

Piste fossile d'un invertébré énigmatique sur le rivage marin languedocien du début de l'Eocène (est du Déroit de Carcassonne, Aude, France). Étude critique de l'ichnoespèce *Protovirgularia dichotoma*

Alain Martinez¹

Résumé

A la fin de l'incursion marine du début de l'Éocène, dans les grès de l'ancien rivage de l'Ilerdien moyen affleurant dans l'actuelle plaine de l'Aude (nord des Corbières et sud du Minervois) de nombreuses traces et pistes d'animaux ont été répertoriées au niveau de la plage. Des pistes attribuables à l'ichnoespèce *Protovirgularia dichotoma* ont été récemment observées dans deux sites inédits. La longueur et la remarquable qualité de celles observées à la Tour d'Escales permettent une description précise de ces traces et une discussion des hypothèses sur l'organisme qui en a été l'auteur.

Mots clés : Paléoichnologie, traces fossiles, *Protovirgularia*, Eocène, Yprésien, Ilerdien, Corbières, Minervois.

Fossil trail of an enigmatic invertebrate on the Languedoc shoreline from the early Eocene (east of the Déroit de Carcassonne, Aude, France). Critical study of the *Protovirgularia dichotoma* Ichnospecies

Abstract

At the end of the marine transgression of the earliest Eocene, in the North Pyrenean trough, trackways and burrows distinctive of the shoreline environments are reported in the sandstone unit outcropping in the river Aude plain (north Corbières - south Minervois). Fine preservation of tracks referable to the *Protovirgularia dichotoma* ichnospecies observed in two new sites allows a precise description and suggests a discussion of the current hypotheses about its trace-maker.

Keywords : Paleoichnology, fossil trackways, *Protovirgularia*, Eocene, Ypresian, Ilerdian, Corbières, Minervois. out its trace-maker.

1. Introduction

La paléoichnologie est la branche de la paléontologie qui étudie les traces d'activité laissées par des animaux fossiles : terriers, restes de nutrition et pistes en empreintes à la surface des lits sédimentaires. Elle permet de compléter les reconstitutions des paléoenvironnements en l'absence de restes de fossiles ayant vécu sur place. Adolf Seilacher a, en 1953, considérablement contribué à l'élaboration du cadre conceptuel de la paléoichnologie moderne en proposant une classification éthologique basée sur les comportements des animaux fossiles caractéristiques des divers environnements marins et continentaux. Ce qui a permis de proposer une

séquence d'ichnofaciès fondée sur de nombreuses observations réalisées dans les milieux de vie marins et continentaux de l'actuel, dans le but de remplacer la conception des paléontologues qui en font de simples traces d'organismes non identifiables. Mais, faute de règles rigoureuses, les descriptions paléoichnologiques ont bien souvent manqué de rigueur jusqu'à ce qu'une approche naturaliste de l'ichnotaxonomie soit proposée (Bertling *et al.* 2022).

En Languedoc, une étude récente (Martinez, 2022), reprenant et complétant les travaux plus anciens de Plaziat (1964, 1984), a révélé la diversité des pistes d'oiseaux de rivage, des terriers d'invertébrés et d'une piste interprétée comme celle d'un petit vertébré,

1. ACAP Musée de Cruzy - 8 chemin de Saint Estève, 11200 Lézignan-Corbières.
alainmart7@gmail.com



dans les grès du rivage de la fin de l'incursion marine de l'Ilerdien (Yprésien inférieur), au nord des Paléo-Pyrénées, au début de l'Eocène. C'est-à-dire il y a environ 54 MA. Cette assise gréseuse appartient à l'ichnofaciès médiolittoral *Skolithos* caractérisé par la présence de terriers produits pendant les phases de dépôt subaquatiques et interrompu par des émergences. Un complexe d'ichnofaciès qui a été qualifié de *rivage à pistes d'oiseaux* (Plaziat, 1984, Doyle, 2000).

Après consultation de paléoichnologues reconnus et sur le conseil de D. Knaust, la piste d'invertébrés qui est présentée ici, a été attribuée à l'ensemble extrêmement polymorphe de *Protovirgularia dichotoma*.

Cette attribution n'est pas sans poser de problème taxinomique car cette ichnoespèce, qui correspond dans les Corbières clairement à une piste, a été introduite il y a plus de 170 ans par M^cCoy (1850) pour un fossile de l'Ordovicien d'Écosse enraciné, alors considérée comme le moulage d'un organisme fossile ressemblant à la Pennatule *Virgularia*, un corail mou actuel (**Fig. 7.1**). Cette attribution analogique fort problématique a donné lieu à des rapprochements contradictoires et, jusqu'à récemment, à de nombreuses discussions (Fernandez *et al.* 2010, Kim & Kang 2018, Hogue 2018, Knaust 2023). De plus, cet ichnotaxon, à la définition particulièrement large, est reconnu du Paléozoïque (depuis le milieu du Cambrien, il y a environ 550 Ma) jusqu'à la fin du Miocène (il y a 5 Ma environ). Bien que surtout présent en milieu marin, des eaux profondes aux rivages, il n'a été identifié à l'Éocène qu'en milieu continental, dans la formation continentale *Spanish Fork Canyon*, dans l'Utah aux États-Unis (Hogue, 2018), par une seule trace de 2 mm de large attribuée à un mollusque conformément à l'interprétation de Seilacher & Seilacher (1994).

2. Cadre stratigraphique et paléogéographique

Au début de l'Éocène, à l'Yprésien inférieur, sous les effets conjugués d'une forte et rapide élévation générale des températures reconnue au niveau mondial et des premières manifestations des déformations tectoniques qui ont soulevé la partie orientale des Pyrénées, dans un premier temps, une mer subtropicale a envahi le bassin Nord-pyrénéen depuis le Golfe de Gascogne jusqu'aux environs de Narbonne et Béziers (Plaziat 1981, 1984) (**Fig. 1**).

Le renouvellement majeur du peuplement de mer chaude (subtropical) mésogéen de grands foraminifères, particulièrement bien caractérisé dans le domaine marin pyrénéen, espagnol et languedocien, a incité Hottinger & Schaub (1960) à introduire un nouvel étage géologique, l'Ilerdien, entre le Thanétien (Paléocène) et le Cuisien (Eocène), étage compris entre 55,8 Ma et 52,8 Ma environ (Pujalte *et al.* 2009). Mais dans les Corbières et le Minervois, l'Ilerdien supérieur est continental, c'est-à-dire représenté par les dépôts fluvio-lacustres de la Molasse de Carcassonne.

Durant la transgression marine, les dépôts fins ont dominé dans ce fond de golfe, loin de l'ouverture sur l'océan Atlantique, et c'est une épaisseur de plus de 500 m de sédiments vaseux marins qui se sont déposés dans l'axe du sillon. Il s'agit actuellement d'une puissante série de marnes grises surmontée par des grès au niveau de la montagne de l'Alaric, lorsque le bassin de Carcassonne est comblé à la fin de l'Ilerdien moyen. En bordure du bassin, on observe un dépôt littoral formé d'une alternance de bancs de grès de faible épaisseur et d'intercalations marneuses (**Fig. 2**). Les traces que nous examinons ici ont été repérées sur certaines de ces dalles de grès.

