

# LE GAULT DU PERTHOIS : TERRIERS, PHOSPHATES ET PETITES CROTTES

The gault of Perthois : burrows, phosphates and small droppings

Gérard Breton\*

**Résumé.** Les Argiles tégulines de Courcelles, entre Vitry-le-François et Bar-le-Duc, sont exploitées dans deux carrières à Pargny-sur-Saulx (Marne) et Contrisson (Meuse) pour la fabrication de tuiles. A côté d'assez abondants corps fossiles (principalement Mollusques, parmi lesquels les Ammonites permettent une datation fine, et Crustacés), l'ichnologie de ces faciès argileux (« Gault ») est riche et comprend une assez grande variété de terriers et de microcoprolithes. Ces traces fossiles ne sont généralement repérables et étudiables que lorsque la diagénèse, en particulier ici la phosphatisation, les met en évidence. Plusieurs ichnotaxons nouveaux sont décrits : *Tibikoia faecacerva* isp. nov., *Tomaculopsis tomaculopsis* igen. nov., isp. nov., *Thoronetia tetrape* isp. nov., *Octotriangulella caseolus* isp. nov., *Triplifaex parallela* igen. nov., isp. nov., et *Podichnus donovani* isp. nov. La taphocénose des corps fossiles donne un aperçu sur la paléobiodiversité du Gault du Perthois ; la variété des témoins de l'activité biologique : traces fossiles, terriers, coprolithes et gastrolithe donne un aperçu différent et permet de compléter cet inventaire de la paléobiodiversité.

Mots-clés. Traces fossiles, ichnotaxons nouveaux, microcoprolithes, phosphate, taphonomie, Albien, Bassin de Paris

Summary. The "Argiles tégulines de Courcelles" Fm are exploited for tile-making in two quarries at Pargny-sur-Saulx (Marne) and Contrisson (Meuse), between Vitry-le-François and Bar-le-Duc. Besides rather common body fossils (mainly Molluscs amongst which Ammonites are good stratigraphic markers, and Crustaceans), the ichnology of these clayey facies ("Gault") is rich and displays a rather good variety of burrows and microcoprolites. These trace fossils are generally visible and can be studied only when the diagenesis, in peculiar here the phosphatization, makes them conspicuous. Several new ichnotaxa are described: *Tibikoia faecacerva* isp. nov., *Tomaculopsis tomaculopsis* igen. nov., isp. nov., *Thoronetia tetrape* isp. nov., *Octotriangulella caseolus* isp. nov., *Triplifaex parallela* igen. nov., isp. nov., and *Podichnus donovani* isp. nov. If the taphocoenosis of the body fossils provides a good idea of the palaeobiodiversity of the Gault in this area, the variety of the witnesses of the biological activity: trace fossils, burrows, coprolites and one gastrolite gives a different and complementary insight into this palaeobiodiversity.

Key-Words. Trace fossils, new ichnotaxa, microcoprolites, phosphate, taphonomy, Albanian, Paris Basin.

## INTRODUCTION

Afin d'étoffer un travail sur les Crustacés et traces fossiles de l'Albien (Breton *in* Colleté (coord.), 2010), nous avons été amené à étudier deux carrières d'argile du Perthois, entre Vitry-le-François et Bar-le-Duc, exploitées pour la fabrication de tuiles par la société Ymérés-Toitures, la carrière de Pargny-sur-Saulx (Marne)<sup>1</sup> où sont extraites des argiles du sommet de l'Albien inférieur, zone à Steinmani, sous-zone à Pseudolyelli, et la carrière de Contrisson (Meuse), parfois dite de Revigny-sur-Ornains, qui exploite des argiles de l'Albien inférieur et moyen (sous-zone à Pseudolyelli à zone à Intermedius). Ces deux carrières sont donc ouvertes dans la Formation des (bien nommées) Argiles tégulines de Courcelles, zones à

---

\* 6 rue des Réservoirs, F – 76600 Le Havre. gerardbreton@free.fr. Chercheur libre associé au Laboratoire Géosciences, Université de Rennes I, Campus de Beaulieu, F – 35042 Rennes Cedex.

<sup>1</sup> Cette carrière, dont le front de taille était jadis sur la commune voisine de Maurupt-le-Montois, est aujourd'hui tout entière sur le territoire de Pargny-sur-Saulx, justifiant ainsi le nom sous lequel elle est connue et citée dans la littérature (par exemple Hilly & Haguenaer, 1979 : 37).

Steinmani (sommet), Benettianus, Dentatus et Intermedius (base) (Amédro *et al.*, *in prep.*). Leur contenu paléontologique est dominé par les Mollusques : Bivalves épibenthiques et fousseurs, Gastropodes, Scaphopodes et Céphalopodes, les Ammonites autorisant une datation fine. On y recueille également du bois sous forme de fusain, des Serpules, quelques Scléactiniaires, ainsi qu'un riche assemblage de Crustacés Décapodes. Les restes de Vertébrés sont dominés par les Elasmobranches (Biddle, 1993). Comme il est habituel dans le faciès Gault, les fossiles sont conservés :

- avec leur tube ou squelette calcaire non modifié (Serpules, quelques Gastropodes, Scaphopodes, Huîtres, Scléactiniaires) ;
- totalement ou partiellement pyritisés (bois, Ammonites) ;
- dans des nodules ou des concrétions phosphatées (Mollusques, Décapodes).

Les nodules phosphatés sont parfois organisés en cordons, mais la dégradation des fronts de taille, très rapide après l'exploitation, et l'inondation des dépressions, interdisent le plus souvent la collecte en stratigraphie précise des fossiles décrits ici. Dans ces deux carrières, les paliers de l'exploitation ont simplement permis de diviser les sites de collecte entre un « bas », un « niveau moyen » et un haut de la carrière :

- Pargny bas (sommet de Steinmani) ;
- Pargny moyen, haut (Pseudolyelli) ;
- Contrisson bas, moyen (Benettianus) ;
- Contrisson haut (Dentatus).

Lors de nos dernières visites cependant, des fossiles ont pu être recueillis en place et repérés par rapport aux coupes décrites en détail par Amédro *et al.* (*in prep.*).

Nous avons complété cette étude par des collectes sur deux sites classiques des berges du barrage-Réservoir Aube, près de Troyes : Les Pogains (Brévonnes, Aube) : Albien inférieur, sous-zone à Pseudolyelli, et Le Carron (Radonvilliers, Aube) : Albien supérieur, zone à Cristatum, situés l'un et l'autre dans la Formation des Argiles tégulines de Courcelles.

Méthodes : Les nodules phosphatés et divers fossiles collectés ont été nettoyés par brossage doux, et par traitement dans une cuve à ultrasons (eau avec détergent puis rinçage), puis examinés sous stéréomicroscope, éventuellement préparés à l'aide d'une aiguille emmanchée. Les dessins ont été réalisés à l'aide d'un tube à dessiner, les mesures prises grâce à un micromètre oculaire calibré. Une division du micromètre oculaire au plus fort grandissement utilisé correspondant à 25  $\mu\text{m}$ , les dimensions indiquées en  $\mu\text{m}$  sont exprimées à 25  $\mu\text{m}$  près. Les photographies ont été prises au banc, avec un appareil réflex numérique muni de bagues allonge jusqu'au rapport 2/1 environ, et avec ce même boîtier fixé sur la sortie photo du stéréomicroscope pour les grandissements supérieurs.

Abréviations : NEP : non en place. c. : *circa* (environ, dans les paragraphes en anglais), p. : *pro parte*. L : longueur, l : largeur, e : épaisseur,  $\varnothing$  : diamètre, max : maximum.

Les spécimens types, figurés ou examinés sont conservés dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), Domaine des Sciences de la Terre, et désignés ci-dessous par le préfixe MNHN (le préfixe complet étant MNHN.F). Les diagnoses des nouveaux taxons sont données en français et en anglais.

## 1 LES PHOSPHATES

Les nodules phosphatés, habituellement centimétriques, qu'ils soient disposés en cordons ou dispersés au sein de l'argile, sont de teinte claire, mais ce phosphate clair, périphérique, peu résistant, passe très rapidement en quelques millimètres à un phosphate sombre, puis brun foncé très compact. Les nodules sont de forme variée : plats, plus renflés, « cornus » ou de forme irrégulière (voir ci-dessous), plus ou moins cylindriques lorsqu'il épigénisent un terrier ; ils peuvent aussi épigéniser une ammonite, la loge d'habitation en général, un autre

mollusque ou un crustacé. Le nodule peut aussi provenir de la phosphatisation d'amas de fèces, chaque pelote fécale « se comportant habituellement comme un nucleus pour la minéralisation glauconitique ou phosphatée » (Bromley, 1990 : 108). Les nodules plus volumineux peuvent être cloisonnés à la façon des septarias. Une mention particulière doit être faite d'un niveau de phosphates noirs à Contrisson (+ 10 m, coupe Amédéo *et al.*, *in prep.*) qui représentent des nodules remaniés en galets roulés dans un horizon condensé. Ils sont noirs parce que l'érosion les a privés de leur couche claire périphérique. Des épibiontes comme le Foraminifère *Nubeculinella* sp. témoignent de leur statut de galet (MNHN A32743). Le genre *Nubeculinella*, connu au Jurassique, est cité au Crétacé supérieur (Wilson & Taylor, 2001). Le genre *Bullopora*, avec l'espèce *B. depressa* (Chapman, 1891) du Gault d'Angleterre, est également encroûtant, mais se distingue de *Nubeculinella* par ses loges hémisphériques, plus régulières, réunies par de fins isthmes. De même au Carron, ou encore à Contrisson (+ 1,5 m, coupe Amédéo *et al.*, *in prep.*), des huîtres sont cimentées sur des nodules phosphatés. Parfois ce sont des concrétions gréseuses qui sont partiellement phosphatisées (Contrisson, + 8 m) ; des concrétions calcaires et gréseuses avec un peu de glauconie qui sont enrichies en phosphate (Le Carron). Enfin, des nodules phosphatés peuvent témoigner de plusieurs phases successives de phosphatisation (Contrisson, + 10 m, mais aussi + 2 m ; Pargny NEP, etc.).

## 2 LES TERRIERS

### 2.1 *Thalassinoides* isp. (MNHN A32539)

Au Carron, il n'est pas rare de recueillir des fragments de *Thalassinoides* isp. Les terriers mesurant 1 à 3 cm de diamètre sont emplis de calcaire marneux et recoupés par un réseau dense de *Chondrites* isp.

### 2.2 *Bathichnus* isp. (MNHN A32536, fig. 1)

Un terrier de 15 à 25 mm de diamètre, à section ronde mais irrégulièrement déformée lors de la diagénèse, est préservé dans l'axe d'une concrétion calcitisée de 65 cm de longueur conservée, et de 60 à 75 mm de diamètre. Terrier et concrétion sont incomplets et se prolongeaient au-delà de l'une des deux extrémités, l'autre, supposée terminale, est légèrement atténuée à 50-60 mm de diamètre. Le remplissage du terrier est un peu plus sombre et plus argileux que la matrice de la concrétion qui l'entoure. A la surface de cette concrétion, on note quelques petits groupes de cristaux de pyrite oxydée. Ce fossile a été recueilli dans la partie moyenne de la carrière de Contrisson. Breton (2006a) décrit différents cas de concrétions de nature minéralogique variée autour de terriers eux-mêmes divers : la concrétion développée autour du *Bathichnus* isp. de Contrisson est à rapporter aux « concrétions calcitisées en milieu calcaire ou marneux » (Breton, 2006a : 1). Cette concrétion correspond à la notion de « *diagenetic halo* » de Bromley (1990 : 154). Le fossile n'a pas été recueilli en position exacte, mais c'est le développement isotrope de la concrétion autour du terrier qui conduit à penser que le terrier était vertical (voir ci-dessous), donc qu'il est possible de l'attribuer à l'ichnogenre *Bathichnus*. Il est évident que, sans la concrétion qui attire l'attention sur le terrier axial, ce terrier de plus de 65 cm rempli d'argile serait passé inaperçu dans une gangue composée de la même argile : « C'est bien sûr la concrétion qui retient l'attention par sa nature et ses dimensions, soulignant et mettant en évidence un terrier qui aurait, autrement, facilement pu passer inaperçu. » (Breton, 2006a). Ainsi mis en évidence, *Bathichnus* isp. devient une « *elite trace fossil* » (Bromley 1990 : 267) dont l'importance subjective est disproportionnée avec son abondance réelle.

### 2.3 *Ophiomorpha* isp. (MNHN A29021, fig. 2)

Ce spécimen, recueilli par Benjamin Franzin dans la carrière de Contrisson (MNHN A29021), comprenant cinq fragments ne se raccordant pas, correspond à une portion horizontale d'un terrier primitivement cylindrique, mais aplati et déformé par la compaction, formé de phosphate et de pyrite oxydée. Le diamètre actuel du terrier (après compaction) varie de 6 x 3,5 mm à 10 x 5 mm, la longueur totale préservée est de 85 mm. Les parois du terrier sont tapissées, sans solution de continuité, de boulettes oblongues, 1,5 à 2 fois plus longues que larges, de 1,5 à 2 mm de plus grande dimension, et disposées plus ou moins régulièrement. Le remplissage du terrier ne montre aucune boulette. Ne serait-ce leur localisation à l'extérieur de la paroi du terrier – ce qui définit l'ichnogène *Ophiomorpha* – ces boulettes, prises individuellement, sont morphologiquement et dimensionnellement indiscernables des microcoprolithes décrits plus loin. Un autre spécimen MNHN A32697, totalement pyritisé, diamètre 15 mm, longueur 70 mm, boulettes d'environ 4 mm de diamètre et disposées de manière passablement irrégulière, a été recueilli au Carron.

### 2.4 Terriers à paroi structurée (MNHN A32537, A32538, fig. 3)

Quatre nodules (dont une loge d'habitation et une loge du phragmocône de *Beudanticeras* sp. et une loge d'habitation d'Hoplitidae) recueillis aux Pogains (MNHN A32537) et un nodule recueilli au Carron (MNHN A32538) exposent des terriers dépourvus de remplissage, qui se distinguent par la structure particulière de la paroi. Ces terriers, cylindriques, mesurant 2 à 2,5 mm de diamètre, ont pu être suivis sur 35 mm. Leur trajet est rectiligne à flexueux, ils ne sont pas ramifiés. De longues portions de leur trajet courent sous la coquille de l'ammonite, mais ils peuvent s'enfoncer dans l'épaisseur du nodule. Le remplissage, rarement présent, constitué de gypse, de calcite ou de grès calcaire, est bien distinct du phosphate du nodule et lui est postérieur. Les portions dépourvues de remplissage montrent une paroi structurée par l'empreinte de pelotes ellipsoïdales allongées, cinq fois plus longues que larges, mesurant 0,8 à 1,2 mm de longueur et 0,15 à 0,25 mm de diamètre. Ces pelotes (fécales ?) sont tassées les unes contre les autres, ordonnées, formant parfois des chevrons.

Ne serait-ce l'allongement des pelotes on pourrait penser à des moules externes de *Tomaculopsis* igen. nov. isp. nov. (voir ci-dessous), mais dans ce contexte sédimentaire et taphonomique, les pelotes fécales des *Tomaculopsis* sont toujours préservées et phosphatisées. Nous considérons que ces traces représentent le moule externe d'un terrier de structure comparable à celle d'un *Ophiomorpha* isp. dont les pelotes n'ont pas été conservées. Elles sont cependant plus allongées et plus grosses relativement au diamètre du terrier que les pelotes d'*Ophiomorpha*, et n'ont probablement pas été disposées à la périphérie du terrier de la même façon que dans le cas d'*Ophiomorpha*.

Ces terriers à paroi structurée, recoupés par les *Chondrites* isp., leur sont donc antérieurs, mais de peu, puisque, comme eux, ils courent sous la coquille de l'ammonite, et ont donc été creusés avant sa dissolution.

Bien qu'elle soit morphologiquement caractérisée, nous ne nommerons pas cette trace, dont nous n'avons que peu de spécimens.

### 2.5 *Chondrites* isp. (MNHN A29022, A32540 à A32543, fig. 4, 5, 6)

Des *Chondrites* isp., appartenant à un type morphologique uniforme, d'un diamètre de 0,5 à 2 mm, régulièrement et abondamment ramifiés, sont très fréquents dans le Gault du Perthois et de l'Aube (mais aussi du Pays de Bray, etc.). Les terriers d'un diamètre de 1,5 à 2 mm sont les plus fréquents, les terriers les plus fins (0,5 mm) sont rares (MNHN A32543). Ces *Chondrites* isp. ne sont repérés que lorsqu'un contraste lithologique les met en évidence, par

exemple lorsqu'ils sont emplis de phosphate clair (et en général pulvérulent) dans une matrice de phosphate sombre (et en général compact) (MNHN A32541 ; A29022, fig. 4), ou encore dans des niveaux rouges, avec un remplissage vert clair ou jaunâtre du terrier (MNHN A32542). Les moules internes des loges d'habitation de différentes Ammonites (*Beudanticeras* sp., Hoplitidae), épigénisées en phosphate, sont fréquemment parcourus par un réseau de *Chondrites* isp. (MNHN A32540, fig. 6 ; A32543). Ces terriers ont été creusés très précocement, avant la dissolution de la coquille de l'ammonite. En effet, on trouvera ces terriers dans la loge d'habitation, exceptionnellement dans le phragmocône, même si les loges de ce dernier sont épigénisées en phosphate. De plus, il arrive que l'on observe une déviation du trajet du terrier lorsque le fouisseur a buté contre la coquille (fig.6). On trouvera encore des *Chondrites* isp. dans la paroi phosphatée de terriers de plus grande taille. L'altération météorique actuelle, en vidant les terriers emplis de phosphate pulvérulent, confère au nodule ou à la loge d'habitation une structure particulière, parfois quasi-spongieuse, comme s'ils avaient été attaqués par des perforants (fig.6). Mais il est clair qu'il s'agit bien de fouisseurs ayant pénétré un sédiment meuble, probablement avant le début de sa phosphatisation, certainement avant le durcissement du phosphate.

L'ichnogenre *Chondrites* est très généralement considéré comme caractéristique des sédiments réducteurs, anoxiques, ce qui est cohérent avec l'environnement sédimentaire du faciès Gault (Bromley & Ekdale, 1984 ; Savrda & Botjer, 1987, 1989a, b, 1991, Savrda, 1992).

L'identification d'ichnoespèces au sein de l'ichnogenre *Chondrites* est extrêmement difficile (Häntzschel, 1975 : W52), et à dire vrai peu utile dans la mesure où c'est bien l'ichnogenre, morphologiquement bien caractérisé, qui est un indicateur du milieu réducteur.

## 2.6 Ichnogenre *Arachnostega gastrochaenae* Bertling, 1992

*Ichnoespèce-type.* *Arachnostega gastrochaenae* Bertling, 1992, par désignation originale. Seule espèce de l'ichnogenre.

*Diagnose.* [d'après Bertling, 1992]. Terriers allongés et formant un réseau dans les remplissages sédimentaires des coquilles ; ils sont visibles à la surface des moules internes. La taille des galeries peut varier de quelques micromètres à quelques centimètres, selon la nature de la coquille et le fouisseur impliqué.

*Diagnosis* [from Bertling, 1992]. Irregular elongate and net-like burrows in sediment fills of shells. Visible on the surface of internal moulds. The size of the meshwork may vary from microns to centimetres, depending on the shell-bearing and the burrow biota involved.

*Arachnostega gastrochaenae* Bertling, 1992

Fig. 7, 8, 9, 10, 11

*Synonymie* : voyez Donovan & Jagt (2004 : 120).

*Diagnose* : [d'après Bertling, 1992 et Donovan & Jagt, 2004]. Terriers ramifiés sur la surface des moules internes, avec une section transversale ovale dont le diamètre peut varier d'un facteur 5 à 10 approximativement. Aux ramifications, la taille du terrier principal ne se trouve pas réduite. La plupart des ramifications latérales ont un diamètre inférieur. Des aires polygonales à la surface des moules internes peuvent être produites par la réunion des terriers ramifiés.

*Diagnosis.* [after Bertling, 1992 and Donovan & Jagt, 2004]. Ramified burrows on the surface of internal moulds with an oval cross-section, which increases slowly in diameter by a factor

of 5 to 10, approximately. At ramification, the main burrow is not reduced in size. Lateral burrows mostly have a smaller diameter. Polygonal areas on the surface of internal moulds may be produced by the unification of ramified burrows. Smallest burrows may have a wavy course.

*Matériel.* Nous décrivons une série d'exemples, dans des moules internes de différents fossiles, provenant de différentes localités.

■ Carrière de Contrisson, niveau à nodules phosphatés noirs, + 10 m, coupe Amédro *et al.* (*in prep.*).

- Moule interne phosphaté de gastropode MHNH A32544 (fig. 7). Abondantes galeries d'*Arachnostega gastrochaenae*, de (400) – 100 – 20  $\mu\text{m}$  de diamètre. Les plus petites forment un réseau localement dense conduisant à un découpage plus ou moins régulièrement polyédrique de la surface du moule interne. Quelques *Chondrites* isp.

- Moule interne phosphaté de gastropode MHNH A32545, avec une accumulation, localement, de microcoprolithes mesurant 300 x 150  $\mu\text{m}$ , recoupés par des terriers de *Chondrites* isp. Les *A. gastrochaenae* restent discrets.

- Deux moules internes phosphatés de gastropodes, MHNH A32546 en phosphate noir, les *A. gastrochaenae*, de 100 à 25  $\mu\text{m}$  de diamètre, sont localement à l'origine d'un découpage très serré de la surface du moule interne. Quelques galeries ouvertes de 50  $\mu\text{m}$  de diamètre sont colonisées par un foraminifère encroûtant. Les plus petites galeries sont comblées par un phosphate plus clair, de couleur miel.

■ Carrière de Pargny-sur-Saulx, NEP.

- Moule interne phosphaté d'une chambre d'habitation de *Beudanticeras* sp., MHNH A32547. Un réseau de gros terriers de *A. gastrochaenae* (diamètre 700 – 400  $\mu\text{m}$ ) semble distinct d'un réseau beaucoup plus fin (50 – 25  $\mu\text{m}$ ), pyritisé. Quelques *Chondrites* isp, difficilement différenciables d'éventuelles portions rectilignes de *A. gastrochaenae*.

■ Carrière de Contrisson, 0 à +2 m, coupe Amédro *et al.* (*in prep.*).

- Le moule interne phosphaté d'une loge du phragmocône d'un Hoplitidae, MHNH A32548, montre, au contact de la cloison transversale, mais aussi sur la partie ventrale de la coquille, des terriers de 50 à 25  $\mu\text{m}$  de diamètre, rapportés à *A. gastrochaenae*, ici bien distincts de gros terriers rectilignes de *Chondrites* isp. mesurant 1 mm de diamètre.

■ Les Pogains.

- Moule interne phosphaté d'un fragment de loge de *Beudanticeras* sp., MHNH A32549, avec des galeries de *A. gastrochaenae* de 500 à 50  $\mu\text{m}$  de diamètre, accompagnés de quelques *Chondrites* isp.

- Autre moule interne phosphaté d'un fragment de loge de *Beudanticeras* sp., MHNH A32550, avec des galeries de *A. gastrochaenae* de 50 à 10  $\mu\text{m}$  de diamètre, au trajet très régulièrement ondulé.

- Trois moules internes phosphatés du Bivalve *Pectinucula pectinata* (Sowerby), MHNH A32551 (fig. 9). Le parcours du terrier de *A. gastrochaenae* (75 – 20  $\mu\text{m}$  sur l'un ; 70 – 20  $\mu\text{m}$ , avec un réseau dense sur les autres) passe sans modification sur les insertions des muscles adducteurs. L'animal à l'origine de ce terrier a donc foui le sédiment emplissant la coquille après la disparition complète des derniers tissus mous du Bivalve (ce sont les muscles adducteurs des valves qui disparaissent en dernier, observation personnelle).

■ Carrière de Contrisson, NEP.

- Moule interne phosphaté de la carapace d'un crabe *Eucorystes carteri* (McCoy, 1854), MHNH A32552 (fig. 8). Un réseau dense de *A. gastrochaenae* affecte toute la carapace, fond des orbites compris.

■ Carrière de Contrisson, + 1,5 m, coupe Amédro *et al.* (*in prep.*).

- Moule interne phosphaté incomplet, en phosphate gris brun pas très foncé, d'un crabe *Notopocorystes stockesii* (Mantell, 1844), MHNH A32553, parcouru par des galeries de 200 à 60  $\mu\text{m}$  de diamètre, légèrement différentes de tous les autres exemples de *A. gastrochaenae* parce qu'elles sont plus rectilignes. Ce spécimen est, pour cette raison, rapporté avec doute à *A. gastrochaenae*.

■ Carrière de Pargny-sur-Saulx, NEP.

- Moule interne phosphaté incomplet de la carapace d'un crabe *Notopocorystes stockesii*, MNHN A32554 (fig. 10), parcouru par un réseau peu dense de galeries de 60  $\mu\text{m}$  de diamètre de *A. gastrochaenae*, au parcours régulièrement onduleux.

■ Carrière de Pargny-sur-Saulx, 0 à +3 m, coupe Amédéo *et al.* (*in prep.*).

- Moule interne phosphaté du céphalothorax et des premiers segments abdominaux du Glypheidea *Mecochirus houdardi* Van Straelen, 1936, MNHN A32555. La partie antérieure du céphalothorax et les segments abdominaux sont encore recouverts par le tégument ; la partie postérieure du céphalothorax, dépourvue de tégument, montre :

- sur la région épibranchiale droite un amas de microcoprolithes mesurant 300 x 100  $\mu\text{m}$ ,

- sur le flanc gauche, des galeries de *A. gastrochaenae* très ondulées et d'un diamètre de 20  $\mu\text{m}$ .

■ Affleurements littoraux de Strouanne, 62 – Wissant, Formation des Argiles de Saint-Pô, biozone à *Mortoniceras pricei*, niveau phosphaté Ph6 (Amédéo, 2009 : 20, fig. 5). A la surface du moule interne phosphaté d'un inocérame mal conservé, parcouru par un réseau de *Chondrites* isp., se développe un réseau d'une faible densité. MNHN A32691.

*Remarque.* Les plus gros *A. gastrochaenae*, les plus fins *Chondrites* isp. et probablement d'autres galeries de fousseurs peuvent être localement indistincts quand leur parcours les fait buter contre une coquille. La contrainte spatiale imposée par la progression du fousseur à la frontière sédiment de remplissage – coquille peut alors conduire localement à une convergence morphologique de ces traces fossiles par ailleurs bien distinctes.

*Discussion.* La présence du terrier *Arachnostega gastrochaenae* était connue dans des moules internes de bivalves perforants (Bertling, 1992) ou non perforants (Todd, 1993 ; Fürsich *et al.*, 1994 ; Donovan & Jagt, 2004), de gastropodes (Donovan & Jagt, 2004), et, avec doute, dans le remplissage d'un terrier (Wilson & Taylor, 2001). Nous ajoutons à cette liste les moules internes de Crustacés Décapodes et d'Échinides (voir ci-dessous). La coexistence fréquente d'*Arachnostega gastrochaenae* et de *Chondrites* isp. dans le matériel que nous avons étudié indique la préférence partagée des deux organismes producteurs pour des milieux anoxiques, sans doute liés d'une part au confinement (intérieur d'une coquille ou d'une carapace), d'autre part à la dégradation des tissus mous du Mollusque ou du Crustacé, *A. gastrochaenae* n'ayant cependant été creusé qu'après la disparition totale des tissus mous du Bivalve *Pectinucula pectinata*.

Nous ajoutons, à titre de comparaison et d'illustration, à ces occurrences d'*Arachnostega gastrochaenae*, son observation, inhabituelle, dans le moule interne en silex d'un oursin *Echinocorys scutata* Leske, MNHN A32684, recueilli le 13.03.2010 au Havre, parmi les cailloux d'empierrement d'un parking, donc de provenance inconnue, mais probablement issu d'un silex de la craie santonienne remanié dans les formations superficielles à silex, d'exploitation locale ou régionale (fig. 11). Un quart à un tiers de la surface du moule interne montre des galeries d'*A. gastrochaenae*. Par rapport aux autres exemples de cet ichnite que nous connaissons, ces galeries nous semblent plus serrées et plus ramifiées, mais sans que ces différences imposent une distinction ichnospécifique.

*Répartition stratigraphique et distribution géographique.* Cette ichnoespèce est connue du Jurassique et du Crétacé supérieur d'Europe du Nord et, avec doute, du Crétacé supérieur du Moyen-Orient. Des terriers identiques sont connus dans l'actuel (Bertling, 1992). Nous ajoutons à ces occurrences le Crétacé inférieur et supérieur du Bassin de Paris.

