

# MANUEL DE TAPHONOMIE

Sous la direction de  
Christiane Denys et Marylène Patou-Mathis

 collection  
archéologiques  
éditions errance

COLLECTION "ARCHÉOLOGIQUES"

dirigée par Dominique GARCIA

# Manuel de taphonomie

Sous la direction de Christiane DENYS

et Marylène PATOU-MATHIS





**Image de couverture :** ivoire de mammouth. Photo Émilie Lesvignes

les planches sont réunies dans un cahier couleur.

Christiane DENYS est professeure au Muséum national d'Histoire naturelle depuis 1996 en zoologie. Elle est éditrice en chef de la revue scientifique internationale *Mammalia* et membre du comité éditorial de la revue *Journal of Taphonomy*. Ses recherches portent sur la systématique et l'évolution des petits mammifères (rongeurs, musaraignes, chauve-souris...) actuels et fossiles; elle s'intéresse particulièrement à leur évolution morphologique en regard de leur évolution moléculaire. Impliquée dans plusieurs projets internationaux, elle s'attache à inventorier et décrire la biodiversité actuelle des petits mammifères de l'Ouest africain et des montagnes du Cameroun. Elle a été conseillère scientifique pour des ouvrages parus chez Nathan dont *Les animaux du futur*, *Les mammifères de la préhistoire*, pour l'émission "C'est pas Sorcier" sur les Rongeurs.

Marylène PATOU-MATHIS est directrice de recherche au CNRS rattachée au Département Préhistoire du Muséum national d'Histoire naturelle. Elle est également vice-présidente du MNHN et membre des Comités d'orientation et scientifique de la rénovation du Musée de l'Homme. Archéozoologue, elle est spécialiste des comportements de subsistance des hommes préhistoriques, en particulier des Néandertaliens et des premiers hommes modernes en Europe. Elle a publié et coécrit de nombreux ouvrages, dont :

*Une mort annoncée* (Perrin, 2007)

*Mangeurs de viande. De la préhistoire à nos jours* (Perrin, 2009)

*Neanderthal, une autre Humanité* (Perrin, 2010)

*Les Aurignaciens* (direction Marcel Otte, Errance, 2010)

*Le Sauvage et le Préhistorique, miroir de l'Homme occidental* (Odile Jacob, 2011)

*Préhistoire de la violence et de la guerre* (Odile Jacob, 2013)

*Madame de Néandertal. Journal intime* (Nil éditions, 2014)



© Éditions Errance, Arles, 2014

47, rue du Docteur Fanton, 13 200 Arles

Tél. : 04 88 65 92 05 - Fax. : 04 88 65 92 09

ISBN : 978-2-87772-577-4

# SOMMAIRE

Remerciements .....	p. 5
Préface .....	p. 7
Introduction .....	p. 9
HISTOIRE DE LA TAPHONOMIE ET DES CONCEPTS ASSOCIÉS	
Christiane DENYS et Marylène PATOU-MATHIS .....	p. 13
LES AGENTS TAPHONOMIQUES IMPLIQUÉS DANS LA FORMATION DES SITES PALÉONTOLOGIQUES ET ARCHÉOLOGIQUES	
Christiane DENYS et Marylène PATOU-MATHIS .....	p. 31
CAHIER COULEUR	
REPAIRES DE CARNIVORES	
Valérie BOURDILLAT .....	p. 65
TAPHONOMIE DES SITES À PETITS VERTÉBRÉS, IMPORTANCE DE LA DIGESTION ET DES ALTÉRATIONS POST-PRÉDATION	
Christiane DENYS .....	p. 101
IMPLICATIONS DE L'ÉTUDE TAPHONOMIQUE DES MICROVERTÉBRÉS DE TÉMARA (MAROC)	
Emmanuelle STOETZEL .....	p. 123
DIAGENÈSE DES OS ET DES DENTS	
Yannicke DAUPHIN .....	p. 131
TAPHONOMIE DE L'ADN ANCIEN	
Eva Maria GEIGL et Thierry GRANGE .....	p. 147
TAPHONOMIE DES MALACOFANES CONTINENTALES	
Nicole LIMONDIN-LOZOUET et Olivier MOINE .....	p. 165
APPROCHE ICHNOLOGIQUE ET TAPHONOMIQUE DES ALTÉRATIONS OSTÉOLYTIQUES DUES AUX INSECTES EN CONTEXTE ARCHÉOLOGIQUE	
Jean-Bernard HUCHET .....	p. 185
TAPHONOMIE POLLINIQUE	
Vincent LEBRETON .....	p. 209

IMPACTS DES PHÉNOMÈNES PÉRIGLACIAIRES SUR LA CONSERVATION  
DES SITES ARCHÉOLOGIQUES PLÉISTOCÈNES

Bertrand MASSON, Luc VALLIN et Philippe FERAY ..... p. 227

TAPHONOMIE DES ENSEMBLES LITHIQUES

Pascal DEPAEPE ..... p. 251

RÔLE DES AGENTS BIOLOGIQUES NON HUMAINS DANS L'ORIGINE  
ET L'HISTOIRE DES ASSEMBLAGES OSSEUX DE GRANDS MAMMIFÈRES  
ISSUS DE SITES ARCHÉOLOGIQUES PLÉISTOCÈNES : PSEUDO-OBJETS

Carole VERCOUTÈRE, Marylène PATOU-MATHIS et Giacomo GIACOBINI ..... p. 263

TAPHONOMIE DES PAROIS DES GROTTES ORNÉES : LES PROCESSUS D'ALTÉRATION  
ET LEURS IMPLICATIONS SUR L'INTERPRÉTATION ET LA CONSERVATION DE L'ART PARIÉTAL

Patrick PAILLET et Elena MAN-ESTIER ..... p. 271

## REMERCIEMENTS

Cet ouvrage a bénéficié du soutien de Philippe Grandcolas, directeur de l'UMR 7205 ISYEB (Institut de Systématique et d'Evolution de la Biodiversité) MNHN-CNRS-EPHE- PARIS VI ; du soutien de l'ANR (Programme PEX-004 MOHMIE).

Roland Nespoulet, de l'UMR 7194 HNHP (Histoire naturelle de l'Homme préhistorique) et Yannicke Dauphin, de l'UMR 8148 GEOPS CNRS-Paris Sud Orsay nous ont également soutenus et encouragés dans la réalisation de cet ouvrage.



Rarement une nouvelle caractérisation des données primaires aura autant modifié les paradigmes d'une discipline. En quelques décennies, la prise en compte par les préhistoriens et les archéologues de la taphonomie a fait réévaluer le concept d'objet archéologique, en tentant d'apprécier l'intégrité originelle de la documentation matérielle ainsi que la nature et les facteurs de sa détérioration autant que de sa fossilisation. De ce fait, c'est l'objet même de l'archéologie et les finalités de la démarche qui se sont vus sensiblement modifiés.

En effet, pendant des décennies, « vestiges », « débris », « traces » voire « stigmates » ont été réifiés (parfois classés ou exposés) par les chercheurs avant même que les agents biologiques, chimiques ou mécaniques qui les ont impactés aient été étudiés et qu'ainsi leur propre genèse fût appréciée. Plus encore, bien trop souvent dans le passé, la mise en perspective des *realia*, artefacts et écofacts s'est heurtée à une appréciation biaisée de leur détermination. Cette approche trouvait échos et prolongements dans une vision proprement romantique d'un monde en ruine, composé de fragments qui ne peuvent recoller : l'écriture littéraire fictionnelle compensant le manque d'appréciation de la nature des vestiges.

Les processus d'altération et les modes de conservation différenciés ont même fait perfidement détourner le regard des chercheurs du cœur de certaines problématiques : de l'objet « réel » associé au fait primaire vers les documents associés ou les gestes secondaires. Ces derniers pouvaient être plus lisibles ou plus valorisants, voire plus esthétiques... C'est notamment le cas pour l'archéologie funéraire : l'architecture de la sépulture ou le mobilier qui, dans la tombe, accompagnait le défunt (biens personnels, dépôts ou offrandes) a longtemps suscité plus d'intérêt que les restes du défunt lui-même et, au travers de leur analyse taphonomique, les gestes et pratiques funéraires. En France, les travaux précurseurs d'Henri Duday ont été déterminants. Parmi quelques autres, ils sont à l'origine du développement de l'anthropologie de terrain, d'une prise en considération assumée de l'archéologie de la mort et, plus largement, de la naissance de discussions fécondes à l'intersection de la biologie et des sciences sociales et humaines. Les exemples sont trop nombreux pour être énumérés mais l'on peut citer, parmi d'autres, les cas de l'archéologie environnementale ou même, de l'archéologie spatiale.

Ce manuel de taphonomie – le premier édité en français – est accessible à tous : il définit, précise et documente cette nouvelle approche disciplinaire, expose ses protocoles et interroge les concepts qui y sont associés. Il paraît moins d'un siècle après les travaux fondateurs Ivan Efremov, paléontologue soviétique (mais aussi père de la science-fiction russe contemporaine) et vingt ans après la publication de la table ronde *Taphonomie, Bone Modification* éditée par Marylène Patou-Mathis. Si ce livre est essentiellement



centré sur les périodes anciennes de notre histoire, il va rapidement constituer, par le choix des exemples développés, les réflexions méthodologiques exposées et la pertinence des concepts énoncés, un ouvrage de référence pour tous les archéologues – étudiants et chercheurs – qui progressivement prendront en compte la dimension taphonomique dans l’analyse des sites, des mobiliers et des documents biologiques.

Cet ouvrage collectif est une œuvre pluridisciplinaire qui met clairement en avant la taphonomie comme une science d’interface associant biologistes, géologues, paléontologues, palynologues, préhistoriens et archéologues. Il souligne aussi le caractère dynamique de la démarche qui, sur le terrain ou en laboratoire, s’adapte aux évolutions des problématiques et emprunte de façon pertinente les nouveaux outils scientifiques à sa disposition. Ainsi la taphonomie est-elle aujourd’hui de plus en plus prise en compte dans l’analyse et la compréhension de l’ensemble de la chaîne opératoire de l’archéologie afin de conforter une approche systémique des sociétés passées. De fait, elle s’intéresse aux écofacts, aux restes biologiques, à la production matérielle mais aussi, plus largement, aux sites et aux gisements : du pollen aux territoires. Discipline naturaliste à l’origine, la taphonomie emprunte maintenant, de plus en plus, les chemins des sciences historiques et invite à se saisir de nouveaux outils méthodologiques et heuristiques.

