

# Traces fossiles de *Paleodictyon*, dans un milieu marin peu profond au début de l'Éocène (est du Bassin de Carcassonne, Aude, France)

Alain Martinez<sup>1</sup>

## Résumé

Au début de l'Éocène, quasiment dans l'axe du bassin marin de Carcassonne, un étrange organisme est à l'origine de maillages de galeries disposées en motifs hexagonaux sur le sédiment de la zone subtidale (néritique). Ces traces fossiles sont attribuées à l'ichnogenre *Paleodictyon*, dont trois taxa ont été identifiés dans les Corbières, *Paleodictyon minimum*, *Paleodictyon latum* et *Paleodictyon strozzii*. D'autres traces associées sont des terriers et des galeries généralement horizontales, dont *Planolites*, *Ophiomorpha* et *Spongiomorpha*.

Bien que l'ichnoespèce *Paleodictyon nodosum* s'observe actuellement sous tous les océans à de très grandes profondeurs, l'organisme traceur demeure inconnu.

**Mots clés :** Paléochnologie, *Paleodictyon*, *Planolites*, *Ophiomorpha*, *Spongiomorpha* Éocène, Ilerdien, Yprésien, Minervois, Aude.

## Fossil tracks of an enigmatic invertebrate on the Languedoc shoreline from the early Eocene (east of the Déroit de Carcassonne, Aude, France).

## Abstract

At the beginning of the Eocene, almost in the axis of the Carcassonne marine basin, a strange organism created a network of galleries arranged in hexagonal patterns in the sediment of the subtidal (neritic) zone. These fossil traces are attributed to the ichnogenus *Paleodictyon*, of which three taxa have been identified in the Corbières, *Paleodictyon minimum*, *Paleodictyon latum* and *Paleodictyon strozzii*. Other associated traces are burrows and generally horizontal galleries, including *Planolites*, *Ophiomorpha* and *Spongiomorpha*. Although the ichnoespecies *Paleodictyon nodosum* is currently found under all oceans at very great depths, the tracer organism remains unknown.

**Keywords :** Paleoichnology, *Paleodictyon*, *Planolites*, *Ophiomorpha*, *Spongiomorpha* Eocene, Ilerdian, Yprésian, Minervois, Aude.

## 1. Introduction

Ce document s'inscrit dans une étude paléochnologique plus générale des dépôts de l'Éocène (Ilerdien moyen) de l'Aude et du sud du Minervois. Les méthodes appliquées à l'ichnologie et le cadre stratigraphique et paléogéographique du Bassin de Carcassonne, à l'Ilerdien, ont déjà été évoqués avec l'étude de l'ichnoespèce *Protovirgularia dichotoma* provenant de sites voisins (Martinez 2024). Nous y renvoyons le lecteur.

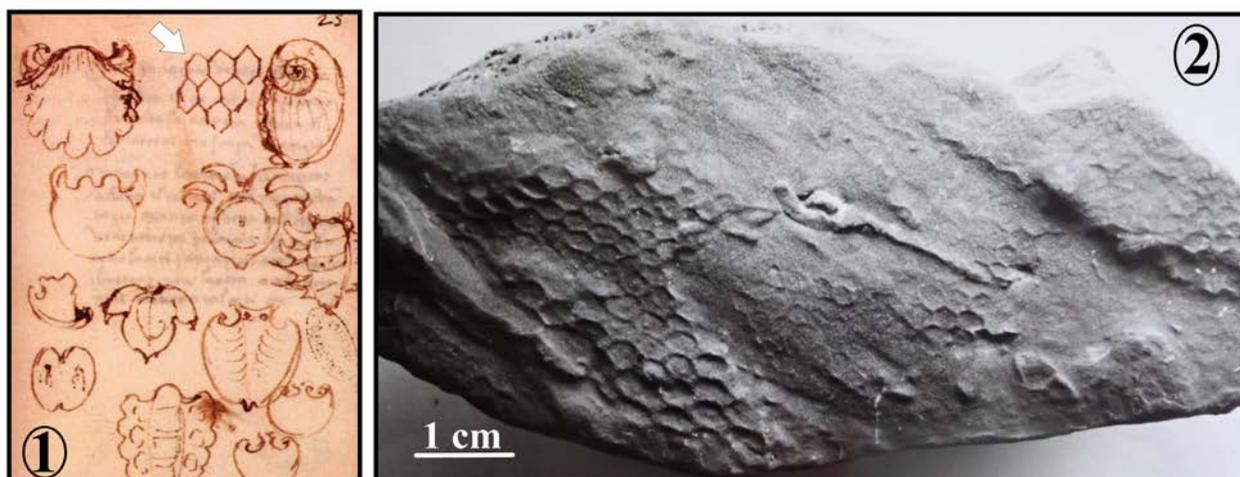
L'ichnogenre *Paleodictyon* est une bien étrange trace fossilisée formant un maillage au motif hexagonal (en

nids d'abeille), à plat, en relief, qui s'étend en général à la base de bancs sur une surface de quelques centimètres carré. Il a fait l'objet de nombreuses études et il semble qu'il ait été figuré pour la première fois par Léonard de Vinci au début du XVIème siècle (Baucon 2010), bien avant sa première description par Meneghini (1850, puis 1851), qui est aussi basée sur un fossile du Miocène d'Italie (**Fig. 1.1**). Cet auteur l'a d'abord attribué à une algue verte par analogie avec le thalle formé de mailles hexagonales du genre *hydrodictyon* Roth 1797. Nous verrons que l'organisme à l'origine de ces traces reste encore à ce jour inconnu

*Paleodictyon* est reconnu sur tous les continents (Kushlin 1982), depuis le Cambrien et l'Ordovicien, où il

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





**Fig. 1 - 1.** Figuration de Léonard de Vinci du début de XVIème siècle. **2.** *Paleodictyon strozzii* Meneghini 1850, récolté dans les Corbières et photographié par J.-C. Plaziat en 1979.

participe au faciès dit à *Nereites*, au Trias, au Jurassique, jusqu'au Miocène et des traces similaires, attribuées à *Paleodictyon nodosum* Seilacher 1977, sont également observées dans les mers actuelles.

À l'Éocène, sa présence n'avait été que rarement signalée (sud de l'Argentine, Venezuela, Taïwan, Iran, Roumanie, Autriche, Espagne), en particulier dans le sud de la France où un seul ichnofossile de *Paleodictyon* a été trouvé dans les Corbières (Aude) en 1979, sur un bloc isolé, près de 3 km au nord-ouest du village de Coustouge. Cet échantillon semble bien appartenir à l'ensemble argilo-détritique de la fin de l'Ilerdien moyen (Yprésien inférieur) (Plaziat 1984) (**Fig. 1.2**).

Les traces qui justifient cette contribution ont été identifiées immédiatement au nord-est du cours de l'Aude dans les couches ilerdiennes d'Argens-Minervois (Aude), où elles sont présentes à la base d'un banc de grès intercalé dans le faciès des marnes grises précédant les grès littoraux dans lesquels nous avons déjà étudié les pistes d'oiseaux et les autres traces de vie littorales (Martinez 2022, 2024).

## 2. Contexte géologique et paléoenvironnemental

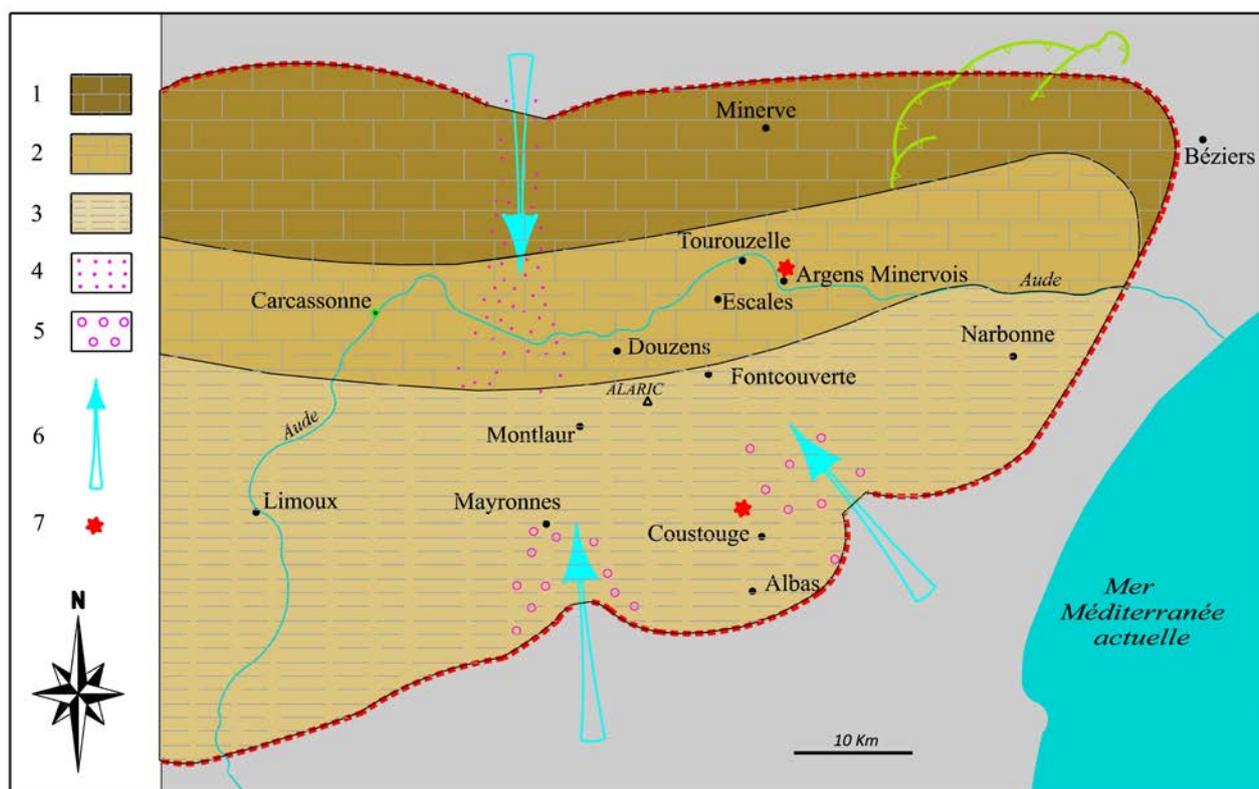
Rappelons qu'au début de l'Éocène, à l'Yprésien inférieur, sous les effets conjugués d'une forte et rapide élévation générale des températures reconnue au niveau mondial et des premières manifestations des déformations tectoniques qui ont soulevé la partie orientale des Pyrénées, une mer subtropicale d'origine atlantique a envahi le bassin Nord-pyrénéen depuis le Golfe de Gascogne jusqu'aux environs de Narbonne et Béziers (Plaziat 1981, 1984) (**Fig. 2**). Durant la transgression marine, les dépôts fins ont dominé et c'est une épaisseur de plus de 500 m de sédiments vaseux marins qui se sont déposés dans l'axe du sillon. A la fin de l'Ilerdien moyen, avec le comblement du bassin

de Carcassonne, cette puissante série de marnes grises s'intercale de nombreux bancs de grès, en particulier en bordure du bassin, où l'on observe un dépôt littoral formé d'une alternance de marne et de bancs de grès de faible épaisseur. Ici, ces marnes ne contiennent aucun macrofossile, mais seulement de rares et très petits foraminifères, tandis que le grès comporte de rares Bryozoaires (Martinez, 2024). C'est sur ces bancs que les traces fossiles de *Paleodictyon* que nous examinons ici ont été repérées.

