



**HAL**  
open science

# Évolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après l'étude des faunes de micromammifères

Constance Hanquet

► **To cite this version:**

Constance Hanquet. Évolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après l'étude des faunes de micromammifères. Archéologie et Préhistoire. Université Paul Valéry - Montpellier III, 2011. Français. NNT: . tel-00698690

**HAL Id: tel-00698690**

**<https://theses.hal.science/tel-00698690>**

Submitted on 17 May 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.

**UNIVERSITÉ MONTPELLIER III - PAUL VALÉRY**  
Arts et Lettres, Langues et Sciences Humaines et Sociales

UMR 5140 – Archéologie des sociétés méditerranéennes

**DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ PAUL VALÉRY - MONTPELLIER III**

Discipline : Préhistoire

**THÈSE**

présentée par

HANQUET Constance

Titre :

**Evolution des paléoenvironnements et des paléoclimats  
au Pléistocène moyen, en Europe méridionale,  
d'après les faunes de micromammifères**

Sous la direction de

Pr. David Lefèvre

Soutenue le 12 décembre 2011

**MEMBRES DU JURY :**

M. David Lefèvre	Professeur	Université Montpellier III/ Paul-Valéry
Mme Gloria Cuenca Bescós	Professeur	Université de Saragosse, Espagne
Mme Yolanda Fernández-Jalvo	Docteur	Museo Nat. de Ciencias naturales, Madrid
Mme Sophie Montuire	Directeur de recherche	EPHE/ Université de Bourgogne, Dijon
M. Emmanuel Desclaux	Docteur	Lab. Dép. de Préhistoire du Lazaret, Nice

□□□□□□□□□□

N° attribué par la bibliothèque



Titre: Evolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après les faunes de micromammifères.

Résumé: En s'appuyant sur la révision des assemblages de micromammifères (Soricomorphes, Erinaceomorphes, Chiroptères et Rongeurs) provenant de plusieurs sites du sud de la France (Caune de l'Arago, grotte du Lazaret, Baume Moula-Guercy) et de l'étude originale d'un gisement du sud-ouest de la péninsule ibérique (grotte de Maltravieso), ce travail a pour objectif principal de reconstituer l'évolution des paléoenvironnements et des paléoclimats, en Europe méridionale, au cours du Pléistocène moyen, entre 600 et 130 ka BP. Dans le but de tester la fiabilité des reconstitutions paléoécologiques, des analyses taphonomiques ont été réalisées sur les assemblages osseux de micromammifères, et ont permis de déterminer l'origine des accumulations en mettant en évidence l'intervention de rapaces nocturnes opportunistes et plus spécialisés. Les analyses paléoécologiques, basées sur l'utilisation de différentes méthodes, montrent que l'alternance de cycles glaciaires, caractérisés par un climat froid ou frais et des espaces découverts, et interglaciaires, plus tempérés et montrant la fermeture des milieux, a eu un impact important sur la distribution des espèces de micromammifères en Europe méridionale, en relation avec la géographie et la topographie de chaque site. Des communautés « non-analogues » sont identifiées, mêlant taxons de zones froides et taxons tempérés, et témoignent du rôle de zone refuge tenu par ces régions. Elles montrent également que différentes phases de dispersions ont affectés la paléobiodiversité au cours du Pléistocène moyen, notamment dans les zones d'extension maximale d'espèces lors des phases glaciaires.

MOTS-CLES : Micromammifères ; Pléistocène moyen ; Paléoécologie ; Taphonomie ; Caune de l'Arago ; grotte de Lazaret ; Baume Moula-Guercy ; grotte de Maltravieso.

Title: Palaeoenvironmental and palaeoclimatic evolution during the Middle Pleistocene in southern Europe from micromammals fauna.

Abstract: Based on the review of micromammals associations (Soricomorphs, Erinaceomorphs, Chiropters and Rodents) from several sites in southern France (Arago Cave, Lazaret Cave, Moula-Guercy cave) and from the study of an original deposit in south-west of the Iberian Peninsula (Maltravieso cave), the main aim of this work is to reconstruct the evolution of palaeoenvironments and palaeoclimates in southern Europe, during Middle Pleistocene between 600 and 130 ka BP. In order to assess the reliability of palaeoecological reconstructions, taphonomic analysis have been performed on micromammals bones, and have allowed to highlight the involvement of opportunistic and specialized owls in the origin of accumulations. Palaeoecological analysis, based on the use of different types of methods, showed that the alternating glacial cycles, characterized by cold or cool climates and open spaces, and interglacial, more temperate with closed environments, had an essential impact on the distribution of micromammals species in southern Europe, in relation to geography and topography of each site. "Non-analogue" communities are identified, combining temperate and cold zones taxa, reflecting the role of refugia area of these regions. They also show that dispersal events have affected palaeobiodiversity during the Middle Pleistocene, particularly in the areas of maximum expansion of species during the glacial phases.

KEY WORDS : Micromammals ; Middle Pleistocene, Palaeoecology ; Taphonomy ; Arago cave ; Lazaret cave ; Moula-Guercy cave ; Maltravieso cave.





## REMERCIEMENTS

Avant toute chose je remercie l'ensemble des personnes qui m'ont permis de mener à bien ce travail de doctorat et m'ont accompagnée tout au long de ces années.

En premier lieu, je tiens à remercier M. le Professeur David Lefèvre qui a accepté d'encadrer ce travail, pour ses conseils et recommandations judicieux, mais aussi pour la confiance qu'il m'a témoignée au cours de cette thèse.

Je souhaite également exprimer ma reconnaissance à M. le Professeur Henry de Lumley qui m'a ouvert les portes du Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret, à Nice, et confié l'étude des collections de sites prestigieux.

Je les remercie tous deux, ainsi que le Président de l'Université de Montpellier III-Paul Valéry, de m'avoir permis de bénéficier d'une allocation de recherche pour ce travail.

Je ne saurais oublier M. Emmanuel Desclaux, à qui j'exprime toute ma gratitude, pour m'avoir initiée à l'étude des micromammifères et incitée à me spécialiser dans ce domaine. Je lui suis reconnaissante d'avoir accepté de codiriger cette étude, en mettant à ma disposition toutes les ressources nécessaires.

Je remercie Mesdames les membres du jury d'avoir accepté de juger ce travail : Mme Gloria Cuenca-Bescós, Mme Yolanda Fernández Jalvo, ainsi que Mme Sophie Montuire.

Je remercie M. Alban Defleur pour m'avoir permis de travailler sur le matériel la Baume Moula-Guercy en me confiant l'étude de deux niveaux.

Je remercie également M. Antoni Canals y Salomo de m'avoir accueillie à Caceres en Estrémadure, sur le chantier de fouille de la grotte de Maltravieso, et de m'avoir confié l'étude des micromammifères de la Sala de los Huesos. Merci à toute l'équipe de « Primeros Pobladores de Extremadura » (EPPEX), pour leur enthousiasme et leur accueil.

Je tiens à exprimer ma gratitude à Cyril Rieau qui m'a apporté une grande aide lors de l'étude des assemblages de micromammifères du niveau XIV de la Baume Moula-Guercy.

L'équipe du Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret m'a accueillie et accompagnée depuis près de 8 ans, passant du statut de fouilleuse à celui d'étudiante de Master, puis de doctorante. Je tiens à remercier les chercheurs du laboratoire pour leurs conseils avisés et leur soutien et m'avoir permis de m'intégrer facilement au sein de ce groupe. Merci à l'équipe de microfaune : Khalid El Guennouni pour ses conseils et les nombreuses discussions de tous types, mais aussi pour l'aide précieuse qu'il m'a offert lors des derniers moments de ce travail ; Thierry Roger pour sa franchise et ses suggestions pertinentes, ainsi que pour m'avoir un peu initiée à la détermination des restes d'oiseaux ; et enfin Salvador Bailon, pour m'avoir notamment facilité l'accès à certaines références bibliographiques et ses histoires trop longues. Mes remerciements s'adressent également à Patricia Valensi pour sa disponibilité, à Dominique Cauche et à Samir Khatib.

Je souhaite également remercier l'équipe du Centre Européen de Recherche Préhistorique de Tautavel : Anne-Marie Moigne et Christian Perrenoud pour leurs précisions sur le contexte stratigraphique de la Caune de l'Arago ; Thibaud Saos pour avoir effectué les photographies au MEB, ainsi que pour la transmission des données stratigraphiques de la Baume Moula Guercy ; tous les chercheurs et étudiants du CERPT lors de mes séjours au laboratoire. Un remerciement particulier à Tony Chevalier et Pierre Magniez pour leur soutien, et pour avoir su -quand il le fallait- ne pas me parler de travail.

Cette étude n'aurait pas été possible sans la contribution de centaines de fouilleurs et de stagiaires sur les différents chantiers de fouille, qui ont patiemment recueillis les minuscules ossements et les dents microscopiques de micromammifères étudiés dans ce travail. Un grand merci à eux tous pour ces longs moments passés au tamisage et au tri. Je remercie particulièrement l'équipe de fouilleurs de la grotte de Maltravieso, n'ayant fait que du tri lors de la campagne 2007, pour leur patience et leur bonne humeur.

Je souhaite exprimer ma reconnaissance à Noël Garrigue, Charlotte Frégier, Bertrand Lecervoisière, Philippe Percic, Bernard Magnaldi, Emmanuelle Fernandez, Alice Kuma et le secrétariat du Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret pour m'avoir facilité les choses dans différentes situations. Merci également à Anne-Lise Milan-Brun de la bibliothèque de l'Institut de Paléontologie humaine pour m'avoir transmis certaines références bibliographiques inaccessibles.

Mes remerciements s'adressent également à l'équipe du secrétariat de l'école doctorale ED60, pour sa gentillesse et sa disponibilité, et avoir facilité les démarches administratives.

Une pensée particulière pour tous ceux qui ont suivi cette thèse et qui m'ont accompagné et soutenu jusqu'au bout, étudiants et amis : Kader, Thomas, Mhonder, Nicoletta, Elena, Alaric, Bertrand et tous les amis de Paris et d'ailleurs (merci Marie, Manon, Stéphane, Sopi). Je remercie également Caroline, avec qui tout a commencé.

Je remercie sincèrement toute ma famille pour son soutien permanent, et particulièrement mes parents pour m'avoir encouragée et aidée durant toutes ses années. Enfin, merci à Aurélien pour m'avoir supportée, dans tous les sens du terme...

---

# TABLES DES MATIERES

INTRODUCTION.....	1
I. PRESENTATION DES SITES D'ETUDE .....	3
1) Caune de l'Arago .....	4
1.1 Localisation et contexte géologique.....	4
1.2 Historique des recherches .....	5
1.3 Stratigraphie .....	6
1.4 Matériel archéologique.....	7
2) Grotte du Lazaret.....	10
3.1 Contexte géographique et géologique.....	10
3.2 Historique .....	11
3.3 Stratigraphie .....	11
3.4 Matériel archéologique.....	14
3) Baume Moula Guercy .....	18
3.1 Contexte géographique et géologique.....	18
3.2 Historique .....	18
3.3 Stratigraphie .....	19
3.4 Matériel archéologique.....	21
4) Maltravieso.....	22
4.1 Contexte géographique et géologique.....	22
4.2 Historique des recherches .....	23
4.3 Stratigraphie de la Sala de los Huesos .....	24
4.4 Matériel archéologique.....	25
5) Sites de comparaison.....	27
5.1 Terra Amata.....	28
5.2 Orgnac 3 .....	28
5.3 Baume-Bonne.....	30
5.4 Grotte des Cèdres.....	30
5.5 Gran Dolina (TD 10, Td 11) .....	31
II. MATERIEL ET METHODES .....	33
1) Prélèvement du matériel.....	33
2) Appareillage utilisé .....	34
3) Taxonomie paléontologique .....	35
4) Méthodes d'études.....	41
Quantification des individus .....	41
Analyses taphonomiques .....	41
Analyses paléoécologiques .....	41

III. SYSTEMATIQUE .....	43
1) Ordre Insectivora/ Soricomorpha Gregory, 1910 .....	43
Famille Talpidae Fischer, 1814 .....	43
Genre <i>Talpa</i> Linné, 1758 .....	43
<i>Talpa europaea</i> Linné, 1758 la Taupe .....	43
Famille Soricidae Fisher, 1814 .....	44
Genre <i>Sorex</i> Linné, 1758 .....	44
<i>Sorex araneus</i> Linné, 1758 la Musaraigne carrelet .....	45
<i>Sorex coronatus</i> Millet, 1828 la Musaraigne couronnée .....	45
<i>Sorex minutus</i> Linné, 1766 la Musaraigne pygmée .....	46
Genre <i>Crocidura</i> Wagler, 1832 .....	47
<i>Crocidura leucodon</i> Hermann, 1780 la Crocidure leucode .....	48
<i>Crocidura russula</i> Hermann, 1780 la Crocidure commune .....	48
2) Ordre Erinaceomorpha Gregory, 1910 .....	49
Famille Erinaceidae Fischer, 1814 .....	49
Genre <i>Erinaceus</i> Linné, 1758 .....	49
<i>Erinaceus europaeus</i> Linné, 1758 le Hérisson .....	49
3) Ordre Chiroptera Blumenbach, 1779 .....	51
Famille Rhinolophidae Gray, 1825 .....	51
Genre <i>Rhinolophus</i> Lacépède, 1799 .....	51
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i> Schreber, 1774 le grand Rhinolophe .....	51
<i>Rhinolophus euryale</i> Blasius, 1853 le Rhinolophe euryale .....	55
<i>Rhinolophus mehelyi</i> Matschie, 1901 le Rhinolophe de Mehely .....	55
<i>Rhinolophus hipposideros</i> Bechstein, 1800 le petit Rhinolophe .....	58
Famille Vespertilionidae Gray, 1821 .....	59
Genre <i>Barbastella</i> Gray, 1821 .....	59
<i>Barbastella barbastellus</i> Schreber, 1794 la Barbastelle .....	59
Genre <i>Pipistrellus</i> Kaup, 1829 .....	60
<i>Pipistrellus</i> cf. <i>nathusii</i> Keyserling et Blasius, 1839 la Pipistrelle de Nathusius .....	60
<i>Pipistrellus pipistrellus</i> Schreber, 1794 la Pipistrelle commune .....	60
Genre <i>Miniopterus</i> Bonaparte, 1837 .....	62
<i>Miniopterus schreibersii</i> Kuhl, 1819 le Minioptère de Schreibers .....	62
Genre <i>Myotis</i> Kaup, 1829 .....	65
<i>Myotis bechsteini</i> Kuhl, 1817 .....	65
<i>Myotis nattereri</i> Kuhl, 1818 le Vespertilion de Natterer .....	66
<i>Myotis myotis</i> Borkhausen, 1797 le grand Murin .....	68
<i>Myotis blythii</i> Tomes, 1857 le petit murin .....	68
4) Ordre Rodentia Bowdich, 1821 .....	72
Sous-ordre SCIUROMORPHA Brandt, 1855 .....	72
Famille Sciuridae Fischer de Waldheim, 1817 .....	72
Genre <i>Sciurus</i> Linné, 1758 .....	72
<i>Sciurus vulgaris</i> Linné, 1758 l'Ecureuil d'Europe .....	72
Genre <i>Spermophilus</i> Cuvier, 1825 .....	74
<i>Spermophilus superciliosus</i> Kaup, 1839 le Spermophile d'Europe ou Souslik .....	74
<i>Spermophilus citellus</i> Linné, 1766 .....	74
<i>Spermophilus major</i> Pallas, 1778 .....	74
Genre <i>Marmota</i> Blumenbach, 1779 .....	76
<i>Marmota</i> cf. <i>marmota</i> Linné, 1758 la Marmotte des Alpes .....	76

Famille Gliridae Muirhead, 1819.....	77
Genre <i>Glis</i> Brisson, 1762.....	77
<i>Glis glis</i> Linné, 1758 le Loir.....	77
Genre <i>Eliomys</i> Wagner, 1840.....	78
<i>Eliomys quercinus</i> Linné, 1766 le Lérot.....	78
Genre <i>Muscardinus</i> Kaup, 1829.....	81
<i>Muscardinus avellanarius</i> Linné, 1758 le Muscardin.....	81
Sous-ordre MYOMORPHA Brandt, 1855.....	82
Famille Dipodidae Fischer de Waldheim, 1817.....	82
Genre <i>Sicista</i> Gray, 1827.....	82
<i>Sicista</i> cf. <i>betulina</i> Pallas, 1778 la Siciste des bouleaux.....	82
Famille Cricetidae Fischer, 1817.....	84
Genre <i>Cricetus</i> Leske, 1779.....	84
<i>Allocricetus bursae</i> Schaub, 1930.....	84
Genre <i>Microtus</i> Shrank, 1798.....	88
<i>Microtus arvalis</i> Pallas, 1778 Campagnol des champs.....	88
<i>Microtus agrestis</i> Linné, 1761 Campagnol agreste.....	88
<i>Microtus (Stenocranius) gregalis</i> Pallas, 1778 Campagnol des hauteurs.....	92
<i>Microtus (Iberomys) brecciensis</i> Giebel, 1847 le Campagnol méditerranéen.....	94
<i>Microtus malei/oeconomus</i> le Campagnol de male et/ou le Campagnol nordique.....	98
<i>Microtus (Terricola) subterraneus</i> de Sélys-Longchamps, 1836 le Campagnol souterrain.....	99
<i>Microtus (Terricola) duodecimcostatus</i> de Sélys-Longchamps, 1839 Campagnol provençal.....	99
<i>Microtus (Terricola) gerbei</i> Gerbe, 1879 (=pyraneicus) Campagnol des Pyrénées.....	99
<i>Microtus (Terricola) multiplex</i> Fatio, 1905 Campagnol de Fatio.....	99
<i>Microtus (Terricola) vaufreyi</i> .....	99
Genre <i>Pliomys</i> Ménély, 1914.....	102
<i>Pliomys lenki</i> Heller, 1930 Campagnol de Lenke.....	102
<i>Pliomys boronensis</i> Abbassi, 1999.....	104
Genre <i>Arvicola</i> Lacépède, 1799.....	105
<i>Arvicola</i> groupe <i>cantiana/terrestris</i> .....	105
<i>Arvicola</i> groupe <i>cantiana/sapidus</i> .....	105
<i>Arvicola sapidus</i> Miller, 1908 le Campagnol amphibie.....	105
<i>Arvicola terrestris</i> Linné, 1758 le Rat taupier.....	105
Genre <i>Chionomys</i> Miller, 1908.....	107
<i>Chionomys nivalis</i> Martins, 1842 Campagnol des neiges.....	107
Genre <i>Dicrostonyx</i> Gloger, 1841.....	109
<i>Dicrostonyx torquatus</i> Pallas, 1778 Lemming à collier.....	109
Genre <i>Myodes</i> Pallas, 1811.....	110
<i>Myodes glareolus</i> Schreber, 1780 Campagnol roussâtre.....	110
Famille Muridae Illiger, 1811.....	112
Genre <i>Apodemus</i> Kaup, 1859.....	112
<i>Apodemus sylvaticus</i> Linné, 1758 Mulot sylvestre.....	112
Sous-ordre HYSTRICOMORPHA Brandt, 1855.....	115
Famille Hystricidae Fischer, 1817.....	115
Genre <i>Hystrix</i> Linné, 1758.....	115
<i>Hystrix (A.)</i> cf. <i>brachyura vinogradovi</i> .....	115

IV. TAPHONOMIE .....	121
1) A propos de taphonomie.....	121
1.1 Introduction .....	121
1.2 Champs d'étude de la taphonomie .....	123
1.3 Expérimentation .....	124
2) Taphonomie des micromammifères .....	125
2.1 Introduction .....	125
Mécanismes de concentration.....	125
Mécanismes d'altérations.....	127
2.2 Méthodologie .....	128
Composition taxonomique .....	129
Représentation des éléments anatomiques .....	130
o Analyses statistiques des données .....	132
Fragmentation.....	133
Altérations de surfaces .....	134
2.3 Taphonomie des chiroptères .....	140
3) Analyses taphonomiques.....	141
3.1 Composition des assemblages fauniques .....	141
3.2 Représentation anatomique .....	144
3.3 Fragmentation .....	156
3.4 Etat des surfaces osseuses et dentaires.....	160
(a) Piétinement (Trampling).....	175
(b) Traces de racines.....	175
(c) Weathering/ intempérisation.....	175
(d) Manganèse .....	176
(e) Brulage .....	176
(f) Polissage des os .....	177
(g) Corrosion des sols.....	177
4) Conclusions .....	178
V. PALEOECOLOGIE .....	185
1) Introduction.....	185
2) Écologie et répartition des espèces.....	187
2.1 Soricomorphes.....	187
2.2 Chiroptères .....	189
2.3 Rongeurs.....	191
2.4 Espèces fossiles.....	196
3) Méthodes de reconstitutions paléoécologiques .....	199
3.1 Méthode des « climatogrammes ».....	199
3.2 Indice taxonomique d'habitat (I.T.H.) .....	200
3.3 Estimation des paléotempératures .....	202
3.4 Analyses multivariées.....	202
3.5 Analyses de diversité.....	203
3.6 Cénogrammes.....	205
4) Application aux sites d'étude .....	208
4.1 Caune de l' Arago .....	208
4.2 Grotte du Lazaret .....	232
4.3 Baume Moula-Guercy.....	244
4.4 Maltravieso .....	252

---

5) Caractérisation climatique des gisements d'Europe méridionale de la fin du Pléistocène moyen : Lazaret, Moula-Guercy, Maltravieso .....	257
6) Conclusions .....	260
VI. SYNTHÈSE .....	265
1) Biochronologie .....	265
1.1 Place de la Caune de l'Arago, de la grotte du Lazaret et de la Baume Moula-Guercy au sein du Pléistocène européen .....	265
1.2 Position biostratigraphique des communautés de micromammifères de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso .....	266
2) Origine des accumulations de micromammifères.....	270
3) Paléoenvironnements et paléoclimats au Pléistocène moyen .....	272
3.1 Paléoenvironnements et paléoclimats de la Caune de l'Arago, de la grotte du Lazaret, de la Baume Moula-Guercy et de la grotte de Maltravieso .....	272
3.2 Comparaison avec d'autres gisements du Pléistocène moyen d'Europe méridionale.....	278
4) Implications biogéographiques des communautés de micromammifères en Europe méridionale au Pléistocène moyen.....	286
CONCLUSIONS GÉNÉRALES ET PERSPECTIVES .....	291
BIBLIOGRAPHIE .....	295
TABLES DES ILLUSTRATIONS .....	333
ANNEXES .....	343





---

## INTRODUCTION



---

## INTRODUCTION

La connaissance des conditions paléoclimatiques et paléoécologiques au cours du Quaternaire en Europe tend à répondre à une problématique majeure posée pour cette période, visant à appréhender les modalités de la dispersion des premiers hominidés en Europe et de leur installation dans différentes régions. Une seconde problématique vise à identifier les cycles climatiques et leur influence sur la distribution des communautés de faunes au cours du Pléistocène, pour ainsi mieux comprendre la répartition et les conditions du maintien de la biodiversité actuelle. La dynamique climatique au cours du Quaternaire est marquée par une forte instabilité, induite par l'influence des cycles astronomiques de Milankovitch, et provoquant l'alternance de phases glaciaires et interglaciaires. Un changement majeur intervient au début du Pléistocène moyen, avec le passage d'une cyclicité de 42 à 100 ka BP, marquant un renouvellement important des communautés de faunes. Ces successions ont grandement affecté la répartition des espèces végétales et animales. L'Europe méridionale, connue par de nombreux gisements préhistoriques, fournit un cadre d'étude intéressant pour l'observation de l'influence des changements climatiques et environnementaux opérés lors de ces phases. Les sites de la Caune de l'Arago (Pyrénées-Orientales), de la grotte du Lazaret (Alpes-Maritimes), de la Baume Moula-Guercy (Ardèche) et de la grotte de Maltravieso (Espagne, Estrémadure) ont livré un matériel faunique abondant susceptible de fournir des informations sur les conditions écologiques et climatiques de ces régions.

Les communautés de micromammifères (Soricomorphes, Erinaceomorphes, Chiroptères et Rongeurs) ont été largement utilisées à des fins biochronologiques, paléoclimatiques et paléoenvironnementales pour l'étude du Quaternaire. Ces petits vertébrés sont souvent abondants dans les gisements préhistoriques et présentent plusieurs avantages leur conférant un intérêt particulier. Regroupant les ordres les plus abondants de tous les mammifères, ces animaux présentent une diversité spécifique très importante. Les micromammifères, et plus particulièrement les rongeurs, sont inféodés à des biotopes particuliers, et permettent d'appréhender les changements climatiques et environnementaux à des échelles locales. De par leur abondance, ils fournissent des échantillons conséquents pour étudier l'évolution des caractères évolutifs des espèces d'une part, mais aussi pour observer les associations fauniques et leur signification en termes paléoécologiques. Néanmoins, ces

microvertébrés ont souvent une origine allochtone et il convient d'identifier les facteurs d'accumulations des assemblages osseux, afin d'estimer d'éventuels biais de représentation.

Les associations de micromammifères des sites de la Caune de l'Arago, de la grotte du Lazaret, de la Baume Moula-Guercy et de la grotte de Maltravieso sont étudiées dans ce travail dans le but de caractériser l'évolution des paléoenvironnements et des paléoclimats dans la partie occidentale de l'Europe méridionale. Un intérêt particulier est porté à l'identification des processus de leur accumulation, au travers de l'application d'analyses taphonomiques.

Ce travail s'articule autour de trois axes principaux :

- une révision de la systématique des espèces de micromammifères déterminées sur des gisements ayant fait l'objet d'études antérieures (Caune de l'Arago, grotte du Lazaret et Baume Moula-Guercy), et la description des faunes inédites de la Sala de los Huesos (grotte de Maltravieso), dans le but de resituer celles-ci au sein du cadre biochronologique de l'Europe méridionale ;
- une approche taphonomique des assemblages osseux de micromammifères visant à identifier les phénomènes ayant concourus à leur accumulation et à leur conservation dans les différents gisements, et ainsi évaluer les éventuels biais de représentation ;
- une analyse paléoécologique des associations de micromammifères basées sur différentes méthodes d'études (proportions relatives d'espèces, indices taxonomiques d'habitats, méthode de calibration climatique, indices de diversité, cénogrammes, analyses multivariées), mise en perspective avec les données issues d'autres disciplines, telles que l'étude des autres groupes de faunes (grands et petits mammifères, herpétofaune, avifaune), la palynologie, ou la sédimentologie.

---

## I. PRESENTATION DES SITES D'ETUDE



## I. PRESENTATION DES SITES D'ETUDE

Les quatre gisements étudiés dans ce travail sont tous situés dans la partie occidentale de l'Europe méridionale (Figure 1). La grotte du Lazaret et la Baume Moula-Guercy sont localisées dans le sud-est de la France, respectivement dans la vallée du Rhône, et sur le littoral méditerranéen, à proximité du massif alpin. La Caune de l'Arago est située dans les Pyrénées-Orientales, entre plaine côtière et contreforts pyrénéens. La grotte de Maltravieso se situe de l'autre côté de la chaîne des Pyrénées, dans le sud-ouest de la péninsule ibérique. Il s'agit donc de gisements appartenant à une même région, mais présentant chacun une configuration particulière au sein de celle-ci.

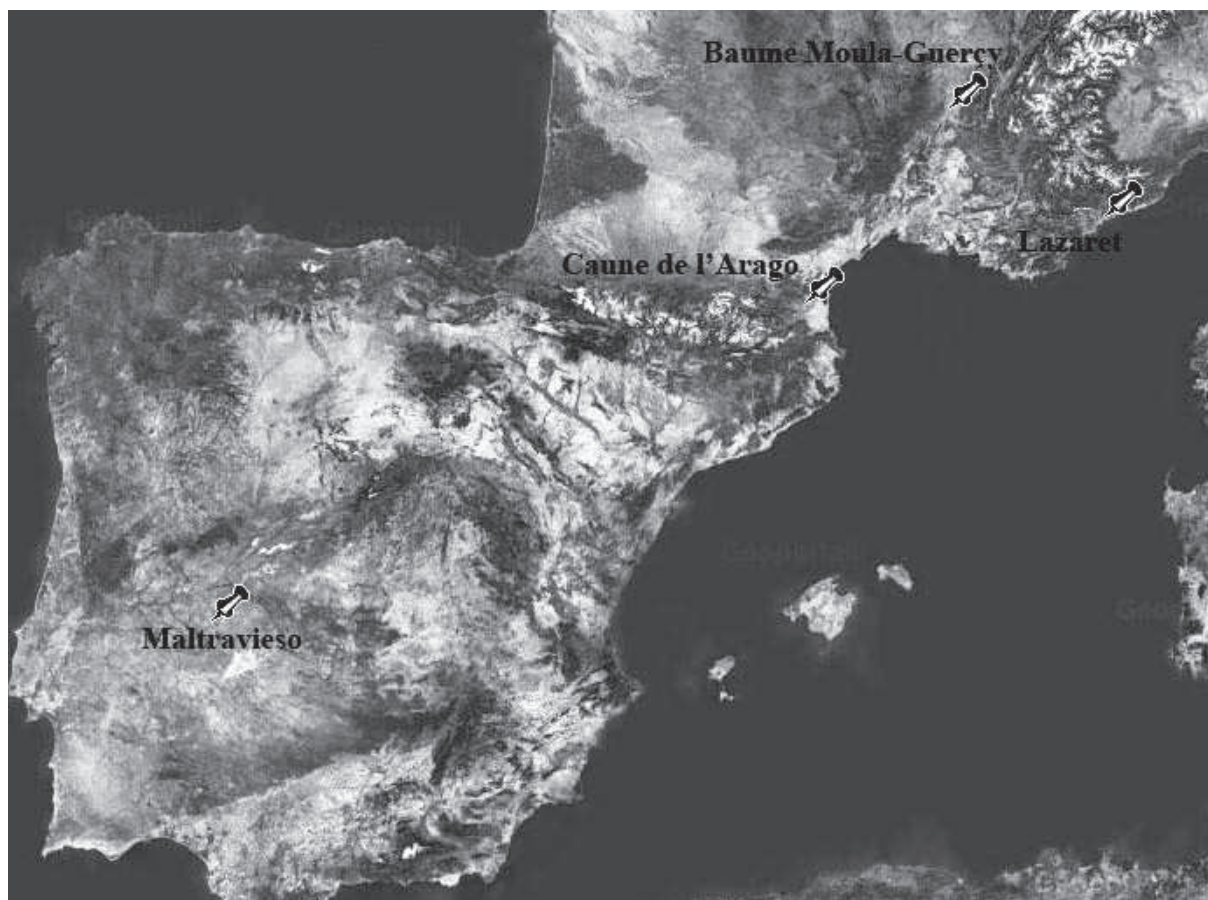


Figure 1 : Localisation des différents gisements étudiés : Grotte de Maltravieso (Cáceres, Espagne), Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales), Baume Moula-Guercy (Soyons, Ardèche), Grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). (carte Géoportail©)



## 1) CAUNE DE L'ARAGO

### 1.1 Localisation et contexte géologique

La Caune de l'Arago est localisée sur la commune de Tautavel, dans les Pyrénées-Orientales, à 19 Km au nord-ouest de Perpignan (Figure 2). Elle est située à la limite méridionale du massif des Corbières, à 25 km à l'ouest du littoral méditerranéen, et à 40 km au nord de la chaîne des Pyrénées. La grotte s'est formée au cours du Miocène dans les calcaires urgo-aptiens d'un vaste réseau karstique. Son porche s'est ouvert au Plio-Pléistocène, lors du creusement de la plaine de Tautavel. Elle se présente actuellement comme une vaste galerie karstique d'environ 35 m de long sur une dizaine de mètres de large, s'ouvrant à l'est, à 88 m au-dessus du lit du Verdoubert, au sortir des gorges des Gouleyrous. La zone fouillée ne correspond qu'à une petite partie de la grotte, remplie principalement de dépôts quaternaires. D'après l'étude géomorphologique de la cavité, le porche originel devait se situer à environ 30 m en avant de l'actuel (Lumley *et al.*, 1984).

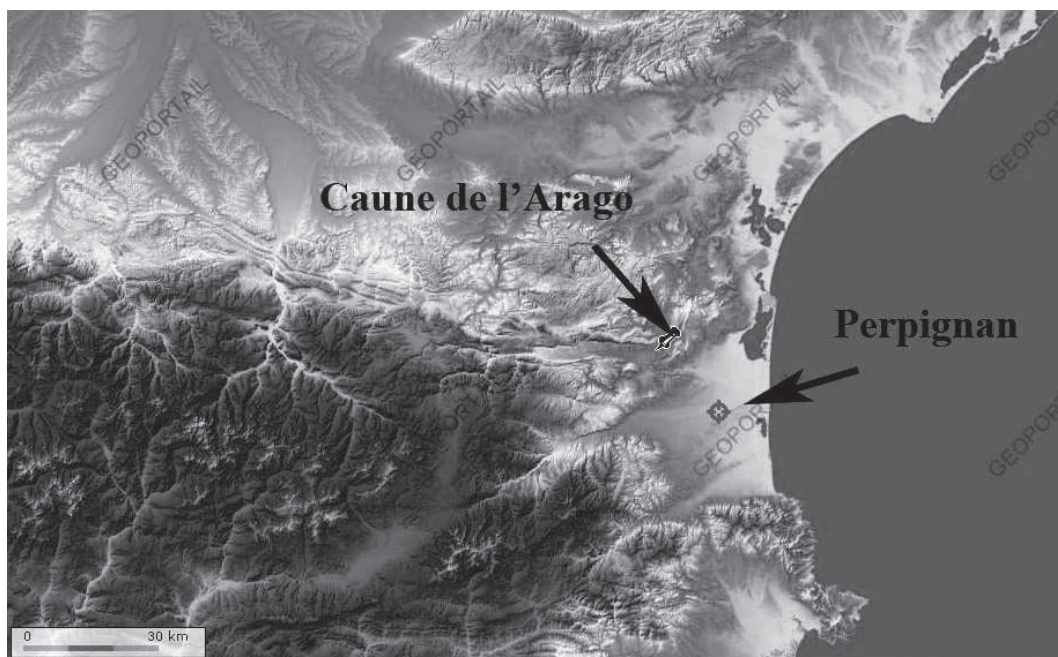


Figure 2 : Localisation de la Caune de l'Arago (carte Géoportail©)

## 1.2 Historique des recherches

En 1838, un naturaliste français, Marcel de Serres, publie la découverte d'ossements considérés alors comme « antédiluviens » dans la grotte.

En 1948, J. Abélanet atteste de la présence d'industrie lithique à la Caune de l'Arago. Le site sera ensuite repris et fouillé de façon systématique par le professeur Henry de Lumley dès 1963, et ce jusqu'à aujourd'hui. De nombreux restes d'Anténéandertaliens ont été mis au jour à la Caune de l'Arago, parmi lesquels figure le célèbre crâne Arago XXI, découvert en 1971, et daté d'environ 450 000 ans BP. (Falguères *et al.*, 2004).

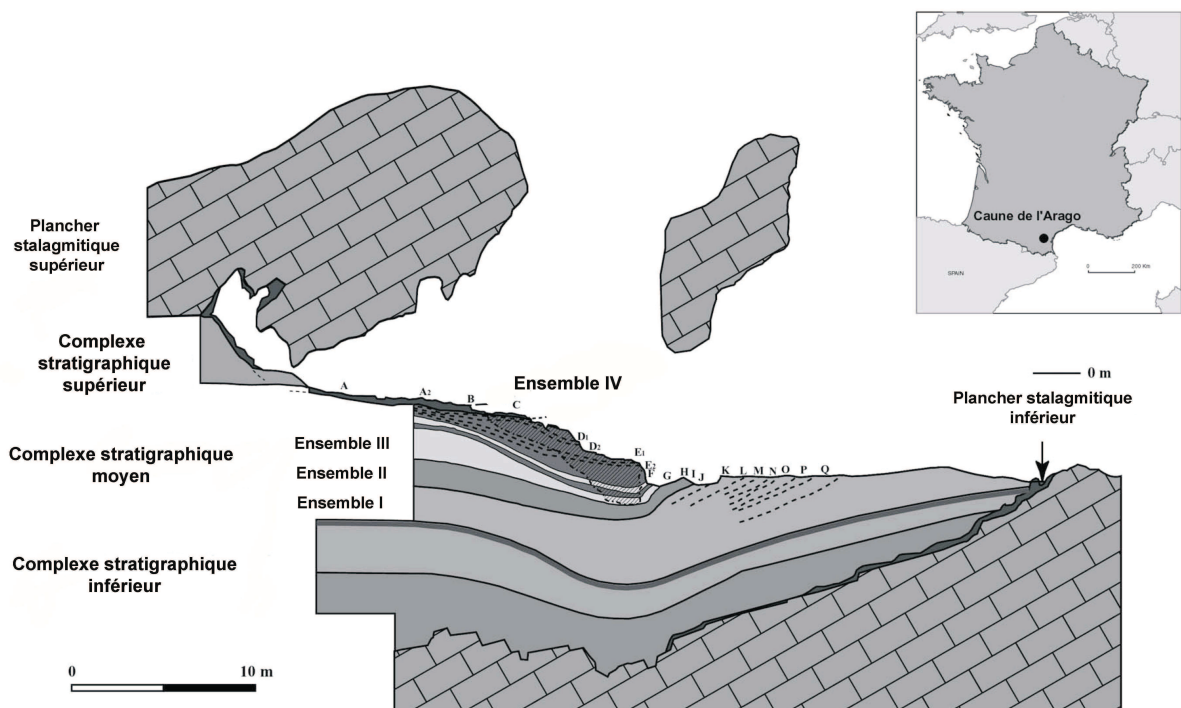


Figure 3: Localisation et coupe stratigraphique de la Caune de l'Arago (d'après Lumley *et al.*, 1984)

### 1.3 Stratigraphie

L'épaisseur des dépôts quaternaires de la grotte, mis en place entre 690 ka et 400 ka (Falguères *et al.*, 2004), est d'environ 13 m. Des carottages dans le remplissage ont permis de mettre en évidence trois complexes sédimentaires contenant environ 25 unités archéostratigraphiques superposées, dont la plupart sont aujourd'hui entamées par les fouilles (Lumley *et al.*, 1984) (Figure 3).

- *complexe inférieur* : le remplissage débute par un plancher stalagmitique qui repose directement sur le substratum calcaire et qui s'est formé sous des conditions climatiques tempérées. Ce plancher est daté par ESR de 700 000 ans (MIS 17).

La séquence inférieure du complexe de base est constituée d'argiles brunes ; la séquence supérieure comprend plus de sables grossiers et moins d'argiles.

Une lacune de sédimentation sépare le complexe de base de la séquence inférieure du complexe sommital.

- *complexe moyen* : ce complexe est principalement constitué de dépôts sableux et argilo-sableux. Il se compose de deux séquences, séparées par une lacune de sédimentation :

- la séquence inférieure, qui rassemble l'ensemble I (constitué de sables grossiers lités déposés sous un climat froid et très sec, corrélé au stade isotopique 14 (MIS 14) et datant de 550 000 ans ; cet ensemble contient les sols d'habitat K, L, M, N, O, P et Q) et l'ensemble II (constitué de limons argilo-sableux déposés par ruissellement sous des conditions tempérées humides, daté d'environ 500 000 ans et correspondant au stade isotopique 13 (MIS 13) ; il comprend les sols d'habitat H, I et J);
- la séquence supérieure, qui contient l'ensemble III, composée de dépôts de sables grossiers lités homogènes, déposés sous un climat froid et sec. Ces dépôts comprennent les sols d'habitat D, E, F et G, datés de 450 000 ans et correspondant au stade isotopique 12 (MIS 12).

- *complexe supérieur et complexe sommital* : Les dépôts du complexe supérieur sont constitués de plusieurs planchers stalagmitiques mis en place sous des conditions tempérées et humides (ensemble IV), et de cailloutis sableux déposés durant des périodes froides et sèches (ensemble V). Ces derniers sont séparés du plancher stalagmitique composant le complexe sommital par une lacune de sédimentation.

