Processus géologiques de formation des sites et principaux agents taphonomiques

Christiane Denys

Institut de systématique, Evolution, Biodiversité, ISYEB – UMR 7205 CNRS MNHN UPMC EPHE
Muséum national d'Histoire naturelle, Paris

1 Introduction

Les fossiles sont des restes d'organismes morts dans le passé et accumulés dans des roches le plus souvent sédimentaires. Ces accumulations en contexte géologique forment ce que l'on appelle des sites qui nécessitent souvent une action humaine (fouilles paléontologiques ou archéologiques) pour en dégager les fossiles. Il est très rare de tomber sur un organisme fossilisé seul car il est assez difficile à repérer lors des prospections. On parle de site paléontologique lorsque l'accumulation s'est uniquement formée sous l'effet de processus géologiques et biologiques sans intervention humaine tandis que les sites archéologiques combinent en plus les effets des interventions humaines principalement au Quaternaire.

Les accumulations fossiles dépendent de l'environnement dans lequel les organismes vivaient (milieu terrestre ou marin, climat). Elles ont existé de tout temps depuis les débuts de la vie sur terre. Elles dépendent également de l'environnement de dépôt (nature du sol et du sédiment, types de circulations d'eau). On dit des assemblages fossiles qu'ils appartiennent à un taphofaciès. Le concept de taphofaciès a été introduit en 1986 pour les assemblages d'invertébrés fossiles [1]. Ces derniers auteurs utilisaient la taphonomie des coquilles pour définir le faciès comme étant un type de dépôt dans lequel les patrons de représentation, fragmentation sont semblables et reflètent l'environnement sédimentaire lors de l'enfouissement. Pour les vertébrés, la notion de Mode taphonomique (= un sous-ensemble de taphofaciès) a été introduite en 1988 [2] et implique que l'environnement de dépôt se corrèle avec un patron taphonomique particulier. C'est avec l'objectif de décrire des modes taphonomiques que l'analyse de 36 sites mésozoïques et Cénozoïques a été effectuée à l'aide de 12 caractères taphonomiques pour en extraire les ressemblances [3]. Ce travail montre surtout la complexité des patrons et des facteurs taphonomiques intervenant dans la

formation des sites à Vertébrés terrestres. Cependant, 34 des 36 sites analysés lors de cette étude représentaient des sites de plein air fluvio-lacustres et l'échantillon traité ne prenait pas en compte l'ensemble des faciès connus.

Dans les périodes quaternaires on distingue trois grands types de sites : grottes, avens, plein-air. Chacun de ces types de sites s'est formé selon des conditions physico-chimiques différentes et les fossiles en porteront la trace. Nous allons détailler ici les conditions de formation de chaque type de site. Rappelons que la taphonomie à pour un de ses buts principaux l'étude des mécanismes de fossilisation et cherche aussi à reconstruire l'histoire taphonomique des sites [4]. Un objectif majeur est de retracer la proximité entre l'origine des fossiles et l'endroit où ils ont été découverts comme fossiles (allochtonie versus autochtonie) afin d'obtenir une étude paléoécologique fiable.

Cet aspect des études taphonomiques peut se diviser en deux sous-disciplines : la biostratinomie [5] et la diagénèse [6] dont les définitions ont été précisées récemment [7, 8]. Traditionnellement on parlait de diagénèse à partir de l'enfouissement des fossiles, hors il semble que la diagénèse peut survenir de manière précoce dès la mort d'un animal et les processus examinés par ces deux approches ne sont pas liés au temps mais plutôt à l'environnement au sens large [9]. Enfin, le concept selon lequel les fossiles sont assimilés à des particules sédimentaires en taille et conformation pour reconstruire les processus sédimentaires date de 1973 [10].

Principaux types de sites terrestres

Bishop [11] a dressé une classification des paléoenvironnements fossilifères en régime continental. Il utilise pour sa classification 3 critères importants : la géométrie, lithologie, sédimentologie et le contenu biologique des roches ; la distribution spatiale, l'aire des strates ; le temps de formation des sédiments et des accumulations.

Il distingue quatre grandes catégories de sites possibles pour lesquels nous indiquons quelques exemples.

La première catégorie comprend les zones de tectonique active qui provoquent une sédimentation fréquente et cyclique, parmi celle-ci les sites à Hominidés de la vallée du Rift ou les formations des Siwaliks d'Inde et du Pakistan sont bien connus. Les zones volcaniques (parfois associés à la catégorie A) donnant des coulées de laves de composition pétrologique particulières (carbonatites, tufs...) favorisant la préservation des organismes morts constituent la deuxième catégorie. Les sites d'Olduvai Bed I ou de Laetoli en Tanzanie en représentent d'excellents exemples [12]. Les éruptions à libération de nuées ardentes ou de gaz toxiques en tuant des milliers d'organismes sont également des bons accumulateurs, on peut citer l'éruption du Mont St Helens en 1980 [13], celle d'il y a environ 10 Ma (Nebraska), plus près de nous Pompéi.

Les marges continentales avec les deltas, les estuaires, les lagons, les grottes marines font partie de la troisième catégorie d'accumulations. Le site paléontologique de Langebaanweg est un exemple d'estuaire ayant piégé sur ses marges de très nombreux ossements pliocènes [14] (Figure 1).

La dernière catégorie d'accumulations comprend les bassins intérieurs, les pièges et les sites d'enfouissement temporaires. Dans ces bassins on peut distinguer les sites la-

custres, fluvio-lacustres, les marécages, les tourbières, les grottes, les avens, les déserts chauds ou froids. Des assemblages de grands vertébrés miocènes du Pakistan accumulés dans des méandres d'un paléofleuve et les variations de la liste faunique associées à la taille du sédiment ont été décrits [15]. Différents milieux d'accumulation du paléodelta de l'Omo (Éthiopie) sont très riches en fossiles [16]. Les marécages bitumineux de Rancho La Brea ont piégé sur plusieurs milliers d'années une exceptionnelle faune du Quaternaire, les permafrosts de Sibérie sont célèbres pour les restes congelés de mammouths et autres grands mammifères quaternaires [17, 18, 19].

Ces différents environnements d'enfouissement, leur devenir sédimentaire sont susceptibles de laisser des traces particulières sur les restes retrouvés dans les assemblages fossilisés. À l'aide de certains exemples nous allons tenter d'en retracer les grandes caractéristiques.

La stratigraphie des grottes est très complexe et les variations de faciès sont très fréquentes en fonction de la topographie du plancher et la distance à la source du remplissage [20, 21]. Les remplissages karstiques sont souvent dépourvus de stratigraphie et sujets à de nombreux mélanges [22]. Dans les gisements de plein-air, les zones de deltas, de méandres produisent des structures sédimentologiques complexes (variations latérales de faciès, sédimentation entrecroisée...) qui doivent être analysées de façon précise [16, 23]. Il est donc important de bien connaître la provenance exacte d'un os avant toute analyse ainsi que d'examiner sa contemporanéité avec le sédiment.

2 Approches méthodologique

Pour comprendre la mise en place d'un site fossilifère il est primordial de séparer les agents taphonomiques liés à l'action humaine ou animale de ceux dus aux forces climatiques, sédimentaires, tectoniques, physico-chimique qui président à la mise en place de ce dernier. Pour cela on dispose de deux moyens : l'étude de la relation fossile-sédiment et celle de la recherche des stigmates laissés par les agents taphonomiques qui interviennent avant, pendant et après l'enfouissement. Ces agents ont été présentés en détails dans un ouvrage récent [24], nous en ferons le tour brièvement dans ce chapitre.

2.1 Étude de la relation os-sédiment

Au niveau méthodologique, la relation fossile-sédiment doit s'étudier lors des fouilles. Ainsi, pour les os d'une taille supérieure à 2 cm il est important de relever leur orientation, leur pendage, leur couleur et leur aspect. L'idéal est de dresser un carroyage (1 x 1m) et de prendre l'altitude, les coordonnées X-Y-Z de chaque élément osseux suivant les méthodes archéologiques en vigueur (Figure 1). Si ces techniques sont courantes en archéologie ce n'est pas le cas dans les sites paléontologiques plus anciens.

À partir des relevés effectués pour chaque carré, on peut établir des cartes de distribution spatiale des éléments osseux et autres (pierres, artéfacts...). Des fouilles taphonomiques dans le site Oligocène du Quercy de Pech Crabit (aven piège) ont montré une concentration des os de microvertébrés le long de la paroi Sud et une

absence de pierres de plus grande taille dans cette zone (Figure 2). Ceci pourrait traduire la présence de pelotes tombées du nid d'un rapace s'abritant le long de la paroi ou d'un abri de petit carnivore (chambre latérale) comme en témoignent les traces de digestion et les coprolithes retrouvés dans ce site [25,26].

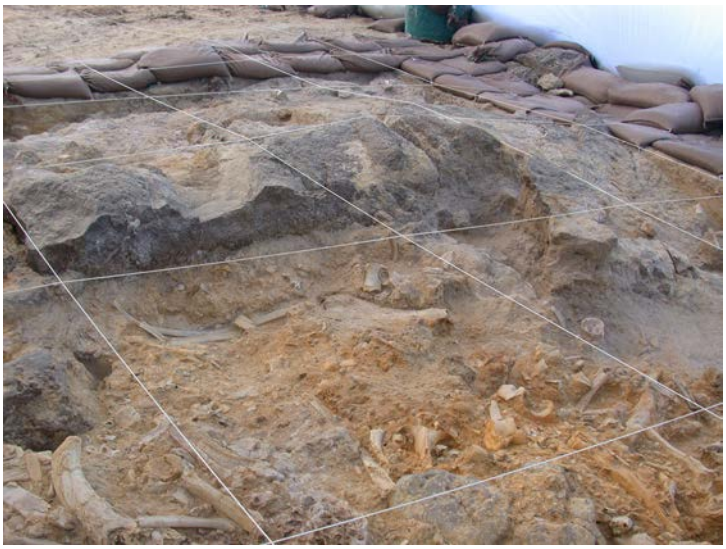


Figure 1 – Carroyage du site de Langebaanweg (Pliocène inférieur de la région du Cap, Afrique du Sud).

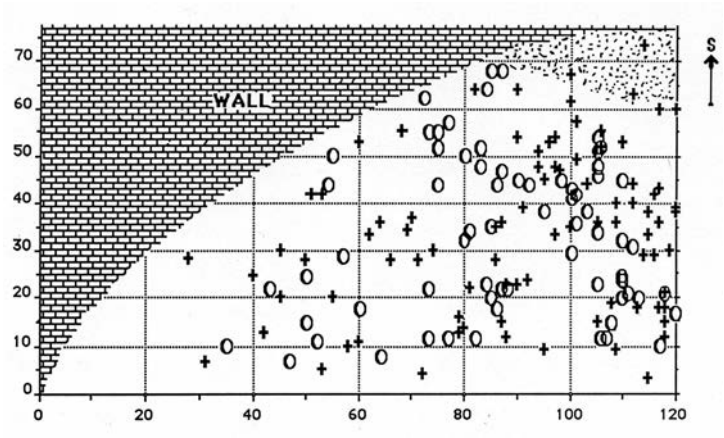


Figure 2 – Distribution spatiale des éléments osseux (+), des pierres (0) et concentration des micromammifères (...) sur un mètre carré de sédiment (argile rouge) du remplissage karstique de Pech Crabit (Oligocène, Quercy). Wall = paroi de calcaire. (D'après Laudet *et al.* [26].)

