

CONCEPTS ET MÉTHODES DE TRAVAIL EN PALÉOÉCOLOGIE (*)

par D. R. LAWRENCE (**)

(2 fig. dans le texte)

RÉSUMÉ

Le développement de la paléoécologie a été limité par le manque de bases adéquates, l'absence de hiérarchisation des diverses disciplines paléontologiques et, dans la pratique, un élargissement de la science au-delà de ses objectifs précis.

Parmi les divers modes de subdivisions de la paléoécologie, l'auteur retient celui qui se base sur le concept d'interaction entre organismes et environnement; ainsi sont définies trois approches basées respectivement sur l'étude de la *coaction*, de la *réaction* et de l'*action*. L'auteur insiste enfin sur le fait que toute reconstruction paléoécologique doit se baser avant tout sur l'évidence stratigraphique tandis que les strictes méthodes actualistes doivent être appliquées avec prudence.

ABSTRACT

Progress in paleoecology has been limited because the science has not developed adequate theoretical bases for its studies whereas, in practice, its precise objectives have suffered irrelevant applications.

Among the various possible ways of subdividing paleoecology, the system based on the concept of interaction between fossil organisms and their environment seems to provide the more logical basis; it originates three theoretical approaches respectively based on the study of *coaction*, *reaction* and *action*. It is finally stressed that any paleoecological reconstruction must rely on stratal evidence whereas strict actualistic approach must be applied with great carefulness.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction	484
Disciplines de la Paléontologie d'environnement et interrelations	484
Introduction	484
Disciplines de base de la Paléontologie d'environnement	485
Subdivisions de la taphonomie	486
Subdivisions de la paléoécologie	486
La paléontologie d'environnement et les autres disciplines	487
Méthodes de travail et leur validité en paléoécologie	489
Introduction	489
Méthodes	489
Validité	489
Organisation du travail paléoécologique	491
Remarques finales	492
Résumé	492
Bibliographie	493

(*) Texte d'une conférence donnée devant la Société géologique de Belgique, le 13 février 1972.

(**) University of South Carolina, Dept. of Geology, South Carolina 29208, U.S.A.

INTRODUCTION

Une grande partie des travaux récents en paléontologie est centrée sur l'interprétation de l'histoire des environnements successivement rencontrés par les organismes fossiles et leurs vestiges. Les recherches sont menées à diverses échelles, depuis l'interprétation des « dalles fossilifères » ou des spécimens individuels (cfr. Seilacher, Drozdowski et Haude 1968) jusqu'aux spéculations englobant l'emprise de l'environnement sur l'évolution entière de la biosphère (par exemple, Tappan, 1968; Valentine & Moore, 1972). Il est évident que ces recherches, quelle que soit leur envergure, doivent être basées sur des concepts clairement conçus. En raison de l'accent mis sur le problème de l'histoire des environnements et du besoin de définir des bases théoriques saines, il est maintenant de notre intérêt de revoir les méthodes de travail en « paléontologie environnementale » et plus particulièrement celles se rapportant à la paléoécologie.

Les concepts présentés dans cette note m'ont aidé à organiser et apprécier la signification intrinsèque de mes recherches personnelles; je souhaite que ces idées puissent apporter une aide similaire aux autres paléontologistes.

Ces méthodes de travail peuvent être aisément exposées en trois temps. Je considérerai d'abord les relations existant entre la paléoécologie et les autres domaines scientifiques; je discuterai ensuite les méthodes précises utilisées dans les reconstructions paléoécologiques pour enfin esquisser les moyens possibles d'organiser les études paléoécologiques de grande envergure.

REMERCIEMENTS

Je remercie le Centre d'Analyses Paléoécologiques et Sédimentologiques de l'Université de Liège qui m'a invité à présenter cette note, ainsi que la Société Géologique de Belgique qui a rendu la chose possible. Mes remerciements tout particuliers vont à Ashley C. Lawrence et à Claude Monty pour leur aide lors de la préparation du présent manuscrit. Mes recherches et voyages en Europe lors de l'année 1971-1972 ont été rendus possibles grâce à une Science Faculty Fellowship de la National Science Foundation des États-Unis.

DISCIPLINES ET LEURS INTERRELATIONS

Introduction

De nombreux termes ont été proposés pour caractériser les divers aspects de la paléontologie environnementale et l'utilisation courante de ces divers termes, se rapportant chacun à des disciplines particulières, a été on ne peut plus varié; ainsi, par exemple, dans beaucoup de travaux en provenance d'Amérique du Nord, on a appliqué le vocable « paléoécologie » à l'étude de tous les aspects des paléoenvironnements sédimentaires. La littérature eurasiatique, quant à elle, révèle une profusion de termes pour les diverses disciplines traitant de l'histoire naturelle des organismes fossiles et de leurs vestiges.