#### 1.4 Matériel archéologique

- Restes humains

La Caune de l'Arago est connue pour avoir livré de nombreux restes humains attribués à des Antéandertaliens ou *Homo heidelbergensis*, dont la fameuse face Arago XXI ou la mandibule Arago XIII, mis au jour dans le sol G (Lumley, 1982). A l'heure actuelle, 128 restes crâniens et du squelette post-céphalique ont été mis au jour à la Caune de l'Arago (T. Chevalier, comm. pers.), ce qui fait de ce gisement l'un des plus importants du Pléistocène moyen pour la connaissance des premiers habitants de l'Europe.

- Faune

La Caune de l'Arago a livré de très nombreux restes osseux et dentaires d'animaux très diversifiés. Les grands mammifères sont largement représentés dans le remplissage (Tableau 1). Leur présence est principalement induite par les activités anthropiques (Moigne, 1983), et certains sols témoignent même d'une sélection des proies, reflétant une occupation saisonnière du site. Par exemple, les assemblages de grands mammifères des sols F et J résultent d'une chasse axée principalement sur l'argali (*Ovis ammon antiqua*), alors que le sol L reflète une sélection exclusive du renne (Lumley *et al.*, 2004 a). Les séjours prolongés dans la grotte semblent avoir favorisé l'exploitation de divers biotopes autour du gisement, représentée par une diversité importante des taxons, comme par exemple dans le sol G. A l'inverse, certains niveaux ont servi de tanière d'hibernation pour les ours (*U. deningeri* et *U. arctos*), notamment dans l'ensemble I (Quilès, 2003). Les restes d'oiseaux et de petits mammifères tels que le lapin (*O. cuniculus*), le pika des steppes (*O. pusilla*), ou le lièvre (*Lepus* sp.) sont relativement abondants mais ne paraissent pas liés à un apport anthropique (Desclaux, 1992 a). L'herpétofaune est assez peu représentée. Les micromammifères sont très

abondants sur le site, et ont fait l'objet de plusieurs études : Chaline, 1971 ; Brunet-Lecomte, 1990 b ; Desclaux 1992 a, b ; Paunescu, 2001 ; Brunet-Lecomte & Paunescu, 2004.

	<i>Felis silvestris</i>	<i>Lynx spelaea</i>	<i>Panthera pardus</i>	<i>Panthera leo spelaea</i>	<i>Panthera leo ssp</i>	<i>Canis lupus</i>	<i>Canis mosbachensis</i>	<i>Canis priscus</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Vulpes praeglacialis</i>	<i>Ursus deningeri</i>	<i>Ursus arctos</i>	<i>Meles meles</i>	<i>Mustela putuaerminia</i>	Elephantidae gen spec indet	<i>Equus ferus mosbachensis</i>	<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>	<i>Cervus elaphus</i>	<i>Dama clactoniana</i>	<i>Rangifer tarandus</i>	<i>Bison schoetensacki</i>	<i>Bison priscus</i>	<i>Bison sp</i>	<i>Praceovibos priscus</i>	<i>Ovis ammon antiqua</i>	<i>Hemitragus bonali</i>	<i>Rupicapra aff R. pyrenaica</i>	Total	CM
CS IV	1	1	1			1			1	1					1	2		1			1				4	13	3	35	
CM III	1	1	1	2			1	1	2	2	1				3	3	6	2	1		6		1	15	12	2	60	881	
	1	1	1	1			2	2	2	2	1			1	9	5	7	1	1		5	4	24	4	4	70			
	1	2	1	2			3	2	3	2	1			2	11	12	18	7	7		25	24	206	20	20	339			
	1	2	1	2			2	4	2	6	1			2	101	26	43	4	10		40	30	88	43	43	412			
CM II	2	1					1	1	1		2		1		5	8	4	1				1	2	8	4	4	42	249	
	1	1					1	1	1		1				2	7	3	2						3	0	23			
	2	1					4	1	1		2				4	4	71	59	12			3	1	14	3	184			
CM I		1					1	1	1		1	1			1	2	7	6	23	2				10	2	58	236		
		1					1	1	1		1	1			1	2	4	4	35					10	3	65			
		1	1				1	1	1		2				2	2	1	4	4					7	1	28			
		1	1				1	1	1		1	1			2	1	2	1	2					7	7	22			
		2	1				1	1	1		2	1			1	1	1	1	2		1			6	2	23			
		2					1	1	1		6	1			1	2	7	2	2		1			7	6	40			
																										0			
	10	18	7	6	4	1	20	13	18	1	32	9	2	3	3	147	79	177	88	101	4	78	4	62	405	107	2	1401	1401
	Felidae		Canidae				Ursidae		Mustelidae		Eleph.	Perissodactyla		Cervidae			Bovidae												
	45		53				41		5		3	226		366			662				1401								

Tableau 1 : Répartition des espèces de grands mammifères dans les différents ensembles de la Caune de l'Arago par NM.I. (d'après Moigne *et al.*, 2006)

o Industrie lithique

L'outillage représenté à la Caune de l'Arago est caractérisé par la présence de nombreux de galets aménagés et la rareté des bifaces. Le débitage est de type levallois. Parmi le petit outillage, les racloirs sont les plus abondants (Byrne, 2001 ; Barsky, 2001). Les industries des niveaux inférieurs sont variables, peu standardisés, et caractéristiques des ensembles lithiques du Paléolithique ancien. Une standardisation de l'outillage s'observe dans les niveaux supérieurs (Lumley & Barsky, 2004). Les matières premières sont peu variées et dominées par le quartz. On observe une circulation importante de ces matières dans certains sols (notamment lors d'occupations de longue durée), avec des gîtes pouvant être distant du site de plus de 30 km (Grégoire, 2000).

Dates	Stades isotopiques	Unité stratigraphique		Unité archéologique	Paléoclimat		
95 000 120 000	5	COMPLEXE SOMMITAL	Ensemble VI		TEMPÉRÉ HUMIDE		
230 000	7	COMPLEXE SUPÉRIEUR	Ensemble V	<b>A</b>	TEMPÉRÉ HUMIDE		
340 000	9			<b>B</b>			
400 000	11		Ensemble IV	<b>C</b>			
450 000	12		COMPLEXE MOYEN	Ensemble III		<b>D</b>	FROID SEC
		<b>E</b>					
		<b>F</b>					
		<b>G</b>					
	13	COMPLEXE MOYEN		Ensemble II	<b>H</b>	TEMPÉRÉ HUMIDE	
					<b>I</b>		
					<b>J</b>		
	14			COMPLEXE MOYEN	Ensemble I	<b>K</b>	FROID TRÈS SEC
						<b>L</b>	
						<b>M</b>	
		<b>N</b>					
		<b>O</b>					
		<b>P</b>					
	15	COMPLEXE INFÉRIEUR		Non étudié	TEMPÉRÉ		
	16				FROID HUMIDE		
690 000	17				TEMPÉRÉ		

Figure 4: Cadre stratigraphique du remplissage sédimentaire pléistocène moyen de la Caune de l'Arago (d'après Lumley, 1984)



## 2) GROTTES DU LAZARET

### 3.1 Contexte géographique et géologique

La grotte du Lazaret est située à Nice, dans les Alpes-Maritimes, sur les pentes occidentales du Mont Boron. Creusée dans les calcaires dolomitiques du Jurassique inférieur, elle se situe à 26 m au-dessus du niveau actuel de la mer et à 100 m du rivage. Elle se présente comme une vaste cavité d'une longueur de 41 mètres, et d'une largeur variant entre 8 et 17 mètres selon la progression des décapages. Actuellement, la surface fouillée est d'environ 96 m<sup>2</sup>, restreinte à la zone d'entrée (Figure 5).

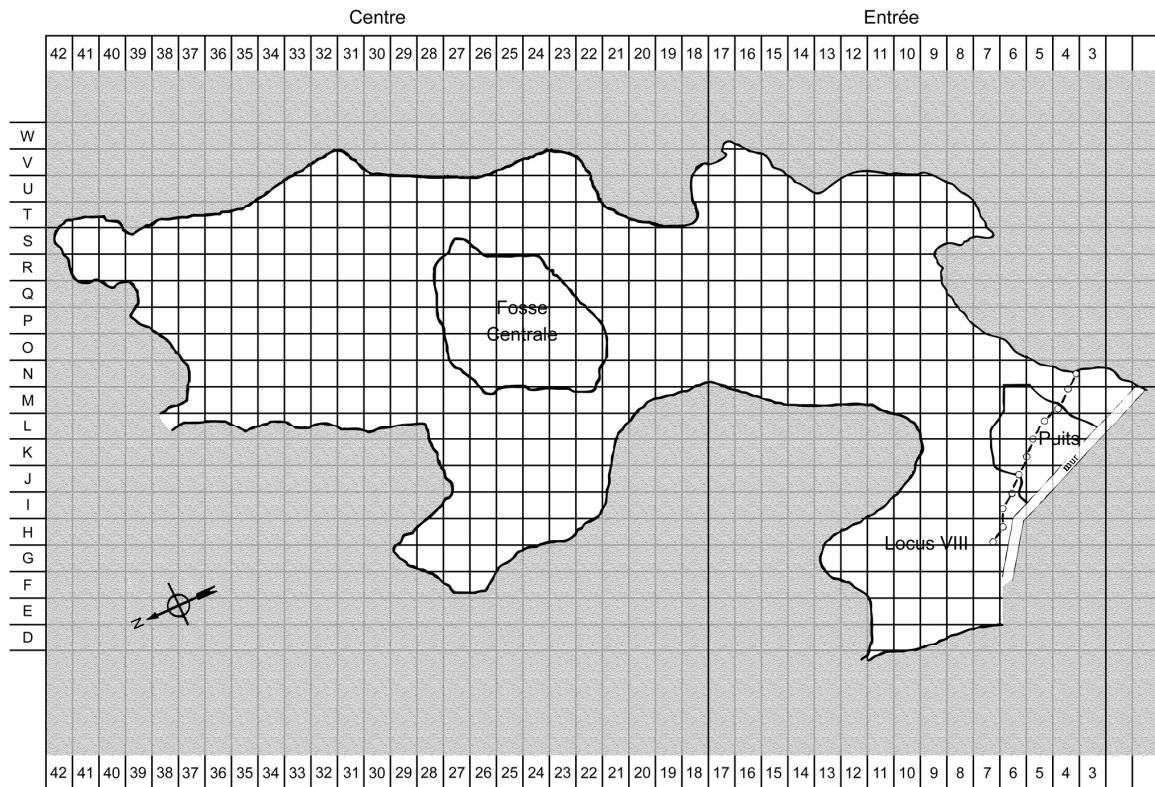


Figure 5: Plan général de la grotte de Lazaret. Carroyage et secteurs.

### 3.2 Historique

La grotte du Lazaret est citée pour la première fois en 1821 par un médecin local, F.E. Fodéré, puis par le naturaliste et pharmacien niçois Joseph Antoine Risso, en 1826. Des ossements fossiles sont découverts vers 1870 et des fouilles au milieu de la grotte débutent en 1872. En 1879, Emile Rivière, illustre préhistorien, participe à une campagne de fouille et met au jour trois bifaces acheuléens ; il attribuera par la suite le gisement à l'époque moustérienne.

De 1950 à 1966, le commandant F.C.E. Octobon fouille la grotte et retrouve des niveaux à industrie acheuléenne en place. Un pariétal droit, attribué à un enfant de neuf ans, est découvert en mai 1964. Dès 1958, le professeur Henry de Lumley entreprend une étude stratigraphique et géologique du remplissage de la grotte.

À partir de 1961, et jusqu'à aujourd'hui, des fouilles systématiques de la grotte sont organisées chaque année. Plus de 120 m<sup>3</sup> de dépôts archéologiques ont été retirés et plusieurs niveaux d'occupation ont été identifiés au sein des complexes CIII et C II. A ce jour, 28 unités archéostratigraphiques (UA) ont pu être individualisées grâce à l'étude de la répartition spatiale du matériel archéologique. L'une d'entre elle a fait l'objet d'une étude pluridisciplinaire approfondie, l'unité archéostratigraphique UA 25 (Lumley *et al.*, 2004 b).

### 3.3 Stratigraphie

Le remplissage de la grotte du Lazaret s'est accumulé sur 8m d'épaisseur. Sept complexes stratigraphiques ont été définis (Lumley, 1976). Les dépôts sont de deux types : des dépôts marins dans la partie inférieure datés de 230 000 BP (Bahain, 1993) ; des dépôts continentaux dans la partie supérieure reposant sur un plancher stalagmitique daté de 120 000BP (Falguères, 1986).



# I. Présentation des sites d'étude

## GROTTE DU LAZARET - Puits

Coupe stratigraphique longitudinale oblique dans les zones N6, M5, M4, L4 et L3

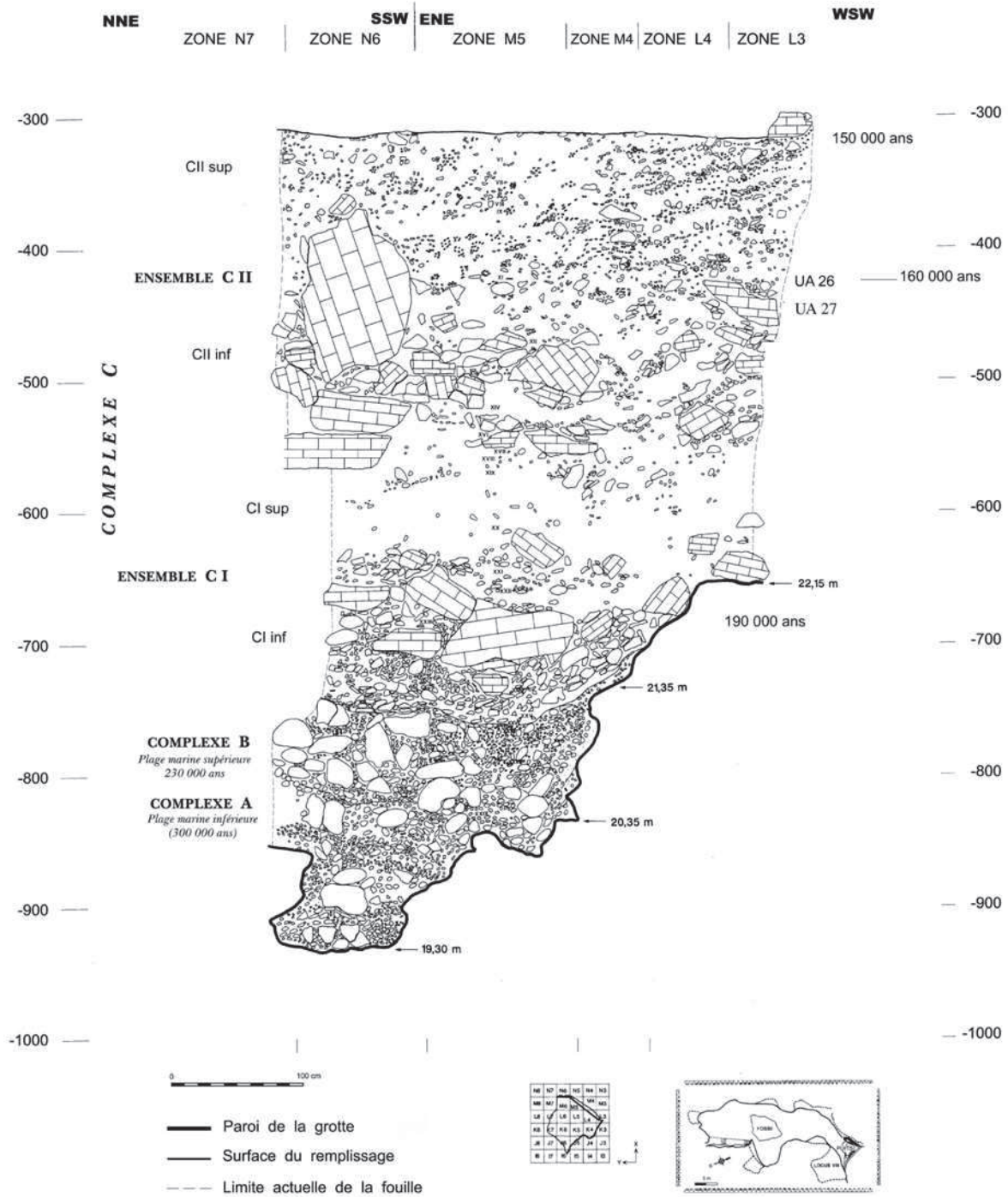


Figure 6 : Coupe stratigraphique à l'entrée de la grotte du Lazaret (puits) et localisation des unités archéostratigraphiques UA 26 et UA 27, étudiées dans ce travail.

- Dépôts marins

Deux plages marines fossiles ont été mises en évidence grâce à plusieurs sondages effectués en différents secteurs de la grotte (Figure 6) :

- La plage marine A est constituée de galets à matrice sablo-argileuse compacte. Elle correspond au stade isotopique 9 (MIS 9). Une lacune de sédimentation liée à une régression marine la recouvre.
- La plage marine B se compose de gros galets à matrice argileuse rouge non consolidée, perforés par les lithodomes, et attribuée au stade isotopique 7 (MIS 7).

- Dépôts continentaux

Ces dépôts de 6m d'épaisseur correspondent au Pléistocène moyen supérieur et se subdivisent, de la base au sommet, en cinq complexes stratigraphiques, C, D, E, F et G (Figure 6).

Le complexe stratigraphique C est le seul à avoir livré du matériel archéologique (faune, industries lithiques et restes humains). Il est constitué de 6m de sédiments et se subdivise en 3 ensembles distincts se rapportant au stade isotopique 6 (MIS 6), compris entre 220 et 130 ka (Michel, 1995 ; Michel *et al.*, 2009).

- Le complexe C I est composé de cailloutis à gros blocs sur lequel est posée une couche concrétionnée surmontée d'une épaisse couche d'argile limono-sableuse rouge.
- Le complexe C II est constitué de cailloutis argileux renfermant des éléments grossiers, recouverts par un dépôt argileux à rares cailloux.
- Le complexe C III est formé de cailloutis à matrice argilo-limono-sableuse.

Le complexe stratigraphique D est constitué par une brèche ; ces dépôts ont complètement obstrué l'entrée de la grotte à la fin du Pléistocène moyen.

Le complexe stratigraphique E est un épais plancher stalagmitique qui recouvre en partie l'ensemble C. Il a été daté par la méthode de l'Uranium-Thorium (U/Th), entre 120 et 70 ka BP, de la base au sommet (Shen, 1985). On l'attribue au stade isotopique 5 (MIS 5).

Le complexe stratigraphique F est constitué par une brèche à cailloutis formé à la suite de l'effondrement de la paroi et du plafond de la grotte. Il est rapporté au stade isotopique 4 (MIS 4).

Enfin, le complexe stratigraphique G correspond à un mince plancher stalagmitique daté de 37 000 BP (MIS 3).

Les niveaux étudiés dans ce travail appartiennent à l'ensemble CII, et comprennent les unités archéostratigraphiques UA 26 et 27.

### 3.4 Matériel archéologique

La grotte du Lazaret a livré un matériel archéologique abondant dans l'ensemble C, témoignant de son occupation par les hommes préhistoriques au cours du Paléolithique inférieur. Différents types de vestiges ont été mis au jour : restes de faunes variées, restes humains, industries lithiques, foyers, structures d'habitat. La fouille systématique et l'étude de la répartition spatiale des objets ont permis d'individualiser, à ce jour, 28 niveaux d'occupation. Étudié sous une approche pluridisciplinaire depuis 1967, le remplissage de la grotte du Lazaret a accumulé une très grande quantité de données.

#### ○ Faune

La faune du Lazaret est riche et diversifiée (Hanquet *et al.*, 2010). Elle témoigne des conditions paléoclimatiques et paléoenvironnementales de la région de Nice au Pléistocène moyen final, attribué au stade isotopique 6 (MIS 6). Les grands mammifères représentent une part importante du matériel archéologique. Le cerf élaphe (*C. elaphus*) est le taxon dominant sur l'ensemble des niveaux de la séquence, résultant d'une chasse préférentielle sur ces

animaux (Valensi, 1994 ; Lumley *et al.*, 2004 b). Les lapins (*O. cuniculus*) sont très bien représentés dans la grotte du Lazaret. Leur présence sur le site est liée à l'activité de prédateurs comme *B. bubo* (hibou grand-duc), mais une partie du matériel peut également être mise en relation avec une action anthropique (El Guennouni, 2001, Lumley *et al.*, 2004 b ; Desclaux *et al.*, 2011). Les oiseaux constituent une part importante du registre faunique : plus de 30 000 restes ont été déterminés, se rapportant à plus de 100 espèces (Roger, 2004 ; Lumley *et al.*, 2004 b). L'herpétofaune est également représentée, avec notamment la présence de *B. bufo* (crapaud commun), *R. temporaria* (grenouille rousse) et *Vipera* sp. (vipère) (Lumley *et al.*, 2004 b ; Hanquet *et al.*, 2010). Les restes de micromammifères sont très abondants dans la grotte. Les assemblages se composent d'une majorité de rongeurs (surtout campagnols et mulots), mais aussi de soricomorphes, et de quelques chiroptères. Ces petites faunes ont fait l'objet de plusieurs études : Jullien, 1965 ; Chaline, 1969 ; Jullien & Pillard, 1969 a ; Abbassi *et al.*, 1998 ; Abbassi, 1999 ; Lumley *et al.*, 2004 b ; Hanquet, 2006.

○ Restes humains

Des restes humains, attribués à des *Homo heidelbergensis* ou anténéandertaliens, ont été mis au jour dans les ensembles CII et CIII. Une vingtaine de restes constituent l'ensemble des vestiges anthropologiques trouvés dans la grotte du Lazaret : le premier, découvert en 1969, est un pariétal droit d'enfant, suivi par la mise au jour de dents d'adultes et de jeunes (dents de lait), et de plusieurs fragments de squelette post-céphalique (Lumley, 1970 ; Lumley M.A., 1976). D'autres restes ont été découverts dans les UA 23, 24 et 26 (Lumley *et al.*, 2006). En août 2011, un os frontal a été découvert dans l'unité archéostratigraphique 28, devenant le 24<sup>ème</sup> reste d'hominidé de la grotte du Lazaret.

○ Industrie lithique

De nombreux outils ont été mis au jour dans la grotte du Lazaret, dont une part importante de bifaces, caractéristiques des cultures se rapportant à l'acheuléen. L'industrie de l'ensemble stratigraphique C II est caractéristique de l'Acheuléen supérieur. Les bifaces y sont abondants et sont associés à d'autres outils sur galets (choppers, chopping-tools et galets aménagés divers) à débitage faiblement levallois. On observe une prédominance du petit outillage sur éclat, constitué essentiellement de racloirs, de denticulés, d'encoches, de pointes et de grattoirs (Figure 7). La quantité d'éclats non retouchés est considérable, et ils présentent

souvent sur leur tranchant des traces d'utilisation (Lumley *et al.*, 2004 b, Lumley *et al.*, 2008 b). Dans les niveaux supérieurs de l'ensemble C III, les bifaces se raréfient puis disparaissent au profit d'une industrie plus stéréotypée et d'une standardisation du petit outillage sur éclat (encoche, denticulé, burin), en particulier du racloir et des pointes étroites et allongées. Les racloirs transversaux et la retouche Quina se raréfient. Le débitage est de type levallois ou discoïde, comme l'atteste les rares nucléus trouvés (Darlas, 1994).

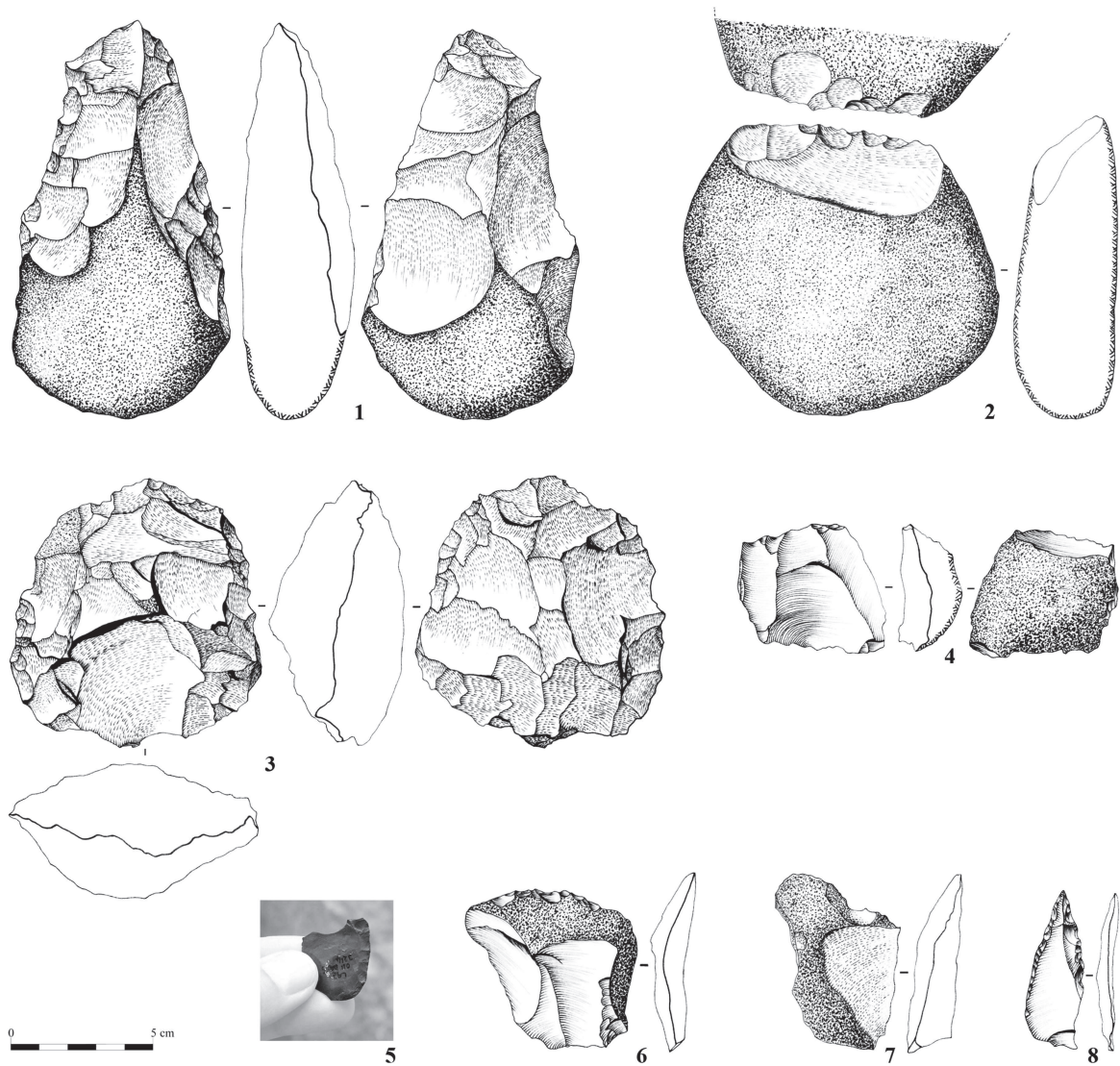


Figure 7 : Industries lithiques de l'UA 27 de la grotte du Lazaret. 1 : Biface ; 2 : Chopper ; 3 : nucléus discoïde, 4 : nucléus levallois ; 5 : racloir latéral en jaspé ; 6 : racloir transversal ; 7 : encoche ; 8 : pointe retouchée. (Dessins et photo : D. Cauche)



Les matières premières sont principalement des roches locales comme les calcaires marneux et les calcaires silicifiés, à l'origine sous forme de galets. Le calcaire marneux est privilégié comme support du macro-outillage (bifaces et galets aménagés), tandis que les matières premières plus dures, fines et coupantes telles que le silex, le calcaire silicifié, le jaspe et les quartzites micro-cristallins, sont utilisées comme supports au petit outillage (éclats retouchés en outils). Parmi les galets entiers découverts lors des fouilles, certains montrent les traces de leur utilisation comme percuteurs, d'autres, plus petits et plats, portent à leur surface les stries attestant de leur usage comme retouchoirs.

L'assemblage observé et la typologie des outils préfigurent les industries moustériennes caractéristiques des hommes de Néanderthal présents en Europe occidentale entre 100 000 et 35 000 ans. L'industrie du Lazaret peut se définir comme une industrie de transition entre un Acheuléen terminal riche en bifaces et un Moustérien plus riche en petit outillage (Darlas, 1994 ; Cauche *in* Lumley & al., 2004 b).

### 3) BAUME MOULA-GUERCY

#### 3.1 Contexte géographique et géologique

La Baume Moula-Guercy est située sur la commune de Soyons en Ardèche, sur la rive droite du Rhône à environ 80m d'altitude, dans un petit massif calcaire kimméridgien appelé *Serre de Guercy* (Figure 8). La grotte s'ouvre à l'est, face au massif du Vercors. Ses modestes dimensions lors de sa découverte en 1970 l'avait fait dénommer « abri Moula », du nom de son inventeur. Elle fût rebaptisée plus tard « Baume Moula-Guercy » en raison d'une meilleure connaissance de la topographie du site : l'abri d'origine communique à sa base avec une grande salle comblée de sédiments.

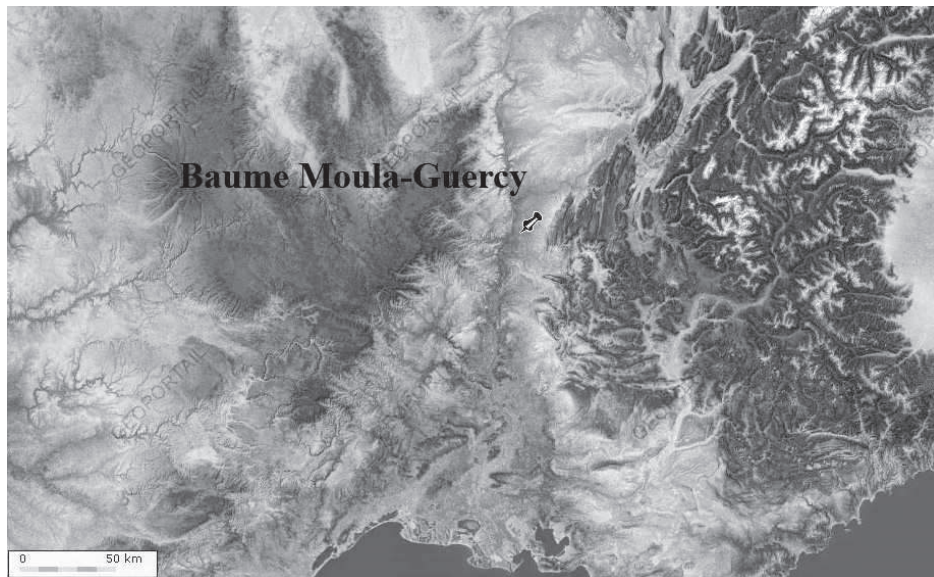


Figure 8 : Localisation de la Baume Moula-Guercy, en rive droite de la vallée du Rhône. Les zones les plus sombres correspondent aux massifs montagneux.

#### 3.2 Historique

L'abri Moula fût fouillé sans interruption de 1975 à 1982 sous la direction de P. Payen (Payen, *et al.*, 1990). L'étude du matériel montre l'existence d'une industrie attribuée au Moustérien typique. Afin de connaître la biostratigraphie du gisement et de mettre en évidence des niveaux d'occupations, des nouvelles fouilles sont alors effectuées à partir du sommet du remplissage, de 1992 à 1995. Celles-ci révèlent un remplissage plus important et plus ancien, notamment grâce à l'étude des micromammifères (Desclaux & Defleur, 1997) et

permettent de dégager l'entrée originelle de la cavité. Lors de ces campagnes de fouilles, 13 restes attribués à des néanderthaliens sont mis au jour, dans deux niveaux, présentant des traces de décarnisation et de fracturation (Defleur *et al.* 1993a, 1993b, 1998, 1999).

### 3.3 Stratigraphie

L'épaisseur du remplissage de la Baume Moula-Guercy est d'environ 6 m. Bien que fouillé et étudié depuis de nombreuses années, les études sédimentologiques menées sur le gisement s'avèrent récentes (Saos, 2003 ; Saos *et al.*, en prép.). Trois grands ensembles ont pu être distingués (Figure 9), au sein desquels plusieurs niveaux archéologiques et paléontologiques ont été mis en évidence (couches IV à XIV).

- Ensemble inférieur :

Cet ensemble, qui s'étend à la base du remplissage connu, correspond aux couches XIX à XVI et est constitué de dépôts sableux et limoneux. Ces sédiments sont liés à un apport autochtone.

- Ensemble moyen :

Composé des niveaux XV à XI, cet ensemble est marqué à partir de la couche XIV par un important pendage vers l'intérieur de la cavité, pouvant atteindre 30°. Il s'agit d'une formation riche en pierres et blocs calcaires et en objets archéologiques. La matrice est riche en cailloutis et éléments grossiers. Le niveau XV, dans lequel ont été mis au jour plusieurs restes de Néandertaliens, présente de nombreux blocs. La fraction fine est plus grossière que dans les niveaux précédents, avec un apport de matériel allochtone bien trié, essentiellement quartzeux. A partir de ces niveaux, la grotte est ouverte au milieu extérieur et l'influence éolienne est dorénavant prépondérante dans le remplissage.

- Ensemble supérieur :

Cet ensemble contient les niveaux X à I, et correspond à un épais niveau de blocs et cailloux (dont de nombreuses plaquettes gélives à la base), emballés dans une matrice limono-sableuse abondante. Ces dépôts semblent être mis en place par solifluxion, depuis une ouverture étroite du plafond de la cavité.



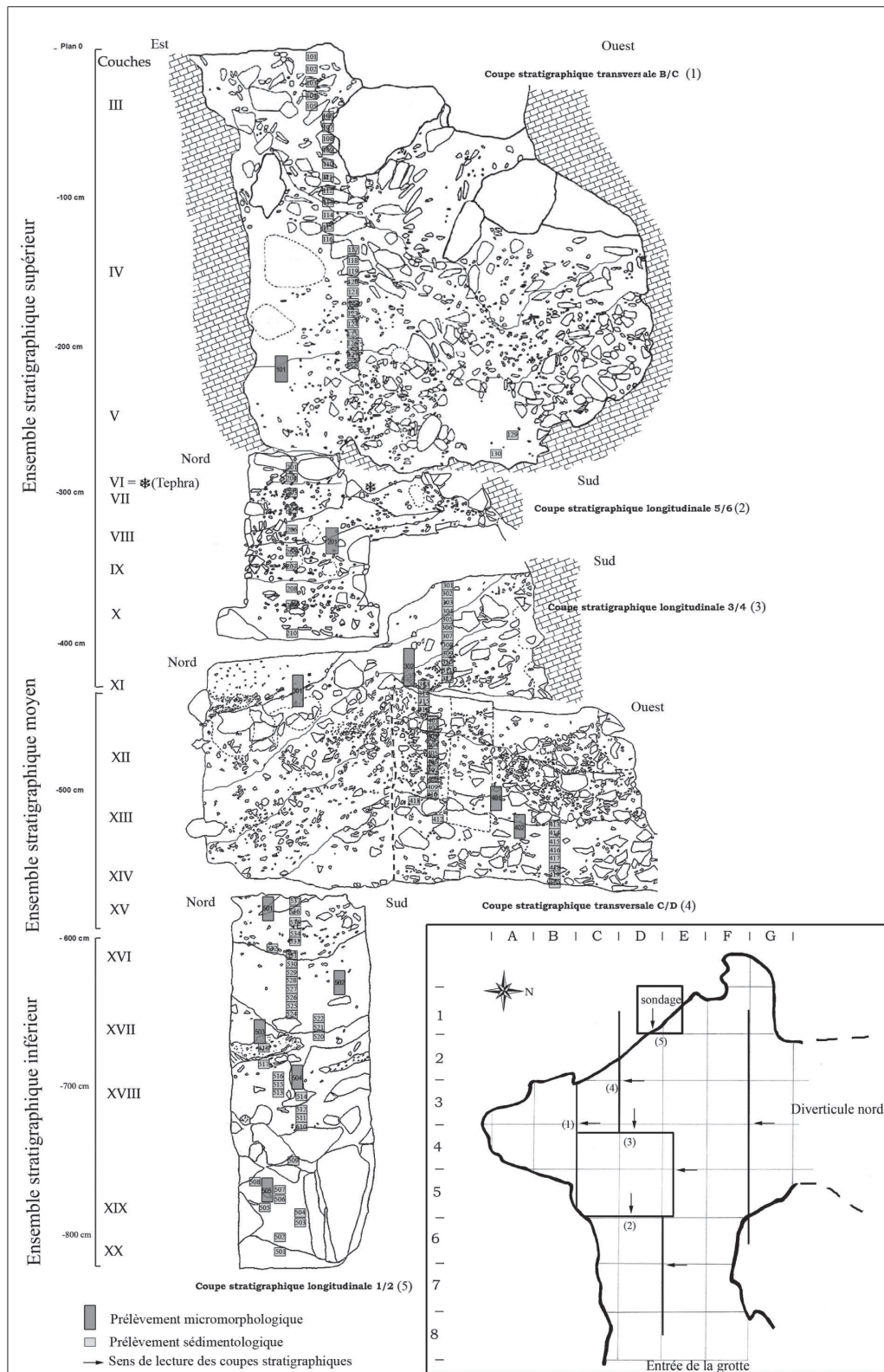


Figure 9 : Coupe stratigraphique et localisation de différents sondages de la Baume Moula-Guercy (d'après Saos *et al.*, en prép.)

Le matériel étudié dans ce travail provient d'un sondage effectué au fond de la grotte dans les niveaux inférieurs. Ils correspondent aux niveaux XVI et XVII (Defleur, comm. pers.)

### 3.4 Matériel archéologique

#### ○ Restes humains

La Baume Moula-Guercy a livré les restes de plusieurs néanderthaliens (Defleur *et al.*, 1993 a). L'étude des ossements a montré que ces hominidés avaient des pratiques cannibales : des stries de découpe ont été observés sur certains restes, comparables aux pratiques observées sur les ossements de cerf élaphe (*C. elaphus*) (Defleur *et al.*, 1993 b ; Defleur *et al.*, 1999 ; Valensi *et al.*, *sous presse*).

#### ○ Faune

Les restes fauniques sont très abondants sur l'ensemble de la séquence. L'étude des grands mammifères a fourni la liste faunique suivante : *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Ursus spelaeus*, *Ursus cf. deningeri*, *U. arctos*, *U. thibetanus*, *Panthera pardus*, *Crocuta spelaea*, *Felis silvestris*, *Felis cf. minuta*, *Alopex sp.*, *Mustela palerminea*, *Cuon alpinus*, *Meles sp.*, *Equus sp.*, *Equus cf. germanicus*, *Cervus elaphus*, *Rangifer tarandus*, *Capreolus capreolus*, *Capra sp.*, *C. ibex*, *Capra aff. caucasica*, *Rupicapra sp.*, *Bos/Bison*, *Bos primigenius*, cf. *Rhinocerotidae*, *Dicerorhinus sp.*, *Sus scrofa*, *Mammuthus primigeni* (Defleur *et al.*, 2001).

Les micromammifères sont également très abondants et ont fait l'objet de plusieurs études : Brunet-Lecomte *et al.*, 1995 ; Desclaux & Defleur, 1997.

L'étude de ces faunes a permis de mettre en évidence trois phases climatiques sur l'ensemble de la séquence (Desclaux & Defleur, 1997 ; Defleur *et al.*, 2001) : un ensemble froid à la base qui peut être mis en relation avec le stade isotopique 6, puis un ensemble homogène et épais qui correspondrait à l'Eémien (MIS 5e), et enfin, une nouvelle phase fraîche à froide au sommet du remplissage, correspondant au stade isotopique 4 (MIS 4).

#### ○ Industrie lithique

L'outillage de la Baume Moula-Guercy sont caractéristiques d'un moustérien typique, avec beaucoup d'outils sur éclat à débitage levallois (Payen, *et al.*, 1990, Defleur, 1993 a).

