

# Taphonomie: Het proces van fossilisatie

Cees H.J. Hof

## SAMENVATTING

Taphonomie, de studie van fossilisatieprocessen, mag zich in een stijgende belangstelling verheugen. In dit artikel wordt ingegaan op de verschillende aspecten van de taphonomie, en het belang hiervan voor de paleontologie. Deze tekst is een samenvatting van het praatje voor de Werkgroep Pleistocene Zoogdieren, gehouden op 15 oktober 1994 in het Rijksmuseum van Oudheden te Leiden.

## SUMMARY

Taphonomy, the study of the proces of fossilization, is a growing field of interest. This article deals with the various aspects of taphonomy and their importance for the paleontology. This text is a summary of the lecture given for the W.P.Z. on the 15th of October 1994 in the National Museum of Antiquities in Leiden.

## Inleiding

Het zal u misschien verbazen dat er wetenschappers zijn die zich bezighouden met het fossilisatieproces. Voor de wetenschap wordt het belang van fossielen immers niet bepaald door de manier waarop ze gevormd zijn maar door wat ze ons te vertellen hebben over het leven in vroegere tijden. Paradoxaal genoeg echter, mag de studie naar fossilisatieprocessen zich in een stijgende belangstelling verheugen. Deze belangstelling reflecteert de veranderingen die plaatsvinden binnen de paleontologie. De klassieke paleontologie, waarbij de nadruk vooral lag op het beschrijven van nieuwe soorten, maakt langzaam plaats voor paleontologisch onderzoek waarbij de nadruk ligt op het ontdekken van evolutionaire processen en patronen.

Dit evolutionair paleontologisch onderzoek werd aanvankelijk gedaan zonder dat er een duidelijk beeld bestond van de tekortkomingen en de afwijkingen in het fossielenbestand. Op een gegeven moment is men zich echter gaan realiseren dat de patronen die zich in het fossielenbestand aftekenen, niet kunnen worden geïnterpreteerd zonder een idee te hebben van de aard van deze informatie. Met andere woorden, welke factoren bepalen welke organismen bewaard blijven en in wat voor milieus? Uit de behoefte aan dergelijke kennis is het vakgebied van de taphonomie ontstaan, de studie van het proces van fossilisatie.

Taphonomisch onderzoek is extra gestimuleerd door de erkenning dat fossielen assemblages vele gegevens kunnen opleveren die van belang zijn bij de interpretatie van de omstandigheden onder welke de fossielen gevormd zijn. Traditioneel werd het fossilisatieproces gezien als een proces waarin informatie verloren ging. Echter, het goed begrijpen van dit proces kan juist extra informatie opleveren, met name van belang bij het reconstrueren van de sedimentatie omstandigheden. Vanuit dit gezichtspunt worden fossielen beschouwd als een speciale categorie sedimentdeeltjes die zowel biologische als stratigrafische informatie dragen. In deze samenvatting zal echter niet verder worden ingegaan op dit aspect van de taphonomie.

Een andere stimulans voor het taphonomisch onderzoek is de hernieuwde belangstelling voor fossiele biota's van dieren zonder harde delen. Exceptioneel goed geconserveerde biota's van dergelijke organismen zijn lange tijd gezien als paleontologische curiositeiten, spectaculaire fossielen weliswaar maar zonder verdere betekenis. De studie van dergelijke biota's is echter steeds belangrijker geworden. Vele van deze biota's blijken informatie te bevatten die van groot belang is bij het afleiden van evolutionaire patronen. Deze informatie is complementair aan die van fossielen van dieren met harde delen. Het interpreteren van de fossielen van organismen met alleen zachte delen vereist een specifieke kennis van de decompositie (rotting) van zacht weefsel. De belangrijkste vragen hierbij zijn: hoe resistent is dergelijk weefsel, hoe verloopt het decompositieproces, wat is de rol van bacteriën hierbij, en op welke wijze wordt zacht weefsel gemineraliseerd?