Ce qu'il nous manque réellement, aujourd'hui, c'est l'établissement et l'application d'un système simple et hiérarchisé de termes pratiques. Cette hiérarchie doit (1) tenir compte de la nécessité indiscutable et de l'efficacité des termes respectifs, (2) se baser sur une dérivation logique de ces termes, et (3) s'appuyer sur des définitions

claires et valables. Un résumé de l'emploi proposé des divers termes est repris au tableau 1.

TABLE I

Resumé de la définition des termes proposée dans cette note.

DISCIPLINE	DÉFINITION
Paléontologie d'environnement	Étude de l'entièreté des environnements rencontrés par les organismes fossiles et leur vestiges au cours de leur histoire. Les deux sous-disciplines principales sont la taphonomie et la paléoécologie.
Paléoécologie	Étude des relations d'environnement ayant caractérisé les organismes fossiles pendant leur vie; couvre l'intervalle de temps entre la vie et la mort.
Taphonomie	Étude de l'entièreté des environnements rencontrés par les vestiges d'organismes fossiles. Couvre l'intervalle de temps entre la mort de l'organisme et l'exhumation de ses restes par le chercheur.

DISCIPLINES DE BASE DE LA PALÉONTOLOGIE D'ENVIRONNEMENT

Commençons par considérer l'histoire complète des organismes fossiles et de leurs vestiges au cours des multiples environnements qu'ils ont successivement connus. L'étude de cette histoire dans son intégralité sera l'objet de ce que nous pourrions communément appeler « *La paléontologie environnementale* » ou « *paléontologie d'environnement* ».

J'ai insisté ailleurs (LAWRENCE, 1968, p. 1316) sur le fait que les modifications les plus significatives marquant cette longue histoire se situaient à la mort des organismes, c'est-à-dire au moment où ils perdent la faculté de réponse fonctionnelle : les organismes vivants *peuvent*, en effet, réagir intrinsèquement aux stimuli extérieurs; après leur mort, par contre, leurs restes sont réduits à l'état d'éléments passifs qui peuvent être retravaillés *ad libitum* par les agents de décomposition, de dégradation et de transport. Semblable point de vue suggère en conséquence une division de la paléontologie d'environnement en deux phases majeures, l'une couvrant l'intervalle de temps s'étendant de la naissance à la mort de l'organisme, l'autre de la mort de l'organisme à la découverte de ses vestiges par le chercheur.

Étant donné qu'« *écologie* » désigne l'étude des relations existant entre les organismes vivant actuellement et leur environnement, le terme « *paléoécologie* » est non seulement le plus logique, mais aussi le meilleur que nous ayons à notre disposition pour caractériser l'étude des interrelations qui ont eu lieu dans le passé entre des organismes vivants et leurs milieux. Toute utilisation élargie de ce dernier terme doit être abandonnée. Au contraire, son emploi dans l'acception restreinte définie ici rendrait non seulement la discipline plus logique, faciliterait les échanges de vues

entre paléontologistes et néontologistes, mais encore augmenterait nos chances d'intéresser les néontologistes à des problèmes d'intérêt commun.

Le terme *Taphonomie* est lui aussi un terme reconnu et logique pour désigner l'étude de l'histoire environnementale *post-mortem* des vestiges d'organismes.

La définition originale la plus succincte du terme taphonomie est « La science des lois de l'enfouissement » (Efremov, 1940, p. 93). Il est cependant évident que dans sa conception originale, Efremov incluait bien plus dans cette science que la simple analyse de l'enfouissement des organismes morts; sans aucun doute, ce terme, dans son esprit, était aussi destiné à comprendre l'étude des multiples phénomènes géologiques et biologiques qui affectent les vestiges organiques au cours de toute leur longue histoire (Efremov, 1940, spécialement p. 88-93). De nombreux emplois ultérieurs du terme ont entériné ce concept élargi (par exemple, Müller, 1963, Rolfe & Brett, 1969).

Toutes les autres subdivisions de la paléontologie d'environnement doivent rentrer dans l'une ou l'autre de ces deux sciences principales. De nombreux essais tendant à introduire des subdivisions plus fines ont été faits dans le passé, et je reprendrai maintenant les plus intéressants d'entre eux.

Subdivision de la taphonomie.

Toutes les propositions majeures visant à subdiviser la taphonomie ont plus ou moins essayé de circonscrire des intervalles de temps particuliers de l'histoire *post-mortem* des vestiges d'organismes; toutes se basent sur ou ont été influencées par les ouvrages classiques des auteurs allemands du début de ce siècle (par ex. Weigelt 1919, 1927; Richter 1928).