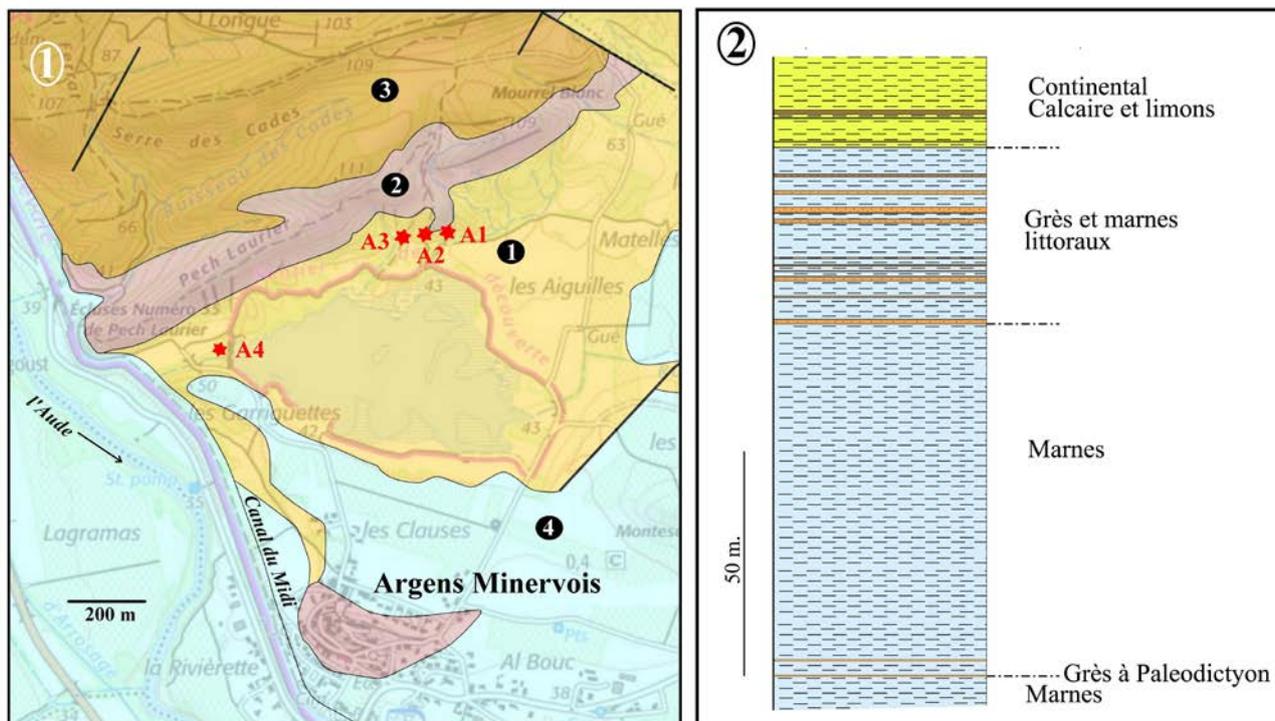
Ces traces, bien caractérisées par leur réseau hexagonal, ont été identifiées dans quatre sites, tous situés à la limite sud du Minervois, à un peu plus d'un kilomètre au nord du village d'Argens-Minervois (**Fig. 3 et 4**). Ces quatre affleurements, respectivement situés au Mourrel Blanc (1 et 2), à Pech Laurié (3) et aux Aiguilles (4), sont disposés sur une emprise de 150 m, pour les 3 premiers et, situé à plus de 500 m vers l'ouest pour le 4ème.

La couche de grès à *Paleodictyon* est parfaitement située et remise dans son contexte sur le log stratigraphique relevé au niveau de l'affleurement 4, complété pour sa partie supérieure, par des relevés complémentaires au niveau de l'affleurement 3 (**Fig. 3-2**). Le banc à *Paleodictyon* surmonte une épaisse série exclusivement marneuse. Il est séparé par environ 3 m de marnes d'un autre banc de grès de 20 cm d'épaisseur dépourvu de traces de *Paleodictyon*. On observe ensuite plus de 70 m d'épaisseur de marnes suivies d'une série de bancs de grès littoraux peu épais, séparés par des lits de marne. L'émersion est matérialisée, à l'Yprésien supérieur, par un dépôt limoneux entrecoupé de bancs de calcaire lacustre continental.

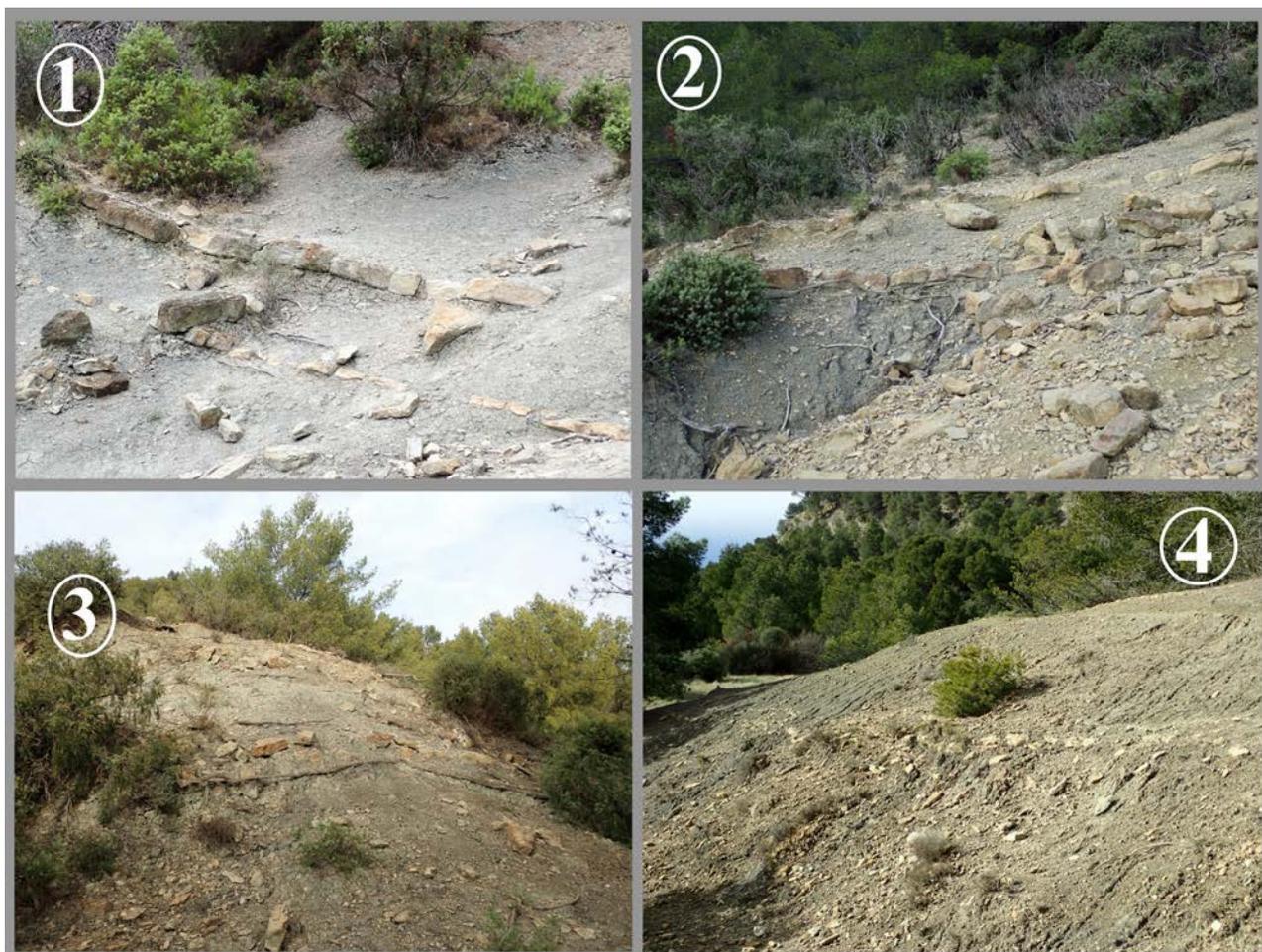
*Paleodictyon* s'est donc développé ici dans une mer dont la profondeur était manifestement inférieure à 100 m, dont les zones subtidales se caractérisant principalement



**Fig. 2** - Carte paléogéographique simplifiée du Golfe du Languedoc avant la fin de l'Ilerdien moyen, d'après Plaziat, 1981, 1984. **1.** Plateforme calcaire. **2.** Séries marneuses, partiellement calcaires. **3.** Marnes infra/circa-littorales. **4.** Décharge des sables et galets d'origine septentrionale (Montagne Noire). **5.** Sables et galets d'origine pyrénéenne. **6.** Principaux axes deltaïques. **7.** Affleurements à *Paleodictyon*.



**Fig. 3** - **1.** Carte géologique simplifiée d'après la carte géologique Lézignan-Corbières 1038. **1.** Éocène, Ilerdien inférieur-moyen, marnes bleues. **2.** Éocène, Ilerdien moyen-supérieur, grès, calcaires gréseux et marnes. **3.** Éocène, Cuisien, marnes. **4.** Miocène moyen, Pliocène continental, colluvions, alluvions. Étoiles rouges, affleurements avec leur numéro d'ordre. **2.** Colonne lithologique au niveau de l'affleurement 4 complétée par les relevés de la partie supérieure de l'affleurement 3.



**Fig. 4** - Photographie des affleurements : **1. Le Mourrel Blanc**, Affleurement 1 ; **2.** Affleurement 2 ; **3. Pech Laurié**, Affleurement 3 ; **4. Les Aiguilles**, Affleurement 4 (Argens-Minervois, Aude).

par des dépôts de vase dont la granulométrie particulièrement fine, indique l'éloignement des secteurs à forte énergie, à l'exception d'écoulements ponctuels induits par de violentes tempêtes.

