Chapitre 8

Processus taphonomiques et diagénétiques : quelques exemples

Jean-Philip Brugal[1], Yannicke Dauphin[2], Christiane Denys[3]
1- Aix-Marseille Université, CNRS, UMR 7269 & GDR 3591, Aix-en-Provence,
2- UFR TEB Université P. et M. Curie, Paris,
3- MNHN, UMR7205, Paris.

8.1 Introduction

Lorsqu'un organisme meurt, il tombe sur le sol où ses constituants et structures commencent à se décomposer, puis à se disperser, se fracturer, pour finir par se détruire et disparaître totalement. Il est parfois plus ou moins rapidement enseveli dans des sols et sédiments. Les différents restes et fragments de son squelette peuvent alors être transformés et se minéraliser favorisant sa conservation dans le futur : on parle de fossilisation [1]. Ce phénomène est rare et concerne une infime partie de la Vie, et de l'ensemble des organismes (végétaux, animaux) qui ont existé dans le Passé, durant toute l'Histoire de la Terre. Les sédiments deviennent roches et les organismes des fossiles, se préservant généralement grâce à des conditions tout à fait particulières, voire exceptionnelles [2].

Plusieurs agents permettent à ces organismes de s'accumuler parfois en grande abondance dans des lieux propices à leur conservation. Ces accumulations constituent les gisements, ou sites, paléontologiques, préhistoriques ou archéologiques. Ils sont assez souvent composés de plusieurs espèces et forment un ensemble ou assemblage faunique relativement synchrone. L'étude de ces concentrations fossiles permet non seulement de rendre compte de l'Evolution des espèces au cours du Temps mais aussi de reconnaitre des associations (bio-tapho-cœnoses) interprétables en termes d'Ecologie (Science des interactions des espèces avec leur milieu) et d'Ethologie (Science des comportements) en partant parfois de référentiels actuels (principe d'actualisme ou uniformitarisme).

Comment et pourquoi des organismes s'accumulent dans certains lieux ? Sous quelles conditions biotiques, climatiques, physico-chimiques ? Comment leurs restes se conservent-ils et se transforment ? Dans quel état les retrouve-t-on et quelles sont les in-

terprétations qu'on peut déduire sur la Vie du Passé et les anciens écosystèmes ?...sont autant de questions que cherchent à comprendre et résoudre les analyses dites de Taphonomie et de Diagénèse.

La Taphonomie analyse les processus d'accumulation et de conservation des organismes, de toutes tailles et constitutions, bois ou pollen, coquille ou squelette, os et dents [3]. Etymologiquement provenant des mots grecs *nomos* (loi) et *taphos* (tombe), la Taphonomie est un champ d'investigations prépondérant, étape incontournable avant toute reconstitution paléoécologique et paléoéthologique [4-7]. Elle nécessite des recherches multiples, interdisciplinaires, sur les facteurs mêmes de préservation et transformation des matières organiques, au sein des sédiments. Dans ce qui suit, nous nous emploierons à expliciter et illustrer quelques agents et facteurs impliqués dans ces processus à partir d'exemples de vertébrés mammifères, pour la période du Quaternaire, soit les trois derniers millions d'années. Cette période a vu notamment l'émergence, le développement d'une lignée de primates (Homininés) menant à l'Homme moderne *Homo sapiens*. L'analyse taphonomique des sites anciens est devenue capitale pour l'interprétation des premiers témoignages humains permettant de mieux comprendre notre apparition et notre évolution.

8.2 Les enjeux de la Taphonomie

Dès le début de la Paléontologie et de la Préhistoire, au XIX^{e} siècle, les scientifiques ont cherché à comprendre l'origine des ensembles fossiles ainsi que les processus de formation des gisements expliquant les accumulations d'organismes et d'artefacts humains [8]. Les objectifs de la taphonomie sont à la fois de comprendre les causes de la mortalité et de la concentration de restes fossiles mais aussi de leurs modifications dans les sédiments. On distingue des concentrations d'animaux morts ou thanatocœnoses [9] ou fossiles (taphocœnose de Quenstedt [10]) par rapport aux communautés actuelles ou biocœnoses.

Mais justement, quels sont ces agents, et processus, à l'origine des accumulations et modifications des stocks osseux ? Un premier facteur concerne les causes de mortalité. Si celle-ci est parfois naturelle, en relation avec des accidents tels qu'inondation, tremblement de terre où éruption volcanique, piégeage dans des avens, maladies (épizooties), la plupart du temps elle est due à la prédation. Ainsi, certains prédateurs, par leurs techniques de chasse et de consommation des proies, sont capables d'engendrer de grandes concentrations osseuses susceptibles de se préserver et former des gisements fossilifères sous des contextes sédimentaires favorables. Divers agents biologiques, comme les oiseaux de proies, les carnivores -notamment sociaux– amoncèlent des collections d'ossements en laissant les traces caractéristiques de leur action [11-14]. Il existe quelques cas particuliers d'agent accumulateur, comme certains gros rongeurs (ex.Porc-épic) qui collectent des ossements pour les ronger. Ces agents modifient, par la digestion, rongement, morsures (*cf.* Fourvel & Fosse, ce vol.), suite au décharnement ou à la désarticulation, les restes osseux de leurs proies. Très souvent le prédateur effectuera un transport des carcasses car suite à son acquisition –et pour éviter les compétitions inter- ou intra-spécifiques- il déplacera celles-ci, et donc des ossements, pour les déposer, dans des localités particulières (repaires,

tanières, aires, nids). Ces lieux ont donc des fonctions de nutrition, reproduction et protection (notamment par rapport à une progéniture). Le cas des hyènes et des léopards est bien connu par des exemples actuels mais existe aussi durant le Quaternaire. Les hommes préhistoriques utilisaient également des cavités (grottes, abri-sous roche) pour les mêmes raisons. Les groupes humains sont ainsi confrontés dans une certaine mesure aux grands prédateurs terrestres, à la fois dans l'acquisition de proies mais aussi dans l'utilisation de ces lieux de vie. Ils exploitent des herbivores pour leur subsistance et transportent leurs carcasses, souvent de manière sélective (les parties les plus nutritives) vers des habitats, campements où séjournent d'autres membres du groupe.

La distinction entre l'action de différents agents biologiques est essentielle afin de déterminer 'qui a fait quoi', et de quelle manière... Confirmer l'origine humaine d'accumulations osseuses est un préalable fondamental avant de déduire les comportements spécifiques des groupes de chasseurs-cueilleurs préhistoriques. Le porche d'une grotte en Europe glaciaire ou l'ombre d'un arbre dans une savane africaine constitue des lieux propices au cumul d'activités, formant des palimpsestes[1] : microfaune de rapaces, proies de carnivores, carcasses apportées par les hommes... mélangés sur le même sol mais possédant leurs propres caractéristiques (structure en âge et taille des proies, type et degré de modifications, traces de dents ou de découpe). Il est ainsi important de discerner ces agents sur les ensembles fossiles étudiés. De plus, chaque occupant peut se 'resservir' des restes abandonnés par des occupants précédents, et modifier à nouveau les stocks initiaux. Enfin, un cas particulier concerne les ours spéléens (*Ursus spelaeus*) qui hibernaient dans les zones profondes des cavernes avec des décès de jeunes et de vieux individus ; la récurrence de telles occupations sur plusieurs siècles a entraîné des accumulations impressionnantes de centaines à milliers d'individus dont on retrouve les squelettes parfois encore en connexion dans leurs bauges.

Par la suite, les restes osseux subissent encore un certain nombre d'altérations sous l'influence de la nature du sol, du degré de végétation, du climat, des conditions physico-chimiques de l'endroit où ils ont été accumulés. Beaucoup d'autres processus peuvent déformer l'intégrité des ensembles osseux, avant, pendant ou après leur enfouissement : érosion, ruissellement et/ou transport prolongé dans l'eau, piétinement, concrétionnement, et au sein des sédiments (compaction, gélifraction (*cf.* Guadelli, ce vol.), bioturbation, fossilisation et diagénèse) qui fracturent encore, éparpillent et font disparaitre certains éléments. Certaines concentrations sont aussi induites par des processus physiques, notamment en relation avec des facteurs hydrographiques (rivière, fleuves, lacs) ; l'eau, quelque soit le contexte, est un 'moteur' taphonomique important [5, 15-18].

Dans le contexte de l'archéologie préhistorique, de la paléontologie du Quaternaire et de la paléoanthropologie, les enjeux des études taphonomiques sont majeurs. Ils ont notamment permis une remise en question profonde des concepts et interprétations sur l'origine, les modes de vie et l'organisation socio-économique des groupes paléolithiques. Par exemple, les premiers homininés (*Australopithecus, Homo*) considérés tout d'abord comme des chasseurs compétents et agressifs ('*Man the hunter*'), avec les

découvertes des grottes d'Afrique du Sud, se sont révélés plutôt chassés que chasseurs pour reprendre le titre d'un ouvrage fondamental [13]. De même, ces nouvelles approches sur les assemblages fossiles, depuis les *Homo habilis* du Rift Est-africain jusqu'aux Néandertaliens ouest européens [6, 19-20], ont permis de mieux discerner ce qui concernaient réellement les comportements propres aux hommes ; sur la manière d'acquérir et consommer les gibiers (par chasse mais aussi par récupération de carcasses, soit le charognage), sur les fonctions des gisements impliquant des notions basiques telles que les stratégies d'exploitation des ressources (petit *vs* grand gibier, chasse individuelle ou collective), le partage de la nourriture, les soins aux plus faibles et autre forme de coopération en des lieux protégés favorisant interactions sociales et apprentissages techniques. En complément, d'autres travaux mettent en avant le rôle des études taphonomiques dans la compréhension des environnements que fréquentaient les hommes du passé. Par exemple, dans les sites pléistocènes et holocènes des grottes de Témara au Maroc, Stoetzel *et al.* [21] ont confirmé l'origine des accumulations de petits vertébrés par prédation et validé les reconstitutions paléoécologiques. Andrews [11] a été en mesure de reconstituer l'histoire du remplissage de la grotte Pleistocène de Westbury suite aux études taphonomiques. La perspective apportée par la Taphonomie a ainsi grandement modifié notre façon de percevoir nos ancêtres, et surtout précisé plus scientifiquement notre éco-éthologie au sein des écosystèmes variables du Quaternaire, replaçant mieux l'Homme dans son cadre naturel, social et culturel.