Les propositions récentes de subdivision ont mis l'accent sur les événements généraux (Lawrence 1968) et les facteurs (Clark & Kietzke 1967) qui affectent les vestiges organiques. Quant aux essais de subdivisions détaillées, ils ne semblent pas se justifier pour l'instant car ils ne font qu'introduire la confusion dans nos besoins actuels de recherches sur la taphonomie. Ce sont les *processus* en cause et non les événements, les facteurs généraux ou encore les sciences impliquées qui devraient être les points de focalisation des études taphonomiques. Si nous intensifions les recherches sur les processus de non-préservation, d'altération, de déplacement, etc... et parvenons à mieux les comprendre, un grand pas aura été fait.

Subdivision de la Paléoécologie.

Parallèlement à ce qui s'est fait en écologie, trois types de subdivision ont été proposés pour la paléoécologie: l'un s'appuie sur la taxonomie (paléoécologie des brachiopodes, paléoécologie des bryozoaires, etc...); l'autre sur le niveau d'organisation biotique des éléments étudiés; un troisième enfin se base sur les types d'interactions qui peuvent exister entre les organismes fossiles et leur environnement. Ces deux dernières approches vont être étudiées plus en détail.

Les subdivisions les plus communes partent du principe que la paléoécologie doit pouvoir s'occuper de différents niveaux d'organisation biotique; ainsi, les études se rapportant à des individus ou des populations appartenant à une seule espèce forment la base de la *paléoautécologie* (Imbrie & Newell, 1964, p. 5); la *paléosynécologie* (Ager, 1963, p. 19) quant à elle s'attache à l'analyse de communautés et de complexes communautaires.

Semblable subdivision présente des problèmes déjà reconnus par de nombreux

auteurs (par ex. Ager, 1963, p. 33); c'est pourquoi, en dépit des services qu'à rendu cette approche basée sur les niveaux d'organisation, c'est, à notre avis, la troisième — basée sur les types d'interaction — qui se révélera la plus intéressante pour le développement futur de la paléoécologie.

Des interactions se sont sans aucun doute développées entre les organismes fossiles et les divers aspects de leur environnement; en fait, trois types seulement d'interaction sont possibles : (1) le premier concerne l'influence éventuelle des organismes vivants sur d'autres organismes vivants; (2) le deuxième, l'influence éventuelle d'organismes vivants sur l'environnement abiotique, et (3) le troisième, l'influence éventuelle de l'environnement sur les organismes vivants. Ces trois paires, composées chacune d'un élément initiateur et d'un élément récepteur, représentent respectivement ce que F. E. Clements (Clements & Shelford, 1939, p. 103-104) a appelé (1) la *coaction*, (2) la *réaction* et (3) l'*action*. La paléoécologie peut donc être logiquement définie comme l'étude de ces trois paires qui peuvent être analysées et synthétisées à tous les niveaux de complexité biotique. S'il nous fournit une base logique pour subdiviser la paléoécologie, le concept des paires interagissantes, nous permet de concevoir les méthodes effectives d'analyse paléoécologique et de déterminer la validité des reconstructions paléoécologiques. Je reviendrai plus loin sur ces derniers points.

La paléontologie environnementale et les autres disciplines.

La paléoécologie est en relation étroite avec un large éventail de domaines de recherches géologiques et biologiques dont elle dépend en tout ou en partie. Cette interdépendance a été reconnue par de nombreux chercheurs. Ramon Margalef (1959) nous a légué une base logique pour examiner les liens unissant la paléoécologie aux autres disciplines qui considèrent les fossiles comme des organismes vivants du passé. J'ai explicité ailleurs (Lawrence 1971) les idées de Margalef et je me limiterai ici à quelques commentaires supplémentaires.

On peut représenter les liens étroits qui unissent la paléoécologie, la paléobiogéographie et les études d'évolution en disposant ces domaines respectifs aux sommets d'un triangle (fig. 1 A). Cependant, pour un taxon ou un groupe donné, les liens entre ces trois domaines peuvent se modifier au cours du temps. Par exemple, un changement donné dans l'environnement peut affecter de manière significative l'évolution d'un groupe pendant un intervalle de temps donné, tandis qu'à un autre moment, un changement analogue peut n'avoir que peu d'effet sur l'évolution subséquente, etc... En conséquence, comme les liens peuvent changer, les dimensions du triangle peuvent changer de manière correspondante au cours du temps. Le solide résultant peut alors se représenter comme un prisme irrégulier à trois faces. (fig. 1 B).

Un des buts primordiaux de la paléontologie devrait être de comprendre les prismes des taxons individuels, des groupes de taxons et l'entièreté de la biosphère.

La connaissance est normalement acquise en analysant le triangle d'un groupe à un moment géologique donné et en intégrant une série de ces analyses. Semblables analyses reposent cependant sur deux prémisses fondamentales : une paléontologie descriptive bien faite (Whittington, 1964) et une connaissance appropriée de l'histoire *post-mortem* des restes fossiles en voie d'étude.

