



HAL
open science

Hommes et hyènes face aux recompositions des communautés d'Ongulés (MIS 5-3) : Éléments pour un cadre paléoécologique des sociétés du Paléolithique moyen et supérieur ancien d'Europe de l'Ouest

Emmanuel Discamps

► **To cite this version:**

Emmanuel Discamps. Hommes et hyènes face aux recompositions des communautés d'Ongulés (MIS 5-3) : Éléments pour un cadre paléoécologique des sociétés du Paléolithique moyen et supérieur ancien d'Europe de l'Ouest. *Archéologie et Préhistoire*. Université Sciences et Technologies - Bordeaux I, 2011. Français. NNT: . tel-00671035

HAL Id: tel-00671035

<https://theses.hal.science/tel-00671035v1>

Submitted on 16 Feb 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

présentée à

L'UNIVERSITÉ BORDEAUX 1

École doctorale Sciences et Environnements

par

Emmanuel DISCAMPS

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR

Spécialité : Préhistoire et Géologie du Quaternaire

Hommes et hyènes face aux recompositions des communautés d'Ongulés (MIS 5-3) :

Éléments pour un cadre paléoécologique des sociétés du
Paléolithique moyen et supérieur ancien d'Europe de l'Ouest

Sous la direction de : Francesco D'ERRICO et Jean-Luc GUADELLI

Soutenue le 19 décembre 2011

Après avis de :

M. **Jean-Philip BRUGAL**, Directeur de recherches au CNRS
M. **Donald K. GRAYSON**, Professeur à l'Université de Washington

Devant la commission d'examen formée de :

Mme **Françoise DELPECH**, Directeur de recherches honoraire au CNRS
Mme **Mary C. STINER**, Professeur à l'Université d'Arizona
M. **Jean-Philip BRUGAL**, Directeur de recherches au CNRS
M. **Francesco D'ERRICO**, Directeur de recherches au CNRS
M. **Donald K. GRAYSON**, Professeur à l'Université de Washington
M. **Jean-Luc GUADELLI**, Chargé de recherches au CNRS
M. **Jacques JAUBERT**, Professeur à l'Université Bordeaux 1

Invité
Examineur
Rapporteur
Directeur
Rapporteur
Co-directeur
Examineur

REMERCIEMENTS

Ces trois années de thèse n'auraient sûrement pas mené à grand chose sans l'aide et le soutien de nombreuses personnes que j'espère pouvoir ici remercier justement en gribouillant quelques pages*.

Je souhaite tout d'abord remercier l'Université Bordeaux 1 et le Ministère de l'Enseignement supérieur et de la Recherche qui m'ont permis, grâce à leur financement, de me consacrer pleinement à ma recherche.

Je remercie mes deux directeurs de thèse, Francesco d'Errico et Jean-Luc Guadelli. Francesco, tu as su respecter mon indépendance d'esprit tout en me prodiguant, aux moments où ils m'étaient nécessaires, les conseils justes et avisés émanant de ton esprit critique et novateur. Merci beaucoup. Et merci d'avoir supporté mon côté borné ! Jean-Luc, tu as accepté de me confier un de tes vieux « bébés », merci pour ça, mais aussi et surtout merci de m'avoir toujours encouragé et supporté à prendre le sujet pour mien, quitte à le remanier et le transformer complètement. Tu m'as laissé tracer ma propre voie, tout en étant toujours disponible pour discuter et échanger de longs moments.

Je ne peux qu'être profondément reconnaissant envers les membres du jury pour avoir accepté de juger ce travail. Merci à Jean-Philip Brugal d'avoir accepté d'être rapporteur, mais un grand merci également pour les discussions et encouragements de ces dernières années, à l'occasion de quelques colloques partagés. Donald Grayson a également accepté la lourde tâche de rapporter ce travail. Je ne pourrais sûrement jamais vous remercier assez pour la qualité de vos commentaires, et j'espère que nous aurons encore l'occasion dans le futur de discuter et d'échanger. Je suis particulièrement honoré que Mary Stiner ait accepté de faire partie du jury. Il est difficile d'estimer à quel point son travail a influencé ma pensée, mon écriture et mes questionnements. Merci de m'accorder la chance d'être jugé par l'une de mes principales sources d'inspiration ! Je remercie également infiniment Françoise Delpech d'être présente dans ce jury, pionnière sur la majorité (l'intégralité ?) des questions traitées dans ce travail.

Jacques Jaubert, que dire ? Merci pour tout, tout simplement. Pour l'encouragement perpétuel, pour les conseils avisés, pour cette confiance presque aveugle, mais aussi pour m'avoir fait parfois relativiser les choses dans les moments de doute... De grandes portions de ce travail émanent, pour partie, de nos discussions et des travaux entamés ensemble (qu'aurais-je pu faire sans les archéoséquences ?). Merci. Je ne compte plus les qualités qui ont été pour moi, tout au long de mon parcours, des exemples à suivre, et je sais qu'elles le resteront encore longtemps.

L'aide, les conseils et la confiance de Jean-François Tournepiche ont été des piliers essentiels à la réalisation de ce travail. Un immense merci. J'espère qu'il nous reste encore plein de choses à faire ensemble. Merci également de m'avoir permis d'étudier La Chauverie dans des conditions si idéales.

Je tiens à remercier l'ensemble des membres de PACEA sans qui rien n'aurait été possible. Il serait trop long d'exprimer ma reconnaissance à chacun, alors je n'écrirai que quelques mots. Anne Delagnes m'a bien souvent accompagné dans mes réflexions : un grand merci pour les discussions passionnantes, le travail ensemble, les conseils et les relectures. Un grand merci également à Michel Lenoir pour son support, pour nos discussions, pour l'accès aux collections de Camiac... et puis pour nos moments de rires bien sûr ! Merci à Bruno Maureille pour son intérêt constant pour mon travail, pour son aide, ses conseils et ses relectures. Merci à David Cochard et Arnaud Lenoble pour nos échanges toujours enrichissants. Un mot tout particulier pour Éric, pour tes compétences et ta bonne humeur perpétuelle... Et à Domi, pour le soutien, l'aide, les coups de gueule et les fous rires... Merci. Je n'oublie pas Sylvie et Geneviève, parties du labo depuis. Merci à tous, pour tout.

* : Que cet exercice me paraît difficile... la peur de ne pas trouver les mots justes ou bien d'oublier quelqu'un me pousse à vous conseiller de lire ces quelques pages en diagonale (de toute façon un mot sur deux est un « Merci » !).

Merci à Sandrine Costamagno pour son soutien et ses relectures, et à Nicolas Teyssandier pour nos discussions. Les commentaires et critiques d'Eugène Morin m'ont fait considérablement progresser dans ma réflexion et mon argumentation : merci beaucoup. Un immense merci à Tony Stuart pour la collaboration si fructueuse qui s'est engagée autour du programme de datations d'Oxford. Merci à tous les autres chercheurs que j'ai sollicité et avec qui j'ai pu échanger, dont François Bon, Gaston Côté, Francine David, Damien Flas, Tom Higham, Kay Holekamp, Stéphane Madelaine, Christopher Ramsey, Maria Fernanda Sánchez Goñi, Marie Soressi et bien d'autres. Merci à Jean-Christophe Castel pour son aide, pour nos discussions, pour avoir partagé quelques données inédites... et pour les rires bien sûr ! Je n'oublie surtout pas Jean Chagneau ! Merci pour la bonne humeur, les rires et les encouragements. Zip hop !

Un grand merci à Jean-Guillaume Bordes. Je sais que tu riras bien en lisant ces lignes, mais je suis sincère quand je dis que je te dois beaucoup. La perspective de pouvoir travailler avec des gens comme toi a souvent suffi à me remotiver dans les moments de doute. Merci pour tes conseils, ton « Tu dois problématiser » de début de Master (tu ne t'en souviens sûrement même plus), tes relectures sans concession, tes critiques si pertinentes, voire chiantes, mais pourtant si constructives...

William Rendu, Cédric Beauval, chers professeurs... J'ai rarement connu des gens aussi généreux. Merci pour vos conseils, votre aide, vos relectures, pour le reste, pour tout quoi. Je sais bien que derrière vos piques vous m'encouragez (ou pas ?). Will, merci pour ton soutien de toujours. Cédric, dur de trouver les mots justes... merci pour tout, pour avoir tant partagé avec moi (je ne sais toujours pas pourquoi d'ailleurs). Je n'oublie pas le Professeur Lacrampe, seul Être capable de répondre dans la minute à mes emails sur les tréfonds techniques des portions de code de Datadesk que personne n'utilise...

Pas mal de choses ont changé dans ma tête quand j'ai commencé à discuter avec Véronique Laroulandie et Mathieu Langlais. En effet, la tournure qu'ont prise plusieurs parties de ce travail doit beaucoup à nos échanges. La parenthèse « Tardiglaciaire » à la pause café m'a souvent « re-boosté » pour me replonger dans ce Paléolithique moyen où l'on ne contrôle décidément pas grand chose. Merci pour nos discussions, pour vos relectures, pour tout.

Difficile de trouver les mots pour Jean-Baptiste Mallye et Myriam Boudadi-Maligne qui m'ont toujours accompagné, depuis le début... Merci pour vos conseils, vos relectures et tout le reste y compris les rires et les prises de gueule !

Merci à tous les doctorants de PACEA, mais aussi à ceux que j'ai connu dans d'autres labos, notamment à TRACES. Je pense en particulier à Soso, Mymy, Katja, Émilie et les trois poilus Bachel, Alex et Luca. Merci Soso pour ta philosophie de vie si particulière, pour le coup de vent frais que tu as si souvent apporté avec ton caractère bien trempé (c'est un compliment !). Bachel, un immense merci, pour le taff ensemble, et pour le reste. Luca, merci pour tout, c'est bien souvent toi qui as dû m'écouter me plaindre... mais maintenant arrête de lire ces remerciements, c'est à ton tour de finir (oh que c'est bon de pouvoir écrire ça). Docteur Gui-gui « Loulou » Guérin, c'était un bonheur de bosser avec toi, j'espère que ça continuera encore longtemps. Merci aussi à Aurore, à Anne-Laure, à Chapeau, à Pierre, à Brad, à Alain Q (bordel pourquoi j'ai pas trouvé ce surnom avant)... et tous ceux que j'oublie. Merci à Emily pour l'aide de dernière minute !

Je remercie infiniment ma famille. Merci à mes parents et à Marie pour leur soutien de toujours... je ne sais même pas comment vous le dire... Merci à Danielle pour son aide et tout le reste. Mon cher Domi, je sais que si je suis là, c'est aussi un peu à cause de toi, pour m'avoir transmis, tout gosse, pendant nos ballades dans les bois ou dans l'atelier, cette curiosité pour la Nature et toutes sortes de choses. Chanchan, j'aurais aimé que tu sois là. On aurait pu boire un coup au pot en rigolant grassement et en s'enlaçant. Mais ça, tu le sais bien.

Merci à mes potes de m'avoir rappelé chaque jour à quel point ce que je faisais n'avait aucun sens. Un immense merci à Marie, Mathilde, Marine, Stef, Antoine, Paul, Seb, David... et puis tout le monde quoi. Vous n'imaginez pas à quel point tout ça n'aurait pas été supportable sans vous.

Marie-Cécile, je ne crois pas que quelques mots suffiront... Heureusement, il me reste plein de temps pour pouvoir tout te dire. Merci...

À Chanch, à mes parents...

Bon et pour finir, parce qu'il faut bien en mettre une à un moment :

C'est Fucius qui l'a dit (et il avait oublié d'être con) :
«Une civilisation sans la Science, ce serait aussi absurde qu'un poisson sans bicyclette.»

Pierre Desproges, Vivons heureux en attendant la mort (Éd. Seuil)

PARTIE I : INTRODUCTION

Introduction	12
--------------------	----

PARTIE II : MISE EN PLACE DE MÉTHODOLOGIES APPROPRIÉES

Chapitre II.1 Chronologies : datations physiques, biostratigraphie et archéostratigraphie	24
Chapitre II.2 Paléodémographie : méthodes et base de données.....	34
Chapitre II.3 Approche bayésienne en chronologie et paléodémographie	48
Chapitre II.4 Méthodes des reconstructions fauniques.....	58
Chapitre II.5 Estimation de la capacité de support des écosystèmes passés.....	70
Chapitre II.6 Études de sites : corpus et méthodes	86

PARTIE III : PALÉOZOOCÉNOSES DANS LE SUD-OUEST DE LA FRANCE

Chapitre III.1 Changements fauniques et évolution de la capacité de support	104
Chapitre III.2 Paléodémographie des hyènes dans le Sud-Ouest de la France	128
Chapitre III.3 Bilan sur les paléozoocénoses : biomasse d'Ongulés, démographie des hyènes et des hommes.....	174

PARTIE IV : COMPÉTITION ENTRE HOMMES ET HYÈNES DANS LE SUD-OUEST DE LA FRANCE

Chapitre IV.1 Réévaluation stratigraphique du gisement de La Chauverie	184
Chapitre IV.2 Caractérisation des ensembles identifiés à La Chauverie.....	208
Chapitre IV.3 Réévaluation stratigraphique du gisement de Camiac.....	218
Chapitre IV.4 Caractérisation de l'ensemble osseux de Camiac et présence humaine.....	232
Chapitre IV.5 Compétition et interactions entre hommes et hyènes à la «transition».....	244

PARTIE V : EXTENSION À L'EUROPE DE L'OUEST

Chapitre V.1 Paléodémographie des hyènes en Europe de l'Ouest	270
Chapitre V.2 Applicabilité du « modèle Sud-Ouest » à l'ensemble de l'Europe de l'Ouest.....	344

PARTIE VI : SYNTHÈSE, DISCUSSION GÉNÉRALE, CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Synthèse, discussion générale, conclusions et perspectives.....	354
---	-----

Bibliographie.....	366
---------------------------	------------

Table des matières.....	408
--------------------------------	------------

Annexes.....	423
---------------------	------------

PARTIE I

INTRODUCTION

INTRODUCTION

En Europe, la période comprise entre 50 et 30 ka cal. BP, dite de « Transition Paléolithique moyen - supérieur », est l'objet de vifs débats depuis plusieurs décennies. Elle est en effet le théâtre d'importants changements biologiques et culturels des sociétés humaines, parmi lesquels l'extinction d'un homininé (disparition des Néandertaliens) et le développement de nouveaux comportements (dits « modernes »). L'essentiel des travaux se sont efforcés de mieux comprendre dans quelle mesure ces événements ont pu être liés, et quels facteurs en ont été à l'origine. Concernant ce dernier questionnement, les progrès récents en paléoclimatologie ont contribué à placer le facteur climatique au cœur des modèles proposés pour expliquer l'extinction des Néandertaliens. Or, l'impact exact des changements climatiques du MIS 3 sur les écosystèmes terrestres, et *a fortiori* sur les groupes humains, est encore mal cerné. C'est au sein de cette discussion que ce travail s'inscrit.

Cette étude vise en effet à replacer dans un contexte paléoenvironnemental et paléoécologique l'histoire des mutations des sociétés humaines de cette période charnière, et ce afin de mieux comprendre les mécanismes qui en sont potentiellement à l'origine. Pour cela, ce travail se focalise sur l'étude de la réponse des communautés animales aux fluctuations climatiques. L'accent est en particulier placé sur l'examen des conséquences des changements climatiques sur les populations de grands prédateurs (ici, hommes et hyènes des cavernes), au travers de la reconstitution des communautés d'Ongulés, tant en termes de démographie que de compétition interspécifique. Un modèle est tout d'abord proposé pour le registre du Sud-Ouest de la France entre MIS 5 et 3, avant d'être confronté aux données d'autres régions d'Europe de l'Ouest.

1. LA « TRANSITION » : DEUX HISTOIRES... LIÉES ENTRE ELLES ?

Vers 43-40 ka cal. BP, certains archéologues considèrent qu'une véritable « révolution » culturelle a lieu en Europe (e.g. Mellars, 1996 ; Bar-Yosef, 1998, 2002 ; Kozłowski et Otte, 2000). Les traditions du Paléolithique moyen cèdent la place à une gamme d'innovations techniques, culturelles et symboliques, caractérisant le Paléolithique supérieur. Ces inventions apparaissent comme le reflet de comportements humains nouveaux, dits « modernes » (e.g. McBrearty et Brooks, 2000 ; d'Errico, 2003 ; Henshilwood et Marean, 2003 ; Zilhão, 2011 ; Straus, sous presse).

De nouvelles pratiques se développent, en rupture avec les traditions moustériennes précédentes, comme la systématisation de techniques de débitage focalisées sur l'obtention d'éléments de projectiles, l'apparition d'une industrie osseuse élaborée, mais également l'essor des expressions symboliques (éléments de parure, art mobilier et pariétal).

Le MIS 3 connaît également un autre bouleversement majeur, d'ordre biologique : les Néandertaliens, après avoir occupé l'Europe pendant plus de 200 000 ans, semblent disparaître (e.g. Trinkaus, 1986, 2007). Cette extinction est d'autant plus cruciale qu'elle coïncide *a priori* avec l'apparition, dans les mêmes contrées, des premières populations d'Hommes anatomiquement modernes européennes (e.g. Stringer et Andrews, 1988 ; Stringer, 2002).

Ces deux événements majeurs, l'un culturel, l'autre biologique, suscitent de nombreuses interrogations quant :

- aux facteurs à l'origine de la disparition des Néandertaliens ;
- aux modalités exactes de la chronologie du peuplement humain de l'Eurasie et à l'étendue des échanges, culturels (e.g. Demars et Hublin, 1989) comme génétiques (e.g. Green *et al.*, 2010), qui ont eu lieu entre Néandertaliens et Hommes anatomiquement modernes, en Europe et au Proche-Orient ;
- aux parallèles qui doivent être établis entre les histoires biologiques et culturelles des sociétés humaines durant la Transition.

2. LES MODÈLES EXPLICATIFS CLASSIQUES...

En réponse à ces interrogations, de multiples modèles ont été proposés. Selon celui du remplacement, actuellement privilégié par une majorité d'auteurs, les Néandertaliens ont laissé place en Europe à des populations immigrantes venues d'Afrique : les Hommes anatomiquement modernes (e.g. Trinkaus, 1986, 2007 ; Stringer et Andrews, 1988 ; Mellars, 1996, 2004, 2006 a et b ; Bar-Yosef, 2002 ; Stringer, 2002). Pour certains auteurs ce remplacement biologique coïncide avec l'apparition des innovations comportementales « modernes », qui auraient été portées en Europe par les Hommes anatomiquement modernes, au travers de leur culture aurignacienne (e.g. Mellars, 1996, 2004, 2006a).

Pourtant, certaines des pratiques dites « modernes » sont avérées pour des technocomplexes plus anciens que l'Aurignacien, comme le Châtelperronien (d'Errico *et al.*, 1998). Cette apparition précoce de comportements « modernes » est cruciale car, depuis la découverte du squelette de Saint-Césaire (Lévêque et Vandermeersch, 1980), le Châtelperronien est classiquement attribué aux Néandertaliens. Il existe donc apparemment une discordance entre les histoires biologique et culturelle à la Transition.

Le Châtelperronien a longtemps été considéré comme une industrie de transition entre Paléolithique moyen et supérieur, car il semblait associer des innovations techniques ou symboliques dites « modernes » avec une composante « archaïque » moustérienne parfois importante (e.g. Guilbaud, 1993). Cette apparente mixité technique et culturelle a dès lors été interprétée comme résultant d'une acculturation des groupes néandertaliens par les Hommes modernes immigrants (e.g. Chase et Dibble, 1987 ; Demars et Hublin, 1989 ; Mellars, 1996), ou comme le marqueur d'un développement culturel indépendant des Néandertaliens à partir de leurs traditions moustériennes (e.g. d'Errico *et al.*, 1998 ; Zilhão et d'Errico, 1999).

La dichotomie entre changements culturels et biologiques a contribué à l'établissement d'hypothèses indépendantes pour expliquer l'extinction des Néandertaliens. La majorité des modèles s'est construite autour de l'impact de deux facteurs, qui ont tour à tour été privilégiés : d'une part les changements climatiques du MIS 3 (e.g. van Andel et Davies, 2003 ; Mellars, 2006b ; Finlayson et Carrión, 2007 ; Sepulchre *et al.*, 2007 ; Morin, 2008) et d'autre part la compétition interspécifique entre les Néandertaliens

autochtones et les Hommes modernes immigrants, ces derniers étant jugés porteurs d'avantages cognitifs, techniques, démographiques ou bioénergétiques (e.g. Mellars, 2004 ; Hockett et Haws, 2005 ; Banks *et al.*, 2008b ; Roebrooks, 2008 ; Froehle et Churchill, 2009). Ces deux facteurs (climat et compétition interspécifique) sont également combinés dans certains modèles (Bocquet-Appel et Demars, 2000a ; d'Errico et Sánchez Goñi, 2003). D'autres, plus marginaux, font appel à l'impact supposé d'une augmentation des radiations solaires (cf. Valet et Valladas, 2010) ou à celui d'éruptions volcaniques contemporaines de la disparition des Néandertaliens (cf. Golovanova *et al.*, 2010).

3. ...ÉMAILLÉS D'INCERTITUDES

Ces dernières années, plusieurs travaux ont souligné de multiples problèmes ou incertitudes dans les postulats et hypothèses de travail des modèles classiques.

Le Châtelperronien et la « révolution » culturelle ?

Si des débats continuent d'entourer la question de l'existence d'éléments de parures attribuables au Châtelperronien (Higham *et al.*, 2010 vs Caron *et al.*, 2011), la connaissance des systèmes techniques lithiques a considérablement évolué ces dernières années. Au travers d'une revue des relations typotechnologiques et stratigraphiques entre Moustérien, Châtelperronien et Aurignacien, Bordes et Teyssandier (sous presse) résumant les avancées récentes sur la nature technique du Châtelperronien. Un nouveau visage se dessine pour ce technocomplexe, notamment au travers des résultats obtenus dans les sites de plein air. Ces gisements ont montré que la composante moustérienne du Châtelperronien était en réalité très faible lorsqu'aucun niveau moustérien ne lui était sous-jacent (Pelegrin, 1995 ; Bachellerie *et al.*, 2007 ; Grigoletto *et al.*, 2008 ; Scanduzzi, 2008 ; Bachellerie, 2011).

Pour ces auteurs, le Châtelperronien n'est plus à considérer comme un faciès de transition mais comme une véritable industrie du Paléolithique supérieur (Bachellerie, 2011 ; Bordes et Teyssandier, sous presse). La composante moustérienne de certaines séries châtelperroniennes est alors expliquée par des mélanges avec des industries moustériennes sous-jacentes (Rigaud, 1996 ; Bordes, 2002 ; Bachellerie, 2011). Les liens techniques entre Châtelperronien et Moustérien final, précédemment considérés comme importants (Pelegrin, 1995 ; Soressi, 2002), apparaissent aujourd'hui mineurs, tan-

dis que quelques affinités avec le Protoaurignacien se dégagent (Bordes et Teyssandier, sous presse*). Dans le nord de la péninsule Ibérique, le sud-ouest et le centre de la France, le Paléolithique supérieur semble donc apparaître dès le Châtelperronien.

Néanmoins, les innovations culturelles qui caractérisent le Paléolithique supérieur ne semblent acquises que progressivement. Des différences techniques importantes existent entre chacun des technocomplexes de l'Aurignacien, et l'hypothèse d'une « révolution » culturelle nette et brutale en est considérablement affaiblie (Teyssandier *et al.*, 2010).

Qui sont les derniers Néandertaliens ?

Bien que divers, la majorité des modèles proposés pour expliquer la disparition des Néandertaliens s'appuient sur une même hypothèse : depuis la découverte du squelette de Saint-Césaire (Lévêque et Vandermeersch, 1980), le Châtelperronien est considéré comme la dernière expression des populations néandertaliennes du Sud-Ouest de la France. Ce postulat peut pourtant être remis en question.

Si des restes néandertaliens sont connus dans des niveaux du Moustérien final (e.g. aux Rochers de Villeneuve, Beauval *et al.*, 2005), des réserves importantes ont été exprimées sur l'intégrité stratigraphique des deux séquences qui ont délivré des vestiges humains associés à des industries châtelperroniennes. À Arcy-sur-Cure et à Saint-Césaire, il est possible que les restes de Néandertaliens proviennent de mélanges avec les dépôts moustériens sous-jacents (Bar-Yosef et Bordes, 2010 ; Higham *et al.*, 2010 ; Bachellerie, 2011).

D'autre part, si l'Aurignacien récent semble bien être l'œuvre de l'Homme anatomiquement moderne (Trinkaus, 2007 ; Teyssandier *et al.*, 2010), les vestiges humains associés aux phases plus anciennes de l'Aurignacien sont rares (Aurignacien ancien), voire absents (Protoaurignacien), souvent fragmentaires ou peu diagnostiques (Henry-Gambier *et al.*, 2004 ; Teyssandier *et al.*, op. cit.). Les artisans du Protoaurignacien et de l'Aurignacien ancien restent non identifiés, leur variabilité biologique étant inconnue (Teyssandier *et al.*, op. cit.).

Les datations absolues réalisées directement sur des restes humains n'apportent pas plus de réponses à ce problème. Selon Jöris et Street (2008), les restes datés de Néandertaliens sont tous antérieurs à 42-

43 ka cal. BP (38 ka uncal. BP). Depuis, des datations plus récentes ont été obtenues sur les vestiges néandertaliens de Spy, autour de 37-41 ka cal. BP (Semal *et al.*, 2009 ; Crevecoeur *et al.*, 2010). Toujours selon Jöris et Street (2008), les restes datés des premiers hommes anatomiquement modernes sont tous plus récents que 36-37 ka cal. BP (32 ka uncal. BP), à l'exception de la mandibule de Peștera cu Oase 1, datée autour de 38-42 ka cal. BP (34950 ± 990 ; Trinkaus *et al.*, 2003 ; Trinkaus, 2007). Cette mandibule n'est cependant associée à aucune industrie, et l'identité biologique des hommes de la période comprise entre 42-43 et 36-37 ka cal. BP reste donc problématique.

L'identité des artisans des différents technocomplexes de la « Transition » est pour partie inconnue. En conséquence, la chronologie mais aussi les modalités du remplacement biologique restent encore débattues, notamment en ce qui concerne l'histoire des flux génétiques entre les populations humaines (Green *et al.*, 2010). Ces incertitudes n'ont pourtant encore que rarement été intégrées dans les modèles proposés pour expliquer la disparition des Néandertaliens.

Le rôle du climat ?

Le climat et l'environnement ont été, ces dernières années, inclus de façon quasi systématique dans les modèles proposés pour expliquer la Transition (e.g. van Andel et Davies, 2003 ; Mellars, 2006b ; Finlayson et Carrión, 2007 ; Sepulchre *et al.*, 2007 ; Bank *et al.*, 2008b ; Morin, 2008). En effet, déterminer si les fluctuations climatiques ont joué un rôle dans l'apparition du Paléolithique supérieur ou dans l'extinction des Néandertaliens permettrait de mieux comprendre l'origine de ces changements culturels et biologiques.

Comme pour toute autre espèce, une déstructuration de l'habitat consécutive à des changements climatiques peut causer, à terme, l'extinction d'un groupe humain, dans le cas où ni l'émigration ni l'adaptation n'est possible (Ramade, 1994). Face à des mutations importantes dans leurs environnements, les populations humaines répondent de différentes manières, en adaptant (ou non) leurs stratégies de subsistance, leur structure sociale, leur territoire (Keeley, 1988 ; Binford, 2001 ; Folke, 2006 ; Bradtmöller *et al.*, sous presse). Les changements environnementaux peuvent influencer la démographie humaine, et, par conséquent, l'apparition d'innovations culturelles et les modalités de leur propagation (Henrich, 2004 ; Stiner et Kuhn, 2006 ; Powell *et al.*, 2009 ; Richerson *et al.*, 2009). Des pressions environnementales constituent à la fois des potentiels *stimuli* et des contraintes (Keeley, 1988 ; Binford, 2001).

* « *the Châtelperronian is a leptolithic industry which has more links with the Protoaurignacian than with any final Mousterian technocomplexe.* »

(Bordes et Teyssandier, sous presse).

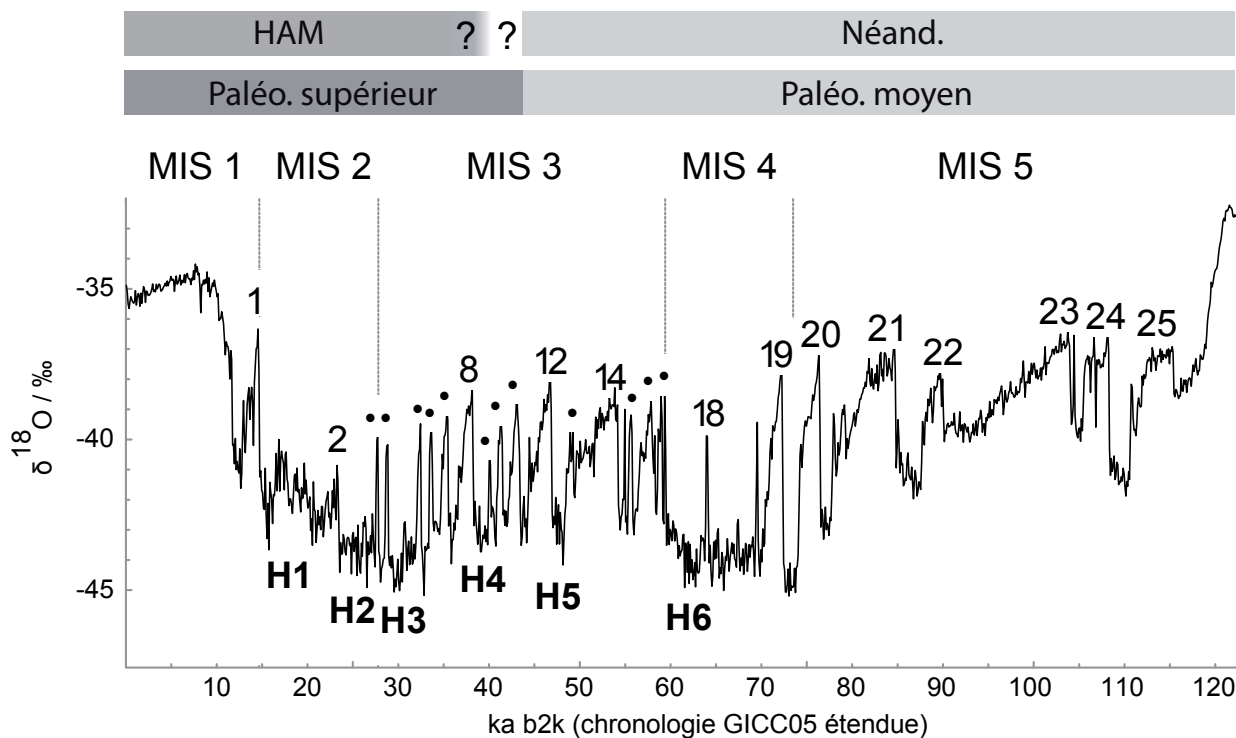


Fig. I.1 : Changements culturels et biologiques de la Transition (en haut ; Paléo. : Paléolithique ; Néand. : Néandertaliens ; HAM : Hommes anatomiquement modernes) face à la variabilité climatique rapide entre MIS 5 et 1 (en bas). Les cycles de Dansgaard-Oeschger se caractérisent par un réchauffement rapide (GI : Greenland interstadials, chiffre ou points notés au dessus de la courbe) suivi d'un refroidissement progressif (GS : Greenland stadials). Entre les MIS 4 et 2, six événements de refroidissement brutal sont connus et dénommés événements d'Heinrich* (notés de H1 à H6 en dessous de la courbe). Modifié d'après Wolff et al., 2010. ka b2k : milliers d'années avant l'année 2000.

Le climat et l'environnement peuvent donc jouer un rôle déterminant à la fois dans la disparition d'un groupe humain comme dans le développement d'innovations culturelles.

C'est dans un cadre climatique bien particulier que les bouleversements des sociétés humaines de la Transition ont eu lieu. Les avancées majeures en paléoclimatologie des dernières décennies ont effectivement permis de décrire le Pléistocène supérieur comme une période caractérisée par une variabilité climatique rapide, et ce notamment grâce à l'exploitation de données haute résolution acquises dans les carottes glaciaires du Groënland (Heinrich, 1988 ; Dansgaard *et al.*, 1993 ; Hemming, 2004).

Au Pléistocène supérieur, et plus particulièrement entre les stades isotopiques marins (notés MIS) 4 et 2, l'Atlantique Nord a connu une succession de fluctuations climatiques brusques voire brutales, selon une rythmicité millénaire (Fig. I.1). Cette variabilité climatique se compose de cycles de refroidissement/réchauffement dans les températures atmosphériques (cycles de Dansgaard-Oeschger) et d'épisodes de refroidissement brusques causés par

des débâcles d'icebergs dans l'Atlantique Nord (événements d'Heinrich*).

Cependant, ces fluctuations climatiques globales n'ont certainement eu que peu d'impact direct sur les groupes humains, et ce n'est qu'au travers des changements induits dans les environnements et écosystèmes terrestres que le climat a pu jouer un rôle dans l'histoire des bouleversements des sociétés humaines (Binford, 2001). Pourtant, l'essentiel des modèles bâtis pour explorer les liens entre climat et mutations dans les sociétés humaines à la Transition ne prennent en compte que les changements climatiques globaux, sans discuter précisément de leurs répercussions sur les écosystèmes, dont l'Homme faisait partie. Ceci constitue une sérieuse limite que ce travail se propose d'examiner.

* Dans le cadre de ce travail, par soucis de simplicité, nous emploierons le terme d'évènement d'Heinrich pour désigner à la fois l'évènement en lui-même dans sa définition stricte (débâcle d'icebergs et dépôt d'IRD) mais également le refroidissement du climat conséquent (« Heinrich stadial »). Se reporter à Sánchez Goñi et Harrison (2010) pour une réflexion sur l'emploi de ces termes.

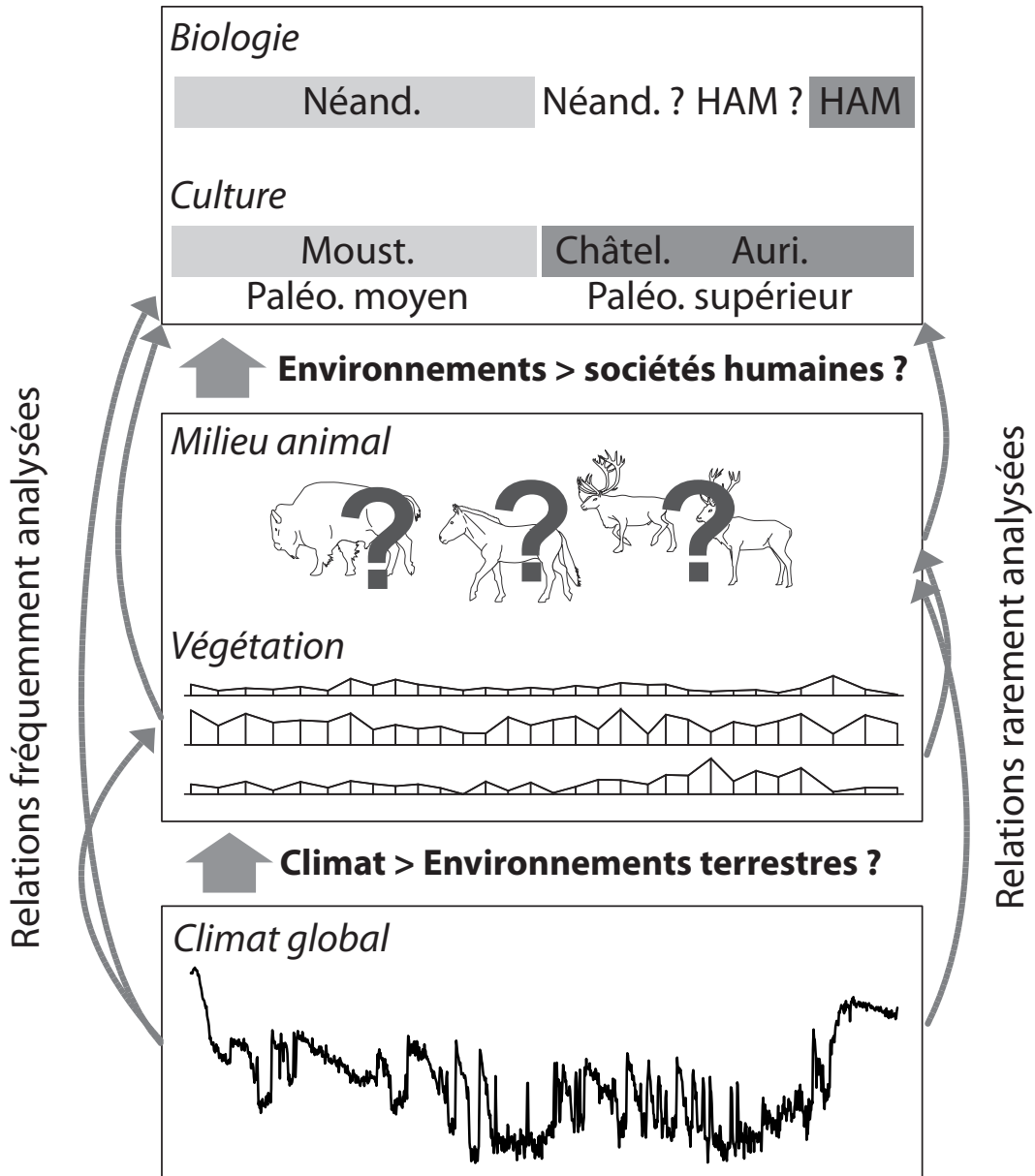


Fig. 1.2 : Représentation schématique des données disponibles pour le climat global (cadre du bas), les environnements terrestres (cadre du milieu) et les sociétés humaines (cadre du haut) durant la période dite de « Transition ». L'étude des carottes glaciaires permet de reconstituer les changements climatiques globaux, celle des carottes marines l'évolution de la végétation. Les études archéologiques et anthropologiques permettent respectivement d'étudier l'histoire des cultures humaines (Paléo. : Paléolithique ; Moust. : Moustérien ; Châtel. : Châtelperronien ; Auri. : Aurignacien) et celle des taxons humains (Néand. : Néandertaliens ; HAM : Hommes anatomiquement modernes). Le milieu animal, au centre de ce diagramme, fait partie des éléments les moins bien connus.

Quid des environnements terrestres ?

La réponse des environnements terrestres aux changements climatiques globaux est encore peu connue. L'étude multi-proxies (isotopes de l'oxygène, températures des eaux de surfaces, foraminifères, pollens) de carottes marines (forées dans le Golfe de Gascogne et au large de la péninsule Ibérique) a démontré que les fluctuations climatiques rapides perçues au Groënland avaient également affecté les communautés végétales d'Europe de l'Ouest (Sánchez Goñi *et al.*, 1999, 2008). La réponse de ces communautés est rapide, mais elle n'est ni simple ni directe, et elle varie selon les latitudes (Voelker, 2002 ; Sánchez Goñi *et al.*, 2008 ; Harrison et Sánchez Goñi, 2010). Ceci souligne l'importance d'une étude à l'échelle régionale, mais aussi la dichotomie entre le signal climatique mondial et la réponse des écosystèmes.

Une reconstruction fine des paléoenvironnements terrestres est donc primordiale à tout discours sur les relations climat – sociétés. Elle doit, de plus, inclure à la fois les communautés végétales mais aussi animales. Les populations paléolithiques de cette période basaient probablement l'essentiel de leur subsistance sur les communautés d'herbivores (Richards et Trinkaus, 2009), et, pourtant, la réponse de ces dernières aux recompositions des associations végétales est inconnue.

Pour la période qui nous intéresse, nous sommes en effet confrontés à une lacune documentaire importante (Fig. 1.2) :

- D'une part, les données issues des carottes glaciaires et marines permettent de reconstituer avec une excellente résolution les fluctuations du climat global et la réponse des communautés végétales ;
- D'autre part, les études archéologiques permettent de reconstituer l'histoire des cultures humaines, et les données paléanthropologiques et génétiques celles des groupes humains ;
- Mais, entre les deux, les reconstructions environnementales et écologiques manquent, notamment en ce qui concerne le milieu animal. Ce point est particulièrement critique si l'on considère que la distribution des herbivores et des grands prédateurs (tels que les groupes humains) n'est pas prioritairement contrôlée par des paramètres climatiques abiotiques, comme la température ou les précipitations, mais par des variables environnementales, telles que la disponibilité en fourrage ou en proies (Guthrie, 1990 ; Ramade, 1994 ; Polly et Eronen, 2011).

Plusieurs études se sont intéressées à l'apport des données fauniques pour les débats sur la Transition, mais elles se sont concentrées sur des questions archéozoologiques (comme la question de la sélection des proies par les Néandertaliens et les premiers Hommes modernes : e.g. Grayson et Delpech, 2003, 2006 ; Bar-Yosef, 2004 ; Münzel et Conard, 2004 ; Stewart, 2004) plutôt que sur des reconstructions paléoenvironnementales ou paléoécologiques (mais voir Morin, 2008 pour une discussion des changements dans la diversité des proies consécutifs aux fluctuations climatiques sur le site de Saint-Césaire).

La majorité des modèles classiques n'inclut pas de données environnementales ou écologiques* sur les zoocénoses. Ce travail se propose de combler pour partie cette lacune documentaire en proposant une reconstruction des environnements et écosystèmes autour de la « Transition ».

4. CADRE CONCEPTUEL DE L'ÉTUDE PALÉOÉCOLOGIQUE

Nous tenterons ici, au travers d'une étude paléoécologique, de contribuer à réduire l'une des incertitudes majeures soulignées plus haut, celle concernant la rareté des données sur le milieu animal.

Les principes théoriques d'écologie peuvent être utilisés afin d'accéder à une meilleure compréhension des écosystèmes passés, même si ces derniers n'étaient pas strictement identiques à ceux connus actuellement (principe de la paléoécologie, e.g. Imbrie et Newell, 1964 ; Guthrie, 1990). En théorie écologique, les dynamiques de populations de prédateurs sont, si l'on exclut les facteurs internes à la population et les maladies, gouvernées par deux grands facteurs : la disponibilité en proies et les relations de compétition avec les autres prédateurs (Ramade, 1994).

La Fig. 1.3 résume les différents liens qui peuvent être établis, en s'appuyant sur une approche paléoécologique, entre climat, végétation, populations d'herbivores, groupes humains et autres grands prédateurs (e.g. Hyène des cavernes).

* Les modélisations type ENM (*Ecological Niche Modelling*, comme par exemple les algorithmes GARP et Maxent) tels qu'appliqués pour cette période ne dérogent pas à cette règle (Banks *et al.*, 2008b). Comme souligné par Polly et Eronen (2011), ces modélisations ne prennent en compte que des variables climatiques (de type températures, précipitations) et non environnementales ou écologiques. Elles ne reconstruisent donc pas des niches écologiques mais des enveloppes climatiques.

La combinaison de plusieurs facteurs abiotiques (climat, topographie, hydrographie...) façonne les paysages végétaux qui, à leur tour, influent sur les communautés d'herbivores. L'abondance de ces herbivores définit alors la capacité porteuse de l'environnement pour les grands prédateurs, c'est-à-dire la population maximale que l'écosystème peut supporter. Une population de prédateurs est à son tour contrôlée par la disponibilité des ressources mais également par la compétition interspécifique. La compétition entre deux espèces dépend du recouvrement de niches entre compétiteurs (les deux espèces exploitent-elles les mêmes ressources ?) et de la démographie de chacun (les deux compétiteurs sont-ils suffisamment abondants pour se concurrencer ?).

Ces généralisations (Fig. I.3) sont utiles, mais ne résument pas pour autant l'intégralité de la complexité des mécanismes en jeu dans les écosystèmes (Guthrie, 1990 ; Ramade, 1994). Par exemple, les populations d'herbivores sont à la fois contrôlées par la disponibilité en ressources (quantité et qualité du fourrage, forces dites « bottom-up ») mais aussi par l'importance de la prédation, qui régule leurs effectifs (forces dites « top-down »). Les communautés végétales sont également à la fois contrôlées par les paramètres abiotiques (forces « bottom-up ») mais aussi par l'intensité de la pâture (forces « top-down »). À une échelle temporelle large, les fluctuations climatiques provoquent des changements dans les écosystèmes essentiellement au travers des forces dites « bottom-down » (réaction en cascade du type climat > végétation > herbivores > prédateurs). Ceci explique que leur étude soit privilégiée dans ce travail, mais la complexité des dynamiques écologiques doit être intégrée dans la réflexion.

L'application de ce modèle paléoécologique au Pléistocène supérieur soulève plusieurs questions, constituant les problématiques principales de ce travail :

Q1) Les changements climatiques ont-ils induit des modifications dans les communautés d'herbivores ?

Q2) Si des changements ont eu lieu dans les communautés d'herbivores, se sont-ils traduits par une modification dans la capacité porteuse de l'écosystème pour les grands prédateurs ?

Q3) Si des fluctuations dans la biomasse d'Ongulés sont envisageables, ont-elles été suffisantes pour influencer la démographie des grands prédateurs, hommes compris ?

Q4) La compétition interspécifique entre grands prédateurs était-elle importante au point d'influencer les sociétés humaines ?

5. APPROCHE GÉNÉRALE ET PLAN DU MANUSCRIT

Si nous souhaitons comprendre comment les changements climatiques et environnementaux ont pu affecter les populations humaines, il apparaît donc nécessaire de questionner en détail la pertinence du modèle paléoécologique proposé et d'estimer l'importance de chacun des facteurs, ce qui devient possible en répondant aux quatre questions soulevées plus haut (notées Q1 à Q4).

Afin d'avoir un recul suffisant sur les données concernant la Transition, cette approche écosystémique sera développée sur l'ensemble du Pléistocène supérieur, soit entre les MIS 5 et 2 (128 à 12 ka cal. BP).

Chaque partie de ce manuscrit répond à des objectifs bien précis :

Partie II : Construire une méthodologie appropriée.

Dans le but de tenter une reconstruction paléoécologique, une gamme importante de méthodes doit être mise en œuvre. L'ensemble des choix méthodologiques de ce travail sera donc tout d'abord décrit et argumenté. Quelques résultats préliminaires seront également inclus dans cette partie, lorsqu'ils se sont avérés strictement nécessaires à l'argumentation des choix méthodologiques privilégiés.

Partie III : Mener une réflexion à l'échelle écosystémique pour le Sud-Ouest de la France, en reconstituant l'histoire des communautés d'herbivores (question Q1), les potentielles fluctuations résultantes dans la biomasse d'Ongulés (Q2), et en comprenant si ces changements dans la capacité porteuse des écosystèmes ont eu une influence sur la démographie des grands prédateurs (Q3).

De manière à reconstituer les changements dans les communautés d'herbivores, nous exploiterons une base de données des sites anthropiques qui ont livré des listes fauniques quantifiées dans le Sud-Ouest de la France (base de données « sites anthropiques »). L'analyse de cette base de données permettra de reconstituer l'évolution du régime alimentaire des hommes entre MIS 5 et 3. En confrontant ces données fauniques à des signaux paléoenvironnementaux indépendants, il sera possible de déterminer dans quelle mesure les changements identifiés correspondent à de véritables mutations dans les zoocénoses passées ou s'ils reflètent exclusivement une évolution dans les choix cynégétiques humains (question Q1). En exploitant des référentiels actuels,

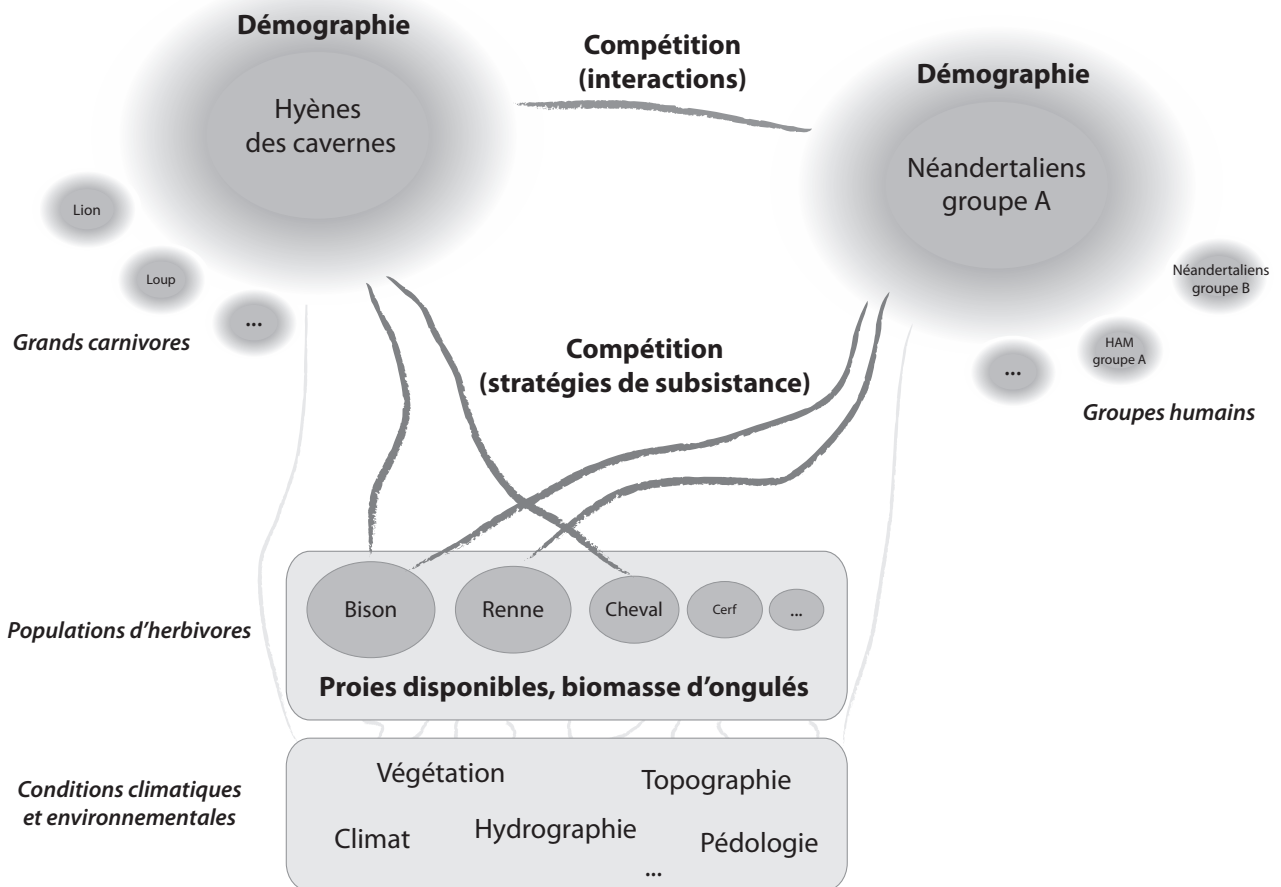


Fig. 1.3 : Représentation schématique du modèle paléoécologique tel qu'appliqué à la « Transition ». Ce diagramme figure les relations qui existent entre les différents acteurs du modèle (noms en italique) avec les principaux paramètres influents (noms en gras). (HAM : Hommes anatomiquement modernes).

les fluctuations dans la biomasse d'Ongulés engendrées par ces changements dans les zoocénoses seront ensuite estimées (question Q2).

Pour tester les liens entre biomasse d'Ongulés et démographie des prédateurs (question Q3), l'étude s'est concentrée sur l'Hyène des cavernes (*Crocota crocuta spelaea*).

Au Pléistocène supérieur, l'Hyène est extrêmement abondante dans les registres paléontologiques et archéologiques, notamment en raison de son comportement accumulateur (Sutcliffe, 1970 ; Fosse, 1995 ; Brugal *et al.*, 1997). Cette particularité en fait un candidat idéal en vue de reconstitutions paléoécologiques : à la différence des autres grands carnivores, l'échantillon fossile disponible est suffisant pour tenter des reconstructions paléodémographiques.

La paléodémographie des hyènes sera estimée à partir de l'exploitation d'une base de données qui inventorie l'ensemble des sites archéologiques et paléontologiques ayant livré des restes d'hyènes (base de données « sites à hyènes »).

Partie IV : Préciser les relations entre prédateurs à une échelle intra-gilde pour le Sud-Ouest de la France, en estimant l'intensité de la compétition interspécifique (question Q4). Ceci sera appréhendé en reconstituant les niches écologiques de chacun des compétiteurs et l'importance des interactions entre eux.

Dans les différents scénarios proposés pour expliquer l'extinction des Néandertaliens, la compétition interspécifique entre Néandertaliens et Hommes anatomiquement modernes constitue l'un des principaux moteurs mis en avant. Le rôle des autres grands prédateurs n'est cependant que rarement pris en considération. Dans le Sud-Ouest de la France, les derniers Néandertaliens partagent pourtant leur territoire avec de nombreux compétiteurs potentiels (e.g. loups, lions et hyènes des cavernes). Il semble donc nécessaire d'intégrer à la réflexion l'ensemble des grands carnivores, et pas seulement les différents groupes humains.

Le comportement accumulateur de l'Hyène présente ici encore un avantage certain. Les restes d'herbivores accumulés par les hyènes dans leurs repaires fournissent de précieuses informations sur le régime alimentaire de ces dernières, offrant ainsi la possibilité de comparer les niches écologiques entre hommes et hyènes.

La reconstruction des niches écologiques est bien plus délicate pour les autres grands Carnivores en rai-

son des faiblesses de l'enregistrement disponible, et l'Hyène sera donc privilégiée comme sujet d'étude.

Les relations de compétitions et d'interactions entre hommes et hyènes seront abordées à travers l'analyse spatiale et taphonomique de deux repaires d'hyènes présentant des indices de fréquentation humaine (Camiac et La Chauverie). Les nouvelles données acquises sur ces gisements seront ensuite confrontées à celles disponibles dans la littérature pour les groupes humains de la « Transition » (Moustérien, Châtelperronien, Protoaurignacien, Aurignacien ancien).

Partie V : Tester le modèle établi pour le Sud-Ouest dans d'autres régions d'Europe de l'Ouest.

Pour cela, la démographie des hyènes sera estimée dans différentes régions d'Europe de l'Ouest (base de données « sites à hyènes »). L'histoire paléodémographique des clans d'hyènes sera ensuite comparée aux données sur les communautés d'herbivores disponibles dans les différentes régions et sur les prévisions réalisables à partir du modèle « Sud-Ouest ».

L'approche développée ici fait donc appel à la fois à des données issues de sites anthropiques et de sites paléontologiques. Elle est bâtie principalement autour de l'étude :

- de deux gisements (Camiac et La Chauverie) ;
- d'une base de données « sites anthropiques » (listes fauniques quantifiées des sites anthropiques du Sud-Ouest de la France) ;
- d'une base de données « sites à hyènes » (caractéristiques des sites avec présence d'Hyène en Europe de l'Ouest).

La Fig. 1.4 résume les données mobilisées pour les différentes questions traitées dans ce travail.

Enfin, les principaux résultats de notre étude paléoécologique seront synthétisés et confrontés aux modèles classiques concernant d'une part le passage Paléolithique moyen – supérieur et d'autre part la disparition des Néandertaliens. Les résultats obtenus permettent de discuter du rôle des changements environnementaux et de la compétition interspécifique dans l'origine de ces deux événements majeurs de l'Histoire humaine.

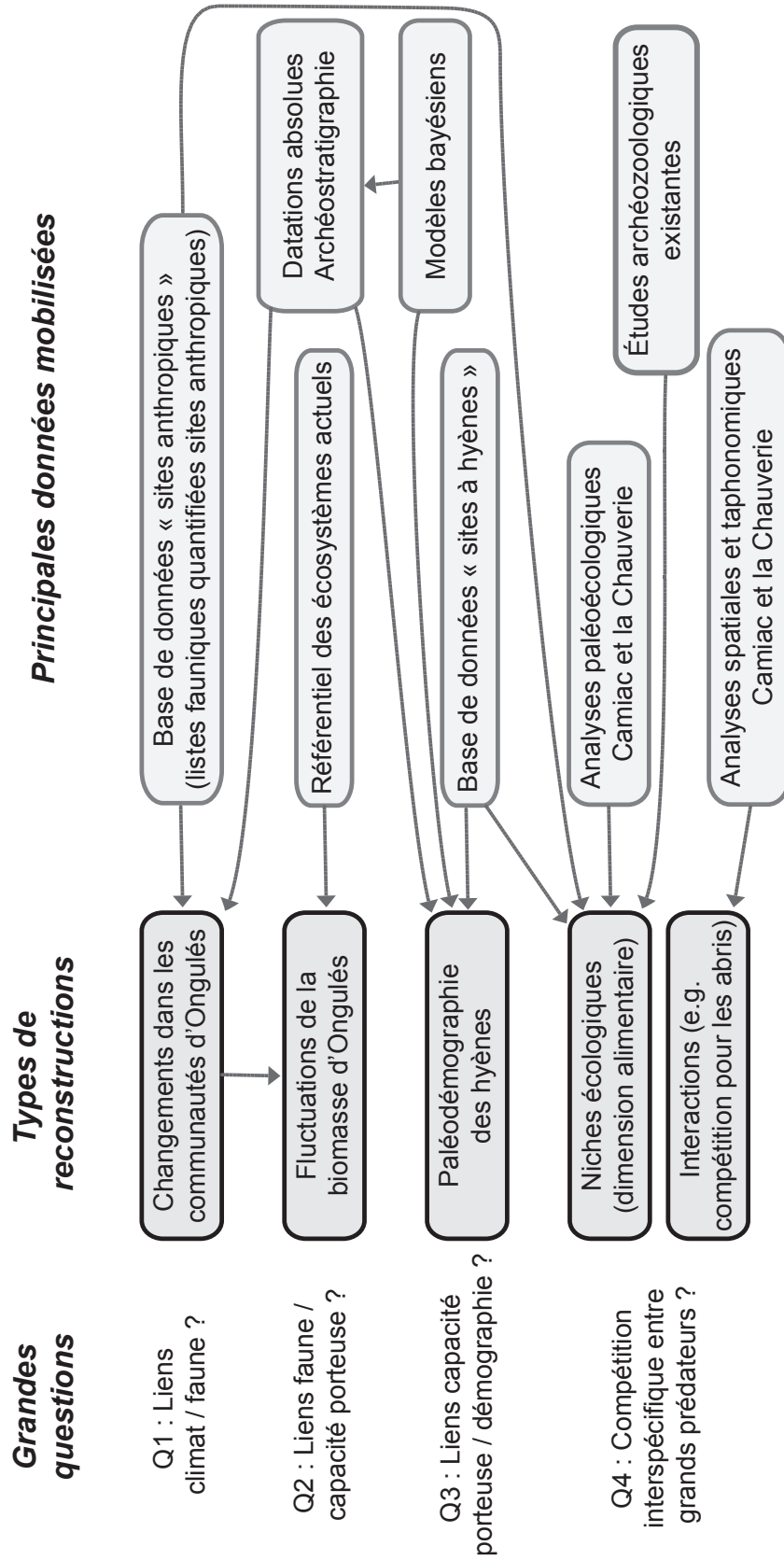


Fig. 1.4 : Résumé simplifié des relations entre les principales données mobilisées (blocs à contour gris), les différentes reconstructions réalisées (blocs à contour noir) et les grandes problématiques (Q1 à Q4).

PARTIE II

**MISE EN PLACE DE
MÉTHODOLOGIES APPROPRIÉES**

CHAPITRE II.1 CHRONOLOGIES : DATATIONS PHYSIQUES, BIOSTRATIGRAPHIE ET ARCHÉOSTRATIGRAPHIE

Les reconstructions paléodémographiques et paléoenvironnementales nécessitent qu'au préalable, chaque unité stratigraphique (US¹) soit replacée chronologiquement. Nous présentons ici les différentes méthodes de datations auxquelles nous avons fait appel à cet effet, en soulignant leurs limites. L'exploitation seule des datations physiques peut conduire à des résultats aberrants quand ces dernières sont sorties de leur contexte (comme rappelé par Delpech et Rigaud, 2001 ; Pettitt *et al.*, 2003 ; Higham, 2011) ; la prise en compte de l'ensemble des informations est donc primordiale afin d'estimer la position chronologique d'une US.

1.1 DATATIONS PHYSIQUES ABSOLUES

Les paragraphes suivants visent à fournir quelques clés de lecture afin d'estimer fiabilité et précision des datations physiques absolues selon les méthodes. Notre étude intègre l'ensemble des datations disponibles, à l'exception des dates qui ont été considérées comme non valides par les dateurs eux-mêmes sur des bases méthodologiques (taux de collagène très faible, contamination U/Th, problèmes d'estimation des débits de dose). Les dates jugées aberrantes par les archéologues (par exemple, Moustérien trop récent) n'ont pas été retirées dans un premier temps, mais potentiellement seulement après comparaison avec l'ensemble des données chronologiques (Chapitre II.3).

C14 : contaminations et prétraitement

La datation par le radiocarbone est de loin la méthode de datation physique la plus utilisée pour les sites paléolithiques (Taylor et Aitken, 1997). Il est pourtant légitime de se questionner sur la fiabilité des dates C14 quand on aborde la période de limite de datation, c'est-à-dire au-delà de 30 ka cal. BP² (Pettitt *et al.*, 2003). Pour ces périodes anciennes, le taux de ¹⁴C est tellement bas que d'infimes contaminations peuvent avoir un effet démesuré. Pour les périodes anciennes, les contaminants vieux auront un effet minime alors que les contaminants récents auront, eux, un effet majeur (Higham, 2011). Délibrias (1985) donne des données chiffrées sur les effets de conta-

minants récents sur les mesures C14 conventionnelles : 1% de carbone actuel contaminant suffit à faire dater des formations du Crétacé vers 37 ka uncal. BP². Les datations C14 du MIS 3 auraient tendance à être trop récentes (Higham, 2011), mais si un rajeunissement des dates est plus probable, il n'est pas systématique et d'importantes contaminations anciennes sont toujours envisageables.

Ces contaminations dépendent pour grande partie de l'histoire taphonomique et des contextes géologiques et physicochimiques des échantillons. Par exemple, dans la grotte Sesselfelsgrotte (datée d'environ 45 ka cal. BP), des percolations d'eau chargée en carbone récent ont entraîné des contaminations importantes. Pour les mêmes niveaux archéologiques, les datations obtenues à l'extérieur de la cavité sont plus récentes de plusieurs milliers d'années par rapport à l'intérieur (Richter, 2002 in Mellars, 2006a). Les informations concernant l'emplacement des échantillons ou leurs contextes taphonomiques sont très rarement précisées dans les publications, ce qui empêche alors toute revue critique des datations obtenues à cet égard.

Face à ces problèmes, les méthodes de prétraitement n'ont cessé d'évoluer (Blockley *et al.*, 2008), et les avancées récentes, telles que l'ultrafiltration, apportent des réponses au problème des contaminations pour les périodes anciennes (Bronk Ramsey *et al.*, 2004b ; Higham *et al.*, 2006). Les datations obtenues par ultrafiltration montrent qu'une bonne partie des échantillons datés par AMS classique serait à vieillir de 2 000 à 7 000 ans pour la fin du Paléolithique moyen et le début du Paléolithique supérieur (Higham *et al.*, 2006 ; Jacobi *et al.*, 2006 ; Higham, 2011). Elles sont encore néanmoins trop rares pour

¹ Tout au long de ce travail, l'abréviation "US" sera utilisée pour désigner une unité stratigraphique, un ensemble supposé cohérent se rapportant à une phase d'occupation donnée, comme équivalent au terme anglais "assemblage".

² Nous utiliserons l'abréviation « ka cal. BP » pour exprimer des âges en milliers d'années (« ka ») avant le présent (« BP », défini comme l'année 1950 ; Taylor et Aitken, 1997) en chronologie calendaire / calibrée (« cal. ») ou non (« uncal. »).

que notre étude ne puisse s'appuyer que sur ces dernières.

Les datations sur charbon sont également soumises à des problèmes de contamination et ne doivent pas nécessairement être considérées comme plus fiables que celles obtenues sur os (Higham, 2011 *contra* Jöris *et al.*, 2003).

C14 : AMS vs conventionnelles

La différence principale entre datations AMS (ou SMA, Spectrométrie de Masse par Accélérateur) et conventionnelles, réside dans la taille des échantillons, mais cette considération pratique influe sur les critères de fiabilité et de précision des datations (Taylor in Taylor et Aitken, 1997). La datation par AMS est très avantageuse car elle permet de dater des échantillons jusqu'à 1000 fois plus petits que la méthode conventionnelle, qui nécessite elle 100 g à 1 kg d'ossements (Délibrias, 1985).

Les datations conventionnelles forcent donc les archéologues à rassembler plusieurs ossements/charbons afin d'effectuer une mesure. Si la stratigraphie est peu fiable, on date alors quelque chose d'hétérogène (comme souligné par Delpech et Rigaud, 2001). La méthode AMS n'est pas sujette à ce problème et autorise par ailleurs de multiplier le nombre d'échantillons afin de vérifier l'homogénéité et la cohérence d'un ensemble daté. En permettant de plus nombreuses mesures, la méthode AMS peut améliorer la fiabilité de la datation d'un ensemble, mais seulement si davantage d'échantillons sont soumis à datation.

La méthode AMS permet également de dater des éléments très précis (par exemple un os rogné) améliorant ainsi l'adéquation entre datation et événement à dater. En contrepartie, il ne faut pas oublier qu'une datation AMS peut aussi poser d'importants problèmes de contexte : en mesurant un seul échantillon, on peut dater un élément purement intrusif (Pettitt *et al.*, 2003). Avec cette méthode, le problème repose encore plus dans le choix des échantillons à dater et donc sur la compréhension du contexte sédimentaire et des associations de vestiges.

La précision des dates AMS n'est pas forcément meilleure que celles des dates conventionnelles : les marges statistiques obtenues avec l'AMS sont proches de celles obtenues avec les compteurs de radioactivité les plus performants utilisés pour la méthode conventionnelle (Taylor in Taylor et Aitken, 1997 ; Bronk Ramsey *et al.*, 2004a).

Si la méthode AMS est avantageuse, elle n'est, en soit, pas plus fiable que la méthode conventionnelle. Si les dates conventionnelles ont tendance à être plus jeunes que les AMS au-delà de 20 000 ans (d'Errico *et al.*, 2006, 2011), ceci s'explique par l'évolution des méthodes de prétraitement plus que par la méthode elle-même (de nouvelles méthodes de prétraitement ayant été développées en même temps que les dates AMS s'imposaient). De plus, toutes les dates AMS ne se valent pas en termes de fiabilité, et la distinction classique C14 vs AMS ne permet donc pas d'isoler les datations les plus fiables (Bronk Ramsey *et al.*, 2004b ; Jacobi *et al.*, 2006 ; Higham *et al.*, 2006 ; Higham, 2011).

Dans le cadre de cette étude, assez peu de sites ont fourni à la fois des dates conventionnelles et AMS sur les mêmes niveaux, ce qui empêche de n'utiliser exclusivement que des dates AMS. Dès que possible cependant, la chronologie fournie par les deux types de dates a été comparée et les dates séparées par méthode quand ces dernières fournissaient des estimations chronologiques différentes.

C14 et fiabilité : contexte et technique

Il est important de comprendre que fiabilité et précision ne sont aucunement liées par une quelconque relation. L'écart-type (précision) ne doit pas être utilisé pour estimer la fiabilité d'une datation (Pettitt *et al.*, 2003). Un grand écart-type peut être dû à la petite taille ou l'ancienneté d'un échantillon qui empêche de multiplier les mesures, limitant les statistiques et aboutissant à un écart-type plus grand (Taylor in Taylor et Aitken, 1997). Une datation peut donc être très fiable mais peu précise, tout comme une datation avec un faible écart-type peut être peu fiable si le contexte a été mal compris par exemple.

Il est délicat d'évaluer la fiabilité de datations, qu'elles aient été obtenues dans les années 70 ou plus récemment. D'un point de vue technique, les méthodes de prétraitement et de mesure ont beaucoup évolué (ex : ultrafiltration, ABOX ; Bronk Ramsey *et al.*, 2004b ; Higham, 2011), ce qui fait que nous sommes naturellement plus sceptiques face à une datation réalisée anciennement par rapport à une plus récemment obtenue. Néanmoins, les données qui permettraient de se faire une idée sur la fiabilité d'une datation en termes techniques (taux de carbone, de collagène, analyse des isotopes stables ; Pettitt *et al.*, 2003) ne sont que rarement indiquées dans les publications.

Mais la partie technique des datations C14 n'est, quoi qu'il en soit, qu'une partie de l'estimation de la fiabilité d'un âge (Pettitt *et al.*, 2003 ; Higham, 2011) :

les paramètres physico-chimiques sont loin d'être prédominants et les études géoarchéologiques, taphonomiques et archéostratigraphiques sont essentielles. C'est le contexte qui prédomine le plus souvent pour déterminer la fiabilité d'une datation (par exemple la position dans la stratigraphie, l'intégrité de l'ensemble ou la relation entre échantillon mesuré et événement que l'on souhaite dater ; cf. Pettitt *et al.*, 2003). Le contexte, point le plus essentiel dans l'estimation de la fiabilité d'une datation, est aussi le point le plus difficile à estimer à partir de la seule lecture des publications.

Un autre problème est l'« illusion » de précision induite par un faible nombre de datations effectuées sur un ensemble. Un ensemble où seulement quelques datations ont été réalisées aura potentiellement une distribution de dates plus « concentrée » dans le temps qu'un autre où de nombreuses datations auront pu être obtenues. Si, pour un événement, on mesure un seul échantillon on aura tendance à corréler l'âge de l'échantillon à l'âge de l'événement. Si pour ce même événement, on mesure une dizaine d'échantillons, on obtiendra un domaine d'âge pour l'événement en question. Ainsi, paradoxalement, quand on augmente le nombre de datations, on peut potentiellement « réduire » notre précision sur l'estimation de l'âge d'un événement.

C14 : calibration

Avec les contaminations, la calibration constitue le deuxième défi technique des datations C14 (Bronk Ramsey, 2008). Le décalage entre âge carbone 14 et âge calendaire est dû au fait que l'hypothèse de travail d'un taux de ^{14}C atmosphérique constant s'est très vite avérée comme erronée (Délibrias, 1985). Les changements du taux de production de ^{14}C en haute atmosphère sont essentiellement dus aux variations passées de l'intensité du champ magnétique terrestre et de l'activité solaire (tâches solaires ; Taylor in Taylor et Aitken, 1997 ; Bronk Ramsey, 2008).

Toutes les dates C14 exploitées dans ce travail ont été calibrées suivant la courbe de calibration consensus actuelle INTCAL09 (Reimer *et al.*, 2009) avec le logiciel OxCal. Pour la période entre 30 et 45 ka, les âges calibrés ont tendance à être systématiquement plus anciens d'environ 4 000 ans. Néanmoins, la courbe de calibration n'est pas linéaire, et l'existence de plateaux, pics et autres « zigzags » resserrés peuvent impliquer plusieurs âges possibles pour une seule date non calibrée (cf. Chapitre II.2, Fig. II.2). La calibration des dates C14 est donc essentielle avant toute analyse. L'existence de plateaux et pics encore non détectés dans la courbe INTCAL09 est possible et il est donc probable que les âges calibrés fournis

ici seront prochainement amenés à évoluer (Reimer *et al.*, 2009).

Datations par Uranium/Thorium

La méthode de datation U/Th est basée sur la désintégration de l'uranium ^{238}U en ses éléments fils. Les mesures des rapports $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$ et $^{234}\text{U}/^{238}\text{U}$ permettent de dater des échantillons dont l'âge est compris entre une centaine et un demi-million d'années (Schwarcz in Taylor et Aitken, 1997 ; Couchoud, 2006).

Les matériaux datables sont ceux issus de la précipitation de calcite, qu'il s'agisse de spéléothèmes (utilisation la plus répandue) ou de tout autre dépôt carbonaté (lacustres, coquillages...). En théorie, il est possible de dater des dents et des os, mais les problèmes de migration d'uranium post-dépôt dans ces matériaux rendent les datations problématiques (Schwarcz in Taylor et Aitken, op. cit.). Les datations U/Th sont tout de même utilisées sur les dents en combinaison avec les méthodes ESR.

Les mesures sont typiquement effectuées par comptage alpha, TIMS (*thermal ionization mass spectrometry*, spectrométrie de masse par ionisation thermique) et ICP-MS (*inductively coupled mass spectrometry*, spectrométrie de masse inductive couplée). Les mesures par TIMS permettent une précision bien supérieure (erreur de 1% contre 5-10% pour les mesures par comptage alpha ; Couchoud, 2006). Le problème technique principal des datations U/Th est la possibilité de contaminations par du thorium qui a pour effet de vieillir les échantillons. Le rapport $^{230}\text{Th}/^{232}\text{Th}$, s'il est élevé (supérieur à 20 selon Clot, 1989 ; Schwarcz in Taylor et Aitken, 1997 ; Couchoud, 2006), permet d'écarter toute contamination importante.

Afin de dater un niveau archéologique, les datations U/Th sont réalisées préférentiellement sur les planchers stalagmitiques qui encadrent un niveau. Les datations U/Th ne datent par conséquent que rarement le niveau lui-même. Ici encore, le « contexte » est donc important : un plancher peut être plus vieux que les dépôts sur lesquels il repose, des planchers flottants pouvant subsister dans certaines cavités. C'est le cas par exemple de l'ensemble 3 de l'Igüe des Rameaux, où une vidange partielle des dépôts a laissé en place des planchers flottants (Rouzaud *et al.*, 1990).

Datations basées sur le piégeage d'électrons (ESR, TL, OSL)

Les méthodes de datations par ESR (*electron spin resonance* ou RSE résonance de spin électronique),

TL (thermoluminescence) et OSL (*optically stimulated luminescence*, luminescence optiquement stimulée) relèvent toutes des méthodes de datations s'appuyant sur l'existence de défauts dans les structures cristallines, agissant comme piège à électrons (Aitken in Taylor et Aitken, 1997). Ces trois méthodes recouvrent largement notre période chronologique (de quelques milliers d'années jusqu'à 1 Ma pour la TL et l'OSL, 2 Ma voire plus pour l'ESR).

L'ESR ne s'applique typiquement qu'à l'émail dentaire ; bien que d'autres matériaux soient en théorie utilisables, les résultats obtenus sont sujets à des biais importants (Grün in Taylor et Aitken, 1997).

TL et OSL sont applicables à une grande variété de matériaux (chauffés pour la TL, exposés à la lumière pour l'OSL). L'OSL est encore très peu répandue et la TL s'applique majoritairement en Préhistoire aux éléments lithiques chauffés (Guibert *et al.*, 2008). Cette caractéristique réduit les possibilités d'applications de la TL aux repaires d'hyènes où les silex brûlés sont quasi inexistantes et, par nature, caractérisent des phases d'occupation différentes.

Les deux problèmes techniques principaux de ces méthodes sont l'estimation de la dose annuelle (placement de dosimètres) et la remise à zéro des pièges qui n'est pas toujours totale (Aitken in Taylor et Aitken, 1997 ; Grün in Taylor et Aitken, op. cit.).

Pour l'ESR, la mesure d'échantillons aux concentrations en uranium différentes permet de s'affranchir du calcul de la dose annuelle (Grün in Taylor et Aitken, 1997). L'ESR est ainsi applicable à des échantillons provenant de collections de musées. Les dosimètres sont par contre obligatoires pour la TL et l'OSL (Aitken in Taylor et Aitken, 1997). Pour Moscerini (Italie), l'absence de mesures de dose annuelle a empêché les auteurs des datations ESR de fournir des écarts-types pour leurs estimations d'âge (Schwarcz *et al.*, 1991), et ces datations n'ont donc pas été retenues dans notre étude.

La remise à zéro n'est pas problématique pour l'émail dentaire (ESR), étant donné que celui-ci, créé dans le temps de vie de l'animal, n'a pas eu le temps d'accumuler une dose conséquente avant l'événement que l'on veut dater (la mort de l'animal). Cependant, l'ESR est problématique étant donné que l'émail et la dentine (qui lui est accolée) sont connus pour intégrer dans leur structure de l'uranium une fois enfouis dans les sédiments (Grün in Taylor et Aitken, 1997). Deux modèles principaux d'intégration (LU, *Linear Uptake*, et EU, *Early Uptake*) permettent d'obtenir deux possibles datations. L'âge réel se situe théoriquement

entre les estimations LU et EU (Grün in Taylor et Aitken, op. cit.). Dans notre étude, dates ESR LU et EU ont été intégrées séparément. Les dates LU, plus anciennes, sont souvent plus proches des estimations d'âge attendues selon les attributions chrono-culturelles. La datation EU peut être utilisée comme un âge minimal. La combinaison des datations ESR et U/Th permet de s'affranchir du problème d'intégration (Grün in Taylor et Aitken, op. cit.).

1.2 BIOSTRATIGRAPHIE

La biostratigraphie s'appuie sur l'établissement de biozones, elles-mêmes établies à partir de trois critères principaux : degré d'évolution des taxons caractéristiques de lignées guides, associations de taxons et formes caractéristiques (e.g. Hedberg, 1976 ; Guérin, 1980 ; Delpech, 2005, 2007).

Notre base de données « sites à hyènes » se concentre uniquement sur les US du Pléistocène supérieur. La distinction entre Pléistocène inférieur/moyen et supérieur ne sera pas discutée en détail pour chaque US intégrée dans les bases de données. L'attribution des US au Pléistocène supérieur repose intégralement sur les études biostratigraphiques. La présence d'*Equus caballus ssp.*, l'absence d'*Hemitragus*, le stade évolutif de l'Ours des cavernes (*Ursus spelaeus*) et bien d'autres éléments rendent la distinction d'US du Pléistocène supérieur très rarement problématique (mais voir Tournepiche, 2009 pour le cas de Fontéchevade). Le Pléistocène supérieur correspond aux biozones 25 et 26 de Guérin (1980) mais ce découpage n'est pas suffisamment précis pour fournir des éléments de datation.

La biostratigraphie est un outil de datation relative puissant, mais les différentes disciplines qui la nourrissent donnent des informations chronologiques dont la fiabilité et la précision diffèrent largement. Les informations chronologiques issues de l'étude des degrés d'évolution des taxons sont les plus fiables, mais aussi les moins précises, ces études fournissant souvent des fourchettes d'âge larges (par exemple pour le Cheval voir Prat, 1968 ; Guadelli, 1987). Comme résumé par Cordy (1992) « *la biozonation évolutive devient trop grossière pour dater tous ces gisements et il serait nécessaire d'utiliser dès lors une biozonation de type bio-climatologique* ». Les associations fauniques procurent des informations chronologiques plus fines et sont souvent utilisées pour préciser la chronologie des dépôts, mais elles sont soumises à de nombreux problèmes (cf. quelques exemples ci-dessous et Discamps, 2008 pour une discussion plus détaillée).

La variabilité climatique importante et cyclique du Pléistocène supérieur (Danschgaard-Oeschger, événements d'Heinrich) pourrait théoriquement aboutir à des écosystèmes proches mais séparés dans le temps, et donc à des associations fauniques quasi identiques mais non contemporaines. Étant donné que les lignées guides ne fournissent que des données à plus grande échelle chronologique, l'utilisation des associations fauniques seules comme méthode de datation paraît biaisée.

Pour le Sud-Ouest de la France, entre MIS 5 et 3, nous montrerons que des associations fauniques très proches se retrouvent à des périodes de temps différentes (cf. Chapitre III.1). Si, d'une manière générale, des récurrences fortes apparaissent pour certaines périodes (comme par exemple l'association MIS 5 / taxons sylvestres), dans le détail, la variabilité des associations fauniques est particulièrement importante, à la fois dans le temps et dans l'espace, de sorte que l'établissement de biozones d'associations fauniques se révèle particulièrement risqué. Par exemple, les niveaux MTA du Pech de l'Azé I, que les datations absolues et l'archéostratigraphie placent dans le MIS 3, présentent des associations fauniques dominées par le Cerf (Rendu, 2010a), très proches de celles classiquement attribuées au MIS 5. Dans le cadre de ce travail, nous avons donc décidé de ne pas utiliser les associations fauniques comme éléments de datations (*contra* Discamps, 2008), tant les risques de raisonnement circulaire sont omniprésents.

Cette précaution a été prise pour le reste de l'Europe : les découpages biostratigraphiques bio-climatologiques régionaux n'ont pas été considérés afin d'éviter les raisonnements circulaires. Une exception notable à cette règle concerne le Royaume-Uni où des travaux récents de révision biostratigraphique (Currant et Jacobi, 2001, 2011), agrémentés de nombreuses nouvelles datations directes, ont montré que des associations fauniques radicalement différentes dans leur composition spécifique se sont succédées, et ce sûrement à la suite des modifications du caractère insulaire ou continental de l'archipel britannique. Cette succession est radicalement différente de ce qui est connu pour le Sud-Ouest de la France car la variabilité des associations fauniques s'explique par des différences en termes de présence/absence d'espèces plutôt que de simples fluctuations d'abondances de taxons. Le choix de conserver les biozonations britanniques a également été motivé par l'absence pour cette région d'éléments de datations archéostratigraphiques pour une bonne partie des MIS 5 à 3, le peuplement humain y étant discret voire absent (White et Pettitt, 2011).

1.3 ARCHÉOSTRATIGRAPHIE

L'archéostratigraphie, comme la biostratigraphie, est basée sur des principes géologiques classiques et éprouvés tels que la succession stratigraphique (Steno, 1669 ; Hedberg, 1976 ; Harris, 1979) : les industries lithiques peuvent apporter des informations en termes de périodisation et de chronologie relative quand des successions récurrentes de technocomplexes bien définis sont identifiées.

À l'échelle européenne, au sein du Paléolithique moyen, les relations entre systèmes techniques et chronologie sont peu connues et les différentes techniques de taille identifiées sont parfois considérées comme ubiquistes (e.g. Rolland et Dibble, 1990). Dans notre étude, les dénominations de faciès moustériens définis dans les différentes régions européennes n'ont pas été utilisés et seule une appellation « Moustérien » au sens général a été conservée (sauf pour le Sud-Ouest de la France), réduisant par la même la précision atteinte mais assurant une fiabilité de l'attribution chronologique.

À l'inverse, pour le Paléolithique supérieur, les définitions des technocomplexes lithiques ainsi que celles de leur succession font l'objet d'un consensus, ce qui favorise l'utilisation des industries lithiques comme pourvoyeurs d'informations chronologiques (e.g. Kozłowski, 2005 ; cf. discussion détaillée en Chapitre II.3). Les travaux sur les « interstratifications » Châtelperronien - Aurignacien ont démontré que ces dernières résultaient de la combinaison de processus post-dépositionnels et de méthodes de fouilles inappropriées (Zilhão et d'Errico, 1999 ; Bordes, 2002, 2003 ; Zilhão *et al.*, 2006). Ces études ont permis de lever les doutes qui existaient auparavant sur la chronologie de ces technocomplexes en réfutant l'hypothèse des « interstratifications ».

Nous avons tenté pour chaque ensemble intégré dans la base de données d'aborder les attributions chronoculturelles proposées par les auteurs avec un regard critique, en s'appuyant sur nos connaissances de base en technotypologie lithique. Pour les cas les plus douteux, et quand les éléments publiés permettaient une discussion suffisante, nous avons fait appel à certains spécialistes*.

Le retour aux publications princeps a, par exemple, permis d'identifier certains problèmes résultants de

* Nous les remercions tous, particulièrement François Bachelier, Jean-Guillaume Bordes, Anne Delagnes, Damien Flas, Jacques Jaubert, Mathieu Langlais, Michel Lenoir et Alexandre Michel.

dénominations changeantes, comme l'appellation « Aurignacien » qui avait au début du XX^e siècle une autre valeur chronologique (Breuil, 1913) : c'est ainsi par exemple que l'attribution originale à l'« Aurignacien » d'une couche du Font de Gaume a été reprise telle quelle dans certaines publications ultérieures, alors qu'elle correspond en réalité à un Paléolithique supérieur indéterminé.

Pour les repaires d'hyènes, les séries lithiques sont souvent modestes, ce qui limite la précision des attributions chronoculturelles. Par conséquent, seules des dénominations générales (e.g. Aurignacien plutôt que Aurignacien ancien) ont été conservées pour la base de données « sites à hyènes » afin de favoriser la fiabilité, au détriment de la précision. De plus, l'association entre vestiges lithiques et restes de faune n'est pas toujours avérée. C'est alors le croisement avec des données d'autres disciplines (géoarchéologie et taphonomie des dépôts, biostratigraphie, datations absolues) qui permet de définir si un repaire peut être considéré comme contemporain d'un technocomplexe donné.

Sud-Ouest de la France

Dans le Sud-Ouest de la France, les travaux récents ont permis d'identifier plusieurs technocomplexes dont la définition a été formalisée sur la base de descriptions de critères technologiques et typologiques* (Tabl. II.1, et références incluses). Ces travaux permettent désormais d'établir des attributions chronoculturelles relativement précises pour un nombre important d'ensembles archéologiques. La séquence classique s'étale ainsi du Moustérien à l'Aurignacien ancien.

L'interprétation de la variabilité des industries moustériennes reste encore largement débattue, et ce depuis le débat entre Bordes et Binford. Les différents faciès identifiés au sein du Moustérien ont tour à tour été interprétés comme reflétant des paramètres culturels, fonctionnels, chronologiques, géographiques ou environnementaux (Bordes, 1950, 1953, 1981 ; Binford et Binford, 1966 ; Rolland and Dibble, 1990 ; Mellars, 1996). Ces dernières années, de nombreuses avancées ont considérablement renouvelé le débat : la révision technotypologique des différents technocomplexes moustériens (cf. références du Tabl. II.1 ; Delagnes *et al.*, 2007), la reprise de fouille de plusieurs séquences clés, la découverte de

nombreux nouveaux gisements (grâce notamment à l'apport de l'archéologie préventive), l'acquisition de nouvelles dates absolues (Guibert *et al.*, 2008), le développement de nouvelles méthodes d'analyse des vestiges, etc. Pour ce dernier point par exemple, les analyses tracéologiques ont montré que la variabilité du Moustérien ne pouvait pas être expliquée seulement par des différences dans la fonctionnalité des outils recherchés (Beyries, 1987 ; Claud, 2008). Si la fonction des sites et la disponibilité en matières premières aptes à la taille semblent des paramètres importants dans l'explication de la diversité du/des Moustérien(s), il semble toujours possible d'identifier des technocomplexes qui ont au moins un sens chronostratigraphique. Les travaux menés sur les archéoséquences (Jaubert, 2010 ; Jaubert, sous presse ; Jaubert *et al.*, sous presse) ont montré que, quand toutes les séquences sont prises en compte, une succession stratigraphique récurrente peut être mise en évidence. Le Tabl. II.2 (qui inclut à la fois gisements en grotte et de plein-air) résume l'ensemble des successions stratigraphiques identifiées et montre la réalité de la séquence chronostratigraphique identifiée entre les technocomplexes moustériens. Par exemple, pour les trois séquences où des niveaux de Moustérien Quina et de MTA ont été identifiés, le Quina se retrouve systématiquement sous le MTA.

Un certain nombre d'anomalies précédemment notées dans la succession classique (e.g., Bordes, 1981 ; Mellars, 1996) sont désormais à rejeter au regard de travaux récents de révision technotypologique de ces séquences (Park, 2007 sur La Quina ; Faivre, 2008 sur Combe-Grenal). Le groupe « AnteQuina » défini ici correspond au regroupement de plusieurs technocomplexes différents (souvent de débitage Levallois) d'âge Pléistocène supérieur qui se retrouvent systématiquement sous le Moustérien type Quina mais dont l'organisation chronostratigraphique (entre eux) reste obscure (Jaubert, 2010, sous presse).

L'existence, au sommet de quelques séquences et au-dessus d'un Moustérien de débitage Discoïde à denticulés (e.g. Rochers de Villeneuve), d'un Moustérien à débitage Levallois et grands racloirs est difficile à prendre en compte, tant sa caractérisation n'en est aujourd'hui qu'à ses prémices (Asselin, 2005 ; Jaubert, 2010 ; Jaubert *et al.*, sous presse). Ce technocomplexe pourrait être présent dans plusieurs repaires d'hyènes (Rochers de Villeneuve cf. Asselin, 2005 ; Plumettes ? cf. Airvaux, 1987 ; Primault, 2003) et dans certaines séquences anthropiques comme peut-être au Moustier (Jaubert *et al.*, sous presse), à la Grotte du Bison à Arcy (Lhomme *et al.*, 2005) et mélangé à d'autres composantes dans le niveau EJOP sup. de Saint-Césaire (Bachelierie, 2011).

* Cette archéostratigraphie du Moustérien s'est notamment cristallisée au travers du groupe de travail de l'atelier A3 (« Technologie des systèmes techniques », resp. L. Bourguignon, A. Delagnes et M. Lenoir) de l'ACR « Le Paléolithique moyen d'Aquitaine : émergence, développement & variabilité » dirigé par J. Jaubert et J.-P. Texier, entre 2003 et 2006.

Plus ancien

Plus récent

	Nom complet	Principales caractéristiques typotechnologiques	Principales références
	Auria	Débitage : Production indépendante de lames et lamelles (pièces carénées). Produits : Grandes et robustes lames unipolaires > grattoirs et lames retouchées. Petites lamelles à profil courbe > non retouchées ou Dufour.	Bon, 2002 ; Bordes, 2002, 2006 ; Teyssandier, 2006, 2007, 2008
	ProtoA	Débitage : Production de lames et de lamelles par réduction continue. Pièces carénées rares. Produits : Petites lames > le plus souvent non retouchées. Nombreuses lamelles rectilignes de grande taille > Dufour.	
	Chatel	Débitage : Production laminaire uniquement. Produits : Petites lames larges et rectilignes > pointes de Châtelperron.	Pelegrin, 1995 ; Connet, 2002
	DiscoDent	Moustérien à denticulés de débitage Discoïde. Débitage : Production d'éclats, débitage Discoïde. Produits : Éclats triangulaires épais, éclats asymétriques > pointes pseudo-Levallois.	Bordes, 1953 ; Boëda, 1993 ; Mourre, 2003 ; Thiebaut, 2005, 2007
	MTA	Moustérien de tradition acheuléenne Débitage : Production d'éclats et d'éclats allongés, parfois débitage Discoïde + Façonnage. Produits : Éclats, éclats allongés, petits bifaces moustériens, cordiformes, triangulaires.	Bordes, 1954-55 ; Pelegrin, 1990 ; Sorressi, 2002, 2004
	LevDent	Moustérien à denticulés de débitage Levallois Débitage : Production d'éclats, débitage Levallois récurrent centripète + Discoïde. Produits : Matrices Levallois (éclats centripètes) > Denticulés, encoches et racloirs.	Park, 2007 ; Jaubert <i>et al.</i> , 2008
	Quina	Moustérien Quina Débitage : Production d'éclats, débitage Quina. Produits : Éclats épais à section asymétrique, éclats corticaux > retouche Quina, racloirs Quina, limaces	Turq, 1988 ; Bourguignon, 1997 ; Hiscock <i>et al.</i> , 2009
	"AnteQuina"	Regroupement de l'Asinipodien, des moustériens "typique" et "Ferrassie" Débitage : Production d'éclats, débitage Levallois à différentes modalités (récurrent, centripète, uni- ou bipolaire) Produits : Éclats Levallois, petits éclats Levallois (Asinipodien), lames Levallois > racloirs simples, doubles ou convergents, pointes moustériennes.	Meignen, 1993 ; McPherron et Dibble, 1999

Tabl. II.1 : Caractéristiques technotypologiques et position stratigraphique des principaux technocomplexes analysés pour le Sud-Ouest de la France (modifié d'après Discamps *et al.*, 2011). Le Moustérien final à débitage Levallois et grands racloirs n'est pas inclus dans ce tableau.

		B : Niveau au-dessus				
		« AnteQuina »	Quina	LevDent	MTA	DiscoDent
A : Niveau en-dessous	DiscoDent	0	0	0	0	
	MTA	0	0	0		3 (Quina, Saint-Césaire, Brouilaud)
	LevDent	0	0		1 (Quina)	1 (Quina)
	Quina	0		2 (Jonzac, Quina)	3 (Rochette, Quina, Jonzac)	6 (Chadourne, Placard, Puycelci, Haute-roche, Combe-Grenal, Quina)
	« AnteQuina »		4 (Roc de Marsal, Combe-Grenal, Caminade, Vaufrey)	0	2 (Quina, Pech de l'Azé IV)	0

Tabl. II.2 : Nombre de successions stratigraphiques observées entre les différents technocomplexes moustériens du Sud-Ouest de la France (modifié d'après Discamps et al., 2011, et incluant des données de Jaubert, 2010 ; Jaubert, sous presse ; Jaubert et al., sous presse). Les chiffres indiquent le nombre de séquences où les deux technocomplexes A et B sont trouvés dans des US l'une au-dessous de l'autre (A sous B), que ce soit avec ou sans niveau(x) intermédiaire(s) les séparant. Le nom des séquences où ces successions sont retrouvées est indiqué entre parenthèses. Le Moustérien final à débitage Levallois et grands racloirs n'est pas inclus dans ce tableau.

Afin d'obtenir des attributions chronoculturelles fiables pour les sites de notre corpus qui le permettraient (matériel lithique suffisamment abondant, études disponibles... c.a.d. essentiellement des sites anthropiques), nous avons mis en place une collaboration avec deux préhistoriens lithiciens (Jacques Jaubert pour le Moustérien et François Bachellerie pour le Paléolithique supérieur ancien) dans le cadre d'un article commun (Discamps et al., 2011).

La séquence des technocomplexes moustériens utilisée ici (« AnteQuina » > Quina > LevDent > MTA > DiscoDent > Levallois grands racloirs ?) ne concerne que le Pléistocène supérieur du Sud-Ouest de la France, et se limite essentiellement à la partie septentrionale du bassin aquitain. Le Vasconien est exclu de la présente analyse, sa position chronologique demeurant incertaine (González Echegaray et Freeman, 1998). Cette séquence n'est pas exempte de défauts, et il est clair que de nombreuses corrections et précisions seront à apporter dans le futur. Elle n'a été utilisée que pour établir des corrélations entre séquences.

La fiabilité de cette approche pourra être vérifiée, les successions stratigraphiques originelles étant représentées en Chapitre III.1. Il convient cependant de noter qu'aucune anomalie stratigraphique n'est perceptible pour les séquences intégrées dans notre corpus.

Cette séquence n'est pas en contradiction avec les datations absolues (*contra* Vieilleigne et al., 2008) si l'on considère les importants écarts-types de la majorité des datations du Moustérien et les problèmes de fiabilité existant pour les datations C14 en limite de méthode et les datations ESR et TL obtenues anciennement (cf. 1.1 ; Guibert et al., 2008).

Il est particulièrement important de souligner que les technocomplexes définis dans ce travail ne le sont qu'à but purement archéostratigraphique : ils n'ont aucune valeur culturelle particulière, et sont seulement exploités afin de corréler les séquences entre elles (cf. définition de l'AnteQuina).

1.4 MÉTHODES NON INTÉGRÉES

La palynologie des séquences continentales n'a pas été utilisée en tant que source d'informations chronologiques. d'Errico et Sánchez Goñi (2003) résumement les problèmes qui lui sont associés : faible résolution, hiatus sédimentaires, signal trop local, etc.

Les études palynologiques sur les coprolithes sont, de plus, sujettes à différents problèmes issus du comportement des hyènes. Les pollens qu'elles ingèrent proviennent principalement de l'eau et des proies qu'elles consomment. Selon leur territoire, le signal peut être soit local ou au contraire régional (Carrión *et al.*, 2001 ; Sánchez Goñi, comm. pers.). Ce paramètre est de fait souvent incontrôlable (mais voir travaux d'expérimentation en cours de Fernández-Jalvo *et al.*, 2010 pour s'affranchir de ces biais). De plus, Clot (1989) rappelle l'existence d'un « phénomène coprolithe » : les spectres polliniques peuvent être dominés à 90 % par des herbacées à cause de la consommation par les hyènes des contenus stomacaux de leurs proies.

Les considérations paléoenvironnementales issues des études sédimentologiques se sont montrées parfois basées sur une mauvaise compréhension des phénomènes naturels à l'origine des dépôts (travaux de Texier, 2000, 2009). Les mêmes remarques que pour la biostratigraphie s'appliquent de plus aux attributions chronoclimatiques classiques basées sur la sédimentologie (mauvaise caractérisation de la variabilité climatique millénaire ? raisonnement circulaire ?). La sédimentologie n'a donc pas été utilisée dans notre étude comme méthode de datation.

CHAPITRE II.2 PALÉODÉMOGRAPHIE : MÉTHODES ET BASE DE DONNÉES

2.1 APPROCHE(S) PALÉODÉMOGRAPHIQUE(S)

La qualité d'enregistrement des registres archéologiques et paléontologiques empêche souvent les archéologues et paléontologues d'estimer la démographie ou la densité de populations passées, qu'elles soient animales ou humaines. Plusieurs grands types de méthodes, s'appuyant sur des jeux de données différents, ont cependant été développés. Ces approches sont ici présentées afin d'expliquer nos choix méthodologiques.

Marqueurs génétiques

Il est possible d'établir des inférences démographiques à partir de données génétiques (e.g. Excoffier, 2002 ; Hofreiter *et al.*, 2004 ; Shapiro *et al.*, 2004). L'établissement de telles estimations démographiques repose sur des modèles mathématiques. Ces derniers reconstituent les dynamiques démographiques qui sont, en théorie, les plus à même d'expliquer l'histoire des flux génétiques (e.g. programme BEAST, Shapiro *et al.*, op. cit.). La fiabilité de ces estimations démographiques dépend pour partie du nombre d'échantillons intégrés dans les modèles mathématiques (Dodge, sous presse). Ceci est problématique car l'obtention de données génétiques est coûteuse et particulièrement délicate pour les périodes anciennes (dégradation de l'ADN). Ce type d'approche a déjà été initié sur les hyènes des cavernes par Dodge (sous presse, p. 9), mais les résultats ne sont pour le moment pas disponibles.

Profils de mortalité

Rarement utilisé pour des périodes anciennes (mais voir Trinkaus, 2011) alors que fréquemment employé en anthropologie funéraire, l'établissement de profils de mortalité permet des estimations paléodémographiques au travers notamment des calculs de proportions de squelettes d'immaturs (voir Bocquet-Appel, 2008 pour une synthèse). En ce qui concerne les hyènes des cavernes, cette méthode a été appliquée par Turner (1981) pour les populations britanniques. Plusieurs problèmes s'opposent pourtant à l'utilisation de cette méthode pour les hyènes :

- la représentativité de la population étudiée : certaines hyènes peuvent mourir en dehors du repaire et les immatures dans des petits couloirs peu accessibles qui n'ont pas forcément été fouillés. Le cannibalisme n'est pas rare chez l'Hyène (Kruuk, 1972), ce qui peut entraîner une destruction préférentielle des restes de jeunes individus (dont les dents sont plus à même d'être entièrement digérées) ;
- les méthodes de fouilles, et notamment de tamisage, influent de manière considérable sur l'abondance des dents lactéales (Villa *et al.*, 2004, 2010) ;
- l'exploitation des stades d'usure dentaire : des régimes alimentaires différents peuvent, à eux seuls, conduire à des stades d'usure différents pour un âge donné. De plus, la structuration sociale des clans d'hyènes induit des accès différés à la nourriture selon le rang social, et donc des usures différentielles, certains consommant plus de viande et d'autres plus d'ossements (Kruuk, 1972 ; Holekamp et Dloniak, 2010) ;
- les gisements publiés avec une étude des profils de mortalité d'hyènes sont très rares ;
- ces estimations restent locales, à l'échelle d'un site, et n'informent pas ou peu sur la démographie régionale d'une population.

Référentiels actuels, méthodes indirectes

De manière indirecte, il est possible, en comparant avec des données actuelles de densité de chasseurs-cueilleurs par exemple, d'apprécier une paléodémographie, en l'extrapolant depuis la taille de l'aire géographique de distribution supposée ou le type d'environnement reconstruit (Delpech, 1999 ; Bocquet-Appel et Demars, 2000a ; Binford, 2001). Ces estimations ne sont cependant pas comparables à d'autres paramètres tels que la biomasse (car ils en sont directement issus), ce qui limite leur utilité dans le cadre de la présente étude.

Dans une autre méthode indirecte, Stiner et ses collaborateurs (1999, 2008) exploitent, comme signal paléodémographique, la proportion dans le régime

alimentaire humain entre petites proies à déplacement et reproduction rapides d'un côté (e.g. oiseaux, lagomorphes), lentes de l'autre (e.g. tortues, coquillages). L'exploitation plus importante de petites proies rapides, plus difficiles à attraper, peut effectivement être considérée comme résultant d'une pression démographique sur les groupes humains, qui diversifient alors leur régime alimentaire. Cette méthode n'est pas applicable aux hyènes, dont la consommation de petites proies reste anecdotique (moins de 0,05 % des proies cf. Kruuk, 1972 ; Cooper *et al.*, 1999).

Représentativité dans les séquences

Certains auteurs (Straus, 1982 ; Lindly, 1988) se sont appuyés sur les rapports Carnivores/Ongulés pour estimer l'abondance des hyènes. De tels calculs sont néanmoins discutables, tant les rapports Carnivores/Ongulés sont influencés par de nombreux paramètres :

- des différences taphonomiques (conservation différentielle entre taxons, taux de fragmentation) ;
- les méthodes d'analyse (détermination des fragments diaphysaires ? unités et méthodes de décomptes ?) ;
- les méthodes de fouille (une fouille ancienne aura tendance à récolter préférentiellement des os plus complets, donc ceux de Carnivores plutôt que d'Herbivores dans un repaire) ;
- la variabilité des ensembles osseux créés par l'Hyène (Lam, 1992 ; Fosse, 1997 ; Brugal *et al.*, 1997) ;
- le type et la fonction du site (repaire, avens-pièges, sites anthropiques, etc).

Ces estimations sont peu fiables et trop locales pour être porteuses d'informations paléodémographiques régionales.

Distributions des vestiges archéologiques

Les populations passées humaines ou animales ont laissé derrière elles des vestiges archéologiques ou paléontologiques. L'abondance de ces traces peut alors potentiellement constituer un marqueur paléodémographique des populations. Formulé autrement : « *par unité de temps, il existe une relation entre, d'une part, la quantité de vestiges produits et, d'autre part, la population qui les a générés* » (Bocquet-Appel, 2008, p. 117).

Cette méthode est la plus répandue pour les périodes anciennes. En pratique, elle consiste à dénombrer, par tranche de temps et dans un espace géogra-

phique défini, le nombre de sites, d'US, de datations, d'éléments architecturaux ou de vestiges archéologiques ou paléontologiques de toutes sortes.

C'est ainsi la distribution chronologique des fréquences d'objets / sites / niveaux / dates qui est utilisée comme estimation paléodémographique.

Ce type d'approche a été utilisé dans de nombreux contextes géographiques et chronologiques et pour différentes populations : depuis la démographie des proboscidiens sur les derniers 3 millions d'années (Ballenger et Marbry, 2011) jusqu'à la transition démographique néolithique en Mésoamérique (Lesure, 2008), en passant par les populations de chasseurs-cueilleurs paléolithiques (e.g. Bocquet-Appel et Demars, 2000b ; Bocquet-Appel *et al.*, 2005 ; d'Errico *et al.*, 2006 ; Vermeersch, 2005 ; Steele, 2010 ; Williams *et al.*, 2010 ; Bradtmöller *et al.*, sous presse), les cerfs européens (Sommer *et al.*, 2008), les bisons nord américains (Shapiro *et al.*, 2004), les populations sibériennes de mammoths (Nikolskiy *et al.*, sous presse) et d'autres herbivores (MacPhee *et al.*, 2002). Cette approche est également appliquée pour l'étude de phénomènes géologiques (Ballenger et Marbry, 2011 ; Chiverrell *et al.*, 2011) et même à des pièces de monnaie (Peros *et al.*, 2010).

Les auteurs font souvent appel à des méthodes classiques de décompte par tranche de temps (e.g. Bocquet-Appel et Demars, 2000b ; MacPhee *et al.*, 2002 ; Bocquet-Appel *et al.*, 2005 ; d'Errico *et al.*, 2006 ; Peros *et al.*, 2010 ; Ballenger et Marbry, 2011 ; Nikolskiy *et al.*, sous presse) ou, plus rarement, à des approches de types bayésiennes (e.g. Vermeersch, 2005 ; Sommer *et al.*, 2008 ; Buchanan *et al.*, 2010 ; Steele, 2010 ; Williams *et al.*, 2010 ; Chiverrell *et al.*, 2011 ; Bradtmöller *et al.*, sous presse), favorisées ces dernières années par la popularisation de suites logicielles performantes (OxCal, Calib, CalPal...)*.

Ces approches reposent sur le postulat que la relation entre nombres de vestiges et démographie de la population qui les a accumulés est restée linéaire et uniforme au fil du temps (Bocquet-Appel *et al.*, 2005). Ceci est discutable pour les groupes humains paléolithiques : une mobilité plus importante des groupes peut produire plus de sites archéologiques

* Dans ce dernier cas, la méthode est souvent dénommée « CPF » pour « cumulative probability function » (Chiverrell *et al.*, 2011), « SPD » pour « summed probability distribution » ou « SCPD » pour « summed calibrated probability distributions » (e.g. Buchanan *et al.*, 2010 ; Steele, 2010), c'est à dire « sommes des distributions de probabilités » (sous entendu, de datations).

pour une même population. De même, une occupation plus intense des milieux karstiques au détriment des installations de plein-air influe sur la « visibilité archéologique » des paléolithiques. Ce type d'hypothèses est privilégié par Williams et collaborateurs (2010) qui interprètent l'augmentation du nombre de sites archéologiques comme le signe de changements des modalités d'occupation du territoire plutôt que d'un accroissement démographique. Par conséquent, la paléodémographie humaine est particulièrement difficile à estimer à partir des distributions chronologiques de vestiges archéologiques.

Des changements importants dans les modalités d'occupation du territoire ne sont pas documentés pour l'Hyène actuellement. Par ailleurs, la palette comportementale de l'Hyène, bien qu'importante, semble en ce domaine moindre que celle de l'Homme (Holekamp et Dloniak, 2010). On peut donc supposer que ces biais sont moins importants pour les populations d'hyènes que pour les groupes humains, même s'ils sont toujours présents (variabilité des repaires d'hyènes cf. Lam, 1992 ; Fosse, 1997 ; Brugal *et al.*, 1997).

Notre hypothèse de travail sera la suivante : si plus d'hyènes occupaient un territoire à un moment donné, elles auront accumulé proportionnellement plus de vestiges. Ici, pour chaque tranche chronologique, le nombre de sites à Hyène sera estimé.

2.2 BIAIS EN ANALYSE DE DISTRIBUTIONS DE VESTIGES ARCHÉOLOGIQUES

L'interprétation de distributions chronologiques de nombres de vestiges ne peut se faire directement en termes paléodémographiques. Effectivement, de nombreux paramètres influencent et biaisent les estimations établies.

Biais taphonomique

L'un des premiers problèmes identifié par de nombreux chercheurs est celui du « *taphonomic bias* » (van Andel et Davies, 2003 ; Bocquet-Appel *et al.*, 2005 ; Surovell et Brantingham, 2007 ; Surovell *et al.*, 2009 ; Peros *et al.*, 2010 ; Williams *et al.*, 2010 ; Ballenger et Mabry, 2011). Ce terme désigne la préservation chrono-différentielle des sites : plus la période est ancienne, moins une US a de chance de survivre aux épreuves du temps (Fig. II.1). Ceci peut s'expliquer par des processus destructifs (e.g. érosion, dissolution) mais également par une non-préservation des sites (absence de sédimentation à certaines époques). De la même manière, les caractéristiques géomorphologiques d'un territoire peuvent influencer sur l'enregistrement archéologique, avec des zones plus ou moins denses en cavités karstiques par exemple (Bocquet appel et Demars, 2000b), bien que ceci affectera essentiellement la distribution géographique plutôt que chronologique.

La non-prise en compte du biais taphonomique peut avoir des conséquences dramatiques sur les interprétations paléodémographiques (Surovell et Brantingham, 2007). Pour pallier ce problème, des modèles théoriques ont été établis en se basant sur

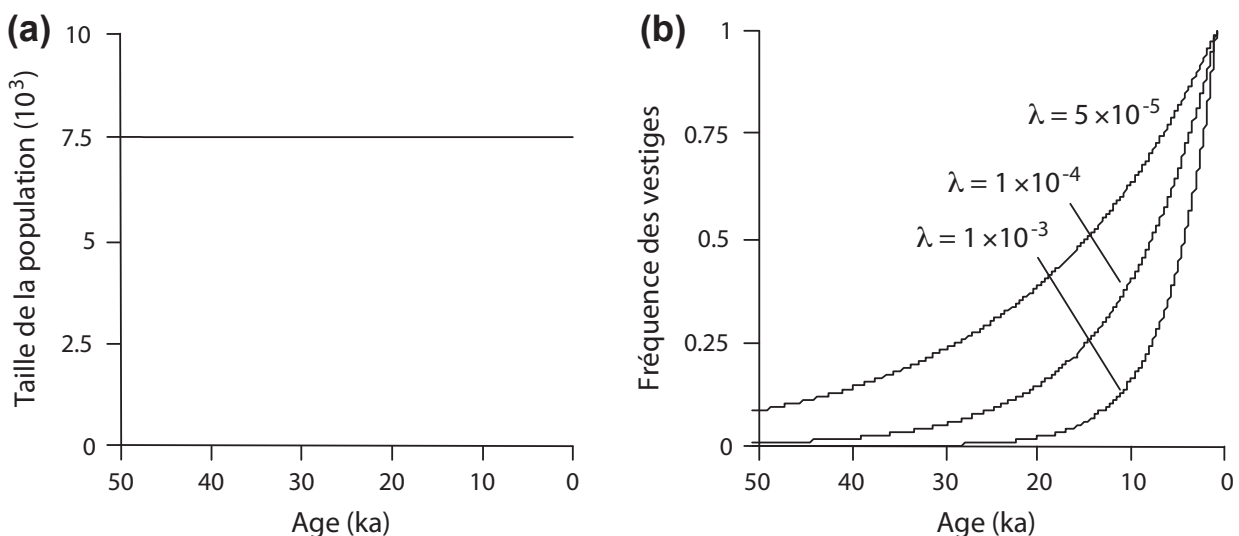


Fig. II.1 : Exemple théorique d'impact du biais taphonomique sur la distribution temporelle des vestiges (b) accumulés par une population de taille constante (a), pour divers taux de destructions λ (modifié d'après Surovell et Brantingham, 2007).

les distributions de datations de phénomènes géologiques indépendants du registre archéologique. En comparant le nombre d'éruptions volcaniques telles qu'enregistrées dans les carottes glaciaires (à sédimentation continue) et celles datées dans le domaine continental, Surovell et collaborateurs (2009) ont mis au point une équation qui permet de corriger ce biais taphonomique. À un moment t , la probabilité de destruction λ d'un site archéologique est de :

$$\lambda = 1,3925309 / (2176,4 * t)$$

Néanmoins, les auteurs précisent que cette équation n'a été vérifiée que pour les 40 derniers millénaires et n'est utile, selon eux, que pour les contextes de plein-air (considérant que le biais taphonomique est quasi nul en grottes et abris). L'universalité de cette équation reste à prouver, mais Peros et collaborateurs (2010) ont montré qu'elle permettait d'expliquer la perte continue des pièces de monnaies canadiennes fabriquées anciennement, une sorte de « biais taphonomique » (plus les pièces sont anciennes, plus elles ont de risques d'être perdues en circulation).

Le « biais taphonomique » est souvent perçu comme un phénomène simple de sorte qu'il existe une relation linéaire entre âge et probabilité de survie d'un site archéologique (Bocquet-Appel *et al.*, 2005 ; Surovell et Brantingham, 2007). Certains auteurs (Peros *et al.*, 2010 ; Ballenger et Mabry, 2011) ont cependant souligné que cette idée est certainement

à réfuter si l'on garde à l'esprit que les conditions qui déterminent la préservation ou l'érosion d'un site archéologique ont varié au cours du temps (selon les climats par exemple).

Pour limiter le biais taphonomique, Nikolskiy et collaborateurs (sous presse) préconisent, à l'issue de leur étude de la démographie des mammouths sibériens, des techniques d'échantillonnage différentes en considérant une multitude de petits sites choisis aléatoirement à l'échelle du paysage plutôt que de longues séquences stratigraphiques. Ce type d'approche est facilité dans leur étude par un contexte taphonomique très particulier favorable à la conservation d'ossements isolés (permafrost) qui sont de plus facilement repérables dans le paysage (érosion importante, peu de végétation). Cette stratégie n'est pas adaptable à l'Europe de l'Ouest.

Calibration

Quand la distribution étudiée concerne des dates radiocarbone, la calibration peut induire des biais. L'exploitation de dates calibrées aurait effectivement tendance à créer des fluctuations dans la distribution de dates (comme des « pics » artificiels par exemple), qui ne sont pas liées à la démographie des populations mais uniquement à la forme de la courbe de calibration (e.g. Ballenger et Mabry, 2011 ; Chiverrell *et al.*, 2011). Ceci est vrai même à l'échelle d'une seule et unique datation (Fig. II.2) : la calibration d'une datation peut produire une distribution calibrée caractérisée par plusieurs « pics » qui pourraient être in-

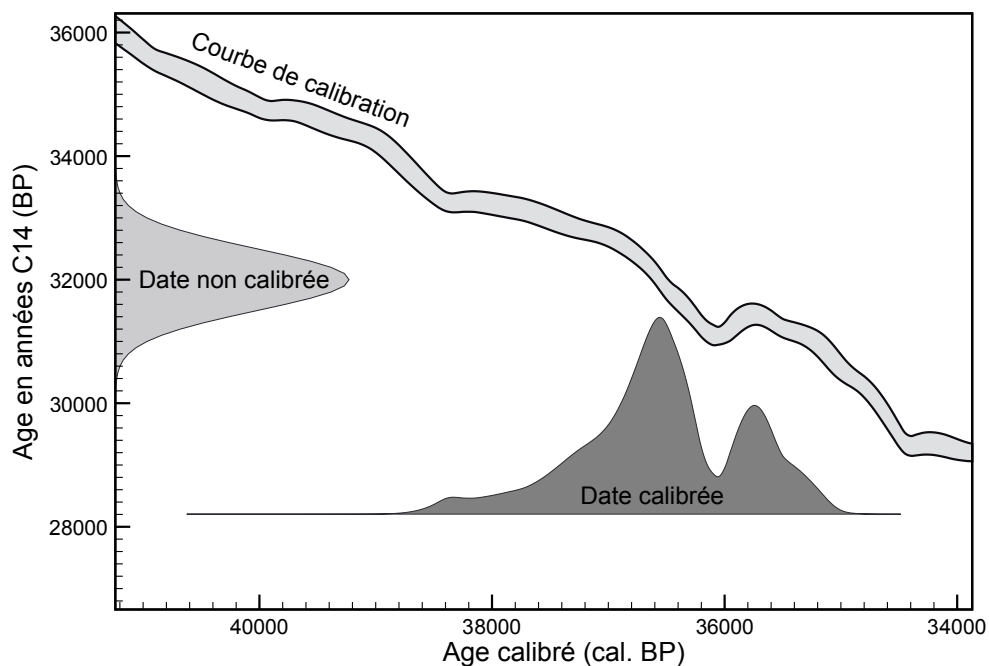


Fig. II.2 : Exemple simple de l'impact de la calibration sur la distribution de date d'une datation C14. La datation d'un seul événement aboutit à une distribution non gaussienne qui présente deux « pics » artificiels qui pourraient être, à tort, interprétés en termes démographiques.

interprétés comme des fluctuations démographiques, si on oublie que la datation ne concerne qu'un seul os, c'est-à-dire un seul événement. Il a d'ailleurs été montré récemment dans un cas pratique que l'emploi de la nouvelle courbe IntCal09 modifiait clairement les interprétations faites par rapport aux précédentes études réalisées avec IntCal04 : dans un cas, un déclin démographique pouvait être identifié après le Dryas récent, mais pas dans l'autre (Steele, 2010 ; mais voir en réponse Buchanan *et al.*, 2010).

La calibration des dates radiocarbone ne peut pourtant pas être évitée : elle ne consiste pas en un simple « décalage » chronologique des dates de quelques millénaires, mais peut véritablement modifier la chronologie établie et donc la forme des courbes paléodémographiques obtenues (e.g. Nikolskiy *et al.*, sous presse). Il n'existe notamment pas de relation linéaire entre les écart-types des datations avant et après calibration (Steele, 2010) : la calibration est inévitable.

Ce biais n'est cependant important que sur des échelles de temps courtes : il faut donc garder à l'esprit que des fluctuations rapides ne sont pas forcément significatives à cause du biais de calibration et que seules les grandes tendances peuvent et doivent être interprétées (Williams *et al.*, 2010).

Biais de découverte et de recherche

La distribution des sites, vestiges, ou dates, dépend également de ce que les archéologues échantillonnent, fouillent, datent, étudient et publient. Ainsi, Ballenger et Mabry (2011) ont montré que les efforts concentrés des chercheurs américains pour dater les premières phases de la culture Clovis induisent des biais non négligeables dans les distributions de dates. Les découvertes ne sont pas forcément fortuites et les sites archéologiques ne constituent pas nécessairement un échantillonnage aléatoire des sites existants, comme dans le cas de prospections ou de fouilles ciblées sur une certaine période. De la même manière, les dépôts sommitaux d'une séquence seront plus facilement fouillés que la base, les séquences n'étant pas toujours fouillées jusqu'au substrat rocheux (Surovell et Brantingham, 2007).

Pour la période concernée par ce travail, il est vraisemblable que les sites archéologiques encadrant la transition entre le Paléolithique moyen et supérieur aient fait preuve, si ce n'est d'un effort de fouille supplémentaire, au moins de publications plus nombreuses, plus conséquentes ou plus visibles. Par exemple pour les sites d'Arcy-sur-Cure, il semblerait que les niveaux encadrant la transition Paléolithique moyen – supérieur (Moustérien final, Paléolithique

Grotte du Renne

US	Technocomplexe lithique	Données fauniques quantifiées
III	Paléo. sup. récent	non?
IV	Paléo. sup. récent	non?
V	Gravettien	non?
VI	Gravettien	non?
VII	Aurignacien	David et Poulain in Schmider, 2002
VIII	Châtelperronien	David <i>et al.</i> , 2005
IX	Châtelperronien	David <i>et al.</i> , 2001
Xa	Châtelperronien	David <i>et al.</i> , 2001*
Xb	Châtelperronien	David <i>et al.</i> , 2001*
Xc	Châtelperronien	David, 2004
XI	Moustérien	David et Poulain, 1990
XII	Moustérien	David et Fosse, 1999
XIII	Moustérien	non?
XIV	Moustérien	non?

Grotte du Bison

US	Technocomplexe lithique	Données fauniques quantifiées
A	Remanié	David <i>et al.</i> , 2005
B	Paléo. sup.	David <i>et al.</i> , 2005
C	Paléo. sup.	David <i>et al.</i> , 2005
D	Châtelperronien	David <i>et al.</i> , 2005
E	Moustérien	non?
F	Moustérien	non?
G	Moustérien	non?
H	Moustérien	non?
I	Moustérien	non?
J	Moustérien	non?

Tabl. II.3 : Liste des données fauniques quantifiées disponibles pour les différents niveaux des grottes du Renne et du Bison à Arcy-sur-Cure. * : données partielles dans l'étude de l'industrie osseuse de d'Errico *et al.*, 2003.

supérieur ancien notamment le Châtelperronien) soient mieux documentés dans la littérature (Tabl. II.3).

La visibilité ne concerne pas uniquement les publications : les sites de certaines périodes peuvent être trouvés plus facilement (par exemple bâtiments des premiers agriculteurs, Surovell et Brantingham, op. cit.) ou alors plus facilement datés ou identifiés. Les limites d'application des méthodes de datations physiques sont en ce sens importantes : il est probable qu'à cause de la limite du champ d'application des datations C14, les sites plus anciens que 45 ka soient plus difficiles à dater et donc moins visibles dans les distributions de dates. Certains technocomplexes ont des caractéristiques plus affirmées, plus reconnaissables (e.g. « fossiles directeurs », comme les bifaces du Moustérien de tradition acheuléenne et les pointes à dos du Châtelperronien) qui les rendent plus visibles dans le registre archéologique. D'autres sont mieux calés chronologiquement (comme le Moustérien Quina, cf. Jaubert, 2010, sous presse). Ces divers problèmes de précision différentielle des datations selon les périodes peuvent contribuer à déformer les distributions chronologiques de vestiges. Surovell et Brantingham (op. cit.) jugent ces biais négligeables quand les échantillons sont importants.

Entité d'analyse : date, site ou unité stratigraphique ?

Un autre problème découle des choix réalisés par les archéologues en termes d'échantillonnage et de méthodes d'analyse. Les distributions chronologiques peuvent être basées sur le décompte de plusieurs types d'entités : les sites, les US ou, le plus souvent, les datations elles-mêmes. Il est pourtant probable que certains sites disposent d'un nombre bien plus important de datations comparés à d'autres, pour une signification archéologique proche (Bocquet-Appel *et al.*, 2005 ; Peros *et al.*, 2010 ; Ballenger et Mabry, 2011). Dans leur échantillon, Peros et collaborateurs (2010) ont montré que les sites les plus récents disposaient en moyenne de deux fois plus de datations que les sites plus anciens. Lorsqu'un site a fait l'objet de plus de datations qu'un autre, il influe artificiellement la distribution alors qu'il n'est pas forcément représentatif d'une plus grande population. Pour pallier ce problème, Bocquet-Appel et collaborateurs (2005) préconisent l'utilisation comme entité d'analyse du nombre de sites ou du nombre d'US.

Solutions apportées dans ce travail

Dans notre étude, afin d'estimer l'importance des biais taphonomiques, de calibration, de découverte et de recherche, les estimations paléodémogra-

phiques des hyènes des cavernes seront confrontées :

- pour toute l'Europe : aux modèles théoriques (Surovell *et al.*, 2009) ;

- pour le Sud-Ouest de la France : au registre archéologique d'une façon plus générale en s'appuyant sur un inventaire complet des sites dont des listes fauniques quantifiées ont été publiées (base de données « sites anthropiques », cf. Chapitre II.4). De cette manière, il est possible de calculer un ratio sites à hyènes / sites archéologiques par tranche chronologique.

2.3 ÉTABLISSEMENT DE LA BASE DE DONNÉES « SITES À HYÈNES »

Objectif et entité d'analyse

Afin d'approcher la paléodémographie des hyènes des cavernes, tous les sites du Pléistocène supérieur avec au moins un reste attribué à *Crocota crocuta spelaea* (et synonymies : *Crocota crocuta*, *Crocota spelaea*, *Hyaena spelaea*) ont été recensés dans une base de données « sites à hyènes ». Les gisements avec indices d'activité (os rognés, coprolithes, etc) mais sans restes d'hyènes n'ont pas été intégrés, car dans ces cas, il est difficile d'être certain que l'Hyène est responsable des traces répertoriées. C'est le cas par exemple des os rognés et coprolithes de Lynford Quarry en Angleterre (Stringer, 2006), des coprolithes de Nerja en Espagne (Jordá Pardo *et al.*, 2003) ou de certains niveaux d'Oliveira au Portugal (Zilhão *et al.*, 2010) et d'Isturitz en France (Altuna, 1972).

Pour pallier le problème d'entité d'analyse, c'est l'US qui constitue l'unité d'analyse primaire : pour les ensembles avec de nombreuses dates, le poids de leurs probabilités sera normalisé (cf. Chapitre II.3). L'emploi de cette entité d'analyse permet, de plus, d'intégrer des sites sans datation absolue. Ceci est primordial pour notre période, les sites anciens étant particulièrement difficiles à dater, une approche focalisée sur les datations n'est pas envisageable.

Des calculs s'appuyant sur une somme de nombre d'US posent tout de même un problème de taille : à quelle subdivision stratigraphique doit-on s'arrêter et à partir de quel moment deux US d'un même site doivent être considérées comme reflétant des occupations successives et distinctes, et donc des événements différents ? Cette question n'ayant pas de réponse absolue, les divisions stratigraphiques établies par les fouilleurs de chaque site ont été conservées comme définitions des US. Néanmoins, dans certains cas, les US successives d'une séquence ont

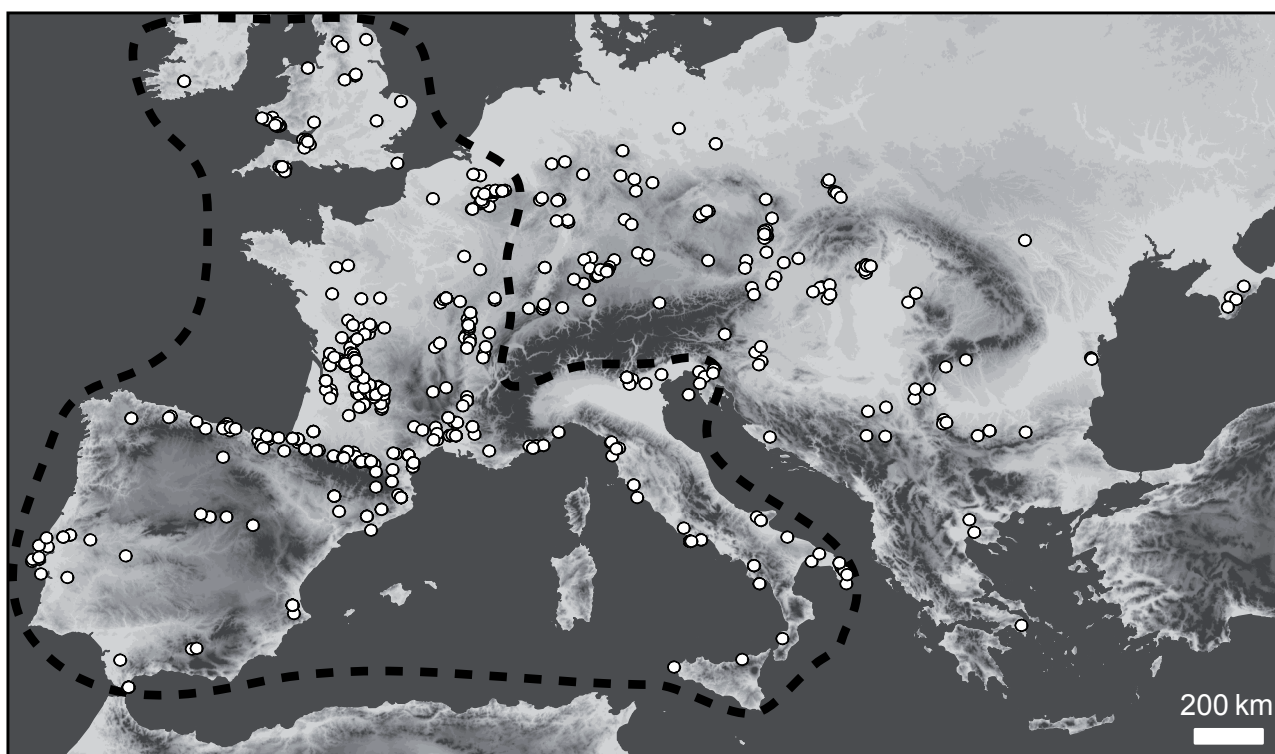


Fig. II.3 : Carte de répartition des sites avec présence d'Hyène en Europe (cf. Tabl. II.4). Le tracé en pointillés délimite le cadre géographique de l'étude paléodémographique.

	Pléistocène supérieur						Autres ² (US)	Total	
	Total (Sites)	Total (US)	P (US)	R (US)	Démo (US)	LFQ (US)		(Sites)	(US)
Belgique	29	38	28	10	22	5	21	38	59
Espagne, Gibraltar	52	93	70	23	80	15	44	92	137
France, Monaco	189	321	268	53	249	37	159	284	480
Italie	45	69	58	11	51	9	21	64	90
Portugal	14	16	13	3	10	3	4	16	20
Royaume-Uni, Irlande	46	50	32	18	39	15	36	75	86
Total pays sélectionnés	375¹	587	469	118	451	84	285	569	872
Autres pays européens	158	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabl. II.4 : Sites et US inventoriés dans la base de données «sites à hyènes» par pays, période chronologique et type d'ensemble osseux selon la classification décrite dans le texte. L'unité de décompte pour chaque colonne est précisée entre parenthèses. P : US type « présence d'hyène ». R : US type « repaires d'hyènes ». Démo : US intégrées dans les analyses paléodémographiques. LFQ : US R ayant livré une liste faunique quantifiée. ¹ : la liste de ces 375 sites est disponible en annexe 3. ² : US du Pléistocène inférieur, moyen ou dont l'attribution au Pléistocène supérieur n'est pas certaine. - : données non quantifiées.

été fusionnées pour compter comme un unique événement, et ce afin de limiter au maximum la création d'ensembles artificiels. Ces choix ont été effectués au cas par cas, site par site, quand les subdivisions stratigraphiques des séquences étaient particulièrement détaillées et que les caractéristiques paléontologiques, archéologiques et chronologiques des couches successives étaient extrêmement proches.

Dans le cas où, sur un même gisement, deux locus proches (ou deux campagnes de fouilles) ont tous deux livré des restes d'hyènes d'un âge équivalent, c'est le locus (ou la campagne de fouille) pour lequel l'étude est la plus porteuse d'informations (ou, le cas échéant, la plus récente) qui a été conservé. Par exemple à Isturitz, pour les périodes moustériennes, gravettiennes et magdaléniennes, les études des collections anciennes ont été exploitées (e.g. Lacarrière *et al.*, 2011 pour le Gravettien) mais pour l'Aurignacien, ce sont les résultats des fouilles récentes de la Salle de Saint-Martin (Normand *et al.*, 2007 ; Soulier *et al.*, sous presse) qui ont été pris en compte.

Étendue géographique

Une estimation paléodémographique demande un nombre de sites conséquents sur un espace géographique restreint et des informations chronologiques les plus précises et fiables possibles. Les premiers inventaires, réalisés à l'échelle européenne, ont rapidement permis d'identifier les zones où l'effort de compilation de données devait se concentrer (Fig. II.3) : la base de données s'est concentrée sur les sites de France (et Principauté de Monaco), Italie, Espagne (y compris Gibraltar), Portugal, Belgique,

Royaume-Uni, Irlande. L'Allemagne et l'Europe centrale n'ont pas été incluses dans les reconstructions paléodémographiques, des travaux d'inventaires des sites à hyènes étant en cours pour ces zones (Diedrich, comm. pers.).

Champs de la base de données

Les ensembles ont été intégrés dans une base de données relationnelle (Fig. II.4, réalisée sous FileMaker Pro © FileMaker) qui inclut des informations sur :

- la localisation du gisement (pays, commune, latitude et longitude, le plus souvent de la commune) ;
- la position stratigraphique de l'US au sein de la séquence ;
- les datations absolues disponibles pour toute la séquence (pour les différents ensembles, planchers stalagmitiques, etc) ;
- les autres données de chronologie ou de périodisation (biostratigraphie, archéostratigraphie, etc) ;
- la caractérisation taphonomique des ensembles osseux (pour définir l'origine de l'accumulation) ;
- les listes fauniques quantifiées ;
- les travaux et études réalisés (références bibliographiques, campagnes de fouilles, etc).

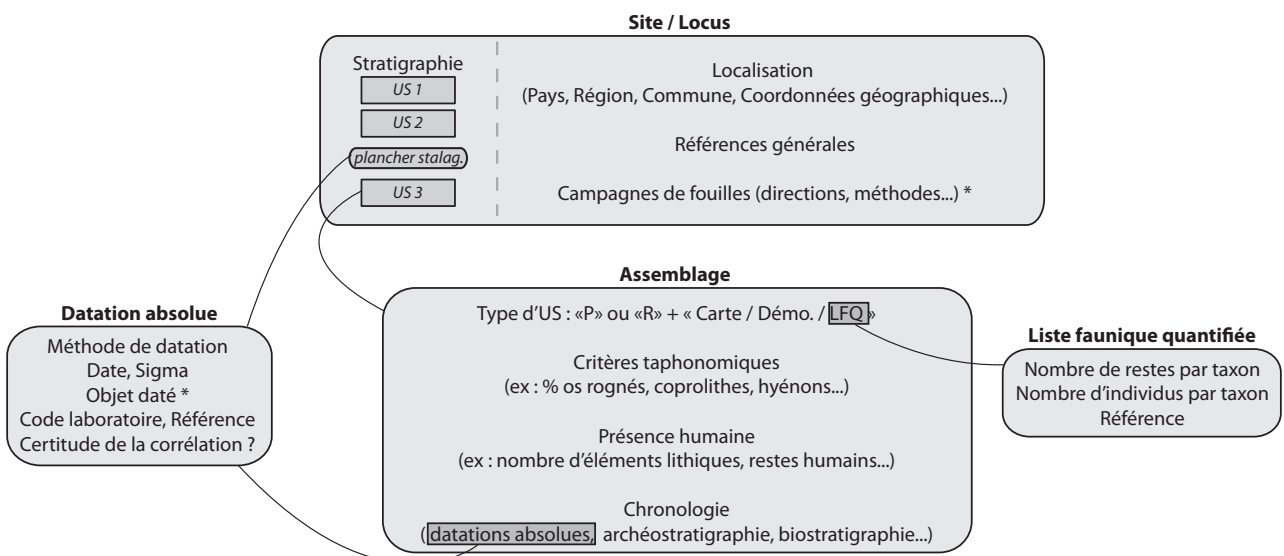


Fig. II.4 : Schéma conceptuel (dit modèle de données relationnel) simplifié de l'organisation de la base de données «sites à hyènes». Les rectangles gris clair représentent les différentes tables et les rectangles gris foncé les champs clés reliant les tables. * : champs peu renseignés (données souvent lacunaires).

Chaque site a fait l'objet d'une révision critique à partir des éléments disponibles dans la bibliographie. Les ensembles sont intégrés :

A) Selon des critères taphonomiques (cf. 2.4, *infra*) :

- en US « P » (présence d'hyène) ;
- en US « R » (reprises d'hyènes *sensu lato*).

B) Selon l'abondance et la qualité des informations disponibles :

- en sites « Carte » : sites incluant des US P ou R avec des informations de localisation ;
- en US « Démo. » : US P ou R avec des informations chronologiques qui précisent leur position au sein du Pléistocène supérieur ;
- en US « LFQ » : US R pour lesquels une liste faunique quantifiée est disponible et exploitable pour une reconstitution du régime alimentaire des hyènes.

Contenu de la base de données

La base de données « sites à hyènes » intègre des données issues de 569 sites (872 US) des pays sélectionnés pour l'analyse (Tabl. II.4), auxquelles s'ajoutent 158 sites « Carte » d'autres pays européens uniquement exploités pour les cartes de répartition générale (Allemagne, Autriche, Bulgarie, Croatie, Grèce, Hongrie, Pays-Bas, Pologne, Roumanie, Serbie, Slovaquie, Slovénie, Suisse, République Tchèque, Ukraine).

Alors que le territoire français est le plus riche (il englobe plus de 50 % des sites et de 55 % des US), il ne représente qu'environ 30 % de la superficie de la zone étudiée (environ 544 mille km² pour 1787 mille km² au total). Parmi les 872 US inventoriées dans les pays sélectionnés pour les reconstructions paléodémographiques, 587 US (375 sites) sont attribuables avec certitude au Pléistocène supérieur, mais seules 451 US disposent d'informations chronologiques plus précises exploitables pour les reconstructions paléodémographiques (« Démo. »). 84 US ont livré des listes fauniques quantifiées utilisables (« LFQ »).

Inventaires utilisés

La base de données a été constituée au travers d'une recherche bibliographique la plus exhaustive possible*. L'établissement de cette base de données suprarégionale a bénéficié des nombreuses synthèses

régionales disponibles, dont l'intérêt pour le type d'approche menée ici doit être souligné. Nous souhaitons donc ici en citer les plus importantes :

- pour la Belgique : Ulrix-Closset, 1975 ; Otte, 1979 ; Cordy, 1984 ; Dewez, 1987 ;

- pour l'Espagne et le Portugal : Altuna, 1972 ; Estevez, 1980 ; Cardoso, 1996 ; Vega Toscano *et al.*, 1999 ; Yravedra Sainz de los Terreros, 2001 ; Castaños Ugarte, 2005 ;

- pour la France : Pillard, 1970 ; Bonifay, 1971 ; Philippe *et al.*, 1980 ; Delpech, 1983 ; Clot, 1983, 1985, 1986, 1990 ; Clot et Duranthon, 1990 ; Argant, 1991 ; Tournepeche, 1996 ; Dujardin et Tymula, 2005 ; Debénath, 2006 ;

- pour l'Italie : Mussi, 2001 ; Alciati *et al.*, 2005 et base de données associée en ligne (<http://web.uni-ba.it/progettiricerca/catalogorestifossili/>) ;

- pour le Royaume-Uni et l'Irlande : Turner, 1981 ; Stuart, 1982 ; David, 1991 ; Woodman *et al.*, 1997 ; Yalden, 1999 ; Carrant et Jacobi, 2001, 2011 ;

- à l'échelle Européenne : Gamble, 1986 ; Fosse, 1994, 1995, 1997 ; van Andel et Davies, 2003 ; base de données PANGAEA en ligne (<http://www.pangaea.de/>). P.-Y. Demars nous a également communiqué en 2007 une liste de sites extraite de sa base de données sur le Paléolithique supérieur européen.

Ces inventaires et bases de données ont été utilisés comme des bases de travail afin d'identifier les sites d'intérêt. Ainsi, la base de données réalisée dans ce travail ne constitue pas une simple compilation de ces travaux puisqu'elle inclut plus de sites que ceux inventoriés dans ces synthèses ; et que pour les sites déjà repérés dans ces synthèses, un retour à la littérature princeps a été systématiquement effectué afin de juger de la qualité des données publiées et de manière à remplir les champs de notre base de données. De plus, pour chaque site, des recherches bibliographiques ont été systématiquement réalisées afin d'identifier les nouveaux travaux publiés après la réalisation des dites synthèses. Quand l'Hyène était signalée comme présente selon les synthèses régionales, mais non retrouvée dans les listes fauniques des publications princeps, les sites n'ont pas été intégrés.

Pour le Sud-Ouest de la France, la base de données intègre également des informations issues d'observations et analyses personnelles réalisées sur le matériel de plusieurs sites (Camiac, La Chauverie, Casenade, Les Plumettes, Bourdette, Heurtebise, Igue du Gral...) et des datations absolues obtenues dans le cadre de ce travail.

* Cette recherche a été complétée par la mise en place d'une veille numérique de nombreuses revues et plateformes éditoriales (pour les trois plus importantes : ScienceDirect, SpringerLink et Wiley Online Library qui permettent des systèmes d'alertes par mot-clé particulièrement performantes).

	« Repaire » d'hyènes	« Aven-piège » où l'action de l'Hyène est		Site « anthropique »
		importante	faible	
Présence des carnivores	Forte		Faible	
Spectre des carnivores	Hyènes dominant	Variable		
Présence d'hyénons	Juvéniles importants	Adultes dominants		
Os rognés	Nombreux		Rares	Rares à inexistant
Os régurgités	Nombreux Fragments de taille importante possibles	Rares à inexistant		
Coprolithes (pour l'Hyène, souvent gros, ronds et bien minéralisés)	Nombreux et concentrés Zonation (latrines)	Rares	Rares à inexistant	

Tabl. II.5 : Critères taphonomiques de distinction des agents accumulateurs consensuels et utilisables à partir d'une simple enquête bibliographique.

2.4 CRITÈRES DE DISTINCTION DES AGENTS ACCUMULATEURS

Chaque US intégrée dans la base de données « sites à hyènes » a été distinguée selon l'agent à l'origine de l'accumulation des restes osseux. La revue critique proposée ici permet de juger de la pertinence des critères de reconnaissance des agents accumulateurs. Elle s'appuie sur l'imposante littérature existante (dont Cruz-Uribe, 1991 ; Fosse, 1994, 1995, 1997 ; Brugal *et al.*, 1997 ; Fosse *et al.*, 1998 ; Letourneau, 2003 ; Marra *et al.*, 2004 ; Villa *et al.*, 2004 ; Costamagno *et al.*, 2005 ; Faith et Behrensmeyer, 2006 ; Egeland *et al.*, 2008 ; Beauval et Morin, 2010) et pour partie sur les travaux de synthèse déjà réalisés (Fosse, 1994 ; Brugal *et al.*, 1997 ; Pickering, 2002 ; Coumont, 2006 ; Pokines et Kerbis Peterhans, 2007 ; Kuhn *et al.*, 2010). Cette revue critique se veut opératoire plutôt qu'exhaustive et vise en priorité à identifier les critères permettant de discuter du statut taphonomique d'ensembles osseux où, pour l'immense majorité, seules les données issues des publications sont disponibles. L'objectif final est de dégager une « grille de lecture » des ensembles osseux qui permet de discuter des ensembles osseux sur la seule base d'une étude bibliographique. Quatre critères principaux ont été retenus (Tabl. II.5).

Présence et spectre des carnivores

Dans la littérature, l'abondance de l'Hyène dans un ensemble osseux est le plus souvent estimée à l'aide des unités de décompte classiques que sont le NRD (Nombre de Restes Déterminés) et le NMI (Nombre Minimum d'Individus).

Il paraît impossible de fixer une valeur-seuil chiffrée qui séparerait les repaires des sites anthropiques (*contra* Cruz-Uribe, 1991) et ce pour plusieurs raisons dont notamment les différences des résultats fournis selon les unités de quantification (NRD, NMI), les définitions parfois imprécises de ces unités (par exemple, certains auteurs comptabilisent les coprolithes dans le NRD *Crocota (crocota) spelaea*, d'autres non) et la variabilité des ensembles créés par l'Hyène des cavernes selon des facteurs éthologiques ou environnementaux (Lam, 1992 ; Fosse, 1997 ; Brugal *et al.*, 1997). Il faut y ajouter un paramètre essentiel qui explique sûrement à lui seul une grande partie des différences identifiées en termes de représentation : les méthodes d'analyse, de fouilles (tamisage, récolte sélective) et, à moindre mesure, leur étendue (représentativité de l'échantillon). Une récolte sélective des plus beaux spécimens induira forcément une surreprésentation de l'Hyène et des Carnivores en général, leurs restes étant « plus prestigieux » et moins fragmentés dans les repaires. De façon qua-

si systématique, les repaires d'hyènes fouillés et analysés récemment présentent des pourcentages d'hyènes bien moins importants (Villa *et al.*, 2004 pour Bois Roche, Fourvel, 2008 pour Conives, Beauval et Morin, 2010 pour les Rochers de Villeneuve et les Plumettes, ce travail pour La Chauverie et Camiac), et sont souvent sous le seuil théorique des 20 % défini par Cruz-Urbe en 1991.

Plus qu'un chiffre précis, c'est l'ordre de grandeur qui est primordial. Ce critère n'est pas discriminant mais il fournit une première information, un repaire pouvant difficilement être attribué à l'Hyène si cette dernière y est particulièrement rare (moins de 5 % des restes par exemple). La présence ou l'importance de ces restes est parfois le critère qui permettra d'appuyer la différenciation entre action sur un stock osseux par des hyénidés ou des canidés.

Présence d'hyénons

La présence d'hyénons est un critère essentiel dans l'identification des repaires d'hyènes (Pickering, 2002). Pour estimer la part des juvéniles, les dents sont plus souvent utilisées que les ossements immatures (plus rares, plus fragiles). Les méthodes d'estimation de l'âge de l'Hyène à partir des stades d'usure dentaire, une fois corrélés à des données éthologiques, permettent de distinguer les classes d'âges concernées : les hyénons perdent leur dentition déciduale vers 12-15 mois, et ne commencent à quitter le repaire pour participer à leur première chasse que vers 18-36 mois (Kruuk, 1972 ; Brugal *et al.*, 1997). Il existe donc peu de chances de retrouver des dents déciduales hors d'un repaire d'hyènes, étant donné que ces dernières ne le quittent qu'après les avoir perdues (sauf, peut-être pour les dernières déciduales perdues par les individus de stade III, Brugal *et al.*, 1997). Que les racines soient résorbées ou non n'influent que peu sur ce critère, étant donné que les déciduales chutent dans le repaire du vivant des individus, tout comme elles le feraient dans le cas d'une mort prématurée (mortalité juvénile).

La présence significative de déciduales d'hyènes est donc un excellent critère de distinction des repaires d'hyènes, même s'il faut reconnaître qu'il s'appuie sur des bases actualistes. Au contraire, son absence n'est pas un critère de rejet : une fouille sans tamisage peut l'expliquer ou encore un inventaire non détaillé dans les publications. De plus, étant donné la répartition spatiale inhérente aux repaires d'hyènes, les profils de mortalité dépendent de l'étendue des fouilles : si les petits boyaux ne sont pas fouillés, les restes des hyénons qui s'y cachaient peut-être ne seront pas retrouvés (Brugal *et al.*, 1997). À San Teodoro, un repaire d'hyènes peu contestable, aucune

dent déciduale n'a été retrouvée, et ce probablement en raison d'un biais de fouille (Marra *et al.*, 2004)

Abondance des os rognés et digérés

Ces marques sont produites par les dents des hyènes, leurs griffes ou leur appareil digestif (*pits, punctures, scores...* cf. Binford, 1981). Il ne s'agit pas ici de s'attacher à des pourcentages d'os digérés ou rognés, c'est encore l'ordre de grandeur qui nous renseignera. Les pourcentages dépendent effectivement pour grande partie de la classe centimétrique des vestiges, et donc des méthodes de fouille et d'analyse (les os rognés étant plutôt de grande taille et les os digérés de petite dimension, Beauval et Morin, 2010).

La présence d'os rognés est un bon critère pour repérer l'action des hyènes, mais leur proportion dépend de nombreux facteurs (taille des proies par exemple, cf. Chapitre IV.2) qui rendent l'établissement de limites chiffrées illusoire. La variabilité selon les ensembles est très importante. L'histoire taphonomique d'un ensemble osseux peut rendre la lecture des marques plus ou moins aisée, comme cela est également le cas pour les stries de boucherie. On notera également que l'Hyène n'est pas la seule à rogner des ossements (Binford, 1981 ; Campmas et Beauval, 2008 ; Castel *et al.*, 2011 ; Saladié *et al.*, 2011). Si des méthodes existent pour différencier le responsable de ces traces (e.g. Haynes, 1983 ; Domínguez-Rodrigo et Piqueras, 2003), c'est le plus souvent sur la base d'autres éléments, de contexte notamment, que l'attribution des os rognés à un accumulateur en particulier est proposée.

De même, il n'est pas toujours évident de distinguer un os digéré d'un os qui a subi une attaque chimique à l'issue de processus post-dépôts (Beauval, 2005). Canidés et grands rapaces peuvent aussi (en moindre mesure) digérer des fragments osseux (Robert et Vigne, 2002 ; Costamagno *et al.*, 2008 ; Marín Arroyo *et al.*, 2009) : encore une fois, c'est le contexte qui permet de trancher le plus souvent. Les fragments osseux digérés de grande taille (décimétriques) sont surtout connus pour l'Hyène.

Les proportions d'os rognés et digérés ne distinguent pas un repaire d'un autre type de site mais elles renseignent en partie sur l'importance du rôle de l'Hyène dans l'accumulation et sont une première étape essentielle avant toute exploitation des listes fauniques dans le cadre de reconstructions des proies de cette dernière.

Coprolithes

Les coprolithes trouvés en contexte archéologique sont le plus souvent attribués à l'Hyène sans déter-

mination vraiment argumentée. On pourrait se demander la justification d'une telle simplification « coprolithes = hyènes ». En tant que broyeuses d'os, les hyènes produisent des excréments plus minéralisés que les autres carnivores et ces derniers se conservent donc mieux (Larkin *et al.*, 2000 ; Brugal et Fosse, 2004). Ces coprolithes sont effectivement constitués en bonne partie d'une poudre blanche très riche en contenu minéral (composante phosphatée importante). Les canidés aussi peuvent dévorer des fragments d'os, mais en moindre quantité et leurs coprolithes sont donc moins bien conservés.

Selon Brugal et Fosse (2004), on trouve des coprolithes d'Hyénidés, de Canidés, d'Ursidés et de Mustélidés. Les deux premiers se distinguent par la présence de petits fragments d'os ou de dents ; les fragments sont plus anguleux chez les Canidés tandis qu'ils sont plus corrodés chez les Hyénidés (Larkin *et al.*, 2000). Les coprolithes de Félidés, quant à eux, ne se conservent pas à cause de leur régime alimentaire essentiellement carné. Les critères morphologiques précis de reconnaissance des coprolithes d'hyènes manquent (mais voir Jouy-Avantin *et al.*, 2003) : la section est typiquement circulaire, formant des petites « boulettes » qui se suivent (particularité du tube digestif). La taille est souvent plus imposante que pour les autres carnivores. Néanmoins les processus taphonomiques agissent sur les coprolithes comme sur le reste du matériel archéologique, pouvant influencer taille ou forme (ex : piétinement, cf. Larkin *et al.*, 2000). À l'échelle du reste, il est donc difficile d'être certain d'une détermination « coprolithe d'Hyène ». Au Cap de la Bielle, Clot et Marsan (1986) identifient l'Hyène à travers seulement 6 coprolithes, sans qu'aucun élément squelettique n'ait été déterminé : ce type de site, où la présence de l'Hyène n'a été établie qu'à partir de coprolithes, n'est pas retenu dans notre analyse.

Bien souvent, ce n'est pas la morphologie des coprolithes mais leur répartition spatiale et leur concentration qui sont les indices les plus porteurs d'informations taxonomiques. L'Hyène est le seul animal connu qui produit des accumulations si importantes et concentrées de gros coprolithes circulaires, souvent décrits comme des « lits » de coprolithes. Ces niveaux à coprolithes sont parfois d'épaisseur décimétrique. Une répartition spatiale particulière en zones de latrines peut également être un argument supplémentaire, mais une fouille étendue est nécessaire pour la percevoir. Cependant, que ce soit pour des raisons de conservation différentielle ou de variations dans la zonation du repaire, la répartition spatiale varie énormément d'une tanière à l'autre.

Le contexte est aussi utile : il est raisonnable de partir du postulat que l'Hyène est l'auteur des coprolithes quand dans l'US ses restes sont abondants et que son action sur les ossements est identifiée.

L'abondance de coprolithes est un assez bon critère de reconnaissance des repaires, les hyènes ne déféquant généralement pas sur les sites de consommation, préférant leurs latrines. Ces latrines sont, pour l'Hyène tachetée actuelle, localisées soit près du repaire soit en bordure du territoire du clan (Kruuk, 1972). Ce dernier type de latrine, à l'air libre, a très peu de chances d'être conservé ou découvert, étant donné qu'aucun reste osseux de grande taille n'y est associé. Par conséquent, les coprolithes que nous découvrons ont de grandes chances d'avoir été produits près des repaires. Cependant, Kruuk (1972) précise qu'il est rare que les hyènes défèquent à moins de 20 mètres de leur repaire, préférant s'en éloigner : peut-être faut-il y voir une différence comportementale entre *Crocuta (crocuta) spelaea* et *Crocuta crocuta* ? Il faut néanmoins souligner que les hyènes étudiées par Kruuk n'habitent pas des cavités karstiques comme leurs ancêtres pléistocènes.

Comme pour les dents lactéales, l'absence de coprolithes n'est pas un critère discriminant. L'importance des coprolithes (vis-à-vis du reste du matériel) varie. En premier lieu, la collecte des coprolithes est très différente selon les chantiers de fouilles, rendant les comparaisons inter-sites difficiles. Méthodes et étendue de la fouille entrent de nouveau en jeu. À ces limites liées aux méthodes des archéologues s'ajoute la variabilité naturelle très importante des accumulations de coprolithes. Elle peut être induite par des différences de conservation (cas de Fontéchevade, Tournepiche, comm. pers.), les coprolithes étant parmi les restes les plus fragiles. On regrettera d'autant plus que les informations publiées concernant les coprolithes soient souvent très limitées, les coprolithes n'étant pas considérés comme un matériel à part entière dans le corpus archéologique ou paléontologique.

Autres critères

Certains critères n'ont pu être pris en compte que pour les sites aux études et publications les plus détaillées (« Critères rarement renseignés dans les publications » du Tabl. II.6). D'autres ont été exclus car largement débattus, trop complexes ou trop variables pour être vraiment porteurs d'informations sur l'agent accumulateur (« Critères débattus, peu fiables ou trop complexes » du Tabl. II.6).

Il est important de noter que l'attribution d'un ensemble osseux à un agent accumulateur s'appuie sur

un faisceau d'éléments concordants plutôt que sur la base d'un seul critère. Il est également intéressant de comparer l'abondance de certains de ces critères avec ceux typiques d'autres agents accumulateurs (stries de découpe, os brûlés, etc).

Variabilité des accumulations

Si, à l'issue de cette revue, une variabilité importante peut effectivement être décrite dans les repaires d'hyènes (Lam, 1992 ; Fosse, 1997 ; Brugal *et al.*, 1997), elle n'empêche que rarement de statuer sur l'agent accumulateur d'un ensemble osseux. Cette variabilité n'est pas forcément étonnante si l'on considère les multiples facteurs qui peuvent y contribuer :

a) Les méthodes de collecte influent fortement sur le spectre faunique, les profils squelettiques, les profils de mortalité et l'abondance des coprolithes (e.g. Payne, 1972). L'absence de tamisage entraîne une sous-représentation des éléments les plus fragiles (coprolithes) et les plus petits (dents déciduales, petits os courts, espèces de taille modeste). La maille du tamis est également à prendre en considération (Villa *et al.*, 2004, 2010).

b) Les méthodes d'analyse peuvent aussi aboutir à des résultats divergents, par exemple selon que les diaphyses soient étudiées/déterminées ou non (Marean et Spencer, 1991 ; Costamagno *et al.*, 2005) ou selon l'utilisation des différentes unités de décompte (NRD, NMI de fréquence, NMI de combinaison, NME). Le traitement des indéterminés modifie également les pourcentages et proportions de NRD calculés, pour les rapports Carnivores/Ongulés, les pourcentages d'os rognés, etc.

c) Moults processus naturels (d'enfouissement ou secondaires) peuvent modifier un ensemble osseux : palimpsestes d'occupations avec mélange de plusieurs stocks osseux accumulés par des agents différents, état de préservation des surfaces pour la lecture des traces (e.g. Fisher, 1995 ; Coumont, 2006), disparition des éléments les moins denses pour les représentations squelettiques (e.g. Binford, 1981), alternances gel/dégel détruisant préférentiellement les restes d'immatrices (Guadelli et Ozouf, 1994), etc.

d) Une variabilité liée à la palette comportementale et environnementale de l'Hyène (Holekamp et Dloniak, 2010) : spectre des proies, fonction du site (repaire du clan, repaire de naissance, site de consommation), durée d'occupation.

Classification taphonomique employée

Les critères détaillés plus haut ont montré qu'il pouvait être délicat de distinguer dans le détail un aven-piège avec forte activité de l'Hyène d'un véritable repaire, et c'est pour éviter ce genre d'écueils que la classification choisie demeure simple. Cette classification est une simplification de la variabilité du corpus paléontologique mais a l'avantage d'être opératoire.

Dans le cadre de ce travail, deux classes d'ensembles ont été définies afin de répondre au mieux à notre problématique :

- les repaires (codés R) au sens large, incluant *communal den* (repaire du clan) et *nursery* (repaire de naissance), sans précision sur le rôle du site dans l'occupation du territoire par le clan d'hyènes. Il s'agit en réalité d'ensembles où l'Hyène est abondante et où les critères sont suffisants pour démontrer que l'Hyène a occupé durablement la cavité (hyénons, coprolithes, etc). Lorsque des listes fauniques quantifiées sont disponibles et s'il peut être démontré que les hyènes ont eu un rôle majoritaire à exclusif dans l'accumulation des vestiges osseux, les sites codés R sont utilisables pour reconstruire le régime alimentaire des hyènes (avec certaines réserves en cas de perturbations post-dépôts ; US codées « LFK »).

- les sites avec présence d'Hyène (codés P) rassemblent tous les autres sites, c'est à dire à la fois les ensembles où ont été retrouvés quelques restes d'hyènes sans autre indice de leur activité, mais également tous les sites présentés comme « repaire » dans la littérature mais dont les arguments exposés ne répondent pas aux critères définis pour les attribuer avec certitude à la classe R (informations publiées insuffisantes, signatures taphonomiques complexes, absence d'étude taphonomique).

La distinction entre ces deux types d'US est primordiale pour l'étude car elles n'ont pas la même valeur paléodémographique : si dans une US R il y a moins de doutes sur l'association entre les datations et l'occupation par l'Hyène, ce n'est pas le cas des US P, qui peuvent représenter des restes d'hyènes remaniés dans des dépôts plus récents.

	« Repaire » d'hyènes	Aven-piège où l'action de l'Hyène est		Site « anthropique »
		importante	faible	
<i>Critères rarement renseignés dans les publications</i>				
Os longs entiers	Oui surtout pour les métapodes		Oui pour tous les os longs	Rares voire absents
Cylindres diaphysaires	Nombreux		Rares voire absents	
Connexions anatomiques	Rares*	Variable Squelettes entiers possibles		Rares* voire absentes
Morphotypes osseux	Séquences de consommation caractéris- tiques de l'Hyène		Morphotypes typiques de l'action de l'Hyène rares	
<i>Critères débattus, peu fiables ou trop complexes</i>				
Proportion d'os longs fracturés	Considérée comme faible en général			Forte
Spectre des Ongulés	Variable, généralement assez varié Ongulés de grande taille dominant	Variable (peut être restreint à une espèce ou même spectre large)		Variable, peut être restreint à une espèce
Profil de mortalité des Ongulés	Variable parfois attritionnel	Variable pas attritionnel (catastrophique ou dominance des adultes)		Variable
Représentation anatomique	Importance des restes dentaires et des méta- podes, faiblesse de l'axial et des os des ceintures Crânien/postcrânien élevé mais diminue avec taille croissante des proies Épiphyses moins nom- breuses que les diaphyses Esquilles rares et de grande taille Très peu de tarse et carpe	Pas de disparité forte sauf si charognage (disparités fortes entre parties transportables et parties laissées sur place)		Variable

Tabl. II.6 : Autres critères taphonomiques de distinction des agents accumulateurs, non intégrés de façon systématique dans la base de données. * : mais possiblement importantes pour les extrémités de pattes.

3.1 GÉNÉRALITÉS

Principes et avantages

Pour traiter les données chronologiques, nous avons adopté une approche d'analyse statistique bayésienne, une méthode de plus en plus fréquemment employée en archéologie (Steier *et al.*, 2001 ; Lanos *et al.*, 2005 ; Millard, 2006 a et b ; Buck and Bard, 2007 ; Whittle *et al.*, 2008 ; Jacobi and Higham, 2009 ; Olsson *et al.*, 2010).

Les statistiques bayésiennes fournissent un cadre mathématique avantageux pour de nombreuses raisons :

a) Elles sont nécessaires à la calibration des datations C14. En ce sens, elles sont souvent utilisées sans le savoir.

b) Elles permettent l'intégration des véritables distributions de probabilités associées à chaque datation absolue. En d'autres termes, elles ne reposent pas sur les concepts classiques de « moyenne » et de « sigma » pour le traitement des datations, mais exploitent les véritables distributions de probabilités (c.a.d. pour une datation, la probabilité que l'âge réel soit dans un intervalle de temps donné, et ce pour chaque intervalle ; Bronk Ramsey, 2009). Ceci est primordial étant donné qu'une datation C14, une fois calibrée, n'a pas une distribution de probabilités gaussienne, et les statistiques classiques (moyenne, écart-type) ne sont alors que de très pauvres descripteurs de la distribution de probabilités. Les chronologies basées sur des modèles statistiques bayésiens sont donc plus précises et plus robustes.

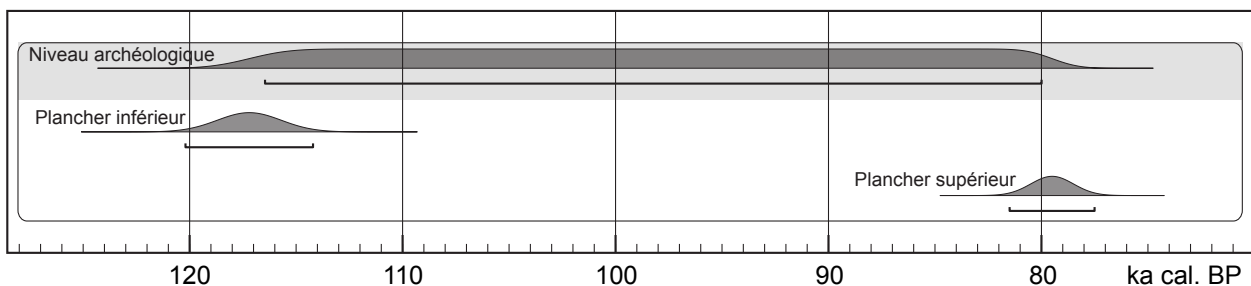
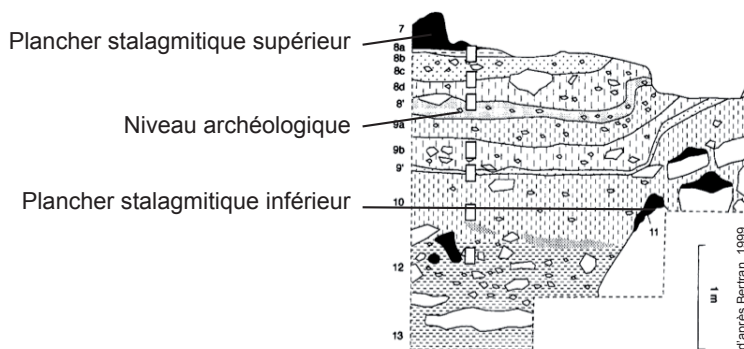


Fig. II.5 : Exemple simple d'application de statistiques bayésiennes en chronologie : l'US 8' de Bourgeois Delaunay n'est pas datée mais retrouvée en stratigraphie entre deux planchers stalagmitiques (en haut, modifié d'après Bertran, 1999). L'intégration des datations des deux planchers et des contraintes stratigraphiques dans le modèle bayésien permet de calculer la distribution de probabilités de l'US (en bas).

c) Les logiciels développés pour les statistiques bayésiennes présentent des avantages majeurs dans l'analyse de base de données de datations de taille conséquente (e.g. plusieurs centaines de datations). Par exemple, OxCal permet d'intégrer simultanément dans un même modèle chronologique des âges calendaires (datations TL, ESR, U/Th) et des datations C14 calibrées.

d) Elles permettent l'intégration dans les modèles chronologiques d'informations sur la succession des US et donc de contraintes stratigraphiques.

e) Elles permettent de déterminer des probabilités à partir d'observations issues d'expériences (dans notre cas, les datations absolues) : en combinant des connaissances déjà établies (distributions de probabilités *a priori*) on peut calculer une probabilité d'un inconnu (distributions de probabilités *a posteriori*). Par exemple (Fig. II.5), il est possible de calculer, par inférence bayésienne, l'« âge » d'une US non datée mais comprise stratigraphiquement entre ces planchers (distribution de probabilités *a posteriori*) si on intègre dans le modèle des datations absolues de planchers stalagmitiques (distributions de probabilités *a posteriori*). Sur le même principe, il est également possible de calculer des distributions de probabilités pour des événements hypothétiques non datables directement car non visibles archéologiquement, comme le début ou la fin d'un technocomplexe lithique.

En résumé, les statistiques bayésiennes permettent d'intégrer dans un même modèle l'ensemble des informations chronologiques (datations C14, ESR, TL, U/Th, relations stratigraphiques, attributions chronoculturelles...) pour les confronter et pour calculer des distributions de probabilité d'événements non datés.

Tous les modèles bayésiens réalisés dans ce travail ont été conçus sous OxCal 4.1 selon la méthodologie décrite par Bronk Ramsey (2008, 2009).

Certains auteurs estiment qu'OxCal est plus fiable (Steele, 2010) ou moins fiable (Buchanan *et al.*, 2010) que d'autres programmes pour les reconstructions paléodémographiques. Les problèmes identifiés dans OxCal par Buchanan et collaborateurs (2010) n'ont cependant jamais été rencontrés dans nos analyses.

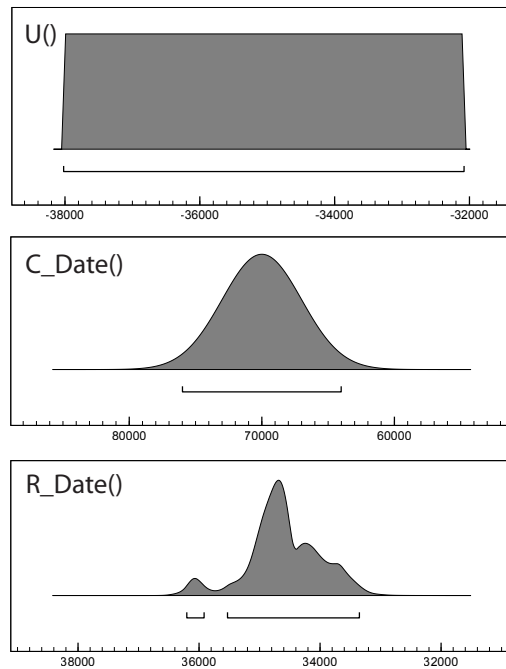


Fig. II.6 : Exemples de distributions de probabilités pour un âge uniforme (U), une date calendaire (C_Date) et une date calibrée (R_Date).

Fonctions de base sous OxCal

Pour l'intégration d'informations *a priori* (Fig. II.6) :

- « R_Date » : datations radiocarbone (calibrées automatiquement)
- « C_Date » : datations calendaires types TL, ESR, U/Th (non calibrées)
- « U » : distributions de probabilité uniformes type « âge compris entre -43 000 et -40 000 »

Pour l'application de contraintes (Fig. II.7) :

- a) « Sum » et « | » : équivalent de l'opérateur logique « OU ». L'événement (*a posteriori*) est considéré comme pouvant correspondre à n'importe laquelle des datations (*a priori*). Ceci revient à ajouter les distributions de probabilités.
- b) « Combine » et « & » : équivalent de l'opérateur logique « ET ». Les datations (*a priori*) sont considérées comme datant un même et unique événement (*a posteriori*). Ceci revient à multiplier les distributions de probabilités.
- c) « After » : intégration de terminus *post quem*. L'évènement (*a posteriori*) est plus récent que la datation (*a priori*).
- d) « Before » : intégration de terminus *ante quem*. L'évènement (*a posteriori*) est plus ancien que la datation (*a priori*).

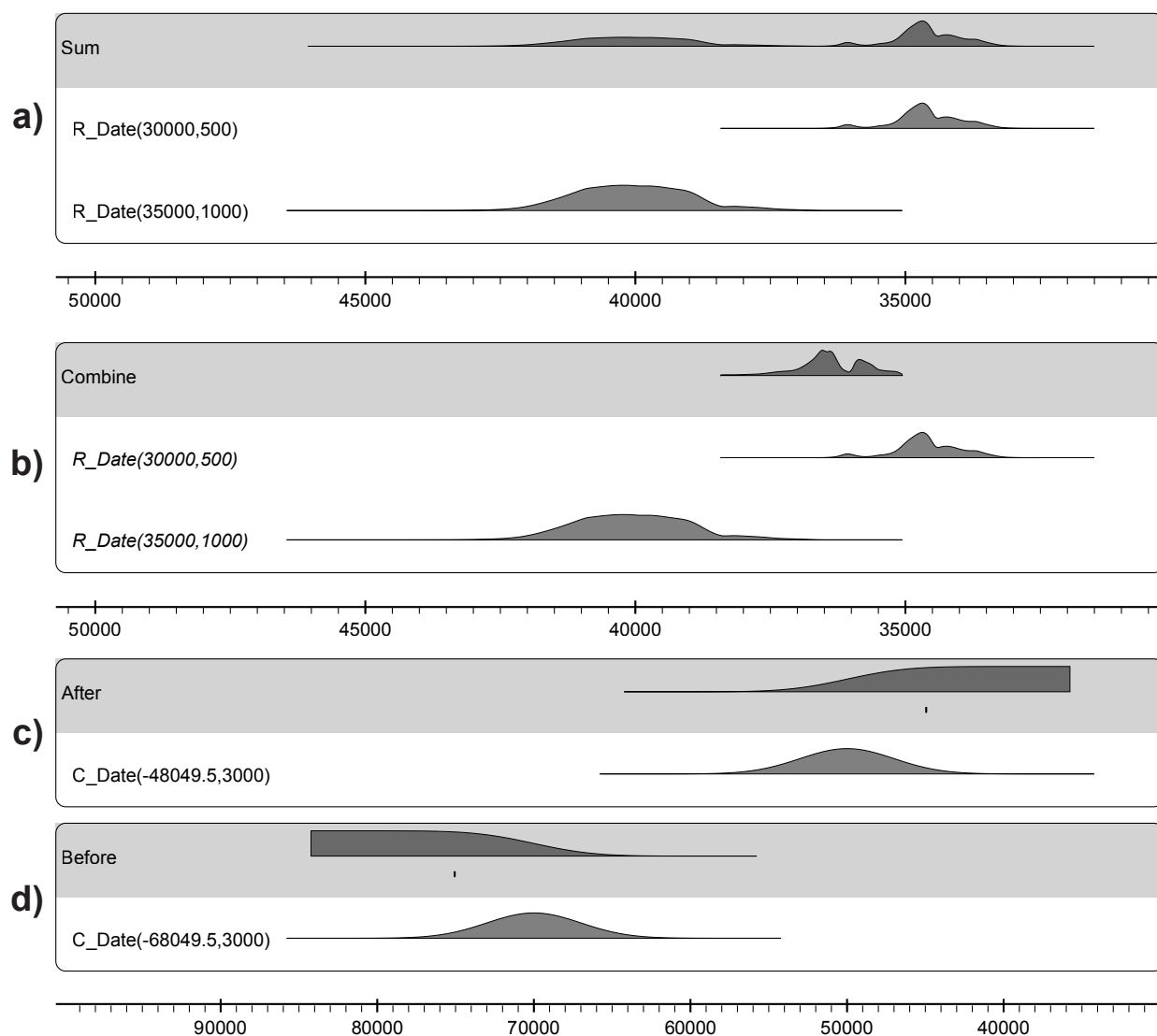


Fig. II.7 : Exemples de contraintes simples sous OxCal. Le résultat du modèle est présenté sur fond gris : a) Sum de 2 datations radiocarbones, b) Combine de ces 2 même datations, c) After et d) Before.

- « Sequence » : chaque élément du groupe est organisé dans un ordre stratigraphique précis, c'est à dire que Sequence (A ; B ; C) implique que $A < B < C$ (A est l'événement le plus ancien, C le plus récent)

- « Phase » : les relations chronologiques entre les éléments du groupe ne sont pas connues. Fonction fréquemment utilisée en combinaison avec Sequence. Par exemple, Sequence (A ; Phase(B ; C)) implique que $A < B$ et $A < C$, mais l'ordre entre B et C est inconnu.

Ces fonctions de base, quand maîtrisées et combinées, permettent de construire des modèles chronologiques complexes et de calculer des événements hypothétiques. Il est possible de calculer par exemple le début ou la fin d'une phase.

Quand plusieurs phases sont intégrées au modèle, différents types de contraintes supplémentaires peuvent être ajoutés :

- modèle type « contiguous » : une phase se termine en même temps que la phase suivante démarre, c'est à dire que « Fin Phase 1 » = « Début Phase 2 »

- modèle type « sequential » : une phase doit être terminée avant que la suivante ne commence, c'est à dire que « Fin Phase 1 » \leq « Début Phase 2 »

- modèle type « overlap » : les phases peuvent se chevaucher (pas de contraintes)

3.2 CALCUL DE POINTS DE CONTRÔLES POUR LE S-O DE LA FRANCE

Dans le cadre de la reconstruction des changements fauniques dans le Sud-Ouest de la France entre MIS 5 et 3 (cf. Chapitre III.1), les statistiques bayésiennes seront utilisées pour établir des points de contrôles chronologiques. Ces derniers permettront de replacer les séquences archéologiques sur une échelle

Site	AnteQuina	Quina	LevDent	MTA	DiscoDent	Chatel	ProtoA	AuriA	Total
Abri Dubalen						3			3
Artenac	1								1
Barbas III				2					2
Bourgeois Delaunay	4								4
Brassempouy								8	8
Caminade								2	2
Canalettes	3								3
Castanet								2	2
<i>Combe-Grenal</i>	2	1							3
Combe-Saunière						4		1	5
Cottés						2			2
Crouzade								1	1
<i>Espagnac</i>		3							3
Grotte XVI						2			2
Isturitz							8	2	10
Jonzac		2	1	3					6
Mauran					1				1
Pataud								1	1
Pech de l'Azé I				45					45
<i>Pech de l'Azé II</i>	61								61
Pech de l'Azé IV	5								5
Pradelles		1							1
Quina amont			2		2				4
Quina aval						1		3	4
Renardières								1	1
Roc-de-Combe						3		4	7
Rochette				2					2
Rois								4	4
Saint-Césaire					12	6	2		20
Sous les Vignes		3							3
Tuto de Camalhot								2	2
Vaufrey	1								1
Total	77	10	3	52	15	21	10	31	219

Tabl. II.7 : Liste des sites intégrés pour le calcul des points de contrôle, avec le nombre de datations absolues par site et par technocomplexe. Les sites en italique sont ceux exclus de l'échantillon «select».

de temps absolu pour comparer les changements fauniques aux données des carottes marines et glaciaires. Ces points de contrôle correspondent aux événements hypothétiques de « début » et de « fin » de chaque technocomplexe entre Moustérien et Aurignacien ancien.

Les technocomplexes ont été définis comme des phases et les événements de début et de fin ont dans un premier temps été calculés dans un modèle de contraintes type « sequential ». Cependant, même si l'archéostratigraphie montre qu'en un point donné, la succession des différents technocomplexes est toujours la même, elle ne nous renseigne pas sur

la synchronicité de la transition entre les différents technocomplexes à l'échelle régionale. Il est par exemple tout à fait possible que le Quina soit plus ancien que le MTA à la fois en Périgord et en Quercy, mais que la transition Quina - MTA soit plus récente en Quercy qu'en Périgord. Pour cette raison, un second modèle a également été réalisé, cette fois-ci avec des contraintes type « overlap ».

Les datations physiques absolues entre Moustérien et Aurignacien ancien ont été compilées depuis les bases de données existantes (Guibert *et al.*, 2008 et Vieilleville *et al.*, 2008 pour le Moustérien, Michel, 2010 pour l'Aurignacien, Bachellerie, 2011 et Dis-

camps *et al.*, 2011 pour le Châtelperronien) et en intégrant également les résultats obtenus depuis (Dibble *et al.*, 2009a ; Maureille, 2010 ; Jaubert, 2010). Cette base de données inclut à la fois des datations provenant de sites qui ont livré des restes fauniques (intégrés dans la base de données « sites anthropiques », cf. Chapitre II.4) mais également de sites de plein air (Tabl. II.7). En suivant les recommandations de Guibert et collaborateurs (2008), un extrait de cette base de données (« Select ») a également été créé en retirant les datations absolues jugées comme non fiables d'un point de vue méthodologique (Combe-Grenal, Espagnac, Pech de l'Azé II).

3.3 APPROCHE BAYÉSIENNE EN PALÉODÉMOGRAPHIE

Nos estimations paléodémographiques reposent sur des sommes de distributions de probabilités en statistiques bayésiennes. Les statistiques bayésiennes sont de plus en plus utilisées pour les reconstructions paléodémographiques (cf. Chapitre II.2). Cependant, à l'inverse de beaucoup d'auteurs (e.g. Vermeersch, 2005 ; Sommer *et al.*, 2008 ; Buchanan *et al.*, 2010 ; Steele, 2010 ; Williams *et al.*, 2010 ; Chiverrell *et al.*, 2011 ; Bradtmöller *et al.*, sous presse), notre étude ne considère pas seulement les datations absolues mais l'ensemble des données chronologiques. Cette approche est plus fastidieuse, car elle nécessite la conception de modèles bayésiens plus complexes, mais elle permet de combiner l'ensemble des éléments de chronologie tout en étant plus fiable.

Pour chaque séquence et chaque US, un modèle bayésien a été mis en place afin de calculer la distribution de probabilités la plus juste et la plus fiable possible. Ces modèles bayésiens intègrent à la fois des datations absolues, mais aussi des informations stratigraphiques et des attributions archéostratigraphiques et biostratigraphiques. Un schéma simplifié de ces modèles bayésiens sera fourni au lecteur pour chaque US afin qu'il lui soit possible de distinguer l'ensemble des informations chronologiques qui ont été prises en compte*.

* Ces informations sont fournies par souci de transparence. Dans les statistiques bayésiennes, les choix faits par l'analyste, notamment dans les types de contraintes appliquées aux datations, influencent les résultats des modèles. Dans ce travail, nous présenterons pour chaque US l'ensemble des informations *a priori* et le résultat du modèle bayésien *a posteriori* ; ce qui permet au lecteur de juger de la pertinence des modèles réalisés.

Les datations absolues ont été insérées grâce aux fonctions R_Date (C14) et C_Date (ESR, TL, U/Th) et les attributions archéostratigraphiques et biostratigraphiques en temps que distribution uniforme (fonction U). Les terminus *post quem* et *ante quem* ont été intégrés grâce aux fonctions After et Before. D'une manière générale, la distribution de probabilités de chaque US a été calculée :

- comme la somme des datations absolues quand elles étaient les seules disponibles (fonction « | ») ;
- comme une distribution uniforme quand seules des attributions archéostratigraphiques ou biostratigraphiques étaient disponibles ;
- quand plusieurs types d'informations chronologiques étaient disponibles, comme la combinaison de la somme des datations absolues, contraintes stratigraphiques, attributions archéostratigraphiques et biostratigraphiques (fonction « & »). Par exemple (, pour un ensemble attribué à l'Aurignacien avec deux dates radiocarbone : U(« Auri ») & (R_Date(« Date 1 ») | R_Date(« Date 2 »)).

Quelques précisions sont importantes à apporter :

- 1) Le fait d'additionner les distributions de probabilités des datations absolues par la fonction « | » a pour effet de diviser la somme des probabilités de chaque datation par le nombre de datations. De cette manière, une US, qu'elle soit pourvue d'une ou de 10 datations, a toujours une probabilité totale de 1, et non de 1 et de 10. C'est un avantage considérable pour réduire le biais de surreprésentation des sites bien datés dans les estimations paléodémographiques (Chapitre II.2).
- 2) Additionner plutôt que combiner les datations absolues rajoute une incertitude supérieure au modèle bayésien car l'hypothèse est faite que les différents vestiges datés correspondent à des faits différents. Il n'est à notre sens quasiment jamais possible d'affirmer que les datations absolues obtenues sur une US sont systématiquement à relier à un même fait. Les ensembles s'accumulent en un certain temps et la présence d'éléments remaniés est toujours possible.
- 3) La combinaison des informations a pour conséquence que lorsqu'un groupe d'informations est plus précis (qu'un autre), c'est alors le seul qui participe à la distribution de probabilités. Par exemple, pour un site Moustérien daté à $50\ 000 \pm 1\ 000$ la distribution de probabilités de l'US sera équivalente à celle de la datation. Au contraire, si un site Magdalénien est daté à $13\ 000 \pm 10\ 000$, la distribution de probabilités de l'US sera équivalente à celle de l'attribution chro-

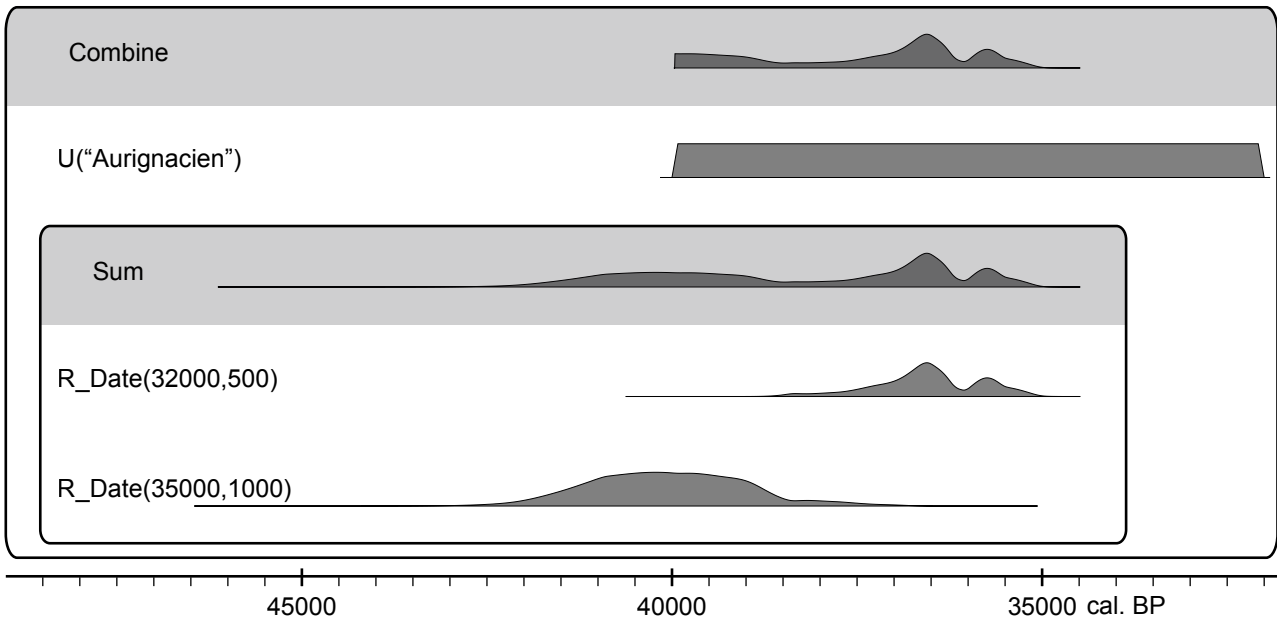


Fig. 11.8 : Exemple de calcul bayésien pour un site attribué à l'Aurignacien avec deux dates radiocarbone. Modèle de type $U(\text{« Auri »}) \& (R_Date(\text{« Date 1 »}) | R_Date(\text{« Date 2 »}))$.

noculturelle. Cette approche a l'avantage de ne pas retirer d'informations chronologiques *a priori* avant d'analyser et de pouvoir repérer les éléments de chronologie qui se contredisent ou se corroborent.

4) Dans le cas où la combinaison renvoyait une distribution de probabilités nulle, c'est à dire que les informations chronologiques se contredisaient totalement (par exemple un site Moustérien avec une date C14 à $10\ 000 \pm 200$), nous avons alors sélectionné le groupe d'informations chronologiques qui nous paraissait le plus pertinent. Par exemple, dans le cas d'un repaire d'hyènes avec des vestiges moustériens avec une date anormalement récente, c'est le plus souvent la date qui a été retirée, alors que dans le cas d'un site magdalénien avec un reste d'hyène daté directement d'un âge plus ancien, c'est la date qui a été conservée et l'attribution chronoculturelle ignorée.

3.4 CALAGE DES DÉCOUPAGES ARCHÉOSTRATIGRAPHIQUES

L'intégration des attributions chronoculturelles dans les modèles bayésiens nécessite que pour chaque technocomplexe une date de début et de fin soit établie afin de définir les distributions uniformes.

Sud-Ouest de la France

Pour le Sud-Ouest de la France, ces estimations sont dérivées :

- du modèle bayésien de phases réalisé en Chapitre III.1 ;

- des corrélations atteintes entre changements fauniques et carottes marines (Chapitre III.1) ;

- de la littérature pour les phases plus récentes du Paléolithique supérieur, en suivant les consensus établis (e.g. Langlais, 2007 ; Ducasse, 2010 ; Michel, 2010).

Elles sont définies comme telles :

- Moustérien : 128 à 43 ka cal. BP, subdivisé quand cela est possible en AnteQuina (128 – 65), Quina (65 – 60) et PostQuina (60-43), pour les détails de ce découpage, se reporter au Chapitre III.1.

- Châtelperronien : 43 à 40 ka cal. BP

- Aurignacien : 40 à 32 ka cal. BP

- Gravettien : 32 à 26 ka cal. BP

- Solutréen : 26 à 23 ka cal. BP

- Badegoulien : 23 à 21 ka cal. BP

- Magdalénien : 21 à 13 ka cal. BP

Ces chiffres ne sont que des approximations mais de telles estimations sont nécessaires pour l'intégration des données archéostratigraphiques dans les modèles bayésiens.

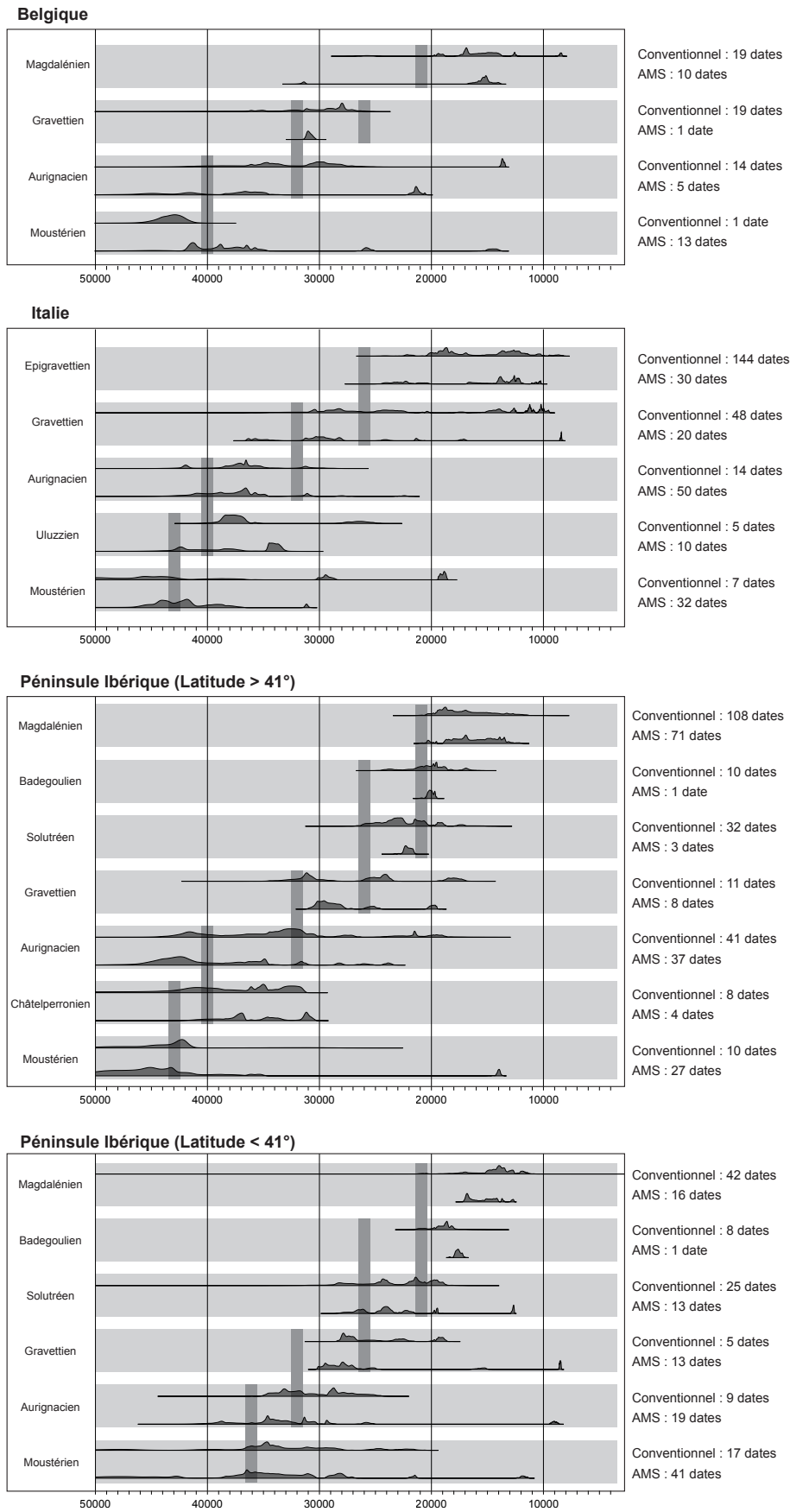


Fig. II.9 : Sommes des datations radiocarbone (comptage conventionnel et AMS) pour les différents technocomplexes du Paléolithique moyen et supérieur dans quatre régions européennes, à partir de la base de données de dates de d'Errico et al., 2011. Les barres verticales grisées représentent les dates de « transition » entre technocomplexes utilisées dans ce travail pour l'intégration des attributions chronoculturelles dans les modèles bayésiens.

Europe de l'Ouest

Dans le Sud-Ouest de la France, la définition des limites chronologiques entre technocomplexes est facilitée par le nombre important de sites aux longues séquences datées et par les corrélations établies entre le registre archéologique et la chronologie absolue des carottes marines et glaciaires (Chapitre III.1). Pour le reste de l'Europe, il est bien plus difficile d'établir de telles limites.

En s'appuyant sur la base de données de dates PA-CEA (d'Errico *et al.*, 2011), il peut être montré que les datations absolues des technocomplexes se recouvrent pour partie, et ce même en ne considérant que les datations AMS, et y compris à une échelle régionale (Fig. II.9). Ce constat est en contradiction avec l'absence d'interstratification entre les différents technocomplexes (y compris entre Châtelperronien et Aurignacien, cf. Zilhão et d'Errico, 1999 ; Bordes, 2002, 2006 ; Zilhão *et al.*, 2006). Cette inadéquation entre données stratigraphiques et radiométriques est probablement imputable aux problèmes de contamination des datations radiocarbone (Higham, 2011). Toute exploitation brute des datations absolues pour la définition de découpages chronologiques entre technocomplexes est donc particulièrement délicate.

Si la chronologie fournie par les datations absolues est *a priori* loin d'être satisfaisante, plusieurs auteurs ont montré qu'en analysant plus finement les datations et les sites qui les ont délivrées (notamment dans une perspective taphonomique), une meilleure lecture de la chronologie des technocomplexes du Paléolithique supérieur pouvait être atteinte (d'Errico *et al.*, 1998 ; Zilhão et d'Errico, 1999, 2003 ; Musisi, 2001 ; Djindjian *et al.*, 2003 ; Jöris *et al.*, 2003 ; Kozłowski, 2005 ; Zilhão, 2006, 2009, 2011 ; Langlais, 2007 ; Higham *et al.*, 2009, 2010 ; Jöris et Street, 2008 ; Pesesse, 2008 ; Ducasse, 2010 ; Michel, 2010 ; Renard, 2010 ; White et Pettitt, 2011 ; Jacobi et Higham, 2011a, 2011b).

Si les traditions techniques sont très variables au sein de chaque technocomplexe à l'échelle européenne, une constance remarquable peut être démontrée quant à l'organisation archéostratigraphique des technocomplexes, pour peu que l'on considère des regroupements relativement larges (e.g. Aurignacien plutôt que Aurignacien ancien). Les limites chronologiques entre les grands groupes de technocomplexes apparaissent globalement contemporaines en Europe, à l'échelle de quelques millénaires, pour le Moustérien, l'Aurignacien, le Gravettien et le Magdalénien, avec quelques exceptions régionales (cf. références citées dans le paragraphe précédent). En s'appuyant sur ces travaux, des consensus se dégagent,

et il devient possible de proposer une chronologie simplifiée qui sera utilisée dans ce travail (Fig. II.10). On notera quelques caractéristiques importantes dans l'établissement des limites des différents technocomplexes :

- Le Châtelperronien est présent en France (exception faite du Sud-Est) et dans le nord de la péninsule Ibérique. Malgré l'étalement important des datations disponibles, il peut être placé entre 43 et 40 ka cal. BP avec un degré de confiance raisonnable (Jöris *et al.*, 2003 ; Jöris et Street, 2008 ; Higham *et al.*, 2010 ; Bachellet, 2011 ; Chapitre III.1).

- Dans le Sud-Est de la France, des groupes de tradition moustérienne (Néronien et post-Néronien) précèdent directement le Protoaurignacien (Slimak, 2007).

- Dans la péninsule Ibérique, au sud de la vallée de l'Èbre, des dates très récentes (jusqu'à 28 ka non calibré) ont été obtenues dans plusieurs sites moustériens (e.g. Finlayson *et al.*, 2006 ; Walker *et al.*, 2008). Parmi ces datations, plusieurs apparaissent comme peu fiables et semblent devoir être rejetées (Zilhão et Pettitt, 2006). Malgré les intenses débats sur la réalité de l'existence d'un Moustérien très récent dans le sud de la péninsule Ibérique (Jöris *et al.*, 2003 ; Jöris et Street, 2008), une persistance du Moustérien légèrement plus tardive que dans les autres régions européennes semble appuyée par les données actuelles, au moins jusqu'à 36 ka cal. BP (Zilhão, 1993, 2006, 2009, 2011 ; Zilhão et d'Errico, 1999, 2003). Ces données radiométriques sont notamment confortées par l'absence des phases anciennes de l'Aurignacien (Protoaurignacien, Aurignacien ancien) dans le sud de la péninsule Ibérique, alors qu'elles sont attestées plus au nord.

- L'Uluzzien, placé autour de 43-40 ka cal. BP par divers auteurs, semble plus ou moins contemporain du Châtelperronien (Jöris et Street, 2008 ; Higham *et al.*, 2009 ; d'Errico *et al.*, sous presse). Ce technocomplexe se retrouve essentiellement dans le sud de la péninsule italienne, mais il est également connu au nord, à Fumane (Peresani, 2008).

- Le passage de l'Aurignacien au Gravettien s'effectue de façon plus ou moins synchrone pour l'ensemble de l'Europe de l'Ouest, autour de 32 ka cal. BP. Quelques sites gravettiens plus anciens sont connus, mais uniquement plus à l'est (Pesesse, 2008).

- En Italie, l'Épigravettien succède au Gravettien et semble contemporain des technocomplexes Solutréen, Badegoulien et Magdalénien qui se retrouvent plus à l'ouest, en France, en Belgique et en

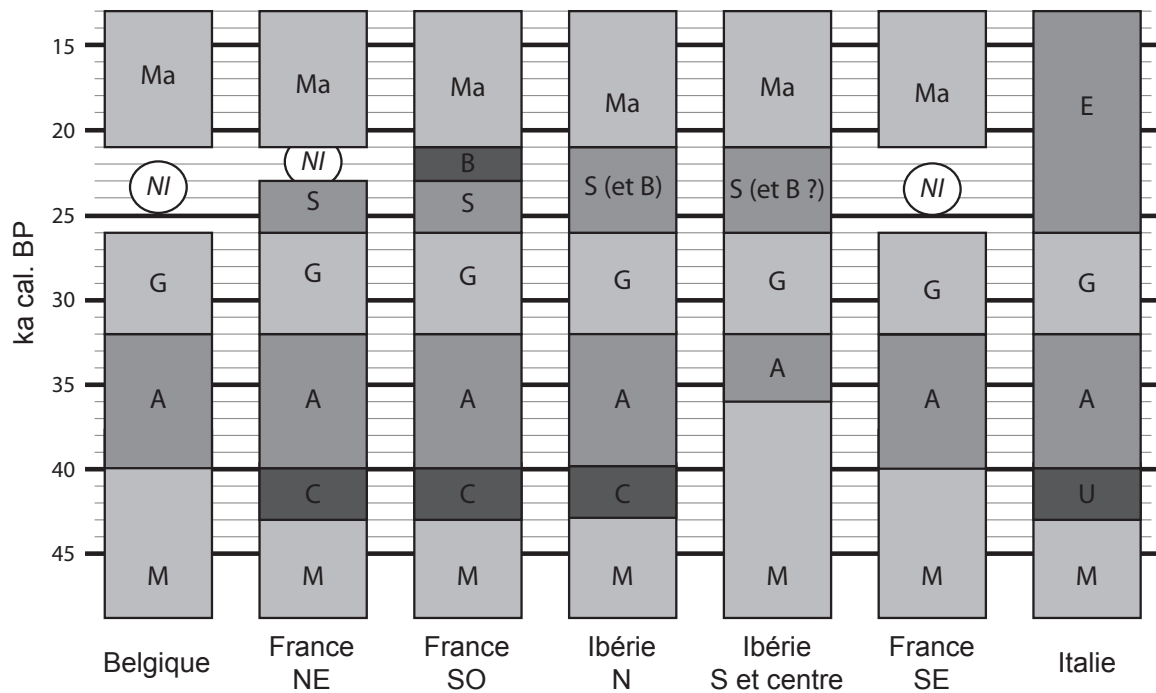


Fig. II.10 : Limites chronologiques simplifiées des technocomplexes du Paléolithique moyen et supérieur selon les régions d'Europe de l'Ouest. Ce sont ces limites qui ont été utilisées pour l'intégration des attributions chronoculturelles dans les modèles bayésiens. M : Moustérien ; C : Châtelperronien ; U : Uluzzien ; A : Aurignacien ; G : Gravettien ; S : Solutréen ; B : Badegoulien ; Ma : Magdalénien ; E : Épigravettien ; NI : « non inclus », technocomplexes dont la chronologie n'a pas été estimée (cf. texte).

Espagne (Mussi, 2001 ; Kozłowski, 2005 ; Langlais, 2007).

Les limites proposées en Fig. II.10 ne sont que des estimations approximatives, visant à exprimer avec le plus de justesse possible les consensus établis par les différents chercheurs. Elles n'ont été établies que lorsque cela était strictement nécessaire à l'analyse, c'est à dire quand au moins une US de la base de données était attribuée au technocomplexe concerné. Par conséquent, les limites chronologiques de plusieurs technocomplexes ne sont ici pas appréciées : ils sont notés « NI » sur la Fig. II.10. C'est le cas par exemple du LRJ (Lincombien-Ranisien-Jerzmanowicien), ou du Badegoulien en dehors du Sud-Ouest de la France.

Pour le Nord de la France, un seul site à hyène a été intégré dans les analyses paléodémographiques. Ce site disposant de datations absolues, il n'a pas été jugé nécessaire de se prononcer sur la chronologie des technocomplexes dans cette région (par ailleurs peu documentée) et le découpage archéostratigraphique n'a donc pas été utilisé comme élément de datation. De même, dans les îles britanniques, en raison des difficultés d'établissement de la chronologie des occupations humaines (Jacobi et Higham, 2011a, 2011b), le découpage archéostratigraphique ne sera pas utilisé ici comme méthode de datation pour cette région.

APARTÉ : OÙ PLACER LE DÉBUT DE L'AURIGNACIEN ?

Dans ce travail, le début de l'Aurignacien a été placé à 40 ka cal. BP, soit 1 ou 2 millénaires plus tôt que la limite inférieure du Protoaurignacien telle que définie par plusieurs auteurs (Zilhão, 2006, 2011 ; Jöris et Street, 2008 ; Szmids *et al.*, 2010). Ce choix a été guidé par certains résultats obtenus dans le cadre de cette étude, notamment en ce qui concerne les corrélations établies entre changements fauniques et enregistrement marin dans le Sud-Ouest de la France en Chapitre III.1. Nous en fournissons ici, dans cet aparté, une lecture légèrement différente car ces résultats sont importants pour les débats sur la chronologie de l'Aurignacien, et ils sont à la base de nos choix méthodologiques.

Dans le nord du Bassin aquitain, les sites protoaurignaciens sont, à l'instar de la majorité des US de l'Aurignacien ancien, nettement dominés par le Renne. Le Protoaurignacien semble corréléable, au moins pour cette région, à l'évènement de Heinrich 4 (ca. 40 ka cal. BP) plutôt qu'antérieur à celui-ci (41-42 ka cal. BP). Il est *a priori* cependant possible que le Protoaurignacien soit plus ancien dans certaines régions, soit antérieur à l'H4, notamment au sud du Bassin aquitain comme semblent le montrer les dates relativement anciennes obtenues récemment à Isturitz (autour de 41-42 ka cal. BP ; Szmids *et al.*, 2010).

En termes de faunes chassées, les sites attribués au Protoaurignacien localisés dans le sud du Bassin aquitain ne sont pas dominés par le Renne. Ceci pourrait relever d'une différence chronologique : ainsi, on pourrait imaginer que, quelques millénaires avant le H4, le Protoaurignacien se développerait le long des Pyrénées, en parallèle du Châtelperronien qui perdurerait au nord. Néanmoins, cette différence de faunes chassées entre sud et nord du Bassin aquitain se retrouve également à l'Aurignacien ancien : il est probable qu'elle soit imputable à une variabilité géographique plutôt qu'à une diachronie entre les occupations protoaurignaciennes du nord et du sud (ce point sera davantage détaillé en Chapitre III.1).

L'existence de circulations de matières premières entre sud et nord du Bassin aquitain au Protoaurignacien (Discamps *et al.*, sous presse) n'appuie pas une hypothèse de dichotomie des territoires. Bien que l'homogénéité chronologique du Protoaurignacien dans le Sud-Ouest de la France n'est pas clairement démontrée, elle reste l'hypothèse de travail la plus raisonnable au regard des éléments actuellement disponibles.

La limite chronologique inférieure ici utilisée pour l'Aurignacien (40 ka cal. BP), légèrement plus récente que ce qui est couramment admis, reste compatible avec les datations absolues disponibles si l'on considère les forts écarts types (Chapitre III.1).

En Italie, le positionnement stratigraphique de plusieurs US du Protoaurignacien sous l'ignimbrite campanienne (en anglais : « CI ») résultant de l'éruption des champs Phlégréens datée autour de 39-40 ka cal. BP (Fedele *et al.*, 2008 ; Giaccio *et al.*, 2008) placerait le Protoaurignacien autour de 40-41 ka cal. BP (Higham *et al.*, 2009). Le début de l'Heinrich event 4 précède légèrement cette éruption (Fedele *et al.*, 2008). Ces données sont donc conciliables avec la limite chronologique adoptée ici.

CHAPITRE II.4 MÉTHODES DES RECONSTRUCTIONS FAUNIQUES

4.1 QUEL(S) REGISTRE(S) POUR DES RECONSTRUCTIONS FAUNIQUES ?

Les études menées sur les carottes glaciaires et marines permettent aujourd'hui de décrire avec précision les changements climatiques et environnementaux du Pléistocène supérieur (e.g. Voelker, 2002 ; Sánchez Goñi *et al.*, 2008 ; Harrison et Sánchez Goñi, 2010). Les corrélations entre domaines marin et continental sont cependant particulièrement délicates, et cette précision acquise par les paléoclimatologues dans la description de la variabilité climatique millénaire reste inaccessible aux archéologues. Il est également difficile, sur la base des pollens, de distinguer les différentes espèces au sein de certains genres (e.g. *Artemisia*) ou familles (e.g. Graminées), alors que ces espèces peuvent représenter des écosystèmes variés (Guthrie, 2001). De plus, si climat, flore et faune sont effectivement intimement liés, leurs relations sont très complexes. Les changements dans les faunes terrestres ne peuvent pas être directement établis à partir des registres paléoclimatiques et paléoenvironnementaux glaciaires et marins, notamment parce que nous ne savons pas quelle fut la réponse des faunes à des fluctuations climatiques rapides ou de faible amplitude. De plus, le temps de réponse des communautés animales aux changements climatiques est inconnu. Les registres paléontologiques et archéologiques restent les seuls à même de nous renseigner sur les changements dans les zoocénoses passées.

Les sites naturels type avens-pièges sont à même de fournir une image des paléoenvironnements distincte de celle disponible dans les autres gisements, car la faune qui y est accumulée n'est pas issue d'une sélection des proies effectuée par les hommes ou les hyènes. Néanmoins, pour la période considérée, ils sont bien trop rares pour une reconstruction complète des zoocénoses. Les études de microfaune sont intéressantes pour confronter les signaux climatiques enregistrés par la micro- et la macrofaune (e.g. Morin, 2004, 2008), mais elles ne fournissent pas d'informations directes sur les populations d'herbivores. Afin de reconstituer les changements dans les zoocé-

noses, nous avons donc utilisé les US qui contiennent des ensembles osseux accumulés par les groupes humains : elles présentent l'avantage d'être très nombreuses, parfois intégrées dans de longues séquences stratigraphiques, bien étudiées et publiées, et disposent souvent de datations physiques et/ou archéostratigraphiques. Elles fournissent une image paléoenvironnementale indépendante qui pourra par la suite être confrontée au registre paléontologique des repaires d'hyènes.

4.2 LE PROBLÈME DES ARCHÉOFAUNES : CHOIX HUMAIN ET CONTRAINTES ENVIRONNEMENTALES

Dans le Sud-Ouest, de nombreux changements dans les faunes chassées par les groupes humains ont été documentés entre Paléolithique moyen et supérieur ancien (e.g. Laquay, 1981 ; Delpech, 1983 ; Guadelli, 1987). De nombreuses études archéozoologiques montrent que les préhistoriques ont été capables de chasser plus d'une douzaine d'Ongulés* différents, mais souvent dans des proportions très variables (e.g., Brugal *et al.*, 1999 ; Chase, 1999 ; Boyle, 2000 ; Burke, 2000, 2004 ; Grayson *et al.*, 2001 ; Grayson et Delpech, 2002, 2003, 2006, 2008 ; Costamagno *et al.*, 2006 ; Letourneux, 2007 ; Morin, 2008 ; Rendu, 2010a).

Cette variabilité importante de la diète humaine pourrait correspondre à un signal paléoenvironnemental : des changements dans les proies chassées seraient attendus comme conséquence de l'adaptation des groupes humains à de nouveaux environnements. Des paramètres climatiques et géographiques sont souvent évoqués comme moteur des recompositions dans les peuplements d'Ongulés au Pléistocène, et ce notamment en raison de leur rôle structurant dans les communautés végétales (e.g. Guthrie, 1990). L'abondance d'un taxon peut fluctuer selon les régions (en fonction de l'hydrographie, de

* Le terme « Ongulés » est utilisé dans le cadre de ce travail dans sa définition large, incluant à la fois Artiodactyles, Périssodactyles et Proboscidiens.

la topographie, etc), au fil des changements climatiques ou encore des saisons (surtout pour les espèces migratrices).

Néanmoins, certains modèles d'évolution des stratégies de subsistance rappellent que des changements dans les faunes chassées peuvent avoir lieu par une sélection différente des proies, sans modification des écosystèmes (e.g. Mellars, 1996, 2004 ; Klein, 1998).

Les changements fauniques enregistrés dans les séquences archéologiques peuvent donc correspondre à une adaptation à des fluctuations dans la disponibilité des proies comme à un changement « délibéré » dans les stratégies de subsistance, contraint par des moteurs internes aux sociétés humaines.

Pour exemple, certains voient dans l'augmentation du pourcentage de Renne à l'Aurignacien les indices de l'établissement d'une économie spécialisée (Mellars, 1996, 2004), alors que d'autres l'attribuent à des variations climatiques ayant affecté l'abondance des différents taxons dans l'environnement (Grayson *et al.*, 2001 ; Grayson et Delpech, 2002, 2003 ; Morin, 2004).

L'essentiel du corpus disponible est donc potentiellement entaché d'un biais majeur qui empêche d'estimer directement la disponibilité naturelle des proies dans les écosystèmes passés : il est primordial, avant toute reconstruction environnementale faunique à partir des sites anthropiques, de vérifier que ce registre reflète bien, au moins pour partie, un signal paléoenvironnemental.

4.3 COMPARAISONS FAUNE CHASSÉE - DONNÉES PALÉOCLIMATIQUES

Afin de reconstituer les changements dans les communautés d'Ongulés à partir des sites anthropiques, il est donc au préalable nécessaire d'estimer à quel point les modifications dans les proies chassées sont corrélables à des fluctuations climatiques.

Pour répondre à cette question, les changements perceptibles dans les sites archéologiques en termes de proies chassées ont été confrontés avec des données paléoclimatiques et paléoenvironnementales indépendantes issues de carottes glaciaires et marines.

Les deux types d'enregistrement étant chacun construits sur la base de chronologies différentes et difficilement comparables, des corrélations sont nécessaires. De plus, étant donné que les séquences continentales sont souvent courtes et discontinues,

il est également nécessaire de corréliser les sites archéologiques entre-eux.

Ce type de corrélations est généralement le plus facilement réalisé par l'exploitation de datations absolues, mais la période concernée (env. 115 – 30 ka cal. BP) s'étend bien au-delà des limites de la datation au radiocarbone (Pettitt *et al.*, 2003). Les datations ESR, OSL et TL offrent souvent de précieuses informations sur la chronologie des sites, mais leurs marges d'erreur (généralement entre 5 et 10 ka) sont trop importantes pour être comparées aux changements climatiques rapides (se reporter à Sánchez Goñi et Harrison, 2010 pour une estimation des durées des événements de Heinrich par exemple). Les datations U/Th de spéléothèmes par comptage TIMS sont bien plus précises, mais ne sont disponibles que pour de très rares séquences (Couchoud *et al.*, 2009). D'une manière générale, un nombre important de gisements moustériens manque encore de dates absolues, et quand elles sont disponibles, leur fiabilité est fréquemment remise en cause. Pour exemple, les nouvelles dates TL obtenues au Pech de l'Azé IV (99.9±5.4 ka BP, Dibble *et al.*, 2009a) remettent en cause les résultats obtenus précédemment sur le même niveau (46.6±5 ka BP, Bowman *et al.*, 1982). Une revue récente de l'ensemble des datations obtenues sur le Paléolithique moyen du Sud-Ouest de la France estime que seules 29 % de ces dates peuvent être jugées strictement fiables sur le plan méthodologique (indice de qualité 3/3 ; Guibert *et al.*, 2008), suite aux énormes progrès réalisés dans les datations par luminescence ces dernières décennies.

Par conséquent, l'intercorrélation entre séquences archéologiques a dû s'appuyer sur d'autres méthodes. L'archéostratigraphie permet de telles corrélations entre séquences sur la base de caractères totalement indépendants du contenu faunique des US. Les attributions technotypologiques révisées de chaque US (Jaubert et Bachelier *in* Discamps *et al.*, 2011 ; Chapitre II.1) permettent l'établissement d'une chronologie relative robuste.

Une fois l'évolution en termes de proies chassées documentée selon cette chronologie relative, les changements identifiés dans les faunes chassées seront comparés à des données paléoclimatiques et paléoenvironnementales obtenues indépendamment. Plusieurs auteurs ont souligné que dans des régions distinctes il pouvait exister des différences dans la réponse de la végétation à des changements climatiques globaux (Voelker, 2002 ; Sánchez Goñi *et al.*, 2008 ; Harrison et Sánchez Goñi, 2010). Ainsi, les corrélations entre signaux climatiques globaux (e.g., carottes glaciaires NGRIP, chronologie GICC05)

et réponse locale de la végétation sont hasardeuses, et un enregistrement régional est primordial. L'étude multiproxies de la carotte marine MD04-2845 forée dans le Golfe de Gascogne (Fig. II.12) offre un enregistrement régional haute résolution des changements environnementaux de l'Ouest de la France (Sánchez Goñi *et al.*, 2008 ; Fletcher *et al.*, 2010). Les études polliniques permettent de reconstituer les changements de végétation, les foraminifères (fonctions de transferts) permettent des estimations de salinité et de température de surface et les IRD (ice rafted debris) la distinction précise des événements de Heinrich.

Afin de comparer les changements fauniques (chronologie relative établie par archéostratigraphie) et les proxies paléoclimatiques (chronologie absolue), nous utiliserons des points de contrôle tels que fournis par l'analyse bayésienne des datations physiques absolues disponibles par technocomplexe (cf. Chapitre II.3).

4.4 SIGNIFICATION ÉCOLOGIQUE ET ENVIRONNEMENTALE DES ONGULÉS

Afin de comparer les données sur les faunes chassées avec les données paléoenvironnementales, il est nécessaire de savoir si, et comment, les Ongulés peuvent refléter des changements environnementaux. Les préhistoriens reconstruisent fréquemment le contexte environnemental des occupations humaines au travers de l'analyse des restes fauniques, et essentiellement ceux d'Ongulés. Deux problèmes majeurs s'opposent pourtant *a priori* à cet emploi : la plasticité écologique des Ongulés et la fiabilité discutable des analogies* établies entre écosystèmes modernes et passés.

Plasticité écologique des Ongulés

Une espèce donnée peut potentiellement exister dans différents types d'écosystèmes et sous des conditions climatiques variables. À cause de leur tolérance à un large spectre de conditions climatiques, les Ongulés ne constituent pas un proxy paléoenvironnemental optimal (Guthrie, 1982). Les reconstructions paléoclimatiques établies à partir des communautés d'Ongulés passées ont été remises en cause par de nombreuses études, dont des travaux

* Le terme d'analogies est ici préféré à celui d'actualisme. Il est parfaitement possible que les processus en jeu dans les dynamiques des communautés animales étaient similaires dans le passé (actualisme) sans que pour autant les associations d'espèces ou les niches écologiques des taxons aient été strictement identiques à celles connues aujourd'hui, pour des raisons historiques (analogie).

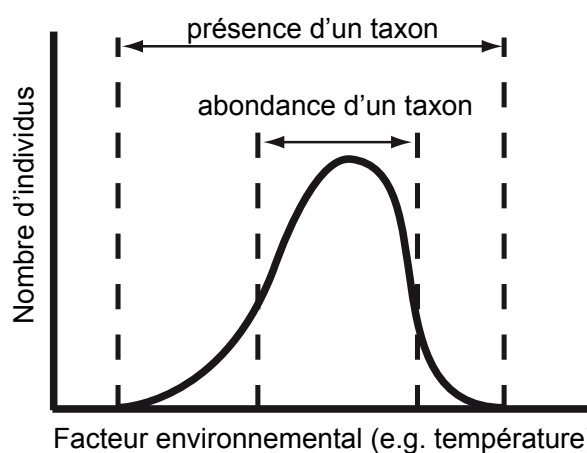


Fig. II.11 : Relation théorique entre un facteur environnemental et la réponse d'une population animale selon la loi de tolérance de Shelford (modifiée d'après Ramade, 1994). Les lignes en pointillés soulignent la différence entre les conditions environnementales qui peuvent être déduites de la présence ou de l'abondance d'un taxon.

récents sur la micro- et méso-usure dentaire (Rivals *et al.*, 2009). Un exemple type est celui du Cerf qui, s'il est classiquement assimilé à des milieux forestiers, peut parfaitement vivre dans des environnements ouverts (Straus, 1981).

La plasticité écologique d'une espèce peut effectivement être particulièrement importante, mais la présence discrète (quelques restes) et l'abondance d'un taxon dans un ensemble archéologique peuvent potentiellement représenter des conditions environnementales et écologiques très différentes. Ceci est la conséquence du principe écologique dit « loi de tolérance de Shelford » (Fig. II.11). Un taxon représenté par des restes épars, en marge de sa distribution géographique, est donc moins représentatif des conditions environnementales passées que les taxons dont les restes sont abondants. Des restes d'espèces rares peuvent également être retrouvés à l'issue de remaniements post-dépositionnels. En exploitant des données quantitatives, notre approche permet de limiter l'impact de ces taxons rares, peu représentatifs, sur les reconstructions paléoenvironnementales.

Le Tabl. II.8 souligne les principales caractéristiques écologiques des cinq taxons les plus représentés dans notre étude à partir d'une revue de l'abondante littérature existante. Cette compilation montre que les cerfs, chevreuils, rennes, bisons et chevaux modernes ne répondent pas aux mêmes exigences écologiques. Quelques facteurs limitants clés ont sûrement contribué à façonner les communautés d'On-

gulés passées : la tolérance à la couverture neigeuse (Renne contre les autres), l'exploitation d'herbes à faible contenu protéique (Bison et Cheval contre les autres), etc.

Bison et Cheval sont des spécialistes des environnements steppiques et des prairies ouvertes ; le Renne est le seul capable de survivre aux conditions extrêmes de la toundra (climat, rareté des ressources) ; si Cerf et Chevreuil sont adaptés à une variété de biotopes, ils sont les seuls à véritablement prospérer dans et autour des forêts tempérées. Il est intéressant de noter que la température n'est pas un facteur clé.

L'Aurochs (*Bos primigenius*) n'a pas été inclus dans le Tabl. II.8, car les données écologiques le concernant sont particulièrement rares, au point que plusieurs auteurs lui ont donné des significations environnementales différentes (e.g., Delpech *et al.*, 1983 ; Griggo, 1995, 1996 ; Turq *et al.*, 1999 mais voir les progrès récents réalisés sur cette question dans Hall, 2008). Cependant, il a été précédemment établi que l'Aurochs est particulièrement rare dans le Sud-Ouest de la France avant le MIS 2 (Brugal, 1983 ; Delpech, 1999). Ceci est vérifié dans notre base de données : quand les Bovinés représentent une part significative des proies consommées (> 25 % du NRD Ongulés, soit 39 US), et quand des déterminations précises sont disponibles (11 de ces 39 US), le Bison est soit dominant (5 US) soit exclusif (6 US). L'Aurochs est effectivement présent durant l'Antequina, mais quasiment absent de tous les autres technocomplexes.

Analogies avec les écosystèmes modernes

L'existence, au Pléistocène, de communautés d'Ongulés qui n'avaient pas d'équivalents modernes évènements remettent en cause les principes de stabilité des niches écologiques et sèment le doute sur la fiabilité des analogies établies entre écosystèmes passés et actuels (Guthrie, 1982, 1990 ; Stewart et Lister, 2001 ; Stewart, 2005). L'écologie des populations actuelles a pu être modifiée suite à des changements dans leurs niches écologiques à l'Holocène (gestion des espèces sauvages, domestication, impacts anthropiques sur les écosystèmes, disparition de certains grands prédateurs).

Cependant, les analyses isotopiques menées sur le Renne, le Bison et le Cheval montrent que ces taxons restent clairement distinguables entre les MIS 3 et 2 du point de vue de leur signature isotopique (Bocherens *et al.*, 1997 ; Drucker *et al.*, 2003). Les résultats de ces analyses isotopiques sont compatibles avec un régime alimentaire globalement stable pour chacun de ces taxons, et ce malgré des changements

environnementaux importants (e.g., Bocherens *et al.*, 1997 ; Drucker *et al.*, 2003 ; Garcia Garcia *et al.*, 2009).

De plus, les modélisations écologiques ont montré qu'il n'y a apparemment pas eu de changements majeurs dans les enveloppes climatiques du Renne et du Cerf en Europe (Banks *et al.*, 2008a), ni de 31 autres mammifères en Amérique du Nord (Martinez Meyer *et al.*, 2004), entre le Dernier Maximum Glaciaire et aujourd'hui.

En raison de la plasticité écologique des Ongulés et du désaccord persistant entre chercheurs sur l'emploi des analogues modernes, nous avons décidé de ne pas utiliser de groupes écologiques prédéfinis (Delpech *et al.*, 1983 ; Gamble, 1986 ; Griggo, 1995). En utilisant les groupes définis par les analyses statistiques multivariées, notre méthode n'est pas affectée par des présuppositions sur la signification environnementale de tel ou tel Ongulé, aucun *a priori* n'étant posé avant analyse.

Dans notre étude, seules les données de présence/absence et d'abondance des différents taxons ont été exploitées, mais des études paléontologiques et ostéologiques détaillées pourraient apporter de précieuses informations sur les paléoenvironnements. Plusieurs espèces s'adaptent à leur environnement par des modifications de leur taille corporelle (Cerf, Chevreuil, Renne, etc ; cf. Delpech, 1983 ; Geist, 1998), dans les proportions de leurs membres, ou dans la configuration de leurs appendices frontaux (Renne, Bison, etc. ; McDonald, 1981 ; Guthrie, 1990 ; Geist, 1998). Ce type de données est encore trop rare pour la majorité des sites archéologiques et n'est par conséquent, pour l'heure, pas exploitable.

