

# ICHNOCOENOSSES À *ISOPODICHNUS FURCOSUS* NOV. ICHNOSP. DANS LE PERMIEN DU BASSIN DE LODÈVE (MASSIF CENTRAL, FRANCE)

**GEORGES GAND**

Université de Bourgogne, Centre des Sciences de la Terre et U.R.A associée au C.N.R.S n° 157 : Paléontologie analytique et Géodynamique sédimentaire, 6, boulevard Gabriel, F-21100 Dijon.

GAND G. 1994. Ichnocoenoses à *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. dans le Permien du Bassin de Lodève (Massif Central, France). [*Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. Ichnocoenoses from the Permian Lodève basin (Massif Central, France)]. *GEOBIOS*, 27, 1 : 73-86. Villeurbanne, 07.03.1994.

Manuscrit reçu le 26.01.1993 ; accepté définitivement le 19.03.1993.

## RÉSUMÉ

Une nouvelle ichnoespèce *Isopodichnus furcosus* est décrite. Elle représente des traces de repos faites probablement par des Branchiopodes notostracés. Fréquente dans les formations de Rabéjac et du Salagou du bassin de Lodève, elle est caractérisée par l'existence de structures paires généralement bifides, parfois trifides. Celles-ci pourraient correspondre à l'empreinte des premiers appendices thoraciques, longs et ramifiés chez les Triopsidés ou Apodidés à qui est attribuée *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. La présence de niveaux à *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. dans les formations rouges supraconglomératiques de la série permienne renforce la thèse du développement de l'aridité au cours du Permien. Mais d'après les *preferenda* des Triopsidés actuels, celle-ci aurait été surtout engendrée par un allongement des périodes de sécheresse. Au sein d'un environnement de type playa, les biocénoses à Crustacés notostracés se sont multipliées à partir du Conglomérat de Rabéjac considéré, conventionnellement par la majorité des auteurs, comme la base du Saxonien.

**MOTS-CLÉS :** *ISOPODICHNUS FURCOSUS* NOV. ICHNOSP., NOTOSTRACÉS, PERMIEN, LODÈVE, PALÉONTOLOGIE, PALÉOENVIRONNEMENT, PALÉOCLIMAT.

## ABSTRACT

A new ichnospecies *Isopodichnus furcosus* is described, probably representing Notostracean resting traces. It is frequent in the Permian Rabéjac and Salagou formations where it is characterised by pair structures generally bi- or trifurcated which could be the imprints of the first filiform, divided thoracic appendages of *Triops* (Notostraca). These Crustaceans are probably the trackmakers of *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. In the Lodève basin, increasing abundance of *Isopodichnus furcosus* from the base of the upper red formations overlying the Rabéjac conglomerate, reflects increasing aridity during sedimentation. Actual *Triopsids prefer*, this aridity. The result was a proliferation of *Isopodichnus furcosus* ichnocoenoses in a playa system increasing from the conglomeratic base of the Rabéjac formation. Most authors date the Rabéjac conglomerate as Saxonian.

**KEY-WORDS :** *ISOPODICHNUS FURCOSUS* NOV. ICHNOSP., NOTOSTRACAN (TADPOLE SHRIMPS) TRACES, LODÈVE BASIN PERMIAN, PALEONTOLOGY, PALEOENVIRONMENT, PALEOCLIMATE.

## INTRODUCTION

Dans les formations de Rabéjac et du Salagou du bassin de Lodève (Odin 1986), il existe de nombreux niveaux à *Isopodichnus*. Deux de ces

empreintes d'invertébrés : *I. minutus* DEBRIETTE & GAND, 1990 et *I. eutendorfensis* LINCK, 1942, provenant de la partie orientale du bassin ont été étudiées (Debriette & Gand 1990). D'autres formes, abondantes dans le secteur de Rabéjac,

seulement évoquées dans la littérature (Heyler & Lessertisseur 1963), sont décrites aujourd'hui sous le nom *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. Après leur étude paléontologique, les conséquences paléoenvironnementales et paléoclimatiques de leur abondance dans les formations sommitales du bassin sont envisagées.

## LOCALISATIONS GÉOGRAPHIQUES ET STRATIGRAPHIQUES

LOCALISATIONS GÉOGRAPHIQUES (Fig. 1 et 2)

Les dalles à *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp., ont été récoltées en grand nombre en deux endroits du bassin. Les premières ont été observées dans la carrière de Rabéjac, en place ou dans les nombreux déblais (F13 fig. 2 ; x = 681, y = 153, 9 ; z = 140, carte de Lodève à 1/50.000). En cet



Figure 1 - Le bassin de Lodève (LO) en France. The Lodève basin (LO) in France.

endroit, il a été trouvé à la fois, des épireliefs concaves et des hyporeliefs convexes, plus communs, semble-t-il. L'autre gisement fossilifère, plus vaste, est localisé entre la coulée basaltique de Gèbre et la D 144, dans la partie orientale du bassin (F18 fig. 2 ; x = 688, 4 ; y = 156, 5 ; z = 110 à 150 ; carte de Lodève à 1/50.000). Nous y avons seulement trouvé des hyporeliefs concaves.