## 2.7 Terriers cylindriques ou en gouttière (MNHN A32556 à A32562, fig. 12, 13).

La partie préservée en phosphate de nombreux terriers forme tantôt un cylindre, tantôt une gouttière. Ces terriers ne peuvent pas être attribués à un ichnotaxon précis. Ils peuvent être le fruit d'une convergence morpho-taphonomique entre plusieurs ichnotaxons ; mais il n'est pas exclu qu'ils puissent se rapporter au moins pour partie à des *Ophiomorpha* isp. dont les boulettes pariétales ne se seraient pas conservées. Leur diamètre varie de quelques millimètres à quatre centimètres. Au phosphate est associée fréquemment de la pyrite oxydée (MNHN A32560). La paroi peut être recoupée par des *Chondrites* isp. (MNHN A32557, A32558, A32559, fig. 13, A32562). Cette paroi, épaisse et phosphatée, peut provenir de l'épigénèse exacte de la paroi originelle du terrier, ou bien elle peut avoir été épaissie lors de la précipitation du phosphate et représente alors une concrétion phosphatée organisée concentriquement autour du terrier (*sensu* Breton, 2006a).

Les plus petits terriers cylindriques (diamètre < 15 mm) ont été recueillis à la base de la carrière de Pargny-sur-Saulx (MNHN A32556, fig. 12), les plus gros terriers cylindriques ou en gouttière à la base de la carrière de Contrisson, ainsi que dans sa partie moyenne où ils sont recoupés par des *Chondrites* isp. (MNHN A32557, A32558, A32562).

Nous pensons que les terriers cylindriques étaient verticaux ou subverticaux et que les terriers en gouttière étaient originellement horizontaux.<sup>2</sup> En effet, le milieu est isotrope horizontalement, mais pas verticalement, par exemple à cause d'un gradient Redox. L'épigénèse phosphatée a donc pu affecter la moitié inférieure (ou supérieure) d'un terrier horizontal, mais se développer de manière égale autour d'un terrier vertical. Nous n'excluons pas qu'il puisse s'agir de terriers verticaux passant à des tronçons de trajet horizontaux, mais nous n'avons jamais recueilli de spécimens montrant cette transition.

## 2.8 Terriers trapus à paroi (ou concrétion) à structure concentrique (MNHN A 29020 et A32563 à A32665, fig. 14, 15)

Dans la partie supérieure de la carrière de Pargny (A32563, A29020 : fig. 15) et dans la carrière de Contrisson (A32564, A32565), principalement dans sa partie inférieure, on rencontre des ichnites particuliers, dont quelques exemplaires ont été recueillis en place. La forme générale est celle d'un cylindre ou d'un tronc de cône trapu, boudiné, à paroi épaisse, formée de couches concentriques d'un phosphate sombre, la concentricité pouvant être irrégulière ou bien exprimée d'un seul côté. Des stries verticales de compaction différentielle sont fréquentes entre deux couches de la paroi. L'ensemble est rarement rectiligne, le plus souvent un peu flexueux. Les dimensions extérieures varient d'un diamètre de 30 x 35 mm avec une lumière de 25 mm à un diamètre de 65 x 50 mm avec une lumière de 40 x 20 mm. Ces concrétions sont rarement très courtes (diamètre 55 mm, lumière 20 mm, hauteur 35 mm), le plus souvent deux à trois fois plus longues que larges. La lumière est emplie d'une marne grise ressemblant à la gangue, mais plus indurée. La plupart de ces structures, lorsqu'elles sont complètes, sont borgnes à l'extrémité la plus petite, inférieure. Nous n'avons que peu d'arguments pour dire si cette paroi formée d'un phosphate sombre provient de la phosphatisation de la paroi originelle du terrier ou bien représente une concrétion phosphatée formée autour de ce terrier. Cependant, le fait que la paroi phosphatée est clairement formée de couches concentriques plaiderait plutôt en faveur d'un concrétionnement autour d'un terrier, probablement enrichi en matière organique. La paroi ou concrétion phosphatée de ce type de terrier n'est jamais recoupée par des *Chondrites* à Pargny-sur-Saulx, bien que cet ichnite s'y trouve dans les mêmes niveaux.

<sup>2</sup> Le matériel étudié ici n'a presque jamais été recueilli en position exacte dans l'argile

Ce type de terrier trapu à paroi à structure concentrique n'est réellement abondant que dans la partie supérieure de la carrière de Pargny et dans la partie inférieure de celle de Contrisson. Son abondance est donc un bon marqueur, au sein de la zone à Benettianus, de la limite entre les sous-zones à Pseudolyelli (sommet de Pargny) et à Lyelli (Contrisson), donc de la limite Albien inférieur – Albien moyen (Amédéo & Matrimon, 2004, 2007, 2008).

La morphologie, la structure et les dimensions de ce type de terrier sont semblables à celles décrites par Radwański (1977) dans le Miocène moyen de Pologne. Il attribue ces terriers, qu'il ne nomme pas, au crabe *Ocypode*. Il faut remarquer cependant que la diagenèse est calcitique et non phosphatée et que la paroi ne semble pas avoir une structure concentrique. Le paléoenvironnement, très littoral, était bien différent.

### 3 LES MICROCOPROLITHES

#### 3.1 Digression actualistique : quelques crottes d'animaux marins actuels

La question de la valeur systématique, voire phylogénétique, des fèces (=crottes) des animaux marins actuels n'est pas récente (par exemple Moore, 1931, a, b ; 1932 ; Kornicker, 1962).

La figure 16 illustre l'émission des fèces d'une Moule *Mytilus edulis* Linnaeus située dans une moulière verticale. La Moule, suspensivore actif, dépense de l'énergie en « pompant » l'eau de mer qui entre par le siphon inhalant (flèche jaune) et ressort par le siphon exhalant. Les siphons sont ici réduits à de simples boutonnières. Au passage, les branchies du Mollusque ont permis les échanges respiratoires  $O_2/CO_2$  et la ciliature de ces branchies, des palpes labiaux, et de l'ensemble de l'épithélium de la cavité palléale a convoyé vers la bouche les matières en suspension. La digestion achevée, les résidus non assimilés ressortent par l'anus, puis par le siphon exhalant (flèche rouge) sous la forme d'un long ruban fécal en gouttière simple ou double car les particules ont été agglomérées par le mucus sécrété par les cellules intestinales. Cette adaptation permet que les autres Moules, autour, ne dépensent pas inutilement de l'énergie à « pomper » et filtrer les matières en suspension déjà digérées donc non susceptibles d'apporter de l'énergie. D'un simple point de vue thermodynamique, l'invention, au cours de l'évolution, du mucus intestinal, concomitante de celle du tube digestif était logique, s'agissant de suspensivores vivant groupés. Cette innovation a d'ailleurs été conservée dans tout le règne animal, et pour tous les modes d'acquisition de la nourriture, même lorsque son caractère adaptatif est moins évident, par exemple en milieu terrestre.

La morphologie des fèces des invertébrés marins actuels est variée : chapelets chez l'Echinoderme brouteur *Holothuria forskali* Delle Chiaje (fig. 17), mais petites billes chez un autre échinoderme brouteur *Sphaerechinus granularis* Lamarck ; *Patella vulgata* Linnaeus et *Littorina littorea* (Linnaeus), deux Gastropodes brouteurs vivant dans le même milieu, ont des crottes distinctes ; le Polychète *Arenicola marina* (Linnaeus) expulse à la sortie de son terrier un boudin cylindrique qui s'organise, à la surface du sédiment, en un tortillon caractéristique (fig. 18, flèche verte, mais la flèche rouge indique un tortillon fécal de plus petite taille et la flèche jaune des boulettes, peut-être émises par des amphipodes) ; un autre Polychète, suspensivore, *Hydroides ezoensis* Okuda, expulse des petites crottes cylindriques, courtes (fig. 19) ; cet autre Polychète suspensivore *Lanice conchilega* (Pallas), vit dans un terrier en U creusé dans le sable, dont l'entrée montre un dispositif maçonné destiné à améliorer la filtration, mais la sortie, moins visible, donc moins observée, est un simple orifice au ras du sédiment par où les fèces – un cylindre boudiné à la surface du sable (flèche bleue) – sont expulsées (fig. 20). L'Ascidie *Clavelina lepadiformis* (Müller), suspensivore comme la Moule, émet comme elle un long ruban fécal qui sort par le siphon cloacal (exhalant) (fig. 21). Les fèces de la Moule *Mytilus edulis*, riches en matière organique

(à cause du mucus), tombent au pied de la moulière où elles structurent le sédiment (fig. 22, voir aussi Bromley, 1990 : 107, fig. 6.9b), tout comme les fèces en copeaux de l'ascidie *Ciona intestinalis* (Linnaeus) (fig. 23). Ces dernières observations intéressent le géologue, dans la mesure où un tel ensemble de fèces est fossilisable, par exemple à la faveur d'une minéralisation rapide, phosphatisation ou pyritisation, possible en milieu réducteur.

### 3.2 Coup d'œil sur les latrines<sup>3</sup> du Mésozoïque

Les microcoprolithes étudiés ici appartiennent à deux grandes catégories morphologiques.

1 – Des boulettes (ou pelotes) fécales (« faecal pellets » des auteurs anglo-saxons), ellipsoïdales, 1,3 à 2 fois plus longues que larges, mesurant de 0,5 à 2 mm de longueur, ont une morphologie très monotone. C'est pourquoi nous prendrons en considération non seulement la morphologie des boulettes fécales, mais aussi la structure des assemblages et la manière dont elles sont distribuées dans les nodules phosphatés. Nous distinguerons

- des amas denses de boulettes fécales tassées les unes contre les autres, attribués à l'ichnogenre *Tibikoia* ;
- des cordons dans lesquels les boulettes fécales sont ordonnées en 2 – 3 rangées, classés dans l'ichnogenre *Tomaculopsis* igen. nov. ;
- des boulettes fécales dispersées, en assemblages peu denses (les boulettes individuelles sont éloignées les unes des autres).

2 – De courts bâtonnets sont rapportés ici aux ichnogenres *Favreina*, *Thoronetia*, *Palaxius* et *Octotriangulella*. Il faut toutefois remarquer que les ichnogenres *Favreina*, *Palaxius*, *Parafavreina*, *Thoronetia*, *Octotriangulella* ou *Helicerina*, tous en forme de bâtonnets courts et attribués traditionnellement à des Crustacés Décapodes Anomura ou Axiidea, ont été étudiés en lame mince, au microscope optique par des micropaléontologues (quelques exemples parmi de nombreux travaux : Cuvillier, Bassoulet & Fourcade, 1969 ; Brönnimann & Zaninetti, 1972 a, b ; Senowbari-Daryan & Stanley, 1986 ; Molinari Paganelli *et al.*, 1979 ; Düzbastilar, 1976 ; Blau, Grün & Jagt, 1997, Kietzmann *et al.* 2009). La conservation du matériel étudié ici permet leur examen tridimensionnel au stéréomicroscope. En ce sens, ils sont comparables aux microcoprolithes du Crétacé supérieur décrits et illustrés, mais non nommés, par Bishop (1977, fig. 6C, 7L) ou aux bâtonnets cylindriques du Néogène du Japon décrits et illustrés, mais non nommés par Hatai & Noda (1968). La comparaison avec les caractères ichnotaxinomiques en lame mince peut s'avérer délicate.

#### 3.2.1

##### Ichnogenre *Tibikoia* Hatai, Kotaka & Noda, 1970

? 1973 « Protobrachyurid spoil » : Chamberlain & Clarck p. 677, fig.3.

*Ichnoespèce-type.* *Tibikoia fudoensis* Hatai, Kotaka & Noda, 1970

*Diagnose* (traduite de Häntzschel, 1975 et modifiée). Assemblage de boulettes fécales oblongues, cylindriques ou ovoïdes, ou bien en forme de courts bâtonnets, circulaires en section transversale, les deux extrémités mousses et plus ou moins arrondies, surface lisse. Ces boulettes sont groupées en amas sans orientation privilégiée. [Suivant les recommandations de Bertling *et al.* (2006) et de Bertling *in* Miller (2007), nous avons exclu de la diagnose les mentions de la taille des boulettes individuelles et du producteur possible, un ver].

*Diagnosis* (Häntzschel, 1975, modified). Cluster of oblong faecal pellets, cylindrical, sometimes ovoid or short rodlike-shaped; circular in cross section, both ends blunty and flatly rounded, surface smooth. Pellets are grouped in clusters, without any peculiar orientation.

<sup>3</sup> « **LATRINES** [latRin]. *n.f.pl.* [...]. Lieux d'aisances sommaires (à l'exclusion de toute installation sanitaire). » (Robert, 1974). Ce qui correspond bien aux cas que nous étudions...

[Following the recommendations of Bertling *et al.* (2006) and Bertling *in* Miller (2007), we have cut out the mentions of the size of individual pellets and of the possible producer, a worm, of the diagnosis].

*Discussion.* Dans la diagnose de l'ichnogenre *Tibikoia* Hatai, Kotaka & Noda, 1970, Häntzschel (1975) ne mentionne que des caractères ayant trait aux boulettes fécales. Leur organisation en amas de boulettes serrées les unes contre les autres et sans orientation privilégiée est cependant un caractère diagnostique que nous considérons comme ichnogénérique.

La distinction entre *Ophiomorpha* isp. et *Tibikoia* isp. peut s'avérer délicate lorsque ce dernier est constitué de boulettes fécales emplissant un terrier. Il est rappelé que l'ichnogenre *Ophiomorpha* est considéré comme un terrier, et *Tibikoia* comme un coprolithe. On considèrera que la trace peut être attribuée à *Ophiomorpha* si seule la paroi du terrier est constituée de boulettes, à *Tibikoia* si les boulettes emplissent complètement la cavité. Si la section n'est pas accessible, la distinction peut s'avérer impossible.

Un cas très particulier de *Tibikoia* isp. décrit et illustré par Bruthansová & Kraft (2003) est celui de pelotes fécales emplissant la cavité d'un fossile, Trilobite, Gastropode, Hyolithide, ou Echinoderme. Cette situation particulière avait été signalée, pour le crabe *Lithophylax trigeri* A. Milne-Edwards & Brocchi, 1879 du Cénomaniens du Mans, par Guinot et Breton (2006 : 599) et pour les crabes *Panopeus bessmani* Collins & Jakobsen, 2003, de l'Eocène du Danemark et *Macrophtalmus wilfordi* Morris & Collins, 1991, du Pléistocène de Bornéo respectivement par Collins & Jakobsen, 2003 et Collins *et al.*, 2003, ainsi que par Bishop (1977 : fig. 7) pour des crabes de l'assemblage à *Dakoticancer* (Maastrichtien, Dakota, USA), mais aussi pour des loges d'habitation d'ammonites de cet assemblage. Les boulettes fécales décrites par Bishop (1977) emplissent la carapace du crabe ou la loge de l'ammonite en y formant un amas de forme indéfinie (Bishop, 1977, fig. 7, C, D, H), ou bien emplissent un « *open feeding trail* » c'est-à-dire une trace, une piste alimentaire ouverte, en définitive, un terrier creusé par l'animal responsable de l'émission des coprolithes.

*Espèces incluses.* *Tibikoia fudoensis* Hatai, Kotaka & Noda, 1970 [Cénozoïque, Japon], *Tibikoia sanctaerucis* Baluk & Radwański, 1979 [Miocène, Pologne], *Tibikoia parva* Bischoff, 1990, *Tibikoia silurica* Bischoff, 1990 [Silurien, Australie] et *Tibikoia faecacerva* isp. nov. [Crétacé, France].

*Répartition stratigraphique et distribution géographique de l'ichnogenre.* Originellement connu du Néogène du Japon et de Pologne, l'ichnogenre est aussi rapporté du Silurien d'Australie (Bischoff, 1990). Les cas cités ci-dessus, bien que décrits sous un autre nom d'ichnogenre (Bruthansová & Kraft, 2003) ou sans identification ichnogénérique précise (Bishop, 1977), montrent que *Tibikoia* est une trace ubiquiste dans l'espace (Amérique, Australie, Europe, Japon) et largement répartie dans le temps (Ordovicien-Actuel).

*Tibikoia faecacerva* isp. nov.

Fig. 24, 25, 26, 27

1952. *Coprulus sphaeroideus* n. sp. [*nomen dubium*]. Mayer : fig.2.

*Etymologie.* Du latin *faex*, *faecis* : excrément, et *acervus*, *i* : tas, amas, monceau. Combinaison des racines *faec.*- et *acerv.*- : amas de fèces.

*Diagnose de l'ichnoespèce.* Amas de boulettes fécales ellipsoïdales, environ 1,5 fois plus longues que larges, toutes de même dimension dans un assemblage, mesurant 0,6 à 1 mm

de longueur et tassées les unes contre les autres, sans orientation privilégiée, chacune montrant souvent une différenciation de la composition donnant un aspect de surface hélicoïdal.

*Diagnosis of the ichnospecies.* Cluster of faecal pellets, all the same size in one cluster, ellipsoidal, ca 1.5 longer than wide and packed together, without any peculiar orientation, each showing often a differentiation in the composition, leading to a helicoidal pattern of the surface.

*Holotype.* spécimen MNHN A32566, fig. 24, Argiles tégulines de Courcelles, biozone à Benettianus, base de la sous-zone à Lyelli, Albien moyen, carrière Ymérés de 55-Contrisson. Spécimen recueilli le 11.04.2009 par G. Breton.

*Paratypes.* Paratypes 1 – 5 : cinq spécimens MNHN A32567 à MNHN A32571, Argiles tégulines de Courcelles, sommet de la zone à Steinmani ou base de la zone à Benettianus, Albien inférieur, carrière Ymérés de 51 – Pargny-sur-Saulx. Spécimens recueillis le 10.04.2009 par G. Breton. Paratypes 6-8 : trois spécimens MNHN A29024, (paratype 6, fig. 25) montrant le passage d'un assemblage *Tibikoia faecacerva* à des boulettes fécales isolées, figuré par Breton *in* Colleté (coord.), 2010, figure 154 E, MNHN A32573 (paratype 7, fig. 26) et MNHN A32574 (paratype 8) Argiles tégulines de Courcelles, Pseudolyelli, Albien inférieur, Les Pogains près 10 – Brévonnes, Réservoir Aube (Lac du Temple). Spécimens recueillis le 02.12.2007 par G. Breton.

Paratype 9 : un spécimen MNHN A32572 (fig. 27), tronçon d'un terrier ( ?) cylindrique empli de boulettes fécales, biozone à Bulliensis, Albien inférieur, 76-Bully. Spécimen recueilli en 1980 par D. Portail (don 20.03.2008).

*Autre matériel.* Plusieurs dizaines de spécimens provenant des carrières de Pargny-sur-Saulx et Contrisson, et des Pogains, depuis la zone à Steinmani jusqu'à la zone à Dentatus. Un spécimen MNHN A32689, recueilli dans le niveau phosphaté Ph6, Albien supérieur, biozone à *Mortoniceras pricei*, Formation de Saint-Pô, Strouanne, 62 – Wissant (Amédro, 2009 : 20, fig. 5).

*Dimensions.* Les dimensions des boulettes fécales sont constantes pour un amas donné. Les dimensions des boulettes individuelles, mesurées sous stéréomicroscope, à l'aide d'un micromètre oculaire, sont exprimées ici en millimètres, les diamètres (exprimés en premier) et longueurs extrêmes enregistrés pour un spécimen donné sont précisés.

Holotype : 0,4-0,5 x 0,7-0,9.

Paratype 1 : 0,55-0,6 x 0,9-1,0.

Paratype 2 : 0,45 x 0,8-0,9.

Paratype 3 (2 nodules) a : 0,8 x 1,3 b : 0,5-0,55 x 0,8-0,9.

Paratype 4 : 0,6-0,7 x 1,0-1,2.

Paratype 5 : 0,2-0,3 x 0,5-0,6.

Paratype 7 : 0,5 x 1,0.

Paratype 9 : 0,5 x 0,9-1,1.

Les plus petites boulettes sont mesurées à Pargny-sur-Saulx (NEP) : 0,1 x 0,25 et 0,25 x 0,55 ; les plus grosses à Contrisson (niveau phosphaté, + 2 m coupe Amédro *et al.*, *in prep.*) : 0,95 x 1,6. Dans ce dernier assemblage, des boulettes mesurant 0,3 x 0,7 s'intercalent sans ordre entre les plus grosses. De tels cas où deux tailles de boulettes fécales coexistent sont rares. Sur un nodule de Pargny-sur-Saulx (NEP) affleurent deux amas distincts dans lesquels les boulettes mesurent respectivement 0,1 x 0,25 et 0,35 x 0,6 mm.

*Description complémentaire et discussion.* Les boulettes présentent fréquemment un patron de coloration oblique ou hélicoïdal, qui n'est exprimé que par une phosphatisation différentielle, liée à de fines différences dans la composition de la boulette (fig. 25). Nous pensons que cette organisation hélicoïdale existe pour toutes les boulettes, mais n'est perçue lorsque l'évolution de la minéralisation, intermédiaire entre un phosphate clair et un phosphate sombre le permet.

Ces boulettes sont recoupées par les *Chondrites* isp. sans désorganisation, ce qui indique une certaine cohésion de la boulette, voire même un début de phosphatisation lors du creusement des *Chondrites* isp.

*Tibikoia faecacerva* est parfois organisé comme un assemblage cylindrique qu'il est tentant de considérer comme le remplissage exclusif d'un terrier sans morphologie très typée (holotype) ou à section circulaire (paratype 9). Cette affirmation ne peut cependant pas formellement être démontrée. Dans d'autres cas, *T. faecacerva* forme un assemblage très plat dénotant peut-être, mais là encore sans certitude, une émission à la surface du sédiment. Enfin, certains assemblages ont une forme intermédiaire ou bien quelconque. Formellement, les premiers (cylindriques, en remplissage possible de terriers) pourraient peut-être être exclus du genre *Tibikoia* et inclus dans l'ichnogène *Alcyonidopsis* Massalongo, 1856 (?=*Granularia* Pomel, 1849), avec le fossile suivant. Un spécimen MNHN A29023, Argiles tégulines de Courcelles, sommet de la biozone à Steinmani ou base de la biozone à Pseudolyelli, Albien inférieur, recueilli à Pargny-sur-Saulx (NEP), avait été figuré par Breton *in* Colleté (coord.), 2010, figure 154 D et interprété alors comme un *Tomaculum* isp. qui aurait montré de nombreuses boulettes fécales par section. Si les boulettes phosphatées semblent emplir un terrier de 3 mm de diamètre et de 5 mm de longueur conservée, et alors être attribuable à *Tibikoia* isp. ou bien à *Alcyonidopsis* isp., elles peuvent aussi constituer un boudin fécal et, dans ce cas, être proches de *Tomaculopsis* ichnogen. nov. Dans l'assemblage MNHN A29023, les boulettes fécales individuelles sont plus sphériques et plus petites (diamètre environ 0,5 mm) que chez *Tibikoia faecacerva*. L'assemblage est semblable à ceux décrits comme des « remplissages de chambres fécales d'*Upogebia racheochir* Stenzel, 1945» (Crétacé, Etats-Unis) par Bishop & Williams (2005 : fig. 3, e, f). Bien que Mikuláš (1992 : 222) utilise l'ichnogène *Alcyonidopsis* pour des traces manifestement épifaunales du flysh, Eiserhardt *et al.* (2001) affirment que *Alcyonidopsis* est une trace endobenthique, la distinguant ainsi de *Tomaculum* Groom, 1902, épifaunale, formée à la surface du sédiment. Une discussion plus poussée du statut ichnotaxinomique de *Alcyonidopsis* sort du cadre de cette étude.

Nous n'avons pas jugé opportun de distinguer formellement en leur attribuant des noms différents les *Tibikoia faecacerva* en amas plus ou moins lenticulaires de ceux de forme cylindrique. En effet, si le cylindre n'a pas de morphologie très typée, ou s'il n'est que partiellement phosphatisé, la distinction entre les deux types peut s'avérer impossible.

Cependant, l'homogénéité des boulettes fécales (forme, taille, structure), l'incertitude concernant la position (endo.- ou épibenthique) des déjections et leur éventuelle inclusion dans un terrier et le fait qu'il y ait des formes intermédiaires entre les assemblages cylindriques, les assemblages en amas et les assemblages plats nous conduit à considérer une ichnoespèce unique, *faecacerva*, et à l'intégrer dans l'ichnogène *Tibikoia* dont la diagnose constitue le « plus petit dénominateur commun » entre tous les spécimens étudiés.

Plus généralement, les boulettes fécales 1) emplissant la cavité d'un fossile, ou bien 2) sous forme d'amas lenticulaires (voir aussi Barrande, 1872, pl. 18 : 32, 33 et Chamberlain & Clark, 1973 : 677, fig.3) ou encore 3) emplissant un terrier ont très vraisemblablement été produites par des animaux appartenant à des groupes différents. Cette diversité des producteurs est probable même au sein de l'une des trois morphologies de l'assemblage de boulettes. La pauvreté morphologique de la boulette isolée, en interdisant de corréliser un trait

morphologique particulier de la boulette isolée à une forme ou une situation de l'assemblage, empêche de préciser plus l'ichnotaxinomie au sein du genre *Tibikoia*. C'est pour cette raison que nous avons considéré l'ichnoespèce *Coprulus sphaeroideus* Mayer, 1952 comme un *nomen dubium* : la diagnose s'applique aux boulettes isolées, et l'assemblage est défini comme « dans un terrier de ver » [*in Wurmröhren*], deux illustrations montrent des assemblages différents, et aucun type n'est explicitement désigné.

*Tibikoia faecacerva* est très proche à la fois de *Tibikoia fudoensis* Hatai, Kotaka & Noda, 1970 (Pliocène, Japon) et de *Tibikoia sanctaerucis* Baluk & Radwanski, 1979 (Miocène, Pologne) ; ses boulettes individuelles sont toutefois en moyenne un peu plus petites que celles de *T. fudoensis*, et un peu moins allongées que celles de *T. sanctaerucis*. Il convient toutefois de relativiser ce critère dimensionnel, la taille des boulettes individuelles étant susceptible d'évoluer avec l'âge de l'animal producteur. Baluk & Radwanski (1979) pensent que le producteur de *Tibikoia sanctaerucis* était un Polychète, proche de l'actuel *Heteromastus filiformis* (Claparède). *Tibikoia parva* a des boulettes individuelles sphériques et beaucoup plus petites que celles de toutes les autres ichnoespèces, et *T. silurica* a des boulettes individuelles un peu plus petites, ellipsoïdales plus courtes que celles des autres espèces, de plus leur structure est spongieuse, et elles sont creusées de cavités irrégulières.

*Spécimens exclus.* Nous excluons de *Tibikoia faecacerva* les assemblages suivants. MNHN A32575 : très petites pelotes fécales bacilliformes (0,05 x 0,2-0,3mm) en remplissage de terrier (?) allongé (1 x 3 mm), Contrisson, Pseudolyelli, + 1,5 m coupe Amédéo *et al.* (*in prep.*). MNHN A32595 : à la surface du moule interne totalement épigénisé en phosphate noir affleure sur 15 x 8 mm environ un assemblage de petites pelotes fécales bacilliformes, mesurant 0,35-0,45 x 0,6-1,5 mm, moulant exactement l'intérieur de la coquille, donc molles au moment de l'émission, préservées dans le même phosphate noir que le reste du moule interne du gastropode, Contrisson, Dentatus, niveau à nodules remaniés, + 10 m coupe Amédéo *et al.* (*in prep.*). Le matériel est trop peu abondant pour lui attribuer une identification ichnotaxinomique.

*Répartition stratigraphique et distribution géographique :* *Tibikoia faecacerva* (y compris les spécimens montrant une transition avec les boulettes fécales isolées) a été recueilli à Pargny-sur-Saulx (Steinmanni à Pseudolyelli), à Contrisson (Pseudolyelli à Dentatus), aux Pogains (Pseudolyelli), à 62 – Wissant (Pricei) et à 76 – Bully (Bulliensis). L'ichnotaxon est donc, pour l'instant, limité au matériel étudié ici : Albien, Bassin de Paris.

### 3.2.2.

#### **Ichnogenre *Tomaculopsis* igen. nov.**

2006 b. cf. *Tomaculum* Groom, 1902 : Breton, p. 42, fig. 1 – 3.

2010. cf. *Tomaculum* : Breton *in* Colleté (coord.), fig. 154 G

*Étymologie.* Suffixe d'origine grecque *-opsis* « qui ressemble à ... ». Le nom *Tomaculopsis* fait référence à la ressemblance avec l'ichnogenre *Tomaculum* Groom, 1902.

*Ichnoespèce-type :* *Tomaculopsis tomaculopsis* isp. nov.

*Diagnose.* Assemblage en forme de boudin ou de cordon cylindrique allongé, flexueux, d'orientation quelconque par rapport au plan de sédimentation, composé de boulettes fécales individuelles ellipsoïdales, de taille constante dans un même assemblage, serrées les unes contre les autres. Deux à quelques boulettes fécales par section de l'assemblage.

*Diagnosis.* A cylindrical, long, flexuous string, with no peculiar orientation in relation to the bedding plane, composed of individual faecal pellets, ellipsoidal, all the same size in an assemblage, packed together. Two to some faecal pellets within a cross section of the assemblage.