Door de ontwikkeling van steeds meer geavanceerde technieken en apparatuur is er ook vanuit de moleculaire biologie een groeiende belangstelling voor de taphonomie ontstaan. Het verloop van de processen die een rol spelen in de taphonomie wordt in belangrijke mate bepaald door de chemische compositie van het originele weefsel. Wanneer al deze processen voldoende worden begrepen, moet het mogelijk zijn om aan de hand van fossiel materiaal de originele chemische karakteristieken van het organisme te achterhalen. Soms kunnen organische moleculen zelfs het decompositieproces overleven. Deze indirecte en directe bronnen van moleculaire informatie kunnen een nieuw licht werpen op de relaties tussen uitgestorven organismen, en op belangrijke stappen in de moleculaire evolutie.

## Taphonomie

Wat is taphonomie?

Alle processen die een rol spelen bij de fossilisatie worden gewoonlijk samengevat onder de term taphonomie. Het zijn al die processen die plaatsvinden vanaf de dood van het organisme tot aan het moment dat het organisme als fossiel wordt gevonden. De belangrijkste stadia in de taphonomie zijn:

- 1) Necrolyse (dood, decompositie en fragmentatie)
- 2) Biostratinomie (transport, verspreiding en begraving)
- 3) Diagenese (chemische veranderingen in het organisme en in het omringende sediment)

De verschillende taphonomische stadia moeten niet worden gezien als onafhankelijke gebeurtenissen. Veelal overlappen zij elkaar, bijvoorbeeld wanneer bij een catastrofale gebeurtenis een organisme direct sterft omdat het levend begraven raakt. Het verloop van de biostratinomie en de diagenese wordt in grote mate bepaald door het stadium dat er aan vooraf gaat. Zo wordt de impact van transport bepaald door de mate waarin het organisme is verrot. Als er een lange tijd van decompositie voorafgaat aan het transport zal het organisme sneller uiteenvallen en verspreid raken.

Taphonomische studies vereisen een interdisciplinaire aanpak. Informatie kan afkomstig zijn uit bijvoorbeeld de oceanografie, de biologie, of de archeologie. Taphonomische processen kunnen, net als biologische processen, op verschillende niveaus bekeken worden. De belangrijkste van deze niveaus zijn het moleculaire, weefsel-, orgaan-, organisme-, populatie-, en gemeenschapsniveau. Tot nu toe is taphonomisch onderzoek vooral gericht op het organisme en op gemeenschappen.

#### Necrolyse

Het stadium van de necrolyse wordt vooral bepaald door de decompositie van het dode organisme. De decompositie van organisch materiaal wordt veroorzaakt door enzymen uit het materiaal zelf en door diverse bacteriële activiteiten. Het spreekt voor zich dat weefsels die zijn versterkt door biomineralisatie, zoals schelp, botten, en tanden, de decompositieprocessen het best kunnen weerstaan en dus de grootste kans hebben om bewaard te blijven. Niet-gemineralseerde weefsels variëren in hun decompositie resistentie. Weefsels met een structurele functie, zoals de chitinepantsers van geleedpotigen of cellulosevezels in planten, kunnen onder bepaalde omstandigheden de decompositieprocessen overleven. Als de resistentie groot genoeg is kunnen dit soort weefsels worden omgezet in meer stabiele organische componenten. Zacht weefsel, zoals dat van de spieren of de ingewanden, kan alleen bewaard blijven als het door minerale verbindingen wordt gerepliceerd.

De decompositiesnelheid wordt vooral bepaald door de omgevingsomstandigheden. Dode organismen in terrestrische milieus zijn aan de buitenlucht blootgesteld en maken weinig kans op een gedeeltelijke of volledige fossilisatie. Vrijwel alle rottingsbacteriën hebben namelijk zuurstof nodig en dat is in terrestrische milieus in ruime mate aanwezig. Bovendien zorgen de vele aaseters in een dergelijke omgeving ervoor dat dode dieren snel verdwijnen. Uitzonderingen hierop zijn mummificatie door uitdroging en bevriezing, bijvoorbeeld de

mammoeten uit de permafrost van Siberië. Het gaat hier natuurlijk om relatief recente organismen en de locaties zijn op geologische schaal slechts tijdelijk.

In aquatische milieus is de kans op fossilisatie aanzienlijk groter. Er ontstaan eerder zuurstofloze omstandigheden waardoor de decompositie wordt afgeremd. Omdat de sedimentatie in aquatische systemen veel sneller verloopt, raken dode organismen ook eerder bedekt en vallen minder snel ten prooi aan aaseters. Een nadeel van aquatische milieus is dat er meestal sprake is van een aanzienlijke bioturbatie (het omwoelen van de bodem door gravende organismen).