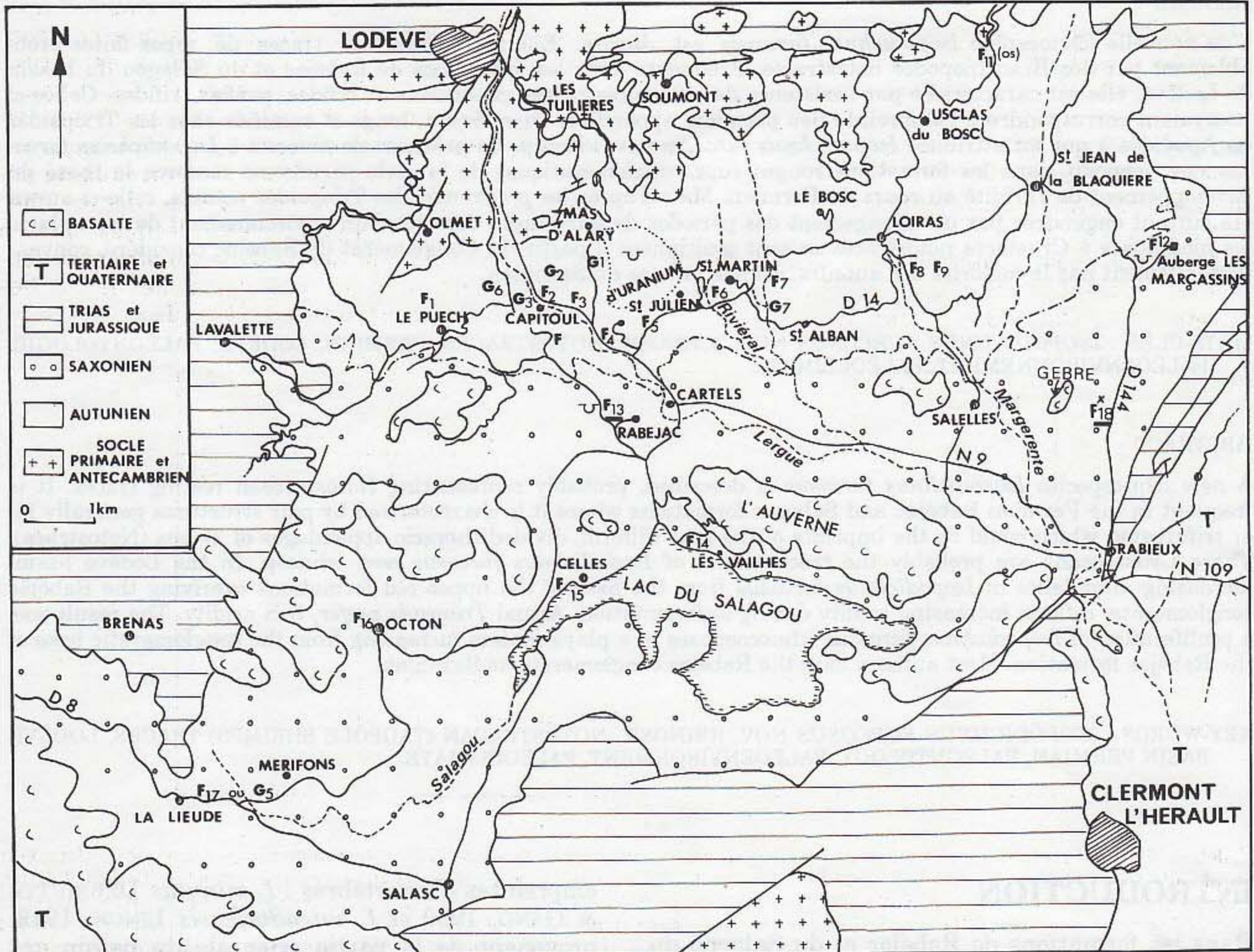


Figure 2 - Localisation des gisements à *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. F 13 (Rabéjac) et F 18 (Gèbre) dans le bassin de Lodève. Les autres sigles F et G mentionnent les gisements à traces de vertébrés tétrapodes. Le fond géologique a été emprunté à la carte à 1/50.000 de Lodève (Alabouvette et al. 1982). Location of *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. Fossiliferous sites, F13 (Rabéjac) and F18 (Gèbre) in the Lodève basin ; others letters F, G and numbers indicate the tetrapod vertebrates sites.

D'une manière générale, *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. est fréquente dans les formations supraconglomératiques du Permien. Elle a été ainsi observée dans les argilites rouges des petites collines appelées "Ruffes" dans la région et en d'autres endroits (bords du lac du Salagou et de la rivière Lergue).

#### LOCALISATIONS STRATIGRAPHIQUES

La coupe synthétique de la série permienne du bassin de Lodève est donnée en figure 3. Elle a été réalisée à partir de documents de la COGEMA (Compagnie générale des matières nucléaires). La partie A reprend la "coupe de l'Autunien", document figurant dans le dossier COGEMA remis aux visiteurs du site en exploitation. La partie B correspond au "Saxonien" des archives. Elle a été dessinée à partir de données de sondages inédites, obtenues par cet organisme.

J'ai précisé sur la coupe tous les niveaux fossilifères répertoriés jusqu'ici (cf. légende). Parmi ceux-ci, les niveaux à *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. de la carrière de Rabéjac (F13) ont été observés à la base de la formation F4 de Rabéjac (*sensu* Odin 1986), dans les horizons notés L sur la figure 3. *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. y est associée avec :

- des figures sédimentaires (rides d'oscillation, rides de courant, flute-casts, groove-casts ; Laversanne 1976 ; Odin 1986 ; Gand 1988) ;

- des figures d'origine météorique (fentes de sécheresse, traces de gouttes de pluie et de grêlons ; mêmes références) ;

- des empreintes de vertébrés : *Anthichnium salamandroides* (GEINITZ, 1861) HAUBOLD, 1971 ; *Limnopus* sp. ; *Dromopus didactylus* (MOODIE, 1929) GAND & HAUBOLD, 1984 ; *Hyloidichnus major* (HEYLER & LESSERTISSEUR, 1963) HAUBOLD, 1971 ; *Dimetropus leisnerianus* (GEINITZ, 1863) HAUBOLD, 1971 ; *Varanopus curvidactylus* (MOODIE, 1929) SARJEANT, 1971 (Gand 1988) ; voir aussi P. Ellenberger (1983a ; 1984).

Les couches à *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. (F18, fig. 3) de Gèbre appartiennent à la formation du Salagou (*sensu* Odin 1986) ou au "faciès d'Octon" (*sensu* Kruseman 1962 in Odin 1986). D'après leur situation géographique, elles sont probablement localisées dans la partie inférieure de cette épaisse formation (Gèbre sur la figure 3), exclusivement présente sous le "faciès d'Octon" dans la partie orientale du bassin permien. *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. est située en abondance à la surface de petits niveaux de siltites centimétriques, de couleur crème. Celles-ci, micacées, dures et diaclasées montrent aussi des rides d'oscillation, des groove-casts et quelques rares traces de débris végétaux. Ces niveaux de siltites ou de grès fins alternent avec des couches d'argilites rouges plus épaisses, décimétriques à métriques. Elles contiennent de nombreuses fentes de dessiccation au fond desquelles il y a des empreintes d'invertébrés en forme de U.

Paramètres Caractères	n	m	ET	V (%)	IC	TC		
						As	VT	P (%)
L (l.m)	16	2,15	0,575	26	2,45 - 1,84	0,372	0,66	51 (61)
l		2,00	0,473	24	2,25 - 1,74	-0,258	0,46	56 (9)
L l (Ldg 64)	83	1,64	0,400	24	1,73 - 1,56	0,317	1,20	23 (16)
l		2,45	0,510	21	2,56 - 2,35	0,385	1,46	15 (20)
L'		3,49	0,737	21	3,65 - 3,34	0,149	0,56	58 (1,5)
L l (Ldg 66)	51	1,65	0,430	26	1,77 - 1,53	0,965	2,89	< 1 (90)
l		3,12	0,692	22	3,32 - 2,93	0,010	0,30	78 (18)
L'		3,91	0,806	21	4,14 - 3,69	-0,812	2,44	2 (0)
L l (Ldg 130)	105	0,95	0,211	22	0,99 - 0,91	0,598	2,54	1% (79)
l		1,91	0,365	19	1,98 - 1,83	-0,048	0,20	84 (07)
L'		2,42	0,484	20	2,52 - 2,33	0,383	1,62	11 (64)

Tableau 1 - Paramètres des distributions de fréquences des mesures des caractères L (longueur), l (largeur) et L' (longueur totale) de *Isopodichnus minutus* DEBRIETTE & GAND, 1990 (l. m) et de *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. (Ldg 64, Ldg 66, Ldg 130) ; titres des colonnes : n = effectif ; m = moyenne en mm ; ET = écart-type en mm ; V = variabilité en % ; IC = intervalle de confiance au seuil 5% ; TC = test de Cramer avec As = asymétrie, VT = test variable et P = probabilité de dépasser VT en % ; les chiffres entre parenthèses concernent la loi-log. Parameters of the frequency distributions concerning the measurements of characters L (=length), l (=width), L' (the largest length) of *Isopodichnus minutus* (l. m) and *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. (slabs Ldg 64, Ldg 66 and Ldg 130). Title of the columns : n = adjectif, m = mean, ET = standard deviation, V = coefficient of variability, IC = confidence interval for the mean (at 5% level) ; TC = Cramer test, As = asymmetry, VT = variable test, P = probability (%). Numbers put in parenthesis concern the log-law.



## ÉTUDE PALÉONTOLOGIQUE

### DESCRIPTION (Fig. 4, 6, 7)

La description est basée sur les épireliefs concaves de la dalle Ldg 66 et sur les hyporeliefs convexes des dalles Ldg 64 et Ldg 130. Soit au total 213 spécimens.

**Les hyporeliefs** ; les échantillons de Gèbre ; dalle Ldg 130 ; fig. 4C et D ; fig. 6. 1, 6. 2 ; fig. 7. 2, 7. 5 et 7. 6.

*Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. est représentée par de petites empreintes isolées comprises entre 1, 5 et 5 mm de longueur (Tabl. 1). Elles sont un peu plus longues que larges et montrent une symétrie bilatérale.

La plus grande partie de *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. est bilobée. Elle évoque les deux empreintes laissées par les sabots d'un bovidé ou par les pinces des cervidés mais miniaturisées. Ces deux traces, de taille sensiblement égale, sont quelques fois jointives et dessinent alors un V très ouvert puisque la largeur (l) de cet ensemble est deux fois plus grande que sa longueur L (Tabl. 1 ; Fig. 4).

Du côté interne de chacune de ces deux traces, avant le sommet de l'extrémité libre se détachent deux fines structures en forme de Y, de dimensions semblables, assez raides et pointues. Les branches du Y sont formées par deux sortes de fouets ; le fouet externe, plus long que l'interne étant généralement parallèle à l'axe du plan de symétrie.

Les échantillons de Rabéjac ; dalle Ldg 64 ; fig. 4E ; fig. 6. 4.

