



Paléontologie générale

Ichnotaxinomie et notion d'ichnoespèce

*Ichnotaxonomy and ichnospecies*Christian Gaillard^{a,b,*}^a Université de Lyon, 69003 Lyon, France^b CNRS, UMR 5125, Paléoenvironnements et Paléobiosphère, université Lyon 1, 2, rue Raphaël-Dubois, 69622 Villeurbanne cedex, France

I N F O A R T I C L E

Historique de l'article :

Reçu le 3 août 2010

Accepté après révision 19 octobre 2010

Disponible sur internet le 17 janvier 2011

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Mots clés :

Ichnotaxinomie

Ichnotaxons

Ichnogenre

Ichnoespèce

Nomenclature

Traces fossiles

Keywords:

Ichnotaxonomy

Ichnotaxa

Ichnogenus

Ichnospecies

Nomenclature

Trace fossils

R É S U M É

L'ichnotaxinomie a pour objectif de classer et de nommer avec précision les traces fossiles, c'est-à-dire un ensemble très hétérogène de structures sédimentaires résultant de diverses activités animales. Cette démarche s'impose, car il convient de disposer d'un vocabulaire international pour les études paléoichnologiques qui s'avèrent de plus en plus nécessaires dans les approches sédimentologiques, paléoécologiques et paléothologiques. Pour cela, les règles très strictes de la nomenclature binominale (ichnogenre - ichnoespèce), édictées par le code international de nomenclature zoologique ont été retenues. Il s'agit d'une classification et d'une nomenclature de type artificiel, donc d'une parataxinomie, qui se veut d'utilisation aisée, mais difficile à établir. Ce bref travail qui veut rester très général souligne, à travers quelques exemples, les particularités de cette discipline et les principales difficultés auxquelles elle se heurte. Il montre aussi que, pour être efficace, l'ichnotaxinomie demande avant tout de la rigueur et beaucoup de pragmatisme.

© 2010 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

A B S T R A C T

Ichnotaxonomy classify and name trace fossils, an heterogeneous set of sedimentary structures resulting from various animal activities. A uniform vocabulary is needed for palaeoichnology, a discipline now currently used for sedimentological, palaeoecological and palaeoethological studies. The rules of binominal nomenclature (ichnogenus–ichnospecies) established by the International Code of Zoological Nomenclature are followed. This artificial approach (parataxonomy) needs to be easy to use, but is rather hard to establish. This brief article deals with general considerations and underlines particularities and difficulties of ichnotaxonomy. It shows that, to be efficient, ichnotaxonomy especially, needs rigour and pragmatism.

© 2010 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Abridged English version

The study of trace fossils, or palaeoichnology, is, today, a significant discipline to various questions in Earth sciences.

It is particularly useful for palaeoenvironmental reconstructions (Bromley, 1996; Ekdale et al., 1984; Gérard and Bromley, 2008; Seilacher, 1953a, 1967), occasionally useful for stratigraphical research (Landing, 1994), so a proper ichnotaxonomy clearly appears to be as a necessity. Recent developments on ichnotaxonomy are well illustrated by the appearance of the "Treatise on Invertebrate Paleontology" (Häntzschel, 1962, 1975): only 68 pages and about

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : Christian.Gaillard@univ-lyon1.fr

200 ichnogenera in the volume “Part W–Miscellanea” published in 1962, then 269 pages and about 100 ichnogenera more in the “supplement 1” entitled “Traces Fossils and Problematica” published in 1975. The next edition, actually in preparation, certainly will be greatly enlarged.

Ichnotaxonomy is a difficult approach, with methods that are still debated (Bertling et al., 2006). It corresponds to a parataxonomy used to classify and name various objects such as burrows, borings, trails, tracks, and coprolites. Some of the difficulties unknown in botanical and zoological taxonomies occur. The extreme variability of traces is the main obstacle. For example, the same animal, performing the same activity, could form different traces according to the substrate consistency (Fig. 1). Taphonomic conditions also have a significant effect on the resulting trace fossils. Relations between trace fossils and trace-makers are often very difficult to establish. Very different animals could form similar traces (Fig. 2.1) whereas the same animal could form a wide range of traces according to its different activities (Fig. 2.2). As a consequence, the resulting morphology of the trace fossil, and not the identity of the possible trace-maker, is preferably used for nomenclature.

Many discussions raged about ichnotaxonomy (see Bromley, 1996) and attempts to establish an independent nomenclature have been proposed (Sarjeant and Kennedy, 1973). Since 1985, the rules of binominal nomenclature of the International Code of Zoological Nomenclature, 1999 (ICZN, 1999) have been followed (Rindsberg, 1990) and, since 1999, trace fossil species require holotypes (Fig. 3). Ichnospecies (isp.) and ichnogenera (igen.) are the most commonly used ichnotaxa. For example:

Ophiomorpha nodosa LUNDGREN, 1891

Chondrites bollensis (BRONGNIART, 1823)

Higher-ranking groups have been also proposed and used by some ichnologists (Seilacher, 2007) but only ichnofamilies, for example Alectoruridae, Arthropycidae, Graphoglyptidae and Rhizocoralliidae, are accepted (ICZN, 1999), although they are only uncommonly used. Concerning the principle of priority, the code states that “a name established for an ichnotaxon does not compete in priority with a name established for an animal (even for the animal that formed, or may have formed, the trace fossil)”. As an example, it specifies that “Krebs (1966) associated the footprints named *Chirotherium* by Kaup (1835) with the Triassic fossil reptile *Ticinosuchus* Krebs, 1965. *Ticinosuchus* must not be rejected as a junior synonym of *Chirotherium* on that account”.

It is also interesting to note that many ichnotaxa, although regulated by zoological nomenclature, come from the botanical nomenclature. Many burrows have been previously considered as plants, mainly algae (Fig. 4), and were studied and named by paleobotanists (Brongniart, 1823, 1828; De Saporta, 1873, 1882). This period characterizes the “Age of Fucooids” (Osgood, 1975). It declined with the new hypotheses proposed by Nathorst (1881). Some very common ichnotaxa such as *Chondrites* (= “Fucooides”) or *Zoophycos* (= *Cancellophycus*) are directly issued from Palaeobotany.