## 4) MALTRAVIESO

### 4.1 Contexte géographique et géologique

La grotte de Maltravieso est située dans le sud-ouest de l'Espagne, dans la ville de Cáceres (Estrémadure). La cavité, formée dans un massif calcaire du Carbonifère inférieur, a été partiellement détruite suite à l'exploitation du site durant de nombreuses années comme carrière. La grotte de Maltravieso est aujourd'hui localisée à une profondeur d'environ 9 mètres et s'étend sur plus de 70 mètres de long. Cette grotte se compose de plusieurs salles : elle s'ouvre sur la « Sala de la entrada » qui mène, après un étroit couloir, à la « Sala de los Huesos », la première zone de fouille du gisement (Figure 10). A sa suite se succèdent plusieurs autres salles (« Sala de las Columnas », « Sala de la Mesita », « Sala de las Pinturas », « Sala de la Serpiente »), jusqu'à la dernière zone contenant du matériel archéologique, la « Sala de las Chimeneas » (Ripoll *et al.*, 1999).



Figure 10: Plan de la grotte de Maltravieso et localisation des zones fouillées (d'après Ripoll *et al.*, 1999)

La Sala de los Huesos se situe à environ 20 m de l'entrée actuelle. Il s'agit d'une salle étroite, presque totalement obstruée par des sédiments. La hauteur du plafond varie, par rapport au sol actuel, de quelques dizaines de centimètres à un maximum de 1,5 m (Figure 11).



Figure 11 : Sala de los Huesos lors de la campagne de fouille 2006.

#### 4.2 Historique des recherches

La grotte de Maltravieso fut découverte en 1951 lors de travaux d'aménagements de la carrière. La mise au jour de matériel archéologique et paléontologique, ainsi que la présence de peintures rupestres dans le site, vont susciter beaucoup d'intérêt chez les chercheurs locaux et plusieurs études et publications sont réalisées. L'importance des peintures rupestres de la grotte, figurant principalement des mains négatives, est reconnue et un centre d'interprétation est créé en 1999 (Canals *et al.*, 2008). Ce n'est cependant qu'à partir de 2002 que les premières fouilles dans la grotte de Maltravieso sont effectuées par une équipe de recherche de l'université de Tarragone, dirigée par Toni Canals, travaillant sur les premiers peuplements en Estrémadure (« Proyecto Primeros Pobladores de Extremadura », EPPEX), dans la « Sala de los Huesos » et dans la « Sala de las Chimeneas ».

### 4.3 Stratigraphie de la Sala de los Huesos

La description synthétique de la stratigraphie de la Sala de los Huesos est la suivante, de la base au sommet du remplissage (Figure 12) :

- PE2 : plancher stalagmitique, daté par U/Th à 183 +14 / -12 ka BP.
- SH1c : ce niveau repose directement sur le plancher stalagmitique PE2. Le sédiment est argileux, et contient des blocs de différentes tailles de quartz et de calcaire. Les vestiges archéologiques proviennent de ce niveau.
- SH1b : niveau contenant des blocs, sans matrice sédimentaire.
- SH1a : niveau de blocs indurés, en contact avec le plancher stalagmitique supérieur PE1.
- PE1 : plancher stalagmitique, daté par U/Th de 117 +17 / -14 ka BP. Ce dépôt scelle le remplissage.

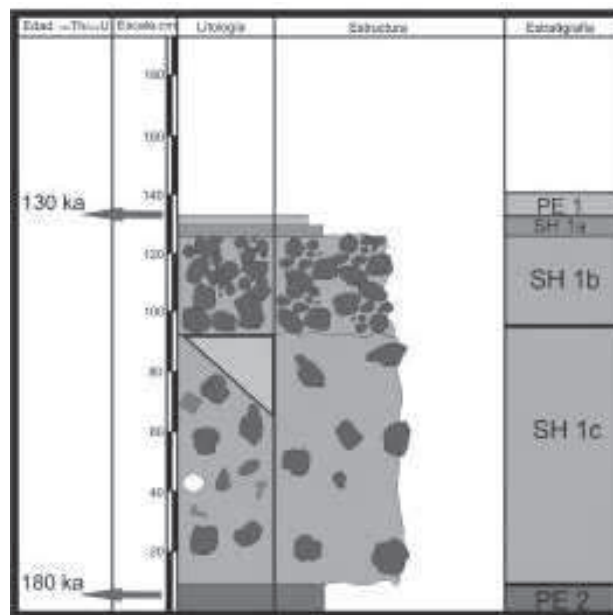


Figure 12 : Stratigraphie de la Sala de los Huesos (d'après EPPEX, 2006)

## 4.4 Matériel archéologique

## ○ Faune

Les différents groupes de faunes sont variés : grands mammifères (carnivores et herbivores), léporidés, avifaune, herpétofaune (Tableau 2). D'après les études archéozoologiques menées (Rodriguez-Hidalgo, 2008), il apparaît que les restes de grands mammifères sont majoritairement liés à l'activité de prédateurs. En effet, des marques de canines et des altérations dues à des sucs gastriques sont visibles sur une large partie de l'assemblage. Seuls quelques restes présentent des stries de découpe, attestant ainsi d'une activité anthropique.

<i>Sala de los Huesos</i>	NR	NISP	NME	NMI
Rhinocerotidae indet.	1	1	1	1
Equidae.	59	59	20	7
<i>Bos/Bison</i>	17	17	13	1
Cervidae.	103	103	42	5
<i>Sus scrofa</i>	4	4	3	2
<i>Ursus</i> sp.	16	16	12	3
<i>C. crocuta</i>	69	69	28	8
<i>Canis lupus</i>	2	2	2	1
<i>Canis/Cuon</i>	14	14	6	2
<i>Lynx pardinus</i>	6	6	3	1
Carnivora indet.	15	15	5	0
<i>Vulpes vulpes</i>	3	3	1	1
Leporidae indet.	237	237	164	11
Aves	2	2	2	2
Quelonia indet.	10	10	2	1
Grande taille	66	-	-	-
Taille moyenne	99	-	-	-
Petite taille	52	-	-	-
Très petite taille	1	-	-	-
Indéterminés	38	-	-	-
<b>Total</b>	<b>814</b>	<b>558</b>	<b>304</b>	<b>46</b>

Tableau 2 : Liste faunique des grands et moyens mammifères, des oiseaux et restes indéterminés de la Sala de los Huesos (quantification en NR, NISP, NME et NMI). (d'après Rodriguez-Hidalgo *et al.*, en prép.)



Les associations de micromammifères de la Sala de los Huesos sont étudiées dans ce travail pour la première fois.

○ Industrie lithique

L'industrie lithique de la Sala de los Huesos est attribuée au techno-complexe de Mode 3 (Peña, 2006 ; 2008), et est majoritairement composée d'éclats en quartz laiteux, originaire de la grotte. Des nucléus et des outils sur éclats (grattoir, denticulé), mais aussi quelques choppers en quartzite, composent l'assemblage lithique.

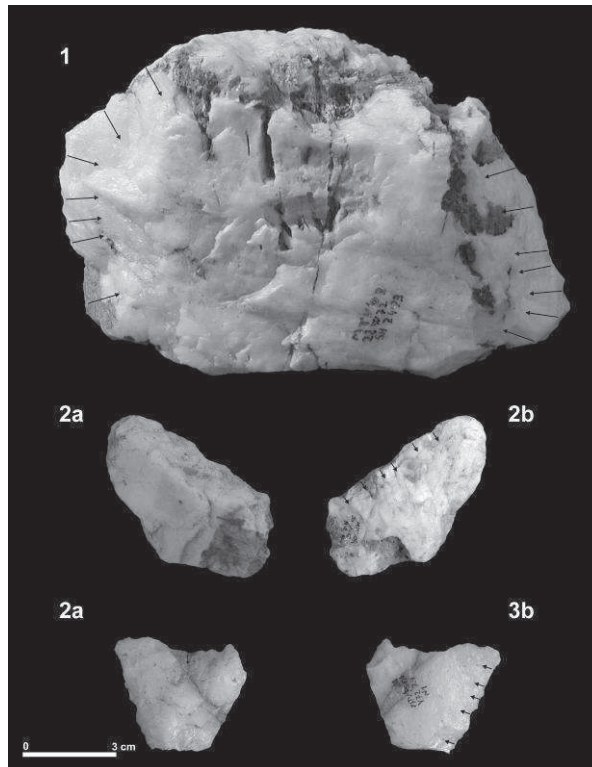


Figure 13 : Industrie lithique de la Sala de los Huesos ; 1 : Racloir double sur fragment naturel de quartz laiteux ; 2 : Denticulé inverse sur éclat de quartz laiteux (a. face dorsale, b. face ventrale) ; 3. Racloir inverse à encoche sur éclat de quartz translucide (a. face dorsale, b. face ventrale). (d'après Rodriguez-Hidalgo *et al.*, en prép.)

## 5) SITES DE COMPARAISON

Plusieurs sites de comparaison du sud-est de la France et d'Espagne ont été utilisés pour cette étude : Terra Amata, Orgnac 3, Baume-Bonne, grotte des Cèdres (Figure 14) et les niveaux Td 10 et Td 11 de Gran Dolina (Figure 15).

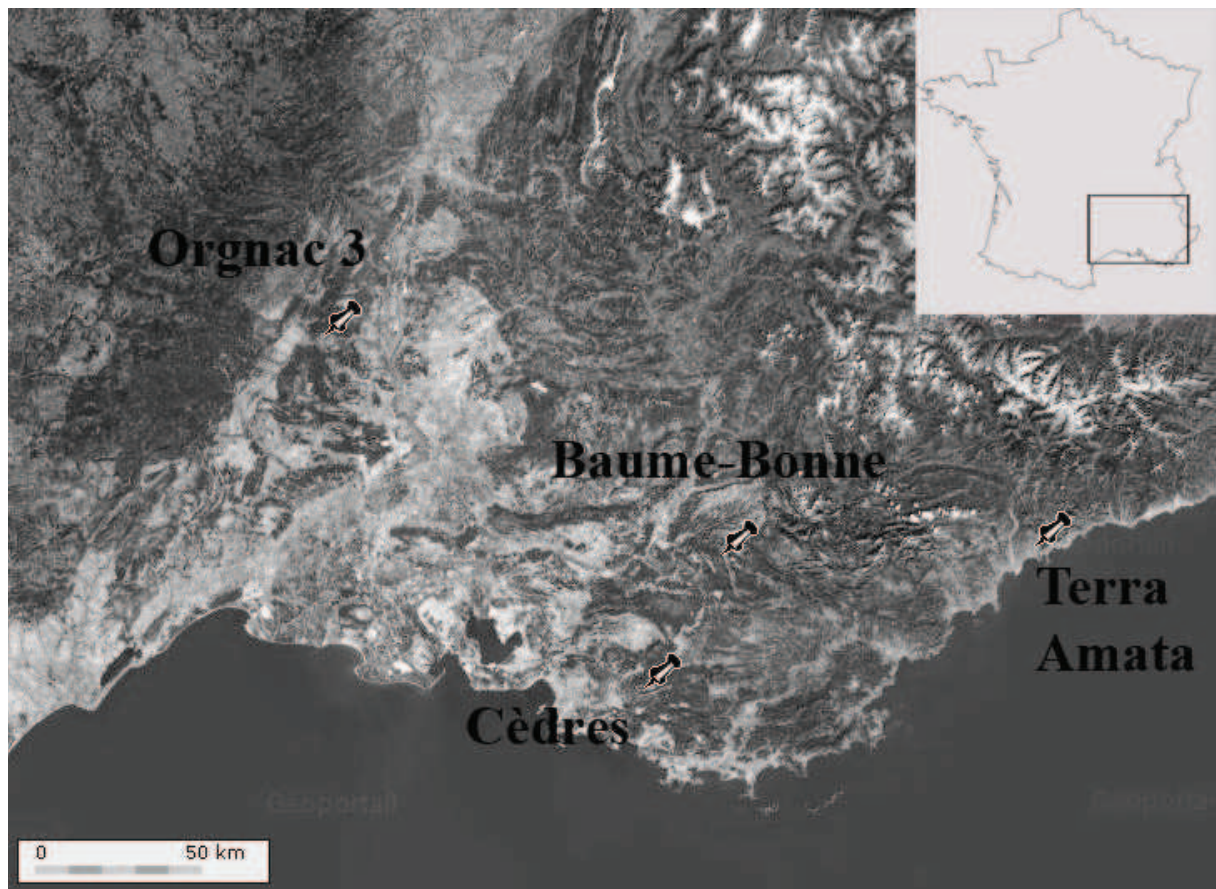


Figure 14 : Localisation des sites de Terra Amata, d'Orgnac 3, de la Baume-Bonne et de la grotte des Cèdres (carte Géoportail ©)



### 5.1 Terra Amata

Terra Amata est un gisement de plein-air situé à Nice dans les Alpes-Maritimes (Figure 14). Il est constitué notamment de deux grands ensembles stratigraphiques, C1 a et C1 b, correspondant respectivement à des dépôts marins et à une dune littorale. Ce site a livré, outre les foyers aménagés qui figurent parmi les plus anciens au monde, une industrie lithique acheuléenne importante, une faune très abondante de grands mammifères et de lagomorphes, ainsi que quelques restes de microvertébrés (herpétofaune, oiseaux, rongeurs) (Lumley *et al.*, 2011). Daté de 380 ka BP (Falguères *et al.*, 1988), ce gisement correspond au stade isotopique 11. Les faunes de rongeurs sont très peu abondantes (Tableau 2), mais elles indiquent néanmoins des conditions tempérées dans un environnement ouvert de type méditerranéen, mais aussi boisé.

### 5.2 Orgnac 3

Le site d'Orgnac 3 est situé en Ardèche, localisé sur un plateau à proximité de la vallée du Rhône et au sud des gorges de l'Ardèche (Figure 14). Ce site se présente sous la forme d'une cuvette de 40m de long et de 15m de large. Dix niveaux d'occupations ont été observés, attribués au MIS 9 et au début du MIS 8, datés aux alentours de 300 ka (Moigne & Moncel, 2005). La faune est très abondante, composée d'ossements d'herpétofaune, d'oiseaux, de lagomorphes, de grands mammifères et de micromammifères. Des restes humains ont été mis au jour à Orgnac 3, attribués à des Anténéandertaliens, auxquels sont associées des industries lithiques typiques de l'Acheuléen supérieur et du Prémoustérien (Combier, 1967). Les espèces de micromammifères identifiées sont abondantes et variées (Tableau 2). L'étude des associations de rongeurs a permis de mettre en évidence trois périodes climatiques, montrant une alternance de phases froides et arides et d'une période tempérée (El Hazzazi, 1998 ; Paunescu, 2001).

	Terra Amata		Orgnac 3								Baume-Bonne		Cèdres		
	Cl a	Cl b	2	3	4a	4b	5a	5b	6	7	8	II-III	IV	II	III
<i>Marmota marmota</i>														1	
<i>Eliomys quercinus</i>			1			3	12	16	74	18	1		3		3
<i>Alloricetus bursae</i>			1	1	1	1	2	9	42	34	7	1	2		
<i>C. migratorius</i>												2	1		
<i>M. agrestis</i>					4	17	14	21	62	25	1	7	13		6
<i>M. arvalis</i>															
<i>Microtus (S.) gregalis</i>					2	3	4	2	2			5	4		
<i>M. (T.) duodecimcostatus</i>												18	23		2
<i>M. (T.) maria-claudiae</i>			1		2	2	4	3	26	1	5				
<i>Microtus malei</i>					1	1	1	1	3						
<i>Arvicola terrestris</i>					1	1	2	7	21	15	2	1	1		
<i>A. sapidus</i>														1	2
<i>Myodes glareolus</i>							1			12	1	1	1		
<i>Dicrostonyx torquatus</i>											1				
<i>Lemmus lemmus</i>								1							
<i>C. nivalis</i>												2	11		
<i>M. (L.) breccienensis</i>	1		30		17	48	36	128	655	503	45	2	8	3	58
<i>Pliomys lenki</i>	1			1	1	2	7	6	8	6	9	1	1		
<i>P. episcopalus</i>									3	2					1
<i>P. chalinei</i>								1	4	8	6				
<i>Castor fiber</i>								1				1			
<i>Sicista betulina</i>											1				
<i>Apodemus sylvaticus</i>	4	3	7	1	1	3	9	46	222	188	8	3	15	1	1

Tableau 2 : Liste faunique des micromammifères (N.M.I.) de différents sites du Pléistocène moyen du sud de la France : Terra Amata (Lumley *et al.*, 2011), Orgnac 3 (El Hazzazi, 1998 ; Paunescu, 2001) ; Baume-Bonne (Paunescu, 2001) et grotte des Cèdres (Defleur *et al.*, 1990).

### 5.3 Baume-Bonne

La grotte de la Baume-Bonne se situe dans les Alpes-de-Haute-Provence, dans les gorges du Verdon, à une altitude de 410m. Elle est distante de 66km de la mer Méditerranée au sud, et d'une quinzaine de km des Alpes à l'est (Figure 14). Le site bénéficie d'un climat méditerranéen, soumis à l'influence du massif alpin (Gagnepain & Gaillard, 2005). Ce gisement a livré une succession d'industrie lithique de type Acheuléen à Moustérien (Lumley, 1971), ainsi qu'une faune abondante de grands et de petits mammifères (Psathi, 1996 ; Paunescu, 2001) (Tableau 2). La stratigraphie se compose de cinq ensembles (Gagnepain & Gaillard, 2005) attribués à une période couvrant les stades isotopiques 10 à 1. Les faunes de micromammifères du Pléistocène moyen sont issues des ensembles II-III et IV, respectivement attribués aux MIS 8 et 6 (Paunescu, 2001).

### 5.4 Grotte des Cèdres

La grotte des Cèdres est située dans le Var, sur la commune du Plan d'Aups, à la limite des départements du Var et des Bouches-du-Rhône, et à une trentaine de kilomètres de Marseille (Figure 14). Localisée dans la partie occidentale de la chaîne de la Sainte-Baume, elle s'ouvre face au Nord à près de 900m d'altitude (Defleur *et al.*, 1990). La stratigraphie comprend cinq niveaux ayant livrés du matériel lithique attribué au Moustérien, et une faune abondante de grand mammifères, de lagomorphes, d'oiseaux et de micromammifères. Une incisive déciduale de néandertalien a également été mise au jour (Defleur & Crégut-Bonnoure, 1995). D'après les données paléontologiques, ces niveaux ont été attribués au Pléistocène moyen, postérieurs aux niveaux 4b-7 d'Orgnac 3 (MIS 8/9) et antérieurs aux niveaux de la grotte du Lazaret (MIS 6). Les micromammifères de la grotte des Cèdres, provenant des couches II et III, sont relativement peu abondants (Tableau 2), mais caractérisent un climat tempéré méditerranéen et des milieux semi-ouverts (Radulescu, 1995).

## 5.5 Gran Dolina (TD 10, Td 11)

Les niveaux Td10 et Td11 de Gran Dolina ont été pris en compte pour les comparaisons. Ce gisement appartient à l'ensemble karstique d'Atapuerca, localisé près de la commune de Burgos, dans le nord-est de la péninsule ibérique (Figure 15). Il se compose de plusieurs localités dont les différentes séquences stratigraphiques couvrent une vaste période, allant du Pléistocène inférieur au Pléistocène supérieur.



Figure 15 : Localisation de la sierra d'Atapuerca (carte Géoportail ©)

Le site de Gran Dolina contient la plus longue séquence stratigraphique. Il est notamment connu pour avoir livré, dans la couche TD 6, des restes d'hominidés fossiles, attribués à *Homo antecessor* (Carbonell *et al.*, 1995 ; Bermudez de Castro *et al.*, 1997). Les industries lithiques et les restes de faune sont très abondants sur l'ensemble de la séquence (Carbonell *et al.*, 2001 ; Cuenca-Bescós *et al.*, 2001 ; Made, 2001 ; Blain *et al.*, 2008). Les niveaux inférieurs (TD 3 à 8a) se rapportent à la fin du Pléistocène inférieur (Pares & Perez-Gonzalez,

1999 ; Falguères *et al.*, 1999), et les niveaux supérieurs au Pléistocène moyen. Les niveaux Td10 et 11 sont datés entre 400 et 300 ka environ (Falguères *et al.*, 1999), et ont été corrélés aux stades isotopiques 11 ou 9 (López-Antoñanzas & Cuenca-Bescós, 2002). Les micromammifères issus de ces couches Td 10 et 11 (Tableau 3) sont caractéristiques d'une phase interglaciaire.

	TD10	TD11
ORDER CHIROPTERA		
<i>Miniopterus schreibersii</i>	+	
<i>Myotis</i> sp.	+	
<i>Myotis myotis</i>		+
<i>Rhinolophus</i> sp.	+	
ORDER INSECTIVORA		
<i>Crocidura</i> sp.	+	+
<i>Neomys</i> sp.	+	
<i>Sorex</i> sp.	+	+
<i>Sorex minutus</i>	+	+
Talpidae indet.	+	
<i>Galemys</i> sp.	+	+
<i>Talpa europaea</i>	+	
<i>Erinaceus europaeus</i>	+	
ORDER RODENTIA		
<i>Terricola atapuerquensis</i>	+	+
<i>Arvicola</i> sp.	+	+
<i>Clethrionomys</i> sp.	+	
<i>Pliomys lenki</i>	+	+
<i>Iberomys brecciensis</i>	+	
<i>Microtus agrestis</i>	+	+
<i>Microtus arvalis</i>	+	+
<i>A. gr. flavicollis-sylvaticus</i>	+	+
<i>Allocricetus bursae</i>	+	+
<i>Eliomys quercinus</i>	+	+
<i>Marmota</i> sp.	+	

Tableau 3 : Répartition des micromammifères des niveaux TD 10 et Td 11 de Gran Dolina, Atapuerca (López-Antoñanzas & Cuenca-Bescós, 2002)

---

## II. MATERIEL ET METHODES



---

## II. MATERIEL ET METHODES

### 1) PRELEVEMENT DU MATERIEL

Les micromammifères regroupent les plus petits mammifères existants : rongeurs, chauves-souris et insectivores (soricomorphes et erinaceomorphes). Ils peuvent être très abondants dans les gisements fossiles, mais leur taille ne permet pas de les récupérer au cours de la fouille. Le tamisage des sédiments est alors nécessaire pour avoir accès à ce matériel.

Les restes osseux et dentaires de micromammifères ont été recueillis durant les campagnes de fouille des différents gisements, Caune de l'Arago, grotte du Lazaret, Baume Moula-Guercy et grotte de Maltravieso. Un tamisage systématique des sédiments est effectué à l'eau, dans des tamis à maille de 1,2 et 0,6mm pour la Caune de l'Arago, 0,8 et 0,5mm pour la grotte du Lazaret, 0,5mm pour la Baume Moula-Guercy, et 5 et 0,5mm pour Maltravieso (Figure 16).

Les refus de tamis sont ensuite minutieusement triés, après séchage, avec ou sans loupe binoculaire, et les dents et restes osseux de micromammifères sont récupérés, puis classés par zone et par couche afin de connaître leur origine exacte dans le gisement.



Figure 16 : Séchage des refus de tamis après tamisage à l'eau.



Le matériel étudié provient de l'ensemble des zones fouillées. Néanmoins, de par l'abondance de restes, et pour les besoins de l'étude taphonomique, un échantillonnage a été fait sur certaines zones : pour la Caune de l'Arago, seuls les sols P et G ont été pris en compte, notamment en raison du nombre de restes plus importants dans ces deux niveaux. La bande 19 a été choisie pour le sol G, les bandes 10 et 13 pour le sol P, en raison de l'abondance de micromammifères. Pour la grotte du Lazaret, les unités archéostratigraphiques UA 26 et 27 ont été échantillonnées suivant un plan en quinconce. Pour la grotte de Maltravieso et les niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy, l'ensemble du matériel a été considéré. Un échantillonnage a également été effectué sur le niveau XIV de ce même site, utilisé dans cette étude en raison de sa richesse, mais surtout de sa signification paléoécologique. Ce niveau montre en effet un changement important par rapport aux niveaux inférieurs, il convenait alors d'entreprendre une analyse taphonomique pour estimer la représentativité des assemblages.

Au total, près de 25000 restes anatomiques et dents de divers micromammifères ont été triés, identifiés et répertoriés, classés chacun par zone et par couche, individuellement dans un sachet Mini Grip. Toutes les données ont été saisies sous tableur Excel, ainsi que dans les bases de données « Matériel archéologique » de la Caune de l'Arago et de la grotte du Lazaret. Les calculs de type « sommes », « moyennes », « écart-type », « variance », ont été réalisés sous ce même logiciel et ont permis la réalisation des graphiques. Les analyses multivariées ont été effectuées à l'aide des logiciels StatLab 3.0 et XcelStat.

### 2) APPAREILLAGE UTILISE

Les déterminations spécifiques ont été effectuées sous une loupe binoculaire WILD Heerbrugg, et les mesures ont été prises sur écran, grâce au logiciel de capture d'image KAPPA ImageBase, relié à la binoculaire par l'intermédiaire d'une caméra SONY CCD-IRIS. Un calibrage est effectué afin de respecter et retranscrire correctement l'échelle des objets mesurés. Certaines photographies ont été réalisées à l'aide d'un appareil photographique numérique CANON PowerShot G5, relié à une binoculaire LEICA MZ7 (Figure 17).



Figure 17 : Loupe binoculaire utilisée pour la détermination des restes de micromammifères.

Les photographies au Microscope électronique à balayage ont été effectuées au Centre Européen de Recherche Préhistorique de Tautavel (CERPT), par T. Saos.

### 3) TAXONOMIE PALEONTOLOGIQUE

La détermination des différentes espèces de micromammifères se base sur l'étude de la première molaire inférieure pour certaines familles (arvicolidés par exemple), l'absence ou la présence de certains caractères dentaires pour certaines autres (comme les soricidés), la morphologie particulière des os longs pour les taxons très spécialisés (Talpidés). Les données morphométriques ont également été prises en compte, notamment dans le cas d'espèces jumelles difficilement différenciables par les seuls critères morphologiques, et pour lesquelles des méthodes de représentation graphiques ont été appliquées (cf. *Microtus agrestis-arvalis*). Différents travaux, ainsi que les ouvrages de référence, ont été utilisés pour les données morphologiques et morphométriques ; les collections de comparaison de matériel fossile et actuel du Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret ont également été consultées. La nomenclature taxonomique utilisée se réfère à Wilson & Reeder, 2005.

1. Nomenclature

La nomenclature utilisée pour la description des caractères de certaines familles de micromammifères, présentes dans ce travail est ici indiquée.

*Chiroptères*

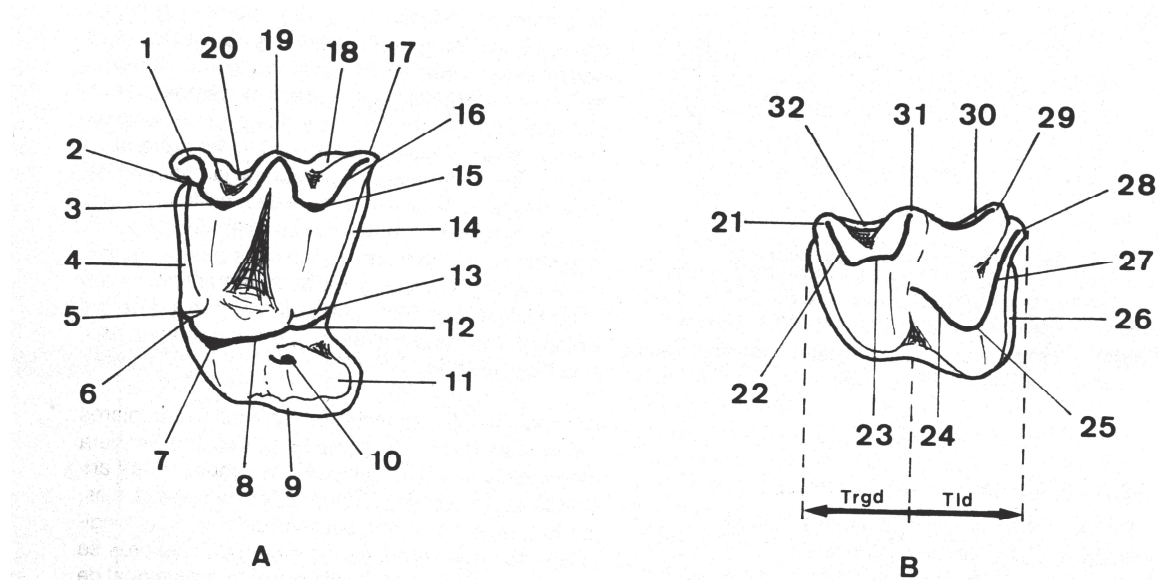


Figure 18 : Nomenclature des caractères dentaires de chiroptères (d'après Sevilla, 1988). A : molaires supérieures, B : molaires inférieures ; vue occlusale. 1 : parastyle ; 2 : préparacrête ; 3 : paracône ; 4 : cingulum antérieur ; 5 : paralophe ; 6 : paraconule ; 7 : protocône ; 8 : postprotocrête ; 9 : cingulum lingual ; 10 : hypocône ; 11 : talon ; 12 : métaconule ; 13 : métalophe ; 14 : cingulum distal ; 15 : métacône ; 16 : postmétacrête ; 17 : métastyle ; 18 : cingulum labial du métaflexe ; 19 : mésostyle ; 20 : cingulum labial du paraflexe ; 21 : paraconide ; 22 : protolophide ; 23 : protoconide ; 24 : crête oblique ; 25 : hipoconide ; 26 : cingulum distal ; 27 : postcristide ; 28 : hipoconulide ; 29 : entoconide ; 30 : entocristide ; 31 : métaconide ; 32 : cingulum lingual du trigonide. Trgd : trigonide ; Tld : talonide.

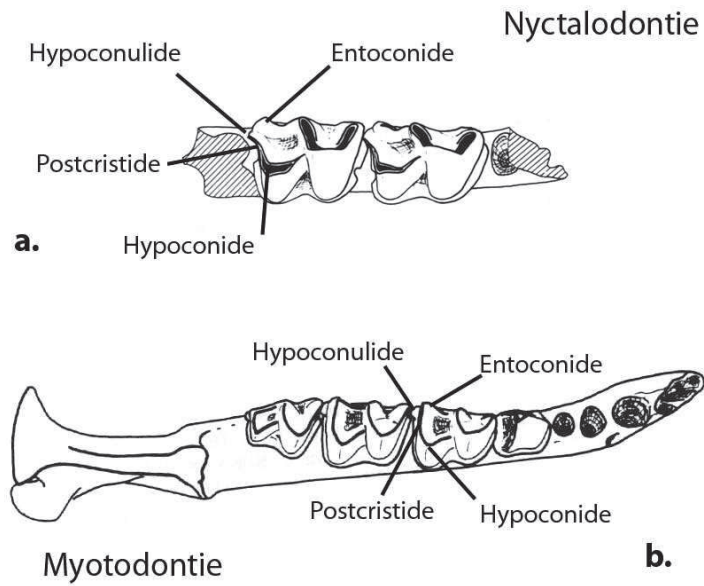


Figure 19: Dentition nyctalodonte (a : *Rhinolophus ferrumequinum*) et myotodonte (b : *Myotis myotis*) (d'après Sevilla, 1988 ; Menu & Sigé, 1971), vue occlusale. Chez les nyctalodontes, la postcristide relie l'hypoconide à l'hypoconulide sans affecter l'entoconide.

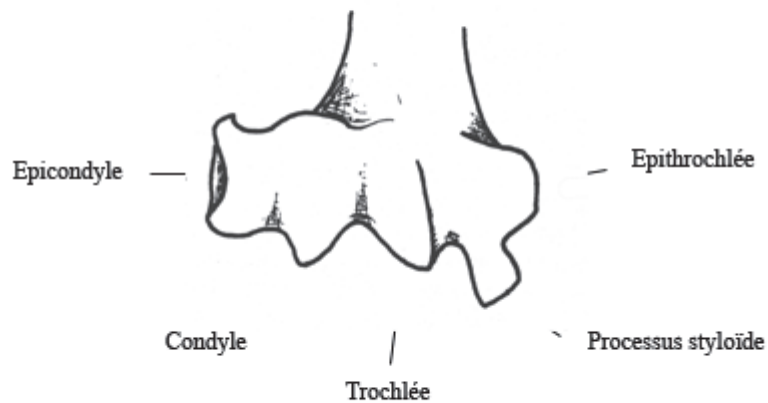


Figure 20 : Nomenclature de l'extrémité distale de l'humérus (Sevilla, 1988), face externe.

Rongeurs

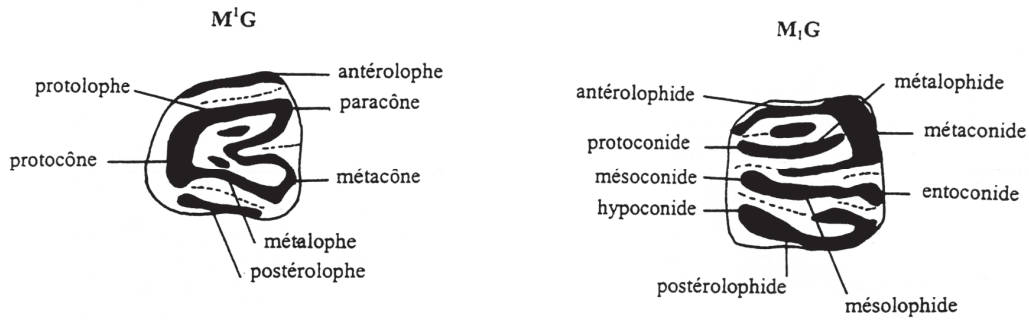


Figure 21 : Nomenclature des caractères dentaires de Myoxidae (d'après Stehlin & Schaub, 1951 ; de Bruijn, 1966), vue occlusale.

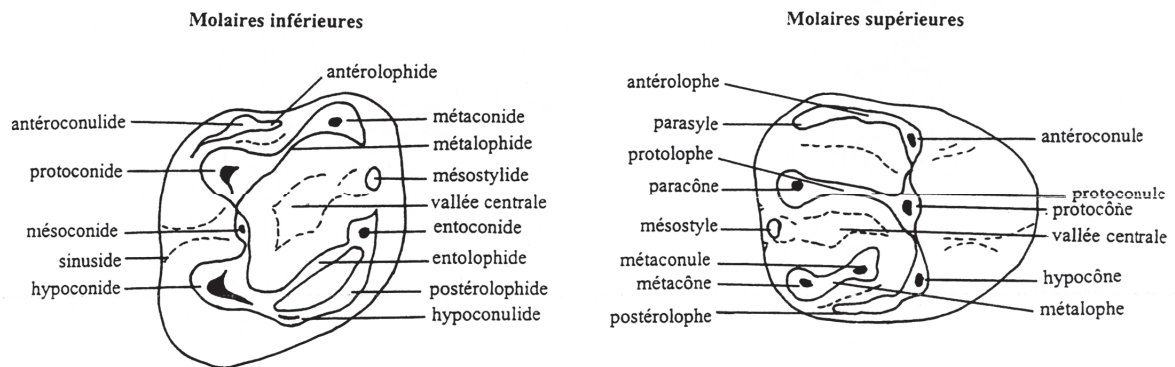


Figure 22 : Nomenclature des caractères dentaires de Sciuridae (d'après Cuenca-Bescós, 1988), vue occlusale.

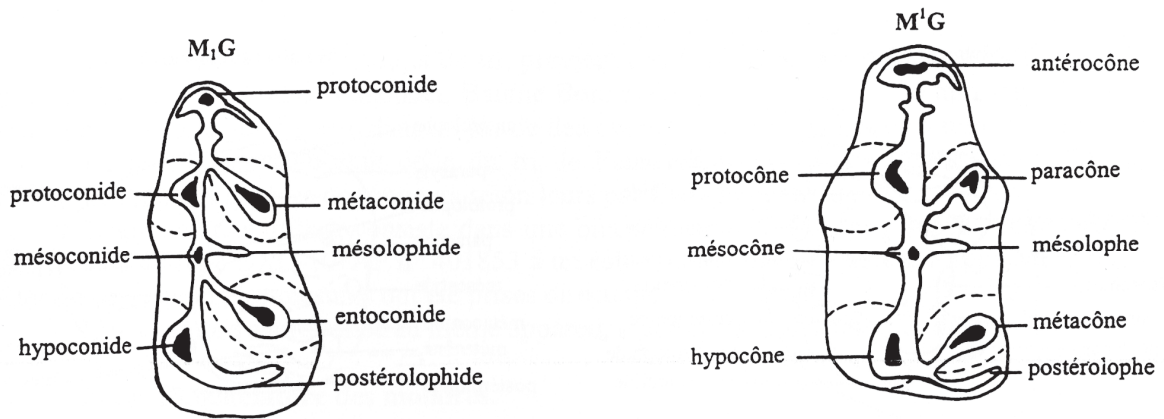


Figure 23 : Nomenclature des caractères dentaires de Cricetidae (d'après Mein & Freudenthal, 1971), vue occlusale.

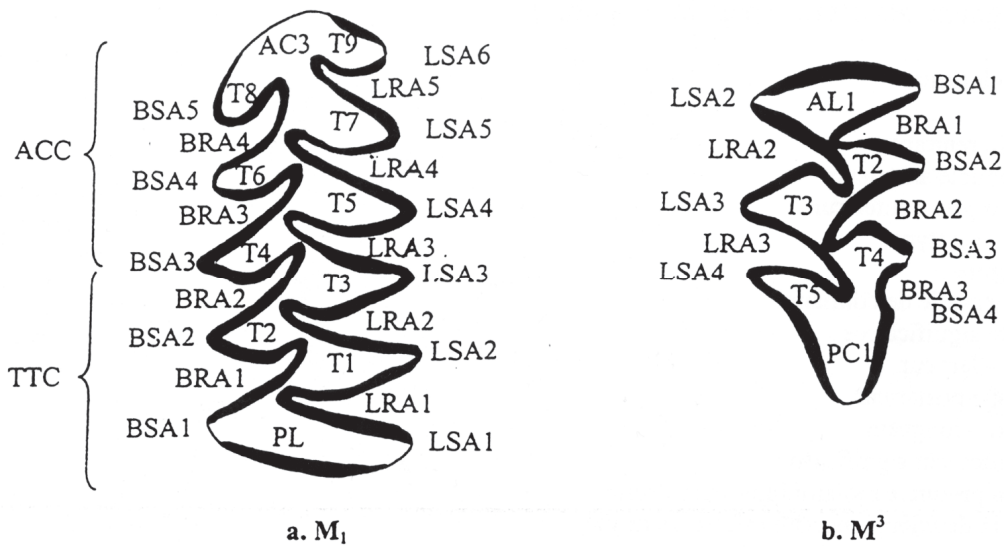


Figure 24 : Nomenclature des caractères dentaires d'arvicolidae (*Ondatra zibethicus*) (d'après Hibbard, 1950), vue occlusale.

ACC : Complexe antérieur, TTC : complexe trigonide/talonide ; AC : complexe antérieur ; PL : lobe postérieur ; AL : lobe antérieur ; PC : complexe postérieur ; BSA : angle saillant buccal ; BRA : angle rentrant buccal ; LSA : angle saillant lingual ; LRA : angle rentrant lingual ; T : triangle.

