Archéobotanique et taphonomie

Vincent Lebreton[1], Isabelle Thery-Parisot[2], Laurent Bouby[3], Julia Chrzavzez[2], Claire Delhon[2], Marie-Pierre Ruas[4]

[1] UMR 7194 « Histoire naturelle de l'homme préhistorique » – CNRS / Muséum national d'histoire naturelle de Paris

[2] UMR 7264 « Cultures et environnements – Préhistoire, Antiquité, Moyen Âge » – CNRS / Université Côte-d'Azur, Campus Saint-Jean-d'Angély 3, Nice

[3] UMR 5554 « Institut des sciences de l'évolution de Montpellier » – CNRS / Université Montpellier 2

[4] UMR 7209 « Archéozoologie, archéobotanique – Sociétés, pratiques et environnements » – CNRS / Muséum national d'histoire naturelle de Paris

1 Introduction

Les études de la dynamique de la végétation en réponse aux changements climatiques et des relations homme / milieu en termes de gestion et d'exploitation du milieu végétal se fondent sur l'analyse de bio-marqueurs botaniques. Une diversité de bio-marqueurs, macroscopiques ou microscopiques, permet d'explorer ces thématiques de recherche : bois, charbons de bois, graines, fruits, grains de pollen, phytolithes et palynomorphes non polliniques (Figure 1).

Chacun de ces bio-marqueurs peut être mis au jour dans les sédiments de séquences naturelles ou dans des niveaux archéologiques. Pour autant, chaque type de bio-marqueurs, délivre des informations taxinomiques, qualitatives et quantitatives, plus ou moins précises selon la problématique abordée. Ainsi, les assemblages polliniques décrivent l'ensemble du couvert végétal, mais les identifications sont limitées au genre pour les arbres et le plus souvent à la famille pour les herbacées. L'étude des bois et charbons de bois propose des déterminations plus fines, jusqu'à l'espèce, mais limitées aux seules plantes ligneuses. À l'inverse, l'analyse des phytolithes peut caractériser au niveau de la sous-famille les taxons herbacés composant la steppe graminéenne par exemple mais peine à discriminer les taxons en raison du caractère ubiquiste de certaines morphologies. Conservés dans des contextes naturels et archéologiques, ces bio-marqueurs sont de puissants descripteurs de l'environnement végétal. Les vestiges de graines et de fruits sont fréquemment déterminés au rang de l'espèce. Leur conservation le plus souvent en contexte archéologique permet essentiellement de caractériser

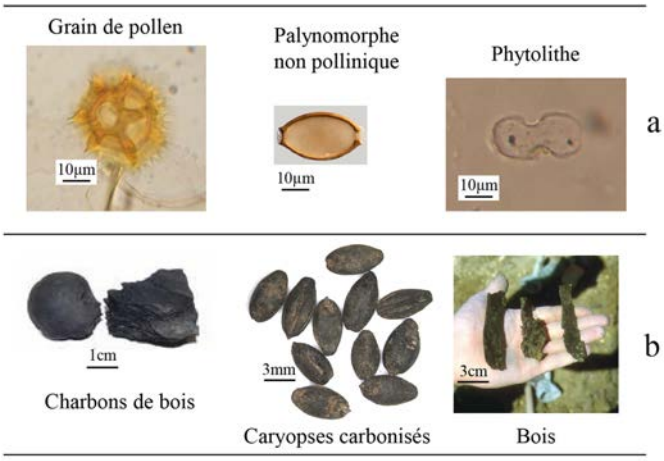


Figure 1 – Diversité des bio-marqueurs en archéobotanique : (a) bio-marqueurs microscopiques (grain de pollen, palynomorphe non pollinique et phytolithe) ; et (b) bio-marqueurs macroscopiques (charbon de bois, caryopses carbonisés et bois).

les pratiques humaines relevant de l'exploitation du milieu végétal. Il en va de même pour les palynomorphes non polliniques, dont les déterminations renvoient à des types morphologiques ou à des micro-organismes identifiés à l'espèce. La conservation des palynomorphes non polliniques en contexte archéologique apporte des informations sur les pratiques agro-pastorales des sociétés humaines disparues.

Ces caractéristiques propres à chaque bio-marqueur soulignent l'importance des approches croisant les analyses de plusieurs marqueurs botaniques pour appréhender très finement la composition et les modifications du couvert végétal en réponse aux variations climatiques et aux actions anthropiques. Toutefois au moment d'interpréter ces données paléo- et archéobotaniques, il convient de s'interroger sur l'intégrité des assemblages et d'examiner les éventuels biais dépositionnels et post-dépositionnels ayant pu les affecter. L'étude de ces processus taphonomiques permet de valider ou d'écarter les corpus des différents bio-marqueurs en évaluant l'ampleur des perturbations survenues entre l'émission du signal et sa restitution par l'analyste. Cette approche taphonomique garantit la qualité des signaux sur lesquels s'appuient les reconstitutions du milieu végétal et les hypothèses palethnobotaniques.

Les processus taphonomiques, comme agents de (dé)formation des assemblages, font l'objet de nombreux travaux expérimentaux et d'observations basées sur la création et l'étude de référentiels actuels. Ce travail de longue haleine est destiné à démêler les facteurs anthropiques et taphonomiques responsables de la formation des assemblages et affiner les interprétations paléoécologiques et paléoéconomiques. Il apporte une contribution majeure à la validation des méthodes de la paléobotanique. Dans ce chapitre, nous présentons un état des lieux des approches taphonomiques impliquant des restes végétaux, dans différents contextes et à différentes échelles.

2 Les milieux de conservation des marqueurs archéobotaniques

Les bio-marqueurs de l'environnement végétal, selon leur nature, s'accumulent et se conservent de manière variable en fonction des conditions physico-chimiques propres aux dépôts sédimentaires. Ainsi, certains restes botaniques sont-ils mieux conservés dans des contextes naturels, quand d'autres sont idéalement préservés en contexte archéologique. Analyser les bio-marqueurs végétaux dans les dépôts propices à leur meilleure conservation assure de la qualité des données acquises et la pertinence des reconstitutions paléoenvironnementales et des interprétations de l'exploitation et de l'utilisation des ressources végétales par les sociétés humaines (palethnobotanique). Ce chapitre expose les potentiels et limites de chaque type de dépôt pour chaque bio-marqueur afin de sélectionner les sédiments les plus propices aux analyses paléoécologiques et archéobotaniques.

2.1 Les contextes naturels

2.1.1 Les séquences marines

Les séquences marines se prêtent tout particulièrement aux analyses palynologiques : grains de pollen et kystes de dinoflagellés. Le matériel pollinique est en général bien conservé dans les sédiments marins d'origine terrigène déposés sur les plateformes continentales et dans les bassins océaniques profonds [1, 2]. Transporté par les courants fluviatiles jusqu'aux zones estuariennes ou deltaïques ainsi que par la circulation atmosphérique, le pollen arrive à la mer et sédimente rapidement à travers les masses d'eau océanique où la dispersion par les courants océaniques est négligeable [3-5]. Le pollen est ensuite enfoui sans être exposé à des conditions oxydantes, garantissant une bonne préservation du matériel pollinique Du pollen remanié issu de l'érosion de formations sédimentaires anciennes du bassin versant peut s'additionner à la pluie pollinique contemporaine du dépôt marin, mais l'altération de ce matériel remanié permet le plus souvent de le séparer de l'assemblage primaire [6]. Si les concentrations polliniques diminuent proportionnellement à l'éloignement des continents, l'étude des assemblages polliniques marins permet néanmoins d'établir une bonne calibration entre le signal pollinique déposé sur les fonds océaniques et la végétation locale et régionale développée sur le littoral et dans l'arrière-pays des zones terrestres les plus proches (par exemple [3, 7-11]). Les dépôts marins présentent une sédimentation continue et offrent alors l'opportunité d'acquérir des séquences polliniques enregistrant sans hiatus la dynamique de la végétation en réponse aux changements climatiques globaux survenant au cours du Quaternaire. Les séquences marines peuvent couvrir plusieurs cycles climatiques glaciaire-interglaciaire. Les sédiments marins sont prélevés par carottage à l'occasion de campagne en mer depuis un navire océanographique (par exemple [10, 11]). Dans des régions tectoniquement actives au Quaternaire, des dépôts marins peuvent se retrouver à l'affleurement sur le continent et ainsi être prélevés directement (par exemple [12, 13]).

2.1.2 Les séquences lacustres

Les sédiments lacustres sont souvent très riches en matériel pollinique, spores et grains de pollen [6]. Ils peuvent aussi contenir des palynomorphes non polliniques (*Non-Pollen Palynomorphs*, ou NPP dans la littérature internationale), spores fongiques essentiellement [14, 15]. Dans les dépôts lacustres, le pollen est mélangé aux fractions détritiques et organiques allochtones du bassin versant et à la matière organique produite par les organismes vivants dans le lac [6]. En plus d'apports éoliens déposés à la surface du lac, le pollen est transporté par les rivières drainant le lac puis déposé au fond de celui-ci. L'assemblage pollinique déposé en milieu lacustre peut aussi contenir une part de grains de pollen remanié issus de l'érosion de dépôts par les eaux drainées depuis le bassin versant jusqu'au lac. Ces grains de pollen sont souvent mal préservés, les différenciant ainsi de ceux issus de la pluie pollinique primaire et très bien conservés suite à leur enfouissement dans le sédiment lacustre sans exposition à des conditions oxydantes. Au final, les concentrations polliniques dans les dépôts lacustres sont fréquemment importantes, jusqu'à des millions de grains de pollen par cm^3 de sédiment. Les assemblages polliniques vont mixer des apports issus de la végétation locale développée sur les berges du lac, comme les formations de la forêt riveraine à aulne et saule, et des apports des formations végétales régionales, plus ou moins lointains en fonction de la taille du réseau hydrographique alimentant le lac. Les petits lacs vont essentiellement enregistrer la pluie pollinique locale, alors que la végétation régionale sera d'autant mieux représentée que le lac est de grande dimension [16]. L'analyse pollinique des longues séquences sédimentaires lacustres, déposées dans des bassins subsidents, sert à reconstituer les environnements et à reconstruire les paramètres climatiques sur des périodes pouvant couvrir plusieurs cycles climatiques depuis le Pléistocène inférieur et moyen (par exemple [17-22]), ou le dernier cycle climatique du Pléistocène supérieur à très haute résolution (par exemple [23-25]). Sur les périodes chronologiques couvertes par la datation ^{14}C, et notamment pendant l'Holocène, les modèles âge / profondeur réalisés à partir des séquences polliniques permettent une lecture calendaire des dynamiques environnementales associées à des changements climatiques rapides ou aux activités humaines (par exemple [26-27]). Les palynomorphes non polliniques reflètent, quant à eux, les dynamiques locales de la végétation sur les bassins versants des lacs et servent à caractériser des aspects de l'anthropisation comme le pastoralisme par exemple (par exemple [14, 28-30]).

2.1.3 Les séquences de tourbières

Les tourbières offrent les meilleures conditions de conservation pour les grains de pollen et les palynomorphes non-polliniques [6, 14, 15]. Les tourbières sont des zones humides dont le sol est saturé par une eau stagnante très pauvre en oxygène. La variation de l'acidité du milieu détermine des tourbières acides (pH $\approx$ 3) et des tourbières alcalines (pH $\approx$ 8). Les tourbières peuvent être classées selon leur niveau trophique, c'est-à-dire la teneur en éléments nutritifs (azote, carbone...) dissous dans l'eau [31]. Les tourbières oligotrophes sont pauvres en éléments minéraux alors que les tourbières eutrophes sont fortement minéralisées. Dans les tourbières acides, oligotrophes et dans des conditions proches de l'anoxie, la pluie pollinique déposée sur la tourbière est idéalement conservée dans la tourbe formée à partir des débris organiques

d'origine végétale. Des remaniements peuvent survenir dans les niveaux superficiels de tourbes encore peu compactés, par exemple dans le cas d'un ruissellement important inondant la tourbière. Toutefois le plus fréquemment, les grains de pollen et les palynomorphes non-polliniques se retrouvent piégés très rapidement dans une séquence stratifiée constituée par l'accumulation de dépôts tourbeux compactés verticalement et donc peu susceptibles de remaniements. Il est nécessaire de multiplier les dates ^{14}C sur une séquence pour appréhender la variabilité du taux de sédimentation dans la tourbière inhérente aux éventuels changements du milieu (climat, niveau trophique, alimentation hydrique...). Seuls les modèles âge / profondeur proposés garantissent une lecture précise des changements environnementaux au cours du temps. Certaines tourbières peuvent ainsi décrire sans hiatus l'histoire tardiglaciaire et postglaciaire de la végétation (par exemple [32]). Les spectres polliniques issus de tourbières vont largement surreprésenter la végétation locale développée dans la tourbière et à proximité immédiate. Un regroupement des plantes aquatiques permet de séparer les composantes locale et régionale des apports polliniques. La difficulté se pose cependant de rattacher certains taxons comme les Poacées à la végétation locale ou régionale. La pluie pollinique régionale déposée dans la tourbière est apportée par les courants aériens et par les eaux de ruissellement arrivant dans la tourbière. Les multiples analyses polliniques de tourbières dans des régions ciblées ont permis d'affiner le cadre chronologique des palynozones (préboréal, boréal, atlantique, subboréal, subatlantique) décrivant à très haute résolution les principales étapes de la dynamique postglaciaire de la végétation (par exemple [33-35]).

2.1.4 Les autres dépôts continentaux

Les dépôts continentaux éoliens, comme les lœss par exemple, ne sont pas propices à la conservation du pollen [36, 37]. Dans ces sédiments très minéraux, le dépôt et l'enfouissement du pollen se font dans des conditions aérobies. L'oxydation altère la membrane pollinique, pouvant aller jusqu'à la destruction complète du grain de pollen. Enfin, ces types de sédiments sont également sujets à des remaniements par percolation [37-38] ou par des animaux fouisseurs [39-40]. En conséquence, l'assemblage pollinique restitué par l'analyse de ces dépôts éoliens n'est pas fidèle à la pluie pollinique initiale associée à la végétation présente au moment du dépôt. La distorsion introduite limite fortement les possibilités de reconstitution paléoenvironnementale. Ces processus de taphonomie survenant sur les dépôts continentaux éoliens altèrent de la même façon non seulement les assemblages de palynomorphes non-polliniques mais aussi les assemblages phytolithiques, dont la source s'avère dans ce cas extrêmement difficile également à déterminer. Les dépôts pédosédimentaires peuvent enregistrer la végétation via les phytolithes et charbons de bois qu'ils contiennent. Si la conservation de ces restes y est souvent bonne, les phénomènes de brassage (par la pédogénèse dans le cas de sols ou paléosols, par des phénomènes de percolation dans des sédiments dont la granulométrie est grossière) peuvent altérer les assemblages ou poser des problèmes chronostratigraphiques. Une bonne compréhension des dynamiques de mise en place des formations sédimentaires et une maitrise de la chronologie sont indispensables pour vérifier l'intégrité des enregistrements et pour mettre en place le cadre spatio-temporel des végétations enregistrées.



Figure 2 – Refus de tamisage de sédiments de contexte portuaire fluvial contenant de nombreux restes carpologiques imbibés. Site romain du Parc Saint George (Lyon, Rhône), fouille Inrap (Photo L. Bouby, CNRS, ISEM).

2.2 Les contextes archéologiques

2.2.1 Les contextes archéologiques en conditions humides

Les conditions humides dans les contextes archéologiques sont parmi les plus favorables à la conservation des restes végétaux. La saturation en eau crée des conditions anoxiques qui limitent considérablement l'activité biologique, en particulier microbienne et fongique, responsable de la dégradation de la matière organique. Cependant, pour que des restes végétaux imbibés (ou gorgés d'eau) se conservent, il est nécessaire que le contexte soit resté ennoyé de façon presque continue depuis l'enfouissement. L'imbibition permet de conserver une grande diversité d'organes. Toutefois, des différences existent selon les tissus végétaux. Les parties lignifiées notamment sont mieux préservées que les tissus mous. De façon générale, la conservation du pollen et des palynomorphes non polliniques, du bois, des charbons de bois, des bourgeons, des graines et fruits est excellente (Figure 2).