*Dominique Garcia*

Professeur d’archéologie (Institut universitaire de France et Université d’Aix-Marseille)  
Directeur de la collection « Archéologiques »

# INTRODUCTION

Christiane DENYS et Marylène PATOU-MATHIS

La taphonomie s'intéresse aux processus de la fossilisation, de la formation et de l'évolution des gisements fossilifères et archéologiques. Les questions qu'ils soulèvent, depuis longtemps, ont fait l'objet de recherches dans plusieurs domaines de la paléontologie et de l'archéologie. C'est Efremov, un paléontologue soviétique, qui crée et définit le terme en 1940, érigeant ainsi cette nouvelle discipline en science reconnue.

Actuellement, c'est une discipline d'interface qui est utilisée par des biologistes, géologues, paléontologues, palynologues, archéologues. Elle fait appel aux techniques les plus pointues de la biologie moléculaire (ADN ancien) ou de la géochimie (diagenèse), de l'anatomie comparée, de la paléoécologie. En outre, elle est une des rares disciplines qui possèdent un volet expérimental important et dans lesquelles la collecte des données sur le terrain est fondamentale.

Au cours du temps, la définition et les objectifs de la taphonomie ont varié. Ainsi, selon Efremov (1940), cette science, qui fait partie de la géologie, a pour but d'étudier les processus intervenant entre la mort et l'enfouissement des organismes, y compris l'étude des différentes causes de leur mort, de leur décomposition, de leur transport, de leur enfouissement. Si Efremov (1940) y inclut la diagenèse des fossiles, Muller (1979) lui donne un sens plus large : l'étude des processus de fossilisation. Enfin, pour Shipman (1981) et Behrensmeyer (1975), Behrensmeyer et Hill (1980), elle s'étend à l'étude des processus de pré-enfouissement et aux biais environnementaux qui en résultent. Selon ces auteurs, la taphonomie est une discipline qui s'intéresse également à la biologie et l'écologie des communautés animales et végétales. Lyman (1994) met l'accent sur la valeur nutritionnelle des espèces consommées par l'Homme et leur conservation différentielle, faisant ainsi entrer la taphonomie dans le monde de l'archéozoologie. À la même époque, Andrews (1990) démontre que la plupart des sites à petits vertébrés sont le résultat d'accumulations par des prédateurs aviens ou mammaliens. La première réunion en langue française portant sur la taphonomie/modification osseuse a eu lieu en 1994 (Patou-Mathis 1994), mais en France, la discipline, par sa grande multidisciplinarité et l'étendue des questions abordées, peine à se développer.

Dans un premier temps, les analyses taphonomiques vont concerner tous les aspects de la préservation des organismes et des communautés fossiles. Elles sont considérées comme devant être effectuées en amont, dès la fouille, des études paléontologiques et archéozoologiques et sont indispensables avant toute interprétation paléoécologique ou paléobiogéographique d'un site (Behrensmeyer, 1991), mais également paléontographique (Leroi-Gourhan, 1984). Puis, suite à leur intégration en archéologie, plusieurs études ont montré que la taphonomie pouvait être étendue à d'autres objets archéologiques que les ossements ou les coquilles. Dès 1990, Duday introduit l'analyse

taphonomique dans l'étude des sépultures humaines (Duday et Sellier, 1990 ; Duday *et al.*, 1990). Il obtient des résultats significatifs pour séparer les effets liés aux dégradations des sépultures de ceux dus aux rites d'inhumation. Ainsi se sont développés des travaux portant sur les stigmates liés aux conditions de formation de sites archéologiques, sur des outils en pierre, des restes polliniques ou de charbons, des céramiques... Associés à ces travaux portant sur les sites paléontologiques et archéologiques, se développent en parallèle des études portant sur des approches expérimentales permettant de caractériser certains agents taphonomiques (synthèse dans Denys, 2002). Ainsi, des expérimentations concernant l'action du feu, de la digestion, du transport par l'eau, du gel, constituent actuellement un champ de recherches original et prometteur.

Dans cet ouvrage, nous présentons, pour la première fois en français, les concepts et les méthodes de la taphonomie. Nous ne donnons pas un panorama exhaustif de tous les travaux effectués dans cette discipline, notamment en ce qui concerne les végétaux ou les invertébrés. Destiné principalement aux étudiants se spécialisant en paléontologie ou en archéologie, nous avons privilégié les travaux de taphonomie des vertébrés qui sont les plus nombreux à ce jour (Denys et Patou-Mathis, Bourdillat, Denys, Stoetzel). Nous proposons également un éventail des méthodes d'étude de la diagenèse des os et des dents (Dauphin), des travaux sur la fossilisation de l'ADN (Geigl). Enfin, les aspects formation et évolution de sites archéologiques sont abordés avec l'étude : de la malacofaune continentale (Limondin-Lozouet et Moine), des insectes (Huchet), des pollens (Lebreton), des effets du gel (Masson, Vallin et Feray), des ensembles lithiques (Depaepe), des pseudo-objets en matière dure d'origine animale (Vercoutère, Patou-Mathis et Giacobini) et des parois ornées (Paillet et Man-Estier).

La synthèse des résultats de différents travaux de spécialistes montre l'intérêt et l'importance des études taphonomiques pour la compréhension de l'origine et de l'histoire des sites et des vestiges paléontologiques et archéologiques. Aujourd'hui pleinement reconnue, comme en témoignent les nombreux articles scientifiques, les journaux et revues, les sessions de colloques, les réseaux nationaux et internationaux qui lui sont consacrés, la taphonomie est devenue un des champs de recherches les plus dynamiques de la paléontologie et de l'archéologie (Dauphin et Brugal, 2013 ; Dominguez-Rodriguo *et al.*, 2011 ; Laroulandie *et al.*, 2011 ; Lyman, 2010).

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWS P. (1990) - *Owls, Caves and Fossils*. London, Natural History Museum Publications, 231 p.
- BEHRENSMEYER A.K. (1975) - The taphonomy and palaeoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. Harvard, *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 146 : 473-578.
- BEHRENSMEYER A.K., HILL A. (1980) - *Fossils in the Making*. Chicago, Univ. Chicago Press, 338 p.
- BEHRENSMEYER A.K. (1991) - Terrestrial vertebrate accumulations. In : *Taphonomy realising the data locked in the fossil record* (P.A. Allison, D.E.G. Briggs eds.), New York, Topics in Geobiology, Plenum Press, vol. 9, 291-335.
- DAUPHIN Y., BRUGAL J.-P. (2013) - Taphonomy. In : *Archaeology* [Eds. UNESCO-EOLSS Joint Committee], in *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*, Eolss Publishers, Paris, France [<http://www.eolss.net>], 43 p.
- DENYS C. (2002) - Taphonomy and experimentation. *Archaeometry*, 44 (3) : 469-484.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO M., FERNÁNDEZ-LÓPEZ S., ALCALÁ L. (2011) - How can taphonomy be defined in the XXI century? *Journal of Taphonomy*, 9 : 1-13.
- DUDAY H., COURTAUD P., CRUBÉZY E., SELLIER P. et TILLIER A.-M. (1990) - L'Anthropologie "de terrain" : reconnaissance et interprétation des gestes funéraires. *Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthr. de Paris*, 2 (2-3-4) : 29-49.
- DUDAY H., SELLIER P. (1990) - L'archéologie des gestes funéraires et la taphonomie. *Les Nouvelles de l'Archéologie*, 40 : 12-14.
- EFREMOV I.A. (1940) - Taphonomy: new branch of paleontology. *Pan-American Geologist*, 74 : 81-93.
- LAROU LANDIE V., MALLYE, J.-B., DENYS C. (2011) - *Taphonomie des Petits vertébrés: référentiels et transferts aux fossiles*. Actes de la table ronde du RTP taphonomie, Talence, 20-21 octobre 2009. Oxford, British Archaeological Reports, International Series, 2269, 194 p.
- LEROI-GOURHAN A. (1984) - L'esprit de la Taphonomie. *Anthropozoologica*, 1 : 61-63.
- LYMAN R.L. (1994) - *Vertebrate taphonomy*. Cambridge, Manuals in Taphonomy, Cambridge University Press, 524 p.
- LYMAN, R. L. (2010) - What Taphonomy is, what it isn't, and why taphonomists should care about the difference. *Journal of Taphonomy*, 8 (1) : 1-16.
- MÜLLER A.H. (1979) - Fossilization (Taphonomy). In : *Treatise on Invertebrates Paleontology*, Part A, Introduction (R.A. Robinson, Teichert C.. Boulder eds), Colorado, Geological Society of America & University of Kansas Press, A2-A78.
- PATOU-MATHIS M. (1994) - *Outillage peu élaboré en os et bois de Cervidés IV*. 6<sup>e</sup> table ronde : Taphonomie, Bone Modification. Artefacts, CEDARC, 229 p.
- SHIPMAN P. (1981) - *Life history of a fossil. An introduction to taphonomy and palaeoecology*. Cambridge Massachusetts, Harvard University Press, 222 p.



# HISTOIRE DE LA TAPHONOMIE ET DES CONCEPTS ASSOCIÉS

Christiane DENYS<sup>1</sup> et Marylène PATOU-MATHIS<sup>2</sup>

L'histoire de la taphonomie a à voir avec celle de la paléontologie, de la géologie, de l'archéologie. En effet, elle est intimement liée à la découverte des premiers fossiles et aux questions posées par la fossilisation et la formation des sites paléontologiques et archéologiques. Ainsi, les fossiles, par définition, représentent une partie d'un organisme ou d'une communauté d'organismes : traces, restes ou impressions d'un animal ou d'une plante ayant vécu dans le passé. Lors de leur découverte, les paléontologues et archéozoologues se sont toujours posés des questions relatives à leur origine, leur préservation et sur leur contexte paléoécologique. En outre, dans le cas des sites archéologiques, l'étude des comportements humains, en particulier de subsistance, nécessite de correctement appréhender les échantillons analysés afin de ne pas fausser l'interprétation paléontologique en attribuant à l'Homme des activités relevant d'autres agents comme les carnivores.

En nous appuyant principalement sur des exemples de travaux portant sur les vertébrés, nous présentons ici, d'une part, les principales découvertes ayant permis une réflexion sur la fossilisation et le milieu d'enfouissement, et d'autre part, une brève histoire de la taphonomie.

## LES PRÉMICES

### Les observations des premiers savants naturalistes

Dans ses carnets, Léonard de Vinci (1452-1519) a dessiné des fossiles et décrit des bivalves marins découverts *in situ* au sommet des montagnes. Il en a déduit qu'ils avaient vécu dans le sédiment et il indique comment les poissons et les coquillages s'enfouissent dans la boue et comment on ne retrouve, pour toute trace de leur présence passée, que leur squelette ou leur coquille. Cependant, il n'explique pas comment les sédiments marins se sont retrouvés sur des montagnes (Cadée, 1991).