*Différenciation d'avec les ichnogenres voisins. Remarques sur l'ichnogenre Tomaculum.* *Tomaculopsis* igen. nov. se distingue de *Tomaculum* Groom, 1902 par sa forme toujours cylindrique (jamais en ruban) et par son orientation quelconque par rapport au plan de sédimentation, alors que *Tomaculum* est toujours disposé dans le plan de sédimentation, ce qui indique une origine épifaunale, alors que *Tomaculopsis* peut être endofaunal. Les différences de forme et de dimensions des boulettes sont, à notre sens, de niveau ichnospécifique.

Eiserhardt *et al.* (2001), dans leur révision de l'ichnotaxon *Tomaculum*, accordent une grande importance à la forme et aux dimensions des éléments fécaux individuels. Dans cette acception restrictive, *Tomaculum* est monospécifique et caractéristique de l'Ordovicien (mais voir Vizcaïno *et al.*, 2004). Bertling *et al.* (2006) soulignent que *Tomaculum* n'est ni un exemple de trace fossile complexe (*compound trace*) ni de structure composite (*composite of trace fossil*). Dans le même travail, ils recommandent d'utiliser comme critères ichnotaxinomiques pertinents (*recommended ichnotaxobases*) la morphologie – forme générale, orientation, ornementation, structure interne – et la composition, et rejettent l'utilisation des critères suivants : taille, taphonomie, préservation, critères liés à la position systématique du producteur supposé, âge géologique. La notion d'*ichnotaxobase* avait été développée par Bromley (1990 : 147-156). Bien que Magwood *in* Maples & West (1992 : 23-28) précise que l'accord sur ce que devraient être les *ichnotaxobases* n'est pas général, il retient cependant approximativement les mêmes critères que Bromley (1990) et, plus tard Bertling *et al.* (2006). Nous considérons donc que l'ichnogenre *Tomaculum*, défini par sa forme générale, sa situation par rapport au sédiment lors de l'émission et sa structure interne, est donc bien distinct de *Tomaculopsis* igen. nov.

*Espèces incluses.* *Tomaculopsis tomaculopsis* isp. nov.

*Répartition stratigraphique et distribution géographique.* Ce sont celles de la seule ichnoespèce décrite : Albien, Cénomaniens, bassin de Paris.

*Tomaculopsis tomaculopsis* isp. nov.

Fig. 28, 29, 30, 31, 32, 33

? 1952 b *pars.* *Coprulus oblongus* n. sp. [*nomen dubium*]. Mayer : fig. 1, en haut à droite seulement.

2006 b. cf. *Tomaculum* Groom, 1902. Breton: p. 42, fig. 1 – 3

*Etymologie.* Tautonymie du nom de genre.

*Diagnose de l'ichnoespèce.* Les boulettes fécales individuelles sont ellipsoïdales, environ deux fois plus longues que larges, disposées obliquement, ou en hélice dans le cordon. Il y a 2 à 5 boulettes sur une section transversale du cordon, en général 2 ou 3.

*Diagnosis of the ichnospecies.* The individual faecal pellets are ellipsoidal, c. two times longer than wide, arranged obliquely or with a helicoidal pattern in the string. There are 2 to 5 pellets in a transversal section of the string, commonly 2 or 3.

*Holotype*. MNHN A32576 (fig. 28), partie basse de la carrière de Contrisson, sous-zone à Lyelli.

*Paratype 1*. MNHN A32577 (fig. 29), carrière de Pargny-sur-Saulx, NEP, sommet de la zone à Steinmanni ou base de la sous-zone à Lyelli.

*Paratype 2*. MNHN A29027 (fig. 31) et figuré par Breton *in* Colleté (coord.) (2010), figure 154 G, même provenance que le paratype 1.

*Paratype 3*. MNHN A32578 (fig. 30) assemblage de 30 segments de cordons fécaux isolés, obtenus par lavage du sédiment, carrière de Contrisson, niveau à galets de phosphate noir remaniés, +10 m coupe Amédéo *et al.* (*in prep.*), niveau à Dentatus.

*Paratype 4*. MNHN A32579, Le Carron, 10-Radonvilliers, zone à Cristatum.

*Paratype 5*. MNHN A32580, même provenance que le paratype 4.

*Paratype 6*. MNHN A32581, même provenance que le paratype 1.

*Paratype 7*. MNHN A32582, Les Pogains, 10-Brévonnes, sous-zone à Lyelli.

*Autre matériel* : Nombreux nodules de tous les niveaux des carrières de Pargny-sur-Saulx (MNHN A32596, A32599), Contrisson, ainsi que des gisements des Pogains (MNHN A32598, du Carron (MNHN A32597) où l'ichnoespèce est particulièrement abondante, et du gisement aujourd'hui inaccessible de Bully (Seine-Maritime), Albien inférieur. Un spécimen MNHN A32690 (fig. 32) recueilli dans le niveau phosphaté Ph6, Albien supérieur, biozone à *Mortoniceras pricei*, Formation de Saint-Pô, Strouanne, 62 – Wissant (Amédéo, 2009 : 20, fig. 5). Un spécimen décrit et figuré, Formation des Sables du Perche, Cénomaniens moyen-supérieur, zones à Jukesbrownei-Guerangeri, carrière de la Butte de Gazonfier probable, 72-Le Mans, collection Boutillier, Université de Caen (Breton, 2006b)

*Dimension des types* (tableau 1)

spécimen	A	boulettes		cordon		B
		Ø	L	Ø	L max	
holotype	1	0,35	0,75	0,8	5,0	2-3
paratype 1	env. 10	0,3	0,6	0,75	4,9	2-3
paratype 2	env. 25	0,3-0,4	0,7-1,0	0,6-0,8	7,0	3
paratype 3	30	0,6-0,8	1,2-1,7	1,0-1,8	4,0 *	4
paratype 4	env. 10	0,5	1,0	1,3-1,4	11,0	2-3
paratype 5	6	0,4	1,1	1,5	30,0	? 2-3
paratype 6	4	0,1	0,3-0,4	0,4-0,5	2,0	3
paratype 7	18 petits 1 gros	0,2 0,7	0,5 1,2	0,5-0,7 ?	3,0-5,0 6,0	3 ?

Tableau 1. Dimensions des spécimens de la série-type de *Tomaculopsis tomaculopsis* isp. nov. Mesures prises à l'aide d'un oculaire micrométrique calibré, sous stéréomicroscope, exprimées en mm. Abréviations du tableau : A : nombre de cordons sur le nodule ; B : nombre de boulettes par section ; Ø : diamètre ; L : longueur ; L max : longueur maximum conservée ; \* : le plus long des tronçons disponibles.

*Description complémentaire.*

Les boulettes individuelles ne présentent jamais de différenciation de surface oblique ou hélicoïdale, contrairement aux boulettes de *Tibikoia faecacerva*. Leur forme varie d'un ellipsoïde à celle d'une gélule subcylindrique à extrémités hémisphériques. Dans le cordon, les boulettes sont disposées obliquement. Elles sont serrées les unes contre les autres ; il peut donc arriver qu'elles semblent, au moins localement, avoir une orientation préférentielle ou une disposition ordonnée (de même que des billes de même diamètre dans un sac se disposent spontanément en un réseau tétraédrique). C'est ainsi que Breton (2006 : 42)

signale que les boulettes sont disposées approximativement en hélice. Pour un cordon fécal donné la taille des boulettes est constante, mais elle peut varier notablement d'un spécimen à l'autre, en fonction de la taille (ontogénique) du producteur. Quelques nodules montrent plusieurs cordons groupés mais distincts, de même dimension et contenant des boulettes de même taille (fig. 31) : il s'agit très probablement de plusieurs émissions successives de fèces, provenant d'un seul individu, ce qui indique un comportement sédentaire. L'orientation des cordons est quelconque par rapport au plan de sédimentation. Dans certains nodules, les cordons, minéralisés en un phosphate plus résistant et dépassant de la surface du nodule, en arment des pointes, donnant à ces nodules un aspect de « nodule cornu » (MNHN A32577, fig. 29 ; A32597, fig. 33, sur ces deux figures, les flèches indiquent les principales « pointes » visibles). Ces pointes sont disposées dans toutes les orientations possibles. Au contraire, au Carron, mais aussi parfois dans les autres gisements étudiés, les cordons semblent appartenir à la paroi d'un terrier cylindrique ou en gouttière (MNHN A32598), dans laquelle ils sont orientés en tous sens. *Tomaculopsis tomaculopsis* est fréquemment associé, dans les nodules, à des restes de poissons osseux, squelette et écailles cténoïdes ou cycloïdes, à des microcoprolithes favreinoïdes, plus rarement à *Tibikoia faecacerva*, une fois à un crustacé, probablement un Callianassidae. La dissociation des cordons en boulettes fécales isolées est fréquemment observée (MNHN A32599). Les boulettes de *T. tomaculopsis* sont recoupées à l'emporte-pièce par les *Chondrites* isp.

*Discussion* : La question de l'animal producteur est récurrente en ichnologie, bien qu'elle ne soit pas centrale en ichnotaxinomie. L'animal producteur de *Tomaculopsis tomaculopsis* est sédentaire, probablement endobenthique. La granulométrie des boulettes individuelles est celle des microcristaux de phosphate, la granulométrie originelle des fèces, inférieure, oriente vers un limivore ou un déposévore. Contrairement à ce que Breton (2006) avait suggéré après l'examen d'un unique spécimen, il ne peut donc pas s'agir d'un Crustacé Décapode. La morphologie des boulettes individuelles évoque celle de certains Polychètes endobenthiques comme *Heteromastus filliformis* Claparède (voir aussi Baluk & Radwanski, 1979 b). La comparaison avec *Tomaculum problematicum* Groom, 1902, ichnite cambro-ordovicien, est intéressante. Un certain nombre des espèces que Eiserhardt *et al.* (2001) excluent de la liste des synonymes de *T. problematicum* pourraient s'avérer être des espèces acceptables dans l'ichnogenre *Tomaculopsis*. Notre objectif n'étant pas de faire une révision de l'ichnogenre *Tomaculum*, nous ne développerons pas ce point précis.

Eiserhardt *et al.* (2001 : 350), prenant en compte la comparaison entre le contenu des pelotes fécales et le sédiment, la structure et la disposition de l'ensemble à la surface du sédiment, et des données actuopaléontologiques et biomécaniques sur les vers, concluent que le producteur de *Tomaculum problematicum* n'était pas un limivore fouisseur endobenthique. Nonobstant l'absence d'observation de traces de locomotion dans le prolongement des *T. problematicum*, ils concluent que ces coprolithes sont ceux d'un animal épibenthique qui aurait déposé ses fèces, sous la forme de cordons ou de rubans, lors de ses déplacements par reptation à la surface du sédiment. Les conclusions concernant l'écologie des animaux producteurs des deux ichnites *Tomaculum* et *Tomaculopsis* justifient donc la distinction ichnogénérique. Il est rappelé que *Tomaculum problematicum*, ainsi que des amas de boulettes fécales non organisés en cordons (et répondant ainsi aux critères d'attribution à l'ichnogenre *Tibikoia*), de l'Ordovicien de Bohême, avaient été interprétés comme des « œufs d'origine indéterminée » par Barrande (1872) et comme des œufs probablement de Trilobites par Groom (1902). Enfin, nous considérons non seulement le nom d'ichnogenre *Coprulus* comme un *nomen nudum* (voir ci-dessus), mais le nom d'ichnoespèce *C. oblongus* comme un *nomen dubium* dans la mesure où les sept spécimens illustrés correspondent à des ichnites distincts qui ont seulement en commun la forme et la taille des boulettes fécales, la diagnose ichnospcifique donnée ne permettant pas de trancher.

*Répartition stratigraphique et distribution géographique* : Ces données sont pour l'instant limitées au matériel décrit ici : Albien – Cénomaniens, Bassin de Paris (France).

### 3.2.3 Les boulettes fécales isolées

*Matériel.* Nombreux nodules montrant le passage d'amas *Tibikoia faecacerva* à des boulettes fécales dispersées (MNHN A32583 à A32586), ou bien ne montrant que des boulettes fécales isolées. (MNHN A32587 à A32594), provenant de Pargny-sur-Saulx et de Contrisson.

*Discussion.* Nous avons vu qu'elles pouvaient provenir de la désorganisation de *Tibikoia faecacerva* ou bien de *Tomaculopsis tomaculopsis*. La proximité du coprolithe d'origine permet, dans certains cas, d'identifier ces boulettes isolées. Bien que les boulettes de *Tomaculopsis tomaculopsis* soient en moyenne légèrement plus allongées que celles de *Tibikoia faecacerva*, ce critère reste statistique et n'est pas applicable avec certitude à des boulettes isolées. Seule l'observation d'une différenciation superficielle disposée obliquement ou en hélice permet d'attribuer à *T. faecacerva* une boulette isolée (A32587). Mais une telle différenciation n'est pas visible dans toutes les boulettes car son expression dépend du degré d'évolution de la phosphatisation.

De plus, il n'est pas exclu que certains *T. faecacerva* aient été émis dans un environnement plus ouvert, donc que les boulettes, moins tassées dès l'émission, donnent l'impression de boulettes dispersées. Peuvent intervenir postérieurement à l'émission d'autres facteurs de dispersion des fèces déposées sur le fond comme les coprophages, les fousseurs, et, s'il y en avait, les courants.

Enfin, il ne faut pas écarter l'hypothèse que des boulettes fécales de morphologie indistincte de celle de *Tibikoia faecacerva* ou *Tomaculopsis tomaculopsis* aient été émises individuellement, ou bien en assemblages très lâches par des producteurs distincts.

*Remarques ichnonomenclurales.* Nous ne nommons pas ces boulettes fécales isolées. Les coprolithes, en tant que trace de l'activité d'un animal, relèvent de la nomenclature ichnologie. Dans ce contexte, c'est bien l'ensemble de la trace et non pas ses composants, qui est nommé. Nous observons tous les intermédiaires entre les assemblages serrés *Tibikoia faecacerva* ou structurés *Tomaculopsis tomaculopsis* et ces assemblages lâches de boulettes isolées les unes des autres. Ce dernier cas est donc un cas-limite de plusieurs autres traces fossiles différentes, ce qui nous renforce dans notre conviction de ne pas les nommer.

Richter & Richter (1939) ont créé, pour des boulettes fécales isolées de l'Ordovicien, l'ichnogénère *Coprulus* dont ils ont donné une diagnose, mais sans y inclure d'ichnoespèce et sans illustration. Il semble qu'ils aient surtout voulu différencier ces boulettes fécales isolées des boulettes fécales ordonnées en un coprolithe composite qu'ils ont nommé *Syncoprulus*, avec une espèce-type *Syncoprulus pharmaceus* Richter & Richter, 1939 [*Syncoprulus* est un synonyme postérieur de *Tomaculum* Groom, 1902]. Bien que *Coprulus* ait été désigné comme « n.g. » par ses auteurs, et utilisé comme ichnogénère par Mayer (1952 b) avec deux espèces du Trias, puis par Gaillard (1978), avec désignation et création d'une espèce-type, et description de deux autres espèces de l'Oxfordien du Jura, nous sommes d'accord avec Häntzschel (1975, p. W140-141) qui précise « *Coprulus* Richter & Richter, 1939, p. 163. Mechanical-ecological subsidiary name, proposed as neutral and informal name for excrements in form of isolated, loose pills, but designated as *Coprulus* n.g. without a species name; ... ». Cette position est reprise par Eiserhardt *et al.* (2001) qui considèrent *Coprulus* comme un *nomen nudum*. Nous pensons que les espèces décrites par Gaillard (1978) dans l'ichnogénère *Coprulus* (avec la nécessité d'émender la diagnose générique en y ajoutant la mention de cannelures longitudinales) auraient pu être placées dans l'ichnogénère *Bactryllum*

Heer, 1853, la seule différence entre cet ichnogenre et *Coprulus sensu* Gaillard étant la présence (facultative) d'une striation transversale chez *Bactryllium*.

### 3.2.4 Les coprolithes en bâtonnets

*Remarque nomenclaturale.* La structure de certains microcoprolithes correspond étroitement à celle des fèces de certains « anomoures » actuels (Moore, 1932) : l'ichnogenre *Palaxius* Brönnimann & Norton, 1960 est l'équivalent fossile des fèces de l'Axiidae *Axius stirhynchus* Leach, 1815 ; *Thoronetia* Brönnimann, Caron & Zaninetti, 1972 serait un coprolithe de Galatheidae, et *Favreina* Brönnimann, 1955 serait possiblement attribué à des Calliassinidae. Nous n'excluons pas que tel ou tel de ces coprolithes puisse avoir été émis par un Mecochiridae, famille éteinte, donc sans comparaison actualistique possible (voir Förster & von Hillebrandt, 1984 : 53-54), voire même par des Brachyours (Schweigert *et al.*, 1997). Les micropaléontologues qui ont étudié ces microcoprolithes les ont donc souvent intégrés dans une classification zoologique, par exemple, « *Palaxius* appartient à la famille des Axiidae », et les présentent ainsi dans les publications. D'accord avec Bertling *et al.* (2006), nous affirmons que, puisque les coprolithes sont des traces fossiles au sens strict, ils relèvent exclusivement de la nomenclature ichnologique et ne devraient pas être inclus dans la nomenclature zoologique (voir aussi Schweigert *et al.*, 1997 : 52). Ce sont la forme, la taille et la disposition des canaux longitudinaux et la structure interne de ces microcoprolithes qui permettent de différencier les ichnotaxons.

#### 3.2.4.1

##### **Ichnogenre *Palaxius* Brönnimann & Norton, 1960**

Cet ichnogenre regroupe des microcoprolithes possédant des canaux longitudinaux en forme de croissant, de lunule ou de crochet en coupe transversale. Les ichnoespèces y sont définies par le nombre et l'organisation de ces canaux, et par l'orientation de leur concavité.

*Palaxius salataensis* Brönnimann, Cros & Zaninetti, 1972

Fig. 34

*Synonymie.* Voir Fels in Schweigert *et al.* 1997, p. 63.

*Matériel.* Un seul spécimen MNHN A32600 est rapporté à cette ichnoespèce. Il provient de la partie basse (base de la sous-zone à Lyelli) de la carrière de Contrisson. A la surface d'un nodule plat, parcouru par des terriers de *Chondrites* isp., affleurent des coprolithes en bâtonnets. L'un d'eux est cassé. Sa section, approximativement ronde (0,75 x 0,85 mm) montre quatre petits canaux en croissant, dont la concavité est dirigée vers le centre.

*Répartition stratigraphique et distribution géographique.* Cette ichnoespèce est connue au Carbonifère supérieur, Permien, Trias, Lias, Crétacé inférieur (ce travail) et Crétacé supérieur, Amérique du Nord et du Sud, Europe, Proche-orient.

#### 3.2.4.2

##### **Ichnogenre *Thoronetia* Brönnimann, Caron & Zaninetti, 1972**

Les ichnoespèces rapportées à cet ichnogenre sont des microcoprolithes cylindriques, parcourus de canaux longitudinaux, de section circulaire ou en forme de poire. Longitudinalement, ces canaux sont droits, parallèles. De plus, une zone « ventrale » de matériel plus dense (« *ventral cap* ») est visible dans le plan de symétrie en lame mince.

*Diagnose de l'ichnogenre* : voir Blau, Grün & Jagt, 1997.

Deux ichnoespèces ont été décrites dans cet ichnogenre : *Thronetia quinaria* Brönnimann, Caron & Zaninetti, 1972, espèce-type du genre (synonymes *T. alata* Brönnimann, Caron & Zaninetti, 1972, et *T. didymos* Brönnimann, Caron & Zaninetti, 1972, voir Blau, Grün & Senff, 1993), du Trias, et *T. maastrichtense* Blau, Grün & Jagt, 1997, du Maastrichtien.

*Thronetia tetrope*, isp. nov.

Fig. 35, 36, 37, 38, 39

*Etymologie*. Du grec τετρα, (tetra) : quatre, et οπη, (ope) : trou, ouverture. Elision euphonique du a. Qui possède quatre trous. Substantif en apposition (ICZN : art. 31.2.1).

*Holotype*. Un spécimen, repéré sur le nodule MNHN A32603 (fig. 35), provenant de la sous-zone à Pseudolyelli, carrière de Pargny-sur-Saulx, recueilli le 10.04.2009 par G.B. La section de l'holotype sur laquelle les canaux sont visibles mesure 780 x 920  $\mu\text{m}$ , le diamètre de deux canaux est de 120  $\mu\text{m}$ , des deux autres 75  $\mu\text{m}$ .

*Paratypes*. Les microcoprolithes phosphatés possédant quatre canaux et affleurant à la surface des nodules provenant de la carrière de Pargny, (MNHN A32601, fig. 36 ; A32602, fig. 37 ; A32604), de la base de la carrière de Contrisson (MNHN A32606 à MNHN A32609), et des Pogains (MNHN A32605, fig. 38). Deux sections en lame mince d'un nodule provenant de la base de la carrière de Pargny-sur-Saulx (MNHN A32687, fig. 39 et A32688).

*Diagnose*. *Thronetia* possédant quatre canaux longitudinaux disposés en carré ou en trapèze.

*Diagnosis*. *Thronetia* with four longitudinal canals, arranged as a square or a trapezium.

*Description complémentaire*. Les nodules phosphatés de la série-type, en général plats, sont hérissés de nombreux coprolithes, le plus souvent répartis sur une seule face du nodule. Ces coprolithes sont cylindriques, plus rarement tronconiques, droits, mais parfois courbes, voire flexueux. Il arrive qu'une extrémité soit hémisphérique et l'autre coupée de manière abrupte (Contrisson, zone à Lyelli). La section est parfois un peu ovale (aplatissement maximum de 75 % environ), le plus souvent circulaire. La face externe de ces microcoprolithes porte fréquemment les témoignages de l'extrusion des fèces : méplat(s) ou cannelure(s) longitudinaux, peu accentués. Dans un même assemblage, le diamètre des microcoprolithes est assez constant. Le maximum de variation est enregistré à Contrisson (entre 0 et +2 m, coupe Amédéo *et al.*, *in prep.*) avec 34 % : le diamètre de ces coprolithes varie de 0,6 à 0,9 mm avec une longueur maximum conservée de 1,5 mm. Le plus petit diamètre est noté aux Pogains (0,5 mm, longueur maximum conservée 1,2 mm), le plus grand à Pargny (0 à +3 m, coupe Amédéo *et al.*, *in prep.*) où il varie de 0,85 à 1,05 mm, avec une longueur maximum conservée de 3,5 mm. Un cas moyen (même provenance) montre des coprolithes de 0,75 à 0,9 mm de diamètre, et 4 mm de longueur maximum conservée.

Les canaux sont au nombre de 4. En section longitudinale, rarement observable (fig. 38), ils semblent continus, réguliers et rigoureusement longitudinaux. En coupe transversale, ils sont circulaires, de petit diamètre (50 – 125  $\mu\text{m}$ , le plus fréquemment entre 75 et 100  $\mu\text{m}$ ), parfois inégaux : deux plus larges sur la grande base d'un trapèze et deux plus petits sur la petite base, ou bien deux plus larges en alternance avec deux plus petits formant les quatre sommets d'un losange. Ils sont disposés en carré, en losange ou souvent en trapèze. Certaines vues distales donnent l'impression que les canaux, de petit diamètre vers le milieu du coprolithe, s'élargissent à une extrémité. Cette particularité est probablement taphonomique. En effet, on l'observe exclusivement sur les coprolithes épigénisés en

phosphate clair, peu résistant, fragile. Il s'agit donc vraisemblablement d'un élargissement dû à une altération récente des canaux longitudinaux. Cette altération conduit aussi à des apparences de fusion de deux canaux, ou un obscurcissement complet de la « lisibilité » des canaux. A l'inverse, la phosphatation a souvent complètement oblitéré les canaux, qui ne sont alors plus visibles sur la cassure du coprolithe. Dans les nodules, les *Thoronetia tetrape* sont recoupés à l'emporte-pièce par les *Chondrites isp* (Pargny). Ils sont accompagnés de boulettes fécales isolées et/ou de *Tomaculopsis tomaculopsis* (Pargny, Contrisson), ou de *Tibikoia faecacerva* (Pargny).

En lame mince, une zone ventrale (« *ventral cap* » des auteurs anglophones) de matériel différencié est clairement visible (MNHN A32687, A32688, fig. 39), ce qui justifie l'attribution à l'ichnogenre *Thoronetia* ; à défaut de cette observation, l'ichnoespèce aurait pu être attribuée à l'ichnogenre *Favreina*.

*Discussion.* *Thoronetia tetrape* se distinguera des deux autres ichnoespèces de *Thoronetia* par le nombre de ses canaux : *Thoronetia quinaria* Brönnimann, Caron & Zaninetti, 1972 possède deux groupes de cinq canaux ; *T. maastrichtense* Blau, Grün & Jagt, 1997 deux groupes de quatre canaux. Ce caractère – quatre canaux longitudinaux – permettrait également de distinguer *T. tetrape* de toute ichnoespèce de *Favreina* dans le cas où la zone ventrale de matériel différencié ne serait pas visible.

Voir ci-dessous la discussion commune à *F. cf. salevensis* et *T. tetrape*.

*Répartition stratigraphique et distribution géographique.* Ces données sont pour l'instant limitées au matériel décrit ici : Albien, Bassin de Paris (France).

### 3.2.4.3

#### **Ichnogenre *Favreina* Brönnimann, 1955**

Les ichnoespèces rapportées à cet ichnogenre sont des microcoprolithes cylindriques, parcourus de canaux longitudinaux, au nombre de 2 (?), 6 à plus d'une centaine. Longitudinalement, ces canaux sont droits, parallèles, mais réputés répartis selon un patron intermittent (au moins pour les espèces à canaux nombreux) ; transversalement, ils sont disposés selon un motif symétrique (Molinari Paganelli *et al.*, 1979).

*Favreina cf. salevensis* (Paréjas, 1948)

Fig. 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46

*Synonymie.* Voir Brönnimann (1976 : 42-43) et Molinari Paganelli *et al.*, (1979 : 420).

*Matériel.* Une douzaine de nodules phosphatés, plats en général, provenant de la carrière de Pargny, de la base de la carrière de Contrisson et des Pogains, sont hérissés de nombreux coprolithes, plus souvent concentrés sur une face du nodule. Ces coprolithes sont de forme cylindrique, droits à légèrement courbes, leur section est parfois un peu ovale, et ils sont presque toujours cannelés longitudinalement. Le diamètre varie peu, moins de 20% dans un même assemblage. Les plus petits, observés à Pargny (0 à +3 m coupe Amédéo *et al.*, *in prep.*) mesurent 0,5-0,6 mm de diamètre, la longueur maximum observée étant de 3 mm. Les plus gros, dans un nodule de même provenance, mesurent 0,8-1,0 mm de diamètre pour une longueur conservée de 3,1 mm. Sur des cassures longitudinales (MNHN A32611, fig. 40, flèche blanche), et en contradiction avec les données obtenues en lame mince par les micropaléontologues (voir p. ex. Brönnimann, 1976), les canaux longitudinaux sont continus, ininterrompus. Il reste difficile de trouver une section transversale où l'arrangement des canaux apparaît clairement (MNHN A32611, fig. 40, flèche noire ; fig.41, 42). On compte entre 30 et 40 canaux, arrangés en deux anses symétriques. Le diamètre des canaux varie

de 10 à 25  $\mu\text{m}$ . Ces coprolithes sont souvent tronçonnés transversalement. La longueur conservée est le plus souvent 2 à 2,5 fois le diamètre, mais certains coprolithes exceptionnellement longs peuvent atteindre 4,5 mm.

Ils peuvent être associés dans les nodules aux fossiles suivants. Les écailles (cténoïdes) et restes squelettiques de poissons sont présents et souvent abondants dans 7 nodules sur 12. Restes de poissons et coprolithes sont mélangés, ou bien au contraire répartis chacun sur une face du nodule plat. Un terrier à paroi structurée, des boulettes fécales isolées, un *Tomaculopsis tomaculopsis*, une *Thoronetia tetrape*, un coprolithe en long boudin cylindrique, flexueux, peuvent être rencontrés. Enfin, à la surface d'un nodule recueilli aux Pogains, une trace allongée montre une sorte de piste griffée, ratissée (MNHN A32616, fig. 45, 46). Ces griffures (voir ci-dessous paragraphe 5) épargnent des boulettes fécales isolées et un *Tomaculopsis tomaculopsis*, mais affectent une coupe longitudinale de *Favreina* cf. *salevensis*, (flèche blanche) comme si l'organisme responsable de ces griffures s'était acharné dessus. Ceci montre que les *Tomaculopsis tomaculopsis* et les boulettes fécales isolées étaient probablement déjà durcies par la phosphatisation, alors que les *Favreina* cf. *salevensis* ne l'étaient pas encore. Si la phosphatisation a été un phénomène rapide, elle n'a pas été instantanée. Certains coprolithes ont pu être phosphatisés dans une étape de la minéralisation antérieure à celle d'autres coprolithes.

