un angle du pas de pied faible puisque égal à 73° . Celui-ci varie d'ailleurs assez peu ($K = 8\%$).

La main est située devant le pied à une distance atteignant la moitié de la longueur de l'enjambée mais avec $K\% = 16$. Elle est, en général, un peu plus interne que l'autopode postérieur qui semble légèrement convergent vers l'intérieur de la piste.

Hormis la valeur de la longueur du couple Pied-Main: CPM (tabl. 16), celles des autres coefficients de variation $K\%$ sont plutôt faibles (8-14%). Mais elles sont un peu plus élevées que celles des divers caractères des autres pistes: *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp., *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp. et *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp. toutes inférieures à 10%.

Avec une Variable Réduite (VR), comprise entre 0 et 1% au seuil 5%, la distribution des caractères Enj.P et POP ne suit pas la loi normale. Il en est de même pour *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. (pistes 5 et 7) et pour quelques *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp. (pistes 3 et 9 par exemple).

Nomenclature palichnologique

Comparaison avec *Brontopus giganteus* HEYLER & LESSERTISSEUR, 1963

Dans le site A de la Lieude, Heyler et Lessertisseur (1963) ont décrit "...de grosses traces presque rondes, de très grande dimension (de 20 à 35 cm de diamètre)". "Les traces sont alignées sur des files rectilignes pouvant être considérées comme demi-pistes droites ou gauches". Elles possèdent "... une partie arrière, arrondie normalement, un bord antérieur plus sinueux, probablement à cause des marques de doigts, et présentant en outre un très net bourrelet de vase." au niveau duquel "on devine...des creux arrondis assez analogues aux empreintes de doigts dans le genre *Cyclopus* de Lunas".

Toutes ces empreintes *Brontopus giganteus* sont aussi des épireliefs concaves localisés sur un niveau de siltites grises, sus-jacent d'environ un mètre, à celui qui porte la piste 13 du site B (fig. 4, niveau 2). D'après Heyler (communication écrite), "l'érosion

et les pillards n'avaient pas laissé grand chose de ce que nous avons vu en 1959 et 60..."

A partir du plastotype de la trace postérieure droite (Heyler & Lessertisseur, 1963, fig. 1 pl. 8) et de la figure d'une hémipiste du site A attribuée à *Brontopus giganteus* par P. Ellenberger (1983a, fig. 4; 1983b, pl.I.3; fig. 24B de ce travail), il apparaît aussi, que la taille des doigts du pied s'accroît du V au IV mais avec IV sensiblement de même longueur apparente que III. Ces résultats sont proches de ceux de la piste 13.

Les dimensions des autopodes et des caractères des pistes *Brontopus giganteus* sont résumées dans le tableau C. Elles permettent de constater, que hormis la longueur de la main, nettement inférieure à celle de la piste 13, les autres résultats ne diffèrent pas significativement entre les deux séries d'empreintes des sites A et B.

En raison des faibles divergences morphologiques et morphométriques existant entre *Brontopus giganteus* HEYLER & LESSERTISSEUR, 1963 et les divers éléments de la piste 13, l'un de nous (G.G) avait proposé de nommer *B. giganteus* toutes les grandes traces éléphantoides de la Lieude. Mais pour P.E, en raison d'une définition imprécise et incomplète de *Brontopus giganteus*, basée sur un matériel fragmentaire, il est préférable de présenter la piste 13 avec un nouveau nom ichnospécifique: *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp.

Comparaison avec d'autres grandes empreintes du Permien européen.

Des ichnites dépassant 25 cm de longueur morphologiquement proches de *Brontopus giganteus* et *Brontopus circagiganteus*. nov. ichnosp. sont connues en Ecosse (Dumfriesshire et District d' Elgin) et en Italie.

Ecosse

Pour la première fois, dans le Permien continental mondial, Duncan (1828) rapporte la découverte de nombreuses pistes de vertébrés tétrapodes trouvées dans la carrière de Corncockle-Muir située au nord de Dumfries, en Ecosse (Dumfriesshire). Dans cette carrière, toujours visible actuellement mais envahie par l'eau, les ouvriers exploitaient des Grès Rouges d'origine éolienne qui ont été rangés dans une Formation qui a été nommée successivement "Water Laid Sandstones" par Smith *et al.* (1974) et "Corncockle Sandstone" par Brookfield (1978). Son âge diffère aussi selon ces auteurs: base du Permien Supérieur pour Smith *et al.* ou " Middle Lower Permian" pour Brookfield.

Parmi ces pistes, il en existe une avec "eight impressions upon the one side and seven upon the other" que Jardine décrit en 1851-1853 sous le binôme *Chelichnus titan* JARDINE, 1851-1853 en précisant qu'elles appartenaient à une grande dalle de 10 pieds de long (= 3, 05 m). Cette piste a été par la suite découpée afin d'être transportée plus facilement et les divers morceaux ont été finalement acquis par le Royal Scottish Museum (RSM) d'Edimbourg. Hormis un couple P-M référencé 1875-28-14C conservé dans cette ville, les autres sont actuellement en dépôt, au sud de la capitale, à Newbattle Abbey, où nous les avons étudiés en 1994.

Parmi les trois dalles RSM 1872814 A, B et C, c'est la seconde B qui est la plus lisible. Elle a d'ailleurs été très bien photographiée et étudiée par McKeever (1990 inédit et 1994). On y voit une portion de la piste, naguère décrite par Jardine (1851, 1853), comportant 4 empreintes sur la voie droite et 3 sur l'autre.

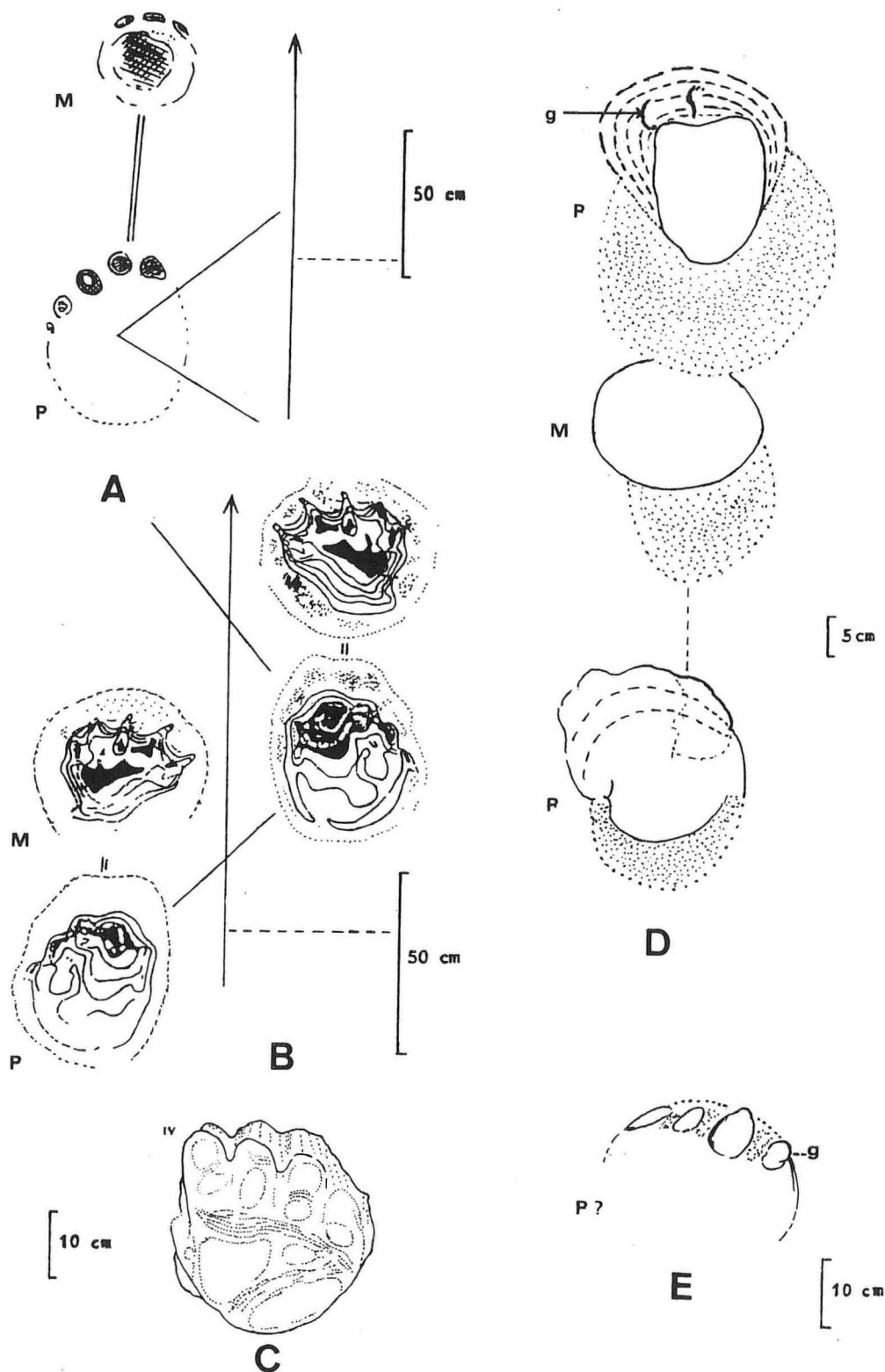


Figure 24.— A : couple P-M de la piste 13 *Brontopus circagiganteus* d'après Ellenberger (1983a); B: *Brontopus giganteus*. HEYLER & LESSERTISSEUR, 1963, d'après Ellenberger (1983a); C : *Pachypes dolomiticus*, le type, d'après Conti *et al.* (1977); D et E : hyporeliefs convexes *Chelichnus titan*, d'après Gand; g = griffe.

Ces ichnites sont presque aussi longues que larges avec, en moyenne, les dimensions suivantes (P: L x l = 23,8 x 23,6 cm et M = 21,5 x 16,5 cm). Elles sont régulièrement prolongées en arrière par un large bourrelet de refoulement aplati. Seuls et très rares détails observés, les griffes, que Jardine avait remarquées sur une ou deux empreintes de la piste entière. Sur un pied droit de la dalle RSM 1872814 B, nous avons vu trois, presque contiguës, arrondies et cassées.

Sur ce bloc la position de la main vis à vis du pied est assez variable. Comme parfois dans la piste 13 *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp., elle peut en être très éloignée au point d'avoir été un peu piétinée par l'autopode postérieur. La longueur du CPM vaut ici 46,5 cm et le rapport Enj.P/Le est égale à 78cm/68,5cm = 1,1 (fig. 24D).

Le tableau C résume plusieurs dimensions de caractères et les valeurs des rapports concernant 3 séries d'empreintes. On voit que les différences sont faibles sauf pour celles concernant la taille et l'angle du pas des traces écossaises. Mais comme ce dernier résultat correspond à une seule mesure, nous considérons que ces écarts ne sont pas significatifs.

Ichnotaxons Caractères	<i>Brontopus giganteus</i>	Piste 13	<i>Chelichnus titan</i>
LP	30-35 cm	35,5 cm	23,8 cm
LM	20 cm	29,5 cm	21,5 cm
L/I.P	1,12	1,20	1
L/I.M	0,94	1,06	1,30
LP/LM	1,15	1,20	1,10
Enj.P/Le	1,02	0,93	1,10
Angle du pas	?	73°	60 (1 mesure)

Tableau C.— Comparaison de quelques caractères de *Brontopus giganteus*, la piste 13 *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. et de *Chelichnus titan*.

Alors fallait-il rapporter les empreintes *Brontopus* du Lodévois à *Chelichnus titan* JARDINE, 1851-1853 ? Cela n'aurait été possible que si les morphologies avaient pu être comparées plus complètement. Le fait que les traces écossaises soient réduites à des formes arrondies prolongées seulement, dans un ou deux cas, par des griffes incomplètes, laisse en réalité ce problème de nomenclature insoluble. Nous conserverons donc les ichnogenres *Brontopus* et *Chelichnus* pour distinguer chaque série d'ichnites, en attendant de trouver, dans chacun des cas, des traces plus complètes et plus détaillées.

Après la comparaison entre *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. du Lodévois et *Chelichnus megacheirus* HUXLEY, 1877 de la région d'Elgin (NE de l'Ecosse), l'insuffisance des données nous conduira à conserver aussi ces deux binômes pour désigner et séparer clairement les deux séries d'empreintes, françaises et écossaises. Cela vaut tout particulièrement pour la longue piste de la carrière de Clashach qui a été ouverte dans la Hopeman Sandstone Formation datée du Permien terminal (Benton & Walker 1985). La visite de ce site en 1994 par l'un de nous (G.G), en compagnie de Susann Bennett, Conservateur-Adjointe au musée d'Elgin, n'a pas permis d'étudier cette

piste qui était recouverte en grande partie par les déblais. D'après Benton & Walker (1985), il s'agit d'empreintes arrondies prolongées par des "claws", plus longues que larges ($L \times l = 15 \text{ à } 20 \text{ cm} \times 10 \text{ à } 15 \text{ cm}$). La longueur de l'enjambée est comprise entre 70 et 80 cm. En attendant une étude plus détaillée et de nouvelles découvertes, nous continuerons de les nommer *Chelichnus megacheirus*.

Italie

De grandes empreintes isolées, pentadactyles et plantigrades: *Pachypes dolomiticus* (Léonardi *et al.* 1975, Conti *et al.* 1977) puis, assez récemment une piste de même ichnoespèce (Nicosia, comm. orale) ont été découvertes dans la Formation des Grès du Val Gardena (Butterloch, Dolomites). La partie fossilifère a été datée de l'Abadehien Supérieur au Dzhulfien Supérieur (Conti *et al.* 1986 *in.* Pasini *et al.* 1986).

Ces traces, comprises entre 31 et 43 cm de longueur sont presque aussi larges que longues avec des doigts larges et arrondis dont la taille s'accroît du I au IV avec V nettement plus court que ses voisins. Cet ordre, étant inverse de celui de *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp., conforte la validité des deux ichnogenres: *Pachypes* et *Brontopus*.

Essai d'attribution paléontologique de l'auteur de la piste 13

Silhouette et dimensions estimées à partir des éléments de la piste

Un angle du pas de 73° et un rapport $\text{Enj.P} / \text{Le} \sim 1$ indiquent que les membres étaient transversaux. La position de la main vis à vis du pied ($\text{Enj.P} / \text{CPM} = 0,5$) traduit un tronc long par rapport aux dimensions des membres. En se référant aux travaux de Peabody (1959 p. 16), l'ichnopoïète de *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. était clairement "long coupled". La longueur de la distance glénoacétabulaire (= tronc) trouvée à partir de la formule de Baird (1954): $T = \text{Enj}/2 + \text{CPM}$ vaut 158 cm. Celle obtenue à partir de la piste (une seule mesure possible) est égale à 142 cm.

