

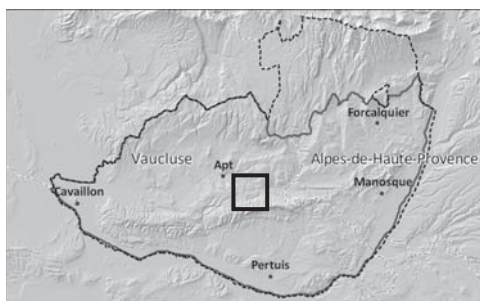


Fig. 1 : E. Fabre relevant des empreintes sur l'ichnosite de Saignon - Photo PNRL

Étude et description des empreintes de pas de mammifères fossiles de l'Oligocène de Saignon (Vaucluse)

Pauline COSTER¹, Matteo BELVEDERE², Emmanuel FABRE³, Stéphane LEGAL¹

RÉSUMÉ

Le gisement de Saignon situé dans le bassin d'Apt a été découvert dans une carrière dans les années 70. Il présente une très grande densité d'empreintes avec des centaines de traces de pas fossiles de mammifères et d'oiseaux préservées.

Après sa découverte, une première étude du gisement a été menée dans les années 80. En 2019, une nouvelle étude a été conduite dans le cadre d'un stage de recherche de master de l'université de Rennes 1 en collaboration avec l'université de Florence. Cette nouvelle étude a permis d'actualiser nos connaissances en employant de nouvelles méthodes ichnologiques, notamment la photogrammétrie qui permet de construire des modèles 3D précis à partir de photographies.

Le site de Saignon présente plusieurs niveaux à empreintes. Ce travail se concentre sur le niveau à empreintes le plus riche qui porte des traces de mammifères.

Le site ainsi que les pistes les mieux conservées ont été numérisés par des techniques photogrammétriques à haute résolution. Les modèles 3D ainsi réalisés permettent de conserver à long terme les informations provenant des empreintes et ont servi de base à la cartographie du site, aux mesures et description des traces. Plusieurs types d'empreintes ont été identifiés dont *Rhinoceripeda voconcense*, qui sont les empreintes les plus courantes associées à un rhinocéros fossile, *Bifidipes velox*, traces attribuées à des ongulés artiodactyles et *Lophiopus* sp., empreintes attribuées à un paléothère, animal disparu aujourd'hui lointainement apparenté aux chevaux. Le site de Saignon est remarquable par sa rareté, peu de traces de mammifères de cet âge sont connues en Europe. Les données morphologiques et paléoécologiques présentées ici révèlent un écosystème datant d'il y a environ 30 millions d'années au cours de l'Oligocène inférieur. Ce site témoigne de la berge d'un lac traversée périodiquement par des mammifères artiodactyles et périssodactyles qui vivaient dans un paysage de savane arborée.

Mots-clés: Ichnologie, Périssodactyles, Artiodactyles, Rupélien, Luberon.

TITLE

Study and Description of Fossil Mammal Footprints from the Oligocene of Saignon (Vaucluse).

ABSTRACT

The Saignon tracksite, located in the Apt Basin, was discovered in a former quarry in the 1970s. It features a high density of footprints, with hundreds of mammals and bird's fossil tracks preserved on the surface of limestone beds.

Following its discovery, an initial study of the site was conducted in the 1980s. In 2019, a new study was carried out as part of a master's research project in collaboration with the University of Florence. This new study updates our knowledge using new ichnological methods, including photogrammetry, which enables the creation of high resolution 3D models from photographs.

The Saignon site comprises several levels with footprints. This work focuses on the richest footprint level, which yields mammal traces. The tracksite, along with the best-preserved tracks, were digitized using high-resolution photogrammetric techniques. The resulting 3D models serve for the long-term preservation of the footprints data and were used for site mapping, measurements, and description of the tracks.

*Several types of footprints have been identified, including *Rhinoceripeda voconcense*, which are the most common footprints associated with a fossil rhino. In addition, *Bifidipes velox* are attributed to artiodactyl ungulates, and *Lophiopus* sp. to a paleothere an animal now extinct distantly related to horses. The Saignon site is remarkable for its rarity, as few mammal tracks from this age are known in Europe.*

The morphological and paleoecological data presented here reveal an ecosystem dating back approximately 33 million years to the early Oligocene. This site provides evidence of a lake shore periodically crossed by artiodactyl and perissodactyl mammals that lived in a wooded savannah.

Keywords: Ichnology, Perissodactyla, Artiodactyla, Rupelian, Luberon.

1. Parc naturel régional du Luberon, Réserve naturelle nationale géologique du Luberon, Géoparc mondial UNESCO, 60 Place Jean Jaurès 84400 Apt, France, pauline.coster@parcduluberon.fr, stephane.legal@parcduluberon.fr

2. Dipartimento di Scienze della Terra, Università degli Studi di Firenze, Via G. la Pira 4, 50121, Firenze, Italy, matteo.belvedere@unifi.it

3. Observatoire des sciences de l'univers de Rennes, Université de Rennes 1, avenue du Général Leclerc 263, 9 35700 Rennes, France, manu.fabre34@gmail.com

INTRODUCTION

Sur la surface d'un banc calcaire à Saignon dans le Vaucluse se trouvent des empreintes de pas qui datent d'il y a environ 30 millions d'années. Ces traces découvertes dans une carrière de calcaire dans les années 70 comptent parmi les mieux préservées et les plus diversifiées du Paléogène d'Europe.

Ces fossiles, rarement conservés ailleurs, apportent des données scientifiques précieuses sur les écosystèmes terrestres du passé. Pistes, traces et empreintes offrent des informations sur la locomotion, le comportement, l'anatomie, l'écologie et l'évolution d'organismes éteints qui ne sont pas conservées dans d'autres types d'archives fossiles.

Le site de Saignon, au sein du Parc naturel régional du Luberon, est protégé par la Réserve naturelle géologique nationale du Luberon depuis 1987. Il est reconnu comme l'un des géosites du Géoparc mondial Unesco du Luberon (Coster & Legal, 2021).

L'ichnofaune de Saignon a été décrite à l'origine par Demathieu *et al.* en 1984. Le niveau le plus riche comporte des centaines d'empreintes de mammifères isolées ou organisées en pistes qui ont permis la description de plusieurs taxons. Les empreintes les plus fréquentes appartiennent à plusieurs types de mammifères ongulés herbivores. Les carnivores sont représentés par une seule empreinte *Sarcotherichnus enigmaticus* qui a été décrite *in situ* en 1984 sans indication précise de sa localisation (Demathieu *et al.*, 1984). Elle n'a pas été retrouvée sur le site. Sur le niveau supérieur, des empreintes d'oiseaux attribuées à *Pulchravipes magnificus* sont abondantes.

Depuis la première description du site, les données ichnologiques de Saignon n'ont jamais été révisées. Pour prévenir l'érosion, le site a été enseveli en 2001 sous une couche de sable et de gravier, le maintenant hors de vue pendant de nombreuses années. En 2019, le site a été redécouvert lors d'un chantier participatif.

Depuis, le site est de nouveau visible et une nouvelle étude a été menée (Belvedere *et al.*, 2023 ; Fabre, 2020). Des relevés des pistes et des empreintes ont été réalisés et les traces décrites par Demathieu *et al.* (1984) ré-analysées. Le site comporte deux niveaux principaux portant des empreintes et cette nouvelle étude concerne le niveau inférieur (nord-ouest) qui porte les empreintes de pas de mammifères. Le niveau portant les traces d'oiseau (sud-est) fera l'objet d'une étude ultérieure.