2.2 Analyse de la distribution spatiale

Les différents agents de concentration des fossiles dans des zones particulières comme les hominidés dans les grottes ou les abris, les courants peuvent laisser des schémas particuliers de distribution spatiale. Un rapace nocturne peut nicher à l'entrée d'une grotte et y laisser ses pelotes s'accumuler sur un espace réduit [27].

Sur les faunes actuelles : Behrensmeyer à l'Est Turkana identifie tous les fragments osseux de plus de 5 cm dans vingt carrés de 10 x 10 m dans trois environnements : chenaux, fluviatile, deltaïque [16]. Elle calcule la fréquence de chaque taxon dans chaque environnement et montre que l'abondance relative des classes de vertébrés dans les assemblages fossiles reflète leur abondance originale. Les animaux terrestres sont plus abondants dans les milieux terrestres, de même pour les animaux aquatiques, mais l'abondance des animaux terrestres était identique dans les milieux terrestres et aquatiques.

L'orientation préférentielle de certains os dans une couche peut refléter une position de vie, bioturbation, axe d'un courant. On prend l'orientation suivant le grand axe de l'os. Les histogrammes de directions basés sur des valeurs de 10 en 10 degrés sont présentés sur des diagrammes en rose (Figure 3). L'interprétation de ces diagrammes est délicate.

Trois modèles de base sont connus [28,29]. Ainsi dans le modèle I : les particules sont fortement orientées suivant un seul axe préférentiel ; ceci résulte de l'action d'un fort courant sur des particules homogènes. Pour le modèle II : les particules sont orientées suivant un premier axe majeur et un second, perpendiculaire à ce dernier (*cross pattern* obtenu par Voorhies dans ses expériences) ceci pourrait résulter d'un assemblage combinant des os orientés le long du paléocourant et d'autres apportés lors d'épisodes de crues. Le modèle III représente un cercle parfait et signe l'existence d'une distribution résultant du hasard sans orientation préférentielle. Les ossements doivent montrer un alignement préférentiel parallèle ou perpendiculaire à l'axe du paléocourant lors de l'examen de la granulométrie et de l'orientation des particules sédimentaires [30,31].

On peut ensuite transformer les diagrammes en rose en histogramme ; cependant, pour avoir une information complète, il faut disposer de plus de soixante-douze os. Les différences entre le modèle et la représentation obtenue par les fossiles sont testées statistiquement.

Divers auteurs ont utilisé ces méthodes pour la formation des fabriques des sites Paléolithiques de terrasses alluviales, de versants et de pieds de grottes où les mécanismes d'enfouissement sont complexes [32, 33]. En effet, des mécanismes de transport particulaire (éboulisation, ruissellement) ou en masse (reptation, la solifluxion, les coulées de débris et les coulées sèches, dans lesquels les éléments grossiers tendent à acquérir une orientation préférentielle dans le sens du déplacement), peuvent intervenir pour déplacer secondairement une concentration originale. Ainsi, les diagrammes en rose des artéfacts et de la faune montrent un alignement préférentiel dans la direction de la paléorivière et dans le sens de la pente de la terrasse vers la rivière pour des sites Paléolithiques de plein-air du nord de la France [34,35].

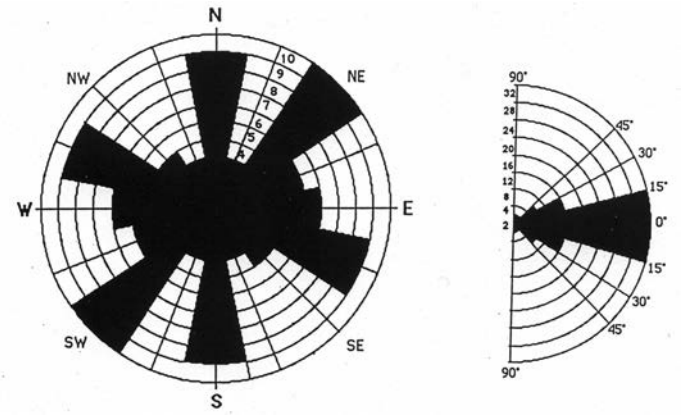


FIGURE 3 – À gauche, diagrammes en rose (histogrammes circulaires et valeurs regroupées en classes de 10 à 20°) montrant l'orientation des os prélevés dans le site de Pech Crabit (Oligocène, Quercy) où l'on n'observe aucune orientation préférentielle ; à droite, relevé des pendages des os $>$ 2cm du site de Pech Crabit (on note ici que les os sont horizontaux ou faiblement inclinés). (D'après Laudet *et al.* [26].)

Pour les sites Pléistocènes fluvio-lacustres du bassin de Guadix-Baza de la région de Grenade (Espagne), une étude taphonomique très complète a utilisé les méthodes d'analyse des distributions spatiales des os et recherché l'existence de tri et d'orientation préférentielle des os [36]. Il est ainsi possible de distinguer entre trois types de sites qui correspondent à des zones marécageuses plus ou moins proches du bord d'un ancien lac, en fonction de l'étude des relations os-sédiment et ensuite par l'étude des altérations post-prédation. Pour un site Jurassique ayant livré des dinosaures en milieu fluviatile cette approche s'est également révélée fructueuse [37]. En ce qui concerne les sites plus récents peu de travaux existent dans la littérature. La constitution d'un référentiel et la recherche de l'homogénéité des sites par ces méthodes doivent être poursuivies.

L'étude de la distribution spatiale des os peut renseigner sur des conditions paléoenvironnementales. Ainsi, une orientation préférentielle des os peut renseigner sur la présence de paléocourants et permettre de trancher pour des événements qui résulteraient d'une activité biologique ou des hypothèses de mort en masse catastrophique. Une bonne connaissance des changements de faciès dans une stratigraphie et des faunes associées peut renseigner sur le paleopaysage ou sur les changements évolutifs dans l'adaptation des espèces, les changements climatiques. Ceci favorise la détection d'éventuels phénomènes de remaniements spatio-temporels (*space and time-averaging* des Anglo-Saxons).

2.3 Analyse de la surface et des cassures osseuses

Une fois l'os collecté, l'examen de sa surface et la recherche des traces (ou stigmates) laissés par les agents taphonomiques peut se faire au laboratoire. On recherche les différents types d'altérations et leurs causes par analogie avec les phénomènes actuels en suivant le principe d'actualisme. Ainsi la détection d'un tri dans les éléments



FIGURE 4 – (A) os de cerf actuels commençant à s'enfouir dans un sol avec végétation ; (B) traces de racines à la surface d'une diaphyse d'os de rongeur de Laetoli (Pléistocène inférieur, Tanzanie).

squelettiques peut renseigner sur l'origine du site (transport par l'eau, conservation différentielle des éléments de proies) et son utilisation (dépotoir...). L'analyse fine de l'aspect et de la fréquence des cassures osseuses peut renseigner sur les phénomènes qui les ont causées. Ces phénomènes encore appelés agents taphonomiques sont intervenus pendant la prédation, après cette dernière, pendant l'enfouissement et pendant la fossilisation [24]. Nous parlerons ici des agents post-prédation. Ainsi, l'action du climat (météorisation, ou intempérisation, ou *weathering*), le piétinement, les traces des racines, du feu peuvent se former lorsque les carcasses des animaux restent longtemps en surface avant d'être enfouis. Le *weathering* est un excellent indicateur de la durée relative de l'exposition aérienne des os avant leur enfouissement et des conditions climatiques existantes [21, 16, 38, 39, 40, 41, 42]. À l'aide d'analyses statistiques, les causes de la variabilité du *weathering* en fonction des données archéologiques ainsi que de la densité des os ont été recherchées. Un des résultats confirme que la nature du site est un facteur important sans cependant préciser le type des sites analysés [43]. Lorsque le sol est riche en végétation et que les ossements commencent à s'enfouir, des traces de racines, de bioturbation s'impriment sur les os (Figure 4A- B) [42].

Enfin, le poids du sédiment et la diminution des circulations d'eau dans le sol se transformant en roche pendant la diagénèse peuvent provoquer des cassures typiques sur les os (Figure 5a-b). Ces cassures de compaction sont nettes et se distinguent de celles laissées par les prédateurs ou du *weathering* par l'absence de poli et de biseaux (Figure 5c-d). De même le poids du sédiment et sa minéralisation peuvent provoquer des déformations des ossements. Lors du transport par l'eau dans les réseaux karstiques ou la réélaboration d'un site les os peuvent présenter des figures de corrosion par des solutions acides ou basiques ou du polissage (Figure 5a). En conditions climatiques conditions extrêmes comme au Sahara, les fossiles découverts par les vents de sable sont polis en surface et présentent une abrasion caractéristique (Figure 5f) [44]. L'action du feu provoque la coloration et des éclatements de la surface des os (Figure 5e) ainsi que leur changement de couleur [42, 45]. Enfin, le gel-dégel, l'alternance chaud-froid provoquent également des fissurations et des cassures [46].

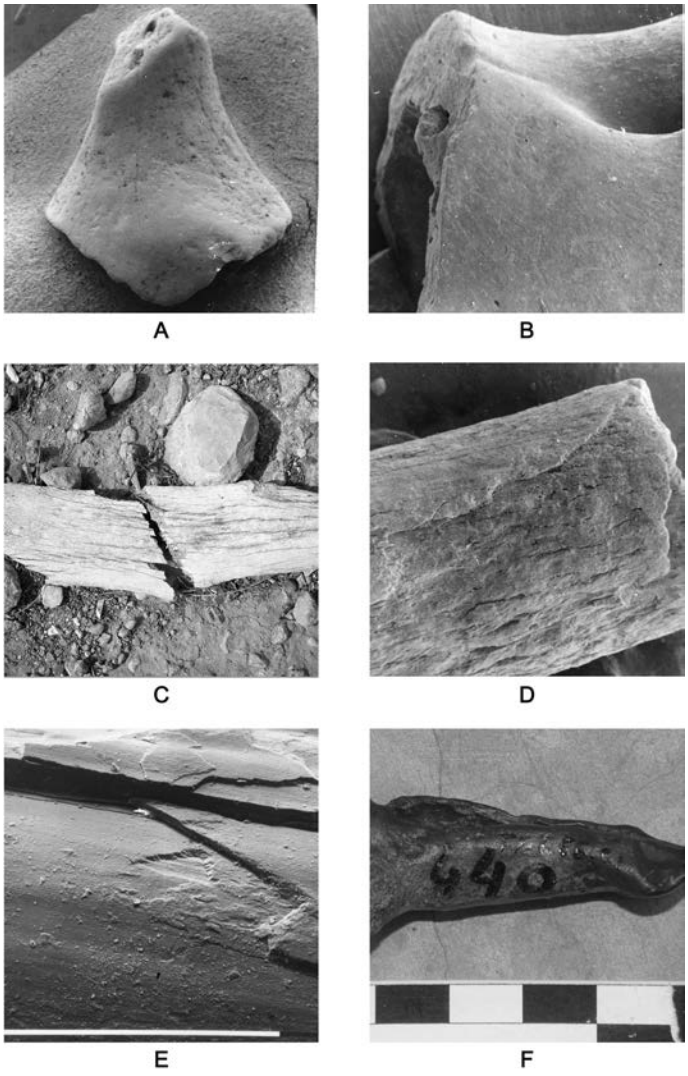


Figure 5 – (a) os poli par l'eau, Amama 3 ; (b) cassure de compaction, Amama 3 ; (c) *weathering* actuel, Maroc ; (d) *weathering* fossile, Tighenif ; (e) os compact brûlé, Matjies River Shelter, Afrique du Sud ; (f) abrasion par le sable os fossile, Toro Menalla, Tchad

Il est indispensable de vérifier que tous les os du squelette sont présents dans l'assemblage fossile. En cas de manquement de certains, il faut rechercher l'existence d'un tri (conservation différentielle et/ou transport par l'eau, consommation humaine). Pour cela, en fonction du type de site étudié on analysera les données de représentation osseuse selon les catégories de Voorhies [32] dans un site paléontologique ou en fonction des densités osseuses et de la valeur alimentaire pour les sites archéologiques [47]. Ces dernières renseignent soit sur la vitesse du courant et donc indiquent la durée, la vitesse approximative du transport soit sur une activité de découpe et de transport de carcasses pour la consommation humaine. On peut aussi calculer l'équivalent quartz



Figure 6 – Encroutement spécimen du gisement de Toro Menala au Tchad (possible croûte de fer).

et le comparer à celui moyen du sédiment dans lequel ont été retrouvés les os pour vérifier l'hypothèse d'une réélaboration (*reworking*) de certains éléments du site [24]. La présence dans un assemblage fossile de représentants de toutes les catégories d'ossements indique l'absence de transport ou d'utilisation des carcasses. La liste faunique qui peut en être déduite fournira donc une interprétation paléoécologique correcte.