Le domaine et le développement des études taphonomiques actuelles concernent des champs tels que la Paléobiologie, la Paléoécologie qui s'inscrivent dans les études sur les Paléoenvironnements et aussi la Paléoethologie, la Palethnographie et la Paléohistoire dans le cadre des Sciences Sociales et Humaines. En ce sens, la taphonomie concerne et englobe toutes approches archéométriques.

8.3 Une notion de base : la conservation différentielle

Chacun des éléments constitutifs d'un organisme (les vertébrés sont constitués d'un squelette interne ou tissus durs, os et dents, supportant les tissus mous, viscères et cartilages, viande et moelle) est sujet à une dégradation après la mort. Les tissus mous se décomposent, disparaissent alors que le squelette résiste, en général. La dégradation des tissus mous fait également l'objet d'étude taphonomiques [22] (*cf.* Cossé & Fosse, ce vol.). Dans des conditions tout à fait particulières (environnement très sec, sols gelés ou permafrost), les individus sont préservés sous forme de momies, comme les exemples spectaculaires des bisons, rhinocéros laineux ou mammouths de Sibérie et d'Alaska, ou l'homme des glaces Ötzi de l'âge du Bronze retrouvé dans un névé alpin.

Le squelette d'un mammifère est composé de différentes catégories d'os selon leur morphologie (court, long, plat) et histologie (compact *vs* spongieux), auquel se rajoute les dents (*cf.* Part I) qui sont les éléments les plus minéralisés d'un squelette et leur assure une meilleure conservation. Le matériel dentaire consitue la base de nombreuses études. La plupart des ossements présente des épiphyses se soudant définitivement à l'âge adulte pour former les extrémités entre lesquelles chaque os

s'articule. Ainsi un os long est formé de deux extrémités (proximale et distale par rapport à l'axe du corps) et d'une diaphyse. Les épiphyses vont se souder à des âges (ontogénie) variables [23] et sont souvent formées d'os spongieux, alors que le tube diaphysaire est formé d'os compact et contient la moelle.

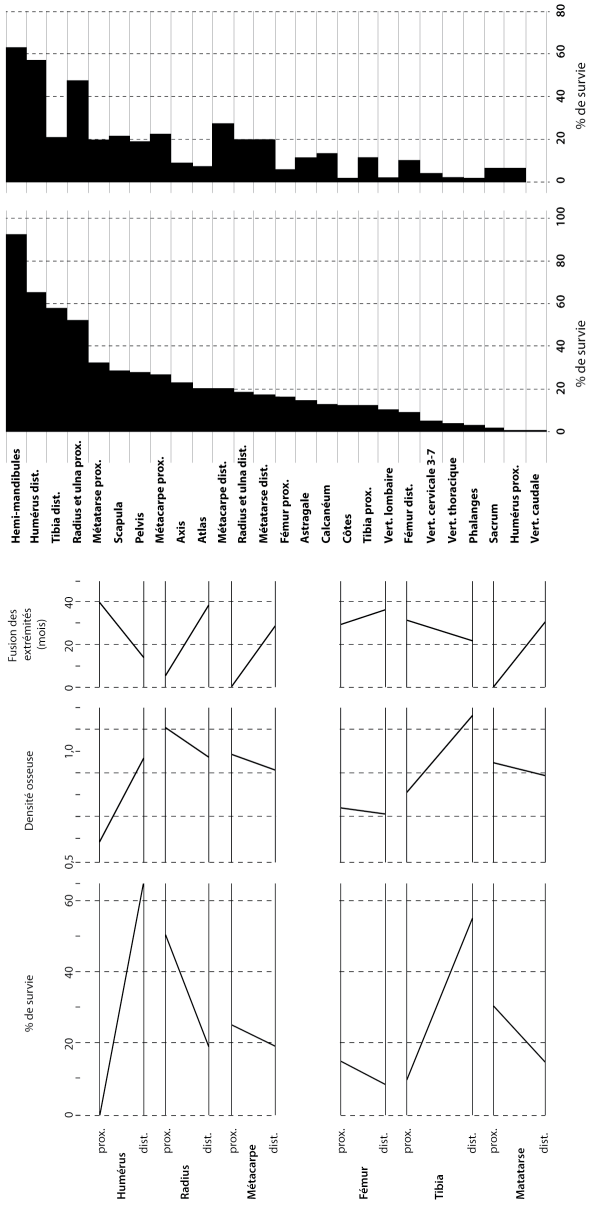


Figure 1 – Pourcentage de survie des extrémités proximales et distales d'os longs de chèvre corrélé avec les *specific gravities* (SG, ou densité,) et l'âge de fusion (en mois), d'après Brain : fig.16 [13])

Ces différences à la fois ontogéniques (âge d'épiphysation) et histologiques contribuent à donner des degrés de conservation différentielle aux ossements d'un squelette. La forme et densité d'un élément anatomique donné [5], mais aussi leur valeur nutritive (ex. un fémur porte plus de viande qu'un métapode) jouent un rôle dans les représentations squelettiques retrouvées dans les ensembles fossiles. Suite aux processus taphonomiques, les éléments osseux d'un squelette n'auront donc pas les mêmes chances de conservation (*i.e.*, de survie), ou aussi de transportabilité dans un courant [18, 24]. Brain [13] a été un des premiers à montrer les relations entre catégories osseuses, âge de fusion et représentation à partir d'assemblage actuel (Figure 1) ; ce modèle a ensuite été comparé avec des représentations fossiles de site à Australopithèque de Makapansgat en Afrique du Sud, démontrant ce problème de conservation naturelle et non de sélection particulière humaine. Ces résultats ont remis en question l'existence d'une « culture ostéodontokératique » (os, dent et corne) chez les anciens homininés.

Depuis, des études plus précises analysant la valeur nutritive et la densité des os (par photon densitomètrie ou par tomographie) sur des taxons variés (ex. marmotte, lapin, renne, gnou) ont été menées pour mieux apprécier les conservations potentielles [14]. Les valeurs obtenues sur les zones osseuses de divers éléments anatomiques permettent alors de les croiser avec des fréquences calculées sur des ensembles fossiles et d'en discuter leurs représentativités ([25], *cf.* Brugal, ce vol.). Il s'agit là d'une étape primordiale avant de proposer des interprétations paléoécologique, paléonvironnementale ou paléoéthologique.

8.4 Diagénèse

Ce terme recouvre l'ensemble des processus modifiant la texture, la structure et la composition d'un organisme, et des sédiments, lors du dépôt et suite à l'enfouissement. Elle peut être précoce ou plus tardive, impliquant des facteurs physico-chimiques et biochimiques. Nous avons vu que la cause principale de la mort des organismes est la prédation avec des implications pour le devenir des restes osseux et dentaires, car elle modifie mécaniquement et chimiquement les tissus minéralisés. Elle constitue donc un des premiers stades de ce que l'on appelle la diagenèse. Il s'agit de processus complexes et diversifiés qu'il n'est pas possible de décrire en détail ici ; l'exemple des petits vertébrés, en particulier les rongeurs, illustrera *pro parte* ceux-ci, partant des actuels et remontant aux fossiles, selon le principe d'actualisme.

8.4.1 Observations actuelles/modernes

L'exemple sera pris pour les accumulations de microfaune. Pour un type d'os, les modifications induites dépendent du prédateur : rapaces et petits carnivores. Leurs restes sont généralement retrouvés dans les fèces et les pelotes de régurgitation. Os, dentine et émail ont des structures et des compositions différentes qui vont, au même titre que les facteurs externes, jouer un rôle dans les altérations. Une méthodologie a été progressivement mise en place pour décrypter les effets de la prédation, de l'enfouissement sur la sélection de portions de carcasses, et les modifications de surface [11, 26-28]. Les modifications mécaniques (fragmentation, piétinement, action

de l'eau, etc.), l'exposition aux intempéries, les phénomènes de la digestion, l'action des insectes nécrophages, l'action des sols, des racines... sur des échantillons prélevées dans la nature mais aussi à partir d'expérience *in vitro* ont pu être caractérisées [29, 30]. Cinq grandes catégories de prédateurs ont été identifiées (tableau 1), mais les référentiels actuels sont loin d'être complets [31]. L'homme, qui dans certaines cultures mange des petits vertébrés, se comporte comme un prédateur de catégorie 5 [32].

catégorie	prédateur	altérations
1	chouette effraie, harfang des neiges, hibou gris	très peu de modifications - digestion légère ou absente
2	hibou moyen duc, grand duc de Verreaux	faible modification - faible digestion mais émail absent à la pointe des incisives
3	chouette hulotte, grand duc européen	altération plus forte - digestion modérée ou forte de l'émail
4	chouette chevêche, crécerelle, faucon pélerin - vivéridés et mustélidés	corrosion extrême de l'émail et de la dentine - mustélidés : forte corrosion, mais peu d'éléments digérés
5	buse, milan, canidés, félidés	les plus fortes altérations

Tableau 1 – les catégories de prédateurs d'après les altérations superficielles, selon Andrews (1990)

8.4.1.1 Altérations des structures

Lors du passage dans l'estomac du rapace, les proies avalées entières font l'objet d'une attaque acide qui aboutit à ne laisser que les poils, os et dents qui seront régurgités en une pelote ovoïde appelée pelote de régurgitation. La surface des os et des dents extraits d'une pelote attribuée par Andrews (tableau 1) à la catégorie 2 (*Bubo lacteus*, Olduvai) montre des traces de digestion peu importantes. Cependant, les alvéoles naturelles sont agrandies et semblent enduites d'un dépôt secondaire (Figure 2a). Sur une fracture, des zones de dissolution ont disjoint les paquets de fibres osseuses (Figure 2b). La surface d'une molaire extraite d'une pelote d'un rapace de catégorie 4 (*Falco tinnunculus*, France) est fortement altérée, l'émail se détachant en écailles (Figure 2c). Un examen plus détaillé montre que l'émail est très attaqué, les prismes étant complètement disjoints et/ou dissous (Figure 2d). La dentine étant protégée soit par l'émail, soit parce que la dent reste insérée dans la mandibule, elle peut être moins altérée que l'émail (Figure 2e), alors qu'elle est potentiellement plus fragile à cause de sa porosité et de sa faible minéralisation. Il convient enfin de ne pas oublier que la cavité pulpaire peut être envahie par divers types d'organismes (bactéries, champignons, etc.) (Figure 2f). En l'état actuel des données, on ignore dans quelle mesure ces organismes peuvent libérer des molécules (collagène notamment) qui vont pénétrer dans la dentine via les tubules, et ainsi contaminer la phase organique.