4.5 CONSTRUCTION DE LA BASE DE DONNÉES « SITES ANTHROPIQUES »

Pour mener à bien notre analyse, une autre base de données a été créée, appelée « base de données sites anthropiques » (par opposition à la base de données « sites à hyènes », cf. Chapitre II.2). Elle intègre des sites archéologiques du Sud-Ouest de la France du Pléistocène supérieur, entre Moustérien et Aurignacien, et inclut 166 US issues de 40 séquences archéologiques (Fig. II.12, Tabl. II.9), avec pour chaque US une liste faunique quantifiée et une attribution technotypologique révisée (cf. Chapitre II.1, 1.3). Chaque site est enregistré selon ses coordonnées géographiques et chaque US selon sa position stratigraphique et son attribution chronoculturelle (Fig. II.13). Les technocomplexes lithiques concernés

Estimations chiffrées	Tolérance à la couverture neigeuse	Stratégies alimentaires (grazers : « brouteurs d'herbe » ; browsers : folivores)	Habitats préférentiels
<p>Renne / Caribou</p> <p>Tw: -6,6 / -70 à -10 Ts: 15,2 / 0 à 17 Ta: 3,4 P: 725,6 / 300 à 700 F: 177</p>	<p>Adaptés à des couverts neigeux très variables, en termes de densité et d'épaisseur (jusqu'à plusieurs mètres), persistants jusqu'à 280 jours par an.</p> <p>Parfaitement adaptés à la marche sur les surfaces gelées abrasives et dans la neige (y compris pendant la fonte), sauf si la neige est fraîchement tombée. Les sabots offrent une large surface pour supporter le poids du corps (faible « foot-loading ») et permettent le mouvement sur des surfaces neigeuses compactes comme boueuses.</p> <p>Capables de creuser le sol pour le fourrage d'hiver (sabots longs, flexibles et appointés). Ils peuvent creuser jusqu'à 80 cm de profondeur à travers une neige molle comme dure, et même dans la glace. Leurs museaux sont couverts de fourrure, ce qui protège leur appareil nasal pendant qu'ils retirent la couche de neige qui repose sur leur nourriture. Ils peuvent localiser du lichen par leur odorat même sous de fortes épaisseurs de neige.</p> <p>La neige est un paramètre important dans l'écologie du Renne. Les rennes profitent de fortes chutes de neige pour atteindre les lichens arboricoles, et si la couche neigeuse est suffisante importante ils peuvent se nourrir des lichens retrouvés sur les branches cassées et tombées au sol.</p> <p>La neige croutée (résultante des cycles de fonte – regel) ne leur est pas favorable.</p>	<p>Habitats alimentaires diversifiés. Ils peuvent changer leur régime alimentaire selon la saison, sélectionnant les parties molles et digestes des plantes dont le contenu protéique et lipidique est le plus important, et ce y compris parmi les plantes toxiques.</p> <p>Grazers (graminées et carex, surtout lété) et occasionnellement browsers (saules, bouleaux), ils se nourrissent également d'autres herbacées, de champignons, de lichens, d'algues et même de matière animale (poissons morts, lemmings, œufs, os, urine).</p> <p>Bien adaptés aux conditions d'hiver rudes, ils sont capables d'utiliser les rares ressources disponibles dans les hautes latitudes. Ils peuvent se nourrir de lichens terricoles et arboricoles, grâce à une flore intestinale appropriée. Le lichen est important pour beaucoup de populations de rennes, car il assure leur survie pendant l'hiver.</p>	<p>Bien adaptés aux espaces ouverts, sans arbres (le Renne est le Cervidé le mieux adapté à la course et il dispose de larges bois). Stratégies anti-prédateurs adaptées à des environnements ouverts (course, formation de troupeaux).</p> <p>Espèce très plastique qui vit sur et autour des glaciers, dans la toundra sur sols arides, dans la taïga et les environnements boisés, dans les prés subalpins et alpins (qui écologiquement, se rapprochent de la toundra) et dans les régions montagneuses forestières. Ils sont capables de s'adapter à leur environnement grâce à d'importantes capacités d'apprentissage développées pendant les premiers stades de la vie.</p> <p>Biologiquement adaptés aux conditions extrêmes de froid et de vent (fourrure isolante de haute qualité, imperméable au vent et à la neige, couplée à des systèmes de répartitions de chaleur spécifiques). Le froid est important car il prévient la formation de neige croutée (due aux cycles de fonte - regel) et permet donc au Renne de creuser sous la couverture neigeuse pour trouver sa nourriture</p> <p>Unique dans son adaptation à la course et à la vie dans les environnements ouverts de toundra, contournant les prairies, le Renne colonise des régions inhabitées par les autres Ongulés.</p>
<p>Bison</p> <p>Tw: -3,4 / -5 à 0 Ts: 19,2 / 13 à 14 Ta: 8,4 P: 603,5 / 400 à 700 F: 114</p>	<p>Peuvent tolérer des couches de neiges importantes (60-70 cm) mais seulement pour des périodes de temps limitées. Peuvent tolérer une épaisseur de neige plus importante que les chevaux.</p> <p>Connus pour mourir dans des conditions de trop fort couvert neigeux.</p> <p>Manquent d'adaptation à la neige. Le mouvement peut être rendu particulièrement difficile (pattes courtes, fort « foot-loading », sabots adaptés à une marche sur un substrat dur).</p> <p>Utilisent le côté de leur tête pour balayer la couche de neige afin d'avoir accès au fourrage. Peuvent aussi creuser à travers la neige, mais pas de manière efficace dans le cas d'un couvert neigeux épais de neige molle, ou dans le cas de neige compactée (leurs sabots ne sont pas adaptés pour creuser). Une neige fortement croutée peut sévèrement limiter leur pâture.</p> <p>L'accès à la nourriture en hiver peut agir comme un facteur limitant.</p> <p>Préferent les habitats avec un faible couvert neigeux en hiver, comme par exemple dans les zones balayées par le vent.</p>	<p>Grazers spécialisés, ils préfèrent les graminées et carex (comme montré par les adaptations anti-usure de leur denture).</p> <p>Occasionnellement browsers, selon la disponibilité du fourrage (e.g. en hiver ou sur la marge de leur distribution), mais seulement en dernier recours. Certainement potentiellement plus browsers que les chevaux. Ils peuvent se nourrir d'arbustes, de certains lichens et herbacées. Les bisons de forêt se nourrissent de mûres, graminées, saules, bouleaux, peupliers et frênes.</p> <p>Tolèrent une part considérable de fibres dans leur régime alimentaire en comparaison des autres ruminants, mais contrairement aux chevaux, ils ne peuvent pas survivre en se nourrissant uniquement de tiges à faible contenu protéique et fortement fibreuses. Par conséquent, ils se concentrent sur les petites graminées (préhension à l'aide de la langue) moins fibreuses dont le contenu protéique est plus important. Ils ne peuvent pas consommer uniquement des herbes hautes.</p> <p>Bénéficient d'une première pâture par des chevaux, qui retirent les herbes hautes et offrent accès aux petites graminées.</p> <p>Peuvent réduire leur consommation de fourrage en hiver en recyclant leur urine.</p>	<p>Espèce écologiquement plastique, mais mieux adaptée aux environnements ouverts (adaptée à une course rapide).</p> <p>Essentiellement environnements de prairies ouvertes (steppe, prairies à herbes courtes, prés). Ils peuvent vivre dans des environnements plus boisés et forestiers, mais la forêt est essentiellement utilisée comme abri (bien que le bison ne soit que peu affecté par le froid, une combinaison de vent et de froid intenses les pousse souvent à se réfugier dans la forêt). Toundra et taïga contiennent trop peu de nourriture pour un <i>grazer</i> de taille imposante comme le Bison, mais ils peuvent survivre dans les forêts boréales.</p>

Tabl. II.8 : Exigences écologiques des cinq principaux Ongulés chassés par les groupes humains entre MIS 5 et MIS 3. Données compilées depuis Hokr, 1951 ; Spiess, 1979 ; McDonald, 1981 ; Straus, 1981 ; Guthrie, 1982, 1990 ; Martin, 1982 ; Vereshchagin et Baryshnikov, 1982 ; Berger, 1986 ; Griggo, 1995, 1996 et Geist, 1998. Estimations chiffrées des paramètres climatiques : Tw = température moyenne en Janvier ; Ts = température moyenne en Juillet ; Ta = température moyenne annuelle ; P = précipitations annuelles ; F = jours de gel par an. Températures en degrés Celsius, précipitations en mm (moyennes depuis Griggo, 1995 / valeurs minimales et maximales depuis Hokr, 1951).

Estimations chiffrées	Tolérance à la couverture neigeuse	Stratégies alimentaires (grazers : « brouteurs d'herbe » ; browsers : folivores)	Habitats préférentiels
<p>Tw: -6,1 Ts: 19 Ta: 7 P: 596,5 F: 135</p>	<p>Peuvent tolérer des couches de neiges importantes (60-70 cm) mais seulement pour des périodes de temps limitées.</p> <p>Manquent d'adaptation à la neige. Le mouvement peut être rendu très difficile (sabots étroits, fort « foot-loading »).</p> <p>Peuvent creuser à travers la neige pour accéder au fourrage d'hiver, jusqu'à 60 cm de profondeur, mais dans ce cas, les chevaux ont un bilan énergétique négatif. Par conséquent, ils ne peuvent survivre pour de longues périodes dans des conditions de fort couvert neigeux.</p> <p>Un accès limité au fourrage d'hiver (neige) est un facteur limitant important.</p> <p>Préfèrent les habitats avec un couvert neigeux faible, comme dans les zones balayées par les vents d'hiver.</p>	<p>Grazers spécialisés (comme montré par les adaptations anti-usure de leur denture). Les graminées sont dominantes dans leur régime alimentaire en hiver comme en été, couplées avec quelques carex, herbacées et feuilles.</p> <p>Digèrent plus rapidement leur nourriture que les ruminants (estomac simple, transit intestinal plus rapide) et peuvent donc se contenter d'un régime alimentaire basé sur des plantes très fibreuses peu protéiques.</p> <p>Ils peuvent se nourrir d'Artemisia mais ils se spécialisent surtout sur les tiges d'herbes hautes (coupeur de tiges) de contenu protéique faible à moyen. Ils peuvent vivre dans des zones où la végétation est rare et de mauvaise qualité.</p> <p>Nécessitent de grandes quantités de fourrage de mauvaise qualité tous les jours en hiver.</p>	<p>Adaptés aux environnements ouverts (adaptés à une course rapide).</p> <p>Essentiellement prairies (steppes, etc) et zones arbustives (fruticées, <i>shrubland</i>). Ils préfèrent les paysages ouverts même s'ils peuvent entrer dans certains forêts de conifères peu denses et clairsemées.</p> <p>La distribution d'eau potable est très importante dans leur distribution estivale.</p>
<p>Tw: 1,8 / -35 à 0 Ts: 19,7 / 10 à 25 Ta: 10,8 P: 733 / 300 à 700 F: 71</p>	<p>Ne peuvent tolérer qu'un couvert neigeux modéré (jusqu'à 40-50 cm).</p> <p>Manquent d'adaptation à la neige : mouvement particulièrement difficile en cas d'important couvert neigeux</p>	<p>Régime alimentaire mixte, extrêmement adaptable, écoléctique.</p> <p>Sélectionnent les plantes les plus riches, hautement nutritives.</p> <p>Consommement de manière importante des herbes (grazers, surtout en été) mais également des feuilles en conditions de stress alimentaire (browsers, en hiver, en cas de couverture neigeuse, etc). Ils peuvent se nourrir de graminées, d'autres herbacées, de champignons, de feuilles d'arbres et arbusives, de fruits, de glands de chêne, de baies et même d'algues.</p>	<p>Très grande plasticité écologique. Deux grands écotypes : paysages ouverts (Wapiti d'Amérique du Nord) et boisés (Cerf européen).</p> <p>Grande palette d'environnements : forêts-prairies ouvertes, montagnes, des forêts mixtes jusqu'aux paysages ouverts des Highlands écossais.</p> <p>Leur habitat idéal est constitué de zones de bois clairsemés, à la lisière entre forêt et prairie. Ils peuvent tolérer des conditions steppiques, mais pas la toundra.</p> <p>Supportent une grande variété de conditions climatiques. Leur distribution est essentiellement limitée par le besoin de protections contre la neige et le vent, qu'il s'agisse de bois ou de reliefs topographiques.</p>
<p>Tw: -0,6 / -40 à 0 Ts: 18,9 / 10 à 30 Ta: 9,3 P: 700,3 / 200 à 700 F: 92</p>	<p>Ne peuvent tolérer qu'un couvert neigeux modéré (jusqu'à 40-50 cm).</p> <p>Tolèrent moins bien des couverts neigeux importants que le Cerf, mais ils peuvent se déplacer sans difficulté dans le cas où une croûte neigeuse se forme (grâce à leur faible poids).</p>	<p>Régime alimentaire mixte mais très sélectif, avec une préférence pour les parties molles, riches et nutritives des plantes (arbres, arbusives, herbes, baies, champignons, glands de chêne, etc).</p> <p>Ils ont besoin d'une nourriture bien plus riche, nutritive, et de meilleure qualité que le Cerf. Ils profitent des communautés végétales pionnières mises en place dans les premières successions écologiques.</p>	<p>Espèce écologiquement plastique. Deux grands écotypes/espèces : le petit Chevreuil européen des forêts <i>C. capreolus</i> (dont la distribution recoupe celle du Cerf) et le Chevreuil d'Asie <i>C. pygargus</i> plus large des prairies sibériennes (dont la distribution recoupe celle du Wapiti).</p> <p>Stratégies anti-prédateurs adaptées à la forêt : déplacement par petits bonds, coureurs de faible endurance qui se réfugient à couvert.</p> <p>Essentiellement domaines de forêts (de feuillus ou de conifères). Peuvent vivre dans des paysages plus ouverts, mais la présence du Chevreuil d'Asie (écotype d'environnement ouvert) dans le Pléistocène européen est considérée comme peu probable dans les conditions de prédation importante qui existaient alors.</p> <p>Les chevreuils d'environnements ouverts peuvent supporter des températures plus froides que les wapitis. Ils peuvent tolérer des longs hivers grâce à une implantation des fœtus décalée dans le temps et à un rut en été.</p>

Tabl. II.8 (suite)



Fig. II.12 : Sites archéologiques inclus dans la base de données «sites anthropiques» et, en médaillon, position de la carotte marine MD06-2845 utilisée comme registre paléoenvironnemental indépendant.

sont : les moustériens « AnteQuina », Quina, à denticulés de débitage Levallois (LevDent), de tradition acheuléenne (MTA), à denticulés de débitage Discoïde (DiscoDent), le Châtelperronien (Chatelp), le Protoaurignacien (ProtoA), l'Aurignacien ancien (AuriA) et l'Aurignacien plus récent (US post Aurignacien ancien, notés ici AuriPA, moyen et récent réunis sans les distinctions de Michel, 2010).

Seuls les ensembles osseux accumulés par l'Homme ont été conservés dans la base de données (cf. critères taphonomiques, Chapitre II.2, 2.4). Les ensembles osseux pour lesquels la distinction entre agents accumulateurs (homme, carnivores, etc) est complexe n'ont pas été inclus (e.g. Portel Ouest, Gardeisen, 1999 ; grotte de Tournal, Magniez, 2009 ; Fréchet / grotte du Noisetier, Costamagno *et al.*, 2008).

Des études géoarchéologiques et taphonomiques complètes ne sont pas disponibles pour toutes les séquences. Nous avons néanmoins décidé d'intégrer le maximum d'US en gardant à l'esprit que les résultats obtenus pourraient être biaisés à la suite de mélanges post-dépositionnels entre différents niveaux. Cette décision est motivée par le nombre très limité d'études archéostratigraphiques complètes des séquences concernées (incluant entre autre des remontages inter-niveaux systématisés). L'intégrité stratigraphique des séquences n'a été testée que pour une poignée de sites (Bordes, 2003 pour le Piage et Roc-de-Combe ; Beauval in Maureille, 2006 pour Marillac / Les Pradelles ; Morin *et al.*, 2005 et Bachellerie, 2011 pour Saint-Césaire ; Dibble *et al.*, 2009b pour Combe-Grenal ; Michel, 2010 pour

Site	Code	Nombre d'US	Principales références
Abeilles	Abei	2	Laplace <i>et al.</i> , 2006 ; Soulier, comm. pers.
Abri du chasseur	AbCh	2	Paletta, 2005
Artenac	Art	1	Armand et Rasson in Rasson, 2009
Battuts	Bat	1	Delpech, 1983
Bourgeois Delaunay	BD	5	David et Prat, 1965 ; Armand, 1998
Brassempouy	Bra	2	Letourneux, 2003
Canalettes	Can	2	Brugal et Patou-Mathis in Meignen, 1993
Castanet	Cast	1	Villa <i>et al.</i> , 2004
Combe-Grenal	CG	35	Guadelli, 1987 ; Laquay, 1981
Espagnac	Esp	4	Brugal in Jaubert, 2001
Ferrassie	Fer	7	Delpech, 2007
Fieux	Fieu	2	Guadelli, inédit in Grayson et Delpech 2006
Flageolet I	Flag	3	Delpech <i>et al.</i> , 2000
Fontaury	Fon	2	Lavaud, 1980
Gatzarria	Gat	1	Lavaud, 1980
Grotte XVI	GXVI	3	Grayson et Delpech, 2003
Hauteroche	Haut	2	Paletta, 2005
Isturitz	Ist	3	Normand <i>et al.</i> , 2007 ; Soulier <i>et al.</i> , sous presse
Jonzac	CPN	10	Beauval in Airvaux, 2004 ; Jaubert <i>et al.</i> , 2008 ; Richards <i>et al.</i> , 2008
Mas Viel	Mas	1	Turq <i>et al.</i> , 1999 ; Guadelli, comm. pers.
Mauran	Maur	1	Farizy <i>et al.</i> , 1994 ; David et Farizy, 1999 ; David et Fosse, 1999
Pataud	Pat	8	Sekhr, 1998 ; Patou Mathis in Chiotti <i>et al.</i> , 2003
Pech de l'Azé I	PechI	3	Rendu, 2007 ; Soressi <i>et al.</i> , 2008 ; Rendu, 2010a
Pech de l'Azé II	PechII	6	Laquay, 1981
Pech de l'Azé IV	PechIV	9	Laquay, 1981 ; Dibble <i>et al.</i> , 2009a
Piage	Pia	3	Beckouche in Champagne <i>et al.</i> , 1981
Pradelles	Prad	3	Costamagno <i>et al.</i> , 2005
Puycelci	Puy	4	Birki-Heriech <i>et al.</i> , 2005
Quina Aval	QuiA	1	Armand in Dujardin <i>et al.</i> , 1998
Quina Amont	Qui	6	Armand in Debénath et Jelinek, 1990
Quinçay	Quin	2	Lavaud-Girard, 1987
Ramandils	Ram	2	Banes et Dorigny, 2005
Regourdou	Reg	6	Delpech, 1996 ; Cavanhié, 2007
Roc-de-Combe	RDC	4	Grayson et Delpech 2008 ; Soulier et Mallye, sous presse
Roc-de-Marsal	RDM	4	Soulier, 2007 ; Turq <i>et al.</i> , 2008 ; Castel, comm. pers.
Rois	Roi	2	Michel <i>et al.</i> , 2008
Saint-Césaire	StCe	8	Morin, 2008 ; Ferrié, 2001
Sous les Vignes	SLV	1	Turq <i>et al.</i> , 1999 ; Guadelli, comm. pers.
Trou de la Chèvre	Trou	2	Bouchud in Arambourou et Jude, 1964
Vaufrey	Vau	2	Delpech, 1996

Tabl. II.9 : Liste des sites archéologiques inclus dans la base de données «sites anthropiques» avec le code d'identification utilisé, le nombre d'US intégrées et les références bibliographiques principales des études fauniques.

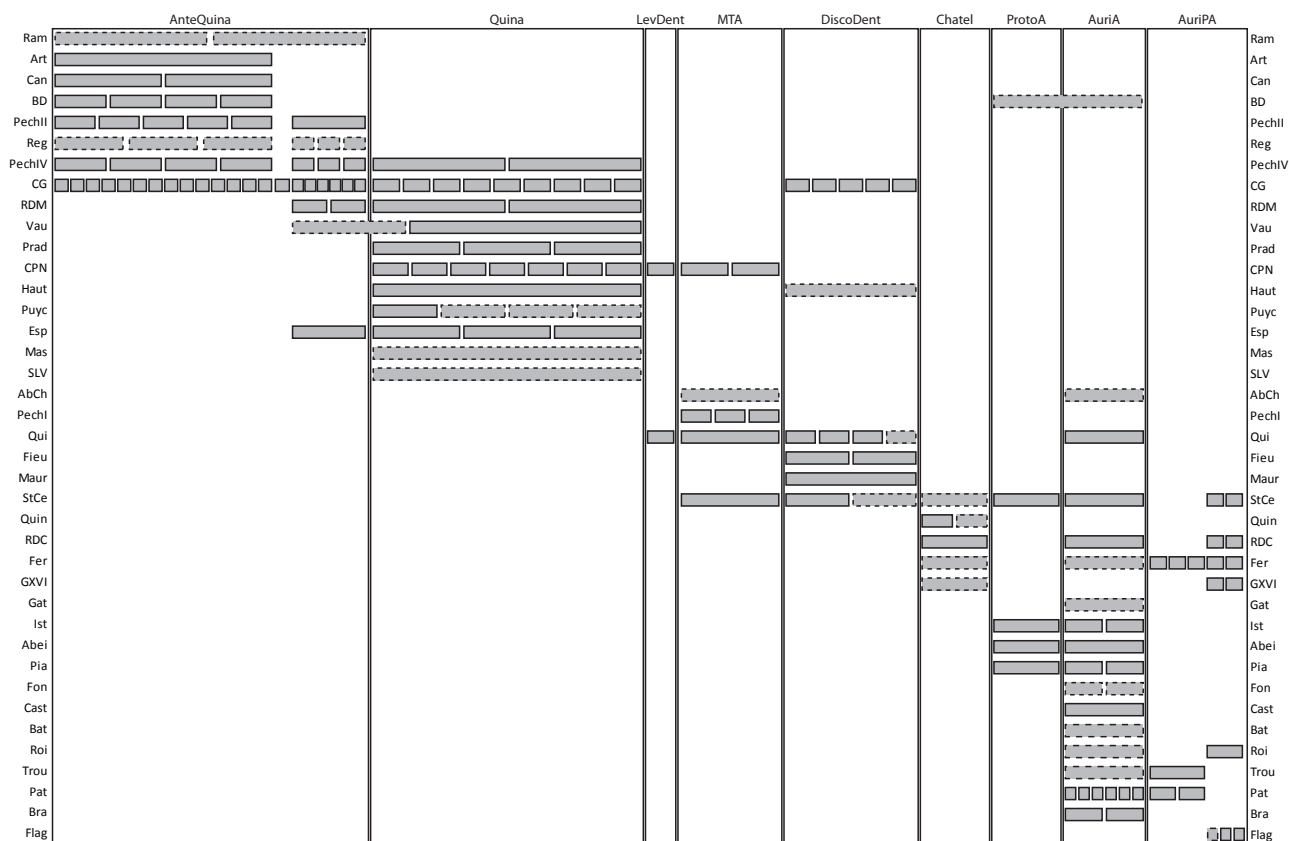


Fig. II.13 : Représentation schématique des séquences archéologiques incluses, une fois corrélées par archéostratigraphie. Chaque ligne représente une séquence et chaque bloc une US, représentée selon sa position stratigraphique et son attribution technotypologique. Les blocs en pointillés représentent les US avec des doutes sur leur intégrité stratigraphique ou leur attribution technotypologique.

le Flageolet et la Ferrassie ; Beauval *et al.*, 2004 et Rendu, 2010b pour la Chapelle-aux-Saints). Cependant, la connaissance des contextes géologiques et des méthodes de fouilles de certains sites, couplée avec l'observation directe de certains des ensembles lithiques (Jaubert et Bachelierie in Discamps *et al.*, 2011), ont permis de distinguer certaines séquences potentiellement problématiques et dont l'intégrité stratigraphique est parfois discutable. Les US pour lesquelles nous avons des doutes sur l'intégrité stratigraphique des dépôts ou l'attribution technotypologique des industries lithiques sont représentées en pointillés (Fig. II.13). Les cas clairs de séquences stratigraphiques complexes et remaniées n'ont pas été inclus dans l'analyse (e.g. certains niveaux du Piage, Bordes, 2003 ; La Chapelle-aux-Saints, Beauval *et al.*, 2004 et Rendu, 2010b).

Nos résultats sont donc susceptibles d'être modifiés, mais la prise en compte de l'ensemble des US permet d'isoler les sites et ensembles potentiellement problématiques. En théorie, l'intégration d'un large nombre d'US réduit ainsi l'impact de séquences remaniées sur nos interprétations. Comme déjà souligné par d'autres auteurs (e.g. Higham *et al.*, 2010), la reprise des séquences clés paraît primordiale, en

termes d'intégrité stratigraphique d'abord mais aussi pour l'établissement de chronologies locales plus robustes (nouvelles datations absolues).

4.6 MÉTHODES ANALYTIQUES

Pour la période considérée, l'essentiel de la variabilité des archéofaunes est davantage caractérisée par des fluctuations dans les abondances des taxons plutôt que des différences de spectre faunique. Des apparitions et disparitions de certains taxons ont bien eu lieu durant cette période, mais de nombreux autres sont présents tout au long de la période d'étude : Bovinés, Cheval, Renne et Cerf sont fréquents dans l'ensemble des technocomplexes (Fig. II.14). Les données de présence/absence ne constituent donc pas une base suffisante pour la description des zocénoses, bien qu'elles soient particulièrement appropriées pour les études paléoécologiques à plus grande échelle (e.g., Brugal et Fosse, 2004 ; Pazonyi, 2004 ; Stewart, 2004 ; Brugal et Yravedra Sainz de los Terreros, 2005 ; Jousse et Escarguel, 2006 ; Raia *et al.*, 2007 ; Palombo et Mussi, 2006 ; Croitor et Brugal, 2010 ; van der Made, 2011).

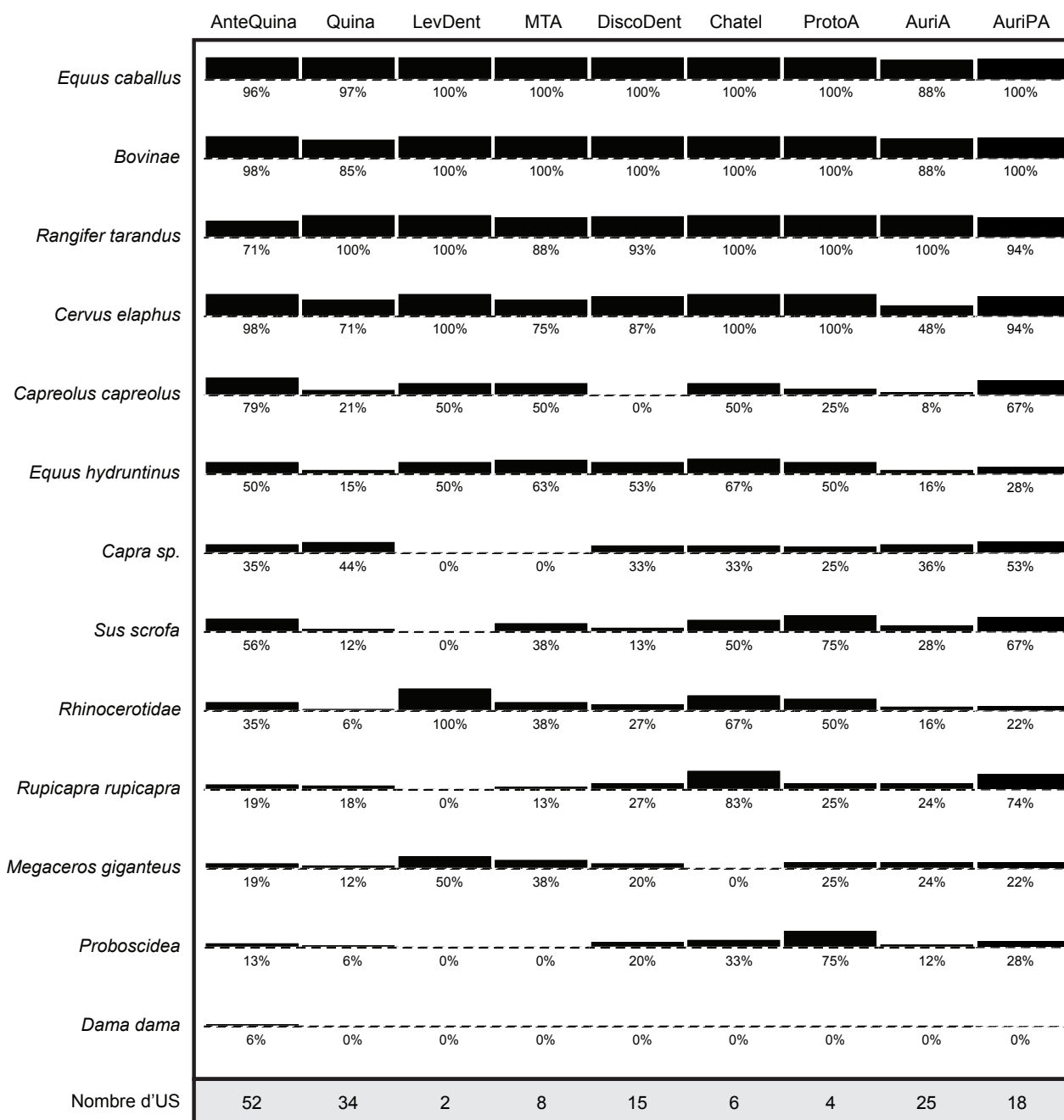


Fig. II.14 : Données de présence / absence des différents taxons : pourcentage d'US où un taxon donné (lignes) est présent pour chaque technocomplexe (colonnes). Par exemple, *Sus scrofa* est présent dans 38 % des 8 US MTA.

Par conséquent, ce sont des listes fauniques quantifiées qui ont été compilées. Elles concernent 13 taxons herbivores (Fig. II.14). *Bovinae* (genres *Bos* et *Bison*), *Proboscidea* et *Rhinocerotidae* ont été regroupés sachant que les auteurs fournissent rarement des déterminations spécifiques, leur distinction étant plus ardue pour ces taxons sur des pièces fragmentées.

L'abondance relative des différents herbivores a été calculée sur la base du nombre de restes déterminés

(NRD) plutôt que sur les nombres minimums d'individus (NMI) : une exploitation exclusive des NMI aurait grandement réduit le nombre d'US intégrables dans la base de données, les NMI étant plus rarement disponibles que les NRD. Grayson (1984) a, de plus, montré que le NMI était une mesure inappropriée aux mesures d'abondance relative de taxons. Parmi de nombreux biais, le NMI est soumis aux problèmes d'agrégation, il exagère l'importance des taxons rares et les méthodes de calcul diffèrent selon les auteurs, ce qui réduit la fiabilité des comparaisons inter-sites.

Le NMI est fonction du NRD, de sorte que tous les biais qui affectent le NRD affectent également le NMI. Pour ces multiples raisons, de nombreux auteurs privilègient l'utilisation du NRD au NMI pour les mesures d'abondance relative des taxons (e.g. Grayson, 1984 ; Lyman, 2008).

Définir une valeur-seuil de taille d'échantillon minimum nécessaire pour fournir une image fiable des abondances taxonomiques est une question complexe. La taille de l'échantillon peut influencer les mesures d'abondance et les indices de diversité (Grayson, 1984). Dans notre étude, nous n'avons intégré que les US dont le nombre total de restes d'Ongulés déterminés était supérieur à 50, une limite arbitraire qui nous semble raisonnable. La corrélation entre le NRD total d'Ongulés et l'indice de dominance de Simpson¹, linéaire ou logarithmique, est significative mais faible ($r = 0,334$ et $r = 0,343$; $p < 0,05$ pour les deux). La taille de l'échantillon n'est donc pas à même d'expliquer les différences entre US en termes de faune dominante pour notre base de données.

Afin de décrire la variabilité des archéofaunes, deux types d'analyses statistiques multivariées² ont été réalisées sur ces listes fauniques quantifiées : une analyse en composantes principales (ACP) et une analyse de classification ascendante hiérarchique (CAH) en utilisant la méthode Ward, une règle de liaison très fréquemment utilisée en écologie, même lorsqu'elle est couplée à des méthodes statistiques plus complexes (e.g., Park *et al.*, 2006). Comme nous sommes essentiellement intéressé par les proportions relatives des différents taxons, les analyses statistiques ont été réalisées sur les pourcentages de NRD (par rapport au NRD total d'Ongulés). Ces tests statistiques ont été réalisés sous Statistica (© Statsoft) et Past (<http://folk.uio.no/ohammer/past/>, © O. Hammer, D.A.T. Harper et P.D. Ryan), comme pour l'ensemble des tests statistiques présentés dans ce travail (« χ^2 » pour test de chi-carré ; «F» pour test de Fisher ; «t» pour test de Student).

Une fois les différents types d'associations fauniques identifiés par les analyses multivariées, leur répartition a été analysée en détails pour chaque période

et pour chaque région d'un point de vue stratigraphique grâce à la suite logicielle Philcarto (<http://philcarto.free.fr/>, © P. Waniez) et d'un point de vue géographique par la mise en place d'un SIG sous ArcGIS (© ESRI). Au travers de cette double analyse, il sera au final possible de décrire pour chaque période la variabilité inter- et intra-technocomplexe des archéofaunes et d'expliquer si elle résulte de paramètres chronologiques, géographiques ou autres (saisonnalité, etc).

Un schéma conceptuel résume l'ensemble de la procédure d'analyse (Fig. II.15).

¹ L'indice de dominance de Simpson (1949) est un index compris entre 0, quand tous les taxons sont également abondants, et 1, quand un taxon domine l'ensemble de la communauté. Il s'exprime comme : $D = \sum (n_i/n)^2$ où n_i est le NRD du taxon i .

² Ce type de statistiques est essentiel pour analyser des données complexes, ici des effectifs pour 13 variables (13 taxons) et 166 échantillons (166 US).

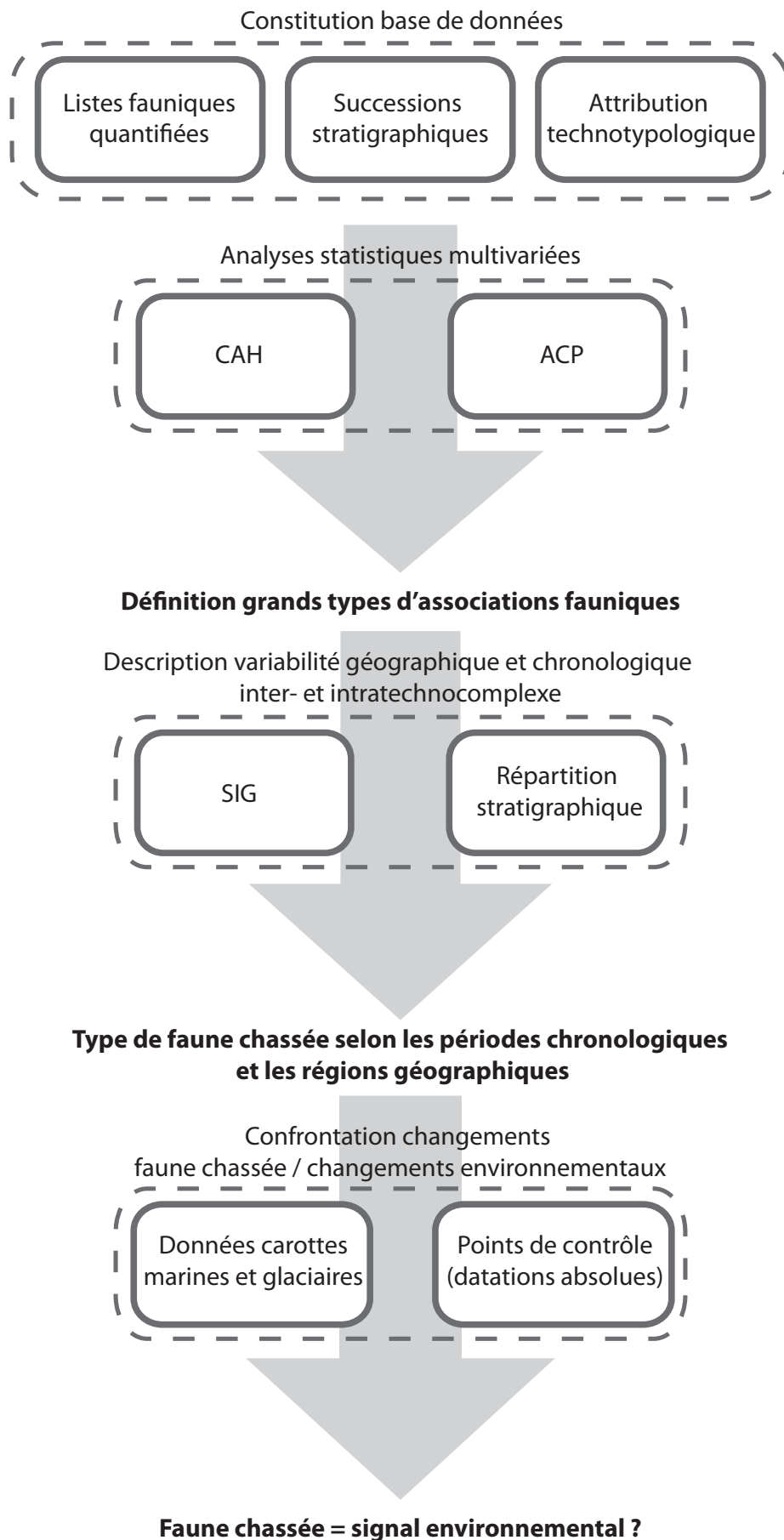


Fig. II.15 : Schéma synthétique des grandes étapes d'analyse pour la reconstruction des changements fauniques dans le cadre de ce travail. Les blocs à trait continu représentent les méthodes ou les types de données exploitées à chaque étape. Le type de résultats attendu de chacune des étapes est indiqué en gras.

5.1 CHANGEMENTS ENVIRONNEMENTAUX, TYPE DE BIOMASSES ET PRÉDATEURS

La biomasse et la diversité des espèces disponibles sont d'importants paramètres de caractérisation des écosystèmes car, même s'ils ne sont pas les seuls facteurs, ils ont pu directement influencer dans le passé sur la démographie des prédateurs (Delpech, 1999 ; Morin, 2008) ou sur les sociétés humaines (e.g. rythme d'apparition et de propagation d'innovations culturelles : Henrich, 2004 ; Stiner et Kuhn, 2006 ; Richerson *et al.*, 2009). Des changements environnementaux peuvent mener au développement d'écosystèmes dont la capacité de support peut grandement varier (Bliss et Richards, 1982 ; Redmann, 1982 ; Ramade, 1994 ; Delpech, 1999 ; Binford, 2001). Cette capacité s'estime essentiellement au travers de calculs de biomasse, végétale (productivité primaire) ou animale selon le niveau trophique auquel on s'intéresse.

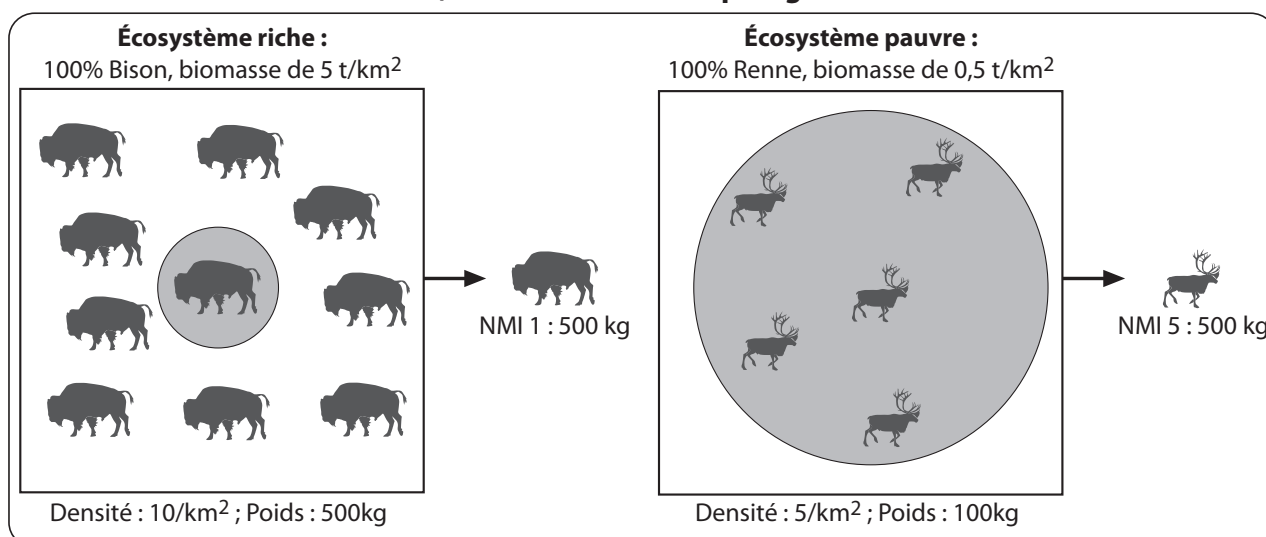
Plusieurs auteurs ont souligné que les liens entre la démographie des chasseurs-cueilleurs d'une part, et la productivité primaire ou la biomasse animale totale d'autre part, étaient complexes (Kelly, 1983 ; Keeley, 1988 ; Delpech, 1999 ; Binford, 2001). Effectivement, les grands prédateurs, tels que les derniers néandertaliens ou l'Hyène des cavernes, dépendaient majoritairement des populations d'Ongulés pour leur subsistance (Bocherens *et al.*, 2005 ; Richards et Trinkaus, 2009) ; il n'y a pas de lien simple et direct entre productivité primaire et biomasse d'Ongulés. Par exemple, dans les écosystèmes de forêt une large part de la biomasse végétale n'est pas accessible aux grands herbivores et ce sont d'autres animaux (insectes, petits mammifères, etc) qui prolifèrent (Guthrie, 1990 ; Ramade, 1994 ; Crête et Manseau, 1996). Plutôt que la productivité primaire ou la biomasse animale totale, la biomasse d'Ongulés apparaît comme un paramètre plus pertinent pour notre réflexion.

5.2 QUEL REGISTRE POUR ESTIMER LA BIOMASSE D'ONGULÉS ?

Binford (2001) a établi, au travers d'une analyse détaillée du registre actuel, une relation empirique qui relie différents paramètres abiotiques et biotiques à la biomasse d'Ongulés. Selon l'équation proposée par cet auteur, la biomasse d'Ongulés dépend de la productivité primaire mais également de paramètres géographiques (altitude, latitude), hydriques (déficit annuel total en eau, saisonnalité des précipitations) et pédologiques (nombre de mois de la saison de croissance où de l'eau est encore présente dans le sol à la fin du mois, capacité du sol à retenir l'eau de pluie). Tous ces paramètres ne sont pas forcément connus pour les périodes pléistocènes, et si certains sont estimables par le biais de modélisations paléoclimatiques (e.g. précipitations, saisonnalité dans certains cas), d'autres restent peu documentés (notamment les paramètres pédologiques). Les données paléoclimatiques et paléoenvironnementales indépendantes disponibles à l'heure actuelle (carottes glaciaires et marines, modélisations) permettent difficilement d'estimer des biomasses d'Ongulés passées.

Le registre continental paléontologique reste une source d'informations capitale sur les populations d'Ongulés. Les modifications perçues dans les cortèges de faune peuvent potentiellement renseigner sur les fluctuations de la biomasse d'Ongulés disponible pour les prédateurs. Dans le cadre de ce travail, les biomasses d'Ongulés seront estimées à partir des changements fauniques identifiés dans les archéofaunes. La paléodémographie des hyènes pourra ensuite être comparée aux estimations établies à partir des sites anthropiques car ces derniers fournissent une image indépendante des faunes.

a) Territoire de chasse plus grand



b) Durée d'occupation plus longue

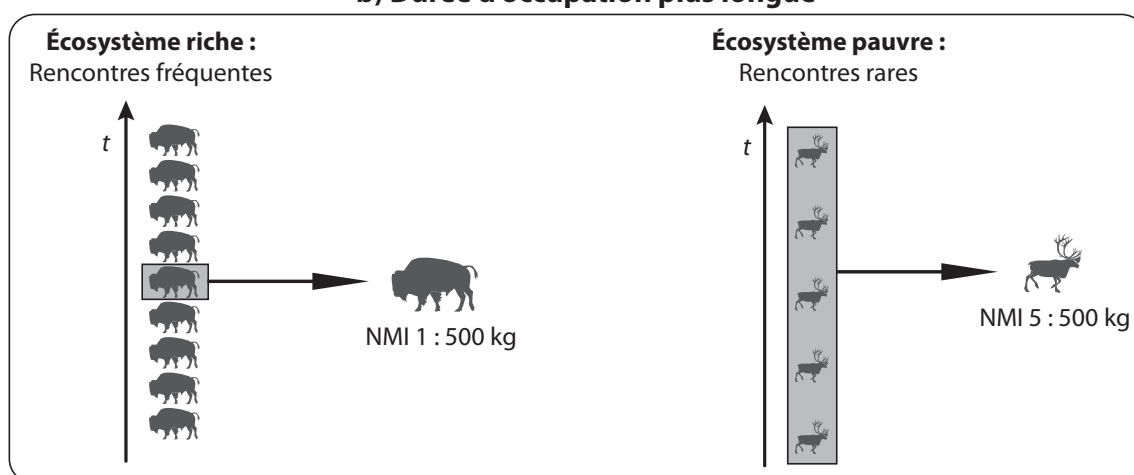


Fig. II.16 : Exemples de problèmes posés par une estimation de biomasse basée sur les NMI. Pour deux écosystèmes de biomasse différente, une même biomasse peut être estimée dans le cas de différences dans la taille du territoire de chasse (a) ou dans la durée d'occupation du site (b).

5.3 L'EXPLOITATION DES DONNÉES FOSSILES ?

Parmi les données fauniques fossiles, le nombre minimum d'individus peut être, *a priori*, considéré comme une mesure utilisable pour des estimations de biomasse. Effectivement, une fois multipliés par la masse des différents taxons, les NMI fournissent une estimation de la biomasse « chassée » (cf. Stiner, 2005 p. ex.). Ce calcul n'est pourtant pas utilisable pour notre problématique : il estime une biomasse « chassée » alors que nous sommes intéressés par la biomasse « paysage » (la biomasse disponible dans l'écosystème). Cette limite n'est pas liée à un problème dans l'unité de quantification elle-même (NMI) mais aux incertitudes existantes sur ce que représentent exactement les ensembles osseux.

De nombreux obstacles s'opposent à l'exploitation du NMI comme mesure de biomasse environnementale (c.a.d. dans l'optique d'estimation de la capacité de support de l'écosystème) ; ils sont liés aux incertitudes inhérentes aux populations fossiles : quelle durée d'occupation pour le site ? Quelle étendue pour le territoire de chasse ? Que représente l'ensemble osseux échantillonné (par la fouille et l'analyse) par rapport à l'occupation originelle ? Si les analyses de provenance des matières premières lithiques fournissent des informations sur les territoires des groupes humains passés (e.g. Demars, 1994 ; Bon, 2002 ; Bordes, 2002 ; Thiébaud, 2005 ; Park, 2007), ces reconstitutions ne sont pas directement transférables de la sphère lithique à la sphère cynégétique : des expéditions différenciées pour la chasse et l'acquisition de matières premières sont possibles, ou bien des échanges de matières premières sans

déplacement. La Fig. II.16 montre comment un écosystème à biomasse d'Ongulés faible peut aboutir à des ensembles osseux que les analyses en NMI pourraient confondre avec un écosystème beaucoup plus riche, soit en agrandissant le territoire d'approvisionnement, soit en allongeant la durée d'occupation.

La biomasse d'Ongulés dépend de la représentativité des différents taxons dans l'écosystème, de la taille des individus et de leur densité : si le premier de ces facteurs peut être estimé par des calculs de pourcentages de nombres de restes, le second par des analyses paléontologiques et biométriques, le dernier est plus délicat à approcher par le registre fossile. Pour les densités (et donc les biomasses), l'exploitation de référentiels actuels est à ce jour inévitable. Les études biométriques, en fournissant des informations sur les fluctuations de taille des individus, sont de précieux indicateurs de la condition des populations d'Ongulés, mais pour le Paléolithique moyen, ces données sont trop rares pour être exploitées (contrairement à Delpech, 1999 pour le Paléolithique supérieur).

Afin d'exploiter au mieux les analogues modernes, nous avons compilé les chiffres disponibles dans la littérature (essentiellement écologique) pour, d'une part, les biomasses d'Ongulés par type de biotope et, d'autre part, les densités et masses des cinq principaux taxons retrouvés dans les archéofaunes (Bison, Cerf, Cheval, Chevreuil, Renne).

5.4 ANALOGUES MODERNES : BIOMASSE D'ONGULÉS PAR BIOTOPE

Le Tabl. II.10 résume les informations compilées depuis la littérature pour les biomasses d'Ongulés par biotope. Les différents écosystèmes sont rassemblés par grand type de biome : forêts (caducifoliée, boréale, tropicale...), environnements steppiques tropicaux et subtropicaux, prairies/steppes à graminées tempérées, toundra, environnements composites et autres. L'essentiel des données provient du continent africain et les données pour les régions tempérées sont plus rares, ce qui complique les comparaisons avec le registre fossile européen.

Les estimations de biomasse actuelle varient fortement selon les études et les écosystèmes, mais de grandes tendances semblent néanmoins apparaître : si les biotopes de toundra et de forêt ne peuvent supporter qu'une très faible biomasse d'Ongulés, les grands herbivores sont bien plus abondants dans les prairies, steppes à graminées et savanes. Les biotopes de forêts et de steppes froides type toundra

abritent des biomasses d'Ongulés inférieures à 1 t/km² (respectivement dans 13 cas sur 15 et dans 12 cas sur 12 ; Fig. II.17, Tabl. II.10 et références incluses) alors que les steppes à graminées et savanes dépassent les 3 t/km² (dans 24 cas sur 24 ; Fig. II.17, Tabl. II.10 et références incluses).

Quelques exceptions existent néanmoins, comme certains milieux boisés d'Afrique où la biomasse d'herbivores est supérieure à 3 t/km². Ces écosystèmes sont relativement exceptionnels et souvent composites, comme le Tsavo east national park au Kenya qui abrite éléphants, rhinocéros et girafes dans un paysage mosaïque de savane, forêt et steppe arborée (Leuthold et Leuthold, 1976 in Redmann, 1982). La situation est similaire au Parc national des volcans du Rwanda où si, en moyenne, l'écosystème de forêt-prairies représente une biomasse d'Ongulés de 3,1 t/km², c'est en réalité dans les prairies que les biomasses fortes sont rencontrées (4,5 – 5 t/km² ; Plumptre et Harris, 1995). Dans l'écosystème de forêt-savane de la réserve du Petit Loango (Morgan, 2007) et dans la forêt tropicale de Lopé (White, 1994 in Morgan, 2007), la biomasse d'herbivores est également importante, mais elle est constituée respectivement à 67% et 80% par l'Éléphant, et certains auteurs estiment que ces biomasses devraient être revues à la baisse en utilisant un poids moyen d'Éléphant moins élevé (Morgan, 2007). Sans l'Éléphant, la forêt tropicale de Lopé n'abrite que 620 kg/km² de mammifères (Morgan, op. cit.). Enfin, dans les forêts et prairies du Banff national park (Flook, 1970 in Redmann, 1982), la biomasse d'Ongulés frôle les 3 t/km² mais ceci semble s'expliquer par le développement record des populations de Wapiti après l'extermination de leur seul prédateur (le Loup) par l'Homme, réintroduit par la suite afin de réguler le nombre d'herbivores (Redmann, 1982).

Les données compilées montrent que d'une manière générale les prairies et steppes à graminées sont bien plus riches en Ongulés que les forêts et la toundra. Ces résultats sont à nuancer, notamment en raison de la variabilité en termes de biomasse d'Ongulés au sein même des grands biomes (e.g. Crête et Manseau, 1996). Néanmoins, de telles conclusions ont déjà été obtenues par d'autres auteurs qui ont montré que, pour les Ongulés, la capacité de support des forêts et écosystèmes steppiques de type toundra est 10 à 1000 fois plus faible que celle des écosystèmes steppiques à graminées type prairies (Bliss et Richards, 1982 ; Redmann, 1982 ; Guthrie, 1990 ; Ramade, 1994 ; Delpech, 1999 ; Binford, 2001).

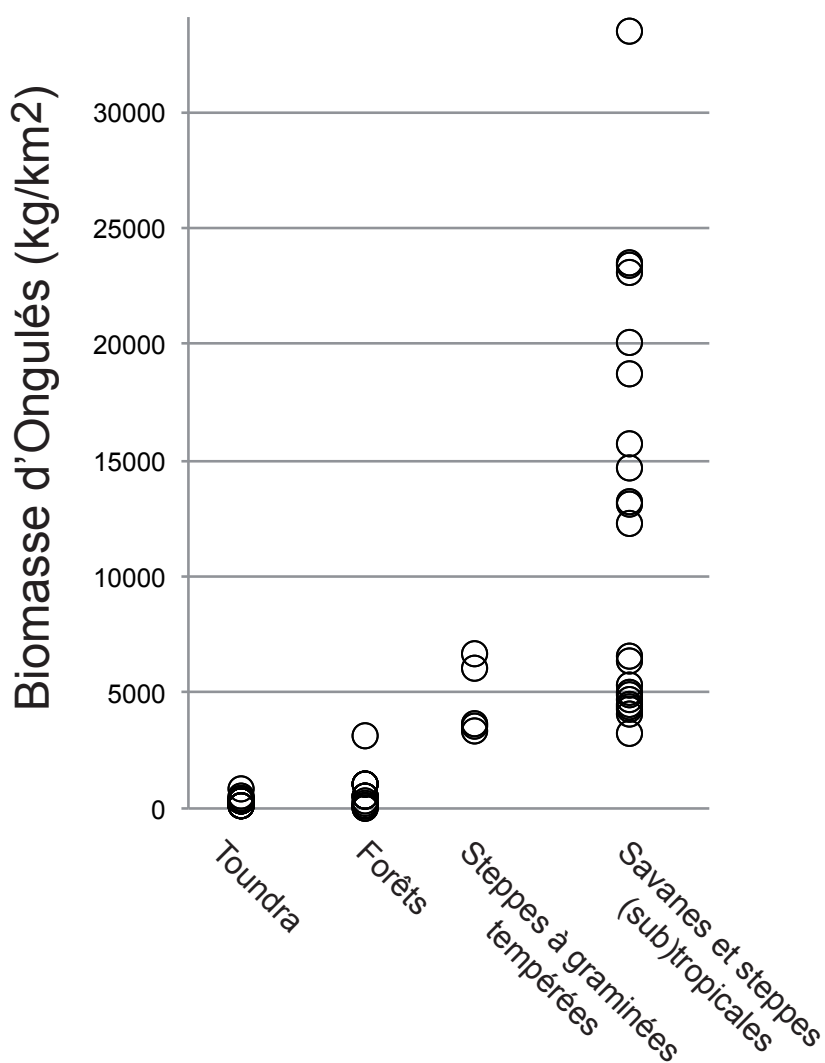


Fig. II.17 : Biomasses d'Ongulés de différents écosystèmes classées par grand type de biotope (d'après les données issues du Tabl. II.10).

Type de biotope	Biomasse (kg par km ²)	Notes	Référence
Forêts	0,7	Forêt boréale (Ontario, Canada)	Winterhalder, 1981
	5	Forêt tropicale, réserve Tano Nimri (Ghana)	Bourlière, 1962
	100	Forêt ombrophile (Ghana), ensemble des mammi-fères	Ramade, 1965 in Delpech, 1999
	120	Forêt caducifoliée ardennaise (France)	Duvigneaud in Delpech, 1999
	142	Centre de la Norvège	Hetherington et Gorman, 2007
	500	Forêt caducifoliée	Ramade, 1965 in Delpech, 1999
	500	Forêt primaire, montagne Pol'ana (Slovaquie)	Turcek, 1953 in Bourlières, 1962
	517	Forêt tempérée, Bialowieza (Pologne)	Hetherington et Gorman, 2007
	1000	Forêt caducifoliée (Écosse)	Lowe, 1961 in Bourlières, 1962
	1020	Forêt tropicale de Rabi-Koumaga (Gabon)	Prins et Reitsma, 1989 in Morgan, 2007
	3100	Forêt tropicale de Lopé (Gabon)	White, 1994 in Morgan, 2007
	<1000	Moyenne mondiale taïga	Whittaker et Likens, 1973
	<1000	Moyenne mondiale forêt caducifoliée	Whittaker et Likens, 1973
	62 et 299	Moyennes forêts boréales et mixtes (Canada), avec et sans prédateurs	Crête <i>et al.</i> , 2001
Savanes et steppes / prairies tropicales et subtropicales	3189	Savane arbustive, Kruger national park (Afrique du Sud)	Owen-smith et Mills, 2008
	4270	Savane boisée, Tsavo east national park (Kenya)	Leuthold et Leuthold, 1976 in Redmann, 1982
	4320	Steppe boisée (Zimbabwe)	Dasmann et Mossman, 1961 in Redmann, 1982
	4692	Savane, Tanganyika (Serengeti, Tanzanie)	Bourlière, 1962
	5282	Savane semi-aride (Kenya), sans le bétail	Augustine, 2010
	6355	Savane, Katavi-Rukwa National park (Tanzanie)	Waltert <i>et al.</i> , 2009
	13100	Kenya	Ellis in Redmann, 1982
	13215	Steppe, Nairobi national park (Kenya)	Bourlière, 1962
	14670	Moyenne mondiale savane	Whittaker et Likens, 1973
	15760	Savane (Kenya)	Bourlière, 1962
	18795	Queen Elizabeth national park (Ouganda)	Bourlière, 1962
	20100	Tanzanie	Sinclair, 1975 in Redmann, 1982
	23139	Savane arborée, Katavi national park (Tanzanie)	Caro, 1999
	23556	North kivu, albert park (Congo)	Bourlière, 1962
	>12261	Savane, Tanganyika (Tarangire, Tanzanie)	Bourlière, 1962
	>4855	Savane, Tanganyika kenya (Serengeti mara, Tanzanie)	Bourlière, 1962
	23500 - 33600	Écotone entre forêts et plaines, Rwenzori park (Ouganda)	Bourlière et Verschuren, 1960 in Redmann, 1982
	4000 et 6500	Forêt/Savane (Afrique du Sud), saison humide et saison sèche	Hirst, 1975 in Redmann, 1982
4500 - 5000	Prairies, parc national des volcans (Rwanda)	Plumptre et Harris, 1995	
Steppes / prairies tempérées	3360	Steppe tempérée/prairie, Bison Range National Reserve (Wyoming, USA)	Bourlière, 1963 in Redmann, 1982
	3500	Prairies nord américaines, estimation moyenne	Bourlière, 1962
	3640	Steppe tempérée/prairie, South Dakota (USA)	Drury et Calahane in Redmann, 1982
	6000	Prairie, Amérique du Nord avant extinction du Bison	Redmann, 1982
	6670	Moyenne mondiale steppe tempérée/prairies	Whittaker et Likens, 1973

Tabl. II.10 : Biomasses d'Ongulés (en kg par km²) de quelques écosystèmes classées par grand type de biotope, telles que compilées depuis la littérature.

Type de biotope	Biomasse (kg par km ²)	Notes	Référence
Steppes semi-désertiques	80	Steppe semi désertique (Tchad)	Bourlière, 1962
	350	Steppe à Saïga, concentrations hivernales (Russie)	Bannikov, 1961 in Bourlière, 1962
	5200	Semi désert à antilopes saïgas (Russie), artificiellement protégées des prédateurs per l'Homme	Bannikov, 1967 in Redmann, 1982
	0,3 et 190	Semi désert, Sahara, avant et après la pluie	Bourlière, 1962
	5 a 20	Semi-désert/Erg, Sahara	Bourlière, 1962
Toundra	17	Toundra (Amérique du nord)	Klein, 1970 in Bliss et Richards, 1982
	36	Toundra (Territoires du Nord-Ouest, Canada)	Parker, 1975 in Redmann, 1982
	80	Toundra (Yukon, Canada)	Geist, 1978 in Redmann, 1982
	81	Toundra sibérienne (Russie)	Vassiljevskaja <i>et al.</i> , 1975 in Redmann, 1982
	89	Toundra, montagne Saint Elias (Yukon, Canada)	Geist, 1978 in Redmann, 1982
	233	Toundra (Norvège)	Ostbye, 1975 in Redmann, 1982
	298	Toundra (Alaska)	Guthrie, 1968 in Redmann, 1982
	300	Toundra, Nelchina bassin (Alaska)	Guthrie, 1968 in Bliss et Richards, 1982
	430	Toundra (Finlande)	Kallio, 1975 in Redmann, 1982
	440	Moyenne mondiale toundra	Whittaker et Likens, 1973
	800	Toundra	Banfield, 1954 in Bourlière, 1962
	300-400	Toundra, Devon island (Alaska)	Hubert, 1977 in Bliss et Richards, 1982
Autres	289	Domaine alpin, Alpes suisses	Hetherington et Gorman, 2007
	4710	Moyenne mondiale formations arbustives et buissonnantes	Whittaker et Likens, 1973
Mixtes	192	Forêt et domaine alpin, Jura suisse	Hetherington et Gorman, 2007
	2250-9800	Forêt/prairie, Elk island national park (Alberta, Canada)	Telfer et Scotter, 1975 in Bliss et Richards, 1982
	183	Forêt et prairies, Southern Uplands (Ecosse)	Hetherington et Gorman, 2007
	453	Forêt et prairies, Highlands (Ecosse)	Hetherington et Gorman, 2007
	2530	Forêt de conifères et prairies, Banff National Park (Alberta, Canada)	Flook, 1970 in Redmann, 1982
	3100	Forêt tropicale et prairies, parc national des volcans (Rwanda)	Plumptre et Harris, 1995
	4418	Forêt et steppe (Zimbabwe)	Bourlière, 1962
	2607	Forêt/savane miombo, Katavi-Rukwa Game reserve (Tanzanie)	Waltert <i>et al.</i> , 2009
	>5600	Forêt/savane, South kivu (Luama, Congo)	Bourlière, 1962
	2101-3288	Forêt/savane, Petit Loango (Gabon)	Morgan, 2007
502-26092	Forêts/savanes africaines	Celesia <i>et al.</i> , 2009	

Tabl. II.10 (suite)

5.5 ANALOGUES MODERNES : BIOMASSE PAR TAXON

L'exploitation des référentiels actuels par type de biotope est limitée du fait qu'elle écarte la possibilité d'environnements passés différents des environnements actuels. Pour cette raison, une approche de la biomasse par taxon est complémentaire, dans le sens qu'elle permet pour partie de prédire les biomasses d'Ongulés passées d'environnements non analogues. Les biomasses par taxon sont calculées en multipliant la masse moyenne par la densité des individus, deux types de données qui sont ici résumées pour cinq taxons : Bison, Cerf, Cheval, Chevreuil et Renne.

Masse des individus

Le premier paramètre est la masse moyenne des individus. Le Tabl. II.11 fournit les masses moyennes utilisées par différents auteurs pour les cinq taxons. S'il existe des différences notables, des valeurs moyennes consensuelles peuvent être établies : environ 687 kg pour le Bison, 300 pour le Cheval, 150 pour le Cerf, 100 pour le Renne et 25 pour le Chevreuil. Ces valeurs seront utilisées par la suite dans les calculs de biomasse par taxon.

Densité des individus : relation théorique

Le second paramètre est la densité des individus. Afin d'estimer la densité passée des mammifères dans le cadre d'études paléoécologiques, certains auteurs se sont appuyés sur la relation théorique qui existe entre masse et densité (Thackeray et Reynolds, 1997 ; Palombo, 2010 ; Dusseldorp, 2008). Parfois appelée « règle de Damuth », cette équation relie, pour l'ensemble du règne animal, la densité maximale d'un taxon avec sa masse (Damuth, 1981). Selon cette équation théorique, la biomasse d'Ongulés augmente du Chevreuil au Bison, proportionnellement au poids de l'animal (Fig. II.18).

Néanmoins, cette relation est intensément contestée en écologie (Marquet *et al.*, 1995 ; Silva et Downing, 1994, 1995 ; Blackburn et Gaston, 1997 ; Silva *et al.*, 1997, 2001 ; Makarieva *et al.*, 2004) : elle n'est pas forcément applicable à toutes les espèces, la relation entre masse et densité varie beaucoup selon les communautés, elle présente des valeurs résiduelles très importantes (pour un même poids, la densité peut varier de 3 à 4 degrés de magnitude) et différentes équations existent. Ces critiques soulignent notamment que d'autres paramètres que la masse influent sur la densité d'un taxon donné, l'un des facteurs les plus importants étant le niveau trophique (Silva et Downing, 1994, 1995 ; Silva *et al.*, 1997, 2001). Hayward et collaborateurs (2010) ont montré que

	Masse (kg)	Référence
Bison	450	Redmann, 1982
	450	Bliss et Richards, 1982
	450	Plumb <i>et al.</i> , 2009
	500	Soffer, 1985 in Fosse, 1994
	551	Silva et Downing, 1994
	687	Dusseldorp, 2008
	900	Navarro, 1992 in Fosse, 1994
	900	Griggo, 1995
	1500	Spiess, 1979
	318-545 (femelle), 544-907 (mâle)	Meagher, 1986
	330 (femelle) 500/850-1000+ (mâle)	Gamble, 1986
	450-650	Coughenour, 2005
	500 (<i>B. bonasus</i>) 579 (<i>B. bison</i>) 900 (<i>B. priscus</i>)	Smith <i>et al.</i> , 2003
500-1400, moyenne : 500	Castel, 1999	
Cerf	137,5	Varela <i>et al.</i> , 2010
	150	Griggo, 1995
	180	Navarro, 1992 in Fosse, 1994
	220	Soffer, 1985 in Fosse, 1994
	230	Makarieva <i>et al.</i> , 2004
	100-350, moyenne : 150	Castel, 1999
	167 (Cerf, Eurasie) 218 (Wapiti, Amérique du Nord)	Smith <i>et al.</i> , 2003
	240-330 (Elk, Amérique du Nord)	Coughenour, 2005
	70- 150 (femelle) 100-250 (mâle)	Gamble, 1986
	80-90	Hetherington et Gorman, 2007

Tabl. II.11 : Masses de cinq taxons telles que définies par différents auteurs. En gras : masse utilisée pour les calculs de biomasse d'Ongulés.

la relation entre masse et densité ne pouvait être démontrée qu'à grande échelle (e.g. l'ensemble du règne animal) et qu'elle était inexistante à une petite échelle (ce qui est le cas ici, puisqu'appliquée à seulement quelques Ongulés). Il n'est donc pas possible d'utiliser cette équation théorique pour estimer la densité des Ongulés.

Densité des individus : données modernes

S'il existe pour toute espèce un gradient de densité selon que les environnements lui soient plus ou moins propices (abondance des ressources, compétition interspécifique, etc), la densité d'une espèce peut théoriquement être estimée pour une population stable car elle dépend pour grande partie de contraintes métaboliques (Silva et Downing, 1994, 1995 ; Silva *et al.*, 1997, 2001). Une population naturelle ne peut se maintenir à des densités ni trop faibles, ni trop fortes (Ramade, 1994). Il n'y a pas

	Masse (kg)	Référence
Cheval	150	Bliss et Richards, 1982
	250	Smith <i>et al.</i> , 2003
	290	Soffer, 1985 in Fosse, 1994
	300	Griggo, 1995
	315	Navarro, 1992 in Fosse, 1994
	454	Berger, 1986
	150-350, moyenne : 250	Castel, 1999
	200-300	Bennett et Hoffmann, 1999
	200-350	Gamble, 1986
	311-418	Grange, 2006
Chevreuil	20	Hetherington et Gorman, 2007
	22	Makarieva <i>et al.</i> , 2004
	23	Smith <i>et al.</i> , 2003
	25	Griggo, 1995
	32,5	Navarro, 1992 in Fosse, 1994
	22-32 (<i>C. capreolus</i>) 32-48 (<i>C. pygargus</i>)	Sempéré <i>et al.</i> , 1996
Renne	65	Hetherington et Gorman, 2007
	86	Smith <i>et al.</i> , 2003
	100	Soffer, 1985 in Fosse, 1994
	100	Bliss et Richards, 1982
	100	Spiess, 1979
	117	Crête et Manseau, 1996
	130	Griggo, 1995
	140	Winterhalder, 1981
	80-100 (femelle) 120-150 (mâle)	Gamble, 1986
	80-300, moyenne : 90	Castel, 1999

Tabl. II.11 (suite)

forcément de relation entre densité de population et taille de la population : dans le cas d'une augmentation des effectifs, les nouveaux individus ont tendance à se disperser (Berger, 1986).

En pratique pourtant, établir une densité moyenne par taxon s'avère être une tâche ardue : les populations d'Ongulés stables en équilibre avec leur écosystème sont rares des suites de l'anthropisation des milieux. Par exemple, la suppression par l'Homme de nombreux prédateurs a entraîné dans certaines régions le développement de populations d'herbivores avec des densités d'individus jamais atteintes auparavant dans des écosystèmes non perturbés, notamment pour le Chevreuil et le Cerf. L'extinction de la majorité des populations sauvages de bisons et de chevaux suite aux activités humaines limite les études populationnelles sur ces taxons. Pour exemple, seule une centaine de chevaux sauvages existent encore dans les plaines mongoles (ce taxon est « critically endangered » selon l'IUCN).

La comparaison des densités entre espèces est particulièrement difficile car elle s'heurte à de nombreux obstacles : caractéristiques des zones étudiées (réserves de chasses, parcs naturels, zones anthropisées, etc), influences des zones adjacentes non étudiées (dans le cas de migrations et de dispersions par exemple, e.g. Crête et Manseau, 1996), saison d'étude, problèmes d'ordre méthodologique tels que les techniques de décompte et la surface totale étudiée, etc (Kie, 1988 ; Blackburn et Gaston, 1997 ; Borkowski *et al.*, 2011 ; Putman *et al.*, 2011).

Le Tabl. II.12 présente les densités d'individus des cinq taxons dans des écosystèmes différents telles que fournies dans la littérature, en individus par km². Par la suite, chaque densité est multipliée par la masse moyenne du taxon (cf. *supra*), ce qui permet une comparaison plus directe des biomasses entre taxons (Fig. II.19). Dans notre échantillon, les populations de Bison et Cheval atteignent toujours des biomasses supérieures à 450 kg/km² et le plus souvent des biomasses supérieures à 900 kg/km² (dans 9 cas sur 10 pour le Bison et dans 6 cas sur 8 pour le

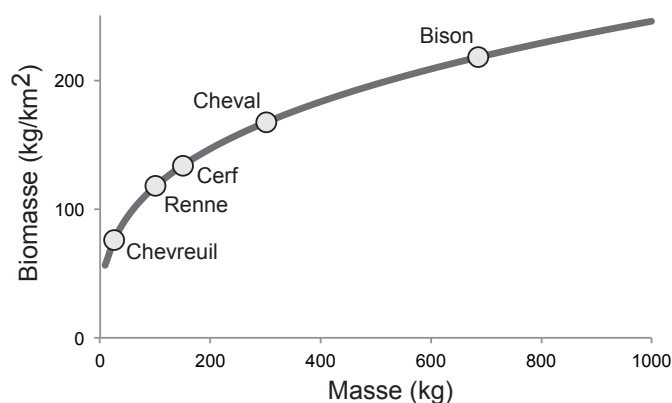


Fig. II.18 : Rapport théorique entre la masse et la biomasse selon la règle de Damuth (courbe grise). Les biomasses sont calculées à partir des densités théoriques de l'équation de Silva *et al.*, 2001. Les cercles grisés représentent sur la courbe les cinq taxons principaux de notre étude.

	Densité (individu par km ²)	Notes	Référence
Bison	0,94	Yellowstone national park (USA), 2009	Plumb <i>et al.</i> , 2009
	1,58	Yellowstone national park (USA), 2005	Plumb <i>et al.</i> , 2009
	4	Gardiner basin (USA)	Gates <i>et al.</i> , 2005
	13,33	Plaines nord américaines avant extinction	Redmann, 1982
	>7,5	Elk island national park (Alberta, Canada)	Blood, 1973 in Bliss et Richards, 1982
	1,17-5,36 moyenne : 3,17	Yellowstone national park (USA), Northern herd	Taper <i>et al.</i> , 2000
	1,2-1,5 (densité hivernale) 4-5 (zones de concentration)	Bison de forêt, Caucase	Borowski <i>et al.</i> , 1967 in Spiess, 1979
	1,35-7,89 moyenne : 4,20	Yellowstone national park (USA), Central herd	Taper <i>et al.</i> , 2000
	1,95 (capacité de support estimée)	Yellowstone national park (USA)	Plumb <i>et al.</i> , 2009
Cerf	0,9	S. Uplands (Ecosse)	Hetherington et Gorman, 2007
	2	Moyenne forêt caducifoliée	Ramade, 1994 et Delpech, 1999
	3,1	Highlands (Ecosse)	Hetherington et Gorman, 2007
	3,5	Parc naturel Sierra de Baza (Espagne)	Varela <i>et al.</i> , 2010
	4,7	Pologne	Hetherington et Gorman, 2007
	7,2	Rudy (Pologne)	Borkowski <i>et al.</i> , 2011
	7,8	Pszczyna (Pologne)	Borkowski <i>et al.</i> , 2011
	10,7	Ilawa (Pologne)	Borkowski <i>et al.</i> , 2011
	12,7	Strzalowo (Pologne)	Borkowski <i>et al.</i> , 2011
	1,3-2,7	Elk island national park (Alberta, Canada)	Blood, 1973 in Bliss et Richards, 1982
	2-10 typiquement jusqu'à 25 au maximum	Moyenne mondiale IUCN	Lovari <i>et al.</i> , 2008
	4,1-20,1 (densités artificiellement maintenues)	Zone expérimentale de la forêt de Starkey (USA)	Stewart <i>et al.</i> , 2009
	5,1-7,2	Bialowieza (Pologne)	Borkowski <i>et al.</i> , 2011
	6-10	Italie du nord	Jarman, 1971 in Rozoy, 2001
Cheval	5	Hautapu (Nouvelle Zélande)	Cameron <i>et al.</i> , 2001
	5,2	Moawhango (Nouvelle Zélande)	Cameron <i>et al.</i> , 2001
	1,5 (mauvaises conditions), 4-7 (bonnes conditions)	Granite basin (USA)	Berger, 1986
	2,8 (avril), 3,6 (octobre)	Auahitorata (Nouvelle Zélande)	Cameron <i>et al.</i> , 2001
	7,2-26	Camargue (France)	Grange, 2006
	8,45	Poneys en liberté, Hampshire (Angleterre)	Tyler, 1972 in Spiess, 1979

Tabl. II.12 : Densités populationnelles pour cinq taxons dans différents écosystèmes, telles que compilées depuis la littérature. Densités exprimées en individus par km², sauf pour les cas marqués d'un astérisque.

	Densité (individu par km ²)	Notes	Référence
Chevreuil	0,08	Forêt caducifoliée et prairie, région de Novosibirsk (Russie)	Makarieva <i>et al.</i> , 2004
	0,11	Forêt de caducifoliés/pins, région de Novosibirsk (Russie)	Makarieva <i>et al.</i> , 2004
	0,12	Plateau du Vitim (Russie)	Makarieva <i>et al.</i> , 2004
	0,2	Centre de la Norvège	Hetherington et Gorman, 2007
	0,34	Région d'Irkutsk (Russie)	Makarieva <i>et al.</i> , 2004
	0,4	Forêt boréale (Altai, Asie Centrale)	Makarieva <i>et al.</i> , 2004
	1	Forêt boréale, moyenne en Eurasie	Makarieva <i>et al.</i> , 2004
	1	Forêts de bouleaux/sapins (Altai, Asie Centrale)	Makarieva <i>et al.</i> , 2004
	2	Forêts de pins/bouleaux (Altai, Asie Centrale)	Makarieva <i>et al.</i> , 2004
	3,5	Forêts de bouleaux/sapins (Altai, Asie Centrale)	Makarieva <i>et al.</i> , 2004
	4,7	Forêt boréale, réserve Alma-Ata (Kazakhstan)	Makarieva <i>et al.</i> , 2004
	4,7	Pologne	Hetherington et Gorman, 2007
	5,4	Ilawa (Pologne)	Borkowski <i>et al.</i> , 2011
	5,5	Southern Uplands (Ecosse)	Hetherington et Gorman, 2007
	6	Pszczyna (Pologne)	Borkowski <i>et al.</i> , 2011
	7,2	Jura suisse	Hetherington et Gorman, 2007
	7,4	Highlands (Ecosse)	Hetherington et Gorman, 2007
	7,4	Strzalowo (Pologne)	Borkowski <i>et al.</i> , 2011
	7,7	Alpes suisses	Hetherington et Gorman, 2007
	10,1	Rudy (Pologne)	Borkowski <i>et al.</i> , 2011
	30	Danemark	Andersen, 1953 in Rozoy, 2001
	0,05	Forêt et steppe, région de Novosibirsk (Russie)	Makarieva <i>et al.</i> , 2004
	0,17 ; 0,22 ; 0,72	Réserve de chasse de Sumultinsky (Altaysky, Russie)	Makarieva <i>et al.</i> , 2004
	0,2-1,3	Sikhote-Alin State Reserve (Russie), Chevreuil de Sibérie	Myslenkov, 1990 in Gonzalez et Tsytsulina, 2008
	0,22	Réserve de chasse de Ininsky (Altaysky, Russie)	Makarieva <i>et al.</i> , 2004
	0,72	Réserve de chasse de Kosh-Agachsky (Altaysky, Russie)	Makarieva <i>et al.</i> , 2004
	1,17-1,25	Moyenne Europe	Sempéré <i>et al.</i> , 1996
16-21	Italie du nord	Jarman, 1971 in Rozoy, 2001	
7-15	Moyenne forêt caducifoliée	Ramade, 1994 et Delpéch, 1999	
Renne	0,005	Forêt boréale, northern Ontario (USA)	Winterhalder, 1981
	0,01	Forêt boréale (Québec-Labrador)	Crête et Manseau, 1996
	0,07	Kaniksu National Forest (Idaho/Montana, USA)	Evans, 1964 in Spiess, 1979
	0,25	îles Western Queen Elizabeth (Canada)	Gunn <i>et al.</i> , 2000
	0,3	Moyenne Canada arctique	Calef, 1974 in Bliss et Richards, 1982
	0,33	Fortymile herd (Alaska/Yukon)	Hemming, 1971 in Spiess, 1979
	0,5	Porcupine herd (Alaska-Canada)	Calef, 1974 in Bliss et Richards, 1982
	0,64	Delta Herd, 1964 (Alaska)	Hemming, 1971 in Spiess, 1979
	0,74	Arctic herd (Alaska)	Hemming, 1971 in Spiess, 1979
	1	Moyenne Alaska	Calef, 1974 in Bliss et Richards, 1982
	1,15	Nelchina herd (Amérique du Nord)	Spiess, 1979
	1,6	Centre de la Norvège	Hetherington et Gorman, 2007
	1,6	Nord Québec	Crête et Manseau, 1996
	0,001-0,003	Réserve de l'Ellesmere island national park	Gunn <i>et al.</i> , 1998
	0,22-0,49	île Kaminuriak (baie d'Hudson)	Parker, 1972 in Spiess, 1979
	0,3 (hiver), 0,75-3,75 (été)	Victoria island (Canada)	Manning, 1960 in Spiess, 1979
	0,7 kg/km ² *	Moyenne hautes latitudes de l'Arctique (Amérique du Nord)	Crête, 1999
	1,55 (hiver), 30,88 (été)	Toundra/forêt (Québec-Labrador)	Crête et Manseau, 1996
	16 kg/km ² *	Moyenne archipel du sud Arctique (Amérique du Nord)	Crête, 1999
	2,3 (capacité de support estimée)	Domaine alpin (Norvège)	Skogland, 1986 in Crête et Manseau, 1996

Tabl. II.12 (suite)

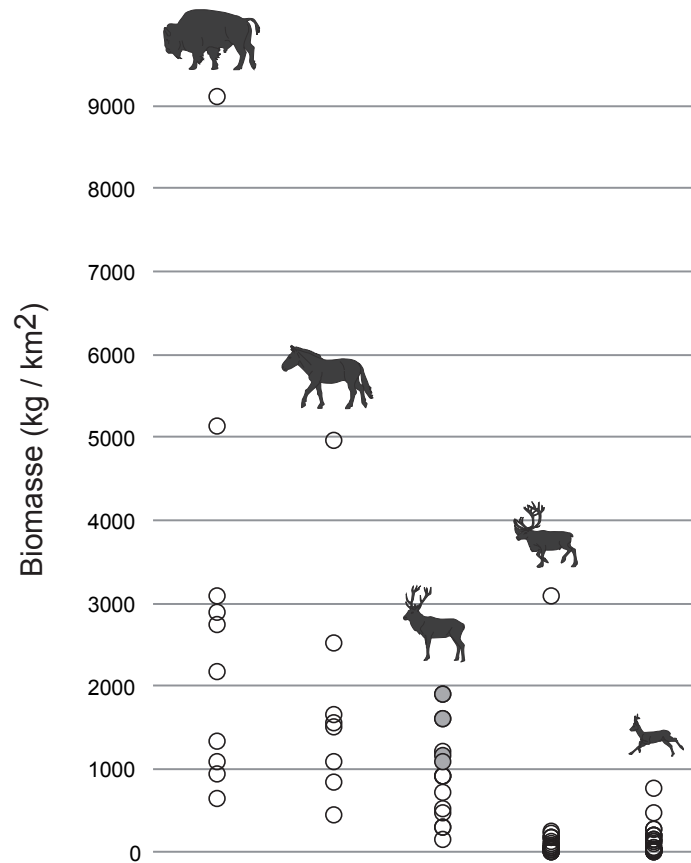


Fig. II.19 : Biomasses pour cinq taxons (de gauche à droite : Bison, Cheval, Cerf, Renne, Chevreuil) dans différents écosystèmes (d'après les données issues du Tabl. II.12). Cercles gris : populations de Cerf des forêts polonaises (étude de Borkowski *et al.*, 2011).

Cheval). Les populations de Chevreuil représentent des biomasses toujours inférieures à 800 kg/km² et le plus souvent inférieures à 300 kg/km² (27 cas sur 29.) Les populations de Renne n'atteignent des biomasses importantes que dans un seul cas (densité d'été au Québec-Labrador), et le reste du temps, la biomasse de Renne est très faible, inférieure à 300 kg/km² (21 cas sur 22). Le Cerf représente des biomasses supérieures à 900 kg/km² dans 6 cas, mais 5 de ces cas concernent les forêts commerciales polonaises (étude de Borkowski *et al.*, 2011) où les densités sont potentiellement surestimées par rapport à un écosystème non perturbé. Si on exclut ces forêts, les populations de Cerf atteignent des biomasses inférieures à 900 kg/km² dans 7 cas sur 8. Comme détaillé précédemment, il est probable que les densités de Bison et de Cheval soient sous-estimées (populations non stables, en voie d'extinction) et que les densités de Cerf et de Chevreuil atteignent des valeurs bien plus importantes que ce qui était possible au Pléistocène à cause des activités humaines qui leur profitent (agriculture, élimination des prédateurs, fragmentation des paysages de forêt au profit des cervidés qui habitent les lisières, etc).

En conclusion, il apparaît qu'en règle générale les populations de bisons et de chevaux atteignent des

biomasses d'Ongulés plus importantes (> 900 kg/km²) que les populations de chevreuils, de cerfs ou de rennes (< 900 kg/km²). La variabilité est cependant importante, notamment selon les saisons pour le Renne (cf. *infra*), ce qui empêche de définir une valeur moyenne de densité par taxon.

L'importance de la saisonnalité

La biomasse d'Ongulés peut largement fluctuer selon les saisons. Il est possible que d'une saison à l'autre, après des migrations ou des dispersions, la représentativité et/ou la densité de certains Ongulés changent, ce qui a un impact sur la biomasse d'Ongulés disponible pour un prédateur. Dans la savane arborée d'Afrique du Sud, la biomasse passe de 4 à 6,5 t/km² entre la saison humide et la saison sèche (Hirst, 1975 in Redmann, 1982). Ces dynamiques saisonnières sont particulièrement importantes car la démographie d'une espèce est plus souvent limitée par l'abondance saisonnière qu'annuelle des ressources (Fig. II.20 ; Read et LeBlanc, 2003). C'est le cas pour les herbivores (fourrage d'hiver ; Redmann, 1982) comme pour les grands prédateurs (biomasse d'Ongulés).

Des fluctuations saisonnières de biomasse sont connues pour de nombreux écosystèmes et taxons

(White *et al.*, 2011 pour le Bison par exemple), mais elles sont particulièrement prononcées pour le Renne. Si la biomasse de Cheval d'Auahitorata (Nouvelle Zélande) passe de 840 à 1080 kg/km² selon les saisons (soit x 1,3 ; Cameron *et al.*, 2001), la biomasse de Renne à Victoria Island (Canada) est multipliée par un facteur de 2,5 à 12,5 en été par rapport à l'hiver (Manning, 1960 in Spiess, 1979). Encore plus significatif, au Québec-Labrador, la biomasse de Renne est 20 fois supérieure en été (3088 kg/km² contre 155 en hiver ; Crête et Manseau, 1996). Les migrations de certaines populations de rennes regroupés en de larges troupeaux aboutissent à des densités d'individus importantes sur des périodes de temps courtes : ce comportement est utilisé comme mécanisme de défense face à certains prédateurs (Loup ; Spiess, 1979), mais peut être un avantage pour d'autres quand ils sont capables de tirer profit de telles agrégations (chasseurs paléolithiques ?).

Les populations de rennes sont connues pour des fluctuations dans leur taille qui sont à la fois rapides, importantes et souvent synchrones à des échelles régionales : par exemple, dans le complexe des îles Barthust, l'hiver 1996/97 (particulièrement rigoureux et avec des chutes de neige importantes) a vu une réduction des effectifs de 83% (Gunn *et al.*, 2000 ; Miller et Gunn, 2003 ; Morin, 2008). Les rennes représentent en ce sens une ressource particulièrement instable (Morin, 2008). La biomasse de Renne est à même de fluctuer de façon importante à la fois sur des bases saisonnières et annuelles.

Biomasse locale : agrégations

L'agrégation est également un paramètre important. Rennes, bisons et, en moindre mesure, chevaux sont plus susceptibles de se regrouper en larges groupes que les cerfs et chevreuils (Gamble, 1986), ce qui augmente la biomasse à un niveau local et impose des stratégies de chasse différentes.

Il faut souligner néanmoins qu'il est particulièrement difficile de savoir si ce type de comportements existait au Pléistocène : le comportement migratoire du Renne est très variable (Spiess, 1979), toutes les populations de Bison ne migrent pas forcément (McDonald, 1981) et si le Chevreuil occupe les forêts européennes en petits groupes, certaines populations de Sibérie peuvent se rassembler en troupeaux de plus de 500 têtes et migrent sur près de 300 km (Geist, 1998).

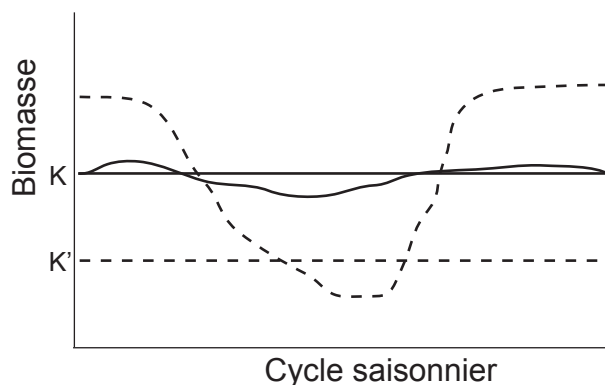


Fig. II.20 : Illustration de l'importance des fluctuations saisonnières de biomasse pour la capacité de support d'un écosystème. Dans cet exemple, deux écosystèmes théoriques ont une biomasse annuelle identique, mais les fluctuations saisonnières sont soit faibles (courbe continue) soit importantes (courbe en pointillés). Les capacités de support des deux écosystèmes sont différentes (saisonnalité faible : ligne continue ; saisonnalité forte : ligne discontinue ; $K > K'$). Figure adaptée d'après Read et LeBlanc, 2003.

5.6 APPLICATION AU FOSSILE

À l'issue de l'analyse des référentiels actuels, deux conclusions s'imposent : 1) D'une manière générale, les biotopes de prairie/steppe à graminées et les populations de bisons et de chevaux (Ongulés de grande taille, adaptés aux prairies/steppes à graminées) représentent des biomasses d'Ongulés plus importantes que les biotopes de forêts et de toundra et les populations de cerfs, chevreuils et rennes (Ongulés de taille moyenne, adaptés aux forêts/toundra). 2) La saisonnalité est un facteur important pour la biomasse d'Ongulés, et ce essentiellement pour les environnements dominés par le Renne.

Étant donné qu'il est particulièrement difficile d'établir des estimations chiffrées, nous avons décidé d'utiliser comme estimation de la biomasse d'Ongulés passée un indice simple qui compare les deux types de biotopes. Cet indice de biomasse d'Ongulés est défini comme tel :

$$\text{Indice de biomasse} = \frac{NR \text{ Bovinés} + NR \text{ Cheval}}{NR \text{ Bovinés} + NR \text{ Cheval} + NR \text{ Renne} + NR \text{ Cerf} + NR \text{ Chevreuil}}$$

Quand cet indice est proche de 1, la biomasse d'Ongulés est proche de ce qui est connu actuellement pour les prairies/steppes à graminées (plus de 3 t/km²), et quand il est proche de 0 de ce qui est connu pour les forêts et la toundra (moins de 1 t/km²)*. Ce calcul présente l'avantage de ne pas exclure la possibilité d'associations composites.

Pour les variations saisonnières de biomasse, étant donné que les données de saisonnalité sont rares et que les fluctuations saisonnières concernent surtout le Renne, l'indice de biomasse sera mis en parallèle avec le pourcentage du nombre de restes de Renne.

5.7 LE PROBLÈME DES ENVIRONNEMENTS COMPOSITES

L'exploitation de cet indice de biomasse présente une limite importante dans le cas d'environnements en mosaïque qui associent des populations d'Ongulés dont les densités sont différentes et les aires de répartition mutuellement exclusives.

Ce biais n'est perceptible que lorsque le système est mis en équation (Fig. II.21). Cette équation est importante parce qu'elle montre que la biomasse réelle n'est pas strictement proportionnelle à l'indice de biomasse (Fig. II.22b). Si l'indice de biomasse fournit une mesure ordinaire fiable, l'importance des fluctuations dans leur détail, c'est-à-dire en termes quantitatifs, n'est pas accessible par cet indice.

La Fig. II.22 fournit un exemple pratique de ce type de cas : l'indice de biomasse permet de distinguer quel environnement a la biomasse la plus forte, mais le pourcentage d'augmentation en lui-même est erroné.

* Ici, l'indice de biomasse est basé sur des proportions d'abondance taxonomique exprimées en % NR, conformément au choix effectué en Chapitre II.4. Conçu pour les sites anthropiques du Sud-Ouest de la France entre MIS 5 et 3, cet indice ne prend en compte que cinq taxons, et n'est donc applicable que pour les faunes où ces mêmes espèces sont dominantes. Une extension de cet indice à d'autres régions nécessiterait d'effectuer un travail d'inventaire et d'analyse des données écologiques par taxon équivalent à celui présenté ici pour les cinq espèces dominantes du Sud-Ouest.

On considère un écosystème (de superficie totale $Stot$) peuplé par des populations d'ongulés dont les aires de répartition sont mutuellement exclusives. Chaque population est caractérisée par son nombre d'individus N , sa densité d'individus D , la masse moyenne de ses individus M et son aire de répartition de superficie S . La biomasse totale de l'écosystème s'exprime comme le rapport de la somme des produits nombre d'individus – masse sur la superficie totale, soit :

$$Biomasse = \frac{\sum(N \times M)}{Stot}$$

Sachant que :

$$\%N = \frac{N}{N_{tot}} = \frac{S \times D}{N_{tot}}$$

Alors :

$$S = \frac{\%N \times N_{tot}}{D}$$

Sachant que $Stot = \sum S$, alors :

$$Biomasse = \frac{\sum(N \times M)}{\sum \frac{\%N \times N_{tot}}{D}}$$

Sachant que $N = \%N \times N_{tot}$, alors :

$$Biomasse = \frac{\sum(\%N \times N_{tot} \times M)}{\sum \frac{\%N \times N_{tot}}{D}} = \frac{\sum(\%N \times M)}{\sum \frac{\%N}{D}}$$

Fig. II.21 : Mise en équation d'un écosystème composite théorique simple.

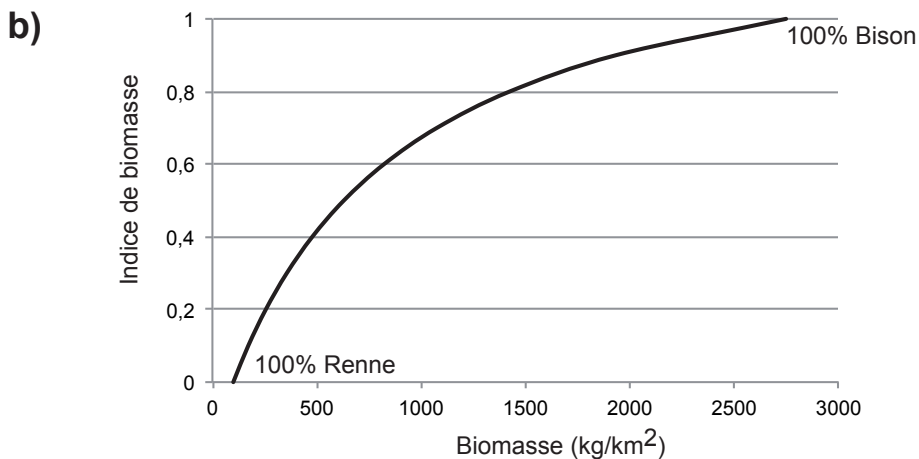
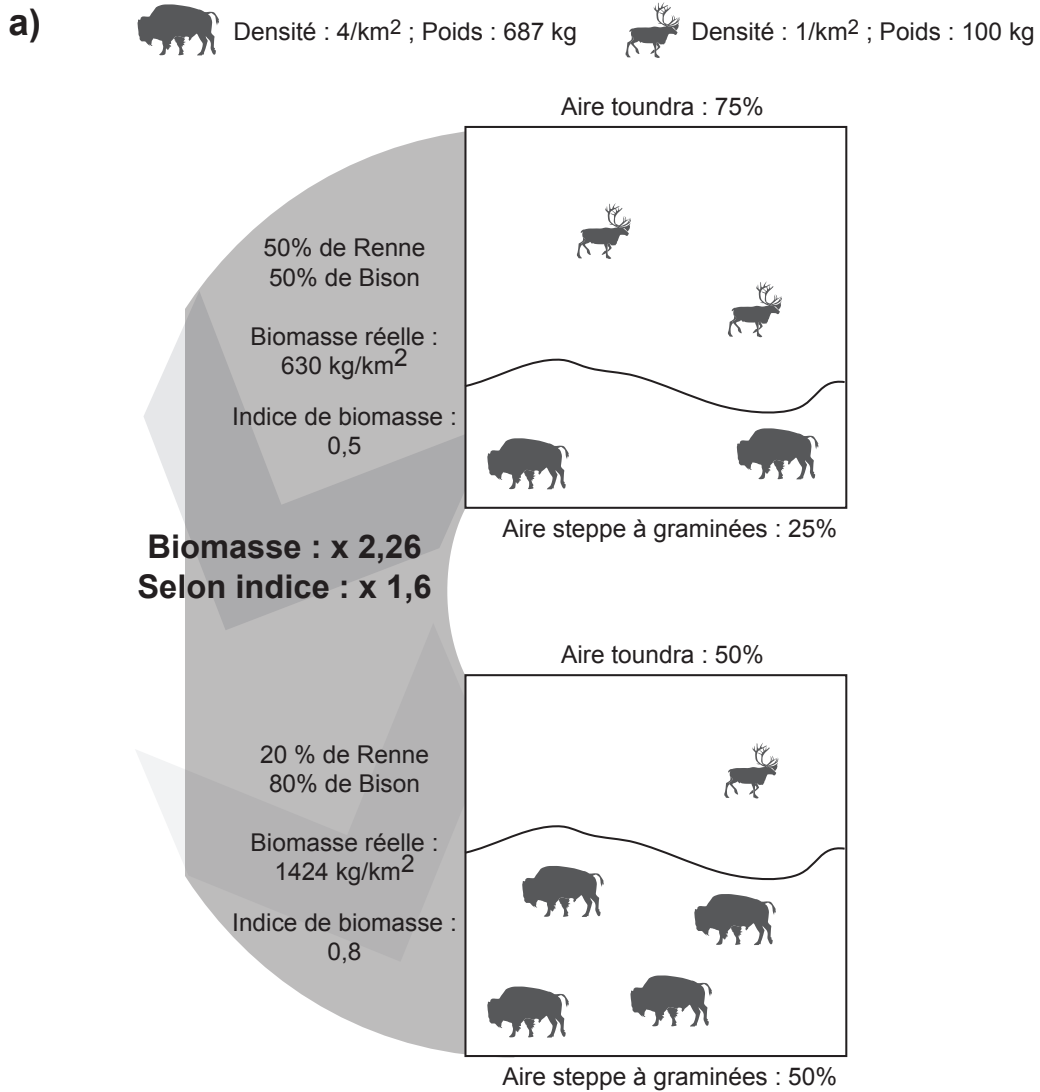


Fig. II.22 : Illustrations de la non-proportionnalité entre indice de biomasse et biomasse réelle dans le cas d'un écosystème composite théorique simple. a) Exemple de changement environnemental où la steppe à graminées s'étend au détriment de la toundra. La biomasse réelle est multipliée par 2,26 alors que l'indice de biomasse n'est multiplié que par 1,6. Partie supérieure : paramètres du modèle. b) Exemple de relation non linéaire entre la biomasse (calculée à partir de l'équation en Fig. II.21) et l'indice de biomasse dans le cas d'un écosystème composite simple composé de populations de Renne et de Bison dont les proportions varient (partie inférieure gauche de la courbe : 100% de Renne ; partie supérieure droite de la courbe : 100% de Bison). La relation n'est pas linéaire mais curvilinéaire.

5.8 DIVERSITÉ DES ESPÈCES

La diversité des espèces est également fréquemment considérée comme un paramètre important dans la capacité de support des écosystèmes car elle peut influencer sur la démographie des prédateurs (Morin, 2008 ; Verpootre, 2009).

Il existe, d'une façon générale, une relation positive entre biomasse et diversité : une communauté plus diversifiée est en théorie plus à même d'exploiter efficacement un biotope ; les transferts énergétiques de biomasse entre niveaux trophiques sont plus efficaces quand le nombre d'espèces (de producteurs comme de consommateurs) augmente (Prins et Fritz, 2008).

Redmann (1982) a montré que cette relation entre diversité et biomasse était vérifiée pour les Ongulés, mais qu'elle était associée à une grande variabilité et qu'il existait des écosystèmes à forte biomasse et faible diversité (certaines savanes) et d'autres à faible biomasse et forte diversité (certains environnements de toundra). Ceci s'explique par le fait que la diversité des espèces est dépendante de l'abondance des ressources, mais aussi d'autres facteurs comme la compétition interspécifique et la stabilité des conditions environnementales (Redmann, 1982). La compétition interspécifique a tendance à réduire la diversité des espèces (par exclusion compétitive) jusqu'à ce que l'écosystème arrive à stabilité. La relation entre stabilité des conditions environnementales et diversité n'est pas linéaire : une fréquence importante de perturbations limite la compétition interspécifique en réduisant les populations et donc augmente la diversité (en éloignant l'écosystème de l'équilibre), mais à partir d'une certaine fréquence, quelques espèces ne supportent plus les perturbations et la diversité diminue.

Les facteurs qui expliquent la diversité des écosystèmes sont donc complexes, et une diversité importante n'est pas forcément à relier à une capacité de support plus importante. C'est par exemple le cas d'écosystèmes à faible biomasse qui maintiennent une forte diversité par la fréquence des perturbations (Redmann, 1982).

De plus, Grange et Duncan (2006) ont montré que l'abondance des lions africains n'est pas reliée à la diversité des Ongulés mais plutôt à leur biomasse, ce que ces auteurs expliquent par le régime alimentaire éclectique des lions. Cette remarque s'applique sûrement également à l'Hyène des cavernes, autre prédateur généraliste, et la biomasse d'Ongulés paraît donc plus pertinente pour approcher la capacité de support des écosystèmes.

À ces problèmes d'interprétation écologique de la diversité spécifique s'ajoutent des problèmes d'ordre méthodologique inhérents aux calculs d'indices de diversité en archéologie :

a) Les indices de diversité calculés sur la base des NR sont influencés de façon importante par l'échantillon analysé (NR total : Grayson, 1984 ; Lyman, 2008). Cela n'est cependant pas le cas pour notre échantillon, l'indice de diversité de Shannon étant peu corrélé au NR total d'Ongulés déterminés (corrélation linéaire : $r = -0,3147$; $p < 0,01$).

b) Quand calculés sur des archéofaunes, ces indices de diversité ne représentent pas forcément la diversité écologique, mais potentiellement des choix humains. La fonction du site archéologique peut par exemple influencer de manière majeure l'indice de diversité, dans le cas de sites d'abattage monospécifiques.

Dans le cadre de ce travail, l'indice de biomasse d'Ongulés et le pourcentage de Renne seront présentés aux côtés de deux indices de diversité (le nombre de taxons d'Ongulés et l'indice de diversité de Shannon*), tout en sachant que ces indices doivent être considérés avec prudence.

* L'indice de diversité de Shannon est un indice qui présente l'avantage de prendre en compte la représentativité des taxons mais également le nombre de taxons (contrairement à l'indice de Simpson). Il s'exprime comme : $H = - \sum (n_i / n) \ln (n_i / n)$ où n_i est le NRD du taxon i .

6.1 CHOIX DU CORPUS

Afin de documenter les relations de compétition et d'interactions entre hommes et hyènes, il semblait nécessaire d'étudier des repaires d'hyènes présentant des indices de fréquentation humaine pour tenter de : a) documenter les stratégies de subsistance des hyènes pour pouvoir les confronter à celles des groupes humains contemporains (estimation de la compétition inter-spécifique dans le domaine alimentaire) et b) apporter des éléments de réflexion quant à l'origine et la signification de la présence d'indices de fréquentation humaine dans les repaires d'hyènes (estimation de l'importance des rencontres et interactions entre hommes et hyènes). Les gisements retenus pour cette étude devaient ainsi satisfaire de multiples critères :

- contenir un ensemble osseux suffisamment conséquent (environ un millier de pièces déterminables) pour que les analyses des stratégies de subsistance des hyènes puissent reposer sur des échantillons significatifs ;

- présenter des traces d'intervention humaine au

sein du repaire, afin de documenter de possibles interactions entre hommes et hyènes ou des phases d'occupations successives du site ;

- avoir bénéficié de méthodes de collecte avec prise de coordonnées en 3 dimensions des vestiges, afin de permettre l'établissement d'une stratigraphie indépendante de la lithostratigraphie et la conduite d'analyses spatiales pour les indices de fréquentation humaine ;

- correspondre à une même période de temps afin de constituer un corpus chronologiquement homogène, permettant ainsi des discussions à l'échelle régionale ;

- être localisés dans un même espace régional, sans être géographiquement trop proches, de manière à documenter de potentielles différences régionales.

Deux sites du Sud-Ouest de la France, Camiac et la Chauverie (Fig. II.23), tous deux datés de la première moitié du MIS 3 (fin du Moustérien) remplissent l'ensemble de ces exigences.

6.2 PRÉSENTATION DU SITE DE LA CHAUVERIE



Fig. II.23 : Répartition géographique de Camiac et la Chauverie.

La grotte de La Chauverie (Ronsenac, Charente) est constituée d'un réseau de petits conduits karstiques qui s'ouvrent dans les calcaires du Coniacien moyen, au pied du versant d'un vallon drainé par un affluent du ruisseau de Ronsenac (Tournepiche, 2004). Les premières découvertes en 1998, par C. Marteau et sa fille, de restes osseux rejetés par un terrier de blaireau, furent rapidement suivies de fouilles systématiques dirigées par J.-F. Tournepiche en 1999 puis de 2003 à 2006 (Tournepiche, 2004 ; Tournepiche et Ferrier, 2004 ; Tournepiche *et al.*, 2005). Le remplissage sédimentaire s'étend entre une partie interne (petite cavité) et une partie externe qui a concentré les efforts de fouille (Fig. II.24). Cette zone externe est constituée de petits couloirs à ciel ouvert (Fig. II.25) : l'absence de blocs d'effondrement plaide en faveur d'un démantèlement des plafonds antérieur au comblement.

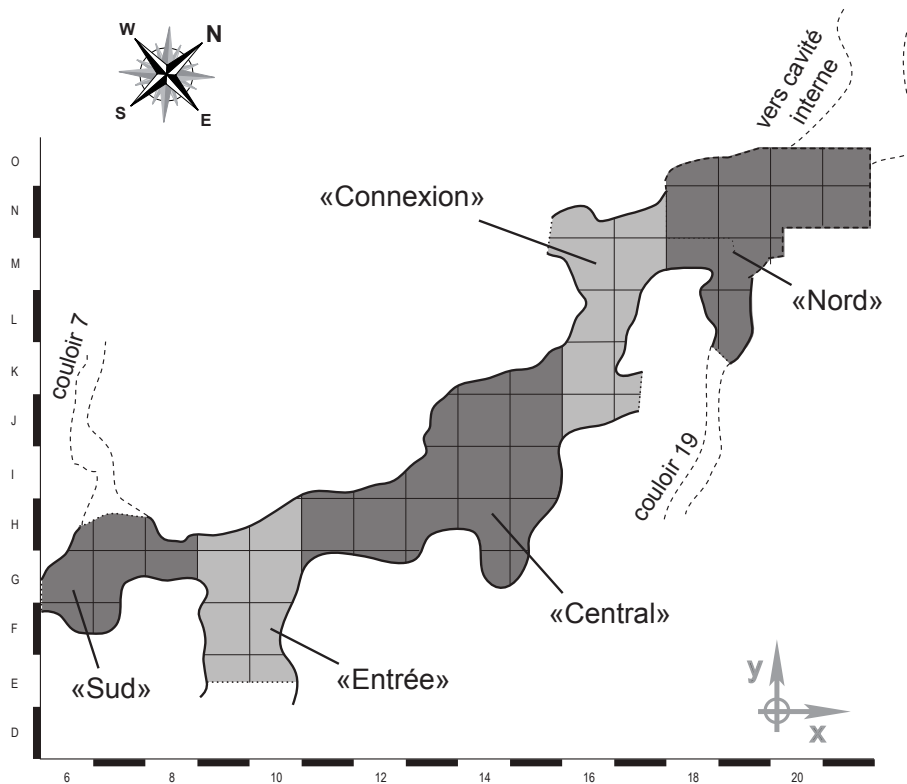


Fig. II.24 : Plan général du site de La Chauverie avec localisation des différents secteurs fouillés



Fig. II.25 : Vue du gisement de La Chauverie en cours de fouille lors de l'été 2003 (depuis le nord en regardant vers le sud). On distingue, au centre, le couloir karstique principal, à ciel ouvert. Modifié d'après Tournepiche et Ferrier, 2004, photographie de J.-F. Tournepiche.

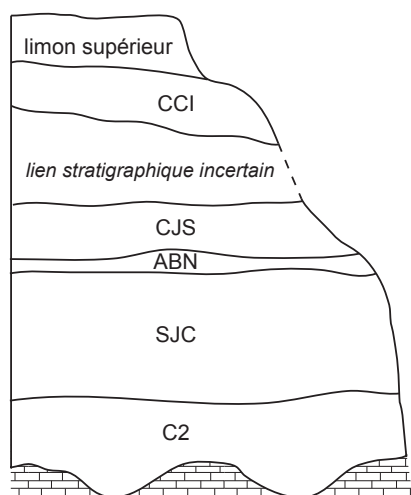


Fig. II.26 : Représentation schématique de la stratigraphie du gisement de La Chauverie telle que décrite par Tournepiche, 2004 ; Tournepiche et Ferrier, 2004 ; Tournepiche et al., 2005

Stratigraphie générale

Après une campagne de sondages (en 1999) essentiellement focalisée sur le secteur de l'entrée (tranchées 9 et 10), les campagnes de fouilles suivantes (2003-2006) ont permis de distinguer plusieurs niveaux fossilifères, tous attribués au MIS 3 (Fig. II.26 ; données compilées d'après Tournepiche, 2004 ; Tournepiche et Ferrier, 2004 ; Tournepiche et al., 2005) :

- à la base du remplissage, la couche C2 comble les rigoles creusées dans le substrat calcaire, et ce vraisemblablement sur l'ensemble du gisement. Les indices d'une fréquentation par l'Hyène sont nombreux, avec notamment des lits de coprolithes entiers relativement bien conservés. Le sédiment, une argile limoneuse brune de texture fine, semble indiquer un mode d'accumulation par décantation.

- dans les tranchées 14 et 15 du secteur « central » un ensemble de couches ont été distinguées (de bas en haut : SJC, ABN, CJS), surmontant la C2. La couche ABN correspond à une mince lentille d'argile limoneuse déposée par décantation entre les couches SJC et CJS, plus caillouteuses, où la dynamique de sédimentation est dominée par l'ébouilisation (démantèlement des parois). Alors que la couche SJC est pour grande partie stérile, les couches supérieures (ABN et CJS) semblent renfermer des phases d'occupation de la cavité par l'Hyène postérieures à la C2, dans un environnement plus froid (El Albani et al., 2011).

- dans le secteur « nord », la couche CCI correspond à un cailloutis qui a livré un squelette presque complet d'Aurochs et un de Bison. Les ossements, reposant sur une surface inclinée, sont presque tous complets, bien que mal préservés et souvent défor-

més ou fragmentés par la pression sédimentaire. De nombreux éléments anatomiques ont été retrouvés en connexion. Ces deux bovinés ont semble-t-il été piégés par le petit aven que formait alors le couloir, et ne sont pas à relier aux occupations de la grotte par les hyènes.

- au-dessus de l'ensemble de ces dépôts un à deux mètres de sédiments ont été retirés, en partie à la pelle mécanique et par décapage manuel sans repérage des vestiges. Ce sédiment de couverture correspond à un limon brun humique pratiquement stérile, mais dans lequel plusieurs pièces lithiques, dont des bifaces, ont été retrouvées.

Quelques précisions sont importantes à souligner :

- 1) Les rapports stratigraphiques entre la couche CCI et les différentes couches de la zone centrale restent difficiles à établir, notamment parce qu'une bonne partie du gisement (tranchées 16 à 18, secteur « connexion ») a été intensément remaniée par des terriers de blaireaux. En 2006, la poursuite de la fouille sous les deux bovinés a néanmoins permis de retrouver des nappes de vestiges, sous la couche CCI. Ces niveaux pourraient s'apparenter aux couches CJS, SJC et C2.

- 2) Dans certains secteurs, et notamment dans les tranchées 11 à 13, la stratigraphie sédimentaire n'a pas permis d'isoler d'ensemble clair au-dessus de la couche C2, laissant une large partie du matériel sans attribution stratigraphique à la fin de la fouille.

- 3) Les nappes de vestiges sont quasi horizontales sur l'ensemble du site, à l'exception de celles identifiées dans la couche CCI qui présentent un fort pendage (20° environ vers le sud).

- 4) Seule la couche C2 est présente dans le secteur « sud », où elle est surmontée par des dépôts quasi stériles.

Méthodes de fouille

Les méthodes de fouilles employées ont évolué selon les campagnes (e.g. sondage vs fouille programmée) afin de prendre pleinement en compte les contraintes de fouille et l'intégrité des dépôts selon les différents secteurs (e.g. zone centrale vs secteurs remaniés).

Dans le cadre du sondage de 1999 (zone d'entrée), les objets ont été coordonnés uniquement en deux dimensions, sans prise d'altitude, empêchant de fait leur intégration dans une analyse spatiale en trois dimensions. Exception faite des petits couloirs 7 et 19 difficiles d'accès et des zones remaniées, les autres

secteurs ont été fouillés par décapages d'épaisseur variable, avec prise de coordonnées à l'aide d'une station totale pour une grande partie des ossements déterminables ou supérieur à 3 cm, des coprolithes entiers et des éléments lithiques. Néanmoins, pour chaque décapage une partie des esquilles supérieures à 3 cm, souvent les fragments indéterminables, n'a pas été coordonnée mais rassemblée avec les refus de tamis correspondants après lavage. Il est important de noter qu'à La Chauverie, et ce contrairement à de nombreux gisements, les altitudes s'expriment par rapport à un point 0 situé sous le niveau de la fouille : les « z » ne sont pas donc pas des profondeurs mais bien des altitudes.

Les sédiments des secteurs fouillés entre 2003 et 2006 ont été tamisés à l'eau, avec une maille de 5 puis 2 mm (Tournepiche et Ferrier, 2004 ; Tournepiche *et al.*, 2005). Malgré un tamisage systématique, le traitement des refus de tamis en post-fouille a imposé de lourdes contraintes à l'étude spatiale. Les sachets de tamis n'ont pas systématiquement été identifiés d'une manière consistante. En effet, si la majorité porte une indication de carré, certains présentent uniquement une indication de couche sans information d'altitude. D'autres ne contiennent aucune information sur la provenance verticale.

Ces pertes d'informations post-fouille sont moins importantes pour la zone centrale (tranchées 11 à 15), où l'effort de fouille s'était concentré et pour laquelle les refus de tamis sont plus abondants et mieux annotés. L'altitude notée sur les sachets ne correspond pas à une altitude fixée (par exemple, altitude inférieure ou supérieure du décapage), mais à une altitude moyenne (Tournepiche, comm. pers.), ce qui réduit les comparaisons possibles au sein d'un même décapage entre pièces coordonnées et pièces issues des refus de tamis.

Les techniques de fouille et notamment de tamisage répondaient à des objectifs différents de ceux fixés ici. En conséquence, les méthodes de fouille employées à la Chauverie n'étaient pas pleinement adaptées aux problématiques que nous tenterons de développer ici, car elles limitent pour partie le potentiel des analyses spatiales. Néanmoins, la qualité des informations enregistrées sur le terrain, si rares pour les repaires d'hyènes, permet d'envisager une étude spatiale détaillée du secteur central.

Matériel étudié

Les fouilles ont permis de récolter une quantité importante de matériel faunique (Tabl. II.13), de coprolithes, mais également une petite quantité d'éléments lithiques (n = 136), de facture moustérienne

pour l'essentiel (vraisemblablement attribuable au MTA), exception faite d'une potentielle portion distale de pointe de Châtelperron et de quelques lames ou fragments de lames (Delagnes in Tournepiche et Ferrier, 2004 ; Delagnes, cf. Annexe 1).

Dans le cadre de ce travail, l'ensemble des pièces fauniques coordonnées a été analysé, à l'exception des deux squelettes de bovinés de la couche CCI qui n'ont pas été accumulés par l'Hyène (cf. *supra*). À ces pièces a été rajoutée une grande partie, mais pas la totalité, des pièces non coordonnées provenant des secteurs remaniés, des petits couloirs 7 et 19 et des différentes zones de sondages.

L'analyse sera, après une étude globale de l'ensemble du matériel, concentrée sur la zone centrale car :

- C'est la zone qui a concentré les efforts de fouille et pour laquelle les refus de tamis sont les mieux annotés.
- Il s'agit de la zone pour laquelle plusieurs niveaux d'occupations d'hyènes ont été identifiés.
- La zone centrale est coupée de ses liens stratigraphiques avec les autres secteurs, au sud par le sondage et au nord par la zone remaniée par les blaireaux, deux zones où la majorité des pièces n'ont pas été coordonnées.

Par conséquent, seuls les refus de tamis du secteur central ont fait l'objet d'une analyse détaillée (soit les tranchées 11 à 15). De ces refus, tous les fragments macrofauniques déterminables et les pièces lithiques ont été isolés pour analyse. Les fragments indéterminables supérieurs à 3 cm ont été décomp-

	C2	CJS/ ABN/ SJC	CCI
<i>Equus caballus</i>			
<i>Equus hydruntinus</i>			
<i>Elephantidae</i>			
<i>Bovinae</i>			
<i>Cervus elaphus</i>			
<i>Rangifer tarandus</i>			
<i>Megaloceros giganteus</i>			
<i>Crocuta crocuta spelaea</i>			
<i>Ursus cf. spelaeus</i>			
<i>Canis lupus</i>			
<i>Panthera spelaea</i>			

Tabl. II.13 : Liste faunique disponible avant notre étude par couche (case grisée = présence, modifié d'après Tournepiche *et al.*, 2005)

tés et la présence de fragments de coprolithes et/ou de microfaune a été notée. En raison des problèmes d'identification de la provenance des refus de tamis (altitude moyenne voire uniquement indication de couche) et du volume initial de sédiment fouillé par décapage (épaisseur de décapage variable et absence de relevé des altitudes inférieures et supérieures des décapages), aucune quantification détaillée n'a été tentée pour les petits fragments, les os digérés et les coprolithes, puisque de telles quantifications se seraient avérées fortement biaisées.

Datations absolues

Quatre datations C14 AMS sont disponibles pour La Chauverie (Tabl. II.14). Aux deux dates obtenues précédemment se rajoutent de nouvelles dates effectuées dans le cadre de ce travail (2 résultats pour 4 tentatives, financées par le PCR « Paléolithique moyen du bassin de la Charente » dirigé par A. Delagnes). Toutes les dates s'accordent avec les données biostratigraphiques pour attribuer l'ensemble du remplissage au début du MIS 3 (Tournepiche *et al.*, 2005). Trois de ces dates sont en bon accord et placent l'ensemble de la séquence vers 50 ka cal. BP. La date à $36\,700 \pm 3100$, aux premiers abords en désaccord, se recouvre avec les autres quand les fortes marges d'erreur sont prises en compte (Fig. II.27). Ces dates doivent être considérées avec prudence puisque bien qu'obtenues récemment et par ultrafiltration, elles sont situées en limite de méthode. De plus, aucune courbe de calibration complète n'est disponible pour cette période (IntCal09 s'arrêtant à 50 ka cal. BP ; Reimer *et al.*, 2009).

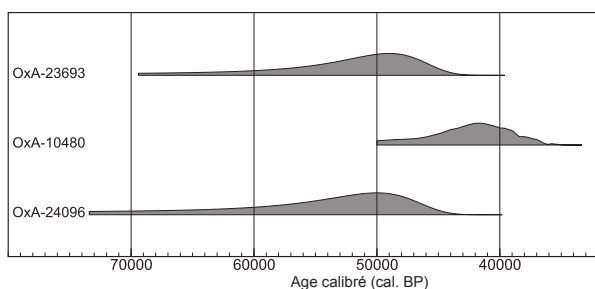


Fig. II.27 : Distribution calibrée de trois des dates disponibles pour la Chauverie

Code	Date	$\delta^{13}C$	Secteur, Couche (Numéro)	Taxon
OxA-16997	> 48800	-19,2	Nord, CCI (?)	Boviné
OxA-23693	49000 ± 3400	-17,8	Central, CJS (CH71)	Renne
OxA-10480 (LYON-1383)	36700 ± 3100	-20,8	Sondage entrée, C2 (?)	Boviné
OxA-24096	50000 ± 3900	-19,6	Central, C2 (CH208)	Boviné

Tabl. II.14 : Datations ^{14}C AMS (par ultrafiltration) du site de La Chauverie : en grisé, datations inédites obtenues dans le cadre de ce travail.

6.3 PRÉSENTATION DU SITE DE CAMIAC

Le gisement de Camiac, aujourd'hui disparu, était situé en rive gauche du ruisseau affluent de la Dordogne du même nom (ruisseau de Camiac). Il a été découvert par R. Bergère et H. Gros en 1973 à la faveur de l'exploitation de la carrière de la cimenterie d'Espiet à Camiac et Saint Denis (Gironde). La fouille s'est déroulée dans les mois qui ont suivi la découverte, dans le cadre d'une opération de sauvetage sur une trentaine de mètres carrés (Fig. II.28, Fig. II.29). Le remplissage correspondait vraisemblablement à une petite cavité effondrée prolongée par une terrasse rocheuse (Lenoir, 1980, 1990).

Stratigraphie générale

La stratigraphie du site était de haut en bas : « A. déblais de carrière récents ; B. éboulis constitué d'éléments peu volumineux, la plupart altérés, alternant avec des lentilles argilo-terreuses (épaisseur 20-50 cm) ; C. niveau de blocs calcaires friables (épaisseur 50 cm) ; D. limon argileux brun plus ou moins foncé, à rares éboulis décomposés, qui garnit les irrégularités du substratum rocheux (épaisseur inconstante) » (Lenoir, 1990 ; Fig. II.30).

L'US « D » constitue l'unique couche archéologique définie sur le site. Elle intègre à la fois des vestiges fauniques abondants et quelques pièces lithiques. Aucune étude géoarchéologique détaillée n'a été réalisée lors des fouilles, et aucune ne fût possible par la suite, le site ayant été détruit par les activités des carriers.

Méthode de fouilles

Camiac a été fouillé par M. Lenoir dans des conditions particulières puisqu'il s'agissait d'une fouille de sauvetage de courte durée (les opérations de terrain se sont étalées entre décembre 1973 et mars 1974) et le tamisage des sédiments était impossible sur le site (Lenoir, 1980, 1983, comm. pers.). Les méthodes de récolte sont loin d'être idéales pour une étude ta-

phonomique car, en l'absence de tamisage et dans le cadre de fouilles rapides, la collection ostéologique aujourd'hui disponible est très certainement biaisée. Les interprétations devront donc être prudentes, notamment en ce qui concerne les représentations squelettiques, particulièrement affectées par l'absence de tamisage (cf. Payne, 1972).

À la fouille, les vestiges ont été prélevés par mètre carré, et les coordonnées des pièces notées dans des carnets de terrain (Fig. II.28). Cependant, une partie des pièces coordonnées ne se sont pas systématiquement vues attribuer un numéro d'inventaire. En effet, dans les carnets, ces pièces sont notées par un « en ... » (pour « pièce trouvée en X Y Z ») plutôt que par un chiffre, et le plus souvent seule une détermination générale de terrain est précisée (du type « faune » ou « silex »). Ces pièces sans numéro n'ont été annotées que d'une indication de carré, et il est donc impossible de leur réattribuer leurs coordonnées : cette particularité de l'enregistrement de terrain ne permet pas d'intégrer les caractéristiques de ces pièces dans les répartitions spatiales. Les analyses spatiales reposent donc, pour une partie des pièces, uniquement sur les déterminations de terrain (étant donné que celles-ci ne sont aujourd'hui pas vérifiables). Afin de minimiser ce problème dans l'étude spatiale, seuls des termes génériques ont été retenus (e.g. « faune », « lithique ») et non les déterminations anatomiques et taxonomiques faites sur le terrain.

Études précédentes et matériel étudié

Les restes fauniques ont été précédemment décrits (Guadelli, 1987 ; Tabl. II.15) aux côtés d'une industrie

Taxon	NR	NMI
<i>Bison priscus</i>	39	10
<i>Bos primigenius</i>	5	1
Bovins indéterminés	293	-
<i>Cervus elaphus</i>	12	1
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	200	26
<i>Equus caballus</i>	337	12
<i>Equus hydruntinus</i>	8	2
<i>Mammuthus primigenius</i>	22	5
<i>Megaloceros giganteus</i>	19	4
<i>Rangifer tarandus</i>	2	1
<i>Sus scrofa</i>	2	1
<i>Alopex lagopus</i>	2	1
<i>Canis lupus</i>	2	2
<i>Crocuta crocuta spelaea</i>	76	9
<i>Panthera spelaea</i>	5	2
<i>Panthera spelaea</i> var. <i>cloueti</i> ?	2	1
<i>Ursus spelaeus</i>	4	2
<i>Vulpes vulpes</i>	5	1
Total	1035	81

Tabl. II.15 : Liste faunique quantifiée disponible avant reprise étude (d'après Guadelli et al., 1988).



Fig. II.28 : Vue du gisement de Camiac en cours de fouille le 9 mars 1974 (depuis le nord en regardant vers le sud). Au premier plan, Michel Lenoir en train de coter un objet (fonds photographique M. Lenoir).

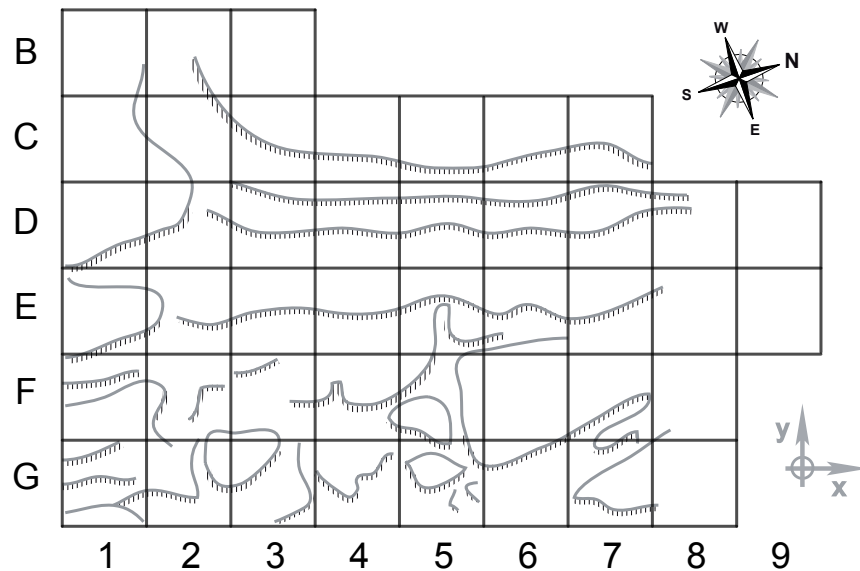


Fig. II.29 : Plan général du site de Camiac avec, en gris, le relevé approximatif de la morphologie topographique du substrat rocheux (digitalisé d'après Lenoir, 1980).

Sud-Est

Nord-Ouest

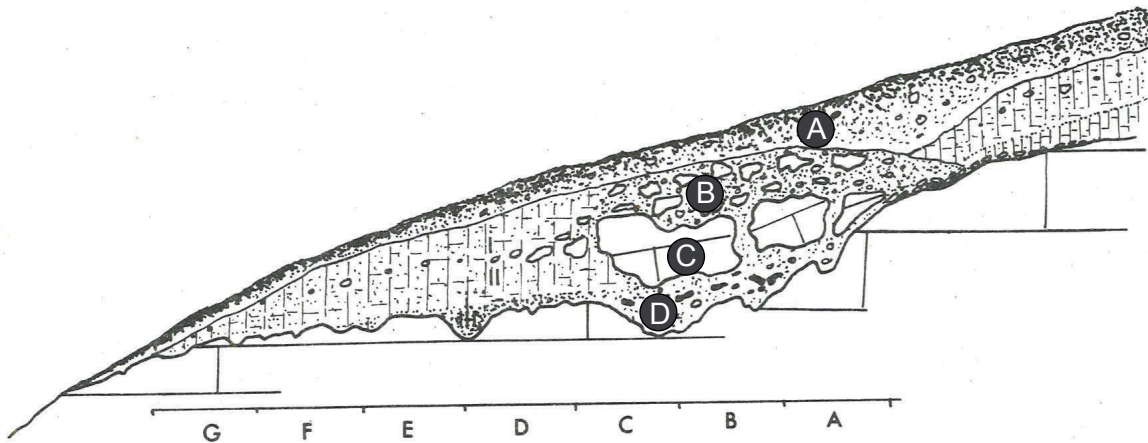


Fig. II.30 : Coupe stratigraphique sagittale schématisée de Camiac avec, en lettres blanches sur fond noir, les unités stratigraphiques (modifié d'après Lenoir, 1983).

lithique pauvre (une centaine de pièces). L'ensemble osseux a été interprété comme reflétant une occupation de la cavité par les hyènes des cavernes, aucune trace d'activité anthropique n'ayant été identifiée sur les restes fauniques (Guadelli, 1989).

L'industrie lithique (n = 120) associe des vestiges majoritairement attribuables au Moustérien avec quelques éléments Paléolithique supérieur dont une « pointe de Châtelperron » (Lenoir, 1980, 1983, 1990). Ce « mélange » de caractéristiques s'est traduit par une certaine confusion dans les attributions chronoculturelles puisque l'industrie a d'abord été décrite comme appartenant à la « transition entre paléolithique moyen et supérieur » (Lenoir, 1980) puis comme un « Moustérien tardif à caractères évolués » (Guadelli *et al.*, 1988) tout en précisant que les caractéristiques de l'industrie demeurent « encore très moustériennes » (Lenoir, 1990). Les travaux les

plus récents sur le Châtelperronien ont montré que la composante moustérienne parfois décrite pour ce technocomplexe serait liée à des mélanges de matériel archéologique avec les niveaux moustériens sous-jacents (Rigaud, 1996 ; Bachellerie, 2011).

L'industrie lithique de Camiac semble finalement essentiellement attribuable au Moustérien, et non au Châtelperronien, technocomplexe qui n'est représenté que par une unique pièce. C'est néanmoins la première attribution (Lenoir, 1980) qui semble avoir été retenue par de nombreux auteurs de travaux synthétiques, à l'étranger comme en France, attribuant à tort l'industrie lithique de Camiac au Châtelperronien, et ce même récemment (e.g. Boyle, 2007).

Plusieurs analyses ont d'ores et déjà été conduites sur les vestiges mis au jour à Camiac :

- pour les vestiges fauniques : études paléontologiques détaillées (Guadelli, 1987 ; Guadelli *et al.*, 1988) et étude taphonomique concentrée sur l'analyse des représentations squelettiques (Guadelli, 1989) ;
- pour les coprolithes : étude palynologique (Vivent, 1988) ;
- pour le matériel lithique : études typologiques (Lenoir, 1980, 1983, 1990) et technologiques (données inédites de la réanalyse du matériel par Delagnes et Lenoir in Discamps *et al.*, en prép. ; actes du congrès international de Salou d'octobre 2011) ;
- une première analyse spatiale en deux dimensions (répartition des vestiges par carré ; Lenoir, 1983) ;
- auxquelles s'ajoutent quelques analyses isotopiques plus tardives (Balter *et al.*, 2002 ; Bocherens *et al.*, 2005).

Malgré l'intérêt porté par de nombreux chercheurs à ce site, aucune étude taphonomique plus complète

des restes osseux et aucune analyse spatiale en trois dimensions de l'ensemble des vestiges n'avaient jusqu'alors été entreprises.

Dans le cadre de ce travail, l'ensemble des vestiges osseux de Camiac a été analysé afin de compléter l'étude effectuée précédemment par Guadelli (1987, 1989). Le matériel étudié ici inclut les restes analysés par Guadelli et plusieurs caisses d'« esquilles » qui n'avaient pas été traitées. La documentation de terrain, jamais véritablement exploitée, a été informatisée et analysée afin de permettre une étude spatiale.

Datations absolues

Camiac a été daté de l'« interstade würmien » sur la base de critères biostratigraphiques et archéostratigraphiques (Guadelli *et al.*, 1988) et d'une datation radiocarbone conventionnelle réalisée en 1974. Dans le cadre de ce travail, cinq nouvelles datations radiocarbone AMS ont été obtenues (Tabl. II.16). Ces dernières s'accordent avec l'ancienne date conventionnelle pour dater le gisement autour de 45-40 ka cal. BP (Fig. II.31).

Code laboratoire	Date	$\delta^{13}C$	Carré et Numéro	Taxon
OxA-23087	35600 ± 700	-19,86	D7-16	Mégacéros
OxA-23088	38000 ± 900	-19,05	D2-2	Mégacéros
Ly-6981	40000 ± 1600	N.C.	B2-72	Cheval
Ly-6982	37600 ± 1200	N.C.	D2-19	Rhinocéros
Ly-6983	39400 ± 1500	N.C.	E4-80	Boviné
Ly-1104	35100 ± 2000	N.C.	effectuée sur plus de 2 kg d'ossements	

Tabl. II.16 : Datations ^{14}C du site de Camiac. Fond blanc : datation conventionnelle obtenue précédemment ; fond gris : datations AMS inédites obtenues dans le cadre de ce travail (N.C. : non communiqué).

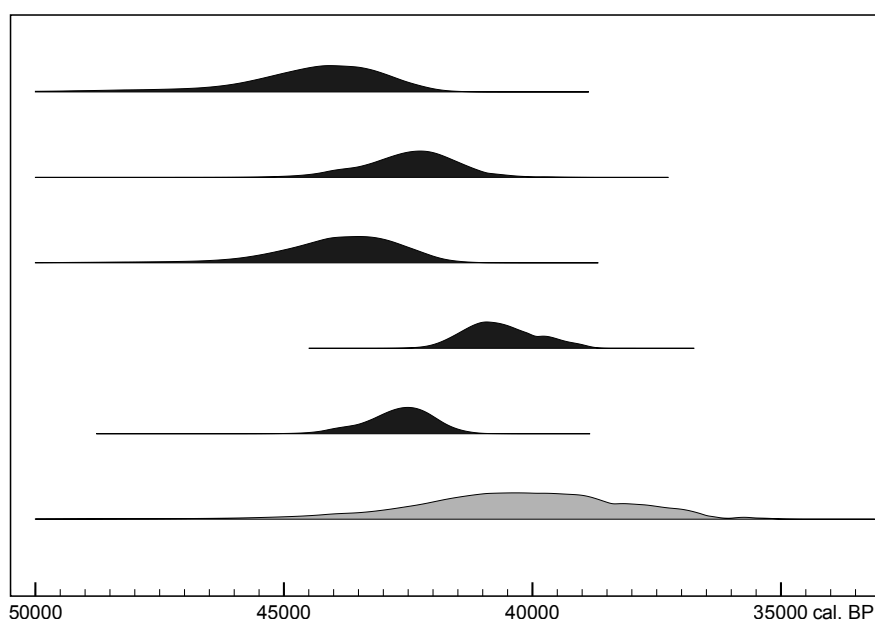


Fig. II.31 : Distribution calibrée des cinq datations AMS (en noir) et de la datation radiocarbone conventionnelle (en gris) de Camiac.

6.4 MÉTHODES D'ANALYSE

La détermination de l'ensemble des restes a été réalisée à partir de la collection de comparaison du laboratoire PACEA (Université Bordeaux 1) ; plusieurs ouvrages de référence ont également été sollicités (Lavocat, 1966 ; Prat, 1970-75 ; Schmid, 1972 ; Pales et Lambert, 1981 ; Breda, 2005). Les objets ont été enregistrés dans une base de données avec les champs de détermination classiquement utilisés en archéozoologie : taxon, élément squelettique, portion, fragment (avec plusieurs sous-champs), latéralisation et âge (Gifford et Crader, 1977 ; Costamagno, 1999a).

Chaque fragment a été mesuré (longueur et largeur) et observé à la loupe x20 puis à la loupe binoculaire quand cela était nécessaire. Les différentes altérations biologiques et physico-chimiques ont été enregistrées, en s'appuyant pour leur distinction sur les nombreux référentiels disponibles (Behrensmeyer, 1978 ; Binford, 1981 ; Haynes, 1983 ; Olsen et Shipman, 1988 ; Guadelli et Ozouf, 1994 ; Fisher, 1995 ; Blumenschine *et al.*, 1996 ; Fernández-Jalvo et Andrews, 2003 ; Castel, 2004 ; Guadelli, 2008 ; Lepretre, 2008 ; Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2009). La lisibilité des surfaces corticales a été codifiée en quatre classes selon le pourcentage de la surface jugée correctement préservée (adapté depuis Mallye, 2007 ; Rendu, 2007) : 1 (0-25%), 2 (25-50 %), 3 (50-75%), 4 (75-100 %). Cet indicateur est particulièrement utile pour estimer si l'absence de stries de découpe anthropiques peut s'expliquer par la rareté des surfaces corticales bien préservées.

Ont été enregistrés dans la base de données pour chaque pièce la présence ou l'absence de :

- stigmates de l'action des dents de carnivores (os rognés) ;
- traces anthropiques (stries de découpe, de raclage et plages de retouche) ;
- marques de racines* (0 : absentes ; 1 : dépôts d'oxydes sans altération ; 2 : creusement de la surface corticale ; cf. Beauval in Airvaux, 2004) ;
- concrétionnement (0 : absent ; 1 : léger ; 2 : important, recouvrant une bonne partie de la surface du fragment) ;
- surfaces abrasées ou émoussées* ;
- cupules de dissolution, fissures longitudinales* (0 :

absentes ; 1 : fines ; 2 : larges et profondes) ;

- desquamations* ;

- dépôts de manganèse* (0 : absents ; 1 : rares, en ponctuations ; 2 : importants, recouvrant une bonne partie de la surface du fragment) ;

- altération chimique et os/dents digérés. Les os présentant une attaque chimique ont été codés CHIM (altération chimique) et seulement décomptés comme os digérés (CHIM + DIG) quand leur morphologie était suffisamment typique pour les attribuer à une attaque acide de sucs gastriques (atteinte sur l'ensemble de la surface osseuse, bords très amincis, présence de perforations ; Sutcliffe, 1970 ; d'Errico et Villa, 1997). Cette distinction est préconisée par Beauval (2005).

Les proportions des longueurs et circonférences des fragments diaphysaires ont été codifiées respectivement de 1 à 4 et de 1 à 3 selon le degré de complétude des ossements (Bunn, 1983 ; Villa et Mahieu, 1991). L'observation des angles, contours et bords de fracture a permis de distinguer les cassures récentes, sur os frais et sur os sec (Villa et Mahieu, *op. cit.*). Les bords de fracture portant des marques de dents (« crenulated edge ») ont été classés comme cassures sur os frais.

Pour Camiac, la totalité des pièces a été intégrée dans la base de données (coordonnées et « esquilles »). Pour la Chauverie toutes les pièces coordonnées et uniquement les pièces déterminables issues des refus de tamis ont été enregistrées. Les pièces indéterminables des refus ont été traitées séparément : une fois les pièces déterminables et les vestiges lithiques isolés, les restes supérieurs à 3 cm ont été décomptés, et la présence ou l'absence de fragments de coprolithes ou d'éléments de microfaune a été renseignée.

Les unités quantitatives utilisées dans ce travail sont communes en archéozoologie (pour une synthèse, se référer à Brugal *et al.*, 1994 ou Costamagno, 1999a) : NR (nombre de restes), NRD (nombre de restes déterminés), NME (nombre minimal d'éléments), NMI (nombre minimal d'individus), MAU (minimal animal unit), auxquels s'ajoute le NNISP (normed number of identified specimens) défini par Grayson et Frey (2004). Après détermination, le NR a été directement calculé à partir de la base de données, mais pour le calcul des NMI et des NME, le matériel a été étalé sur tables. Cette étape a l'avantage de permettre une meilleure précision dans l'établissement des NME et NMI, une vérification des déterminations et la recherche d'éventuels remontages osseux.

* Pour Camiac, ces champs n'ont dans un premier temps pas été renseignés et l'information n'est donc pas disponible pour l'ensemble des pièces. Ces atteintes sont cependant très rares, ce qui n'a pas semblé justifier un réexamen du matériel pour compléter la base de données.

Les fragments indéterminés ont été attribués à une classe de taille. Différentes classifications ont été proposées dans la littérature pour les espèces du Paléarctique pléistocène (Fosse, 1994 ; Castel, 1999 ; Costamagno, 1999a ; Morin, 2004). Elles ne diffèrent pas uniquement par le nom donné aux classes, mais aussi par la position de certains taxons, et notamment pour le Bouquetin, le Chamois, le Chevreuil, le Cerf, l'Élan, le Rhinocéros et l'Antilope Saïga (Tabl. II.17). De ces quatre auteurs, seuls Castel (1999) et Morin (2004) intègrent les carnivores. Il n'est pas possible de définir des classes de taille sur des critères objectifs tel le poids des taxons, car ce paramètre ne peut pas être utilisé directement lors de l'analyse. L'identification des classes de taille sur le matériel paléontologique repose essentiellement sur des critères d'épaisseur corticale des fragments, critères dont la relation précise avec le poids n'est pas documentée. Dans le cadre de ce travail, nous avons conservé un système à 5 classes, en intégrant les carnivores (Tabl. II.18), et en conservant des attributions de classe plastiques (à cheval entre deux classes) pour le Cerf, l'Hydruntin (tous deux classe MAM 3/4) et le Rhinocéros (classe MAM 4/5).

MAM1	Mustélidés, Vulpinés	
MAM2	Hyène, Lion, Loup, Renne, Sanglier	Cerf, Hydruntin (MAM 2/3)
MAM3	Cheval, Ours	
MAM4	Bovinés, Mégacéros	Rhinocéros (MAM 4/5)
MAM5	Mammouth	

Tabl. II.18 : Définition des classes de taille utilisées dans ce travail.

Taxon	Costamagno, 1999a	Fosse, 1994	Castel, 1999	Morin, 2004
Renard, Blaireau	-	-	TPV	1
Loup	-	-	PMAM	1
Thar	-	I	-	-
Chevreuil	I	I	PMAM	1
Chamois, Saïga	II	I	PMAM	-
Isard, Daim	II	I	-	-
Bouquetin	III	I	MED	-
Hyène	-	-	MED	2
Renne	III	-	MED	2
Sanglier, Hydruntin	III	II	MED	2
Cerf	III	II	MED	3
Lion	-	-	-	3
Ours	-	-	GMAM	3
Cheval	IVa	III	GMAM	3
Boeuf musqué	IVa	III	-	-
Élan	IVb	III	-	-
Mégacéros	IVb	IV	-	4
Bovinés	IVb	IV	GMAM	4
Rhinocéros	V	V	TGMAM	4
Mammouth	V	V	TGMAM	5
Hippopotame, Éléphant	-	V	-	-

Tabl. II.17 : Classes de taille utilisées par différents auteurs. (« - » : taxon non inclu par l'auteur).

CARRE	F3	FOUILLEUR	DATE	
81	16	128	84	spécies obj (casse sur face + clous)
82	16	129	85	os linte fragment indet. - denture + capsule
82	70	135	80	lanceaux plume?
82	84	140	78	spécies obj?
83	85	129	83	spécies obj ↑
84	97	125	85	spécies os nesw. ↘ sw
84	81	138	90	os linte (pneu)
84	0	125	65-80	os linte NS ↔ obj capsule
85	14	17	62	spécies us
86	32	127	100	spécies ew
87	6	119	93	
88	24	122	100	
89	77-85	140	95	obj
90	94	126	88	spécies
91	88	131	87	os
92	88	131	91	os
93	85-90	135	16-90	os ↑
94	11-13	127	100	spécies os nesw ↘ w

Fig. II.32 : Extrait d'un des carnets de terrain de Camiac. La première colonne à gauche est le numéro de pièce : les sept premières pièces de cette page font partie des pièces « en » (cotées mais non numérotées).

6.5 ANALYSES SPATIALES ET RÉÉVALUATIONS STRATIGRAPHIQUES

Avant toute interprétation des ensembles osseux étudiés, une analyse spatiale détaillée a été réalisée afin de définir des ensembles stratigraphiques cohérents. Cette étape est primordiale car elle permet de vérifier l'homogénéité des séries étudiées, mais également de définir des ensembles indépendants de la lithostratigraphie. La construction d'ensembles indépendants des autres disciplines est essentielle à une meilleure compréhension des gisements (Texier, 2000 ; Delpech, 2007). Les analyses spatiales peuvent également être porteuses d'informations sur la nature et la chronologie des occupations des différents agents accumulateurs (e.g. hyènes, hommes).

Bien que leur application reste rare, les outils méthodologiques nécessaires à l'établissement d'une archéostratigraphie* sur la base d'analyses spatiales ont été décrits dans une abondante littérature, dont nous ne citerons ici que quelques exemples : Cahen, 1976 ; Villa, 1976, 1982, 2004 ; Schiffer, 1983 ; Villa et Courtin, 1983 ; Schick, 1986 ; Le Grand, 1994 ; Lacombe-Cuyabère, 1997 ; Bordes, 2002 ; Morin *et al.*, 2005 ; Beauval in Maureille, 2006 ; Mallye, 2007, 2011 ; Michel, 2010 ; Bachellerie, 2011 (se reporter à Villa, 2004 pour une bibliographie plus conséquente). Ces méthodes se sont développées autour

de deux principes majeurs que sont l'exploitation des provenances spatiales des vestiges en trois dimensions et la recherche systématique de remontages ou raccords. Projections spatiales et remontages permettent de définir des ensembles dont la composition est homogène et dont l'intégrité peut être testée lorsqu'aucune étude géoarchéologique n'est disponible.

Pour Camiac et la Chauverie, la définition d'ensembles stratigraphiques a été abordée par l'analyse (d'abord indépendante, puis combinée) des nappes de vestiges et de la répartition spatiale thématique par catégorie de vestiges (faune, lithique, coprolithe, etc), par espèces et par atteintes taphonomiques (e.g. distribution des éléments concrétionnés). Lors du calcul des NME et NMI, une fois le matériel étalé sur tables, des remontages systématiques ont été tentés sur tous les fragments déterminés. Seuls les remontages les plus fiables, ceux sur cassure (c'est-à-dire par liaison de deux fragments jointifs), ont été conservés dans les projections spatiales. À Camiac, afin de compléter les informations fournies par ces remontages, des séries dentaires ont été reconstituées pour les dents jugales supérieures de Cheval. Pour ces dents, les surfaces de contact (antérieures et postérieures) entre jugales sont suffisamment importantes pour que des appariements puissent être proposés avec un degré de confiance assez élevé, surtout quand d'autres critères sont utilisés en combinaison (dessins des surfaces occlusales, degrés d'usure, formes des couronnes). Le nombre de dents de chevaux n'était pas suffisamment conséquent à la Chauverie pour y appliquer cette même méthode.

* Ce travail portant sur des sites non anthropiques, le terme de découpage « archéostratigraphique » ne peut pas être retenu pour désigner la réévaluation des ensembles stratigraphiques sur la base de critères indépendants de la lithostratigraphie.

Ces analyses spatiales ont été combinées à une étude de l'ensemble de la documentation de terrain récupérée pour les deux sites (carnets de fouille, plans, relevés de décapages et de coupes, notes de terrain, photographies). Ceci a permis de confronter les répartitions spatiales et les hypothèses d'explication de l'organisation des vestiges aux notes de terrain et de repérer les erreurs. Pour la Chauverie, les coordonnées spatiales des vestiges ont été mises à disposition par J.F. Tournepiche sous format électronique ; pour Camiac les carnets de terrain ont dû être entièrement informatisés (Fig. II.32). Dans ce dernier cas, sur 1482 coordonnées prises sur le terrain, 16 n'ont pas pu être intégrées car les notes de terrain étaient illisibles.

L'ensemble des projections spatiales a été réalisé sous Datadesk. Bien plus qu'un outil de représentation, Datadesk présente l'immense avantage de permettre des analyses spatiales « à la volée » en fournissant une gamme d'outils qui facilite la manipulation et l'observation des projections (Lacrampe-Cuyaubère, 1996, 1997). Des projections peuvent être unies par des liens dynamiques, entre elles, avec d'autres diagrammes ou avec des outils statistiques : chaque modification effectuée dans l'une des fenêtres sera immédiatement répercutée sur les autres représentations. Par exemple, en affichant une projection sagittale et une projection frontale côte à côte, il est possible de sélectionner des objets en vue sagittale et d'observer leur répartition spatiale en vue frontale. De même, en reliant une projection à un diagramme en camembert représentant l'abondance de différentes espèces, il est possible, en sélectionnant un sous-ensemble de vestiges sur la projection, d'observer automatiquement la proportion des différents taxons au sein de ce sous-ensemble. L'environnement de travail dynamique et performant fourni par Datadesk facilite donc grandement les analyses spatiales.

6.6 ÉTABLISSEMENT ET ANALYSE DES PROFILS DE MORTALITÉ

Des profils de mortalité ont été construits pour l'Hyène à partir des stades d'usure et d'éruption dentaire (Clot, 1987 ; Fosse, 1994 ; Brugal *et al.*, 1997). Des profils ont également été réalisés pour les taxons d'Ongulés principaux : Bovinés, Cheval et Rhinocéros à Camiac ; Bovinés et Renne à la Chauverie.

Méthodes d'estimation de l'âge

Pour le Renne, le référentiel des stades d'éruption et d'usure dentaire des jugales inférieures de Miller (1974) a été utilisé, comme préconisé par Soulier

(2008) dans sa revue des méthodes d'estimation de l'âge. Pour le Rhinocéros laineux, ce sont les stades d'éruption et d'usure dentaire définis par Louguet-Lefebvre (2005) sur la base des travaux de Goddard (1970) qui ont été utilisés. L'estimation de l'âge des Bovinés a été effectuée à partir de divers travaux réalisés sur les jugales inférieures (Reher, 1974 ; Frison *et al.*, 1976 ; Brugal et David, 1993 ; Bement, 1999). Pour le Cheval, les âges ont été estimés en combinant les données sur les stades d'usure et d'éruption dentaire avec des mesures de hauteur de couronne (Levine, 1979 ; Guadelli, 1998 ; Fernandez et Legendre, 2003 ; Bignon, 2006, 2008). Cependant, étant donné les critiques importantes sur ces méthodes d'estimation de l'âge très précises (Guadelli, 1998), les âges exacts n'ont pas été conservés et seules des classes larges ont été utilisées. Ces classes ont été définies sur des bases éthologiques par Bignon (2008) : 0-2 ans, 2-5 ans, 5-10 ans, 10-15 ans, plus de 15 ans.

L'exploitation des profils de mortalité n'est pas exempt de biais importants. Par exemple, la sous-représentation des individus juvéniles peut être causée par des méthodes de fouille inappropriées, par l'action de processus post-dépôt comme la gélifraction (Guadelli et Ozouf, 1994 ; Guadelli, 2008) et probablement à la suite de la digestion des dents lactéales par les sucs gastriques des hyènes. De plus, les faiblesses des référentiels existants ont souvent été soulignées, que ce soit pour le Renne (e.g. Soulier, 2008), les Bovinés (e.g. Gifford-Gonzalez, 1991 ; Whittaker et Enloe, 2001) ou le Cheval (Guadelli, 1998 ; Coumont, 2006). Pour exemple, les cinétiques d'usure et la hauteur de couronne initiale sont rarement connues pour les populations passées, et la pertinence de l'exploitation de populations de référence actuelles peut être remise en cause. Soulier (2008) a montré que pour le Renne, sur deux dents d'un même individu, des écarts de 118 mois pouvaient être constatés avec l'emploi de la QCHM (hauteur de couronne). Ces limites doivent être conservées à l'esprit dans l'interprétation des profils de mortalité.

Diagrammes ternaires : en théorie

Pour faciliter les comparaisons entre études, les profils de mortalité ont été généralisés en trois classes d'âge (jeunes, adultes et adultes âgés) représentés sur un diagramme ternaire, comme préconisé par Stiner (1990, 1994). Les diagrammes ternaires sont divisés en aires (Fig. II.34) qui rassemblent des profils aux caractéristiques particulières renseignant sur la sélection des proies par les prédateurs : adultes dominants, jeunes dominants, vieux dominants, mortalité catastrophique (ou profil « en L ») et mortalité attritionnelle (ou profil « en U »).

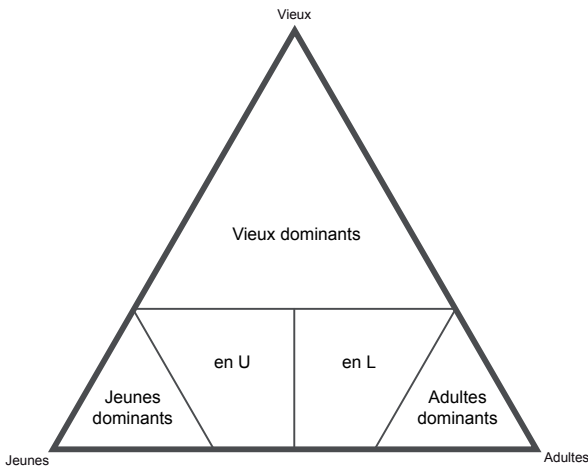


Fig. II.34 : Définition « classique » des aires de profils de mortalité sur un diagramme ternaire selon Stiner, 1990, 1994.

Dans ce travail, nous avons utilisé des diagrammes redéfinis à la suite des modifications proposées par Costamagno (1999a) aux aires définies par Stiner (1990, 1994). Costamagno (1999a) a souligné d'une part plusieurs problèmes dans la définition des aires de Stiner (1990, 1994 ; cf. exemple dans la Fig. II.33), et d'autre part l'importance de la prise en compte de la durée de chaque classe par rapport au potentiel de longévité de l'animal.

Effectivement, les trois classes ne représentent pas forcément les mêmes fractions de durée de vie, ce qui peut avoir des répercussions sur les interprétations : par exemple, dans le cas où la classe « jeunes » est définie comme les individus de moins de 2 ans (soit 2 ans) et la classe adultes comme les individus entre 2 et 6 ans (soit 4 ans), il est parfaitement normal d'avoir un nombre plus important d'adultes que de jeunes, et le profil ne doit pas être interprété à tort comme le témoin d'une sélection préférentielle des adultes (profil type « adultes dominants »). Ce problème est illustré par la Fig. II.33 qui montre com-

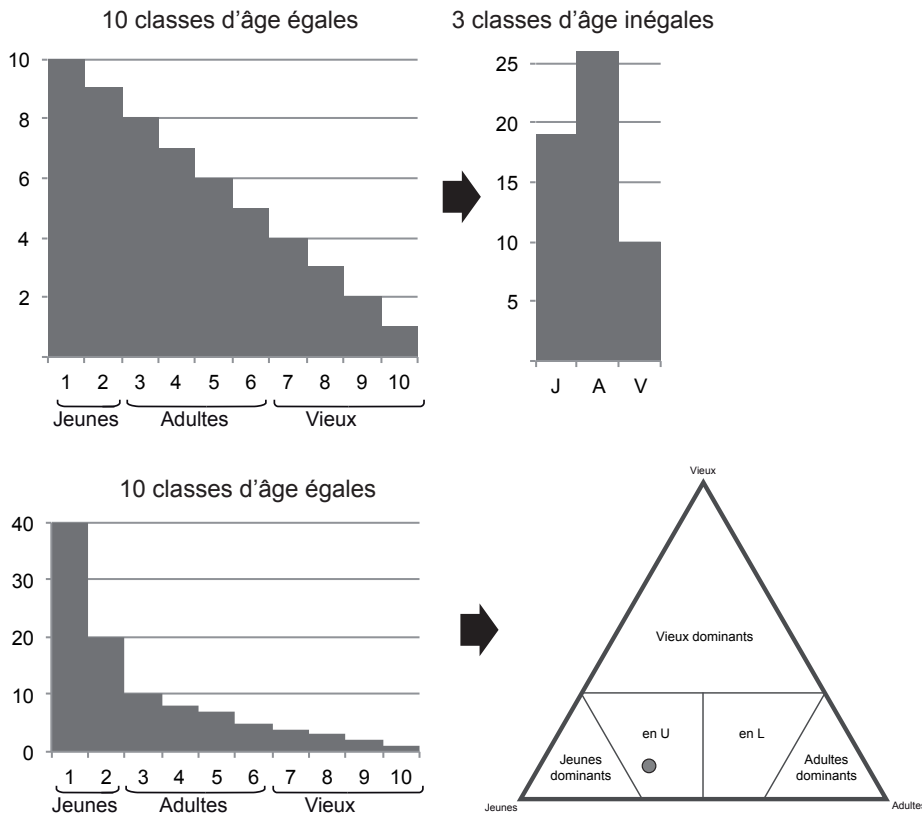


Fig. II.33 : Exemple de problèmes d'interprétation des profils de mortalité. En haut : impact de l'exploitation de classes d'âge de durées inégales sur l'analyse de profils de mortalité. Ici, dans le cas théorique d'une population où les jeunes représentent 20% de la longévité, les adultes 40 % et les individus âgés 40%, le profil de mortalité est « en L » lorsque des classes d'âge de durée égale sont utilisées (diagramme de gauche) mais est dominé par les adultes lorsque les classes d'âge (J : jeunes, A : adultes, V : vieux) ne sont pas de durée égale (diagramme de droite). En bas : exemple de problème de définition des aires « classiques » de Stiner (1990) souligné par Costamagno (1999a). Ici, le profil de mortalité (« en L ») est situé sur un diagramme ternaire dans la zone « profil en U ».

ment l'exploitation de classes d'âge de durée de vie inégales induit des profils qui ne sont plus caractéristiques et dont l'interprétation est plus difficile au premier abord (ici, dans le cas d'un profil « en L »).

De manière à définir les aires de types de profils, Costamagno (1999a) détaille une série de calculs qui utilisent des proportions de classes « corrigées » selon la durée de vie représentée par chaque classe : proportion corrigée = proportion réelle divisée par la fraction de durée de vie représentée par la classe.

La Fig. II.35 résume cette série de calculs pour une population théorique où les jeunes représentent 20% de la longévité, les adultes 40 % et les individus âgés 40% :

- On calcule les rapports existants entre les proportions réelles des trois classes (P_j , P_a , P_v ; sans prendre en compte la durée de chaque classe) pour que les proportions corrigées soient égales (P_{jc} , P_{ac} , P_{vc} ; en prenant en compte la durée de chaque classe). Pour qu'il y ait autant de jeunes que d'adultes, il faut que $P_{jc} = P_{ac}$, soit $P_j / 20\% = P_a / 40\%$, soit $P_j/P_a = 20/40 = 0,5$. De même, pour que $P_{ac} = P_{vc}$ il faut que $P_a/P_v = 40/40 = 1$ et pour que $P_{jc} = P_{vc}$ il faut $P_j/P_v = 20/40 = 0,5$.

- Les rapports calculés précédemment permettent de placer le point où les proportions corrigées des 3 classes sont égales, c'est-à-dire pour qu'il y ait autant de jeunes, d'adultes et de vieux. Pour notre population théorique, le point est situé en 20% jeunes / 40% adultes / 40% vieux ($P_j/P_a = 20/40 = 0,5$; $P_j/P_v = 20/40 = 1$; $P_a/P_v = 40/40 = 1$).

- On place également, grâce à ces mêmes rapports, les trois points pour lesquels $P_{jc} = P_{ac}$ et $P_v = 0$ (sachant que $P_j / P_a = 0,5$ et $P_j + P_a = 1$ alors $P_j = 1/3$ et $P_a = 2/3$), $P_{jc} = P_{vc}$ et $P_a = 0$ (soit $P_j = 1/3$ et $P_v = 2/3$), $P_{ac} = P_{vc}$ et $P_j = 0$ (soit $P_a = 0,5$ et $P_v = 0,5$).

- On trace les trois droites passant par ces points qui représentent respectivement des proportions corrigées égales d'adultes et de jeunes (a), d'adultes et de vieux (b) et de vieux et de jeunes (c). Sur la base de ces trois droites, on peut définir les zones où $P_{jc} > P_{ac}$ et $P_{ac} > P_{jc}$ (a), $P_{ac} > P_{vc}$ et $P_{vc} > P_{ac}$ (b), $P_{jc} > P_{vc}$ et $P_{vc} > P_{jc}$ (c).

- En combinant ces trois droites, les aires des profils en U ($P_{jc} > P_{vc} > P_{ac}$) et en L ($P_{jc} > P_{ac} > P_{vc}$) peuvent finalement être déterminées (d).

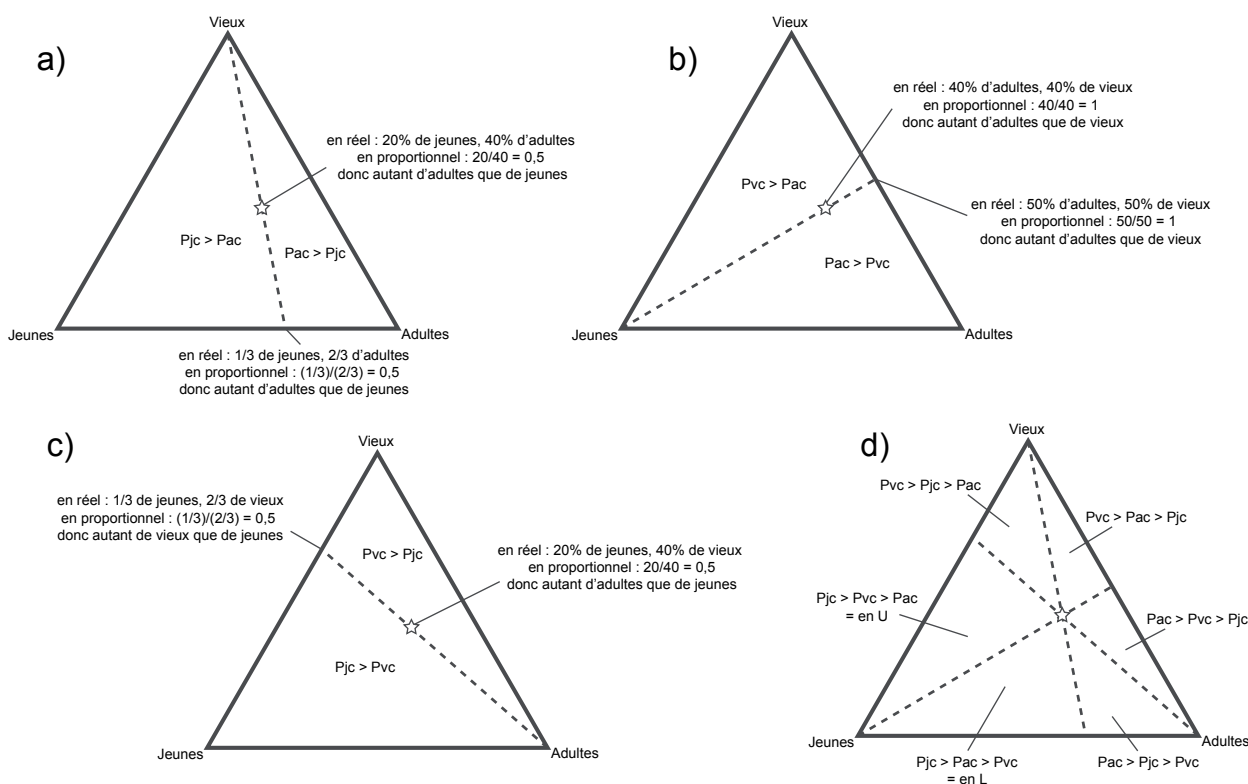


Fig. II.35 : Schéma simplifié de la définition des aires sur un diagramme ternaire de profils de mortalité selon les calculs proposés par Costamagno (1999a). Calcul des trois droites (a, b et c) et détermination des types de profils selon la combinaison de ces trois droites (d). L'étoile représente le point où les trois classes sont proportionnellement égales. Les calculs pour deux points sont détaillés (a, b, c) ; se reporter au texte pour plus de détails.

Diagrammes ternaires : en pratique

Les proportions de durée de vie des différentes classes varient légèrement selon les espèces. Pour chaque espèce il est donc nécessaire d'estimer la fraction de longévité représentée par chaque classe d'âge afin de construire les diagrammes ternaires appropriés. Ce type de correction a d'ailleurs déjà été proposé pour le Renne (Soulier, 2008 ; Rendu *et al.*, sous presse ; Soulier et Mallye, sous presse), le Cheval et l'Antilope Saïga (Costamagno, 1999a).

Pour le Renne, la longévité est d'environ 204 mois. Les jeunes (individus sexuellement immatures et qui n'ont pas acquis leurs taille et poids adultes) sont les individus de moins de 36 mois (soit 18% de la durée de vie) et les rennes sont considérés comme âgés à partir de 10 ans (Soulier, 2008). Pour le Cheval, la longévité est d'environ 25 ans, les jeunes représentent 20% de la durée de vie (0 à 5 ans) et les vieux 40% (15-25 ans).

L'espérance de vie du Bison varie selon les populations (entre 12 et 18 ans selon Brugal et David, 1993) mais une valeur moyenne de 17 ans est préconisée par Brugal et David (op. cit.) et Armand (2005). Les individus avec des dents déciduales ou des prémolaires non usées correspondent aux trois premiers stades de Frison et collaborateurs (1976) soit des individus âgés en moyenne de 0,7, 1,7 et 2,7 ans. Les jeunes correspondent donc aux individus de moins de 3 ans, et ils représentent environ 20% de la longévité. Les deux derniers stades d'usure correspondent aux individus aux dents très usées, âgés de plus de 10-11 ans. Cet âge correspond également à 61-65 % de la longévité, soit la limite communément admise pour la classe des individus âgés (Stiner, 1990). Les individus d'âge supérieur à 10 ans peuvent donc être considérés comme âgés, et cette classe représente alors 39 % de la durée de vie totale.

Sur la base de ces données, les diagrammes ternaires à aires modifiées (Fig. II.36) peuvent être élaborés pour le Renne (avec des proportions de jeunes/adultes/vieux de respectivement 18% / 43% / 39%), pour le Cheval (20% / 40% / 40%) et pour le Bison (20% / 41% / 39%). Les aires de profils catastrophiques et attritionnels sont calculées selon les fractions de durée de vie des différentes espèces (cf. *supra* et équations de Costamagno, 1999a). Les aires « jeunes dominants » et « vieux dominants » sont définies arbitrairement respectivement par une proportion de plus de 71% de jeunes, et de plus de 41% de vieux ; et l'aire « adultes dominants » comme le coin inférieur droit du diagramme ternaire (Costamagno, 1999a).

Traitement statistique des diagrammes ternaires

La comparaison des profils de mortalité issus d'études différentes se heurte au problème des différences de taille d'échantillon. Des hétérogénéités dans le NMI total des profils de mortalité pourraient expliquer à elles seules les différences identifiées entre sites (Lyman, 1987).

Pour compenser ces problèmes de taille d'échantillon, nous avons utilisé le programme informatique « Triangle » mis au point par Steele et Weaver (2002 ; Weaver *et al.*, 2011) qui permet de construire sur les diagrammes ternaires des ellipses de confiance à 95 % par des méthodes statistiques de rééchantillonnage (*bootstrapping*).

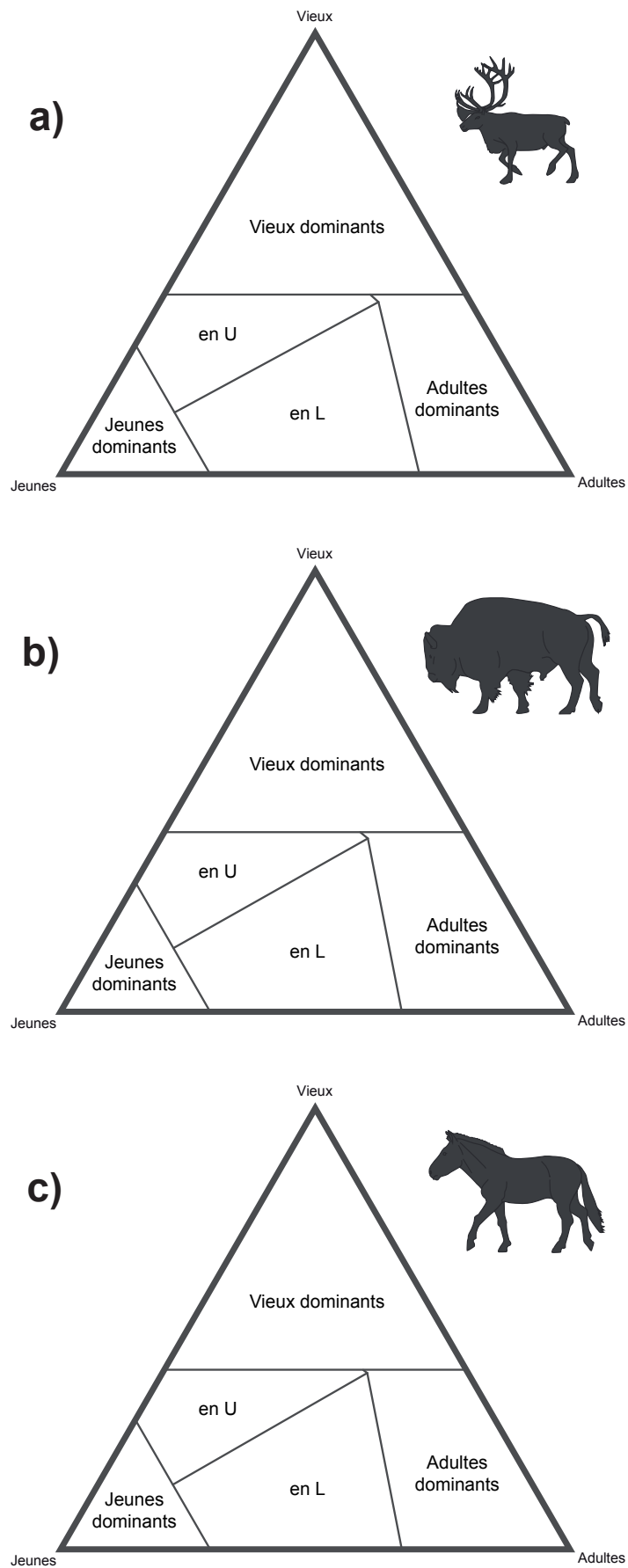


Fig. II.36 : Diagrammes ternaires à aires révisées pour les profils de mortalité de Renne (a), Bovinés (b) et Cheval (c).

PARTIE III

PALÉOZOOCÉNOSES DANS LE
SUD-OUEST DE LA FRANCE

CHAPITRE III.1 CHANGEMENTS FAUNIQUES ET ÉVOLUTION DE LA CAPACITÉ DE SUPPORT

1.1 TYPES D'ASSOCIATIONS FAUNIQUES : ANALYSES STATISTIQUES MULTIVARIÉES

La reconstruction des changements fauniques entre Moustérien et Aurignacien dans le Sud-Ouest de la France repose ici sur l'analyse des listes fauniques quantifiées des archéofaunes. Ces listes fauniques concernant 13 taxons différents (soit 13 variables), des analyses statistiques appropriées sont nécessaires afin de faciliter l'analyse des données. Deux types d'approches statistiques multivariées ont été effectués : une analyse de classification ascendante hiérarchique (CAH) et une analyse en composantes principales (ACP).

Pour la CAH, le diagramme de niveaux des noeuds (distances en fonction du niveau d'agrégation, « amalgamation schedule » en anglais) présente un plateau à une distance d'environ 300 et permet ainsi de déterminer le nombre de *clusters* à conserver (Fig. III.1 b). En appliquant une césure à cette distance sur le dendrogramme, 5 *clusters* sont retenus. Des boîtes à moustaches représentant les abondances relatives de différents taxons permettent de visualiser la composition de chacun de ces *clusters* (Fig. III.1 c). Le premier *cluster* est formé d'US dont les ensembles osseux sont essentiellement dominés par le Cheval, le deuxième par les Bovinés, le troisième par le Cerf ou le Chevreuil et le quatrième par le Renne. Le dernier *cluster* regroupe des US dont la faune est plus diversifiée, avec toute de même une abondance du Renne. Ce cinquième groupe est composé d'US « mixtes » dans lesquelles les différents taxons sont plus équiabondants.

L'ACP identifie trois principaux facteurs qui expriment à eux seuls 97% de la variance totale (Fig. III.2). Ces axes sont essentiellement définis par l'abondance de 5 taxons parmi les 13 inclus dans la base de données ; il s'agit du Renne, des Bovinés, du Cheval, du Cerf et du Chevreuil.

La CAH comme l'ACP identifie les mêmes grands types d'associations fauniques (Fig. III.2). Les US peuvent être séparées en 5 grands groupes définis selon le

taxon dominant : dominance Renne, dominance Cerf ou Chevreuil, dominance Bovinés, dominance Cheval et des associations plus composites.

1.2 VARIABILITÉ INTER- ET INTRA-TECHNOCOMPLEXE

La Fig. III.3 représente chaque US (blocs) de chaque séquence (lignes) selon leur type d'associations fauniques tel que défini par la CAH. Chaque US est représentée au sein de sa séquence en accord avec sa position stratigraphique et par rapport aux séquences d'autres gisements archéologiques selon son attribution technotypologique.

Des tendances nettes se dessinent : certains technocomplexes semblent fréquemment associés avec un certain type de faune chassée. L'AnteQuina est souvent caractérisé par des faunes dominées par le Cerf ou le Chevreuil (32 US sur 52 ; Fig. III.3), le Quina et l'Aurignacien ancien par des faunes à Renne (respectivement 22 US sur 34 et 21 US sur 25 ; Fig. III.3). Le Moustérien à denticulés de débitage Discoïde est quant à lui associé soit au Bison, soit au Cheval (respectivement 8 US sur 15 et 7 sur 15 ; Fig. III.3). Cependant, au sein de chaque technocomplexe, une certaine variabilité dans les faunes chassées est perceptible. Aucun technocomplexe n'est strictement associé à un type unique d'associations fauniques. Afin de décrire dans le détail les caractéristiques d'une telle variabilité intra-technocomplexe, chaque période a fait l'objet d'une analyse de répartition stratigraphique et géographique. Plusieurs paramètres (non exclusifs et potentiellement combinés) peuvent induire une variabilité des archéofaunes : la chronologie, la géographie, la saisonnalité et enfin les choix humains.

AnteQuina et Aurignacien récent : variabilité chronologique ?

La variabilité des archéofaunes de l'AnteQuina peut difficilement être expliquée par des paramètres géographiques, étant donné que les associations fauniques changent le long de plusieurs séquences (Fig. III.4 a). Il est possible d'organiser les US selon un

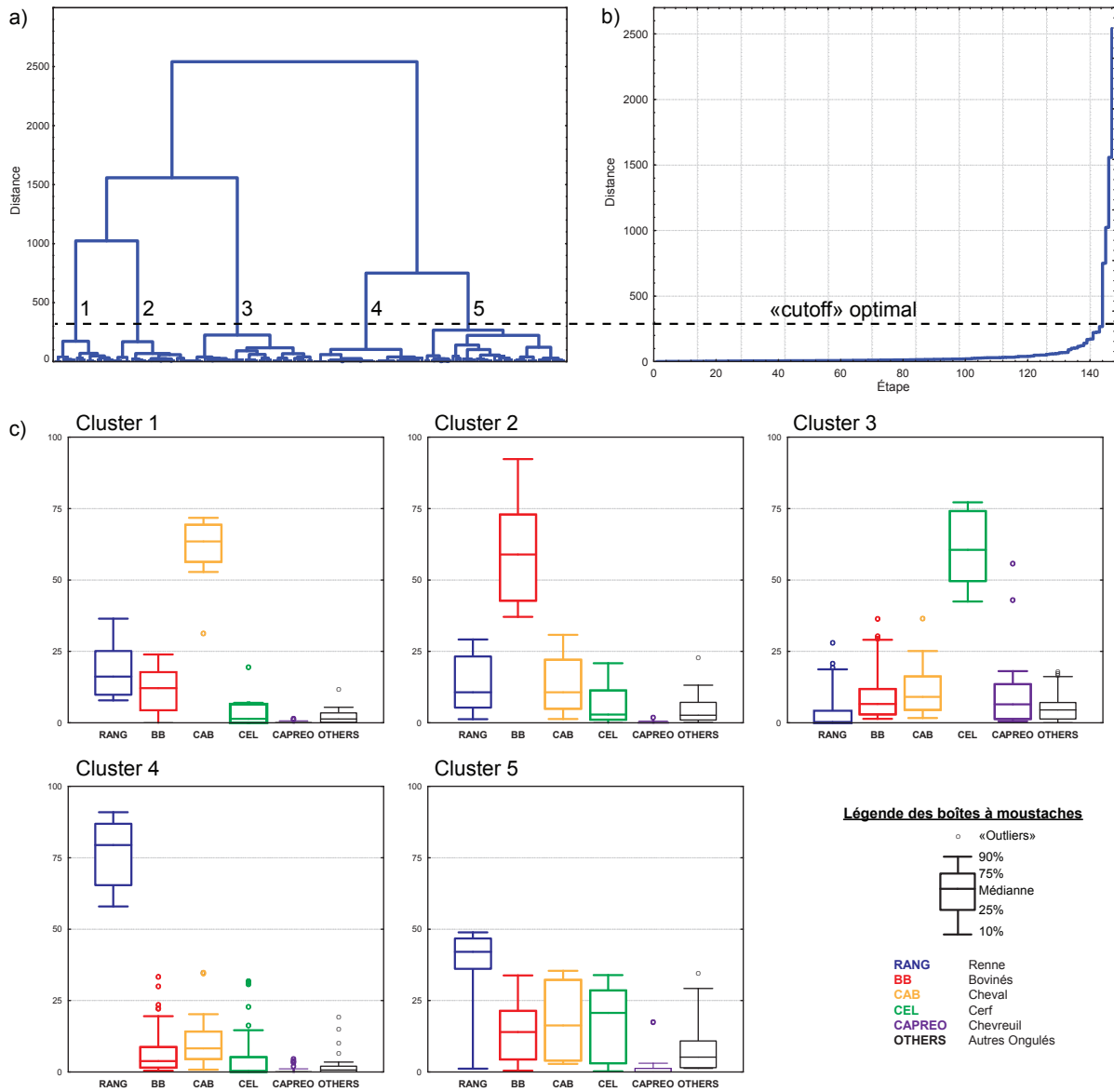


Fig. III.1 : Classification ascendante hiérarchique (CAH) des listes fauniques quantifiées. (a) Dendrogramme (Ward). (b) Diagramme de niveaux des noeuds. (c) Boîtes à moustaches pour chaque cluster identifié.

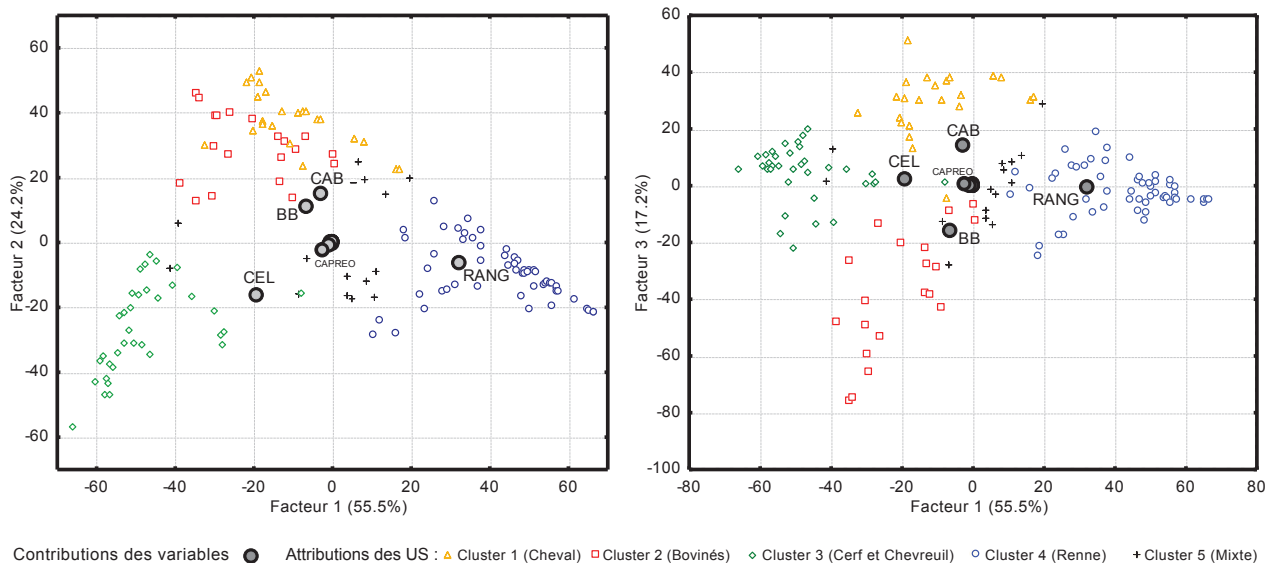


Fig. III.2 : Analyse en composantes principales des listes fauniques quantifiées. Gauche : facteurs 1 et 2. Droite : facteurs 1 et 3. Les US sont représentées selon leur attribution au cluster défini par la CAH.

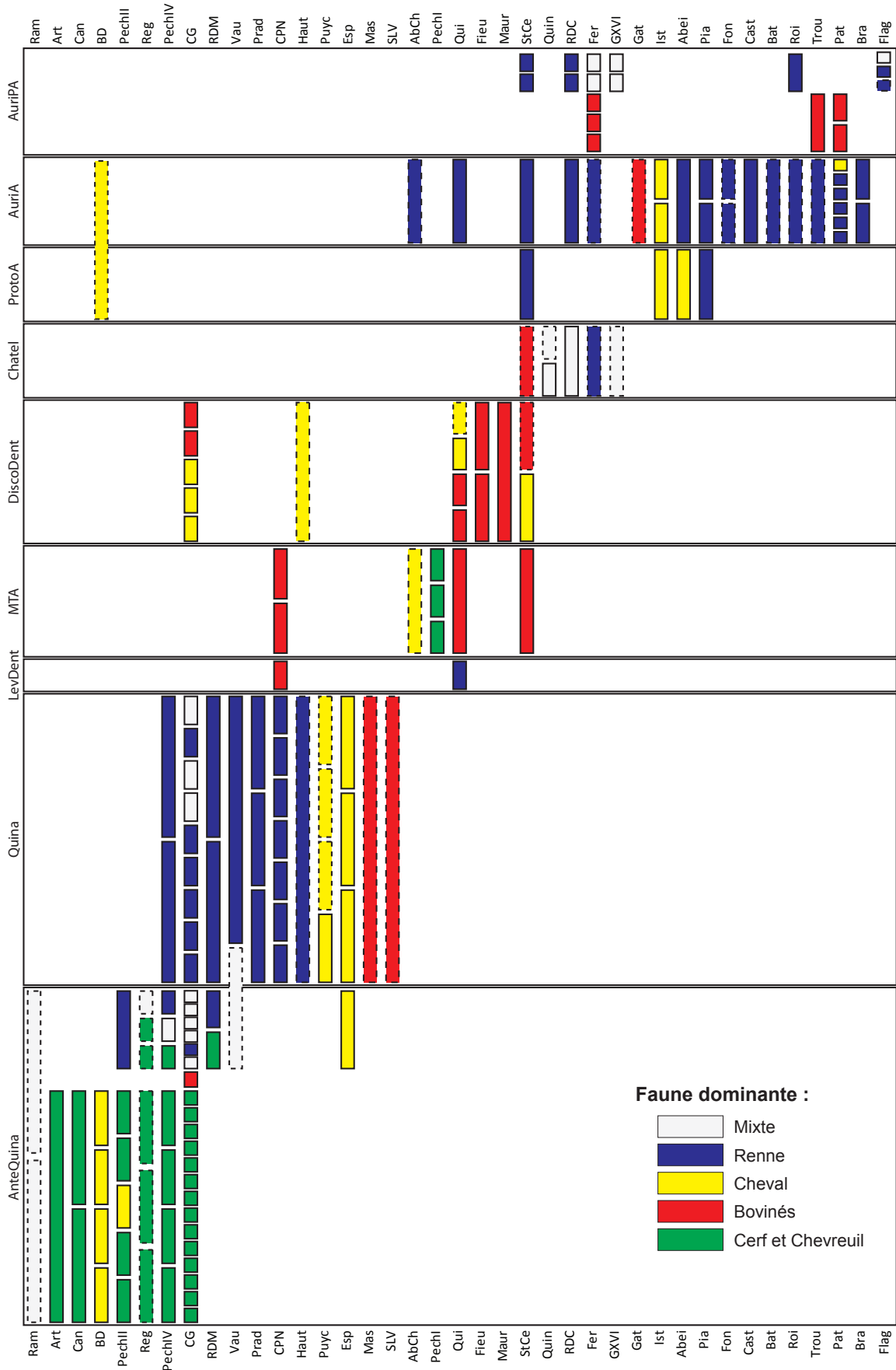


Fig. III.3 : Séquences archéologiques corrélées par archéostratigraphie. Chaque ligne représente une séquence et chaque bloc une US, représentée selon sa position stratigraphique, son attribution technotypologique et le type de faune (clusters identifiés par la CAH). Les blocs en pointillés représentent les US avec des doutes sur leur intégrité stratigraphique ou leur attribution technotypologique.

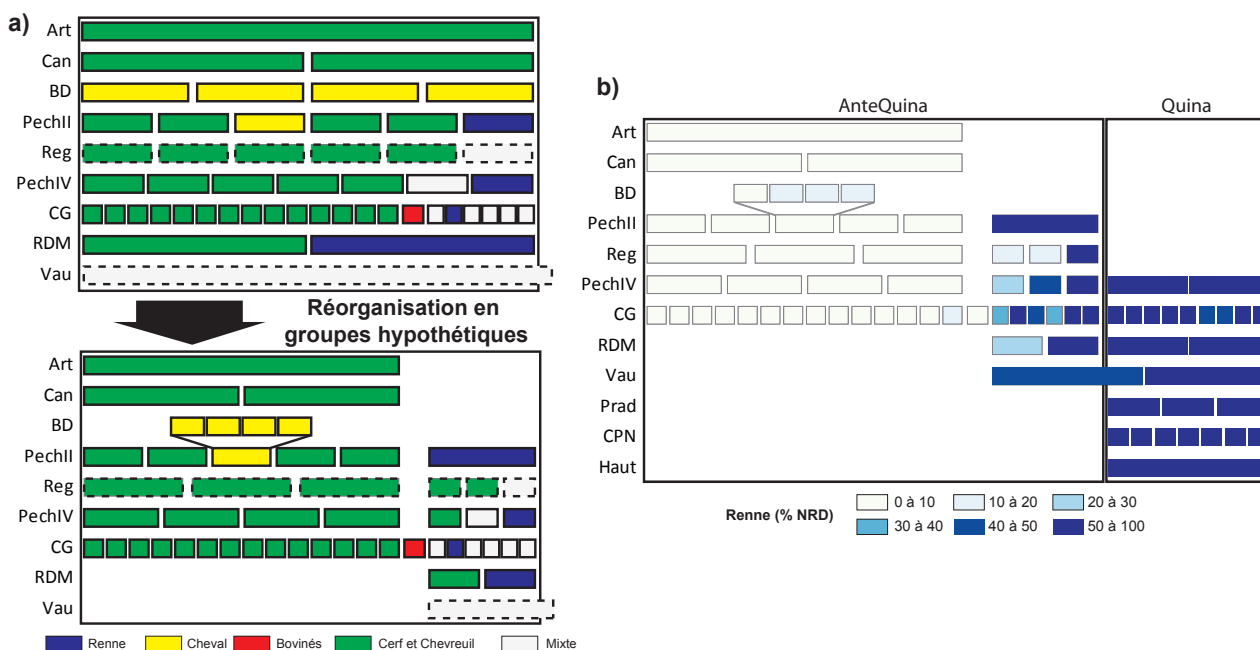


Fig. III.4 : Répartition stratigraphique des archéofaunes à l'Antequina (a) et évolution du pourcentage de Renne le long des mêmes séquences (b). Chaque ligne représente une séquence et chaque bloc une US, représentée selon sa position stratigraphique et le type de faune (clusters identifiés par la CAH). Les blocs en pointillés représentent les US avec des doutes sur leur intégrité stratigraphique ou leur attribution technotypologique.

découpage chronologique en groupes hypothétiques qui présentent une succession cohérente de changements fauniques.

La majorité des US Antequina est dominée par le Cerf et le Chevreuil (32 US sur 52), mais il semble possible d'isoler deux épisodes de dominance par le Cheval (5 US) et les Bovinés (1 US). À la fin de l'Antequina, le sommet de six séquences indiquent un *pattern* similaire : à la transition entre Antequina et Quina, la proportion de Renne dans les archéofaunes augmente plus ou moins progressivement avant d'atteindre son maximum au Quina (Fig. III.4 b), alors que dans le même temps la proportion de Cerf diminue. Il est difficile d'établir si ces US à faune mixte Renne/Cerf correspondent à une véritable réalité écologique et environnementale. En effet, la résolution des séquences continentales est problématique puisqu'un unique niveau peut représenter des centaines d'années d'accumulation et donc enregistrer des conditions climatiques et environnementales différentes. La contemporanéité des restes de Cerf et de Renne ne peut par conséquent que difficilement être testée. Renne et Cerf ont pu cohabiter dans les mêmes écosystèmes, comme actuellement en Scandinavie (Geist, 1998) ou comme montré dans le registre fossile par exemple par Currant et Jacobi (2011, p. 176) pour l'Angleterre via des datations directes. Un mélange de deux niveaux (dont un serait dominé par le Cerf, et l'autre par le Renne) pourrait également expliquer cette association. Cependant,

ce *pattern* se retrouve dans six séquences stratigraphiques différentes qui présentent des dépôts relativement dilatés. La variabilité intra-technocomplexe de l'Antequina semble donc essentiellement expliquée par des paramètres chronologiques, ce qui n'est pas étonnant quand on considère sa large définition technotypologique et chronologique (selon les corrélations en 1.5, entre 128 et 65 ka cal. BP).

La variabilité est du même type pour l'Aurignacien « post ancien » : les sites sont peu dispersés géographiquement et les associations fauniques changent le long de la séquence de La Ferrassie (Fig. III.5). Les faunes chassées se répartissent en deux groupes principaux. À une période où les Bovinés dominent (Aurochs ? cf. Delpech *et al.*, 2000) semble succéder une phase où le Renne est toujours abondant, souvent dominant, et accompagné par une proportion plus ou moins importante de Cerf (jusqu'à 30 %). Le Cerf ne devient dominant que par la suite, comme dans l'ensemble F de la séquence de La Ferrassie (64 % ; Delpech, 2007), ensemble dont l'attribution chronoculturelle est problématique (mélange d'éléments aurignaciens et gravettiens ? ; cf. Michel, 2010). Le découpage retrouvé est très proche de celui proposé par Delpech et collaborateurs (2000) et Michel (2010) mais il reste discuté au regard des problèmes d'intégrité stratigraphique des séquences de La Ferrassie et du Flageolet I (Michel, 2010).

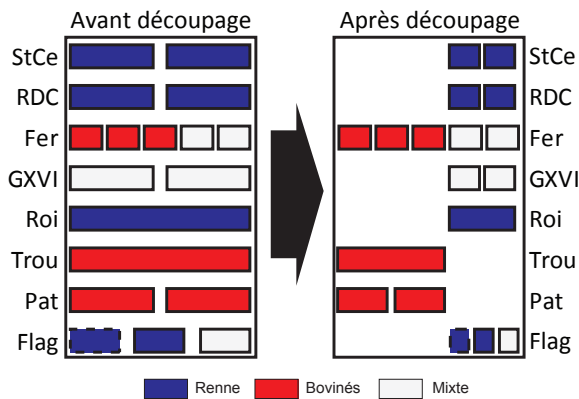


Fig. III.5 : Répartition stratigraphique des archéofaunes à l'Aurignacien «post ancien». Chaque ligne représente une séquence et chaque bloc une US, représentée selon sa position stratigraphique et le type de faune (clusters identifiés par la CAH). Les blocs en pointillés représentent les US avec des doutes sur leur intégrité stratigraphique ou leur attribution technotypologique.

Quina, MTA et Protoaurignacien : variabilité géographique ?

Pour le Quina, un *pattern* géographique fort se dégage : en Charentes et en Périgord, les néandertaliens ont essentiellement chassé le Renne alors que sur les plateaux du Quercy, le Bison et le Cheval dominent les archéofaunes (Fig. III.6). Plusieurs facteurs pourraient expliquer cette configuration : une différence géographique des biotopes (paysages contrastés), une différence dans la saisonnalité des occupations et/ou un écart chronologique entre les deux types d'archéofaunes. Concernant ce dernier point, il est effectivement possible que les chasseurs Quina aient occupé le Quercy à une période distincte (par rapport aux autres régions). Dans ce cas, ils auraient pu vivre dans des conditions climatiques différentes, dans des écosystèmes différents et auraient pu chasser des proies différentes. Par exemple, une population de chasseurs Quina a pu chasser bisons et chevaux pendant le MIS 3 et une autre des rennes pendant le MIS 4. Si tel était le cas, nous nous attendrions à retrouver les deux populations, et donc les deux types d'archéofaunes, sur l'ensemble du Bassin aquitain. Cependant, les US avec des proportions importantes de Bovinés et de Cheval ne sont retrouvées que sur les plateaux du Quercy (en Périgord et en Charentes, 25 des 25 US sont dominées par le Renne). Pour que cette hypothèse chronologique soit viable, il faudrait donc imaginer que les populations Quina aient habité uniquement le Quercy au MIS 3, et uniquement Périgord et Charentes au MIS 4. Cette hypothèse est en contradiction avec l'évidence de circulation de matières premières lithiques (et donc de contacts)

entre Périgord et Quercy à Espagnac (Jaubert, 2001). Ce *pattern* géographique fort peut donc difficilement être expliqué par un écart chronologique entre Quina du Quercy et Quina du Périgord et des Charentes.

Alternativement, les groupes humains Quina ont pu exploiter des biotopes différents (paysages contrastés) entre les plaines et les plateaux (le Quercy étant une région aride de plateaux calcaires bien drainés) ou/et habiter les deux régions à des périodes différentes à l'échelle annuelle (saisons) ; un scénario qui semble bien plus crédible.

Le même type de *pattern* géographique se retrouve pour le Protoaurignacien et le MTA, mais le nombre d'US plus réduit rend la définition des groupes moins robuste. Au MTA, les US sont particulièrement rares et les interprétations d'autant plus ardues : les archéofaunes de Charentes sont dominées par les Bovinés (et le Cheval) alors qu'en Périgord le seul site qui fournit des listes fauniques quantifiées (Pech de l'Azé I) montre une dominance du Cerf (Fig. III.7 ; Rendu, 2007, 2010a).

Au Protoaurignacien, le Renne est le taxon le mieux représenté dans les sites du nord du Bassin aquitain, alors que les sites des Pyrénées sont dominés par le Cheval ou le Bison (Fig. III.9). Une séparation géographique nette semble donc apparaître entre les deux types de faunes chassées. Les données de saisonnalité (compilées dans le cadre d'un travail collectif cf. Discamps *et al.*, sous presse) sont rares, mais on peut noter que le Renne à Saint-Césaire est chassé à la même saison que le Cheval à Isturitz (Fig. III.8 ; Morin, 2004 ; Soulier *et al.*, sous presse), ce qui semble contredire l'idée d'une complémentarité saisonnière des occupations entre ces deux régions selon la proie convoitée. La dichotomie nord – sud perçue dans les faunes chassées ne semble donc pas relever d'une organisation saisonnière des épisodes de chasse (occupations exclusives de certaines régions à certaines saisons) mais bien de différences de biotope.

Discoïde à denticulés : variabilité ni géographique ni chronologique ?

Au Moustérien à denticulés de débitage Discoïde, les faunes chassées sont systématiquement dominées par les Bovinés et/ou le Cheval. Ces deux espèces sont prépondérantes, tour à tour dominante, sans qu'aucune organisation géographique particulière n'apparaisse (Fig. III.10). Le Renne semble légèrement plus abondant en Charente (25 à 33 % à Saint-Césaire cf. Morin, 2004 ; 25 % à la Quina 6d cf. Armand in Debénath et Jelinek, 1990 ; 38 % à Hauteroche cf. Paletta, 2005), mais cette différence apparaît mineure (surtout quand on considère Combe-Grenal, où le Renne

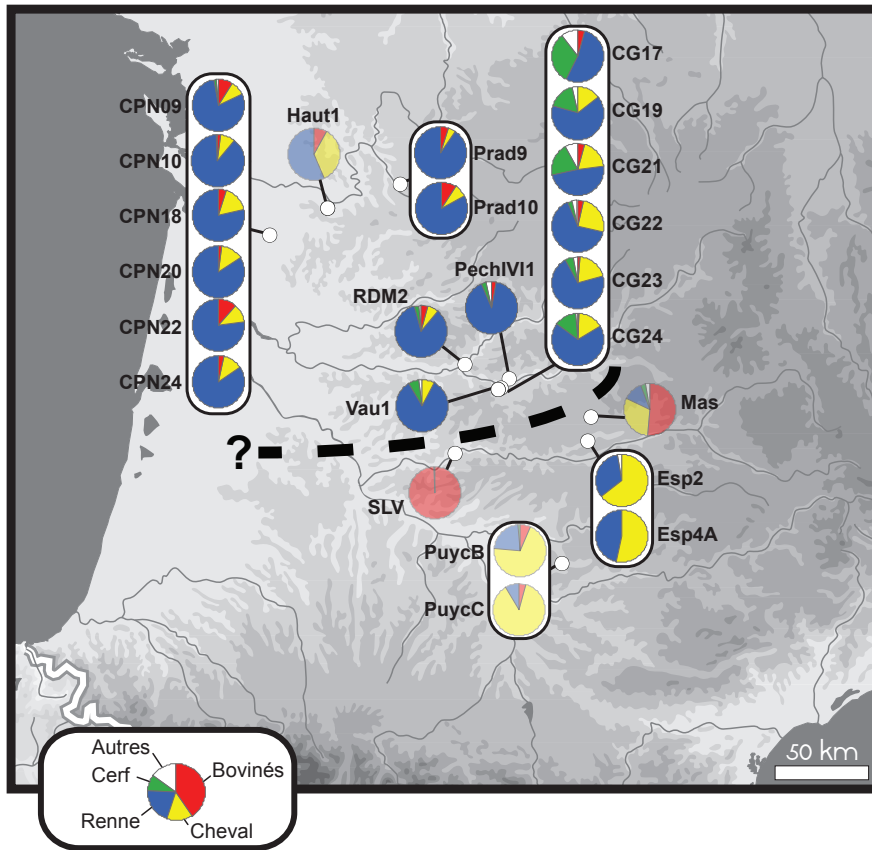


Fig. III.6 : Répartition géographique des archéofaunes au Quina. Les séquences sont représentées par une barre blanche (chaque US selon sa position stratigraphique). Les diagrammes en transparence représentent les US avec des doutes sur leur intégrité stratigraphique ou leur attribution technotypologique.

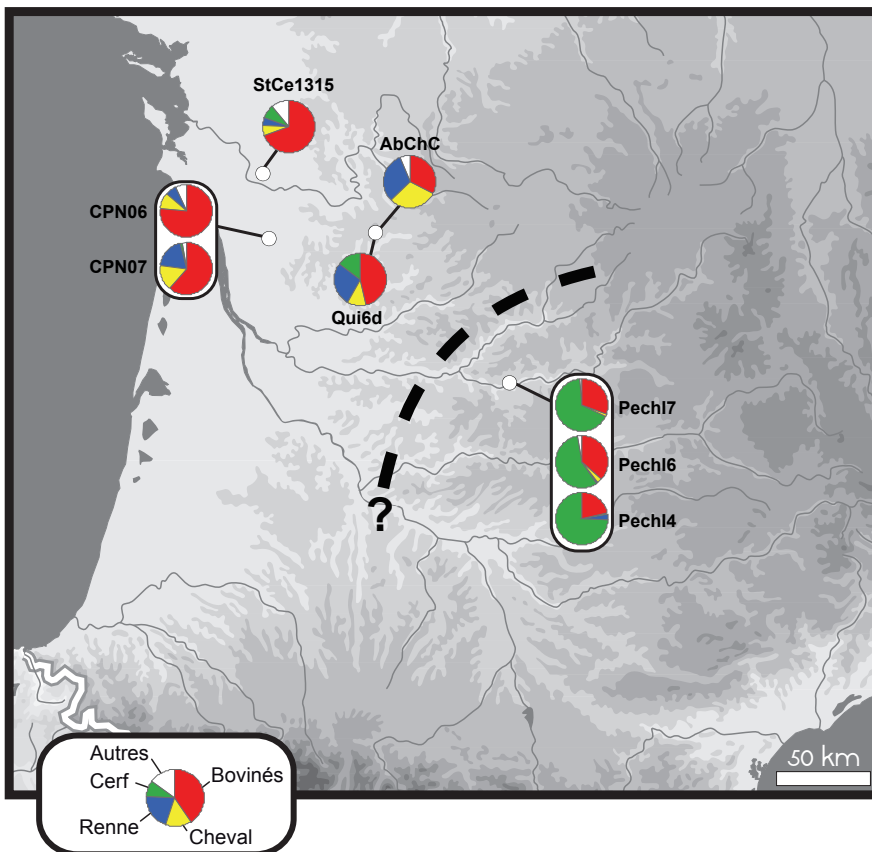
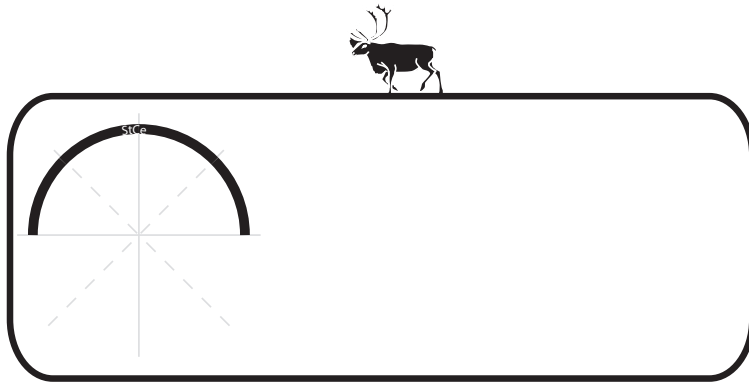
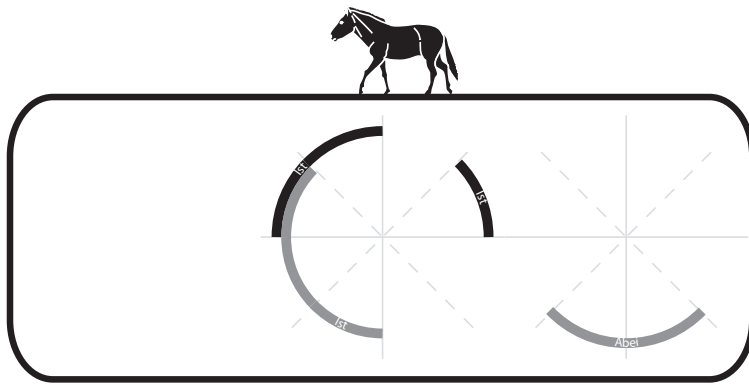
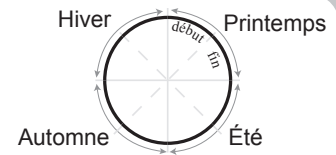


Fig. III.7 : Répartition géographique des archéofaunes au MTA. Les séquences sont représentées par une barre blanche (chaque US selon sa position stratigraphique).



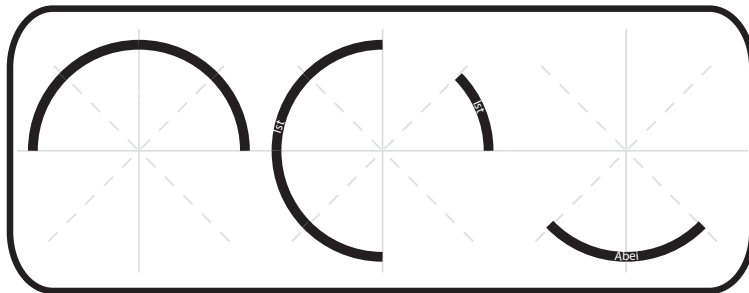
Légende



Méthode (sauf pour synthèse) :

- usure et éruption dentaire
- fœtus
- cémento-chronologie

Synthèse d'occupation des sites



Charentes

Pays Basque

Pyrénées
centrales

Fig. III.8 : Saisonnalité d'occupation des sites (par assemblage, méthode, taxon et zone géographique) au Protoaurignacien dans le Sud-Ouest de la France (modifié d'après Discamps et al., sous presse).

représente 9 à 20 % des restes d'Ongulés cf. Guadelli, 1987). Les proportions des deux taxons majoritaires changent dans plusieurs séquences, mais les séquences de La Quina et de Combe-Grenal montrent des fluctuations opposées : alors que la proportion de Bovinés augmente avec le temps à Combe-Grenal (Guadelli, 1987), c'est le pourcentage de Cheval qui s'accroît à La Quina (Armand in Debénath et Jelinek, 1990). Si l'on exclut la possibilité d'un changement chronologique complexe et pauvrement documenté (e.g. augmentation puis diminution du Cheval), il est possible de considérer cette variabilité intra-techno-complexe comme résultant d'un changement dans la sélection des proies ou comme une différence en termes de saisons d'occupations.

Les travaux récents en cémento-chronologie et en archéozoologie indiquent, pour 2 des US dominées par les Bovinés, l'existence d'occupations saisonnières liées notamment à l'abattage de bisons pendant leur migration (Mauran et La Quina 6c : Rendu, 2007 ; Rendu et Armand, 2009). Aucune organisation géographique particulière en termes de gestion du territoire n'apparaît pour autant : le Bison est chassé aux mêmes saisons au nord du Bassin aquitain (La Quina) et au sud (Mauran). Actuellement, Bison et Cheval peuvent cohabiter dans les mêmes écosystèmes ; ils ont des exigences écologiques très proches, et sont même, sur certains aspects, interdépendants, les bisons bénéficiant d'une première pâture par des chevaux qui consomment les herbes hautes pour accéder aux petites graminées (cf. Chapitre II.4, Tabl. II.8).

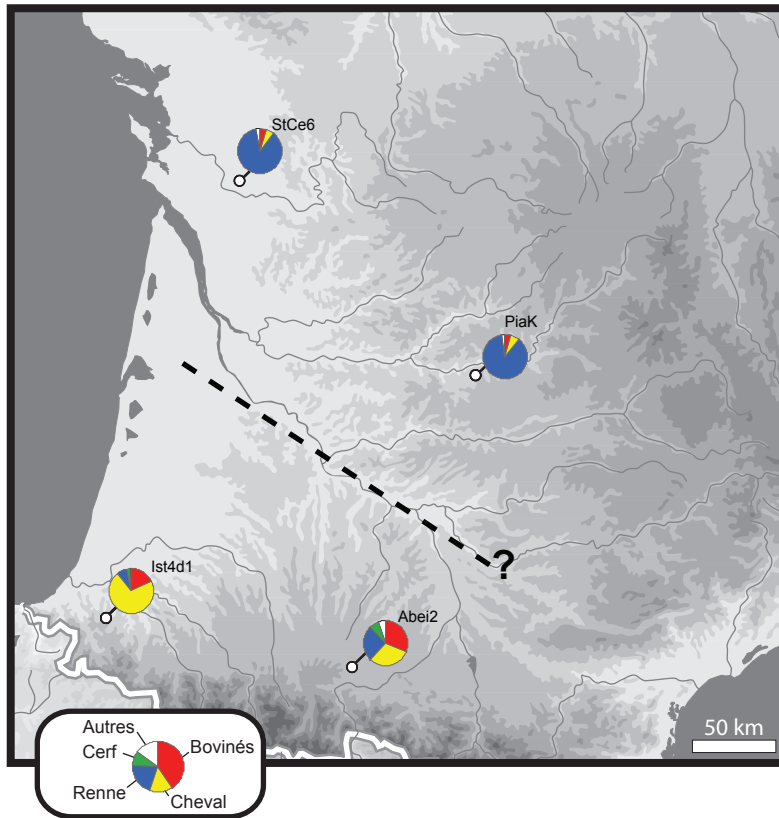


Fig. III.9 : Répartition géographique des archéofaunes au Protoaurignacien.

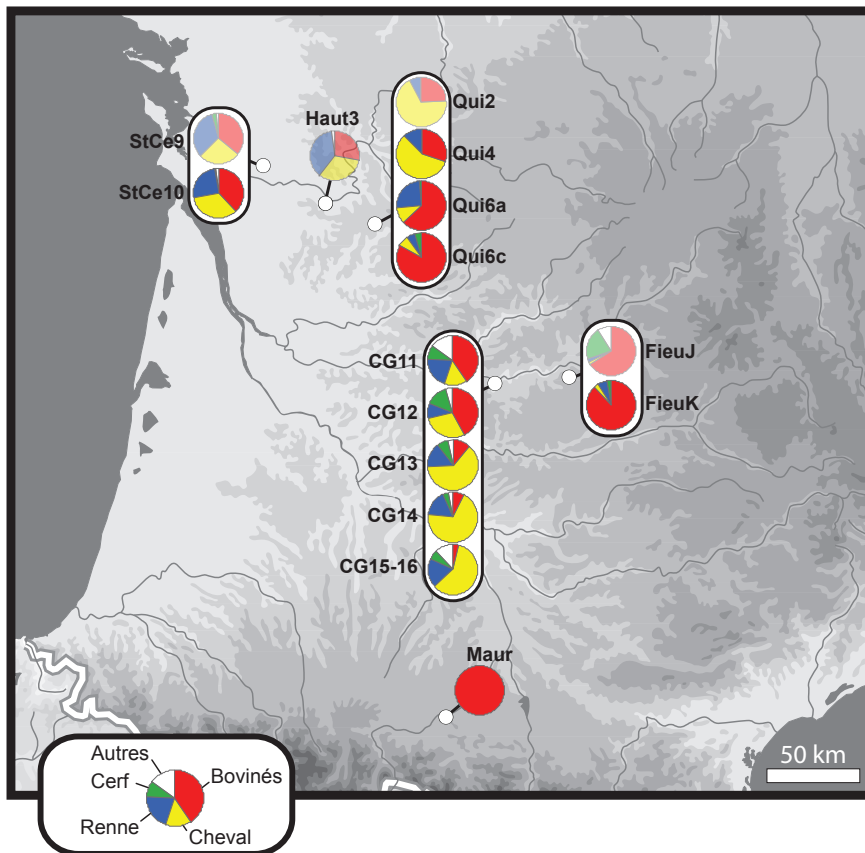
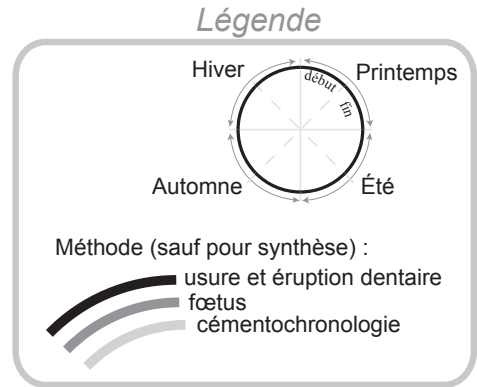
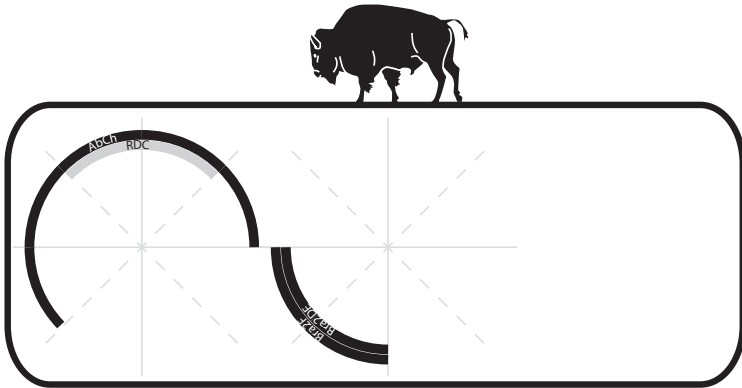
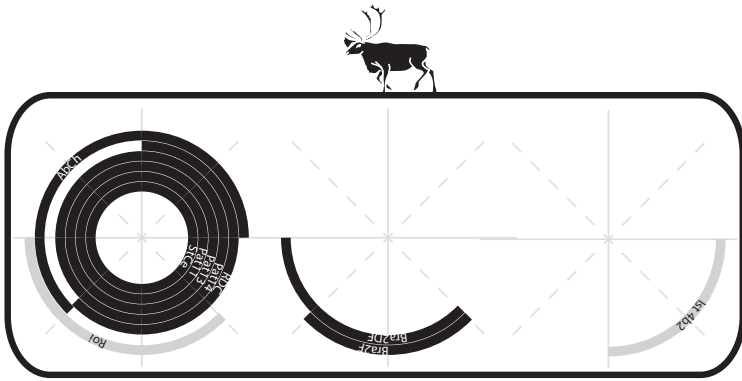
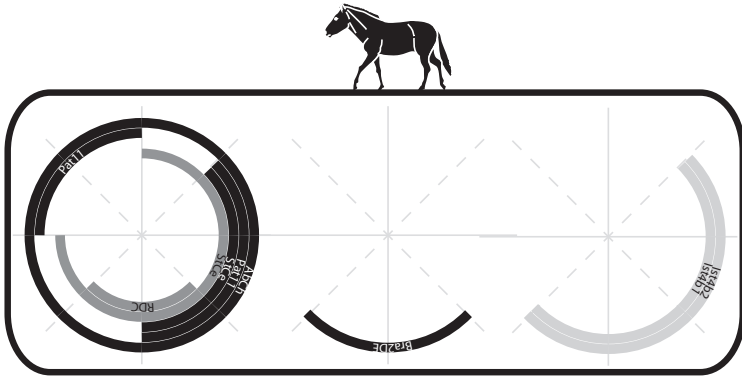
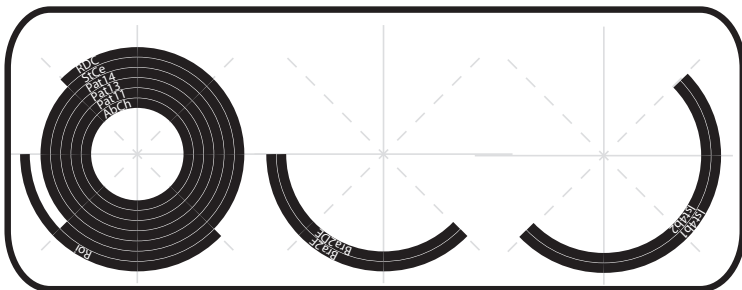


Fig. III.10 : Répartition géographique des archéofaunes au Moustérien à denticulés de débitage Discoïde. Les séquences sont représentées par une barre blanche (chaque US selon sa position stratigraphique). Les diagrammes en transparence représentent les US avec des doutes sur leur intégrité stratigraphique ou leur attribution technotypologique.



Synthèse d'occupation des sites



Nord

Landes

Pays Basque

Fig. III.11 : Saisonnalité d'occupation des sites (par assemblage, méthode, taxon et zone géographique) à l'Aurignacien ancien dans le Sud-Ouest de la France (modifié d'après Discamps et al., sous presse).

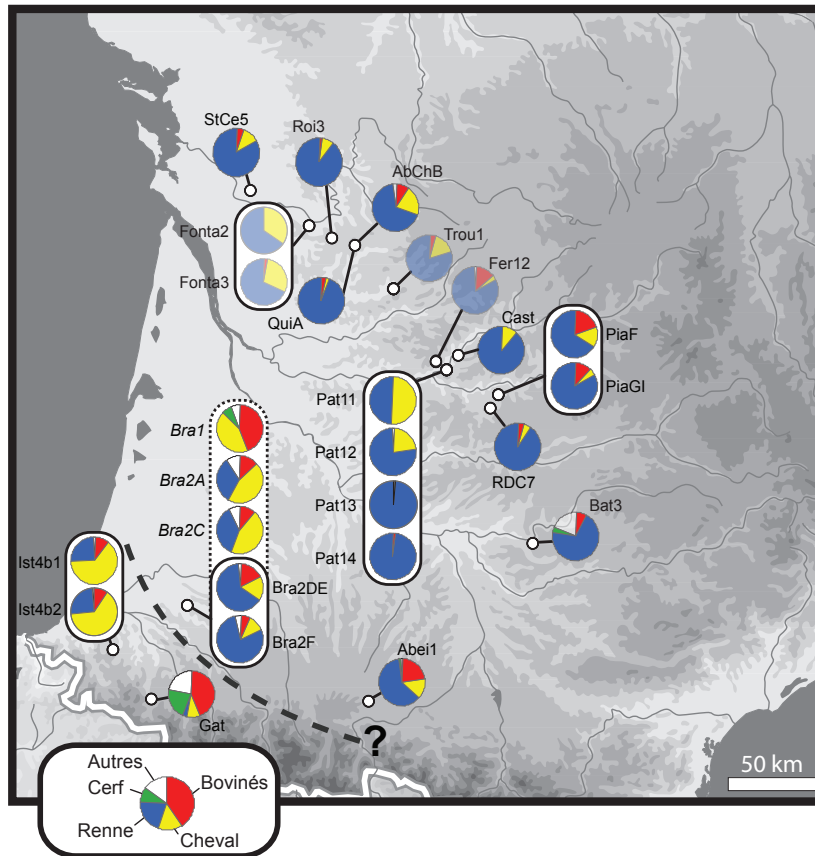


Fig. III.12 : Répartition géographique des archéofaunes à l'Aurignacien ancien. Les séquences sont représentées par une barre blanche (chaque US selon sa position stratigraphique). Les diagrammes en transparence représentent les US avec des doutes sur leur intégrité stratigraphique ou attribution culturelle.

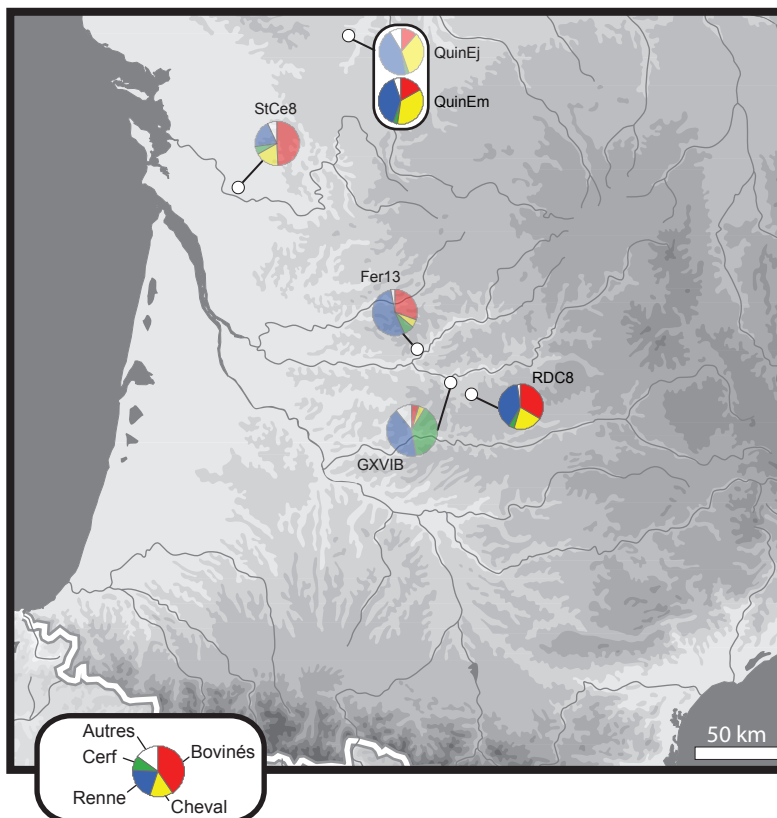


Fig. III.13 : Répartition géographique des archéofaunes au Châtelperronien. Les séquences sont représentées par une barre blanche (chaque US selon sa position stratigraphique). Les diagrammes en transparence représentent les US avec des doutes sur leur intégrité stratigraphique ou attribution culturelle.

Il est donc difficile de concevoir des conditions climatiques qui favoriseraient drastiquement l'un sans favoriser l'autre. Cependant, les bisons et chevaux actuels ont des cycles de vie saisonniers relativement différents (McDonald, 1981 ; Berger, 1986). Il est possible que les populations passées de bisons et de chevaux aient migré (en latitude ou en altitude) , ce qui impliquerait des dynamiques saisonnières dans les communautés d'Ongulés. Pour un prédateur, il est possible qu'à un certain moment de l'année, l'une des deux espèces devienne plus facile à chasser, plus abondant dans l'environnement immédiat (cas des bisons lors des migrations ?) ou que l'autre devienne moins visible dans le paysage (cas des chevaux à la mauvaise saison ?). Les groupes humains ont pu tirer avantage de cette configuration en chassant Bison et Cheval à des périodes de l'année différentes, exploitant plusieurs taxons au lieu de suivre les troupeaux. Des variations saisonnières dans le régime alimentaire ne sont pas rares chez les prédateurs ; par exemple, Kruuk (1972) a montré que les hyènes du Serengeti modifient leur régime alimentaire selon la saison, profitant avantageusement des migrations de zèbres ou des périodes de naissances des gazelles.

Aurignacien ancien : variabilité combinée ?