Cuvier (1812) a fait de nombreuses observations taphonomiques durant ses recherches sur les ossements fossiles. Il a notamment trouvé des os fossiles encroûtés avec des huîtres et des organismes marins, et conclu que les vertébrés terrestres avaient été

<sup>1</sup> UMR7205 ISYEB, Département Systématique et Évolution, Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue Buffon, 75005 Paris. denys@mnhn.fr

<sup>2</sup> UMR 7194, Département Préhistoire du Muséum national d'Histoire naturelle, I.P.H., 1 rue René-Panhard, 75013 Paris. patmath@mnhn.fr



tués par des catastrophes rapides lors de transgressions marines puis enfouis dans des sédiments marins. Dans plusieurs de leurs ouvrages, Cuvier mais aussi Brongniart ont montré l'importance de combiner connaissances taxinomiques et géologiques. Comme les processus de diagenèse étaient alors mal connus, Cuvier avait des difficultés à comprendre comment des sédiments mous déposés sur le fond des mers pouvaient devenir les grès indurés et les craies qu'il étudiait dans le Bassin parisien.

D'Orbigny (1849) donne la première définition de la fossilisation : "tout ce qui se rattache plus ou moins directement aux changements par lesquels un corps vivant et jadis animé est passé d'une époque, alors actuelle, à une autre époque qui n'est plus, en laissant dans les couches terrestres des traces impérissables de sa forme caractéristique". Il suggère que pour être fossilisés, les restes organiques doivent être enterrés profondément sous l'eau, et montre qu'il existe une différence dans le mode de préservation des restes transportés et non transportés.

À la même période l'étude de plusieurs sites archéologiques montre que différents agents comme le climat, le sol, l'eau, des agents biologiques non humains, mais aussi des hommes préhistoriques sont responsables des accumulations. Ces interventions ont été identifiées dès le XIX<sup>e</sup> siècle par plusieurs géologues et préhistoriens. En 1822, le Révérend William Buckland attribue à l'Hyène l'accumulation d'ossements et de coprolithes mis au jour dans la grotte de Kirkdale en Angleterre. Il compara ces restes à ceux donnés à des hyènes de ménagerie (Buckland, 1824). Il s'agit là de la première étude de taphonomie expérimentale connue. Le paléontologue Ludwig Rutimeyer en 1868 et le Dr Baillet un an plus tard essaient de distinguer les traces laissées par des dents humaines de celles laissées par des carnivores. Édouard Harlé, en 1892, étudie des repaires d'hyènes fossiles dans les Pyrénées. Dans leur livre paru en 1900, les préhistoriens G. et A. de Mortillet identifient sur des ossements l'action de différents phénomènes "naturels" et Léon Henri-Martin décrit toutes les marques d'origine non humaine présentes sur le matériel osseux du site de La Quina en Charente. Puis les recherches permettant de distinguer l'action de l'Homme de celle des autres agents taphonomiques vont se multiplier au cours de la seconde partie du XX<sup>e</sup> siècle.

Un chercheur allemand du nom d'Abel a publié un grand nombre de livres touchant à la fossilisation, et a étudié un très grand nombre de sites fossiles célèbres. Par exemple, intéressé par la paléoécologie, il a fait des interprétations des différents assemblages du site de Pikermi (Miocène supérieur, Grèce). Il a attribué les ossements d'ongulés fossiles à des morts catastrophiques ; les animaux fuyant des feux de prairie, plongeant dans des cours d'eau et se cassant les pattes, faisaient ainsi des proies faciles pour les grands prédateurs. Le tout aurait été rapidement recouvert de sédiments en trois couches différentes (Abel, 1927). En Belgique, à Bernissart, 29 squelettes entiers d'Iguanodon ont été trouvés en 1877. Abel (1927) n'accepte pas l'hypothèse d'une mort en masse suggérée par les découvreurs du site, car il remarque que les squelettes se trouvent répartis dans 34 m d'horizons sédimentaires séparés les uns des autres par des couches stériles de 2 à 3 m d'épaisseur. Selon lui, ils étaient morts les uns après les autres et avaient été rapidement recouverts de sédiments (Denys, 2002a).

Dans sa monographie de 1927, Weigelt publie le premier travail complet jamais effectué sur des accumulations de carcasses actuelles dans différents environnements. Il passe 16 mois en Floride, en 1924-1925, à étudier la décomposition et la désarticulation de carcasses d'alligators, tortues, poissons, oiseaux et animaux domestiques décimés par une sécheresse qui a fait des milliers de morts le long des berges d'un lac. Un an après, tout est recouvert de sédiments, de végétation ou a disparu. Il réalise que ce type de mortalité de masse peut arriver fréquemment et être conservé, et ainsi être la source de certains gisements paléontologiques. Ce travail remarquable agrémenté d'un grand nombre de photographies ne sera traduit en anglais qu'en 1989. Six ans plus tard, cet auteur consacre un ouvrage à la compréhension du site Éocène des lignites de Geiseltal (Weigelt 1933, Voigt 1962).

## Quelques concepts de base

L'augmentation des données d'observations sur les assemblages fossiles a été renforcée par celles sur les phénomènes d'accumulations actuelles en vertu du principe d'actualisme ou uniformitarisme (Lyell, 1830-1833). En faisant l'hypothèse que les relations entre les êtres vivants sont restées les mêmes dans le passé et aujourd'hui, ce principe très utilisé en géologie constitue actuellement la base des reconstructions paléoécologiques. C'est à partir des observations sur les accumulations actuelles et la sédimentation des vertébrés nord-américains que Weigelt (1927, 1933) s'est ensuite penché sur l'interprétation des accumulations fossiles ; ses interprétations actualistes n'ont pour l'instant pas été remises en cause.

Le début du XX<sup>e</sup> siècle vit fleurir un grand nombre de concepts de base, la plupart sous l'égide de géologues et paléontologues allemands. Ainsi, Wasmund (1926) crée le terme "thanatocénose" pour désigner, par opposition à une biocénose – communautés d'êtres vivants en interaction dans un écosystème –, un assemblage conservé dans la position et l'orientation d'animaux vivants (banc de coraux, banc d'huîtres) d'organismes morts, ayant ou non vécu dans un même biotope, déposés sur le sol avant enfouissement et fossilisation. Selon cet auteur, une thanatocénose peut être constituée d'organismes provenant d'une (thanatocénose primaire) ou plusieurs (thanatocénose secondaire) biocénoses (Möbius, 1877). Ce terme, assez mal défini, est créé pratiquement en même temps que celui de taphocénose – restes organiques enfouis dans le sédiment (Quenstedt, 1927) (fig. 1). Ce terme de taphocénose semble s'appliquer principalement aux assemblages dont l'origine est mal connue (Teichert, 1965). Auparavant, Weigelt (1919) avait proposé le terme "biostratonomie" (du grec *bios* : vie ; *stratum* : couche géologique de sédiments ; *nomos* : loi), mais ce dernier n'a pas été utilisé par Wasmund (1926). Ce n'est que beaucoup plus tard que Lawrence (1979) l'a repris pour désigner l'étude des facteurs environnementaux qui affectent les restes organiques entre la mort d'un organisme et son enfouissement final. Cependant, à cette époque, beaucoup d'imprécisions subsistent sur certains concepts, comme la diagenèse, terme consacré alors uniquement aux roches, et les processus de fossilisation des os et des coquilles sont peu étudiés.

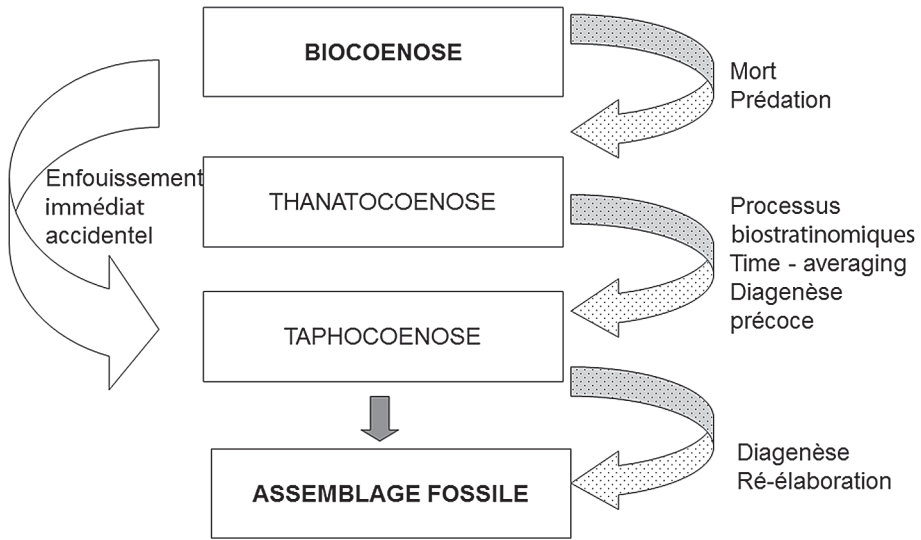


Figure 1 : Résumé des différents types d'assemblages et des grands processus qui aboutissent à leur formation. Notons que les cas où la transition biocoenose - taphocoenose est immédiate restent exceptionnels.

Les études paléontologiques du début du XX<sup>e</sup> siècle ne s'intéressaient souvent qu'à l'anatomie comparée des ossements les plus rares ou les mieux conservés. Longtemps, les reconstitutions paléoécologiques se sont basées sur le postulat que les faunes fossiles représentaient des communautés intactes, représentatives du milieu où les animaux avaient vécu. Ce n'est qu'à partir de 1915-1920 qu'on a commencé à réaliser, tout du moins en ce qui concerne la paléontologie des vertébrés, que l'on pouvait obtenir des informations concernant la paléoécologie et la paléobiogéographie des faunes fossiles en les considérant dans leur ensemble. Cependant, les travaux des chercheurs allemands portant sur la fossilisation et la paléoécologie eurent peu d'écho au niveau international à cause du contexte politique du début du XX<sup>e</sup> siècle (Cadée, 1991).

## LA FONDATION DE LA TAPHONOMIE : EFREMOV, 1940

En 1940, un chercheur soviétique du nom d'Efremov a formulé pour la première fois la question de la représentativité des assemblages fossiles pour les interprétations paléoécologiques. Il s'est demandé par exemple pourquoi les niveaux les plus anciens montrent souvent des fossiles moins bien conservés ou moins nombreux que les plus récents. L'étude des concentrations de carcasses (initiée par Weigelt dès 1927) avait mis en évidence les dégradations subies par les squelettes avant leur enfouissement. Il a suggéré que des animaux retrouvés ensemble dans un site fossilifère ne proviennent pas forcément du même assemblage. Il a été le premier à émettre l'hypothèse que l'apparition soudaine d'un

taxon dans un assemblage ne puisse être qu'un artefact de préservation, et que la qualité de préservation des différentes parties du squelette était différente dans des environnements sédimentaires différents. Efremov a donc été le premier à prendre en compte et à formaliser ces questionnements ; il a donné le nom de taphonomie à cette nouvelle science.