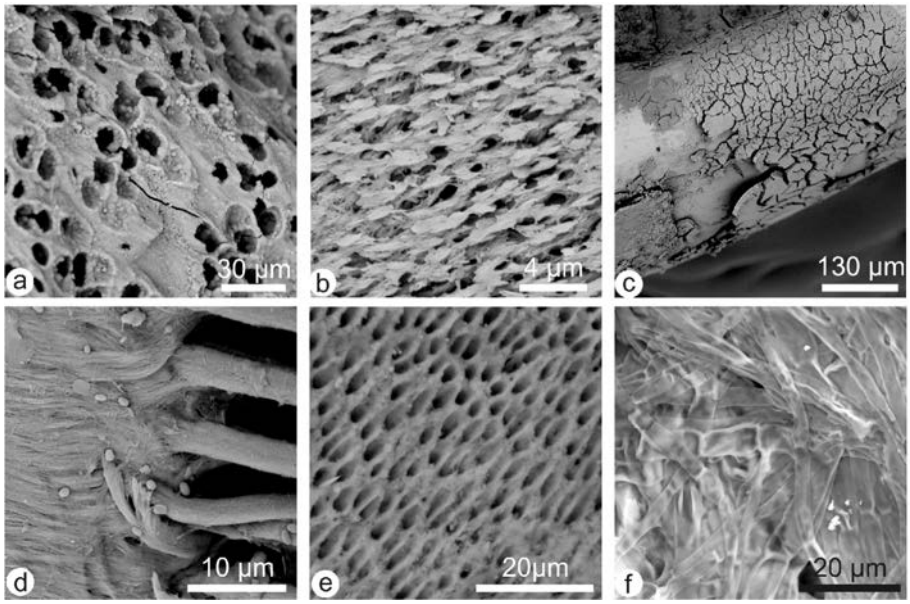


Figure 2 – Altérations microstructurales des os et dents de rongeurs extraits de pelotes de rapace actuelles. a. détail de l'extrémité d'une vertèbre légèrement digérée, montrant des alvéoles agrandies et ayant un léger dépôt de nature et d'origine inconnues (pelote de *Bubo lacteus*). b. cassure montrant que les faisceaux de fibres minéralisés deviennent disjoints (pelote de *Bubo lacteus*). c. surface d'une molaire nettement altérée avec desquamation de l'émail (pelote de *Falco tinnunculus*). d. détail de l'altération de l'émail (pelote de *Falco tinnunculus*). e. dentine dans une incisive d'une pelote de *Bubo lacteus*. f. cavité pulpaire d'une incisive extraite d'une pelote de *Bubo lacteus* envahie par des champignons (?).

8.4.1.2 Altérations de composition

Comme pour les modifications de structures, les modifications chimiques dépendent du tissu et du prédateur. Dans une même pelote, émail, os et dentine présentent des modifications différentes. Chez les rongeurs, la situation est rendue encore plus complexe à cause du mode de croissance des incisives (croissance continue), que l'on peut mettre en corrélation avec de très fortes teneurs en Mg [33]. Les molaires de certaines espèces ont des croissances prolongées, et là encore, les teneurs en Mg sont élevées (Figure 3a). Les teneurs en Mg sont très diverses selon les prédateurs (Figure 3b, c). Les éléments mineurs ne sont pas les seuls à être affectés par la diagenèse, et le rapport P/Ca varie de façon sensible. En fait, le comportement de chaque élément chimique diffère selon le tissu examiné, et selon chaque type de prédateur [34, 35].

Sur des échantillons de petite taille comme les dents de rongeurs, il est essentiel de localiser précisément les zones analysées. Or il est pratiquement impossible de séparer mécaniquement de façon certaine émail et dentine. L'association d'un microscope électronique à balayage et d'une microsonde électronique permet de d'identifier le tissu analysé (émail ou dentine), tout en contrôlant l'état de conservation de sa structure. Même si ces mesures sont, en théorie, moins précises que celles d'une absorption atomique par exemple, la vérification de la localisation de l'analyse est primordiale

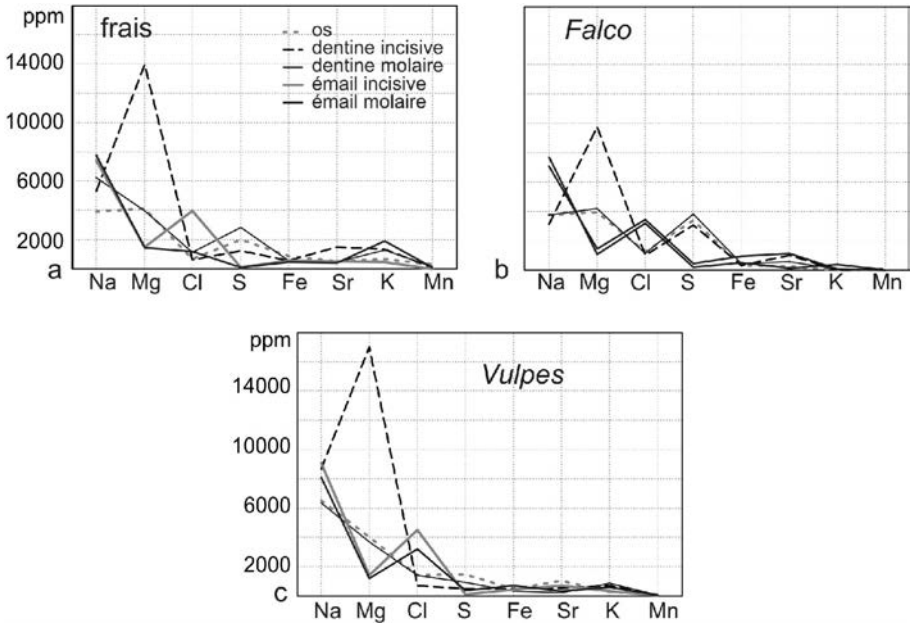


Figure 3 – Teneurs en éléments mineurs de différents tissus de rongeurs actuels (a), issus de pelotes de rapace (b), et de fèces d'un renard (c)

dans ces tissus plus ou moins poreux. Une analyse *in situ* plus globale peut être obtenue par spectrométrie infrarouge.

La composition des phases organiques est elle aussi modifiée lors du processus de digestion. Cela est visible par les analyses en spectrométrie infrarouge, les acides aminés, les sucres, etc. Un simple examen en spectrométrie UV des phases organiques extraites d'os actuels met en évidence les différences entre soluble et insoluble (Figure 4a). Les matrices solubles extraites d'une collection de pelotes de *Bubo* d'Olduvai sont assez semblables à celles des os frais, alors que les matrices insolubles sont plus modifiées (Figure 4b). Cette constatation est assez contradictoire avec le postulat traditionnel selon lequel les matrices insolubles sont moins sensibles aux altérations : le collagène est trop souvent utilisé comme un indice de bonne conservation.

Des précisions sont apportées, en ce qui concerne les protéines, par des analyses de composition en acides aminés. La comparaison de pelotes du même site montre que la matrice insoluble est affectée de façon plus diverse que la matrice soluble (Figure 5) ce qui, là encore, va à l'encontre des idées reçues.

Bien que le nombre de cas étudiés à la fois d'un point de vue modifications de structure et de composition soit restreint, il apparaît clairement d'ores et déjà que ces altérations sont trop complexes pour être réduites à de simples équations.

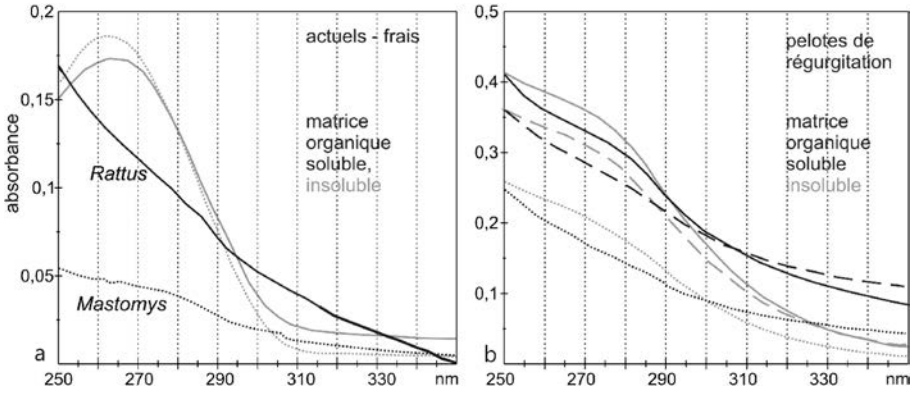


Figure 4 – Composition globale des matrices organiques osseuses. Les matrices solubles ont été dissoutes dans H_2O, les matrices insolubles dans HCl 10^{-2} N.

8.4.2 Etudes et applications aux fossiles

Grands et petits animaux sont sujets à la prédation, mais à cause de leur plus grande abondance, les sites à micromammifères sont les plus étudiés du point de vue des altérations de structure et composition lors de la diagénèse.

8.4.2.1 Altérations des structures

Les extrémités des os, déjà altérées par la digestion, le sont encore davantage chez les fossiles. Non seulement les alvéoles sont agrandies, mais la surface devient de plus en plus irrégulière et perd sa morphologie initiale (Figure 6a).

Les dents sont rarement intactes, comme en témoigne l'émail de cette molaire fortement dissous localement (Figure 6b). Dans ces cavités, les prismes de l'émail sont nettement dissociés en fibres (Figure 6c). Comme pour les os, l'intensité des altérations structurales varie selon les gisements. L'émail de la pointe des incisives, la zone la plus exposée, est peu attaqué dans les niveaux du site FLNKI à Olduvai (Figure 6d). La dentine, plus ou moins protégée par l'émail si la dent reste dans son alvéole, présente des degrés d'altération très variables. Alors que l'émail est très attaqué, la dentine des rongeurs du site de Tighenif est bien conservée (Figure 6e, f). A l'opposé, la structure de la dentine d'Olduvai est peu identifiable et les tubules peu visibles (Figure 6g).

Logiquement, dans la plupart des cas, les fossiles sont donc plus nettement altérés dans leurs structures que les pièces extraites de pelotes actuelles.

8.4.2.2 Altérations de composition

La spectrométrie infrarouge permet d'avoir une vue générale de l'état de conservation ; en effet la minéralogie, la présence de certains éléments chimiques et les composés organiques sont visibles dans un spectre. Malgré un contexte sédimentaire similaire, les os de rongeurs de trois niveaux du site de Tighenif ont des conservations inégales (Figure 7), bien qu'étant encore en apatite.