Cette méthode est rarement appliquée parce qu'il existe d'autres critères sédimentologiques pour déterminer un transport. L'étude de la répartition spatiale des os in situ peut servir à déterminer l'existence d'un chenal fluviatile ayant permis de concentrer les fossiles dans un site [37, 16] et/ou d'éliminer des concentrations liées à l'activité humaine pour des sites anciens. Les pelotes de rapaces peuvent aussi être transportées dans l'eau [48]. Une expérience montre que les pelotes se désintègrent et les os commencent à se disperser à partir de 80 m de transport. À 200 m tous les os sont perdus [48]. L'usure expérimentale d'un courant d'eau additionnée de particules de sédiment de différentes tailles pendant des temps différents met en évidence des cassures particulières très anguleuses sans évidence de *rounding*. La désarticulation de pièces comme tibia-fibula, la perte des molaires, des os du crâne [48].

Lors de la diagénèse de l'os certains éléments chimiques sont modifiés et les circulations d'eau peuvent enrichir ces derniers en minéraux divers qui leur donnent une coloration variable [42]. Le Manganèse recouvre de noir la surface des os, le fer et les carbonates provoquent des encroutements qui viennent se déposer à la surface des os (Figure 6). Ces dépôts de surface peuvent renseigner sur les conditions environnementales du site. Ainsi, le Manganèse se formerait dans les milieux peu oxydés et humides des grottes fermées [50], la calcite peut recouvrir certains os dans les grottes à circulation d'eau, certains os enrichis en phosphates prennent une coloration bleutée typique.

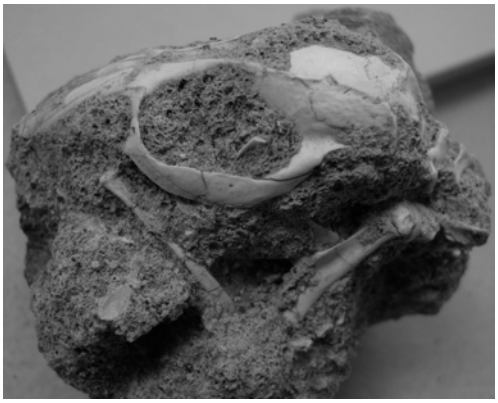


FIGURE 7 – Rongeur fossilisé à Laetoli (Pliocène, Tanzanie) montrant un crâne et des os postcrâniens en connexion anatomique.

L'ensemble des paramètres évaluant le tri des éléments osseux, la distribution spatio-temporelle des os, les traces (stigmates) laissés sur les os, les proportions osseuses, leur degré de fragmentation peuvent renseigner sur l'histoire taphonomique d'un site et permettre ainsi de reconstituer plus précisément son paléoenvironnement. Behrensmeyer [51] s'est intéressée à la notion de mode taphonomique. En effet dans la recherche des grandes lois de l'enfouissement qui est l'objectif ultime de la taphonomie [52], il semble utile d'essayer de retrouver des séquences semblables ou des grandes caractéristiques des assemblages fossiles [3]. La section suivante compile les données de différentes études taphonomique effectuées sur des sites de nature variée dans ce but.

3 Caractéristiques des sites fossilifères à mammifères

3.1 Sites de plein-air

Ce sont des accumulations effectuées sur une durée plus ou moins longue à la surface du sol dans des zones de faible énergie de courant comme les plaines d'inondation, les méandres morts, les bords de lacs, les marécages, les zones désertiques ou des paléosols.

En Afrique de l'Est, la plupart des sites plio-pléistocènes appartiennent à un contexte fluvio-lacustre soumis à une forte activité tectonique et volcanique. Behrensmeyer [16,17] s'est surtout intéressée aux implications paléoécologiques de l'étude taphonomique et grâce à l'étude du *weathering*, du tri, de la sédimentologie a montré qu'il était possible pour les différents niveaux de l'Omo de différencier les sites situés dans un delta de ceux situés dans une plaine d'inondation ou au bord d'un chenal fluviatile. Le site de Laetoli (3,7-2,4 Ma, Tanzanie) constitue une accumulation de pelotes de régurgitation et de crottes de petit carnivores en milieu ouvert sans action de l'eau [53] tandis que celui d'Olduvai Bed I (1,8-1,7 Ma, Tanzanie) représentait des accumulations de pelotes près du bord d'un lac [54]. Dans ces sites, outre de nombreuses traces de digestion, on observe un fort *weathering*, des encroutements carbonatés, un peu de polissage des traces de racines et de nombreux éléments osseux en connexion anatomique (Figure 7).

Plus récemment, l'étude taphonomique des vertébrés de zones de bord de lac dans trois sites Plio-Pléistocènes de la région de Grenade (Espagne) a été effectuée [37]. Le site d'Huelago 1 montrait l'existence d'un *weathering* important avec 37 % des os au stade 1, 36 % au stade 2 et 27 % au stade 3. On y observait en outre 9 % de traces d'activité de racines, 4 % d'encroutements carbonatés liés à une origine algale, l'absence d'éléments en connexion, des traces de piétinement. Dans celui d'Huescar 1 le *weathering* était plus faible avec 36 % des os au stade 1 et 9 % aux stades 2 et 3. Les os y présentaient une orientation préférentielle, des cassures liées au transport par traction et polissage nombreuses, de la dissolution par des racines. Enfin à Cullar de Baza 1, la présence de coprolithes et des traces de morsures par les carnivores avoisinaient avec 12 % des os montrant un *weathering* avancé sur les 32 % d'os touchés par les intempéries du climat. Le site d'Huescar 1 correspond à un site de faune autochtone vivant en milieu subaquatique (hippopotames et oiseaux d'eau) associé à des animaux piégés dans un delta marécageux ou apportés lors des crues saisonnières. Les deux autres sites correspondent à des accumulations allochtones dans des chenaux fluviatiles peu profond avec des mares, des criques) périodiquement marécageux lors des crues [37].

3.2 Sites de grottes

3.2.1 Grottes karstiques

Pour les spéléologues une grotte est un espace ouvert naturel souterrain possédant une connexion avec la surface et suffisant pour laisser entrer une personne ou un animal [55]. Ces grottes peuvent se former dans différents types de sédiments : calcaire (karsts), laves, grès, granite. Les grottes et les avens formés dans les karsts sont les plus nombreuses et leur formation bien étudiée [21, 56,57]. L'évolution de ces grottes karstiques dépend de nombreux facteurs dont les variations du climat et de la nappe phréatique, la nature pétrologique et chimique des parois.

Les grottes sont constitués d'un réseau souterrain d'assez grande taille et possèdent plusieurs ouvertures ou des entrées (porches) larges qui permettent à des espèces autochtones de s'installer ou aux hommes d'y vivre. On parle d'abri sous roche quand il n'y a pas de communication entre une cavité et le réseau souterrain. La position des ossements dans une grotte, son microclimat, les circulations d'eaux ont un rôle important pour le dépôt et la préservation des ossements [56]. Il est donc important de comprendre tous ces aspects dans les grottes non habitées par l'homme pour mieux appréhender les phénomènes de fossilisation qui leur sont propres.

Baird [56] dans un schéma simplifié repris ici représente les différentes sources (hors Hominidae) qui peuvent remplir une grotte théorique (figure 8). Il applique ce schéma à la taphonomie des grottes d'Australie. Il distingue tout d'abord les espèces autochtones qui sont les habitants des grottes (chauve-souris, herpetofaune, rapaces, carnivores nichant dans la grotte, certains oiseaux [hirondelles...]), des espèces allochtones qui sont celles apportées par des agents taphonomiques variés (animaux chutant dans les grottes, apportés par des coulées de boues, par l'eau...) (figure 8A-B). Ensuite il fait une différence entre les dépôts autochtones qui sont constitués de tous les restes de vertébrés ayant été accumulés in situ par les espèces autochtones et les dépôts

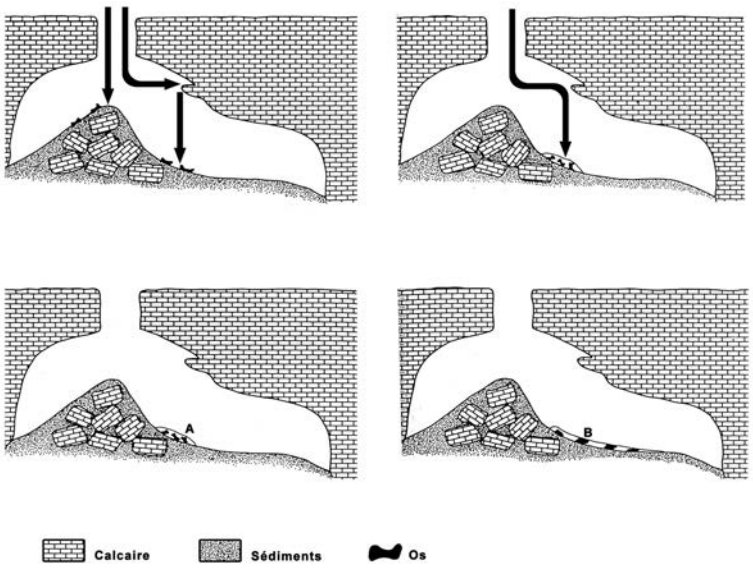


Figure 8 – Grotte théorique d'après Baird [56] et types d'accumulations. (A) dépôt de matériel vertébré resté *in situ* depuis le temps du dépôt initial (allochtone) ; (B) dépôt de vertébrés réélaboré depuis le temps du dépôt initial (autochtone). Les flèches noires indiquent les apports depuis la surface ou par les animaux vivant dans la grotte.

allochtones qui comprennent des accumulations remaniées depuis le dépôt des espèces allochtones (figure 8C-D).