La définition du terme "taphonomie" provient du mot grec *taphos* qui signifie tombe, enfouissement, et de *nomos* (loi). On peut le définir comme l'étude des transitions des restes d'animaux de la biosphère à la lithosphère. Selon Efremov (1940), ces problèmes ne peuvent être étudiés que par l'analyse détaillée des localités où les vertébrés terrestres ont été fossilisés, et la comparaison des caractéristiques des assemblages produits par les processus de mort, décomposition, dépôt et préservation des parties d'animaux modernes ou de communautés, le but étant de quantifier la perte d'informations produite par les modifications taphonomiques. Ainsi, selon lui, la taphonomie utilise le principe d'actualisme pour raisonnement, et cherche à connaître quels sont les principaux facteurs venant biaiser les assemblages actuels, ceci afin d'en tirer des critères permettant de mieux comprendre la formation des sites fossilifères. Il souligne ainsi deux aspects de la taphonomie : 1) la néotaphonomie (une branche de l'actuopaléontologie), ou l'étude des processus actuels de concentration des vertébrés après leur mort et avant leur enfouissement ; 2) la paléotaphonomie, ou l'étude des processus survenant après l'enfouissement, l'étude des localités fossiles et de leur contenu.

Selon Cadée (1991), Efremov ne s'est intéressé qu'aux faunes de vertébrés terrestres, supposant que les études de taphonomie en milieu marin sont plus faciles car les biocénoses y sont mieux préservées.

## LA DIFFUSION DE LA TAPHONOMIE

Le travail d'Efremov, publié en russe, n'a été traduit en français qu'en 1953 et en anglais qu'en 1980. Cependant, il semble que certains paléontologues, notamment spécialistes de milieux marins, se soient intéressés à la représentativité des assemblages fauniques fossilisés avant ces traductions. Certains comme Müller (1951, 1963) ont commencé à parler de diagenèse des fossiles, ce qui permettait d'inclure les événements de fossilisation prenant place après l'enfouissement final des restes organiques (tab. 1). La limitation de la définition du terme "diagenèse" aux phénomènes post-enfouissement, alors que la plupart des événements de fossilisation intervient avant, pendant et après l'enfouissement, a été critiquée par Purdy (1968), critique demeurée sans effet. Cependant, si l'on considère la définition de la fossilisation de Müller (1963) comme étant "l'ensemble des processus physico-chimiques qui préservent plus ou moins la morphologie et, par échanges ioniques, augmentent la taille des cristaux d'apatite (recristallisation) et diminuent la matière organique de l'os, ce qui lui donne l'apparence de la pierre", on peut considérer que la diagenèse intervient effectivement pendant toute la fossilisation mais qu'elle ne commence qu'après l'enfouissement dans le sédiment (Müller, 1951 ; Lawrence, 1968 ; Behrensmeier *et al.*, 1989). Selon Lawrence (1968, 1971, 1979), la biostratinomie

étudie l'histoire des fossiles avant leur enfouissement final tandis que la diagenèse est un processus concernant l'ensemble des altérations chimiques et mécaniques dans le sédiment. Une vision plus large considère que la diagenèse désigne l'ensemble des processus affectant le sédiment et ses fossiles depuis leur dépôt jusqu'au métamorphisme (Tucker, 1990). Cependant, ces définitions ne prennent pas en compte certains phénomènes précoces de modification des matières organiques et minérales des ossements intervenant dès la mort de l'animal (diagenèse précoce : Seilacher, 1992 ; Dauphin *et al.*, 1994). Cette discussion a été résumée par Fernandez-Lopez et Fernandez-Jalvo (2002) (tab. 1). Selon Andrews (comm. pers.), la définition de la biostratinomie *sensu* Cadée (1991) est restreinte à l'étude des ossements en tant que particules sédimentaires et à leur enfouissement... Ce champ d'étude s'applique effectivement bien aux processus de transport, d'incorporation dans le sédiment des coquilles marines, mais n'est pas adapté pour les travaux sur les vertébrés terrestres. En effet, il faut y ajouter l'étude de tous les processus environnementaux qui interviennent avant l'activité sédimentaire (décomposition, prédation, action des racines, piétinement, attaques bactériennes... Selon Andrews, pour relater la succession des événements conduisant à la fossilisation, il est préférable d'utiliser les termes suivants : processus pré-enfouissement (prédation et post-prédation), enfouissement, post-enfouissement.

Actuellement, le terme "taphonomie" recouvre l'étude de l'ensemble des modifications subies par les organismes (ou les communautés) depuis leur mort (ou leur destruction) jusqu'à leur découverte en tant que fossiles. Les études taphonomiques font ainsi appel à plusieurs disciplines : écologie (néotaphonomie) et paléoécologie (paléotaphonomie), systématique et paléontologie, biogéographie, géologie (diagenèse, stratigraphie) (Fernandez-Lopez, 1995).

Avec le développement de l'archéozoologie, la recherche de l'origine et de l'histoire des accumulations d'ossements s'est intensifiée. C'est ainsi que dès 1977, Poplin indique que l'archéozoologue face à son matériel se trouve en présence d'un échantillon qui n'est, en proportion et en composition, le reflet fidèle ni de la faune environnante ni de l'alimentation de l'Homme préhistorique. En outre, cet échantillon dépend des techniques de fouilles utilisées, par exemple avec ou sans tamisage.

Une réflexion va ainsi se développer à la fin du XX<sup>e</sup> siècle concernant la notion de conservation différentielle des os de grands mammifères, qui sera essentiellement utilisée par les archéozoologues. L'abondance de certains ossements et la rareté d'autres dans les sites paléontologiques montrent la réalité de la notion de conservation différentielle. Dès 1862, Gaudry soulignait déjà, dans des terrains tertiaires, l'importance numérique des dents, des métapodiens, des phalanges et la faible représentation des os longs. Puis Bouchud (1975, 1976, 1977) et Guthrie (1967) ont remarqué et étudié ce phénomène de conservation différentielle. Ils ont constaté que la conservation des éléments anatomiques dans les gisements naturels était différente de celle observée dans les gisements archéologiques. Dans les premiers, pour les ossements de bovinés et d'équidés, les métapodiens, les radius puis les tibias étaient les plus abondants (Guthrie, 1967), alors que dans le cas des seconds, c'étaient les phalanges proximales et intermédiaires devant les

M	EI	EX	EF	D	Auteur
Fossilisation					D'orbigny, 1849
Biostratinomie			Fossilisation		Weigelt, 1927B
Concentration		Enfouissement	Fossilisation		Efremov, 1940
Taphonomie					
Nécrolyse	Diagenèse	Biostratinomie	Diagenèse des fossiles		Muller, 1951, 1963, 1979
Fossilisation (Taphonomie)					
Biostratinomie			Diagenèse		Lawrence, 1968, 1971, 1979
Taphonomie					
Sédimentation I	Diagenèse I	Sédimentation II	Diagenèse II		Seilacher, 1984
Taphonomie					
Biostratinomie	Diagenèse fossile				Fernandez Lopez, 2000
Taphonomie					
Nécrologie	Biostratinomie		Diagenèse		Behrensmeier et Kidwell, 1985
Taphonomie					
Fossilisation					Dauphin <i>et al.</i> 1994, 1999
Taphonomie			Diagenèse		

Tableau 1 : Histoire des différentes définitions de la taphonomie et des vues portant sur la fossilisation et la diagenèse (simplifié d'après Fernandez-Lopez et Fernandez-Jalvo, 2002). M : mort et processus biogéniques, EI : enfouissement initial, EX : exhumation initiale, EF : enfouissement final, D : exhumation finale et découverte.

métapodiens, les os longs de la partie supérieure des membres étant beaucoup plus rares (F. Prat, 1968 *in* Bouchud, 1977).

En 1975, Bouchud écrivait : “Dans tous les cas, pour des espèces et des stations d'âge très divers, le classement préférentiel progressif demeure identique à lui-même, l'action de l'Homme ne saurait tout expliquer et il convient de rechercher des causes plus générales.” La conservation différentielle résulte d'un processus polyfactoriel où le climat (gel/dégel, sécheresse importante, humidité élevée...) et la nature du terrain (pH du sol...), c'est-à-dire des phénomènes extrinsèques, jouent un rôle essentiel. Cependant, ces auteurs constatent que les différences de conservation observées entre les éléments anatomiques proviennent également d'autres facteurs, notamment intrinsèques. Ainsi, la conservation différentielle dépend également de la résistance mécanique des ossements : une construction massive (densité élevée, rapport compacta/spongiosa positif) et une cavité médullaire réduite favorisent la conservation (Guthrie, 1967). L'âge des animaux à leur mort semble être une autre cause : les os juvéniles, étant non épiphysés, sont riches en tissus spongieux donc plus fragiles, plus sensibles aux agents de putréfaction et aux attaques de carnivores ou de rongeurs. Plus la soudure des épiphyses est précoce, plus la fréquence relative de l'os est élevée (Bouchud, 1975). Les dents lactéales étant plus fragiles que les définitives, elles sont souvent sous-représentées. La masse et la géométrie des ossements (Poplin, 1977, 1983) seraient également en cause : par exemple, parmi les os courts, en particulier du carpe et du tarse, on observe un net déficit des plus petits



par rapport aux plus grands. De même, l'abondance de la chair autour de l'os expliquerait certaines tendances : plus il y a de chair autour de l'os, plus celui-ci est soumis aux attaques d'agents de putréfaction et aux carnivores et donc moins il se conserve. De plus, la composition minérale et la représentation quantitative des éléments chimiques jouent un rôle important : plus un ossement est riche en carbonates, plus il est fragile car sensible à la dissolution. L'émail se conserve mieux que la dentine, qui, elle, se conserve mieux que l'os (Driessens, 1980 ; Dauphin chapitre IV dans ce volume). Enfin, plusieurs études ont montré que tous les types d'articulation n'ont pas la même manière de se défaire et, par conséquent, pas la même valeur fonctionnelle dans l'évolution *post mortem* (Hill, 1979). Les dernières articulations à se défaire auront un potentiel de conservation plus élevé. Lyman (1994) propose comme succession de désarticulation naturelle chez quelques grands mammifères (Topi, Gazelle, Wildebeest, Vache, Zèbre) celle entre les membres antérieurs et le squelette axial, entre le sacrum et la 1<sup>e</sup> vertèbre caudale, puis les vertèbres caudales entre elles, entre la scapula et l'humérus, entre le crâne et la mandibule et en dernier, les vertèbres cervicales entre elles, d'abord l'axis et la 3<sup>e</sup> vertèbre cervicale, entre la 7<sup>e</sup> vertèbre lombaire et le sacrum et enfin entre le radius et l'ulna.