*Discussion.* Voir ci-dessous la discussion commune à *F. salevensis* et *T. tetrape*.

*Répartition stratigraphique et distribution géographique.* Jurassique supérieur, Crétacé inférieur, Europe (Téthys), Cuba (voir Molinari Paganelli *et al.*, 1979 : 424-426).

#### *Thoronetia tetrape et Favreina salevensis*

*Discussion.* Malgré la faible variabilité du diamètre des coprolithes, nous pensons que l'assemblage de chaque nodule peut représenter les dépôts des fèces de plusieurs individus distincts, mais appartenant à la même espèce, à la même population. Comme Schweigert *in* Schweigert *et al.* (1997 : 53-54) le souligne à propos du microcoprolithe miocène *Helicerina ruttei* Schweigert *in* Schweigert *et al.*, 1997, les microcoprolithes avec des canaux internes ont été traditionnellement attribués à des anomoures marins, à la suite de travaux actualistiques comme ceux de Moore (1932), par exemple à des Thalassinidae, ou encore, pour le genre *Thoronetia*, à des Galatheidae. En se fondant sur le fait que le Brachyoure dulcicole *Proballya quenstedti* (Zittel, 1885) est le seul Décapode présent dans les niveaux de tufs riches en *Helicerina ruttei* qu'il étudie, il lui attribue l'origine de ces microcoprolithes. Bien que cela ne constitue tout au plus qu'une forte présomption, nous pensons, de même, que l'animal à l'origine des *Thoronetia tetrape* ou des *Favreina* cf. *salevensis* peut être un crabe. En effet, la répartition de ces deux ichnotaxons coïncide avec le maximum de fréquence du Brachyoure Etyidae *Etyus martini* Mantell, 1844, particulièrement fréquent à Pargny, aux Pogains, et présent à la base de Contrisson. La taille de ce crabe (et la variation de taille à l'intérieur d'un même tapho-assemblage) et celles de ses supposées fèces sont compatibles.

cf *Favreina* isp.

Plus de 140 autres nodules provenant des carrières de Contrisson (tous niveaux), Pargny (tous niveaux) et des affleurements des Pogains et du Carron contiennent des microcoprolithes en bâtonnets. Les deux tiers de ces nodules sont plats. Les canaux longitudinaux des coprolithes de ces nodules ne sont pas visibles. Il ne serait certes pas impossible qu'il y ait des microcoprolithes en bâtonnets dépourvus de canaux longitudinaux. Mais comme ils se trouvent dans les niveaux où les *Thoronetia tetrape* et *F. cf. salevensis* abondent (à l'exception du Carron qui n'a fourni que 7 nodules à *Favreina* isp., non identifiables), que les nodules et les microcoprolithes ont les mêmes tailles et des

morphologies comparables, nous pensons qu'il s'agit de coprolithes appartenant à l'une ou à l'autre ichnoespèce, mais dont les canaux sont devenus indistincts lors de la diagenèse. C'est pourquoi nous les laissons en nomenclature ouverte. Leur attribution à l'ichnogenre cf. *Favreina* reste cependant une simple commodité, fondée sur le fait que les nombreux canaux des *Favreina* cf. *salevensis* ont plus de chance d'être oblitérés par la diagenèse phosphatée que les (relativement) plus gros canaux de *T. tetrape*, ces deux ichnotaxons étant certainement confondus sous le même nom, et que la présence d'autres ichnogenres n'est pas impossible.

Il faut enfin remarquer que ces *Thoronetia tetrape*, *Favreina* cf. *salevensis* et cf. *Favreina* ispp. proviennent de niveaux riches en crustacés Décapodes Mecochiridae, Glypheidae, Callianassidae, Nephropidae, et nombreux Brachyoures, tous producteurs potentiels de ces fèces. Qu'elles soient fossilisées en majorité sur des nodules plats indique que ces fèces ont été déposées à la surface du sédiment, donc que leur producteur était épibenthique.

#### 3.2.4.4

##### **Ichnogenre *Octotriangulella* Blau, Lukas & Stein, 1987**

*Ichnoespèce – type.* *Octotriangulella bonenburgensis* Blau, Lukas & Stein, 1987

*Diagnose de l'ichnogenre* [traduite de Blau, Lukas & Stein, 1987 et émondée]. Coprolithe en forme de bâtonnet de section transversale circulaire. Au centre du coprolithe s'étend un canal axial dont le contour étoilé provient de la subdivision en secteurs triangulaires du coprolithe vu en section transversale.

*Remarque.* Lors de la création de l'ichnogenre *Octotriangulella* qui ne contenait alors qu'une espèce, Blau, Lukas & Stein (1987) avaient focalisé leur diagnose sur le canal axial au contour étoilé. En effet, toute la systématique des microcoprolithes attribués alors à des anomoures était fondée sur le nombre, la forme et la disposition des canaux longitudinaux. Dans l'ichnogenre *Octotriangulella*, il nous apparaît que le caractère important est la présence de cordons longitudinaux ayant en section transversale approximativement la forme d'un secteur de cercle, et constitués de matière plus opaque. Ils sont au nombre de huit dans l'ichnoespèce *O. bonenburgensis*, et de quatorze dans la nouvelle ichnoespèce décrite ci-dessous. Le canal étoilé axial n'est que la conséquence de cette disposition. Nous avons donc supprimé de la diagnose la mention du nombre de secteurs triangulaires, caractère que nous considérons comme ichnospcifique.

*Ichnoespèces incluses.* *Octotriangulella bonenburgensis* Blau, Lukas & Stein, 1987 [Lias, Allemagne]. Blau (1993-2003) cite une espèce *Octotriangulella septemtrigonalis* Kristan-Tollmann, 19xx [pro *septemtrigonalis* ? ou *septentrionalis* ?] dont nous n'avons pas pu retrouver la description originale. *Octotriangulella caseolus* isp. nov. [Albien, Bassin de Paris].

*Octotriangulella caseolus* ichnosp. nov.

Fig. 47, 48

*Etymologie.* Du latin *caseolus*, petit fromage, substantif masculin en apposition (ICZN : art. 31.2.1). La disposition des secteurs en coupe transversale évoque – au nombre près – celle des portions emballées de fromages à tartiner dans leur boîte ronde.

*Holotype.* Le spécimen MNHN A32617, représenté fig. 47, 48, provenant de la zone à Benettianus, sous-zone à Pseudolyelli, Albien moyen, Les Pogains, 10 – Brévonnes, recueilli le 14/10/2009 par G.B.

*Diagnose.* *Octotriangulella* avec 14 secteurs.

*Diagnosis.* *Octotriangulella* with 14 sectors.

*Dimensions.* L'holotype mesure 0,47 mm de diamètre et 1,5 mm de longueur.

*Description complémentaire.* La face externe de chacun des secteurs est convexe, donnant au coprolithe un aspect visiblement cannelé longitudinalement (fig. 47). La largeur des secteurs n'est pas exactement égale (fig. 48). Le nodule contenant l'holotype montre, sur la même face, un groupe de huit boulettes fécales, possiblement un petit fragment de *Tomaculopsis tomaculopsis*, le moule externe d'un fragment de Gastropode sur la tranche, et, sur l'autre face, des griffures assez grossières.

*Discussion.* Il nous a semblé que le caractère ichnogénérique important était la division en secteurs du coprolithe et non pas le canal axial étoilé (voir ci-dessus), ni le nombre de secteurs. Ce nombre est un caractère ichnospcifique, qui permettra la distinction des différentes ichnoespèces.

*Répartition stratigraphique et distribution géographique.* Ces données sont limitées à l'holotype, seul matériel connu pour l'instant : Albien, Bassin de Paris.

### 3.2.5 Les cordons fécaux cylindriques

#### 3.2.5.1

#### Cordons fécaux cylindriques isolés

Fig. 49

Nous ne nommons pas ces coprolithes dont la morphologie et la structure restent très pauvres : ce sont des cylindres plus ou moins flexueux. Nous en décrivons quelques uns.

- A la surface d'un nodule massif parcouru par des *Chondrites* isp., et recueilli à Pargny (NEP), un cylindre régulier, pyritisé, à peine flexueux, mesurant 1,5 mm de diamètre, peut être suivi sur une longueur de 32 mm (MNHN A32618 : fig. 49).
- A la surface d'un nodule très irrégulièrement phosphatisé, à aspect spongieux, provenant des Pogains,affleurent quelques cordons cylindriques de 0,4 mm de diamètre, ondulés, la longueur maximum visible est de 4 mm (MNHN A32619).
- A Contrisson, entre +3 et +4 m (coupe Amédéo *et al.*, *in prep.*), nous avons recueilli un nodule plat, sur une face duquel sont exposés des cordons courbes mesurant 0,5-0,6 x 4 mm (maximum) identiques aux précédents, mais mieux conservés (MNHN A32620).
- A la surface d'un nodule allongé recueilli à Contrisson (+2 m coupe Amédéo *et al.*, *in prep.*), on observe des *Thoronetia tetropé* et deux cordons cylindriques ondulés, proches, mesurant respectivement 0,4 x 7 mm et 0,5 x 4 mm, le second très contourné (MNHN A32621).

#### 3.2.5.2

#### Ichnogre *Triplifaex* igen. nov.

*Ichnoespèce-type.* *Triplifaex parallela* isp. nov.

*Etymologie.* Latin *tripplus* : triple ; *faex* : excrément. Nom féminin.

*Diagnose.* Cordons cylindriques, de diamètre constant, droits ou flexueux, en faisceaux de 2 ou 3 parallèles et dans un même plan.

*Diagnosis.* Cylindrical strings, a constant diameter, straight or flexuous, grouped in a cluster of 2 – 3 parallel strings, lying in a same plane.

*Triplifaex parallela* isp. nov.

Fig. 50, 51

*Etymologie.* Latin *parallelus*, parallèle : disposition des cordons fécaux

*Diagnose.* Comme pour le genre.

*Diagnosis.* As for the genus.

*Type.* L'holotype et seul spécimen MNHN A32622 (fig. 50, 51) est un assemblage préservé à la surface d'un nodule phosphaté plat, provenant de la carrière de 51 – Pargny-sur-Saulx, 0 à +3 m de la coupe de Amédéo *et al.* (*in prep.*), Albien inférieur, zone à Benettianus, sous-zone à Pseudolyelli, réc. GB 12.10.2009. Une dizaine de groupes de cordons fécaux cylindriques associés par deux ou trois, sont visibles. Le diamètre de chaque cordon est de 0,25 à 0,3 mm. Leur section est ronde à légèrement aplatie. La longueur maximum conservée est de 4 mm pour un groupe de trois cordons (fig. 51), et de 5 mm pour un cordon isolé par dissociation du groupe sur sa plus grande partie. Les cordons sont associés par deux ou trois. Ceux qui sont associés par trois sont approximativement à plat dans un même plan et non pas en triangle en section. Leurs trajets sont rigoureusement parallèles et ils sont jointifs sur toute leur longueur. Si l'on fait abstraction d'éventuels déplacements ou déformations postérieurs au dépôt des fèces, les cordons sont rectilignes à très modérément flexueux. Ils sont tous disposés sur une seule face du nodule, parallèles à cette face, subhorizontaux. Ces cordons sont constitués d'un phosphate très noir. Sur le même nodule se trouvent : des écailles cténoïdes de poisson sur une face, quelques *Chondrites* isp., *Favreina* cf. *salevensis*, et un petit amas *Tibikoia faecacerva*.

*Répartition stratigraphique et distribution géographique.* Ces données sont limitées au seul matériel connu pour l'instant : Albien, Bassin de Paris.

## 4 LES PERFORATIONS

Cette catégorie de traces fossiles inclut les ichnites creusés dans un substrat dur, quelle que soit sa nature, biologique (bois, coquille, test, rostre...) ou non (galet, fond marin durci, rocher...), et quelles qu'en soient les dimensions.

### 4.1 Les perforations par des thallophytes : *Orthogonum* ispp.

Le genre *Orthogonum* a été érigé par Radtke (1991) pour des perforations superficielles dans des substrats calcaires, formant un système de filaments ramifiés, avec des tronçons rectilignes, et une ramification le plus souvent à angle droit.

*Matériel :* Spécimen MNHN A32623 (fig. 52 – 54) provenant du Carron. A la surface des deux valves du Bivalve *Plicatula radiola* Lamarck, 1801 se développe un réseau de perforations plus dense sur la valve droite que sur la valve gauche. Sur la valve droite, trois groupes (fig. 54 A, B et C) étendent leurs ramifications respectivement sur 9 x 6 mm (B) et 3 x 5 mm (C) près du bord de la valve et 6 x 5mm (A) près de l'umbo. Sur la valve gauche, une seule plage de 2 x 2 mm montre quelques galeries. Ce réseau, superficiel, est formé de perforations cylindriques, d'un diamètre de 25 à 40  $\mu\text{m}$ , fréquemment 30  $\mu\text{m}$ , ramifiées. D'axes principaux subrectilignes, changeant rarement de direction, partent, très souvent selon une ramification alterne peu régulière, à 90°, de courts rameaux latéraux. Une

ramification à 30° ou 45° est très rare. Les rameaux latéraux sont rectilignes, parfois mais rarement, ils zigzaguent modérément.

Ces galeries sont emplies d'une matière beaucoup plus sombre que la coquille de la *Plicatula*, possiblement phosphatée et pyriteuse. À côté et en connexion avec ce réseau bien visible à cause de ce contraste de couleur, des galeries de plus petit diamètre, 8 à 12  $\mu\text{m}$ , le plus souvent 10  $\mu\text{m}$ , exceptionnellement 15  $\mu\text{m}$ , se ramifiant de la même manière, sont beaucoup moins visibles, mais semblent avoir envahi une plus grande partie de la coquille. Les galeries de plus petit diamètre affleurent la surface de la coquille, et sont le plus souvent vides, rarement quelques portions d'un diamètre de 10  $\mu\text{m}$  sont emplies de la même matière que celle qui comble les galeries de plus gros diamètre (en pointillés sur les dessins fig. 54 A – C).

Spécimen MNHN A32624, provenant du Carron. L'huître *Pycnodonte* (*Phygraea*) *vesicularis* portant des loges de *Rogerella mathieui* de Saint-Seine, 1956 (voir description ci-dessous) porte en outre un réseau superficiel de galeries de 12 à 15  $\mu\text{m}$  de diamètre identique au réseau décrit ci-dessus (fig. 55, flèche, 56). L'existence de quadrifurcations apparentes indique la superposition de deux ou plusieurs réseaux.

La valve droite de *Plicatula radiola* MNHN A32635 porte en plusieurs endroits des perforations qui ont quelques points communs avec celles de MNHN A32624 : longues portions rectilignes, situation superficielle sur la coquille du Bivalve, diamètre de 10 à 15  $\mu\text{m}$ . Elles s'en distinguent cependant par des ramifications qui sont fréquemment dichotomiques, largement écartées (65 à 125°). C'est pourquoi nous rapportons avec doute cette perforation cryptogamique à *Orthogonum* ? isp.

*Discussion.* Sur la valve de *Pycnodonte* (*Phygraea*) *vesicularis*, le trajet des galeries est interrompu par les loges de *Rogerella mathieui*. Les perforations cryptogamiques se sont donc développées avant l'implantation des cirripèdes. Cette observation, ainsi que le remplissage phosphaté-pyriteux des galeries de plus grand diamètre (mais cet argument est moins fort), indiquent que ces galeries cryptogamiques sont bien fossiles et non actuelles ou subactuelles. Ces galeries, très majoritairement superficielles, peuvent cependant, mais rarement, pénétrer sous la couche externe de la coquille. Cette localisation superficielle de l'organisme perforant indiquerait un organisme autotrophe, chlorophyllien, et, en conséquence, pourrait signifier que les Argiles de Courcelles, au Carron, se sont déposées en zone photique. La répartition des perforations de thallophyte sur la *Pycnodonte vesicularis* est la suivante. Ils sont absents de la valve droite et du bord antérieur de la valve gauche et se densifient progressivement vers le bord postérieur. Compte tenu de la surface de fixation de l'huître, un cylindre de 4 mm de diamètre, cela pourrait indiquer que le support de l'huître était vertical ou subvertical, et que celle-ci y était fixée bord postérieur vers le haut (vers la lumière).

Si ces perforations de thallophytes sont très comparables aux *Orthogonum* spp. décrits dans la littérature, par exemple Radtke (1991 : pl. 5, fig. 3 et pl. 6, fig 3) ; Glaub (1994 : pl. 6, fig. 4, 6 : (équivalents actuels), aux « Tubular-Form » décrites mais non nommées par Hofmann (1996 : pl. 10, fig 5, 6) ou encore aux microperforations décrites par Mägdefrau (1937 : pl. 6, fig. 1, 2, 5) sous le nom de *Chaetophorites gomontoides* Pratje, 1922, il semble impossible de préciser l'ichnoespèce, dans la mesure où les caractères pertinents, visibles en microscopie électronique à balayage (Radtke, 1991 ; Glaub, 1994) ne nous sont pas accessibles.

## 4.2

### **Ichnogenre *Rogerella* de Saint-Seine, 1951**

*Synonymie.* *Zapfella* de Saint-Seine, 1956 [ichnoespèce-type : *Zapfella pattei* de Saint-Seine, 1956]; *Brachyzapfes* Codez & de Saint-Seine, 1958 [ichnoespèce-type : *Brachyzapfes elliptica* Codez & de Saint-Seine, 1958]; *Simonizapfes* Codez & de Saint-Seine, 1963 [ichnoespèce-type : *Simonizapfes elliptica* Codez & de Saint-Seine, 1963].

*Ichnoespèce-type.* *Rogerella lecointrei* de Saint-Seine, 1951, par désignation originale.

*Diagnose.* Perforations en forme de sac simple, plus ou moins profondes, perpendiculaires à la surface du substrat. Section de la loge plus grande que l'ouverture. Ouverture en forme de fente ou de virgule, deux à quatre fois plus longue que large.

*Diagnosis.* A simple sac-like boring, more or less deep, perpendicular to the substrate surface. Section of the chamber larger than the opening. Slit-like or comma-like opening, two to four times longer than wide.

*Remarques.* Cette perforation est attribuée avec certitude à des Cirripèdes acrothoraciques, par comparaison avec les exemples actuels connus. On en trouve sur des coquilles de Bivalves, de Gastropodes, des rostrés de Bélemnites, des tests d'Echinides, exceptionnellement sur des substrats non biogéniques, depuis le Lias jusqu'à l'Actuel. Cette perforation, bien que son auteur soit connu, doit être traitée comme une trace fossile et non pas comme un corps fossile ; puisqu'aucune partie du corps de l'animal n'est préservée, elle relève de l'ichnotaxinomie.

Nous sommes d'accord avec Bromley & d'Alessandro (1987), Bromley (1992) et Fürsich *et al.* (1994) pour mettre en synonymie les ichnogénères *Zapfella*, *Brachyzapfes* et *Simonizapfes* avec l'ichnogénère le plus anciennement nommé, *Rogerella*. Les différences entre les taxons sont, à notre avis, de niveau ichnospécifique. D'ailleurs, de Saint-Seine (1956 : 301-302) elle-même s'interroge sur la pertinence de la distinction entre les ichnogénères *Zapfella* et *Rogerella*.

*Répartition stratigraphique et distribution géographique de l'ichnogénère.* L'ichnogénère ainsi compris est connu du Lias à l'Actuel, en Europe, Afrique du Nord, Antarctique, USA, et Caraïbes.

#### *Rogerella elliptica* (Codez & de Saint-Seine, 1957)

*Holotype.* « Colonie sur un exemplaire de *Duvalia dilatata* Blainv. du Néocomien d'Escragnolles (Alpes-Maritimes). Coll. Inst. Géol. Poitiers, n° 164 » (Codez & de Saint-Seine, 1957). Comme chaque perforation a été creusée par un individu différent, cet ensemble constitue en réalité un groupe de syntypes, au sein desquels il n'apparaît pas indispensable aujourd'hui de désigner un lectotype dans la mesure où il n'y a aucun enjeu taxinomique ou nomenclatural.

*Diagnose* (d'après Codez & de Saint-Seine, 1957). Loges de section elliptique peu profondes, courtes et larges, de profondeur atteignant environ la moitié de la longueur. Longueur des loges valant 5/4 environ de la longueur de l'ouverture.

*Diagnosis* (from Codez & de Saint-Seine, 1957). Chamber with an elliptical section, not very deep, short and wide; depth reaching about half the length. Length of the chamber about 5/4 the length of aperture.

*Rogerella cf. elliptica* (Codez & de Saint-Seine, 1957)

Fig. 57

*Matériel.* Un rostre de *Neohibolites minimus* (Miller, 1823 ex Lister, 1678), provenant du Carron, porte environ 65 perforations de *Rogerella cf. elliptica* (MNHN A32625 ; fig. 57). Le rostre a subi une érosion inégale mais parfois notable qui a fait disparaître les couches superficielles d'aragonite : les ouvertures ne sont alors plus conservées, et c'est une section tangentielle de la loge qui est observée. Dans cet état de conservation, les ouvertures ou sections tangentielles des loges mesurent de 0,4 à 1,05 mm de longueur et 0,25 à 0,35 mm de largeur. Les plus profondes qu'il a été possible de mesurer ont une profondeur égale à la longueur de l'ouverture. Par rapport à l'allongement du rostre, les perforations sont en majorité longitudinales à légèrement obliques. Très peu sont franchement transversales.

*Discussion.* Les loges atteignent une profondeur égale à la longueur de l'ouverture, et sont donc trop profondes pour pouvoir être identifiées exactement à *R. elliptica*. C'est pourquoi nous décrivons ces perforations comme *R. cf. elliptica*. Elles ne sont pas assez profondes pour être identifiées à *R. mathieui* de Saint-Seine, 1956 (voir la discussion de cette ichnoespèce).

*Répartition stratigraphique et distribution géographique.* Codez & de Saint-Seine (1957) indiquent que cette ichnoespèce est connue du Crétacé inférieur de France, principalement en domaine téthysien. L'ichnoespèce est rapportée de l'Aptien de l'Antarctique (Taylor, 1965).

*Rogerella mathieui* de Saint-Seine, 1956

Fig. 55, 56, 60

*Holotype.* MNHN R03523 (ex coll. de Morgan n°527).

*Diagnose.* Ouverture droite ou arquée, s'évasant régulièrement sans distinction de régions. Longueur de l'ouverture mesurant deux à trois fois sa largeur, profondeur supérieure à la longueur de l'ouverture. Bourrelet mince, très fragile, habituellement absent.

*Diagnosis.* Opening straight or bent, widening regularly without any distinction of regions. Opening two to three times longer than wide, depth greater than the length of the opening. Lips of the opening thin, brittle, usually not preserved.

*Remarque.* Nous avons éméndé la diagnose originale de de Saint-Seine (1956) pour en exclure les caractères dimensionnels, en conservant seulement les proportions (voir Bertling *et al.*, 2006 et Bertling *in* Miller, 2007).

*Matériel.* La valve gauche d'une huître *Pycnodonte (Phygraea) vesicularis* (Lamarck, 1806) recueillie au Carron (MNHN A32624 : fig. 55 – 56) montre une surface de fixation épousant sur 16 mm un cylindre de 5 mm de diamètre (avec une réplique idiomorphe sur la valve droite). A mi-chemin entre cette surface de fixation et le bord ventral, plus près du bord postérieur, se trouvent trois perforations de *R. mathieui*. Leurs ouvertures mesurent 0,8 x 0,35 mm pour deux d'entre elles, et 0,75 x 0,275 mm pour la troisième. Les ouvertures sont ovales, mais avec une très légère dissymétrie : le côté antérieur, dirigé vers le bord postéro-ventral de l'huître, étant légèrement pincé alors que le côté postérieur est régulièrement courbe. Nous considérons ce pincement, ici très discret, comme l'équivalent de l'ébauche d'une fente pédonculaire. Une cassure du bord postérieur de la valve gauche de l'huître ouvre subverticalement une autre loge de *R. mathieui*, permettant ainsi de mesurer sa profondeur. Elle est un peu plus grande que les trois autres, son ouverture mesure 1,25 mm,

et sa profondeur 1,65 mm. Deux autres perforations situées près du bord ventral de la valve gauche, moins bien conservées, ne peuvent pas être attribuées avec certitude à des loges de Cirripèdes. Enfin, trois très petites perforations sont situées à proximité des trois premières. L'ouverture de l'une d'entre elles mesure 0,25 x 0,125 mm, est ovale avec une extrémité atténuée, et représente un très jeune *R. mathieui* ; les deux autres, encore plus petites et à l'ouverture presque circulaire représentent peut-être des stades encore plus précoces de l'ontogenèse du Cirripède, mais sans certitude.

La valve droite d'une *Plicatula radiola* MNHN A32635 (fig. 60) porte quelques perforations comparables aux précédentes, mesurant 950 x 300  $\mu\text{m}$  environ, moyennement préservées. Deux de ces perforations se recoupent, ce qui est rare dans cet ichnogenre, indiquant deux épisodes successifs de fixation des larves (fig. 60, flèche blanche).

*Discussion.* La profondeur de la loge, d'un tiers supérieure à la longueur de l'ouverture, oriente vers *R. mathieui*, les proportions de l'ouverture de trois loges ( $I/L=0,44$  et  $0,37$ ) sont comparables à celles mesurées par Codez & de Saint-Seine (1957 : 709). *R. mathieui* possède une fente pédonculaire, mais celle-ci peut être « à peine visible » (Codez & de Saint-Seine, 1957 : 709).

Codez & de Saint-Seine (1957) ont publié une étude biométrique des ichnotaxons de Cirripèdes perforants. Les nuages de points publiés pour quatre ichnoespèces ne se chevauchent certes pas, mais les échantillons représentant ces quatre ichnoespèces ont été sélectionnés sur des critères tels que la morphologie, mais aussi la stratigraphie ou le substrat (échinicoles vs non-échinicoles). Dans ces conditions, il n'est pas aberrant que les nuages de points confirment la séparation morphométrique des ichnoespèces.

L'examen des perforations de la valve gauche de ce *Pycnodonte* (*Phygraea*) *vesicularis* nous permet d'étendre au Crétacé inférieur et à des substrats non-échinicoles la répartition de *R. mathieui*. D'autres études seraient nécessaires pour approfondir les rapports entre les ichnoespèces concernées, et en particulier *R. mathieui* et *R. elliptica*, et argumenter la question d'une éventuelle synonymie.

*Répartition stratigraphique et distribution géographique.* Codez & de Saint-Seine (1957) précisent que l'ichnoespèce est connue au Jurassique moyen, puis du Cénomaniens au Campanien, puis au Mio-Pliocène. Les spécimens étudiés ici attestent sa présence au Crétacé inférieur. Elle est connue en Europe, aux USA et au Maroc.

### 4.3

#### **Ichnogenre *Trypanites* Mägdefrau, 1932**

*Discussion de l'ichnogenre* : voir Bromley, 1984, Palmer *et al.*, 1997 ; Bromley, 2004.

*Trypanites* ? isp.

Fig. 58

*Matériel.* Deux moules internes phosphatés de *Plicatula radiola* Lamarck, 1801 MNHN A32626 et MNHN A32627 proviennent du niveau à nodules remaniés de phosphate noir de la carrière de Contrisson (+ 10 m coupe Amédéo *et al.*, *in prep.*). MNHN A32626 (fig. 58) est presque complet, sa valve gauche est recouverte par un coussin de phosphate noir adhérent. Le moule externe de la valve droite est encore partiellement recouvert des couches les plus internes de la coquille, épigénisées en phosphate clair, et qui forment une fine pellicule. MNHN A32627 est incomplet, il manque la partie ventrale.

Les moules internes phosphatés des perforations dans l'épaisseur de la coquille aujourd'hui dissoute sont visibles sur les valves droites. Les perforations semblent appliquées sur les

moules internes, mais il semble peu probable que leur lumière ait été en continuité avec l'intérieur de la coquille à un endroit ou à un autre de leur trajet. Toute la partie visible des moules internes de ces perforations porte en effet des « *Fremdskulpturen* » (fig. 58, cartouche) (voir ci-dessous). Il est donc certain que ces perforations ont été intégralement creusées dans l'épaisseur de la coquille. Les communications avec l'extérieur, vraisemblablement à l'extrémité la moins large, ne sont pas conservées. Les sections transversales sont irrégulièrement ovales, et d'épaisseur à peu près constante. Depuis l'extrémité la moins large jusqu'à l'extrémité la plus large, le coefficient d'aplatissement ( $e/l$ ) peut varier de 0,88 à 0,37, ce qui démontre que l'épaisseur de cette perforation, donc son aplatissement, ont été contraints par l'épaisseur de la coquille.

