

APPORTS BIOSTRATIGRAPHIQUES ET PALÉOÉCOLOGIQUES DE L'ÉTUDE TAPHONOMIQUE DES ASSEMBLAGES DE MICROMAMMIFÈRES. BILAN ET PERSPECTIVES

CHRISTIANE DENYS, YANNICKE DAUPHIN & YOLANDA FERNÁNDEZ-JALVO

DENYS C., DAUPHIN Y. & FERNÁNDEZ-JALVO Y. 1997. Apports biostratigraphiques et paléocécologiques de l'étude taphonomique des assemblages de micromammifères. Bilan et perspectives. [Biostratigraphical and palaeoecological contributions from the taphonomical study of micromammals assemblages. Balance and prospects]. GEO-BIOS, M.S. n° 20: 197-206.

RÉSUMÉ - La méthode taphonomique mise au point sur les micromammifères permet des applications très précises aux sites paléontologiques. Il existe maintenant 6 gisements comprenant 47 niveaux distincts ayant été traités selon cette méthode. La digestion est rencontrée dans 100% des cas, mais *Tyto alba* (l'effraie) n'est responsable que de 21% des concentrations d'ossements fossiles. Les modifications post-prédation (traces de racines, bioturbation, corrosion du sol, exposition aérienne...) sont également très fréquentes. La détermination du (ou des) prédateurs (ou de leur catégorie), la distinction des différentes étapes de mise en place des gisements fossilifères (remaniements, transport, etc.) sont importantes pour estimer les biais biostratigraphiques et paléocécologiques induits dans les listes fauniques par les habitudes de chasse, le lieu de vie des prédateurs mais aussi la nature des sites, les processus de leur formation et la diagénèse.

MOTS-CLÉS: TAPHONOMIE, MICROMAMMIFÈRES, FOSSILISATION, PRÉDATION, DIAGÉNÈSE, RAPACES.

ABSTRACT - The taphonomical method perfected on micromammals allows very precise applications to palaeontological sites. There are now 6 sites represented by 47 distinct levels which have been treated according to this methodology. Digestion is found in 100% of the sites, but *Tyto alba* (barn owl) occurs only in 21% of the fossil concentrations. The post-predation modifications (rootmarks, bioturbation, soil corrosion, weathering) are also frequent. The determination of the predator(s) (or their categories), the distinction of the various stages of fossil sites formation (reworking, transport) are important in order to estimate the biostratigraphical and palaeoecological biases induced into the faunal lists by hunting, living habits of the predators but also according to sites nature and diagenesis.

KEYWORDS: TAPHONOMY, MICROMAMMALS, FOSSILIZATION, PREDATION, DIAGENESIS, RAPTORS.

INTRODUCTION

Les micromammifères et plus particulièrement les rongeurs sont très souvent utilisés à des fins biostratigraphiques et paléocécologiques. Ceci en partie à cause du fait qu'ils sont souvent rencontrés en grandes quantités dans différentes sortes d'assemblages. De plus, ils sont très dépendants de la végétation et ils ont la réputation d'évoluer très rapidement. On trouve les concentrations de micromammifères aussi bien, dans les grottes, les remplissages karstiques, que les gisements fluviaux ou lacustres (dits de plein-air). Dans ces derniers gisements ils sont parfois moins abondants ou moins concentrés dans le sédiment.

Jusqu'ici, les listes fauniques fournies par les micromammifères étaient interprétées directement, en ce qui concerne leur valeur paléocécologique,

ce qui partait de l'hypothèse que l'image du paléoenvironnement donnée par les micromammifères n'était pas très distordue par des problèmes de fossilisation. Il était communément admis que, parce qu'ils étaient accumulés sur place par l'effraie, les assemblages de rongeurs fossilisés représentaient directement l'environnement local. Or, Ruprecht & Raczinsky (1974), Dodson & Wexlar (1979) ont montré l'existence de pertes dans la conservation des restes crâniens provenant de pelotes de régurgitation de rapaces nocturnes. Kowalski (1990) insiste sur les problèmes de représentation dans les listes fauniques dus aux habitudes de chasse des rapaces et à la saison d'accumulation des pelotes. Andrews (1990) décrit dans une grande synthèse tous les phénomènes taphonomiques présidant à la mise en place des gisements fossilifères à micromam-

mifères de type karstique, ainsi que la diversité des prédateurs potentiels.

Depuis quelques années, l'étude intensive des différents assemblages actuels dus à la prédation et leur application aux fossiles montrent que les processus de formation des gisements de micromammifères s'avèrent complexes et ne peuvent être détectés que par une analyse taphonomique détaillée (Andrews 1990, Fernández-Jalvo 1992, 1995). Les principaux résultats des derniers travaux de taphonomie portant sur les micromammifères vont être présentés afin de montrer l'importance de la connaissance des mécanismes de formation des gisements fossiles et les bénéfices que l'on peut en tirer pour augmenter la valeur des interprétations basées sur les listes fauniques. Ces travaux sont issus d'une collaboration active dans le cadre de plusieurs projets dont un accord de Coopération Franco-Polonais avec le Dr. Kowalksi, Cracovie (1990-1993) et un programme Alliance avec le Dr. P. Andrews (1994-1995). Ils ont donné lieu à plusieurs stages et une thèse est en cours (Laudet).