La structure et la composition des ossements vont directement conditionner tout processus modificateur et tous les phénomènes de conservation différentielle. Dans les sites archéologiques, l'intervention de l'Homme superpose son action à celle de la conservation différentielle en désorganisant, dispersant, fracturant les différents éléments anatomiques. Un élément absent peut correspondre à une absence réelle, à une disparition totale (destruction) ou à une dispersion (hors fouille), ce qui n'a pas la même signification : présence, absence, témoin virtuel.

Dans le domaine de la paléobotanique aussi on a assisté à l'émergence de la taphonomie. En ce qui concerne les plantes fossiles, ces dernières se présentent sous forme d'impressions, de structures perminéralisées et de structures organiques. Les plus courantes sont des restes de bois, des pollens, des spores, des algues, des feuilles qui sont rarement préservés en entier. La découverte de troncs d'arbre et de racines *in situ* a été décisive et Potonié (1910) a décrit un analogue actuel pour l'environnement et la formation du charbon dans des marécages à *Taxodium* d'un système deltaïque du sud-est des États-Unis (Cadée, 1991). Weigelt (1928), qui a étudié la taphonomie de restes de plantes du Permien supérieur d'Allemagne, a montré que leurs orientation, fragmentation, macération reflétaient différents stades de transport et de tri. Chaney (1924) s'est intéressé à la question de la représentativité des assemblages de plantes fossiles en comparant avec des analogues récents. Une synthèse sur la taphonomie des plantes est parue en 2004 (Martin-Closas et Gomez). Cependant, il existe relativement peu d'études sur ce sujet : il faut citer, de manière non exhaustive, les travaux de Ferguson (1985), Spicer (1989), Gomez *et al.* (2001), Greenwood (1991). Récemment, Mondini et Rodriguez (2006) se sont intéressées à la dégradation des restes de plantes contenus dans des fèces de carnivores. Pour les restes polliniques, la recherche des différences entre assemblages actuels et fossiles a été immédiatement une préoccupation des palynologues (Hesselman, 1919 ; Faegri et Iversen, 1964 ; Cushing, 1967 ; Stanley, 1966). Par contre, les aspects corro-

sion, conservation, transport des pollens ont reçu peu d'attention. Elsik (1966) a été l'un des premiers à s'intéresser à la préservation des pollens sous l'effet des types de sols, du transport, de l'oxydation (Havinga, 1969, 1984 ; Lebreton *et al.*, 2009). Des expériences sur les effets de la digestion des pollens dans l'estomac de prédateurs nocturnes ont été réalisées par Fernandez-Jalvo *et al.* (1999).

La préservation des insectes dans les sites fossilifères nécessite des conditions de fossilisation particulières. Martinez-Delclos *et al.* (2004) passent en revue les processus taphonomiques qui affectent les insectes ainsi que les sites et milieux de dépôts. Ils insistent sur les plus importantes sources d'insectes fossiles qui sont l'ambre et les calcaires lithographiques (Wang *et al.*, 2013).

## INTÉRÊT ET IMPORTANCE DE LA TAPHONOMIE

### Taphonomie et paléoécologie

Dès les premiers temps, Lawrence (1968) observe que la plupart des animaux marins ayant un corps mou (67 %) ont peu de chance d'être fossilisés, et donc que les assemblages marins sont loin d'être représentatifs des biocénoses originales. Avec Lawrence (1968), la biostratonomie devient une branche de la paléoécologie. En France, Roger (1974) introduit le terme "taphonomie" dans son livre de paléontologie générale puis en 1977 dans celui sur la paléoécologie. De même, Gall (1976) l'utilise dans un ouvrage introduisant les méthodes de la paléoécologie et présente des exemples tirés de différents sites paléontologiques célèbres. Il est le premier à expliquer le mécanisme exceptionnel de conservation des fossiles à corps mou des grès à *Voltzia* (Alsace) par leur préservation sous un voile microbien et un enfouissement rapide.

Les travaux d'Efremov sont repris et appliqués à des sites paléontologiques à hominidés d'Afrique de l'Est par Shipman (1981) et Behrensmeyer (1975), Behrensmeyer et Hill (1980), ce qui contribuera grandement à leur diffusion. Behrensmeyer et Kidwell (1985) étendent les objectifs de la taphonomie à l'étude des biais environnementaux qui résultent de l'enfouissement. Une synthèse publiée par Behrensmeyer *et al.* (2000) montre que les recherches en taphonomie ont démontré l'existence de plusieurs biais de conservation affectant la qualité des archives paléontologiques, qu'il peut exister une préservation sélective de certaines espèces et que des mélanges peuvent intervenir et modifier l'image paléoécologique fournie par les faunes fossiles.

Denys (1985), Andrews (1990) ont proposé une méthodologie permettant de quantifier les biais taphonomiques afin de permettre de déterminer le prédateur avien ou mammalien responsable des accumulations de petits vertébrés fossiles. Andrews (1990) a ainsi pu démontrer que plusieurs niveaux du site Pléistocène de Westbury (Grande-Bretagne) avaient été accumulés par la Chouette effraie ou par le Grand-duc. Il en a conclu que, ces rapaces étant généralistes, l'image paléoécologique du site donnée par les proies fossiles reflétait leur abondance dans le milieu (Denys, ce volume).

## Taphonomie et biostratigraphie

La reconnaissance de la durée d'accumulation des assemblages fossiles n'a été conceptualisée que dans les années 1980-1990 (Kidwell, 1998). Ainsi, en ce qui concerne l'histoire de la formation des sites et des différentes étapes de la fossilisation, Kidwell et Bosence (1991), Kidwell et Behrensmeyer (1988), Flessa (1993) et Kidwell (1998) montrent les remaniements existant dans ces accumulations et introduisent le terme de *time-averaging*. Ils s'appuient sur les travaux de Heim (1934) et Fürsich (1975, 1978) qui avaient défini le terme de condensation pour les sites fossilifères remaniés en milieu marin (fig. 2). Ces deux auteurs distinguaient les assemblages condensés sous l'effet de l'environnement (les fossiles s'accumulent sur de courtes périodes de temps en provenant de milieux écologiques différents) de ceux condensés stratigraphiquement (accumulés sur de longues périodes de temps géologique et montrant des espèces provenant de chronozones successives mélangées). Des modèles généraux pour la formation des assemblages fossiles incorporant le transport, la destruction des squelettes et coquilles, le *time-averaging* avaient été formulés auparavant par Johnson (1960) et Fagerstrom (1964).

La définition originale du terme "*time-averaging*" (ou condensation) remonte à Walker et Bambach (1971). Il désigne les situations où les restes fossiles s'accumulent à partir d'une communauté vivante pendant le temps (relativement long) requis pour déposer le sédiment les accompagnant. Il s'agit d'estimer le décalage entre le mode d'accumulation des organismes et celui du sédiment (deux échelles différentes). En effet, les phénomènes de bioturbation et la réélaboration du sédiment font que les coquilles mettent plus ou moins de temps à s'accumuler, et que celles provenant de différentes couches sont mélangées ensemble dans un site fossile (fig. 2). Ces auteurs définissent différentes catégories

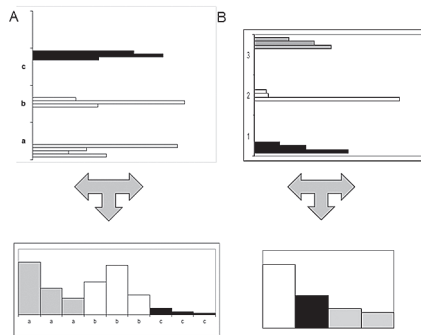


Figure 2 : Effets du *time-averaging* sur la biodiversité (d'après Fürsich 1990). (A) a, b, c et (B) 1, 2, 3 représentent des communautés composées d'espèces différentes symbolisées par les barres de fréquences des histogrammes. Les flèches grises représentent le temps. A : Le *time-averaging* augmente la richesse spécifique, les assemblages des trois communautés de périodes distinctes se retrouvent mélangés en fréquences différentes. Les espèces les plus abondantes à l'origine ne seront pas forcément les mieux conservées dans l'assemblage fossile. B : La dominance d'une espèce opportuniste (communauté 2) est abaissée dans le *time-averaging*.

de sites en fonction du *time-averaging* estimé. Cela va de quelques jours pour les sites qui représentent un “instantané” de fossilisation (ex : Pompei) à plusieurs milliers d’années (< 10 000 ans) pour les sites qui concentrent des assemblages accumulés en provenance d’environnements proches et stables, et parfois plusieurs millions d’années (ex : les phosphorites du Quercy).

Fernandez-Lopez (1985, 1991) développe les concepts taphonomiques adaptés à la biochronologie, ainsi que les notions de remaniement et de réélaboration, tandis que Denys *et al.* (1997) essaient de présenter les différents cas de remaniements et de mélanges dans les sites fossilifères, ainsi que leur origine. De même, Denys (1997) constate que la diversité des rongeurs fossiles du Plio-Pléistocène des sites karstiques d’Afrique du Sud est supérieure à celle des sites de plein air des sites d’Afrique de l’Est de la même époque, ce qui peut être attribué au *time-averaging*. Fernandez-Jalvo (1995) a appliqué les résultats de son étude taphonomique des petits mammifères d’Atapuerca (Espagne) à la résolution d’un problème de stratigraphie.

Sixto-Lopez et Fernandez-Jalvo (2002) ont proposé de préciser les termes “biostratonomie” et “diagenèse fossile” afin de clarifier le débat. Un début de classification des sites et des synthèses portant sur la comparaison des sites à l’échelle d’un bassin ou d’une région a été proposé (Behrensmeyer, 1999 ; Kidwell *et al.*, 1986). La notion d’histoire taphonomique qui s’adresse à la chronologie de la formation d’un site permet de reconstituer l’histoire d’un assemblage et d’en inférer le paléoenvironnement de manière plus précise. La notion de mode taphonomique (Behrensmeyer et Hook, 1992 ; Behrensmeyer, 2000) permet d’essayer, à l’échelle d’un bassin géologique, de rechercher les corrélations entre les différents modes d’accumulation des restes fossiles.