3. Matériel et méthode

Les traces fossiles objets de cet article ont été identifiées dans trois sites différents, sur des surfaces de discontinuité des apports du sable de rivage aujourd'hui grésifié.

- A Font de Roque, 2 km environ au sud-ouest de Capendu, où une plaquette de grès a été récoltée par J.-C. Plaziat en 1974, mais dont il ne reste qu'une photo (**Fig. 3.4**).

- Au lieu-dit La Côte, un peu plus d'1 km au sud-ouest de Moux, où deux plaquettes de grès présentent les contre-empreintes (moulages) de pistes peu lisibles parce qu'érodées (**Fig. 3.3**).

- Au niveau de la Tour d'Escales, moins d'1 km au sud-est d'Escales, sur deux blocs isolés et sur un reste de l'affleurement qui résulte d'un décapage mécanique pour élargir le chemin où ont été mises en évidence des pistes dont la préservation est d'une qualité exceptionnelle (**Fig. 3.1, 3.2, 4 et 5**).

Il s'agit de traces de locomotion (pistes) caractérisées par une rigoureuse symétrie des empreintes de deux séries d'appendices, de part et d'autre d'un sillon médian.

Nous avons tenté une analyse morphométrique dont la précision des mesures est imparfaite, du fait de la qualité inégale des traces et de la grande variabilité de forme des traces des appendices, attribuable à l'état du substrat sur lequel se déplaçait l'animal. Nous avons mesuré (**Fig. 6**) la largeur de la piste (l.), l'angle compris entre la direction des appendices et la direction du sillon central (A) et le nombre de lobes par rangée compris dans un carré dont le côté est égal à la largeur de la trace (N), conformément aux préconisations de Knaust (2023).

4. Description basée sur les pistes de la Tour d'Escales

Trois lits de sable très fin d'environ 1 mm d'épaisseur se sont déposés à la suite d'un banc de sable fin de 12 cm d'épaisseur. Sur une surface limitée à 100 cm², nous avons observé plusieurs pistes d'une longueur totale de plus de 40 cm, sur 2 lits mais principalement sur la couche supérieure (**Fig. 4**). Elles sont plus ou moins

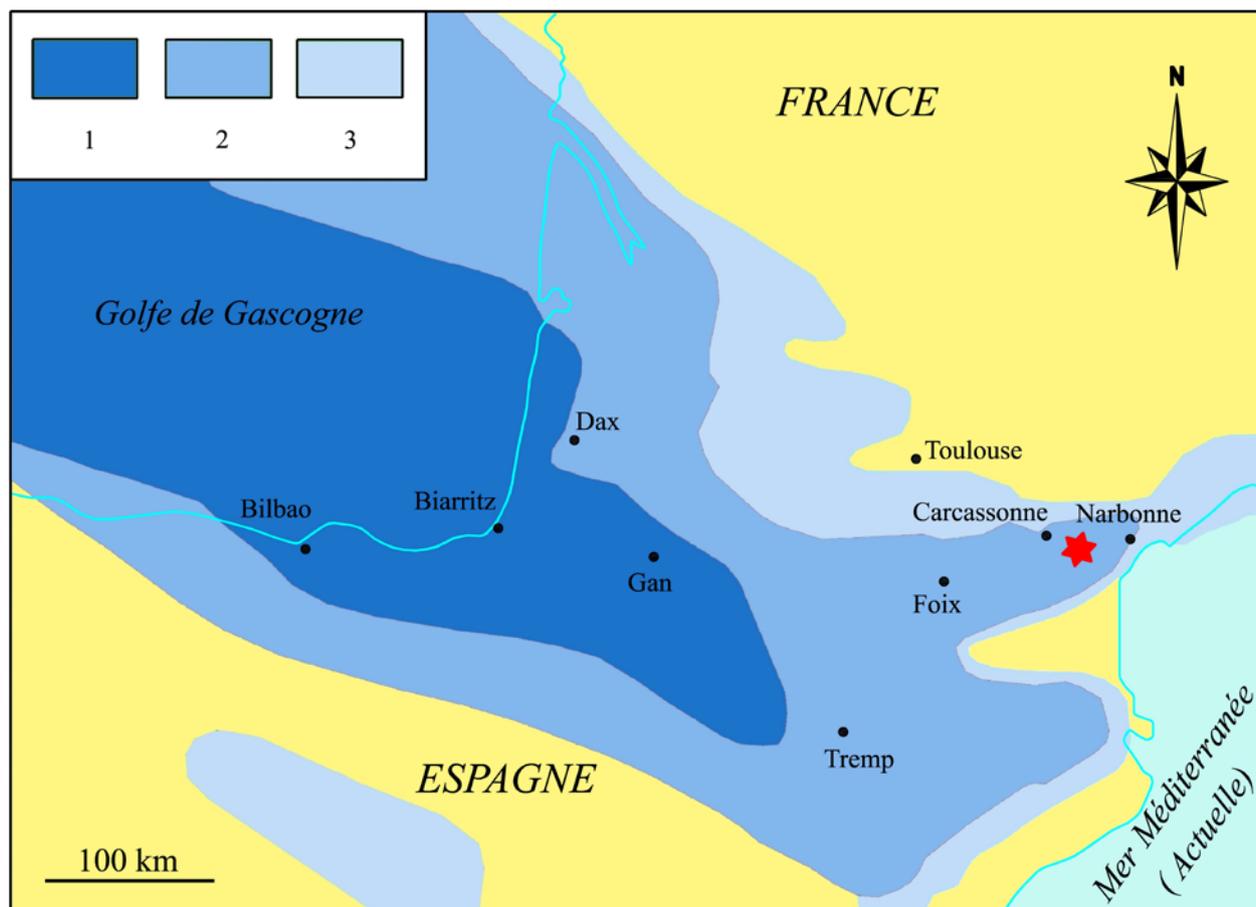


Fig. 1 - Esquisse paléogéographique de la transgression marine maximale de l'Yprésien (à l'Ilerdien Moyen) de part et d'autre des Pyrénées (d'après Roux et Plaziat 1978). **1.** Marnes bathyales, profondeur >150 m. **2.** Calcaires et marnes néritiques, de plus faible profondeur. **3.** Dépôts détritiques continentaux. En jaune : le domaine émergé, en relief.