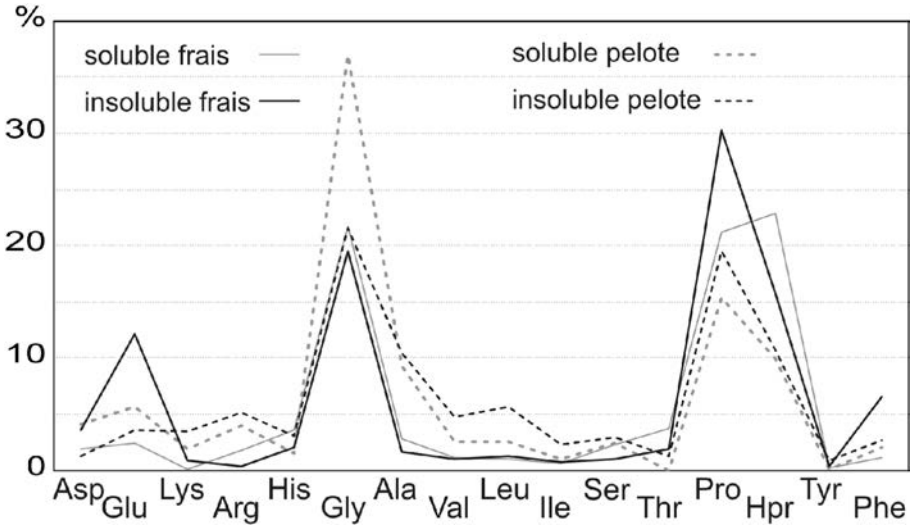


Figure 5 – Composition en acides aminés des matrices organiques solubles et insolubles extraites d'os d'un rongeur actuel frais et d'une pelote de rapace.

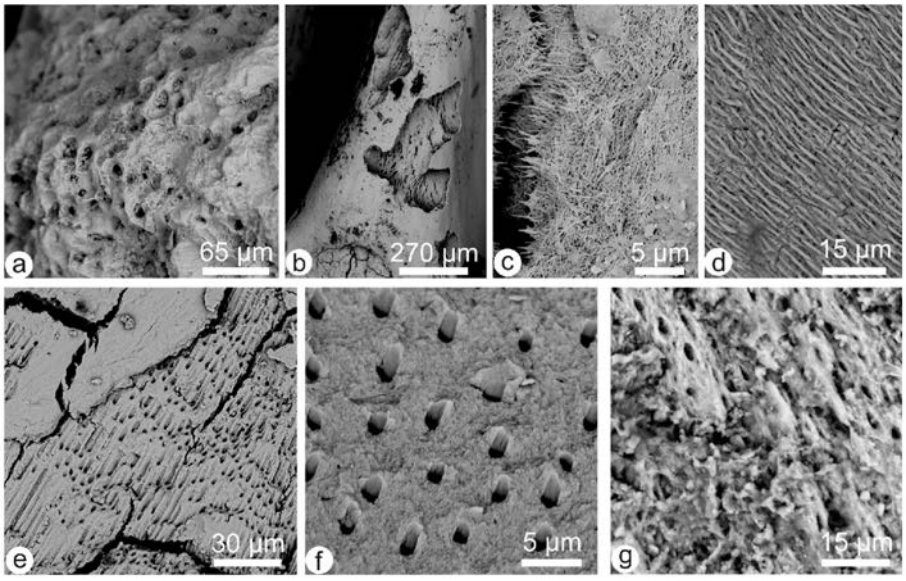


Figure 6 – Altérations structurales sur les os et dents de rongeurs fossiles. a. extrémité d'une vertèbre qui a perdu sa morphologie initiale, Olduvai (Tanzanie) FLKI, Plio-pléistocène. b. surface d'une molaire dont l'émail est dissous. Tighenif (Algérie). c.- détail de la cavité montrant les fibres d'émail individualisées par la dissolution. d. émail peu attaqué à la pointe d'une incisive. e, f. dentine bien conservée, sans dépôts secondaires ni forte dissolution. g- dentine nettement altérée.

Le plus souvent en effet, la minéralogie des fossiles n'est pas modifiée ; ils sont encore en apatite. Cependant leur composition chimique est altérée, qu'il s'agisse de l'os, de

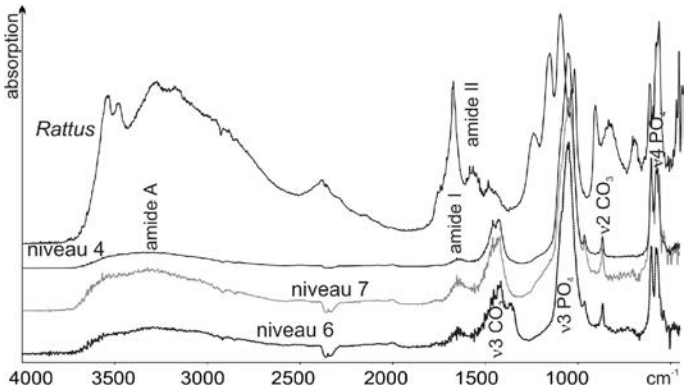


Figure 7 – Spectres infrarouges d'os de rongeurs actuel (*Rattus)* et fossiles montrant des différences de conservation entre des niveaux stratigraphiquement très proches.

l'émail ou de la dentine. Trois facteurs sont à prendre en compte : les caractéristiques initiales de la proie, celles de la digestion du prédateur, et enfin l'environnement géologique lorsque les spécimens sont enfouis. Dans l'ensemble, les fossiles sont enrichis en Ca et P, au détriment des composés organiques. Les éléments mineurs, plutôt stables chez les organismes vivants, sont fort variables chez les fossiles et sont donc de bons indicateurs de diagenèse (Figure 8a, b). De ce point de vue, Fe, K, Mn sont fort utiles. Certains éléments comme Sr peuvent également être de bons marqueurs, comme c'est le cas à Olduvai. Ses fortes teneurs sont associées à celles de Na et Ba, et reflètent que les eaux du lac de ce site lessivaient des laves ultrabasiques [36]. D'autres travaux similaires ont montré des enrichissements différents propres à chaque type de site [37, 39].

Les analyses quantitatives permettent des approches statistiques, et mettent en évidence la variabilité des modifications de la diagenèse dans un os donné [34-36]. Ces variations intra-dent ou intra-os sont également montrées par les cartographies, qui présentent en outre l'avantage d'un contrôle microstructural (Figure 9). Dans l'incisive illustrée ici, les deux couches de l'émail et leur structure interne sont visibles sur les cartographies en chimie élémentaire.

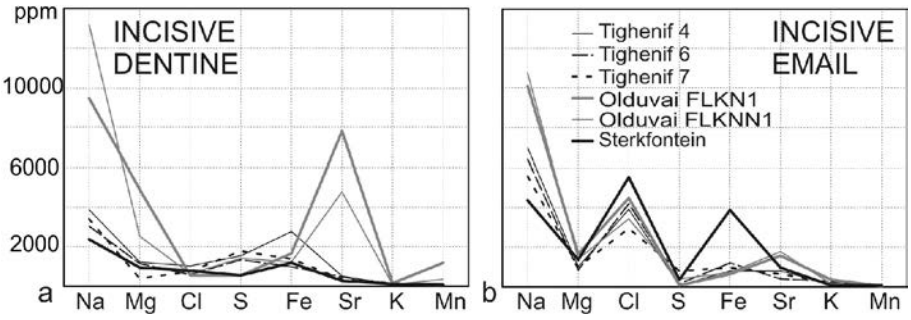


Figure 8 – Compositions chimiques élémentaires de la dentine (a) et de l'émail (b) des incisives de rongeurs de divers sites fossiles.

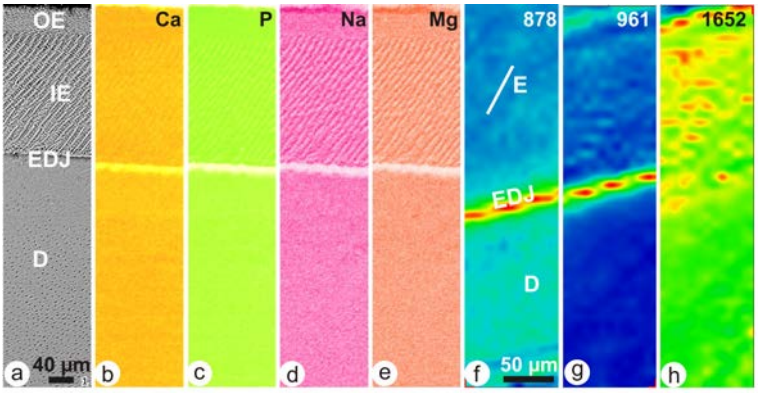


Figure 9 – Cartographies chimiques dans une incisive fossile d'un rongeur de la grotte El Harhoura (Maroc). a. section analysée par spectrométrie dispersive en énergie (EDS). b-e. cartographies chimiques élémentaires. f-g. cartographie par spectrométrie infrarouge d'une zone voisine de la même dent. 878 : bande 878 cm^{-1} indicatrice de la présence de carbonate (CO_3) ; 961 : bande 961 cm^{-1} indicatrice de la présence de phosphate (PO_4) ; 1652 : bande 1652 cm^{-1} indicatrice de matrice organique (amide 1) ; D : dentine ; IE : couche interne de l'émail ; OE : couche externe de l'émail ; EDJ : jonction émail dentine.

La matrice organique n'est pas exempte de modifications. Comme souvent, deux hypothèses ont cours. L'une estime que les composés solubles sont protégés par le minéral. L'autre suppose que les composés insolubles sont moins sensibles à la dissolution. En fait, la stabilité de ces composés dépend de leur composition et structure, et des conditions environnementales auxquelles ils sont soumis après la mort de l'animal. La comparaison des spectres d'émission en fluorescence UV de quelques os de rongeurs montre, une fois encore, la grande variabilité de la conservation (Figure 10). Les matrices solubles des os du site FLKN semblent peu modifiées par rapport à celles des os frais de *Mastomys*, alors que celles du site FLKNN semblent plus altérées. Cependant, cette interprétation doit être modulée ; en effet les matrices solubles de deux types d'os longs (humérus et tibias) du site FLKNI diffèrent. Il en est de même pour les divers sites d'Olduvai et pour les matrices insolubles [40].

Dans l'état actuel des données, des statistiques sur les composés les mieux conservés dans telle ou telle condition n'existent pas, tant la variété de chaque paramètre est grande et le peu de cas étudiés ne permet pas une approche statistique. De plus, les recherches en ce domaine, et donc les articles qui en résultent, sont généralement spécialisés. Il est ainsi rare de pouvoir disposer des données sur la minéralogie, les compositions en acides aminés et les altérations de surface par exemple. En outre, le plus souvent seul un type de tissu est analysé. Les comparaisons et les tentatives de synthèse sont donc toujours très limitées.