## Taphonomie et archéologie

C’est Poplin (1977) mais aussi André Leroi-Gourhan en 1984 qui, en publiant un petit article présentant les buts et objectifs de l’étude taphonomique de sites archéologiques, permettent la diffusion de la discipline en France. On retrouve l’application de la taphonomie aux sites archéologiques dans plusieurs chapitres de la table ronde sur la Taphonomie et la Modification osseuse (Patou-Mathis, 1994). Dans le même temps, l’ouvrage très complet sur la taphonomie de Lyman (1994) constitue l’un des premiers essais d’intégration de la taphonomie dans les travaux d’archéozoologie, discipline récente. L’étude de la densité structurale osseuse et de sa valeur pour la consommation humaine a permis par exemple à Brain (1981) ou Lyman (1984, 1994) de séparer les effets humains sur la conservation différentielle des os de ceux liés à l’environnement ou à d’autres prédateurs. En 2010, Lyman montre la diffusion des idées d’Efremov dans la communauté des archéologues, et les différentes conceptions que les archéologues ont du terme “taphonomie”. Il rappelle que la définition originelle d’Efremov (1940) concernait les animaux et que ce terme a très vite été employé pour les plantes. Selon Lyman (2010), le premier usage du mot “taphonomie” dans la littérature archéologique remonte à White (1979). La différence entre le matériel biologique et les vestiges

archéologiques, c'est que ces derniers s'accumulent à la fois sous une action naturelle et culturelle. Certains archéologues ont utilisé cette dualité pour restreindre la taphonomie aux seuls processus naturels (ou non-culturels), créant ainsi une grande confusion. En effet, selon Lyman (2010), cette définition ne correspond pas au terme créé par Efremov, beaucoup plus large car considérant la transition biosphère-lithosphère. Ainsi, selon cet auteur, la taphonomie fait partie du processus de formation des sites archéologiques, processus qui implique les organismes vivants et leurs ossements, mais également les pierres, les argiles, les objets en bois, les outils fabriqués par l'Homme, etc. Il donne donc une définition plus large de la taphonomie, qui concerne à la fois les processus naturels et culturels et les agents qui influencent les données biotiques. Limiter l'étude taphonomique d'un site archéologique à l'étude de la conservation différentielle des os semble donc une démarche réductrice. Dominguez-Rodriguo *et al.* (2011), en réponse à l'article de Lyman (2010), montrent que la discipline étant en pleine évolution, sa définition doit suivre celle de la pratique et évoluer pour incorporer l'étude des processus dynamiques de modification des propriétés originales de toutes les composantes de tous les assemblages paléontologiques, archéologiques, en incluant leurs matériaux et leur contexte.

La taphonomie des charbons de bois dans les sites archéologiques fait actuellement l'objet de nombreux travaux, suivant la même démarche que pour les ossements ou les autres objets archéologiques, car ils permettent d'identifier les plantes utilisées par l'Homme (Théry-Parisot *et al.*, 2010 ; Allué *et al.*, 2009), le type de décomposition du bois, de combustion et de processus post-dépositionnel.

## TAPHONOMIE EXPÉRIMENTALE

Comment étudie-t-on la formation des sites fossilifères ? On utilise une approche hypothético-déductive essentiellement comparative. On procède par analyse des phénomènes actuels (néotaphonomie) ou par expérimentation (taphonomie expérimentale) pour mieux comprendre les lois de la fossilisation. La taphonomie expérimentale peut être entreprise en milieu naturel (*in situ*) ou au laboratoire.

L'expérimentation est une méthode scientifique basée sur l'usage d'expériences pour vérifier des hypothèses et en déduire des processus. Comme les agents taphonomiques sont nombreux et leur action mal connue, la discipline se prête bien à ce type d'approche. Dans une revue exhaustive, Denys (2002b) présente les différentes expérimentations qui ont été réalisées afin de vérifier et décrire l'importance des effets de différents agents physico-chimiques. Un recensement de la littérature montre que plusieurs expériences ont été réalisées dans le domaine de l'archéozoologie (effets du feu, de la cuisson, du dépeçage, de la désarticulation, de la fracturation) pour mieux comprendre les effets de l'action humaine sur les accumulations osseuses et pouvoir les distinguer d'effets naturels. De même, des expérimentations concernant la digestion par les prédateurs, le grignotage par le Porc-épic, le transport, le climat, le sol, le

piétinement ont été réalisées (Denys 2002b). Par exemple, Denys *et al.* (1995) ont simulé au laboratoire les effets de la digestion par les prédateurs aviens et mammaliens en faisant agir à température et pH contrôlés des acides et des enzymes sur des os frais. Plus récemment, Andrews et Fernandez-Jalvo ont proposé de nouvelles expériences pour définir les effets de l'eau et du sédiment sur les os, et les effets des sucs digestifs sur les dents.

Plus rares sont les travaux expérimentaux s'intéressant à l'enfouissement et aux phénomènes post-enfouissement. Andrews (1995) a décrit plusieurs expérimentations en cours, comme celle où des os bouillis expérimentalement ont été intentionnellement déposés dans de la terre en 1961 (Overton Down, Grande-Bretagne) par des archéologues (Jewell, 1963). Deux os exhumés en 1993, issus de cette expérience, ont été examinés par Armour-Chelu et Andrews (1994). Deux autres expérimentations commencées en 1977 à Draycott, Somerset (Grande-Bretagne), suivent le devenir d'ossements déposés à l'entrée d'une grotte (Andrews, 1995). Pour simuler les effets des acides humiques sur les dents de mammifères, Dauphin *et al.* (2013) ont plongé des dents de cochon dans une solution d'extraits de sols pendant deux mois, et ont observé les modifications de la microstructure de l'émail et de la dentine à l'aide d'un microscope électronique à balayage et d'un microscope à force atomique. Smoke et Stahl (2004) ont comparé des os provenant de pelotes de régurgitation et des os frais compactés dans du sédiment de granulométrie variable, et observé que les assemblages compactés conservaient la signature de leur origine. Des expérimentations ont été effectuées sur les pollens (Havenga, 1984 ; Fernandez-Jalvo *et al.*, 1999), les insectes (Martinez-Delclos *et al.*, 1993) et toutes sortes d'invertébrés.

Enfin, quelques travaux se sont intéressés à la formation des sites archéologiques dans leur ensemble. Citons notamment le projet TRAVEX (Carbonell *et al.*, 1996) qui

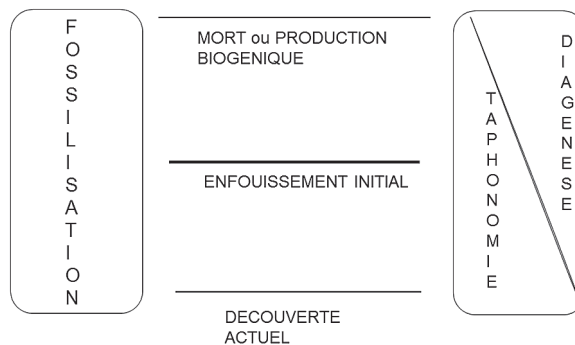


Figure 3 : La taphonomie fait partie intégrante de l'étude de la fossilisation, tout comme l'étude de la diagenèse, d'après Fernandez-Lopez et Andrews (1992). Contrairement à ce qu'admettent certains auteurs, la diagenèse ne commence pas à l'enfouissement mais avant. Il vaut mieux se référer aux processus biologiques, physico-chimiques pré- syn- et post-enfouissement qu'aux processus biostratigraphiques qui sont limités aux phénomènes conduisant à la stratification des dépôts.



a essayé de reproduire les processus physico-bio-géochimiques d'un abri-sous-roche et de simuler leurs effets. Ces projets sont toujours en cours. Dans cet ouvrage, Masson *et al.* présentent des résultats d'une expérimentation montée pour comprendre les effets de l'alternance gel/dégel sur des amas d'outils taillés, leur disposition et les altérations de leur surface.

## CONCLUSIONS

Depuis les années 1980, on assiste à une augmentation exponentielle des articles de taphonomie, due notamment à la traduction en anglais des différents ouvrages fondateurs et la création d'une revue scientifique (*Journal of Taphonomy*). Cependant, les recherches sur la taphonomie des plantes, des invertébrés, des vertébrés, des outils lithiques et des céramiques se sont développées de manière indépendante. Plus récemment, la taphonomie des parois des grottes ornées a vu le jour (Paillet et Man-Estier, ce volume). Les investigations sur les milieux actuels sont loin d'être terminées et elles reposent toujours en grande partie sur le principe d'actualisme, qui peut parfois sous-estimer les changements produits dans les communautés fossiles.

Ce foisonnement de publications et d'approches a favorisé le développement de nouvelles méthodes d'analyse des sites, plus rigoureuses et permettant une approche quantitative et expérimentale de l'étude des restes fossiles et de leur préservation.

La taphonomie est une science multidisciplinaire, remarquable par son approche systématique. Cependant, très peu de travaux essayent d'utiliser les méthodes de la modélisation et de l'expérimentation, pourtant riches d'informations, susceptibles d'apporter dans le futur une meilleure connaissance des processus mis en œuvre pendant la fossilisation et la formation des sites archéologiques et paléontologiques.