Les avens, ou pièges karstiques, sont des formations particulières dont l'entrée est un puits plus ou moins profond (Figure 9). Oliver [58] a été l'un des premiers à fouiller le site Holocène de Shield Trap Cave (Montana, USA). Dans cet aven de 14 m de profondeur dans lequel on peut exclure l'action humaine et celle des prédateurs, une étude géologique, sédimentologique et taphonomique permet de décrire les altérations des os de grands mammifères tombés dans ce piège. Selon cet auteur des petites gorges de drainage près de l'entrée détournent le plus gros des eaux de pluie et de ruissellement. Seul un cône de neige existe pendant l'hiver jusqu'au mois de juin. Les sédiments de remplissage sont accumulés lentement, ils proviennent soit de la chute des blocs du toit, soit de l'érosion du plancher de la grotte (poches de boue entre graviers et os). Les datations radiocarbone des os montrent leur accumulation entre 9 000 et 620 BP et l'on compte 54 macro- et méso-mammifères (bisons, carnivores, mouflons, lagomorphes) et des rongeurs non étudiés ici accumulés pendant ce laps de temps. Parmi les principales altérations il observe un faible taux de fragmentation des os (5,5 %), la plupart des fractures liées à la chute des pierres sur les carcasses, d'autres dues à la corrosion acide. D'autres fractures ont été consolidées et présentent des calles de régénération du périoste. Ils témoignent de la survie pendant quelques semaines d'individus blessés mais non tués par leur chute (17 %) surtout pour les carnivores, mais ces derniers ont laissé moins de 2 % de traces de dents. De nombreuses stries évoquent le piétinement ainsi que les stries de boucheries laissées par des instruments

en pierre sur les os. Elles pourraient avoir été provoquées lors des frottements des pierres sur les gros os avant ou pendant l'enfouissement (assez lent pour les derniers) et les mouvements verticaux de la sédimentation le long d'un cône de déjection.

Une étude similaire dans un aven-piège dans le Jura montre les proportions squelettiques et les principales altérations des os de gros mammifères (bouquetins, chamois, ours brun) et des quelques plus petits (lièvres, hermine, écureuil) qui y sont tombés au mésolithique (10 000-9 000 ans BP) [59]. Les animaux piégés les uns après les autres sont tombés au fond d'un puits d'une hauteur de 30 m qui était colmaté dans le fond par de la glace. En fondant les carcasses décomposées ont été déplacées et les os mélangés ce qui explique l'absence de connexion anatomique. On y observe très peu de *weathering*, des fractures spirales et des encoches de percussions qu'il attribue à l'effet des chutes de pierres. Il est décrit des petites entailles (5-10 mm long × 1,5-3 mm de large) qui correspondent à des stries dues aux mouvements synsédimentaires (tassements, glissements, soutirage karstique). L'auteur souligne que certaines de ces traces peuvent être confondues avec celles laissées par l'action anthropique. Enfin, quelques os présentent des traces de corrosion sur des épiphyses de grands mammifères liées à l'action de l'eau (goutte à goutte), corrosion due à la circulation d'un filet d'eau et des gouttières surcreusées dans l'os compact sur les diaphyses.

Les avens pièges font partie de systèmes karstiques complexes étant actifs souvent depuis un très grand laps de temps. En théorie les échanges sont limités avec le milieu extérieur et il n'y a aucune trace d'activité humaine. En pratique il peut y avoir des entrées secondaires qui compliquent l'interprétation de la formation de ces sites (Figure 9). Ces entrées secondaires peuvent permettre d'amener du matériel depuis le réseau de grottes et/ou la surface et fausser l'interprétation taphonomique. Ainsi, les conclusions des différents auteurs sur le site de Coudoulous II (Paléolithique moyen du Lot) [60] ou pour trois avens pièges [61] sont très mitigées. Dans le premier cas l'auteur conclut à un piège naturel suivi d'une dispersion secondaire tout en excluant l'action anthropique et le repaire de carnivores comme source des restes osseux [60]. Par contre, le site du Pléistocène moyen de l'Igue des Rameaux qui a livré des traces de charognage par l'homme et les carnivores (environ 10 % de restes) ne peut donc représenter un aven piège au sens strict du terme [61].

Lorsque l'on regarde les altérations de surface décrite sur les os provenant des deux avens pièges et de la grotte étudiée par Coumont [61], on observe des figures de corrosion et de desquamation de l'os compact, de cupules de dissolution, un faible pourcentage de *weathering*, et quand il existe seulement de stade 1, des dépôts de manganèse et de calcite, des stries liées au charriage (stries fines et longues bien distinctes des stries de découpe selon Koby [62]) [61]. Cependant, l'absence de tri des éléments squelettiques et parfois des éléments en connexion anatomique peuvent caractériser ces sites.

L'etude de la fissure karstique de l'Oligocène de Pech Crabit [25,26] rend compte d'une situation sans action humaine possible. Cependant il y existe des traces de dents de mammifères carnivores et une proportion d'incisives digérées non négligeables (prédateur catégorie 4 ou 5), ce qui indique que cet assemblage provient d'accumulations d'origine multiples (Figure 9) et que l'histoire des circulations dans le karst par gra-

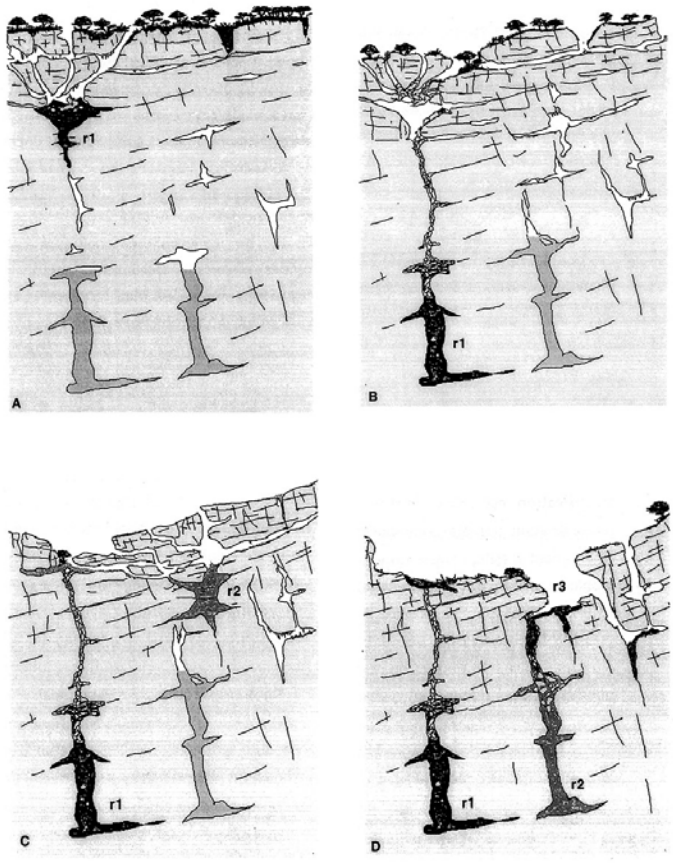


FIGURE 9 – Exemple théorique d'accumulations dans les réseaux karstiques. (A) r1 remplissage depuis la surface d'une cavité recevant plusieurs sources de l'extérieur (aven pièges, grottes fermées) ; (B) descente par gravité dans le réseau de r1 par dissolution, sous tirage *via* une fissure récemment formée. L'aven se remplit, l'écroulement de certains blocs provoquent des grottes ouvertes, d'autres avens se creusent. (D'après Laudet [25].)

vité et sous tirage est complexe. Cet assemblage montre de plus du *weathering* de faible intensité (stade 1) peu abondant, de très rares traces de racines, des os polis et arrondis (10 % des élements) issus d'un transport par l'eau d'intensité très variable, de la corrosion, des dépôts de Manganèse surles os et des fractures de compaction.

Andrews [21], dans son ouvrage, propose un modèle d'accumulation des sédiments et des os dans la grotte de Westbury (GB) en sept phases successives. Dans le site Pléistocène moyen de Gran Dolina (Atapuerca, Espagne), trois phases d'accumulation des micromammifères ont été décrites, dont la dernière à ciel ouvert après effondrement du toit de la grotte. Différents rapaces sont à l'origine des accumulations de chaque niveau sauf à TD8 qui agit comme un piège naturel sans prédateur. Les figures de corrosion, traces de manganèse, polissage, desquamation, piétinement sont visibles

lors des deux premières phases de sédimentation, les traces de *weathering*, corrosion et surtout racines apparaissent lors de la phase d'ouverture de la grotte [63,64].

3.2.2 Grottes de grès consolidé

Les sites pléistocènes et holocènes du complexe de grottes littorales de Rabat-Témara (Maroc) constituent un exemple particulier d'accumulations archéologiques. Elles se sont creusées (par effondrement, action des vagues) dans d'épais cordons dunaires de sable calcaire compacté en calcarénite au bord de l'océan atlantique. Leur remplissage homogène provient de plusieurs sources : les effondrements du toit, l'apport gravitaire par les fissures, les oculus, les ruissellements et des coulées de boues, le vent et les apports anthropiques [65].

L'étude taphonomique des microvertébrés [66, 67, 68] montre que les rapaces sont les principaux accumulateurs dans ces grottes et que les principales figures d'altération sont relativement homogènes tout du long de la séquence stratigraphique. Le transport et le tri par l'eau sont absents, des dépôts de manganèse et des encroutements sont visibles, le *weathering*, le *trampling*, l'action des racines sont faibles. En ce qui concerne les méso- et macromammifères, les mêmes altérations sont plus ou moins retrouvées comme un faible *weathering* de stade peu avancé (environ 20 % des restes), peu de piétinement ($<$ 10 %), peu de traces laissées par les rongeurs ou les carnivores ($<$ 15 %), la présence de traces de racines en assez grande proportions (40 à 80 % pour les couches 2, 3, 4A, 8) et un fort taux d'encroutement marron (40 à 80 %) qui réduit la lisibilité des modifications taphonomiques. De même selon cet auteur des traces de découpe humaine (décarnisation, désarticulation) peuvent être mises en évidence dans 5 % des cas ainsi que des restes brulés ($<$ 10 %) [69].

3.2.3 Tubes volcaniques

Dans les iles volcaniques le refroidissement des coulées de laves peut provoquer des cavités qui se remplissent à la manière des remplissages karstiques. Une méthode de fouille pour ces sites particuliers a pu être développée [70]. Un exemple est donné par l'étude du remplissage de La cueva del Llano (Pléistocène supérieur – Holocène) dans l'île de Fuerteventura (Canaries, Espagne). Plusieurs phases de remplissage ont été observées. Tout d'abord le tube est fermé et il n'y entre que du sédiment très fin lors de crues (16 900 +/- 900 a BP). Ensuite des effondrements du toit et des épisodes torrentiels apportent des matériaux de granulométrie supérieure (9 340 +/- 70 a BP). Enfin l'ouverture de la grotte actuelle se crée et permet à un rapace de catégorie 1 (*T. alba*) de nicher et les grands éléments à se déposer (6 950 +/- 270 a BP). Dans l'ensemble il est possible de distinguer une dizaine de niveaux montrant de faibles taux de *weathering* et des traces de racines, des incrustations de carbone et des encroutements noirs dus à l'action corrosive de champignons et bactéries [71].