À l'inverse, les tiges, feuilles et fleurs de spermaphytes, ainsi que les restes de mousses sont moins bien conservés [41]. Les organes de réserves souterrains (bulbes, tubercules, rhizomes) se conservent très rarement. Parmi les graines et fruits, les plus sclérifiés ont le plus de chances d'être préservés alors que ceux dont le péricarpe ou le tégument sont fragiles se dégradent beaucoup plus rapidement. La phase de tamisage des sédiments exerce une forte influence sur la bonne récupération des éléments gorgés d'eau les plus fragiles. Le tamisage des sédiments très organiques et très argileux demande beaucoup d'efforts. Un prétraitement est généralement pratiqué qui peut occasionner des dommages non négligeables aux restes végétaux les plus fragiles. La simple congélation des sédiments avant tamisage a un effet très positif et peut permettre d'éviter les traitements chimiques, avec l'hydroxyde de potassium notamment, qui sont plus agressifs [42]. Pour ce qui concerne le tamisage proprement dit des sédiments humides, la méthode de lavage classique, en plaçant le sédiment directement

sur le tamis et sous le jet d'eau, est assez traumatique. Il est conseillé d'utiliser plutôt la technique du « wash-over », selon laquelle de petites quantités de sédiments sont placées dans un bac, arrosées d'eau et délicatement agitées de façon à ce que les éléments organiques libérés puissent être progressivement versés sur les tamis avec le surnageant [43, 44]. Par ailleurs, la présence continue d'eau, en limitant l'action mécanique des sédiments, fait même des contextes humides des milieux particulièrement favorables à l'enregistrement des éléments carbonisés, autorisant la préservation de restes carbonisés fragiles souvent altérés en milieu sec (ex. rachis d'épis de céréales, graines oléagineuses, etc.). Globalement, les milieux humides sont susceptibles d'enregistrer une très grande diversité taxinomique (souvent plus de 100 taxons), avec une densité en macro-restes végétaux qui peut s'élever à plusieurs milliers par litre de sédiment, dont habituellement moins de 10% sont carbonisés [45]. Compte tenu de la richesse élevée des sédiments humides en macrorestes, il convient généralement de traiter des prélèvements de faibles volumes (ca 0.5 à 2 litres), qui pourront alors être analysés en profondeur, avec tamisage jusqu'à une maille de 250 à 315 microns. En revanche il est souhaitable de compléter ces prélèvements finement tamisés par de plus gros volumes de sédiment (5 à 20 litres), qui seront tamisés de façon grossière (jusqu'à 2, voire 1 mm) afin de collecter les gros éléments en quantités suffisantes (bois, noyaux, fragments d'épis, coprolithes, etc.).

Les contextes archéologiques humides les plus connus sont certainement les villages lacustres du Néolithique et de l'âge du Bronze de la zone alpine, dont les restes végétaux sont étudiés depuis le milieu du XIX^{e} siècle [46]. Ces derniers offrent un excellent exemple de la diversité, de la complémentarité et de la richesse des approches archéobotaniques qui peuvent être conduites à partir de sédiment de milieu humide, dans un cadre chronologique précis fourni par la dendrochronologie. Toutefois, d'autres types de contextes humides existent également : habitat de berge de cours d'eau (par exemple [47]), sites portuaires (par exemple [48]), structures excavées en deçà de la nappe phréatique (puits, bassins, latrines, fossés) (par exemple [49]). Leurs fouilles se sont développées plus tardivement, favorisées par l'essor combiné de l'archéologie urbaine et de l'archéologie préventive. Comme dans tous les contextes archéologiques, l'apport des macrorestes végétaux conservés en milieu humide est essentiellement lié à l'action de l'homme : déchets culinaires, artisanaux, résidus d'opérations agricoles, résidus des activités liées au feu, matériaux de construction, végétaux utilisés pour la litière ou le fourrage du bétail, déjections humaines et animales [45]. Un apport naturel secondaire par les eaux, le vent, les animaux ou par gravité est également à considérer. Le contexte, fermé, comme dans le cas de structures excavées, ou ouvert prend ici une importance majeure.

L'assèchement prolongé, ou occasionnel et répété, des contextes humides conduit à la disparition des restes végétaux non carbonisés par oxydation. Cependant, dans les contextes archéologiques où les sédiments sont riches en sels minéraux, carbonate et phosphate de calcium en particulier, la battance de nappe peut favoriser la minéralisation des restes végétaux, leur permettant ainsi de survivre à l'assèchement du sédiment. Les sels minéraux en solution dans l'eau précipitent alors à la surface et à l'intérieur des tissus végétaux en remplaçant la matière organique (perminéralisation)

[50]. Le processus se produit surtout dans les contextes riches en matières fécales, fumiers, restes osseux, cendres, en particulier dans les latrines et les dépotoirs [51].

2.2.2 Les contextes arides

À l'opposé du cas précédent, c'est ici l'absence permanente d'eau qui interdit l'action des organismes responsables de la décomposition de la matière organique et permet la conservation des végétaux par dessiccation. Cette dernière est largement limitée aux sites localisés dans les marges arides et les zones désertiques, par exemple au Proche-Orient et en Afrique du Nord [52, 53]. Dans les zones tempérées, comme en Europe, des contextes médiévaux et modernes sont toutefois à même de livrer d'intéressants assemblages de restes végétaux desséchés, tout particulièrement les matériaux utilisés dans la construction de maisons [54] ou ceux des poudres d'embaumements [55]. La dessiccation offre une excellente conservation, avec généralement une forte densité en restes végétaux, une grande diversité taxinomique et souvent la présence de pièces et tissus très fragiles (poils, calices floraux, glumelles de graminées). La dessiccation permet régulièrement d'aborder des aspects très particuliers des paléoenvironnements et des modes de vie des populations passées. Ainsi, par exemple, des contenus stomacaux de corps momifiés dans les déserts du Chili [56] ou de coprolithes animaux desséchés [57] ont pu être étudiés. Sur le site de 'Ayn-Manâwir (Kharga, Égypte), la conservation en place de stipes de palmier et de racines de tamaris, d'acacia et de vigne offre une image directe de la végétation ligneuse qui poussait à l'époque romaine aux abords d'un bassin de l'oasis [58]. Dans ces contextes arides, la préservation du pollen et des palynomorphes non polliniques n'est pas bonne car ces microrestes se dégradent rapidement sous l'effet de l'oxydation. Les coprolithes font exception et peuvent conserver le pollen et les œufs de parasites, dans des concentrations très faibles cependant, témoignant de la composition de la végétation locale et des régimes alimentaires de l'émetteur (par exemple [59, 60]).

2.2.3 Le contexte archéologique « classique »

En contexte archéologique (grotte / sites de plein-air), la bonne conservation des vestiges archéobotaniques dépend de la nature des restes mais également du mode et de la vitesse de formation du dépôt sédimentaire, et de la nature et l'intensité des processus post-dépositionnels (*e.g.* ruissellements, épisodes torrentiels, vent, coulées de solifluxion). Tous ces processus sont déterminés par les caractéristiques du site (situation géographique, substrat, topographie, hygrométrie, hauteur de la nappe, présence d'un réseau karstique ou fluvial, ouverture et prise au vent, végétalisation, etc.), les conditions environnementales et climatiques, la nature et l'intensité des activités humaines [61]. Dans ces types de contextes, seules la carbonisation et la minéralisation assurent la préservation d'une partie des macrorestes végétaux. La carbonisation y représente l'état de conservation le plus fréquent.

En transformant la matière organique en squelette de carbone, la carbonisation permet la conservation des graines et fruits et des bois en charbons de bois. Toutefois, leur conservation est aléatoire, y compris lorsque les structures de combustion sont avérées. Même si ce constat ne suit pas un gradient chronologique, il est particulièrement vrai pour les sites du Paléolithique où les charbons de bois sont parfois très

rares et/ou très altérés sans relation avec l'intensité des activités liées au feu, et en l'état actuel des connaissances, sans rapport évident avec le contexte sédimentaire. Dans certains cas, c'est précisément l'ampleur de la sédimentation anthropique qui, en favorisant le recouvrement rapide des vestiges, paraît déterminante dans le processus de conservation des structures et des résidus de combustion. Dans la grotte de Kébara (Israël) par exemple, l'importance des dépôts cendreux et charbonneux et leur recouvrement rapide par de nouvelles structures de combustion a empêché leur destruction complète par le piétinement pourtant noté par les analyses micromorphologiques [62].

Les graines carbonisées peuvent aussi se conserver dans les dépôts sédimentaires des contextes archéologiques « classiques » et reflètent la nature des activités humaines [63]. Cependant, le recouvrement rapide des macrorestes est aussi déterminant pour leur conservation afin de limiter les effets du piétinement. Selon la nature du sédiment, la conservation des graines est également possible par bio-minéralisation [64]. Les phytolithes, de nature siliceuse, vont se conserver dans des contextes très variés. Leur présence dans les sédiments archéologiques dépend plus de l'introduction ou pas sur le site lors de son occupation de végétaux ou de produits dérivés (fumier) que d'aléas de conservation [65]). En revanche, ces contextes archéologiques n'assurent pas la bonne conservation du pollen, de nombreux processus taphonomiques altérant les grains de pollen et biaisant le signal originel (*e.g.* oxydation, remaniement, percolation) [66, 67].

3 Taphonomie et restes botaniques : approche multiscalaire

Différents processus taphonomiques peuvent potentiellement altérer la préservation des bio-marqueurs botaniques et ainsi tronquer l'image de la végétation naturelle ou anthropisée. Chacun de ces processus, qu'il soit de nature biologique, physique ou chimique, n'aura pas le même effet selon le reste macroscopique ou microscopique sur lequel il s'exerce. Pour un même type de reste, des effets de conservation différentielle peuvent se manifester selon la morphologie et la structure des éléments, ainsi que la résistance chimique et mécanique aux processus taphonomiques des différents taxons déterminés dans l'assemblage d'un échantillon.

3.1 Les macrorestes végétaux

3.1.1 Les bois et charbons de bois

L'anthracologie est une méthode d'étude des peuplements forestiers, de leurs transformations sous l'effet du climat et des activités humaines, mais aussi des usages du bois comme combustible depuis la Préhistoire. L'anthracologie étudie les charbons de bois conservés dans les sédiments archéologiques. Contrairement au bois non carbonisé dont la conservation sous-tend des conditions de milieux très particuliers, les charbons de bois sont très résistants et peu sensibles aux attaques bactériennes et chimiques. Ils peuvent ainsi être préservés sur de très longues durées et il est fréquent d'étudier des charbons de bois datant du Paléolithique.

La carbonisation du bois préserve la structure anatomique qui est caractéristique des essences qui peuvent alors être identifiées au microscope optique à réflexion (grossissement 100 à 500, voire 1 000), y compris à partir des fragments de petite taille

(1 à 2 mm selon l'essence). L'identification des essences repose sur le principe de l'anatomie comparée. L'organisation cellulaire est observée au microscope par simple cassure manuelle du charbon suivant les trois plans ligneux du bois. La comparaison des charbons archéologiques avec des collections de bois actuels et des atlas anatomiques permet de reconnaître selon le cas, la famille, le genre ou l'espèce du bois dont le fragment est issu. Des centaines de fragments de bois carbonisés sont traités pour chaque étude. Pour chaque site, des listes d'essences utilisées sont établies suivant une nomenclature latine internationale, par exemple *Quercus pubescens* pour le chêne blanc ou *Pinus sylvestris* pour le pin sylvestre. Les interprétations reposent ensuite sur la liste des essences et leur fréquence, en nombre de fragments, dans chaque unité archéologique (foyer, couche, zone de rejet, etc.).

Depuis la fin des années 1990, les recherches se sont orientées vers une approche méthodique du processus de formation et de transformation des assemblages anthracologiques, incluant (i) les pratiques humaines ; (ii) les modifications physiques et chimiques du bois au cours de la combustion ; (iii) les processus dépositionnels et post-dépositionnels. La question des pratiques anthropiques relève de facteurs culturels non prédictibles et spécifiques à chaque groupe humain. À l'inverse, La combustion et les processus post-dépositionnels renvoient à des transformations physico-chimiques et mécaniques indépendantes du contexte socioculturel, lesquelles affectent les assemblages anthracologiques en termes de réduction de masse et de fragmentation. Or, les interprétations reposent en partie sur la variation des fréquences relatives des taxons, calculées le plus souvent à partir du décompte des fragments identifiés dans l'échantillon étudié. C'est pourquoi l'effet de ces différents agents a fait l'objet de nombreux travaux.

Le filtre anthropique

En contexte archéologique, les charbons de bois sont issus des activités liées au feu, foyers domestiques, artisanats ou d'éléments de structure ou de mobilier incendiés. Introduites par les hommes pour leurs activités domestiques, les essences de bois reflètent souvent assez fidèlement l'environnement végétal de proximité. Les populations exploitent le plus souvent la forêt environnante dans un faible rayon autour du site et parcourent rarement plus de 5 km pour la collecte du bois. Lors de la collecte, les populations peuvent exploiter plusieurs biotopes comme les bords de rivière et les sous-bois par exemple, selon leurs besoins, selon l'usage du bois ou encore selon sa disponibilité. Les questions relatives à la gestion des ressources elles-mêmes, les pratiques de la collecte du bois, le choix des combustibles sont des aspects difficiles à appréhender. Par exemple, si les propriétés combustibles d'une essence relevaient uniquement de leurs propriétés physiques et chimiques, il serait possible de combiner les informations de forme des structures de combustion et de contenu floristique pour identifier la fonction des foyers. Or, à de rares exceptions près, le spectre de fréquences des essences identifiées dans un foyer permet rarement de remonter à sa fonction pour deux raisons principalement : les propriétés combustibles dépendent peu ou pas de l'espèce et les critères de sélection peuvent relever de préférences, de croyances ou de systèmes de classification qui échappent totalement à l'anthracologue. De plus, d'autres critères, *a priori* mesurables et interprétables, reposant sur la forme (calibre

et morphologie des branches) et les états phénologiques et physiologiques (bois mort, bois sur pied, bois altéré, bois vert) semblent plus à même d'orienter le choix des sociétés.

En effet, la gestion de la ressource bois dépend fortement des modes de vie. Il semble établi que les sociétés nomades et semi-nomades de la préhistoire privilégiaient le ramassage du bois mort alors que la sédentarisation effective, vers la fin du Néolithique a permis une gestion de stock de bois abattu et séché. Les études anthracologiques ont mis en évidence une très faible sélection des essences pour les usages domestiques du feu. La sélection semble réservée à des activités très spécialisées, comme la cuisson des céramiques par exemple, sans possibilité d'établir une redondance synchronique ni même diachronique dans la sélection d'une essence pour une même pratique dans des sites de proximité. Les sociétés s'approvisionnement généralement dans l'environnement en ramassant ou en coupant la quasi-totalité des essences disponibles dans leur territoire, dans des proportions en rapport avec leur abondance dans la végétation. Pour cette raison, il est possible de proposer une interprétation paléoclimatique des assemblages de charbons de bois archéologiques.

La combustion

Parmi les agents taphonomiques, la combustion joue un rôle primordial. Les charbons de bois représentent toujours une très faible proportion de la quantité de bois mise au feu, et cette proportion semble variable selon les sites et les dépôts, ainsi que selon les pratiques. Une question essentielle est de comprendre si son effet est homogène sur la représentation des différentes essences et si elle n'introduit pas de biais supplémentaire. À partir des années 1980, des expérimentations destinées à comprendre les processus de fragmentation et de réduction de masse du bois mis au feu ont été réalisées. Les résultats varient beaucoup selon les auteurs qui opposent généralement les variables intrinsèques et extrinsèques de la combustion comme facteurs déterminant le taux de résidus. Selon certains auteurs, le taux de résidus dépend des propriétés physiques, chimiques et mécaniques des espèces [68-71] alors que d'autres défendent l'incidence prépondérante de variables extrinsèques (type de structure, températures, oxygénation) [72-74]. Selon Rossen et Olson [68], les bois peu denses produisent moins de charbons que les bois durs alors que selon Loreau [70] c'est le contraire. D'après ce même auteur, un taux d'humidité élevé du bois réduit sensiblement le taux de résidus alors que nos résultats tendent à minimiser l'effet de ce paramètre [75]. Pour d'autres, c'est en revanche le calibre du bois qui détermine le taux de résidus [69]. Lingens *et al.* [76] suggèrent quant à eux que les différences du taux de restes sont plus liées à la composition chimique du bois qu'à sa densité. Les travaux de Belcher *et al.* [73] et de Scott et Jones [72] voient dans le taux de résidus un effet concomitant de la température de combustion et de l'oxygénation. Enfin, selon Vaughan et Nichols [74], la température atteinte dans le foyer conditionne la taille, la densité et la morphologie des résidus.

L'étude détaillée des processus de combustion et la modélisation des taux de résidus issue d'une récente étude impliquant 130 combustions expérimentales permettent de mieux comprendre la carbonisation du bois et le lien entre ces deux processus (Figure 3).