Nous présentons ici une synthèse des résultats de récentes analyses qui combinent des méthodes ichnologiques traditionnelles et numériques. L'étude scientifique à l'origine de cet article est publiée dans une revue internationale à comité de lecture (Belvedere *et al.*, 2023). Les nouvelles données paléochnologiques combinées avec les données sédimentologiques, enrichissent notre compréhension du contexte paléontologique et paléoécologique du Sud-Est de la France à la transition Éocène-Oligocène, période marquée par l'un des changements fauniques les plus importants du Cénozoïque, connu sous le nom de Grande Coupure (Stehlin, 1909). Ces nouvelles informations nous permettent d'approfondir notre connaissance de la faune de grands mammifères qui habitaient cette région ainsi que de l'environnement dans lequel ils vivaient il y a environ 30 millions d'années, pendant l'Oligocène inférieur.

PALÉOICHOLOGIE

La paléoichnologie est la branche de la paléontologie qui étudie les empreintes et les traces fossiles laissées par les organismes du passé. Le terme « ichnite » est utilisé pour désigner une empreinte fossile spécifique laissée par un animal, qu'il s'agisse de traces de pas, de traces de nage, ou d'autres marques laissées dans les sédiments. Le terme « ichnosite » désigne la localité où les traces fossiles ont été découvertes. L'étude des ichnites et des ichnosites permet aux scientifiques de reconstituer le comportement des animaux disparus et d'en apprendre davantage sur les écosystèmes du passé.

Étant donné qu'il est souvent difficile de déterminer avec certitude l'espèce ou le genre d'animal à l'origine des ichnofossiles, la paléoichnologie a développé son propre système de classification. En paléoichnologie, des catégories distinctes telles que les ichnofamilles, les ichnogenres et les ichnoespèces ont été définies.

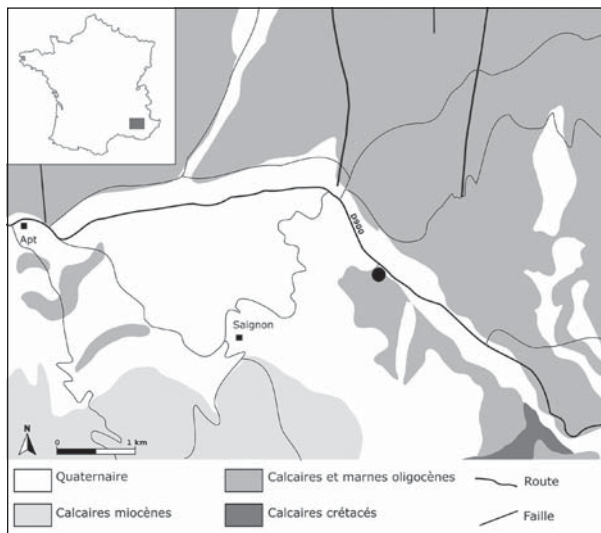


Fig. 1: carte géologique (échelle 1/100 000) et localisation géographique du site de Saignon marqué par un point noir dans le Bassin d'Apt (Vaucluse, SE France).

CONTEXTE GÉOLOGIQUE

L'ichnosite dit « de Saignon », aussi connu sous le nom de la Dalle du Carlet, est situé sur la commune de Saignon, à 5 km à l'est d'Apt sur la rive gauche du Calavon-Coulon, dans une ancienne carrière de calcaire du bassin d'Apt (figure 1).

Il comporte deux niveaux calcaires principaux (d2 et d5) appartenant à la formation Calcaire de la Fayette (Nury & Conesa, 2000), qui forme l'unité basale de la série stratigraphique oligocène du Bassin d'Apt (Cavelier *et al.*, 1984) (figures 2 et 4).

Les traces analysées dans ce travail proviennent du niveau inférieur (au nord-ouest). Ce niveau (d2) correspond au niveau 1 décrit par Demathieu *et al.* (1984). Cette surface d'environ 400 mètres carrés compte un millier d'empreintes de pas fossiles de mammifères. Les empreintes sont réparties de manière inégale, certaines sont isolées, d'autres organisées en pistes. La surface portant les empreintes est endommagée par de nombreuses fractures naturelles.

Le niveau supérieur (sud-est, d5), 2 m plus haut stratigraphiquement, se caractérise par la présence de traces d'oiseaux et de structures sédimentaires comme des rides de vagues ou de courants, des fentes de dessiccation, et des oncoïdes (Nury & Conesa, 2000).

Ces niveaux calcaires appartiennent à la partie supérieure des Calcaires de la Fayette datée du début de l'Oligocène (Rupélien, biozone MP21-22) sur la base de données biostratigraphiques (Feist, 1977; Cavelier *et al.*, 1984; Ducreux *et al.*, 1985; Apostolescu & Dellenbach, 1999).

LES EMPREINTES DE SAIGNON

Mesures

Les empreintes sont les marques laissées par un pied (patte arrière) ou une main (patte avant). Une piste est définie comme étant une succession d'empreintes laissées par un animal en mouvement. Les pistes ont été identifiées directement sur le terrain et numérotées. Plusieurs paramètres ont été mesurés dont la longueur et largeur des empreintes, le pas (distance entre deux empreintes successives), l'enjambée (distance entre deux empreintes successives du même pied), la profondeur de l'empreinte dans le substrat, la direction de la piste, orientation des empreintes par rapport à la ligne médiane (figure 4). La taille des animaux auteurs des traces a été estimée à partir de calculs basés sur les paramètres mesurés.

Le niveau à empreintes a été modélisé en 3D à partir de méthodes photogrammétriques. Des modèles 3D haute résolution ont été générés pour toutes les pistes analysées. Les modèles des pistes ont été traités pour générer des cartes de profondeur et des lignes de contour.

DESCRIPTION

Périssodactyles

Les périssodactyles sont des ongulés herbivores caractérisés par un nombre impair de doigts aux membres postérieurs, comme les chevaux, les tapirs et les rhinocéros actuels. Différents types d'empreintes appartenant à des périssodactyles sont présents sur la dalle de Saignon.

Les empreintes les plus communes sont de larges empreintes tridactyles (à trois doigts) (figure 5). Elles sont attribuées à l'ichnotaxon *Rhinocерipeda voconense* (Belvedere *et al.*, sous presse). On peut reconnaître facilement la forme caractéristique des trois sabots des pattes d'un rhinocéros (figure 6). Les empreintes de pied (patte arrière) chevauchent plus ou moins complètement les empreintes de main (patte avant) (figure 5C, D). De nombreuses empreintes isolées sont présentes et quatorze pistes ont été identifiées.