## BIBLIOGRAPHIE

- ABEL, O. (1927) - *Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit* (2<sup>nd</sup> edition), G. Fischer, Jena, 648 p.
- ALLUE E., EUBA, I., SOLE A. (2009) - Charcoal taphonomy: the study of the cell structure and surface deformation of *Pinus sylvestris* type for the understanding of formation processes of archaeological charcoal assemblages. *Journal of Taphonomy*, 7: 57-72.
- ANDREWS, P. (1995) - Experiments in taphonomy. *Journal of Archaeological Science*, 22: 147-153.
- ANDREWS, P., COOK, J. (1985) - Natural modifications to bones in a temperate setting. *Man*, 20: 675-691.
- ANDREWS, P., ARMOUR-CHELU, M. (1998) - Taphonomic observations on a surface bone assemblage in a temperate environment. *Bulletin de la Société géologique de France*, 169 (3) : 433-442.
- ARMOUR-CHELU, M., ANDREWS, P., (1994) - Some effects of bioturbation by earthworms (*Oligochaeta*) on archaeological sites. *Journal of Archaeological Science*, 21: 433-443.
- ARMOUR-CHELU, M., ANDREWS, P., (1996) - Surface modifications on bone. In : *The Experimental earthworks Project 1960-1992*, (M. Bell ed.), 178-185, English Heritage.
- BAILLEAU J.-G. (1869) - *Grotte des Fées de Châtelperonn*. Moulins : Desrosiers, 21 p.
- BEHRENSMEYER, A.K. (1975) - The taphonomy and palaeoecology of the Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 146 : 473-578.
- BEHRENSMEYER, A.K., HILL, A. (1980) - *Fossils in the Making* (Chicago: Univ. Chicago Press), 1-338.
- BEHRENSMEYER A.K. (1991) - Terrestrial vertebrate accumulations. In : *Taphonomy realising the data locked in the fossil record*. *Topics in Geobiology* (P.A. Allison et D.E.G. Briggs eds.), Plenum Press, New Yorks vol. 9, p. 291-335.
- BEHRENSMEYER A.K. (1999) - Review of Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate like Mammals. In : *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (C.M. Janis, K.M. Scott , L.L. Jacobs eds), 155, p. 341-345.
- BEHRENSMEYER A.K. (2000) - Taphonomy: 3.3.7. Terrestrial Vertebrates. In : *Palaeobiology II* (D.E.G. Briggs, P.R. Crowther eds), p. 318-321.
- BEHRENSMEYER A.K., HOOK R. (1992) - Paleoenvironmental Contexts and Taphonomic Modes. In : *Terrestrial Ecosystems Through Time* (A.K. Behrensmeier, J. Damuth, W. Di Michele, R. Potts, H.-D. Sues, S.L. Wing eds), The University of Chicago press, Chicago and London, p. 15-136.
- BEHRENSMEYER A.K., KIDWELL S.M. (1985) - Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*, 11: 105-119.
- BEHRENSMEYER A.K., KIDWELL S.M., GASTALDO R.A. (2000) - Taphonomy and Paleobiology. *Paleobiology*, 26 (4), Supplément : 103-144.
- BOUCHUD J. (1975) - La conservation différentielle des os et le problème des mesures biométriques. In : *Problèmes actuels de Paléontologie. Évolution des Vertébrés*. Paris, Colloque international, CNRS, 218, p. 861-871.
- BOUCHUD J. (1976) - Nouvelles recherches sur la conservation des os. IX<sup>e</sup> Congrès de l'UISPP, Nice, septembre 1976, Prétrirage, Thèmes Spécialisés, B, p. 53.
- BOUCHUD J. (1977) - Étude de la conservation différentielle des os et des dents. In : *Approche écologique de l'Homme fossile* (H. Laville et J. Renault-Miskowski dir.). *Bulletin de l'Association Française pour l'Étude du Quaternaire*, 47 (supplément) : 69-73.
- BRAIN, C.K. (1981) - The hunters or the hunted? An introduction to African cave taphonomy. Univ. Chicago Press, p. 1-365.
- BUCKLAND, W. (1822) - Account on an assemblage of fossil teeth and bones of elephant, rhinoceros, hippopotamus, bear, tiger, and hyaena, and sixteen other animals; discovered in a cave at Kirkdale, Yorkshire in the year 1821. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 112 : 171-237.
- BUCKLAND, W. (1824) - Reliquiae diluvianae: or, observations on the organic remains contained in caves, fissures, and diluvial gravel and other geological phenomena, attesting the action of an universal deluge, *Ann* : 36-38.
- CADEE G.C. (1991) - The history of Taphonomy. In : *The processes of Fossilization* (S.K. Donovan ed.), Belhaven Press, London, p. 3-21.
- CAMPBELL, I.D. (1991) - Experimental mechanical destruction of pollen grains. *Palynology*, 15 : 29-33.
- CAMPBELL I.D., CAMPBELL C. 1994. Pollen preservation: experimental wet-dry cycles in saline and desalinated sediments. *Palynology*, 18 : 5-10.
- CARBONELL, E., PLAJA, S., CANELLAS, J., FERNANDEZ-JALVO, Y., ALLUÉ, E., CACERES, I., DIAZ, R., GARCIA-ANTON, D., GARDELLA, R., GUERRERO, J.M., HERNANDEZ, R., MANEZ, M., PASTO, I., SALA, R., VALLVERDO, J. (1996) - Travex: travertine experimental reproduction of a middle paleolithic site, Abric Romani (Barcelone, Spain). In : *IF Reunion de Tafonomia y fosilizacion* (G. Melendez Hevia, M. Fernanda Blasco Sancho and I. Perez Urrestiu eds.), Institucion "Fernando el Catolico", Zaragoza, p. 83-88.
- CHANEY, R.W. (1924). Quantitative studies of the Bridge Creek flora. *American Journal of Sciences*, 5th series, 8 (44) : 126-144.
- CUVIER, G. (1812) - *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes, ou l'on rétablit les caractères de plusieurs espèces d'animaux que les révolutions du globe paroissent avoir détruites*. Deterville, Paris, 583 p.
- CUSHING, E. J. (1967) - Evidence for differential pollen preservation in Late Quaternary sediments in Minnesota. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 4 : 87-101.
- D'ORBIGNY, M.A. (1849) - *Cours élémentaire de paléontologie et de géologie stratigraphiques*, vol. 1, Masson, Paris, 310 p.

- DAUPHIN, Y., KOWALSKI, K., DENYS, C. (1994) - Assemblage data and bone and teeth modifications as an aid to palaeoenvironmental interpretations of the open-air Pleistocene site of Tighenif (Algeria). *Quaternary Research*, 42 : 340-349.
- DAUPHIN, Y., MASSARD, P., QUANTIN, C., MONTUELLE, S. (2013) - Experimental in vitro dissolution of the dentine of teeth of *Sus scrofa* (Mammalia, suidae) : chemistry and microstructural alterations. *Archaeometry*, 55 : 134-147.
- DAVIS, M.B. (1968) - Pollen grains in lake sediments: redeposition caused by seasonal water circulation. *Science*, 162 : 796-799.
- DAVIS, M.B., BRUBAKER, L.B. (1973) - Differential sedimentation of pollen grains in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 18 : 635-646.
- DENYS, C., (1985) - Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouette du Botswana (Afrique australe). *Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle*, Paris, Section A (Zoologie), 7, 4 : 879-933.
- DENYS, C. (1997) - Rodent faunal lists in karstic and open-air sites of Africa: an attempt to evaluate predation and fossilisation biases on paleodiversity. *Cuadernos de Geología Iberica*, 23 : 73-94.
- DENYS, C. (2002a) - La fossilisation : une exception conjoncturelle. *Pour la Science*, 292 : 74-81.
- DENYS, C. (2002b). Taphonomy and experimentation. *Archaeometry*, 44 (3) : 469-484.
- DENYS, C., DAUPHIN, Y., FERNANDEZ-JALVO, Y. (1995) - Experimental taphonomy: preliminary results of the digestion of micromammal bones in the laboratory. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 321, Série IIa : 803-809.
- DENYS, C., FERNANDEZ-JALVO, Y., LAUDET, F. (1997) - Biochronology and Taphonomy: problems and solutions. In : Actes du Congrès Biochron'97, (J.P. Aguilar, S. Legendre, J. Michaux eds.), *Mém. Trav. E.P.H.E.*, Inst. Montpellier, 21: 55-65.
- DOMINGUEZ-RODRIGO, M., FERNANDEZ-LOPEZ, S., ALCALA L. (2011) - How can taphonomy be defined in the XXI Century? *Journal of Taphonomy*, 9 : 1-13.
- DRIESENS F.C.M. (1980) - The Mineral in bone, dentin and tooth enamel. *Bull. Soc. Chim. Belg.*, 89 (8) : 663-689
- EFREMOV, I.A. (1940) - Taphonomy: new branch of paleontology. *Pan-American Geologist*, 74 : 81-93.
- EFREMOV, I.A. (1953) - Taphonomie et annales géologiques. *Annales du Centre d'Études et de Documentation Paléontologique*, 4 : 1-196.
- ELSIK, W.E. (1971) - Microbial degradation of sporopollenin. In : *Sporopollenin* (Brooks, I., Grant, P.R., Muir, M., Van Gijzel, P., Shaw, G. eds.), Academic Press, New York, NY, p. 480-511.
- FAEGRI K., IVERSEN J. (1964) - *Textbook of pollen analysis* (2<sup>nd</sup> ed). Blackwell, Oxford, 340 p.
- FAGERSTROM, J.A. (1964) - Fossil communities in palaeoecology: their recognition and significance. *Geological Society of America Bulletin*, 75 (12) : 1197-1216.
- FERGUSON, D.K. (1985) - The origin of leaf-assemblages - new light on an old problem. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 46 : 117-188.
- FERNANDEZ-JALVO, Y., (1995) - Small mammal Taphonomy at la Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironmental interpretations. *Palaeogeography. Palaeoclimatology Palaeoecology*, 114 : 167-195.
- FERNANDEZ-LOPEZ, S.R. (1985) - Séquences sédimentaires et séquences taphonomiques. *Strata*, 2 (2) : 116-122.
- FERNANDEZ-LOPEZ, S.R. (1991) - Taphonomic concepts for a theoretical biochronology. *Revista Española de Paleontología*, 6 : 37-49.
- FERNANDEZ-LOPEZ, S.R. (1995). Taphonomie et interprétation des paléoenvironnements. *Geobios*, 18:137-154.
- FERNANDEZ-LOPEZ, S.R., FERNANDEZ-JALVO, Y. (2002) - The limit between biostratigraphy and fossil diagenesis. In : *Current topics on taphonomy and fossilization* (M. De Renzi, M.V. Pardo Alonso, M. Belinchon, F. Penalver, P. Montoya, A. Marquez-Aliaga eds), Valencia, p. 27-37.
- FLESSA, K.W. (1993) - Time-averaging and temporal resolution in recent shelly faunas. In : *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages* (S.M. Kidwell, A.K. Behrensmeier eds), p. 9-33.
- FÜRSICH, F.T. (1975) - Trace fossils as environmental indicators in the Corallian of England and Normandy. *Lethaia*, 8 : 151-172.
- FÜRSICH, F.T. (1978) - The influence of faunal condensation and mixing on the preservation of fossil benthic communities. *Lethaia*, 11: 243-250.
- FÜRSICH, F. T., ABERHAN, M. (1990) - Significance of time-averaging for palaeo community analysis. *Lethaia*, 23 : 143-152.
- GALL, J.-C. (1976) - *Environnements sédimentaires anciens et milieux de vie. Introduction à la paléoécologie*. Doin, Paris, p. 1-228.
- GAUDRY A. (1862) - *Animaux fossiles de l'Attique*. Paris, 2 vol., 474 p.
- GOMEZ B., MARTIN-CLOSAS C., MEON H., THEVENARD F., BARALE G. (2001) - Plant taphonomy and palaeoecology in the lacustrine Uña delta (Late Barremian, Iberian Ranges, Spain). *Palaeogeography. Palaeoclimatology Palaeoecology*, 170 : 133-148.
- GREENWOOD D.R. (1991) - The taphonomy of plant macrofossils. Chap. 7. In : *The processes of fossilization* (D.R. Greenwood ed), Columbia, New York, p. 141-169.
- GUTHRIE R.D. (1967) - Differential preservation and recovery of Pleistocene large mammal remains in Alaska. *Journal of Palaeontology*, 41 : 243-246.