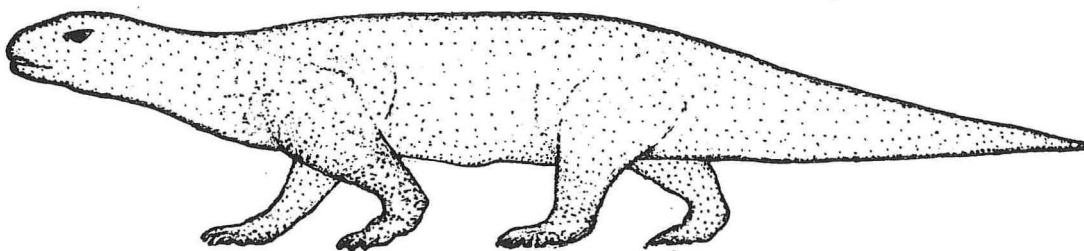


Figure 25.— Silhouette possible de l'ichnopoïète de *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp., piste 13, attribué à un Therapsida ou à un Caseomorpha (x 1/40).

A partir de la méthode Demathieu (1970 p. 30), son auteur a calculé quelques autres dimensions corporelles. Ce sont les estimations de mensurations des membres

antérieurs MA et postérieurs MP, déterminées à partir de deux angles de marche 70° et 90°; MA devait être compris entre 118 et 128 cm et MP, entre 124 et 138 cm; l'ensemble à ± 20 cm.

Selon ces résultats, l'ichnopoïète de *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. apparaît donc avoir été un animal au tronc long et aux membres plus courts que ce dernier.

Les surfaces d'appui des pieds et des mains et les profondeurs de leurs traces assez proches, montrent que le barycentre était situé près du milieu de la distance gléno-acétabulaire. Ce qui entraîne un animal aux masses antérieures et postérieures voisines avec une queue, relativement courte car elle n'a pas laissé de trace. En somme l'animal devait-être assez équilibré mais il était grand, environ 5 mètres de longueur, lourd et massif.

Structure possible des autopodes de l'auteur de *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp.

Nous l'avons vu, *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp., n'est pas assez détaillé pour connaître de manière précise la structure de l'autopode correspondant. Nous savons simplement qu'il était pentadactyle, muni de phalanges unguéales arrondies. L'acropode court et, sans doute aussi le métapode, étaient prolongés par le basipode qui semble avoir été large puisque sa trace arrondie l'est également. La disposition des griffes suggère que les rayons et, sans doute les orteils avaient les dimensions relatives suivantes: $V < IV < III < II$ un peu $>$ à I. Ils étaient recourbés dans un plan vertical de manière à former une voûte convexe.

Pied et main étaient de taille peu différente, probablement massifs et solides.

Comparaison avec les squelettes permien

En comparant point par point les déductions précédentes avec les reconstitutions de squelettes figurés in Hartmann -Weinberg (1930), Gregory (1926), Romer & Price (1940), Romer (1956), Piveteau (1955, 1961), Haubold (1973, 1984), Panchen (1980), Kemp (1982), Gand (1987), Carroll (1988), il nous a semblé que l'ichnopoïète de la piste 13 *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. avait des ressemblances partagées, au niveau des proportions corporelles, avec certains Pélycosaures (*Dimetrodon*, *Edaphosaurus*, *Casea*, *Cotylorhynchus*) et avec des Thérapsidés Titanosuchiens (*Jonkeria*). Du reste, ces suggestions avaient déjà été évoquées pour les Pélycosaures Edaphosauriens par Haubold (1971), pour les Caséidés par Gand (1987) et pour les Thérapsidés par Heyler & Lessertisseur (1963), Ellenberger (1983a).

Après avoir évoqué un Thérapsidé, P.E attribuait alors la piste 13 à un " vertébré (qui) correspond étroitement au *Tapinocephalus* ou encore au *Moschops* d'Afrique du Sud "; d'où le binôme " *Moschopopus enormis*" qu'il utilisa pour nommer ces empreintes. Mais la lecture attentive et critique des références citées in Ellenberger 1983a et b, et en particulier celle de Grégory (1926), n'a pas permis de partager cette interprétation. En effet, dans cette étude consacrée à *Moschops capensis* BROOM, 1911, Grégory précise que la structure osseuse des autopodes de ce Reptile est conjecturale. Il écrit en légende de la planche I "The astragalus as restored is probably too large; Details of manus and pes conjectural". Il indique aussi à la page 224 que "the restored unguals are probably too much flattened".

En définitive, à partir des longueurs relatives des orteils de *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. et en tenant compte de la taille, de la silhouette d'un animal à appendice caudal relativement court, nous ne pouvons, tout au plus, suggérer que son auteur fut plutôt un Thérapsidé Dinocéphale car il n'y a que le pied de l'un d'eux, *Moschoïdes*, qui s'adapte le mieux aux traces de la piste 13.

Nous excluons ainsi, mais avec des réserves, d'autres grands animaux pentadactyles, plantigrades, lourds et massifs, aux doigts larges et solides. Sont concernés:

- les Caséidés comme *Cotylorhynchus* et *Ennatosaurus* successivement du Tatarien inférieur d'Amérique du Nord et de Russie (Reisz 1980, Kemp, 1982, Battail 1989); sans oublier *Casea rutena* du Permien Supérieur du bassin de Rodez (Sigogneau - Russel et Russel 1974).

- les Paréiasauridés fréquents et abondants dans le Tatarien de Russie (*Scutosaurus*, *Pareiasaurus* de l'Horizon de la Dvina du Nord) et d'Afrique du Sud (*Pareiasaurus* de la Zone à *Dicynodon* et à *Cistecephalus*; *Bradysaurus* de la Zone à *Tapinocephalus* et à Dinocéphales) (Romer 1956, Piveteau 1961, Battail 1989).

Au terme de cette analyse, nous présentons dans le tableau D les valeurs des principaux caractères des pistes et des autopodes afin d'en faciliter la comparaison.

Ichnotaxons Caractères	<i>Lunaepes ollierorum</i> nov. ichnosp.	<i>Merifontichnus thalerius</i> nov. ichnosp.	<i>Planipes brachydactylus</i> nov. ichnosp.	<i>Brontopus circagiganteus</i> nov. ichnosp.
<u>Autopodes</u>				
* Nombre	633	148	138	42
* L. M. (mm)	57	106	145	300
* L. P. (mm)	65	105	231	355
* Appui	S - P	S - P	P	s - P; P
<u>Pistes</u>				
* Nombre	10	3	5	1
* Longueur totale (m)	102	46	36	28
* Enjambée P. (mm)	570	601	829	1560
* C. P. M. (mm)	90	135	361	800
* Angle du pas M.	97	100	103	63
* Angle du pas P.	88	100	85	73
* Angle M / axe	-13	-32	-25	?
* Angle P / axe	-7	-12	1	?
<u>Attributions</u>	Gorgonopsia ou Bauriidae (1.20 m L)	Cynodontia, Gorgonopsia ? Dicynodontia ? (1, 46 m L)	Titanosuchia (2, 25 m L)	Dinocephalia ou Caseomorpha (5 m L)

Tableau D.— Valeurs des principaux caractères des pistes et des autopodes des nouveaux ichnotaxons du site B de la Lieude (S-P = semi plantigradie; P = plantigradie).

IV. PALEOMILIEU ET ESSAI DE PALEOBIOLOGIE DU NIVEAU A
LUNAEPES OLLIERORUM NOV. ICHNOSP., *MERIFONTICHNUS*
THALERIUS NOV. ICHNOGEN. ET NOV. ICHNOSP., *PLANIPES*
BRACHYDACTYLUS NOV. ICHNOSP. ET *BRONTOPUS*
CIRCAGIGANTEUS NOV. ICHNOSP. DU SITE B OU RNV

A. Le paléomilieu physique et végétal

Les niveaux à traces de vertébrés de la Lieude appartiennent à la Formation du Salagou constituée par une alternance de séquences binaires argilites rouges-grès, siltites carbonatées. Elles se sont formées dans un environnement de playa semi-aride qui était parcourue, dans le secteur de la Lieude, par un réseau de chenaux qui alimentaient la région de Mérifons (Kruseman 1962, Odin 1986).

Plus précisément, le niveau gréseux inférieur à ichnites du site B correspond à de fins dépôts de silts carbonatés qui se sont effectués dans un milieu subaérien comme l'attestent les rides d'oscillation à longueur d'onde centimétrique et les constantes fentes de dessiccation. En se basant sur la répartition horizontale de ces dernières figures, il apparaît qu'après son exondation, la surface silteuse était encore parsemée de flaques étroites, orientées ONE-ESE dans sa partie centrale.

Outre les traces de vertébrés, Ellenberger (1983a) a observé dans le voisinage, des coprolites, des "limulidés", des conchostracés (*Estheria*), des pistes d'invertébrés (Insectes et Vers), des débris d'ossements et de feuillage qui n'ont pas tous été retrouvés. Par contre, il faut y ajouter, dans la partie Nord et Ouest, l'existence de racines, de rhizomes et d'empreintes de troncs qui atteste la présence d'une végétation installée (fig. 26A et B).

B. Essai de paléobiologie

1. Chronologie des pistes (fig. 5A et 5B; 26A et 26B)

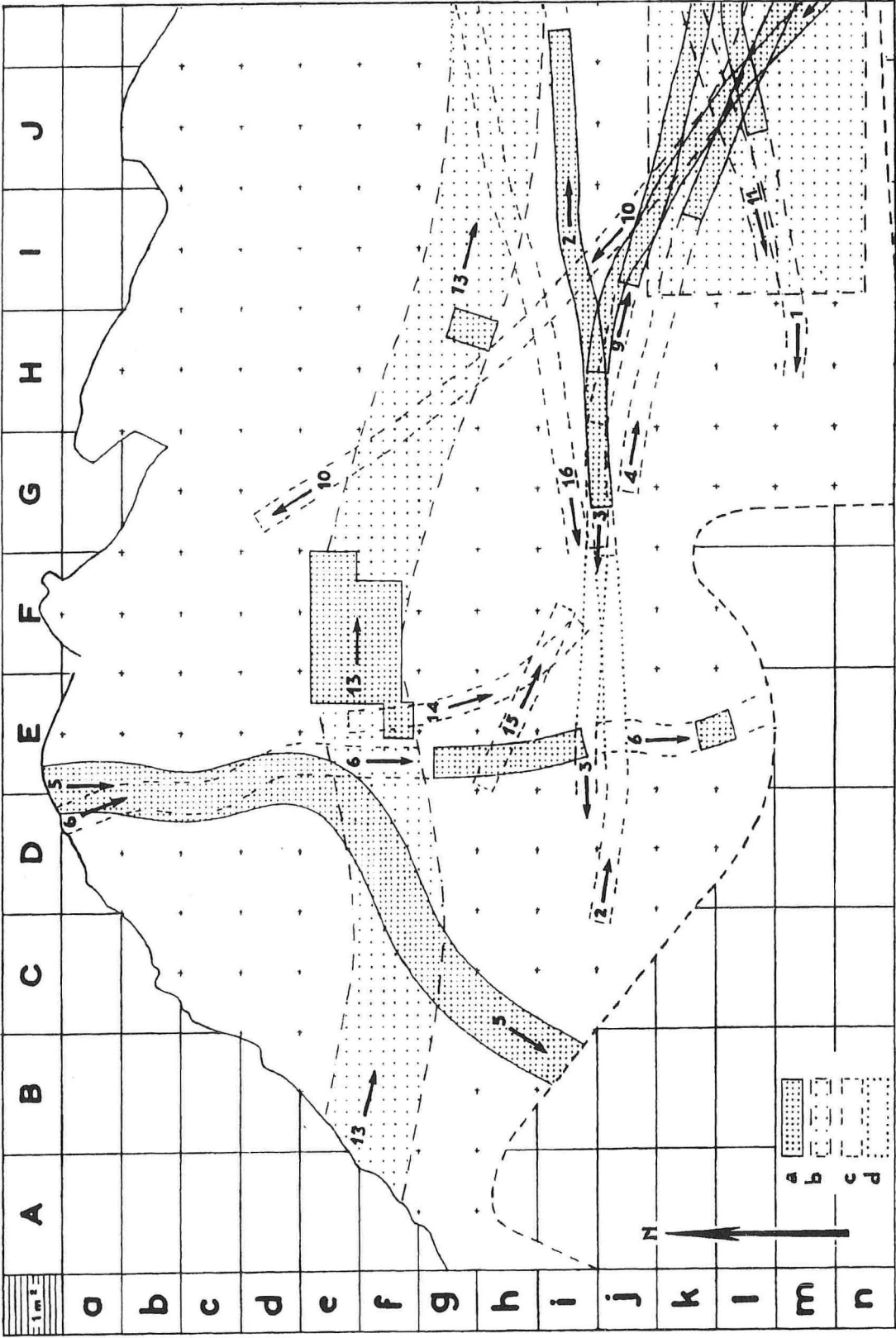
A partir du critère de recouvrement des empreintes, nous avons tenté d'établir la chronologie des passages des vertébrés correspondants. Mais en raison de plusieurs incertitudes ou d'absence d'argument, nous sommes conduits à proposer deux résultats alternatifs. Ils sont les suivants en utilisant les abréviations: Lo = *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp., Mt = *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp., Pb = *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp., Bc = *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp., précisées par le numéro de la piste.

Dans le premier cas de figure, Mt1 est suivi de Lo4, 9, 3 puis de Lo 11, 10, 6, 5. Mais ces 3 dernières pistes ne peuvent pas être datées l'une par rapport à l'autre et, Lo 11 pourrait être aussi compris entre Lo 9 et 3. Pendant l'intervalle des passages Lo 4 - 9 - 3, il y a également ceux des ichnopoïètes de Pb7 puis de Mt2. Durant celui de Lo 11, 10, 6, 5 survinrent ceux des auteurs de Pb5 et de Pb6.

Dans le second cas, Pb7 puis Mt2 précèdent Mt1 sans que le reste soit changé.