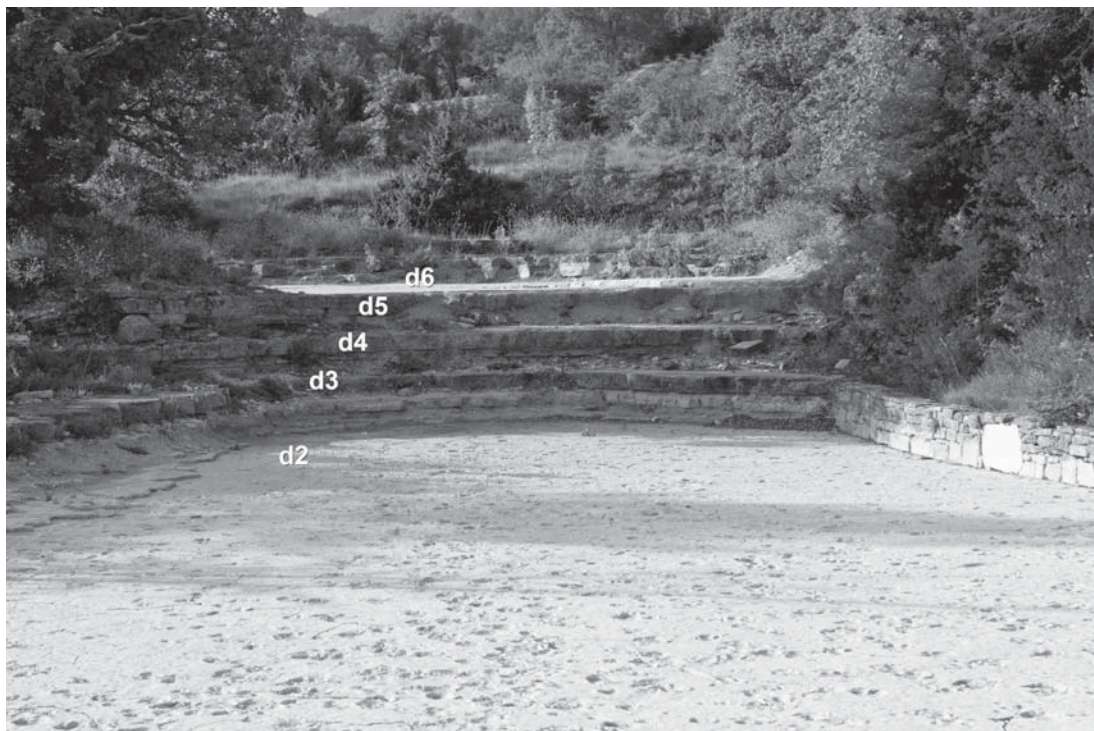


Fig. 2 : vue générale du site à empreintes de vertébrés de Saignon - Numérotation des dalles d'après Nury & Conessa (2000) - Photo PNRL.

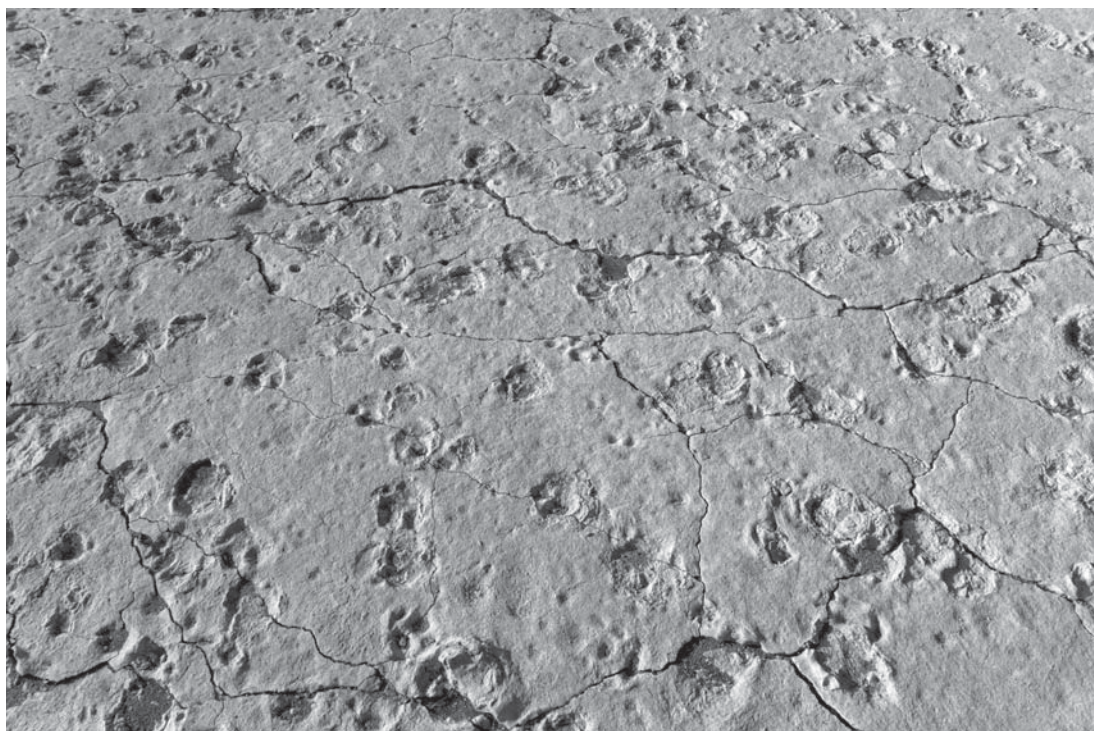


Fig. 3 : vue de la surface du niveau à empreintes de pas de mammifères (d2) de Saignon - Photo PNRL.

Les empreintes sont caractérisées par l'impression de trois doigts. Le doigt central (doigt III) de forme elliptique est plus large que long. Les doigts latéraux (doigt II et IV) sont ovales, subparallèles. Le doigt II est légèrement plus petit que le doigt IV et légèrement décalé vers l'arrière. La sole plantaire n'est pas toujours visible mais lorsqu'elle est présente, elle est de forme ovale à trapézoïdale. Les empreintes du pied (patte arrière) sont plus longues que larges. Elles mesurent en moyenne 17 cm de long pour environ 16 cm de large. Les empreintes de main (patte avant) ne sont pas toujours visibles car elles sont souvent recouvertes par l'empreinte du pied. La morphologie des empreintes de main est similaire à celle du pied mais elles sont un peu plus larges que longues, avec une longueur moyenne de 18 cm et une largeur de 19 cm.

L'axe du pied est pivoté de 10 à 15° vers l'extérieur tandis que la main montre une rotation vers l'extérieur de moins de 10° par rapport à la ligne médiane de la piste. L'enjambée moyenne est de 134 cm, avec un pas moyen de 71 cm. La taille estimée à partir des traces indique un animal de taille moyenne (hauteur moyenne des hanches de 110-140 cm, et environ 200 cm de long).

La morphologie caractéristique de ces traces à trois doigts, avec des doigts latéraux subparallèles, un doigt central plus large que long, suggère que l'auteur des traces appartient au groupe des Rhinocéros (figure 7). La mor-

phologie et la taille des empreintes, ainsi que la découverte de restes fossiles de *Ronzotherium* dans la même formation géologique (Demathieu *et al.*, 1984), confirment l'attribution de ces empreintes à un rhinocéros ronzothère. D'un point de vue morphologique, ces traces sont identiques à celles déjà décrites dans l'Oligocène inférieur de la région sur les sites de la dalle de Viens (Costeur *et al.*, 2009) et de la carrière d'argile de Viens (Costeur *et al.*, 2011).

D'autres petites traces tridactyles avec une morphologie différente ont également été repérées. Six pistes et de nombreuses empreintes isolées d'un petit périssodactyle ont été attribuées à l'ichnogenre *Lophiopus*.

Ces empreintes de petite taille sont tridactyles avec trois doigts divergents (figure 8). Le doigt central est plus long et large que les doigts latéraux légèrement asymétriques. Le doigt central est souvent mieux marqué que les doigts latéraux qui sont parfois peu visibles (figure 8B). La sole plantaire est peu marquée et forme un talon arrondi. Seules des traces de pied ont été identifiées, les empreintes de main ayant été probablement recouvertes par le pied. Les empreintes mesurent 4,7 cm de long et 4,6 cm de large en moyenne. L'enjambée moyenne est de 89 cm, avec un pas moyen de 45 cm.