MNHN A32626 (fig. 58). La perforation la mieux conservée se développe sur environ 30 mm de longueur. L'extrémité la moins large ( $l = 0,8$  mm) est située près de l'umbo. Sur 20 mm, le trajet, flexueux, se dirige vers le bord antéro-ventral. Il décrit un ample virage à  $180^\circ$  qui, près du bord antérieur, réoriente la perforation vers le crochet. Sa largeur est alors maximum ( $l = 1,9$  mm). Elle se termine en un cul-de-sac arrondi. Deux autres perforations, fragmentaires, sont visibles près du bord ventral et mesurent respectivement ( $L \times l \times e$ )  $6 \times 0,9 - 1,2 \times 0,6$  mm et  $2,5 \times 0,8 - 1,0 \times 0,4$  mm.

MNHN A32627. Un trajet à peine flexueux, depuis le crochet en direction du bord ventral, se développe sur 10 mm. L'épaisseur (0,5 mm) et la largeur (1,1 mm) sont constantes sur tout le trajet ; l'extrémité en cul-de-sac est arrondie.

Ces perforations portent toutes une « ornementation », constituée de fines stries parallèles, d'orientation sans rapport avec celle du trajet, souvent obliques, et qui trouvent leur origine dans la structure lamellaire de la coquille de la Plicatule (fig. 58, cartouche). Il s'agit donc de « *Fremdskulpturen* » *sensu* Voigt, 1971.

*Discussion.* *Trypanites* est définie comme une perforation, sur un substrat dur – mais non du bois – pouvant être longue, assez rectiligne, de section variable mais souvent ronde, et de diamètre augmentant régulièrement depuis l'ouverture jusqu'à une terminaison en cul-de-sac, arrondie. Un trajet coudé ou en zigzag près de l'ouverture est possible. On voit donc que c'est un ichnogenre qui peut accueillir des ichnoespèces de morphologie variée. Notre prudence paraîtra donc probablement excessive. Nous avons pris en considération la localisation dans une coquille et la contrainte morphologique imposée à la perforation par la (relative) minceur du substrat, mais aussi le trajet avec un virage à  $180^\circ$  (MNHN A32626). Peut-être ce dernier trait est-il lié, lui aussi, à la contrainte morphologique que constituerait l'amincissement de la coquille en arrivant vers le bord de la valve, qui empêcherait le perforant de poursuivre dans la même direction. Nous avons donc rapporté ces perforations à des *Trypanites* ? *isp.*, le point d'interrogation constituant plus une marque de prudence qu'un doute profond. L'ichnotaxon *Caulostrepis cretacea* (Voigt, 1971), bien que morphologiquement semblable, est écarté car il est environ 10 fois plus petit que notre perforation (voir par exemple Radtke, 1991).

#### 4.4

#### **Ichnogenre *Oichnus* Bromley, 1981**

*Synonymie et discussion de l'ichnogenre* : voir Bromley, 1981 et Donovan & Jagt, 2004.

*Diagnose* (traduite de Bromley, 1981). Trou circulaire à subcirculaire produit par un être vivant dans un substrat dur. Le trou peut traverser complètement le substrat si le substrat est une coquille fine, ou se terminer en cul-de-sac au sein du substrat où il forme alors une dépression peu profonde à profonde, ou un trou subcylindrique.

*Diagnosis* (Bromley, 1981). Circular to subcircular holes of biogenic origin bored into hard substrates. The hole may pass right through the substrate as a penetration, where the substrate is a thin shell; or end within the substrate as a shallow to deep depression or short, subcylindrical pit.

*Oichnus paraboloides* Bromley, 1981

Fig. 60

*Diagnose* (traduite de Bromley, 1981). *Oichnus* de forme sphérique parabolöide, tronqué dans le cas où la perforation traverse le substrat. Quand elle ne le traverse pas, le parabolöide peut être déformé par une bosse centrale légèrement surélevée.

*Diagnosis* (Bromley, 1981). *Oichnus* having a spherical paraboloid form, truncated in those cases where the boring penetrates right through the substrate. Where it does not so penetrate, the paraboloid may be deformed by a central raised boss.

*Matériel*. La valve droite d'une *Plicatula radiola* Lamarck MNHN A32635 (fig. 60) porte plusieurs encroûtants ou perforants :

- trois groupes de moules internes des zoïdes d'un Bryozoaire Cheilostome *Anasca* ?, (taille d'un zoïde 125 – 200 x 375  $\mu\text{m}$ ),
- plusieurs plages de perforations cryptogamiques rapportées ci-dessus avec doute à *Orthogonum* ? isp. (voir paragraphe 4.1),
- un groupe de perforations d'origine indéterminée, probablement cryptogamique, confuses, à aspect « moussu » (diamètre individuel des perforations environ 70  $\mu\text{m}$ ), et qui ne seront pas plus discutées,
- quelques perforations de *Rogerella mathieui* (voir ci-dessus paragraphe 4.2),
- une perforation *Oichnus paraboloides* (fig. 60, flèche noire).

*Description*. La perforation est située à l'intersection d'un sillon entre deux côtes et d'une strie d'accroissement formant une dépression marquée. La perforation traverse complètement la coquille. Son bord est circulaire et mesure 1100  $\mu\text{m}$  de diamètre, sa section verticale est parabolique. Certainement à cause de l'irrégularité de la coquille à l'endroit choisi par le perceur, le trou du fond n'est pas circulaire, mais ovalisé et mesure 450 x 275  $\mu\text{m}$ .

*Discussion*. Si la perforation est d'une grande simplicité, ses caractères morphologiques orientent sans ambiguïté la détermination vers *Oichnus paraboloides*. Ce type de perforations, produites aujourd'hui par les Naticidae, Gastropodes prédateurs, peut avoir été, au cours des temps géologiques, réalisé par divers organismes perforants.

*Répartition stratigraphique*. Lors de la description de l'espèce, Bromley (1981) précise « no age restriction ». Le fait est suffisamment rare pour être signalé : si l'ichnoespèce est connue depuis le Dévonien jusqu'à l'Actuel (Bromley, 2004), l'ichnogenre est connu dès le Cambrien et même dans le Précambrien supérieur (Bengtson & Zhao, 1992).

#### 4.5

#### **Ichnogenre *Podichnus* Bromley & Surlyk, 1973**

*Diagnose* (traduite de Robinson & Lee, 2008, émondée). Groupe plus ou moins compact de courtes perforations, trous, puits cylindriques allongés et/ou sillons, parallèles les uns aux autres ou divergents, sur substrat carbonaté. Le groupe de perforations peut être entouré par une couronne plus ou moins régulièrement formée de plaques rayonnantes. Le diamètre des

trous individuels peut atteindre 200  $\mu\text{m}$ . Le groupe de perforations mesure environ 1 – 4 mm.

Type. *Podichnus centrifugalis* Bromley & Surlyk, 1973.

*Ichnoespèces incluses.* *Podichnus centrifugalis* Bromley & Surlyk, 1973 ; *P. obliquus* Robinson & Lee, 2008 ; *P. perpendicularis* Robinson & Lee, 2008 ; *P. donovani*, isp. nov.

*Remarque.* L'ichnogenre *Podichnus* correspond à la perforation laissée par le pédoncule d'un brachiopode fixé à un support calcaire (Bromley & Surlyk, 1973). Il est parfois possible de connaître l'espèce responsable d'une perforation donnée (Bromley, 2008). La cicatrice de fixation des pédoncules de plusieurs espèces de brachiopodes actuels est connue. L'ichnogenre est très caractéristique, facilement reconnu, la trace est souvent très bien préservée, voire esthétique ; c'est probablement pour cette raison que chaque occurrence rencontrée est décrite dans la littérature bien que cette perforation ne soit pas très rare (Asgaard & Bromley, 1990 ; Bromley, 2008 ; Bromley & d'Alessandro, 1990 ; Bromley & Surlyk, 1973 ; Donovan & Lewis, 2004 ; Gaspard, 1988, 2007 ; Hanger, 1992 ; Jagt *et al.*, 2007 ; Mackay & Hewitt, 1978 ; Martinell, 1982, 1989 ; Palmer & Plewes, 1993 ; Radtke, 1991 ; Radley, 2004 ; Robinson & Lee, 2008 ; Taddei Rugiero & Annunziata, 2002).

*Répartition stratigraphique* : Silurien – Récent (Bromley, 2004)

*Podichnus donovani* isp. nov.

Fig. 63 – 65

*Etymologie.* L'espèce est dédiée à Stephen K. Donovan (Leiden). Ses travaux qui allient à une très grande rigueur une touche d'humour appréciée, témoignent d'une grande connaissance des échinodermes, des crustacés, et des traces fossiles.

*Diagnose de l'ichnoespèce.* Groupe subcirculaire de perforations cylindriques pénétrant obliquement dans le substrat après une course subhorizontale et striées transversalement, arrangées selon une disposition centrifuge et radiaire. La totalité de la zone centrale est creusée par les perforations. Le groupe est entouré d'une couronne périphérique découpée par de fins sillons radiaires en une rangée de plaques irrégulières.

*Diagnosis of the ichnospecies.* Subcircular group of cylindrical borings, penetrating obliquely in the substratum after a subhorizontal course and transversely striated, centrifugally and radially arranged. All the surface of the central zone is hollowed out by the borings. The group is surrounded by a peripheral crown, made of one row of irregular plates separated by tiny radial grooves.

*Holotype.* Le spécimen MNHN A32635, figuré fig. 63-65, provenant de la Formation des Argiles tégulines de Courcelles, base de l'Albien supérieur, biozone à Cristatum, Le Carron, Radonvilliers (Aube), recueilli le 14.10.2009 par G. Breton.

*Conventions de description du type.* Voir fig. 64. Perforations : perforations individuelles cylindriques de la plage centrale. Plage centrale : surface qui porte ces perforations. Couronne (fig. 64 C) : surface qui entoure la plage centrale. Excroissance (fig. 64 E) : zone présentant des sillons radiaires comparables à ceux de la couronne, située à l'extérieur de la couronne.

*Dimensions du type.* Diamètre de la plus petite perforation, subcentrale : 0,10 mm. Diamètre des plus grosses perforations : 0,12 mm. Nombre approximatif de perforations : 26. Diamètre de la plage centrale : 1,85 mm à 2,25 mm. Diamètre de la couronne : 3,00 mm. Nombre approximatif de sillons radiaires de la couronne : 45. Dimensions de l'excroissance : 2,45 x 1,05 mm.

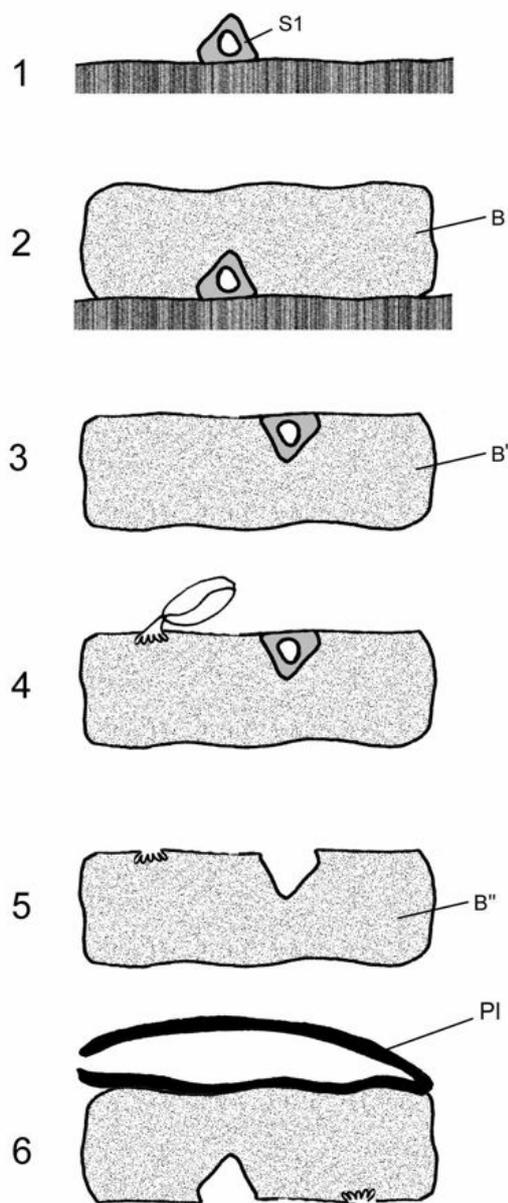
*Description.* La plage centrale est subcirculaire, irrégulièrement délimitée par la couronne plane, qui l'entoure complètement et est légèrement surélevée par rapport à la plage centrale. Ce léger rebord est jalonné de phosphate plus clair. Située au même niveau que la couronne, l'excroissance qui a la forme d'une portion de cercle, est limitée d'un côté par le bord de la couronne, de l'autre par le trajet d'une dépression interprétée ci-dessous comme le moule externe d'un tube de serpule bioimmuré. Elle présente la même structure que la couronne.

Les perforations de la plage centrale sont arrangées selon un patron centrifuge et radiaire. Chacune commence proximale par un trajet horizontal ou subhorizontal strié transversalement. Ces stries ne semblent pas correspondre à une sculpture contrainte par la structure du substrat (« *Fremdskulpturen* » sensu Voigt, 1971), mais à une morphologie propre à la trace fossile. En effet, ces structures sont transversales pour chaque perforation individuelle, quelle qu'en soit l'orientation. Leur trajet se poursuit par une portion qui s'enfonce dans le substrat, obliquement. La présence de portions subhorizontales striées de perforations à la périphérie de la plage centrale, en limite du rebord, laisse à penser que des perforations sont présentes en dessous de ce rebord. La présence de phosphate clair empêche d'en acquérir la certitude, et nous n'avons pas voulu « dégager » ce rebord de phosphate clair, ce qui aurait irréversiblement détruit une partie proximale de la couronne. Le diamètre individuel des perforations varie peu ; si les perforations périphériques sont un peu plus larges que les centrales, c'est d'environ 20 % seulement. Une partie périphérique de la plage centrale, opposée à l'excroissance, en limite du rebord, est creusée (fig. 64, Cr). Ce creusement ne semble pas correspondre à une coalescence des perforations car il recoupe abruptement ces perforations.

La couronne se présente comme une bande plane, légèrement surélevée par rapport à la plage centrale. La dénivellation est estimée à environ 60  $\mu\text{m}$ . La couronne entoure complètement la plage centrale, sa largeur est assez irrégulière. Environ 45 sillons radiaires la découpent en plaques de taille variée, mal individualisées dans la région qui jouxte l'excroissance et disposées ailleurs en une seule rangée. Cependant, de petites plaques intercalaires s'insèrent, de façon assez irrégulière, entre les plaques principales.

L'excroissance est située au même niveau que la couronne et dans son prolongement. Elle peut être décrite comme un cercle, de plus petit diamètre que la couronne, excentré d'un peu plus d'un millimètre par rapport à la couronne, et qui serait amputé des deux tiers de sa surface par la couronne d'une part, et, très légèrement, à sa périphérie, par le trajet du moule externe d'un tube de serpule (voir plus bas). L'excroissance est parcourue de sillons radiaires, selon un patron semblable à celui de la couronne, mais encore plus irrégulier.

*Remarque : l'histoire complexe du spécimen MNHN A 32635 (fig.-texte 1).* Ce spécimen comprend deux parties. Une coquille de *Plicatula radiola* Lamarck (fig.-texte 1 : 6, Pl), porte, sur sa valve droite, les moules internes des zoïdes d'un Bryozoaire Cheilostomata *Anasca* encroûtant, les perforations *Oichnus paraboloides* (voir paragraphe 4.4) et *Rogerella mathieui* (voir paragraphe 4.2), et un réseau de microperforations thallophytiques attribué avec doute à *Orthogonum* ? isp. (voir paragraphe 4.1). La valve gauche n'est guère visible



### Figure-texte 1.

L'histoire complexe du nodule A32635 (schématique). 1 : Fixation d'une serpule S1 sur un substrat (rayures verticales). 2 : Bioimmuration par le bivalve (?) B (pointillé) de la serpule. 3 : désolidarisation du substrat et retournement de B'. 4 : fixation d'un brachiopode sur B' (le substrat est encore calcaire). 5 : dissolution du tube de serpule et disparition du brachiopode ; phosphatisation de B''. 6 : Fixation d'une Plicatule sur le verso de B''.

Remarque : La phosphatisation de B' intervient à l'étape 5 plutôt qu'après la fixation de la Plicatule sur 6, car la coquille de la Plicatule est restée calcaire et n'est pas phosphatisée.

que sur les bords, sur une cassure. Elle est en effet recouverte par une plaque phosphatisée B (fig.-texte 1 : 2) qui est très vraisemblablement un fragment de valve de bivalve épigénisé en phosphate adhérant à la valve gauche de la plicatule et la masquant. Les moules externes de trois tubes de serpules sont visibles sur B (fig. 63, S1, S2, S3 ; fig. 64, S1 ; fig.-texte 1 : S1). Mais puisque c'est la surface de fixation du tube de serpule qui affleure, il est nécessaire d'imaginer que les tubes de serpules ont été bioimmurés (fig.-texte 1 : 2). Ces tubes ont une section triangulaire, leur partie supérieure porte deux stries longitudinales, leur trajet est flexueux, et la lumière du tube, dans la partie distale, est dans les deux cas moulée par un bouchon phosphaté cylindrique. Les dimensions sont les suivantes. S1: largeur : 0,37 à 0,65 mm, diamètre de la lumière du tube : 0,33 mm ; S2 : 0,25 à 0,4 et 0,22 mm ; S3 : 1,0 à 1,5 et 0,63 à 0,75 mm). Il est probable que S3 a été fortement érodé avant bioimmuration. Quatre autres traces correspondent à des encroûtements bioimmurés, sans que nous puissions préciser. Après séparation du substrat original de ces serpules (fig.-texte 1 : 2, 3) et du bioimmurant B', un brachiopode s'est fixé sur B' (fig.-texte 1 : 4), produisant la trace *Podichnus donovani*. La dissolution du calcaire des tubes de serpules (fig.-texte 1 : 5), et la phosphatisation de B'' (dans quel ordre ?) ont conduit à l'état actuel de la surface portant ces traces. Le fragment B s'est ensuite trouvé associé (de manière fortuite ? par fixation du bivalve ?) à la coquille de *Plicatula radiola*, l'âge relatif de l'encroûtement par les bryozoaires et des perforations par *Oichnus*, *Rogerella* et *Orthogonum* ? ne pouvant pas être précisé.

*Discussion.* *Podichnus donovani* se distingue des autres ichnoespèces de *Podichnus* par la présence d'une couronne. De plus, les perforations de *P. obliquus* Robinson & Lee, 2008 et de *P. centrifugalis* sont verticales au centre et de plus en plus obliques et de plus en plus grosses vers l'extérieur, celles de *P. perpendicularis* Robinson & Lee, 2008 sont verticales partout. Notre ichnotaxon se distingue de *P. obliquus* parce que la surface entre les perforations n'est pas creusée chez ce dernier ichnotaxon.

*Podichnus donovani* est la trace de fixation du pédoncule d'un brachiopode. Dans ce contexte, que peut bien représenter la couronne ? La structure du pédoncule des brachiopodes est bien connue, mais par exemple, Hyman (1959) considère une structure unique pour tous les Brachiopodes articulés. Richardson (1979, 1981) démontre qu'il n'en est rien, et que différents taxons présentent des structures différentes. En général, le pédoncule sort par le foramen, et l'accroche au substrat est réalisée par son extrémité distale, munie de papilles (les « *rootlets* » des auteurs anglophones) responsables de la perforation du substrat, chaque papille correspondant à une perforation. Mackay & Hewitt (1978) ont démontré que la partie distale du pédoncule et ses papilles avaient un Golgi plus développé dans la région où ils perforaient activement, ce qui indique une activité de sécrétion plus intense, probablement d'une substance capable de forer chimiquement le substrat. La cuticule épaisse enveloppant le pédoncule, dans cette optique, est probablement une protection de la coquille contre une éventuelle dissolution par cette substance. Nous interprétons, à titre d'hypothèse, la couronne comme la trace de la première phase de la fixation de la partie distale du pédoncule avant l'entrée en action des papilles. L'excroissance pourrait alors être une première tentative, exploratoire, de fixation, suivie du déplacement du pédoncule (d'une courte distance, suffisante cependant pour l'éloigner du tube de serpule).

*Répartition stratigraphique et distribution géographique.* Ces données sont, pour l'instant, limitées au seul spécimen connu : Albi, Bassin de Paris.

## 5 Les traces de grattage et griffures (fig. 45, 46, 61, 62)

A la base de la carrière de Pargny une quinzaine de nodules phosphatés plats ou allongés et alors formés autour de petits terriers verticaux portent des stries de petite taille en général

(0,1 à 0,3 mm x 1,5 à 3 mm), rectilignes et assimilables à des égratignures (MNHN A32629, fig. 62). Isolées et en tous sens, se recoupant, sur les parois de terriers, elles peuvent être groupées en faisceaux de stries parallèles, se recoupant également. Plus rarement, des nodules portent sur toute leur périphérie de grosses stries subparallèles, orthogonales à l'axe du cylindre.

A Contrisson, c'est dans un niveau condensé à nodules remaniés de phosphate très noir, du sommet de la carrière, qu'ont été recueillis une dizaine de nodules portant des stries de même taille et de même disposition qu'à Pargny. Huit de ces nodules sont des masses ovoïdes de 15 à 18 mm de longueur. Les stries, en faisceaux ou isolées, sont disposées en tous sens et se recoupent.

Des traces de grattage identiques ont également été repérées sur des nodules phosphatés des Pogains (MNHN A32632), du Carron (MNHN A32633, fig. 61) et dans deux nodules phosphatés (MNHN A32692, 32693) provenant du niveau phosphaté Ph6, Formation des Argiles de Saint-Pô, biozone à *Mortoniceras pricei*, Albien supérieur, affleurements littoraux de Strouanne, 62 – Wissant (Amédéo, 2009 : 20, fig. 5). A la surface d'un nodule recueilli aux Pogains, une trace allongée montre une sorte de piste griffée, ratissée (MNHN A32616, fig. 45 – 46).

Ces stries, quelles que soient leur taille et leur disposition, peuvent se trouver sur des parties convexes des nodules, sur des parties plates ou irrégulières, mais aussi sur des parties concaves.

Ces stries représentent bien des sillons, des structures en creux à la surface du nodule. Nous les interprétons comme des traces de grattage, peut-être par deux organismes différents selon qu'il s'agit de stries isolées ou de faisceaux de stries. Il ne s'agit pas du grattage de l'intérieur d'un terrier ou d'une cavité qui aurait été ultérieurement phosphatisé (ainsi que l'on peut en observer dans les ichnogènes *Spongeliomorpha* ou parfois *Rhizocorallium*) mais du grattage d'une masse, probablement riche en matière organique, avant phosphatisation. Certaines de ces masses, en particulier les nodules ovoïdes de Contrisson, peuvent être des coprolithes.

Ces griffures, dans le cas du nodule figuré fig. 45 – 46, dans la mesure où elles sont organisées en une sorte de piste allongée et flexueuse, pourraient être rapprochées de la trace de broutage *Radulichnus* Voigt, 1977, mais elles s'en distingueront par le caractère beaucoup plus désordonné des griffures élémentaires, qui de plus se recoupent assez systématiquement.

Ces traces de grattage ressemblent aux traces récemment décrites et nommées *Radichnus allingtonia* Allington-Jones, Braddy & Trueman, 2010, du Rhétien du Sud-Ouest de l'Angleterre. Elles en sont distinctes cependant parce que ces dernières forment des épichnia concaves (ou des hypichnia convexes) organisés sur un plan de sédimentation horizontal, et surtout parce qu'elles sont organisées en un patron divergeant en gerbes de 30 à 50° (Allington-Jones, Braddy & Trueman, 2010 : 497-498). De plus les traces du Rhétien anglais sont beaucoup plus grosses et étendues que nos traces de grattage, environ d'un facteur 10.

## 6 Un micro-réseau pyritisé (fig. 66,67)

A la surface d'un nodule plat provenant de Pargny-sur-Saulx, 0 à + 3 m de la coupe de Amédéo *et al.* (*in prep.*), MNHN A32685, affleurent quelques boulettes fécales, deux

morceaux de coquille de bivalve à structure prismatique, le moule interne d'un gastropode assez mal conservé (fig. 67 G), à la surface duquel on distingue quelques galeries de *Arachnostega gastrochaenae* (fig. 67 A) dont les plus grosses sont emplies de pyrite, et, à proximité du gastropode, un micro-réseau pyritisé.

Ce réseau affleure sur 1,5 x 2,5 mm environ, les mailles mesurent 300 à 400  $\mu\text{m}$ , le diamètre des éléments filiformes unissant les nœuds du réseau est de 20 à 30  $\mu\text{m}$ . Les nœuds du réseau sont empâtés. Tel qu'il se présente, ce réseau évoque très fortement l'aspect du squelette d'éponges actuelles comme les *Haliclona* spp., dont les spicules, des oxes, sont disposés en un réseau tridimensionnel, unis par de la spongine qui empâte les nœuds du réseau. Nous ne rappelons ce trait morphologique que pour comparaison, pour illustrer la description. En effet, les spicules siliceux ont peu de chance d'être minéralisés en pyrite, exactement comme la spongine. Bien sûr, s'il s'agissait d'un réseau de spicules de spongiaires, ce serait un corps fossile, qui n'aurait pas sa place dans notre inventaire des traces fossiles. Mais il peut s'agir d'une trace, sans que nous puissions aujourd'hui proposer une interprétation, encore moins une identification.

## 7 Un gastrolithe (fig. 59)

Un petit galet de calcaire noir, mesurant 30 x 20 x 10 mm, portant localement des stries et sur lequel affleurent quelques microfossiles indéterminables, est empâté, sur ses faces les plus plates, de phosphate beige clair (MNHN A32628). Il a été recueilli à la base de la carrière de Pargny-sur-Saulx. Ce galet, incongru dans le contexte sédimentaire des Argiles tégulines de Courcelles, est interprété comme un gastrolithe d'un reptile. Les stries de sa surface semblent, pour partie, des stries de frottement. D'autres stries, la mise en léger relief de certains composants du galet, quelques microcavités évoquent une dissolution, traduisant peut-être une phase acide de digestion chez l'organisme qui hébergeait ce gastrolithe. L'empâtement phosphaté indique que le gastrolithe n'est pas tombé sur le sédiment « propre » et nettoyé, mais accompagné de matière organique. Cependant, il est rappelé, avec Taylor (1993), que les gastrolithes ne sont pas obligatoirement des éléments ayant servi à broyer des aliments durs, à l'instar des oiseaux granivores actuels, mais peuvent être, chez les animaux marins, des lests permettant d'adapter la flottabilité.

## 8 Et un pseudo-fossile (fig. 68, 69)

A la surface d'un nodule phosphaté MNHN A32686, de couleur beige, provenant de la partie moyenne de la carrière de Contrisson (Lyelli), affleurent, sur une plage de 2 x 6 mm, des structures mesurant 50 x 80  $\mu\text{m}$ , en léger relief et composées de phosphate très sombre (fig. 68). Elles pourraient être confondues avec des pelotes fécales de très petite taille. L'examen d'un autre secteur du même nodule montre que ces structures sont d'origine minérale : une croissance dendritique du phosphate (fig. 69) atteint la surface du nodule, et ce sont les groupes de petits cristaux qui miment des pelotes fécales groupées.

## 9 Conclusions et perspectives

Les ichnocoenoses étudiées ici se rapportent à deux grands ensembles.

■ **L'ichnocoenose des substrats durs** comprend les perforants de matière minérale : microendolithes, *Trypanites*, *Podichnus*, etc. Ces ichnocoenoses sont limitées aux coquilles ou aux rostres, donc à des micro-milieus spécialisés qui ne constituent pas, loin de là, l'essentiel de l'environnement benthique des Argiles tégulines de Courcelles. Nous faisons une exception pour quelques niveaux particuliers (Contrisson + 1,5 m et + 10 m de la coupe Amédéo *et al.* (*in prep.*) ; Le Carron) où les fonds durcis ou bien comportant de nombreux éléments durs étaient généralisés.

■ **L'ichnocoenose des benthiques fousseurs, vagiles ou semi-vagiles** n'est que partiellement conservée à cause du « filtre taphonomique ». En effet, seules sont conservées les traces épigénisées en phosphate, préservées au sein de nodules phosphatés (ou bien, accessoirement, soulignées par un concrétionnement calcaire ou une minéralisation en pyrite). Quelles sont ces traces ?

- Certaines sont liées à un micro-environnement réducteur, par exemple l'intérieur d'une coquille de mollusque (*Arachnostega*, *Chondrites* p. p.) ;

- Les autres forment d'abondants terriers cylindriques ou en gouttière, représentant des tronçons de *Thalassinoides*, *Ophiomorpha*, *Planolites* dont les occupants peuvent avoir été les producteurs des microcoprolithes étudiés ici, ainsi que les *Chondrites* p. p. (ceux qui ne sont pas liés aux micro-environnements réducteurs évoqués ci-dessus), ou encore *Bathichnus* isp.