LES DÉVELOPPEMENTS DE LA TAPHONOMIE DES MICROMAMMIFÈRES

Bien que les phénomènes de fossilisation aient préoccupé de nombreux savants du XVII^e siècle, il a fallu attendre les travaux de Weigelt (1927) et d'Efremov (1940) pour que soit instituée la Taphonomie en tant que discipline de la Paléontologie. Ce n'est cependant que dans les années 1970 que différents auteurs ont commencé à s'intéresser aux mécanismes de formation des gisements de micromammifères fossiles. L'approche taphonomique s'est faite, soit à partir de l'étude des coprocoenoses actuelles (Mahyew 1977; Dodson & Wexlar 1979; Korth 1979; Andrews & Evans 1983; Denys 1985), soit à partir des expérimentations de transport hydrique (Voorhies 1969; Dodson 1973; Korth 1979). Ces travaux recherchaient des critères permettant de reconnaître l'origine d'une accumulation fossile à partir de la représentation, de la fragmentation osseuse et l'aspect extérieur des ossements fossiles (Korth 1979; Denys 1986; Denys *et al.* 1987). La banalisation de l'emploi du M.E.B. a permis d'étudier plus en détail les traces laissées sur les os par la digestion et c'est Andrews (1990) qui a synthétisé la méthode en définissant 5 grandes catégories de prédateurs (basée sur un grand nombre de critères). Ce dernier auteur a appliqué pour la première fois sa méthode au site pléistocène de Westbury (G.B.). Fernández-Jalvo (1992) dans sa thèse reprend les travaux d'Andrews, développe

plusieurs expérimentations et aboutit à des critères de reconnaissance de l'origine d'un assemblage fossile encore plus précis (Fernández-Jalvo & Andrews 1992). Elle applique la méthode à différents sites fossilifères du complexe karstique d'Atapuerca (Fernández-Jalvo 1995, 1996). Parallèlement, Dauphin & Denys (1988); Dauphin *et al.* (1988, 1989) mettaient en place l'étude de la composition chimique des restes osseux frais et ayant fait l'objet d'une digestion afin de voir les modifications chimiques induites par cette dernière. Pour cela, les teneurs en éléments majeurs (P, Ca) et mineurs (Sr, Mg, Fe, Zn, Si, Al, Ba, Na) des tissus squelettiques ont mesurées grâce à une sonde (EDS) couplée à un MEB. Des applications aux gisements de Tighenif (Dauphin *et al.* 1994, sous presse), de Sterkfontein (Dauphin & Denys 1992) et d'Olduvai (Denys *et al.* 1996a) ont déjà été faites. Ces analyses renseignent sur les relations os-sédiment et sur la diagénèse des os fossiles.

On est actuellement en mesure de reconnaître dans un assemblage fossile la prédation et la catégorie de prédateur (Denys *et al.* 1995), les modifications pré-et post enfouissement (le transport hydrique, le piétinement, l'exposition au climat, bioturbation, compaction, corrosion chimique du sol, les traces de racines, de grignotage, etc.), les modifications dues à la diagénèse et aux remaniements.

Il existe maintenant 6 sites à micromammifères ayant fait l'objet d'étude taphonomique approfondie utilisant la méthode d'Andrews (1990) et/ou de Dauphin & Denys (1988). Ces sites recouvrent 47 niveaux stratigraphiques différents. Il s'agit des gisements karstiques de Westbury (Andrews 1990), Atapuerca (Fernández-Jalvo 1992, 1995, 1996), Monté di Tuda (Sanchez *et al.* 1997), Pech Crabit (Laudet 1995; Laudet *et al.* 1996). Deux gisements de plein-air: Ternifine (Denys *et al.* 1987; Dauphin & Denys 1994), Olduvai Bed I (Fernández-Jalvo *et al.* soumis; Denys *et al.* 1996a) ont été étudiés en détail.

BILAN

La mort isolée et naturelle d'un petit mammifère est un cas trop rare et peu propice à la fossilisation. Par contre, les accumulations d'ossements parfois très nombreuses laissées par les rapaces nocturnes et diurnes ou les mammifères carnivores dans leurs pelotes ou leurs crottes constituent un agent de concentration primaire favorable à la fossilisation ultérieure. Les étapes suivantes sont nombreuses et provoquent une grande variété de modifications des os dont certaines peuvent intervenir à plusieurs reprises comme le