Ils montrent moins de détails que sur la dalle précédente. Ces hyporeliefs "empâtés" ont une forme caractéristique en "pépin de raisin" qui est due à la coalescence des traces des paires de fouets, d'ailleurs souvent contiguës au niveau du plan de symétrie. Quelques spécimens sont déformés surtout dans le sens de la longueur. La morphologie de ces échantillons suggère que les traces originales ont été faites sur un sédiment argileux humide. Parmi les nombreux hyporeliefs, nous avons observé aussi, sur un centimètre, une petite structure en forme de ruban à symétrie bilatérale, ayant la même largeur que *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. Celle-ci striée, 5 ou 6 fois dans le sens de sa longueur, ressemble à la piste d'invertébré qui a été trouvée dans les couches de la Lieude par Ellenberger (1984, pl. 1, fig. 7F).

**Les épireliefs de Rabéjac** ; dalle Ldg 66 ; fig. 4A et B ; fig. 6. 3 ; fig. 7. 1, 7. 3 et 7. 4.

Ils sont organisés comme les hyporeliefs des dalles précédentes. Plusieurs spécimens montrent, néanmoins, un fouet supplémentaire, assez nettement plus court que ses voisins. Comme le second, il semble se rattacher au fouet externe qui est régulièrement le plus long (Fig. 4).

Chaque groupe de fouets, bifides ou trifides, n'a laissé généralement qu'une trace commune. Il en résulte, de part et d'autre du plan de symétrie, deux longues empreintes parallèles ou légèrement convergentes, souvent assez écartées. Lorsque les seconds fouets sont présents, il arrive que leurs extrémités libres se touchent. Ils délimitent alors une zone postérieure ayant une forme triangulaire caractéristique. Au niveau de la convergence des deux empreintes en forme de sabots, sur quelques échantillons, nous avons observé une petite trace circulaire assez discrète (Fig. 4A ; Fig. 6.1 ; Fig 7.4).

---

Figure 3 - La série permienne du bassin de Lodève (A = formations F1 à F3 ; B = formations F4 et F5) et répartition stratigraphique des niveaux F 13 et F 18 à *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. dans les formations F4 et F5 (= C). COGEMA = Compagnie générale d'exploitation des matières nucléaires ; E = ensembles de Laversanne 1976. Ci = n° des cinérites ; Co = n° des couches ; affl. typ. = affleurements types ; niv. = niveaux repères de la COGEMA. Paléontologie. Traces Inv. = Invertébrés ; les sigles A = pistes et B = terriers. Traces Ver. = Vertébrés, C indique les niveaux dans l'Autunien et L, M, N, O, P, Q ceux du Saxonien, d'après Ellenberger 1983a, 1983b, 1984 ; Gand 1986, 1988, 1990 ; Heyler & Lessertisseur 1963 ; Laversanne 1976. Flore avec M. f = macroflore ; D, E, L, M, P d'après COGEMA inédit, Doubinger 1956, 1963 ; Doubinger & Heyler 1959, 1975 ; Doubinger & Kruseman 1965 ; D45 à 48 = flore d'Usclas-du-Bosc et des Tuilières, E = flore du Mas d'Alary, L = flore de Rabéjac. Flore avec P. a = Palynologie ; LO1, LO2 et LO3 = associations de Doubinger *et al.* 1987 (Doubinger pollen associations). Faune avec Ver. = Vertébrés ; F, G, H, L d'après Vetter *et al.* 1963, Doubinger & Heyler 1959, 1975 ; Heyler 1969 ; Laversanne 1976, COGEMA inédit ; F = "*Branchiosaurus*", *Actinodon*, *Aphelosaurus*, Poissons ; G = Poissons ; H = Poissons, *Actinodon*, *Eryops*, Pélycosauriens ; L = *Actinodon* ? P = bone beds d'après Ellenberger 1983b. Faune avec Inv. = Invertébrés d'après Laversanne 1976 ; I + J = Gastropodes ; I + K = Ostracodes ; P = Gastropodes et Conchostracés d'après Ellenberger 1983b. Ages. Feys (cf. Feys & Greber 1972) ; COGEMA (cf. Vetter *et al.* 1963 ; Alabouvette *et al.* 1982 ; Gand 1988 ; Broutin *et al.* 1992 ; Odin (Odin 1986 ; Doubinger *et al.* 1987). *The Permian serie of the Lodève basin (A and B) ; stratigraphic range of Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. in the Rabéjac and Salagou formations (= C). Stratigraphie. F1 à F5 = n° des formations de Odin 1986, (F1 à F5 = Odin formations initials).