8.5 La fossilisation

Cause majeure de la mort, la prédation n'est cependant pas toujours présente et/ou identifiable. Les tissus squelettiques n'en subissent pas moins des modifications plus ou moins importantes. Illustrer les divers types de modifications sur tous les tissus est impossible. Seuls quelques exemples seront présentés.

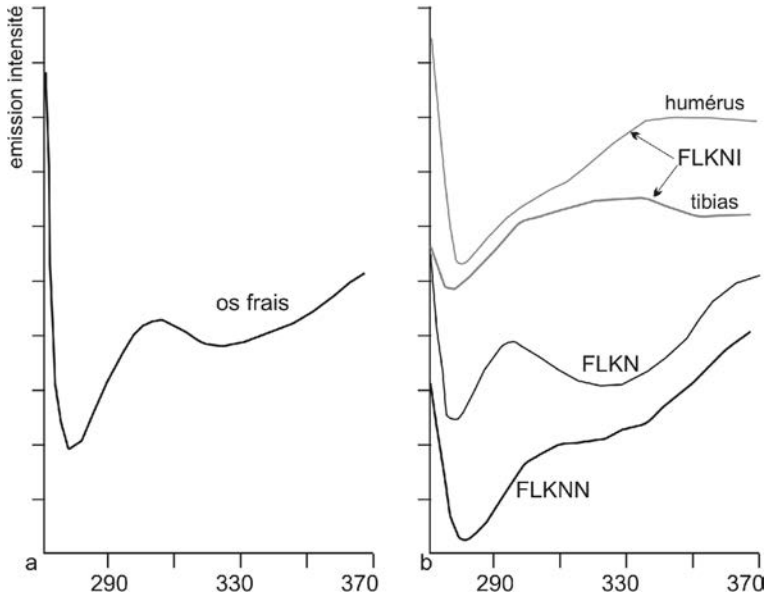


FIGURE 10 – Spectres d'émission de fluorescence UV de matrices organiques solubles extraites d'os de rongeurs actuels et fossiles. Excitation : 257 nm.

La surface de fragments osseux peut encore, à faible grandissement, montrer une structure apparemment semblable à celle des os actuels (Figure 11a). De même on reconnaît l'organisation des fibres de collagène, minéralisées, dans le fond des vaisseaux sanguins (Figure 11b). Cependant, un autre os du même site montre une conservation des plus médiocres (Figure 11c). Cette grande hétérogénéité de conservation structurale n'est pas unique. Bien au contraire c'est plutôt la règle. On observe une grande diversité dans pratiquement tous les sites. La figure 11d-f illustre le cas d'os en provenance d'un site au Malawi.

Les dents ont un comportement identique : non seulement il y a de grandes variations d'une dent à l'autre dans un gisement donné, mais l'hétérogénéité peut être observée à l'échelle du tissu. Ainsi, les tubules de la dentine sont parfois vides (Figure 12a), parfois remplis secondairement (Figure 12b) dans la même dent. L'émail, encore trop souvent réputé inattaquable (alors que les sucs digestifs sont capables de le détruire), peut être difficilement identifiable, même sur des surfaces polies et attaquées qui usuellement mettent les structures en évidence. Sur cette section (Figure 12c), seule une petite partie de l'émail révèle la structure, et celle-ci est mal conservée. Par contre, sur d'autres spécimens, non seulement l'existence des prismes est nette, mais les fibres d'apatite qui les composent sont encore visibles (Figure 12d). L'échelle d'observation est également critique pour déterminer l'état de conservation d'un spécimen. Apparemment bien conservé à une échelle micronique, l'émail peut s'avérer nettement altéré à une échelle nanométrique [41].

Naturellement, la composition des tissus minéralisés est elle aussi affectée par les processus de fossilisation. Il importe de détecter ces modifications, car rapidement

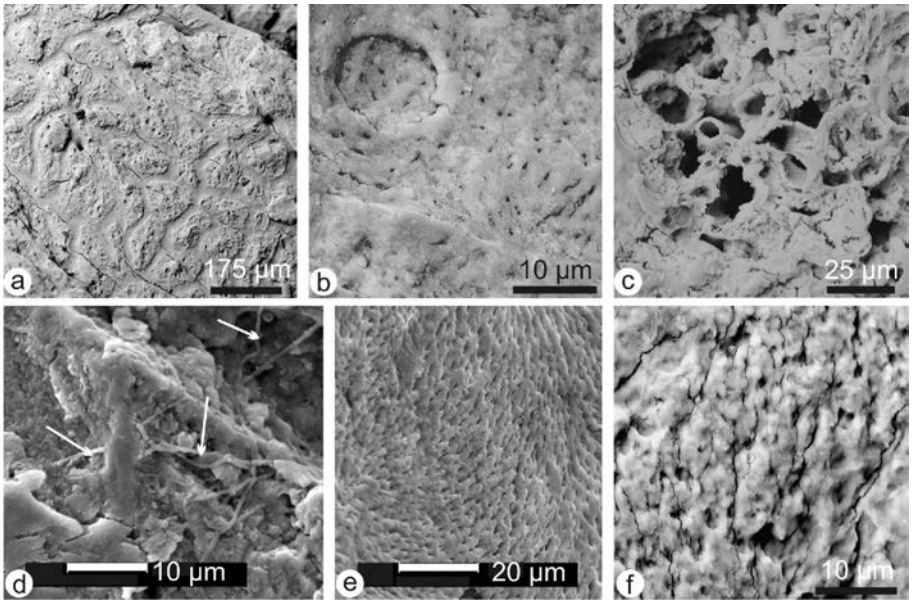


FIGURE 11 – a. surface osseuse d'un fragment de cervidé (Tautavel). b. même spécimen montrant les fibres de « collagène » fortement minéralisées par la diagenèse dans le fond d'un vaisseau sanguin. c. surface osseuse d'un fragment d'un os long de cheval du 13e siècle. d. fragment osseux d'un grand mammifère montrant des filaments (champignons ?). e. la structure au fond du vaisseau est par contre bien identifiable, ce qui n'est pas le cas de cet autre fragment (f).

des tentatives de reconstitution de paléoenvironnement (climat, régime alimentaire...) ont vu le jour, basées sur des analyses chimiques. Dès 1981, Sillen a cherché à utiliser les teneurs en Sr des os de mammifères trouvés dans des grottes afin de reconstituer les régimes alimentaires [42]. Dans l'un des sites, le rapport Sr/Ca ne permet pas d'identifier les herbivores et les carnivores, problème dû à la diagenèse comme clairement énoncé par l'auteur. Des résultats similaires sont obtenus sur des faunes d'Afrique du Sud, à partir du Ca, Sr et Ba [43]. La fossilisation en milieu aquatique est peu étudiée. Pfretzschner [44] a divisé la fossilisation de l'os haversien en trois étapes. Bien que soulignant le rôle des composés organiques dans les premiers stades, curieusement il considère que ceux-ci ne jouent aucun rôle dans les derniers stades.

L'intervention humaine peut également jouer un rôle. Molleson *et al.* [45] ont ainsi montré que des os enfermés dans un cercueil en plomb, apparemment bien conservés du point de vue microstructure, pouvaient contenir jusqu'à 37 % de cet élément. Enfin, lorsque les composés organiques sont extraits par déminéralisation, les contenus cellulaires sont pris en compte. Parmi eux, l'ADN tient une place particulière grâce aux développements de techniques de séparation, d'analyse et d'amplification maintenant disponibles (*cf.* partie VI).

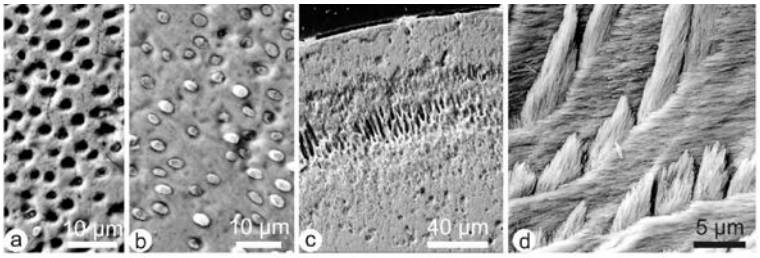


FIGURE 12 – variations de la conservation de la dentine (a, b) et de l'émail (c, d).

8.6 Conclusions

L'ensemble des processus taphonomiques et diagénétiques affectant les ensembles fossiles sont nombreux et ils n'ont été que très brièvement mentionnés ici. Il s'agit de processus multifactoriels et complexes encore mal connus et quantifiés. Les tentatives de synthèse conduisent souvent à des simplifications abusives, notamment parce que le plus souvent, une seule technique est utilisée. De plus, il faut malheureusement constater que les études des os et dents sont rarement associées à celles de leurs encaissants (sols ou sédiments). La connaissance de leurs effets sur les os est cependant fondamentale pour interpréter les différentes étapes de la transition biosphère-lithosphère. Discipline récemment introduite, elle utilise une approche résolument actualiste et expérimentale et fait appel à un panel très large de techniques et de compétences. Leur développement fait l'objet actuellement d'un grand essor dans une optique interdisciplinaire et intégrative.

(1) un palimpseste – bien qu'étant un terme peu approprié - désigne la juxtaposition et mélange d'organismes ou artefacts accumulés et conservés dans un même lieu tel que sur le sol d'une grotte, mais issus d'agents différents. Ces 'associations' sans liens de causalité sont alors des 'amalgames' [1 in Fourvel et Fosse, ce vol.]

Nota : La Taphonomie a fait l'objet récemment d'un regain d'intérêt, suite notamment à la mise en place d'un Réseau Thématique Pluridisciplinaire (RTP) du CNRS-INEE (voir http ://www.cnrs.fr/inshs/recherche/RTP-taphonomie/presentation.htm) qui a fonctionné entre 2007-2009, suivi d'une année prospective en 2010 qui a conduit à la création d'un Groupement de Recherche (GDR 3591 « Taphonomie, Environnement et Archéologie - TaphEnA ») par le même institut du CNRS pour 2013-2016. Cette mise en réseau des personnels et unités a donné lieu à plusieurs actions structurantes du RTP et du GDR, en particulier de nombreuses réunions thématiques, le plus souvent publiées.