Altérations dues à la fossilisation

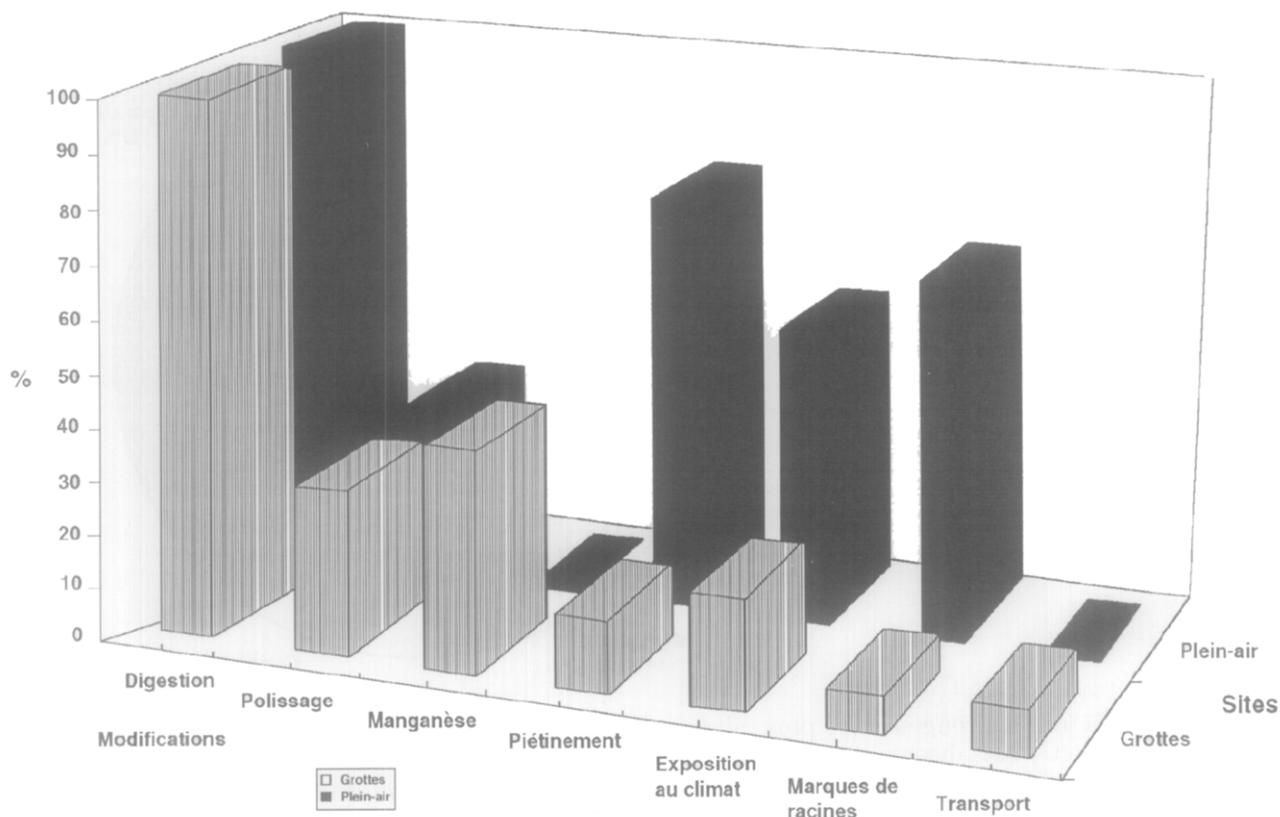


FIGURE 1 - Fréquence (pourcentage) des altérations les plus fréquemment rencontrées dans les gisements de plein air et de grotte ayant été analysés par la méthode d'Andrews (1990). D'après Andrews (1990), Fernández-Jalvo (1992), Laudet (1995), Fernández-Jalvo *et al.* soumis, Sánchez *et al.* 1997. On note que la digestion est détectée dans 100% des sites. *Percentages of occurrences of the most frequent bone surface modifications into caves and open-air sites analysed according to Andrews (1990) methodology. Digestion occurs in 100 % of the sites.*

transport ou les effets de l'exposition aérienne (Fig.1).

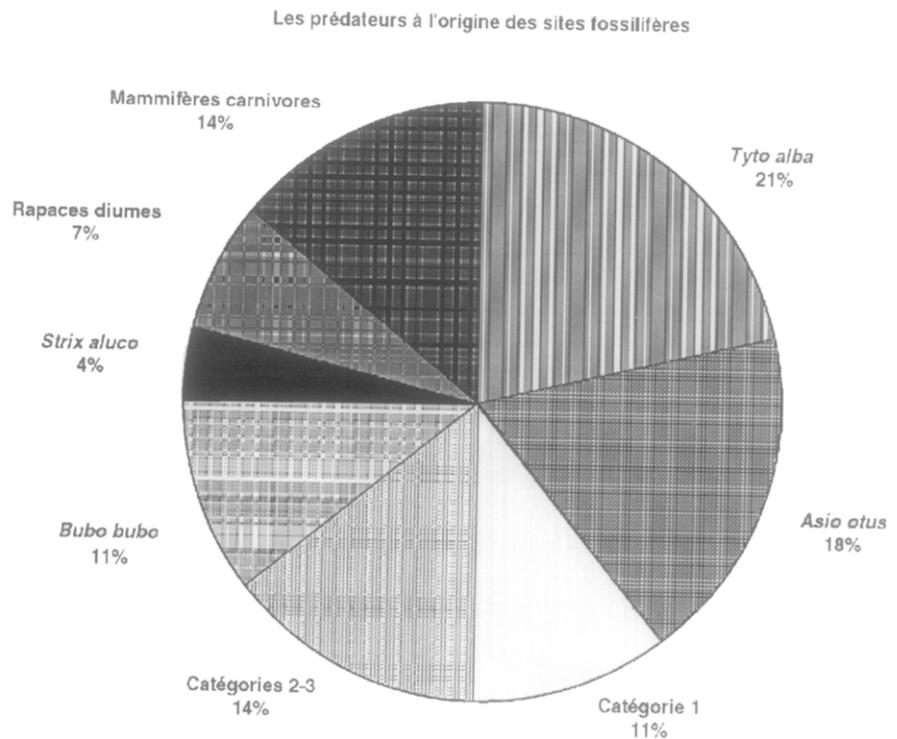
LA DIGESTION

La compilation des résultats des différents travaux taphonomiques indique que la digestion intervient dans 100% des cas comme première étape de formation d'un gisement de micro-mammifères, ce qui n'était pas démontré jusque là. De plus, *Tyto alba* n'est pas (contrairement aux idées reçues) forcément le seul responsable de ces accumulations puisqu'elle n'est citée que dans 21% des cas (Fig. 2). Malgré les destructions importantes qu'ils occasionnent, les petits mammifères carnivores sont responsables de 14 % des assemblages fossiles étudiés à ce jour, ce qui n'est pas négligeable. Il faut donc prendre en compte ceci avant toute interprétation de la liste faunique et connaître les effets du passage par le tube digestif d'un prédateur sur l'image paléontologique fournie par les listes fauniques. Il faut de plus, se garder de toute généralisation hâtive et

étudier les niveaux un par un, chaque couche de sédiment pouvant être accumulée par un prédateur différent (Denys *et al.* 1995; Fernández-Jalvo 1995).

Les effets de la prédation sur les listes fauniques peuvent être étudiés sur les assemblages actuels de pelotes de rapaces. Le régime alimentaire des rapaces, leur comportement de chasse commencent à être bien connus dans certaines régions du globe. Nous ne détaillerons pas la littérature abondante existant sur ce sujet. Les études d'assemblages de pelotes de prédateurs connus à des fins taphonomiques sont moins nombreuses. Andrews (1990) avait étudié en détail 28 assemblages de pelotes de prédateurs variés. Andrews (1990: 29) décrivait les phénomènes affectant la diversité (en termes de richesse taxonomique: nombre d'espèces) dans les assemblages de prédateurs. Il cite en premier lieu les rythmes d'activités des prédateurs. Les rapaces strictement nocturnes peuvent rater une espèce diurne comme par exemple *Rhabdomys pumilio* en Afrique du

FIGURE 2 - Fréquences (%) des prédateurs responsables des différentes accumulations fossilifères examinées suivant la méthode d'Andrews (même références que pour la Figure 1). On note que toutes les catégories de prédateurs ont un rôle à jouer comme agent de concentration primaire des assemblages fossiles. Percentages of occurrences of the predators at the origin of the fossil assemblages studied after Andrews methodology (same references than for Figure 1). All the predator categories are represented and involved as primary concentration agents in fossil small mammal assemblages.



Sud. *Arvicanthis*, un des rongeurs les plus abondants de la région, est absent des pelotes du grand duc du Serengeti (Tanzanie).