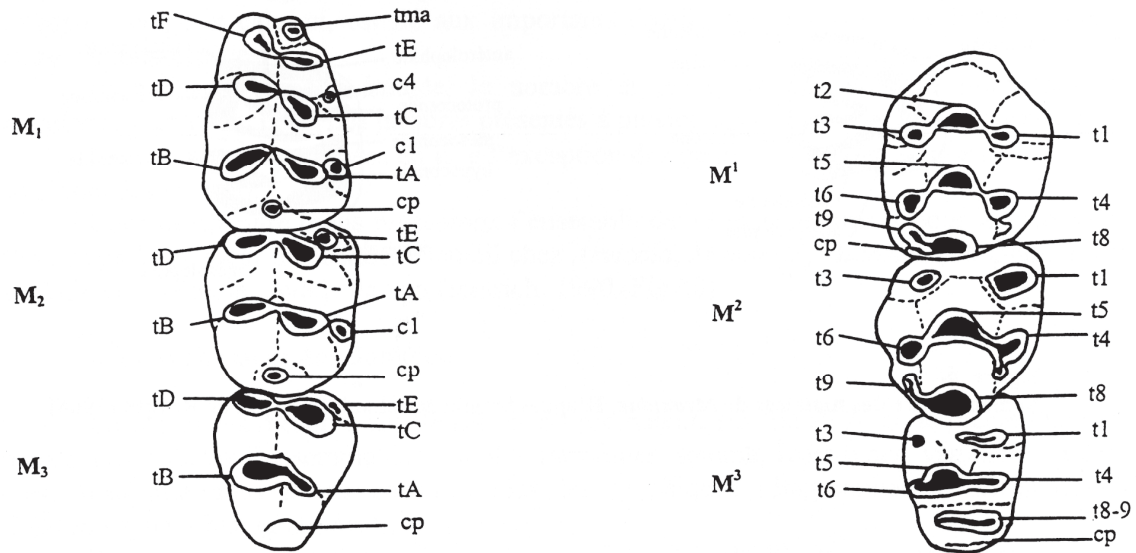


Figure 25 : Nomenclature des caractères dentaires de Murinae (d'après Michaux, 1971), rangées inférieures et supérieures, vue occlusale.



#### 4) METHODES D'ETUDES

##### **Quantification des individus**

Afin d'estimer les proportions relatives de chaque espèce, le calcul du Nombre Minimum d'individus (N.M.I.) a été utilisé. Celui-ci se calcule d'après l'élément osseux ou dentaire le mieux représenté pour chaque taxon. La latéralité est également prise en compte. Pour les rongeurs, cette quantification se fait principalement sur les dents, et plus particulièrement sur les 1ères molaires inférieures chez les arvicolidés.

##### **Analyses taphonomiques**

La méthodologie employée pour les analyses taphonomiques menées sur les assemblages de micromammifères est décrite dans le Chapitre IV : *Taphonomie*.

##### **Analyses paléoécologiques**

Les différentes méthodes utilisées sur les assemblages de micromammifères pour les reconstitutions paléoclimatiques et paléoenvironnementales sont décrites dans le Chapitre V : *Paléoécologie*.



---

### III. SYSTEMATIQUE



---

### III. SYSTEMATIQUE

Ce chapitre présente une révision de la systématique des différentes espèces de micromammifères découverts sur les gisements de la Caune de l’Arago, de la grotte du Lazaret et de la Baume Moula-Guercy. La microfaune de la Sala de los Huesos est par contre décrite pour la première fois. Les planches photographiques du matériel des différents gisements sont figurées en annexe.

#### 1) ORDRE INSECTIVORA/ SORICOMORPHA GREGORY, 1910

D’après Wilson & Reeder (2005), l’ordre des Insectivores se scinde désormais en deux nouveaux ordres, Soricomorphes (Soricidés et Talpidés) et Erinaceomorphes (Erinacéidés), en raison de divergences phylogénétiques importantes.

Concernant la taxonomie des espèces de Soricomorphes et d’Erinacéidés ici exposées, nous renvoyons le lecteur aux récents travaux de doctorat de M. Furió Bruno (2007) et J. Rofes (2009) qui présentent des synthèses complètes et actualisées sur ces taxons dans la péninsule ibérique et en Europe.

#### Famille Talpidae Fischer, 1814

*Sous-famille Talpinae Linné, 1758*

#### **Genre *Talpa* Linné, 1758**

*Talpa europaea* Linné, 1758 la Taupe.

Le plus ancien fossile de *Talpa* (*T. tenuidentata*) est trouvé en Allemagne au Miocène, datant de 20 à 22Ma (Ziegler, 1990), mais l’origine asiatique de ce taxon n’est pas à exclure (Fortelius, 2008 ; Colangelo *et al.*, 2010). Trois espèces sont représentées jusqu’à la fin du Miocène (*T. minuta*, *T. gilothi*, *T. vallesensis*) en Europe, auxquelles succède au Pliocène inférieur l’espèce de petite taille *Talpa minor* (Robert, 1983 ; Colangelo *et al.*, 2010) résultant

### III. Systématique

---

d'une seconde radiation du genre *Talpa*. *T. fossilis*, de taille moyenne, est présente à la même période, mais son statut demeure incertain, parfois considéré comme espèce chronologique ou synonyme de l'espèce commune *T. europaea* (Robert, 1983 ; Rabeder, 1972 ; Koenigswald, 1970 ; van Cleef-Roders & van den Hoek Ostende, 2001).

La systématique du genre *Talpa* au Pléistocène reste complexe.

Les espèces actuelles d'Europe de l'Ouest apparaissent au début du Pliocène moyen (Colangelo *et al.*, *op. cit.*), *T. europaea*, *T. romana* (sud Italie), *T. caeca* (Alpes), *T. occidentalis* (péninsule ibérique). *T. minor* est cité une seule fois au Pléistocène moyen en France dans la grotte de Gargas (Reumer, 1996). Les autres mentions de taupes dans des gisements d'âge similaire dans le sud-ouest français se rapportent à *Talpa europaea* (Reumer, *op.cit.*).

#### Matériel

- Lazaret : NR=94 (*Planche III*, 2) : 3 I inf., 1 P/4, 8 M/1, 11 M/2, 2 M/3, 19 mandibules dont 4 édentées, 1 P4/, 2 M1/, 2 M2/, 5 maxillaires, 15 phalanges, 6 scapulas, 6 humérus, 3 tibias, 10 ulnas.

- Moula : (NR=185) : 1 C inf. 3 M/1, 2 M/2, 16 mandibules dont 3 sans dents, 3 C sup., 3 M2/, 4 humérus, 8 ulnas, 10 radius, 118 phalanges, 7 fémurs, 10 tibias.

- Maltravieso : NR=2 : 2 phalanges

Les différents restes découverts sur ces trois gisements sont attribués à *Talpa europaea*.

## Famille Soricidae Fisher, 1814

### *Sous-famille Soricinae Fischer, 1814*

Les Soricinae regroupent les musaraignes possédant un condyle articulaire à doubles facettes superposées (type soricien) et dont les dents présentent une pigmentation rouge au niveau des pointes (Jammot, 1977).

### *Tribu Soricini Fischer, 1814*

#### **Genre Sorex Linné, 1758**

#### *Sous-genre Sorex Linné, 1758*

Le genre *Sorex* comprend 14 espèces en Europe (Aulagnier *et al.*, 2008) principalement caractérisées par la présence d'incisives inférieures multilobées et de 5

unicuspides sur chaque hémi-maxillaire. Leur détermination spécifique est souvent délicate et basée essentiellement sur des analyses cytogénétiques et biochimiques (Meylan & Hausser, 1978 ; Lugon-Moulin *et al.*, 1996). L'origine du genre *Sorex* et des espèces européennes se trouverait en Asie au milieu ou fin du Miocène (Rzebik-Kowalska, 2005).

*Sorex araneus* Linné, 1758 la Musaraigne carrelet  
*Sorex coronatus* Millet, 1828 la Musaraigne couronnée.

*Sorex araneus* et *S. coronatus* seraient issus du même ancêtre, *S. subaraneus* (Jammot, 1977). Ce dernier apparaît à la fin du Pliocène (Clot *et al.*, 1976), alors que ses descendants sont largement représentés à partir du Pléistocène moyen. Dans le sud-ouest de la France, *S. araneus* apparaît plus fréquemment au Pléistocène moyen (Reumer, 1996).

### Description

Ces deux espèces de musaraignes de taille moyenne présentent des caractères métriques et morphologiques communs tels que la forte pigmentation des dents, le foramen mentonnier placé sous le trigonide de la M<sub>1</sub>, le talonide de la M<sub>3</sub> plutôt réduit, l'incisive inférieure crénelée, le sommet de l'apophyse coronoïde légèrement incliné vers l'avant. Hausser et Jammot (1974) ont proposé l'application d'analyses multivariées pour distinguer ces deux espèces. Cependant, celles-ci nécessitent une approche morphométrique détaillée souvent impossible à mettre en œuvre sur du matériel fossile fragmentaire.

### Matériel

- Arago : 2 mandibules fragmentées provenant du sol P. La fragmentation de ces restes ne permet pas de détermination spécifique, c'est pourquoi nous les attribuons à *Sorex* sp.
- Lazaret : NR=29 (*Planche III, 1*) : 1 M/2, 21 mandibules, 7 maxillaires.

Ce matériel est attribué à *S. araneus/ coronatus*.

- Moula-Guercy : NR=15 : 12 mandibules, 2 I inf., 1 I<sup>1</sup>. (*Planche 4 1*.)

Ce matériel a été attribué, d'après les dimensions du matériel dentaire (Tableau 4), et en l'absence de caractères plus diagnostics, au groupe *Sorex aranaeus/coronatus*.



			N	min	max	moyenne	ecart-type
M/1	Lazaret	L	12	1,44	1,75	1,611	0,086429162
		TRW	11	0,8	0,96	0,873	0,053965009
		TAW	11	0,7	0,98	0,843	0,106879995
	Moula-Guercy	L	8	1,48	1,58	1,530	0,038452197
		TRW	8	0,82	0,92	0,870	0,033779749
		TAW	8	0,9	0,98	0,940	0,032950179
M/2	Lazaret	L	10	1,32	1,42	1,374	0,045607017
		TRW	10	0,76	0,78	1,540	0,014142136
		TAW	10	0,77	0,81	1,580	0,039940432
	Moula-Guercy	L	7	1,32	1,42	1,366	0,070710678
		TRW	7	0,71	0,91	0,821	0,063620901
		TAW	7	0,59	0,91	0,814	0,103900135
M/1-M/3	Lazaret	L	10	3,85	4,47	4,110	0,105830052
	Moula-Guercy	L	3	3,86	4,06	3,940	0,278513913

Tableau 4: Mesures des restes dentaires de *Sorex araneus/coronatus* de la grotte du Lazaret (UA 26 et 27) et de la Baume Moula-Guercy

*Sorex minutus* Linné, 1766 la Musaraigne pygmée.

La musaraigne pygmée se distingue notamment par sa petite taille (Reumer, 1984, Furió Bruno, 2007). C'est la plus ancienne espèce européenne du genre *Sorex* : elle apparaît au Ruscinien (MN15) et est largement répandue en Europe depuis le Pliocène inférieur (Reumer, 1984; Rzebik-Kowalska, 1998).

Description

Outre ses dimensions réduites, *Sorex minutus* présente plusieurs critères diagnostiques. Les dents sont pigmentées de rouge. Les incisives supérieures sont bifides. La pointe est à la même hauteur que le talon, très développé. Le maxillaire comporte 5 prémolaires de même taille. Les hypocônes des P<sup>4</sup>, M<sup>1</sup> et M<sup>2</sup> sont peu développés et n'apparaissent que légèrement au niveau du cingulum lingual. L'incisive inférieure est trilobée et s'avance dans sa partie postérieure sur la face buccale de la mandibule jusque sous la P<sub>4</sub>. Celle-ci présente deux cuspides dont l'antérieure est beaucoup haute que la postérieure (Reumer, 1987).

Matériel

- Lazaret : NR=38 : 37 mandibules, 1 M<sub>2</sub>.

- Moula : NR=5 : 5 mandibules dont 1 sans dent.

			N	min	max	moyenne	ecart-type
M/1	Lazaret	L	12	1,2	1,48	1,32	0,080354329
		TRW	11	0,6	0,8	0,68	0,065087354
		TAW	11	0,55	0,82	0,67	0,06705493
	Moula-Guerçy	L	4	1,25	1,31	1,27	0,034641016
		TRW	4	0,67	0,69	0,68	0,01
		TAW	4	0,69	0,72	0,71	0,015275252
M/2	Lazaret	L	6	1,12	1,21	1,16	0,029944393
		TRW	6	0,62	0,7	0,65	0,02786874
		TAW	6	0,43	0,73	0,66	0,116218186
	Moula-Guerçy	L	4	1,11	1,19	1,15	0,033040379
		TRW	4	0,61	0,67	0,64	0,025166115
		TAW	4	0,63	0,69	0,67	0,026457513
M/1-M/3	Lazaret	L	5	3,33	3,41	3,38	0,035939764
	Moula-Guerçy	L	2	3,18	3,24	3,21	0,042426407

Tableau 5: Mesures des molaires inférieures de *Sorex minutus* de la grotte du Lazaret (UA 26 et 27) et de la Baume Moula-Guerçy (niveaux XVI/XVII)

*Sous-famille Crocidurinae Milne-Edwards, 1872*

**Genre *Crocidura* Wagler, 1832**

Les musaraignes appartenant au genre *Crocidura* ne présentent pas de pigmentation rouge des dents ; le condyle articulaire est de type crocidién (facettes articulaires très faiblement séparées) ; l'incisive supérieure est non bifide ; la P<sub>4</sub> ne présente qu'une seule cuspide et est de forme tétraédrique ; la M<sub>3</sub> présente un talonide réduit et le foramen mentonnier se situe sous la P<sub>4</sub> (Jammot, 1977 ; Reumer, 1984).

L'origine géographique du genre n'est toujours pas clairement établie mais il semblerait que l'hypothèse asiatique soit la plus probable (Rofes & Cuenca-Bescós, 2011). En Europe, les premières crocidures apparaissent au Pliocène ancien (Rzebik-Kowalska, 1998 ; Storch *et al.*, 1998).

### III. Systématique

---

*Crocidura kornfeldi* est l'espèce déterminée au niveau spécifique la plus ancienne ; on la rencontre de la fin du Pliocène à la fin du Pléistocène inférieur (Reumer, 1984 ; Rzebik-Kowalska 1998).

Les trois espèces vivant actuellement en Europe occidentale (*C. russula*, *C. leucodon* et *C. suaveoloens*) sont présentes à partir du Pléistocène moyen.

*Crocidura leucodon* Hermann, 1780 la *Crocidure leucode*

*Crocidura russula* Hermann, 1780 la *Crocidure commune*

Les études du matériel fossile d'Europe et d'Afrique du Nord, ainsi que les analyses génétiques, montrent que *Crocidura russula* serait originaire du Maghreb et présente en Europe à partir du Pléistocène supérieur (Jammot, 1977 ; Poitevin *et al.*, 1986 ; Cosson *et al.*, 2005). Elle est toutefois citée à Saint-Pé-de-Bigorre, dans les Hautes-Pyrénées, au Pléistocène moyen final (Reumer, 1996). La crocidure leucode apparaît au Pléistocène moyen (Rzebik-Kowalska, 1998).

#### Description

Ces deux taxons sont difficilement différenciables au niveau des caractères crâniens. Différents critères de discrimination ont été proposés, comme la morphologie du cingulum sur la M/2, la forme de l'apophyse coronoïde et du condyle articulaire, la disposition relative des prémolaires supérieures, le rapport entre la longueur M<sub>1</sub>-M<sub>3</sub> et la constriction des encoches sigmoïdes ou encore la morphologie de la P<sup>4</sup>, (p.ex. Jammot, 1977 ; Saint-Girons *et al.*, 1979 ; Poitevin, 1984). Une synthèse de ces données a été produite dans le but d'établir une clé de détermination (Contoli, 2002). Celle-ci met en évidence que les critères les plus diagnostiques se trouvent principalement au niveau du crâne et non sur la mandibule. Ceci pose donc le problème de la détermination spécifique de ces taxons en contexte fossile, dans lequel sont majoritairement retrouvés des mandibules et maxillaires fracturés ainsi que des dents isolées. C'est pourquoi, en l'absence de critères diagnostiques fiables, la dénomination *Crocidura* groupe *russula/leucodon* est ici employée.

Matériel

- Arago : NR= 40 (*Planche I, I*) : 38 mandibules, dont 3 sans dent, 2 maxillaires.  
*C. russula/leucodon*

- Lazaret : NR=5 : 4 mandibules, 1 maxillaire. *C. russula/leucodon*

- Moula : NR=9 : 1 M<sub>1</sub>, 4 mandibules avec rangées dentaires incomplètes, 1 mandibule sans dent ; 3 maxillaires dont 1 sans dent. *C. russula/leucodon*

- Maltravieso : NR=3 (*Planche V, I*) : 1 M<sub>1</sub>, 1 mandibule avec M<sub>1</sub>, une mandibule avec M<sub>1</sub> M<sub>2</sub>.

Malgré la fragmentation et les altérations visibles sur le matériel, la présence d'une constriction au niveau du cingulum de la M<sub>2</sub> plaide pour une attribution à *C. russula*. Néanmoins, la dénomination *Crocidura* sp. reste préférable.

## 2) ORDRE ERINACEOMORPHA GREGORY, 1910

## Famille Erinaceidae Fischer, 1814

*Sous-famille Erinaceinae Fischer, 1814*

**Genre *Erinaceus* Linné, 1758**

*Erinaceus europaeus* Linné, 1758 le Hérisson.

*Erinaceus* cf. *davidi* Jammot, 1973.

*Erinaceus davidi* est un taxon fossile qui se distingue de l'espèce actuelle *E. europaeus* par des dimensions plus importantes. Il est défini par Jammot, 1973 sur le site de La Fage. On le rencontre sur de nombreux autres sites du Pléistocène moyen comme la Caune de l'Arago (Desclaux, 1992 a, b), Orgnac 3 (El Hazzazi, 1991), La Fage (Chaline, 1972 a; Mourer-Chauviré *et al.*, 2003), Maastricht-Belvédère (Kolfshoten, 1985) ou le Lazaret (Desclaux,

### III. Systématique

---

inédit). Sur les sites du Pléistocène inférieur d'Europe, c'est une espèce légèrement moins grande qui est représentée, *E. praeglacialis* (Furió Bruno, 2007).

#### Matériel

- Arago : NR=1 : 1 maxillaire avec P<sup>4</sup> M<sup>1</sup>. Le matériel très altéré ne permet pas la prise de mesure. Selon les déterminations antérieures (Desclaux, 1992 a), il pourrait s'agir de *E. cf. davidi*.

- Moula : NR= 1 : 1P<sub>4</sub> droite.

D'après les dimensions de la seule P<sub>4</sub> (Tableau 6), il apparait que celle-ci se rapporte à l'espèce actuelle *E. europaeus*.

			n	min	max	$\bar{x}$
P <sub>4</sub>	Moula	L	1			3,95
		l	1			2,54
	LaFage <sup>1</sup>	L	4	4	4,4	4,2
		l	4	2,8	3,1	2,95
	Estebanvela <sup>2</sup>	L	4			4,33
		l	4			2,95

Tableau 6: Dimensions de la P<sub>4</sub> de *Erinaceus europaeus* de la Baume Moula-Guercy. <sup>1</sup>: Jammot, 1973 ; <sup>2</sup>: Sesé, 2006.

## 3) ORDRE CHIROPTERA BLUMENBACH, 1779

Les travaux sur les Chiroptères du Quaternaire, qu'il s'agisse de leur détermination ou de leur évolution, sont relativement peu nombreux. Plusieurs ouvrages importants ont ici été utilisés et de nombreuses références y sont faites, notamment ceux de P. Sevilla (1988), I. Dupuis (1986), ainsi que H. Menu et J.B. Popelard (1987).

Pour chaque famille et taxon sont rappelées les spécificités morphologiques au niveau des caractères dentaires et du squelette post-céphalique ainsi que les dimensions ayant permis la détermination du matériel étudié.

Les restes de chiroptères étudiés sur chaque site sont peu nombreux et ne représentent que quelques rares individus.

## Famille Rhinolophidae Gray, 1825

La dentition des Rhinolophidae est nyctalodonte : la postcristide relie l'hypoconide à l'hypoconulide sans affecter l'entoconide (Menu & Sigé, 1971) (Figure 19).

**Genre *Rhinolophus* Lacépède, 1799**

*Rhinolophus ferrumequinum* Schreber, 1774 le grand Rhinolophe.

*R. ferrumequinum* est la plus grande espèce de Rhinolophe en Europe. Il apparaît sous sa forme actuelle dès le Pléistocène inférieur (Topal, 1979), et est cité en premier lieu en Autriche (Rabeder, 1973). Peu de variations de la taille sont observées au cours du Pléistocène (Sevilla, 1988). Ce taxon est rencontré assez fréquemment dans les gisements du Pléistocène moyen et supérieur européen. En France, on le rencontre au Pléistocène moyen à la Caune de l'Arago (Desclaux, 1992 a, b), la grotte de l'Eglise, l'abri Vaufrey (Dupuis, 1988), Fontéchevade (Schreuder, 1959), la Baume Bonne (Abbassi, 1992), Payre (Moncel *et al.*, 2002) ainsi qu'à la grotte du Lazaret (Hanquet *et al.*, 2010). Il est représenté au Pléistocène supérieur à l'Hortus et l'Adaouste (Jullien, 1972 ; Defleur *et al.*, 1994). Dans la péninsule ibérique, *R. ferrumequinum* est cité au Pléistocène moyen à la Sierra de Quibas (Montoya *et al.*, 2001), Las Yedras (Ruiz Bustos, 1978) et le gisement d'El Hingueron (Sevilla, 1988). On le retrouve fréquemment dans le remplissage des sites datant du Pléistocène supérieur (López García, 2008 a).

### III. Systématique

---

#### Description

***Caractères dentaires*** (Menu & Popelard, 1987 ; Sevilla, 1988) :

La mandibule possède deux incisives et 3 prémolaires. Les molaires inférieures, de grande taille, sont nyctalodontes et pourvues d'un fin cingulum. Le talonide de la M<sub>3</sub> est réduit.

Les canines supérieures, très robustes, présentent un contour trapézoïdal. Elles sont accolées à la P<sup>4</sup>. Le cingulum qui cerne la couronne est continu, et sa grosseur maximale est atteinte sur le bord antérieur du talon. Les molaires supérieures ont un contour subrectangulaire et présentent un talon bien développé dépourvu d'hypocône.

***Caractères du squelette post-céphalique*** (Dupuis, 1986):

-Humérus proximal : Le trochin est presque aussi haut que le trochanter et se détache bien de la tige principale ; la tête humérale est petite et ronde ; la crête pectoro-deltoïdienne est basse et courte.

Distal : l'épitrôchlée est dilatée, l'épiphyse très large. Concavité profonde entre l'épitrôchlée et le processus styloïde qui est bien développé et tourné vers l'intérieur.

-Radius proximal : La flex. fossa, courte, est située sur le bord postérieur de la diaphyse ; l'échancrure sigmoïde est large ; le point d'attache à l'ulna se situe au niveau du tiers supérieur de la diaphyse.

Distal : Le processus pseudo styloïde est indépendant de la diaphyse, et le bord inférieur de l'apophyse est arrondi.

-Fémur proximal : Les deux trochanters sont peu développés (le petit est le plus élevé) entre lesquels s'encastre la petite tête fémorale.

Distal : les condyles sont petits et déportés vers l'avant.

#### Matériel

- Arago (sol P) : N.R.= 24 (*Planche I, 3*) : 3 canines supérieures ; 2 maxillaires gauches avec rangées dentaires incomplètes ; 7 mandibules droites et 5 gauches avec rangées dentaires incomplètes ; 1 fémur proximal gauche ; 3 humérus proximaux gauches, 2 humérus distaux droits ; 1 humérus distal gauche.



- Lazaret : N.R.= 1 : 1M<sub>2</sub> droite

- Moula : N.R.= 18 : 2 canines supérieures, 1 M<sup>1</sup> gauche et 1 M<sup>2</sup> droite ; 1 maxillaire gauche avec rangées dentaire incomplète ; 2 mandibules droites et 1 mandibule gauche avec rangées dentaires incomplètes, 1 mandibule gauche sans dent ; 1 fémur proximal droit, 1 fémur distal gauche ; 2 humérus distaux droits, 2 humérus distaux gauches, 1 humérus proximal droit ; 1 radius distal gauche, 2 radius proximaux gauches.

- Maltravieso : N.R.= 2 : 1 canine supérieure droite ; 1 humérus proximal gauche.

Les dimensions des restes post-crâniens sont données dans le Tableau 7. Les dimensions des restes dentaires sont présentées dans le Tableau 8.

		n	min.	max.	moy.	éc.-type
Humérus distal	Arago	3	4,9	5,15	5,06	0,144337567
	Moula	1			5,36	
	Actuel *	1			5,1	
Humérus prox.	Arago	1			4,59	
Radius prox	Arago	1			3,63	

Tableau 7 : Mesures des humérus distaux et proximaux et d'un radius proximal de *R. ferrumequinum* de la Caune de l'Arago (sol P). \* : d'après Mein, 1975.

### III. Systématique

	site	n	min	max	x	ecart-type	
C/	Arago	L	3	2,13	2,27	2,19	0,071
		1	3	1,52	1,72	1,6	0,103
	Moula	L	1			1,92	
		1	1			1,65	
	Maltravieso	L	1			1,67	
		1	1			1,34	
	La Carihuela *	L	1			2,32	
		1	1			1,68	
	Actuel *	L	6	1,6	2,04	1,82	0,165
		1	5	1,28	1,57	1,46	0,106
M1/	Arago	L	1			2,26	
		1	1			2,51	
	Moula	L	2	1,95	2,17	2,06	
		1	2	2,37	2,58	2,47	
	Las Grajas *	L	2	2,24	2,28	2,26	
		1	2			2,56	
	Actuel *	L	6	1,8	2,19	1,99	0,140
		1	6	2,28	2,52	2,4	0,076
M2/	Moula	L	1			2,1	
		1	1			2,45	
	La Carihuela *	L	1			2,14	
		1	1			2,52	
	Las Grajas *	L	2	2	2,04	2,02	
		1	2	2,44	2,56	2,5	
	Actuel *	L	6	1,76	2,14	1,9	0,155
		1	6	2,29	2,52	2,42	0,084
P/4	Arago	L	1			1,16	
		A	1			1,13	
	Las Grajas *	L	1			1,24	
		A	1			1,24	
	La Carihuela *	L	3	1,36	1,48	1,4	
		A	3	1,28	1,36	1,3	
	Actuel *	L	6	1,04	1,19	1,11	0,050
		A	6	1,12	1,38	1,22	0,100
M1/	Arago	L	4	2,05	2,33	2,24	0,128
		A1	4	1,36	1,59	1,52	0,109
		A2	4	1,37	1,68	1,55	0,131
	Las Grajas *	L	3	2,28	2,36	2,32	
		A1	2			1,28	
		A2	2	1,32	1,44	1,38	
	Actuel *	L	6	1,92	2,28	2,04	0,140
		A1	6	1,35	1,71	1,468	0,131
		A2	6	1,48	1,71	1,475	0,130
	M2/	Arago	L	2	2,08	2,24	2,16
A1			2	1,29	1,49	1,39	
A2			2	1,37	1,57	1,47	
Moula		L	3	2,01	2,13	2,07	
		A1	3	1,31	1,49	1,4	
		A2	3	1,24	1,52	1,38	
La Carihuela *		L	1			2,32	
		A1	1			1,56	
		A2	1			1,56	
Actuel *		L	6	1,84	2,223	1,99	0,157
		A1	6	1,3	1,76	1,49	0,151
		A2	6	1,39	1,8	1,51	0,158
M3/	Arago	L	1	-	-	1,98	
		A1	1	-	-	1,33	
		A2	1	-	-	1,2	
	Actuel *	L	6	1,68	2,04	1,82	0,154
		A1	6	1,28	1,66	1,43	0,134
		A2	6	1,03	1,42	1,2	0,143

Tableau 8: Mesures des restes dentaires de *Rhinolophus ferrumequinum* de la Caune de l'Arago (sol P) et la Baume Moula-Guercy (niveaux XVI/XVII). \* : d'après Sevilla, 1988.

*Rhinolophus euryale* Blasius, 1853 le *Rhinolophe euryale*.  
*Rhinolophus mehelyi* Matschie, 1901 le *Rhinolophe de Mehely*

Le rhinolophe euryale et le rhinolophe de Mehely sont deux espèces de taille moyenne très similaires tant au niveau morphométrique que morphologique. Certains caractères comme les canines supérieures, les deux premières molaires supérieures et la quatrième prémolaire inférieure peuvent toutefois permettre de les distinguer.

*R. euryale* est cité dès le Pliocène sous les formes *R. euryale* cf. *neglectus* et *R. euryale praeglacialis* en Europe de l'Est (Sulimski *et al.*, 1979 ; Kormos, 1934). Il est cité au Pléistocène inférieur en Autriche (Rabeder, 1973) et en Espagne à La Unión (Sevilla, 1988). *R. euryale* est connu au Pléistocène moyen en France à la Fage (Mein, 1975), l'Arago ou encore à la Baume Bonne (Desclaux, 1992 a; Abbassi, 1992), en Espagne à la Cueva del Agua (Sevilla, *op.cit.*) ou à la Sierra de Quibas (Montoya *et al.*, 2001). Il apparaît plus fréquemment au Pléistocène supérieur dans toute l'Europe.

*R. mehelyi* est beaucoup plus rare. Il est cité au Pléistocène moyen en Espagne à Ponton de la Oliva (Sesé & Ruiz Bustos, 1992), la Sima de los Huesos (Cuenca Bescós & Laplana, 1997) ou la Cueva Victoria (Sevilla, 1988) et en Sicile dans la grotte de Spinagallo (Kotsakis & Petronio, 1980).

### Description

#### **Caractères dentaires** (Sevilla, 1988)

La P/4 est de forme trapézoïdale. Son unique cuspide se situe au centre de la couronne. La P/4 est plus robuste chez *R. mehelyi*. En vue labiale, la P/4 présente un cingulum qui forme deux convexités de même hauteur chez *R. euryale*, décalées chez *R. mehelyi*.

Les molaires inférieures sont nyctalodontes.

La canine supérieure a un contour trapézoïdal. Chez *R. mehelyi*, la face labiale ne présente pas de sillon longitudinal et est généralement plus grande.

Sur les molaires supérieures, le talon est présent mais moins développé que chez *R. ferrumequinum*. La M<sup>2</sup> de *R. mehelyi* se distingue de *R. euryale* par la forme du contour distal de la dent qui présente une concavité moins forte et plus linguale.

#### *Caractères du squelette post-céphalique* (Dupuis, 1986 ; Sevilla, 1988)

-Fémur proximal : mêmes caractéristiques que chez *R. ferrumequinum* mais de taille inférieure.

-Humérus distal : L'épitrachée est dilatée, l'épiphyse très large, le processus styloïde bien développé, large et plat. Chez *R. euryale*, le côté interne de la trochlée est peu saillant et arrondi. Le condyle et l'épicondyle sont dirigés vers l'extérieur de la diaphyse. La cavité entre l'épitrachée et le processus styloïde est peu profonde. Processus styloïde étroit avec des bords postérieurs et antérieurs convexes et extrémité arrondie.

La partie distale de l'humérus de *R. mehelyi* est de plus grande taille que *R. euryale*. Le côté interne de la trochlée est saillant et anguleux. Le processus styloïde est quadrangulaire, dans le prolongement de l'épitrachée. Le sillon entre le processus styloïde et l'épitrachée est plus profond que chez *R. euryale*.

-Humérus proximal : mêmes caractéristiques que chez *R. ferrumequinum*, de taille inférieure.

#### Matériel

- Arago : N.R.= 5 : 3 mandibules droites et 1 mandibule gauche avec rangées dentaires incomplètes ; 1 maxillaire gauche avec rangée dentaire incomplète.

D'après la morphologie dentaire, les restes sont attribués à *R. euryale/mehelyi*.

- Moula : NR=4 : 1 mandibule droite et une mandibule gauche avec rangées dentaires incomplètes, 1 maxillaire gauche avec M<sup>2</sup>, 1 fémur proximal droit, 1 humérus distal droit.

Ce matériel ne permet pas de distinguer l'une ou l'autre des espèces, et est attribué à *R. euryale/mehelyi*.

- Maltravieso : N.R.= 7 : 1 mandibule gauche avec M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub> ; 1 maxillaire gauche avec rangée dentaire incomplète ; 1 C/ droite ; 1 humérus proximal droit. Ces différents restes sont attribués à *R. euryale/mehelyi*.

2 humérus distaux droits ; 1 C / gauche. D'après les dimensions des humérus et de la canine, ce matériel est attribué à *R. cf. mehelyi* (Planche V, 3).

Les dimensions des restes dentaires dans le Tableau 9 et les mesures prises sur les humérus sont données dans le Tableau 10.

			n	min.	max.	$\bar{x}$	éc.-type	
C/	Maltravieso	L	1			1,54		
		l	1			1,25		
	La Carihuela *	L	2	1,6	1,76	1,68		
		l	2	1,2	1,22	1,21		
	<i>R. euryale</i> *	L	7	1,32	1,57	1,45	0,113	
		l	7	1,01	1,28	1,12	0,087	
M1/	Arago	L	1			1,87		
		l	1			1,93		
	<i>R. euryale</i> *	L	7	1,48	1,71	1,61	0,082	
		l	7	1,44	1,9	1,71	0,138	
	La Unión *	L	1			1,88		
		l	1			2,04		
M2/	Moula	L	1			1,7		
		l	1			1,89		
	<i>R. mehely</i> *	L	7	1,44	1,66	1,52	0,084	
		l	7	1,56	1,88	1,73	0,105	
	Atapuerca *	L	1			1,68		
		l	1			1,88		
	Cueva del Agua *	L	1			1,65		
		l	1			1,92		
	La Carihuela *	L	1			1,76		
		l	1			2,08		
M1/	Arago	L	3	1,86	1,97	1,93		
		A1	3	1,08	1,21	1,13		
		A2	3	1,13	1,26	1,19		
	Moula	L	1			1,5		
		A1	1			0,99		
		A2	1			0,98		
	La Carihuela *	L	3	1,84	2,04	1,92		
		A1	3	0,94	1,04	0,99		
		A2	3	1,04	1,14	1,08		
	<i>R. euryale</i> *	L	8	1,48	1,66	1,57	0,053	
		A1	5	0,96	1,04	1,012	0,029	
		A2	5	0,94	1,04	1,012	0,036	
	<i>R. mehely</i> *	L	7	1,56	1,9	1,73	0,109	
		A1	7	0,88	1,26	1,1	0,132	
		A2	7	0,92	1,33	1,14	0,166	
	M2/	Moula	L	2	1,73	1,78	1,755	0,035
			A1	1			0,87	
			A2	1			0,93	
La Carihuela *		L	3	1,6	1,88	1,72		
		A1	3	0,92	1,04	1,01		
		A2	3	0,96	1,16	1,05		
Maltravieso		L	1			1,88		
		A1	1			1,42		
		A2	1			1,2		
M3/	Moula	L	1			1,5		
		A1	1			0,99		
		A2	1			0,98		
	Maltravieso	L	1			1,68		
		A1	1			0,88		
		A2	1			0,86		
	<i>R. mehely</i> *	L	7	1,4	1,61	1,49		
		A1	7	0,84	1,19	1,01		
		A2	7	0,76	1,05	0,9		
	<i>R. euryale</i> *	L	8	1,3	1,52	1,38	0,062	
		A1	5	0,92	0,95	0,93	0,012	
		A2	5	0,71	0,76	0,74	0,022	

Tableau 9 : Mesures des restes dentaires de *Rhinolophus euryale/mehelyi* de la Caune de l'Arago (sols P et G), de la Baume Moula-Guercy (niveaux XVI/XVII), et de Maltravieso (Sala de los Huesos). \* : d'après Sevilla, 1988.

### III. Systématique

		n	min.	max.	moy.	éc.-type
Humérus distal	Moula	1			4,62	
	Maltravieso	2	4,17	4,24	4,205	0,049497475
	La Union *	3	4,5	4,64	4,56	
	Atapuerca *	1			4,72	
	Actuels **	2	4,3	4,5	4,4	

Tableau 10 : Dimensions des humérus distaux de *Rhinolophus euryale/mehelyi* de la Baume Moula-Guercy (niveaux XVI/XVII) et de Maltravieso (Sala de los Huesos). \* : d'après Sevilla, 1988 ; \*\* : d'après Dupuis, 1986)

#### *Rhinolophus hipposideros* Bechstein, 1800 le petit *Rhinolophe*.

*Rhinolophus hipposideros* est la plus petite espèce de rhinolophe européen (Schober & Grimmberger, 1991). Elle est connue depuis le Pléistocène inférieur à Hundsheim (Rabeder, 1972). On la cite en France au Pléistocène moyen à la grotte du Lazaret et Fontéchevade (Desclaux, inédit ; Schreuder, 1959) et au Pléistocène supérieur à l'Hortus (Jullien, 1972) et Santenay (Chaline, 1972a).

#### Description

##### *Caractères dentaires* (Sevilla, 1988)

Les molaires de la rangée dentaire inférieure sont nyctalodontes. La M<sub>1</sub> présente un petit cingulum lingual au niveau du trigonide. Le cingulum labial est fin et régulier. Le paralophide est anguleux. Les cuspidés linguales sont alignées et l'entocristide est courbe. La M<sub>2</sub> présente les mêmes caractères, avec toutefois un trigonide plus fermé (le paraconide et le métaconide sont proches) et un cingulum lingual à peine visible. Le trigonide est encore plus fermé sur la M<sub>3</sub>, le talonide est relativement peu réduit avec un déplacement labial de l'entoconide.

#### Matériel

- Arago : N.R. = 1. Seul le gisement de la Caune de l'Arago a livré un reste attribué à *R. hipposideros*. Il s'agit d'une mandibule droite avec M<sub>1</sub> M<sub>2</sub> M<sub>3</sub>. Les dimensions sont indiquées dans le tableau suivant :

			n	min	max	$\bar{x}$	ec.-type
M/1	Arago	L	1			1,28	
		A1	1			0,67	
		A2	1			0,74	
	La Carihuela *	L	4	1,36	1,6	1,47	0,085
		A1	4	0,65	0,8	0,72	0,060
		A2	4	0,72	0,88	0,79	0,064
	Actuel *	L	6	1,3	1,39	1,35	0,030
		A1	6	0,83	0,95	0,87	0,043
		A2	6	0,83	0,95	0,89	0,044

Tableau 11: Mesures de la M<sub>1</sub> de *R. hipposideros* de la Caune de l'Arago (sol P). \* : d'après Sevilla, 1988.

## Famille Vespertilionidae Gray, 1821

*Sous-famille Vespertilioninae Gray, 1821*

*Tribu Plecotini Gray, 1866*

### **Genre *Barbastella* Gray, 1821**

*Barbastella barbastellus* Schreber, 1794 la *Barbastelle*.

La barbastelle est n'est pas très fréquente au cours du Quaternaire. Elle est citée dès le Pléistocène inférieur en Europe de l'Est (Sevilla, 1988). Au Pléistocène moyen, on la rencontre en Espagne à Pradena (Sevilla, 1988), en Autriche à Hundsheim (Rabeder, 1972), mais aussi en France à l'abri Vaufrey (Dupuis, 1986) et au Lazaret (Desclaux, inédit).

*B. barbastellus* est plus souvent citée au Pléistocène supérieur, notamment en France sur des sites comme l'Hortus, Fontéchevade (Jullien, 1972 ; Schreuder, 1959), la Baume Moula-Guercy (Desclaux & Defleur, 1997), la Roche aux Loups (Dupuis, 1986) et Santenay (Sevilla, 1990).

### Description

#### *Caractères dentaires*

Les molaires de la rangée inférieure sont de type nyctalodonte. La M<sub>3</sub> présente un trigonide étroit et dépourvu de cingulum lingual. Le paralophide est fortement anguleux. Le talonide est réduit avec l'entoconide et l'hypoconulide en position labiale, et l'hypoconide en position

### III. Systématique

---

plus linguale. L'entocristide est concave. Le cingulum labial est de grosseur variable et présente une interruption entre le trigonide et le talonide (Sevilla, 1988).

#### Matériel

- Moula : NR=1 : 1 mandibule droite avec M<sub>2</sub> M<sub>3</sub> .

1 seule mandibule a été attribuée à *B. barbastellus* (Tableau 12).

			n	min	max	$\bar{x}$
M <sub>2</sub>	Moula	L	1			1,11
		A1	1			0,85
		A2	1			0,72
	Pradena *	L	1			1,2
		A1	1			0,68
		A2				
	Actuel *	L	2	1,13	1,22	1,175
		A1	2	0,77	0,86	0,815
		A2	2	0,72	0,81	0,765

Tableau 12 : Dimensions de la M<sub>2</sub> de *B. barbastellus* de la Baume Moula-Guercy. \* : d'après Sevilla, 1988.