Mes conclusions émergent tout naturellement d'une analyse soigneuse de la figure 1 C :

- 1) On ne pourra jamais trop insister sur l'importance paléontologique de la description des fossiles et des études de systématique.

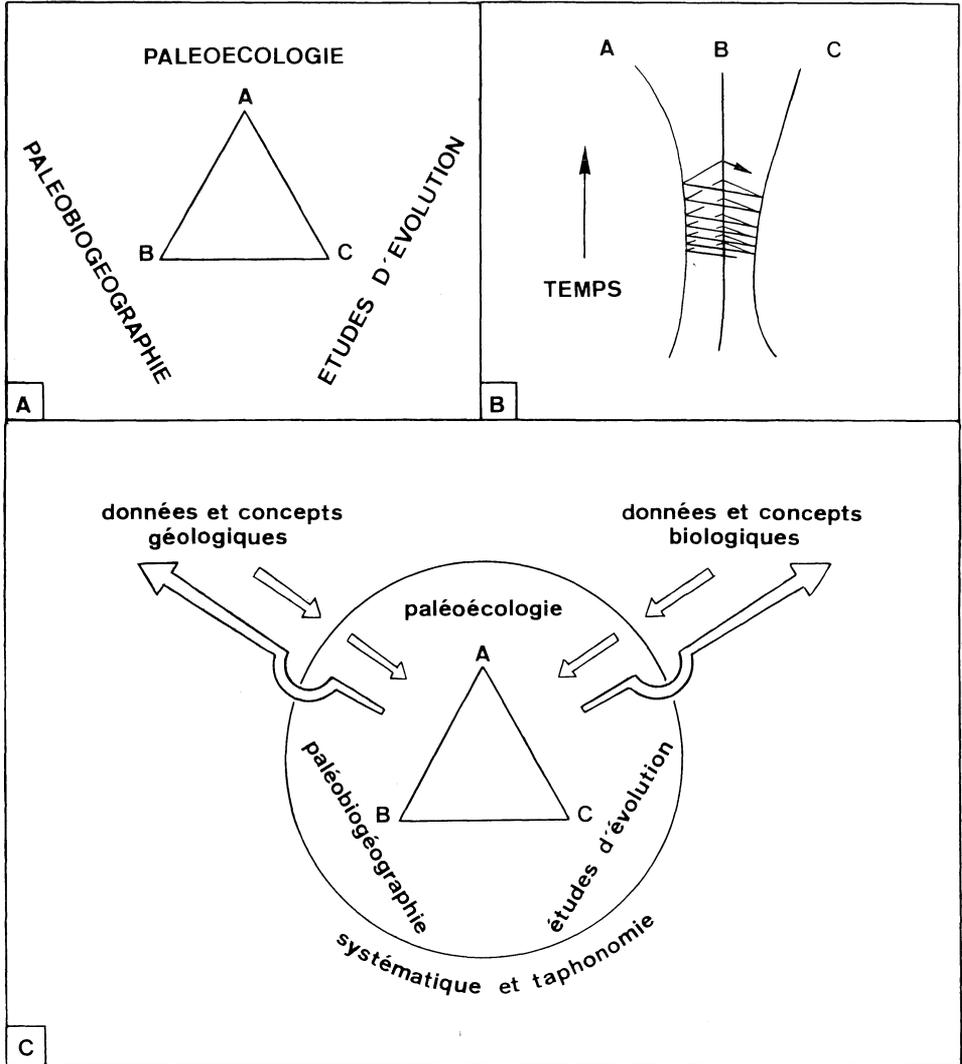


Fig. 1. — Relations entre la paléoécologie et les autres disciplines.

A. Triangle indiquant l'étroite relation entre la paléoécologie, la paléobiogéographie et les études d'évolution.

B. Prisme irrégulier suggérant la variabilité des liens qui peuvent s'établir entre ces trois champs, au cours de l'histoire paléontologique d'une groupe d'organismes.

C. Relations entre les disciplines paléontologiques; ce schéma indique que les recherches systématiques et taphonomiques doivent précéder l'étude des diverses caractéristiques des organismes fossiles pendant leur vivant; il met en plus l'accent sur l'étendue du spectre de disciplines qui interviennent dans les reconstructions de paléo-environnement.

A et B d'après Margalef, 1959, fig. 1. C d'après Lawrence, 1971, text. fig. 4.

- 2) La taphonomie doit précéder l'étude des caractéristiques présentées par les fossiles pendant leur vivant.
- 3) Le triangle de Margalef fournit une aire d'interfécondation entre les domaines de la géologie traditionnelle et de la biologie traditionnelle.
- 4) L'étude des environnements anciens, des paléo-environnements, nécessite un apport de très nombreuses disciplines et ne peut, par conséquent, relever que d'un travail d'équipe.
- 5) En conclusion, le travail paléoécologique ne peut sortir du vide.