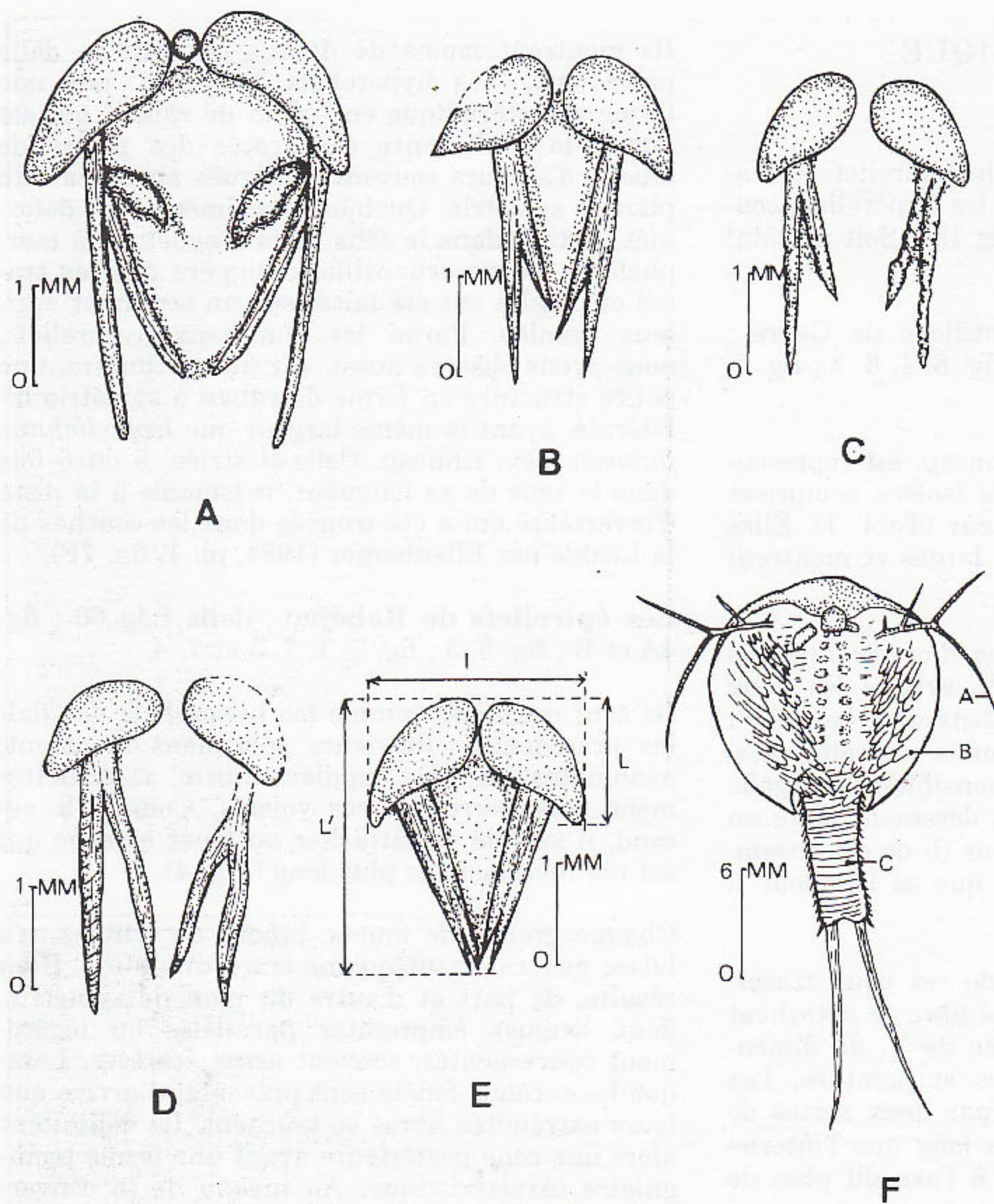


Figure 4 - A-E : traces *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. ; A = holotype, Ldg66. 1; B à E = paratypes ; B = Ldg66. 3 ; C = Ldg130. 6 ; D = Ldg130. 3 ; E = Ldg64. 2 ; A et B = épireliefs concaves ; C, D, E = hyporeliefs convexes ; ensemble des traces conservé à l'Université de Bourgogne, Centre des Sciences de la Terre, coll. G. Gand. Pige = 1 mm pour A à E. F : vue ventrale de *Triops cancriformis minor* TRUSHEIM, 1938 du Keuper allemand, in Dechaux 1953, complété ; A = appendices thoraciques, B = céphalothorax ou carapace, C = abdomen. Pige = 2 à 8 mm. A to E : *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. A = holotypus, B to E = paratypus ; F : ventral view of *Triops cancriformis minor* TRUSHEIM, 1938 from german Keuper. The traces are kept in the Earth Sciences Center of the Burgundy University (Coll. G. Gand).

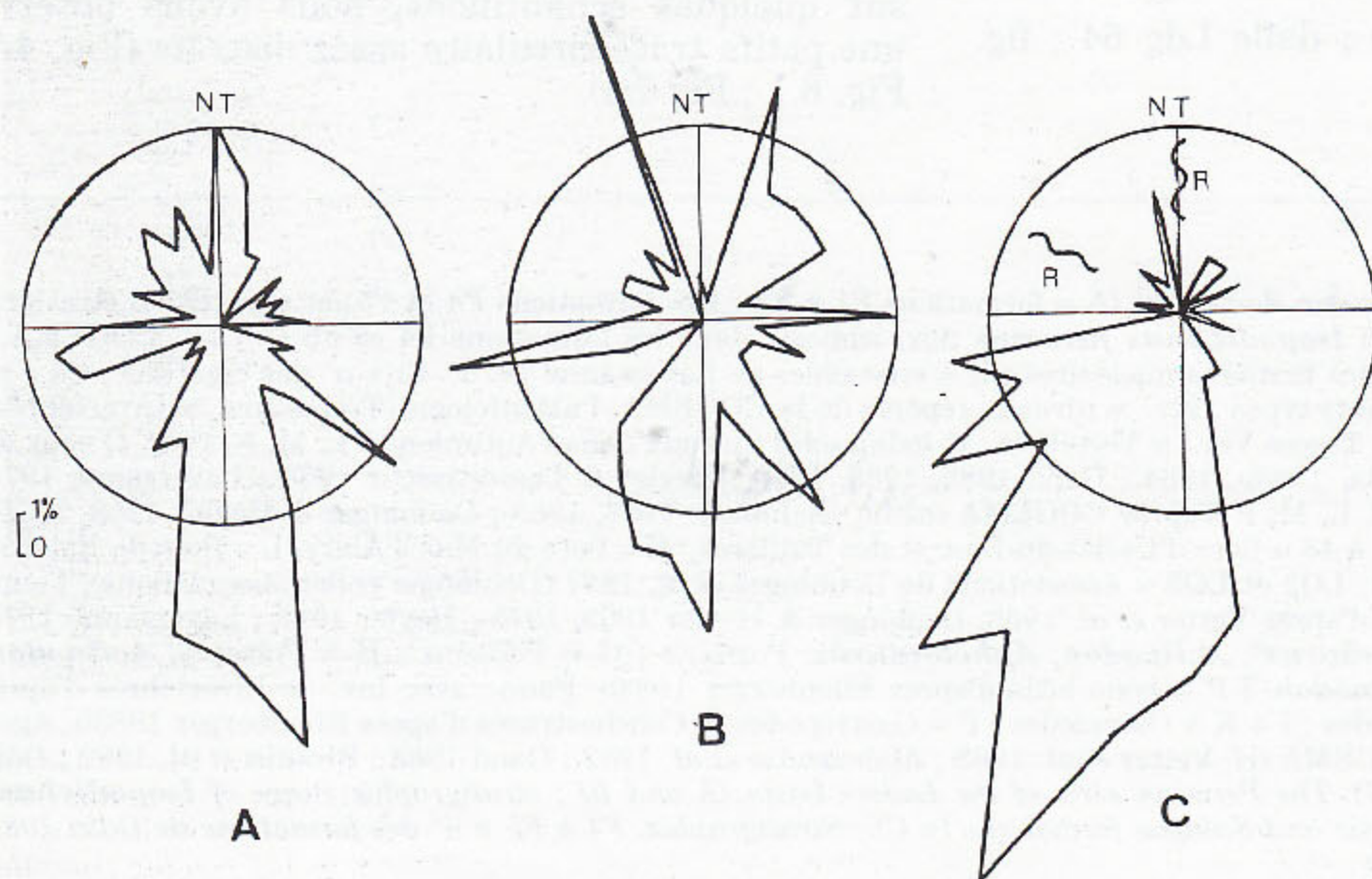


Figure 5 - Polygone de fréquences des orientations de *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. ; NT = nord théorique car les dalles n'ont pas été orientées lors du prélèvement ; A = Ldg 130 avec n = 163 mesures, B = Ldg64 avec n = 88 mesures, C = Ldg66 avec n = 66 mesures ; Ldg 130 et Ldg 64 montrent deux directions perpendiculaires avec un sens privilégié regroupant 66 et 67% des traces. Pour Ldg 66, il n'y a qu'une seule direction comportant 77 % des empreintes ; R = rides. Range of orientations of *I. furcosus*. Ldg 130 and Ldg 64 show two perpendicular directions and Ldg 66, only one ; NT = theoretic north.