Pour l'Aurignacien ancien, même si une différence géographique semble se dégager, elle paraît bien moins nette qu'au Protoaurignacien. La majorité des assemblages du Bassin aquitain sont dominés par le Renne (21 US sur 25), mais les rares assemblages du Pays basque contiennent de fortes proportions de Cheval ou de Bison (Fig. III.12). À cette variabilité géographique éventuelle s'ajoute une variabilité chronologique : dans les séquences du Piage (Beckouche in Champagne *et al.*, 1981), de Pataud (Sekhr, 1998 ; Patou Mathis in Chiotti *et al.*, 2003) et de Brassempouy (Letourneux, 2003), la proportion de Renne diminue progressivement au profit du Cheval et du Bison, sans que pour autant ces derniers ne deviennent clairement majoritaires comme au sud. Ce constat est encore plus frappant lorsque l'on prend en compte la partie supérieure de la séquence de Brassempouy, où l'Homme n'est plus le seul accumulateur (en pointillés sur la Fig. III.12) : le Renne diminue progressivement tout au long de la séquence, cédant la place au Cheval et au Bison (Letourneux, 2003).

Les données de saisonnalité (compilées dans le cadre d'un travail collectif cf. Discamps *et al.*, sous presse), plus abondantes, isolent également deux groupes géographiques (Fig. III.11). Le nord du Bassin aquitain apparaît occupé durant une large partie de l'année (Sekhr, 1998 ; Patou Mathis in Chiotti *et al.*, 2003

; Morin, 2004 ; Paletta, 2005 ; Renou, 2007 ; Michel *et al.*, 2008 ; Soulier et Mallye, sous presse). Au Pays basque, les données, quoique limitées, indiquent des occupations plus courtes et concentrées pendant la bonne saison (Soulier *et al.*, sous presse). La zone des Landes montre un schéma similaire, avec des périodes de chasse documentées essentiellement à la fin de la bonne saison et au début de la mauvaise (Letourneux, 2003). Les sites du sud du Bassin aquitain semblent donc plus saisonniers que ceux du nord. Le faible nombre d'assemblages disponibles pour les Pyrénées peut cependant expliquer en partie ces différences. L'Aurignacien ancien semble combiner une variabilité intra-technocomplexe géographique, chronologique et saisonnière.

Levallois à denticulés, Châtelperronien : variabilité incertaine ?

Pour le Moustérien à denticulés de débitage Levallois, seules 2 US ont livré des listes fauniques quantifiées, l'une dominée par le Renne (90%, Qui8 cf. Armand in Debénath et Jelinek, 1990) et l'autre par les Bovinés et le Cheval (61% et 15% respectivement, CPN8 cf. Jaubert *et al.*, 2008). Il est impossible de discuter de la variabilité intra-technocomplexe avec seulement 2 US ; mais, les deux sites étant en Charentes, il est tentant d'y voir une variabilité chronologique, à la transition entre deux phases. La Quina couche 8 pourrait effectivement être rapprochée de ce que l'on retrouve antérieurement au Quina (faunes à Renne) et Chez-Pinaud couche 8 des faunes à Bovinés/Cheval connues par la suite au MTA.

Pour le Châtelperronien, la faiblesse du corpus faunique limite grandement nos interprétations. Les faunes sont très diversifiées (Fig. III.13), avec des proportions importantes :

- de Renne [autour de 40 % des restes d'Ongulés, à Quinçay (Lavaud-Girard, 1987), à Roc-de-Combe (Grayson et Delpech, 2008 ; Soulier et Mallye, sous presse) et à la Grotte XVI (Grayson et Delpech, 2003) ; jusqu'à 55 % à la Ferrassie (Delpech, 2007)]
- de Bovinés (jusqu'à 49 % à Saint-Césaire cf. Morin, 2004)
- de Cheval (jusqu'à 35 % à Quinçay cf. Lavaud-Girard, 1987).

Aucune organisation géographique ou chronologique n'est perceptible. Par ailleurs, sur les 6 US intégrées, 4 présentent des problèmes d'intégrité stratigraphique (en pointillés sur la Fig. III.3). Il est probable qu'une large partie des archéofaunes attribuées actuellement au Châtelperronien reflètent en réalité des ensembles osseux mélangés intégrant des éléments moustériens et aurignaciens (voir, pour les éléments lithiques, Rigaud, 1996 ; Bachelierie, 2011).

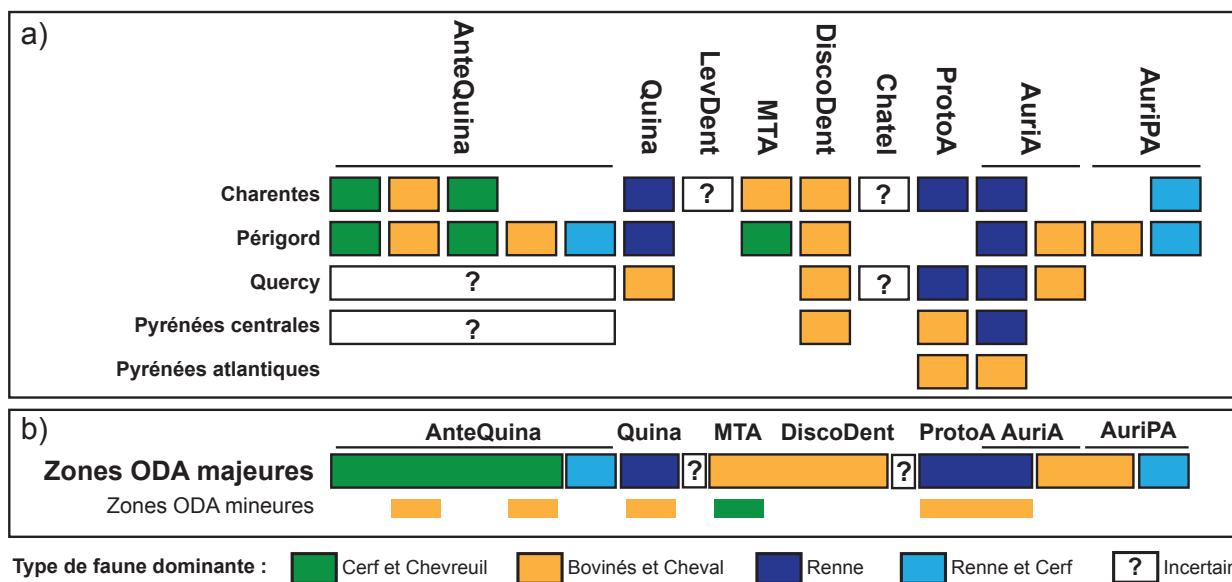


Fig. III.14 : Diagramme synthétique représentant la succession chronologique des types de faune chassée selon les technocomplexes et les régions géographiques (a). Résumé des changements chronologiques majeurs (« zones ODA majeures ») et des variations chronologiques et géographiques moins importantes (« zones ODA mineures ») (b). ODA : Ongulés dominants dans les archéofaunes.

1.3 CHANGEMENTS FAUNIQUES : RÉSUMÉ ET ZONES ODA

Après avoir décrit et analysé la variabilité intra-technocomplexe, il est dès lors possible de synthétiser l'information dans un diagramme qui présente l'évolution en termes de proies chassées par régions géographiques et par technocomplexes (Fig. III.14). Mis à part pour le Moustérien à denticulés de débitage Discoïde, la variabilité intra-technocomplexe peut être expliquée par des paramètres géographiques (Quina, MTA, Protoaurignacien), chronologiques (AnteQuina, Aurignacien « post ancien ») ou par une combinaison des deux (Aurignacien ancien). Les variations géographiques sont consistantes avec les effets attendus des gradients topographiques et latitudinaux. Variabilité géographique exclue, des changements chronologiques importants ont eu lieu dans les proies chassées par les groupes humains

Pour simplifier les analyses suivantes, les changements identifiés dans les faunes chassées (chronologiques et géographiques) ont été synthétisés en « zones d'Ongulés dominants dans les archéofaunes », dites « zones ODA ». Si au premier abord ces « zones ODA » semblent correspondre à un découpage biostratigraphique climatique, elles ne peuvent pas être dénommées « biozones ». Les « zones ODA » ne résultent pas d'un véritable travail biostratigraphique : elles ne sont pas indépendantes du découpage archéostratigraphique, ne s'appuient que sur le registre archéofaunique et ne sont pas basées sur

de vrais marqueurs biostratigraphiques tels que le degré d'évolution des lignées guides.

Les zones ODA ont été définies sur la base des analyses précédentes, numérotées par un chiffre pour la variabilité inter-technocomplexe, et des lettres pour l'intra-technocomplexe (Tabl. III.1). Les définitions de ces zones ODA sont exploratoires et ne constituent que des premiers éléments de réflexion qui devront être plus amplement discutés et testés dans le futur.

Dans le Sud-Ouest de la France, un type de faune bien particulier, non rencontré dans notre étude, existe dans quelques sites naturels : ces faunes, non accumulées anthropiquement, sont caractérisées par l'abondance du Daim et se retrouvent notamment dans les niveaux de base de Fontéchevade (Paletta, 2005) et dans l'ensemble moyen de Coudoulous II (Brugal, 2006). Les éléments biostratigraphiques placeraient cette zone ODA à l'Émien (Tournepeiche, 2009) : par conséquent, une zone ODA « 0 ? » est intégrée dans le Tabl. III.1 sur la base de ces éléments, sans qu'elle soit pour autant incluse dans la suite de nos analyses, aucune liste faunique quantifiée d'archéofaunes n'étant disponible pour cette zone ODA. De la même manière, la zone ODA « 6 ? » représente le Moustérien final de débitage Levallais à grands raclors, retrouvé au dessus du Moustérien à denticulés de débitage Discoïde (cf. Chapitre II.1, page 29). Ce technocomplexe n'a pas été intégré dans notre analyse car aucune faune accumulée anthropiquement ne lui a clairement été attribuée dans

Technocomplexe	Zone ODA	Type	Région	Ongulés dominants
AnteQuina	<i>0 ?</i>	<i>?</i>	<i>C + Q ?</i>	<i>Daim</i>
	1A	Maj.	C + Pé	Cerf/Chevreuril (avant et après 1B)
	1B	Chrono.	C + Pé	Cheval
	1C	Chrono.	Pé	Bovins
	1D	Chrono.	Pé	Renne/Cerf (= transition vers 2A)
Quina	2A	Maj.	C + Pé	Renne
	2B	Géo.	Q	Bovins/Cheval
LevDent	3	<i>?</i>	C	Renne (= 2A ?) ou Bovins/Cheval (= 4A ?)
MTA	4A	Maj.	C	Bovins/Cheval
	4B	Géo.	Pé	Cerf
DiscoDent	5	Unique	C + Pé + Pc	Bovins/Cheval (= continuité 4A ?)
<i>LevRacl ?</i>	<i>6 ?</i>	<i>?</i>	<i>Vienne ?</i>	<i>Bovins/Cheval (= continuité 5 ?)</i>
Chatel	7	<i>?</i>	C + Q	Associations mixtes
ProtoA	8A	Maj.	C + Q	Renne
	8B	Géo.	Pc + Pa	Bovins/Cheval
AuriA	9A	Maj.	C + Pé + Q + Pc	Renne (= continuité 8A ?)
	9B	Géo.	Pa	Bovins/Cheval (= continuité 8B ?)
	9C	Chrono.	Pé + Q + Pa ?	Cheval/Renne (= transition 9A – 10A ?)
AuriPA	10A	Chrono.	Pé	Bovins
	10B	Maj.	C + Pé + Q	Renne/Cerf

US par zone ODA :

1A : Art8, Can2, Can3, CG35, CG36, CG37, CG38, CG4039, CG41, CG4342, CG4746, CG4948, CG50, CG50A, CG51, CG52, CG54, PechII2Ga, PechII3, PechII4B, PechII4C, PechIV8, PechIVJ3ab, PechIVJ3c, PechIVX, Reg5, Reg6, Reg7

1B : BD10, BD8b, BD9a, BD9b, PechII4A

1C : CG33

1D : CG27, CG28, CG29, CG30, CG31, CG32, PechII2E, PechIVI2, PechIVJ1, PechIVJ23, RDM5, RDM7, Reg2, Reg3, Reg4, Vau2

2A : CG17, CG19, CG20, CG21, CG22, CG23, CG24, CG25, CG26, CPN09, CPN10, CPN14, CPN18, CPN20, CPN22, CPN24, Haut1, PechIVGH, PechIVI1, Prad10, Prad11, Prad9, RDM2, RDM4, Vau1

2B : Esp2, Esp3, Esp4A, Mas, PuyCB, PuyCBb, PuyCC, PuyCD, SLV

3 : CPN8, Qui8

4A : AbChC, CPN06, CPN07, Qui6d, StCe1315

4B : PechI4, PechI6, PechI7

5 : CG11, CG12, CG13, CG14, CG1615, FieuJ, FieuK, Haut3, Maur, Qui2, Qui4, Qui6a, Qui6c, StCe10, StCe9

7 : Fer13, GXVI3, QuinEj, QuinEm, RDC8, StCe8

8A : PiaK, StCe6

8B : Abei2, Ist4d1

9A : Bat3, Bra2F, Cast, Fer12, Pat12, Pat1213, Pat13, Pat1314, Pat14, PiaGI, QuiA, RDC7, Roi3, StCe5, Trou1

9B : Gat2, Ist4b1, Ist4b2

9C : AbChB, Abei1, Bra2DE, Fonta2, Fonta3, Pat11, PiaF

10A : Fer10, Fer8, Fer9, Pat7, Pat8, Trou2

10B : Fer6, Fer7, Flag11, Flag8, Flag9, GXVI1, GXVI2, RDC5, RDC6, Roi2, StCe3, StCe4

Pas d'attribution de zone ODA : BD2, Esp4B, Ram2, Ram3

Tabl. III.1 : Proposition de zones ODA (Ongulés dominants dans les archéofaunes) hypothétiques. Résumés des caractéristiques de chaque zone ODA (haut) et ensemble des US attribuées à chaque zone ODA (bas). Type de zone ODA : Maj. = zone ODA majoritaire (en grisé), Chrono. = zone ODA de variabilité intra-technocomplexe chronologique, Géo. = zone ODA de variabilité intra-technocomplexe géographique. Régions : C = Charentes, Pé = Périgord, Q = Quercy, Pa = Pyrénées atlantiques, Pc = Pyrénées centrales. Sont représentées en italique les zones sans archéofaune, intégrées par soucis d'exhaustivité mais non exploitées dans nos analyses (cf. texte).

le Sud-Ouest de la France, mais des listes fauniques quantifiées (faune dominée par Bovinés/Cheval, similaire à ce qui se retrouve en zone ODA 5) sont disponibles pour le repaire d'hyènes des Rochers de Villeneuve (Beauval et Morin, 2010).

1.4 CALCUL DES POINTS DE CONTRÔLES

Afin de comparer les changements fauniques chronologiques aux données des carottes marines et glaciaires, il faut replacer les séquences archéologiques sur une échelle de temps absolu. Ceci est possible, en s'appuyant sur les datations absolues, par le calcul en statistiques bayésiennes de points de contrôle

correspondant aux événements hypothétiques de « début » et de « fin » de chaque technocomplexe (Chapitre II.3).

Les datations absolues disponibles sont particulièrement étalées pour tous les technocomplexes et il est particulièrement difficile de percevoir les limites chronologiques entre eux, et ce même en ne considérant que les datations jugées comme fiables d'un point de vue méthodologique (Fig. III.15). Les forts recouvrements observés, y compris entre les technocomplexes du Paléolithique supérieur, sont incompatibles avec les très nombreuses séquences où la succession stratigraphique des technocomplexes est toujours respectée. Ils sont probablement impu-

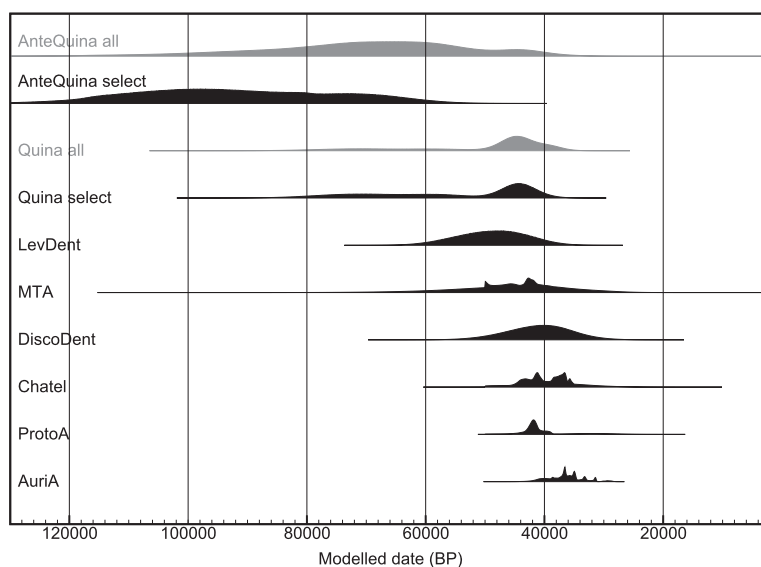


Fig. III.15 : Somme des datations absolues (calendaires et radiocarbone calibrées) utilisées dans les modèles bayésiens de points de contrôle pour chaque technocomplexe (avec les échantillons «select» pour l'AnteQuina et le Quina). Il est important de noter que ce diagramme ne reflète aucune réalité archéologique particulière et n'est utile que pour observer l'étalement des datations par technocomplexe.

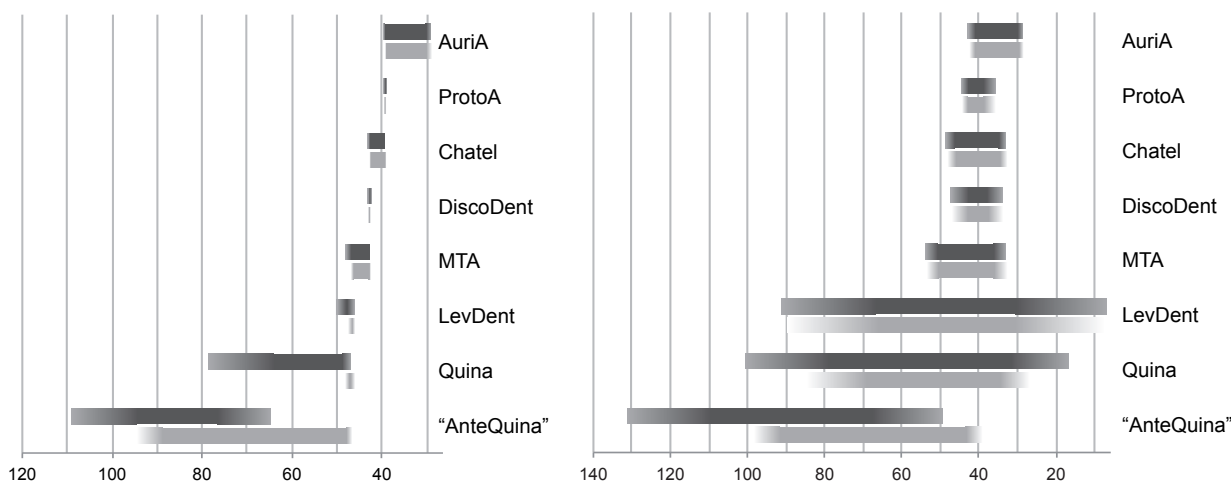


Fig. III.16 : Représentation graphique de l'étendue chronologique des différents technocomplexes selon les événements hypothétiques calculés (cf. Tabl. III.2). Gauche : modèles de contraintes «sequential». Droite : modèles de contraintes «overlap». Noir : échantillon «select». Gris : échantillon complet.

Technocomplexe		Sequential (all) (16,128,000 runs)	Overlap (all) (125,952,000 runs)	Sequential (select) (32,256,000 runs)	Overlap (select) (125,952,000 runs)
AnteQuina	Début	94441 – 83051 BP	98500 – 85530 BP	108931 – 80431 BP	131261 – 88600 BP
	Fin	49490 – 46720 BP	47410 – 39410 BP	88220 – 64910 BP	85840 – 49300 BP
Quina	Début	48480 – 46460 BP	84810 – 54060 BP	78660 – 49730 BP	100480 – 57930 BP
	Fin	47960 – 46270 BP	42800 – 27180 BP	50710 – 46900 BP	46890 – 16740 BP
LevDent	Début	47720 – 46110 BP	90110 – 42450 BP	49900 – 46570 BP	91310 – 42490 BP
	Fin	47390 – 45990 BP	54070 – 8020 BP	49070 – 46240 BP	54050 – 6960 BP
MTA	Début	47060 – 45870 BP	53781 – 47991 BP	48100 – 46000 BP	53841 – 47991 BP
	Fin	43270 – 42650 BP	39600 – 32990 BP	43240 – 42640 BP	39610 – 33050 BP
DiscoDent	Début	43170 – 42590 BP	47290 – 38810 BP	43150 – 42580 BP	47260 – 38810 BP
	Fin	43140 – 42550 BP	41740 – 33950 BP	43130 – 42550 BP	41740 – 33960 BP
Chatel	Début	43020 – 42500 BP	48500 – 44200 BP	43000 – 42500 BP	48500 – 44210 BP
	Fin	39600 – 39250 BP	36990 – 33040 BP	39600 – 39250 BP	36980 – 33050 BP
ProtoA	Début	39550 – 39170 BP	44750 – 41300 BP	39550 – 39170 BP	44810 – 41300 BP
	Fin	39530 – 39130 BP	41850 – 35850 BP	39530 – 39130 BP	41850 – 35640 BP
AuriA	Début	39480 – 38960 BP	42700 – 39680 BP	39480 – 38960 BP	42700 – 39680 BP
	Fin	31250 – 29050 BP	31160 – 28680 BP	31240 – 29030 BP	31160 – 28670 BP

Tabl. III.2 : Age (à 2σ) des événements hypothétiques de début et de fin de technocomplexe calculés par les quatre modèles bayésiens (en années cal. BP). Les limites en gras sont celles qui ont principalement été exploitées pour la définition des points de contrôle.

tables aux incertitudes importantes des datations TL et ESR et aux problèmes de calibration.

Les résultats des quatre modèles bayésiens (Tabl. III.2, Fig. III.16) sont hautement variables pour les phases anciennes, essentiellement à cause de l'incertitude importante des datations disponibles.

Trois points de contrôles correspondant aux périodes de changements importants dans les faunes chassées ont été définis : la fin AnteQuina – début Quina ; la fin Quina – début LevDent/début MTA ; et la fin DiscoDent/fin Chatel – début ProtoA.

Le point de contrôle 1 (« AnteQuina » - Quina) est le moins fiable, autour de 88 – 50 ka BP selon les modèles. Le point de contrôle 2 (Quina-LevDent/MTA) est placé autour de 54 – 46 ka BP pour la plupart des modèles, mais il existe de très fortes disparités entre les modèles qui font douter de sa fiabilité. Le dernier point de contrôle (DiscoDent/Chatel – ProtoA) est le plus fiable, autour de 43 – 39 ka BP. Les statistiques bayésiennes sont très sensibles aux paramètres *a priori*, et dans notre cas, la forte incertitude des dates absolues réduit considérablement la fiabilité des probabilités calculées. Elles fournissent néanmoins des points de contrôles, certes larges, mais utiles.

1.5 CONFRONTATION AUX DONNÉES PALÉOENVIRONNEMENTALES ET PALÉOCLIMATIQUES

Dans leur étude de la carotte marine MD04-2845, Sánchez Gōni et collaborateurs (2008) ont isolé des grandes tendances (plus d'essences forestières au MIS 5, plus de graminées aux MIS 4 et 3) mais également de nombreuses fluctuations de plus courte fréquence au sein des grands ensembles qui correspondent à la variabilité climatique rapide (cycles de Dansgaard-Oeschger, événements d'Heinrich). Les informations issues de l'étude multiproxies de cette carotte les plus pertinentes pour notre analyse sont résumées dans la partie supérieure de la Fig. III.17.

La comparaison des changements fauniques à ce registre paléoenvironnemental indépendant montre des parallèles intéressants (Fig. III.17). Bien qu'aucune corrélation stricte et précise ne soit réalisable en raison de nos points de contrôle lâches, il est possible de proposer des corrélations entre changements fauniques et histoire paléoenvironnementale telle que décrite dans la carotte marine. L'AnteQuina dominé par le Cerf et le Chevreuil (zone ODA 1A) pourrait être corrélé avec le MIS 5 où la forêt atlantique est abondante. Les faunes mixtes Renne/Cerf de la fin de l'AnteQuina (zone ODA 1D) pourraient correspondre au développement d'une forêt

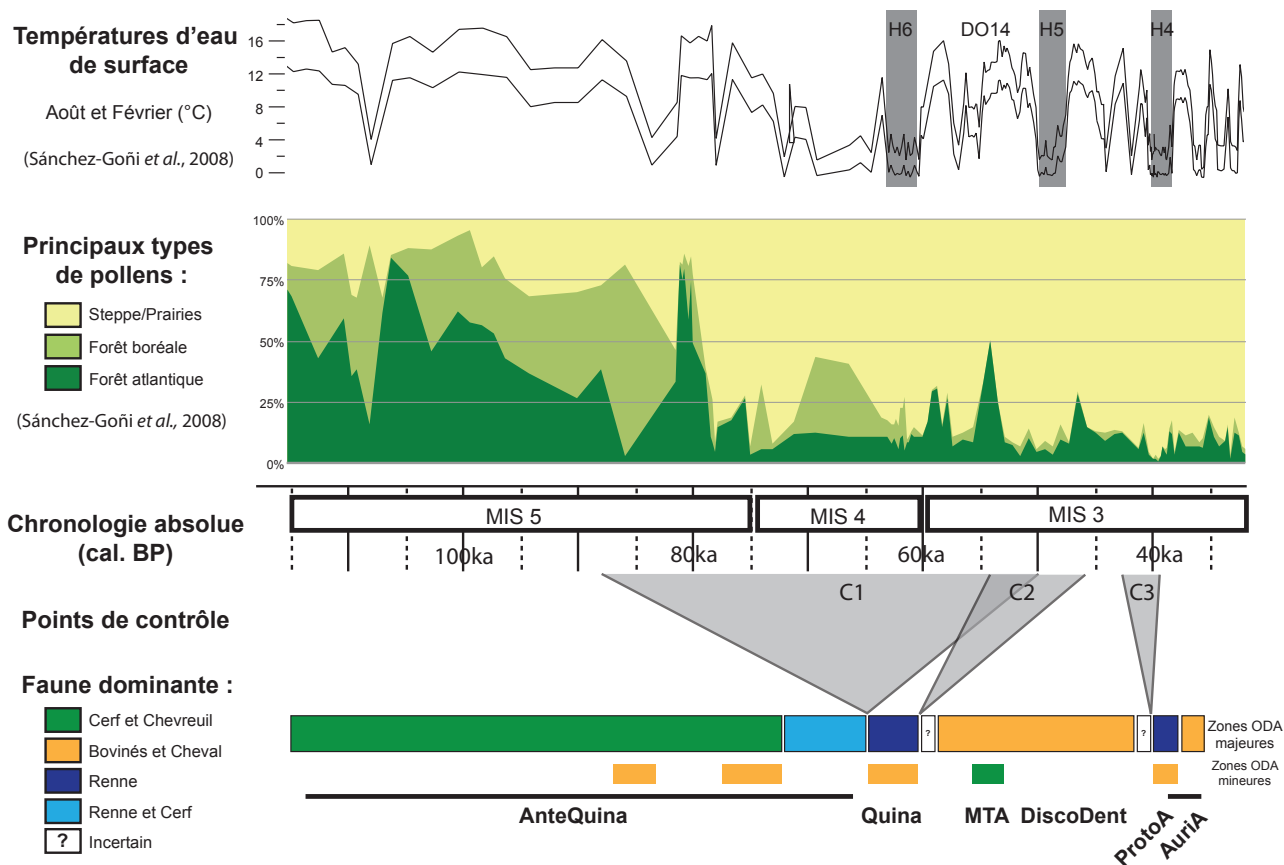


Fig. III.17 : Correlations proposées entre les enregistrements paléoclimatiques et paléoenvironnementaux de la carotte marine MD04-2845 (en haut, températures des eaux de surface et proportions des grands types de pollens par biotope) et les changements fauniques (en bas, zones ODA majeures et mineures). La chronologie absolue et les trois points de contrôle sont représentés au milieu du diagramme.

boréale tel qu'identifié au début du MIS 4. L'augmentation de la proportion des bovinés et des chevaux au MTA et au Moustérien à denticulés de débitage Discoïde (zones ODA 4A et 5) semble correspondre au développement d'une steppe à graminées au MIS 3. Les faunes à Renne du Quina (zone ODA 2A) et des débuts de l'Aurignacien (zones ODA 8A et 9A) pourraient être corrélées respectivement aux événements d'Heinrich 6 et 4, périodes où des environnements steppiques froids se développent. Même si aucune corrélation robuste ne peut être mise en avant, les parallèles entre les deux registres (archéofaunes et carotte marine) sont saisissants (Fig. III.17). Nos corrélations, clairement spéculatives, bénéficieraient de futurs tests.

Les changements chronologiques mineurs peuvent également être expliqués. Les faunes dominées par le Cerf au MTA (zone ODA 4B) pourraient être corrélées avec le Dansgaard-Oeschger 14 (D-O 14), période qui voit une forte expansion de la forêt atlantique avec des valeurs polliniques proches de ce qui est connu pour le MIS 5 (corrélé avec la zone ODA 1A, à Cerf dominant également). Les deux épisodes à Cheval/

Bovinés de l'AnteQuina (zones ODA 1B et 1C) pourraient correspondre, eux, aux périodes plus froides du MIS 5. Basée seulement sur une US (Combe-Grenal couche 33), l'existence de ce deuxième épisode (zone ODA 1C) paraît peu robuste ; cependant, des ensembles osseux avec des proportions importantes de Bovinés ont été retrouvés dans des séquences naturelles (Coudoulous II, Costamagno, 1999b ; Bois Roche, Villa *et al.*, 2004) datées plus ou moins de la même période (fin MIS 5 début MIS 4), ce qui pourrait supporter l'existence de cet épisode.

Aucun impact important de l'événement d'Heinrich 5 n'est décelable dans les faunes chassées, et les corrélations pour les phases les plus anciennes sont particulièrement ardues (MIS 5 à 4, zones ODA 1A à 1D). Bien que spéculatives, nos corrélations montrent que l'évolution dans les proies chassées peut principalement s'expliquer par une adaptation des groupes humains face à des changements de l'abondance des différents taxons dans leur environnement. Cela signifie que les changements fauniques identifiés dans les archéofaunes sont, au moins pour partie, corrélés à des changements environnementaux et donc

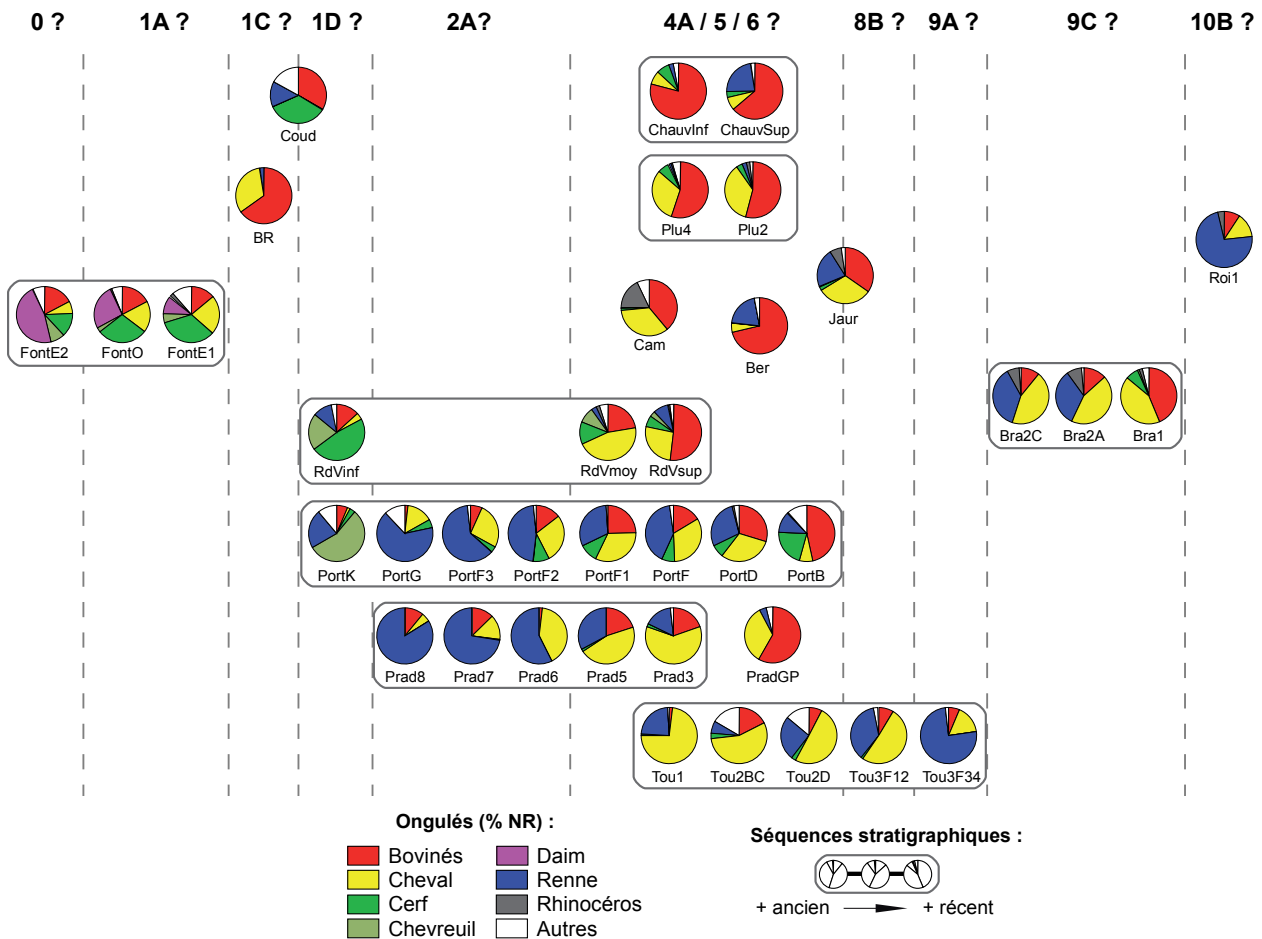


Fig. III.18 : Propositions de corrélations possibles entre les zones ODA (« Ongulés dominants dans les archéofaunes », établies sur la base des archéofaunes) avec les faunes d'autres séquences à accumulation naturelle (avens-pièges, repaires d'hyènes) ou mixte (naturelle et anthropique, e.g. Portel-Ouest).

utilisables en tant que tel comme un proxy paléoenvironnemental. Ces résultats ont également des implications sur un autre débat, plus anthropologique (cf. aparté en fin de chapitre).

Ils permettent de plus de proposer un calage chronologique de l'archéostratigraphie pour les reconstructions paléodémographiques (cf. Chapitre III.2). Parmi les technocomplexes moustériens, seul le Quina est relativement bien calé chronologiquement suite aux corrélations avec les carottes marines et glaciaires. Les technocomplexes moustériens postérieurs (Levallois à denticulés, MTA, Discoïde à denticulés, Levallois à grands raclours) ont des faunes trop similaires pour pouvoir être distingués dans les corrélations faune/climat (zones ODA 4A, 5 et 6) et aucune précision chronologique ne peut donc être apportée. Ils ont donc été rassemblés sous la dénomination « PostQuina », qui n'a, comme l'« AnteQuina », qu'un sens stratigraphique et non culturel. De même, la similitude entre les zones ODA des phases anciennes de l'Aurignacien (zones ODA 8A et 9A) ne permet pas de caler chronologiquement le passage Protoaurignacien - Aurignacien ancien. Les résultats

des modèles bayésiens permettent de replacer chronologiquement le Châtelperronien de façon approximative mais pas le Protoaurignacien pour lequel les datations sont trop rares.

La position chronologique des différents groupes de technocomplexes archéostratigraphiques est ainsi estimée à la suite de nos corrélations :

- « AnteQuina » : 128 - 65 ka cal. BP
- Quina : 65 - 60 ka cal. BP
- « PostQuina » : 60 - 43 ka cal. BP
- Châtelperronien : 43 - 40 ka cal. BP
- Aurignacien : 40 - 32 ka cal. BP

1.6 PRÉMICES DE COMPARAISON AVEC LES SITES NATURELS (ET MIXTES)

Les tentatives de corrélations faune/climat formulées précédemment peuvent et doivent être confrontées aux précieuses informations fournies par les sites naturels. En effet, la comparaison entre les archéofaunes et des accumulations naturelles peut appor-

ter des résultats intéressants dans les discussions sur l'importance du choix humain pour les proies chassées (comme montré par exemple par Castel *et al.*, 2008 pour le Paléolithique supérieur récent). Deux obstacles majeurs, les difficultés de corrélation et l'échantillon disponible, empêchent pourtant leur utilisation pour la période ici concernée. Pour cette période, l'incertitude importante des datations physiques absolues rend les corrélations entre registres archéologiques et paléontologiques particulièrement délicates. L'archéostratigraphie peut difficilement aider dans ce cas, puisque les accumulations naturelles présentent rarement des industries lithiques suffisamment abondantes pour permettre un diagnostic technotypologique pertinent. Enfin, le nombre de sites naturels ayant livré des listes fauniques quantifiées est particulièrement faible pour cette période : durant la constitution de la base de donnée, seuls 14 sites naturels ont été inventoriés et ils sont souvent délicats à corréler au registre archéologique.

La Fig. III.18 présente les associations fauniques des US de sites « naturels » ou « mixtes » pour lesquelles sont disponibles des listes fauniques quantifiées avec un NRD d'Ongulés supérieur à 50. Ces ensembles osseux correspondent à une variété de types d'accumulation, incluant des avens-pièges, des repaires d'hyènes et des US où l'ensemble osseux semble résulter d'un mélange d'occupations de différents agents, y compris humains pour certains. On peut noter que :

1) Les US de repaires d'hyènes de Fontéchevade (Font ; Paletta, 2005), attribuées au MIS 5 sur la base d'arguments biostratigraphiques (Tournepeche, 2009), sont dominées par le Daim en base de séquence (= zone ODA « 0 ? ») puis par le Cerf (= zone ODA 1A ?).

2) Le repaire de Bois Roche (BR ; Villa *et al.*, 2004, 2010), daté entre la fin MIS 5 et le début MIS 4, est dominé par les Bovinés, et semble ainsi pouvoir correspondre à la zone ODA 1C. Coudoulous II (Coud ; Costamagno, 1999b), également daté autour de la fin du MIS 5 et le début du MIS 4, présente une association faunique plus composite, et pourrait correspondre aux zones ODA 1C et 1D (Bovinés, Cerf et Renne).

3) L'ensemble inférieur des Rochers de Villeneuve (RdV ; Beauval, 2005), n'est pas daté mais, placé sous des niveaux d'âge début stade 3, il pourrait correspondre à la zone ODA 1D. La faune y est effectivement dominée par le Cerf (61 %), avec 27% de Chevreuil et 14 % de Renne (Beauval, 2005).

4) La séquence du Portel-Ouest (Port ; Gardeisen, 1994, 1999) présente une succession de niveaux à dominance Chevreuil (US K = zone ODA 1D ? Le Renne est relativement abondant avec 22 % des restes d'Ongulés) puis Renne (US G, F3 et F2 = zone ODA 2A ?) puis Bovinés/Cheval avec du Renne abondant (US F1, F et D = zones ODA 4A/5/6 avec plus de Renne ?) puis Bovinés dominants (B = zones ODA 4A/5/6 ?). Les niveaux sommitaux B et D correspondent essentiellement à des occupations d'hyènes, mais pour les autres niveaux, il est beaucoup plus délicat de distinguer les agents accumulateurs, l'Homme ayant parfois joué un rôle non négligeable (Gardeisen, 1994, 1999). Cette séquence, entièrement attribuée au Moustérien (Prince *et al.*, 2005), n'est pas en désaccord avec les archéofaunes même si les faunes y semblent plus composites.

5) Le sommet de la séquence des Pradelles (Prad), où l'action des Carnivores est plus importante que celle de l'Homme, a délivré d'abord des faunes dominées par le Renne, puis par les Bovinés et le Cheval (Costamagno *et al.*, 2005). Le niveau 8 est associé à une industrie moustérienne Quina (Maureille *et al.*, 2004), mais pour les autres niveaux, vraisemblablement d'âge moustérien également, le calage chronologique est plus lâche. Une date au sommet des dépôts place cependant ces US comme vraisemblablement antérieures à 45 ka uncal. BP (Maureille, 2010). Ces éléments de datations sont compatibles avec la corrélation proposée (Fig. III.18 ; couches 8 à 6 = zone ODA 2A ? ; couches 5 et 3 = zone ODA 4A/5/6 ?).

6) Les nombreux repaires d'hyènes datés de la première moitié du MIS 3 présentent tous des associations fauniques dominées par les Bovinés et le Cheval, comme pour les zones ODA 4A/5 [Camiac (Cam) et Chauverie (Chauv), ce travail ; Rochers de Villeneuve (RdV) et Plumettes (Plu), Beauval et Morin, 2010 ; Pradelles galerie aux poules (PradGP), Beauval in Maureille, 2006 ; Tournal (Tou) 2BC et 2D, Magniez 2009].

7) La séquence de Tournal (Tou ; Magniez, 2009) présente des US Moustérien (final ?) dominées par le Cheval (ensembles 1, 2BC et 2D1D2) surmontées de deux US attribuées aux phases anciennes de l'Aurignacien avec d'abord une dominance du Cheval (ensemble 3F1F2, Protoaurignacien incertain) et ensuite une dominance du Renne (ensemble 3F3F4, Aurignacien ancien). Cette succession est parfaitement compatible avec ce qui est connu pour le sud du Bassin aquitain, et ressemble beaucoup à celle des Abeilles (Laplace *et al.*, 2006 ; Soulier, comm. pers.) pour les débuts de l'Aurignacien : à la fin du Moustérien zones

ODA 5/6 à Bovinés/Cheval (DiscoDent, LevRacl) et pour les phases anciennes de l'Aurignacien zone ODA 8B à Bovinés/Cheval (ProtoA) puis zone ODA 9A à Renne (AuriA).

8) Les niveaux de repaires d'hyènes du sommet de la séquence Aurignacien ancien de Brassempouy (Bra ; Letourneux, 2003) sont concordants avec la zone ODA 9C (cf. *supra*).

9) Le sommet de la séquence des Rois (Roi ; ensemble 1, Renou, 2007 ; Michel *et al.*, 2008) présente un repaire d'hyènes attribué à l'Aurignacien « post ancien » où le Renne est abondant, ce qui semble en accord avec la zone ODA 10B.

10) Les séquences de la Berbie (Ber ; Madelaine, 1999) et de Jaurens (Jaur ; Guérin, 2002) sont particulièrement délicates à replacer d'un point de vue chronologique. Les datations C14 disponibles placent la Berbie autour de 40 ka cal. BP (Madelaine, op. cit.) et Jaurens autour de 32-40 ka cal. BP (Guérin, op. cit.), mais on peut se demander si ces datations, en marge du champ d'application des datations radio-carbone, ne devraient pas être sensiblement vieillies. Effectivement, les Bovinés sont dominants à la Berbie, ce qui semble plutôt confirmer une attribution au Moustérien final plutôt qu'à l'Aurignacien (zones ODA 4A/5/6). Jaurens présente une association faunique composite avec une abondance de nombreux taxons (Renne, Bovinés, Cheval). Il est possible que cette « diversité » résulte de la fusion en un seul ensemble d'accumulations correspondant à plusieurs environnements différents. Il serait ainsi tentant de placer Jaurens à cheval entre les zones ODA 4A/5/6 (Bovinés, Cheval) et les zones ODA 8A/9A (Renne). Cette hypothèse pourrait être testée en datant directement des restes de Cheval, de Bovinés (d'âge moustérien ?) et de Renne (d'âge aurignacien ?).

Bien que délicates à corréler au registre archéologique, les données disponibles pour les accumulations naturelles et mixtes ne semblent *a priori* pas contredire les zones ODA proposées à partir des archéofaunes, et paraissent même les appuyer.

Microfaune vs. macrofaune

Additionnellement, l'analyse conjointe des restes de macro- et micro-faune permet parfois d'apporter des éléments de discussion supplémentaires : en effet, l'accumulation des micro-mammifères étant généralement indépendante de celle de la macrofaune (origine naturelle), ils peuvent être utilisés comme « contrôles » climatiques (Chaline, 1970 ; Marquet, 1993).

Dans la séquence de Saint-Césaire (Marquet, 1988 et 1993 ; Morin, 2004, 2008) et du Roc-de-Combe (Grayson et Delpech, 2008), de fortes correspondances ont été observées entre les pourcentages de Renne et de Campagnol des hauteurs dont l'aire de répartition est actuellement concentrée sur les régions froides du globe (Sibérie, cf. Wilson et Reeder, 1993).

Ces résultats suggèrent que l'augmentation du Renne dans les faunes chassées au début de l'Aurignacien (zones ODA 8A et 9A) serait liée à des facteurs climatiques, et non à une volonté de spécialisation.

1.7 FLUCTUATIONS DE LA CAPACITÉ DE SUPPORT (BIOMASSE ET DIVERSITÉ)

Biomasse d'Ongulés

Pour chaque US, l'indice de biomasse d'Ongulés et le pourcentage de Renne (utilisé comme proxy de la saisonnalité de la biomasse, cf. Chapitre II.5) ont été calculés, et les valeurs de ces indices ont ensuite été rassemblées par technocomplexe et par zone ODA (Fig. III.19). Des fluctuations importantes dans la biomasse d'Ongulés sont décelables. Durant la majorité de l'Antequina, du Quina et de l'Aurignacien, les biomasses d'Ongulés sont faibles. Certaines régions géographiques présentent néanmoins des biomasses plus importantes au Quina (Quercy, zone ODA 2B) et durant les phases anciennes de l'Aurignacien (Pyrénées, zones ODA 8B et 9B) et à certaines courtes périodes pendant l'Antequina et l'Aurignacien « post ancien » (zones ODA 1B, 1C et 10A).

D'une manière générale, ce n'est qu'à la fin du Moustérien que des biomasses importantes d'Ongulés perdurent sur une longue période de temps (zones ODA 4A et 5). Au MTA, le Périgord présente néanmoins des biomasses plus faibles (zone ODA 4B) mais potentiellement sans fluctuations saisonnières importantes (pourcentage de Renne faible).

Dans le nord du Bassin aquitain, le Moustérien final est une période de biomasse d'Ongulés potentiellement plus importante qu'au Protoaurignacien et au début de l'Aurignacien ancien, mais cette différence s'atténue dans les Pyrénées. L'augmentation de la proportion du Renne dans l'environnement au Protoaurignacien dans le nord du Bassin aquitain se traduit en conséquence par une chute dans la biomasse d'Ongulés disponible, et peut-être par une augmentation dans l'importance des fluctuations saisonnières de biomasse.

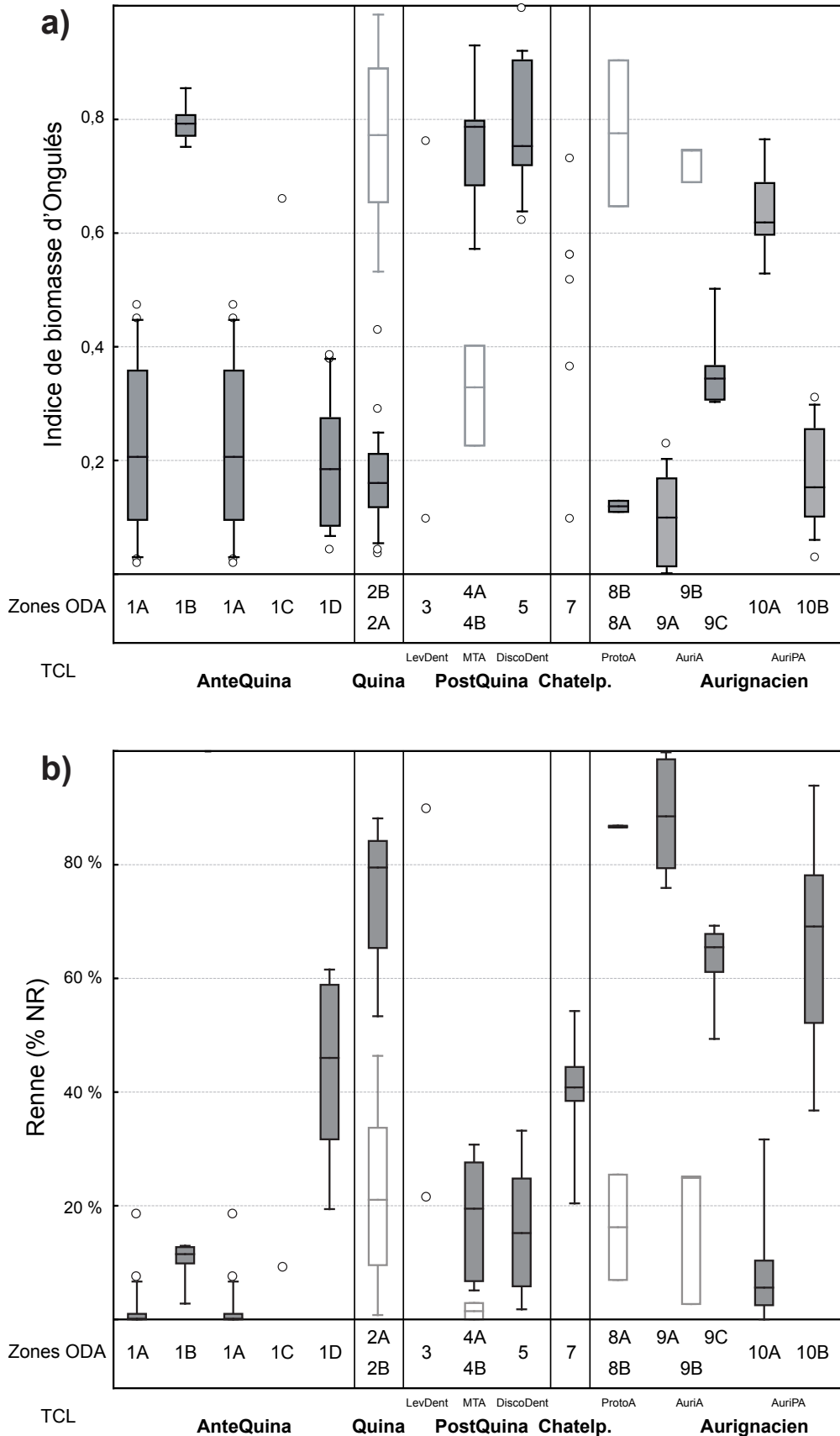


Fig. III.19 : Évolution de l'indice de biomasse d'Ongulés (a) et du pourcentage de Renne (b) selon les technocomplexes (TCL) et zones ODA (« Ongulés dominants dans les archéofaunes »). Les boîtes à moustaches à fond gris correspondent aux zones ODA chronologiques et celles à fond blanc aux zones ODA de variations géographiques quand elles existent (zones ODA 2B, 4B, 8B et 9B). Cercles pour les «outliers», boîtes à moustaches avec médiane, premier et quatrième quartiles, premier et neuvième déciles.

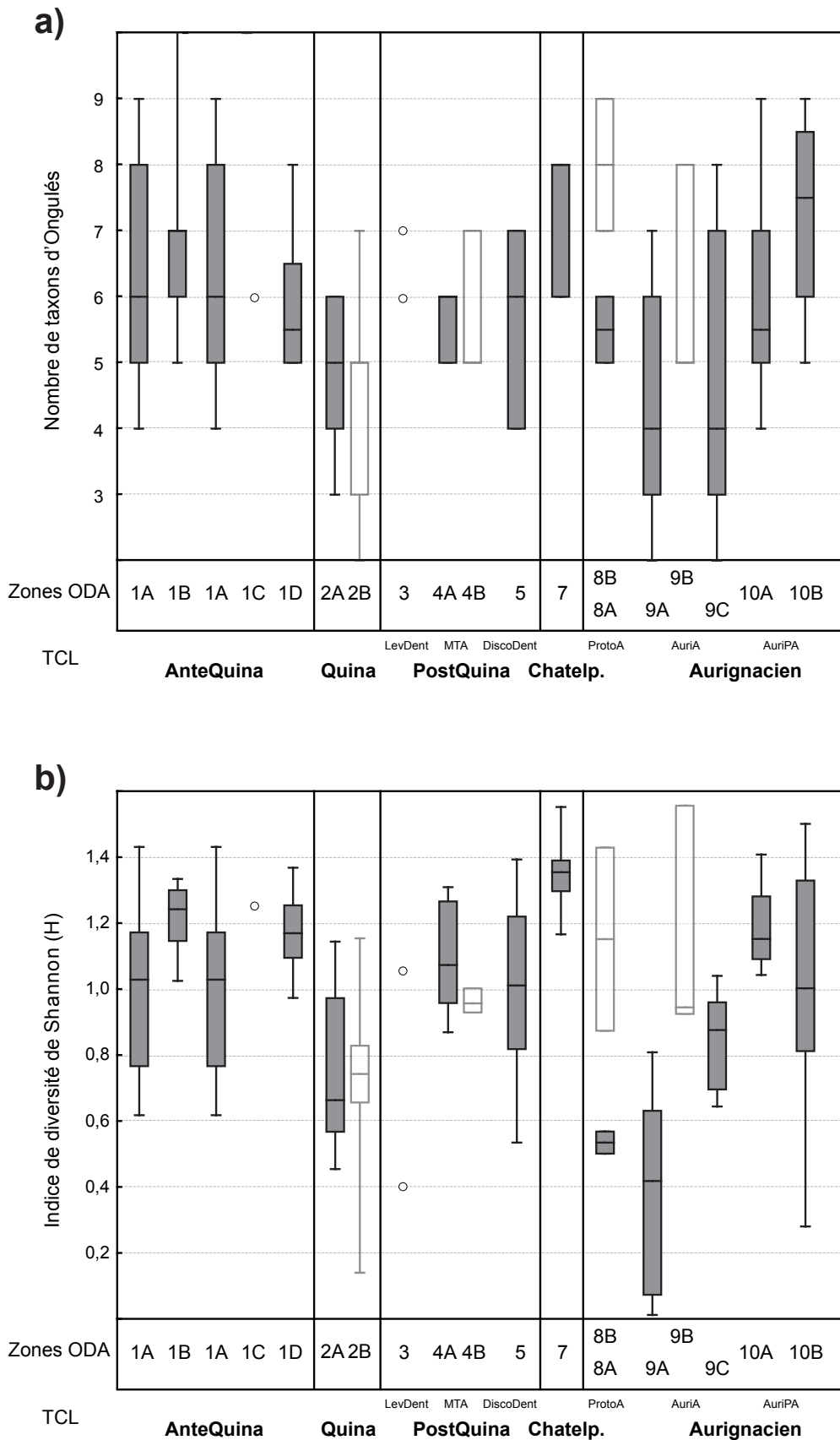


Fig. III.20 : Évolution du nombre de taxons d'Ongulés (a) et de l'indice de diversité de Shannon (b) selon les technocomplexes (TCL) et zones ODA (« Ongulés dominants dans les archéofaunes »). Les boîtes à moustaches à fond gris correspondent aux zones ODA chronologiques et celles à fond blanc aux zones ODA de variations géographiques quand elles existent (zones ODA 2B, 4B, 8B et 9B). Cercles pour les «outliers», boîtes à moustaches avec médiane, premier et quatrième quartiles, premier et neuvième déciles.

Les zones ODA 2B, 8A, 9A et 10B (Quina et Aurignacien, Nord du Bassin aquitain) associent de faibles valeurs d'indice de biomasse à de forts pourcentages de Renne. Les écosystèmes à ces périodes étaient, en plus de leur pauvreté annuelle, potentiellement sujets à des fluctuations saisonnières importantes dans la biomasse d'Ongulés ; ils devaient être particulièrement contraignants pour les populations de prédateurs. D'autres zones ODA ont des biomasses d'Ongulés faibles (1A et 4B), mais leurs pourcentages de Renne plus modestes laissent à penser que les fluctuations saisonnières de biomasse étaient potentiellement peu importantes.

En termes de pourcentage de Renne comme de biomasse d'Ongulés, le Châtelperronien est en position plus ou moins intermédiaire. Si on considère toutes les US, les biomasses d'Ongulés sont très variables (Fig. III.19) mais les deux US dont l'intégrité stratigraphique est moins problématique ont des valeurs proches et qui sont intermédiaires (indices de biomasse de 0,52 pour Roc de Combe couche 8 et de 0,56 pour Quinçay ensemble Em).

Par conséquent, soit les assemblages châtelperroniens représentent : 1) des palimpsestes d'occupations correspondant à deux environnements différents (un à dominance Bovinés/Cheval et un second à dominance Renne), 2) un environnement en mosaïque, à faune composite (avec une proportion de Renne plus importante qu'au Moustérien mais avec encore beaucoup de bovinés et de chevaux). Dans les deux cas, l'établissement d'un écosystème à faible biomasse d'Ongulés a lieu après l'apparition du Châtelperronien ; soit pendant ce dernier, soit au Protoaurignacien.

Une contraction significative de la biomasse d'Ongulés disponible est documentée entre le Châtelperronien et le Protoaurignacien dans le nord du Bassin aquitain. Elle semble être corrélée avec des variations climatiques (événement d'Heinrich 4).

Diversité des espèces

Les indices de diversité (nombre de taxons d'Ongulés et indice de Shannon ; Fig. III.20) sont plus difficiles à interpréter que les indices de biomasse. D'une manière générale, la variabilité en termes de diversité est importante pour tous les technocomplexes, avec pour chaque zone ODA un nombre d'espèces le plus souvent entre 4 et 8 et un indice de Shannon entre 0,5 et 1,3. Aucune fluctuation nette n'apparaît, les valeurs de chaque zone ODA se recouvrant largement.

On peut néanmoins noter que : l'indice de Shannon est très légèrement plus élevé au Châtelperronien (zone ODA 7) ; le nombre d'espèces semble légèrement plus faible au Quina (zones ODA 2A et 2B) et dans le sud du Bassin aquitain à l'Aurignacien ancien (zones ODA 9A et 9C) ; l'indice de Shannon est légèrement plus faible pour le Quina (zones ODA 2A et 2B) et les phases anciennes de l'Aurignacien dans le nord du Bassin aquitain (zones ODA 8A et 9A).

Il est particulièrement difficile d'interpréter ces différences car il est probable que les indices de diversité calculés à partir des archéofaunes reflètent davantage les choix humains (et notamment la fonction des sites) que la véritable diversité écologique des écosystèmes passés.

Des changements fauniques chronologiques sont perceptibles dans les archéofaunes. Ils sont associés pour certaines périodes à une variabilité géographique.

Les changements chronologiques sont corrélables aux fluctuations climatiques et le registre archéofaunique peut donc être utilisé comme proxy paléoenvironnemental pour des reconstructions paléoécologiques.

Ces changements ont, de plus, induit des fluctuations importantes dans la biomasse d'Ongulés disponible, qui augmente à la fin du Moustérien et diminue fortement au début de l'Aurignacien.

APARTÉ :

STRATÉGIES DE SUBSISTANCE ET...

La façon dont nous interprétons les changements dans les proies chassées par les groupes humains passés a des implications importantes sur notre compréhension des sociétés préhistoriques. Des changements dans les stratégies de subsistance sont souvent interprétés en termes de capacités cognitives, techniques, sociales ou organisationnelles. La possibilité d'une évolution dans la sélection des proies par les groupes humains passés a été intensément débattue pour les derniers néandertaliens et les premiers hommes modernes, souvent en participant aux débats sur la définition et l'extension de la « modernité culturelle » (Mellars, 1996, 2004 ; Marean et Assefa 1999 ; Burke, 2000, 2004 ; McBrearty and Brooks, 2000 ; Stiner, 2001 ; Grayson *et al.*, 2001 ; Grayson et Delpech, 2002, 2006 ; d'Errico, 2003 ; Bar-Yosef, 2004 ; Münzel et Conard, 2004 ; Speth, 2004 ; Gaudzinski, 2006 ; Straus, sous presse). Par exemple, les variations observées dans les proportions des proies chassées ont poussé Klein (1998) à dépeindre les population Middle Stone Age comme des chasseurs moins efficaces se concentrant sur des proies moins dangereuses.

En Europe, l'apparition supposée de la chasse spécialisée a été corrélée avec des changements dans les types humains, des néandertaliens aux hommes anatomiquement modernes (e.g. Mellars, 1996) ou avec des innovations dans les technologies lithiques (comme discuté par Chase, 1986). La définition de la chasse spécialisée est souvent intimement liée aux ensembles fauniques monospécifiques sensés représenter des stratégies de subsistance complexes. La définition exacte de la « chasse spécialisée » reste cependant obscure, changeante selon les auteurs, passant d'une définition quantitative (Mellars, *op. cit.* ; White, 1982) à d'autres plus complexes qui associent au terme « chasse spécialisée » une série de critères qui la relie intimement à la chasse communautaire (David et Enloe, 1993 ; Costamagno *et al.*, 2006 ; Rendu *et al.*, sous presse). Plusieurs faiblesses résident pourtant dans ces définitions (la plupart ayant été déjà soulignées par divers auteurs dont Speth, 2004 et Costamagno *et al.*, 2006).

La sélection délibérée d'un certain type de proie n'est pas particulièrement significative en termes de capacités cognitives ou sociales. Beaucoup de prédateurs non-humains sélectionnent leurs proies (e.g., Stanford, 1996) et ne sont pour autant pas considérés comme « modernes » d'un point de vue comportemental. De plus, ces prédateurs ne basent pas forcément leur stratégies de subsistances sur l'abattage en masse de large troupeaux, et n'utilisent donc pas des stratégies de chasse particulièrement complexes. Un palimpseste de multiples épisodes de chasse sélectifs peut aboutir à un ensemble osseux dit « monospécifique ». La « spécialisation » est donc un concept fragile qui a plus de racines dans les débats archéologiques que dans les théories écologiques (Speth, 2004). Une définition quantitative de la chasse spécialisée semble donc avoir peu d'intérêt pour les débats en cours sur la modernité culturelle (Speth, 2004 ; Costamagno *et al.*, 2006).

Néanmoins, la chasse communautaire, quand elle est démontrée, peut facilement être reliée à des capacités organisationnelles particulières. En effet, la chasse communautaire requiert un ensemble de techniques caractérisant une stratégie de subsistance complexe, avec notamment la nécessité d'une collaboration active entre des chasseurs qui suivent un plan préconçu (Driver, 1990). Encore une fois, ces stratégies complexes ne sont pas le propre de l'Homme, et de nombreux prédateurs non humains sont connus pour chasser en meute (e.g. les hyènes, Kruuk, 1972). Il est parfois admis que la chasse communautaire implique une capacité « complexe » : le stockage des denrées (e.g., David et Enloe, 1993 ; Marean and Assefa, 1999 ; Costamagno *et al.*, 2006). Pourtant, le stockage est un comportement particulièrement commun dans le règne animal (insectes, oiseaux et mammifères, y compris des grands carnivores comme l'Hyène, Kruuk, 1972). De plus, une chasse communautaire n'est pas forcément caractérisée par l'abattage en masse d'un grand nombre d'individus (Driver, 1990). Des épisodes de chasses communautaires passés peuvent donc produire des palimpsestes d'occupations qui ne sont pas « monospécifiques ». Par conséquence, l'absence de chasse communautaire ne peut être prouvée sur la base de faunes diversifiées.

La sélection des proies est un problème complexe qu'il est difficile de corréler à des capacités cognitives, techniques ou sociales. De plus, la sélection des proies et le spectre de la diète sont influencés par des paramètres démographiques (e.g., Marean et Assefa, 1999 ; Stiner, 2001) et sont sujets à des variations saisonnières (e.g., Driver, 1990 ; Rendu *et al.*, sous presse). Certains types de stratégies de subsistance, comme l'abattage en masse de grands troupeaux et l'anticipation des mouvements des proies, peuvent effectivement être corrélés à des comportements complexes, mais la « modernité » de la chasse spécialisée et de la chasse communautaire reste incertaine (Speth, 2004).

Il est très probable que les changements dans les archéofaunes résultent d'une combinaison entre sélection délibérée des proies et variations dans l'abondance naturelle des différents taxons. Néanmoins, dans le cadre de notre étude, nous avons montré que les changements fauniques observés peuvent être essentiellement expliqués par une adaptation des groupes humains à des changements environnementaux. Les néandertaliens et les premiers hommes anatomiquement modernes du sud-ouest de la France étaient bien intégrés dans leurs écosystèmes, au point qu'ils ne se sont pas affranchis des changements environnementaux dans le sens où ils semblent avoir chassé les proies les plus abondantes dans leur environnement. La sélection délibérée des proies peut être particulièrement difficile à repérer (cf. *supra*) mais il n'y a, à l'heure actuelle, aucune preuve d'une sélection des proies particulière par les hommes du Paléolithique moyen et supérieur ancien. Les proportions importantes de Renne dans certaines US peuvent être

... « MODERNITÉ CULTURELLE »

entièrement expliquées par les changements climatiques, un argument déjà développé par Grayson et Delpech (Grayson *et al.*, 2001 ; Grayson et Delpech, 2002, 2006).

Le Moustérien à denticulés de débitage Discoïde montre néanmoins comment les groupes humains ont pu, d'une certaine manière, sélectionner leurs proies en s'adaptant à des dynamiques saisonnières dans les communautés d'Ongulés.

Nous pensons que la complexité des stratégies de subsistance mises en œuvre par les groupes humains est conditionnée par les propriétés des écosystèmes : la chasse communautaire est plus efficace dans des écosystèmes hautement saisonniers et l'abattage en masse de larges troupeaux n'est possible que si des espèces grégaires sont présentes en abondance. L'absence de telles stratégies de subsistance ne peut être considérée comme une infériorité technique ou cognitive des groupes humains. En réalité, Rendu et collaborateurs (sous presse) ont même souligné récemment que la chasse communautaire de larges troupeaux est prouvée pour plusieurs ensembles moustériens, mais jamais pour le Paléolithique supérieur ancien (*contra* Mellars, 1996, 2004).

Les groupes humains du Paléolithique moyen et supérieur ancien ont su s'adapter à des environnements différents et à des paysages contrastés, sans nécessairement modifier les caractéristiques principales de leurs productions lithiques, comme le montre la variabilité intra-technocomplexe des faunes. Cependant notre étude n'inclut pas de véritables technocomplexes culturels, mais seulement stratigraphiques, et n'inclut que la sphère technique lithique : elle ne fait donc qu'effleurer la complexité des systèmes techniques passés et la question de l'interaction entre changements environnementaux et techniques reste ouverte (mais voir Discamps *et al.*, sous presse pour la transition Paléolithique moyen – supérieur).

Nous espérons que l'investigation menée dans ce travail sur la composante environnementale des faunes chassées contribuera dans le futur à mieux comprendre l'évolution des stratégies de subsistance des groupes humains.

2.1 DESCRIPTION GÉNÉRALE

La paléodémographie des hyènes est estimée par l'analyse de la distribution chronologique des sites à hyènes (classifiés en tant que repaires « R » ou sites de présence « P », cf. Chapitre II.2). Pour un grand quart sud-ouest de la France, parmi l'ensemble des sites inventoriés, 189 US (de 86 sites) fournissent des informations chronologiques qui permettent de les placer plus précisément au sein du Pléistocène supérieur (Fig. III.21).

Afin de faciliter l'analyse, les US sont rassemblées par grandes régions géographiques. Ces dernières ont été définies arbitrairement selon les zones de concentration en sites à hyènes tout en veillant à conserver un découpage le plus cohérent possible avec les caractéristiques topographiques et géographiques générales des régions (Fig. III.21) :

- F1 (≈ Poitou, Anjou, Touraine)
- F2 (≈ Charentes)
- F3 (≈ Gironde, Entre-deux-Mers)
- F4 (≈ Périgord)
- F5 (≈ Causses du Quercy, Agenais)
- F6 (≈ Landes, Chalosse)
- F7 (≈ Pyrénées occidentales, Pays basque)
- F8 (≈ Pyrénées centrales, Ariège)
- F9 (≈ Languedoc)

La répartition géographique des zones de concentrations en sites à hyènes est peu porteuse d'informations : elle est essentiellement fonction de l'extension des zones karstiques (cf. Discamps, 2008) et de l'historique des recherches menées dans les différentes régions. Par exemple, la forte concentration de sites à hyènes en Charentes est probablement à relier à la fois aux propriétés géomorphologiques du karst charentais (petites cavités ?) mais aussi à l'intensité des prospections menées dans cette région par J.-F. Tournepiche (Musée d'Angoulême). Par conséquent, notre analyse de l'histoire des populations d'hyènes se concentrera sur la dimension temporelle plutôt que spatiale. Les informations chronologiques exploitées sont issues de nombreux travaux antérieurs,

mais seule une sélection des principaux sera ici citée pour chaque site, en privilégiant les références à caractère monographique où le lecteur pourra se reporter pour une bibliographie plus exhaustive. À ces données bibliographiques se sont ajoutées dix nouvelles datations radiocarbone obtenues dans le cadre de ce travail sur plusieurs gisements clés du Sud-Ouest de la France (Tabl. III.3).

Dans les pages suivantes, la chronologie de chaque US sera évaluée, pour chaque région, sous la forme de figures résumées :

A) Sur les pages de gauche (page 132 à page 160), sont fournies l'ensemble des données chronologiques à disposition pour chaque US (attribution chronoculturelle des industries associées, datations physiques absolues, etc). Ces figures ont toutes été construites sur le même modèle dont les clés de lecture sont données en Fig. III.22. Ces schémas synthétiques offrent au lecteur une vision des données chronologiques intégrées dans les modèles bayésiens (informations *a priori*).

B) Sur les pages de droite (page 133 à page 161), est exposée la distribution de probabilités de chaque US à l'issue des modélisations bayésiennes (informations *a posteriori*). Ce sont ces distributions de probabilités qui seront par la suite exploitées pour les estimations paléodémographiques.

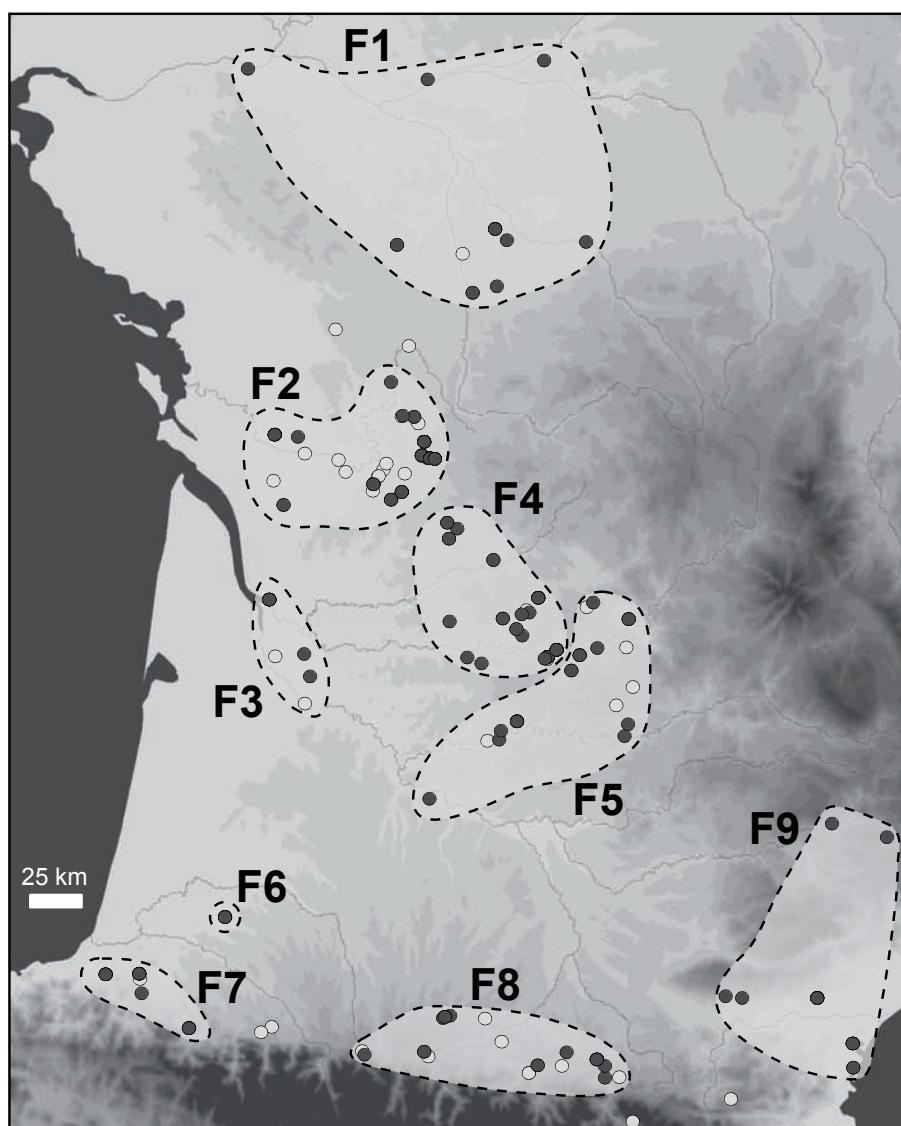


Fig. III.21 : Carte de répartition des sites à hyènes dans le Sud-Ouest, avec (cercles gris) ou sans (cercles blancs) éléments de datations. Les pointillés délimitent les différentes régions arbitraires (numérotées de F1 à F9) utilisées pour l'analyse paléodémographique.

Site (position)	Code laboratoire	Date	$\delta^{13}C$	Taxon
Camiac (D7-16)	OxA-23087	35600 ± 700	-19,86	Mégacéros
Camiac (D2-2)	OxA-23088	38000 ± 900	-19,05	Mégacéros
Camiac (B2-72)	Ly-6981	40000 ± 1600	N.C.	Cheval
Camiac (D2-19)	Ly-6982	37600 ± 1200	N.C.	Rhinocéros
Camiac (E4-80)	Ly-6983	39400 ± 1500	N.C.	Boviné
Chauverie (sup.)	OxA-23693	49000 ± 3400	-17,8	Renne
Chauverie (inf.)	OxA-24096	50000 ± 3900	-19,6	Boviné
Igue du Gral (z = 205)	OxA-20763	31990 ± 240	-18,8	Hyène
Plumettes (c. II)	OxA-23085	40600 ± 1200	-19,23	Mégacéros
Plumettes (c. IV)	OxA-23086	48700 ± 3300	-17,38	Mégacéros

Tabl. III.3 : Datations de repaires d'hyènes obtenues dans le cadre de ce travail. Financements : PCR A. Delagnes (dates de la Chauverie OxA-), Artemis/PACEA (dates de Camiac Ly-), programme Oxford A. Stuart et A. Lister (autres dates OxA-). N.C = non communiqué.

Chaque site est représenté par un rectangle grisé. Chaque US est représentée par un rectangle clair selon sa position stratigraphique (en ordre chronologique, vers le haut de page = base de séquence).

Catégories d'informations :

en noir = éléments de datations concernant l'US

en gris = éléments de datations concernant une autre US, ou dont la corrélation avec l'US est incertaine

en pointillés = attributions chronoculturelles incertaines

Flèches : terminus post et ante quem

Blocs : attribution chronoculturelle des industries associées

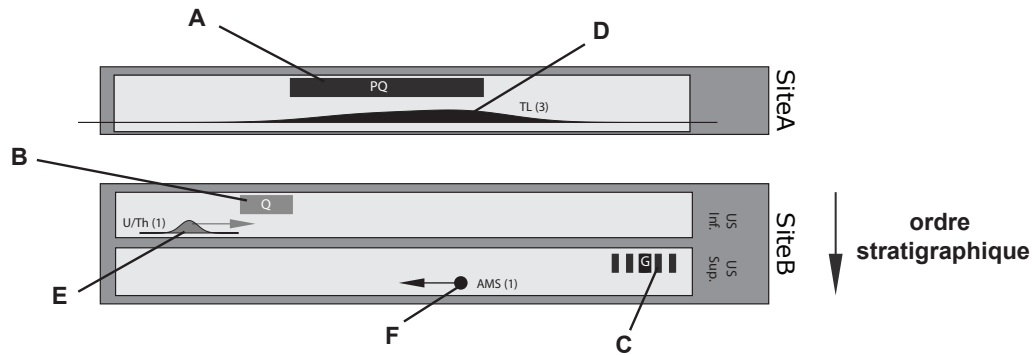
(texte en blanc : M = Moustérien indéterminé ; AQ = Moustérien AnteQuina ; Q = Moustérien Quina ; PQ = Moustérien PostQuina ; C = Châtelperronien ; A = Aurignacien ; G = Gravettien ; S = Solutréen ; B = Badegoulien ; Ma = Magdalénien)

ou biostratigraphie (texte en blanc : MIS attribué)

Distribution de probabilités : somme des datations physiques absolues

en noir : méthode ; ESR, TL, U/Th, ESR, AMS, CONV = C14 comptage conventionnel, C14 = C14 comptage inconnu
entre parenthèses : nombre de dates

Points avec flèche : datations C14 de type "> 35000"



Représentation des attributions chronoculturelles :

Exemple A : industrie moustérienne PostQuina associée

Trait continu = attribution chronoculturelle certaine
Couleur noire = corrélation avec l'US certaine

Exemple B : éléments Quina potentiellement remaniés

Trait continu = attribution chronoculturelle certaine
Couleur grise = corrélation avec l'US incertaine

Exemple C : industrie associée, peut-être gravettienne ?

Trait discontinu = attribution chronoculturelle incertaine
Couleur noire = corrélation avec l'US certaine

Représentation des datations absolues :

Exemple D : somme de 3 dates TL
Couleur noire : corrélation avec l'US certaine

Exemple E : plancher stalagmitique daté sous l'US

Couleur grise = corrélation avec l'US incertaine
Flèche vers la droite = terminus post quem

Exemple F : datation C14 type "> 45000"

Couleur noire = corrélation avec l'US certaine
Flèche vers la gauche = terminus ante quem

Fig. III.22 : Légende détaillée des figures paléodémographiques des pages de gauche (Fig. III.27, Fig. III.29, Fig. III.32, Fig. III.35, Fig. III.37, Fig. III.39, Fig. III.42, Fig. III.45).

2.2 CHRONOLOGIE DES US PAR RÉGIONS

Région F1

La région F1 inclut 11 sites (Tabl. III.4 et Fig. III.23) qui ont livré 6 US R et 11 US P (Fig. III.24 et Fig. III.25). Elle contient un nombre conséquent de repaires bien datés. Les sites les plus au Nord sont isolés géographiquement (Vall, Pail, REP), ce qui pourrait être problématique, mais leur positionnement chronologique est trop peu précis pour véritablement influencer notre vision du peuplement de la région. Pour la séquence des Cottés, les datations disponibles ont été réalisées sur les anciennes collections et la concordance entre les couches définies anciennement (fouilles Pradel) et les US des nouvelles fouilles (fouilles Soressi) est incertaine.

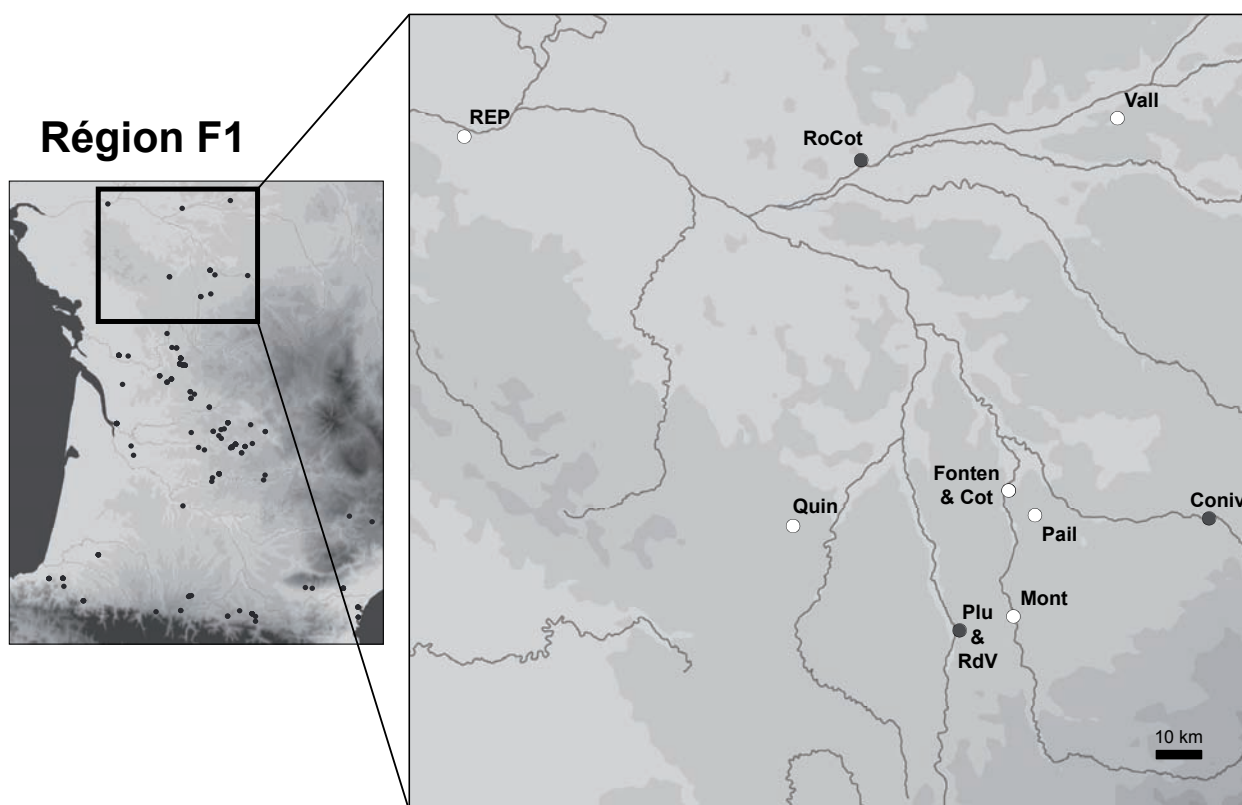


Fig. III.23 : Carte de répartition des sites de la région F1. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaire). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Code	Site	Principales références
Coniv	Conives	Fourvel, 2007, 2008
Cot	Cottés (Les)	Bouchud, 1961 ; Soressi <i>et al.</i> , 2010
Fonten	Fontenioux	Pradel, 1952 ; Dujardin et Tymula, 2005
Mont	Montmorillon ou Piscine (la)	Delpech, 1983
Pail	Pailler (grotte), La vieille grange, Merigny	Marquet, 1982
Plu	Plumettes (Les)	Airvaux, 1987 ; Beauval, 1997 ; Beauval et Morin, 2010
Quin	Quinçay ou Grande Roche de la Plématrie (la)	Lavaud-Girard, 1987 ; Lévêque, 1987
REP	Roc en Pail	Joly, 1961 ; Marquet, 1982
RoCot	Roche Cotard I (Grotte Francois d'Achon)	Marquet <i>et al.</i> , 1997
RdV	Rochers-de-Villeneuve (Les)	Beauval <i>et al.</i> , 2005, 2006 ; Beauval et Morin, 2010
Vall	Vallières-Les-Grandes	Marquet, 1982

Tabl. III.4 : Liste des sites à hyènes de la région F1 avec des éléments de datations.

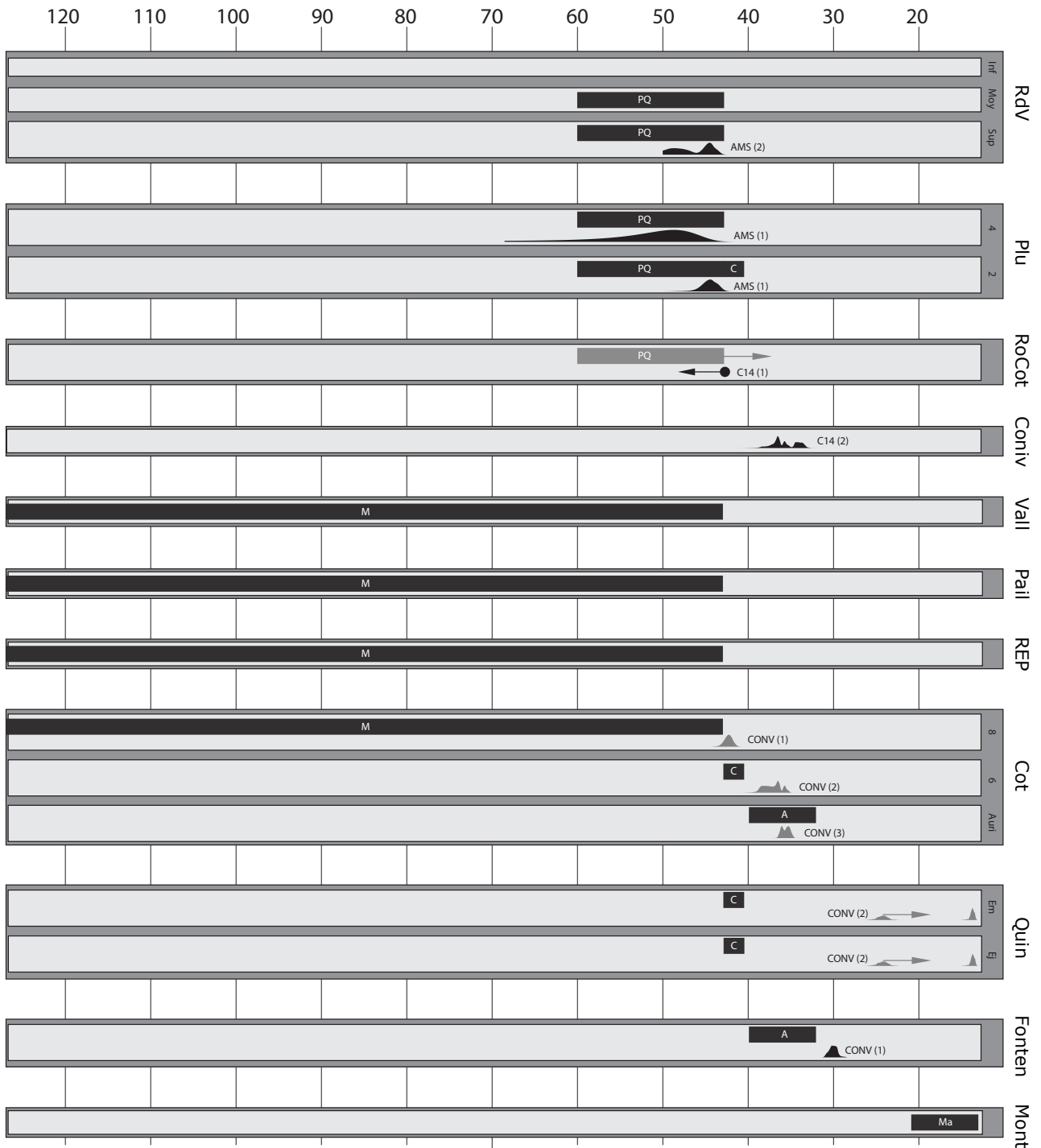


Fig. III.24 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F1, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

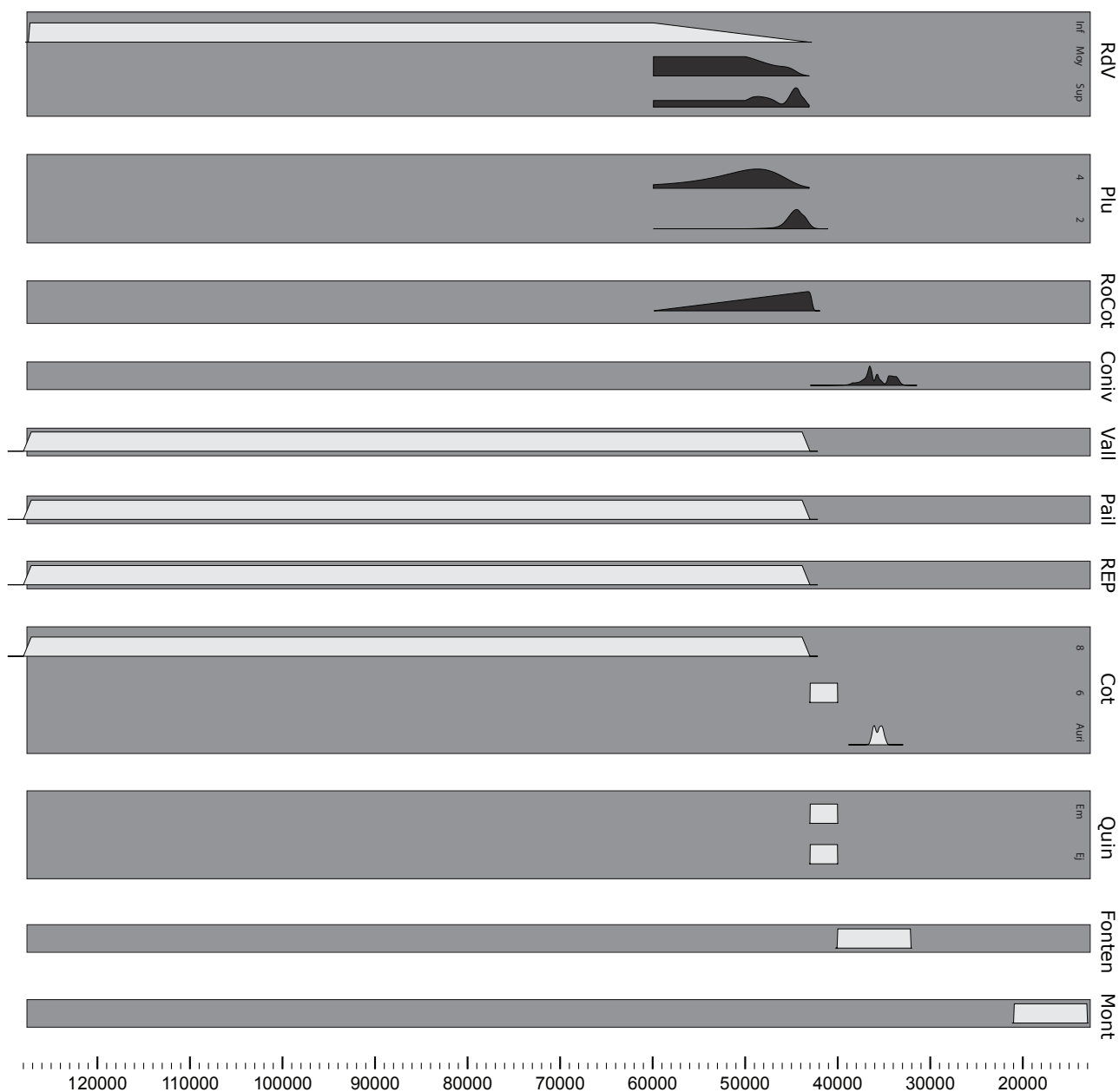


Fig. III.25 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F1. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.

Région F2

La région F2 est la plus riche en repaires d'hyènes. Elle inclut 18 sites (Tabl. III.5 et Fig. III.26) qui ont livré 12 US R et 37 US P (Fig. III.27, Fig. III.28, Fig. III.29 et Fig. III.30). La datation de plusieurs repaires reste peu précise (BD4, FontO, Roch).

Même si certains arguments biostratigraphiques pourraient être avancés pour placer Rochelot dans le stade 5, ils reposent essentiellement sur le caractère tempéré de la faune plutôt que sur le degré d'évolution des taxons (Tournepiche *et al.*, 1996 ; Tournepiche et Couture, 1999 ; mais voir Discamps, 2008 pour une comparaison des données biométriques sur le Cheval et l'Hyène avec d'autres gisements). Ces informations ne sont donc pas incluses dans les modèles bayésiens (cf. Chapitre II.1).

Les restes d'Hyène de la carrière de Barro et la grotte de la Cave Chaude manquent d'informations sur leurs contextes stratigraphiques, mais les datations ont été directement réalisées sur des ossements d'Hyène.

Il est difficile d'estimer la contemporanéité entre les restes d'Hyène de l'Aven du Charnier et l'occupation gravettienne de cette grotte, mais des dates directes sur ossements d'Hyène sont disponibles.

Pour Fontéchevade E1, les datations absolues ne sont que peu en accord avec l'attribution chrono-culturelle. L'une des datations AMS est également nettement plus vieille que les autres datations AMS et que la datation ESR. Au final, seule la datation ESR LU a été utilisée dans le modèle bayésien, mais au regard de ces problèmes de datations, le positionnement chronologique de cette US semble peu fiable. Le résultat du modèle bayésien pour l'US C, en partie conditionné par le positionnement chronologique de l'US E1, est également discutable.

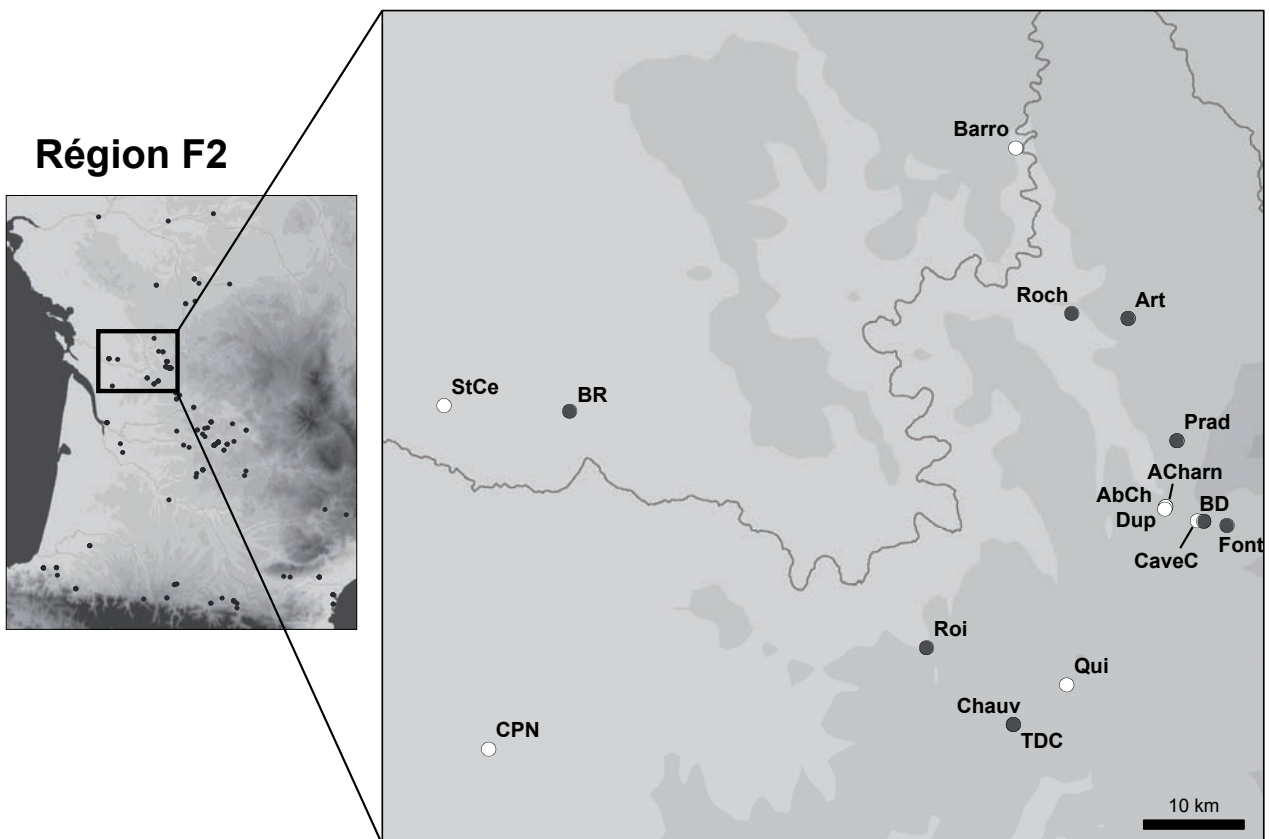


Fig. III.26 : Carte de répartition des sites de la région F2. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaire). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Code	Site	Principales références
AbCh	Abri du chasseur	Paletta, 2005 ; Debénath, 2006
Art	Artenac	Delagnes <i>et al.</i> , 1999 ; Rasson, 2009
Barro	Barro (carrière de)	Tournepiche, 1996 ; Dujardin et Tymula, 2005
BR	Bois-Roche	Villa et Soressi, 2000 ; Villa <i>et al.</i> , 2004, 2010 ; Bourdillat, 2008
BD	Bourgeois-Delaunay (La Chaise)	David et Prat, 1965 ; Armand, 1998 ; Bertran, 1999 ; Couchoud, 2006 ; Debénath, 2006
CaveC	Cave chaude (grotte de la), Bois-du-Roc	Dujardin et Tymula, 2005
ACharn	Charnier (aven du) ou Les Garennes ou Vilhonneur	Airvaux <i>et al.</i> , 2006
Chauv	Chauverie (La)	Tournepiche, 2004 ; ce travail ; Delagnes, Annexe 1
Dup	Duport (Grotte) (La Chaise)	Bouvier <i>et al.</i> , 1969
Font	Fontchevade	Paletta, 2005 ; Dujardin et Tymula, 2005 ; Dibble <i>et al.</i> , 2006 ; Chase <i>et al.</i> , 2007, 2009
CPN	Jonzac (Chez Pinaud)	Airvaux, 2004 ; Jaubert <i>et al.</i> , 2008 ; Richards <i>et al.</i> , 2008
Prad	Pradelles (Les) ou Marillac	Maureille <i>et al.</i> , 2004 ; Costamagno <i>et al.</i> , 2005, 2006 ; Beauval in Maureille, 2006 ; Maureille, 2010
Qui	Quina (La) - amont	Debénath et Jelinek, 1990
Roch	Rochelot (grotte de) ou grotte de Saint-Angeau	Tournepiche <i>et al.</i> , 1996 ; Tournepiche et Couture, 1999
Roi	Rois (Les)	Renou, 2007 ; Michel <i>et al.</i> , 2008 ; Ramirez Rozzi <i>et al.</i> , 2009
StCe	Saint-Césaire ou La Roche à Pierrot	Lévêque, 1987 ; Ferrié, 2001 ; Morin, 2004, 2008 ; Morin <i>et al.</i> , 2005 ; Thiébaud, 2005 ; Bachellerie, 2011
TDC	Trou du Cluzeau (le)	Coiffard, 1913 ; Tournepiche <i>et al.</i> , 1995 ; Dujardin et Tymula, 2005

Tabl. III.5 : Liste des sites à hyènes de la région F2 avec des éléments de datations.

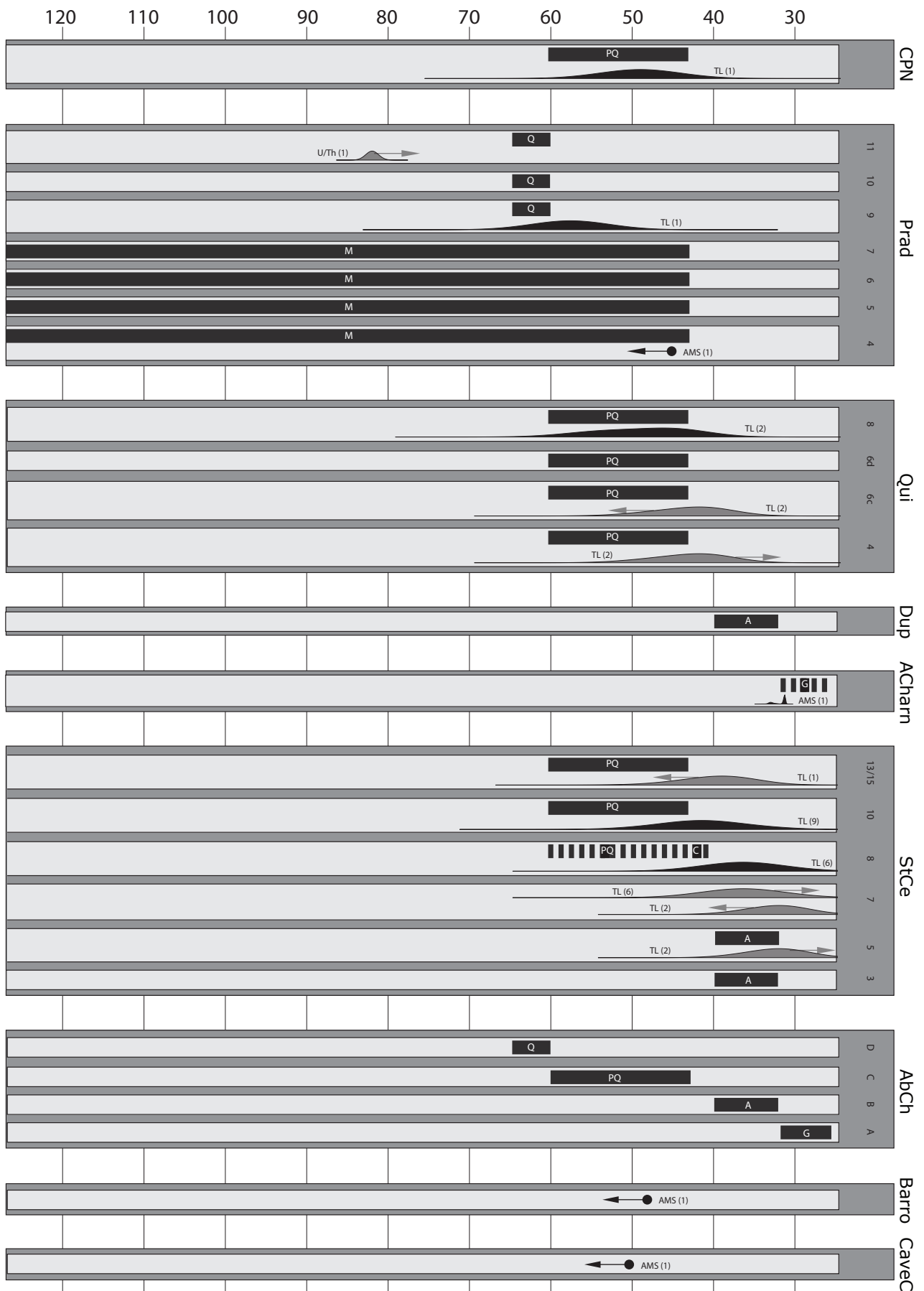


Fig. III.27 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F2, partie 1/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

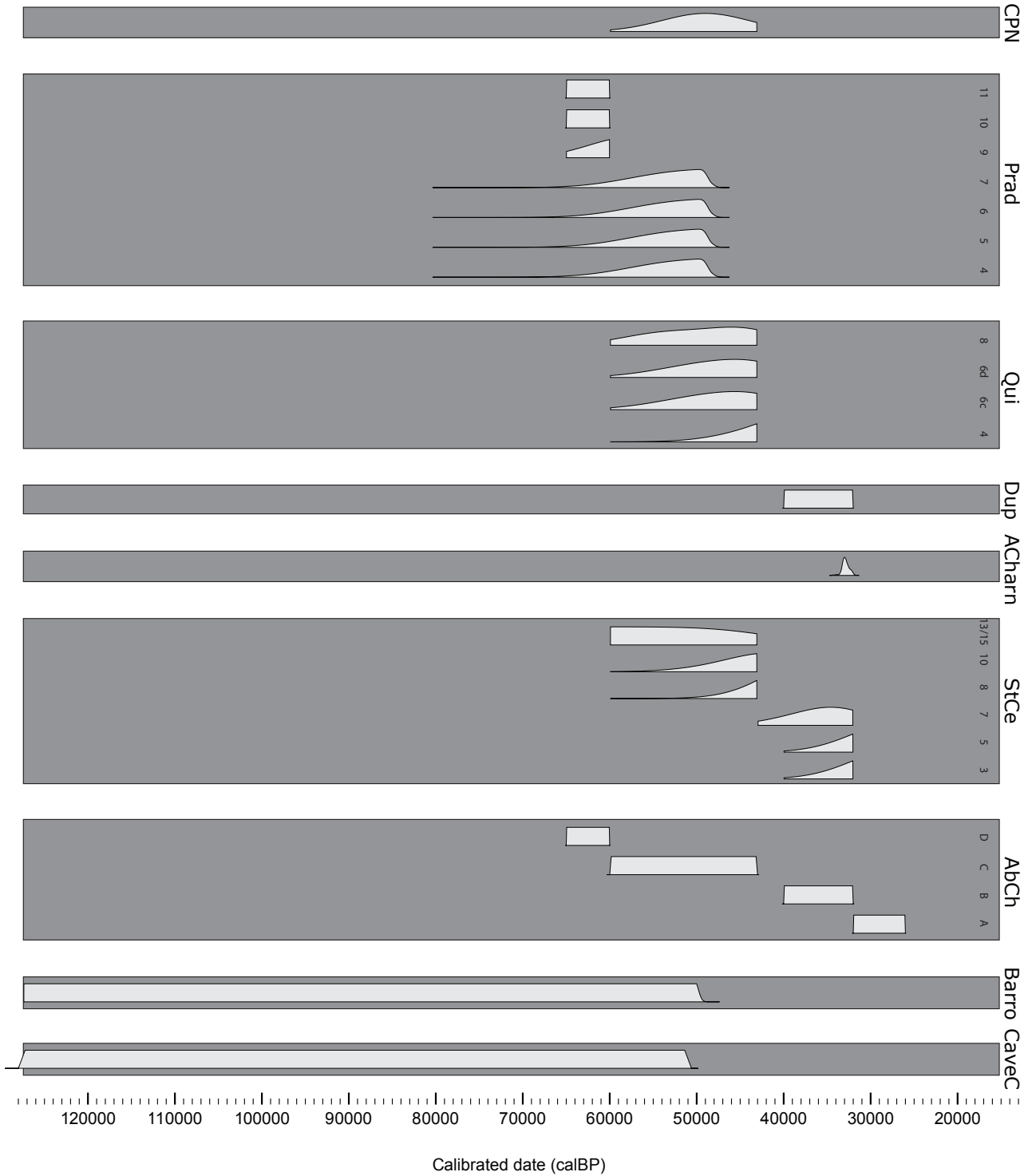


Fig. III.28 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F2, partie 1/2. US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.



Fig. III.29 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F2, partie 2/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

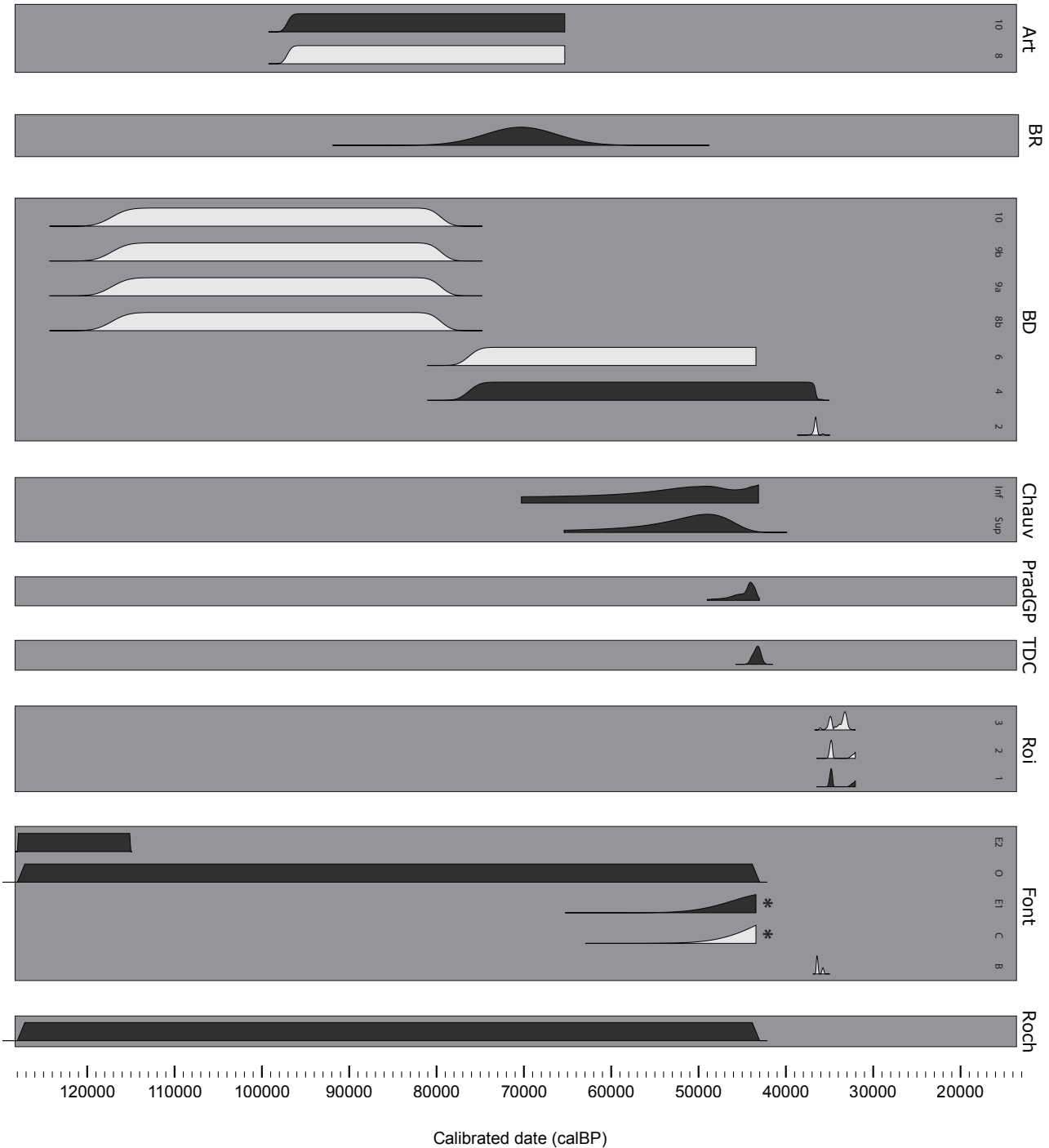


Fig. III.30 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F2, partie 2/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour lesquelles les résultats des modèles bayésiens sont peu fiables (cf. texte).

Région F3

La région F3 est pauvre en nombre de sites ($n = 4$, Tabl. III.6 et Fig. III.31), mais ils ont livré un nombre important de repaires d'hyènes (5 US) et 4 US P (Fig. III.32 et Fig. III.33). La séquence de Pair-non-Pair est particulièrement intéressante : elle a livré une succession d'occupations humaines (moustériennes, châtelperroniennes, aurignaciennes, gravettiennes...) avec des niveaux de repaires d'hyènes, retrouvés essentiellement en base de séquence. Cependant, chaque US intègre des éléments lithiques de toutes les périodes et aucune information chronologique robuste et précise ne peut donc en être tirée. Les niveaux d'occupations par l'Hyène sont plus vraisemblablement d'âge Moustérien et Châtelperronien, mais sans aucune certitude possible.

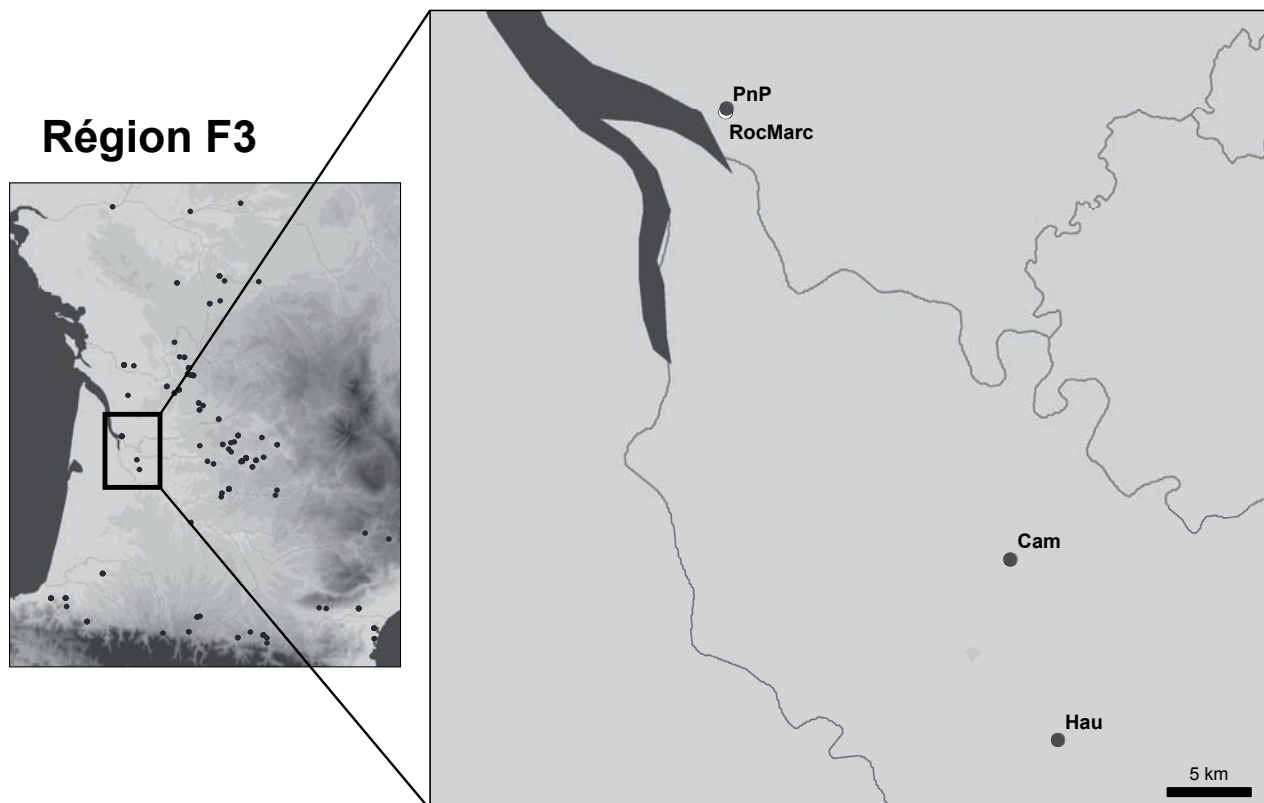


Fig. III.31 : Carte de répartition des sites de la région F3. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaire). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Code	Site	Principales références
Cam	Camiac ou cimenterie d'Espiet	Lenoir, 1980, 1990 ; Guadelli, 1987, 1989 ; Guadelli <i>et al.</i> , 1988 ; ce travail
Hau	Haurets	Malvesin-Fabre, 1948 ; Lenoir, 1983, 1990
PnP	Pair-non-Pair	Cheynier <i>et al.</i> , 1963 ; Suire, 1969 ; Lenoir, 1983, 1990 ; Lenoir <i>et al.</i> , 2006
RocMarc	Roc de Marcamps ou grotte des Fées	Delpech, 1983 ; Slott-Moller, 1988 ; Lenoir, 1993

Tabl. III.6 : Liste des sites à hyènes de la région F3 avec des éléments de datations.

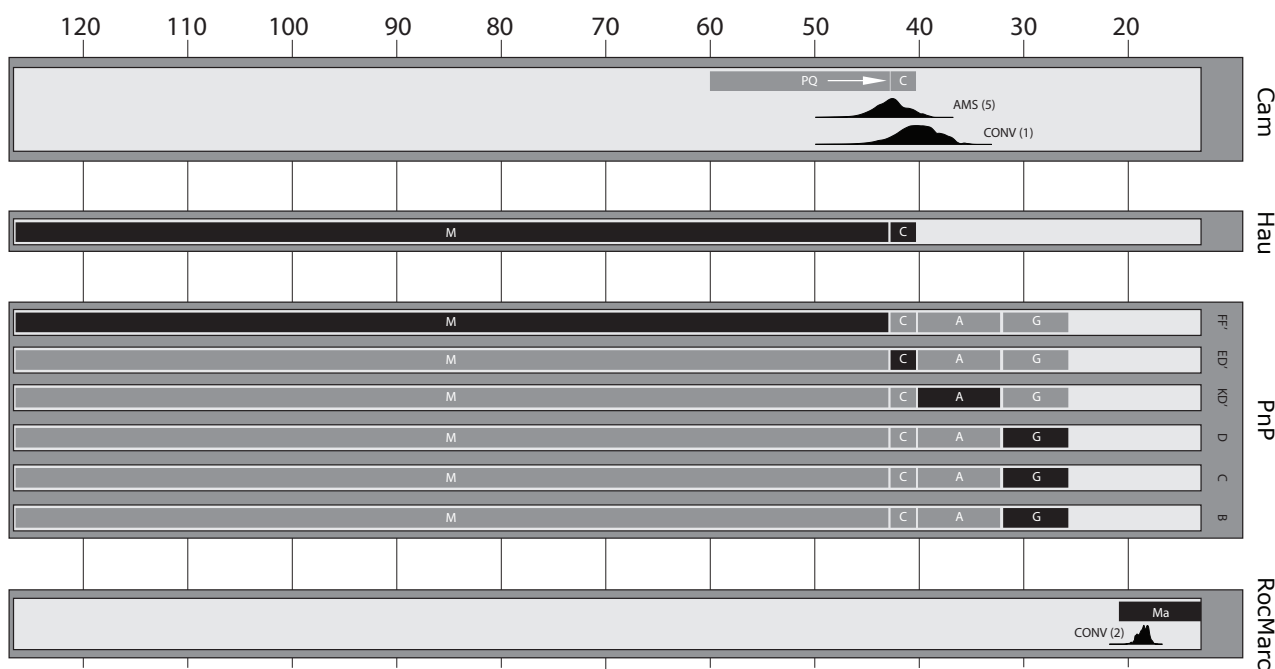


Fig. III.32 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F3, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

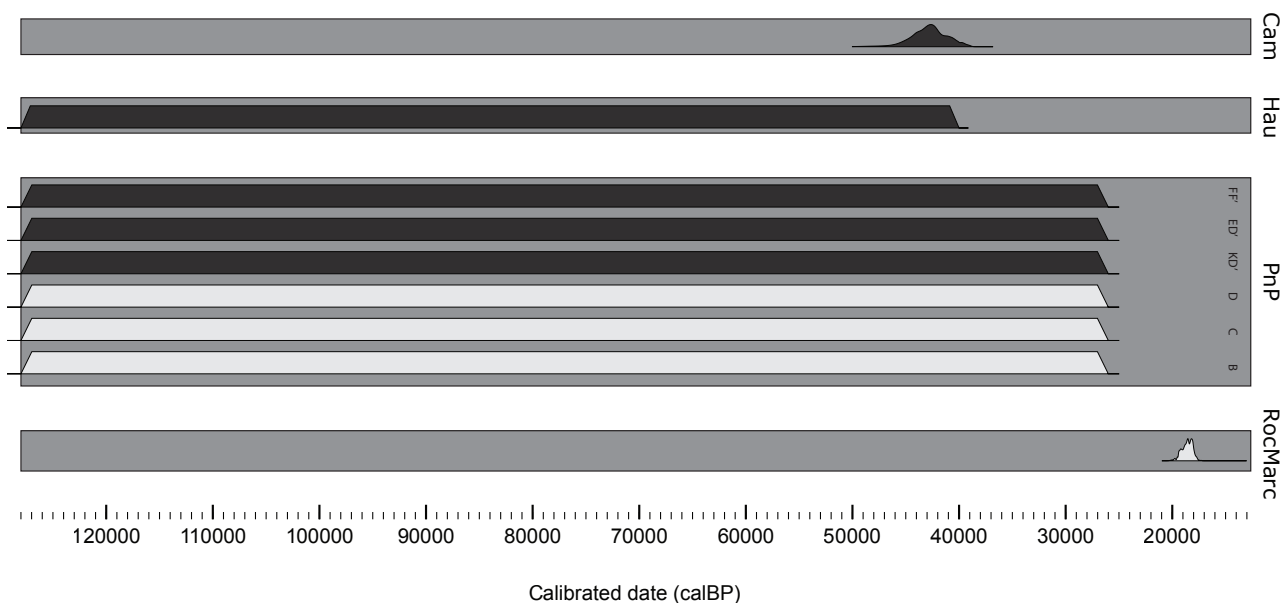


Fig. III.33 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F3. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.

Régions F4 et F5

Les régions F4 et F5 sont riches en nombre de sites (respectivement 19 et 11, Tabl. III.7, Tabl. III.8 et Fig. III.34) et en nombre d'US P (39 et 13) mais très peu de niveaux de repaires d'hyènes y sont connus (1 et 2, Fig. III.35, Fig. III.36, Fig. III.37, Fig. III.38, Fig. III.39 et Fig. III.40). En Périgord et en Quercy, l'occupation paraît donc différente : l'Hyène n'y est représentée le plus souvent que par quelques restes (dans des sites anthropiques) et quand elle est plus abondante, son action sur le stock osseux paraît limité (avens-pièges de la Berbie cf. Madelaine, 1999 ; Jaurens cf. Guérin, 1999, 2002 ; Coudoulous II cf. Costamagno, 1999b). Il est difficile de savoir s'il faut voir dans les caractéristiques de ce peuplement la conséquence d'une présence humaine plus importante, d'une différence géomorphologique (moins de petites cavités ?) ou le résultat d'une orientation différente des recherches et prospections entreprises dans ces régions.

Les datations AMS disponibles pour la couche 6 du Roc-de-Combe semblent légèrement trop récentes pour de l'Aurignacien. En conséquence, le résultat des modèles bayésiens est discutable, la distribution de probabilités des dates étant anormalement « tronquée » (US marquée d'un astérisque sur la Fig. III.40). Néanmoins, l'industrie lithique de la couche 6 du Roc-de-Combe est attribuée à l'Aurignacien récent classique (Michel, 2010), ce qui n'est pas en désaccord avec une position chronologique autour de 33 ka cal. BP (Michel, op. cit.).

Régions F4 et F5

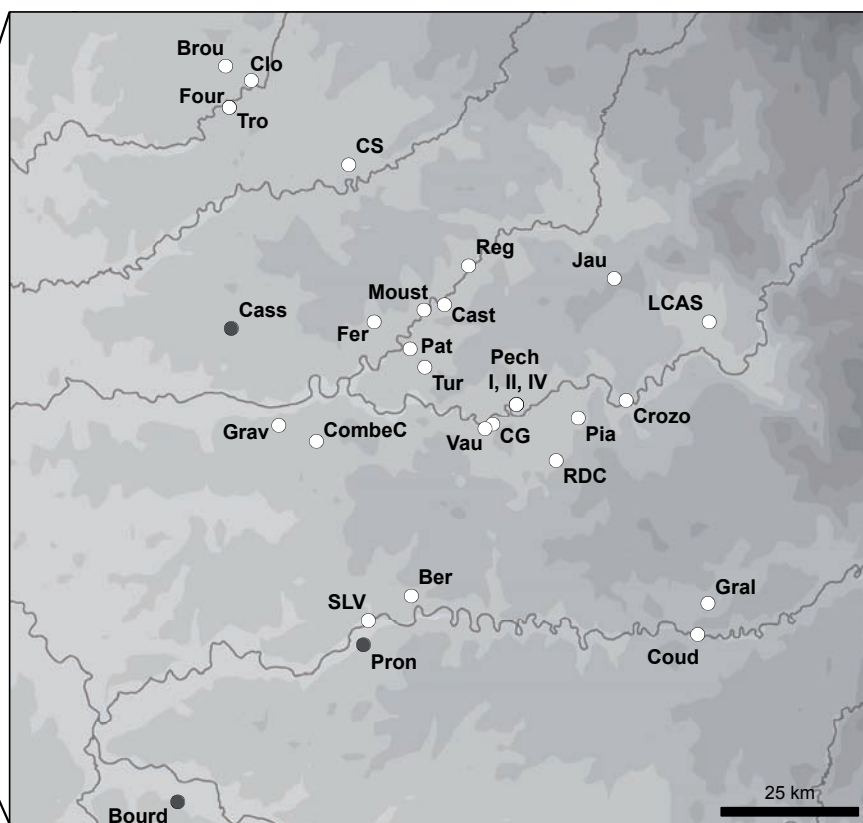
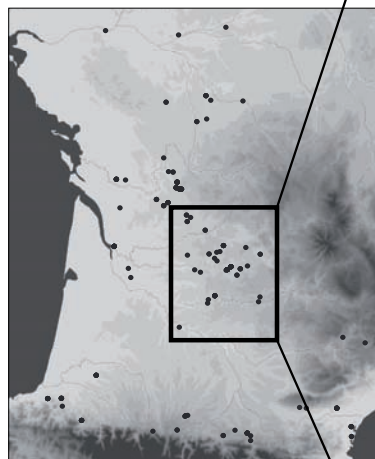


Fig. III.34 : Carte de répartition des sites des régions F4 et F5. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaire). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Code	Site	Principales références
Brou	Brouillaud	Lacorre, 1936 ; Geneste, 1985
Cass	Cassenade	Bordes, 1974 ; Bolo, 2004 ; Streit, 2004
Cast	Castanet (abri)	Villa <i>et al.</i> , 2004
Clo	Clos du prieur (le)	Madelaine, 2001
CombeC	Combe Capelle bas	Peyrony, 1943 ; Dibble et Lenoir, 1995 ; Valladas <i>et al.</i> , 2003
CG	Combe-Grenal	Laquay, 1981 ; Guadelli, 1987 ; Dibble <i>et al.</i> , 2009b
CS	Combe-Saunière	Castel, 1999, comm. pers. ; Villa <i>et al.</i> , 2004
Fer	Ferrassie (La)	Delpech, 1983 ; Delpech <i>et al.</i> , 2000 ; Bertran <i>et al.</i> , 2008
Four	Fourneau du Diable (le)	Madelaine, 1989 ; Fontana, 2001
Grav	Gravette (la)	Lacorre, 1960 ; Delporte, 1972
Moust	Moustier (le)	Lacorre, 1936 ; Soressi, 2002
Pat	Pataud (abri)	Vercoutère, 2004
PechI	Pech de l'Azé I	Soressi <i>et al.</i> , 2007, 2008 ; Rendu, 2010a
PechII	Pech de l'Azé II	Laquay, 1981 ; Grün <i>et al.</i> , 1999 ; McPherron <i>et al.</i> , 2001 ; Texier, 2006
PechIV	Pech de l'Azé IV	Laquay, 1981 ; McPherron <i>et al.</i> , 2001 ; Dibble <i>et al.</i> , 2009a
Reg	Regourdou	Delpech, 1996 ; Cavanhié, 2007
Tro	Trou de la Chèvre (le)	Arambourou et Jude, 1964
Tur	Turq (grotte de la) lieu dit l'abeille	Madelaine, 1991
Vau	Vaufrey (Grotte)	Rigaud <i>et al.</i> , 1988 ; Delpech, 1996

Tabl. III.7 : Liste des sites à hyènes de la région F4 avec des éléments de datations.

Code	Site	Principales références
Ber	Berbie (La)	Madelaine, 1999
Bourd	Bourdette	Chagneau, 1980, 1982 ; Le Tensorer, 1979 ; Discamps <i>et al.</i> , en prép.
LCAS	Chapelle aux Saints (La)	Guadelli, 1990b ; Beauval <i>et al.</i> , 2004 ; Beauval et Rendu, comm. pers.
Coud	Coudoulous II	Costamagno, 1999b ; Brugal, 2006 ; Théry-Parisot <i>et al.</i> , 2008
Crozo	Crozo Bastido	Watté, 2008
Gral	Igue du Gral	Castel <i>et al.</i> , 2008
Jau	Jaurens	Guérin, 1999, 2002
Pia	Piage (Le)	Champagne <i>et al.</i> , 1981 ; Bordes, 2002 ; Bordes <i>et al.</i> , 2008
Pron	Pronquière (La)	Le Tensorer, 1979 ; Turq <i>et al.</i> , 1999
RDC	Roc de Combe	Bordes, 2002, 2003, 2006 ; Grayson et Delpech, 2008 ; Michel, 2010 ; Soulier et Mallye, sous presse
SLV	Sous les Vignes	Turq <i>et al.</i> , 1999

Tabl. III.8 : Liste des sites à hyènes de la région F5 avec des éléments de datations.

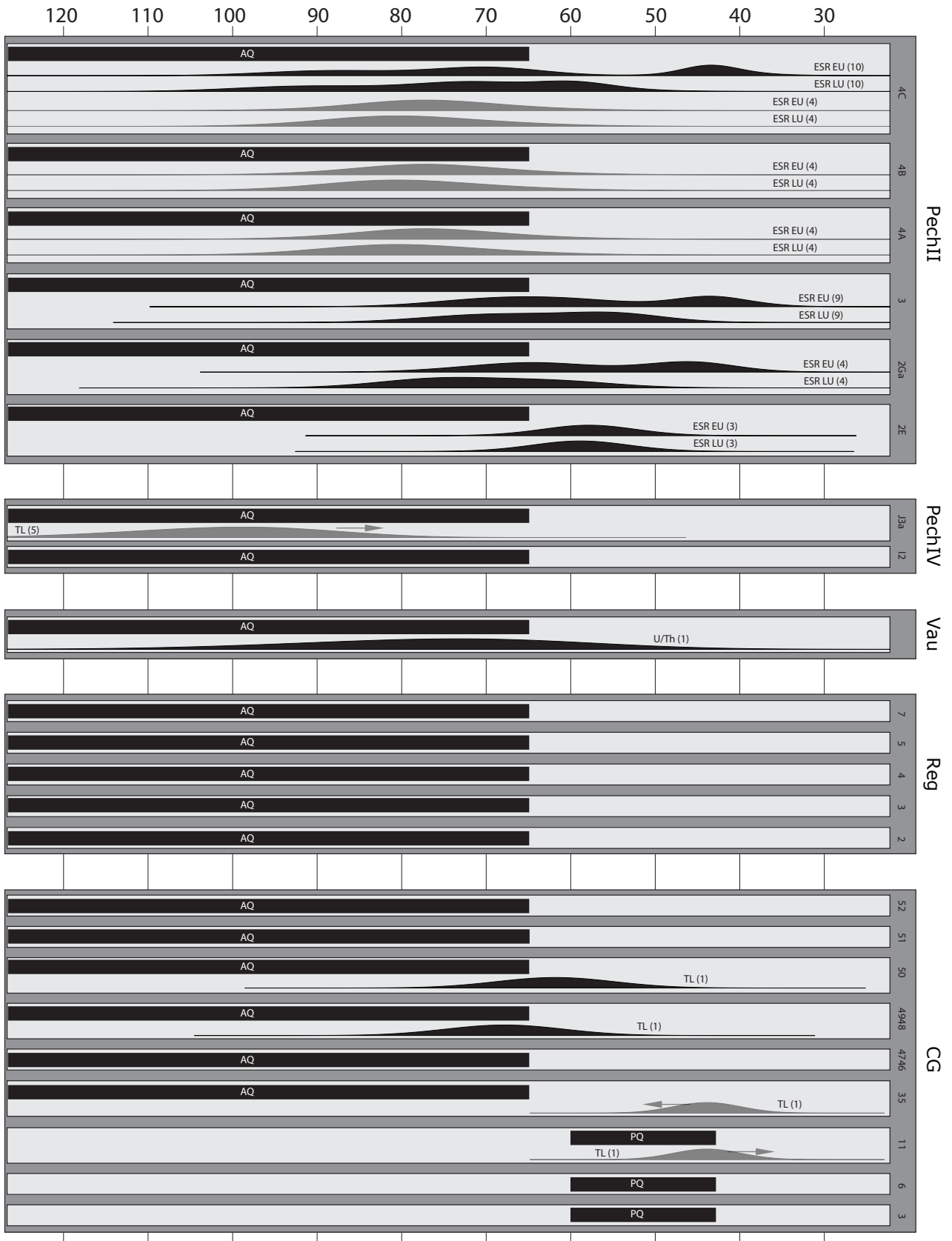


Fig. III.35 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F4, partie 1/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

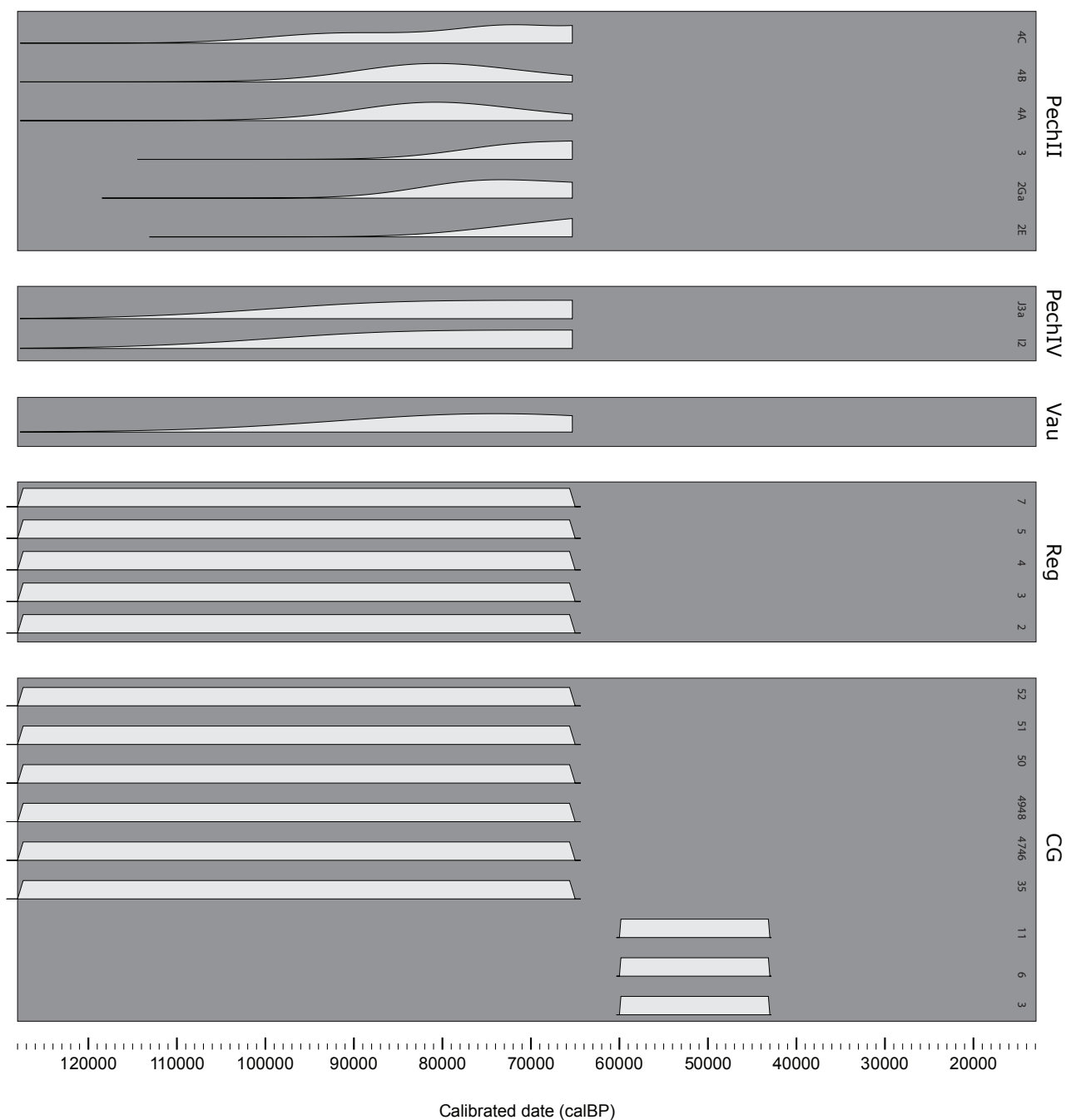


Fig. III.36 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F4, partie 1/2. US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.

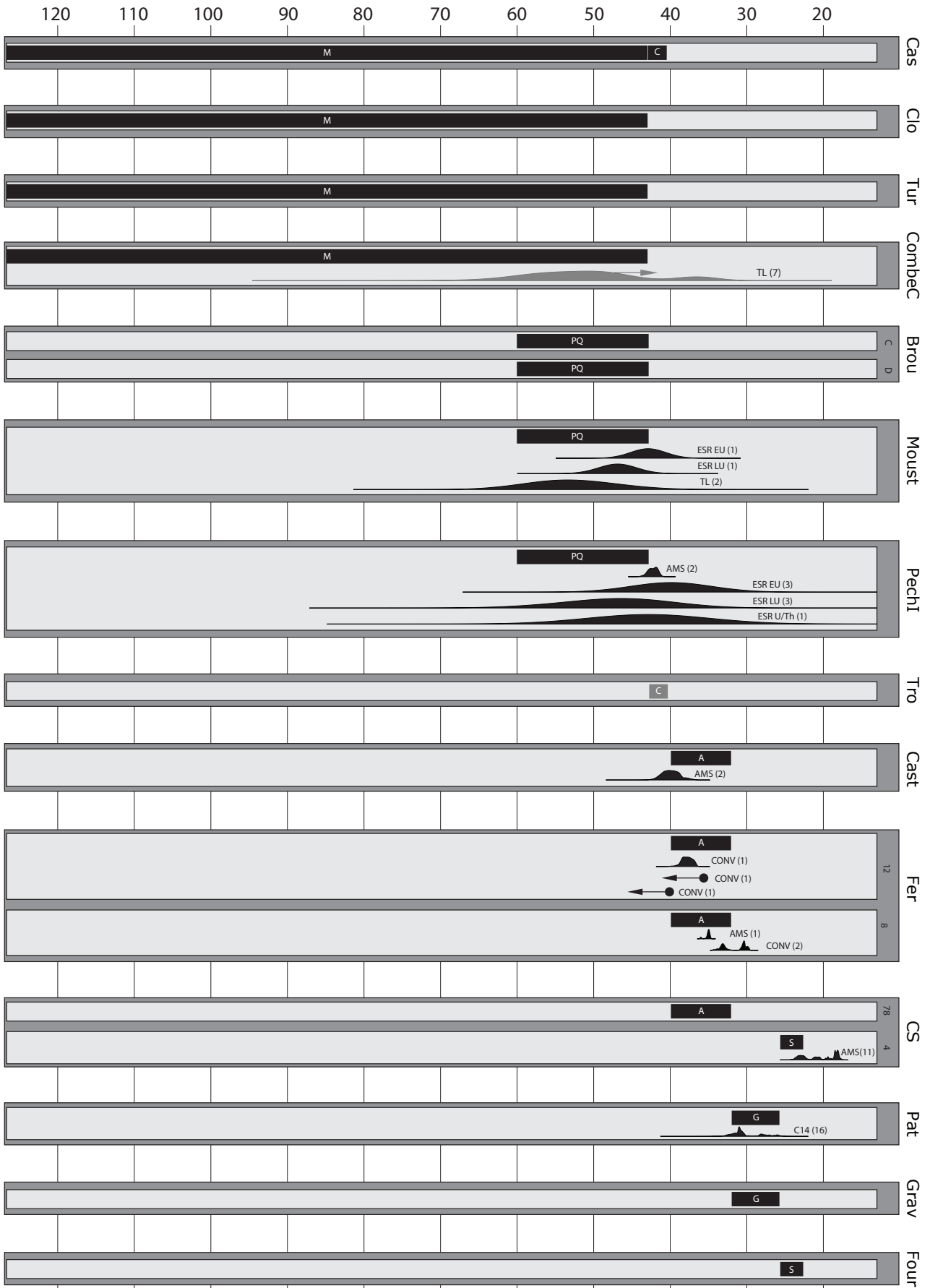


Fig. III.37 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F4, partie 2/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

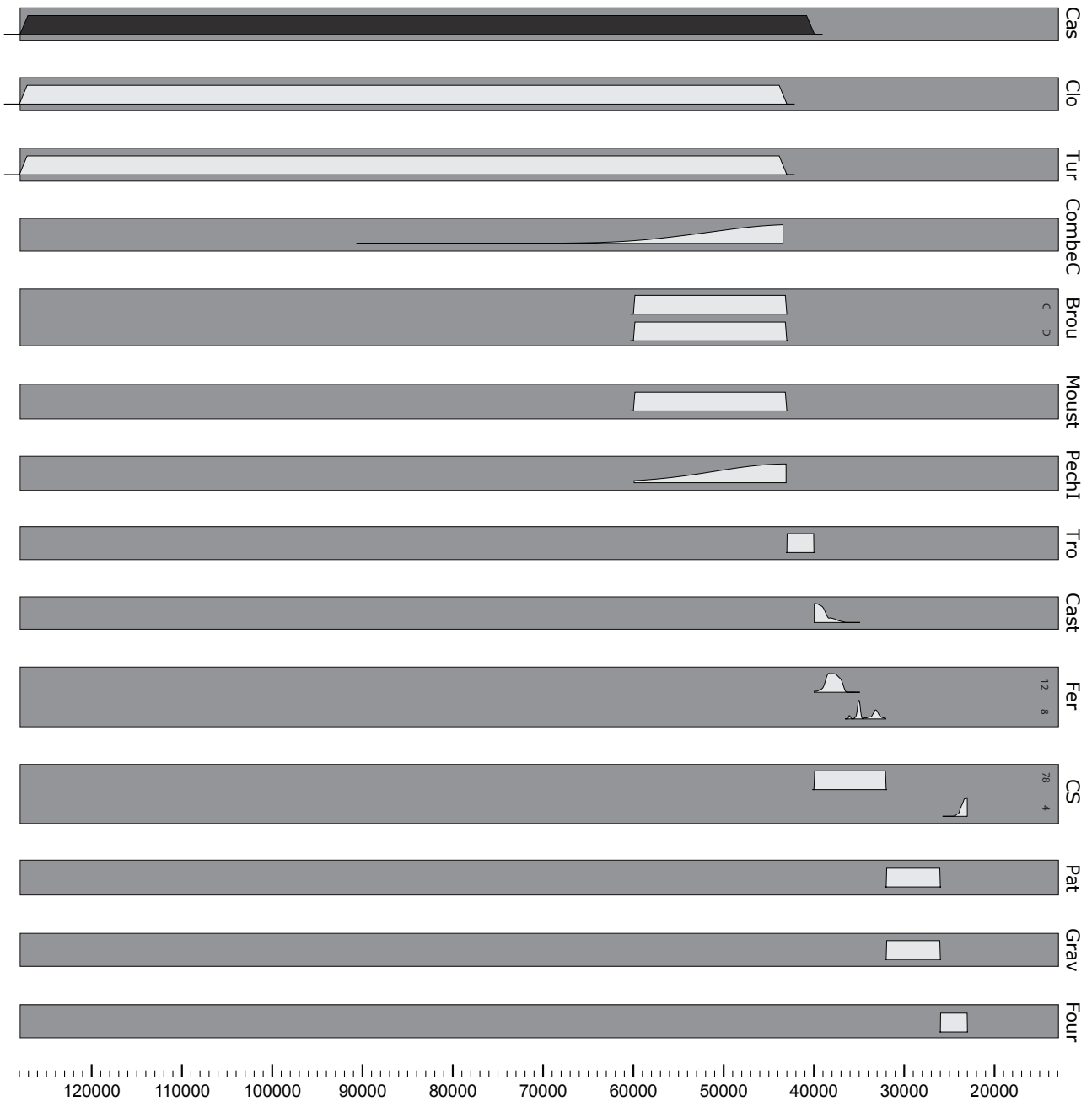


Fig. III.38 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F4, partie 2/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.

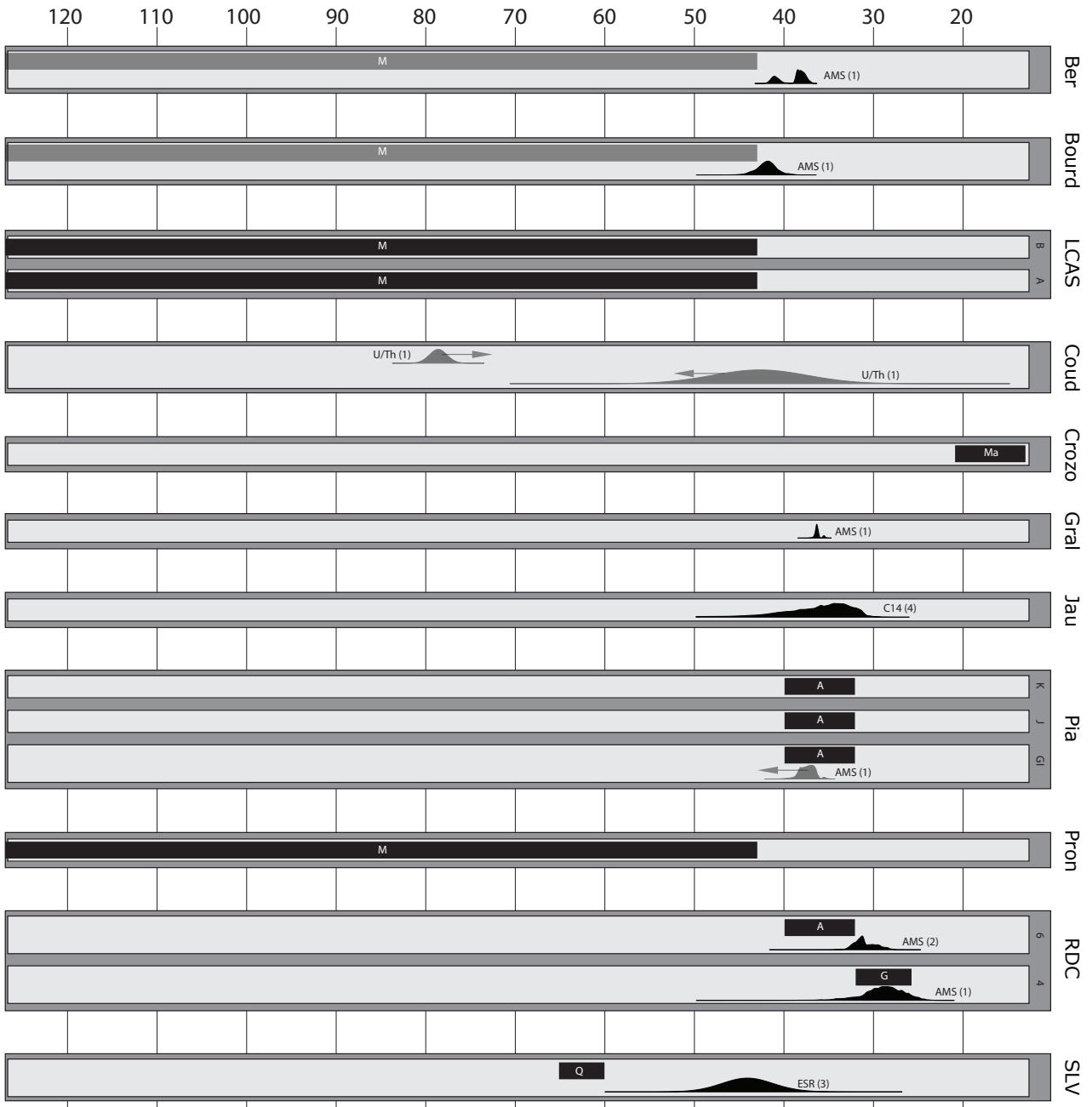


Fig. III.39 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F5, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

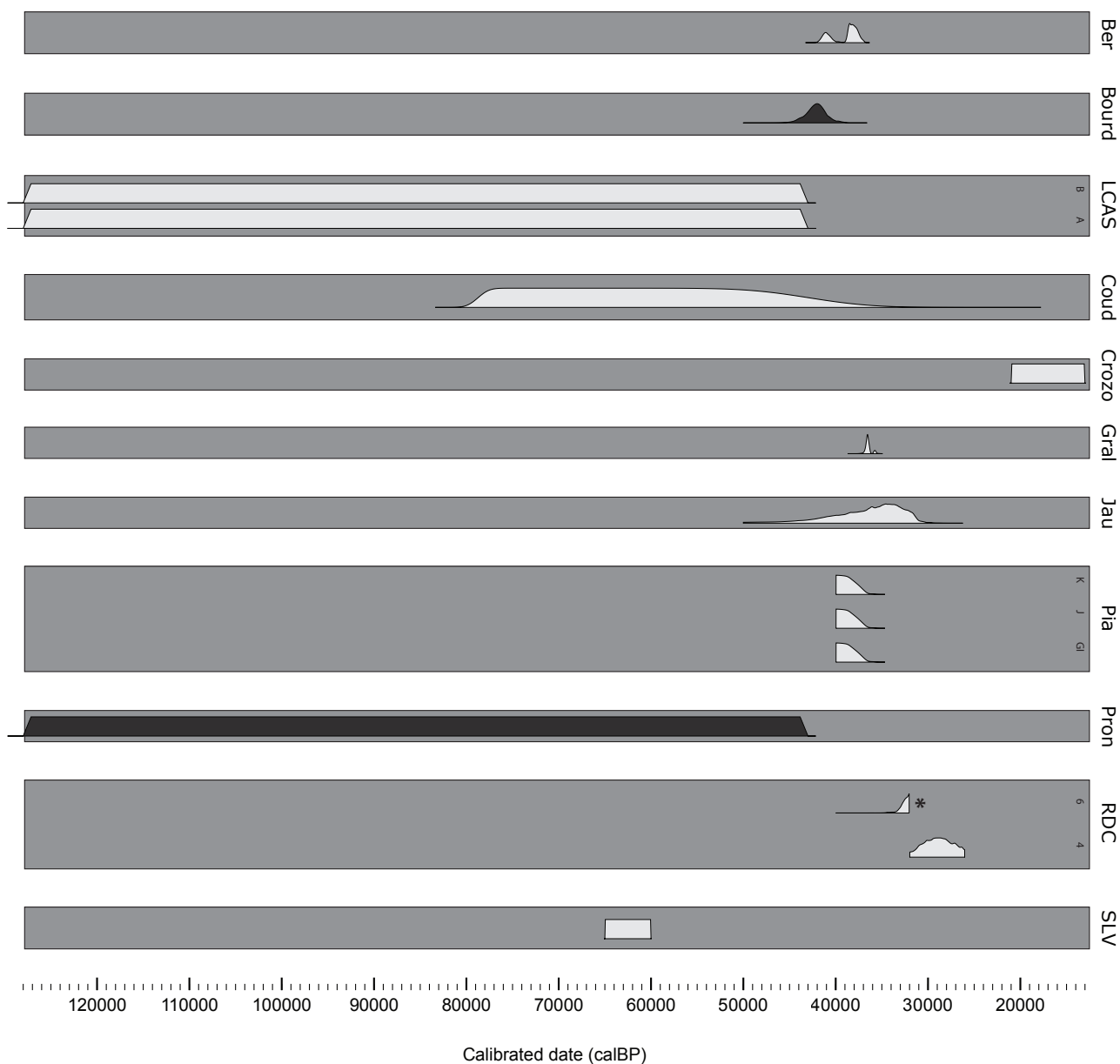


Fig. III.40 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F5. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour laquelle le résultat des modèles bayésiens est peu fiable (cf. texte).

Régions F6 et F7

Les régions F6 et F7 incluent respectivement 1 et 4 sites (Tabl. III.9 et Fig. III.41) qui ont livré respectivement 3 et 1 US R ; 2 et 16 US P (Fig. III.42 et Fig. III.43). La séquence de Brassempouy montre une succession d'occupations par les hyènes et les hommes bien calée dans le temps (Aurignacien ancien). Faute de publications détaillées, il n'a pas été possible de prendre en compte la possible présence de repaires d'Hyène dans d'autres locus de Brassempouy, dont le positionnement chronologique est différent (e.g. Abri Dubalen, Châtelperronien ? ; Bon, comm. pers.).

Les datations AMS disponibles pour la couche 4d d'Isturitz (Protoaurignacien) sont relativement anciennes (autour de 41-42 ka cal. BP) par rapport à l'attribution chrono-culturelle de l'US. Des datations, légèrement plus anciennes que celles obtenues en 4d (autour de 42 ka cal. BP), ont également été obtenues sur la couche 4c4, qui surmonte la 4d (Szmids *et al.*, 2010). Le résultat des modèles bayésiens est, en conséquence, peu fiable. L'US est ici positionnée chronologiquement autour de 40 ka cal. BP (Fig. III.43), en accord avec la limite chronologique inférieure établie pour le Protoaurignacien (cf. discussion dans l'aparté du Chapitre II.3 pour la justification de ce choix méthodologique).

Pour les régions F6 à F8, un découpage archéostratigraphique détaillé du Moustérien n'a pas été forcément réalisé pour toutes les périodes, les travaux menés sur les archéoséquences concernant essentiellement la partie septentrionale du Bassin aquitain (Jaubert, 2010 ; Jaubert, sous presse ; Jaubert *et al.*, sous presse ; cf. Chapitre II.1). En l'absence de datations absolues, la fourchette chronologique des US moustériennes de Gatzarria et de Olha est donc très large, entre 128 ka et 43 ka cal. BP. Il est important de souligner cette différence de résolution chronologique du Moustérien entre le nord et le sud du Bassin aquitain. Il est effectivement beaucoup plus délicat de discuter des dynamiques démographiques au Moustérien dans les régions F6 à F8, sauf lorsqu'une part significative des US dispose de datations absolues.

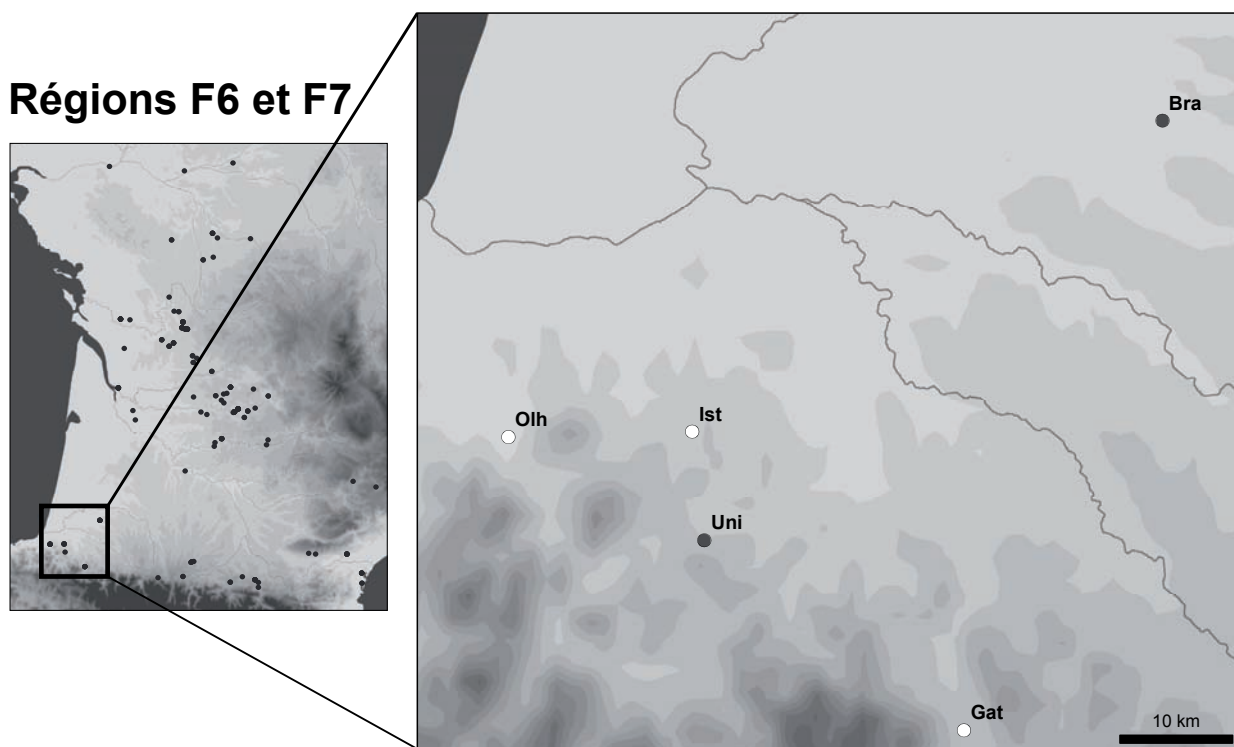


Fig. III.41 : Carte de répartition des sites des régions F6 et F7. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaire). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Code	Site	Principales références
Bra	Brassempouy (Grotte des Hyènes ou de Cro-Magnon)	Bon, 2002 ; Letourneux, 2003, 2005, 2007 ; Henry-Gambier <i>et al.</i> , 2004
Gat	Gatzarria (grotte de)	Lavaud, 1980 ; Ready, 2010
Ist	Isturitz	Bouchud, 1951 in Altuna, 1972 ; Normand <i>et al.</i> , 2007 ; Szmids <i>et al.</i> , 2010 ; Lacarrière <i>et al.</i> , 2011 ; Soulier <i>et al.</i> , sous presse
Olh	Olha (abri)	Passemard, 1920, 1921, 1936 in Altuna, 1972
Uni	Unikoté II	Michel, 2004, 2005 ; Anselmo, 2007 ; Mallye, 2007, comm. pers.

Tabl. III.9 : Liste des sites à hyènes des régions F6 (Brassempouy) et F7 (autres gisements) avec des éléments de datations.

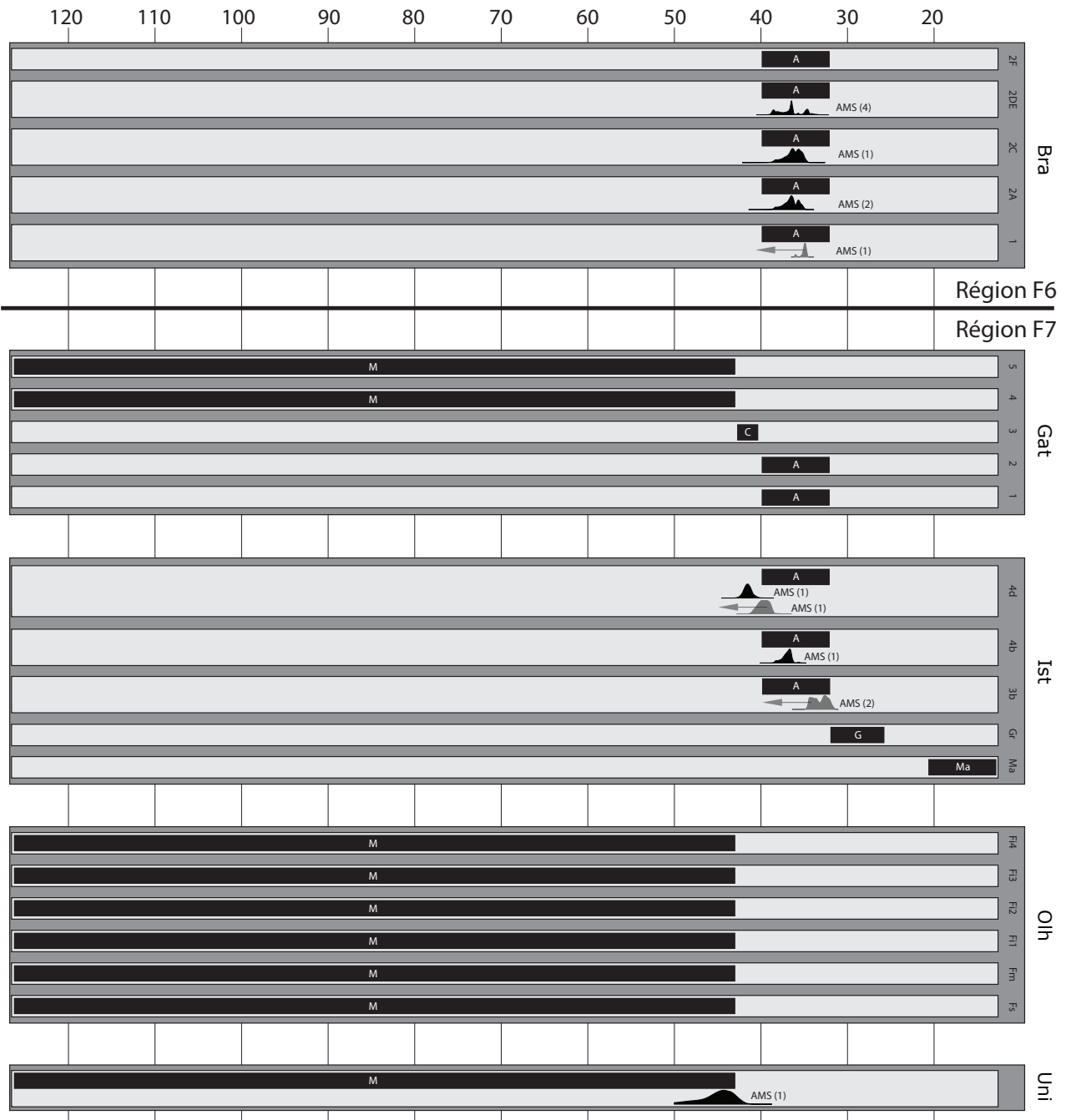


Fig. III.42 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes des régions F6 et F7, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

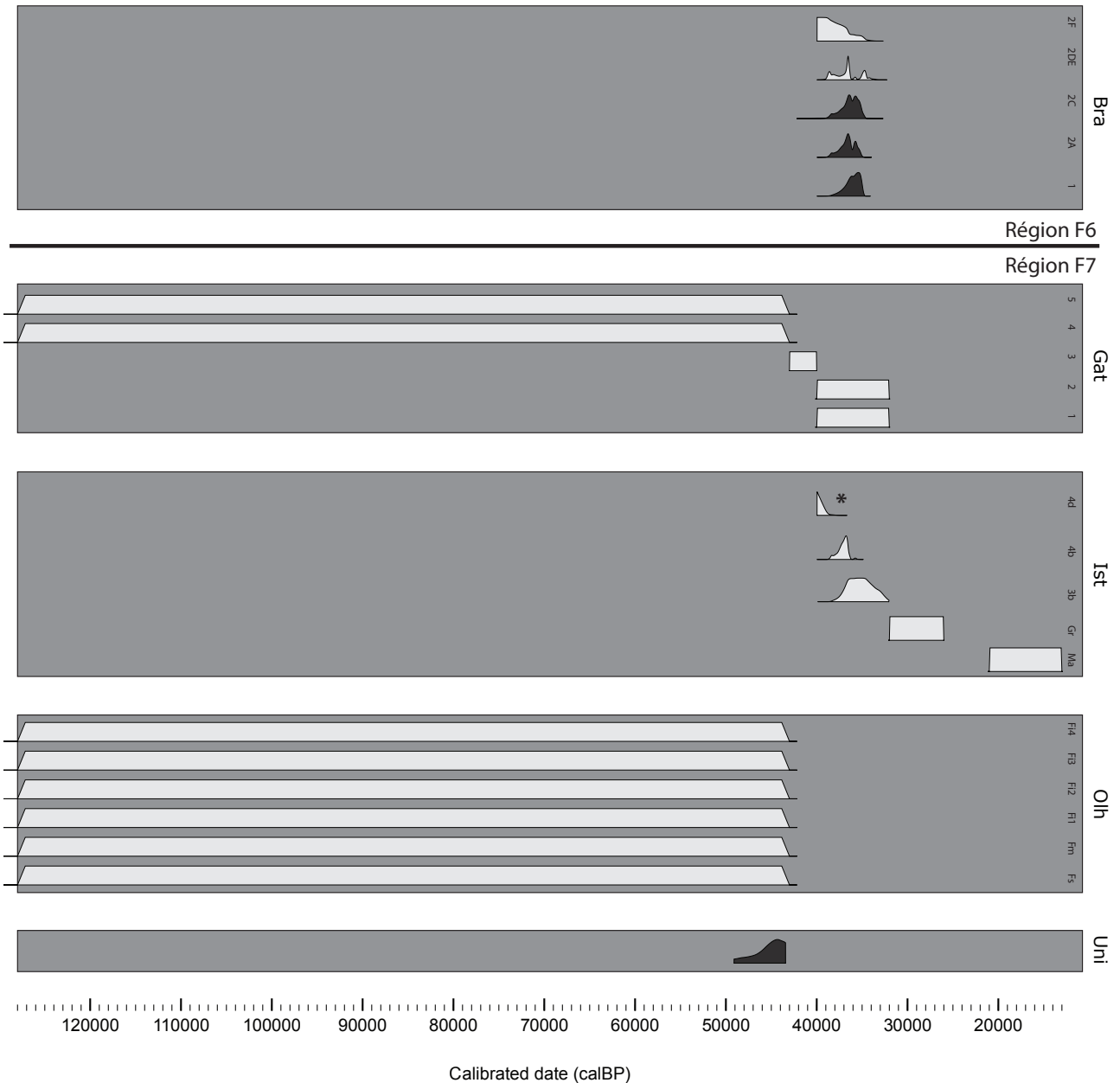


Fig. III.43 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes des régions F6 et F7. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour laquelle le résultat des modèles bayésiens est peu fiable (cf. texte).

Région F8

La région F8 inclut 10 sites (Tabl. III.10 et Fig. III.44) qui ont livré 4 US R et 16 US P (Fig. III.45 et Fig. III.46). La grotte de Gerde, bien que publiée en détails, est difficile à replacer chronologiquement.

La séquence du Portel-Ouest montre une succession intéressante de niveaux d'occupations par l'Hyène et l'Homme, mais les datations fiables et précises manquent et l'histoire taphonomique des ensembles osseux y est complexe (nombreux agents accumulateurs). Pour le niveau B du Portel-Ouest, attribué au Moustérien (Prince *et al.*, 2005), le résultat des modèles bayésiens semble discutable, les datations ESR U/Th étant visiblement trop récentes. Néanmoins, le positionnement chronologique de cette US vers la fin du Moustérien est plutôt appuyé par les 2 dates ESR U/Th des niveaux F2 et F1 (Fig. III.45).

Comme en F7, l'archéostratigraphie du Moustérien est moins précise dans cette région, mais la majorité des US moustériennes (3 des 4 US R et 3 des 5 US P) peuvent être placées chronologiquement grâce aux datations ESR U/Th disponibles (Fig. III.46).

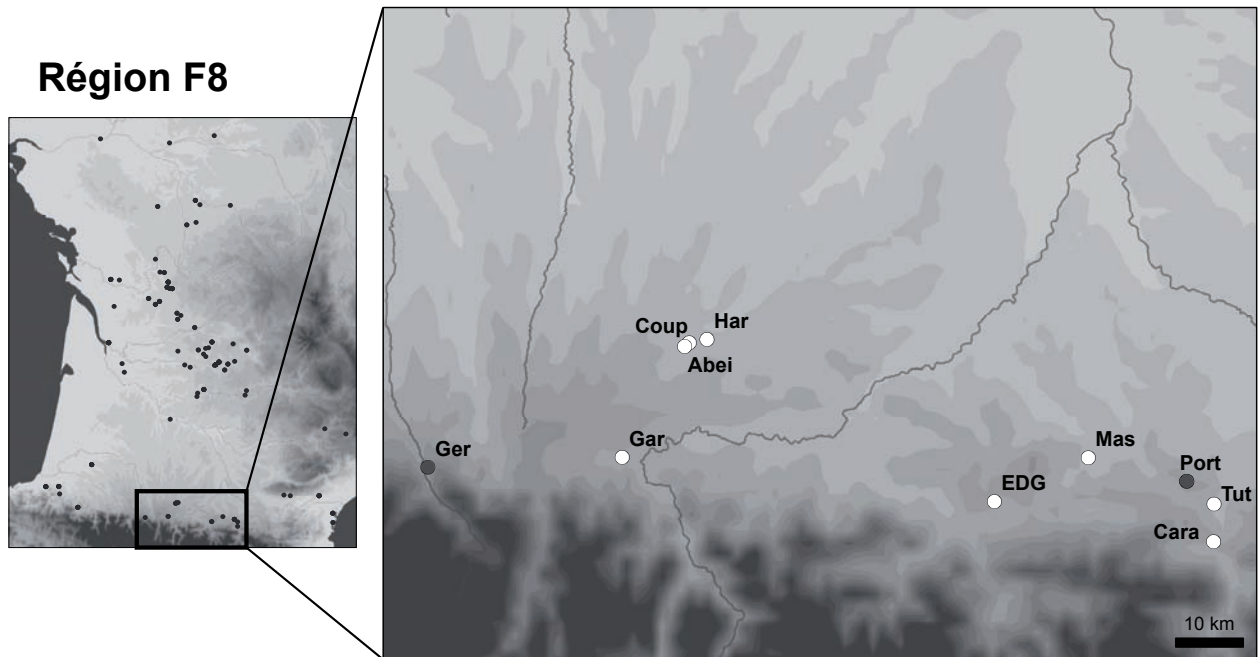


Fig. III.44 : Carte de répartition des sites de la région F8. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Code	Site	Principales références
Abei	Abeilles (les) (Montmaurin)	Laplace <i>et al.</i> , 2006 ; Soulier, comm. pers.
Cara	Carane-3 (la) (Foix)	Foucher <i>et al.</i> , 1999
Coup	Coupe-Gorge (Montmaurin)	Guadelli, 1990a
EDG	Enlène	Fosse, 1992 ; David et Fosse, 1999 ; Foucher et San Juan-Foucher, 2008 ; Foucher <i>et al.</i> , 2008
Gar	Gargas (grotte de), les Oubliettes	Foucher, 2005 ; Vercoutère <i>et al.</i> , 2006 ; Foucher <i>et al.</i> , 2008, 2011 ; Vercoutère, 2009
Ger	Gerde (Grotte de la Carrière)	Clot, 1980, 1987
Har	Harpons (grotte des) (Lespugue)	Saint-Périer, 1920, 1921 ; San Juan-Foucher, 2005
Mas	Mas d'Azil (Galerie Rive Droite)	Patou, 1984
Port	Portel Ouest (Le) ou grotte du Cap del Saut	Gardeisen, 1994, 1999 ; Prince <i>et al.</i> , 2005
Tut	Tuto ou Tutto de Camalhot (la)	Astre, 1939 ; Bon, 2002

Tabl. III.10 : Liste des sites à hyènes de la région F8 avec des éléments de datations.

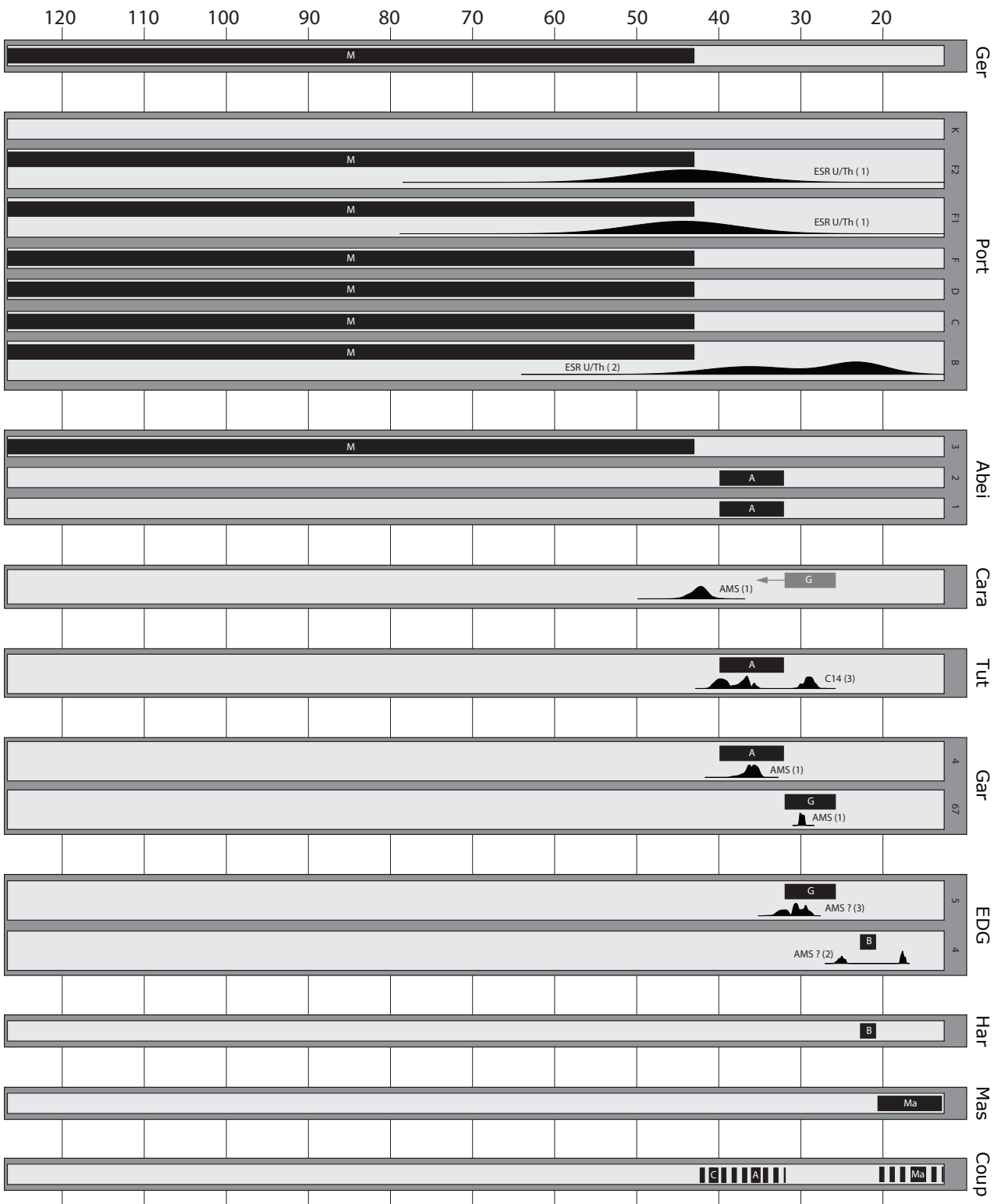


Fig. III.45 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F8, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

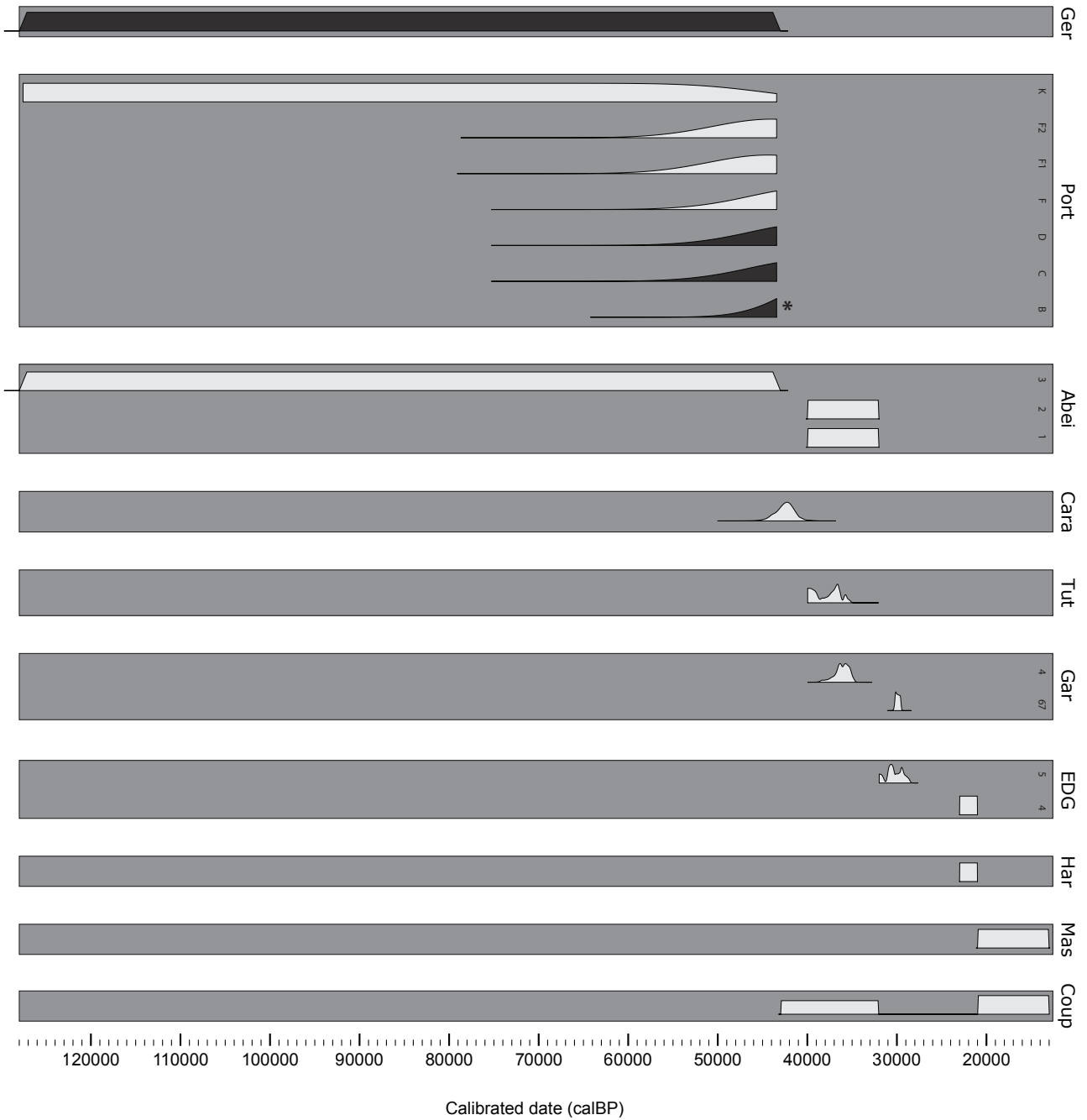


Fig. III.46 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F8. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour laquelle le résultat des modèles bayésiens est peu fiable (cf. texte).

Région F9

La région F9 inclut 8 sites (Tabl. III.11 et Fig. III.47) qui ont livré 4 US R et 13 US P (Fig. III.48 et Fig. III.49). Comme pour le Portel-Ouest (région F8), la séquence très intéressante de Tournal présente une succession d'ensembles osseux accumulés pour partie par l'Hyène et l'Homme, mais l'histoire taphonomique des dépôts y est complexe (différents agents accumulateurs). De plus, les datations disponibles pour ce gisement sont rares et peu fiables. La datation ESR du niveau 2BC n'est compatible avec une attribution techno-typologique au Moustérien que du fait de son large écart-type, et la datation C14 du niveau 2D semble trop récente. Seule la datation ESR a été incluse dans les modèles bayésiens pour ces 2 US.

Le caractère tempéré de la faune de Peyre II et la taille relativement importante du Cheval (aff. *germanicus*) plaideraient plutôt pour un positionnement chronologique de ce gisement au sein du MIS 5 (Brugal, 1993 ; Vernet *et al.*, 2008). Cependant, conformément aux choix méthodologiques justifiés en Chapitre II.1, ces informations biostratigraphiques ne sont pas incluses dans les modèles bayésiens.

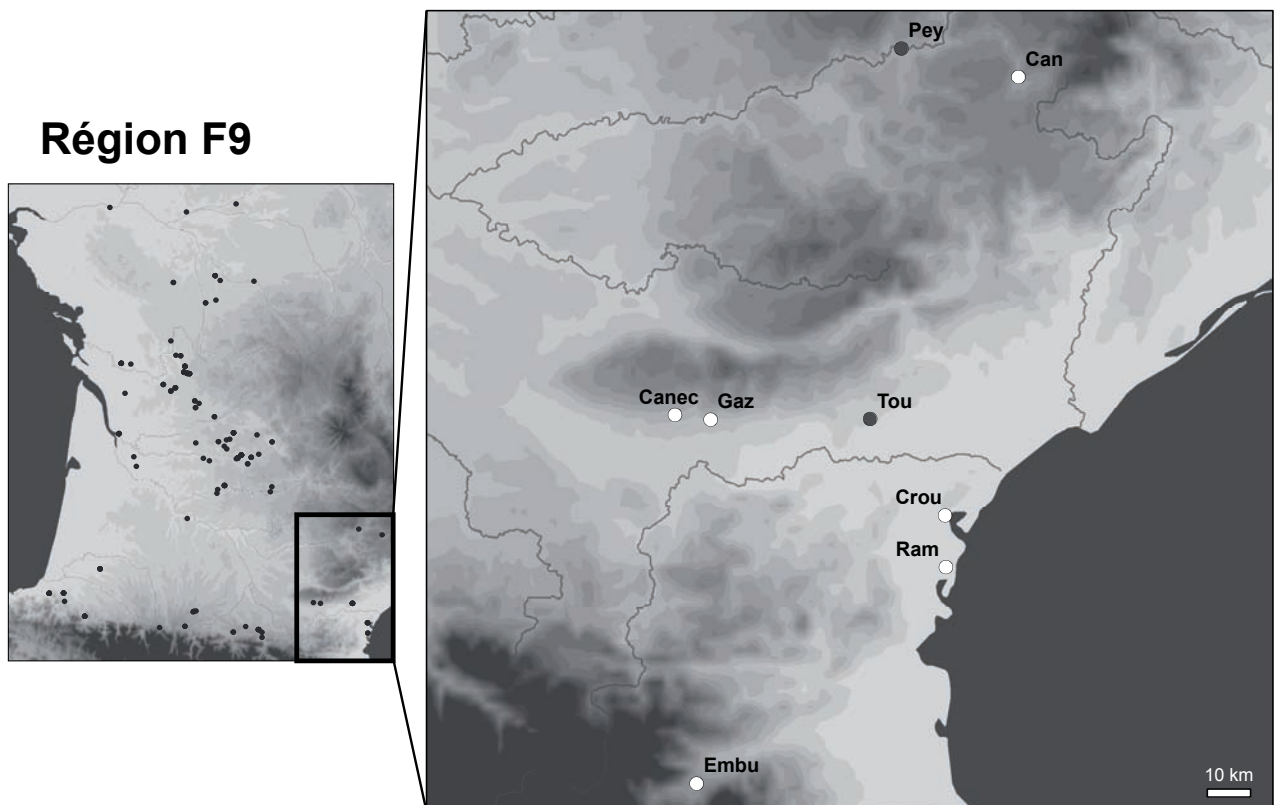


Fig. III.47 : Carte de répartition des sites de la région F9. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaïres). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Code	Site	Principales références
Can	Canalettes (abri des)	Meignen, 1993 ; Meignen et Brugal, 2001
Canec	Canecaude I	Fontana, 1998
Crou	Crouzade (La)	Gerber, 1973 ; Testu, 2006
Embu	Embulla	Sacchi, 1990
Gaz	Gazel	Fontana, 1998
Pey	Peyre II	Brugal, 1993 ; Vernet <i>et al.</i> , 2008
Ram	Ramandils	Gerber, 1973 ; Banes et Dorigny, 2005 ; Moles et Boutié, 2009
Tou	Tournal (Ouest) de Bize (ou Bize Grande)	Tavoso, 1987 ; Patou-Mathis, 1994 ; Magniez, 2009, 2010

Tabl. III.11 : Liste des sites à hyènes de la région F9 avec des éléments de datations.



Fig. III.48 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F9, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

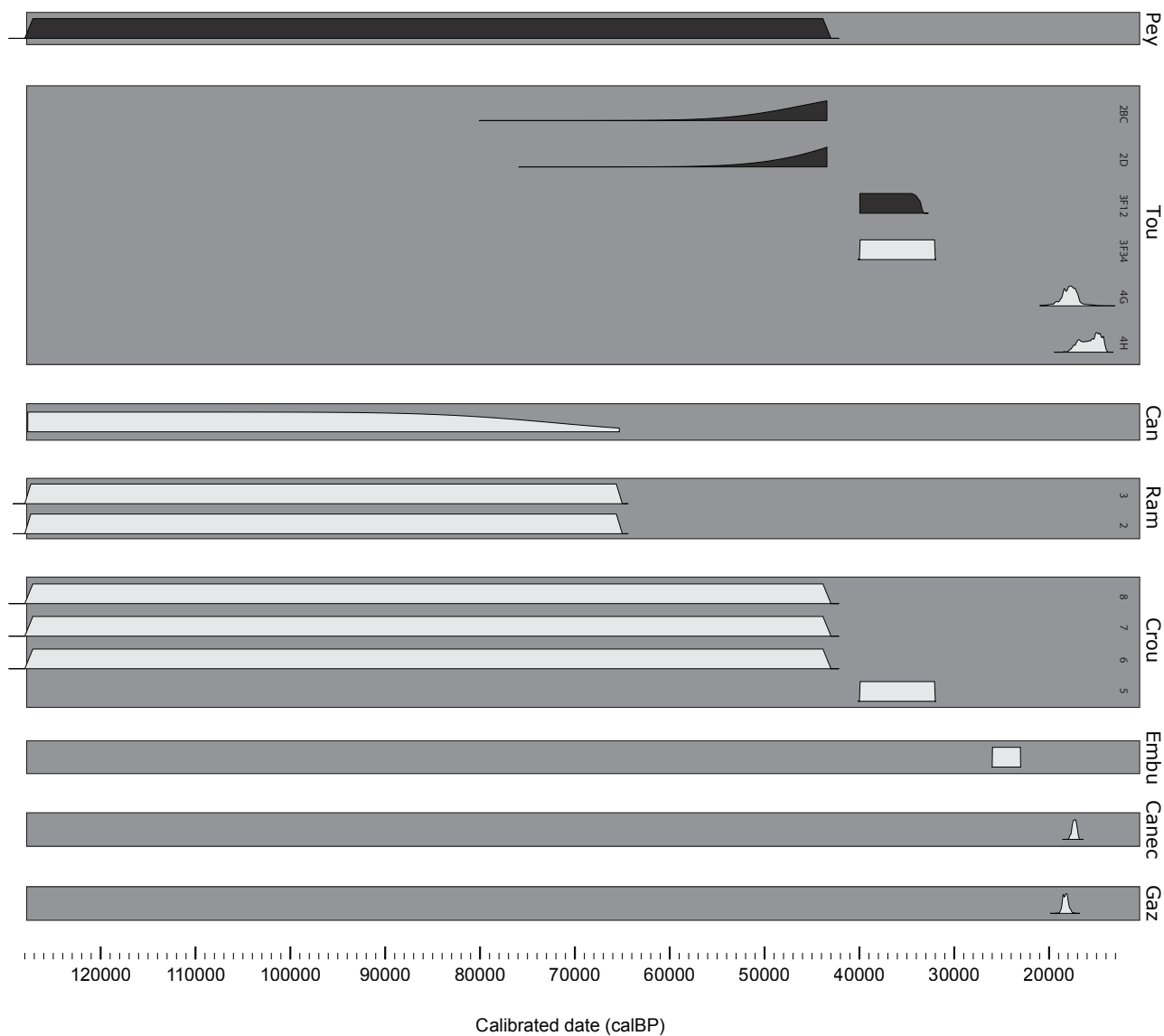


Fig. III.49 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F9. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.

2.3 DISTRIBUTIONS CHRONOLOGIQUES SOMMÉES

Afin d'estimer la paléodémographie des hyènes, les distributions de probabilités de chaque US sont additionnées par type d'ensemble osseux (R et P) et par région (Fig. III.51). Les distributions sommées sont très variables selon les régions, mais d'une manière générale, le nombre d'US semble plus important entre 60 et 30 ka cal. BP notamment pour les régions F1, F2, F5, F7, F8. L'essentiel des variations entre régions est certainement imputable aux faibles échantillons : les régions qui présentent des distributions très différentes sont aussi celles où le nombre d'US est faible (F3 et F6).

Quand les distributions sont sommées par grandes périodes (AnteQuina, Quina, PostQuina, Châtelperronien, Aurignacien, Post Aurignacien) et projetées sur une carte par régions (Fig. III.52), aucune dynamique régionale importante ne s'individualise. Les différences géographiques déjà observées sont essentiellement transchronologiques, comme par exemple la rareté des repaires en F4 et F5 (Périgord, Quercy) durant tout le Pléistocène supérieur. Les grands changements chronologiques (augmentation ou diminution du nombre de sites) semblent se produire d'une manière générale dans toutes les régions simultanément. Par exemple, après l'Aurignacien,

les repaires sont virtuellement absents de toutes les régions et les sites P sont présents dans toutes les régions : il n'est donc pas possible d'isoler une zone refuge (comme on aurait pu le penser pour les Pyrénées). Néanmoins, il existe peut-être une différence géographique de répartition des repaires entre PostQuina et Aurignacien : au PostQuina les repaires d'hyènes sont abondants partout et surtout en Charentes et Vienne (F2 et F1) alors qu'à l'Aurignacien, c'est plutôt au sud du Bassin aquitain, en Chalosse (F6) et en Languedoc (F9), que les repaires sont un peu plus fréquents (4 US au sud contre 2 au nord).

Il est par conséquent raisonnable d'additionner l'ensemble des distributions de probabilités de toutes les régions pour obtenir une estimation de la dynamique populationnelle des hyènes dans le Sud-Ouest de la France (Fig. III.50). Une telle opération permet de réduire les problèmes de taille d'échantillon. La distribution géographique des repaires à l'Aurignacien devra, dans un second temps, être analysée plus finement. Comme déjà observé à l'échelle régionale, les US R et P semblent plus nombreuses entre 60 et 30 ka cal. BP (Fig. III.50). Les repaires sont plus abondants à la fin du Moustérien et à l'Aurignacien, alors que les sites P sont essentiellement aurignaciens. Après l'Aurignacien, il n'y a virtuellement plus aucun repaire d'hyènes et seules des sites P demeurent.

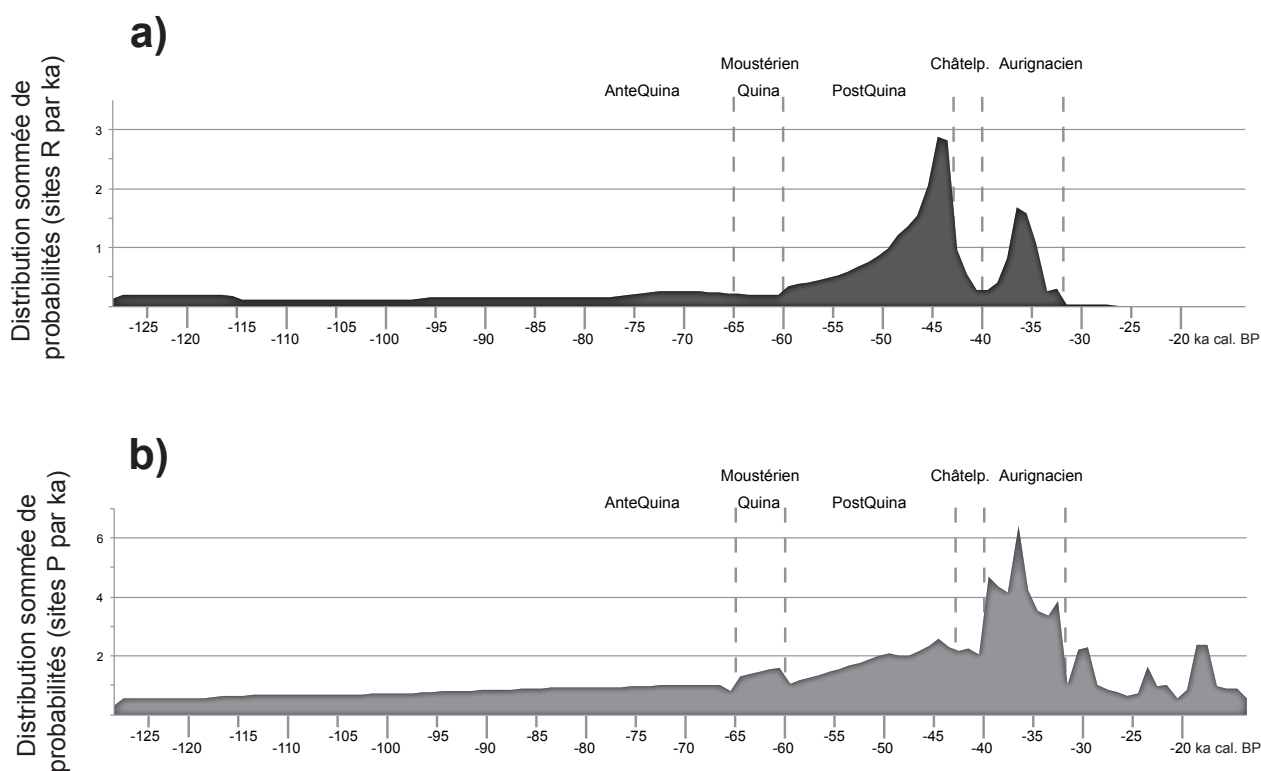


Fig. III.50 : Distributions de probabilités sommées par millénaire pour le Sud-Ouest pour les US R (a, en noir) et P (b, en clair).

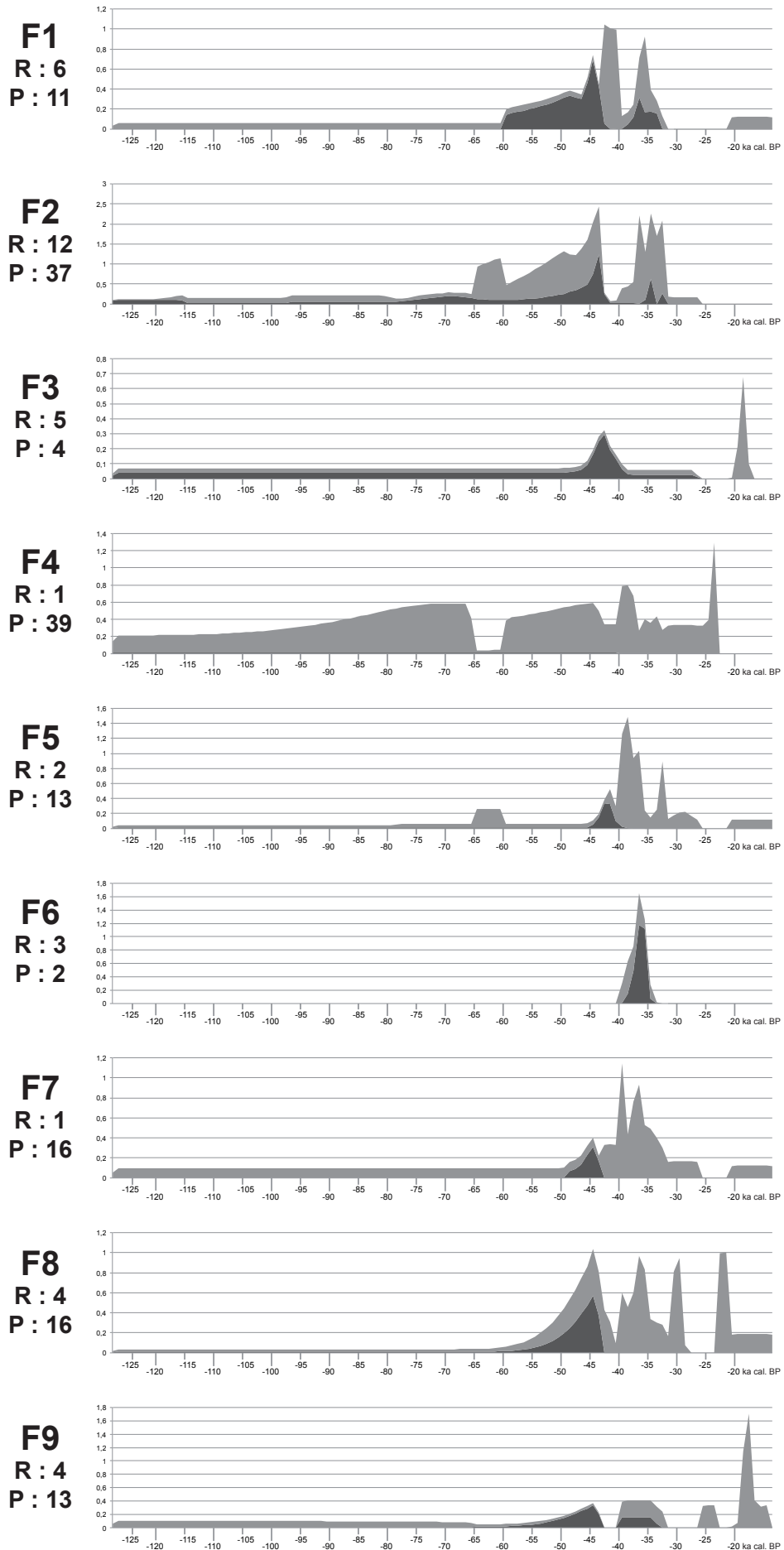
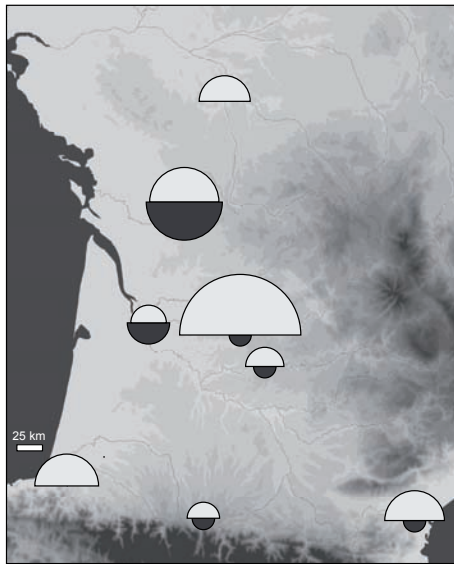
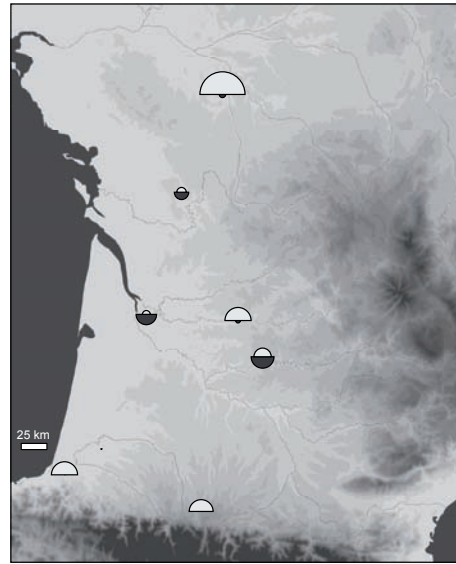


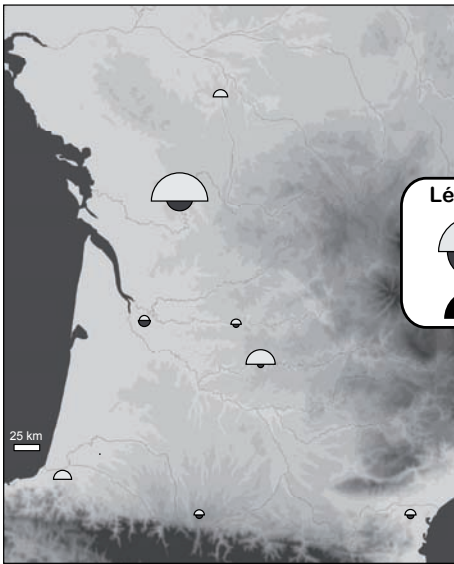
Fig. III.51 : Distributions de probabilités sommées par régions (F1 à F9) pour les US R (en noir) et P (en gris).



Antequina



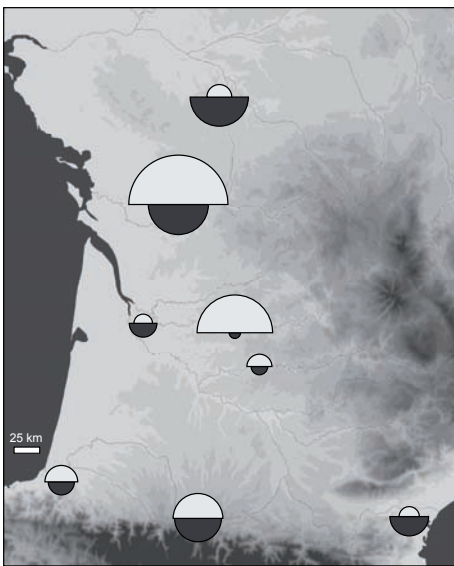
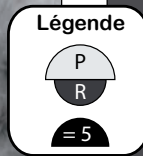
Châtelperronien



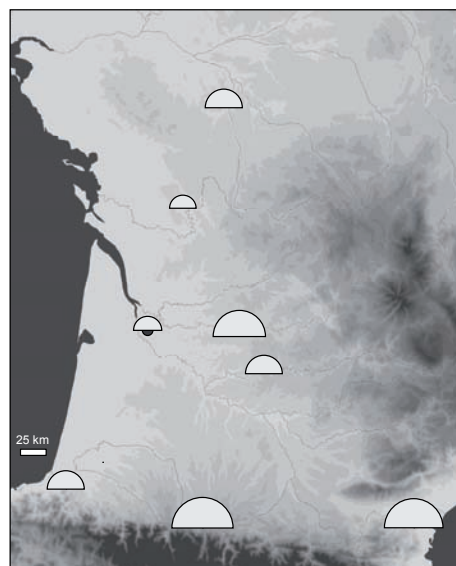
Quina



Aurignacien



PostQuina



Post Aurignacien

Fig. III.52 : Répartition géographique des distributions de probabilités sommées (demi-cercles affrontés de taille proportionnelle) par grandes périodes et par régions pour les US R (en noir) et P (en clair).

Cette abondance des sites à hyènes à la transition entre Paléolithique moyen et supérieur dans le Sud-Ouest de la France n'est pas une nouveauté et a déjà été notée par de nombreux auteurs (David, 1954 ; Delpech et Guadelli, 1992 ; Fosse, 1995 ; Tournepeche, 1996, 2004 ; Fosse *et al.*, 1998 ; Delpech, 1999) avant d'être démontrée plus récemment (Discamps, 2008, 2010). Par exemple, Ph. Fosse écrit en 1995 : « *Dans les sites archéologiques, la présence de l'hyène est toujours forte soit dans les niveaux moustériens tardifs [...] soit dans des niveaux du Paléolithique supérieur ancien, châtelperroniens [...] ou aurignaciens* ». L'interprétation de cet « épisode à hyènes » reste cependant particulièrement délicate. Comme détaillé en Chapitre II.2, de nombreux biais influent sur les distributions chronologiques de sites, et il est parfaitement possible que le patron observé ne relève que de l'action combinée de certains biais taphonomiques. Une meilleure analyse des données passant par la prise en compte de ces biais est donc nécessaire avant toute interprétation paléodémographique ou paléoécologique.

2.4 CORRECTION DES BIAIS (TAPHONOMIQUE ET ASSIMILÉS)

De nombreux facteurs non reliés à la paléodémographie influent sur la distribution chronologique des sites (cf. Chapitre II.2) : biais taphonomique (destruction préférentielle des sites les plus anciens), calibration des datations radiocarbone, limite d'applicabilité des méthodes de datations absolues, historique des recherches...

Pour limiter l'effet de la courbe de calibration, les distributions sommées sont d'abord réalisées par tranche de 1000 ans puis par grandes périodes (Antequina, Quina, PostQuina, Châtelperronien, Aurignacien, Post Aurignacien), en prenant soin de diviser les sommes par la durée de chaque période (on obtient ainsi un nombre moyen d'US par ka par période).

Biais taphonomique : équation théorique

Afin d'estimer l'importance du biais taphonomique sur la distribution chronologique des sites à hyènes, les distributions de probabilités sommées ont été corrigées selon l'équation théorique établie par Surovell et collaborateurs (2009, cf. explications en Chapitre II.2). Cette correction montre que le nombre de sites aurignaciens est probablement surestimé et que c'est à la fin du Moustérien que les repaires d'hyènes sont les plus abondants, plutôt qu'à la transition (Moustérien, Châtelperronien, Aurignacien) dans son ensemble (Fig. III.53 et Fig. III.54). Une diminution du nombre d'US R est perceptible au Quina dans

les chiffres corrigés, ce qui n'était pas visible auparavant. Les nombres d'US R et d'US P montrent cependant des dynamiques radicalement différentes : c'est à l'Aurignacien et non au PostQuina que les US P sont les plus abondants. Cette équation n'a cependant *a priori* pas été conçue pour être appliquée ni à une période de temps si étendue, ni à des contextes de grottes, et les résultats atteints restent donc incertains.

Comparaison au nombre de sites anthropiques

Afin de corriger le biais taphonomique de manière appropriée, il convient d'utiliser des registres indépendants, mais soumis aux mêmes types de biais. Dans notre cas, aucun registre géologique indépendant (type nombre d'éruptions volcaniques, Surovell *et al.*, 2009) n'est disponible, et nous avons donc utilisé le nombre de sites anthropiques comme élément de comparaison. La confrontation avec le registre archéologique général (c.a.d. sites sans Hyène inclus) permet de corriger nos estimations pour le biais taphonomique mais également, si l'on considère que sites à hyène et sites sans hyènes sont soumis aux mêmes types de biais, les biais d'historique de recherche et de limites de méthodes de datations.

Pour l'historique des recherches, si la répartition géographique peut être influencée par des prospections focalisées sur un type de site selon les régions (e.g. sites à hyènes en Charentes, cf. *supra*), il est difficile pour les chercheurs de privilégier la découverte de sites d'une certaine période chronologique et, en ce sens, sites anthropiques et repaires d'hyènes sont plus ou moins soumis au même type de biais de découverte d'un point de vue chronologique.

Il est également possible que les données concernant certaines périodes chronologiques soient plus facilement publiées parce que ces périodes intéressent plus particulièrement les archéologues (e.g. transition Paléolithique moyen-supérieur, cf. Chapitre II.2), mais dans ces cas, il est probable que sites anthropiques et paléontologiques soient contraints de la même manière.

L'augmentation du nombre de sites à hyènes après 45 000 ans est peut-être en partie due à la limite de datation du C14 (méthode la plus couramment employée). Encore une fois, concernant l'impact des limites de méthodes de datations, la comparaison avec les sites anthropiques, soumis au même problème, permet de corriger l'impact de ce biais.

Pour toutes ces raisons, la comparaison avec le nombre de sites anthropiques présente plusieurs

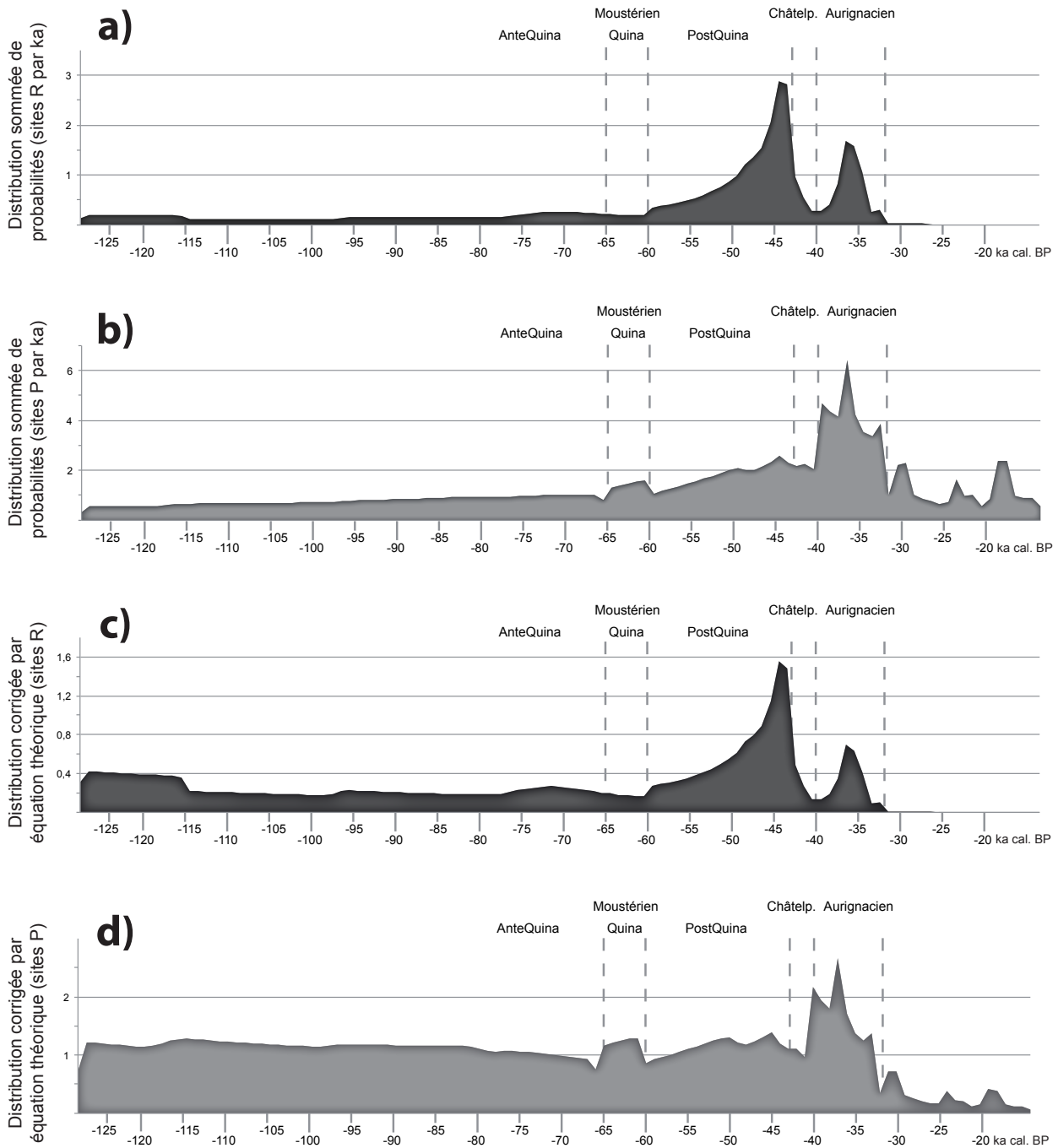


Fig. III.53 : Distributions de probabilités sommées par millénaire pour le Sud-Ouest pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par l'équation théorique de Surovell et al., 2009.

avantages majeurs car elle permet de réduire considérablement l'impact de nombreux biais, qu'ils soient taphonomiques, de découverte, de recherche ou de datation.

Le nombre d'US anthropiques par période est estimé à partir de la base de données présentée en Chapitre II.4 et exploitée en Chapitre III.1. Les sites Quina et aurignaciens semblent 2 à 3 fois plus abondants par unité de temps, que ce soit en termes de nombre d'US, nombre de sites et même en nombre de restes d'Ongulés accumulés par période (Tabl. III.12).

Il est difficile de savoir si cette distribution reflète ou non la démographie humaine ou des changements dans les modalités d'occupation du territoire (mobilité, etc).

D'une manière générale, on peut considérer que le nombre d'US accumulées par un prédateur par tranche de temps est proportionnel à sa démographie, à sa mobilité (une population plus mobile aura tendance à créer plus de sites archéologiques) et aux différents biais qui affectent les distributions chronologiques (taphonomique, de découverte, de recherche, etc).

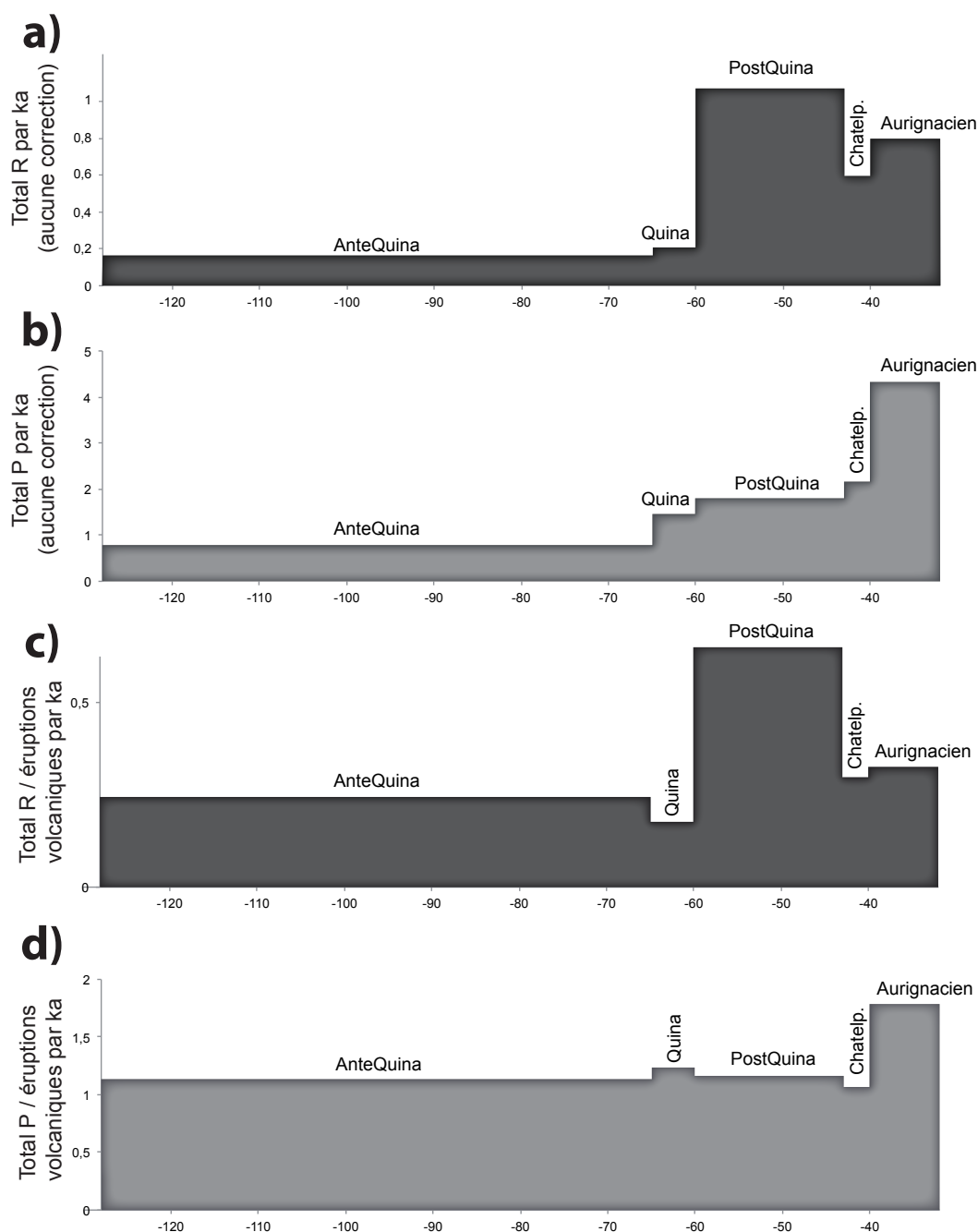


Fig. III.54 : Distributions de probabilités sommées par grandes périodes pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par l'équation théorique de Surovell et al., 2009.

Grande période	Limites chronologiques (ka cal. BP)	Durée (ka)	Nombre d'US		Nombre de sites		NRD d'Ongulés accumulés	
			Total	Par ka	Total	Par ka	Total	Par ka
AnteQuina	128-65	63	53	0,84	11	0,17	14380	228
Quina	65-60	5	34	6,80	11	2,20	17481	3496
PostQuina	60-43	17	25	1,47	9	0,53	13908	818
Châtelperronien	43-40	3	6	2,00	5	1,67	1990	663
Aurignacien	40-32	8	48	6,00	19	2,38	29335	3667

Tabl. III.12 : Décomptes des sites anthropiques (US, sites et NRD d'Ongulés) par grandes périodes.

Par conséquent, il est possible d'établir l'équation de proportionnalité suivante :

$$\frac{\text{Nombre de sites à hyènes}}{\text{Nombre de sites anthropiques}} \propto \frac{\text{Démographie hyènes} \times \text{Mobilité hyènes} \times \text{Biais}}{\text{Démographie hommes} \times \text{Mobilités hommes} \times \text{Biais}}$$

Si l'on estime que la mobilité des hyènes n'a que peu changé au sein du Pléistocène supérieur, et que les biais agissant sur les sites à hyènes et les sites anthropiques sont comparables (cf. *supra*), alors :

$$\frac{\text{Nombre de sites à hyènes}}{\text{Nombre de sites anthropiques}} \propto \frac{\text{Démographie hyènes}}{\text{Démographie hommes} \times \text{Mobilités hommes}}$$

Le calcul des nombres de sites à hyènes par site anthropique est avantageux car il permet efficacement de réduire l'impact de nombreux biais sur les distributions chronologiques.

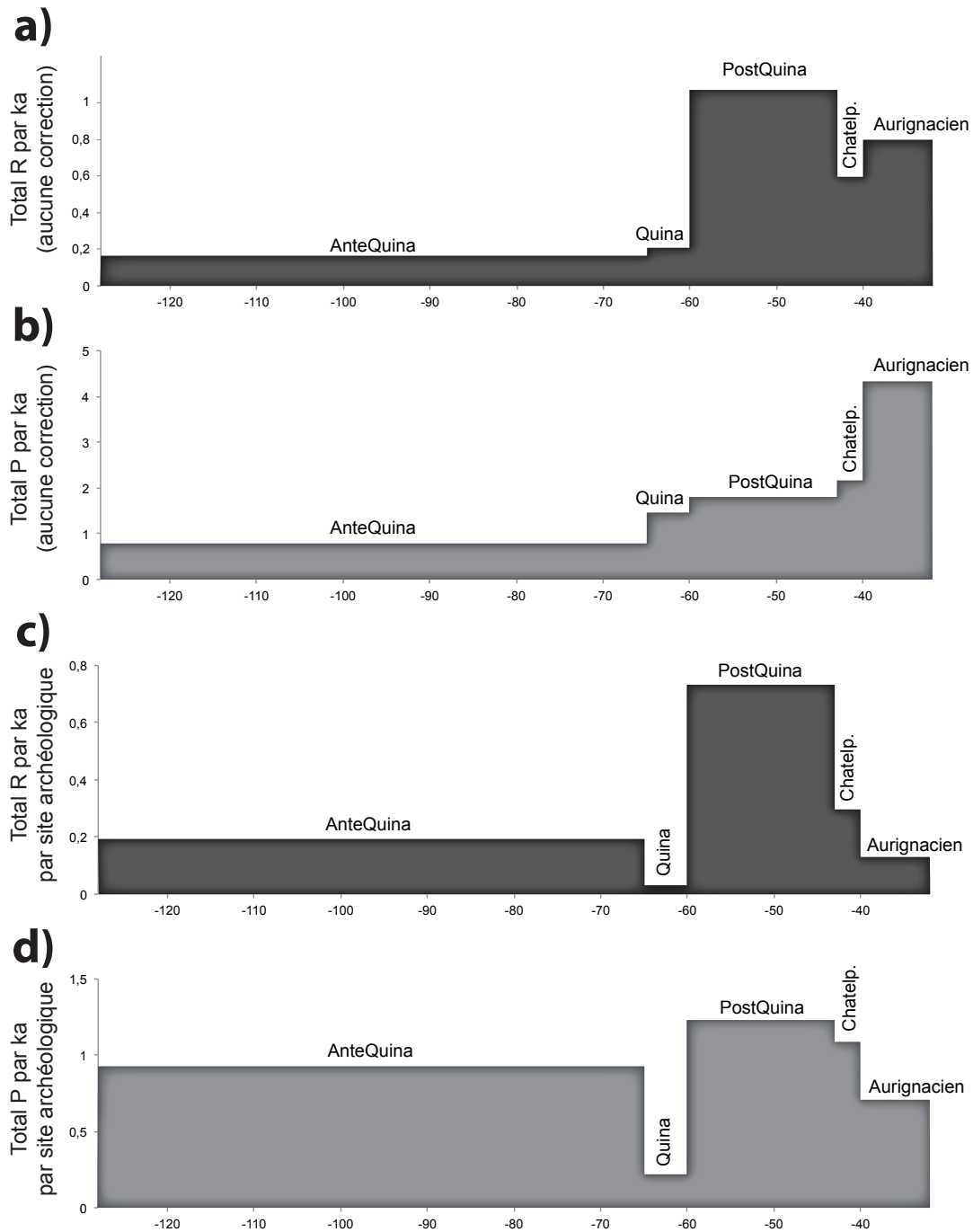


Fig. III.55 : Distributions de probabilités sommées par grandes périodes pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par comparaison au nombre de sites anthropiques.

Néanmoins, il faut garder à l'esprit que le rapport ainsi calculé n'est pas directement proportionnel à la démographie des hyènes, mais dépend également de la démographie humaine et de leur degré de mobilité.

En divisant le nombre de sites à hyènes par le nombre de sites anthropiques, les tendances relevées par la correction théorique (cf. *supra*) sont encore plus marquées : les repaires d'hyènes sont nettement plus abondants à la fin du Moustérien et plus rares pour les autres périodes, notamment au Quina (Fig. III.55). Avec cette « correction », les sites de présence sont nettement plus en accord avec les repaires d'hyènes : ils sont plus nombreux au Post-Quina et rares au Quina.