### 3. Reconstruction, implications sédimentologiques

*Paleodictyon* est matérialisé par le remplissage sableux de minces tunnels, désignés parfois comme des crêtes, rappelant le remplissage des terriers, qui se disposent sur une même interface lithologique séparant deux matériaux distincts, d'une part un matériel sableux ou silteux, d'autre part une vase argileuse. Le relief millimétrique, permis par la légère induration du matériau, forme généralement un réseau horizontal de faible étendue, dont les mailles hexagonales sont décrites par l'expression « en nid d'abeille » (Fig. 5).

Ces traces hexagonales sont chaque fois conservées en demi-relief sur la surface inférieure (Hypichnia) d'un banc de grès, de moins de 10 cm d'épaisseur, dont l'analyse sédimentologique montre qu'il s'agit de dépôts de tempêtes. Cela est conforme aux interprétations des enregistrements de *Paleodictyon* effectués par ailleurs, comme résultant de l'érosion très superficielle

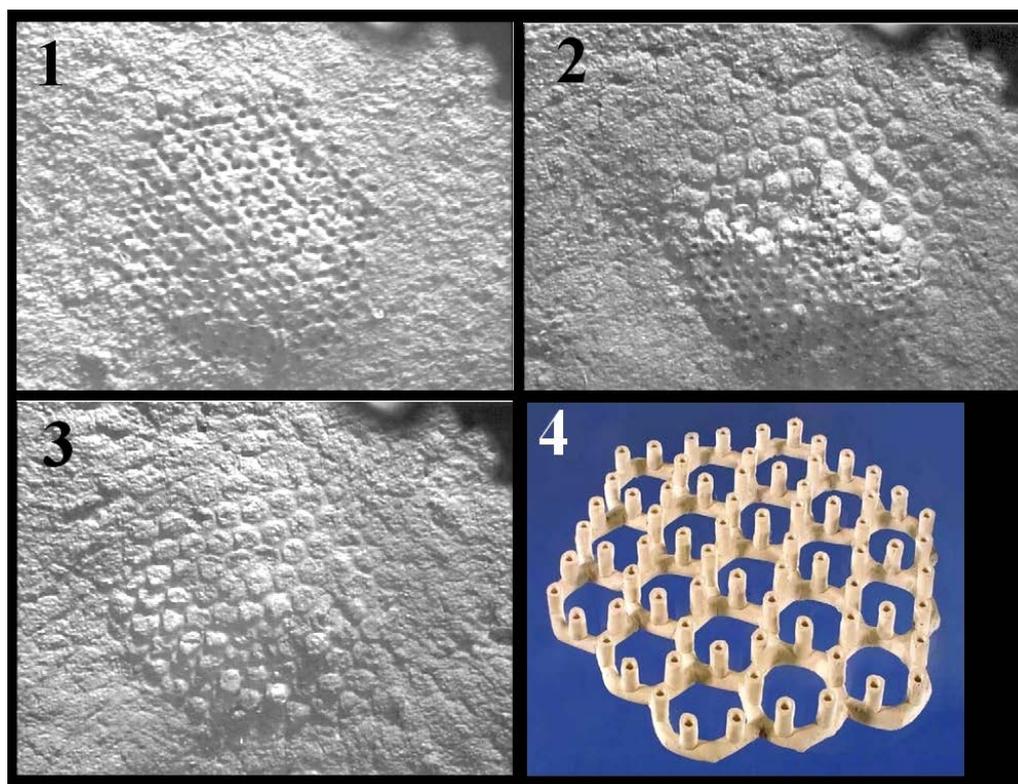
du fond vaseux par le courant généré lors de tempêtes (tempestites), ou par un courant de turbidité en eau profonde (Fürsich *et al.* 2007 ; Metz 2012 ; Prave *et al.* 1996).

Le réseau hexagonal est souvent incomplet et très déformé, comme tronqué par érosion et il couvre des surfaces très limitées, de quelques cm<sup>2</sup>, en général sur les portions de surfaces planes épargnées par les remaniements et les bioturbations. Terriers et galeries sont en effet très fréquents et la base du banc à *Paleodictyon* (Fig. 11-13).

### 4. Matériel et méthodes

Au **Mourrel Blanc**, 28 fragments de dalles portant 39 traces ont été récoltés sur l'affleurement 1 et, 20 m à l'ouest, 5 fragments avec 10 traces. L'affleurement 2 permet la récolte de 2 fragments portant 3 traces. A **Pech Laurié**, l'affleurement 3 fournit 7 fragments portant 12 traces ; **Aux Aiguilles**, l'affleurement 4 permet la récolte de 11 fragments portant 15 traces ; Soit un total de 53 fragments pour 79 traces.

Il a ainsi été possible de tenter une analyse morphométrique. La précision des mesures reste



**Fig. 5 - 1 à 3.** Érosion induite montrant trois étapes successives dans l'élimination des 2 à 3 mm supérieurs de sédiments par jet d'eau dirigé vers *Paleodictyon nodosum* sur le fond marin, exposant progressivement un réseau hexagonal horizontal sous des puits verticaux (captures d'images vidéo, D.S.V. Alvin dive3900) ; **4.** Reconstruction 3-D du modèle moderne de *P. nodosum* basé sur l'observation du modèle hexagonal des trous à l'interface sédiment-eau et des puits verticaux reliés à un réseau hexagonal horizontal sous-jacent de tunnels ou de tubes (modèle et photo de Hans Luginsland). Photos et dessins extraits de Rona *et al.* 2009.

toutefois imparfaite en raison de la qualité inégale des moulages du réseau. En se limitant aux mailles qui nous paraissaient représentatives, nous avons mesuré la longueur des mailles (L) et le diamètre des segments rectilignes (d). Pour l'analyse para-systématique, nous considérons également la hauteur de la maille (H), la longueur des segments (S) et le diamètre du cercle inscrivant l'hexagone (D).

Nous devons souligner la relative homogénéité de forme puisque, concernant plus de 40 fragments, L varie de 2.5 à 3.3mm, H de 2 à 2.5 mm, S de 1.3 à 1.7 mm et D de 3 à 4 mm. Quelques mailles de 5 fragments sont seulement légèrement plus petites, L = 2 mm, H = 2 mm, S = 1 mm et D = 3 mm en moyenne, mais d'autres, 5 fragments, sont encore plus réduites, L = 1.2 mm, H = 1.2 mm, S = 0.8 mm et D = 1.9 mm en moyenne (**Fig. 6**).

## 5. L'ichnogenre *Paleodictyon*

*Paleodictyon* Meneghini in Murchison, 1850,  
Savi & Meneghini, 1851

**Diagnosis** : Three-dimensional network trace fossil consisting of horizontal net composed of regular to irregular hexagonal meshes and vertical outlets.

*Preferentially, the net is preserved (after Uchman 1995).*

**Diagnose** : Trace fossile de réseau tridimensionnel constitué d'un réseau horizontal composé de mailles hexagonales régulières à irrégulières et de sorties verticales (**Fig. 5**). Le filet est de préférence préservé dans la majorité des cas (d'après Uchman 1995).

### Remarque

Meneghini, en 1850, le décrit ainsi, *Frons reticulata, areis pentagonis* - C'est-à-dire forme réticulée et pentagonale - mais il ne le figure pas. Toutefois, Peruzzi dès 1880, puis Sacco en 1888, figurent *Paleodictyon* dont les mailles sont hexagonales (**Fig. 7.2, 3**). Entre temps, Van der Mark (1863) figure une trace similaire qu'il nomme *Glenodictyon hexagonum* et qu'il attribue à une éponge de mer (**Fig. 7.1**). Ainsi certains auteurs (Uchman 1995, 1998 ; Rütters & McCann 2018) ont fait suivre l'ichnogenre *Paleodictyon* du nom d'un sous-ichnogenre (*Glenodictyon*). Mais même Uchman (2001) abandonne cette subdivision.

### Classification

*Paleodictyon* est un représentant important des Graphoglyptides, terme introduit à l'origine par le géologue et paléontologue autrichien Fusch (1895),

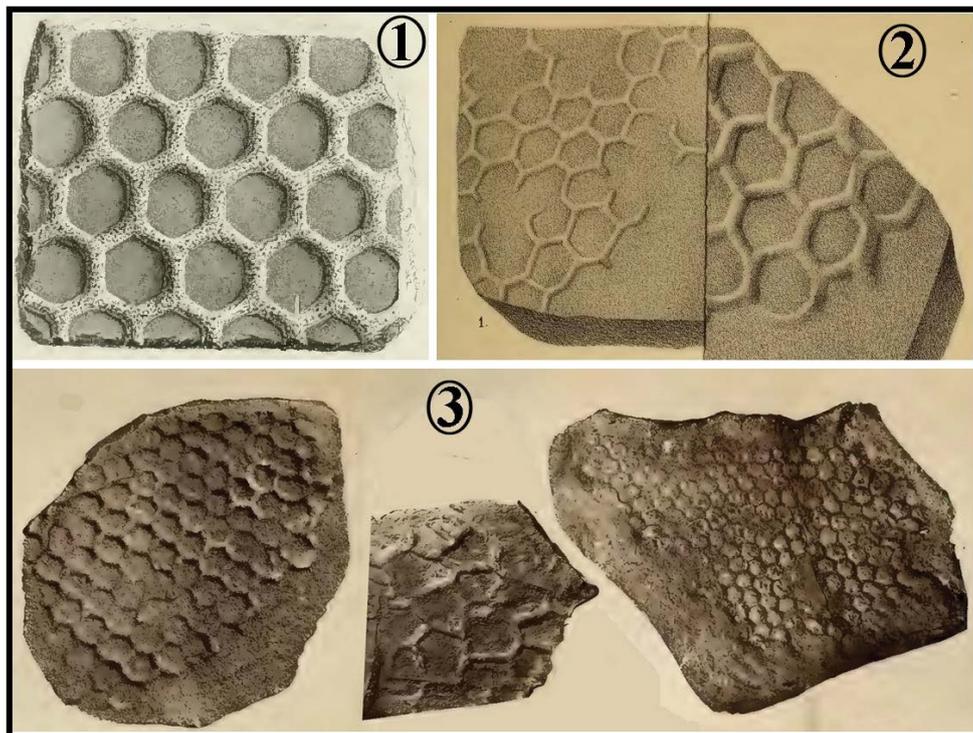
Fragments	d (segment)	L (maille)	<i>Paleodictyon</i>
1-12c	0,4	0,7	<i>P. minimum</i>
1,8b	0,3	0,9	
1,7a	0,3	1	
1,8	0,3	1	
4,3-2	0,3	1,1	
1,3a	0,4	1,2	
1-12b	0,4	1,2	
1,8a	0,3	1,5	
1,11-2	0,55	1,3	<i>P. latum</i>
1,10	0,6	1,5	
1,11-1	0,65	1,5	
2,1	0,5	1,9	
2,2	0,65	1,9	
2,3	0,5	1,9	
1,1	0,6	2	<i>P. strozzi</i>
2,4	0,65	2,3	
1,7	0,5	2,4	
1,3	0,6	2,5	
1,9a	0,4	2,6	
1-2a	0,7	2,7	
1-12a	0,7	2,7	
1,5a	0,6	2,7	
1,2	0,7	2,8	
4,3-1	0,6	2,9	
1,4a	0,5	3	
1,4b	0,5	3	
1,5	0,6	3,1	
1,4	0,5	3,3	
1,9	0,5	3,5	
1,9b	0,6	4	

**Fig. 6** - Tableau des caractéristiques numériques des *Paleodictyon* d'Argens-Minervois.

comme nom informel pour un groupe diversifié de traces fossiles ornementales observées toujours sur les faces inférieures des bancs de grès du flysch (Seserman *et al.* 2023), bien que nous ne soyons pas dans ce type de dépôts.