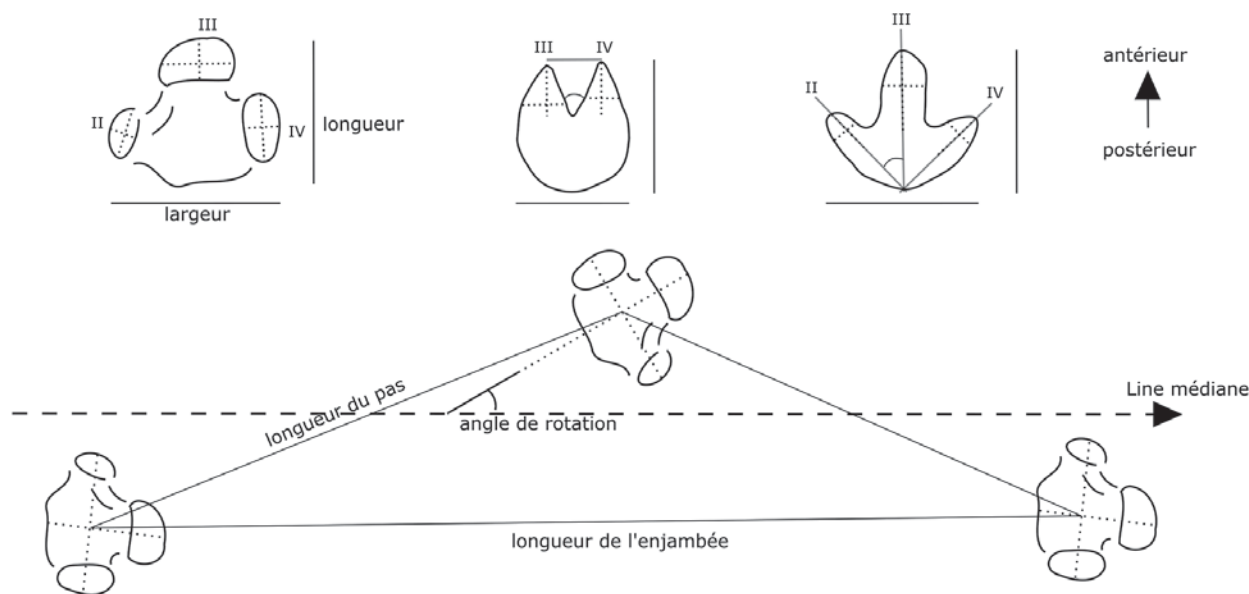
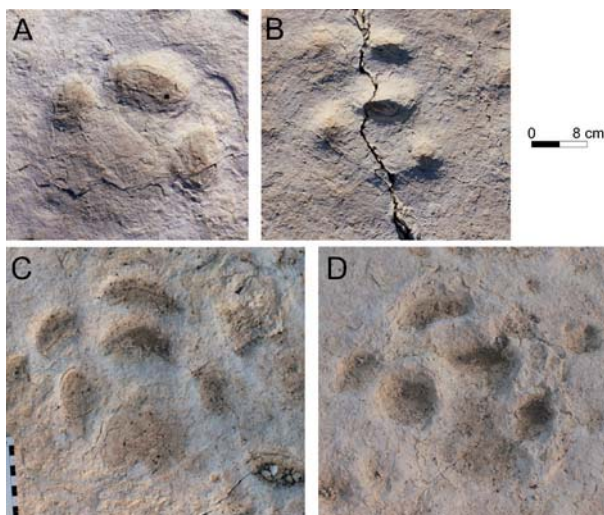


Fig. 4 : représentation d'une partie des paramètres mesurés sur les pistes et différents types d'empreintes identifiés sur l'ichnosite de Saignon.



La morphologie tridactyle de *Lophiopus* indique que l'auteur des traces est un petit périssodactyle correspondant probablement à un paléothère. Les paléothères sont des périssodactyles endémiques, lointainement apparentés au groupe des chevaux. La taille estimée de l'auteur des traces de Saignon similaire à celle d'un chevreuil moderne pourrait correspondre à celle d'un paléothère *Plagiolophus*. Des restes de *Plagiolophus* sont connus dans les gisements fossiles oligocènes du bassin d'Apt, notamment sur le site de Murs (Rémy, 2000, Costeur *et al.*, 2019). En Provence, des empreintes similaires ont été décrites sur la dalle de Viens (Bessonat *et al.*, 1969), et sur le site de Garrigues-Sainte-Eulalie dans le Gard datant de l'Eocène supérieur (Ellenberger, 1980).

Fig. 5 : exemple d'empreintes attribuées à *Rhinocерipeda* voconcense.
A. Empreinte de main (patte avant) droite.
B. Couple main droite-pied droit attribué à un individu jeune (piste P3).
C-D. Couple main gauche-pied gauche.

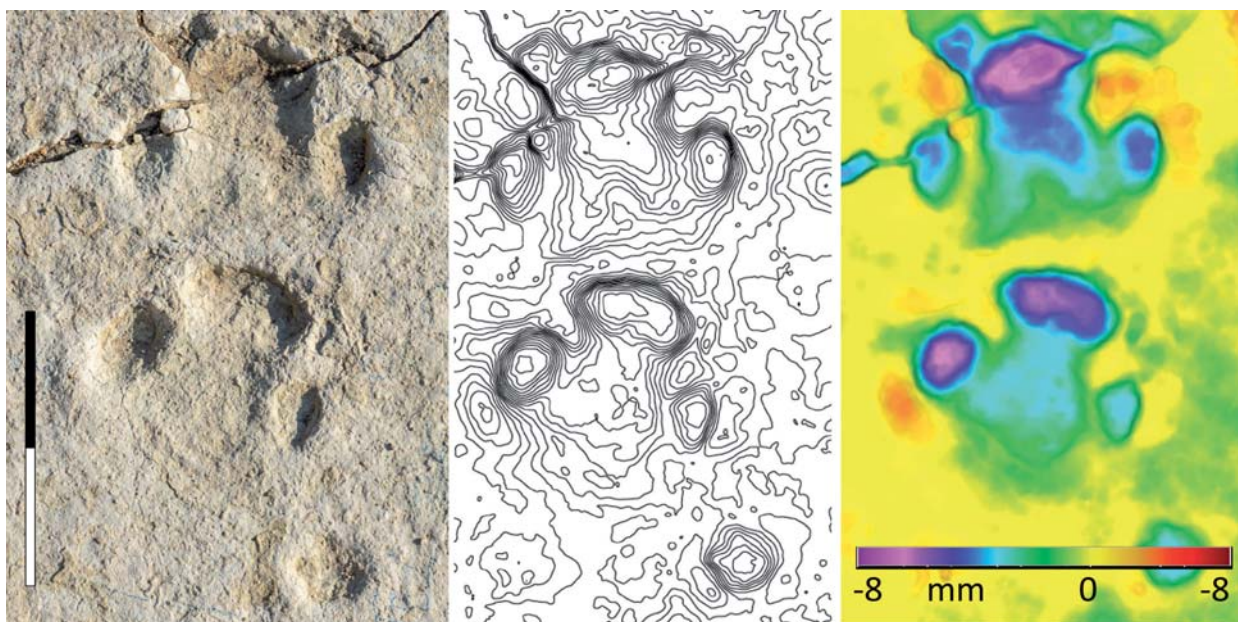


Fig. 6 : empreintes de main (patte antérieure) droite et de pied (patte postérieure) droit de *Rhinocерipeda* voconcense. Photo des empreintes, lignes de contour des empreintes (pas : 1 mm) et carte de profondeur en fausses couleurs des empreintes. Echelle : 20 cm.



Fig. 7 : empreinte de pied (patte arrière) gauche d'un rhinocéros noir de Namibie (d'après Jewell et al., 2020).

Artiodactyles

Les artiodactyles sont des ongulés caractérisés par un nombre pair de doigts, tels que vaches, cerfs, antilopes, chameaux, cochons, ou encore les hippopotames. Sept pistes d'artiodactyles ont été mesurées. Les pistes sont attribuées à *Bifidipes velox* (Demathieu et al., 1984).