La piste Bc13 est difficile à dater mais comme elle écrase une partie de Pb5, elle lui est postérieure. Comme d'autre part, en partant de P24, sa voie gauche n'est plus du tout imprimée alors que la droite l'est, mais plus faiblement que Lo11 et Lo17 qui la croisent (fig. 26), nous suggérons que son ichnopoïète soit passé après les auteurs de ces

pistes. C'est à dire, vraisemblablement dans les derniers, voire le dernier.



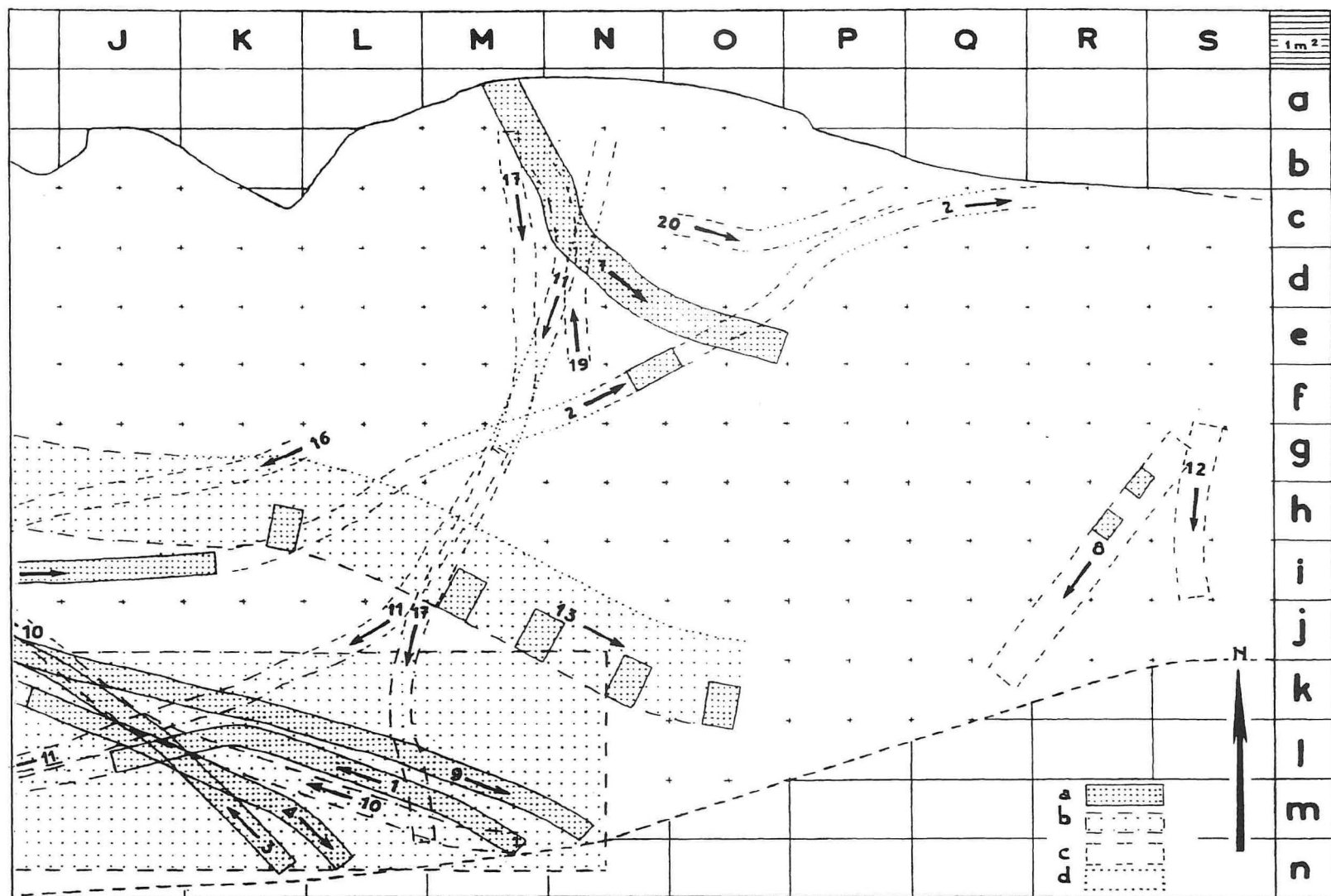


Figure 26A et 26B.— Orientation et chronologie des pistes du site B; 26A = partie ouest, 26B = partie est; 1, 2, 3, 4, ...n° des pistes; a, b correspondent successivement à un lever précis à l'échelle x1 et x 1/5, b est un lever x 1 dont les autopodes sont seulement représentés par leur contour et d est extrapolé.

2. Scénario possible des passages

Comme il a été montré plusieurs fois pour les grandes surfaces à empreintes de vertébrés du Trias moyen de la Bordure Est du Massif Central (Demathieu 1970, Courel & Demathieu 1976, Gand 1978), celle du site B de la Lieude représente une aire de passage qui devait être plutôt horizontale comme le suggère la symétrie des sections des bourrelets de refoulement des traces d'autopodes.

A partir de la répartition des pistes et des empreintes de troncs (*cf. supra*), il semble que 2 zones de cette surface aient été évitées par les vertébrés. C'est net pour celle qui est localisée à l'Ouest qui a été longée par les ichnopoïètes des pistes 5 et 6. Dans sa progression, on voit qu'un de ces probables Dinocéphales (piste 5, fig. 26A) a contourné un tronc avant de parcourir une partie très humide du substrat dans lequel il a laissé des empreintes informes et profondes.

Il est moins évident de comprendre pourquoi les autres animaux ne sont pas passés, non plus, dans un secteur de la zone Nord qu'ils paraissent avoir évités en empruntant seulement ses extrémités Est (Lo11, 17, 19 et Pb7), Ouest (Lo 10 et 14) et Sud où les pistes sont les plus nombreuses, orientées grossièrement dans la direction ouest - est. L'existence de 2 empreintes de tronc de 22 cm de diamètre dans cette partie septentrionale, exempte d'ichnites, suggère qu'elle ait pu correspondre à la limite Sud d'une zone arborée.

Lorsqu'on considère le sens des déplacements, on s'aperçoit que 48% des pistes viennent du nord et se dirigent vers le sud-ouest, le sud et le sud-est. Sont concernées toutes les *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. = Pb 5, 6, 7, 8 et 12 mais également *Lunaepes ollerorum* nov. ichnosp. avec Lo4, 11, 17 et 19. Excepté Lo10 qui est SE-NO, (soit 5% du total), les pistes restantes (47%) sont orientées grossièrement est-ouest dans le sens SE pour Lo4, 9, 15, Bc13 et vers le NE pour Mt2, Lo3, 16 et Mt1. 75% des pistes sont ainsi dirigées vers le sud, dans un intervalle SO-SE.

En se basant sur leur interprétation paléontologique et leur chronologie (*cf. supra*), le scénario biologique suivant peut-être proposé. Les petits Gorgonopsia ou Bauriidae (= 1, 20m de longueur) de Lo4, 9 et 11, croisant Lo3 orientée vers le NO, sont d'abord allés successivement vers le sud. Peu avant ou pendant ces passages, le lourd Titanosuchia de Pb7 (= 2, 25m) a emprunté la même direction. Celle-ci a été ensuite suivie par d'autres Gorgonopsia, Lo17 et 19 et par les Titanosuchia 5 et 6. Il semble que l'énorme Dinocephalia ou Caseomorpha de Bc13 (= 5, 50 m) ait marché en dernier sur cette surface, à la fin du court laps de temps au cours duquel les traces de pas de ces vertébrés ont pu être imprimées.

Le petit cynodonte (=1,20m), ichnopoïète possible de Mt1 était apparu au début de ce scénario, avant celui de Lo4, peut-être même précédé par ceux de Mt2 et de Pb7.

3. Signification écologique des passages

L'orientation des pistes, leur ordre d'apparition et leur disposition assez clairesemée, suggèrent que la dalle à empreintes correspond uniquement à une aire de passage de vertébrés qui s'y sont déplacés plutôt isolément. C'est clairement le cas pour l'ichnopoïète de *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. n° 13 et des auteurs des 5 pistes *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. dont les dimensions sont suffisamment différentes, pour que chacune d'entre elles soit attribuée à un animal différent.

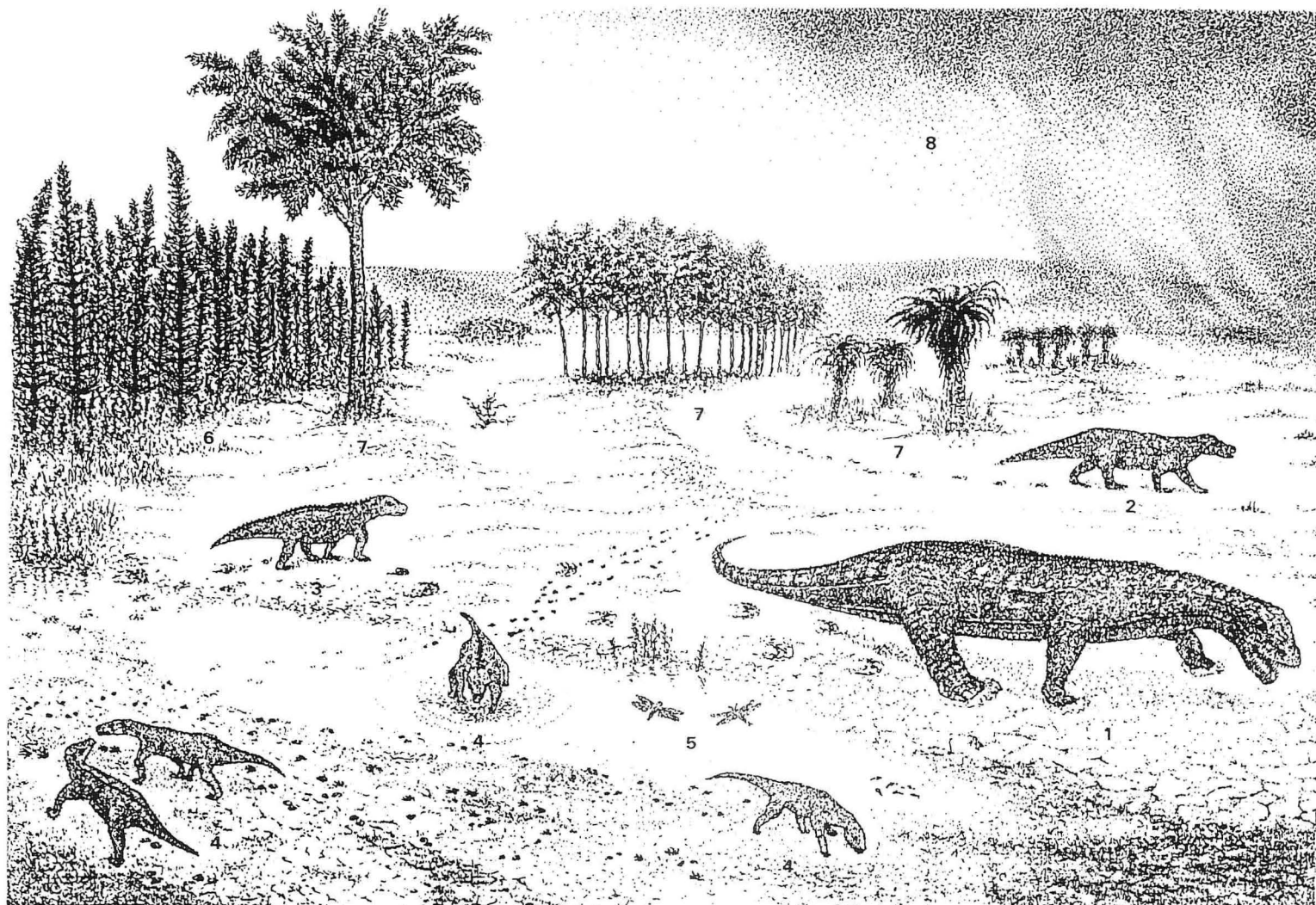


Figure 27.— Essai de reconstitution du paysage physique et biologique pendant le passage des Vertébrés, pour la partie ouest du site B de la Lieude. 1, 2, 3, 4 successivement ichnopoïètes des pistes *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. (n° 13), *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. (n° 7), *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp. (n° 2) et *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp. (pistes 3, 9, 10); 5 = Odonata, 6 = zone à Calamariacées, 7 = divers Gymnospermes; 8 = nuage de cendres volcaniques.

Inversement comme les longueurs des autopodes de Mt1 et de Mt2 sont les mêmes, nous en avons conclu que leur auteur était de taille voisine. Il en est d'ailleurs de même pour la majorité des ichnopoïètes de *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp. qui devaient atteindre 1, 20 m de longueur, exceptés ceux de Lo11 et de Lo17, plus petits d'une quarantaine de cm.

En supposant que chaque piste *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp. et, *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp., ait été faite par un animal différent, on voit alors que seraient passés sur ce niveau gréseux, selon nos interprétations paléontologiques, 10 Gorgonopsia, 5 Titanosuchia, 2 ou 3 Cynodontia et 1 Dinocephalia ou Caseomorpha. Soit près de 20 animaux, compris entre 0,80 et 5, 50 m de longueur. Ce qui représente une biomasse de plusieurs tonnes !

Où allaient-ils et pourquoi ? Il est naturellement impossible de répondre avec certitude à ces questions. Nous savons simplement que beaucoup d'entre eux se dirigeaient majoritairement vers le sud. Les données sédimentologiques fournies par Kruseman (1962) et Odin (1986) permettent de suggérer qu'ils se rendaient, peut-être, vers la zone lacustre de la playa en empruntant un réseau de chenaux qui formait alors le paléopaysage physique de la Lieude.

Dans ce biotope arboré, herbivores et carnivores devaient se cotoyer . Qu'en étaient-ils des ichnopoïètes des pistes du site B ? Ellenberger (1983a) a considéré l'auteur de la piste 13 comme un "herbivore", les autres comme des "carnivores", allant jusqu'à évoquer un régime " humicole ou (terrestri)cole " pour les petits animaux des pistes *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp. Végétarien, le Dinocéphale ou Caseomorpha de *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. devait l'être. Mais pour les autres, faute d'argument, nous préférons laisser la question ouverte.

Quoiqu'il en soit, à partir de ces niveaux à ichnites de la Lieude, il apparaît clairement que la playa était le milieu de vie de nombreux et gros vertébrés dont nous n'avons trouvé jusqu'ici que peu de traces. Qu'il s'agisse de leurs empreintes de pas ou de leur squelette.