L'habitat dans lequel vit et chasse le prédateur est également très importants ainsi que la période de chasse (Andrews 1990, Kowalski 1990). Fernández-Jalvo *et al.* (1996) ont observé en Afrique du Sud le comportement de chasse et les proies d'un *Bubo africanus*. Le grand duc africain de Clarens niche sur le flanc d'une vallée boisée et chasse sur le plateau voisin où ne pousse qu'une végétation herbacée. Les proies observées dans les pelotes de ce grand-duc reflètent le milieu herbacé et ouvert dans lequel chasse ce rapace. Les habitats mosaïques offrent plus de diversité que les habitats uniformes et ceci se reflétera dans les pelotes de rapaces opportunistes. Ainsi *T. alba* du désert de Namibie montre seulement 4 proies (3 rongeurs et un lézard, Denys non publié) contre 9 rongeurs et une musaraigne pour un assemblage de savane très sèche de type Sahélien de Mauritanie (Bruderer, non publié, Fig. 3). Dans les savanes zambéziennes (forêt-claire à Mopane) du Malawi, Happold & Happold (1986) trouvent entre 10 et 15 espèces de rongeurs dans les pelotes de *T. alba*. Les proies de ce rapace fourniront donc une assez bonne image paléocologique mais surtout des espèces les plus abondantes ou les plus faciles à capturer (gerbilles par exemple). Un rapace sélectif aura une diversité plus faible des proies ou une préférence plus mar-

quée pour certains groupes de micromammifères au mode de vie particulier. Ainsi, *Asio otus* est sélectif et exclut les musaraignes de son régime alimentaire alors que *N. scandiaca*, *A. otus* et *S. nebulosa* préfèrent les campagnols (Andrews 1990; Pharissat 1993). *Strix aluco* est selon Yalden (1985) le rapace européen le plus opportuniste, l'assemblage de proies trouvé dans ses pelotes donnant une reproduction précise de la représentation des micromammifères de la région où il chasse. Selon Pharissat (1993), les listes fauniques de micromammifères récoltés sur plusieurs années dans les pelotes du hibou moyen-duc (*Asio otus*) à Etrabonne (Doubs) reflètent bien les biotopes observés aux environs. Un rapace opportuniste aura un nombre de proies important et seule sera limitée la taille maximum des proies ou leur disponibilité (saison). Une compilation des données de la littérature montre de 3 à 15 espèces de rongeurs pour *T. alba* contre 1 à 10 pour *Bubo bubo* en Afrique (Fig. 3). Par contre, le spectre de proies est plus diversifié pour *Bubo bubo* en ce qui concerne tous les micromammifères puisqu'il va de 2 à 23 contre 5 à 19 chez *T. alba*.

Les effets de la prédation se traduisent dans les listes fauniques par des phénomènes de conservation différentielle dont certains sont liés au mode d'ingestion et à l'intensité de la digestion du prédateur. Il est maintenant bien connu que la prédation introduit la perte d'éléments osseux lors de la digestion et notamment des éléments crâniens

Rapace	Auteur	site	MNI	N. espèces	N. espèces	Gerb.	Murinae
				Total	Rongeurs		
<i>Tyto alba</i>	Laurie 1971	Oloserian	338	13	9	0	6
		Masai kopjes	785	11	8	0	6
		Simba kopje	106	6	5	1	2
<i>Tyto alba</i>	Vernon 1972	Loc.6	340	13	9	2	3
		Loc.7	219	6	4	1	3
		Loc.9	152	7	7	1	3
		Loc.11	119	11	9	1	3
<i>T. alba</i>	Avery 1982	ABKB	460	14	9	2	2
		BTY	529	13	9	2	2
		GBKA	789	17	11	2	3
		GBKB	2770	16	10	2	3
<i>T. alba</i>	Vernon 1972	Loc.13	431	5	5	2	3
		Loc.1	233	6	5	0	3
		Loc.2	481	6	6	0	5
<i>T. alba</i>	Vernon 1972	Loc.21	1240	18	12	1	5
		Loc.22	427	14	10	1	4
		Loc. 23	644	19	12	1	5
		Loc.24	278	16	9	1	4
		Loc.25	891	16	12	2	5
		Loc.26	162	13	11	1	5
		Loc.28	230	9	6	1	2
<i>T. alba</i>	Steyn 1984	Bulawayo	377	11	9	1	5
<i>T. alba</i>	Happold & Happold 1986	Matope	911	18	15	1	10
		Lunzu	350	13	10	1	6
<i>T. alba</i>	Demeter 1978	Samaru	54	8	6	1	4
<i>T. alba</i>	Dean 1973	Warmbaths	655	14	9	1	4
<i>T. alba</i>	Dean 1975	Friedenthal	203	10	8	3	3
<i>T. alba</i>	Dean 1975	Gochas	1133	13	8	3	4
<i>T. alba</i>	Dean 1975	Kingston	538	16	12	3	4
<i>T.alba</i>	Denys 1985	Okavangos	85	9	7	1	2
<i>T. alba</i>	Bruderer, non publié	Cholt Boul	70	10	9	5	3
<i>T. alba</i>	Denys non publié	Naukluft park	81	3	3	1	1
<i>T. alba</i>	Ba <i>et al.</i> en prep.	Crocodile	199	9	6	2	3
<i>T. alba</i>	Ba <i>et al.</i> en prep.	P. commande.	126	7	4	2	2
<i>T. alba</i>	St Girons 1973	Bouznika	255	6	5	1	4
<i>B. lacteus</i>	Andrews 1990	Olduvai	58	4	4	3	1
<i>B. lacteus</i>	Andrews 1990	Serengeti	42	2	1	1	0
<i>B. africanus</i>	Andrews 1990	Baringo	25	10	8	1	7
<i>B. africanus</i>	F-Jalvo <i>et al.</i> non publié	Clarens nid	26	6	4	0	2
<i>B. africanus</i>	F-Jalvo <i>et al.</i> non publié	Clarens pelotes	34	7	7	0	4
<i>B. africanus</i>	Demeter 1982	Awash	1409	23	9	2	5
<i>B. b. ascalaphus</i>	Denys <i>et al.</i> 1996b	Honaine	588	15	10	2	6
<i>B. b. ascalaphus</i>	Denys <i>et al.</i> 1996b	Aflou	438	9	7	5	1
<i>B. b. ascalaphus</i>	Denys <i>et al.</i> 1996b	Igli	340	11	10	7	1