A requirement of ichnotaxonomy is that ichnogenera are the most used ichnotaxa. Criteria for their identifica-

tion are numerous (“ichnotaxabases” of Bromley, 1996). For example, concerning burrows, their general organization, the aspect of their walls, the eventual branching pattern and the filling are taken into consideration. But these points are not always so easy to characterize (Bertling et al., 2006; Fillion, 1989; Goldring et al., 1997; Pemberton and Frey, 1982; Pickerill, 1994). Some ichnogenera such as *Rhizocorallium*, *Diplocraterion* and *Teichichnus* are well established (Fig. 5). But some other ichnogenera, mainly corresponding to locomotion traces of endobenthic animals, are highly variable according to the gait of the trace-maker, the nature of the sediment, the taphonomic conditions and, consequently, are poorly established. For example, in a recent revision of *Scolicia*, 15 synonyms have been proposed for this ichnogenus: *Scolicia*, *Nemertilites*, *Nereiserpula*, *Helminthoidea*, *Helminthopsis*, *Durvillides*, *Taphrhelminthopsis*, *Phyllochorda*, *Subphyllochorda*, *Paleobullia*, *Bullia*, *Laminites*, *Taphrhelminthoidea*, *Spirorhapha* and *Rotundusichnium* (Uchman, 1995, p. 33–34) (Fig. 6). Other common ichnogenera are often poorly described in the literature because of their very complex morphology. For example the organization and interpretation of *Zoophycos* are still discussed (Bromley, 1991; Gaillard and Olivero, 1993; Olivero and Gaillard, 2007) and the ichnogeny clearly needs a taxonomic revision. In some cases, the same burrow, because having a different wall according to the substrate consistency, could be ascribed to different ichnogenera. For example *Ophiomorpha*, *Thalassinoides* and *Spongeliomorpha* are well established ichnotaxa having, for that reason, an interesting environmental significance (Fig. 7). This artificial character of ichnotaxonomy is clearly manifested when compound burrows include several ichnogenera in the same complex network (Fig. 8).

The ichnospecific level is more subtle. When an ichnogenus is well established, for example *Diplocraterion* or *Chondrites*, ichnogenic and ichnospecific criteria may be easily distinguished and several ichnospecies have been proposed and used (Figs. 9, 10). But for the very common and well established ichnogenus *Chondrites* an excessive number of ichnospecies have been certainly described (see Uchman, 1999). This needs serious revisions which are sometimes also too restrictive (Fu, 1991).

Naming trace fossils is easy only for some common and simple traces. It is difficult and often unnecessary for rare and complex traces. For example, some well-preserved vertebrate trackways from the Upper Jurassic Lagerstätte of Cerin (France) are unique, complex and highly variable. More data are needed for a serious taxonomic approach. But they are clearly swimming traces of possible marine turtles and their occurrence leads to interesting environmental and ethological conclusions (Gaillard et al., 2003). Palaeoichnology is exciting for these reasons.

In conclusion, ichnotaxonomy needs both prudence and rigor and three rules are important:

1. Only well characterized ichnotaxa must be cited in the literature;
2. New ichnotaxa must be defined only from an original material abundant, well preserved and observed in the field;

3. The morphology of trace fossils, and not their interpretation, is the most important criterion for the establishment of new ichnotaxa.

For inadequate or doubtful material, open nomenclature with accurate description and illustration is the best solution. Clearly, ichnotaxonomy is only a tool for palaeoichnology and the more attractive aspects of this discipline are all the resulting sedimentological, ecological, and ethological interpretations.

1. Introduction

Si la démarche qui consiste à classer et à nommer les êtres vivants ou fossiles semble naturelle, celle qui consiste à classer et à nommer les traces de leurs activités paraît beaucoup moins évidente. Pourtant, les traces fossiles font l'objet d'un travail taxinomique qui se veut tout aussi rigoureux. Il s'agit d'un travail complexe et délicat dont la nécessité s'est rapidement fait sentir avec l'essor de la paléoichnologie. Les exemples choisis dans cet article concernent principalement les terriers et pistes d'invertébrés car ce sont les objets les plus communs et les plus étudiés dans les disciplines des sciences de la Terre qui gravitent autour de la paléontologie.

2. Nécessité de l'ichnotaxinomie

Les traces fossiles ont assez longtemps été considérées comme des curiosités sans intérêt majeur pour les Sciences de la Terre. Dans les années 1950, certains travaux novateurs et, en particulier, ceux du paléontologue allemand A. Seilacher, ont judicieusement montré leur grand intérêt environnemental et éthologique (Seilacher, 1953a,b, 1967). Depuis, elles sont devenues des objets d'étude de tout premier ordre. L'intérêt majeur des traces fossiles se situe sans aucun doute au niveau des reconstitutions paléoenvironnementales. Elles constituent, pour cela, des outils très fiables, car elles présentent l'avantage d'être des témoins parfaitement autochtones du milieu environnant. Il a été démontré que ces outils renseignent efficacement sur la bathymétrie, l'oxygénation, le taux de sédimentation, la nature du substrat et beaucoup d'autres paramètres paléoenvironnementaux (Bromley, 1996; Ekdale et al., 1984; Seilacher, 1967). Par ce biais, elles présentent un intérêt certain en géologie appliquée, particulièrement en recherche pétrolière (Gérard et Bromley, 2008). Les traces fossiles renseignent également d'une manière extrêmement pertinente sur l'éthologie des organismes. Par exemple, grâce aux pistes de dinosaures, des progrès essentiels ont été faits dans la connaissance du comportement de ces animaux mythiques. Il en est de même pour bon nombre d'animaux plus discrets tels les invertébrés (Bromley, 1996; Ekdale et al., 1984). Enfin, les traces fossiles sont utilisées, certes de manière très exceptionnelle, pour la biostratigraphie. C'est ainsi que l'ichnoespèce *Trep-tichnus pedum* marque la limite Précambrien/Cambrien (Landing, 1994). Ce dernier exemple, bien qu'anecdotique, est une bonne illustration de la nécessité ichnotaxinomique.

De nos jours, la paléoichnologie est donc une discipline des Sciences de la Terre à part entière et en plein essor. Comme dans toute discipline scientifique, il y a nécessité, entre spécialistes, de savoir de quoi on parle, donc d'établir un langage universel. Le développement récent de l'ichnotaxinomie est particulièrement bien illustré par l'évolution rapide du « Treatise on Invertebrate Paleontology » où le volume « Part W–Miscellanea », publié en 1962 traitait accessoirement des traces fossiles, en 68 pages, au milieu des conodontes et autres vers, alors que le même volume publié en 1975 traite exclusivement de paléoichnologie dans un « supplément 1 » de 269 pages intitulé « Traces Fossils and Problematica ». On doit à W. Häntzschel (1962, 1975) cet important ouvrage de référence. On notera qu'un peu plus de 200 ichnogènes sont présentés dans l'ouvrage de 1962, et environ 100 de plus dans l'ouvrage de 1975. Au rythme où se développe l'ichnotaxinomie, la troisième édition, actuellement en cours de rédaction, promet d'être encore considérablement plus riche.

3. Difficultés et particularités de l'ichnotaxinomie

L'ichnotaxinomie est une science difficile qui fait encore l'objet de débats (Bertling et al., 2006). C'est évidemment une parataxinomie qui a pour objet de réglementer la classification et la nomenclature d'objets aussi différents que des terriers, des perforations, des traces de pas ou des coprolithes. Elle se heurte à un certain nombre de difficultés qui ne se rencontrent pas en taxinomie botanique ou zoologique. Ces difficultés sont principalement de deux ordres.