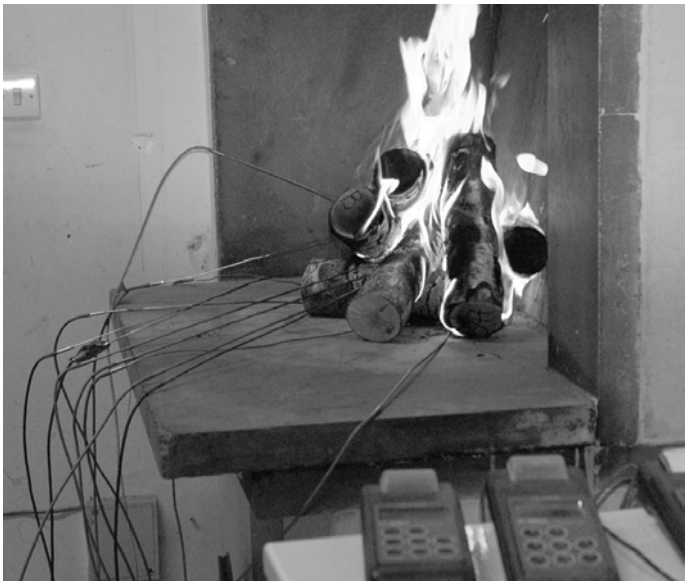


Figure 3 – Expérimentation sur la combustion du bois. (CEPAM, cliché I. Théry-Parisot.)

La fragmentation part d'une base commune : les charbons de bois. Ils représentent en moyenne 1 à 2 % des résidus qui se répartissent de manière homogène au sein des deux grandes classes de taille étudiées (4 mm et 2 à 4 mm). Des différences entre taxons mettant en relation intensité de la combustion et faible taux de résidus ont été mises en évidence. Dans ce processus, la densité semble jouer un rôle important : en favorisant une combustion intense et homogène du bois, elle entraîne une plus forte perte au feu des essences de forte densité. Mais la densité seule n'explique pas les variations du taux de résidus. La teneur en extractibles pourrait également jouer un rôle majeur. Ces résultats ont, par ailleurs, permis de montrer qu'à volume total de bois mis au feu constant, le diamètre et le nombre de bûches ont une très forte incidence sur le taux de résidus. L'effet des diamètres, de la teneur en eau ou du nombre de bûches sont autant de facteurs de variabilité susceptibles d'introduire des différences dans la production de charbons. Cette énumération des facteurs et de leurs interactions potentielles préfigure la difficulté à lier, de manière simple et univoque, des variables dont l'incidence semble *a priori* évidente, et le taux de charbons de bois résiduels. En aucun cas la quantité de charbon permet d'évaluer le volume de bois mis au feu.

Ainsi, il ne pourrait être défini expérimentalement que certains taxons sont ou seraient systématiquement sur- ou sous-représentés que pour une conformation strictement identique des lots de bois mis au feu. Une telle configuration n'est pas envisageable pour des feux préhistoriques, composés de lots de bois de calibres et d'états physiologiques hétérogènes. C'est cette variabilité des facteurs impliqués dans la réduction de masse et la fragmentation qui rend impossible une classification des essences sur la base des taux de résidus.

Les processus post-dépositionnels

Tous les processus, depuis le piétinement ou le déplacement des résidus de combustion par les hommes, en passant par la météorisation, le transport par ruissellement, les phénomènes de bio- ou cryoturbations, l'alternance de cycles gel-dégel ou imbibition-dessiccation du sédiment, peuvent affecter le dépôt de charbons de bois. Ces processus ont deux conséquences potentielles : la dispersion et/ou l'élimination de tout ou partie des résidus de combustion d'une part, et la non linéarité du processus selon les taxons, d'autre part.

Les phénomènes de bioturbation et leurs effets sur les charbons de bois ont été étudiés dans le cadre de plusieurs travaux. Une expérimentation menée par Thinon [77] a montrée qu'à l'issue d'une année d'enfouissement, des charbons de bois apparaissent à la surface ; les particules mesurent 1,3 à 1,6 mm. D'après Carcaillet et Talon [78], le processus de déplacement peut concerner des charbons de 2,5 mm, tandis que Canti [79] estime que la taille des particules potentiellement transportées par les lombrics est comprise entre 200 µm et 5 mm ; les mouvements sont de l'ordre de 1 à 10 mm par an. La profondeur atteinte par les galeries est différente en fonction des espèces et du type de sol ; diverses valeurs se trouvent dans la littérature, les plus hautes estimations atteignant jusqu'à 6 m de profondeur dans les terres noires. Des insectes, tels les fourmis, les termites ou certaines larves de différents invertébrés peuvent également contribuer à remanier les sédiments et déplacer les charbons de bois. Ce type de perturbation, tout à fait anecdotique sous nos latitudes, est plus important en milieu tropical [80]. L'action des animaux fouisseurs induit des déplacements de matériel et reste problématique, même si les creusements de terriers et galeries sont généralement repérables lors de la fouille. L'action racinaire est sans doute plus problématique pour les charbons de bois en raison de leur pouvoir absorbant vis-à-vis des composés humiques et ioniques du sol qui les rend très attractifs pour les végétaux d'un point de vue nutritif [78]. Ils sont alors piégés et fragmentés par les racines et radicelles. La fragmentation par les racines pourrait, d'après Thinon [77], être plus importante dans le cas de taxons à zone poreuse ou à canaux résinifères. Les racines des végétaux supérieurs peuvent également déplacer les particules en profondeur. Dans les sols forestiers, la datation des charbons de bois est sans rapport avec la stratigraphie [78] ; le déplacement des particules est alors évident. Il est mis en relation avec l'activité racinaire et de la pédo-faune, ainsi qu'avec des épisodes de chablis qui modifient durablement et en profondeur la structure du sol par un abrupt remaniement particulaire [81]. Tous les phénomènes de bioturbation peuvent avoir une incidence considérable dans les séquences naturelles ou dans les sites de plein air. Si leur importance dans les cavités peut *a priori* sembler plus ponctuelle, la hauteur et la largeur du porche, l'ensoleillement, le degré d'humidité, etc., sont des facteurs qui impactent l'activité biologique syn-sédimentaire.

Une étude expérimentale, en laboratoire et en conditions naturelles, de l'impact de certains processus post-dépositionnels sur les charbons de bois archéologiques (piétinement, météorisation, processus syn-sédimentaires, gel-dégel, pH) a été réalisée dans le cadre de la thèse de Chrzazvez [82] (Figure 4)



Figure 4 – Dépôt expérimental de charbon de bois en contexte périglaciaire à 2 750 m d'altitude (Gavarnie), proche de l'isotherme 0 à -1°C. (Programme Gavarnie, dir. P. Bertran.)

Avant enfouissement, les charbons de bois présents en surface sont très sensibles aux processus de météorisation et de piétinement. Cette première phase entraîne une importante fragmentation des charbons de bois, ainsi qu'un déplacement latéral (et éventuellement vertical) du matériel, pouvant conduire (i) à la disparition partielle ou totale des concentrations de charbons en tant que marqueur de l'organisation de l'espace ; (ii) à la perte définitive de tout ou partie du dépôt anthracologique par dispersion et évacuation hors du site et/ou par hyper-fragmentation. Très atténués en contexte de cavité, les processus de météorisation affectent peu les charbons de bois ce qui explique une bonne part des différences de conservation observées avec les sites de plein air où les charbons de bois sont souvent moins bien conservés. Une fois le matériel enfoui, les charbons de bois ne sont plus affectés par les phénomènes de météorisation et sont remarquablement résistants au piétinement. Leur recouvrement par seulement 10 à 15 cm de sédiment assure globalement la cohérence des fragments, et ce d'autant plus que la granulométrie de la matrice sédimentaire est fine. En revanche, en raison des pressions sédimentaires induites par les cycles gel-dégel, du gonflement cryogénique ou des alternances de retrait / gonflement du sédiment, les charbons peuvent subir une seconde phase de fragmentation. Le caractère plus ou moins destructeur de cette seconde phase d'altération du matériau dépend en partie de la nature minéralogique et granulométrique de la matrice sédimentaire (teneur en argiles – smectites en particulier – et limons notamment ; une matrice fine étant plus destructrice qu'une matrice grossière), de sa teneur en eau, de sa conductivité et de l'importance des variations thermiques et hydriques du milieu. Le déclenchement du processus de fragmentation dépend évidemment du niveau d'expression des pressions exercées. La présence d'eau au cours de ces deux phases accentue l'impact en fragilisant mécaniquement le matériau et en facilitant / déclenchant les phénomènes de

gonflement du sédiment, l'expression de pressions internes et le transport des charbons de bois. Par ailleurs, les études concernant la structure atomique du charbon ont démontré que la surface du matériau est oxydée en milieu basique [83-85]. En contexte alcalin, le charbon oxydé est donc plus à même d'interagir avec les molécules d'eau, accentuant encore probablement sa friabilité et sa sensibilité aux processus mécaniques.

Une autre question porte sur l'effet des processus post-dépositionnels à l'échelle taxinomique, en lien avec l'hétérogénéité des propriétés physiques et anatomiques héritées du bois. Les différences de densité observées entre taxons sont moins importantes lorsqu'ils sont carbonisés, mais la densité du charbon reste globalement proportionnelle à celle du bois dont il provient, avec une variabilité importante liée à la température de carbonisation elle-même, sans rapport, donc, avec l'essence. La carbonisation provoque une perte de résistance à la rupture et explique l'essentiel des propriétés mécaniques des charbons de bois. D'un point de vue mécanique, la relation masse volumique / seuil d'élasticité n'est pas linéaire : les charbons de faible densité ont un seuil d'élasticité faible, tandis que les charbons denses ont un seuil d'élasticité soit très élevé soit très faible. Dans ce dernier cas, ce sont visiblement les caractéristiques anatomiques, qui, en induisant des zones de fragilité du matériau, prennent le pas sur sa densité. Lors des tests de compression mécanique comme dans les simulations de cycles gel-dégel, la masse volumique des charbons de bois est corrélée positivement avec la fragmentation : plus les charbons sont denses et plus ils se fragmentent. Inversement, lors des essais de retrait-gonflement du sédiment, qui mettent principalement en œuvre des forces de traction, la densité est corrélée de manière négative à la fragmentation : les charbons les plus denses sont les moins fragmentés et inversement. Les caractéristiques anatomiques des essences jouent également un rôle dans le processus de fragmentation. La présence d'une zone poreuse marquée, les gros rayons ligneux ou les vaisseaux disposés en longues files radiales semblent, dans de nombreux cas, créer des zones de faiblesses dans le charbon qui tendent à fragiliser ces essences (*Quercus*, *Fagus*, *Corylus*, *Carpinus* par exemple). D'autres critères anatomiques paraissent au contraire renforcer la résistance mécanique du charbon, comme la présence d'épaississements spiralés. Les propriétés anatomiques des taxons ont donc une incidence sur la résistance mécanique du matériau comme sur leur comportement à la fragmentation, les deux processus n'étant cependant pas corrélés. Néanmoins sur la base de ces études, la très forte variabilité intra-genre et intra-spécifique qui s'exprime au moment de la carbonisation du bois comme au cours de la fragmentation rend extrêmement difficile, voire impossible, de déterminer des constantes de fragmentation des taxons déterminés par l'analyste.

3.1.2 Les graines et fruits

L'étude des graines et des fruits ou semences et, par extension, d'autres organes végétaux comme les tubercules, rhizomes ou bulbes (carpologie) présents en contexte archéologique livre avant tout des informations sur les activités de l'Homme, les ressources utilisées, les pratiques et techniques d'exploitation, de transformation et de consommation des plantes ; dans de nombreux cas, les vestiges renvoient principalement aux produits alimentaires et aux tâches agricoles. Généralement, elle offre un

tableau réduit et déformé de l'environnement, passé au prisme des activités anthropiques. L'Homme constitue effectivement le principal agent d'apport de graines et de fruits sur les sites. Dans la mesure où les assemblages carpologiques sont façonnés par les activités humaines, l'analyse de leur composition doit permettre de remonter à ces dernières. Toutefois, d'autres filtres taphonomiques, dont les effets peuvent être majeurs, sont à prendre en compte. Tout d'abord, la carpologie ne permet pas de documenter de façon comparable tous les usages des plantes par l'Homme en raison de la nature très diverse des organes étudiés et des conditions de conservation après leur dépôt ; dans la plupart des sites l'utilisation des organes végétatifs (consommation alimentaire de feuilles, utilisation artisanale de tiges, etc.) ne laisse aucune trace alors que l'apport de graines et de fruits sera plus communément enregistré. La productivité en semences, extrêmement variable selon les espèces végétales influe directement sur les probabilités ou les variations de leur enregistrement dans le spectre carpologique. Exemple classique, un seul sycone de figuier (une figue) contient plus de 1 600 petits akènes [86] quand il n'y a qu'un seul endocarpe (« noyau ») dans une drupe, telle l'olive ou la prune.

Le principal filtre taphonomique est lié à la conservation des matériaux végétaux. En conditions aérobies, dans de nombreux sites archéologiques, les semences sont conservées grâce à la carbonisation. Mais dans de nombreux autres, seules des traces minimes des végétaux apportés par l'Homme sont préservées. Cette fraction résiduelle dépend de divers processus qui inhibent ou ralentissent la dégradation des végétaux par les agents biologiques. Ils font intervenir deux paramètres physiques principaux (1) la disponibilité en eau (la saturation en eau entraîne l'imbibition des graines et fruits, l'aridité permet au contraire leur dessiccation) ; (2) la température (l'élévation de la température conduit lors des combustions jusqu'à la « carbonisation » des carporestes, alors que les températures basses peuvent permettre leur congélation). S'y ajoutent les processus qui entraînent la substitution de la matière organique par des ions minéraux ou métalliques (minéralisation, métallisation) ainsi que l'emprisonnement d'éléments végétaux aboutissant à la préservation sous forme d'empreinte (dans la pâte de la céramique, le torchis en particulier). La mise en œuvre de ces processus dépend elle-même (1) du contexte environnemental propre au milieu de dépôt ; (2) des activités humaines pratiquées sur le site. Imbibition, dessiccation et congélation dépendent de conditions environnementales particulières qui doivent se maintenir depuis l'enfouissement. Chacune de leurs variations peut autoriser la reprise de l'activité biologique provoquant la dégradation du matériel carpologique. Carbonisation et empreintes, en revanche, résultent principalement des activités humaines et sont plus stables. Hormis les incendies, accidentels ou volontaires, la carbonisation est souvent liée aux activités du quotidien (emploi des végétaux comme combustible, utilisation du feu pour les traitements agricoles et artisanaux, ou pour la transformation alimentaire). Elle est donc le mode de conservation des graines et fruits le plus communément rencontré en archéologie. Elle est susceptible d'être observée dans tous les types de structures et de sites, principalement en contexte domestique. Malheureusement, la carbonisation ne permet pas la conservation uniforme de tous les restes carpologiques. D'une part, elle privilégie les végétaux qui, du fait des opérations qui leur sont appliquées, sont fréquemment amenés au contact du feu, tels divers produits et sous-produits

du traitement des céréales [87]. D'autre part, il existe une conservation différentielle entre organes d'une même espèce et entre graines et fruits de différents taxons. Les effets différentiels de la carbonisation ont été beaucoup étudiés par l'expérimentation [88-91]. La dégradation des carporestes dépend à la fois de leur constitution et des paramètres de la carbonisation. Globalement, la meilleure conservation est obtenue lorsque la chauffe est réalisée à basse température, pendant longtemps et avec un apport d'oxygène réduit. Par ailleurs, les organes végétaux de grande taille, compacts, massifs ou lignifiés possèdent davantage de chances d'être conservés. De même les graines à réserves amylacées ou protéagineuses résistent mieux aux altérations de la carbonisation que les graines riches en lipides. Ainsi, les semences de plantes herbacées sauvages se conservent dans l'ensemble plus difficilement que celles de plantes cultivées. Chez ces dernières, les céréales et légumineuses sont favorisées par rapport aux oléagineuses (lin, pavot, etc.), et chez les céréales, les caryopses sont plus résistants que les vannes (éléments de l'épi). Lorsque les semences se conservent, la carbonisation entraîne des modifications de leur taille et conformation qui, généralement, n'interdisent pas leur identification taxinomique, mais qui doivent être prises en compte par l'archéobotaniste quand il effectue des comparaisons avec des collections de référence actuelles. Chez plusieurs espèces cultivées, l'expérimentation a montré que les semences pouvaient toujours être identifiées par la morphométrie après carbonisation. Chez les céréales, la distinction entre caryopses de deux blés, *Triticum aestivum* et *T. dicoccum*, est toujours possible [92], de même que chez l'orge, la distinction entre sous-espèces à deux rangs (*Hordeum vulgare* susp. *distichum*) et six rangs (*H. vulgare* subsp. *vulgare*) [93]. Il semble que plus les semences sont lignifiées moins leur déformation est forte et plus directe est la comparaison entre exemplaires frais et carbonisés. Chez la vigne, diverses études ont montré que les graines des sous-espèces sauvages (*Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*) et domestique (*Vitis vinifera* subsp. *vinifera*) se distinguent toujours très clairement après carbonisation (par exemple [94,95]). Lorsque la carbonisation est réalisée à basse température, tout au moins, il demeure même possible de distinguer les pépins provenant de diverses variétés cultivées [96]. En ce qui concerne les noyaux sclérifiés d'olives (*Olea europaea*), même à 400°C la carbonisation n'est pas préjudiciable à la caractérisation morphogéométrique de différentes variétés cultivées [97].