Bibliographie

[1] G.-C. Cadée, « The history of Taphonomy » dans The process of fossilization, ed. S. K. Donovan, Columbia University Press, New York. p. 3-21, 1990.

[2] C. Denys, La fossilisation : une exception conjoncturelle. Pour la Science. 292, 74-81, 2002.

[3] R.-L. Lyman, What taphonomy is, what it isn't, and why taphonomists should care about differences. Journal of Taphonomy. 8, 1-16, 2010.

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

[5] A.-K. Behrensmeyer, The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. 146, 473-578, 1975.

[6] P. Shipman, Life history of a fossil : an introduction to taphonomy and paleoecology. Harvard University Press, Cambridge, 223 pages, 1981.

[7] A.-K. Behrensmeyer, S. Kidwell, Taphonomy's contributions to Paleobiology. Paleobiology. 11, 105-119, 1985.

[8] Y. Dauphin, J.-P. Brugal, Taphonomy. dans Archaeology (UNESCO-EOLSS joint commitee eds), Encyclopedia of life support systems (EOLSS), developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss publ., Oxford, UK. htpp ://www.eolss.net, 2013.

[9] E. Wasmund, Biocenose und thanatocenose. Biosoziologishe studie über Lebensgemeinschaften und Totengesellschaften. Archiv für Hydrobiologie. 17, 1-116, 1926.

[10] W. Quenstedt, Beiträge zum kapitel fossil und sediment vor und bei der einbettung. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. 58B, 353-432, 1927.

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

[12] H. Kruuk, The Spotted Hyena : A Study of Predation and Social Behavior, University of Chicago Press, Chicago, 335 pages, 1972.

[13] C.-K. Brain, The hunters or the hunted ? An introduction to African cave taphonomy, University of Chicago Press, Chicago, 365 pages, 1981.

[14] R.-L. Lyman, Vertebrate taphonomy, Cambridge manuals in archaeology, Cambridge, Cambridge University Press, 524 pages, 1994.

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

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

[17] W.-W. Korth, Taphonomy of microvertebrate fossil assemblages. Annals of the Carnegie Museum. 48, 235-285, 1979.

[18] J.-P. Brugal, « Introduction générale : Action de l'eau sur les ossements et les assemblages fossiles ». dans Outillage peu élaboré en os et en bois de Cervidés IV, 6è Table Ronde Taphonomie - Bone Modification, Paris, Sept. 1991, Artefacts 9, ed. CEDARC , Treignes. 121-129, 1994.

[19] L.-R. Binford, Bones : Ancient Men and Modern Myths, Academic Press, New York, 322 pages, 1981.

[20] A.-K. Behrensmeyer, A.-P. Hill, Fossils in the making : vertebrate taphonomy and paleoecology. University of Chicago Press, Chicago, 338 pages, 1981.

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

[22] P.-G. Davis, D. E. G. Briggs, The impact of decay and disarticulation on the preservation of fossil birds. Palaios. 13, 3-13, 1998.

[23] R. Barone, Anatomie Comparée des mammifères domestiques. Tome 1 : Ostéologie. Vigot, Paris, 761 pages, 1979.

[24] M. Voorhies, Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. Contr. Geol. Spec. Paper no.1, Laramie, Univ. of Wyoming Press, 69 pages, 1969.

[25] Y.-M. Lam, O.-M. Pearson, Bone density studies and the interpretation of the faunal record. Evolutionary Anthropology. 14, 99-108, 2005.

[26] J. Raczynski, A. Ruprecht, The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets. Acta ornithologica. 14, 25-38, 1974.

[27] P. Dodson, D. Wexlar, Taphonomic inverstigations of owl pellets. Paleobiology. 5, 275-284, 1979.

[28] P. Andrews, E.-M. Nesbit Evans, Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. Paleobiology. 9, 289-307, 1983.

[29] C. Denys, Y. Fernandez-Jalvo, Y. Dauphin, Experimental taphonomy : preliminary results of the digestion of micromammal bones in the laboratory. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, série IIa. 321, 803-809, 1995.

[30] C. Denys, Taphonomy and experimentation. Archaeometry. 44, 469-484, 2002.

[31] C. Denys, « Des référentiels en taphonomie des petits vertébrés : bilan et perspectives ». dans Taphonomie des Petits vertébrés : référentiels et transferts aux fossiles. Actes de la table ronde du RTP taphonomie, Talence 20-21 octobre 2009, eds. V. Laroulandie, J. B. Mallye, C. Denys, BAR International series 2269, 7-22, 2011.

[32] B.-D. Crandall, P.-W. Stahl, Human digestive effects on a micromammalian skeleton. Journal of Archaeological Science. 22, 789-797, 1995.

[33] Y. Dauphin, C. Denys, Teneurs en Mg de la dentine et mode de croissance des dents - le cas des Rongeurs et des Lagomorphes. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, série II. 318, 705-711, 1994.

[34] Y. Dauphin., C. Denys, A. Denis, Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés. 2- Composition chimique élémentaire des os et dents de rongeurs provenant de pelotes de régurgitation. Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle. Paris, section A, zoologie, 4e sér.. 11, 1, 253-269, 1989.

[35] Y. Dauphin, C. Denys, K. Kowalski, Analysis of accumulations of rodent remains : role of the chemical composition of skeletal elements. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. 203, 295-315, 1997.

[36] C. Denys, C.T. Williams, Y. Dauphin, P. Andrews, Y. Fernandez-Jalvo, Diagenetical changes in Pleistocene small mammal bones from Olduvai Bed I. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 126, 121-134, 1996.

[37] M. Olivares, N. Etxebarria, G. Arana, K. castro, X. Murelaga, A. Berreteaga, Multielement μ-ED-XRF analysis of vertebrate fossil bones. X-Ray spectrometry. 37, 293-297, 2008.

[38] A. Rogoz, Z. Sawlowicz, P. Socha, K. Stefaniak, Mineralization of teeth and bones of the cave bear (*Ursus spelaeus*) from the Biœnik Cave, Southern Poland. Mineralogia. 40, 65–84, 2009.

[39] Y. Dauphin, C.-T. Williams, The chemical compositions of dentine and enamel from recent reptile and mammal teeth - variability in the diagenetic changes of fossil teeth. CrystEngComm. 9, 1252-1261, 2007.

[40] Y. Dauphin, C.-T. Williams, P. Andrews, C. Denys, Y. Fernandez-Jalvo, Diagenetic alterations of micromammal fossil bones from Olduvai Bed I of the Lower Pleistocene sequence at Olduvai gorge, Tanzania. Journal of Sedimentary Research. 69, 612-621, 1999.

[41] Y. Dauphin, S. Montuelle, C. Quantin, P. Massard, Estimating the preservation of tooth structures : towards a new scale of observation. Journal of Taphonomy. 5, 1, 43-56, 2007.

[42] A. Sillen, Strontium and diet at Hayonim cave. American Journal of Physical Anthropology. 56, 131-137, 1981.

[43] C. Gilbert, J. Sealy, A. Sillen, An investigation of barium, calcium and strontium as palaeodietary indicators in the Southwestern Cape, South Africa. Journal of Archaeological Science. 21, 173-184, 1994.

[44] H.-U. Pfretzschner, Fossilization of Haversian bone in aquatic environments. Comptes Rendus Palevol. 3, 605-616, 2004.

[45] T.-I. Molleson, C.-T. Williams, G. Cressey, V.-K. Din, Radiographically opaque bones rom lead-lined coffins at Christ Church, Spitalfields, London - an extreme example of bone diagenesis. Bulletin de la Société géologique de France, 169, 425-432, 1998.

Encart 3.- Densité Osseuse et Conservation différentielle

Jean-Philip Brugal
Aix-Marseille Université, CNRS, UMR 7269 & GDR 3591,
Aix-en-Provence, France.

L'étude de la conservation des ossements soumis à des actions destructrices (carnivores, hommes, sédimentaire, physique) constitue une étape majeure des analyses taphonomique et archéozoologique. Elle a des implications sur l'interprétation des représentations taxinomiques, squelettiques et des structures d'âge ou de sexe. La probabilité qu'un os se conserve suite à de nombreux processus taphonomiques est en particulier liée à sa densité structurale (en g/cm^3). C.K. Brain [1, 2] fut un des premiers à mesurer cette densité (méthode *Water displacement*), sur 8 parties d'os longs de chèvre, démontrant qu'un os avec une faible densité sera plus souvent détruit ce qui a une influence majeure sur la fréquence de ceux-ci dans les ensembles fossiles (*cf.* Chapitre 8).

La densité est le rapport entre la masse d'un objet et son volume, constant si on considère une homogénéité structurale à l'objet analysé, ce qui n'est pas vraiment le cas de parties d'ossements où la porosité varie (os spongieux *vs* os compact). On peut ainsi distinguer une densité réelle (*true density*) d'une densité de volume (*bulk density*) intégrant la taille des pores (une faible densité indique une grande porosité). De plus, il existe quelques différences de densité entre les espèces ou les populations (suivant leur type de locomotion notamment, ou des variations nutritionnelles ou génétiques), mais aussi entre les sexes (ex. densité plus faible chez la femelle pour le mouton mais plus forte chez le sanglier) et l'âge des individus (les plus jeunes et les plus âgés ont une densité faible) [4], facteurs plus ou moins interdépendants. Nonobstant, il semble que ces différences s'organisent de la même manière, quelque soit l'espèce [3, 6]. Les dents, éléments très minéralisées, se conservent très bien (mais l'influence de l'âge est également important), de même que l'os pétreux (os temporal du crâne) ou rocher qui est l'élément le plus dense ; nous parlerons ici plus particulièrement des os (longs, court, compact, plat. . .).