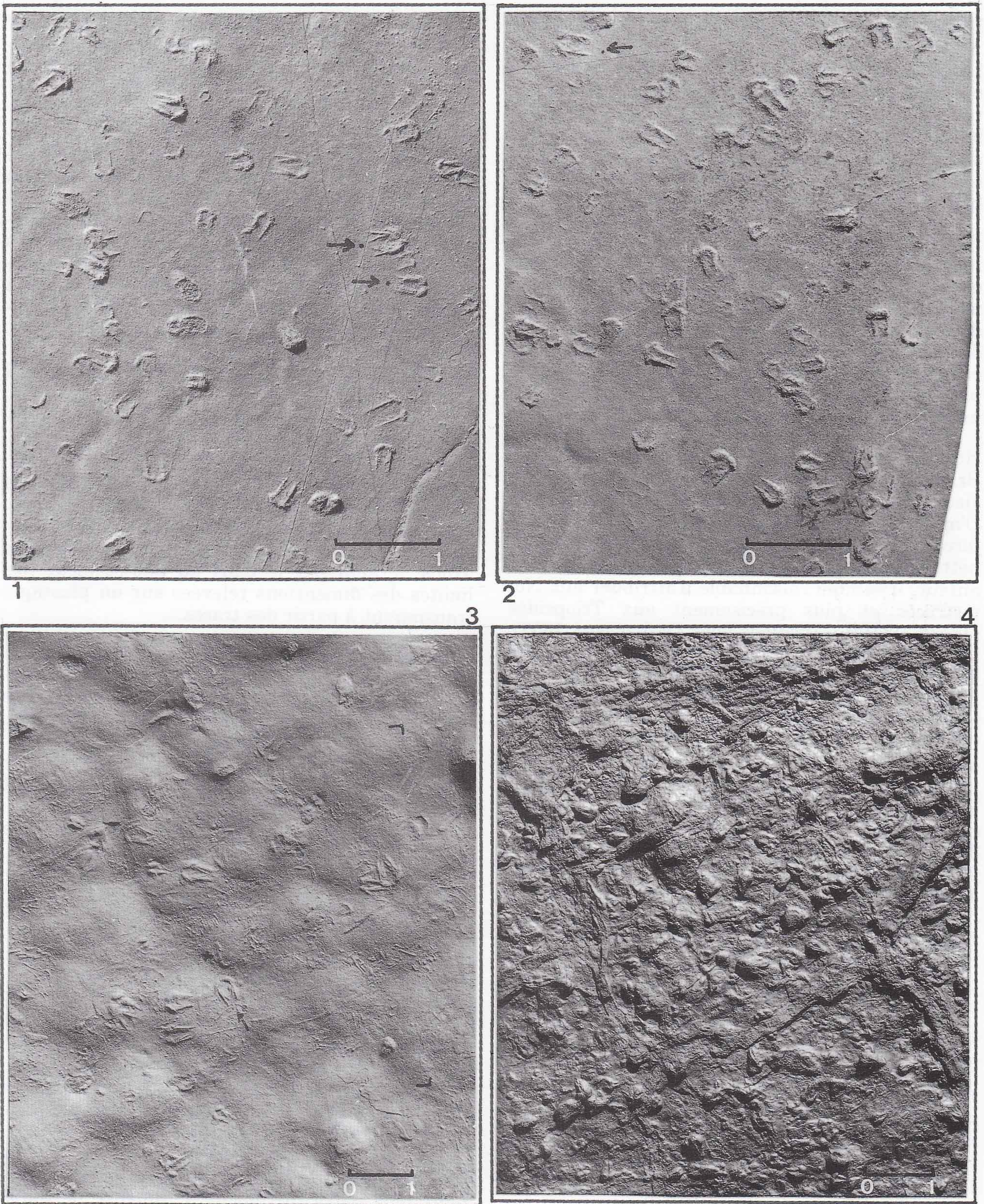


Figure 6 - *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. ; 1-2 : hyporeliefs convexes de la dalle Ldg 130 du gisement F18 de Gèbre, formation du Salagou ; 3 : épireliefs concaves de la dalle Ldg 66 trouvée dans la carrière de Rabéjac (F13), formation de Rabéjac ; 4 : hyporeliefs convexes de la dalle Ldg 64 de même origine que Ldg 66 ; matériel conservé au Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne. Collection G. Gand. Pige = 1 cm. 1-2 : *I. furcosus* belonging to the slabs Ldg 130 coming from the F18 site (Salagou formation) ; 3-4 : slabs Ldg 64, Ldg66 found in the Rabéjac quarry (F13 site, Rabéjac formation).

## ESSAI D'ATTRIBUTION PALÉONTOLOGIQUE

Les divers caractères d'*Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. suggèrent des ichnopoiètes à symétrie bilatérale, larges et aplatis dorso-ventralement, munis également d'une paire de deux longs appendices, trifurqués et articulés. Ceux-ci prenaient naissance à l'arrière d'une structure bilobée.

Parmi les animaux actuels, quelques ordres d'Entomostracés possèdent ces grands traits anatomiques. Citons, d'après les descriptions et les synonymies de Perrier (1964), les Ostracodes, les Cladocères et les Phyllopoies (= Branchiopodes). Ce dernier ordre comprend plusieurs familles de crustacés dont le corps est protégé par une carapace bivalve (Limnadiidés = Conchostracés) ou univalve (Apodidés = Notostracés).

Hormis les Cladocères, seuls les Ostracodes et les Branchiopodes sont connus au Permien par plusieurs familles (Dechaseaux 1953 ; Tasch 1969). D'après les dimensions relatives d'*Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. et l'existence d'un corps nettement aplati dorso-ventralement pour son auteur, il semble raisonnable d'attribuer aux Notostracés et plus précisément aux Triopsidés (Tasch 1969) (= Apodidés pour Dechaseaux 1953), les traces d'*Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. Cette dernière famille est connue depuis le Permien par le genre *Triops* SHRANK, 1803 (nom de genre ayant priorité sur *Apus* SCHAEFFER, 1756 pour Tasch 1969 ; Gall 1971 ; Pollard 1985). Des spécimens très bien conservés de ce petit crustacé provenant du Trias allemand et français (Dechaseaux 1953 ; Tasch 1969 ; Pollard 1985) ont permis de définir l'espèce *Triops cancriformis minor* TRUSHEIM, 1938, très proche de l'espèce actuelle *Triops cancriformis* (SCHAEFFER, 1756) SHRANK, 1803 ; l'une et l'autre montrant un bouclier échancré prolongé en arrière par le corps annelé muni d'une fourche caudale. Dépassant latéralement la carapace, deux longs appendices bifurqués et articulés jouent probablement un rôle natatoire (Dechaseaux 1953). Tasch (1969) les considère comme les premiers appendices thoraciques (Fig. 4F).

A quelles parties corporelles de ces espèces peut correspondre la trace *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. ? L'empreinte bilobée semble être l'image ventrale de la zone antérieure de la carapace. Les empreintes des fouets bilatéraux bifides ou trifides pourraient être celles des premiers appendices thoraciques longs, filiformes et trifurqués. Si cette interprétation est correcte, ces appendices seraient disposés le long du thorax. D'après leurs dimensions et celles du thorax rele-

vées chez *Triops cancriformis minor*, la longueur du fouet externe d'*Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. serait aussi presque celle du thorax de l'animal.

L'attribution des traces *Isopodichnus* à des Notostracés n'est pas nouvelle. Elle a d'abord été suggérée par Bromley & Asgaard (1972, 1979) à partir de l'association d'une carapace de *Triops* et d'une trace de repos *Isopodichnus*, le tout provenant du Trias du Groenland. Dans un travail très bien documenté, Pollard (1985) a ensuite confirmé l'attribution des *Isopodichnus* triasiques à *Triops cancriformis minor*, abondants et bien conservés dans le Keuper moyen allemand.

### DÉFINITION DE *ISOPODICHNUS FURCOSUS* NOV. ICHNOSP.

#### Etude statistique

Un nombre important de spécimens (près de 250), était favorable à une étude statistique. Mais la petitesse des empreintes rendait les mesures directes impossibles. C'est pourquoi nous avons agrandi par le biais du photocopieur, les limites des dimensions relevées sur un plastique transparent à partir des traces.

Nous avons ensuite mesuré (Fig. 4 E) :

- la longueur totale  $L'$  correspondant vraisemblablement à la longueur des premiers appendices thoraciques augmentée de la tête de l'animal. Soit la dimension tête-thorax ;
- la longueur  $L$  de la structure bilobée prise sur l'axe de symétrie. Elles doit être sensiblement celle de la partie ventrale de la carapace ;
- la largeur  $l$  de la structure bilobée, proche de celle de la carapace (Pollard 1985, p. 282).

Le tableau 1 montre que les variabilités sont assez fortes puisqu'elles sont supérieures à 20 % pour la plupart d'entre elles. Ces valeurs traduisent un étalement assez grand de la distribution des mesures pour la majorité des caractères. Une partie de la variabilité est certainement due à l'importance des erreurs relatives inhérentes aux petites dimensions. Mais comme la répartition des mesures s'ajuste à la loi Log-normale (sauf pour  $L'$  de Ldg 66, Tableau 1), une part aussi de chaque variabilité est à relier aux allométries de taille et de croissance.

Les plus grandes valeurs des variabilités suggèrent, tout particulièrement, l'influence de l'allométrie de croissance. Celle-ci est à relier à l'existence de petits crustacés d'âges différents dans chaque flaque temporaire. Ce résultat peut, sans doute, s'expliquer par le mode de reproduction de



Figure 7 - *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. ; 1 : holotype, 2-6 : paratypes ; 1, 3, 4 : épireliefs concaves notés respectivement 1, 3 et 2 sur la dalle Ldg 66 provenant de la carrière de Rabéjac (F13) ; 2, 5, 6 : épireliefs convexes numérotés 3, 2 et 6 sur la dalle Ldg 130 trouvé dans le gisement F18 de Gèbre ; Ces empreintes sont conservées au Centre des Sciences de la Terre, Université de Bourgogne ; Pige = 1 mm. 1 = holotypus, 2-6 = paratypus ; 1, 3, 4 are successively numbered 1, 3 and 2 on the Ldg 66 slab. Also, the numbers 2, 5 and 6 are indicated 3, 2 and 6 on the Ldg 130 slab. Traces kept in the Earth Sciences Center of the Burgundy University (Coll. G. Gand).