Imbibition, dessiccation et minéralisation assurent une conservation des différents types de carporestes plus homogène que la carbonisation. Il existe cependant une variabilité propre à chacun de ces modes de conservation. L'imbibition permet généralement la préservation d'un grand nombre de graines et fruits assurant l'enregistrement d'une grande diversité taxinomique. Cependant les éléments les plus sclérifiés se conservent mieux que ceux dont le péricarpe ou le tégument sont fragiles. Les caryopses de graminées, en particulier de céréales, sont, par exemple, rares en milieu humide et souvent réduits à leur péricarpe ou à des fragments de ce dernier. La présence et la diversité en restes carpologiques fragiles (son de céréales, téguments de légumineuses, endocarpes de pommes, etc.) et, *a contrario*, l'abondance relative des éléments les plus résistants (pépins de sureau, de figue, etc.) peuvent permettre d'estimer le niveau de dégradation des assemblages carpologiques imbibés. Ainsi Knörzer [98], à l'occasion de l'analyse de latrines en Rhénanie, a proposé un classement des

assemblages sur une échelle comprenant quatre stades de dégradation, en fonction de la présence d'éléments plus ou moins fragiles.

Par leur composition, les assemblages carpologiques desséchés se rapprochent des contextes anoxiques humides mais ils autorisent souvent l'enregistrement d'une diversité de vestiges encore plus élevée [99], avec régulièrement des feuilles, des fleurs, ou même des organes de réserve souterrains (bulbes, tubercules...). Ces assemblages sont donc probablement ceux qui reflètent le plus fidèlement le matériel végétal initialement déposé dans les sédiments. Ils ne sont cependant pas totalement exempts de phénomènes de conservation différentielle. Les organes à tégument mou et riches en réserves (grains de céréales par exemple) peuvent être préférentiellement consommés par les animaux granivores.

La minéralisation implique une forte conservation différentielle. La biominéralisation, tout d'abord, ne concerne qu'un petit nombre de taxons qui contiennent de grandes quantités de composés minéraux, carbonates notamment, dans les tissus de leurs graines ou fruits (*Celtis*, *Lithospermum*, *Sambucus*) qui favorisent leur conservation sur de longues périodes [64]. La perminéralisation affiche un plus large spectre puisqu'elle dépend avant tout du milieu dépositionnel. Dans ce cas, des sels minéraux (phosphate de calcium le plus souvent), en solution dans l'eau circulant dans les sédiments, se déposent à la surface et à l'intérieur des tissus végétaux et finissent par remplacer totalement la matière organique. D'une part, ce processus est lié à des contextes archéologiques particuliers, riches en phosphate de calcium, en particulier les latrines. Il va donc davantage toucher les graines et fruits les plus communément ingérés par l'Homme et retrouvés dans ces contextes. D'autre part, les carporestes de tous les taxons ne sont pas égaux devant le type de minéralisation. Les graines et fruits dont les téguments sont durs ou lignifiés possèdent les plus grandes chances d'être minéralisés. La perméabilité aux ions du tégument externe jouerait un rôle important dans la phosphatisation [100]. En définitive, les pépins de fruits (*Ficus carica*, *Rubus* spp., *Sambucus* spp., *Vitis vinifera*), résistants et abondants dans les matières fécales, sont souvent très bien représentés dans les latrines et dépotoirs asséchés alors que les caryopses de céréales, par exemple, y sont rares.

Après avoir considéré la question de la conservation du matériel carpologique, l'autre grand volet de la démarche taphonomique en carpologie concerne la prise en compte des facteurs ayant présidé à la constitution de l'assemblage. Cela concerne différents aspects. En premier lieu, des contaminations post-dépositionnelles peuvent survenir. Celles-ci sont de deux ordres : contamination par du matériel moderne et contamination par du matériel archéologique provenant d'autres couches. Différents processus peuvent provoquer la migration de semences en profondeur dans le sédiment. Il s'agit notamment des activités humaines (labours par exemple), de l'activité biologique des plantes (action des racines) et des animaux fouisseurs (vers de terre, terriers, galeries), des agents climatiques (argiloturbation, cryoturbation) ou éventuellement de l'action de la gravité (éboulements, colluvionnement) [56]. Dans les sites de milieux secs (aérobies), la contamination par des semences modernes est facilement identifiable car il s'agit généralement d'éléments non carbonisés qui se trouvent mélangés à du matériel carbonisé. Dans les sites stratifiés, les migrations de vestiges carpologiques entre

couches sont plus problématiques car il est difficile d'identifier les restes impliqués. Il est alors capital de prendre garde lors de la fouille à effectuer les prélèvements dans les couches qui apparaissent comme les plus sûres. Dans les sédiments humides, il est plus difficile d'identifier les contaminations modernes mais ces milieux sont plus stables. L'activité biologique notamment est plus réduite.

Dans un deuxième temps, il faut s'interroger sur les modes d'apport des diaspores qui constituent l'assemblage. De façon générale les assemblages archéobotaniques résultent avant tout de l'activité humaine. L'apport naturel peut néanmoins jouer, pour une part secondaire et variable selon les contextes de dépôt et les modes de conservation. Dans les milieux secs, la carbonisation est dans la plupart des cas un signe direct de la contribution de l'Homme, même si les agents naturels peuvent ensuite provoquer des déplacements secondaires des vestiges à l'intérieur du site ou, bien plus rarement, sur de plus grandes distances. Chacun des modes naturels de dispersion des graines et fruits peut participer ponctuellement à la constitution d'un assemblage archéologique mais va essentiellement concerner des restes non carbonisés, donc préservés en milieu humide ou aride. Autochorie et barochorie (dispersion par la gravité) assurent une dispersion à faible distance et témoignent donc de la végétation à l'échelle du site. Le transport par les animaux (zoochorie), notamment par les animaux domestiques [101], par le vent (anémochorie) ou par les eaux peut intervenir sur des distances bien plus importantes. Le vent est certainement celui qui peut avoir les effets les plus significatifs. L'hydrochorie joue souvent un rôle très réduit dans les structures excavées, comme les puits, les bassins ou les latrines (par exemple [49]), mais peut être bien plus conséquente dans les contextes plus ouverts, tels les sites portuaires et surtout fluviatiles (par exemple [102]). Cet apport est majoritairement local. Cela a été bien montré dans le cas des sites lacustres, où l'on constate que les macrorestes déposés correspondent à la communauté végétale qui se développait sur place et dont la nature est déterminée par la hauteur de la lame d'eau [103]. Dans les sites fluviatiles, l'apport lointain peut prendre plus d'importance ; le niveau énergétique des flux joue alors sur les types de macrorestes transportés et sur la distance de transport [104]. Il convient ainsi de considérer la position hiérarchique du cours d'eau étudié dans le réseau hydrographique et la taille du bassin versant drainé.

Enfin, les assemblages d'origine essentiellement anthropique peuvent être questionnés à travers leur composition afin de connaître les activités humaines dont ils résultent. Ce type d'approche est commun pour les assemblages carbonisés, dont le lien avec les activités humaines est évident, mais il peut être appliqué avec succès, au moins dans certains cas, au matériel non carbonisé [99]. Parmi les assemblages carpologiques, deux grands types se distinguent habituellement : les concentrations et les assemblages ouverts (par exemple [105, 106]). Les concentrations sont des assemblages très denses, correspondant théoriquement à du matériel homogène, carbonisé en un seul épisode. Si les semences carbonisées n'ont pas été déplacées et sont retrouvées à l'endroit où elles ont été brûlées, elles constituent un ensemble clos [107] ; le cas typique est celui d'un grenier incendié avec ses réserves végétales ou un silo contenant encore son stock. Mais la grande majorité des cas correspond à des assemblages ouverts. Le matériel est alors plus diffus dans le sédiment et représente un mélange plus ou moins important

des résidus de plusieurs événements de carbonisation, distincts dans l'espace et dans le temps. Ces assemblages résultent donc généralement d'activités multiples.

Il est bien évident que l'identification des activités humaines qui ont produit l'assemblage analysé est beaucoup plus directe et fiable dans le cas des concentrations. L'inconvénient est que ces dernières sont plus rares et correspondent souvent à des produits en fin de chaîne opératoire (produit stocké ou prêt à être consommé). Les assemblages ouverts sont également exploitables pour tenter de comprendre de quel type d'activité ils constituent le produit ou le sous-produit. Il faudra, bien sûr, prêter une grande attention à l'importance des mélanges. Cette dernière peut être évaluée en fonction de la cohérence de l'assemblage d'un point de vue technique et économique et d'un point de vue écologique en ce qui concerne les plantes sauvages. L'association de plantes aux caractéristiques écologiques très variées et incompatibles est un signe clair du mélange de plusieurs groupements végétaux [41]. La recherche des activités humaines à l'origine des assemblages carpologiques a visé en premier lieu et avant tout la restitution des chaînes opératoires de traitement des céréales, compte tenu de leur importance économique et de la fréquence des restes céréaliers en contexte archéologique. Elle repose sur l'analyse des proportions de caryopses, de vannes de céréales (éléments de l'épi) et de graines d'adventices des cultures, éventuellement sur les propriétés physiques de ces dernières, afin de déterminer de quel(s) stade(s) des séquences de traitement l'ensemble peut constituer le produit ou sous-produit (par exemple [108, 109]. Cette approche est validée par des référentiels ethno-archéologiques [87, 110]. D'autres chaînes techniques ont par la suite été prises en considération, par exemple celles qui concernent la transformation du raisin [111].

3.2 Les microrestes végétaux

3.2.1 Les phytolithes

Les phytolithes se forment par précipitation d'opale de silice hydratée (SiO_2, nH_2O) à l'intérieur des cellules végétales ou dans les espaces intercellulaires [112], par un phénomène passif déterminé en partie génétiquement et en partie par les conditions environnementales [113, 114]. Il s'agit de particules individuelles (cellules siliceuses) ou de fragments de tissus silicifiés, composés de plusieurs cellules en connexion (*silica skeletons*), dont la conservation dans les sols ou sédiments ne nécessite pas de dessiccation, de combustion ou de conditions anoxiques [115-118].

En raison du caractère redondant (présence d'une même forme chez des taxons différents) et multiple (présence de plusieurs formes différentes chez un même taxon) de la production phytolithique [119, 120], leur classification est morphotypique [121] et non taxinomique (Figure 5)

Les différents morphotypes renvoient néanmoins à des catégories taxonomiques plus ou moins larges et/ou à des tissus ou organes végétaux (feuilles, bois, tiges, glumes...), voire à des conditions environnementales particulières (stress hydrique, irrigation). Étant donné l'ubiquité et la faible spécificité de ce type de microrestes, les particules isolées ou les très petits assemblages ne sont pas interprétables. Ainsi, ce sont les spectres phytolithiques, idéalement composés de plusieurs centaines de particules identifiées [122], qui donnent lieu à des interprétations en termes d'environnement ou

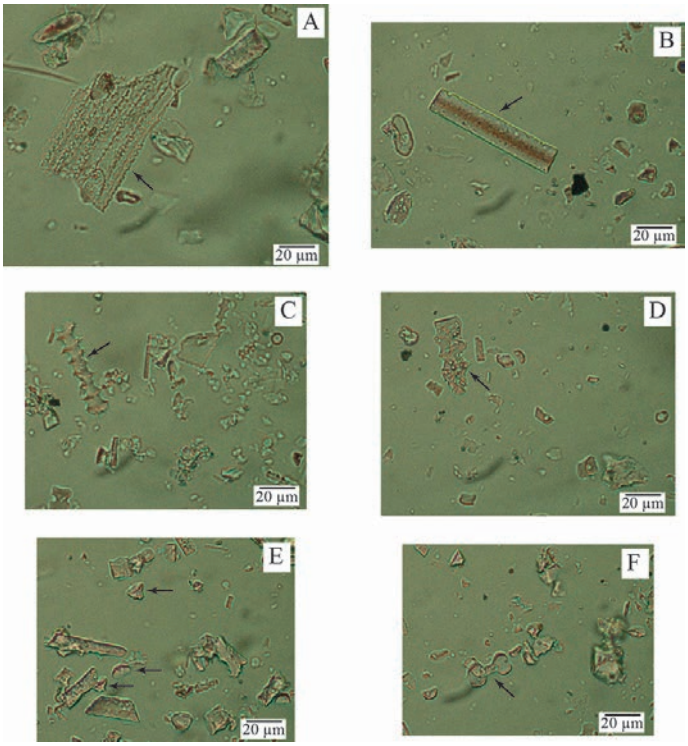


FIGURE 5 – Classification morphotypique et taxonomique des phytolithes. (A) phytolithe pluricelluaire (*silica skeleton*), site de Klimonas, Chypre, PPNA ; (B) phytolithe allongé à surface lisse de graminée, site des Quériaux, France, Néolithique moyen ; (C) phytolithe allongé dendritique de glume de graminée, site de Klimonas, Chypre, PPNA ; (D) phytolithe allongé dendritique de glume de graminée montrant de nombreuses figure de dissolution en surface et une disparition partielle des ornementations dendritiques, site des Quériaux, France, Néolithique moyen ; (E) cellules courtes trapeziformes de graminées, sous famille des Pooideae (= Festucoideae), site de Pendimoun, France, Néolithique ancien ; (F) cellule courte bilobée de graminée, sous famille des Panicoideae, site de Pendimoun, France, Néolithique ancien.

de pratiques humaines, par comparaison avec (i) des référentiels issus de plantes ou de parties de plantes (par exemple [123]), de sols prélevés sous des formations végétales identifiées (par exemple [117]), de sédiments associés à des activités spécifiques (par exemple [124]) ou de résidus de chaînes opératoires de traitement de végétaux (par exemple [125]) ; (ii) d'autres prélèvements, soit diachroniques, soit contemporains, mais issus d'autres structures archéologiques [126].

Les phytolithes sont libérés des tissus végétaux lors de la décomposition de la matière organique, puis soumis à différents processus post-dépositionnels susceptibles d'altérer les particules individuelles et/ou le spectre phytolithique dans sa globalité. La dissolution intervient – de façon parfois importante – très rapidement après le dépôt [127, 128] en affectant en priorité des particules de petites tailles et peu silicifiées, ce qui explique l'absence de certaines formes décrites dans les plantes fraîches non seulement dans les spectres fossiles mais aussi dans les sols actuels [127, 129]. Au-

delà de ces formes, les plus labiles, qui ne sont généralement pas considérées dans les études archéobotaniques ou paléoenvironnementales, le phénomène de dissolution peut être important en contexte très alcalin [130], mais il est quasiment nul lorsque le pH est proche de 3 et faible pour des valeurs de pH plus courantes (autour de 8) [113, 131-133]. Les acides forts sont aussi susceptibles de dissoudre les phytolithes [134] ; si ce cas de figure est improbable en conditions naturelles, il faut considérer les pertes occasionnées par les traitements chimiques réalisés lors des préparations au laboratoire. Dans les sols et sédiments, les conditions hydriques et la biomasse influent sur la dissolution par exportation (*via* l'hydrosystème) ou stockage (dans les végétaux vivants) d'une partie du silicium [127, 133, 135- 137]. Inversement, une re-précipitation d'opale de silice peut avoir lieu et engendrer des formes non-identifiables, agrégats de plusieurs phytolithes cimentés par de l'opale non-biogénique [127]. Les phytolithes qui n'ont pas été rapidement dissous sont très stables [133] et susceptibles de se conserver pendant plusieurs centaines de milliers, voire plusieurs millions d'années (par exemple Miocène / Pliocène [138, 139], Pléistocène inférieur [140-142]) sans que l'altération n'augmente significativement avec la durée d'enfouissement [130]. Outre la disparition de certains morphotypes, la dissolution peut avoir pour conséquence l'effacement de certaines ornementations de surface [143] ou la désarticulation de cellules initialement en connexion (*silica skeletons*) [133], induisant des erreurs dans l'attribution morphotypique de certaines particules et dans l'interprétation des spectres. Fragmentation et dissolution affectent surtout les formes présentant des zones de fragilité ou les ornementations les plus délicates [130, 133, 136, 144], ainsi que les particules les plus faiblement silicifiées ou celles dont l'opale contient une proportion importante d'impuretés [130, 136]. Les phytolithes issus du bois des dicotylédones, produits en quantités réduites, sont parmi les plus résistants [127, 136] avec les cellules bulliformes foliaires et les cellules allongées lisses des graminées [133, 136] ; les cellules courtes des graminées et les phytolithes de palmier, produits au contraire grandes quantités, semblent plus sensibles aux agents taphonomiques, alors que les formes produites par les cypéracées, les cellules longues ornementées et les papilles issues des glumes des graminées sont les plus facilement altérées [133, 136, 144-146]. Dans les conditions les plus courantes, le feu n'a que peu d'impact sur les phytolithes dont la morphologie reste intacte jusqu'à 800°C [147]. En revanche, la solubilité de l'opale semble plus grande après une exposition à des températures élevées [133, 148, 149] et au-delà de 800°C s'observent des décolorations [150] ou une fusion partielle de l'opale [151].