FIGURE 3 - Exemple de diversité des proies micromammaliennes dans les pelotes modernes de *T. alba* et de *Bubo* spp. dans différentes régions d'Afrique. *Examples of micromammalian prey diversity in modern pellet assemblages of T. alba and Bubo spp. for Africa.*

<i>Tyto alba</i>	Mandibules	Maxillaires	Incisives isolées	Molaires isolées
N=4 Andrews (1990)	84,1	71,3	4,7	11,9
N=1 Denys (1985)	82,2	66,7		
N=1 Korth (1979)	92	87,5	86,2	59,1
N=1 Mauritanie (non pub.)	86,8	99,3		
N=1 Namibie (Denys, non pub.)	81,5	80,2	13,9	4,2
N=1 Dodson & Wexlar (1979)	94,1	100		
<i>Asio otus</i>				
N=2 Andrews (1990)	96	84,8	7,6	4,2
<i>Strix aluco</i>				
N= 3 Andrews (1990)	95,4	74,2	34,1	5,4
<i>Bubo bubo</i>				
N=4 Andrews (1990)	92,2	40	55	31,2
<i>B. b. ascalaphus</i>				
N=4 (Denys <i>et al.</i> sous presse)	33,8	76,3	0,92	3,1
Rapaces diurnes				
N=5 Andrews (1990)	97,25	80,9	64,9	30,2
N=1 France Denys, (non pub.)	89,6	82,3	95	
Mammifères carnivores				
N=7 Andrews (1990)	75	50	47,7	31,5
N=1 Denys <i>et al.</i> (1992)	62,5	87,5	50	20,3

FIGURE 4 - Pourcentages moyens de représentation des éléments crâniens dans les pelotes de différents prédateurs modernes. *T. alba*, le moins destructeur au niveau de sa digestion selon Andrews (1990) montre dans certains cas des pertes assez importantes des maxillaires. et des mandibules. *Mean representation percentages of cranial elements in modern predators assemblages. T. alba considered as the less destructive predator (Andrews 1990) shows in some cases a relatively important loss of maxillaries and mandibles.*

identifiables comme les crânes, les maxillaires, les dents isolées (Denys *et al.* 1996b). Ainsi, la compilation des données montre les pertes maxillaires allant jusqu'à 33,3% pour *T. alba*. Les pertes mandibulaires sont en général moindres (maximum 18,5% pour *T. alba*) mais conséquentes (Fig. 4). Denys *et al.* (1996b), Bruderer (1996, non publié) ont montré que dans les assemblages de pelotes de grand duc ascalaphe d'Algérie d'une part, et de *T. alba* de Mauritanie d'autre part, les crânes de Dipodidae (gerboise) et ceux des grands Gerbillinae (*Taterillus* ou *Meriones*), qui sont très robustes, sont quasiment intacts alors que les crânes de Murinae sont beaucoup plus fragmentés. Les crânes de Crocidurinae résistent aussi bien à la digestion (Denys *et al.* 1996b).

LES EFFETS DU TRANSPORT

Le transport altère la surface des os en la polissant, provoque un agrandissement des cavités et trous de l'os et provoque un tri des éléments osseux en fonction de leur densité (Andrews 1990; Dodson 1973; Voorhies 1969). Dans le cas des micromammifères il s'agit plutôt du transport de pelotes qui peut se faire sur de longues distances. Korth (1979) a observé qu'il faut 200 m de transport hydrique pour désintégrer totalement une pelote. Enfin les transports par circulations d'eaux souterraines, les coulées de boues peuvent occasionner des mélanges d'assemblages d'origine différente et des remaniements. Le transport a pu être détecté dans l'assemblage du gisement karsitique de Pech Crabit (Laudet 1995; Laudet *et al.* 1996), les niveaux 8 et 19 de Westbury (Andrews

1990) et l'Abric Romani (Espagne, Cáceres 1996). L'interprétation concernant l'environnement local déduit de la liste faunique résultante est délicate.

LES EFFETS DES PHÉNOMÈNES LIÉS À L'ENFOUISSEMENT, À LA FOSSILISATION

Les modifications post-prédation ont été définies par Andrews (1990) et Fernández-Jalvo (1992) et peuvent être reconnues sur les ossements fossiles. Les plus fréquentes sont les traces de piétinement, d'exposition aérienne au climat, de racines, de corrosion par sol acide ou basique (Fig. 1). Ces altérations peuvent renseigner sur le type de climat lors du dépôt des ossements, sur la durée de l'enfouissement et ses conditions. Il semble que ces altérations produisent essentiellement la sur-fragmentation des ossements (par rapport à la prédation) que l'on connaît dans les gisements fossifères où les os intacts et en connection de micromammifères sont très rares. Par exemple, le pourcentage moyen de fragmentations des humérus et des fémurs des 47 niveaux fossifères ayant fait l'objet d'une étude taphonomique sont respectivement de 83 et 95%. On observe quelques différences entre les gisements stratifiés de plein air et ceux stratifiés ou non des grottes. Ainsi, les traces de racines, l'exposition au climat, le piétinement sont plus importants en surface que dans les grottes (Fig. 1). La bioturbation peut entraîner des mélanges de faunes, la perte de certains ossements (Armour-Chelu & Andrews 1994). Ainsi, dans le gisement sub-fossile de Monté di Tuda, la bioturbation (probablement due aux racines dont les traces sont présentes sur 71%

des os) a entraîné dans une section latérale de la grotte de moindre qualité, la présence de deux rongeurs endémiques corses absents depuis au moins 9 cm (Sanchez *et al.* 1997).