3.1. Extrême variabilité des traces

C'est incontestablement la difficulté majeure de l'ichnotaxinomie. On connaît les difficultés qu'engendre la variabilité spécifique pour définir les contours d'une espèce biologique. Il est facile d'imaginer combien l'enregistrement de l'activité d'un organisme, même si cette dernière est très précise, peut être soumis à variations. Par exemple, le même individu se posant ou se déplaçant sur des substrats plus ou moins meubles ou plus ou moins humides formera des traces de morphologies très différentes (Fig. 1). À cette variabilité liée à la genèse des traces s'ajoute celle, tout aussi importante, liée à leur préservation. Comme on le verra ci-dessous à propos des critères d'identification, les aspects taphonomiques jouent un rôle majeur et doivent toujours être pris en compte avec beaucoup de sérieux. Pour résoudre ces problèmes, on donne généralement un nom qui correspond au mieux à une forme moyenne, fréquente et bien caractérisée. Mais on peut être aussi conduit à donner plusieurs noms qui correspondront à des expressions morphologiques très différentes du même phénomène. La variabilité, qui est un obstacle à la taxinomie, sera en revanche utilisée avec profit dans l'interprétation paléoenvironnementale.

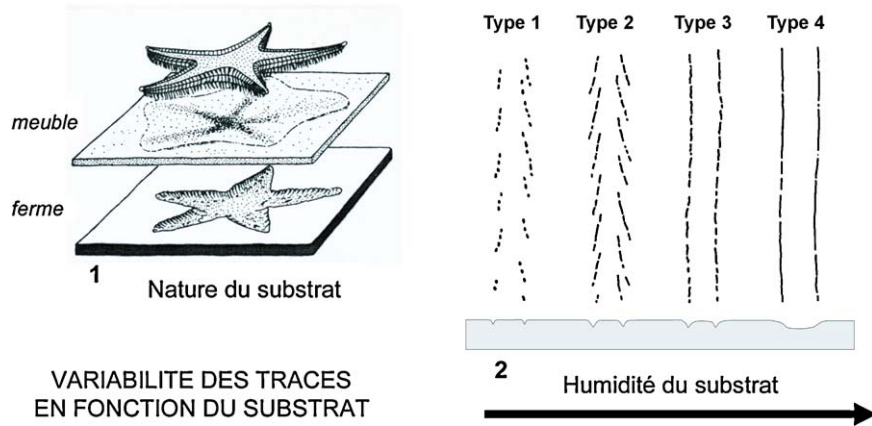


Fig. 1. Variabilité des traces lors de leur formation. 1. Variabilité des traces de repos d'astéries en fonction de la nature du substrat, plus ou moins cohérent. Modifié d'après Seilacher, 1953b. 2. Variabilité des traces de locomotion d'isopodes en fonction de l'humidité du substrat. Modifié d'après Gaillard et al., 2005.

Fig. 1. Variability of traces during their genesis. 1. Variability of Asterid resting traces according to the nature of the substrate, more or less coherent. Modified after Seilacher 1953b. 2. Variability of Isopod locomotion traces according to the humidity of the substrate. Modified after Gaillard et al., 2005.

3.2. Relations complexes avec la systématique animale

Les relations entre les traces et leurs auteurs sont également très difficiles à établir. D'abord, pour d'évidentes raisons taphonomiques, les traces ne sont, sauf rares exceptions, pas fossilisées avec leur auteur. Ensuite, des organismes très éloignés du point de vue systématique peuvent avoir des comportements identiques et produire

des traces très similaires. C'est ainsi que des terriers d'habitation en U, très comparables, peuvent être produits par des animaux appartenant à des embranchements différents (Fig. 2.1). En revanche, un même animal présente des activités différentes (déplacement, nutrition, mise à l'abri...) qui peuvent se traduire par des traces de formes extrêmement diverses. Par exemple, le petit crustacé *Corophium volutator*, très commun sur l'estran, y

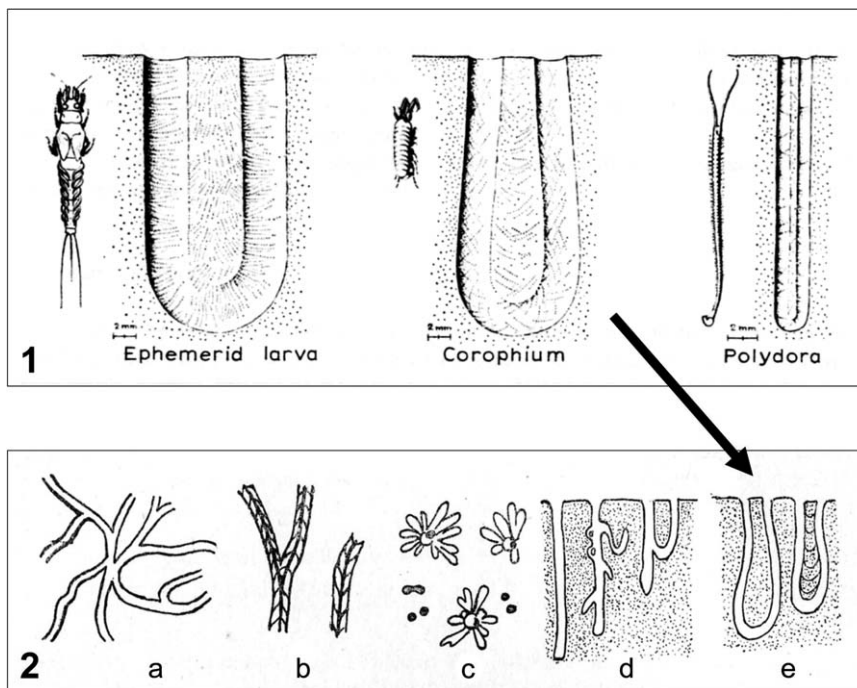


Fig. 2. 1. Terriers semblables, en U, produits par des animaux très différents du point de vue systématique. Modifié d'après Seilacher 1967. 2. Diverses traces produites par le petit crustacé *Corophium volutator*. Modifié d'après Lessertisseur, 1955.

Fig. 2. 1. Similar U-burrows produced by animals systematically very different. Modified after Seilacher 1967. 2. Different traces produced by the small crustacean *Corophium volutator*. Modifié d'après Lessertisseur, 1955.

produit une grande variété de traces (Fig. 2.2). Il est donc essentiel de découpler l'ichnotaxinomie de la systématique animale. Face à ce constat, il est rationnel, pour la dénomination des traces, de délaissier l'interprétation au profit de la simple description objective. En ichnotaxinomie, il est toujours préférable de privilégier la morphologie de la trace au détriment de la nature de l'auteur présumé.

4. Règles en ichnotaxinomie

4.1. Principe de la nomenclature binominale

L'ichnotaxinomie respecte les règles de la nomenclature binominale introduites par Linné. On parle d'ichnogènes (abréviation : igen.) et d'ichnoespèces (abréviation : isp.) ainsi que, plus largement, d'ichnotaxons. On écrira par exemple :

Ophiomorpha nodosa LUNDGREN, 1891

Chondrites bollensis (BRONGNIART, 1823)

Toutes les règles liées à cette nomenclature s'appliquent, en particulier, la nécessité de proposer des types (ICZN, 1999) (Fig. 3). La paléoichnologie s'appuie presque exclusivement sur les niveaux ichnogénériques et ichnospécifiques, même s'il y a eu des tentatives pour établir des familles. Celles-ci sont formellement acceptées (ICZN, 1999) mais difficiles à établir et peu utilisées. Ainsi, certains ichnotaxons proches par leur morphologie et leur structure sont parfois regroupés dans des ichnofamilles, comme les Alectoruridae, Arthropycidae, Graphoglyptidae ou Rhizocoralliidae (Seilacher, 2007). Au-delà, ce ne sont que des dérives excessives sans intérêt et sans fondement scientifique. À titre d'exemple, on peut citer cette systématique étonnante rencontrée sur un site internet (ZipcodeZoo.com) pour l'ichnoespèce *Chondrites bollensis* citée ci-dessus : « Domain : Eukaryota - Kingdom : Chromista - Subkingdom : Chromiobiota - Infrakingdom :

Heterokonta - Phylum : Ochrophyta - Subphylum : Phaeista - Infraphylum : Chryista - Superclass : Phaeistia - Class : Phaeophyceae - Order : Dictyotales - Family : Dictyotaceae - Genus : *Chondrites* - Species : *bollensis*. ».