Les processus de dissolution et d'altération mécanique étant susceptibles de fausser le signal phytolithique, il est utile d'évaluer le degré de préservation de l'opale biogénique pour connaître la fiabilité de l'enregistrement. Plusieurs méthodes ont été proposées, soit par quantification des figures de dissolution présentes à la surface des phytolithes [152], qui pose le problème de la discrimination entre une surface réellement érodée (origine taphonomique) et la surface piquetée qui caractérise les phytolithes imparfaitement silicifiés [133], soit par des tests de dissolution permettant d'évaluer la quantité de silice labile résiduelle et donc la proportion de l'opale précédemment dissoute [133]. Les proportions relatives de certains morphotypes doivent, par ailleurs, alerter sur une possible conservation différentielle : en particulier, une forte proportion

de cellules allongées à surface lisse évoque une possible altération des formes allongées à surface ornementée [133, 143].

Sur le plan de la résolution spatio-temporelle, si un déplacement des phytolithes peut avoir lieu alors qu'ils sont encore contenus dans les tissus végétaux non décomposés, surtout dans le cadre de pratiques humaines (récolte, stockage, préparation des végétaux), c'est principalement le transport des particules une fois libres, plus difficile à détecter, qui va être susceptible de fausser les interprétations. Bien que l'on considère généralement que les spectres phytolithiques reflètent la végétation locale (ou, en contexte archéologique, l'accumulation *in situ* de matières végétales) [116, 136, 153-155], et que leur âge augmente avec la profondeur du prélèvement [145, 156], les assemblages peuvent être issus de mélanges (différentes provenances) ou de brassages (différents âges) [157, 158]. Dans les sols, la pédogénèse entraîne la translocation d'une partie des phytolithes des horizons supérieurs vers les horizons plus profonds [127, 135, 159, 160] ; en revanche, en l'absence de bioturbation, les migrations verticales liées uniquement à un transport par l'eau dans la porosité du substrat des phytolithes, dont les formes identifiables appartiennent majoritairement à la classe granulométrique des limons, voire des sables fins [126, 158], semblent réduites [113, 161, 162], bien que probablement variables en fonction des contextes (granulométrie, importance et continuité de la porosité [130, 158]). Néanmoins, un tri des morphotypes en fonction de leur taille – surreprésentation des formes les plus massives à proximité de la surface *vs* accumulation des particules les plus petites en profondeur – doit alerter sur l'intégrité de l'enregistrement [117, 163]. En effet, l'interprétation des changements dans les spectres phytolithiques le long d'une stratigraphie ne peut être liée à des changements de végétation que s'il s'agit d'une chronostratigraphie [116, 158]. L'origine spatiale des phytolithes dépend des processus colluviaux, alluviaux et éoliens qui ont présidé à la mise en place de la séquence sédimentaire [116], mais aussi des morphotypes concernés, certaines formes (morphotype sphérique échinulé des palmiers) étant régulièrement rencontrées à des centaines, voire des milliers de kilomètres des zones où poussent les plantes productrices [130]. Le vent, l'eau, le feu (par les panaches de fumée), les herbivores ou les activités humaines [113, 116, 164, 165] sont les principaux agents de dispersion. Bien qu'il s'agisse de particules lourdes (d = 2,35), le vent et l'eau peuvent être des facteurs de transport à grande distance, lors de la mise en place de dépôts éoliens (lœss), dont les assemblages phytolithiques sont très difficiles à interpréter et nécessitent une analyse taphonomique poussée [130], ou en contexte alluvial, dont l'approche nécessite une bonne connaissance de l'ensemble du bassin versant amont et des dynamiques fluviales [154, 166]. Ainsi, la compréhension des processus spatio-temporels de constitution du dépôt est primordiale pour l'interprétation des spectres phytolithiques prélevés en séquences naturelles [116]. En contexte archéologique, l'accumulation de matières végétales liée aux activités anthropiques induit souvent une abondance des phytolithes dans les sédiments supérieure à celle des sols naturels, surtout dans le cas de sociétés agricoles [126]. À l'inverse, certaines pratiques limitent dans l'espace l'accumulation des phytolithes (balayage, nettoyage, rejet des restes végétaux dans des zones spécialisées), voire la rendent extrêmement faible sur l'ensemble du site (ce qui est fréquent pour les installations temporaires de groupes de chasseurs-cueilleurs) [126], ou favorisent les mélanges ou les déplacements,

notamment à la faveur d'activités réutilisant des sédiments plus anciens [115, 167]. La compréhension de la mise en place des dépôts archéologiques et de leur évolution post-dépositionnelle, en particulier l'apport éventuel de phytolithes par des agents naturels susceptible de perturber le signal anthropique, est indispensable pour l'interprétation des spectres phytolithiques prélevés en contexte archéologique.

Enfin, un aspect sous-évalué de la taphonomie phytolithique concerne l'utilisation de méthodes d'observation susceptibles de masquer de façon différentielle la présence des différents morphotypes dans les assemblages. L'analyse des phytolithes sur lames micromorphologiques induit des biais importants car les cellules les plus petites y sont peu visibles et le signal phytolithique est trop ponctuel pour être représentatif. Néanmoins, cette approche permet de localiser les phytolithes dans les sols et les sédiments et d'observer leur orientation, informations importantes pour comprendre la formation du dépôt [130]. Les préparations réalisées spécifiquement en vue de l'observation des phytolithes sont donc à privilégier absolument. Le recours à un milieu de montage mobile permet une meilleure identification car il autorise la rotation de ces particules tridimensionnelles et transparentes, d'apparence parfois complètement différente suivant l'angle d'observation. Toutefois, par sa mobilité, ce type de milieu rend plus difficile les comptages systématiques et les quantifications absolues que lorsqu'un milieu fixe est utilisé.

3.2.2 Les grains de pollen

La palynologie repose sur une démarche actualiste en calibrant le signal pollinique actuel avec des relevés de végétation pour discriminer les origines extra-locale, locale et régionale des taxons polliniques composant la végétation. L'application de la palynologie à la reconstitution des environnements actuels et passés repose sur trois propriétés essentielles du grain de pollen : (1) une émission en grande quantité avec une dispersion à plus ou moins grande distance de la plante émettrice ; (2) une grande résistance de sa paroi externe constituée de sporopollénine aux agents chimiques et biochimiques à l'exception de l'oxydation, assurant sa conservation dans le temps long ; et (3) un nombre élevé de caractères reliant chaque type de grain à la plante qui l'a produite [168]. La membrane pollinique résiste notamment aux traitements chimiques lors de l'extraction des grains de pollen des sédiments. De nombreuses études pionnières dédiées à l'analyse des processus taphonomiques affectant les assemblages polliniques ont permis de valider la qualité des reconstitutions paléoenvironnementales déduites de l'analyse palynologique [169-171]. Les processus de taphonomie pollinique s'expriment soit par des remaniements contaminant les assemblages polliniques originels, soit par une dégradation partielle ou totale du pollen. Six classes d'altération de la membrane pollinique ont été définies, depuis la bonne préservation jusqu'à la cassure de la structure de la membrane [171].

La conservation des assemblages polliniques dans les sédiments amène à réfléchir aux différents paramètres agissant avant, pendant et après le dépôt de la pluie pollinique sur le sol et dans les sédiments et déterminant la composition finale de l'assemblage pollinique.

Le premier de ces paramètres est la variabilité intra- et inter-spécifique de la production pollinique des plantes. D'une manière générale, les plantes anémophiles (graminées, bouleau, aulne, chêne, conifères...) produisent une grande quantité de grains de pollen alors que les plantes entomophiles (la plupart des herbacées) sont moins productrices en grains de pollen [168]. Ainsi selon les plantes, la production pollinique varie de quelques milliers de grains de pollen à plusieurs centaines de millions par anthère. Les taxons polliniques sur- ou sous-représentés du fait de leur productivité spécifique sont bien identifiés par le palynologue, qui peut ainsi pondérer la présence des plantes au moment de reconstituer les environnements à partir des spectres polliniques. Des fortes variations annuelles s'observent également au sein d'un même taxon, au gré des conditions climatiques de l'année précédant la pollinisation [172]. Toutefois, les spectres polliniques reflètent une image moyennée de la végétation et le phénomène est considéré comme négligeable par le palynologue lors de l'analyse d'une séquence sédimentaire. En effet, le pas chronologique d'un échantillon couvre plusieurs années, lissant ces différences annuelles. Après la production et l'émission du pollen au niveau des anthères, la dispersion pollinique par les plantes dépend du mode de transport associé. Quand le pollen est transporté par le vent, il peut être dispersé sur de très longues distances et refléter alors la végétation régionale [173]. À l'inverse pour les plantes entomophiles, la dispersion est limitée aux écosystèmes locaux couverts par les insectes pollinisateurs [174]. Des analyses de la dispersion des grains de pollen par le vent et par l'eau ont calculé les corrections à apporter pour corriger la perte en pollen entre les biomes locaux et régionaux où se trouvent les plantes et le bassin sédimentaire collecteur de la pluie pollinique associée à ces plantes [16, 175]. En paramétrant la production et la dispersion pollinique, les modèles REVEALS (*Regional Estimates of VEgetation Abundance from Large Sites* [176]) et LOVE (*LOcal Vegetation Estimates* [177]) intégré dans l'algorithme LRA (*Landscape Reconstruction Algorithm*) permettent de reconstituer quantitativement les dynamiques spatiales et temporelles de la végétation régionale et locale en évaluant et corrigeant les biais associés à ces deux processus taphonomiques (voir aussi [178]).

Les conditions d'enfouissement du pollen dans le collecteur (océan, lac, tourbière) déterminent la qualité de la conservation. Un enfouissement rapide dans un sédiment de granulométrie fine assure une bonne conservation car les grains de pollen seront très peu exposés à des conditions oxydantes. Cependant, des études anciennes ont montré qu'un même taxon pollinique n'était pas préservé à l'identique selon le milieu sédimentaire (tourbière, lac, marais) dans lequel le pollen était déposé et enfoui [179, 180]. Au moment de l'enfouissement, la charge détritique issue de l'érosion de bassin versant peut apporter des grains de pollen remaniés de strates sédimentaires antérieures à l'âge du dépôt [181]. Ces grains remaniés peuvent être séparés de la pluie pollinique contemporaine de la végétation présente au moment du dépôt du sédiment, soit par coloration [181, 182], soit par observation en microscopie par fluorescence [183].

Une diversité de processus taphonomiques s'exerce après le dépôt et l'enfouissement du pollen dans le sédiment. Des observations *in situ* ou des protocoles expérimentaux en laboratoire étudient les effets de ces processus séparément. L'oxydation est certainement le processus de taphonomie qui impacte le plus fortement les assemblages polliniques si l'enfouissement n'est pas rapide [169-171, 184] (Figure 6).

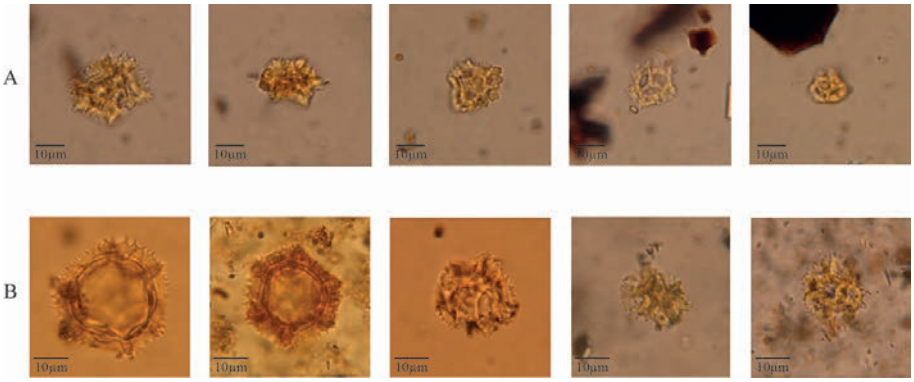


Figure 6 – Altération croissante de grains de pollen de Cichorioideae sous l'effet de l'oxydation. (A) Holocène, site de Halk el Menjel, Tunisie ; (B) Pléistocène moyen, site d'Isernia La Pineta, Italie.

Des protocoles expérimentaux exposant des grains de pollen, de morphologie très diverses quant à la structure et aux ornementations de la membrane, à des conditions oxydantes variés montrent les étapes successives d'altération d'origine chimique du pollen allant jusqu'à la destruction totale [67, 185-195]. Une exposition, même peu intense ou brève, à l'oxydation introduit des modifications quantitatives majeures des assemblages polliniques par rapport à la composition originelle [67, 169]. La sporopollénine a des fortes teneurs en carbone et azote et le pollen est alors « consommé » pour ses valeurs nutritives par des organismes et micro-organismes (collemboles, champignons, bactéries...) présents dans les sédiments superficiels [196-200]. Les altérations d'origine biologique et microbiologique dégradent fortement la membrane des grains de pollen, allant jusqu'à détruire partiellement l'assemblage pollinique initial. Lorsque les sédiments superficiels dans lesquels sont enfouis les grains de pollen se trouvent soumis à une variation du régime des précipitations avec des alternances de phases d'humidité et de sécheresse, la membrane pollinique va également rapidement s'altérer [201, 202]. En revanche, les alternances de phases de gel et de dégel sont sans effet et le paramètre climatique des températures n'est pas considéré comme un processus de taphonomie pollinique potentiel [201]. Dans ces sédiments superficiels non compactés, des phénomènes de percolations peuvent survenir, avec des mouvements verticaux de l'ordre du centimètre tous les de deux à quatre ans [38]. Ce phénomène peut avoir pour conséquence d'ajouter des grains de pollen plus récents que la pluie pollinique contemporaine du dépôt, d'autant plus dans le cas des sédiments grossiers dans lesquels le pollen peut migrer verticalement sur plusieurs centimètres. Ainsi, par exemple, la présence du morphotype pollinique *Cerealia* dans des échantillons de sédiment prélevés à 1 m de profondeur sous la surface du sol et provenant de niveaux archéologiques datés du Magdalénien témoigne de l'importance de la percolation [37]. La bioturbation par les annélides et les animaux fouisseurs a également pour conséquence le remaniement des sédiments de sub-surface vers des niveaux plus profonds et l'introduction de grains de pollen récents et sub-récents dans un assemblage pollinique plus ancien [39, 203]. Les sédiments superficiels subissent ensuite la compaction, avec

sortie des eaux interstitielles, et une possible altération mécanique du pollen dans le cas de sédiments à granulométrie grossière [184, 195].

3.2.3 Les palynomorphes non-polliniques

Sur les lames polliniques, simultanément aux grains de pollen, l'étude des palynomorphes non-polliniques (ou *Non-Pollen Palynomorphs*, NPPs) en contexte archéologique s'est largement développée ces dernières décennies. Les NPPs sont des microrestes de diverses origines : champignons, algues, autres végétaux, animaux..., avec des parois ou membranes en chitine ou sporopollénine résistantes à la dégradation [14, 204]. Cependant, la comparaison des assemblages de NPPs actuels et fossiles montre des différences rendant nécessaire la caractérisation des processus taphonomiques affectant ces NPPs [28, 205-207]. L'analyse des processus taphonomiques affectant les NPPs est complexe au vu de la diversité taxinomique et morphologique de ces bio-marqueurs, ainsi que de l'importante variabilité de production des NPPs et de concentration dans les sédiments. En effet, il faut aussi considérer que la présence ou l'absence de certains taxons NPPs dans les sols et sédiments dépend directement de facteurs climatiques, pédologiques et écologiques, associés à la quantité de matière organique en décomposition au moment du dépôt des microrestes sur le sol [204]. Le transport et le dépôt sont également variables selon la nature des microrestes. Ainsi pour les spores de champignons, transport et dépôt sont supposés identiques à celui des spores et grains de pollen des embryophytes [208]. L'étude de la dispersion des spores de champignons montre cependant un lien étroit entre transport longue distance et chute des concentrations de ces NPPs [209]. Aussi, les NPPs délivrent des informations locales quand ils sont retrouvés en quantité dans les sédiments. Lors de l'analyse d'échantillons de sédiment lacustre, les éventuels biais dans les assemblages NPPs seront évalués par comparaison avec les assemblages polliniques, selon que ces derniers ont été impactés par divers processus taphonomiques. La concentration des divers types de NPPs va dépendre de leur résistance aux différents processus de dégradation. Les spores de champignons de grande taille et à paroi épaisse se préservent bien [15]. La fine membrane hyaline des spores de petite taille d'algues aquatiques et de champignons permet une bonne dispersion mais se préserve mal. Ces types de NPPs sont donc souvent partiellement ou totalement détruits dans les sédiments lacustres [207]. Les NPPs sont extraits du sédiment en même temps que les grains de pollen, en suivant le protocole standard d'extraction pollinique [168, 204]. Or il est montré que des morphotypes de NPPs sont dégradés ou détruits lors de certaines attaques chimiques du protocole d'extraction [204, 210]. Ces microfossiles subissent donc des dégradations sélectives sous l'effet de divers processus taphonomiques (dispersion, attaques chimiques...) aboutissant à une conservation différentielle des NPPs [28, 204, 210]. En définitive, la caractérisation des processus pouvant biaiser les assemblages dans certains contextes sédimentaires est encore à ce jour peu explorée. Aucune approche néotaphonomique de processus taphonomiques sur des taxons cibles de NPPs n'a été publiée à ce jour.