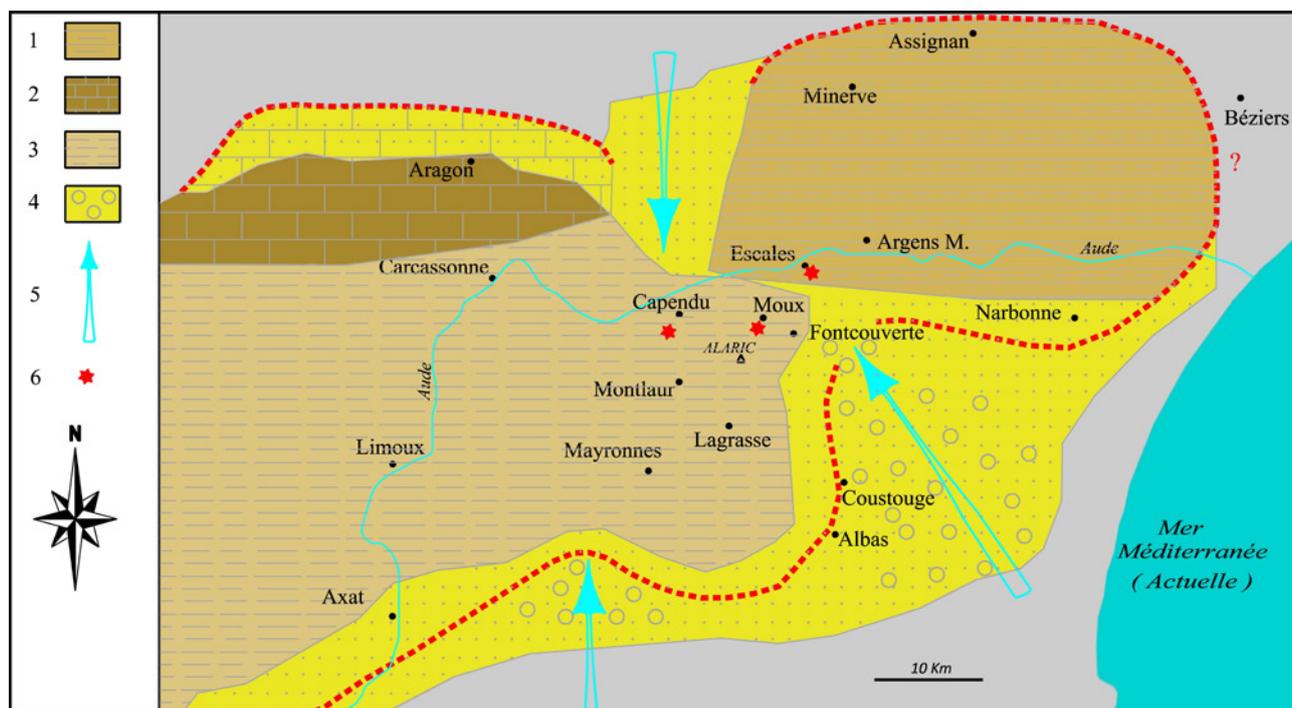


Fig. 2 - Carte paléogéographique simplifiée du fond de Golfe languedocien à la fin de l'Ilerdien moyen (d'après Plaziat 1981, 1984). **1.** Marnes lagunaires marines. **2.** Calcaires marins. **3.** Marnes infra/circa-littorales. **4.** Sables et galets. **5.** Principaux axes deltaïques. **6.** localisation des sites d'observation.

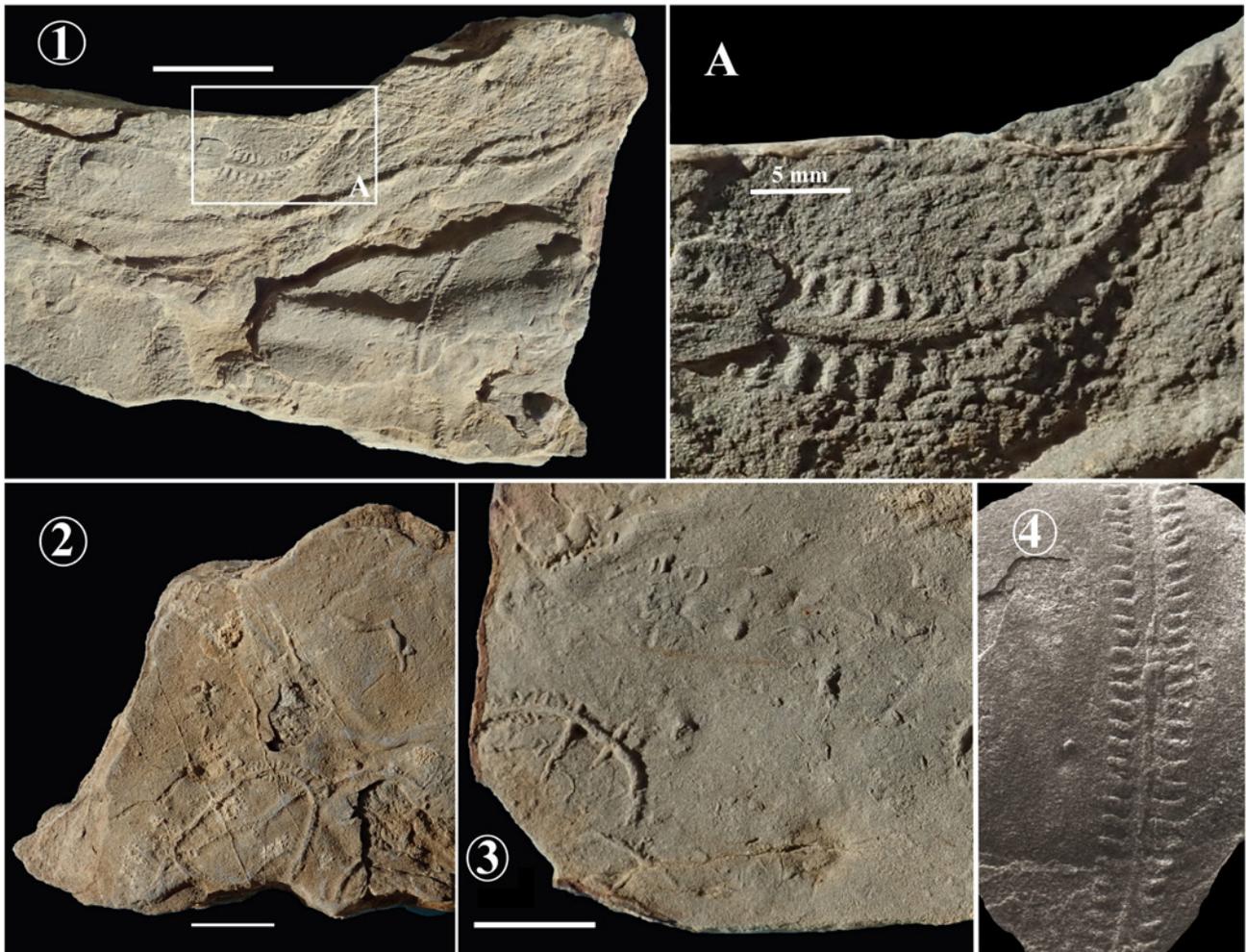


Fig. 3 - *Protovirgularia dichotoma* M'Coy, 1850. **1, 2.** La Tour d'Escales (A grandissement de la figure 1). **3.** La Côte à Moux. **4.** Font de Roque à Capendu. Barres d'échelle 2 cm.