La composition de cette ichnocoenose des benthiques fousseurs, vagiles ou semi-vagiles, malgré les réserves sur l'ichnofaciès à *Zoophycos* exprimées par Bromley (1990 : 219) « this is the black sheep of marine softground ichnofacies », et malgré l'absence de l'ichnogenre-index *Zoophycos* (dont le potentiel de fossilisation même partielle est quasi-nul dans le lithofaciès que nous avons étudié), **nous assignons les Argiles de Courcelles à l'ichnofaciès à *Zoophycos***. Les niveaux calcaires de cette formation, et certains horizons à galets de phosphate remaniés, faute de données suffisantes, ne sont pour l'instant pas concernés par cette assignation.

A cause de l'hétérogénéité de la répartition de la matière organique et des phosphates, et des informations insuffisantes sur un éventuel étagement des *Chondrites*, nous ne tirerons aucune conclusion de l'application du concept d'ORI (Oxygen-Related Ichnocoenose), par la méthode proposée par Savrda & Bottjer (1987, 1989a, b, 1991) et Savrda (1992), qui pourrait conduire à une impression de précision fallacieuse.

En termes d'**ichnogilde**, l'attribution à l'ichnogilde à *Chondrites* et *Zoophycos* pose question. En effet, cette ichnogilde est dominée par les structures élaborées par les dépositives profonds non-vagiles (Bromley, 1990 : 212). Or, les ichnoassemblages montrent l'abondance de Crustacés vagiles, ce que confirme l'inventaire des corps fossiles. La répartition (et la préservation...) des abondants *Chondrites* semble commandée par la présence de micro- et de méso-environnements réducteurs, liés à des enrichissements localisés en matière organique (cadavres, fèces). Rien ne démontre qu'il y ait eu une exploitation généralisée du sédiment par des dépositives non-vagiles. L'abondance, la nature et la disposition des microcoprolithes indique plutôt une biocénose dominée par deux groupes trophiques, les dépositives semi-vagiles et vagiles, et les prédateurs, charognards et détritivores exploitant les ressources benthiques. L'ichnogilde des Argiles tégulines de Courcelles est alors une **ichnogilde à *Thalassinoides***, dont les terriers (*Thalassinoides*, *Ophiomorpha*) ne sont que rarement conservés sous une forme identifiable.

Notre ultime conclusion concernera l'**ichnodiversité**. Les assemblages de traces fossiles étudiés ici sont riches et leur diversité est remarquable. L'excellence de la préservation permise par une phosphatisation précoce nous a permis de reconnaître, dans la formation des Argiles tégulines de Courcelles, 23 traces fossiles différentes, terriers (8), microcoprolithes (8), perforations (6) et traces de grattage (1), parmi lesquelles nous avons décrit 6 ichnoespèces et 2 ichnogenres nouveaux. Toutes n'ont certes pas été identifiées ichnoséparément, ni même ichnogénériquement. Ce n'est cependant qu'une petite fenêtre ouverte sur l'ichnologie du Gault du Perthois et de l'Aube, un échantillonnage limité que de nouvelles études devraient permettre d'enrichir.

Tout limité qu'il soit, cet ensemble est divers, et permet de compléter l'inventaire de la paléobiodiversité de l'Albien du Bassin de Paris qui portait essentiellement sur les corps

fossiles, en y ajoutant les témoins de l'activité d'espèces au potentiel de fossilisation faible ou nul, les animaux sans squelette.

Quelles **perspectives** pouvons-nous espérer ? Quelques journées sur le terrain, dans deux carrières du Perthois et sur deux affleurements du barrage-réservoir Aube ont permis de recueillir ce matériel, et la reconnaissance de cette riche ichnofaune des Argiles tégulines de Courcelles. Ce travail demande à être poursuivi, en utilisant d'autres techniques d'observation comme la microscopie électronique à balayage, en incitant les collecteurs à prendre aussi en considération les ichnofossiles et non pas seulement les corps fossiles, et en étudiant d'autres sites et d'autres niveaux de l'Albien du Bassin de Paris.

**Remerciements.** De nombreuses personnes m'ont apporté une aide appréciée dans des domaines bien différents. Je remercie chaleureusement Horst Gödricke, Maryse Fuchs (traduction) ; Anne Prouzet, Yves Müller (étymologie) ; Francis Amédro, Bertrand Matrion (stratigraphie) ; Jeanine et Jean-Claude Mofroy, Claude Colleté, Benjamin Franzin (don de matériel et/ou accompagnement sur le terrain) ; mes compagnons de plongée et en particulier Denis Corthésy (plongées dans le cadre de l'activité de l'association Port Vivant) ; Eveline Guéret, Benoît Hérisson (recherches bibliographiques) ; Daniel Vizcaïno, Joachim Blau, Gudrun Radtke, Günter Schweigert, Richard Bromley, Baba Senowbari-Daryan Stephen Donovan (fructueuses discussions et documentation) ; Pascal Barrier (lames minces) ; Ymérés-Toiture (accès aux carrières).

## BIBLIOGRAPHIE

La liste bibliographique ne comprend que les références appelées dans le texte. Les publications des auteurs de taxons ne sont pas mentionnées.

ALLINGTON-JONES L., BRADY S. J. & TRUEMAN C.N. 2010 – Palaeoenvironmental implications of the ichnology and geochemistry of the Westbury Formation (Rhaetian), Westbury-on-Severn, South-West England. *Palaeontology*. 53, 3: 491-506.

AMÉDRO F. 2009 – Stratigraphie séquentielle des successions albiennes du Bassin Anglo – Parisien et du Bassin de Mons (Belgique). *Bulletin d'information des géologues du Bassin de Paris*, Paris. 46, 2 :12-36.

AMÉDRO F. & MATRION B. 2004 – L'Aptien – Albien du bassin de Paris : un nouveau regard à l'aube du XXI<sup>e</sup> siècle. *Bulletin d'information des géologues du Bassin de Paris*, Paris. 41, 2 :11-33.

AMÉDRO F. & MATRION B. 2007 – Une coupe lithologique synthétique dans l'Albien – type de l'Aube, France. *Bulletin d'information des géologues du Bassin de Paris*, Paris. 44, 3 :7-23.

AMÉDRO F. & MATRION B. 2008 – Une coupe lithologique synthétique dans l'Albien – type de l'Aube, France. *Bulletin de l'Association géologique auboise*, Sainte-Savine. 29 : 11-33.

AMÉDRO F., MATRION B., BOURDILLON C., FRICOT C. & TOUCH R. (*in prep.*). - Les argiles à faciès Gault et leur passage aux marnes cénomaniennes dans les environs de Pargny-sur-Saulx (Marne). Lithologie, foraminifères, séquences. *Bulletin d'information des géologues du Bassin de Paris*, Paris.

ASGAARD U. & BROMLEY R. G. 1990 – Populations dynamics and autecology of “*Rhynchonella*” *triangularis*, a Late Cretaceous rocky coast brachiopod. In MacKinnon, Lee & Campbell (eds), *Brachiopods through time*, Balkema, Rotterdam: 247-252.

BAŁUK W. & RADWAŃSKI A. 1979 – Polychaete-attributable faecal pellets, *Tibikoia sanctaecrucis* ichnosp. n., from the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland). *Acta Geologica Polonica*. 29, 3: 339-344.

- BARRANDE J. 1872 – *Système silurien du Centre de la Bohême. 1ère partie : Recherches Paléontologiques*. Vol. 1, suppl.1 : Trilobites, Crustacés divers et Poissons. 647 p., J. Barrande, Prague.
- BENGTSON S. & ZHAO Y. 1992 – Predatorial borings in Late Precambrian mineralised exoskeletons. *Science*. 257: 367-369.
- BERTLING M. 1992 - *Arachnostega* n. ichnogen., burrowing traces in internal moulds of boring bivalves (Late Jurassic, Northern Germany). *Paläontologisches Zeitschrift*. **66**: 177-185.
- BERTLING M. 2007 – What's a name? Nomenclature, Systematics, Ichnotaxonomy: 81-91 in Miller, W. III (ed.) *Trace fossils: Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier, Amsterdam.
- BERTLING M., BRADY S.J., BROMLEY R.G., DEMATHIEU G.R., GENISE J., MIKULÁŠ R., NIELSEN J.K., RINDSBERG A.K., SCHLIRF M. & UCHMAN A. 2006 – Names for trace fossils: a uniform approach. *Lethaia*, Oslo. 39: 265-286.
- BIDDLE J.-P. 1993 – Les Elasmobranches de l'Albien inférieur et moyen (Crétacé inférieur) de la Marne et de la Haute-Marne (France). *Belgian geological Survey. Professional paper*, Bruxelles. 264: 191-240.
- BISCHOFF G. C. O. 1990 – Coprolites from Early and Middle Silurian strata of New South Wales. *Senckenbergiana Lethaea*. 70,1-3: 209-237.
- BISHOP G.A. 1977 – Pierre feces: a scatological study of the *Dakoticancer* assemblage, Pierre Shale (Upper Cretaceous) of South Dakota. *Journal of Sedimentary Petrology*, Tulsa OK. 47, 1: 129-136.
- BISHOP G.A. & WILLIAMS A.B. 2005 – Taphonomy and preservation of burrowing Thalassinidean shrimps. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 118,1: 218 – 236.
- BLAU J. 1993-2003 – *Favris – the interactive database on structured crustacean coprolites*. <http://www.uni-giessen.de/~gg13/FAVRIS/FAVRIS.HTM>.
- BLAU J., GRÜN B. & JAGT J.W.M. 1997 – New Late Maastrichtian crustacean microcoprolites from the Maastrichtian type area. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, Stuttgart. 1997, 1: 1-11.
- BLAU J., GRÜN B. & SENFF M. 1993 – Crustaceen-Koprolithen aus der Trias der westlichen Tethys (Lienzer Dolomiten, Österreich; Pragser Dolomiten, Italien) und vom Gondwana-Westrand (oberes Magdalental, Kolumbien, Südamerika). *Paläontologische Zeitschrift*, Stuttgart. 67, 1/2: 193-214.
- BLAU J., LUKAS V. & STEIN R. 1987 – *Octotriangulella bonenburgensis* n. g. n. sp., ein Anomuren-Koprolith aus dem unteren Lias (Sinemur). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, Stuttgart. 1987, 11: 641-646.
- BRETON G. 2006a – Paramoudras ... et autres concrétions autour d'un terrier. *Bulletin d'information des géologues du Bassin de Paris*, Paris. 43, 3 :18-43.
- BRETON G. 2006b – Un cas de paléocoprophagie chez un crabe du Cénomaniens du Mans (collection Boutillier, Université de Caen). *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie*, Caen. 119 : 41-43.
- BRETON G. 2010 – Crustacés in Colleté C. (coord.), *Stratotype Albien*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; Biotope, Mèze ; BRGM, Orléans (232 p. + CDROM) (Patrimoine géologique ; 2).
- BROMLEY R.G. 1981 – Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. *Acta Geológica Hispánica*. 16, 1-2: 55-64.
- BROMLEY R.G. 1984 – Ichnological nomenclature of clavate borings. *Palaeontology*. 27, 4: 793-807.
- BROMLEY R.G. 1990 – Trace fossils. Biology and taphonomy. Unwin Hyma, London, 280 p.
- BROMLEY R.G. 1992 – Bioerosion: eating rocks for fun and profit, 121–129, in Maples C. G. & West R. R. Trace Fossils, *Short Courses in Paleontology*, 5. The Paleontological Society, Knoxville, TE: v + 238 p.
- BROMLEY R.G. 2004 – A stratigraphy of marine bioerosion. In D. McIlroy (ed.) The Applications of Ichnology to Palaeoenvironment and Stratigraphic Analysis. *Geological Society, London, Special Publications*, 228: 455-179.

- BROMLEY R.G. 2008 – The trace fossil *Podichnus obliquus*, attachment scar of the brachiopod *Terebratulina retusa*: Pleistocene, Rhodes, Greece. *Fossils and Strata*. 54: 227-230.
- BROMLEY R.G. & D'ALESSANDRO A. 1987 – Bioerosion of the Plio-Pleistocene transgression of southern Italy. *Rivista Italiana de Paleontologia e Stratigraphia*. 93: 379-442.
- BROMLEY R.G. & D'ALESSANDRO A. 1990 – Comparative analysis of bioerosion in deep and shallow water, Pliocene to recent, Mediterranean Sea. *Ichnos*. 1: 43 – 49.
- BROMLEY R.G. & EKDALE A.A. 1984 – *Chondrites*, a trace fossil indicator of anoxia in sediments. *Science*, Washington, D.C. 224, 25 May 1984: 872-874.
- BROMLEY R.G. & SURLYK F. 1973 – Borings produced by brachiopod pedicles, fossil and Recent. *Lethaia*. 6: 439-465.
- BRÖNNIMANN P. 1976 – Revision of the lectotype of *Favreina salevensis* (Paréjas) (Crustacea, Decapoda) and description of favreine form-species, from the Jurassic and Cretaceous of Scotland, Portugal, Yugoslavia and Pakistan. *Paläontologische Zeitschrift*, Stuttgart. 50, 1/2: 40-56.
- BRÖNNIMANN P. & ZANINETTI L. 1972a – New names for favreine and parafavreine thalassinid anomuran (Crustacea Decapoda) coprolites from the Jurassic of Greece and Algeria. *Paläontologische Zeitschrift*, Stuttgart. 46, 3/4: 221-224.
- BRÖNNIMANN P. & ZANINETTI L. 1972b – Revision of the micro-coprolite *Palaxius ? triassicus* (ELLIOTT), 1962, and description of a new Triassic thalassinid anomuran (Crustacea, Decapoda) coprolite from France, Austria and Libya.- *Mitteilungen der Gesellschaft der Geologie- und Bergbaustudenten in Wien*, Wien. 21: 929-940.
- BRUTHANSOVÁ J. & KRAFT P. 2003 – Pellets independent or associated with Bohemian Ordovician fossils. *Acta Geologica Polonica*, Warszawa. 48, 3: 437-445.
- CHAMBERLAIN C.K. & CLARCK D.L. 1973 – Trace fossils and conodonts as evidence for the deep-water deposits in the Oquirrh Basin of Central Utah. *Journal of Paleontology*, Menasha, WI. 47, 4: 663-682.
- CODEZ J. & SAINT-SEINE R. de 1957 – Révision des Cirripèdes Acrothoraciques fossiles. *Bulletin de la Société géologique de France*. 6, 7 : 699-719.
- COLLINS J.S.H. & JAKOBSEN S.L. 2003 – New crabs (Crustacea Decapoda) from the Eocene (Ypresian – Lutetian), Lillebælt Clay Formation of Jutland, Denmark. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, Mizunami. 30: 63-96.
- COLLINS J.S.H., LEE C. & NOAD J. 2003 – Miocene and Pleistocene crabs (Crustacea, Decapoda) from Sabah and Sarawak. *Journal of systematic Palaeontology*, Cambridge. 1, 3: 187-226.
- CUVILLIER J., BASSOULET J.-P. & FOURCADE E. 1969 – Coprolithes du Jurassique et du Crétacé d'Espagne et de quelques autres régions. *Revue de micropaléontologie*. Paris, 11, 4:183-190.
- DONOVAN S.K. & LEWIS D.N. 2004 – Palaeoecology in the museum gift shop. *Proceedings of the Geologists' Association*. 115: 367-370.
- DONOVAN S.K. & JAGT J. W. M. 2004 – Taphonomic and ethologic aspects of the ichnology of the Maastrichtian of the type area (Upper Cretaceous, The Netherlands and Belgium). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, Sciences de la Terre. 74: 119-127.
- DÜZBASTILAR M.K. 1976 – Notes on the coprolite found from Triassic and Jurassic of central part of Karaburun Peninsula. *Scientific reports of the Faculty of Science Ege University*, Izmir. 238: 1-6.
- EISERHARDT K.-H., KOCH L. & EISERHARDT W. 2001 – Revision des Ichnotaxon *Tomaculum* Groom, 1902. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, Stuttgart. 221: 325-358.
- FÖRSTER R. & HILLEBRANDT A. von 1984 – Das Kimmeridge des Profeta – Jura in Nordchile mit einer *Mecochirus*-*Favreina*-Vergesellschaftung (Crustacea, Decapoda-Ichnogenus). *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie*, München. 24: 67-84.

- FÜRSICH F.T., PALMER T.J. & GOODYEAR K.L. 1994 – Growth and disintegration of bivalve-dominated patch reefs in the Upper Jurassic of southern England. *Palaeontology*, 37: 131-171.
- GAILLARD C. 1978 – Révision de l'ichnogenre *Coprulus* Richter & Richter, 1939, et description de quelques nouvelles espèces du Jurassique supérieur. *Geobios*, Lyon. 11, 4: 439-455.
- GASPARD D. 1988 – Sellithyrinae Terebratulidae du Crétacé d'Europe occidentale. Dynamique des populations, systématique et évolution. *Cahiers de paléontologie*, CNRS, Paris, 243 p., 27 pl.
- GASPARD D. 2007 – Brachiopods protuberances as self-defense against boring invaders. *Proceedings of the 9<sup>th</sup> International Symposium on Biomineralization*, Arias J. L. & Fernández M. S. (eds.), Editorial Universitaria, Santiago, Chile: 205-214.
- GLAUB I. 1994 – Mikrobohrspuren in ausgewählten Ablagerungsräumen des europäischen Jura und der Unterkreide (Klassifikation und Palökologie). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. 174: 324 p.
- GROOM T. 1902 – The sequence of the Cambrian and associated beds of the Malvern Hills. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, London. 58: 89-149.
- GUINOT D. & BRETON G. 2006 – *Lithophylax trigeri* A. Milne-Edwards & Brocchi, 1879 from the French Cretaceous (Cenomanian) and placement of family Lithophylacidae Van Straelen, 1936 (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Geodiversitas*, Paris. 28, 4: 591-633.
- HANGER R.A. 1992 – *Podichnus centrifugalis* (Bromley & Surlyk, 1973) in the Cretaceous (Albian) Duck Creek Formation, Tarrant County, Texas. *Texas Journal of Science*. 44: 252 – 254.
- HÄNTZSCHEL W. 1975 – Part W. Miscellanea. Supplement 1. Trace fossils and Problematica. 2nd ed., p. W1-W269 in Moore R.C. (Founder) & Teichert C. (Dir., Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*. The Geological Society of America, Boulder, Co and the University of Kansas, Lawrence, Ka.
- HATAI K.T. & NODA H. 1968 – Cylindrical structures from the Tatsunokuchi Formation (Early Miyagian) in Sendai City, Miyagi Prefecture. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan*. N. S. 72: 345-350.
- HATAI K.T. & NODA H. 1970 – Supplementary note on the faecal pellets from the early Kogota Formation, Kogota - Machi, Miyagi Préfecture, Northeast Honshu, Japan. *Saito Ho - on Kai Museum Research Bulletin*. 39: 7 -11.
- HILLY J. & HAGUENAUER R. 1979 – Lorraine, Champagne. Coll. *Guides Géologiques Régionaux*. Masson, Paris, 216 p.
- HOFMANN K. 1996 – Die mikro-endolitischen Spurenfossilien der borealen Oberkreide Nordwest-Europas und ihre Faziesbeziehungen. *Geologisches Jahrbuch*, Reihe A. 136: 3 – 153.
- HYMAN L. H. 1959 – The Invertebrates: Smaller Coelomate Groups. Volume V. McGraw-Hill, New York, London, Toronto: 780 p.
- ICZN 1999 – Code International de nomenclature zoologique, quatrième édition. International Trust for Zoological Nomenclature, London: 306 p.
- JAGT J. W. M., DORTANGS R., SIMON E. & VAN KNIPPENBERG P. 2007 – First record of the ichnofossil *Podichnus centrifugalis* from the Maastrichtian of Northeast Belgium. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, Sciences de la Terre. 77: 95 – 107.
- KIETZMANN D.A., BLAU J., FERNÁNDEZ D.E. & RICARDO M. 2009 – Crustacean microcoprolites from the Upper Jurassic – Lower Cretaceous carbonate ramp of the Neuquén Basin, Argentina: Systematics and biostratigraphic implications. *Acta palaeontologica polonica*. Doi: 10.4202/app.2009.0094: 1-13.
- KORNICKER L. S. 1962 – Evolutionary trends among mollusc fecal pellets. *Journal of Paleontology*. 36, 4: 829-834.
- MACKAY S. & HEWITT R.A. 1978 – Ultrastructural studies on the brachiopod pedicle. *Lethaia*. 11: 331-339.

- MÄGDEFRAU K. 1937 – Lebensspuren fossiler “Bohr”-Organismen. *Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland*. 2, 1: 54-67.
- MARTINELL J. 1982 – Borings produced by presumed Pliocene Brachiopods from l’Empordà (Catalonia, Spain). *Butlletí de la Institució Catalana d’Historia Natural*. Secció de Geologia, 3: 91-97.
- MARTINELL J. 1989 – Interacción organismos/sustrato duro : la bioerosión y sus implicaciones. *Paleontologia*. Colección Nuevas Tendencias (E. Aguirre, ed.): 205-222.
- MASSALONGO A. 1856 - *Studdii Palaeontologici*, Verona, Antonelli ed., 53 p.
- MAYER G. 1952a - Lebensspuren von Bohrorganismen aus dem unterem Hauptmuschelkalk (Trochitenkalk) des Kraichgaues. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, Stuttgart.1952: 450-456.
- MAYER G. 1952b – Neue Lebensspuren aus dem unteren Hauptmuschelkalk (Trochitenkalk) von Wiesloch : *Coprulus oblongus* n. sp. und *Coprulus sphaeroideus* n. sp. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, Stuttgart.1952,12 : 376-379.
- MIKULÁŠ R. 1992 – Trace fossils from Early Silurian graptolitic shales of the Prague Basin (Czechoslovakia). *Časopis pro Mineralogii a Geologii*. roč 37: 219-228.
- MOLINARI PAGANELLI V., PICHEZZI R.M. & TILIA ZUCCARI A. 1979 – I coproliti di crostacei. Rassegna bibliografica e annotazioni tassonomiche. Parte I: Genere *Favreina*. *Bolletino del Servizio geologico d’Italia*. C (1979): 409-454.
- MOORE H.B. 1931a – The systematic value of a study of Molluscan Faeces. *Proceedings of the Malacological Society of London*, London. 19, 6: 281-290.
- MOORE H.B. 1931b – The specific identification of faecal pellets. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, London, N.S., 17, 2: 359-365.
- MOORE H.B. 1932 – The faecal pellets of the Anomoura. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, Edinburgh. 52: 296-308.
- PALMER T. J. & PLEWES C. 1993 – Borings and bioerosion in fossils. *Geology today*. 07-08/1993: 138-142.
- PALMER T. J., PLEWES C. & COLE A. 1997 – The simple and long-ranging worm-boring *Trypanites*: not so simple and long-ranging after all. *Geological Society of America, Abstracts with programs*, 29, A: 107.
- RADLEY J.D. 2004 – Brachiopod pedicle attachment scars (*Podichnus centrifugalis* Bromley & Surlyk) on Lower Jurassic oysters (Gloucestershire and Warwickshire). *Proceedings of the Cotteswold Naturalists’ Field Club*, 43: 18- 19.
- RADTKE G. 1991 – Die mikroendolitischen Spurenfossilien im Alt-Tertiär West-Europas und ihre palökologische Bedeutung. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. 138, 150p.
- RADWAŃSKI A. 1977 – Burrows attributable to the gohst crab *Ocypode* from the Korytnica basin (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Poland). *Acta Geologica Polonica*, Warszawa. 27, 2: 217-225.
- RICHARDSON J.R. 1979 – Pedicle structure of Articulate Brachiopods. *Journal of the Royal Society of New Zealand*. 9, 4: 415-436.
- RICHARDSON J.R. 1981 – Brachiopods and pedicles. *Paleobiology*, 7, 1: 87-95.
- RICHTER R. & RICHTER E. 1939 – Eine lebens-Spur (*Syncoprulus pharmaceus*), gemeinsam dem rheinischen und böhmischen Ordoviciem. *Senckenbergiana*, Frankfurt am Main. 21, 1 : 152-167.
- ROBERT P. 1967 [14<sup>e</sup> éd., 1974] – *Dictionnaire alphabétique et analogique de la langue française*. SNL éd., Paris. XXII+1972 p.
- ROBINSON J.H. & LEE D.E. 2008 – Brachiopod pedicle traces: recognition of three separate types of trace and redefinition of *Podichnus centrifugalis* Bromley & Surlyk, 1973. *Fossils and Strata*. 54: 219-225.
- SAINT-SEINE R. de 1956 – Les Cirripèdes acrothoraciques échinocoles. *Bulletin de la Société géologique de France*. 6, 5 : 299-303.
- SAVRDA C.E. 1992 – Trace fossils and benthic oxygenation. 172-196 in Maples C. G. & West R. R. (eds.) Trace fossils. *Short Courses in Paleontology*, 5: 238 p.

- SAVRDA C.E. & BOTTJER D.J. 1987 - Trace fossil as indicators of bottom-water redox conditions in ancient marine environments, 3-26 in Bottjer D.J. (ed.) *New concepts in the use of biogenic sedimentary structures for paleoenvironmental interpretation*. Publ. The Pacific Section SEPM, Los Angeles, Co.
- SAVRDA C.E. & BOTTJER D.J. 1989a – Trace fossil model for reconstructing oxygenation histories of ancient marine bottom waters: application to Upper Cretaceous Niobara Formation, Colorado. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, Tokyo; Oxford; New York; Amsterdam. 74: 49-74.
- SAVRDA C.E. & BOTTJER D.J. 1989b – Anatomy and implications of bioturbated beds in black shale" sequences from the Posidonienschiefer (southern Germany). *Palaios*, 4: 330-342.
- SAVRDA C.E. & BOTTJER D.J. 1991 – Oxygen-related biofacies in marine strata : an overview and update, 201-219 in Tyson R. V. & Pearson T. H. (eds.) *Modern and ancient continental shelf anoxia. Geological Society of London, Special publication*, 58: 470 p.
- SCHWEIGERT G., SEEGIS D.B., FELS A. & LEINFELDER R.R. 1997 – New internally structured decapod microcoprolites from Germany (Late Triassic/Early Miocene), Southern Spain (Early/Middle Jurassic) and Portugal (Late Jurassic): Taxonomy, palaeoecology and evolutionary implications. *Paläontologische Zeitschrift*. Stuttgart. 71, 1/2: 51-69.
- SENOWBARI-DARYAN B. & STANLEY J. D. Jr 1986 – Thalassinid Anomuran microcoprolites from Upper Triassic carbonate rocks of central Peru. *Lethaia*. 19: 343-354.
- TADDEI RUGGIERO E. & ANNUNZIATA G. 2002 – Bioerosion on a *Terebratula scillae* population from the Lower Pliocene of Lecce area (Southern Italy). *Acta Geologica Hispanica*. 37: 43-
- TAYLOR B. J. 1965 – Aptian Cirripedes from Alexander Island. *British Antarctic Survey Bulletin*. 7: 37-42.
- TAYLOR M. A. 1993 – Stomach stones for feeding or buoyancy ? The occurrence and function of gastroliths in marine tetrapods. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B. 341: 163-173.
- TODD J. A. 1993 – The bivalve shell as a preservation trap, as illustrated by the Late Jurassic gryphaeid *Deltoideum delta* (Smith). *Scripta Geologica, Special issue*, 2: 417-433.
- VIZCAÍNO D., ÁLVARO J. J. & MONCERET É. 2004 – Trilobites and ichnofossils from a new Lagerstätte in the Lower Cambrian Pardailhan formation, Southern Montagne Noire, France. *Geobios*. 37: 277-286.
- VOIGT E. 1971 – Fremdsulpturen an Steinkernen von Polychäten – Bohrgängen aus der Maastrichter Tuffkreide. *Paläontologische Zeitschrift*. 45, 3/4: 144-153.
- WILSON M. A. & TAYLOR P.D. 2001 – Palaeoecology of hard substrate faunas from Cretaceous Qalah Formation of the Oman mountains. *Palaeontology*. 44: 21-41.



## Figures 1 – 5

Argiles tégulines de Courcelles, Albien.

Fig. 1. *Bathichnus* isp. entouré par une concrétion calcitisée. MNHN A32536. Partie moyenne de la carrière de Contrisson (Lyelli). Vue d'ensemble et coupes transversales. Flèches : terrier axial.