Plusieurs méthodes non destructives et de précisions différentes sont utilisées pour calculer la densité :

- déplacement dans l'eau (WD, *Water displacement*), est la méthode la plus simple pour déterminer le volume (en cm^3) d'un objet de forme irrégulière, immergé dans une colonne d'eau (1 cm^3 d'eau a une masse de 1g). La densité est égale à la masse volumique de l'objet divisé par la masse volumique de l'eau. Cette méthode est combinée avec la PD pour produire la classe d'ajustement D (figure 1) ;

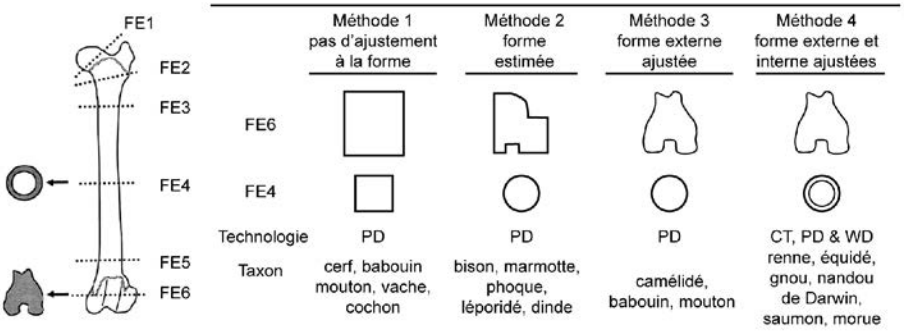


Figure 1 – Exemple des sites mesurés (ici fémur, avec extrémité distale FE6 et diaphyse FE4) et méthodes (1 à 4) sur le degré d'ajustement des formes (shape adjustement). PD : Photon densitometry ; CT : Computed Tomography ; WD : Water displacement (7, modifié)

- Photon absorptiomètrie ou densitomètrie (PD, mesurant la densité structurale minérale) : un faisceau de photon passe à travers une zone osseuse et un détecteur compte le nombre de photons qui ont traversés. Ces mesures estiment la *bulk density*. Plus l'os est minéralisé/dense, moins de photons passeront (méthode la plus courante, initiée par Lyman [8, 9]). Un des inconvénients est la non-reconnaissance de la taille des cavités médullaires, ce qui est évité par la méthode CT ;

- Photodensitométrie digitale (*digital photodensitometry*) est une méthode plus récente, proche de la précédente ;

- Tomographie (CT, *Computed Tomography*), qui mesure la densité de l'os compact (compacta) sans tenir compte du spongieux (spongiosa) ou de la cavité médullaire.

Ces trois dernières méthodes fournissent des données sur la composition minérale des ossements à partir desquelles des valeurs de densité sont dérivées, en fonction notamment de la résolution donnée (*i.e.*, la forme) à la section osseuse de la zone mesurée (voir Figure 1 'shape adjustement').

Ces calculs sont effectués sur des zones ou sections particulières et limitées d'os (appelés site de mesures ou scan site), soit plus d'une centaine par squelette ; par exemple pour un os long entre 5 et 6 sites sont concernés depuis les extrémités (proximale et distales), les zones juste sous celles-ci (métadiaphyse) et au niveau de la diaphyse ; ente 7 et 8 pour une mandibule ou le pelvis, et 2 à 4 pour des vertèbres ou des carpiens, tarsiens. Chaque site donne une valeur, et une moyenne est établie à partir de plusieurs individus d'une même espèce (tableau 1)

Les parties d'os constituées de spongieux (ex. certaines extrémités d'os longs, vertèbres) sont généralement les plus riches en éléments nutritifs (muscles, graisse) et les moins denses : ce sont eux qui seront à la fois préférentiellement dévorés par les carnivores (surtout os longs) et aussi détruits pas des processus physico-chimiques dans les sédiments (surtout vertèbres).

Tableau 1 – Moyenne des densités minérales osseuses de quelques ongulés et scan sites (dia : diaphyse, prox : proximal, dist : distal.

Elément	scan site	Bison*	Gnou**	Cheval**	Renne**
anatomique		*B.bison*	*C.taurinus*	*E.caballus*	*R.tarandus*
Mandibule	DN4	0.53	1.03	0.98	1.06
Os pétreux	Petr	-	1.28	1.25	1.29
Atlas	AT1	0.52	0.55	0.51	0.47
Axis	AX2	0.38	0.41	0.37	0.42
Scapula (col)	SP2	0.48	1.01	1.01	1.04
Humerus prox	HU1	0.24	0.16	0.23	0.26
Humerus dia	HU3	0.45	1.10	1.10	1.12
Humerus dist	HU5	0.38	0.51	0.36	0.48
Radius prox	RA1	0.48	0.51	0.37	0.53
Radius dia	RA3	0.62	1.07	1.08	1.09
Radius dist	RA5	0.35	0.47	0.42	0.49
Ulna prox	UL1	0.34	0.13	0.43	0.49
Ulna dist	UL2	0.69	0.85	0.7	0.84
Scaphoide	SCA	0.42	0.76	0.62	0.70
Semi-lunaire	LUN	0.35	0.7	0.57	0.67
Unciforme	UNC	0.44	0.77	0.67	0.72
Capitato-trap.	TRAPMAG	0.52	0.67	0.62	0.69
Métacarpe prox	MC1	0.59	0.72	0.55	0.92
Métacarpe dia	MC3	0.69	1.12	1.03	1.08
Métacarpe dist	MC6	0.53	1.15	1.10	1.10
Coxal (cav)	AC1	0.53	0.64	0.65	0.64
Fémur prox	FE1	0.31	0.41	0.35	0.39
Fémur dia	FE4	0.45	1.16	1.09	1.15
Fémur dist	FE6	0.26	0.38	0.30	0.32
Patella	PA1	-	0.44	0.40	0.57
Tibia prox	TI1	0.41	0.42	0.30	0.35
Tibia dia	TI3	0.58	1.12	1.07	1.13
Tibia dist	TI5	0.41	0.59	0.45	0.73
Malléole	MAL	0.56	-	-	-
Astragale	AS1	0.72	0.67	0.67	0.68
Calcanéum	CA2	0.80	0.92	0.69	0.94

Elément	scan site	Bison*	Gnou**	Cheval**	Renne**
Grand cunéiforme	CUN	0.43	0.79	0.60	0.71
Cuboide (naviculaire)	NC1	0.48	0.59	0.50	0.56
Naviculaire	Navi	-	-	0.71	-
Métatarse prox	MT1	0.51	0.83	0.59	0.90
Métatarse dia	MT3	0.67	1.14	1.10	1.08
Métatarse dist	MT5	0.48	0.54	0.60	0.59
Phalange 1	P12	0.46	0.54	0.67	0.56
Phalange 2	P21	0.41	1.02	1.02	0.92
Phalange 3	P31	0.32	0.80	0.57	0.48
** PD ** CT*					

Ces mesures servent comme références pour évaluer les fréquences de parties squelettiques dans un assemblage fossile [5, 7, 10], pouvant être interprétées en terme de biais ou de degré de préservation de cet assemblage, en fonction des contextes et données connexes : site en milieu humide (fluvial, lacustre) ou en grottes, caractéristiques sédimentaires (diagénèse) et mise en place des dépôts (ex. action mécanique), forte action de carnivores (ex. présence d'os rongés) ou activités des hommes (ex. présence de stries de découpe). On examine alors la corrélation pour chaque site de mesures entre la densité et un pourcentage de survie obtenu sur un ensemble fossile, pour un taxon donné, en distinguant les os non épiphysés (juvénile). Il suppose un postulat, à savoir la présence potentielle de tous les éléments anatomiques d'un animal sur le site (=carcasse entière), ce qui n'est pas toujours le cas pour certains assemblages préhistoriques. Une corrélation significative (positive) impliquera un problème de conservation différentielle en relation avec la densité structurale (les os de faible densité se détruisent plus facilement) ; l'absence de corrélation posera la question du postulat, et soulèvera des questionnements sur l'activité de carnivores ou sur une sélection humaine par exemple. Ces comparaisons peuvent alors être testées statistiquement (Pearson, rho de Spearman).

Globalement les extrémités spongieuses d'os long sont les plus susceptibles de subir des processus de destruction et, les réelles représentations et abondances de ces os dans un site seront parfois mieux appréciées à partir de leurs parties diaphysaires plus compactes et plus denses. Des analyses complémentaires, multifactorielles, restent nécessaires afin d'interpréter les causes et processus de la conservation différentielle d'assemblages fossiles, donnée majeure avant toutes reconstitutions des anciens écosystèmes.

Nota : On calcule la fréquence d'un os (ou partie d'os) dans une collection, convertie en % de survie sur la base du nombre minimal d'individus (NMI) représenté. Si, par exemple, nous avons 6 sujets et si tous les éléments se conservent, nous aurons

6 crânes, 6 atlas,. . . et 12 pour les os pairs (humérus distal, humérus proximal, fémur distal, fémur proximal, etc.). Le % de survie est obtenue en divisant la fréquence observée d'un os (ou partie d'os) sur la fréquence attendue considérant 100% de survie. Ainsi si nous avons 3 humérus distaux dans notre collection, il représentera 25% de survie avec un NMI de 6 (100% de survie=12).

Bibliographie

[1] C. K. Brain, The contribution of Namib Desert Hottentots to an understanding of australopithecine bone accumulations. Scientific Papers of the Namib Desert Research Station. 39, 13-22, 1969.

[2] C. K. Brain, The hunters or the hunted ? An introduction to African cave taphonomy. University Chicago Press, Chicago, 365 pp., 1981.

[3] L. A. Kreutzer, Bison and deer bone mineral densities : comparisons and implications for the interpretation of archaeological faunas. Journal of Archaeological Science. 19, 271–294, 1992.

[4] E. Ioannidou, Taphonomy of Animal Bones : Species, Sex, Age and Breed Variability of Sheep, Cattle and Pig Bone Density. Journal of Archaeological Science. 30, 355–365, 2003.

[5] Y. M. Lam, X. Chen, C. W. Marean, C. J. Frey, Bone density and long bone representation in archaeological faunas : comparing results from CT and photon densitometry. Journal of Archaeological Science. 25, 559–571, 1998.

[6] Y. M. Lam, X. Chen, O. M. Pearson, Intertaxonomic variability in patterns of bone density and the differential representation of Bovid, Cervid and Equid elements in the archaeological record. American Antiquity. 64, 343–362, 1999.

[7] Y. M. Lam, O. M. Pearson, Bone density studies and the interpretation of the faunal record. Evolutionary Anthropology. 14, 99-108, 2005.

[8] R. Lyman R., Bone density and differential survivorship of fossil classes. Journal of Anthropological Archaeology. 3, 259-299, 1984.

[9] R. L. Lyman, Vertebrate taphonomy, Cambridge University Press, Cambridge, 524 pp., 1994.

[10] R. Symmons R., New density data for unfused and fused sheep bones, and a preliminary discussion on the modelling of taphonomic bias in archaeofaunal age profiles. Journal of Archaeological Science. 32, 1691-1698, 2005.

Encart 4.- Taphonomie des Carnivores : approche tracéologique

Jean-Baptiste Fourvel et Philippe Fosse
UMR 5608 CNRS, Université de Toulouse-Jean Jaurès, Toulouse, France.