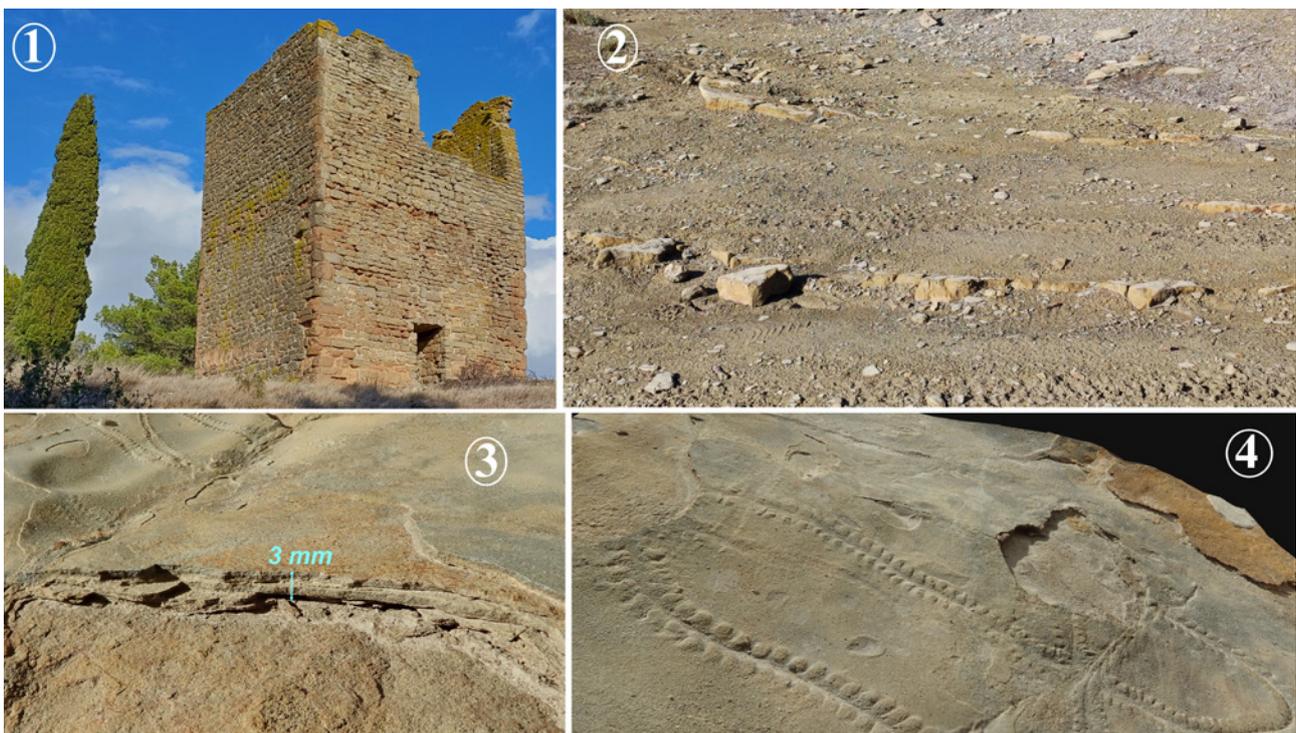


Fig. 4 - **1.** La tour d'Escales. **2.** Affleurement à l'ouest de la tour. **3, 4.** Fines couches de grès portant les pistes de *Protovirgularia dichotoma*.

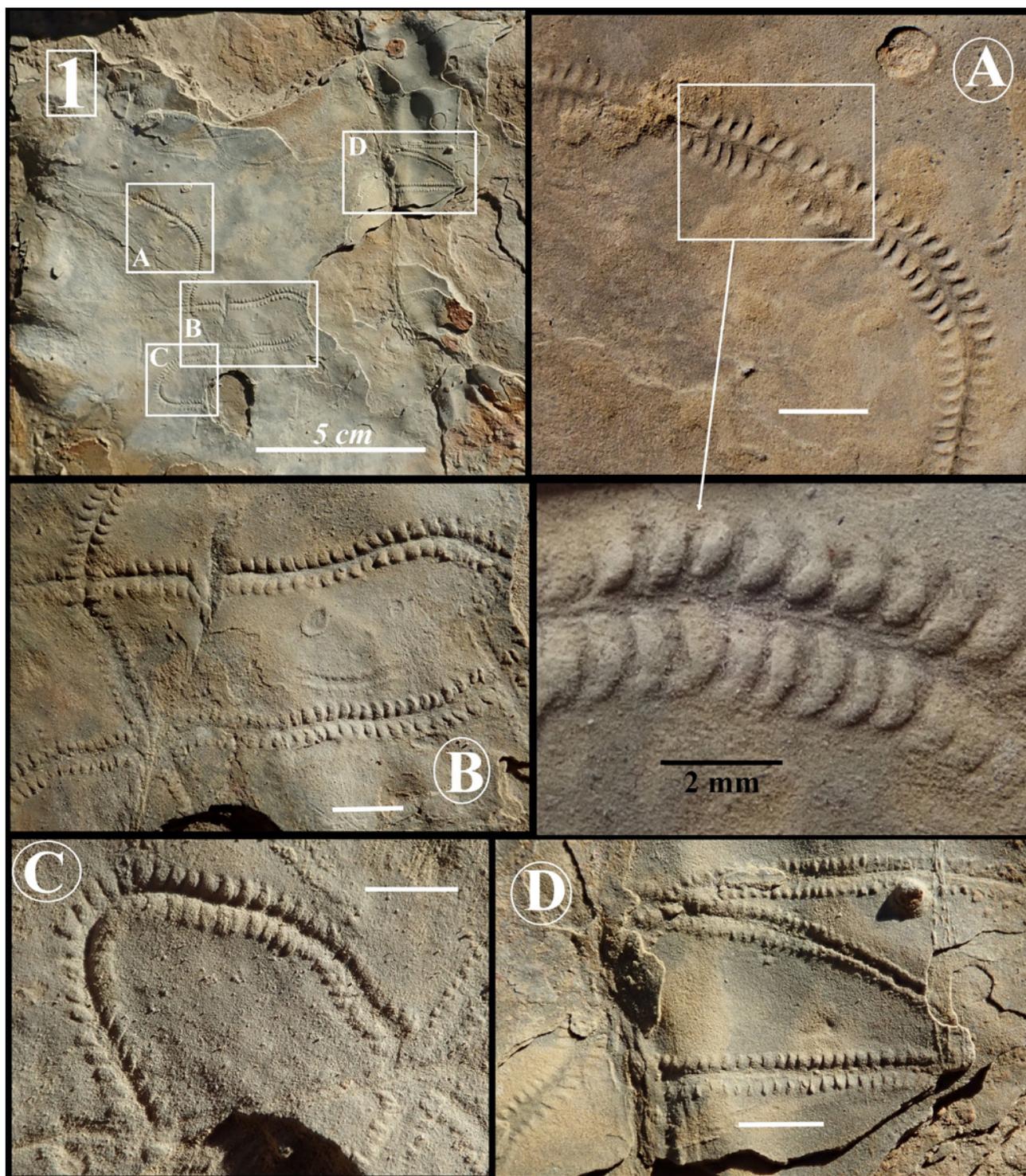


Fig. 5 - *Protovirgularia dichotoma* M'Coy, 1850. **1.** Partie de la dalle affleurant à l'ouest de la Tour d'Escales sur laquelle figurent les pistes détaillées. **A, B, C, D.** détails, barres d'échelle 5mm.