La classification parasystématique des *Paleodictyon* en ichnoespèces différentes est basée sur la taille des mailles, l'épaisseur des cordons en relief et la régularité ou l'irrégularité des mailles (Wanner 1949). Cette dernière distinction a été abandonnée et Uchman (1995) propose une distinction morphologique objective des ichnoespèces de *Paleodictyon* basée sur les paramètres morphométriques du diamètre des segments de l'hexagone en relief (désignés comme tunnels, cordons, terriers ou nervures suivant les auteurs) et de la taille maximale des mailles. (Uchman 2003 ; Morgan *et al.* 2019) (**Fig. 6**).

Mais la taille des mailles peut être due à la croissance ontogénétique du producteur plutôt qu'à une différence spécifique (Chamberlain 1971). De ce fait la séparation en de nombreuses ichnoespèces est controversée et il ne fait aucun doute que de nombreuses ichnoespèces sont synonymes (par exemple Ksiazkiewicz 1977, McCann & Pickerill 1988, Crimes & Crossley 1991). Toutefois, en fonction de nos mesures et malgré une certaine gradation de la taille des mailles, nous proposons un découpage spécifique en fonction de la classification de Uchman, qui est la plus largement utilisée dans les publications récentes (par exemple Fürsich *et al.* 2007, Morgan *et al.* 2019, Jasin & Firdaus 2019, Malekzadeh & Wetzel 2020).



**Fig. 7** – Anciennes figurations de *Paleodictyon*. 1. 1863 Van der Mark, *Glenodictyon hexagonum*. 2. 1880 Peruzzi. 3. 1888 Sacco.

## 6. Systématique des ichnoespèces identifiées

**Ichnoespèce : *Paleodictyon minimum* Sacco, 1888**

**Fig. 8**

Les traces de *P. minimum* ont été déterminées sur 3 fragments de l’affleurement 1 et 2 de l’affleurement 4.

**Diagnosis :** *Very small Glenodictyum, mesh-size up to 2 mm, string diameter up to 0.5 mm (Uchman, 1995).*

**Diagnose :** *Glenodictyum (Paleodictyon) très petit, maille jusqu’à 2 mm, diamètre du cordon jusqu’à 0,5 mm (Uchman, 1995).*

**Ichnoespèce : *Paleodictyon latum***

**Vialov & Golev, 1965**

**Fig. 9**

*P. latum* a été identifié sur 2 fragments de l’affleurement 1 et sur 3 fragments de l’affleurement 3.

**Diagnosis :** *Very small Glenodictyum, mesh-size up to 2 mm, string diameter from 0.5 to 1.0 mm (modified Uchman 1995).*

**Diagnose :** *Glenodictyum (Paleodictyon) très petit, maille jusqu’à 2 mm, diamètre du cordon de 0,5 à 1,0 mm (modifié par Uchman 1995).*

**Ichnoespèce : *Paleodictyon strozzii* Meneghini, 1850**

**Fig. 10**

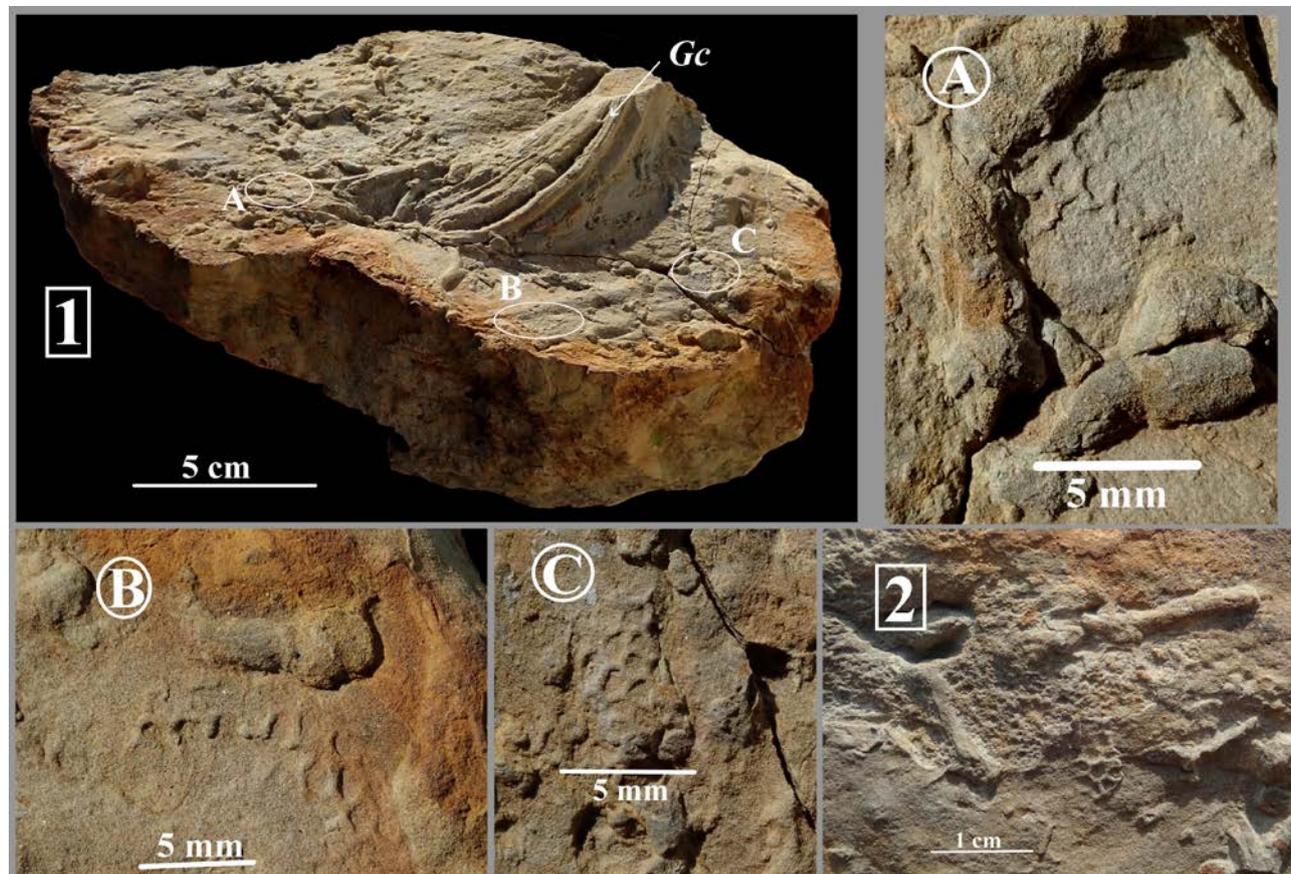
C’est l’ichnoespèce la plus représentée, identifiée sur plus de 40 fragments. Elle est présente également sur le fragment récolté dans les Corbières sur la commune de Coustouge (Plaziat 1984) (Fig. 1-2)

**Diagnosis :** *Small Glenodictyum, net 2-6 mm in size and 0.2-1.0 mm in string diameter (Uchman, 1995).*

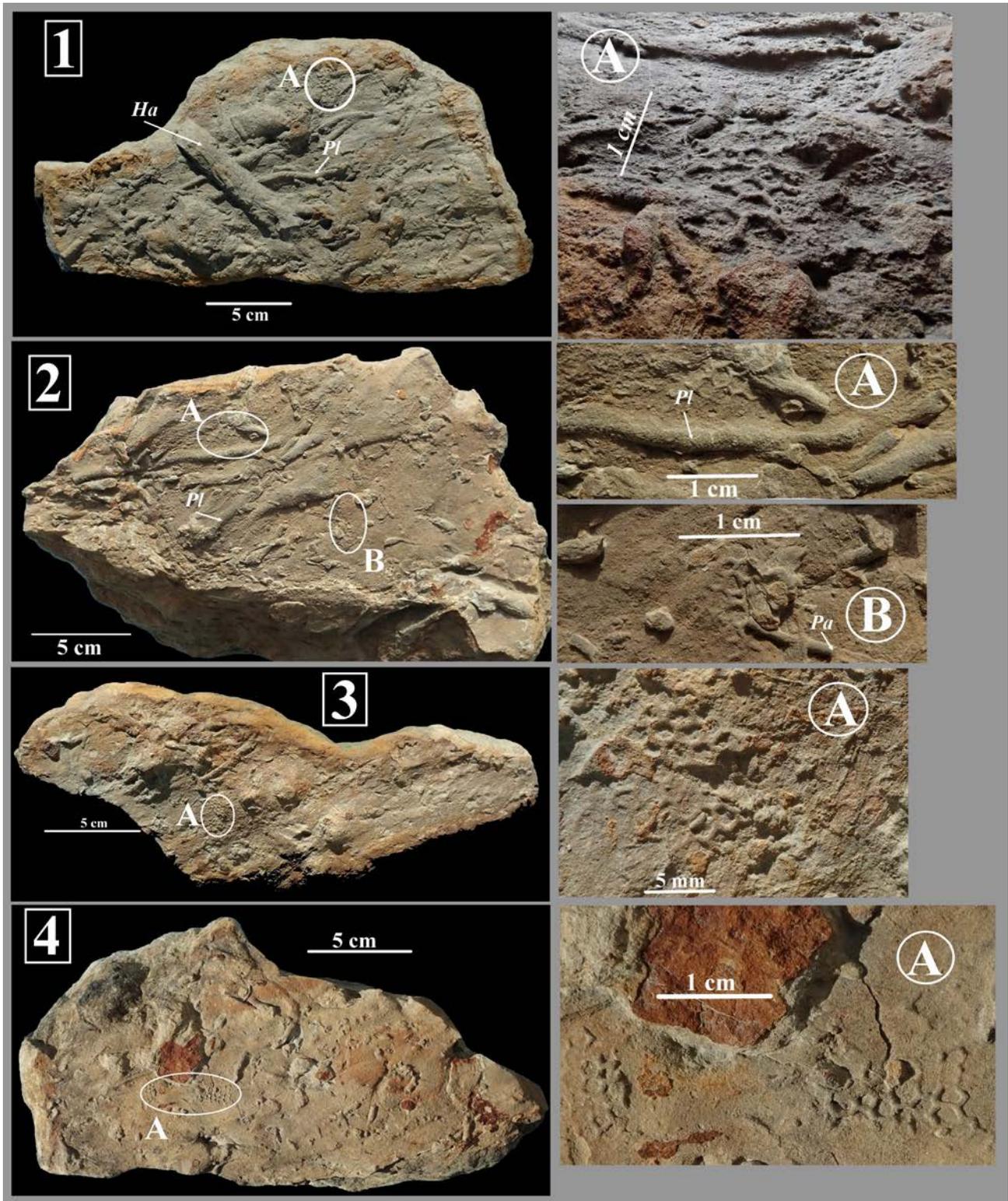
**Diagnose :** *Petit Glenodictyum (Paleodictyon), filet de 2 à 6 mm de taille et de 0,2 à 1,0 mm de diamètre de corde (Uchman, 1995).*