Ces empreintes didactyles (deux doigts) sont plus longues que larges (7,7 cm de long et 7 cm de large en moyenne). Les deux doigts sont bien marqués, généralement reliés à l'arrière par un talon arrondi, bien que l'empreinte du talon ne soit pas toujours marquée (figure 9). Ces empreintes ne possèdent que deux doigts (III et IV). Les empreintes des doigts (aussi appelés pinces) sont de forme triangulaire le plus souvent pointues. Les empreintes de main (patte avant) ne sont pas visibles, les empreintes de pied (patte arrière) les chevauchent. Il n'y a pas de traces de doigts latéraux (II et IV) malgré l'enfoncement de

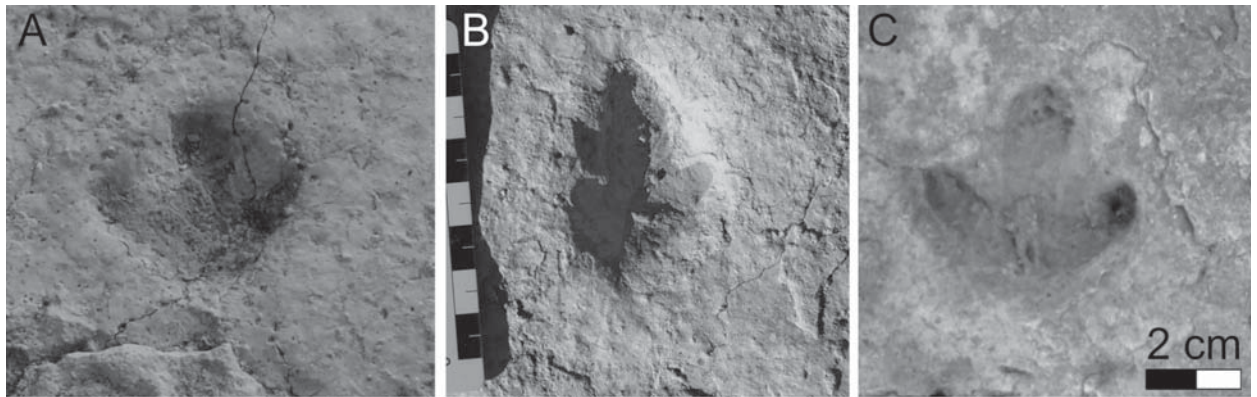


Fig. 8 : A-C. Exemple d'empreintes de pieds tridactyles attribuées à *Lophipus sp.*

certaines empreintes dans le sédiment. Cette absence peut ne pas être significative car les artiodactyles actuels qui possèdent quatre doigts ne laissent pas toujours de trace de leurs doigts latéraux. Les sangliers par exemple laissent des traces de doigts latéraux II et V (appelées "gardes") plus ou moins profondes suivant le poids du sanglier et la rigidité du sol.

Les empreintes d'artiodactyles sont difficiles à rattacher précisément à un taxon, car les morphologies des empreintes sont assez similaires pour des animaux de tailles équivalentes. Différentes familles d'artiodactyles laissent

des traces didactyles qui ne diffèrent que par des détails qui rendent difficile l'identification des auteurs de ces traces. À cette époque, la diversité des artiodactyles vivant dans la région est importante. D'après les différences de tailles observées il est possible que les empreintes d'artiodactyles aient plusieurs auteurs. En se fondant sur les différences de taille observées, les traces n'ont probablement pas été laissées par le même groupe d'animaux. En Provence à l'Oligocène, de petits ruminants appartenant à la famille des Lophiomerycidae pourraient être compatibles avec les proportions déduites de certaines des pistes. Certaines

familles d'artiodactyles endémiques d'Europe (Mixtotheriidae, Amphimerycidae, Anoplotheriidae) qui persistent au début de l'Oligocène pourraient également en être des auteurs. Une piste avec une enjambée largement plus grande que les autres (271 cm) peut être attribuée à *En-telodon*, un artiodactyle prédateur de grande taille atteignant jusqu'à 2 mètres de long et un mètre de hauteur au garrot présent au début de l'Oligocène de France.

CONTEXTE PALÉOENVIRONNEMENTAL

L'analyse des ichnites peut permettre de reconstituer le paléoenvironnement, c'est-à-dire l'environnement passé dans lequel ces animaux vivaient. Par exemple, la taille et la forme des empreintes peuvent renseigner sur la nature du substrat, à savoir si l'animal marchait sur un sol humide, boueux ou sablonneux par exemple.

Les données ichnologiques combinées aux données sédimentologiques indiquent que le site de Saignon était situé sur le bord d'un lac peu profond (Nury & Conessa 2000). Les mammifères dont nous retrouvons les traces sont venus marcher dans la boue encore humide sur les berges du lac. Les sédiments ont ensuite séché, durcissant les empreintes, puis le lac a calmement recouvert ces dernières; elles ont enfin été scellées par une nouvelle couche de sédiments et de tapis algaires. L'ensemble des couches de sédiments a ensuite subi une diagenèse, fossilisant pour des millions d'années les empreintes.

On observe aujourd'hui, à la surface des strates de calcaires, des rides de vagues ou de courants traduisant une faible profondeur d'eau et des fentes de dessiccation suggérant des périodes d'assèchement des bords de ce lac. Des analyses de lames minces révèlent des laminations caractéristiques de voiles algaires (Nury & Conessa, 2000; Saint-Martin, 2000). Il a été montré que la présence de tapis microbiens, qui se développent mieux dans les environnements de vasières actuels, améliore la préservation des empreintes (Marty *et al.*, 2009).

La qualité de la préservation morphologique des pistes est très variable sur le site de Saignon ce qui reflète des différences de teneur en eau du sédiment et d'épaisseur du tapis microbien au moment de l'impression. Certaines traces sont profondes et mal définies indiquant des sédiments saturés d'eau. La plupart des grandes empreintes montrent des bourrelets de boue créés par la pression du

pied ou de la main sur le sédiment encore humide. On peut observer une variabilité de qualité de préservation le long d'une même piste, indiquant que l'humidité du sédiment n'était pas constante sur les berges au moment du passage de l'animal.

L'absence de traces de racines à la surface du banc semble indiquer l'absence de végétation. Cet environnement est différent de celui du site contemporain de Viens (Costeur *et al.*, 2009) interprété comme une zone marécageuse herbacée (Bessonat *et al.*, 1969). Le site de Viens diffère également dans la composition de l'ichnofaune majoritairement composée d'artiodactyles.

La dominance à Saignon de traces de *Ronzotherium*, bien adapté à la course (Becker, 2009), semble indiquer l'existence de milieu ouvert. La présence de *Plagiolophus*, animal brouteur de feuillage (Rémy, 2004), suggère la proximité de zones boisées. L'ensemble des traces et indices fossiles permet de décrire un paysage de bord de lac plutôt ouvert, avec une couverture arborée présente mais limitée sous un climat subtropical avec une saison sèche bien développée (Châteauneuf & Nury, 1995).

PALÉOÉCOLOGIE

L'abondance d'informations consignées dans une empreinte et un ichnosite est considérable, couvrant un large éventail de données allant de la locomotion à l'écologie et au comportement d'animaux aujourd'hui disparus. L'analyse des directions des pistes peut nous fournir des informations sur le déplacement d'un groupe ou son comportement social.

La majorité des pistes de *Ronzotherium* est orientée vers le Nord – Nord-Ouest, traduisant sans doute un déplacement préférentiel des animaux sur les berges en fonction de la disposition du rivage (figure 11). Une zone très piétinée se distingue depuis le centre de la dalle jusqu'à son extrémité NNO. La zone porte un grand nombre d'empreintes qui se superposent et dont la qualité de conservation est moyenne. Cette zone est constituée exclusivement d'empreintes de rhinocerotidés suivant la même direction dominante. Certaines empreintes proches présentent des qualités de conservation différentes indiquant que les individus n'ont pas emprunté le chemin au même moment, suggérant une utilisation répétée de cette voie de passage.