sinueuses et se recoupent, ce qui traduit le déplacement d'un petit animal creusant un étroit sillon axial associé à des marques d'appendices bilatérales positionnées symétriquement, de part et d'autre, et non alternées. Ces traces d'appendices ou lobes, séparées ou non du sillon, sont de forme relativement rectangulaire, d'un rapport Longueur/largeur de 2 en moyenne. Elles peuvent également être de forme arquée en quart de lune ou en virgule (**Fig. 5A**) et ne sont associées en chevrons que sur une petite partie de l'une des pistes (**Fig. 5C**).

Les mesures réalisées sont reportées dans le tableau (**Fig. 6**).

La dalle surmonte une couche de marne sableuse de 30 cm d'épaisseur. Nous n'avons pas observé d'autres types de trace sur la dalle, mais à sa base, il existe de rares terriers et d'importantes *tool marks* qui traduisent la mise en place du banc de sable lors d'un évènement hydrodynamique assez puissant pour que le courant responsable de la sédimentation érode la vase, alors que les lits de sable fin sommitaux indiquent un retour

	L (mm)	A (en degrés)	N/2	Nota
Détail A	2.8 à 2.9 3.1 à 3.2	76 87 à 89	4 3.3	En courbe En ligne droite
Détail B	2.6 à 2.8 3.1 à 3.5	50 90	2.3 à 3 3 à 3.3	En courbe En ligne droite
Détail C	2.7 2.8 à 3.2	62 à 71 79 à 82	3 2.8 à 3.2	En courbe En ligne droite
Détail D	2.4 à 2.5	80 à 87	3	En ligne droite

Fig. 6 - Tableau des mesures et caractéristiques numériques des traces de la Tour d'Escalles. L, largeur de la piste. A, angle formé par l'axe d'un lobe et le sillon axial. N, nombre de lobes compris dans un carré dont le côté est égal à la largeur de la piste.

au calme marqué par les apports de sable plus fin et discontinus.

5. Attribution para-systématique (ichnologique)

Les ichnogenres et les ichnoespèces sont les termes de la nomenclature utilisée pour classer les traces fossiles, par analogie avec la systématique binominale héritée de Linné (en genres et espèces) utilisée pour classer les plantes et les animaux actuels. Cela pour signifier clairement qu'il n'est pas question d'identifier les organismes responsables de ces traces de vie.

5.1. Une trace fossile à la définition ambiguë

N'étant pas un paléoichnologue expérimenté, je me suis rapproché de Dirk Knaust, spécialiste de cet ichnogenre, qui a bien voulu donner un avis fondé sur les clichés transmis et qui a identifié les traces de l'Ilerdien languedocien à *Protovirgularia dichotoma*.

Rappelons que les justifications originelles de ce nom d'ichnoespèce (M'Coy, 1850) ont été initialement réunies à l'appui de l'identification d'une véritable espèce linnéenne fossile (en empreinte) ayant pour analogue actuelle une pennatule ou plume de mer, cœlentéré vivant dressées au-dessus du sédiment dans lequel il est « enraciné » (fig. 7-1), et non une trace de locomotion. Ce qui implique des affinités zoologiques qui peuvent paraître incompatibles avec les identifications ultérieures comme un ichnofossile. Cette apparente incompatibilité a d'ailleurs été signalée dans les révisions les plus récentes de la diagnose de ce taxon (Knaust, 2023).

5.2. Étude critique de l'ichnogenre : *Protovirgularia* M'Coy, 1850

M'Coy a donné comme caractéristiques génériques : « Axe de croissance fin, ramifié de manière dichotomique, aux pinnules(lobes) serrées situées de chaque côté en

alternance, soit courtes et extrêmement près de l'axe en une double série alternée oblique, soit prolongées en légère courbe vers le haut et vers l'extérieur, chaque pinnule étant striée transversalement selon perpendiculairement à son axe ». Ce qui est bien visible sur la fig.1 qui accompagne l'article de Knaust (2023) (Fig. 7.2). Il ajoute que ce genre ressemble parfaitement à la récente *Virgularia mirabilis* communément appelée « plume élégante », qui est un corail mou. Il souligne même certaines similitudes avec l'organisation des thèques de graptolites (groupe fossile aujourd'hui placés près des Ptérobranches).

Diagnose du genre modifiée par Knaust (2023) :

“Horizontal to sub-horizontal, unbranched or branched, straight or slightly curved, carinate or trough-shaped trackway or burrow with a median line (ridge or furrow)

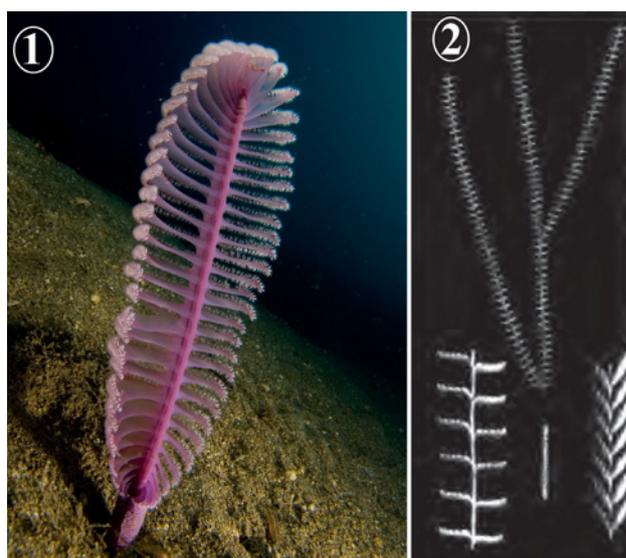


Fig. 7 - 1. *Virgularia* sp. ou “plume de mer” (photo Nick Hobgood Creative Commons BY-SA 3.0 Deed). **2.** *Protovirgularia dichotoma*, dessins attribués à M'Coy (Knaust 2023).

and lateral appendages arranged in a chevron pattern. Actively filled burrows are formed by successive pads of sediment with an overall chevron pattern” (« Piste ou terrier horizontal à subhorizontal, non ramifié ou ramifié, droit ou légèrement incurvé, caréné ou en forme d'auge, avec une ligne médiane (crête ou sillon) et des appendices latéraux disposés en chevron. Les terriers activement remplis sont formés par des coussinets successifs de sédiments donnant un motif global en chevrons ») (Modifié d'après les amendements de Han & Pickerill, 1994 ; Seilacher & Seilacher, 1994 ; Uchman, 1998).