4 Les réservoirs (« tanks ») naturels

Auraujo-Junior [72] attire l'attention sur ces sites très particuliers qui sont des remplissages terrigènes de dépressions naturelles creusées par l'érosion dans les roches du bouclier granitique et métamorphique du Paleozoïque en Amérique du Sud. Ils consti-

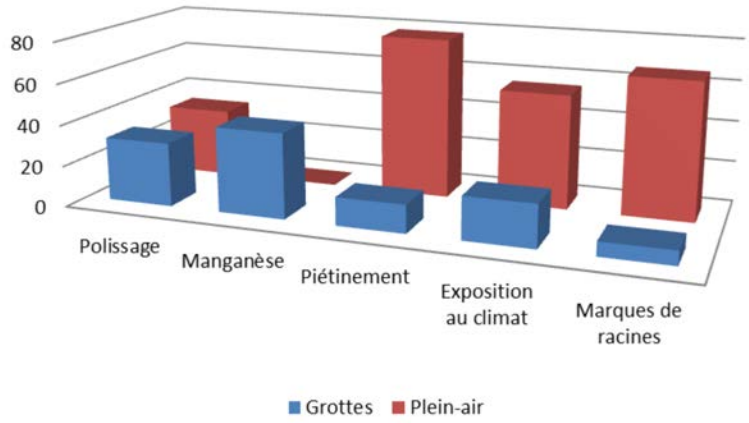


FIGURE 10 – principales altérations pos-prédation observées dans les deux principaux types de sites. (D'après Denys *et al.* [21].)

tuent des pièges naturels d'âge quaternaire plus ou moins remplis d'eau agissant sur d'assez longues durées. Les vertébrés piégés peuvent dépasser 100 kg. Cependant cet auteur montre les différences taphonomiques existant entre les taxons autochtones morts in situ (anoures, chéloniens) et ceux apportés par transport (allochtones).

5 Conclusions

Pour quarante niveaux provenant de sites de grottes (pièges inclus) et de plein air, l'existence de différences entre les différents sites avait été signalée [22]. La Figure 10 montre clairement des différences entre les deux types en fonction du manganèse (uniquement dans les grottes), du piétinement, du *weathering* et des marques de racines (plus abondants dans les sites de plein-air).

Dans les deux cas des prédateurs interviennent pour dégrader les ossements, et les concentrations de Calcium et de Phosphore sont toujours supérieures à celles des os frais et des pelotes sans distinction du type de site. Un essai de classification sur la base de l'origine et la nature du sédiment montre que les effets du polissage par l'eau sont plus abondants dans les silts. Les traces de piétinement sont plus nombreuses dans les silts et argiles [21].

Le Tableau 1 reprend les données de la littérature pour préciser les types d'altérations post-prédation retrouvées dans plusieurs sites ayant fait l'objet d'études taphonomiques (grands et petits mammifères confondus).

Au final l'analyse taphonomique in situ et au laboratoire peut apporter des informations géologiques comme par exemple la détection de mélanges de faunes d'âge et d'habitats différents dans les couches stratigraphiques. Elle peut aider à corréler certaines coupes dans des avens contemporains grâce aux indices laissés par le prédateur ou les altérations.

Tableau 1 – Synthèse des altérations typiques liées à chaque type de site d'après les données de la littérature. Les étoiles indiquent l'intensité du phénomène, du plus faible (x) au plus fort (xxx)

Altérations	Lacustre, fluvio-deltaïque	Paléosol	Grotte	Aven piège
Tri	xxx		possible	possible
Fractures spirales	xxx	xxx	xxx	x
corrosion			xxx	xx
Weathering	Stades 1 à 6	Stades 1 à 6	Stade 1	Stade 1
Trampling (stries + poli)	x	xxx	x	faible
Polissage par l'eau	fort	faible	faible	< 10 %
Racines	x	xxx	x	
Mn			xxx	x
Traces de dents	xxx	xxx	xxx	< 2 %
coprolithes	x	x	x	x
Connexions anatomiques				x
Fracture de compaction	x	x	x	x
Traces de combustion (autre que foyers)	xxx	xxx		

La confrontation des altérations de surface avec la nature du sédiment environnant peut permettre de détecter des mélanges, du transport ou l'environnement d'un site. Cependant, suite au travail de Moore [3], et à la présente compilation de la littérature, il semblerait que les notions de Taphofaciès et de mode taphonomique soient difficile à appréhender pour les sites terrestres en raison du très grand nombre de paramètres en jeu dans la fossilisation et de la durée parfois importante de la mise en place des sites. Que ce soit en milieu karstique ou en plein-air, l'examen détaillé de leurs altérations confirme la multiplicité des processus taphonomiques et diagénétiques. Si de légères différences dans les altérations géologiques sont observées dans ce travail elles ne reposent pas sur un échantillon suffisamment important de sites ayant fait l'objet d'une analyse taphonomique détaillée. De plus, pour appréhender les causes de certaines altérations mal connues comme les encroutements, des analyses géochimiques et des expérimentations demeurent indispensables.

Références

[1] S.E. Speyer, C. E. Brett, Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies. Palaios. 1, 312-327, 1986.

[2] A.K. Behrensmeyer, Vertebrate preservation in fluvial channels. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 63, 183-199, 1988.

[3] J.R. Moore, Do terrestrial vertebrate fossil assemblages show consistent taphonomic patterns ? Palaios. 27, 220-234, 2012.

[4] P. Shipman, Life history of a fossil : an introduction to taphonomy and paleoecology. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 222 pages, 1981.

[5] J. Weigelt, Über Biostratonomie. Der Geologue. 42, 1069-1076, 1927.

[6] A.H. MÜLLER, Grundlagen der Biostratonomie. Abhandlungen der deutsche Akademische Wissenschaft Berlin. 1-147, 1951.

[7] S. R. Fernandez-Lopez, Y. Fernandez-Jalvo, « The limit between biostratinomy and fossil diagenesis » dans Current topics on taphonomy and fossilization, eds. M. De Renzi M., M.V. Pardo Alonso, M. Belinchon, E. Penalver , P. Montoya P, A. Marquez-Aliaga, Valencia, p. 27-37, 2002.

[8] C. Denys, M. Patou-Mathis M., Histoire de la Taphonomie et des concepts associés. in Manuel de Taphonomie, C. Denys C., M. Patou-Mathis (eds.), Errance, collection Archéologiques, Paris, p 13-30, 2014.

[9] Dauphin Y., Denis A., Modifications de structure et de composition des biominéraux phosphatés des Vertébrés, chapitre 2, ce volume

[10] A. Seilacher, « Biostratinomy : The sedimentology of biologically standardized particles » dans Evolving concepts in Sedimentology, ed. R. N. Ginsburg R.N., Johns Hopkins University Press, Baltimore, p.159-177, 1973.

[11] W.W. Bishop, « Paleogeomorphology and continental taphonomy » dans Fossils in the making vertebrate taphonomy and paleoecology, eds. A.K. Behrensmeyer , A.P. Hill, The Univ. Chicago Press, p. 20-37, 1980.

[12] C. Denys, T. Williams, Y. Dauphin, P. Andrews, Y. Fernandez-Jalvo, Diagenetical changes in Pleistocene small mammals bones from Olduvai Bed I. Pal. Pal.Pal. 126, 121-134, 1996.

[13] R.I. Lyman, Taphonomy of cervids killed by the 18 May 1980 volcanic eruption of Mount St. Helens, Washington. In Bone modification, R. Bonnichsen, M. Sorg (eds), Orono : center for the study of the First Americans, University of Maine, p. 149-167, 1989.

[14] Q.B. Hendey, Palaeoecology of the Late Tertiary fossil occurrences in 'E' quarry, Langebaanweg South Africa, and a reinterpretation of their geological context. Annals of the South African Museum. 84, 1-104, 1981.

[15] C. Badgley, A. K. Behrensmeyer, M. E. Morgan, W.S. Bartels, Taphonomy of Paleogene and Neogene vertebrate assemblages : faunal composition in relation to depositional facies. Pal. Pal. Pal. 114, 157–180, 1995.

[16] A.K. Behrensmeyer, 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, 1975.

[17] L.M. Spencer, B. Van Valkenburgh, J.M. Harris, Taphonomic analysis of large mammals recovered from the Pleistocene Rancho La Brea tar seeps. Paleobiology. 29, 4, 561-575, 2003.

[18] M. J. Kotarba, M. Dzieniewicz, W.J. Mossciki, H. Sechman, Unique Quaternary environment for discoveries of woolly rhinoceros in Starunia, fore-Carpathian region, Ukraine : geochemical and geoelectric studies. Geology. 36, 567-570, 2008.

[19] A.R. Holden, J.M. Harris, R.M. Timm R.M. Paleoecological and Taphonomic Implications of Insect-Damaged Pleistocene Vertebrate Remains from Rancho La Brea, Southern California. PLoS ONE 8(7), e67119. doi :10.1371/journal.pone.0067119, 2013.

[20] A.J. Sutcliffe, « Caves Paleontology and Archaeology » dans The science of speleology, eds. T. Ford, C. Cullingford, London Academic Press, p.495-549, 1976.

[21] P. Andrews P. Owls, Caves and Fossils, Natural History Museum Publications, Londres, 231 p, 1990.

[22] C. Denys, P. Andrews, Y. Dauphin, T. Williams, Y. Fernandez-Jalvo, Towards a site classification : Comparison of stratigraphic, taphonomic and diagenetic patterns and processes. Bull. Soc.Geol. Fr. 168, 751-757, 1997.

[23] A.K. Behrensmeyer, Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. Paleobiology. 8, 211-227, 1982.

[24] C. Denys C., M. Patou-Mathis M., « Les agents taphonomiques impliqués dans la formation des sites paléontologiques et archéologiques » dans Manuel de Taphonomie, eds. C. Denys, M. Patou-Mathis, Editions Errance, collection Archéologiques, p 31-64, 2014.

[25] F. Laudet, « Caractérisation taphonomique des gisements oligocènes karstiques à petits vertébrés fossiles des phosphorites du Quercy (SW France) », thèse de doctorat de l'Université de Montpellier 2, 2000.

[26] F. Laudet, C. Denys, Y. Fernandez-Jalvo, « Taphonomie des vertébrés Oligocènes de Pech Crabit (Lot, Phosphorites du Quercy) : Implications géodynamiques et paléoécologiques des remaniements post-mortem », dans Actualités paléontologiques en l'honneur de C. Babin, eds. P.R. Racheboeuf, M. Gayet, Geobios. Mémoire spécial 20, p. 307-313, 1997.

[27] M. Levinson, Taphonomy of microvertebrates-from owl pellets to cave breccia. Ann. Transvaal Mus. 33(6), 115-121, 1982.

[28] R.G. Johnson, Models and methods for analysis of the mode of formation on fossil assemblages. Geological Society of America Bulletin, 71, 7 : 1076-1086, 1960.

[29] R.E. Martin R.E, Taphonomy a process approach. Cambridge Paleobiology series 4, Cambridge University Press, 508 pages, 1999.

[30] P.E. Potter, F.J. Petittjohn, Paleocurrents and basin analysis. Springer Berlin, 482 pages, 1963.

[31] M.R. Voorhies, Taphonomy and population dynamics of the Early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. Contributions to Geology, University of Wyoming, Special Paper. 1, 1-69, 1969.

[32] P. Bertran, A. Lenoble, Fabrique des niveaux archéologiques : méthode et premier bilan des apports à l'étude taphonomique des sites paléolithiques. Paleo. 14, 13-28, 2002.

[33] P. Bertran, A. Lenoble, F. Lacrampe, M.Brenet, C.Cretin, F.Milor, Le site Aurignacien de plein air de Combemenue à Brignac-la- Plaine (Corrèze) : apport de la géoarchéologie et de l'étude de l'industrie lithique à la compréhension des processus taphonomiques. Paleo. 17, 1-23, 2005.