Présence d'Hyène dans le registre anthropique

Une troisième méthode qui permet de s'affranchir des biais taphonomiques, de recherche et de datation consiste à analyser la répartition des restes d'Hyène au sein des sites anthropiques (inventoriés par ailleurs pour la reconstitution des changements fauniques cf. Chapitre II.4 et Chapitre III.1). La Fig. III.56 présente par grandes périodes, d'une part le pourcentage d'US où l'Hyène est présente, et d'autre part le nombre de restes d'hyènes total pour chaque période sur le nombre de restes d'Ongulés total (toutes US confondues). Les tendances perçues sont très différentes de celles observées d'après les analyses intégrant les sites paléontologiques. L'Hyène semble plus abondante à l'Antequina et au Châtel-perronien et très rare au Quina. Les deux indices sont contradictoires pour le PostQuina.

Ces calculs restent des indicateurs paléodémographiques contestables, la présence d'Hyène dans un site archéologique n'étant pas forcément à relier à la

paléodémographie de cette dernière : des différences pourraient tout aussi bien être expliquées dans le cas de modalités d'occupations du territoire par les hommes distinctes (occupations plus ou moins longues ? défense plus active des lieux de vie face aux charognards ?) ou par une fréquence plus importante de mélanges avec des ensembles paléontologiques (type repaires). Les analyses qui s'appuient sur le registre paléontologique paraissent, malgré leurs biais, bien plus adaptées aux reconstructions paléodémographiques.

2.5 OUVERTURE, COMPLEMENT ET VIDANGE DES CAVITÉS

Au delà des biais taphonomiques, de recherche ou de découverte, le rôle de certains phénomènes géologiques ne doit pas être négligé. Les caractéristiques géomorphologiques (qui varient selon les régions et ont potentiellement évolué dans le temps) peuvent influencer les distributions de sites paléontologiques et archéologiques, notamment quand elles touchent aux processus de dépôt et d'érosion des remplissages sédimentaires.

L'un de ces phénomènes géologiques est la « vidange » des cavités. Laville a attribué en 1969 à l'« interstade Würm II/III » (soit environ entre 45 et 35 ka cal. BP), la récurrence de processus géologiques particuliers : selon cet auteur cette période verrait, en raison d'une humidité accrue, la répétition de phénomènes de ravinement important des remplissages sédimentaires de grottes. Des « vidanges » de cavité pourraient être causées par des crues catastrophes, des remises en charge de réseau karstique ou une remontée rapide de la nappe phréatique. Cette hypothèse de « vidange » des cavités n'a semble-t-il pas été testée depuis par des travaux plus récents.

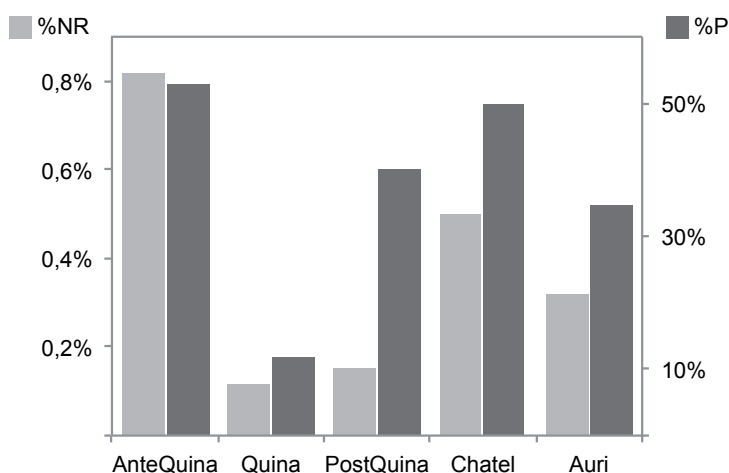


Fig. III.56 : Représentativité de l'Hyène dans les sites anthropiques par grandes périodes en pourcentage de NR total (NRD Hyène / NRD Ongulés total par période) et en pourcentage d'US où l'Hyène est présente.

Selon J.-F. Tournepiche (comm. pers.), dans le karst charentais de nombreux niveaux ossifères du MIS 3 se retrouveraient soit en base de séquence soit sur des niveaux sablo-argileux stériles, une observation qui pourrait conforter l'hypothèse d'une « vidange » des cavités à l'échelle régionale. C'est effectivement le cas à la Chauverie où l'ensemble osseux accumulé par les hyènes repose directement dans le fond d'une petite rigole creusée vraisemblablement avant le Quaternaire et qui aurait dû se remplir de sédiments avant le MIS 3 (cf. Chapitre IV.1). S'il y a bien eu une « vidange » des cavités à la fin du stade 3 à grande échelle, les conséquences pourraient être importantes, puisque tous les dépôts antérieurs à cette période seraient potentiellement détruits ou remaniés, amputant les registres archéologiques et paléontologiques d'une large part de l'enregistrement des peuplements humains et animaux. Cette question mériterait un travail géomorphologique plus approfondi, notamment afin de déterminer si ce phénomène est véritablement récurrent et s'il traduit des dynamiques locales (à l'échelle du site ?), régionales (à l'échelle du réseau karstique ?) ou supra-régionales. Cependant, l'abondance des sites anthropiques pré-MIS 3 (surtout au Quina) empêche d'envisager qu'une « vidange » des cavités à échelle supra-régionale pourrait à elle seule expliquer la rareté des sites à hyènes avant le MIS 3 et leur abondance par la suite à la fin du Moustérien. Il y a donc peu de risques que ce phénomène ait eu un impact réel sur les estimations paléodémographiques réalisées à l'échelle supra-régionale (grand quart sud-ouest de la France) même si, dans le cas où son existence devait être confirmée, cela pourrait expliquer certaines particularités régionales (e.g. karst charentais, cf. *supra*).

L'abondance et la taille des cavités karstiques a également pu varier au cours du temps et ainsi influencer le peuplement du Sud-Ouest par les hyènes. Il est possible que le MIS 3 corresponde à une période d'ouvertures de nouvelles cavités karstiques, et donc de nouveaux espaces pour les espèces cavernicoles telles que l'Hyène des cavernes, ou au contraire à une phase de comblement des cavités dont la taille deviendrait plus propice à l'occupation carnivore qu'humaine. Encore une fois, les données géomorphologiques sont particulièrement rares et il est difficile de se prononcer. Les associations classiques « petites cavités = repaires d'hyènes », « grandes cavités = occupation humaine » sont souvent considérées comme des évidences. Ces associations ne sont pourtant pas universelles, des occupations d'hyènes dans de grandes cavités étant connues dans le registre paléontologique (e.g. Lunel-Viel, Fosse, 1994)

et pour les hyènes actuelles (e.g. au Kenya, Egeland *et al.*, 2008). Les caractéristiques des cavités karstiques dépendent pour grande partie de la géomorphologie locale des réseaux ; les paramètres locaux sont plus à même de définir la taille d'une cavité (comblement, ouverture, etc) et il paraît difficile d'imaginer que des changements climatiques puissent entraîner, à une échelle supra-régionale, des ouvertures ou des rétrécissements de cavités karstiques si fréquents qu'ils pourraient expliquer les tendances observées dans les distributions chronologiques de sites à hyènes.

Vidange, ouverture ou rétrécissement des cavités karstiques ne peuvent pas à l'heure actuelle être considérés comme des facteurs explicatifs des tendances observées dans les distributions de sites à hyènes. De futurs travaux en géomorphologie sont néanmoins nécessaires à l'éclaircissement de ces questions importantes pour estimer la qualité de l'enregistrement qui nous parvient.

2.6 LE PROBLÈME DU PALÉOLITHIQUE SUPÉRIEUR RÉCENT

Après l'Aurignacien, plus aucun repaire n'est connu : les faibles chiffres retrouvés dans les distributions de sommes de probabilités (Fig. III.50) résultent uniquement des incertitudes des datations de sites plus anciens (notamment sur la séquence de Pair-non-Pair, Fig. III.32). Cependant, de nombreuses US P sont encore retrouvées après l'Aurignacien jusqu'à la fin du Paléolithique supérieur.

Quelques restes d'Hyène ont ainsi été décrits dans plusieurs sites (le plus souvent anthropiques) : pour le Gravettien à l'Aven du charnier, à l'Abri du chasseur (c. A), à Pair-non-Pair (c. D, C, B ?), à Pataud (c. 5), à la Gravette, à Roc de Combe (c. 4), à Isturitz (c. IV), à Gargas (c. 6/7) et à Enlène (EDG c.5) ; au Solutréen à Combe-Saunière (c. 4), au Fourneau du Diable et peut-être à Embulla ; au Badegoulien à Enlène (EDG c. 4) et à la grotte des Harpons (c. C) ; au Magdalénien à Montmorillon, à Roc de Marcamps (C3 locus 2), à Crozo Bastido, à Isturitz (c. SI), au Mas Viel, peut-être à Coupe-Gorge (c. 2), à Canecaude (c. II et sondage B), à Gazel (C7) et au sommet de la séquence de Tournal (c. 4G et 4H).

Cette présence, toujours discrète, pose question. À l'Aven du Charnier, la présence de l'Hyène est incontestable (5 squelettes quasi complets) et les datations directes de ses ossements semblent confirmer sa présence au Gravettien. Pour les périodes plus récentes du Paléolithique supérieur, il est néanmoins permis de se poser des questions sur la réalité de

la persistance de l'Hyène dans les zoocénoses. Tout d'abord, il est possible que les restes n'aient pas été correctement déterminés : l'abondance de l'Hyène au Pléistocène supérieur a sûrement poussé à attribuer trop hâtivement des restes de grand carnivore à l'Hyène des cavernes. C'est vraisemblablement le cas du site magdalénien de Rochereil où l'unique reste précédemment attribué à l'Hyène (Astre, 1950) semble attribuable au Loup (Mallye, comm. pers.). Ce type d'erreur de détermination est également connu pour des sites anglais (Turner, 1981, p. 129).

Il peut également s'agir de restes remaniés, d'épiphénomènes dont l'importance est exagérée par l'explosion du nombre de sites après le Dernier Maximum Glaciaire (meilleure conservation des sites). Ces « remaniements » peuvent être causés par des processus géologiques, anthropiques (ramassage d'ossements fossiles par des magdaléniens ?) ou même des raccourcis éditoriaux : pour le site des Battants/Blassac, l'Hyène est parfois décrite comme présente dans les niveaux magdaléniens (Fontana, 1996) alors qu'en réalité, ses restes proviennent d'un ramassage annexe, dans une portion de la cavité où l'association entre restes fauniques et industrie lithique magdalénienne est douteuse (Bouchud, 1955). Les publications ne fournissant que rarement des déterminations squelettiques, il n'a pas été possible de tester plus en avant l'hypothèse d'une récolte de restes fossiles par les magdaléniens, hypothèse qui pourrait être appuyée par la redondance de restes dentaires. Dans le cadre de notre travail, une datation absolue a été obtenue sur un reste d'Hyène retrouvé à l'Igüe du Gral à la base de dépôts datés entre 13 et 16 ka cal. BP (Castel *et al.*, 2008) : la datation obtenue (31990 ± 240 ; Tabl. III.3) est compatible avec une présence de l'Hyène antérieure au Gravettien. Une survivance de l'Hyène après l'Aurignacien dans des régions refuges (comme les Pyrénées) n'est de plus pas supportée par la distribution géographique des sites (cf. 2.3, Fig. III.52).

Les restes d'Hyène retrouvés dans les niveaux du Paléolithique supérieur récent doivent être considérés avec une extrême prudence : aucun repaire d'Hyène n'est connu après l'Aurignacien et les datations directes absolues placent la disparition de l'Hyène d'Europe vers 26 ka cal. BP (Stuart et Lister, 2007). Quand des restes d'Hyène sont retrouvés dans des niveaux holocènes, les auteurs n'hésitent pas à les considérer comme remaniés, comme par exemple dans les niveaux datés de l'Âge du Bronze d'Urriaga (Altuna, 1972) ou du Moyen-Âge de l'Hortus (Pillard, 1970).

2.7 CONCLUSIONS PALÉODÉMOGRAPHIQUES

À l'issue de notre analyse, les sites de présence semblent bien plus difficiles à exploiter en termes paléodémographiques que les repaires d'hyènes (lien réel avec la démographie ? restes remaniés ?). La distribution chronologique des repaires, plus intéressante, ne peut cependant pas être exploitée directement. Deux types de corrections ont été tentées, présentant chacune leurs avantages et inconvénients. Bien que l'équation théorique n'ait pas été conçue pour être appliquée à notre registre et qu'elle ne corrige que le biais taphonomique, elle permet néanmoins de conserver une approche qui estime directement la démographie des hyènes. La comparaison aux sites anthropiques permet de mieux corriger les différents types de biais, mais elle aboutit à des estimations qui sont dépendantes de la démographie et de la mobilité des groupes humains. Les deux types de corrections tentées aboutissent cependant à des conclusions très proches en ce qui concerne la distribution chronologique des repaires d'hyènes (Fig. III.57) : il est donc probable que les chiffres corrigés correspondent à des estimations paléodémographiques des hyènes des cavernes fiables (maintien d'une estimation directe de la démographie des hyènes via l'équation théorique + bonne correction des biais via la comparaison aux sites anthropiques).

Quelques repaires sont connus pour l'AnteQuina (MIS 5, début MIS 4) : pour les plus importants Bois Roche, Artenac (c. 10) et Fontéchevade (c. E2) auxquels il faudrait potentiellement rajouter Rochelot et Peyre II. Au PostQuina, les repaires sont très nombreux : pour les plus importants Rochers de Ville-neuve (ensembles moyen et supérieur), Chauverie (ensemble inférieur), Unicoté II, Tournal (2BC et 2D), Plumettes (c. IV), et selon les datations Roche Cotard I et Pradelles galerie aux poules ; auxquels il faudrait potentiellement rajouter Bourgeois-Delaunay (c. 4) et Portel-Ouest (c. D, C et B).

De nombreux repaires présentent des composantes Moustérien final associées à quelques témoins châtelperroniens : c'est le cas des Plumettes (c. II), de la Chauverie (ensemble supérieur), du Trou du Cluzeau, de Camiac, d'Haurets, de Pair-non-Pair et de Cassenade. Il est très difficile pour ces sites de savoir si l'occupation par les hyènes est à replacer à la fin du Moustérien (PostQuina) ou au Châtelperronien, et par conséquent la distribution de probabilités de ces US est étalée entre PostQuina et Châtelperronien (cf. 2.2). En conséquence, il est probable que le nombre de repaires d'hyènes châtelperroniens en Fig. III.57

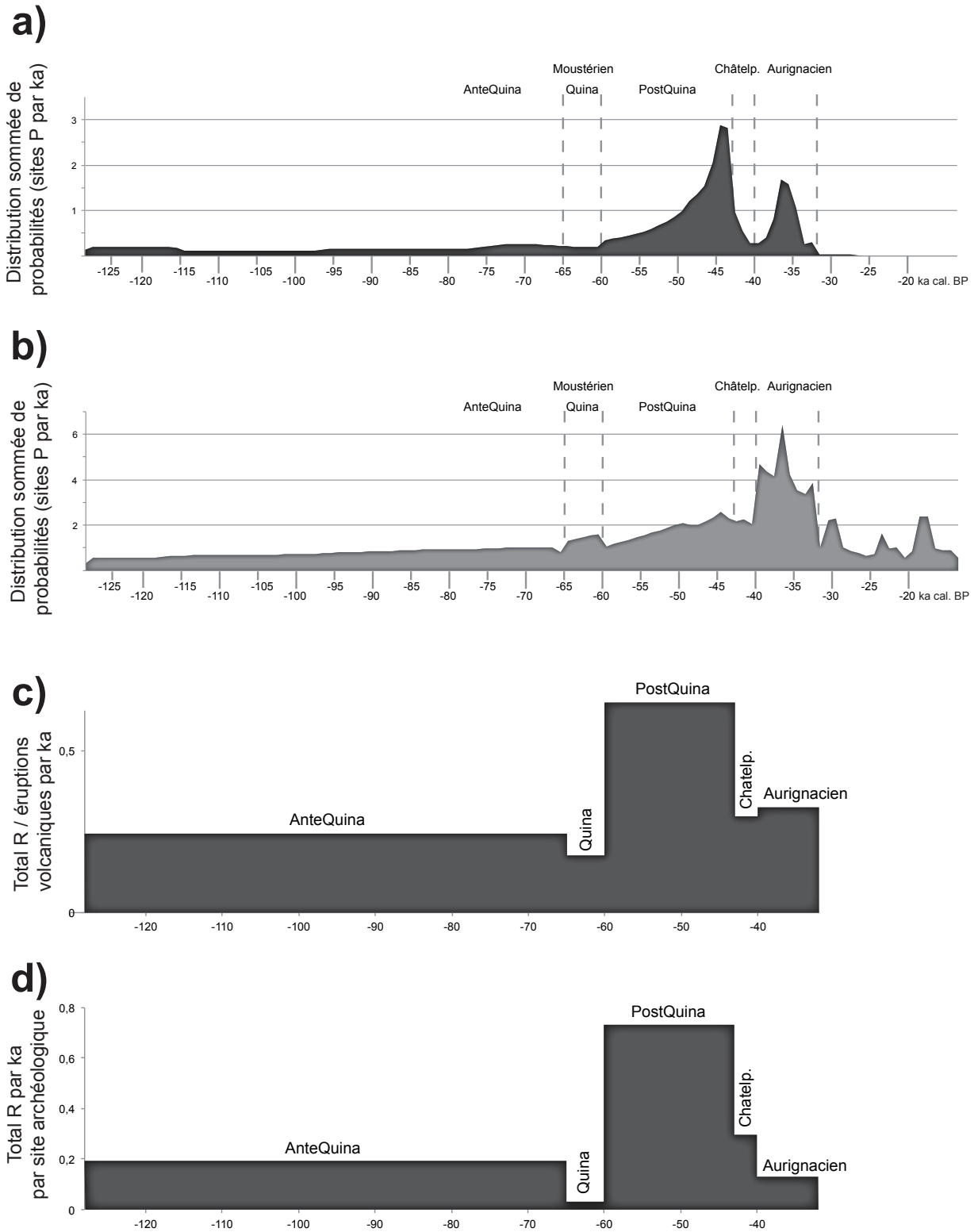


Fig. III.57 : Résumé des principales estimations paléodémographiques pour le Sud-Ouest. Distributions de probabilités sommées non corrigées par millénaire pour les US R (a) et P (b), distributions de probabilités sommées des US R, par grandes périodes, corrigées par équation théorique (c) et par comparaison au nombre de sites anthropiques (d).

soit sous-estimé, et que l'Hyène soit encore relativement abondante au Châtelperronien. L'« épisode à hyènes » est probablement caractéristique du Moustérien final et, à moindre mesure, peut-être du Châtelperronien.

Aucun repaire ne peut clairement être attribué au Quina, les faibles chiffres des distributions de probabilités n'étant que la conséquence du bruit de fond causé par l'incertitude des datations.

À l'Aurignacien, les repaires d'hyènes sont plus rares ; ils sont attribuables le plus souvent aux phases anciennes (Protoaurignacien incertain : Tournal 3F12, Aurignacien ancien : Brassempouy 2C, 2A et 1), et ne se retrouvent que dans le sud du Bassin aquitain, le long des Pyrénées. S'y ajoute le repaire de Conives (Indre) que les datations placent dans l'Aurignacien : néanmoins les datations C14 ont été obtenues pour partie anciennement (1974 pour Ly-981), sont peu compatibles entre elles et retrouvées en inversion stratigraphique (Fourvel, 2008). Il est probable que ces datations soient à vieillir : le repaire de Conives est-il contemporain du Moustérien final ?

Les Rois (unité 1) reste une exception, en raison de sa position chronologique (Aurignacien récent) comme géographique (Charente) : il s'agit du repaire d'hyènes le plus récent du Sud-Ouest.

Après l'Aurignacien, l'Hyène est bien plus discrète, plus aucun véritable repaire n'est connu, et si sa présence est vérifiée par des datations directes pour le Gravettien (Aven du Charnier), elle semble disparaître par la suite, même si ses restes, potentiellement remaniés, sont retrouvés dans un certain nombre de sites magdaléniens.

L'Hyène est présente mais rare au MIS 5 et au début du MIS 4 (AnteQuina) et virtuellement absente à l'H6 (fin MIS 4, Quina).

Elle est extrêmement abondante durant la première moitié du MIS 3, particulièrement à la fin du Moustérien (PostQuina) mais aussi peut-être également au Châtelperronien.

Elle devient de nouveau plus rare à l'Aurignacien, où elle se retrouve exclusivement au sud du Bassin aquitain et pendant les phases anciennes (Protoaurignacien et Aurignacien ancien) ; exception faite d'un repaire en Charente à l'Aurignacien récent.

3.1 DÉMOGRAPHIE, CAPACITÉ PORTEUSE ET COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE

L'analyse des distributions chronologiques de sites à hyènes a montré que, une fois corrigé, le nombre de repaires d'hyènes pouvait être utilisé comme proxy paléodémographique. Les tendances observées dans les nombres de repaires d'hyènes corrigés reflètent des pulsations démographiques passées dans les populations d'Hyène des cavernes.

Plusieurs auteurs ont proposé de relier l'augmentation du nombre d'hyènes durant le MIS 3, phénomène parfois dénommé « épisode à hyènes », à une augmentation record de la biomasse d'Ongulés (Delpech, 1999) ou à une chute dans la démographie des groupes humains à la transition Paléolithique moyen-supérieur potentiellement en lien avec la disparition des néandertaliens (Tournepiche, 2004). En écologie, ce sont effectivement ces deux facteurs, capacité de support des écosystèmes et compétition interspécifique, qui sont les plus cités pour expliquer des dynamiques démographiques populationnelles.

Les relations entre démographie des proies et des prédateurs sont en écologie théorique régies par l'équation de Lotka-Volterra, un modèle mathématique d'interaction entre populations (Ramade, 1994). Ce modèle prédit notamment l'augmentation, légèrement décalée dans le temps, des effectifs du prédateur dans le cas d'un accroissement du nombre de proies disponibles (Fig. III.58 a).

La réalité du modèle théorique de Lotka-Volterra a été vérifiée par de nombreuses observations empiriques dans les milieux naturels, l'exemple le plus connu étant les relations démographiques avérées pour le couple prédateur-proie Lièvre d'Amérique / Lynx au Canada (Ramade, 1994). Carbone et Gittleman (2002) ont depuis établi une relation entre biomasse des proies et biomasse des prédateurs en analysant les populations actuelles de carnivores terrestres : ces auteurs estiment que 10 000 kg de proies sont nécessaires pour supporter 89,1 kg de prédateurs, qu'il s'agisse de nombreux petits carnivores ou d'un seul grand carnivore.

Des corrélations significatives ont été démontrées entre biomasse des herbivores et densité des prédateurs pour le Lion (Ogutu et Dublin, 2004 ; Hayward *et al.*, 2007 ; Celesia *et al.*, 2009), le Lycaon, le Guépard, le Léopard (Hayward *et al.*, 2007) et le Lynx européen (Hetherington et Gorman, 2007 ; Fig. III.58 b), ou entre biomasse des herbivores et biomasse des prédateurs pour le Lion (Grange et Duncan, 2006 ; Fig. III.58 c). De telles corrélations entre nombre de proies et de prédateurs ont également été démontrées pour plusieurs populations d'Hyène tachetée (Trinkel *et al.*, 2004 ; Höner *et al.*, 2005 ; Fig. III.58 d et e).

La relation forte entre biomasse d'Ongulés et démographie des grands carnivores peut donc être vérifiée dans de nombreux cas, mais la capacité de support n'est pas le seul facteur à prendre en compte. Dans leur étude populationnelle du Serengeti, Kelly et collaborateurs (1998) ont démontré que la fécondité des guépards était inversement corrélée avec l'abondance des lions, en partie parce que ces derniers tuent les petits guépards : dans ce cas, la compétition interspécifique agit d'une façon importante sur les dynamiques démographiques. De manière similaire, une corrélation négative significative existe entre la densité des hyènes et des lycaons sur le continent africain (Shorrocks et Simon, 2001 ; Fig. III.59).

Watts et Holekamp (2008) considèrent, eux, que la démographie des populations d'hyènes tachetées du Masai Mara est influencée à la fois par la disponibilité des proies mais également de manière importante par la compétition interspécifique entre hyènes et lions. L'importance de la compétition interspécifique sur les dynamiques populationnelles dépend, selon ces auteurs, de la densité des différents compétiteurs (deux prédateurs peuvent cohabiter sans interactions négatives à de faibles densités) mais également de la capacité porteuse des écosystèmes. Dans le cas d'une capacité de support faible, c'est cette dernière qui limite la démographie des prédateurs, alors qu'au contraire, quand la biomasse de proies est importante, la compétition interspécifique joue un plus grand rôle dans les processus démographiques.

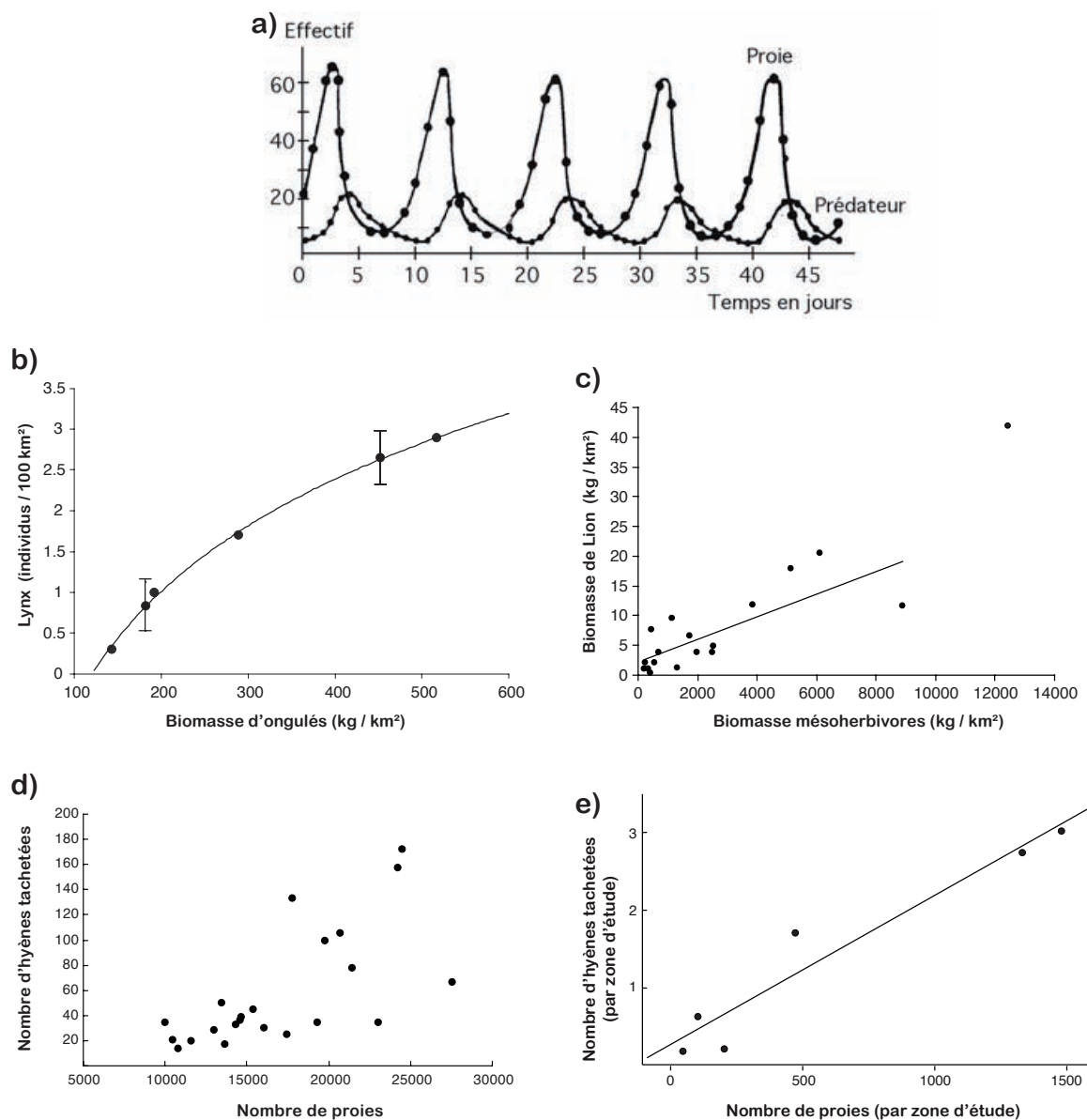


Fig. III.58 : Relations entre démographie des proies et des prédateurs. Exemples de variations d'effectifs selon le modèle théorique de Lotka-Volterra (a, modifié d'après Ramade, 1994) et de corrélations entre le nombre ou la biomasse de proies et le nombre ou la biomasse de prédateurs pour le Lynx (b, modifié d'après Hetherington et Gorman, 2007), le Lion (c, modifié d'après Grange et Duncan, 2006) et deux populations d'hyènes tachetées (d, modifié d'après Höner et al., 2005 ; e, modifié d'après Trinkel et al., 2004).

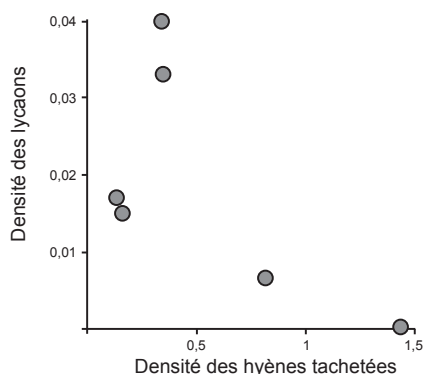


Fig. III.59 : Relation entre la densité des lycavons et des hyènes tachetées dans différents écosystèmes africains (modifié d'après Shorrocks et Simon, 2001).

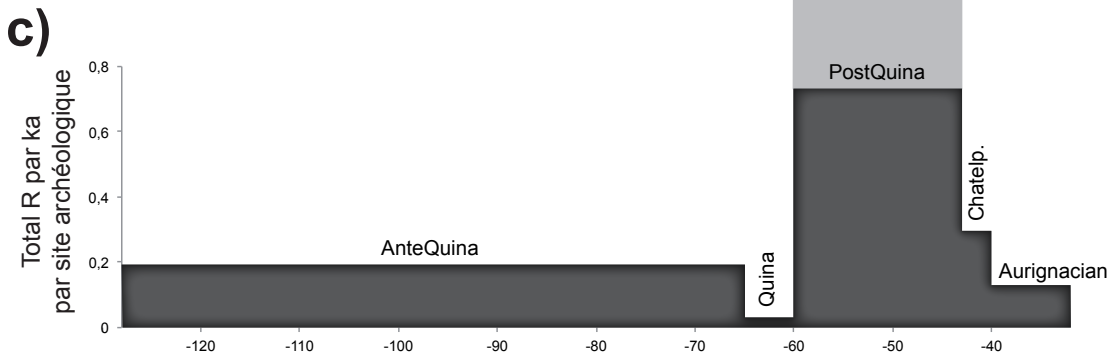
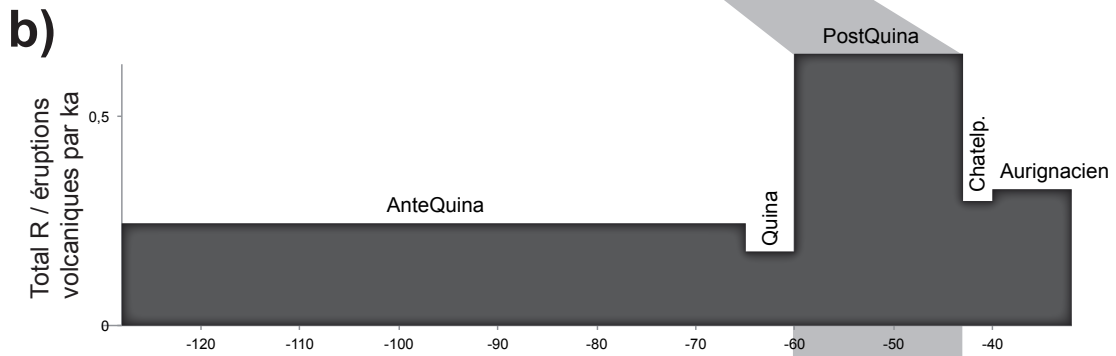
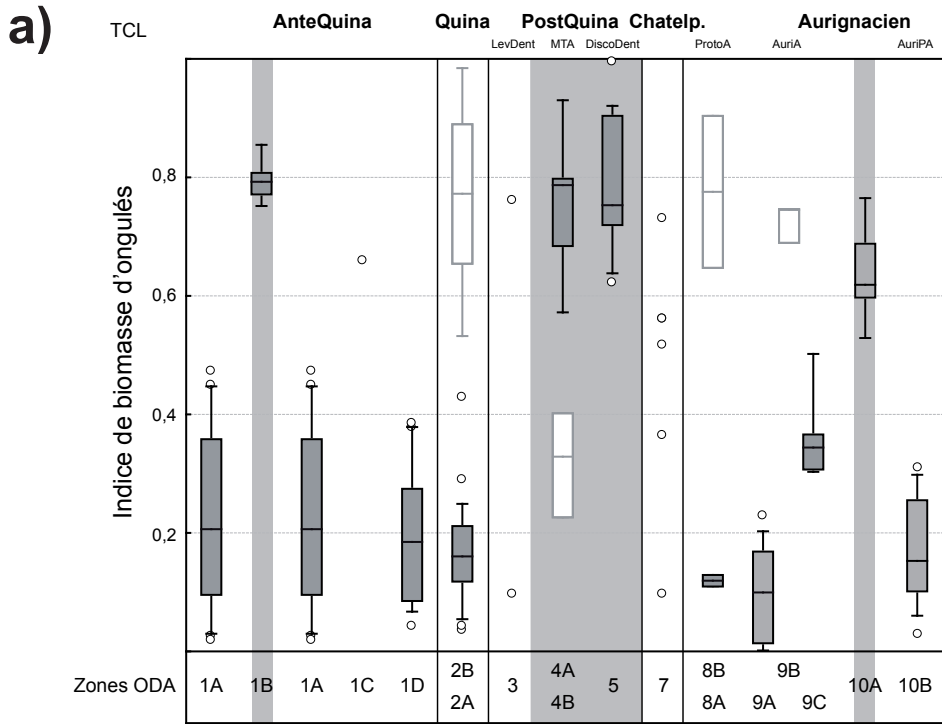


Fig. III.60 : Comparaison entre l'indice de biomasse (a) et le nombre de repaires d'hyènes corrigé par équation théorique (b) ou par comparaison avec le nombre de sites anthropiques (c). Les bandes grisées soulignent les périodes de biomasse d'Ongulés importante (a) et la corrélation proposée entre indice de biomasse élevé et nombre de repaires important au PostQuina (a, b, c). « Zones ODA » : zones d'Ongulés dominants dans les archéofaunes.

3.2 CORRÉLATIONS ENTRE BIOMASSE D'ONGULÉS ESTIMÉE ET PALÉODÉMOGRAPHIE DES HYÈNES

Il est particulièrement difficile de distinguer l'importance qu'ont pu avoir les facteurs biomasse d'Ongulés et compétition interspécifique sur les fluctuations démographiques dans le passé. La comparaison entre les estimations obtenues pour les variations de la biomasse d'Ongulés (Chapitre III.1) et de la paléodémographie des hyènes (Chapitre III.2) apporte cependant des éléments de discussion intéressants. D'un point de vue général, il semble exister une bonne corrélation entre l'indice de biomasse d'Ongulés et les nombres corrigés de repaires d'hyènes par grande période (Fig. III.60) : au PostQuina, quand l'indice de biomasse est particulièrement important, les nombres de repaires corrigés sont conséquents, et quand les indices de biomasse sont plus faibles, les nombres de repaires le sont également.

Il est intéressant de noter que les plus faibles nombres d'hyènes (au Quina) semblent coïncider avec l'existence d'un écosystème qui combine une biomasse d'Ongulés annuelle faible avec des fluctuations saisonnières de biomasse potentiellement importantes (dus à l'abondance du Renne, Chapitre III.1).

À l'Aurignacien, les quelques repaires d'hyènes sont concentrés durant les phases anciennes (Tournal Ouest, Protoaurignacien incertain et Brassempouy, Aurignacien ancien) et dans le sud du Bassin aquitain (Chapitre III.2, Fig. III.52). Les hyènes semblent donc occuper essentiellement les écosystèmes à forte biomasse d'Ongulés qui persistent à l'H4 dans le sud du Bassin aquitain (Tournal, zone ODA 8B) ou qui se redéveloppent en Chalosse juste après celui-ci, à la fin de l'Aurignacien ancien. Ce deuxième cas pourrait être documenté par le haut de la séquence de Brassempouy, où les faunes se rapprochent de la zone ODA 9C, avec toutefois une proportion de Bovinés et de Cheval supérieure à ce qui est connu dans le nord du Bassin aquitain lors de cette même zone (55 à 86 % des restes d'Ongulés contre 29 à 50 % ; cf. Chapitre III.1, Fig. III.12, page 113). Au Protoaurignacien et au début de l'Aurignacien ancien, les hyènes semblent absentes des écosystèmes combinant faible biomasse et fluctuations saisonnières importantes (abondance du Renne) qui se développent dans le nord du Bassin aquitain (zones ODA 8A et 9A). Même dans le détail donc, la corrélation entre biomasse d'Ongulés et nombre d'hyènes semble vérifiée.

Quand moyennés par grandes périodes, indice de biomasse et nombres corrigés de repaires d'hyène montrent des corrélations fortes et significatives ; que le nombre de repaires soit corrigé par équation théorique ou par comparaison aux sites anthropiques (Fig. III.61). Le petit nombre de points et la concentration de 4 des 5 valeurs dans une même partie du diagramme (Fig. III.61) font néanmoins douter de la pertinence de ces corrélations.

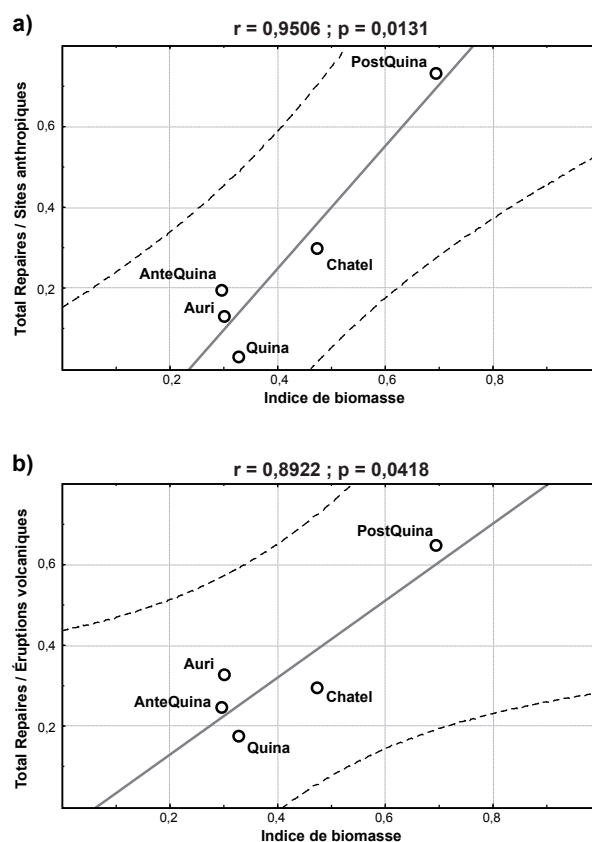


Fig. III.61 : Corrélations linéaires (traits continus) entre l'indice de biomasse et le nombre de repaires d'hyènes corrigé par comparaison aux sites anthropiques (a) ou par équation théorique (b). Les coefficients de corrélations (indiqués au-dessus de chaque diagramme) sont élevés et significatifs dans les deux cas. Les traits discontinus représentent les intervalles de confiance des prédictions à 95 %.

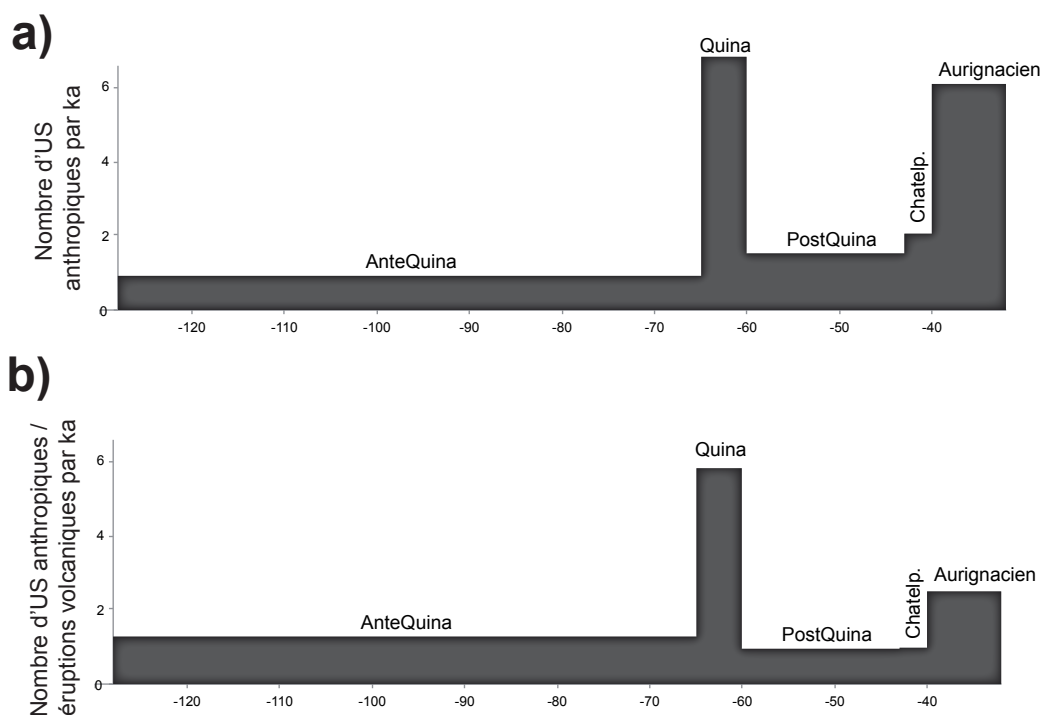


Fig. III.62 : Nombres d'US anthropiques par grandes périodes. Valeurs non corrigées (a, cf. données du Tabl. III.12, Chapitre III.2) et corrigées par équation théorique de Surovell *et al.*, 2009 (b).

3.3 DÉMOGRAPHIE HUMAINE ET COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE

La compétition interspécifique peut être un facteur limitant pour la démographie d'un prédateur si les densités des deux compétiteurs sont importantes. Par extension, la réduction ou la disparition d'une population d'un prédateur peut provoquer une augmentation des effectifs de son compétiteur direct. De nombreux auteurs établissent un lien entre la démographie des hyènes et celle des groupes humains, estimant que tout changement dans la démographie de l'un sera reflété dans les effectifs de l'autre (Straus, 1982 ; Gamble, 1983). L'abondance des hyènes à la fin du Moustérien serait alors liée à une densité humaine particulièrement faible.

La corrélation forte entre nombre de repaires d'hyènes et indice de biomasse (cf. *supra*) montre que, dans notre cas, la compétition interspécifique n'est pas le seul facteur et que la capacité porteuse des écosystèmes était sûrement elle-aussi importante. Ces résultats ne permettent cependant pas de se prononcer sur la démographie humaine : il est possible que l'augmentation de la biomasse d'Ongulés à la fin du Moustérien ait provoqué un accroissement démographique des hommes comme des hyènes, ou au contraire seulement des hyènes (cette dernière hypothèse est privilégiée par Delpech, 1999).

Le nombre de sites anthropiques fluctue de manière importante entre AnteQuina et Aurignacien, mais il est difficile de savoir si ces variations sont imputables à des dynamiques démographiques ou à d'autres facteurs, tels que des changements dans les modalités d'occupation du territoire par les groupes humains. Comparé aux autres périodes, deux à trois fois plus de sites Quina et aurignaciens sont connus (Fig. III.62) ; ce nombre élevé de sites pourrait refléter une population plus importante (comme défendu par Mellars et French, 2011 pour l'Aurignacien) ou une mobilité des groupes plus importante (comme proposé pour le Quina par Delagnes et Rendu, 2011). Pour l'Aurignacien, le nombre élevé de sites est peut-être également dû au biais taphonomique, comme le montre la comparaison avec les valeurs corrigées par l'équation de Surovell *et al.*, 2009 (Fig. III.62 b)

Les informations sur les densités des populations humaines pour ces périodes sont encore trop rares, et le registre paléontologique des sites à hyènes ne peut pas apporter d'informations indépendantes. Ce sont les travaux des préhistoriens, généticiens et anthropologues qui doivent déterminer si, oui ou non, la densité des groupes humains a diminué à la fin du Moustérien dans le Sud-Ouest de la France. Alors seulement les possibilités de corrélation avec la démographie des hyènes pourront être examinées.

3.4 UNE EXTENSION DE LA STEPPE À MAMMOUTHS ?

Le développement à la fin du Moustérien de steppes à graminées riches en grands Ongulés (bisons, chevaux) est selon Delpech (1999) à rapprocher du biotope « steppe à mammoths » décrit par Guthrie (1990) en Béringie ; que ce dernier avait proposé d'étendre du Yukon jusqu'au Golfe de Gascogne. La « steppe à mammoths » est considérée comme un groupe d'écosystèmes passés sans analogues modernes, caractérisés par un milieu hétérogène composé d'une mosaïque d'habitats (toundra, steppe, forêt). Y prédomineraient des steppes froides à graminées très riches où Bison, Cheval et Mammouth domineraient les faunes mais dont la richesse et la diversité des herbivores ne seraient comparables qu'avec les savanes actuelles (Guthrie, op. cit.).

L'abondance de graminées favoriserait une large biomasse d'Ongulés, car ces herbes adoptent face aux herbivores une stratégie de création de biomasse (ce qui profite aux herbivores) plutôt que la mise en place de défenses anti-herbivores (ce qui nuit aux herbivores, cas de la toundra). Les plantes steppiques sont bien plus productives, et tolèrent parfaitement d'importants troupeaux de « brouteurs » (*grazers*), car la majorité de leur biomasse est située sous le niveau du sol (racines profondes). La persistance de cette steppe à mammoth serait selon Guthrie (2001) expliquée par une aridité extrême, elle-même induite par la rareté du couvert nuageux. C'est la configuration mégacontinentale du Nord de l'Eurasie et du Nord-Ouest de l'Amérique qui aurait maintenu les précipitations à un niveau minimal (hautes montagnes, importants glaciers continentaux, larges étendues d'eau glacée).

La définition de la « steppe à mammoths » est particulièrement large, tant d'un point de vue chronologique (à la base définie pour le Dernier Maximum Glaciaire, étendue au Pléistocène supérieur, voire à tout le Pléistocène cf. Kahlke, 1999) que géographique (de la Béringie à l'Europe de l'Ouest) mais également dans ses caractéristiques, qui sont définies comme hautement variables selon les régions. En ce sens, la « steppe à mammoths » constitue une dénomination de biome au sens large, dont la définition est si plastique que l'utilisation récurrente de ce concept dans de nombreux champs disciplinaires doit être, selon nous, évitée. Si les développements issus des recherches et débats sur la steppe à mammoths sont particulièrement utiles aux reconstructions paléoécologiques (y compris dans ce travail, cf. notamment travaux cités en Chapitre II.4 et Chapitre

II.5), la dénomination « steppe à mammoths » ne constitue pas un terme de description environnemental approprié car il ne définit qu'un biome très variable plutôt qu'un type précis d'environnement.

Dans le Sud-Ouest de la France, les associations fauniques de la fin du Moustérien ne sont pas particulièrement plus diversifiées que dans les autres zones ODA (Chapitre III.1, 1.7), pas forcément composites ni nécessairement caractéristiques de milieux particulièrement arides ; dans la zone ODA 5 (PostQuina), le Cerf est présent dans 13 des 15 US, le Sanglier aux Fieux et à Saint-Césaire et le Mégacéros à La Quina et à Saint-Césaire. Les écosystèmes riches en biomasse d'Ongulés et en hyènes de la fin du Moustérien pourraient être attribués à la steppe à mammoths, mais alors seulement comme une variante régionale qui ne présente pas toutes les caractéristiques des associations fauniques décrites en Béringie.

3.5 DISCUSSION

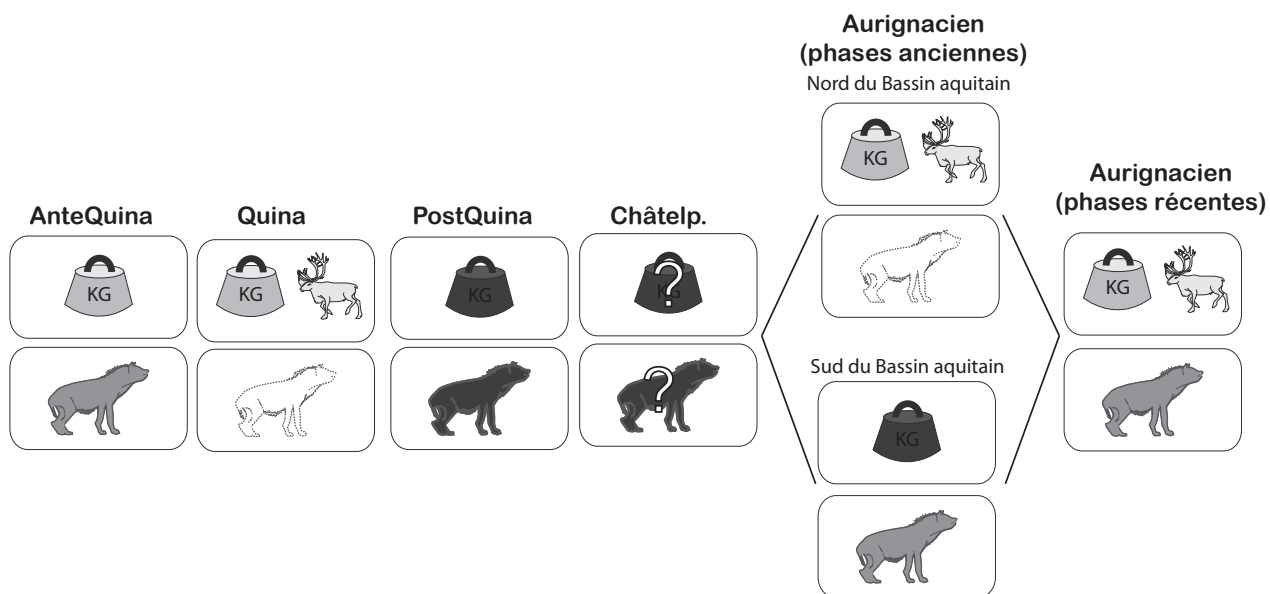
À l'issue de cette partie, nous avons souligné les dynamiques écologiques importantes qui ont concerné les peuplements animaux entre les MIS 5 et 3 dans le Sud-Ouest de la France. Des fluctuations importantes peuvent être décrites dans la capacité de support des écosystèmes pour les grands prédateurs, et ces variations sont hautement corrélées avec l'histoire paléodémographique des hyènes des cavernes (Fig. III.63).

Au Quina et pendant les phases anciennes de l'Aurignacien (dans le Nord du Bassin aquitain uniquement), le Renne domine les faunes et les écosystèmes combinent des biomasses d'Ongulés annuelles faibles avec des fluctuations saisonnières de biomasse potentiellement importantes. Les hyènes sont virtuellement absentes à ces périodes, alors que le nombre de sites anthropiques est lui très élevé. Il est possible que, profitant de l'absence des hyènes et donc potentiellement sous des conditions de compétition interspécifique faible, les groupes humains aient profité de ces écosystèmes particulièrement contraignants pour se développer. Selon Gamble (1986), les grands carnivores ne sont pas capables de stocker des quantités importantes de nourriture pour des périodes de temps prolongées : les hommes, s'ils ont développé des stratégies de stockage (potentiellement couplées à des chasses par abattage en masse), ont peut-être su exploiter ces écosystèmes pauvres et contraignants, à l'inverse des hyènes.

Ce scénario se retrouve aux débuts de l'Aurignacien (H4 ? premiers hommes modernes ?) mais, fait intéressant, également bien auparavant, au Quina (H6 ? néandertaliens ?), période pour laquelle la situation paléoécologique semble très proche. Les néandertaliens avaient donc déjà, avant leur disparition, su exploiter des écosystèmes à faible biomasse d'Ongulés ; dans des environnements où l'Hyène était particulièrement rare.

Il faut également souligner qu'au début de l'Aurignacien, une importante contraction de la biomasse d'Ongulés a lieu, mais que des écosystèmes à forte biomasse persistent dans le sud du Bassin aquitain. Les hyènes ont su exploiter ces écosystèmes et survivre à cette contraction de la biomasse d'Ongulés : elles ne disparaîtront du Sud-Ouest de la France que bien plus tard, vers 25 ka cal. BP, contrairement aux néandertaliens (si l'on considère que les artisans des phases anciennes de l'Aurignacien sont les premiers hommes modernes).

À la fin du Moustérien, la biomasse d'Ongulés était élevée, tout comme les populations d'hyènes, mais il est difficile d'estimer la démographie humaine et donc l'importance de la compétition interspécifique entre hommes et hyènes. De plus, la compétition interspécifique dépend également du recouvrement de niches entre compétiteurs. L'investigation plus détaillée en partie IV des relations de compétition (alimentaire et non alimentaire) entre hyènes et derniers néandertaliens permettra de pousser nos interprétations et de mieux cerner les rapports entre derniers néandertaliens et hyènes des cavernes.



Légende

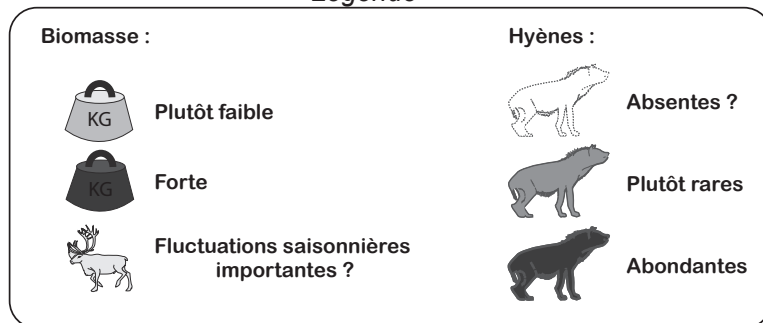


Fig. III.63 : Schéma résumé de la reconstruction paléoécologique en termes de fluctuations de biomasse d'Ongulés et de démographie des hyènes. Les grandes tendances sont simplifiées, se reporter au texte pour plus de détails.

PARTIE IV

COMPÉTITION ENTRE HOMMES ET
HYÈNES DANS LE SUD-OUEST DE LA
FRANCE

CHAPITRE IV.1 RÉÉVALUATION STRATIGRAPHIQUE DU GISEMENT DE LA CHAUVERIE

À la Chauverie, comme évoqué précédemment (Chapitre II.6), les arguments lithostratigraphiques n'ont pas été suffisants pour isoler deux ensembles à la fouille dans les tranchées 11 à 13 et une grande partie des vestiges est restée sans attribution de couche (Fig. IV.1). Ceci nous a conduit, préalablement à l'étude, à réaliser une analyse spatiale détaillée afin d'établir une stratigraphie cohérente, construite indépendamment de critères lithostratigraphiques. Ce n'est qu'une fois que les éventuels différents ensembles seront correctement distingués qu'il sera possible de mener les études sur les comportements alimentaires des hyènes des cavernes et sur les liens existant entre occupations humaines et animales à La Chauverie.

Un niveau stérile discontinu ?

De prime abord, la répartition spatiale des vestiges coordonnés de la zone centrale indique deux nappes de vestiges séparées par un niveau stérile d'une vingtaine de centimètres d'épaisseur dans les tranchées 14 et 15, mais pas dans les tranchées 11 à 13 (Fig. IV.2). Cette passée stérile discontinue pose le problème de la distinction et de la définition des ensembles stratigraphiques. Cette « disparition » apparente de la zone stérile est d'autant plus étonnante qu'elle est brusque et se place à une limite de carré. Deux hypothèses principales peuvent expliquer cette différence : un artefact de fouille ou une réalité dans la configuration des nappes de vestiges.

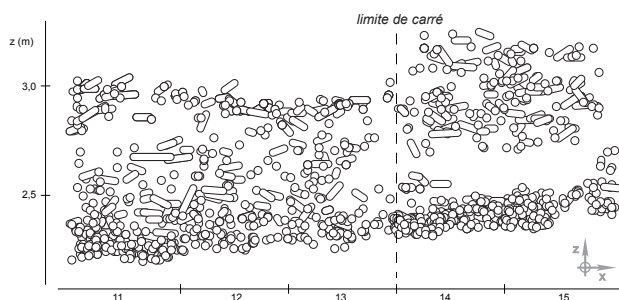


Fig. IV.2 : Projection sagittale générale des vestiges du secteur « central ». La ligne pointillée matérialise la limite de carré discutée dans le texte.

1.1 BIAIS POTENTIELS DUS À LA FOUILLE

L'hypothèse que ce niveau stérile résulte en réalité de biais d'enregistrement à la fouille semble appuyée par le fait que ce niveau stérile « disparaît » près d'une limite de carrés, entre les tranchées 13 et 14.

Sur le terrain, les vestiges ont été coordonnés à l'aide d'une station totale, un équipement qui requiert un calibrage après chaque déplacement de l'appareil afin de le replacer avec précision par rapport au point repère du gisement. Des erreurs importantes et des décalages peuvent apparaître dans le cas d'un mauvais calibrage ou d'un déplacement inopportun des points repères. Cette hypothèse est confortée par l'analyse des projections : si une zone stérile de 20 cm s'isole effectivement entre deux ensembles dans les tranchées 14 et 15 (et semble-t-il également dans la tranchée 19), il est étonnant de constater que ce même décalage d'une vingtaine de centimètres se retrouve pour le sommet des nappes de vestiges coordonnés, entre les tranchées 14 et 15 d'une part, et les tranchées 11 à 13 et 16 et 17 d'autre part (Fig. IV.3). Ceci laisse à penser que les restes des tranchées 14 et 15 visibles au-dessus du niveau « stérile » pourraient en réalité être décalés artificiellement d'environ 20 cm vers le haut.

Ce type d'erreurs de calibrage peut avoir lieu à chaque arrêt de la fouille : entre deux demi-journées, journées, semaines ou campagnes. Entre les interruptions de fouille, divers événements peuvent également induire des décalages et produire sur les projections des niveaux stériles artificiels, comme un nettoyage de surface prononcé après d'éventuelles dégradations de la surface fouillée (e.g. opérations clandestines, intempéries) ou un arrêt de prise d'information de la localisation des vestiges.

Pour La Chauverie, la vérification de telles erreurs est limitée car nous disposons uniquement, pour chaque mesure enregistrée par la station totale, de l'année sans information précise sur l'heure, le jour ou le mois de fouille. La répartition des vestiges coordonnés par année montre néanmoins que le niveau stérile n'est pas placé à la limite entre deux campagnes de fouilles (Fig. IV.4).

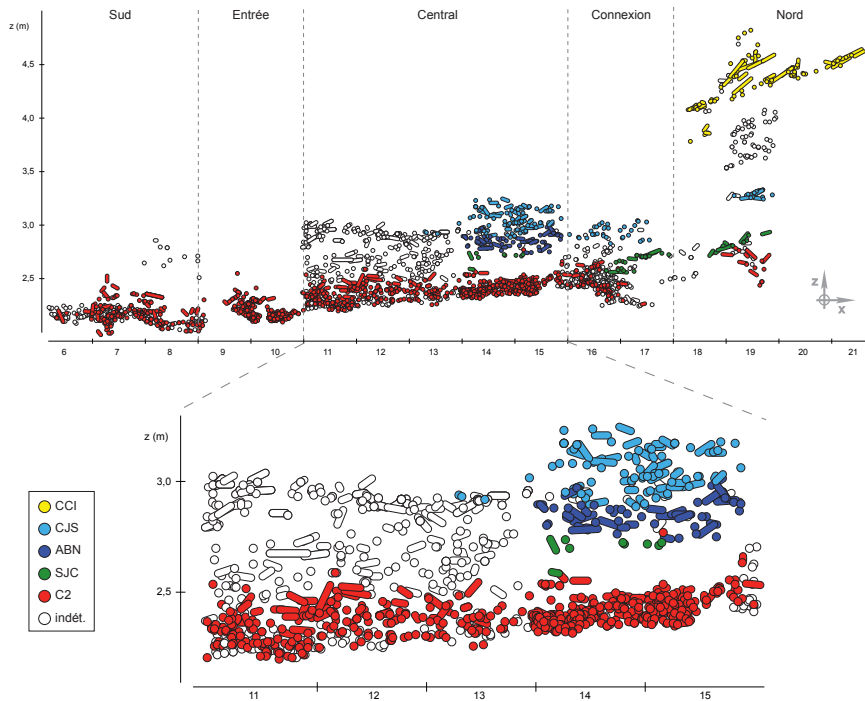


Fig. IV.1 : Projection sagittale de l'ensemble des vestiges coordonnés à La Chauverie avec leur attribution lithostratigraphique (haut : vue générale, bas : zoom sur le secteur central).

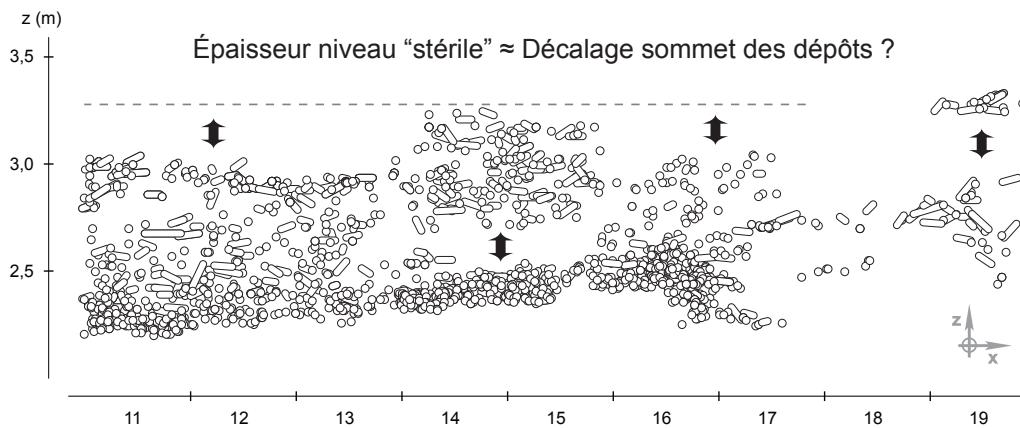


Fig. IV.3 : Projection sagittale des vestiges des secteurs « central » et « connexion ». Les doubles flèches soulignent la similitude existant entre l'épaisseur du niveau stérile et le décalage qui existe entre le sommet des dépôts.

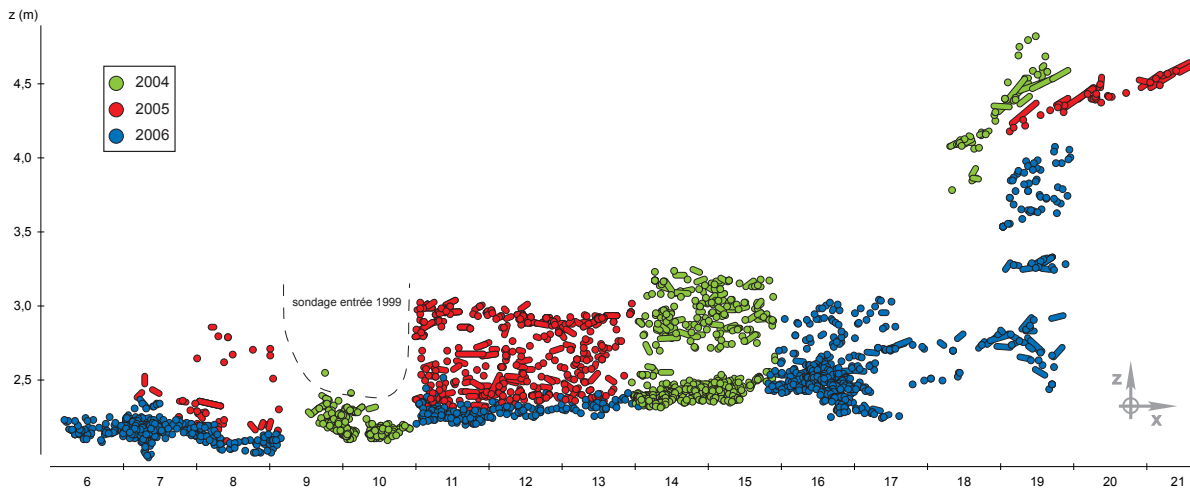


Fig. IV.4 : Projection sagittale générale des vestiges exhumés par campagne de fouille.

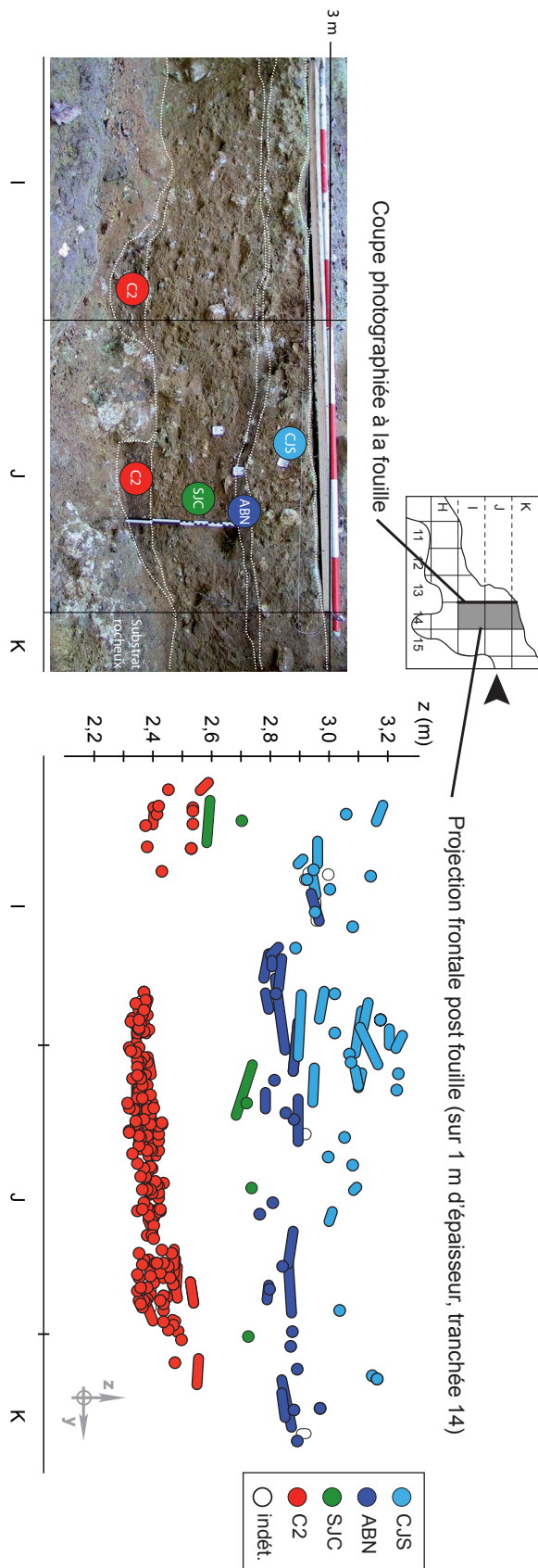


Fig. IV.5 : Comparaison entre la coupe photographiée à la fouille (à gauche, modifiée d'après Tournepiche et Ferrier 2004) et les projections effectuées en post fouille (à droite). En médaillon : localisation de la coupe (trait noir plein) et de la projection (bande grisée).

Décalage dû au calibrage de la station totale : examen de la coupe 2

Le relevé d'une coupe préservée entre les tranchées 13 et 14 carrés IJK apporte quelques informations importantes. Sur cette coupe, dans le cadre de l'étude géoarchéologique en cours, des épaisseurs moyennes ont été relevées par faciès sédimentaire (Ferrier, comm. pers.) : SJC fait environ 35 cm d'épaisseur, ABN 4 cm et CJS 30 cm. Ces épaisseurs sont parfaitement compatibles avec les projections spatiales réalisées (Fig. IV.5). La coupe relevée semble donc indiquer qu'il n'y a pas eu de décalage artificiel lié à un problème de calibration de la station totale.

Le décalage observé au sommet des nappes de vestiges (cf. *supra*) est difficilement explicable mais pourrait résulter d'un décapage (sans cote des pièces) plus profond des dépôts supérieurs de couverture dans les autres zones. L'apparente absence d'erreurs dans les coordonnées permet une analyse détaillée des nappes de vestiges, en prenant notamment en compte les vestiges issus des refus de tamis.

1.2 NAPPES DE VESTIGES ET VARIATIONS DE DENSITÉ

Pour l'ensemble de la zone centrale, des projections sagittales et frontales de 50 cm d'épaisseur ont été réalisées par tranchée (Fig. IV.7 et Fig. IV.8). Lorsque deux projections successives de 50 cm d'épaisseur sont quasi identiques dans l'organisation de leurs nappes de vestiges, elles sont fusionnées en une seule projection d'1 m d'épaisseur. Afin de faciliter la lecture de ces projections, les principales nappes de vestiges identifiées sont détourées.

Des histogrammes sont également présentés pour les 8 carrés les plus riches, afin de fournir une image plus détaillée des variations de densité des vestiges coordonnées par altitude, et afin de prendre en compte les vestiges issus des refus de tamis (Fig. IV.9, Fig. IV.10 et Fig. IV.11). Il est important de noter qu'étant donné les imprécisions sur les altitudes annotées pour les refus de tamis, les échelles altitudinales entre histogrammes des pièces coordonnées et non coordonnées ne sont pas directement comparables.

Répartition des coprolithes

Une des premières caractéristiques qui se dégage des projections est la concentration de coprolithes à la base des dépôts (entre 2,2 et 2,4 m pour les tranchées 11 à 13, 2,3 et 2,5 m pour les tranchées 14 et 15 ; Fig. IV.7 et Fig. IV.8). Cette caractéristique avait déjà été notée à la fouille (Tournepiche et Ferrier,

2004 ; Tournepiche *et al.*, 2005), et elle permet d'isoler une première nappe de vestiges qui correspond en réalité à la couche C2 distinguée à la fouille.

Les histogrammes (Fig. IV.9, Fig. IV.10 et Fig. IV.11) montrent l'évolution du nombre de coprolithes coordonnés selon leur altitude et les fragments de coprolithes retrouvés dans les refus de tamis (seulement indiqués lorsqu'aucun coprolithe n'a été coordonné dans la tranche altitudinale). Ils montrent que, sur l'ensemble des dépôts, bien que les coprolithes coordonnés (implicitement les mieux conservés) ne se retrouvent qu'à la base, des fragments de coprolithes sont présents dans les refus de tamis sur pratiquement toute l'épaisseur de la séquence. La meilleure conservation des coprolithes à la base de la stratigraphie est probablement imputable à des changements dans le mode de dépôt entre la couche C2 (décantation, enfouissement rapide et délicat) et les couches SJC/CJS (éboulisation, enfouissement plus énergétique) ou dans les processus taphonomiques post-dépositionnels (piétinement moins important ? gélifraction ?).

Répartition des éléments lithiques

Les vestiges lithiques sont relativement rares et ne montrent que de faibles « concentrations », notamment dans les tranchées 14 et I (Fig. IV.7 et Fig. IV.8). Sur les projections, leur nombre paraît plus important dans la partie supérieure des dépôts, mais ce constat est un peu moins net lorsque l'on prend en compte les vestiges lithiques issus des refus de tamis : 13 vestiges (3 cotés, 10 dans les refus) entre 2,2 et 2,7 m contre 22 (11 cotés, 11 dans les refus) entre 2,7 et 3,2 m (Fig. IV.9, Fig. IV.10 et Fig. IV.11). L'ana-

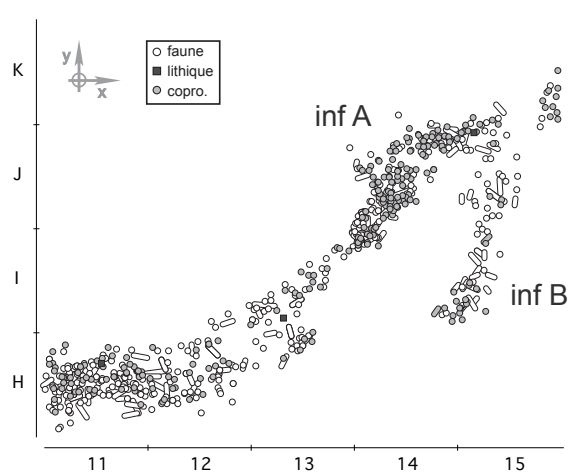


Fig. IV.6 : Projection zénithale des vestiges du secteur central d'altitude comprise entre 2 et 2,4 m. Deux rigoles comblées, notées « inf A » et « inf B », sont discernables sur une partie du gisement.

lyse de la répartition spatiale des éléments lithiques ne permet pas de distinguer des ensembles archéologiques clairement distincts, mais elle sera utile pour d'autres problématiques développées ultérieurement (cf. Chapitre IV.2, 2.3).

Identification de nappes de vestiges

À la base du remplissage, les nappes de vestiges comblent les rigoles creusées dans le substrat calcaire. Les projections frontales permettent de suivre le profil de cette rigole (Fig. IV.7, a à d). Ces dépôts sont quasi horizontaux, à l'exception d'une légère remontée au nord des carrés J15 (y entre 50 et 100) et K15, notée par des astérisques sur les projections. En vue zénithale, l'organisation des nappes de vestiges montre un dédoublement en deux rigoles dans

Légende des figures des quatre pages suivantes :

Fig. IV.7 : Projections frontales des différents types de vestiges. En médaillon : positionnement et épaisseur des projections. En pointillés : principales nappes de vestiges identifiées avec leur attribution à un ensemble (inf : inférieur, sup : supérieur, infA : rigole A, infB : rigole B). * : configuration particulière expliquée dans le texte.

Fig. IV.8 : Projections sagittales des différents types de vestiges. En médaillon : positionnement et épaisseur des projections. En pointillés : principales nappes de vestiges identifiées avec leur attribution à un ensemble (inf : inférieur, sup : supérieur, infA : rigole A, infB : rigole B). * : configuration particulière expliquée dans le texte.

Fig. IV.9 : Histogrammes des fréquences des différents types de vestiges par mètre carré et tranches altitudinales (carrés H11, H12 et H13). Les fragments de coprolithes issus des refus de tamis ne sont représentés que dans les tranches altitudinales où aucun coprolithe n'a été coordonné à la fouille.

Fig. IV.10 : Histogrammes des fréquences des différents types de vestiges par mètre carré et tranches altitudinales (carrés I13, I14 et I15). Les fragments de coprolithes issus des refus de tamis ne sont représentés que dans les tranches altitudinales où aucun coprolithe n'a été coordonné à la fouille.

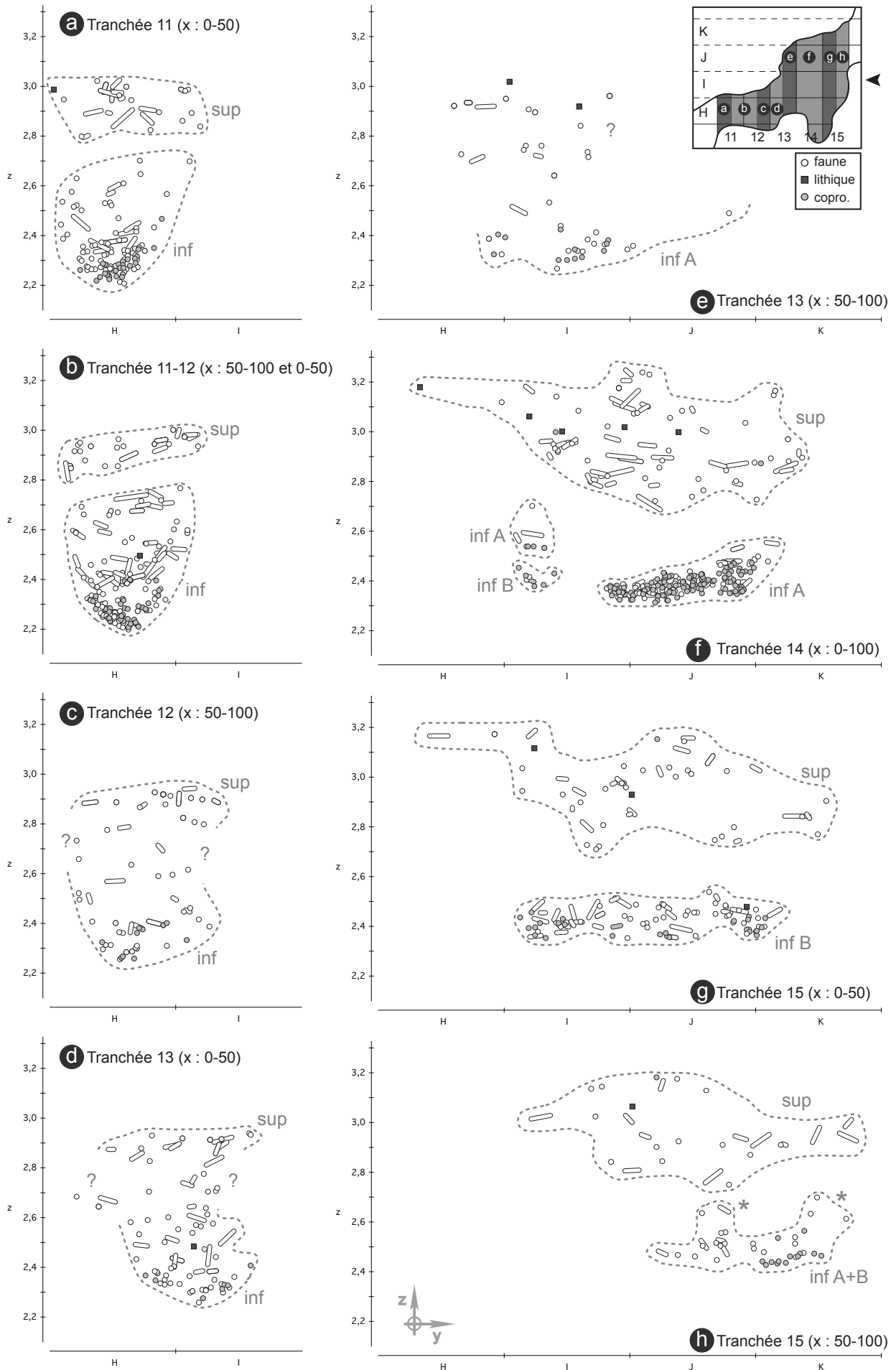


Fig. IV.7, légende page 187

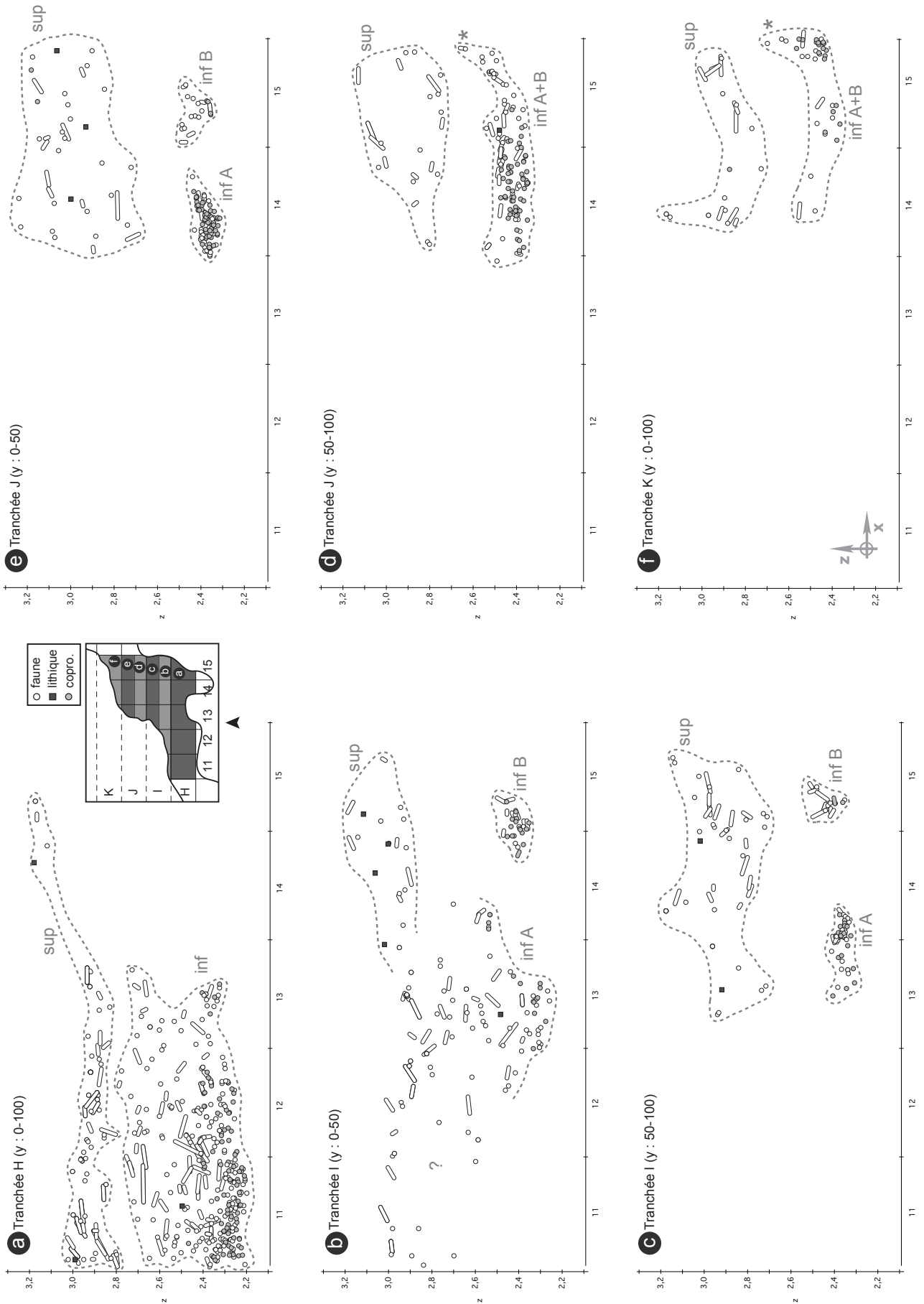


Fig. IV.8, légende page 187

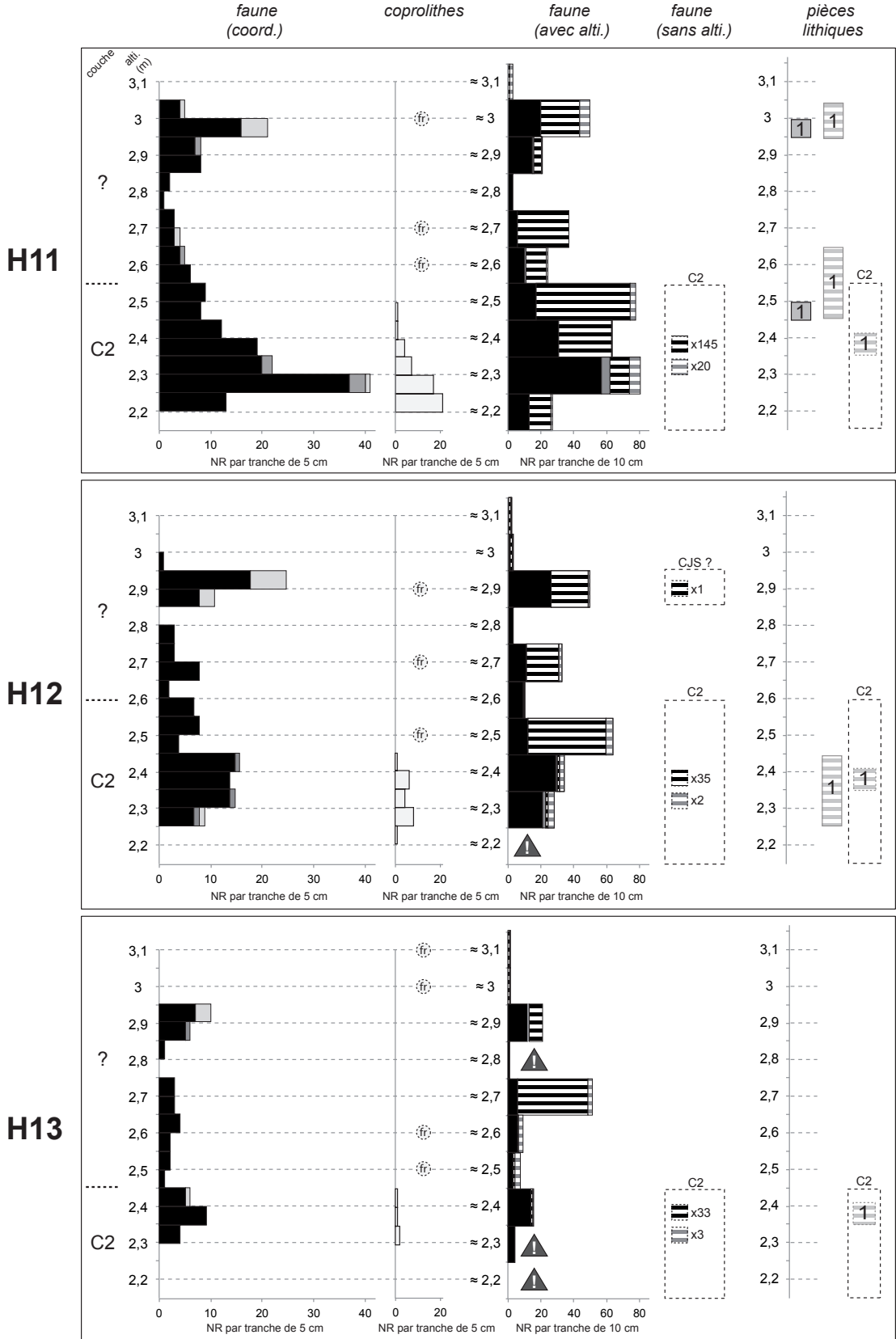
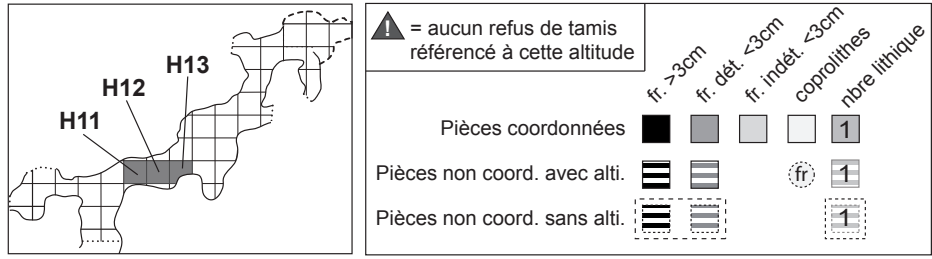


Fig. IV.9, légende page 187

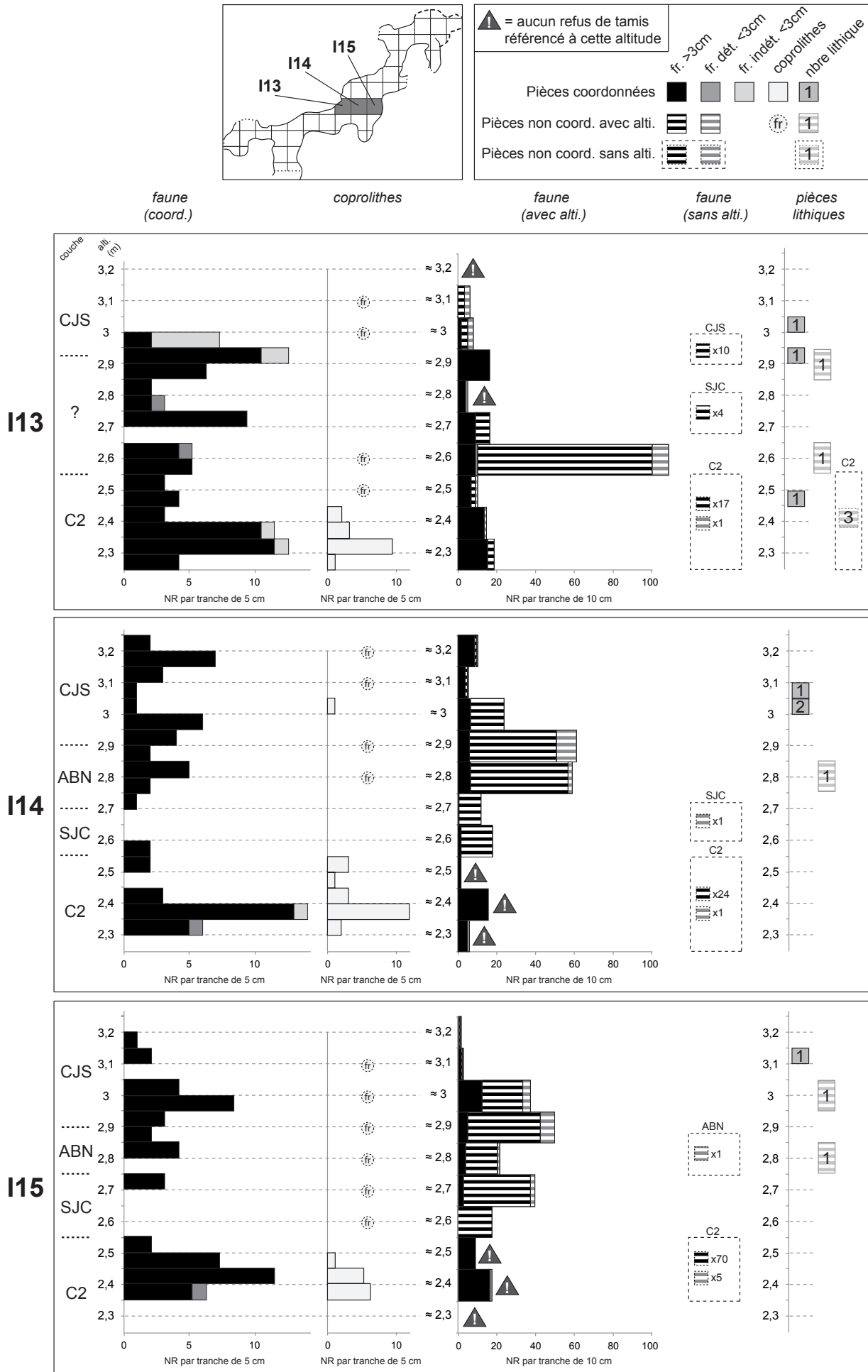


Fig. IV.10, légende page 187

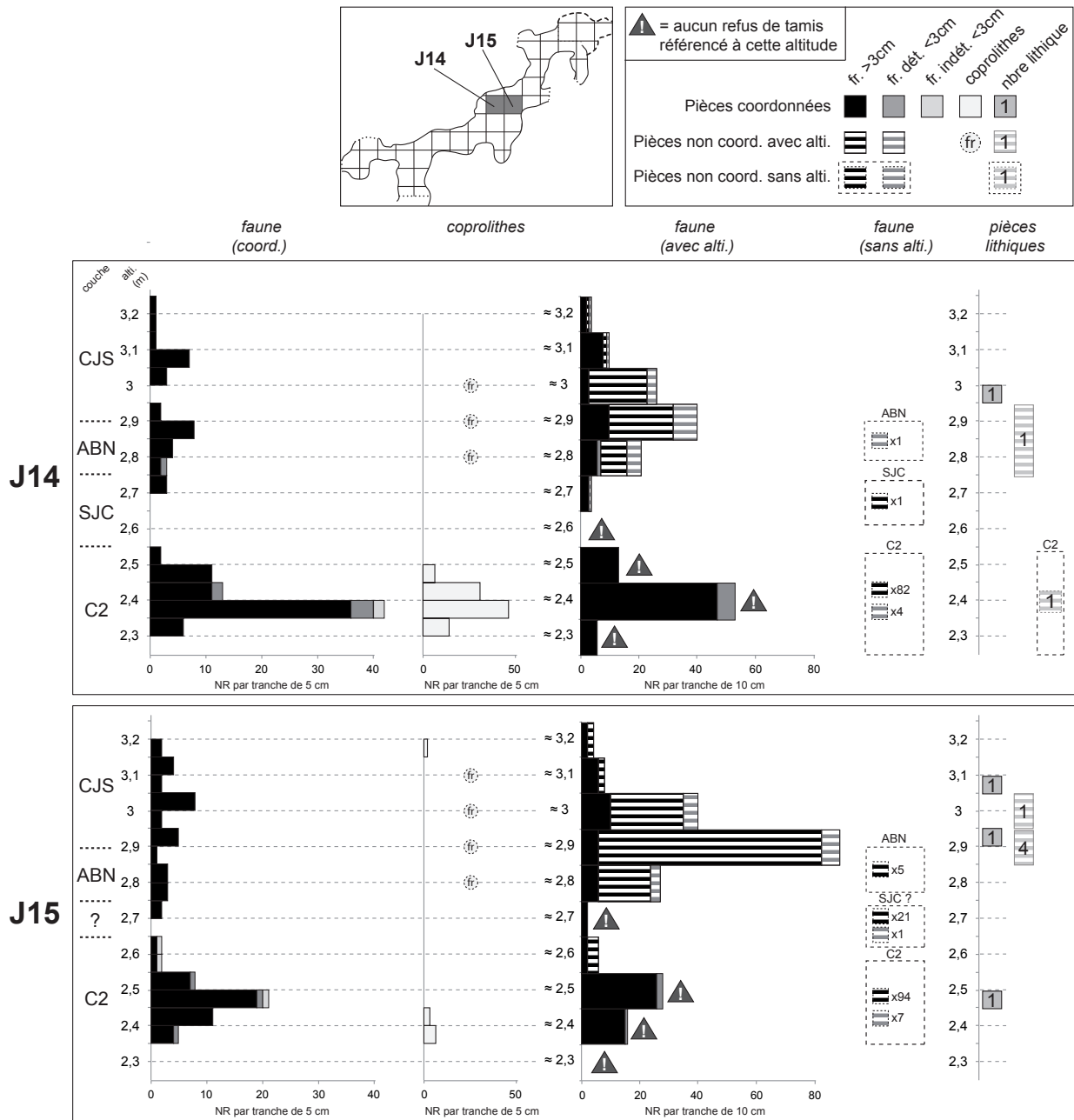


Fig. IV.11 : Histogrammes des nombres des différents types de vestiges par mètre carré et tranches altitudinales (carrés J14 et J15). Les fragments de coprolithes issus des refus de tamis ne sont représentés que dans les tranches altitudinales où aucun coprolithe n'a été coordonné à la feuille.

les tranchées 13 à 15 (Fig. IV.6). Ces dépôts localisés dans deux rigoles séparées (notés « inf A » et « inf B ») se distinguent nettement sur certaines des projections sagittales et frontales.

Sur les projections, pour les tranchées I (y : entre 50 et 100) à K, entre 2,6 et 2,7 m environ, un niveau stérile isole nettement un ensemble inférieur (les rigoles comblées par des riches nappes de vestiges où les coprolithes entiers sont abondants) d'un ensemble supérieur où la densité de vestiges est moins importante et les coprolithes entiers quasi absents (Fig. IV.8). Pour les carrés J14 et J15, les histogrammes de densité montrent que deux nappes de

vestiges s'isolent (une vers 2,4 – 2,5 m, une vers 2,8 – 3 m) avec une densité de vestiges moindre entre 2,6 et 2,7 m (Fig. IV.11). Néanmoins, ce constat est largement remis en question par l'absence de refus de tamis annoté par altitude pour toute la partie basale de la séquence, entre 2,3 et 2,6 m ; où les refus n'ont semblé-ils être annotés que par couche. La situation est similaire pour les carrés I14 et 15, pour lesquels les histogrammes semblent confirmer la présence de deux nappes de vestiges séparées par un niveau stérile, mais où, encore une fois, l'absence de refus de tamis par altitude empêche toute confirmation indubitable de l'existence d'un niveau stérile (Fig. IV.10). Cette absence n'est pas anodine, étant

donné le nombre très important de fragments supérieurs à 3 cm retrouvés dans certains refus de tamis. Néanmoins, le possible arrêt du tamisage à cette altitude conforte plutôt l'hypothèse que les fouilleurs ont effectivement atteint un niveau pratiquement stérile, ce qui pourrait justifier une modification dans les méthodes de fouille en pleine campagne.

Pour la tranchée H, la distinction sur les projections est beaucoup moins nette : des vestiges se retrouvent sur pratiquement toute l'épaisseur du remplissage, au-dessus de la nappe de vestiges riches en coprolithes qui remplit la rigole (Fig. IV.8). La « disparition » du niveau stérile dans cette zone pourrait être à mettre en relation avec un changement dans les méthodes de fouilles : si un plus grand nombre de pièces de petites dimensions a été coordonné dans les tranchées 11 à 13, cela expliquerait pourquoi le niveau stérile « disparaîtrait » artificiellement des projections.

Sur les histogrammes, la répartition des vestiges coordonnés qui n'auraient pas dû l'être selon la stratégie de fouille définie (indéterminables inférieurs à 3 cm) indique que ce problème ne peut à lui seul expliquer la « disparition » du niveau stérile : ils sont rares, et ne sont pas plus abondants dans la tranche altitudinale où le niveau stérile serait attendu (Fig. IV.9). Pour la tranchée H, les refus de tamis semblent avoir été bien plus souvent annotés par altitude, ce qui permet une analyse intégrant à la fois les restes coordonnés et ceux issus des refus. Des modifications dans la densité des vestiges sont perceptibles, avec deux concentrations majeures autour de 2,3 – 2,5 m et 2,9 – 3 m. Bien que moins net, un niveau très pauvre apparaît vers 2,8 m.

Pour la tranchée H, l'analyse conjointe des projections (Fig. IV.8) et des histogrammes (Fig. IV.9) montre :

- l'existence d'une petite passée stérile (2,8 m),
- deux concentrations de vestiges (vers 2,3 – 2,5 m et vers 2,9 – 3 m),
- une nappe moins riche entre 2,5 et 2,7 m où la densité de vestiges augmente progressivement en descendant dans la stratigraphie.

Ces différents éléments permettent d'isoler deux ensembles qui, parce que nettement moins bien définis que dans les tranchées 14 et 15, doivent être considérés avec prudence (ensemble inférieur entre 2,2 et env. 2,8 m et supérieur entre env. 2,8 et 3,1 m).

Pour la tranchée I (y : entre 0 et 50), la situation apparaît plus complexe. En projection sagittale (Fig. IV.8) :

- pour les tranchées 14 et 15, on distingue nettement l'ensemble supérieur et un des dépôts de rigole de l'ensemble inférieur ;
- pour les tranchées 11 et 12, les vestiges sont trop rares pour être discutés ;
- dans la tranchée 13, les restes se répartissent sur toute l'épaisseur du remplissage, sans concentration apparente, bien que les coprolithes coordonnés sont encore une fois localisés en base de séquence.

Les vestiges semblent « plonger » depuis les tranchées 12 et 14 vers la tranchée 13 (Fig. IV.8 b). Cette configuration particulière est difficile à expliquer avec les quelques éléments dont nous disposons.

Les travaux géoarchéologiques à La Chauverie, actuellement en cours, n'ont pas encore permis de révéler s'il existait des dynamiques de dépôts différentes entre les tranchées 14-15 et les tranchées 11 à 13. Des dynamiques distinctes pourraient expliquer de telles différences dans l'organisation des nappes de vestiges entre des zones de fouilles pourtant si proches. De nombreuses questions restent en suspens. Sommes-nous, par exemple, dans la tranchée 13, à la jonction de deux systèmes avec des dynamiques de dépôts différentes ? Les vestiges entre 2,5 et 2,7 m dans les tranchées 11 à 13 correspondent-ils à des remobilisations d'autres nappes de vestiges ?

L'analyse des nappes de vestiges permet tout de même de distinguer deux grands ensembles en post-fouille (Fig. IV.12), ensembles qui restent à confirmer par d'autres analyses. La définition de ces derniers demeure néanmoins contestable en l'absence de tamisage systématique par décapage. Trois zones principales sont discernables selon la pertinence du découpage, du plus fiable au moins fiable : la zone C entre les tranchées I (y entre 50 et 100) à K, la zone A tranchée H et la zone B tranchée I (y entre 0 et 50).

1.3 ATTEINTES TAPHONOMIQUES DES VESTIGES OSSEUX

Chaque vestige osseux coordonné ayant été relié à la base de données de détermination, il est possible d'effectuer des projections selon les différentes atteintes taphonomiques relevées sur les pièces. De cette manière, une sectorisation peut être tentée sur la base de critères taphonomiques.

L'analyse de la répartition spatiale a été effectuée pour les altérations chimiques (Fig. IV.13), les concrétions (Fig. IV.14), les traces de racines (Fig. IV.15), les

dépôts de manganèse (Fig. IV.16) et les fissures longitudinales (Fig. IV.17). Les desquamations, émoussés et cupules de dissolution sont ici trop rares pour être porteurs d'informations. Les projections ont été réalisées par grande zone et non par tranche de 50 cm, étant donné les faibles effectifs. Pour chaque critère taphonomique, des diagrammes circulaires sont accolés aux histogrammes et aux projections, de sorte qu'ils résument les caractéristiques des concentrations les plus fortes et homogènes d'un point de vue taphonomique.

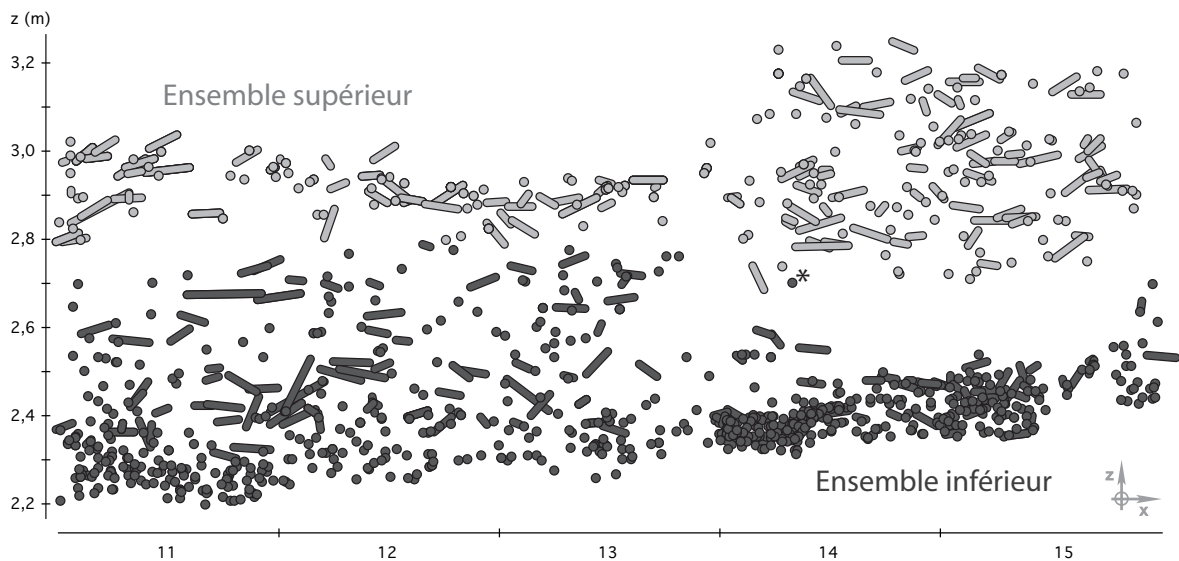


Fig. IV.12 : Répartition des deux ensembles définis en post-fouille à l'issue de l'analyse spatiale. Le vestige marqué d'un * (attribué à l'ensemble inférieur) n'est pas une erreur : il correspond au sommet de la rigole « inf A » en tranchée 14 (cf Fig. IV.7 f) dans le carré I, où il est séparé de l'ensemble supérieur par un niveau stérile (contrairement à ce qui est décelable ici).

Légende des figures des cinq pages suivantes :

Fig. IV.13 : Répartition spatiale des altérations chimiques sur les restes fauniques du secteur « central » : projections sagittales, histogrammes et diagrammes circulaires récapitulatifs des grandes tendances. →

Fig. IV.14 : Répartition spatiale des concrétions sur les restes fauniques du secteur « central » : projections sagittales, histogrammes et diagrammes circulaires récapitulatifs des grandes tendances.

Fig. IV.15 : Répartition spatiale des traces de racines sur les restes fauniques du secteur « central » : projections sagittales, histogrammes et diagrammes circulaires récapitulatifs des grandes tendances.

Fig. IV.16 : Répartition spatiale des dépôts de « manganèse » sur les restes fauniques du secteur « central » : projections sagittales, histogrammes et diagrammes circulaires récapitulatifs des grandes tendances.

Fig. IV.17 : Répartition spatiale des fissures longitudinales sur les restes fauniques du secteur « central » : projections sagittales, histogrammes et diagrammes circulaires récapitulatifs des grandes tendances.

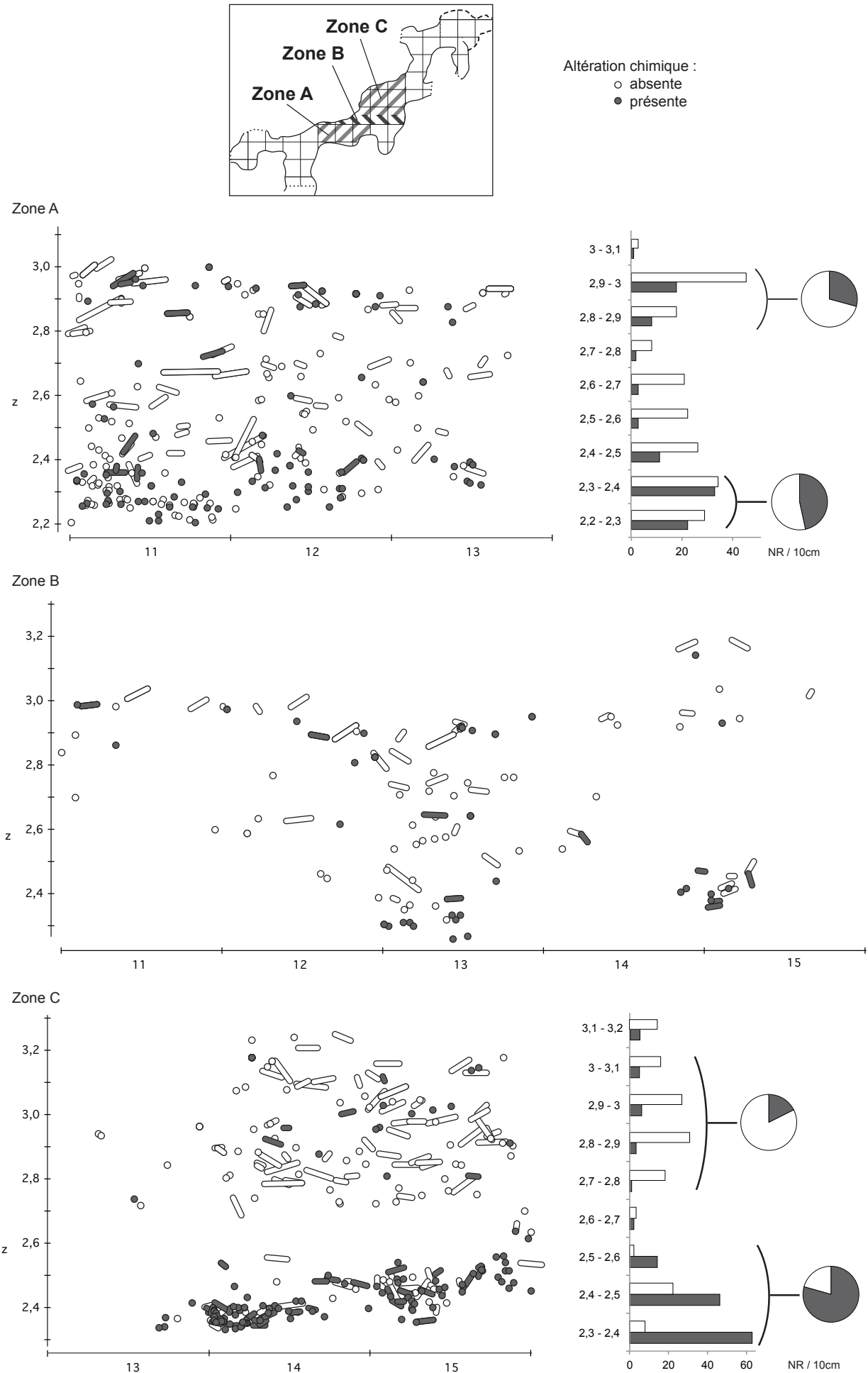


Fig. IV.13, légende page 194

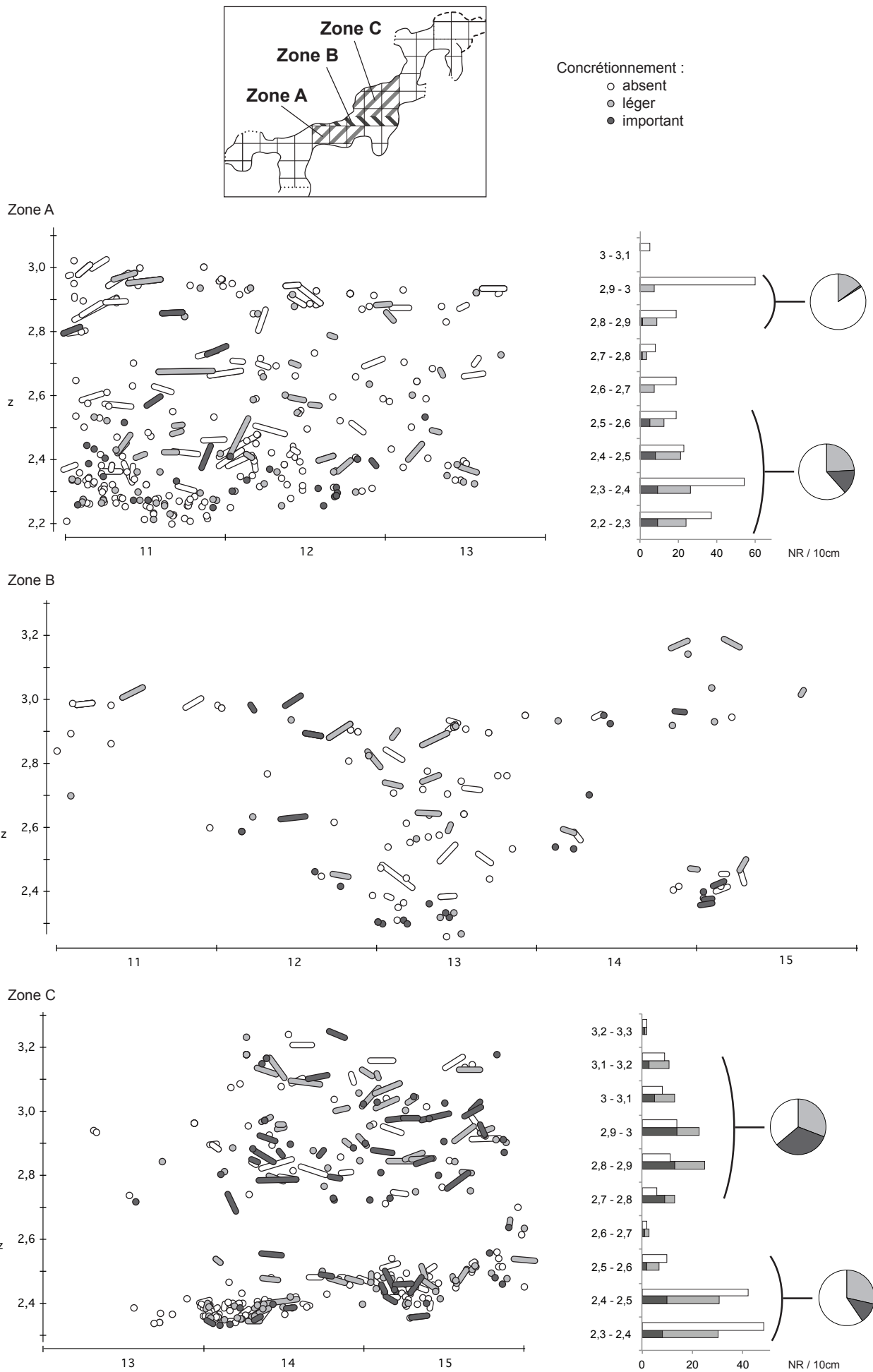


Fig. IV.14, légende page 194

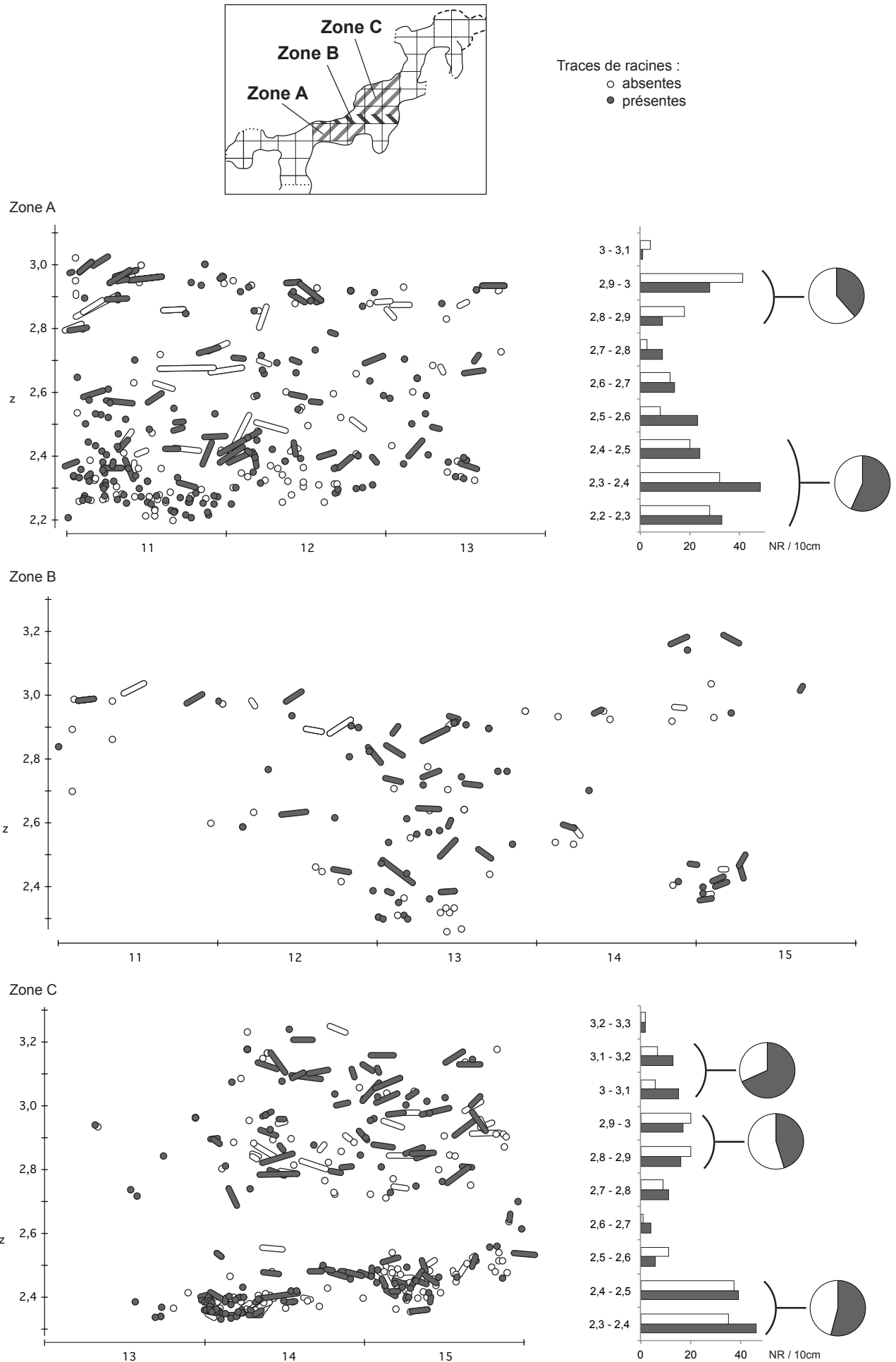


Fig. IV.15, légende page 194

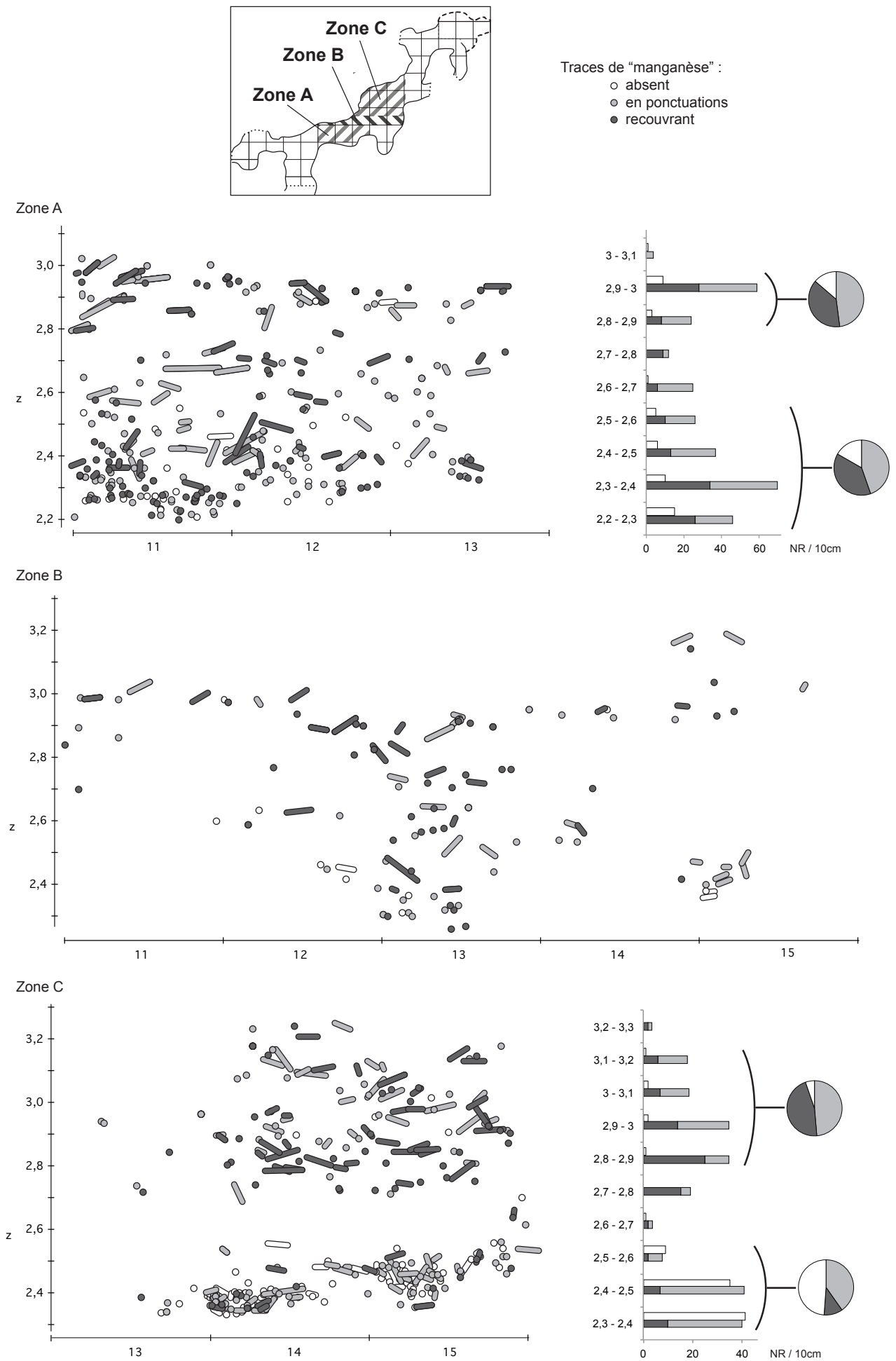


Fig. IV.16, légende page 194

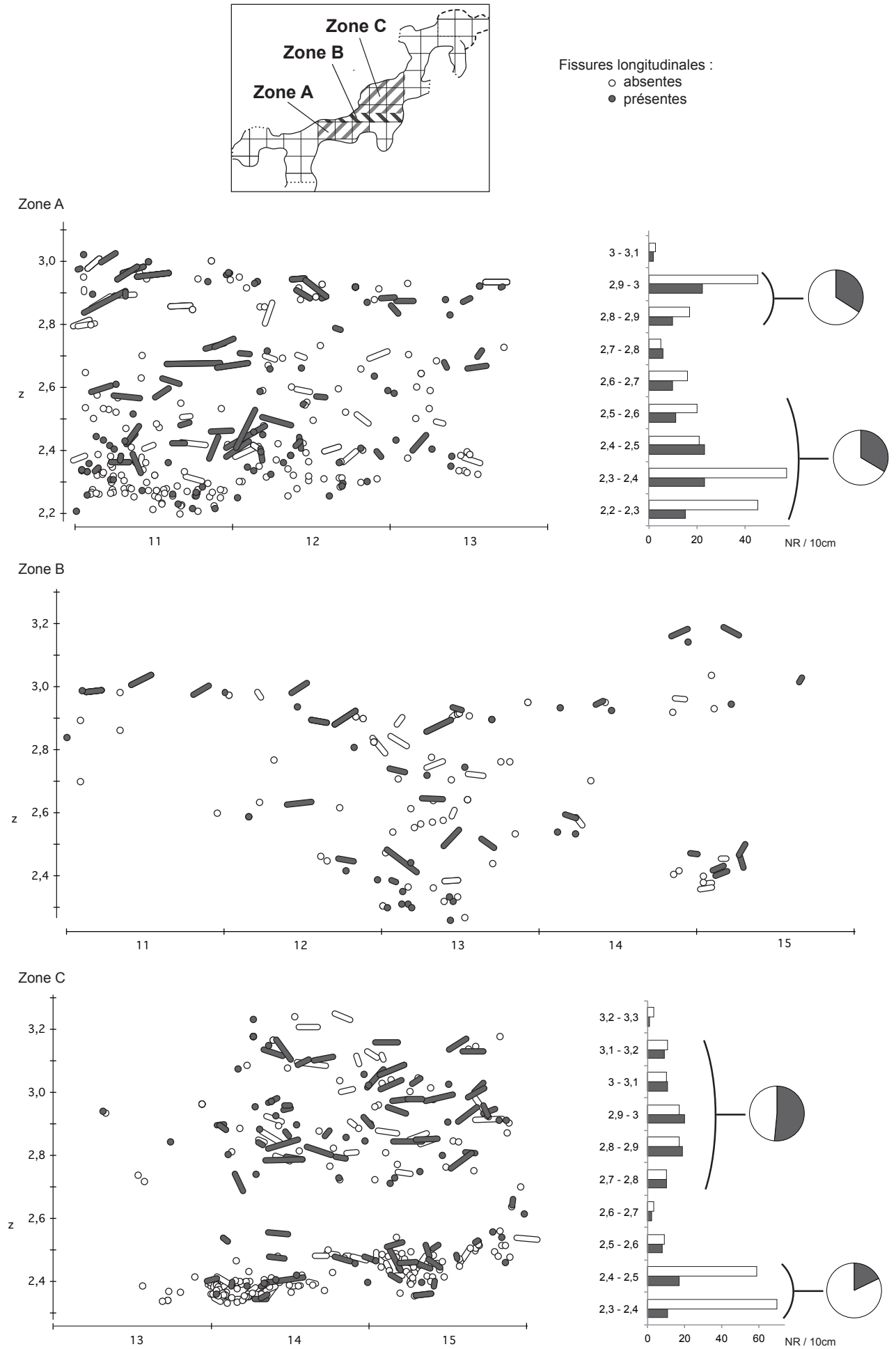


Fig. IV.17, légende page 194

D'une manière générale, les échantillons sont numériquement trop faibles pour utiliser les critères taphonomiques pour définir des ensembles. Cependant, ils permettent de tester, sur des grandes tendances, les ensembles définis précédemment. Pour la zone B, les critères taphonomiques ne permettent pas de préciser le découpage des ensembles étant donné les faibles effectifs.

La différenciation spatiale taphonomique des ensembles est plus forte dans la zone C que dans la zone A : deux ensembles se distinguent pour quatre critères taphonomiques dans la zone C et pour seulement trois dans la zone A (Tabl. IV.1). Les difficultés d'interprétation inhérentes aux faibles effectifs empêchent de préciser le découpage entre ensemble inférieur et ensemble supérieur dans la zone A.

Il est important de noter que la stratigraphie taphonomique n'est pas forcément à relier directement à la stratigraphie des occupations du gisement. L'ensemble inférieur (couche C2), dont le contenu est cohérent, présente des variations importantes de ces caractéristiques taphonomiques selon les zones pour les traces de manganèse et les altérations chimiques. De même, deux sous-ensembles se distinguent au sein de l'ensemble supérieur pour les traces de racines, mais pas pour les autres critères. Dans la zone C les concrétionnements sont plus importants dans l'ensemble supérieur que dans l'inférieur, alors que l'inverse peut être observé dans la zone A.

In fine, même si l'existence d'un niveau stérile serait à réfuter, deux ensembles sont néanmoins percep-

	Zone A	Zone C
Altérations chimiques	Oui, faible ? ($\chi^2 = 6,056$; $p < 0,05$)	Oui, forte ($\chi^2 = 50,867$; $p < 0,01$)
Concrétions	Oui ($\chi^2 = 17,728$; $p < 0,01$)	Oui ($\chi^2 = 23,346$; $p < 0,01$)
Traces de racines	Oui ($\chi^2 = 10,731$; $p < 0,01$)	Non ($\chi^2 = 0,01$; $p > 0,9$) mais oui au sein de l'ensemble supérieur ($\chi^2 = 4,573$; $p < 0,05$)
Dépôts de manganèse	Non ($\chi^2 = 0,747$; $p > 0,3$)	Oui, forte ($\chi^2 = 91,918$; $p < 0,01$)
Fissures longitudinales	Non ($\chi^2 = 0,013$; $p > 0,9$)	Oui, forte ($\chi^2 = 30,18$; $p < 0,01$)

Tabl. IV.1 : Présence / absence de distinction spatiale entre l'ensemble inférieur et l'ensemble supérieur selon les différentes altérations taphonomiques et les deux grandes zones A et C.

tibles, au moins vis-à-vis de leurs caractéristiques taphonomiques. La pertinence de ce découpage « taphostratigraphique » reste cependant à démontrer pour l'archéostratigraphie et la biostratigraphie.

1.4 REMONTAGES

Le matériel exploité pour les remontages correspond à l'ensemble des restes déterminés dans le cadre de cette étude, à la fois pièces coordonnées et issues des refus de tamis (Fig. IV.18). Afin de tester l'ampleur de déplacements potentiels, les remontages ont été recherchés en intra- et en inter-secteurs, toutes couches confondues à l'exception de la couche CCI (correspondant aux deux squelettes complets de bovins). Cet échantillon rassemble 1334 restes attribuables à 17 taxons différents correspondant à un minimum de 69 individus. Des détails (NR, NME, NMI, nombre de remontages) sont fournis pour les 4 taxons les plus abondants (Tabl. IV.3).

Malgré une recherche systématique pièce à pièce, les remontages sont rares : seulement 21 groupes mobilisant 46 restes, soit moins de 3,5 % des restes. Ceci peut être expliqué par plusieurs facteurs :

- la mauvaise conservation des surfaces de fractures souvent rognées (« *crenulated edge* ») ou dissoutes ;
- la diversité en termes d'espèces et d'éléments squelettiques ;
- l'importante fragmentation de certains éléments, qui produit une quantité considérable de restes indéterminables. Étant donné que ces fragments indéterminés n'ont pas été pris en compte, les remontages potentiels entre pièces déterminables et indéterminables n'ont pas pu être réalisés ;
- à l'inverse, le degré de complétude de certains os (*e.g.* carpiens, tarsiens), peu ou pas fracturés.

Le rapport NR / NME permet d'estimer le nombre moyen de fragments disponibles pour les remontages par élément squelettique (Tabl. IV.3). Plus ce rapport est faible, plus le nombre de remontages sera limité par manque de fragments. Il apparaît ainsi clairement que même avec des NR assez importants, certains éléments squelettiques sont quasiment inutilisables pour les remontages, car trop souvent quasi complets (*e.g.* carpiens, tarsiens, rochers et sésamoïdes digérés) ou uniquement représentés par les mêmes portions (*e.g.* vertèbres, phalanges, coxaux).

La répartition spatiale de ces remontages montre une bonne cohérence des ensembles précédemment définis (Fig. IV.19 et Fig. IV.20, Tabl. IV.2). L'ensemble

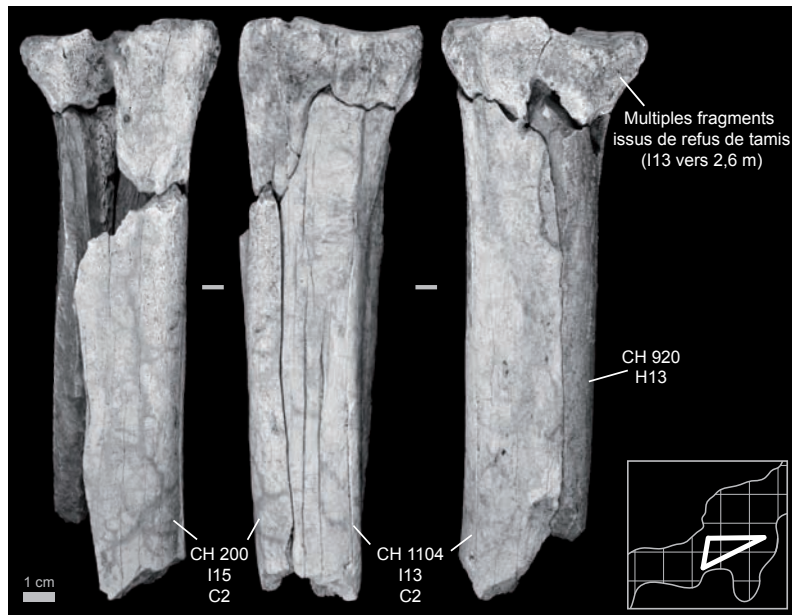


Fig. IV.18 : Exemple d'un remontage effectué entre des fragments coordonnés et non coordonnés d'un métatarsien gauche de boviné. De gauche à droite : vues postérieure, médiale, antérieure. En médaillon : représentation schématique du remontage sur une vue zénitale du secteur « central ».

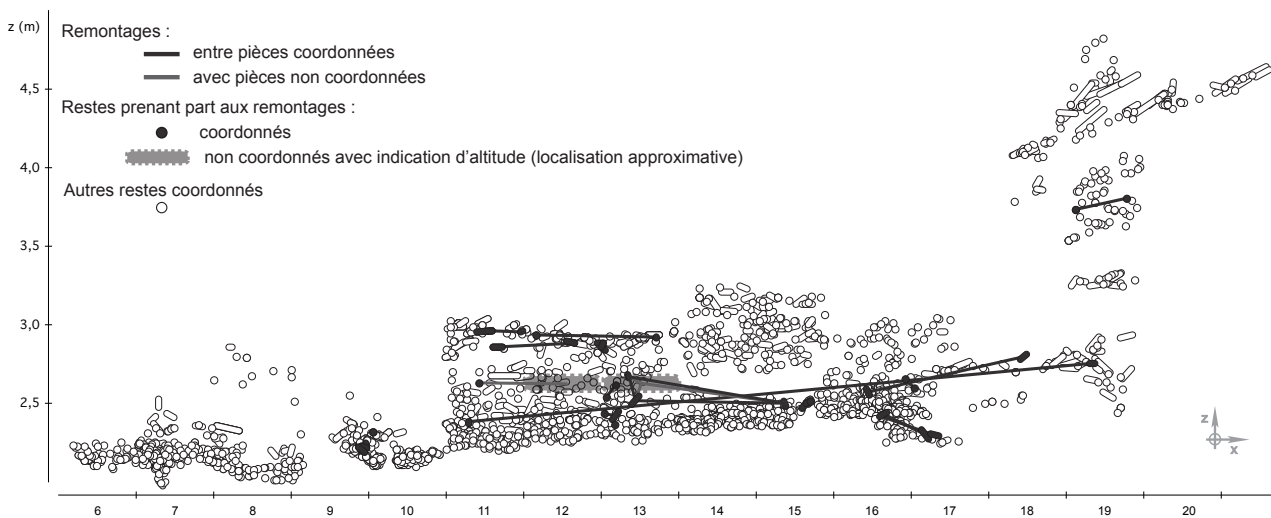


Fig. IV.19 : Projection sagittale des remontages pour lesquels des informations spatiales sont disponibles (restes coordonnés ou issus de refus de tamis avec indication d'altitude).

inférieur est caractérisé par de nombreux remontages essentiellement horizontaux, dont plusieurs sur d'assez longues distances (Fig. IV.21). Ils plaident en faveur d'une homogénéité de cet ensemble (qui correspond peu ou prou à la couche C2) sur l'ensemble du gisement. Un remontage entre la base ($z = 2,48$ m en I15) et le sommet ($z = 2,68$ m en I13) de l'ensemble inférieur confirme l'extension supposée par l'analyse des nappes de vestiges. Si l'on s'appuie sur ce remontage (Fig. IV.18), les restes retrouvés en plus faible densité entre 2,5 et 2,7 m dans les tranchées 11 à 13 seraient bien attribuables à l'ensemble inférieur et non au supérieur.

	Ensemble inférieur	Ensemble supérieur	Autres secteurs
Ensemble inférieur	13	0	1
Ensemble supérieur		5	0
Autres secteurs			13

Tabl. IV.2 : Nombre de remontages effectués entre les ensembles inférieur et supérieur du secteur « central » et les autres secteurs.

	Bovinés				Cheval				Cerf			
	NR	NME	NR/ NME	NR rem	NR	NME	NR/ NME	NR rem	NR	NME	NR/ NME	NR rem
Dents	204	208	NA	2	23	38	NA	2	12	16	NA	
Mandibule	13	9	1,4		1	1	1,0		1	1	1,0	
Chevilles / Bois	1	1	1,0						20	19	1,1	
Rocher	29	25	1,2		5	5	1,0					
Crâne (autres)	4	3	1,3									
Atlas	3	3	1,0									
Axis	1	1	1,0									
Cervicales (autres)	10	9	1,1		1	1	1,0					
Thoraciques	7	4	1,8									
Lombaires	5	3	1,7									
Sacrum	1	1	1,0									
Côtes	28	7	4,0		4	1	4,0					
Scapula	21	9	2,3		1	1	1,0		2	2	1,0	
Humérus	47	32	1,5	2	3	3	1,0		3	3	1,0	
Radius	27	17	1,6	2					4	4	1,0	
Ulna	12	8	1,5									
Radio-ulnaire					5	3	1,7					
Coxal	4	3	1,3		1	1	1,0		2	1	2,0	
Fémur	25	16	1,6		5	3	1,7		2	1	2,0	
Patella	4	4	1,0									
Tibia	60	25	2,4	8	4	3	1,3		4	2	2,0	
Malléole	4	4	1,0									
Capitotrapézoïde	12	12	1,0									
Hamatum	6	6	1,0						1	1	1,0	
Pisiforme	4	4	1,0						1	1	1,0	
Pyramidal	3	3	1,0									
Scaphoïde	5	5	1,0									
Lunatum	5	5	1,0									
Trapézoïde					1	1	1,0					
Calcanéum	6	6	1,0									
Talus	8	8	1,0		1	1	1,0		1	1	1,0	
Cubonaviculaire	7	7	1,0									
Grand cunéiforme	6	6	1,0		1	1	1,0					
Métacarpiens	31	18	1,7		2	2	1,0		11	4	2,8	
Métatarsiens	66	26	2,5	6	4	3	1,3		5	3	1,7	
Sésamoïdes	34	34	1,0						2	2	1,0	
Phalanges	83	54	1,5		3	3	1,0		2	2	1,0	
Total	786	586		20	65	71		2	73	63		0

	Hyène				Renne			
	NR	NME	NR/ NME	NR rem	NR	NME	NR/ NME	NR rem
Dents	94	151	NA	2	34	79	NA	2
Mandibule	17	13	1,3	8	12	10	1,2	
Bois					7	7	1,0	
Rocher	1	1	1,0		1	1	1,0	
Crâne (autres)	9	4	2,3		7	6	1,2	
Atlas	2	2	1,0		1	1	1,0	
Axis	3	3	1,0					
Cervicales (autres)	9	7	1,3					
Thoraciques	6	6	1,0		1	1	1,0	
Lombaires	2	1	2,0					
Caudales	1	1	1,0					
Sternum	1	1	1,0					
Côtes	45	28	1,6		5	2	2,5	
Scapula	1	1	1,0					
Humérus	2	2	1,0		1	1	1,0	
Radius	1	1	1,0					
Ulna	1	1	1,0					
Radio-ulnaire					7	3	2,3	
Coxal	1	1	1,0		4	4	1,0	
Fémur	2	2	1,0		1	1	1,0	
Patella								
Tibia	1	1	1,0		6	4	1,5	
Hamatum	2	2	1,0					
Pisiforme								
Pyramidal	2	2	1,0		1	1	1,0	
Scaphoïde	1	1	1,0		1	1	1,0	
Calcanéum					3	2	1,5	
Talus	1	1	1,0		1	1	1,0	
Métacarpiens	11	10	1,1	2	3	1	3,0	
Métatarsiens	4	3	1,3		6	3	2,0	
Sésamoïdes	2	2	1,0		2	2	1,0	
Phalanges	7	7	1,0		6	6	1,0	
Total	229	255		12	110	137		2

← Tabl. IV.3 : Restes inclus dans les tentatives de remontages pour les cinq taxons les plus abondants. Pour chaque élément squelettique : NR, NME, nombre moyen de fragments par élément (NR/NME) et nombre de restes inclus dans les remontages (NR rem). Les portions anatomiques où des remontages ont été effectués sont surlignées en grisé. Pour les dents, étant donné qu'un fragment de mandibule ou de maxillaire portant 2 dents compte pour 1 reste mais 2 éléments, le NR est fréquemment inférieur au NME : le NR/NME n'a alors que peu de sens et n'a donc pas été calculé.

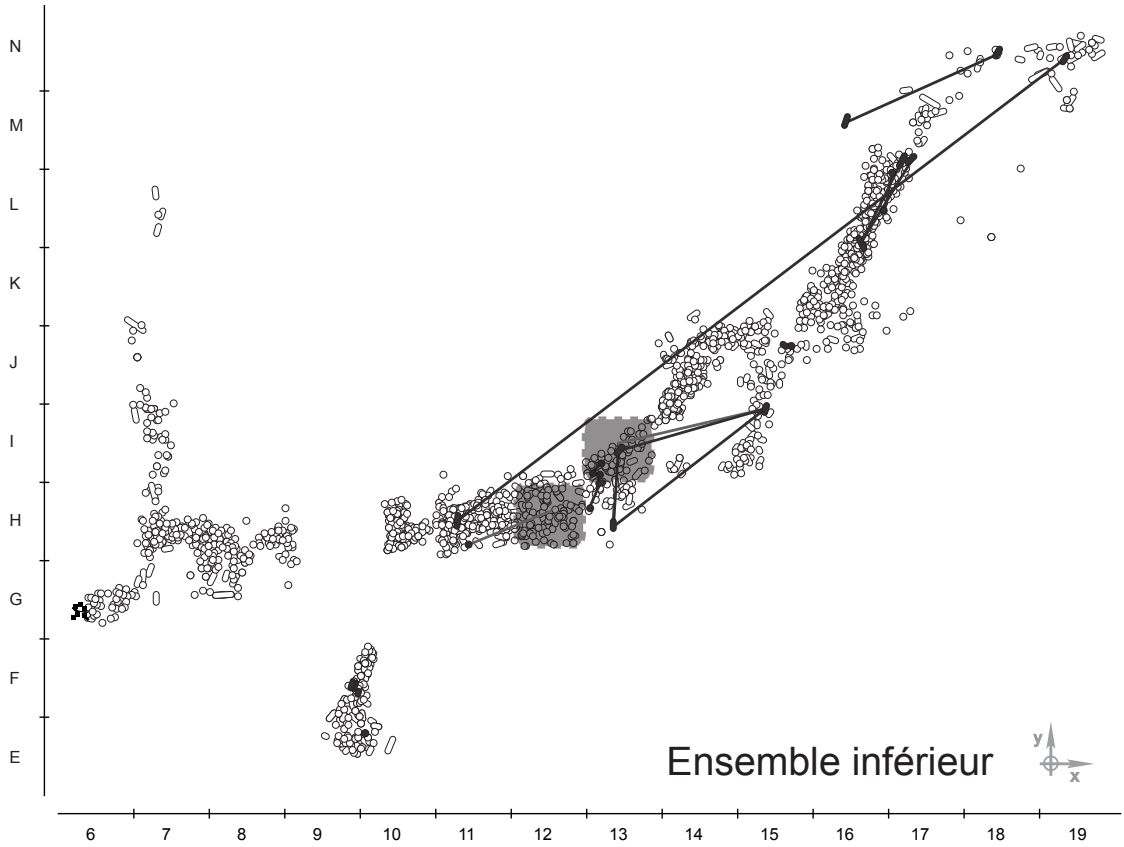
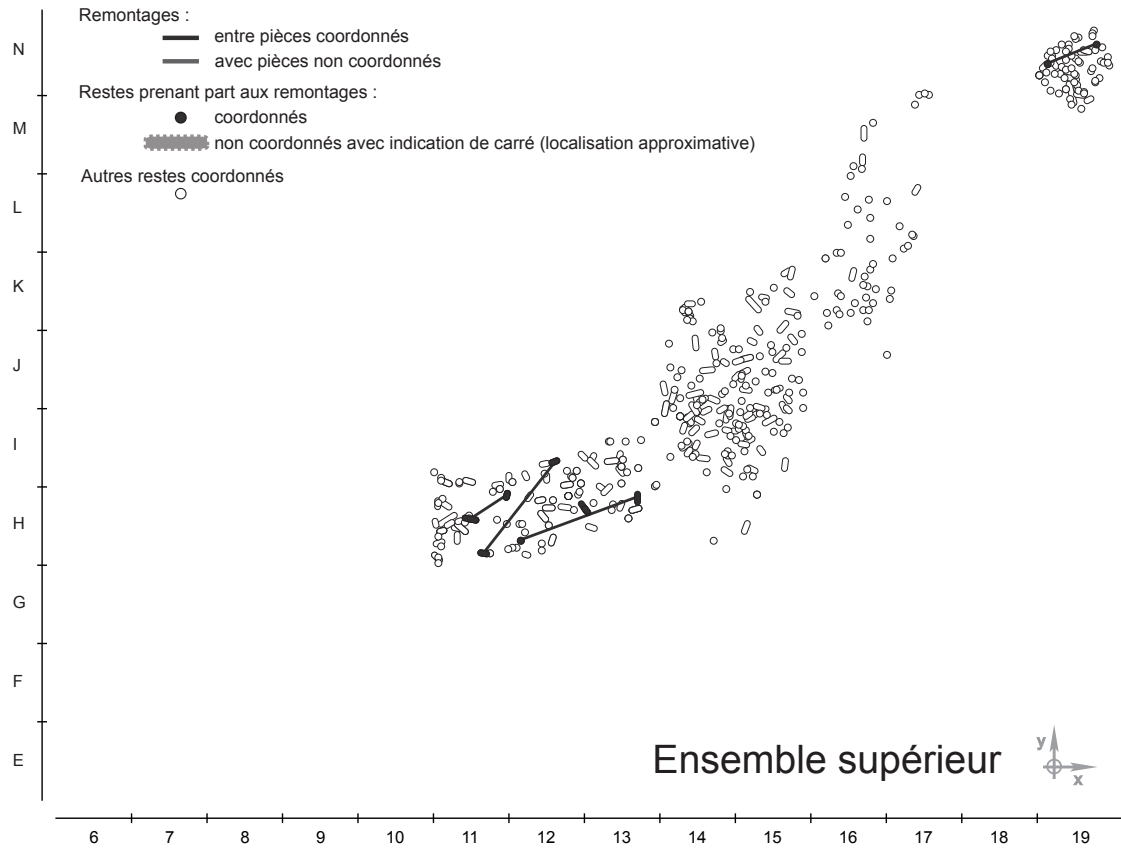


Fig. IV.20 : Projection zénithale des remontages au sein de l'ensemble supérieur (en haut) et inférieur (en bas) et pour lesquels des informations spatiales sont disponibles. Aucun remontage n'a été effectué entre les deux ensembles.

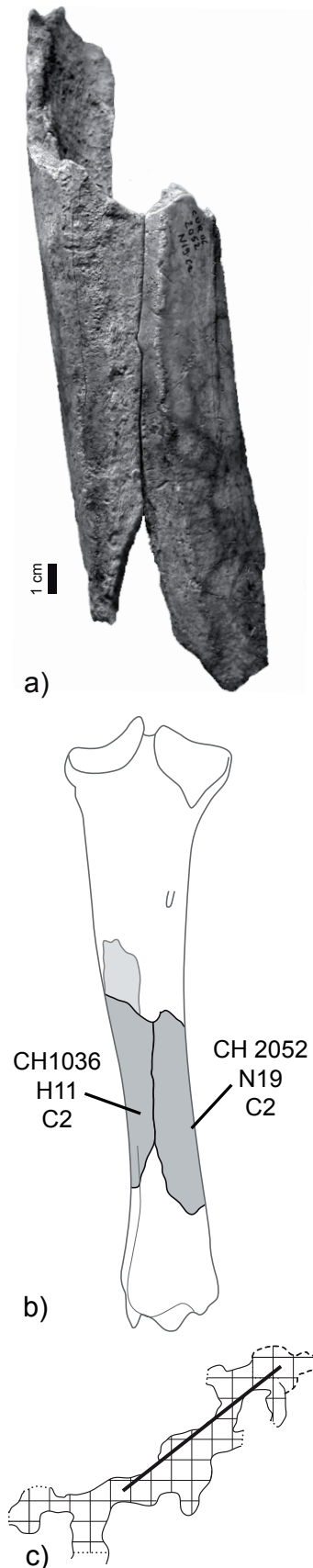


Fig. IV.21 : Exemple d'un remontage longue-distance effectué entre deux portions diaphysaires d'un tibia droit de boviné (a), avec positionnement anatomique des fragments (b) et représentation schématique du remontage en vue zénithale (c).

Les remontages pour l'ensemble supérieur sont également horizontaux et témoignent d'une bonne homogénéité de l'ensemble dans les tranchées 11 à 13. Néanmoins, aucun remontage ne corrèle l'ensemble supérieur entre les tranchées 11 à 13 d'une part et les tranchées 14-15 d'autre part.

1.5 RÉPARTITION SPATIALE DES ESPÈCES

La distribution spatiale de différentes espèces peut être porteuse d'informations stratigraphiques, surtout lorsque l'on considère la signification écologique, et donc potentiellement chronologique, de l'abondance de différents taxons.

À La Chauverie, les restes de bovinés, d'hyènes et de chevaux sont présents sur toute l'épaisseur de la stratigraphie et ne montre pas de répartition particulière. Au contraire, Renne, Cerf, Ours, Sanglier et Hydruntin montrent des concentrations particulières. Pour ces trois derniers taxons, les effectifs sont faibles, mais le Sanglier et l'Hydruntin ne semblent présents que dans l'ensemble inférieur (Fig. IV.22) et l'Ours uniquement dans l'ensemble supérieur (Fig. IV.23).

Le Renne se retrouve majoritairement dans l'ensemble supérieur, tant dans la zone centrale que sur la totalité de l'extension du site. Dans les secteurs où un niveau stérile isole l'ensemble supérieur de l'inférieur (tranchées 14, 15 et 19 ?), le Renne ne se retrouve que dans l'ensemble supérieur. Dans les secteurs où ce niveau stérile est absent, il se retrouve toujours essentiellement dans l'ensemble supérieur mais également au sommet de l'ensemble inférieur (tranchées 11 et 13). Cette configuration reste inchangée lorsque l'on prend en compte les restes issus des refus de tamis.

Le Cerf se retrouve essentiellement dans l'ensemble inférieur. Pour les vestiges coordonnés, quand le niveau stérile existe, le Cerf est absent de l'ensemble supérieur, et lorsque ce niveau est moins net, quelques restes sont présents dans l'ensemble supérieur (tranchées 12 et 17). Les restes issus de refus de tamis indiquent néanmoins que le Cerf est présent dans l'ensemble supérieur y compris dans les tranchées 14 et 15 où le niveau stérile est net.

En somme, le Cerf est retrouvé presque exclusivement dans l'ensemble inférieur et le Renne dans l'ensemble supérieur. Quelques restes font exception, notamment dans les zones où le niveau stérile est moins net. Cette configuration particulière peut être expliquée par deux hypothèses :

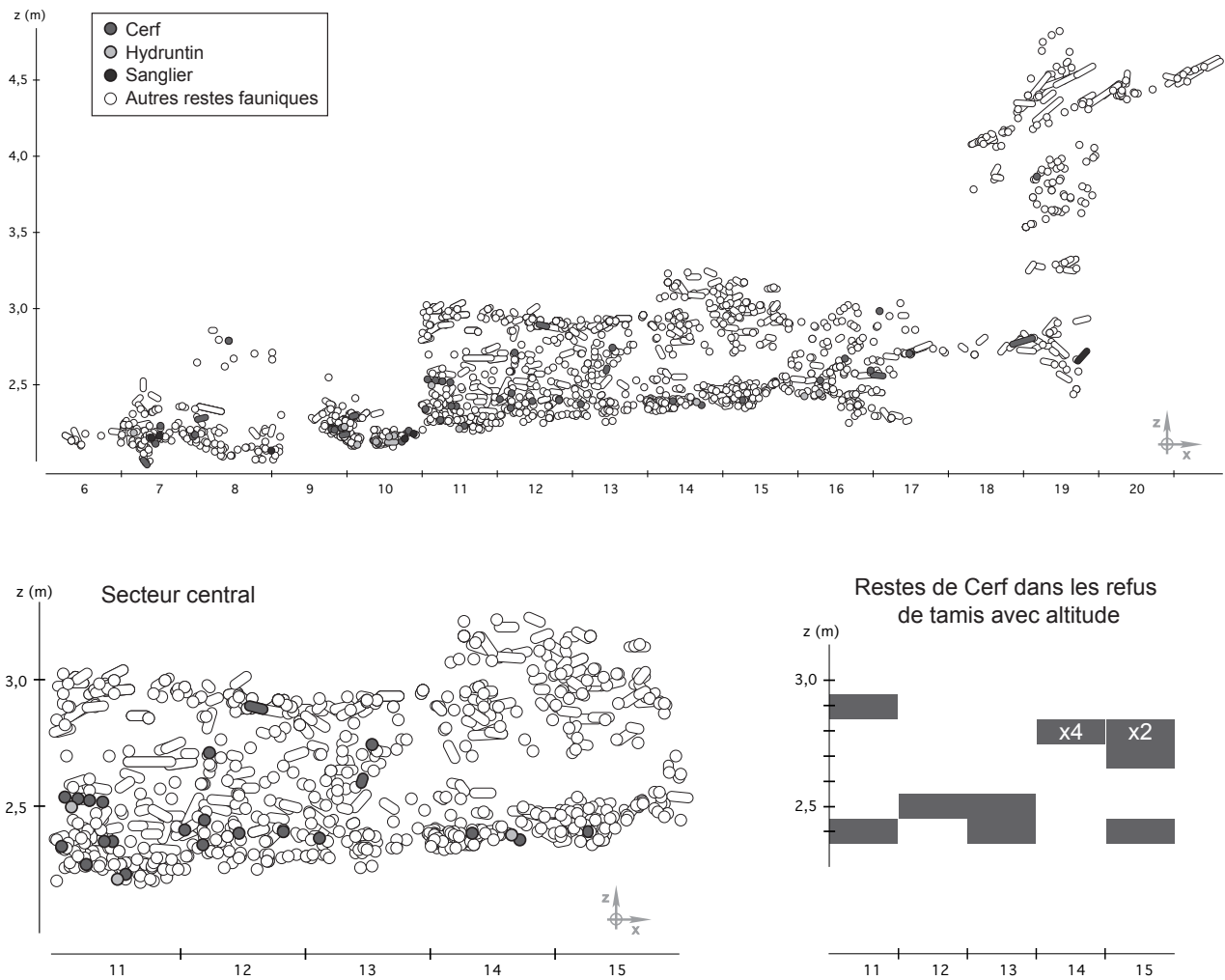


Fig. IV.22 : Répartition spatiale du Cerf, de l'Hydruntin et du Sanglier : projections sagittales (générale et secteur « central » uniquement) et présence du Cerf dans les refus de tamis pour lesquels des altitudes moyennes sont disponibles (cases grisées, sans chiffre = 1 reste)

a) les quelques restes pourraient signifier une véritable présence (discrète) de ces deux taxons dans les deux ensembles. Nous serions alors face à l'enregistrement d'une transition écologique, avec l'apparition progressive du Renne au sommet de l'ensemble inférieur et la persistance dans un environnement plus froid du Cerf dans l'ensemble supérieur.

b) certains vestiges pourraient avoir été remobilisés par des processus post-dépôt et ne seraient donc plus situés dans leur ensemble d'origine. Ce phénomène aurait eu un impact plus fort dans les secteurs où le niveau stérile est moins net. Les quelques restes de Renne du sommet de l'ensemble inférieur et de Cerf de l'ensemble supérieur pourraient illustrer ce cas de figure.

Le fait que le Cerf soit présent dans les refus de tamis de l'ensemble supérieur des tranchées 14-15 (où le niveau stérile est présent) plaide plutôt en faveur de la première hypothèse. Dans les deux cas, la répartition spatiale des différents taxons semble démontrer que les ensembles supérieur et inférieur, définis sur la base de la densité de vestiges, des atteintes taphonomiques et des remontages, reflètent bien, *a minima*, une réalité biostratigraphique.

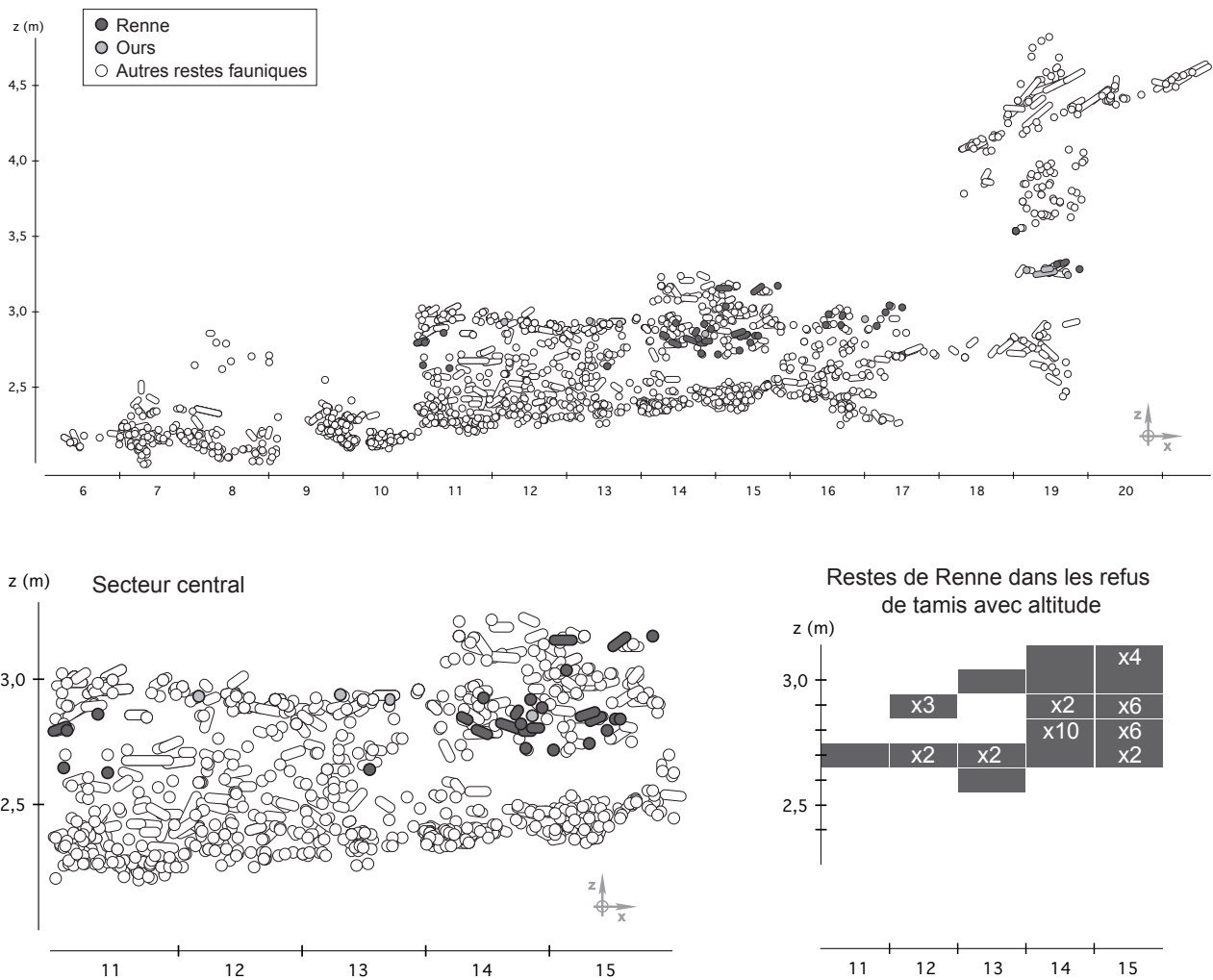


Fig. IV.23 : Répartition spatiale du Renne et de l'Ours : projections sagittales (générale et secteur « central » uniquement) et présence du Renne dans les refus de tamis pour lesquels des altitudes moyennes sont disponibles (cases grisées, sans chiffre = 1 reste)

L'analyse de la configuration des nappes de vestiges, de la distribution spatiale des altérations taphonomiques et de la répartition spatiale des espèces permet de distinguer deux ensembles à La Chauverie. L'homogénéité de ces ensembles est confirmée par des remontages, nombreux, toujours intra-ensemble et parfois longue-distance.

Il devient possible de documenter deux phases d'occupation successives à travers l'étude de ces ensembles définis en post-fouille, même si ces derniers n'en sont pas le reflet exact.

Les ensembles ayant été définis sur des bases stratigraphiques indépendantes de la lithostratigraphie, il est désormais possible d'enquêter :

- sur les potentiels changements enregistrés par les associations fauniques dans le régime alimentaire des hyènes et par extension dans l'environnement qu'elles ont côtoyé ;
- sur les relations qui existent entre occupations humaine et animale à La Chauverie.

En préalable à ces deux points, l'analyse taphonomique des données disponibles permettra de distinguer le(s) agent(s) accumulateur(s) à l'origine des ensembles osseux.

2.1 ORIGINE DE L'ACCUMULATION DU STOCK OSSEUX

Présence de l'hyène

L'hyène est abondante à La Chauverie (NMI 15 au total), tant dans l'ensemble inférieur que supérieur (NR 71 soit 16 % contre NR 44 soit 12 % ; soit une différence non significative, $\chi^2 = 3,293$; $p > 0,05$).

Plusieurs restes de hyénons sont présents à la fois dans les ensembles inférieur et supérieur. Des profils de mortalité plus précis ont été établis à partir des stades d'usure et d'éruption dentaire (Clot, 1987 ; Fosse, 1994 ; Brugal *et al.*, 1997) sur l'ensemble du matériel analysé (Fig. IV.24) : les juvéniles représentent à eux seuls plus de 25 % des individus (NMI 4/15).

Les coprolithes sont très fréquents à La Chauverie : ils sont le plus souvent bien conservés dans l'ensemble inférieur (près de 700 coprolithes entiers coordonnés) et morcelés dans l'ensemble supérieur (très nombreux fragments dans les refus de tamis)

Atteintes taphonomiques

Les traces préservées sur les ossements sont une source d'informations directe sur l'agent accumulateur d'un ensemble osseux. Néanmoins, la fiabilité

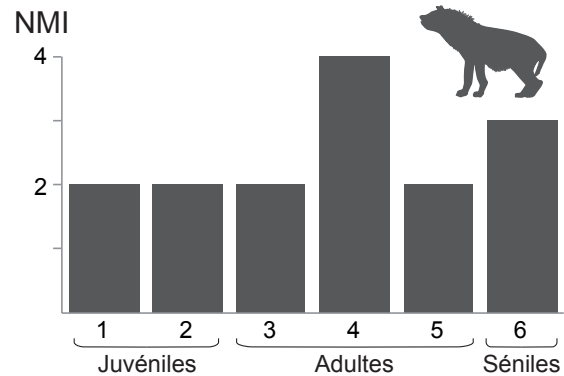


Fig. IV.24 : Profil de mortalité des hyènes de La Chauverie (ensemble du matériel).

de l'analyse de ces traces est excessivement tributaire de l'état de conservation des ossements, dont les surfaces corticales peuvent être altérées par de nombreux phénomènes. À La Chauverie, les atteintes taphonomiques sont abondantes et variées (Tabl. IV.5) et ont potentiellement pu gêner la lecture des stigmates. Cependant, les altérations les plus abondantes (manganèse, traces de racines...) sont celles qui n'ont que peu d'impact sur la lisibilité des surfaces corticales (Coumont, 2006). Les atteintes taphonomiques les plus gênantes sont rares (émoussé, desquamation...) à l'exception des altérations chimiques, nombreuses, qui concernent en réalité essentiellement des fragments digérés de petite taille.

Malgré ces nombreuses altérations, si l'on considère le critère de lisibilité des pièces (cf. Chapitre II.6) et

	Secteur central		Autres secteurs
	Ensemble inférieur	Ensemble supérieur	
Rognés	18%	17%	20%
Digérés	42%	28%	25%
Traces anthropiques	0%	0%	0,2%

Tabl. IV.4 : Pourcentages de restes portant des traces issues de l'activité des carnivores et des hommes par secteur et ensemble.

		Secteur central		Autres secteurs
		Ensemble inférieur	Ensemble supérieur	
Fort impact sur la lisibilité	Altération chimique	59%	38%	48%
	Cupules de dissolution	6%	3%	10%
	Desquamation	7%	9%	12%
	Émoussé	3%	4%	9%
	Concrétionnement (important)	16%	20%	24%
Peu d'impact sur la lisibilité	Concrétionnement (léger)	27%	26%	24%
	Traces de racines (creusement)	3%	4%	13%
	Traces de racines (dépôt)	57%	50%	34%
	Fissures longitudinales (profondes)	12%	13%	25%
	Fissures longitudinales (peu profondes)	15%	24%	21%
	Traces de «manganèse» (couvrant)	33%	54%	38%
	Traces de «manganèse» (en ponctuations)	43%	38%	43%

Tabl. IV.5 : Atteintes taphonomiques relevées par secteur et ensemble en pourcentage des restes affectés.

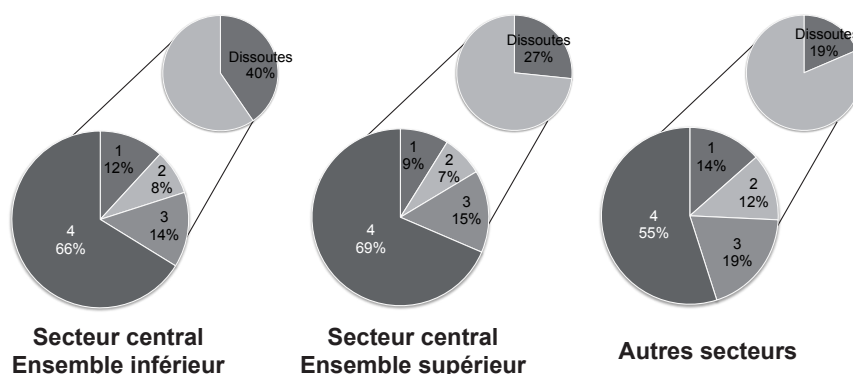


Fig. IV.25 : Pourcentage de restes portant des surfaces dissoutes (haut) et lisibilité des surfaces corticales non dissoutes (bas, en pourcentages de NR) par secteur et ensemble.

si l'on écarte les pièces digérées (19 à 40 % du matériel), la majorité des surfaces corticales sont bien préservées et parfaitement lisibles (Fig. IV.25). La conservation du matériel osseux de La Chauverie est donc relativement bonne, autorisant de fait une analyse des surfaces osseuses.

Les indices d'activité visibles sur les ossements diffèrent peu selon les ensembles : les traces anthropogéniques sont inexistantes dans les deux ensembles alors que celles résultant de l'activité des carnivores sont très abondantes (Tabl. IV.4). Environ 20 % des ossements sont rognés pour chacun des deux ensembles. Les ossements digérés sont plus abondants dans l'ensemble inférieur mais restent néanmoins fréquents dans l'ensemble supérieur (42 contre 28 %). Cette différence de répartition est difficilement interprétable étant donné que, faute de refus de tamis annotés avec précision, une grande partie des

esquilles digérées issues des refus de tamis n'ont pas été décomptées dans notre étude, biaisant ainsi certainement les pourcentages d'atteintes taphonomiques en excluant une partie des petits éléments. Dans tous les cas, ces chiffres sont parfaitement compatibles avec ce qui est connu pour d'autres repaires d'hyènes fouillés récemment (e.g. Villa *et al.*, 2004 ; Beauval et Morin, 2010).

Néanmoins, les pourcentages d'atteintes taphonomiques fluctuent selon les taxons, et ce notamment pour l'ensemble supérieur (Tabl. IV.6). Les restes de Renne sont moins souvent rognés et digérés que ceux de Bovinés, ce qui pourrait signifier une différence en termes d'agent accumulateur. Cependant, plus d'un os de Renne sur trois porte des stigmates de consommation par les carnivores et aucune strie de découpe n'a pu être identifiée. Plutôt qu'une différence d'agent accumulateur, il semble donc que les

	Bovinés	Renne
Rognés	24%	11%
Digérés	46%	20%
Traces anthropiques	0%	0%

Tabl. IV.6 : Pourcentages de restes portant des traces relatives à l'activité des carnivores et des hommes pour les deux taxons principaux de l'ensemble supérieur.

ensembles osseux conservés après une consommation par les hyènes diffèrent selon la taille des proies. Il est possible que les os des proies de taille moyenne, plus fragiles, soient moins « marqués » par les dents d'hyènes car leur plus grande faiblesse structurelle nécessiterait moins d'action pour briser les ossements en vue d'accéder à la moelle. De plus, lorsque les hyènes rongeaient des os après leur fracturation, il est probable qu'elles concentraient leur action plutôt sur des fragments de taille et d'épaisseur importantes. Enfin, lorsque des fragments d'ossements de Renne étaient ingurgités, ils ont potentiellement pour grande partie été réduits à l'état d'esquilles digérées indéterminables du fait de leur plus petite taille et faible épaisseur.

Des pourcentages d'os rognés et d'os digérés plus faibles pour des taxons de plus petite stature ne sont donc pas forcément à interpréter en termes d'agents accumulateurs distincts. Ces différences peuvent être liées à des dynamiques taphonomiques distinctes, régulées en grande partie par les caractéristiques dimensionnelles et mécaniques des ossements, elles-mêmes liées à la taille des proies.

Profils squelettiques

En raison des difficultés de distinction des deux ensembles stratigraphiques, le calcul des NME a été effectué sur la totalité du matériel. Parallèlement, afin d'appréhender d'éventuelles différences spatiales, une analyse en % NNISP a été conduite par ensemble (comme préconisé par Grayson et Frey, 2004).

Étant donné que Grayson et Frey (2004) n'ont démontré la relation entre NNISP (calculés à partir des NR) et MAU (calculés à partir des NME) que sur des sites anthropiques, cette relation doit être vérifiée auparavant pour d'autres contextes (reprises d'hyènes). Si l'on considère l'ensemble des restes de Bovinés de La Chauverie, la corrélation entre % MAU et % NNISP est très forte (Fig. IV.26). Le % NNISP est donc parfaitement utilisable pour décrire les représentations squelettiques des ensembles inférieur et supérieur de La Chauverie.

Les profils squelettiques ne sont ici présentés que pour les Bovinés car le nombre de restes des autres taxons est trop faible pour être représentatif. Des différences existent entre les représentations squelettiques des deux ensembles (Fig. IV.27) : dans l'ensemble inférieur les métatarsiens et les rochers sont plus fréquents que dans l'ensemble supérieur alors que grand cunéiforme, tibia, ulna, radius, humérus et scapula sont plus rares. Mis à part ces quelques différences, peut-être imputables à des problèmes d'échantillonnage, les profils squelettiques des deux ensembles sont proches d'un point de vue général. À l'instar de beaucoup de reprises d'hyènes (cf. Chapitre II.2), les os des membres et la tête sont bien représentés, quasiment dans leur totalité, tandis que le squelette axial est peu fréquent. Les ossements complets sont rares tant dans l'ensemble inférieur (8%) que supérieur (5%). L'interprétation des profils squelettiques est néanmoins particulièrement délicate au regard notamment des problèmes de détermination différentielle (Lyman et O'Brien, 1987 ; Morin, 2004).

En résumé, l'ensemble des critères plaident en faveur d'une accumulation osseuse essentiellement, voire exclusivement, accumulée par l'Hyène pour les deux ensembles stratigraphiques.

2.2 ASSOCIATIONS FAUNIQUES

Les deux ensembles définis en Chapitre IV.1 ont des associations fauniques proches mais quelques différences doivent être soulignées (Tabl. IV.7, Fig. IV.28). Dans les deux ensembles, les herbivores sont largement dominants et l'Hyène est abondante (12 à 16 % de la faune). Les Bovinés dominent toujours nettement les herbivores, mais des fluctuations importantes sont distinguables dans les cortèges d'Ongulés. Globalement, l'ensemble supérieur semble nettement plus froid :

- le Renne est 7 fois plus abondant dans l'ensemble supérieur (de 3 à 22% des herbivores, $\chi^2 = 60,717$; $p < 0,01$) ;
- le Cerf est 2 fois plus abondant dans l'ensemble inférieur (de 6 à 3% des herbivores, $\chi^2 = 4,784$; $p < 0,05$) ;
- la présence du Sanglier n'est attestée que dans l'ensemble inférieur ;
- l'Hydruntin est quasiment absent de l'ensemble supérieur ;
- même s'ils ne sont représentés que par un reste chacun, Mammouth et Rhinocéros laineux ne semblent présents que dans l'ensemble supérieur.

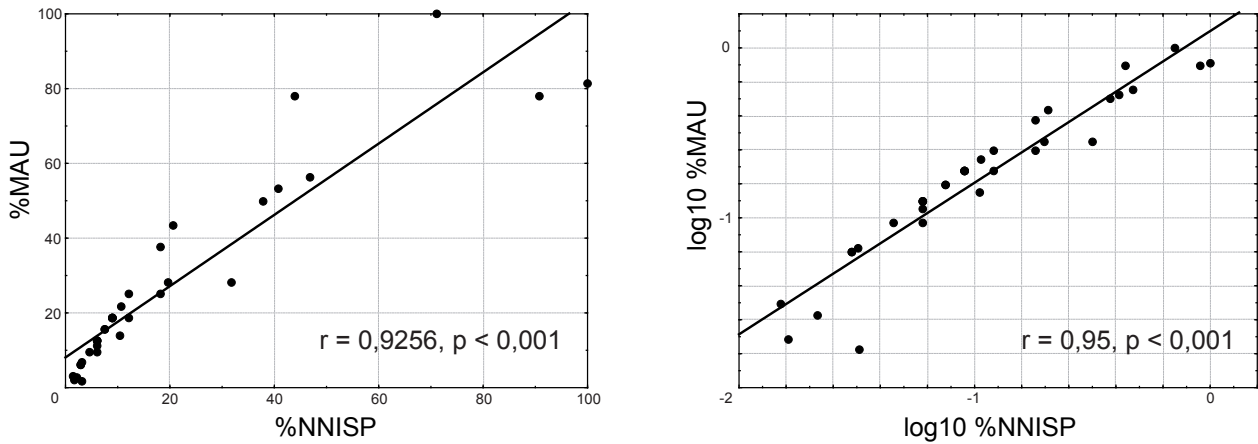


Fig. IV.26 : Relation entre % NNISP et % MAU pour les Bovinés de La Chauverie (ensemble du matériel).

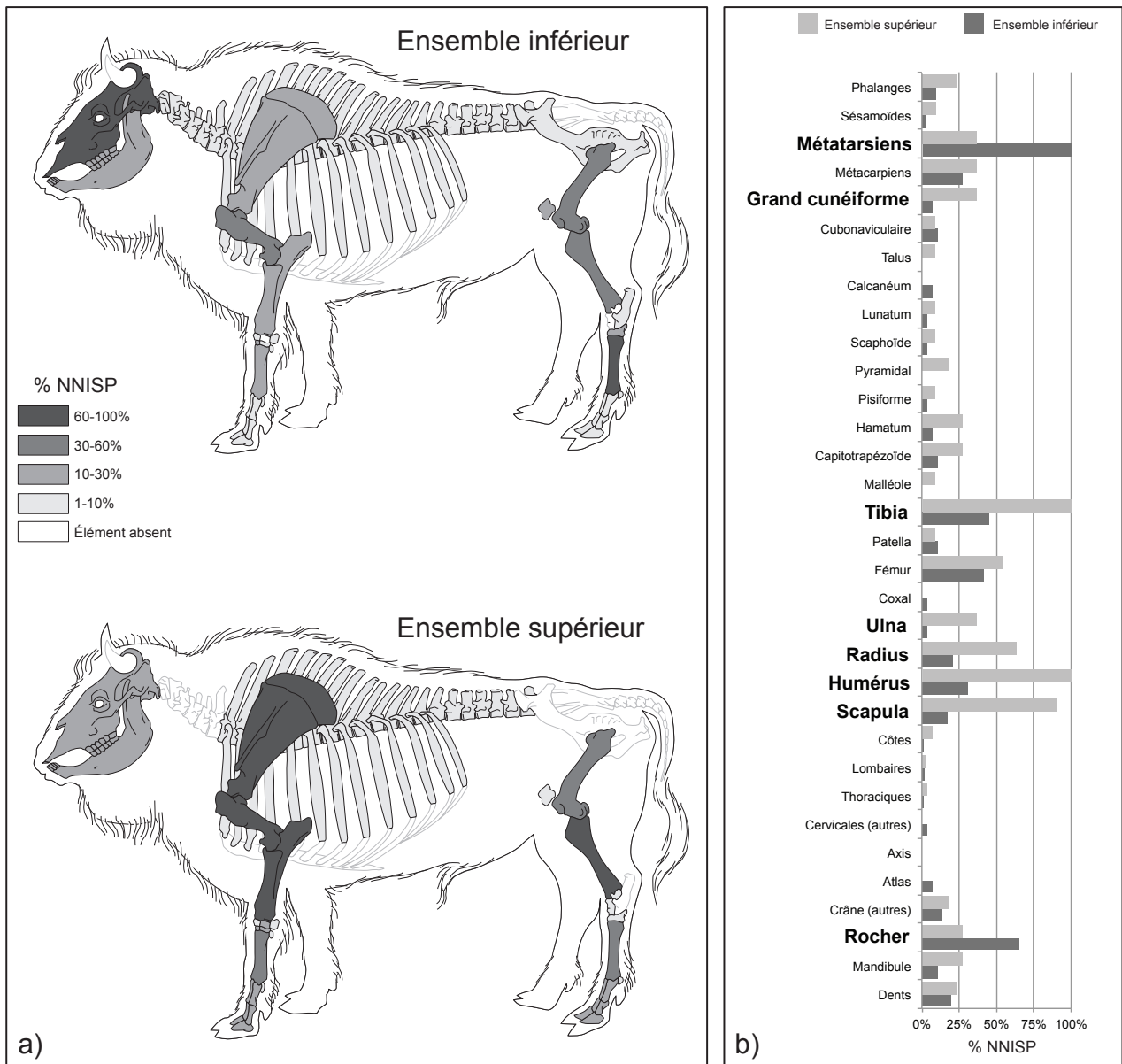


Fig. IV.27 : Profils squelettiques des Bovinés (en % NNISP) par ensemble stratigraphique : a) représentation schématique, b) histogrammes (en gras, éléments anatomiques pour lesquels des différences importantes sont identifiables entre ensemble inférieur et supérieur). (Dessins : M. Coutureau, archeozoo.org).

	Secteur central							Autres secteurs		
	Ensemble inférieur			Ensemble supérieur			Indét.			
	Coord.	Non coord.	Total	Coord.	Non coord.	Total	Non coord.	Coord.	Non coord.	Total
Bovins	167	111	278	102	85	187	8	220	86	306
Cheval	19	8	27	15	7	22		14	5	19
Cerf*	21	5	26	1	9	10	1	26	9	35
Hydruntin	3	2	5		1	1		9	4	13
Mammouth ?				1		1				
Mégacéros	2		2	4	1	5		3		3
Renne*	3	6	9	24	41	65		13	7	20
Rhinocéros (laineux ?)				1		1		1		1
Sanglier		4	4					6	2	8
Total Herbivores	215	136	351	148	144	292	9	292	113	405

Hyène	40	31	71	20	24	44	5	55	34	89
<i>Martes sp.</i>				1		1				
<i>Mustela sp.</i>					1	1				
Ours				4	4	8		5	1	6
Vulpinés		10	10	2	21	23	1	5	3	8
Total Carnivores	40	41	81	27	50	77	6	65	38	103

Lagomorphes		1	1	2		2				
Marmotte ?					1	1		1		1
Oiseaux		2	2		1	1				

Mammifères taille 1/2			1			6				1
Mammifères taille 2			43			10				77
Mammifères taille 2/3			7			3				22
Mammifères taille 3			1			1				3
Mammifères taille 3/4			97			50				151
Mammifères taille 4			4			1				4
Mammifères taille 4/5			3			4				4
Mammifères taille 5			0			3				1
Mammifères taille indét.			95			73				187
Total indéterminés			251			151				450

Grand total			686			524				959
-------------	--	--	-----	--	--	-----	--	--	--	-----

Tabl. IV.7 : Ensemble du matériel déterminé par secteur et ensemble (Coord. : vestiges coordonnés ; Non coord. : vestiges non coordonnés ; * : bois de chute inclus).

Ce changement dans le régime alimentaire des hyènes pourrait être corrélé avec un changement climatique et environnemental : étant donné la chronologie des dépôts (cf. Chapitre II.6), peut-être l'évènement de Heinrich 5 ?

Les décomptes des vestiges de Cerf et de Renne incluent des fragments de bois de chute qui présentent quasiment tous des traces de morsures. Ces restes peuvent résulter d'un ramassage occasionnel par les hyènes et ne représentent donc pas nécessairement leurs proies. Si l'on exclut ces pièces des décomptes (16 pour le Cerf dont 5 dans l'ensemble inférieur, 7

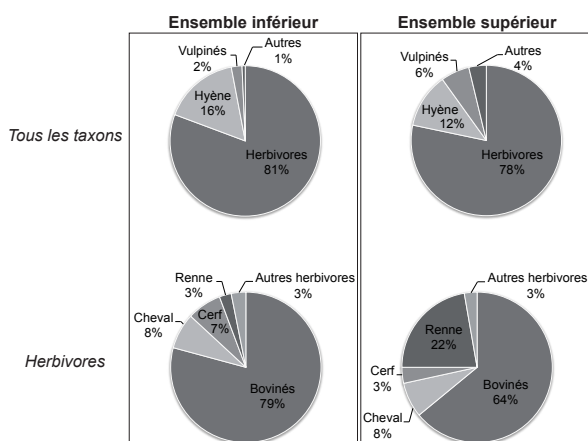


Fig. IV.28 : Proportions des différents taxons dans les deux ensembles.

pour le Renne dont 2 dans l'ensemble supérieur et 1 dans l'inférieur), les proportions des deux taxons restent cependant inchangées (mêmes pourcentages au chiffre près à l'exception du Cerf dans l'ensemble inférieur qui passe de 7 à 6 % des herbivores ; différence non significative, $\chi^2 = 0,497$; $p > 0,3$).

Il est intéressant de noter que la proportion de vestiges non coordonnés fluctue énormément selon les taxons. Les vestiges non coordonnés représentent (respectivement pour les ensembles inférieur et supérieur) 40 et 45 % des restes de Bovinés, 44 et 55 % des restes d'Hyène alors qu'ils représentent 67 et 63 % des restes de Renne et 100 et 91 % des restes de Vulpinés. Malgré sa taille non négligeable, le Sanglier n'est présent dans l'ensemble inférieur que dans les refus de tamis. La seule prise en compte des vestiges coordonnés biaiserait donc sensiblement l'ensemble osseux au profit des taxons de plus grande taille (e.g.

	NR	NMI
Bovinés	779	19
Cheval	68	3
Cerf	72	3 (10*)
Hydruntin	19	2
Mammouth?	1	1
Mégacéros	10	2
Renne	94	10
Rhinocéros (laineux?)	2	1
Sanglier	12	2
Total Herbivores	1057	43 (50*)

Hyène	209	15
<i>Martes sp.</i>	1	1
<i>Mustela sp.</i>	1	1
Ours	14	2
Vulpinés	42	3
Total Carnivores	267	22

Lagomorphes	3	1
Marmotte?	2	1
Oiseaux	3	2

Tabl. IV.8 : NR et NMI de l'ensemble du matériel (* : avec prise en compte des bois de chute).

APARTÉ : DISTINCTION *BOS/BISON*

L'analyse paléontologique complète des restes de Bovinés n'a pas encore été réalisée, mais quelques observations préliminaires sont remarquables (sur la base des critères décrits par Olsen, 1960 ; Brugal, 1983 ; Slott-Moller, 1990 ; Guadelli, 1999) :

- toutes les portions pétreuses (rochers) suffisamment bien conservées présentent une morphologie de type *Bison*
- la grande majorité des humérus présente une fosse olécrânienne étroite avec des bords parallèles (caractères *Bison*). Un exemplaire (CH 1639) présente une fosse plus large et des bords arrondis (*Bos* ?)
- pour les radius, la dépression médiale sous la surface articulaire proximale semble presque toujours de morphologie *Bison*
 - les 6 tibias bien conservés n'ont pas de fossette marquée pour le *flexor digitalis* (caractère *Bison*)
 - 1 axis, 1 atlas et 1 vertèbre cervicale sont rattachables au genre *Bison* du fait de leur morphologie
- 5 troisièmes molaires inférieures sont attribuables au genre *Bison* et aucune au genre *Bos* (morphologie de la face linguale, bord du premier lobe fortement convexe en vue mésiale, troisième lobe déjeté)

Sur la base de ces résultats préliminaires, le genre *Bison* semble largement prédominant, bien que la présence du genre *Bos* ne puisse être écartée.

Bovinés) ou ceux dont les restes sont moins fragmentés (e.g. Hyène).

Pour les mêmes raisons que celles exposées dans la partie concernant les profils squelettiques, le NMI n'a pas été calculé par ensemble stratigraphique mais sur la totalité du matériel étudié (Tabl. IV.8). D'une manière générale, les proportions entre les différents taxons, selon les NR d'une part et les NMI d'autre part, sont comparables. Le NMI du Cerf est fortement influencé par la prise en compte des bois de chute, qui ne représentent cependant pas forcément les proies des hyènes.

2.3 PROFILS DE MORTALITÉ

Seuls les Bovinés et le Renne présentent un nombre de restes dentaires suffisamment conséquent pour établir des profils de mortalité représentatifs.

Le Renne est représenté par 10 individus, correspondant à 4 juvéniles, 5 adultes et 1 individu âgé (Fig. IV.29). Le profil est de type « mortalité catastrophique ». Le nombre d'individus total, bien que faible, semble représenter un échantillon relativement significatif : même si l'ellipse de confiance s'étale sur plusieurs aires, elle reste concentrée sur une mortalité de type catastrophique.

Le cas des Bovinés est plus complexe car, contrairement au Renne, il est abondant des deux ensembles stratigraphiques. Il apparaît donc nécessaire de construire deux profils de mortalité (un par ensemble). Lorsque les profils sont réalisés par ensemble (selon les distinctions issues de la réévaluation stratigraphique), les NMI totaux sont très faibles, respectivement de 5 et de 3 pour les ensembles inférieur et supérieur (Fig. IV.30).

Malgré ces faibles effectifs, les profils sont relativement similaires et se caractérisent par une abondance des individus jeunes, suivis des adultes, les individus les plus vieux étant absents (pour l'ensemble inférieur $3 > 1 > 0$ et pour l'ensemble supérieur $2 > 1 > 0$).

Lorsque l'ensemble du matériel du repaire d'hyènes est considéré, le NMI est nettement plus important (16) du fait de l'intégration des pièces dont l'attribution stratigraphique est douteuse. Le profil de mortalité total est proche de celui des ensembles inférieur et supérieur, les jeunes sont plus abondants que les adultes et les individus âgés sont les plus rares ($7 > 6 > 3$). Ces fortes similitudes entre les trois profils de mortalité, malgré les problèmes de taille d'échantillon, permet de considérer le profil de mortalité cumulé comme représentatif des proies sélectionnées par l'Hyène pour La Chauverie. Ce profil est de type mortalité catastrophique et, si l'ellipse s'étale sur plusieurs aires, elle est concentrée sur un profil de type « en L ».

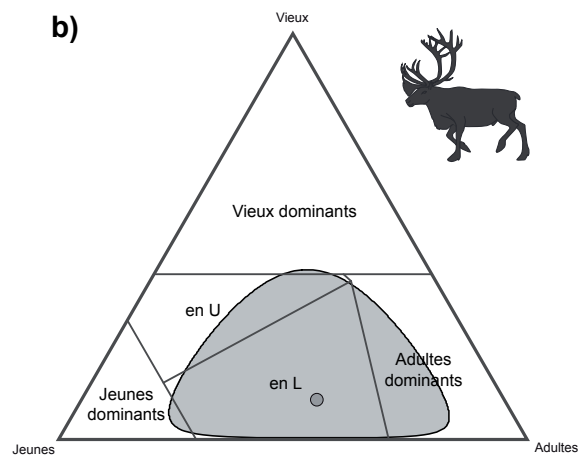
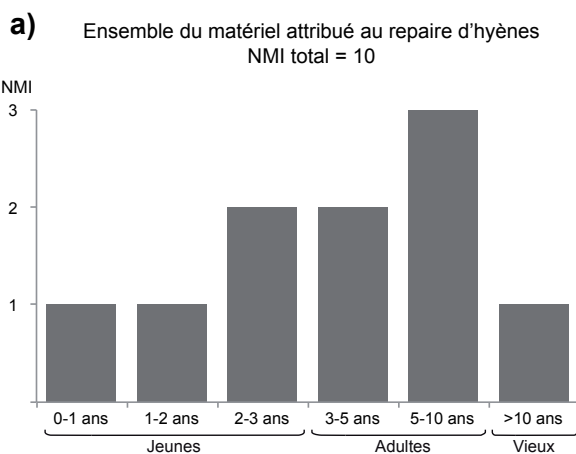


Fig. IV.29 : Profil de mortalité du Renne de la Chauverie (a ; pour l'ensemble du matériel attribué au repaires d'hyènes (toutes couches confondues sauf CCI, essentiellement ensemble supérieur) et représentation sur un diagramme ternaire (b ; point gris pour la position exacte et ellipse de confiance à 95 % d'après Steele et Weaver, 2002 ; Weaver et al., 2011).

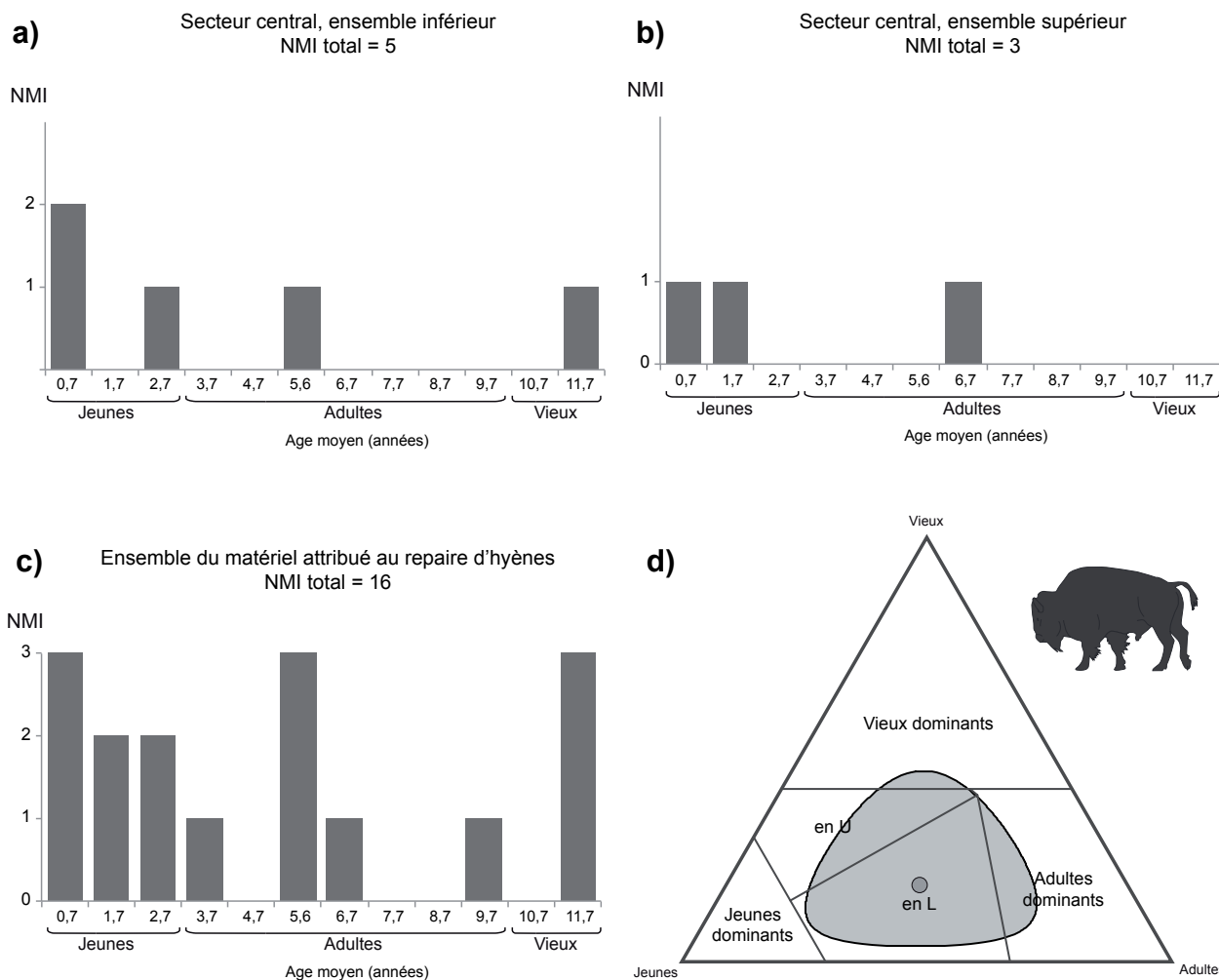


Fig. IV.30 : Profils de mortalité des Bovinés de la Chauverie pour a) l'ensemble inférieur et b) l'ensemble supérieur du secteur « central ». Le profil de mortalité établi à partir de la totalité du matériel attribué au repaires d'hyènes (toutes couches confondues sauf CCI) est donné en c) et représenté sur un diagramme ternaire en d) (point gris pour la position exacte et ellipse de confiance à 95 % d'après Steele et Weaver, 2002 ; Weaver et al., 2011).

Pour les Bovinés comme pour le Renne, les profils de mortalité sont donc de type « mortalité catastrophique », ce qui pourrait témoigner d'une acquisition par l'Hyène de ses proies par une chasse non sélective.

2.4 UNE « PRÉSENCE » HUMAINE ?

Si l'impact de l'Homme sur le stock osseux semble inexistant, des vestiges lithiques ont néanmoins été retrouvés en association avec les restes des repaires d'hyènes. Une telle « présence humaine » sporadique trouve quelques éléments d'explication dans l'analyse de la répartition spatiale des vestiges lithiques et de leurs caractéristiques technotypologiques et gîtologiques.

Répartition spatiale

La répartition spatiale des vestiges lithiques a déjà, pour grande partie, été analysée dans le cadre de la réévaluation stratigraphique (cf. Chapitre IV.1, 1.2) : les restes lithiques sont rares, dispersés le long de la stratigraphie. Sur les projections des vestiges coordonnés, les éléments lithiques semblent quasi absents de l'ensemble inférieur. Cependant, quand les vestiges issus des refus de tamis sont pris en compte, la distinction est moins nette, même si, dans le secteur central, il y a presque deux fois plus de vestiges lithiques dans l'ensemble inférieur ($n = 13$) que dans l'ensemble supérieur ($n = 22$). Néanmoins, lorsque les pièces lithiques des secteurs sud, sondage et connexion attribuables *a priori* à l'un des ensembles (pièces marquées «C2» \approx ensemble inférieur ; «CJS» \approx ensemble supérieur) sont ajoutées, les vestiges lithiques se répartissent relativement uniformément entre l'ensemble inférieur ($n = 24$) et supérieur ($n = 28$).

En vue zénithale, dans le secteur central, même si la vision est parasitée par l'abondance des vestiges retrouvés dans les refus de tamis, deux concentrations semblent se distinguer : la première dans l'ensemble supérieur autour des carrés IJ 14/15 et la seconde dans l'ensemble inférieur vers les carrés H 11 à 13.

Cette configuration spatiale est peu compatible avec un véritable niveau anthropique mélangé aux repaires d'hyènes. Plus vraisemblablement, il pourrait s'agir de remaniements occasionnels de vestiges lithiques présents sur le versant (comme à Bois Roche, Villa et Soressi, 2000) ou bien de brefs passages humains qui n'auraient laissé qu'une dizaine de pièces lithiques après leur départ.

Caractéristiques technotypologiques et matières premières

L'étude du matériel lithique menée par A. Delagnes (Annexe 1) fournit d'importantes informations complémentaires. Nous résumons ici les principaux éléments participant à l'interprétation de la présence des vestiges lithiques dans le secteur central.

Aucune pièce n'est émoussée, ce qui ne semble pas compatible avec un déplacement longue-distance par des processus fluviaux de forte énergie. Cependant, 85% (ensemble inférieur) à 87% (ensemble supérieur) des pièces présentent des bords écaillés. L'abondance de ces micro- et macro-écaillures est difficile à interpréter, et pourrait signifier soit un remaniement, soit un piétinement de ces pièces (Delagnes, cf. Annexe 1).

D'un point de vue technologique, seule une partie des chaînes opératoires est documentée. Lorsque la composition technologique de l'industrie du secteur central de La Chauverie est comparée à un référentiel expérimental de débitage Levallois, elle diffère nettement (Fig. IV.32), bien que la faiblesse des effectifs appelle à la prudence. Ainsi, dans le secteur central, les produits finis sont surreprésentés, et si quelques éclats de façonnage laissent à penser qu'il y a potentiellement eu une réfection de l'outillage sur le site, aucun débitage sur place n'est documenté. Les vestiges lithiques semblent avoir été apportés sur le site sous une forme déjà transformée. Les matières premières sont diversifiées. Les silex allochtones sont majoritaires (80% des vestiges, ensemble supérieur) voire exclusifs (100%, ensemble inférieur). La segmentation des chaînes opératoires, la diversité et la provenance des matières premières plaident en faveur d'une fonction de site spécialisée, caractérisée vraisemblablement par des occupations brèves (Delagnes, cf. Annexe 1).

En attente des résultats de l'étude géoarchéologique, il est encore difficile de savoir si les vestiges lithiques ont été remaniés depuis le versant ou non. La rareté des éléments lithiques limite de plus les interprétations. Néanmoins, les données technoéconomiques, spatiales et taphonomiques s'accordent pour envisager un type d'« occupations » humaines bien particulier à La Chauverie. Les indices de fréquentation humaine correspondent vraisemblablement à des passages fugaces, que ce soit dans le site ou ses alentours. Il reste délicat d'établir une chronologie des occupations du gisement par les hyènes et les hommes.

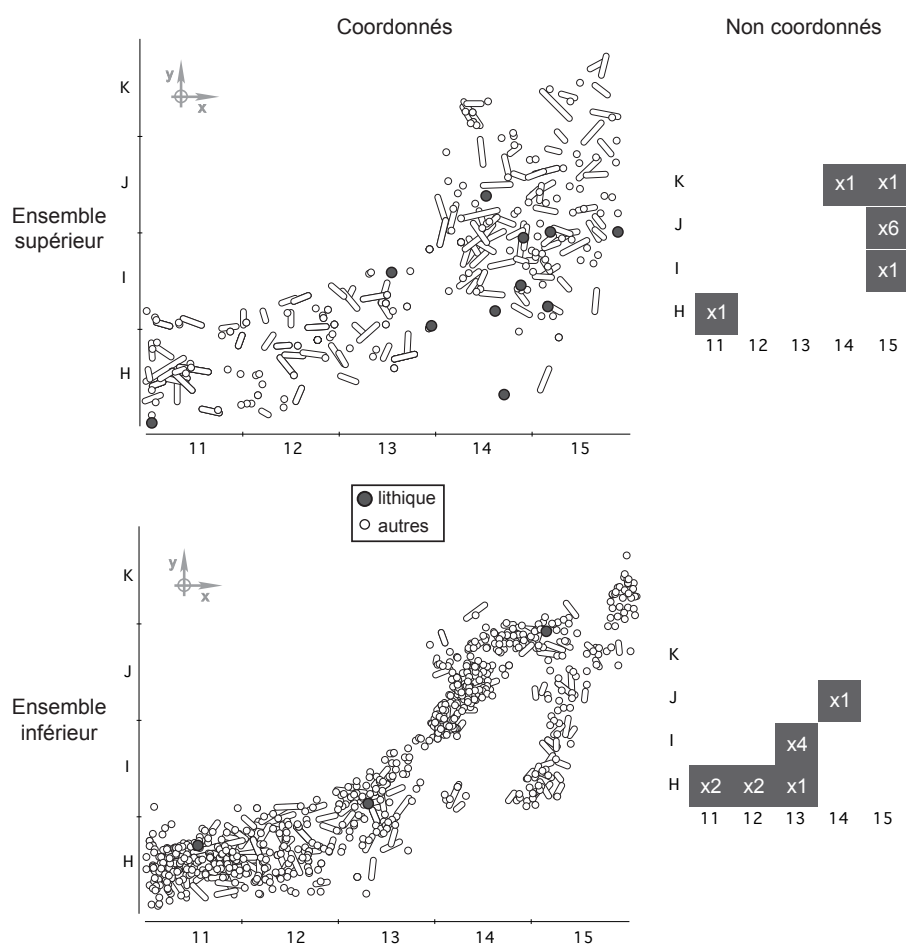


Fig. IV.31 : Répartition spatiale des vestiges lithiques dans l'ensemble inférieur et supérieur en projection zénithale des vestiges coordonnés (à gauche) et issus des refus de tamis (lorsque présent : case grisée avec nombre d'artefacts).

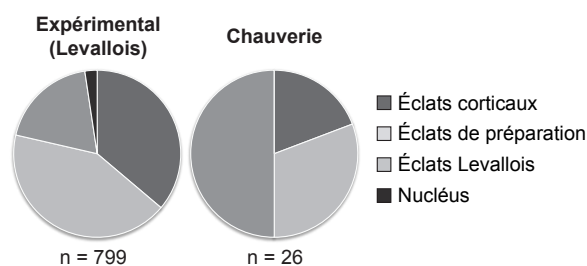


Fig. IV.32 : Comparaison de la composition technologique de l'industrie lithique de La Chauverie secteur central (données inédites de Delagnes cf. Annexe 1 et Discamps et al., en prép.) avec un référentiel expérimental (données de Brenet et al., 2009) selon quatre composantes des chaînes opératoires.

Les deux ensembles osseux identifiés à La Chauverie ont été exclusivement accumulés par les hyènes. Un changement dans le régime alimentaire de ces dernières est perceptible entre les ensembles inférieur et supérieur. Si les Bovinés dominent les faunes dans les deux cas, la proportion du Renne augmente de façon très significative dans l'ensemble supérieur.

Les éléments lithiques constituent les seuls indices de fréquentation humaine. Très rares, ils sont dispersés dans les deux ensembles stratigraphiques. Leurs caractéristiques technoéconomiques semblent indiquer de brefs passages plutôt qu'une véritable occupation humaine.

Tout comme pour la Chauverie, l'étude des occupations animales et humaines de Camiac nécessite en préalable une analyse spatiale détaillée. À Camiac, seule une couche archéologique a été distinguée à la fouille et il semblait donc nécessaire de vérifier l'homogénéité supposée de cette couche avant d'en étudier plus en détail les ensembles osseux et lithique.

3.1 NAPPES DE VESTIGES ET VARIATIONS DE DENSITÉ

Caractéristiques de la nappe de vestiges

À première vue, il ne semble pas possible de distinguer de ségrégation spatiale particulière ; une seule large nappe de vestiges est présente sur l'ensemble du gisement (Fig. IV.33). Cette nappe de vestiges, presque horizontale en vue frontale, présente un fort pendage en vue sagittale. En vue frontale, la densité en vestiges semble varier selon les secteurs et, d'une manière générale, la nappe de vestiges apparaît plus fine et concentrée au sud du gisement (tranchées 1 à 3) qu'au nord (tranchées 6 à 9).

Des projections plus fines ont été réalisées par tranche de 50 cm d'épaisseur (Fig. IV.34 et Fig. IV.35). Étant donné la faible densité en vestiges de certains secteurs, les projections ont parfois été fusionnées quand les projections successives de 50 cm d'épaisseur étaient quasi identiques. Ni les projections sagittales ni les projections frontales ne permettent d'isoler de nappes de vestiges particulières. En vue frontale, la différence d'épaisseur de la nappe de vestiges selon les secteurs est bien visible : la nappe semble se « dilater » du sud (tranchée 1) vers le nord (tranchée 9). Cette caractéristique est particulièrement bien visible pour les tranchées B, C et D.

Le pendage général de la nappe de vestiges est quasiment horizontal en vue frontale pour les tranchées B, C, D et E. Pour les tranchées F et G, un léger pendage (vers le nord) apparaît, d'environ 7° pour la tranchée F ($y = 50-100$) jusqu'à environ 13° en tranchées F ($y = 0-50$) et G. En vue sagittale, le pendage (vers l'est) est bien plus important, et il augmente du sud vers

le nord du gisement (environ 6° en tranchées 1 et 2 jusqu'à environ 17° en tranchées 5 à 9). Cette organisation spatiale de la nappe de vestiges est d'autant plus visible sur la Fig. IV.36 qui représente des courbes de niveaux calculées à partir des altitudes moyennes des vestiges : la nappe « plonge » vers les carrés G4 et G5.

Répartition des « poteries ? »

La répartition spatiale des vestiges codés comme « éléments de poteries ? » dans les carnets est particulièrement informative car, en l'absence de véritable étude géoarchéologique, elle informe potentiellement sur l'importance des remaniements post-dépôt. Le plus souvent, les notes dans les carnets de terrain pour ces vestiges sont incertaines (e.g. « poterie ? »), et des erreurs de détermination sur le terrain sont toujours possibles (ce qui a été constaté pour d'autres vestiges classés comme « fauniques »). Les fouilleurs étaient essentiellement des amateurs et il aurait été, par conséquent, intéressant de vérifier la nature exacte de ces vestiges ; malheureusement, ces vestiges n'ont pas été retrouvés dans la collection à notre disposition (probablement isolés et stockés séparément). D'un point de vue général (Fig. IV.33 a et b, vues zénithale et frontale), les « éléments de poterie ? » sont présents uniquement dans la partie nord du gisement (dans les tranchées 4 et 9 et surtout en tranchées 7 à 9) et, même s'ils semblent concentrés au sommet des dépôts (Fig. IV.33 b et c, vues frontale et sagittale), on les retrouve sur toute l'épaisseur de la nappe. Ces caractéristiques sont vérifiées sur les projections plus précises (Fig. IV.34 et Fig. IV.35). Leur présence semble par ailleurs corrélée à la dilatation de la nappe de vestiges vers le nord (cf. supra).

La répartition spatiale de ces « éléments de poterie ? » coïncide donc avec les variations de densité des vestiges. Ces deux caractéristiques (présence de poteries et nappe moins dense) permettent d'envisager l'existence d'une zone remaniée en partie nord du gisement (tranchées 6 à 9 et en moindre mesure tranchées 4 et 5) et d'une zone potentiellement stratigraphiquement plus intègre au sud (tran-

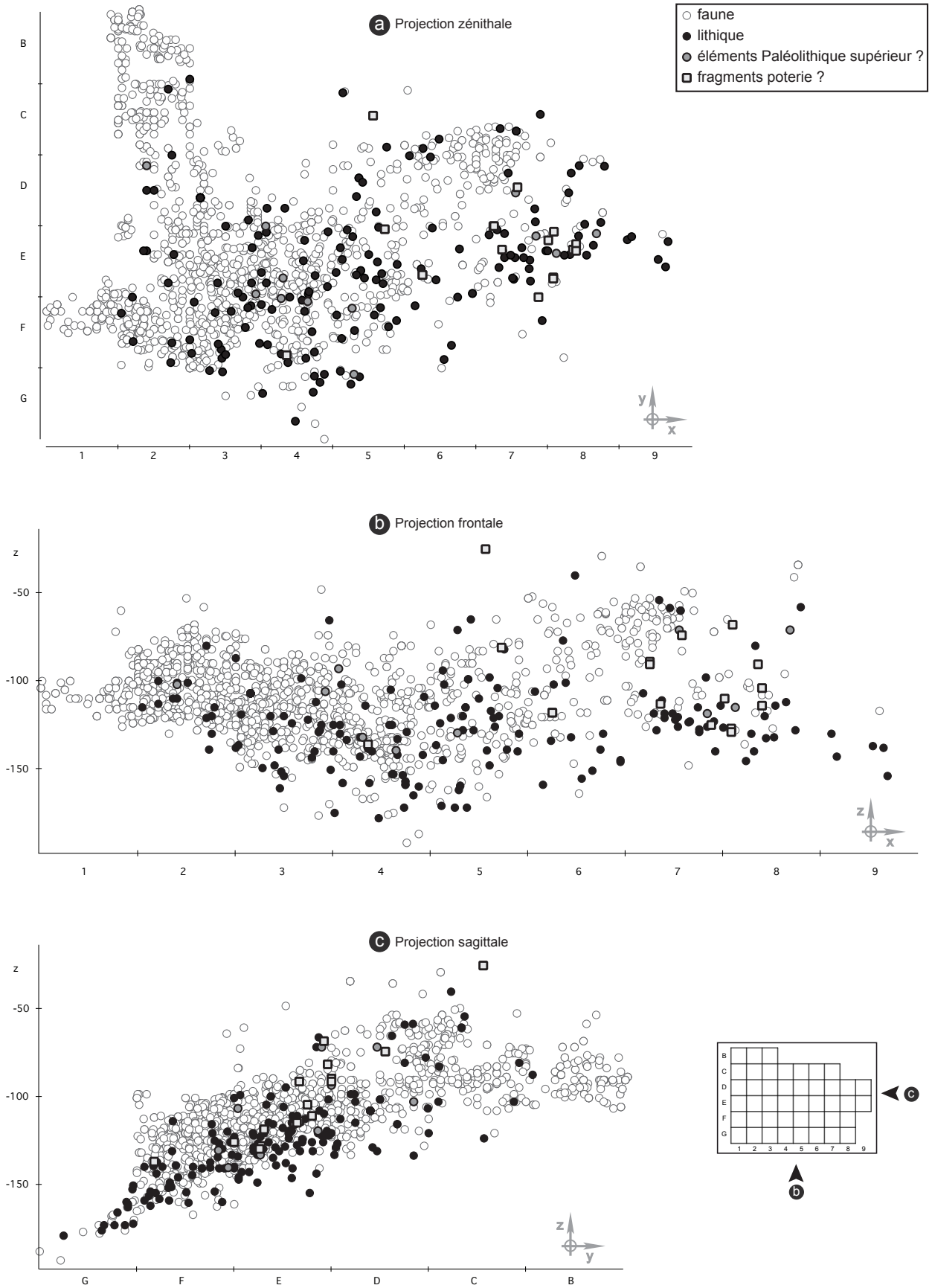
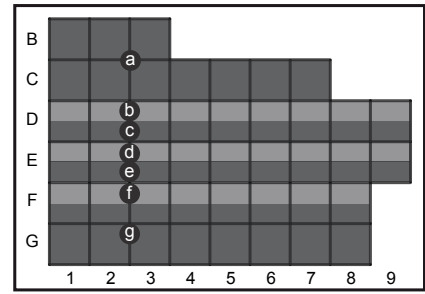
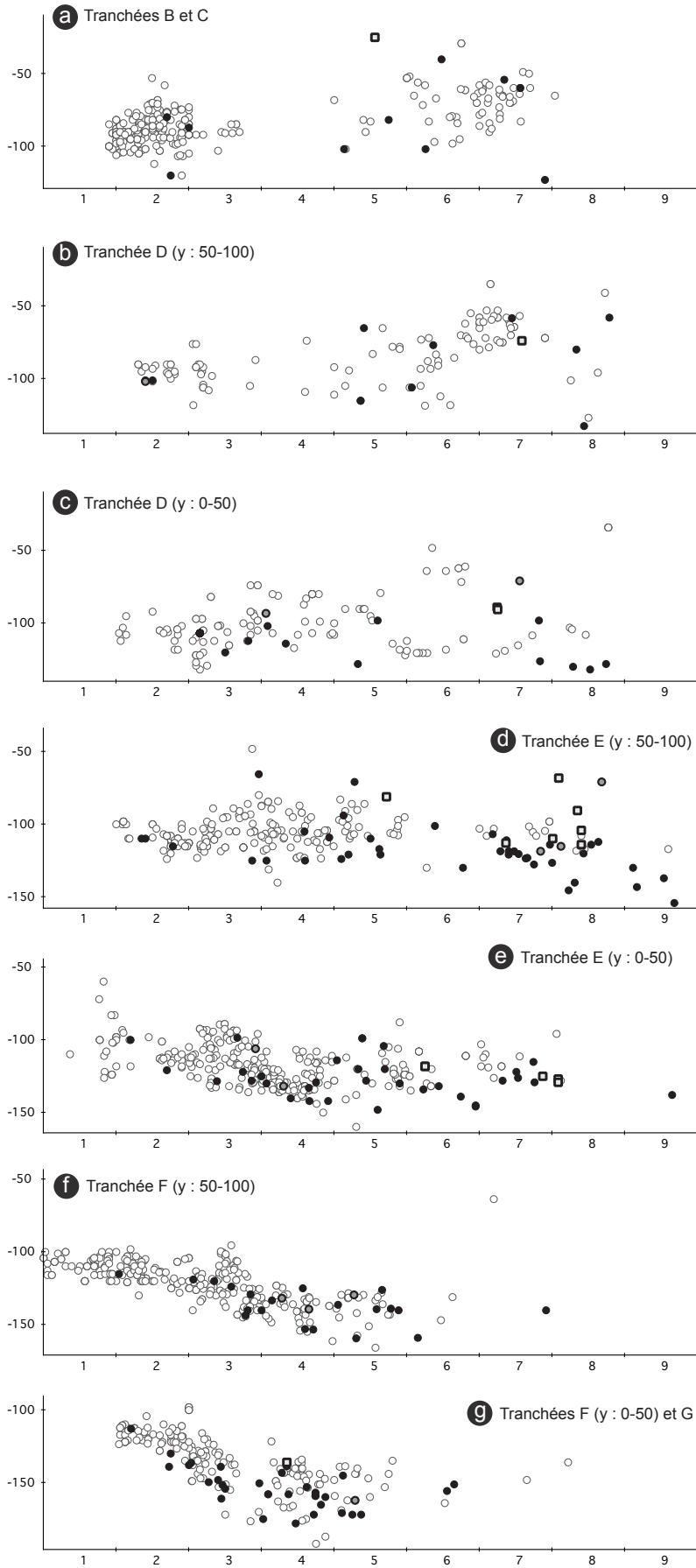


Fig. IV.33 : Projections zénithale (a), frontale (b) et sagittale (c) des différents types de vestiges sur l'ensemble du gisement.



- faune
- lithique
- ◉ éléments Paléolithique supérieur ?
- ◻ fragments poterie ?



Fig. IV.34 : Projections frontales des différents types de vestiges. En médaillon : positionnement et épaisseur des projections.

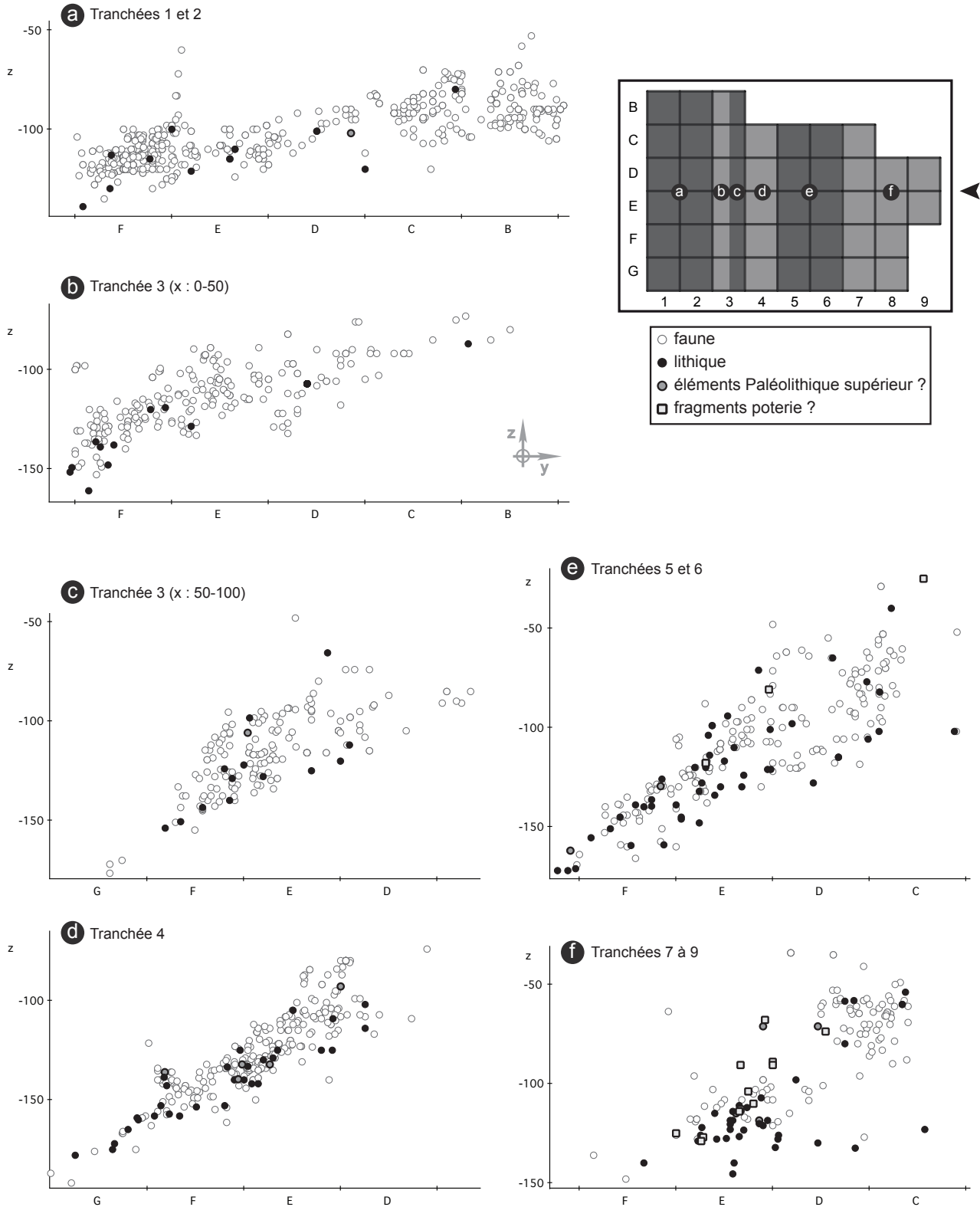


Fig. IV.35 : Projections sagittales des différents types de vestiges. En médaillon : positionnement et épaisseur des projections.

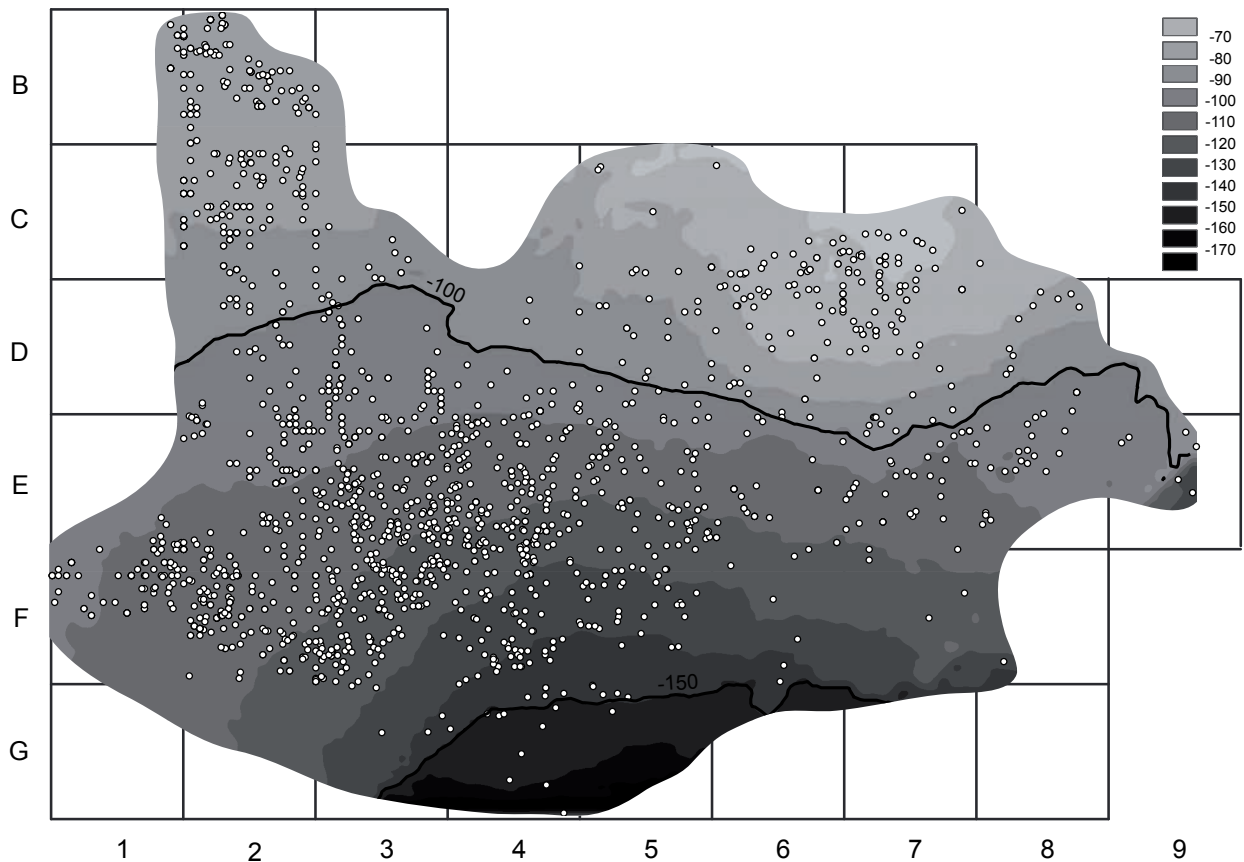


Fig. IV.36 : Courbes de niveaux calculées à partir de l'altitude moyenne des vestiges. Cette figure représente le pendage général de la nappe de vestiges et ne reflète pas la topographie du gisement.

chées 1 à 3). Peut-être faut-il considérer les zones les plus denses en vestiges (tranchées 2, 3) comme les sources principales du matériel retrouvé plus en contrebas vers le nord-est du gisement, zone dans laquelle le matériel archéologique et paléontologique semble remanié et mélangé à d'autres sources (poteries provenant du versant ?).