Temperatuur speelt een belangrijke rol in de decompositie. De snelheid van de rottingsprocessen verdubbelt bij een temperatuurstijging van  $10^{\circ}\text{C}$ .

De zuurtegraad (pH) kan belangrijk zijn. Een hoge zuurtegraad remt de activiteiten van de rottingsbacteriën. Een goed voorbeeld van conservering door een hoge zuurtegraad zijn de welbekende veenlijken.

Ook saliniteit (zoutgehalte) speelt een rol. Hypersaline omstandigheden zijn ongunstig voor bacteriën en remmen dus het rottingsproces.

De precieze invloed van veel van deze parameters blijkt vooral uit de resultaten van experimenteel taphonomisch onderzoek. In een dergelijk onderzoek worden taphonomische processen gevolgd terwijl de omgevingsfactoren onder controle worden gehouden.

#### Decompositie van biomoleculen

Vooraf door de komst van steeds meer geavanceerde analysetechnieken, en de tot de verbeelding sprekende mogelijkheden (denk aan "Jurassic Park"), neemt de belangstelling voor fossiele moleculen sterk toe. Er zijn drie groepen moleculen die in de moleculaire paleontologie een rol spelen: ten eerste de nucleïne-zuren (DNA), ten tweede de proteïnen en de (lange) koolhydraten, en ten derde de lipiden (vetten).

DNA-moleculen zijn weinig stabiel en worden snel afgebroken. Het oudste DNA is gevonden in insecten die in barnsteen zijn ingesloten (Eoceen). Het probleem met fossiel DNA is dat het vrijwel altijd fragmenten betreft. Bovendien kan het snel verontreinigd raken door de invasie van recente micro-organismen, of een verkeerde behandeling van de monsters.

Proteïnen en koolhydraten worden soms gevonden, ingesloten in kristallen in schelpen, bot, of tanden. Vaak betreft het echter delen van de oorspronkelijke moleculen en is het niet meer mogelijk de samenstelling van het moedermolecuul te achterhalen. Er zijn delen van proteïnen gevonden in Pleistocene schelpen en zoogdierstanden uit het Mioceen.

Lipiden kunnen zeer afbraakresistent zijn. Er zijn lipiden gevonden in afzettingen uit het Precambrium (600

## Taphonomic Model for Bone Input to Fluvial Systems

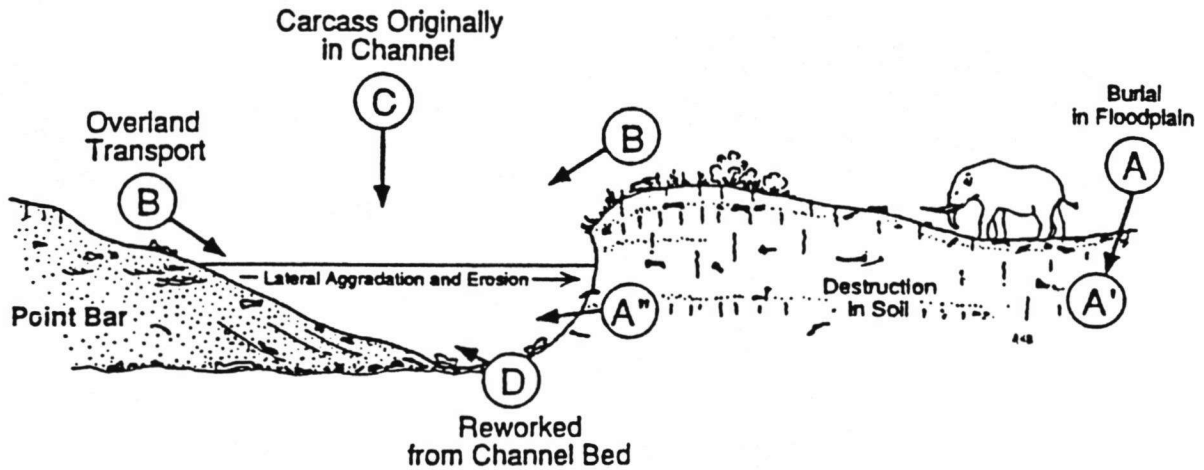


Fig. 1: Modelmatige weergave van transportpatronen van botten. Botten die in de bedding van een rivier worden gevonden kunnen afkomstig zijn van: (A) overblijfselen van dieren die bedolven zijn geraakt langs de rivier en waarvan de botten door erosie van de oevers in de rivier terecht komen, (B) karkassen die vanaf het land de rivier inspoelen, (C) dieren die in de rivier zelf zijn gestorven, of (D) oudere riviersedimenten die overblijfselen van dieren bevatten (naar BEHRENSMEYER, 1982).