MÉTHODES DE TRAVAIL ET VALIDITÉ EN PALÉOÉCOLOGIE

Introduction

La paléoécologie, en tant qu'investigation historique, partage des méthodes de travail communes avec toutes les autres sciences historiques. Fondamentalement, les chercheurs observent l'évidence d'un fait qui s'est produit dans le passé et s'efforcent ensuite de reconstituer la ou les causes originales de cet événement. La notion de paires interagissantes (voir plus haut) nous permet d'apporter plus de détail à cet exposé général des méthodes de travail.

Méthodes

Au cours de la vie des organismes, l'interaction au sein des paires procède essentiellement d'un élément initiateur vers un élément récepteur. En étudiant ces événements bien longtemps après leur déroulement, le paléoécologiste travaille généralement à rebours — de réception à initiation. Les chercheurs observent surtout l'évidence portée par les éléments récepteurs. En se basant sur ces observations, avec ou sans apport significatif de données tirées du Récent, ils essaient de « reconstruire » le ou les agents initiateurs. Cette reconstruction initiale, à son tour, fournit des données supplémentaires sur l'élément récepteur original. Cette théorie et un exemple sont représentés schématiquement sur la fig. 2.

Cette méthodologie présente cependant des éléments de complication. La distinction entre initiation et réception peut être impossible et il peut même se faire que d'autres relations soient si complexes qu'elles ne puissent être représentées par un diagramme aussi simple que celui représenté sur la figure 2a.

Il n'en reste pas moins vrai que le cadre méthodologique m'a aidé à organiser des études paléoécologiques de terrain et que cette brève description des méthodes permet une analyse de la validité des reconstructions paléoécologiques.

Validité

Une analyse de la validité des reconstructions paléoécologiques doit prendre en considération le point de vue de l'évolution requis dans tout travail paléoécologique. L'enregistrement stratigraphique indique que l'histoire de la biosphère a été ponctuée de changements. L'hypothèse d'une histoire naturelle statique pour tout groupe organique est certainement contraire, à notre connaissance, du développement général du monde organique au cours du temps; les histoires naturelles statiques et leurs détails de fonctionnement doivent être prouvés à partir de l'enregistrement stratigraphique et non simplement supposés. La validité de tout travail paléoécologique dépend directement de l'habileté du chercheur à démontrer sa reconstruction.