Répartition des éléments lithiques

En vue zénithale (Fig. IV.33 a), les éléments lithiques sont répartis sur l'ensemble du gisement, bien que peut-être plus abondants au nord-est du gisement (tranchées 4 à 9, E à G). En vues sagittale et frontale (Fig. IV.33 b et c), ils semblent d'une manière générale plutôt concentrés à la base des dépôts. Cette caractéristique est moins nette mais néanmoins toujours visible dans les projections plus fines, notamment en vue sagittale pour la tranchée 4 et les tranchées 7 à 9 (Fig. IV.35) et en vue frontale pour les tranchées D, E, F et G (Fig. IV.34). La rareté des éléments lithiques

empêche toutefois de vérifier l'existence de cette organisation particulière de façon plus méthodique (par exemple par des calculs d'histogrammes) car, pour obtenir des échantillons numériquement représentatifs, il serait alors nécessaire de rassembler les vestiges de différents secteurs aux histoires pourtant potentiellement différentes (cf. *supra*). Il est intéressant de noter que la répartition spatiale des éléments lithiques et fauniques est différente, même si celle des vestiges lithiques est difficile à décrire du fait de leur rareté. La position des éléments lithiques en base des dépôts reste toutefois une tendance générale (Fig. IV.33).

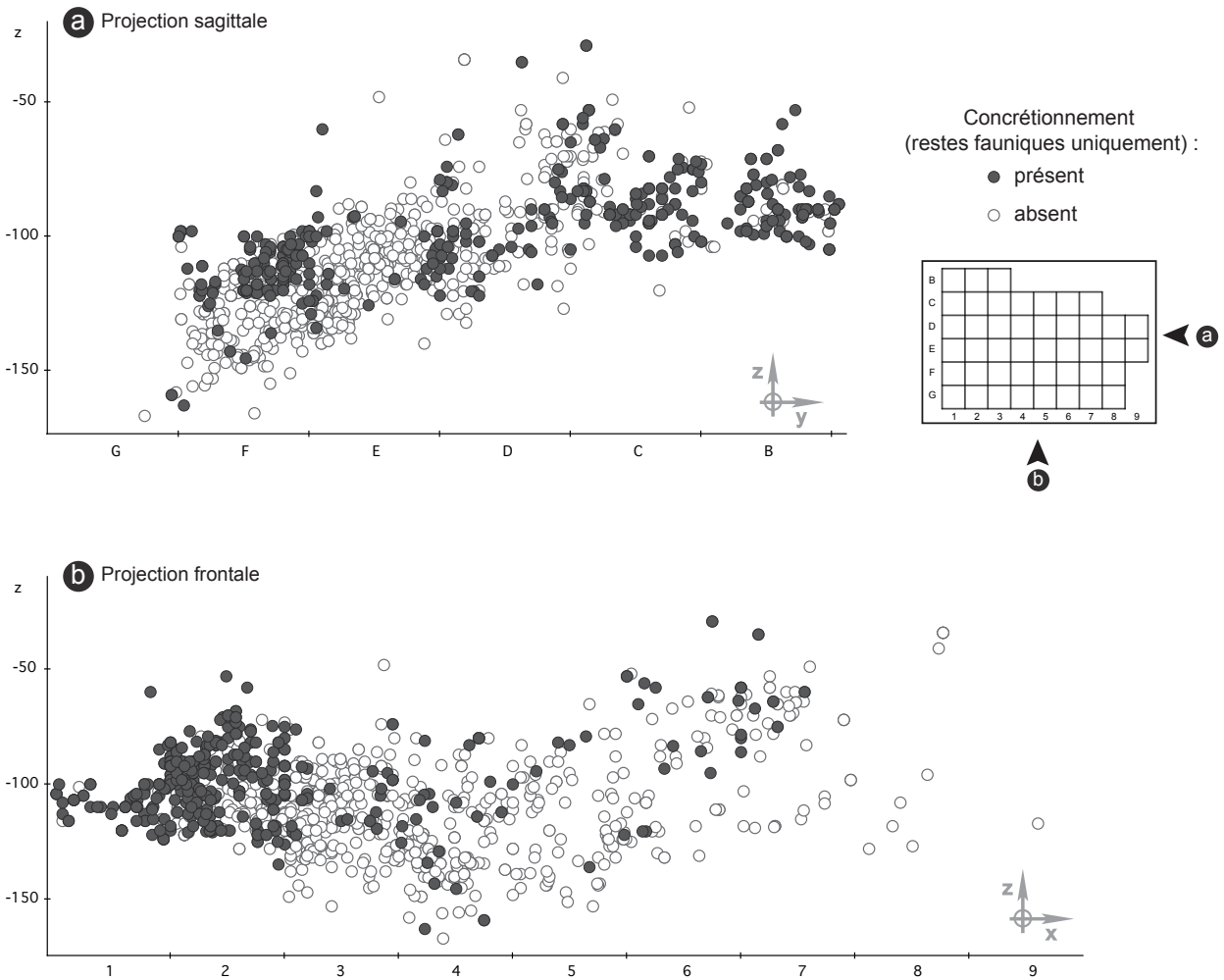


Fig. IV.37 : Répartition spatiale des restes fauniques concrétionnés en projections sagittale (a) et frontale (b).

3.2 RÉPARTITION DES VESTIGES OSSEUX CONCRÉTIONNÉS

D'un point de vue des altérations taphonomiques, les restes fauniques concrétionnés montrent une répartition spatiale particulière. Les concrétions sont essentiellement localisées dans la partie sud du gisement, dans les tranchées 1 et 2 (Fig. IV.37), alors qu'elles apparaissent plus rares et dispersées dans le reste du gisement. Cette configuration spatiale semble plutôt en accord avec l'existence d'une zone supposée plus intègre au sud du gisement, qui correspondrait à une grotte effondrée (concrétions abondantes) et d'une zone remaniée où les restes concrétionnés seraient plus rares et dispersés (éléments remaniés depuis la zone au sud du gisement ?). La répartition spatiale de cette atteinte taphonomique documente une variation latérale et ne permet ainsi pas d'isoler des ensembles osseux différents.

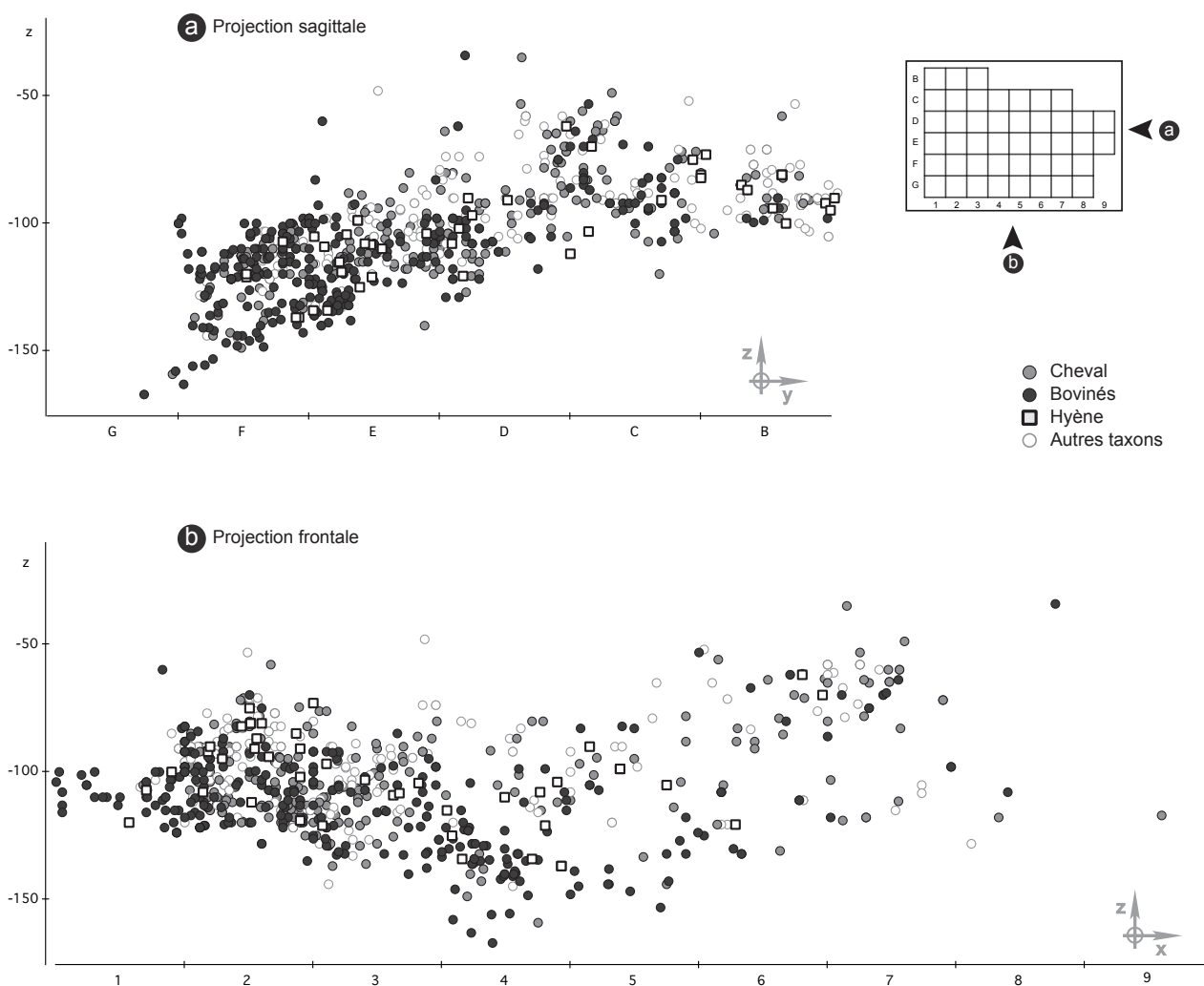


Fig. IV.38 : Répartition spatiale des restes de Bovinés, de Cheval et d'Hyène en projections sagittale (a) et frontale (b).

3.3 RÉPARTITION SPATIALE DES ESPÈCES

Peu de taxons ont une répartition spatiale particulière à Camiac. Les restes de Bovinés, de Cheval et d'Hyène sont abondants dans tous les secteurs et sur toute l'épaisseur de la stratigraphie ; aucune organisation stratigraphique particulière ne se dégage, à part peut-être légèrement plus de Bovinés en base de stratigraphie et plus de Cheval au sommet (Fig. IV.38).

Quatre taxons ont, à l'inverse, une répartition spatiale particulière (Fig. IV.39) : les restes de Rhinocéros sont plus abondants en sommet de stratigraphie, les restes de Mammouth sont uniquement présents au sommet des dépôts (au dessus de -120 à -100 en altitude) et les restes de Sanglier et d'Hydruntin à la base (en dessous de -120 à -100 en altitude).

Cette légère différenciation spatiale se vérifie lorsque l'on calcule les associations fauniques dans la zone

moins remaniée (tranchées 1 à 4) selon deux ensembles définis arbitrairement de part et d'autre d'une altitude d'environ -120 : dans l'ensemble « inférieur », les Bovinés sont plus abondants et le Mammouth est absent alors que dans l'ensemble « supérieur », le Rhinocéros est plus abondant et le Sanglier et l'Hydruntin sont absents (Fig. IV.40).

Cette distinction spatiale pourrait être générée par une organisation spatiale particulière de la tanière (plus de carcasses de certaines espèces à quelques endroits ?) ou par une succession d'occupations du site par les hyènes (différentes années ? différentes saisons ?).

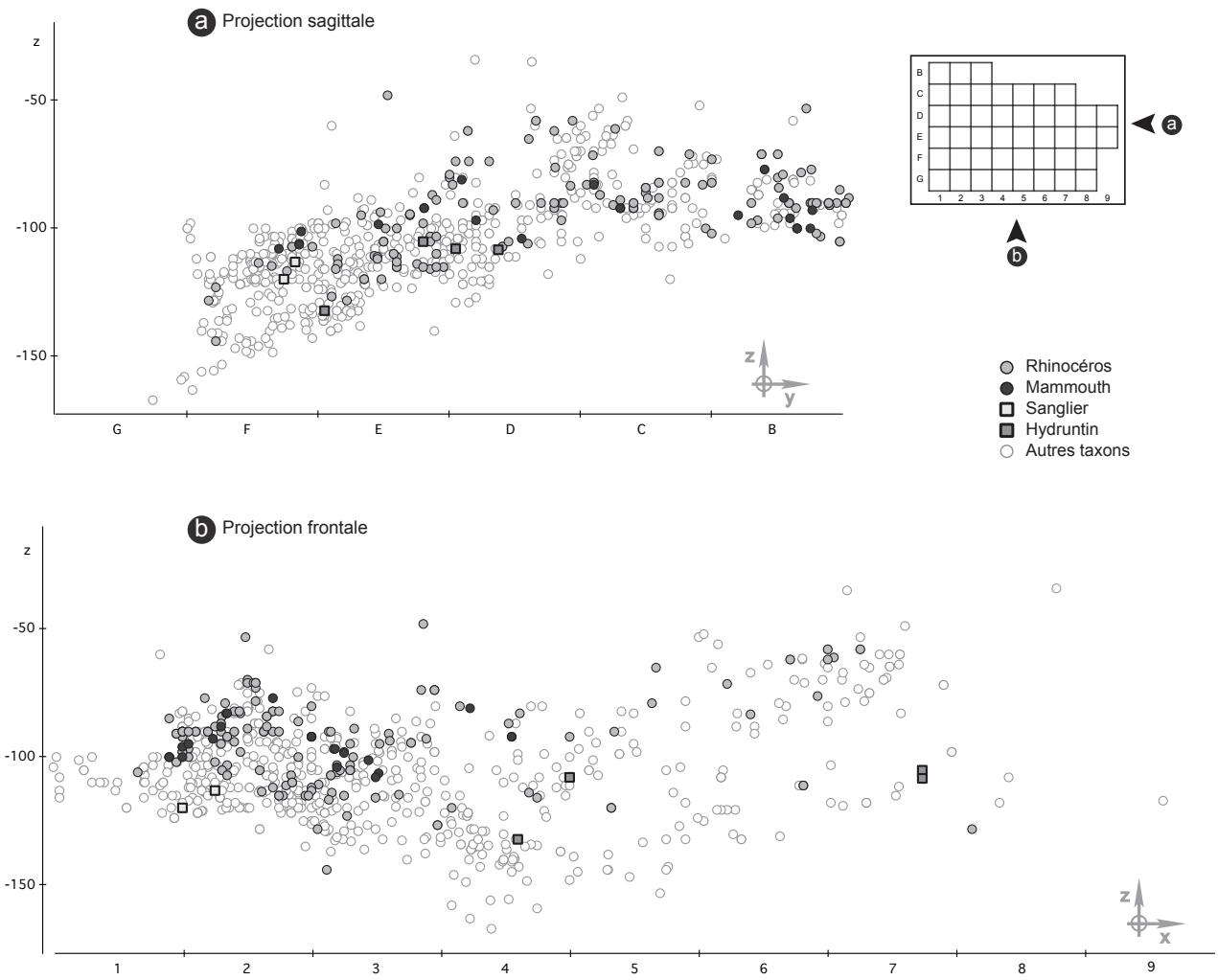


Fig. IV.39 : Répartition spatiale des restes de Rhinocéros, Mammouth, Sanglier et Hydruntin en projections sagittale (a) et frontale (b).

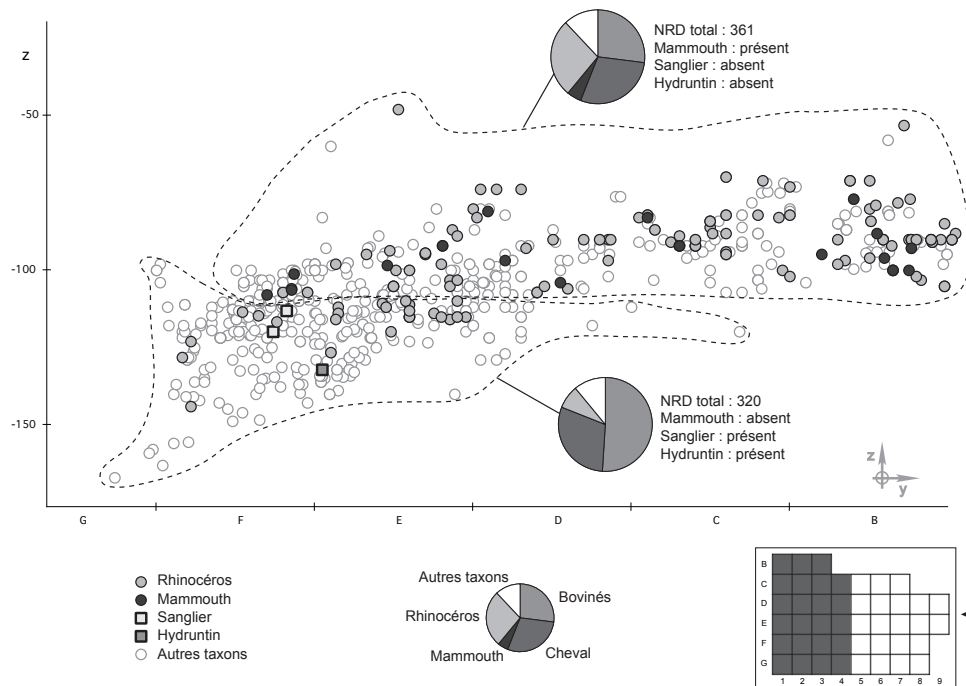


Fig. IV.40 : Composition faunique (diagrammes circulaires) de deux ensembles définis arbitrairement dans la zone potentiellement moins remaniée (tranchées 1 à 4). Les lignes pointillées délimitent les deux ensembles, ici représentés sur une projection sagittale.

3.4 REMONTAGES ET SÉRIES DENTAIRES

Les remontages ont été systématiquement testés sur l'ensemble du matériel déterminé. Ils mobilisent 85 restes soit 7% du NRD total, pour 40 groupes de remontages. Comme à la Chauverie, les remontages sont relativement rares, et ce pour les mêmes raisons de mauvaise conservation des surfaces de fractures (os rognés, digérés), diversité des espèces, diversité des éléments squelettiques, fragmentation importante de certains os, degré de complétude d'autres, exclusion des fragments indéterminés (cf. Chapitre IV.1).

À Camiac, les restes dentaires de chevaux sont abondants, et la reconstitution de séries dentaires a donc été tentée de manière systématique pour les dents supérieures (Fig. IV.41). Ces reconstitutions mobilisent 28 dents dans 10 séries dentaires ; elles s'ajoutent donc aux remontages pour fournir des informations stratigraphiques, mais leur fiabilité est moindre.

La répartition spatiale des remontages et des séries dentaires entre vestiges coordonnés montre une configuration proche : ils rapprochent des restes sur une bonne partie de l'épaisseur de la stratigraphie (Fig. IV.44), plusieurs d'entre eux ont été effectués sur de longues distances (jusqu'à 6 m, Fig. IV.42), et quasiment tous les secteurs du gisement sont reliés à la fois par des remontages et des appariements dentaires (Fig. IV.43). Les remontages et séries dentaires sur vestiges non coordonnés confirment les liens forts entre les différents secteurs du gisement.

Dans l'ensemble, la nappe de vestiges paraît homogène selon les remontages et les séries dentaires, ou tout du moins, il est impossible d'isoler différents ensembles stratigraphiques.

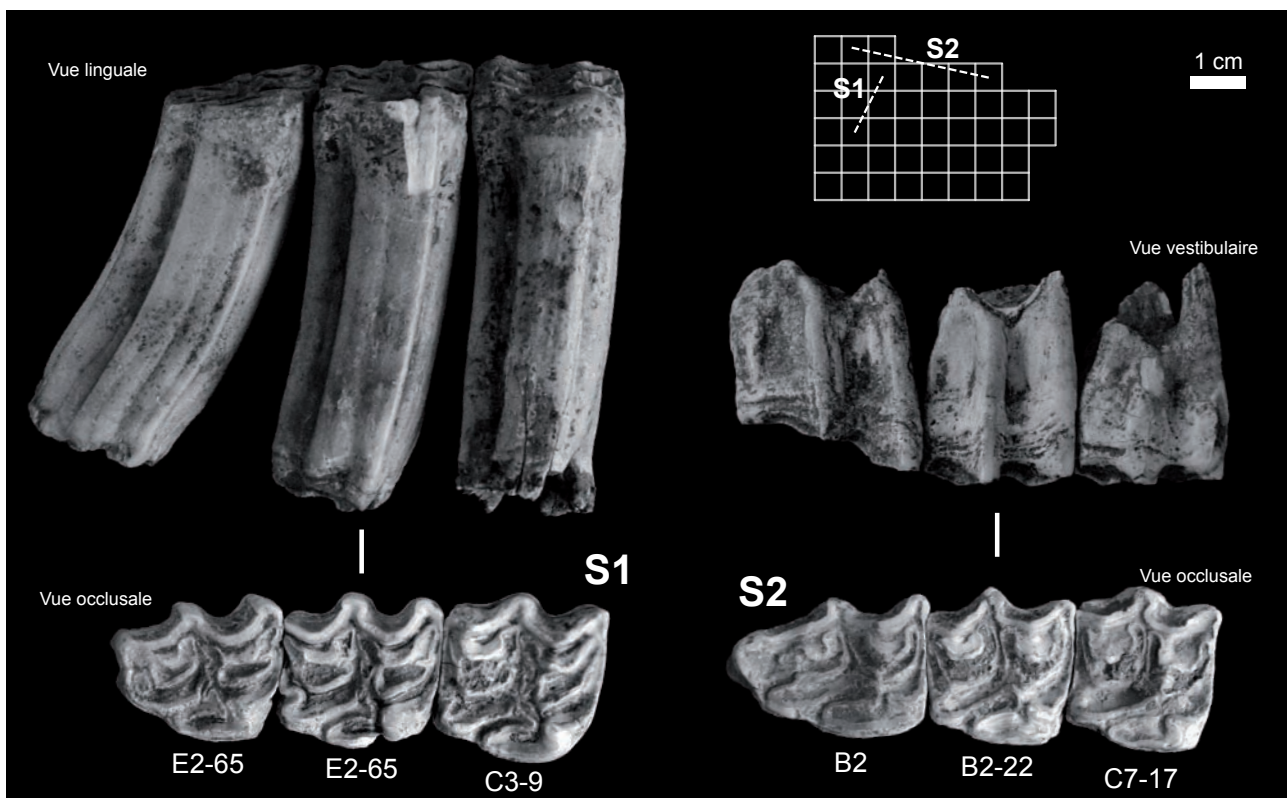


Fig. IV.41 : Exemples de séries dentaires (S1 et S2) réalisées sur des molaires supérieures de Cheval. En haut à droite : représentation schématique des deux séries en vue zénithale.

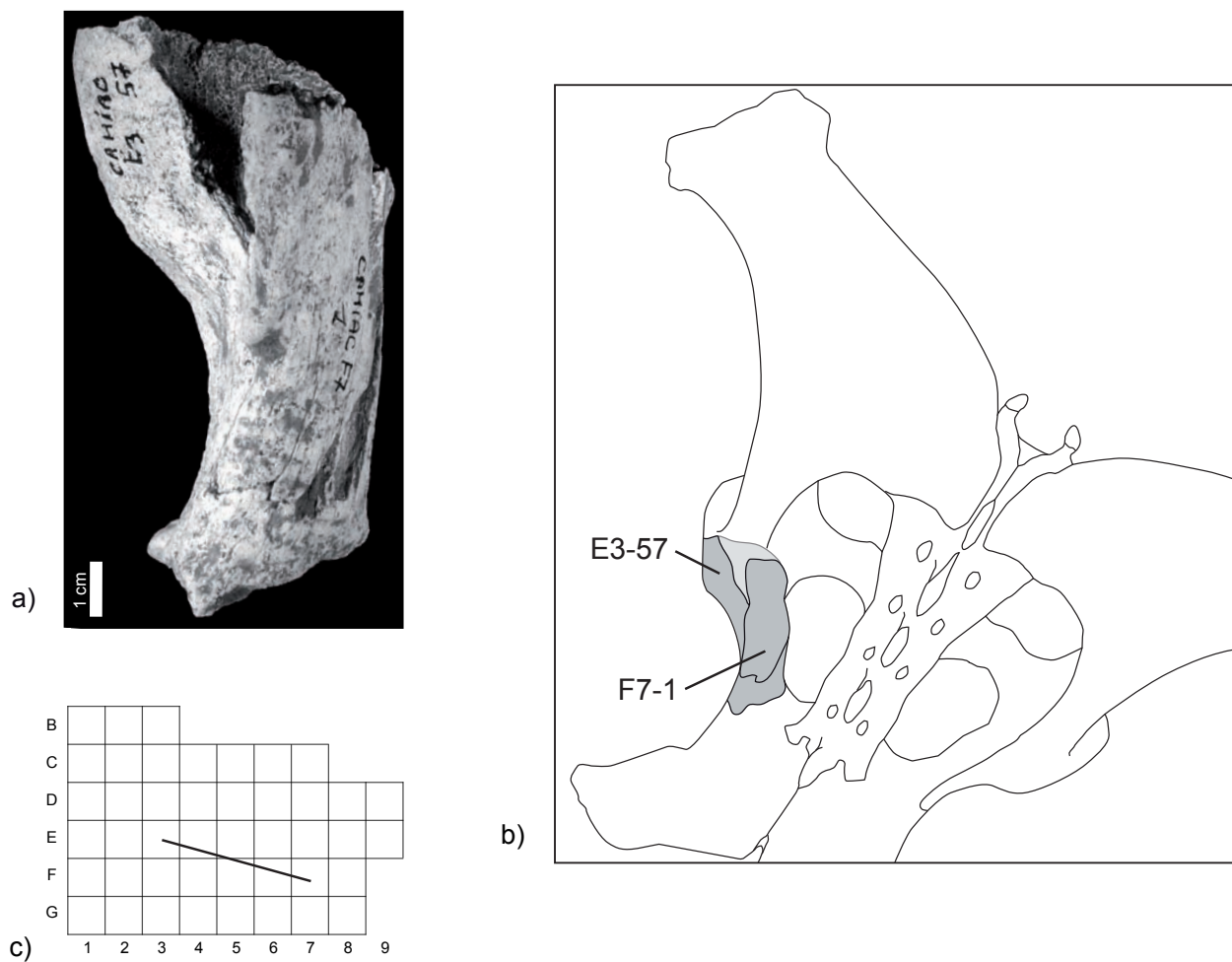


Fig. IV.42 : Exemple d'un remontage longue-distance effectué entre deux fragments d'un coxal gauche de cheval (a), avec positionnement anatomique approximatif (b) et représentation schématique du remontage en vue zénithale (c).

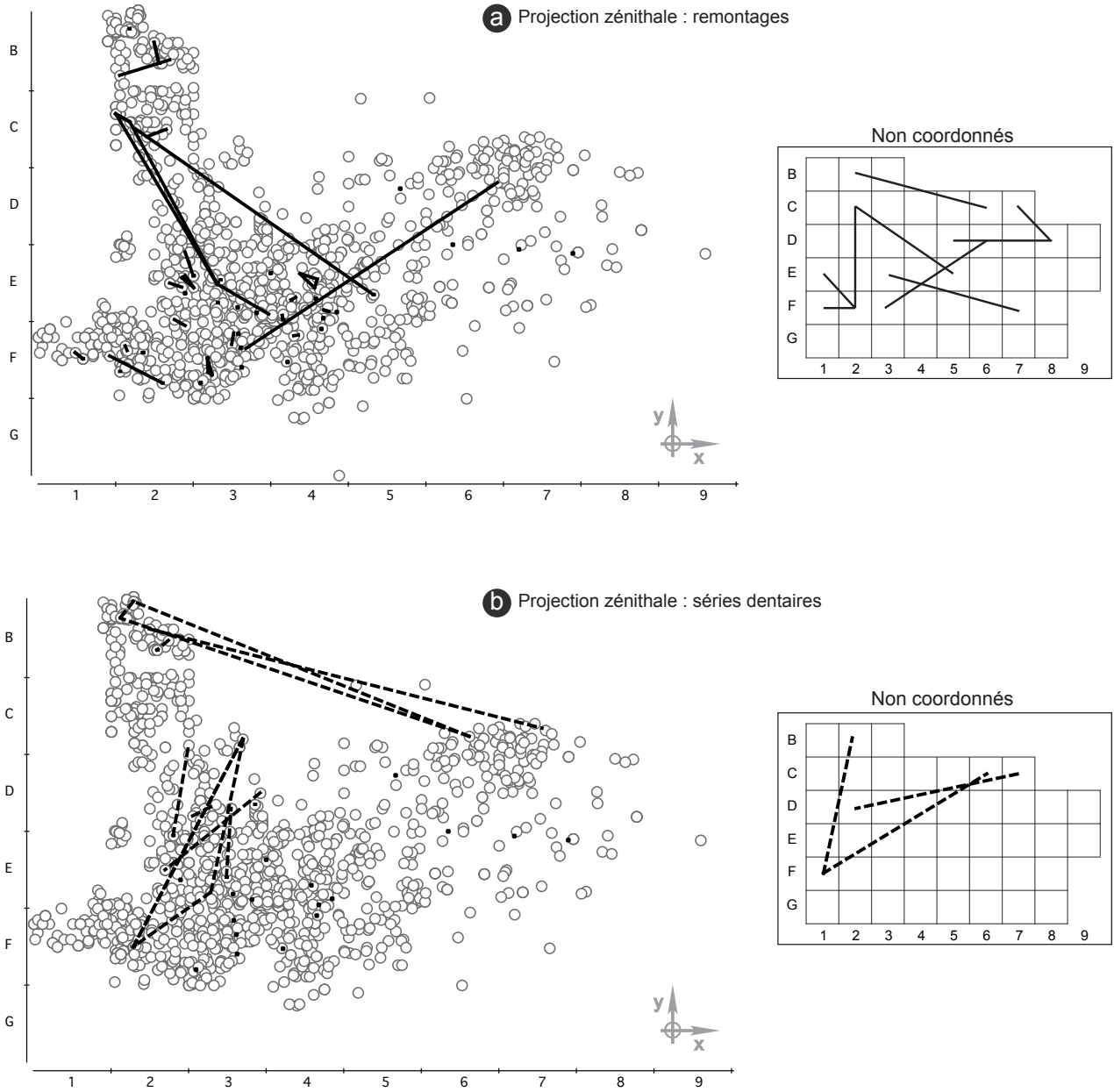


Fig. IV.43 : Répartition spatiale en projection zénithale des remontages (a, trait continu) et des séries dentaires (b, trait discontinu) pour les vestiges coordonnés (à gauche) et non coordonnés (à droite).

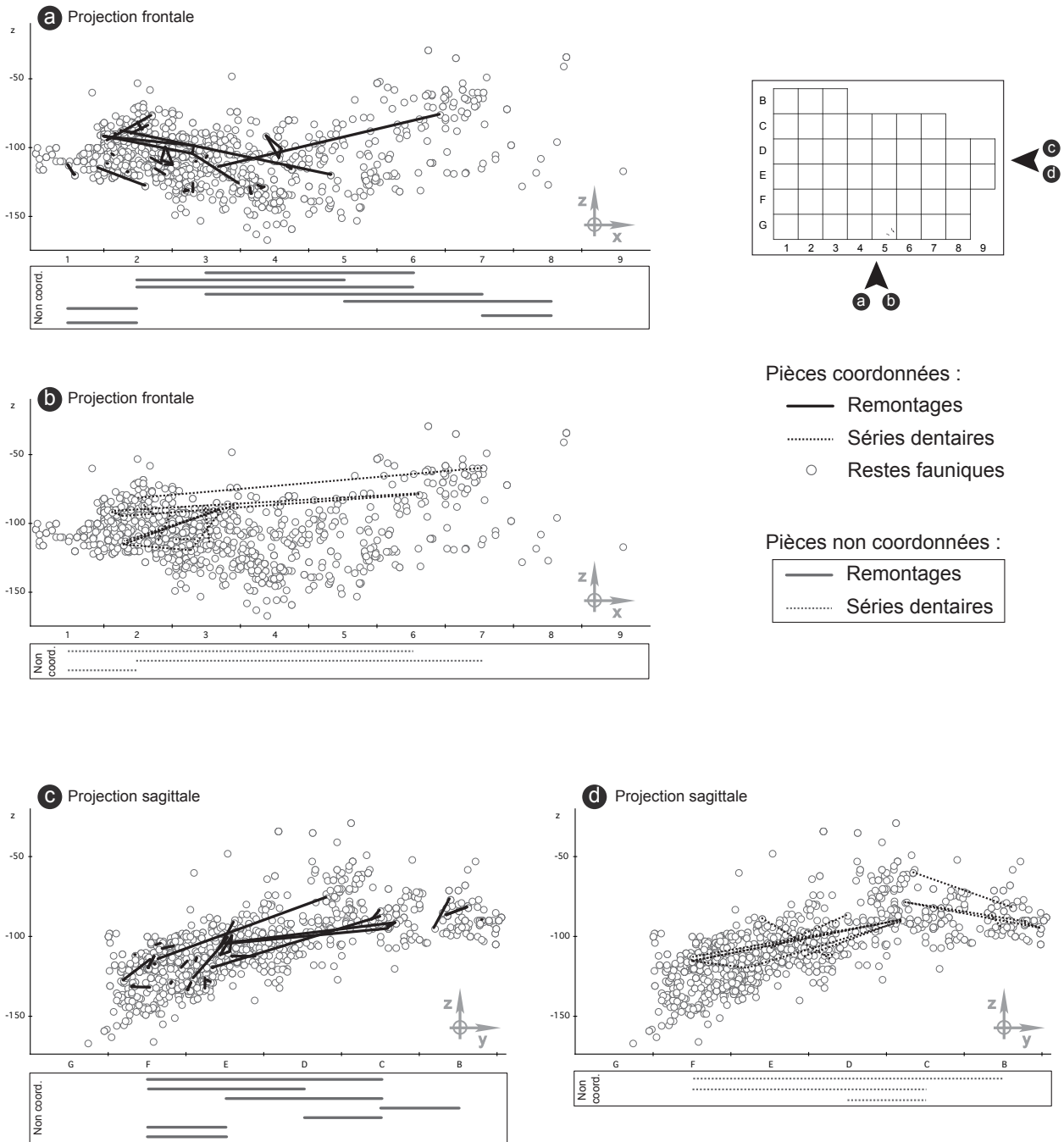


Fig. IV.44 : Répartition spatiale en projections frontale (a et b) et sagittale (c et d) des remontages (a et c, trait continu) et des séries dentaires (b et d, trait discontinu) pour les vestiges coordonnés. Les remontages et séries dentaires sur vestiges non coordonnés sont représentés dans un encadré sous chaque projection.

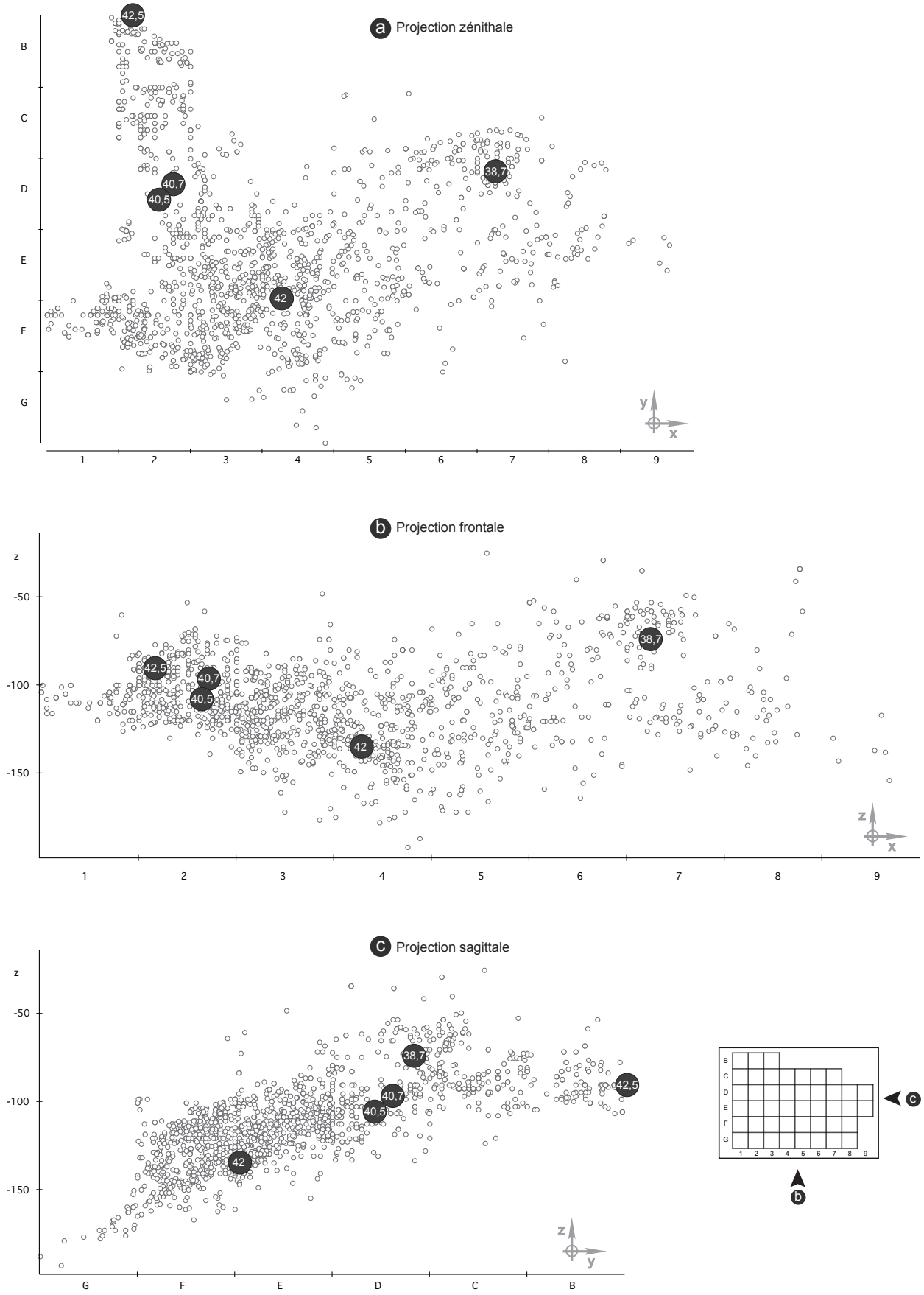


Fig. IV.45 : Répartition spatiale des datations absolues (cercles noirs) en projections zénithale (a), frontale (b) et sagittale (c). Les datations absolues sont identifiées par un chiffre dans chaque cercle noir (cf. Tabl. IV.9). Ce chiffre correspond à la moyenne de la datation calibrée en milliers d'années.

Code	Carré et Numéro	Taxon	Code laboratoire	Date
« 38,7 »	D7-16	Mégacéros	OxA-23087	35600 ± 700
« 40,7 »	D2-2	Mégacéros	OxA-23088	38000 ± 900
« 42,5 »	B2-72	Cheval	Ly-6981	40000 ± 1600
« 40,5 »	D2-19	Rhinocéros	Ly-6982	37600 ± 1200
« 42 »	E4-80	Boviné	Ly-6983	39400 ± 1500

Tabl. IV.9 : Datations obtenues dans le cadre de ce travail pour Camiac, avec le code utilisé en Fig. IV.45.

3.5 DATATIONS ABSOLUES

Les nouveaux échantillons envoyés pour datation absolue ont spécifiquement été sélectionnés pour tester l'homogénéité chronologique des dépôts de Camiac. Les datations des différents taxons sont identiques à 2 sigmas près (Tabl. IV.9), et la répartition spatiale des datations absolues ne montre aucune organisation spatiale particulière (Fig. IV.45). L'ensemble osseux semble donc, à notre faible échelle de résolution, chronologiquement homogène.

Les analyses des nappes de vestiges, des remontages, des séries dentaires et des datations absolues plaident en faveur de l'existence d'un unique ensemble osseux, globalement homogène, dans lequel aucune distinction stratigraphique nette n'est perceptible.

Seule la répartition spatiale des espèces semble isoler des ensembles osseux différents, mais cette séparation est difficile à interpréter sachant que les remontages et les datations absolues appuient l'hypothèse d'un ensemble osseux chronologiquement cohérent.

Il n'est pas possible de différencier des ensembles stratigraphiques nets et l'étude devra donc considérer l'ensemble osseux comme unique et globalement homogène, tout en sachant qu'il représente sûrement un palimpseste de différentes occupations.

La réévaluation stratigraphique ayant démontré l'homogénéité générale de l'ensemble osseux de Camiac, il est désormais possible d'analyser :

- la contribution des différents agents accumulateurs au stock osseux
- les proies consommées par les hyènes
- les relations qui ont pu exister entre occupations animale et humaine

4.1 ORIGINE DE L'ACCUMULATION DU STOCK OSSEUX

Présence de l'Hyène

L'Hyène est relativement abondante à Camiac : elle est représentée par un minimum de 7 individus et par 80 restes soit 6,6 % du NRD total. Les hyénons ne sont pas rares (NMI 3 sur 7 individus, Fig. IV.46). Les coprolithes ont rarement été coordonnés à la fouille et ils n'ont peut-être pas toujours été récupérés, mais de grandes quantités ont cependant été trouvées dans les collections, conditionnés dans de nombreux sacs rassemblant chacun des dizaines de coprolithes entiers et des fragments. Globalement, les indices d'un repaire d'hyène sont nombreux (coprolithes abondants, restes d'hyènes fréquents, adultes et juvéniles).

Atteintes taphonomiques

D'un point de vue général, les surfaces corticales des ossements sont bien préservées. Les atteintes taphonomiques ayant une incidence sur la lecture des traces (cf. Coumont, 2006) sont très rares, à l'exception des concrétions qui affectent 39 % des pièces, mais ces dernières sont cependant rarement importantes. Ce type d'altération reste effectivement d'intensité assez faible puisque 88 % des restes ont des surfaces corticales bien préservées et lisibles.

Pour l'ensemble du matériel, 30% des os sont rognés et 10% sont digérés : ces chiffres sont parfaitement compatibles avec ce qui est connu pour d'autres repaires d'hyènes, même si de légères différences quantitatives sont observables (Villa *et al.*, 2004 ; Beauval et Morin, 2010). Ces différences s'expliquent

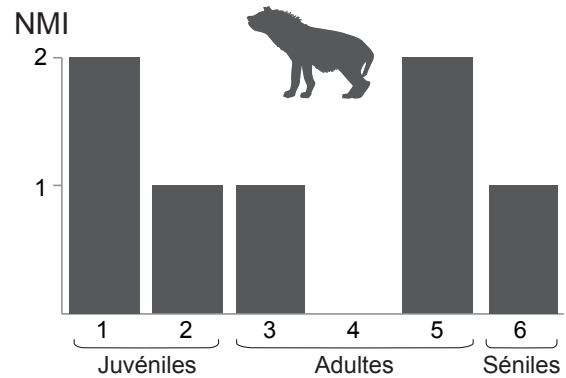


Fig. IV.46 : Profil de mortalité des hyènes de Camiac.

aisément par les méthodes de récolte des vestiges. Beauval et Morin (2010) ont montré l'importance des classes de taille sur ces valeurs : les os de plus grande dimension sont plus souvent rognés que ceux de petite taille qui sont plus fréquemment digérés.

Les traces d'origine anthropique sont extrêmement rares (n = 9). La lisibilité des surfaces osseuses ne peut expliquer cette quasi-absence (cf. *supra*) : en ne prenant en compte que les surfaces corticales bien préservées (n = 2229), seuls 0,4 % des restes portent des stries de boucherie. L'ensemble osseux présente une fracturation importante, les os complets ne représentant que 4,3% du matériel. Une seule connexion anatomique a été repérée à la fouille.

La comparaison des données taphonomiques par taxon n'identifie pas de différences majeures (Tabl.

	Bovinés	Cheval	Rhinocéros
Rognés	44,9 %	30,8 %	64,2 %
Digérés	6,3 %	9,8 %	2,3 %
Traces anthropiques	1,1 %	0 %	0 %

Tabl. IV.10 : Pourcentages de restes portant des traces relatives à l'activité des carnivores et des hommes pour les trois taxons principaux.

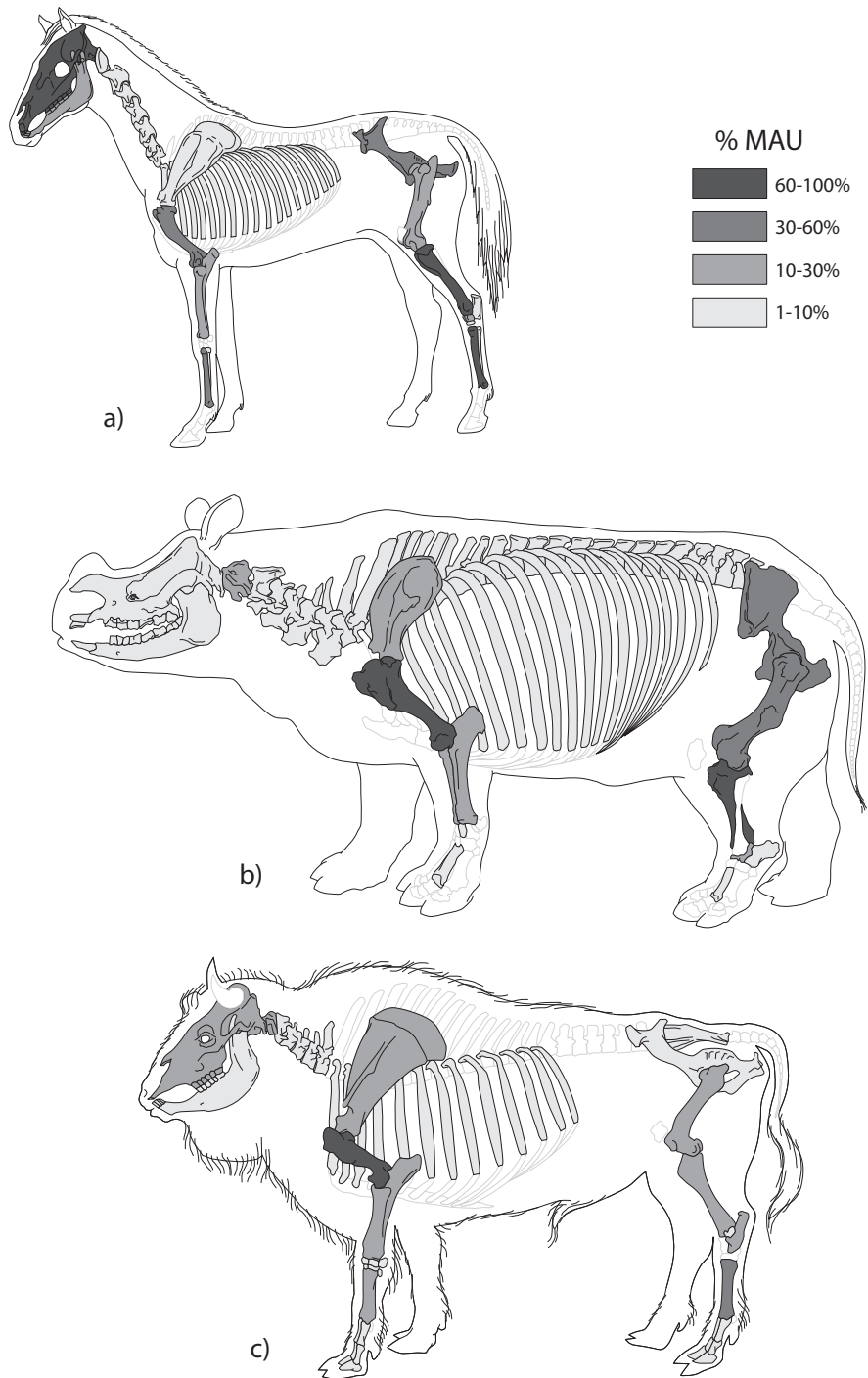


Fig. IV.47 : Profils squelettiques (en % Minimal Animal Unit) pour le Cheval (a) le Rhinocéros (b) et les Bovinés (c) (Dessins : M. Coutureau, archeozoo.org).

IV.10). Les pourcentages varient cependant, les restes de Rhinocéros étant plus fréquemment rognés (64 %) que ceux de Bovinés (45 %) et de Cheval (31 %). Hormis pour les Bovinés (sur 3 restes), aucune strie de découpe n'a été observée sur ces taxons. L'augmentation de la fréquence des os rognés avec la classe de taille rappelle les observations déjà réalisées à La Chauverie sur le couple Renne/Bovinés (cf. Chapitre IV.2, Tabl. IV.6, page 210). Il semble que, même si des différences quantitatives existent, à la fois bovinés, chevaux et rhinocéros ont été accumulés quasi exclusivement par l'Hyène.

Profils squelettiques

Les profils squelettiques des Bovinés, du Cheval et du Rhinocéros sont très proches (Fig. IV.47), malgré quelques différences (e.g. vestiges crâniens plus rares pour le Rhinocéros, plus fréquents pour le Cheval).

Pour les trois taxons, les os longs, les ceintures et le crâne dominant alors que le squelette axial est nettement sous-représenté. Ces profils squelettiques sont proches de ceux identifiés dans de nombreux repaires d'hyènes (Fosse, 1994, 1995 ; Brugal *et al.*, 1997 ; Beauval et Morin, 2010).

4.2 ASSOCIATION FAUNIQUE

La faune de Camiac est relativement diversifiée, avec 9 espèces d'herbivores et 4 Carnivores (Tabl. IV.11). Les herbivores sont nettement prépondérants (Fig. IV.48) parmi lesquels dominent les Bovinés (39 % des restes d'herbivores) le Cheval (35%) et le Rhinocéros (18%). L'abondance de ce dernier, le Rhinocéros laineux (*Coelodonta antiquitatis*), est particulièrement exceptionnelle.

Durant tout le Pléistocène supérieur dans le Sud-Ouest de la France, le Rhinocéros est présent dans de nombreux gisements archéologiques et paléontologiques, mais il n'est que rarement abondant dans les repaires d'hyènes, et jamais dans les sites anthropiques (cf. Chapitre III.1). Si, comme à Camiac, les Bovinés et le Cheval sont nombreux dans les faunes des repaires d'hyènes sub-contemporains (c.a.d. d'âge Moustérien « PostQuina »), le Rhinocéros n'est abondant que dans quelques uns : Camiac (18 % des restes d'herbivores), Theillat (26 %, Raynal *et al.*, 1989) et Bourgeois-Delaunay c. 4 (18 %, David et Prat, 1965). Cette abondance du Rhinocéros dans trois repaires d'hyènes (si rare dans les sites anthropiques et les autres repaires) résulte-t-elle d'une véritable différence de régime alimentaire ou de biais taphonomiques ?

Une analyse comparative plus détaillée des restes des trois taxons dominants de Camiac permet d'apporter des explications quant à cette sur-représentation du Rhinocéros.

4.3 LA PLACE DU RHINOCÉROS DANS LE RÉGIME ALIMENTAIRE DES HYÈNES

Cadre théorique

Cinq hypothèses pourraient expliquer l'abondance du Rhinocéros à Camiac. La première implique que le Rhinocéros ait été particulièrement abondant dans l'environnement et qu'il représentait une proie fréquente des hyènes. Néanmoins, cette hypothèse ne peut être validée sans une évaluation préalable des nombreux biais qui ont pu intervenir :

1) Il est possible que les bovinés et les chevaux aient été accumulés par les hyènes et que la présence du Rhinocéros incombe à un autre agent accumulateur (e.g. accumulation naturelle de carcasses de Rhinocéros mélangées avec les restes d'un repaire). Cette hypothèse ne peut cependant pas être retenue au regard de l'abondance des os de Rhinocéros rognés (64 %) et de la proximité des signatures taphonomiques entre Rhinocéros, Bovinés et Cheval (cf. *supra*).

Taxon	NR	NMI
Bovinés (4)	431	32
Cerf (2/3)	14	1
Rhinocéros laineux (4/5)	198	20
Cheval (3)	384	21
Hydruntin (2/3)	7	2
Mammouth (5)	26	3
Mégacéros (4)	42	5
Renne (2)	3	1
Sanglier (2)	4	1
Total Herbivores	1109	79
Hyène (2)	80	7
Lion (2)	4	1
Ours (3)	7	2
Vulpinés (1)	8	1
Total Carnivores	99	10
Mammifères taille 1/2	81	
Mammifères taille 2/3	15	
Mammifères taille 3	4	
Mammifères taille 3/4	452	
Mammifères taille 4	17	
Mammifères taille 4/5	62	
Mammifères taille 5	21	
Mammifères taille indéterminée	666	
Total indéterminés	1318	
Grand total	2526	89

Tabl. IV.11 : Nombre de restes (NR) et nombre minimum d'individus (NMI) des herbivores, carnivores et indéterminés mis au jour à Camiac. La classe de taille (de 1 à 5) attribuée à chaque taxon est indiquée entre parenthèses.

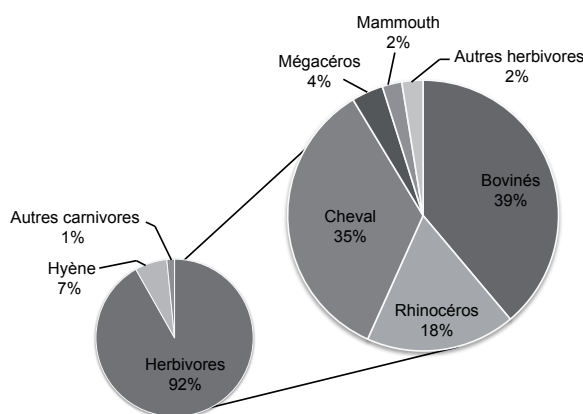


Fig. IV.48 : Proportions des différents taxons en nombre de restes déterminés.

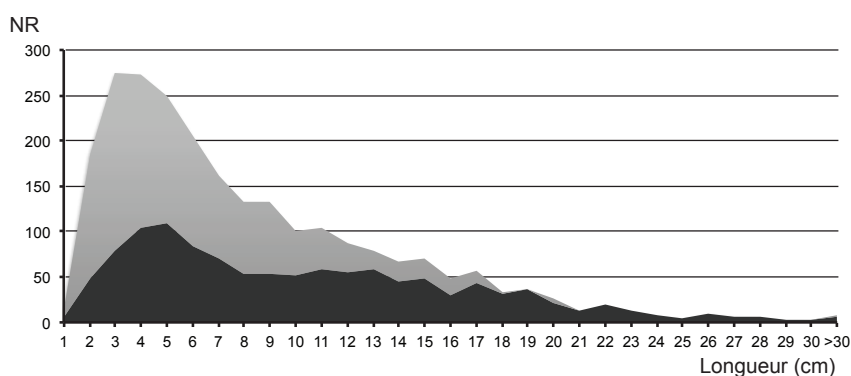


Fig. IV.49 : Répartition des restes fauniques déterminés (en noir) et indéterminés (en gris) en nombre de restes par classe de taille centimétrique.

2) Un ramassage sélectif à la fouille a pu induire une récole préférentielle des plus grosses pièces, et donc des os de Rhinocéros.

3) Les os de Rhinocéros, plus résistants, ont potentiellement mieux supporté les processus post-dépôt (conservation différentielle).

4) Enfin, comme envisagé par Guadelli (1989), les os plus résistants de Rhinocéros ont pu être moins fragmentés lors de la consommation des carcasses par les hyènes.

En confrontant les nouvelles données acquises sur le Rhinocéros, les Bovinés et le Cheval, chacun de ces biais sera discuté afin d'apporter des éléments de réponse concernant la sur-représentation du Rhinocéros dans les repaires d'hyènes.

Fouille et conservation différentielle

Camiac a été fouillé dans des conditions particulières dans le cadre de fouilles de sauvetage sans possibilité de tamisage (cf. Chapitre II.6). L'abondance du Rhinocéros est donc potentiellement à relier à une collecte préférentielle des plus gros ossements, plus aisément repérables.

Néanmoins, les fragments de petite taille (2-5 cm) sont les plus abondants et les pièces non déterminables sont nombreuses (Fig. IV.50), ce qui est compatible avec des repaires fouillés plus finement (Villa *et al.*, 2004 ; Beauval et Morin, 2010). Les méthodes de fouille à Camiac ont très certainement biaisé l'ensemble osseux aujourd'hui disponible, notamment dans les représentations squelettiques, mais, si l'on en croit l'abondance des indéterminés et des pièces de petite taille, il est difficile d'imaginer qu'elles expliquent à elles seules l'abondance du Rhinocéros.

Si l'on compare les caractéristiques dimensionnelles des os longs de Bovinés de Bois Roche (Villa *et al.*, 2004) et Camiac, de grandes similitudes sont perceptibles (Tabl. IV.12). Les variances et les moyennes

	Bois Roche	Camiac
NRD	173	255
Moyenne	148,7	144,4
Écart-type	51,0	54,3
Minimum	32	39
Maximum	316	313

Tabl. IV.12 : Caractéristiques dimensionnelles (en mm) des fragments d'os longs de Bovinés à Bois Roche (Villa *et al.*, 2004) et à Camiac.

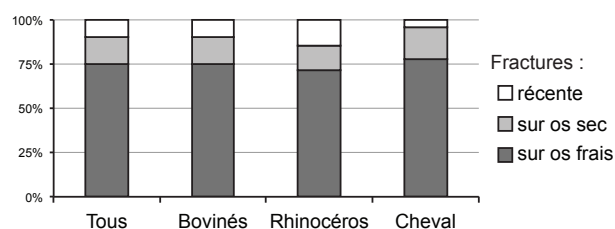


Fig. IV.50 : Types de fracturation des os longs pour différents taxons (« Tous » = ensemble du matériel).

ne sont pas statistiquement significativement différentes ($F = 1,1344$ $p = 0,3741$; $t = 0,8238$ $p = 0,4105$).

Une fouille rapide est aussi potentiellement synonyme d'un plus grand risque de casse à la fouille, notamment pour les petits et moyens Ongulés dont les os sont fragiles. Cependant, les fractures récentes sont très rares, et il n'y a pas de différences importantes entre taxons (Fig. IV.50 ; différence significative entre Cheval et Rhinocéros, $\chi^2 = 12,703$; $p < 0,01$; non significative entre Bovinés et Rhinocéros, $\chi^2 = 3,068$; $p > 0,05$).

La troisième hypothèse (conservation différentielle) implique que les os de Rhinocéros aient été moins fragmentés par des processus post-dépôt (e.g. pression sédimentaire). Les fractures sur os sec sont cependant minoritaires et, de nouveau, il n'y a pas de différences significatives entre taxons (Fig. IV.50 ; différences non significatives entre Cheval et Rhinocé-

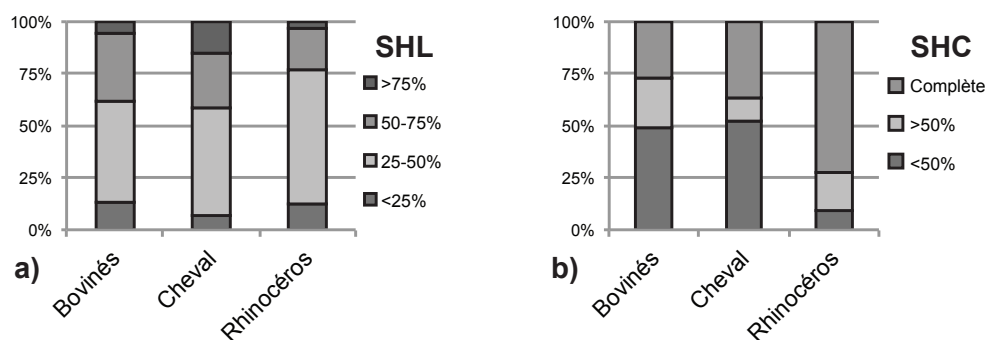


Fig. IV.51 : Longueur relative (SHL) et circonférence relative (SHC) des fragments d'os longs pour les Bovinés, le Cheval et le Rhinocéros de Camiac.

ros, $\chi^2 = 1,883$; $p > 0,1$; et entre Bovinés et Rhinocéros, $\chi^2 = 0,313$; $p > 0,5$). L'impact de la conservation différentielle sur l'abondance des différents Ongulés apparaît négligeable.

Consommation par les hyènes : degré de fragmentation (restes déterminés)

Les os de Rhinocéros étant plus massifs et plus résistants, il est probable qu'ils aient été moins fragmentés par les hyènes et que, par conséquent, le Rhinocéros apparaisse sur-représenté par rapport aux proies de plus petite stature.

Dans le registre actuel, Richardson (1980) a démontré que la consommation de carcasses par les hyènes aboutit à une fragmentation plus poussée des petits Ongulés, et par conséquent à une sur-représentation des plus grands par rapport à leur place réelle dans la diète. De la même manière, la sur-représentation d'un ongulé de plus grande taille (le Rhinocéros par rapport aux bovinés et chevaux) dans certains repaires d'hyènes pourrait donc être liée au fait que ses os offrent une meilleure résistance face aux mâchoires des hyènes (Guadelli, 1989).

Le rapport entre nombre de restes et nombre minimum d'individus montre effectivement que le Rhinocéros ($198/20 = 9,9$) semble moins fragmenté que les Bovinés ($431/32 = 13,5$) ou le Cheval ($384/21 = 18,3$).

Pour aller plus loin dans l'étude de la fragmentation, il est intéressant de confronter les données en termes de longueur et de circonférence des fragments. La fragmentation des os longs des trois taxons (Fig. IV.51) montre peu de différences en termes de longueur de fragment (majoritairement entre un quart et la moitié de la longueur totale de l'os ; différence significative entre Cheval et Rhinocéros, $\chi^2 = 11,847$; $p < 0,05$; mais non significative entre Bovinés et Rhinocéros, $\chi^2 = 7,126$; $p > 0,05$). À l'inverse, les os de rhinocéros conservent bien plus souvent une circonférence complète (Fig. IV.53 ; différences significatives entre Cheval et Rhinocéros, $\chi^2 = 43,488$; $p <$

$0,01$; et entre Bovinés et Rhinocéros, $\chi^2 = 63,689$; $p < 0,01$). Les cylindres diaphysaires représentent plus de 70% des os de rhinocéros, alors que pour les bovinés et les chevaux, ils sont largement minoritaires. En ce sens, les os de bovinés et de chevaux sont plus fragmentés que ceux de rhinocéros.

L'identification de cette différence de fragmentation entre taxons n'est cependant pas directement porteuse d'information sur la sous/sur représentation du Rhinocéros. La relation entre degré de fragmentation et nombre de restes (NR) est complexe et non linéaire. En effet, si l'on suit les modèles théoriques (Fig. IV.52, Marshall et Pilgram, 1993), deux cas de figure se succèdent lorsque la fragmentation d'un assemblage osseux augmente.

Dans un premier temps, une fragmentation importante aboutit à des fragments qui restent déterminables, et donc le NR augmente. Dans ce cas là, les os de bovinés et de chevaux étant plus fragmentés, leurs NR sont artificiellement augmentés et le Rhinocéros sous-représenté. L'abondance du Rhinocéros ne pourrait donc être interprétée que comme le signe d'une véritable importance de ce taxon dans le régime alimentaire de l'Hyène.

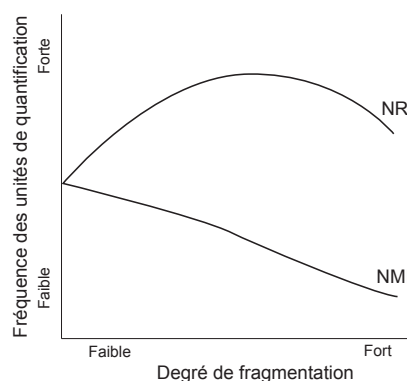


Fig. IV.52 : Relation théorique entre NR, NMI et fragmentation (modifié d'après Marshall et Pilgram, 1993).

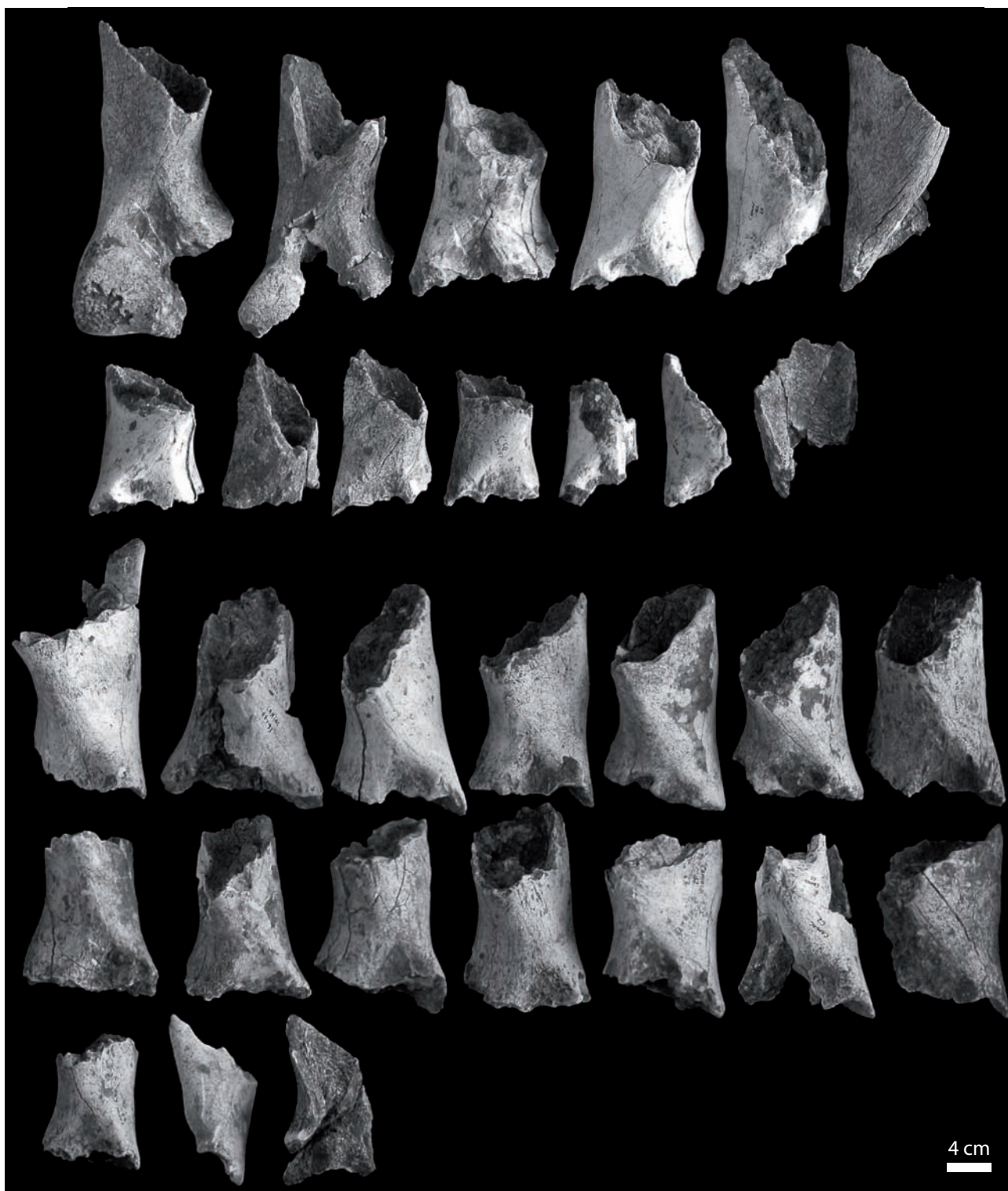


Fig. IV.53 : Exemples de fragments d'humérus de Rhinocéros de Camiac en vue antérieure. Cette planche illustre à la fois l'abondance des cylindres diaphysaires, mais aussi celle du Rhinocéros de manière générale (sur la base des seuls fragments illustrés sur cette planche, le NMI est de 17).

Dans un second temps cependant, une fragmentation plus poussée produit des fragments cette fois-ci indéterminables, et par conséquent le NR déterminés diminue. Les os de bovinés et de chevaux, plus fragmentés, seraient alors sous-représentés. La fragmentation plus importante des os de bovinés et de chevaux expliquerait alors la sur-représentation du Rhinocéros.

Consommation par les hyènes : importance des indéterminés

Il est donc possible qu'une grande partie des restes d'Ongulés de plus petite taille que le Rhinocéros ait été réduite à l'état d'esquilles indéterminables. Nous avons cherché à estimer l'importance de ces fragments et le nombre d'os et d'individus qu'ils pouvaient potentiellement représenter. La comparaison en nombre de restes (Tabl. IV.13), montre qu'effectivement les indéterminés de taille Bovinés/Cheval (3/4) sont bien plus abondants que ceux de taille Rhinocéros/Mammouth (4/5). Le recouvrement partiel des classes de taille complique cependant les comparaisons. De plus, la taille réduite des fragments indéterminables biaise les quantifications effectuées en NR.

Parmi les méthodes de quantification, le poids ne peut être ici utilisé en raison du fort concrétionnement de certains secteurs (cf. Chapitre IV.3). Un calcul de surface, bien qu'approximatif, permet d'estimer la quantité d'os, et donc d'individus, que représentent ces fragments indéterminés. La surface osseuse a été calculée en fonction des longueur, largeur et circonférence des fragments, en considérant les os longs comme des cylindres (surface = largeur x longueur x π x SHC/3 ; avec SHC entre 1 et 3 selon la circonférence du fragment par rapport à un os complet).

Les disparités entre quantification en NR et en surface osseuse sont particulièrement importantes lorsque l'on prend en compte les indéterminés (Tabl. IV.13). Si 413 restes de Bovinés représentent 5,7 m² de surface osseuse, 422 restes de mammifères de taille 3/4 ne représentent que 1,4 m². Plus remarquable encore, les 641 restes de mammifères de classe de taille indéterminée ne représentent que 0,5 m² de surface osseuse. Étant donné que le NR indéterminés est peu représentatif en raison de la forte fragmentation, nous avons cherché à estimer combien la surface osseuse des restes indéterminés pourrait représenter en termes de NR si ces derniers étaient de taille comparable aux restes déterminés (cf. calculs du Tabl. IV.13). Le recouvrement partiel des classes de taille et le nombre d'espèces présentes empêchent de réattribuer les fragments indéterminés. Il est néanmoins possible d'estimer le biais maxi-

mum induit par la fragmentation, en réattribuant les restes indéterminés de sorte que les effectifs des Ongulés de taille 3/4 soient les plus augmentés. Dans ce scénario extrême, tous les restes de mammifères de taille 2/3, 3, 3/4 et indéterminée sont attribués au Cheval et tous les mammifères de taille 4 et 4/5 aux Bovinés. En augmentant ainsi les effectifs de ces taxons (respectivement +257 et +37 restes), le Rhinocéros passe de 17,9 à 14,5 % des herbivores consommés par l'Hyène. L'influence de la fragmentation des mammifères de taille 3/4 sur l'abondance du Rhinocéros est donc réelle mais semble mineure, même dans un cas extrême.

Il faut rappeler qu'à Camiac le sédiment n'a pas été tamisé et qu'une certaine quantité de fragments indéterminables n'a donc sûrement pas été récoltée. De plus, il est probable qu'une partie des petits fragments ait totalement disparue, notamment suite à la digestion par les sucs gastriques des hyènes. La surface osseuse négligeable que représente les fragments indéterminés tend cependant à minimiser l'importance de ces restes non récupérés à Camiac.

Quelle place pour le Rhinocéros ?

Si certains doutes subsistent sur l'importance des fragments indéterminés, aucun biais taphonomique ne semble expliquer la sur-représentation du Rhinocéros à Camiac. Au moins 20 individus (dont une majorité d'adultes, pesant 2 à 3 tonnes chacun ; Fig. IV.53) ont été identifiés, soit 40 à 60 tonnes de biomasse animale consommée par l'Hyène. Le Rhinocéros n'était donc pas une proie négligeable.

4.4 PROFILS DE MORTALITÉ

Le mode d'acquisition du Rhinocéros par les hyènes reste difficile à appréhender. À Camiac, la rareté des vestiges dentaires (Fig. IV.47) empêche la construction d'un profil de mortalité représentatif. Seuls six individus ont été identifiés : 3 juvéniles (0-3 ans) et 3 jeunes adultes (venant de se séparer de leur mère, 4-12 ans). Ce profil ne correspond pas à une mortalité naturelle mais davantage à une chasse des individus les moins aguerris. Les hyènes actuelles n'hésitent pas à s'attaquer aux rhinocéros, en particulier les juvéniles et jeunes adultes (Kruuk, 1972) ; il est donc probable que les hyènes aient chassé au moins une partie des rhinocéros consommés à Camiac.

Les dents inférieures de Bovinés sont relativement rares à Camiac et, si le NMI total sur les éléments squelettiques est de 32, le profil de mortalité des Bovinés ne se base que sur 10 individus : 3 juvéniles, 4 adultes et 3 individus âgés. Ce profil se place dans

	Cheval	Bovinés	Rhinocéros
NR mesurés (1)	371	413	188
Surface totale (cm ²) (2)	28075	57074	47581
NR/cm ² (3) = (1)/(2)	0,013	0,007	0,004

	NR mesurés	Surface totale (cm ²) (4)	NR maximum déterminés parmi les indéterminés, par taxon et classe d'indéterminés = (3)*(4)		
			Cheval	Bovinés	Rhinocéros
MAM ind.	641	5063	67	37	20
MAM 2/3	15	279	4		
MAM 3	3	88	1		
MAM 3/4	422	14034	185	102	
MAM 4	17	1656		12	7
MAM 4/5	60	3455		25	14
MAM 5	20	1549			6

Tabl. IV.13 : Calculs de surface osseuse pour les fragments indéterminés (MAM) par classe de taille et pour les trois principaux taxons (détails des calculs dans le texte et le tableau). Certains restes, très fragmentés, n'ont pu être mesurés et ne sont pas pris en compte. (ind. = de taille indéterminée).

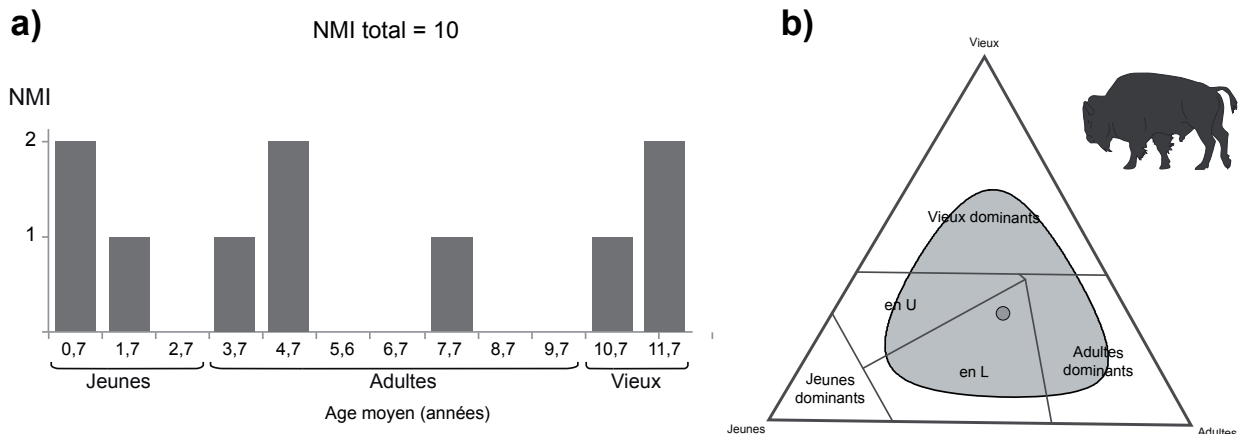


Fig. IV.54 : Profil de mortalité des Bovinés de Camiac (a) et représentation sur un diagramme ternaire (b ; point gris pour la position exacte et ellipse de confiance à 95 %).

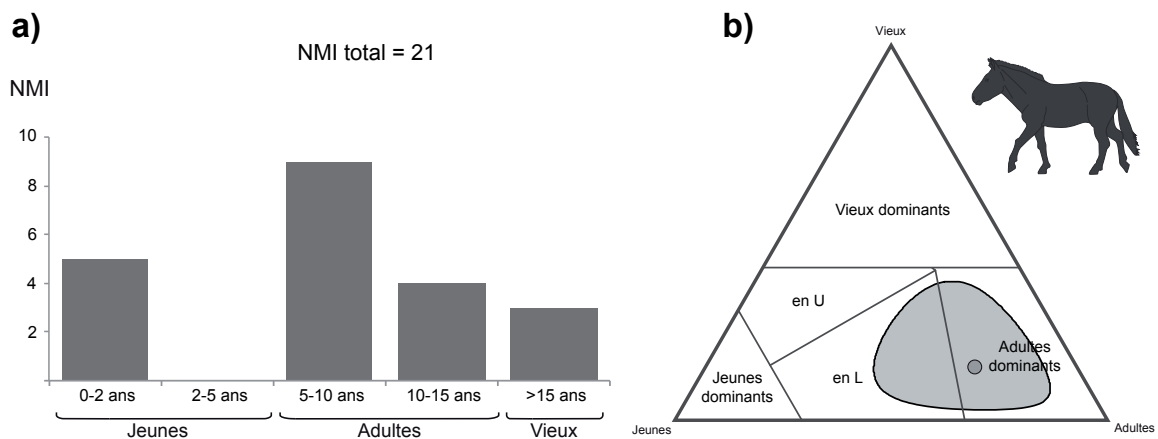


Fig. IV.55 : Profil de mortalité du Cheval de Camiac (a) et représentation sur un diagramme ternaire (b ; point gris pour la position exacte et ellipse de confiance à 95 %).

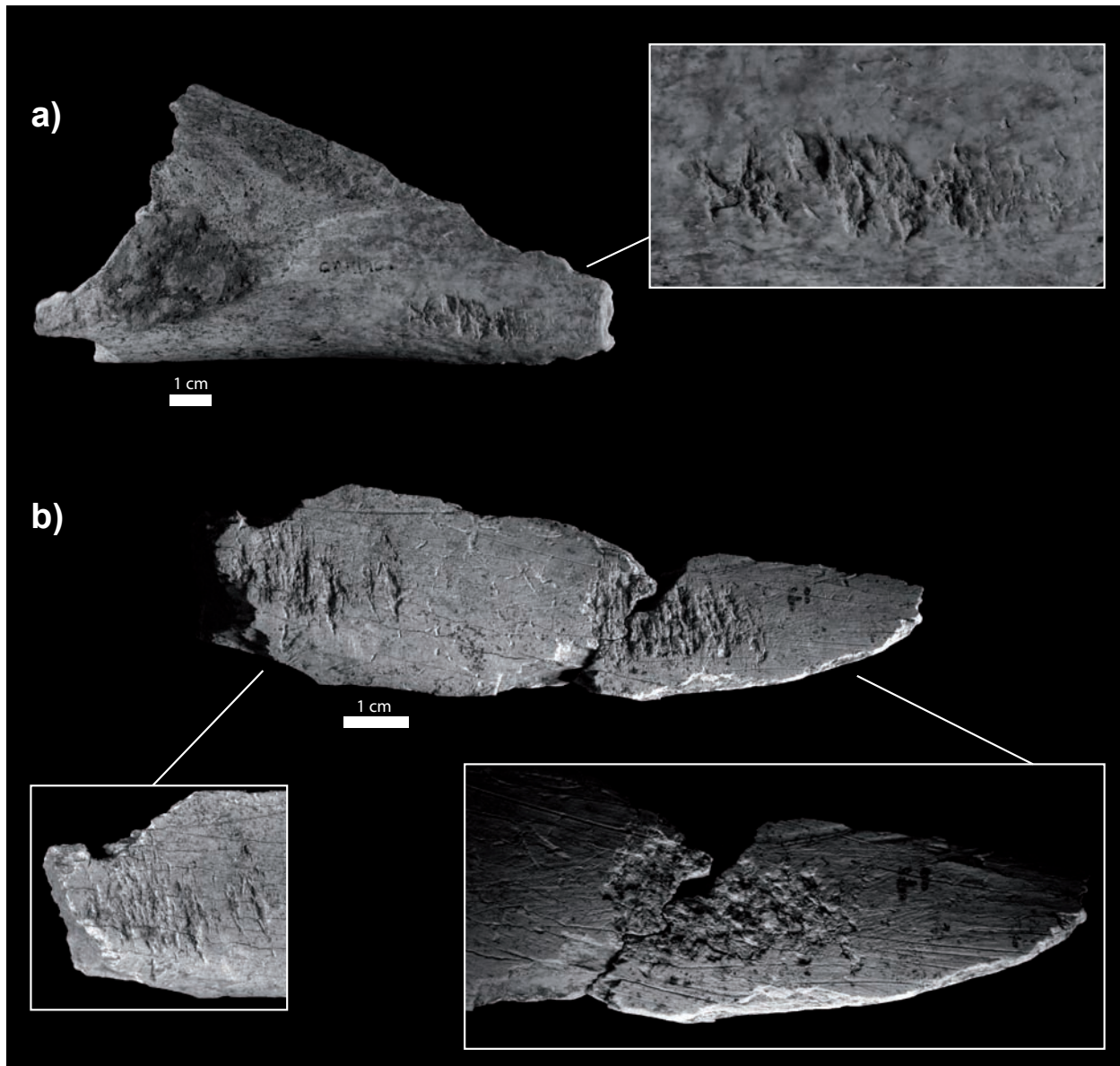


Fig. IV.56 : Fragments diaphysaires portant des marques potentiellement attribuables à une utilisation de ces pièces comme retouchoirs, avec des doutes pour le fragment a et de façon certaine pour le fragment b.

l'aire de mortalité catastrophique sur le diagramme ternaire (Fig. IV.54), mais la faiblesse de l'échantillon empêche toute certitude comme l'indique l'ellipse de confiance qui s'étale de façon importante sur quatre zones (profil « en L », « en U », adultes et vieux dominants). Il n'est donc pas possible de se prononcer sur les méthodes d'acquisition des Bovinés à Camiac.

Les dents de chevaux sont très abondantes et le profil de mortalité peut donc intégrer un grand nombre d'individus (21). Le profil de mortalité ne se base au final que sur les jugales supérieures car elles ont livré le NMI total le plus important pour chaque classe d'âge. Les adultes sont majoritaires et les jeunes individus rares (Fig. IV.55). Il est difficile de savoir si ce profil (adultes dominants) constitue une réalité paléontologique : la rareté des individus jeunes pourrait être causée par des problèmes de collecte ou des biais taphonomiques (digestion plus poussée

des dents lactéales ? gélifraction cf. Guadelli et Ozouf, 1994 ?). L'absence d'individus identifiés dans la classe « 2-5 ans » est remarquable : faut-il y voir une réalité passée (cette période correspond au moment où la plupart des jeunes mâles quittent le harem ; Berger, 1986) ou cette classe, représentée notamment par des dents lactéales très usées (Bignon, 2006), est-elle sous-estimée en raison de biais taphonomiques / de collecte ?

L'ellipse de confiance montre que, même si l'échantillon est de taille importante, il n'est pas possible de se prononcer avec certitude, le profil pouvant être de type « adultes dominants » ou de « mortalité catastrophique ». Dans ces deux cas, ces profils, si l'on oublie les biais potentiels évoqués ci-dessus, témoigneraient d'une acquisition par la chasse (ciblée sur les adultes ou non sélective).

4.5 UNE « PRÉSENCE » HUMAINE ?

Éléments lithiques

Une centaine de vestiges lithiques a été recueillie à Camiac, mais l'analyse de leur répartition spatiale montre qu'ils ne sont pas en association stricte avec les restes fauniques (cf. Chapitre IV.3). Les différences dans la configuration spatiale des nappes de vestiges des restes osseux et des éléments lithiques pourraient être expliquées par un mélange de deux niveaux d'occupations successives du gisement ; la concentration des vestiges lithiques à la base des dépôts pourrait signifier que les restes d'une occupation humaine antérieure aient été mélangés aux restes du repaire d'hyènes.

L'ensemble lithique moustérien présente des caractéristiques technotypologiques qui concordent avec cette hypothèse : l'ensemble de la chaîne opératoire est présente, et dans des proportions similaires à celles du référentiel expérimental discoïde (Fig. IV.57). Cette composition technologique s'apparente à une véritable occupation humaine du gisement, peut-être du type site d'habitat (Lenoir, 1983, 1990 ; Delagnes et Lenoir in Discamps *et al.*, en prép.).

Les éléments lithiques type « Paléolithique supérieur ? », représentés par quelques fragments de lames et de lamelles (éléments identifiés dans la collection lithique avec l'aide de F. Bachellerie et A. Michel), sont plus rares et plus dispersés, et pourraient avoir une histoire différente (mélanges ? passages humains ultérieurs à l'occupation moustérienne plus brefs ?). La faiblesse de l'échantillon empêche cependant une discussion plus poussée quant à l'origine de ces vestiges.

Restes osseux portant des traces d'action anthropique

Plusieurs restes osseux portent des traces d'action anthropique à Camiac. Leur présence peut s'expliquer entre autres par :

- la présence d'un groupe humain sur le site avant l'occupation par les hyènes qui aurait en même temps accumulé vestiges lithiques et restes osseux. Les restes osseux accumulés par l'Homme auraient ensuite été mélangés aux restes du repaire d'hyènes ;
- une présence humaine sur le site indépendante de l'accumulation des vestiges lithiques, dans le cas par exemple de brefs passages humains à d'autres moments (que lors de l'occupation documentée par les vestiges lithiques) ;

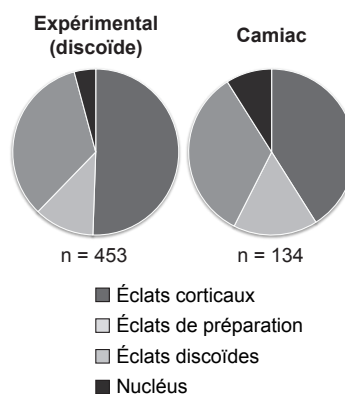


Fig. IV.57 : Comparaison de la composition technologique de l'industrie lithique de Camiac (données inédites de Delagnes et Lenoir in Discamps *et al.*, en prép.) avec un référentiel expérimental (données de Brenet *et al.*, 2009) selon quatre composantes des chaînes opératoires.

- un apport de restes déjà marqués par des traces de boucherie, dans le cas de chapardage ou de charognage par les hyènes sur des sites anthropiques de la région, sans présence humaine sur le site de Camiac.

Sept restes présentent des stries de boucherie : trois restes de Bovinés (une portion diaphysaire antérieure de métacarpe, une portion diaphysaire antéro-latérale de métatarse et une portion diaphysaire antérieure d'humérus), une portion diaphysaire de métatarse de Mégacéros et trois autres éléments d'attribution taxonomique incertaine. Aucun de ces restes ne présente de superposition de marques anthropiques et de traces d'action des carnivores qui permette d'établir la séquence d'exploitation ; ce qui aurait permis de reconstituer l'histoire individuelle de chacune de ces pièces (ordre d'accès aux carcasses ? charognage ? chapardage ?).

À ces sept restes s'ajoute deux fragments diaphysaires qui présentent des marques proches de celles identifiées sur les pièces utilisées en contexte anthropique comme retouchoirs (Fig. IV.56). Le premier (a) est un fragment diaphysaire postérieur de fémur de boviné qui porte une plage d'enlèvements sur une extrémité et des marques d'action des carnivores sur l'autre : les marques sont peu nettes et pas toutes parallèles, et il est donc difficile d'être certain de l'attribution taphonomique de ces traces, de telles marques pouvant être produites par l'activité de certains carnivores (Castel, 2004). Le deuxième fragment (b) est beaucoup plus caractéristique : il porte deux plages de retouches bien individualisées, avec des marques rectilignes parallèles nettes et typiques, et des traces de raclage, comme sur de nombreux retouchoirs déjà décrits dans la littérature (Armand et Delagnes, 1998 ; Castel *et al.*, 2003). Le position-

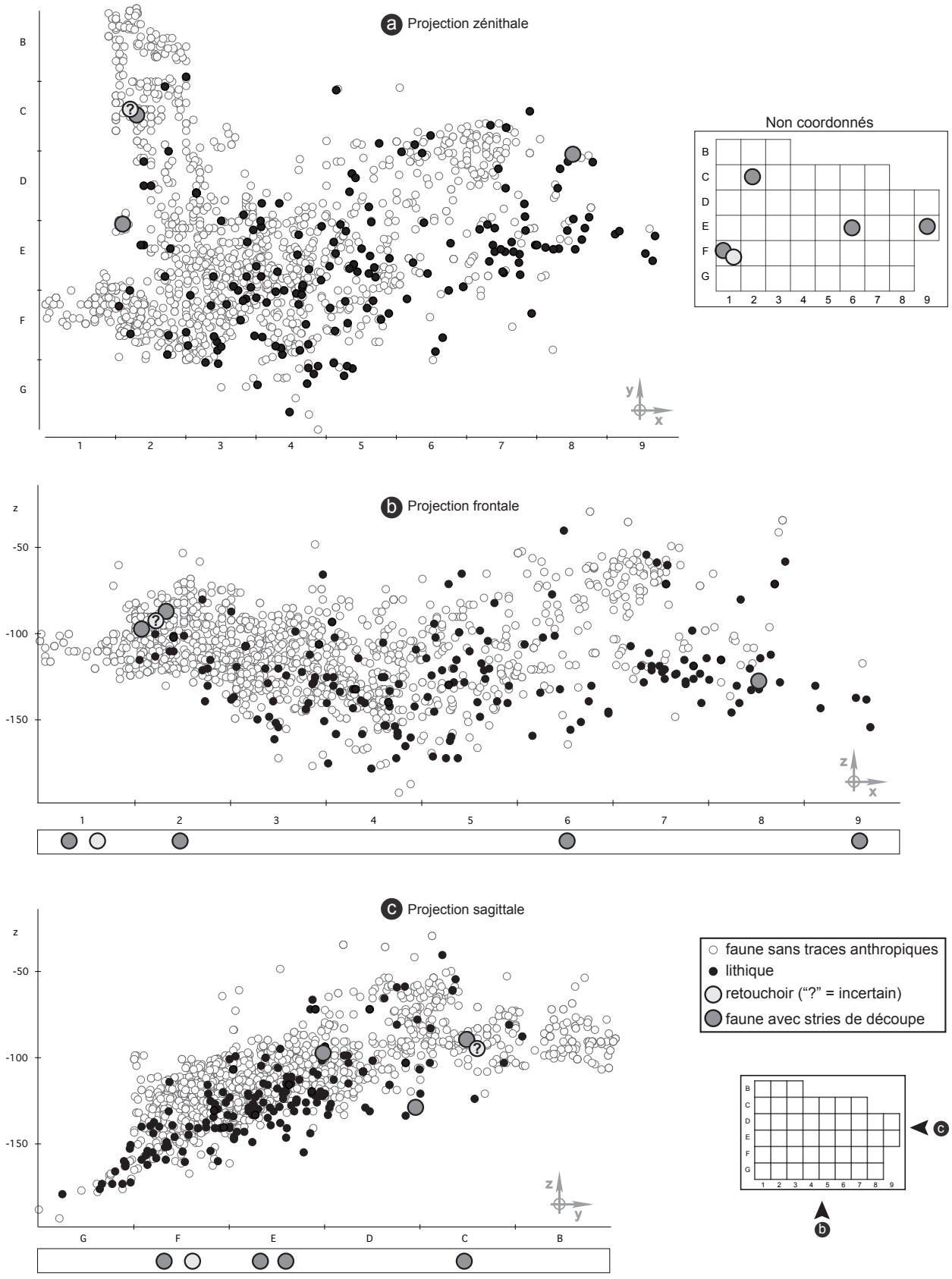


Fig. IV.58 : Répartition spatiale des ossements présentant des traces d'action anthropique par rapport aux autres restes fauniques et aux vestiges lithiques, en projections zénithale (a), frontale (b) et sagittale (c). Les restes non coordonnés sont représentés dans un encadré sous les projections frontale et sagittale.

nement des marques indique que ce raclage est antérieur à l'utilisation de la pièce comme retouchoir. L'exploitation de cette pièce en tant que retouchoir, sachant que la surface corticale a été raclée afin de préparer l'outil, suppose que le fragment osseux était pour grande partie dépourvu de viande et ne représentait que peu d'intérêt alimentaire pour une hyène : une origine par charognage ou chapardage paraît impossible pour cette pièce.

Aucun élément ne permet d'affirmer que les restes osseux porteurs de marques anthropiques et l'industrie lithique mise au jour soient en association directe. Dans le cas où l'ensemble osseux de Camiac correspondrait au mélange de deux niveaux d'ossements accumulés par les hyènes pour l'un et par l'Homme pour l'autre (dans le cadre de l'occupation humaine documentée par les vestiges lithiques par exemple), les signatures taphonomiques seraient plus ambiguës et les traces d'origine anthropique devraient être plus abondantes. La rareté des traces d'origine anthropique sur l'ensemble osseux plaiderait plutôt en faveur d'une activité humaine déconnectée de celle documentée par les vestiges lithiques. Il pourrait alors s'agir soit de contaminations dues à l'activité des hyènes (chapardage ou charognage par les hyènes sur des sites anthropiques) ou à de brefs passages humains.

La répartition spatiale de ces restes supporte cette hypothèse de dichotomie des occupations humaines entre industrie lithique et traces d'activité sur les restes osseux. Les restes qui portent des traces d'action humaine ne sont pas localisés dans les zones de plus forte concentration des vestiges lithiques (Fig. IV.58) :

- les 2 restes coordonnés en C2 sont situés dans une zone dépourvue d'éléments lithiques, au-dessus de la concentration principale de vestiges lithiques ;
- en C2, un fragment osseux, non coordonné, présente des stries de découpe alors que ce carré est l'un des plus pauvres en éléments lithiques (n = 2) ;

Les restes fauniques de Camiac ont presque exclusivement été accumulés par l'Hyène. Les proies les plus abondantes de l'Hyène sont les Bovinés, le Cheval et, fait particulier, le Rhinocéros. Cette abondance du Rhinocéros ne peut pas être entièrement expliquée par des biais taphonomiques et semble relever d'une importance de ce très grand ongulé dans le régime alimentaire des hyènes à Camiac.

Une double présence humaine semble documentée : 1) à travers, d'une part, les vestiges lithiques d'une occupation antérieure au repaire qui a été mélangée aux restes de la tanière ; 2) d'autre part, par des restes fauniques qui pourraient trahir l'existence de brefs passages humains ultérieurs à l'occupation documentée par les vestiges lithiques.

- en F1, deux restes non coordonnés avec des stries de boucherie sont présents alors que les vestiges lithiques sont absents dans ce carré ;
- en E2, le reste coordonné avec une strie de découpe est placé dans une petite concentration de restes fauniques sans aucun vestige lithique.

Six des neuf restes portant des traces d'action anthropique ne semblent donc pas associés aux vestiges lithiques. Deux petites « concentrations » s'individualisent : d'une part les deux restes retrouvés en F1, et d'autre part, en C2, le potentiel retouchoir sur Boviné (C2-41) qui a été trouvé à 12 cm d'un autre fragment de Boviné présentant une strie de boucherie (C2-37) et dans le même carré qu'un reste de Mégacéros (C2) également strié. Dans ces deux carrés des restes rognés sont également présents, et il n'est donc pas possible de distinguer des zones d'« occupation » humaine exclusive.

Les indices qui permettent de documenter l'action anthropique sur l'ensemble osseux sont très faibles, mais plusieurs arguments plaident en faveur de brefs passages humains à Camiac : la présence de retouchoirs (peu compatibles avec un apport par contamination type charognage/chapardage par l'Hyène), l'existence de petites concentrations de restes portant des traces d'activité d'humaine et l'absence de corrélation spatiale entre ces restes et les vestiges lithiques. Peu d'éléments permettent cependant de discuter de l'origine des six restes osseux portant des stries de découpe, et il est possible que ces derniers aient une histoire taphonomique différente des retouchoirs.

La présence humaine décrite sur la base des restes osseux semble finalement déconnectée de l'occupation humaine documentée par les vestiges lithiques. La faiblesse de l'échantillon empêche cependant toute conclusion définitive et cette « occupation » humaine reste pauvrement documentée.

5.1 LES BASES ÉCOLOGIQUES DE LA CARACTÉRISATION DE NICHES PASSÉES

L'objectif principal de cette partie est de décrire les niches écologiques des hommes et des hyènes afin d'estimer le degré de compétition interspécifique et l'importance des interactions potentielles entre ces deux grands prédateurs. Cette étude se focalise sur le Sud-Ouest de la France et porte sur les quatre technocomplexes qui encadrent la transition Paléolithique moyen - supérieur (Moustérien « PostQuina », Châtelperronien, Protoaurignacien et Aurignacien ancien), région et périodes pour lesquelles l'acquisition de nouvelles données sur les sites de la Chauverrie et de Camiac permet de compléter le corpus déjà existant.

En raison de la faiblesse de notre résolution chronologique pour les repaires d'hyènes (cf. Chapitre III.2), il n'est pas possible d'étudier chaque technocomplexe indépendamment. Par exemple, de nombreux repaires sont placés chronologiquement de manière imprécise entre le Moustérien « PostQuina » et le Châtelperronien. Seulement deux grandes périodes chronologiques seront donc considérées dans cette partie :

- d'une part le Moustérien « PostQuina » (qui englobe plusieurs technocomplexes de la fin du Moustérien du début du MIS 3) et le Châtelperronien ;
- d'autre part les phases anciennes de l'Aurignacien (Protoaurignacien et Aurignacien ancien).

En écologie, un paramètre essentiel dans l'estimation du degré de compétition entre deux espèces est le recouvrement de niches dans leur dimension alimentaire (Ramade, 1994) : deux prédateurs sont potentiellement en compétition s'ils exploitent les mêmes gibiers.

Néanmoins, même lorsque deux espèces de niveau trophique équivalent exploitent les mêmes écosystèmes, de nombreuses stratégies peuvent leur permettre de coexister :

- en consommant chacune des proportions différentes de chaque proie ;
- en exploitant, en complément, d'autres espèces pour lesquelles la compétition est moins importante ;
- en employant des stratégies d'exploitation des ressources différentes, par exemple en consommant des « parties » différentes de la proie. Pour les herbivores, cela peut correspondre à l'exploitation de parties différentes d'une même espèce d'arbre (feuilles, fruits, racines, etc) et, pour les carnivores à une stratégie d'acquisition ciblant des populations différentes au sein d'une même espèce-proie.

Les bases de l'application des principes écologiques aux investigations des relations de compétition interspécifique dans le registre paléolithique ont été posées notamment par Stiner (1994) et Brantingham (1998). Ces auteurs ont notamment détaillé les modalités permettant, à partir du registre fossile, de caractériser des niches écologiques, et d'étudier leur recouvrement et/ou leur partitionnement. Dans cette partie, afin d'estimer la compétition interspécifique en termes de régime alimentaire, trois points principaux seront analysés : 1) les proies principales sélectionnées*, 2) le spectre et la diversité des proies exploitées (nombre d'espèces qui rentrent dans le régime alimentaire) et 3) les techniques d'exploitation de ces proies, notamment en termes de populations ciblées (structure d'âge).

La compétition interspécifique entre deux espèces ne se résume cependant pas à la dimension alimentaire, et d'autres paramètres, tels que l'importance des interactions entre les deux compétiteurs, peuvent entrer en jeu. On distingue généralement la compétition « de combat », quand les individus s'affrontent pour la défense de leur territoire, et la compétition « par interférence », lorsque les interactions entre les espèces ont pour conséquence de réduire

* Ici, nous considérons comme proies principales les espèces qui représentent au moins dans une US plus de 15 % des restes, et celles qui définissent les facteurs des ACP réalisées.

la *fitness* (succès reproducteur) des individus, et ce même si les ressources alimentaires sont suffisamment abondantes pour les deux espèces (Ramade, 1994).

Ces rivalités sont potentiellement importantes entre les hommes et les hyènes, puisque ces deux espèces occupent pour partie les mêmes espaces d'habitat, notamment les cavités karstiques. L'importance de la compétition par interactions entre hommes et hyènes sera estimée en s'intéressant notamment à la signification de la présence d'indices de fréquentation humaine dans les repaires d'hyènes¹.

5.2 PROIES PRINCIPALES

Afin de discuter des différences et/ou similitudes ayant pu exister entre les régimes alimentaires des hommes et des hyènes à la « Transition », il est important de confronter les listes fauniques quantifiées d'Ongulés issues des repaires d'hyènes à celles issues des sites anthropiques pseudo-contemporains.

Plusieurs repaires d'hyènes attribués à cette période ont livré des listes fauniques quantifiées avec un NRD d'Ongulés total supérieur à 50 (cf. Chapitre III.2) :

- pseudo-contemporains du Moustérien PostQuina et/ou du Châtelperronien, 11 sites correspondant à 16 US : Bourdette (Discamps *et al.*, en prép.²), Bourgeois-Delaunay (c. 4, David et Prat, 1965), Camiac (Discamps, ce travail), Cassenade (Streit, 2004), La Chauverie (ens. inf. et ens. sup., Discamps, ce travail), Les Plumettes (c. 4 et c. 2, Beauval et Morin, 2010), Le Portel Ouest (c. B et c. D, Gardeisen, 1994), Les Pradelles (galerie aux poules, Beauval in Maureille, 2006), La Roche Cotard (Marquet *et al.*, 1997), Les Rochers de Villeneuve (ens. N et ens. J, Beauval et Morin, 2010), Tournal (c. D1D2 et BC de l'ensemble II, Magniez, 2009) ;

- pseudo-contemporains des phases anciennes de l'Aurignacien, seulement 2 sites et 4 US : Brassem-

pouy (ens. 1, c. 2A, c. 2C, Letourneux, 2003) et Tournal (c. F1F2 de l'ensemble III, Magniez, op. cit.).

Ces sites ont été sélectionnés sur la base de critères taphonomiques parce que les faunes qu'ils ont délivrées sont jugées représentatives du régime alimentaire des hyènes : même si l'accumulation osseuse ne correspond pas forcément à l'action d'un seul agent accumulateur (e.g. Portel Ouest, Tournal, Brassempouy, Bourdette), l'activité de l'Hyène reste prédominante sur les restes osseux.

Les listes fauniques quantifiées des sites anthropiques ici utilisées ont été précédemment inventoriées et présentées en Chapitre III.1.

Moustérien « PostQuina » et Châtelperronien

Durant le Moustérien « PostQuina », la subsistance des hommes et des hyènes reposait essentiellement sur les mêmes gibiers (Fig. IV.59) : les bovinés et les chevaux dominent quasi systématiquement les faunes pour tous les repaires et pour tous les sites anthropiques du « PostQuina ». Seuls le Pech de l'Azé I (MTA) et la Quina couche 8 (Moustérien Levallois à denticulés) se démarquent et pourraient correspondre à des écosystèmes différents (cf. Chapitre III.1). Les effectifs des bovinés et des chevaux fluctuent, les bovinés étant tour à tour dominants ou dominés par rapport aux chevaux, et ce à la fois dans les repaires d'hyènes et dans les sites anthropiques. Aucune organisation stratigraphique ou géologique forte ne semble pouvoir expliquer cette variabilité des faunes, ni pour les sites anthropiques (cf. Chapitre III.1) ni pour les repaires (même si la proportion de Bovinés augmente sensiblement dans deux séquences, au Portel Ouest cf. Gardeisen, 1994 et aux Rochers de Villeneuve cf. Beauval et Morin, 2010). Il est possible que cette variabilité soit à relier à des paramètres saisonniers comme proposé en Chapitre III.1.

Le Renne est parfois relativement abondant (mais pas dominant) dans plusieurs repaires (e.g. Chauv-Sup, 22 % des restes ; PortD, 28 % cf. Gardeisen, 1994 ; Tou2D, 25 % cf. Magniez, 2009) et dans certains sites anthropiques (e.g. AbChC, 31 % cf. Paletta, 2005 ; Qui6d et 6a, 28 et 25 % cf. Armand in Debénath et Jelinek, 1990 ; StCe9 et 10, 33 et 25 % cf. Morin, 2004 ; Haut3, 38 % cf. Paletta, 2005).

De la même manière, le Cerf est bien représenté à la fois dans certains repaires (PortB, 21 % des restes d'Ongulés cf. Gardeisen, 1994 ; RDVMoy, 13 % cf. Beauval et Morin, 2010) et dans quelques sites anthropiques (FieuJ, 21 % cf. Guadelli, inédit in Grayson et Delpech, 2006 ; Qui6d, 14 % cf. Armand, op. cit.).

¹ Il serait idéalement nécessaire d'étudier également les interactions hommes - hyènes dans les sites anthropiques, au travers notamment de l'étude des traces de carnivores. Il est cependant souvent délicat d'identifier le carnivore à l'origine des quelques os rognés présents sur ces sites (cf. Chapitre II.2 ; e.g. Castel, 2004 ; Campmas et Beauval, 2008 ; Castel *et al.*, 2011 ; Saladié *et al.*, 2011).

² Le gisement de Bourdette fait actuellement l'objet d'une révision en collaboration avec M. Boudadi-Maligne, J. Chagneau, M. Lenoir et D. Armand. La liste faunique quantifiée ici utilisée provient des déterminations effectuées par E. Discamps et M. Boudadi-Maligne.

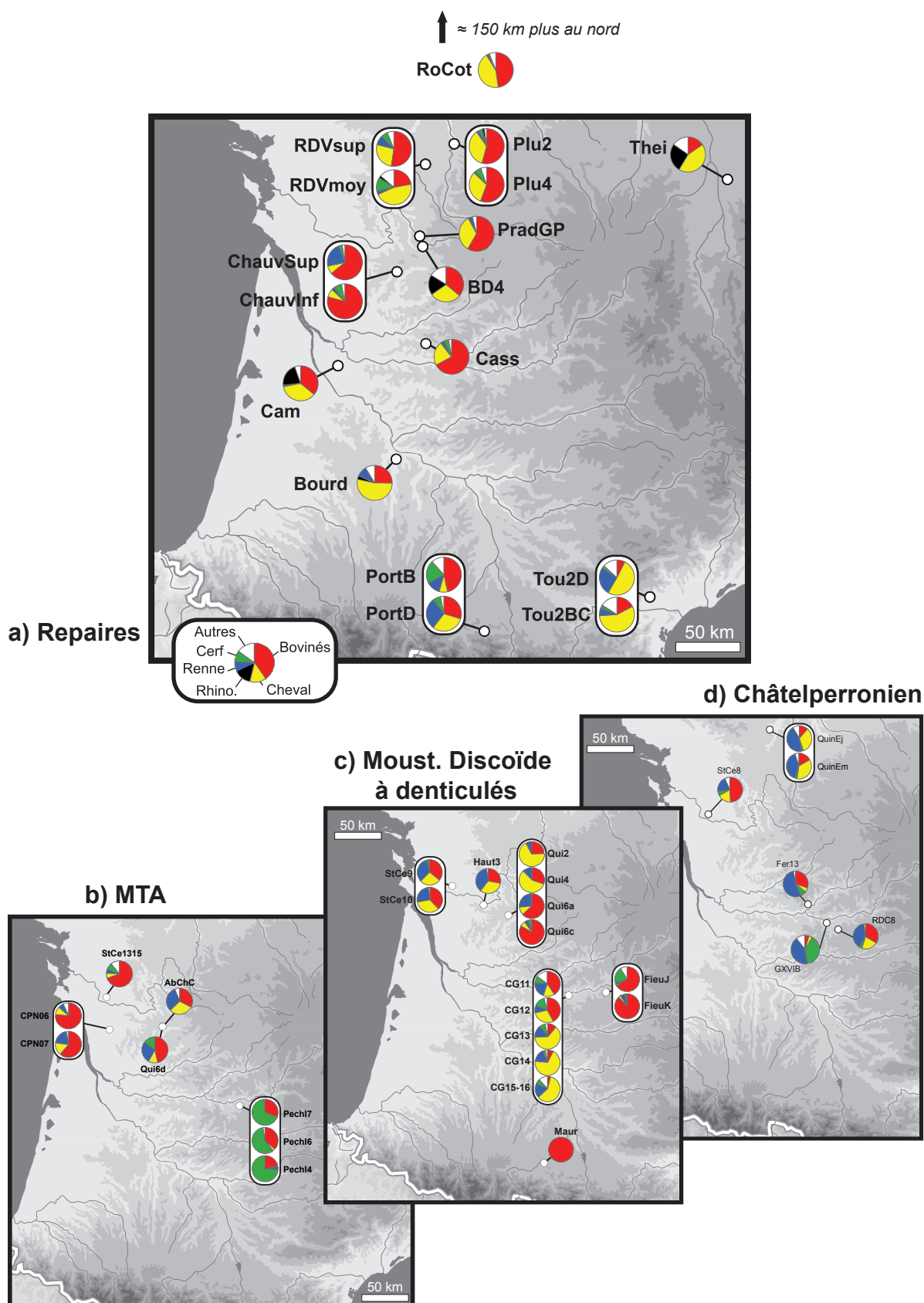


Fig. IV.59 : Proportions des différents Ongulés (en % NR) dans les sites anthropiques à la fin du Moustérien (b, c et d ; pour des versions plus grandes, se reporter aux Fig. III.7, page 109, Fig. III.10, page 111 et Fig. III.13, page 113) et dans les repaires d'hyènes sub-contemporains (a). La position géographique précise du repaire de Roche Cotard (RoCot), isolé par rapports aux autres, n'est pas représentée (a). Le repaire de Theillat (Thei), situé légèrement en marge de la région, est ajouté afin de faciliter les comparaisons détaillées dans le texte.

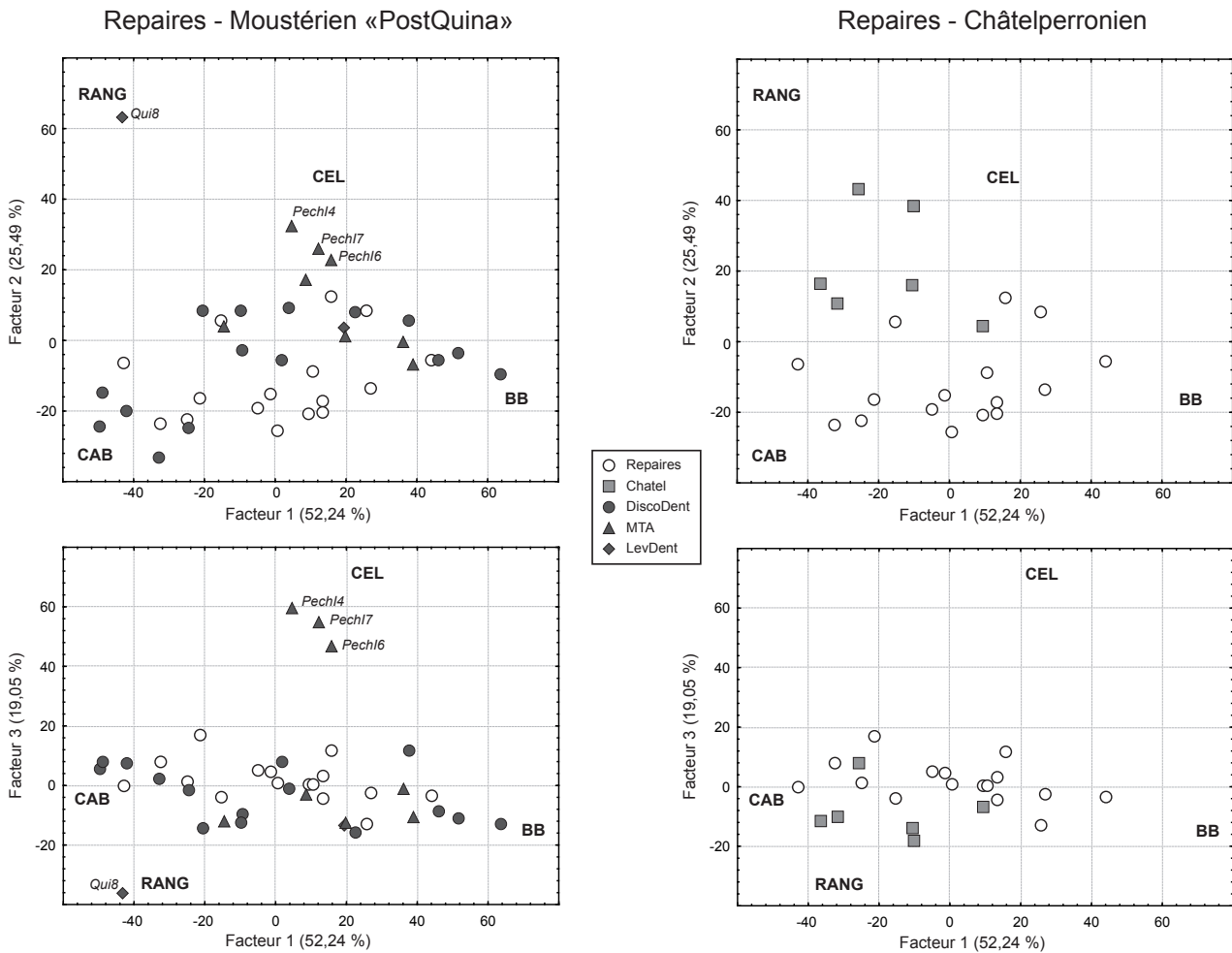


Fig. IV.60 : Analyses en composantes principales des listes fauniques quantifiées d'Ongulés (NRD > 50) des repaires d'hyènes et des sites anthropiques au Moustérien «PostQuina» et au Châtelperronien. En italique, code des US discutées dans le texte ; en gras, contributions du Renne (RANG), du Cheval (CAB), du Cerf (CEL) et des Bovinés (BB) aux différents facteurs définis par l'ACP.

La comparaison avec les sites châtelperroniens est plus délicate car l'échantillon est numériquement plus faible et la majorité des ensembles sont susceptibles de résulter de mélanges avec des niveaux plus anciens ou plus récents (Fer13, GXVIB, QuinEj, StCe8, cf. Chapitre III.1). Les faunes identifiées dans les sites anthropiques châtelperroniens sont très diverses : elles sont parfois très proches de celles du Moustérien « PostQuina » et des repaires d'hyènes (abondance des bovinés et chevaux, StCe8, peut-être à cause d'une composante moustérienne dominante cf. Bachelierie, 2011) mais elles ont souvent une proportion de Renne bien plus importante (Fig. IV.59). En ce sens, repaires d'hyènes et sites anthropiques châtelperroniens divergent en termes de proies principales exploitées. Il reste cependant difficile de savoir quels repaires livrent des faunes véritablement représentatives du régime alimentaire des hyènes durant le Châtelperronien. En effet, il est possible que tous les repaires d'hyènes ici inclus n'aient conservé

majoritairement que les ossements de proies accumulées par les hyènes durant le Moustérien final, et que les restes accumulés par les hyènes durant le Châtelperronien deviennent ainsi invisibles, noyés dans le matériel plus ancien.

Ces premières observations sont confirmées par une analyse en composantes principales effectuée sur les listes fauniques quantifiées (13 taxons) des repaires et sites anthropiques. Trois facteurs suffisent à exprimer 96,78 % de la variabilité, principalement définis par l'abondance du Renne, des Bovinés, du Cheval et du Cerf (Fig. IV.60). Les faunes des sites anthropiques « PostQuina » et les repaires d'hyènes pseudo-contemporains se recouvrent de manière importante et sont indistinguables sur l'ACP (faunes à bovinés/chevaux), à l'exception des 3 US du Pech de l'Azé I et de la couche 8 de La Quina (appartenant à des zones ODA différentes, cf. Chapitre III.1). Le recouvrement de niches en termes de proies principales apparaît donc très fort.

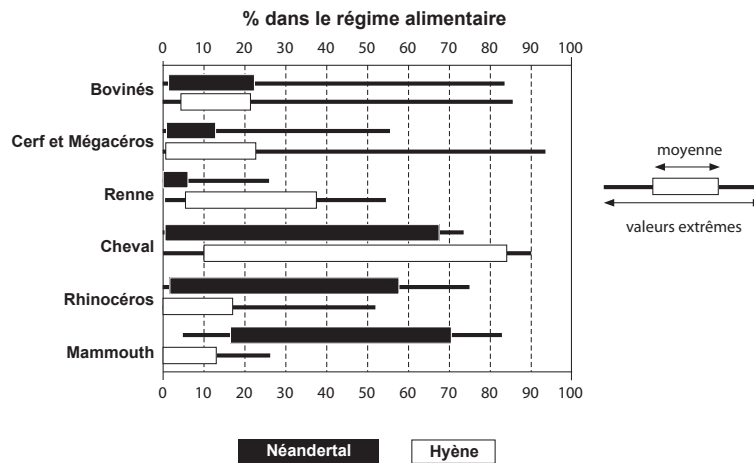


Fig. IV.61 : Contributions de différentes proies aux régimes alimentaires du néandertalien de Saint-Césaire et des hyènes selon les résultats du modèle de mélanges issu des analyses isotopiques (modifié d'après Bocherens *et al.*, 2005).

Pour le Châtelperronien, les faunes des sites anthropiques et des repaires d'hyènes se distinguent sur le deuxième facteur : certains sites châtelperroniens ont des faunes très similaires aux repaires d'hyènes, mais d'autres présentent une proportion de Renne plus élevée et donc un recouvrement uniquement partiel en termes de proies principales.

Des différences sont ainsi perceptibles pour le Châtelperronien, mais elles restent difficiles à interpréter ; durant le Moustérien « PostQuina », de très fortes similitudes apparaissent entre les faunes des repaires et des sites anthropiques. Une exception est cependant à souligner puisque le Rhinocéros est relativement abondant dans deux repaires d'hyènes du Sud-Ouest (Camiac, 18 % des restes d'Ongulés ; Bourgeois-Delaunay c. 4, 18 % cf. David et Prat, 1965) et dans un autre en marge de cette région géographique, dans le Massif central (Theillat, 26 % cf. Raynal *et al.*, 1989), alors que les indices de la consommation de ce taxon par les moustériens « PostQuina » sont très ténus, voire inexistant.

Dans le cadre de l'étude de l'ensemble osseux de Camiac, nous avons pu montrer que l'abondance du Rhinocéros ne pouvait être entièrement expliquée par des biais méthodologiques ou taphonomiques, et qu'elle reflétait certainement l'importance de ce taxon dans le régime alimentaire des hyènes dans ce gisement (Chapitre IV.4 ; Discamps, 2011). Dans les sites anthropiques « PostQuina », le nombre de restes de Rhinocéros ne dépasse jamais 2, et aucune donnée archéozoologique ne semble signaler une exploitation importante du Rhinocéros par ces groupes humains. L'exploitation du Rhinocéros a pu être mise en évidence pour d'autres périodes et d'autres cadres géographiques, la plupart du temps en contexte de plein air (e.g. Mont-Dol et Biche-

Saint-Vaast, Louguet-Lefebvre, 2005). Les sites de plein air n'ont peut-être pas été conservés dans le Sud-Ouest de la France : si les stratégies de transport privilégiées par les hommes consistaient à ne ramener que des quartiers de viande désossés dans leurs campements, toute reconstitution archéozoologique devient impossible quelques millénaires plus tard.

Les analyses isotopiques effectuées sur des vestiges humains et animaux provenant de gisements du Moustérien final et de repaires d'hyènes (y compris Camiac) montrent que les derniers néandertaliens ont peut-être consommé du Rhinocéros, mais dans des proportions inconnues (entre 0 et 75% du régime alimentaire néandertalien, Bocherens *et al.*, 2005). Si les auteurs des analyses isotopiques s'attardent sur de potentielles différences de régime alimentaire entre derniers néandertaliens et hyènes, leurs interprétations s'appuient sur des tendances non démontrées par des analyses statistiques (comparaison de moyennes simple, cf. Fig. IV.61). Les valeurs des modèles de mélange indiquent en outre des chevauchements particulièrement conséquents (Bocherens *et al.*, 2005, Fig. IV.61). Dusseldorp (2011), dans sa revue des données isotopiques pour le Sud-Ouest de la France, rappelle les nombreuses critiques formulées par plusieurs auteurs sur les études isotopiques, et notamment celles publiées par Bocherens *et al.*, (2005) :

- le modèle de mélanges utilise des données isotopiques de restes d'Ongulés d'autres sites (Camiac pour le Rhinocéros) pour établir le régime alimentaire du néandertalien de Saint-Césaire ;
- toutes les espèces n'ont pas été échantillonnées et leur contribution potentielle n'a donc pas été intégrée dans le modèle de mélanges ;

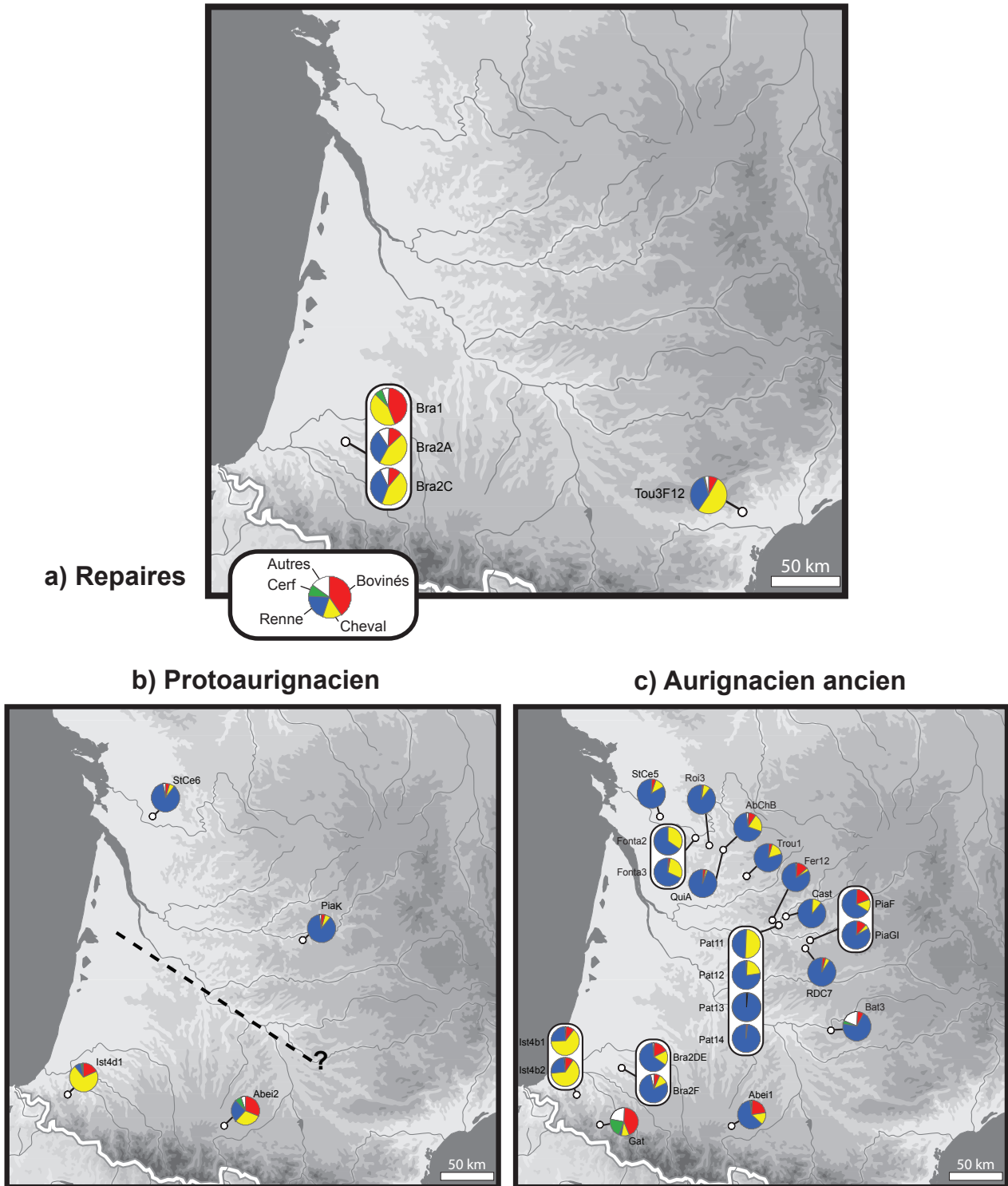


Fig. IV.62 : Proportions des différents Ongulés (en % NR) dans les sites anthropiques au Protoaurignacien et à l'Aurignacien ancien (b et c ; pour des versions plus grandes, se reporter aux Fig. III.9, page 111 et Fig. III.12, page 113) et dans les repaires d'hyènes sub-contemporains (a).

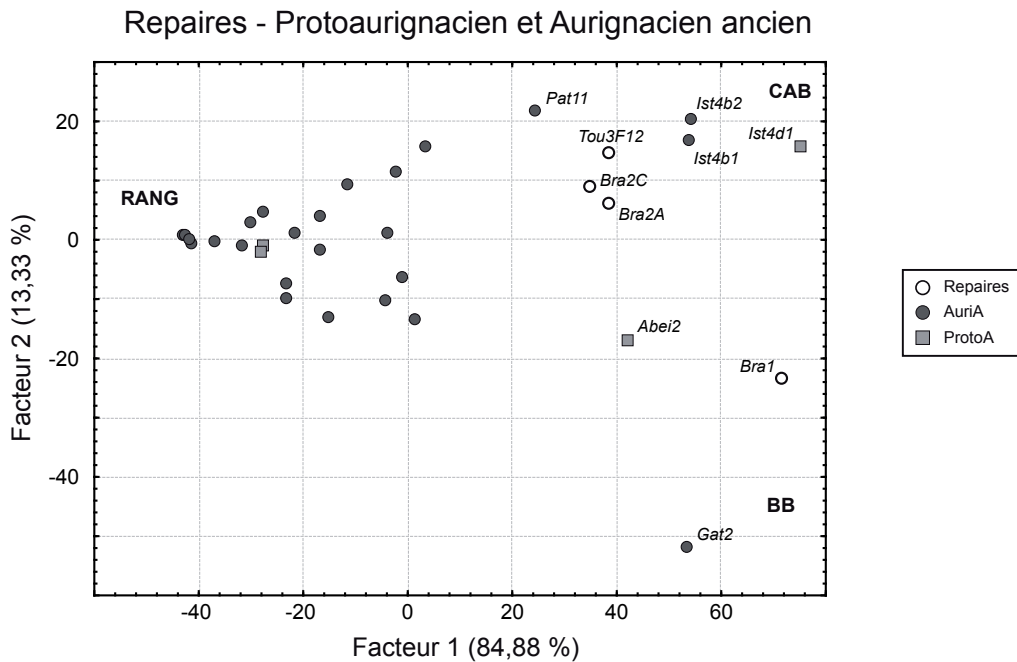


Fig. IV.63 : Analyses en composantes principales des listes fauniques quantifiées d'Ongulés (NRD > 50) des repaires d'hyènes et des sites anthropiques durant les phases anciennes de l'Aurignacien. En italique, code des US discutées dans le texte ; en gras, contributions du Renne (RANG), du Cheval (CAB) et des Bovinés (BB) aux différents facteurs définis de l'ACP.

- le rôle des ressources marines n'a pas été pris en compte ;
- une contamination ne peut jamais être écartée ;
- le régime alimentaire du néandertalien échantillonné peut être atypique et différer largement de celui de la population humaine dans son ensemble ;
- enfin, il a été proposé que les néandertaliens présentaient un fractionnement isotopique différent, supérieur à la valeur de 3 ‰ théorique utilisée dans les modèles de mélanges.

En somme, ni les données archéozoologiques ni les données isotopiques ne permettent de trancher sur la position du Rhinocéros dans le régime alimentaire des groupes humains du Moustérien final. On notera néanmoins que si les preuves d'une exploitation du Rhinocéros par les derniers néandertaliens dans le Sud-Ouest de la France manquent cruellement, elles existent pour les hyènes (cf. Chapitre IV.4).

Protoaurignacien et Aurignacien ancien

Pour les phases anciennes de l'Aurignacien, le nombre de repaires d'hyènes est très faible puisque seuls deux sites, tous deux situés dans le sud du Bassin aquitain, ont livré des listes fauniques quantifiées et les interprétations sont donc plus limitées. Les repaires d'hyènes sont dominés par les chevaux et en moindre mesure par les bovinés, avec une proportion non négligeable de Renne : ce type d'association faunique

se retrouve dans plusieurs sites anthropiques du sud du Bassin aquitain (Abei2 cf. Laplace *et al.*, 2006 et Soulier, comm. pers. ; Ist4b1, Ist4b2 et Ist4d1 cf. Normand *et al.*, 2007 et Soulier *et al.*, sous presse ; Gat2 cf. Lavaud, 1980) et de la fin de l'Aurignacien ancien (Pat11 cf. Patou Mathis in Chiotti *et al.*, 2003). En majorité cependant, les faunes des sites anthropiques sont très différentes de celles des repaires, car elles sont largement dominées par le Renne* (Fig. IV.62).

Ces observations sont confirmées par l'analyse en composantes principales (12 taxons, Fig. IV.63). Les deux premiers facteurs sont définis par l'abondance du Renne, des Bovinés et du Cheval ; ils suffisent à exprimer 98,21 % de la variabilité. Les repaires d'hyènes s'isolent nettement de la majorité des sites anthropiques, mais se rapprochent de certains sites du sud du Bassin aquitain (Abei2, Ist4b1, Ist4b2, Ist4d1, Gat2) ou de la fin de l'Aurignacien ancien (Pat11).

* La sous-représentation du Renne dans de nombreux repaires d'hyènes pourrait *a priori* s'expliquer par la taille de cette proie. Plus petits que ceux de bovinés et de chevaux, les os de Renne sont, en théorie, plus à même d'être entièrement détruits suite à l'action des hyènes. Néanmoins, les données empiriques montrent que ce biais ne peut pas être considéré comme majeur : des repaires d'hyènes dominés par des Ongulés de petite taille existent à d'autres périodes. C'est le cas par exemple de Fontéchevade (couche E2, en nombre de restes d'Ongulés : 46 % de Daim et 8 % de Chevreuil, cf. Paletta, 2005), des Rois (ensemble 1, 73 % de Renne, cf. Renou, 2007) et de Moscerini (niveau M5, 38 % de Chevreuil et 18 % de Daim, cf. Stiner, 1994).

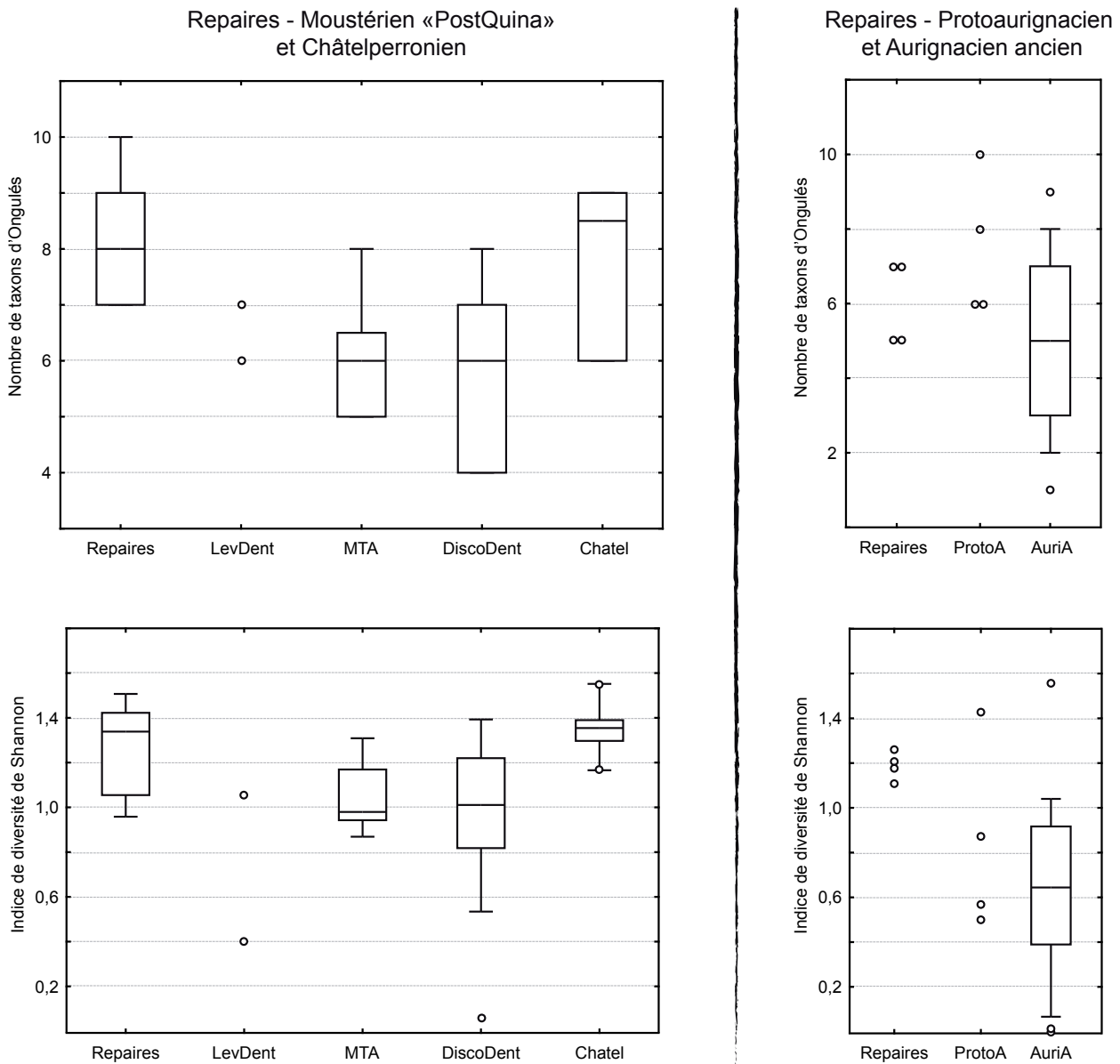


Fig. IV.64 : Comparaison des indices de diversité (nombre de taxons d'Ongulés et indice de Shannon) entre les repaires et les sites anthropiques pour les deux grandes périodes. Cercles pour les «outliers», boîtes à moustaches avec médiane, premier et quatrième quartiles, premier et neuvième déciles.

Pour les phases anciennes de l'Aurignacien, le recouvrement en termes de proies principales entre hommes et hyènes est donc très faible pour une grande partie du territoire aurignacien dans le Sud-Ouest de la France ; mais, dans les marges de ce territoire, le recouvrement est important (dans le sud du Bassin aquitain et à la fin de l'Aurignacien ancien).

5.3 SPECTRE DES ESPÈCES EXPLOITÉES

La diversité des espèces proies est également un élément clé de définition de la dimension alimentaire des niches écologiques. À partir du jeu de données utilisé en 5.2 (listes fauniques quantifiées), deux indices de diversité des proies ont été calculés pour chaque US : le nombre de taxons d'Ongulés et

l'indice de diversité de Shannon (Fig. IV.64). Pour le Moustérien « PostQuina », les faunes des repaires d'hyènes ont d'une manière générale plus de taxons d'Ongulés (le plus souvent entre 7 et 9 taxons contre 4 à 7 pour les sites anthropiques). Cette distinction se retrouve également, de façon moins nette, avec l'indice de diversité de Shannon qui indique que les faunes d'Ongulés accumulées par les hyènes sont globalement plus diversifiées. Cette différence de diversité des proies pourrait être le signe d'un partitionnement dans les niches écologiques des hyènes et des moustériens. Les sites anthropiques châtelperroniens apparaissent beaucoup plus proches des repaires d'hyènes en termes de nombre de taxons comme d'indice de diversité, mais les doutes émis sur l'intégrité de ces faunes imposent une grande prudence dans les interprétations (cf. *supra* et Cha-

	Repaires (PostQuina + Châtelp.)	Sites anthropiques (PostQuina)	Sites anthropiques (Châtelperronien)	
Bovinés	100%	100%	100%	Espèces fréquentes dans tous les sites
Cheval	100%	100%	100%	
Cerf	81%	84%	100%	
Renne	94%	92%	100%	
Hydruntin	69%	56%	67%	
Bouquetin	38%	20%	33%	Espèce assez rare dans tous les sites
Chamois	19%	20%	83%	Espèces rares dans les repaires et sites moustériens, fréquentes dans les sites châtelperroniens
Chevreuil	25%	20%	50%	
Daim	13%	0%	0%	Espèce rare, présente uniquement dans les repaires
Mégacéros	75%	28%	0%	Espèce fréquente uniquement dans les repaires, absente dans les sites châtelperroniens
Mammouth	44%	12%	33%	Espèces fréquentes dans les repaires et sites châtelperroniens, rares dans les sites moustériens
Rhinocéros	88%	36%	67%	
Sanglier	75%	20%	50%	
Nombre d'US	16	21	6	

Fig. IV.65 : Données de présence / absence (en termes de pourcentages d'US dans lesquelles un taxon donné est présent) pour les repaires et sites anthropiques au Moustérien «PostQuina» et au Châtelperronien.

pitre III.1), des faunes diversifiées pouvant résulter d'un mélange avec des niveaux sous ou sus-jacents.

Pour les phases anciennes de l'Aurignacien, il y a peu de différences en nombre de taxons d'Ongulés exploités, mais selon les indices de diversité de Shannon, les faunes issues des repaires d'hyènes sont plus diversifiées que celles des sites anthropiques, bien que certains sites aurignaciens présentent des

faunes comparables aux repaires d'hyènes. Encore une fois, cela pourrait être le signe d'une recouvrement non total entre les niches écologiques des hyènes et des hommes à l'Aurignacien.

Les données de présence/absence des taxons peuvent également apporter des éléments de réflexion intéressants. La Fig. IV.65 et la Fig. IV.66 présentent, pour les deux grandes périodes définies, le

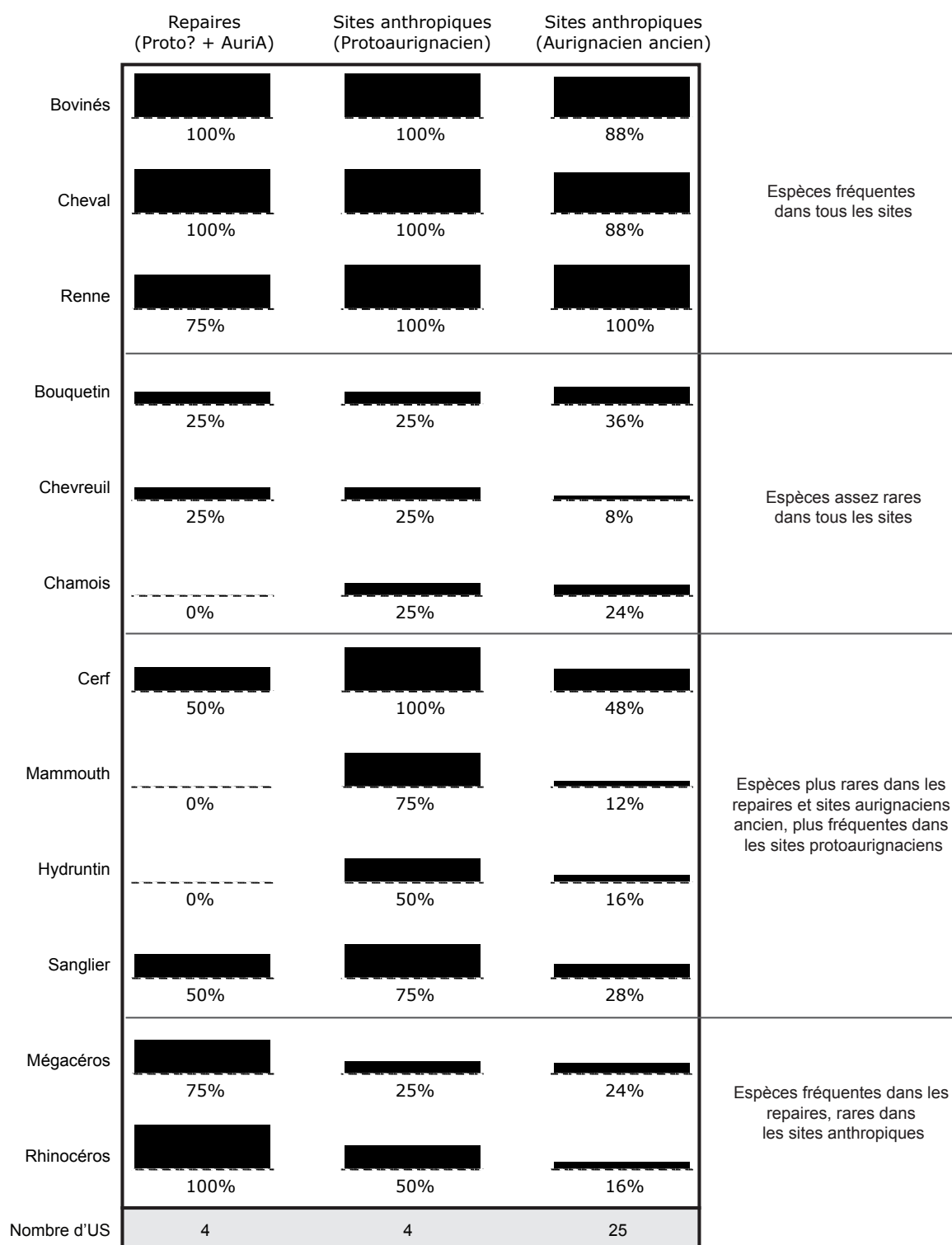


Fig. IV.66 : Données de présence / absence (en termes de pourcentages d'US dans lesquelles un taxon donné est présent) pour les repaires et sites anthropiques durant les phases anciennes de l'Aurignacien.

pourcentage d'US dans lesquelles un taxon donné est présent. Les proies principales (cf. *supra*) sont quasiment systématiquement présentes dans tous les sites, repaires comme sites anthropiques : Bovinés, Cheval et Renne pour les deux périodes, auxquels s'ajoutent le Cerf et l'Hydruntin au Moustérien « PostQuina » et au Châtelperronien.

Le Bouquetin est relativement rare dans tous les sites, toutes périodes confondues. Le Chevreuil et le Chamois sont rares dans tous les sites attribués aux phases anciennes de l'Aurignacien et le Daim est absent.

Certains taxons montrent des différences intéressantes dans la fréquence de leur présence selon le type de sites.

En effet durant le Moustérien « PostQuina » et le Châtelperronien il existe des différences :

- entre les repaires d'hyènes et l'ensemble des sites anthropiques : le Daim n'est présent que dans les repaires. Le Mégacéros est très fréquent dans les repaires d'hyènes, rare dans les sites moustériens, et absent des sites châtelperroniens. Pour le Mégacéros, la différence est statistiquement significative entre repaires et sites moustériens ($\chi^2 = 6,311$; $p < 0,05$) ;

- entre les sites anthropiques châtelperroniens et les autres sites : le Chamois et le Chevreuil sont plus fréquents dans les sites châtelperroniens (les effectifs sont trop faibles pour effectuer des tests χ^2) ;

- entre les sites anthropiques moustériens d'une part et les repaires et sites châtelperroniens d'autre part : le Mammouth, le Rhinocéros et le Sanglier sont plus rares dans les sites moustériens. De plus, ces trois taxons sont plus fréquents dans les repaires que dans les sites châtelperroniens. Les effectifs sont trop faibles pour effectuer des tests χ^2 , sauf pour le cas du Rhinocéros entre repaires et sites moustériens, où la différence est statistiquement significative ($\chi^2 = 9,195$; $p < 0,01$).

Encore une fois, les faiblesses de l'échantillon châtelperronien appellent à une grande prudence dans les interprétations (seulement 6 US, dont 4 avec potentiellement des problèmes d'intégrité stratigraphique).

Pour les phases anciennes de l'Aurignacien, les échantillons sont beaucoup plus faibles (4 US pour les repaires, 4 US pour le Protoaurignacien ; les effectifs sont trop faibles pour effectuer des tests χ^2), mais des différences sont également perceptibles :

- entre les sites protoaurignaciens d'une part et les repaires et sites Aurignacien ancien d'autre part : le Cerf, le Mammouth, l'Hydruntin et le Sanglier sont plus fréquents dans les sites protoaurignaciens ;

- entre les repaires et les sites anthropiques : le Mégacéros et le Rhinocéros sont nettement plus fréquents dans les faunes accumulées par l'Hyène.

Ces différences dans la représentation des espèces semblent dessiner des niches écologiques légèrement distinctes pour les hyènes et les groupes humains, quelle que soit la période considérée. Des différences sont également perceptibles entre technocomplexes, mais elles sont écologiquement moins significatives étant donné que les groupes humains concernés n'ont possiblement jamais coexisté sur

un même territoire. Toutes périodes confondues, le Rhinocéros et le Mégacéros sont plus fréquemment présents dans les repaires que dans les sites anthropiques.

5.4 POPULATIONS CIBLÉES ET STRATÉGIES DE SUBSISTANCE

La comparaison des techniques d'acquisition des proies, des méthodes de transport et de consommation des carcasses a déjà été largement étudiée pour ces deux grands prédateurs notamment par Stiner (1992, 1994, 2002, 2004). En s'appuyant sur le registre fossile italien et les référentiels actuels, cet auteur a établi notamment que :

a) hommes et hyènes basent tous deux l'essentiel de leur subsistance sur les Ongulés, ces derniers étant acquis le plus souvent par la chasse et non par charognage ;

b) il y a un fort recouvrement des proies sélectionnées par ces deux prédateurs ;

c) les hyènes, en chassant les troupeaux par poursuite (*cursorial hunting*), abattent essentiellement des individus jeunes et vieux (profils de mortalité attritionnels) alors que les hommes abattent plus d'adultes (profils de mortalité catastrophiques ou dominés par les adultes) ;

d) les hyènes, à l'instar des hommes, transportent fréquemment des quartiers de leurs proies dans leur tanière ;

e) les hyènes et les hommes disposent tous deux d'adaptations qui leur permettent de consommer la moelle contenue dans les ossements de leurs proies.

Plusieurs de ces constats sont très certainement applicables au Sud-Ouest de la France pendant le MIS 3 (constats a, b, d, e) mais, si ces hypothèses font souvent appel aux référentiels actuels, les données fossiles permettent rarement de les éprouver. Un point, celui concernant les profils de mortalité (c), sera ici analysé plus en détails. En ciblant des populations de structures d'âge différentes (cf. 5.1), deux prédateurs peuvent coexister en chassant la même espèce proie, ce qui a été démontré par exemple pour le Loup et les Amérindiens par Smith (1974).

Afin de comparer les populations ciblées par les hyènes et les hommes, les données acquises sur la Chauverie (Chapitre IV.2) et Camiac (Chapitre IV.4) ont été complétées par les données disponibles pour d'autres gisements. L'étude se concentre sur les trois

taxons pour lesquels les profils de mortalité sont les plus fréquemment disponibles : Bovinés, Cheval et Renne. Pour la « Transition » (Moustérien « PostQuina » à Aurignacien ancien), des profils de mortalité ont été publiés pour :

- les repaires d'hyènes de Brassempouy (ensembles 1, 2A, 2C ; Letourneux, 2003), Tournal (couches BC, D1D2 et F1F2 ; Magniez, 2010), Conives (Fourvel, 2008), Rochers de Villeneuve (ensembles moyen et supérieur ; Beauval, 2005), Camiac et la Chauverie (ce travail) ;

- les sites anthropiques de Brassempouy (ensembles 2DE et 2F ; Letourneux, 2003), Hauteroche (couche 3 ; Paletta, 2005), Mauran (David et Farizy, 1999 ; David et Fosse, 1999), Tournal (couche F3F4 ; Magniez, 2010), La Quina (couches 2 à 6 ; Armand, 2005), Pataud (couches 11, 13, 13/14 et 14 ; Sekhr, 1998), Roc de Combe (couches 7 et 8 ; Soulier et Mallye, sous presse).

Pour les Bovinés, ces données correspondent à 16 profils de mortalité (10 US repaires, 6 US anthropiques), pour le Renne 17 (7 US repaires, 10 US anthropiques) et pour le Cheval 15 (10 US repaires, 5 US anthropiques).

Les études ayant parfois utilisé des référentiels et/ou des classes d'âge différentes, les profils de mortalité ont été simplifiés en 3 classes jeunes/adultes/vieux (comme préconisé par Stiner, 1990, 1994). Tous les profils de mortalité inventoriés ont été établis en NMI* et ils sont donc aisément comparables sur un diagramme ternaire, à l'exception de La Quina amont (couches 2 à 6). Pour ce dernier, les profils de mortalité des Bovinés ont été publiés par classe d'âge en NR pour la deuxième molaire inférieure et pour la troisième molaire inférieure (Armand, 2005).

Afin de comparer La Quina amont aux autres sites, un NMI a été estimé sur la base des données publiées (Tabl. IV.14) : pour chaque classe d'âge, le NMI a été calculé en sélectionnant le rang dentaire le plus abondant et en divisant son nombre de restes par deux (étant donné qu'aucune information n'est disponible sur la latéralisation des dents). Par exemple, 13 M2 et 5 M3 sont attribuées à la classe 5,1 - 6,8 ans, ce qui donne un NMI de $13/2 = 6,5$ soit 7 individus.

* Les profils de mortalité de Combe-Grenal (Levine, 1979) sont uniquement disponibles en %NR et, contrairement à la Quina amont, il n'est pas possible de calculer des NMI sur la base des données publiées. Ce site n'a pas été inclus pour cette partie de l'analyse.

Les profils de mortalité sont reportés sur des diagrammes ternaires avec des aires révisées et des ellipses de confiance à 95 % (comme préconisé par Stiner, 1990, Costamagno, 1999a et Steele et Weaver, 2002 ; cf. Chapitre II.6). Pour Mauran, les données ont été publiées en % NMI sans information sur le NMI total du profil de mortalité (qui est sûrement très élevé, le NMI dentaire étant de 137 ; David et Farizy, 1999), les ellipses de confiance n'ont donc pas pu être calculées.

Ces ellipses de confiance montrent que le NMI total est rarement suffisant pour obtenir des profils de mortalité statistiquement significatifs, mais quelques tendances apparaissent néanmoins :

- pour les Bovinés, si l'on ne prend pas en compte les ellipses de confiance, tous les profils sont placés dans la zone de mortalité catastrophique (en L), à l'exception d'une US repaire et de deux US anthropiques dont les NMI sont très faibles (Fig. IV.67). Il n'y a pas de différences apparentes entre repaires d'hyènes et sites anthropiques. La grande majorité des profils ont cependant des NMI totaux trop faibles ($NMI < 15$) pour que les comparaisons soient statistiquement significatives. Pour les profils aux NMI relativement conséquents ($NMI > 15$), les ellipses de confiance des profils indiquent que hyènes (Chauverie, Brassempouy ensemble 1, Conives) comme hommes (Quina) conduisent tous deux des chasses aboutissant à des profils de type mortalité catastrophique.

- pour le Renne, sans prendre en compte les ellipses de confiance, tous les profils sont également dans la zone de mortalité catastrophique à l'exception de 3 US repaires aux NMI très faibles (Fig. IV.68). De façon étonnante, les repaires d'hyènes semblent caractérisés par une proportion plus importante d'adultes que les sites anthropiques, contrairement à ce qui est généralement présumé. Il faut peut-être y voir l'action de biais taphonomiques (les jeunes

Classe d'âge (ans)	NR LM2	NR LM3	NMI
0 - 1,7	6	0	3
1,7 - 3,4	23	28	14
3,4 - 5,1	10	6	5
5,1 - 6,8	13	5	7
6,8 - 8,5	1	1	1
8,5 - 10,2	2	2	1
10,2 - 11,9	1	0	1

Tabl. IV.14 : Estimation des NMI pour le profil de mortalité des Bovinés de la Quina à partir des NR de molaires inférieures par classe d'âge publiés dans Armand, 2005.

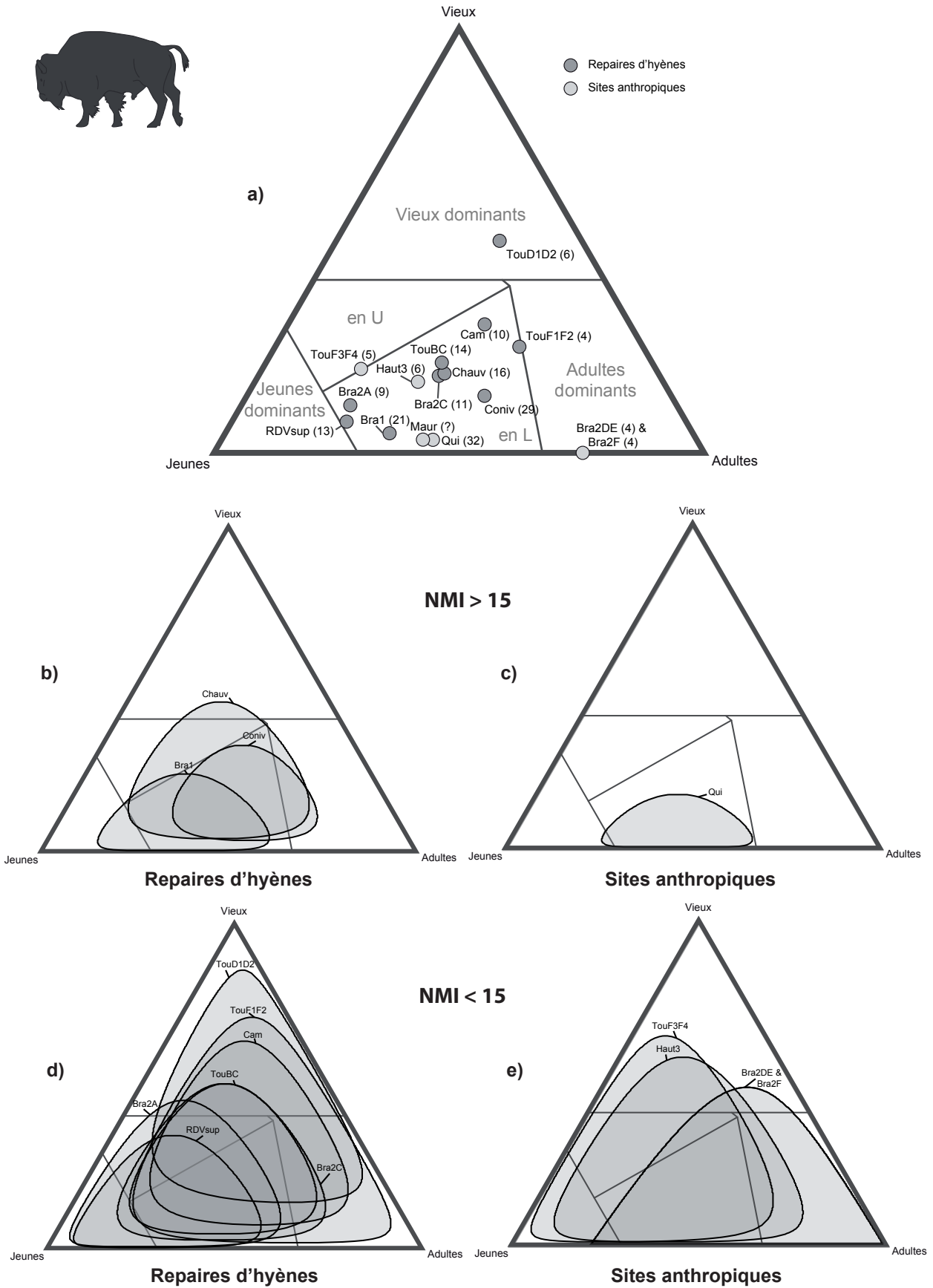


Fig. IV.67 : Diagrammes ternaires des profils de mortalité des Bovinés pour les repaires d'hyènes et les sites anthropiques avec les aires de type de mortalité (a, entre parenthèses : NMI total), et avec des ellipses de confiance à 95 % de Steele et Weaver, 2002 ; Weaver et al., 2011 (b, repaires NMI total > 15 ; c, sites anthropiques NMI total > 15 ; d, repaires NMI total < 15 ; e, sites anthropiques NMI total < 15).

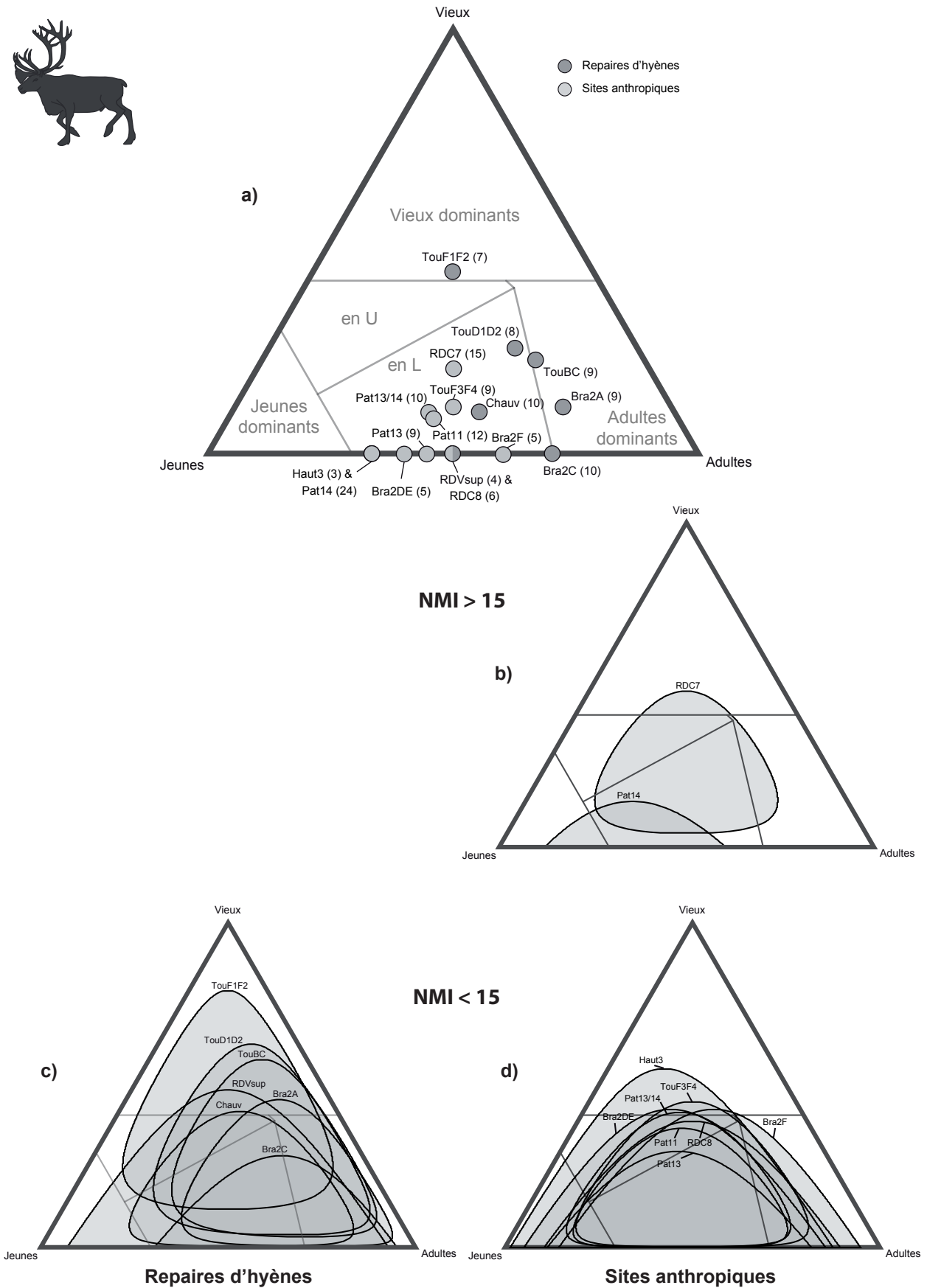


Fig. IV.68 : Diagrammes ternaires des profils de mortalité du Renne pour les repaires d'hyènes et les sites anthropiques avec les aires de type de mortalité (a, entre parenthèses : NMI total), et avec des ellipses de confiance à 95 % de Steele et Weaver, 2002 ; Weaver et al., 2011 (b, repaires NMI total > 15 ; c, sites anthropiques NMI total > 15 ; d, repaires NMI total < 15 ; e, sites anthropiques NMI total < 15).

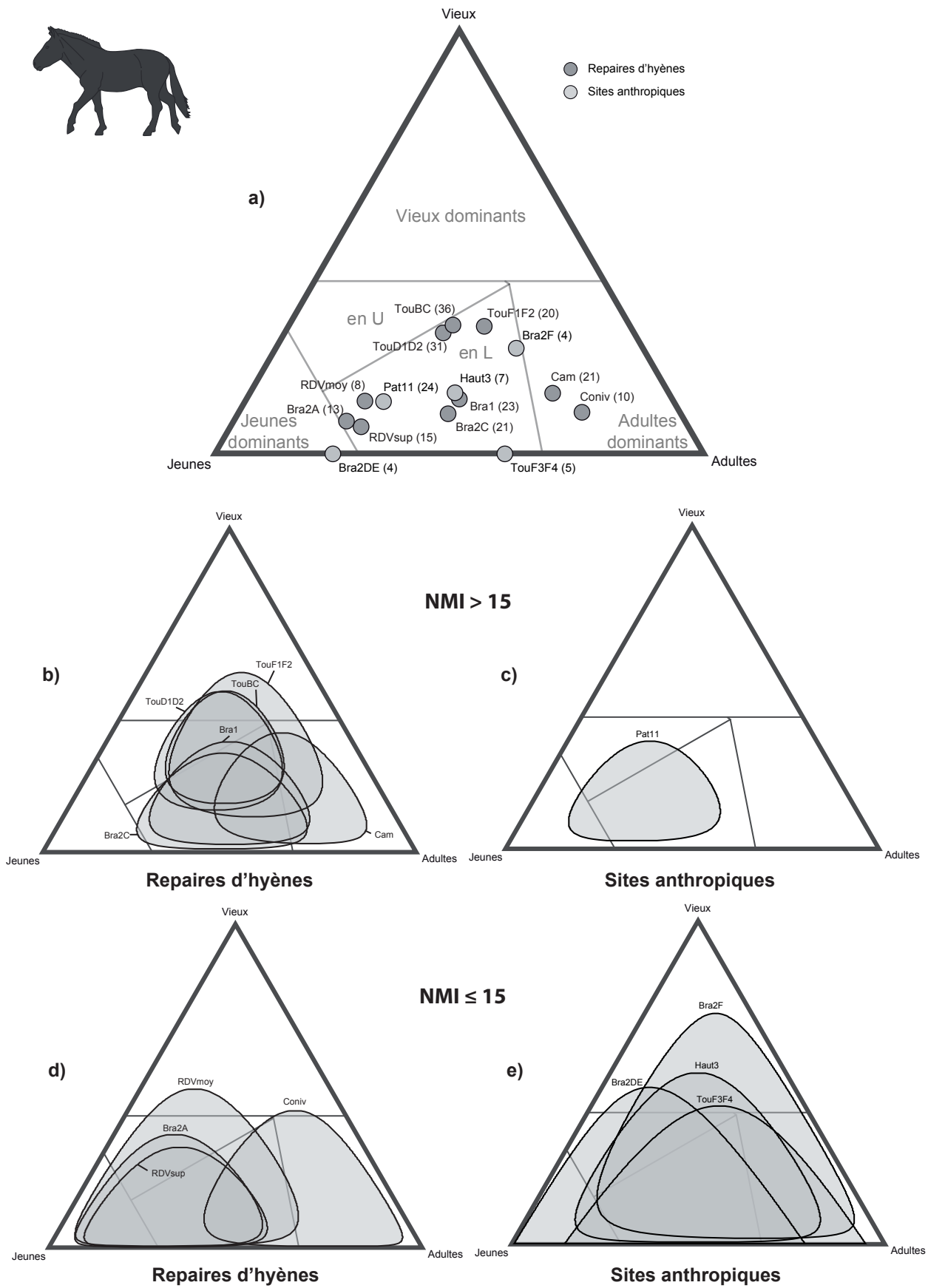
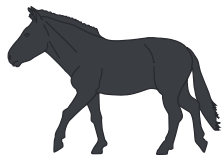


Fig. IV.69 : Diagrammes ternaires des profils de mortalité du Cheval pour les repaires d'hyènes et les sites anthropiques avec les aires de type de mortalité (a, entre parenthèses : NMI total), et avec des ellipses de confiance à 95 % de Steele et Weaver, 2002 ; Weaver et al., 2011 (b, repaires NMI total > 15 ; c, sites anthropiques NMI total > 15 ; d, repaires NMI total ≤ 15 ; e, sites anthropiques NMI total ≤ 15).

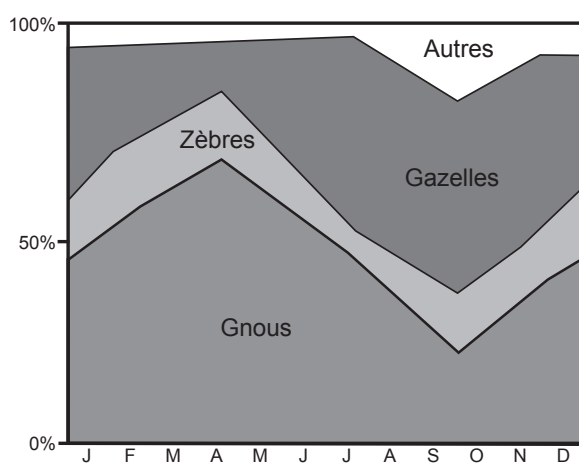


Fig. IV.70 : Exemple de fluctuations saisonnières dans le régime alimentaire des populations d'hyènes du Serengeti en termes de proportions des proies consommées selon les mois (J = janvier, F = février, M = mars, A = avril, ... ; modifié d'après Kruuk, 1972).

rennes sont-ils détruits préférentiellement lors de la consommation des carcasses par les hyènes ?). Dans tous les cas, aucun repaire d'hyène ne présente de NMI important, et si l'on prend en compte les ellipses de confiance, repaires et sites anthropiques se recouvrent intégralement. Les profils observés dans les sites anthropiques aux NMI plus importants (NMI > 15), sont davantage caractérisés par une mortalité de type catastrophique, mais les ellipses de confiance sont larges.

- pour le Cheval, si l'on ne prend pas en compte les ellipses de confiance, tous les profils sont de type mortalité catastrophique (Fig. IV.69) à l'exception d'une US anthropique (Brassempouy ensemble 2E, jeunes dominants, mais le NMI total est très faible) et de deux US repaires (Camiac et Conives, adultes dominants, avec cependant des doutes sur la fiabilité du profil de Camiac cf. Chapitre IV.4). Il n'y a pas de différences nettes entre repaires et sites anthropiques. L'unique site anthropique au NMI total important (Pataud couche 11) présente une ellipse de confiance centrée sur une mortalité de type catastrophique. Pour les repaires, plusieurs US ont livré des NMI importants, mais les ellipses s'étalent le plus souvent sur plusieurs aires (Tournal D1D2, Tournal BC, Tournal F1F2, Camiac) ce qui empêche toute interprétation statistiquement robuste. Deux US repaires de Brassempouy (Bra1 et Bra2C) présentent des ellipses clairement concentrées sur un profil de type mortalité catastrophique.

En résumé, les profils de mortalité des repaires d'hyènes et des sites anthropiques pseudocontemporains sont singulièrement semblables, et ce pour

les trois taxons les plus importants. Même si les problèmes de représentativité des échantillons limitent la pertinence des comparaisons, la grande majorité des profils sont caractérisés par une mortalité de type catastrophique. Ces profils indiquent des techniques de chasses proches pour les hommes et les hyènes, du moins en termes de sélection des proies. Ils peuvent témoigner de chasses non sélectives en termes d'âge des proies ciblées, voire d'abattage en masses des populations.

L'abattage en masse de populations de Bovinés a été démontré pour le Moustérien à denticulés de débitage Discoïde à La Quina (Rendu, 2007) et à Mautran (David et Farizy, 1999 ; Rendu, op. cit.) mais ne semble pas avoir été identifié pour les autres technocomplexes de la « Transition » (comme noté par Rendu *et al.*, sous presse). Des abattages en masse ne sont pas documentés pour les hyènes fossiles, mais sont connus pour les populations actuelles, notamment sur les gazelles (Kruuk, 1972). Ces *mass kill events* ne semblent cependant pas répondre à un besoin alimentaire et ressemblent plus à des tueries de grande ampleur difficilement explicables.

Il a également été démontré que les néandertaliens combinaient ces abattages en masse avec une gestion saisonnière de leur territoire (Rendu, 2007 ; Rendu *et al.*, sous presse). La saisonnalité peut être un facteur important dans la subsistance des prédateurs. Les hyènes actuelles sont connues pour modifier leur régime alimentaire en fonction des saisons, profitant des périodes de mise-bas et/ou de migrations (Kruuk, 1972 ; Cooper *et al.*, 1999 ; Fig. IV.70). À l'heure actuelle, trop peu de données sont disponibles pour discuter plus en avant de ces aspects dans le registre fossile. Il serait par exemple intéressant d'entreprendre des analyses cémento-chronologiques sur les repaires d'hyènes à dominance forte de Bovinés du MIS 3 (comme l'ensemble inférieur de la Chauverie) afin de comprendre si cette surabondance des Bovinés peut s'expliquer par des occupations/chasses saisonnières de l'Hyène ou si elle reflète véritablement un environnement dominé par les Bovinés. De telles études constitueraient des points de comparaisons utiles pour les réflexions menées ces dernières années sur les stratégies de subsistance du Moustérien final (e.g. Rendu, 2007 ; Delagnes et Rendu, 2011).

La distinction entre l'acquisition par chasse ou par charognage a le plus souvent été discutée sur la base de trois critères : les profils squelettiques, la répartition des traces (stries de découpe, marques de carnivores) et les profils de mortalité (e.g. Binford, 1985 ; Stiner, 1994 ; Marean et Kim, 1998). Les inter-

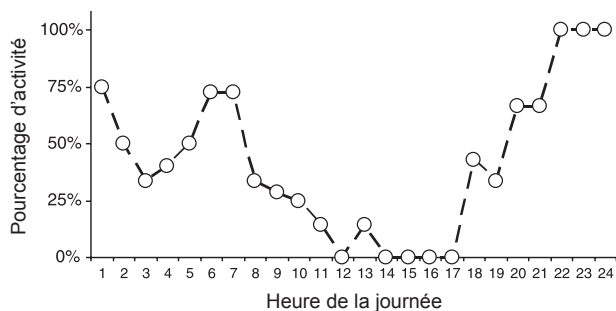


Fig. IV.71 : Activité journalière de six hyènes adultes du parc naturel Addo Elephant (modifié d'après Hayward et Hayward, 2006).

préparations dérivées de ces trois types de données se sont cependant souvent montrées particulièrement délicates au regard des biais qui leurs incombent, notamment en ce qui concerne les méthodes de fouille et d'analyse (e.g. Marean et Kim, 1998). Les données acquises sur les repaires d'hyènes fouillés récemment et analysés avec des méthodes adaptées (e.g. Letourneux, 2003 ; Villa et al., 2004 ; Beauval, 2005 ; Bourdillat, 2008 ; Beauval et Morin, 2010 ; ce travail) montrent pourtant que :

- les profils squelettiques des repaires d'hyènes sont fréquemment dominés par les éléments les plus riches, et ressemblent en ce sens à beaucoup de ceux décrits dans les sites anthropiques (e.g. Villa et al., 2004). Il est cependant possible que ces similitudes soient induites par des problèmes d'équifinalité (conservation différentielle, détermination différentielle, destruction ou fragmentation de certains éléments lors de la consommation).
- dans les repaires d'hyènes, les traces anthropiques sont le plus souvent rares alors que celles de carnivores sont abondantes, y compris sur les fragments diaphysaires. Cette caractéristique peut être considérée comme la preuve d'un accès primaire des hyènes aux carcasses (Blumenschine, 1988 ; Marean et Spencer, 1991 ; Marean et Kim, 1998).
- les profils de mortalité des repaires d'hyènes et des sites anthropiques ne peuvent être considérés comme statistiquement différents (cf. *supra*). Le plus souvent de type catastrophique, ces profils appuient l'hypothèse d'une acquisition par chasse pour les groupes humains comme pour l'Hyène.

L'ensemble de ces arguments empêche de considérer l'Hyène comme un charognard « obligé », incapable de chasser ses propres proies et reposant intégralement sur les carcasses abandonnées par d'autres prédateurs. Les clans d'hyènes de ces périodes basaient sûrement l'essentiel de leur subsistance sur la chasse, mais peut-être également sur un charognage actif, par confrontation. Ce dernier type de stratégie d'acquisition est très fréquent chez les lions et hyènes actuels :

lorsque l'un abat une proie, il arrive qu'il soit, dans les minutes qui suivent, éloigné avec violence de sa victime, sans avoir eu le temps de la consommer entièrement. Ces interactions ont lieu dans les deux sens, l'un volant les proies de l'autre et vice versa, chacun profitant tour à tour des proies abattues par l'autre (Kruuk, 1972). Ce type de charognage est difficilement distinguable de la chasse dans le registre fossile : les profils squelettiques, la répartition des traces de consommation et les profils de mortalité seraient alors identiques à ce qui est décrit pour la chasse. La dichotomie chasse / charognage est en soit peu opératoire, tant elle dissimule une variété de stratégies d'acquisition. Il est vraisemblable que les prédateurs passés, tout comme les actuels, combinaient différentes stratégies d'acquisition, selon les proies par exemple. Cependant, l'absence de « charognage obligé » chez l'Hyène des cavernes appuie l'hypothèse d'une compétition interspécifique potentiellement forte entre hommes et hyènes.

D'autres paramètres influent également sur le recouvrement de niches en termes de stratégies de subsistance. Une stratégie d'évitement entre deux prédateurs peut par exemple se traduire par des différences dans les périodes ou les heures de chasse. Les hyènes actuelles concentrent l'essentiel de leur activité la nuit, comme de nombreux autres grands carnivores (Kruuk, 1972 ; Hayward et Hayward, 2006 ; Fig. IV.71), alors que les hommes sont plutôt considérés comme des prédateurs diurnes. Une telle distinction pourrait favoriser la cohabitation des hommes et des hyènes sur un même territoire. Ce type d'hypothèse n'est cependant pas vérifiable dans le registre fossile.

5.5 INTERACTIONS ET COMPÉTITION NON ALIMENTAIRE

Afin d'estimer l'ampleur de la compétition interspécifique non alimentaire (compétition par interférence et de combat), il est nécessaire d'évaluer la nature des interactions entre les deux prédateurs et la fréquence de leurs rencontres.

Des preuves d'interactions entre hommes et hyènes existent. Des restes de néandertaliens ont été retrouvés dans plusieurs repaires, et ils montrent fréquemment des traces de consommation par les hyènes (os rognés, dents digérées) comme aux Rochers de Villeneuve (Beauval *et al.*, 2005) et à Rochelot (Tournepiche et Couture, 1999). La présence de ces vestiges peut être induite par la consommation d'un homme préhistorique, mais ce dernier peut avoir été tué par ailleurs ou son corps simplement déterré : en effet,

il est connu que l'Hyène tachetée actuelle déterre les dépouilles des défunts inhumés pour les dévorer (Horwitz et Smith, 1997).

De la même manière, aux Rochers de Villeneuve, un tibia d'hyène porte une strie de découpe (Beauval, comm. pers.). Ce type de vestige n'est pas forcément à interpréter comme la preuve de combats entre hommes et hyènes, mais il démontre une contemporanéité stricte entre les deux prédateurs sur un même territoire, et donc un potentiel de rencontres important. Ces traces de consommation restent néanmoins exceptionnelles.

À l'inverse, les indices d'activité humaine ne sont pas rares dans les repaires d'hyènes. Ces traces sont même omniprésentes : elles ont été trouvées en plus ou moins grande proportion dans tous les repaires d'hyènes du Sud-Ouest. Elles consistent le plus souvent en :

- quelques pièces lithiques (e.g. Camiac et Chauverie ; Plumettes et Rochers de Villeneuve, cf. Beauval et Morin, 2010 ; Unikoté, cf. Michel, 2004 ; Bois Roche, cf. Villa et Soressi, 2000 ; Artenac, cf. Delagnes *et al.*, 1999 ; Fontéchevade, cf. Chase *et al.*, 2009 ; Tournal, cf. Tavano, 1987 ; Portel Ouest, cf. Prince *et al.*, 2005 ; Gerde, cf. Clot, 1987 ; Trou du Cluzeau, cf. Tournepiche *et al.*, 1995 ; Brassempouy, cf. Bon, 2002) ;
- et/ou ossements portant des stries de découpe (e.g. Camiac ; Plumettes et Rochers de Villeneuve, cf. Beauval et Morin, 2010 ; Unikoté, cf. Michel, 2004 ; Bois Roche, cf. Villa *et al.*, 2004 et Bourdillat, 2008 ; Fontéchevade, cf. Paletta, 2005 et Chase *et al.*, 2009 ; Tournal, cf. Magniez, 2009, 2010 ; Portel Ouest, cf. Gardeisen, 1994 ; Brassempouy, cf. Letourneux, 2003 ; Conives, cf. Fourvel, 2008).

Ces quelques traces dans des sites paléontologiques ont été appelées « indices de fréquentation humaine » par Brugal et Jaubert (1991). Ces auteurs rappellent que, même si ces traces sont peu nombreuses, il ne faut pas les exclure de la réflexion archéologique. La compréhension de l'origine et de l'histoire de ces indices de fréquentation humaine est primordiale à l'étude des interactions entre hommes et hyènes.

Le cas le plus commun résulte d'occupations successives d'une même cavité par les hommes et les hyènes. Dans cette configuration, des « indices de fréquentation humaine » peuvent se retrouver mélangés aux restes d'un repaire d'hyène en raison d'une stratigraphie difficilement lisible et/ou suite à l'action de processus post-dépôt (perturbations qui incluent la bioturbation causée par les hyènes elles-

même lors de l'aménagement de leur tanière ; cf. Stiner, 1994). C'est semble-t-il le cas par exemple des Rochers de Villeneuve (Beauval, 2005 ; Beauval et Morin, 2010), de Brassempouy (Letourneux, 2003), de Tournal (Magniez, 2010), du Portel Ouest (Gardeisen, 1994), des Plumettes (Beauval et Morin, 2010) et de l'ensemble lithique de Camiac (Chapitre IV.4).

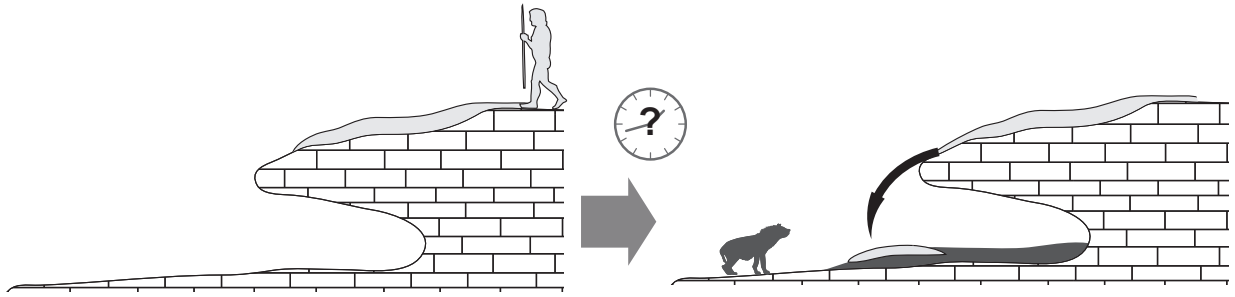
L'activité humaine peut s'inscrire dans des occupations pérennes (type site d'habitat) ou résulter de brefs passages. Les caractéristiques des ensembles lithiques et osseux varient donc en conséquence. Des brefs passages humains dans des repaires d'hyènes sont peut-être documentés à Camiac (ensemble osseux, Chapitre IV.4) et à la Chauverie (Chapitre IV.2) si l'on en croit les conclusions des analyses spatiales et technotypologiques.

Ce type d'occupations alternatives des mêmes espaces induit une forte probabilité de rencontres entre hommes et hyènes, et démontre l'intérêt commun des deux prédateurs pour les mêmes lieux de vie (les cavités karstiques) : une compétition interspécifique pour l'accès aux abris est ainsi envisageable, bien que non démontrable. Il est effectivement possible, comme proposé par Stiner (1994), qu'hommes et hyènes s'évitaient mutuellement sans que l'accès aux abris ne constitue un véritable enjeu (« *It is more likely [that humans and hyenas] responded opportunistically to the prospect of clean, empty shelters of suitable dimensions and setting. Each would have avoided caves already taken up by predators, the cheapest strategy in a landscape full of holes* », Stiner, 1994, p. 152).

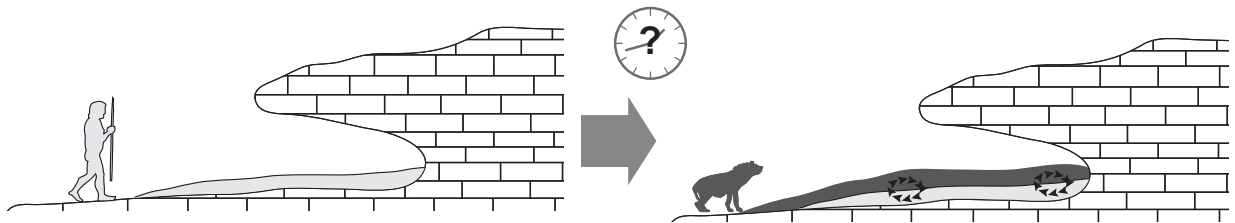
Hommes et hyènes ne recherchent pas forcément les mêmes cavités, en termes de hauteur de plafond notamment. À Moscerini et à Guattari, les groupes humains et les hyènes n'ont pas occupé les mêmes parties de la grotte (Stiner, op. cit.). Cependant, même dans le cas d'une telle ségrégation des espaces à l'échelle de la cavité, la cohabitation d'un clan d'hyènes et d'un groupe humain dans une même cavité semble peu probable. La pression de compétition interspécifique pour l'accès aux abris ne doit pas être négligée, même dans le cas où ce ne sont pas les mêmes parties d'une grotte qui sont au final occupées.

Si certains vestiges sont indéniablement corrélables à une activité humaine (éléments lithiques taillés, stries de découpe), la découverte dans un repaire d'indices de fréquentation humaine n'est pourtant pas une preuve directe d'une occupation des lieux par un groupe de préhistoriques. Le charognage ou le chapardage par les hyènes d'une proie déjà abattue

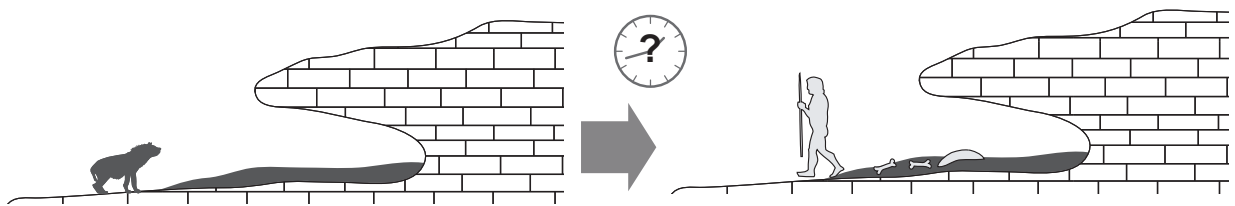
a) Occupations locus différents + remaniements



b) Occupations même locus + remaniements



c) Occupation (hyènes) + brefs passages (hommes)



d) Occupations sites différents + chapardage/charognage

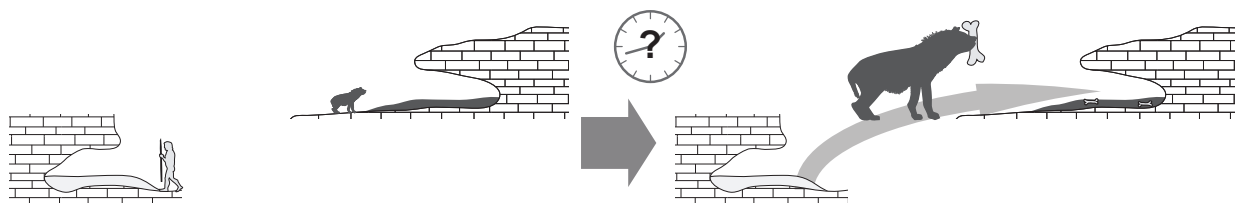


Fig. IV.72 : Principaux scénarios proposés pour expliquer la présence d'indices de fréquentation humaine dans un repaire d'hyènes. Le facteur temps (représenté par l'horloge, au centre) est rarement apprécié et, en conséquence, une rencontre ne peut jamais être démontrée. Plus de détails sont fournis dans le texte.

et traitée par les hommes peut expliquer la présence d'ossements portant des stries de découpe (Costamagno *et al.*, 2005). Dans ces mêmes conditions, des vestiges lithiques pourraient également être apportés dans un repaire, dans le cas par exemple où des fragments de pointes de projectiles seraient encore enchâssés dans la chair des proies des groupes humains.

Ce charognage peut tout autant avoir lieu sur des sites d'abattage, de boucherie ou même d'habitat. Les sites anthropiques ne sont d'ailleurs presque jamais exempts de traces d'activité des carnivores (Chase *et al.*, 1994), mais il est souvent délicat de distinguer si ces traces résultent de l'action des hyènes ou d'autres carnivores.

Les pièces osseuses portant à la fois des traces de l'activité humaine et des traces de l'action des carnivores existent, mais établir la succession (par superposition des traces) est rarement possible. À Bois Roche, Bourdillat (2008) décrit deux restes portant des traces de dents superposées à des stries de découpe, ce qui supporte l'idée d'un chapardage par l'Hyène d'ossements de proies au péalable traitées par des hommes. Le même type de pièces a également été identifié aux Rochers de Villeneuve (Beauval, 2005, comm. pers.). Dans ce type de scénario, aucune rencontre n'a lieu dans le repaire, mais peut-être en d'autres endroits (sites anthropiques).

Outre l'ensemble des contaminations du stock faunique dû au charognage par les hyènes dans les sites anthropiques, on peut imaginer toute une série de scénarios accidentels ou exceptionnels qui, à eux seuls, peuvent expliquer la présence de quelques pièces lithiques (e.g. chute d'un néandertalien portant sur lui quelques outils lithiques dans un aven occupé par l'Hyène).

Des indices de fréquentation humaine peuvent se retrouver mélangés aux restes d'une tanière sous l'action de processus post-dépôt, sans qu'aucune occupation humaine de la cavité ne soit nécessaire. Par exemple, l'ensemble lithique trouvé en association avec le repaire d'hyène de Bois Roche provient clairement de remaniements de matériel d'autres *locii* (Villa et Soressi, 2000) et c'est peut-être également le cas pour Artenac (couche 10, Delagnes *et al.*, 1999). Villa et Soressi (op. cit.) proposent une méthodologie pour distinguer un assemblage lithique remanié par une coulée (sectionnement des chaînes opératoires, arêtes émoussées...). Ce type de mélange de matériels issus de *locii* différents n'est pas toujours aisément repérable. Par exemple, les tranchants de silex ne sont pas forcément usés ou cassés dans le cas d'une coulée de solifluxion (Texier, 2000, 2009).

De cette revue des données et modèles, il apparaît qu'une diversité importante de situations passées se cache derrière une même catégorie d'indices, dits « de fréquentation humaine » (Brugal et Jaubert, 1991). La Fig. IV.72 résume les quatre grands scénarios décrits précédemment qui permettent d'expliquer le plus souvent la présence d'indices de fréquentation humaine dans les repaires d'hyènes.

La distinction de ces modèles interprétatifs est parfois possible sur le matériel fossile. Une meilleure compréhension des indices de fréquentation humaine peut être apportée par l'analyse conjointe des ensembles lithiques et fauniques dans une perspective taphonomique, en incluant les données spatiales (e.g. Chapitre IV.1 et Chapitre IV.3) mais également les études géoarchéologiques (ce qui fût impossible pour les deux sites de notre étude). Les données acquises sur Camiac et la Chauverie tendent à attribuer les traces d'activité humaine aux modèles b (Camiac ensemble lithique) et c (Camiac ensemble osseux, Chauverie, voire a+c pour ce dernier).

Cependant, l'étude des interactions et des rencontres entre hommes et hyènes est particulièrement délicate car elle repose sur des échantillons numériquement faibles dans la grande majorité des cas (Brugal et Jaubert, 1991) et, surtout, parce qu'elle est fortement dépendante de notre résolution chronologique. Il n'est quasiment jamais possible de démontrer qu'une rencontre entre hommes et hyènes a eu lieu, les occupations d'un même site par les deux prédateurs pouvant être étalées dans le temps.

Le facteur temps, pourtant essentiel, reste souvent inaccessible (Fig. IV.72).

Si aucune réponse formelle ne peut être fournie quant à la fréquence des rencontres hommes - hyènes, un ensemble d'éléments est réuni pour considérer leurs interactions comme potentiellement fortes :

- une contemporanéité stricte sur un même territoire, comme montré par les traces de consommation intra-gilde ;
- des occupations successives des mêmes cavités liées à un intérêt commun pour les mêmes espaces d'habitat ;
- des preuves de charognage.

Ces éléments sont plus consistants pour le Moustérien « PostQuina » (e.g. Rochers de Villeneuve, Camiac, Chauverie, Tournal, Portel, Plumettes ?) mais existent également pour le Protoaurignacien et l'Aurignacien ancien, dans le sud du Bassin aquitain (seulement 2 sites, Brassempouy et Tournal).

5.6 DISCUSSION

L'étude détaillée des sites de la Chauverie et de Camiac, confrontée à l'ensemble des repaires d'hyènes et des sites anthropiques de la transition Paléolithique moyen – supérieur a permis plusieurs observations sur les relations de compétition entre les deux prédateurs :

a) L'étude taphonomique de la faune de Camiac indique que l'abondance du Rhinocéros ne peut pas être expliquée par des biais de collecte, d'analyse ou de taphonomie (Chapitre IV.4). Il est encore difficile de préciser si l'abondance du Rhinocéros reflète un biotope particulier, dans le temps (est-ce une phase particulière à la toute fin du Moustérien ou au Châtelperronien ?) ou dans l'espace* (la Gironde reste peu documentée par rapport à d'autres régions, cf. Chapitre III.2). Camiac fait ainsi figure d'exception comparé à d'autres repaires sub-contemporains. Néanmoins, le Rhinocéros représente environ 20 % des proies dans deux autres repaires (Bourgeois-De-launay, Theillat), mais il n'est pas possible à l'heure actuelle de vérifier que dans ces sites, son abondance n'est pas liée à des problèmes de collecte ou des biais taphonomiques.

b) Pour grande partie, hommes et hyènes chassaient les mêmes gibiers en termes de proies principales, mais le recouvrement de niches n'est jamais total (Fig. IV.73, grandes tendances largement simplifiées).

- Le recouvrement est particulièrement important entre les repaires d'hyènes et les sites du Moustérien final, témoignant d'une compétition interspécifique certainement forte. Cette compétition devait être d'autant plus forte que l'Hyène semble particulièrement abondante à cette période (cf. Partie III).

- Le recouvrement est beaucoup plus faible entre les hyènes et les groupes humains durant les phases anciennes de l'Aurignacien. Dans le sud du Bassin aquitain, hommes et hyènes chassent tous deux bovinés et chevaux. La majorité des sites aurignaciens, situés plus au nord, sont dominés par le Renne, espèce que l'Hyène consomme peu. L'Hyène est, de plus, quasi absente du nord du Bassin aquitain à cette période.

- Pour le Châtelperronien, le recouvrement semble partiel, mais les problèmes d'intégrité stratigraphique des sites anthropiques et d'attribution chronologique des repaires entravent les comparaisons puisque peu de faunes peuvent être attribuées avec certitude à l'époque du Châtelperronien.

c) Les mêmes espèces constituent l'essentiel du spectre consommé par les hommes et les hyènes à la « Transition » (Fig. IV.74, page 266). Cependant, des différences existent entre le spectre de chasse des hyènes et hommes, et également entre les différents groupes humains, et ce pour toutes les périodes. Encore une fois donc, le recouvrement est fort mais non total.

d) Les populations ciblées en termes de structure d'âge par les hommes et les hyènes sont particulièrement semblables pour les trois taxons les plus importants (Bovins, Renne, Cheval). Les profils de mortalité sont quasi systématiquement de type « mortalité catastrophique », mais les échantillons sont souvent trop faibles pour être affirmatif.

e) L'analyse détaillée de la répartition spatiale et des caractéristiques techniques des indices de fréquentation humaine des repaires de Camiac et de la Chauverie a permis de démontrer que ces éléments témoignaient de potentialités importantes de rencontres entre hommes et hyènes. Ces deux sites ne font pas figure d'exceptions et les indices de fréquentation humaine sont en réalité omniprésents dans les repaires d'hyènes à la transition Paléolithique moyen-supérieur. Cependant, la réalité de telles interactions ou rencontres ne peut jamais être totalement démontrée, et seul un faisceau de présomptions permet d'estimer qu'était possible une certaine compétition interspécifique non alimentaire (par interférence ou de combat), exacerbée par un intérêt commun pour les cavités karstiques.

* Il est intéressant de noter que c'est dans cette même région (la Gironde) que, au Magdalénien moyen, se développe préférentiellement un autre taxon steppique, l'antilope Saïga (Delpech, 1983).

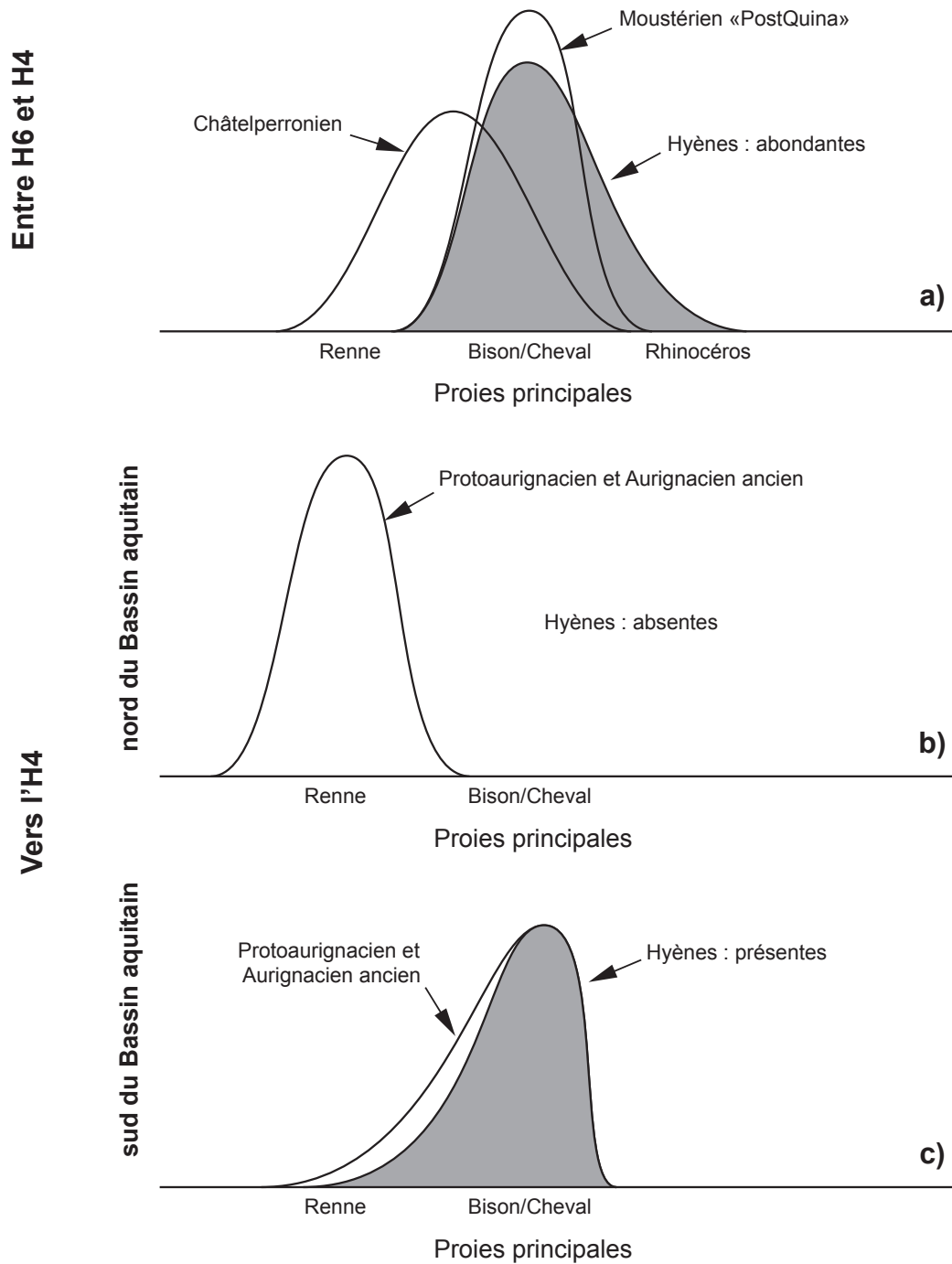


Fig. IV.73 : Représentation schématique simplifiée du recouvrement des niches écologiques (en termes de proies principales) des hyènes (en gris) et des groupes humains (en blanc) pour les deux périodes principales (a : Moustérien « PostQuina » et Châtelperronien ; b : phases anciennes de l'Aurignacien, nord du Bassin aquitain ; c : phases anciennes de l'Aurignacien, sud du Bassin aquitain).

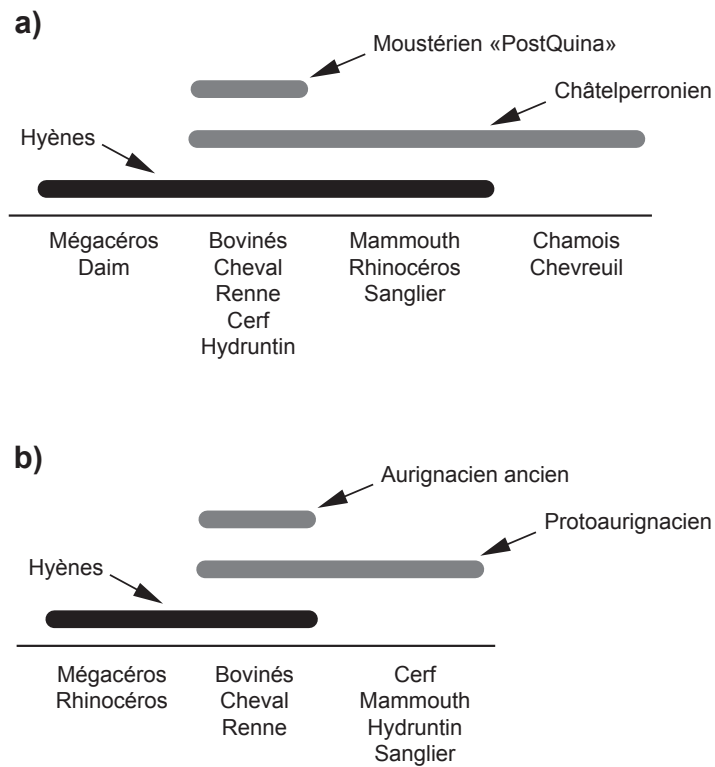


Fig. IV.74 : Représentation schématique du recouvrement des niches écologiques (en termes de spectre des proies) des hyènes (en noir) et des groupes humains (en gris) pour les deux périodes principales (a : Moustérien « PostQuina » et Châtelperronien ; b : phases anciennes de l'Aurignacien). Les grandes tendances sont simplifiées, se reporter au paragraphe 5.3 pour plus de détails.

La compétition interspécifique hommes - hyènes a évolué au cours du temps et diffère selon les espaces géographiques (Fig. IV.73).

Elle était particulièrement importante à la fin du Moustérien, de manière certaine dans le domaine alimentaire, mais peut-être également dans le cadre d'interactions dans les espaces d'habitat communs (les cavités karstiques).

Au Moustérien « PostQuina », les hyènes chassent une plus grande diversité de proies que les hommes. Certains clans d'hyènes ont consommé de façon importante du Rhinocéros, à l'inverse des groupes humains qui semblent avoir délaissé cette proie. L'Hyène semble ainsi avoir exploité des ressources supplémentaires qui ont pu lui conférer un avantage décisif en termes de *fitness* (succès de reproduction), ce qui pourrait expliquer pour partie son abondance à cette période (Chapitre III.2). Ces différences sont peut-être également le reflet d'un partitionnement des niches entre hommes et hyènes.

La compétition interspécifique dans la sphère alimentaire était potentiellement moins importante pour les phases anciennes de l'Aurignacien, car l'Hyène n'occupait alors que les marges du territoire exploité par les hommes et n'entrait en compétition qu'avec une partie des groupes humains (au sud du Bassin aquitain).

Le cas du Châtelperronien n'est que difficilement discutable du fait de la qualité et la quantité des données actuellement disponibles.

Malgré un recouvrement fort des niches écologiques entre hommes et hyènes (et donc une compétition interspécifique potentiellement importante), des différences, bien que faibles, existent pour toutes les périodes entre les niches des deux prédateurs. Ces résultats sont cohérents avec le principe d'exclusion compétitive qui prévoit que deux espèces ne peuvent cohabiter si leurs niches écologiques sont strictement identiques (Ramade, 1994). Ceci pourrait expliquer la longue cohabitation entre néandertaliens et hyènes à la fin du Moustérien (60 à 43 ka cal. BP), lorsqu'un environnement à riche biomasse d'Ongulés se développe.

PARTIE V

EXTENSION À L'EUROPE DE L'OUEST

CHAPITRE V.1 PALÉODÉMOGRAPHIE DES HYÈNES EN EUROPE DE L'OUEST

1.1 L'ENJEU EUROPÉEN

Les dynamiques écologiques identifiées en Partie III (démographie des hyènes, biomasse d'Ongulés) et en Partie IV (compétition interspécifique, interactions) offrent une image relativement précise de l'histoire des peuplements du Sud-Ouest de la France. Cependant, ce que ces reconstructions paléoécologiques nous apprennent sur la problématique de la disparition des néandertaliens ne peut être appréhendé que si ces données régionales sont confrontées à celles d'autres espaces européens. De manière à permettre une meilleure compréhension de l'histoire des peuplements humains et animaux, les données acquises sur le Sud-Ouest de la France seront ici confrontées aux estimations paléodémographiques des populations d'hyènes d'autres régions d'Europe de l'Ouest.

Il est intéressant de noter que l'abondance des hyènes au MIS 3, phénomène parfois dénommé « épisode à hyènes » dans le Sud-Ouest de la France, a également été remarquée dans d'autres pays, notamment en Angleterre (Turner, 1981 ; Carrant et Jacobi, 2011 ; White et Pettitt, 2011) et en Espagne (Altuna, 1972 ; Straus, 1982 ; Arbizu Senosiain *et al.*, 2005).

« As at Pin Hole, many of these faunas appear largely to have been accumulated by spotted hyaena. Spotted hyaenas appear to have been extremely abundant during this period and radiocarbon dates indicate their local presence from before 52 ka ago until about 27 ka ago. »

Carrant et Jacobi, 2011, p. 172

« La hiena de las cavernas es muy frecuente y abunda especialmente durante el Würm. En algunas cuevas los acúmulos de estas hienas son muy importantes. »

Altuna, 1972, p. 289

« One characteristic of MIS3 Britain is the abundance of hyaenas. »

White et Pettitt, 2011, p. 23

À l'instar de ce qui a été réalisé pour le Sud-Ouest de la France, la paléodémographie des hyènes sera ici estimée pour plusieurs régions européennes (Fig. V.1) :

- les îles britanniques (Royaume-Uni et Irlande) ;
- la moitié est de la France (Nord, Nord-Est et Sud-Est, principauté de Monaco incluse) ;
- la Belgique ;
- la péninsule italienne ;
- la péninsule Ibérique (Espagne, Gibraltar, Portugal).

Pour ces zones, seuls les sites à hyènes ont été inventoriés, ce qui ne permettra pas de corriger les estimations paléodémographiques pour les biais de recherche et de datations comme cela a été effectué pour le Sud-Ouest de la France en exploitant la base de données des sites anthropiques. L'application de l'équation de Surovell et collaborateurs (2009) permettra néanmoins de prendre en compte l'impact du biais taphonomique sur ces estimations, au moins d'un point de vue théorique.

Les données sont présentées selon les mêmes conventions graphiques qu'en Chapitre III.2.



Fig. V.1 : Carte de répartition des sites à hyènes en Europe de l'Ouest, pour les pays intégrés dans la base de données « paléodémographie ». L'aire grisée délimite la zone dont l'analyse paléodémographique a déjà été réalisée dans la Partie III (Sud-Ouest de la France).

1.2 ÎLES BRITANNIQUES (ROYAUME-UNI, IRLANDE)

Les îles britanniques présentent deux avantages majeurs dans l'étude des populations d'hyènes :

a) La présence humaine est très discrète avant le MIS 2, voire inexistante pour les MIS 5 et 4 (White et Pettitt, 2011). Le registre paléontologique a ainsi enregistré des phases de peuplement animal pendant lesquelles la compétition interspécifique entre hommes et hyènes n'a pu que jouer un rôle très limité dans la paléodémographie des hyènes.

b) La position chronologique des différents gisements a été précisée ces dernières années par l'établissement de biozones redéfinies (ou « MAZ », Mammal assemblage zones ; Carrant et Jabobi, 2001, 2011) et par l'obtention de nouvelles datations absolues, jugées plus fiables (C14 par ultrafiltration), sur une grande partie des gisements (Jacobi *et al.*, 1998, 2006, 2009 ; Higham *et al.*, 2006 ; Jacobi et Higham, 2008).

Ces avantages sont pourtant nuancés par l'historique des recherches en Grande-Bretagne puisque l'essentiel des découvertes et des fouilles ont été réalisées anciennement, au XVIII^e siècle ou au début du XIX^e, ne laissant derrière elles qu'une maigre documentation (White et Pettitt, 2011).

En conséquence, les descriptions stratigraphiques précises sont peu fréquentes et les analyses taphonomiques des ensembles osseux particulièrement rares. L'obtention de nombreuses datations absolues sur des éléments isolés permet cependant de reconstituer une certaine chronologie pour de nombreux sites. Afin de prendre en compte cette singularité du registre paléontologique britannique, seules les datations absolues parfaitement corrélables avec l'occupation des cavités par les hyènes ont été intégrées dans les modèles bayésiens, c'est-à-dire les datations directes sur des restes d'hyènes ou des ossements rognés (en noir sur les Fig. V.5, Fig. V.7 et Fig. V.10).

À l'exception d'un site en Irlande (Castlepook, région « Ir » pour Irlande), les sites se concentrent sur deux grands espaces (Fig. V.2) :

- région « UK1 », Sud-Ouest de l'Angleterre et Sud du Pays de Galles ;

- région « UK2 », Nord et Est de l'Angleterre et Nord du Pays de Galles.

« It is clear that the British Middle Palaeolithic was 'discovered too early for its own good' (Roe 1981, pp. 80, 175). [...] the results of the early excavations have left a scattered, biased and partial record of what once existed. »

White et Pettitt, 2011, p. 64



Fig. V.2 : Carte de répartition des sites à hyènes dans les îles britanniques, avec (cercles gris) ou sans (cercles blancs) éléments de datations. Les pointillés délimitent les différentes régions arbitraires (numérotées UK1, UK2 et Ir) utilisées pour l'analyse paléodémographique.

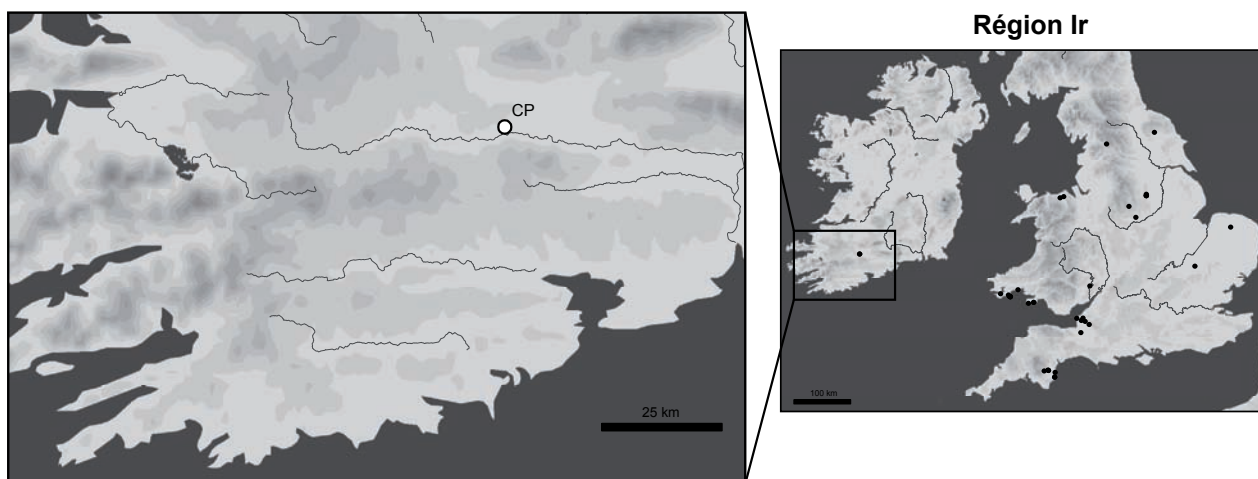


Fig. V.3 : Carte de répartition du site de la région Ir. Cercle clair : site ne contenant que des US P (présence).

Code	Site	Principales références
Bach	Bacon Hole in Gower caves	Currant et Jacobi, 2001, 2011 ; Gilmour <i>et al.</i> , 2007
BenchT	Bench Tunnel Cavern	Turner, 1981 ; Jacobi <i>et al.</i> , 2006
Brix	Brixham cave	Turner, 1981 ; O'Connor, 2000
Bur	Burtle beds	Currant, 2004
Coyg	Coygan Cave ou Coygau	Turner, 1981 ; Currant et Jacobi, 2001 ; Jacobi et Higham, 2011a
DayF	Daylight Rock Fissure	David, 1991 ; Jacobi et Higham, 2011a
Eel	Eel point	Schulting <i>et al.</i> , 2005 ; Jacobi et Higham, 2011a
Goat	Goat's Hole, Paviland in Gower caves	David, 1991 ; Jacobi et Higham, 2008
Joint	Joint Mitnor Cave	Turner, 1981 ; Currant et Jacobi, 2001, 2011
KentC	Kent's Cavern	Turner, 1981 ; McFarlane et Lundberg, 2005 ; Lundberg et McFarlane, 2007 ; Jacobi <i>et al.</i> , 2006 ; Jacobi et Higham, 2011a
KingA	King Arthur's Cave	Turner, 1981 ; Barton, 1995
Lev	Levaton	Turner, 1981
LitHoy	Little Hoyle (in Wales)	Rae <i>et al.</i> , 1987 ; Hedges <i>et al.</i> , 1993
Nanna	Nanna's Cave	Jacobi et Higham, 2011a
OgYY	Ogof-yr-Ychen	David, 1991 ; Schulting <i>et al.</i> , 2005 ; Jacobi et Higham, 2011a
Pick	Picken's Hole	Turner, 1981 ; Jacobi, 2004 ; Jacobi <i>et al.</i> , 2009
Pott	Potter's Cave	David, 1991 ; Jacobi et Higham, 2011a
PrioF	Priory Farm Cave	David, 1991 ; Jacobi et Higham, 2011a
SandF	Sandford	Turner, 1981 ; Weinstock, 2002 ; Currant, 2004
SoldH	Soldier's Hole	Turner, 1981 ; Currant et Jacobi, 2001 ; White et Pettitt, 2011
Torn	Tornewton	Turner, 1981 ; Gilmour <i>et al.</i> , 2007 ; Currant et Jacobi, 2011
Uph	Uphill	Turner, 1981 ; Jacobi, 2004 ; Jacobi <i>et al.</i> , 2006
WookH	Wookey Hole, Hyaena den	Tratman <i>et al.</i> , 1971 ; Turner, 1981 ; Jacobi et Hawkes, 1993 ; Jacobi <i>et al.</i> , 2006
CP	Castelpook	Woodman <i>et al.</i> , 1997

Tabl. V.1 : Liste des sites à hyènes des régions Ir (Castelpook) et UK1 (autres sites) avec des éléments de datations.

Régions UK1 et Ir

La région UK1 inclut 23 sites (Tabl. V.1, Fig. V.4) ayant livré 12 US R et 13 US P (Fig. V.5, Fig. V.7, Fig. V.6, Fig. V.8). Les repaires d'hyènes sont abondants et, pour la plupart, datés du MIS 3 (Pin Hole MAZ). Un bon nombre d'ensembles classifiés en US P, comme Bacon Hole, sont probablement des repaires d'hyènes, mais l'absence de caractérisations taphonomiques précises empêche de les intégrer en tant qu'US R (ils ne remplissent pas les critères pré-établis, cf. Chapitre II.2).

La région Ir n'inclut que le site de Castelpook (Fig. V.3) qui a livré 2 US classifiées comme P (Fig. V.7, Fig. V.8). Il s'agit encore une fois de repaires d'hyènes potentiels, mal caractérisés d'un point de vue taphonomique.



Fig. V.4 : Carte de répartition des sites de la région UK1. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaire). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

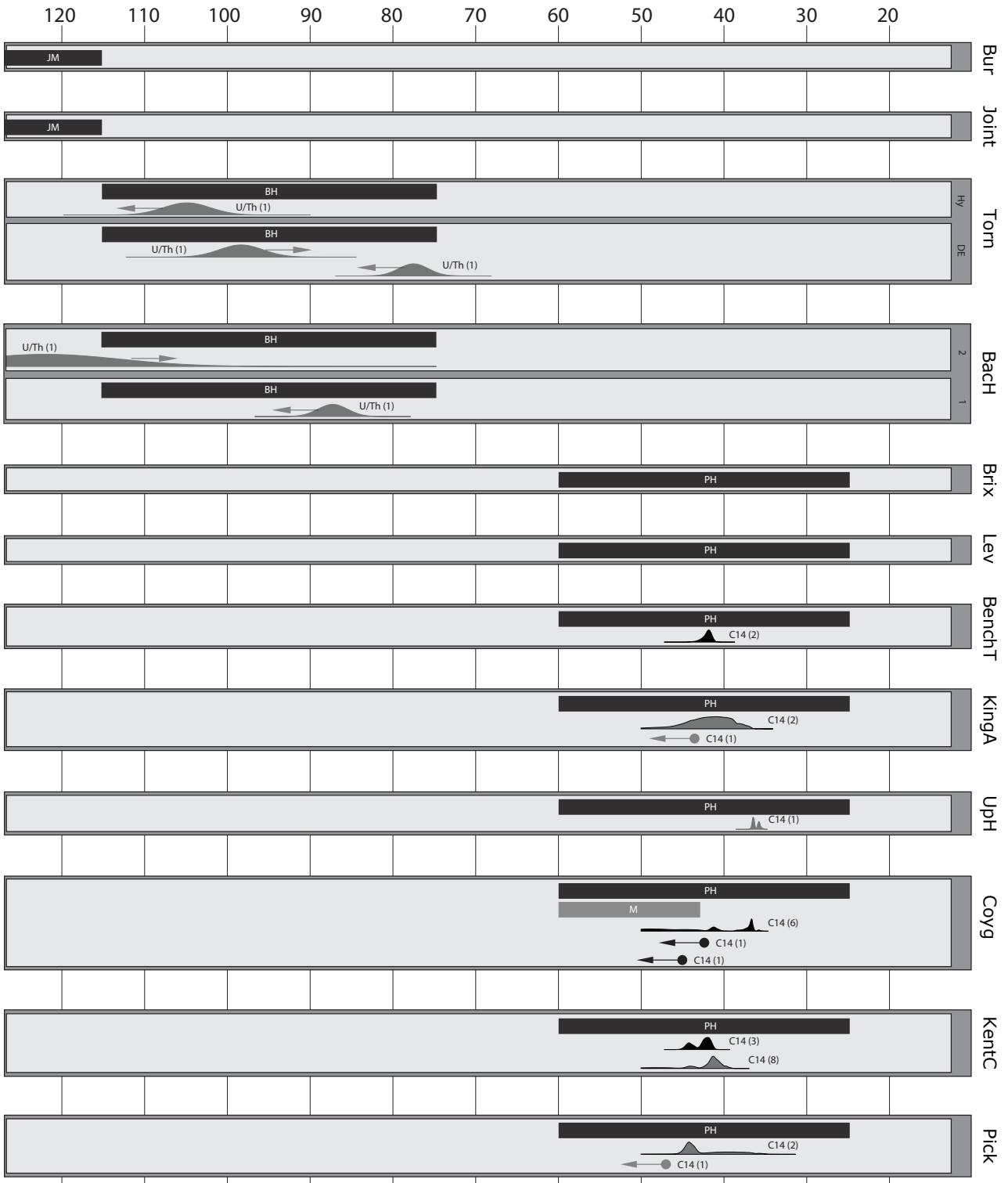


Fig. V.5 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région UK1, partie 1/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Biozones : JM = Joint Mitnor MAZ ; BH = Bacon Hole MAZ ; PH = Pin Hole MAZ. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

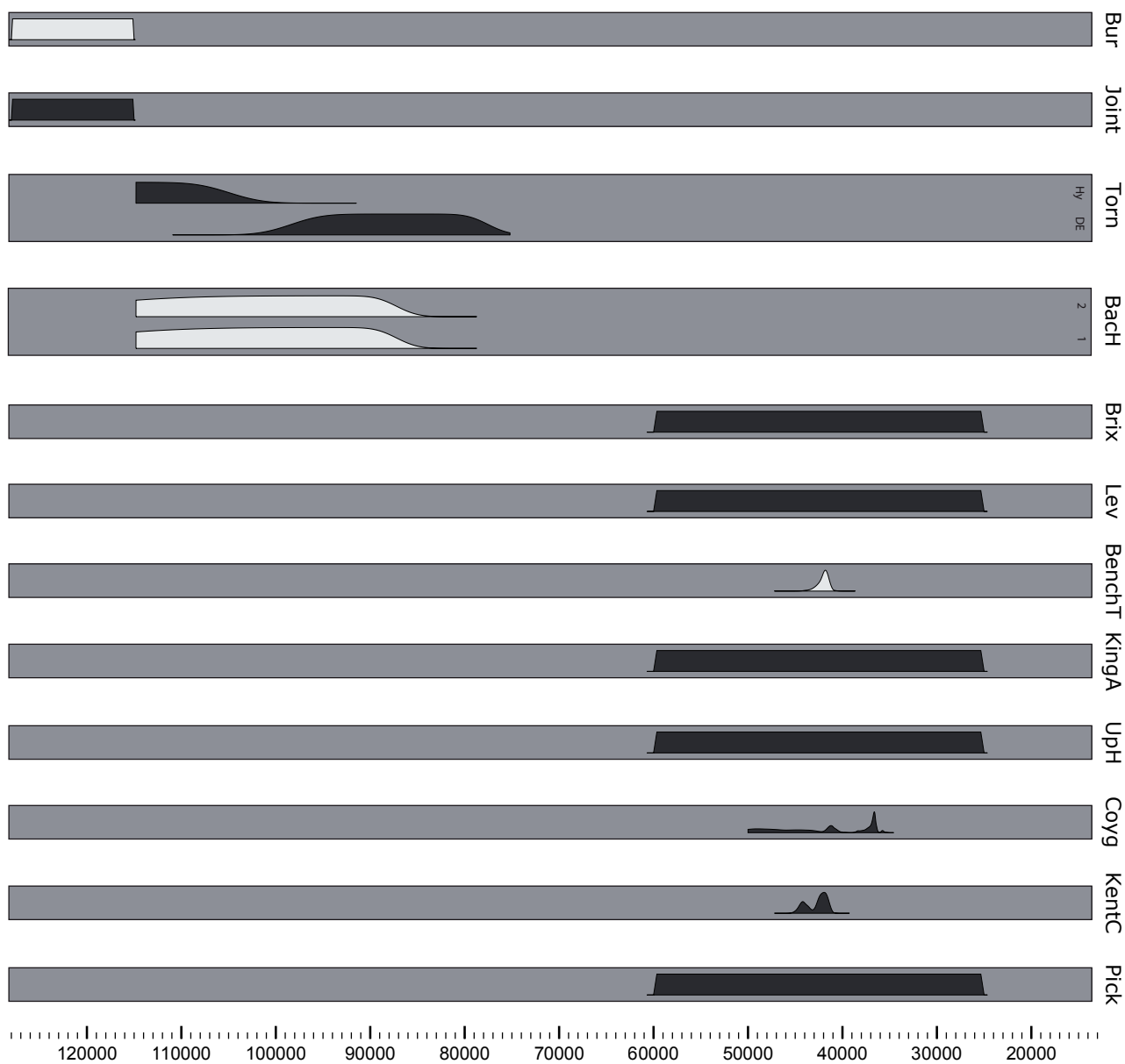


Fig. V.6 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région UK1, partie 1/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.