Fig. 1: Bones found in a riverbed can be derived from: (A) animal remains buried along the river from which the bones reach the river after the sediments containing them have been eroded, (B) bodies washed into the river from land, (C) animals that died in the river itself, or (D) older riversediments containing animal remains (after BEHRENSMEYER, 1982).

MA). In de petrologie zijn ze bekend als de zogenaamde biomarkers. Het probleem is dat er alleen maar onderscheid kan worden gemaakt tussen lipiden afkomstig van bacteriën of afkomstig van algen.

Voor al deze groepen moleculen geldt dat er een groot potentieel aan informatie in besloten ligt. Als de degeneratieprocessen die deze moleculen doorlopen kunnen worden achterhaald, zal het misschien ooit mogelijk zijn fossiele moleculen te relateren aan recente organismen.

### Biostratinomie

Transport is het belangrijkste element van de biostratinomie. Wanneer dode organismen, of delen daarvan, worden verplaatst is dat vrijwel altijd door waterstromen. De grootte, het gewicht, en de hydrodynamische eigenschappen van fragmenten bepalen dan de uiteindelijke verspreiding. De sorterende werking van het transport kan de interpretatie van fossielen sterk bemoeilijken. Ook overblijfselen die na begraving weer opnieuw aan de oppervlakte komen en soms voor een tweede maal worden getransporteerd, kunnen de interpretatie van vondsten tot een complexe onderneming maken.

Een illustratief voorbeeld van de versturende werking van transport is het verhaal over *Anomalocaris* uit de Burgess Shale (Midden-Cambrium, Canada). Een aantal fossielen uit de Burgess Shale werd afzonderlijk gevonden en dus ook als afzonderlijke soorten beschreven. Door een nauwkeurige studie van een bijzonder

goed bewaard gebleven exemplaar van één van deze taxa, werd jaren later aangetoond dat deze afzonderlijke soorten onderdelen van een en hetzelfde dier vormden. Een ander goed voorbeeld is het verhaal van de conodonten. Conodonten zijn kleine, tandachtige objecten in mariene afzettingen die jarenlang als individuele soorten zijn gevonden, beschreven, en geclassificeerd. Pas na enkele decennia bleek dat het niet om individuele soorten ging, maar dat meerdere van deze tanden een structuur vormen binnen één organisme.

De mate waarin de overblijfselen van een organisme door transport worden verspreid is afhankelijk van de periode van decompositie die eraan vooraf gaat. Experimenten hebben aangetoond dat bijvoorbeeld garnalen die net dood zijn, een aanzienlijke mechanische belasting kunnen weerstaan. Wanneer het karkas na enkele dagen wordt getransporteerd, valt het echter direct uiteen. Bij plantaardig materiaal speelt transport vaak een nog veel grotere rol. Het relatief lichte materiaal wordt makkelijk verspreid. Afvallende bladeren en zaden kunnen door wind en water over zeer grote afstanden worden getransporteerd en ver van de plaats van herkomst fossiliseren.

Het zal duidelijk zijn dat fossielen uit afzettingen van zogenaamde laagenergetische systemen, zoals een meertje, een lagune, of een moeras, een betrouwbaarder beeld van de oorspronkelijke gemeenschap zullen opleveren dan fossielen uit afzettingen van hoogenergetische systemen zoals rivieren of kuststroken.