4.2. Règles de la nomenclature zoologique

Après quelques errements concernant l'ichnotaxinomie (voir Bromley, 1996), et une tentative de code de nomenclature indépendante (Sarjeant et Kennedy, 1973), un consensus s'est établi en 1985 (Rindsberg, 1990) pour réglementer de manière rigoureuse les traces fossiles. Il est ainsi admis que les règles de nomenclature ichnologie doivent suivre celles de la nomenclature zoologique. Le Code International de Nomenclature Zoologique (ICZN, 1999) indique très clairement que le champ d'application de la nomenclature zoologique concerne « les noms fondés sur le travail fossilisé d'organismes (ichnotaxons) ». En ce qui concerne le principe de priorité, le code précise que « un nom établi pour un ichnotaxon n'entre pas en concurrence pour la priorité avec un nom établi pour un animal (même si c'est celui qui a produit, ou peut avoir produit, cette trace fossile) ». À titre d'exemple, il signale que « Krebs (1966) a associé les empreintes de pas appelées *Chirotherium* par Kaup (1835), avec le reptile du Trias *Ticinosuchus* Krebs, 1965. *Ticinosuchus* ne peut pas être rejeté comme synonyme plus récent de *Chirotherium* pour cette raison ».

4.3. Origine botanique de beaucoup d'ichnotaxons

Si les ichnotaxons doivent se soumettre aux règles de la nomenclature zoologique, il est intéressant de noter que beaucoup d'entre eux sont issus de la nomenclature botanique. En effet, de nombreuses traces fossiles, en particulier des terriers, ont été, à l'origine, confondues avec des végétaux fossiles. C'est le paléobotaniste Brongniart (1823,



Collections : Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris

Fucoides recurvus BRONGNIART, 1823

Holotype



Brongniart, 1823, pl. XIX, fig. 4

Fig. 3. Holotype de *Chondrites (Fucoides) recurvus* BRONGNIART, 1823 (Collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris) et sa représentation dessinée par l'Auteur (pl. XIX, Fig. 4). On notera le caractère interprétatif du dessin.

Fig. 3. Holotype of *Chondrites (Fucoides) recurvus* BRONGNIART, 1823 (Collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris) and its drawing by the Author (pl. XIX, Fig. 4). Note that the drawing is an interpretation.

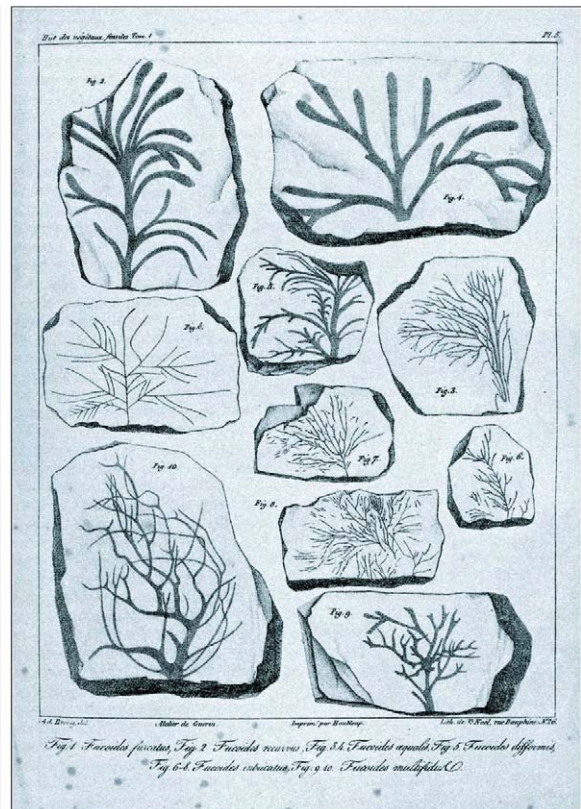
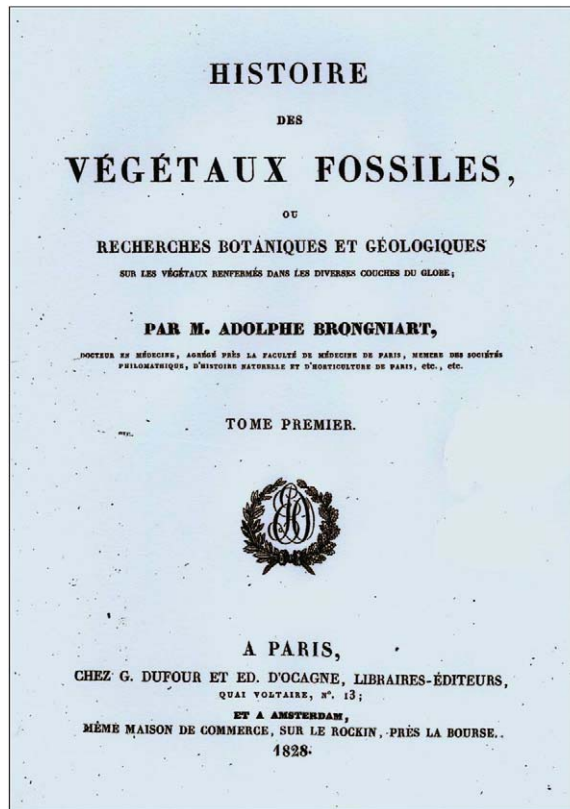


Fig. 4. Extrait de l'ouvrage de Brongniart (1828) montrant le caractère paléobotanique de l'étude (page de garde) et une planche (pl. 5) où sont figurées différentes espèces de *Chondrites* alors considérées comme algues (fucoides). On notera que l'exemplaire de la Fig. 1, représenté de manière inversée, est l'holotype de *Chondrites recurvus*, déjà figuré par l'Auteur en 1823 (voir Fig. 3).

Fig. 4. Extract of the book of Brongniart (1828) showing the palaeobotanical nature of the study (first page) and a plate (pl. 5) where are illustrated different species of *Chondrites*, then considered as algae (fucoids). Note that the specimen of the Fig. 1, with an inverted drawing, is the holotype of *Chondrites recurvus*, previously illustrated by the Author in 1823 (see Fig. 3).