*Tribu Pipistrellini Tate, 1942*

#### **Genre *Pipistrellus* Kaup, 1829**

*Sous-genre Pipistrellus Kaup, 1829*

*Pipistrellus cf. nathusii* Keyserling et Blasius, 1839 la *Pipistrelle de Nathusius*.

*Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1794 la *Pipistrelle commune*.

*Pipistrellus pipistrellus* n'est citée qu'à partir du Pléistocène moyen en Espagne à Las Grajas (Sevilla, 1983) et en France à la Caune de l'Arago et la grotte du Lazaret (Desclaux, 1992 a ; inédit). Au Pléistocène supérieur, elle est assez rarement représentée en Europe de l'ouest, par exemple à L'Hortus ou la Cueva del Agua (Sevilla, 1988), mais plus fréquemment en Europe centrale, notamment au début de l'Holocène (Horáček & Jahelková, 2005).



Description***Caractères dentaires***

Les molaires de la rangée dentaire inférieure sont nyctalodontes. Le trigonide de la M<sub>1</sub> est fermé et sans cingulum lingual. Le paralophide est concave. Les cuspides linguales sont alignées. L'entoconide est le plus haut. L'entocristide est courbe. L'hypoconide est en position plus linguale que l'entoconide. Le cingulum labial est fin et irrégulier. La M<sub>2</sub> présente les mêmes caractéristiques avec le trigonide plus serré. Le trigonide de la M<sub>3</sub> est encore plus fermé. Les cuspides linguales sont de même hauteur. Le talonide est réduit, l'entoconide est en position labiale et l'hypoconulide en position linguale.

***Caractères du squelette post-céphalique***

Humérus : épicondyle visible au-dessus du condyle (Dupuis, 1986). Largeur de l'épiphyse comprise entre 1,9 et 2,2 mm.

Matériel

-Arago: N.R.= 5 (*Planche I, 4*) : 2 humérus distaux gauches ; 2 mandibules gauches avec rangées dentaires incomplètes (M<sub>1</sub> M<sub>2</sub> M<sub>3</sub> ; I<sub>2</sub> I<sub>3</sub> C P<sub>4</sub> M<sub>1</sub> M<sub>2</sub> M<sub>3</sub>) ; 1 mandibule droite incomplète (M<sub>2</sub> M<sub>3</sub>) (Tableau 13, Tableau 14).

-Moula : 1 humérus distal gauche (Tableau 14).

			n	min	max	$\bar{x}$	ec.-type
M/1	Arago	L	2	1,09	1,09	1,09	
		A1	2	0,73	0,75	0,74	
		A2	2	0,79	0,84	0,815	
	Las Grajas *	L	3	1,04	1,16	1,12	
		A1	3	0,68	0,72	0,7	
		A2	3	0,76	0,8	0,773	
	Actuel *	L	12	0,99	1,12	1,03	0,04
		A1	12	0,69	0,84	0,744	0,037
		A2	12	0,76	0,87	0,832	0,032
M/2	Arago	L	1			0,99	
		A1	1			0,73	
		A2	1			0,77	
	Las Grajas *	L	1			1,02	
		A1	1			0,6	
		A2	1			0,7	
	Actuel *	L	12	0,94	1,08	1,018	0,041
		A1	12	0,72	0,8	0,763	0,023
		A2	12	0,78	0,87	0,831	0,026

Tableau 13 : Dimensions des M<sub>1</sub> et M<sub>2</sub> de *Pipistrellus* de la Caune de l'Arago. \* d'après Sevilla, 1988

		n	min	max	$\bar{x}$
Humérus dist.	Arago	2	2,06	2,12	2,09
	Moula	1			2,12

Tableau 14: Dimensions des extrémités distales d'humérus de *Pipistrellus*.

*Sous-famille Miniopterinae Dobson, 1875*

**Genre *Miniopterus* Bonaparte, 1837**

*Miniopterus schreibersii* Kuhl, 1819 le *Minioptère de Schreibers*

*M. schreibersi* est connu dès le Pléistocène inférieur en Europe (Heller, 1936 ; Kowalski, 1959 ; Rabeder, 1973 ; Storch, 1974 ; Tata & Kotsakis, 2005).

Ce taxon est représenté en France au Pléistocène moyen à la Caune de l'Arago (Desclaux, 1992 a), la grotte de l'Eglise (Dupuis, 1986), la Baume Bonne (Abbassi, 1992), le Lazaret (Desclaux, inédit), au Pléistocène supérieur à l'Adaouste, l'Hortus (Dupuis, *op. cit.*), à Artenac (Delagnes *et al.*, 1999) et dans le gisement de Bois-Roche (Villa *et al.*, 2010).

En Espagne, on rencontre *M. schreibersi* assez fréquemment, par exemple à TD 6 (Cuenca Bescós *et al.*, 1999), El Hingueron, Las Grajas (Sevilla, 1988) au Pléistocène moyen, ainsi qu'à l'Abric Romani (López Garcia, 2008b), la Cova del Gegant, Gorham's cave (López Garcia, 2008a) ou La Carihuela au Pléistocène supérieur. A la même période, *M. schreibersi* est signalé dans la péninsule italienne à Covoli di Velo (Bona *et al.*, 2006), et en Sardaigne (Kotsakis, 1987).

### Description

#### ***Caractères dentaires***

Les molaires de la rangée dentaire inférieure sont nyctalodontes.

Le trigonide de la  $M_1$  est normal et possède un cingulum lingual. Le paralophide est concave et l'entocristide est courbe. Les cuspidés linguales sont alignées. L'hypoconulide est en position plus labiale que l'entoconide. Le cingulum labial est fin et régulier, sauf à la base du protoconide où il s'épaissit.

Sur la  $M_3$ , le trigonide est fermé, le paralophide est concave, l'entocristide est courbe. Le talonide est réduit par la position labiale de l'hypoconide. L'hypoconulide a une localisation plus labiale que l'entoconide. Le cingulum est fin et régulier.

#### ***Caractères du squelette post-céphalique***

Humérus : Le processus styloïde est large. Un étranglement très prononcé sépare le condyle de l'épicondyle. La fosse olécrânienne est très profonde.

### Matériel

-Moula : NR=6 : 2 humérus distaux; 1 $M_1$ , 1 $M_3$  ; 1 mandibule droite avec  $P_4$   $M_1$ , 1 mandibule droite avec  $M_3$ .

-Maltravieso : N.R.= 1 : 1 humérus gauche distal

Les dimensions des éléments dentaires sont données dans le Tableau 16, et les mesures des extrémités distales d'humérus dans le Tableau 15.

		n	min	max	$\bar{x}$
Humérus dist.	Moula	1	2,77	2,9	2,835
	Maltravieso	1			2,8
	Atapuerca *	1			3,04
	La Carihuela *	1			2,88

Tableau 15: Dimensions des extrémités distales d'humérus de *M. schreibersi* de la Baume Moula-Guercy et de la Sala de los Huesos. \* : d'après Sevilla, 1988.

			n	min	max	$\bar{x}$	ec.-type
M/1	Moula	L	1			1,53	
		A1	1			0,85	
		A2	1			0,92	
	Atapuerca *	L	3	1,6	1,64	1,613	
		A1	3	0,84	0,92	0,893	
		A2	2			1	
	La Carihuela *	L	6	1,48	1,64	1,533	0,049
		A1	6	0,8	0,96	0,88	0,051
		A2	6	0,92	1,08	0,993	0,058
	Actuel *	L	8	1,38	1,54	1,445	0,054
		A1	8	0,76	1,12	1,035	0,107
		A2	8	0,9	1,12	1,055	0,062
M/3	Moula	L	2	1,18	1,21	1,195	
		A1	2	0,69	0,8	0,745	
		A2	2	0,73	0,75	0,74	
	Atapuerca *	L	2	1,2	1,28	1,24	
		A1	2	0,72	0,84	0,773	
		A2	2	0,64	0,72	0,68	
	C. del Agua *	L	1			1,15	
		A1	1			0,69	
		A2	1			0,65	
	La Carihuela *	L	2	1,2	1,28	1,24	
		A1	2	0,78	0,8	0,79	
		A2	2	0,68	0,72	0,7	
	Actuel	L	8	1,22	1,29	1,258	0,023
		A1	8	0,71	0,91	0,845	0,058
		A2	8	0,61	0,77	0,735	0,05

Tableau 16: Mesures dentaires de *Miniopterus schreibersi* de la Baume Moula-Guercy. \*d'après Sevilla, 1988

*Sous-famille Myotinae Tate, 1942*

**Genre *Myotis* Kaup, 1829**

*Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817

Le murin de Bechstein est connu depuis le Pliocène en Pologne (Sulimski *et al.*, 1979). Il est très abondant durant le Pléistocène inférieur en Europe de l'Est (Kowalski, 1962 ; Rabeder, 1973 ; Storch, 1974).

Au Pléistocène moyen, *M. bechsteini* est cité à Hundsheim et Deutsch-Altenburg (Rabeder, *op. cit.*), à Las Grajas (Sevilla, 1983), La Fage (Mein, 1975) et Artenac (Delagnes *et al.*, 1999). Il est assez fréquemment rencontré au Pléistocène supérieur, par exemple à La Carihuela (Sevilla, 1988), Santenay (Sevilla, 1990), la grotte de Monte Cucco (Capasso Barbato & Kotsakis, 1986) ou la grotte de Cittareale (Argenti *et al.*, 2008).

Description

***Caractères dentaires***

D'après Sevilla (1988), les mensurations dentaires permettent aisément de distinguer *M. bechsteini* des autres espèces du genre (*M. myotis* et *M. blithyi*). Elles se distinguent également des plus petites mais peuvent parfois présenter des dimensions proches de *M. nattereri*.

Les molaires de la rangée dentaire inférieure sont myotodontes : la postcristide relie directement l'hypoconide et l'entoconide, l'hypoconulide se trouve isolé distalement. Le trigonide de la M<sub>1</sub> est pourvu d'un cingulum lingual. Le paralophide est anguleux. L'entocréstide est droite. En vue occlusale, l'entoconide et l'hypoconulide sont déjetés lingualement et se situent à la même hauteur. Le cingulum labial est épais et irrégulier.

### III. Systématique

#### Matériel

-Arago : N.R.= 1 : 1 mandibule gauche avec M<sub>1</sub> M<sub>2</sub>

- Maltravieso : N.R.= 1 : 1 M<sup>1</sup> gauche.

Les dimensions dentaires sont indiquées dans le tableau suivant :

			n	min	max	$\bar{x}$	ec.-type
M/1	Arago	L	1			1,55	
		A1	1			0,94	
		A2	1			1,05	
	El reguerillo *	L	1			1,32	
		A1	1			0,84	
		A2	1			0,96	
	Actuel *	L	9	1,4	1,54	1,44	0,046
		A1	9	0,91	1,05	0,97	0,04
		A2	9	1,01	1,12	1,064	0,034
M1/	Maltravieso	L	1			1,62	
		A	1			1,8	

Tableau 17 : Dimensions dentaires de *Myotis bechsteini* de la Caune de l'Arago et de la Sala de los Huesos (Maltravieso). \* d'après Sevilla, 1988.

#### *Myotis nattereri* Kuhl, 1818 le Vespertilion de Natterer.

Les plus anciens représentants de *M. nattereri* sont décrits dans la grotte polonaise de Mala (Sulimski *et al.*, 1979) au Pliocène moyen.

Il est représenté au Pléistocène moyen en Pologne (Woloszyn, 1987), en France à La Fage (Mein, 1975), et en Espagne sur les sites de Las Yedras et la Cueva del Agua (Sevilla, 1988).

*Myotis nattereri* est ensuite cité au Pléistocène supérieur à Santenay (Sevilla, 1990) en France.

#### Description

**Caractères dentaires** (Sevilla, 1988)

Les molaires inférieures sont de type myotodonte. Le trigonide de la M<sub>1</sub> présente un cingulum lingual. Le paralophide présente une légère angulosité. Le paraconide et l'entoconide sont de

même hauteur. Les cuspides linguales sont alignées. L'entocristide est droite. L'hypoconulide et l'entoconide sont alignés. Le cingulum labial est épais et irrégulier, présentant un élargissement au niveau du protoconide et de l'entoconide. La  $M_2$  possède les mêmes caractéristiques morphologiques, mais présente un trigonide plus fermé. Sur la  $M_3$ , l'hypoconulide est en position plus labiale que l'entoconide.

***Caractères du squelette post-céphalique*** (Dupuis, 1986)

-Humérus : La pointe proximale de l'épitrôchlée n'atteint pas le contour de l'épiphyse. Le processus styloïde est petit et peu visible, le bord proximal de l'épiphyse est légèrement convexe. L'épitrôchlée est large et son contour est anguleux.

Matériel

-Moula : N.R.= 1 (*Planche I, 2*) : 1 humérus distal gauche ; 1 mandibule droite  $M_1$   $M_2$ .

-Lazaret : N.R.= 1 : 1 mandibule gauche  $M_2$   $M_3$  ; 1 mandibule droite  $M_1$   $M_2$  ; 1 humérus distal gauche.

Les dimensions sont indiquées dans le tableau suivant :

			n	
M/1	Lazaret	L	1	1,32
		A1	1	0,9
		A2	1	1,02
	Moula	L	1	1,38
		A1	1	0,84
		A2	1	0,94
M/2	Lazaret	L	1	1,37
		A1	1	0,81
		A2	1	0,71
Humérus dist.	Moula	-	1	2,78
	Lazaret	-	1	2,74

Tableau 18 : Mesures des  $M_1$ ,  $M_2$  et des extrémités distales d'humérus de *Myotis nattereri* de la grotte du Lazaret et de la Baume Moula-Guercy.

*Myotis myotis* Borkhausen, 1797 le grand Murin.

*Myotis blythii* Tomes, 1857 le petit murin

Le grand murin est la plus grande espèce du genre *Myotis* en Europe. Le petit murin est de taille légèrement inférieure.

La difficulté à différencier ces deux taxons du point de vue ostéologique est due à la grande similitude existant tant au niveau des caractères dentaires que du squelette post-céphalique et du recouvrement de taille entre eux. Des critères de détermination ont été proposés par plusieurs auteurs (Mein, 1975 ; Dupuis, 1986 ; Menu & Popelard, 1987 ; Sevilla, 1988). La longueur de la rangée dentaire inférieure ( $M_1$ - $M_3$ ), la réduction du talonide sur la  $M_3$ , la morphologie des molaires supérieures, sont parmi les critères les plus efficaces pour différencier les deux taxons. Sevilla (*op. cit.*) préconise cependant l'attribution au groupe *myotis/blythii* pour les dents isolées. Il faut de plus tenir compte, pour les mensurations, de la plus faible taille des *Myotis myotis* au Pléistocène moyen par rapport à la moyenne des actuels (Mein, 1975 ; Dupuis, 1986 ; Desclaux, inédit). Enfin, mentionnons qu'il peut exister des colonies mixtes de *M. myotis* et *M. blythii* (Schober & Grimmberger, 1991), ce qui rend d'autant plus difficile la détermination spécifique.

*M. myotis* et *M. blythii* seraient issus d'un ancêtre commun par spéciation géographique au cours du Pléistocène (Arlettaz *et al.*, 1997).

La présence la plus ancienne de *M. myotis* en Europe est attestée à La Unión (Sevilla, 1988) tandis que *Myotis cf. blythii* est cité à Osztramos 9 et 13 au Pliocène moyen (Topal, 1983). *M. blythii* est représenté au Pléistocène inférieur à Deutsch-Altenburg (Rabeder, 1973) et Almenara-Casablanca 3 (Furió *et al.*, 2005). Au Pléistocène moyen, le grand murin apparaît dans de nombreux gisements français : La Fage (Mein, 1975), la Caune de l'Arago (Desclaux, 1992), la grotte de l'Eglise, l'abri Vaufrey (Dupuis, 1986), la Baume Bonne (Abbassi, 1992), le Lazaret (Desclaux, inédit). *M. blythii* est moins représenté à cette période, par exemple à la Baume Bonne et Hundsheim (Rabeder, 1973). *M. myotis/blythii* est cité à la Sima de los Huesos (Cuenca Bescós *et al.*, 1997).



Description***Caractères dentaires***

Les molaires inférieures sont myotodontes. Le trigonide de la  $M_1$  est relativement serré et ne présente pas de cingulum lingual. Le paralophide est concave. Les cuspidés linguales sont alignées. L'hypoconulide est en position plus linguale que l'entoconide. Le cingulum est épais et irrégulier. La  $M_2$  présente les mêmes caractéristiques avec un trigonide plus fermé.

Les canines supérieures présentent un contour ovale. Le cingulum est gros et irrégulier. La  $P^4$  a un contour triangulaire et ne possède pas de talon. Il n'y a qu'une seule cuspide située en position mésio-labiale. Le cingulum est continu sauf au niveau de l'angle disto-labial. L'angle mésio-labial présente un épaississement.

Les 2 premières molaires supérieures ont un contour subrectangulaire. Sur la  $M^1$ , le parastile est bien développé et forme un angle avec la preparacreste. L'éctolophe est asymétrique. Il n'y a ni paralophe ni métalophe. Un métaconule est présent. Le cingulum distal rejoint le cingulum lingual qui s'arrête à la base du protocone. Un cingulum est présent à la base mésiale de ce protocône. La  $M^2$  présente des caractéristiques similaires.

***Caractères du squelette post-céphalique*** (Dupuis, 1986 ; Sevilla, 1988)

- Humérus proximal : Le trochin est plus petit que le trochanter. La crête pectoro-deltoïdienne est longue et rectiligne. La tête humérale est ovalaire et saillante.
- Humérus distal : Le processus styloïde est peu développé. L'épiphyse est large. L'épitrôchlée est relativement large et possède un contour anguleux. Le bord distal de l'épiphyse est quasi rectiligne entre la trochlée et le condyle.
- Radius distal : Le processus pseudo-styloïde est relié à la diaphyse. Les processus styloïdes antérieurs et postérieurs sont séparés par une légère concavité.

Matériel : *Myotis myotis*

-Arago : N.R.= 1 : 1 mandibule gauche  $M_2$

### III. Systématique

-Moula : N.R.= 23 : 2 humérus distaux droits ; 1 humérus distal gauche ; 1 humérus proximal gauche ; 1 humérus proximal droit ; 2 radius proximaux gauches ; 1 radius distal droit ; 1 radius distal gauche ; 4 M<sub>1</sub> ; 1 C/ droite ; 5 M<sup>1</sup> ; 4 M<sup>2</sup>.

-Lazaret : N.R.= 1 : 1 M<sub>2</sub> droite

-Maltravieso : N.R.= 21 (*Planche V, 2*) : 1 humérus distal droit ; 1 radius proximal gauche ; 1 radius proximal droit ; 1 radius distal gauche ; 1 radius proximal droit ; 1 mandibule gauche, M<sub>2</sub> ; 1 mandibule droite, M<sub>2</sub> ; 1 mandibule gauche, M<sub>1</sub> M<sub>2</sub> M<sub>3</sub> ; 2 M<sub>1</sub>, 1M<sub>2</sub> ; 7M<sup>1</sup>, 3 M<sup>2</sup>.

			n	min	max	$\bar{x}$	ec.-type
Cs	Moula	L	1			1,63	
		A	1			1,48	
M1/	Moula	L	5	2,44	2,6	2,534	0,066932802
		A	5	2,48	2,74	2,65	0,102469508
	Maltravieso	L	1			2,58	
		A	1			2,64	
M2/	Moula	L	3	2,4	2,74	2,56	
		A	3	2,72	3,1	2,91	
	Maltravieso	L	2	2,36	2,56	2,46	
		A	2	2,9	3,01	2,955	
M/1	Moula	L	6	2,16	2,37	2,24	0,080746517
		A1	5	1,4	1,55	1,44	0,060166436
		A2	6	1,52	1,67	1,6	0,053447794
	Maltravieso	L	1			2,17	
		A1	1			1,38	
		A2	1			1,55	
M/2	Arago	L	1			2,38	
		A1	1			1,48	
		A2	1			1,62	
	Maltravieso	L	3	2,3	2,37	2,33	
		A1	3	1,55	1,65	1,6	
		A2	3	1,7	1,76	1,72	
	Moula	L	1	2,3			
		A1	1	1,46			
		A2	1	1,67			
Humérus	Moula		2	4,1	4,8	4,45	
	Atapuerca *		2	4,4	4,84	4,62	
	La Carihuela *		3	4	5	4,47	

Tableau 19: Mesures des M<sup>1</sup> et M<sup>2</sup>, M<sub>1</sub> et M<sub>2</sub>, et des extrémités distales de *M. myotis* de la Caune de l'Arago, la Baume Moula-Guercy et de la Sala de los Huesos (grotte de Maltravieso). \* d'après Sevilla, 1986.

Matériel : *M. myotis/blythi*

-Arago : N.R.= 3 : 1 mandibule droite P<sub>2</sub> P<sub>3</sub> P<sub>4</sub> M<sub>1</sub> M<sub>2</sub> M<sub>3</sub>; 1 maxillaire gauche P<sup>4</sup> M<sup>1</sup> ; 1 M<sup>1</sup>.

-Moula : N.R.=1 : 1 mandibule gauche M<sub>2</sub> M<sub>3</sub>.

-Lazaret : N.R.= 2 : 1 M<sup>2</sup> ; 1 C/

-Maltravieso : N.R.= 19 : 1 humérus distal droit ; 1 maxillaire P<sup>4</sup>; 1 mandibule gauche M<sub>2</sub> M<sub>3</sub>; 2 M<sub>1</sub> ; 4 M<sub>2</sub> ; 1 M<sub>3</sub> ; 2 C/ ; 2 P<sup>4</sup> ; 5 M<sup>1</sup>.

Les dimensions sont données dans le tableau suivant :

			n	min	max	$\bar{x}$	ec.-type
Cs	Lazaret	L	1			1,67	
		A	1			1,2	
	Maltravieso	L	2	1,46	1,66		
		A	2	1,35	1,46		
P4/	Maltravieso	L	2	1,97	2,013	1,99	
		A	2	1,44	1,48	1,46	
M1/	Arago	L	2	2,13	2,2	2,165	
		A	2	2,03	2,09	2,06	
	Maltravieso	L	5	2,5	2,63	2,55	0,051185936
		A	5	2,61	2,8	2,68	0,085732141
M/1	Maltravieso	L	2	2,15	2,25	2,2	
		A1	2	1,38	1,47	1,425	
		A2	2	1,52	1,6	1,56	
M/2	Moula	L	1			2,07	
		A1	1			1,54	
		A2	1			1,68	
	Maltravieso	L	5	2,28	2,51	2,39	0,091923882
		A1	5	1,4	1,77	1,54	0,139534942
		A2	5	1,55	1,85	1,7	0,126412025
	Lazaret	L	1			2,22	
A							
M/3	Lazaret	L	1			1,75	
		A1	1			1,27	
		A2	1			0,93	
	Maltravieso	L	1			2,12	
		A1	1			1,92	
		A2	1			1,09	
Humérus dist.	Maltravieso		1		4,3		

Tableau 20: Dimensions dentaires de *M. myotis/blythi* de la Caune de l'Arago, la Baume Moula-Guercy et de la Sala de los Huesos (grotte de Maltravieso).

4) ORDRE RODENTIA BOWDICH, 1821

SOUS-ORDRE SCIUROMORPHA BRANDT, 1855

Famille Sciuridae Fischer de Waldheim, 1817

*Sous-famille Sciurinae Fischer de Waldheim, 1817*

**Genre *Sciurus* Linné, 1758**

*Sciurus vulgaris* Linné, 1758 *l'Écureuil d'Europe.*

Les écureuils sont assez mal connus en contexte fossile car peu représentés dans les sites. Les premiers représentants en France apparaissent au Pléistocène inférieur à Montoussé 5 (Clot *et al.*, 1976) avec *Sciurus cf. warthae* Sulimski, 1964. On le rencontre également en Italie à Castagnone et Monte La Mesa (Marchetti *et al.*, 2000).

On les rencontre ensuite au Pléistocène moyen ancien à Saint-Estève-Janson où ils sont rapportés à *Sciurus* sp. ou *S. whitei* Hinton, 1914. Ces formes diffèrent de l'espèce actuelle *Sciurus vulgaris* par leur morphologie et leur taille (Chaline, 1972 a). Toutefois, les collections de comparaison étant peu nombreuses, l'évaluation de la part de variabilité inter-individuelle est difficile, rendant ainsi délicate la détermination de spécimens anciens a fortiori sur des restes isolés. Selon K. Kowalski (2001), *S. whitei*, *S. warthae* (et *S. vulgaris*) seraient à mettre en synonymie.

*Sciurus vulgaris* est connu en France à partir du début du Pléistocène supérieur sur des sites comme l'abri Vaufrey (Marquet, 1989), Fontéchevade (Chaline, *op. cit.*) ou encore la Baume Moula-Guercy (Desclaux & Defleur, 1997).

Matériel

Des restes d'écureuil ont été trouvés à la Caune de l'Arago. 1 P<sub>4</sub> gauche, 2 M<sub>1</sub> droite, 1 M<sub>2</sub> droite, 1 M<sup>2</sup> gauche. Toutes les dents présentent une usure importante de la face occlusale.

Ce matériel est analogue aux restes étudiés par C. Paunescu (2001).

La comparaison de la morphologie et des dimensions de ces dents avec celles d'autres sites ne permet pas une attribution spécifique certaine (Tableau 21).

Cependant, comme l'a montré C. Paunescu, la morphologie dentaire de l'écureuil de la Caune de l'Arago est proche de celle de *S. vulgaris*, et il est par conséquent attribué à *Sciurus* cf. *vulgaris*.

	M <sub>1</sub>			M <sub>2</sub>			P <sub>4</sub>		
	N	L	l	N	L	l	N	L	l
Arago	2	2,28	2,44	1	2,44	2,61	1	1,89	1,75
Arago (Paunescu, 2001)	1	2,29	2,55	1	2,56	2,71	1	1,93	1,75
Saint-Estève <i>Siurus sp.</i>	3	2,21	2,53	1	2,22	2,77	-	-	-
A. delle Manie (Abbassi, 1999)	-	-	-	-	-	-	1	2,2	1,99
Actuel (Chaline, 1972)	3	2,45	2,46	4	2,58	2,72	1	2,01	1,99
Actuel (Paunescu, 2001)	1	2,13	2,51	1	2,31	2,77	-	-	-
Holocène / <i>S. vulgaris</i> (Nadachowski, 1982)	2	2,28	2,72	2	2,56	2,84	3	2,16	2,23
Actuel (Nadachowski, 1982)	5	2,23	2,73	5	2,56	2,87	5	2,16	2,28

Tableau 21: Moyennes des longueurs et largeurs des molaires et prémolaires inférieures de *Sciurus* cf. *vulgaris* de la Caune de l'Arago et de collections fossiles et actuelles.

*Sous-famille Xerinae Osborn, 1910*

*Tribu Marmotini Pocock, 1923*

**Genre *Spermophilus* Cuvier, 1825**

*Spermophilus superciliosus* Kaup, 1839 le *Spermophile d'Europe ou Souslik*.

*Spermophilus citellus* Linné, 1766

*Spermophilus major* Pallas, 1778

Les représentants du genre *Spermophilus* sont connus en Sibérie depuis la fin du Pliocène (2.6 Ma) (Erbajeva *et al.*, 2000) et dans l'Oural depuis le Pléistocène inférieur (Puchkov & Danukalova, 2009).

Deux lignées sont représentées en Europe de l'ouest et centrale au Pléistocène (Kowalski, 2001) : l'une comprenant les espèces arctiques du sous-genre *Collobotis* (*S. dietrichi*, *S. polonicus*, *S. primigenius*, *S. superciliosus*), et l'autre regroupant les espèces de petite taille du sous-genre *Spermophilus* dont sont issues les espèces de steppes actuelles, *S. citellus* et *S. suslicus*. Cette lignée se rencontre sous différentes dénominations.

En France, le genre *Spermophilus* (anciennement dénommé *Citellus*) apparaît avec *Spermophilus* cf. *dietrichi*, identifié par Chaline (1974 a) dans la terrasse supérieure de Grâce à Montières, dans la vallée de la Somme, datée du Pléistocène inférieur (MIS 20 ou 22), (Bahain *et al.*, 2007). On le trouve ensuite sous la forme *Spermophilus* cf. *major* aux Valerots et aux Abîmes de la Fage (Chaline, 1972 a, b).

Les populations du Pléistocène supérieur sont généralement attribuées à l'espèce fossile de petite taille *Spermophilus superciliosus* (décrit à Eppelsheim), proche de l'espèce actuelle *S. major* (Chaline, 1972 a ; Nord Andreason, 1997).

Les différentes occurrences du genre *Spermophilus* en France au cours du Pléistocène correspondent à plusieurs phases de migration (Chaline, 1972 b; Marquet, 1989) liées à l'expansion des environnements steppiques et secs en Europe occidentale pendant les périodes glaciaires.

En Europe méridionale, *Spermophilus* sp. est cité en Italie à Visogliano (Bartolomei, 1969 ; Bartolomei & Tozzi, 1979 ; Arroba *et al.*, 2004 ; Sala & Masini, 2007) mais il n'apparaît pas avant le Pléistocène supérieur dans le nord de l'Espagne (Villalta, 1972).

Cette absence durant le Pléistocène moyen suggère que l'expansion du genre *Spermophilus* a été limitée par les Pyrénées au nord de la péninsule ibérique.

### Matériel

-Arago : NR= 30 (*Planche II, 1*) : 2 P<sub>4</sub> ; 8 M<sub>1</sub> ; 4 M<sub>2</sub> ; 2 M<sub>3</sub> ; 2 P<sup>3</sup> ; 7 M<sup>1</sup> ; 5 M<sup>2</sup>.

Le matériel ne présente pas de différences par rapport aux descriptions effectuées par C. Paunescu. Ses analyses morphométriques, comme le travail d'E. Desclaux, mettent en évidence que la population de Sousliks de la Caune de l'Arago présente des similitudes avec *Spermophilus* gr. *major* du Pléistocène moyen.

On le rapporte alors à *Spermophilus* cf. *major*.

-Moula : NR=1 :

Le gisement de la Baume Moula-Guercy n'a livré qu'une seule M<sup>2</sup> (L=2.52/ l=3.04) attribuable au Souslik. Bien qu'il ne s'agisse que d'un reste isolé, on peut noter que ses dimensions sont inférieures à ce que l'on observe sur des sites du Pléistocène moyen comme La Fage ou la Caune de l'Arago dans lesquels le souslik de grande taille *S. major* est déterminé. E. Desclaux (1997) a attribué cette population à *S. superciliosus* et notre matériel semble s'y rattacher également.

Les dimensions des rangées dentaires sont données dans les Tableau 22 et Tableau 23.

	P <sub>4</sub>			M <sub>1</sub>			M <sub>2</sub>			M <sub>3</sub>		
	N	L	l	N	L	l	N	L	l	N	L	l
Arago	1	2,06	2,36	2	2,72	3,21	4	2,99	3,4	2	3,5	3,29
Arago *	23	2,57	2,53	22	2,65	3,18	48	3,03	3,43	24	3,76	3,24
La Fage ** ( <i>S. cf. major</i> )	6	2,34	2,38	10	2,66	2,98	9	2,76	3,04	8	3,17	3,04

Tableau 22: Mesures des molaires et prémolaires inférieures de *Spermophilus* cf. *major* de la Caune de l'Arago.  
\* : d'après Desclaux 1992 a ; \*\* : d'après Chaline, 1972 b.

	P <sup>3</sup>			P <sup>4</sup>			M <sup>1</sup>			M <sup>2</sup>			M <sup>3</sup>		
	N	L	I	N	L	I	N	L	I	N	L	I	N	L	I
Arago	1	1,71	1,67	-	-	-	7	2,39	2,96	3	2,7	2,94	-	-	-
Moula	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2,52	3,04	-	-	-
Arago *	13	1,85	1,84	30	2,39	2,91	25	2,48	3,26	35	2,74	3,45	33	3,31	3,31
La Fage ** ( <i>S. cf. major</i> )	-	-	-	5	2,64	2,59	5	2,65	3,07	18	2,81	3,14	5	3,1	3,01

Tableau 23 : Mesures des molaires et prémolaires supérieures de *Spermophilus cf. major* de la Caune de l’Arago et de la Baume Moula-Guercy. \* : d’après Desclaux 1992 a ; \*\* : d’après Chaline, 1972 b.

### Genre *Marmota* Blumenbach, 1779

*Marmota cf. marmota* Linné, 1758 la Marmotte des Alpes.

Les marmottes sont originaires d’Asie centrale ; elles sont citées dans des formations Miocène au Kazakhstan et en Mongolie (Erbajeva, 2003).

Elles n’apparaissent en Europe qu’à partir du Pléistocène inférieur en Espagne à Atapuerca dans les niveaux TD 3/4 (Cuenca Bescós *et al.*, 2005b, 2005c ; 2010b) pour les plus anciennes, en Géorgie à Akhalkalaki (Tappen *et al.*, 2002), en Croatie sur les sites de Podumci et Tatinja Draga (Paunovic et Rabeder, 2000), ainsi qu’en Autriche à Deutsch Altenburg (Maul, 1990) et en France à Montoussé 5 (Clot & al., 1976). Ces premiers représentants européens du genre *Marmota* semblent ne pas être liés aux espèces actuelles, mais plutôt aux taxons d’Asie centrale du début du Pléistocène comme *Marmota siberica nekipelovi* Erbajeva, 1966 (Desclaux, 1992 a ; Cuenca Bescós & Canudo, 2005c).

Les restes de marmottes sont beaucoup plus abondants dans les gisements du Pléistocène moyen et supérieur, ainsi qu’à l’Holocène, et présentent des caractères mixtes entre les deux espèces européennes actuelles *M. marmota* et *M. bobak* (Chaline, 1972 a ; Abbassi, 1999 ; Cuenca Bescós & Canudo, 2005 c). Ils sont attribués à la sous-espèce *M. marmota primigenia*.



Matériel

-Arago : NR=7 (*Planche I, 6*) : 2 P<sub>4</sub>, 2 M<sub>2</sub>, 1 M<sub>3</sub>, 1 M<sup>2</sup>, 1M<sup>3</sup>.

C. Paunescu (2001) attribue la population de marmottes de la Caune de l'Arago à *Marmota marmota primigenia* bien que les données de comparaison pour le Pléistocène moyen soient peu nombreuses. Les individus se rapportant à ce groupe présentent un mélange de caractères de *M. marmota* et *M. bobac*. E. Desclaux (1992 a) les attribue quant à lui à *Marmota* sp. L'attribution à *Marmota marmota primigenia* est maintenue pour le nouveau matériel.

## Famille Gliridae Muirhead, 1819

*Sous-famille Glirinae Muirhead, 1819*

**Genre *Glis* Brisson, 1762**

*Glis glis* Linné, 1766 le Loir.

Le genre *Glis* est connu dès le Pliocène ancien en Bulgarie à Muselievo (Popov, 2004) puis plus tardivement à Rivoli Veronese (Sala *et al.*, 1994) par l'espèce *Glis minor* Kowalski, 1956.

On trouve ce gliridé dans les associations de faunes du Pléistocène inférieur aux Valerots (Chaline, 1972) et plusieurs sites d'Europe de l'Est (Kowalski, 1963).

*Glis sackdillingensis* Heller, 1930, est connu au début du Biharien dans les sites de Monte La Mesa (Marchetti *et al.*, 2000) et Palena (Kotsakis *et al.*, 1992) en Italie, Untermassfeld en Allemagne (Kahlke, 2000), Betfia XII en Roumanie (Terzea, 2006-2007).

Ces deux taxons diffèrent de l'espèce actuelle *Glis glis* par leur taille réduite.

*Glis glis* est identifié sur des sites de la fin du Pléistocène moyen français comme Gerde et le Lazaret (Chaline, *op.cit.*). Selon Abbassi (1999), la seule évolution morphologique perceptible chez ce taxon entre populations du Pléistocène moyen et actuelles est la simplification de la structure de la M<sup>3</sup>.

### III. Systématique

---

Description : Rongeur à molaires rhizodontes à couronnes plates, et présentant une morphologie dentaire en crêtes transversales complexes, reliant des tubercules peu élevés dans le sens labio-lingual. Formule dentaire : 1/1, 0/0, 1/1, 3/3.

#### Matériel

-Lazaret : NR=40 (*Planche III, 4*) : 10 M<sub>1</sub>, 8 M<sub>2</sub>, 2 M<sub>3</sub>, 2 P<sup>1</sup>, 5 P<sup>4</sup>, 6M<sup>1</sup>, 5 M<sup>2</sup>, 2 M<sup>3</sup>

Les molaires et prémolaires de *Glis* identifiées au Lazaret sont comparables aux spécimens actuels de *Glis glis*. (Voir Abbassi, 1999 pour une description détaillée du matériel dentaire.)

-Moula : NR=7 : 1 M<sub>1</sub>, 3 M<sub>2</sub>, 1 M<sub>3</sub>, 1 M<sup>2</sup>, 1 M<sup>3</sup>.

Ces dents présentent des caractères comparables à *G. glis*.

*Sous-famille Leithiinae Lydekker, 1895.*

#### **Genre *Eliomys* Wagner, 1840**

*Eliomys quercinus* Linné, 1766 le Lérot.

Le genre *Eliomys* apparaît au Miocène moyen en Espagne ([Daams & de Bruijn, 1995](#)). Le lérot est ensuite connu à la transition Miocène/Pliocène par l'espèce *Eliomys intermedius* Friant, 1963 dans le sud de l'Europe (Nadachowski & Daoud, 1995).

La forme actuelle *Eliomys quercinus* semble apparaître au Pliocène. Dans le Biharien ancien, on la rencontre en Espagne à la Sima del Elefante (Laplana & Cuenca-Bescós, 2000) et la Cueva Victoria (Agustí, 1982). A la Sierra de Quibas, chronologiquement située entre ces deux derniers gisements, les individus identifiés sont attribués à *Eliomys intermedius* (Montoya *et al.*, 2001).

En France, *E. intermedius* est cité aux Valerots (Chaline, 1972 a). *E. quercinus* apparaît au Pléistocène moyen.

Ces deux espèces se distinguent par la présence d'une crête transversale surnuméraire sur les molaires inférieures entre mésolophide et postérolophide chez la forme la plus ancienne.

Jánossy (1962) distingue une sous-espèce intermédiaire : *Eliomys quercinus helleri*, de taille légèrement plus importante que *Eliomys quercinus*, présentant un vestige de crête surnuméraire et une prémolaire supérieure avec des mésoconides et mésolophides forts (Chaline, 1972 a), et qui subsiste jusqu'à la fin du Pléistocène moyen.

L'étude menée par Paunescu et Abbassi (2002) sur les variations entre populations d'*Eliomys* d'Europe méridionale au cours du Quaternaire, propose de mettre en synonymie *Eliomys intermedius* avec *Eliomys quercinus* Linné, 1766, en raison de la présence des caractères le définissant chez des spécimens attribués à la sous-espèce actuelle *E. quercinus lusitanicus* Reuvens, 1890 (Ruiz Bustos *et al.*, 1982).

Bien que certains auteurs aient noté une tendance à la réduction de la taille de la fin du Pliocène (Chaline, 1972 a) jusqu'au Pléistocène moyen (Ruiz Bustos *et al.*, *op. cit.*) suivie d'une augmentation jusqu'à la fin du Pléistocène moyen final (Abbassi, 1999), les variations de taille et de morphologie observées chez *Eliomys* ne sont pas linéaires et peu importantes (Nadachowski & Daoud, *op. cit.*). Celles-ci pourraient refléter la séparation de ce genre au Pliocène en deux sous-espèces géographiques, différenciées à la fois par leurs dimensions et par la fréquence de certains caractères (Paunescu & Abbassi, *op. cit.*).

Description : molaires brachyodontes caractérisées par une morphologie en crêtes transversales reliant des tubercules latéraux. Couronne concave. Formule dentaire : 1/1, 0/0, 1/1, 3/3.