IMPLICATIONS BIOSTRATIGRAPHIQUES ET PALÉOÉCOLOGIQUES

L'analyse taphonomique permet de déterminer le (ou les) prédateur(s) à l'origine d'une concentration de micromammifères fossiles ainsi que les éléments osseux introduits par la succession des processus de fossilisation (transport). La détection dans un gisement de populations d'origine taphonomique différente est un moyen de mettre en évidence des mélanges de la communauté originale, des remaniements, et éventuellement un diachronisme des faunes qui sont pourtant collectées du même niveau. Dans le cas des gisements de grottes qui présentent en général d'importantes variations latérales de faciès en fonction de leur topographie, la taphonomie peut permettre de reconnaître des assemblages contemporains, accumulés par le même prédateur et montrant les mêmes altérations post-prédation. Ainsi, Fernández-Jalvo (1995) a pu corréliser à Penal certains niveaux de la section principale avec une zone de remplissage appelée le tube. Toujours grâce à l'analyse taphonomique, elle a pu réfuter l'hypothèse d'une connection sédimentaire entre les grottes de Dolina et de Pénal (Atapuerca, Pléistocène, Espagne).

La détection de deux types de prédateurs dans un même niveau peut également indiquer des habitudes alimentaires, des lieux de chasse différents et donc un mélange d'habitats. Une succession de différents rapaces dans les niveaux superposés d'un gisement stratifié peut également conduire à des interprétations proposant des fluctuations climatiques importantes alors qu'elles ne sont dues qu'au hasard de la prédation et de la fossilisation. L'analyse taphonomique des neuf niveaux d'Olduvai Bed I a permis ainsi de montrer que le changement observé dans les proportions des espèces entre le milieu et le sommet du Bed I et indiquant a priori un changement de climat (Jaeger 1976) n'était pas dû à un changement de prédateurs mais à une réelle différence d'habitat (Fernández-Jalvo *et al.*, soumis). De même, certaines FAD et LAD ne peuvent avoir qu'une valeur purement taphonomique et doivent pour être validées avoir été observées dans différents types de gisements et de prédateurs distincts. Ainsi à Olduvai Bed I, le niveau FLKN4, qui a livré à la fois un prédateur carnivore mammalien et un grand duc, montre la diversité spécifique la plus élevée d'Olduvai. L'absence de certains

taxons dans les niveaux entourant le FLKN4 (comme *Heterocephalus*, *Xerus*) n'est donc pas forcément due à leur absence écologique mais à celle de prédateur les sélectionnant dans le secteur (Fernández-Jalvo *et al.* soumis). L'existence à Pech Crabit d'au moins 4 populations taphonomiques, dont une transportée, indique un mode de mise en place polyphasé de ce gisement de type remplissage karstique (Laudet 1994; Laudet *et al.* 1996). Deux prédateurs sont responsables de l'accumulation des micromammifères de Pech Crabit: il s'agit d'un petit mammifère carnivore et d'un rapace nocturne de catégorie 1. Les fossiles ayant subi un polissage important, trace d'un transport hydrique fort/et ou prolongé, ne correspondent pas avec l'énergie faible du sédiment de dépôt et le pendage faible des ossements (Laudet *et al.* 1996). Ce mélange d'origines différentes des ossements est à prendre en compte lors de l'interprétation paléoécologique des listes fauniques. Enfin, les biais de conservation différentielle induite par la digestion et/ou la fossilisation peuvent modifier les proportions des taxons dans les listes fauniques (Dauphin & Denys 1994; Denys *et al.* 1997; Sanchez *et al.* 1996b), ce qui peut donner une image paléoécologique faussée.

PERSPECTIVES

En ce qui concerne les phosphorites du Quercy, un programme d'étude taphonomique de différents gisements devrait permettre de mieux comprendre les différents assemblages et les proportions de certains taxons observés dans des gisements appartenant à une même zone. La reconnaissance de gisements à prédateur unique peut renseigner sur les relations proies - prédateurs des rapaces et des carnivores de l'Oligocène et permettre de mieux comprendre l'origine de certains niveaux. Ainsi, les gisements de Pech Crabit et d'Itardies, (zone MP23, voisins de quelques kilomètres) montrent des différences importantes dans leurs proportions de rongeurs hypsodontes (Vianey-Liaud 1991). Le milieu indiqué pour Itardies semble plus boisé (plus humide) que celui de Pech Crabit et contraste avec les résultats des cénogrammes réalisés pour cette zone (Laudet *et al.* 1996). L'étude taphonomique d'Itardies par F. Laudet devrait permettre de montrer si ces différences de proportions dans les listes fauniques sont dues à des prédateurs différents ou à une différence d'habitat liée à une topographie différente (forêt-galerie le long d'une rivière, plateau à végétation herbacée, différence édaphiques entre les deux gisements, etc.). A plus long terme, des corrélations entre gisements pourront être faites ainsi qu'entre les niveaux d'une même grotte à l'aide des ressemblances dans les processus taphonomiques.

Un autre programme de recherche est actuellement en cours au Muséum (Denys) pour étudier de façon systématique les effets de la prédation sur les listes fauniques et sur les modifications de surface et de chimie afin de les quantifier et d'obtenir une base de données de différents types d'assemblages de pelotes de rapaces pour l'Afrique et la France. L'étude de la composition chimique des os en relation avec l'étude du sédiment et de la digestion fait aussi partie des programmes de recherche en cours, de même que la mise au point d'une méthode de détection rapide des remaniements et des mélanges de prédateurs (Dauphin). Enfin, des perspectives intéressantes concernant l'interprétation des paléoenvironnements ont été évoquées lors de l'étude taphonomique conjointe des pollens et des restes osseux retrouvés dans des pelotes de régurgitation de rapaces (Fernández-Jalvo *et al.* 1996).