4 Conclusion

Dans sa définition d'origine, la taphonomie s'intéresse aux processus d'altération survenant après l'enfouissement du bio-marqueur dans le sédiment. Cette définition peut éventuellement être élargie aux phénomènes pouvant intervenir avant ou pendant l'enfouissement. Ainsi, les pratiques humaines ou les processus de combustion naturelle, par exemple, sont considérés par certains auteurs comme des agents taphonomiques à part entière. La question peut également se poser de considérer l'archéobotaniste, qu'il soit spécialiste de l'étude du charbon des bois, du bois, des graines, du pollen, des palynomorphes non-polliniques ou des phytolithes, comme un agent taphonomique modifiant les assemblages de bio-marqueurs qu'il étudie au moment du prélèvement sur le terrain ou lors des protocoles d'extraction. Toutefois, l'action même de ces experts est une intervention humaine postérieure à l'enfouissement qu'il faut dissocier des processus naturels de taphonomie. Il est impératif de suivre une série de recommandations de travail sur le terrain et au laboratoire pour éviter ou limiter au maximum d'éventuelles modifications des assemblages archéobotaniques au moment de l'analyse. Les effets combinés des différents processus taphonomiques peuvent considérablement impacter les assemblages de bio-marqueurs botaniques. Ils peuvent amener les analystes à invalider des spectres anthracologiques, carpologiques, phytolithiques et polliniques tronqués, les données biaisées ne permettant plus de reconstituer de manière fiable la dynamique des environnements végétaux où la gestion des ressources végétales. L'archéobotaniste doit tenter d'évaluer l'intensité des processus de taphonomie sachant que chaque taxon botanique, selon ses spécificités morphologiques notamment, réagit différemment à un même processus taphonomique. L'identification de la nature et de l'importance des processus taphonomiques est un outil indispensable que l'archéobotaniste doit maîtriser, afin d'estimer les différences entre les assemblages initiaux anté-enfouissement et les spectres finaux restitués par l'analyse. C'est donc la conservation différentielle des signaux paléo- et archéo-botaniques qu'il faut pouvoir caractériser pour séparer la part de la taphonomie de celle du changement environnemental associé aux variations climatiques ou aux activités humaines. À ce jour, les études taphonomiques et néotaphonomiques s'attachant à quantifier l'ampleur de la taphonomie demeurent rares. De telles études doivent être développées afin de croiser les résultats entre les différents bio-marqueurs botaniques et permettre de compenser les pertes d'informations dues à la conservation différentielle. Ces études impliquent la mise en place de lourds protocoles qui s'inscrivent dans le temps long. Combinées aux approches méthodologiques innovantes, les avancées de la recherche dans ce domaine contribuent à élever le potentiel de l'archéobotanique pour l'étude des paléoenvironnements et des interactions hommes-sociétés humaines / milieux / pratiques.

Références

[1] J.J. Groot, C.R. Groot, Marine palynology : possibilities, limitations, problems. Marine Geology. 4, 387-395, 1966.

[2] E.A. Stanley, Marine palynology. Annual Review of Oceanography and Marine Biology. 7, 277-292, 1969.

[3] L. Heusser, W.L. Balsam, Pollen distribution in the Northeast Pacific Ocean. Quaternary Research. 7, 45-62, 1977.

[4] S.W. Fowler, G.A. Knauer, Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the oceanic water column. Progress in Oceanography. 16, 147-194, 1986.

[5] H. Hooghiemstra, Palynological records from northwest African marine sediments : A general outline of the interpretation of the pollen signal. Philosophical Transactions of the Royal Society B. 318, 431-449, 1988.

[6] P.D. Moore, J.A. Webb, An illustrated guide to pollen analysis. Hodder and Stoughton, London-Sydney-Auckland-Toroto, 133 pages, 1978.

[7] C.J. Heusser, L.E. Florer, Correlation of marine and continental Quaternary pollen records from the northeast Pacific and western Washington. Quaternary Research. 3, 661-670, 1973.

[8] M. Rossignol-Strick, D. Duzer, West African vegetation and climate since 22,500 BP from deep-sea cores palynology. Pollen Spores. 21, 105-134, 1979.

[9] R. Bonnefille, M. Rossignol-Strick, G. Riollet, Organic matter and palynology of DSDP site 367 Pliocene Pleistocene cores off West Africa. Oceanologica Acta. 5, 97-104, 1982

[10] H. Hooghiemstra, H. Stalling, C.O.C. Agwu, L.M. Dupont, Vegetational and climatic changes at the northern fringe of the Sahara 250,000-5000 years BP : evidence from 4 marine pollen records located between Portugal and the Canary Islands. Review of Palaeobotany and Palynology. 74, 1-53, 1992.

[11] M.F. Sánchez-Goñi, Interactions végétation-climat au cours des derniers 425.000 ans en Europe occidentale. Le message du pollen des archives marines. Quaternaire. 17, 3-25, 2006.

[12] N. Combourieu-Nebout, C. Vergnaud-Grazzini, Late Pliocene northern hemisphere glaciations : the continental andmarine responses in the central Mediterranean. Quaternary Science Reviews. 10, 319-334, 1991.

[13] S. Joannin, J.-J. Cornée, P. Moissette, J.-P. Suc, E. Koskeridou, C. Lécuyer, C. Buisine, K. Kouli, S. Ferry, Changes in vegetation and marine environments in the eastern Mediterranean (Rhodes, Greece) during the Early and Middle Pleistocene. Journal of the Geological Society London. 164, 1119-1131, 2007.

[14] B. van Geel, A palaeoecological study of Holocene peat bog sections in Germany and The Netherlands, based on the analysis of pollen, spores and macro- and microscopic remains of fungi, algae, cormophytes and animals. Review of Palaeobotany and Palynology. 25, 1-120, 1978.

[15] B. van Geel, A. Aptroot, Fossil ascomycetes in Quaternary deposits. Nova Hedwigia, 82, 313-329, 2006.

[16] I.C. Prentice, Pollen representation, source area, and basin size : Toward a unified theory of pollen analysis. Quaternary Research, 23, 76-86, 1985.

[17] M. Reille, J.-L. de Beaulieu, H. Svobodova, V. Andrieu-Ponel, C. Goeury, Pollen biostratigraphy of the last five climatic cycles from a long continental sequence from the Velay region (Massif Central, France). Journal of Quaternary Science. 15, 665-685, 2000.

[18] J.-L. de Beaulieu, V. Andrieu-Ponel, R. Cheddadi, F. Guiter, C. Ravazzi, M. Reille, S. Rossi, Apport des longues séquences lacustres à la connaissance des variations des climats et des paysages pléistocènes. Comptes Rendus Palevol. 5 (1-2), 65-72, 2006.

[19] P.C. Tzedakis, H. Hooghiemstra, H. Pälike, The last 1.35 million years at Tenaghi Philippon : revised chronostratigraphy and long-term vegetation trends. Quaternary Science Reviews. 25, 3416-3430, 2006.

[20] T. Litt, N. Pickarski, G. Heumann, M. Stockhecke, P.C. Tzedakis, A 600,000 year long continental pollen record from Lake Van, eastern Anatolia (Turkey). Quaternary Science Reviews. 104, 30-41, 2014.

[21] B. Wagner, T. Wilke, S. Krastel, G. Zanchetta, R. Sulpizio, K. Reicherter, M.J. Leng, A. Grazhdani, S. Trajanovski, A. Francke, K. Lindhorst, Z. Levkov, A. Cvetkoska, J.M. Reed, X. Zhang, J.H. Lacey, T. Wonik, H. Baumgarten, H. Vogel, The SCOPSCO drilling project recovers more than 1.2 million years of history from Lake Ohrid, Scientific Drilling, 17, 19-29, 2014.

[22] L. Sadori, A. Koutsodendris, K. Panagiotopoulos, A. Masi, A. Bertini, N. Combourieu-Nebout, A. Francke, K. Kouli, S. Joannin, A.M. Mercuri, O. Peyron, P. Torri, B. Wagner, G. Zanchetta, G. Sinopoli, T.H. Donders, Pollen-based paleoenvironmental and paleoclimatic change at Lake Ohrid (south-eastern Europe) during the past 500ka. Biogeosciences. 13, 1423-1437, 2016.

[23] G.M. Woillard, Grande Pile peat bog : A continuous pollen record for the last 140 000 years. Quaternary Research. 9, 1-21, 1978.

[24] J.-L. de Beaulieu, M. Reille, A long Upper Pleistocene pollen record from Les Échets, near Lyon, France. Boreas. 13, 111-132, 1984.

[25] J.-L. de Beaulieu, M. Reille, The Last Climatic Cycle at La Grande Pile, (Vosges, France). A new pollen profile. Quaternary Science Reviews. 11, 431-438, 1992.

[26] J. Azuara, N. Combourieu-Nebout, V. Lebreton, F. Mazier, S.D. Muller, L. Dezileau, Late Holocene vegetation changes in relation with climate fluctuations and human activity in Languedoc (southern France). Climate of the Past. 11, 1769-1784, 2015.

[27] S.Jaouadi, V. Lebreton, V. Bout-Roumazeilles, G. Siani, R. Lakhdar, R. Boussoffara, L. Dezileau, N. Kallel, B. Mannai-Tayech, N. Combourieu-Nebout, Environmental changes, climate and anthropogenic impact in southern-eastern Tunisia during the last 8 kyr. Climate of the Past. 12, 1339-1359, 2016.

[28] C. Cugny, F. Mazier, D. Galop, Modern and fossil non-pollen palynomorphs from the Basque mountains (western Pyrenees, France) : The use of coprophilous fungi to reconstruct pastoral activity. Vegetation History and Archaeobotany. 19, 391-408, 2010.

[29] C. Cugny, « Apports des microfossiles non-polliniques à l'histoire du pastoralisme sur le versant nord Pyrénéen : entre référentiels actuels et reconstitution du passé », thèse de doctorat de l'Université de Toulouse 2, 371 pages, 2011.

[30] M. Hillbrand, B. van Geel, A. Hasenfratz, P. Hadorn, J.N. Haas, Non-pollen palynomorphs show human- and livestock-induced eutrophication of Lake Nussbaumersee (Thurgau, Switzerland) since Neolithic times (3840 bc). The Holocene. 24, 559-568, 2014.

[31] P.D. Moore, D.J. Bellamy, Peatlands. Elek Science, London, 221 pages, 1974.

[32] H. Cubizolle, J. Tholly, C. Oberlin, A. Tourman, La mise en place latérale et l'extension latérale des tourbières au tardiglaciaire et à l'Holocène sur la bordure orientale du Massif Central (France) : l'exemple de la tourbière de Molhiac dans les monts du Forez. Quaternaire. 4, 293-306, 2015.

[33] H. Richard, « Nouvelles contributions à l'histoire de la végétation franc-comtoise tardiglaciaire et holocène à partir des données de la palynologie », thèse de 3ème cycle de l'Université de Besançon, 155 pages, 1983.

[34] C.Leroyer, « Homme, Climat, Végétation au Tardi-et-Postglaciaire dans le Bassin parisien : apports de l'étude palynologique des fonds de vallée », thèse de doctorat de l'Université de Paris 1, 786 pages, 1997.

[35] R. David, « Modélisation de la végétation du Nord-Ouest de la France : Reconstruction de la chronologie et de l'évolution du couvert végétal du Bassin parisien et du Massif Armoricain », thèse de doctorat de l'Université de Rennes 1, 284 pages, 2014.

[36] A.J. Havinga, Problems in the interpretation of pollen diagrams of mineral soils. Geologie en Mijnbouw. 53, 6, 449-453, 1974.

[37] M. Coûteaux, « A propos de l'interprétation des analyses polliniques de sédiments minéraux, principalement archéologiques », Approche écologique de l'homme fossile, eds. H. Laville, J. Renault-Miskovsky, Supplément au Bulletin de l'Association Française pour l'étude du Quaternaire, Paris, p. 259-276, 1977.

[38] G.K. Kelso, Pollen Percolation Rates in Euroamerican-Era Cultural Deposits in the Northeastern United States. Journal of Archaeological Science. 21, 481-488, 1994.

[39] K.M. Walch, J.R. Rowley, N.J. Norton, Displacement of pollen grains by earthworms, Pollen et Spores. 12(1), 39-44, 1970.

[40] C.O. Hunt, G. Rushworth, Pollen taphonomy and airfall sedimentation in a tropical cave : the West Mouth of The Great Cave of Niah in Sarawak, Malaysian Borneo. Journal of Archaeological Science. 32, 465-473, 2005.

[41] R.T.J. Cappers, R. Neef, Handbook of Plant Palaeoecology. Barkhuis, Groningen, 475 pages, 2012.

[42] P. Vandorpe, S. Jacomet, Comparing differennet pre-treatment methods for strongly compacted organic sediments prior to wet-sieving : a case study on Roman waterlogged deposits. Environmental Archaeology. 12(2), 207-214 ,2007.

[43] H.K. Kenward, A.R. Hall, A.K.G. Jones, A tested set of techniques for the extraction of plant and animal macrofossils from waterlogged archaeological deposits. Science and Archaeology. 22, 3-15, 1980.

[44] S. Hosch, P. Zibulski, The influence of inconsistent wet-sieving procedures on the macroremainh concentration in waterlogged sediments. Journal of Archaeological Science. 30, 849-857, 2003.

[45] S. Jacomet, « Archaeobotany. Analyses of Plant Remains from Waterlogged Archaeological Sites » dans The Oxford Handbook of Wetland Archaeology, eds F. Menotti, A. O'Sullivan, Oxford University Press, Oxford. p. 497-514, 2013.

[46] F. Menotti, Living on the lake in Prehistoric Europe. 150 years of lake-dwelling research. Routledge, London & New York, 286 pages, 2004.

[47] M.-F. Dietsch, Milieux humides pré- et protohistoriques dans le Bassin parisien. L'étude des diaspores. Presses Universitaires du Septentrion, Villeneuve d'Asq, 195 pages, 2001.

[48] L. Sadori, E. Allevato, C. Bellini, A. Bertacchi, G. Boetto, G. Di Pasquale, G. Giachi, M. Giardini, A. Masi, C. Pepe, E. Russo Ermolli, M. Mariotti Lippi, Archaeobotany in Italian ancient Roman harbours. Review of Palaeobotany and Palynology. 218, 217-230, 2015.

[49] J. Greig, « The interpretation of some Roman well fills from the midlands of England » dans Der prähistorische Mensch und seine Umwelt, ed H.J. Küster, Theiss Verlag, Stuttgart, p. 367-378, 1988.

[50] L.M.E. McCobb, D.E.G. Briggs, R.P. Evershed, A.R. Hall, Preservation of fossil seeds from a 10th Century AD Cess Pit at Coppergate, York. Journal of Archaeological Science. 28, 929-940, 2001.

[51] F.J. Green, Phosphatic mineralization of seeds from archaeological sites. Journal of Archaeological Science. 6, 279-284, 1979.

[52] R.T.J. Cappers, Roman Foodprints at Berenike. Monograph 55, Costen Institute of Archaeology, Los Angeles, 229 pages, 2006.

[53] M. van der Veen, Consumption, Trade and Innovation. Exploring the Botanical Remains from the Roman and Islamic Ports at Quseir al-Qadim, Egypt. Journal of African Archaeology, Monograph Series 6, Africa Magna Verlag, Frankfurt am Main, 313 pages 2011.

[54] M. Ernst, S. Jacomet, The value of the archaeobotanical analysis of desiccated plant remains from old buildings : methodological aspects and interpretation of crop weed assemblages. Vegetation History and Archaeobotany. 15(1), 45-56, 2005.

[55] D. Hadjouis, R. Corbineau, M.-P. Ruas, P. Verdin, « Techniques d'embaumement sur le corps d'un noble anglais mort de la peste (Saint-Maurice, Val-de-Marne) », Actes du 3ème Colloque International de Pathographie, ed. Ph. Charlier, éditions de Boccard, Bourges. p.31-62, 2011.

[56] K. Wilkinson, C. Stevens, Environmental archaeology. Approaches, techniques & applications. Tempus, Stroud, 320 pages, 2003.