1828) qui initia l'« Âge des Fucoïdes » (Osgood, 1975) où beaucoup de traces ont été considérées comme des algues fossiles à cause de leur origine marine et de leurs dispositifs de ramification (Fig. 4). Il fut suivi par De Saporta (1873, 1882) avec lequel il combattit les idées révolutionnaires, mais justes, du paléontologue suédois Nathorst (1881). Des ichnogènes aussi célèbres que *Chondrites* (= « Fucoïdes ») ou *Zoophycos* (= *Cancellophycos*) sont ainsi issus de la paléobotanique !

5. Critères ichnogénériques et ichnogènes

Les ichnogènes sont les ichnotaxons de très loin les plus utilisés. L'ichnogène peut donc être considéré comme l'ichnotaxon de base, alors que l'ichnoespèce apparaît comme secondaire. Cela constitue une originalité notable de l'ichnotaxinomie. Leurs critères d'identification sont multiples (« ichnotaxabases » de Bromley, 1996). Par exemple, pour les terriers, on prendra en compte principalement l'organisation générale, l'aspect des parois, les caractéristiques des éventuelles ramifications et le type de remplissage. Cependant, mêmes les terriers les plus simples, comme par exemple *Palaeophycus* et *Planolites*, ne sont pas toujours faciles à distinguer (Fillion, 1989 ; Pemberton et Frey, 1982). Les critères d'identification,

simples d'apparence mais pas toujours évidents à utiliser, restent discutés (Bertling et al., 2006 ; Goldring et al., 1997 ; Pickerill, 1994). Ces critères demandent aussi souvent à être adaptés au type de trace considéré. Ainsi, les

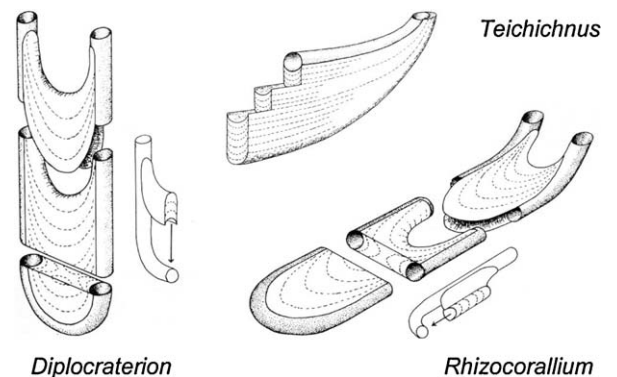


Fig. 5. Principales caractéristiques des trois ichnogènes *Diplocraterion*, *Rhizocorallium* et *Teichichnus*. Modifié d'après Seilacher (1967) et Ekdale et al., 1984.

Fig. 5. Main characteristics of the three ichnogenera *Diplocraterion*, *Rhizocorallium* and *Teichichnus*. Modified after Seilacher (1967) and Ekdale et al., 1984.

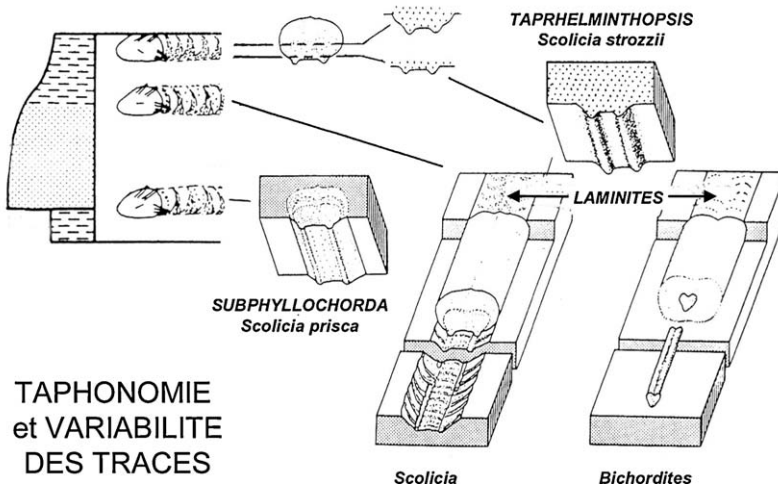


Fig. 6. Traces fossiles apparentées à *Scolicia*. Elles résultent toutes du déplacement d'oursins irréguliers au sein du sédiment mais présentent, pour des raisons taphonomiques, une grande variabilité justifiant l'utilisation de plusieurs ichnogènes différents. Le problème de leur synonymie reste ouvert. Modifié d'après Goldring et al., 1997.

Fig. 6. Trace fossils related to *Scolicia*. They all result from the locomotion of irregular echinoids into the sediment but show, for taphonomic reasons, a large variability justifying the use of several ichnogenera. The problem of their synonymy is still debated. Modified after Goldring et al., 1997.

terriers définis par les trois ichnogènes bien connus *Rhizocorallium*, *Diplocraterion* et *Teichichnus* se caractérisent par les traces arquées de leur déplacement dans le sédiment (= spreite) et se distinguent principalement par leur degré de courbure et leur orientation vis-à-vis du plan de stratification (Fig. 5).

Pour de simples raisons d'extrême variabilité, certains ichnogènes sont très discutés et donc d'utilisation difficile. C'est le cas, en particulier, des traces de locomotion d'organismes endobenthiques qui sont très variables en fonction de l'allure de l'animal, de la nature du substrat et des conditions taphonomiques. Ainsi, l'ichnogène *Scolicia* dans une récente révision (Uchman, 1995, pp. 33–34) fait l'objet d'une liste de synonymie riche de 95 citations bibliographiques et mettant en jeu 15 noms ichnogénériques différents qui sont, dans leur ordre d'apparition: *Scolicia*, *Nemertilites*, *Nereiserpula*, *Helminthoidea*, *Helminthopsis*, *Durvillides*, *Taphrhelminthopsis*, *Phyllochorda*, *Subphyllochorda*, *Paleobullia*, *Bullia*, *Laminites*, *Taphrhelminthoidea*, *Spirorhapha* et *Rotundusichnium*. Cela illustre bien la complexité de l'ichnotaxonomie, même au niveau ichnogénérique (Fig. 6). Enfin, pour de simples raisons taphonomiques, la morphologie exacte de traces particulièrement complexes est souvent méconnue donc interprétée de manières différentes, voire mal interprétée. C'est le cas de *Zoophycos*, trace commune, mais encore sujette à de nombreuses discussions quant à son organisation et à son interprétation (Bromley, 1991 ; Gaillard et Olivero, 1993 ; Olivero et Gaillard, 2007). En fait, l'ichnogène *Zoophycos* mérite une solide révision d'ordre systématique qui n'a pas encore été faite.