Est-ce à relier aux lacunes des recherches et, pour l'absence des os, à des causes plutôt sédimentologiques et climatiques ayant entraîné de longues émergences et un taux de sédimentation très faible ? La découverte de 2 squelettes incomplets de Caséidés dans des faciès analogues du Saxonien du bassin de Rodez (Sigogneau-Russel & Russel, 1974) et celles de milliers d'invertébrés dans celui de Lodève (Gand *et al.* 1997) indiquent qu'il serait imprudent actuellement de conclure.

V.- CONCLUSIONS

Connues depuis une vingtaine d'années, présentées en 1983 par Ellenberger mais jamais décrites selon les règles du code de nomenclature, les traces de vertébrés de la Réserve Naturelle Volontaire de la Lieude (site B), le sont aujourd'hui. De surcroît, leur étude a été aussi précisée par l'utilisation de méthodes statistiques, descriptive et mathématique univariée qui montrent, entre autre, que ces empreintes sont des fossiles

valides.

Comme le suggérait l'un de nous en 1983a et b (P.E), nous les pensons originales. *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp., *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp., *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp., *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. du site B s'ajoutent ainsi à *Brontopus giganteus* HEYLER & LESSERTISSEUR (1963) du site A pour former une association qui est actuellement, seulement localisée dans la partie sommitale du Groupe Saxonien du bassin de Lodève. C'est l'association n° IV de la palichnostratigraphie établie par Gand (1987) et reprise par Gand et Haubold (1988).

Les comparaisons avec les autres ichnofaunes européennes au niveau morphologique et morphométrique ont montré que *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp. et *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. étaient voisines des ichnoespèces *Lunaepes fragilis* GAND & DEMATHIEU, 1995 et *Planipes caudatus* GAND & DEMATHIEU, 1995, de la Formation des Pradineaux du bassin de l'Estérel datée du Permien supérieur à partir de données palynologiques (Visscher 1968) et des Ostracodes (Lethiers *et al.* 1993). *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp. est, par contre, tout à fait originale et la piste 13 *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. a peu de différences avec *Brontopus giganteus* HEYLER & LESSERTISSEUR, 1963; ces deux derniers taxons étant proches de *Chelichnus titan* JARDINE, 1851, du sommet du Permien continental d'Ecosse.

Toutes les ichnites de la Lieude ont été attribuées à des Therapsida ou à des Therosauria, en terme de possibilité ou de probabilité, excepté *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. qui pourrait être du aussi à des Caseomorpha. Nous confirmons ainsi, en grande partie, les interprétations paléontologiques de l'un de nous (Ellenberger 1983a et b), qui faisait un rapprochement entre l'ichnofaune de la Lieude et les zones à Thérapsidés d'Afrique du Sud. L'âge Tatarien du sommet du Saxonien qui peut être déduit de ces conclusions a été aussi suggéré récemment par la découverte de niveaux d'insectes et de conchostracés (Nel et Schneider *in* Gand *et al.* 1998).

Comme c'est le cas général, la grande surface à ichnites du site B de la Lieude, correspond à une aire de passage dans un environnement de playa. Les animaux, dont les tailles étaient comprises entre 1 à 5m, ont traversé dans le secteur de la Lieude, une zone silteuse subaérienne d'un réseau de chenaux colonisé par la végétation. Ils semblent s'être majoritairement dirigés du nord vers le sud, attirés par la zone lacustre de la playa, toute proche.

REMERCIEMENTS

Cet article est une contribution au thème "Paléontologie et Biostratigraphie du Permien" de l'UMR 5561 Biogéosciences du CNRS; Centre des Sciences de la Terre; Université de Bourgogne.

Les auteurs remercient chaleureusement:

- pour leur accueil sur le site de la Lieude, MM.les Pr. Bertrand et Rioux de la Société de Protection de la Nature du Languedoc-Roussillon (SNLPR) ainsi que Mme Simone Ollier et MM. Pierre et Francis

Ollier.

- pour ses informations, le Dr. J. Galtier, Directeur de recherche au CNRS (UMR 5554), Laboratoire de Paléobotanique et Evolution des Végétaux; Université de Montpellier II.

- pour leurs remarques et suggestions, les Pr. J.A Boy de l'université de Mayence et M.A. Conti de l'université "la Sapienza" de Rome.

- pour l'éditeur de ce travail, le Dr H. Cappetta de l'Université de Montpellier.

Comme d'habitude, Mme Annie Bussière du CNRS a contribué à la confection des tableaux et de plusieurs figures. Nous la remercions vivement ainsi que M. A. Godon du CST qui a effectué le tirage des photos.

Ce travail a bénéficié du soutien de l'UMR 5561 du CNRS.

BIBLIOGRAPHIE

- ABEL, O., 1911. — *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere*. Schweitzerbartsche Verlag-Bunhandlung, Stuttgart: 707 p., 470 fig.
- ALABOUVETTE B., AUBAGNE M., BAMBIER A., FEIST R. & PALOC H., 1982. — Notice explicative de la feuille Lodève à 1/50.000. *Bur. Rech. Géol. Min.*, édité., Orléans-la-Source: 52 p.
- BAIRD, D., 1954. — "*Chirotherium lulli*": a Pseudosuchian Reptile from New-Jersey. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 5: 164-192, 3 fig., 2 pl.
- BATTAIL, B., 1989. — Les Cynodontes: systématique, phylogénie, contexte biostratigraphique. Biostratigraphie des couches continentales à vertébrés tétrapodes, du Permien terminal au Trias inférieur. *Thèse de Doctorat d'Etat*, ès Sc. Nat., Mus. Nat. Hist. Nat., Paris (inééd.); 3, 1: 167 p; 3, 2: 18 fig., 24 tabl.
- BATTAIL, B., 1992. — Sur la phylogénie des Thérapsidés. (Reptilia, Therapsida). *Ann. Paléontol.*, 78: 42 p., 2 fig.
- BENTON, M.J. & WALKER, A.D., 1985. — Palaeoecology, Taphonomy and Dating of Permo-triassic Reptiles from Elgin, North-east Scotland. *Palaeontology*, 28: 207-234, 8 fig., 2 tabl.
- BROOKFIELD, M. E., 1978. — Revision of the stratigraphy of Permian and supposed Permian rocks of southern Scotland. *Geol. Rundschau*, 67:110-149.
- BROOM, R., 1911. — On some New South African Permian Reptiles. *Proc. Zool. Soc.*, 2: 1073-1082, 12 fig.
- CARROL, R. L., 1988. — *Vertebrate Paleontology and Evolution*. Freeman & C , édité., New-York, 698 p., 201 fig.
- CASAMIQUELA, R. M., DEMATHIEU, G.R, HAUBOLD, H., LEONARDI, G. & SARJEANT, W.A.S, 1987. — *Glossary and Manual of tetrapod footprint Palaeoichnology*, Minist. min. energ., Léonardi édité., Brasilia: 75 p., 19 pl.
- CHATEAUNEUF, J. J. & FARJANEL, G., 1989. — *Synthèse géologique des bassins permians français*, Mém.B.R.G.M, Orléans-la-Source, 128: 288 p., 207 fig., 14 cartes; .
- CONTI, M. A., LEONARDI, G., MARIOTTI, N. & NICOSIA, U., 1977. — Tetrapod footprints of the "Val Gardena Sandstone", Northern Italy. Their paleontological, stratigraphic and paleoenvironmental meaning. *Palaeont. Ital.*, Pisa, 40: 91p., 44 fig., 11 pl.
- CONTI, M. A., LEONARDI G., MARIOTTI, N., & NICOSIA, U., 1980. — A review of a group of permian tetrapod footprints from Northern Italy. *Mem. Sc. geol.* Padova, 34: 143-152, 4 pl.

- CONTI, M. A., FONTANA, D., MARIOTTI, N., MASSARI, F., NERI, C., NICOSIA U., PASINI, M. & PITTAU, D., 1986. — Excursion 5: the Bletterbach-Butterloch section Val Gardena Sandstone and Bellerophon Formation. In PASINI *et al.*: guide-book on Permian and permian-triassic boundary in the south-alpine segment of the western Tethys, *Soc. Geol. Ital.*: 91-110, 5 fig., 2 pl.
- COUREL, L. & DEMATHIEU, G., 1976. — Une ichnofaune reptilienne, Ardèche, France. *Palaeontographica*, 151: 194-216, 8 fig., 4 pl., 7 tabl.
- DELAGE, A., 1912. — Empreintes de grands pieds de quadrupèdes de l'Hérault. *Mém. Acad. Sci. & Lettr.*, Montpellier: 49 p.
- DELAIR, J. B., 1966. — Fossils footprints from Dumfriesshire with descriptions of new forms from Annandale. *Trans. J. Dumfriess and Galloway Nat. Hist. Antiqua. Soc.*, 43: 14-30, 4 fig.
- DELAIR, J. B., 1967. — Additional records of british permian footprints, *Trans. J. Dumfriess and Galloway Nat. Hist. Antiqua. Soc.*, 44: 1-5, 1 fig.
- DEMATHIEU, G., 1970.- *Les empreintes de pas de vertébrés du Trias de la bordure N-E du Massif Central*. Cahiers Paléont., éd. C.N.R.S., Paris: 291 p., 76 fig., 3 tabl., 8 pl.
- DEMATHIEU, G., 1996. — La pertinence des statistiques dans l'ichnotaxonomie des vertébrés. *Bull. Soc. Hist. Nat.*, Autun, 160 (publié en 1998): 13-26, 5 fig.
- DEMATHIEU, G., GAND, G. & TOUTIN-MORIN, N., 1992. — La palichnofaune des bassins permien provençaux. *Geobios*, 25: 19-54, 10 fig., 4 tabl., 4 pl.
- DIEGO-OROZCO, A., 1994. — Etude paléomagnétique des bassins permien de Saint-Affrique et de Rodez et rotations tardi-hercyniennes dans la bordure sud-ouest du Massif Central. *Thèse Univ. P. et M. Curie*, sp.: Sc. Terre (inédit): 286 p., 126 fig.
- DOUBINGER, J., ODIN B. & CONRAD, G., 1987. — Les associations sporopolliniques du Permien continental du bassin de Lodève (Hérault, France): caractérisation de l'Autunien supérieur, du "Saxonien" et du Thuringien. *Ann. Soc. Géol. Nord*, 56: 103-109, 2 fig., 4 pl.
- DUDGEON, P., 1875-1878. — Note on a New Fossil Foot-Print from the Permian of Dumfriesshire. *Proc. Roy. Soc. Edinb.*: 154-155.
- DUNCAN, H., 1828. — An account of the Tracks and Footmarks of Animals found unpressed on sandstone in the quarry of Corncockle-Muir in Dumfriesshire. *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, 11: 194-209.
- ELLENBERGER, P., 1983a. — Sur l'intérêt paléontologique de la dalle à pistes de la Lieude (commune de Mérifons, Hérault, France). *Soc. Prot. Nat. Languedoc-Roussillon*, Montpellier, 1: 10 p., 10 fig.
- ELLENBERGER, P., non daté. — Sur l'intérêt de la dalle à pistes de la Lieude (commune de Mérifons, Hérault, France). *Soc. Prot. Nat. Languedoc-Roussillon*, Montpellier, 16 p., 11 fig.
- ELLENBERGER, P., 1983b. — Sur la zonation ichnologique du Permien moyen (Saxonien du bassin de Lodève, Hérault). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 297: 553-558, 1 fig., 1 pl.
- ELLENBERGER, P., 1983c. — Sur la zonation ichnologique du Permien inférieur (Autunien du bassin de Lodève, Hérault). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 297: 631-636, 2 fig., 1 pl.
- ELLENBERGER, P., 1984. — Données complémentaires sur la zonation ichnologique du Permien du Midi de la France (bassins de Lodève, St-Affrique et Rodez). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 299: 581-586, 1 pl.
- FEYS, R. & GREBER, C., 1972. — L'Autunien et le Saxonien en France. In Rotliegend.Essays on european Lower Permian, FALKE *édit*, Leiden: 114-136.
- FICHTER, J., 1983a. — Tetrapodenfährten aus dem saarpfälzischen Rotliegenden ; Ober Karbon, Unter Perm; S, dwest Deutschland; 1: Fährten der Gattungen *Saurichnites*, *Limnopus*, *Amphisauroides*, *Protritonichnites*, *Gilmoreichnus*, *Hyloidichnus* and *Jacobiichnus*, *Mainzer geowiss. Mitt.*, 12: 9-121, 77 fig., 19 tabl.
- FICHTER, J., 1983b. — Tetrapodenfährten aus dem saarpfälzischen Rotliegenden; Ober Karbon, Unter