[57] E. Marinova, P. Ryan, W. Van Neer, R. Friedman, Animal dung from arid environments and archaeobotanical methodologies for its analysis : An example from animal burials of the Predynastic elite cemetery HK6 at Hierakonpolis, Egypt. Journal of Environmental Archaeology. 18(1), 58-71, 2013.

[58] C. Newton, T. Gonon, M. Wuttmann, Un jardin d'oasis d'époque romaine à 'Ayn-Manâwir (Kharga, Egypte). Bulletin de l'Institut Français d'Archéologie Orientale. 105, 167-194, 2005.

[59] M. Gatta, G. Sinopoli, M. Giardini, B. Giacco, I. Hadjas, L. Pandolfi, G. Bailey, P. Spikins, M.F. Rolfo, L. Sadori, Pollen from Late Pleistocene hyena (Crocuta crocuta spelea) coprolites : an interdisciplinarity approach from two Italian sites. Review of Pallaeobotany and Palynology. 233, 56-66, 2016.

[60] M.H. Fugassa, M.O. Beltrame, N.H. Sardella, M.T. Civalero, C. Aschero, Paleoparasitological results from coprolites dated at the Pleistocene-Holocene transition as source of paleoecological evidence in Patagonia. Journal of Archaeological Science. 37, 880-884, 2010.

[61] J.-P. Texier. A propos des processus de formation des sites préhistoriques. Paléo. 12(1), 379-386, 2000.

[62] O. Bar-Yosef, L. Meignen, Kebara Cave Mt. Carmel, Israel. The Middle and Upper Paleolithic Archeology. Part 1. Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University, Cambridge Mass., 288pages, 2007.

[63] M. van der Veen, Formation processes of desiccated and carbonized plant remains - the identification of routine practice. Journal of Archaeological Science. 34, 968-990, 2007.

[64] E. Messager, A. Badou, F. Fröhlich, B. Deniaux, D. Lordkipanidze, P. Voinchet, Fruit and seed biomineralization and its effect on preservation. Archaeological and Anthropological Sciences. 2, 25-34, 2010.

[65] C. Delhon, L. Martin, J. Argant, S. Thiébault, Shepherds and plants in the Alps : multi-proxy archaeobotanical analysis of neolithic dung from "La Grande Rivoire" (Isère, France). Journal of Archaeological Science. 35, 2937-2952, 2008.

[66] M.F. Sánchez-Goñi, The identification of European Upper Palaeolithic interstadials from cave sequences. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation Contribution Series. 29, 161-181, 1994.

[67] V. Lebreton, E. Messager, L. Marquer, J. Renault-Miskovsky, A neotaphonomic experiment in pollen oxidation and its implication for archaeopalynology. Review of Palaeobotany and Palynology. 162, 29-38, 2010.

[68] J. Rossen, J. Olson, The controlled carbonizarion and archaeological analysis of U.S. wood charcoals. Journal of Field Archaeology. 12, 445-456, 1985.

[69] T.L. Smart, E.S. Hoffman, « Environmental interpretation of archaeological charcoal » dans Current Paleoethnobotany, eds. C.A. Hastorf, , V.S. Popper,. University of Chicago Press, Chicago and London. p. 165-205, 1988.

[70] P. Loreau, Du bois au charbon de bois : approche expérimentale de la combustion, D.E.A. de Université de Montpellier 2, 64 pages, 1994.

[71] F. Braadbaart, I. Poole, Morphological, chemical and physical changes during charcoalification of wood and its relevance to archaeological contexts. Journal of archaeological science. 35(9), 2434-2445, 2008.

[72] A.C. Scott, T.P. Jones, Microscopical observations of recent and fossil charcoal. Microscopy and Analysis. 24, 13-15, 1991.

[73] C.M. Belcher, M.E. Collinson, A.C. Scott, Constraints on the thermal energy released from the Chicxulub impactor : new evidence from multi-method charcoal analysis. Journal of the Geological Society of London. 162, 591-602, 2005.

[74] A. Vaughan, G.J. Nichols, Controls on the deposition of charcoal : implications for sedimentary accumulations of fusain. Journal of Sedimentary Research. 65, 129-135, 1995.

[75] I. Théry-Parisot, L. Chabal, J. Chrzavzez, Anthracology and taphonomy, from wood gathering to charcoal analysis. A review of the taphonomic processes modifying charcoal assemblages, in archaeological contexts. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 291, 142-153, 2010.

[76] A. Lingens, E. Windeisen, G. Wegener, Investigating the combustion behavior of various wood species via their fire gases. Wood Science and Technology. 39(1), 49-60, 2005.

[77] M. Thinon, « L'analyse pédoanthracologique : aspects méthodologiques et applications », thèse de Doctorat ès Sciences de l'Université Aix-Marseille 3, 317 pages, 1992.

[78] C. Carcaillet, B. Talon, Aspects taphonomiques de la stratigraphie et de la datation de charbons de bois dans les sols : exemple de quelques sols des Alpes. Géographie Physique et Quaternaire. 50(2), 233-244, 1996.

[79] M.G. Canti, Earthworm activity and archaeological stratigraphy : a review of products and processes. Journal of Archaeological Science. 30, 135-148, 2003.

[80] S. McBrearty, Consider the humble termite : termites as agents of postdepositional disturbance at African archaeological sites. Journal of Archaeological Science. 17, 111-143, 1990.

[81] C. Carcaillet, Soil particles reworking evidences by AMS 14C dating of charcoal. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Terre et des planètes. 332, 21-28, 2001.

[82] J. Chrzavzez, « Approche expérimentale de la conservation des charbons de bois dans les gisements paléolithiques : processus post-dépositionnels, fragmentation et représentativité des assemblages anthracologiques », thèse de l'Université de Nice Sophia Antipolis, 459pages, 2014.

[83] I. Cohen-Ofri, L. Weiner, E. Boaretto, G. Mintz, S. Weiner, Modern and fossil charcoal : aspects of structure and diagenesis. Journal of Archaeological Science. 33(3), 428-439, 2006.

[84] N.R. Rebollo, I. Cohen-Ofri, R. Popovitz-Biro, O. Bar-Yosef, L. Meignen, P. Goldberg, S. Weiner, E. Boaretto, Structural characterization of charcoal exposed to high and low pH : implications for 14C sample preparation and charcoal preservation. Radiocarbon. 50(2), 289-307, 2008.

[85] P.L. Ascough, M.I. Bird, S.M. Francis, B. Thornton, A.J. Midwood, A.C. Scott, D. Apperley, Variability in oxidative degradation of charcoal : Influence of production conditions and environmental exposure. Geochimica et Cosmochimica Acta. 75(9), 2361-2378, 2011.

[86] J.M. Renfrew, Palaeoethnobotany. The prehistoric food plants of the Near East and Europe. Columbia University Press, New York, 248 pages, 1973.

[87] G.C. Hillman, « Reconstructing Crop Husbandry Practices from Charred Remains of Crops » dans Farming Practice in British Prehistory, ed. R. Mercer, Edinburgh University Press, Edinburgh. p. 123-162, 1981.

[88] D.G. Wilson, « The carbonisation of weed seeds and their representation in macro-fossil assemblages » dans Plants and ancient man. Studies in Palaeoethnobotany, eds. W. Van Zeist, W.A. Casparie, Balkema, Groningen. 201-206. 1984.

[89] S. Boardman, G. Jones, Experiments on the Effects of Charring on Cereal Plant Components. Journal of Archaeological Science. 17, 1-11, 1990.

[90] S. Gustafsson, Carbonized Cereal Grains and Weed Seeds in Prehistoric Houses - an Experimental Perspective. Journal of Archaeological Science. 27, 65-70, 2000.

[91] T. Märkle, M. Rösch, Experiments on the effects of carbonization on some cultivated plant seeds. Vegetation History and Archaeobotany. 17(1), 257-263, 2008.

[92] F. Braadbaart, Carbonisation and morphological changes in modern dehusked and husked Triticum dicoccum and Triticum aestivum grains. Vegetation History and Archaeobotany. 17, 155-166, 2008.

[93] J. Ros, A. Evin, L. Bouby, M.P. Ruas, Geometric morphometric analysis of grain shape and the identification of two-rowed barley (Hordeum vulgare subsp. distichum L.) in southern France. Journal of Archaeological Science. 41, 568-575, 2014.

[94] H. Smith, G. Jones, Experiments on the effects of charring on cultivated grape seeds. Journal of Archaeological Science. 17, 317-327, 1990.

[95] M. Ucchesu, M. Orrù, O. Grillo, G. Venora, G. Paglietti, A. Ardu, G. Bacchetta, Predictive method for correct identification of archaeological charred grape seeds : support for advances in knowledge of grape domestication process. PLoS ONE. 11, 2 :e0149814. doi :10.1371 /journal.pone.0149814, 2016.

[96] L. Bouby, V. Bonhomme, S. Ivorra, T. Pastor, N. Rovira, M. Tillier, C. Pagnoux, J.F. Terral, Back from burn out : are experimentally charred grapevine pips too distorted to be characterized using morphometrics ? Archaeological and Anthropological Sciences. doi :10.1007/s12520-016-0425-x, 2016.

[97] J.-F., Terral, N. Alonso, I. Buxo, R. Capdevila, N. Chatti, L. Fabre, G. Fiorentino, P. Marinval, G. Perez Jorda, B. Pradat, N. Rovira, P. Alibert, Historical biogeography of olive domestication (Olea europaea L.) as revealed by geometrical morphometry applied to biological and archaeological material. Journal of Biogeography. 31 : 63-77, 2004.

[98] K.H. Knörzer « Aussagemöglichkeiten von paläoethnobotanischen Latrinenuntersuchungen », dans Plants and ancient man. Studies in Palaeoethnobotany, eds. W. Van Zeist, W. A. Casparie, Balkema, Groningen. p. 331-338, 1984.

[99] M. van der Veen Formation processes of desiccated and carbonized plant remains – the identification of routine practice. Journal of Archaeological Science. 34, 968-990, 2007.

[100] L.M.E. McCobb, D.E.G. Briggs, W.J. Carruthers, R.P. Evershed, Phosphatisation of seeds and roots in a Late Bronze Age deposit at Potterne, Wiltshire, UK. Journal of Archaeological Science. 30, 1269-1281, 2003.

[101] M. Wallace, M. Charles, What goes in does not always come out : The impact of the ruminant digestive system of sheep on plant material, and its importance for the interpretation of dung-derived archaeobotanical assemblages. Journal of Environmental Archaeology. 18(1), 18-30, 2013.

[102] Bouby L., L'agriculture dans le bassin du Rhône du Bronze final à l'Antiquité. Agrobiodiversité, économie, cultures. Archives d'Ecologie Préhistorique, Toulouse, 335 pages, 2014.

[103] K.E. Behre, S. Jacomet, « The ecological interpretation of archaeobotanical data » dans Progress in Old World Palaeoethnobotany, eds W. van Zeist, K. Wasylikowa, K.E. Behre, Balkema, Rotterdam. p. 81-108, 1991.

[104] R.A. Spicer, J.A. Wolfe, 1987, Plant taphonomy of late Holocene deposits in Trinity (Clair Engle) Lake, northern California. Paleobiology. 13(2), 227-245.

[105] S. Jacomet, C. Brombacher, M. Dick, Archäobotanik am Zürichsee. Ackerbau, Sammelwirtschaft und Umwelt von neolithischen und bronzezeitlischen Seeufersiedlungen im Raum Zürich Ergebnisse von Untersuchungen pflanzlicher Makroreste der Jahre 1979-1988. Berichte der Zürcher Denkmalpflege, Monographien 7, Zürich, 348 pages 1989.

[106] R.N.L.B. Hubbard, A. Clapham, Quantifying macroscopic plant remains. Review of Palaeobotany and Palynology. 73, 117-132, 1992.

[107] P. Marinval, L'alimentation végétale en France du Mésolithique jusqu'à l'Age du Fer. Editions CNRS, Paris, 192 pages, 1988.

[108] M. van der Veen, Crop Husbandry Regimes. An Archaeobotanical Study of Farming in northern England 1000 BC - AD 500. Sheffield Archaeological Monographs 3, University of Sheffield, Sheffield, 227 pages, 1992.

[109] G. Jones, A statistical approach to the identification of crop processing. Journal of Archaeological Science. 14, 311-323, 1987.

[110] G. Hillman, « Interpretation of archaeological plant remains : the aplication of ethnographic models from Turkey », dans Plants and Ancient Man. Studies in Palaeoethnobotany, eds. W. van Zeist, W.A. Casparie, Balkema, Rotterdam. p. 1-41, 1984.

[111] E. Margaritis, M. Jones, Beyond cereals : crop processing and Vitis vinifera L. Ethnography, experiment and charred grape remains from Hellenistic Greece. Journal of Archaeological Science. 33, 784-805, 2006.

[112] D.M. Pearsall, Research reports : phytolith analysis : applications of a new paleoethnobotanical technique in archaeology. American Anthropologist. 84, 862-71, 1982.

[113] D.R. Piperno, Phytoliths : a comprehensive guide for archaeologists and paleoecologists. AltaMira Press, Oxford UK, 238 pages, 2006.

[114] M. Madella, M. K. Jones, A. Powers-Jones, M. Moore, Plant water availability and analytical microscopy of phytoliths : implications for ancient irrigation in arid zones. Quaternary International, 193, 32-40, 2009.

[115] L.M. Shillito, Taphonomic observations of archaeological wheat phytoliths from Neolithic Çatalhöyük, Turkey, and the use of conjoined phytolith size as an indicator of water availability. Archaeometry. 53(3), 631-641, 2011.

[116] A. Garnier, K. Neumann, B. Eichhorn, L. Lespez, Phytolith taphonomy in the middle-to-late-Holocene fluvial sediments of Ounjougou (Mali, West Africa). The Holocene. 23(3), 415-430, 2013.

[117] G. H. H. Coe, Y. B. Medina Ramos, C. Pereira dos Santos, A.L. Carvalho da Silva, C. Pereira Silvestre, N. Borrelli, L. de Oliveira Furtado de Sousa, Dynamics of production and accumulation of phytolith assemblages in the Restinga of Maricá, Rio de Janeiro, Brazil. Quaternary International. In press, http ://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.10.071.

[118] M. Kibblewhite, G. Tóth, T. Hermann, Predicting the preservation of cultural artefacts and buried material in soil. Science of the total environment. 529, 249-263, 2015.

[119] D. Brown, Prospects and limits of a phytolith key for grasses in the Central United State. Journal of Archaeological Science. 11, 221-243, 1986.

[120] S. C. Mulholland, Phytolith shape frequencies in North Dakota grasses : A comparison to general patterns. Journal of Archaeological Science. 16, 489-511, 1989.

[121] M. Madella, A. Alexandre, T. Ball, International code for phytolith nomenclature 1.0. Annals of Botany. 96, 253-260, 2005.

[122] C. Strömberg, Methodological concerns for analysis of phytolith assemblages : does count size matter ? Quaternary International. 193, 124-140, 2009.

[123] A. Novello, D. Barboni, Grass inflorescence phytoliths of useful species and wild cereals from sub-Saharan Africa. Journal of Archaeological Science. 59, 10-22, 2015.

[124] G. Tsartsidou, S. Lev-Yadun, N. Efstratiou, S. Weiner, Ethnoarchaeological study of phytolith assemblages from an agro-pastoral village in Northern Greece (Sarakini) : development and application of a Phytolith Difference Index. Journal of Archaeological Science. 35, 600-613, 2008.

[125] E.L. Harvey, D.Q. Fuller, Investigating crop processing using phytolith analysis : the example of rice and millets. Journal of Archaeological Science. 32, 739-752, 2005.

[126] M. Madella, C. Lancelotti, Taphonomy and phytoliths : a user manual. Quaternary International. 275, 76-83, 2012.

[127] A. Alexandre, J.-D. Meunier, F. Colin, M. Koud, Plant impact on the biogeochemical cycle of silicon and related weathering processes. Geochimica et Cosmochimica Acta. 61(3), 677-682, 1997.

[128] F. Fraysse, O.S. Pokrovsky, J. Schott, J-D. Meunier, 2009. Surface chemistry and reactivity of plant phytoliths in aqueous solutions. Chemical Geology. 258, 197-206.

[129] A.L. Carnelli, M. Madella, J.P. Theurillat, B. Ammann, Aluminum in the opal silica reticule of phytoliths : a new tool in palaeoecological studies. American Journal of Botany. 89, 346-351. 2002.

[130] M. Osterrieth, M. Madella, D. Zurro, M.F. Alvarez, Taphonomical aspects of silica phytoliths in the loess sediments of the Argentinean Pampas. Quaternary International. 193, 70-79, 2009.

[131] D.R. Piperno, Phytolith Analysis : An Archaeological and Geological Perspective. Academic Press, New York, 280 pages, 1988.

[132] P. Karkanas, Preservation of anthropogenic materials under different geochemical processes : a mineralogical approach. Quaternary International. 214, 63-69, 2010.