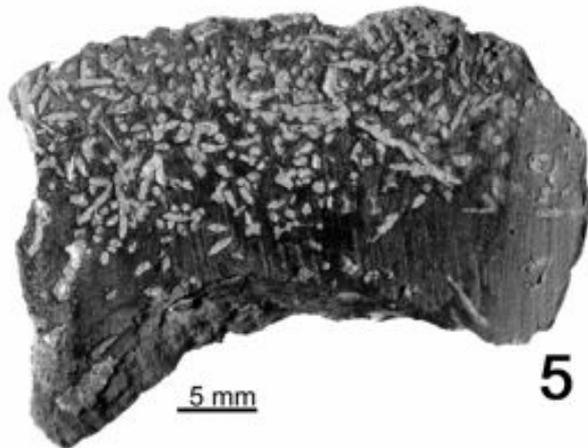
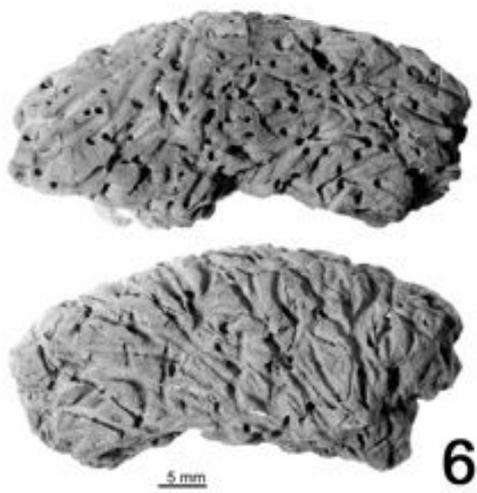
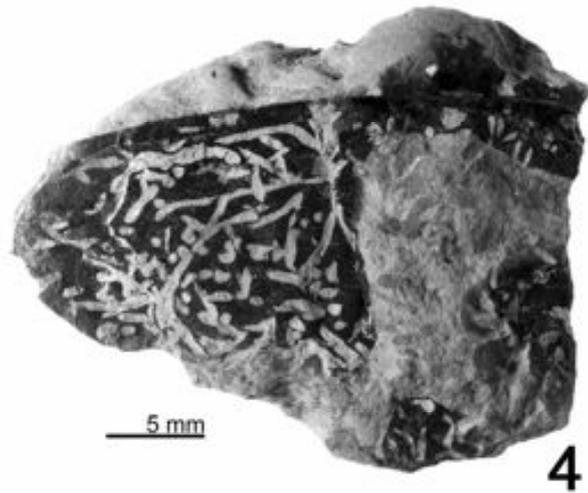
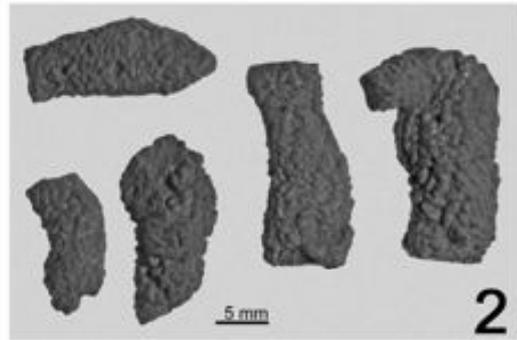
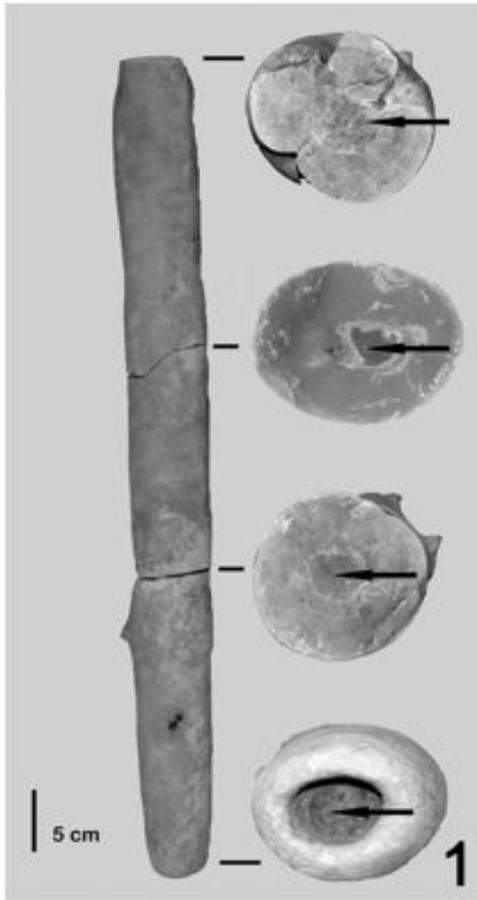
Fig. 2. *Ophiomorpha* isp. MNHN A29021. Carrière de Contrisson (NEP). Ex coll. B. Franzin.

Fig. 3. Terriers à paroi structurée. MNHN A32538. Dans une loge d'habitation phosphatée de *Beudanticeras* sp. Le Carron (Cristatum). Les flèches pointent les deux extrémités du terrier le plus développé.

Fig. 4. *Chondrites* isp. MNHN A29022. Carrière de Pargny-sur-Saulx (NEP).

Fig. 5. *Chondrites* isp. MNHN A32543. Coupe sagittale d'une loge de *Beudanticeras* sp. Carrière de Pargny-sur-Saulx (NEP).

Fig. 6. *Chondrites* isp. MNHN A32540. Vue du flanc droit et du flanc gauche d'une loge d'habitation d'Hoplitidae. Carrière de Contrisson (Dentatus).



## Figures 7 – 15

Argiles téguilines de Courcelles, Albien (sauf 11).

Fig. 7. *Arachnostega gastrochaenae* Bertling, 1992. MNHN A32544. Moule interne phosphaté de gastropode. Carrière de Contrisson, niveau à nodules phosphatés noirs (Dentatus).

Fig. 8. *Arachnostega gastrochaenae* Bertling, 1992. MNHN A32552. Moule interne phosphaté de la carapace d'un crabe *Eucoysters carteri* (McCoy, 1854). Carrière de Contrisson (NEP).

Fig. 9. *Arachnostega gastrochaenae* Bertling, 1992. MNHN A32551. Moule interne phosphaté de *Pectinucula pectinata* (Sowerby). Les Pogains (Pseudolyelli).

Fig. 10. *Arachnostega gastrochaenae* Bertling, 1992. MNHN A32554. Moule interne phosphaté incomplet de la carapace d'un crabe *Notopocorystes stockesii* (Mantell, 1844). Carrière de Contrisson (Pseudolyelli).

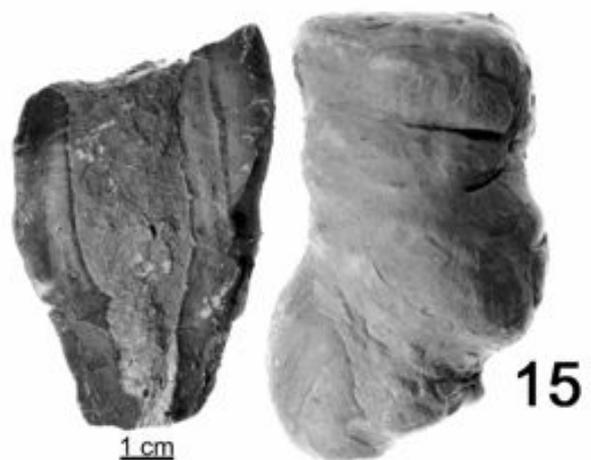
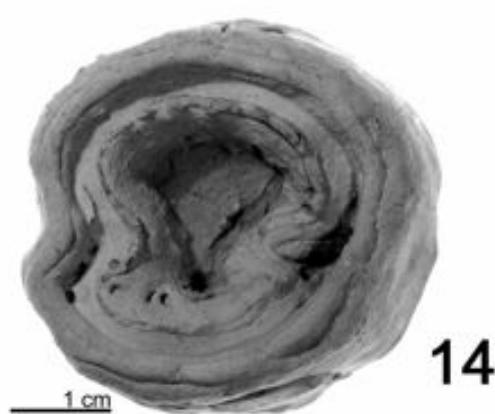
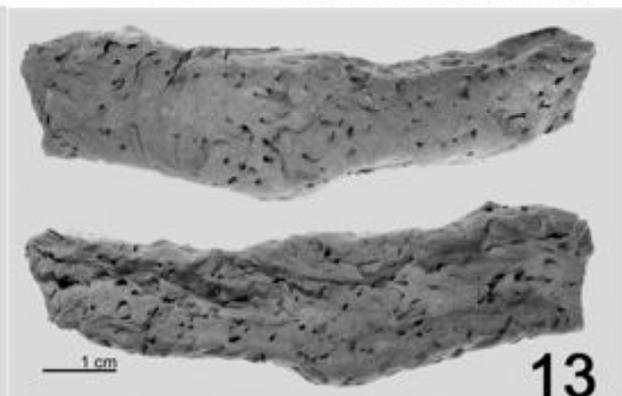
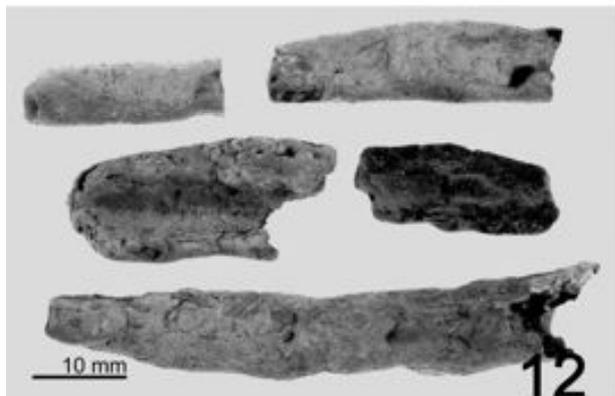
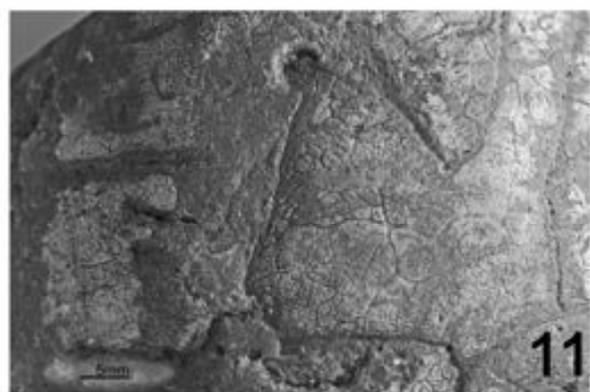
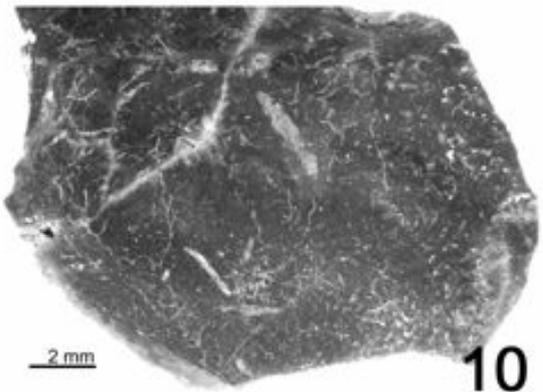
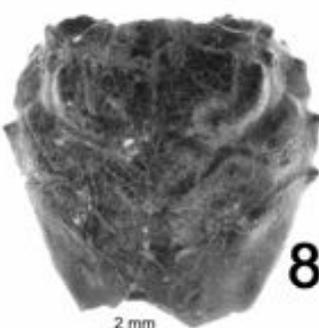
Fig. 11. *Arachnostega gastrochaenae* Bertling, 1992. MNHN A32684. Moule interne en silex d'un oursin *Echinocorys scutata* Leske, probablement issu d'un silex de la craie santonienne remanié dans les formations superficielles à silex. Haute-Normandie.

Fig.12. Terriers cylindriques ou en gouttière. MNHN A32556. Carrière de Pargny-sur-Saulx (Steinmanni).

Fig. 13. Terrier en gouttière. MNHN A32559. Carrière de Pargny-sur-Saulx (NEP). En haut : vue externe, en bas, vue de la concavité de la gouttière. Noter les *Chondrites* isp.

Fig. 14. Terrier trapu à paroi (ou concrétion) à structure concentrique. MNHN A32564. Carrière de Contrisson (Benettianus). Vue de l'extrémité la plus grosse (supérieure probable).

Fig. 15. Terrier trapu à paroi (ou concrétion) à structure concentrique. MNHN A29020. Carrière de Pargny-sur-Saulx (NEP, partie supérieure). A gauche, coupe verticale, à droite, vue externe du même fossile).



## Figures 16 – 23

Tous clichés Gérard Breton – Port Vivant.

Fig. 16. La Moule *Mytilus edulis* Linnaeus. Défécation. Siphon inhalant (flèche jaune), siphon exhalant par où sort le cordon fécal (flèche rouge). Quai de Moselle, - 0,5 m. Port du Havre (Seine-Maritime).

Fig. 17. L'Holothurie *Holothuria forskali* Delle Chiaje. Fèces en chapelet. Terrimbou, env. – 8 m. Cerbère (Pyrénées-Orientales).

Fig. 18. Le Polychète *Arenicola marina* (Linnaeus) : tortillon fécal (flèche verte) ; tortillons fécaux de plus petite taille, provenant de juvéniles ou, plus probablement, d'une autre espèce (flèche rouge) ; boulettes fécales provenant d'amphipodes (?) (flèche jaune). Port Pignot, env. – 3 m, Fermanville (Manche).

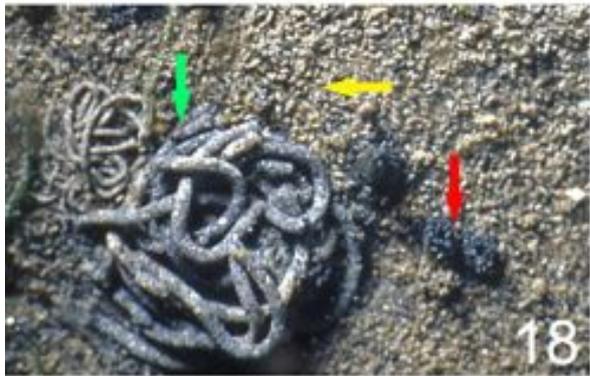
Fig. 19. Le Polychète *Hydroides ezoensis* Okuda : panache respiratoire déployé et fèces en bâtonnets, en dessous. Bassin Vauban, - 1,5 m. Port du Havre (Seine-Maritime).

Fig. 20. Le Polychète *Lanice conchilega* (Pallas) : tube agglomérant le sable, et ses filaments distaux, en haut de la branche inhalante du terrier en U (à gauche du cliché), et boudin fécal sortant de l'orifice exhalant (flèche bleue, à droite du cliché). De nuit, env.- 10 m, Port d'Antifer, Saint-Jouin-Bruneval (Seine-Maritime). Cliché réalisé dans le cadre d'une plongée participant à l'élaboration de l'état initial environnemental du projet de terminal méthanier et mis gracieusement à disposition par Gaz de Normandie, et publié avec son autorisation.

Fig. 21. L'Ascidie *Clavelina lepadiformis* (Müller) : ruban fécal sortant par le siphon exhalant de trois zoïdes. Bassin Fluvial, - 2 m. Port du Havre (Seine-Maritime).

Fig. 22. Fèces de la Moule *Mytilus edulis* Linnaeus structurant le sédiment au pied de la moulière. Quai de Moselle, - 1 m. Port du Havre (Seine-Maritime).

Fig. 23. Fèces en copeaux de l'ascidie *Ciona intestinalis* (Linnaeus), accumulées au pied d'un quai colonisé par ces ascidies. Noter les très petites ophiures blanches *Amphipholis squamata* Delle Chiaje, à gauche du cliché, et un siphon inhalant d'une *Ciona intestinalis* tombée, et en cours d'enfouissement dans l'accumulation de fèces. Pertuis bassins Vauban – Eure, - 4,5 m. Port du Havre (Seine-Maritime).



## Figures 24 – 32

Argiles tégulines de Courcelles, Albien (sauf fig. 27 et 32)

Fig. 24. *Tibikoia faecacerva* isp. nov. Holotype. MNHN A32566. Carrière de Contrisson, (base de Lyelli). En haut et en bas, les deux faces du nodule.

Fig. 25. *Tibikoia faecacerva* isp. nov. Paratype 6. MNHN A29024. Les Pogains, (Pseudolyelli). Mise en évidence du patron de coloration oblique ou hélicoïdal des boulettes fécales.

Fig. 26. *Tibikoia faecacerva* isp. nov. Paratype 7. MNHN A32573. Les Pogains, (Pseudolyelli).

Fig. 27. *Tibikoia faecacerva* isp. nov. Paratype 9. MNHN A32572. Tronçon d'un terrier (?) cylindrique rempli de boulettes fécales. Bully (Seine-Maritime), (Bulliensis) ex coll. D. Portail.

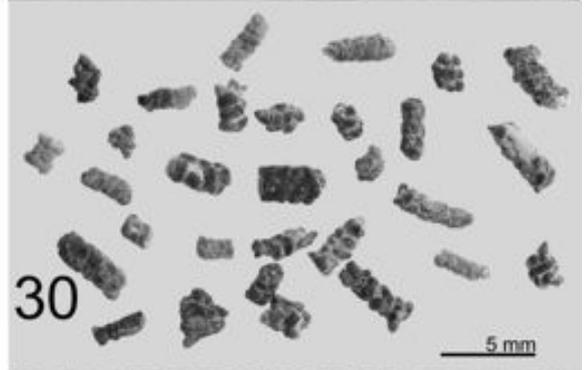
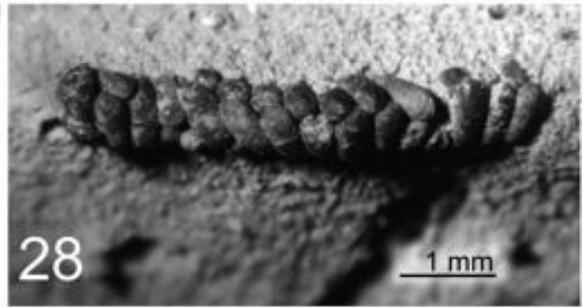
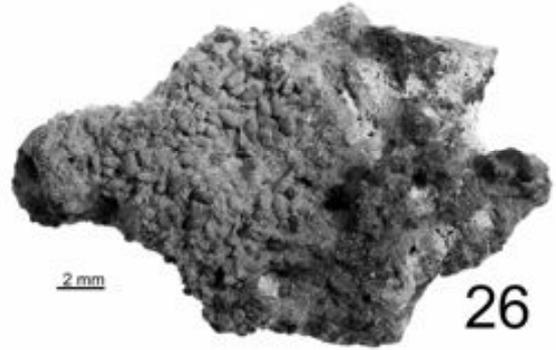
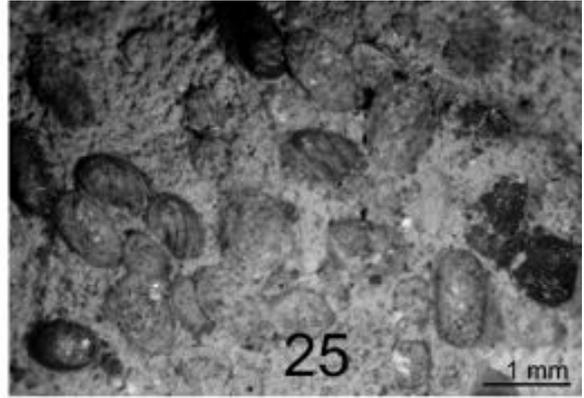
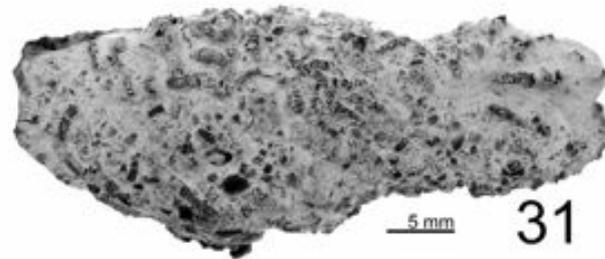
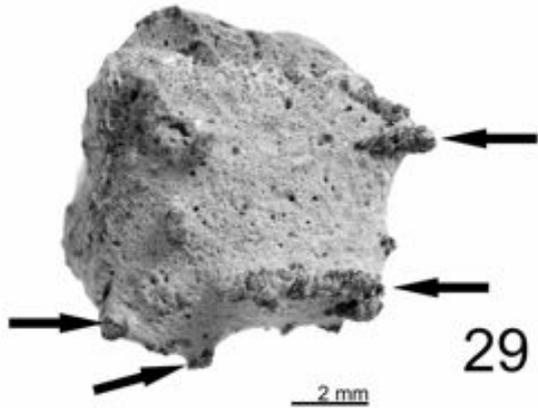
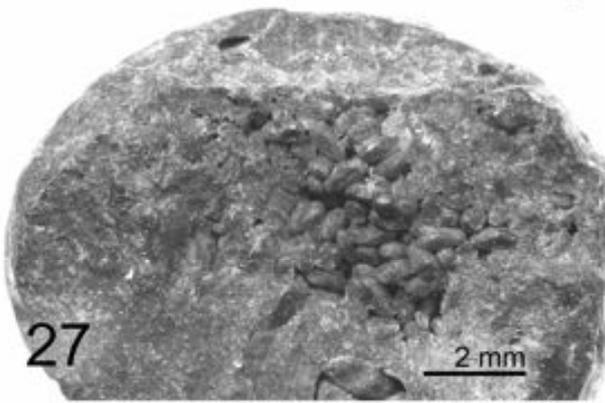
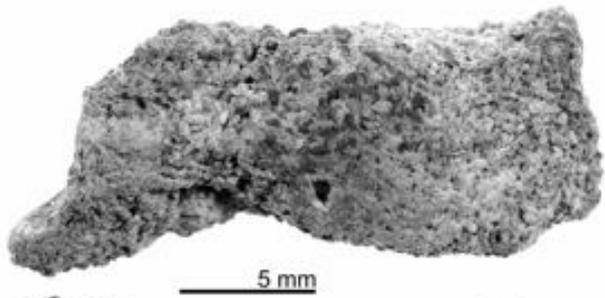
Fig. 28. *Tomaculopsis tomaculopsis* igen. nov., isp. nov. Holotype. MNHN A32576. Carrière de Contrisson (Lyelli).

Fig. 29. *Tomaculopsis tomaculopsis* igen. nov., isp. nov. Paratype 1. MNHN A32577. Carrière de Pargny-sur-Saulx, NEP. Les flèches désignent les coprolithes qui « arment » les pointes de ce nodule en lui conférant un aspect « cornu ». Voir aussi fig. 33.

Fig. 30. *Tomaculopsis tomaculopsis* igen. nov., isp. nov. Paratype 3. MNHN A32578. Assemblage de 30 segments de cordons fécaux isolés, obtenus par lavage du sédiment. Carrière de Contrisson, niveau à nodules phosphatés noirs (Dentatus).

Fig. 31. *Tomaculopsis tomaculopsis* igen. nov., isp. nov. Paratype 2. MNHN A29027. Carrière de Pargny-sur-Saulx, NEP.

Fig. 32. *Tomaculopsis tomaculopsis* igen. nov., isp. nov. MNHN A32690. Strouanne : niveau phosphaté Ph6, Albien supérieur, Formation de Saint-Pô, (biozone à *Mortoniceras pricei*), Wissant (Pas de Calais).



### Figures 33 – 40

Argiles tégulines de Courcelles, Albien

Fig. 33. Nodule “cornu” à *Tomaculopsis tomaculopsis* igen. nov., isp. nov. MNHN A32597. Le Carron (Cristatum). Les flèches désignent quelques pointes hérissant le nodule, armées par les coprolithes. Voir aussi fig. 29.

Fig. 34. *Palaxius salataensis* Brönnimann, Cros & Zaninetti, 1972. MNHN A32600. Carrière de Contrisson. (base de Lyelli).

Fig. 35. *Thoronetia tetrape*, isp. nov. Holotype. MHNH A32603. Carrière de Pargny-sur-Saulx (Pseudolyelli). Vue distale.

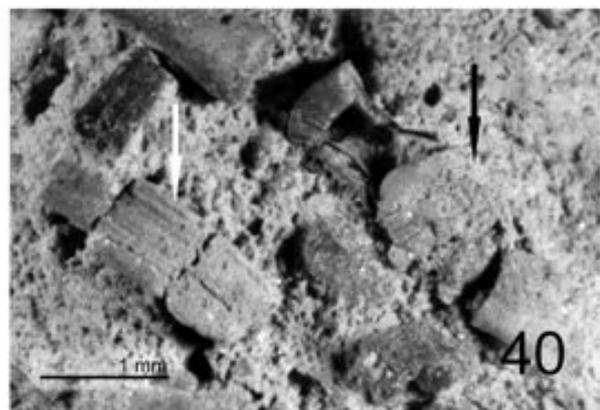
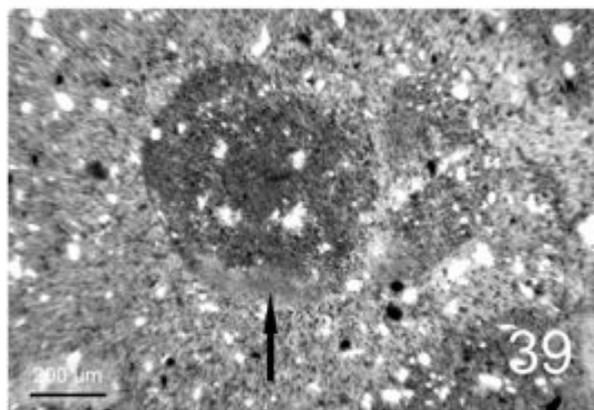
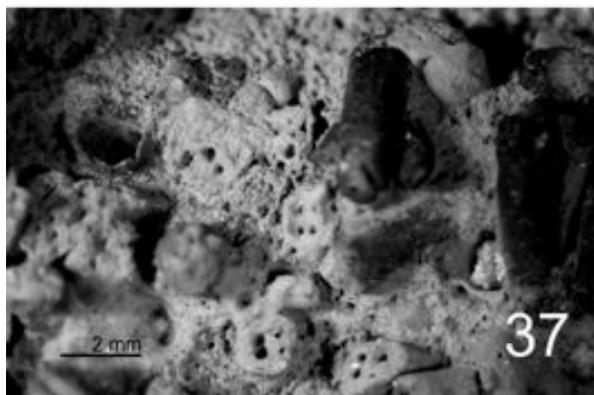
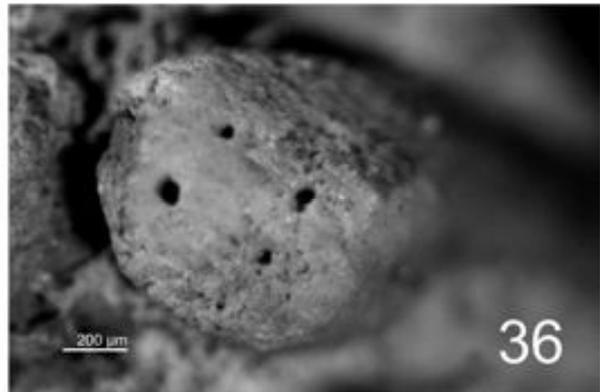
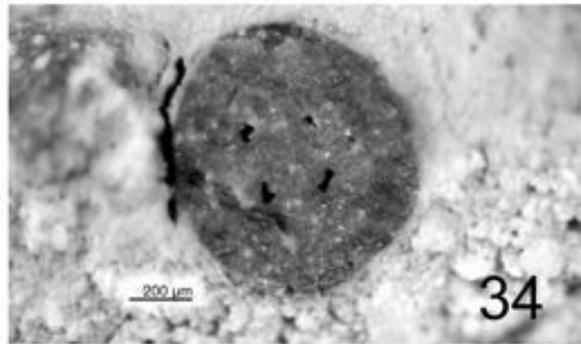
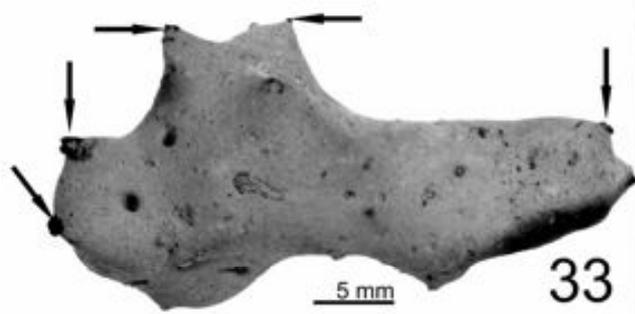
Fig. 36. *Thoronetia tetrape*, isp. nov. Paratype. MHNH A32601. Carrière de Pargny-sur-Saulx (Pseudolyelli). Vue distale.

Fig. 37. *Thoronetia tetrape*, isp. nov. Paratype. MHNH A32602. Carrière de Pargny-sur-Saulx (Pseudolyelli). Vue distale des coprolithes d'un assemblage.

Fig. 38. *Thoronetia tetrape*, isp. nov. Paratype. MHNH A32605. Les Pogains (Pseudolyelli). Section longitudinale.

Fig. 39. *Thoronetia tetrape*, isp. nov. MNHN A32687. Carrière de Pargny-sur-Saulx (Steinmanni). Lame mince, lumière naturelle. La flèche désigne la masse de matière de densité et texture différente (« *ventral cap* ») caractéristique du genre.

Fig. 40. *Favreina* cf. *salevensis* (Paréjas, 1948). MNHN A32610. Carrière de Pargny-sur-Saulx (Steinmanni). Flèche blanche : section longitudinale, flèche noire, section transversale. Noter la vertèbre de poisson à gauche de la flèche noire.