### Matériel

-Arago : NR= 13 (*Planche I, 5*) : 3 M<sub>1</sub>, 3 M<sup>1</sup> ; 1 M<sub>2</sub>, 2 M<sup>2</sup> ; 2 M<sub>3</sub>, 1 M<sup>3</sup> ; 1 Maxillaire avec M<sup>1</sup> M<sup>2</sup> M<sup>3</sup> ; 9 P<sub>4</sub>, 9 P<sup>4</sup>. Quelques spécimens présentent une crête supplémentaire entre mésolophide et postérolophide.

-Lazaret : NR= 74 (*Planche III, 3*) : 9 P<sub>4</sub>, 1 P<sub>1</sub>, 10 M<sub>1</sub>, 12 M<sub>2</sub>, 7M<sub>3</sub>, 4 P<sup>4</sup>, 10 M<sup>1</sup>, 14 M<sup>2</sup>, 6 M<sup>3</sup>, 1 mandibule. La population du Lazaret se caractérise par la présence fréquente de caractères « archaïques » sur les molaires (crêtes accessoires surnuméraires entre mésolophide et postérolophide) et particulièrement sur les prémolaires inférieures, de façon plus récurrente que sur des sites plus anciens (Caune de l'Arago, Orgnac 3) (Paunescu & Abbassi, 2002).

-Moula : NR= 9 : 1 P<sub>4</sub>, 4 M<sub>1</sub>, 1 P<sup>4</sup>, 2 M<sup>1</sup>, 1 mandibule sans dent. Les molaires de lérot de la

### III. Systématique

Baume Moula-Guercy ne présentent pas de vestiges de crêtes accessoires comme on la trouve dans les formes archaïques. Elles sont comparables à l'espèce actuelle *Eliomys quercinus* par leur morphologie et leur taille réduite (Tableau 24).

-Maltravieso : NR=3 (*Planche V, 4*) : 2 M<sup>2</sup>, 1 mandibule sans dent. La morphologie des ces dents ne présente pas de différences avec l'espèce actuelle (pas de présence de crêtes surnuméraires), mais on remarque qu'elles ont des dimensions importantes, les rapprochant des populations de Orgnac 3 et de la Cueva del Agua (Tableau 24).

Les dimensions des restes dentaires sont données dans le tableau suivant :

	N		P/4		N		M/1		N		M/2		N		M/3	
		L	l		L	l		L	l		L	l		L	l	
Arago	2	1,18	1,07	2	1,32	1,71	1	1,44	1,67	1	1,33	1,49				
Lazaret	4	1,4	1,3	7	1,45	1,76	5	1,44	1,64	7	1,4	1,61				
Moula	1	1,34	1,29	2	1,39	1,70	-	-	-	-	-	-				
Seynes <sup>1</sup>	1	1,56	1,44	30	1,55	1,73	-	-	-	11	1,43	1,55				
St-Estève <sup>1</sup>	5	1,39	1,31	14	1,38	1,78	-	-	-	6	1,36	1,66				
Cullar de baza <sup>2</sup>	6	1,31	1,24	12	1,35	1,63	-	-	-	6	1,29	1,42				
Orgnac 3 <sup>3</sup>	4	1,43	1,37	23	1,48	1,76	8	1,49	1,78	10	1,37	1,46				
Baume Bonne <sup>3</sup>	2	1,4	1,28	11	1,43	1,72	12	1,49	1,74	7	1,41	1,47				
Zaffaraya <sup>4</sup>	16	1,48	1,42	12	1,52	1,85	11	1,51	1,8	11	1,42	1,63				
C. del Agua <sup>5</sup>	10	1,42	1,41	30	1,55	1,86				6	1,35	1,55				
Abri Mochi <sup>6</sup>	8	1,35	1,3	1	1,55	1,89	5	1,45	1,73	3	1,42	1,51				
Fontbrégoua <sup>3</sup>	2	1,39	1,38	4	1,38	1,65	4	1,4	1,61	1	1,21	1,305				
		P4/			M1/			M2/			M3/					
Arago	3	1,5	1,05	3	1,31	1,76	1	1,36	1,83	1	1,47	1,60				
Lazaret	2	1,22	1,55	6	1,3	1,71	7	1,35	1,83	5	1,36	1,72				
Moula	1	1,2	1,56	2	1,22	1,71	-	-	-	-	-	-				
Maltravieso	-	-	-	-	-	-	2	1,45	1,93	-	-	-				
Seynes <sup>1</sup>	6	1,14	1,49	14	1,40	1,80		-	-	7	1,43	1,78				
Cullar de baza <sup>2</sup>	3	1,03	1,45	14	1,29	1,70		-	-	3	1,22	1,58				
Orgnac 3 <sup>3</sup>	-	-	-	1	1,39	1,84	3	1,48	1,92	-	-	-				
Baume Bonne <sup>3</sup>	12	1,08	1,58	7	1,34	1,82	11	1,34	1,8	4	1,37	1,7				
Zaffaraya <sup>4</sup>	12	1,25	1,74	36	1,41	1,92		-	-	3	1,45	1,77				
C. del Agua <sup>5</sup>	6	1,15	1,65	30	1,50	2,00		-	-	7	1,43	1,74				
Abri Mochi <sup>6</sup>	1	1	1,49	6	1,35	1,82	3	1,39	1,89	2	1,33	1,61				
Fontbrégoua <sup>3</sup>	6	1,24	1,4	4	1,23	1,67	3	1,3	1,8	1	1,39	1,65				

Tableau 24: Dimensions des molaires et prémolaires, inférieures et supérieures, d'*Eliomys quercinus* de la Caune de l'Arago, de la grotte du Lazaret, de la grotte de Maltravieso et de la Baume Moula-Guercy. Avec <sup>1</sup>: Chaline, 1972 a ; <sup>2</sup>: Ruiz Bustos, 1982 ; <sup>3</sup>: Paunescu, 2001 ; <sup>4</sup>: Barroso Ruiz *et al.*, 2003 ; <sup>5</sup>: López Martínez & Ruiz Bustos, 1977 ; <sup>6</sup>: Abbassi, 1999.

**Genre *Muscardinus* Kaup, 1829***Muscardinus avellanarius* Linné, 1758 le Muscardin.

Le muscardin est assez rare dans les remplissages de sites pléistocènes et son évolution au cours du Quaternaire est assez mal connue. En France, il est d'abord cité au Lazaret et à Fontéchevade (Chaline, 1972 a) ainsi qu'à Combe-Grenal (Marquet, 1989). *M. avellanarius* serait issu de la lignée de *Muscardinus pliocaenicus* du Pliocène (Daoud, 1993). La rareté de ce micromammifère dans les remplissages archéologiques peut s'expliquer par la petite taille des restes dentaires, mais également par la faible abondance de cette espèce dans la nature.

*Muscardinus avellanarius* n'est représenté que par 2 molaires dans le matériel étudié.

Description : Les dents de muscardin sont de forme rectangulaire-trapézoïdale ; elles présentent trois racines ; la couronne, plate, est constituée de plusieurs crêtes transversales plus ou moins parallèles. Le nombre de racines est variable : deux pour les prémolaires, trois ou quatre pour les molaires selon le degré de fusionnement des racines.

Matériel

-Lazaret : 1 M<sub>1</sub> droite (*Planche III, 5*) . Dans l'ensemble CII, *Muscardinus avellanarius* n'est représenté que par une seule autre molaire provenant de l'UA25 (Lumley *et al.*, 2004).

-Moula : 1 M<sub>1</sub> gauche

La morphologie des ces deux molaires est comparable aux spécimens actuels de *Muscardinus avellanarius* et leurs dimensions s'inscrivent dans les limites de variations des espèces connues au Pléistocène et actuelles (Tableau 25).

	L n $\bar{x}$	l n $\bar{x}$
Lazaret UA27	1 1,74	1 1,21
Lazaret UA25 <sup>1</sup>	1 1,76	1 1,3
Lazaret <sup>2</sup>	2 1,64	2 1,19
Moula	1 1,76	1 1,29
Vallonnet <sup>3</sup> (colluvions)	1 1,57	1 1,16
Arma del Manie <sup>2</sup>	27 1,73	27 1,28
Actuel <sup>2</sup>	14 1,6	14 1,22

Tableau 25 : Dimensions des M<sub>1</sub> de *Muscardinus avellanarius* de la grotte du Lazaret (UA 27) et de la Baume Moula-Guercy, et de différents gisements du Pléistocène moyen et supérieur et spécimens actuels. <sup>1</sup> : d'après Lumley *et al.*, 2004 ; <sup>2</sup> d'après Abbassi, 1999; <sup>3</sup> d'après Paunescu, 2001.

SOUS-ORDRE MYOMORPHA BRANDT, 1855

Famille Dipodidae Fischer de Waldheim, 1817

**Genre *Sicista* Gray, 1827**

*Sicista cf. betulina* Pallas, 1778 la *Siciste des bouleaux*.

La siciste est rarement citée dans les assemblages de rongeurs au Pléistocène, principalement en raison de sa petite taille. On trouve souvent la citation *Sicista* sp. car l'attribution spécifique est difficile.

La première mention de la siciste en France est faite aux Valerots (Chaline, 1972 a) au Pléistocène inférieur, puis à Orgnac 3 (Jeannet, 1981) au Pléistocène moyen. *Sicista cf. betulina* est également signalée à la Baume Moula-Guercy par E. Desclaux (Desclaux & Defleur, 1997) dans les niveaux inférieurs.

J.-C. Marquet (1989) a identifié six migrations du genre *Sicista* en France entre la fin du Pléistocène moyen et la dernière phase würmienne. La présence de *Sicista* à la Baume Moula-Guercy serait à mettre en relation avec la 3<sup>ème</sup> migration du genre reconnue à l'abri Vaufrey et

datant de la fin du stade isotopique 6 (Desclaux, *op. cit.* ; Abbassi *et al.*, 1998).

La distinction entre *S. betulina* et *S. subtilis* est difficile et les critères permettant de les discriminer peu connus, en raison du faible nombre de collections de référence actuelles et fossiles. Plusieurs auteurs ont proposé des critères morphométriques de différenciation de ces deux taxons, notamment sur les dimensions et la complexité relative des molaires (Chaline, 1972 a ; Pucek, 1982 ; Storch, 1994 ; Kalthoff *et al.*, 2007 ; Opplinger & Becker, 2010).

### Description

Les 1ères molaires inférieures du genre *Sicista* sont constituées de quatre tubercules principaux et d'un cinquième plus petit, reliés entre eux par des crêtes.

### Matériel

Seul le site de la Baume Moula-Guercy a livré des restes attribuables au genre *Sicista*. Il s'agit de deux M<sub>1</sub> provenant des couches XVI/XVII.

En suivant les critères morphologiques proposés par Kalthoff *et al.* (2007), on observe sur les deux M<sub>1</sub> une concavité sur la face jugale de la dent comparable à ce qui est observé chez *S. subtilis*. Néanmoins, ce seul critère ne suffit pas à la détermination de l'espèce. La *Sicista* de Moula présente des dimensions dentaires moyennes, proches des populations de Manie, la Garenne et de Vā Tche Tchā (Tableau 26). Nous attribuons les spécimens de Moula à *Sicista* cf. *betulina*.

		Espèce	N	L	l
				min.-max.	min.-max.
M <sub>1</sub>	Moula		2	1,14-1,15	0,89
	Vaufrey <sup>1</sup>	<i>S. cf. betulina</i>	4	0,99-1,02	0,72-0,78
	Garenne <sup>2</sup>	<i>S. betulina</i>	2	1,10-1,13	0,78-0,80
	Allander				
	Tropfsteinhöhle <sup>3</sup>	<i>S. betulina</i>	2	1,06	0,74-0,76
	Vā Tche Tchā <sup>4</sup>	<i>S. betulina</i>	17	1,05-1,18	0,73-0,83
	Manie <sup>5</sup>	<i>Sicista</i> sp.	1	1,13	0,85
	Plaidter Hummerich I <sup>6</sup>	<i>Sicista</i> sp.	3	1,15-1,20	0,83-0,87
	Wannenköpfe <sup>7</sup>	<i>S. subtilis</i>	1	1,11	0,88

Tableau 26: Dimensions des M<sub>1</sub> de *Sicista* cf. *betulina* de Moula-Guercy. <sup>1</sup> : Marquet, 1989 ; <sup>2</sup> : Chaline, 1972 a ; <sup>3</sup> : Döppes & Frank, 1997 ; <sup>4</sup> : Opplinger & Becker, 2010 ; <sup>5</sup> : Abbassi, 1999 ; <sup>6</sup> : Kolfshoten & Roth, 1993 ; Kalthoff *et al.*, 2007.

Famille Cricetidae Fischer, 1817

*Sous-famille Cricetinae Fisher, 1817*

**Genre *Cricetus* Leske, 1779**

*Allocricetus bursae* Schaub, 1930.

*Allocricetus bursae* est une espèce de hamster connue uniquement à l'état de fossile au cours du Pléistocène moyen, de plus petite taille que son représentant actuel *Cricetus cricetus*. Le genre *Allocricetus* apparaît à la fin du Pliocène dans des gisements d'Europe centrale (Villány 3, Osztramos 3, Hír, 1993, 1998).

On rencontre ensuite *Allocricetus bursae* au Biharien sur les gisements de Villány 8 et Brassö (Pradel, 1988) et au début du Pléistocène moyen en France à Balaruc (Chaline, 1972 a). Il est présent en Italie aux cotés d'*Allocricetus eheki* Schaub, 1930 dans le site du Biharien ancien de Monte la Mesa (Marchetti *et al.*, 2000). Ce taxon archaïque est connu au Pléistocène inférieur à Villány, et jusqu'au début du Pléistocène moyen à Tarkó 8 (Hír, 1998).

*Allocricetus bursae* est connu jusqu'au Pléistocène supérieur en Espagne dans le site de la Cueva Ambrosio (Sesé & Soto, 1988), en Hongrie à Lambrecht cave (Jánossy, 1986), avec une extension maximale à l'ouest dans la grotte de Caldeirão au Portugal (Povoas *et al.*, 1992).

En France, les dernières citations de ce taxon sont faites à Gigny (Chaline & Marquet, 1976) et Arçy-sur-Cure (Brochet, 1981).

L'évolution de ce taxon au cours du Pléistocène est interprétée différemment selon les auteurs :

Chaline (*op. cit.*) distingue cinq populations en Europe occidentale, d'après plusieurs critères morphométriques, qu'il attribue à des gradients évolutifs :

*Allocricetus bursae balaruciensis* (Balaruc) Chaline, 1972 a

*Allocricetus bursae duranciensis* (Saint-Estève Janson) Chaline, 1972 a

*Allocricetus pyrenaicus* (Caune de l'Arago) Chaline, 1971

*Allocricetus bursae colombierensis* (La Colombière) Chaline, 1972 a

*Allocricetus bursae correzensis* (La Fage) Chaline, 1972.

L'évolution de ces espèces se ferait principalement dans le sens d'un accroissement progressif



de la longueur des molaires.

D'après E. Desclaux (1992 a), les variations de taille observées chez *Allocricetus bursae* durant le Pléistocène moyen ne sont pas que chronologiques, et pourraient être liées à des facteurs écologiques ou géographiques.

Selon M. Jeannet, dans son étude des cricétinés de la Baume Moula-Guercy (1995), l'importante variabilité intrapopulationnelle existante sur tous les sites étudiés ne permet pas d'établir de sous-espèces chronologiques.

Pour Paunescu (2001), seules deux populations d'*Allocricetus* sont distinguables au Pléistocène du point de vue biométrique :

- un groupe comprenant des individus de petite taille issus de sites du Pléistocène inférieur et moyen ;

- un second groupe correspondant aux populations de taille plus importante trouvées dans des gisements couvrant tout le Pléistocène moyen.

Une étude phylogénétique de la spéciation opérée au sein du genre *Allocricetus* au cours du Pléistocène a été effectuée par Cuenca-Bescós (2003), et montre que trois lignées sont présentes au cours du Pléistocène : *A. bursae*, *Cricetulus* et *Allocricetus correzensis* que l'auteur propose d'élever au rang d'espèce. Sa large distribution au milieu du Pléistocène moyen d'Europe occidentale pourrait en faire, selon cet auteur, le taxon caractéristique de cette période.

*Allocricetus correzensis* pourrait correspondre au deuxième groupe identifié par Paunescu (*op. cit.*).

Description : Cricétiné fossile de petite taille dont les molaires sont constituées de cuspides principales et secondaires, reliées entre elles par des crêtes transversales (ou lophes), longitudinales et transverses. (voir nomenclature, Mein et Freudenthal, 1971). *A. correzensis* se distingue de *A. bursae* par sa taille et sa morphologie (présence d'un antérostyle et d'un cingulum lingual long ; les M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub> ne possèdent que rarement un mésolophide) (Cuenca-Bescós, *op. cit.*).

### III. Systématique

---

#### Matériel

-Arago : NR= 252 (*Planche II, 2*) : 55 M<sup>1</sup>, 105 M<sub>1</sub>, 6 M<sup>2</sup>, 31 M<sub>2</sub>, 1 M<sup>3</sup>, 2 M<sup>3</sup>, 46 mandibules, 26 maxillaires.

Chaline (1971) a proposé une nouvelle sous-espèce à partir du matériel de l'Arago, *Allocricetus bursae pyrenaicus*, qu'il place comme intermédiaire entre *A. bursae duranciensis* et *A. bursae correzensis*. Les études biométriques menées par C. Paunescu (op. cit.) montrent la proximité de la population de l'Arago avec la sous-espèce *correzensis*.

Toutefois, la présence régulière de mésolophides sur les M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub> de la Caune de l'Arago les distingue de la forme de La Fage (Tableau 27).

-Moula : NR=12 : 4 M<sub>1</sub>, 3 M<sub>2</sub>, 1 M<sub>3</sub>, 1 mandibule avec M<sub>1</sub> M<sub>2</sub> M<sub>3</sub>, 2 maxillaires avec M<sub>1</sub> M<sub>2</sub>, 1 M<sup>3</sup>.

Les spécimens recueillis dans notre étude sont similaires aux éléments étudiés par Jeannet (1995) et Desclaux (1997) dans les couches XVIII à XVI du remplissage de la Baume Moula-Guercy. Selon M. Jeannet, la morphologie et les dimensions des spécimens recueillis n'apportent pas d'éléments biostratigraphiques. En effet, cette population ne présente pas de caractéristiques permettant de la distinguer d'autres spécimens du Pléistocène moyen et supérieur (Tableau 27).

-Maltravieso : NR=7 (*Planche V, 5*) : 1 M<sup>1</sup>, 1 M<sup>3</sup>, 3 M<sub>1</sub>, 1 M<sub>2</sub>, 1 maxillaire avec M<sup>2</sup> M<sup>3</sup>.

Nous avons comparé ce matériel à plusieurs populations de sites espagnols. Certains auteurs de la péninsule ibérique préfèrent ne pas appliquer la nomenclature adoptée par Chaline, car ils considèrent que l'évolution morphométrique d'*Allocricetus bursae* se produit selon des modalités différentes de la France (López Martínez, 1980 ; Sesé & Sevilla, 1996).

D'autres auteurs cependant se rallient à cette classification ; ainsi, *Allocricetus bursae correzensis* est décrit à Atapuerca dans l'unité faunique ATA FU 6 (Atapuerca Faunal Units) qui couvre le Pléistocène moyen (TD 8b, 10/11, SH, TG) (Cuenca-Bescós & Garcia, 2007) et la Cueva de los Huesos de Obón (Cuenca-Bescós *et al.*, 2005a), et la sous-espèce *A. bursae pyrenaicus* à la Cueva del Agua (López Martínez & Ruiz Bustos, 1977) .

D'après les travaux récents de G. Cuenca-Bescós (2003), il apparaît que les populations d'*Allocricetus bursae* de la péninsule ibérique du Pléistocène moyen se rapportent à *A. correzensis* ou *A. bursae correzensis*.

Les dimensions et la morphologie de l'*Allocricetus bursae* de Maltravieso entrent dans la

variabilité de cette espèce au Pléistocène moyen dans la péninsule ibérique, et est attribué à *A. bursae correzensis* (Tableau 27).

	M1			M2			M3		
	N	L	l	N	L	l	N	L	l
Arago	135	1,95	1,19	38	1,62	1,34	2	1,48	1,18
Carihuella <sup>1</sup>	2	1,95	1,17	2	1,65	1,39	2	1,34	1,13
Moula	4	2,01	1,17	3	1,66	1,36	-	1,66	1,24
C. del Agua <sup>2</sup>	1	2,06	1,21	3	1,6	1,33	1	1,52	1,2
Maltravieso	1	2,14	1,22	-	-	-	1	1,66	1,4
Galeria <sup>3</sup>	89	1,94	1,21	83	1,58	1,33	33	1,38	1,21
Arago ( <i>pyrenaicus</i> ) <sup>4</sup>	?	2,01	1,17		1,62	1,28		1,52	1,17
Saint Estève <sup>5</sup>	4	1,82	1,13	3	1,47	1,22	3	1,42	1,07
La Fage <sup>5</sup>	5	2,03	1,25	5	1,61	1,4	3	1,59	1,28
Sima de los Huesos <sup>6</sup>	?	2,05	1,29		1,615	1,28		1,56	1,24
	M1/			M2/			M3/		
	N	L	l	N	L	l	N	L	l
Arago	69	2,075	1,35	7	1,57	1,31	3	1,31	1,09
Carihuella <sup>1</sup>	3	2,04	1,36	4	1,53	1,33	1	1,25	1,18
Moula	2	2,21	1,48	1	1,65	1,44	-	-	-
C. del Agua <sup>2</sup>	7	2,2	1,39	3	1,62	1,4	4	1,3	1,21
Maltravieso	3	2,11	1,46	2	1,65	1,36	1	1,23	1,08
Galeria <sup>3</sup>	95	2,12	1,42	66	1,54	1,38	44	1,5	1,18
Arago ( <i>pyrenaicus</i> ) <sup>4</sup>	-	2,12	1,46	-	1,47	1,38	-	-	-
Saint Estève <sup>5</sup>	4	1,94	1,27	4	1,39	1,24	2	1,2	1,1
La Fage <sup>5</sup>	3	2,18	1,46	3	1,58	-	-	-	-
Sima de los Huesos <sup>6</sup>	1	-	1,34	1	1,47	1,38	-	-	-

Tableau 27 : Dimensions des rangées dentaires inférieures et supérieures d'*Allocrietus bursae* de la Caune de l'Arago, de la Baume Moula Guercy, de Maltravieso et de sites de comparaison ( <sup>1</sup> : Ruiz Bastos & Garcia Sanchez, 1977 ; <sup>2</sup> : López Martínez et Ruiz Bustos, 1977 ; <sup>3</sup> : Cuenca-Bescós *et al.*, 1999 a ; <sup>4</sup> : Chaline, 1971 ; <sup>5</sup> : Chaline, 1972 a, b ; <sup>6</sup> : Cuenca-Bescós *et al.*, 1997).

*Sous-famille Arvicolinae Gray, 1821*

#### **Genre *Microtus* Shrank, 1798**

*Microtus arvalis* Pallas, 1778 Campagnol des champs.

*Microtus agrestis* Linné, 1761 Campagnol agreste.

Les deux espèces de campagnols *M. arvalis* et *M. agrestis* présentent des similitudes morphologiques qui rendent leur discrimination difficile, à plus forte raison lorsqu'il s'agit de populations fossiles. Ces taxons, rencontrés fréquemment dans les gisements préhistoriques, peuvent peupler les mêmes aires géographiques, mais n'ont pas les mêmes exigences écologiques (Aulagnier *et al.*, 2008). Du point de vue génétique, *M. arvalis* et *M. agrestis* sont clairement distincts (p. ex. Jaarola *et al.*, 2004).

Plusieurs auteurs ont tenté de mettre en évidence des critères de différenciation entre les deux taxons (Dienske, 1969 ; Chaline, 1972 a ; Nadachowski, 1982 ; Abbassi, 1997-1998 ; Cuenca-Bescós *et al.*, 2008). Les études sur des spécimens actuels ont montré que les deux morphotypes extrêmes pouvaient être différenciés, les M<sub>1</sub> de *M. agrestis* étant plus grandes et les triangles T4/T5 et T6/T7 présentant plus d'asymétrie que chez *M. arvalis*. Cependant, les variations de forme et de taille inter- et intra-spécifiques sont très importantes et plusieurs morphotypes ou sous-espèces ont été décrits pour les deux groupes (Chaline, 1972 a ; Nadachowski, 1982).

Des critères principalement morphométriques, basés sur la longueur totale de la M<sub>1</sub> associée, soit au rapport de la largeur du T4 et du T5 (Nadachowski, 1984), soit à l'inclinaison du T4 (Abbassi, 1997-1998), soit à la longueur de la partie antérieure de la dent, permettent, dans une certaine mesure, de distinguer les deux groupes.

D'après Chaline (1972 a), *M. arvalis* et *M. agrestis* résultent tous deux de l'évolution d'*Allophaiomys pliocaenicus*, puis de *Microtus nivaloides* selon Nadachowski (1991). Des formes *arvaloïdes* et *agrestoïdes* apparaissent dès le Pléistocène inférieur (Maul, 1990).

Description

Les critères morphologiques qui pourraient distinguer *M. arvalis* et *M. agrestis* ont été énoncés précédemment.

Ces arvicolinés possèdent des molaires arhyzodontes dont les angles rentrants sont colmatés par du ciment. L'émail est différencié, de type *Microtus* (la bande d'émail est plus épaisse sur les bords antérieurs des triangles que sur les postérieurs). Les M<sub>1</sub> sont constituées d'une boucle postérieure allongée, de trois triangles clos dans le complexe postérieur, de quatre triangles, plus ou moins clos, dans le complexe antérieur et d'une boucle antérieure variable.

Les deux morphotypes extrêmes sont les suivants :

- morphotype *agrestoïde* : caractérisé par une boucle antérieure à large col, le T6 et le T7 confluent et opposés, et un complexe antérieur symétrique.
- morphotype *arvaloïde* : isolement du T6 (parfois le T7 également) et un complexe antérieur très dissymétrique.

Matériel

-Arago : 88M<sub>1</sub>

Pour Chaline (1981), *M. arvalis* est présent dans les niveaux supérieurs. Pour Desclaux (1992 a), la population de l'Arago est comparable à celle de Saint-Estève Janson, *M. agrestis*, mais d'après la petite taille de la population et le nombre réduit de données, elle est attribuée à *M. cf. agrestis*. Pour Paunescu (2001), deux sous-espèces sont identifiées : *M. agrestis* aff. *jansoni* (ensemble I) et *M. agrestis* aff. *aubiensis* (ens. III).

Pour la présente étude, la prise en compte de la longueur totale de la M<sub>1</sub> associée au rapport de la largeur du T4 et du T5 (Nadachowski, 1984) montre que les populations de la Caune de l'Arago présente également des affinités avec *M. arvalis* (Figure 26). La présence des deux espèces est envisageable à la Caune de l'Arago. Les individus issus des dernières campagnes de fouilles sont ici attribués à *M. arvalis/agrestis*.

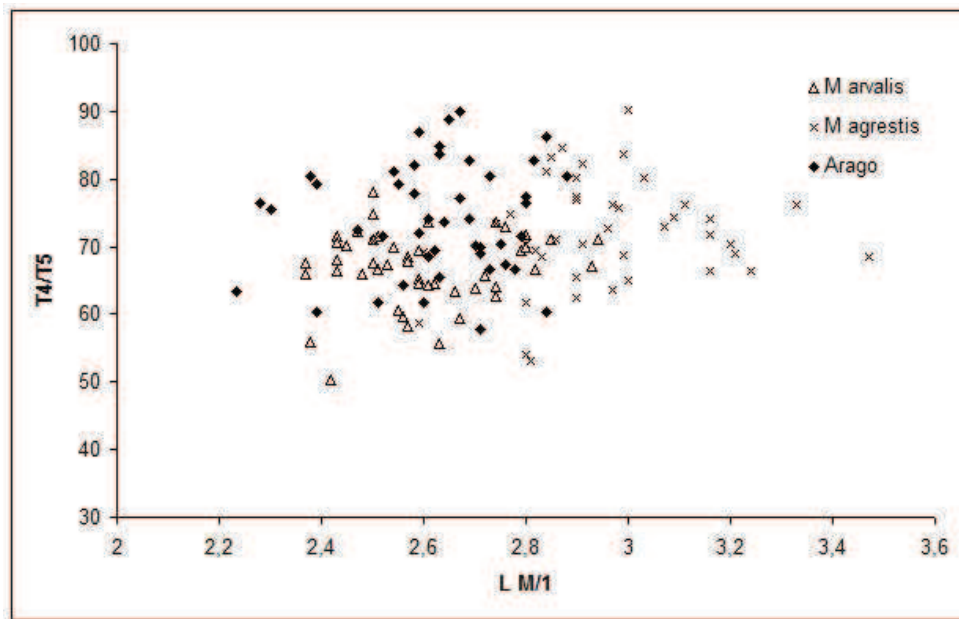


Figure 26: Diagramme de dispersion des valeurs de la longueur de  $M_1$  et du rapport T4/T5 de *Microtus arvalis* et *Microtus agrestis* actuels et le matériel de Caune de l'Arago.

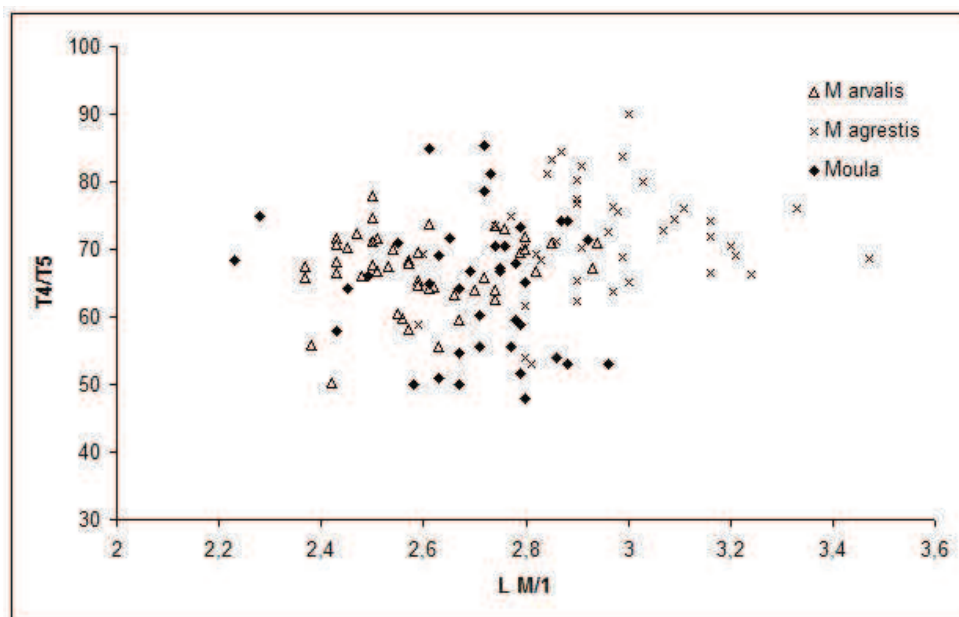


Figure 27 : Diagramme de dispersion des valeurs de la longueur de  $M_1$  et du rapport T4/T5 de *Microtus arvalis* et *Microtus agrestis* actuels et le matériel de la Baume Moula-Guerchy.

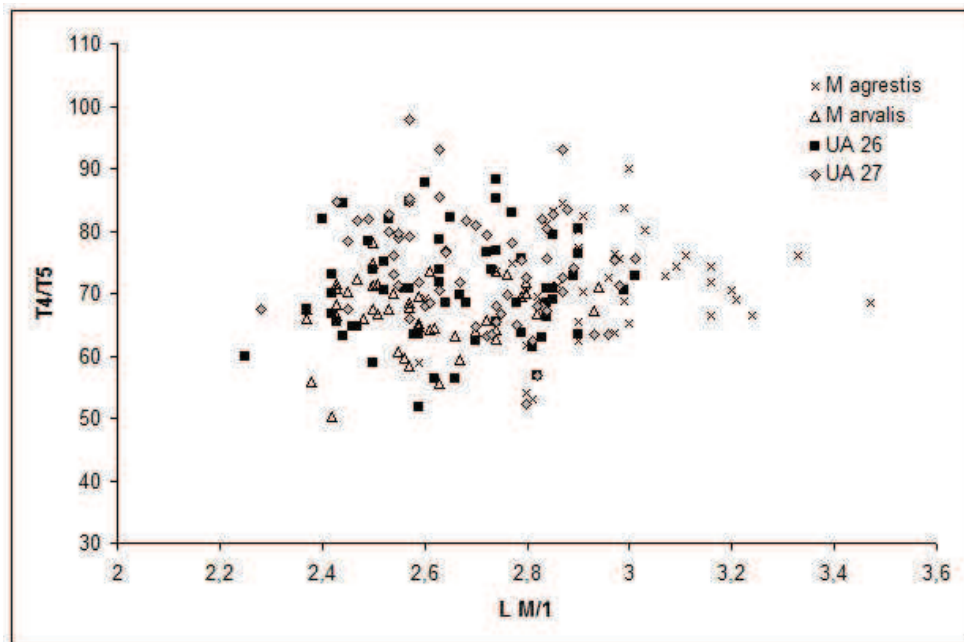


Figure 28: Diagramme de dispersion des valeurs de la longueur de  $M_1$  et du rapport T4/T5 de *Microtus arvalis* et *Microtus agrestis* actuels et le matériel des UA 26 et 27 de la grotte du Lazaret.

-Moula-Guercy : NR= 85  $M_1$

Les études antérieures menées sur les micromammifères ont mis en évidence la présence du groupe *M. agrestis/arvalis* (Desclaux & Defleur, 1997 ; Defleur *et al.*, 2001). La comparaison de la longueur totale de la  $M_1$  et du rapport des triangles T4/T5 avec des populations actuelles (Figure 27), montre que les valeurs obtenues pour la Baume Moula-Guercy couvrent la variabilité des deux espèces. Cette population reste attribuée à *M. agrestis/arvalis*.

-Lazaret : UA26 : NR= 476 ; UA27 : 662 (Planche III, 7).

Ces campagnols sont très abondants dans la grotte du Lazaret. Abbassi (1999) attribue les individus des niveaux supérieurs à *M. agrestis*. Néanmoins, les populations issues des UA 26 et 27 présentent des individus de petite taille pouvant se rapporter également à *M. arvalis* (Figure 28). En l'absence de diagnose plus précise, la population du Lazaret est attribuée à *M. agrestis/arvalis*.

*Sous-genre Stenocranius Kastschenko, 1901*

*Microtus (Stenocranius) gregalis Pallas, 1778 Campagnol des hauteurs.*

Le groupe *gregalis* est issu de l'évolution d'*Allophaiomys nutiensis* (Chaline *et al.*, 1999).

*Microtus (Stenocranius) gregaloides* (Hinton, 1923), l'ancêtre de *Microtus (Stenocranius) gregalis* (Pallas, 1778), a une très vaste répartition en Europe au cours du Pléistocène inférieur, y compris l'Angleterre et les péninsules ibériques et italiennes.

D'après L. Maul et A. Markova (2007), *Microtus (Stenocranius) gregalis* apparaît précocement en Europe centrale, au cours du MIS 17 (interglaciaire cromérien II), à Koneprusy C 718 et Villany 8 et plus tard, en Europe de l'est, au cours du MIS 15 (Interglaciaire de Mushkap).

En Europe du nord, *Microtus (Stenocranius) gregaloides* a été identifié dans le niveau Gb de Kärlich (MIS 15) et à Miesenheim I (MIS 13) (Kolfschoten & Turner, 1996)

Dans le sud de la France, une importante population de *Microtus (Stenocranius) gregalis* a été identifiée à la Caune de l'Arago (sols Q à D, MIS 14 à 12) (Chaline, 1971 ; Desclaux, 1992 a; Paunescu, 2001). C'est l'une des plus anciennes connues en France. Dans la péninsule ibérique, alors que *Microtus (Stenocranius) gregaloides* est bien représenté dans les niveaux inférieurs de TD-3 à TD-5 (Pléistocène inférieur, Biharien récent, MIS 22) de Gran Dolina (López Antoñanzas & Cuenca-Bescós, 2002), *Microtus (Stenocranius) gregalis* y est absent pendant le Pléistocène moyen. Il n'apparaît dans le nord de l'Espagne qu'à la fin du Pléistocène supérieur (Sesé, 1994). En Italie, la première apparition du taxon *Microtus (Stenocranius) gregalis* est observée dans les niveaux supérieurs de la Caverna degli Orsi (Arroba *et al.*, 2004) qui peuvent être attribués au MIS 12 et dans les niveaux supérieurs de Visogliano. Chaline (1972 a) distingue deux sous-espèces au Pléistocène moyen et supérieur : *M. gregalis martelensis* (La Fage) et *M. gregalis anglicus* (La Quina, Ightam) qui se différencient par la dimension des M<sub>1</sub> (*M. gregalis martelensis* plus petit). La dispersion de *Microtus (Stenocranius) gregalis*, allant d'Europe de l'Est et centrale vers les zones méridionales, s'opère lors d'une période froide (MIS 14) du Pléistocène moyen.

Plusieurs morphotypes sont observés par Paunescu (2001) :

- *gregaloïde*: T7 et A9 présents ; pas d'A8 ni T6 ; boucle antérieure arrondie.



- *gregalo-arvaloïde*: faible A8, moins profond que A9 ; T6 peu développé et moins important que T7 .

- *arvaloïde* : A8 et T6 marqués, mais taille moins forte que chez *M. arvalis* ; conserve aspect *gregaloïde*.

### Matériel

- Arago: NR=169 (*Planche II, 3*) : 84 M<sub>1</sub> D, 61 M<sub>1</sub> G, 16 mdb G, 8 mdb D.

Paunescu (2002) a étudié les individus des ensembles I et III et conclut que ces deux populations sont différentes et pourraient résulter de migrations distinctes. Il est à noter que très peu de données de comparaisons sont disponibles pour le Pléistocène moyen.

Sur les M<sub>1</sub>, le T6 est légèrement marqué, et l'on observe la présence récurrente du A8 (BRA4). Le morphotype dominant est *gregalo-arvaloïde*. Quelques spécimens présentent une légère confluence entre T4 et T5, provenant essentiellement des sols les plus anciens (sol Q et P), caractère que l'on trouve chez les populations plus anciennes de *M. gregaloides* (Maul & Parfitt, 2010). Les mêmes observations sont faites sur le matériel de la présente étude.

La morphologie de ces molaires, ainsi que leurs dimensions, les distinguent de *M. gregaloides* et permettent de les attribuer au taxon du Pléistocène moyen *M. gregalis martelensis* .

- Moula: NR= 66 (*Planche IV, 3*) : 29 M<sub>1</sub> D, 34 M<sub>1</sub> G, 3 mandibules.

La population identifiée à la Baume Moula-Guercy présente une morphologie majoritairement *gregalo-arvaloïde* avec un angle BRA4 marqué et un triangle T6 esquissé. Seuls deux spécimens présentent une morphologie typiquement *gregaloïde*. Les mesures et la morphologie des molaires de *Microtus gregalis* à Moula entrent dans la variabilité de ce taxon au Pléistocène moyen (Tableau 28).

			n	min	max	$\bar{x}$	ec.-type
M <sub>1</sub>	Arago	L	165	2,31	3,05	2,56	0,128555283
		I	165	0,41	1,14	0,95	0,07419392
	Moula	L	57	2,31	2,97	2,61	0,159907947
		I	57	0,78	1,1	0,95	0,064980236
	La Fage *	L	300			2,67	0,17

Tableau 28 : Mesures des M<sub>1</sub> de *Microtus gregalis* de la Caune de l'Arago et de la Baume Moula-Guercy. \* : Chaline, 1972 a.

*Microtus (Iberomys) brecciensis* Giebel, 1847 le Campagnol méditerranéen.