[133] D. Cabanes, S. Weiner, R. Shahack-Gross, Stability of phytoliths in the archaeological record : a dissolution study of modern and fossil phytoliths. Journal of Archaeological Science. 38, 2480-2490, 2011.

[134] O. Katz, D. Cabanes, S. Weiner, A.M. Maeir, E. Boaretto, R. Shahack-Gross, Rapid phytolith extraction for analysis of phytolith concentrations and assemblages during an excavation : an application at Tell es-Safi/Gath, Israel. Journal of Archaeological Science. 37, 1557-1563, 2010.

[135] V.C. Farmer, E. Delbos, J.D. Miller, The role of phytolith formation and dissolution in controlling concentrations of silica in soil solutions and streams. Geoderma. 127, 71-79, 2005.

[136] R.M. Albert, M.K. Bamford, D. Cabanes, Taphonomy of phytoliths and macroplants in different soils from Olduvai Gorge (Tanzania) and the application to Plio-Pleistocene palaeoanthropological samples. Quaternary International. 148, 78-94, 2006.

[137] F. Gérard, K.U. Mayer, M.J. Hodson, J. Ranger, Modelling the biogeochemical cycle of silicon in soils : application to a temperate forest ecosystem. Geochimica et Cosmochimica Acta. 72, 741-758, 2008.

[138] C. Strömberg, L. Werdelin, A.M. Friis, G. Saraç, The spread of grass-dominated habitats in Turkey and surrounding areas during the Cenozoic : phytolith evidence. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 250, 18-49, 2007.

[139] A. Novello, A.-E. Lebatard, A. Moussa, D. Barboni, F. Sylvestre, D.L. Bourlès, C. Paillès, G. Buchet, A. Decarreau, P. Duringer, J.-F. Ghienne, J. Maley, J.-C. Mazur, C. Roquin, M. Schuster, P. Vignaud, Diatom, phytolith, and pollen records from a 10Be/9Be dated lacustrine succession in the Chad basin : insight on the Miocene-Pliocene paleoenvironmental changes in Central Africa. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 430, 85-103, 2015.

[140] D. Barboni, G.M. Ashley, M. Dominguez-Rodrigo, H.T. Bunn, A.Z.P. Mabulla, E. Baqueno, Phytoliths infer locally dense and heterogeneous paleovegetation at FLK North and surrounding localities during upper Bed I time, Olduvai Gorge, Tanzania. Quaternary Research. 74, 344-354, 2010.

[141] E. Messager, D. Lordkipanidze, C. Delhon, C.R. Ferring, Palaeoecological implications of the Lower Pleistocone phytolith record from the Dmanisi site (Georgia). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 288, 1-13, 2010.

[142] R.M. Albert, M.K. Bamford, Vegetation during UMBI and deposition of Tuff IF at Olduvai Gorge, Tanzania (ca. 1.8 Ma) based on phytoliths and plant remains. Journal of Human Evolution. 63, 342-350, 2012.

[143] R.M. Albert, S. Weiner, « Study of phytoliths in prehistoric ash layers using a quantitative approach » dans Phytoliths : Applications in Earth Sciences and Human History, eds. J.-D. Meunier, F. Coline, A.A. Balkema Publishers, Lisse. p. 251-266, 2001.

[144] A. Alexandre, J.-D. Meunier, A.-M. Lézine, A. Vincens, D. Schwartz, Phytoliths : indicators of grassland dynamics during the late Holocene in intertropical Africa. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 136, 213-229, 1997.

[145] M. Borba-Roschel, A. Alexandre, A.F. Chicarino Varajão, J.-D. Meunier, C.A. Chicarino Varajão, F. Colin, Phytoliths as indicators of pedogenesis and paleoenvironmental changes in the Brazilian cerrado. Journal of Geochemical Exploration. 88, 172-176, 2006.

[146] A. Novello, D. Barboni, L. Berti-Equille, J.-C. Mazur, P. Poilecot, P. Vignaud, Phytolith signal of aquatic plants and soils in Chad, Central Africa. Review of Palaeobotany and Palynology. 178, 43-58, 2012.

[147] L.-M. Shillito, Grains of truth or transparent blindfolds ? A review of current debates in archaeological phytolith analysis. Vegetation History and Archaeobotany. 22, 71-82, 2013.

[148] F. Fraysse, O.S. Pokrovsky, J. Schott, J-D. Meunier, Surface properties, solubility and dissolution kinetics of bamboo phytoliths. Geochimica et Cosmochimica Acta. 70, 1939-1951, 2006.

[149] B. Opalinska, S.A. Cowling, Modelling the movement of biogenic silica from terrestrial vegetation to riverine systems within the continental USA. Ecological modelling. 312, 104-113, 2015.

[150] J.F. Parr, Effect of fire on phytolith coloration. Geoarchaeology. 21(2),171-185, 2006.

[151] W. Matthews, C.I.A. French, T. Lawrence, D.F. Cutler, M.K. Jones, Microstratigraphic traces of site formation processes and human activities. World Archaeology. 29, 281-308. 1997.

[152] G.G. Fredlund, L.L. Tieszen, Calibrating grass phytolith assemblages in climatic terms : application to late Pleistocene assemblages from Kansas and Nebraska. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 136, 199-211, 1997.

[153] J. Iriarte, Assessing the feasibility of identifying maize through the analysis of cross-shaped size and three-dimensional morphology of phytoliths in the grasslands of southeastern South America. Journal of Archaeological Science. 30(9), 1085-1094, 2003.

[154] C. Delhon, « Anthropisation et paléoclimats du Tardiglaciaire à l'Holocène en moyenne vallée du Rhône : études pluridisciplinaires des spectres phytolithiques et pédo-anthracologiques de séquences naturelles et de sites archéologiques », thèse de l'Université Paris 1, 789 pages, 2005.

[155] F. Itzstein-Davey, D. Taylor, J. Dodson, P. Atahan, H. Zheng, Wild and domesticated forms of rice (Oryza sp.) in early agriculture at Qingpu, lower Yangtze, China : evidence from phytoliths. Journal of Archaeological Science. 34(12), 2101-2108, 2007.

[156] A. Alexandre, J.-D. Meunier, A. Mariotti, F. Soubiès, Late Holocene phytolith and carbon-isotope record from a latosol at Salitre, South-Central Brazil. Quaternary Research. 51(2), 187-194, 1999.

[157] M. Fernández Honaine, M. Osterrieth, A. Zucol, Plant communities and soil phytolith assemblages relationship in native grasslands from southeastern Buenos Aires province, Argentina. Catena. 76, 89-96, 2009.

[158] O. Fishkis, J. Ingwersen, M. Lamers, D. Denysenko, T. Streck, 2010. Phytolith transport in soil : A field study using fluorescent labelling. Geoderma. 157, 27-36.

[159] D.M. Hart, G.S. Humphreys, « Phytolith depth functions in surface regolith materials » dans Advances in regolith, ed. I.C. Roach, Cooperative Research Centre for Landscape Environments and Mineral Exploration, Bentley. p. 159-163, 2003.

[160] F. Runge, The opal phytolith inventory of soils in central Africa – quantities, shapes, classification, and spectra. Review of Palaeobotany and palynology. 107, 23-53, 1999.

[161] I. Rovner, « Plant opal phytolith analysis : major advances in archaeobotanical research » dans Advances in archaeological method and theory, ed. M. Schiffer, New York Academic Press, New York. p. 225-260, 1983.

[162] R.F. Fisher, C.N. Bourn, W.F. Fisher, Opal phytolith as an indicator of floristics of prehistoric grasslands. Geoderma. 68, 243-255, 1995.

[163] M. Osterrieth, M. Fernández Honaine, « Micromorphology and phytoliths study in coastal dunes of the Southeastern Pampean Plains, Buenos Aires province, Argentina » dans Plant, People and Places - Recent Studies in Phytolith Analysis, eds. M. Madella, D. Zurro, Oxbow Books, Oxford. p. 209-216, 2007.

[164] G.G. Fredlund, L.L. Tieszen, Modern phytolith assemblages from the North American Great Plains. Journal of Biogeography. 21, 321-335, 1994.

[165] B.K. Kerns, M.M. Moore, S.C. Hart, Estimating forest–grassland dynamics using soil phytolith assemblages and $d^{13}C$ of soil organic matter. Ecoscience. 8, 478-488, 2001.

[166] C. Delhon, « Phytolith and pedoanthracological analysis of « off site » Holocene sequences from Mondragon (middle Rhone valley, South of France) » dans Plant, People and Places - Recent Studies in Phytolith Analysis, eds. M. Madella, D. Zurro, Oxbow Books, Oxford. p. 173-188, 2007.

[167] W. Matthews, Geoarchaeology and taphonomy of plant remains and microarchaeological residues in early urban environments in the Ancient Near East. Quaternary International. 214, 98-113, 2010.

[168] K. Faegri, J. Iversen, Textbook of pollen analysis. Wiley, 4th ed, Chichester, 328 pages, 1989.

[169] A.J. Havinga, Investigation into the differential corrosion susceptibility of pollen and spores. Pollen et Spores. 6(2), 621-635, 1964.

[170] A.J. Havinga, Palynology and pollen preservation, Review of Palaeobotany and Palynology. 2, 81-98, 1967.

[171] E.J. Cushing, Evidence for differential pollen preservation in Late Quaternary sediments in Minnesota. Review of Palaeobotany and Palynology. 4, 87-101, 1967.

[172] W.O. van der Knaap, J.F.N. van Leeuwen, H. Svitavska-Svobodova, I.A. Pidek, E. Kvavadze, M. Chichinadze, T. Giesecke, B.M. Kaszewski, F. Oberli, L. Kalnina, H.S. Pardoe, W. Tinner, B. Ammann,

Annual pollen traps reveal the complexity of climatic control on pollen productivity in Europe and the Caucasus. Vegetation History and Archaeobotany. 19, 285-307, 2010.

[173] H.J.B. Birks, H.H. Birks, Quaternary Palaeoecology. University Park Press, Baltimore, 289 pages, 1980.

[174] J. Ghazoul, Pollen and seed dispersal among dispersed plants. Biological Reviews. 80, 413-443, 2005.

[175] S. Sugita, A model of pollen source area for an entire lake surface. Quaternary Research. 39, 239-244, 1993.

[176] S. Sugita, Theory of quantitative reconstruction of vegetation I : pollen from large sites REVEALS regional vegetation composition. The Holocene. 17, 229-241, 2007.

[177] S. Sugita, Theory of quantitative reconstruction of vegetation II : all you need is LOVE. The Holocene. 17, 243-257, 2007.

[178] R. David, C. Leroyer, F. Mazier, Les modélisations du couvert végétal en palynologie. Pour une meilleure restitution des paléoenvironnements végétaux. Les Nouvelles de l'Archéologie. 138, 44-49, 2015.

[179] A.G. Sangster, H.M. Dale, A preliminary study of differential pollen grain preservation. Canadian Journal of Botany. 39, 35-43, 1961.

[180] A.G. Sangster, H.M. Dale, 1964. Pollen grain preservation of underrepresented species in fossil spectra. Canadian Journal of Botany. 42, 437-449, 1964.

[181] E.A. Stanley, The problem of reworked pollen and spores in marine sediments. Marine Geology. 4(6), 397-408, 1966.

[182] E.A. Stanley, Use of reworked pollen and spores for determining the Pleistocene - recent and the intra-Pleistocene boundaries. Nature. 206, 289-291, 1965.

[183] L. Phillips, An application of fluorescence microscopy to the problem of derived pollen in British Pleistocene deposits. New Phytologist. 71(4), 755-762, 1972.

[184] P.A. Delcourt, H.R. Delcourt, Pollen preservation and Quaternary environmental history in the southeastern United States. Palynology. 4, 215-231, 1980.

[185] J. Brooks, W.C. Elsik, Chemical oxidation (using ozone) of the spore wall of Lycopodium clavatum. Grana. 14, 85-91, 1974.

[186] D. Southworth, Solubility of pollen exines. American Journal of Botany. 61(1), 36-44, 1974.

[187] J.R. Rowley, B. Prijanto, Selective destruction of the exine of pollen grains. Geophytology. 7, 1-23, 1977.

[188] J.C. Audran, Degeneration of Trachymene pilosa exine by osmium tetroxide used in impregnation technique. Planta. 152(3), 282-284, 1981.

[189] J.R. Rowley, D. Claugher, Receptor independent sporopollenine. Botanica Acta. 104, 316-323, 1991.

[190] M. Kawase, M. Takahashi, Gas chromatography-mass spectrometric analysis of oxidative degradation products of sporopollenin in Magnolia grandiflora (Magnoliaceae) and Hibiscus syriacus (Malvaceae). Journal of Plant Research. 109, 297-299, 1996.

[191] J.R. Rowley, N.I. Gabarayeva, J.J. Skvarla, G. El-Ghazaly, The effect of 4-methylmorpholine N-oxide monohydrate (MMNO H2O) on pollen and spore exines. Taiwania. 46(3), 246-273, 2001.

[192] J.A. Hopkins, F.M.G. McCarthy, Post-depositional palynomorph degradation in Quaternary shelf sediments : a laboratory experiment studying the effects of progressive oxidation. Palynology. 26, 167-184, 2002.

[193] N.I. Gabarayeva, S. Blackmore, J.R. Rowley, Observations on the experimental destruction and substructural organisation of the pollen wall of some selected Gymnosperms and Angiosperms. Review of Palaeobotany and Palynology. 124, 203-226, 2003.

[194] S.K.M. Tripathi, M. Kumar, M. Kedves, Advantages of the use of C60 fullerene/benzol solution in ultrastructure investigations : a case study of Cycas rumphii Miq. pollen. Current Science. 87(6), 769-771, 2004.

[195] C.L. Twiddle, M.J. Bunting, 2010. Experimental investigations into the preservation of pollen grains : a pilot study of four pollen types. Review of Palaeobotany and Palynology. 162, 621-630.

[196] S. Goldstein, Degradation of pollen by phycomycetes. Ecology. 41, 543-545, 1960.

[197] H.G. Scott, C.J. Stojanovitch, Digestion of juniper pollen by collembolan. Florida Entomologist. 46, 189-191, 1963.

[198] L.J. Hutchison, G.L. Barron, Parasitism of pollen as a nutritional source for lignicolous Basidiomycota and other fungi, Mycological Research. 101, 191-194, 1997.

[199] J. Perez-Moreno, D.J. Read, Exploitation of pollen by mycorrhizal mycelial systems with special reference to nutrient recycling in boreal forests. Proceedings of the Royal Society of London Series, B-Biological Sciences. 268, 1329-1335, 2001.

[200] E.A. Webster, E.L. Tilston, J.A. Chudek, D.W. Hopkins, Decomposition in soil and chemical characteristics of pollen. European Journal of Soil Science. 59, 551-558, 2008.

[201] R.G. Holloway, Experimental mechanical pollen degradation and its application to Quaternary age deposits. The Texas Journal of Science. 41(2), 131-145, 1989.

[202] I.D. Campbell, Experimental mechanical destruction of pollen grains. Palynology. 15, 29-33, 1991.

[203] D.A. Davidson, S. Carter, B. Boag, D. Long, R. Tipping, A. Tyler, Analysis of pollen in soils : processes of incorporation and redistribution of pollen in five soil profile types. Soil Biology and Biochemistry. 31(5), 643-653, 1999.

[204] B. van Geel, « Non-pollen palynomorphs » dans Tracking environmental change using lake sediments. ; Volume 3 : Terrestrial, algal and silicaceous indicators, eds. J.P. Smol, H.J.B. Birks, W.M. Last, Kluwer, Dordrecht. p. 99-119, 2001.

[205] J..J. Blackford, J.B. Innes, Linking current environments and processes to fungal spore assemblages : Surface NPM data from woodland environments. Review of Palaeobotany and Palynology. 141, 179-187, 2006.

[206] A. Prager, A. Barthelmes, M. Theuerkauf, H. Joosten, Non-pollen palynomorphs from modern Alder carrs and their potential for interpreting microfossil data from peat. Review of Palaeobotany and Palynology. 14, 7-31, 2006.

[207] V. Gelorini, A. Verbeken, B. van Geel, C. Cocquyt, D. Verschuren, Modern non-pollen palynomorphs from East African lake sediments. Review of Palaeobotany and Palynology. 164, 143-173, 2011.

[208] V. Gelorini, « Diversity and palaeoecological significance of non-pollen palynomorph assemblages in East African lake sediments », thèse de doctorat de l'Université de Gent, Belgique, 224 pages, 2011.

[209] C.T. Ingold, Fungal spores : their liberation and dispersal. Clarendon Press, Oxford, 302 pages, 1971.

[210] C.M. Clarke, « Differential recovery of fungal and algal palynomorphs versus embryophyte pollen and spores by three processing techniques » dans Aspects of archaeological palynology : methodology and applications, ed. O.K. Davis, AASP Contributions Series. 2, 53-62, 1994.