Paramètres Caractères	n	m	ET	V (%)	IC	Corrélations	
						Observé	Théorique minimum
L/l (Im)	16	1,10	0,255	23	1,23 - 0,96	0,58	0,50
L/l (Ldg 64)	83	0,68	0,154	23	0,71 - 0,65	0,49	< 0,27
L/l (Ldg 66)	51	0,54	0,118	22	0,57 - 0,51	0,39	0,28
L/l (Ldg 130)	105	0,51	0,130	25	0,53 - 0,48	0,37	< 0,19
L'/l (Ldg 64)	83	2,17	0,405	19	2,26 - 2,08	0,54	< 0,27
L'/L (Ldg 66)	51	2,43	0,531	22	2,58 - 2,29	0,64	0,28
L'/L (Ldg 130)	105	2,60	0,512	20	2,76 - 2,46	0,59	< 0,19

Tableau 2 - Paramètres des distributions de fréquences de quelques rapports de mesures de caractères concernant *Isopodichnus minutus* DEBRIETTE & GAND, 1990 (l. m) et *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. (Ldg 64, Ldg 66, Ldg 130). Parameters of the frequency distributions of some ratio of *Isopodichnus minutus* (l. m) and *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. (Ldg 64, Ldg 66, Ldg 130); for sigles, see table n 1.

ces Entomostracés. Après la période de dessiccation, la pluie provoque l'éclosion massive mais non instantanée des oeufs conservés dans la boue séchée. La croissance larvaire très rapide (2 mm par jour, *in* Pollard 1985) semble suffisante pour accentuer les différences de taille qui apparaissent au sein d'une population de Notostracés issue d'une même flaque.

Le tableau 2 nécessite peu de remarques. Les valeurs des caractères L', L et l, pris deux à deux sont liées puisque chaque corrélation observée est supérieure à la valeur théorique minimum. Cela suggère que les parties corporelles correspondantes aux caractères L', L et l ont crû parallèlement.

### Ichnologie systématique

Comme il a déjà été écrit concernant *Isopodichnus minutus* DEBRIETTE & GAND, 1990, il n'y avait pas de difficulté à nommer *Rusophycus* HALL, 1852, les traces de repos décrites ici, mais comme la majorité des auteurs (Bergström 1970; Crimes 1970; Seilacher 1970) utilisent cet ichnogenre pour désigner exclusivement les empreintes de trilobites, avec Pollard (1985), nous préférons réserver *Isopodichnus* aux traces de crustacés observées dans les faciès continentaux.

Ichnogenre *Isopodichnus* (BORNEMANN, 1889) SCHINDEWOLF, 1928. *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp.

**Diagnose** - Petits épireliefs concaves ou hyporeliefs convexes de quelques mm de longueur, à symétrie bilatérale, constitués par une trace en forme de V ressemblant en réduction à l'empreinte d'un autopode de bovidé. Des deux traces ovoïdes convergentes, plus ou moins écartées, se détache une structure allongée généralement bifide, parfois trifide, apparemment segmentée.

**Holotype** - Echantillon n° 1 de la dalle Ldg 66 (Fig. 4A; Fig. 7.1), conservé au Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne (Coll. G. Gand). Il s'agit d'un épirelief concave faisant partie d'un ensemble de 66 empreintes faites sur des rides d'interférences. La dalle provient du gisement F13 (carrière de Rabéjac).

**Hypodigme** - Il est constitué par les soixante cinq épireliefs concaves de la dalle Ldg 66 et par des hyporeliefs convexes. Quatre-vingt-huit d'entre eux appartiennent à la dalle Ldg 64 du gisement de Rabéjac et cent-soixante-trois à la dalle Ldg 130 de Gèbre (Fig. 4B-E, Fig. 6, 7).

**Derivatio nominis** - *furcosus* rappelle la forme fourchue de cette nouvelle ichnoespèce.

**Gisement-type** - Il est noté F13 sur la figure 2. Il correspond à l'ancienne carrière de Rabéjac (x = 681; y = 153, 9; z = 140; feuille de Lodève à 1/50.000).

**Niveau-type** - Alternance de grès fins et de siltites rouges riches en figures sédimentaires et en traces de vertébrés tétrapodes (Ellenberger 1983a; Gand 1988; Odin 1986). Il est localisé à la base de la formation de Rabéjac, *sensu* Odin 1986 (Fig. 3B).

**Répartition stratigraphique** - Les formations de Rabéjac et du Salagou sus-jacentes au Conglomérat de Rabéjac (Fig. 3), datées saxoniennes par Vetter *et al.* (1963), Alabouvette *et al.* (1982), Châteauneuf *et al.* (1980), Gand (1988), COGEMA (inédit) et saxono-thuringiennes par Feys & Greber (1972).

**Description et attribution zoologique** - *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. représente des tra-

éléments St. Rapports	Noms	t calculé	t lu (5%)	F calculé	F lu (5%)
L/l	I.m Ldg 66	12,18	1,96	4,88	1,87
L/l	Ldg 64 Ldg 66	5,56	1,96	1,69	1,54
L/l	Ldg 130 Ldg 66	1,20	1,96	1,40	≈1,52
L'/L	Ldg 64 Ldg 66	3,20	1,96	1,73	1,51
L'/L	Ldg 130 Ldg 66	1,92	1,96	1,09	≈1,48

Tableau 3 - Comparaisons statistiques entre les moyennes (T) et les variances (F) de divers rapports ; I. m = *Isopodichnus minutus* ; Ldg 64, Ldg 66, Ldg 130 = *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. *Statistical comparisons between means (T) and variances (F) of some ratio concerning Isopodichnus minutus (= I. m) and Isopodichnus furcosus nov. ichnosp. (Ldg 64, Ldg 66, Ldg 130) ; t = Student test, F = variance ratio.*

ces de repos (resting traces) probablement faites par des Crustacés Notostracés (cf. supra).

#### COMPARAISON AVEC LES AUTRES ICHNOESPÈCES

*Isopodichnus* (BORNEMANN, 1889) SCHINDEWOLF, 1928 est un genre fréquent dans les séries géologiques. Il est connu du Cambrien au Trias (Glaessner 1957 ; Häntzschel 1975), sensiblement avec les mêmes formes : celles d'un grain de café ("coffee-bean") souvent associé à une sorte de cordon ("ribbon") strié obliquement.

Les différentes ichnoespèces examinées, considérées valides par Häntzschel (1975), c'est-à-dire : *I. biloba* (MATTHEW, 1910) GLAESSNER, 1957 ; *I. problematicus* SCHINDEWOLF, 1928 ; *I. eutendorfsis* LINCK, 1942 ; *I. osbornei* GLAESSNER, 1957, ne montrent pas de différences morphologiques significatives pour les traces de repos. Par contre, bien que peu nombreuses, les dimensions (essentiellement la longueur et la largeur) peuvent être utilisées pour discriminer la plupart de ces ichnoespèces. C'est ainsi qu'à partir d'une étude statistique (Debriette & Gand 1990), a été montrée la validité de *I. problematicus* et de *I. eutendorfsis* dont la variabilité avait été étudiée par Pollard (1985). De cette manière aussi, fut définie dans le bassin de Lodève, une nouvelle ichnoespèce *Isopodichnus minutus* DEBRIETTE & GAND, 1990, fréquente dans la formation de Saint-Xist, équivalent latéral de la formation de Rabéjac dans la partie occidentale du bassin.

Du point de vue morphologique, *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. diffère clairement des ich-

noespèces précédentes et en particulier de *Isopodichnus minutus* par l'existence des traces d'appendices bifides ou trifides qui en font l'originalité. Pour le rapport longueur/largeur (L/l), la comparaison des moyennes (T) et des variances (V) entre *I. minutus* et l'échantillon de référence *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. (Ldg 66), indique, en outre, qu'il existe de nettes différences significatives au seuil 5% (Tabl. 3).