Knaust précise que ce genre qu'il valide en 2023 a pour espèce-type *Protovirgularia dichotoma* M'Coy, 1850, “by original monotypy”, ce qui indique que le matériel de M'Coy a été consulté dans la collection du *Sedgwick Museum of Earth Sciences* de Université de Cambridge (**Fig. 8**).

Remarque : Il faut souligner que les traces de la Tour d'Escales sont remarquablement proches de celles de l'ichnotaxon *Oniscoidichnus communis* Chiplonkar & Badve, 1970, dont le lectotype est figuré par Kulkarni & Uchman (2022). Les auteurs en donnent la diagnose suivante : « Voie droite ou sinueuse composée d'un sillon médian linéaire et d'éléments latéraux obliques ou perpendiculaires, qui sont situés à peu près symétriquement des deux côtés du sillon.

En fonction de la préservation, le sillon médian peut être qualifié de profond labour ou de rainure. Les éléments latéraux peuvent être préservés sous forme d'encoches droites ou en zig-zag, ou sous forme de lobes qualifiés de pétales ou de courtes encoches terminées en forme de goutte. Les côtes peuvent être isolées mais les lobes peuvent être en partie chevauchants ». Cependant, Knaust (2023) a mis en synonymie ce taxon avec *Protovirgularia dichotoma* et par conséquent considère l'ichnogenre *Oniscoidichnus* comme un synonyme plus récent de *Protovirgularia*.

5.3. Étude critique de l'ichnoespèce : *Protovirgularia dichotoma* M'Coy, 1850 (**Fig. 3, 4, 5, 8**)

Description de M'Coy (1850) :

« Un spécimen d'environ 6.35 cm de long, se ramifiant deux fois avec un angle d'environ 30°, qui montre toutes les pinnules étendues à angle droit par rapport à l'axe, avec une légère courbure vers le haut comme dans les *Virgularia* vivantes dans le même état ; un autre fragment, simple, mais à peu près de même longueur, ses pinnules à moitié déployées, presque droites et obliques par rapport à l'axe ; un troisième fragment les présente tout à fait contracté, ressemblant à un tronçon de tresse étroite, exactement comme l'état contracté de *Virgularia mirabilis* ; il montre très clairement des cellules sur les

crêtes transversales d'un peu moins de 2 mm de large ; quatre pinnules en l'espace de 4 mm. Gisement de Lockerby » (traduction).

Liste synonymique et références bibliographiques selon Knaust (2023) :

- 1850 - *Protovirgularia dichotoma* M'Coy, pp. 272-273.
 1851 - *Protovirgularia dichotoma* M'Coy, pl. 1b, figs. 11-11a, 12-12a.
 1853 - (?) *Cladograpsus nereitarum* Richter, p. 450 ; pl. 12, figs. 1-2 [Volk, 1961].
 1871 - *Triplograpsus nereitarum* (Richter) Richter, pp. 251-252 ; pl. 5, figs. 10-13 [Volk, 1961].
 1879 - *Provirgularia* (?) *nereitarum* Gümbel, 1879, pp. 469, 471 (*lapsus calami*) [Volk, 1961].
 1951 - *Rhabdoglyphus grossheimi* Vassoevich, p. 61 ; pl. 6, fig. 4 [Uchman, 1998].
 1970 - *Baghichnus bosei* Verma, p. 38 ; pl. 1, figs. 1-5.
 1970 - *Nereites malwaensis* Chiplonkar & Badve, p. 5 ; pl. 2, fig. 3.
 1970 - *Oniscoidichnus communis* Chiplonkar & Badve, p. 5 ; pl. 2, figs. 1-1a.
 1970 - *Oniscoidichnus ampla* Chiplonkar & Badve, p. 6 ; pl. 1, figs. 2-2a.
 1970 - *Oniscoidichnus elegans* Chiplonkar & Badve, p. 6 ; pl. 1, fig. 6.
 1970 - *Oniscoidichnus robustus* Chiplonkar & Badve, pp. 6-7 ; pl. 1, figs. 3-3a.
 1972 - *Arthropodichnus jacquetensis* Greiner, p. 1774 ; figs. 1-8 [Han and Pickerill, 1994].
 ? 1986 - *Polypodichnus wynnei* Ghare & Kulkarni, p. 50 ; pl. 4, figs. 1-3 [Fürsich, 1998].
 1993 - *Talitrichnus panini* Brustur & Alexandrescu, p. 80 ; pl. 1, fig. 1.

Diagnose modifiée par Knaust (2023) : “Keel-like trackway with paired or alternating, lateral, elongate to lobate appendages of even or variable spacing and variable angle to the main axis” (« Piste formée d'un sillon axial peu profond et des marques d'appendices bilatéraux, allongées et plus ou moins courbes, en paires ou alternant, avec un espacement régulier ou non et un angle variable par rapport à l'axe principal) (modifié d'après M'Coy, 1850 ; Benton, 1982 ; Uchman, 1998) » (**Fig. 8**).

Remarques : Cette diagnose peu restrictive fait que cette ichnoespèce couvre une très grande diversité morphotypique qui dépasse celle qui peut ressortir des différences spécifiques. En opposition à un reproche que l'on fait à certains ichnologues qui ont privilégié les moindres différences morphologiques des traces pour créer de nouvelles espèces. Cette approche pouvant conduire à la création d'ichnoespèces fondées uniquement sur une variation locale de la morphologie de l'empreinte qui dépendrait non seulement de l'allure du déplacement du traceur, mais également de la nature