[34] H. L. Dibble, P. G. Chase, S.P. McPherron, A. Tuffreau, Testing the Reality of a "Living Floor" with Archaeological Data. American Antiquity. 62, 629-651, 1997.

[35] J.G. Enloe, Geological processes and site structur. Assessing integrity at a Late Paleolithic open-air site in northern France. Geoarchaeology. 21(6), 523-540, 2006.

[36] M.T. Alberdi, M.A. Alonso, B. Azanza, M. Hoyos, J. Morales, Vertebrate taphonomy in circum-lake environments : three cases in the Guadix-Baza Basin (Granada, Spain). Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology, 165, 1-26, 2001.

[37] J. Bertog, D.L. Jeffery, K. Coode, W.B. Hester, B. William, B. Robinson, R. Rat, J. Bishop, Taphonomic patterns of a dinosaur accumulation in a lacustrine delta system in the Jurassic Morrison Formation, San Rafael Swell, Utah, USA. Palaeontologia Electronica. 17, 3 ; 36A ; 1-19, 2014.

[38] P. Andrews, J. Cook, Natural modifications to bones in a temperate setting. Man. 20,675-691, 1985.

[39] P. Andrews, P. Whybrow, Taphonomic observations on a camel skeleton in a desert environment in Abu Dhabi. Palaeontologia Electronica. 8, 1 ; 23A :17p, 2005.

[40] A.K. Behrensmeyer, Taphonomic and ecologic information from bone weathering. Paleobiology. 4, 150-162, 1978.

[41] A.H. Ross, S.L. Cunningham, Time-since-death and bone weathering in a tropical environment. Forensic science international. 204, 126-33, 2011.

[42] Y. Fernandez-Jalvo, P. Andrews, Atlas of taphonomic identifications. Springer, Dordrecht, 359 pages, 2016.

[43] R. Madgwick, J. Mulville, Investigating Variation in the Prevalence of Weathering in Faunal Assemblages in the UK : A Multivariate Statistical Approach. International Journal of Osteoarchaeology Special Issue : New Perspectives on Taphonomy. 22, 5, 509–522, 2012.

[44] C. Denys, M. Schuster, F. Guy, G. Mouchelin, P. Vignaud, L. Viriot, M. Brunet, P. Duringer., F. Fanoné, A. Djimdoumalbaye, A. Likius, H.T. Mackaye, J. Sudre, Taphonomy in present day desertic environment : the case of the Djourab (Chad) Plio-Pleistocene deposits. Journal of Taphonomy. 5, 4, 177-203, 2007.

[45] I. Caceres, P. Bravo, M.Esteban, I.Esposito, P. Saladié, « Fresh and heated bone breakage. An experimental approach » dans Current topics on taphonomy and fossilization, eds. M. de Renzi, M. Pardo, M. Belinchon, E.Penalver, P. Montoya, A. Marquez-Aliaga, Valencuia : Ayuntamiento de Valencia, p. 471-479.

[46] J.L. Guadelli., J.C. Ozouf J.C., « Etudes expérimentales de l'action du gel sur les restes fauniques » dans Outillage peu élaboré en os et bois de cervidés IV : taphonomie, bone modification, ed. M. Patou-Mathis, Artefacts. 9, p. 47-56, 1994.

[47] R. L. Lyman, Vertebrate Taphonomy, Cambridge University Press, Cambridge, 52a p., 1994.

[48] W.W. Korth, Taphonomy of microvertebrate fossil assemblages. Annals of the Carnegie Museum of Natural History. 48, 235-28, 1979.

[49] Y. Fernandez-Jalvo, P. Andrews, Experimental effects of water abrasion on bone fragments. Journal of Taphonomy. 1, 3, 147-163, 2003.

[50] W.B. White, C. Vito, B.E. Scheetz , The mineralogy and trace element chemistry of black manganese oxide deposits from caves. Journal of Cave and Karst Studies, 71, 2, 136-143, 2009.

[51] A.K. Behrensmeyer, « Terrestrial Vertebrate accumulations » dans Taphonomy : Releasing the data locked in the fossil record, eds. P.A. Allison, D.E.G Briggs, Topics in Geology, 9, Plenum Press, New York, 1991.

[52] I.A. Efremov, Taphonomy : new branch of paleontology. Pan-American Geologist. 74, 81-93, 1940.

[53] C. Denys, Le gisement Pliocène de Laetoli (Tanzanie, Afrique de l'Est) : Analyse taphonomique des assemblages de microvertébrés. Paleontographica. Abt. A, 194, 69-98, 1986.

[54] Y. Fernandez-Jalvo, C. Denys, P. Andrews, T. Williams., Y. Dauphin, L. Humphrey, Taphonomy and palaeoecology of Olduvai Bed-I (Pleistocene, Tanzania). J. Human Evol. 34, 137-172, 1998.

[55] R.I. Bates, J.A. Jackson, Glossary of Geology. American Geological Institute, Falls Church, 1980.

[56] R.F. Baird, « The taphonomy of late Quaternary cave localities yielding vertebrate remains in Australia » dans Vertebrate Paleontology of Australasia. Eds. P. Vickers-Rich, J.M. Monagham, R.F. Baird, T.H. Rich, Monash University, Clayton Victoria 3168, Australie, pp.267-307, 1991.

[57] M. M. Sweeting, Karsts Landforms. Columbia University Press, New York, 1973.

[58] J.S. Oliver, « Analogues and site context : bone damages from Shield Trap Cave (24CB91), Carbon County, Montana, USA » dans Bone Modification, eds. R. Bonnischsen, M.H. Sorg, Center for the study of the First Americans, Orono, Maine, pp. 73–98, 1989.

[59] C. Griggo, Un piège à bouquetins et chamois du Mésolithique : la grotte Tempiette, Entremont-Le-Vieux, Savoie. Les dossiers du musée Savoisien. 25pp, 2015.

[60] S. Costamagno, Coudoulous II : taphonomie d'un aven-piège ? Contribution des accumulations d'origine naturelle à l'interprétation des archéofaunes du Paléolithique moyen. Anthropozoologica. 29,13-32, 1999.

[61] M.P. Coumont, Proposition d'un référentiel taphonomique fossile de faunes issues d'avens-pièges. Annales de Paléontologie. 95,1-20, 2009.

[62] F.E. Koby, Modifications que les ours des cavernes ont fait subir à leur habitat. Premier congrès international de spéléologie, 4 ,15-27, 1953.

[63] Y. Fernandez-Jalvo, P. Andrews, Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. Journal of Archaeological Science. 19, 407–428, 1992.

[64] Y. Fernández-Jalvo, Small mammal taphonomy and the middle Pleistocene environments of Dolina, northern Spain. Quat. Int. 33, 21–34, 1996.

[65] D. Chahid, L. Boudad, A. Lenoble, A. El Hmaidi, A. Chakroun, Z. Jacobs, L. Sitzia, Stratigraphie, sédimentologie et âge de la formation du Cordon littoral « post-ouljien » de Temara (sud-ouest de Rabat, Maroc). Actes du colloque RQM6, Tanger, 2011.

[66] E. Stoetzel, L. Marion, R. Nespoulet, M.A. El Hajraoui, C. Denys, Taphonomy and palaeoecology of the Late Pleistocene to Middle Holocene small mammal succession of El Harhoura 2 cave (Rabat-Temara, Morocco). Journal of Human Evolution. 60, 1-33, 2011.

[67] E. Stoetzel, C. Denys, S. Bailon, M.A. El Hajraoui, R. Nespoulet, Taphonomic analysis of amphibian and squamate remains from El Harhoura 2 (Rabat-Témara, Morocco) : contributions to palaeoecological and archaeological interpretations. International Journal of Osteoarchaeology. 22, 616-635, 2012.

[68] E. Stoetzel E, « Implications de l'étude taphonomique des microvertébrés de Témara (Maroc) » dans Manuel de Taphonomie, eds. C. Denys, M. Patou-Mathis,Editions Errance, collection Archéologiques, pp.123-130, 2014.

[69] E. Campmas, « Caractérisation de l'occupation des sites de la région de Témara (Maroc) au Pléistocène supérieur et nouvelles données sur la subsistance des hommes du Paléolithique moyen d'Afrique du Nord : Exemples des approches taphonomiques et archéozoologiques menées sur les faunes d'El Harhoura 2 et d'El Mnasra », thèse de doctorat de l'Université Bordeaux I, 2012.

[70] C. Castillo, J.J. Coello, M. Martin, C.C. Gonzalez, A. Estevez, M.D. « Meneses, Tafonomia de las concentraciones oseas de vertebrados en los tubos volcanicos de Canarias : implicaciones paleoecologicas ». II Reunion de Tafonomia y Fosilizacion, eds. G. Melendez, M.F. Blasco, I. Perez, Inst. Fernando el Catolico, CSIC, Zaragoza, pp. 89-95, 1996.

[71] C. Castillo, E. Martin-Gonzalez, J.J. Coello J.J., Small vertebrate taphonomy of La Cueva del Llano, a volcanic cave on Fuerteventura (Canary Islands, Spain). Palaeoecological implications. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 166, 277-291, 2001.

[72] H.I. Araújo-Júnior, Classifying vertebrate assemblages preserved in Quaternary tank deposits : Implications for vertebrate taphonomy and paleoecology. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 445, 147–152, 2016.

Encart 2. – Taphonomie et analyse des résidus sur les pièces lithiques

Dries Cnuts[1], Veerle Rots[2]
[1]TraceoLab/Préhistoire, Université de Liège
[2] Chercheur Qualifé du FNRS, TraceoLab/Préhistoire, Université de Liège

1 Introduction

Chaque manipulation ou utilisation d'un outil lithique peut théoriquement laisser des résidus sur cet outil. Ces résidus peuvent être organiques ou minéraux et leur identification présente un grand intérêt pour la compréhension de l'exploitation des ressources en préhistoire, puisque les objets organiques ne se préservent que rarement.

L'analyse des résidus préservés sur les bords des outils lithiques suite à leur utilisation offre une vision complémentaire et alternative des productions techniques. Ces résidus peuvent être le résultat direct d'un écaillage d'une matière et consistent en différents types de fragments provenant de tissus végétaux (p. ex. granules de l'amidon, fibres de cellulose, tissu végétal), animaux (p. ex. collagène, érythrocytes, tissu musculaire) ou minéraux (p. ex. oxyde de fer). Ces résidus déposés sur un outil peuvent consister en plusieurs matières associées, témoignant des ressources exploitées, ou d'un mélange de différentes matières - par exemple pour les adhésifs [1] correspondant à des recettes que nous chercherons à restituer.

L'identification de ces restes discrets se fait, à l'échelle microscopique (grossissement entre 50-1000 x), par comparaison entre la morphologie des résidus archéologiques et des résidus de référence formés lors d'expériences actualistes. Les résidus peuvent être observés sur l'outil en pierre à travers un microscope métallographique à lumière réfléchie, ou peuvent être extraits et transférés sur des lames de verre pour permettre une analyse à l'aide d'un microscope à lumière transmise.