CONCLUSIONS

La prédation est à l'origine de toute concentration de micromammifères fossiles et donne une liste faunique modifiée par rapport à l'originale, même pour *Tyto alba* le moins destructeur des rapaces. Ce dernier n'est pas le principal responsable des accumulations fossilifères et il est important de prendre en compte cette donnée avant toute interprétation paléocéologique des listes fossilifères. Certains facteurs modifient quantitativement la représentation de certaines espèces (sur ou sous-représentation) et/ou qualitativement (meilleure aptitude à la fossilisation des crânes les plus robustes, meilleure préservation de la composition chimique de l'email par rapport aux os et à la dentine). L'analyse taphonomique peut apporter des informations biostratigraphiques en détectant les remaniements et la mise en place des gisements, leur contemporanéité. Faite à l'échelle régionale, l'étude de séries de gisements de types différents mais d'âge contemporain permet d'appréhender plus finement les différences d'habitats (surtout dans le cadre des environnements mosaïques) ainsi que de définir la nature de certaines absences de taxons (biostratigraphique et/ou taphonomique). Cette méthode apporte aussi des informations sur les relations prédateur-proies surtout dans le cadre de gisements anciens n'ayant plus d'équivalent actuel. Pour toutes ces raisons, une analyse taphonomique est indispensable avant toute interprétation paléocéologique ou biostratigraphique d'une faune.

Remerciements - Jérôme Zara, Sabrina Didier, Franck Cacciani, Laurent Lasne, étudiants stagiaires vétérinaires de l'École de Maison Alfort ont contribué au dépouillement souvent fastidieux des assemblages de pelotes. L'équipe de paléontologie fondamentale de l'UMR 5554 soutient le travail taphonomique dans le Quercy. Le programme sur l'analyse de la

diversité des rongeurs dans les pelotes d'Afrique tropicale a fait l'objet d'un financement BQR Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Nous remercions vivement K. Ba, L. Granjon et J. M. Duplantier pour avoir confié des données non publiées sur les pelotes d'effraie du parc national du Djoudj (Sénégal). Nous remercions P.R. Racheboeuf et M. Gayet pour le travail éditorial et le Professeur Claude Babin qui a encouragé la promotion de la Taphonomie et de la Paléocéologie dans tous les groupes.

RÉFÉRENCES

- ANDREWS P. 1990 - Owls, Caves and Fossils. *Natural History Museum Publications, Londres*: 231 p.
- ANDREWS P. & NESBIT EVANS E.M.N. 1983 - Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology*, **9**, 3, 289-307.
- ARMOUR-CHELU M. & ANDREWS P.L. 1994 - Some effects of bioturbation by earthworms (Oligochaeta) on archaeological sites. *Journal of Archaeological Science*, **21**: 433-443.
- AVERY D.M. 1982 - Micromammals as palaeoenvironmental indicators and an interpretation of the Late Quaternary in the Southern Cape Province, South Africa. *Annals of the South African Museum*, **85**: 183-174.
- BRUDERER C. 1996 - Analyse taphonomique et systématique des proies contenues dans les pelotes de réjection d'une chouette effraie africaine (Mauritanie). Mémoire non publié de Maîtrise de Biologie des populations et des écosystèmes. Université Paris VI: 34 p.
- CACERES I. 1996 - Secuencia de los procesos y mecanismos de alteración de la asociación fósil de macromamíferos del nivel I del Abric Romani (Capellades, Barcelona). II Reunión de Tafonomía y fosilización. In MELENDEZ HEVIA G., SANCHO BLASCO F. & PEREZ URRESTI I. (eds): Publicación N° 1.773 Institución «Fernando el Católico» Zaragoza: 73-78.
- DAUPHIN Y. & DENYS C. 1988 - Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés. I-Composition chimique élémentaire des tissus minéralisés de quelques rongeurs sauvages actuels. *Revue de Paléobiologie*, **7**, 2: 307-16.
- DAUPHIN Y. & DENYS C. 1992 - Diagenèse différentielle chez les rongeurs fossiles - validité des paramètres géochimiques pour les reconstitutions des régimes alimentaires. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **99**: 213-223.
- DAUPHIN Y., DENYS C. & DENIS A. 1988 - Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés: modifications de la composition chimique des os et dents de rongeurs issus de pelotes de régurgitation de rapaces. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **307**, 3: 603-608.
- DAUPHIN Y., DENYS C. & DENIS A. 1989 - Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés. 2-Composition chimique élémentaire des os et dents de rongeurs provenant de pelotes de régurgitation de rapaces. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, A, Zoologie*, 4^e série, **11**, 1: 211-237.