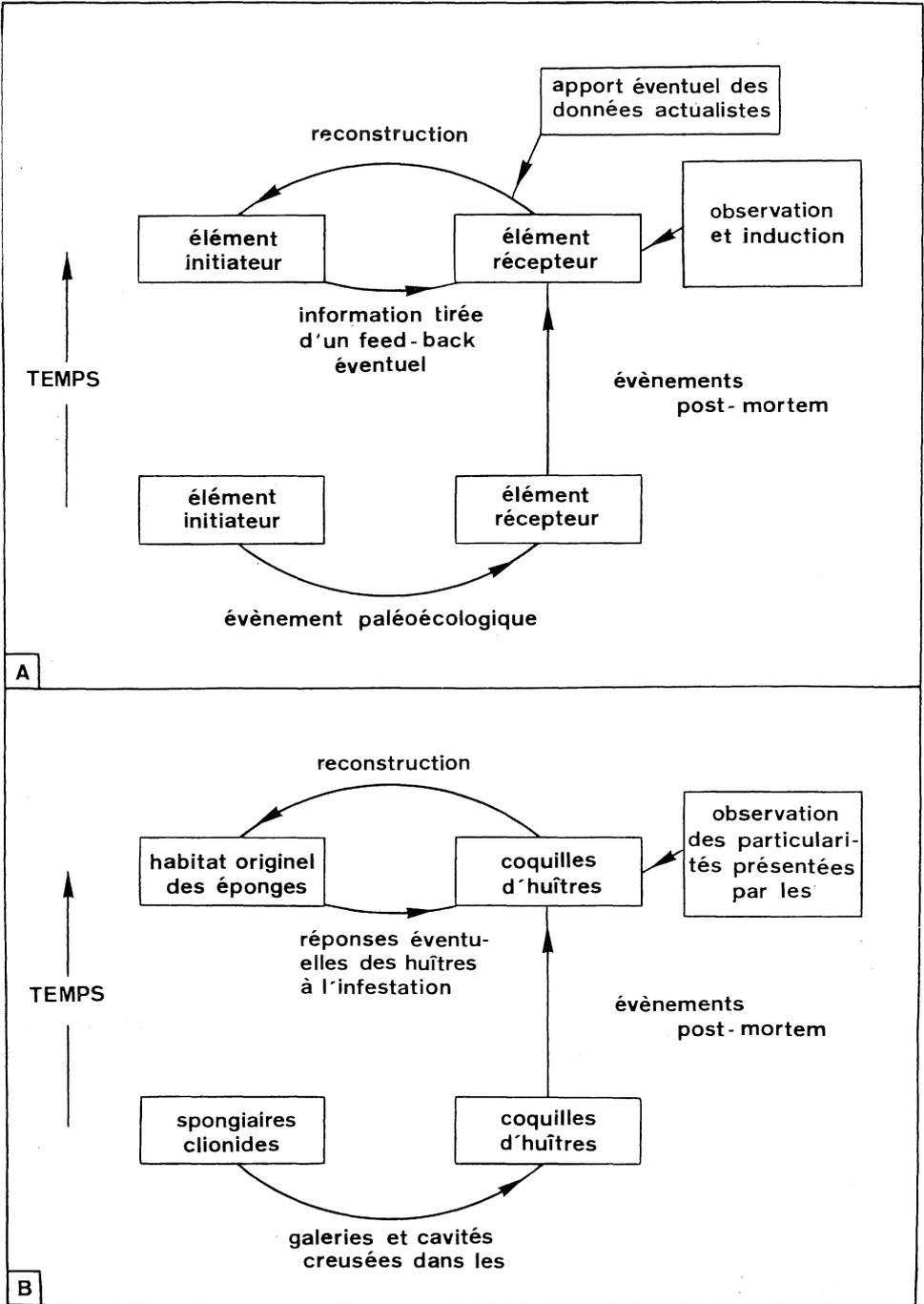


Fig. 2. — Méthode de base de reconstruction paléoécologique.

A. Exemple théorique général.

B. Exemple appliqué aux membres d'une communauté à huîtres. D'après Lawrence 1971, text-fig. 5.

Comment donc pouvons-nous « prouver » ces reconstructions ? L'évidence géologique tangible est la pierre angulaire fournissant la réponse à cette question. Si l'on se base sur le concept de paires interagissantes, la validité est directement proportionnelle au quantum d'évidence stratigraphique qui unit l'initiation à la réception dans la paire étudiée. La validité décroît à mesure que les reconstructions dépendent de plus en plus de données tirées seulement des environnements récents.

En conséquence, s'ils veulent accroître la valeur de leur travail, les paléoécologistes doivent se concentrer avec une attention accrue sur ces aspects de leur science qui sont susceptibles d'observations directes au sein de l'enregistrement sédimentaire. L'étude des paires coactive et réactive fournit plus facilement l'évidence directe nécessaire aux reconstructions que l'étude des paires actives; ce dernier point est particulièrement important étant donné que la majorité des études paléoécologiques passées a surtout mis l'accent sur l'étude des paires actives et une partie importante de ces travaux n'a fourni que des reconstructions présentant un niveau de validité peu élevé (Lawrence, 1971, p. 602, fig. 6). De manière à assurer un futur plus fructueux à la science, l'étude de paires coactives (c'est-à-dire des relations d'organismes) et de paires réactives (c'est-à-dire de structures sédimentaires biogènes, des coprolithes, etc...) devrait occuper une place primordiale en paléoécologie. Le basculement de focalisation ainsi proposé devrait accroître la signification intrinsèque de la science paléoécologique.

Organisation du travail paléoécologique

Comme je l'ai fait remarquer avec insistance précédemment, le point de vue global de la paléontologie (Fig. 1c) ne doit jamais être oublié dans tout travail paléoécologique. Aussi souvent que possible, celui-ci devrait être considéré comme une partie intégrante d'un champs plus vaste représenté par l'ensemble des études de paléoenvironnements. Le paléoécologiste devrait en conséquence faire partie d'une équipe composée d'individus ayant une expérience significative en géologie et/ou en biologie.

Mais quelles devraient être les idées conductrices dirigeant l'organisation générale des études paléoécologiques ? Diverses approches théoriques ont été proposées à ce jour. Tous les chercheurs reconnaissent que les idées actualistes devraient former la base de la paléoécologie. Pourtant, de nombreuses études paléoécologiques se sont basées sur un uniformitarianisme strict, c'est-à-dire sur l'hypothèse que les organismes anciens ont eu plus ou moins les mêmes réponses biologiques et traduisent la présence d'environnements plus ou moins semblables à ceux indiqués par les organismes dont ils se rapprochent le plus. La stricte application de cette hypothèse n'est pas défendable. Le manque de logique de ce point de vue et son « ambivalence » face à l'évolution, ont été récemment discutées sur des bases théoriques (Scott, 1963; Simpson, 1963; Gould, 1965; Lawrence, 1968, 1971). Ces vues ont fourni quantités de reconstructions présentant un très faible niveau de validité; elles doivent être abandonnées ou du moins laissées à l'arrière plan si l'on veut qu'une saine paléoécologie survive.