Les relations entre (i) les traces d'usure microscopiques des parties actives des outils ; (ii) les traces formées selon les modalités de maintien des pièces (emmanchement, préhension) ; et (iii) la fréquence et la disposition des résidus sur chaque objet permettent d'en apprécier la fonction et le fonctionnement. Il s'agit par conséquent d'une approche intégrée qui cherche à combiner des données technologiques [2], tracéologiques [3-6], à une analyse des résidus qui renseigne sur les techniques d'élaboration (emmanchement) et d'utilisation [7] des outils.

Bien que les premières analyses des résidus datent des années 1970 [8], ce type d'approche connaît un regain d'intérêt depuis quelques années. Elle est régulièrement appliquée dans les études sur l'évolution technologique et comportementale liée à l'évolution de l'homme moderne [9-15], mais ces recherches sont encore

confrontées à quelques problèmes d'ordre méthodologiques. Deux problèmes en particulier concernent la taphonomie : l'évaluation de l'origine de chaque résidu et l'identification de conditions de préservation des résidus.

2 Origines des résidus

Une des questions les plus importantes dans l'analyse des résidus sur des outils préhistoriques concerne leur origine [16, 17]. Une étude récente [18] a montré que des particules de divers matériaux peuvent adhérer à l'outil pendant toutes les étapes de la chaîne opératoire. Si l'on n'y prête pas garde, les résidus formés accidentellement ou pendant la production (taille, retouche, chauffe) risquent donc d'être interprétés comme étant liés à l'utilisation ou à l'emmanchement. En effet, on considère souvent que seuls ces deux processus génèrent une adhésion suffisante pour que les résidus se conservent sur l'outillage lithique. Néanmoins, plusieurs recherches [19-22] ont démontré que divers types de résidus d'origine anthropique peuvent se déposer sur un outil lithique et qu'il est essentiel d'essayer de distinguer leurs différentes origines (Figure 1).

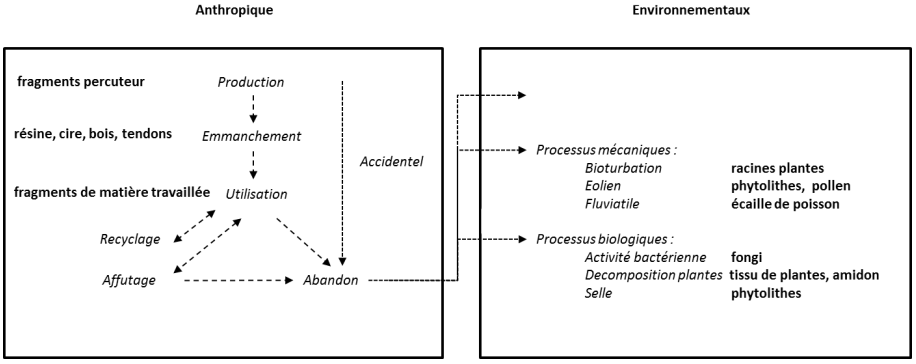


Figure 1 – Facteurs de présence potentielle de résidus sur un outil lithique à travers sa chaîne opératoire.

Des contaminations environnementales peuvent aussi avoir lieu, il est donc essentiel d'éviter toute confusion avec des résidus d'origine anthropique. Les résidus environnementaux peuvent présenter un caractère géogène, souvent formé in situ (authigène) ou biogène. Toutefois, certains résidus minéraux peuvent aussi être le résultat de processus anthropiques comme le dioxyde de manganèse utilisé pour l'allumage du feu [23] ou l'oxyde de fer pour la préparation de certains adhésifs [24]. Les résidus géogéniques ne doivent pas être confondus avec des résidus d'adhésifs et il est donc primordial de les identifier par une combinaison de plusieurs approches associant une analyse optique, une analyse au microscope électronique à balayage [25, 26], une analyse chimique, et/ou spectroscopique infrarouge à transformée de Fourier [25-28] afin de garantir une interprétation fiable.

Tableau 1 – Résidus environnementaux souvent présent sur des outils lithiques.

	Types de résidus	Phénomènes de transport	Références
Géogène	Dioxyde de Manganése	Authigène	[29], [30]
	Oxyde de Fer	Authigène	[29],[30]
	Cristaux de gypse	Authigène	[30]
Biogène	Granules de l'amidon	Bioturbation, Décomposition plantes, Eolien	[31], [32], [33]
	Phytolithes	Eolien, Foyer, Fluviatile, Décomposition plantes, Crot	[34]
	Tissue de Plantes	Bioturbation, Décomposition plantes	

La diversité des résidus déposés au cours de la vie d'un outil, mais également les processus taphonomiques après abandon, compliquent l'interprétation des résidus fonctionnels. Par conséquent, une méthode robuste est nécessaire pour une interprétation fiable des origines des divers résidus visibles sur une pièce lithique. Il est évident que la tracéologie joue un rôle important dans le développement d'une telle démarche.

3 Préservation des résidus

3.1 Processus taphonomiques : mécaniques, biologiques et chimiques

Après abandon, les outils, et donc les résidus qu'ils portent, sont exposés à différents processus taphonomiques, qui peuvent être divisés en deux classes : les processus mécaniques (compaction et tassement du sol, transport, érosion, bioturbation), les processus biologiques (acidité du sol, activité bactérienne) et les processus chimiques. L'effet de ces divers processus taphonomiques sur la préservation des différents résidus reste méconnu. Premièrement se présente le problème de la diversité des résidus (végétale, animale, minérale) retrouvés sur les outils, et l'effet différentiel de ces processus sur chaque type de résidu. Deuxièmement, il existe peu d'études qui examinent la relation entre la taphonomie et les résidus [33,35,36]. Beaucoup de suppositions sur la préservation des résidus sont basées sur la présence de restes macro-botaniques ou de faune dans les assemblages car ils sont considérés comme sensibles aux mêmes processus taphonomiques. La plupart des études [33, 37-39] sur la taphonomie examine des processus de contamination créés après enfouissement. Une seule étude a essayée d'identifier tous les processus taphonomiques qui ont un impact sur la préservation des résidus d'origine végétale et animale [35]. Cette étude confirme que l'impact de la taphonomie sur les macrorestes est similaire à celui sur les résidus et que l'activité bactérienne est le facteur principal pour la préservation des résidus. Cependant, cette étude considère une période très brève et dès lors les processus mécaniques, souvent actifs sur le long terme, peuvent être sous-estimés. Cette étude, mais aussi d'autres [41], ont montré qu'il y a une différence de préservation entre les différents types de résidus organiques. Les tissus animaux, excepté les tissus osseux, sont moins résistants aux processus taphonomiques que les tissus végétaux. Cette différence est liée à la structure interne des tissus : les fragments végétaux

ont des cellules avec une paroi pectocellulosique qui contient de la lignine. Cette dernière apporte de la rigidité et est résistante à la décomposition.

3.2 Impact d'une exposition à l'air libre sur la préservation des résidus

L'exposition à l'air joue aussi un rôle important, qui de plus est relativement simple à tester sur une durée acceptable (Figure 2). Pour faire cette évaluation, une expérimentation a été développée afin d'étudier la préservation des résidus animaux et végétaux quand un outil est déposé sur le sol dans un environnement boisé. Le corpus était composé de 52 lames en silex, dont 26 emmanchées sur du bois et utilisées pour couper de l'os frais (porc), et 26 emmanchées sur de l'os et utilisées pour couper du bois frais (pin). Tous les outils étaient fixés grâce à un mélange de résine d'épicéa (70 %) et de la cire d'abeille (30 %). Les outils ont été démanchés après utilisation et déposés sur le sol. Pendant un an, deux pièces (1 x l'os frais et 1 x bois frais) ont été prélevés toute les deux semaines pour étudier la préservation des résidus. Après deux semaines une différence significative pouvait être observée : la viande provenant de l'os frais a été consommée par des fourmis et la densité des résidus à l'échelle macroscopique a énormément diminué. En revanche, les résidus végétaux étaient en comparaison peu affectés. Après quatre semaines, l'adhésif et le bois ont commencé à être attaqués par les champignons et une réduction de la densité des résidus végétaux a pu graduellement être observée.

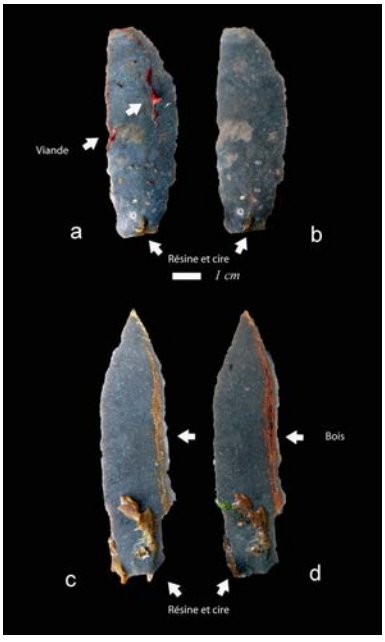


Figure 2 – Expérimentation taphonomique : pièces ayant travaillé de l'os frais et du bois frais, avant (a et c) et après (b et d) deux semaines d'exposition à l'air libre.

3.3 Environnements favorables pour la préservation des résidus

Langejans [40] identifie huit milieux favorables à la préservation des résidus (Tableau 2). Ce travail se base sur des données bibliographiques sur l'étude des macrorestes (voir références en [40]), qui sont confirmés par ses propres expérimentations sur les résidus.

Tableau 2 – Environnements favorables [40].

Oxygène libre	Basse et très basse températures
Anhydre	Éléments nutritifs ou cation épuisés
Valeurs de Ph extrêmes	Anti-bactérien
Valeurs de Ph modérées	Stable, non érosive

Sa conclusion, basée sur sa propre expérimentation, montre que le milieu le plus favorable à la conservation des résidus sont les conditions sèches. Cette hypothèse pourrait expliquer l'excellente préservation des résidus de la grotte de Sibudu en Afrique du Sud [12, 42] ou sur certains sites Australien [43]. Cependant, il existe de nombreux exemples de résidus préservés dans des conditions humides [9, 44, 45]. Il est donc clair que plus d'expérimentations sont nécessaires pour réellement comprendre l'importance des processus taphonomiques sur la préservation des différents types de résidus. Dans ce contexte, le rôle des microenvironnements protecteurs peut être soulevé. C'est un facteur important pour la préservation des résidus, par exemple les microfissures dans les matières premières [40, 46].

Une expérimentation de Barton [35] a montré qu'une couverture rapide n'est pas une garantie pour la préservation des résidus. Par contre, la préservation des granules d'amidon était meilleure sur les outils déposés sur le sol que sur ceux qui étaient enterrés, à cause de l'intense activité biologique liée à la formation des sols. Barton suggère que ce résultat confirme que le dessèchement rapide des résidus a un impact favorable sur leur préservation. En séchant, un résidu se transforme en une plaque hydrophobique très résistante aux attaques bactériennes [36].

3.4 Environnements défavorables à la préservation des résidus

Les sites instables d'un point de vue géomorphologique (érosion, percolation), et riches en activité bactériennes sont considérés comme des environnements défavorables à la préservation des résidus [40]. La plupart des sites de plein air et les environnements karstiques partagent ces caractéristiques [47]. Cependant chaque situation doit être évaluée de façon individuelle, car plusieurs études ont identifié des résidus conservés pour des sites de plein-air [10, 44, 48-50]. Il est donc essentiel de continuer à explorer les conditions exactes à l'origine de la préservation des résidus sur des outils lithiques.