## 7. Répartition, environnements

*Paleodictyon* est reconnu sur tous les continents (Kushlin 1982), et il apparaît dès le début du Cambrien période à laquelle il a été considéré qu’il vivait dans des eaux peu profondes (Crimes & Crossley 1991 ; Crimes et al. 1992). C’est une trace principalement marine, mais elle serait aussi présente dans des séries gréseuses continentales du Carbonifère (Archer & Maples 1984 ; Pickerill 1990). *Paleodictyon* semble avoir migré vers des environnements bathiaux à abyssaux au début de l’Ordovicien, et il est depuis considéré comme l’un des marqueurs des dépôts des grandes profondeurs sous-



**Fig. 8 - *Paleodictyon minimum*, Sacco 1888. 1.** Affleurement 1 (Gc : Groove casts, cependant trace similaire à *Phycodes* Richter 1850), fragment 8 ; **2.** Affleurement 1, fragment 3.

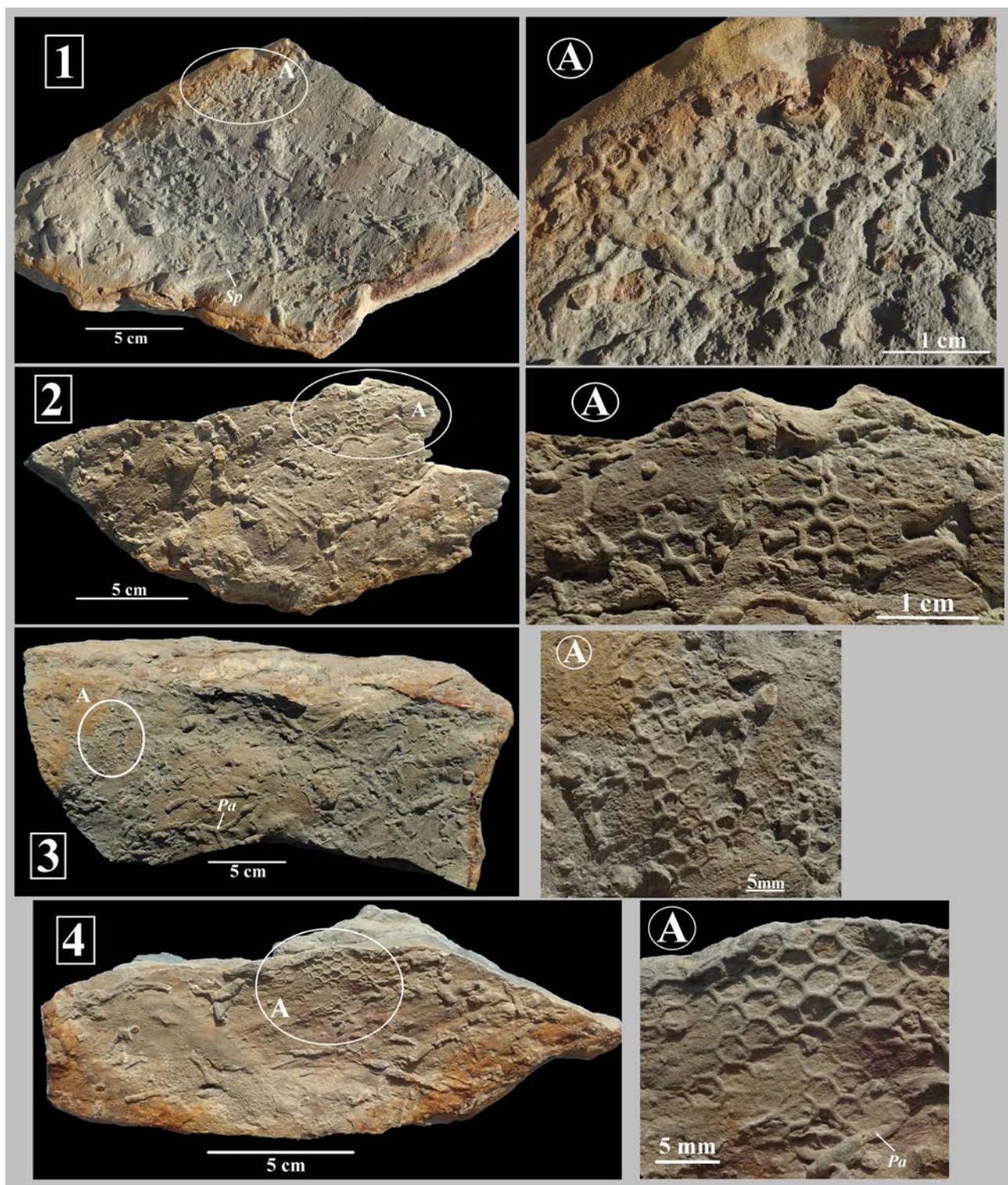


**Fig. 9** - *Paleodictyon latum* Vialov & Golev, 1965. **1.** Affleurement 3, fragment 2 ; **2.** Affleurement 3, fragment 1 ; **3.** Affleurement 1, fragment 11 (*Ha* : possible *Halopoa* Torell 1870 ; *Pl* : probable *Planolites* Nicholson 1873 ; *Pa* : Possible *Palaeophycus* Hall 1847).

marines, l'une des composantes la plus caractéristique de l'ichnofaciès dit à *Nereites* (Seilacher 1967, 2007 ; Uchman *et al.* 2004 ; Uchman 2007 ; Wetzel *et al.* 2007 ; Buatois *et al.* 2001, 2009). L'ichnofossile *Paleodictyon* a cependant été également signalé dans de rares dépôts d'eaux peu profondes, estimés entre 50 et 300 m de profondeur dans un affleurement du Trias-Jurassique en

Iran (Fürsich *et al.* 2007), de l'Oxfordien d'Aquitaine (Hantzpergue & Branger 1992) et dans divers dépôts néritiques allant du Cambrien jusqu'au Miocène (Kikuchi 2018 ; Malekzadeh & Wetzel 2020).

À l'Éocène, sa présence n'avait été que rarement signalée, mais la trace est bien présente dans le sud de l'Argentine (Lopez-Cabrera *et al.* 2008 ; Oliviero



**Fig. 10** - *Paleodictyon strozzii* Meneghini, 1850. **1.** Affleurement 1, fragment 2 ; **2.** Affleurement 3, fragment 4 ; **3.** Affleurement 1, fragment 9 ; **4.** Affleurement 1, fragment 3 (*Sp* : *Spongiomorpha* Saporta 1887 ; *Pa* : *Palaeophycus* Hall 1847).

*et al.* 2010), au Vénézuéla (Macsoy 1967), à Taïwan (Kikuchi 2018), en Turquie (Uchman *et al.* 2004), en Iran (Malekzadeh & Wetzel 2020), en Roumanie (Buatois *et al.* 2001), en Autriche (Seilacher 2007), dans les Pyrénées espagnoles (Llompert-Diaz 1984 ; Uchman 2001, Cummings & Hodgson 2011) et les Corbières (Plaziat 1984).

Des traces similaires, attribuées à *Paleodictyon nodosum* Seilacher 1977, sont également observées dans les mers actuelles les plus profondes, dès 1978 au niveau de la dorsale médio-atlantique entre 3200 et 3700 m de profondeur, et les similitudes morphologiques sont si flagrantes que c'est le nom de l'ichnofossile qui a été repris pour ces traces actuelles (Rona & Merrill

1978 ; Rona *et al.* 2009). Depuis, elle a été identifiée dans tous les océans (Ekdale 1980 ; Przeslawski *et al.* 2012 ; Miguez-Salas *et al.* 2023) et jusqu'à 6440 m de profondeur dans la fosse du Japon (Swinbanks 1982) (**Fig. 5**).

## 8. Organisme traceur potentiel de *Paleodictyon*

De nombreuses hypothèses ont été formulées, aussi bien en ce qui concerne le traceur potentiel que la classe éthologique de ce dernier, correspondant à son activité comportementale. Meneghini (1850, 1851), créateur de l'ichnoespèce *Paleodictyon strozzii*, soutient une « analogie évidente » avec les thalles de l'algue verte *Hydrodictyon* Roth 1797, mais aussi qu'elle est « de forme similaire » à *Halodictyon*, Kützing 1843. Ce rapprochement est repris plus tard par Sylvestri (1911) et Koriba & Miki (1939), mais aussi par Kushlin (1982) qui précise qu'il peut s'agir de l'empreinte laissée par une algue en lame posée sur le fond.

D'autres auteurs pensent que ces traces pourraient être le fait d'éponges de mer (Van der Marck 1863 ; Ehrlich 2010) auxquelles Van der Marck rattache une ichnoespèce similaire qu'il décrit et figure sous le taxon *Glenodictyum hexagonum*.

Seilacher (1977) propose plusieurs fonctions possibles, comme un piège à nourriture en suspension, ou comme un lieu d'élevage de bactéries, classe éthologique Agrichnia, ou encore comme un parcours de recherche de nourriture, l'activité comportementale correspondant aux Fodinichnia. Cette dernière hypothèse n'est pas très économe, l'animal étant obligé de repasser plusieurs fois dans une même section, ce qui n'est pas un comportement optimal.

Ces hypothèses ont été largement reprises et admises (par exemple Wetzal 2000, Seilacher 2007, Monaco 2008).