Il existe une autre approche théorique visant à organiser la recherche paléoécologique, approche qui servirait mieux le futur de la paléoécologie. Il s'agit de l'approche palétiologique de Whewell (*in* Hooyakaas, 1970); elle consiste à suivre, au fil des strates, l'évolution progressive des communautés ou des taxons telle que nous la présente l'enregistrement stratigraphique. Nous pouvons, au terme de cette démarche, définir la signification historique exacte du présent par rapport au passé; ainsi, le présent n'est plus la clé du passé mais une simple résultante de situations

historiques, il est une des conséquences de ce passé. Dès que nous avons pu de la sorte définir le statut réel du présent par rapport au passé, nous pouvons alors, et alors seulement, commencer l'analyse régressive, car nous savons quelles situations du présent sont transposables à quelles situations du passé et en quels termes peut se faire la transposition.

Cette dernière méthode s'appuie beaucoup plus sur l'évidence stratigraphique directe et est à même de fournir des reconstructions paléoécologiques d'un niveau de validité relativement élevé. De plus, l'approche palétiologique d'analyser de manière critique les modifications de l'histoire naturelle des organismes au cours du temps.

Remarques finales

L'enregistrement stratigraphique nous montre une collection impressionnante d'expériences écologiques; certains de ces essais ont plutôt bien marché pour les organismes en question; d'autres, moins heureux, se sont soldés par certaines formes d'extinction.

Le travail du paléoécologiste est de déceler, d'apprécier et de synthétiser les caractéristiques majeures de ces essais; sa source fondamentale d'informations sera toujours les fossiles objectifs. De très nombreux spécimens, présentant une signification capitale pour la paléoécologie, gisent maintenant dans des collections scientifiques; mais la recherche de spécimens nouveaux et significatifs devrait se poursuivre (Seilacher 1968) et la paléoécologie devrait, de plus en plus, devenir une science orientée vers les faits de terrain. (Lawrence 1971).

L'arme la plus importante du paléoécologiste restera toujours les caractères morphologiques des fossiles eux-mêmes. La morphologie est le lien fondamental entre l'écologie et la paléoécologie (comparer avec Olson 1971, ch. 1); les caractères morphologiques représentent une base commune tangible du matériel paléontologique qui nous permet d'utiliser les méthodes actualistiques en paléoécologie.

Le travail futur tant en paléoécologie qu'en taphonomie, paléobiographie et en évolution, devrait provoquer un intérêt renouvelé et une meilleure appréciation de la morphologie et de la taxonomie. Après tout, la systématique est la pierre angulaire et la clé de voûte de tout travail paléontologique.

RÉSUMÉ

Si le développement et les progrès de la paléoécologie ont été quelque peu limités, c'est que cette science n'a pas pu concrétiser des bases théoriques adéquates sur lesquelles asseoir ses recherches.

L'un des problèmes théoriques à résoudre réside dans la définition même de la nature et de la portée de la paléoécologie ainsi que de ses relations avec les autres sciences paléontologiques. L'établissement d'une hiérarchie, simple et logique, de termes appropriés peut contribuer à clarifier ce problème.

Ainsi, la *Paléoécologie* (c'est-à-dire l'étude des interrelations qui se sont développées de la vie à la mort des organismes fossiles entre ceux-ci et l'environnement *s.l.*) et la *taphonomie* (c'est-à-dire l'étude des relations qui se sont développées *post mortem* entre les restes d'organismes et l'environnement, ou encore l'étude du passage des restes d'organismes de la biosphère à la lithosphère), ainsi donc, ces deux domaines de recherche distincts mais étroitement complémentaires peuvent se grouper pour constituer la « *Paléontologie d'environnements* ». A son tour, la paléontologie d'environ-

nement fournit les données paléobiologiques nécessaires aux *études de paléoenvironnement* de plus grande envergure. Pour être significatif, tout travail paléocéologique doit être combiné avec des recherches générales sur les paléoenvironnements.

Le concept *d'interaction* entre les organismes fossiles et leur environnement fournit une base logique pour subdiviser la paléocéologie. Trois types d'interaction peuvent se rencontrer :

(1) *la coaction* : interaction entre organismes vivants; (2) *la réaction* : les organismes vivants affectent leur environnement physico-chimique; (3) *l'action* : l'environnement abiotique affecte les organismes vivants. Tout travail paléocéologique peut être inclus dans une ou plusieurs de ces paires interactives.

Pour être valide, toute reconstruction paléocéologique doit s'enraciner directement dans les données fournies par les strates elles-mêmes; en effet, plus une reconstitution se base sur les *seules* données fournies par les processus actuels et plus sa validité décroît. Comme l'étude des coactions et des réactions est susceptible de donner plus de renseignements paléocéologiques que celle des actions (car beaucoup de facteurs abiotiques ne sont pas fossilisables), il conviendrait de développer considérablement les recherches dans les deux premiers domaines.