3.5 Intégration de l'analyse des résidus dans l'approche fonctionnelle

Étant donné l'origine parfois incertaine des résidus (contamination environnementale, anthropique...) et le fait que des résidus peuvent être déposés sur l'outil à travers toutes les étapes de la chaîne opératoire [18], il est important de renforcer la fiabilité des interprétations par une intégration de l'analyse des résidus dans une approche fonctionnelle plus large qui inclue aussi la tracéologie. Si les deux méthodes sont en plus combinées *via* une collaboration entre deux spécialistes indépendants, on garantit un double apport de données qui renforcent de façon significative la fiabilité des interprétations fonctionnelles [7, 44].

4 Conclusion

L'utilisation des outils préhistoriques pour des tâches liées à la subsistance ou à la fabrication d'un outil laisse des résidus organiques et minéraux sur les bords et surfaces des outils qui sont identifiables à l'échelle microscopique. La distribution et la densité de ces résidus sont déterminées par le contexte technique et le cycle de vie de l'outil, mais aussi par des processus taphonomiques intervenant après abandon. Il est essentiel de comprendre la relation entre la taphonomie et la préservation des résidus pour pouvoir (1) opérer une distinction entre les résidus anthropiques et environnementaux ; (2) identifier les processus taphonomiques responsables de la préservation des résidus ; et (3) identifier les contextes favorables à la préservation des résidus. Ceci nécessite des études méthodologiques plus systématiques incluant des expérimentations contrôlées sur les différents processus biologiques et mécaniques ayant une influence sur la préservation de ces restes. Le développement de collection de référence des résidus environnementaux pour chaque type de contextes est aussi indispensable.

Remerciements

Cette recherche a été financée par le Conseil européen de la recherché et fait partie du 7^{e} « Programme cadre européen pour la recherche » (FP/2007-2013) / ERC Convention de subvention Nr. 312283 (V. Rots). Veerle Rots est également redevable au Fonds de la recherche scientifique (FNRS-FRS).

Références

[1] M. Regert, Investigating the history of prehistoric glues by gas chromatography-mass spectrometry. Journal of Separation Science. 27, 244–254, 2004.

[2] M. Inizan, Reduron M., H. Roche, J. Tixier, Technologie de la pierre taillée, Préhistoire la pierre taillée 4, C.R.E.P., 199 pages, Meudon, 1995.

[3] B. Hayden, Lithic Use-Wear Analysis, Academic Press, 413 pages, New York, 1979.

[4] L. Keeley, Experimental determination of stone tool uses : a microwear analysis, The university of Chicago Press, 226 pages, Chicago and London, 1980.

[5] S. Semenov, Prehistoric technology, Cory, Adams et mackay, 211 pages, London, 1964.

[6] P. Vaughan, Use-wear analysis of flaked stone tools. University of Arizona Press, 204 pages, Tucson, 1985.

[7] V. Rots, B. Williamson, Microwear and residue analyses in perspective : the contribution of ethnoarchaeological evidence. Journal of Archaeological Science. 31, 1287–1299, 2004.

[8] F. Briuer, New clues to stone tool function : plant and animal residues. American Antiquity. 41, 478–484, 1976.

[9] B. Hardy, Neanderthal behaviour and stone tool function at the Middle Palaeolithic site of La Quina, France. Antiquity. 78, 547–565, 2004.

[10] B. Hardy, M. Kay, E. Marks, K. Moniga, Stone tool function at the paleolithic sites of Starosele and Buran Kaya III, Crimea : behavioral implications. Proceedings National Academy of Sciences. 98, 10972–10977, 2001.

[11] L. Liu, J. Field, R. Fullagar, C. Zhao, X. Chen, J. Yu , A functional analysis of grinding stones from an early holocene site at Donghulin, North China. Journal of Archaeological Science. 37, 2630–2639, 2010.

[12] M. Lombard, Distribution patterns of organic residues on Middle Stone Age points from Sibudu Cave, Kwazulu-Natal, South Africa. South African Archaeological Bulletin. 59, 37–44, 2004.

[13] M. Lombard, L. Wadley, The morphological identification of micro-residues on stone tools using light microscopy : progress and difficulties based on blind tests. Journal Archaeological Science. 34, 155–165, 2007.

[14] M. Lombard, Finding resolution for the Howiesons Poort through the microscope : micro-residue analysis of segments from Sibudu Cave, South Africa. Journal Archaeological Science. 35, 26–41, 2008.

[15] G. Robertson, V. Attenbrow, P. Hiscock, Multiple uses for Australian backed artefacts. Antiquity. 83, 296–308, 2009.

[16] G. Odell, Stone tool research at the end of the millennium : classification, function, and behavior. Journal Archaeological Research. 9, 45–100, 2001.

[17] R. Grace, Use-wear analysis : the state of the art. Archaeometry. 38, 209–229, 1996.

[18] V. Rots, E. Hayes, D. Cnuts, C. Lepers, R. Fullagar Making Sense of Residues on Flaked Stone Artefacts : Learning from Blind Tests. PLoS One. 11, e0150437, 2016.

[19] K. Akerman, R. Fullagar, A. van Gijn, Weapens and Wunan : Production Function and Exchange of Kimberley Points. Australian Aboriginal Studies. 1, 13–42, 2002.

[20] L. Byrne, A. Ollé, J.M Vergès Under the hammer : Residues resulting from production and microwear on experimental stone tools. Archaeometry. 48, 549–564, 2006.

[21] P. Schmidt, G. Porraz, L. Bellot-Gurlet, E. February, B. Ligouis, C. Paris, et al, A previously undescribed organic residue sheds light on heat treatment in the Middle Stone Age. Journal of Human Evolution. 85, 22–34, 2015.

[22] R. Fullagar « Starch on artefacts. » dans Ancient Starch Research, eds. H. Barton, R ; Torrence, Left coast Press, Walnut Creek, p. 177–203, 2006.

[23] P.J. Heyes, K. Anastasakis, W. de Jong, A. van Hoesel, W. Roebroeks, M. Soressi, Selection and Use of Manganese Dioxide by Neanderthals. Scientific Reports. 6, 1-9, 2016.

[24] V. Rots, P. Van Peer, P.M. Vermeersch, Aspects of tool production, use, and hafting in Palaeolithic assemblages from Northeast Africa. Journal of Human Evolution. 60, 637–64, 2011.

[25] G.F. Monnier, T.C. Hauck, J.M. Feinberg, B. Luo, J.M. Le Tensorer, H.A. Sakhel, A multi-analytical methodology of lithic residue analysis applied to Paleolithic tools from Hummal, Syria. Journal of Archaeological Science. 40, 3722–3739, 2013.

[26] M. Bradtmöller, A. Sarmiento, U. Perales, M.C. Zuluaga, Investigation of Upper Palaeolithic adhesive residues from Cueva Morin, Northern Spain. Journal of Archaeological Science : Reports. 7, 1–13, 2016.

[27] K. Helwig, V. Monahan, J. Poulin, The identification of hafting adhesive on a slotted antler point from a southwest Yukon ice patch. American Antiquity. 73, 279–288, 2008.

[28] C.D. Matheson, A.J. McCollum, Characterising Native Plant Resins from Australian Aboriginal Artefacts using ATR-FTIR and GC/MS. Journal of Archaeological Science. 52, 116-128, 2014.

[29] P. Karkanas, O. Bar-Yosef, P. Goldberg, S. Weiner, Diagenesis in Prehistoric Caves : the use of Minerals that Form In Situ to Assess the Completeness of the Archaeological Record. Journal of Archaeological Science. 27, 915-929, 2000.

[30] D. Northup, K. Lavoie, Geomicrobiology of Caves : A Review. Geomicrobiol J. 18, 199-222, 2001.

[31] C. Dozier, Airborne starch dispersal from stone grinding : Experimental results and implications. Journal of Archaeological Science : Reports. 8, 112–115 2016.

[32] Torrence R, Barton H. Ancient Starch Research. Left coast Press, Walnut Creek, 2006.

[33] M. Haslam, The decomposition of starch grains in soils : implications for archaeological residue analyses. Journal of Archaeological Science. 31, 1715–1734, 2004.

[34] D. Piperno. Phytoliths (a comprehensive guide for archaeologist and paleoecologists). Rowman Altamira ; 2006.

[35] H. Barton, « Starch granule taphonomy : the results of a two year field experiment. » dans Archaeological Science Under a Microscope : Studies in Residue and Ancient DNA Analysis in Honour of Tom Loy, eds. M. Haslam, G. Robertson, A. Crowther, S. Nugent, L. Kirkwood, Terra Australis 30, 129–140, 2009.

[36] H. Barton, P.J. Matthews, « Taphonomy. » dans Ancient starch research, eds. R. Torrence, H. Barton, Leftcoast Press, Walnut Creek, 75–94, 2006.

[37] M. Therin, «The movement of starch grains in sediments. » dans A Closer Look : Recent Australian Studies of Stone Tools, eds. R. Fullagar, 61–72, 1998.

[38] M. Haslam, Potential misidentification of in situ archaeological tool-residues : starch and conidia. Journal of Archaeological Science. 33,114–121, 2006.

[39] H. Barton, R. Torrence, R. Fullagar, Clues to stone tool function re-examined : comparing starch grain frequencies on used and unused obsidian artefacts. Journal of Archaeological Science. 1231–1238, 1998.

[40] G. Langejans, Remains of the day-preservation of organic micro-residues on stone tools. Journal of Archaeological Science. 37, 971–985, 2010.

[41] L. Wadley, M. Lombard, B. Williamson, The first residue analysis blind tests : results and lessons learnt. Journal of Archaeologial Science. 31, 1491–1501, 2004.

[42] M. Lombard, Evidence of hunting and hafting during the Middle Stone Age at Sibidu Cave, KwaZulu-Natal, South Africa : a multianalytical approach. Journal of Human Evolution. 48, 279–300, 2005.

[43] R. Fullagar, J. Field J. Pleistocene seed-grinding implements from the Australian arid zone. Antiquity. 71, 300–307, 1997.

[44] V. Rots, B. Hardy, J. Serangeli, N.J. Conard, Residue and microwear analyses of the stone artifacts from Schöningen. Journal of Human Evolution. 89, 298–308, 2015.

[45] B. Hardy, M.H. Moncel, Neanderthal use of fish, mammals, birds, starchy plants and wood 125-250,000 years ago. PLoS One. 6 : e23768, 2011.

[46] O.C. Shanks, R. Bonnichsen, A.T. Vella, W. Ream, Recovery of Protein and DNA Trapped in Stone Tool Microcracks. Journal of Archaeologial Science. 28, 965–972, 2001.

[47] P. Goldberg, R. Macphail, Practical and theoretical geoarchaeology, Wiley-Blackwell, Hoboken N.J., 468 pages, 2006.

[48] R. Dinnis, A. Pawlik, C. Gaillard, Bladelet cores as weapon tips ? Hafting residue identification and micro-wear analysis of three carinated burins from the late Aurignacian of Les Vachons, France. Journal of Archaeological Science. 36, 1922–1934, 2009.

[49] B. Hardy, M.H. Moncel, C. Daujeard, P. Fernandes, P. Béarez, E. Desclaux, *et al.* Impossible Neanderthals ? Making string, throwing projectiles and catching small game during Marine Isotope Stage 4 (Abri du Maras, France). Quaternary Science Reviews. 82, 23–40, 2013.

[50] B. Hardy, M. Bolus, N.J. Conard, Hammer or crescent wrench ? Stone-tool form and function in the Aurignacian of southwest Germany. Journal of Human Evolution. 54, 648–662, 2008.