- Perm; Südwest Deutschland; 1: Fährten der Gattungen: *Foliipes*, *Varanopus*, *Ichniotherium*, *Dimetropus*, *Palmichnus*, *Phalangichnus*, cf. *Chelichnus*, cf. *Laoporus* und *Anhomoiichnium*., *Mainzer Naturw. Arch.*, 21: 125-186, 32 fig.
- FICHTER, J., 1994. — Permische Saurierfährten. Ein Diskussionsbeitrag zu der Bearbeitungsproblematik der Tetrapodenfährten des Cornberger Sandsteins (Perm, Deutschland) und des Coconino Sandsteins (Perm, USA). *Philippia*, 7/1: 61-82, 22 fig.
- FICHTER, J. & KOWALCZYCK, G., 1983. — Tetrapodenfährten aus dem Rotliegenden der Wetterau und ihre stratigraphische Auswertung. *Mainzer. Naturw. Mitt.*, 12: 123-156, 39 fig., 1 tabl.
- GAND, G., 1978. — Interprétations paléontologique et paléoécologique d'un sixième assemblage à traces de Reptiles des carrières triasiques de St-Sernin-du-Bois, (Autunois France). Conclusions générales à l'étude du gisement fossilifère. *Bull. Soc. Hist. Nat*, Autun, 87: 9-29, 5 pl., 4 tabl.
- GAND, G., 1985. — Significations paléobiologique et stratigraphique de *Limnopus zeillieri* dans la partie nord du bassin de Saint-Affrique. *Geobios*, 18 :215-227, 6 fig., 3 tabl., 1 pl.
- GAND, G., 1986. — Interprétations paléontologique et paléoécologique de quatre niveaux à traces de vertébrés observés dans l'Autunien du Lodévois (Hérault). *Géologie de la France*, 2: 155-176, 9 fig., 8 tabl., 2 pl.
- GAND, G., 1987. — Les traces de Vertébrés tétrapodes du Permien français, paléontologie, stratigraphie, paléoenvironnements. *Thèse de Doctorat d'Etat ès Sc. Nat.*, Univ. Bourgogne, CST édit., Dijon: 341 p., 85 fig., 105 tabl., 7 pl.
- GAND, G., 1990. — Essai de reconstitution paléoenvironnementale et paléoécologique d'une partie du Nord du bassin de Lodève (Hérault, France) au Permien Inférieur. *Géologie de la France*, 4: 17-30, 4 fig., 3 pl.
- GAND, G., 1993. — La palichnofaune de vertébrés tétrapodes du bassin permien de Saint-Affrique (Aveyron): comparaisons et conséquences stratigraphiques. *Géologie de la France*, 1: 41-56, 12 fig.
- GAND, G., DEMATHIEU, G & BALLESTRA, F., 1995. — La palichnofaune de vertébrés tétrapodes du Permien supérieur de l'Estérel (Provence-France). *Palaeontographica*, 235: 97-139, 18 fig., 11 tabl., 5 pl.
- GAND, G., & HAUBOLD, H., 1988. — Permian Tetrapod Footprints in Central Europe, Stratigraphical and Paleontological Aspects. *Z. geol. Wiss.*, 16: 885-894, 4 fig.
- GAND G., KERP, H., PARSONS, C. & MARTINEZ-GARCIA, E., 1997a. — Paléoenvironmental and stratigraphic aspects of animal traces and plant remains in Spanish Permian red beds (Peña Sagra, Cantabrian Mountains, Spain). *Geobios*. 30: 295-318, 11 fig.
- GAND, G., GARRIC, J. & LAPEYRIE, J., 1997b. — Biocénoses à Triopsidés (Crustacea, Branchiopoda) du Permien du bassin de Lodève (France), *Geobios*, 30: 673-700, 19 fig.
- GAND, G., LAPEYRIE, J., GARRIC, J., NEL, A., SCHNEIDER, J. & WALTER, H., 1997c. — Découverte d'Arthropodes et de Bivalves inédits dans le Permien continental (Lodévois, France). *C.R. Acad. Sci., Paris*, 325: 891-898, 3 fig.
- GARRIC, J., 1965. — L'uranium dans le carbonifère et le Permien de Lodève. In *Les minerais uranifères français*, P. U. F, Paris: 149-265, 60 fig., 3 pl.
- GEINITZ, H. B., 1863. — Beiträge zur Kenntniss der organischen ,berreste in der Dyas. *N. Jb. Min. Geol. Paläont.*: 385-389, 2 fig.
- GILMORE, C. W., 1926. — Fossil footprints from the Grand Canyon. *Smithson. Misc. Coll.*, 77: 41 p., 22 fig., 12 pl.
- GILMORE, C. W., 1927. — Fossil footprints from the Grand Canyon: second contribution. *Smithson. Misc. Coll.*, 80: 75 p., 37 fig., 21 pl.
- GILMORE, C.W., 1928. — Fossil footprints from the Grand Canyon: third contribution. *Smithson. Misc.*

- Coll.*, 80: 16 p., 6 fig., 5 pl.
- GREGORY, W.K., 1926. — The skeleton of *Moschops capensis* BROOM, a Dinocephalian Reptile from the Permian of South Africa. *Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.*, 56: 179- 251, 29 fig., 21 pl.
- GRIERSON, J., 1828. — On Footsteps before the Flood, in a specimen of Red Sandstone. *Edinb. Journ. Sc.*, 8: 130-134.
- HARKNESS, R., 1850. — On the position of the Impressions of Footsteps in the Bunter Sandstone of Dumfries-shire. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 2: 203-208.
- HARKNESS, R., 1851. — Notice of some new Footsteps in the Bunter Sandstone of Dumfries-shire. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 2: 90-95.
- HARTMANN-WEINBERG, A., 1930. — Zur Systematik der Nord-Düna-Pareiasauridae. *Palaeont. Zeitschr.*, 12: 47-59, 9 fig.
- HARLAND, W. B., ARMSTRONG, R. L., COX, A. V., CRAIG, L. E., SMITH, A. G. & SMITH, D. G., 1990. — *A Geologic Time Table*. Univ. Press, Cambridge: 263 p.
- HAUBOLD, H., 1970. — Versuch einer Revision der Amphibien-Fährten des Karbon und Perm. *Freiberger Forsch.*, C260: 83-109, 23 fig.
- HAUBOLD, H., 1971. — *Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium*. In handbuch der Paläoherpetologie, Kuhn édit., Stuttgart, 18: 123 p., 65 fig., 7 tabl.
- HAUBOLD, H., 1973. — Die tetrapodenfährten aus dem Perm. *Freiberger Forsch.*, C.285: 55 p., 46 fig.
- HAUBOLD, H., 1974. — *Die Fossilen Saurierfährten*. Ziemsen Verlag, Leipzig: 168 p., 94 fig., 11 tabl.
- HAUBOLD, H., 1984. — *Saurierfährten*. Ziemsen Verlag, Leipzig: 230 p., 135 fig., 19 tabl.
- HAUBOLD, H., 1985. — Stratigraphische Grundlagen der Stefan C und Rotliegenden in Thüringen Wald. *Schriften. Geol. Wiss.*, 23: 1-110, 15 fig.
- HAUBOLD, H. & KATZUNG, G., 1975. — Die Position der Autun/Saxon Grenze Unteres Perm in Europa und Nordamerica. *Schri. Geol. Wiss.*, 3: 87-138, 4 fig., 14 tabl.
- HAUBOLD, H., HUNT, A.P., LUCAS, S.G. & LOCKLEY, M.G., 1995. — Wolfcampian (Early Permian) Vertebrates tracks from Arizona and New Mexico. In LUCAS & HECKERT: Early permian footprints and faciès, *New-Mexico Mus. Nat. Hist. & Sc.*, Albuquerque, 6: 135-165, 24 fig.
- HAUBOLD, H., LOCKLEY, M.G., HUNT, A.P., & LUCAS, S.G., 1995. — Lacertoid footprints from Permian Dune Sandstones, Cornberg and De Chelly Sandstones. In LUCAS & HECKERT: Early permian footprints and faciès, *New-Mexico Mus. Nat. Hist. & Sc.*, Albuquerque, 6: 235-244, 8 fig.
- HAUGHTON, S.H. & BRINK, A.S., 1954. — A bibliographic list of Reptilia from the Karoo Beds of Africa. *Palaeont. afr.*, Johannesburg, II: 187 p.
- HENRIOT, O., 1988. — Permis de Mérfons. Etude géologique du Saxonien. *Rapport COGEMA*, inédit (Saint-Martin du Bosc): 39 p., 20 fig., 11 photos, 35 fig. H-T.
- HEYLER, D. & LESSERTISSEUR, J., 1963. — Piste de tétrapodes permien dans la région de Lodève (Hérault). *Mém. Mus. His. Nat.*, Paris, 11: 100 p., 48 fig., 12 pl.
- HEYLER, D. & MONTENAT, C., 1980. — Traces de pas de vertébrés du Permien du Var. Intérêt biostratigraphique. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, 4: 407-451, 17 fig., 5 pl.
- HICKLING, G., 1906. — On footprints from the Permian of Mansfield Nottinghamshire. *Quart.J. Geol.Soc.*, 62: 125-131., 2 fig.
- HICKLING, G., 1909. — British Permian Footprints. *Mem. Lit. Manch. Philos. Soc.*, 53: 30 p., 33 fig.
- HUENE, F. (von), 1956. — *Paläontologie und phylogenie der niederen tetrapoden*. G. Fischer verlag, Iena: 716 p., 690 fig.
- HUNT, A.P., LOCKLEY, M.G., LUCAS, S.G., McDONALD, J.P., HOTTON III, N. & KRAMER, J., 1993. — Early Permian tracksites in the Robledo Mountains, South-Central New Mexico. *Vertebrate*

- Paleontology in New Mexico, *New Mexico Mus. Nat. Hist. and Sc.*, 2: 23-31, 11 fig.
- HUNT, A.P., LUCAS, S.G., HAUBOLD, H. & LOCKLEY, M.G., 1995. — Early Permian (Late Wolfcampian) Tetrapod Tracks from The Robledo Mountains, South Central, New Mexico. In LUCAS, & HECKERT: Early permian footprints and faciès. *New-Mexico Mus. Nat. Hist. and Sc.*, Albuquerque, 6: 167-180, 8 fig.
- HUXLEY, T. H., 1877. — The crocodilian remains found in the Elgin sandstones with remarks on the ichnites of Cummingstone. *Mem. Geol. Surv. UK*, 3: 52 p.
- JARDINE, W., 1850. — Note on M.Harkness paper on "the position and impressions of footsteps in the Bunter Sandstone of Dumfriesshire". *Ann. Mag. Nat. Hist. London*, 2: 208-209.
- JARDINE, W., 1851.- *The ichnology of Annandale or illustrations of footmarks impressed on the New Red Sandstone of Corncokle Muir*. Lizars edit., Edinburgh, 17 p., 13 pl.
- KEMP, T.S., 1982. — *Mammal like Reptiles and the origin of Mammal*. Acad. Press, London: 363 p., 116 fig.
- KRUSEMAN, G. P., 1962. — Etude paléomagnétique et sédimentologique du bassin de Lodève Hérault. *Thèse Univ. Utrecht*, inédit: 65 p.
- LAPPARENT, A. (de)., 1893. — *Traité de Géologie*. Libr. Savy, Paris: 1656 p., 610 fig.
- LAVERSANNE, J., 1976. — Sédimentation et minéralisation du Permien de Lodève (Hérault). *Thèse 3^{ème} cycle*, Univ. Paris Sud: 300 p.
- LEONARDI P., CONTI, M.A., LEONARDI, G., MARIOTTI N.& NICOSIA, U. 1974. — *Pachypes dolomiticus* n. gen., n. sp.; Pareiasaur footprint from the "Val Gardena Sandstone", Middle Permian in the western Dolomites. *Atti. Accad. Naz. Lincei Rend. Cl. Sci. fis. mat. nat.*, 8: 221-232, 6 fig.
- LETHIERS, F., DAMOTTE, R. & SANFOURCHE, J., 1993. — Premières données sur les Ostracodes du Permien supérieur continental de l'Estérel, (SE de la France). Systématique, Biostratigraphie, Paléoécologie. *Géol. Méditer.*, 20: 109-125, 4 fig.
- LUCAS, S. G. & HECKERT, A. B., 1995. — *Early permian footprints and faciès*. New-Mexico Mus. Nat. Hist. and Sc., Albuquerque, 6: 301 p.
- LULL, R. S., 1918. — Fossil footprints from the Grand Canyon of the Colorado. *Americ. J. Sc.*, 4: 337-346, 4 fig., 3 pl.
- MENNING, M., 1994. — A numerical Time Scale for the Permian and Triassic Periods: An integrated Time Analysis. In Scholle, Peryt, & Ulmer-Scholle edit., Berlin: *The Permian of Northern Pangea*, 1: 77-97, 5 fig.
- McKEEVER, P.J., 1991. — Trackway preservation in eolian sandstones from the Permian of Scotland. *Geology*, 19: 726-729, 3 fig., 1 tabl.
- McKEEVER, P. J., 1994a. — The Behavioural and biostratigraphical significance and origin of vertebrate trackways from the Permian of Scotland. *Palaios*, 9: 477-487, 4 fig., 2 tabl.
- McKEEVER, P. J., 1994b. — A new vertebrate trackway from the Permian of Dumfries et Galloway. *Scott. J. Geol.*, 30: 11-14, 4 fig.
- McKEEVER, P. J. & HAUBOLD, H., 1996. — Reclassification of vertebrate trackways from the Permian of Scotland and related forms from Arizona and Germany. *J. Paleont.*, 70: 1011-1022, 8 fig.
- MONJALLON, A., 1968.- *Eléments de statistique mathématique*. Libr. Vuibert, Paris: 270 p.
- MORALES, M. & HAUBOLD, H., 1995. — Tetrapod Tracks from the Lower Permian De Chelly Sandstones of Arizona: Systematic Description. In LUCAS. & HECKERT: Early permian footprints and faciès. *New-Mexico Mus. Nat. Hist. and Sc.*, Albuquerque, 6: 251-261, 10 fig.
- MORONEY, M. J., 1970. — *Comprendre la Statistique*. Marabout Univ., Paris: 446 p.
- MUNIER-CHALMAS, M. & LAPPARENT, A. (de)., 1893. — Note sur la nomenclature des terrains