Des difficultés, propres à la paléoichnologie se rencontrent et méritent d'être signalées. Par exemple, il a été démontré que le même terrier peut présenter une paroi différente, selon la consistance du substrat. C'est le cas bien connu chez certains terriers de crustacés marins (Fig. 7). C'est une observation évidemment gênante du point de vue

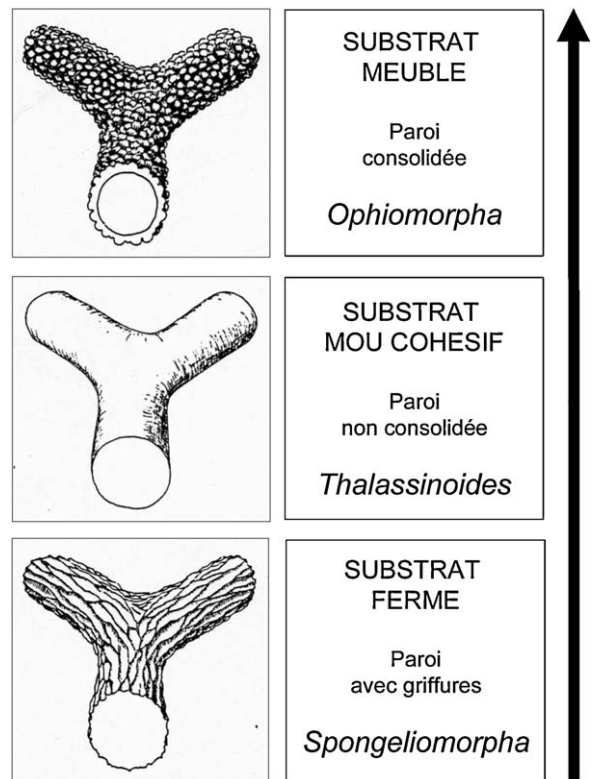


Fig. 7. Portions de terriers se rapportant aux trois ichnogènes *Ophiomorpha*, *Thalassinoides* et *Spongeliomorpha*, caractérisés par des parois différentes, indicatrices de la consistance du substrat. Modifié d'après Ekdale et al., 1984.

Fig. 7. Parts of burrows related to the three ichnogenera *Ophiomorpha*, *Thalassinoides* and *Spongeliomorpha* characterized by different walls according to the substrate consistency. Modified after Ekdale et al., 1984.

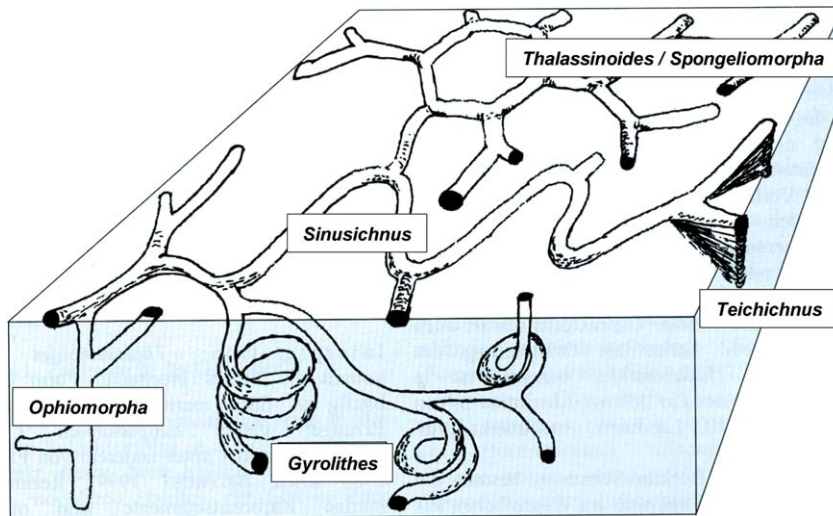


Fig. 8. Terrier composite impliquant les ichnogenres *Gyrolithes*, *Ophiomorpha*, *Teichichnus*, *Thalassinoides*, *Sinusichnus* et *Spongiomorpha*. On notera qu'il s'agit d'un dessin synthétique théorique. Modifié d'après Kappel, 2003 et Schlirf, 2000.

Fig. 8. Compound burrow including the ichnogenra *Gyrolithes*, *Ophiomorpha*, *Teichichnus*, *Thalassinoides*, *Sinusichnus* and *Spongiomorpha*. Note that it is a synthetic theoretical drawing. Modified after Kappel, 2003 and Schlirf, 2000.

taxinomique, mais très intéressante par ailleurs puisqu'elle conduit à des interprétations environnementales pertinentes. Dans ce cas, la meilleure solution est de considérer comme valides les trois ichnogenres initialement proposés (*Ophiomorpha*, *Thalassinoides* et *Spongiomorpha*), car cela permet d'employer un langage universel sans interdire la bonne interprétation. Ce caractère pratique mais artificiel de l'ichnotaxinomie se révèle totalement dans le cas des réseaux de terriers composites, où plusieurs ichnogenres différents peuvent être impliqués. C'est le cas par exemple des ichnogenres suivants: *Gyrolithes*, *Ophiomorpha*, *Teichichnus*, *Thalassinoides*, *Sinusichnus* et *Spongiomorpha* (Fig. 8).

6. Critères ichnospcifiques et ichnospcès

Compte tenu des difficultés taxinomiques examinées ci-dessus, le niveau ichnospcifique est souvent difficile à mettre en place. Ainsi les ichnogenres assortis de nombreuses ichnospcès sont assez rares. Lorsqu'elles se rattachent à des ichnogenres bien caractrisés, ces dernières peuvent être relativement nombreuses. C'est le cas par exemple des différentes ichnospcès de *Diplocraterion* (Fig. 9). Naturellement, les critères ichnospcifiques sont plus subtils que les critères ichnogénériques (Fig. 5, 9) et supposent une bonne définition de l'ichnogenre. Par exemple, l'ichnogenre très commun *Chondrites* est bien caractrisé tout en présentant une grande variabilité. Pour ces raisons, il se prête particulièrement bien à la définition de nombreuses ichnospcès (Fig. 10). Environ 150 ichnospcès ont ainsi été décrites dans la littérature (voir Uchman, 1999), à l'évidence de manière très excessive. Fu, qui a révisé l'ichnogenre en 1991 (Fu, 1991) n'en reconnaît que 4 de valides dont *C. intricatus*, *C. patulus* et *C. targionii*, illustrés en Fig. 10 (Fig. 10-1, 3, 6). Il s'agit mani-

festement de l'excès inverse car depuis, des ichnospcès ont été utilisées, par exemple *C. caespitosus* (Fig. 10-5) ou même créées, par exemple *C. stellaris* (Fig. 10-2).

7. Nomenclature à tous prix ?

Il résulte de ces quelques considérations qu'il est délicat de nommer un bon nombre de traces fossiles. L'exercice est relativement aisé et nécessaire pour des traces communes et simples, comme beaucoup de pistes et terriers d'invertébrés. Il devient particulièrement difficile pour des traces plus complexes comme certaines pistes de vertébrés. Dans ce cas, la prudence est préférable et la nomenclature peut attendre l'acquisition de données nouvelles et complémentaires. On peut citer l'exemple des traces exceptionnelles très bien conservées dans les calcaires lithographiques kimméridgiens du gisement de Cerin (Ain, France). Elles sont complexes, présentent une grande variabilité et ne sont connues que dans le gisement en question.

Diplocraterion

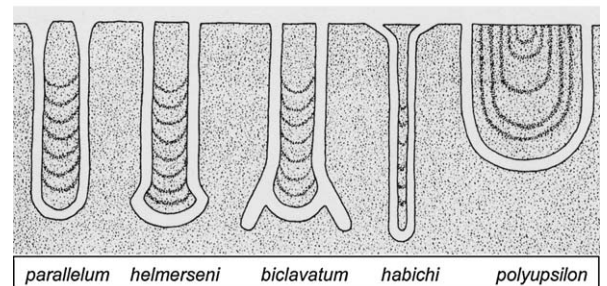


Fig. 9. Différentes ichnospcès rattachées à l'ichnogenre *Diplocraterion*. Modifié d'après Fürsich, 1974.