Il faut enfin souligner que, bien que des traces attribuées à *Paleodictyon* aient été observées de nombreuses fois dans les profondeurs bathyales et abyssales des océans actuels et qu'il n'a pas été possible d'identifier leur auteur. Cependant, Rona & Merrill (1978) suggèrent que ces traces actuelles évoquent la forme comprimée d'une éponge siliceuse hexactinellides. Swinbanks (1982) a, en revanche, proposé qu'elles pourraient être associées aux protistes Xenophyophores, ce qu'acceptent Rona *et al.* (2003) qui concluent que la structure de tunnel était construite par le corps tabulaire d'un membre endofaunique de Xenophyophores, un groupe de foraminifères au comportement endofaunique (Levin 1994), ou encore dans le cadre d'une stratégie d'alimentation (agriculture bactérienne) d'un invertébré benthique inconnu. Pour plus tard envisager que la forme moderne corresponde au corps comprimé d'une éponge Hexactinellide adaptée à un substrat sédimentaire non consolidé de sorte que la forme fossile serait un fossile corporel et non un ichnofossile (Rona *et al.* 2009). L'attribution à un comportement de culture bactérienne

(récolte et piégeage), dont l'auteur est inconnu, paraît bien théorique et interprétatif, il n'y a aucune preuve convaincante pour étayer cette interprétation qui est jugée fortement contestable (Hsieh *et al.* 2019).

Force est de constater que le traceur de cette structure, actuellement sujette à de nombreuses hypothèses contradictoires, reste inconnu. Nous privilégierons toutefois l'hypothèse de Seilacher (1977), considérant *Paleodictyon* comme un ichnofossile.

## 9. Structures et traces fossiles associées

La base des bancs de grès porte également le moulage de rares *tool marks et groove casts* et a été affectée par de nombreux terriers et galeries surtout horizontaux, quelque peu déformés par l'action érosive du courant et s'enfonçant rarement et peu dans la vase sous-jacente. Ceux-ci sont représentés principalement par *Planolites* Nicholson 1873, *Ophiomorpha nodosa* Lundgren 1891 et *Spongiomorpha* Saporta 1887 (**Fig. 11 à 13**).

## 10. Conclusion

Dans l'Ilerdien moyen du sud du Minervois, les traces de *Paleodictyon* sont très fragmentaires, peut-être parce que l'érosion subie par le fond vaseux avant le dépôt soudain du sable a été inégale comme le montre les rares rainures de *tool marks et groove casts* qui ont affecté cette surface façonnée probablement par un courant de tempête. Ainsi les *Paleodictyon* occupent seulement une partie des petites surfaces non affectées par les bioturbations des terriers principalement par *Planolites* Nicholson 1873, *Ophiomorpha nodosa* Lundgren 1891 et *Spongiomorpha* Saporta 1887, qui remanient le sable (**Fig. 11 à 13**).

Les nombreux spécimens de *Paleodictyon* qui ont été observés dans les quatre affleurements d'un site de l'Ilerdien moyen (Yprésien supérieur) se sont développés dans un paléoenvironnement proche de l'axe du Bassin de Carcassonne, dans la zone où dominait la sédimentation de vase terrigène subtidale, en position distale par rapport aux apports deltaïques sableux pyrénéens, mais à une profondeur qui n'a guère dû excéder 100 m si on en juge par le faciès à crinoïdes qui lui fait suite plus à l'ouest (Roux *et al.* 2021). Les réseaux à *Paleodictyon* se sont développés sur un sol vaseux, dont l'absence de peuplement fossilisable suggère qu'il appartenait à un milieu particulièrement pauvre en nutriments. Le confinement de ce fond du golfe nord-pyrénéen s'approchant des conditions de milieu défavorables de certaines parties des grands fonds océaniques.

*Paleodictyon* qui a été considéré comme un des ichnofossiles les plus typiques des zones les plus profondes, bathyales et abyssales, caractérisées par l'ichnofaciès à *Nereites* (Seilacher, 1967), s'est donc développé aussi dans la zone subtidale, où les types

de terriers horizontaux associés sont typiques de l'ichnofaciès à *Cruziana* (Seilacher 1967) associé à des environnements marins peu profonds.

L'extrême sud du Minervois, où la présence de cet ichnofossile est maintenant bien documentée, contribue donc à la démonstration de sa dépendance à d'autres facteurs environnementaux que ceux des grandes profondeurs océaniques, comme à ceux des milieux dont le confinement réduit, localement et /ou temporairement, les possibilités de développement des organismes hétérotrophes.

**Remerciements** : Merci à Jean-Claude Plaziat pour son aide à la rédaction de ce document et pour les nombreux échanges sur le sujet et les corrections proposées tout au long de l'étude.

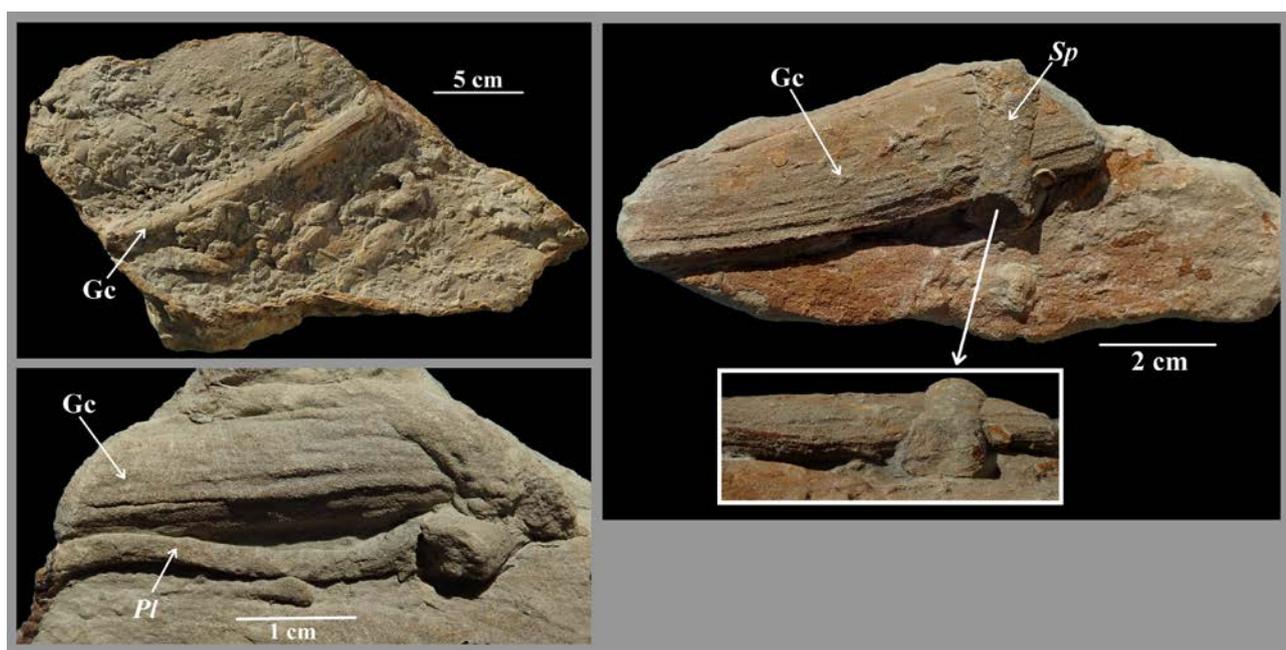
Merci à Dirk Knaust, Equinor Stavanger (Norvège) et Alfred Uchman, Jagiellonian University, Kraków (Pologne) pour leur aide à la détermination des traces fossiles associées.

A Daniel Vizcaïno pour la relecture attentive du manuscrit et à Philippe Fauré pour les corrections et les suggestions de modifications de plan et de rédaction.

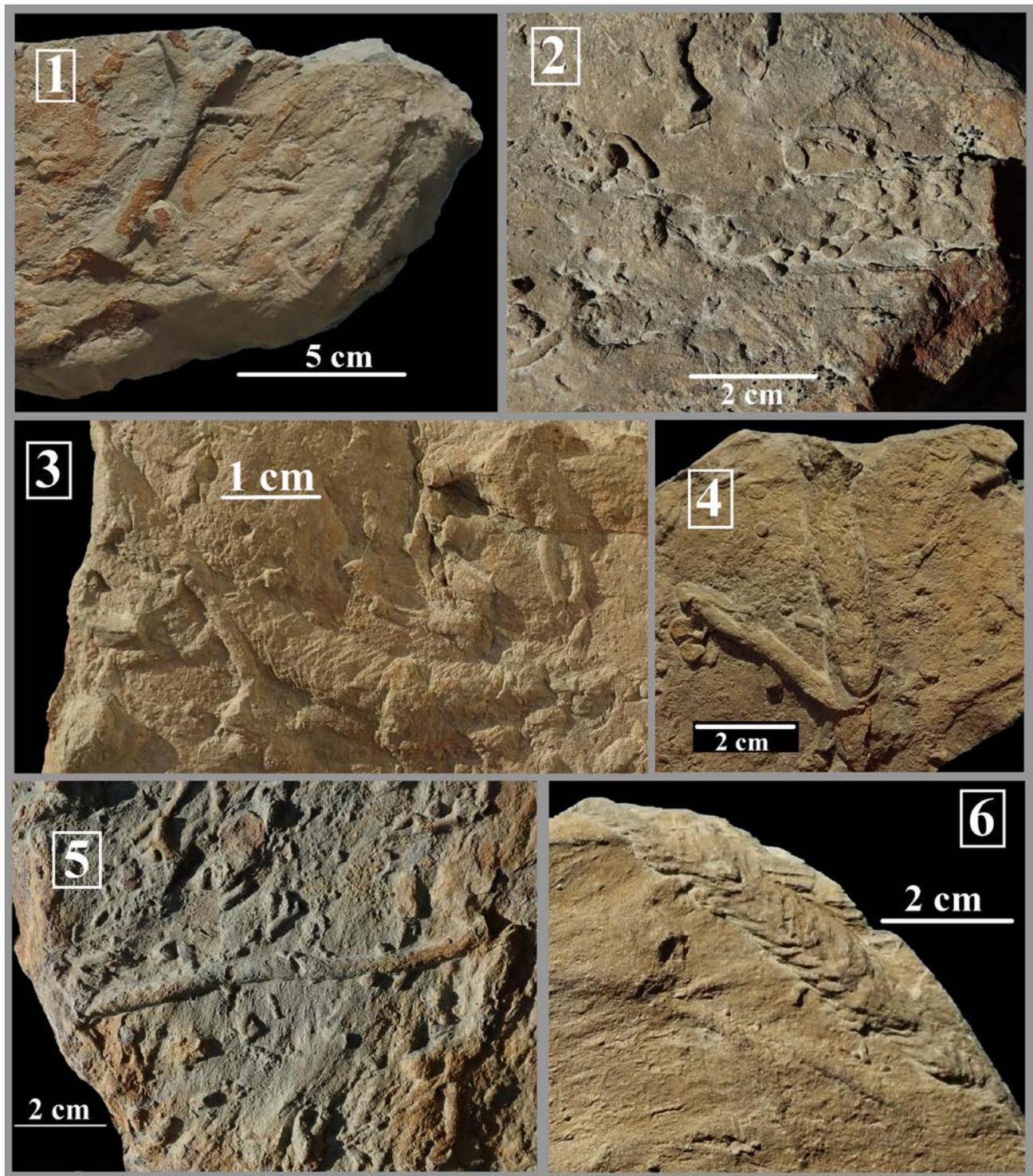
## Références

Archer A.W. & Maples C.G. (1984) - Trace-fossil distribution across a marine-to-nonmarine gradient in the Pennsylvanian of southwestern Indiana. *Journal of Paleontology*, 58 (2) : 448-466.  
 Baucon A. (2010) - Da Vinci's Paleodictyon: the fractal beauty of traces. *Acta Geologica Polonica*,