- sédimentaires. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 3: 438-488.
- NEL, A., GAND, G., GARRIC, J. & LAPEYRIE, J. 1999. — The first recorded Protozygopteran insects from the Upper Permian of France. *Palaeontology*, 42, 1: 83-97, 7 fig. 1 pl.
- ODIN, B., 1986. — Les formations permienes, Autunien supérieur à Thuringien, du " bassin" de Lodève (Hérault France): stratigraphie, minéralogie, paléoenvironnement, corrélations. *Thèse Sc., Univ. Aix-Marseille* (inédit): 375p., 228 fig., 26 tabl., 4 pl.
- ODIN, G. S., 1994. — Geological time scale. *C.R. Acad. Sci.*, 318: 59-71, 1 fig.
- PABST, W., 1908. — Die Tierfahrten in dem Rotliegenden "Deutschlands". *Nova Acta Leopoldina*, Halle, 89: 320-481, 36 fig., 35 pl.
- PANCHEN, A. L., 1980. — *The Terrestrial Environment and the origin of the Land Vertebrates*. Panchen edit., Acad. Press London and New-York: , 15: 619 p.
- PEABODY, F. E., 1959. — Trackways of living and fossil salamanders. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 63: 1-72, 9 fig., 12 pl.
- PIVETEAU, J., 1955. — *Amphibiens, Reptiles, Oiseaux*. Traité de Paléontologie, Masson édit., Paris, V: 1113 p., 979 fig., 7 pl.
- PIVETEAU, P., 1961. — *Mammifères, Origine reptilienne, Evolution..* Traité de Paléontologie, Masson édit. Paris, VI: 1138 p., 970 fig., 1 pl.
- POHLIG, H., 1886. — Saurierfahrten im unteren Rotliegenden von Friedrichroda. *Verh. naturhist. Ver. Preuss. Rheinl. Westf.*, Bonn, 42: 285 -286.
- REISZ, R. R., 1980. — The Pelycosauria: A Review of Phylogenetic Relationships. In *The Terrestrial Environment and the origin of the Land Vertebrates*, Panchen edit., Acad. Press London and New-York, 15: 553-591, 17 fig.
- ROMER, A. S., 1956. — *Osteology of the Reptiles*. Chicago univ. press: 772 p., 248 fig.
- ROMER, A. S. & PRICE, L., 1940. — Review of the Pelycosauria. *Geol. Soc. Amer.*, 28: 538 p., 60 fig., 26 pl.
- SARJEANT, W. A. S., 1966. — Restudy of some fossils footprints from the Permian of Mansfield Nottinghamshire. *The Mercian Geologists*, 1: 367-373, 1 fig., 1 pl..
- SAVAGE, R.J.G., 1986. — *Mammal Evolution*. Addison-Wesley, London: 259 p.
- SCHMIDT, H., 1959. — Die Cornberger Fährten im Rahmen der Vierfüßler-Entwicklung. *Abh. Hess. Landesamt Bodenforsch.*, 28: 137 p., 57 fig., 10 pl.
- SIGOGNEAU-RUSSEL, D. & RUSSEL, D. E., 1974. — Etude du premier Caséidé Reptilia, Pelycosauria d'Europe Occidentale. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, Paris, 3: 145-211, 5 pl.
- SMITH, D. B, BRUNSTROM, R. G.W., MANNING, P. I., SIMPSON, S. & SHOTTON, F.W., 1974. — A correlation of Permian rocks in the British Isles. *J. Geol. Soc.*, 130: 45 p., 1 fig., 7 tabl.
- SCHNEIDER, J., 1995. — Proposal for a combined reference section of the central european continental Carboniferous and Permian for correlations with marine standard sections. *Permophiles*, 26: 26-32, 2 fig..
- SCHNEIDER, J. & GEBHARDT, U., 1993. — Litho und Biofaziesmuster in Intra-und extramonten Senken des Rotliegend (Perm, Nord und Ostdeutschland). *Geol. Jb.*, A 127: 57-98, 13 fig.
- SCHNEIDER, J., RÖSSLER, R. & GAITZSCH, B. G., 1995. — Times lines of the Late Variscan Volcanism. A holostratigraphic synthesis. *Zbl. Geol. Paläont.*, I: 477-490, 2 fig.
- TOUTIN, N., 1980. — Le Permien continental de la Provence orientale, France. *Thèse Etat ès Sc., Univ. Nice*, 1: 580 p., 140 fig., 20 tabl.; 2: 56 p., 81 ph.
- TOUTIN-MORIN, N. & VINCHON, C., 1989. — Les bassins permien du Sud-Est. In *Châteauneuf & Farjanel: Synthèse géologique des bassins permien français*, *Mém. B.R.G.M.*, 128: 114-121, 6 fig.

VAN DER WAERDEN, 1967. — *Statistique Mathématique*. Dunod éd., Paris: 371 p.

VISSCHER, H., 1968. — On the Thuringian age of the Upper Palaeozoic sedimentary and volcanic deposits of the Estérel, Southern France. *Rev. Palaeobotan. Palynol.*, 6: 71-83, 4 pl.

TABLEAUX

Lunaepes olliery nov. ichnosp.;Pieds (pistes 3+4+9)									
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
L	28	65	8.021	12	61	68	0.055	0.125	91
I	25	64	6.405	10	62	67	-0.051	0.110	92
II	10	9	2.669	29	7	11	0.782	1.138	26
III	12	14	3.516	25	12	16	-0.060	0.095	93
IV	15	22	5.449	24	19	25	0.947	1.633	11
V	17	30	5.517	18	27	33	-0.003	0.005	100
RI	9	14	6.614	48	9	19	1.729	2.411	2
RII	15	38	7.771	20	34	43	-0.396	0.683	50
RIII	19	50	6.607	13	47	53	0.360	0.688	50
RIV	22	59	6.976	12	56	62	0.092	0.188	85
RV	23	65	7.856	12	61	68	0.021	0.044	97
m	13	33	6.303	19	29	37	0.541	0.878	39
m'	19	44	4.871	11	41	46	-0.418	0.798	43
m''	10	62	5.547	9	58	66	-0.843	1.227	23
t	15	60	6.186	10	57	64	-0.701	1.208	24
t	14	36	5.459	15	32	39	0.212	0.356	73
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Coef. correlation		
							calculé	lu (5%)	
L/I	24	1.00	0.155	15	0.94	1.07	0.10	0.40	
II/I	9	1.48	0.188	13	1.34	1.62	0.84	0.66	
III/II	12	1.59	0.384	24	1.26	1.92	0.46	0.57	
IV/III	15	1.35	0.250	18	1.22	1.49	0.72	0.51	
V/IV	9	2.98	1.379	46	1.92	4.05	0.17	0.66	
RI/RI	16	1.32	0.238	18	1.20	1.45	0.78	0.50	
RII/RII	21	1.18	0.085	7	1.14	1.22	0.83	0.43	
RIII/RIII	23	1.08	0.090	8	1.04	1.12	0.72	0.41	
RIV/RIV	14	1.89	0.334	18	1.70	2.08	0.39	0.53	
m/m'	10	0.70	0.098	14	0.63	0.77	0.32	0.63	
m'/m''	9	1.09	0.133	12	0.98	1.19	0.37	0.66	
m''/m''	15	0.74	0.038	5	0.72	0.76	0.87	0.51	

Tableau 1.— Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères et des rapports des pieds *Lunaepes ollieryorum* nov. ichnosp.

Légende générale valable pour tous les tableaux; caractères : L = longueur de l'empreinte et l = largeur; L' = longueur de l'acropode et du métapode; I, II, III, IV, V = longueurs des doigts; RI, RII, RIII, RIV et RV = longueurs des rayons; m = distance entre les griffes des doigts II et IV; m' étant celle entre I et V et m'' celle entre I et IV; t = angle entre les doigts II et IV, I-IV et I-V = angles entre les doigts correspondants; Paramètres statistiques : n = effectif, Moy. = moyenne, T = écart-type, K% = variabilité, intervalle de confiance sur la moyenne au seuil 5% (bornes 1 et 2), test de Cramer avec Asymétrie, Var. réduite = variable réduite et Probabilité de dépasser VR en %; Coeff. = coefficient.

Lunaepes olliery nov. ichnosp.; Mains (pistes 3+4+9)									
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne 1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
L	32	57	9.412	17	54	60	0.137	0.330	74
I	29	58	8.943	16	54	61	-0.722	1.666	10
II	4	16	10.832	68	-1	33	1.813	1.787	8
III	4	21	12.997	63	0	41	1.853	1.827	7
IV	4	27	15.449	57	2	52	1.914	1.887	7
V	4	33	16.761	50	7	60	1.812	1.787	8
VI	1								
RI	10	36	8.287	23	30	42	1.104	1.607	11
RII	12	47	8.898	19	41	53	0.979	1.537	13
RIII	13	53	6.678	13	49	57	1.616	2.622	1
RIV	14	55	7.355	13	50	59	-0.918	1.536	13
RV	6	40	6.164	15	34	46	-1.383	1.637	10
m	8	37	6.346	17	32	43	0.794	1.056	30
m'	3	50	2.887	6	43	58	-1.732	1.414	16
m''	6	52	9.564	18	42	62	0.099	0.117	91
t	3	36	5.774	16	21	50	-1.732	1.414	16
I-IV	2	45	NON CALCULE CAR N <= 2						
I-V	1	49	NON CALCULE CAR N <= 2						
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Coef. correlation		
							calculé	lu (5%)	
L/I	29	1.04	0.348	34	0.91	1.17	-0.67	0.36	
II/I	3	1.36	0.173	13	0.931	1.79	0.80	>0.81	
III/II	3	1.36	0.121	9	1.06	1.66	0.91	>0.81	
IV/III	4	1.27	0.140	11	0.95	1.64	0.72	>0.81	
IV/V	1	3.11	NON CALCULE CAR N <= 2						
RI/RI	10	1.39	0.297	21	1.17	1.60	0.70	0.63	
RII/RII	12	1.14	0.132	12	1.05	1.22	0.86	0.57	
RIV/RII	12	1.07	0.087	8	1.02	1.13	0.79	0.57	
RIV/RV	6	1.40	0.285	20	1.10	1.70	-0.28	0.81	
m/m'	3	0.65	0.021	3	0.60	0.70	0.92	>0.81	
m/m''	6	0.73	0.068	9	0.66	0.81	0.85	0.81	
m'/m''	2	1.15							

Tableau 2.— Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères et des rapports des mains *Lunaepes olliery nov. ichnosp.*

Paramètres		n	m	T	K%	Borne de l'intervalle	G	VR	P
Caractères pistes		Effectif	Moyenne	Ecart-type	Variabilité	de confiance sur la moyenne (5%)	Asymétrie	Variable réduite	Probabilité de dépasser VR
Enjambée P.	3	25	583	5.466	9	610; 560	0.993	2.142	3
	4	14	660	4.547	7	680; 630	-0.258	0.432	67
	9	29	510	3.853	8	520; 490	0.328	0.757	46
	10	41	581	4.553	8	600; 570	0.888	2.403	3
	11	11	509	1.908	4	520; 500	-0.819	1.240	22
	Σ 3 à 10	109	572	6.448	11	580; 560	0.396	1.710	9
Enjambée M.	3	23	593	5.512	9	620; 570	0.455	0.944	35
	4	10	649	4.621	7	680; 620	0.615	0.896	38
	9	29	508	3.206	6	520; 500	0.097	0.224	98
	10	42	581	3.695	6	590; 570	1.915	5.242	0
	11	10	498	2.336	5	510; 480	0.840	1.222	24
	Σ 3 à 10	104	570	5.938	10	580; 560	0.482	2.035	5
Pas oblique P.	3	24	424	5.423	13	450; 400	-1.390	2.943	1
	4	15	426	2.772	7	440; 410	-0.205	0.353	73
	9	27	383	2.781	7	390; 370	-1.741	3.888	0
	10	44	436	3.949	9	450; 420	0.035	0.098	93
	11	12	391	2.466	6	410; 380	0.741	1.164	25
	Σ 3 à 10	110	419	4.436	11	430; 410	-0.434	1.882	6
Pas oblique M.	3	26	400	3.983	10	420; 380	-0.214	0.470	64
	4	9	418	1.954	5	430; 400	-0.507	0.706	49
	9	30	345	2.072	6	350; 340	0.401	0.940	35
	10	45	392	2.851	7	400; 380	1.420	4.015	0
	11	16	349	1.515	4	360; 340	0.038	0.066	95
	Σ 3 à 10	110	383	3.778	10	390; 380	0.324	1.405	17
Couple P - M.	3	27	86	1.879	22	90; 80	0.641	1.421	15
	4	14	97	2.736	28	110; 80	0.181	0.304	77
	9	31	103	1.152	11	110; 100	0.160	0.380	71
	10	47	91	2.019	22	100; 90	-0.174	0.502	61
	11	17	99	2.166	22	110; 90	0.905	1.646	10
	Σ 3 à 10	119	94	1.980	21	100; 90	-0.066	0.298	88
Angle du Pas de P.	3	23	87	7.956	9	90; 83	0.693	1.440	15
	4	8	99	7.502	8	105; 93	-1.515	2.015	4
	9	28	86	8.347	10	89; 83	0.498	1.131	26
	10	43	88	9.065	10	91; 85	0.387	1.070	29
	11	11	78	6.360	8	83; 74	1.690	2.558	1
	Σ 3 à 10	102	88	9.010	10	90; 86	0.389	1.628	14
Angle du Pas de M.	3	23	99	6.925	7	102; 96	1.293	2.686	0
	4	5	108	7.714	7	118; 98	0.245	0.268	80
	9	29	94	7.328	8	97; 91	-0.411	0.948	35
	10	43	96	6.666	7	98; 94	0.090	0.250	81
	11	10	90	7.976	9	96; 85	-0.201	0.293	88
	Σ 3 à 10	100	97	7.506	8	98; 95	0.273	1.133	26
Angle de la M. / axe	3	9	-16	8.492	-52	-10; -23	-0.128	0.178	87
	4	6	-8	10.405	-125	3; -19	-1.660	1.964	5
	9								
	10								
	11								
	Σ 3 à 4	15	-13	9.769	-75	-8; -18	-0.370	0.638	53
Angle du P. / axe	3	12	-4	9.418	245	2; -9	1.033	1.621	10
	4	8	-12	3.998	-35	-8; -15	-0.439	0.584	54
	9								
	10								
	11								
	Σ 3 à 4	20	-7	8.519	-122	-3; -11	1.405	2.745	1

Tableau 3.— Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères des pistes *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp.

Eléments stat. Rapports	Noms	n	Moy.	T Ecart-type	K%	t. calculé	t. lu 5 %	F calculé	F. lu 5 % (1 %)
L. P. / L. M.	L. f.	09	1.04	0.106	10	1.58	2.06	5.40	3.19
	L. o.	18	1.18	0.253	21				
Angle du Pas P.	L. f.	17	78.50	7.019	09	4.14	1.96	1.57	2.07
	L. o.	102	88	9.010	10				
L. / I; P.	L. f.	18	1.22	0.124	10	4.93	2.02	1.54	2.20
	L. o.	24	1	0.155	10				
Enj. P. / L. P.	L. f.	16	6.46	0.688	11	4.46	2.06	12.41	2.51
	L. o. (3)	12	9.26	2.395	26				
Enj. P. / C. P. M.	L. f.	14	4.53	0.751	16	6.78	2.03	4.32	2.45
	L. o. (3)	22	7.61	1.583	20				
Enj. P. / L. P.	C. d.	10	2.40	0.660	27	8.75	2.09	12.92	3.10
	L. o.	12	9.26	2.395	26				
Angle du Pas	C. d.	09	84	12.588	15	1.30	1.96	2.17	2.03 (2.69)
	L. o.	102	88	9.010	10				

Tableau 4.— Comparaisons statistiques entre les moyennes (t. calculé = test de Student) et les variances (F calculé = test de Snédécour) de plusieurs caractères et rapports concernant les traces d'autopodes et les pistes de L.o = *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp., L.f = *Lunaepes fragilis* et C.d = *Chelichnus duncani*; la signification des rapports est explicitée dans le texte *in* description et analyse statistique.

Légende générale valable pour tous les tableaux; n = effectif, Moy = moyenne en mm, K% = coefficient de variabilité, t lu 5% (1%) = valeurs de t = test de Student lues aux seuils de 5% et de 1%, F.lu 5 % (1%) = valeurs du rapport des variances lues aux seuils de 5% et de 1%.