Fig. 9. Different ichnospecies related to the ichnogenus *Diplocraterion*. Modified after Fürsich, 1974.

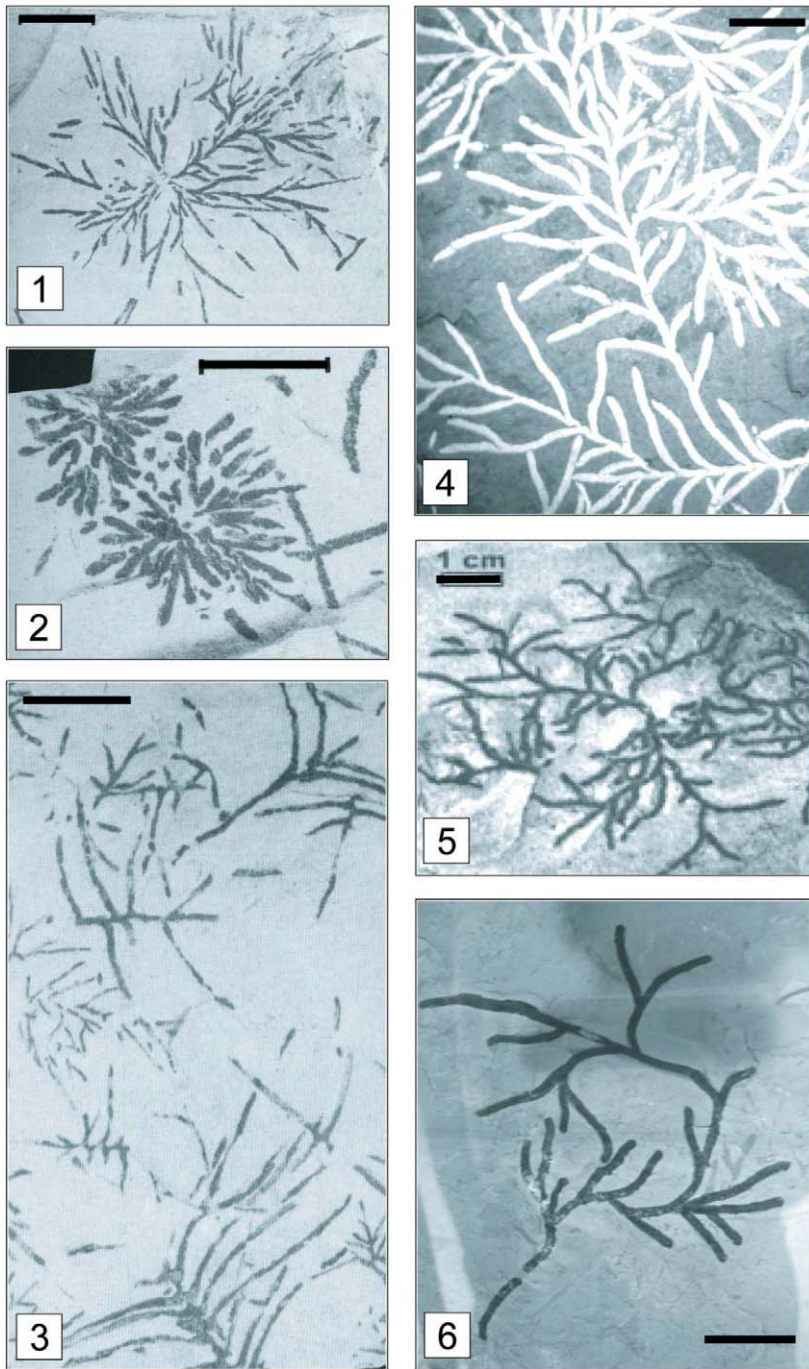


Fig. 10. Quelques ichnospèces de *Chondrites*. 1. *C. intricatus* (BRONGNIART, 1823) d'après Uchman, 1999, Crétacé inf. - Eocène. 2. *C. stellaris* Uchman, 1999, isp. nov., d'après Uchman, 1999, Crétacé inf. - Eocène. 3. *C. patulus* FISCHER-OOSTER, 1858, d'après Uchman, 1999, Crétacé inf. - Eocène. 4. *C. bollensis* ZIETEN, 1845, Holzmaden, Jurassique inf. 5. *C. caespitosus* (FISCHER-OOSTER, 1858) d'après Uchman, 2007. 6. *C. targionii* (BRONGNIART, 1828) = *C. affinis* Sémonien, Collection Ksiazkiewicz, Krakow. Échelle = 1 cm.

Fig. 10. Some ichnospecies related to *Chondrites*. 1. *C. intricatus* (BRONGNIART, 1823) after Uchman, 1999, Lower Cretaceous - Eocene. 2. *C. stellaris* Uchman, 1999, isp. nov., after Uchman, 1999, Lower Cretaceous–Eocene. 3. *C. patulus* FISCHER-OOSTER, 1858, after Uchman, 1999, Lower Cretaceous - Eocene. 4. *C. bollensis* ZIETEN, 1845, Holzmaden, Lower Jurassic. 5. *C. caespitosus* (FISCHER-OOSTER, 1858) after Uchman, 2007. 6. *C. targionii* (BRONGNIART, 1828) = *C. affinis* Senonian, Ksiazkiewicz' collection, Krakow. Scale bar = 1 cm.

Il a été jugé, de ce fait, prématuré de les nommer. Mais elles illustrent, à l'évidence, un mouvement clairement défini : nage, locomotion paraxiale, utilisation principale et en mode synchrone des membres antérieurs et utilisation très limitée de membres postérieurs. Bien que dépourvues de nom, ces traces témoignent d'un instant précis de la vie de quelques grands vertébrés, vraisemblablement de grandes tortues marines, et cela n'a empêché en rien de les décrire, de les figurer, et d'envisager des interprétations tant paléoéthologiques que paléoenvironnementales (Gaillard et al., 2003). Là est l'intérêt majeur de la paléoichnologie.

8. Conclusion

On retiendra de ce bref exposé le caractère artificiel, mais nécessaire, de l'ichnotaxinomie : nommer les traces est une nécessité pour que les ichnologues disposent d'un langage universellement reconnu.

L'ichnotaxinomie est une approche difficile et particulièrement délicate qu'il importe de pratiquer avec prudence et rigueur. Elle ne doit surtout pas être une fin en soi.

Il résulte de ces constats trois règles évidentes :

1. Il convient de ne citer dans la littérature que les ichnotaxons clairement déterminés ;
2. Il convient de ne créer de nouveaux ichnotaxons qu'en présence d'un matériel original abondant et de bonne qualité, observé sur le terrain ;
3. Lorsque l'on crée un nouvel ichnotaxon, c'est la morphologie de la trace, et non son interprétation, qui doit primer.