- HARLÉ E. (1892) - Coupe du repaire de Hyènes de Montsaunès. *Bulletins de la Société d'histoire naturelle de Toulouse*, Proc.-verb. 16 mars : XV-XVII.
- HAVINGA, A.J. (1964) - Investigation into the differential corrosion susceptibility of pollen and spores. *Pollen Spores*, 6 : 621-6.
- HAVINGA, A.J. (1967) - Palynology and pollen preservation. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 2 : 81-98.
- HAVINGA, A.J. (1971) - An experimental investigation into the decay of pollen and spores in various soil types. In : *Sporopollenin* (J. Brooks, P.R. Grant, M.D. Muir, P. Van Gijssel, G. Shaw eds.), Academic Press, London, p. 446-478.
- HAVINGA, A.J. (1980) - A 20-year experimental investigation into the differential corrosion susceptibility of pollen and spores in various soil types. *Pollen Spores* 26 :541-558.
- HESSSELMAN, H. (1919) - Iakttagelser över skogsträd-pollens spridningsförmåga. *Meddelanden från Statens Skogsforsöksanstalt*, 16 : 27-39.
- HOLLOWAY, R.G. (1989.) - Experimental mechanical pollen degradation and its application to Quaternary age deposits. *Tex. J. Sci.*, 41 : 131-145.
- HEIM, A. (1934). - Stratigraphische Kondensation. *Eclogae Geologicae Helvetica*, 27 : 372-383.
- HENRI-MARTIN L., 1907-1909 : (1907) - Présentation d'ossements utilisés de l'époque moustérienne, *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 4 (5) : 269-277.
- HILL, A. (1979) - Disarticulation and scattering of mammal skeletons. *Paleobiology*, 5 : 261-274.
- JEWELL, P.A. (1963) - The experimental earthwork on Overton Down, Wiltshire. 1960. BAR, London.
- JOHNSON, R.G. (1960) - Models and methods for analysis of the mode of formation on fossil assemblages. *Geological Society of America Bulletin*, 71 (7) : 1076-1086.
- KIDWELL, S.M. (1998) - Time-averaging in the marine fossil record: overview of strategies and uncertainties. *Geobios*, 30 : 977-995.
- KIDWELL, S.M., BEHRENSMEYER, A.K. (1988) - Overview: Ecological and evolutionary implications of taphonomic processes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63 : 1-14.
- KIDWELL, S. M., BOSENCE, D.J.W. (1991) - Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In : *Taphonomy: relasing the data locked in the fossil record* (P. Allison, D. Briggs eds), Plenum Press, New York, p. 115-209.
- KIDWELL, S.M., FÜRSICH, F.T., AIGNER, T. (1986) - Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaio*, 1 : 228-238.
- LAWRENCE, D.R. (1968) - Taphonomy and information losses in fossil communities. *Geological Society of America Bulletin*, 79 (1) : 1315-1330.
- LAWRENCE, D.R. (1971) - The nature and structure of Palaeoecology. *Journal of Paleontology*, 45 : 593-607.
- LAWRENCE, D.R. (1979) - Taphonomy. Biostratiny. Diagenesis of fossils – Fossildiagenese. In : *The encyclopaedia of Paleontology* (R.W. Fairbridge , D. Jablonski eds), Hutchinson & Ross, Stroudsburg, p. 793-799, 99-102, 245-247.
- LEROI-GOURHAN A. (1984) - L'esprit de la Taphonomie. *Anthropozoologica*, 1 : 61-63.
- LYELL, C. (1830-1833) - *Principles of Geology, being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by reference to causes now in operation*, vol.1 (1830), p. 1-511 ; vol. 2 (1832), p. 1-330, ; vol. 3 (1833), p. 1-109, Murray, London.
- LYMAN, R.L. (1984) - Bone Density and Differential Survivorship of Fossil Classes. *Journal of Anthropological Archaeology*, 3 : 259-299.
- LYMAN, R.L. (1994) - Vertebrate taphonomy. Cambridge Manuals. In : *Taphonomy*, Cambridge University Press, p. 1-524.
- LYMAN, R.L. (2010) - What Taphonomy is, what it isn't, and why taphonomists should care about the difference. *Journal of Taphonomy*, 8 : 1-16.
- MARTIN-CLOSAS C., GOMEZ B. (2004) - Taphonomie des Plantes et interprétations paléocéologiques. Une synthèse. *Geobios*, 37 : 65-88.
- MARTINEZ-DELLOS, X., BRIGGS, D.E.G., PENALVER E. (2004). - Taphonomy of Insects in Carbonates and amber. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203 : 19-64.
- MÖEBIUS, K. (1877) - Die Auster und die Austernwirtschafts, Berlin, Wiegandt, Hempel et Parey, : 1-126 (trad. anglaise H.J. Rice (1883), Report of the U.S. Commission of Fish & Fisheries (1880), Washington, 1883, p. 683-751.
- MONDINI M., RODRIGUEZ M.F. (2006) - Taphonomic analysis of Plant remains contained in carnivore scats in Andean South America. *Journal of Taphonomy*, 4 : 221-233.
- MORTILLET G. et MORTILLET A., 1900 (3<sup>e</sup> éd.) - *Le Préhistorique, origine et antiquité de l'homme*. Paris, C. Reinwald ; Schleicher Frères, 1<sup>re</sup> "Bibliothèque des sciences contemporaines", 709 p.
- MÜLLER, A.H. (1951) - Grundlagen der Biostratonomie. *Abhandlungen der deutsche Akademische Wissenschaft*, 1950 : 1-147.
- MÜLLER, A.H. (1963) - *Lehrbuch der Paläozoologie. I. Allgemeine Grundlagen. C. Die Fossilisationlehre*. Fischer, Jena, p. 17-134.
- MÜLLER, A.H. (1979) - Fossilization (Taphonomy). In : *Treatise on Invertebrates Paleontology, Part A* (R.-A. Robison, C. Teichert eds), Geological Society of America & University of Kansas Press, Boulder, Colorado, A2-A78.
- ORBIGNY, A. d' (1849). *Cours élémentaire de Paléontologie et de Géologie stratigraphique*. Vol.1, Chapitre de la fossilisation, Masson, Paris, p. 34-69.
- PATOU-MATHIS M. (1994) - *Outillage peu élaboré en os et bois de cervides* IV. 6<sup>e</sup> table ronde: Taphonomie, Bone Modification. *Artefacts*, CEDARC, 1-229.
- PRAT F. (1968) - Observations sur quelques ossements découverts dans la basse terrasse de l'Oise à Moru. Commune de Rhuys, Oise. In : *La Préhistoire , problèmes et tentatives*. CNRS éd., p. 337-348.

- POPLIN F. (1977) - Problèmes d'ostéologie quantitative relatifs à l'étude de l'écologie des Hommes fossiles. In : *Approche écologique de l'Homme fossile* (H. Laville et J. Renault-Miskovski dir.), *Bulletin de l'Association Française pour l'Étude du Quaternaire*, 47 (supplément) : 63-68.
- POPLIN F. (1983) - Essai d'ostéologie quantitative sur l'estimation du nombre d'individus. In : *Kölner Jahrbuch für Ur-und Frühgeschichte*. Festschrift Hermann Schwabedissen, 79, p. 153-164.
- POTONIE, H. (1910) - *Die Entstehung der Steinkohle und der Kaustobiolithe überhaupt*. Borntraeger, Berlin.
- PURDY E.G. (1968) - Carbonate diagenesis: An environmental survey. *Geol. Roman*, 7 : 183-228.
- QUENSTEDT, W. (1927). Beiträge zum Kapitel Fossil and Sediment vor um bei der Einbettung. *Neues Jahrbuch für Mineralogie und Paleontologie*, 58 (B) : 353-432.
- ROGER J. (1974). *Paléontologie générale*. Masson, Paris, 419 p.
- ROGER, J. (1977) - *Paléoécologie*. Masson, Paris, 171 p.
- RUTIMEYER, L. (1868) - *Die Grenzen der Thierwelt*. Bäle, Schweighauserische Verlagsbuchhandlung, 72 p.
- SEILACHER, A. (1970) - Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 96 : 421-452.
- SEILACHER, A. (1984) - Sedimentary structures tentatively attributed to seismic events. *Marine Geology*, 55 : 1-12.
- SEILACHER, A. (1992.) - Vendobionta and Psammocorallia: lost constructions of Precambrian evolution. *Journal of the Geological Society*, 149 (4) : 607-613.
- SHIPMAN, P. (1981) - *Life history of a fossil: an introduction to taphonomy and paleoecology*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 222 p.
- SMOKE, N.D., STAHL, P.W. (2004) - Post-burial fragmentation of microvertebrate skeletons. *Journal of Archaeological Science*, 31, 8 : 1093-1100.
- SPICER R.A. (1989) - The formation and interpretation of plant species assemblages. *Advances in Botanical Research*, 16 : 95-191.
- STANLEY, E.A. (1966) - The problem of reworked pollen and spores in marine sediments. *Mar. Geol.*, 4 : 397-408.
- TEICHERT C. (1995). Paleogeography of Central Arizona. *Geological Survey professional Paper*, 464 : 1-177.
- THERY-PARISOT, I., CHABAL, L., CHRZAVZEZ J. (2010) - Anthracology and taphonomy, from wood gathering to charcoal analysis. A review of the taphonomic processes modifying charcoal assemblages, in archeological contexts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 291: 142-153.
- TÜCKER, M.E., Bathurst, R.G.C. (1990) - Carbonate diagenesis. *Int. Assoc. Sedimentologists Reprint Series*, 1: 1-312.
- WASMUND E. (1926) - Biocoenose und Thanatopcoenose. Biosociozoologische studie über Totengesellschaften. *Archiv Hydrobiologie*, 17: 1-116.
- WALKER, K.R., BAMBACH, R.K. (1971) - The significance of fossil assemblages from fine-grained sediments: time-averaged communities. *Geological Society of America Abstracts with programs*, 3 : 783-784.
- WANG B., ZHANG, H., JARZEMBOWSKI, E.A., FANG, Y., ZHENG, D. (2013) - Taphonomic variability of fossil insects: a biostratigraphic study of Palaeontinidae and Tettigarctidae (Insecta: Hemiptera) from the Jurassic Daohugou Lagerstätte. *Palaios*, 28 : 233-242.
- WEIGELT J. (1919) - Geologie und Nordsee fauna. *Der Steinbruch*, 14, 228-231, 244-246
- WEIGELT, J. (1927a) - *Resente wirbeltierleichten und ihre Paläobiologische bedeutung*. Max Veg Verlag, Leipzig. Traduit en 1989 : *Recent vertebrates carcasses and their paleobiological implications*. University of Chicago press, Chicago, 227 p.
- WEIGELT, J. (1927b) - Über Biostratonomie. *Der Geologe*, 42 : 1069-1076.
- WEIGELT, J. (1928) - Die Pflanzenreste des mitteldeutschen Kupferschiefers und ihre Eischtaltung ins Sediment. *Fortschritte der Geologie und Paläontologie*, 6 : 395-592.
- WEIGELT, J. (1933) - Die Biostratonomie der 1932 auf der Grube Cecilie im mittleren Geiseltal ausgegrabenen Leichenfelder. *Nova Acta Leopoldina* (N. F.), 1: 157-174.
- WHITE, J.R. (1979). Sequencing in-site taphonomic processes: the lesson of the Eaton Briquets. *Mid-Continental Journal of Archaeology*, 4 : 209-220.
- WILSON, M.V.H. (1988) - Taphonomic processes: information loss and information gain. *Geoscience Canada*, 15 : 131-148.