La comparaison des moyennes et des variances pour L/l et L'/L entre les trois échantillons *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. Ldg 64, Ldg 66 et Ldg 130 (Tabl. 3), précise que des différences significatives n'existent qu'entre les épireliefs de référence Ldg 66 et les hyporeliefs Ldg 64. Ce résultat confirme que les traces *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. de Ldg 64 représentent des images déformées de la partie ventrale de l'animal. C'est ce qui avait été suggéré lors de la description (cf. supra).

#### CONSÉQUENCES PALÉOENVIRONNEMENTALES, PALÉOCLIMATIQUES ET PALÉOBIOLOGIQUES

##### LE PALÉOENVIRONNEMENT ET LE PALÉOCLIMAT

Dans son travail de synthèse, Tasch (1969) a rappelé que les Notostracés représentaient un groupe stable au point de vue évolutif. C'est le cas des Triopsidés à qui nous attribuons *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. Les exigences paléocologiques actuelles de ces petits crustacés auraient donc pu être aussi celles de leurs ancê-

tres permien, ce qui, d'après les *preferendum* de *T. cancriformis* rapportés par Tasch (1969), suggèrent, qu'à plusieurs moments de son histoire, le bassin permien fût parsemé de flaques d'eaux claires, légèrement alcalines, peu profondes (quelques décimètres tout au plus) et temporaires, l'ensemble se développant sous un climat aride.

D'après le *thermopreferendum* actuel de *Triops cancriformis* observé en Algérie (compris entre 14 et 19C ; in Tasch 1969 p. R133), on voit que la température n'est pas le facteur déterminant de l'aridité. Les exemples actuels pris en Australie et en Algérie, montrent qu'elle est plutôt due à la rareté des précipitations, donc à de longues périodes de sécheresse.

Dans le bassin de Lodève, les niveaux à traces de Notostracés sont rares dans les formations sous-jacentes au Conglomérat de Rabéjac. Quelques uns ont été seulement trouvés dans le "Permien alternant" avec des empreintes de locomotion (*Trachomatichnus* MILLER, 1880 = *Acripes* MATTHEW pour Pollard 1985 et Walter 1983) et dans le "Permien rouge infraconglomératique" avec des traces de fouissage (*Isopodichnus eutendorfensis* LINCK, 1942 ; Debriette & Gand 1990). Par contre, les niveaux à *Isopodichnus* se généralisent dans les formations sus-jacentes au Conglomérat de Rabéjac (faciès de St Xist, Debriette & Gand 1990 ; formations de Rabéjac et du Salagou). Ce qui vient d'être dit à propos des *preferendum* climatiques de *Triops cancriformis*, rapproché de la répartition stratigraphique des ichnocoenoses à *Isopodichnus minutus* DEBRIETTE & GAND, 1990 et à *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp., renforce bien la thèse du développement de l'aridité au cours du Permien. Mais celle-ci serait surtout caractérisée par l'existence de périodes de sécheresse, de plus en plus longues et durables.

Dans le bassin de Lodève, à partir de la formation de Rabéjac, ces périodes de sécheresse ont été favorables à la prolifération des Notostracés. Par contre, elles ont entraîné, la raréfaction progressive des végétaux et des Amphibiens (Gand 1988), des paléoenvironnements qui ont été imaginés par Odin (1986) "à caractère deltaïque" pour la formation de Rabéjac et comme une playa semi-désertique pour celle, très épaisse du Salagou. Mais l'abondance des ichnocoenoses à *Isopodichnus*, dès la base de la formation de Rabéjac, plaide plutôt en faveur d'un environnement de playa avec des milieux deltaïques installés sur les bordures nord et ouest du bassin.

## PALÉOBIOLOGIE

Une interprétation paléobiologique de *Isopodichnus* a déjà été proposée pour des traces triasiques et permien (Glaessner 1957 ; Pollard 1985 ; Debriette & Gand 1990). Par analogie avec le comportement supposé des trilobites (Seilacher 1970 ; Bromley & Asgaard 1979), les empreintes *Isopodichnus*, bilobées et courtes, ont été interprétées comme des traces de repos ("resting") et de fouissage ("downburrowing") par Pollard (1985).

Le nombre élevé de *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. de même morphologie (environ 1075 par m<sup>2</sup> pour Ldg 66 ; 2025 pour Ldg 64 et 10300 pour Ldg 130), suppose de la part des animaux des comportements stéréotypés et quasi instantanés dont les causes sont intéressantes à rechercher. A cet égard, la distribution des directions de *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp., montre que les empreintes de Notostracés sont orientées dans une (Ldg 66) ou deux directions (Ldg 64 et Ldg 130) avec un sens privilégié (Fig. 5). De tels résultats, comme ceux obtenus pour le Trias par Pollard (1985), soulignent un rhéotropisme provoqué par des courants existant au sein d'espaces aquatiques temporaires. Ceux-ci sont d'ailleurs démontrés dans le gisement de Rabéjac et dans celui de Gèbre par une grande variété de figures sédimentaires directionnelles (Laversanne 1976 ; Odin 1986 ; Gand 1988 ; Debriette & Gand 1990).

La répartition des reliefs de chaque empreinte *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. suggère que l'animal s'est fiché dans la boue, la tête dirigée vers le bas, face au courant. Dans cette position inclinée, la trace de l'abdomen et de la furca n'ont pas pu marquer le sol. Par contre, les deux longs appendices thoraciques ont pu le faire dans la mesure où ils étaient ramenés de chaque côté du thorax, sans doute sous l'effet du courant.

D'après les suggestions de Pollard (1985), déduites des relations existant entre la morphologie et les dimensions d'*Isopodichnus* et de leur ichnopoïète, il est possible que les traces *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. aient été laissées par des formes juvéniles. Celles-ci auraient été alors plus fréquentes dans la formation du Salagou que dans celle de Rabéjac.

## CONCLUSIONS

*Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. est la troisième ichnospèce qui soit décrite dans le Permien du bassin de Lodève. Elle représente des

traces de repos, vraisemblablement faites par des Crustacés Notostracés qui vivaient durant le dépôt des formations de Rabéjac et du Salagou.

Avec les deux autres ichnoespèces : *I. minutus* et *I. eutendorfensis*, *Isopodichnus furcosus* nov. ichnosp. souligne l'abondance des biocénoses à Notostracés. Celles-ci se sont installées dans un environnement de playa avec des milieux deltaïques au début de son histoire, devenant assez rapidement et pour longtemps, une "playa semi-désertique". D'après les *preferendum* actuels de ces Crustacés, il est suggéré que l'aridité climatique de cette période datée "saxonienne", selon la majorité des auteurs, aurait été surtout due aux durées de plus en plus longues des phases de sécheresse.

**Remerciements** - L'auteur remercie chaleureusement M. le Pr. Louis Courel et Georges Demathieu pour leurs remarques et leurs suggestions avisées ainsi qu'Alain Godon qui a effectué le clichage et le tirage photographiques.