Déroger à ces règles conduit à compliquer inutilement une taxinomie déjà complexe. Dans le doute, ou en cas de matériel insuffisant, il ne faut pas hésiter à employer une nomenclature ouverte tout en décrivant et figurant correctement le matériel.

Il ne faut enfin jamais perdre de vue que l'ichnotaxinomie n'est qu'un outil. Ce qui est important en paléoichnologie, ce sont toutes les interprétations qu'elle permet, que ce soit d'ordre sédimentologique, écologique ou éthologique.

References

Bertling, M., Braddy, S.J., Bromley, R.G., Demathieu, G.D., Genise, J., Mikuláš, R., Nielsen, J.K., Nielsen, K.S.S., Rindsberg, A.K., Schlirf, M., Uchman, A., 2006. Names for trace fossils : a uniform approach. *Lethaia* 39, 265–286.

Bromley, R.G., 1991. *Zoophycos* : strip mine, refuse dump, cache or sewage farm? *Lethaia* 24, 460–462.

Bromley, R.G., 1996. Trace Fossils. Biology, taphonomy and applications. 2nd edition, Chapman & Hall, 361 p.

Brongnart, A., 1823. Observations sur les fucoides et sur quelques autres plantes marines fossiles. Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle de Paris 1, 301–321 (pl. 19–21).

Brongnart, A., 1828. Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe. Dufour et d'Ocagne, Paris 1, 1–488, pl. 1–166.

Ekdale, A.A., Bromley, R.G., Pemberton, S.G., 1984. Ichnology - Trace fossils in sedimentology and stratigraphy. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Tulsa, short course no. 15, 317 p.

Fillion, D., 1989. Les critères discriminants à l'intérieur du triptyque *Palaeophycus-Planolites-Macaronichnus*. Essai de synthèse d'un usage critique. C. R. Acad. Sci., Paris, Ser. II. 309, 169–172.

Fu, S., 1991. Funktion, Verhalten und Einteilung fucoider und lophocetnoider Lebensspuren. Courier Forschungs-Institut Senckenberg 135, 1–79.

Fürsich, F.T., 1974. On *Diplocraterion* Torell 1870 and the significance of morphological features in vertical, spreite-bearing, U-shaped trace fossils. *J. Paleontol* 48, 952–962.

Gaillard, C., Olivero, D., 1993. Interprétation paléocéologique nouvelle de *Zoophycos* Massalongo, 1855. C. R. Acad. Sci., Paris, Ser. II 316, 823–830.

Gaillard, C., Bernier, P., Barale, G., Bourseau, J.P., De Lapparent de Broin, F., Buffetaut, E., Ezquerro, R., Gall, J.C., Renous, S., Wenz, S., 2003. An Upper Jurassic giant turtle revealed by its trackways. *Lethaia* 36, 315–322.

Gaillard, C., Hantzpergue, P., Vannier, J., Margerard, A.L., Mazin, J.M., 2005. Isopod trackways from the Crayssac Lagerstätte, Upper Jurassic, France. *Palaeontology* 48, 947–962.

Gérard, J.R.F., Bromley, R.G., 2008. Ichnofabrics in clastic sediments : applications to sedimentological core studies. J.R.F. Gérard édit., Ibergraphi, Madrid, 100 p.

Goldring, R., Pollard, J.E., Taylor, A.M., 1997. Naming trace fossils. *Geol. Mag.* 134, 265–268.

Häntzschel, W., 1962. Trace fossils and Problematica. In: Moore, R.C. (Ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, part W, Miscellanea. Geological Society of America, New York, and University of Kansas Press, Lawrence, pp. W177–W245.

Häntzschel, W., 1975. Trace fossils and Problematica. In: Teichert, C. (Ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, part W, Miscellanea, Supplement 1. Geological Society of America, Boulder, Colorado, and University of Kansas Press, Lawrence, pp. W1–W269.

International Code of Zoological Nomenclature, 1999. International Trust for Zoological Nomenclature, The Natural History museum, London, 4th edition, 306 p.

Kappel, J., 2003. Ichnofossilien im Campanium des SE-Münsterlandes. *Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie* 96, 1–163.

Landing, E., 1994. Precambrian-Cambrian boundary global stratotype ratified and a new perspective of Cambrian time. *Geology* 22, 179–182.

Lessertisseur, J., 1955. Traces fossiles d'activité animale et leur signification paléobiologique. *Mem. Soc. geol. France, Nouvelle série*, 74, 150 p.

Nathorst, A.G., 1881. Om spår af nagra evertbererade djur m.m. och dera palaeontologiska betydelse. *K. Svenska Vetenskapsakad., Handl.* 18, 7.

Olivero, D., Gaillard, C., 2007. A constructional model for *Zoophycos*. In: Miller III, W. (Ed.), Trace fossils: concepts, problems, prospects. Elsevier, pp. 466–477.

Osgood, R.G., 1975. The history of invertebrate ichnology. In: Frey, R.W. (Ed.), The study of trace fossils, A synthesis of principles, problems, and procedures in ichnology. Springer, 562 p.

Pemberton, S.G., Frey, R.W., 1982. Trace fossil nomenclature and the *Planolites-Palaeophycus* dilemma. *J. Paleontol.* 56, 843–881.

Pickerill, R.K., 1994. Nomenclature and taxonomy of invertebrate trace fossils. In: Donovan, S.K. (Ed.), The Palaeobiology of Trace Fossils, John Hopkins University Press and Wiley, pp. 3–42.

Rindsberg, A.K., 1990. Ichnological consequences of the 1985 International Code of Zoological Nomenclature. *Ichnos* 1, 59–63.

Saporta, G. de, 1873. Plantes Jurassiques, Tome 1, Algues, Equisétacées, Characées, Fougères. *Paléontologie Française ou Description des Fossiles de la France*. 2^e série, Végétaux. Masson, Paris, 506 p. + Atlas 70 pl.

Saporta, G. de, 1882. À propos des algues fossiles. Masson, Paris, 82 p.

Sarjeant, W.A.S., Kennedy, W.J., 1973. Proposal of a code for the nomenclature of trace fossils. *Can. J. Earth Sci.* 10, 460–475.

Schlirf, M., 2000. Upper Jurassic trace fossils from the Boulonnais (northern France). *Geologica et Paleontologica* 34, 141–213.

Seilacher, A., 1953a. Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen* 96, 421–452.

Seilacher, A., 1953b. Studien zur Palichnologie. II. Die fossilen Ruhespuren (Cubichnia). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen* 98, 87–124.

Seilacher, A., 1967. Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology* 5, 413–428.

Seilacher, A., 2007. Trace Fossil Analysis. Springer, 226 p.

Uchman, A., 1995. Taxonomy and palaeoecology of flysch trace fossils: the Marnoso-arenacea Formation and associated facies (Miocene, northern Apennines, Italy). *Beringeria, Würzburger geowissenschaftliche Mitteilungen*, 15, 115 p.

Uchman, A., 1999. Ichnology of the Rhenodanubian Flysch (Lower Cretaceous-Eocene) in Austria and Germany. *Beringeria* 25, 67–173.

Uchman, A., 2007. Trace fossils of the Pagliaro Formation (Paleocene) in the North Apennines, Italy. *Beringeria* 37, 217–237.