## Figures 41 – 48

Argiles tégulines de Courcelles, Albien

Fig. 41. *Favreina* cf. *salevensis* (Paréjas, 1948). MNHN A32611. Carrière de Pargny-sur-Saulx (Pseudolyelli). Groupe de coprolithes, principalement en coupe transversale.

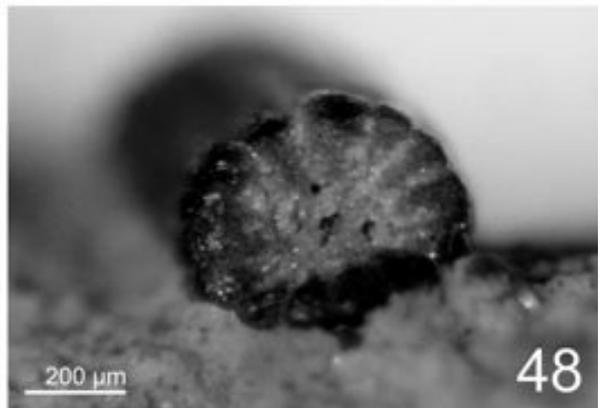
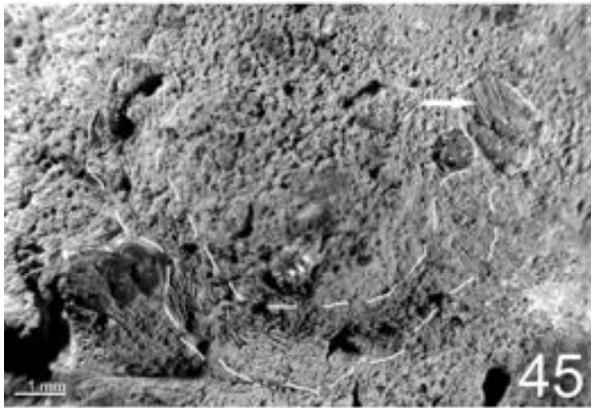
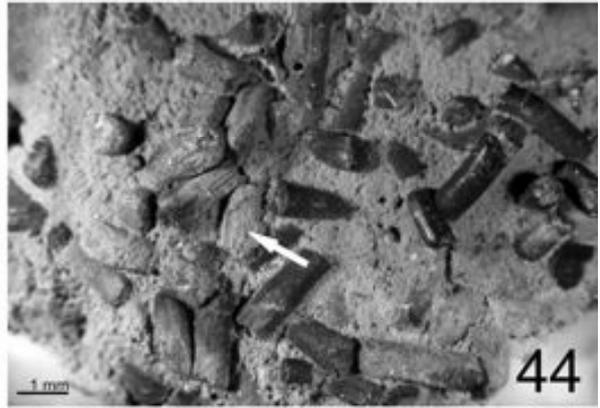
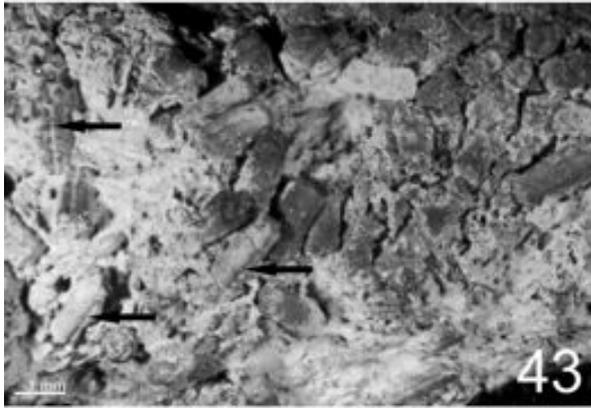
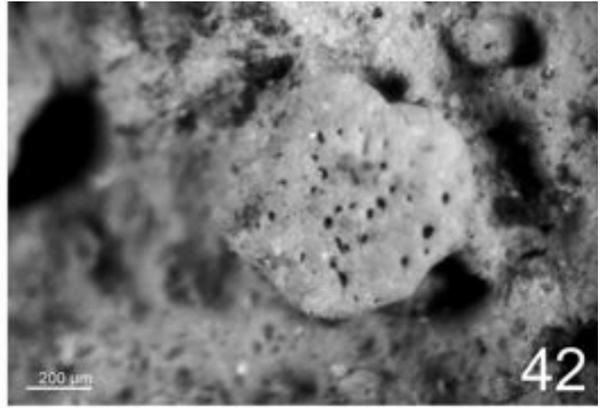
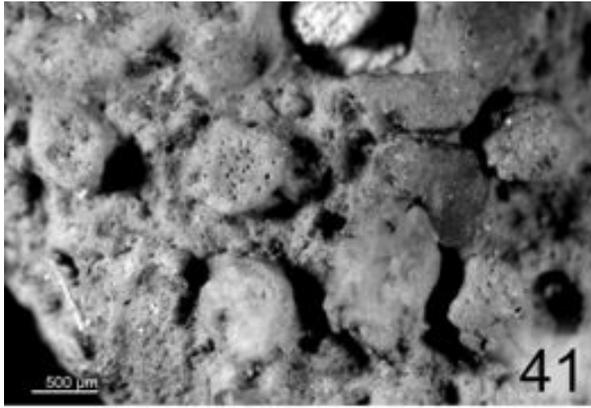
Fig. 42. *Favreina* cf. *salevensis* (Paréjas, 1948). MNHN A32611. Détail de la fig. 41. Carrière de Pargny-sur-Saulx (Pseudolyelli).

Fig. 43. *Favreina* cf. *salevensis* (Paréjas, 1948). MNHN A32612. Assemblage de coprolithes. Carrière de Pargny-sur-Saulx (Pseudolyelli). Les flèches noires désignent des coprolithes présentant une cannelure longitudinale.

Fig. 44. *Favreina* cf. *salevensis* (Paréjas, 1948). MNHN A32613. Assemblage de coprolithes. Carrière de Contrisson. (base de Lyelli). Flèche blanche : section longitudinale.

Fig. 45, 46 : *Favreina* cf. *salevensis* (Paréjas, 1948) affectée par des griffures. MNHN A32616. Les Pogains (Pseudolyelli). Le territoire « griffé » est délimité par un tireté blanc. La flèche blanche désigne un microcoprolithe *Favreina* cf. *salevensis* affecté par les griffures. A sa gauche, une boulette fécale isolée à partir d'un *Tomaculopsis tomaculopsis* igen. nov., isp. nov., n'est pas affectée par ces griffures. La fig. 46 est un agrandissement de la fig. 45.

Fig. 47, 48 : *Octotriangulella caseolus* ichnosp. nov. MNHN A32617. Holotype. Les Pogains (Pseudolyelli). Fig. 47 : vue latérale, fig. 48 : vue distale.



## Figures 49 – 54

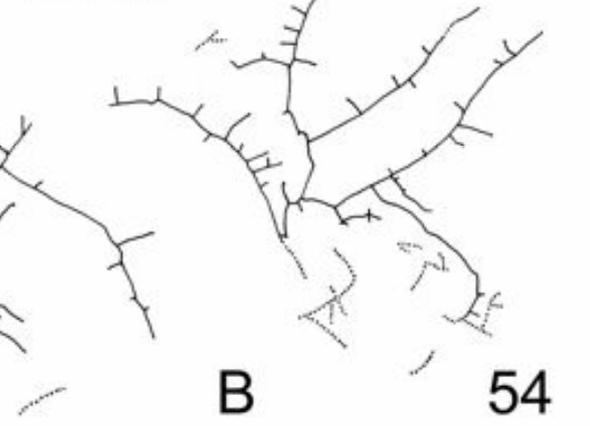
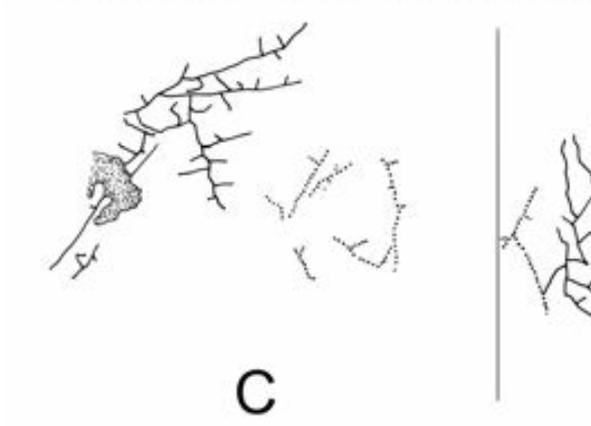
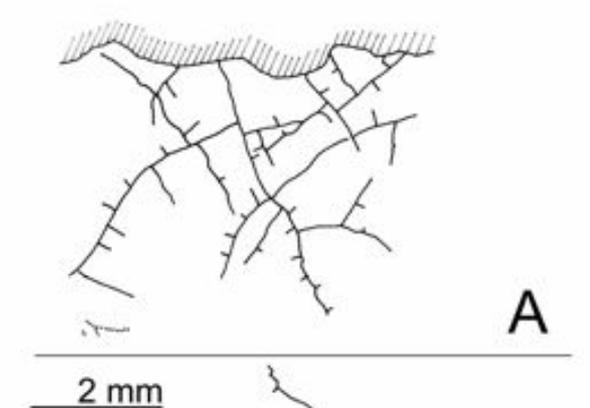
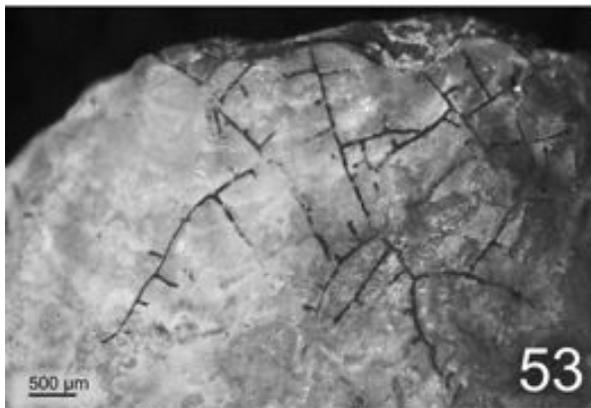
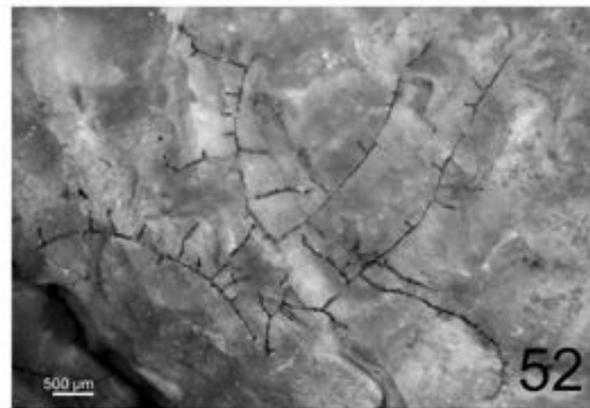
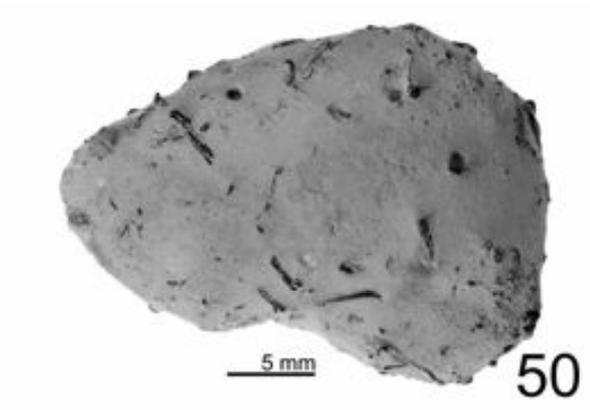
Argiles tégulines de Courcelles, Albien

Fig. 49. Cordon fécal cylindrique isolé. MNHN A32618. Carrière de Pargny-sur-Saulx (NEP).

Fig. 50. *Triplifaex parallela* isp. nov. Holotype. MNHN A32622. Carrière de Pargny-sur-Saulx (Pseudolyelli). Vue d'ensemble du nodule.

Fig. 51. *Triplifaex parallela* isp. nov. Holotype. MNHN A32622. Carrière de Pargny-sur-Saulx (Pseudolyelli). Détail de deux éléments. Les deux éléments représentés en cartouche et sur l'image principale sont à la même échelle.

Fig. 52, 53, 54. *Orthogonum* isp. MNHN A32623. Le Carron (Cristatum). Réseaux développés à la surface de la valve droite du Bivalve *Plicatula radiola* Lamarck, 1801. Les fig. 52 et 54 B (groupe de droite) représentent le même réseau, de même que les fig. 53 et 54 A. Figure 54, dessin schématique à la chambre à dessiner, au stéréomicroscope. Trait plein : galeries de 30  $\mu\text{m}$  de diamètre, emplies d'une matière sombre ; pointillés : galeries de 10  $\mu\text{m}$  de diamètre, vides. Hachures : cassure de la coquille de *P. radiola*.



## Figures 55 – 62

Argiles tégulines de Courcelles, Albien

Figures 55, 56. Perforations cryptogamiques cf. *Orthogonum* isp. et *Rogerella mathieui* de Saint-Seine, 1956. MNHN A32624. Sur la valve gauche d'une *Pycnodonte* (*Phygraea*) *vesicularis* (Lamarck, 1806). Le Carron (Cristatum). Fig. 55 et fig. 56 A représentent la même plage. La flèche noire, fig. 55, désigne le réseau de perforations cryptogamiques. Perforations de *Rogerella mathieui* en noir plein. La fig. 56 B représente une autre plage, avec des perforations de *Rogerella mathieui* juvéniles (?).

Fig. 57. *Rogerella* cf. *elliptica* (Codez & de Saint-Seine, 1957) sur un rostre de *Neohibolites minimus* (Miller, 1823 ex Lister, 1678). MNHN A32625. Le Carron (Cristatum).

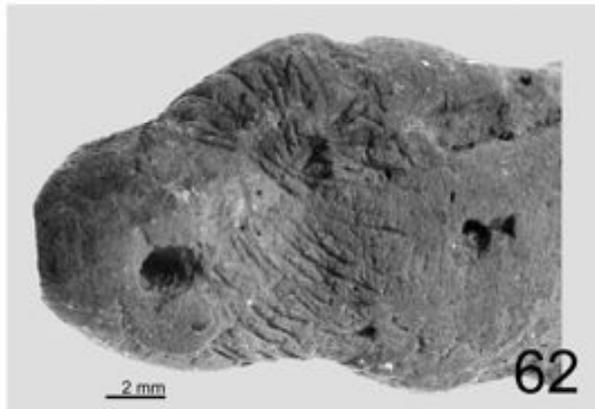
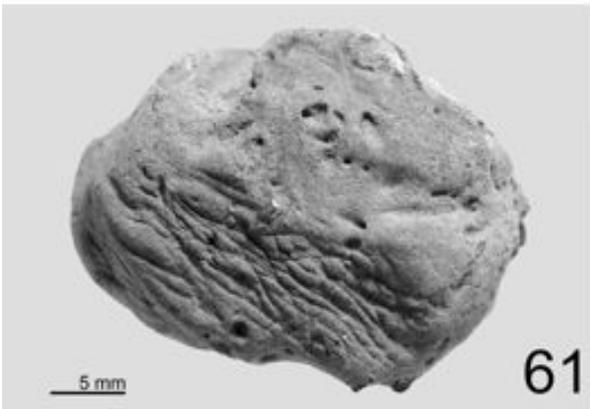
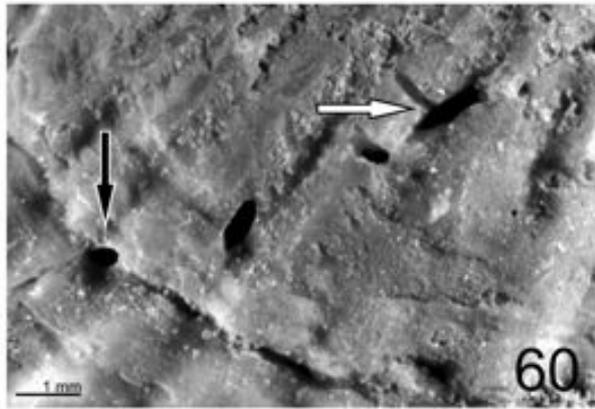
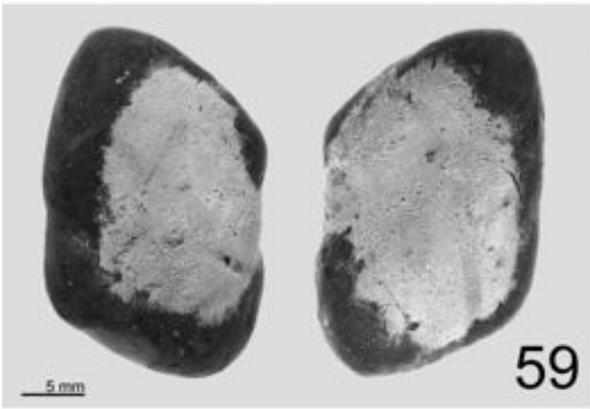
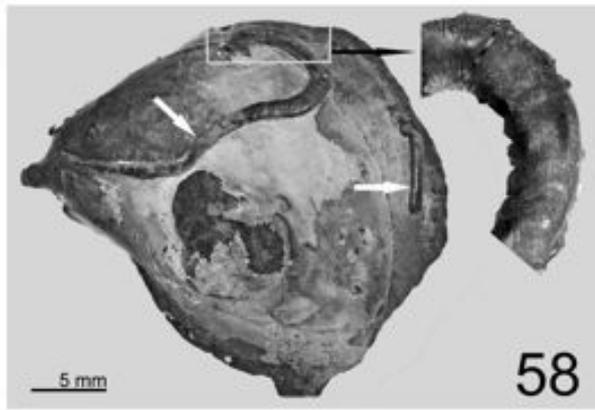
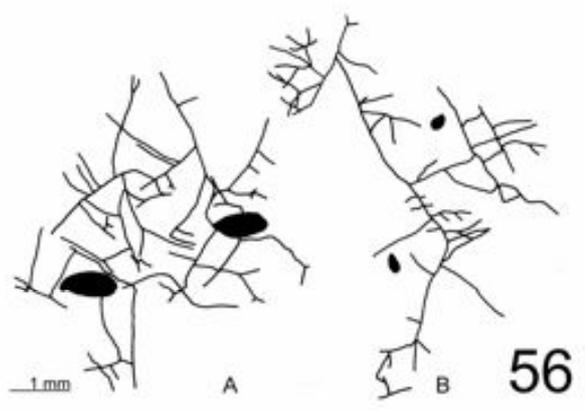
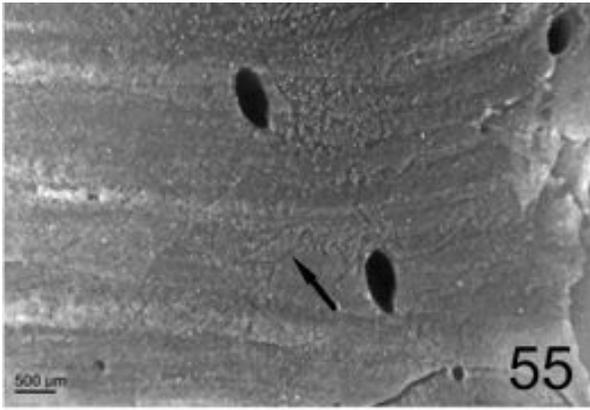
Fig. 58. *Trypanites* ? isp. sur un moule interne phosphatés de *Plicatula radiola* Lamarck, 1801. MNHN A32626. Carrière de Contrisson (Dentatus). Flèches blanches : remplissage phosphaté des perforations *Trypanites* ? isp. En cartouche, détail de la partie distale de la plus grande des deux perforations, montrant les « *Fremdskulpturen* ».

Fig. 59. Gastrolithe. MNHN A32628. Carrière de Pargny-sur-Saulx (Steinmanni). Les deux faces du gastrolithe.

Fig. 60. *Oichnus paraboloides* Bromley, 1981 (flèche noire) et *Rogerella mathieui* de Saint-Seine, 1956 (flèche blanche) sur la valve droite d'une *Plicatula radiola* Lamarck, 1801. MNHN A32635. Le Carron (Cristatum). La flèche blanche désigne en particulier les recoupements entre deux perforations de *Rogerella mathieui*.

Fig. 61. Traces de grattage, griffures. MNHN A32633. Le Carron (Cristatum).

Fig. 62. Traces de grattage, griffures. MNHN A32629. Carrière de Pargny-sur-Saulx (Pseudolyelli).

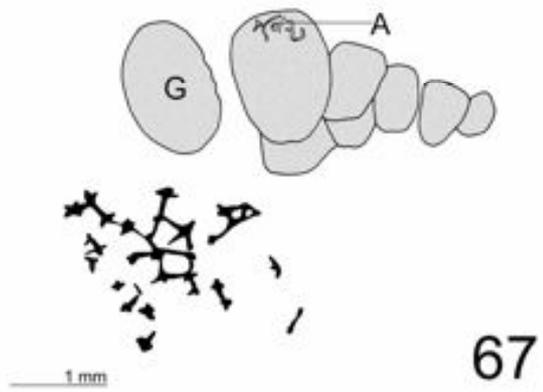
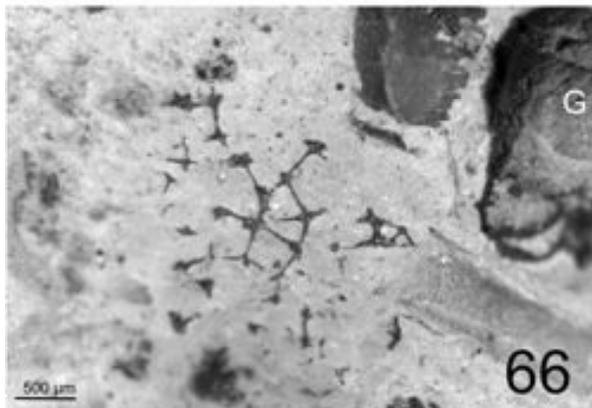
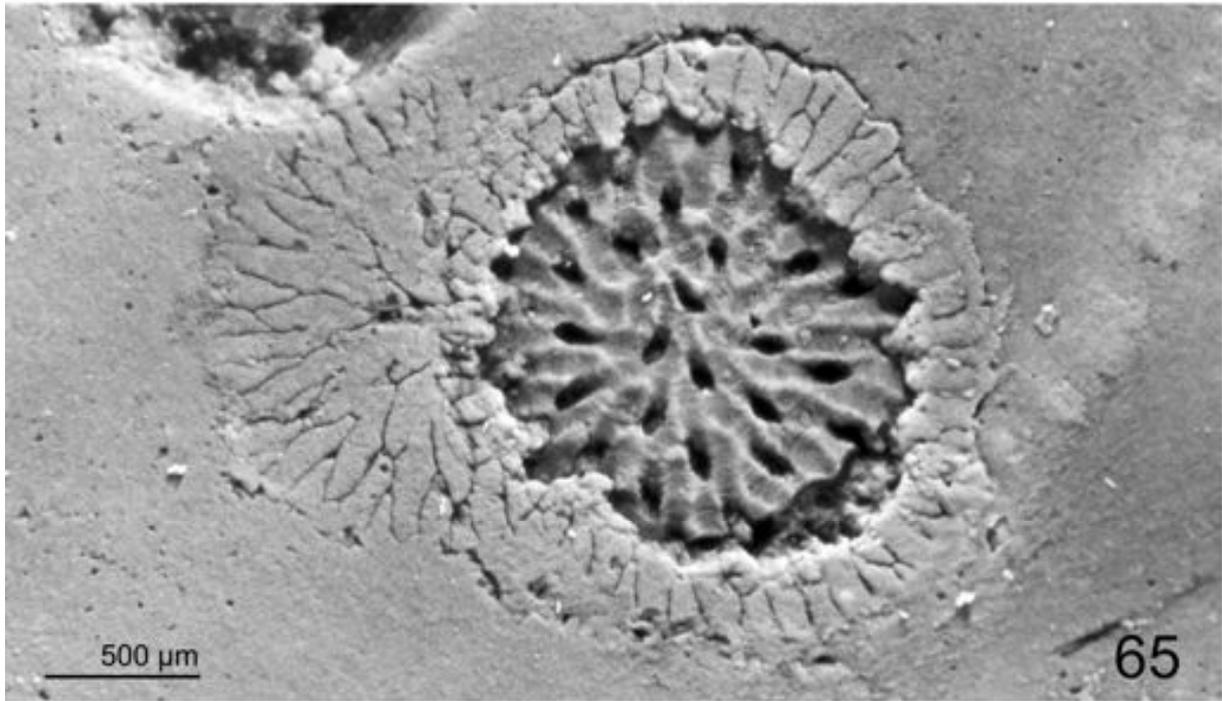
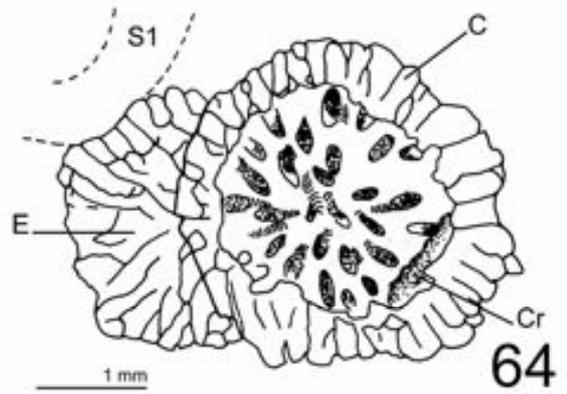
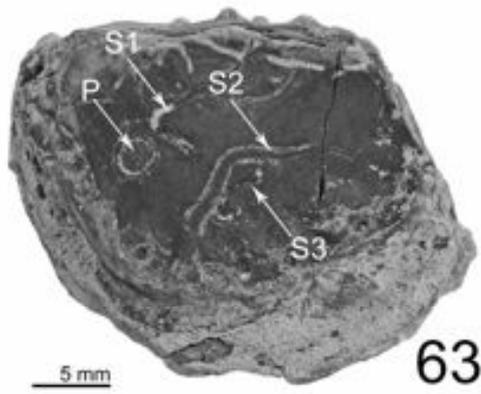


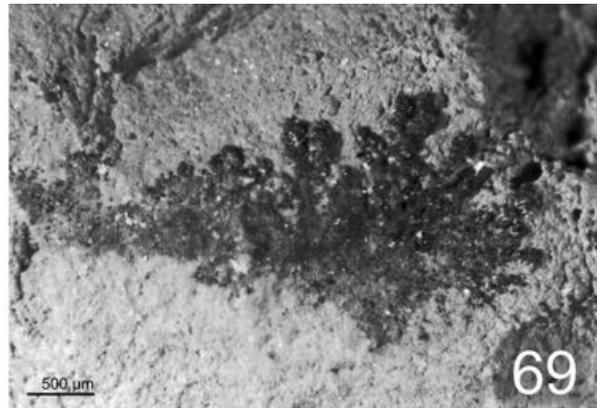
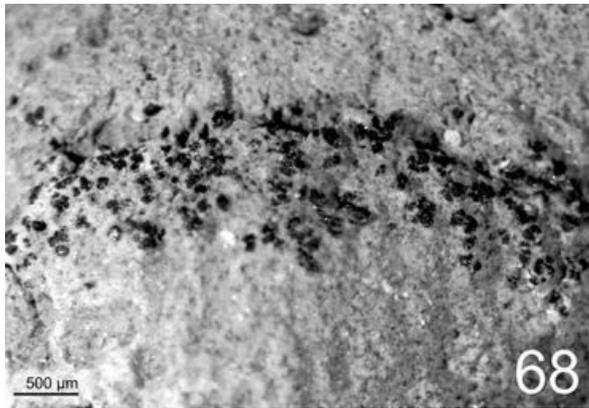
### Figures 63 – 67

Argiles tégulines de Courcelles, Albien

Fig. 63-65. *Podichnus donovani* isp. nov. Holotype. MNHN A32635. Le Carron (Cristatum).  
Fig. 63 : face du nodule montrant le *Podichnus donovani* (P), et trois tubes de Serpules bioimmurées (S1, S2, S3). Fig. 65 : holotype de *P. donovani*, blanchi au MgO<sub>2</sub>, vue de détail ; fig. 64 : dessin à la chambre à dessiner au stéréomicroscope de la même page ; S1 : serpule ; C : couronne ; E : excroissance ; Cr : partie de la plage centrale creusée. Voir aussi figure-texte 1.

Fig. 66-67. Micro-réseau pyritisé. MNHN A32685. Carrière de Pargny-sur-Saulx (Steinmanni). G : moule interne phosphaté de gastropode ; A : *Arachnostega gastrochaenae* Bertling, 1992. La fig. 67 est un dessin schématique, réalisé à la chambre à dessiner, au stéréomicroscope, de la même page.





**Figures 68 – 69**

Argiles tégulines de Courcelles, Albien

Figure 68. Pseudo-fossile mimant des micro-coprolithes. MNHN A32686. Carrière de Contrisson (Lyelli).

Figure 69. Croissance dendritique des cristaux de phosphate. MNHN A32686. Carrière de Contrisson (Lyelli).