Paramètres Caractères		n	m	T	K%	Borne de l'intervalle	G. = Asymétrie	VR = variable	Probabilité	
		Effectif	Moyenne	Ecart-type	Variabilité	de confiance sur la	Co = corrélation	CT = corrélation		
L. ollieri (3)	Profondeur en mm	M. = Main	28	24	6.089	25	22 - 27	G: -0.144	VR: 0.327	75
		P. = Pied	26	24	6.695	28	21 - 26	G: 0.375	VR: 0.824	41
		Main/Pied	26	1.07	0.239	22	0.97 - 1.16	CO: 0.65	CT: 0.38	
		Rap. surfaces M/P	10	0.96	0.199	20	0.84 - 1.12	CO: 0.43	CT: 0.63	
P. antecessor (5)	Profondeur en mm	M. = Main	21	40	9.435	24	36 - 44	G: - 0.326	VR: 0.649	52
		P. = Pied	20	33	11.727	35	28 - 39	G: 0.402	VR: 0.785	43
		Main/Pied	16	1.37	0.567	41	1.07 - 1.67	CO: 0.23	CT: 0.50	
		Rap. surfaces M/P	5	0.57	0.081	14	0.47 - 0.67	CO: 0.53	CT: > 0.81	
P. antecessor (7)	Profondeur en mm	M. = Main	13	31	9.094	29	26 - 37	G: 0.405	VR: 0.658	51
		P. = Pied	14	26	5.140	19	23 - 29	G: 0.263	VR: 0.440	66
		Main/Pied	13	1.21	0.403	33	0.97 - 1.45	CO: 0.24	CT: 0.55	
		Rap. surfaces M/P	8	0.53	0.070	13	0.47 - 0.59	CO: 0.13	CT: 0.71	
M. thaleri (2)	Profondeur en mm	M. = Main	18	15	3.213	22	13 - 16	G: 0.643	VR: 1.199	23
		P. = Pied	16	18	5.329	30	15 - 21	G: 0.926	VR: 1.640	11
		Main/Pied	16	0.87	0.172	20	0.78 - 0.96	CO: 0.63	CT: 0.50	
		Rap. surfaces M/P	9	1.17	0.421	36	0.85 - 1.50	CO: 0.84	CT: 0.67	

Tableau 5.— Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des profondeurs des empreintes d'autopodes et de leur surface d'appui de *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp. (3 = piste 3), de *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. (5 et 7 = pistes 5 et 7) et de *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp. (2 = piste 2).

Merifontichnus thaleri nov.ichnog. et ichnosp.; Pieds (pistes 1+2)									
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
L	9	105	12.811	12	95	115	0.204	0.284	78
I	4	144	17.500	12	116	172	0.321	0.316	76
l	13	40	5.268	13	37	44	0.374	0.607	55
II	15	51	8.253	16	47	56	0.358	0.617	34
III	16	58	6.266	11	54	61	-0.268	0.474	64
IV	14	60	6.999	12	56	64	-0.587	0.982	33
RI	12	70	9.294	13	64	76	-0.036	0.057	96
RII	14	86	15.195	18	77	94	-0.433	0.725	47
RIII	14	97	17.305	18	87	107	-0.284	0.476	64
RIV	10	106	13.217	12	97	116	0.114	0.165	89
RV	2	67	NON CALCULE CAR N <= 2						
m	28	99	7.431	7	97	102	0.548	1.245	22
m"	22	136	5.642	4	134	139	0.735	1.498	14
t	24	52	10.336	20	48	57	1.850	3.918	0
I-IV	14	81	10.967	14	75	87	0.004	0.007	100
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Coeff. correlation		
							calculé	lu (5%)	
L/I	4	0.76	0.157	21	0.51	1.01	-0.20	>0.81	
II/I	13	1.27	0.179	14	1.16	1.37	-0.56	0.55	
III/II	14	1.14	0.101	9	1.08	1.20	0.79	0.53	
IV/III	14	1.05	0.147	14	0.97	1.14	0.27	0.53	
RII/RI	12	1.27	0.104	8	1.20	1.33	0.79	0.57	
RIII/RII	14	1.14	0.093	8	1.09	1.20	0.92	0.53	
RIV/RIII	13	0.98	0.098	10	0.92	1.04	0.91	0.55	
m/m"	22	0.73	0.042	6	0.71	0.75	0.70	0.42	

Tableau 6.— Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères et des rapports des pieds *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov ichnosp._

Merifontichnus thaleri nov. ichnog. et ichnosp.; Mains (pistes 1+2)									
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
L	28	106	10.634	10	102	110	0.123	0.278	79
I	18	135	9.119	7	131	140	0.203	0.379	71
I	22	35	5.168	15	32	37	-0.175	0.356	73
II	30	48	7.668	16	45	51	-0.548	1.284	20
III	35	60	6.476	11	57	62	-0.702	1.765	8
IV	32	59	4.728	8	57	60	-1.724	4.164	0
V	18	34	4.327	13	31	36	0.147	0.273	79
RI	19	68	11.387	17	63	74	0.419	0.799	43
RII	28	87	11.930	14	82	91	0.425	0.964	34
RIII	29	103	10.585	10	99	107	0.237	0.546	59
RIV	28	100	9.468	9	96	103	0.305	0.693	49
RV	22	69	11.088	16	64	74	0.522	1.063	29
m	32	84	7.565	9	81	87	0.274	0.662	51
m'	17	135	7.957	6	130	138	-0.291	0.530	60
m''	22	121	6.925	6	118	124	0.037	0.076	95
t	34	46	8.928	19	43	49	0.878	2.178	3
I-IV	23	81	13.060	16	75	87	-0.460	0.955	34
I-V	16	112	16.704	15	103	121	0.056	0.100	92
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne 2	Coeff. correlation		
							calculé	lu (5%)	
L/I	19	0.79	0.064	8	0.75	0.82	0.59	0.46	
II/I	19	1.46	0.226	15	1.35	1.57	0.40	0.46	
III/I	30	1.27	0.164	13	1.21	1.34	0.64	0.36	
IV/III	32	0.99	0.070	7	0.96	1.01	0.79	0.35	
IV/V	17	1.73	0.225	13	1.62	1.85	0.41	0.48	
RII/RI	18	1.35	0.171	13	1.27	1.44	0.69	0.47	
RIII/RII	27	1.19	0.085	7	1.15	1.22	0.87	0.38	
RIV/RIII	28	0.98	0.073	7	0.95	1.00	0.70	0.37	
RIV/RV	23	1.45	0.157	11	1.38	1.52	0.78	0.43	
m/m'	16	0.64	0.068	11	0.61	0.68	0.30	0.50	
m'/m''	16	1.11	0.061	6	1.08	1.14	0.56	0.50	
m/m''	22	0.71	0.040	6	0.69	0.73	-0.45	0.42	

Tableau 7.— Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères et des rapports des mains *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov ichnosp.

Merifontichnus thaleri nov. ichnog. et ichnosp.; piste 1									
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
angle P	13	97	4.648	5	94	99	-0.229	0.372	71
angle M	11	98	5.797	6	94	102	0.463	0.701	49
Enj.P	12	618	32.013	5	598	638	0.325	0.510	61
Enj.M	13	622	70.758	11	580	665	1.161	1.883	6
PO.P	12	403	18.499	5	392	415	-0.050	0.078	95
PO.M	16	415	19.872	5	404	425	-0.151	0.268	79
CPM	13	150	5.250	4	147	153	0.948	1.539	13
angle P/axe	11	-11	7.790	65	-7	-17	-0.292	0.442	66
angle M/axe	15	-35	7.000	20	-31	-39	-0.584	1.007	32
Merifontichnus thaleri nov. ichnog. et ichnosp.; piste 2.									
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
angle P	13	103	4.804	5	100	106	1.613	2.616	1
angle M	17	101	6.670	7	97	104	-0.900	1.638	10
Enj.P	12	583	26.400	5	567	600	-0.433	0.680	50
Enj.M	17	588	27.440	5	574	602	-2.095	3.811	1
PO.P	15	375	24.568	7	361	389	-0.288	0.496	63
PO.M	20	381	32.211	8	366	396	1.856	3.624	1
CPM	14	120	20.519	17	109	132	-0.995	1.665	10
angle P/axe	13	-11	11.745	-102	-19	-4	0.718	1.165	25
angle M/axe	16	-29	10.481	-36	-34	-23	-0.334	0.591	56
Merifontichnus thaleri nov. ichnog. et ichnosp.; pistes 1+2.									
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
angle P	26	100	5.706	6	98	102	0.409	0.898	38
angle M	28	100	6.392	6	97	102	-0.369	0.838	45
Enj.P	24	601	33.697	6	586	615	0.262	0.555	58
Enj.M	30	603	52.745	9	583	623	1.649	3.862	0
PO.P	27	388	25.969	7	377	398	-0.424	0.947	35
PO.M	36	396	32.016	8	385	407	0.486	1.239	22
CPM	27	135	21.168	16	126	143	-1.338	2.989	1
angle P/axe	24	-12	9.920	-85	-16	-7	0.547	1.158	25
angle M/axe	31	-32	9.381	-29	-35	-28	0.040	0.095	93

Tableau 8.— Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères des pistes *Merifontichnus thalerius* nov. ichnog. et nov. ichnosp.

Eléments stat. Rapports	Noms	n	Moy.	T Ecart-type	K%	t. calculé	t. lu 5 % (1 %)	F calculé	F. lu 5 % (1 %)
M. L / I.	A. l.	10	0.72	0.080	11	2.57	2.05 (2.77)	1.64	2.46
	M. t.	19	0.79	0.064	8				
M. II / I	A. l.	6	1.50	0.145	10	0.40	2.07	2.14	4.58
	M. t.	19	1.46	0.226	15				
M. III / II	A. l.	7	1.13	0.072	6	2.19	2.03 (2.72)	4.60	3.38
	M. t.	30	1.27	0.164	13				
M. IV / III	A. l.	8	1.16	0.215	19	3.84	2.02	10.44	2.31
	M. t.	32	0.99	0.070	7				
M. IV / V	A. l.	6	1.79	0.439	25	0.43	2.08	4.30	2.85
	M. t.	17	1.73	0.225	13				
P. L / I	A. l.	10	0.87	0.176	21	1.08	2.18	1.04	8.81
	M. t.	4	0.76	0.157	21				
P. II / I	A. l.	9	1.50	0.295	20	2.28	2.09 (2.84)	2.82	2.85
	M. t.	13	1.27	0.179	14				
P. III / II	A. l.	11	1.27	0.069	5	3.64	2.07 (2.81)	2.10	2.89
	M. t.	14	1.14	0.101	9				
P. IV / III	A. l.	9	1.26	0.130	10	3.49	2.08 (2.83)	1.22	2.77
	M. t.	14	1.05	0.147	14				

Tableau 9.— Comparaisons statistiques entre les moyennes (t. calculé = test de Student) et les variances (F calculé = test de Snédécour) de plusieurs rapports concernant les traces de mains (= M) et de pieds (= P) *Amphisauropus latus* = A.l. et *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov. ichnosp. = M.t.

Planipes antecessor nov. ichnosp.; Pieds (pistes 5+6+7).									
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
L	27	231	21.592	9	223	240	0.469	1.048	29
I	30	147	15.017	10	142	153	0.188	0.441	66
L'	27	122	9.988	8	118	126	0.596	1.330	19
I	13	38	7.205	19	33	42	-0.418	0.679	50
II	21	43	6.506	15	40	46	0.047	0.094	100
III	22	46	9.299	20	42	50	1.470	2.995	0
IV	21	41	9.024	22	36	45	0.822	1.641	10
V	9	35	3.419	10	32	37	0.580	0.809	43
RI	9	208	9.013	4	201	215	-0.745	1.039	30
RII	20	226	20.207	9	216	236	0.316	0.616	55
RIII	23	230	21.984	10	220	239	0.481	0.999	32
RIV	20	222	20.437	9	212	232	0.288	0.562	58
RV	9	195	15.280	8	183	206	-0.090	0.125	91
m	20	79	8.222	10	75	83	0.235	0.459	65
m'	6	138	9.913	7	127	148	-1.287	1.522	13
m''	8	108	9.326	9	100	116	0.125	0.167	88
t	13	20	1.887	10	19	21	-1.231	1.998	5
I-IV	6	30	3.933	13	26	34	0.698	0.826	45
I-V	3	39	4.163	11	30	50	1.293	1.056	70
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Coeff. corrélation		
							calculé	lu (5%)	
L/I	27	1.60	0.163	11	1.53	1.66	0.49	0.38	
L/L'	26	1.92	0.188	10	1.84	1.99	0.40	0.39	
II/I	9	1.10	0.126	11	1.01	1.20	0.80	0.66	
III/II	19	1.04	0.144	14	0.97	1.11	0.54	0.46	
IV/III	18	0.92	0.140	15	0.85	0.99	0.60	0.47	
IV/V	9	1.29	0.254	20	1.09	1.48	0.36	0.66	
RI/RI	7	1.06	0.022	2	1.04	1.08	0.91	0.75	
RII/RII	20	1.02	0.031	3	1.03	1.01	0.95	0.44	
RIV/RIII	20	0.96	0.032	3	0.94	0.97	0.94	0.44	
RIV/RV	9	1.12	0.045	4	1.08	1.15	0.87	0.66	
m/m'	6	0.58	0.064	11	0.51	0.64	0.07	0.81	
m/m''	7	0.71	0.036	5	0.68	0.75	0.76	0.75	
m'/m''	5	1.23	0.115	9	1.08	1.37	0.29	>0.81	

Tableau 10.— Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères et des rapports des pieds *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp.