Ook de overblijfselen van terrestrische vertebraten zijn onderhevig aan diverse biostratinomische processen. Figuur 1 laat bijvoorbeeld zien welke transportwegen de botten, gevonden in een rivierbedding, gevolgd kunnen hebben. In terrestrische milieus spelen veelal ook biologische factoren een belangrijke rol. Bijvoorbeeld predatoren en aaseters die botten accumuleren of mieren die stukjes bot verzamelen en ondergronds opslaan. Het gedrag van botten in waterstromen hangt sterk af van hun vorm en gewicht. Tand en tanden zijn relatief zwaar en worden alleen door een sterke stroming verspreid. Wervels en ribben zijn veel lichter en worden sneller over grote afstanden getransporteerd.

### Diagenese

Diagenese is de laatste belangrijke stap in het fossilisatieproces. Het omvat alle chemische processen in en om de overblijfselen van het organisme. De nadruk ligt hierbij op processen waarin de organische delen worden omgezet in, of vervangen door, decompositieresistente verbindingen. Aan de ene kant vernietigt dit proces informatie doordat de originele chemische compositie van het organisme verandert. Aan de andere kant dempt het de effecten van de decompositie en voorkomt het verlies van morfologische details.

Het exacte verloop van veel van deze diagenetische processen is nog onbekend. Zowel de chemische compositie van het organisme zelf als de mineralen aanwezig in het omringende milieu spelen in ieder geval een rol. Onttrafeling van de processen die zich in dit stadium van de taphonomie afspeelen, kan eigenlijk alleen maar met behulp van experimenteel taphonomisch onderzoek geschieden.

Niet-gemineraleerd structureel weefsel als chitine of cellulose, kan worden omgezet in een complex van meer decompositieresistente verbindingen. Dergelijke weefsels raken vaak verkoold. Chitinepanters van arthropoden zijn bekend vanaf het Cambrium.

Zacht weefsel kan door al dan niet bacterieel geïnduceerde processen, worden gerepliceerd in pyriet, fosfaat, carbonaat of silicium. Soms blijven door een combinatie van chemische condities en de structuur van het sediment alleen de indrukken van zachte weefsels bewaard, bijvoorbeeld de veerafdrukken van de *Archaeopteryx*.

Pyriet wordt slechts onder speciale omstandigheden gevormd en is vrij zeldzaam in fossielen. Fosfatisering komt vaker voor en zorgt soms voor spectaculair geconserveerde organismen. Silicificatie treedt vooral op in plantaardig materiaal en in micro-organismen. Calciumcarbonaat is het meest algemene mineraal in fossielen.

Ook weefsel dat al bij leven gemineraleerd was, kan door diagenese van samenstelling veranderen. Bijvoorbeeld het calciumcarbonaat van schelpen dat door pyriet wordt vervangen of de fosfatisering van botten.

Of een organisme nu uiteindelijk mineraliseert, is, behalve van de chemische omstandigheden, vooral afhankelijk van de decompositiesnelheid. Alleen wanneer deze laag genoeg is, krijgt mineralisatie een kans.

### Taphonomie, essentieel voor het begrijpen van informatie uit fossielen

Kennis van de taphonomische omstandigheden is absoluut noodzakelijk bij het vergelijken van fossielen assemblages. De afwezigheid van bepaalde organismen in een assemblage kan de werkelijke biodiversiteit representeren of een taphonomisch artefact zijn.

Een belangrijk aspect van fossielenassemblages is bijvoorbeeld de tijdsperiode die zij representeren. Taphonomische gegevens kunnen duidelijk maken of het gaat om een momentopname of om een accumulatie van organismen over een langer tijdsinterval. Het spreekt voor zich dat de fossielen uit de accumulaties anders dienen te worden geïnterpreteerd dan fossielen uit plotseling begraven gemeenschappen (ook wel census-assemblages genoemd).

De processen die een organisme doorloopt vanaf de dood totdat het als fossiel gevonden wordt, kunnen worden gezien als een serie taphonomische filters (figuur 2). Bij iedere stap gaat er informatie verloren. Van de biota zonder harde delen blijft vaak niets over. Wanneer de effecten van de taphonomische filters voor fossielenassemblages bekend zijn, is het mogelijk om de fossieleninformatie te standaardiseren. Hierdoor kunnen fossielen gemeenschappen meer verantwoord worden vergeleken.