*Microtus (Iberomys) brecciensis* est une espèce d'arvicoliné fossile connue en Europe méridionale au Pléistocène moyen et supérieur. Il apparaît comme morphotype gregaloïde d'*Allophaiomys pliocaenicus* à Monte Peglia et aux Valerots (Chaline, 1972 a ; Van der Meulen, 1973). La différenciation s'effectue en Europe méridionale à Saint-Estève Janson en France et à Cúllar Baza I en Espagne (Chaline, 1972 a ; Ruiz Bustos & Michaux, 1976). Sa plus ancienne apparition est citée dans les niveaux TD 3-4 de Gran Dolina (Cuenca-Bescós *et al.*, 2010 b)

Ce campagnol est connu jusqu'au Pléistocène supérieur en France à l'Hortus (Chaline, 1972 c), l'Abeurador et Font-juvenal (Marquet, 1989).

Trois sous-espèces chronologiques sont décrites : par Chaline (*op.cit.*), *M. (I.) brecciensis mediterraneus* Chaline, 1967 (Saint-Estève, début du Pléistocène moyen) et *M. (I.) brecciensis orgnacensis* Chaline, 1972 ; par Radulescu, 1995, *M. (I.) brecciensis defleuri* (Grotte des Cèdres) désignant des populations plus évoluées de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur.

Le campagnol méditerranéen succède à *Microtus (I.) huescarensis* Ruiz Bustos, 1988, se caractérisant par sa taille réduite, des molaires présentant une dissymétrie bucco-linguale, un complexe antérieur triangulaire et court, et la communication des triangles T4 et T5 (Cuenca-Bescós & Laplana, 1995).

Les descendants actuels de ces taxons se rapportent à l'espèce *M. (I.) cabraerae* qui apparaît au Pléistocène supérieur, et ne vivent que dans la péninsule ibérique (Aulagnier *et al.*, 2008) . L'évolution graduelle de *Microtus (Iberomys) brecciensis* à *M. (I.) cabraerae* est notamment remarquable dans la séquence de la grotte de Caldeirão au Portugal (Povoas *et al.*, 1992).

Les différentes études menées sur cette lignée montrent que son évolution se traduit par une augmentation de la taille des M<sub>1</sub> et l'aplatissement antéro-postérieur des prismes d'émail, une complexification du complexe antérieur (avec notamment le développement de l'angle BR4), ainsi qu'une diminution de l'asymétrie (Chaline, 1972 a ; Ayarzagüena & López-Martinez, 1976 ; Cuenca-Bescós & Laplana, 1995 ; Abbassi, 1999).

Description

Arvicoliné à molaires arhyzodontes dont les angles rentrants sont colmatés par un ciment abondant. Ces molaires se caractérisent par une forte tendance à l'aplatissement antéro-postérieur et une dissymétrie entre triangles externes et internes (ces derniers étant les plus développés). L'émail est différencié, de type *Microtus*. Les M<sub>1</sub> sont de taille importante, constituées de 5 triangles clos et d'une boucle antérieure formée par T6 et T7, présentant une grande variabilité.

Matériel

-Arago : 242 M<sub>1</sub>. (*Planche II, 7*)

Les 1ères molaires inférieures présentent une morphologie variable de la boucle antérieure ; on note toutefois qu'environ 66% du matériel de l'ensemble III possèdent des caractéristiques communes telles que l'angle A8 peu à pas marqué délimitant le T6, un angle A7 assez peu profond et un A9 relativement profond arrondi ou en angle droit.

Dans l'ensemble I, la morphologie de la B.A. rencontrée le plus fréquemment diffère : l'angle rentrant A7 est profond, le A8 est absent ou très légèrement prononcé et le T6 est déjeté en arrière. Ces caractéristiques sont proches de ce qui est observé pour les populations de Saint-Estève Janson attribuées à *M. (I.) brecciensis mediterraneus*.

Les dimensions des molaires de l'ensemble III sont un peu plus importantes que dans l'ensemble inférieur (Tableau 29). Cela avait également été observé par Paunescu et Brunet-Lecomte (2005) dans leur étude approfondie sur la biométrie des molaires de *M. (I.) brecciensis* de plusieurs gisements du Pléistocène moyen et supérieur. Ce seul critère ne permet toutefois pas de discriminer deux sous-espèces au sein de ces populations. Les précédents travaux menés sur les populations de *M. (Iberomys) brecciensis* des ensembles I, II et III de la Caune de l'Arago (Desclaux, 1992 a ; Paunescu, 2001 ; Paunescu et Brunet-Lecomte, *op. cit.*) n'ont pas permis de mettre en évidence de différences significatives entre les individus issus des différents niveaux, qu'ils attribuent à la sous-espèce *mediterraneus*. Desclaux (*op. cit.*) identifie dans l'ensemble III quelques individus présentant des caractères communs avec la sous-espèce *M. (I.) brecciensis orgnacensis* (développement important du A8), proposant ainsi de positionner chronologiquement les populations de la Caune de l'Arago dans une place intermédiaire entre les gisements de Saint-Estève Janson et d'Orgnac 3.

Les populations de *M. (I.) brecciensis* des différents ensembles stratigraphiques de la Caune de l'Arago sont attribuables à la sous-espèce *mediterraneus*.

-Moula : 1  $M_1$  déterminée dans le matériel étudié correspondant aux couches XVI à XVII. Cette molaire est comparable au matériel vu par E. Desclaux (Desclaux & Defleur, 1997 ; Defleur *et al.*, 2001) dans les mêmes niveaux, ainsi que dans les couches XV, XIVd et XIVb de la banquette centre. Les dents étudiées sont peu nombreuses, cinq  $M_1$  ont été identifiées. Selon cet auteur, les  $M_1$  de *Microtus (I.) brecciensis* de la Baume Moula-Guercy se caractérisent par des triangles T4 et T5 peu ou pas confluent dont deux présentent un A8 bien marqué. Cette morphologie est comparable à celle des populations de *M. (I.) brecciensis defleuri* de la grotte des Cèdres (Radulescu, 1995) datée de la fin du Pléistocène moyen (OIS 6).

La moyenne des longueurs des  $M_1$  ( $N=5$ ,  $\bar{x} = 3,22$ ) permet également de replacer *Microtus (I.) brecciensis* de la Baume Moula-Guercy parmi les populations de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur (Tableau 29).

-Lazaret : 1  $M_1$  dans UA26.

Le matériel issu du remplissage de la grotte du Lazaret est assez peu abondant sur l'ensemble de la séquence (Abbassi, 1999). Les 1ères molaires inférieures présentent une asymétrie des synclinaux buccaux et linguaux, aplatis selon l'axe antéro-postérieur, ainsi qu'une morphologie variable du complexe antérieur. La plus représentée est de type *grégalloïde*, caractérisée par l'absence de l'angle rentrant A8 et la réduction du T6. L'ébauche d'angle A8 est observée sur quelques spécimens.

La moyenne des longueurs des  $M_1$  est assez importante ( $\bar{x} = 3,15$ ), supérieure à ce qui est observé à Orgnac, et comparable à la population de la grotte des Cèdres attribuée à *Microtus (I.) brecciensis defleuri*. *Microtus (I.) brecciensis* du Lazaret présente des caractéristiques qui le placent au sein des populations évoluées de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur.

-Maltravieso : 16  $M_1$  ont été identifiées. (*Planche V, 6*)

Ces molaires présentent un aplatissement antéro-postérieur et une dissymétrie des triangles externes par rapport aux internes, la présence de 5 triangles clos et d'une boucle antérieure à morphologie variable (A7 plus ou moins profond, A8 peu ou pas prononcé, A9 marqué, large et arrondi, triangle T7 bien développé, T6 petit et rejeté vers l'arrière) ; l'émail est différencié

et interrompu sur les boucles postérieures et antérieures. Les molaires sont de dimensions relativement moyennes. ( $\bar{x} = 2,93$ ).

Nous avons comparé ce matériel à des populations issues d'autres sites de la péninsule ibérique. *M. (I.) brecciensis* est présent sur le gisement de Gran Dolina dans les niveaux TD 10/11 (400 à 300 ka, Cuenca-Bescós *et al.*, 2001), et également dans les niveaux fossilifères de Trincheria Galeria (350-200 ka). On le trouve ensuite dans le site de la Cueva del Agua (Riss/Würm), puis sur des sites plus récents comme Las Yedras (Ruiz Bustos, 1978) ou la Carihuella (Ruiz Bustos *et al.*, 1982) au Pléistocène supérieur.

La morphologie et les dimensions des molaires de la Cueva de Maltravieso sont proches de ce qui est décrit pour les individus de la Cueva del Agua (Ruiz Bustos *et al.*, 1982 ; López Martinez & Ruiz Bustos, 1977), présentant des caractères intermédiaires entre les populations du site de Cullar Baza I attribuées à *M. (I.) brecciensis mediterraneus* et les formes plus récentes, lesquelles sont attribuées à l'espèce *M. (I.) brecciensis* et *M. cf. cabreræ* (Tableau 29).

La population de *M. (I.) brecciensis* de Maltravieso se place au sein des populations du Pléistocène moyen espagnol.

		n	L min.-max.	$\bar{x}$	ec.-type
M <sub>1</sub>	Arago I	47	2,58-3,18	2,89	0,133
	Arago II	1		3,23	
	Arago III	125	2,57-3,34	2,94	0,16
	Moula-Guercy	5		3,22	
	Maltravieso	16	2,56-3,45	2,93	0,22
	St-Estève <sup>1</sup>	100	2,5 - 3,2	2,89	
	Cullar Baza I <sup>2</sup>	22	2,55-3,27	2,91	
	Cueva del Agua <sup>3</sup>	90	2,60-3,36	2,92	
	Colombière <sup>1</sup>	1		2,98	
	Orgnac <sup>4</sup>	313	2,43-3,6	2,96	
	Payre <sup>5</sup>	7	2,95-3,39	3,14	0,21
	Grotte des Cèdres <sup>6</sup>	60	2,65-3,5	3,08	0,17
	Cueva de la Pinturas <sup>7</sup>			3,21	
	Lazaret <sup>8</sup>	12	2,89-3,48	3,15	0,17
	Hortus <sup>9</sup>	5	2,98-3,2	3,1	
	Zaffaraya <sup>10</sup>	93	2,81-3,64	3,19	
	actuel <sup>11</sup>	8	2,7-3,35	3,04	
actuel <sup>12</sup>	32	3-3,9	3,28		

Tableau 29 : Mesures des M<sub>1</sub> de *M. (I.) brecciensis* de la Caune de l'Arago, de la Baume Moula-Guercy, de la Sala de los Huesos (grotte de Maltravieso). <sup>1</sup> : Chaline, 1972 a ; <sup>2</sup> : Ruiz Bustos & Michaux, 1976 ; <sup>3</sup> : Ruiz-Bustos, 1982 ; <sup>4</sup> : Jeannet, 2000 ; <sup>5</sup> : El Hazzazi, 1998 ; <sup>6</sup> : Defleur & Crégut-Bonnoure ; <sup>7</sup> : Sesé & Ruiz Bustos, 1992 ; <sup>8</sup> : Abbassi, 1999 ; <sup>9</sup> : Chaline, 1972 c ; <sup>10</sup> : Barroso Ruiz *et al.*, 2003 ; <sup>11</sup> : Niethammer & Krapp, 1982 ; <sup>12</sup> : Engels, 1972.

*Microtus malei/oeconomus le Campagnol de male et/ou le Campagnol nordique.*

La dénomination *Microtus* gr. *malei/æconomus* est utilisée car l'attribution à l'une ou l'autre espèce est souvent délicate au sein des populations du Pléistocène moyen. La variabilité inter-spécifique est en effet très importante. Selon Marquet (1989), la distinction entre ces deux taxons peut s'effectuer par rapport au pourcentage dominant des morphotypes caractéristiques rencontrés.

D'après Markova (2007) et Maul & Markova (2007), *Microtus (Pallasiinus) proto æconomus* (également décrit sous la dénomination *Microtus (Pallasiinus) ex gr. æconomus*) descend de l'espèce primitive *Microtus (Pallasiinus) ratticepoides* qui apparaît en Europe de l'est au Pléistocène inférieur, à la fin de l'épisode paléomagnétique de Matuyama (MIS 21-20). *Microtus (Pallasiinus) aff. ratticepoides* est également présent en Espagne, à Gran Dolina dans TD 8a, datée du MIS 18 (López & Cuenca-Bescós, 2002).

Dans le nord de l'Europe, les premiers représentants de *Microtus (Pallasiinus) gr. æconomus* sont connus au Pléistocène moyen à West Runton (WRFB) (Maul & Parfitt, 2010) ainsi qu'à Miesenheim (Kolfschoten & Turner, 1996).

En France, *Microtus (Pallasiinus) gr. æconomus* est représenté à la Caune de l'Arago (sols P à D, MIS 14 à 12). Ces espèces ne sont pas mentionnées en Italie et en Espagne au Pléistocène moyen.

#### Description

*M. oeconomus* : Arvicoliné à molaires arhyzodontes. La partie postérieure de la M<sub>1</sub> est formée de quatre triangles clos, et d'un complexe antérieur à large col, constitué d'un triangle T5 et d'une boucle à morphologie *ratticepoïde*. Le T7 est peu développé et le T8 est absent. Du ciment peu abondant colmate les angles rentrants.

*M. malei* : la bande d'émail est plus épaisse que chez *M. oeconomus*. Le complexe antérieur présente une boucle large et arrondie. Les triangles T6 et T7 sont bien développés. Les angles rentrants A8 et A9 sont bien marqués. Le ciment est abondant.

Matériel

-Arago : NR=18

Desclaux (1992 a) a attribué le matériel de la Caune de l'Arago à *M. oeconomus/malei* en raison de l'importante variabilité morphologique observée. Paunescu (2001) l'attribue à *M. malei noaillensis*, mais souligne toutefois une forte variabilité des caractères plaçant les molaires recueillies entre *M. oeconomus* et *M. malei*.

En l'absence de caractères plus diagnostiques, les molaires de la présente étude restent attribuées à *M. gr. oeconomus/malei*.

-Moula : NR=2 (*Planche IV, 4*)

Sur les deux dents recueillies, il n'a pas été possible de déterminer l'appartenance à l'une ou l'autre des espèces. Nous l'attribuons alors à *M. gr. oeconomus/malei*.

*Sous-genre Terricola Fatio, 1867*

*Microtus (Terricola) subterraneus* de Sélys-Longchamps, 1836 le Campagnol souterrain.

*Microtus (Terricola) duodecimcostatus* de Sélys-Longchamps, 1839 Campagnol provençal

*Microtus (Terricola) gerbei* Gerbe, 1879 (=pyraneicus) Campagnol des Pyrénées.

*Microtus (Terricola) multiplex* Fatio, 1905 Campagnol de Fatio.

*Microtus (Terricola) vaufreyi*

Le sous-genre *Terricola* Fatio, 1867 regroupe les campagnols souterrains eurasiatiques, et se distingue du sous-genre *Pitymys* désignant les formes nord-américaines (Chaline *et al.*, 1988 b ; Jaarola *et al.*, 2004). Ils sont tous deux issus de l'évolution d'*Allophaiomys* (Chaline, 1972 a).

Ce groupe a fait l'objet d'études approfondies par P. Brunet-Lecomte sur des sites du Pléistocène français et européen (Brunet-Lecomte, 1988; 1989; 1990 a ; 1990 b; Brunet-Lecomte & Chaline, 1990; 1991; Abbassi & Brunet-Lecomte, 1997 ; Brunet-Lecomte *et al.*, 1987; 1992; 1994; 1995; Brunet-Lecomte & Nadachowski, 1994 ; Brunet-Lecomte & Paunescu, 2004).



### III. Systématique

---

Deux groupes phylétiques sont distincts (Brunet-Lecomte, 1988) : *T. subterraneus* et *T. duodecimcostatus*.

*T. arvalidens* est le plus ancien représentant du groupe *subterraneus-multiplex*, présents dans les niveaux TD 3/4 d'Atapuerca (Cuenca-Bescós *et al.*, 2009). Il apparaît en Europe de l'est avant l'inversion magnétique Matuyama/Brunhes, et encore plus tôt en Europe centrale (Maul & Markova, 2007).

*T. atapuerquensis* apparaît dans TD 8b (= *T. vaufreysi*) ; il s'agit d'une forme intermédiaire entre les populations de St-Estève-Janson et de la Caune de l'Arago (Cuenca-Bescós *et al.*, 1999 b).

Les espèces rencontrées au cours du Pléistocène moyen et supérieur sont les suivantes :

*Microtus (Terricola) subterraneus* de Sélys-Longchamps, 1836 le Campagnol souterrain.

*Microtus (Terricola) multiplex* Fatio, 1905 le Campagnol de Fatio.

*Microtus (Terricola) vaufreysi* Brunet-Lecomte, 1988

*Microtus (Terricola) duodecimcostatus* de Sélys-Longchamps, 1839 le Campagnol provençal

*Microtus (Terricola) lusitanicus* Gerbe, 1979 le Campagnol basque

*Microtus (Terricola) pyrenaicus* de Sélys-Longchamps, 1847 le Campagnol des Pyrénées.

Description : arvicolinés à molaires arhyzodontes. La M<sub>1</sub> est formée d'une boucle postérieure, de trois triangles clos, de triangles T4 et T5 confluents (formant un « rhombe pitymyen »), et d'un complexe antérieur constitué d'un second rhombe pitymyen (confluence des triangles T6 et T7) et d'une boucle antérieure à morphologie variable.

#### Matériel

-Arago : NR= 169 (*Planche II, 6*)

Ces populations ont fait l'objet d'études morphométriques et d'analyses statistiques approfondies par P. Brunet-Lecomte et C. Paunescu (Brunet-Lecomte, 1990 b ; Paunescu, 2001 ; Brunet-Lecomte & Paunescu, 2004).

Selon ces auteurs, les *Terricola* de la Caune de l'Arago sont attribués à *M. (T.) vaufreysi tautavelensis* (Brunet-Lecomte, 1990 b). Cette sous-espèce, appartenant au groupe *subterraneus*, présente une morphologie intermédiaire entre les formes anciennes et récentes de ce groupe, telles que *M. (T.) multiplex*. La M<sub>1</sub> de *M. (T.) vaufreysi tautavelensis* se caractérise par une morphologie de type *M. (T.) vaufreysi*, la présence d'un rhombe pitymyen non incliné et d'une boucle antérieure fermée.



Les individus appartenant aux ensembles I et III de la Caune de l'Arago de la présente étude ne présentent pas de différences entre eux, par contre, ceux de l'ensemble II s'en distinguent par la longueur totale de la  $M_1$ , de plus petite taille. Ils sont attribués à *M. (T.) vaufreyi*.

-Lazaret : NR=32

La population de *M. (Terricola)* de la grotte du Lazaret a été attribuée à *M. (T.) multiplex* par Brunet-Lecomte (1988). Les caractéristiques morphologiques de ce groupe sont décrites par Abbassi et Brunet-Lecomte (1997) : T4 et T5 ne forment pas un rhombe pitomyen parfait, T6 et T7 souvent opposés communicant avec la boucle antérieure par un col étroit. ( $\bar{x}=2,72$  mm)

-Moula : NR=35 (*Planche IV, 5*)

Les quatre espèces *M. (T.) duodecimcostatus*, *M. (T.) multiplex*, *M. (T.) pyrenaicus* et *M. (T.) subterraneus* ont été identifiées dans les différents niveaux (Brunet-Lecomte, Desclaux & Defleur, 1995). Pour les couches XVI/XVII, il n'a pas été entrepris d'analyse morphométrique. Il apparaît néanmoins, d'après la seule morphologie, que *M. (T.) duodecimcostatus* est présent dans ces niveaux. Une étude approfondie de ce matériel est nécessaire pour en confirmer l'attribution.

-Maltravieso : NR=15 (*Planche V, 7*)

Les  $M_1$  présentent un faible développement du complexe antérieur et une boucle antérieure fermée par un col étroit. Les triangles T6 et T7 forment un second rhombe pitomyen parallèle au premier, s'ouvrant sur la boucle antérieure par un col large. Les molaires ne sont pas de grandes dimensions. Cette morphologie caractérise les populations du groupe *duodecimcostatus* (Brunet-Lecomte, 1988 ; 1990 b).

Néanmoins, les trois espèces présentes actuellement en Espagne sont d'apparition récente : *T. duodecimcostatus*, *T. pyrenaicus* et *T. lusitanicus* apparaissent à la fin du Pléistocène moyen et au Pléistocène supérieur (Cuenca-Bescós *et al.*, 2010 b ; Sesé & Sevilla, 1996). *T. arvalidens* est cité dès le Pléistocène inférieur à Atapuerca et *T. atapuerquensis* au début du Pléistocène moyen (Cuenca-Bescós *et al.*, 2010b).

Il apparaît néanmoins que les individus de la grotte de Maltravieso sont plus proches du groupe *M. (T.) duodecimcostatus* que de *T. atapuerquensis*, caractérisé notamment par une taille importante (Gil, 1996). Nous attribuons les individus de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso à *M. (T.) cf. duodecimcostatus*. Une étude plus avancée et menée sur un échantillon plus important serait nécessaire pour confirmer cette attribution temporaire.

#### Genre *Pliomys* Méhély, 1914

*Pliomys lenki* Heller, 1930 Campagnol de Lenke.

Le campagnol de Lenke est un rongeur fossile, présent en Europe occidentale du début du Pléistocène moyen jusqu'au Pléistocène supérieur à l'état de relique en France (grotte du Sanglier, fin du Pléistocène supérieur, Marquet, 2001), en Italie (grotte de Ghiacciaia, Ferraris *et al.*, 1990) et en Espagne (Cuenca-Bescós *et al.*, 2009) où la dernière mention de ce taxon est faite à la Cueva del Mirón (12460 B.P.) (Cuenca-Bescós *et al.*, 2008)

Le genre *Pliomys* apparaît en Europe centrale et de l'est au Pliocène (Tesakov, 2005). En Europe occidentale, *Pliomys lenki* apparaît en Italie dans le remplissage du site de Colle Curti daté de l'épisode paléomagnétique de Jaramillo (Masini & Sala, 2007), et en France à Montoussé 5 (Clot *et al.*, 1976), puis aux Valerots (Chaline, 1972 a). Il est beaucoup plus tardif en Espagne où on le rencontre fréquemment à partir de la fin du Pléistocène moyen (Atapuerca-Galeria, TD 10/11, Cueva del Agua).

Cette espèce a fait l'objet d'une étude synthétique à l'échelle de l'Europe par différents auteurs (Bartolomei *et al.*, 1975). Trois sous-espèces sont définies : *P. lenki lenki*, présente dans toute l'Europe au début du Pléistocène moyen ; *P. lenki ultimus*, caractéristique de la fin du Pléistocène moyen ; *P. lenki relictus*, désignant les populations « reliques » du Pléistocène supérieur de plus grande taille.

L'évolution au cours du Pléistocène de *Pliomys lenki* se traduit par une augmentation progressive de l'hypsodontie et de la longueur de la M<sub>1</sub>, et de l'apparition de ciment dans les angles rentrants. L'interruption de la bande d'émail se fait de plus en plus précocement.

Description : Les premières molaires inférieures de *Pliomys lenki* présentent deux racines individualisées, cinq triangles clos, une absence caractéristique de ciment dans les angles rentrants, ainsi qu'un complexe antérieur variable dans lequel les T6 et T7 sont alternes à confluents. L'émail est différencié et plus fin sur la partie postérieure des triangles que sur le bord opposé des molaires inférieures. On observe l'acquisition de ciment chez certaines des formes les plus évoluées (Lezetxiki, Chaline, 1970 ; Lazaret, Chaline, 1969 ; Abbassi, 1999).

Matériel

- Arago : 253 M<sub>1</sub> (Tableau 30) (*Planche II, 5*)

Les populations des ensembles I et III ne présentent pas de différences notables entre elles. D'après les différentes analyses biométriques et tests effectués par Paunescu (2001), les moyennes des longueurs sont très élevées et sont proches du matériel de Toureil et du Lazaret. Toutefois, l'absence de ciment chez les individus de la Caune de l'Arago montre le caractère plus archaïque de cette population.

- Lazaret : NR=1.

Le site du Lazaret a livré quelques restes de *Pliomys lenki* (N=13), principalement issus des niveaux supérieurs. Ces spécimens étudiés par Chaline (1969) et Abbassi (1999) sont attribués par le premier auteur à *Pliomys lenki relictus* (Bartolomei *et al.*, 1975), d'après la morphologie des molaires ainsi que la présence sur certaines d'entre elles d'une faible quantité de ciment, plaçant ainsi les populations du Lazaret au sein des groupes les plus évolués de *P. lenki*. La seule molaire découverte dans l'UA 27 est cassée, ne permettant pas la prise de mesure.

- Moula : 1 M<sub>1</sub>.

Desclaux (1997) a identifié *P. lenki* dans la couche XV de la banquette centre et dans les couches XIX à XVI. Une seule molaire a été rapportée à l'espèce *P. lenki* dans notre matériel. Les dimensions des molaires sont assez importantes et se placent au niveau des populations évoluées de *Pliomys lenki* (Tableau 30).

		n	L	l
M1	Arago	251	3,05	1,19
	Laz <sup>1</sup>	12	3,17	-
	Moula	1	3,15	1,25
	Moula <sup>2</sup>	6	3,3	-
	Lezetxiki <sup>3</sup>	1	3,34	-
	Toureil <sup>4</sup>	90	3,12	1,21
	Vallonnet <sup>4</sup>	2	2,68	1,12

Tableau 30: Dimensions des M<sub>1</sub> de *Pliomys lenki* de la Caune de l'Arago et de la Baume Moula-Guercy. <sup>1</sup> : Abbassi, 1999 ; <sup>2</sup> : Desclaux & Defleur, 1997 ; <sup>3</sup> : Chaline, 1970 ; <sup>4</sup> : Paunescu, 2001.

#### *Pliomys boronensis* Abbassi, 1999

Ce taxon a été décrit sur le site du Lazaret par M. Abbassi, 1999.

*Pliomys boronensis* possède les caractéristiques propres au genre *Pliomys* (molaire radiculée, absence de ciment dans les angles rentrants), mais il se différencie de *Pliomys lenki* par la morphologie de la boucle antérieure de la M<sub>1</sub> qui est ovoïde et oblique, présentant une face interne arrondie et large, et une face externe aiguë et étroite formant le T6.

Deux tendances morphologiques ont été observées ; la première présente des M<sub>1</sub> avec des triangles isolés les uns des autres, la seconde (plus fréquemment rencontrée) montre une confluence entre certains triangles.

La morphologie de *Pliomys boronensis* l'apparente au *Pliomys episcopalis*, taxon disparaissant avant le Pléistocène moyen final. Abbassi considère que *P. boronensis* est une forme évoluée et endémique de *P. episcopalis*, caractérisée par une diminution de la taille des molaires et un raccourcissement de la boucle antérieure de la M<sub>1</sub>.

#### Matériel

-Lazaret : NR= 76 (*Planche III, 6*)

Ces molaires correspondent à la description donnée par Abbassi (1999). Les longueurs des M<sub>1</sub> ne sont pas très importantes et sont comparables aux données antérieures ( $\bar{x} = 2,31\text{mm}$ ).

**Genre *Arvicola* Lacépède, 1799***Arvicola* groupe *cantiana/terrestris**Arvicola* groupe *cantiana/sapidus**Arvicola* *sapidus* Miller, 1908 le Campagnol amphibie*Arvicola* *terrestris* Linné, 1758 le Rat taupier

Le genre *Arvicola* regroupe les plus grands campagnols existant en Europe, caractérisés par leur vaste distribution géographique. Ce genre, connu à partir du début du Pléistocène moyen (Toringien), est issu de la lignée mimomyenne par anagenèse (Hinton, 1926 ; Chaline, 1972 a ; Koenigswald & Kolfschoten, 1996). Les formes primitives (à partir du Toringien) se rapportent à *Arvicola cantiana* (Sutcliffe & Kowalski, 1976) ou *Arvicola mosbachensis* (Maul *et al.*, 2000). Pour Maul *et al.* (2000), il semble en effet plus approprié d'employer la dénomination *Arvicola mosbachensis* pour désigner les populations du Pléistocène moyen, et *Arvicola terrestris* pour celles du Pléistocène supérieur.

Les *Arvicola* sont connus sur une vaste zone allant de l'Espagne à la Russie (Kowalski, 2001). Ils possèdent un émail différencié de type *Mimomys* (l'émail des molaires inférieures est plus épais sur les bords postérieurs et plus fins sur les bords antérieurs des prismes dentaires). Les formes actuelles d'*Arvicola terrestris* montrent une différenciation de l'émail inverse, de type *Microtus*.

Les deux espèces actuelles sont *Arvicola sapidus* Miller, 1908 le campagnol amphibie, et *Arvicola terrestris* Linné, 1758, le rat taupier, apparaissant comme tels au Pléistocène supérieur (Kowalski, 2001).

Le genre *Arvicola* a fait l'objet d'études approfondies par différents auteurs européens en raison de son grand intérêt biostratigraphique pour le Quaternaire. Hinton (1926) met en évidence des variations de l'épaisseur de la bande d'émail des molaires, observation réitérée par plusieurs autres auteurs sur différents sites du Pléistocène moyen et supérieur en Europe.

Koenigswald (1973, 1980) reconnaît trois espèces d'après la microstructure de l'émail des molaires correspondant à des gradients chronologiques en Europe centrale :

- *Arvicola cantiana* : Pléistocène moyen
- *Arvicola cantiana / terrestris* : Transition Pléistocène moyen/supérieur
- *Arvicola terrestris* : Pléistocène supérieur

W.-D. Heinrich (1982, 1987, 1990) propose de quantifier cette tendance évolutive d'après les variations de longueur et de différenciation de l'épaisseur d'émail des molaires, par le calcul d'un indice « SDQ » (*Schmelzband-Differenzierung-Quotient*) (Heinrich, 1978). Selon cet auteur, une diminution graduelle de l'indice d'épaisseur d'émail d'*Arvicola* s'opère au cours du Quaternaire en Europe. Ainsi, une valeur de SDQ>100 correspondrait à *Arvicola cantiana*, tandis qu'un SDQ<100 caractériserait les populations d'*Arvicola terrestris*.

Les travaux de Röttger (1987) et Kratochvil (1980, 1981) ont néanmoins montré que l'interprétation du SDQ est complexe. L'étude de populations actuelles d'*Arvicola* d'Europe et du Moyen-Orient met en évidence des différences liées à des variations clinales (d'est en ouest), mais également altitudinales. Les variations de valeur du SDQ seraient liées à des variations chronologiques, mais aussi géographiques et écologiques.

E. Desclaux et M. Abbassi (Desclaux *et al.*, 2000) ont étudié les populations d'*Arvicola* de plusieurs gisements du sud-est de la France et de Ligurie (1996) et d'autres sites du sud-ouest et de l'est français (Abbassi *et al.*, 1998), datant du Pléistocène moyen et supérieur. Ils utilisent en plus du calcul de l'indice SDQ, des critères morphométriques et morphologiques leur permettant de distinguer deux formes se rapportant au genre *Arvicola* au Pléistocène moyen :

- *Arvicola* groupe *cantiana/terrestris* (petite taille, triangles T4 et T5 confluent)
- *Arvicola* groupe *cantiana/sapidus* (grande taille, triangles T4 et T5 alternes),

ainsi que deux autres formes du Pléistocène supérieur attribuées aux taxons actuels :

- *Arvicola sapidus*
- *Arvicola terrestris*

Plus récemment, Escudé *et al.* (2008 a, 2008 b) ont mené des analyses morphométriques basées sur la surface occlusale des M<sub>1</sub> de plusieurs populations d'*Arvicola* du Quaternaire en France et en Ligurie. Ces études mettent en évidence un seul groupe fossile homogène attribué à *Arvicola cantiana* au cours du Pléistocène moyen et supérieur. Ainsi, selon ces auteurs, les variations identifiées d'après les SDQ reflètent une variabilité intra-spécifique importante plutôt qu'une tendance particulière (chronologique, écologique ou géographique). La vaste distribution de ce taxon serait expliquée par sa grande plasticité phénotypique lui ayant permis de se répandre dans toute l'Europe en s'adaptant facilement

aux transformations environnementales. Cette hypothèse remet donc en cause l'utilisation de l'indice SDQ pour l'élaboration d'un cadre biostratigraphique.

Le calcul des SDQ n'a pas été entrepris dans cette étude, mais les différentes dénominations obtenues lors des études antérieures ont été conservées.

### Matériel

- Arago : NR=14 ( $\bar{x}=3,47$ )

Les *Arvicola* de la Caune de l'Arago sont attribués à *Arvicola* gr. *terrestris cantiana* (Paunescu, 2001).

- Lazaret : NR= 29 ( $\bar{x}=3,56$ )

Les *Arvicola* de la grotte du Lazaret sont attribués à *Arvicola* gr. *cantiana terrestris* et *Arvicola* gr. *cantiana sapidus* (Abbassi et Desclaux, 1996).

- Moula :NR= 17 ( $\bar{x}= 3,76$ ) (*Planche IV, 2*)

Les *Arvicola* des niveaux inférieurs se rapportent à *Arvicola* gr. *cantiana/terrestris* et *Arvicola* groupe *cantiana/sapidus* (Desclaux et Defleur, 1997 ; Abbassi *et al.*, 1998).

### **Genre *Chionomys* Miller, 1908**

*Chionomys nivalis* Martins, 1842 *Campagnol des neiges*.

Le genre *Chionomys* a longtemps été considéré comme un sous-genre au sein du genre *Microtus*. Il s'en distingue néanmoins par différents critères aussi bien biochimiques (Chaline & Graf, 1988 a), morphologiques (Nadachowski, 1990) que génétiques (Jaarola *et al.*, 2004).

*Chionomys* est issu de la lignée *Allophaiomys* et s'en séparerait dès le Biharien inférieur (Pléistocène inférieur) dans la région du Caucase (Nadachowski, 1991).

*Chionomys nivalis* apparaît et évolue en Europe et en Asie mineure au début du Pléistocène moyen (Terzea, 1972 ; Storch, 1975 ; Popov, 1989), tandis que les deux autres espèces

### III. Systématique

---

actuelles, *C. gud* et *C. roberti* se développent dans une zone couvrant le Caucase et le Proche-Orient.

Selon Nadachowski (1990), l'origine de *Chionomys nivalis* pourrait se trouver dans le Massif central ou les Alpes françaises.

Cette espèce apparaît en Europe occidentale sur les sites de Visogliano (Cattini *et al.*, 1991) et la Caune de l'Arago (Paunescu, 2004-2005), alors qu'elle n'est présente dans la péninsule ibérique qu'à partir du Pléistocène supérieur (Sesé & Sevilla, 1996).

- Description : arvicoliné à molaires hypsodontes dont les angles rentrants sont colmatés par du ciment. Les  $M_1$  sont formées d'un complexe postérieur à quatre triangles clos, et d'un cinquième communiquant avec le complexe antérieur. Celui-ci est constitué des triangles T6, T7 et d'une boucle antérieure à morphologie variable. Une confluence entre les triangles T4 et T5 est observée chez les spécimens archaïques. L'émail est plus épais sur les bords antérieurs des prismes dentaires, et interrompu sur les boucles antérieures et postérieures.

#### Matériel

-Arago : NR=3 : 3  $M_1$  (sol P).

Les angles A8/A9 sont très faiblement marqués. Le complexe antérieur est dissymétrique. L'angle A7 est plutôt profond. Cette morphologie est comparable aux observations de Paunescu (2000).



**Genre *Dicrostonyx* Gloger, 1841***Dicrostonyx torquatus* Pallas, 1778 Lemming à collier.

*Dicrostonyx torquatus* est originaire des zones arctiques d'Eurasie. Selon K. Kowalski (1995 a ; 2001), il serait issu de la lignée *Predicrostonyx-Dicrostonyx* dont les plus anciens représentants sont trouvés en Alaska à Cape Deceit, attribué à l'épisode paléomagnétique d'Olduvai (Guthrie & Matthews, 1971 ; Storer, 2003), ainsi qu'en Sibérie (Sher, 1992).

*Predicrostonyx* apparaît plus tard en Pologne à Zalesiaki 1A (Nadachowski, 1992) et en France aux Valerots et dans les terrasses de Grâce (Chaline, 1974 a ; Chaline *et al.*, 1985).

Les premiers *Dicrostonyx*, issus d'une seconde migration de cette lignée en Europe occidentale, sont ensuite identifiés à Kärlich E (Kolfshoten & Turner, 1996) et dans le site de Camp-de-Peyre (Delpech *et al.*, 1978 ; Marquet, 1989) qui peuvent être attribués aux stades isotopiques 14 ou 16.

*Dicrostonyx torquatus* est présent à la Caune de l'Arago dans les niveaux correspondant aux stades isotopiques 14 (sol K) et 12 (sols G, F, E, D). Sa présence dans ce site semble correspondre à l'extension maximale du taxon en Europe de l'Ouest à cette période. En effet, *Dicrostonyx torquatus* est absent de la péninsule ibérique et d'Italie, et il apparaît ainsi que les Pyrénées et les Alpes ont pu jouer le rôle de barrière naturelle, restreignant la dispersion de ce taxon au sud-ouest de la France (Hanquet & Desclaux, 2011).

On rencontre ensuite *Dicrostonyx torquatus* à plusieurs reprises au cours du Pléistocène moyen et supérieur, correspondant aux différentes vagues de migration de ce taxon (Marquet, 1989) des régions arctiques à l'ouest et sud-ouest de l'Europe. *Dicrostonyx torquatus* (nommé *Dicrostonyx gulielmi/torquatus* par Maul & Markova (2007) à cause de différents problèmes résultant de la distinction entre *D. gulielmi* et *D. torquatus*) est présent en Europe centrale et orientale au cours du Saalien (MIS 8 à 6), à Ariensdorf 1 et Rybinsk. Ces migrations semblent être liées à la dynamique climatique des périodes de glaciation entre la fin du complexe Cromérien et le Saalien.

**Description :** Arvicoliné à molaires arhyzodontes constituées d'un lobe postérieur, de sept triangles clos et d'une boucle antérieure courte avec T8 et T9 confluents. Les angles rentrants sont dépourvus de cément. La bande d'émail est interrompue sur la boucle antérieure, bilatéralement sur le lobe postérieur, et parfois sur le bord de certains angles sortants.

Matériel : Le matériel recueilli sur les différents sites étudiés est assez pauvre.

- Arago : 1 M<sub>1</sub>, boucle antérieure cassée. Sol G. (*Planche II, 4*)

- Moula : 1 M<sub>1</sub> (2,8/0,96) (*Planche IV, 1*)

#### **Genre *Myodes* Pallas, 1811**

*Myodes glareolus* Schreber, 1780 *Campagnol roussâtre*.

Le genre *Myodes* apparaît à la fin du Pliocène en Sibérie et en Europe de l'Est (Tesakov, 1996 ; Erbajeva & Alexeeva, 2000). Il est issu de la lignée mimomyenne (Chaline *et al.*, 1999). Ce genre est représenté dans les dépôts anciens de la fin du Villanyien et du début du Biharien par *Myodes kretzoi*.

D'après Kowalski (2001), les spécimens du Pléistocène inférieur et moyen européen attribués à *M. hintonianus* et *M. acrorhiza* doivent être synonymes de *M. glareolus*. L'évolution de cette espèce montre peu de variations morphologiques et métriques au cours du temps, des premiers représentants au taxon actuel.

Trois espèces de *Myodes* vivent actuellement en Europe : *M. glareolus* (vaste répartition européenne à l'exclusion d'une majeure partie de la péninsule ibérique), *M. rutilus* (Europe du nord) et *M. rufocanus* (Nord-est de l'Europe) (Aulagnier *et al.*, 2008). L'histoire évolutive de ces deux derniers taxons est peu connue (Tesakov, 1996). *M. rufonacus* est cité une fois en Europe de l'Est pendant le MIS 11 (Markova, 2007).

Description : Arvicoliné rhizodonte dont la M<sub>1</sub>, de petite taille, présente 5 triangles communiquant plus ou moins largement entre eux. Le T5 est ouvert sur le complexe antérieur dont la morphologie rappelle celle de *Pliomys*. Les synclinaux sont colmatés par un ciment abondant. La bande d'émail est relativement épaisse.