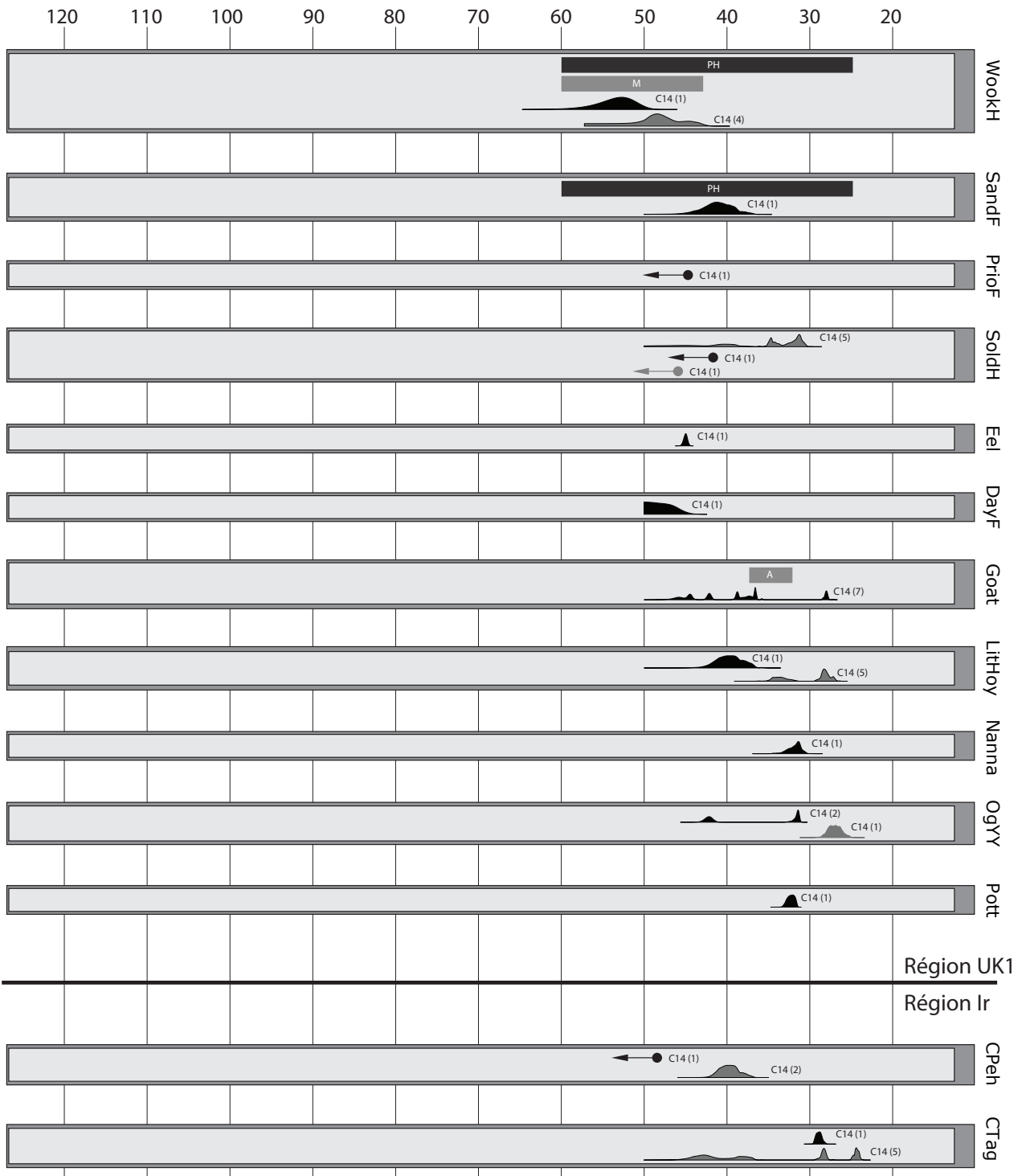


Fig. V.7 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région UK1, partie 2/2, et la région Ir, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Biozones : PH = Pin Hole MAZ. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

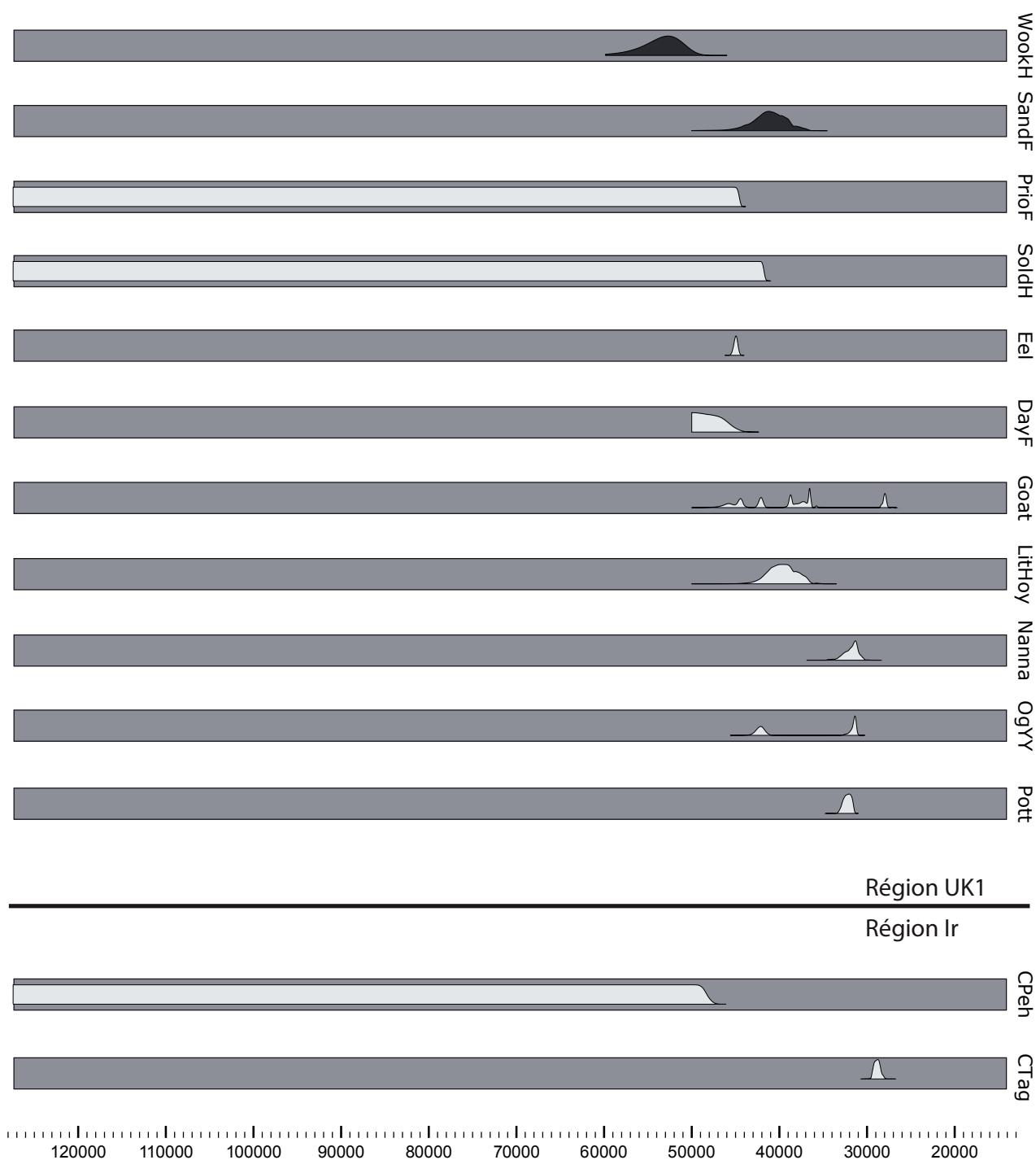
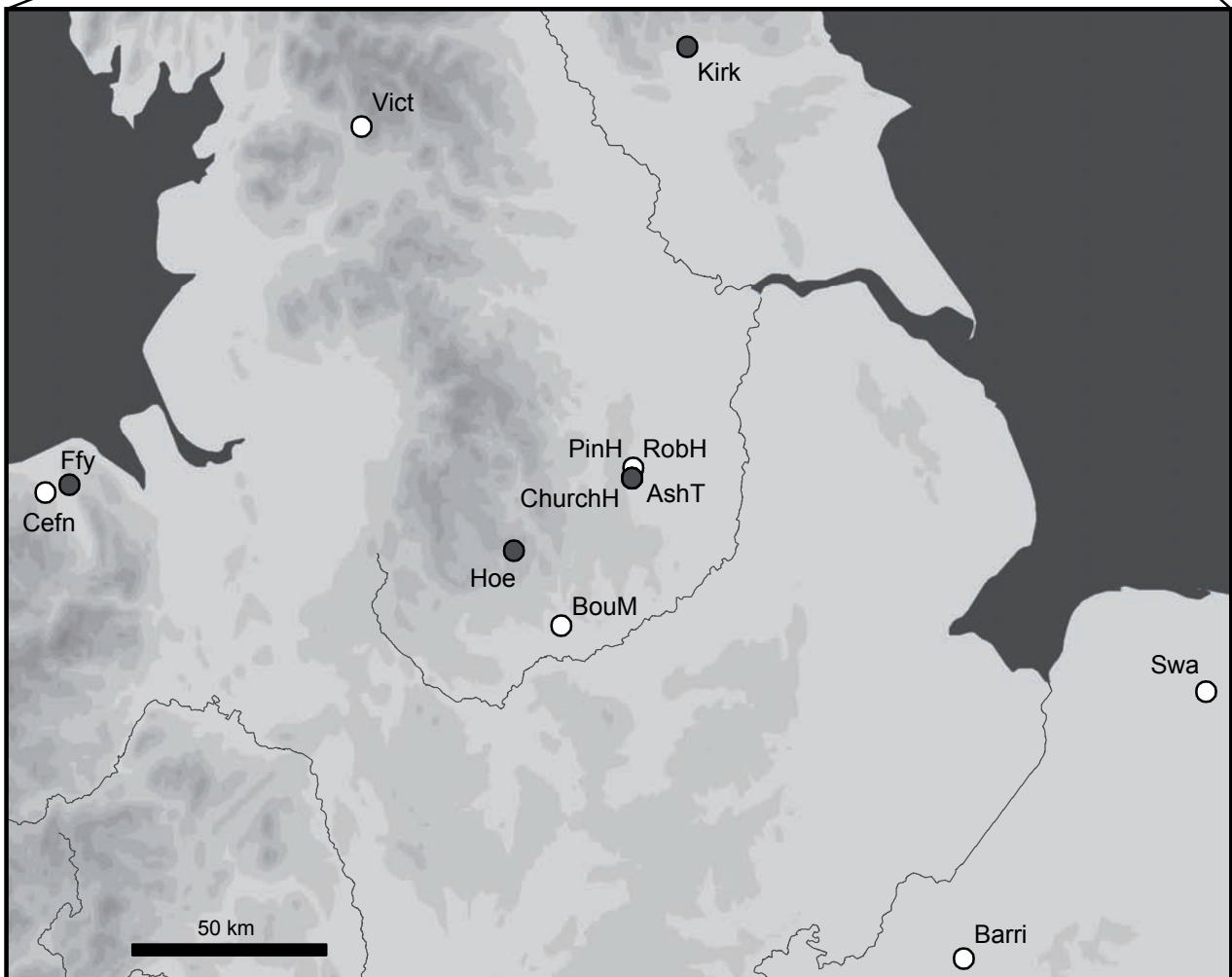


Fig. V.8 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région UK1, partie 2/2, et la région Ir. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.

Région UK2



Sites avec éléments de datations : ● R ○ P

Fig. V.9 : Carte de répartition des sites de la région UK2. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaire). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Région UK2

La région UK2 est également riche en repaires d'hyènes. Elle contient 12 sites (Tabl. V.2, Fig. V.9), 6 US R et 6 US P, tous datés soit du MIS 5 soit du MIS 3 (Fig. V.10, Fig. V.11). Ash tree cave, Church Hole, Pin Hole et Robin Hood font partie d'un même complexe de grottes le long d'une gorge calcaire dénommée « Creswell Crags ».

Code	Site	Principales références
AshT	Ash tree cave	Currant et Jacobi, 2001 ; Jacobi <i>et al.</i> , 2006, 2009
Barri	Barrington beds (graviers de)	Turner, 1981
BouM	Boulton Moor, Beeston Terrace	Lewis <i>et al.</i> , 2011
Cefn	Cefn-Yr-Ogof ou Cefn Rocks	Jacobi et Higham, 2011a
ChurchH	Church Hole in Creswell Crags	Turner, 1981 ; White et Pettitt, 2011
Ffy	Ffynnon Beuno	Turner, 1981 ; David, 1991
Hoe	Hoe grange	Turner, 1981 ; Lewis <i>et al.</i> , 2011
Kirk	Kirkdale	Turner, 1981 ; McFarlane et Ford, 1998
PinH	Pin Hole in Creswell Crags	Turner, 1981 ; Currant et Jacobi, 2001, 2011 ; Jacobi <i>et al.</i> , 2006 ; Jacobi et Higham, 2011a
RobH	Robin Hood in Creswell Crags	Turner, 1981 ; Charles et Jacobi, 1994 ; Currant et Jacobi, 2001 ; Jacobi <i>et al.</i> , 2006 ; Jacobi et Higham, 2011a
Swa	Swanton Morley	Coxon <i>et al.</i> , 1980
Vict	Victoria Cave	Gilmour <i>et al.</i> , 2007
CP	Castelpook	Woodman <i>et al.</i> , 1997

Tabl. V.2 : Liste des sites à hyènes de la région UK2 avec des éléments de datations.

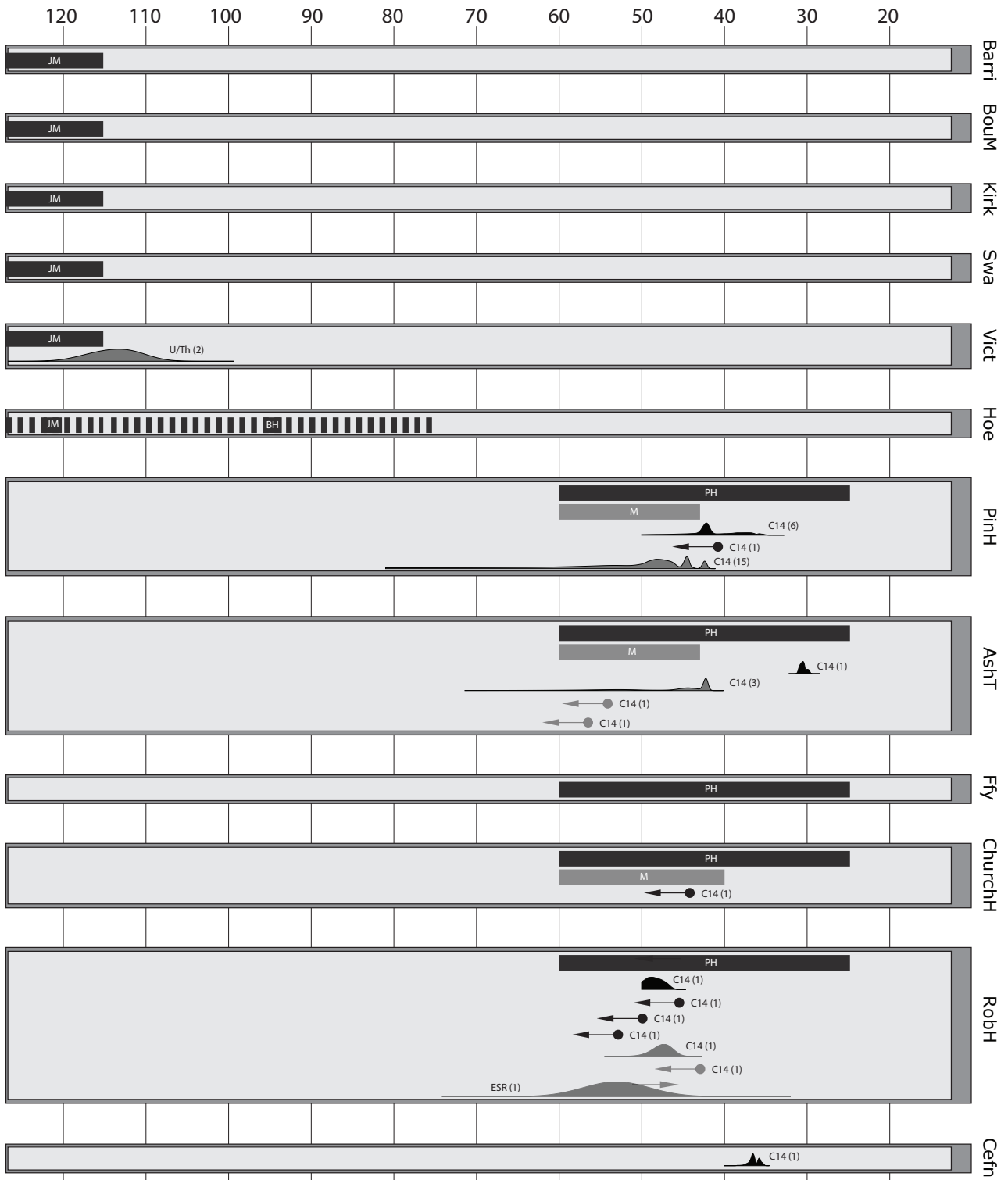


Fig. V.10 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région UK2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Biozones : JM = Joint Mitnor MAZ ; BH = Bacon Hole MAZ ; PH = Pin Hole MAZ. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

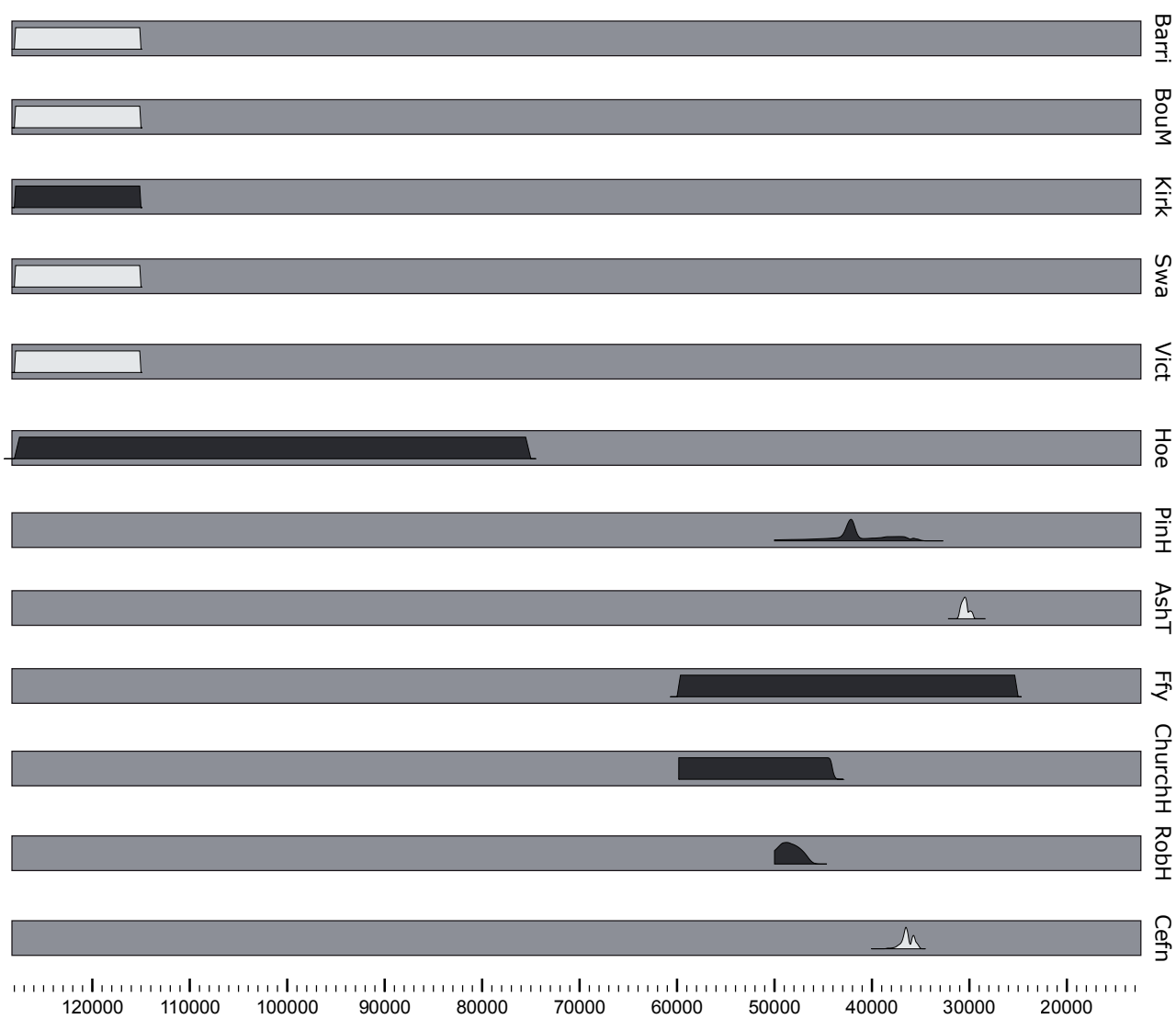


Fig. V.11 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région UK2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.

Distributions sommées

La Fig. V.12 présente les distributions de probabilités sommées d'US R et d'US P pour chaque région. Dans les trois régions, les sites sont abondants au MIS 3, entre 60 et 30 ka cal. BP. Dans la région UK2, un certain nombre d'ensemble sont attribués à la Joint Mitnor MAZ, soit au MIS 5e.

Quand l'ensemble des US est additionné pour toutes les îles britanniques, les repaires d'hyènes semblent nettement plus abondants au MIS 3 entre 60 et 35 ka cal. BP (Fig. V.13). Les US P montrent une répartition similaire, à l'exception d'une présence plus marquée au début du MIS 5. Les répartitions corrigées par équation théorique (Fig. V.13, c et d) modifient légèrement cette vision, en augmentant les US attribuées au MIS 5, plus anciennes et donc théoriquement plus à même d'être détruites par des processus post dépôt. L'Hyène peut cependant être considérée comme absente au MIS 4, même en distribution corrigée : les probabilités sommées entre 75 et 60 ka cal. BP

sont nulles pour les US R, et faibles pour les US P (où elles ne reflètent que les incertitudes de datations importantes sur 3 sites : Castelpook, Piory Farm cave et Soldier's Hole). D'une manière générale, les sites paléontologiques sont relativement rares au MIS 4 en Grande-Bretagne. Durant cette période froide, l'avancée des fronts de glaciers a probablement considérablement contraint le peuplement animal (Currant et Jacobi, 2011).

La présence de l'Hyène est avérée au MIS 5 (repaire de Joint Mitnor, Kirkdale, Tornewton, Hoe grange), et était peut-être importante si l'on en croit les distributions corrigées par équation théorique. L'Hyène est extrêmement abondante au MIS 3, et plus particulièrement entre 60 et 40 ka cal. BP, avec 13 repaires avérés (Brixham, Levaton, King Arthur's Cave, Uphill, Coygan, Kent's Cavern, Picken's Hole, Wookey Hole, Sandford, Pin Hole, Ffynnon Beuno, Church Hole, Robin Hood).

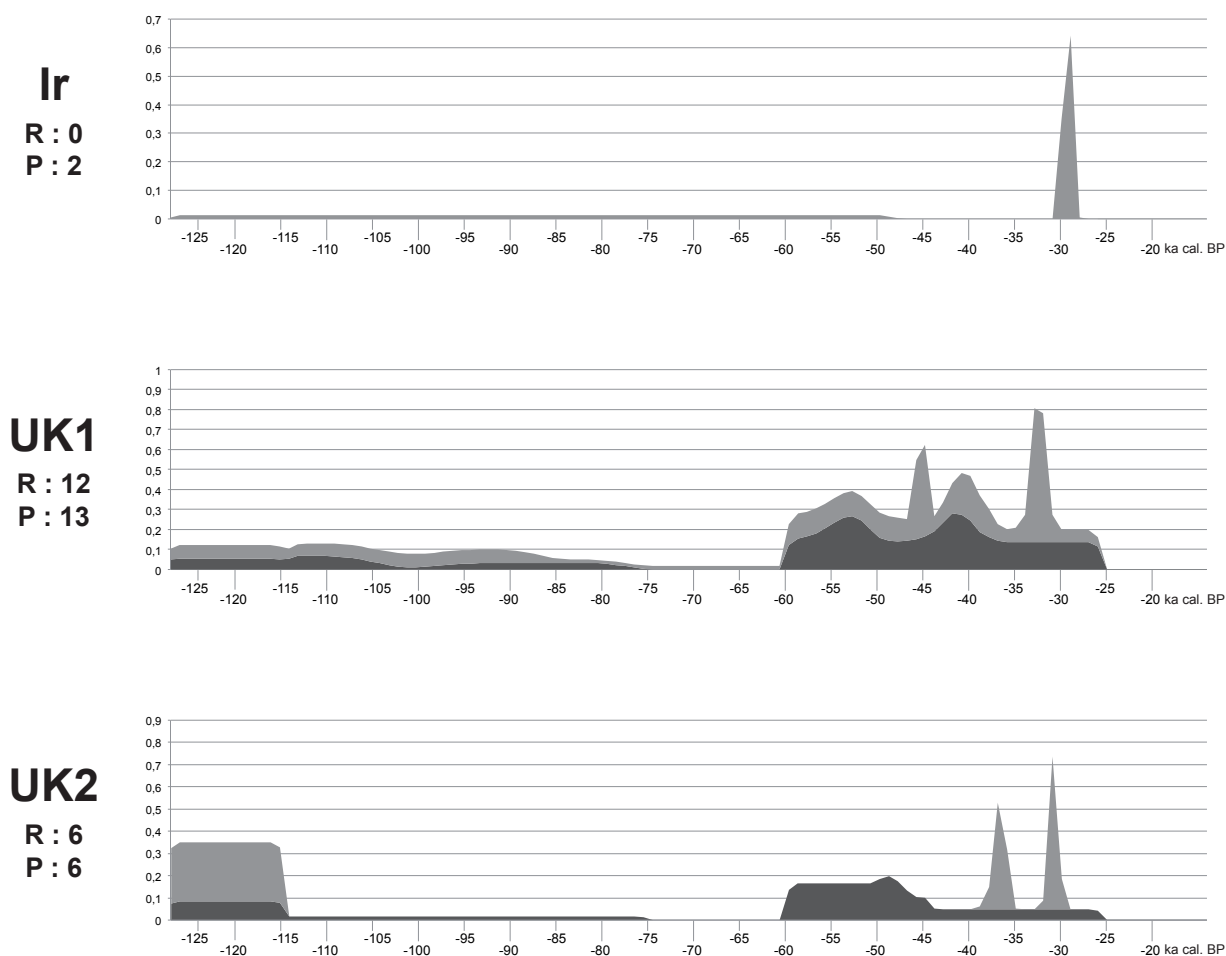


Fig. V.12 : Distributions de probabilités sommées par région (Ir, UK1, UK2) pour les US R (en noir) et P (en gris).

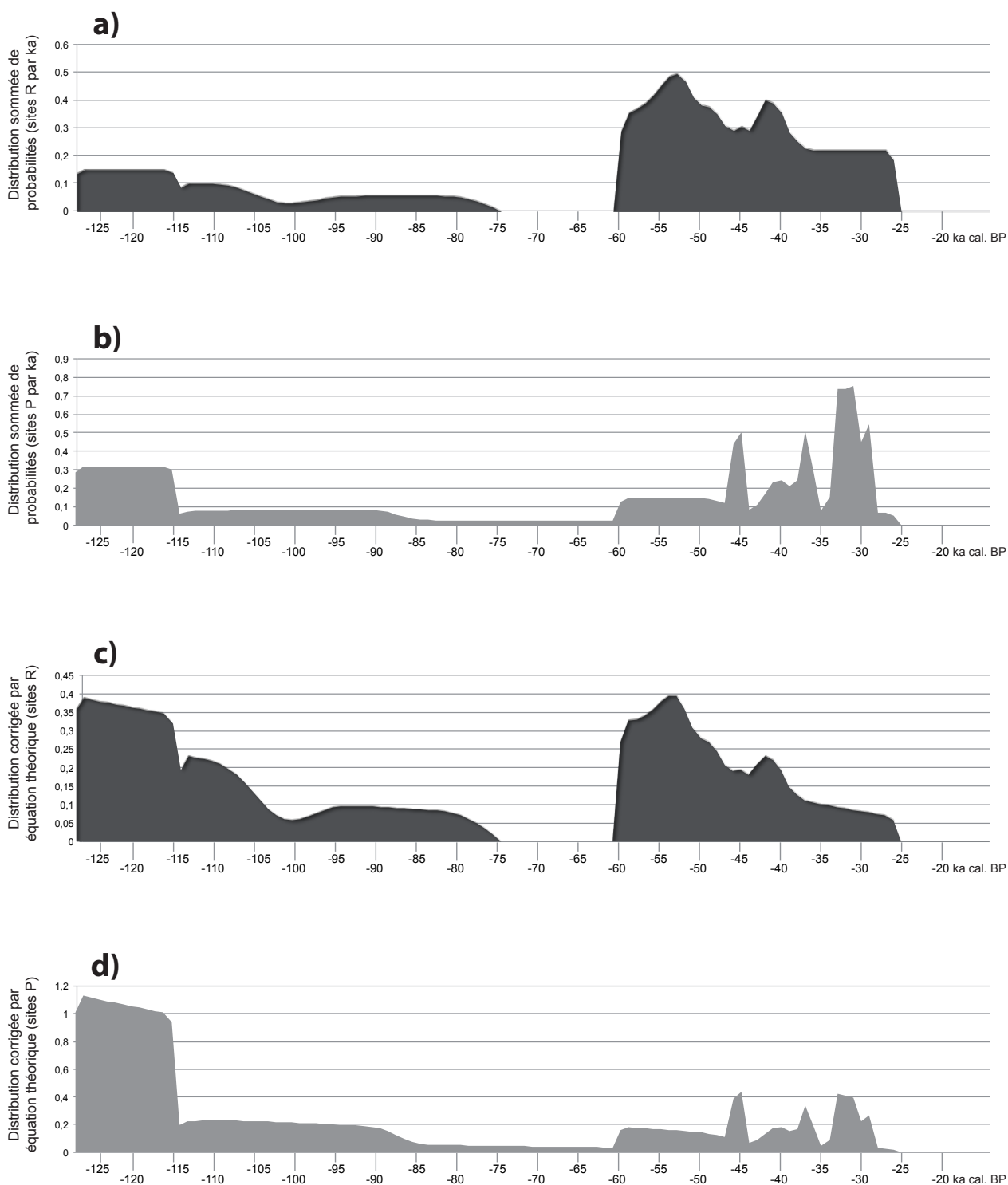


Fig. V.13 : Distributions de probabilités sommées par millénaire pour les îles britanniques pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par l'équation théorique de Surovell et al., 2009.

1.3 BELGIQUE

Sur le territoire belge, les sites à hyènes avec éléments de datations sont concentrés dans une seule et même région, le long de la Meuse et de ses affluents (karst mosan ; Fig. V.14). Les 14 sites avec éléments de datations (Tabl. V.3) ont livré 8 US R et 14 US P (Fig. V.15, Fig. V.16).

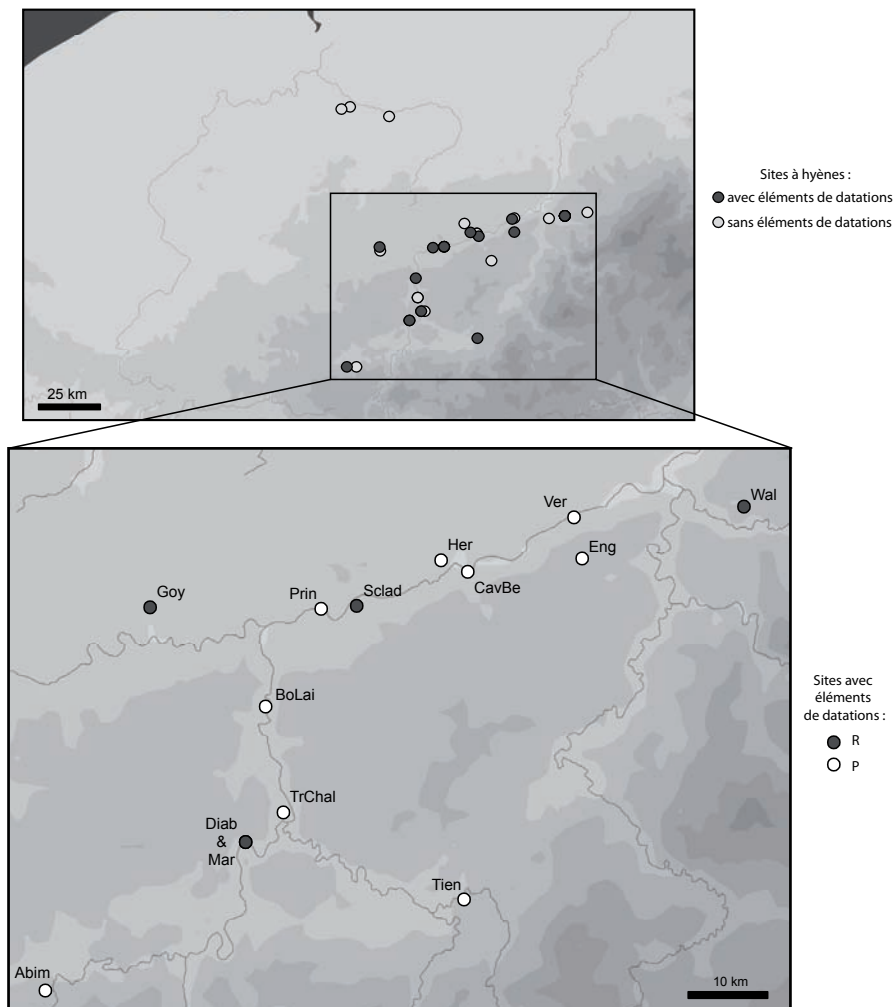


Fig. V.14 : Carte de répartition des sites à hyènes de Belgique. En haut ensemble des sites, avec (cercles gris) ou sans (cercles blancs) éléments de datations. En bas sites avec des éléments de datations ; cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaires) ; cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Code	Site	Principales références
Abim	Abîme (Trou de l')	Pirson <i>et al.</i> , 2009 ; Toussaint <i>et al.</i> , 2010
BoLai	Bois Laiterie	Otte et Straus, 1997
CavBe	Cave (Grotte de la) à Ben-Ahin	Destexhe-Jamotte 1971-73 in Otte, 1979
TrChal	Chaleux (Trou de)	Otte, 1994 ; Stevens <i>et al.</i> , 2009
Diab	Diable (Trou du) ou Hastière (caverne de)	Di Modica, 2005 ; Beke, 2010
Eng	Engihoul	Doudou, 1903 ; Ulrix-Closset, 1975 ; Cordy, 1984
Goy	Goyet 3ème (Caverne)	Germonpré et Sablin, 2001 ; Germonpré, 2004 ; Toussaint, 2006 ; Stevens <i>et al.</i> , 2009 ; Beke, 2010
Her	Hermitage (grotte de l') (ou ermitage)	Ulrix-Closset, 1975 ; di Modica, 2004
Mar	Marie-Jeanne (caverne de) à Hastière	Gautier et de Heinzelin, 1980
Prin	Prince (grotte du) à Marche-Les-Dames	Rahir, 1931 in Otte, 1979
Sclad	Scladina ou Sclayn	Otte <i>et al.</i> , 2001 ; Pirson <i>et al.</i> , 2005 ; Bonjean <i>et al.</i> , 2006, 2009 ; Bourdillat, 2008
Tien	Tiène des Maulins (le)	Groenen et Marée, 2000 ; Groenen, 2004, 2005, 2009
Ver	Verlaine (Grotte de)	Cordy, 1984 ; Dewez, 1987
Wal	Walou (Trou/grotte)	Draily <i>et al.</i> , 2011 ; De Wilde in Draily <i>et al.</i> , 2011

Tabl. V.3 : Liste des sites à hyènes de Belgique avec des éléments de datations.

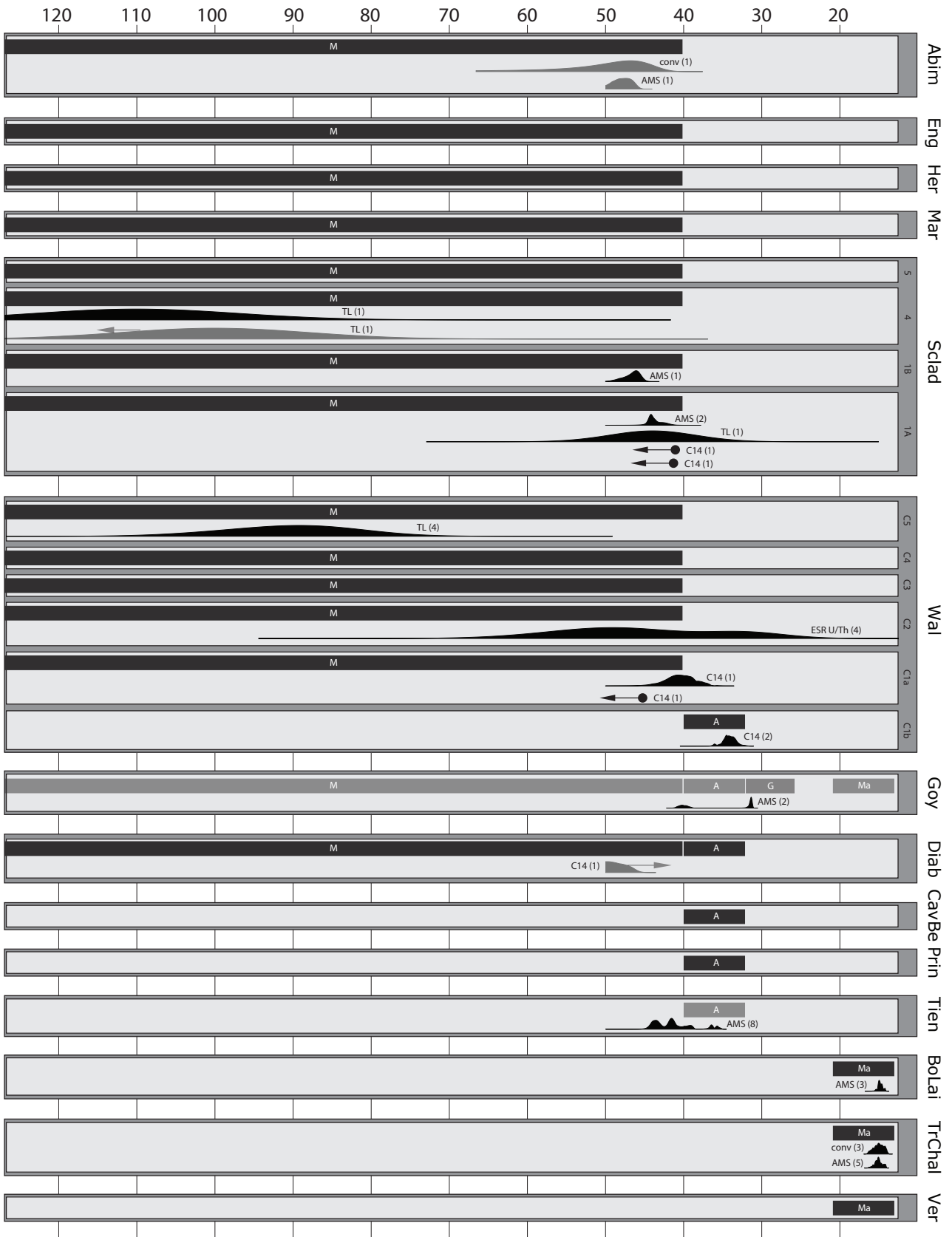


Fig. V.15 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de Belgique, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

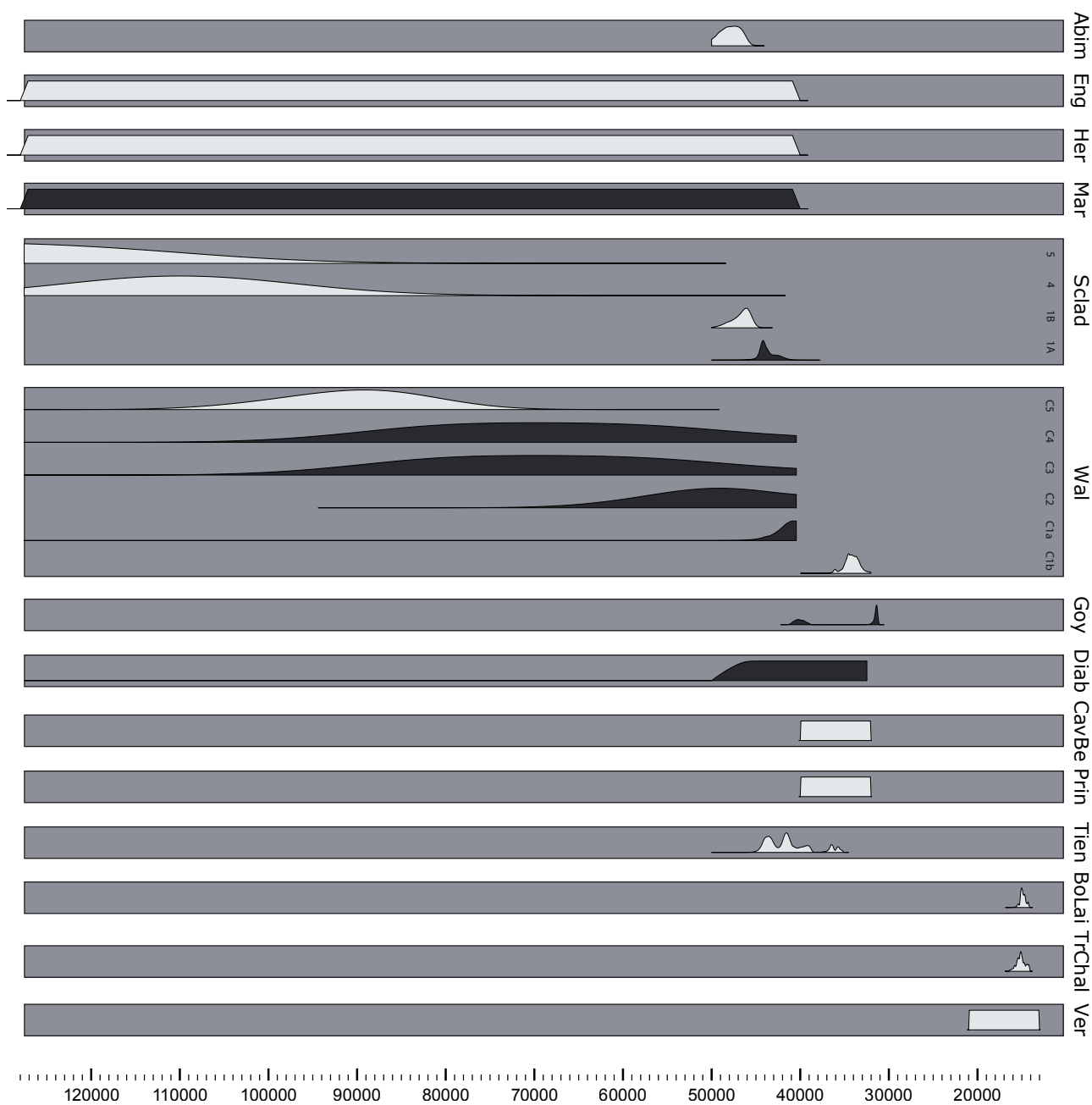


Fig. V.16 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de Belgique. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.

Distributions sommées

La distribution chronologique des US R et P est relativement similaire (Fig. V.17), à l'exception des périodes récentes du Paléolithique supérieur où seules quelques US P sont connues. Ces restes d'hyène retrouvés dans trois sites magdaléniens rappellent les problèmes identifiés dans le Sud-Ouest de la France (Chapitre III.2, 2.6), et sont sûrement imputables à des problèmes de mélanges ou de détermination.

Les sites à hyènes sont extrêmement abondants à la fin du Moustérien, entre 45 et 40 ka cal. BP, en distributions sommées corrigées et non corrigées (Fig. V.18). Pourtant, il est possible que ce « pic » dans les distributions sommées soit en partie causé par la limite de datation du carbone 14. Les sites moustériens antérieurs à 45 ka cal. BP sont nécessairement plus difficilement datés, du fait que leur positionnement chronologique précis au sein du Moustérien repose uniquement sur les datations absolues. Effectivement, la chronologie des sites moustériens ne peut ici être établie ni sur la base d'un découpage archéostratigraphique détaillé (comme pour le Sud-Ouest de la France), ni à partir d'une biozonation fiable des MIS 5 à 3 (comme pour les îles britanniques). Les gisements moustériens sans datations absolues se voient alors attribués dans les modèles bayésiens une distribution de date uniforme entre 128 ka cal. BP et 40 ka cal. BP, un positionnement chronologique particulièrement imprécis.

La résolution chronologique disponible pour le Moustérien biaise donc considérablement les estimations paléodémographiques et elle empêche d'appréhender précisément le peuplement animal de cette région à ces périodes.

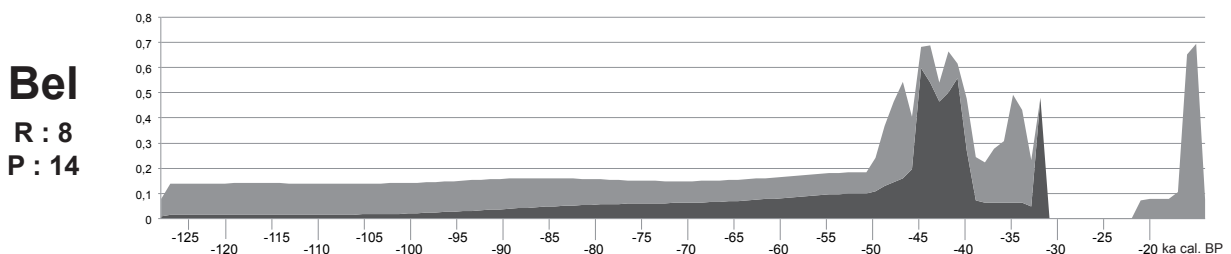


Fig. V.17 : Distributions de probabilités sommées pour les US R (en noir) et P (en gris) de Belgique.

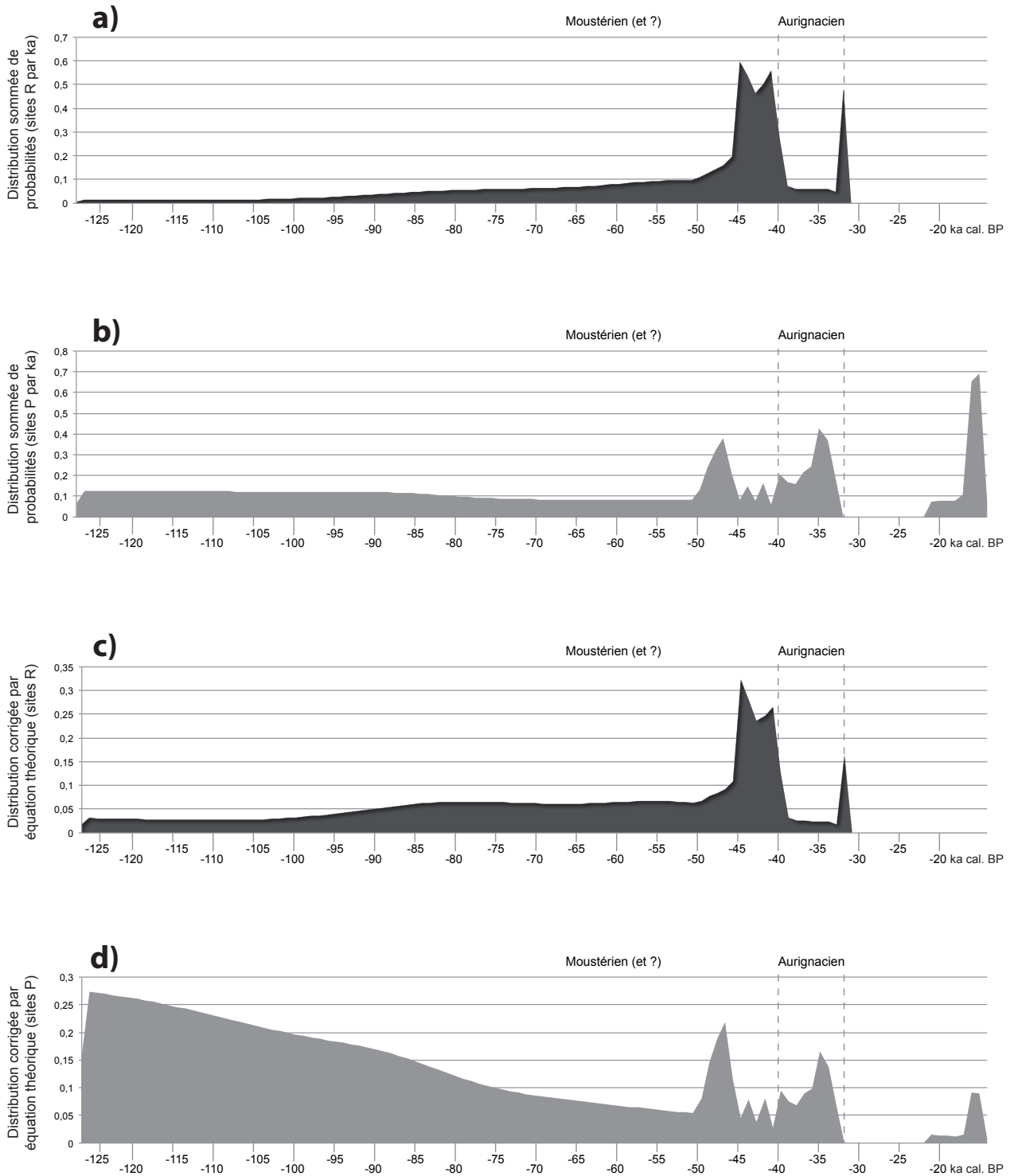


Fig. V.18 : Distributions de probabilités sommées par millénaire pour la Belgique pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par l'équation théorique de Surovell et al., 2009.

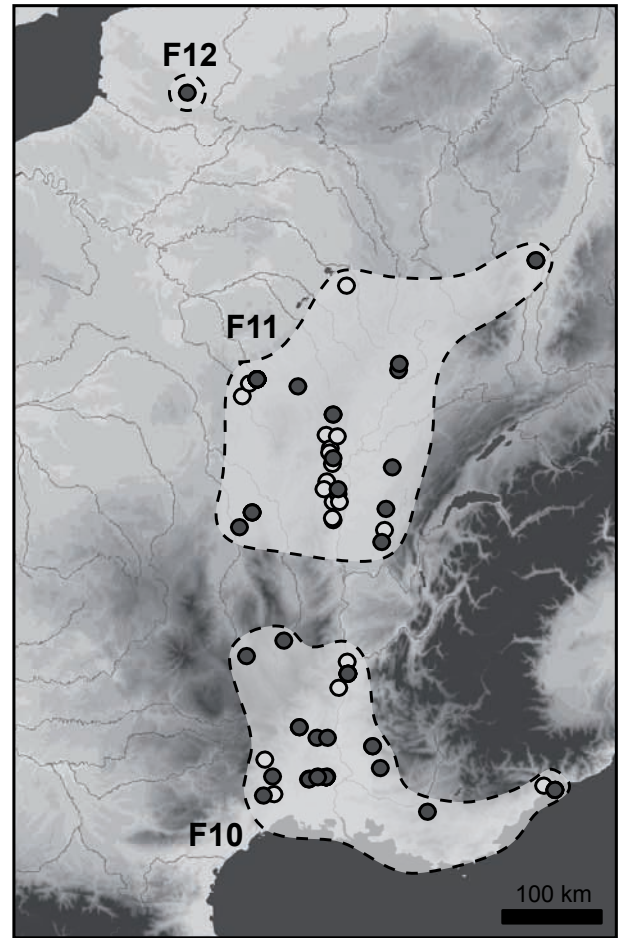
1.4 MOITIÉ EST DE LA FRANCE

Les sites à hyène français, Sud-Ouest exclu, se concentrent dans deux grandes régions géographiques (Fig. V.19) : dans le Sud-Est d'une part (Provence, Principauté de Monaco, vallée du Rhône, sud du Massif Central, région « F10 ») et dans le Centre-Est et Nord-Est d'autre part (Bourgogne, Jura, vallée de la Saône et de l'Yonne, nord du Massif Central, Alsace, région « F11 »). Un seul site à hyène (Hénin-sur-Cojeul) est connu dans le Nord (Nord-Pas-de-Calais, région « F12 »).

Région F10

La région F10 inclut 17 sites (Tabl. V.4, Fig. V.20). Si l'Hyène est fréquemment retrouvée dans les sites archéologiques et paléontologiques (25 US P), relativement peu de datations absolues sont disponibles. Seules deux US ont été ici classifiées comme repaires d'hyènes (Fig. V.21, Fig. V.23, Fig. V.22, Fig. V.24).

Quelques US, bien que témoignant éventuellement d'une occupation des cavités par l'Hyène, ne peuvent pas être considérées comme des US R par manque de données taphonomiques (Calmette, Moula, Observatoire) ou parce qu'elles présentent des caractéristiques taphonomiques particulières. Par exemple, à l'Abri des Pêcheurs, l'action des carnivores est importante, mais potentiellement attribuable au Loup plus qu'à l'Hyène, cette dernière étant de plus représentée uniquement par des individus âgés (Moncel *et al.*, 2008a).



- Sites à hyènes :
- avec éléments de datations
 - sans éléments de datations

Fig. V.19 : Carte de répartition des sites à hyènes dans la moitié Est de la France, avec (cercles gris) ou sans (cercles blancs) éléments de datations. Les pointillés délimitent les différentes régions arbitraires (numérotées de F10 à F12) utilisées pour l'analyse paléodémographique.

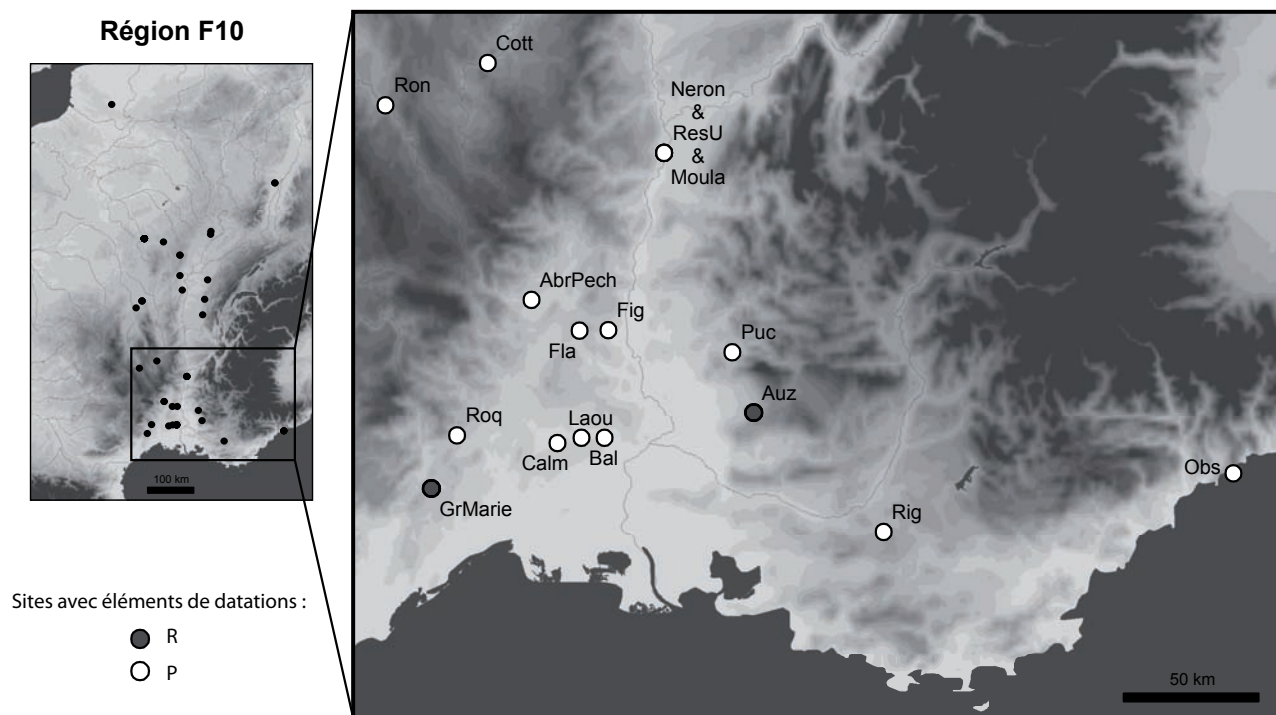


Fig. V.20 : Carte de répartition des sites de la région F10. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaires). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Code	Site	Principales références
Auz	Auzières (les) II	Marchal <i>et al.</i> , 2009
Bal	Balauzière (la)	Bonifay, 1967, 1971
Calm	Calmette (la)	Gerber, 1973
Cott	Cottier (les)	Bout, 1953 ; Bouchud et Bouchud, 1953, 1955
Fig	Figuier (grotte du)	Moncel, 2001 ; Daujeard, 2008
Fla	Flandin (Baume)	Moncel, 2005 ; Daujeard, 2008 ; Moncel <i>et al.</i> , 2008b
Puc	Grand abri aux puces ou Grotte Basse	Slimak <i>et al.</i> , 2010
GrMarie	Grotte Marie	Crochet <i>et al.</i> , 2007
Laou	Laouza (la) (ou la Lauza)	Bazile <i>et al.</i> , 1981 ; Brugal in Bazile <i>et al.</i> , 1981
Moula	Moula ou Moula-Guercy (Baume/Abri)	Crégut-Bonnoure et Guérin, 1986 ; Defleur, 1999 ; Sanzelle <i>et al.</i> , 2000 ; Pautret-Homerville, 2001 ; Crégut-Bonnoure <i>et al.</i> , 2010
Neron	Néron (Baume)	Defleur <i>et al.</i> , 1994 ; Slimak, 2007
AbrPech	Pêcheurs (abri des)	Pautret-Homerville, 2001 ; Daujeard, 2008 ; Moncel <i>et al.</i> , 2008a
ResU	Réseau Ursus à Serre de Guercy	Pautret-Homerville, 2001
Rig	Rigabe	Bonifay, 1971
Ron	Rond (Abri du)	Bouchud et Bouchud, 1955
Roq	Roquette II (la)	Gerber, 1973 ; Valladas <i>et al.</i> , 1987
Obs	Observatoire	Boule et de Villeneuve, 1927 ; Onoratini <i>et al.</i> , 1999 ; Onoratini, 2006

Tabl. V.4 : Liste des sites à hyènes de la région F10 avec des éléments de datations.

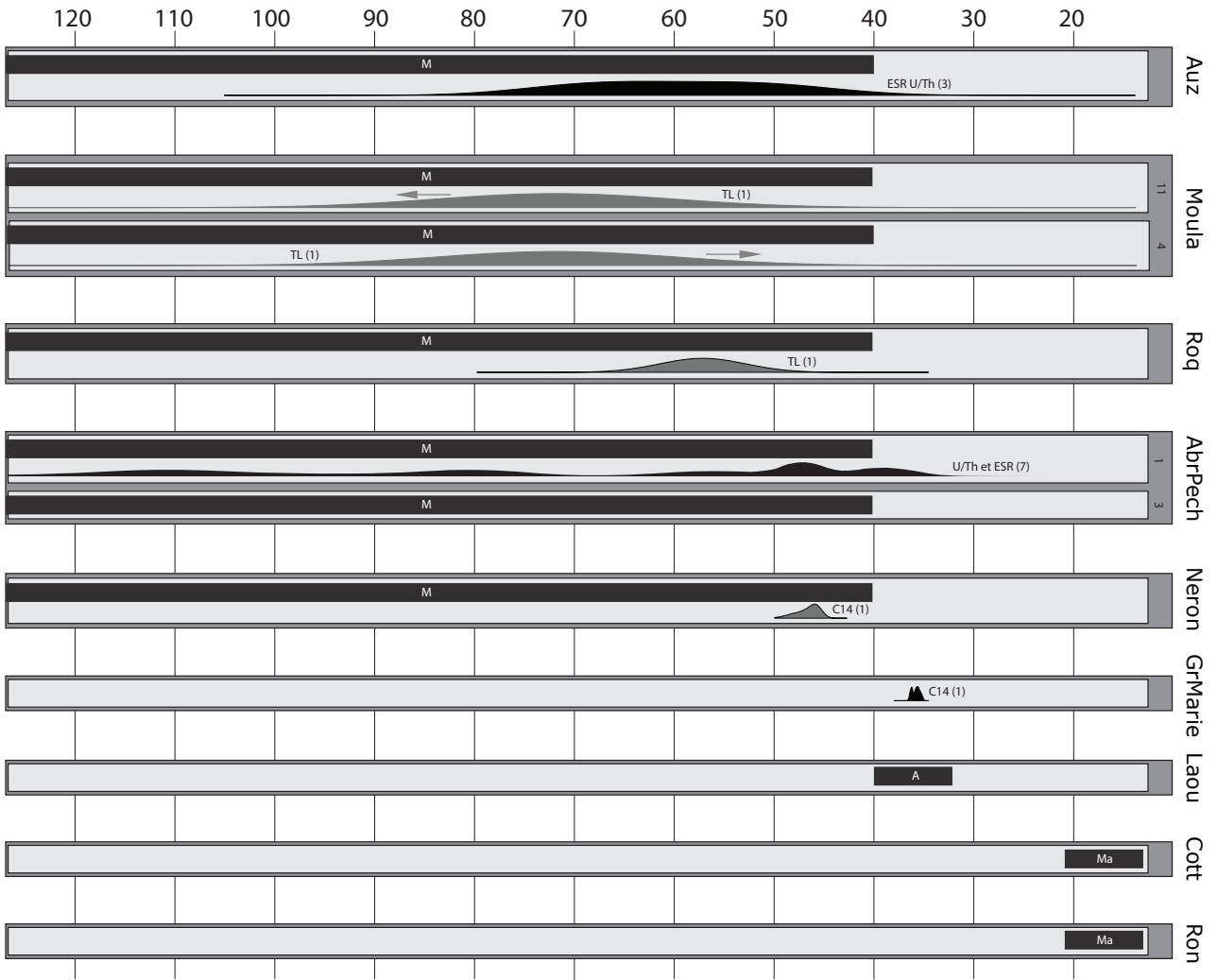


Fig. V.21 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F10, partie 1/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

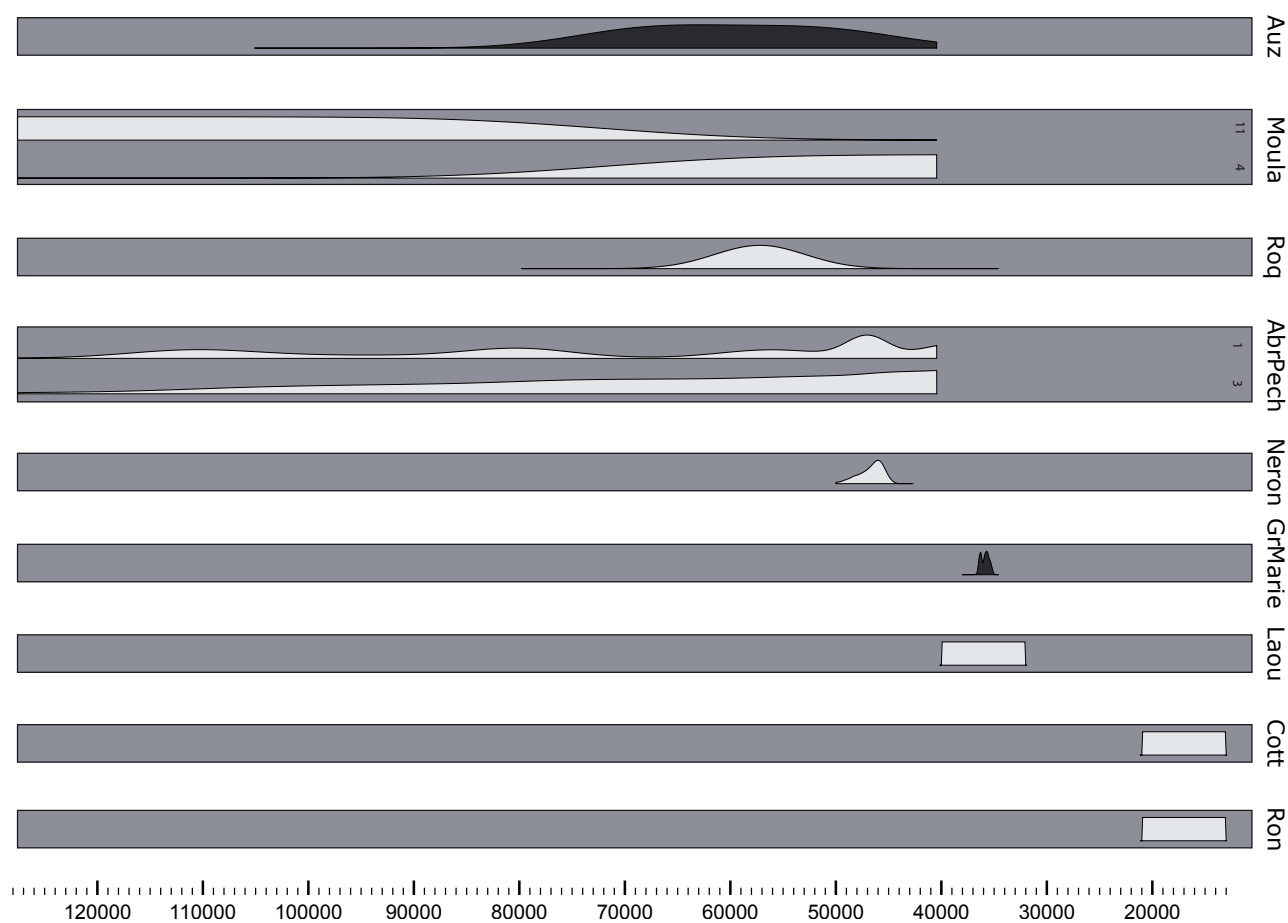


Fig. V.22 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F10, partie 1/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.

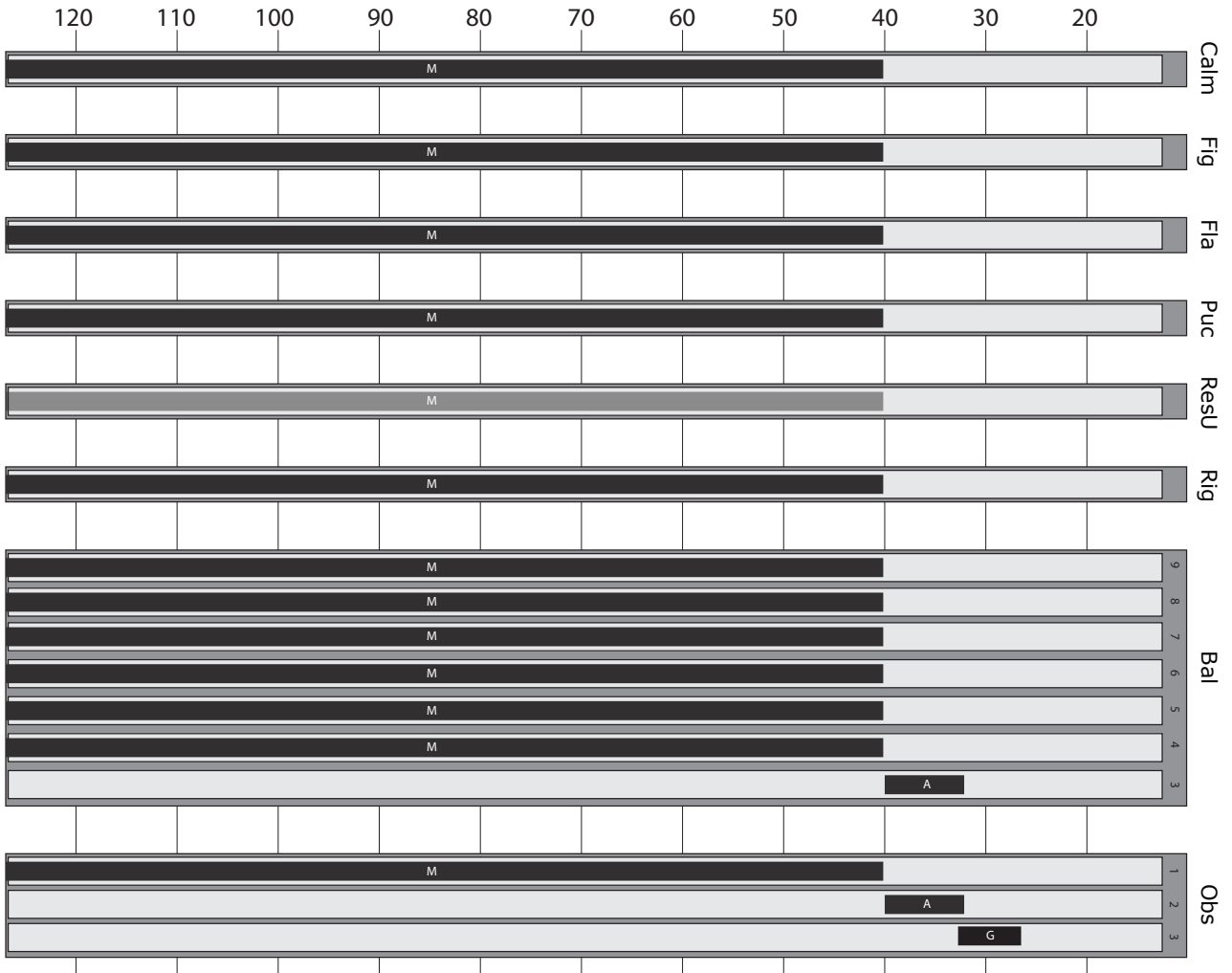


Fig. V.23 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F10, partie 2/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

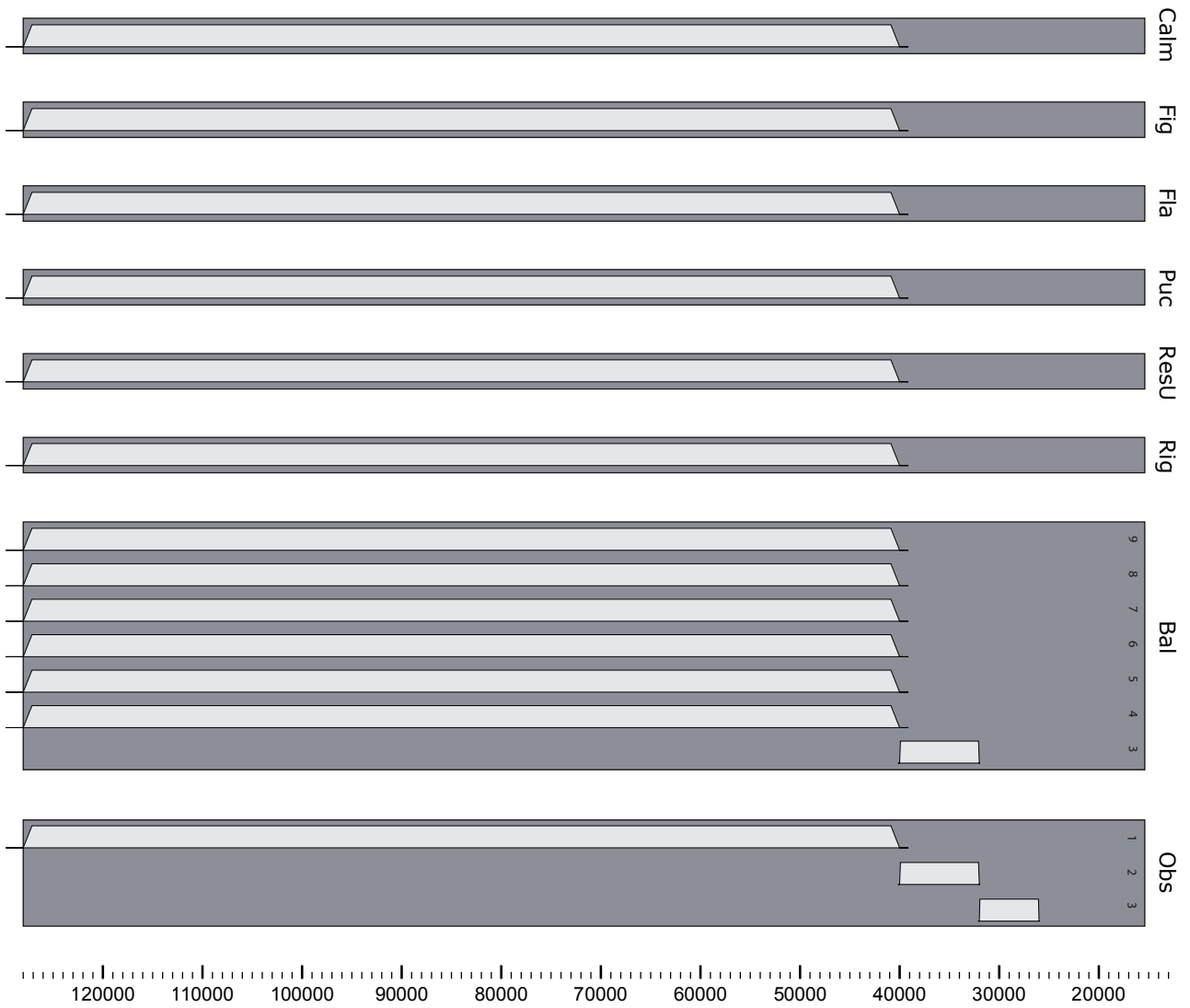


Fig. V.24 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F10, partie 2/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.

Régions F11 et F12

Les 13 sites de la région F11 (Fig. V.25, Tabl. V.5) ont livré 8 US R et 24 US P (Fig. V.26, Fig. V.27, Fig. V.28, Fig. V.29). Le complexe des grottes d'Arcy-sur-Cure contribue de façon majeure à cette région (16 US sur 32, dont 4 US R), mais quatre repaires sont également notables par ailleurs : Fouvent, Châtelperron, Theillat et Garenne.

Plusieurs US attribuées au Moustérien présentent des datations radiocarbone relativement jeunes (ArcRGS, ArcBD, ArcR12, ArcR11, ChaB4, Theillat). En conséquence, le résultat des modélisations bayésiennes est peu fiable pour ces US, puisque les distributions de dates sont anormalement « tronquées » lors du traitement des données par l'outil bayésien (US marquées d'un astérisque sur la Fig. V.27 et la Fig. V.29). Il est probable que les âges très jeunes estimés par ces datations soient liés à des problèmes de contamination (e.g. à Arcy-sur-Cure, Higham *et al.*, 2010) et que les US doivent en conséquence être considérées comme plus âgées.

L'US de Châtelperron « ChaB1 » (couches B1-B3) correspond à la récolte par Delporte de déblais issus de fouilles plus anciennes des niveaux sous-jacents, et le positionnement chronologique de cet ensemble mixte est donc délicat (Zilhão *et al.*, 2006). Pour cette US néanmoins, une datation directe sur un os rogné a été obtenue (Gravina *et al.*, 2005) et c'est donc cette dernière qui a été utilisée dans le modèle bayésien.

À la Balme d'Epy II, la présence de l'Hyène est documentée (Guérin, 1980) mais la corrélation entre les restes d'hyènes et la seule datation radiocarbone disponible n'est pas connue. Par conséquent, ce site a été retiré des modèles bayésiens et exclu de toutes les analyses subséquentes.

Un seul site est présent en région F12. Interprété comme un potentiel repaire d'hyènes (Julien, 2004), il ne remplit cependant pas tous les prérequis taphonomiques (os rognés et coprolithes fréquents, mais seulement 1 reste d'hyène, adulte qui plus est). Il a été intégré dans les analyses comme US P. Étant donné que le découpage archéostratigraphique n'a pas été calé sur une chronologie absolue pour le Nord de la France (cf. Chapitre II.3), l'attribution technotypologique (Moustérien) n'a pas été utilisé dans le modèle bayésien pour ce site, et seules les datations absolues ont été considérées (Fig. V.28 et Fig. V.29).

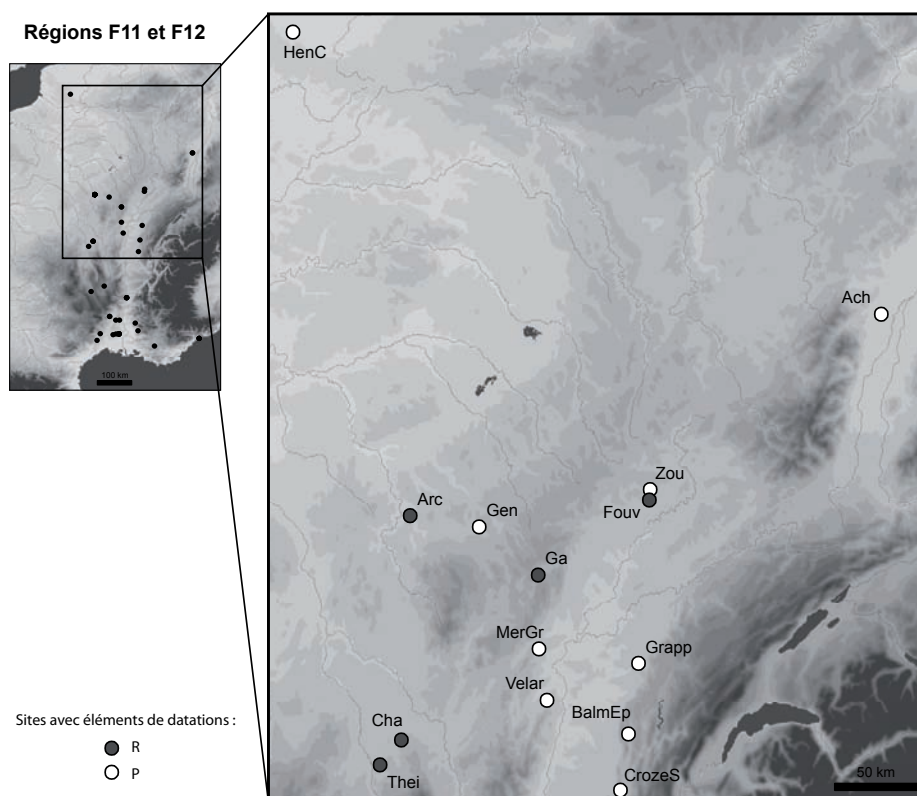


Fig. V.25 : Carte de répartition des sites des régions F11 et F12. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaires). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Code	Site	Principales références
Ach	Achenheim	Wernert, 1955 ⁷ ; Byrne et Prat, 1978 ; Junkmanns, 1995
Arc	Arcy-sur-Cure, Galerie Schoepflin (ArcRGS), Grotte de l'Hyène (Arch), Grotte du Bison (ArcB), Grotte du Renne (ArcR), Rotonde (ArcRot)	Leroi-Gourhan, 1955 ; Leroi-Gourhan et Leroi-Gourhan, 1964 ; Girard, 1978 ; Farizy, 1990 ; David et Fosse, 1999 ; David <i>et al.</i> , 2001, 2005, 2009 ; Connet, 2002 ; Schmider, 2002 ; David, 2004 ; Lhomme <i>et al.</i> , 2005 ; Higham <i>et al.</i> , 2010 ; Enloe, 2011
BalmEp	Balme d'Epy (Ia) II : rivière souterraine	Évin <i>et al.</i> , 1973 ; Guérin, 1980
Cha	Châtelperron (Grotte des Fées)	Delporte, 1957, 1999 ; Bouchud in Delporte, 1957 ; Raynal et Guadelli, 1990 ; Gravina <i>et al.</i> , 2005 ; Zilhão <i>et al.</i> , 2006
CrozeS	Croze sur Suran (Ia)	Desbrosse, 1980 ; Bridault et Chaix, 2009
Fouv	Fouvent - abri Cuvier	Fosse, 1997 ; Fernandez <i>et al.</i> , 2006
Ga	Garenne 1 (grotte de la) ou Gisseysur-Ouche	Joly, 1961, 1965
Gen	Genay (brèche de)	Patou, 1987
Grapp	Grappin (Grotte)	Cupillard et Welte, 2006
MerGr	Mère-grand (Ia) à Rully	Combier, 1959 ; Argant, 1991
Thei	Theillat	Raynal <i>et al.</i> , 1989
Velar	Velars (Grotte de) ou Etrigny - Les Velars	Desbrosse et Guérin, 1971 in Argant, 1991
Zou	Zouzette ou Farincourt	Joffroy et Mouton, 1946
HenC	Hénin-sur-Cojeul	Marcy <i>et al.</i> , 1993 ; Julien, 2004 ; Auguste, 2009

Tabl. V.5 : Liste des sites à hyènes des régions F12 (Hénin-sur-Cojeul) et F11 (autres sites) avec des éléments de datations.

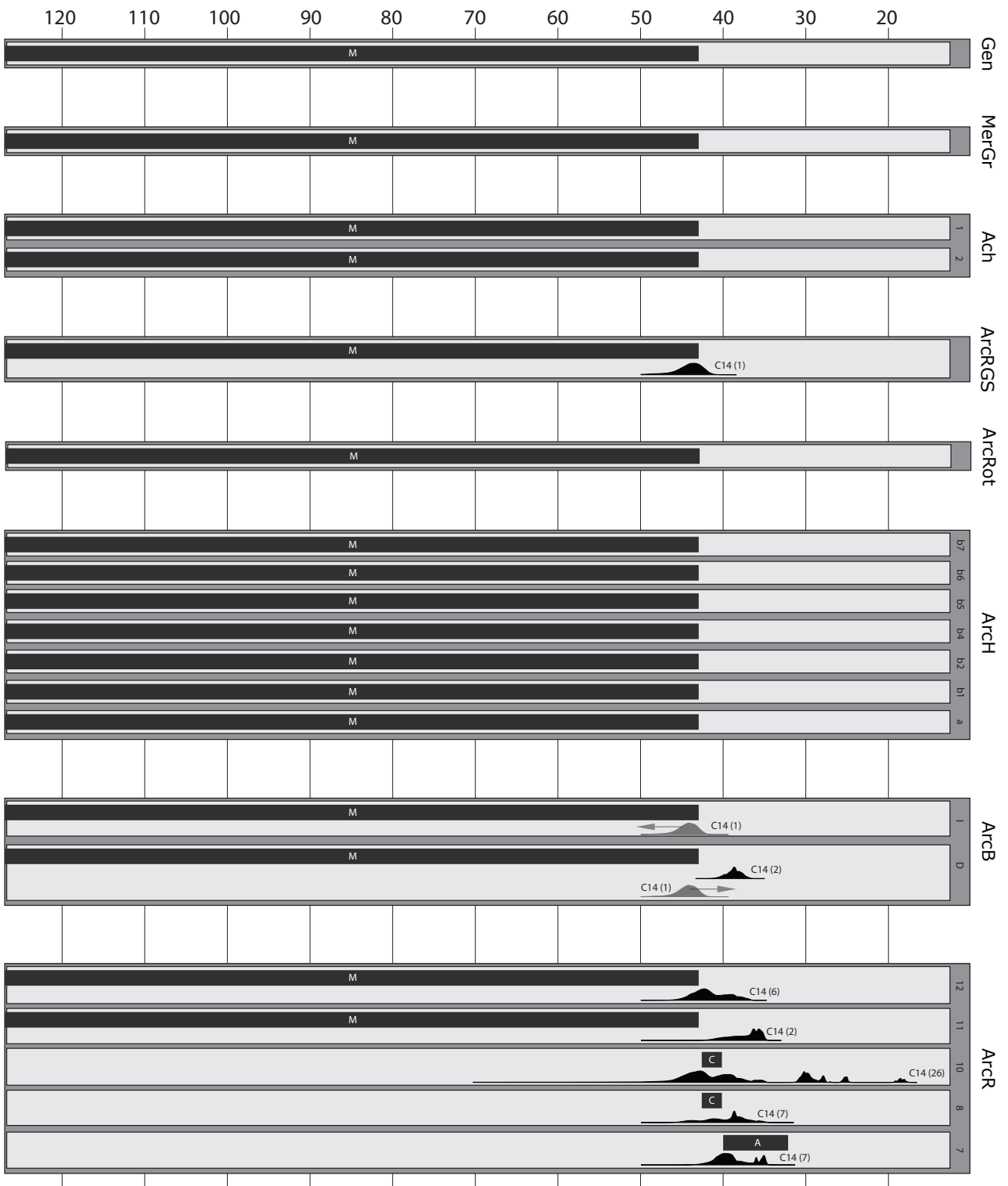


Fig. V.26 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F11, partie 1/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

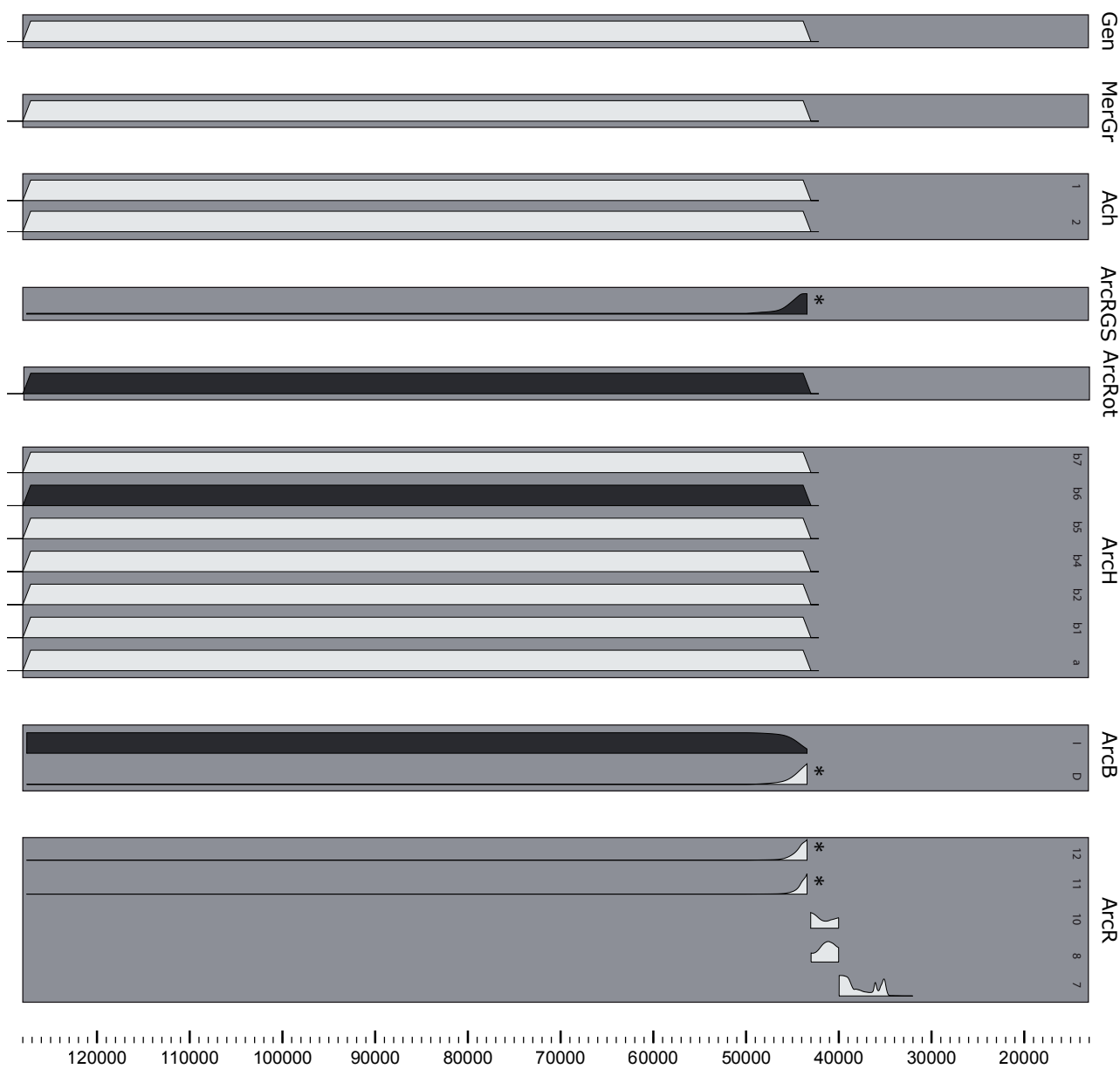


Fig. V.27 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F11, partie 1/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour lesquelles les résultats des modèles bayésiens sont peu fiables (cf. texte).

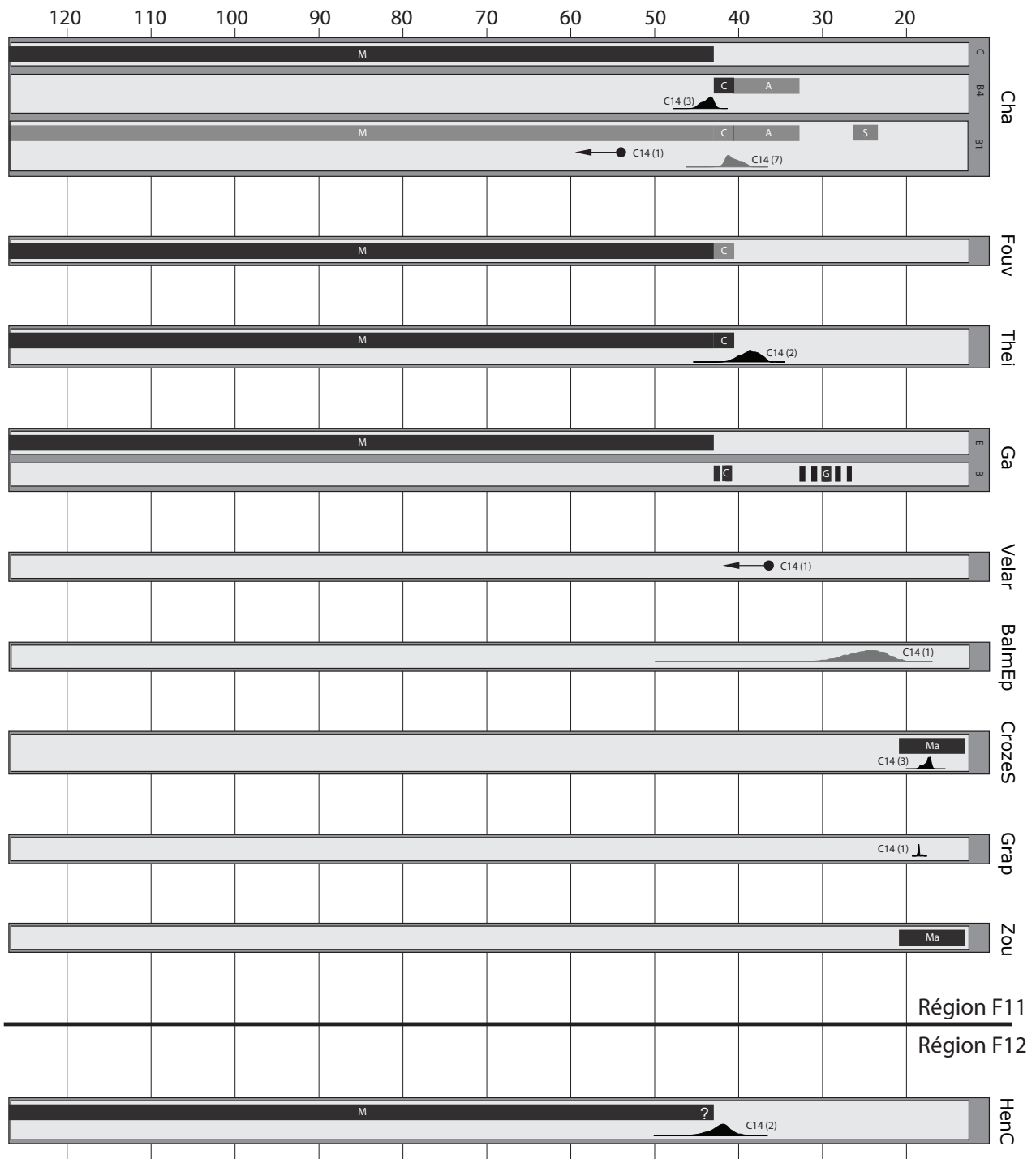


Fig. V.28 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F11, partie 2/2, et de la région F12, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. « ? » = pour la région F12, l'extension chronologique du Moustérien n'a pas été définie, et l'attribution chronoculturelle n'est donc pas été utilisée dans les modèles bayésiens. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

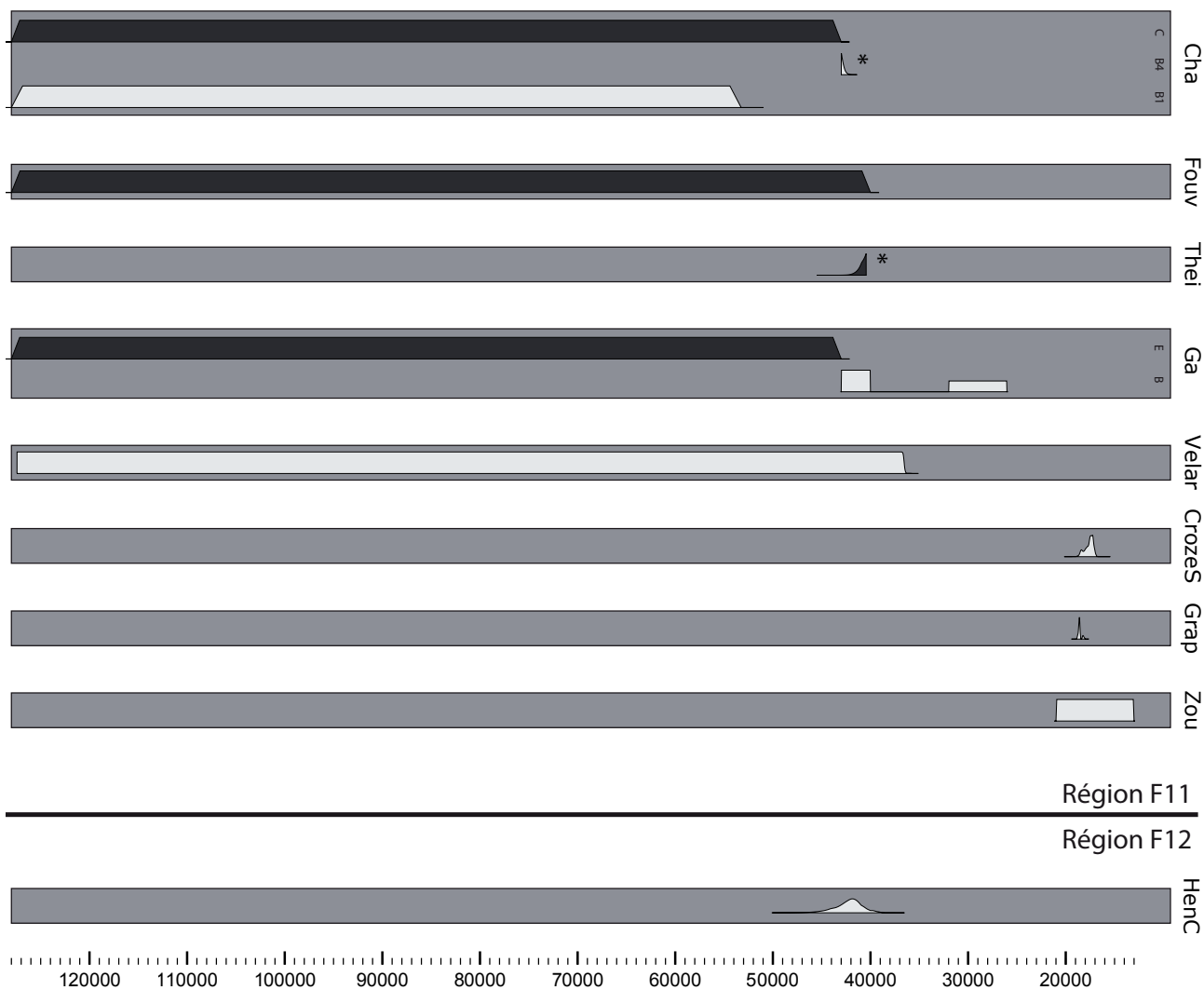


Fig. V.29 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F11, partie 2/2, et de la région F12. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour lesquelles les résultats des modèles bayésiens sont peu fiables (cf. texte).

Distributions sommées

La somme des US R et P des régions F10, F11 et F12 montrent de légères différences entre régions (Fig. V.30). En F10, les US P sont plus étalées dans le temps qu'en F11, mais la résolution chronologique est trop faible pour considérer cette différence comme significative. Quelques US P sont présentes dans les deux régions pour le Magdalénien alors que les repaires d'hyènes ont disparu depuis au moins 15 000 ans (Fig. V.30). Ces éléments font douter de la fiabilité de ces US, comme pour la Belgique et le Sud-Ouest.

D'une manière générale, les sites à hyènes sont abondants entre 45 et 35 ka cal. BP en distribution sommée, mais cette tendance s'estompe quelque peu lorsque ces distributions sont corrigées par l'équation théorique du biais taphonomique (Fig. V.31).

La paléodémographie des hyènes est particulièrement difficilement à appréhender pour ces régions en raison de la faible résolution chronologique au sein du Moustérien et de l'importance de la limite du champ chronologique d'application des datations radiocarbone (une augmentation nette du nombre d'US R et d'US P est visible vers 45 ka cal. BP sur la Fig. V.31). Ces problèmes ne peuvent ici pas être compensés par l'exploitation d'un découpage archéostratigraphique du Moustérien ou d'une bios-tratigraphie.

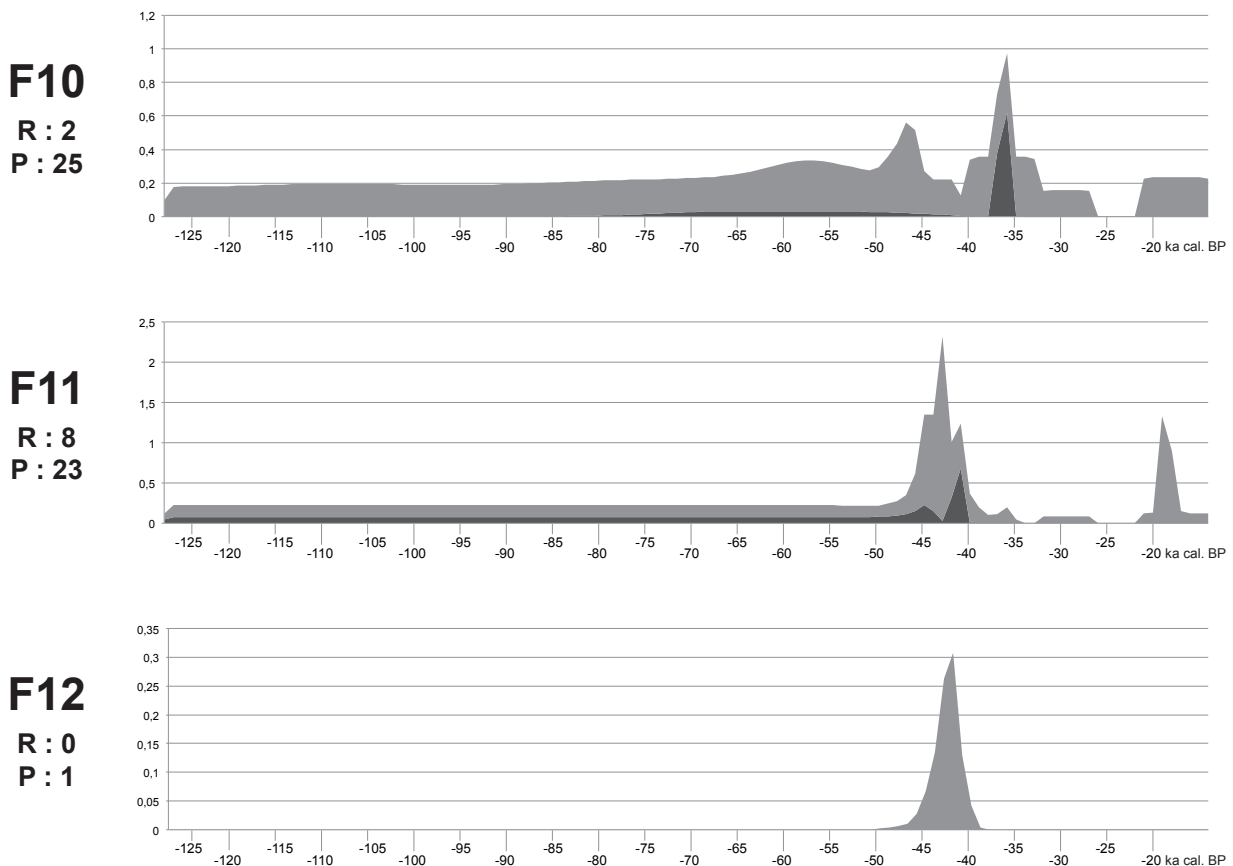


Fig. V.30 : Distributions de probabilités sommées par région (F10 à F12) pour les US R (en noir) et P (en gris).

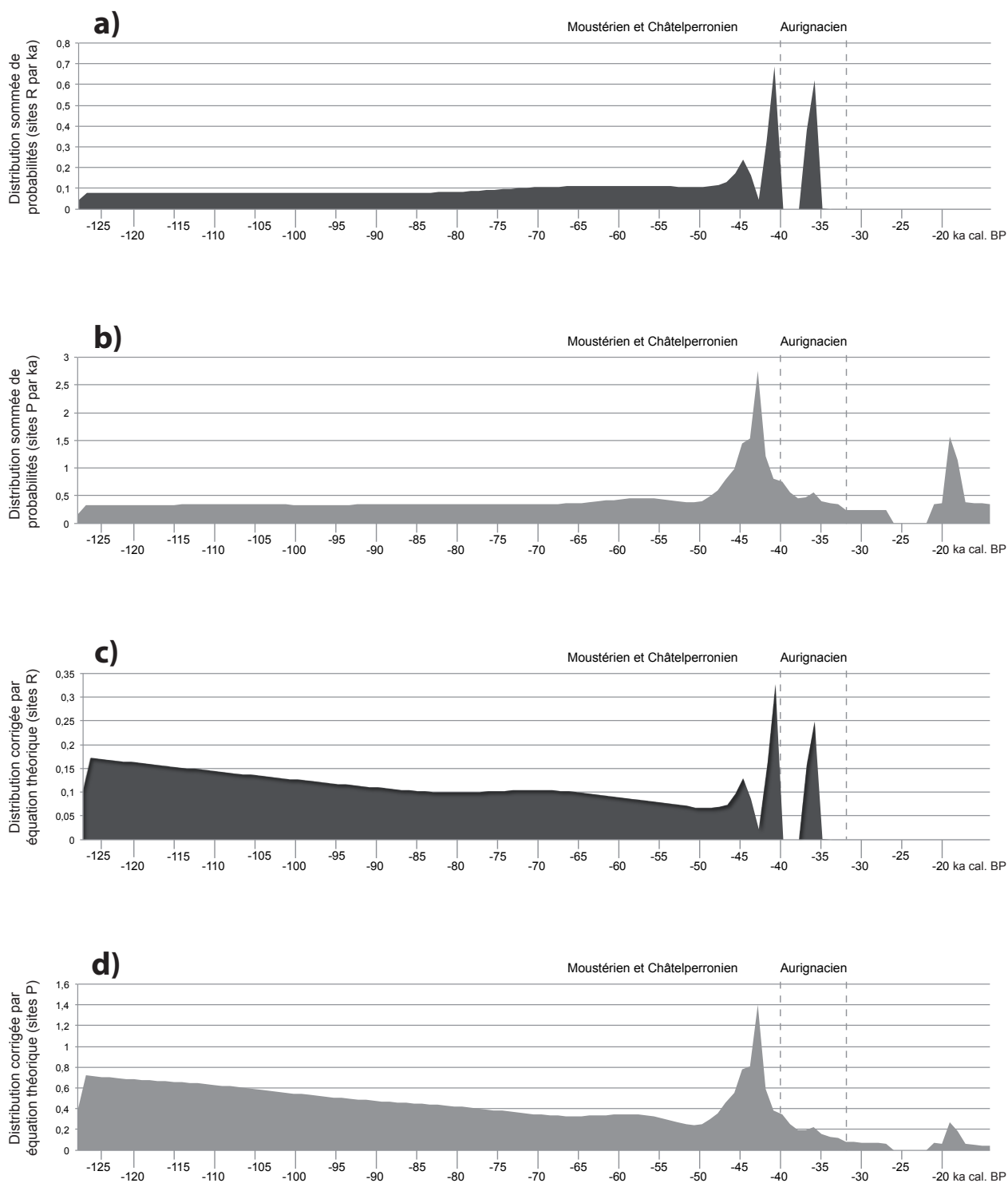


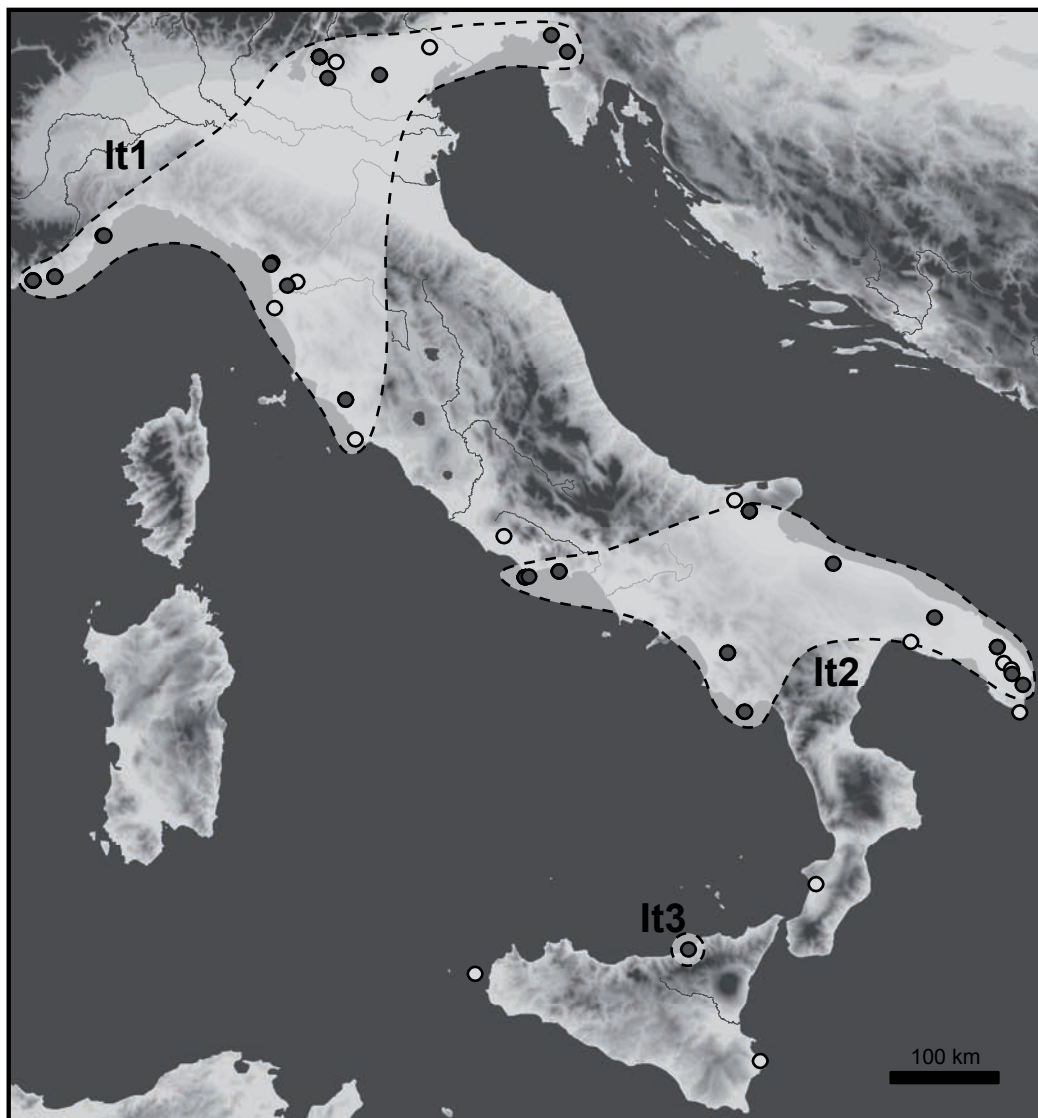
Fig. V.31 : Distributions de probabilités sommées par millénaire pour la moitié Est de la France pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par l'équation théorique de Surovell et al., 2009.

1.5 ITALIE

Les sites à Hyène sont fréquents en Italie, et se concentrent essentiellement le long des côtes (Fig. V.32). Deux grandes régions sont ici considérées pour faciliter la présentation des résultats : le Nord (Ligurie, Toscane, Vénétie et Frioul, région It1) et le Sud (Latium, Campanie, Pouilles, région It2). Enfin, l'unique site avec des éléments de datations de Sicile, géographiquement isolé, a été traité à part (région It3).

Région It1

La région It1 est pauvre en repaires d'hyènes. Sur les 12 sites inclus, seules 2 US R, provenant du même site, sont connues. Parallèlement, l'Hyène est cependant fréquemment présente, avec 20 US P (Tabl. V.6, Fig. V.33). Les sites sont répartis de part et d'autre des Apennins, mais cette différenciation géographique n'est pas significative en termes d'histoire paléodémographique : des US sont retrouvées des deux côtés de cette chaîne de montagnes quelle que soit la période considérée (Fig. V.34 et Fig. V.35). Le gisement de Fate, près d'Arma delle Manie, n'a pas été intégré car les restes de hyénidés mis au jour ont été attribués à *Hyaena prisca* (Valensi, 2009).



Sites à hyènes : ● avec éléments de datations ○ sans éléments de datations

Fig. V.32 : Carte de répartition des sites à hyènes dans la péninsule italienne, avec (cercles gris) ou sans (cercles blancs) éléments de datations. Les pointillés délimitent les différentes régions arbitraires (numérotées de It1 à It3) utilisées pour l'analyse paléodémographique. Nota : le site à l'Ouest de la Sicile, au large, est correctement positionné. Il correspond au site de la Grotta di Levanzo, dans le petit archipel des îles Égades.

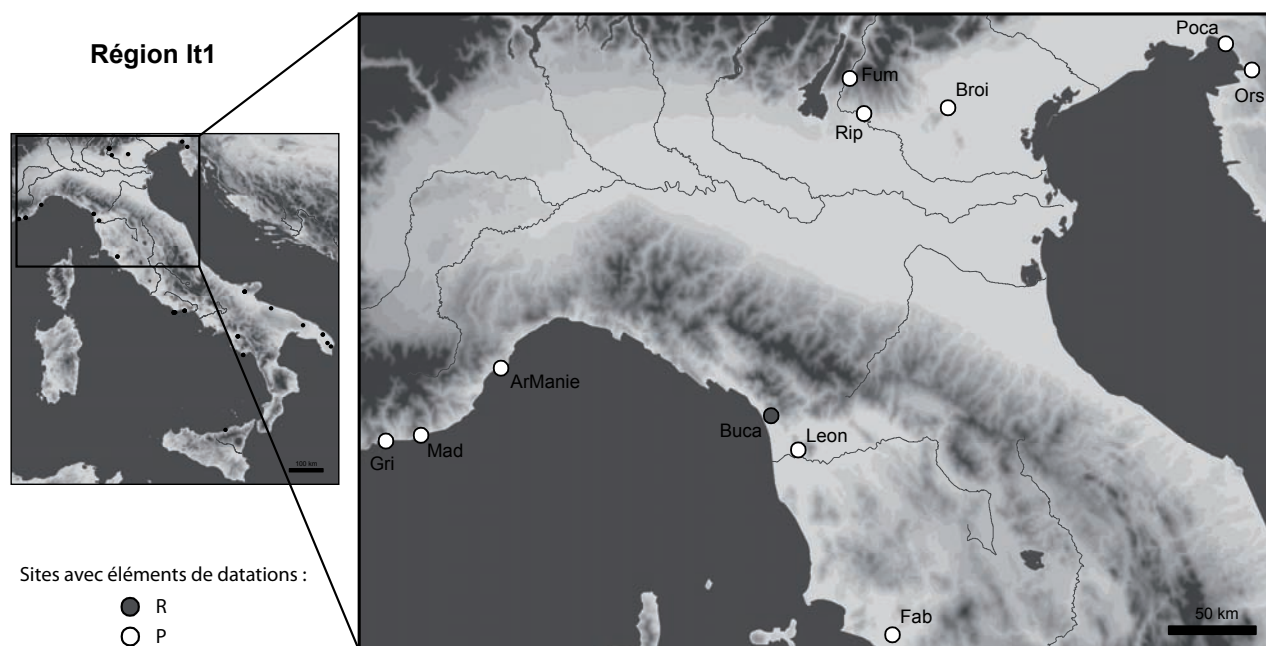


Fig. V.33 : Carte de répartition des sites de la région It1. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaires). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Site	Code	Principales références
Arma delle Manie	ArManie	Valensi et Psathi, 2004 ; Cauche, 2007
Broion (Grotta del)	Broi	Sala, 1980 in Porraz, 2005 ; Peresani, 2001 ; Porraz, 2005
Buca della Iena (ou Grotta)	Buca	Fornalca-Rinaldi, 1968 ; Stiner, 1994
Caverna degli Orsi ou dell'orso (Trieste karst)	Ors	Boschian <i>et al.</i> , 1996 ; Berto et Rubinato, 2011
Fabbrica (Grotta)	Fab	Gioia, 1988 ; Mussi, 2001
Fumane (abri)	Fum	Fiore <i>et al.</i> , 2004 ; Broglio <i>et al.</i> , 2009 ; Higham <i>et al.</i> , 2009
Grimaldi/Balzi Rossi, Abri/Riparo Mochi	GriM	Mussi, 2001 ; Arellano, 2009 ; Arellano <i>et al.</i> , 2009
Grimaldi/Balzi Rossi, Grotte des enfants, dei Fanciulli	GriE	
Leone (Grotta del) ou Buca del Giannini	Leon	Farina, 2009
Madonna dell'arma	Mad	Valensi et Psathi, 2004 ; Cauche, 2007 ; Valensi, 2009
Pocala Cave/Grotta	Poca	Hofreiter <i>et al.</i> , 2004
Riparo Mezzena	Rip	Fiore et al, 2004

Tabl. V.6 : Liste des sites à hyènes de la région It1 avec des éléments de datations.

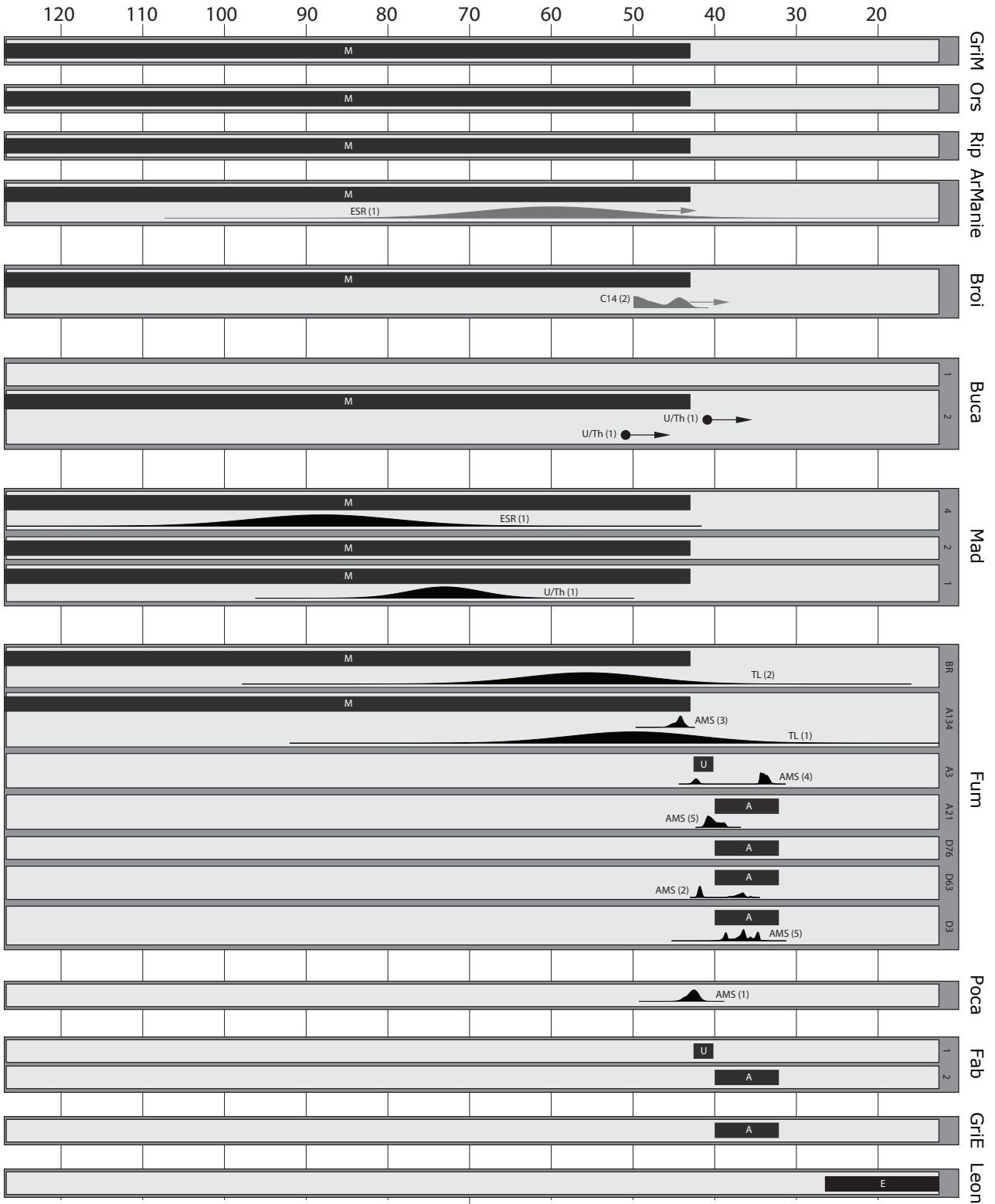


Fig. V.34 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région It1, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. « U » = Uluzzien. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

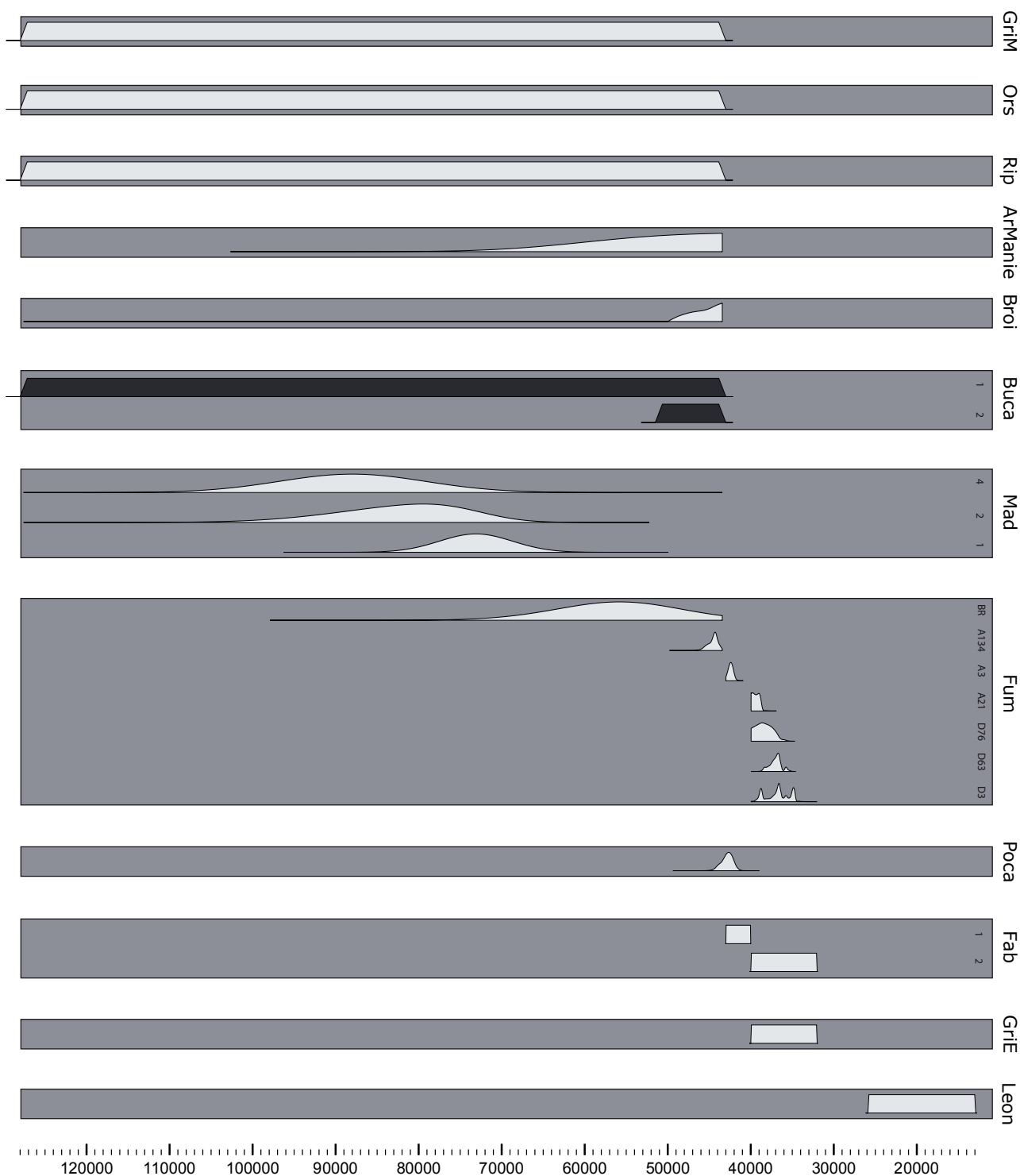


Fig. V.35 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région It1. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.

Régions It2 et It3

Dans la région It2, les repaires d'hyènes sont plus nombreux mais restent rares : les 14 sites n'ont livré que 7 US R pour 21 US P (Fig. V.36, Tabl. V.7, Fig. V.37, Fig. V.38, Fig. V.39, Fig. V.40). Les très nombreuses subdivisions stratigraphiques de la séquence de Castelcivita ont été regroupées en seulement 3 US reflétant leur attribution chronoculturelle (Moustérien, Uluzzien, Protoaurignacien). Les datations ESR de Moscerini ont été publiées sans écart-type car aucun débit de dose annuel n'a été mesuré sur le site : elles ne sont donc pas intégrables.

Les datations absolues publiées pour le site moustérien de Grotta Breuil et pour les couches uluziennes de Castelcivita semblent relativement récentes par rapport à leur attribution technotypologique. Les résultats de la modélisation bayésienne pour ces US apparaissent en conséquence peu fiables (les US concernées sont notées par un astérisque sur la Fig. V.38 et la Fig. V.40). Pour Castelcivita, l'Uluzzien étant un technocomplexe relativement court dans le temps, ce problème n'a que peu d'incidence. Pour Grotta Breuil, il est probable que l'âge du site soit à revoir à la hausse même si, statistiquement, la date récente obtenue n'est pas incompatible avec une attribution au Moustérien.

Le repaire d'hyènes de Paglicci couche 23 (Pag23) fait figure d'exception à l'échelle européenne : il s'agit du seul repaire d'hyènes offrant assez d'éléments de datations apparemment robustes pour envisager un âge plus récent que l'Aurignacien (dans ce cas, au Gravettien). Deux datations AMS ont été obtenues pour ce site, directement sur des ossements d'Hyène (26120 ± 330 et 29100 ± 1600 ; Boscato et Crezzini, 2005), plaçant cette US vers 30-32 ka cal. BP. Ces datations font vraisemblablement de Paglicci le repaire d'hyènes correctement daté le plus récent d'Europe de l'Ouest.

En Sicile (région It3), la fouille du gisement de San Teodoro a délivré les restes d'un repaire d'hyènes intercalé entre un niveau épigravettien et un plancher stalagmitique daté autour de $32\ 000 \pm 4000$. Il pourrait donc s'agir, au même titre que Paglicci couche 23, d'un des derniers repaires d'hyènes d'Europe. Néanmoins, l'écart-type important sur la datation du plancher stalagmitique sous-jacent empêche toute certitude. En termes probabilistes, San Teodoro a plus de chances de dater du Gravettien ou de l'Aurignacien, mais il pourrait malgré tout également être rapproché de périodes plus anciennes, comme l'Uluzzien voire le Moustérien final (Fig. V.40).

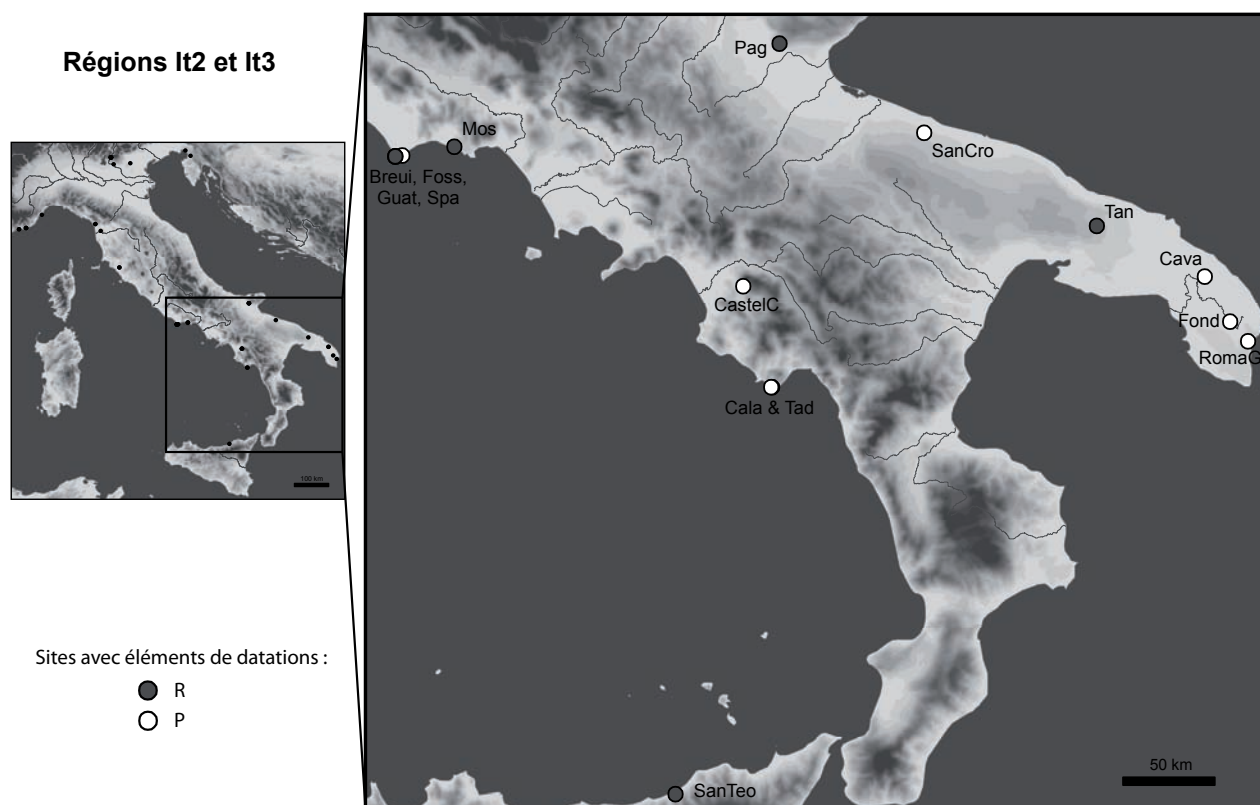


Fig. V.36 : Carte de répartition des sites des régions It2 et It3. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaires). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Site	Code	Principales références
Breuil (Grotta)	Breui	Stiner, 1994 ; Alhaique <i>et al.</i> , 1996a
Calanca (Grotta la)	Cala	Palma di Cesnola <i>et al.</i> , 1983 ; Sala, 1983 ; Mussi, 2001
Castelcivita	CastelC	Napoleone <i>et al.</i> , 1997
Cavallo (Grotta del)	Cava	Gioia, 1988 ; Boscato et Crezzini, sous presse
Fondo Cattie ou Maglie	Fond	Borgognini Tarli, 1983 ; Corridi, 1990
Fossellone (Grotta del)	Foss	Mallegni, 1992 ; Alhaique <i>et al.</i> , 1996b ; Stiner, 2004
Guattari Paléosurface, Monte Circeo	Guat	Stiner, 1994
Moscerini	Mos	Stiner, 1994, 2004
Paglicci (Grotta)	Pag (grotte) et PagE (extérieur)	Sala, 1983 ; Boscato et Crezzini, 2005 ; Boscato et Ronchitelli, 2006 ; Boscato, 2007 ; Crezzini, 2007
Romanelli (Grotta)	RomaG	Blanc, 1920 ; Fornaca-Rinaldi, 1968
Sants Croce ou Santa Croce, Bisceglie	SanCro	Mallegni <i>et al.</i> , 1987 ; Boscato <i>et al.</i> , 2006
Spagnoli (Grotta B di)	Spa	Sala, 1978 in Mussi, 2001
Taddeo	Tad	Benazzi <i>et al.</i> , 2011
Tana delle iene	Tan	Giaccio et Coppola, 2000 ; Giaccio <i>et al.</i> , 2008
San Teodoro Cave	SanTeo	Marra <i>et al.</i> , 2004 ; Bonfiglio <i>et al.</i> , 2008 ; Mannino <i>et al.</i> , sous presse

Tabl. V.7 : Liste des sites à hyènes des régions It3 (San Teodoro) et It2 (autres sites) avec des éléments de datations.

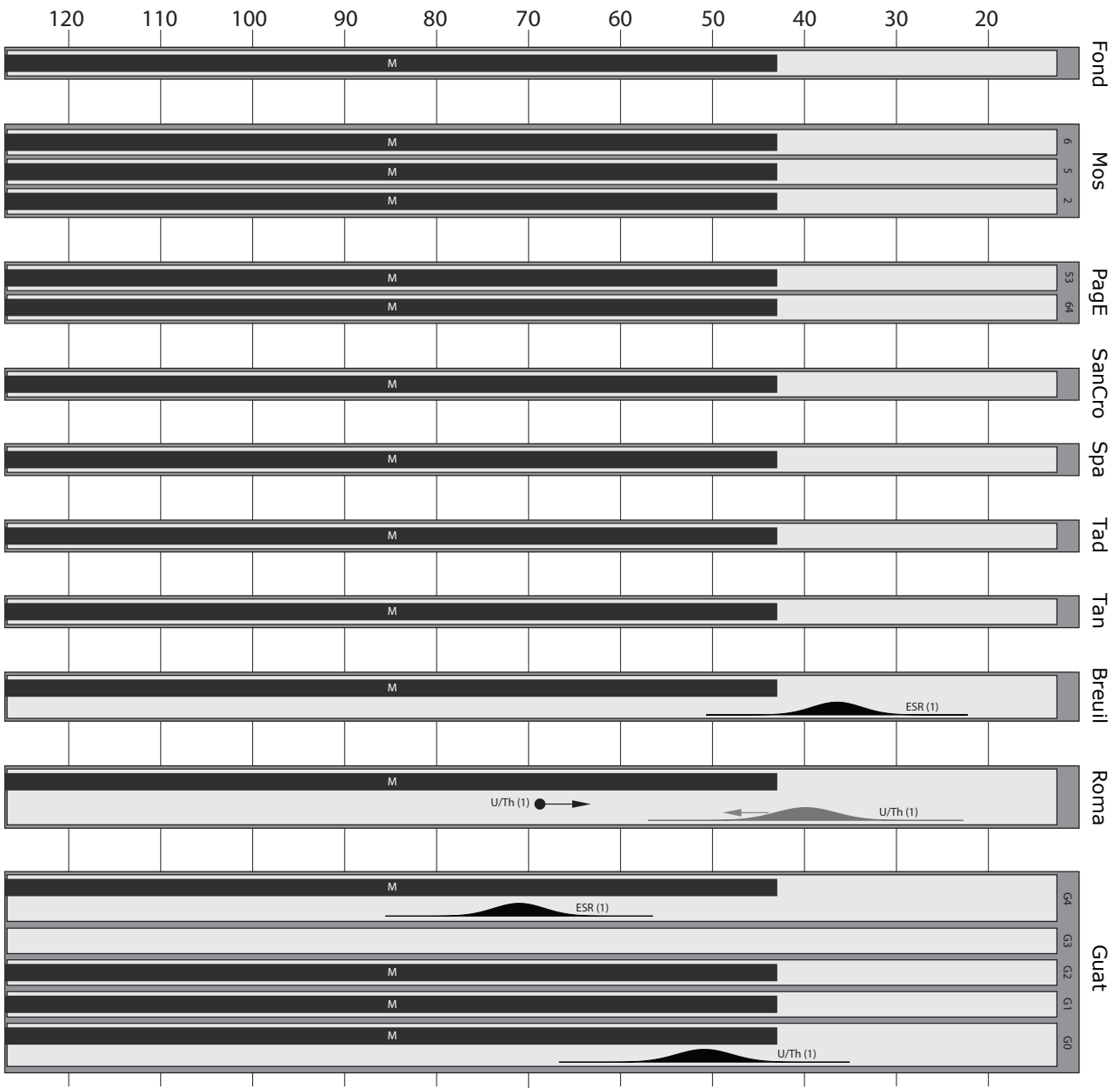


Fig. V.37 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région It2, partie 1/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

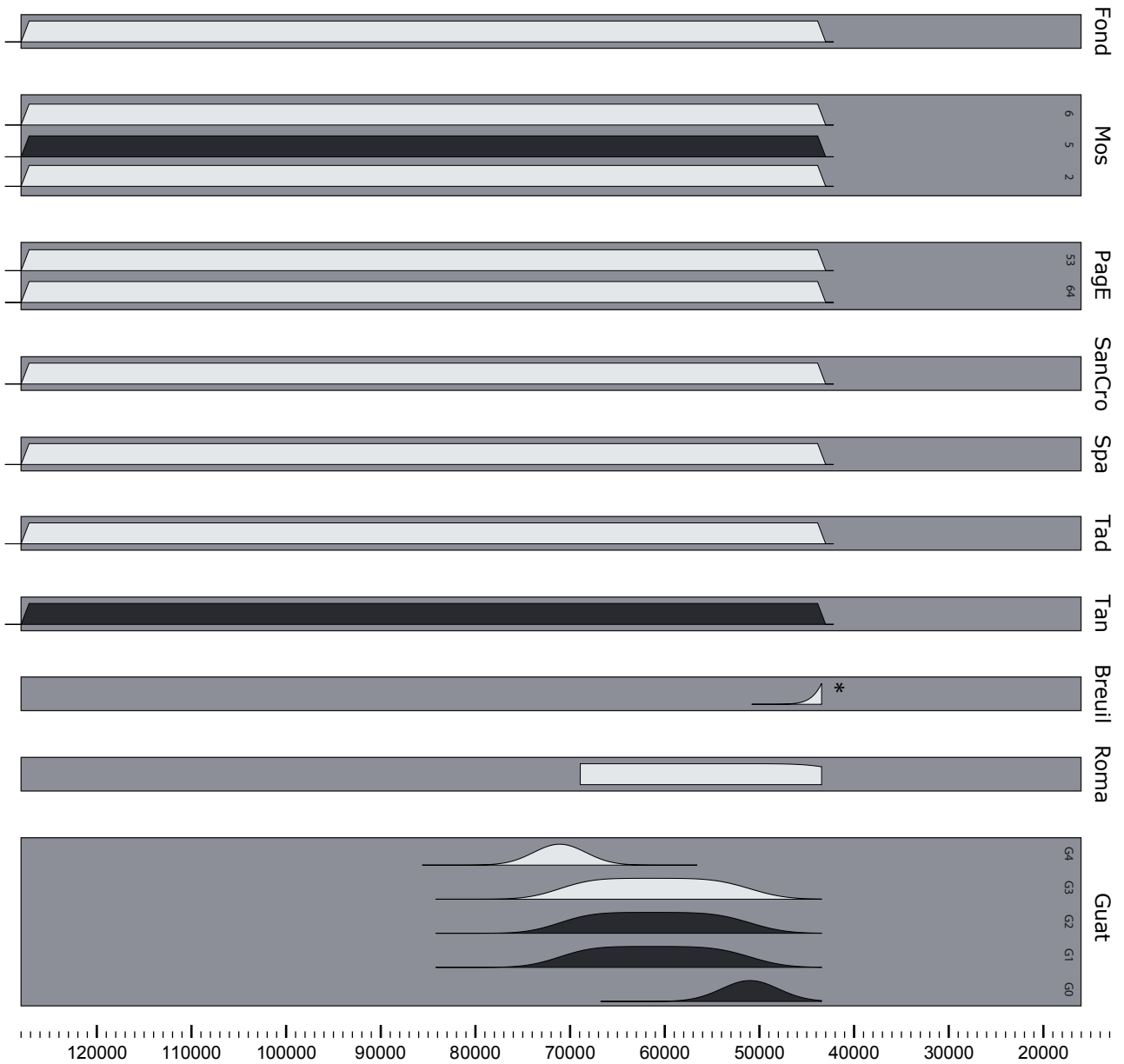


Fig. V.38 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région It2, partie 1/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour lesquelles les résultats des modèles bayésiens sont peu fiables (cf. texte).

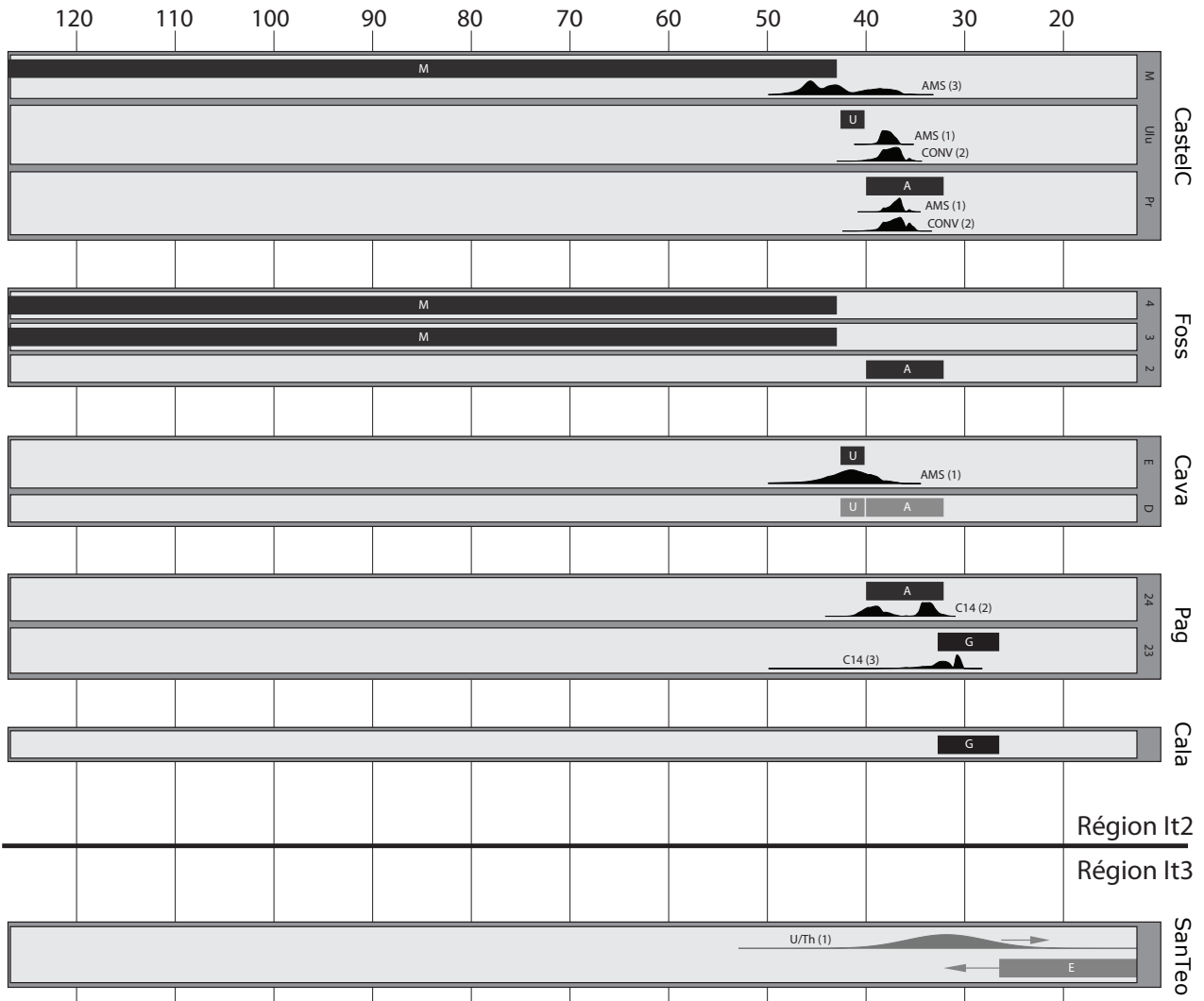


Fig. V.39 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région It2, partie 2/2, et de la région It3, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. « U » = Uluzzien. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

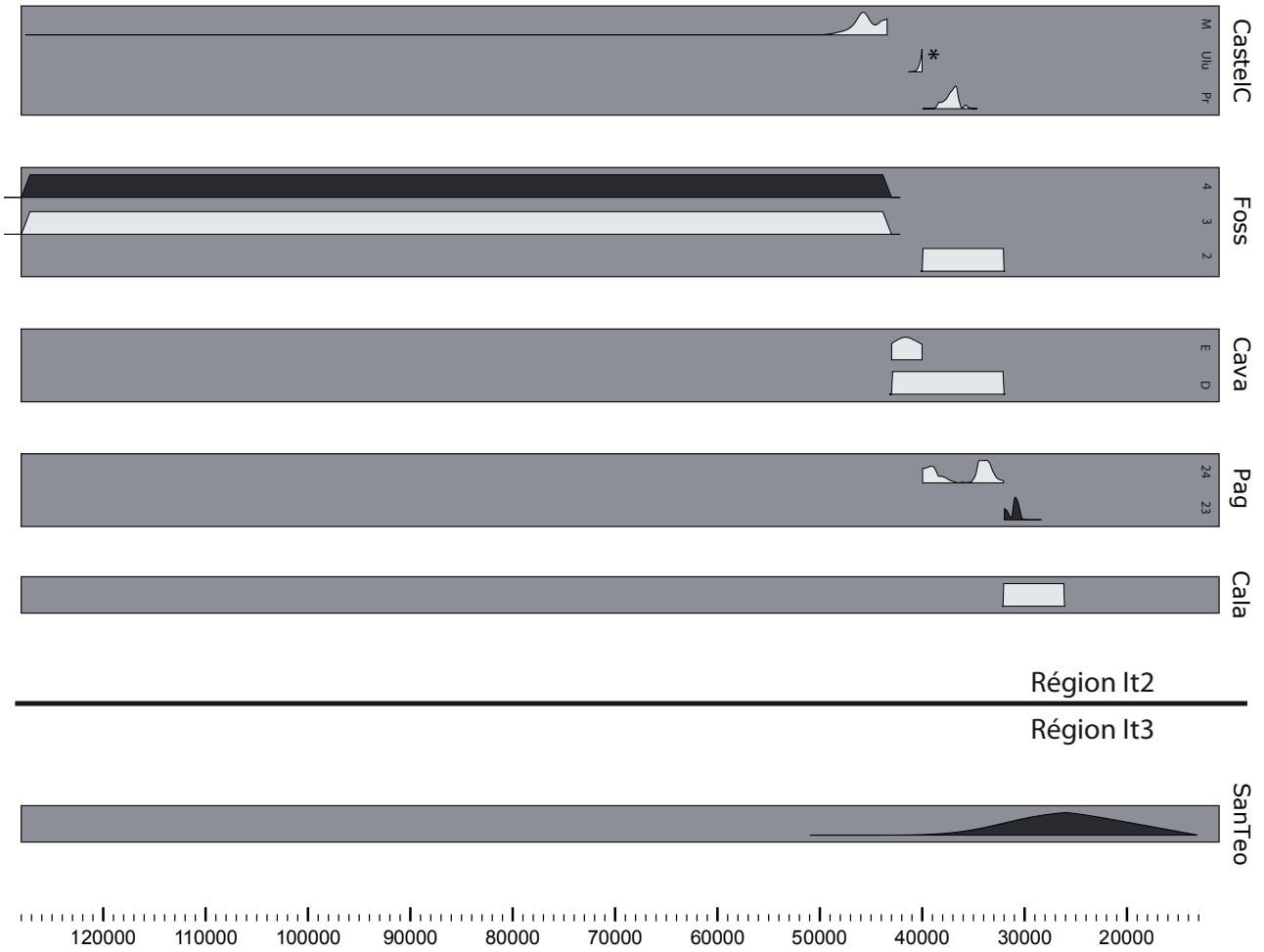


Fig. V.40 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région It2, partie 2/2, et de la région It3. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour lesquelles les résultats des modèles bayésiens sont peu fiables (cf. texte).

Distributions sommées

La péninsule italienne a comme particularité d'abriter un nombre relativement faible de repaires d'hyènes par rapport aux autres régions européennes. Les sites à hyènes s'étalent principalement entre 128 et 30 ka cal. BP, mais la majorité sont datés du MIS 3 (Fig. V.41, Fig. V.42). Les repaires sont plus particulièrement concentrés à la fin du Moustérien, entre 70 et 45 ka cal. BP, à l'exception de deux repaires plus récents au sud de la péninsule italienne (régions It2 et It3). Paglicci couche 23, daté du début du Gravettien, constitue vraisemblablement le repaire d'hyène le plus récent d'Europe de l'Ouest.

Malgré l'absence de découpage archéostratigraphique ou biostratigraphique précis, il reste néanmoins possible de discuter de la paléodémographie des hyènes dans le Moustérien italien car des

datations ont été obtenues *via* des méthodes autres que le radiocarbone (ESR, U/Th) pour plusieurs US. Contrairement au Sud-Ouest de la France et aux îles britanniques, l'attribution au MIS 4 semble possible pour certains repaires italiens, notamment Guattari, mais les datations sont trop imprécises pour être affirmatif. Plusieurs repaires italiens associés à des vestiges moustériens restent cependant sans position chronologique précise (Moscerini, Tana delle Iene, Fossellone), et les estimations du nombre de repaires d'hyènes reposent donc sur un nombre relativement limité de sites.

Lorsque les distributions sommées sont corrigées par l'équation théorique du biais taphonomique (Fig. V.42), ces observations sont légèrement nuancées, mais les sites à hyènes restent plus fréquents entre 70 et 45 ka cal. BP que durant les autres périodes.

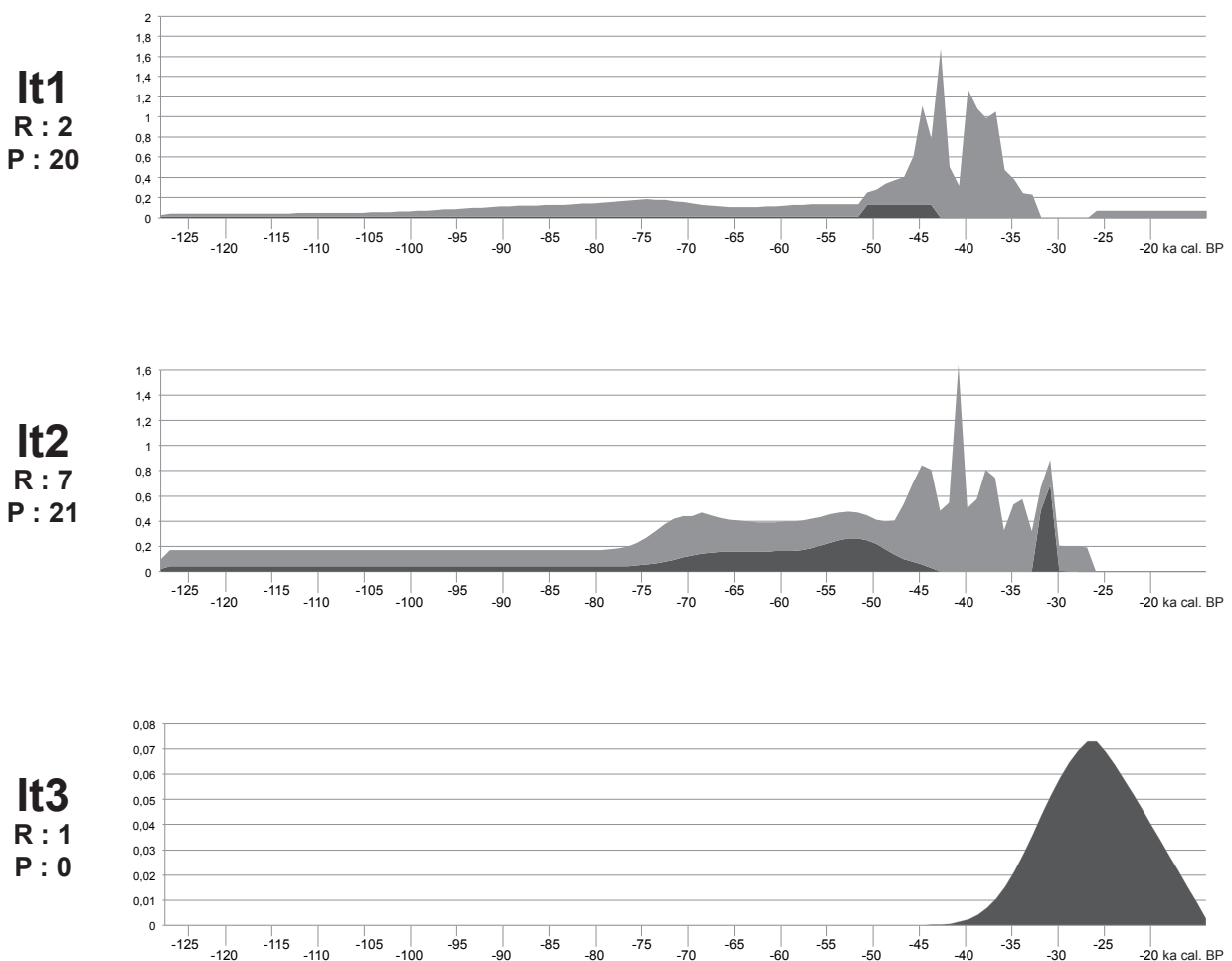


Fig. V.41 : Distributions de probabilités sommées par région (It1 à It3) pour les US R (en noir) et P (en gris).

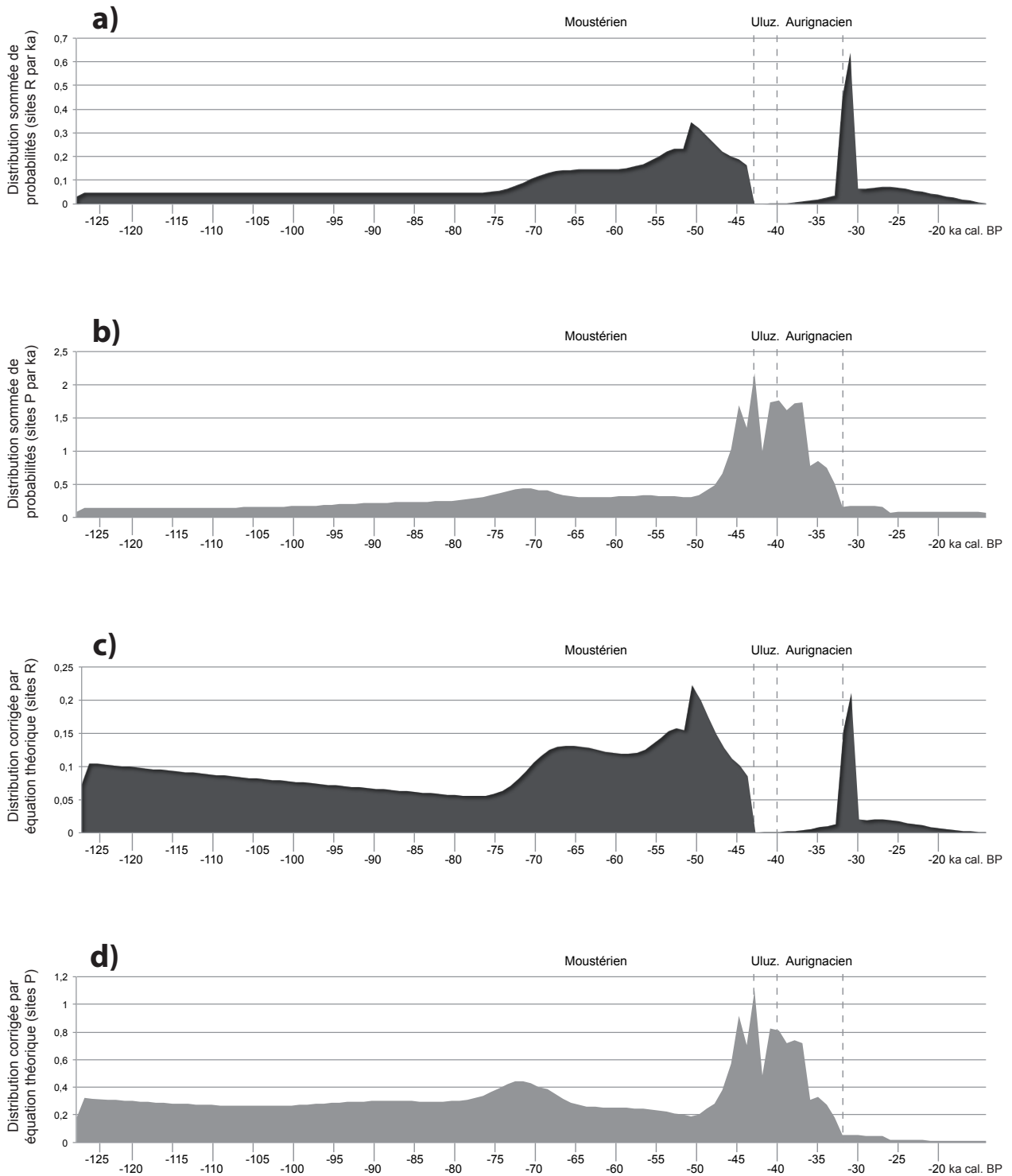


Fig. V.42 : Distributions de probabilités sommées par millénaire pour l'Italie pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par l'équation théorique de Surovell et al., 2009.

1.6 PÉNINSULE IBÉRIQUE

La péninsule Ibérique est particulièrement riche en sites à hyènes (Fig. V.43). Ces derniers se concentrent : le long de la côte nord-ouest espagnole (Pays basque, Cantabrie, Asturies, région Ib1), au Sud-Est de la chaîne pyrénéenne (Catalogne, Aragon, région Ib2), sur le plateau castillan autour de Madrid (région Ib3), au sud-ouest de la péninsule (Portugal, Estrémadure espagnole, région Ib4) et au sud-est (Andalousie, Gibraltar, sud de Valence, région Ib5).

Région Ib1

Les 19 sites de la région Ib1 (Fig. V.44, Tabl. V.8) rassemblent 7 US R et 28 US P. Un grand nombre d'US sont attribuables au Paléolithique supérieur ancien (Fig. V.45, Fig. V.46, Fig. V.47, Fig. V.48) et plus précisément au Châtelperronien (Ekain niveau 10, Labeko

koba niveau 9) et aux phases anciennes de l'Aurignacien (Protoaurignacien pour Labeko Koba niveau 7 et Aurignacien ancien pour Labeko Koba niveaux 6 à 3, Covalejos, Lezetxiki, Pendo, et Ekain niveau 9). Urtiaga n'a pas été inclus dans les modèles bayésiens : l'Hyène y est présente dans des niveaux datés de l'âge du Bronze, avec une datation radiocarbone dans un niveau sous-jacent de 8700 ± 170 (Altuna, 1972). L'unique reste d'Hyène d'Urtiaga peut, avec peu de doutes, être considéré comme intrusif. Les deux datations AMS du site d'Esquilleu (couche 3), très récentes (12050 ± 130 et 3640 ± 90), n'ont pas été intégrées dans les modèles bayésiens, en raison de leurs valeurs atypiques. Cet exemple rappelle la conséquence dramatique que peuvent avoir des contaminants récents sur les datations radiocarbone, y compris AMS.

Code	Site	Principales références
Avali	A Valiña	Fernandez Rodriguez, 2010
Abau	Abauntz (cueva de)	Altuna <i>et al.</i> , 2002 ; Utrilla, 2002
Ama	Amalda	Yravedra Sainz de los Terreros, 2004, 2006, 2007, 2010
Atx	Atxagakoa	Lopez Quintana <i>et al.</i> , 2004, 2005 ; Castaños Ugarte, 2010
Bol	Bolinkoba	Castaños Ugarte, 1986
Cast (fouilles Cabrera Valdes/de Quiros) CastA (anciennes fouilles / Obermaier)	Castillo, El	Dari, 1999 ; Dari et Renault-Miskovsky, 2001 ; Cabrera Valdes <i>et al.</i> , 2005
Cond	Conde (Cueva del) ou Forno	Arbizu Senosiain <i>et al.</i> , 2005
CovaC	Covalejos	Castaños Ugarte, 2005 ; Sanguino Gonzalez et Montes Barquin, 2005
Eka	Ekain	Mariezkurrena, 1979 ; Altuna et Mariezkurrena, 2010
Esq	Esquilleu	Baena Preysler <i>et al.</i> , 2005 ; Yravedra Sainz de los Terreros, 2006 ; Mallol <i>et al.</i> , 2010
Labek	Labeko Koba	Arrizabalaga, 2000 ; Altuna et Mariezkurrena, 2000, 2010 ; Arrizabalaga, 2004 ; Arrizabalaga <i>et al.</i> , 2010
Lez	Lezetxiki	Arrizabalaga, 2004 ; Arrizabalaga <i>et al.</i> , 2004, 2010 ; Altuna et Mariezkurrena, 2010
Mor	Morin (Cueva)	Altuna, 1971 ; Maillo-Fernandez, 2006
Ote	Otero (Cueva del)	Altuna, 1972
Pen	Pendo	Gonzalez Echegaray, 1980 ; Pike-Tay <i>et al.</i> , 1999
Rasc	Rascano	Altuna, 1972 ; Altuna, 1981 in Yravedra Sainz de los Terreros, 2001
Sop	Sopena	Pinto-Llona <i>et al.</i> , 2009
Urt	Urtiaga	Altuna, 1972
Vald	Valdegoba	Diez <i>et al.</i> , 1988-89 ; Quam <i>et al.</i> , 2001

Tabl. V.8 : Liste des sites à hyènes de la région Ib1 avec des éléments de datations.

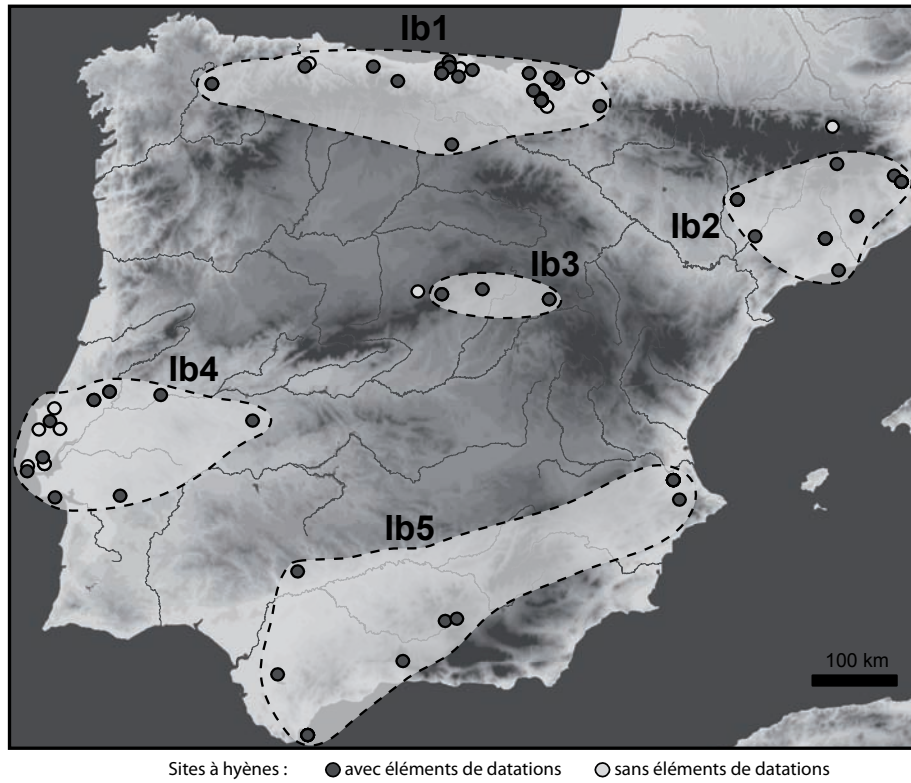
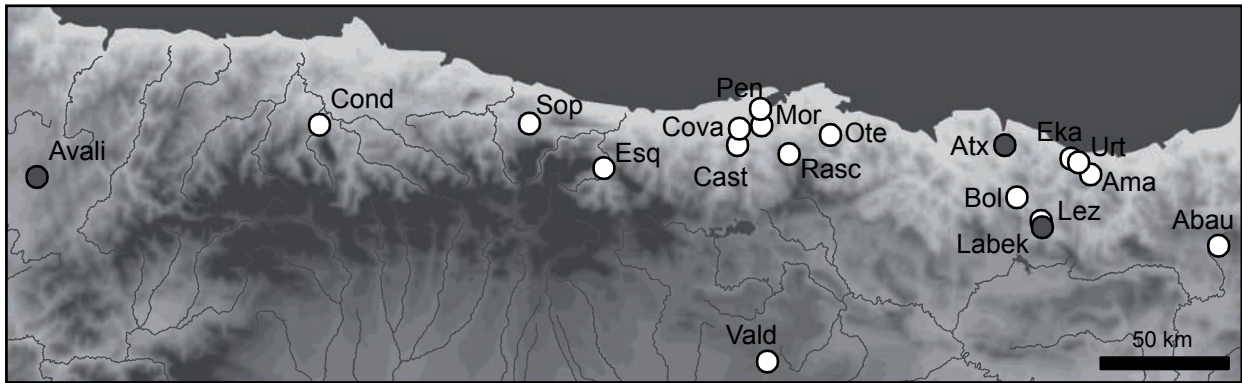
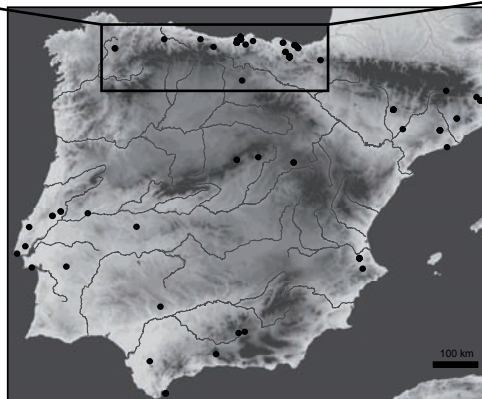


Fig. V.43 : Carte de répartition des sites à hyènes dans la péninsule Ibérique, avec (cercles gris) ou sans (cercles blancs) éléments de datations. Les pointillés délimitent les différentes régions arbitraires (numérotées de Ib1 à Ib5) utilisées pour l'analyse paléodémographique.



Région Ib1



Sites avec éléments de datations :

- R
- P

Fig. V.44 : Carte de répartition des sites de la région Ib1. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaire). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

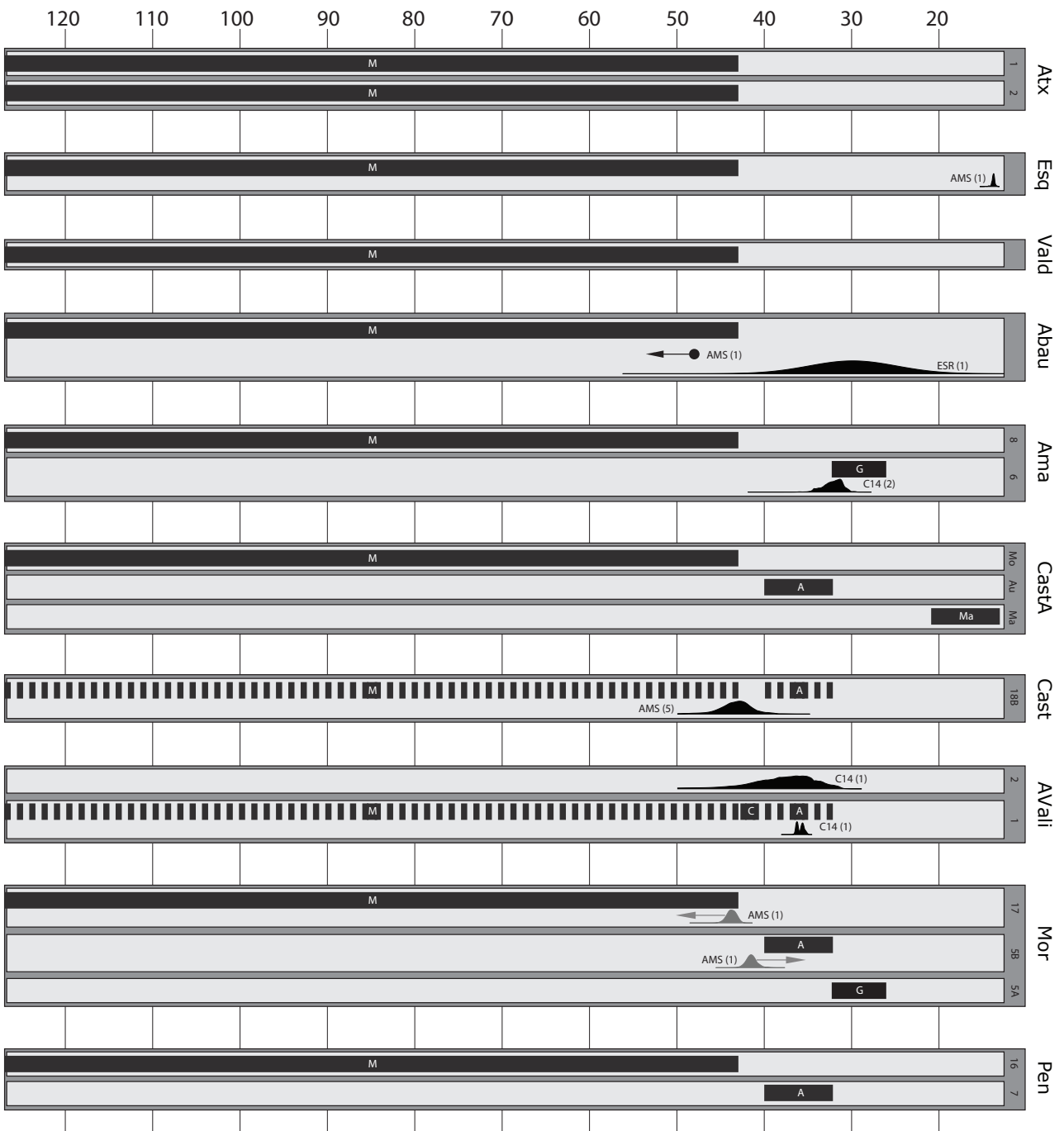


Fig. V.45 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région Ib1, partie 1/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

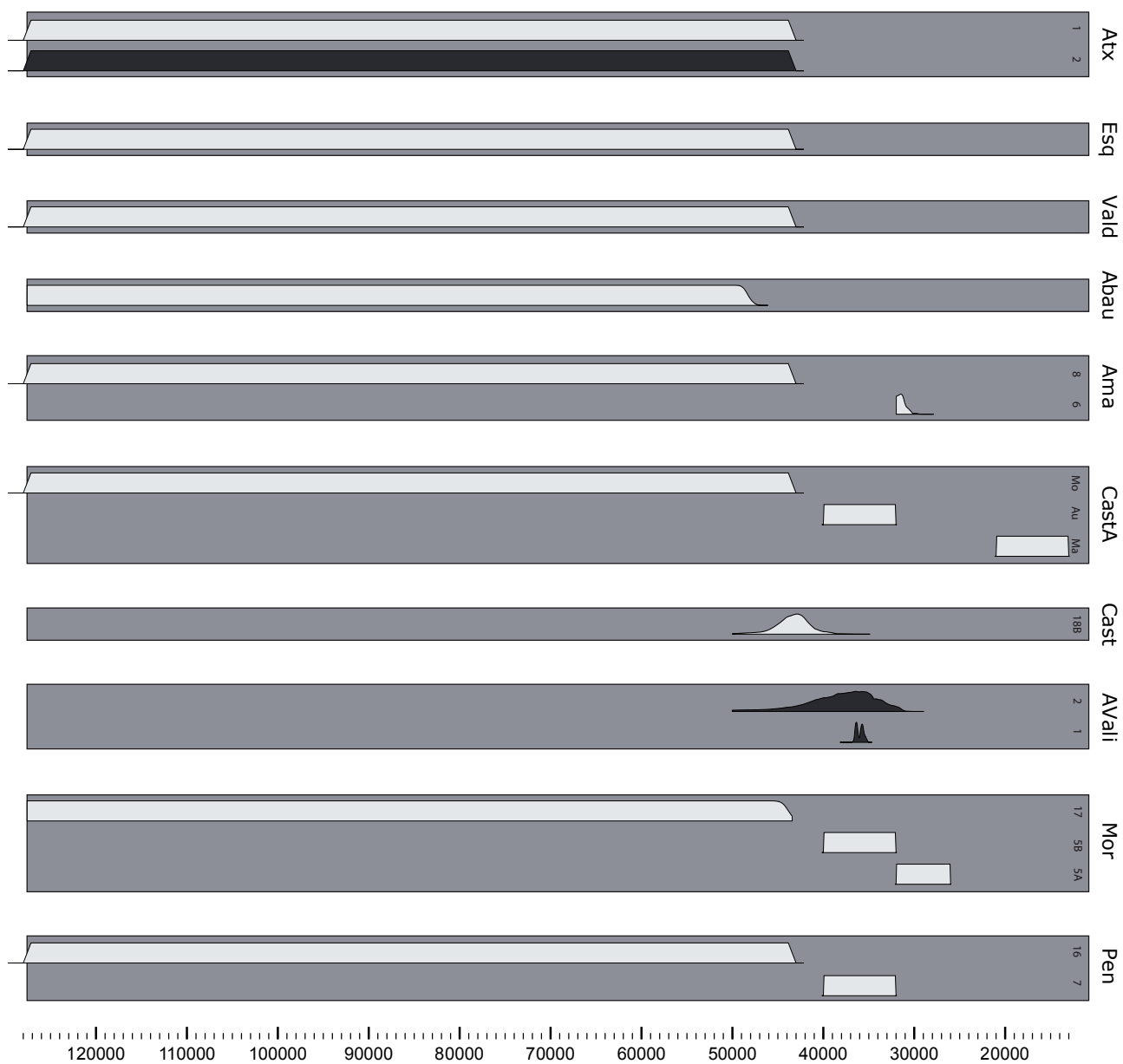


Fig. V.46 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région Ib1, partie 1/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.

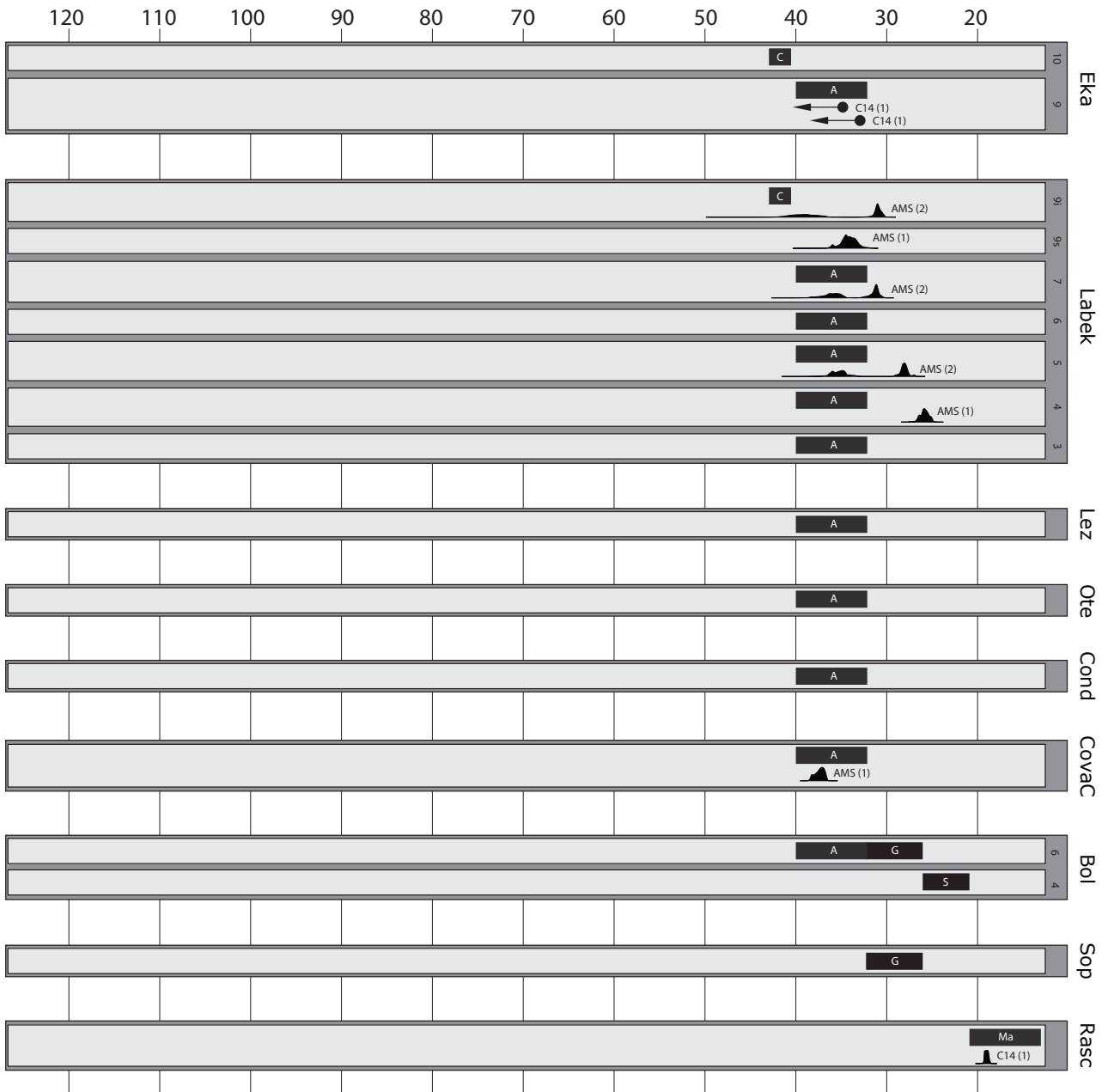


Fig. V.47 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région Ib1, partie 2/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

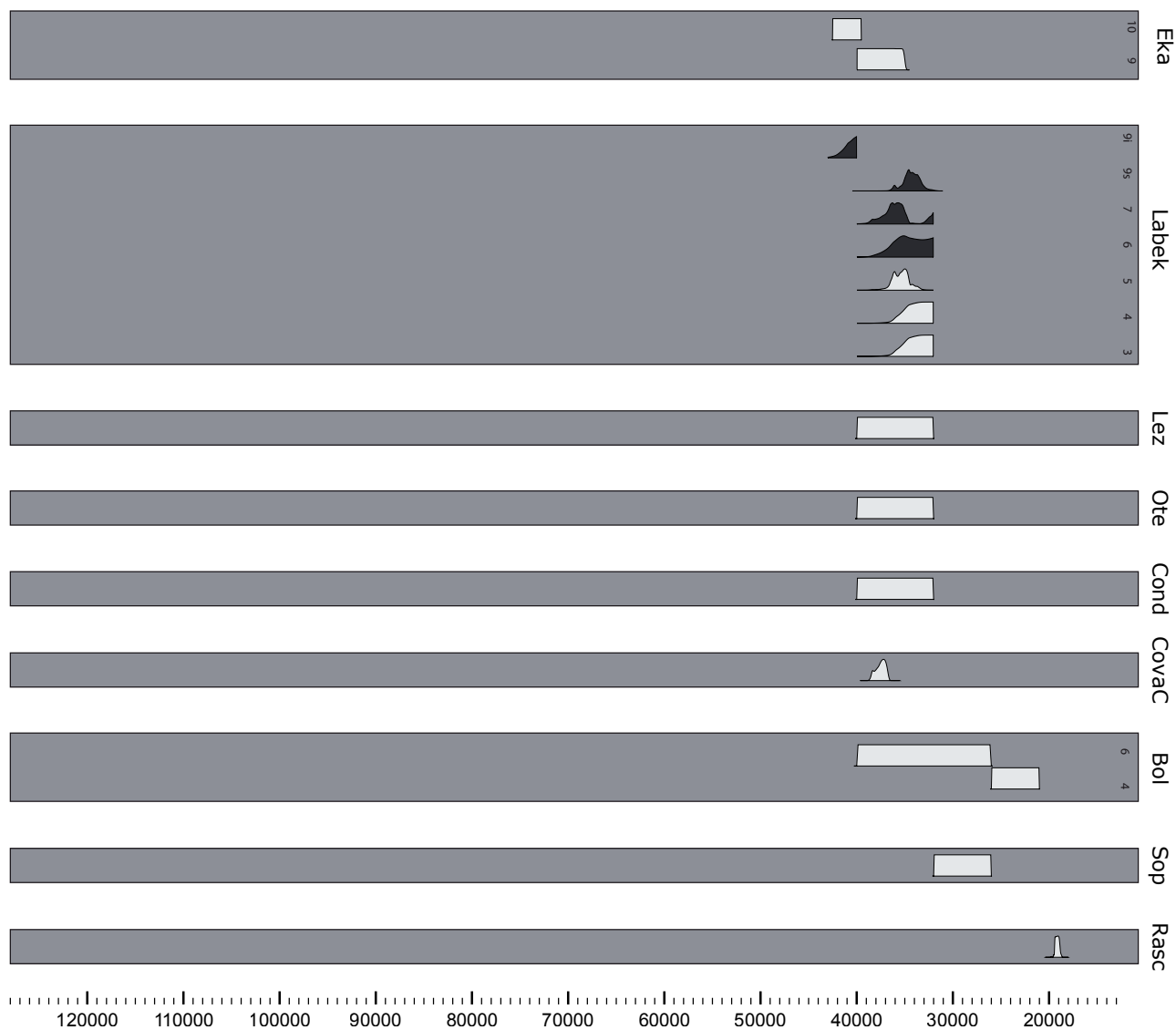


Fig. V.48 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région Ib1, partie 2/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.

Région Ib2

La région Ib2 inclut 11 sites (Fig. V.49, Tabl. V.9). Ces gisements ont livré 6 US R et 16 US P (Fig. V.50 et Fig. V.51). Les US sont datées, pour la majorité, du Moustérien. Le modèle bayésien est peu fiable dans le cas d'une US d'Ermitons, car les datations sont légèrement trop récentes pour du Moustérien (US marquée d'un astérisque sur la Fig. V.51).

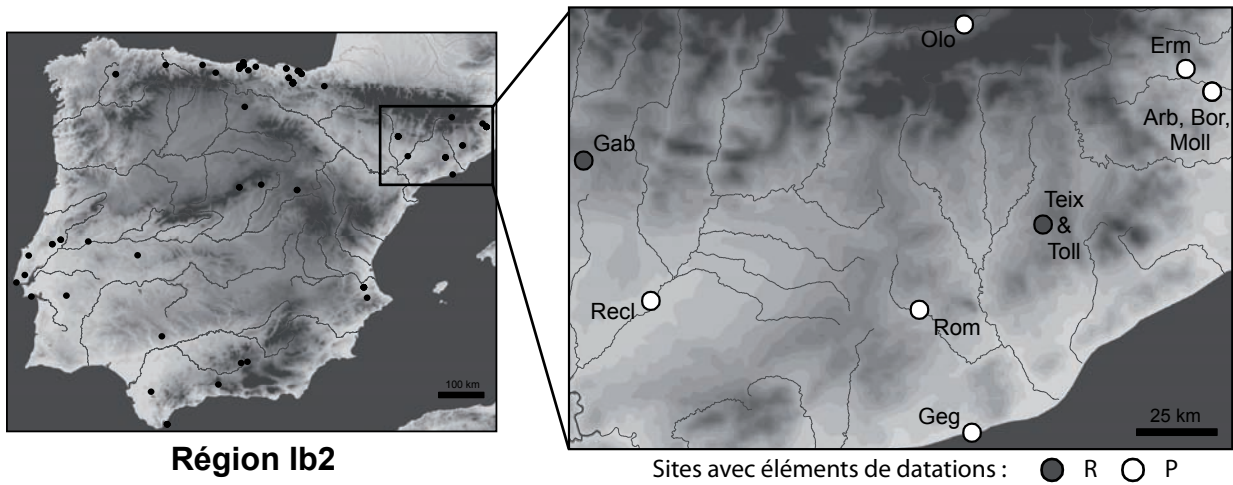


Fig. V.49 : Carte de répartition des sites de la région Ib2. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaire). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Code	Site	Principales références
ArbC (fouilles Corominas) ArbSM (fouilles Soler et Maroto) Arb2 (locus II)	Arbreda (I')	Estevez, 1980 ; Maroto <i>et al.</i> , 1996 ; Testu, 2006
Bor	Bora Gran de les Carreras (ou d'en)	Estevez, 1980 ; Rueda, 1987
Erm4	Ermitons	Maroto, 1993 ; Maroto <i>et al.</i> , 1996, 2002
Gab	Gabasa ou Los Moros 1	Blasco <i>et al.</i> , 1996 ; Blasco, 1997 ; Blasco et Montes, 1997 ; Montes <i>et al.</i> , 2001 ; Utrilla <i>et al.</i> , 2010
Geg	Gegant (Cova del)	Estevez, 1980 ; Daura <i>et al.</i> , 2005
Moll	Mollet III	Estevez, 1980 ; Maroto <i>et al.</i> , 1996
Olo	Olopte	Estevez, 1980
Recl	Reclau Viver (ou Reclau Reclau)	Estevez, 1980 ; Rueda, 1987 ; Maroto <i>et al.</i> , 1996
Rom	Romani (Abrich ou Abric)	Carbonell <i>et al.</i> , 1994, 1996 ; Martinez <i>et al.</i> , 2005 ; Rosell <i>et al.</i> , sous presse a et b
Teix	Teixoneres (Cova de les) ou Toixoneres	Tissoux <i>et al.</i> , 2006 ; Rosell <i>et al.</i> , 2010 a et b
Toll	Toll (Cueva del)	Donner et Kurten, 1958 ; Estevez, 1980

Tabl. V.9 : Liste des sites à hyènes de la région Ib2 avec des éléments de datations.

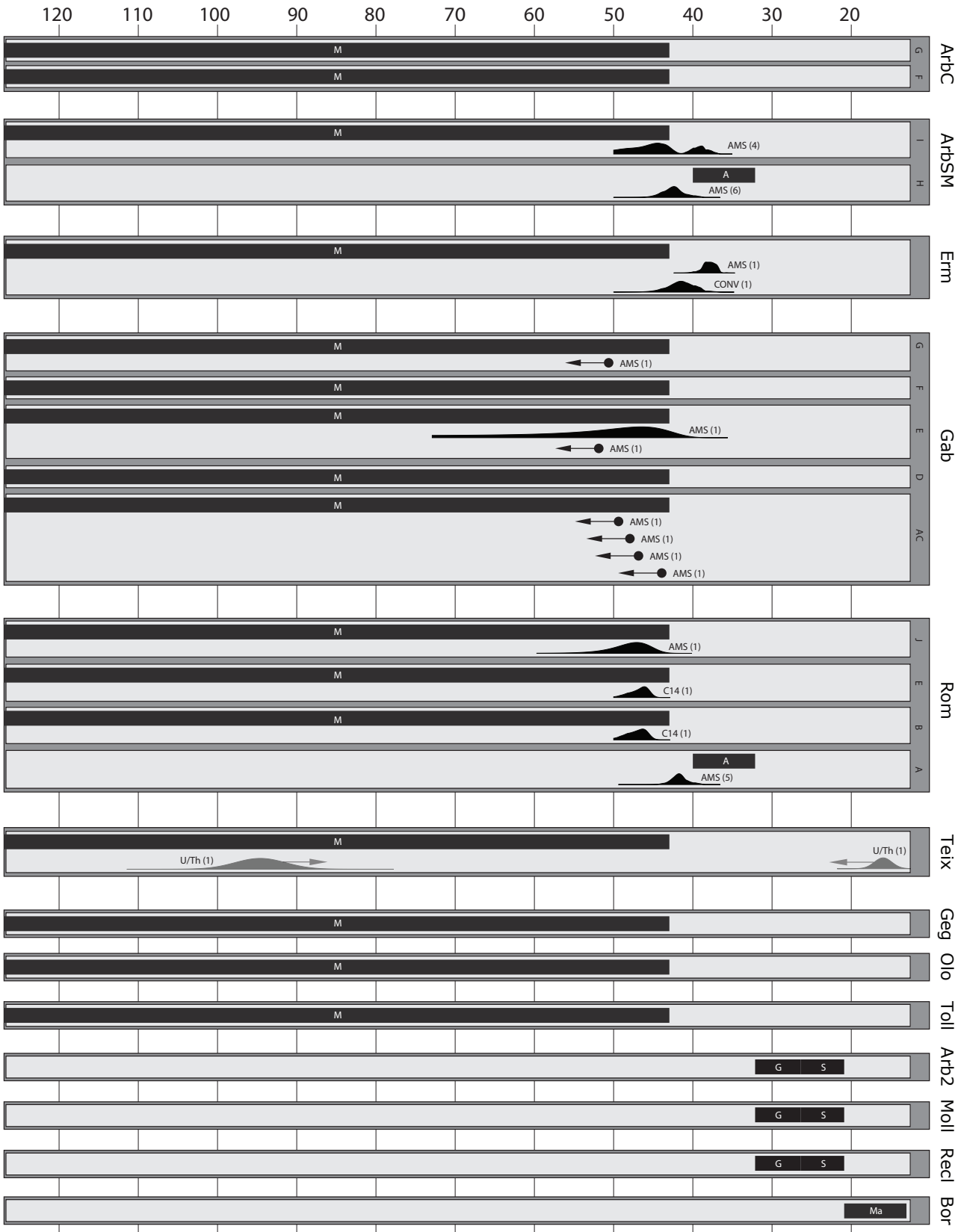


Fig. V.50 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région Ib2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.



Fig. V.51 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région Ib2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour lesquelles les résultats des modèles bayésiens sont peu fiables (cf. texte).

Régions Ib3 et Ib4

La région Ib3 est relativement pauvre en sites à hyènes, avec seulement 3 gisements dotés d'éléments de datations (Fig. V.52, Tabl. V.10). Les repaires d'hyènes sont cependant bien représentés avec 3 US R contre 2 US P.

Pour la région Ib4, les sites sont plus abondants ($n = 9$, Fig. V.53, Tabl. V.11), avec 4 US R et 7 US P. Les US sont majoritairement d'âge moustérien, et quatre d'entre-elles (Columbeira, Pego do Diabo, Figueira Brava, Foz de Enxarrique) sont associées à des datations absolues légèrement plus récentes qu'attendues selon le découpage archéostratigraphique théorique (Fig. V.54). Pour ces sites, le résultat des modèles bayésiens est donc à considérer avec prudence (Fig. V.55). Le gisement de Furninha (Portugal) n'a pas été intégré car les restes de hyénidés y ont été attribués à *Hyaena prisca* et non à *Crocota crocuta spelaea* (Cardoso, 1996 ; Brugal, 2010).

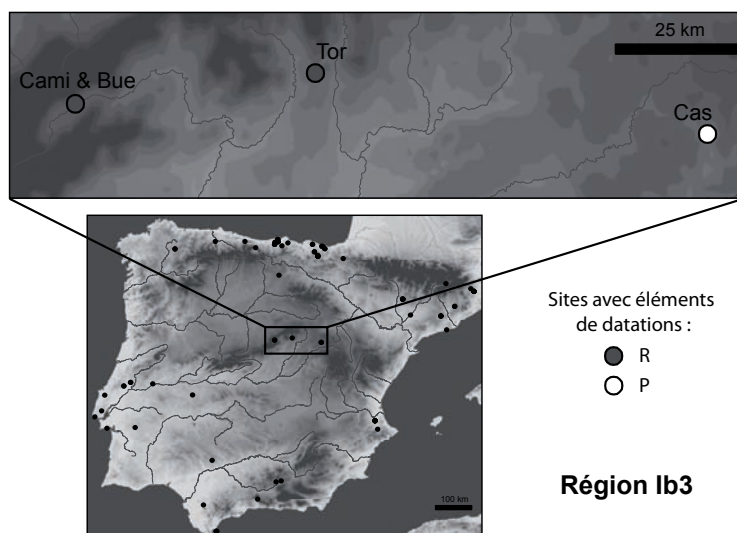


Fig. V.52 : Carte de répartition des sites de la région Ib3. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaire). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Code	Site	Principales références
Bue	Buena Pinta (Calvero de la Higuera, Pinilla del Valle)	Huguet <i>et al.</i> , 2010
Cami	Camino (Calvero de la Higuera, Pinilla del Valle)	Arsuaga <i>et al.</i> , 2010 ; Huguet <i>et al.</i> , 2010
Cas	Casares (los)	Altuna, 1973
Tor	Torrejones	Diez Fernandez-Lomana <i>et al.</i> , 1998

Tabl. V.10 : Liste des sites à hyènes de la région Ib3 avec des éléments de datations.

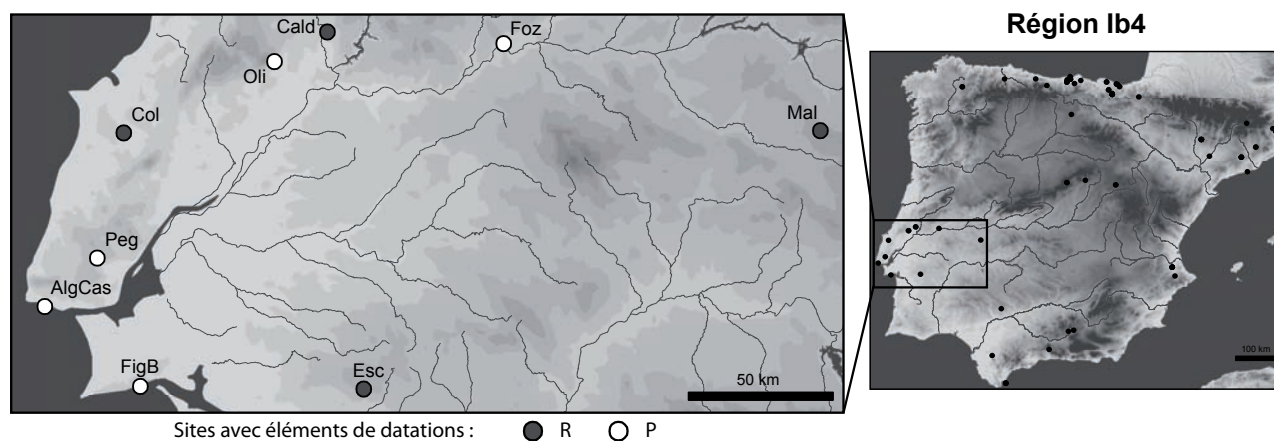


Fig. V.53 : Carte de répartition des sites de la région Ib4. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repires). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Code	Site	Principales références
Mal	Maltravieso (Cueva de)	Rodriguez-Hidalgo <i>et al.</i> , 2010
AlgCas	Algar de Cascais ou do Casais	Cardoso, 1996
Cald	Caldeirão	Cardoso, 1996 ; Davis, 2002 ; Davis <i>et al.</i> , 2007, 2010
Col	Columbeira (Gruta Nova da)	Cardoso, 1996 ; Raposo et Cardoso, 1998
Esc	Escoural	Otte et Da Silva, 1996 ; Gautier in Otte et Da Silva, 1996
FigB	Figueira Brava	Cardoso, 1996
Foz	Foz de (do) Enxarrique ou Vila Velha de Rodao	Brugal et Raposo, 1999
Oli2	Oliveira ou Almonda	Zilhão <i>et al.</i> , 2010
Peg	Pego do Diabo	Valente, 2004 ; Zilhão <i>et al.</i> , 2010

Tabl. V.11 : Liste des sites à hyènes de la région Ib4 avec des éléments de datations.

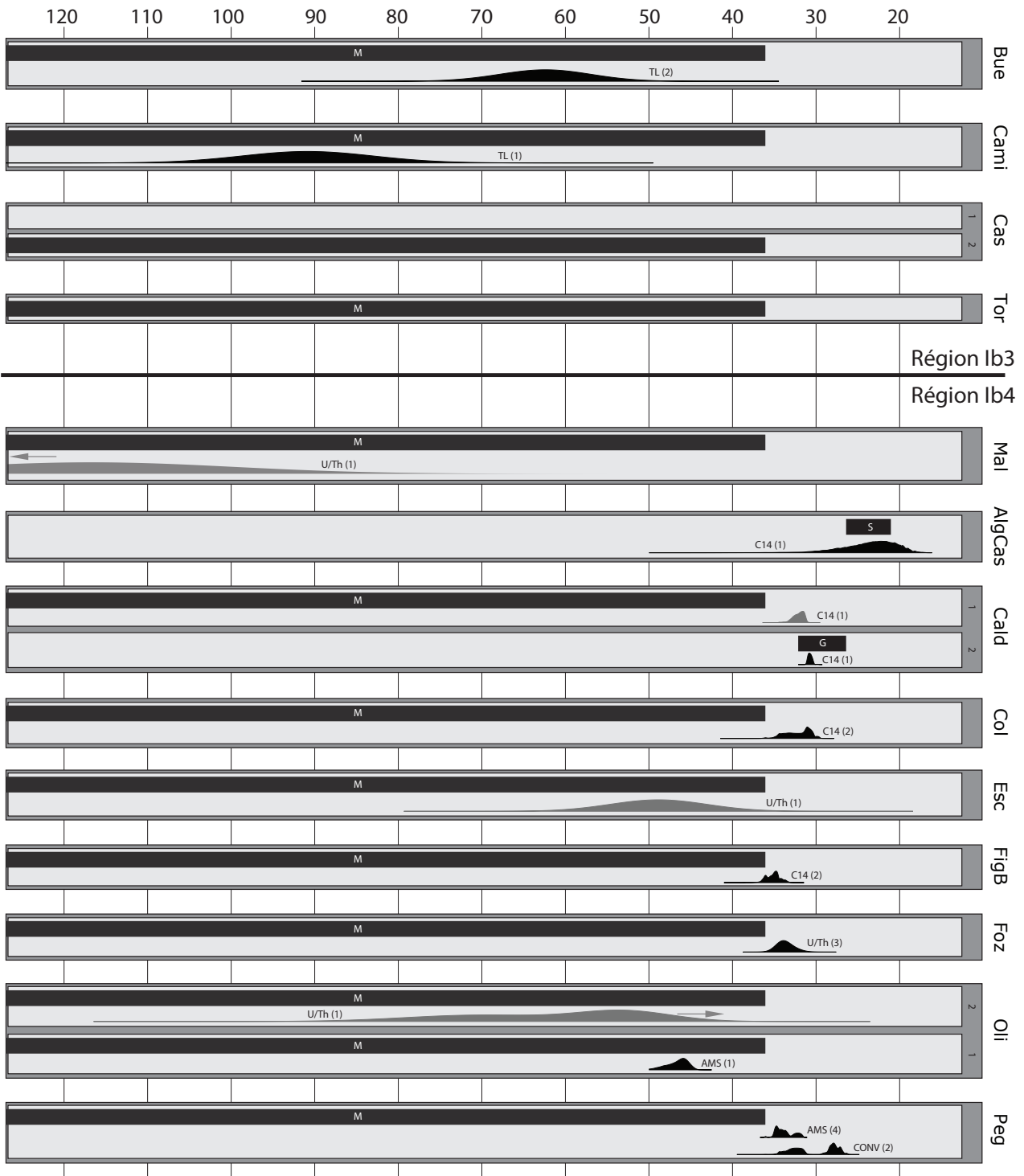


Fig. V.54 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes des régions Ib3 et Ib4, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

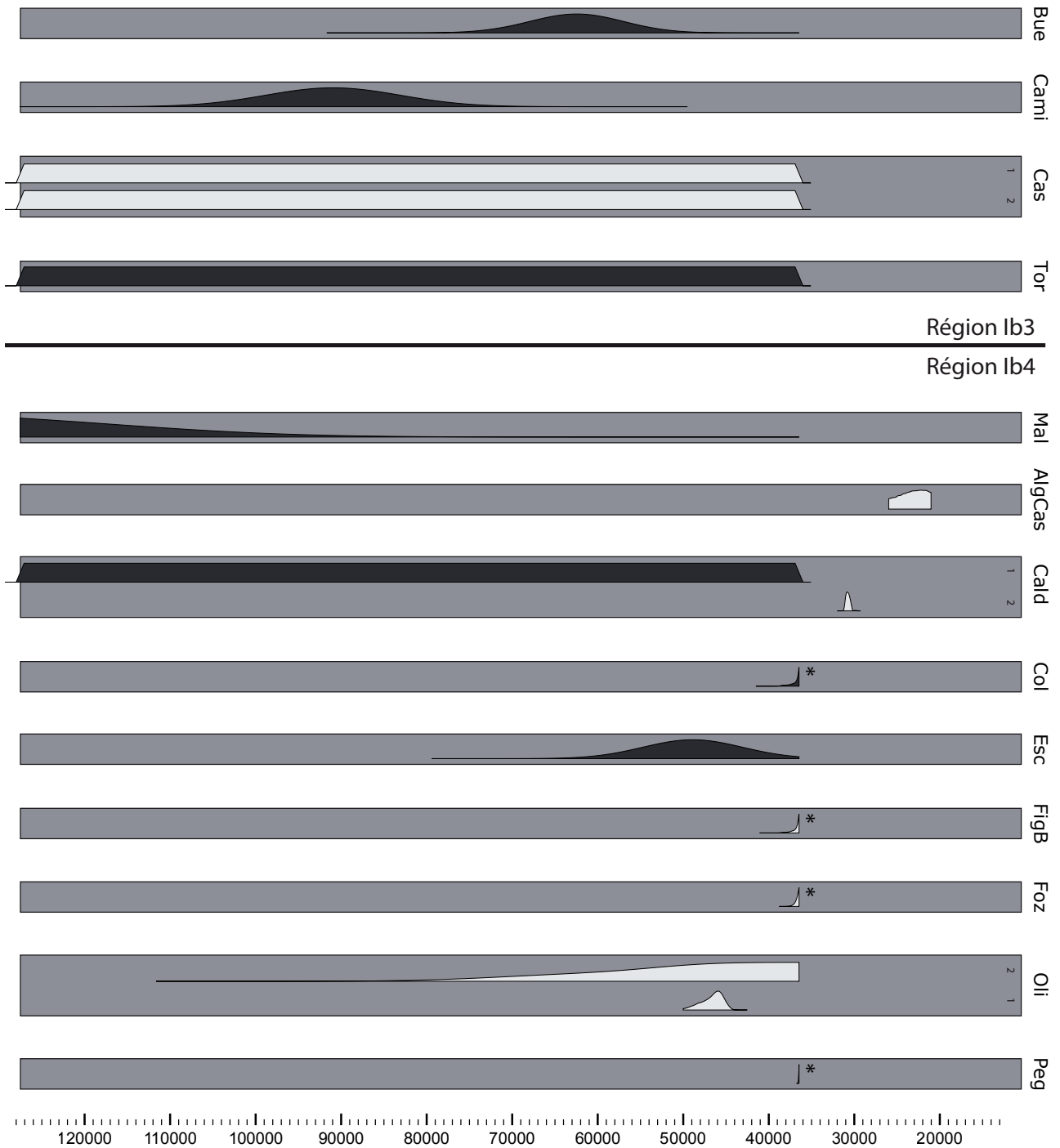


Fig. V.55 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes des régions Ib3 et Ib4. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour lesquelles les résultats des modèles bayésiens sont peu fiables (cf. texte).

Région Ib5

Le sud et le sud-est de la péninsule Ibérique (région Ib5) rassemblent 10 sites correspondant à 2 US R et 14 US P (Fig. V.56, Tabl. V.12, Fig. V.57, Fig. V.58). Le site de Cueva del Higueral de Sierra Valleja n'a pas été intégré dans les calculs bayésiens : il a livré trois restes d'Hyène, vraisemblablement intrusifs, dans des niveaux post-Néolithique (Caceres Sanchez, 1997).

Les repaires sont rares en Ib5, d'autant plus que la fiabilité de la datation de l'un d'entre eux (Ventanas) peut être remise en question. En effet, Ventanas présente une stratigraphie complexe, caractérisée par des remaniements post-dépôt importants. Pourtant, sur la base de deux datations absolues, Riquelme Cantal et Carrión (2010) considèrent Ventanas comme un repaire d'hyènes tardiglaciaire. Les deux dates (9500 ± 50 et 10670 ± 40) ont été obtenues sur des coprolithes. Le caractère très poreux des coprolithes en fait un matériel de datation extrêmement sensible aux problèmes de contaminations récentes. Si l'on garde à l'esprit les importants problèmes d'intégrité stratigraphique de ce gisement, ces arguments ne permettent pas de considérer Ventanas comme un repaire tardiglaciaire, et par conséquent il n'a pas été intégré dans les modélisations bayésiennes.

Encore une fois, les résultats des modèles bayésiens sont nettement affectés par les datations récentes obtenues sur quelques US des sites moustériens de Zafarraya et Gorham's Cave (US marquées d'un astérisque sur la Fig. V.58).

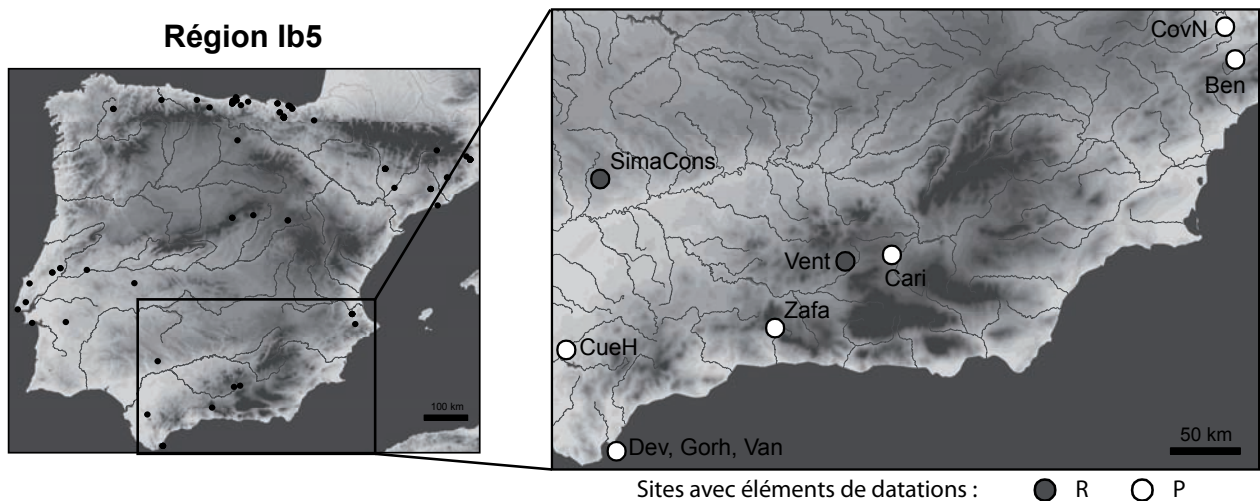


Fig. V.56 : Carte de répartition des sites de la région Ib5. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaire). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).

Code	Site	Principales références
Ben	Beneito (Cova)	Iturbe <i>et al.</i> , 1993
Cari	Carihuela ou Campana del Pinar	Carrión <i>et al.</i> , 1998 ; Fernandez <i>et al.</i> , 2007
CovN	Cova Negra (Valencia)	Villaverde, 1984 ; Arsuaga <i>et al.</i> , 2007
CueH	Cueva del Higueral de Sierra Valleja	Caceres Sanchez, 1997
SimaCons	Sima de Constantina	Rodriguez Vidal <i>et al.</i> , 2003
Vent	Ventanas, Las	Riquelme Cantal et Carrión, 2010
Zafa	Zafarraya (Cueva del Boquete de)	Geraads 1995, 1997 ; Hublin <i>et al.</i> , 1995 ; Barroso Ruiz et De Lumley, 2006
Dev	Devil's Tower	Barton <i>et al.</i> , 1999 ; Carrant, 2000 ; Finlayson <i>et al.</i> , 2001
Gorh	Gorham's Cave	Barton <i>et al.</i> , 1999 ; Carrant, 2000 ; Finlayson <i>et al.</i> , 2001, 2006 ; Stringer <i>et al.</i> , 2008 ; Rodriguez Vidal <i>et al.</i> , 2010
VanCD	Vanguard	Barton <i>et al.</i> , 1999 ; Finlayson <i>et al.</i> , 2001 ; Stringer <i>et al.</i> , 2008 ; Rodriguez Vidal <i>et al.</i> , 2010

Tabl. V.12 : Liste des sites à hyènes de la région Ib5 avec des éléments de datations.

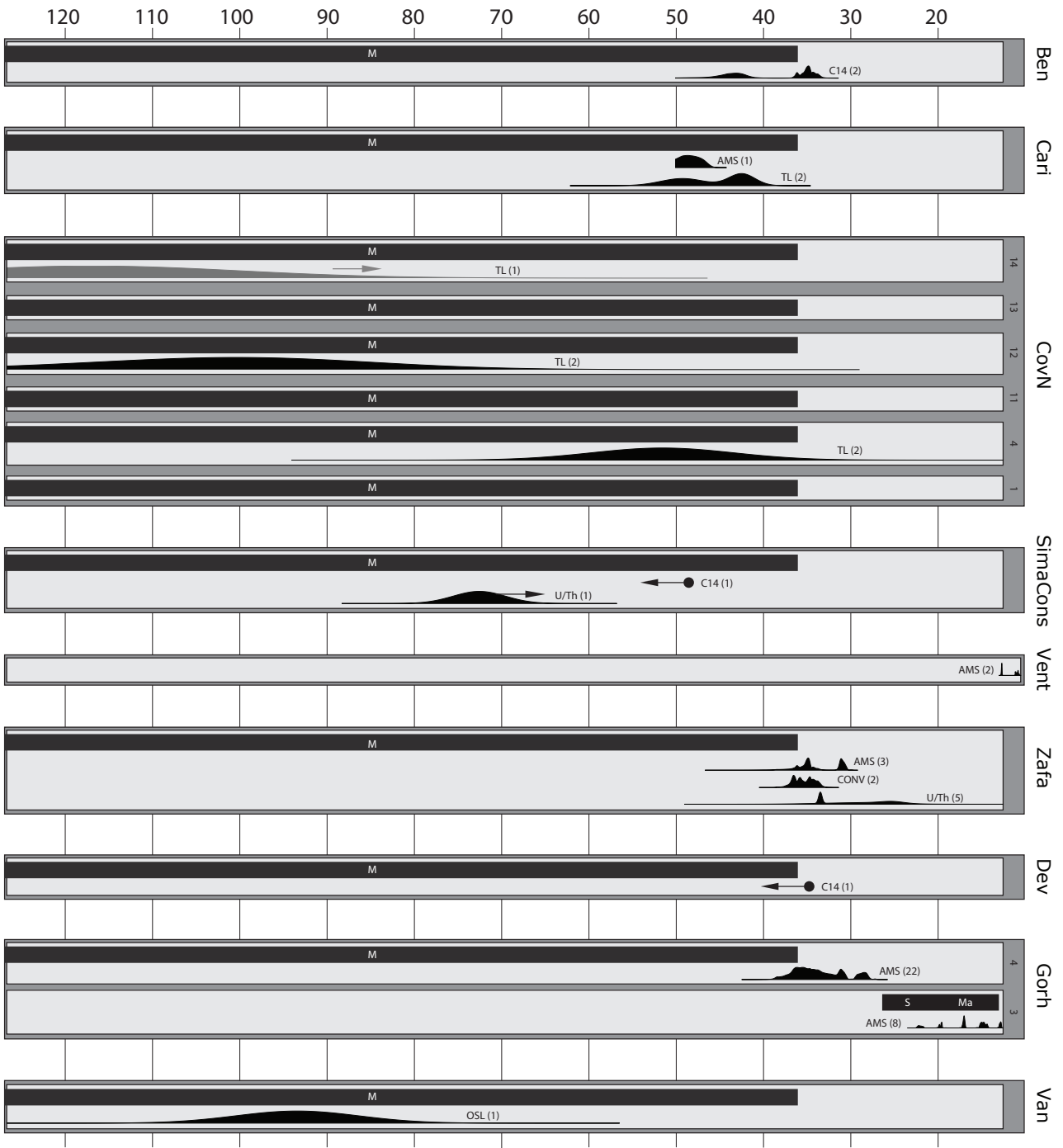


Fig. V.57 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région Ib5, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.

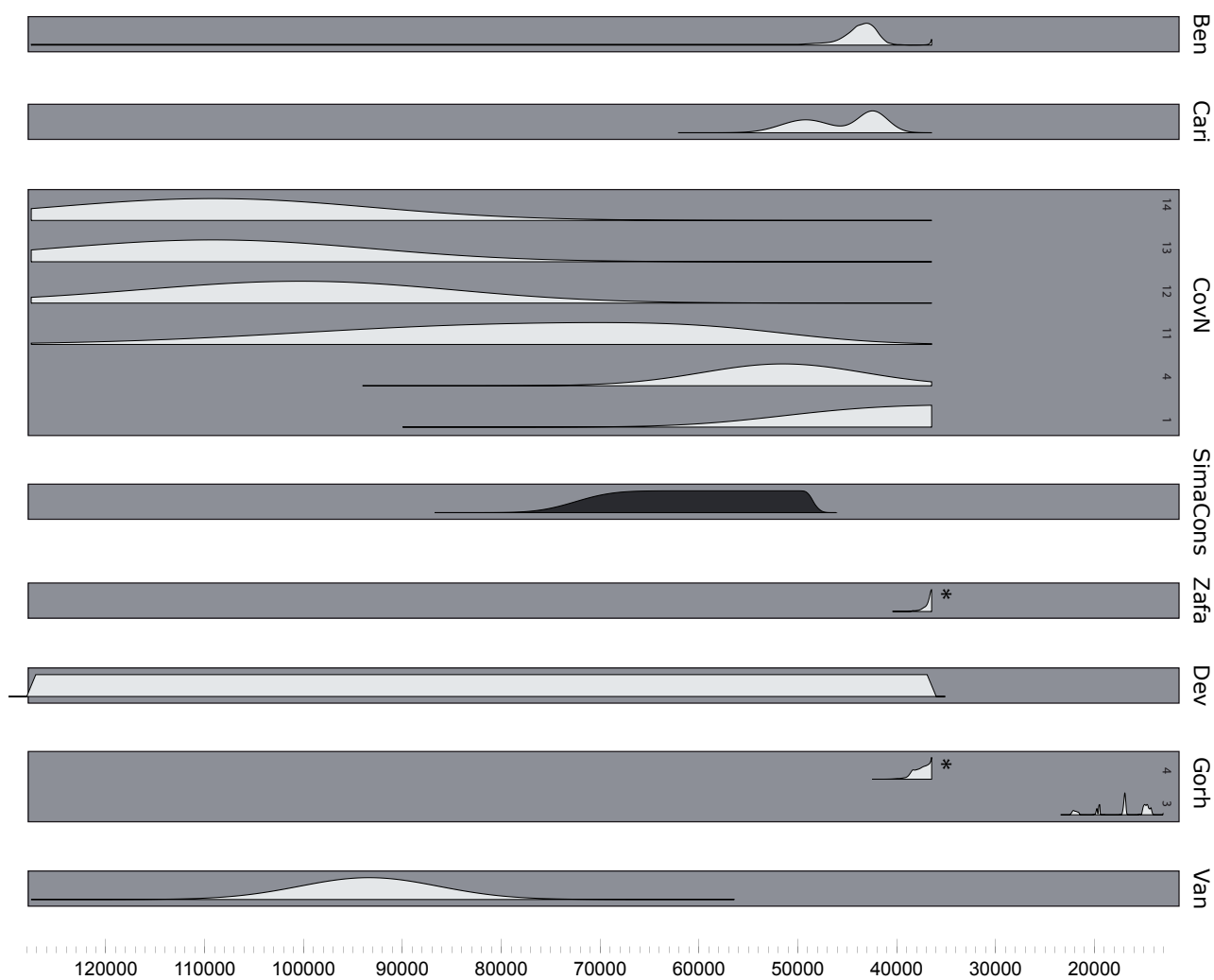


Fig. V.58 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région Ib5. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour lesquelles les résultats des modèles bayésiens sont peu fiables (cf. texte).

Distributions sommées

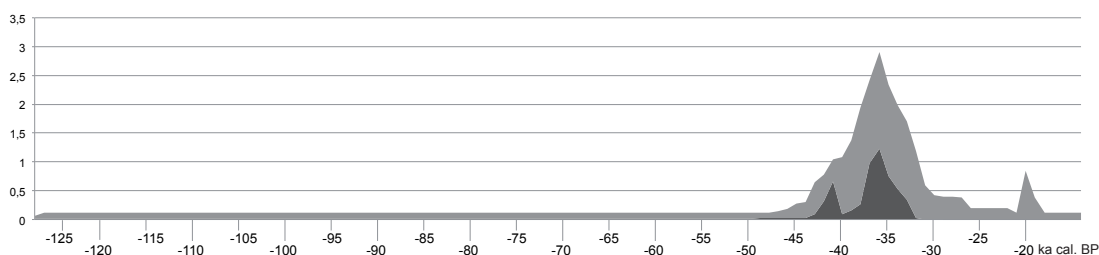
Les distributions sommées (Fig. V.59) montrent des histoires paléodémographiques apparemment différentes selon les régions de la péninsule Ibérique. Les sites sont pour majorité datés du Paléolithique supérieur ancien dans la région Ib1, et du Moustérien final dans les régions Ib2, Ib4 et Ib5. Pour la région Ib3, les sites semblent plus étalés dans le temps, mais le nombre d'US intégrées est particulièrement faible. Il est cependant intéressant de noter qu'un site (Buena Pinta) est potentiellement daté du MIS 4, période si peu fréquente pour les repaires d'hyènes dans d'autres régions européennes (France, îles britanniques).

Quelques US P sont datées du Paléolithique supérieur récent, mais, à l'instar de nombreuses autres régions européennes (Sud-Ouest, Sud-Est et Nord-Est de la France, Belgique), ces sites ne paraissent pas témoigner d'une réelle présence de l'Hyène dans les environnements à ces périodes, puisque les repaires d'hyènes datés de manière fiable sont âgés au minimum de plus de 30 000 ans.

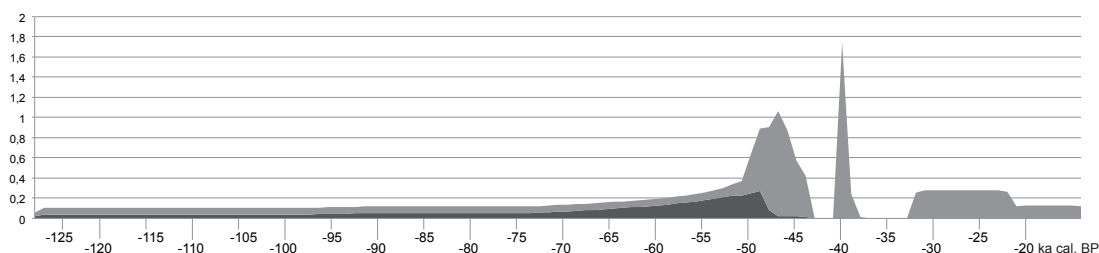
Dans le sud de la péninsule Ibérique (Ib4, Ib5), les modèles bayésiens sont considérablement affectés par les datations radiocarbone très récentes obtenues sur plusieurs sites moustériens. Il est donc particulièrement difficile d'interpréter les résultats des estimations paléodémographiques. Il est possible qu'une bonne partie de ces sites, placés au Moustérien final à l'issue de la modélisation bayésienne, soient à considérer comme nettement plus anciens.

Sur l'ensemble de la péninsule Ibérique, la paléodémographie est particulièrement difficile à appréhender pour les temps moustériens, y compris quand les estimations sont corrigées par équation théorique (Fig. V.60 et Fig. V.61). En limite de datation du radiocarbone et en l'absence d'autres méthodes de datations (absolues comme relatives, e.g. archéostratigraphie, biostratigraphie), la résolution chronologique est loin d'être suffisante. En conséquence, l'importance des US moustériennes est probablement largement sous-estimée car les distributions de probabilités de ces ensembles s'étalent le plus souvent sur presque une centaine de millénaires (de 128 à 43 ka cal. BP soit 85 millénaires pour le nord de la péninsule, de 128 à 36 soit 92 millénaires pour le sud). Il est néanmoins intéressant de noter l'abondance des sites du début du Paléolithique supérieur ancien dans la région Ib1, caractéristique plutôt rare dans les autres régions de la péninsule Ibérique comme de l'Europe de l'Ouest.

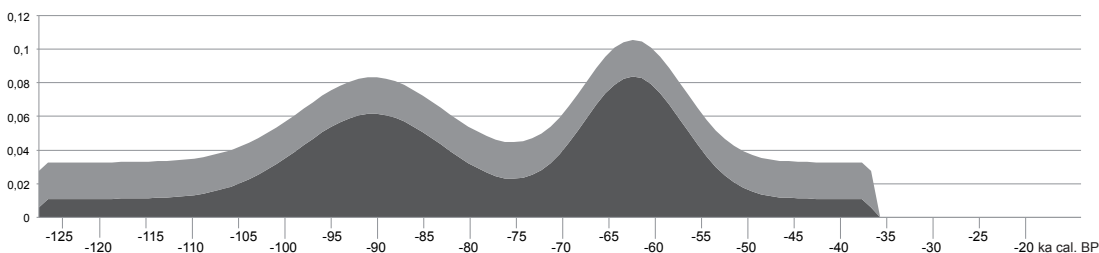
Ib1
R : 7
P : 28



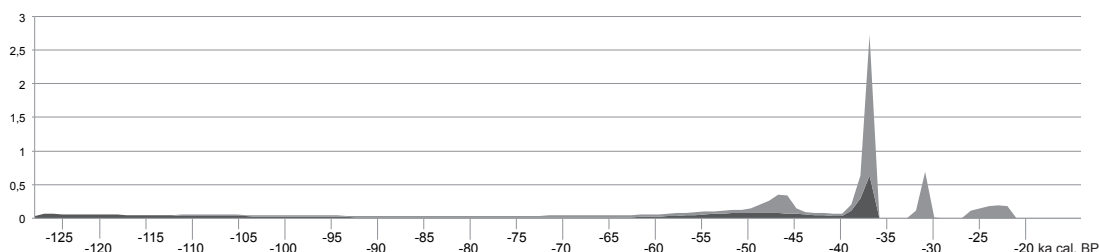
Ib2
R : 6
P : 16



Ib3
R : 3
P : 2



Ib4
R : 4
P : 7



Ib5
R : 1
P : 13

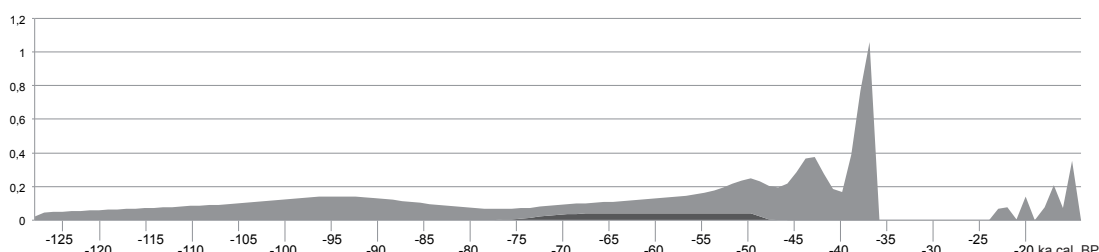


Fig. V.59 : Distributions de probabilités sommées par région (Ib1 à Ib5) pour les US R (en noir) et P (en gris).