Een manier om dit te benaderen is bijvoorbeeld het selecteren van taphonomische controletaxa. Van deze taxa is het voorkomen in de onderzochte periode vrijwel zeker en zij representeren dan alle organismen met vergelijkbare taphonomische karakteristieken. Bij het vergelijken van fossielen assemblages kunnen aan de hand van het voorkomen van deze taxa de taphonomische omstandigheden worden bepaald. Ook de mate waarin vergelijkbare weefsels zijn gefossiliseerd, bijvoorbeeld wel of geen gemineraleerd spierweefsel aanwezig, zegt iets over die taphonomische omstandigheden.

Bij het doorgronden van evolutionaire patronen is kennis van de evolutie van zowel organismen met harde delen als van organismen met alleen zachte delen, essentieel. Vooral het begrijpen van de eerste levensvormen op aarde, veelal organismen met enkel zachte delen, wordt bepaald door informatie uit fossielen die onder bijzondere taphonomische omstandigheden zijn gevormd.

Gelukkig hebben deze bijzondere omstandigheden zich vele malen voorgedaan in de geschiedenis van het leven op aarde. In vrijwel alle geologisch perioden zijn er condities geweest die voor een fossilisatie van complete levensgemeenschappen zorgden. Deze bijzondere as-

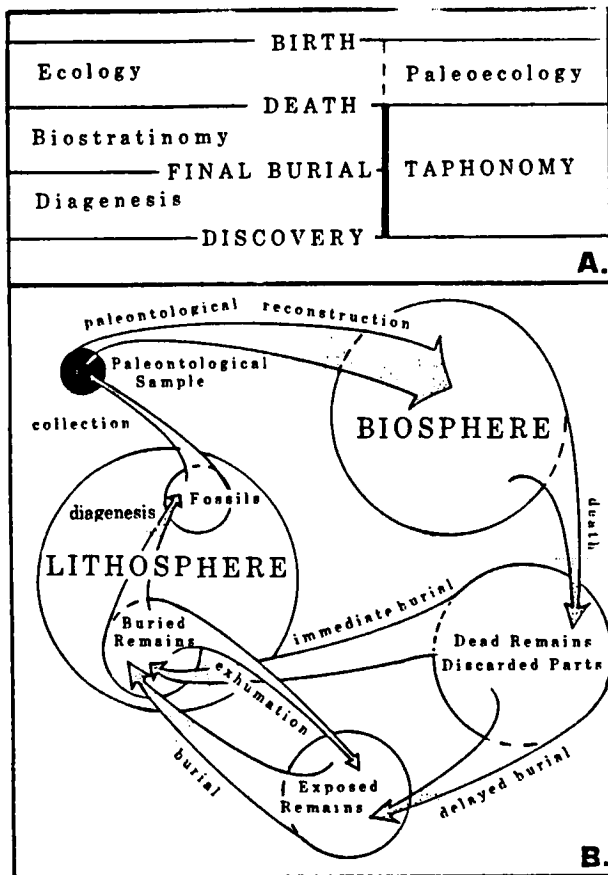


Fig. 2.: Fossilisatiemodellen: (A) Diagram met de belangrijkste stappen in het ontstaan van een fossiel en de benoeming van de tusseliggende stadia (naar LAWRENCE, 1968). (B) Model dat de overgang van organisch materiaal uit de biosfeer naar fossilisatie in de lithosfeer weergeeft, inclusief het weer ontdekken en interpreteren van dit materiaal. De stippellijnen op de pijlen geven de (mogelijke) informatiefilters aan (naar BEHRENSMEYER and KIDWELL, 1985).

Fig. 2: Models of fossilization: (A) Diagram showing the important steps in the history of a fossil with a terminology for the various stages (after LAWRENCE, 1968). (B) Model showing the transition of organical matter from the biosphere to fossilisation in the lithosphere, including the discovery and interpretation of the material. Dashed lines indicate filters where information can be lost (after BEHRENSMEYER and KIDWELL, 1985).

### Aanbevolen literatuur

#### Boeken:

- ALLISON, P.A. and BRIGGS, D.E.G. (ed), 1991. Taphonomy, releasing the data locked in the fossil record.
- BEHRENSMEYER, A. and HILL, A., 1988. Fossils in the making. Univ. Chicago Press.
- BRIGGS, D.E.G. and CROWTHER P.R., 1990. Palaeobiology: a synthesis. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- DONOVAN, S.K. (ed), 1991. Fossilization: the processes of taphonomy. Belhaven Press.
- GOULD, S.J., 1990. Wonderlijk leven: over toeval en evolutie. Uitgeverij Contact, Amsterdam 1990.
- SCHÄFER, W., 1972. Ecology and palaeecology of marine environments. Univ. Chicago Press.
- SHIPMAN, P., 1981. Life history of a fossil. Harvard University Press, Cambridge.