Carte géologique de la France consultée. Carte à 1/50.000 de Lodève, 1982, Service Géologique National, BRGM, Orléans la Source, 45018.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALABOUVETTE B., AUBAGNE M., BAMBIER A., FEIST R. & PALOC H. 1982 - Notice explicative de la feuille Lodève à 1/50.000. Bureau de la Recherche géologique et minière (éd.) : 52 p.
- BERGSTROM J. 1970 - *Rusophycus* as an indication of early Cambrian age. In CRIMES & HARPER (éd.) : Traces fossils : 35-42.
- BORNEMANN 1889 - Über den Buntsandstein in Deutschland und seine Bedentung für die Trias. *Beiträge Geologie, Paläontologie*, 1 : 61 p.
- BROMLEY R.G. & ASGAARD V. 1972 - Notes on Greenland trace fossils. In *Freshwater Cruziana from Upper Triassic of Jameson Land. Grønlands Geologiske Undersøgelser Rapports*, 49 : 7-13.
- BROMLEY R.G. & ASGAARD V. 1979 - Triassic freshwater ichnocoenoses from Carlsberg Fjord, East Greenland. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 28 : 39-80.
- BROUTIN J., CHATEAUNEUF J.J. & MATHIS V. 1992 - The Lodève basin. *Cahiers de Micropaléontologie*, 7, 1/2 : 107-139.
- CHATEAUNEUF J.J., FEYS R., FUCHS Y., GREBER C., HERY B. & LEFORT J.J. 1980 - Synthèse géologique des principaux bassins permien du centre de la France. Caractérisation des Métallotectes associées par la Géochimie et l'étude de la matière organique. *Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, Orléans-la-Source (inédit), 80 SGN 436 GEO : 112 p.
- CRIMES T.P. 1970 - The significance of traces fossils in sedimentology stratigraphy and paleocology with examples from lower Palaeozoic strata. In CRIMES & HARPER (ed.) : Traces fossils. : 101-126.
- DEBRIETTE P. & GAND G. 1990 - Conséquences stratigraphiques et paléoenvironnementales de nouvelles observations paléontologiques dans le Permien de la partie occidentale du bassin de Lodève (Sud du Massif Central). *Géologie de la France*, 1 : 19-32.
- DECHASEAUX C. 1953 - Sous-classe des Branchiopodes. In J. PIVETEAU : *Traité de Paléontologie. Les formes ultimes d'Invertébrés. Morphologie et Evolution*. Masson éditeur, Paris, 3 : 257-268.
- DOUBINGER J. 1956 - Contribution à l'étude des flores autuno-stéphaniennes. *Mémoire de la Société géologique de France*, 35, 75 : 180 p.
- DOUBINGER J. 1963 - Nouvelles observations sur la flore fossile de l'Autunien de Lodève. *Compte Rendu Sommaire de la Société géologique de France* : 74-75.
- DOUBINGER J. & HEYLER D. 1959 - Note paléontologique sur le Permien de Lodève et de Bourbon - L'Archambault. *Bulletin de la Société géologique de France*, 7, 1 : 304-311.
- DOUBINGER J. & HEYLER D. 1975 - Nouveaux fossiles dans le Permien français. *Bulletin de la Société géologique de France*, 7, 17, 6 : 1176-1180.
- DOUBINGER J. & KRUSEMAN G.P. 1965 - Sur la flore du Permien de la région de Lodève ("zone de transition" et Saxonien inférieur). *Bulletin de la Société géologique de France*, 17, 7 : 541-548.
- 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. *Annales de la Société géologique du Nord*, CVI : 103-109.
- ELLENBERGER P. 1983a - Sur la zonation ichnologique du Permien moyen (Saxonien) du bassin de Lodève (Hérault). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 297, 2 : 553-558.
- ELLENBERGER P. 1983b - Sur la zonation ichnologique du Permien inférieur (Autunien) du bassin de Lodève (Hérault). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 297, 2 : 631-636.
- ELLENBERGER P. 1984 - Données complémentaires sur la zonation ichnologique du Permien du Midi de la France-bassins de Lodève, St-Affrique et Rodez. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences*, 299, 2, 9 : 581-586.
- FEYS R. & GREBER C. 1972 - L'Autunien et le Saxonien en France. In FALKE H. (ed.) : *Rotliegend. Essays on European lower Permian* : 114-136.
- GALL J.C. 1971 - Faunes et paysages du Grès à *Voltzia* du nord des Vosges. Essai paléoécologique sur le Buntsandstein supérieur. *Mémoire du Service de la Carte géologique d'Alsace Lorraine*, 34 : 318 p.
- 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.
- GAND G. 1988 - Les traces de Vertébrés tétrapodes du Permien français (Paléontologie, Stratigraphie, Paléoenvironnements). *Diplôme de Doctorat d'Etat, Université de Bourgogne. Centre des Sciences de la Terre*, (édit.), Dijon : 341 p.

- GAND. G 1990 - Essai de reconstitution paléoenvironnementale et paléocéologique d'une partie du Nord du bassin de Lodève (Hérault-France) au Permien inférieur. *Géologie de la France*, 4 : 17-30 .
- GAND G. & HAUBOLD H. 1984 - Traces de Vertébrés du Permien du bassin de St-Affrique (Description, datation, comparaison avec celles du bassin de Lodève). *Géologie méditerranéenne*, 11, 4 : 321-348.
- GEINITZ H.B. 1861 - Dyas I : 130 p.
- GEINITZ H.B. 1863 - Beiträge zur Kenntniss der organischen Überreste in der Dyas. *Neues Jahrbuch Mineralogie Geologie Paläontologie* : 385-389.
- GLAESSNER M.F. 1957 - Palaeozoic arthropod trails from Australia. *Paläontologische Zeitschrift*, 31 : 103-109.
- HALL J. 1852 - Paleontology of New-York. Albany (ed.), New-York, 2 : 362 p.
- HANTZSCHEL W. 1975 - Trace fossils and Problematica: part W, supplement 1. In Treatise on Invertebrate Paleontology, Geological Society of America : 269 p.
- HAUBOLD H. 1971 - Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. In Handbuch der Paläoherpetologie. Encyclopedia of Paleoherpétology. Fischer (éd.), Stuttgart, 18 : 123 p.
- HEYLER D. 1969 - Vertébrés de l'Autunien de France. *Cahiers de Paléontologie*, Centre National de la Recherche Scientifique (éd.), Paris : 255 p.
- HEYLER D. & LESSERTISSEUR J. 1963 - Piste de tétrapodes permien dans la région de Lodève (Hérault). *Mémoire du Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris*, C, 11, 2 : 100 p.
- LAVERSANNE J. 1976 - Sédimentation et minéralisation du Permien de Lodève (Hérault). *Thèse de troisième cycle*, Université de Paris sud : 300 p. (inédit).
- LINCK O. 1942 - Die Spur *Isopodichnus*. *Senckenbergiana*, 25 : 233-255 .
- MATTHEW 1910 - Remarkable forms of the little River Group. *Royal Society of Canada Transactions*, 3, 3, 4 : 115-125.
- MILLER S.A. 1880 - Silurian ichnolites with definitions of new genera and species. *Cincinnati Society natural history Journal*, 2 : 217-222.
- MOODIE R.L. 1929 - Vertebrate footprints from the Red Beds of Texas I. *American Journal of Sciences*, 5, 17: 352-368.
- MOODIE R.L. 1930 - Vertebrate footprints from the Red Beds of Texas II. *American Journal of Sciences*, 38 : 548-565.
- ODIN B. 1986 - Les formations permiennes, Autunien supérieur à Thuringien, du " bassin" de Lodève Hérault, France : stratigraphie, minéralogie, paléoenvironnement, corrélations. *Thèse de Doctorat*, Université d'Aix-Marseille : 375 p. (inédit).
- PERRIER R. 1964 - La faune de la France. Arachnides et Crustacés. Delagrave (ed.), Paris, 2 : 218 p.
- POLLARD J.E. 1985 - *Isopodichnus* related arthropod trace fossils and notostracars from triassic fluvial sediments. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 76 : 273-285.
- SARJEANT W.A.S. 1971 - Vertebrate Tracks from the Permian of Castle Peak, Texas. *The Texas Journal of Science*, 22, 4 : 344-366.
- SCHINDEWOLF O. 1928 - Studies aus dem Marburger Buntsandstein. *Senckenbergiana*, 4 : 27-37.
- SEILACHER A. 1970 - *Cruziana* stratigraphy of "non fossiliferous" Palaeozoic sandstones. In CRIMES & HARPER (edit.) : Traces fossils : 447-476.
- TASCH P. 1969 - Branchiopoda. In treatise on Invertebrate Paleontology, part R, Arthropoda 4. Geological Society of America, Université of Kansas (ed.), 4, 1 : 128-R185.
- TRUSHEIM F. 1938 - Triopsiden (Crust. Phyll.) aus dem Keuper Frankens. *Paläontologische Zeitschrift*, 19 : 198-216
- VETTER P., GARRIC J. & HERY B. 1963 - Voyage d'étude n° 4 Decazeville-Lodève. *Vème congrès du Carbonifère. Livret guide* : 63-91 (inédit).
- WALTER H. 1983 - Zur Ökologie und Biostratigraphie der Ichnia limnisch-terrestrischer Arthropoden des mitteleuropäischen Jungpaläozoikums. *Freiberger Forschungsheft*, C, 382 : 146-193.