Planipes antecessor nov.ichnosp.; Mains (pistes 5+6+7)									
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
L	17	145	12.022	8	139	151	-0.220	0.400	70
I	17	143	16.463	12	134	151	0.690	1.225	22
L'	15	91	17.512	19	82	101	1.862	3.210	0
I	10	29	7.055	24	24	34	0.223	0.325	76
II	9	30	7.002	24	24	35	0.215	0.300	77
III	10	37	8.957	24	31	43	-0.883	1.285	20
IV	12	36	9.149	26	30	41	0.121	0.190	85
V	6	36	11.432	32	24	47	0.773	0.915	38
RI	9	131	12.015	9	122	140	-0.779	1.087	28
RII	8	141	13.336	9	130	152	0.380	0.505	62
RIII	5	144	8.899	6	133	155	-1.594	1.746	8
RIV	7	138	7.853	6	131	145	-0.104	0.131	90
RV	5	126	10.440	8	113	139	1.344	1.473	14
m	6	73	10.420	14	62	84	-1.299	1.536	13
m'	7	131	6.901	5	125	138	-0.153	0.192	85
m"	4	105	5.447	5	96	113	-1.040	1.025	31
t	6	29	4.021	14	25	33	-0.597	0.707	48
I-IV	5	47	7.348	16	38	56	-0.636	0.697	49
I-V	6	64	9.375	15	54	73	-0.984	1.164	32
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Coeff. corrélation		
							calculé	lu (5%)	
L/I	17	1.03	0.118	11	0.97	1.09	0.35	0.46	
L/L'	15	1.67	0.265	16	1.53	1.82	0.79	0.51	
II/I	9	1.02	0.084	8	0.96	1.09	0.95	0.67	
III/II	5	1.38	0.415	30	0.86	1.89	0.55	>0.81	
IV/III	6	0.95	0.130	14	0.82	1.09	0.85	0.81	
IV/V	6	1.05	0.106	11	0.94	1.16	0.95	0.81	
RII/RI	8	1.08	0.053	5	1.04	1.13	0.87	0.71	
RIII/RII	4	1.05	0.027	3	1.01	1.10	0.93	>0.81	
RIV/RIII	4	0.98	0.017	2	0.95	1.01	0.97	>0.81	
RIV/RV	5	1.08	0.063	6	1.00	1.16	0.72	>0.81	
m/m'	6	0.55	0.072	13	0.47	0.62	0.46	0.81	
m/m"	4	0.72	0.077	11	0.60	0.85	-0.40	>0.81	
m'/m"	4	1.27	0.042	3	1.21	1.34	0.78	>0.81	

Tableau 11.— Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères et des rapports des mains *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp.

Planipes antecessor nov. ichnosp.; piste 5.									
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
angle P	24	76	12.128	16	71	81	-0.362	0.767	45
angle M	20	99	12.999	13	93	105	-0.554	1.083	28
Enj.P	25	830	14.415	17	77	89	-0.562	1.211	35
Enj.M	19	840	10.610	13	78	89	0.073	0.139	90
PO.P	25	690	9.457	14	65	73	-0.286	0.616	54
PO.M	22	550	8.172	15	51	59	-0.258	0.525	60
CPM	24	370	7.336	20	34	40	-0.493	1.043	30
angle P/axe	18	4	5.809	145	1	7	1.721	3.131	1
angle M/axe	14	-29	13.940	-48	-37	-21	0.680	1.139	26
Planipes antecessor nov. ichnosp.; piste 7.									
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
angle P	14	101	10.277	10	95	107	0.637	1.066	29
angle M	12	108	12.515	12	100	116	-1.642	2.576	1
Enj.P	14	822	58.822	7	788	856	2.294	3.840	0
Enj.M	12	813	122.112	15	735	890	1.141	1.791	8
PO.P	14	538	68.183	13	498	577	0.340	0.570	57
PO.M	13	481	74.110	15	436	526	0.998	1.620	11
CPM	14	345	43.077	12	320	370	0.569	0.952	35
angle P/axe	14	-3	10.970	-341	-10	3	0.472	0.790	43
angle M/axe	9	-22	8.261	-38	-28	-15	0.461	0.643	52
Planipes antecessor nov. ichnosp.; pistes 5+7.									
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
angle P	38	85	16.749	20	79	91	0.016	0.043	97
angle M	32	103	13.300	13	98	107	-0.766	1.849	7
Enj.P	39	829	119.730	14	790	867	-0.438	1.156	25
Enj.M	31	827	111.141	13	786	867	0.491	1.167	25
PO.P	39	634	112.147	18	598	671	0.089	0.236	82
PO.M	35	523	84.689	16	495	553	0.151	0.381	71
CPM	38	361	64.440	18	340	383	-0.140	0.365	72
angle P/axe	33	1	9.292	7	-2	5	-0.127	0.311	76
angle M/axe	24	-25	13.262	-53	-31	-20	0.256	0.542	19

Tableau 12.— Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères des pistes *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp.

Eléments stat. Rapports	Noms	n	Moy.	T Ecart-type	K%	t. calculé	t. lu 5 % (1 %)	F calculé	F. lu 5 % (1 %)
P. L. / I.	P. a.	27	1.60	0.163	11	11.32	2.03	9.81	3.10
	I. c.	9	0.97	0.050	5				
P. R III / R II	P. a.	20	1.02	0.031	3	9.33	2.05	7.21	2.42
	I. c.	10	1.21	0.081	7				
P. R IV / R III	P. a.	20	0.96	0.032	3	9.14	2.05	1.15	2.95
	I. c.	10	1.07	0.029	3				
P. R IV / R V	P. a.	9	1.12	0.045	4	3.59	2.11	1.28	3.23
	I. c.	10	1.19	0.040	3				
P. III / II	P. a.	19	1.04	0.144	14	2.77	2.07	8.29	2.93
	I. c.	5	1.33	0.381	17				
P. IV / III	P. a.	19	0.92	0.140	15	3.94	2.07	3.57	2.70
	I. c.	7	1.23	0.252	20				
P. m / m'	P. a.	6	0.58	0.064	4	2.08	2.16	1.89	3,69
	I. c.	9	0.64	0.048	8				
M. III / II	P. a.	5	1.38	0.415	30	1.08	2.20	27.30	4.12
	I. c.	8	1.22	0.083	7				
M. IV / III	P. a.	6	0.95	0.130	14	3.38	2.16	1.10	3.69
	I. c.	9	1.18	0.128	11				
M. IV / V	P. a.	6	1.05	0.106	11	6.25	2.18	5.70	3.97
	I. c.	8	1.76	0.260	15				
M. R II / R I	P. a.	8	1.08	0.053	5	6.79	2.14	10.40	3.79
	I. c.	8	1.51	0.171	11				
M. R IV / R V	P. a.	5	1.08	0.063	6	6.29	2.18	2.74	6.04
	I. c.	9	1.42	0.110	8				
M. m / m'	P. a.	6	0.55	0.072	13	1.96	2.18	3.08	3.97
	I. c.	8	0.61	0.042	7				

Tableau 13.— Comparaisons statistiques entre les moyennes (t. calculé = test de Student) et les variances (F calculé = test de Snédécór) de plusieurs rapports concernant les traces de pieds (= P) et de mains (= M) *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. (= P.b.) et *Ichniotherium cottae* (= I.c.).

Eléments stat. Rapports	Noms	n	Moy.	T Ecart-type	K%	t. calculé	t. lu 5 % (1 %)	F calculé	F. lu 5 % (1 %)
L. / I.	P. a.	27	1.60	0.163	11	6.48	2.02	2.42	2.10 (2.89)
	D. I.	20	1.33	0.104	8				
L. / L'.	P. a.	26	1.92	0.188	10	6.83	2.02	1.18	2.00
	D. I.	24	1.57	0.173	11				
II / I	P. a.	9	1.10	0.126	11	3.06	2.03	1.68	3.11
	D. I.	26	1.29	0.170	13				
III / II	P. a.	19	1.04	0.144	14	3.03	2.03	1.39	2.02
	D. I.	27	1.16	0.123	11				
IV / III	P. a.	18	0.92	0.140	15	4.15	2.02	1.73	2.11
	D. I.	23	1.08	0.107	10				
IV / V	P. a.	9	1.29	0.254	20	0.12	2.05	1.76	2.42
	D. I.	21	1.30	0.198	15				
m / m'	P. a.	6	0.58	0.064	4	1.20	2.07	1.14	4.58
	D. I.	19	0.54	0.073	14				
R II / R I	P. a.	7	1.06	0.022	2	3.67	2.06 (2.80)	4.12	3.90 (7.45)
	D. I.	19	1.13	0.048	4				
R III / R II	P. a.	20	1.02	0.031	3	5.35	2.02	1.22	2.17
	D. I.	20	1.07	0.028	3				
R IV / R III	P. a.	20	0.96	0.032	3	7.22	2.02	1.14	2.14
	D. I.	21	1.03	0.030	3				
R IV / R V	P. a.	9	1.12	0.045	4	0.78	2.04	2.32	3.14
	D. I.	22	1.14	0.071	6				

Tableau 14.— Comparaisons statistiques entre les moyennes (t. calculé = test de Student) et les variances (F calculé = test de Snédécór) de plusieurs rapports concernant les traces de pieds *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. (= P.b.) et *Dimetropus leisnerianus* (= D.I.).

Eléments stat. Rapports	Noms	n	Moy.	T Ecart-type	K%	t. calculé	t. lu 5 % (1 %)	F .calculé	F. lu 5 % (1 %)
L. / I.	P. a.	17	1.03	0.118	11	0.50	2.03	1.00	2.29
	D. I.	18	1.01	0.118	12				
II / I	P. a.	9	1.02	0.084	8	5.79	2.13	10.18	3.50 (6.18)
	D. I.	8	1.56	0.266	17				
III / II	P. a.	5	1.38	0.415	30	0.76	2.12	19.87	3.26 (5.41)
	D. I.	13	1.29	0.100	8				
IV / III	P. a.	6	0.95	0.130	14	2.47	2.11 (2.90)	2.07	2.11
	D. I.	13	1.08	0.095	9				
IV / V	P. a.	6	1.05	0.106	11	2.13	2.92	1.19	3.20
	D. I.	12	1.16	0.102	9				
m / m'	P. a.	6	0.55	0.072	13	0.18	2.26	2.34	6.26
	D. I.	5	0.56	0.108	19				
R II / R I	P. a.	8	1.08	0.053	5	9.75	2.18	3.44	3.97
	D. I.	6	1.47	0.096	6				
R III / R II	P. a.	4	1.05	0.027	3	3.54	2.18 (3.06)	7.50	8.81
	D. I.	10	1.20	0.081	7				
R IV / R III	P. a.	4	0.98	0.017	2	2.14	2.14	11.23	8.76 (27.10)
	D. I.	12	1.05	0.063	6				
R IV / R V	P. a.	5	1.08	0.063	6	1.30	2.09	3.67	5.84
	D. I.	17	1.16	0.131	11				

Tableau 15.— Comparaisons statistiques entre les moyennes (t. calculé = test de Student) et les variances (F calculé = test de Snédécour) de plusieurs rapports concernant les traces de mains *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. (= P.b.) et *Dimetropus leisnerianus* (= D.I.).

Brontopus enormis, piste 13									
Caractères	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
LM	4	300	1.732	6	270	320	1.540	1.518	13
IM	4	280	2.955	11	230	330	1.181	1.165	25
LP	2	355							
IP	2	300							
angle P	16	73	5.548	8	70	76	-0.486	0.861	39
angle M	3	63	11.015	18	35	90	-1.668	1.362	-
Enj. P	25	1560	15.828	10	1490	1620	-1.225	2.642	1
Enj. M	5	1440	18.507	13	1210	1670	-0.970	1.063	29
POP	22	1410	15.576	11	1340	1480	-1.351	2.751	1
POM	6	1310	18.280	14	1120	1500	0.273	0.323	75
CPM	8	800	12.817	16	690	910	0.271	0.361	72
							Coeff. de corrélation		
L/I. P	2	1.200					calculé	lu (5%)	
L/I. M	4	1.062	0.050	5	0.99	1.14	0.99	>0.81	

Tableau 16.— Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères de traces d'autopodes et des pistes de *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. piste 13.

LEGENDES DES PLANCHES

PLANCHE 1

Photo 1 = vue nord des parties Est et centrale du site RNV au soleil levant; 5, 7 et 8 = pistes *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp., 13 = *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp.; f = failles, z = zone des pistes 1: *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov ichnosp., 3, 4, 9: *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp.

Photo 2 = vue nord du site RNV au soleil couchant; 5 = piste *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp., n3 = niveau 3 à *Brontopus giganteus* (cf. figure 4); mire = 1m.

PLANCHE 2

Les photos 1 à 8 représentent successivement les couples pied-main (P-M) *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp. avec photos 1 = n° 17.4, 2 = n° 2.3, 3 = n° 5.3, 4 = n° 16.10, 5 = n° 17.10, 6 = n° 8.3, 7 = n° 48.10, 8 = n° 40.9; 9 = pied 12.4.; mire = 1 cm; les doigts sont numérotés en chiffres romains. Comme pour les autres planches, toutes les traces correspondent à des épireliefs concaves. Si elles apparaissent en relief, retourner la planche pour les voir en creux.

PLANCHE 3

Les photos 1, 2, 3 et 6 sont successivement les couples pied-main (P-M) *Lunaepes ollierorum* nov. ichnosp. avec photos 1 = n° 2.9 = holotypus, 2 = n° 3.3, 3 = n° 21.11, 6 = n° 11.4, mire = 1 cm

Photos 4, 5, 7 = *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov ichnosp. avec 4 = piste 2, P10 à P13; 5 = couple pied-main (P-M) 13.2, P13 étant l'holotypus, photo 7 = main M5.1; mire = 5cm.

PLANCHE 4

Les photos 1 à 4 sont des couples pied-main (P-M) *Merifontichnus thalerius* nov. ichnogen. et nov ichnosp.; photos 1 = n° 1.1 avec main = holotype, 2 = n° 10.1, 3 = n° 20.1, 4 = n° 21.1; mire = 5 cm.

PLANCHE 5

Photos 1 à 6 = *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. avec 1 = piste 7, 2 = couple P-M 9.7, 3 = couple P-M 11.7 (P11 = holotype), 4 = n° P7.7, 5 = n° P5.7 et 6 = n° P10.7; mires = 10 cm pour 1-3, 5 cm pour 4-6; A = trace de l'acropode et du métapode, T = basipode.

PLANCHE 6

Photos 1 à 6 = *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp. avec 1 = couple P-M 13.7, 2 = couple P-M 22.5, 3 = couple P-M 3. 8, 4 = P13.7, 5 = main M2.6 = holotype, 6 = couple P-M 8.7; mires = 10 cm pour 1-3, 5 cm pour 4-6.

PLANCHE 7

Photo 1 = piste 5 *Planipes brachydactylus* nov. ichnosp.

Photos 2 à 5 pieds *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. avec 2 = voie droite, de P31 à P37, 3 = n° P19.13, 4 = n° P31.13, P33.13 (holotype); mires = 15 cm pour P22 (photo 7.1) et P31 (photo 7.1), = 10 cm pour 3-5.

PLANCHE 8

Photo 1 = main M19.13 *Brontopus circagiganteus* nov. ichnosp. (holotype), mire = 10 cm; photo 2 = trace de racine, partie ouest du site RNV, mire = 25 cm.