#### Artikelen:

- ALLISON, P.A., 1988. The role of anoxia in the decay and mineralization of proteinaceous macro-fossils. *Paleobiology*, 14(2), pp. 139-154.
- ALLISON, P.A., 1988. Taphonomy of the Eocene London Clay biota. *Palaeontology*, 31, (4): 1079-1100, pl. 94.
- ALLISON, P.A., 1986. Soft-bodied animals in the fossil record; the role of decay in fragmentation during transport. *Geology*, 14: 979-981.

semblages worden "taphonomic windows" of "Konserwat-Lagerstätten" genoemd. Bekende Konserwat-Lagerstätten zijn bijvoorbeeld de Ediacara fauna (Precambrium, Australië), de Burgess Shale fauna (Midden-Cambrium, Canada), de Hunsrückschiefer (Devoon, Duitsland), de Mazon Creek biota (Boven-Carboon, U.S.A.), en de biota gevonden in Solnhofen (Boven-Jura, Duitsland). Deze fossielenvindplaatsen bieden een uniek beeld van de evolutie van het leven op onze aarde. De ontdekking van de Burgess Shale fauna, voor slechts 20 procent bestaande uit dieren met harde delen, heeft zelfs geleid tot een volledige herziening van de evolutietheorie. Vele vragen over de betrouwbaarheid van fossieleninformatie blijven echter nog onbeantwoord. Toekomstig taphonomisch onderzoek zal ervoor moeten zorgen dat de interpretatie van de geschiedenis van het leven op aarde wordt ondersteund door een nog completere kennis van de fossielen.

Adres van de auteur:

Cees H.J. Hof  
 Instituut voor Systematiek en Populatiebiologie  
 Universiteit van Amsterdam  
 Postbus 94766,  
 1090 GT Amsterdam

- BEHRENSMEYER, A.K., 1975. The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 146: 473-578.
- BEHRENSMEYER, A.K., 1982. Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. *Paleobiology*, 8: 211-227.
- BEHRENSMEYER, A.K., 1984. Taphonomy: new insights for the fossil record. *American Scientist*, 72: 558-566.
- BEHRENSMEYER, A.K., and KIDWELL, S.M., 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology* 11: 105-119.
- BRETT, C. and BAIRD, G., 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios*, 1: 207-227.
- BRIGGS, D.E.G., 1979. *Anomalocaris*, the largest known Cambrian arthropod. *Palaeontology*, 22: 631-664.
- BRIGGS, D.E.G., CLARKSON, E.N.K., and ALDRIDGE, R.J., 1983. The conodont animal. *Lethaia*, 16: 1-14.
- BRIGGS, D.E.G., and KEAR, A.J., 1993. Fossilization of soft tissue in the laboratory. *Science* 259: 1439-1442.
- BRIGGS, D.E.G., KEAR, A.J., MARTILL, D.M., and WILBY, P.R., 1993. Phosphatization of soft-tissue in experiments and fossils. *J. geol. Soc. London*, 150: 1035-1038.
- CONWAY MORRIS, S., 1989. Burgess Shale faunas and the Cambrian explosion. *Science* 246: 339-346.
- LAWRENCE, D.R., 1968. Taphonomy and information losses in fossil communities. *Geol. Soc. America Bull.* 79: 1315-1330.
- PLOTNICK, R.E., 1986. Taphonomy of a modern shrimp: Implications for the Arthropod fossil record. *Palaios*, 1: 286-293.
- SCHÄFER, W. 1951. Fossilizations-Bedingungen brachyurer Krebse. *Abh. Senckenberg. Naturf. Ges.* 485: 221-238.
- SPEYER, S.E. and BRETT, C.E., 1986. Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies. *Palaios*, 1: 312-327.
- THOMAS, R.D.K., 1986. Taphonomy: ecology's loss is sedimentology's gain. *Palaios*, 1: 206.