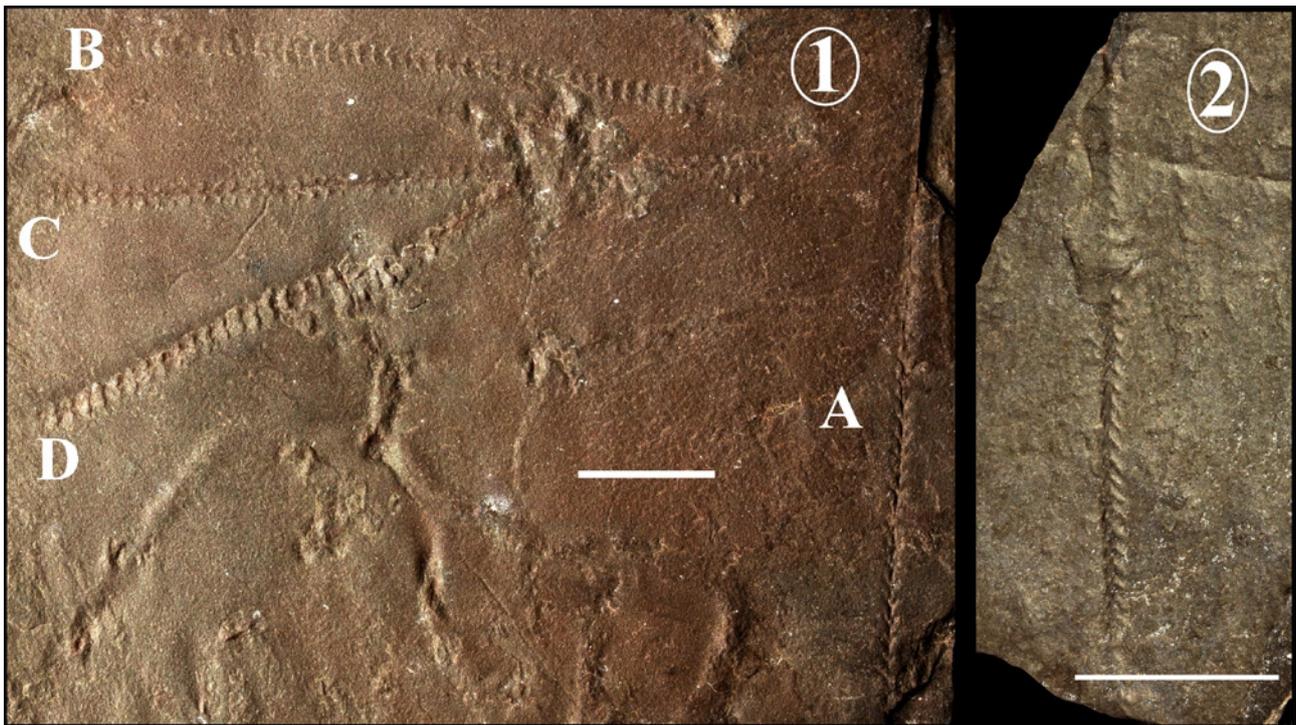


Fig. 8 - *Protovirgularia dichotoma* M'Coy, 1850. **1.A. Lectotype. 1.B, C, D. Paralectotypes**, affiné par Knaust (2023) après la désignation faite par Benton (1982). SM A45582, Silurian (Wenlock), Scotland. **2. Paralectotype** SM A45583, Silurian (Wenlock), Scotland. *Sedgwick Museum of Earth Sciences* de Université de Cambridge. D'après images JISC GB3D Type Fossils Online. Barres d'échelle 1cm.

du sol qui a enregistré la trace, plus ou moins mou (vaseux) ou plus ou moins sec.

En ce qui concerne *Protovirgularia dichotoma*, la démarche de Knaust (2023) qui a mis en synonymie de nombreuses ichnoespèces paraît donc tout à fait louable. Mais il en résulte que *Oniscoidichnus communis* Chiplonkar & Badve, 1970, piste qui présente l'affinité la plus étroite avec les traces de l'Éocène du Languedoc, doit être considéré comme un synonyme plus récent de *Protovirgularia dichotoma* et, bien que fort différentes morphologiquement, les pistes de l'Ilerdien de la Tour d'Escales sont supposées conformes à la diagnose, comme toutes les traces attribuées à cette ichnoespèce et figurées par ce dernier.

D'autre part, on note que, faute d'un échantillon suffisamment large, nos mesures ne permettent pas de séparer cette forme éocène dans une classification quantifiée des ichnotaxa (Berling *et al.* 2022). Elles permettent seulement des comparaisons. Knaust (2023) indiquant que la largeur de l'ensemble des pistes prises en compte est comprise entre 2,3 et 9 mm, avec une moyenne de 7 mm, le nombre de lobes divisé par deux dans un carré égal à la largeur de la trace étant compris entre 2,5 et 4,5 avec une moyenne de 3,2-3,1, et l'angle que fait la direction d'un lobe avec la direction du sillon central variant entre 60 et 80° avec un angle moyen de 69°. Les pistes de la Tour d'Escales font donc parties des plus étroites, mais il faut surtout souligner que les

marques des appendices (ou lobes) ne sont quasiment jamais disposées en chevrons, mais très généralement perpendiculaires au sillon central.

6. Le traceur potentiel

Les hypothèses sur l'organisme responsable de ces traces reflètent d'ailleurs cette diversité morphologique : certaines *Protovirgularia* auraient pu être produites par des bivalves protobranches, ce qu'ont démontré par expérimentation Seilacher & Seilacher (1994), et qui a été largement accepté par la communauté ichnologique. Toutefois les caractéristiques morphologiques du plus grand nombre des pistes fossiles font penser que les arthropodes sont des responsables crédibles, par exemple des crustacés malacostracés (Knaust, 2022) ou des isopodes (Kulkarni & Uchman, 2021), comme des insectes (« fouisseurs ») en milieu continental (par exemple Howard, 1976 ; Metz, 2020). On peut ajouter des annélides de la classe des Polychètes (Knaust, 2022).

À noter que les traces confectionnées par des bivalves ou des isopodes montrent une organisation en chevrons (Knaust 2022), ce qui n'est pas le cas des traces de la tour d'Escales, à l'exception probablement circonstancielle d'un segment de moins de 2 cm de long d'une piste de type classique. L'auteur des pistes de la tour d'Escales, étroites et plus ou moins sinueuses, est donc pour l'instant inconnu sinon impossible à identifier.

7. Conclusion

Il ressort de cette étude que la définition de l'ichnoespèce *Protovirgularia dichotoma* est problématique depuis sa création. Définie sur une espèce décrite comme enracinée, elle désigne par son usage la piste d'un organisme traceur. Cette ichnoespèce est rare dans l'Ilerdien des Corbières et du sud du Minervois et inconnue ailleurs dans l'Eocène marin.

Ces traces fossilisées confirment seulement qu'il s'agit de la piste produite par le déplacement d'un invertébré (repichnia), encore impossible à identifier, traduisant un comportement de locomotion bien particulier, sans interférence (superposition) des traces d'appui des appendices. Mais la rareté des pistes attribuables à l'ichnoespèce *Protovirgularia dichotoma* dans les sites de la fin de l'incursion marine du début de l'Eocène dans les Corbières et le Minervois ne permet pas de proposer une meilleure interprétation de leur origine.

L'absence d'autres traces et de fossiles sur la dalle de la Tour d'Escales n'autorise aucune considération paléoenvironnementale précise. Le voisinage, sur les autres plaquettes, de terriers horizontaux, caractérise l'ichnofaciès subaquatique *Skolithos* ; ce qui est conforme aux données régionales indiquant la zone littorale sur laquelle les enregistrements sédimentaires des événements météorologiques sont plus manifestes que ceux attribuables à un balancement de marées supposées. Mais il est difficile d'exclure un contexte d'arrière-plage que l'on rattacherait plutôt à l'ichnofaciès *Psilonichnus*.

Remerciements : À Jean-Claude Plaziat pour son implication dans la réalisation de la partie Cadre stratigraphique et paléogéographique, de nombreux échanges sur le sujet, les corrections et les compléments proposés tout au long de l'étude. A Philippe Fauré pour la relecture attentive du manuscrit et ses corrections judicieuses.