Warszawa, 60 (1) : 3-17.  
 Billings E. (1862) - New species of fossils from different parts of the Lower, Middle, and Upper Silurian rocks of Canada. *Palaeozoic Fossils, geology survey of canada*, 1 : 96-168.  
 Buatois L.A., Mangano M.G. & Sylvester Z. (2001) - A diverse deep marine ichnofauna from the Eocene Tarcau Sandstone of the Eastern Carpathians, Romania. *Ichnos*, 8 : 23-62.  
 Buatois L.A., Mangano M.G., Brussa E.D., Benedetto J.L. & Pompei J.F. (2009) - The changing face of the deep: Colonization of the Early Ordovician deep-sea floor, Puna, northwest Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 280 : 291-299.  
 Chamberlain C.K. (1971) - Morphology and ethology of trace fossils from the Ouachita Mountains, southeast Oklahoma. *Journal of Paleontology*, (45) : 212-246.  
 Crimes T.P. & Crossley J.D. (1991) - A diverse ichnofauna from Silurian flysch of the Aberystwyth Grits Formation, Wales. *Geological Journal*, 26 : 27-64.  
 Crimes T.P., Garcia Hidalgo J.F. & Poire D.G. (1992) - Trace fossils from Arenig flysch sediments of Eire and their bearing on the early colonisation of the deep seas. *Ichnos*, 2 : 61-77.  
 Cummings J.P. & Hodgson D.H. (2011) - Assessing controls on the distribution of ichnotaxa in submarine fan environments, the Basque Basin, Northern Spain. *Sedimentary Geology*, 239 : 162-187.  
 Ehrlich H. (2010) - Paleodictyon Honeycomb Structure in Biological Materials of Marine Origin : Invertebrates. *Springer Netherlands* : 81-85.  
 Ekdale A.A. (1980) - Graphoglyptid burrows in modern



**Fig. 11** – Groove casts, moulages de rainures qui se forment lorsque des écoulements à grande vitesse (par exemple, la tempestite ou la turbidite) créent un motif sur un lit sous-jacent (Gc : Groove casts ; Sp : *Spongeliomorpha* Saporta 1887 ; Pl : *Planolites beverleyensis* Billings 1862).



**Fig. 12** – Différents types de terriers associés à *Paleodictyon* : **1.** *Ophiomorpha rudis* (Książkiewicz 1977) ; **2.** *Ophiomorpha nodosa* Lundgren 1891 ; **3 et 4.** *Spongeliomorpha oraviense* Książkiewicz 1977 ; **5.** *Spongeliomorpha Saporta* 1887 ; **6.** *Protovirgularia* M'Coy 1850.

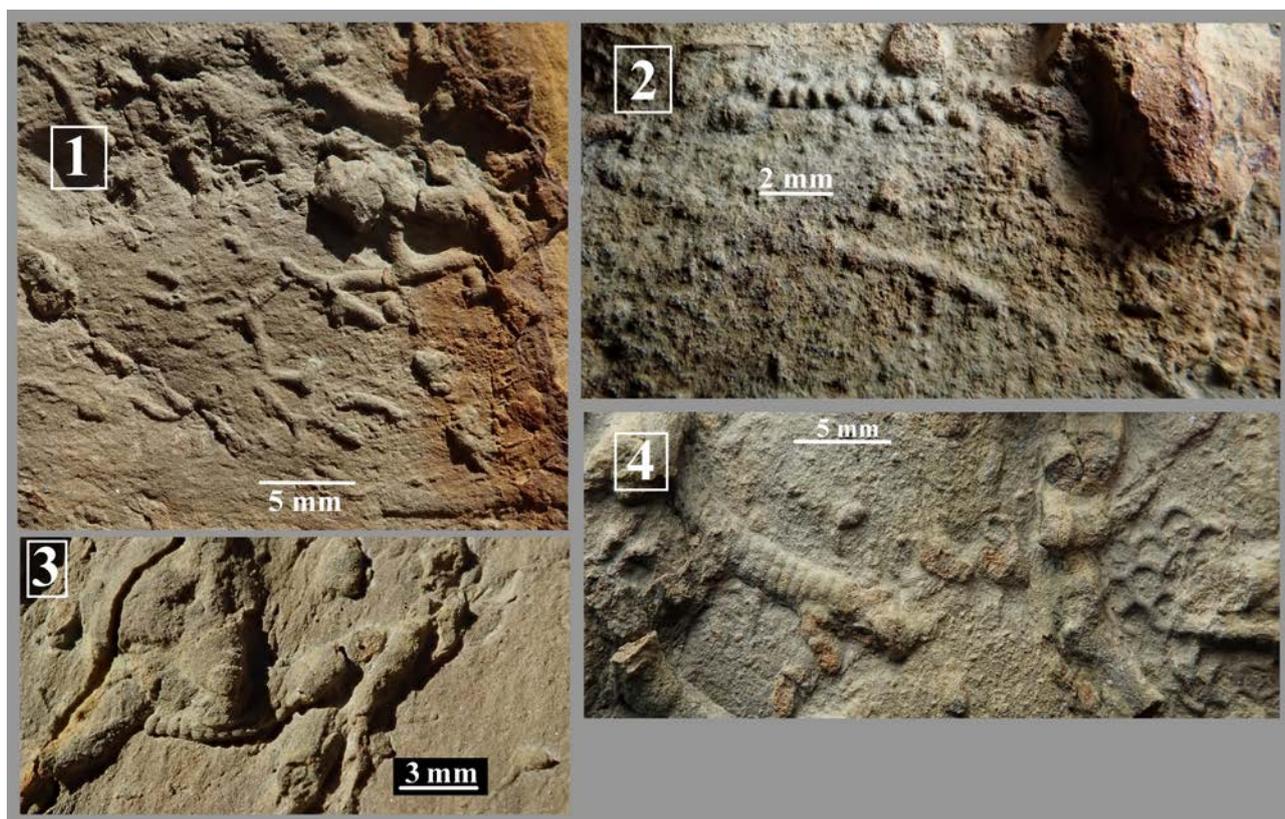
deep-sea sediment. *Science*, 207 : 304-306.

Fuchs T. (1895) - Studien über Fucoïden und Hieroglyphen. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, Vienne, 62 : 369-448.

Fürsich F.T., Taheri J., & Wilmsen M. (2007) - New occurrences of the trace fossil *Paleodictyon* in shallow marine environments: examples from the Triassic–Jurassic of Iran. *Palaios*, 22 : 408-416.

Hall, J. (1847) - Palaeontology of New York. Vol. 1. Containing descriptions of the organic remains of the lower division of the New York System. Albany, C. Van Benthuysen, 338 p.

Hantzpergue P. & Branger P. (1992) - The ichnogenus *Paleodictyon* in the Upper Cretaceous Oxfordian neritic formations of northern Aquitaine. *Geobios*, 25 : 195-205.



**Fig. 13** – 1. Possible *Protopaleodictyon* Książkiewicz, 1958 ; 2. Ressemblance avec *Protovirgularia dichotoma* M’Coy 1850 ou possible *Helicodromites (Helicorhaphé) tortilis* (Książkiewicz 1970) ; 3. Non déterminée, la trace est similaire à celle de *Helicodromites helix* Uchman & Rattazi 2023, mais elle est beaucoup plus petite ; 4. Possible *Ophiomorpha annulata* Książkiewicz, 1977.

- Hsieh S., Schassburger A. & Plotnick R.E. (2019) – The modern and fossil record of farming behavior. *Paleobiology*, 45 (3) : 395-404.
- Jasin B. & Firdaus M.S. (2019) - Some deep-marine ichnofossils from Labuan and Klias Peninsula, west of Sabah. *Bulletin of the Geological Society of Malaysia*, 67 : 47-51.
- Kikuchi K. 2018 - The occurrence of Paleodictyon in shallow-marine deposits of the Upper Cretaceous Mikasa Formation, Hokkaido Island, northern Japan : Implications for spatiotemporal variation of the Nereites ichnofacies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 503 : 81-89.
- Koriba K. & Miki S. (1939) - On Palaeodictyon and fossil Hydrodictyon in Jubilee Publication in the Commemoration of Professor H. Yabe, M.I.A. Sixtieth Birthday. *Geological Survey of Japan*, 1 : 55-68.
- Książkiewicz M. (1958) - Stratigraphy of the Magura Series in the Sredni Beskid (carpathians.). *Biuletyn Instytutu Geologicznego*, 153 : 43-96.
- Książkiewicz M., 1970 - Observations on the ichnofauna of the Polish Carpathians. *Geological Journal, Special Issue*, 3 : 283-322.
- Książkiewicz M. (1977) - Trace fossils in the flysch of the Polish Carpathians. *Palaeontologica Polonica*, 36 : 1-208.
- Kushlin B.K. (1982) - On the algal nature of *Paleodictyon*. *International Geology Review*, 24 : 269-278.
- Kützing F.T. (1843) - *Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange*. Mit 80 farbig gedruckten Tafeln, gezeichnet und gravirt vom Verfasser. pp. [part 1] : [i]-xxxii, [1]-142, [part 2 :] 143-458, 1, err.], pls 1-80. Leipzig : F.A. Brockhaus.
- Levin L.A. (1994) - Paleoecology and Ecology of Xenophyophores. *Palaios*, 9 : 32-41.
- Llompart Diaz C. (1984) - Presencia de *Paleodictyon* en sedimentos someros del Eoceno superior prepirenaico. *Congreso Espanol de Geologia*, 1 : 443-449.
- López Cabrera M. I., Olivero E., Carmona N. & Ponce J. J. (2008) - Cenozoic trace fossils of the Cruziana, Zoophycos and Nereites ichnofacies from the Fuegian Andes, Argentina. *Ameghiniana*, 45 (2) : 377-392.
- Lundgren B. (1891) - Studier öfver fossilförande Iösa block. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, 13 : 111-121.
- Macsotay O. (1967) - Huellas problematicas y su valor paleoecologico en Venezuela. *GEOS Revista Venezolana de Ciencias de la Tierra*, 16 : 779.
- Malekzadeh M. & Wetzel A. (2020) – *Paleodictyon* in shallow-marine settings – an evaluation based on eocene examples from Iran. *Palaios*, 35 : 377-390.
- Martinez A. (2022) - Pistes d’oiseaux et autres traces