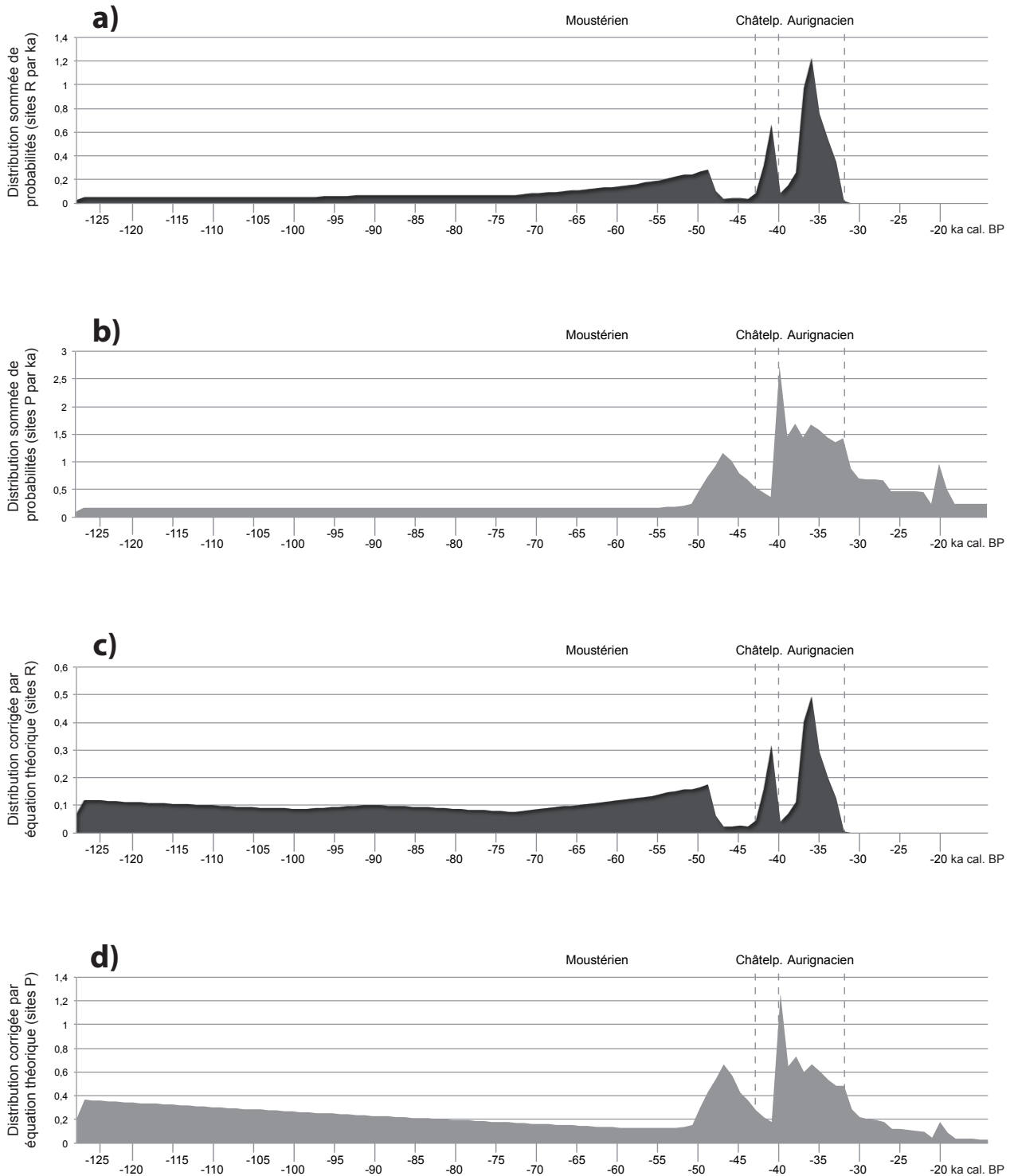


Fig. V.60 : Distributions de probabilités sommées par millénaire pour le nord de la péninsule Ibérique (régions Ib1 et Ib2) pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par l'équation théorique de Surovell et al., 2009.

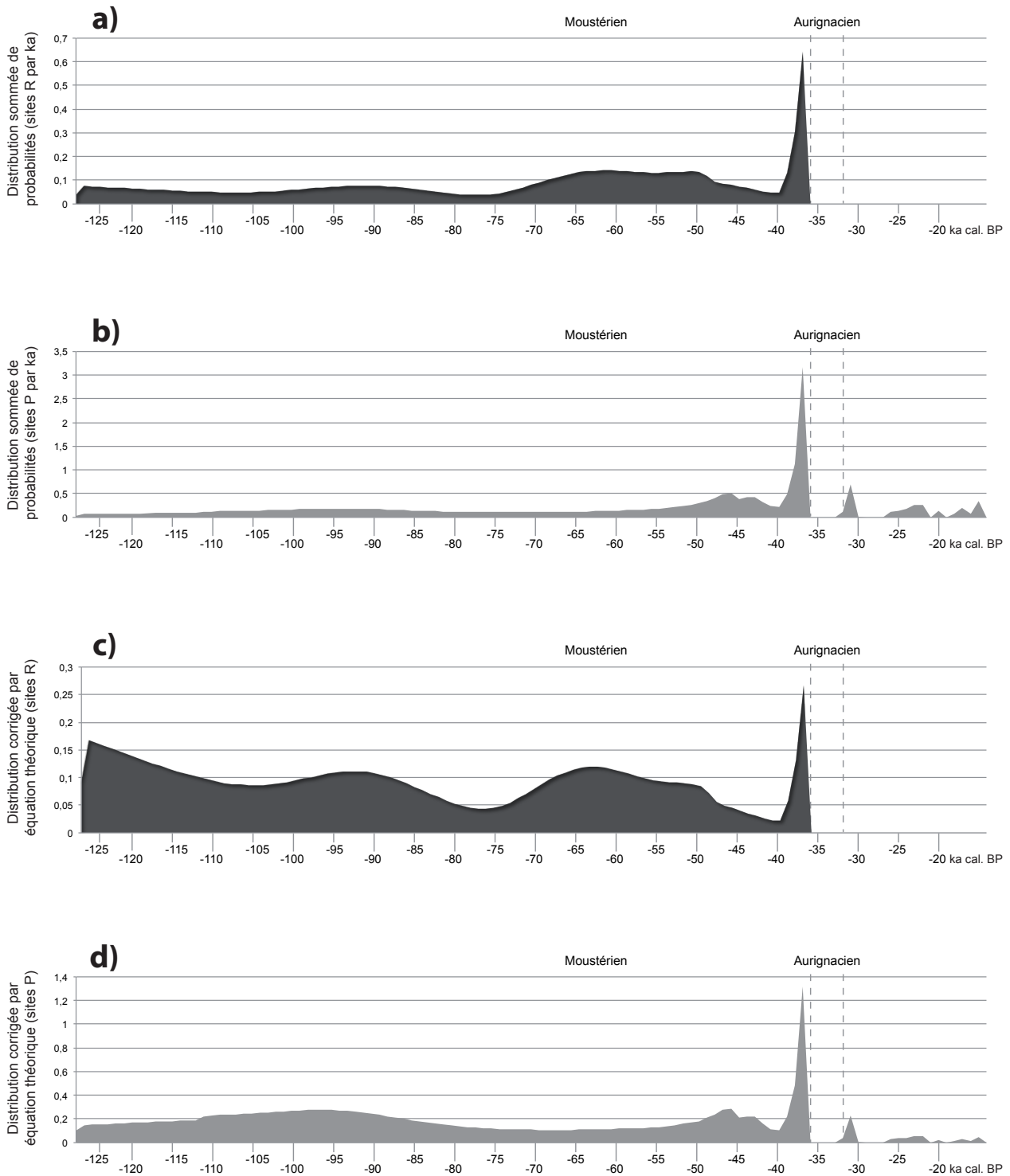


Fig. V.61 : Distributions de probabilités sommées par millénaire pour le centre et le sud de la péninsule Ibérique (régions Ib3 à Ib5) pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par l'équation théorique de Surovell et al., 2009.

1.7 COMPARAISONS INTER-RÉGIONALES ET CONCLUSIONS

Dans le but de mieux comparer les estimations paléodémographiques pour les différents espaces de l'Europe de l'Ouest, et afin de réduire l'impact des problèmes de résolution chronologique et de calibration (cf. Chapitre II.2), les distributions de probabilités ont été généralisées par grandes périodes : 128-65 ka, 65-60 ka (soit autour du H6), 60-43 ka (Moustérien final), 43-40 ka (Châtelperronien, Uluzzien ou Moustérien final selon les régions), 40-32 ka (Aurignacien dans la plupart des régions) et 32-13 ka (Paléolithique supérieur plus récent).

La Fig. V.62 résume l'ensemble des estimations paléodémographiques, avec les principales conclusions découlant de l'analyse des différentes régions.

D'une manière générale, les sites à hyènes sont très abondants dans toute l'Europe à la transition Paléolithique moyen – supérieur, et plus particulièrement au Moustérien final. Il est cependant assez souvent impossible de savoir si cette fréquence de sites est véritablement liée à une population d'hyènes plus importante. La très faible résolution chronologique pour le Paléolithique moyen biaise les estimations obtenues (cf. histogrammes plus clairs sur la Fig. V.62). Dans la plupart des régions, la limite de datation du radiocarbone explique sûrement, pour grande partie, l'abondance des sites du Moustérien final : les sites moustériens plus anciens, rarement datés avec précision, disparaissent artificiellement des distributions de probabilités, la position chronologique de ces sites s'étalant alors sur une période de près de 90 millénaires (entre 128 ka et 40 ka en gros). Il est donc particulièrement difficile de discuter des dynamiques de peuplement de l'Europe de l'Ouest par l'Hyène au Moustérien.

Quelques régions, cependant, fournissent des éléments de réponse à ces biais de résolution chronologique. Dans les îles britanniques, les datations absolues quasi systématiques et les révisions biostratigraphiques récentes permettent un meilleur positionnement chronologique des sites du MIS 5 à 3. Dans le Sud-Ouest de la France, l'archéostratigraphie détaillée du Moustérien récent permet de caler certaines séquences dans un cadre chronologique relativement fiable. En Italie, les problèmes persistent, mais l'abondance des datations ESR et U/Th permettent de replacer l'essentiel des quelques repaires.

À la lecture de la Fig. V.62, plusieurs parallèles intéressants sont à souligner. L'histoire paléodémographique du nord du Bassin aquitain et des îles britanniques est étonnamment proche : l'Hyène est absente à l'H6 (si l'on exclut les probabilités dues à l'imprécision de certaines datations cf. 1.2 et Chapitre III.2), particulièrement abondante entre 60 et 40 ka cal. BP, puis de nouveau pratiquement absente à l'H4.

À l'H4 justement, durant les phases anciennes de l'Aurignacien (Protoaurignacien et Aurignacien ancien), les populations d'hyènes semblent se concentrer dans deux régions européennes. Alors qu'elles sont rares partout ailleurs, les hyènes sont relativement plus abondantes dans deux régions limitrophes, le sud du Bassin aquitain et le Nord-Ouest de l'Espagne (Fig. V.62). Ce scénario reste cependant à préciser dans ses détails. Par exemple, le sommet de la séquence de Brassempouy correspond peut-être à une période plus récente que Labeko Koba et Tournal. Brassempouy pourrait ainsi refléter une recolonisation de la Chalosse après l'H4, à la fin de l'Aurignacien ancien (depuis le Pays basque espagnol ?), lorsque les environnements à Renne dominant cèdent à nouveau la place aux faunes dominées par les Bovinés et le Cheval (cf. Chapitre III.1).

La péninsule italienne est également riche en enseignements car elle semble enregistrer des dynamiques populationnelles légèrement différentes. Quelques US sont potentiellement datées de l'H6 (Guattari), alors que l'Hyène semble absente à cette période dans les îles britanniques et dans le Sud-Ouest de la France. Une présence de l'Hyène à l'H6 est peut-être également documentée dans le centre (Buena Pinta) et le sud (Sima Constantina) de l'Espagne. Les imprécisions sur les datations des ensembles de ces deux pays (Italie et Espagne) empêchent cependant d'être affirmatif.

C'est en Italie qu'est connu le repaire d'hyènes le plus récent d'Europe de l'Ouest, daté du début du Gravettien, autour de 30 ka cal. BP (sur la Fig. V.62, la probabilité sommée d'US R après l'Aurignacien dans les îles britanniques est uniquement due à l'imprécision de certaines datations). Par la suite, dans toute l'Europe, certains sites magdaléniens délivrent quelques restes d'Hyène isolés. Cette présence étonnante, alors que plus aucun repaire d'hyènes ne semble exister depuis des dizaines de millénaires, est sûrement à mettre sur le compte de remaniements, contaminations ou erreurs de détermination, plutôt qu'à une improbable survivance de l'Hyène dans le Paléolithique supérieur récent. De plus, aucune région « refuge » ne peut être identifiée, ces sites étant omniprésents dans toute l'Europe.

Les sites à hyènes sont très fréquents au Moustérien final dans presque toute l'Europe de l'Ouest, mais l'interprétation paléodémographique de cette caractéristique est délicate. Pour toutes les régions, les estimations sont soumises à de nombreux biais pour les périodes moustériennes (excepté pour les îles britanniques, pour le Sud-Ouest de la France et en moindre mesure pour la péninsule italienne).

L'histoire démographique des populations d'hyènes des îles britanniques et du nord du Bassin aquitain est extrêmement similaire. Dans ces régions l'Hyène disparaît à l'H6, mais elle est à ce moment potentiellement encore présente en Italie et en Espagne. Par la suite, entre 60 et 40 ka cal. BP, l'Hyène est particulièrement abondante, en Angleterre comme dans le Sud-Ouest de la France.

À l'H4, aux débuts de l'Aurignacien, les populations d'hyènes sont considérablement réduites en Angleterre et dans le nord du Bassin aquitain, mais également dans presque toute l'Europe de l'Ouest. L'Hyène reste présente dans deux régions limitrophes, le sud du Bassin aquitain et le Nord-Ouest de l'Espagne. Une hypothèse, qui reste à vérifier, peut être proposée : ces espaces pourraient constituer à l'H4 une région « refuge » pour des populations d'hyènes fortement affectées par les changements environnementaux.

Nombre moyen d'US R par millénaire par grandes périodes



Périodes avec une très faible résolution chronologique

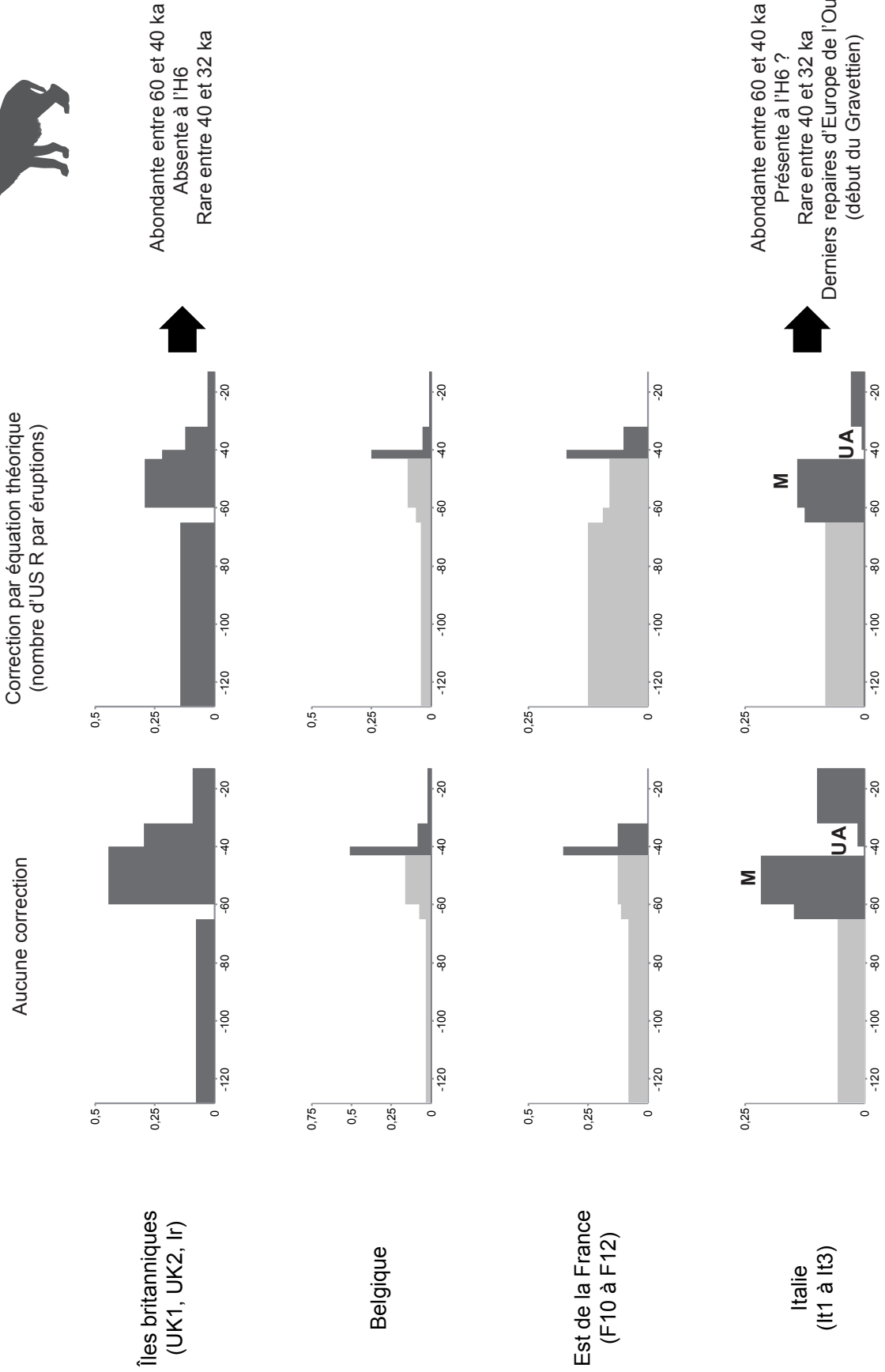


Fig. V.62 : Comparaison inter-régionales entre les résultats des estimations paléodémographiques. À droite de la flèche, principales conclusions sur l'abondance de l'Hyène.

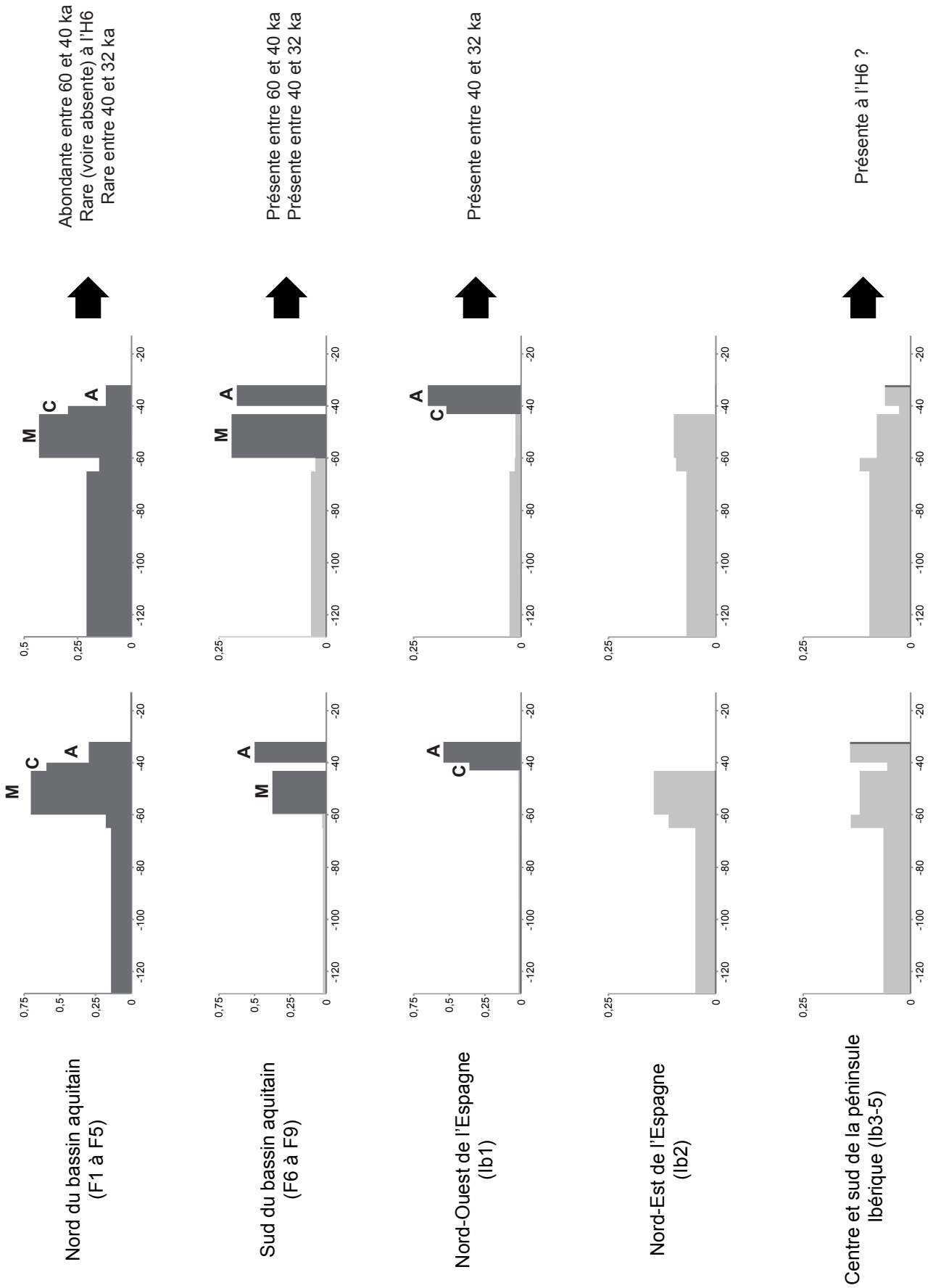


Fig. V.62 (suite).

M = Moustérien, U = Uluzzien, C = Chatelperronien, A = Aurignacien.

CHAPITRE V.2 APPLICABILITÉ DU « MODÈLE SUD-OUEST » À L'ENSEMBLE DE L'EUROPE DE L'OUEST

À l'issue de l'étude détaillée des paléozoocénoses du Sud-Ouest de la France (Partie III), il a pu être montré que les fluctuations décelables dans la paléodémographie des hyènes pouvaient être reliées à des changements environnementaux. L'Hyène ne devient particulièrement abondante dans cette région qu'avec le développement d'écosystèmes à forte biomasse d'Ongulés, lorsque les Bovinés et le Cheval dominent les cortèges d'herbivores.

Il est tentant d'interpréter le signal paléodémographique enregistré dans d'autres régions européennes à la lumière des connaissances acquises dans le Sud-Ouest, mais la multiplicité des paramètres influençant la démographie des prédateurs (cf. Chapitre III.3) empêche cependant de telles transpositions directes. Pour expliquer l'histoire démographique des populations d'hyènes d'Europe de l'Ouest, le modèle bâti sur les données du Sud-Ouest de la France doit donc être testé avant d'être appliqué.

Le modèle interprétatif proposé pour le Sud-Ouest ne peut être vérifié qu'en précisant si une corrélation existe entre la paléodémographie des hyènes et l'évolution de la biomasse d'Ongulés pour les différentes régions européennes. Ceci nécessiterait, pour chaque région, une reconstruction environnementale précise des changements dans les zoocénoses, et ce à partir de données indépendantes des sites à hyènes. Ce type d'approche n'a pas été tenté ici pour d'autres régions que le Sud-Ouest, mais quelques premiers éléments de discussion peuvent être proposés sur la base de l'analyse des listes fauniques associées aux repaires d'hyènes.

2.1 FAUNES ASSOCIÉES AUX REPAIRES D'HYÈNES EN EUROPE DE L'OUEST

Les faunes issues des sites anthropiques d'Europe de l'Ouest n'ont pas été inventoriées ici, mais dans plusieurs repaires d'hyènes, des listes fauniques quantifiées sont disponibles. La proportion des herbivores dans ces listes peut fournir des informations importantes sur les paléoenvironnements contemporains des occupations des cavités par l'Hyène. Il est légi-

time de se demander si la présence ou l'abondance de l'Hyène dans les écosystèmes est systématiquement à relier au développement d'un certain type de communauté faunique (par exemple, faunes dominées par les Bovinés et le Cheval) ou si cette dernière, plus ubiquiste, peut se développer dans une gamme variée d'environnements.

Parmi les repaires inventoriés, 81 US sont pourvues d'une liste faunique quantifiée où le nombre total de restes d'herbivores est supérieur à 50 (Tabl. V.13).

Pour plusieurs US cependant, des doutes existent sur l'intégrité des ensembles ou sur l'unicité de l'agent accumulateur. Par exemple, à Sandford Hill (Angleterre), Turner (1981) et Carrant (2004) ont souligné que les restes de Renne (NR = 967) associés aux vestiges du repaire d'hyène présentaient un état taphonomique très différent de ceux des autres espèces, avec une patine particulière et une absence de traces de consommation par des carnivores (pourtant très abondantes sur les autres taxons). Ces restes correspondent probablement à un mélange (post-dépôt, à la fouille ou au musée) entre deux niveaux distincts, et par conséquent les restes de Renne ont été retirés de la liste faunique de Sandford Hill pour notre analyse. Gabasa fournit un autre exemple : l'ensemble osseux semble représenter un mélange d'occupations successives de la cavité par l'Homme et par l'Hyène, sans qu'il soit possible de distinguer clairement quels restes ont été accumulés par l'un ou l'autre (Blasco *et al.*, 1996 ; Blasco, 1997).

Les listes fauniques ne fournissent donc pas toujours une image fiable des proies de l'Hyène à un moment donné, et les résultats présentés ici doivent être considérés avec prudence.

Tendances régionales générales

La Fig. V.63 présente l'ensemble des listes fauniques associées à des repaires d'hyènes selon leur emplacement géographique approximatif. Le positionnement chronologique précis de chaque US reste souvent difficile, ce qui limite grandement les interprétations. Des grandes tendances apparaissent néanmoins :

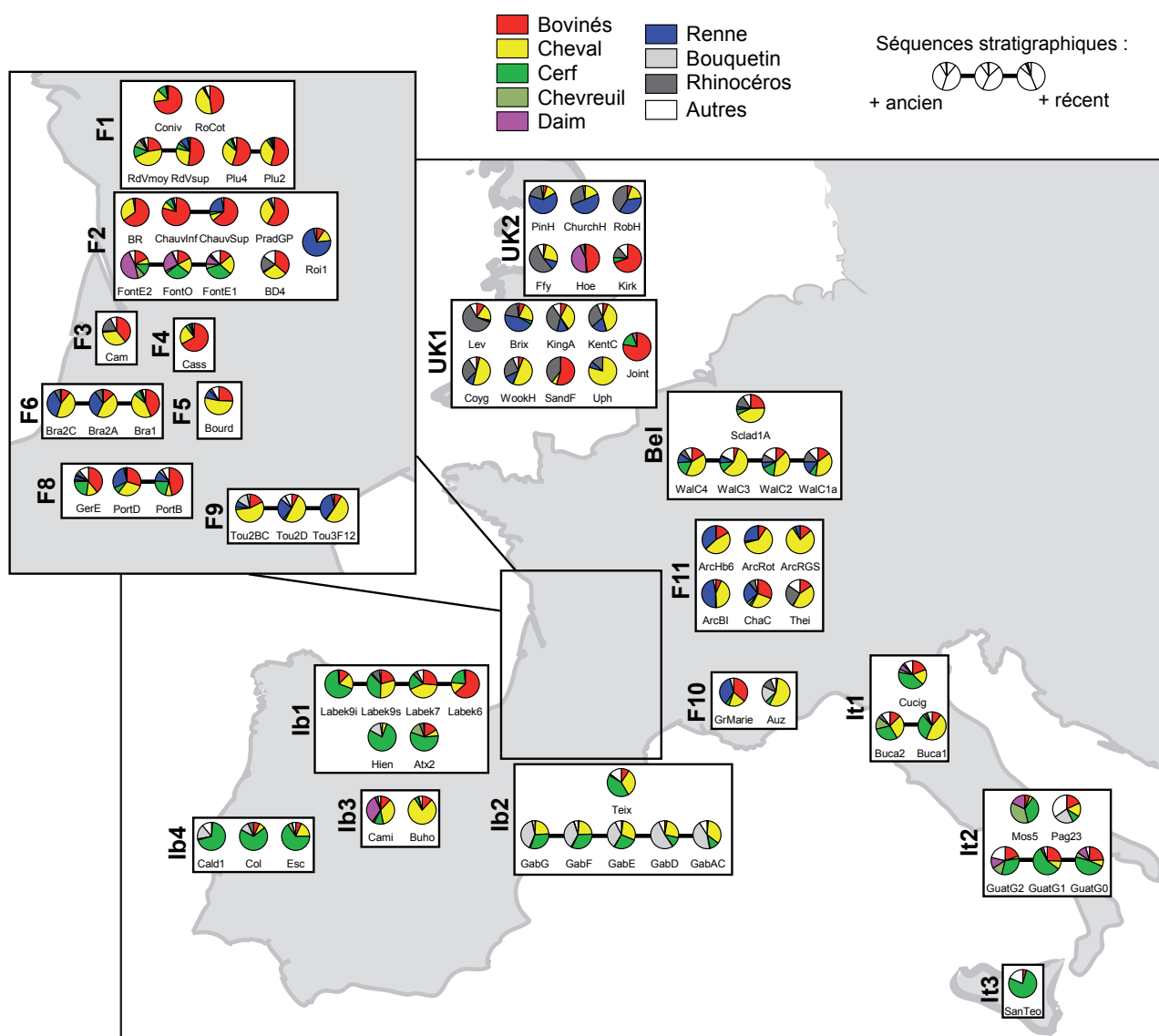


Fig. V.63 : Répartition géographique par région des listes fauniques quantifiées d'herbivores associées à des repaires d'hyènes au Pléistocène supérieur (toutes périodes confondues). Les proportions des différents taxons ne représentent pas nécessairement le régime alimentaire des hyènes (cf. texte).

a) En France et en Belgique, la grande majorité des faunes est dominée par les Bovinés et/ou le Cheval* ; à l'exception des US de Fontéchevade (datées du MIS 5) dominées par le Daim ou le Cerf, et de l'ensemble 1 des Rois (Aurignacien récent) dominé par le Renne. Parmi ces faunes à dominance Bovinés/Cheval, la proportion du Renne varie de façon importante. Ce dernier est quasi inexistant dans les régions F1, F2 (sauf à La Chauverie ensemble supérieur), F3, F4, F5 et en Belgique. Dans les régions F6, F8, F9, F10 et F11, le Renne peut représenter, dans certaines US, une proportion plus importante, atteignant parfois près de la moitié des herbivores (Bra2C et Bra2A en F6, Tou3F12 en F9, GrMarie en F10, ArcBI en F11). Le Rhinocéros représente moins de 10% des restes d'herbivores, sauf à Bourgeois-Delaunay (région F2,

18% des restes d'herbivores), à Camiac (F3, 18%), aux Auzières (F10, 11%), à Theillat (F11, 26%), à Fouvent* (F11, entre 11 et 13%), à Scladina (Bel, 14%) et à Walou couche 1a (Bel, 14%). Le Bouquetin est rare (sauf aux Auzières et à Tournal couche 2BC, où il représente respectivement 19% et 13 % des restes d'herbivores), tout comme le Chevreuil.

* La liste faunique de Fouvent (région F11) n'est pas intégrable dans la Fig. V.63 car elle n'a pas été publiée dans son intégralité. À Fouvent, le Cheval représenterait approximativement entre 70 et 79% des restes d'herbivores, le Mammouth entre 12 et 13% et le Rhinocéros entre 11 et 13% (calculs réalisés à partir des données de Fosse, 1997).

Région	Site	Code des US	Référence de l'étude faunique	Mélange ?
Bel	Scladina	Sclad1A	Bourdillat, 2008	
	Walou	Wal : C1a, C2, C3, C4	De Wilde in Draily, 2011	
F1	Conives	Coniv	Fourvel, 2008	
	Plumettes	Plu : 2, 4	Beauval et Morin, 2010	
	Rochers-de-Villeneuve	RdV : sup, moy	Beauval et Morin, 2010	
	Roche Cotard I	RoCot	Byrne <i>et al.</i> , in Marquet <i>et al.</i> , 1997	*
F2	Bois-Roche	BR	Villa <i>et al.</i> , 2004	
	Bourgeois-Delaunay	BD4	David et Prat, 1965	
	Chauverie	Chauv : Sup, Inf	ce travail	
	Fontchevade	Font : E1, O, E2	Paletta, 2005	*
	Pradelles ou Marillac	PradGP	Beauval in Maureille, 2006	
	Rois	Roi1	Michel <i>et al.</i> , 2008	*
F3	Camiac	Cam	ce travail	
F4	Cassenade	Cass	Streit, 2004	*
F5	Bourdette	Bourd	Discamps <i>et al.</i> , en prép.	*
F6	Brassempouy (Grotte des Hyènes)	Bra : 1, 2A, 2C	Letourneux, 2003	*
F8	Gerde (Grotte de la Carrière)	GerE	Clot, 1987	*
	Portel Ouest	Port : B, D	Gardeisen, 1994	*
F9	Tournal de Bize	Tou : 3F12, 2D, 2BC	Magniez, 2009	*
F10	Auzières II	Auz	Marchal <i>et al.</i> , 2009	
	Grotte Marie	GrMarie	Crochet <i>et al.</i> , 2007	*
F11	Arcy-sur-Cure, Grotte du Bison	ArcBI	Enloe, 2011	*
	Arcy-sur-Cure, Grotte de l'Hyène	ArcHb6	David et Fosse, 1999	*
	Arcy-sur-Cure, Galerie Schoepflin	ArcRGS	David, 2004	
	Arcy-sur-Cure, Rotonde	ArcRot	David, 2004	
	Châtelperron (Grotte des Fées)	ChaC	Bouchud, inédit in Zilhão <i>et al.</i> , 2006	
	Theillat	Thei	Raynal <i>et al.</i> , 1989	
Ib1	Atxagakoa	Atx2	Castañõs Ugarte, 2010	
	Hienas (Cueva de las)	Hien	Domingo <i>et al.</i> , 2005	
	Labeko Koba	Labek : 6, 7, 9i, 9s	Altuna et Mariezkurrena, 2000	*
Ib2	Gabasa ou Los Moros 1	Gab : G, F, E, D, A-C	Blasco, 1997	*
	Teixoneres	Teix	Rosell <i>et al.</i> , 2010a	*
Ib3	Buho	Buho	Inigo <i>et al.</i> , 1998	
	Camino	Cami	Huguet <i>et al.</i> , 2010	
Ib4	Caldeirão	Cald1	Davis <i>et al.</i> , 2010	*
	Columbeira	Col	Raposo et Cardoso, 1998	*
	Escoural	Esc	Gautier in Otte et da Silva, 1996	
It1	Buca della Iena	Buca : 1, 2	Stiner, 1994	
	Cucigliana	Cucig	Farina, 2009	

Tabl. V.13 : Repaires d'hyènes européens pour lesquels une liste faunique quantifiée est disponible. Dans la colonne de droite, les sites marqués d'un astérisque sont ceux pour lesquels des doutes existent sur l'intégrité des ensembles osseux (mélange de niveaux ?) ou sur l'unicité de l'agent accumulateur à son origine (mélange d'occupations hommes/hyènes ?).

Région	Site	Code des US	Référence de l'étude faunique	Mélange ?
It2	Guattari	Guat :G0, G1, G2	Stiner, 1994	
	Moscerini	Mos5	Stiner, 1994	
	Paglicci	Pag23	Boscato et Crezzini, 2005	*
It3	San Teodoro	SanTeo	Marra <i>et al.</i> , 2004	
UK1	Brixham cave	Brix	Turner, 1981	*
	Coygan Cave	Coyg	Turner, 1981	*
	Joint Mitnor	Joint	Turner, 1981	*
	Kent's Cavern	KentC	Turner, 1981	*
	King Arthur's Cave	KingA	Turner, 1981	*
	Levaton	Lev	Turner, 1981	*
	Sandford Hill	SandF	Turner, 1981 (-967 restes de Renne)	*
	Uphill	Uph	Turner, 1981	*
UK2	Wookey Hole	WookH	Turner, 1981	*
	Church Hole	ChurchH	Turner, 1981	*
	Ffynnon Beuno	Ffy	Turner, 1981	*
	Hoe grange	Hoe	Turner, 1981	*
	Kirkdale	Kirk	Turner, 1981	*
	Pin Hole	PinH	Turner, 1981	*
	Robin Hood	RobH	Turner, 1981	*

Tabl. V.13 (suite).

b) Dans les péninsules Ibérique et italienne, les bovinés et les chevaux sont plus rares, et c'est le Cerf et le Bouquetin qui sont les plus fréquents. Ces faunes représentent donc potentiellement des écosystèmes à plus faible biomasse d'Ongulés qu'en France et en Belgique. Certains sites se démarquent néanmoins par des proportions de Bovinés ou de Cheval beaucoup plus importantes, comme Camino (daté du MIS 5), Buho, Teixoneres et certains niveaux de Gabasa (surtout A-C et E) en Espagne, et, en Italie, Guattari (G0 et G1), Buca della Iena, Cucigliana et Paglicci (daté du Gravettien). La séquence de Labeko Koba est singulièrement informative pour la région Ib1 : dans les niveaux châtelperroniens (Labek9i), le Cerf est nettement dominant, puis sa proportion diminue (Labek9s) et les Bovinés et le Cheval deviennent clairement majoritaires au Protoaurignacien (Labek7) et à l'Aurignacien ancien (Labek6). De plus, le Rhinocéros devient également plus fréquent : il représente 9% des restes d'herbivores dans l'ensemble 9 supérieur. Ces changements dans les listes fauniques documentent peut-être une augmentation de la biomasse d'Ongulés entre Châtelperronien et Protoaurignacien en Pays basque espagnol, à l'inverse de ce qui est connu pour le nord du Bassin aquitain (Chapitre III.1).

c) Pour les îles britanniques, les interprétations sont beaucoup plus délicates. Toutes les listes fauniques proviennent d'études d'ensembles osseux issus de fouilles anciennes, où les différentes entités stratigraphiques n'ont pas nécessairement été distinguées. Une caractéristique unique du registre britannique par rapport aux autres régions d'Europe de l'Ouest est l'abondance du Rhinocéros laineux, qui représente jusqu'à plus de 50% des restes d'herbivores à Ffynnon Beuno et à Levaton. Il est difficile de savoir si cette profusion de restes de très grands Ongulés est due à une véritable importance du Rhinocéros dans les écosystèmes ou si elle est à relier à des artefacts de fouilles (cf. discussion dans le Chapitre IV.4). Le Renne représente une proportion importante des restes d'herbivores dans la région UK2 (Pin Hole, Church Hole, Robin Hood) et plus rarement dans la région UK1 (Brixham). Encore une fois, il est difficile de savoir si ces restes de Renne, pourtant plutôt rares dans les repaires des autres régions européennes, sont véritablement associés aux repaires d'hyènes (ce qui n'est pas le cas à Sandford Hill, cf. *supra* et Turner, 1981 ; Currant, 2004). Les Bovinés et le Cheval sont également bien représentés dans plusieurs sites, notamment à Joint Mitnor, Hoe Grange, Kirkdale (tous trois datés du MIS 5), Sandford Hill, Coygan, Uphill et Wookey Hole (tous trois datés du MIS 3). D'une manière générale, les faunes associées aux repaires d'hyènes britanniques correspondent

plutôt à des environnements à riche biomasse d'Ongulés (abondance du Rhinocéros, des Bovinés et du Cheval), mais l'exploitation des études de collections anciennes compliquent considérablement les interprétations (les restes de Renne sont-ils associés aux repaires d'hyènes ?).

Ces quelques observations, établies sans contrôle chronologique, doivent être nuancées. Il est difficile de savoir si les tendances régionales identifiées sont véritablement transchronologiques. Il est possible qu'elles résultent simplement d'une différence de périodes d'occupation des divers territoires par l'Hyène. Par conséquent, la reconstitution des zoocénoses nécessiterait un travail plus précis, à l'échelle régionale, zone par zone, afin de comprendre l'ampleur des variations chronologiques et géographiques. L'étude de ces listes fauniques montre néanmoins une spécificité importante : les faunes associées aux repaires d'hyènes sont très diverses. L'Hyène semble capable d'exploiter des environnements très différents et n'est pas toujours associée aux mêmes communautés animales.

2.2 APPORTS DES SITES EUROPÉENS AU « MODÈLE SUD-OUEST »

L'analyse des données provenant des sites d'autres régions d'Europe permet d'évaluer la pertinence du « modèle Sud-Ouest » pour la compréhension des dynamiques de populations des hyènes à l'échelle continentale. Plusieurs points sont intéressants à souligner quant aux liens biomasse d'Ongulés - démographie des hyènes en Europe de l'Ouest :

a) Les restes de très grands Ongulés, notamment le Rhinocéros, ne sont pas rares dans certains sites de France et de Belgique mais c'est surtout en Angleterre qu'ils sont les plus abondants. Des repaires d'hyènes avec un nombre conséquent de restes de Rhinocéros portant des traces de consommation par l'Hyène sont également attestés dans d'autres régions européennes, notamment en Allemagne (Diedrich, 2006, 2011, sous presse) et en République Tchèque (Diedrich, 2010). Ces exemples anglais, allemands et tchèques pourraient conforter l'hypothèse proposée concernant l'importance du Rhinocéros dans le régime alimentaire des hyènes à Camiac (Chapitre IV.4). L'impact des conditions de récolte de ces ensembles osseux, résultant pour la plupart de fouilles anciennes (Turner, 1981 ; Diedrich et Žák, 2006), n'est cependant pas à négliger. Il pourrait à lui seul expliquer l'abondance du Rhinocéros dans ces sites. Les proboscidiens sont plus rares dans les repaires d'hyènes, mais on notera la présence d'os-

sements rognés d'Éléphant récemment décrits à San Teodoro (Mangano et Bonfiglio, sous presse).

b) Les restes de Renne sont d'une manière générale plutôt rares dans les repaires d'Europe de l'Ouest, ce qui semble confirmer le désintérêt de l'Hyène pour cette proie synonyme d'environnements à faible biomasse d'Ongulés (Chapitre IV.5). Néanmoins, plusieurs repaires montrent des proportions non négligeables de Renne en France, en Belgique et peut-être en Angleterre (où il est difficile de savoir si les restes de Renne sont véritablement accumulés par les hyènes). L'ensemble 1 des Rois (région F2) s'affiche comme une exception à l'échelle européenne : c'est le seul repaire d'hyènes où le Renne est très nettement dominant (73% des restes d'herbivores).

c) Carrant et Jacobi (2011) proposent que la disparition de l'Hyène des îles britanniques au MIS 4 soit corrélée à une augmentation du Renne, qui devient prédominant dans les faunes (biozone Banwell MAZ). Cette donnée est particulièrement intéressante car, à cette période, aucune présence humaine n'est attestée en Angleterre (White et Pettitt, 2011). Par conséquent, il est donc probable qu'en l'absence de compétition interspécifique hommes-hyènes importante, ce soit la réduction de biomasse d'Ongulés entraînée par l'augmentation du Renne qui explique l'absence de l'Hyène au MIS 4 en Angleterre (Chapitre V.1). Ce scénario est parfaitement en accord avec le modèle proposé pour le Sud-Ouest et trouve un écho favorable dans l'histoire paléodémographique du passage AnteQuina – Quina à l'H6, très similaire dans son déroulement (développement de faunes à Renne > chute de la biomasse d'Ongulés > démographie des hyènes très faible).

d) Plusieurs des repaires d'hyènes dotés de listes fauniques quantifiées peuvent être chronologiquement placés avec confiance entre 60 et 40 ka cal. BP. Leur répartition (Fig. V.64) montre que dans une tranche de temps relativement resserrée (fin du Moustérien, Châtelperronien et Uluzzien), les faunes sont variées selon les régions. En Angleterre, le Rhinocéros est abondant dans tous les sites. Ceci pourrait témoigner d'une biomasse d'Ongulés importante, ce qui est conforté par l'abondance du Cheval au sud (région UK1), mais nuancé par celle du Renne au nord (UK2). En France (régions F1, F2, F3, F5, F8, F9 et F11) et en Belgique, les listes fauniques sont très proches avec une dominance des Bovinés et/ou du Cheval, ce qui correspond à des environnements à riche biomasse d'Ongulés. Au nord de l'Italie (région It1), la présence du Cerf est loin d'être négligeable, mais Bovinés et Cheval restent dominants, comme en France et en Belgique. À l'opposé, dans le sud de l'Italie (région

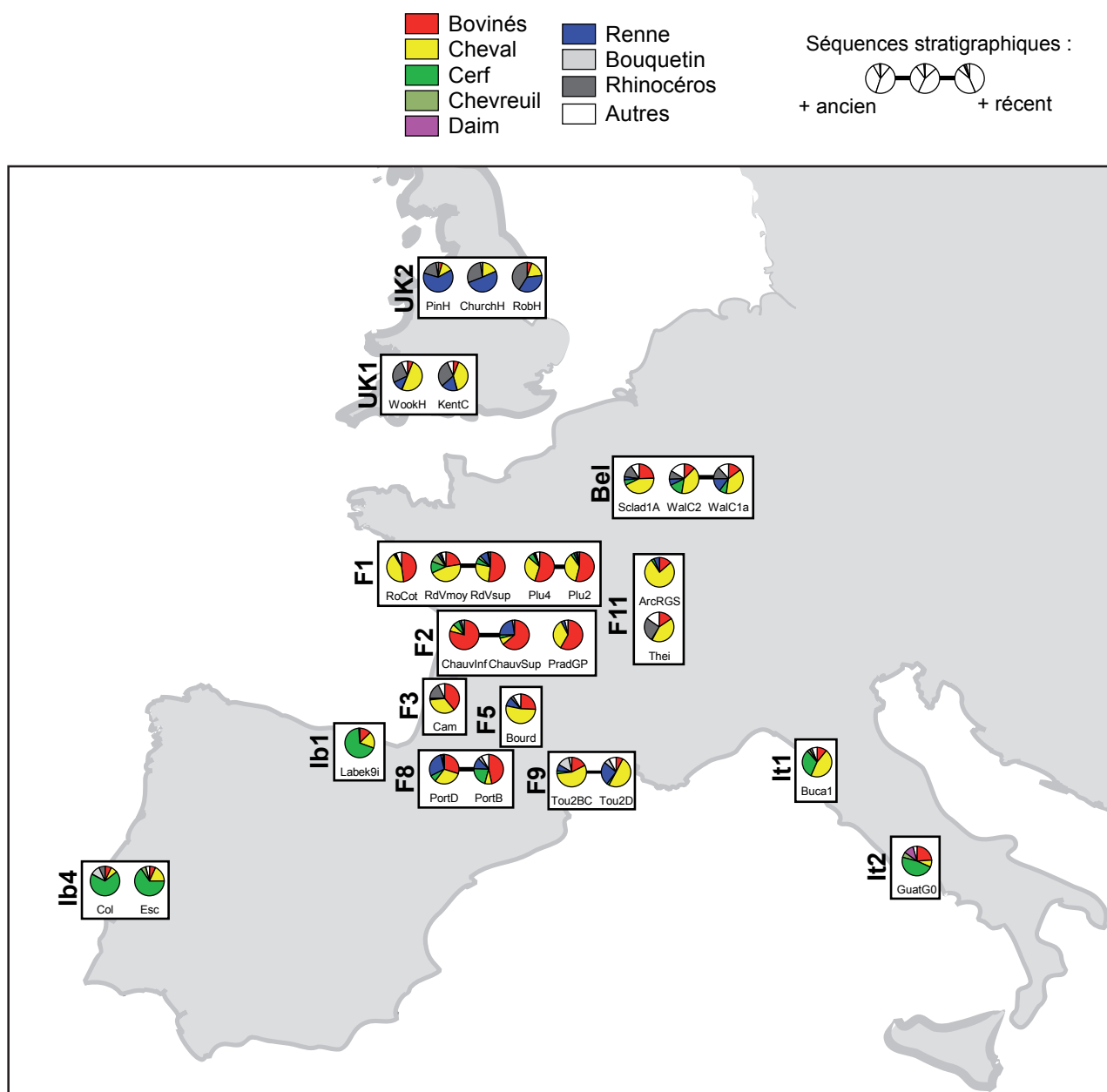


Fig. V.64 : Répartition géographique par région des listes fauniques quantifiées d'herbivores associées à des repaires d'hyènes entre 60 et 40 ka cal. BP. Les proportions des différents taxons ne représentent pas nécessairement le régime alimentaire des hyènes (cf. texte).

It2) et dans la péninsule Ibérique (régions Ib1 et Ib4), la proportion de Cerf est nettement plus importante, et la biomasse d'Ongulés potentiellement plus faible qu'en France, Belgique et nord de la péninsule Ibérique. La Fig. V.64 illustre donc la diversité des faunes selon les régions géographiques pour une même période, démontrant à quel point les études régionales sont une étape essentielle avant toute compréhension des dynamiques populationnelles à l'échelle continentale. Le « modèle Sud-Ouest » doit donc être employé avec une grande parcimonie.

e) Aux débuts de l'Aurignacien, vers l'H4, Bovinés et Cheval cèdent la place au Renne dans le nord du Bassin aquitain, mais pas dans le Sud. Au Pays basque espagnol, à Labeko Koba, le Cerf dominant durant le Châtelperronien est remplacé par les Bovinés et le Cheval (cf. *supra*). Par conséquent, à l'H4, il semble que la biomasse d'Ongulés chute au nord du Bassin aquitain, reste stable au sud du Bassin aquitain, et augmente au Pays basque espagnol. Au même temps, les hyènes disparaissent du nord du Bassin aquitain et se concentrent au nord-ouest de la péninsule Ibérique et au sud du Bassin aquitain. Cette

dynamique populationnelle est en accord avec le « modèle Sud-Ouest » qui estime qu'il existe un lien direct entre biomasse d'Ongulés et paléodémographie des hyènes.

2.3 INTERACTIONS HOMMES-HYÈNES EN EUROPE DE L'OUEST

Dans le Sud-Ouest, il est possible d'envisager une compétition interspécifique entre hommes et hyènes car les preuves d'une contemporanéité stricte sur un même territoire sont avérées.

Certains éléments existent également dans le reste de l'Europe de l'Ouest permettant d'envisager une contemporanéité entre les deux grands prédateurs. Les marques de consommation intra-gilde existent dans d'autres régions européennes que le Sud-Ouest.

Des vestiges néandertaliens portant des traces d'action des carnivores ont été découverts dans le Nord-Est de la France (Arcy-sur-Cure Grotte du bison, David *et al.*, 2009), dans la péninsule Ibérique (Valdegoba, Quam *et al.*, 2001 ; Zafarraya, Barroso Ruiz et de Lumley, 2006) et en Italie (Grotta delle Fate, Buca del Tasso, Santa Croce ; Mussi, 2001). Il semble même qu'une grande partie des restes néandertaliens fragmentaires ont été découverts dans des contextes de repaires d'hyènes, à l'image du crâne de Guattari, l'un des spécimens les plus célèbres d'Italie, vraisemblablement accumulé par l'Hyène (White et Toth, 1991 ; Stiner, 1994 ; voir également à ce sujet la synthèse de Diez Fernandez-Lomana *et al.*, 2010 pour la péninsule Ibérique).

Les restes d'hyènes avec des traces de découpe sont plus rares, mais existent notamment dans la couche Xc de la Grotte du Renne d'Arcy-sur-Cure (11 phalanges striés, David, 2004), à Maltravieso en Espagne (un ulna, Rodriguez-Hidalgo, 2010) et en Belgique à Scaldina (deux stries sur un métacarpien, Bourdillat, 2008).

Ces traces confirment qu'une contemporanéité stricte entre hommes et hyènes sur un même territoire peut être démontrée pour d'autres régions de l'Europe que le Sud-Ouest. L'ampleur de la compétition interspécifique, la fréquence et la nature des interactions entre hommes et hyènes restent à déterminer sur la base d'analyses locales plus précises. De tels travaux sont déjà engagés dans plusieurs régions (e.g. Stiner, 1994 ; Diez Fernandez-Lomana *et al.*, 1998 ; Rodriguez-Hidalgo *et al.*, 2010 ; Rosell *et al.*, 2010a, 2010b ; Enloe, 2011).

Les mécanismes proposés pour expliquer l'histoire paléodémographique des hyènes dans le Sud-Ouest de la France, permettent également d'expliquer efficacement les dynamiques populationnelles en Angleterre (dynamiques proches de celles du nord du Bassin aquitain) et dans le Nord-Ouest de la péninsule Ibérique (dynamiques proches de celles du sud du Bassin aquitain), régions où l'évolution du nombre de repaires d'hyènes semble corrélée à des fluctuations dans la biomasse d'Ongulés.

Néanmoins, la confrontation du modèle établi pour le Sud-Ouest avec les données issues d'autres régions européennes montre une variabilité géographique importante dans les environnements et donc éventuellement dans l'histoire des changements écosystémiques. Pour une large partie de l'Europe de l'Ouest, des analyses plus détaillées, région par région, seront nécessaires afin de comprendre pleinement les dynamiques écologiques et environnementales à une échelle continentale.

PARTIE VI

**SYNTHÈSE, DISCUSSION GÉNÉRALE,
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES**

SYNTHÈSE, DISCUSSION GÉNÉRALE, CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

À l'issue de cette analyse, il est important d'en synthétiser les principaux résultats et de les confronter à notre compréhension des événements de la transition Paléolithique moyen-supérieur. Ce travail apporte en ce sens des éléments sur deux points :

- à une échelle écosystémique : sur la reconstruction des dynamiques des communautés d'Ongulés entre MIS 5 et 3, et sur les conséquences que ces recompositions ont eu pour la paléodémographie des populations d'hyènes, d'abord pour le Sud-Ouest de la France, puis pour l'Europe de l'Ouest par extension ;
- à une échelle intra-gilde : sur l'importance relative de la compétition interspécifique entre hommes et hyènes pour les différents technocomplexes qui encadrent la « Transition » dans le Sud-Ouest de la France (Moustérien final, Châtelperronien, Protoaurignacien, Aurignacien ancien).

La confrontation de l'ensemble de ces résultats offre de nouveaux éclairages sur l'origine des bouleversements culturels et biologiques de la « Transition », et plus particulièrement sur l'importance qui doit être accordée aux facteurs environnementaux et écologiques.

1. PRINCIPAUX RÉSULTATS À L'ÉCHELLE ÉCOSYSTÉMIQUE (Q1 À Q3*)

Le modèle du Sud-Ouest de la France

Dans le Sud-Ouest de la France, les faunes chassées par les groupes humains entre Moustérien et Aurignacien sont très diverses. L'essentiel de la variabilité s'exprime par le taux de représentation de cinq taxons qui dominent tour à tour : Bovinés, Cerf, Cheval, Chevreuil et Renne. De fortes récurrences stratigraphiques ont pu être identifiées et il a ainsi été possible de définir des zones ODA (« Ongulés dominants dans les archéofaunes ») « majeures » correspondant aux principaux changements chronologiques dans l'acquisition des Ongulés par les groupes humains (Fig. VI.1 ; cf. Chapitre III.1).

Néanmoins, plusieurs périodes montrent, en sus de cette évolution diachronique, une variabilité dans les faunes chassées. Ainsi, pour certains technocomplexes, les faunes se distinguent d'un point de vue géographique, le plus souvent selon un axe Nord – Sud. C'est le cas par exemple au Moustérien de type Quina, au Protoaurignacien et à l'Aurignacien ancien, pendant lesquels, si le Renne domine les faunes chassées dans la majorité des sites, des faunes dominées par les Bovinés et/ou le Cheval existent dans des régions plus méridionales. Cette variabilité géographique a permis la distinction de zones ODA dites « mineures » (Fig. VI.1 ; cf. Chapitre III.1). Certaines

variantes chronologiques, peu significatives (car représentées par un nombre réduit d'US, entre 1 et 5), ont également été définies comme zones ODA « mineures » à l'Antequina et au MTA (cf. Chapitre III.1).

Les principaux changements chronologiques identifiés dans les proies des hommes (zones ODA « majeures ») sont corrélables aux enregistrements paléoclimatiques et paléoenvironnementaux haute résolution obtenus indépendamment pour la région, dans les carottes marines du Golfe de Gascogne (Sánchez Goñi *et al.*, 2008 ; Fig. VI.1 ; cf. Chapitre III.1). Les corrélations proposées entre registres terrestre et marin sont appuyées par des datations absolues de façon robuste pour le début de l'Aurignacien (autour de 40 ka cal. BP ; cf. Chapitre III.1). Ce n'est pas le cas pour les périodes plus anciennes, où le positionnement des séquences archéologiques sur une chronologie absolue est plus lâche, notamment en raison de l'incertitude importante de la majorité des datations physiques. Les corrélations en sont donc, de fait, nécessairement plus spéculatives. Des parallèles forts existent néanmoins entre les changements fauniques établis à partir des archéofaunes et les enregistrements marins. L'évolution du régime alimentaire des hommes (en termes de choix des Ongulés) semble donc, pour grande partie, répondre à des modifications dans les conditions environnementales (Q1 de l'Introduction).

Les changements identifiés dans les zoocénoses sont, en exploitant les données disponibles pour les écosystèmes actuels, interprétables en termes de

* cf. les quatre questions de l'introduction, page 18.

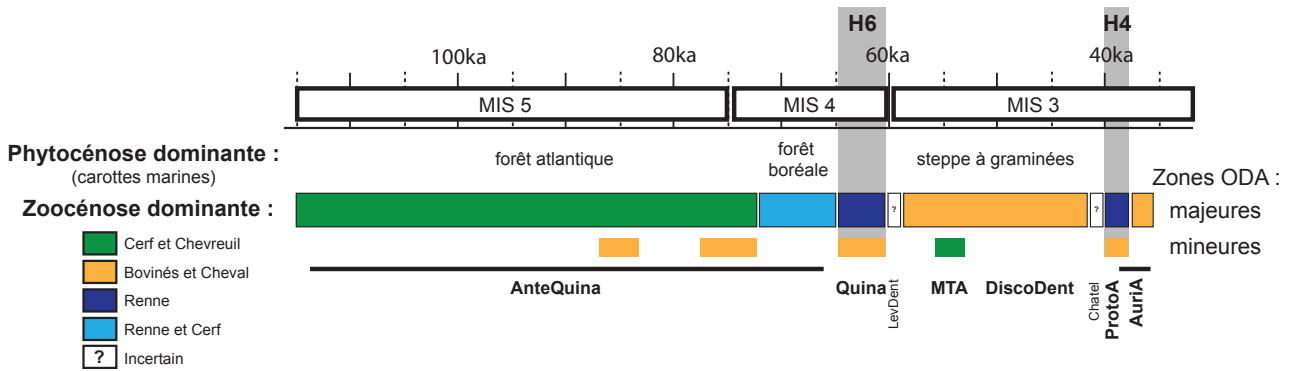


Fig. VI.1 : Synthèse des corrélations proposées entre chronologie absolue, évènements climatiques (MIS et évènements d’Heinrich H4 et H6), communautés végétales (milieu du diagramme, grandes tendances résumées à partir de Sánchez Goñi et al., 2008), Ongulés dominants dans les sites anthropiques (zones ODA majeures et mineures) et différents technocomplexes du Moustérien et du Paléolithique supérieur ancien du Sud-Ouest de la France (LevDent : Moustérien à denticulés de débitage Levallois ; DiscoDent : Moustérien Discoïde à denticulés ; Chatel : Châtelperronien ; ProtoA : Protoaurignacien ; AuriA : Aurignacien ancien). « Zones ODA » : zones d’Ongulés dominants dans les archéofaunes.

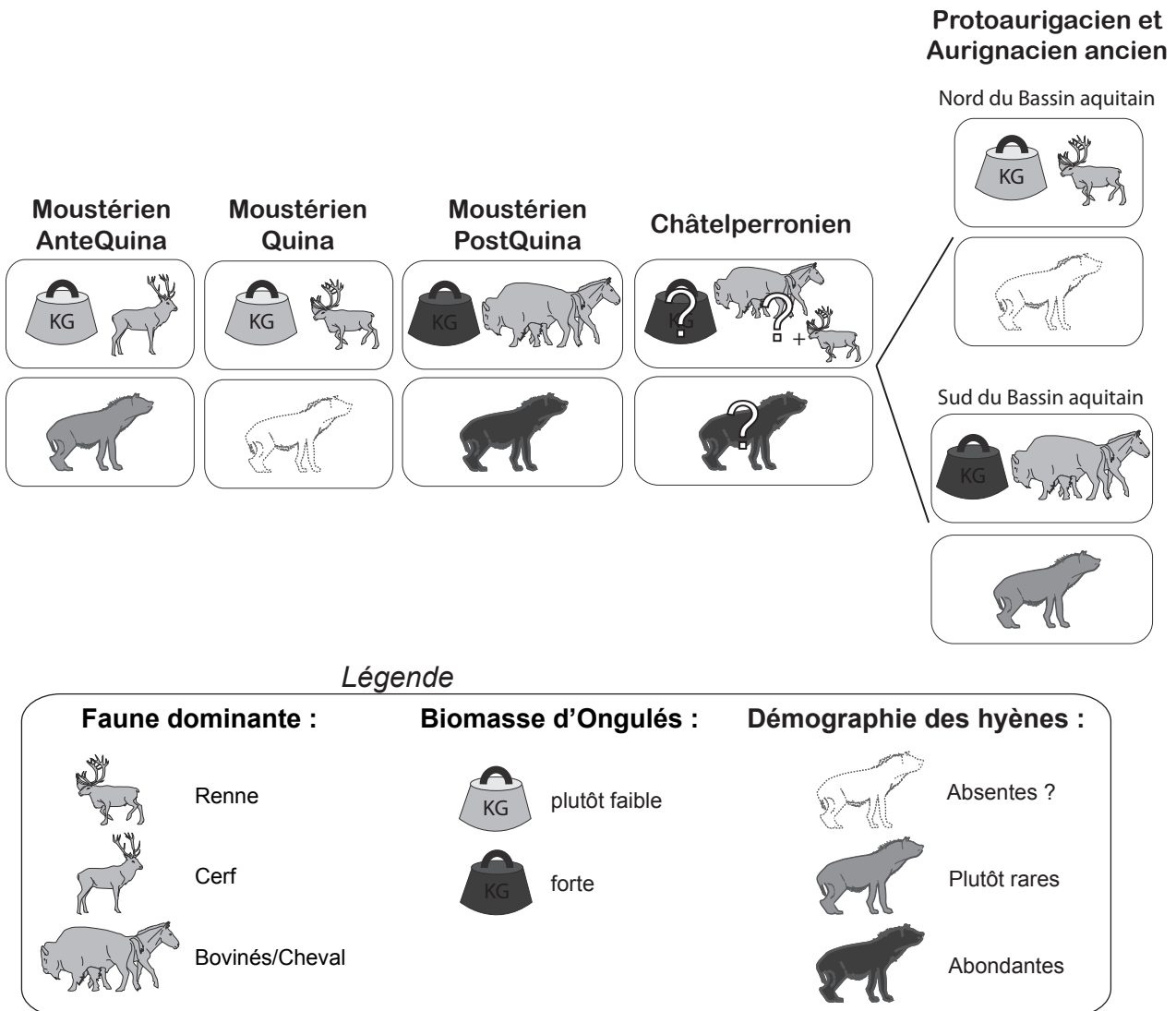


Fig. VI.2 : Schéma résumé des reconstructions paléoenvironnementales et paléoécologiques (faune dominante, biomasse d’Ongulés, démographie des hyènes) qui sont à la base du « modèle Sud-Ouest ».

fluctuations dans la biomasse d'Ongulés (Fig. VI.2 ; cf. Chapitre III.1). Celle-ci varie fortement pour la période étudiée (Q2 de l'Introduction). Au MIS 5 et au début du MIS 4 (\approx 128-65 ka cal. BP, Moustérien « AnteQuina »), la biomasse d'Ongulés est le plus souvent peu élevée, avec des fluctuations saisonnières potentiellement peu importantes (faunes dominées par le Cerf ou le Chevreuil). Dans la première moitié du MIS 3 (\approx 60-43 ka cal. BP, Moustérien « PostQuina »), la biomasse est plus importante, et probablement relativement stable saisonnièrement (faunes dominées par les Bovinés et/ou le Cheval). Aux événements de Heinrich 6 (\approx 65-60 ka cal. BP, Moustérien Quina) et 4 (\approx 40-38 ka cal. BP, Protoaurignacien et début de l'Aurignacien ancien), la biomasse d'Ongulés est très faible et fluctue possible-ment de façon importante selon les saisons (faunes dominées par le Renne). Ce constat n'est cependant vérifié que pour le nord du Bassin aquitain. À ces deux périodes, des écosystèmes à biomasse d'Ongulés importante perdurent dans des régions plus méridionales. À la fin de l'Aurignacien ancien, après l'H4, la biomasse d'Ongulés augmente de nouveau.

Le cas du Châtelperronien (\approx 43-40 ka cal. BP) est plus difficile à cerner, l'intégrité stratigraphique de nombreuses US demeurant problématique. Dans les deux US jugées les plus fiables (Quinçay ensemble marron cf. Lavaud-Girard, 1987 ; Roc de Combe couche 8 cf. Grayson et Delpech, 2008 et Soulier et Mallye, sous presse), la proportion du Renne est importante (autour de 40% des Ongulés), mais les Bovinés et le Cheval restent dominants. Cette association composite pourrait s'expliquer par un palimpseste d'occupations représentant deux environnements différents (par exemple un premier dominé par les Bovinés et le Cheval, comme dans le Moustérien sous-jacent, puis un second dominé par le Renne, comme dans le Protoaurignacien sus-jacent) ou par l'établissement d'un écosystème en mosaïque à faune composite. Dans les deux hypothèses, les environnements les plus contraignants, à très faible biomasse d'Ongulés, ne s'établissent qu'après l'apparition du Châtelperronien, soit pendant ce dernier, soit au Protoaurignacien.

Les populations d'hyènes réagissent de façon très nette à ces augmentations et diminutions de biomasse d'Ongulés (Fig. VI.2 ; Q3 de l'Introduction). La démographie des hyènes, estimée de façon indépendante à partir du nombre de repaires d'hyènes par périodes, est fortement corrélée aux fluctuations de biomasse d'Ongulés identifiées à partir des archéofaunes. Au MIS 5 et au début du MIS 4 (\approx 128-65 ka cal. BP, Moustérien « AnteQuina »), l'Hyène est rare mais présente. Au début du MIS 3 (\approx 60-40 ka

cal. BP, Moustérien « PostQuina » et probablement également au Châtelperronien) l'Hyène est particulièrement abondante. Elle disparaît quasiment à l'H6 et à l'H4 dans le nord du Bassin aquitain, alors que des faunes à Renne se développent et que la biomasse d'Ongulés est très faible. Pendant les phases anciennes de l'Aurignacien, l'Hyène persiste néanmoins au sud, le long des Pyrénées, dans les environnements où les Bovinés et le Cheval sont encore abondants dans les zoocénoses. Elle s'y retrouve soit pendant l'H4, au Protoaurignacien (Tournal ; Magniez, 2010), soit vers la fin de l'Aurignacien ancien, peut-être juste après l'H4 (Brassempouy ; Letourneux, 2003).








L'extension à l'Europe de l'Ouest

Dans le reste de l'Europe de l'Ouest, la paléodémographie des hyènes est souvent particulièrement délicate à estimer, notamment du fait de la faible résolution chronologique au sein du Moustérien. Trois régions se distinguent néanmoins en raison de leur apport au modèle établi dans le Sud-Ouest de la France : les îles britanniques, le nord de l'Espagne et l'Italie. La Fig. VI.3 illustre les dynamiques démographiques identifiables à l'issue de notre analyse à l'échelle de l'Europe de l'Ouest :

- À l'H6 (\approx 65-60 ka cal. BP), dans le Sud-Ouest de la France et dans les « îles » britanniques, les zoocénoses sont apparemment dominées par le Renne et l'Hyène est en conséquence (quasiment) absente. Elle semble cependant peut-être (mais sans certitude) présente dans la péninsule italienne et sur le plateau castillan.

- Au début du MIS 3, la biomasse d'Ongulés augmente probablement de façon significative dans le Sud-Ouest de la France et dans les « îles » britanniques, et c'est à ce moment que les populations d'hyènes sont les plus importantes.

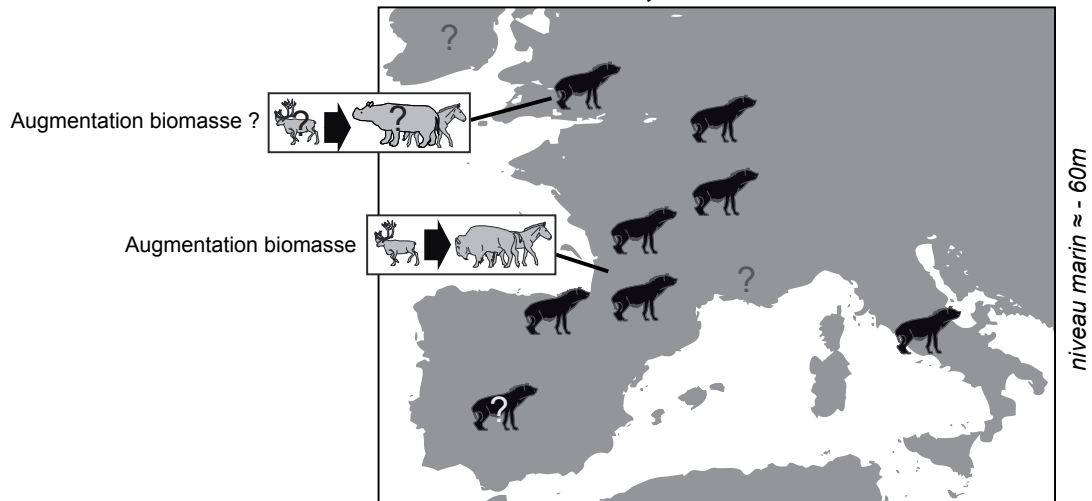
- Vers l'H4, pendant les phases anciennes de l'Aurignacien (Protoaurignacien et Aurignacien ancien), l'Hyène est extrêmement rare, voire absente, partout en Europe de l'Ouest, mis à part dans le sud du Bassin aquitain et le long de la côte nord-ouest de la péninsule Ibérique. Le nombre de sites est réduit, ce qui limite la pertinence des interprétations, mais ces régions semblent constituer un refuge pour les populations d'hyènes. Dans le Bassin aquitain, si la biomasse d'Ongulés est fortement diminuée au nord consécutivement à l'H4, des écosystèmes à forte biomasse se maintiennent dans le sud (cas de Tournal ; Magniez, 2010), ou y réapparaissent à la fin de l'Aurignacien ancien (cas de Brassempouy ; Letourneux, 2003). En Pays basque espagnol, il semble que

Démographie des hyènes :	
	quasi absente
	présente voire abondante
	potentiellement présente
?	résolution chronologique faible
Ongulés dominants :	
	Renne
	Cerf
	Bovins/Cheval
	Rhinocéros/Cheval
?	reconstruction incertaine

MIS 4, ≈ H6



MIS 3, entre H6 et H4



MIS 3, ≈ H4

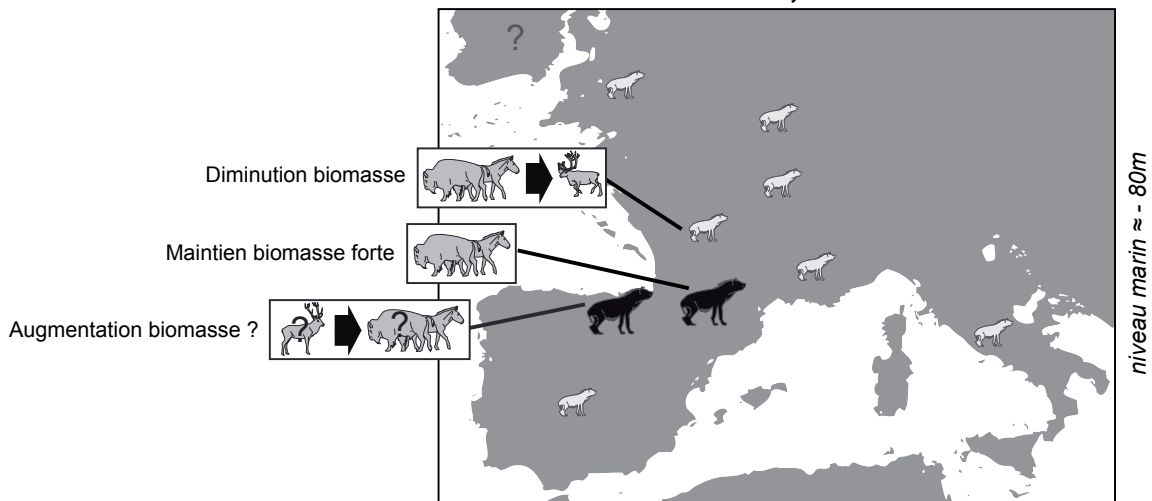


Fig. VI.3 : Synthèse du scénario proposé pour les dynamiques populationnelles des hyènes des cavernes d'Europe de l'Ouest entre les évènements d'Heinrich 6 (H6) et 4 (H4). Pour les régions où cela a été possible, un encadré représente les recompositions supposées dans les communautés d'Ongulés et leurs conséquences en termes de biomasse d'Ongulés (texte à gauche de l'encadré). Des incertitudes (notées par un «?») demeurent pour de nombreux paramètres. Les lignes de côtes sont représentées pour chaque période chronologique en accord avec le niveau marin moyen tel qu'estimé par Lambeck et Chappell (2001) et Waelbroeck et collaborateurs (2002).

la biomasse ait augmenté entre Châtelperronien et Protoaurignacien, et que l'Hyène en ait profité pour occuper ces territoires (si l'on en croit la séquence de Labeko Koba ; Altuna et Mariezkurrena, 2000).

Les mécanismes identifiés dans le Sud-Ouest de la France (relations faune dominante - biomasse d'Ongulés – démographie des hyènes) paraissent donc applicables pour expliquer l'histoire paléodémographique des hyènes à plus grande échelle (Q1 à Q3 de l'Introduction). Les fluctuations dans la biomasse d'Ongulés semblent être le facteur prépondérant dans l'abondance de l'Hyène. Les différentes régions européennes illustrent néanmoins d'importantes variantes géographiques dans l'histoire du peuplement de l'Europe de l'Ouest par l'Hyène (Fig. VI.3).

Il est intéressant de noter que l'histoire paléodémographique des hyènes est très proche dans le nord du Bassin aquitain et dans les « îles » britanniques. Dans ces dernières, la présence humaine est très discrète entre MIS 5 et 3 (White et Pettitt, 2011), et il est donc peu probable que la compétition interspécifique hommes – hyènes ait pu jouer un rôle dans les dynamiques populationnelles des hyènes. Cette considération semble appuyer l'idée que l'abondance de l'Hyène entre 60 et 40 ka cal. BP (cf. « épisode à hyènes ») est essentiellement liée à l'établissement de conditions environnementales particulières, avec le développement d'écosystèmes à forte biomasse d'Ongulés. Cet « épisode à hyènes » ne peut pas être considéré comme la preuve d'une démographie humaine plus faible à la fin du Moustérien (*contra* Straus, 1982 ; Gamble, 1983 ; Bar-Yosef, 2004), même si cette hypothèse ne peut être exclue.

2. PRINCIPAUX RÉSULTATS À L'ÉCHELLE INTRA-GUILDE (Q4)

Pour le Sud-Ouest de la France, le modèle écosystémique a été enrichi par des études complémentaires visant à estimer le degré de compétition interspécifique entre hommes et hyènes autour de la « Transition » (Moustérien final, Châtelperronien, Protoaurignacien, Aurignacien ancien ; Q4 de l'Introduction). Les analyses spatiales, taphonomiques et paléoécologiques réalisées sur les repaires d'hyènes de Camiac et de La Chauverie ont permis de compléter avantageusement le corpus de données disponible.

Compétition alimentaire

La reconstruction des niches écologiques a permis d'identifier une certaine évolution dans l'importance de la compétition interspécifique alimentaire entre hommes et hyènes (Tabl. VI.1 ; Tabl. VI.2).

Au Moustérien final (« PostQuina »), Néandertaliens et hyènes chassent pour grande partie les mêmes gibiers (bovinés et chevaux). Les proies des hyènes semblent néanmoins plus diverses (présence plus fréquente du Mégacéros, du Mammouth, du Rhinocéros et du Sanglier dans les repaires que dans les US du Moustérien « PostQuina »). De plus, l'étude taphonomique de Camiac a permis de démontrer que, au moins pour ce site, une part non négligeable du régime alimentaire des hyènes était constituée de populations de Rhinocéros, alors qu'une consommation de ce taxon par les hommes de Moustérien final reste à démontrer (cf. Chapitre IV.4 et discussion en Chapitre IV.5). En conséquence, si le recouvrement de niches est important, il n'est pas total (Tabl. VI.1), ce qui permettrait d'expliquer la longue cohabitation, entre 60 et 43 ka cal. BP, des hommes et des hyènes sur un même territoire.

Recouvrement de niches (proies)	Moustérien final	Hommes (Châtelperronien)	Hommes (Protoaurignacien et Aurignacien ancien)
Hyènes	Fort, mais non total	Intermédiaire ?	Nord : Quasi nul ¹ Sud : Fort ?
Hommes (Moustérien final)	-	<i>Intermédiaire ?</i>	<i>Nord : Quasi nul</i> <i>Sud : Fort ?</i>
Hommes (Châtelperronien)	-	-	<i>Nord : Intermédiaire ?</i> <i>Sud : ?²</i>

Tabl. VI.1 : Résumé de l'importance du recouvrement de niches en termes de proies chassées entre hyènes et hommes pour les technocomplexes de la « Transition ». Les cas où la contemporanéité entre deux groupes n'est pas démontrée sont indiqués en italique. Nord : nord du Bassin aquitain. Sud : sud du Bassin aquitain. 1 : les hyènes sont quasiment absentes de cette région à cette période. 2 : aucune faune châtelperronienne n'a été incluse dans l'analyse pour cette région.

La caractérisation des niches écologiques pour la période du Châtelperronien est particulièrement délicate. Peu de sites anthropiques châtelperroniens sont exempts de problème d'intégrité stratigraphique, et il est difficile de discerner dans les repaires du MIS 3 les occupations contemporaines de la fin du Moustérien de celles d'âge Châtelperronien. À partir de quelques éléments disponibles, il apparaît que le Renne est nettement plus abondant (autour de 40 % des proies chassées ; Lavaud-Girard, 1987 ; Grayson et Delpech, 2008 ; Soulier et Mallye, sous presse) dans les sites anthropiques que dans les repaires (cf. Chapitre IV.5). Les niches écologiques pourraient donc être différenciées entre hommes et hyènes au Châtelperronien, mais les incertitudes importantes pesant sur l'âge et l'intégrité des ensembles osseux empêche toute affirmation (Tabl. VI.1).

Au(x) début(s) de l'Aurignacien (Protoaurignacien et Aurignacien ancien), les niches écologiques des hommes sont, dans leur dimension alimentaire, différenciées selon les régions géographiques. Au nord du Bassin aquitain, les groupes humains basent l'essentiel de leur subsistance sur le Renne. L'Hyène, qui cible rarement ce cervidé, est, par ailleurs, quasiment absente de ce territoire à cette période. La compétition interspécifique peut donc être considérée comme pratiquement inexistante dans le nord du Bassin aquitain (Tabl. VI.1). À l'inverse, au sud, hommes et hyènes chassent bovinés et chevaux. Les repaires sont cependant très rares, et il est donc difficile de savoir si la compétition interspécifique alimentaire était vraiment importante (Tabl. VI.1). Des différences existent également dans les spectres de chasse entre hommes et hyènes à ces périodes (ce qui pencherait en faveur d'un partitionnement des niches) mais, encore une fois, les échantillons sont très faibles.

Les autres éléments de caractérisation des niches écologiques dans leur dimension alimentaire (pro-

fil de mortalité des proies, capacités à consommer la moelle osseuse) n'identifient de distinctions majeures pour aucune période (Tabl. VI.2).

Compétition non alimentaire

Tous les repaires d'hyènes du Sud-Ouest de la France présentent des indices de fréquentation humaine, mais ces quelques témoins renvoient clairement à une diversité de scénarios (mélanges fortuits, occupations des mêmes espaces, contamination par charognage...). Au travers des analyses spatiales et technologiques, quelques éléments de réponse ont pu être atteints quant à l'origine des indices de fréquentation humaine dans les repaires de Camiac et de la Chauverie. Néanmoins, l'estimation de la compétition interspécifique non alimentaire (e.g. pour les abris) se heurte au problème majeur de la résolution chronologique des enregistrements fossiles. Sans appréciation suffisamment fine du facteur temps, il demeure impossible de préciser la fréquence des rencontres et interactions entre hommes et hyènes.

Les preuves d'une contemporanéité stricte entre hyènes et Néandertaliens existent cependant : charognage par les hyènes de proies des hommes et traces de consommation intra-gilde, notamment sous la forme d'os humains rognés et de dents digérées (Tabl. VI.2 ; cf. Chapitre IV.5). La contemporanéité avérée entre les deux prédateurs et leur intérêt commun pour les mêmes types d'habitats sont deux arguments qui permettent de supposer qu'une compétition interspécifique non alimentaire est probable entre Néandertaliens et hyènes au Moustérien final (Tabl. VI.2). Il reste, malgré cela, impossible d'être catégorique. Les données sont nettement plus rares pour l'Aurignacien, mais ne diffèrent pas radicalement, tout du moins lorsqu'hommes et hyènes partagent les mêmes territoires (sud du Bassin aquitain, e.g. Tournal cf. Magniez, 2010 ; Brassempouy cf. Letourneux, 2003).

	Néand. - Hyènes	Néand. – HAM
Contemporanéité sur un même territoire	Oui	Non ?
Populations ciblées (structure d'âge)	Identiques ?	Identiques ?
Compétition non alimentaire / interactions	Oui ?	Non ?

Tabl. VI.2 : Résumé de trois paramètres additionnels nécessaires à l'estimation du degré de compétition interspécifique (en plus du recouvrement en termes de proies chassées cf. Tabl. VI.1) entre les derniers Néandertaliens (Néand.), les hyènes des cavernes et les hommes anatomiquement modernes (HAM).

Hommes et hyènes face aux fluctuations de la biomasse d'Ongulés

Selon Delpech (1999), ce sont les grands carnivores qui auraient profité, au Moustérien final, de l'augmentation de la biomasse d'Ongulés. Nos résultats montrent effectivement qu'à cette période, les hyènes sont particulièrement abondantes, vraisemblablement suite à un accroissement de la capacité porteuse des écosystèmes, et que la compétition interspécifique hommes – hyènes devait être importante.

À l'inverse, face au développement d'écosystèmes à faible biomasse d'Ongulés, les populations d'hyènes sont particulièrement contraintes. L'Hyène paraît peu à même d'exploiter les environnements où le Renne domine. Il est possible que les sociétés humaines aient bénéficié de cette absence de l'Hyène pour se développer pleinement, dans des conditions de compétition interspécifique hommes - hyènes faible voire nulle (Quina à l'H6, phases anciennes de l'Aurignacien à l'H4). La paléodémographie humaine de ces périodes, qui permettrait de vérifier ces hypothèses, reste cependant difficilement caractérisable dans ces périodes anciennes (problème de l'évolution des stratégies de mobilité cf. Chapitre III.3 ; *contra* Mellars et French, 2011).

3. DISCUSSION : LA « TRANSITION » DANS SON CONTEXTE ENVIRONNEMENTAL ET ÉCOSYSTÉMIQUE

Dans le cadre de ce travail, nous nous sommes concentré sur l'estimation des contraintes environnementales et écologiques à la transition entre Paléolithique moyen et supérieur. Ces contraintes ont pu, notamment en influant sur la démographie humaine, agir comme des facteurs importants dans les changements culturels et biologiques (cf. Introduction). Les résultats atteints permettent de discuter de l'application de ces principes théoriques à l'histoire de la « Transition ».

Disparition des Néandertaliens

Vers 40 ka cal. BP, consécutivement à l'évènement d'Heinrich 4, la biomasse d'Ongulés a chuté de façon importante dans le nord du Bassin aquitain. Les populations d'hyènes en ont été considérablement affectées puisqu'elles disparaissent quasiment de cette région à cette période, au moment où le Protoaurignacien apparaît. Cet évènement climatique a donc été suffisamment important pour modifier les écosystèmes de manière drastique et influencer fortement sur la démographie d'un grand prédateur.

Néanmoins deux éléments majeurs empêchent de considérer ce changement environnemental comme l'unique facteur pouvant expliquer la disparition des Néandertaliens en Europe :

1) Les Néandertaliens ont connu 20 000 ans auparavant des écosystèmes du même type, où la biomasse d'Ongulés était particulièrement faible, à l'évènement d'Heinrich 6. À ce moment, les zoocénoses sont dominées par le Renne, l'Hyène est quasi absente, et, pourtant, l'un des technocomplexes les plus remarquables du Moustérien se développe, le Quina. À l'inverse des hyènes, les Néandertaliens sont donc parfaitement capables de s'adapter à ce type d'environnement contraignant, notamment en développant des stratégies d'acquisition du Renne particulières (Costamagno *et al.*, 2006 ; Rendu *et al.*, sous presse) et des formes de mobilité remarquables (Delagnes et Rendu, 2011).

2) La diminution de la biomasse d'Ongulés consécutive à l'H4 se manifeste uniquement dans certaines régions. Par exemple, au sud du Bassin aquitain, des milieux à forte biomasse d'Ongulés persistent à l'H4. La réponse des écosystèmes aux changements climatiques varie de façon importante selon les latitudes ou régions géographiques, et l'H4 ne peut donc pas expliquer la disparition des Néandertaliens à une échelle continentale. L'un des exemples le plus frappant concerne l'Hyène : les populations de ce prédateur autochtone, peu capable d'exploiter les environnements contraignants où le Renne domine, se concentrent à l'H4 dans le sud du Bassin aquitain et le nord-ouest de la péninsule Ibérique. L'Hyène ne disparaîtra d'Europe de l'Ouest que bien après l'H4, vers 25 ka cal. BP (Stuart et Lister, 2007 ; Chapitre V.1). Même si les derniers Néandertaliens n'avaient pas été capables d'exploiter les écosystèmes à Renne du nord du Bassin aquitain, ils auraient parfaitement pu, à l'image des hyènes, survivre à l'H4 dans des régions plus méridionales.

Ces considérations sont vérifiées dans tous les cas, que l'on considère les derniers Néandertaliens comme étant les artisans du Châtelperronien, du Moustérien ou même du Protoaurignacien.

Si l'on admet que les changements environnementaux ne peuvent à eux-seuls expliquer la disparition des Néandertaliens, le principal facteur supplémentaire que l'on peut alors considérer est la compétition interspécifique (e.g. Mellars, 2004 ; Hockett et Haws, 2005 ; Banks *et al.*, 2008b ; Roebrooks, 2008 ; Froehle et Churchill, 2009). Si l'essentiel des débats s'est concentré sur l'identification d'« avantages » compétitifs de l'un ou de l'autre des acteurs, il est

pourtant primordial de tester tout d'abord si le recouvrement des niches écologiques était important. Dans le cas contraire, la compétition interspécifique ne peut avoir joué un rôle majeur dans l'extinction des Néandertaliens.

La compétition interspécifique entre groupes humains, notamment entre ceux du Châtelperronien et du Protoaurignacien, n'est que peu appuyée par les données actuellement disponibles :

1) Aucun élément ne permet de prouver que Néandertaliens et Hommes anatomiquement modernes aient été contemporains sur un même territoire (Tabl. VI.2), que ce soit sur des bases stratigraphiques (Zilhão et d'Errico, 1999 ; Bordes, 2002, 2006 ; Zilhão *et al.*, 2006) ou à partir des données génétiques, du moins en Europe (cf. Green *et al.*, 2010). Ce constat est vérifié quel que soit le technocomplexe considéré comme représentant les dernières populations néandertaliennes.

2) Si les données du Tabl. VI.1 sont comparées sans filtre chronologique, les niches écologiques semblent différentes entre Châtelperronien et Protoaurignacien. Dans le nord du Bassin aquitain, si les groupes châtelperroniens semblent baser leur subsistance sur plus de 50 % de bovinés et de chevaux, les hommes ne chassent au Protoaurignacien quasiment plus que du Renne ($\approx 95\%$ des restes d'Ongulés). Les données fauniques actuellement disponibles pour le Châtelperronien sont néanmoins peu fiables. Si l'on considère que les ensembles osseux châtelperroniens sont issus d'importants palimpsestes, il est possible qu'à la fin du Châtelperronien, les hommes chassaient déjà essentiellement du Renne, auquel cas leur niche écologique serait très proche de celles des groupes protoaurignaciens. Cette hypothèse reste cependant entièrement spéculative et n'est appuyée par aucune donnée. Si l'on considère les artisans du Moustérien final comme les derniers Néandertaliens, des conclusions similaires sont atteintes : les niches écologiques de ces deux groupes semblent différentes (Tabl. VI.1). Si l'on considère le Protoaurignacien comme le dernier technocomplexe néandertalien, les conclusions sont sensiblement différentes : les niches écologiques des groupes humains du Protoaurignacien et de l'Aurignacien ancien sont très proches (cf. Chapitre IV.5), mais il n'existe aucune preuve de contemporanéité de ces groupes.

3) Les Néandertaliens ont déjà connus, pendant 20 000 ans, une compétition interspécifique importante avec les hyènes des cavernes à la fin du Moustérien (Tabl. VI.1). Les niches écologiques des hommes et des hyènes semblent néanmoins légèrement dif-

férentes (cf. *supra*), ce qui pourrait expliquer cette longue cohabitation dans les écosystèmes du début du MIS 3.

À ces premiers éléments de réflexion s'ajoutent d'autres qui sont reliés aux limites importantes des études menées dans les comparaisons de niches écologiques passées :

4) Si la compétition interspécifique était vraiment importante au point d'entraîner la disparition des Néandertaliens, il est fortement probable que nous ne puissions que difficilement le démontrer au travers du registre archéologique. Dans le cas où, dans un écosystème, deux espèces ont une niche écologique identique, l'une des deux est amenée à disparaître dans un laps de temps très bref, de l'ordre de quelques générations (Ramade, 1994).

5) Comme souligné plus haut, une gamme d'environnements très différents semble avoir existé à cette époque dans l'Europe de l'Ouest. Les niches écologiques des prédateurs étant en conséquence sûrement variables selon les régions géographiques (y compris à l'échelle du Bassin aquitain pour le début de l'Aurignacien par exemple, cf. Tabl. VI.1). En ce sens, pour que la compétition interspécifique soit considérée comme moteur de la disparition des Néandertaliens, il faudrait démontrer que les niches écologiques étaient identiques entre derniers Néandertaliens et premiers hommes anatomiquement modernes dans chaque région. Ceci est encore loin d'être démontré.

6) Il est particulièrement difficile de juger de la pertinence du facteur « compétition interspécifique » dans la disparition des Néandertaliens, notamment en raison de la faiblesse des données disponibles pour le Châtelperronien. De plus, les artisans de ce technocomplexe, comme ceux du Protoaurignacien, restent débattus, voire inconnus (cf. Introduction).

Aucune donnée ne semble à l'heure actuelle démontrer que la compétition interspécifique a été un facteur important dans la disparition des Néandertaliens, que ce soit avec les autres groupes humains ou avec les hyènes. L'absence de preuve d'une contemporanéité entre derniers Néandertaliens et premiers hommes anatomiquement modernes sur un même territoire est l'argument de rejet principal de l'hypothèse d'une importance de la compétition interspécifique entre ces deux groupes humains. Néanmoins, la faiblesse des données empêche également de rejeter complètement ce facteur (cf. *supra*, point 2).

Il est possible que les histoires biologique et culturelle des sociétés humaines ne soient aucunement

liées (e.g. d'Errico *et al.*, 1998). En ce sens, l'exploitation des technocomplexes comme des « proxies » pour suivre la destinée de tel ou tel groupe humain peut être fortement remise en cause (e.g. Bar-Yosef, 2002). Il est donc difficile de savoir si les études archéologiques et paléontologiques pourront à elles seules apporter des réponses satisfaisantes à la question de l'extinction des Néandertaliens.

Les données d'autres disciplines, notamment la paléogénétique (e.g. Green *et al.*, 2010), devront être mieux intégrées aux modèles proposés. Les caractéristiques des dynamiques démographiques des populations néandertaliennes détiennent peut-être des éléments importants du puzzle (taux de fécondité, mortalité, etc ; e.g. Trinkaus, 2011).

Apparition du Paléolithique supérieur dans le Sud-Ouest de la France

Le premier technocomplexe du Paléolithique supérieur dans le Sud-Ouest de la France est le Châtelperronien (cf. Introduction ; Bachellerie, 2011 ; Bordes et Teyssandier, sous presse). Les données fauniques et environnementales sont minces pour cette période, mais les éléments actuellement disponibles plaident en faveur de l'établissement d'un écosystème à faible biomasse d'Ongulés après l'apparition du Châtelperronien (soit pendant ce dernier, soit au Protoaurignacien). À la transition entre Paléolithique moyen et Paléolithique supérieur, les changements environnementaux et culturels ne seraient donc pas synchrones. Sur la base de ces données, la réduction de la biomasse d'Ongulés à l'H4 ne peut donc être considérée comme facteur « déclenchant » de l'apparition des innovations techniques et culturelles du Paléolithique supérieur dans le Sud-Ouest de la France (Discamps *et al.*, sous presse).

Il reste néanmoins possible qu'un changement environnemental en dehors du Sud-Ouest de la France (en Pays basque espagnol par exemple), non identifié dans cette étude, ait stimulé l'apparition du Châtelperronien dans d'autres régions. Par la suite seulement, le Châtelperronien se serait propagé au Sud-Ouest de la France. Le Sud-Ouest semble pourtant constituer le cœur de la distribution géographique du Châtelperronien (e.g. Bachellerie, 2011). D'autres hypothèses, plus parcimonieuses, considèrent d'autres mécanismes dans l'origine du Paléolithique supérieur en Europe. L'absence de synchronisme entre les changements environnementaux et culturels dans le Sud-Ouest semble ainsi appuyer l'hypothèse d'une apparition du Paléolithique supérieur liée à la propagation de l'idée « pointes » depuis le Proche-Orient (cf. Teyssandier *et al.*, 2010). Il reste néanmoins probable que, plutôt qu'un facteur don-

né, ce soit la combinaison de différents paramètres (écologiques, environnementaux, sociaux, culturels, démographiques...) qui puisse expliquer l'apparition et la propagation des idées et innovations du Paléolithique supérieur.

Il est important de distinguer l'histoire écologique, démographique et sociale des groupes humains de celle de leurs productions culturelles. Si la réduction de la biomasse d'Ongulés semble avoir influé sur la densité de population des hyènes, il est difficile d'imaginer que ces mêmes changements n'aient pas eu d'impact sur les groupes humains, que ce soit d'un point de vue démographique ou organisationnel. Les changements environnementaux identifiés ici mériteraient donc d'être étudiés en parallèle avec d'autres facteurs, notamment sociaux et démographiques.

4. CONCLUSION GÉNÉRALE... ET PERSPECTIVES

À l'issue de notre analyse, de nombreuses questions subsistent quant à l'origine des changements culturels et anthropologiques perçus à la « Transition ». Nos résultats remettent fortement en cause le rôle de facteurs auparavant privilégiés (climat / environnement, compétition interspécifique), tout en fournissant un cadre environnemental et écosystémique qui pourra, nous l'espérons, s'avérer utile pour les recherches futures.

Une étude indépendante des questions culturelles et biologiques semble primordiale. Nos résultats semblent indiquer que, dans l'état actuel de nos connaissances, il n'est pas possible de considérer que les changements environnementaux ou la compétition interspécifique puissent expliquer à eux seuls la disparition des Néandertaliens à une échelle continentale, et ce quel que soit le technocomplexe que l'on considère comme représentant les dernières populations néandertaliennes. Des hypothèses pluri-factorielles devront sûrement être privilégiées, mais la question de l'identité des artisans des différents technocomplexes (notamment Châtelperronien et Protoaurignacien) reste une entrave majeure.

En ce qui concerne l'avènement du Paléolithique supérieur, nous avons montré que les changements environnementaux ne pouvaient que difficilement être considérés, à eux seuls, comme étant à l'origine de l'apparition du Châtelperronien dans le Sud-Ouest de la France. À la lumière de ces résultats, c'est potentiellement l'interaction de différents facteurs qui permettra, à terme, d'expliquer l'apparition et la

propagation de nouvelles idées (Teyssandier *et al.*, 2010). Les quelques éléments fournis ici participent à établir un cadre paléoécologique et paléoenvironnemental aux sociétés humaines de la transition Paléolithique moyen-supérieur, et ce afin que les différents facteurs (écologiques, sociaux, cultures, etc.) soient dans le futur mieux intégrés, comparés et confrontés.

Des pistes à explorer...

Le passage au Moustérien de type Quina pourrait se révéler comme un terrain de recherche privilégié afin de mieux comprendre les événements de la « Transition ». À ce moment se développe, dans un passé relativement récent des sociétés néandertaliennes (20 000 ans avant leur disparition), le même type d'écosystème contraignant qu'au début de l'Aurignacien, sans que l'homme de Neanderthal ne s'éteigne pour autant. Le Quina est caractérisé par une économie de subsistance quasi exclusivement basée sur le Renne (e.g. Costamagno *et al.*, 2006 ; Rendu *et al.*, sous presse) et par le développement de stratégies de mobilité particulières (Delagnes et Rendu, 2011). Une partie de la réponse à la disparition des Néandertaliens réside peut-être dans la distinction des similitudes et/ou des différences qui existent entre ce technocomplexe moustérien et ceux des phases anciennes de l'Aurignacien.

Si la compétition interspécifique entre derniers Néandertaliens et premiers hommes anatomiquement modernes a fréquemment été discutée pour la Transition (e.g. Mellars, 2004 ; Hockett et Haws, 2005 ; Banks *et al.*, 2008b ; Roebrooks, 2008 ; Froehle et Churchill, 2009), nous espérons avoir montré qu'il était important de ne pas considérer ces deux seuls acteurs, mais bien l'ensemble des grands prédateurs des écosystèmes passés. En ce sens, la présente étude est limitée car elle ne considère, au sein des grands Carnivores, que l'Hyène des cavernes. Grange et Duncan (2006) ont montré que les hyènes et les lions actuels répondaient de concert à une augmentation de la biomasse d'Ongulés. L'Ours des cavernes et l'Hyène semblent disparaître à la même période (Stuart et Lister, 2007). Il reste cependant délicat de définir si, dans le passé, l'abondance des hyènes peut être considérée comme un proxy de la paléodémographie générale des grands carnivores.

Un duo en particulier mériterait de plus amples investigations : l'Hyène et le Loup. Alors que l'Hyène semble disparaître après le Gravettien, vers 25 ka cal. BP, le Loup prospère en Europe aux MIS 3-2 et atteint une très forte stature (*Canis lupus maximus* cf. Boudadi-Maligne, 2010). Il serait intéressant d'examiner si les environnements à faible biomasse d'Ongulés

dominés par le Renne, si contraignants pour l'Hyène (cf. *supra*), ne sont pas, à l'inverse, des périodes propices au développement des populations lupines.

...des modèles et méthodes à éprouver

De nombreux travaux restent à réaliser pour confirmer, infirmer ou affiner les modèles proposés ici :

- Les changements identifiés dans les zoocénoses mériteraient d'être testés, notamment au travers de l'analyse de sites naturels type avens-pièges. Pour cette période, La Berbie (Madelaine, 1999) pourrait être un bon candidat, notamment dans le cas où une analyse de la répartition spatiale des espèces le long de la séquence pourrait y être effectuée.

- L'environnement du Châtelperronien reste un problème majeur, une grande inconnue. L'analyse de la répartition spatiale des espèces, quant elle est possible, pourrait peut-être permettre de comprendre si les faunes composites du Châtelperronien (moitié Bovinés/Cheval, moitié Renne) résultent de palimpsestes d'occupations dans des environnements différents.

- Il serait intéressant de confronter l'approche développée ici (basée sur l'analyse des listes fauniques quantifiées) avec d'autres données sur les écosystèmes. Des analyses biométriques permettraient d'affiner notre vision des changements environnementaux. L'évolution de la taille, des Ongulés comme de l'Hyène, pourrait apporter des informations paléoécologiques indépendantes importantes (e.g. Delpech, 1999).

- La réflexion sur les interactions hommes – hyènes dans les repaires devra être poursuivie. En ce sens, plusieurs sites candidats se dégagent comme le gisement des Plumettes (travail déjà engagé, en collaboration avec C. Beauval), le site de Cassenade (projet en préparation, en collaboration avec F. Bachellerie) ou l'abri Dubalen à Brassempouy.

Enfin, d'une manière plus générale, il serait particulièrement intéressant de tester l'approche méthodologique développée ici dans d'autres régions où les problématiques de recherche se concentrent sur les liens entre les changements environnementaux et l'histoire des sociétés humaines, comme par exemple dans le cas des premiers peuplements humains en Amérique du Nord, en Béringie et en Asie centrale.

BIBLIOGRAPHIE

A
B
C
D
E
F
G
H
I
J
K
L
M
N
O
P
Q
R
S
T
U
V
W
X
Y
Z

A

- Airvaux, J., 1987. Le site des "Plumettes" à Lussac-les-châteaux (Vienne), *Préhistoire de Poitou-Charentes. Problèmes actuels. Actes du 111e Congrès national des sociétés savantes. Éditions du CTHS, Poitiers*, pp. 193-200.
- Airvaux, J., 2004. Le site paléolithique de Chez-Pinaud à Jonzac, Charente-Maritime. *Préhistoire du Sud-Ouest, supplément n°8*.
- Airvaux, J., Aujoulat, N., Baratin, J.-F., Beauval, C., Henry-Gambier, D., 2006. Découverte d'un réseau karstique orné au lieu-dit Les Garennes, commune de Vilhonneur, Charente. *Préhistoire du Sud-Ouest* 13: 25-35.
- Alciati, G., Pesce Delfino, V., Vacca, E., 2005. Catalogue of Italian Fossil Human Remains from the Palaeolithic to the Mesolithic. *Journal of Anthropological Sciences (supplément vol. 83)*, Roma.
- Alhaique, F., Bietti, A., Capasso Barbato, L., Grimaldi, S., Kotsakis, T., Kuhn, S., Lemorini, C., Manzi, G., Recchi, A., Schwarcz, H.P., Stiner, M.C., 1996a. Settlement patterns and subsistence strategies in the late Mousterian site of Grotta Breuil (Mt. Circeo, Italy), XIII UISPP Congress Proceedings, Forli, pp. 221-228.
- Alhaique, F., Biondi, S., Cassoli, P.F., Recchi, A., Tagliacozzo, A., 1996b. Modifications in the exploitation of animal resources between the middle paleolithic and the aurignacian at Grotta del Fossellone (Monte Circeo, Italy), XIII UISPP Congress Proceedings, Forli, pp. 571-576.
- Altuna, J., 1971. Los mamíferos del yacimiento prehistórico de Morin (Santander), In: Echegaray, J., Freeman, L. (Eds.), *Cueva Morin excavaciones 1966-1968. Patronato de las cuevas Prehistoricas de Santander, Santander*, pp. 367-403.
- Altuna, J., 1972. Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa. Con catálogo de los Mamíferos Cuaternarios del Cantábrico y del Pirineo Occidental. *Munibe* 24: 1-464.
- Altuna, J., 1973. Fauna de mamíferos del yacimiento prehistórico de los Casares (Guadalajara), In: Barandiaran, I. (Ed.), *La Cueva de Los Casares (en Riba de Saelices, Guadalajara). Excavaciones Arqueológicas en España*, 76, pp. 97-116.
- Altuna, J., Mariezkurrena, K., 2000. Macromamíferos del yacimiento de Labeko Koba (Arrasate, País Vasco). *Munibe* 52: 107-181.
- Altuna, J., Mariezkurrena, K., 2010. Tafocenosis en yacimientos del País Vasco con predominio de grandes carnívoros. Consideraciones sobre el yacimiento de Amalda, In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica. Zona arqueológica, Madrid*, pp. 214-228.
- Altuna, J., Mariezkurrena, K., Elorza, M., 2002. Arqueozoología de los niveles paleolíticos de la cueva de Abauntz (Arraiz, Navarra). *Saldvie II*: 1-26.
- Anselmo, M., 2007. Essai de caractérisation d'une population d'hyènes des cavernes. Application au site d'Unikoté (Pyrénées-Atlantiques). *Mémoire de Master 2, Université Bordeaux 1*.
- Arambourou, R., Jude, P., 1964. Le gisement de la Chèvre à Bourdeilles (Dordogne). *Impressions R. et M. Magne, Périgueux*.
- Arbizu Senosiain, M., Arsuaga Ferreras, J.L., Adan Alvarez, G.E., 2005. La Cueva del Forno/Conde (Tuñón, Asturias): Un yacimiento del tránsito del Paleolítico Medio y Superior en la Cornisa Cantábrica, In: Montes Barquin, R., Lasheras Corruchaga, J.A. (Eds.), *Neandertales Cantabricos, Estado De La Cuestion. Museo de Altamira Monografías n°20, Santander*, pp. 425-441.
- Arellano, A., 2009. Les grands mammifères des niveaux moustériens de l'Abri Mochi (grottes de Grimaldi, Vintimille, Italie). *Fouilles de 1949. Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco* 49: 29-39.
- Arellano, A., Moullé, P.-E., Lacombe, F., 2009. Les faunes quaternaires des grottes de Grimaldi. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco* 49: 21-27.
- Argant, A., 1991. Carnivores quaternaires de Bourgogne. *Documents du laboratoire de Géologie de Lyon* 105: 1-301.
- Armand, D., 1998. La faune de la grotte Bourgeois-Delaunay commune de la Chaise de Vouthon (Charente). *Résultats préliminaires. Paléo* 10: 77-86.
- Armand, D., 2005. Le Bison du site moustérien de La Quina (Charente), In: Crégut-Bonnoure, E. (Ed.), *Les Ongulés Holarctiques du Pliocène et du Pléistocène. AFEQ (Quaternaire, hors série)*, pp. 67-74.
- Armand, D., Delagnes, A., 1998. Les retouches en os d'Artenac (couche 6c) : perspectives archéozoologiques, taphonomiques et expérimentales, In: Brugal, J.-P., Meignen, L., Patou-Mathis, M. (Eds.), *Économie Préhistorique : les comportements de subsistance au Paléolithique. Éditions APDCA, Antibes*, pp. 205-214.
- Arrizabalaga, A., 2000. El yacimiento arqueológico de Labeko Koba (Arrasate, País Vasco). Entorno. Crónica de las investigaciones. *Estratigrafía y estructuras. Cronología absoluta. Munibe* 52: 15-72.

- Arrizabalaga, A., 2004. Two tales of two caves? La transición paleolítico medio/superior en el cantabrico oriental, In: Santonja, M., Perez-Gonzalez, A., Machado, M.J. (Eds.), *Geoarqueología y conservación del patrimonio*. ADEMA, Soria, pp. 81-93.
- Arrizabalaga, A., Altuna, J., Areso, P., Falgueres, C., Iriarte, M.J., Mariezkurrena, K., Peman, E., Ruiz-Alonso, M., Tarrino, A., Uriz, A., Vallverdu, J., 2004. Retorno a Lezetxiki (Arrasate, País vasco): nuevas perspectivas de la investigación, In: Santonja, M., Perez-Gonzalez, A., Machado, M.J. (Eds.), *Geoarqueología y conservación del patrimonio*. ADEMA, Soria, pp. 63-80.
- Arrizabalaga, A., Iriarte, M.J., Villaluenga, A., 2010. Labeko Koba y Lezetxiki (País vasco). Dos yacimientos, una problemática común, In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*. Zona arqueológica, Madrid, pp. 322-334.
- Arsuaga, J.L., Villaverde, V., Quam, R., Martínez, I., Carretero, J.M., Lorenzo, C., Gracia, A., 2007. New Neandertal remains from Cova Negra (Valencia, Spain). *Journal of Human Evolution* 52 (1): 31-58.
- Arsuaga, J.L., Baquedano, E., Perez-Gonzalez, A., Sala, M.T.N., Garcia, N., Alvarez-Lao, D., Laplana, C., Huguet, R., Sevilla, P., Maldonado, E., Blain, H.-A., Quam, R., Ruiz Zapata, M.B., Sala, P., Gil Garcia, M.J., Uzquiano, P., Pantoja, A., 2010. El yacimiento arqueopaleontológico del Pleistoceno Superior de la Cueva del Camino en el Calvero de la Higuera (Pinilla del Valle, Madrid), In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*. Zona arqueológica, Madrid, pp. 422-442.
- Asselin, G., 2005. Étude techno-typologique et spatiale du matériel lithique des Rochers de Ville-neuve, Lussac les Châteaux, Vienne (86). *Mémoire de Master 2*, Université Bordeaux 1.
- Astre, G., 1939. La Tutto de Camayot et sa faune auri-gnacienne. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* LXXIII: 163-166.
- Astre, G., 1950. Faune magdalénienne et azilienne de Rochereil (Dordogne). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 102: 439-452.
- Auguste, P., 2009. Évolution des peuplements mammaliens en Europe du Nord-Ouest durant le Pléistocène Moyen et Supérieur. Le cas de la France septentrionale. *Quaternaire* 20 (4): 527-550.
- Augustine, D.J., 2010. Response of native ungulates to drought in semi-arid Kenyan rangeland. *African Journal of Ecology* 48 (4): 1009-1020.
-
- ## B
-
- Bachelierie, F., 2011. Quelle unité pour le Châtel-perronien ? Apport de l'analyse taphonomique et techno-économique des industries lithiques de trois gisements aquitains de plein-air : le Basté (Pyrénées-Atlantiques), Bidart (Pyrénées-Atlantiques) et Canaule II (Dordogne). *Thèse de doctorat*, Université Bordeaux 1.
- Bachelierie, F., Bordes, J., Morala, A., Pelegrin, J., 2007. Étude typo-technologique et spatiale de remontages lithiques de Canaule II, site Châtelperonien de plein-air en Bergeracois (Creysse, Dordogne). *Paléo* (19): 259-280.
- Baena Preysler, J., Carrion Santafé, E., Ruiz, B., Elwood, B., Sesé, C., Yravedra Sainz de los Terreros, J., Jorda, J., Uzquiano, P., Velazquez, R., Manzano, I., Sanchez-Marco, A., Hernandez, F., 2005. Paleoeología y comportamiento humano durante el Pleistoceno Superior en la comarca de Liébana: La secuencia de la Cueva de El Esquilleu (Occidente de Cantabria, España), In: Montes Barquin, R., Lasheras Corruchaga, J.A. (Eds.), *Neandertales Cantabricos, Estado De La Cuestión*. Museo de Altamira Monografías n°20, Santander, pp. 461-487.
- Ballenger, J.A.M., Mabry, J.B., 2011. Temporal frequency distributions of alluvium in the American Southwest: taphonomic, paleohydraulic, and demographic implications. *Journal of Archaeological Science* 38 (6): 1314-1325.
- Balter, V., Bocherens, H., Person, A., Labourdette, N., Renard, M., Vandermeersch, B., 2002. Ecological and physiological variability of Sr/Ca and Ba/Ca in mammals of West European mid-Wurmian food webs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 186: 127-143.
- Banes, L., Dorigny, A., 2005. Le gisement des Ramandils (Port-la-Nouvelle, Aude). Approche paléoenvironnementale, In: Tuffreau, A. (Ed.), *Peuplements humains et variations environnementales au Quaternaire*. BAR International Series 1352, Archaeopress, Oxford, pp. 95-104.
- Banks, W., d'Errico, F., Townsend Peterson, A., Kageyama, M., Colombeau, G., 2008a. Reconstructing ecological niches and geographic distribution of caribou (*Rangifer tarandus*) and red deer (*Cervus elaphus*) during the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews* 27: 2568-2575.
- Banks, W., d'Errico, F., Townsend Peterson, A., Kageyama, M., Sima, A., Sánchez Goñi, M.F., 2008b. Neanderthal extinction by competitive ex-

A
B
C
D
E
F
G
H
I
J
K
L
M
N
O
P
Q
R
S
T
U
V
W
X
Y
Z

- clusion. *PLoS One* 3 (12): 1-8.
- Bar-Yosef, O., 1998. On the nature of transitions: the Middle to Upper Palaeolithic and the Neolithic Revolution. *Cambridge Archaeological Journal* 8 (2): 141-163.
- Bar-Yosef, O., 2002. The Upper Paleolithic Revolution. *Annual Review of Anthropology* 31: 363-393.
- Bar-Yosef, O., 2004. Eat what is there: hunting and gathering in the world of Neanderthals and their neighbours. *International Journal of Osteoarchaeology* 14 (3-4): 333-342.
- Bar-Yosef, O., Bordes, J.-G., 2010. Who were the makers of the Châtelperronian culture? *Journal of Human Evolution* 59 (5): 586-593.
- Barroso Ruiz, C., De Lumley, H., 2006. La grotte du Boquete de Zafarraya, Malaga, Andalousie. Éditions Empresa Publica de Gestion de Consejeria de Cultura de la Junta de Andalucia.
- Barton, R.N.E., 1995. Third interim report on the survey and excavations in the Wye Valley, 1995. *Proceedings of the University of Bristol Spelaeological Society* 20 (2): 153-159.
- Barton, R.N.E., Currant, A.P., Fernandez Jalvo, Y., Finlayson, C., Goldberg, P., Macphail, R.I., Pettitt, P.B., Stringer, C.B., 1999. Gibraltar Neanderthals and results of recent excavations in Gorham's Vanguard and Ibex Caves. *Antiquity* 73: 13-23.
- Bazile, F., Bazile-Robert, E., Brugal, J.-P., Djindjian, F., Guillerault, P., Renault-Miskovsky, J., Roger, L., 1981. L'abri-sous-roche de La Laouza (Sanillac, Sagries-Gard). *Études Quaternaires Languedociennes, Mémoire n°1, Centre de recherches préhistoriques du Gard, Vauvert.*
- Beauval, C., 1997. Le repaire d'Hyènes des Plumettes (Lussac-les-Châteaux, Vienne) : Étude paléontologique et observations taphonomiques. *Mémoire de D.E.A., Université Bordeaux 1.*
- Beauval, C., 2005. Les Rochers de Villeneuve, Lussac-les-Châteaux, Vienne, Triennale 2001-2003, Document Final de Synthèse. SRA Poitou-Charentes.
- Beauval, C., Morin, E., 2010. Les repaires d'hyènes du Lussacois (Lussac-les-Châteaux, Vienne, France). Apport des sites des Plumettes et des Rochers de Villeneuve, In: Buisson-Catil, J., Primault, J. (Eds.), *Préhistoire entre Vienne et Charente. Hommes et sociétés du Paléolithique. Association des Publications Chauvinoises, Chauvigny*, pp. 175-190.
- Beauval, C., Bismuth, T., Bruxelles, L., Mallye, J.-B., Berthet, A.-L., 2004. La Chapelle-aux-Saints : 1905-2004. Un siècle de recherche, In: Évin, J. (Ed.), *Congrès du centenaire : Un siècle de construction du discours scientifique en Préhistoire. Vol. 2,* «Des idées d'hier...». *Mémoires de la Société Préhistorique Française, Paris*, pp. 197-214.
- Beauval, C., Maureille, B., Lacrampe-Cuyaubère, F., Serre, D., Peressinotto, D., Bordes, J.-G., Cochard, D., Couchoud, I., Dubrasquet, D., Laroulandie, V., Lenoble, A., Mallye, J.-B., Pasty, S., Primault, J., Rohland, N., Pääbo, S., Trinkaus, E., 2005. A late Neandertal femur from Les Rochers-de-Villeneuve, France. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102 (20): 7085-7090.
- Beauval, C., Lacrampe-Cuyaubère, F., Maureille, B., Trinkaus, E., 2006. Direct radiocarbon dating and stable isotopes of the Neandertal femur from Les Rochers-de-Villeneuve (Lussac-les-Châteaux, Vienne). *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 18 (1-2): 35-42.
- Behrensmeier, A.K., 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4 (2): 150-162.
- Beke, D., 2010. The fossil cave hyena of Goyet, Walsin and Hastière (Belgium): osteometry and taphonomy. *Mémoire de Master, Universiteit Gent (Gand, Belgique).*
- Bement, L.C., 1999. Bison hunting at Cooper site: where lightning bolts drew thundering herds. *University of Oklahoma Press, Norman.*
- Benazzi, S., Viola, B., Kullmer, O., Fiorenza, L., Harvati, K., Paul, T., Gruppioni, G., Weber, G.W., Mallegni, F., 2011. A reassessment of the Neandertal teeth from Taddeo cave (southern Italy). *Journal of Human Evolution* 61 (4): 377-387.
- Bennett, D., Hoffmann, R.S., 1999. *Equus caballus*. *Mammalian species* (628): 1-14.
- Berger, J., 1986. Wild horses of the Great Basin: social competition and population size. *Wildlife and behavior and ecology (USA), University of Chicago Press, Chicago.*
- Berto, C., Rubinato, G., 2011. The upper Pleistocene mammal record from Caverna degli Orsi (San Dorligo della Valle - Dolina, Trieste, Italy): A faunal complex between eastern and western Europe. *Quaternary International: sous presse, accessible en ligne.*
- Bertran, P., 1999. Dynamique des dépôts de la grotte Bourgeois-Delaunay (La Chaise-de-Vouthon, Charente) : apport de la micromorphologie. *Paléo* 11: 9-18.
- Bertran, P., Caner, L., Langohr, R., Lemée, L., d'Errico, F., 2008. Continental palaeoenvironments during MIS 2 and 3 in southwestern France: the La Ferrassie rockshelter record. *Quaternary Science Reviews* 27 (21-22): 2048-2063.

- Beyries, S., 1987. Variabilité de l'industrie lithique au Moustérien : approche fonctionnelle sur quelques gisements français. BAR International Series 328, Archaeopress, Oxford.
- Bignon, O., 2006. Approche morphométrique des dents jugales déciduales d'*Equus caballus arcelini* (sensu lato, Guadelli 1991) : critères de détermination et estimation de l'âge d'abattage. *Compte Rendu Palevol* 5: 1005–1020.
- Bignon, O., 2008. Chasser les chevaux à la fin du Paléolithique dans le Bassin parisien: Stratégie cynégétique et mode de vie au Magdalénien et à l'Azilien ancien. BAR International Series 1747, Archaeopress, Oxford.
- Binford, L.R., 1981. Bones: ancient men and modern myths. *Studies in archaeology*, Academic Press, Orlando.
- Binford, L.R., 1985. Human ancestors: Changing views of their behavior. *Journal of Anthropological Archaeology* 4 (4): 292-327.
- Binford, L.R., 2001. Constructing frames of reference: an analytical method for archaeological theory building using ethnographic and environmental data sets. University of California Press, Berkeley.
- Binford, L.R., Binford, S.R., 1966. A preliminary analysis of functional variability in the Mousterian of Levallois facies. *American Anthropologist* 68 (2): 238-295.
- Blackburn, T.M., Gaston, K.J., 1997. A critical assessment of the form of the interspecific relationship between abundance and body size in animals. *Journal of Animal Ecology* 66 (2): 233-249.
- Blanc, G., 1920. Grotta Romanelli, I. Stratigrafia dei depositi e natura e origine di essi. *Archivio per l'Antropologia e l'Etnologia* 50: 65-103.
- Blasco, F., 1997. In the Pursuit of Game: The Mousterian Cave Site of Gabasa 1 in the Spanish Pyrenees. *Journal of Anthropological Research* 53 (2): 177-217.
- Blasco, F., Montes, L., 1997. Los hiénidos del yacimiento musteriense de Gabasa 1 (Huesca, España). *Bolskan* 14: 9-27.
- Blasco, F., Montes, L., Utrilla, P., 1996. Deux modèles de stratégie occupationnelle dans le Moustérien tardif de la vallée de l'Ebre : les grottes de Penamiel et Gabasa, In: Carbonell, E., Vaquero, M. (Eds.), *The last neandertals, the first anatomically modern humans: A tale about the human diversity*. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, pp. 289-313.
- Bliss, L.C., Richards, J.H., 1982. Present-day arctic vegetation and ecosystems as a predictive tool for the arctic-steppe mammoth biome, In: Hopkins, D.M., Matthews, J.V., Schweger, C.E., Young, S.B. (Eds.), *Paleoecology of Beringia*. Academic Press, New York, pp. 241-257.
- Blockley, S., Bronk Ramsey, C., Higham, T., 2008. The Middle to Upper Paleolithic transition: dating, stratigraphy, and isochronous markers. *Journal of Human Evolution* 55 (5): 764-771.
- Blumenschine, R.J., 1988. An experimental model of the timing of hominid and carnivore influence on archaeological bone assemblages. *Journal of Archaeological Science* 15: 483-502.
- Blumenschine, R.J., Marean, C.W., Capaldo, S.D., 1996. Blind Tests of Inter-analyst Correspondence and Accuracy in the Identification of Cut Marks, Percussion Marks, and Carnivore Tooth Marks on Bone Surfaces. *Journal of Archaeological Science* 23 (4): 493-507.
- Bocherens, H., Billiou, D., Patou-Mathis, M., Bonjean, D., Otte, M., Mariotti, A., 1997. Paleobiological Implications of the Isotopic Signatures (^{13}C , ^{15}N) of Fossil Mammal Collagen in Scladina Cave (Sclayn, Belgium). *Quaternary Research* 48 (3): 370-380.
- Bocherens, H., Drucker, D.G., Billiou, D., Patou-Mathis, M., Vandermeersch, B., 2005. Isotopic evidence for diet and subsistence pattern of the Saint-Cesaire I Neanderthal: review and use of a multi-source mixing model. *Journal of Human Evolution* 49 (1): 71-87.
- Bocquet-Appel, J.-P., 2008. La paléodémographie : 99,99% de l'histoire démographique des hommes. Éditions Errance, Paris.
- Bocquet-Appel, J.-P., Demars, P.-Y., 2000a. Neanderthal contraction and modern human colonization of Europe. *Antiquity* 74: 544-552.
- Bocquet-Appel, J.-P., Demars, P.-Y., 2000b. Population kinetics in the Upper Palaeolithic in Western Europe. *Journal of Archaeological Science* 27: 551-570.
- Bocquet-Appel, J.-P., Demars, P.-Y., Noiret, L., Dobrowsky, D., 2005. Estimates of Upper Palaeolithic meta-population size in Europe from archaeological data. *Journal of Archaeological Science* 32: 1656-1668.
- Boëda, E., 1993. Le débitage discoïde et le débitage Levallois récurrent centripède. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 90 (6): 392-404.
- Bolo, A., 2004. Détermination taxonomique de la collection faunique du site de Cassenade (Dordogne, France). Rapport de stage de Master 1, Université Bordeaux 1.
- Bon, F., 2002. L'Aurignacien entre mer et Océan. Ré-

- flexion sur l'unité des phases anciennes de l'Aurignacien dans le Sud de la France. *Mémoires de la Société Préhistorique Française*, Paris.
- Bonfiglio, L., Esu, D., Mangano, G., Masini, F., Petruso, D., Soligo, M., Tuccimei, P., 2008. Late Pleistocene vertebrate-bearing deposits at San Teodoro Cave (North-Eastern Sicily): Preliminary data on faunal diversification and chronology. *Quaternary International* 190 (1): 26-37.
- Bonifay, M.-F., 1967. Étude paléontologique de la grotte de la Balauzière (Gard). *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco* 13: 91-139.
- Bonifay, M.-F., 1971. Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. *Mémoires du Muséum national d'Histoire Naturelle* (21, fasc. 2), Paris.
- Bonjean, D., di Modica, K., Abrams, G., 2006. Scladina 2006. ADN, anthropologie, industries lithiques, faunes. État des recherches. *Notae Praehistoricae* 26: 19-24.
- Bonjean, D., Abrams, G., Di Modica, K., Otte, M., 2009. La microstratigraphie, une clé de lecture des remaniements sédimentaires successifs. Le cas de l'industrie moustérienne 1A de Scladina. *Notae Praehistoricae* 29: 139-147.
- Bordes, F., 1950. L'évolution buissonnante des industries en Europe occidentale: Considérations théoriques sur le Paléolithique ancien et moyen. *L'Anthropologie* 54 (5-6): 393-420.
- Bordes, F., 1953. Essai de classification des industries «moustériennes». *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 50 (7-8): 457-466.
- Bordes, F., 1954-55. Les gisements du Pech de l'Azé (Dordogne). *L'Anthropologie* 58(5-6) et 59(1-2): 401-432 et 401-438.
- Bordes, F., 1974. Aquitaine. *Gallia Préhistoire* 32: 617-628.
- Bordes, F., 1981. Vingt-cinq ans après: le complexe moustérien revisité. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 78 (3): 77-87.
- Bordes, J.-G., 2002. Les interstratifications Châtelperronien/Aurignacien du Roc de Combe et du Piage (Lot, France) : analyse taphonomique des industries lithiques, implications archéologiques. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1.
- Bordes, J.-G., 2003. Lithic taphonomy of the Châtelperronien/Aurignacian interstratifications in Roc de Combe and Le Piage (Lot, France), In: Zilhão, J., d'Errico, F. (Eds.), *The chronology of the Aurignacian and of the transitional technocomplexes, Dating, stratigraphies, cultural implications*. *Trabalhos de Arqueologia* 33, Lisbonne, pp. 223-244.
- Bordes, J.-G., 2006. News from the West: a reevaluation of the classical Aurignacian sequence of the Perigord, In: Bar Yosef, O., Zilhão, J. (Eds.), *Towards a definition of the Aurignacian*. *Trabalhos de Arqueologia* 45, Lisbonne, pp. 147-171.
- Bordes, J.-G., Teyssandier, N., sous presse. The Upper Paleolithic nature of the Châtelperronien in South-Western France: Archeostratigraphic and lithic evidence. *Quaternary International*: sous presse, accessible en ligne.
- Bordes, J.-G., Le Brun-Ricalens, F., Castel, J.-C., Ducasse, S., Faivre, J.-P., Feruglio, V., Henry-Gambier, D., Lacrampe-Cuyaubère, F., Laroulandie, V., Lenoble, A., Martin, H., Maureille, B., Morala, A., Morin, E., Renard, C., Rendu, W., Rigaud, S., Rougier, H., Szmidi, C., Tartar, E., Texier, J.-P., Teyssandier, N., 2008. Les débuts du Paléolithique supérieur dans le Sud-Ouest de la France : fouilles 2004-2006 au Piage (Fajoles, Lot). Problématique et premiers résultats, In: Jaubert, J., Bordes, J.-G., Ortega, A.I. (Eds.), *Les sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest de la France : nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes*. *Mémoires de la Société Préhistorique Française* (XLVII), Paris, pp. 261-288.
- Borgognini Tarli, S.M., 1983. A neanderthal lower molar from Fondo Cattie (Maglie, Lecce). *Journal of Human Evolution* 12 (4): 383-401.
- Borkowski, J., Palmer, S.C.F., Borowski, Z., 2011. Drive counts as a method of estimating ungulate density in forests: mission impossible? *Acta Theriologica*: 1-15.
- Boscato, P., 2007. Faunes gravettiennes à grands mammifères de l'Italie du sud : Grotta della Cala (Salerno) et Grotta Paglicci (Foggia). *Paléo* 19: 109-114.
- Boscato, P., Crezzini, J., 2005. L'Uomo e la lina macchiata. Tafonomia su resi di ungulati del Gravettiano antico di Grotta Paglicci (Rignano Garganica - FG), In: Malerba, G., Visentini, P. (Eds.), *Atti del 4° convegno nazionale di archeozoologia* (Pordenone, 13-15 novembre 2003). *Quaderni del Museo Archeologico del Friuli Occidentale*, 6, p. 67-74, pp. 67-74.
- Boscato, P., Crezzini, J., sous presse. Middle-Upper Palaeolithic Transition in Southern Italy: Uluzzian Macromammals from Grotta del Cavallo (Apulia). *Quaternary International*: sous presse, accessible en ligne.
- Boscato, P., Ronchitelli, A., 2006. La serie esterna di Paglicci. Gli scavi del 2004-2005, In: Gravina, A. (Ed.), *26° convegno sulla Preistoria - Protostoria e Storia della Daunia*. San Severo 2005., pp. 3-16.

- Boscato, P., Crezzini, J., Pellegrini, A., 2006. Le parti mancanti: faune del Paleolitico Medio nel deposito esterno della Grotta di Santa Croce, Bisceglie (BA), Archaeozoological studies in honour of Alfredo Riedel, Bolzano, 2006, pp. 39-50.
- Boschian, G., Abbazzi, L., Gentili, S., Sala, B., 1996. The «caverna degli orsi»: a cave bear site with lithic industry in the Trieste karst (NE Italy), XIII UISPP Congress Proceedings, Forli, pp. 209-214.
- Bouchud, J., 1961. Étude de la faune du gisement des Cottés (Haute Vienne). *L'Anthropologie* 65 (3-4): 258-270.
- Bouchud, J., Bouchud, P., 1953. La faune des grottes des Orciers et de Cottier. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 50 (7): 444-457.
- Bouchud, P., Bouchud, J., 1955. La faune de Blassac. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 52 (7): 364-370.
- Boudadi-Maligne, M., 2010. Les Canis pléistocènes du sud de la France : approche biosystématique, évolutive et biochronologique. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1.
- Boule, M., de Villeneuve, L., 1927. La Grotte de l'Observatoire à Monaco. Éditions Masson, Paris.
- Bourdillat, V., 2008. Hommes – Carnivores ? Caractériser l'action de l'hyène des cavernes : De l'utilisation des données fossiles pour l'interprétation des sites mixtes. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.
- Bourguignon, L., 1997. Le Moustérien de type Quina : nouvelle définition d'une entité technique. Thèse de doctorat, Université Paris X.
- Bourlière, F., 1962. The uniqueness of the African big-game fauna. *African Wildlife* 16 (2): 95-100.
- Bout, P., 1953. La grotte de Cottier, près Retournac (Haute-Loire). *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 50 (7): 437-443.
- Bouvier, J.-M., Debénath, A., Delpech, F., Duport, L., 1969. Les restes humains de la grotte Duport à la Chaise de Vouthon (Charente) dans leur contexte stratigraphique et paléontologique. *Société d'Anthropologie du Sud-Ouest*: 32-46.
- Bowman, S., Loosemore, R., Sieveking, G., Bordes, F., 1982. Preliminary dates for Pech de l'Aze IV, Proceedings of Second Specialist Seminar on Thermoluminescence Dating (Oxford), pp. 362-369.
- Boyle, K., 2000. Reconstructing Middle Palaeolithic subsistence strategies in the South of France. *International Journal of Osteoarchaeology* 10 (5): 336-356.
- Boyle, K., 2007. Changing Biodiversity and Complexity across the Middle–Upper Palaeolithic Transition, In: Mellars, P., Boyle, K., Bar-Yosef, O. (Eds.), Rethinking the human revolution: new behavioural and biological perspectives on the origin and dispersal of modern humans. McDonald Institute Monographs, Cambridge, pp. 303-314.
- Bradtmöller, M., Pastoors, A., Weninger, B., Weniger, G.C., sous presse. The Repeated Replacement Model-Rapid Climate Change and Population Dynamics in Late Pleistocene Europe. *Quaternary International*: sous presse, accessible en ligne.
- Brantingham, P.J., 1998. Hominid Carnivore Coevolution and Invasion of the Predatory Guild. *Journal of Anthropological Archaeology* 17: 327-353.
- Breda, M., 2005. The morphological distinction between the postcranial skeleton of *Cervalces/Alces* and *Megaloceros giganteus* and comparison between the two *Alceini* genera from the Upper Pliocene-Holocene of Western Europe. *Geobios* 38 (2): 151-170.
- Brenet, M., Bourguignon, L., Folgado, M., Ortega, I., 2009. Élaboration d'un protocole d'expérimentation lithique pour la compréhension des comportements techniques et techno-économiques au Paléolithique moyen. *Les Nouvelles de l'Archéologie* 118: 60-64.
- Breuil, H., 1913. Les subdivisions du Paléolithique supérieur et leur signification, In: Deonna, W. (Ed.), Congrès International d'Anthropologie et d'Archéologie Préhistoriques, Compte rendu de la XIVème session, pp. 165-238.
- Bridault, A., Chaix, L., 2009. Réflexions sur la recomposition des spectres fauniques dans le massif jurassien et les Alpes françaises du nord durant le Tardiglaciaire, In: Pion, G. (Ed.), La fin du Paléolithique supérieur dans les Alpes du nord françaises et le Jura méridional. *Mémoires de la Société Préhistorique Française (L)*, Paris, pp. 60-71.
- Briki-Herich, D., Duran, J.-P., Saos, T., Gregoire, S., Moigne, A.-M., 2005. Le gisement moustérien de la Rouquette à Puycelsi (Tarn, France) : une occupation de plein air de chasseurs de grands herbivores, In: Molines, N., Moncel, M.-H., Monnier, J.-L. (Eds.), Données récentes sur les modalités de peuplement et sur le cadre chronostratigraphique des industries du Paléolithique inférieur et moyen en Europe. BAR International Series 1364, Archaeopress, Oxford, pp. 215-226.
- Broglio, A., Bertola, S., Gurioli, F., De Vecchi, G., Facciolo, A., Fiore, I., Tagliacozzo, A., Pallecchi, P., 2009. Le territoire des chasseurs aurignaciens dans les préalpes de la Vénétie : l'exemple de la grotte de Fumane, In: Djindjian, F., Kozłowski, J.K.,

- Bicho, N. (Eds.), *Le Concept de Territoires dans le Paléolithique Supérieur Européen*. Oxbow Books, pp. 167-181.
- Bronk Ramsey, C., 2008. Radiocarbon dating: revolutions in understanding. *Archaeometry* 50 (2): 249-275.
- Bronk Ramsey, C., 2009. Bayesian analysis of radiocarbon dates. *Radiocarbon* 51 (1): 337-360.
- Bronk Ramsey, C., Higham, T., Leach, P., 2004a. Towards high-precision AMS: progress and limitations. *Radiocarbon* 46 (1): 17-24.
- Bronk Ramsey, C., Higham, T., Bowles, A., Hedges, R., 2004b. Improvements to the pretreatment of bone at Oxford. *Radiocarbon* 46 (1): 155-163.
- Brugal, J.-P., 1983. Applications des analyses multidimensionnelles à l'étude du squelette des membres des grands Bovidés pléistocènes (grottes de Lunel-Viel, Hérault). Perspectives évolutives. Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille II.
- Brugal, J.-P., 1993. Un repaire de hyène des cavernes et de porc-épic à Peyre (Comprégnac, Aveyron), In: Ambert, P., Vernhet, A. (Eds.), *Les hommes et leurs environnements quaternaires dans les causses de l'Aveyron*. Musée de Millau et GDR 1058, pp. 47-48.
- Brugal, J.-P., 2006. Les gisements paléontologiques et archéologiques de Coudoulous (Tour-de-Faure, Lot). *Annales des Rencontres archéologiques de Saint-Céré* 13: 3-17.
- Brugal, J.-P., 2010. Carnivores pléistocènes (Hyénidés, Canidés, Félidés) dans les grottes du Portugal, In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*. Zona arqueológica, Madrid, pp. 92-106.
- Brugal, J.-P., David, F., 1993. Usure dentaire, courbe de mortalité et "saisonnalité": les gisements du Paléolithique moyen à bovidés, In: Desse, J., Audoin-Rouzeau, F. (Eds.), *Exploitation des animaux sauvages à travers le temps*. Éditions APDCA, Juan-les-Pins, pp. 63-77.
- Brugal, J.-P., Fosse, P., 2004. Carnivores et hommes au Quaternaire en Europe de l'Ouest. *Revue de Paléobiologie*, Genève 23 (2): 575-595.
- Brugal, J.-P., Jaubert, J., 1991. Les gisements paléontologiques pléistocène à indices de fréquentation humaine : un nouveau type de comportement de prédation ? *Paléo* 3: 15-41.
- Brugal, J.-P., Raposo, L., 1999. Foz do Enxarrique (Ródão, Portugal): Preliminary results of the analysis of a bone assemblage from a Middle Palaeolithic open site, In: Gaudzinski, S., Turner, E. (Eds.), *The Role of Early Humans in the Accumulation of European Lower and Middle Palaeolithic Bone Assemblages*. Monographie des Römisch-Germanischen Zentralmuseums 42, pp. 367-379.
- Brugal, J.-P., Yravedra Sainz de los Terreros, J., 2005. Essai sur la biodiversité des associations de grands mammifères à la fin du Pléistocène dans le Sud-Ouest de l'Europe. *Munibe* 57: 139-162.
- Brugal, J.-P., David, F., Farizy, C., 1994. Quantification d'un assemblage osseux: paramètres et tableaux. *Artefacts* 9: 143-153.
- Brugal, J.-P., David, F., Enloe, J.G., Jaubert, J., 1999. Le Bison : gibier et moyen de subsistance des hommes du Paléolithique aux Paléindiens des grandes plaines. Éditions APDCA, Antibes.
- Brugal, J.-P., Fosse, P., Guadelli, J.-L., 1997. Comparative study of bone assemblages made by recent and Pleistocene Hyenids, In: Hannus, L.A., Rossum, L., Winham, R.P. (Eds.), *Proceedings of the 1993 bone modification conference Hot Springs, South Dakota*, pp. 158-187.
- Buchanan, B., Hamilton, M., Edinborough, K., O'Brien, M.J., Collard, M., 2011. A comment on Steele's (2010) «radiocarbon dates as data: quantitative strategies for estimating colonization front speeds and event densities». *Journal of Archaeological Science* 38 (9): 2116-2122.
- Buck, C., Bard, E., 2007. A calendar chronology for Pleistocene mammoth and horse extinction in North America based on Bayesian radiocarbon calibration. *Quaternary Science Reviews* 26 (17-18): 2031-2035.
- Bunn, H.T., 1983. Comparative analysis of modern bone assemblages from a San hunter-gatherer camp in the Kalahari Desert, Botswana, and from a spotted hyena den near Nairobi, Kenya. *Animals and archaeology* 1: 143-148.
- Burke, A., 2000. Hunting in the Middle Palaeolithic. *International Journal of Osteoarchaeology* 10 (5): 281-285.
- Burke, A., 2004. The ecology of Neanderthals: preface. *International Journal of Osteoarchaeology* 14 (3-4): 155-161.
- Byrne, N., Prat, F., 1978. Grands mammifères des loess d'Achenheim : loess gris verdâtre (couche F), sol 74 (couche B), fouilles A. Thévenin. Cervidae, Bovidae, Elephantidae, Equidae. *Recherches Géographiques à Strasbourg* 7: 79-91.

C

- Cabrera Valdes, V., Bernaldo de Quiros, F., Maillo, J.M., Pike-Tay, A., Garralda, M.D., 2005. Excavaciones en El Castillo: Veinte años de reflexiones, In: Montes Barquin, R., Lasheras Corruchaga, J.A. (Eds.), Neandertales Cantabricos, Estado De La Cuestion. Museo de Altamira Monografías n°20, Santander, pp. 505-526.
- Caceres Sanchez, I., 1997. Agentes tafonómicos y economía de los grupos de cazadores-recolectores de la cueva del higueral de sierra valleja. Revista Allantica-Mediterranea de Prehistoria y Arqueologia Social 1: 57-76.
- Cahen, D., 1976. Nouvelles fouilles à la pointe de la Gombe (ex pointe de Kalina), Kinshasa, Zaïre. L'Anthropologie 80 (4): 573-602.
- Cameron, E., Linklater, W.L., Minot, E.O., Stafford, K., 2001. Population Dynamics 1994-98, and Management, of Kaimanawa Wild Horses. Science for Conservation 171. Department of Conservation, Wellington.
- Campmas, É., Beauval, C., 2008. Consommation osseuse des carnivores : résultats de l'étude de l'exploitation de carcasses de boeufs (*Bos taurus*) par des loups captifs. Annales de Paléontologie 94 (3): 167-186.
- Carbone, C., Gittleman, J.L., 2002. A Common Rule for the Scaling of Carnivore Density. Science 295 (5563): 2273-2276.
- Carbonell, E., Vaquero, M., 1996. The last neanderthals, the first anatomically modern humans: A tale about the human diversity. Cultural change and human evolution: the crisis at 40 KA BP.
- Carbonell, E., Giral, S., Vaquero, M., 1994. Abric Romani (Capellades, Barcelone, Espagne) : une importante séquence anthropisée au Pléistocène supérieur. Bulletin de la Société Préhistorique Française: 47-55.
- Cardoso, J.L., 1996. Les grands mammifères du Pléistocène supérieur du Portugal. Essai de synthèse. Geobios 29 (2): 235-250.
- Caro, T.M., 1999. Abundance and distribution of mammals in Katavi National Park, Tanzania. African Journal of Ecology 37 (3): 305-313.
- Caron, F., d'Errico, F., Del Moral, P., Santos, F., Zilhão, J., 2011. The Reality of Neandertal Symbolic Behavior at the Grotte du Renne, Arcy-sur-Cure, France. PLoS One 6 (6): e21545.
- Carrión, J.S., Munuera, M., Navarro, C., 1998. The palaeoenvironment of Carihuella Cave (Granada, Spain): a reconstruction on the basis of palynological investigations of cave sediments. Review of Palaeobotany and Palynology 99 (3-4): 317-340.
- Carrión, J.S., Riquelme, J.A., Navarro, C., Munuera, M., 2001. Pollen in hyaena coprolites reflects late glacial landscape in southern Spain. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 176: 193-205.
- Castaños Ugarte, P., 1986. Les macromamiferos del Pleistoceno y Holoceno de Vizcaya. Faunas asociadas a los yacimientos arqueologicos. Tesis doctoral, Universidad del Pais Vasco.
- Castaños Ugarte, P., 2005. Revisión actualizada de las faunas de macromamíferos del Würm antiguo en la Región Cantábrica, In: Montes Barquin, R., Lasheras Corruchaga, J.A. (Eds.), Neandertales Cantabricos, Estado De La Cuestion. Museo de Altamira Monografías n°20, Santander, pp. 201-207.
- Castaños Ugarte, P., 2010. Nuevas cavidades con carnívoros y humanos en el Cantábrico oriental, In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica. Zona arqueológica, Madrid, pp. 262-268.
- Castel, J.-C., 1999. Comportements de subsistance au Solutréen et au Badegoulien d'après les faunes de Combe Saunière (Dordogne) et du Cuzoul de Vers (Lot). Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1.
- Castel, J.-C., 2004. L'influence des canidés sur la formation des ensembles archéologiques. Caractérisation des destructions dues au Loup. Revue de Paléobiologie, Genève 23: 675-693.
- Castel, J.-C., Chauvière, F.-X., Madelaine, S., 2003. Sur os et sur dents : les « retouchoirs » aurignaciens de la Ferrassie (Savignac-de-Miremont, Dordogne). Paléo 15: 29-50.
- Castel, J.-C., Coumont, M.-P., Brugal, J.-P., Laroulandie, V., Camus, H., Chauvière, F.-X., Cochard, D., Guadelli, J.-L., Kuntz, D., Martin, H., Mourre, V., 2008. La fin du Paléolithique supérieur en Quercy : l'apport de l'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot), In: Jaubert, J., Bordes, J.-G., Ortega, A.I. (Eds.), Les sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest de la France : nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes. Mémoires de la Société Préhistorique Française (XLVII), Paris, pp. 335-353.
- Castel, J.-C., Coumont, M.-P., Boudadi-Maligne, M., Prucca, A., 2011. Rôle et origine des grands carnivores dans les accumulations naturelles. Le cas des loups (*Canis lupus*) de l'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France). Revue de Paléobiologie, Genève 29 (2): 411-425.

- Cauche, D., 2007. Les cultures moustériennes en Ligurie italienne : analyse du matériel lithique de trois sites en grotte. *L'Anthropologie* 111 (3): 254-289.
- Cavanhié, N., 2007. Étude archéozoologique et taphonomique des grands carnivores du site paléolithique moyen de Regourdou (Montignac, Dordogne). Mémoire de Master 2, Toulouse II - Le Mirail.
- Celesia, G.G., Townsend Peterson, A., Kerbis Petrhans, J.C., Gnoske, T.P., 2009. Climate and landscape correlates of African lion (*Panthera leo*) demography. *African Journal of Ecology* 48 (1): 58-71.
- Chagneau, J., 1980. Sainte-Colombe-en-Bruilhos - Grotte de Bourdette. *Gallia* 23 (2): 423-424.
- Chagneau, J., 1982. Sainte-Colombe-en-Bruilhois - Grotte de Bourdette. *Gallia* 25 (2): 423-424.
- Chaline, J., 1970. La signification des rongeurs dans les dépôts quaternaires. *Bulletin de l'AFEQ* 7: 229-241.
- Champagne, F., Espitalié, R., Beckouche, S., Champagne, C., Laville, H., Marquet, J.-C., Mons, L., Mourer-Chauviré, C., Poplin, F., Delporte, H., 1981. Le Piage, site préhistorique du Lot. *Mémoires de la Société Préhistorique Française*, Paris.
- Charles, R., Jacobi, R.M., 1994. The lateglacial fauna from the Robin Hood cave, Creswell crags: a re-assessment. *Oxford Journal of Archaeology* 13 (1): 1-32.
- Chase, P.G., 1986. Relationships between Mousterian lithic and faunal assemblages at Combe Grenal. *Current Anthropology* 27 (1): 69-71.
- Chase, P.G., 1999. Bison in the context of complex utilization of faunal resources : a preliminary report on the Mousterian zooarchaeology of La Quina (Charente, France), In: Brugal, J.-P., David, F., Enloe, J.G., Jaubert, J. (Eds.), *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des hommes du Paléolithique aux Paléoindiens des grandes plaines*. Éditions APDCA, Antibes, pp. 159-184.
- Chase, P.G., Dibble, H.L., 1987. Middle Paleolithic symbolism: a review of current evidence and interpretations. *Journal of Anthropological Archaeology* 6 (3): 263-296.
- Chase, P.G., Armand, D., Debénath, A., Dibble, H., Jelinek, A.J., 1994. Taphonomy and zooarchaeology of a Mousterian faunal assemblage from La Quina, Charente, France. *Journal of Field Archaeology* 21 (3): 289-305.
- Chase, P.G., Debénath, A., Dibble, H.L., McPherron, S.P., Schwarcz, H.P., Stafford, T.W.J., Tournepiche, J.-F., 2007. New dates for the Fontéchevade (Charente, France) Homo remains. *Journal of Human Evolution* 52: 217-221.
- Chase, P.G., Debénath, A., Dibble, H.L., McPherron, S.P., 2009. *The cave of Fontéchevade. Recent excavations and their paleoanthropological implications*. Cambridge University Press.
- Cheyrier, A., Breuil, H., Delau, F., 1963. *La caverne de Pair-non-Pair*. Bordeaux, Société Archéologique de Bordeaux, Documents d'Aquitaine II.
- Chiotti, L., Patou-Mathis, M., Vercoutère, C., 2003. Comportements techniques et de subsistance à l'Aurignacien ancien : la couche 11 de l'abri Pataud (Dordogne). *Gallia Préhistoire* 45: 157-203.
- Chiverrell, R.C., Thorndycraft, V.R., Hoffmann, T.O., 2011. Cumulative probability functions and their role in evaluating the chronology of geomorphological events during the Holocene. *Journal of Quaternary Science* 26 (1): 76-85.
- Claud, É., 2008. *Le statut fonctionnel des bifaces au Paléolithique moyen récent dans le Sud-Ouest de la France. Étude tracéologique intégrée des outillages des sites de La Graulet, La Conne de Bergerac, Combe Brune 2, Fonseigner et Chez-Pinaud / Jonzac*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1.
- Clot, A., 1980. *La grotte de la Carrière (Gerde, Hautes-Pyrénées). Stratigraphie et paléontologie des Carnivores*. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux 1.
- Clot, A., 1983. Déterminations de paléontologie quaternaire dans le bassin de l'Adour (Première série). *Cahier du Groupe archéologique des Pyrénées occidentales* 3: 121-139.
- Clot, A., 1985. Déterminations de paléontologie quaternaire dans le bassin de l'Adour (Deuxième série). *Archéologie des Pyrénées Occidentales* 5: 205-222.
- Clot, A., 1986. Déterminations de paléontologie quaternaire dans le bassin de l'Adour (Troisième série). *Archéologie des Pyrénées Occidentales* 6: 141-166.
- Clot, A., 1987. *La grotte de Gerde (Hautes Pyrénées) : site préhistorique et paléontologique*. Société Ramond, Bagnères-de-Bigorre.
- Clot, A., 1989. Nouvelles méthodes de datations absolues appliquées au gisement préhistorique de Gerde (Hautes-Pyrénées). *Revue de Comminges Tome CII*: 1-6.
- Clot, A., 1990. Déterminations de paléontologie quaternaire dans le bassin de l'Adour (Quatrième série). *Archéologie des Pyrénées Occidentales* 10: 82-96.
- Clot, A., Duranthon, F., 1990. *Les mammifères quaternaires des Pyrénées*. Éditions du Muséum

- d'Histoire Naturelle de Toulouse, Toulouse.
- Clot, A., Marsan, G., 1986. La grotte du Cap de la Bielle à Nestier (Hautes-Pyrénées). Fouilles M. Debeaux, 1960. Gallia Préhistoire 29 (1): 63-141.
- Coiffard, J., 1913. Le Trou du Cluzeau. Bulletins et Mémoires de la Société historique et archéologique de la Charente: XCI-XCV.
- Combiér, J., 1959. Lyon. Gallia Préhistoire 2 (1): 109-133.
- Connet, N., 2002. Le Châtelperronien : réflexions sur l'unité et l'identité techno-économique de l'industrie lithique. L'apport de l'analyse diachronique des industries lithiques des couches châtelperroniennes de la grotte du Renne à Arcy-sur-Cure (Yonne). Thèse de doctorat, Université de Lille 1.
- Cooper, S.M., Holekamp, K.E., Smale, L., 1999. A seasonal feast: long-term analysis of feeding behaviour in the spotted hyaena (*Crocuta crocuta*). African Journal of Ecology 37 (2): 149-160.
- Cordy, J., 1984. Évolution des faunes quaternaires en Belgique, In: Cahen, D., Haesaerts, P. (Eds.), Peuples chasseurs de la Belgique Préhistorique dans leur cadre naturel, Bruxelles, pp. 67-77.
- Cordy, J., 1992. Apport de la paléomammalogie à la paléanthropologie en Europe, In: Toussaint, M. (Ed.), Cinq millions d'années, l'aventure humaine. Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège (56), Liège, pp. 77-94.
- Corridi, C., 1990. La fauna di Fondo Cattie (Maglie) nel quadro biocronologico del Pleistocene superiore del Salento. Rivista di scienze preistoriche 42 (1-2): 331-337.
- Costamagno, S., 1999a. Stratégies de Chasse et Fonction des Sites au Magdalénien dans le Sud de la France. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux 1.
- Costamagno, S., 1999b. Coudoulous II : Taphonomie d'un aven-piège. Contribution des accumulations d'origine naturelle à l'interprétation des archéofaunes du Paléolithique moyen. Anthropozoologica 29: 13-32.
- Costamagno, S., Beauval, C., Lange-Badré, B., Vandermeersch, B., Mann, A., Maureille, B., 2005. Homme ou carnivores ? Protocole d'étude d'ensembles osseux mixtes : l'exemple du gisement moustérien des Pradelles (Marillac-le-Franc, Charente). Archaeofauna 14: 43-68.
- Costamagno, S., Meignen, L., Beauval, C., Vandermeersch, B., Maureille, B., 2006. Les Pradelles (Marillac-le-Franc, France): A mousterian reindeer hunting camp? Journal of Anthropological Archaeology 25: 466-484.
- Costamagno, S., Robert, I., Laroulandie, V., Mourre, V., Thiébaud, C., 2008. Rôle du gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*) dans la constitution de l'assemblage osseux de la grotte du Noisetier (Fréchet-Aure, Hautes-Pyrénées, France). Annales de Paléontologie 94 (4): 245-265.
- Couchoud, I., 2006. Étude pétrographique et isotopique de spéléothèmes du sud-ouest de la France formés en contexte archéologique. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux 1.
- Couchoud, I., Genty, D., Hoffmann, D., Drysdale, R., Blamart, D., 2009. Millennial-scale climate variability during the Last Interglacial recorded in a speleothem from south-western France. Quaternary Science Reviews 28: 3263-3274.
- Coughenour, M., 2005. Spatial-dynamic modeling of bison carrying capacity in the Greater Yellowstone Ecosystem: A synthesis of bison movements, population dynamics, and interactions with vegetation. Natural Resource Ecology Laboratory, Colorado State University, Fort Collins, Colorado.
- Coumont, M.-P., 2006. Taphonomie Préhistorique : mammifères fossiles en contexte naturel, les avens-pièges, apport pour l'étude des archéofaunes. Thèse de Doctorat, Université Aix-Marseille I.
- Coxon, P., Hall, A., Lister, A., Stuart, A., 1980. New evidence on the vertebrate fauna, stratigraphy and palaeobotany of the interglacial deposits at Swanton Morley, Norfolk. Geological Magazine 117 (5): 525-546.
- Crégut-Bonnoure, E., Boulbes, N., Daujeard, C., Fernandez, P., Valensi, P., 2010. Nouvelles données sur la grande faune de l'Éémien dans le Sud-Est de la France. Quaternaire 21 (3): 227-248.
- Crégut-Bonnoure, E., Guérin, C., 1986. La faune de Mammifères de l'Abri Moula (Soyons, Ardèche). Bulletin de la Société d'Étude des Sciences Naturelles de Vaucluse: 41-87.
- Crête, M., 1999. The distribution of deer biomass in North America supports the hypothesis of exploitation ecosystems. Ecology Letters 2 (4): 223-227.
- Crête, M., Manseau, M., 1996. Natural regulation of cervidae along a 1000 km latitudinal gradient: Change in trophic dominance. Evolutionary Ecology 10 (1): 51-62.
- Crête, M., Ouellet, J.-P., Lesage, L., 2001. Comparative Effects on Plants of Caribou/Reindeer, Moose and White-Tailed Deer Herbivory. Arctic 54 (4): 407-417.
- Crevecoeur, I., Bayle, P., Rougier, H., Maureille, B., Higham, T., van der Plicht, J., De Clerck, N., Semal, P., 2010. The Spy VI child: A newly discovered Neandertal infant. Journal of Human Evolution 59

(6): 641-656.

Crezzini, J., 2007. Studio della distribuzione delle tracce antropiche sui resti di ungulati del Gravetiano antico di Grotta Paglicci (Rignano Garganico-Foggia): il trattamento delle frazioni distali degli arti di *Bos primigenius*. *Annali dell'Università degli Studi di Ferrara, Museologia Scientifica e Naturalistica*: 75-78.

Crochet, J.-Y., Gence, J., Boulbes, N., Boutié, P., Cretin, C., Crégut-Bonnoure, E., Duzer, D., Jolly, D., Laudet, F., Lefèvre, D., Mourer-Chauviré, C., Rouselières, F., Thouand, E., 2007. Nouvelles données paléoenvironnementales dans le Sud de la France vers 30000 ans 14C BP : le cas de la grotte Marie (Hérault). *Comptes Rendus Palevol* 6 (4): 241-251.

Croitor, R., Brugal, J.-P., 2010. Ecological and evolutionary dynamics of the carnivore community in Europe during the last 3 million years. *Quaternary International* 212 (2): 98-108.

Cruz-Urbe, K., 1991. Distinguishing Hyena from Hominid bone accumulations. *Journal of Field Archaeology* 8: 467-488.

Cupillard, C., Welte, A.-C., 2006. Le Magdalénien de la grotte « Grappin » à Arlay (Jura, France) : nouveaux regards. *L'Anthropologie* 110 (4): 624-683.

Currant, A.P., 2000. A review of the Quaternary mammals of Gibraltar, In: Barton, R.N.E., Finlayson, C., Stringer, C. (Eds.), *Neanderthals on the edge*. Oxford books, Oxford, pp. 201-205.

Currant, A.P., 2004. The Quaternary Mammal Collections at the Somerset County Museum, Taunton, In: Webster, C. (Ed.), *Somerset Archaeology Papers to Mark 150 Years of the Somerset Archaeological and Natural History Society*, pp. 39-44.

Currant, A.P., Jacobi, R., 2001. A formal mammalian biostratigraphy for the Late Pleistocene of Britain. *Quaternary Science Reviews* 20: 1707-1716.

Currant, A.P., Jacobi, R., 2011. The Mammal Faunas of the British Late Pleistocene, In: Ashton, N., Lewis, S.G., Stringer, C. (Eds.), *The Ancient Human Occupation of Britain. Developments in Quaternary Sciences* (14). Elsevier, pp. 165-180.

D

d'Errico, F., 2003. The invisible frontier. A multiple species model for the origin of behavioral modernity. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 12 (4): 188-202.

d'Errico, F., Sánchez Gōni, M.F., 2003. Neandertal extinction and the millennial scale climatic variability

of OIS 3. *Quaternary Science Reviews* 22: 769-788.

d'Errico, F., Villa, P., 1997. Holes and grooves: the contribution of microscopy and taphonomy to the problem of art origins. *Journal of Human Evolution* 33 (1): 1-31.

d'Errico, F., Zilhão, J., Julien, M., Baffier, D., Pelegrin, J., Conard, N., Demars, P., Hublin, J., Mellars, P., Mussi, M., 1998. Neanderthal acculturation in Western Europe? A critical review of the evidence and its interpretation. *Current Anthropology* 39: 1-44.

d'Errico, F., Julien, M., Liolios, D., Vanhaeren, M., Baffier, D., 2003. Many awls in our argument. Bone tool manufacture and use in the Châtelperronian and Aurignacian levels of the Grotte du Renne at Arcy-sur-Cure, In: Zilhão, J., d'Errico, F. (Eds.), *The chronology of the Aurignacian and of the transitional technocomplexes: Dating, stratigraphies, cultural implications*. *Trabalhos de Arqueologia* 33, Lisbonne, pp. 247-270.

d'Errico, F., Sánchez Gōni, M.F., Vanhaeren, M., 2006. L'impact de la variabilité climatique rapide des OIS3-2 sur le peuplement de l'Europe, In: Bard, É. (Ed.), *L'Homme face au climat*. Collège de France, Odile Jacob, pp. 265-282.

d'Errico, F., Banks, W., Vanhaeren, M., Laroulandie, V., Langlais, M., 2011. PACEA Geo-Referenced Radiocarbon Database. *PaleoAnthropology*: 1-12.

d'Errico, F., Borgia, V., Ronchitelli, A., sous presse. Uluzzian bone technology and its implications for the origin of behavioural modernity. *Quaternary International*: sous presse, accessible en ligne.

Damuth, J., 1981. Population density and body size in mammals. *Nature* 290 (5808): 699-700.

Dansgaard, W., Johnsen, S., Clausen, H., Dahl-Jensen, D., Gundestrup, N., Hammer, C., Hvidberg, C., Steffensen, J., Sveinbjörnsdóttir, A., Jouzel, J., 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Nature* 364 (6434): 218-220.

Dari, A., 1999. Les grands mammifères du site pleistocène supérieur de la grotte du Castillo: Étude archéozoologique: Données paléontologiques, taphonomiques et palethnographiques. *Espacio, Tiempo y Forma, Serie I, Prehistoria y Arqueología* t. 12: 103-127.

Dari, A., Renault-Miskovsky, J., 2001. Études paléoenvironnementales dans la grotte «El Castillo» (Puente Viesgo, Cantabrie, Espagne). *Espacio, Tiempo y Forma, Serie I, Prehistoria y Arqueología* t. 14: 121-144.

Daujeard, C., 2008. Exploitation du milieu animal par les Neanderthaliens dans le Sud-Est de la France.

- Université Lumière - Lyon 2.
- Daura, J., Sanz, M., Subirá, M.E., Quam, R., Fullola, J.M., Arsuaga, J.L., 2005. A Neandertal mandible from the Cova del Gegant (Sitges, Barcelona, Spain). *Journal of Human Evolution* 49 (1): 56-70.
- David, A., 1991. Late Glacial archaeological residues from Wales: a selection. *CBA Research Report* (77): 141-159.
- David, F., 2004. Note sur l'hyène des cavernes (*Crocuta crocuta spelaea* G.) dans trois secteurs de la grotte du Renne à Arcy-sur-Cure (Yonne) : Moustérien de la Galerie Schoepflin et de la Rotonde, Châtelperronien du Xc. *Revue de Paléobiologie*, Genève 23 (2): 761-769.
- David, F., Enloe, J., 1993. L'exploitation des animaux sauvages de la fin du Paléolithique moyen au Magdalénien, In: Desse, J., Audoin-Rouzeau, F. (Eds.), *Exploitation des animaux sauvages à travers le temps*. Éditions APDCA, Juan-les-Pins, pp. 29-47.
- David, F., Farizy, C., 1999. Mauran (Haute-Garonne, France), In: Gaudzinski, S., Turner, E. (Eds.), *The Role of Early Humans in the Accumulation of European Lower and Middle Palaeolithic Bone Assemblages*. Monographie des Römisch-Germanischen Zentralmuseums 42, Nemours, pp. 267-277.
- David, F., Fosse, P., 1999. Le Bison comme moyen de subsistance au Paléolithique : gisements de plein air et sites en grotte, In: Brugal, J.-P., David, F., Enloe, J.G., Jaubert, J. (Eds.), *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des hommes du Paléolithique aux Paléoindiens des grandes plaines*. Éditions APDCA, Antibes, pp. 121-141.
- David, F., Poulain, T., 1990. La faune de grands mammifères des niveaux XI et XC de la grotte du Renne à Arcy-sur-Cure (Yonne). Étude préliminaire, In: Farizy, C. (Ed.), *Paléolithique moyen récent et Paléolithique supérieur ancien en Europe*. APRAIF, Mémoires du Musée de Préhistoire d'Île-de-France, 3, Nemours, pp. 319-323.
- David, F., Connet, N., Girard, M., Lhomme, V., Miskovsky, J.-C., Roblin-Jouve, A., 2001. Le Châtelperronien de la Grotte du Renne à Arcy-sur-Cure (Yonne). Données sédimentologiques et chronostratigraphiques. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 98 (2): 207-230.
- David, F., Connet, N., Girard, M., Miskovsky, J.-C., Mourer-Chauviré, C., Roblin-Jouve, A., 2005. Les niveaux du Paléolithique supérieur à la grotte du Bison (Arcy-sur-Cure, Yonne) : couches a à d. *Revue archéologique de l'Est* 54: 5-50.
- David, F., D'Intchenko, V., Enloe, J.G., Girard, M., Hardy, M., Lhomme, V., Roblin-Jouve, A., Tillier, A.-m., Tolmie, C., 2009. New Neandertal remains from the Grotte du Bison at Arcy-sur-Cure, France. *Journal of Human Evolution* 57 (6): 805-809.
- David, P., 1954. Résultat des fouilles 1954 dans l'Abri-Grotte Bourgeois-Delaunay à la Chaise - Commune de Vouthon (Charente). *Société d'études et de recherches préhistoriques des Eyzies* n°4: 33-36.
- David, P., Prat, F., 1965. Considérations sur les faunes de la Chaise (commune de Vouthon, Charente). *Abris Suard et Bourgeois-Delaunay*. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire* 3 (4): 222-231.
- Davis, S.J.M., 2002. The mammals and birds from the Gruta do Caldeirão, Portugal. *Revista portuguesa de Arqueologia* 5 (2): 29-98.
- Davis, S.J.M., Robert, I., Zilhão, J., 2007. Caldeirão cave (Central Portugal) - whose home ? Hyaena, man, bearded vulture... *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 259: 213-226.
- Davis, S.J.M., Robert, I., Zilhão, J., 2010. La Cueva de Caldeirão, (Portugal Central) ¿El hogar de hienas, hombres, quebrantahuesos...?, In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*. Zona arqueológica, Madrid, pp. 282-296.
- Debénath, A., 2006. Néandertaliens et Cro-Magnons. *Les temps glaciaires dans le bassin de la Charente*. Le Croît vif, Saintes.
- Debénath, A., Jelinek, A.J., 1990. Nouvelles fouilles à la Quina (Charente). *Gallia Préhistoire* 40: 29-74.
- Defleur, A., 1999. Rapport de synthèse des fouilles pluriannuelles, Rapport D.R.A.C. Rhône-Alpes.
- Defleur, A., Bez, J.-F., Crégut-Bonnoure, E., Fontugne, M., Jeannet, M., Magnin, F., Talon, B., Thinon, M., Combiér, J., 1994. Industries, biostratigraphie, restes humains et datation du gisement moustérien de la Baume Néron (Soyons, Ardèche). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* t. 318 (série II): 1409-1414.
- Delagnes, A., Rendu, W., 2011. Shifts in Neandertal mobility, technology and subsistence strategies in western France. *Journal of Archaeological Science* 38 (8): 1771-1783.
- Delagnes, A., Tournepiche, J.-F., Armand, D., Desclaux, E., Diot, M.-F., Ferrier, C., Le Fillâtre, V., Vandermeersch, B., 1999. Le gisement Pléistocène moyen et supérieur d'Artenac (Saint-Mary, Charente) : premier bilan interdisciplinaire. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* Tome 96 (Numéro 4): 469-496.
- Delagnes, A., Jaubert, J., Meignen, L., 2007. Les tech-

- nocomplexes du Paléolithique moyen en Europe occidentale dans leur cadre diachronique et géologique, In: Vandermeersch, B., Maureille, B. (Eds.), *Les Néandertaliens. Biologie et cultures*. Éditions CTHS, Paris, pp. 213-229.
- Délibrias, G., 1985. Le carbone 14, In: Roth, E., Poty, B. (Eds.), *Méthodes de datation par les phénomènes nucléaires naturels : application*, pp. 421-458.
- Delpech, F., 1983. Les faunes du Paléolithique supérieur dans le Sud-Ouest de la France. Éditions du CNRS (Cahiers du Quaternaire, 6), Paris.
- Delpech, F., 1996. L'environnement animal des Moustériens Quina du Périgord. *Paléo* 8: 31-46.
- Delpech, F., 1999. Biomasse d'Ongulés au Paléolithique et inférences sur la démographie. *Paléo* 11: 19 - 42.
- Delpech, F., 2005. Utilité et utilisation de la biostratigraphie en archéologie préhistorique. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 102 (4): 749-755.
- Delpech, F., 2007. Le grand abri de la Ferrassie, source de réflexion sur la biostratigraphie d'un court moment du Pléistocène, Arts et cultures de la préhistoire. Éditions du CTHS, Paris, pp. 303-314.
- Delpech, F., Guadelli, J.-L., 1992. Les grands mammifères gravettiens et aurignaciens de la grotte de Temnata, Temnata Cave. Excavations in Karlukovo Karst Area, Bulgaria. *Cracow Jagellonian University, Cracovie*, pp. 141-216.
- Delpech, F., Rigaud, J.-P., 2001. Quelques exemples sur l'apport des datations en archéologie préhistorique, In: Barrandon, J.-N., Guibert, P., Michel, V. (Eds.), *Datation, XXIe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes*. Éditions APD-CA, Antibes, pp. 315-331.
- Delpech, F., Donard, E., Gilbert, A., Guadelli, J.-L., Le Gall, O., Martini-Jacquín, A., Paquereau, M.-M., Prat, F., Tournepiche, J.-F., 1983. Contribution à la lecture des paléoclimats quaternaires d'après les données de la paléontologie en milieu continental. Quelques exemples de flores et de faunes d'Ongulés pris dans le Pléistocène supérieur d'Aquitaine. *In* : Actes du Colloque AGSO, Bordeaux, mai 1983. *Bulletin de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine n°34*: 165-177.
- Delpech, F., Grayson, D.K., Rigaud, J.-P., 2000. Biostratigraphie et paléoenvironnements du début du Würm récent d'après les grands mammifères de l'abri du Flageolet I (Dordogne, France). *Paléo* 12: 97-126.
- Delporte, H., 1957. La Grotte des Fées de Châtelperon: Allier. Congrès Préhistorique de France, Poitiers Angoulême, 1956.
- Delporte, H., 1972. L'Aurignacien et le « Bayacien » de la Gravette : mise en œuvre statistique et problèmes posés. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 69: 337-346.
- Delporte, H., 1999. Entre Néandertal et Cro-Magnon : Châtelperon, un grand gisement préhistorique de l'Allier. *Archéologie en Auvergne, Clermont-Ferrand*.
- Demars, P.-Y., 1994. L'Économie du silex au Paléolithique supérieur dans le nord de l'Aquitaine. Thèse d'Etat, Université Bordeaux I.
- Demars, P.-Y., Hublin, J.-J., 1989. La transition Néandertaliens/Hommes de type moderne en Europe occidentale : aspects paléontologiques et culturels, In: Vandermeersch, B. (Ed.), *L'Homme de Néandertal. L'extinction. Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège* 34, Liège, pp. 23-37.
- Desbrosse, R., 1980. Le Paléolithique du Jura méridional. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire* 17 (3): 135-142.
- Dewez, M., 1987. Le Paléolithique supérieur récent dans les grottes de Belgique. *Publications d'Histoire de l'Art et d'Archéologie de l'Université Catholique de Louvain* (57).
- di Modica, K., 2004. La Grotte de l'Hermitage : nouvelles approches et réinterprétation d'un site classique du Paléolithique ancien mosan. *Notae Praehistoricae* 24: 47-55.
- di Modica, K., 2005. Le Trou du Diable (Hastière-Lavaux, prov. de Namur, Belgique): stratégies d'exploitation des ressources lithiques au paléolithique moyen. *Anthropologica et praehistorica* 116: 99-147.
- Dibble, H.L., Lenoir, M., 1995. The Middle Paleolithic Site of Combe-Capelle Bas (France). University of Pennsylvania Museum, Philadelphia.
- Dibble, H.L., McPherron, S.J.P., Chase, P.G., Farrand, W.R., Debénath, A., 2006. Taphonomy and the concept of Paleolithic cultures : the case of the Tayacian from Fontéchevade. *PaleoAnthropology*: 1-21.
- Dibble, H.L., Berna, F., Goldberg, P., McPherron, S.P., Mentzer, S., Niven, L., Richter, D., Sandgathe, D., Théry-Parisot, I., Turq, A., 2009a. A preliminary report on Pech de l'Azé IV, layer 8 (Middle Paleolithic, France). *PaleoAnthropology*: 182-219.
- Dibble, H.L., McPherron, S.P., Sandgathe, D., Goldberg, P., Turq, A., Lenoir, M., 2009b. Context, curation, and bias: an evaluation of the Middle Paleolithic collections of Combe-Grenal (France). *Journal*

- of *Archaeological Science* 36 (11): 2540-2550.
- Diedrich, C.G., 2006. By Ice Age Spotted Hyenas Removed, Cracked, Nibbled and Chewed Skeleton Remains of *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach 1799) from the Lower Weichselian (Upper Pleistocene) Freeland Prey Deposit Site Bad Wildungen-Biedensteg (Hessia, NW Germany). *Journal of Taphonomy* 4 (4): 173-206.
- Diedrich, C.G., 2010. Specialized horse killers in Europe: Foetal horse remains in the Late Pleistocene Srbsko Chlum-Komín Cave hyena den in the Bohemian Karst (Czech Republic) and actualistic comparisons to modern African spotted hyenas as zebra hunters. *Quaternary International* 220 (1-2): 174-187.
- Diedrich, C.G., 2011. The *Crocota crocuta spelaea* (Goldfuss 1823) population and its prey from the Late Pleistocene Teufelskammer Cave hyena den besides the famous Paleolithic Neandertal Cave (NRW, NW Germany). *Historical Biology* 23 (2-3): 1-34.
- Diedrich, C.G., sous presse. Late Pleistocene *Crocota crocuta spelaea* (Goldfuss 1823) populations from the Emscher River terrace open air hyena den near Bottrop and other sites in NW Germany: Their bone accumulations along rivers in lowland mammoth steppe environments and scavenging activities on woolly rhinoceros. *Quaternary International*: sous presse, accessible en ligne.
- Diedrich, C.G., Žák, K., 2006. Prey deposits and den sites of the Upper Pleistocene hyena *Crocota crocuta spelaea* (Goldfuss, 1823) in horizontal and vertical caves of the Bohemian Karst (Czech Republic). *Bulletin of Geosciences* 81 (4): 237-276.
- Diez, C., Garcia, M.A., Gil, E., Jorda, P., Ortega, A.I., Sanchez, A., Sanchez, B., 1988-89. La cueva de Valdegoba (Burgos). Primera campaña de excavaciones. *Zephyrus* 41: 55-74.
- Diez Fernandez-Lomana, J.C., Jorda Pardo, J., Arribas Herrera, A., 1998. Torrejones (Tamajon, Guadalajara, Spain). A hyaena den on human occupation, In: Brugal, J.-P., Meignen, L., Patou-Mathis, M. (Eds.), *Économie Préhistorique : les comportements de subsistance au Paléolithique*. Éditions APDCA, Antibes, pp. 63-72.
- Diez Fernandez-Lomana, J.C., Perez Lopez, S., Martinez Moreno, J., 2010. Restos de neandertales y hiénidos en la Península Ibérica, In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*. Zona arqueológica, Madrid, pp. 230-244.
- Discamps, E., 2008. Identification d'épisodes de recrudescence de l'Hyène des cavernes (Pléistocène supérieur, Sud-ouest de la France). *Mémoire de Master 2*, Université Bordeaux 1.
- Discamps, E., 2010. A "hyena event" at the Middle-to-Upper Palaeolithic transition? Preliminary results from South-West of France, In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*. Zona arqueológica, Madrid, pp. 510-516.
- Discamps, E., 2011. La place du Rhinocéros dans le régime alimentaire des hyènes à Camiac (Gironde, France) et ses implications pour la compétition avec les derniers néandertaliens, In: Brugal, J.-P., Gardeisen, A., Zucker, A. (Eds.), «Prédateurs dans tous leurs états», *Actes des XXXIe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes*. Éditions APDCA, Antibes, pp. 33-48.
- Discamps, E., Jaubert, J., Bachellerie, F., 2011. Human choices and environmental constraints: deciphering the variability of large game procurement from Mousterian to Aurignacian times (MIS 5-3) in southwestern France. *Quaternary Science Reviews* 30 (19-20): 2755-2775.
- Discamps, E., Soulier, M.-C., Bachellerie, F., Bordes, J.-G., Castel, J.-C., Morin, E., sous presse. Des faunes et des hommes : interactions entre environnements et cultures à la fin du Paléolithique moyen et au début du Paléolithique supérieur dans le Sud-Ouest de la France, *Actes du XXVIIe Congrès préhistorique de France, Bordeaux - Les Eyzies*. Mémoires de la Société Préhistorique Française, Paris.
- Djindjian, F., Kozłowski, J., Bazile, F., 2003. Europe during the Early Upper Paleolithic (40000-30000 BP): A Synthesis, In: Zilhão, J., d'Errico, F. (Eds.), *The chronology of the Aurignacian and of the transitional technocomplexes: Dating, stratigraphies, cultural implications*. *Trabalhos de Arqueologia* 33, Lisbonne, pp. 29-48.
- Dodge, D.R., sous presse. A Molecular Approach to Neanderthal Extinction. *Quaternary International*: sous presse, accessible en ligne.
- Domingo, M., Alberdi Alonso, M.T., Sanchez Chillón, B., Cerdeño, E., 2005. La fauna cuaternaria de la cornisa cantábrica en las colecciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales. *Munibe* 57: 325-350.
- Domínguez-Rodrigo, M., de Juana, S., Galán, A.B., Rodríguez, M., 2009. A new protocol to differentiate trampling marks from butchery cut marks. *Journal*

of Archaeological Science 36 (12): 2643-2654.

- Domínguez-Rodrigo, M., Piqueras, A., 2003. The use of tooth pits to identify carnivore taxa in tooth-marked archaeofaunas and their relevance to reconstruct hominid carcass processing behaviours. *Journal of Archaeological Science* 30: 1385-1391.
- Donner, J., Kurten, B., 1958. The floral and faunal succession of «Cueva del Toll», Spain. *Eiszeitalter und Gegenwart* 9: 72-82.
- Doudou, E., 1903. Nouvelles explorations dans les cavernes d'Engihoul. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 4 (1): 177-186.
- Draily, C., Pirson, S., Toussaint, M., 2011. La Grotte Walou à Trooz (Belgique). Fouilles de 1996 à 2004. Collection études et documents, Archéologie, Département du Patrimoine et l'Institut du Patrimoine Wallon, Namur.
- Driver, J.C., 1990. Meat in due season : the timing of communal hunts, In: Davis, L., Reeves, O. (Eds.), *Hunters of the recent past*. Unwin Hyman, London, pp. 11-33.
- Drucker, D.G., Bocherens, H., Billiou, D., 2003. Evidence for shifting environmental conditions in Southwestern France from 33000 to 15000 years ago derived from carbon-13 and nitrogen-15 natural abundances in collagen of large herbivores. *Earth and Planetary Science Letters* 216 (1-2): 163-173.
- Ducasse, S., 2010. La «parenthèse» badegoulienne : fondements et statut d'une discordance industrielle au travers de l'analyse techno-économique de plusieurs ensembles lithiques méridionaux du Dernier Maximum Glaciaire. Thèse de doctorat, Université Toulouse II Le Mirail.
- Dujardin, V., Tymula, S., 2005. Relecture chronologique de sites paléolithiques et Épipaléolithiques anciennement fouillés en Poitou-Charentes. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 102 (4): 771-788.
- Dujardin, V., Armand, D., Gruet, Y., Kervazo, B., Young, P., 1998. L'Aurignacien de la Quina (Gardes-le-Pontaroux, Charente, France). Apport des fouilles récentes, XIIIth International Congress of the Prehistoric and Protohistoric Sciences, 8-14 september 1996, volume 2, Forlí, pp. 673-676.
- Dusseldorp, G.L., 2008. A view to a kill: investigating Middle Palaeolithic subsistence using an optimal foraging perspective. Sidestone Press, Leiden.
- Dusseldorp, G.L., 2011. Studying Pleistocene Neanderthal and cave hyena Dietary Habits: Combining Isotopic and Archaeozoological Analyses. *Journal of Archaeological Method and Theory* 18 (3): 224-255.

E

- Egeland, A.G., Egeland, C.P., Bunn, H.T., 2008. Taphonomic Analysis of a Modern Spotted Hyena (*Crocuta crocuta*) Den From Nairobi, Kenya. *Journal of Taphonomy* 6 (3-4): 275-299.
- El Albani, A., Meunier, A., Macchiarelli, R., Ploquin, F., Tournepiche, J.-F., 2011. Local environmental changes recorded by clay minerals in a karst deposit during MIS 3 (La Chauverie, SW France). *Quaternary International* 241 (1-2): 26-34.
- Enloe, J.G., 2011. Middle Palaeolithic Cave Taphonomy: Discerning Humans from Hyenas at Arcy-sur-Cure, France. *International Journal of Osteoarchaeology*: accessible en ligne.
- Estevez, J., 1980. El aprovechamiento de los recursos faunísticos: Aproximación a la economía en el Paleolítico catalán. *Cypsela* 3: 9-30.
- Évin, J., Marien, G., Pachiaudi, C., 1973. Lyon natural radiocarbon measurements IV. *Radiocarbon* 15 (3): 541-533.
- Excoffier, L., 2002. Reconstructing the demography of prehistoric human populations from molecular data. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 11 (S1): 166-170.

F

- Faith, J.T., Behrensmeyer, A.K., 2006. Changing patterns of carnivore modification in a landscape bone assemblage, Amboseli Park, Kenya. *Journal of Archaeological Science* 33 (12): 1718-1733.
- Faivre, J.-P., 2008. Organisation techno-économique des systèmes de production dans le Paléolithique moyen récent du Nord-est Aquitain : Combe-Grenal et les Fieux. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1.
- Farina, S., 2009. I mammiferi del tardo pleistocene-olocene antico delle grotte carsiche del versante sud-occidentale del monte pisano (pisa, toscana) : revisione sistematica, considerazioni biocronologiche e climatico-ambientali. Thèse de doctorat, Università degli Studi di Pisa.
- Farizy, C., 1990. Paléolithique Moyen récent et Paléolithique supérieur ancien en Europe. *APRAIF, Mémoires du Musée de Préhistoire d'Ile-de-France*, 3, Nemours.
- Farizy, C., David, F., Jaubert, J., 1994. Hommes et bisons du Paléolithique moyen à Mauran (Haute-Garonne). *Gallia Préhistoire* XXX° supplément, Paris.
- Fedele, F.G., Giaccio, B., Hajdas, I., 2008. Timescales

- and cultural process at 40,000 BP in the light of the Campanian Ignimbrite eruption, Western Eurasia. *Journal of Human Evolution* 55 (5): 834-857.
- Fernandez, P., Legendre, S., 2003. Mortality curves for horses from the Middle Palaeolithic site of Bau de l'Aubesier (Vaucluse, France): methodological, palaeo-ethnological, and palaeo-ecological approaches. *Journal of Archaeological Science* 30 (12): 1577-1598.
- Fernandez, P., Guadelli, J.-L., Fosse, P., 2006. Applying dynamics and comparing life tables for Pleistocene Equidae in anthropic (Bau de l'Aubesier, Combe-Grenal) and carnivore (Fouvent) contexts with modern feral horse populations (Akagera, Pryor Mountain). *Journal of Archaeological Science* 33: 176-184.
- Fernandez, S., Fuentes, N., Carrión, J.S., González-Sampérez, P., Montoya, E., Gil, G., Vega-Toscano, G., Riquelme, J.A., 2007. The Holocene and Upper Pleistocene pollen sequence of Carihuela Cave, southern Spain. *Geobios* 40 (1): 75-90.
- Fernandez Rodriguez, C., 2010. El registro de hienas y otros carnívoros en la cueva de a Valiña (Lugo, España), In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*. Zona arqueológica, Madrid, pp. 310-320.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., 2003. Experimental effects of water abrasion on bone fragments. *Journal of Taphonomy* 1: 147-163.
- Fernández-Jalvo, Y., Scott, L., Carrión, J.S., Gil-Romeira, G., Brink, J., Neumann, F., Rossouw, L., 2010. Pollen taphonomy of hyaena coprolites: an experimental approach, *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*. Zona arqueológica, Madrid, pp. 149-156.
- Ferrié, J.-G., 2001. La faune des niveaux Paléolithique moyen de Saint-Césaire. *Paléontologie et observations archéozoologiques*. Mémoire de DEA, Université Bordeaux 1.
- Finlayson, C., Carrión, J.S., 2007. Rapid ecological turnover and its impact on Neanderthal and other human populations. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 213-222.
- Finlayson, J.C., Barton, R.N.E., Stringer, C.B., 2001. The Gibraltar Neanderthals and their extinction, In: Zilhão, J., Aubry, T., Carvalho, A.F. (Eds.), *Les premiers hommes modernes de la péninsule ibérique*. *Trabalhos de Arqueologia* 17, Lisbonne, pp. 117-122.
- Finlayson, C., Giles Pacheco, F., Rodriguez-Vidal, J., Fa, D.A., Maria Gutierrez Lopez, J., Santiago Perez, A., Finlayson, G., Allue, E., Baena Preysler, J., Caceres Sanchez, I., Carrión, J.S., Fernandez Jalvo, Y., Glead-Owen, C.P., Jimenez Espejo, F.J., Lopez, P., Lopez Saez, J., Riquelme Cantal, J., Sanchez Marco, A., Giles Guzman, F., Brown, K., Fuentes, N., Valarino, C.A., Villalpando, A., Stringer, C.B., Martinez Ruiz, F., Sakamoto, T., 2006. Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe. *Nature* 443 (7113): 850-853.
- Fiore, I., Gala, M., Tagliacozzo, A., 2004. Ecology and subsistence strategies in the eastern Italian Alps during the Middle Palaeolithic. *International Journal of Osteoarchaeology* 14 (3-4): 273-286.
- Fisher, J.W., 1995. Bone surface modifications in zooarchaeology. *Journal of Archaeological Method and Theory* 2 (1): 7-68.
- Fletcher, W.J., Sánchez Goñi, M.F., Allen, J.R.M., Cheddadi, R., Combourieu-Nebout, N., Huntley, B., Lawson, I., Londeix, L., Magri, D., Margari, V., Müller, U.C., Naughton, F., Novenko, E., Roucoux, K., Tzedakis, P.C., 2010. Millennial-scale variability during the last glacial in vegetation records from Europe. *Quaternary Science Reviews* 29 (21-22): 2839-2864.
- Folke, C., 2006. Resilience: The emergence of a perspective for social-ecological systems analyses. *Global Environmental Change* 16 (3): 253-267.
- Fontana, L., 1996. État de la recherche et des problématiques en archéozoologie pour le Paléolithique supérieur d'Auvergne. *Cahiers Archéologiques de Bourgogne* 6: 152-160.
- Fontana, L., 1998. Mobilité et subsistance au Magdalénien dans le Languedoc occidental et le Roussillon. Thèse de doctorat, Université Paris I.
- Fontana, L., 2001. Étude archéozoologique des collections du Fourneau du diable (Bourdeilles, Dordogne): un exemple du potentiel des faunes paléolithiques issues des fouilles anciennes. *Paléo* 13: 159-182.
- Fornaca-Rinaldi, G., 1968. $^{230}\text{Th}/^{234}\text{Th}$ dating of cave concretions. *Earth and Planetary Science Letters*: 120-122.
- Fosse, P., 1992. La faune d'Enlène EDG (Ariège): remarques paléontologiques et archéozoologiques. *Bulletin de la Société préhistorique de l'Ariège* 47: 195-220.
- Fosse, P., 1994. Taphonomie Paléolithique : les grands mammifères de Soleilhac (Haute-Loire) et de Lunel-Viel 1 (Hérault). Thèse de Doctorat, Université Aix-Marseille I.
- Fosse, P., 1995. Le rôle de l'Hyène dans la formation

des assemblages osseux : 150 ans de controverses. L'apport des anciens textes de Préhistoire et de Paléontologie du Quaternaire aux études taphonomiques actuelles. *Paléo* 7: 49-84.

Fosse, P., 1997. Variabilité des assemblages osseux créés par l'Hyène des Cavernes. *Paléo* 9: 15-54.

Fosse, P., Brugal, J.P., Guadelli, J.-L., Michel, P., Tournepeche, J.-F., 1998. Les repaires d'hyènes des cavernes en Europe occidentale : présentation et comparaisons de quelques assemblages osseux, In: Brugal, J.-P., Meignen, L., Patou-Mathis, M. (Eds.), *Économie Préhistorique : les comportements de subsistance au Paléolithique*. Éditions APDCA, Antibes, pp. 43-62.

Foucher, P., 2005. Gargas et l'Atlantique: les relations transpyrénéennes au cours du Gravettien. *Munibe* 52 (2): 131-147.

Foucher, P., San Juan-Foucher, C., 2008. Du silex, de l'os et des coquillages: matières et espaces géographiques dans le Gravettien pyrénéen, In: Aubry, T., Almeida, F., Araujo, A.C., Tiffagom, M. (Eds.), *Space and Time: Which Diachronies, Which Synchronies, Which Scales?* BAR International Series 1831, Archaeopress, Oxford, pp. 45-55.

Foucher, P., San Juan, C., Martin, H., 1999. Le site gravettien de la Carane-3 Foix, Ariège. *Bulletin de la Société préhistorique de l'Ariège* 54: 15-41.

Foucher, P., San Juan-Foucher, C., Ferrier, C., Couchoud, I., Vercoutère, C., 2008. La grotte de Gargas (Aventignan, Hautes-Pyrénées) : nouvelles perspectives de recherche et premiers résultats sur les occupations gravettiennes, In: Jaubert, J., Bordes, J.-G., Ortega, I. (Eds.), *Les sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest de la France : nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes*. Mémoires de la Société Préhistorique Française (XLVII), Paris, pp. 301-324.

Foucher, P., San Juan-Foucher, C., Oberlin, C., 2011. Les niveaux d'occupation gravettiens de Gargas (Hautes-Pyrénées) : nouvelles données chronostratigraphiques, In: Goutas, N., Klaric, L., Pesesse, D., Guillermin, P. (Eds.), *À la recherche des identités gravettiennes : actualités, questionnements et perspectives*. Mémoires de la Société Préhistorique Française (LII), Paris, pp. 373-385.

Fourvel, J.-B., 2007. Caractérisation des destructions produites par l'hyène des cavernes (*Crocota c. spelaea*) sur le squelette appendiculaire des grands bovidés (*Bos/Bison*) dans une grotte-repaire du Pléistocène supérieur (Conives, Indre, France). Mémoire de Master 1, Université de Toulouse II Le Mirail.

Fourvel, J.-B., 2008. Étude paléontologique et ta-

phonomique des vestiges osseux d'une tanière d'hyène tachetée fossile (*Crocota crocuta spelaea*) du Pléistocène Supérieur : Conives (Indre, France). Mémoire de Master 2, Université de Toulouse II Le Mirail.

Frison, G.C., Wilson, M., Wilson, D.J., 1976. Fossil bison and artifacts from an early Altithermal period arroyo trap in Wyoming. *American Antiquity* 41 (1): 28-57.

Froehle, A., Churchill, S.E., 2009. Energetic competition between Neandertals and anatomically modern humans. *PaleoAnthropology* 2009: 96-116.

G

Gamble, C., 1983. Caves and faunas from last glacial Europe, In: Clutton-Brock, J., Grigson, C. (Eds.), *Animals and Archaeology: hunters and their prey*. BAR International Series 163, Archaeopress, Oxford, pp. 163-170.

Gamble, C., 1986. *The palaeolithic settlement of Europe*. Cambridge University Press, New York.

Garcia Garcia, N., Feranec, R.S., Arsuaga, J.L., Bermudez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2009. Isotopic analysis of the ecology of herbivores and carnivores from the Middle Pleistocene deposits of the Sierra De Atapuerca, northern Spain. *Journal of Archaeological Science* 36 (5): 1142-1151.

Gardeisen, A., 1994. Restes fauniques et stratégies de chasse dans le Pléistocène supérieur de la grotte Ovest du Portel (Ariège, France). Thèse de Doctorat, Université Paul Valéry.

Gardeisen, A., 1999. Middle Palaeolithic Subsistence in the West Cave of «Le Portel» (Pyrenees, France). *Journal of Archaeological Science* 26 (9): 1145-1158.

Gates, C.C., Stelfox, B., Muhly, T., Chowns, T., Hudson, R.J., 2005. The ecology of bison movements and distribution in and beyond Yellowstone National Park. University of Calgary, Alberta, Canada.

Gaudzinski, S., 2006. Monospecific or species-dominated faunal assemblages during the Middle Paleolithic in Europe, In: Hovers, E., Kuhn, S. (Eds.), *Transitions Before the Transition: Evolution and Stability in the Middle Paleolithic and Middle Stone Age*. Springer, New York, pp. 137-147.

Gautier, A., de Heinzelin, J., 1980. *La caverne Marie-Jeanne: Hastière-Lavaux, Belgique*. Institut royal des sciences naturelles de Belgique, Mémoire n°177, Bruxelles.

Geist, V., 1998. *Deer of the world: their evolution, behaviour, and ecology*. Stackpole Books, Mecha-

- niczburg.
- Geneste, J.-M., 1985. Analyse lithique d'industries moustériennes du Périgord : une approche technologique du comportement des groupes humains au Paléolithique moyen. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1.
- Geraads, D., 1995. Carnivoros musterienses de la cueva de Zafarraya (Malaga). *Cuaternario y Geomorfología* 9 (3-4): 51-57.
- Geraads, D., 1997. La grande faune associée aux derniers Néandertaliens de Zafarraya (Andalousie, Espagne) : systématique et essai d'interprétation. *Compte Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la terre et des planètes* 325: 725-731.
- Gerber, J.-P., 1973. Le site des Ramandils une faune du début du Würmien II en Languedoc méditerranéen. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire* 10 (1): 7-12.
- Germonpré, M., 2004. Two cave bear assemblages from Goyet (Chamber A, horizon 1 and 3), Belgium. *Revue de Paléobiologie, Genève* 23 (2): 855-875.
- Germonpré, M., Sablin, M.V., 2001. The cave bear (*Ursus spelaeus*) from Goyet, Belgium the bear den in Chamber B (bone horizon 4). *Bulletin de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique* 71: 209-233.
- Giaccio, B., Coppola, D., 2000. Note preliminari sul contesto stratigrafico e paleoecologico del sito «Tana delle Iene» (Ceglie Messapica, Brindisi, SE Italia). *Italian journal of quaternary sciences* 13 (1/2): 5-20.
- Giaccio, B., Isaia, R., Fedele, F.G., Di Canzio, E., Hoffecker, J., Ronchitelli, A., Sinitsyn, A.A., Anikovich, M., Lisitsyn, S.N., Popov, V.V., 2008. The Campanian Ignimbrite and Codola tephra layers: Two temporal/stratigraphic markers for the Early Upper Palaeolithic in southern Italy and eastern Europe. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 177 (1): 208-226.
- Gifford, D.P., Crader, D.C., 1977. A computer coding system for archaeological faunal remains. *American Antiquity*: 225-238.
- Gifford-Gonzalez, D., 1991. Examining and refining the quadratic crown height method of age estimation, In: Stiner, M.C. (Ed.), *Human predators and prey mortality*. Westview Press, Boulder, pp. 41-78.
- Gilmour, M., Curren, A., Jacobi, R., Stringer, C., 2007. Recent TIMS dating results from British Late Pleistocene vertebrate faunal localities: context and interpretation. *Journal of Quaternary Science* 22 (8): 793-800.
- Gioia, P., 1988. Problems related to the origins of Italian upper palaeolithic : Uluzzian and Aurignacian, In: Kozłowski, J. (Ed.), *L'Homme de Néandertal*, vol. 8, La mutation. *Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège* (35), pp. 71-101.
- Girard, C., 1978. Les industries Moustériennes de la grotte de l'Hyène à Arcy-sur-Cure (Yonne). *Gallia préhistoire* (XII supplément).
- Goddard, J., 1970. Age criteria and vital statistics of a black rhinoceros population. *African Journal of Ecology* 8 (1): 105-121.
- Golovanova, L.V., Doronichev, V.B., Cleghorn, N.E., Koulkova, M.A., Sapelko, T.V., Shackley, M.S., 2010. Significance of Ecological Factors in the Middle to Upper Paleolithic Transition. *Current Anthropology* 51 (5): 655-691.
- Gonzalez, T., Tsytsulina, K., 2008. *Capreolus pygargus*. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1: accessible en ligne.
- Gonzalez Echegaray, J., 1980. El yacimiento de la cueva de «El Pendo». *Bibliotheca Praehistorica Hispana* Vol. XVII, Madrid.
- Gonzalez Echegaray, J., Freeman, L.G., 1998. Le Paléolithique inférieur et moyen en Espagne. *Collection L'Homme des origines, Série «Préhistoire d'Europe»*, n° 6, Éditions Jérôme Millon.
- Grange, S., 2006. Le grand dilemme des Équidés sauvages : coexister avec les Bovidés et éviter les grands prédateurs. Thèse de doctorat, Université de Poitiers.
- Grange, S., Duncan, P., 2006. Bottom up and top down processes in African ungulate communities: resources and predation acting on the relative abundance of zebra and grazing bovinds. *Ecography* 29 (6): 899-907.
- Gravina, B., Mellars, P., Ramsey, C.B., 2005. Radiocarbon dating of interstratified Neanderthal and early modern human occupations at the Chatelperronian type-site. *Nature* 438 (3): 51-56.
- Grayson, D.K., 1984. *Quantitative Zooarchaeology : topics in the analysis of archaeological faunas*. Academic Press, Orlando.
- Grayson, D.K., Delpéch, F., 2002. Specialized Early Upper Palaeolithic Hunters in Southwestern France? *Journal of Archaeological Science* 29 (12): 1439-1449.
- Grayson, D.K., Delpéch, F., 2003. Ungulates and the Middle-to-Upper Paleolithic transition at Grotte XVI (Dordogne, France). *Journal of Archaeological Science* 30 (12): 1633-1648.
- Grayson, D.K., Delpéch, F., 2006. Was There Increasing

- Dietary Specialization Across the Middle-To-Upper Paleolithic Transition in France, In: Conard, N.J. (Ed.), *When Neanderthals and Modern Humans met*. Kerns Verlag, Tübingen, pp. 377-417.
- Grayson, D.K., Delpech, F., 2008. The large mammals of Roc de Combe (Lot, France): The Châtelperronian and Aurignacian assemblages. *Journal of Anthropological Archaeology* 27 (3): 338-362.
- Grayson, D.K., Frey, C.J., 2004. Measuring skeletal part representation in archaeological faunas. *Journal of Taphonomy* 2 (1): 27-42.
- Grayson, D.K., Delpech, F., Rigaud, J.-P., Simek, J.F., 2001. Explaining the Development of Dietary Dominance by a Single Ungulate Taxon at Grotte XVI, Dordogne, France. *Journal of Archaeological Science* 28 (2): 115-125.
- Green, R., Krause, J., Briggs, A., Maricic, T., Stenzel, U., Kircher, M., Patterson, N., Li, H., Zhai, W., Fritz, M., 2010. A draft sequence of the Neandertal genome. *Science* 328 (5979): 710-722.
- Griggo, C., 1995. Significations paléoenvironnementales des communautés animales pléistocènes reconnues dans l'abri Suard (Charente) et la grotte de Bois-Ragot (Vienne) : essai de quantification de variables climatiques. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux 1.
- Griggo, C., 1996. Établissement de courbes climatiques quantifiées à partir des communautés animales pléistocènes suivi d'une application aux gisements de l'abri Suard (Charente) et la grotte de Bois-Ragot (Vienne). *Paléo* 8: 81-97.
- Grigoletto, F., Ortega, I., Rios Garaizar, J., Bourguignon, L., 2008. Le Châtelperronien des Vieux Coutets (Creyse, Dordogne). Premiers éléments de réflexion, In: Jaubert, J., Bordes, J.-G., Ortega, I. (Eds.), *Les sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest de la France : nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes*. Mémoires de la Société Préhistorique Française (XLVII), Paris, pp. 245-259.
- Groenen, M., 2004. Stratégie et gestion de l'espace au Paléolithique : l'exemple de la Grotte-abri du Tiène des Maulins. *Notae Praehistoricae* 24: 221-229.
- Groenen, M., 2005. Interprétation des datations absolues aurignaciennes et moustériennes pour la grotte-abri du Tiène des Maulins. *Notae Praehistoricae* 25: 71-79.
- Groenen, M., 2009. Rochefort/Eprave : campagne de fouille 2007 dans la grotte-abri du Tiène des Maulins. *Chronique de l'Archéologie Wallonne* 16: 190-192.
- Groenen, M., Marée, B., 2000. La grotte-abri du Tiène des Maulins : premier bilan. *Notae Praehistoricae* 20: 61-72.
- Grün, R., Yan, G., McCulloch, M.T., Mortimer, G., 1999. Detailed Mass Spectrometric U-series Analyses of Two Teeth from the Archaeological Site of Pech de l'Aze II : Implications for Uranium Migration and Dating. *Journal of Archaeological Science* 26: 1301-1310.
- Guadelli, J.-L., 1987. Contribution à l'étude des zoonoses préhistoriques en Aquitaine (Würm ancien et interstade würmien). Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1.
- Guadelli, J.-L., 1989. Étude taphonomique du repaire d'hyènes de Camiac (Gironde, France). Éléments de comparaison entre un site naturel et un gisement préhistorique. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*: 91-100.
- Guadelli, J.-L., 1990a. Quelques données sur la faune de Coupe-Gorge, Montmaurin (Haute-Garonne, France). *Paléo* 2 (1): 107-126.
- Guadelli, J.-L., 1990b. L'environnement animal, In: Raynal, J.-P., Pautrat, Y. (Eds.), *La Chapelle-aux-Saints et la préhistoire en Corrèze*. Association pour la Recherche Archéologique en Limousin, pp. 36-43.
- Guadelli, J.-L., 1998. Détermination de l'âge des chevaux fossiles et établissement des classes d'âge. *Paléo* 10 (1): 87-93.
- Guadelli, J.-L., 1999. Quelques clés de détermination des portions pétreuses de temporal de(s) bison(s). Comparaisons avec les rochers de Bos, In: Brugal, J.-P., David, F., Enloe, J.G., Jaubert, J. (Eds.), *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des Hommes du Paléolithique aux Paléoindiens des Grandes Plaines*. Éditions APDCA, Antibes, pp. 51-62.
- Guadelli, J.-L., 2008. La gélifraction des restes fauniques. Expérimentation et transfert au fossile. *Annales de Paléontologie* 94 (3): 121-165.
- Guadelli, J.-L., Ozouf, J.-C., 1994. Études expérimentales de l'action du gel sur les restes fauniques : premiers résultats, In: Patou-Mathis, M. (Ed.), *Outils peu élaborés en os et en bois de Cervidés*. Éditions du CEDARC, Treignes, pp. 47-56.
- Guadelli, J.-L., Lenoir, M., Marambat, L., Paquereau, M.-M., 1988. Un gisement de l'interstade würmien en Gironde : le gisement de Camiac à Camiac et Saint Denis, In: Binford, L., Rigaud, J.-P. (Eds.), *L'homme de Néandertal, vol. 4, La Technique*. Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège (31), Liège, pp. 59-69.
- Guérin, C., 1980. Les rhinocéros (*Mammalia, Perissodactyla*), du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale : comparaison avec

H

A
B
C
D
E
F
G
H
I
J
K
L
M
N
O
P
Q
R
S
T
U
V
W
X
Y
Z

- les espèces actuelles. Département des sciences de la terre, Université Claude-Bernard, Villeurbanne.
- Guérin, C., 1999. La Fage-aven I (commune de Noailles), Middle Pleistocene, and Jaurens, (commune de Nespouls), Upper Pleistocene. A comparison of two palaeontological sites in Corrèze, France, In: Gaudzinski, S., Turner, E. (Eds.), The role of early humans in the accumulation of European lower and middle Palaeolithic bone assemblages. Monographie des Römisch-Germanischen Zentralmuseums 42.
- Guérin, C., 2002. Conclusion générale sur la faune du Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens (commune de Nespouls, Corrèze, France). Cahiers scientifiques - Muséum d'Histoire naturelle de Lyon 1: 55-66.
- Guibert, P., Bechtel, F., Bourguignon, L., Brenet, M., Couchoud, I., Delagnes, A., Delpech, F., Detrain, L., Duttine, M., Folgado, M., Jaubert, J., Lahaye, C., Lenoir, M., Maureille, B., Texier, J.-P., Turq, A., Vieilleigne, E., Villeneuve, G., 2008. Une base de données pour la chronologie du Paléolithique moyen dans le Sud-ouest de la France, In: Jaubert, J., Bordes, J.-G., Ortega, I. (Eds.), Les sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest de la France : nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes. Mémoires de la Société Préhistorique Française (XLVII), Paris, pp. 19-40.
- Guilbaud, M., 1993. Debitage from the Upper Castelperronian level at Saint-Césaire: Methodological approach and Implications for the transition from Middle to Upper Paleolithic, In: Lévêque, F., Backer, A., Guilbaud, M. (Eds.), Context of a Late Neandertal. Prehistory press, Madison, pp. 37-58.
- Gunn, A., Miller, F.L., Nishi, J., 2000. Status of endangered and threatened caribou on Canada's arctic islands. Rangifer Special Issue 12: 39-50.
- Guthrie, R.D., 1982. Mammals of the Mammoth Steppe as Paleoenvironmental indicators, In: Hopkins, D.M., Matthews, J.V., Schweger, C.E., Young, S.B. (Eds.), Paleocology of Beringia. Academic Press, New York, pp. 307-326.
- Guthrie, R.D., 1990. Frozen Fauna of the Mammoth Steppe. University of Chicago Press, Chicago and London.
- Guthrie, R.D., 2001. Origin and causes of the mammoth steppe: a story of cloud cover, woolly mammal tooth pits, buckles, and inside-out Beringia. Quaternary Science Reviews 20: 549-574.
- Hall, S.J.G., 2008. A comparative analysis of the habitat of the extinct aurochs and other prehistoric mammals in Britain. Ecography 31 (2): 187-190.
- Harris, E., 1979. Principles of archaeological stratigraphy. Academic Press, New York.
- Harrison, S.P., Sánchez Goñi, M.F., 2010. Global patterns of vegetation response to millennial-scale variability and rapid climate change during the last glacial period. Quaternary Science Reviews 29 (21-22): 2957-2980.
- Haynes, G., 1983. A guide for differentiating mammalian carnivore taxa responsible for gnaw damage to herbivore limb bones. Paleobiology: 164-172.
- Hayward, A., Kolasa, J., Stone, J.R., 2010. The scale-dependence of population density-body mass allometry: Statistical artefact or biological mechanism? Ecological Complexity 7 (1): 115-124.
- Hayward, M.W., Hayward, G.J., 2006. Activity patterns of reintroduced lion *Panthera leo* and spotted hyaena *Crocuta crocuta* in the Addo Elephant National Park, South Africa. African Journal of Ecology 45 (2): 135-141.
- Hayward, M.W., O'Brien, J., Kerley, G.I.H., 2007. Carrying capacity of large African predators: Predictions and tests. Biological Conservation 139 (1-2): 219-229.
- Hedberg, H., 1976. International Stratigraphic Guide. A guide to stratigraphic terminology and procedure. Wiley, Chichester.
- Hedges, R.E.M., Housley, R.A., Ramsey, C.B., Klinken, G.J.V., 1993. Radiocarbon dates from the oxford AMS system: archaeometry datelist 17. Archaeometry 35 (2): 305-326.
- Heinrich, H., 1988. Origin and consequences of cyclic ice rafting in the northeast Atlantic Ocean during the past 130,000 years. Quaternary Research 29 (2): 142-152.
- Hemming, S.R., 2004. Heinrich events: Massive late Pleistocene detritus layers of the North Atlantic and their global climate imprint. Review of Geophysics 42 (1): 1-43.
- Henrich, J., 2004. Demography and cultural evolution: how adaptive cultural processes can produce maladaptive losses: the Tasmanian case. American Antiquity 69 (2): 197-214.
- Henry-Gambier, D., Maureille, B., White, W., 2004. Vestiges humains des niveaux de l'Aurignacien ancien du site de Brassempouy (Landes). Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris 16 (1-2): 49-87.

- Henshilwood, C.S., Marean, C.W., 2003. The origin of modern human behavior. *Current Anthropology* 44 (5): 627-651.
- Hetherington, D.A., Gorman, M.L., 2007. Using prey densities to estimate the potential size of reintroduced populations of Eurasian lynx. *Biological Conservation* 137 (1): 37-44.
- Higham, T., 2011. European Middle and Upper Palaeolithic radiocarbon dates are often older than they look: problems with previous dates and some remedies. *Antiquity* 85 (327): 235-249.
- Higham, T., Jacobi, R., Ramsey, C.B., 2006. AMS radiocarbon dating of ancient bone using ultrafiltration. *Radiocarbon* 48 (2): 179-195.
- Higham, T., Brock, F., Peresani, M., Broglio, A., Wood, R., Douka, K., 2009. Problems with radiocarbon dating the Middle to Upper Palaeolithic transition in Italy. *Quaternary Science Reviews* 28 (13-14): 1257-1267.
- Higham, T., Jacobi, R., Julien, M., David, F., Basell, L., Wood, R., Davies, W., Ramsey, C., 2010. Chronology of the Grotte du Renne (France) and implications for the context of ornaments and human remains within the Châtelperronian. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (47): 20234-20239.
- Hiscock, P., Turq, A., Faivre, J.-P., Bourguignon, L., 2009. Quina procurement and tool production, In: Brian, A., Brooke, B.S. (Eds.), *Lithic materials and Paleolithic societies*. Wiley-Blackwell, Chichester (UK), pp. 232-246.
- Hockett, B., Haws, J.A., 2005. Nutritional ecology and the human demography of Neandertal extinction. *Quaternary International* 137 (1): 21-34.
- Hofreiter, M., Serre, D., Rohland, N., Rabeder, G., Nagel, D., Conard, N., Münzel, S., Pääbo, S., 2004. Lack of phylogeography in European mammals before the last glaciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101 (35): 12963-12968.
- Hokr, Z., 1951. A method of the quantitative determination of the climate in the Quaternary period by means of mammal associations. *Přírodovědecké Vydavatelství, Prague*.
- Holekamp, K.E., Dloniak, S.M., 2010. Intraspecific Variation in the Behavioral Ecology of a Tropical Carnivore, the Spotted Hyena. *Advances in The Study of Behavior* 42: 189-229.
- Höner, O.P., Wachter, B., East, M.L., Runyoro, V.A., Hofer, H., 2005. The effect of prey abundance and foraging tactics on the population dynamics of a social, territorial carnivore, the spotted hyena. *Oikos* 108 (3): 544-554.
- Horwitz, L.K., Smith, P., 1997. The taphonomy of human bones from hyaena accumulations, In: Hännus, L.A., Rossum, L., Winham, R.P. (Eds.), *Proceedings of the 1993 bone modification conference Hot Springs, South Dakota*, pp. 188-194.
- Hublin, J.-J., Barroso Ruiz, C., Medina Lara, P., Fontugne, M., Reyss, J.L., 1995. The Mousterian site of Zafarraya (Andalucia, Spain): dating and implications on the palaeolithic peopling processes of Western Europe. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 321: 931-937.
- Huguet, R., Arsuaga, J.L., Perez-Gonzalez, A., Arriaza, M.C., Sala, M.T.N., Laplana, C., Sevilla, P., Garcia, N., Alvarez-Lao, D., Blain, H.-A., Baquedano, E., 2010. Hominidos y hienas en el Calvero de la Higuera (Pinilla del Valle, Madrid) durante el Pleistoceno Superior. Resultados preliminares., *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica. Zona arqueológica, Madrid*, pp. 444-458.

I

- Imbrie, J., Newell, N., 1964. *Approaches to paleoecology*. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Inigo, C., Molero, G., Maldonado, E., 1998. Los carnívoros del yacimiento pleistoceno de cueva del buho (Segovia, España) y sus huellas de actividad. *Estudios Geológicos* 54: 65-73.
- Iturbe, G., Fumanal, M.P., Carrión, J., Cortell, E., Martínez, R., Guillem, P., Garralda, M., Vandermeersch, B., 1993. Cova Beneito (Muro, Alicante): una perspectiva interdisciplinar. *Recerques del Museu d'Alcoi* 2: 23-88.

J

- Jacobi, R.M., 2004. The Late Pleistocene archaeology of Somerset, In: Webster, C. (Ed.), *Somerset Archaeology Papers to Mark 150 Years of the Somerset Archaeological and Natural History Society*. Somerset County Council, Taunton, pp. 45-52.
- Jacobi, R.M., Hawkes, C.J., 1993. Archaeological notes: work at the hyaena den, Wookey Hole. *Proc Univ Bristol Spelaeol Soc* 19 (3): 369-371.
- Jacobi, R.M., Higham, T., 2008. The «Red Lady» ages gracefully: new ultrafiltration AMS determinations from Paviland. *Journal of Human Evolution* 55 (5): 898-907.
- Jacobi, R.M., Higham, T., 2009. The early Late glacial re-colonization of Britain: new radiocarbon

- evidence from Gough's Cave, southwest England. *Quaternary Science Reviews* 28: 1895-1913.
- Jacobi, R.M., Higham, T., 2011a. The British Earlier Upper Palaeolithic: Settlement and Chronology, In: Nick Ashton, S.G.L., Chris, S. (Eds.), *The Ancient Human Occupation of Britain. Developments in Quaternary Sciences* (14). Elsevier, pp. 181-222.
- Jacobi, R.M., Higham, T., 2011b. The Later Upper Palaeolithic Recolonisation of Britain: New Results from AMS Radiocarbon Dating, In: Nick Ashton, S.G.L., Chris, S. (Eds.), *The Ancient Human Occupation of Britain. Developments in Quaternary Sciences* (14). Elsevier, pp. 223-247.
- Jacobi, R.M., Rowe, P.J., Gilmour, M.A., Grün, R., Atkinson, T.C., 1998. Radiometric dating of the Middle Palaeolithic tool industry and associated fauna of Pin Hole Cave, Creswell Crags, England. *Journal of Quaternary Science* 13 (1): 29-42.
- Jacobi, R.M., Higham, T., Bronk Ramsey, C., 2006. AMS radiocarbon dating of Middle and Upper Palaeolithic bone in the Brithis Isles: improved reliability using ultrafiltration. *Journal of Quaternary Science* 21 (5): 557-573.
- Jacobi, R.M., Rose, J., MacLeod, A., Higham, T., 2009. Revised radiocarbon ages on woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis*) from western central Scotland: significance for timing the extinction of woolly rhinoceros in Britain and the onset of the LGM in central Scotland. *Quaternary Science Reviews* 28 (25-26): 2551-2556.
- Jaubert, J., 2001. Un site moustérien de type Quina dans la vallée du Célé : Pailhès à Espagnac-Sainte-Eulalie. *Gallia Préhistoire* 43: 1-100.
- Jaubert, J., 2010. Les archéoséquences du Paléolithique moyen en Poitou-Charentes, In: Buisson-Catil, J., Primault, J. (Eds.), *Préhistoire entre Vienne et Charente. Hommes et sociétés du Paléolithique*. Association des Publications Chauvinoises, Chauvigny, pp. 51-55.
- Jaubert, J., sous presse. Les archéoséquences du Paléolithique moyen du Sud-Ouest de la France : quel bilan un quart de siècle après François Bordes ?, In: Delpech, F., Jaubert, J. (Eds.), *Hommes célestes et illustres, Colloque 3.2. Colloque international François Bordes, Congrès nat. des sociétés savantes, Bordeaux 22-23-24 avril 2009*. Éditions du CTHS, Paris.
- Jaubert, J., Hublin, J.-J., McPherron, S.P., Soressi, M., Bordes, J.-G., Claud, É., Cochard, D., Delagnes, A., Mallye, J.-B., Michel, A., Niclot, M., Niven, L., Park, S.-J., Rendu, W., Richards, M., Richter, D., Roussel, M., Steele, T.E., Texier, J.-P., Thiébaud, C., 2008. Paléolithique moyen récent et Paléolithique supérieur ancien à Jonzac (Charente-Maritime) : premiers résultats des campagnes 2004-2006, In: Jaubert, J., Bordes, J.-G., Ortega, I. (Eds.), *Les sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest de la France : nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes. Mémoires de la Société Préhistorique Française* (XLVII), Paris, pp. 203-243.
- Jaubert, J., Bordes, J.-G., Discamps, E., Gravina, B., sous presse. A New Look at the End of the Middle Palaeolithic Sequence in Southwestern France, Actes du colloque «International Symposium Characteristic features of the Middle to Upper Paleolithic transition in Eurasia: development of culture and evolution of Homo species», Denisova, 4-10 juillet 2011.
- Joffroy, R., Mouton, P., 1946. La Station magdalénienne de Farincourt (H.-M.). *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 43 (3-4): 91-100.
- Joly, J., 1961. Informations archéologiques. Circonscription de Dijon. *Gallia Préhistoire* 4 (4): 209-232.
- Joly, J., 1965. Informations archéologiques. Circonscription de Dijon. *Gallia Préhistoire* 8 (1): 57-81.
- Jordá Pardo, J.F., Aura Tortosa, J.E., Rodrigo García, M.J., Pérez Ripoll, M., Badal García, E., 2003. El registro paleobiológico cuaternario del yacimiento arqueológico de la Cueva de Nerja (Málaga, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Geológica* 98 (1-4): 73-89.
- Jöris, O., Fernandez, E.A., Weninger, B., 2003. Radiocarbon evidence of the Middle to Upper Palaeolithic transition in southwestern Europe. *Trabajos de Prehistoria* 60 (2): 15-38.
- Jöris, O., Street, M., 2008. At the end of the 14C time scale--the Middle to Upper Paleolithic record of western Eurasia. *Journal of Human Evolution* 55 (5): 782-802.
- Jousse, H., Escarguel, G., 2006. The use of Holocene bovid fossils to infer palaeoenvironment in Africa. *Quaternary Science Reviews* 25 (7-8): 763-783.
- Jouy-Avantin, F., Debénath, A., Moigne, A.-M., 2003. A standardized method for the description and the study of coprolites. *Journal of Archaeological Science* 30: 367-372.
- Julien, M.A., 2004. Étude archéozoologique du site d'Hénin-sur-Cojeul (Pas-de-Calais, France). Mémoire de DEA, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.
- Junkmanns, J., 1995. Les ensembles lithiques d'Achenheim d'après la collection de Paul Wernert. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 92 (1): 26-36.

K

- Kahlke, R.D., 1999. The history of the origin, evolution and dispersal of the Late Pleistocene Mammoth-Coelodonta faunal complex in Eurasia (large mammals). The Mammoth Site of Hot Springs, South Dakota, Hot Springs.
- Keeley, L.H., 1988. Hunter-gatherer economic complexity and «population pressure»: A cross-cultural analysis. *Journal of Anthropological Archaeology* 7 (4): 373-411.
- Kelly, M.J., Laurenson, M.K., FitzGibbon, C.D., Collins, D.A., Durant, S.M., Frame, G.W., Bertram, B.C., Caro, T.M., 1998. Demography of the Serengeti cheetah (*Acinonyx jubatus*) population: the first 25 years. *Journal of Zoology* 244 (4): 473-488.
- Kelly, R.L., 1983. Hunter-gatherer mobility strategies. *Journal of Anthropological Research* 39 (3): 277-306.
- Kie, J.G., 1988. Performance in wild ungulates: measuring population density and condition of individuals. General Technical Report PSW-106., Pacific Southwest Forest and Range Experiment, U.S. Department of Agriculture, Berkeley.
- Klein, R.G., 1998. Why Anatomically Modern People Did Not Disperse from Africa 100,000 Years Ago, In: Akazawa, T., Aoki, K., Bar-Yosef, O. (Eds.), *Neandertals and Modern Humans in Western Asia*. Plenum Press, New York, pp. 509-521.
- Kozłowski, J., 2005. Paléolithique supérieur et Mésolithique en Méditerranée : cadre culturel. *L'Anthropologie* 109 (3): 520-540.
- Kozłowski, J., Otte, M., 2000. La formation de l'Aurignacien en Europe. *L'Anthropologie* 104 (1): 3-15.
- Kruuk, H., 1972. *The Spotted Hyena. A study of predation and social behaviour.*, The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Kuhn, B.F., Berger, L.R., Skinner, J.D., 2010. Examining criteria for identifying and differentiating fossil faunal assemblages accumulated by hyenas and hominins using extant hyenid accumulations. *International Journal of Osteoarchaeology* 20 (1): 15-35.