Si les méthodes de travail en paléocéologie ont été nombreuses et variées, tous les chercheurs conviennent qu'il faut tenir compte des données de l'Actuel dans toute analyse paléocéologique. Malheureusement, beaucoup d'entre eux se sont limités à une stricte approche uniformitarianiste; semblable approche (1) dépend fortement de la validité du transfert des données actuelles dans le passé (2) ne tient pas compte de l'évolution de la biosphère (3) fournit des reconstitutions d'un niveau de validité très peu élevé.

L'approche palétiologique, telle qu'elle est actuellement envisagée à Liège présente une structuration de loin préférable car (1) elle s'enracine de manière plus concrète dans les données géologiques et ainsi peut fournir des reconstitutions d'une grande validité (2) elle nous permet d'analyser les changements dans les caractéristiques des communautés au cours des temps géologiques.

BIBLIOGRAPHY

- AGER, D. V., 1963. — Principles of paleoecology. McGraw-Hill, New York. 371 p.
- CLARK, J., and KIETZKE, K. K., 1967. — Paleocology of the Lower Nodular Zone, Brule Formation, in the Big Badlands of South Dakota, pp. 111-137 in CLARK, J., BEERBOWER, J. R., and KIETZKE, K. K., Oligocene sedimentation, stratigraphy, paleoecology, and paleoclimatology in the Big Badlands of South Dakota. *Fieldiana. Geol. Mem.* 5.
- CLEMENTS, F. E., and SHELFORD, V. E., 1939. — Bio-ecology. John Wiley, New York. 425 pp.
- EFREMOV, I. A., 1940. — Taphonomy : new branch of paleontology. *Pan-Amer. Geol.*, v. 74, pp. 81-93.
- GOULD, S. J., 1965. — Is uniformitarianism necessary? *Amer. Jour. Sci.*, v. 263, pp. 223-228.
- HOOPYKAAS, R., 1970. — Continuité et discontinuité en géologie et biologie. Collection Science ouverte — Éditions du Seuil, Paris.
- IMBRIE, J., and NEWELL, N. D., 1964. — Introduction — the viewpoint of paleoecology, pp. 1-7 in IMBRIE, J., and NEWALL, N., [eds.], Approaches to paleoecology. John Wiley, New York.
- LAWRENCE, D. R., 1968. — Taphonomy and information losses in fossil communities. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, v. 79, pp. 1315-1330.

- LAWRENCE, D. R., 1971. — The nature and structure of paleoecology. *Jour. Paleontol.*, v. **45**, pp. 593-607.
- MARGALEF, R., 1959. — Ecología, biogeografía y evolución. *Univ. Madrid, Rev.*, v. **8**, pp. 221-273.
- MÜLLER, A. H., 1963. — Lehrbuch der Paläozoologie. Band 1. Allgemeine Grundlagen. Gustav Fischer Verlag. Jena, 387 pp.
- RICHTER, R., 1928. — Aktuopaläontologie und Paläobiologie, eine Abgrenzung. *Senckenbergiana*, v. **10**, pp. 285-292.
- ROLFE, W. D. I., and BRETT, D. W., 1969. — Fossilization processes, pp. 213-244 in EGLINTON, G., and MURPHY, M. T. J., [eds.]. *Organic geochemistry, methods and results*. Springer-Verlag, New York.
- SCOTT, G. H., 1963. — Uniformitarianism, the uniformity of nature, and paleoecology. *New Zeal. Jour. Geol. Geophys.*, v. **6**, pp. 510-527.
- SEILACHER, A., 1968. — Swimming habits of belemnites — recorded by boring barnacles. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, v. **4**, pp. 279-285.
- SEILACHER, A., DROZDZEWSKI, G., and HAUDE, R., 1968. — Form and function of the stem in a pseudoplanktonic crinoid (*Seirocrinus*). *Palaeontology*, v. **11**, pp. 275-282.
- SIMPSON, G. G., 1963. — Historical science, pp. 24-48 in ALBRITTON, C. C., Jr., [ed.], *The fabric of geology*. Addison-Wesley, Reading, Mass.
- TAPPAN, H., 1968. — Primary production, isotopes, extinctions and the atmosphere. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, v. **4**, pp. 187-210.
- VALENTINE, J. W., and MOORES, E. M., 1972. — Global tectonics and the fossil record. *Jour. Geol.*, v. **80**, pp. 167-184.
- WEIGELT, J., 1919. — Geologie und Nordseefauna. *Der Steinbruch*, v. **14**, pp. 33-34.
- WEIGELT, J., 1927. — Über Biostratonomie. *Der Geologe*, no. **42**.
- WHITTINGTON, H. B., 1964. — Taxonomic basis of paleoecology, pp. 19-27 in IMBRIE, J., and NEWELL, N., [eds.], *Approaches to paleoecology*. John Wiley, New York.