- fossiles de l'Éocène 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.
- Martinez A. (2024) - Piste fossile d'un invertébré énigmatique sur le rivage marin languedocien du début de l'Éocène (est du Déroit de Carcassonne, Aude, France). Étude critique de l'ichnoespèce *Protovirgularia dichotoma*. *Carnets natures*, 11 : 49-58 <https://carnetsnatures.fr/volume11/protovirgularia-alain-martinez.pdf>
- McCann T. & Pickerill R.K. (1988) - Flysch trace fossils from the Cretaceous Kodiak Formation of Alaska. *Journal of Paleontology*, 62 (3) : 330-348.
- 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, volume 6, London: 270-290.
- Meneghini G. G. (1850) In Salvi, P. and Meneghini, G. G. - Osservazioni stratigrafiche e paleontologiche concernenti la geologia della Toscana e dei paesi limitrofi. In Murchison, R. (ed.), *Memoria sulla struttura geologica delle Alpi degli Apennini e dei Carpazi: Stemgranucale*, Firenze : 246-528.
- Meneghini G. G. (1851) In Savi P. et Meneghini G.G. - Osservazioni stratigrafiche e paleontologiche concernenti la geologia della Toscana e dei paesi limitrofi. *Appendix to Murchison : Memoria sulla Struttura Geologica delle Alpi*. Firenze. 246 p.
- Metz R. (2012) - The Trace Fossil *Paleodictyon* within The Cruziana Ichnofacies: First Record from The Devonian in Pennsylvania. *Ichnos: An International Journal for Plant and Animal Traces*, 19 (4) : 190-193.
- Miguez-Salas O., Rodríguez-Tovar F.J., Ekdale A.A. Kaiser S., Brandt A. & Gooday A.J. (2023) - Northernmost (Subarctic) and deepest record of *Paleodictyon*: paleoecological and biological implications. *Sci Rep*, 13 (7181) <https://www.nature.com/articles/s41598-023-34050-w>.
- Monaco P. (2008) - Taphonomic Features of *Paleodictyon* and Other Graphoglyptid Trace Fossils in Oligo-Miocene Thin-Bedded Turbidites, Northern Apennines, Italy. *Palaios*, 23 : 667-682.
- Morgan A., Henderson C.M., & Pratt B.R. (2019) - A giant *Protopaleodictyon* from the middle Cambrian of western Canada. *Ichnos*, 26 : 216-223.
- Nicholson H. A. (1873) - Contributions to the study of the errant Annelides of the older Paleozoic rocks. *Proceedings of the Royal Society of London*, 21 : 288-290.
- Olivero E.B., Lopez-Cabrera M.I., Malumian N. & Torres Carbonell P.J. (2010) - Eocene graphoglyptids from shallow-marine, high-energy, organic-rich, and bioturbated turbidites Fuegian Andes, Argentina. *Acta Geologica Polonica*, 60 : 77-91.
- Peruzzi D.G. (1880) - Osservazioni sui generi *Paleodictyon* e *Paleomeandron* dei terreni Cretacei ed Eocenici dell' Appennino Sett. E centrale. *Societa Toscana di Science Naturali* : Pisa, 5. 395 p.
- Pickerill R.K. (1990) - Non marine *Paleodictyon* from the Carboniferous Albert Formation of southern New Brunswick. *Atlantic Geology*, 26 : 157-163.
- 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'Éocène. Stratigraphie, paléoenvironnements et évolution géographique, Thèse inédite Orsay, n°2885, 3 vol. 1362 p.
- Prave A. R., Duke W. L & Slattery W. (1996) - A depositional model for storm and tide-influenced prograding siliciclastic shorelines from the Middle Devonian of the central Appalachian foreland basin, USA. *Sedimentology*, 43 : 611-629.
- Przeslawski R, Dundas K, Radke L, Anderson TJ (2012) - Deep-sea Lebensspuren of the Australian continental margins. Deep Sea Research Part I. *Oceanographic Research Papers*, 65 : 26-35.
- Richter R. (1850) - Aus der thuringischen Grauwacke. *Deutsche Geologische Gesellschaft, Zeitschrift*, 2 : 198-206.
- Rona P.A. & Merrill G.F. (1978) - A benthic invertebrate from the mid-Atlantic ridge. *Bulletin of Marine Science*, 28 : 371-375.
- Rona P.A., Seilacher A., Luginsland H., Seilacher E., de Vargas C., Vetriani C., Bernhard J.M., Sherrell R.M., Grassle J.F., Low S. & Lutz R.A. (2003) - *Paleodictyon*, a living fossil on the deepsea floor. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 84 (16) (Fall Meeting, Supplement, Abstract OS32A-0241).
- Rona P.A., Seilacher A., de Vargas C., Gooday A.D., Bernhard J.M., Bowser S., Vetriani C., Wirsén C.O., Mullineaux L., Sherrell R., Grassle J.F., Low S. & Lutz R.A. (2009) - *Paleodictyon nodosum* ; A living fossil on the deep-sea floor. *Deep-Sea Research II*, 56 : 1700-1712.
- Roth A.W. (1797) - *Catalecta botanica* quibus plantae novae et minus cognitae describuntur atque illustrantur. Fasciculus secundus cum tabulis aeneis. IX. pp. [i-x], [i]-258, [1-2, add.], [1-2 index icon.], [1-5, index, 6-7 err., 8 note], IX pls. Lipsiae [Leipzig]: in Bibliopolio Io. Fr. Gleditschiano.
- Roux M., Martinez A. & Vizcaíno D. (2021) - A diverse crinoid fauna (Echinodermata, Crinoidea) from the Lower Eocene of the Gulf of Languedoc (Corbières, Aude, southern France). *Zootaxa* 4963 (2) : 201-242.
- Rütters S. & McCann T. (2018) - The ichnoassemblages of the Abad Member (Tortonian–Messinian), Vera Basin, SE Spain : implications for the regional tectonic and palaeogeographical evolution. *Geological Magazine*, 155 (6) : 1277-1304.
- Sacco F. (1888) - Note di paleoicnologia italiana. *Atti Societa Italiana Scienze Naturali*, 31 : 151-92.

- Saporta G. (1887) - Nouveaux documents relatifs aux organismes problematiques des anciennes mers. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 15 : 286-302.
- Seilacher A. (1967) - Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology*, 5 : 413-428.
- Seilacher A. (1977) - Pattern analysis of Paleodictyon and related trace fossils. In Crimes, T.P. & Harper, J.C. (eds) : Trace Fossils 2. *Geological Journal*, Special Issue 9 : 289-334.
- Seilacher A. (2007) - Trace fossil analysis, Chapter XI. Deepsea Farmers, Plate 55 Paleodictyon, *Springer-Verlag*, Berlin, Heidelberg : 156-158.
- Seserman A., Mare S. & Loghin S. (2023) - Paleodictyon assemblage from Frasin, Suceava County (Eastern Carpathians, Romania). *Carpathian Journal of Earth and Environmental Sciences*, 18 (1) : 105-113.
- Silverstri A. (1911) – Sulla vera natura dei Paleodictyon. *Bollettino Società Geologica Italiana*, 30 : 85-107.
- Swinbanks D.D. (1982) : Paleodictyon; the traces of infaunal xenophyophores? *Science*, 218 : 47-49.
- Torell O. M. (1870) - Petrifacta Suecana Formationis Cambricae. *Lunds Universitet, Arsskrift*, 6 (2/8) : 1-14.
- Uchman A. (1995) - Taxonomy and palaeoecology of flysch trace fossils: The Marnoso-arenacea Formation and associated facies (Miocene, Northern Apennines, Italy). *Beringeria*, 15 : 1-115.
- Uchman A. (1998) - Taxonomy and ethology of flysch trace fossils: revision of the Marian Książkiewicz collection and studies of complementary material. *Annales Société Géologique Polonaise*, 68 : 105-218.
- Uchman A. (2001) – Eocene flysch trace fossils from Hecho Group of the Pyrenees, northern Spain. *Beringeria*, 28 : 3-41.
- Uchman A. (2003) -Trends in diversity, frequency and complexity of graphoglyptid trace fossils: evolutionary and palaeoenvironmental aspects. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 192 : 123-142.
- Uchman A. (2007) - Deep-sea ichnology: development of major concepts. In: Miller, W. III (Ed.), *Trace fossils: concepts, problems, prospects*, Elsevier : 248-267.
- Uchman A., Janbu N. E. & Nemeč W. (2004) - Trace fossils in the Cretaceous-Eocene flysch of the Sinop-Boyabat Basin, central Pontides, Turkey. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 74 : 197-235.
- Uchman A. & Rattazzi B. (2023) - Cork screw-like horizontal trace fossils with a focus on a new ichnospecies of *Helicodromites* from the Oligocene Molare Formation of NW Italy. *Geological Quarterly* : 67-22.
- Van der Marck W. (1863) - Neue Beiträge zur Kenntnis der fossilen Fische und anderer Thierreste aus der jüngsten Kreide Westfalens, sowie Aufzählung sämtlicher seither in der westfälischen Kreide aufgefundenen Fischreste. *Palaeontographica*, 22 : 55-74.
- Vialov O. S. & Golev B. T. (1965) - O drobnom podrazdelcni gruppy Paleodictyonidae. (In Russian only). *Byulletin Moskovskovo Obshchestestva Ispityvania Prirody, Otdiel Geologii*, 40 : 93-114.
- Wanner J. (1949) - Lebensspuren aus der Obertrias von Seran (Molukken) und den Alpen. *Eclogae Geologicae Helveticae*, 42 : 183-195.
- Wetzel A (2000) - Giant Paleodictyon in Eocene flysch. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 160 :171-178.
- Wetzel, A., Blechschmidt, I., Uchman, A., Matter, A. (2007) - A highly diverse ichnofabric in Late Triassic deep-sea fan deposits of Oman. *Palaios*, 22 : 567-576.

DOAJ

DIRECTORY OF  
OPEN ACCESS  
JOURNALS



Soumis le 19 juin 2025  
Accepté le 21 juillet 2025  
Publié en ligne (pdf) le 26 juillet 2025