- DAUPHIN Y., KOWALSKI K. & DENYS C. 1994 - Assemblage data and bone and teeth modifications as an aid to paleoenvironmental interpretations of the open-air Pleistocene site of Tighenif. *Quaternary Research*, **42**: 340-349.
- DEAN W.R.J. 1973 - An analysis of a collection of barn owl pellets from Warmbaths, Transvaal. *Zoologia africana*, **8**: 75-82.
- DEAN W.R.J. 1975 - *Tyto alba* prey in south west Africa and northern cape. *Zoologia africana*, **10**: 217-219.
- DEMETER A. 1978 - Food of a barn owl *Tyto alba* in Nigeria. *Bulletin of the Nigerian Ornithological Society*, **14**, 45: 9-13.
- DEMETER A. 1982 - Prey of the spotted eagle-owl *Bubo africanus* in the Awash National Park, Ethiopia. *Bonner Zoologische Beiträge*, **33**, 2-4: 283-292.
- DENYS C. 1985 - Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouettes du Botswana (Afrique australe) *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, **7** (4): 879-933.
- DENYS C. 1986 - Le gisement Pliocène de Laetoli (Tanzanie, Afrique de l'Est): analyse taphonomique des assemblages de microvertébrés. *Palaeontographica*, **194**: 69-98.
- DENYS C. & MAHBOUBI M. 1992 - Altérations structurales et chimiques des éléments squelettiques de pelotes de régurgitation d'un rapace diurne. *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle*, A, Zoologie, **14**, 1: 229-249.
- DENYS C., GERAADS D., HUBLIN J.J. & TONG H. 1987. - Méthode d'étude taphonomique des microvertébrés. Application au site Pléistocène de Tighenif (Ternifine, Algérie). *Archaeozoologia*, **1**: 53-82.
- DENYS C., SANCHEZ V. & FERNANDEZ-JALVO Y. 1995. - Prédation et fossilisation des micromammifères. Présentation d'un des apports d'une discipline récente: la Taphonomie. *Arvicola*, **7**, 1: 7-13.
- DENYS C., WILLIAMS T., DAUPHIN Y., ANDREWS P. & FERNANDEZ-JALVO Y. 1996a - Diagenetical changes in Pleistocene small mammals bones from Olduvai Bed I. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **126**, 1-2: 121-134.
- DENYS C., DAUPHIN Y., RZEBIK-KOWALSKA B. & KOWALSKI K. 1996b - Taphonomical study of Algerian owl pellets assemblages and differential preservation of some rodents. Paleocological implications. *Acta Zoologica Cracoviensis*, **39**, 1: 103-116.
- DODSON P. 1973 - The significance of small bones in paleocological interpretation. *University Wyoming Contribution to Geology*, **12**: 15-19.
- DODSON P. & WEXLAR D. 1979 - Taphonomic investigation of owl pellets. *Paleobiology*, **5**: 275-284.
- EFREMOV I.A. 1940 - Taphonomy: a new branch of Paleontology. *Pan-American Geologist*, **74**: 81-93.
- FERNÁNDEZ-JALVO Y. 1992 - Tafonomía de Microvertebrados del Complejo Cárstico de Atapuerca (Burgos). Ph.D. Universidad Complutense de Madrid: 559 p.
- FERNÁNDEZ-JALVO Y. 1995 - Small mammal taphonomy at La Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **114**: 167-195.
- FERNÁNDEZ-JALVO Y. 1996 - Small mammals taphonomy and the middle Pleistocene environment of Dolina (Northern Spain). *Quaternary International*, **33**, 21-34.
- FERNÁNDEZ-JALVO Y. & ANDREWS P. 1992 - Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science*, **19**: 407-428.
- FERNÁNDEZ-JALVO Y., SCOTT L. & DENYS C. 1996 - Pollen composition in owl pellets and their environmental implications. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **323**, 2 a: 259-265.
- FERNÁNDEZ-JALVO Y., DENYS C., ANDREWS P., WILLIAMS T., DAUPHIN Y. & HUMPHREY L. (soumis) - Taphonomy and palaeoecology of Olduvai Bed I (Pleistocene, Tanzania). *Journal of Human Evolution*.
- HAPPOLD D.C.D. & HAPPOLD M. 1986 - Small mammals of Zomba Plateau, Malawi, as assessed by their presence in pellets of the grass owl *Tyto capensis* and by live trapping. *African Journal of Ecology*, **24**: 77-87.
- JAEGER J.-J. 1976 - Les Rongeurs (Mammalia, rodentia) du Pléistocène inférieur d'Olduvai Bed I (Tanzanie). I^{ère} partie: les Muridés. In R.J.G. SAVAGE & S.C. CORYNDON (eds): *Fossil vertebrates of Africa*. Academic Press, New York & London, 4: 58-120.
- KOWALSKI K. 1990 - Some problems of the taphonomy of small mammals. International Symposium on the Evolution. *Phylogeny and Biostratigraphy of Arviculids*: 285-296.
- LAUDET F. 1995 - Prédation, transport et fossilisation: Origine de l'accumulation des vertébrés oligocènes de Pech-Crabit (Quercy), conséquences paléocologiques. *Mémoire de DEA Paléontologie non publié*, Université de Montpellier II: 31 p.
- LAUDET F., DENYS C. & FERNÁNDEZ-JALVO Y. 1996 - Predation and transport at the origin of the Oligocene karstic infilling of Pech crabit (Quercy, southern France): palaeoenvironmental consequences. II Reunión de Tafonomía y fosilización. In MELENDEZ HEVIA G., SANCHO BLASCO F. & PEREZ URRESTI I. (eds.): *Publicación N° 1.773 Institución «Fernando el Católico» Zaragoza*: 147-154.
- LAURIE W.A. 1971- The food of the barn owl in the Serengeti National Park, Tanzania. *Journal of Eastern Africa Natural History Society*, **28**: 1-4.
- MAYHEW D.F. 1977 - Avian predators as accumulators of fossil mammals material. *Boreas*, **6**: 25-31.
- PHARISAT A. 1993 - Le contenu des pelotes de régurgitation du hibou moyen-duc (*Asio Otus*) à Etrabonne (Doubs). *Société d'Histoire naturelle du Pays de Montbéliard*: 187-190.
- RACZYNSKI J. & RUPPRECHT A.L. 1974 - The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets. *Acta Ornithologica*, **14**, 2: 25-38.
- SAINTE GIRON M.C. 1973 - Le régime de l'effraie *T. alba* sur la côte atlantique du Maroc. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles et de Philosophie du Maroc*, **53**: 193-198.
- SANCHEZ V., DENYS C. & FERNANDEZ-JALVO Y. 1997 - Origine et formation des accumulations de micro-

- vertébrés de la couche Ia (Corse, Holocène). Contribution de l'étude taphonomique des micro-mammifères. *Geodiversitas*, **19**, 1: 129-157.
- STEYN P. 1984 - *A delight of owls - African owls observed*. Tanager Books. David Philipp ed.: 159 p.
- VERNON C.J. 1972 - An analysis of owl pellets collected in South Africa. *Ostrich*, **43**: 109-124.
- VIANEY-LIAUD M. 1991 - Les rongeurs de l'Oligocène terminal et de l'Oligocène d'Europe comme indicateurs de leur environnement. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **85**: 15-28.
- VOORHIES M.R. 1969 - Taphonomy and population dynamics of an Early Pliocene vertebrate fauna Knowlton, Nebraska. *Contribution to Geology University of Wyoming, Special papers* 1: 69 p.
- WEIGELT J. 1927 - *Rezente wirbeltierleichten und ihre Paläobiologische bedeutung* Leipzig, Max Veg Verlag. Traduit en 1989: Recent vertebrates carcasses and their paleobiological implications. University of Chicago Press, Chicago, 227 p.
- YALDEN D.W. 1985 - Dietary separation of owls in the Peak district. *Bird study*, **32**: 122-131.

C. DENYS

Muséum national d'Histoire naturelle
Laboratoire Mammifères et Oiseaux
55, rue Buffon
F-75005 Paris

Y. DAUPHIN

Faculté des Sciences
URA 723 CNRS et Laboratoire de Paléontologie
Bât. 304
F-91405 Orsay cedex

Y. FERNÁNDEZ-JALVO

Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC)
José Gutiérrez Abascal, 2.
28006 Madrid (Espagne)