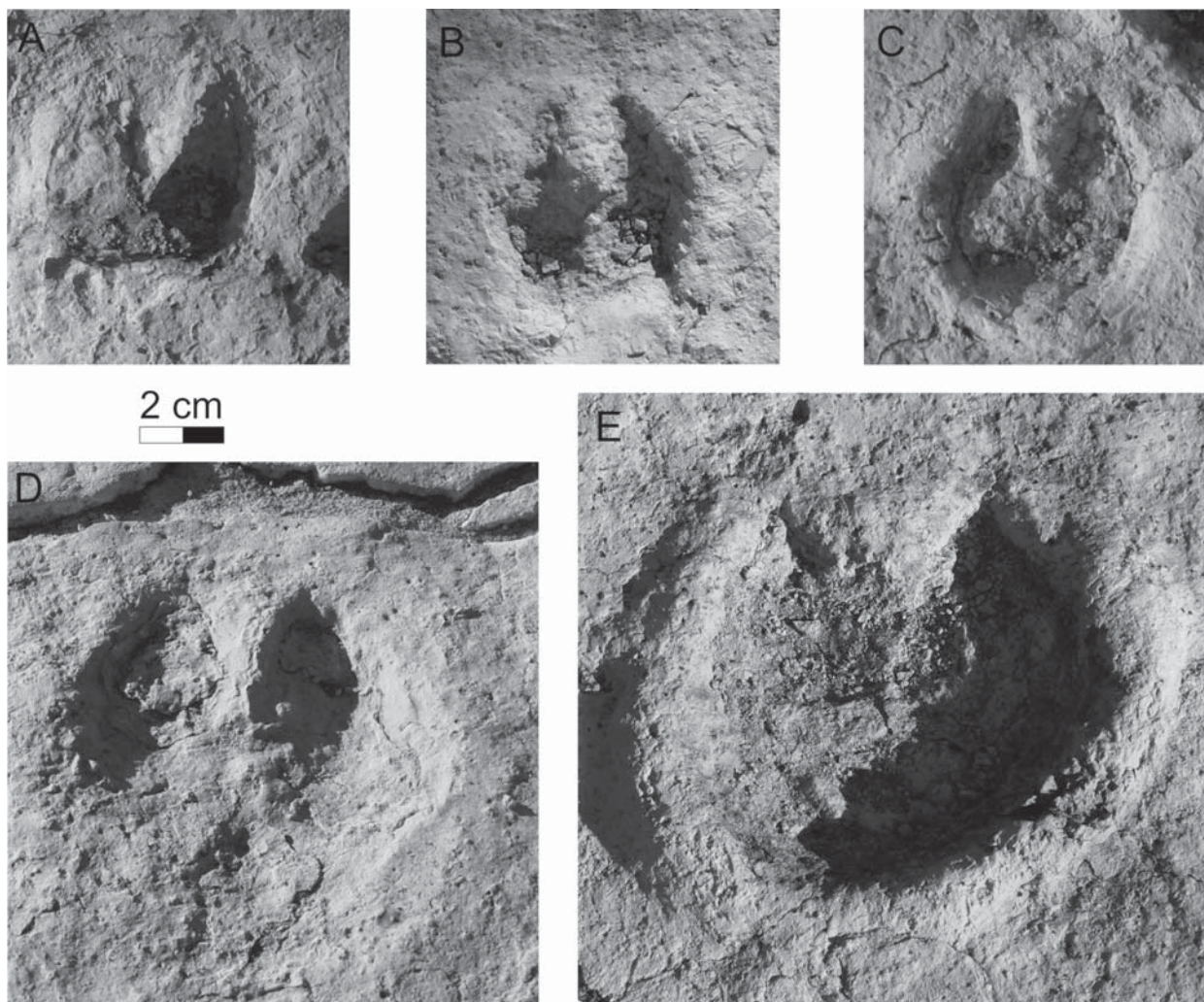


Fig. 9 : A-E. Exemple d'empreintes de pieds didactyles de taille et morphologie légèrement différentes attribuées à *Bifidipes velox*.

Cinq des pistes de rhinocérotydés identifiées (P5, P8, P10, P12, P14) sont subparallèles et suivent une direction Sud-Nord (figure 11). Les pistes individuelles montrent que les animaux se déplaçaient à une vitesse similaire, avec un espacement régulier entre les pas et aucun chevauchement. L'écart entre les pistes est faible (<5 m). Les similitudes dans la qualité de conservation et la profondeur suggèrent qu'elles ont été formées au même moment. Ces éléments pourraient suggérer la présence d'un petit groupe et être interprétés comme une indication précoce du comportement social chez les rhinocérotydés au début de l'Oligocène.

La piste P3, bien que présentant une conservation moyenne, laisse supposer qu'elle a été laissée par un indi-

vidu plus jeune. En effet, les empreintes sont plus petites en taille et les contours des doigts sont plus arrondis par comparaison avec celles des individus adultes (figure 5B). Du fait qu'elles sont situées côte à côte et qu'elles suivent une trajectoire subparallèle, la piste P3 semble être en relation avec la piste P1 (figure 11). Cette co-occurrence des deux pistes pourrait indiquer un lien social entre un adulte et sa progéniture.

Les rhinocéros actuels ne sont pas considérés comme des animaux grégaires. En dehors de l'accouplement et de l'élevage des petits, la plupart des rhinocéros sont des animaux solitaires, à l'exception du rhinocéros blanc qui est l'espèce la plus sociale parmi les rhinocéros. Les mâles

sont généralement solitaires tandis que les femelles résident avec leurs petits ou peuvent former des liens temporaires avec d'autres femelles dans de petits troupeaux de broutage (Owen-Smith, 1975 ; Hutchins & Kreger, 2006 ; Metrione *et al.*, 2007). Des troupeaux peuvent se former occasionnellement au hasard de regroupement autour de ressources alimentaires ou d'un point d'eau.

La présence d'une direction préférentielle des pistes et l'accumulation de pistes du même ichnotype, comme c'est le cas sur le site de Saignon, peuvent être considérées comme une évidence de comportement grégaire ou interprété comme une concentration autour d'un point d'eau.

Les traces laissées par les artiodactyles ne révèlent pas de direction préférentielle. En revanche, parmi les cinq

pistes de paléothères, quatre semblent suivre la même direction. Cependant, le nombre limité de données ne permet pas de conclure à l'existence d'un troupeau.

CONCLUSION

Les empreintes de pas de mammifères fossiles sont relativement rares à l'échelle mondiale. Le Luberon, qui a produit une douzaine d'ichnosites datant de l'Oligocène (Costeur *et al.*, 2009), occupe une place importante dans l'étude des empreintes de mammifères fossiles.

L'ichnofaune des gisements importants de l'Oligocène de Provence, notamment de Saignon et de Viens, présente des traits communs. Les mêmes groupes de vertébrés y