Références

- Benton M.J. (1982) - Trace fossils from lower Palaeozoic ocean-floor sediments of the Southern Uplands of Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, Edinburgh, 73: 67-87.
- Bertling M., Buatois L.A., Knaust D., Laing B. Mangano, M.G., Meyer, N., Mikulas, R., Minter N.J., Neumann C., Rindsberg A.K., Uchman A. & Wisshak M. (2022) - Names for trace fossils 2.0: theory and practice in ichnotaxonomy. *Lethaia*, 55: 1-19.
- Brustur T. & Alexandrescu G. (1993) - Paleoichnological potential of the lower Miocene molasse from Vrancea (East Carpathians). *Rev. Roum. Geol.*, 37 : 77-94.
- Chiplonkar G.W. & Badve R.M. (1970) - Trace fossils from the Bagh Beds. *Journal of the Palaeontological Society of India*, 14 : 1-10.
- Doyle P., Wood J.L. & George G.T. (2000) - The shorebird ichnofacies: an example from the Miocene of southern Spain. *Geological Magazine*, 137 (5) : 517-536.
- Fernandez D.E., Pazos P.J. & Aguirre-Urreta, M.B. (2010) - *Protovirgularia dichotoma* - *Protovirgularia rugosa*: an example of a compound trace fossil from the lower Cretaceous (Agrido Formation) of the Neuquen Basin, Argentina. *Ichnos*, 17: 40-47.
- Fürsich F.T. (1974) - On *Diplocraterion* Torell 1870 and the significance of morphological features in vertical, spreiten-bearing, U-shaped trace fossils. *Journal of Paleontology*, 48 : 952-962.
- Fürsich F.T. (1998) - Environmental distribution of trace fossils in the Jurassic of Kachchh (Western India). *Facies*, 39 : 243-272.
- Ghare M.A. & Kulkarni K.G. (1986) - Jurassic ichnofauna of Kutch – II. Wagad region. *Biovigyanam*, 12 :44-62.
- Greiner H. (1972) - Arthropod trace fossils in the lower Devonian Jacquet River Formation of New Brunswick. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 9 : 1772-1777.
- Gümbel C.W. (1879) - Geognostische Beschreibung des Fichtelgebirges mit dem Frankenwalde und dem westlichen Vorlande. *Perthes, Gotha*, volume 3 : 698 p.
- Han Y. & Pickerill R.K. (1994) - Taxonomic reassessment of *Protovirgularia* McCoy 1850 with new examples from the Paleozoic of New Brunswick, eastern Canada. *Ichnos* 3: 203-212.
- Hogue J.D. (2018) - Ichnotaxonomy of the Eocene Green River Formation, Soldier Summit and Spanish Fork Canyon, Uinta Basin, Utah: Interpreting behaviors, lifestyles, and erecting the Cochlichnus Ichnofacies. Submitted to the graduate degree program in Geology and the Graduate Faculty of the University of Kansas in partial fulfillment of the requirement for the degree of Master of Science. 171 p.
- Hottinger L. & Schaub H. (1960) - Zur Stufeinteilung des Palaeocaens und des Eocaens. Einführung der Stufen -Ilerdien und Biarritz. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 53 (1): 453-479.
- Howard J.H. (1976) - Lebensspuren produced by insect wings. *Journal of Paleontology*, 50: 833-840.
- Huchman A. (1998) - Taxonomy and ethology of flysch trace fossils : revision of Marian Ksiazkiewicz collection and studies of complementary material. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 68 : 105-218.
- Kim J.Y. & Kang J.H. (2018) - Trace Fossils from the Late Pleistocene Marginal Marine Deposits of Jeju Island, Korea: Implications for the Psilonichnus and Skolithos Ichnofacies. *Journal of the Korean earth science society*, 39 (1): 23-45.

- Knaust D. (2022) - Who were the tracemakers of *Protovirgularia* - Molluscs, arthropods, or Annelids? *Gondwana Research*, 111: 95-102.
- Knaust D. (2023) - The multifaceted ichnogenus *Protovirgularia* M'Coy, 1850: Taxonomy, producers and environments. *Earth-Science Reviews*, 244: 2-33.
- Kulkarni K. & Uchman A. (2021) - Arthropod trackways and their preservational variants from the Bagh Formation (Upper Cretaceous), India. *Cretaceous Research*, 130: 1-15.
- Martinez A. (2022) - Pistes d'oiseaux et autres traces fossiles de l'Eocène des Corbières. Ichnologie d'un rivage dans les grès du sommet de l'Ilerdien (Yprésien), communes de Moux et Fontcouverte (Aude). *Bulletin de la Société d'études scientifiques de l'Aude*, CXXII : 5-30.
- M'Coy F. (1850) - On some new genera and species of Silurian Radiata in the collection of the University of Cambridge. *The Annals and Magazine of Natural History*, Seconde Série, 6: 270-290.
- M'Coy, F., (1851) - Description of the British Palaeozoic fossils in the Geological Museum of the University of Cambridge, Part 2. 25 pl.
- Metz R. (2020) - First record of the trace fossil *Protovirgularia* in the Passaic Formation (late Triassic), Newark Supergroup, near Milford, New Jersey. *Ichnos*, 27: 428-432.
- Plaziat J.-C. (1964) - Pistes d'oiseaux et remaniements synsédimentaires dans le Lutétien du détroit de Carcassonne (Aude). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 7, VI : 289-293.
- Plaziat J.-C. (1981) - Late Cretaceous to late Eocene palaeogeographic evolution of Southwest Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 36 : 263-320.
- Plaziat J.-C. (1984) - Le Domaine pyrénéen de la fin du Crétacé à la fin de l'Eocène. Stratigraphie, paléoenvironnements et évolution géographique, Thèse inédite Orsay, n°2885, 3 vol. 1362 p.
- Pujalte V., Baceta J.I., Schmitz B., Orue-Etxebarria X., Payros A., Bernaola G., Apellaniz E., Caballero F., Robador A., Serra-Kiel J. & Tosquella J. (2009) - Redefinition of the Ilerdian stage (early Eocene). *Geologica Acta*, 7 (1-2): 177-194.
- Richter R. (1853) - Thüringische Graptolithen. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 5 : 439-464.
- Richter R. (1871) - Aus dem Thüringischen Schiefergebirge. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 23 : 231-256.
- Seilacher, A. (1953) - Studien zur Palichnologie über die methoden der Palichnologie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 98 : 87-124.
- Seilacher A. & Seilacher E. (1994) - Bivalvian trace fossils: a lesson from actiopaleontology. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 169: 5-15.
- Uchman A. (1998) - Taxonomy and ethology of flysch trace fossils: Revision of the Marian Książkiewicz collection and studies of complementary material. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 68 : 105-218.
- Vassoevich N.B. (1951) - The Conditions of the Formation of Flysch. *Leningrad, Gostoptehizat* : 240 p. (En Russe).
- Verma, K.K. (1970) - Occurrence of trace fossils in the Bagh Beds of Amba Dongar area, Gujarat State. *Journal of the Indian Geoscience Association*, 12 : 37-40.