Les sociétés humaines et les communautés de Carnivores ne se développent pas indépendamment les unes des autres ; leurs interactions sont multiples, dans leur recherche de nourriture (relation prédateur-proie, charognage) et de lieux de vie, impliquant un certain degré de compétitions interspécifiques [1]. Le milieu karstique en particulier, apparaît comme un lieu attractif pour de nombreuses espèces (*cf.* chapitre « Processus taphonomiques et diagénétiques : quelques exemples ») dont les prédateurs. En effet, qu'ils les fréquentent occasionnellement ou qu'ils les occupent réellement, les carnassiers (Canidés, Félidés, Hyénidés, Ursidés, Mustélidés) utilisent les grottes et cavités. Les Carnivores font partie intégrante des associations de gisements quaternaires. Qu'ils soient physiquement présents au sein des assemblages (restes osseux) ou qu'ils laissent des indices de leur passage sous la forme de bioglyphes (coprolithes, empreintes, polis, bauges, traces de dents), les prédateurs interviennent fréquemment dans la formation et la modification des assemblages osseux. Le rôle des Carnivores dans la formation des assemblages, et celui de l'hyène en particulier, est connu depuis le début du XIX^{e} siècle [2]. Cependant, les grottes ne sont que rarement utilisées par une seule espèce. Les ensembles fossiles sont le résultat d'accumulations et de mélanges entre différents groupes, animal et humain. Afin de préciser les modalités d'occupations des sites et leurs successions, un outil analytique et interprétatif sur la base d'analyses (néo-)taphonomiques a été élaboré en vue de distinguer le rôle potentiel de différentes espèces de Carnivores.

Il existe de nombreux travaux sur l'impact des grands prédateurs sur les stocks osseux. L'hyène n'est pas l'unique carnivore à pouvoir consommer des restes osseux. Les analyses d'assemblages modernes et fossiles ont montré que les Canidés, les Félidés et les Ursidés peuvent agir de même et altérer les os au même titre que l'hyène. Les typologies de traces de consommation sont variées. Elles partagent pourtant quelques similitudes représentant des constantes taphonomiques, sans distinctions spécifiques ou chronologiques. Parmi les marques les plus typiques (sillons, cupules, griffades,. . .), les perforations (=*punctures*) sont régulièrement décrites : elles caractérisent l'impact de dent perforant l'os cortical. Les perforations, de forme circulaire ou sub-circulaire, sont principalement localisées sur les extrémités des os longs ou sur les éléments spongieux (Figure 1A). Plusieurs études cherchent à définir l'impact des prédateurs selon les traces de consommation sur les os. Ainsi, Richardson [3] différencie cet impact sur la base de l'intensité de la consommation osseuse (rapport os consommés/os sans traces, taux de fragmentation). Haynes [4] tente de distinguer les différents carnivores (Canidé, Félidé, Ursidé, Hyénidé) suivant la localisation, le type et la morphologie des traces. Plus récemment, Dominguez-Rodrigo [5] a cherché à caractériser l'impact du lion à partir du type de traces et d'os altérés. En dépit de toutes ces tentatives, la diversité des traces possibles et la faculté commune à tous les

carnivores de pouvoir altérer les restes osseux, n'autorisent aucune distinction spécifique sur cette seule base [6]. Cependant, il est possible de restreindre le champ des espèces prédatrices dès lors que sont mis en relation plusieurs paramètres : l'écologie des espèces prédatrices, la taille des proies considérées et leurs âges, la morphologie des traces en lien avec le type de dent (incisive, canine, molaire) à l'origine des altérations ou encore le type d'os consommé (os long, os court) et la densité osseuse de la zone affectée (os compact, os spongieux).

L'étude dimensionnelle tracéologique apparaît comme une solution possible à ce problème. Depuis quelques années, de nouvelles analyses taphonomiques sur la taille des traces de carnivores cherchent à déterminer l'action spécifique de chaque prédateur sur le matériel ostéologique. Ces travaux ont pour principal but de distinguer le prédateur responsable de la consommation et de l'accumulation osseuse. Le potentiel des mesures de traces est discuté grâce à la comparaison entre données actualistes et les ensembles pléistocènes. La projection bivariée des longueurs et largeurs maximales des perforations (Figure 1B) met clairement en évidence la grande variabilité des mensurations des traces de consommation. Considérant les ensembles Canidés, Félidés et Hyénidés indépendamment les uns des autres, il est toutefois possible d'observer des différences. Les petits Canidés (renard, chacal) se distinguent des plus grands (chien, loup). Chez les félins, les traces produites par les espèces de taille moyenne (lynx, guépard) sont nettement plus petites que celles produites par les lions. Les perforations résultant de l'impact du léopard et du puma sont intermédiaires. Pour les Hyénidés, il semble que l'hyène rayée produise des traces légèrement plus petites que l'hyène tachetée. Néanmoins si l'on confronte l'ensemble de ces données il reste difficile de bien différencier spécifiquement. Par conséquent, sur un assemblage particulier, on privilégiera les mesures les plus grandes comme signature d'un prédateur donné.

Cependant, ces méthodes de comparaison entre échantillons modernes d'origine connue et assemblages fossiles, ne doivent pas être considérées comme la seule réponse au problème de la reconnaissance des prédateurs. La majeure partie des échantillons a été définie sur des prédateurs actuels qui diffèrent de leurs ancêtres pléistocènes (souvent plus grands). De plus, ces études sont souvent réalisées à partir de nourrissages en contexte expérimental avec des animaux en captivité et des portions osseuses d'herbivores sélectionnées. Ce contexte particulier (ou bien issus de milieux trop fortement anthropisés) ne permet pas de disposer des conditions naturelles optimales du contexte sauvage comparable alors au registre fossile. Le comportement des carnivores est biaisé et, par conséquent,l'impact taphonomique de ces derniers (intensité, morphologie et taille des traces) diffère du milieu sauvage [7]. Ces travaux servent de base analytique qui doit être complétée par des mesures des traces obtenues dans le registre moderne en contexte sauvage.

L'approche tracéologique, comme indicateur taphonomique, participe bien à la reconstitution des occupations des sites par les Carnivores et les groupes humains Paléolithiques, répondant aux questions sur les alternances des occupations, les compétitions homme-carnivore ou le kleptoparasitisme. L'étude d'assemblages modernes créés et modifiés par différents carnivores (Canidés, Félidés, Hyénidés, Ursidés)

conduit à caractériser l'impact taphonomique propre à chaque prédateur. L'origine de la formation des ensembles osseux, et leurs modifications, reste complexe et la taphonomie, en relation avec la Prédation, concourt à préciser des pistes de lecture permettant de retracer l'historique d'une accumulation dans son cadre écologique et éthologique.

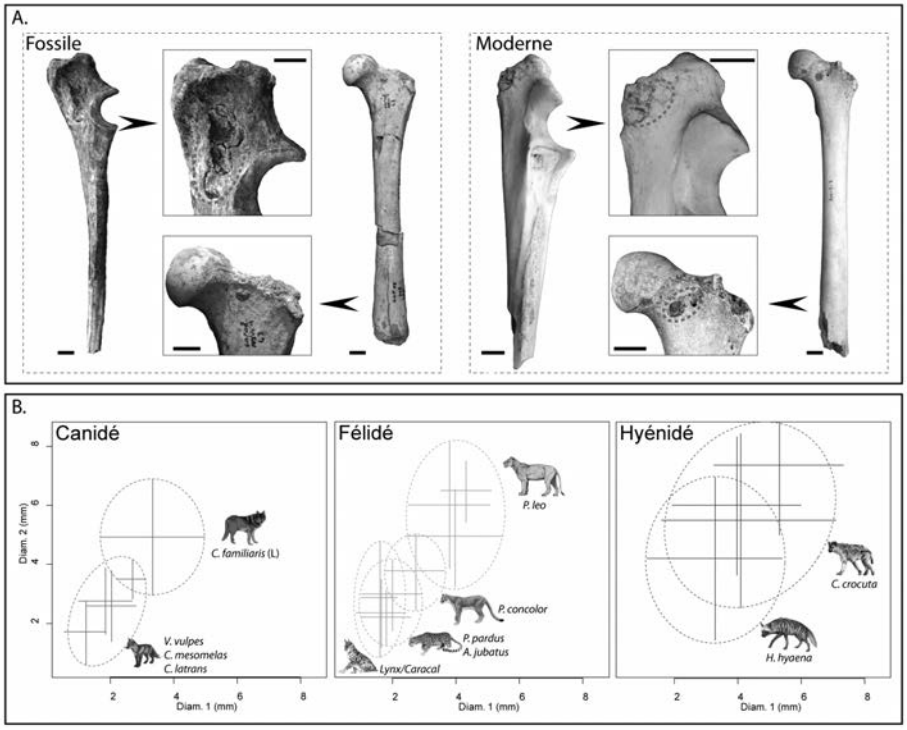


Figure 1 – Taphonomie des Carnivores. A. Illustration de perforations produites par des hyènes fossiles (ulna de loup et fémur de dhole) et modernes (ulna et fémur d'hyène rayée). B. Diagramme bivarié des diamètres maximum des perforations produites par les Canidés, Félidés et Hyénidés modernes.

Bibliographie

[1] J.-P. Brugal, P. Fosse,« Carnivores et Hommes au Quaternaire en Europe de l'Ouest » dansActes du Symposium Hommes et Carnivores au Paléolithique. Hommage à Philippe MOREL, UISPP Liége 2001, eds. J.-P.Brugal, P.Fosse, Revue de Paléobiologie,Genève. 23(2), 575-595, 2004.

[2] P. Fosse, Le rôle de l'hyène dans la formation des assemblages osseux : 150 ans de controverses. Paléo. 7, 49-84, 1995.

[3] P. R. K. Richardson, Carnivore Damage to Antelope Bones and its Archaeological Implications. Palaeontologica Africana. 23, 109-125, 1980.

[4] G. Haynes, A Guide for Differentiating Mammalian Carnivore Taxa Responsible for Gnaw Damage to Herbivore Limb Bones. Paleobiology. 9 (2), 164-172, 1983.

[5] M. Dominguez-Rodrigo, Flesh avaibility and bone modifications in carcasses consumed by lions : palaeoecological relevance in hominid foraging patterns. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 149, 373-388, 1999.

[6] J.-B. Fourvel, Identifying the Predator : A Cautionary Example. Journal of Taphonomy. 8(4), 335-336, 2010.

[7] A. Gidna, J. Yravedra, M. Dominguez-Rodrigo, A cautionary note on the use of captive carnivores to model wild predator behavior : a comparison of bone modification patterns on long bones by captive and wild lions. Journal of Archaeological Science.40, 1903-1910, 2013.