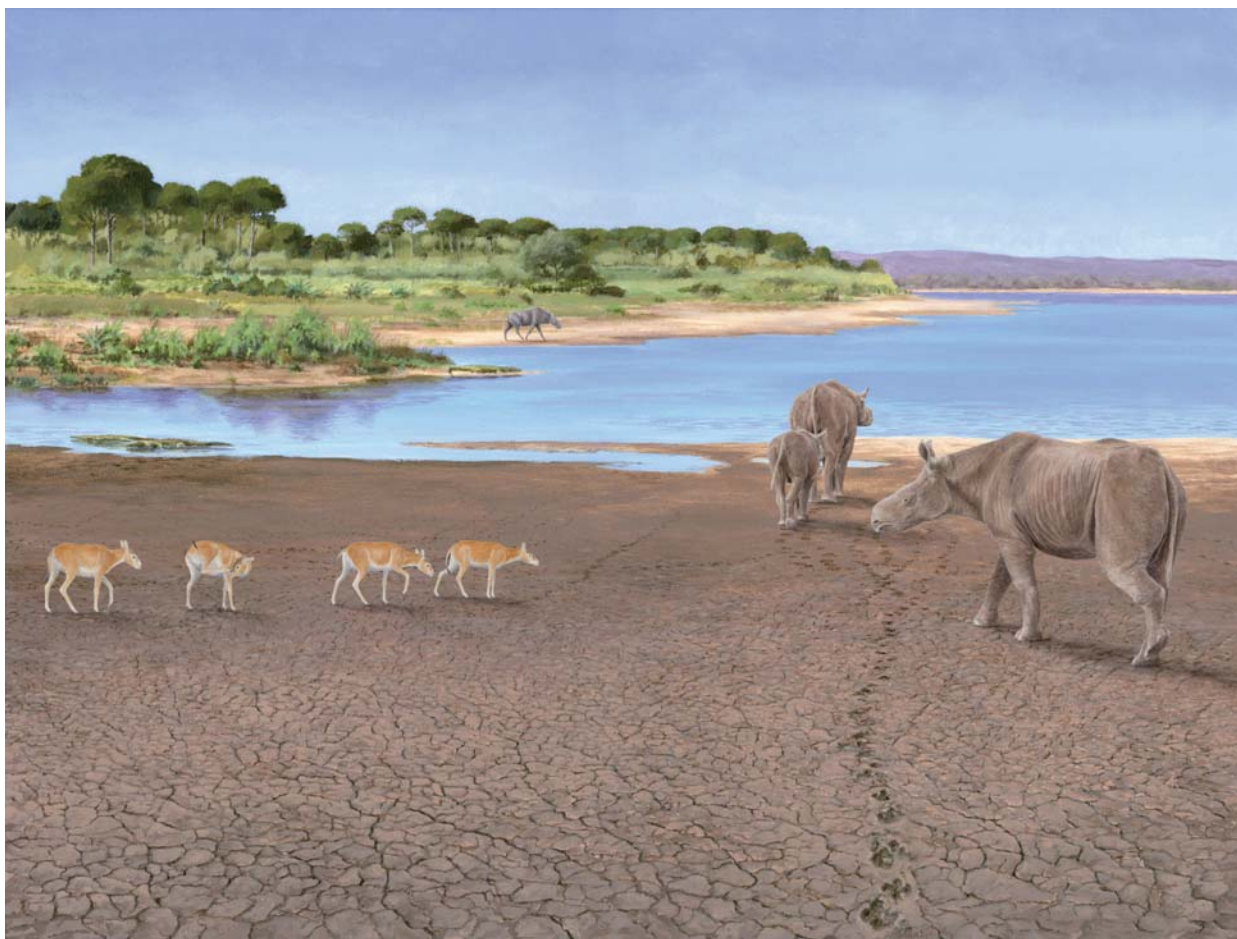


Fig. 10 : reconstitution de l'environnement au début de l'Oligocène de l'ichnosite de Saignon. Dessin original réalisé par Patrick Roeschli, Jurassica Museum.

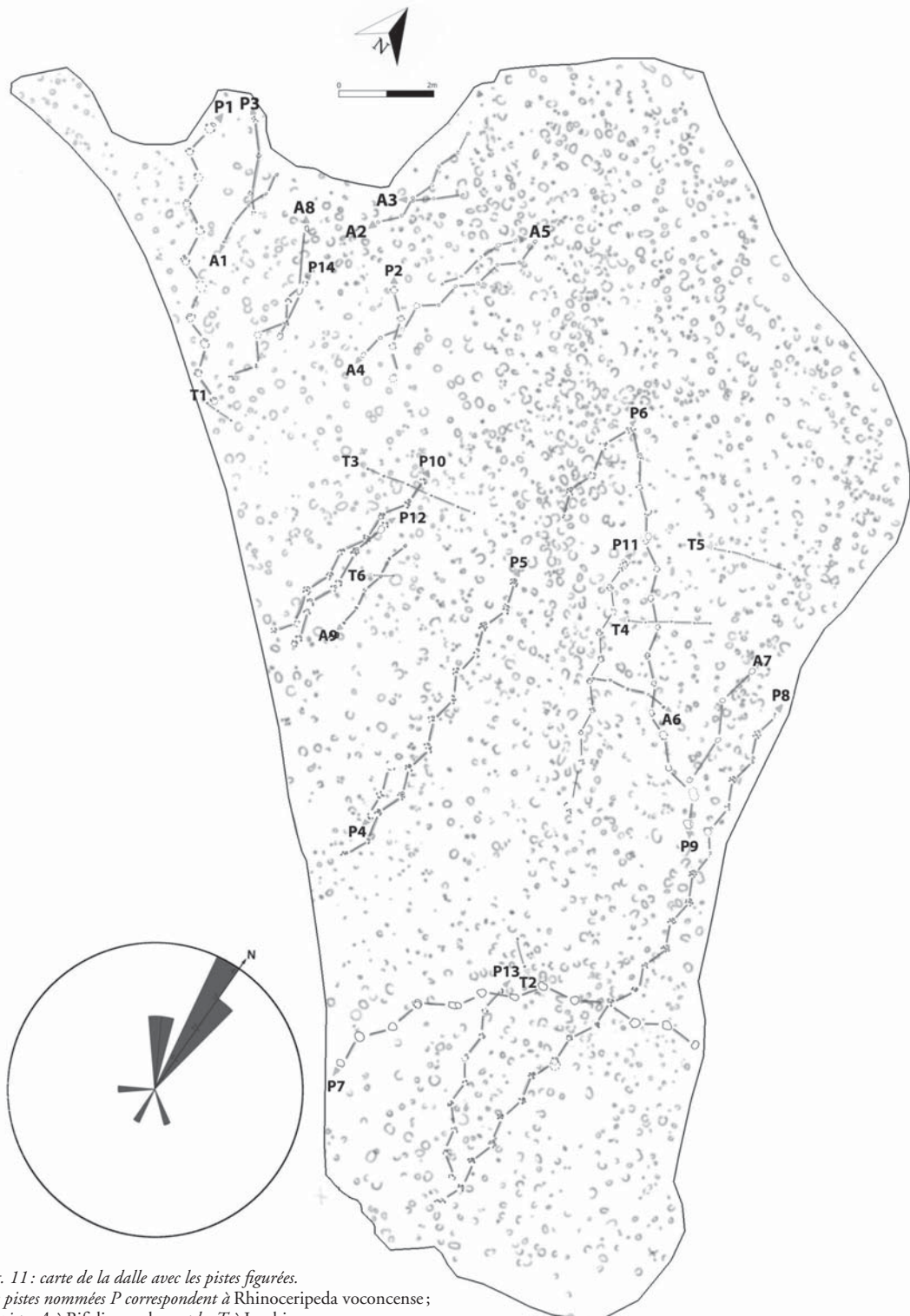


Fig. 11 : carte de la dalle avec les pistes figurées.
 Les pistes nommées P correspondent à *Rhinocericipeda voconense* ;
 les pistes A à *Bifidipes velox*, et les T à *Lophiopus* sp.
 Diagramme de direction des pistes de rhinocérotydés (n = 14).

sont représentés comme notamment les rhinocerotidés qui sont les plus fréquents, les artiodactyles, quelques plus rares paléothères et un seul carnivore.

Ces faunes témoignent de biotopes similaires. L'assemblage est typique de la faune européenne d'après la Grande Coupure. La Grande Coupure est une crise biologique majeure qui voit le remplacement d'une grande partie des faunes de mammifères d'Europe à la limite Éocène-Oligocène, il y a 34 millions d'années (Stehlin, 1909). Au cours de la Grande Coupure, de nombreux groupes de mammifères qui avaient prospéré pendant l'Éocène ont subi une extinction ou un déclin significatif remplacés par de nouvelles formes de mammifères venues d'Asie. L'ichnofaune du Luberon comprend des rhinocerotidés qui sont apparus avec la vague de dispersion des mammifères en provenance d'Asie vers l'Europe. Elle se caractérise également par la présence de *Plagiolophus*, un des derniers représentants oligocènes des paléotheriidés endémiques européens. Le site de Saignon complète le registre fossile de cette période de transition entre l'Eocène et l'Oligocène dans le Luberon et comble une lacune en reliant la faune de référence de l'Éocène supérieur de La Débruge (MP18) à Saint-Saturnin-lès-Apt (de Bonis, 1964), et les faunes de l'Oligocène inférieur (MP23) connues dans les gisements à vertébrés fossiles de Céreste et Murs (Rémy, 2000 ; Menouret, 2014 ; Costeur *et al.*, 2019).