L

- Lacarrière, J., Goutas, N., Normand, C., Simonet, A., Schwab, C., 2011. Vers une redéfinition des occupations gravettiennes de la grotte d'Isturitz (Pyrénées-Atlantiques, France) : révision critique des collections «anciennes» par l'approche intégrée des données lithiques, fauniques et de l'industrie osseuse, In: Goutas, N., Klaric, L., Pesesse, D., Guillermin, P. (Eds.), *À la recherche des identités gravettiennes : actualités, questionnements et perspectives*. Mémoires de la Société Préhistorique Française (LII), Paris, pp. 67-83.
- Lacorre, F., 1936. Utilité de tableaux synoptiques de faune pour les gisements paléolithiques. Congrès Préhistorique de France XIIe session: 824-831.
- Lacorre, F., 1960. *La Gravette, le Gravettien et le Bayacien*. Imprimerie Barnéoud, Laval.
- Lacrampe-Cuyaubère, F., 1996. Profils et plans de répartition de vestiges archéologiques : techniques de construction et d'analyse avec Data Desk (version 5.0 pour Macintosh). Mémoire de D.E.A., Université Bordeaux 1.
- Lacrampe-Cuyaubère, F., 1997. Utilisation du logiciel Data Desk™ pour la construction de projections de vestiges archéologiques: une application automatisée à l'usage des préhistoriens. *Paléo* 9 (1): 335-349.
- Lam, Y.M., 1992. Variability in the behaviour of spotted hyenas as taphonomic agents. *Journal of Archaeological Science* 19 (4): 389-406.
- Lambeck, K., Chappell, J., 2001. Sea Level Change Through the Last Glacial Cycle. *Science* 292 (5517): 679-686.
- Langlais, M., 2007. *Dynamiques culturelles des sociétés magdaléniennes dans leurs cadres environnementaux. Enquête sur 7 000 ans d'évolution de leurs industries lithiques entre Rhône et Èbre*. Thèse de doctorat, Université de Toulouse II Le Mirail et Universitat de Barcelona.
- Lanos, P., Le Goff, M., Kovacheva, M., Schnepf, E., 2005. Hierarchical modelling of archaeomagnetic data and curve estimation by moving average technique. *Geophysical Journal International* 160 (2): 440-476.
- Laplace, G., Barandiaran, I., Saenz de Buruaga, A., Altuna, J., 2006. Les Aurignaciens pyrénéens des Abeilles et méditerranéen de Régismont-le-Haut. Analyse typologique et paléontologique. SAMRA, Les Eyzies-de-Tayac.
- Laquay, G., 1981. *Recherches sur les faunes du Würm I en Périgord*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1.
- Larkin, N.R., Alexander, J., Lewis, M.D., 2000. Using experimental studies of recent faecal material to examine *Hyaena* coprolites from the west Runston freshwater bed Norfolk, U.K. *Journal of Archaeological Science* 27: 19-31.
- Lavaud, F., 1980. Les faunes paléolithiques du Würm

- II et III dans le Sud-Ouest et le Centre-Ouest de la France. Thèse de doctorat, Université de Poitiers.
- Lavaud-Girard, F., 1987. Les gisements castelperoniens de Quinçay et de Saint-Césaire : quelques comparaisons préliminaires - les faunes, Préhistoire de Poitou-Charentes. Problèmes actuels. Actes du 111e Congrès national des sociétés savantes. Éditions du CTHS, Poitiers, pp. 115-123.
- Lavocat, R., 1966. Atlas de Préhistoire: Faunes et flores préhistoriques de L'Europe occidentale. Éditions N. Boubée, Paris.
- Le Grand, Y., 1994. Approche méthodologique et technologique d'un site d'habitat du Pléistocène moyen : la grotte n°1 du Mas des caves (Lunel-Viel, Hérault). Thèse de doctorat, Université de Provence.
- Le Tensorer, J.M., 1979. Recherches sur le Quaternaire en Lot-et-Garonne: Stratigraphie, paléoclimatologie et préhistoire paléolithique. Thèse de doctorat, Université Bordeaux I.
- Lenoir, M., 1980. Fouilles de sauvetage dans un gisement du Pleistocène récent en Gironde : Le gisement de la cimenterie d'Espiet à Camiac et Saint-Denis (Gironde). Revue historique et archéologique du Libournais Tome XLVIII (176): 41-51.
- Lenoir, M., 1983. Le Paléolithique des basses vallées de la Dordogne et de la Garonne. Thèse de Doctorat d'État, Université Bordeaux 1.
- Lenoir, M., 1990. Le passage du Paléolithique moyen au Paléolithique supérieur dans les basses vallées de la Dordogne et de la Garonne, In: Farizy, C. (Ed.), Paléolithique moyen et Paléolithique supérieur ancien en Europe. APRAIF, Mémoires du Musée de Préhistoire d'Île-de-France, 3, Nemours, pp. 215-221.
- Lenoir, M., 1993. Un gisement magdalénien en Gironde : le Roc de Marcamps à Prignac-et-Marcamps. Bulletin de la Société linnéenne de Bordeaux 21: 75-85 et 87-108 et 131-145.
- Lenoir, M., Roussot, A., Delluc, B., Delluc, G., Loizeau, S., Martinez, M., Mémoire, N., 2006. La grotte de Pair-non-pair à Prignac-et-Marcamps (Gironde). Société Archéologique de Bordeaux, Conseil Général de la Gironde. Collection «Mémoires» ; vol. 5.
- Lepretre, B., 2008. Évaluation des processus taphonomiques de vestiges dentaires, le cas d'un site Moustérien Les Pradelles (Charente). Mémoire de Master 2, Université Bordeaux 3.
- Leroi-Gourhan, A., 1955. L'interprétation des vestiges osseux, Congrès préhistorique de France. Compte rendu de la XIVE session. Strasbourg-Metz 1953, pp. 377-394.
- Leroi-Gourhan, A., Leroi-Gourhan, A., 1964. Chronologie des grottes d'Arcy-sur-Cure (Yonne). Gallia Préhistoire 7: 1-64.
- Lesure, R.G., 2008. The Neolithic demographic transition in Mesoamerica? Larger implications of the strategy of relative chronology, In: Bocquet-Appel, J.P. (Ed.), The Neolithic demographic transition and its consequences. Springer, New York, pp. 107-138.
- Letourneux, C., 2003. Devine qui est venu dîner à Brassempouy ? Approche taphonomique pour une interprétation archéozoologique des vestiges osseux de l'Aurignacien ancien de la grotte des Hyènes (Brassempouy, Landes). Thèse de doctorat, Université Paris 1.
- Letourneux, C., 2005. Étude taphonomique et archéozoologique des niveaux aurignaciens anciens de la grotte des Hyènes (Brassempouy, Landes) «Qui a mangé quoi ?». Archéologie des Pyrénées Occidentales et des Landes 24: 85-102.
- Letourneux, C., 2007. Quelle place pour le renne dans la subsistance aurignacienne? Réflexions à partir de quelques exemples de l'Aurignacien ancien, In: Beyries, S., Vaté, V. (Eds.), Les civilisations du Renne d'hier et d'aujourd'hui. Éditions APDCA, Antibes, pp. 1-17.
- Lévêque, F., 1987. Les gisements castelperoniens de Quinçay et de Saint-Césaire : quelques comparaisons préliminaires - stratigraphie et industries, Préhistoire de Poitou-Charentes. Problèmes actuels. Actes du 111e Congrès national des sociétés savantes. Éditions du CTHS, Poitiers, pp. 91-98.
- Lévêque, F., Vandermeersch, B., 1980. Découverte de restes humains dans un niveau castelperronien à Saint-Césaire (Charente-Maritime). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Série D) 291: 187-189.
- Levine, M.A., 1979. Archaeo-Zoological Analysis of Some Upper Pleistocene Horse Bone Assemblages in Western Europe. Thèse de doctorat, University of Cambridge.
- Lewis, S.G., Ashton, N., Jacobi, R., 2011. Testing human presence during the Last Interglacial (MIS 5e): a review of the british evidence, In: Ashton, N., Lewis, S.G., Stringer, C. (Eds.), The Ancient Human Occupation of Britain. Developments in Quaternary Sciences (14). Elsevier, pp. 125-163.
- Lhomme, V., David, F., Thiébaud, C., 2005. Les industries de la fin du Paléolithique moyen de la grotte du Bison à Arcy-sur-Cure (Yonne), In: Molines, N., Moncel, M.-H., Monnier, J.-L. (Eds.), Données récentes sur les modalités de peuplement et sur le cadre chronostratigraphique des industries du

- Paléolithique inférieur et moyen en Europe. BAR International Series 1364, Archaeopress, Oxford, pp. 479-495.
- Lindly, J., 1988. Hominid and Carnivore activity at Middle and Upper Paleolithic cave sites in eastern Spain. *Munibe* 40: 45-70.
- Lopez Quintana, J.C., Castanõs Ugarte, P., Guenaga Lizasu, A., 2004. La cueva de Atxagakoa (Forua): primeros indicios de ocupación humana en Urdaibai y biodiversidad faunística pleistocénica, IX Jornadas de Urdaibai sobre Desarrollo Sostenible. Patrimonio Cultural. UNESCO Etxea – Gobierno Vasco, Bilbao, pp. 101-106.
- Lopez Quintana, J.C., Castanõs Ugarte, P., Guenaga Lizasu, A., Murelaga, X., Areso, P., Uriz, A., 2005. La cueva de Atxagakoa (Forua, Bizkaia): ocupación humana y guarida de carnívoros durante el musteriense en Urdaibai. *Illunzar* 5: 11-24.
- Louguet-Lefebvre, S., 2005. Les mégaherbivores (Eléphantidés et Rhinocerotidés) au Paléolithique moyen en Europe du Nord-Ouest. BAR International Series 1451, Archaeopress, Oxford.
- Lovari, S., Herrero, J., Conroy, J., Maran, T., Giannatos, G., Stubbe, M., Aulagnier, S., Jdeidi, T., Masetti, M., Nader, I., 2008. *Cervus elaphus*. IUCN Red List of Threatened Species: accessible en ligne.
- Lundberg, J., McFarlane, D.A., 2007. Pleistocene depositional history in a periglacial terrane: A 500 ky record from Kents Cavern, Devon, United Kingdom. *Geosphere* 3 (4): 199.
- Lyman, R.L., 1987. On the analysis of vertebrate mortality profiles: sample size, mortality type, and hunting pressure. *American Antiquity* 52 (1): 125-142.
- Lyman, R.L., 2008. Quantitative paleozoology. Cambridge University Press, New York.
- Lyman, R.L., O'Brien, M.J., 1987. Plow-zone zooarchaeology: fragmentation and identifiability. *Journal of Field Archaeology* 14 (4): 493-498.
- léo 1: 36-46.
- Madelaine, S., 1991. Meyrals, Grotte de la Turq. Bilan scientifique SRA Aquitaine: 28.
- Madelaine, S., 1999. La Berbie (Castels, Dordogne). Rapport intermédiaire 1999 (Fouille programmée 1998-2000). SRA Aquitaine.
- Madelaine, S., 2001. Brantôme, Le Clos du Prieur. Bilan scientifique SRA Aquitaine: 18.
- Magniez, P., 2009. Taphonomic Study of the Middle and Upper Palaeolithic Large Mammal Assemblage from Tournal Cave (Bize-Minervois, France). *Journal of Taphonomy* 7 (2-3): 203-233.
- Magniez, P., 2010. Étude paléontologique des Artiodactyles de la grotte Tournal (Bize-Minervois, Aude, France). Étude taphonomique, archéozoologique et paléoécologique des grands mammifères dans leur cadre biostratigraphique et paléoenvironnemental. Thèse de doctorat, Université de Perpignan.
- Maillo-Fernandez, J., 2006. Archaic Aurignacian lithic technology in Cueva Morin (Cantabria, Spain), In: Bar-Yosef, O., Zilhão, J. (Eds.), Towards a definition of Aurignacian. *Trabalhos de Arqueologia* 45, Lisbonne, pp. 109-128.
- Makarieva, A.M., Gorshkov, V.G., Li, B.-L., 2004. Body size, energy consumption and allometric scaling: a new dimension in the diversity-stability debate. *Ecological Complexity* 1 (2): 139-175.
- Mallegni, F., 1992. Quelques restes humains immatures, des niveaux moustériens de la grotte du Fossellone (Monte Circeo, Italie) : Fossellone 3 (Olim Circeo IV). *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris* 4 (1): 21-32.
- Mallegni, F., Piperno, M., Segre, A., 1987. Human remains of Homo sapiens neanderthalensis from the Pleistocene deposit of Sants Croce Cave. *American Journal of Physical Anthropology* 72: 421-429.
- Mallol, C., Cabanes, D., Baena Preysler, J., 2010. Microstratigraphy and diagenesis at the upper Pleistocene site of Esquilleu Cave (Cantabria, Spain). *Quaternary International* 214 (1-2): 70-81.
- Mallye, J.-B., 2007. Les restes de Blaireau en contexte archéologique : Taphonomie, archéozoologie et éléments de discussion des séquences préhistoriques. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux 1.
- Mallye, J.-B., 2011. Badger (*Meles meles*) Remains Within Caves as an Analytical Tool to Test the Integrity of Stratified Sites: The Contribution of Unikoté Cave (Pyrénées-Atlantiques, France). *Journal of Taphonomy* 9 (1): 15-22.
- Malvesin-Fabre, G., 1948. Essai sur la faune Pléistocène de la Gironde. *Paléobiologie et Paléoclima-*

M

- MacPhee, R.D.E., Tikhonov, A.N., Mol, D., de Marliave, C., van der Plicht, H., Greenwood, A.D., Flemming, C., Agenbroad, L., 2002. Radiocarbon Chronologies and Extinction Dynamics of the Late Quaternary Mammalian Megafauna of the Taimyr Peninsula, Russian Federation. *Journal of Archaeological Science* 29 (9): 1017-1042.
- Madelaine, S., 1989. Contribution des anciennes fouilles à la connaissance des Ongulés et de leurs milieux durant le Würm récent en Dordogne. Pa-

- tique. Imprimerie E. Drouillard, Bordeaux.
- Mangano, G., sous presse. An exclusively hyena-collected bone assemblage in the Late Pleistocene of Sicily: taphonomy and stratigraphic context of the large mammal remains from San Teodoro Cave (North-Eastern Sicily, Italy). *Journal of Archaeological Science*: sous presse, accessible en ligne.
- Mangano, G., Bonfiglio, L., sous presse. First find of a partially articulated elephant skeleton from a Late Pleistocene hyena den in Sicily (San Teodoro Cave, North Eastern Sicily, Italy). *Quaternary International*: sous presse, accessible en ligne.
- Mannino, M.A., Di Salvo, R., Schimmenti, V., Di Patti, C., Incarbona, A., Sineo, L., Richards, M.P., sous presse. Upper Palaeolithic hunter-gatherer subsistence in Mediterranean coastal environments: an isotopic study of the diets of the earliest directly dated humans from Sicily. *Journal of Archaeological Science*: sous presse, accessible en ligne.
- Marchal, F., Monchot, H., Coussot, C., Desclaux, E., Deschamp, P., Thiébaud, C., Bahain, J.-J., Falguères, C., Dolo, J.-M., 2009. Neandertals paleoenvironment in Western Provence: The contribution of Les Auzières 2 (Méthamis, Vaucluse, France). *Comptes Rendus Palevol* 8 (5): 493-502.
- Marcy, J.-L., Auguste, P., Fontugne, M., Munaut, A.-V., Vliet-Lanoë, V., 1993. Le gisement moustérien d'Hénin-sur-Cojeul (Pas-de-Calais). *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 90 (4): 251-256.
- Marean, C.W., Assefa, Z., 1999. Zooarchaeological evidence for the faunal exploitation behavior of Neandertals and early modern humans. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 8 (1): 22-37.
- Marean, C.W., Kim, S.Y., 1998. Mousterian Large Mammal Remains from Kobeh Cave Behavioral Implications for Neanderthals and Early Modern Humans. *Current Anthropology* 39 (S1): S79-S114.
- Marean, C.W., Spencer, L.M., 1991. Impact of carnivore ravaging on zooarchaeological measures of element abundance. *American Antiquity*: 645-658.
- Mariezkurrena, K., 1979. Dataciones de radiocarbono existentes para la Prehistoria vasca. *Munibe* 31: 237-255.
- Marín Arroyo, A.B., Fosse, P., Vigne, J.D., 2009. Probable evidences of bone accumulation by Pleistocene bearded vulture at the archaeological site of El Mirón Cave (Spain). *Journal of Archaeological Science* 36 (2): 284-296.
- Maroto, J., 1993. La cueva de los Ermitons (Sales de Llierca, Girona): un yacimiento del Paleolítico Medio final. *Espacio, tiempo y forma. Serie I, Prehistoria y arqueología* (6): 13-30.
- Maroto, J., Soler, N., Fullola, J.M., 1996. Cultural change between middle and upper Palaeolithic in Catalonia, In: Carbonell, E., Vaquero, M. (Eds.), *The last neandertals, the first anatomically modern humans: A tale about the human diversity*. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, pp. 219-250.
- Maroto, J., Ortega, D., Sacchi, D., 2002. Le Moustérien tardif des Pyrénées méditerranéennes. *Préhistoires méditerranéennes 10-11*: 39-52.
- Marquet, J.-C., 1982. L'environnement du Paléolithique moyen dans le Sud-Ouest du bassin de Paris. *Quaternaire* 2 (3): 105-111.
- Marquet, J.-C., 1988. L'Homme de Néandertal et son environnement dans la moitié ouest de la France d'après les rongeurs, In: Otte, M. (Ed.), *L'Homme de Néandertal, vol. 2: L'Environnement. Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège* (29), Liège, pp. 105-110.
- Marquet, J.-C., 1993. Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs. *Les Cahiers de la Claise, Supplément 2*, Tours.
- Marquet, J.-C., Aubry, T., Byrne, N., Delpech, F., Desse, G., Macaire, J.-J., Prat, F., Rage, J.-C., Urban, B., Visset, L., 1997. Le Site préhistorique de La Roche-Cotard à Langeais (Indre-et-Loire). *Patrimoine Vivant en Claise Tourangelle*, Le Grand-Pressigny.
- Marquet, P.A., Navarrete, S.A., Castilla, J.C., 1995. Body size, population density, and the energetic equivalence rule. *Journal of Animal Ecology* 64 (3): 325-332.
- Marra, A.C., Villa, P., Beauval, C., Bonfiglio, L., Goldberg, P., 2004. Same predator, variable prey : taphonomy of two Upper Pleistocene hyena dens in Sicily and SW France. *Revue de Paléobiologie, Genève* 23 (2): 787-801.
- Marshall, F., Pilgram, T., 1993. NISP vs. MNI in quantification of body-part representation. *American Antiquity* 58 (2): 261-269.
- Martin, P.J., 1982. Digestive and grazing strategies of animals in the arctic steppe, In: Hopkins, D.M., Matthews, J.V., Schweger, C.E., Young, S.B. (Eds.), *Paleoecology of Beringia*. Academic Press, New York, pp. 259-266.
- Martínez, K., García, J., Chacón, M.G., Fernández-Laso, M.C., 2005. Le Paléolithique moyen de l'Abri Romaní. *Comportements écosociaux des groupes néandertaliens. L'Anthropologie* 109 (5): 815-839.
- Martinez Meyer, E., Townsend Peterson, A., Hargrove, W., 2004. Ecological niches as stable distri-

- butional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13 (4): 305-314.
- Maureille, B., 2006. Les Pradelles. Rapport de fouilles programmées triennales (2005-2007). Service Régional de l'Archéologie Poitou Charente.
- Maureille, B., 2010. Les Pradelles à Marillac-le-franc (Charente). Fouilles 2001-2007 : nouveaux résultats et synthèse, In: Buisson-Catil, J., Primault, J. (Eds.), *Préhistoire entre Vienne et Charente. Hommes et sociétés du Paléolithique*. Association des Publications Chauvinoises, Chauvigny, pp. 145-162.
- Maureille, B., Mann, A., Beauval, C., Bordes, J.-G., Bourguignon, L., Costamagno, S., Couchoud, I., Lacombe-Cuyaubère, F., Laroulandie, V., Marquet, J.-C., Meignen, L., Texier, J.-P., Vandermeersch, B., 2004. Le gisement moustérien des Pradelles (Marillac-le-Franc, Charente) : passé, présent, futur, In: Évin, J. (Ed.), *Un siècle de construction du discours scientifique en Préhistoire ; vol. III «...aux conceptions d'aujourd'hui»*. Mémoires de la Société Préhistorique Française, Paris, pp. 249-261.
- McBrearty, S., Brooks, A.S., 2000. The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior. *Journal of Human Evolution* 39 (5): 453-563.
- McDonald, J., 1981. North American bison: their classification and evolution. University of California Press, Berkeley.
- McFarlane, D.A., Ford, D., 1998. The age of the Kirkdale Cave palaeofauna. *Cave and Karst Science* 25 (1): 3-6.
- McFarlane, D.A., Lundberg, J., 2005. The 19th century excavation of Kent's Cavern, England. *Journal of Cave and Karst Studies* 67 (1): 39-47.
- McPherron, S.J.P., Dibble, H.L., 1999. The lithic assemblages of Pech de l'Azé IV (Dordogne, France). *Préhistoire Européenne* 15: 9-43.
- McPherron, S.J.P., Soressi, M., Dibble, H.L., 2001. Deux nouveaux programmes de recherche au Pech-de-l'Azé I et IV (Dordogne, France). *Préhistoire du Sud-Ouest* 8 (1): 11-30.
- Meagher, M., 1986. *Bison bison*. Mammalian species (266): 1-8.
- Meignen, L., 1993. L'abri des Canalettes : un habitat moustérien sur les grands Causses (Nant, Aveyron), fouilles 1980-1986. Éditions du CNRS, Paris.
- Meignen, L., Brugal, J.-P., 2001. Territorial exploitation, technical traditions and environment in a mid-altitude context: the Canalettes Rockshelter (Grands Causses, France), In: Conard, N.J. (Ed.), *Settlement dynamics of the Middle Paleolithic and Middle Stone Age*. Kerns Verlag, Tübingen, pp. 463-483.
- Mellars, P., 1996. The Neanderthal legacy: an archaeological perspective from Western Europe. Princeton University Press, Princeton.
- Mellars, P., 2004. Reindeer specialization in the early Upper Palaeolithic: the evidence from south west France. *Journal of Archaeological Science* 31 (5): 613-617.
- Mellars, P., 2006a. A new radiocarbon revolution and the dispersal of modern humans in Eurasia. *Nature* 439 (February): 931-935.
- Mellars, P., 2006b. Why did modern human populations disperse from Africa ca. 60,000 years ago? A new model. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (25): 9381-9386.
- Mellars, P., French, J.C., 2011. Tenfold Population Increase in Western Europe at the Neandertal-to-Modern Human Transition. *Science* 333 (6042): 623-627.
- Michel, A., 2010. L'Aurignacien récent (post-ancien) dans le Sud-Ouest de la France : variabilité des productions lithiques. Révision taphonomique et techno-économique des sites de Caminade-Est, l'abri Pataud, Roc-de-Combe, Le Flageolet I, La Ferrassie et Combemenu. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1.
- Michel, A., d'Errico, F., Lenoble, A., Vanhaeren, M., Ramirez Rozzi, F., Grootes, P., Renou, S., Rendu, W., Daulny, L., Verna, C., Roger, G., 2008. Nouvelles fouilles sur le site aurignacien Chez les Rois (Mouthiers-sur-Boëme, Charente), In: Jaubert, J., Bordes, J.-G., Ortega, I. (Eds.), *Les sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest de la France : nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes*. Mémoires de la Société Préhistorique Française (XLVII), Paris, pp. 289-299.
- Michel, P., 2004. La grotte d'Unikoté (Iholdy, Pyrénées Atlantiques, France) : une grotte-repaire d'hyènes des cavernes avec des indices de présence humaine dans des niveaux würmiens. *Revue de Paléobiologie*, Genève 23 (2): 741-760.
- Michel, P., 2005. Un repaire würmien d'hyènes des cavernes : La grotte d'Unikoté (Iholdy, Pyrénées-Atlantiques, France), In: Montes Barquin, R., Lasheras Corruçaga, J.A. (Eds.), *Neandertales Cantabricos, Estado De La Cuestion*. Museo de Altamira Monografías n°20, Santander, pp. 131-150.
- Millard, A., 2006a. Bayesian analysis of Pleistocene chronometric methods. *Archaeometry* 48 (2): 359-375.

- Millard, A., 2006b. Bayesian analysis of ESR dates, with application to Border Cave. *Quaternary Geochronology* 1 (2): 159-166.
- Miller, F., 1974. Biology of the Kaminuriak population of barren-ground caribou. Part 2: Dentition as an indicator of age and sex; composition and socialization of the population. *Canadian Wildlife Service*, vol. 31, Ottawa.
- Miller, F., Gunn, A., 2003. Catastrophic Die-Off of Peary Caribou on the Western Queen Elizabeth Islands, Canadian High Arctic. *Arctic* 56 (4): 381-390.
- Moles, V., Boutié, P., 2009. Contribution à la reconnaissance d'une microproduction au Paléolithique moyen : les industries de la grotte des Ramandils (Port-La Nouvelle, Aude, France). *L'Anthropologie* 113: 356-380.
- Moncel, M.-H., 2001. Le Moustérien de type Quina de la grotte du Figuier (Ardèche). Fouilles P. et A. Huchard et R. Gilles-Des occupations en grotte de courtes durées pour une exploitation locale de l'environnement? *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 98 (4): 593-614.
- Moncel, M.-H., 2005. Baume Flandin et Abri du Maras : deux exemples de débitage laminaire du début du Pléistocène supérieur dans la Vallée du Rhône (sud-est, France). *L'Anthropologie* 109 (3): 451-480.
- Moncel, M.-H., Brugal, J.-P., Prucca, A., Lhomme, G., 2008a. Mixed occupation during the Middle Palaeolithic: Case study of a small pit-cave-site of Les Pêcheurs (Ardèche, south-eastern France). *Journal of Anthropological Archaeology* 27 (3): 382-398.
- Moncel, M.-H., Crégut-Bonnouere, E., Daujeard, C., Lartigot, A.-S., Lebon, M., Puaud, S., Boulbes, N., Croizet, S., 2008b. Le site de la baume Flandin (commune d'Ornac-l'Aven) : nouvelles données sur ce gisement du Paléolithique moyen. *Comptes Rendus Palevol* 7 (5): 315-325.
- Montes, L., Utrilla, P., Hedges, R.E.M., 2001. Le passage Paléolithique Moyen - Paléolithique Supérieur dans la Vallée de l'Ebre (Espagne). Datations radiométriques des grottes de Pena Miel et Gabasa., In: Zilhão, J., Aubry, T., Faustino Carvalho, A. (Eds.), *Les premiers hommes modernes de la péninsule ibérique. Trabalhos de Arqueologia* 17, Lisbonne, pp. 87-102.
- Morgan, B.J., 2007. Group size, density and biomass of large mammals in the Réserve de Faune du Petit Loango, Gabon. *African Journal of Ecology* 45 (4): 508-518.
- Morin, E., 2004. Late Pleistocene population interaction in Western Europe and modern human origins: new insights based on the faunal remains from Saint-Césaire, Southwestern France. Thèse de doctorat, University of Michigan.
- Morin, E., 2008. Evidence for declines in human population densities during the early Upper Paleolithic in western Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (1): 48-53.
- Morin, E., Tsanova, T., Sirakov, N., Rendu, W., Mallye, J.-B., Lévêque, F., 2005. Bone refits in stratified deposits: testing the chronological grain at Saint-Césaire. *Journal of Archaeological Science* 32 (7): 1083-1098.
- Mourre, V., 2003. Discoïde ou pas discoïde ? Réflexions sur la pertinence des critères techniques définissant le débitage discoïde, In: Peresani, M. (Ed.), *Discoid lithic technology. Advances and implications. BAR International Series* 1120, Archaeopress, Oxford, pp. 1-18.
- Münzel, S., Conard, N., 2004. Change and continuity in subsistence during the Middle and Upper Palaeolithic in the Ach Valley of Swabia (south-west Germany). *International Journal of Osteoarchaeology* 14 (3-4): 225-243.
- Mussi, M., 2001. *Earliest Italy: an overview of the Italian Paleolithic and Mesolithic.* Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.

N

- Napoleone, G., Fumanal, M.P., Masini, F., Abbazzi, L., Cassoli, P.F., Tagliacozzo, A., Castelletti, L., Maspero, A., Gambassini, P., 1997. *Il Paleolitico di Castelcivita culture e ambiente.* Electa, Napoli.
- Nikolskiy, P.A., Sulerzhitsky, L.D., Pitulko, V.V., sous presse. Last straw versus Blitzkrieg overkill: Climate-driven changes in the Arctic Siberian mammoth population and the Late Pleistocene extinction problem. *Quaternary Science Reviews*: sous presse, accessible en ligne.
- Normand, C., de Beaune, S.A., Costamagno, S., Diot, M.-F., Henry-Gambier, D., Goutas, N., Laroulandie, V., Lenoble, A., O'Farrell, M., Rendu, W., Rios Garaizar, J., Schwab, C., Tarrino, A., Texier, J.-P., White, R., 2007. Nouvelles données sur la séquence aurignacienne de la grotte d'Isturitz (communes d'Isturitz et de Saint-Martin-d'Arberoue ; Pyrénées-Atlantiques), In: Évin, J. (Ed.), *Congrès du centenaire : Un siècle de construction du discours scientifique en Préhistoire. Vol. 3 « ... Aux conceptions d'aujourd'hui ».* Mémoires de la Société Préhistorique Française, Paris, pp. 277-293.

O

- O'Connor, A., 2000. Brixham cave and the antiquity of man: reassessing the archaeological and historical significance of a british cave site. *Lithic* 21: 20-28.
- Ogutu, J.O., Dublin, H.T., 2004. Spatial dynamics of lions and their prey along an environmental gradient. *African Journal of Ecology* 42 (1): 8-22.
- Olsen, S.J., 1960. Post-cranial skeletal characters of Bison and Bos. Peabody Museum, Cambridge (USA).
- Olsen, S.L., Shipman, P., 1988. Surface modification on bone: Trampling versus butchery. *Journal of Archaeological Science* 15 (5): 535-553.
- Olsson, F., Gaillard, M., Lemdahl, G., Greisman, A., Lanos, P., Marguerie, D., Marcoux, N., Skoglund, P., Wäglind, J., 2010. A continuous record of fire covering the last 10,500 calendar years from southern Sweden--The role of climate and human activities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 291 (1-2): 128-141.
- Onoratini, G., 2006. L'émergence de l'Homme moderne en zone nord-méditerranéenne. *Comptes Rendus Palevol* 5 (1-2): 193-202.
- Onoratini, G., Simon, P., Simone, S., 1999. Mise en évidence du Protoaurignacien à la grotte de l'Observatoire (Principauté de Monaco). *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco* 40: 43-56.
- Otte, M., 1979. Le Paléolithique supérieur ancien en Belgique. *Musées royaux d'Art et d'Histoire. Monographies d'Archéologie Nationale* 5, Bruxelles.
- Otte, M., 1994. Le magdalénien du trou de Chaleux : Hulsonniaux-Belgique. *Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège*.
- Otte, M., da Silva, A.C., 1996. Recherches préhistoriques à la grotte d'Escoural, Portugal. *Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège*.
- Otte, M., Straus, L., 1997. La Grotte du Bois Laiterie. *Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège*.
- Otte, M., Bonjean, D., Patou-Mathis, M., 2001. Contractions temporelles au Paléolithique de Sclayn : l'utilisation de différents paysages, In: Conard, N.J. (Ed.), *Settlement dynamics of the Middle Paleolithic and Middle Stone Age*. Kerns Verlag, Tübingen, pp. 267-291.
- Owen-Smith, N., Mills, M.G.L., 2008. Predator-prey size relationships in an African large-mammal food web. *Journal of Animal Ecology* 77 (1): 173-183.

P

- Pales, L., Lambert, C., 1981. Atlas ostéologique pour servir à l'identification des mammifères du Quaternaire. Éditions du CNRS, Paris.
- Paletta, C., 2005. L'évolution des comportements de subsistance des hommes du Moustérien au Solutrén dans la région Poitou-Charentes (France). Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.
- Palma Di Cesnola, A., Bietti, A., Galiberti, A., 1983. L'Épigravettien évolué et final dans les Pouilles. *Rivista di scienze preistoriche* 38: 267-300.
- Palombo, M.R., 2010. A scenario of human dispersal in the northwestern Mediterranean throughout the Early to Middle Pleistocene. *Quaternary International* 223-224: 179-194.
- Palombo, M.R., Mussi, M., 2006. Large mammal guilds at the time of the first human colonization of Europe: The case of the Italian Pleistocene record. *Quaternary International* 149 (1): 94-103.
- Park, S.-J., 2007. Systèmes de production lithique et circulation des matières premières au Paléolithique moyen récent et final. Une approche techno-économique à partir de l'étude des industries lithiques de La Quina (Charente). Thèse de doctorat, Université Paris X - Nanterre.
- Park, Y.-S., Lek, S., Scardi, M., Verdonschot, P.F.M., Jürgensen, S.E., 2006. Patterning exergy of benthic macroinvertebrate communities using self-organizing maps. *Ecological Modelling* 195 (1-2): 105-113.
- Patou, M., 1984. La faune de la galerie rive droite du Mas d'Azil (Ariège) : données paléoclimatiques et palééthnographiques. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 81 (10-12): 311-319.
- Patou, M., 1987. La grande faune de la Brèche de Genay (Côte-d'Or). *Fouilles de l'Abbé Joly. L'Anthropologie* 91 (1): 97-108.
- Patou-Mathis, M., 1994. Archéozoologie des niveaux moustériens et aurignaciens de la grotte Tournal à Bize (Aude). *Gallia* 36: 1-64.
- Pautret-Homerville, C., 2001. Étude de l'Hyène des cavernes (*Crocota crocota spelaea*) en Ardèche. Origine, évolution et extinction d'un carnivore Pléistocène. Mémoire de D.E.A., Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.
- Payne, S., 1972. On the interpretation of bone samples from archaeological sites. *Papers in economic prehistory*: 65-81.
- Pazonyi, P., 2004. Mammalian ecosystem dynamics in the Carpathian Basin during the last 27,000 years.

- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 212 (3-4): 295-314.
- Pelegrin, J., 1990. Observations technologiques sur quelques séries du Châtelperronien et du MTA B du Sud-Ouest de la France. Une hypothèse d'évolution, In: Farizy, C. (Ed.), Paléolithique moyen récent et Paléolithique supérieur ancien en Europe. APRAIF, Mémoires du Musée de Préhistoire d'Île-de-France, 3, Nemours, pp. 195-201.
- Pelegrin, J., 1995. Technologie lithique - Le Châtelperronien de Roc-de-Combe (Lot) et de La Côte (Dordogne). CNRS Éditions (Cahiers du Quaternaire, 20), Paris.
- Peresani, M., 2001. An overview of the Middle Paleolithic settlement system in North-Eastern Italy, In: Conard, N.J. (Ed.), Settlement dynamics of the Middle Palaeolithic and Middle Stone Age. Kerns Verlag, Tübingen, pp. 485-506.
- Peresani, M., 2008. A New Cultural Frontier for the Last Neanderthals: The Uluzzian in Northern Italy. *Current Anthropology* 49 (4): 725-731.
- Peros, M.C., Munoz, S.E., Gajewski, K., Viau, A.E., 2010. Prehistoric demography of North America inferred from radiocarbon data. *Journal of Archaeological Science* 37 (3): 656-664.
- Pesesse, D., 2008. Les premières sociétés gravettiennes : analyse comparée des systèmes lithiques de la fin de l'Aurignacien aux débuts du Gravettien. Thèse de doctorat, Université de Provence.
- Pettitt, P.B., Davies, W., Gamble, C.S., Richards, M.B., 2003. Palaeolithic radiocarbon chronology: quantifying our confidence beyond two half-lives. *Journal of Archaeological Science* 30 (12): 1685-1693.
- Peyrony, D., 1943. Combe-Capelle. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 40 (10): 243-257.
- Philippe, M., Mourer-Chauviré, C., Évin, J., 1980. Les gisements paléontologiques quaternaires des causses de Martel et de Gramat (Corrèze et Lot) : faunes et chronologie. *Nouvelles Archives du Museum d'Histoire Naturelle de Lyon* 18 suppl.: 57-67.
- Pickering, T.R., 2002. Reconsideration of criteria for differentiating faunal assemblages accumulated by hyenas and hominids. *International Journal of Osteoarchaeology* 12: 127-141.
- Pike-Tay, A., Cabrera Valdes, V., Bernaldo de Quiros, F., 1999. Seasonal variations of the Middle – Upper Paleolithic transition at El Castillo, Cueva Morín and El Pendo (Cantabria, Spain). *Journal of Human Evolution* 36: 283-317.
- Pillard, B., 1970. La faune de grands mammifères de la grotte moustérienne de l'Hortus (Valflaunès, Hérault): interprétations paléontologique et paléolithographique. Thèse de doctorat, Faculté des sciences de Paris.
- Pinto-Llona, A.C., Clark, G., Miller, A., Reed, K., 2009. Neanderthals and Cro-Magnons in northern Spain: ongoing work at the Sopena Rock-shelter (Asturias, Spain), In: Camps, M., Szmíd, C. (Eds.), *The Mediterranean from 50,000 to 25,000 BP: Turning Points and New Directions*. Oxbow books, Oxford, pp. 313-322.
- Pirson, S., Bonjean, D., di Modica, K., Toussaint, M., 2005. Révision des couches 4 de la grotte Scladina (comm. d'Andenne, Namur) et implications pour les restes néandertaliens: premier bilan. *Notae Praehistoricae* 25: 61-69.
- Pirson, S., Cattelain, P., El Zaatari, S., Flas, D., Letourneux, C., Miller, R., Olejniczak, A.J., Otte, M., Toussaint, M., 2009. Le Trou de l'Abîme à Couvin. Bilan des recherches de laboratoire avant la reprise de nouvelles fouilles en septembre 2009. *Notae Praehistoricae* 29: 59-75.
- Plumb, G.E., White, P., Coughenour, M.B., Wallen, R.L., 2009. Carrying capacity, migration, and dispersal in Yellowstone bison. *Biological Conservation* 142 (11): 2377-2387.
- Plumptre, A., Harris, S., 1995. Estimating the biomass of large mammalian herbivores in a tropical montane forest: a method of faecal counting that avoids assuming a 'steady state' system. *Journal of Applied Ecology* 32 (1): 111-120.
- Pokines, J.T., Kerbis Peterhans, J.C., 2007. Spotted hyena (*Crocuta crocuta*) den use and taphonomy in the Masai Mara National Reserve, Kenya. *Journal of Archaeological Science* 34 (11): 1914-1931.
- Polly, P.D., Eronen, J.T., 2011. Mammal associations in the Pleistocene of Britain: implications of ecological niche modelling and a method for reconstructing palaeoclimate, In: Ashton, N., Lewis, J.E., Stringer, C. (Eds.), *The Ancient human occupation of Britain*. *Developments in Quaternary Sciences* (14). Elsevier, pp. 279-304.
- Porraz, G., 2005. En marge du milieu alpin. Dynamiques de formation des ensembles lithiques et modes d'occupation des territoires au Paléolithique moyen. Thèse de doctorat, Université de Provence.
- Powell, A., Shennan, S., Thomas, M.G., 2009. Late Pleistocene Demography and the Appearance of Modern Human Behavior. *Science* 324 (5932): 1298-1301.
- Pradel, L., 1952. La grotte périgordienne et aurignacienne du Fontenioux, commune de Saint-Pierre-de-Maillé (Vienne). *Bulletin de la Société Préhisto-*

rique Française 49 (8): 413-432.

Prat, F., 1968. Recherches sur les équidés pléistocènes en France. Thèse de Doctorat d'État, Université de Bordeaux.

Prat, F., 1970-75. Quelques mammifères pléistocènes. Odontologie, ostéologie. Université Bordeaux 1, Institut du Quaternaire.

Primault, J., 2003. Exploitation et diffusion des silex de la région du Grand-Pressigny au Paléolithique. Thèse de doctorat, Université de Nanterre - Paris X.

Prince, G., Saos, T., Vezian, R., 2005. Le Portel Ouest, la fin des Néandertaliens ?, In: Tuffreau, A. (Ed.), Peuplements humains et variations environnementales au Quaternaire. BAR International Series 1352, Archaeopress, Oxford, pp. 117-126.

Prins, H.H.T., Fritz, H., 2008. Species Diversity of Browsing and Grazing Ungulates: Consequences for the Structure and Abundance of Secondary Production, In: Gordon, I.J., Prins, H.H.T. (Eds.), The Ecology of Browsing and Grazing. Springer, Berlin Heidelberg, pp. 179-200.

Putman, R., Watson, P., Langbein, J., 2011. Assessing deer densities and impacts at the appropriate level for management: a review of methodologies for use beyond the site scale. Mammal Review 41 (3): 197-219.

Q

Quam, R.M., Arsuaga, J.-L., Bermudez de Castro, J.-M., Diez, C.J., Carretero, M., Garcia, N., Ortega, A.I., 2001. Human remains from Valdegoba Cave (Huermece, Burgos, Spain). Journal of Human Evolution 41 (5): 385-435.

R

Rae, A.M., Ivanovich, M., Stephen Green, H., John Head, M., Kimber, R.W.L., 1987. A comparative dating study of bones from Little Hoyle Cave, South Wales, U.K. Journal of Archaeological Science 14 (3): 243-250.

Raia, P., Meloro, C., Barbera, C., 2007. Inconstancy in predator/prey ratios in Quaternary large mammal communities of Italy, with an appraisal of mechanisms. Quaternary Research 67: 255-263.

Ramade, F., 1994. Éléments d'écologie. Écologie fondamentale. Deuxième édition. Ediscience International, Paris.

Ramirez Rozzi, F., d'Errico, F., Vanhaeran, M., Grootes, P., Kerautret, B., Dujardin, V., 2009. Cutmarked

human remains bearing Neandertal features and modern human remains associated with the Aurignacian at Les Rois. Journal of Anthropological Sciences 87: 153-185.

Raposo, L., Cardoso, J., 1998. Las industrias líticas de la Gruta Nova de Columbeira (Bombarral, Portugal) en el contexto del Musteriense Final de la Peninsula Iberica. Trabajos de Prehistoria 55 (1): 39-62.

Rasson, O., 2009. La couche 8 d'Artenac : un seul niveau archéologique ? Apport des données spatiales. Mémoire de Master 2, Université Bordeaux 1.

Raynal, J.-P., Guadelli, J.-L., 1990. Milieux physiques et biologiques : quels changements entre 60 et 30000 ans à l'Ouest de l'Europe ?, In: Farizy, C. (Ed.), Paléolithique moyen et Paléolithique supérieur ancien en Europe. APRAIF, Mémoires du Musée de Préhistoire d'Île-de-France, 3, Nemours, pp. 53-61.

Raynal, J.-P., Guadelli, J.-L., Paquereau, M.M., Dugas, J.P., 1989. A propos de l'interstade würmien dans le massif central : le gisement de Theillat a Sanssat, Allier. L'Anthropologie 93 (1): 293-298.

Read, D.W., LeBlanc, S., 2003. Population growth, carrying capacity, and conflict. Current Anthropology 44 (1): 59-85.

Ready, E., 2010. Neandertal Foraging Adaptations in Southwestern France: Implications of Mousterian Faunal Remains at Gatzarria Cave. Master thesis, Trent University.

Redmann, R.E., 1982. Production and diversity in contemporary grasslands, In: Hopkins, D.M., Matthews, J.V., Schweger, C.E., Young, S.B. (Eds.), Paleocology of Beringia. Academic Press, New York, pp. 223-239.

Reher, C.A., 1974. Population study of the Casper Site bison, In: Frison, G.C. (Ed.), The Casper Site: a Hell Gap bison kill on the High Plains. Academic Press, New York, pp. 113-124.

Reimer, P., Baillie, M., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J., Blackwell, P., Bronk Ramsey, C., Buck, C., Burr, G., Edwards, R., 2009. IntCal09 and Marine09 radiocarbon age calibration curves, 0-50,000 years cal BP. Radiocarbon 51 (4): 1111-1150.

Renard, C., 2010. Les premières expressions du Solutréen dans le Sud-Ouest français : évolution techno-économique des équipements lithiques au cours du Dernier Maximum Glaciaire. BAR International Series 2070, John and Erica Hedges, Oxford.

Rendu, W., 2007. Planification des activités de subsistance au sein du territoire des derniers Moustériens. Cémentochronologie et approche archéo-

- zoologique de gisements du Paléolithique moyen (Pech-de-l'Azé I, La Quina, Muraun) et Paléolithique supérieur ancien (Isturitz). Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1.
- Rendu, W., 2010a. Hunting behavior and Neanderthal adaptability in the Late Pleistocene site of Pech-de-l'Azé I. *Journal of Archaeological Science* 37: 1798-1810.
- Rendu, W., 2010b. New excavation of the Mousterian site of La Chapelle-aux-Saints: Zooarchaeological implications, ICAZ, Paris.
- Rendu, W., Armand, D., 2009. Saisonnalité de prédation du Bison du gisement moustérien de la Quina (Gardes-le-Pontaroux, Charente), niveau 6c. Apport à la compréhension des comportements de subsistance. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 106 (4): 679-690.
- Rendu, W., Costamagno, S., Meignen, L., Soulier, M.-C., sous presse. Monospecific faunal spectra in Mousterian contexts: implications for social behavior. *Quaternary International*: sous presse, accessible en ligne.
- Renou, S., 2007. Les Comportements de Subsistance dans le Sud-Ouest de la France à l'Aurignacien : Bilan Bibliographique et Analyse Archéozoologique d'un Gisement Aurignacien, Les Rois (Mouthiers-sur-Boëme, Charente) Mémoire de Master 2, Université Bordeaux 1.
- Richards, M.P., Trinkaus, E., 2009. Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (38): 16034-16039.
- Richards, M.P., Taylor, G., Steele, T., McPherron, S.P., Soressi, M., Jaubert, J., Orschiedt, J., Mallye, J.B., Rendu, W., Hublin, J.J., 2008. Isotopic dietary analysis of a Neanderthal and associated fauna from the site of Jonzac (Charente-Maritime), France. *Journal of Human Evolution* 55 (1): 179-185.
- Richardson, P., 1980. Carnivore damage to antelope bones and its archaeological implications. *Palaentologia Africana* 23: 109-125.
- Richerson, P., Boyd, R., Bettinger, R., 2009. Cultural innovations and demographic change. *Human Biology* 81 (2-3): 211-235.
- Rigaud, J.-P., 1996. L'émergence du Paléolithique supérieur en Europe occidentale. Le rôle du Castelperronien, In: Bar Yosef, O., Cavallo-Sforza, L., March, R., Piperno, M. (Eds.), *The Lower and Middle Palaeolithic*. ABACO, Forlì, pp. 219-223.
- Rigaud, J.-P., Aitken, M., Andrieux, C., Beyries, S., Binford, L., 1988. La grotte Vaufréy à Cenac et Saint-Julien (Dordogne) - Paléoenvironnements, chronologie et activités humaines. *Mémoires de la Société Préhistorique Française*, Paris.
- Riquelme Cantal, J.A., Carrión, J.S., 2010. La Cueva de las Ventanas, Píñar (Granada): reconstrucción arqueológica de un cubil de hiena tardiglaciario en el sur de la Península ibérica, In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*. Zona arqueológica, Madrid, pp. 344-352.
- Rivals, F., Schulz, E., Kaiser, T.M., 2009. Late and middle Pleistocene ungulates dietary diversity in Western Europe indicate variations of Neanderthal paleoenvironments through time and space. *Quaternary Science Reviews* 28: 3388-3400.
- Robert, I., Vigne, J.D., 2002. The bearded vulture (*Gypaetus barbatus*) as an accumulator of archaeological bones. Late glacial assemblages and present-day reference data in Corsica (western Mediterranean). *Journal of Archaeological Science* 29 (7): 763-777.
- Rodriguez Vidal, J., Alvarez Garica, G., Caceres, L.M., Martínez Aguirre, A., Alcaraz, J.M., Lopez Saez, J.A., Riquelme Cantal, J.A., Recio Espejo, J.M., Nunez Granados, M.A., Rodrigo, J.M., Molina, J., Moreno, A.B., 2003. Registro sedimentario del cuaternario reciente en la cueva de La Sima, Sierra Norte de Sevilla. *Sociedad Española de espeleología y ciencias del karst (Boletín nº4 sedeck)*: 80-87.
- Rodriguez Vidal, J., Giles-Pacheco, F., Riquelme Cantal, J.A., 2010. El registro fósil de hienas en las cuevas de Gorham's y Vanguard (Gibraltar): contexto paleogeográfico, In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*. Zona arqueológica, Madrid, pp. 354-364.
- Rodriguez-Hidalgo, A.J., 2010. The scavenger or the scavenged ? *Journal of Taphonomy* (1): 75-76.
- Rodriguez-Hidalgo, A.J., Canals, A., Saladié, P., Carbonell, E., 2010. Los cubiles de *Crocota crocota* como contenedores de información paleoeconómica. El caso de la Sala de los Huesos, Cueva de Maltravieso (Cáceres), In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*. Zona arqueológica, Madrid, pp. 246-260.
- Roebroeks, W., 2008. Time for the Middle to Upper Paleolithic transition in Europe. *Journal of Human Evolution* 55 (5): 918-926.
- Rolland, N., Dibble, H.L., 1990. A new synthesis of Middle Paleolithic variability. *American Antiquity*

55 (3): 480-499.

- Rosell, J., Blasco, F., Rivals, F., Chacón, M.G., Menéndez, L., Morales, J.I., Rodríguez-Hidalgo, A.J., Cebrià, A., Carbonell, E., Serrat, D., 2010a. A stop along the way: the role of Neanderthal groups at level III of Teixoneres Cave (Moia, Barcelona, Spain). *Quaternaire* 21 (2): 139-154.
- Rosell, J., Blasco, F., Rivals, F., Cebrià, A., Ignacio Morales, J., Rodríguez, A., Serrat, D., Carbonell, E., 2010b. Las ocupaciones en la Cova de les Teixoneres (Moia, Barcelona): relaciones espaciales y grado de competencia entre hienas, osos y neandertales durante el Pleistoceno superior. In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica. Zona arqueológica, Madrid*, pp. 392-402.
- Rosell, J., Blasco, R., Fernandez-Laso, M.C., Vaquero, M., Carbonell, E., sous presse a. Connecting areas: Faunal refits as a diagnostic element to identify synchronicity in the Abric Romaní archaeological assemblages. *Quaternary International*: sous presse, accessible en ligne.
- Rosell, J., Cáceres, I., Blasco, R., Bennàsar, M., Bravo, P., Campeny, G., Esteban-Nadal, M., Fernandez-Laso, M.C., Gabucio, M.J., Huguet, R., Ibáñez, N., Martín, P., Rivals, F., Rodríguez-Hidalgo, A., Saladié, P., sous presse b. A zooarchaeological contribution to establish occupational patterns at Level J of Abric Romaní (Barcelona, Spain). *Quaternary International*: sous presse, accessible en ligne.
- Rouzaud, F., Soulier, M., Brugal, J.-P., Jaubert, J., 1990. L'igüe des Rameaux (Saint-Antonin-Noble-Val, Tarn-et-Garonne). Un nouveau gisement du Pléistocène moyen. *Premiers résultats. Paléo* 2: 89-106.
- Rozoy, J.G., 2001. Biomasse et démographie préhistorique. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 98 (1): 21-24.
- Rueda, J.M., 1987. La indústria òssia del Paleolític Superior de Serinyà: Reclau Viver i Bora Gran d'En Carreras. *Cypsela* VI: 229-236.
- Sacchi, D., 1990. Le Solutrén des Pyrénées méditerranéennes françaises et de leurs abords. *Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège* (42), Liège.
- Saint-Périer, R., 1920. La grotte des Harpons à Lespugue (Haute-Garonne). *L'Anthropologie* 30: 209-234.
- Saint-Périer, R., 1921. Les Grottes préhistoriques de Lespugue et de Montmaurin (Haute-Garonne). *Revue de Comminges* 2ème trimestre: 150-190.
- Sala, B., 1983. Variations climatiques et séquences chronologiques sur la base des variations des associations fauniques à grands mammifères. *Rivista di scienze preistoriche* 38 (1-2): 161-180.
- Saladié, P., Huguet, R., Díez, C., Rodríguez-Hidalgo, A., Carbonell, E., 2011. Taphonomic modifications produced by modern brown bears (*Ursus arctos*). *International Journal of Osteoarchaeology*: accessible en ligne.
- San Juan-Foucher, C., 2005. Aiguilles, sagaies et pendeloques : l'industrie solutréenne sur matière dure animale de l'abri des Harpons (Lespugue, Haute-Garonne). In: Dujardin, V. (Ed.), *Table ronde sur le paléolithique supérieur récent, Angoulême. Mémoires de la Société Préhistorique Française, Paris*, pp. 161-176.
- Sánchez Goñi, M.F., Eynaud, F., Turon, J., Shackleton, N., 1999. High resolution palynological record off the Iberian margin: direct land-sea correlation for the Last Interglacial complex. *Earth and Planetary Science Letters* 171 (1): 123-137.
- Sánchez Goñi, M.F., Landais, A., Fletcher, W.J., Naughton, F., Desprat, S., Duprat, J., 2008. Contrasting impacts of Dansgaard-Oeschger events over a western European latitudinal transect modulated by orbital parameters. *Quaternary Science Reviews* 27 (11-12): 1136-1151.
- Sánchez Goñi, M.F., Harrison, S.P., 2010. Millennial-scale climate variability and vegetation changes during the Last Glacial: Concepts and terminology. *Quaternary Science Reviews* 29 (21-22): 2823-2827.
- Sanguino Gonzalez, J., Montes Barquin, R., 2005. Nuevos datos para el conocimiento del Paleolítico Medio en el centro de la Región Cantábrica: La Cueva de Covalejos. In: Montes Barquin, R., Lascherras Corruchaga, J.A. (Eds.), *Neandertales Cantábricos, Estado De La Cuestión. Museo de Altamira Monografías nº20, Santander*, pp. 489-538.
- Sanzelle, S., Pilleyre, T., Montret, M., Faïn, J., Miallier, D., Camus, G., de Goër de Hervé, A., Defleur, A., 2000. Datation par thermoluminescence : étude d'une corrélation chronologique possible entre le maar de La Vestide-du-Pal et un niveau de téphra de La Baume-Moula-Guercy (Ardèche, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science* 330 (8): 541-546.
- Scandiuzzi, R., 2008. Les Tambourets : un gisement châtelperronien de plein air au seuil des Petites

S

- Pyrénées. Mémoire de Master, Université Toulouse II Le Mirail.
- Schick, K.D., 1986. Stone Age Sites in the Making: Experiments in the Formation and Transformation of Archaeological Occurrences. BAR International Series 314, Archaeopress, Oxford.
- Schiffer, M.B., 1983. Toward the Identification of Formation Processes. *American Antiquity* 48 (4): 675-706.
- Schmid, E., 1972. Atlas of animal bones: For prehistorians, archaeologists and Quaternary geologists. Elsevier, Amsterdam, Londres et New York.
- Schmider, B., 2002. L'Aurignacien de la grotte du Renne : les fouilles d'André Leroi-Gourhan à Arcy-sur-Cure, Yonne. Gallia Préhistoire supplément 34, Éditions CNRS, Paris.
- Schulting, R.J., Trinkaus, E., Higham, T., Hedges, R., Richards, M., Cardy, B., 2005. A Mid-Upper Palaeolithic human humerus from Eel Point, South Wales, UK. *Journal of Human Evolution* 48 (5): 493-505.
- Schwarcz, H.P., Buhay, W., Grün, R., Stiner, M.C., Kuhn, S., Miller, G.H., 1991. Absolute dating of sites in coastal Lazio. *Quaternaria Nova* 1: 51-67.
- Sekhr, A., 1998. Étude archéozoologique des niveaux aurignaciens (couches 14 à 6) et de la base des niveaux gravettiens (niveaux X à T4) de l'abri Pataud (Les Eyzies, Dordogne). Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.
- Semal, P., Rougier, H., Crevecoeur, I., Jungels, C., Flas, D., Hauzeur, A., Maureille, B., Germonpré, M., Bocherens, H., Pirson, S., 2009. New data on the late Neandertals: Direct dating of the Belgian Spy fossils. *American Journal of Physical Anthropology* 138 (4): 421-428.
- Sempéré, A.J., Sokolov, V.E., Danilkin, A.A., 1996. *Capreolus capreolus*. *Mammalian species* (538): 1-9.
- Sepulchre, P., Ramstein, G., Kageyama, M., Vanhaeren, M., Krinner, G., Sánchez-Gómez, M.-F., d'Errico, F., 2007. H4 abrupt event and late Neanderthal presence in Iberia. *Earth and Planetary Science Letters* 258 (1-2): 283-292.
- Shapiro, B., Drummond, A.J., Rambaut, A., Wilson, M.C., Matheus, P.E., Sher, A.V., Pybus, O.G., Gilbert, M.T.P., Barnes, I., Binladen, J., Willerslev, E., Hansen, A.J., Baryshnikov, G.F., Burns, J.A., Davydov, S., Driver, J.C., Froese, D.G., Harington, C.R., Keddie, G., Kosintsev, P., Kunz, M.L., Martin, L.D., Stephenson, R.O., Storer, J., Tedford, R., Zimov, S., Cooper, A., 2004. Rise and Fall of the Beringian Steppe Bison. *Science* 306 (5701): 1561-1565.
- Shorrocks, B., Simon, A.L., 2001. Competition, Interspecific, *Encyclopedia of Biodiversity*. Elsevier, New York, pp. 793-811.
- Silva, M., Downing, J.A., 1994. Allometric scaling of minimal mammal densities. *Conservation Biology* 8 (3): 732-743.
- Silva, M., Downing, J.A., 1995. The allometric scaling of density and body mass: a nonlinear relationship for terrestrial mammals. *American Naturalist* 145 (5): 704-727.
- Silva, M., Brown, J.H., Downing, J.A., 1997. Differences in population density and energy use between birds and mammals: a macroecological perspective. *Journal of Animal Ecology* 66 (3): 327-340.
- Silva, M., Brimacombe, M., Downing, J.A., 2001. Effects of body mass, climate, geography, and census area on population density of terrestrial mammals. *Global Ecology and Biogeography* 10 (5): 469-485.
- Simpson, E.H., 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163 (4148): 688.
- Slimak, L., 2007. Le Néronien et la structure historique du basculement du Paléolithique moyen au Paléolithique supérieur en France méditerranéenne. *Comptes Rendus Palevol* 6 (4): 301-309.
- Slimak, L., Lewis, J.E., Crégut-Bonnouère, E., Metz, L., Ollivier, V., André, P., Chrzavzez, J., Giraud, Y., Jeanne, M., Magnin, F., 2010. Le Grand Abri aux Puces, a Mousterian site from the Last Interglacial: paleogeography, paleoenvironment, and new excavation results. *Journal of Archaeological Science* 37 (11): 2747-2761.
- Slott-Moller, R., 1988. Contribution à l'étude paléontologique d'un gisement préhistorique : l'exemple du Roc de Marcamps (Gironde). Mémoire du Diplôme d'Études Supérieures de Sciences Naturelles, Université Bordeaux I.
- Slott-Moller, R., 1990. La faune, In: Jaubert, J., Lorblanchet, M., Laville, H., Slott-Moller, R., Turq, A., Brugal, J.-P. (Eds.), *Les chasseurs d'aurochs de La Borde: un site du Paléolithique moyen (Livernon, Lot)*. Documents d'Archéologie Française 27, Maison des Sciences de l'Homme, Paris, pp. 33-68.
- Smith, B.D., 1974. Predator-Prey Relationships in the Southeastern Ozarks - A.D. 1300. *Human Ecology* 2 (1): 31-43.
- Smith, F.A., Lyons, S.K., Ernest, S.K.M., Jones, K.E., Kaufman, D.M., Dayan, T., Marquet, P.A., Brown, J.H., Haskell, J.P., 2003. Body mass of late Quaternary mammals. *Ecology* 84 (12): 3403-3403.
- Sommer, R.S., Zachos, F.E., Street, M., Jöris, O., Skog, A., Benecke, N., 2008. Late Quaternary distribution dynamics and phylogeography of the red deer

- (*Cervus elaphus*) in Europe. *Quaternary Science Reviews* 27 (7-8): 714-733.
- Soressi, M., 2002. Le Moustérien de tradition acheuléenne du sud-ouest de la France. Discussion sur la signification du faciès à partir de l'étude comparée de quatre sites: Pech-de-l'Azé I, Le Moustier, La Rochette et la Grotte XVI. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1.
- Soressi, M., 2004. From the Mousterian of Acheulean Tradition Type A to Type B: A Change in Technical Tradition, Raw Material, Talsk, or Settlement Dynamics?, In: Conard, N.J. (Ed.), *Settlement Dynamics of the Middle Paleolithic and Middle Stone Age*. Kerns Verlag, Tübingen, pp. 343-366.
- Soressi, M., Jones, H.L., Rink, W.J., Maureille, B., Tillier, A.-M., 2007. The Pech-de-l'Azé I Neandertal child: ESR, uranium-series, and AMS ¹⁴C dating of its MTA type B context. *Journal of Human Evolution* 52 (4): 455-466.
- Soressi, M., Rendu, W., Texier, J.-P., Claud, É., Daulny, L., d'Errico, F., Laroulandie, V., Maureille, B., Niclot, M., Schwartz, S., Tillier, A.-M., 2008. Pech de l'Azé I (Dordogne, France) : nouveau regard sur un gisement moustérien de tradition acheuléenne connu depuis le XIXe siècle, In: Jaubert, J., Bordes, J.-G., Ortega, I. (Eds.), *Les sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest de la France : nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes*. Mémoires de la Société Préhistorique Française (XLVII), Paris, pp. 95-132.
- Soressi, M., Roussel, M., Rendu, W., Primault, J., Rigaud, S., Texier, J.P., Richter, D., Talamo, S., Ploquin, F., Larmignat, B., 2010. Les Cottés (Vienne). Nouveaux travaux sur l'un des gisements de référence pour la transition Paléolithique moyen/supérieur, In: Buisson-Catil, J., Primault, J. (Eds.), *Préhistoire entre Vienne et Charente - Hommes et sociétés du Paléolithique*. Association des Publications Chauvinoises, Chauvigny, pp. 221-234.
- Soulier, M.-C., 2007. Étude archéozoologique du carcé M16 de la couche II du gisement moustérien du Roc de Marsal (Dordogne). Mémoire de Master 1, Université Toulouse II Le Mirail.
- Soulier, M.-C., 2008. Étude des dents de Renne du gisement des Pradelles (Charente, France) : revue critique des méthodes d'estimation d'âge dentaire, saisonnalité et profils de mortalité. Mémoire de Master 2, Université Toulouse II Le Mirail.
- Soulier, M.-C., Mallye, J.-B., sous presse. Hominid Subsistence Strategies In The South-West Of France: A New Look At The Early Upper Palaeolithic Faunal Material From Roc-De-Combe (Lot, France). *Quaternary International*: sous presse, accessible en ligne.
- Soulier, M.-C., Goutas, N., Normand, C., Legrand, A., White, R., sous presse. L'exploitation des ressources animales dans l'Aurignacien archaïque de la grotte d'Isturitz (Pyrénées-Atlantiques, France) : regards croisés de l'archéozoologue et du technologue, Actes du XXVIIe Congrès préhistorique de France, Bordeaux - Les Eyzies. Mémoires de la Société Préhistorique Française, Paris.
- Speth, J.D., 2004. News flash: negative evidence convicts Neanderthals of gross mental incompetence. *World Archaeology* 36 (4): 519-526.
- Spiess, A.E., 1979. Reindeer and caribou hunters : an archaeological study. *Studies in Archaeology*, Academic Press, New York.
- Stanford, C.B., 1996. The hunting ecology of wild chimpanzees: implications for the evolutionary ecology of Pliocene hominids. *American Anthropologist* 98 (1): 96-113.
- Steele, J., 2010. Radiocarbon dates as data: quantitative strategies for estimating colonization front speeds and event densities. *Journal of Archaeological Science* 37 (8): 2017-2030.
- Steele, T.E., Weaver, T.D., 2002. The Modified Triangular Graph: A Refined Method for Comparing Mortality Profiles in Archaeological Samples. *Journal of Archaeological Science* 29 (3): 317-322.
- Steier, P., Rom, W., Puchegger, S., 2001. New Methods and Critical Aspects in Bayesian Mathematics for ¹⁴C Calibration. *Radiocarbon* 43 (2): 373-380.
- Steno, N., 1669. *De solido intra solidum naturaliter contento dissertationis prodromus*, Florence, Maar, pp. 181-227.
- Stevens, R.E., Germonpré, M., Petrie, C.A., O'Connell, T.C., 2009. Palaeoenvironmental and chronological investigations of the Magdalenian sites of Goyet Cave and Trou de Chaleux (Belgium), via stable isotope and radiocarbon analyses of horse skeletal remains. *Journal of Archaeological Science* 36 (3): 653-662.
- Stewart, J.R., 2004. Neanderthal-modern human competition? A comparison between the mammals associated with Middle and Upper Palaeolithic industries in Europe during OIS 3. *International Journal of Osteoarchaeology* 14 (3-4): 178-189.
- Stewart, J.R., 2005. The ecology and adaptation of Neanderthals during the non-analogue environment of Oxygen Isotope Stage 3. *Quaternary International* 137 (1): 35-46.
- Stewart, J.R., Lister, A.M., 2001. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (11): 608-613.

- Stewart, K., Bowyer, R., Kie, J., Dick, B., Ruess, R., 2009. Population density of North American elk: effects on plant diversity. *Oecologia* 161 (2): 303-312.
- Stiner, M.C., 1990. The use of mortality patterns in archaeological studies of hominid predatory adaptations. *Journal of Anthropological Archaeology* 9 (4): 305-351.
- Stiner, M.C., 1992. Overlapping Species «Choice» by Italian Upper Pleistocene Predators. *Current Anthropology* 33 (4): 433-451.
- Stiner, M.C., 1994. Honor among thieves: a zooarchaeological study of Neandertal ecology. Princeton University Press, Princeton.
- Stiner, M.C., 2001. Thirty years on the «Broad Spectrum Revolution» and paleolithic demography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98 (13): 6993-6996.
- Stiner, M.C., 2002. Carnivory, Coevolution, and the Geographic Spread of the Genus *Homo*. *Journal of Archaeological Research* 10 (1): 1-63.
- Stiner, M.C., 2004. Comparative ecology and taphonomy of spotted hyenas, humans, and wolves in Pleistocene Italy. *Revue de Paléobiologie, Genève* 23 (2): 771-785.
- Stiner, M.C., 2005. The faunas of Hayonim Cave (Israel): a 200,000-year record of Paleolithic diet, demography, and society. Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University Publications Department, Cambridge.
- Stiner, M.C., Kuhn, S.L., 2006. Changes in the connectedness and resilience of Paleolithic societies in Mediterranean ecosystems. *Human Ecology* 34 (5): 693-712.
- Stiner, M.C., Munro, N.D., Surovell, T.A., Tchernov, E., Bar-Yosef, O., 1999. Paleolithic population growth pulses evidenced by small animal exploitation. *Science* 283 (5399): 190-194.
- Stiner, M.C., Beaver, J.E., Munro, N.D., Surovell, T.A., 2008. Modeling Paleolithic Predator-Prey Dynamics and the Effects of Hunting Pressure on Prey 'Choice', In: Bocquet-Appel, J.P. (Ed.), *Recent Advances in Palaeodemography*. Springer, New York, pp. 143-178.
- Straus, L.G., 1981. On the habitat and diet of *Cervus elaphus*. *Munibe* 33: 175-182.
- Straus, L.G., 1982. Carnivores and cave sites in Cantabrian Spain. *Journal of Anthropological Research* 38: 75-96.
- Straus, L.G., sous presse. The emergence of modern-like forager capacities & behaviors in Africa & Europe: Abrupt or gradual, biological or demographic? *Quaternary International: sous presse*, accessible en ligne.
- Streit, L., 2004. Essai de détermination faunique d'un site du Pléistocène récent : Cassenade (Dordogne). Rapport de stage de Master 1, Université Bordeaux I.
- Stringer, C.B., 2002. Modern human origins: progress and prospects. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 357 (1420): 563-579.
- Stringer, C.B., 2006. *Homo britannicus*. Penguin Books Ltd., London.
- Stringer, C.B., Andrews, P., 1988. Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans. *Science* 239 (4845): 1263.
- Stringer, C.B., Finlayson, J.C., Barton, R.N.E., Fernandez Jalvo, Y., Caceres Sanchez, I., Sabin, R.C., Rhodes, E.J., Currant, A.P., Rodriguez Vidal, J., Giles-Pacheco, F., Riquelme-Cantal, J.A., 2008. Neanderthal exploitation of marine mammals in Gibraltar. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (38): 14319-14324.
- Stuart, A.J., 1982. *Pleistocene vertebrates in the British Isles*. Longman, London, New York.
- Stuart, A.J., Lister, A.M., 2007. Patterns of Late Quaternary megafaunal extinctions in Europe and northern Asia. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 259: 287-297.
- Suire, C., 1969. Contribution à l'étude du genre *Canis* d'après les vestiges recueillis dans quelques gisements pléistocènes du Sud-Ouest de la France. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1.
- Surovell, T.A., Brantingham, P.J., 2007. A note on the use of temporal frequency distributions in studies of prehistoric demography. *Journal of Archaeological Science* 34: 1868-1877.
- Surovell, T.A., Byrd Finley, J., Smith, G.M., Brantingham, P.J., Kelly, R., 2009. Correcting temporal frequency distributions for taphonomic bias. *Journal of Archaeological Science* 36 (8): 1715-1724.
- Sutcliffe, A.J., 1970. Spotted hyaena: crusher, gnawer, digester and collector of bones. *Nature* 227 (5263): 1110-1113.
- Szmidt, C.C., Normand, C., Burr, G.S., Hodgins, G.W.L., LaMotta, S., 2010. AMS ¹⁴C dating the Protoaurignacian/Early Aurignacian of Isturitz, France. Implications for Neanderthal-modern human interaction and the timing of technical and cultural innovations in Europe. *Journal of Archaeological Science* 37 (4): 758-768.

T

- Taper, M., Meagher, M., Jerde, C., 2000. The phenology of space: spatial aspects of bison density dependence in Yellowstone National Park. Final Report. US Geological Survey Biological Resources Division Contract.
- Tavoso, A., 1987. Le remplissage de la grotte Tournal à Bize-Minervois (Aude). *Cypsela* VI: 23-35.
- Taylor, R.E., Aitken, M.J., 1997. *Chronometric dating in Archaeology*. Plenum Press, New York.
- Testu, A., 2006. Étude paléontologique et biostratigraphique des *Felidae* et *Hyaenidae* pléistocènes de l'Europe méditerranéenne. Thèse de Doctorat, Université de Perpignan.
- Texier, J.-P., 2000. À propos des processus de formation des sites préhistoriques. *Paléo* 12: 379-386.
- Texier, J.-P., 2006. Nouvelle lecture géologique du site paléolithique du Pech-de-l'Azé II (Dordogne, France). *Paléo* 18: 217-236.
- Texier, J.-P., 2009. Histoire géologique de sites préhistoriques classiques du Périgord : une vision actualisée. Éditions CTHS, Documents Préhistoriques, Paris.
- Teyssandier, N., 2006. Questioning the first Aurignacian: mono or multi cultural phenomenon during the formation of the Upper Paleolithic in the central Europe and the Balkans. *L'Anthropologie* 44 (1): 9-29.
- Teyssandier, N., 2007. En route vers l'Ouest - Les débuts de l'Aurignacien en Europe. BAR International Series 1638, Archaeopress, Oxford.
- Teyssandier, N., 2008. Revolution or Evolution: the emergence of the Upper Paleolithic in Europe. *World Archaeology* 40 (4): 493-519.
- Teyssandier, N., Bon, F., Bordes, J.-G., 2010. Some Thoughts on the Appearance of the Aurignacian in Europe. *Journal of Anthropological Research* 66 (2): 209-229.
- Thackeray, J.F., Reynolds, S., 1997. Variability in Plio-Pleistocene climates, habitats, and ungulate biomass in southern Africa. *South African journal of science* 93: 171-171.
- Théry-Parisot, I., Renault-Miskovsky, J., Girard, M., Brugal, J.-P., Kervazo, B., 2008. Étude paléobotanique des dépôts du Pléistocène supérieur de la grotte de Coudoulous II (Tour-de-faure, Lot, France). *Quaternaire* 19 (3): 205-216.
- Thiébaud, C., 2005. Le Moustérien à denticulés : variabilité ou diversité techno-économique ? Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille I.
- Thiébaud, C., 2007. Le Moustérien à denticulés des années cinquante à nos jours : définition et caractérisation. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 104 (3): 461-482.
- Tissoux, H., Falgueres, C., Bahain, J.J., Rosell, J., Cebrià, A., Carbonell, E., Serrat, D., 2006. Datation par les séries de l'Uranium des occupations moustériennes de la grotte de Teixoneres (Moia, Province de Barcelone, Espagne). *Quaternaire* 17 (1): 27-33.
- Tournepiche, J.-F., 1996. Les grands mammifères pléistocènes de Poitou-Charente. *Paléo* 8: 109-141.
- Tournepiche, J.-F., 2004. Grotte de la Chauverie (Ronsenac, Charente). Rapport de sondage. SRA Poitou-Charentes.
- Tournepiche, J.-F., 2009. La faune de Fontéchevade (couche E), In: Chase, P.G., Debénath, A., Dibble, H.L., McPherron, S.P. (Eds.), *The Cave of Fontéchevade: Recent Excavations and their Paleoanthropological Implications*. Cambridge University Press, New York, pp. 139-153.
- Tournepiche, J.-F., Couture, C., 1999. The hyena den of Rochelot cave (Charente, France), In: Gaudzinski, S., Turner, E. (Eds.), *The role of early humans in the accumulation of european lower and middle palaeolithic bone assemblages*. Monographie des Römisch-Germanischen Zentralmuseums 42, pp. 89-101.
- Tournepiche, J.-F., Ferrier, C., 2004. Grotte de la Chauverie (Ronsenac, Charente). Rapport de fouille 2004. SRA Poitou-Charentes.
- Tournepiche, J.-F., Michel, P., Ferrier, C., 1995. Rapport sur les fouilles effectuées au Trou du Cluzeau (Charente, campagne 1995). SRA Poitou-Charentes.
- Tournepiche, J.-F., Couture, C., Guadelli, J.-L., Michel, P., 1996. Les restes néandertaliens du repaire d'hyènes de la grotte de Rochelot (Saint-Amande-Bonnieure, Charente). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* tome 322 (série IIa): 429-435.
- Tournepiche, J.-F., El Albani, A., Delagnes, A., Ferrier, C., Park, S.J., 2005. Grotte de la Chauverie (Ronsenac, Charente). Rapport de fouille 2005. SRA Poitou-Charentes.
- Toussaint, M., 2006. 1997-2005 research in the caves of Goyet (Gesves, province of Namur, Belgium), In: Demarsin, B., Otte, M. (Eds.), *Neanderthals in Europe. Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège* (117), Liège, pp. 115-134.
- Toussaint, M., Olejniczak, A.J., El Zaatari, S., Cattelain, P., Flas, D., Letourneux, C., Pirson, S., 2010. The

Neandertal lower right deciduous second molar from Trou de l'Abîme at Couvin, Belgium. *Journal of Human Evolution* 58 (1): 56-67.

Tratman, E.K., Donovan, D.T., Campbell, J.B., 1971. The hyaena den (Wookey Hole), Mendip Hills, Somerset. *Proceedings of the University of Bristol Spelaeological Society* 12 (3): 245-279.

Trinkaus, E., 1986. The Neandertals and modern human origins. *Annual Review of Anthropology* 15: 193-218.

Trinkaus, E., 2007. European early modern humans and the fate of the Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (18): 7367.

Trinkaus, E., 2011. Late Pleistocene adult mortality patterns and modern human establishment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (4): 1-5.

Trinkaus, E., Moldovan, O., Milota, S., Bîlgăr, A., Sarcina, L., Athreya, S., Bailey, S.E., Rodrigo, R., Mircea, G., Higham, T., Ramsey, C.B., van der Plicht, J., 2003. An early modern human from the Peștera cu Oase, Romania. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100 (20): 11231-11236.

Trinkel, M., Fleischmann, P.H., Steindorfer, A.F., Kastberger, G., 2004. Spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) follow migratory prey. Seasonal expansion of a clan territory in Etosha, Namibia. *Journal of Zoology* 264 (2): 125-133.

Turner, A., 1981. Aspects of the palaeoecology of large predators, including Man, during the British upper Pleistocene, with particular emphasis on predator-prey relationships. Doctor of Philosophy, University of Sheffield.

Turq, A., 1988. Le Moustérien de type Quina du Roc de Marsal à Campagne (Dordogne): contexte stratigraphique, analyse lithologique et technologique. *Documents d'Archéologie Périgourdine (A.D.R.A.P.)* 3: 5-30.

Turq, A., Guadelli, J.-L., Quintard, A., 1999. À propos de deux sites d'habitat moustérien de type Quina à exploitation du bison : l'exemple du Mas-Viel et de Sous-les-Vignes, In: Brugal, J.-P., David, F., Enloe, J.G., Jaubert, J. (Eds.), *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des hommes du Paléolithique aux Paléoindiens des grandes plaines*. Éditions APDCA, Antibes, pp. 143-158.

Turq, A., Dibble, H.L., Faivre, J.-P., Goldberg, P., McPherron, S.P., Sandgathe, D., 2008. Le Moustérien du Périgord Noir : quoi de neuf ?, In: Jaubert, J., Bordes, J.-G., Ortega, I. (Eds.), *Les sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest de la France : nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes*. Mémoires de la Société Pré-

historique Française (XLVII), Paris, pp. 83-93.

U

Ulrix-Closset, M., 1975. Le Paléolithique moyen dans le Bassin mosan en Belgique. Éditions Universa, Wetteren.

Utrilla, P., 2002. El Paleolítico en el Valle Medio del Ebro: una «Revista de Prensa» en el cambio de milenio. *SPAL* 9: 81-109.

Utrilla, P., Montes, L., Blasco, F., Torres, T., Eugenio Ortiz, J., 2010. La cueva de Gabasa revisada 15 años después: un cubil para las hienas y un cazadero para los Neandertales, In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*. Zona arqueológica, Madrid, pp. 376-390.

V

Valensi, P., 2009. Évolution des peuplements de grands mammifères en Europe méditerranéenne occidentale durant le Pléistocène moyen et supérieur. Un exemple régional : Les Alpes du sud françaises et italiennes. *Quaternaire* 20 (4): 551-567.

Valensi, P., Psathi, E., 2004. Faunal Exploitation during the Middle Palaeolithic in south-eastern France and north-western Italy. *International Journal of Osteoarchaeology* 14 (3-4): 256-272.

Valente, M.J., 2004. Humans and Carnivores in the Early Upper Paleolithic in Portugal: Data from Pego do Diabo Cave. *Revue de Paléobiologie, Genève* 23 (2): 611-625.

Valet, J.-P., Valladas, H., 2010. The Laschamp-Mono lake geomagnetic events and the extinction of Neanderthal: a causal link or a coincidence? *Quaternary Science Reviews* 29 (27-28): 3887-3893.

Valladas, H., Chadelle, J.-P., Geneste, J.-M., Joron, J.L., Meignen, L., Texier, J.P., 1987. Datation par la thermoluminescence de gisements moustériens du sud de la France. *L'Anthropologie* 91 (1): 211-226.

Valladas, H., Mercier, N., Joron, J.L., McPherron, S.P., Dibble, H.L., Lenoir, M., 2003. TL dates for the Middle Paleolithic site of Combe-Capelle Bas, France. *Journal of Archaeological Science* 30 (11): 1443-1450.

van Andel, T.H., Davies, W.D., 2003. Neanderthals and Modern Humans in the European Landscape of the Last Glaciation. *Archaeological Results of the Stage 3 Project*. McDonald Institute for Archaeological Research Monographs, Cambridge.

- van der Made, J., 2011. Biogeography and climatic change as a context to human dispersal out of Africa and within Eurasia. *Quaternary Science Reviews* 30 (11-12): 1353-1367.
- Varela, S., Lobo, J.M., Rodríguez, J., Made, J., 2010. ¿Las extinciones de herbívoros a finales del Pleistoceno están relacionadas con la desaparición de las hienas manchadas ?, In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*. Zona arqueológica, Madrid, pp. 76-89.
- Vega Toscano, G., Raposo, L., Santonja, M., 1999. Environments and Settlement in the Middle Paleolithic of the Iberian Peninsula, In: Roebroeks, W., Gamble, C. (Eds.), *The Middle Palaeolithic occupation of Europe*. Leiden University Press, Leiden, pp. 23-47.
- Vercoutère, C., 2004. Utilisation de l'animal comme ressource de matières premières non-alimentaires: industrie osseuse et parure, exemple de l'abri Pataud (Dordogne, France). Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.
- Vercoutère, C., 2009. Animal exploitation: between technique and subsistence, In: Fontana, L., Chauvière, F.-X., Bridault, A. (Eds.), *In Search of Total Animal Exploitation. Case studies from the Upper Palaeolithic and Mesolithic*. BAR International Series 2040, John and Erica Hedges, Oxford, pp. 33-44.
- Vercoutère, C., San Juan-Foucher, C., Foucher, P., 2006. Human modifications on cave bear bones from the Gargas cave (Hautes-Pyrénées, France). *Scientific Annals, School of Geology Aristotle University of Thessaloniki (AUTH) Special volume* 98: 257-261.
- Vereshchagin, N.K., Baryshnikov, G., 1982. Paleoecology of the mammoth fauna in the Eurasian arctic, In: Hopkins, D.M., Matthews, J.V., Schweger, C.E., Young, S.B. (Eds.), *Paleoecology of Beringia*. Academic Press, New York, pp. 267-279.
- Vermeersch, P.M., 2005. European population changes during Marine Isotope Stages 2 and 3. *Quaternary International* 137 (1): 77-85.
- Vernet, J.-L., Mercier, N., Bazile, F., Brugal, J.-P., 2008. Travertins et terrasses de la moyenne vallée du Tarn à Millau (Sud du Massif Central, Aveyron, France) : datations OSL, contribution à la chronologie et aux paléoenvironnements. *Quaternaire* 19 (1): 3-10.
- Verpoorte, A., 2009. Limiting factors on early modern human dispersals: The human biogeography of late Pleniglacial Europe. *Quaternary International* 201 (1-2): 77-85.
- Vieilleveigne, E., Bourguignon, L., Ortega, L., Guibert, P., 2008. Analyse croisée des données chronologiques et des industries lithiques dans le grand Sud-ouest de la France (OIS 10-3). *Paléo* (20): 145-165.
- Villa, P., 1976. Sols et niveaux d'habitat du Paléolithique inférieur en Europe et au Proche Orient. *Quaternaria* 19: 107-134.
- Villa, P., 1982. Conjoinable Pieces and Site Formation Processes. *American Antiquity* 47 (2): 276-290.
- Villa, P., 2004. Taphonomy and stratigraphy in European prehistory. *Before Farming* 1: 1-20.
- Villa, P., Courtin, J., 1983. The interpretation of stratified sites: A view from underground. *Journal of Archaeological Science* 10 (3): 267-281.
- Villa, P., Mahieu, E., 1991. Breakage patterns of human long bones. *Journal of Human Evolution* 21 (1): 27-48.
- Villa, P., Soressi, M., 2000. Stone tools in carnivore sites : the case of Bois Roche. *Journal of Anthropological Research* 56 (2): 187-215.
- Villa, P., Castel, J.-C., Beauval, C., Bourdillat, V., Goldberg, P., 2004. Human and carnivore sites in the European Middle and Upper Paleolithic: similarities and differences in bone modification and fragmentation. *Revue de Paléobiologie, Genève* 23 (2): 705-730.
- Villa, P., Sánchez Goñi, M.F., Bescós, G.C., Grün, R., Ajas, A., García Pimienta, J.C., Lees, W., 2010. The archaeology and paleoenvironment of an Upper Pleistocene hyena den: An integrated approach. *Journal of Archaeological Science* 37 (5): 919-935.
- Villaverde, V., 1984. La Cova Negra de Xativa y el Musteriense de la region central del Mediterraneo espanol. *Servicio de investigacion prehistorica, Serie de trabajos varios n°79*, Valencia.
- Vivent, D., 1988. Analyses polliniques de coprolithes d'hyènes provenant des gisements suivant : Saint-Hyppolythe (Puy-de-Dome), Châtelperon (Allier), La Chaise de Vouthon (Charente), Cenac (Gironde), Camiac (Gironde), Bourdette (Lot-et-Garonne). *Mémoire de DEA, Université Bordeaux* 1.
- Voelker, A.H.L., 2002. Global distribution of centennial-scale records for Marine Isotope Stage (MIS) 3: a database. *Quaternary Science Reviews* 21 (10): 1185-1212.

W

- Waelbroeck, C., Labeyrie, L., Michel, E., Duplessy, J.C., McManus, J.F., Lambeck, K., Balbon, E., Labracherie, M., 2002. Sea-level and deep water temperature changes derived from benthic foraminifera isotopic records. *Quaternary Science Reviews* 21 (1-3): 295-305.
- Walker, M.J., Gibert, J., Lopez, M.V., Lombardi, A.V., Pérez-Pérez, A., Zapata, J., Ortega, J., Higham, T., Pike, A., Schwenninger, J.-L., Zilhão, J., Trinkaus, E., 2008. Late Neandertals in Southeastern Iberia: Sima de las Palomas del Cabezo Gordo, Murcia, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (52): 20631-20636.
- Waltert, M.J., Meyer, B., Kiffner, C., 2009. Habitat availability, hunting or poaching: what affects distribution and density of large mammals in western Tanzanian woodlands? *African Journal of Ecology* 47 (4): 737-746.
- Watté, J.-P., 2008. Mobilier osseux et gravures sur os de la Crozo Bastido ou Grotte bâtie, commune de Saint-Sozy (Lot). *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 105 (2): 291-298.
- Watts, H.E., Holekamp, K.E., 2008. Interspecific competition influences reproduction in spotted hyenas. *Journal of Zoology* 276 (4): 402-410.
- Weaver, T.D., Boyko, R.H., Steele, T.E., 2011. Cross-platform program for likelihood-based statistical comparisons of mortality profiles on a triangular graph. *Journal of Archaeological Science* 38 (9): 2420-2423.
- Weinstock, J., 2002. Reindeer Hunting in the Upper Palaeolithic: Sex Ratios as a Reflection of Different Procurement Strategies. *Journal of Archaeological Science* 29: 365-377.
- Wernert, P., 1957. Stratigraphie paléontologique et préhistorique des sédiments quaternaires d'Alsace. Achenheim., Mémoires du Service de la Carte géologique d'Alsace et de Lorraine (14), Strasbourg.
- White, M.J., Pettitt, P.B., 2011. The British Late Middle Palaeolithic: An Interpretative Synthesis of Neanderthal Occupation at the Northwestern Edge of the Pleistocene World. *Journal of World Prehistory* 24 (1): 25-97.
- White, P.J., Wallen, R.L., Geremia, C., Treanor, J.J., Blanton, D.W., 2011. Management of Yellowstone bison and brucellosis transmission risk - Implications for conservation and restoration. *Biological Conservation* 144 (5): 1322-1334.
- White, R., 1982. Rethinking the Middle/Upper Paleolithic Transition. *Current Anthropology* 23 (2): 169-192.
- White, T.D., Toth, N., 1991. The Question of Ritual Cannibalism at Grotta Guattari. *Current Anthropology* 32 (2): 118-138.
- Whittaker, R., Likens, G., 1973. Primary production: The biosphere and man. *Human Ecology* 1 (4): 357-369.
- Whittaker, W.E., Enloe, J.G., 2001. Bison dentition studies revisited: Resolving ambiguity between archaeological and modern control samples. *Archaeozoologia* 11 (1/2): 113-120.
- Whittle, A., Bayliss, A., Healy, F., 2008. The timing and tempo of change: examples from the fourth millennium cal. BC in Southern England. *Cambridge Archaeological Journal* 18 (01): 65-70.
- Williams, A.N., Ulm, S., Goodwin, I.D., Smith, M., 2010. Hunter-gatherer response to late Holocene climatic variability in northern and central Australia. *Journal of Quaternary Science* 25 (6): 831-838.
- Wilson, A., Reeder, D., 1993. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*, 2nd edition. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Winterhalder, B., 1981. Foraging strategies in the boreal forest: an analysis of Cree hunting and gathering. *Huntergatherer foraging strategies: ethnographic and archeological analyses*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA: 66-98.
- Wolff, E.W., Chappellaz, J., Blunier, T., Rasmussen, S.O., Svensson, A., 2010. Millennial-scale variability during the last glacial: The ice core record. *Quaternary Science Reviews* 29 (21-22): 2828-2838.
- Woodman, P., McCarthy, M., Monaghan, N., 1997. The Irish Quaternary fauna project. *Quaternary Science Reviews* 16: 129-159.

Y

- Yalden, D., 1999. *The history of British mammals*. Poyser Natural History, Londres.
- Yravedra Sainz de los Terreros, J., 2001. Zooarqueológica de la Península Ibérica. Implicaciones Tafonómicas y Paleoecológicas en el debate de los homínidos del Pleistoceno Superior. *BAR International Series* 979, Archaeopress, Oxford.
- Yravedra Sainz de los Terreros, J., 2004. Tafonomía en un yacimiento solutrense : el nivel IV de Amalda (Guipuzcoa, Espagne). *Préhistoires méditerranéennes* 13: 29-41.
- Yravedra Sainz de los Terreros, J., 2006. Acumulaciones biológicas en yacimientos arqueológicos:

Amalda VII y Esquilieu III-IV. Trabajos de Prehistoria 63 (2): 55-78.

Yravedra Sainz de los Terreros, J., 2007. Nuevas contribuciones en el comportamiento cinegético de la Cueva de Amalda. *Munibe* 58: 43-88.

Yravedra Sainz de los Terreros, J., 2010. Tafonomía en la cueva de Amalda: La intervención de carnívoros, In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*. Zona arqueológica, Madrid, pp. 174-184.

Z

Zilhão, J., 1993. Le passage du Paléolithique moyen au Paléolithique supérieur dans le Portugal, In: Cabrera Valdes, V. (Ed.), *El Origen del Hombre Moderno en el Suroeste de Europa*. Universidad Nacional de Educación a Distancia, Madrid, pp. 127-145.

Zilhão, J., 2006. Chronostratigraphy of the Middle-to-Upper Paleolithic Transition in the Iberian Peninsula. *Pyrenae* 37 (1): 7-84.

Zilhão, J., 2009. The Ebro frontier revisited, In: Camps, M., Szmídt, C. (Eds.), *The Mediterranean from 50,000 to 25,000 BP: Turning points and new directions*. Oxbow Books, Oxford, pp. 293-311.

Zilhão, J., 2011. Aliens from Outer Time? Why the «Human Revolution» Is Wrong, and Where Do We Go from Here?, In: Condemi, S., Weniger, G.-C. (Eds.), *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*, Springer Netherlands, pp. 331-366.

Zilhão, J., d'Errico, F., 1999. The chronology and taphonomy of the earliest Aurignacian and its implications for the understanding of Neandertal extinction. *Journal of World Prehistory* 13 (1): 1-68.

Zilhão, J., d'Errico, F., 2003. The chronology of the Aurignacian and of the transitional technocomplexes. Dating, stratigraphies, cultural implications. *Trabalhos de Arqueologia* 33, Lisbonne.

Zilhão, J., Pettitt, P., 2006. On the new dates for Gorham's Cave and the late survival of Iberian Neandertals. *Before Farming* 3 (95): 1-9.

Zilhão, J., d'Errico, F., Bordes, J.-G., Lenoble, A., Texier, J.-P., Rigaud, J.-P., 2006. Analysis of Aurignacian interstratification at the Châtelperronian-type site and implications for the behavioral modernity of Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (33): 12643-12648.

Zilhão, J., Angelucci, D.E., Argant, J., Brugal, J.-P., Carrión, J.S., Carvalho, R., Fuentes, N., Nabais, M., 2010. Humans and hyenas in the Middle Paleolithic of Gruta da Oliveira (Almonda karstic system, Torres Novas, Portugal), In: Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *Actas de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*. Zona arqueológica, Madrid, pp. 298-308.

TABLE DES MATIÈRES

PARTIE I : INTRODUCTION

1. La « Transition » : deux histoires... liées entre elles ?	12
2. Les modèles explicatifs classiques.....	13
3. ...émaillés d'incertitudes.....	13
4. Cadre conceptuel de l'étude paléocéologique.....	17
5. Approche générale et plan du manuscrit.....	18

PARTIE II : MISE EN PLACE DE MÉTHODOLOGIES APPROPRIÉES**Chapitre II.1 Chronologies : datations physiques, biostratigraphie et archéostratigraphie**

1.1 Datations physiques absolues	24
1.2 Biostratigraphie.....	27
1.3 Archéostratigraphie	28
1.4 Méthodes non intégrées.....	32

Chapitre II.2 Paléodémographie : méthodes et base de données

2.1 Approche(s) paléodémographique(s).....	34
2.2 Biais en analyse de distributions de vestiges archéologiques.....	36
2.3 Établissement de la base de données « sites à hyènes »	39
2.4 Critères de distinction des agents accumulateurs.....	43

Chapitre II.3 Approche bayésienne en chronologie et paléodémographie

3.1 Généralités	48
3.2 Calcul de points de contrôles pour le S-O de la France.....	50
3.3 Approche bayésienne en paléodémographie.....	52
3.4 Calage des découpages archéostratigraphiques	53

Chapitre II.4 Méthodes des reconstructions fauniques

4.1 Quel(s) registre(s) pour des reconstructions fauniques ?	58
4.2 Le problème des archéofaunes : choix humain et contraintes environnementales.....	58
4.3 Comparaisons faune chassée - données paléoclimatiques.....	59
4.4 Signification écologique et environnementale des Ongulés	60
4.5 Construction de la base de données « sites anthropiques ».....	61

4.6 Méthodes analytiques.....	66
<u>Chapitre II.5 Estimation de la capacité de support des écosystèmes passés</u>	
5.1 Changements environnementaux, type de biomasses et prédateurs	70
5.2 Quel registre pour estimer la biomasse d'Ongulés ?.....	70
5.3 L'exploitation des données fossiles ?.....	71
5.4 Analogues modernes : biomasse d'Ongulés par biotope	72
5.5 Analogues modernes : biomasse par taxon	76
5.6 Application au fossile	81
5.7 Le problème des environnements composites	82
5.8 Diversité des espèces	84
<u>Chapitre II.6 Études de sites : corpus et méthodes</u>	
6.1 Choix du corpus.....	86
6.2 Présentation du site de la Chauverie.....	86
6.3 Présentation du site de Camiac.....	90
6.4 Méthodes d'analyse	94
6.5 Analyses spatiales et réévaluations stratigraphiques.....	96
6.6 Établissement et analyse des profils de mortalité.....	97
 PARTIE III : PALÉOZOOCÉNOSES DANS LE SUD-OUEST DE LA FRANCE	
<hr/>	
<u>Chapitre III.1 Changements fauniques et évolution de la capacité de support</u>	
1.1 Types d'associations fauniques : analyses statistiques multivariées	104
1.2 Variabilité inter- et intra-technocomplexe	104
1.3 Changements fauniques : résumé et zones ODA	115
1.4 Calcul des points de contrôles.....	117
1.5 Confrontation aux données paléoenvironnementales et paléoclimatiques	118
1.6 Prémices de comparaison avec les sites naturels (et mixtes).....	120
1.7 Fluctuations de la capacité de support (biomasse et diversité)	122
<u>Chapitre III.2 Paléodémographie des hyènes dans le Sud-Ouest de la France</u>	
2.1 Description générale	128
2.2 Chronologie des US par régions	130

2.3 Distributions chronologiques sommées.....	162
2.4 Correction des biais (taphonomique et assimilés)	165
2.5 Ouverture, comblement et vidange des cavités.....	169
2.6 Le problème du Paléolithique supérieur récent.....	170
2.7 Conclusions paléodémographiques	171

Chapitre III.3 Bilan sur les paléozoocénoses : biomasse d’Ongulés, démographie des hyènes et des hommes

3.1 Démographie, capacité porteuse et compétition interspécifique.....	174
3.2 Corrélations entre biomasse d’Ongulés estimée et paléodémographie des hyènes	177
3.3 Démographie humaine et compétition interspécifique	178
3.4 Une extension de la steppe à mammoths ?.....	179
3.5 Discussion.....	180

**PARTIE IV : COMPÉTITION ENTRE HOMMES ET HYÈNES
DANS LE SUD-OUEST DE LA FRANCE**

Chapitre IV.1 Réévaluation stratigraphique du gisement de La Chauverie

1.1 Biais potentiels dus à la fouille	184
1.2 Nappes de vestiges et variations de densité	186
1.3 Atteintes taphonomiques des vestiges osseux.....	194
1.4 Remontages.....	200
1.5 Répartition spatiale des espèces.....	205

Chapitre IV.2 Caractérisation des ensembles identifiés à La Chauverie

2.1 Origine de l’accumulation du stock osseux	208
2.2 Associations fauniques.....	210
2.3 Profils de mortalité.....	214
2.4 Une « présence » humaine ?.....	216

Chapitre IV.3 Réévaluation stratigraphique du gisement de Camiac

3.1 Nappes de vestiges et variations de densité	218
3.2 Répartition des vestiges osseux concrétionnés.....	223
3.3 Répartition spatiale des espèces.....	224
3.4 Remontages et séries dentaires	226
3.5 Datations absolues	231

Chapitre IV.4 Caractérisation de l'ensemble osseux de Camiac et présence humaine

4.1 Origine de l'accumulation du stock osseux	232
4.2 Association faunique	234
4.3 La place du Rhinocéros dans le régime alimentaire des hyènes	234
4.4 Profils de mortalité.....	238
4.5 Une « présence » humaine ?.....	241

Chapitre IV.5 Compétition et Interactions entre hommes et hyènes à la «transition»

5.1 Les bases écologiques de la caractérisation de niches passées	244
5.2 Proies principales	245
5.3 Spectre des espèces exploitées.....	251
5.4 Populations ciblées et stratégies de subsistance.....	254
5.5 Interactions et compétition non alimentaire	260
5.6 Discussion.....	264

PARTIE V : EXTENSION À L'EUROPE DE L'OUEST**Chapitre V.1 Paléodémographie des hyènes en Europe de l'Ouest**

1.1 L'enjeu européen.....	270
1.2 Îles britanniques (Royaume-Uni, Irlande).....	272
1.3 Belgique	286
1.4 Moitié est de la France	292
1.5 Italie	306
1.6 Péninsule Ibérique.....	318
1.7 Comparaisons inter-régionales et conclusions.....	340

Chapitre V.2 Applicabilité du « modèle Sud-Ouest » à l'ensemble de l'Europe de l'Ouest

2.1 Faunes associées aux repaires d'hyènes en Europe de l'Ouest.....	344
2.2 Apports des sites européens au « modèle Sud-Ouest ».....	348
2.3 Interactions hommes-hyènes en Europe de l'Ouest	350

**PARTIE VI : SYNTHÈSE, DISCUSSION GÉNÉRALE, CONCLUSIONS
ET PERSPECTIVES**

1. Principaux résultats à l'échelle écosystémique (Q1 à Q3*).....	354
2. Principaux résultats à l'échelle intra-gilde (Q4).....	358
3. Discussion : la « Transition » dans son contexte environnemental et écosystémique	360
4. Conclusion générale...et perspectives.....	362
Bibliographie.....	366
Table des figures.....	414
Liste des tableaux.....	420
Annexes.....	423

Fig. I.1 : Changements culturels et biologiques de la Transition (en haut ; Paléo. : Paléolithique ; Néand. : Néandertaliens ; HAM : Hommes anatomiquement modernes) face à la variabilité climatique rapide entre MIS 5 et 1 (en bas). Les cycles de Dansgaard-Oeschger se caractérisent par un réchauffement rapide (GI : Greenland interstadials, chiffre ou points notés au dessus de la courbe) suivi d'un refroidissement progressif (GS : Greenland stadials). Entre les MIS 4 et 2, six événements de refroidissement brutal sont connus et dénommés événements d'Heinrich* (notés de H1 à H6 en dessous de la courbe). Modifié d'après Wolff et al., 2010. ka b2k : milliers d'années avant l'année 2000..... 15

Fig. I.2 : Représentation schématique des données disponibles pour le climat global (cadre du bas), les environnements terrestres (cadre du milieu) et les sociétés humaines (cadre du haut) durant la période dite de « Transition ». L'étude des carottes glaciaires permet de reconstituer les changements climatiques globaux, celle des carottes marines l'évolution de la végétation. Les études archéologiques et anthropologiques permettent respectivement d'étudier l'histoire des cultures humaines (Paléo. : Paléolithique ; Moust. : Moustérien ; Châtel. : Châtelperronien ; Auri. : Aurignacien) et celle des taxons humains (Néand. : Néandertaliens ; HAM : Hommes anatomiquement modernes). Le milieu animal, au centre de ce diagramme, fait partie des éléments les moins bien connus..... 16

Fig. I.3 : Représentation schématique du modèle paléocologique tel qu'appliqué à la « Transition ». Ce diagramme figure les relations qui existent entre les différents acteurs du modèle (noms en italique) avec les principaux paramètres influents (noms en gras). (HAM : Hommes anatomiquement modernes). 19

Fig. I.4 : Résumé simplifié des relations entre les principales données mobilisées (blocs à contour gris), les différentes reconstructions réalisées (blocs à contour noir) et les grandes problématiques (Q1 à Q4)..... 21

Fig. II.1 : Exemple théorique d'impact du biais taphonomique sur la distribution temporelle des vestiges (b) accumulés par une population de taille constante (a), pour divers taux de destructions λ (modifié d'après Surovell et Brantingham, 2007). 36

Fig. II.2 : Exemple simple de l'impact de la calibration sur la distribution de date d'une datation C14. La datation d'un seul événement aboutit à une distribution non gaussienne qui présente deux « pics » artificiels qui pourraient être, à tort, interprétés en termes démographiques..... 37

Fig. II.3 : Carte de répartition des sites avec présence d'Hyène en Europe (cf. Tabl. II.4). Le tracé en pointillés délimite le cadre géographique de l'étude paléodémographique. 40

Fig. II.4 : Schéma conceptuel (dit modèle de données relationnel) simplifié de l'organisation de la base de données « sites à hyènes ». Les rectangles gris clair représentent les différentes tables et les rectangles gris foncé les champs clés reliant les tables.* : champs peu renseignés (données souvent lacunaires). 41

Fig. II.5 : Exemple simple d'application de statistiques bayésiennes en chronologie : l'US 8' de Bourgeois Delaunay n'est pas datée mais retrouvée en stratigraphie entre deux planchers stalagmitiques (en haut, modifié d'après Bertran, 1999). L'intégration des datations des deux planchers et des contraintes stratigraphiques dans le modèle bayésien permet de calculer la distribution de probabilités de l'US (en bas)..... 48

Fig. II.6 : Exemples de distributions de probabilités pour un âge uniforme (U), une date calendaire (C_Date) et une date calibrée (R_Date). 49

Fig. II.7 : Exemples de contraintes simples sous OxCal. Le résultat du modèle est présenté sur fond gris : a) Sum de 2 datations radiocarbone, b) Combine de ces 2 même datations, c) After et d) Before..... 50

Fig. II.8 : Exemple de calcul bayésien pour un site attribué à l'Aurignacien avec deux dates radiocarbone. Modèle de type $U(\llcorner \text{Auri} \llcorner) \& (R_Date(\llcorner \text{Date 1} \llcorner) | R_Date(\llcorner \text{Date 2} \llcorner))$ 53

Fig. II.9 : Sommes des datations radiocarbone (comptage conventionnel et AMS) pour les différents technocomplexes du Paléolithique moyen et supérieur dans quatre régions européennes, à partir de la base de données de dates de d'Errico et al., 2011. Les barres verticales grisées représentent les dates de « transition » entre technocomplexes utilisés dans ce travail pour l'intégration des attributions chronoculturelles dans les modèles bayésiens. 54

Fig. II.10 : Limites chronologiques simplifiées des technocomplexes du Paléolithique moyen et supérieur selon les régions d'Europe de l'Ouest. Ce sont ces limites qui ont été utilisées pour l'intégration des attributions chronoculturelles dans les modèles bayésiens. M : Moustérien ; C : Châtelperronien ; U : Uluzzien ; A : Aurignacien ; G : Gravettien ; S : Solutréen ; B : Badegoulien ; Ma : Magdalénien ; E : Épigravettien ; NI : « non inclus », technocomplexes dont la chronologie n'a pas été estimée (cf. texte)..... 56

Fig. II.11 : Relation théorique entre un facteur environnemental et la réponse d'une population animale selon la loi de tolérance de Shelford (modifié d'après Ramade, 1994). Les lignes en pointillés soulignent la différence entre les conditions environnementales qui peuvent être déduites de la présence ou de l'abondance d'un taxon..... 60

Fig. II.12 : Sites archéologiques inclus dans la base de données « sites anthropiques » et, en médaillon, position de la carotte marine MD06-2845 utilisée comme registre paléoenvironnemental indépendant..... 64

Fig. II.13 : Représentation schématique des séquences archéologiques incluses, une fois corrélées par archéostratigraphie. Chaque ligne représente une séquence et chaque bloc une US, représentée selon sa position stratigraphique et son attribution technotypologique. Les blocs en pointillés représentent les US avec des doutes sur leur intégrité stratigraphique ou leur attribution technotypologique..... 66

Fig. II.14 : Données de présence / absence de différents taxons : pourcentage d'US où un taxon donné (lignes) est présent pour chaque technocomplexe (colonnes). Par exemple, *Sus scrofa* est présent dans 38 % des 8 US MTA. 67

Fig. II.15 : Schéma synthétique des grandes étapes d'analyse pour la reconstruction des changements fauniques dans le cadre de ce travail. Les blocs à trait continu représentent les méthodes ou les types de données exploitées à chaque étape. Le type de résultats attendu de chacune des étapes est indiqué en gras..... 69

Fig. II.16 : Exemples de problèmes posés par une estimation de biomasse basée sur les NMI. Pour deux écosystèmes de biomasse différente, une même biomasse peut être estimée dans le cas de différences dans la taille du territoire de chasse (a) ou dans la durée d'occupation du site (b). 71

Fig. II.17 : Biomasses d'Ongulés de différents écosystèmes classées par grand type de biotope (d'après les données issues du Tabl. II.10). 73

Fig. II.18 : Rapport théorique entre la masse et la biomasse selon la règle de Damuth (courbe grise). Les biomasses sont calculées à partir des densités théoriques de l'équation de Silva et al., 2001. Les cercles grisés représentent sur la courbe les cinq taxons principaux de notre étude..... 77

Fig. II.19 : Biomasses pour cinq taxons (de gauche à droite : Bison, Cheval, Cerf, Renne, Chevreuil) dans différents écosystèmes (d'après les données issues du Tabl. II.12). Cercles gris : populations de Cerf des forêts polonaises (étude de Borkowski et al., 2011). 80

Fig. II.20 : Illustration de l'importance des fluctuations saisonnières de biomasse pour la capacité de support d'un écosystème. Dans cet exemple, deux écosystèmes théoriques ont une biomasse annuelle identique, mais les fluctuations saisonnières sont soit faibles (courbe continue) soit importantes (courbe en pointillés). Les capacités de support des deux écosystèmes sont différentes (saisonnalité faible : ligne continue ; saisonnalité forte : ligne discontinue ; $K > K'$). Figure adaptée d'après Read et LeBlanc, 2003. 81

Fig. II.21 : Mise en équation d'un écosystème composite théorique simple. 82

Fig. II.22 : Illustrations de la non-proportionnalité entre indice de biomasse et biomasse réelle dans le cas d'un écosystème composite théorique simple. a) Exemple de changement environnemental où la steppe à graminées s'étend au détriment de la toundra. La biomasse réelle est multipliée par 2,26 alors que l'indice de biomasse n'est multiplié que par 1,6. Partie supérieure : paramètres du modèle. b) Exemple de relation non linéaire entre la biomasse (calculée à partir de l'équation en Fig. II.21) et l'indice de biomasse dans le cas d'un écosystème composite simple composé de populations de Renne et de Bison dont les proportions varient (partie inférieure gauche de la courbe : 100% de Renne ; partie supérieure droite de la courbe : 100% de Bison). La relation n'est pas linéaire mais curvilinéaire. 83

Fig. II.23 : Répartition géographique de Camiac et la Chauverie..... 86

Fig. II.24 : Plan général du site de La Chauverie avec localisation des différents secteurs fouillés..... 87

Fig. II.25 : Vue du gisement de La Chauverie en cours de fouille lors de l'été 2003 (depuis le nord en regardant vers le sud). On distingue, au centre, le couloir karstique principal, à ciel ouvert. Modifié d'après Tournepiche et Ferrier, 2004, photographie de J.-F. Tournepiche. 87

Fig. II.26 : Représentation schématique de la stratigraphie du gisement de La Chauverie telle que décrite par Tournepiche, 2004 ; Tournepiche et Ferrier, 2004 ; Tournepiche et al., 2005..... 88

Fig. II.27 : Distribution calibrée de trois des dates disponibles pour la Chauverie. 90

Fig. II.28 : Vue du gisement de Camiac en cours de fouille le 9 mars 1974 (depuis le nord en regardant vers le sud). Au premier plan, Michel Lenoir en train de coter un objet (fonds photographique M. Lenoir)..... 91

Fig. II.29 : Plan général du site de Camiac avec, en gris, le relevé approximatif de la morphologie topographique du substrat rocheux (digitalisé d'après Lenoir, 1980). 92

Fig. II.30 : Coupe stratigraphique sagittale schématique de Camiac avec, en lettres blanches sur fond noir, les unités stratigraphiques (modifié d'après Lenoir, 1983). 92

Fig. II.31 : Distribution calibrée des cinq datations AMS (en noir) et de la datation radiocarbone conventionnelle (en gris) de Camiac. 93

Fig. II.32 : Extrait d'un des carnets de terrain de Camiac. La première colonne à gauche est le numéro de pièce : les sept premières pièces de cette page font partie des pièces « en » (cotées mais non numérotées) 96

Fig. II.33 : Exemple de problèmes d'interprétation des profils de mortalité. En haut : impact de l'exploitation de classes d'âge de durées inégales sur l'analyse de profils de mortalité. Ici, dans le cas théorique d'une population où les jeunes représentent 20% de la longévité, les adultes 40 % et les individus âgés 40%, le profil de mortalité

est « en L » lorsque des classes d'âge de durée égale sont utilisées (diagramme de gauche) mais est dominé par les adultes lorsque les classes d'âge (J : jeunes, A : adultes, V : vieux) ne sont pas de durée égale (diagramme de droite). En bas : exemple de problème de définition des aires « classiques » de Stiner (1990) souligné par Costamagno (1999a). Ici, le profil de mortalité (« en L ») est situé sur un diagramme ternaire dans la zone « profil en U ».....	117
Fig. III.16 : Représentation graphique de l'étendue chronologique des différents technocomplexes selon les événements hypothétiques calculés (cf. Tabl. III.2). Gauche : modèles de contraintes «sequential». Droite : modèles de contraintes «overlap». Noir : échantillon «select». Gris : échantillon complet.....	117
Fig. III.17 : Corrélations proposées entre les enregistrements paléoclimatiques et paléoenvironnementaux de la carotte marine MD04-2845 (en haut, températures des eaux de surface et proportions des grands types de pollens par biotope) et les changements fauniques (en bas, zones ODA majeures et mineures). La chronologie absolue et les trois points de contrôle sont représentés au milieu du diagramme.....	119
Fig. III.18 : Propositions de corrélations possibles entre les zones ODA (« Ongulés dominants dans les archéofaunes », établies sur la base des archéofaunes) avec les faunes d'autres séquences à accumulation naturelle (avens-pièges, repaires d'hyènes) ou mixte (naturelle et anthropique, e.g. Portel-Ouest).....	120
Fig. III.19 : Évolution de l'indice de biomasse d'Ongulés (a) et du pourcentage de Renne (b) selon les technocomplexes (TCL) et zones ODA (« Ongulés dominants dans les archéofaunes »). Les boîtes à moustaches à fond gris correspondent aux zones ODA chronologiques et celles à fond blanc aux zones ODA de variations géographiques quand elles existent (zones ODA 2B, 4B, 8B et 9B). Cercles pour les «outliers», boîtes à moustaches avec médiane, premier et quatrième quartiles, premier et neuvième déciles.....	123
Fig. III.20 : Évolution du nombre de taxons d'Ongulés (a) et de l'indice de diversité de Shannon (b) selon les technocomplexes (TCL) et zones ODA (« Ongulés dominants dans les archéofaunes »). Les boîtes à moustaches à fond gris correspondent aux zones ODA chronologiques et celles à fond blanc aux zones ODA de variations géographiques quand elles existent (zones ODA 2B, 4B, 8B et 9B). Cercles pour les «outliers», boîtes à moustaches avec médiane, premier et quatrième quartiles, premier et neuvième déciles.....	124
Fig. III.21 : Carte de répartition des sites à hyènes dans le Sud-Ouest, avec (cercles gris) ou sans (cercles blancs) éléments de datations. Les pointillés délimitent les différentes régions arbitraires (numérotées de F1 à F9) utilisées pour l'analyse paléodémographique.....	129
Fig. III.22 : Légende détaillée des figures paléodémographiques des pages de gauche (Fig. III.27, Fig. III.29, Fig. III.32, Fig. III.35, Fig. III.37, Fig. III.39, Fig. III.42, Fig. III.45).....	130
Fig. III.23 : Carte de répartition des sites de la région F1. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).....	131
Fig. III.24 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F1, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.....	132
Fig. III.25 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F1. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.....	133
Fig. III.26 : Carte de répartition des sites de la région F2. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).....	134
Fig. III.27 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F2, partie 1/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.....	136
Fig. III.28 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F2, partie 1/2. US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.....	137
Fig. III.29 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F2, partie 2/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.....	138
Fig. III.30 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F2, partie 2/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour lesquelles les résultats des modèles bayésiens sont peu fiables (cf. texte).....	139
Fig. III.31 : Carte de répartition des sites de la région F3. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).....	140
Fig. III.32 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F3, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.....	141
Fig. III.33 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F3. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.....	141
Fig. III.34 : Carte de répartition des sites des régions F4 et F5. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).....	142
est « en L » lorsque des classes d'âge de durée égale sont utilisées (diagramme de gauche) mais est dominé par les adultes lorsque les classes d'âge (J : jeunes, A : adultes, V : vieux) ne sont pas de durée égale (diagramme de droite). En bas : exemple de problème de définition des aires « classiques » de Stiner (1990) souligné par Costamagno (1999a). Ici, le profil de mortalité (« en L ») est situé sur un diagramme ternaire dans la zone « profil en U ».....	98
Fig. III.34 : Définition « classique » des aires de profils de mortalité sur un diagramme ternaire selon Stiner, 1990, 1994.....	98
Fig. III.35 : Schéma simplifié de la définition des aires sur un diagramme ternaire de profils de mortalité selon les calculs proposés par Costamagno (1999a). Calcul des trois droites (a, b et c) et détermination des types de profils selon la combinaison de ces trois droites (d). L'étoile représente le point où les trois classes sont proportionnellement égales. Les calculs pour deux points sont détaillés (a, b, c) ; se reporter au texte pour plus de détails.....	99
Fig. III.36 : Diagrammes ternaires à aires révisées pour les profils de mortalité de Renne (a), Bovinés (b) et Cheval (c).....	101
Fig. III.1 : Classification ascendante hiérarchique (CAH) des listes fauniques quantifiées. (a) Dendrogramme (Ward). (b) Diagramme de niveaux des noeuds. (c) Boîtes à moustaches pour chaque cluster identifié.....	105
Fig. III.2 : Analyse en composantes principales des listes fauniques quantifiées. Gauche : facteurs 1 et 2. Droite : facteurs 1 et 3. Les US sont représentées selon leur attribution au cluster défini par la CAH.....	105
Fig. III.3 : Séquences archéologiques corrélées par archéostratigraphie. Chaque ligne représente une séquence et chaque bloc une US, représentée selon sa position stratigraphique, son attribution technotypologique et le type de faune (clusters identifiés par la CAH). Les blocs en pointillés représentent les US avec des doutes sur leur intégrité stratigraphique ou leur attribution technotypologique.....	106
Fig. III.4 : Répartition stratigraphique des archéofaunes à l'Antequina (a) et évolution du pourcentage de Renne le long des mêmes séquences (b). Chaque ligne représente une séquence et chaque bloc une US, représentée selon sa position stratigraphique et le type de faune (clusters identifiés par la CAH). Les blocs en pointillés représentent les US avec des doutes sur leur intégrité stratigraphique ou leur attribution technotypologique.....	107
Fig. III.5 : Répartition stratigraphique des archéofaunes à l'Aurignacien « post ancien ». Chaque ligne représente une séquence et chaque bloc une US, représentée selon sa position stratigraphique et le type de faune (clusters identifiés par la CAH). Les blocs en pointillés représentent les US avec des doutes sur leur intégrité stratigraphique ou leur attribution technotypologique.....	108
Fig. III.6 : Répartition géographique des archéofaunes au Quina. Les séquences sont représentées par une barre blanche (chaque US selon sa position stratigraphique). Les diagrammes en transparence représentent les US avec des doutes sur leur intégrité stratigraphique ou leur attribution technotypologique.....	109
Fig. III.7 : Répartition géographique des archéofaunes au MTA. Les séquences sont représentées par une barre blanche (chaque US selon sa position stratigraphique).....	109
Fig. III.8 : Saisonnalité d'occupation des sites (par assemblage, méthode, taxon et zone géographique) au Protoaurignacien dans le Sud-Ouest de la France (modifié d'après Discamps et al., sous presse).....	110
Fig. III.9 : Répartition géographique des archéofaunes au Protoaurignacien.....	111
Fig. III.10 : Répartition géographique des archéofaunes au Moustérien à denticulés de débitage Discoïde. Les séquences sont représentées par une barre blanche (chaque US selon sa position stratigraphique). Les diagrammes en transparence représentent les US avec des doutes sur leur intégrité stratigraphique ou leur attribution technotypologique.....	111
Fig. III.11 : Saisonnalité d'occupation des sites (par assemblage, méthode, taxon et zone géographique) à l'Aurignacien ancien dans le Sud-Ouest de la France (modifié d'après Discamps et al., sous presse).....	112
Fig. III.12 : Répartition géographique des archéofaunes à l'Aurignacien ancien. Les séquences sont représentées par une barre blanche (chaque US selon sa position stratigraphique). Les diagrammes en transparence représentent les US avec des doutes sur leur intégrité stratigraphique ou attribution culturelle.....	113
Fig. III.13 : Répartition géographique des archéofaunes au Châtelperronien. Les séquences sont représentées par une barre blanche (chaque US selon sa position stratigraphique). Les diagrammes en transparence représentent les US avec des doutes sur leur intégrité stratigraphique ou attribution culturelle.....	113
Fig. III.14 : Diagramme synthétique représentant la succession chronologique des types de faune chassée selon les technocomplexes et les régions géographiques (a). Résumé des changements chronologiques majeurs (« zones ODA majeures ») et des variations chronologiques et géographiques moins importantes (« zones ODA mineures ») (b). ODA : Ongulés dominants dans les archéofaunes.....	115
Fig. III.15 : Somme des datations absolues (calendaires et radiocarbone calibrées) utilisées dans les modèles bayésiens de points de contrôle pour chaque technocomplexe (avec les échantillons «select» pour l'Antequina et le Quina). Il est important de noter que ce diagramme ne reflète aucune réalité archéologique particulière et	

Fig. III.35 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F4, partie 1/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète..... 144

Fig. III.36 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F4, partie 1/2. US P en clair. Rectangles gris pour les séquences..... 145

Fig. III.37 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F4, partie 2/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète..... 146

Fig. III.38 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F4, partie 2/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences..... 147

Fig. III.39 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F5, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète..... 148

Fig. III.40 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F5. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.* = US pour laquelle le résultat des modèles bayésiens est peu fiable (cf. texte)..... 149

Fig. III.41 : Carte de répartition des sites des régions F6 et F7. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaires). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence)..... 150

Fig. III.42 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes des régions F6 et F7, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète..... 152

Fig. III.43 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes des régions F6 et F7. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.* = US pour laquelle le résultat des modèles bayésiens est peu fiable (cf. texte)..... 153

Fig. III.44 : Carte de répartition des sites de la région F8. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaires). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence)..... 154

Fig. III.45 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F8, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète..... 156

Fig. III.46 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F8. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour laquelle le résultat des modèles bayésiens est peu fiable (cf. texte)..... 157

Fig. III.47 : Carte de répartition des sites de la région F9. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (repaires). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence)..... 158

Fig. III.48 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F9, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète..... 160

Fig. III.49 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F9. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences..... 161

Fig. III.50 : Distributions de probabilités sommées par millénaire pour le Sud-Ouest pour les US R (a, en noir) et P (b, en clair)..... 162

Fig. III.51 : Distributions de probabilités sommées par régions (F1 à F9) pour les US R (en noir) et P (en gris)..... 163

Fig. III.52 : Répartition géographique des distributions de probabilités sommées (demi-cercles affrontés de taille proportionnelle) par grandes périodes et par régions pour les US R (en noir) et P (en clair)..... 164

Fig. III.53 : Distributions de probabilités sommées par millénaire pour le Sud-Ouest pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par l'équation théorique de Surovell et al., 2009..... 166

Fig. III.54 : Distributions de probabilités sommées par grandes périodes pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par l'équation théorique de Surovell et al., 2009..... 167

Fig. III.55 : Distributions de probabilités sommées par grandes périodes pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par comparaison au nombre de sites anthropiques..... 168

Fig. III.56 : Représentativité de l'Hyène dans les sites anthropiques par grandes périodes en pourcentage de NR total (NRD Hyène / NRD Ongulés total par période) et en pourcentage d'US où l'Hyène est présente..... 169

Fig. III.57 : Résumé des principales estimations paléodémographiques pour le Sud-Ouest. Distributions de probabilités sommées non corrigées par millénaire pour les US R (a) et P (b), distributions de probabilités sommées des US R, par grandes périodes, corrigées par équation théorique (c) et par comparaison au nombre de sites anthropiques (d)..... 172

Fig. III.58 : Relations entre démographie des proies et des prédateurs. Exemples de variations d'effectifs selon le modèle théorique de Lotka-Volterra (a, modifié d'après Ramade, 1994) et de corrélations entre le nombre ou la biomasse de proies et le nombre ou la biomasse de prédateurs pour le Lynx (b, modifié d'après Hetherington et Gorman, 2007), le Lion (c, modifié d'après Grange et Duncan, 2006) et deux populations d'hyènes tachetées (d, modifié d'après Höner et al., 2005 ; e, modifié d'après Trinkel et al., 2004)..... 175

Fig. III.59 : Relation entre la densité des lycas et des hyènes tachetées dans différents écosystèmes africains (modifié d'après Shorrocks et Simon, 2001)..... 175

Fig. III.60 : Comparaison entre l'indice de biomasse (a) et le nombre de repaires d'hyènes corrigé par équation théorique (b) ou par comparaison avec le nombre de sites anthropiques (c). Les bandes grisées soulignent les périodes de biomasse d'Ongulés importante (a) et la corrélation proposée entre indice de biomasse élevé et nombre de repaires important au PostQuina (a, b, c). « Zones ODA » : zones d'Ongulés dominants dans les archéofaunes..... 176

Fig. III.61 : Corrélations linéaires (traits continus) entre l'indice de biomasse et le nombre de repaires d'hyènes corrigé par comparaison aux sites anthropiques (a) ou par équation théorique (b). Les coefficients de corrélations (indiqués au-dessus de chaque diagramme) sont élevés et significatifs dans les deux cas. Les traits discontinus représentent les intervalles de confiance des prédictions à 95 %..... 177

Fig. III.62 : Nombres d'US anthropiques par grandes périodes. Valeurs non corrigées (a, cf. données du Tabl. III.12, Chapitre III.2) et corrigées par équation théorique de Surovell et al., 2009 (b)..... 178

Fig. III.63 : Schéma résumé de la reconstruction paléocéologique en termes de fluctuations de biomasse d'Ongulés et de démographie des hyènes. Les grandes tendances sont simplifiées, se reporter au texte pour plus de détails..... 181

Fig. IV.1 : Projection sagittale de l'ensemble des vestiges coordonnés à La Chauverie avec leur attribution lithostratigraphique (haut : vue générale, bas : zoom sur le secteur central)..... 185

Fig. IV.2 : Projection sagittale générale des vestiges du secteur « central ». La ligne pointillée matérialise la limite de carré discutée dans le texte..... 184

Fig. IV.3 : Projection sagittale des vestiges des secteurs « central » et « connexion ». Les doubles flèches soulignent la similitude existant entre l'épaisseur du niveau stérile et le décalage qui existe entre le sommet des dépôts..... 185

Fig. IV.4 : Projection sagittale générale des vestiges exhumés par campagne de fouille..... 185

Fig. IV.5 : Comparaison entre la coupe photographiée à la fouille (à gauche, modifiée d'après Tournepiche et Ferrier 2004) et les projections effectuées en post fouille (à droite). En médaillon : localisation de la coupe (trait noir plein) et de la projection (bande grisée)..... 186

Fig. IV.6 : Projection zénithale des vestiges du secteur central d'altitude comprise entre 2 et 2,4 m. Deux rigoles comblées, notées « inf A » et « inf B », sont discernables sur une partie du gisement..... 187

Fig. IV.7 : Projections frontales des différents types de vestiges. En médaillon : positionnement et épaisseur des projections. En pointillés : principales nappes de vestiges identifiées avec leur attribution à un ensemble (inf : inférieur, sup : supérieur, infA : rigole A, infB : rigole B). * : configuration particulière expliquée dans le texte..... 187

Fig. IV.8 : Projections sagittales des différents types de vestiges. En médaillon : positionnement et épaisseur des projections. En pointillés : principales nappes de vestiges identifiées avec leur attribution à un ensemble (inf : inférieur, sup : supérieur, infA : rigole A, infB : rigole B). * : configuration particulière expliquée dans le texte..... 187

Fig. IV.9 : Histogrammes des fréquences des différents types de vestiges par mètre carré et tranches altitudinales (carrés H11, H12 et H13). Les fragments de coprolithes issus des refus de tamis ne sont représentés que dans les tranches altitudinales où aucun coprolithe n'a été coordonné à la fouille..... 187

Fig. IV.10 : Histogrammes des fréquences des différents types de vestiges par mètre carré et tranches altitudinales (carrés I13, I14 et I15). Les fragments de coprolithes issus des refus de tamis ne sont représentés que dans les tranches altitudinales où aucun coprolithe n'a été coordonné à la fouille..... 187

Fig. IV.11 : Histogrammes des nombres des différents types de vestiges par mètre carré et tranches altitudinales (carrés J14 et J15). Les fragments de coprolithes issus des refus de tamis ne sont représentés que dans les tranches altitudinales où aucun coprolithe n'a été coordonné à la fouille..... 192

Fig. IV.12 : Répartition des deux ensembles définis en post-fouille à l'issue de l'analyse spatiale. Le vestige marqué d'un * (attribué à l'ensemble inférieur) n'est pas une erreur : il correspond au sommet de la rigole « inf A » en tranchée 14 (cf Fig. IV.7 f) dans le carré I, où il est séparé de l'ensemble supérieur par un niveau stérile (contrairement à ce qui est décelable ici)..... 194

Fig. IV.13 : Répartition spatiale des altérations chimiques sur les restes fauniques du secteur « central » : projections sagittales, histogrammes et diagrammes circulaires récapitulatifs des grandes tendances..... 194

Fig. IV.14 : Répartition spatiale des concrétions sur les restes fauniques du secteur

« central » : projections sagittales, histogrammes et diagrammes circulaires récapitulatifs des grandes tendances..... 194

Fig. IV.15 : Répartition spatiale des traces de racines sur les restes fauniques du secteur « central » : projections sagittales, histogrammes et diagrammes circulaires récapitulatifs des grandes tendances..... 194

Fig. IV.16 : Répartition spatiale des dépôts de « manganèse » sur les restes fauniques du secteur « central » : projections sagittales, histogrammes et diagrammes circulaires récapitulatifs des grandes tendances..... 194

Fig. IV.17 : Répartition spatiale des fissures longitudinales sur les restes fauniques du secteur « central » : projections sagittales, histogrammes et diagrammes circulaires récapitulatifs des grandes tendances..... 194

Fig. IV.18 : Exemple d'un remontage effectué entre des fragments coordonnés et non coordonnés d'un métatarsien gauche de boviné. De gauche à droite : vues postérieure, médiale, antérieure. En médaillon : représentation schématique du remontage sur une vue zénithale du secteur « central »..... 201

Fig. IV.19 : Projection sagittale des remontages pour lesquels des informations spatiales sont disponibles (restes coordonnés ou issus de refus de tamis avec indication d'altitude)..... 201

Fig. IV.20 : Projection zénithale des remontages au sein de l'ensemble supérieur (en haut) et inférieur (en bas) et pour lesquels des informations spatiales sont disponibles. Aucun remontage n'a été effectué entre les deux ensembles..... 204

Fig. IV.21 : Exemple d'un remontage longue-distance effectué entre deux portions diaphysaires d'un tibia droit de boviné (a), avec positionnement anatomique des fragments (b) et représentation schématique du remontage en vue zénithale (c)..... 205

Fig. IV.22 : Répartition spatiale du Cerf, de l'Hydruntin et du Sanglier : projections sagittales (générale et secteur « central » uniquement) et présence du Cerf dans les refus de tamis pour lesquels des altitudes moyennes sont disponibles (cases grisées, sans chiffre = 1 reste)..... 206

Fig. IV.23 : Répartition spatiale du Renne et de l'Ours : projections sagittales (générale et secteur « central » uniquement) et présence du Renne dans les refus de tamis pour lesquels des altitudes moyennes sont disponibles (cases grisées, sans chiffre = 1 reste)..... 207

Fig. IV.24 : Profil de mortalité des hyènes de La Chauverie (ensemble du matériel)..... 208

Fig. IV.25 : Pourcentage de restes portant des surfaces dissoutes (haut) et lisibilité des surfaces corticales non dissoutes (bas, en pourcentages de NR) par secteur et ensemble..... 209

Fig. IV.26 : Relation entre % NNISP et % MAU pour les Bovinés de La Chauverie (ensemble du matériel)..... 211

Fig. IV.27 : Profils squelettiques des Bovinés (en % NNISP) par ensemble stratigraphique : a) représentation schématique, b) histogrammes (en gras, éléments anatomiques pour lesquels des différences importantes sont identifiables entre ensemble inférieur et supérieur). (Dessins : M. Coutureau, archeozoo.org)..... 211

Fig. IV.28 : Proportions des différents taxons dans les deux ensembles..... 213

Fig. IV.29 : Profil de mortalité du Renne de la Chauverie (a ; pour l'ensemble du matériel attribué au repaire d'hyènes (toutes couches confondues sauf CCI, essentiellement ensemble supérieur) et représentation sur un diagramme ternaire (b ; point gris pour la position exacte et ellipse de confiance à 95 % d'après Steele et Weaver, 2002 ; Weaver et al., 2011)..... 214

Fig. IV.30 : Profils de mortalité des Bovinés de la Chauverie pour a) l'ensemble inférieur et b) l'ensemble supérieur du secteur « central ». Le profil de mortalité établi à partir de la totalité du matériel attribué au repaire d'hyènes (toutes couches confondues sauf CCI) est donné en c) et représenté sur un diagramme ternaire en d) (point gris pour la position exacte et ellipse de confiance à 95 % d'après Steele et Weaver, 2002 ; Weaver et al., 2011)..... 215

Fig. IV.31 : Répartition spatiale des vestiges lithiques dans l'ensemble inférieur et supérieur en projection zénithale des vestiges coordonnés (à gauche) et issus des refus de tamis (lorsque présent : case grisée avec nombre d'artefacts)..... 217

Fig. IV.32 : Comparaison de la composition technologique de l'industrie lithique de La Chauverie secteur central (données inédites de Delagnes cf. Annexe 1 et Discamps et al., en prép.) avec un référentiel expérimental (données de Brenet et al., 2009) selon quatre composantes des chaînes opératoires..... 217

Fig. IV.33 : Projections zénithale (a), frontale (b) et sagittale (c) des différents types de vestiges sur l'ensemble du gisement..... 219

Fig. IV.34 : Projections frontales des différents types de vestiges. En médaillon : positionnement et épaisseur des projections..... 220

Fig. IV.35 : Projections sagittales des différents types de vestiges. En médaillon : positionnement et épaisseur des projections..... 221

Fig. IV.36 : Courbes de niveaux calculées à partir de l'altitude moyenne des vestiges. Cette figure représente le pendage général de la nappe de vestiges et ne reflète pas la topographie du gisement..... 222

Fig. IV.37 : Répartition spatiale des restes fauniques concrétionnés en projections sagittale (a) et frontale (b)..... 223

Fig. IV.38 : Répartition spatiale des restes de Bovinés, de Cheval et d'Hyène en projections sagittale (a) et frontale (b)..... 224

Fig. IV.39 : Répartition spatiale des restes de Rhinocéros, Mammouth, Sanglier et Hydruntin en projections sagittale (a) et frontale (b)..... 225

Fig. IV.40 : Composition faunique (diagrammes circulaires) de deux ensembles définis arbitrairement dans la zone potentiellement moins remaniée (tranchées 1 à 4). Les lignes pointillées délimitent les deux ensembles, ici représentés sur une projection sagittale..... 225

Fig. IV.41 : Exemples de séries dentaires (S1 et S2) réalisées sur des molaires supérieures de Cheval. En haut à droite : représentation schématique des deux séries en vue zénithale..... 226

Fig. IV.42 : Exemple d'un remontage longue-distance effectué entre deux fragments d'un coxal gauche de cheval (a), avec positionnement anatomique approximatif (b) et représentation schématique du remontage en vue zénithale (c)..... 227

Fig. IV.43 : Répartition spatiale en projection zénithale des remontages (a, trait continu) et des séries dentaires (b, trait discontinu) pour les vestiges coordonnés (à gauche) et non coordonnés (à droite)..... 228

Fig. IV.44 : Répartition spatiale en projections frontale (a et b) et sagittale (c et d) des remontages (a et c, trait continu) et des séries dentaires (b et d, trait discontinu) pour les vestiges coordonnés. Les remontages et séries dentaires sur vestiges non coordonnés sont représentés dans un encadré sous chaque projection..... 229

Fig. IV.45 : Répartition spatiale des datations absolues (cercles noirs) en projections zénithale (a), frontale (b) et sagittale (c). Les datations absolues sont identifiées par un chiffre dans chaque cercle noir (cf. Tabl. IV.9). Ce chiffre correspond à la moyenne de la datation calibrée en milliers d'années..... 230

Fig. IV.46 : Profil de mortalité des hyènes de Camiac..... 232

Fig. IV.47 : Profils squelettiques (en % Minimal Animal Unit) pour le Cheval (a) le Rhinocéros (b) et les Bovinés (c) (Dessins : M. Coutureau, archeozoo.org)..... 233

Fig. IV.48 : Proportions des différents taxons en nombre de restes déterminés..... 234

Fig. IV.49 : Répartition des restes fauniques déterminés (en noir) et indéterminés (en gris) en nombre de restes par classe de taille centimétrique..... 235

Fig. IV.50 : Types de fracturation des os longs pour différents taxons (« Tous » = ensemble du matériel)..... 235

Fig. IV.51 : Longueur relative (SHL) et circonférence relative (SHC) des fragments d'os longs pour les Bovinés, le Cheval et le Rhinocéros de Camiac..... 236

Fig. IV.52 : Relation théorique entre NR, NMI et fragmentation (modifié d'après Marshall et Pilgram, 1993)..... 236

Fig. IV.53 : Exemples de fragments d'humérus de Rhinocéros de Camiac en vue antérieure. Cette planche illustre à la fois l'abondance des cylindres diaphysaires, mais aussi celle du Rhinocéros de manière générale (sur la base des seuls fragments illustrés sur cette planche, le NMI est de 17)..... 237

Fig. IV.54 : Profil de mortalité des Bovinés de Camiac (a) et représentation sur un diagramme ternaire (b ; point gris pour la position exacte et ellipse de confiance à 95 %)..... 239

Fig. IV.55 : Profil de mortalité du Cheval de Camiac (a) et représentation sur un diagramme ternaire (b ; point gris pour la position exacte et ellipse de confiance à 95 %)..... 239

Fig. IV.56 : Fragments diaphysaires portant des marques potentiellement attribuables à une utilisation de ces pièces comme retouchoirs, avec des doutes pour le fragment a et de façon certaine pour le fragment b..... 240

Fig. IV.57 : Comparaison de la composition technologique de l'industrie lithique de Camiac (données inédites de Delagnes et Lenoir in Discamps et al., en prép.) avec un référentiel expérimental (données de Brenet et al., 2009) selon quatre composantes des chaînes opératoires..... 241

Fig. IV.58 : Répartition spatiale des ossements présentant des traces d'action anthropique par rapport aux autres restes fauniques et aux vestiges lithiques, en projections zénithale (a), frontale (b) et sagittale (c). Les restes non coordonnés sont représentés dans un encadré sous les projections frontale et sagittale..... 242

Fig. IV.59 : Proportions des différents Ongulés (en % NR) dans les sites anthropiques à la fin du Moustérien (b, c et d ; pour des versions plus grandes, se reporter aux Fig. III.7, page 109, Fig. III.10, pag111 246 et Fig. III.13, p113ge 246) et dans les repaires d'hyènes sub-contemporains (a). La position géographique précise du repaire de Roche Cotard (RoCot), isolé par rapports aux autres, n'est pas représentée (a). Le repaire de Theillat (Thei), situé légèrement en marge de la région, est ajouté afin de faciliter les comparaisons détaillées dans le texte..... 246

Fig. IV.60 : Analyses en composantes principales des listes fauniques quantifiées d'Ongulés (NRD > 50) des repaires d'hyènes et des sites anthropiques au Moustérien «PostQuina» et au Châtelperronien. En italique, code des US discutées dans le texte ; en gras, contributions du Renne (RANG), du Cheval (CAB), du Cerf (CEL) et

des Bovinés (BB) aux différents facteurs définis par l'ACP.....	247	Fig. V.5 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région UK1, partie 1/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Biozones : JM = Joint Mitnor MAZ ; BH = Bacon Hole MAZ ; PH = Pin Hole MAZ. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.	276
Fig. IV.61 : Contributions de différentes proies aux régimes alimentaires du néandertalien de Saint-Césaire et des hyènes selon le résultat du modèle de mélanges issu des analyses isotopiques (modifié d'après Bocherens et al., 2005).	248	Fig. V.6 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région UK1, partie 1/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.	277
Fig. IV.62 : Proportions des différents Ongulés (en % NR) dans les sites anthropiques au Protoaurignacien et à l'Aurignacien ancien (b et c ; pour des versions plus grandes, se reporter aux Fig. III.9, page 111 et Fig. III.12, page 113 249) et dans les repaires d'hyènes sub-contemporains (a).	249	Fig. V.7 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région UK1, partie 2/2, et la région Ir, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Biozones : PH = Pin Hole MAZ. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.	278
Fig. IV.63 : Analyses en composantes principales des listes fauniques quantifiées d'Ongulés (NRD > 50) des repaires d'hyènes et des sites anthropiques durant les phases anciennes de l'Aurignacien. En italique, code des US discutées dans le texte ; en gras, contributions du Renne (RANG), du Cheval (CAB) et des Bovinés (BB) aux différents facteurs définis de l'ACP.	250	Fig. V.8 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région UK1, partie 2/2, et la région Ir. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.	279
Fig. IV.64 : Comparaison des indices de diversité (nombre de taxons d'Ongulés et indice de Shannon) entre les repaires et les sites anthropiques pour les deux grandes périodes. Cercles pour les «outliers», boîtes à moustaches avec médiane, premier et quatrième quartiles, premier et neuvième déciles.	251	Fig. V.9 : Carte de répartition des sites de la région UK2. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).	280
Fig. IV.65 : Données de présence / absence (en termes de pourcentages d'US dans lesquelles un taxon donné est présent) pour les repaires et sites anthropiques au Moustérien «PostQuina» et au Châtelperronien.	252	Fig. V.10 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région UK2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Biozones : JM = Joint Mitnor MAZ ; BH = Bacon Hole MAZ ; PH = Pin Hole MAZ. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.	282
Fig. IV.66 : Données de présence / absence (en termes de pourcentages d'US dans lesquelles un taxon donné est présent) pour les repaires et sites anthropiques durant les phases anciennes de l'Aurignacien.	253	Fig. V.11 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région UK2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.	283
Fig. IV.67 : Diagrammes ternaires des profils de mortalité des Bovinés pour les repaires d'hyènes et les sites anthropiques avec les aires de type de mortalité (a, entre parenthèses : NMI total), et avec des ellipses de confiance à 95 % de Steele et Weaver, 2002 ; Weaver et al., 2011 (b, repaires NMI total > 15 ; c, sites anthropiques NMI total > 15 ; d, repaires NMI total < 15 ; e, sites anthropiques NMI total < 15).	256	Fig. V.12 : Distributions de probabilités sommées par région (Ir, UK1, UK2) pour les US R (en noir) et P (en gris).	284
Fig. IV.68 : Diagrammes ternaires des profils de mortalité du Renne pour les repaires d'hyènes et les sites anthropiques avec les aires de type de mortalité (a, entre parenthèses : NMI total), et avec des ellipses de confiance à 95 % de Steele et Weaver, 2002 ; Weaver et al., 2011 (b, repaires NMI total > 15 ; c, sites anthropiques NMI total > 15 ; d, repaires NMI total < 15 ; e, sites anthropiques NMI total < 15).	257	Fig. V.13 : Distributions de probabilités sommées par millénaire pour les îles britanniques pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par l'équation théorique de Surovell et al., 2009.	285
Fig. IV.69 : Diagrammes ternaires des profils de mortalité du Cheval pour les repaires d'hyènes et les sites anthropiques avec les aires de type de mortalité (a, entre parenthèses : NMI total), et avec des ellipses de confiance à 95 % de Steele et Weaver, 2002 ; Weaver et al., 2011 (b, repaires NMI total > 15 ; c, sites anthropiques NMI total > 15 ; d, repaires NMI total ≤ 15 ; e, sites anthropiques NMI total ≤ 15).	258	Fig. V.14 : Carte de répartition des sites à hyènes de Belgique. En haut ensemble des sites, avec (cercles gris) ou sans (cercles blancs) éléments de datations. En bas sites avec des éléments de datations ; cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises) ; cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).	286
Fig. IV.70 : Exemple de fluctuations saisonnières dans le régime alimentaire des populations d'hyènes du Serengeti en termes de proportions des proies consommées selon les mois (J = janvier, F = février, M = mars, A = avril, ... ; modifié d'après Kruuk, 1972).	259	Fig. V.15 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de Belgique, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.	288
Fig. IV.71 : Activité journalière de six hyènes adultes du parc naturel Addo Elephant (modifié d'après Hayward et Hayward, 2006).	260	Fig. V.16 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de Belgique. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.	289
Fig. IV.72 : Principaux scénarios proposés pour expliquer la présence d'indices de fréquentation humaine dans un repaire d'hyènes. Le facteur temps (représenté par l'horloge, au centre) est rarement apprécié et, en conséquence, une rencontre ne peut jamais être démontrée. Plus de détails sont fournis dans le texte.	262	Fig. V.17 : Distributions de probabilités sommées pour les US R (en noir) et P (en gris) de Belgique.	290
Fig. IV.73 : Représentation schématique simplifiée du recouvrement des niches écologiques (en termes de proies principales) des hyènes (en gris) et des groupes humains (en blanc) pour les deux périodes principales (a : Moustérien « PostQuina » et Châtelperronien ; b : phases anciennes de l'Aurignacien, nord du Bassin aquitain ; c : phases anciennes de l'Aurignacien, sud du Bassin aquitain).	265	Fig. V.18 : Distributions de probabilités sommées par millénaire pour la Belgique pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par l'équation théorique de Surovell et al., 2009.	291
Fig. IV.74 : Représentation schématique du recouvrement des niches écologiques (en termes de spectre des proies) des hyènes (en noir) et des groupes humains (en gris) pour les deux périodes principales (a : Moustérien « PostQuina » et Châtelperronien ; b : phases anciennes de l'Aurignacien). Les grandes tendances sont simplifiées, se reporter au paragraphe 5.3 pour plus de détails.	266	Fig. V.19 : Carte de répartition des sites à hyènes dans la moitié Est de la France, avec (cercles gris) ou sans (cercles blancs) éléments de datations. Les pointillés délimitent les différentes régions arbitraires (numérotées de F10 à F12) utilisées pour l'analyse paléodémographique.	292
Fig. V.1 : Carte de répartition des sites à hyènes en Europe de l'Ouest, pour les pays intégrés dans la base de données « paléodémographie ». L'aire grisée délimite la zone dont l'analyse paléodémographique a déjà été réalisée dans la Partie III (Sud-Ouest de la France).	271	Fig. V.20 : Carte de répartition des sites de la région F10. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).	293
Fig. V.2 : Carte de répartition des sites à hyènes dans les îles britanniques, avec (cercles gris) ou sans (cercles blancs) éléments de datations. Les pointillés délimitent les différentes régions arbitraires (numérotées UK1, UK2 et Ir) utilisées pour l'analyse paléodémographique.	273	Fig. V.21 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F10, partie 1/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.	294
Fig. V.3 : Carte de répartition du site de la région Ir. Cercle clair : site ne contenant que des US P (présence).	274	Fig. V.22 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F10, partie 1/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.	295
Fig. V.4 : Carte de répartition des sites de la région UK1. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).	275	Fig. V.23 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F10, partie 2/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.	296
		Fig. V.24 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F10, partie 2/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences.	297
		Fig. V.25 : Carte de répartition des sites des régions F11 et F12. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence).	299
		Fig. V.26 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F11, partie 1/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète.	300
		Fig. V.27 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F11, partie 1/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour lesquelles les résultats des modèles bayésiens	

sont peu fiables (cf. texte)..... 301

Fig. V.28 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région F11, partie 2/2, et de la région F12, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. « ? » = pour la région F12, l'extension chronologique du Moustérien n'a pas été définie, et l'attribution chronoculturelle n'est donc pas été utilisée dans les modèles bayésiens. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète. 302

Fig. V.29 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région F11, partie 2/2, et de la région F12. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour lesquelles les résultats des modèles bayésiens sont peu fiables (cf. texte)..... 303

Fig. V.30 : Distributions de probabilités sommées par région (F10 à F12) pour les US R (en noir) et P (en gris)..... 304

Fig. V.31 : Distributions de probabilités sommées par millénaire pour la moitié Est de la France pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par l'équation théorique de Surovell et al., 2009..... 305

Fig. V.32 : Carte de répartition des sites à hyènes dans la péninsule italienne, avec (cercles gris) ou sans (cercles blancs) éléments de datations. Les pointillés délimitent les différentes régions arbitraires (numérotées de It1 à It3) utilisées pour l'analyse paléodémographique. Nota : le site à l'Ouest de la Sicile, au large, est correctement positionné. Il correspond au site de la Grotta di Levanzo, dans le petit archipel des îles Égades..... 306

Fig. V.33 : Carte de répartition des sites de la région It1. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence)..... 307

Fig. V.34 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région It1, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. « U » = Uluzzien. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète. 308

Fig. V.35 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région It1. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences..... 309

Fig. V.36 : Carte de répartition des sites des régions It2 et It3. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence)..... 311

Fig. V.37 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région It2, partie 1/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète. 312

Fig. V.38 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région It2, partie 1/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour lesquelles les résultats des modèles bayésiens sont peu fiables (cf. texte)..... 313

Fig. V.39 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région It2, partie 2/2, et de la région It3, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. « U » = Uluzzien. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète. 314

Fig. V.40 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région It2, partie 2/2, et de la région It3. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour lesquelles les résultats des modèles bayésiens sont peu fiables (cf. texte)..... 315

Fig. V.41 : Distributions de probabilités sommées par région (It1 à It3) pour les US R (en noir) et P (en gris)..... 316

Fig. V.42 : Distributions de probabilités sommées par millénaire pour l'Italie pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par l'équation théorique de Surovell et al., 2009. 317

Fig. V.43 : Carte de répartition des sites à hyènes dans la péninsule Ibérique, avec (cercles gris) ou sans (cercles blancs) éléments de datations. Les pointillés délimitent les différentes régions arbitraires (numérotées de Ib1 à Ib5) utilisées pour l'analyse paléodémographique. 319

Fig. V.44 : Carte de répartition des sites de la région Ib1. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence)..... 319

Fig. V.45 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région Ib1, partie 1/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète. 320

Fig. V.46 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région Ib1, partie 1/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences..... 321

Fig. V.47 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région Ib1, partie 2/2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète. 322

Fig. V.48 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région Ib1, partie 2/2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences..... 323

Fig. V.49 : Carte de répartition des sites de la région Ib2. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence)..... 324

Fig. V.50 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région Ib2, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète. 326

Fig. V.51 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région Ib2. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour lesquelles les résultats des modèles bayésiens sont peu fiables (cf. texte)..... 327

Fig. V.52 : Carte de répartition des sites de la région Ib3. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence)..... 328

Fig. V.53 : Carte de répartition des sites de la région Ib4. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence)..... 329

Fig. V.54 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes des régions Ib3 et Ib4, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète. 330

Fig. V.55 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes des régions Ib3 et Ib4. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour lesquelles les résultats des modèles bayésiens sont peu fiables (cf. texte)..... 331

Fig. V.56 : Carte de répartition des sites de la région Ib5. Cercles gris : sites contenant au moins une US R (reprises). Cercles clairs : sites ne contenant que des US P (présence)..... 332

Fig. V.57 : Éléments de datations disponibles pour les sites à hyènes de la région Ib5, rectangles clairs pour les US, gris pour les séquences. Se reporter à la Fig. III.22 page 130 pour une légende complète. 334

Fig. V.58 : Distributions de probabilités calculées par les modèles bayésiens pour les sites à hyènes de la région Ib5. US R en noir, US P en clair. Rectangles gris pour les séquences. * = US pour lesquelles les résultats des modèles bayésiens sont peu fiables (cf. texte)..... 335

Fig. V.59 : Distributions de probabilités sommées par région (Ib1 à Ib5) pour les US R (en noir) et P (en gris)..... 337

Fig. V.60 : Distributions de probabilités sommées par millénaire pour le nord de la péninsule Ibérique (régions Ib1 et Ib2) pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par l'équation théorique de Surovell et al., 2009. 338

Fig. V.61 : Distributions de probabilités sommées par millénaire pour le centre et le sud de la péninsule Ibérique (régions Ib3 à Ib5) pour les US R (en noir) et P (en clair) avant (a et b) et après (c et d) correction par l'équation théorique de Surovell et al., 2009..... 339

Fig. V.62 : Comparaison inter-régionales entre les résultats des estimations paléodémographiques. À droite de la flèche, principales conclusions sur l'abondance de l'Hyène. 342

Fig. V.63 : Répartition géographique par région des listes fauniques quantifiées d'herbivores associées à des reprises d'hyènes au Pléistocène supérieur (toutes périodes confondues). Les proportions des différents taxons ne représentent pas nécessairement le régime alimentaire des hyènes (cf. texte). 345

Fig. V.64 : Répartition géographique par région des listes fauniques quantifiées d'herbivores associées à des reprises d'hyènes entre 60 et 40 ka cal. BP. Les proportions des différents taxons ne représentent pas nécessairement le régime alimentaire des hyènes (cf. texte). 349

Fig. VI.1 : Synthèse des corrélations proposées entre chronologie absolue, événements climatiques (MIS et événements d'Heinrich H4 et H6), communautés végétales (milieu du diagramme, grandes tendances résumées à partir de Sánchez Goñi et al., 2008), Ongulés dominants dans les sites anthropiques (zones ODA majeures et mineures) et différents technocomplexes du Moustérien et du Paléolithique supérieur ancien du Sud-Ouest de la France (LevDent : Moustérien à denticulés de débitage Levallois ; DiscoDent : Moustérien Discoïde à denticulés ; Chatel : Châtelperronien ; ProtoA : Protoaurignacien ; AuriA : Aurignacien ancien). « Zones ODA » : zones d'Ongulés dominants dans les archéofaunes. 355

Fig. VI.2 : Schéma résumé des reconstructions paléoenvironnementales et paléocologiques (faune dominante, biomasse d'Ongulés, démographie des hyènes) qui sont à la base du « modèle Sud-Ouest » 355

Fig. VI.3 : Synthèse du scénario proposé pour les dynamiques populationnelles des hyènes des cavernes d'Europe de l'Ouest entre les événements d'Heinrich 6 (H6) et 4 (H4). Pour les régions où cela a été possible, un encadré représente les reconstitutions supposées dans les communautés d'Ongulés et leurs conséquences en termes de biomasse d'Ongulés (texte à gauche de l'encadré). Des incertitudes (notées par un « ? ») demeurent pour de nombreux paramètres. Les lignes de côtes sont représentées pour chaque période chronologique en accord avec le niveau marin moyen tel qu'estimé par Lambeck et Chappell (2001) et Waelbroeck et collaborateurs (2002)..... 357

Tabl. II.1 : Caractéristiques technotypologiques et position stratigraphique des principaux technocomplexes analysés pour le Sud-Ouest de la France (modifié d'après Discamps et al., 2011). Le Moustérien final à débitage Levallois et grands racloirs n'est pas inclus dans ce tableau.	30	Tabl. III.2 : Age (à 2 σ) des événements hypothétiques de début et de fin de technocomplexe calculés par les quatre modèles bayésiens (en années cal. BP). Les limites en gras sont celles qui ont principalement été exploitées pour la définition des points de contrôle.	118
Tabl. II.2 : Nombre de successions stratigraphiques observées entre les différents technocomplexes moustériens du Sud-Ouest de la France (modifié d'après Discamps et al., 2011, et incluant des données de Jaubert, 2010 ; Jaubert, sous presse ; Jaubert et al., sous presse). Les chiffres indiquent le nombre de séquences où les deux technocomplexes A et B sont trouvés dans des US l'une au-dessous de l'autre (A sous B), que ce soit avec ou sans niveau(x) intermédiaire(s) les séparant. Le nom des séquences où ces successions sont retrouvées est indiqué entre parenthèses. Le Moustérien final à débitage Levallois et grands racloirs n'est pas inclus dans ce tableau.	31	Tabl. III.3 : Datations de repaires d'hyènes obtenues dans le cadre de ce travail. Financements : PCR A. Delagnes (dates de la Chauverie Oxa-), Artemis/PACEA (dates de Camiac Ly-), programme Oxford A. Stuart et A. Lister (autres dates Oxa-). N.C = non communiqué.	129
Tabl. II.3 : Liste des données fauniques quantifiées disponibles pour les différents niveaux des grottes du Renne et du Bison à Arcy-sur-Cure. * : données partielles dans l'étude de l'industrie osseuse de d'Errico et al., 2003.	38	Tabl. III.4 : Liste des sites à hyènes de la région F1 avec des éléments de datations.	131
Tabl. II.4 : Sites et US inventoriés dans la base de données «sites à hyènes» par pays, période chronologique et type d'ensemble osseux selon la classification décrite dans le texte. L'unité de décompte pour chaque colonne est précisée entre parenthèses. P : US type « présence d'hyène ». R : US type « repaires d'hyènes ». Démo : US intégrées dans les analyses paléodémographiques. LfQ : US R ayant livré une liste faunique quantifiée. ¹ : la liste de ces 377 sites est disponible en annexe 3. ² : US du Pléistocène inférieur, moyen ou dont l'attribution au Pléistocène supérieur n'est pas certaine. - : données non quantifiées.	40	Tabl. III.5 : Liste des sites à hyènes de la région F2 avec des éléments de datations.	135
Tabl. II.5 : Critères taphonomiques de distinction des agents accumulateurs consensuels et utilisables à partir d'une simple enquête bibliographique.	43	Tabl. III.6 : Liste des sites à hyènes de la région F3 avec des éléments de datations.	140
Tabl. II.6 : Autres critères taphonomiques de distinction des agents accumulateurs, non intégrés de façon systématique dans la base de données. * : mais possiblement importantes pour les extrémités de pattes.	47	Tabl. III.7 : Liste des sites à hyènes de la région F4 avec des éléments de datations.	143
Tabl. II.7 : Liste des sites intégrés pour le calcul des points de contrôle, avec le nombre de datations absolues par site et par technocomplexe. Les sites en italique sont ceux exclus de l'échantillon «select».	51	Tabl. III.8 : Liste des sites à hyènes de la région F5 avec des éléments de datations.	143
Tabl. II.8 : Exigences écologiques des cinq principaux Ongulés chassés par les groupes humains entre MIS 5 et MIS 3. Données compilées depuis Hokr, 1951 ; Spiess, 1979 ; McDonald, 1981 ; Straus, 1981 ; Guthrie, 1982, 1990 ; Martin, 1982 ; Vereshchagin et Baryshnikov, 1982 ; Berger, 1986 ; Griggo, 1995, 1996 et Geist, 1998. Estimations chiffrées des paramètres climatiques : Tw = température moyenne en Janvier ; Ts = température moyenne en Juillet ; Ta = température moyenne annuelle ; P = précipitations annuelles ; F = jours de gel par an. Températures en degrés Celsius, précipitations en mm (moyennes depuis Griggo, 1995 / valeurs minimales et maximales depuis Hokr, 1951).	62	Tabl. III.9 : Liste des sites à hyènes des régions F6 (Brassempouy) et F7 (autres gisements) avec des éléments de datations.	151
Tabl. II.9 : Liste des sites archéologiques inclus dans la base de données «sites anthropiques» avec le code d'identification utilisé, le nombre d'US intégrées et les références bibliographiques principales des études fauniques.	65	Tabl. III.10 : Liste des sites à hyènes de la région F8 avec des éléments de datations.	155
Tabl. II.10 : Biomasses d'Ongulés (en kg par km ²) de quelques écosystèmes classées par grand type de biotope, telles que compilées depuis la littérature.	74	Tabl. III.11 : Liste des sites à hyènes de la région F9 avec des éléments de datations.	159
Tabl. II.11 : Masses de cinq taxons telles que définies par différents auteurs. En gras : masse utilisée pour les calculs de biomasse d'Ongulés.	76	Tabl. III.12 : Décomptes des sites anthropiques (US, sites et NRD d'Ongulés) par grandes périodes.	167
Tabl. II.12 : Densités populationnelles pour cinq taxons dans différents écosystèmes, telles que compilées depuis la littérature. Densités exprimées en individus par km ² , sauf pour les cas marqués d'un astérisque.	78	Tabl. IV.1 : Présence / absence de distinction spatiale entre l'ensemble inférieur et l'ensemble supérieur selon les différentes altérations taphonomiques et les deux grandes zones A et C.	200
Tabl. II.13 : Liste faunique disponible avant notre étude par couche (case grisée = présence, modifié d'après Tournepiche et al., 2005)	89	Tabl. IV.2 : Nombre de remontages effectués entre les ensembles inférieur et supérieur du secteur « central » et les autres secteurs.	201
Tabl. II.14 : Datations ¹⁴ C AMS (par ultrafiltration) du site de La Chauverie : en grisé, datations inédites obtenues dans le cadre de ce travail.	90	Tabl. IV.3 : Restes inclus dans les tentatives de remontages pour les cinq taxons les plus abondants. Pour chaque élément squelettique : NR, NME, nombre moyen de fragments par élément (NR/NME) et nombre de restes inclus dans les remontages (NR rem). Les portions anatomiques où des remontages ont été effectués sont surlignées en grisé. Pour les dents, étant donné qu'un fragment de mandibule ou de maxillaire portant 2 dents compte pour 1 reste mais 2 éléments, le NR est fréquemment inférieur au NME : le NR/NME n'a alors que peu de sens et n'a donc pas été calculé.	203
Tabl. II.15 : Liste faunique quantifiée disponible avant reprise étude (d'après Gaudelli et al., 1988).	91	Tabl. IV.4 : Pourcentages de restes portant des traces issues de l'activité des carnivores et des hommes par secteur et ensemble.	208
Tabl. II.16 : Datations ¹⁴ C du site de Camiac. Fond blanc : datation conventionnelle obtenue précédemment ; fond gris : datations AMS inédites obtenues dans le cadre de ce travail (N.C. : non communiqué).	93	Tabl. IV.5 : Atteintes taphonomiques relevées par secteur et ensemble en pourcentage des restes affectés.	209
Tabl. II.17 : Classes de taille utilisées par différents auteurs. (« - » : taxon non inclus par l'auteur).	95	Tabl. IV.6 : Pourcentages de restes portant des traces relatives à l'activité des carnivores et des hommes pour les deux taxons principaux de l'ensemble supérieur.	210
Tabl. II.18 : Définition des classes de taille utilisées dans ce travail.	95	Tabl. IV.7 : Ensemble du matériel déterminé par secteur et ensemble (Coord. : vestiges coordonnés ; Non coord. : vestiges non coordonnés ; * : bois de chute inclus).	212
Tabl. III.1 : Proposition de zones ODA (Ongulés dominants dans les archéofaunes) hypothétiques. Résumés des caractéristiques de chaque zone ODA (haut) et ensemble des US attribuées à chaque zone ODA (bas). Type de zone ODA : Maj. = zone ODA majoritaire (en grisé), Chrono. = zone ODA de variabilité intra-technocomplexe chronologique, Géo. = zone ODA de variabilité intra-technocomplexe géographique. Régions : C = Charentes, Pé = Périgord, Q = Quercy, Pa = Pyrénées atlantiques, Pc = Pyrénées centrales. Sont représentées en italique les zones sans archéofaune, intégrées par soucis d'exhaustivité mais non exploitées dans nos analyses (cf. texte).	116	Tabl. IV.8 : NR et NMI de l'ensemble du matériel (* : avec prise en compte des bois de chute).	213
		Tabl. IV.9 : Datations obtenues dans le cadre de ce travail pour Camiac, avec le code utilisé en Fig. IV.45.	231
		Tabl. IV.10 : Pourcentages de restes portant des traces relatives à l'activité des carnivores et des hommes pour les trois taxons principaux.	232
		Tabl. IV.11 : Nombre de restes (NR) et nombre minimum d'individus (NMI) des herbivores, carnivores et indéterminés mis au jour à Camiac. La classe de taille (de 1 à 5) attribuée à chaque taxon est indiquée entre parenthèses.	234
		Tabl. IV.12 : Caractéristiques dimensionnelles (en mm) des fragments d'os longs de Bovinés à Bois Roche (Villa et al., 2004) et à Camiac.	235
		Tabl. IV.13 : Calculs de surface osseuse pour les fragments indéterminés (MAM) par classe de taille et pour les trois principaux taxons (détails des calculs dans le texte et le tableau). Certains restes, très fragmentés, n'ont pu être mesurés et ne sont pas pris en compte. (ind. = de taille indéterminée).	239
		Tabl. IV.14 : Estimation des NMI pour le profil de mortalité des Bovinés de la Quina à partir des NR de molaires inférieures par classe d'âge publiés dans Armand, 2005.	255
		Tabl. V.1 : Liste des sites à hyènes des régions Ir (Castelpook) et UK1 (autres sites) avec des éléments de datations.	274

Tabl. V.2 : Liste des sites à hyènes de la région UK2 avec des éléments de datations.	281
Tabl. V.3 : Liste des sites à hyènes de Belgique avec des éléments de datations. 287	
Tabl. V.4 : Liste des sites à hyènes de la région F10 avec des éléments de datations.	293
Tabl. V.5 : Liste des sites à hyènes des régions F12 (Hénin-sur-Cojeul) et F11 (autres sites) avec des éléments de datations.	299
Tabl. V.6 : Liste des sites à hyènes de la région It1 avec des éléments de datations.	307
Tabl. V.7 : Liste des sites à hyènes des régions It3 (San Teodoro) et It2 (autres sites) avec des éléments de datations.	311
Tabl. V.8 : Liste des sites à hyènes de la région Ib1 avec des éléments de datations.	318
Tabl. V.9 : Liste des sites à hyènes de la région Ib2 avec des éléments de datations.	325
Tabl. V.10 : Liste des sites à hyènes de la région Ib3 avec des éléments de datations.	328
Tabl. V.11 : Liste des sites à hyènes de la région Ib4 avec des éléments de datations.	329
Tabl. V.12 : Liste des sites à hyènes de la région Ib5 avec des éléments de datations.	333
Tabl. V.13 : Repaires d'hyènes européens pour lesquels une liste faunique quantifiée est disponible. Dans la colonne de droite, les sites marqués d'un astérisque sont ceux pour lesquels des doutes existent sur l'intégrité des ensembles osseux (mélange de niveaux ?) ou sur l'unicité de l'agent accumulateur à son origine (mélange d'occupations hommes/hyènes ?).	346
Tabl. VI.1 : Résumé de l'importance du recouvrement de niches en termes de proies chassées entre hyènes et hommes pour les technocomplexes de la « Transition ». Les cas où la contemporanéité entre deux groupes n'est pas démontrée sont indiqués en italique. Nord : nord du Bassin aquitain. Sud : sud du Bassin aquitain. 1 : les hyènes sont quasiment absentes de cette région à cette période. 2 : aucune faune châtelperronienne n'a été incluse dans l'analyse pour cette région.	358
Tabl. VI.2 : Résumé de trois paramètres additionnels nécessaires à l'estimation du degré de compétition interspécifique (en plus du recouvrement en termes de proies chassées cf. Tabl. VI.1) entre les derniers Néandertaliens (Néand.), les hyènes des cavernes et les hommes anatomiquement modernes (HAM).	359
Tabl. A.1 : Effectifs des pièces en silex selon l'étendue des écaillures visibles sur leurs bords, par secteur et ensemble.	424
Tabl. A.2 : Effectifs des groupes de matières premières, regroupés par secteur et ensemble.	425
Tabl. A.3 : Effectifs des catégories technologiques par secteur et ensemble. (aménag. : d'aménagement ; fragm. : fragment).	425
Tabl. A.4 : Annexe 2	428
Tabl. A.5 : Annexe 4	433

ANNEXES

Annexe 1 : page 424

Étude du matériel lithique de La Chauverie par Anne Delagnes. Contribution inédite généreusement mise à disposition par Anne Delagnes afin d'être exploitée dans le cadre de ce travail.

Annexe 2 : Tabl. A.4, page 428

Correspondances des codes utilisés pour les US des sites pluristratifiés de la base de données "sites anthropiques" et des séquences "naturelles" de comparaison utilisées en Chapitre III.1.

Nota bene : Ce tableau n'inclut pas toutes les US intégrées dans la base de données.

Annexe 3 : page 423

Liste des 375 sites du Pléistocène supérieur avec présence d'Hyène inclus dans la base de données « sites à hyènes » pour les pays sélectionnés dans l'analyse paléodémographique.

Annexe 4 : Tabl. A.5, page 433

Correspondances des codes utilisés pour les US des sites pluristratifiés de la base de données "sites à hyènes" par région géographique (Rég.). Pour les correspondances des codes des noms de sites, se reporter au texte principal (Chapitre III.2 et Chapitre V.1). (c. : couche ; inf. : inférieur ; sup. supérieur ; ens. : ensemble ; niv. : niveau).

Nota bene : Ce tableau n'inclut pas toutes les US intégrées dans la base de données.

ÉTUDE DU MATÉRIEL LITHIQUE DE LA CHAUVERIE - PAR A. DELAGNES¹

L'industrie lithique comprend 136 pièces qui se décomposent en 4 ensembles : l'ensemble inférieur² (N= 24), l'ensemble supérieur² (N=28), le limon supérieur (N=9), le secteur Nord, sans attribution stratigraphique précise (N=73). Ces séries sont trop restreintes pour un traitement statistique des données, mais quelques tendances se dégagent toutefois.

La préservation physique des pièces est globalement moyenne à bonne, avec quelques variantes d'un ensemble à l'autre. Les séries ne contiennent pas de pièces émoussées qui traduiraient leur transport sur une distance importante et/ou leur déplacement par un courant à forte énergie. Dans tous les ensembles, quelques pièces dessilicifiées sont présentes, mais leur état semble davantage lié à la nature du matériau (principalement silex turonien du sud d'Angoulême) qu'à leur provenance stratigraphique. Les micro- et macro-écaillures sont nombreuses sur les tranchants des pièces en silex, et traduisent des chocs ou écrasements répétés sur les bords des pièces liés à leur déplacement ou piétinement avant enfouissement. Ces altérations des bords varient sensiblement d'un ensemble à l'autre (Tabl. A.1), avec une prédominance marquée des pièces à écaillures localisées et à écaillures étendues à tous les bords dans l'ensemble inférieur, une prédominance moins forte des mêmes types d'altération dans l'ensemble supérieur et une tendance qui s'inverse avec une plus forte représentation des pièces non écaillées et des pièces à écaillures localisées dans le secteur Nord. Il est difficile de tirer des conclusions quant à l'origine précise de ces altérations et les causes de leurs variations d'un ensemble à l'autre, mais on peut tout de même

souligner que les pièces du secteur central, et en particulier celles du niveau inférieur, semblent avoir une histoire taphonomique plus longue et complexe que celles du secteur Nord. Les contrastes intra-couche appellent par ailleurs à s'interroger sur l'homogénéité des séries lithiques livrées par ces différents ensembles.

Les matériaux exploités sont diversifiés et là encore des variations significatives apparaissent d'un ensemble à l'autre (Tabl. A.2). Les déterminations pétrographiques présentées ici sont préliminaires et devront être affinées, validées au moyen d'analyses micro- et macroscopiques plus approfondies. Certains matériaux sont toutefois suffisamment caractérisés pour permettre leur caractérisation à l'aide de la base de données associée à la lithothèque du bassin de la Charente. (<http://www.alienor.org/articles/lithotheque>).

Globalement, ces matériaux se subdivisent en matériaux d'origine locale, en silex d'origine allochtone et en silex d'origine indéterminée. Les matériaux locaux comprennent le quartz, le silex coniacien potentiellement local, le silex jaspéroïde ; les silex allochtones comprennent les silex turoniens issus des plateaux du sud d'Angoulême (distance : 20-30 km au nord-ouest), avec 3 sous-variétés (silex brun à grain très fin issus de rognons globuleux, silex brun sous forme de lentilles et silex noir à grain fin en dalles), le silex jurassique issu des formations situées à plus de 20 km au nord-est, et enfin le silex sénonien noir à grain fin dont les sources les plus proches sont situées dans le bassin de la Dronne à une distance minimale de 20 km au sud. Les silex indéterminés comprennent

	Ensemble inférieur	Ensemble supérieur	Limon supérieur	Secteur Nord
Bords non écaillés	4	3	3	11
Écaillures localisées	11	13	2	25
Écaillures sur tous les bords	11	7	0	9

Tabl. A.1 : Effectifs des pièces en silex selon l'étendue des écaillures visibles sur leurs bords, par secteur et ensemble.

¹ : Anne Delagnes. UMR 5199-PACEA, CNRS/Université Bordeaux 1, Avenue des Facultés, 33405 Talence CEDEX, France. Email : a.delagnes@pacea.u-bordeaux1.fr

² : Ces deux ensembles correspondent à ceux définis en post-fouille à l'issue de l'analyse présentée en Chapitre IV.1. Ils incluent essentiellement des pièces du secteur central (35 pièces sur 52) et 17 pièces des secteurs sud, sondage et connexion qui ont pu être attribuées à l'un ou l'autre des ensembles stratigraphiques.

ÉTUDE DU MATÉRIEL LITHIQUE DE LA CHAUVERIE - PAR A. DELAGNES

		Ensemble inférieur	Ensemble supérieur	Limon supérieur	Secteur Nord
Matériaux potentiellement locaux	Quartz	0	4	5	23
	Silex coniacien	0	0	1	17
	Silex jaspéroïde	0	0	0	2
	TOTAL	0	4	6	42
Silex allochtones	Silex turonien brun à grain très fin	7	6	1	3
	Silex turonien brun	2	1	0	8
	Silex turonien noir à grain fin	0	0	0	3
	Silex jurassique	1	1	0	0
	Silex sénonien noir (bassin de la Dronne ?)	11	8	0	3
	TOTAL	21	16	1	17
Silex d'origine indéterminée	Silex sénonien indéterminés	0	0	1	10
	Silex indéterminés	5	5	1	2
	TOTAL	5	5	2	12

Tabl. A.2 : Effectifs des groupes de matières premières, regroupés par secteur et ensemble.

	Ensemble inférieur		Ensemble supérieur		Secteur Nord + Limon supérieur	
	Quartz	Silex	Quartz	Silex	Quartz	Silex
Galet entier	0	0	1	0	12	0
Percuteur	0	0	1	0	3	0
Nucléus	0	0	0	0	6	0
Entame	0	1	0	0	3	0
Éclat cortex > 50%	0	1	0	0	3	2
Éclat cortex < 50%	0	0	0	3	0	5
Éclat indifférencié	0	1	0	3	1	6
Éclat aménag. nucléus	0	6	0	2	0	4
Éclat Levallois	0	9	0	4	0	11
Lame	0	0	0	1	0	4
Petit éclat indifférencié	0	4	0	6	0	4
Fragm. d'éclat-débris	0	2	2	2	0	6
Biface	0	1	0	1	0	5
Eclat de retouche	0	0	0	3	0	2
Eclat de façonnage	0	1	0	0	0	3
TOTAL	0	26	4	24	28	52

Tabl. A.3 : Effectifs des catégories technologiques par secteur et ensemble. (aménag. : d'aménagement ; fragm. : fragment).

ÉTUDE DU MATÉRIEL LITHIQUE DE LA CHAUVERIE - PAR A. DELAGNES

diverses formes de silex sénonien et santonien qui mériteraient une analyse pétrographique plus poussée pour en préciser la provenance.

Le secteur central, et en particulier l'ensemble inférieur, se distingue par la présence quasi-exclusive de silex d'origine allochtone et de provenances variées (Tabl. A.2). Cette situation contraste très nettement avec les ensembles issus du limon supérieur et du secteur Nord qui comportent très majoritairement des matériaux d'origine locale, dominés par le quartz, avec une représentation également non négligeable du silex coniacien. Avec quelques pièces en quartz, l'ensemble supérieur du secteur central apparaît, comme pour les états d'altération des tranchants, en position intermédiaire entre l'ensemble inférieur de ce même secteur et le secteur Nord, tout en comportant une composante allochtone majoritaire qui le rapproche davantage de l'ensemble inférieur.

Les fondements techno-économiques de la production lithique diffèrent fondamentalement en premier lieu entre le quartz et le silex dans son ensemble (Tabl. A.3), mais aussi au sein du silex entre une composante moustérienne très majoritaire se rapportant au Moustérien de Tradition Acheuléenne (MTA) et une composante laminaire, intégrant un fragment de pointe de Châtelperron, et qui se rapporterait donc au Châtelperronien. Le quartz, surtout très représenté dans le secteur Nord et le limon supérieur (regroupés ici du fait de cette similitude), comprend des galets entiers (N=12/28), des éclats d'entame ou éclats de percuteurs entièrement corticaux (N=3/28), des éclats corticaux (cortex > 50%) (N=3/28), un éclat indifférencié, des percuteurs (N=3/28), des nucléus discoïdes ou débités par percussion sur enclume (N=6/28). Ce matériau local a ainsi répondu aux besoins d'une production expédiente réalisée sur place et a fourni quelques percuteurs, en plus d'un stock de galets bruts dont l'usage est indéterminable. Il est impossible de proposer une attribution chronoculturelle pour cet ensemble.

Le silex comprend les éléments diagnostiques d'un Moustérien de Tradition Acheuléenne, sous forme de bifaces sur éclat de section plano-convexe tout à fait caractéristiques de ce techno-complexe. Les produits débités associés à ces bifaces sont des éclats Levallois issus de méthodes récurrentes unipolaires et plus occasionnellement centripètes. Ces méthodes entrent dans la variabilité des principes de débitage documentés pour le MTA (Soressi, 2002). Les éléments rapportables au MTA se retrouvent dans

tous les ensembles stratigraphiques et secteurs du site. Les outils retouchés sur éclat (N=9), constitués de racloirs simples, doubles et convergents, sont en revanche concentrés dans l'ensemble supérieur du secteur central (N=1), dans le limon supérieur (N=2) et dans le secteur Nord (N=6).

Globalement les produits finis en silex (bifaces, éclats Levallois, outils retouchés) sont surreprésentés par rapport aux déchets techniques, ce qui signe très certainement l'apport d'une large partie de ces produits sous forme déjà transformée. Cette surreprésentation des produits finis, en particulier des éclats Levallois, est particulièrement marquée dans l'ensemble inférieur du secteur central, un peu moins forte dans les autres ensembles ou secteurs. Pour le débitage Levallois, l'absence totale de nucléus suggère qu'aucune phase de débitage n'a été menée sur place. Les éclats d'aménagement de nucléus Levallois sont en revanche relativement bien représentés, mais les caractères morpho-techniques de la plupart de ces éclats qui présentent un bord débordant opposé à un bord tranchant brut étendu, auraient pu motiver leur apport dans le site à titre d'outils ou supports d'outils potentiels. Les déchets techniques liés au façonnage des bifaces sont également largement sous-représentés tout comme ceux issus de la confection des racloirs, mais pas totalement absents. Un travail ponctuel de réfection de l'outillage aurait ainsi pu avoir lieu sur place. Cette composition des ensembles lithiques est caractéristique d'un site à fonction spécialisée et occupation(s) fugace(s) n'ayant pas donné lieu à des activités de taille sur place et essentiellement voué à l'exploitation d'un outillage importé. Cette interprétation cadre bien tant avec l'état d'abandon des produits finis, en particulier des bifaces dont 5 pièces sur 7 correspondent à des fragments de bifaces ou bifaces à pointe cassée, qu'avec les fondements techno-économiques du MTA qui se caractérise par des chaînes opératoires très souvent segmentées (Soressi, 2002 ; Delagnes et Rendu, 2011).

La présence d'une pointe de Châtelperron fragmentaire dans l'ensemble supérieur du secteur central et de 4 lames ou fragments de lames dans le secteur Nord résulte d'une phase d'occupation du site postérieure. Cette phase rapportée au Châtelperronien pourrait se caractériser comme pour le MTA, et de façon plus marquée encore, par le passage fugace d'un groupe humain ou d'un individu ayant abandonné sur place des outils cassés hors d'usage.

ÉTUDE DU MATÉRIEL LITHIQUE DE LA CHAUVERIE - PAR A. DELAGNES

L'hétérogénéité physique, technologique et chrono-culturelle des ensembles lithiques de la Chauverie signe une histoire taphonomique complexe. Les vestiges lithiques seuls ne permettent pas de reconstituer cette histoire dans le détail mais ils peuvent apporter quelques clés d'interprétation. L'ensemble MTA pourrait résulter soit d'une unique phase d'occupation soit de plusieurs passages successifs. Dans l'hypothèse d'une phase unique, il faut envisager un dépôt primaire situé quelque part sur le plateau et dans le secteur Nord du site, avec plusieurs (2 ou 3 ?) phases de remobilisation du matériel qui aurait été secondairement et successivement mélangé aux dépôts fauniques de l'ensemble inférieur, puis de l'ensemble supérieur du secteur central. Ces phases de remobilisation auraient affecté en premier lieu des vestiges exclusivement MTA que l'on retrouve dans l'ensemble inférieur, puis un ensemble mixte : MTA associé à quelques galets en quartz et une pointe de Châtelperron dans l'ensemble supérieur. Ce caractère mixte se retrouve de façon plus marquée encore dans le secteur Nord qui pourrait se situer plus proche du dépôt primaire si l'on se fie aux états d'altération des bords des objets lithiques.

Références

- Delagnes, A., Rendu, W., 2011. Shifts in Neandertal mobility, technology and subsistence strategies in western France. *Journal of Archaeological Science* 38 (8): 1771-1783.
- Soressi, M., 2002. Le Moustérien de tradition acheuléenne du sud-ouest de la France. Discussion sur la signification du faciès à partir de l'étude comparée de quatre sites: Pech-de-l'Azé I, Le Moustier, La Rochette et la Grotte XVI. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1.

Annexe 2 : Tabl. A.4

Correspondances des codes utilisés pour les US des sites pluristratifiés de la base de données “sites anthropiques” et des séquences “naturelles” et “mixtes” de comparaison utilisées en Chapitre III.1. (c. : couche ; inf. : inférieur ; sup. supérieur ; ens. : ensemble ; niv. : niveau).

Pour les correspondances des codes des noms de sites, se reporter au texte principal : Chapitre II.4, Tabl. II.9, page 65 et Chapitre III.1 1.6, page 120 (dans le texte).

Nota bene : Ce tableau n’inclut pas toutes les US intégrées dans la base de données, se reporter au texte principal (cf. *supra*) pour une liste complète des sites.

Tabl. A.4 : Annexe 2

Code	Locus / Unité stratigraphique
AbChB	n. B
AbChC	n. C
Abei1	c. 1 - Aurignacien ancien
Abei2	c. 2-3 - Protoaurignacien
Art8	c. 8 à 6
Bat3	c. 3
BD10	c. 10
BD2	c. 02
BD4	c. 04
BD8b	c. 08'
BD9a	c. 09
BD9b	c. 09'
BR	unité 2
Bra1	ens. 1
Bra2A	ens. 2A
Bra2C	ens. 2C
Bra2DE	ens. 2DE
Bra2F	ens. 2F
Can2	c. 2
Can3	c. 3
CG11	c. 11
CG12	c. 12
CG13	c. 13
CG14	c. 14
CG1615	c. 15/16
CG17	c. 17
CG19	c. 19
CG20	c. 20
CG21	c. 21
CG22	c. 22
CG23	c. 23
CG24	c. 24
CG25	c. 25
CG26	c. 26

Tabl. A.4 : Annexe 2 (suite)

Code	Locus / Unité stratigraphique
CG27	c. 27
CG28	c. 28
CG29	c. 29
CG30	c. 30
CG31	c. 31
CG32	c. 32
CG33	c. 33
CG35	c. 35
CG36	c. 36
CG37	c. 37
CG38	c. 38
CG4039	c. 40/39
CG41	c. 41
CG4342	c. 42/43
CG4746	c. 47/46
CG4948	c. 49/48
CG50	c. 50
CG50A	c. 50A
CG51	c. 51
CG52	c. 52
CG54	c. 54
Coud	locus II, c. 3 et 4
CPN06J	SW-US06 Jaubert/Hublin
CPN07J	SW-US07 Jaubert/Hublin
CPN08J	SW-US08 Jaubert/Hublin
CPN09J	SW-US09 Jaubert/Hublin
CPN10A	c. 10 Airvaux
CPN14A	c. 14 Airvaux
CPN18A	c. 18 Airvaux
CPN20A	c. 20 Airvaux
CPN22A	c. 22 Airvaux
CPN24A	c. 24 Airvaux
Esp2	c. II
Esp3	c. III

Tabl. A.4 : Annexe 2 (suite)

Code	Locus / Unité stratigraphique
Esp4A	c. IVA
Esp4B	c. IVB
Fer10	K1-3
Fer12	K5 à base K
Fer13	L3a-b sagittal
Fer6	G frontal
Fer7	H
Fer8	I
Fer9	J
FieuJ	porche ouest - n. J
FieuK	porche ouest - n. K
Flag11	c. XI
Flag8	c. VIII
Flag9	c. IX
Fonta2	c. 2
Fonta3	c. 3
Gat2	cbci-cbf
GXVI1	c. Abb
GXVI2	c. Aib
GXVI3	c. B
Haut1	c. 1 Pradel = c. 4 Debénath
Haut3	c. 3
Ist4b1	fouille principale c. 4b1 Normand
Ist4b2	fouille principale c. 4b2 Normand
Ist4d1	fouille principale c. 4d1 Normand
Pat11	c. 11
Pat12	c. 12
Pat1213	éboulis 12-13
Pat13	c. 13
Pat1314	éboulis 13-14
Pat14	c. 14
Pat7	c. 7
Pat8	c. 8
PechI4	c. 4
PechI6	c. 6
PechI7	c. 7
PechII2E	c. 2E
PechII2Ga	c. 2G
PechII3	c. 3
PechII4A	c. 4A (4A, 4A1 et 4A2)
PechII4B	c. 4B (abri) et 4 (grotte)
PechII4C	c. 4C (4C1 et 4C2)
PechIV8	c. YZ = c. 8 Dibble
PechIVGH	c. G, H1, H2
PechIVI1	c. I1

Tabl. A.4 : Annexe 2 (suite)

Code	Locus / Unité stratigraphique
PechIVI2	c. I2
PechIVJ1	c. J1
PechIVJ23	c. J2, J3
PechIVJ3ab	c. J3a, J3b
PechIVJ3c	c. J3c
PechIVX	c. X
PiaF	c. F
PiaGl	c. G-I
PiaK	c. K
Plu2	c. II ens. sup.
Plu4	c. IV ens. inf.
PortB	n. B
PortD	n. D
PortF	n. F
PortF1	n. F1
PortF2	n. F2
PortF3	n. F3
PortG	n. G
PortK	n. K
Prad10	c. 10 Vandermeersch ≈ 2a Maureille
Prad11	c. 11 Vandermeersch ≈ 2a Maureille
Prad3	c. 3 Vandermeersch ≈ 5-6 Maureille
Prad4	c. 4 Vandermeersch ≈ 5 Maureille
Prad5	c. 5 Vandermeersch ≈ 5 Maureille
Prad6	c. 6 Vandermeersch ≈ 5 Maureille
Prad7	c. 7 Vandermeersch ≈ 4-5 Maureille
Prad8	c. 8 Vandermeersch ≈ 4 Maureille
Prad9	c. 9 Vandermeersch ≈ 2a-2b Maureille
PradGP	galerie aux poules, jaune unité 2
PuycB	c. B
PuycBb	c. Bb
PuycC	c. C
PuycD	c. D+E
Qui2	c. 2a+2b
Qui4	c. 4a+4b
Qui6a	c. 6a
Qui6c	c. 6c
Qui6d	c. 6d
Qui8	c. 8
QuinEj	Ej
QuinEm	Em
Ram2	c. 2
Ram3	c. 3
RDC5	c. 5
RDC6	c. 6

ANNEXE 2

Tabl. A.4 : Annexe 2 (suite)

Code	Locus / Unité stratigraphique
RDC7	c. 7
RDC8	c. 8
RDM2	c. 2
RDM4	c. 4
RDM5	c. 5
RDM7	c. 7
RdVinf	SJ (ens. inf)
RdVmoy	N (ens. moyen)
RdVsup	J (ens. sup.)
Reg2	c. II
Reg3	c. III
Reg4	c. IV
Reg5	c. V
Reg6	c. VI
Reg7	c. VII
Roi1	c. 1
Roi2	c. 2
Roi3	c. 3
StCe10	c. 10 (EGPF)
StCe1315	c. 13-14-15 EGC (sup., moyen et inf.)
StCe3	c. 3 (EJJ)
StCe4	c. 4 (EJM)
StCe5	c. 5 (EJF)
StCe6	c. 6 (EJO sup.)
StCe8	c. 8 (EJOP sup.)
StCe9	c. 9 (EJOP inf.)
Tou1	ens. IA
Tou2BC	ens. II B/C «couche à ours»
Tou2D	ens. II D1/D2
Tou3F12	ens. III F1F2
Tou3F34	ens. III F3F4
Trou1	c. Aurignacien I
Trou2	c. Aurignacien II
Vau1	c. I
Vau2	c. II

Annexe 3 :

Liste des 375 sites du Pléistocène supérieur avec présence d'Hyène inclus dans la base de données « sites à hyènes » pour les pays sélectionnés dans l'analyse paléodémographique : Belgique, Espagne, Gibraltar, France (et Principauté de Monaco), Italie, Portugal, Royaume-Uni, Irlande.

Belgique

Abîme (Trou de l') ; Abri Sandron ou Cendron (Huccorgne) ; Al'Wesse (Trou) (Trou à la guèpe) ; Bois Laiterie ; Bos Van Aa (Zemst) ; Cave (Grotte de la) à Ben-Ahin ; Chaleux (Trou de) ; Chena (Trou du) ; Chokier (caverne de) ; Diable (Trou du) ou Hastière (caverne de) ; Docteur (Trou/grotte du), proche de grotte du Roua ou Trou Rowa ou Trou Saint-Amand ; Engihoul ; Fonds de Forêt (Bay Bonnet) ; Goyet 3ème (Caverne) ; Hermitage (grotte de l') (ou Ermitage) ; Hofstade ; Magrite (Trou) ou Magritte ; Marie-Jeanne (caverne de) à Hastière ; Pétigny (grotte de) ; Prince (grotte du) à Marche-Les-Dames ; Rotselaar ; Scladina ou Sclayn ; Sottais (Trou des) ou grotte de la Chantoire ; Spy (grotte du) (ou Betche aux rotches) ; Sureau (Trou du) (Montaigle) ; Tiène des Maulins (le) ; Trou du Renard ; Verlaine (Grotte de) ; Walou (Trou/grotte)

Espagne, Gibraltar

A Valiña ; Abautz (cueva de) ; Aitzbitarte III ; Aizkirri ; Amalda ; Arbreda (l') ; Atxagakoa ; Baio ; Beneito (Cova) ; Bolinkoba ; Bora Gran de les Carreras ; Buena Pinta (Calvero de la Higuera, Pinilla del Valle) ; Buho (Cueva del Bùho) ; Camino (Calvero de la Higuera, Pinilla del Valle) ; Carihuela ou Campana del Pinar ; Casares (los) ; Castillo, El ; Conde (Cueva del) ou Forno ; Cova Negra (Valencia) ; Covalejos ; Cueva del Higueral de Sierra Valleja ; Devil's Tower ; Ekain ; Ermitons ; Esquilleu ; Gabasa ou Los Moros 1 ; Gegant (Cova del) ; Gorham's Cave ; Hienas (Cueva de las) ou Cueva de las Caldas ; Iglesia de Navajeda II ; Labeko Koba ; Leguin ; Lezetxiki ; Maltravieso (Cueva de) ; Mollet III ; Morin (Cueva) ; Olopte ; Otero (Cueva del) ; Pendo ; Rascano ; Reclau Viver (ou Recleau Recleu) ; Romani (Abrich ou Abric) ; Sima de Constantina ; Sopena ; Teixoneres (Cova de les) ou Toixoneres ; Toll (Cueva del) ; Torrejones ; Urtiaga ; Valdegoba ; Vanguard ; Ventanas, Las ; Zafarraya (Cueva del Boquete de)

France, Monaco

Abeilles (les) (Montmaurin) ; Abri du chasseur ; Achenheim ; Anglais (grotte des) ; Arche (grotte de l') ; Arcy-sur-Cure, Galerie Schoepflin ou RGS ; Arcy-sur-Cure, Grotte de l'Hyène ; Arcy-sur-Cure, Grotte du Bison ; Arcy-sur-Cure, Grotte du Renne ; Arcy-sur-Cure, Rotonde ; Armelle (grotte d') ; Artenac ; Aurensan, grottes supérieures de la carrière ; Aurignac ; Auzières (les) II ; Avy (le roc d') ; Balauzière (la) ; Balme d'Epy (la) II : rivière souterraine ; Barro (carrière de) ; Baume-Longue ou grotte de Dions ; Bellevaud (grotte de) ; Berbie (La) ; Bergerie des Quatre chemins ou Caniac (grotte de la) ; Blanot ; Bois-Roche ; Bourdette ; Bourgeois-De-launay (La Chaise) ; Brassempouy (Grotte des Hyènes ou de Cro-Magnon) ; Brouillaud ; Cabane (grotte de la) ; Calmette (la) ; Camiac (ou cimenterie d'Espiet) ; Campefiel ; Canalettes (abri des) ; Canecaude I ; Carane-3 (la) ; Carrière de Chauvigny ; Cassegros ; Cassenade ; Castaigne ; Castanet (abri) ; Cave chaude (grotte de la), Bois-du-Roc ; Chaffaud ; Champs-Gaillards ; Chapelle aux saints (La) ; Charnier (aven du) (ou Les Garennes) ; Vilhonneur ; Chateaubourg ; Châtelperon (Grotte des Féés) ; Chauverie (La) ; Chevroches ; Clos du prieur (le) ; Combe Capelle bas ; Combe-Grenal ; Combe-Saunière ; Conives ; Côte de l'Oiseau ; Cottés (Les) ; Cottier (les) ; Coudoulous II ; Coupe-Gorge ou Montmaurin ; Crouzade (la) ; Croze sur Suran (la) ; Crozo Bastido ; Culles-les-Roches ; Curtil-sous-Burnand ; Duport (Grotte) (La Chaise) ; Embulla ; Enlène ; Eycheil ou Sabouche ; Ferrassie (La) ; Figuier (grotte du) ; Flandin (Baume) ; Fontéchevade ; Fontenioux ; Four de la Baume (le) ou Brancion ; Fourneau du Diable (le) ; Fouvent - abri Cuvier ; Garenne 1 (grotte de la) ou Gissey-sur-Ouche ; Gargas (grotte de), les oubliettes ; Gatzarria (grotte de) ; Gazel ; Genay (brèche de) ; Gerde (Grotte de la Carrière) ; Germolles - la Verpillère ; Giget nord et sud ; Gouffre Junqua ; Grand abri aux puces ou Grotte Basse ; Grappin (Grotte) ; Gravette (la) ; Grotte Marie ; Gueule du Loup, Bissy-la-Mâconnaise ; Haristoy - Eyhera ou Haristoi - Eihera ou grotte du Meunier ; Harpons (grotte des) ; Haurets ; Hénin-sur-Cojeul ; Heurteubise, près de Jonzac ou Urtebise ; Hortus (grotte de l') ; Igue de Barrières ; Igue du Gral ; Isturitz ; Jaurens ; Jonzac (Chez Pinaud) ; L'oeil du Néez (grotte de) ; Laouza (la) (ou la Lauza) ; Lavison (carrière) ; Lherm ou l'Herm (caverne de) ; Loubeau (grotte de) ; Louverné ; Lugny - Les Macherons ; Lusigny-sur-Ouche ; Malarnaud ; Martine (La) ; Mas d'Azil ; Masque (la) ; Mère-grand (la) à Rully ; Montmorillon ou Piscine (la) ; Morancourt ou Perthuis des roches ou Trou Saint-

Jacques ; Mothe ou Motte (La) ; Moula ou Moula-Guercy (Baume/Abri) ; Moustier (le) ; Mouthe (la) ; Néron (Baume) ; Observatoire ; Olha (abri) ; Pailleur (grotte), La vieille grange, Merigny ; Pair-non-pair ; Pataud (abri) ; Payre ; Pech de l'Azé I ; Pech de l'Azé II ; Pech de l'Azé IV ; Pech Pialat (aven du) ; Pêcheurs (abri des) ; Périgaud (Baume) ; Peyre II ; Piage (le) ; Plumettes (Les) ; Pointe-Saint-Jean (Santenay) ; Portel Ouest (Le) ou grotte du Cap del Saut ; Pradelles (Les) ou Marillac ; Pronquière (La) ; Quina (La) amont ; Quinçay ou Grande Roche de la Plématrie (la) ; Ramandils ; Regourdou ; Renardières (les) aux Pins ; Réseau Ursus, Serre de Guercy ; Rey (grotte du) ou Ray ; Rigabe ; Roc de Combe ; Roc de Marcamps (grotte des Fées) ; Roc en Pail ; Roc-Traücat ; Roche au Loup (La) ; Roche Cotard I (Grotte Francois d'Achon) ; Rochelot (grotte de ou grotte de Saint-Angeau) ; Rochers-de-Villeneuve (Les) ; Rochette (la) ; Rois (Les) ; Rond (Abri du) ; Roquette II (la) ; Roussignol (Reilhac) ; Saint-Aubin ; Saint-Césaire - La Roche à Pierrot ; Saint-Vérédème ; Salpetriere (La) (Remoulins) ; Savigny-les-Beaune - grotte n°1 de la Combe d'Orange ; Sigogne (la) ; Solutré II ; Sous les vignes ; Tarté ; Tasnières (grotte des) ou la Falaise, à Vergisson ; Theillat ; Tibiran (grotte de) ou puits Regnault ; Tour (Grotte de la) ; Tournal de Bize (ou Bize Grande) ; Trache (la) ; Trou de la Chèvre (le) ; Trou du Cluzeau ; Turq (grotte de la) lieu dit l'abeille ; Tuto ou Tutto de Camalhot (la) ; Unikoté ; Vachons (les) ; Vallescure ; Vallières-Les-Grandes ; Vaufrey (Grotte) ; Velars (Grotte de) ou Etrigny - Les Velars ; Villereversure ; Zouzette ou Farincourt

Italie

Arene Candide ; Arma delle Manie ; Avetrana ; Breuil (Grotta) ; Broion (Grotta del) ; Buca della Iena ou Jena (ou Grotta) ; Calanca (Grotta la) ; Castelcivita ; Cavallo (Grotta del) ; Caverna degli Orsi (Trieste karst) ou dell'orso ; Contrada Fusco of Siracusa ; Covoli di Velo Veronese ; Cucigliana (Monte Pisano) ; Fabbrica (Grotta) ; Finocchietto ; Fondo Cattie ou Maglie ; Fossellone (Grotta del) ; Fumane (abri) ; Grimaldi/Balzi Rossi, Abri/Riparo Mochi ; Grimaldi/Balzi Rossi, Baouso da torre (Bausu da ture) ; Grimaldi/Balzi Rossi, Grotte des enfants, dei Fanciulli ; Grimaldi/Balzi Rossi, Grotte du Prince / Principe ; Grotta all'Onda ou dell'Onda ; Grotta del Bambino - Capo di Leuca ; Guattari Paléosurface, Monte Circeo ; Ianni di San Calogero (Contrada) ou Nicotera ; Ingarano ; Leone (Grotta del) ou Buca del Giannini ; Levanzo (Grotta di) ; Madonna dell'arma ; Melpignano, Cava Nuzzo ; Monte Tignoso presso Livorno ; Moscerini ; Paglicci (Grotta) ; Paina (Grotta) ; Pocala Cave/Grotta ; Riparo Mezzena ; Romanelli (Grotta) ; Rosé Mary ; San Teodoro Cave ; Sants Croce ou Santa Croce, Bisceglie ; Spagnoli (Grotta B di) ; Sternatia ou Stematia ; Taddeo ; Tana delle iene

Portugal

Algar de Cascais ou do Casais ; Caldeirão ; Casa de Moura ; Columbeira (Gruta Nova da) ; Escoural ; Figueira Brava ; Fontainhas ; Foz de (do) Enxarrique ou Vila Velha de Rodao ; Gruta das Salemas ; Lapa da Rainha ou Lupa de Rainha ; Oliveira ou Almonda ; Pedreira das Salemas ; Pego do Diabo ; Porto Covo

Royaume-Uni, Irlande

Ash tree cave ; Bacon Hole in Gower caves ; Barrington beds (graviers de) ; Bench Tunnel Cavern ; Boulton Moor, Beeston Terrace ; Brixham cave ; Burtle beds ; Cae Gwyn ; Castlepook ; Cat's Hole ou Cathole in Gower caves ; Cefn-Yr-Ogof ou Cefn Rocks ; Church Hole in Creswell Crags ; Coygan Cave ou Coygau ; Daylight Rock Fissure ; Deborah's Hole in Gower caves ; Eel point ; Ffynnon Beuno ; Folkestone Battery ; Goat's Hole, Paviland in Gower caves ; Hoe grange ; Hoyles Mouth Cave ; Joint Mitnor Cave ; Kent's Cavern (Torquay) ; King Arthur's Cave ; Kirkdale ; Levaton ; Lewes Castle Cave in Gower caves ; Little Hoyle (Wales) ; Long Hole in Gower caves ; Nanna's Cave ; Nettle Tor in Gower caves ; Ogof-yr-Ychen ; Picken's Hole ; Pin Hole in Creswell Crags ; Potter's Cave ; Priory Farm Cave ; Raygill fissure, Yorkshire ; Robin Hood in Creswell Crags ; Sandford ; Soldier's Hole ; Sprintsail Tor in Gower caves ; Swanton Morley ; Tornewton ; Uphill ; Victoria Cave ; Wookey Hole, Hyaena den

Annexe 4 : Tabl. A.5

Correspondances des codes utilisés pour les US des sites pluristratifiés de la base de données "sites à hyènes" par région géographique (Rég.).

(c. : couche ; inf. : inférieur ; sup. supérieur ; ens. : ensemble ; niv. : niveau).

Pour les correspondances des codes des noms de sites, se reporter au texte principal :

Chapitre III.2 pour les régions F1 à F8 : Tabl. III.4, page 131 à Tabl. III.11, page 159

Chapitre V.1 pour les autres régions : Tabl. V.1, page 274 à Tabl. V.12, page 333

Nota bene : Ce tableau n'inclut pas toutes les US intégrées dans la base de données, se reporter au texte principal (cf. *supra*) pour une liste complète des sites par région.

Tabl. A.5 : Annexe 4

Rég.	Code	Locus / Unité stratigraphique
Bel	Abim	anciennes fouilles
	BoLai	c. YSS
	Diab	n. 1 à 5, mélangés
	Eng	c. 6, niveau «Moustérien supérieur», niveau archéologique 3
	Her	fouilles Fraipont et Tihon 1896
	Mar	c. 3-4
	Sclad1A	c. 1A
	Sclad1B	c. 1B
	Sclad4	c. 4
	Sclad5	c. 5
	TrChal	fouilles Otte 1985-1988
	Ver	fouilles 1887-88
	WalC1a	membre CI 8 à 4 (CI-I exclus)
	WalC1b	C6c Dewez = CI-I Draily
	WalC2	membre CII
	WalC3	membre CIII
	WalC4	membre CIV
WalC5	membre CV	
F1	Cot6	c. 6 Châtelperronien
	Cot8	c. 8 Moustérien
	CotAuri	«Aurignacien» = c. VI inf. ?
	Fonten	c. D
	Plu2	c. II ens. sup.
	Plu4	c. IV ens. inf.
	QuinEj	Ej
	QuinEm	Em
	RdVinf	SJ (ens. inf.)
	RdVmoy	N (ens. moyen)
	RdVsup	J (ens. sup.)
	REP	ens. moyen
	RoCot	fouilles F. d'Achon, c. moyenne?

Tabl. A.5 : Annexe 4 (suite)

Rég.	Code	Locus / Unité stratigraphique
F2	AbChA	n. A
	AbChB	n. B
	AbChC	n. C
	AbChD	n. D
	Art10	c. 10 (partie supérieure)
	Art8	c. 8 à 6
	BD10	c. 10
	BD2	c. 02
	BD4	c. 04
	BD6	c. 06
	BD8b	c. 08'
	BD9a	c. 09
	BD9b	c. 09'
	BR	unité 2
	ChauvInf	ens. inf.
	ChauvSup	ens. sup.
	CPN08J	SW-US08 Jaubert/Hublin
	Dup	c. 2
	FontB	niveaux B et Bs
	FontC	niveaux C1 et C2
	FontE1	n. E1
	FontE2	n. E2
	FontO	niveau à ours
	Prad10	c. 10 Vandermeersch ≈ 2a Maureille
	Prad11	c. 11 Vandermeersch ≈ 2a Maureille
	Prad4	c. 4 Vandermeersch ≈ 5 Maureille
	Prad5	c. 5 Vandermeersch ≈ 5 Maureille
	Prad6	c. 6 Vandermeersch ≈ 5 Maureille
	Prad7	c. 7 Vandermeersch ≈ 4 ou 5 Maureille
	Prad9	c. 9 Vandermeersch ≈ 2b ou 2a Maureille

Tabl. A.5 : Annexe 4 (suite)

Rég.	Code	Locus / Unité stratigraphique	
F2	PradGP	galerie aux poules, jaune unité 2	
	Qui4	c. 4a+4b	
	Qui6c	c. 6c	
	Qui6d	c. 6d	
	Qui8	c. 8	
	Roi1	c. 1	
	Roi2	c. 2	
	Roi3	c. 3	
	StCe10M	c. 10 (EGPF)	
	StCe1315	c. 13-14-15 EGC (sup., moyen et inf.)	
	StCe3	c. 3 (EJJ)	
	StCe5	c. 5 (EJF)	
	StCe7	c. 7 (EJO)	
	StCe8	c. 8 (EJOP sup.)	
	TDC	TDC I n. inf. + TDC II ens. moyen	
	F3	PnPB	B (c. 6-7)
		PnPC5	C (c. 5)
PnPD4		D (c. 4)	
PnPED		E-D' inf (c. 1-2)	
PnPFF		F-F'	
PnPKDD		KD' D' sup. (c. 3 inf.)	
RocMarc		C3 locus 2	
F4	BrouC	c. C	
	BrouD	c. D	
	CG03	c. 03	
	CG06	c. 06	
	CG11	c. 11	
	CG35	c. 35	
	CG4746	c. 47/46	
	CG4948	c. 49/48	
	CG50	c. 50	
	CG51	c. 51	
	CG52	c. 52	
	CombeC	tranche I Ami = c. supérieure, sector III Dibble et Lenoir	
	CS4	c. IV	
	CS78	c. VII et VIII	
	Fer12	K5 à base K	
	Fer8	c. I	
	Four	c. S2	
	Grav	c. rouge	
	MoustG	c. G	
	Pat5	c. 5	
PechI6	c. 6		
PechII2E	c. 2E		

Tabl. A.5 : Annexe 4 (suite)

Rég.	Code	Locus / Unité stratigraphique	
F4	PechII2Ga	c. 2G	
	PechII3	c. 3	
	PechII4A	c. 4A (4A, 4A1 et 4A2)	
	PechII4B	c. 4B et 4	
	PechII4C	c. 4C (4C1 et 4C2)	
	PechIVI2	c. I2	
	PechIVJ3ab	c. J3a, J3b	
	Reg2	c. II	
	Reg3	c. III	
	Reg4	c. IV	
	Reg5	c. V	
	Reg7	c. VII	
	Tro	c. «Périgordien ancien»	
	Tur	c. 3	
	Vau2	c. II	
	F5	Coud	c. 3 et 4
		Gral	z=205 en P46
LCASA		bouffia 118 - c. Alpha	
LCASB		bouffia 118 - c. Beta	
PiaGI		c. G-I	
PiaJ		c. J	
PiaK		c. K	
Pron		c. 6 et 7	
RDC4		c. 4	
RDC6		c. 6	
F6	Bra1	ens. 1	
	Bra2A	ens. 2A	
	Bra2C	ens. 2C	
	Bra2DE	ens. 2DE	
	Bra2F	ens. 2F	
	F7	Gat1	cb
Gat2		cbci-cbf	
Gat3		cjn3	
Gat4R		cj	
Gat5		cjr + cjrm	
Ist3b		fouille principale c. 3b base Normand	
Ist4b1		fouille principale c. 4b1 Normand	
Ist4d1		fouille principale c. 4d1 Normand	
IstGr		IV Saint Périer = F3 Passemard	
IstMa		SI Saint Périer	
OlhFi1		n. Fi-1 Passemard	
OlhFi2		n. Fi-2 Passemard	
OlhFi3		n. Fi-3 Passemard	
OlhFi4		n. Fi-4 Passemard	
OlhFm		n. Fm Passemard	

Tabl. A.5 : Annexe 4 (suite)

Rég.	Code	Locus / Unité stratigraphique
F7	OlhFs	n. Fs Passemard
	Uni2inf	ens. inf. Mallye
F8	Abei1	c. 1 - Aurignacien ancien
	Abei2	c. 2-3 - Protoaurignacien
	Abei3	c. 4 - Moustérien
	Cara3	c. 1.4
	Coup	c. 2
	EDG4	EDG diverticule gauche c. 4
	EDG5	EDG diverticule gauche c. 5
	Gar4old	salle I, c. 4 (fouilles Carthailac-Breuil)
	Gar67old	salle I, c. 6-7 (fouilles Carthailac-Breuil)
	Har	c. C
	Mas	Galerie Péquart, rive droite
	PortB	n. B
	PortC	n. C
	PortD	n. D
	PortF	n. F
PortF1	n. F1	
PortF2	n. F2	
PortK	n. K	
F9	Can3	c. 3
	Canec	c. II et Sondage B
	Crou5	c. 5
	Crou6	c. 6
	Crou7	c. 7
	Crou8	c. 8
	Gaz	C7
	Ram2	c. 2
	Ram3	c. 3
	Tou2BC	ens. II B/C «couche à ours»
	Tou2D	ens. II D1/D2
	Tou3F12	ens. III F1F2
	Tou3F34	ens. III F3F4
Tou4G	ens. IV G	
Tou4H	ens. IV H	
F10	AbrPech12	sector 4 level 1-2
	AbrPech3	sector 4 level 3
	Bal3	c. III
	Bal4	c. IV
	Bal5	c. V
	Bal6	c. VI
	Bal7	c. VII
	Bal8	c. VIII
	Bal9	c. IX

Tabl. A.5 : Annexe 4 (suite)

Rég.	Code	Locus / Unité stratigraphique
F10	Calm	c. 4S-4-5-6 De Lumley = c. II et III Drouot
	Cott	n. sup.
	Fig	c. j n. 1 ?
	Fla	c. 1,2,3
	GrMarie	Carrefour
	Laou	c. 2b1
	Moula11	c. XI Defleur
	Moula4	c. IV Defleur
	Obs1	La crypte, remplissage moyen
	Obs2	La chambre, remplissage sommital, foyer G
	Obs3	La chambre, remplissage sommital, foyer D
Rig	c. G'	
F11	Ach1	strates 14/15
	Ach2	strates 12/13
	ArcBD	n. D
	ArcBI	n. I
	ArcHa	c. IVa
	ArcHb1	c. IVb1
	ArcHb2	c. IVb2
	ArcHb4	c. IVb4
F11	ArcHb5	c. IVb5
	ArcHb6	c. IVb6
	ArcHb7	c. IVb7
	ArcR10	n. X
	ArcR11	n. XI
	ArcR12	n. XII
	ArcR7	n. VII
	ArcR8	n. VIII
	ChaB1	c. B1-3 (Grotte effondrée)
	ChaB4	c. B4-5a (Grotte effondrée)
	ChaC	c. C (Grotte effondrée)
	GaB	c. B
	GaE	c. E
Grapp	hors strati (daté) + c. D	
F12	HenC	c. G
Ib1	Abau	n. h
	Ama6	n. VI
	Ama8	n. VII
	Atx1	n. inf. - Lak et Almk (Alak)
	Atx2	n. intermédiaire - Amk-i et Amck
	AVali1	n. IV = «niveau archeo 1»
	AVali2	n. V = «niveau archeo 2»
Bol4	level 4	

ANNEXE 4

Tabl. A.5 : Annexe 4 (suite)

Rég.	Code	Locus / Unité stratigraphique
Ib1	Bol6	level 6
	Cast18	Unité 18B Cabrera Valdes/de Quiros
	CastAAu	niv. Aurig B Obermaier
	CastAMa	niv. Magda A Obermaier
	CastAMo	niv. Moust A Obermaier
	Cond	n. Aurignacien
	CovaC	nivel C (nivel 3)
	Eka10	nivel X
	Eka9	nivel IX
	Esq3	n. III
	Labek3	n. III
	Labek4	n. IV
	Labek5	n. V
	Labek6	n. VI
	Labek7	n. VII
	Labek9i	n. IX inf.
	Labek9s	n. IX sup.
	Lez	level IIIa et IIIb
	Mor17	level 17
	Mor5A	level 5A
Mor5B	level 5B	
Ib2	Ote	nivel 4, Aurignacien V
	Pen16	XVI
	Pen7	VII
	Rasc4	level 4
	Sop	level III
	UrtF	level B
	Arb2	sup.
	ArbF	n. F
	ArbG	n. G (GA-GB)
	ArbH	n. H
	ArbI	n. I
	Erm4	c. IV
	GabAC	level A+C
	GabD	level D
	GabE	level E
	GabF	level F
	GabG	level G
	Moll	c. sup.
	Olo	c. 6-7
	RomA	n. A = level 2
RomB	n. B = level 4?	
RomE	n. E	
RomJ	n. Jb	

Tabl. A.5 : Annexe 4 (suite)

Rég.	Code	Locus / Unité stratigraphique
Ib2	Teix	niveaux II et III
Ib3	Bue	n. 3
	Cami	n. 5
	Cas1	ens. 1 (nivel 15)
	Cas2	ens. 2 (nivel 7-12)
	Tor	E4-E5 (Entrace Chamber)
Ib4	Cald1	niveaux K L M N
	Cald2	niveaux Ja Jb
	Col	niveaux 6 à 8
	Esc	sondages 3 et 4
	FigB	level 2 ?
	Mal	Sala de los Huesos
	Oli1	level 11
	Oli2	level 12+13bis
	Peg	level 2
Ib5	Ben	n. D1 = n. X
	Cari	unit VI
	CovN1	level I
	CovN11	level XI
	CovN12	level XII
	CovN13	level XIII
	CovN14	level XIV
Ib5	CovN4	level IV
	CueH	postneolitico
	Gorh3	level III
	Gorh4	level IV
	SimaCons	layers A B C
	VanCD	units C and D (south cave, middle area)
It1	ArManie	ens. moyen, c. I à VII
	Broi	ens. stratigraphique 2, c. H7
	Buca1	I6
	Buca2	I1 à I5
	Fab1	level 2
	Fab2	level 3-4
	FumA134	c. A13-4II
	FumA21	c. A2-1
	FumA3	c. A3
	FumBR	c. BR
	FumD3	c. D3-2
	FumD63	c. D6-3
	FumD76	c. D7-6
	GriE	levels I et K
	GriM	c. I, coupe 34
Leon	n. D	

Tabl. A.5 : Annexe 4 (suite)

Rég.	Code	Locus / Unité stratigraphique
It1	Mad1	grotte unit I
	Mad2	grotte unit II
	Mad4	grotte unit IV
	Ors	sondage A level 11.2, 12, 13, 14
	Rip	layers II-III
It2	Breui	B3/4
	Cala	8-4?
	CastelC-moust	Mousterien regroupé
	CastelC-proto	Protoauri regroupé
	CastelCuluz	Uluzzien regroupé
	CavaD	level D
	CavaE	level EIII 5
	Foss2	n. 2
	Foss3	n. 3
	Foss4	n. 4
	GuatG0	c. G0
	GuatG1	c. G1
	GuatG2	c. G2
	GuatG3	c. G3
	GuatG4	c. G4
	Mos2	level M2
	Mos5	level M5
	Mos6	level M6
	Pag23	strato 23
	Pag24	strato 24
	PagE53	US 53
	PagE64	US 64
	RomaG	n. G
SanCro	layer 3	
Tan	US8 paleosurface	
It3	SanTeo	unit B
UK1	BacH-1	layer I, Upper cave earth/H, Upper Sands
	BacH-2	layer G, Grey clays silts and sands
	OgYY	base layer - yellow silty layer with clay rockfall fragments
	Pick	layer 3 ?
	TornDE	Dark Earth
	TornHy	Hyaena stratum = Great bone bed
	WookH	cave earth
UK2	RobH	OB, LSB et A
Ir	CastleP	Elephant Hall
	CastleP	Gallery of the Aged Carnivores

Résumé :

En Europe, le rôle du climat fait souvent partie intégrante des modèles proposés pour expliquer les bouleversements des sociétés humaines à la transition Paléolithique moyen – supérieur (e.g. extinction des néandertaliens, développement de comportements dits « modernes »). Pourtant, l'impact exact des changements climatiques globaux du Pléistocène supérieur sur les écosystèmes terrestres reste pour partie inconnu. Cette étude vise à replacer dans un contexte paléoenvironnemental et paléoécologique l'histoire des mutations biologiques et culturelles des sociétés humaines entre MIS 5 et 3 (soit avant, pendant et après la transition Paléolithique moyen – supérieur).

Dans le cadre de ce travail, la reconstruction des communautés animales terrestres est réalisée à l'échelle écosystémique (reconstruction des dynamiques des communautés d'herbivores, fluctuations de la biomasse d'Ongulés, paléodémographie de l'Hyène des cavernes) et intra-gilde (compétition interspécifique hommes – hyènes). Ces deux échelles d'analyse s'appuient d'une part sur l'étude taphonomique, spatiale et paléoécologique de deux repaires d'hyènes avec indices de fréquentation humaine (Camiac et La Chauverie) et d'autre part sur l'analyse multi-méthodes de bases de données des sites anthropiques et paléontologiques (archéostratigraphie, SIG, statistiques multivariées et bayésiennes).

À l'échelle écosystémique, l'histoire des communautés d'herbivores est reconstruite pour le Sud-Ouest de la France. Des fluctuations importantes sont perceptibles dans la biomasse d'Ongulés disponible, qui augmente à la fin du Moustérien et chute fortement au début de l'Aurignacien. Ces variations de biomasse ont été suffisantes pour contraindre les populations de grands prédateurs, l'histoire paléodémographique de l'Hyène des cavernes étant hautement corrélée aux fluctuations de biomasse. À l'échelle intra-gilde, l'intensité de la compétition interspécifique hommes – hyènes varie au cours du temps et selon les espaces géographiques. Concernant la sphère alimentaire (espèces exploitées, populations ciblées, stratégies de subsistance), si le recouvrement de niches entre ces deux prédateurs est parfois fort (notamment à la fin du Moustérien), des différences apparaissent néanmoins. La nature des interactions hommes – hyènes dans les espaces d'habitats communs (cavités karstiques) est quant à elle discutée sur la base de l'étude interdisciplinaire des séries fauniques et lithiques de Camiac et de La Chauverie.

Le modèle paléoécologique proposé pour le Sud-Ouest est ensuite confronté à la spécificité d'autres régions d'Europe de l'Ouest par l'exploitation d'une base de données étendue. Ces comparaisons soulignent les différences existantes selon les régions géographiques dans la réponse des écosystèmes terrestres aux changements climatiques globaux. Les résultats obtenus apportent de nouveaux éclairages sur la transition Paléolithique moyen – supérieur : ils pondèrent fortement l'importance qui doit être accordée aux facteurs environnementaux et écologiques. Ces derniers ne semblent pas pouvoir expliquer à eux seuls les bouleversements culturels et biologiques de cette période.

Mots-clés : archéostratigraphie ; biomasse d'Ongulés ; paléoenvironnement ; Camiac ; La Chauverie ; *Crocota (crocuta) spelaea* ; Neanderthal ; paléoécologie ; paléodémographie ; transition Paléolithique moyen – supérieur

Abstract:

In Europe, climate is often considered as a key factor in explaining the events of the Middle-to-Upper Paleolithic transition (e.g. Neanderthal extinction, development of innovations characteristic of "modern" behavior). However, the exact impact of Upper Pleistocene global climatic changes on terrestrial ecosystems is still poorly documented. This study proposes to place the evolutionary history of hominids from MIS 5 to 3 (before, during and after the Middle-to-Upper Paleolithic transition) within a paleoenvironmental and paleoecological context.

Reconstruction of past terrestrial communities is here performed both on an ecosystem scale (changes in herbivore communities, fluctuations of ungulate biomass, paleodemography of cave hyenas) and on an intra-guild scale (interspecific competition between hominids and hyenas). This multi-scaled study is permitted through taphonomic, spatial and paleoecological analyses of two hyena dens with traces of human occupation (Camiac and La Chauverie), coupled with analyses of several databases of archeological and paleontological sites with a wide array of methods (archeostratigraphy, GIS, Bayesian and multivariate statistics).

At the ecosystem scale, changes in herbivore communities are reconstructed for southwestern France. Fluctuations in ungulate biomass are noticeable, with an increase at the end of the Mousterian and a significant crash at the beginning of the Aurignacian. These changes had a pronounced impact on large predator populations, as can be shown by the high correlation between reconstructed hyena paleodemography and variations in ungulate biomass. At the intra-guild scale, interspecific competition between hominids and hyenas is shown to vary across time periods and regions. Niche overlap is at some times significant (as at the end of the Mousterian) in terms of resource exploitation (species of prey, population segments targeted, subsistence strategies), but total niche overlap is never observed. The nature of hominid-hyena interaction in caves is also discussed within the framework of an interdisciplinary analysis of the faunal and lithic collections of Camiac and La Chauverie.

The model built in southwestern France is then compared with the specificity of other regions of Western Europe, by utilizing an extended database. These comparisons highlight the significant differences that exist between terrestrial communities regarding their responses to global climatic changes, depending on their geographical setting. These results bring new insights to the Middle-to-Upper Paleolithic transition: notably, it appears that environmental and ecological factors cannot fully explain the dramatic biological and cultural events that occurred during this time period.

Keywords: archeostratigraphy; ungulate biomass; paleoenvironment; Camiac; La Chauverie; *Crocota (crocuta) spelaea*; Neanderthal; paleoecology; paleodemography; Middle-to-Upper Paleolithic transition



PACEA - UMR 5199
Université Bordeaux 1
Avenue des facultés
33405 Talence Cedex