Cette étude met à jour les travaux initiaux de Demathieu *et al.* (1984). Certaines des traces étudiées ont probablement été laissées par des animaux suivant des sentiers préférentiels qui convergeaient vers des points d'eau. Les pistes parallèles et étroitement espacées sont interprétées comme une preuve d'un comportement social des rhinocerotidés il y a environ 30 millions d'années qui se déplaçaient sur les bords d'un lac entouré d'un paysage plutôt ouvert de savane arborée.

Bibliographie

APOSTOLESCU Vespasian & DELLENBACH Jean, 1999. Contribution des Ostracodes à la biostratigraphie et à la paléobiogéographie de l'Oligocène de Haute-Provence (SE France). *Géologie méditerranéenne*. N° 26, pp. 153-183.

BECKER Damien, 2009. Earliest record of rhinocerotoids (Mammalia : Perissodactyla) from Switzerland : systematics and biostratigraphy. *Swiss Journal of Geosciences*. N° 102, p. 489.

BELVEDERE Matteo, FABRE Emmanuel, PANDOLFI Luca, LEGAL Stéphane & COSTER Pauline. 2023. Stepping into Oligocene. A reassessment of the early Oligocene mammal tracks from Saignon (SE France). *Historical Biology*. <https://doi.org/10.1080/08912963.2023.2286275>.

BESSONAT Gilbert, DUGHI Raymond & SIRUGUE François, 1969. Un important gisement d'empreintes de pas de mammifères dans le Paléogène du Bassin d'Apt-Forcalquier. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*. N° 268, pp. 1376-1379.

CAVELIER Claude, ALABOUVETTE Bruno & CAUTRU Jean-Pierre, 1984. Paléogène. In *Synthèse Géologique du Sud-Est de la France*. Orléans, pp. 447-450.

CHÂTEAUNEUF Jean-Jacques & NURY Denise, 1995. La flore de l'Oligocène de Provence méridionale : implications stratigraphiques, environnementales et climatiques. *Géologie de la France*. N° 2, pp. 43-55.

COSTER Pauline & LEGAL Stéphane, 2021. Oligocene Trace Fossil Geoconservation and Geoheritage : On the Mammals Tracks of the Luberon UNESCO Global Geopark. *Geoconservation Research*. N° 4, pp. 613-620.

COSTEUR Loïc, BALME Christine & LEGAL Stéphane, 2009. Early Oligocene mammal tracks from southeastern France. *Ichnos*. N° 16, pp. 257-267.

COSTEUR Loïc, BALME Christine & LEGAL Stéphane, 2011. Nouvelles découvertes d'empreintes de pas de mammifères dans l'Oligocène du Parc du Luberon. *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon et de la Réserve de biosphère Unesco Luberon-Lure*. N° 10, pp.48-59.

COSTEUR Loïc, MARIDET Olivier, LAPAUZE Océane, MENNECART Bastien, XIAOYU Lu, ROCH Renaud, TISSIER Jérémy, VASILYAN Davit, BALME Christine & LEGAL Stéphane, 2019. Le gisement oligocène de Murs, une histoire centenaire culminant sur des fouilles prometteuses. *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon et de la Réserve de biosphère Unesco Luberon-Lure*. N° 15, pp. 58-69.

DE BONIS Louis, 1964. Étude de quelques mammifères du Ludien de la Débruge (Vaucluse). *Annales de paléontologie*, N° 50, pp. 121-154

DEMATHIEU Georges, GINSBURG Léonard, GUERIN Claude & TRUC Georges, 1984. Étude paléontologique, ichnologique et paléoécologique du gisement oligocène de Saignon (Bassin d'Apt, Vaucluse). *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*. N° 6, pp. 153-183.

DUCREUX Jean-Louis, HUGUENEY Marguerite, & TRUC Georges, 1985. La formation des Calcaires et Lignites de Sigonce (Oligocène moyen, bassin de Forcalquier, Alpes-de-Haute-Provence) : datation à l'aide des mammifères ; reconstitution des milieux de dépôts. *Geobios*. N° 18, pp. 109-114.

ELLENBERGER Paul, 1980. Sur les empreintes de pas des gros mammifères de l'Eocène supérieur de Garrigues-Ste-Eulalie (Gard). *Palaeovertebrata*. Vol. 9, pp. 37-78.

FABRE Emmanuel. 2020. *Étude paléoichnologique et paléoécologique du site à empreintes de pas de vertébrés oligocènes de Saignon (Vaucluse, SE France)*. Mémoire de Master, Université de Rennes 1.

FEIST Monique. 1977. Étude floristique et biostratigraphique des Charophytes dans les séries du Paléogène de Provence. *Géologie méditerranéenne*. N° 4, pp. 109-138.

HUTCHINS M. & KREGER M., 2006. Rhinoceros behaviour: implications for captive management and conservation. *International Zoo Yearbook*. N° 40, pp. 150-173.

JEWELL Zoe, ALIBHAI Sky, LAW Peter, UISEB K. & LEE S, 2020. Monitoring rhinoceroses in Namibia's private custodianship properties. *Peer J*. N° 8, e9670.

MARTY Daniel, STRASSER André & MEYER Christian A., 2009. Formation and taphonomy of human footprints in microbial mats of present-day tidal-flat environments: implications for the study of fossil footprints. *Ichnos*. N° 16, pp. 127-142.

METRIONE Lara, PENFOLD Linda & WARING George, 2007. Social and spatial relationships in captive southern white rhinoceros (*Ceratotherium simum simum*). *Zoobiology*. N° 26, pp. 487-502.

NURY Denise & CONESA Gilles, 2000. Interprétation sédimentologique et stratigraphique du site à empreintes de pas de vertébrés de Saignon (Vaucluse). *Courrier scientifique du Parc Naturel régional du Luberon*. N° 4, pp. 90-109.

OWEN-SMITH Norman, 1975. The social ethology of the White Rhinoceros *Ceratotherium simum* (Burchell 1817). *Zeitschrift für Tierpsychologie*. N° 38, pp. 337-384.

REMY Jean-Albert, 2000. *Plagiolophus huerzeleri*, une nouvelle espèce de Palaeotheriidae (Perissodactyla, Mammalia) de l'Oligocène inférieur (Rupélien, MP 23), à Murs (Vaucluse, France). *Géobios*. N° 33, pp. 489-503.

REMY Jean-Albert, 2004. Le genre *Plagiolophus* (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia): révision systématique, morphologie et histologie dentaires, anatomie crânienne, essai d'interprétation fonctionnelle. *Palaeovertebrata*. N° 33, pp. 17-281.

SAINT-MARTIN.J.P., 2000. *Le rôle des organismes microbiens dans la sédimentation*. ARF DOCENDI, Coll. Géomédia n° 1, Bucarest.

STEHLIN Hans Georg, 1909. Remarques sur les faunules de mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France*. N° 19, pp. 488-520.

Glossaire

Biostratigraphie

Branche de la stratigraphie qui étudie la répartition des organismes fossiles selon les strates sédimentaires.

Diagenèse

Ensemble de processus physico-chimiques de transformation des dépôts sédimentaires en roche.

Ichnofaune

Ensemble des traces, empreintes et structures laissées par des animaux d'un écosystème passé dans les sédiments ou les roches.

Oligocène

Deuxième époque du Cénozoïque (Ère tertiaire) s'étendant entre -34 et -23 millions d'années.

Oncoïdes

Petits nodules carbonatés millimétriques formés par précipitation dans une eau peu profonde.

Paléoécologie

Science qui étudie l'écologie des organismes et des environnements du passé.

Sédimentologie

Branche de la géologie spécialisée dans les processus de formation des roches sédimentaires.

Série stratigraphique

Succession de couches sédimentaires déposées au cours des temps géologiques.

Taxon (Taxa est parfois utilisé comme pluriel)

Unité de classification systématique, quel que soit son niveau (la famille, le genre, l'espèce... sont des taxons).