Matériel

- Arago : NR=5 : 4 M<sub>1</sub> et 1 mandibule de *Myodes glareolus* ont été identifiées dans le sol G de la Caune de l'Arago. Cette espèce est également représentée par deux individus dans les sols E et F (Paunescu, 2001).

- Moula (NR= 19) : 13 M<sub>1</sub>, 2 M<sup>1</sup>, 2 M<sub>2</sub>, 2 M<sub>3</sub>.

La morphologie des molaires est semblable à la population de l'Arago, mais elles sont de taille légèrement supérieure (Tableau 31).

		n	min	max	$\bar{x}$	ec.-type
Arago	L	5	2,156	2,4	2,245	0,115996552
	l	5	0,8	1,1	0,937	0,11806887
Moula	L	11	2,14	2,61	2,341	0,133750106
	l	11	0,89	1,08	0,979	0,066701506

Tableau 31: Dimensions des M<sub>1</sub> de *Myodes glareolus* de la Caune de l'Arago et de la Baume Moula-Guercy.

## Famille Muridae Illiger, 1811

*Sous-famille Murinae Illiger, 1811*

### **Genre *Apodemus* Kaup, 1859**

*Apodemus sylvaticus* Linné, 1758 *Mulot sylvestre*.

La systématique et l'histoire phylogénétique du genre *Apodemus* ont été largement étudiées (Pasquier, 1974 ; Michaux *et al.*, 1997 ; Michaux J.R. *et al.*, 2002). Les plus anciens *Apodemus* sont connus dès le Vallésien (Miocène récent), sur le site de Buzhor en Moldavie mais l'origine du genre reste discutée (Martin Suárez & Mein, 1998 ; Michaux *et al.*, 1997).

Le genre *Apodemus* apparaît en France à Montoussé 5 (Clot *et al.*, 1976). *Apodemus sylvaticus* est représenté au biharien sur des sites comme Mas Rambault-1, la Colombière, Saint-Estève-Janson (Chaline, 1972 a). Il est ensuite très fréquemment rencontré dans les gisements du Pléistocène moyen et supérieur français, mais également dans toute l'Europe, à l'exclusion de la Scandinavie (Kowalski, 2001).

*Apodemus sylvaticus* appartient au sous genre *Sylvaemus* qui regroupe l'ensemble des espèces européennes, auquel se rapporte également le mulot à collier *Apodemus flavicollis*. La distinction entre ces deux taxons (aussi bien sur les caractères externes que crâniens) est relativement délicate et a fait l'objet de nombreux travaux utilisant la morphométrie, la biochimie ou la génétique. (p. ex. Pasquier, 1974 ; Michaux & Pasquier, 1974 ; Tegelström & Jaarola, 1989 ; Reutter *et al.*, 1999 ; Michaux *et al.*, 2001 ; Reutter *et al.*, 2003 ; Barčiová & Macholán, 2009).

Si la différenciation entre les deux espèces est aisée sur les animaux actuels grâce à ces différentes méthodes, leur application s'avère difficile sur le matériel fossile, qu'il s'agisse des données génétiques, moléculaires (Tougard & Renvoisé, 2008), ou encore de critères nécessitant une conservation totale des éléments crâniens (majoritairement fragmentés en contexte fossile par divers processus taphonomiques) (Denys, 1985).

Ainsi, pour les individus issus de sites préhistoriques, les critères choisis pour différencier les deux taxons se basent principalement sur la morphologie et la morphométrie de certaines dents :

Caractères différenciant *A. sylvaticus* et *A. flavicollis* :

*A. sylvaticus* de plus petite taille ; t4 et t7 unis sur la M<sup>1</sup> et le t9 bien développé sur la M<sup>2</sup> ; rapport L/l M<sup>2</sup> et M<sub>2</sub> plus important chez *A. flavicollis* (Pasquier, 1974 ; Michaux & Pasquier, 1974 ; Abbassi, 1999).

Description : muridé à molaires tuberculées.

### Matériel

-Arago : NR=123. Les populations des ensembles I et III ont été étudiées par Paunescu (2001), à travers différentes méthodes morphométriques. Celles-ci ont montré qu'elles appartenaient à l'espèce *A. sylvaticus*.

-Lazaret : NR= 1284. L'analyse morphométrique menée par Abbassi (1999) met en évidence l'appartenance des populations de la grotte du Lazaret à l'espèce *A. sylvaticus*. Cette étude met également en évidence que les populations du Pléistocène moyen sont attribuées à cette espèce, alors que celles du Pléistocène supérieur se rapportent à *A. flavicollis*. Cela a également été observé par Pasquier (1974).

-Moula : NR=121. (*Planche IV, 6*)

Les individus du genre *Apodemus* dans la grotte Moula-Guercy sont attribués à *A. sylvaticus* (Desclaux & Defleur, 1997).

-Maltravieso : NR=24. (*Planche V, 8*)

Les molaires se rapportant au genre *Apodemus* dans la grotte de Maltravieso (Sala de los Huesos) ont été attribuées à *A. sylvaticus*. La taille des dents et la morphologie sont comparables au matériel de la grotte du Lazaret.

D'après les différents critères de distinctions proposés, il apparait que les quatre populations fossiles étudiées se rapportent à *A. sylvaticus* (Tableau 32).

			n	min	max	$\bar{x}$	ec.-type	
M <sub>1</sub>	Arago	L	66	1,56	2,01	1,79	0,09104	
		l	66	0,94	1,17	1,06	0,05437	
	Lazaret	L	160	1,33	2,02	1,89	0,09734	
		l	160	0,9	1,27	1,14	0,05594	
	Moula	L	51	1,54	1,97	1,80	0,08664	
		l	51	0,9	1,25	1,11	0,05631	
	Maltravieso	L	10	1,78	1,99	1,87	0,0668	
		l	10	1,04	1,23	1,12	0,05174	
	M <sub>2</sub>	Arago	L	9	1,18	1,31	1,24	0,04455
			l	9	1,04	1,20	1,11	0,05233
Lazaret		L	51	1,14	1,39	1,27	0,06052	
		l		1,05	1,29	1,15	0,04972	
Moula		L	19	1,19	1,41	1,28	0,05738	
		l	19	1,03	1,26	1,15	0,05329	
Maltravieso		L	4	1,21	1,25	1,23	0,01708	
		l	4	1,05	1,20	1,11	0,06292	
M <sup>1</sup>		Arago	L	18	1,68	2,01	1,88	0,09078
			l	18	1,16	1,37	1,26	0,05732
	Lazaret	L	109	1,66	2,33	2,01	0,10227	
		l	109	1,029	1,48	1,32	0,0709	
	Moula	L	36	1,61	2,22	1,95	0,11768	
		l	36	1,04	1,40	1,29	0,08009	
	Maltravieso	L	6	1,54	2,16	1,91	0,21936	
		l	6	1,17	1,42	1,28	0,08998	
	M <sup>2</sup>	Arago	L	2	1,39	1,47	1,43	-
			l	2	1,15	1,22	1,19	-
Lazaret		L	20	1,21	1,50	1,33	0,06979	
		l	20	1,21	1,44	1,31	0,05959	
Moula		L	6	1,18	1,34	1,28	0,06285	
		l	6	1,13	1,25	1,20	0,04561	
Maltravieso		L	3	1,2	1,33	1,26	0,06506	
		l	3	1,2	1,30	1,25	0,05033	

Tableau 32 : Mesures des rangées dentaires inférieures et supérieures d'*Apodemus sylvaticus* de la Caune de l'Arago, de la grotte du Lazaret, de la Baume Moula-Guercy et de la grotte de Maltravieso (Sala de los Huesos).

## SOUS-ORDRE HYSTRICOMORPHA BRANDT, 1855

## Famille Hystricidae Fischer, 1817

**Genre *Hystrix* Linné, 1758***Hystrix (A.) cf. brachyura vinogradovi*

Les plus anciens Porc-épic d'Europe sont connus au Vallésien (MN 10) en Hongrie et au début du Turonien (MN 11) en Espagne, avec la forme de petite taille *Hystrix parvae* Kretzoi, 1951 (van Weers & Montoya, 1996) ; *H. primigenia*, de plus grandes dimensions, apparaît ensuite (MN 11/12).

Une espèce de taille similaire, *Hystrix refossa* Gervais, 1859, est connue à partir du début du Villanien (MN 16). On la trouve sur de nombreux sites entre le Pliocène récent et le Pléistocène supérieur tels que Saint-Vallier, Pirro Nord, Venta Micena, Ostramos (van Weers, 1994), Sierra de Quibas (Montoya *et al.*, 2001), Tegelen (van den Hoek Ostende & de Vos, 2006), TD 3-4 (Cuenca-Bescós *et al.*, 2001).

D'après la révision taxonomique du genre *Hystrix* effectuée par van Weers (1994 ; 2005) et Baryshnikov (2003), deux espèces sont présentes pendant le Pléistocène en Europe : *Hystrix (Hystrix) refossa* et *Hystrix (Acanthion) brachyura vinogradovi*.

Matériel

-Arago : Une unique molaire a été recueillie, M<sub>1</sub> ou M<sub>2</sub>.

La rareté des restes de Porc-épic rend l'attribution spécifique délicate, a fortiori quand il s'agit de dents, en raison de la variabilité de leur surface occlusale et du peu de différences qu'elles présentent entre les formes anciennes et actuelles (van Weers, 2005).

Cependant, si l'on compare les dimensions des molaires de l'Arago à d'autres sites, on observe que celles-ci entrent dans le spectre de variabilité de *H. vinogradovi* et sont plus petites que *H. refossa* (Tableau 33).

Etant donné le faible nombre de restes, nous attribuons avec prudence le porc-épic de la Caune de l'Arago à *H. (A.) cf. brachyura vinogradovi* et non plus à *H. cf. cristata* comme cela avait été fait par Desclaux (1992 a) et Paunescu (2001).

		L	I
M <sub>1</sub>	Arago	7,69	6,1
	Arago <sup>1</sup>	6,9	6,36
	Arago <sup>1</sup>	7,98	6,76
	<i>H. cristata</i> <sup>2</sup>	8,35	-
	<i>H. cristata</i> <sup>(3)</sup>	8,2	-
	<i>H. vinogradovi</i> <sup>4</sup>	7,32	6,02
	<i>H. vinogradovi</i> <sup>5</sup>	7,325	-
	<i>H. cristata</i> <sup>6</sup>	8,05	7,4

Tableau 33: Dimensions de la M<sub>1</sub> de *H. (A.) vinogradovi* de la Caune de l'Arago. 1 : Paunescu, 2001 ; 2 : Niethammer & Krapp, 1982 ; 3 : Tchernov, 1975 ; 4 : Cuenca-Bescós *et al.*, 1999 a ; 5 : Jánossy, 1964 ; 6 : Bernoussy, 1997.

## CONCLUSIONS

A la Caune de l'Arago, dans les ensembles I, II et III, la présence des taxons de rongeurs tels que *M. marmota primigenia*, *Spermophilus major*, *E. quercinus helleri*, *Dicrostonyx torquatus*, *A. bursae correzensis*, *M. (I.) mediterraneus*, *M. gregalis martelensis*, *Arvicola gr. cantiana terrestris*, *Microtus (Pallasiinus) gr. oeconomus/malei*, *M. (T.) vaufreyi tautavelensis* et *H. (A.) vinogradovi*, permet de les replacer au sein du Pléistocène moyen. Certaines de ces espèces présentent des caractères archaïques suggérant une période relativement ancienne. Certains de ces taxons apparaissent pour la première fois en Europe occidentale, dans ce gisement (Hanquet & Desclaux, 2011) : *M. (S.) gregalis*, *Spermophilus major*, *M. gr. oeconomus*, *C. nivalis*, et *Dicrostonyx torquatus*.

Les associations de micromammifères déterminés confirment l'attribution aux stades isotopiques 14, 13 et 12 de la chronologie marine des ensembles I, II et III (Lumley *et al.*, 1984). Les datations obtenues sur la séquence (Falguères *et al.*, 2004) sont en accord avec ces résultats.

Dans la grotte du Lazaret, les micromammifères des unités archéostratigraphiques UA 26 et UA 27, appartenant au complexe CII, sont caractéristiques d'associations fauniques de la fin du Pléistocène moyen, avec notamment la présence d'*Eliomys quercinus helleri*, des morphotypes *Arvicola gr. cantiana terrestris/ Arvicola gr. cantiana sapidus*. *Pliomys boronensis*, taxon endémique, et forme évoluée de *Pliomys episcopalus* (disparaissant au cours



du Pléistocène moyen), suggère également une attribution à cette période. Ces données concordent avec les datations obtenues sur le complexe CII (Michel, 1995 ; Michel *et al.*, 2009).

Les niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy contiennent des associations d'espèces de micromammifères attribuées au Pléistocène moyen final, notamment *M. (I.) brecciensis*, *Pliomys lenki*, *Allocricetus bursae* et *Arvicola* groupe *cantiana/terrestris* - *Arvicola* groupe *cantiana/sapidus*.

Dans la Sala de los Huesos, de la grotte de Maltravieso, l'assemblage de micromammifères se compose de *E. quercinus*, *A. sylvaticus*, *M. (I.) brecciensis*, *A. bursae correzensis* et *M. (T.) cf. duodecimcostatus*. *M. (I.) brecciensis* et *A. bursae correzensis* indiquent un âge Pléistocène moyen, tandis *M. (T.) cf. duodecimcostatus* suggère le début du Pléistocène supérieur. En effet, cette espèce n'apparaît dans la péninsule ibérique qu'à partir de cette époque.

Ces quatre gisements présentent donc des associations fauniques qui se rapportent à plusieurs phases du Pléistocène moyen. La grotte du Lazaret, les niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et la Sala de los Huesos de Maltravieso se rattachent plus particulièrement à la partie finale du Pléistocène moyen (MIS 6).

Les listes fauniques de micromammifères obtenues pour chaque site, sont données dans les tableaux suivants :

	Ensemble III			Ensemble II			Ensemble I						Total	
	Ar D	Ar E	Ar F	Ar G	Ar H	Ar I	Ar J	Ar K	Ar L	Ar M	Ar N	Ar O		Ar P
<b>Erinaceomorpha</b>														
<i>Erinaceus davidi</i>		1	2	4	1		1							9
<b>Soricomorpha</b>														
<i>Talpa europaea</i>	1	1	2	3	6	1	3	1						18
<i>Sorex cf. araneus</i>			2											2
<i>Sorex minutus</i>			1											1
<i>Crocidura sp.</i>			2		7	1	1							11
<b>Chiroptera</b>														0
<i>Miniopterus schreibersi</i>	1	1			1									3
<i>cf. Eptesicus nilssonii</i>							1							1
<i>cf. Nyctalus leisleri</i>					1									1
<i>Myotis myotis</i>	2		1	2	3	1	5	1						15
<i>Myotis bechsteini</i>				1										1
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	1	1		4	3	1	3							13
<i>Pipistrellus cf. nathusii</i>				1	1		1							3
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1	1												2
<i>Rhinolophus euryale-mehelyi</i>	1	1	1	1	1	1	2	1						9
<i>Rhinolophus euryale</i>	1													1
<b>Rodentia</b>														0
<i>Sciurus cf. vulgaris</i>	1	1	2	3	1									8
<i>Marmota marmota primigenia</i>	1	6	1	3	1	1	1					2	2	21
<i>Spermophilus cf. major</i>	11	31	35	35	2	1	7	5	2	3	4	6	9	151
<i>Eliomys quercinus</i>	3	5	11	96	19	3	7	2	1	2	1		3	153
<i>Glis glis</i>						2								2
<i>Castor fiber</i>	2	1		10	5	1	7	3	1	1				31
<i>Arvicola gr. cantiana-terrestris</i>	2	2	1	15	2	2	2	3	5	2	3	8	6	53
<i>Chionomys nivalis</i>	3		2		1					4		1	2	13
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	3	3	4	6				2						18
<i>Microtus agrestis/arvalis</i>	25	28	71	104	37	7	30	15	10	17	9	17	35	405
<i>Microtus gr. malei/oeconomus</i>		1	1		4	1	7	6	9	18	14	41	21	123
<i>Microtus (Stenocranius) gregalis</i>	93	141	213	150	69	13	84	99	106	186	189	420	253	2016
<i>Microtus (L.) breccianensis med.</i>	39	32	38	213	190	8	55	7	3	8	3	8	58	662
<i>Microtus (Terricola) vauffreyi</i>	73	133	220	319	38	6	15	7	10	10	10	23	47	911
<i>Pliomys lenki</i>	32	83	192	353	81	14	59	43	39	63	84	177	127	1347
<i>Myodes glareolus</i>		1	1	4										6
<i>Alloicetes bursae corzezensis</i>	23	39	59	219	63	9	30	20	22	22	20	30	39	595
<i>Apodemus sylvaticus</i>	29	16	21	168	62	7	23	7	12	2	6	6	13	372
<i>Hystrix (A.) vinogradovi</i>	3				1									4

Tableau 34 : Liste faunique des taxons de micromammifères de la Caune de l'Arago (NMI) (les données des travaux antérieurs sont incluses)

			UA 26		UA 27	
			NR	NMI	NR	NMI
<b>Soricomorpha</b>	<i>Talpidae</i>	<i>Talpa sp.</i>	39	14	70	15
	<i>Soricidae</i>	<i>C. russula/leucodon</i>	2	2	3	2
		<i>Sorex araneus/coronatus</i>	24	9	12	6
		<i>Sorex minutus</i>	18	12	10	5
<b>Chiroptera</b>	<i>Vespertilionidae</i>	<i>R. ferumequinum</i>	1	1	-	-
		<i>Myotis cf. nattereri</i>	-		3	1
		<i>Myotis myotis/blythi</i>	3	2	1	1
		<i>Myotis myotis</i>	4	3	1	1
<b>Rodentia</b>	<i>Gliridae</i>	<i>Eliomys quercinus</i>	58	10	99	12
		<i>Glis glis</i>	18	7	47	10
		<i>M. avellanarius</i>	-	-	1	1
	<i>Arvicolinae</i>	<i>M. agrestis/arvalis</i>	476	218	986	496
		<i>Arvicola</i>	37	20	103	48
		<i>M. (T.) multiplex</i>	19	9	82	41
		<i>Pliomys boronensis</i>	68	31	121	55
		<i>Microtus (I.) brecciensis</i>	1	1	-	-
	<i>Muridae</i>	<i>Apodemus sylvaticus</i>	405	129	986	298

Tableau 35 : Liste faunique des micromammifères des unités archéostratigraphiques UA 26 et UA 27 de la grotte du Lazaret (NR, NMI).

			Maltravieso	
			NR	NMI
<b>Soricomorpha</b>	<i>Soricidae</i>	<i>Crocidura russula/leucodon</i>	3	1
		<i>Talpa europaea</i>	3	1
<b>Chiroptera</b>	<i>Rhinolophidae</i>	<i>Rhinolophus euryale/mehelyi</i>	4	1
		<i>R. mehelyi</i>	3	2
		<i>R. ferrumequinum</i>	4	3
	<i>Miniopteridae</i>	<i>Miniopterus schreibersii</i>	1	1
	<i>Vespertilionidae</i>	<i>Myotis cf. myotis</i>	21	4
		<i>Myotis myotis/blithii</i>	19	4
<i>Myotis cf. bechsteini</i>		1	1	
<b>Rodentia</b>	<i>Gliridae</i>	<i>E. quercinus</i>	3	1
	<i>Cricetidae</i>	<i>A. bursae</i>	8	5
		<i>M. (I.) brecciensis</i>	17	10
		<i>Terricola</i>	15	8
	<i>Muridae</i>	<i>A. sylvaticus</i>	24	11

Tableau 36 : Liste faunique des micromammifères de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso (NR, NMI).

			Moula XVI/XVII	
			NR	NMI
<b>Erinaceomorpha</b>	<i>Erinaceidae</i>	<i>Erinaceus</i>	1	1
<b>Soricomorpha</b>	<i>Soricidae</i>	<i>Sorex araneus/coronatus</i>	23	11
		<i>Crocidura rusula/leucodon</i>	11	5
	<i>Talpidae</i>	<i>Talpa europaea</i>	72	12
<b>Chiroptera</b>	<i>Rhinolophidae</i>	<i>R. euryale</i>	4	3
		<i>R. ferrumequinum</i>	23	7
	<i>Miniopteridae</i>	<i>Miniopterus schreibersii</i>	6	3
	<i>Vespertilionidae</i>	<i>Barbastella</i>	1	1
		<i>Nyctalus</i>	1	1
		<i>P. pipistrellus</i>	1	1
		<i>M. myotis</i>	23	8
		<i>M. blythi</i>	2	1
<i>M. nattereri</i>	1	1		
<b>Rodentia</b>	<i>Gliridae</i>	<i>E. quercinus</i>	9	4
		<i>Glis glis</i>	6	4
	<i>Sciuridae</i>	<i>Citellus</i>	2	2
	<i>Dipodidae</i>	<i>S. cf. betulina</i>	3	3
	<i>Cricetidae</i>	<i>A. bursae</i>	12	5
	<i>Arvicolinae</i>	<i>Dicrostonyx torquatus</i>	1	1
		<i>M. (I.) brecciensis</i>	1	1
		<i>M. gregalis</i>	62	38
		<i>M. malei/oeconomus</i>	2	2
		<i>M. arvalis/agrestis</i>	77	49
		<i>M. (T.) cf. duodecimcostatus</i>	35	21
		<i>Arvicola</i>	14	8
	<i>Myodes glareolus</i>	15	9	
<i>Muridae</i>	<i>A. sylvaticus</i>	104	29	

Tableau 37 : Liste faunique des micromammifères des niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy (NR, NMI).

---

## IV. TAPHONOMIE



---

## IV. TAPHONOMIE

### 1) A PROPOS DE TAPHONOMIE

#### 1.1 Introduction

L'interprétation d'un assemblage osseux fossile, et particulièrement en termes de paléoenvironnements et de paléoclimats, implique la compréhension préalable des processus ayant permis l'incorporation des communautés vivantes au registre sédimentaire. Les biais d'accumulation et de représentativité de la biocénose doivent être pris en compte. En effet, il a été démontré que les faunes fossiles de grands et de petits mammifères ne sont pas le reflet exact des faunes originales (Kolfshoten, 1995), de nombreux biais étant susceptibles d'avoir faussé l'image du spectre faunique initial.

Le passage de la biosphère à la lithosphère induit généralement de nombreuses pertes et modifications au sein de la communauté d'origine. L'intervention anthropique, l'action des carnivores ou d'autres prédateurs, la conservation différentielle, les effets de l'exposition aux conditions climatiques (weathering), le piétinement, les attaques chimiques des sols, le transport, la diagénèse, les remaniements de couches, etc. (Voorhies, 1969; Behrensmeyer, 1975 ; Behrensmeyer & Hill, 1980; Lyman, 1984 ; Denys, 1985; Andrews, 1990), sont autant de facteurs susceptibles d'intervenir entre la mort de l'animal et sa découverte en contexte archéologique. En résulte alors une perte importante d'informations sur la structure et la composition de l'assemblage faunique initial, et par extension, sur les conditions paléoenvironnementales et paléoclimatiques. Ces biais doivent donc être palliés en tentant de reconstituer l'histoire taphonomique des ossements fossiles.

La taphonomie, discipline ainsi définie par I.A. Efremov (1940), signifie littéralement « lois de l'enfouissement ». Elle a pour but d'étudier les différentes phases et processus ayant concouru à la préservation et la mise en place des assemblages fossiles, pré- et post-enfouissement (Behrensmeyer & Kidwell, 1985) (Figure 29).

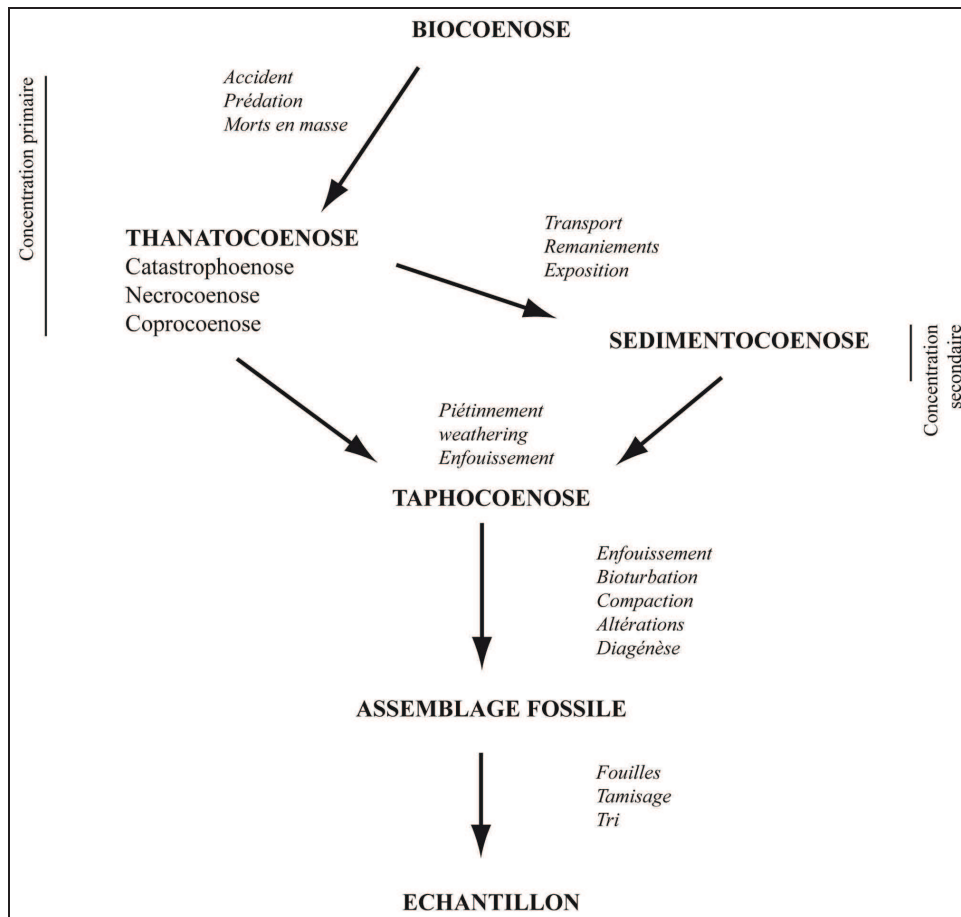


Figure 29 : Résumé des différents processus taphonomiques pouvant intervenir lors de la formation d'un assemblage fossile, de la communauté vivante à l'échantillon fossile récolté (d'après Denys, 1985 ; Andrews, 1990)

Le questionnement sur l'origine des fossiles, leur relation avec le monde du vivant, leurs conditions d'accumulation et de préservation, ainsi que la qualité de la restitution des données paléobiologiques, se pose parallèlement au développement de la paléontologie et de la géologie. D'illustres précurseurs, tels De Vinci, Cuvier ou D'Orbigny, et d'autres moins connus, énoncent déjà, avant Efremov, les problématiques de la taphonomie (Cadée, 1991).

Ce champ d'étude va largement se développer à partir des années 1960, pour s'établir progressivement en discipline scientifique à part entière (Olson, in Behrensmeyer & Hill, 1980). La taphonomie est tout d'abord appliquée à l'étude des mammifères terrestres et des invertébrés marins, mais elle s'étend également à celle des restes végétaux. L'emploi du terme « taphonomie » pour l'étude de l'industrie lithique ou d'autres matériaux archéologiques est par contre inappropriée (Lyman, 2010).

Les études taphonomiques menées sur les ossements de micromammifères se sont développées avec les travaux de Dodson & Wexlar (1979), Andrews & Nesbit-Evans (1983), Denys (1985, 1986), Denys *et al.* (1987) et Andrews (1990), sur des assemblages actuels et



fossiles. Ceux-ci ont permis d'élaborer une méthodologie rigoureuse appliquée aux micromammifères, dans le but de mieux comprendre et de mieux connaître les mécanismes de concentration des éléments anatomiques de microvertébrés en contexte archéologique.

De la même manière que pour les grands mammifères, il convient d'évaluer les différents biais taphonomiques pouvant fausser les reconstitutions paléoenvironnementales et l'image de l'évolution des communautés de micromammifères. Un remaniement des ossements dans les sédiments peut, par exemple, mener à un mélange d'assemblages provenant de différentes couches, et ainsi accroître la paléobiodiversité ; a contrario, divers biais comme la prédation ou les phénomènes post-enfouissement, peuvent induire une réduction importante de la diversité initiale (Denys, 1997 ; Andrews, 2006) (Figure 29).

L'identification des biais taphonomiques doit permettre d'évaluer l'homogénéité et la qualité d'un site, détecter les éventuels mélanges et vérifier la contemporanéité avec les restes archéologiques (Denys *et al.*, 1997).

Les analyses taphonomiques sont indispensables à toute étude de faune en contexte archéologique ou paléontologique, puisqu'elles mettent en évidence les facteurs biaisant la représentativité des assemblages et les reconstitutions paléoenvironnementales, mais également les interprétations biochronologiques et stratigraphiques.

## 1.2 Champs d'étude de la taphonomie

La taphonomie fait appel à des méthodes pluridisciplinaires dans le but de comprendre les différents processus de dépôt et de préservation des ossements : les causes de la mort (attrition, mort catastrophique, prédation), le transport et autres déplacements post-dépositionnels (Voories, 1969 ; Behrensmeyer, 1975), l'exposition aux conditions climatiques ou *weathering* (Behrensmeyer, 1978), les mécanismes d'enfouissement, les actions biochimiques et/ou mécaniques post-enfouissement, la diagénèse (Dauphin *et al.*, 1988; Fernández Jalvo *et al.*, 2002), le remaniement secondaire du dépôt.

Si chaque phase peut être caractérisée par des types d'altérations particulières, la combinaison de différents agents taphonomiques peut causer, au final, des modifications similaires de l'os. C'est le concept d'"équifinalité" (Lyman, 1994). Les agents taphonomiques varient, au niveau d'une communauté, d'un squelette, d'un os, et peuvent s'associer, se réitérer à multiples reprises ou ne pas se produire, avant et après l'enfouissement.

### 1.3 Expérimentation

L'application des méthodes d'investigation taphonomiques, comme pour la paléontologie, implique la référence constante au registre actuel et par conséquent, à l'expérimentation (Andrews, 1995 ; Denys, 2002 ; Kowalewski & Labarbera, 2004).

Afin de caractériser les altérations produites par différents types d'agents, les matériaux sont exposés et traités en conditions expérimentales. Divers processus taphonomiques ont été recréés sur du matériel actuel, quelques exemples sont cités : exposition des os en plein-air (Behrensmeyer, 1978 ; Andrews, 1990 ; Tappen, 1994) *attaque* de champignons et d'invertébrés (Fernández-Jalvo *et al.*, 2002), abrasion, transport (Voorhies, 1969 ; Behrensmeyer, 1975 ; Korth, 1979 ; Coard, 1999), dispersion des ossements, piétinement (Courtin & Villa, 1982 ; Fiorillo, 1989 ; Behrensmeyer *et al.*, 1986 ; Olsen & Shipman, 1988 ; Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2009), brûlage (Shipman *et al.*, 1984 ; Gilchrist *et al.*, 1986 ; Buikstra *et al.*, 1989 ; Stiner *et al.*, 1995 ; Costamagno, 1999 ; Théry-Parisot, 2002 ; Lebon *et al.*, 2008), digestion et action des prédateurs (Sutcliffe, 1970 ; Dodson & Wexlar, 1979 ; Denys *et al.*, 1995 b ; Laudet & Selva, 2004), enfouissement, corrosion des sols, bioturbation (Jewell, 1963 ; Behrensmeyer, 1978 ; Armour-Chelu & Andrews, 1994 ; Lawson *et al.*, 2000 ; Andrews & Whybrow, 2005), diagénèse (Dauphin & Denys, 1988 ; Dauphin & Williams, 2004). La durée nécessaire pour reproduire les conditions de détérioration des ossements est souvent très longue, et certaines études peuvent être menées sur plusieurs dizaines d'années. Les démarches expérimentales sont indispensables pour améliorer la connaissance des processus taphonomiques et appréhender les problèmes d'équifinalité. Il ne faut cependant pas oublier les limites de l'application de l'actualisme aux fossiles, et tenir compte du fait qu'il manque, encore aujourd'hui, de nombreux référentiels notamment en matière de prédateurs (Denys, 2011).

## 2) TAPHONOMIE DES MICROMAMMIFERES

### 2.1 Introduction

Les micromammifères sont connus pour être de bons marqueurs biochronologiques et de bons indicateurs paléoécologiques (Chaline, 1972 a). De par leur abondance et leur vaste répartition, les micromammifères (et particulièrement les rongeurs) peuvent être découverts en quantités importantes dans les sites archéologiques ou paléontologiques. Toutefois, afin que les assemblages fauniques soient correctement interprétés, les conditions de leur accumulation dans un gisement doivent être identifiées.

La densité de concentration d'un assemblage de micromammifères est principalement liée à deux types de mécanismes (Denys, 1985) : les processus de concentration primaire et/ou secondaire, qui vont regrouper les ossements de micromammifères, et les processus d'altération, qui vont biaiser l'assemblage faunique. Le type de gisement joue également un rôle important. En effet, les concentrations d'ossements sont généralement plus importantes en grotte que sur un site de plein-air (Denys, 1997).

#### *Mécanismes de concentration*

Différents mécanismes de concentration des micromammifères ont été mis en évidence : catastrophocœnose (lié à des événements catastrophiques), coprocœnose (lié aux prédateurs), nécrocœnose (impliquant la mort naturelle de l'animal), et sédimentocœnose (lié au transport des éléments) (Mellet, 1974 ; Stahl, 1982 ; Denys, 1985) (Figure 29).

Pour les micromammifères, il a été montré que la principale cause d'accumulation des ossements en grotte et en plein-air était les coprocœnoses de rapaces généralement nocturnes, ou de petits carnivores (Chaline et Mein, 1979 ; Denys, 1985 ; Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews 1992 ; Desclaux, 1992 a ; Denys *et al.*, 1995 a ; Fernández-Jalvo, 1996 ; Denys *et al.*, 1997 ; Sanchez *et al.*, 1997 ; Barroso Ruiz *et al.*, 2003 ; Desclaux *et al.*, 2011) (Figure 30). Ces prédateurs ingèrent les proies et rejettent ce qui n'est pas digéré (poils et ossements), sous forme de pelote chez les rapaces et dans les déjections chez les carnivores.



Figure 30 : Hibou Moyen-duc (*Asio otus*) attaquant sa proie (© Dietmar Nill / naturepl.com)

Néanmoins, la prédation des micromammifères peut être, dans quelques cas avérés, liée à l'homme. Le site d'Olduvai en Tanzanie (1,76 Ma) a par exemple livré des restes de hérisson présentant des stries de découpe, distinctes des stries non anthropiques liées au *trampling* (Fernández-Jalvo *et al.*, 1999). Il s'agit d'un des rares exemples d'exploitation de micromammifères pour une période si ancienne. D'autres cas de consommation sont avérés plus tardivement en Afrique du Sud (Henshilwood, 1997) ou en Argentine (Fernández *et al.*, 2011), présentant des ossements brûlés, porteurs ou non de stries de découpe. L'exploitation d'animaux de plus grande taille, comme les léporidés ou les marmottes, est plus courante, principalement à partir du Paléolithique supérieur (p. ex. Patou, 1987 ; Yellen, 1991 ; Hockett, 1991 ; Hockett & Bicho, 2000 ; El Guennouni, 2001 ; Cochard, 2004 ; Yravedra Sainz De Los Terreros, 2008 ; Blasco & Fernández Peris, 2011).

Bien que les micromammifères puissent constituer une ressource alimentaire intéressante pour les hommes préhistoriques, et que des exemples ethnographiques appuient cette hypothèse (Stahl, 1982 ; Landt, 2007 ; Reinhard *et al.*, 2007), les éléments permettant d'identifier leur consommation sont particulièrement rares. En effet, la taille de ces proies ne nécessite généralement pas d'outils pour la découpe ou la désarticulation des squelettes, et les animaux peuvent être ingérés entiers, ne laissant ainsi pas de marques diagnostiques sur les ossements. De plus, l'action des sucs gastriques humains lors de la digestion est très destructive, encore plus que chez les carnivores, produisant une perte importante d'éléments

osseux et dentaires et des altérations de surfaces extrêmes (Andrews, 1990 ; Crandall & Stahl, 1995). Des ossements de micromammifères sont susceptibles d'être retrouvés dans des coprolithes humains (Sobolik, 1993 ; Reinhard *et al.*, 2007), mais ceux-ci demeurent extrêmement rares en contexte fossile. Les stigmates de mastication et les stries apparaissent néanmoins être les plus pertinents pour identifier clairement l'action anthropique (Fernández-Jalvo *et al.*, 1999 ; Landt, 2004 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 2011).

#### *Mécanismes d'altérations*

Les processus d'altération sont nombreux et peuvent intervenir avant et après l'enfouissement. Comme il a été dit précédemment, la prédation est l'un des principaux facteurs de l'accumulation de micromammifères. Le choix des proies, le mode d'ingestion et la digestion sont des processus qui vont biaiser la représentativité des assemblages. Le transport (hydrique, déflation), le *weathering* (ou intempérisation), le *trampling* (ou piétinement) et les remaniements secondaires peuvent aussi intervenir et agir sur les pelotes de rejection ou déjections (Dodson, 1973 ; Andrews, 1990). La conservation différentielle joue également un rôle important : elle peut être induite par le mode d'ingestion et l'intensité de la digestion (Denys *et al.*, 1997), mais elle est surtout liée à la structure et à la robustesse de l'os (Denys, 1985). La sédimentation, la nature du sol (acide ou très alcalin) et son compactage (Andrews, 1990 ; Smoke & Stahl, 2004), la présence de racines ou de champignons (Denys, 2002 ; Fernández-Jalvo *et al.*, 2002), la diagenèse (Dauphin *et al.*, 1988) vont également modifier la structure des assemblages fossiles, notamment au niveau de la composition organique et minérale. Enfin, des biais supplémentaires peuvent apparaître lors de la collecte du matériel, au moment de la fouille, du tamisage ou du tri des sédiments.

La prédation étant l'une des principales causes de concentration de micromammifères, la taphonomie de ce groupe a donc, entre autre, pour but d'identifier et de décrire les processus de leur accumulation par des prédateurs et des effets résultants.

## 2.2 Méthodologie

L'application de la taphonomie aux fossiles de micromammifères requiert une méthodologie appropriée à ces petits ossements. La compréhension de leurs conditions d'accumulation et des biais qui en résultent, nécessite la prise en compte des problèmes inhérents à ce groupe de mammifères de généralement moins de 20 kg. Les méthodes de récupération des éléments osseux impliquent une part de perte de matériel : extraction, lavage des sédiments, tamisage, tri des refus de tamis, identification d'éléments microscopiques. Ces différentes étapes doivent être contrôlées afin d'éviter, par exemple, les fragmentations supplémentaires au moment du tamisage, ou encore l'oubli de petits éléments lors du tri. La taille des tamis doit également être choisie de façon à pouvoir récupérer les plus petits ossements (Chaline, 1977 ; Andrews, 1990 ; Shaffer and Sanchez, 1994 ; Beisaw, 1998).

Comme il a été démontré, les accumulations de micromammifères sont souvent liées à la prédation. Afin de caractériser les coprocoenoses des différents prédateurs, des études actualistes ont été menées sur les pelotes de rejection de rapaces nocturnes et diurnes, et les fèces de petits carnivores. La composition taxonomique de l'assemblage faunique, la représentation des éléments anatomiques, la fragmentation et l'observation de l'état des surfaces dentaires et osseuses sont caractéristiques d'un type de prédateur (Dodson & Wexlar, 1979 ; Denys, 1985 ; Hoffman, 1988). L'analyse de ces différents paramètres a permis de définir cinq catégories de prédateurs (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992), classées selon le type et l'intensité des critères observés (Tableau 38). Leur prise en compte est nécessaire pour toute étude taphonomique d'un assemblage de micromammifères.

Modifications	Prédateurs
légères (1)	<i>Tyto alba, Bubo scandiacus, Strix nebulosa, Asio flammeus, Asio otus, Bubo lacteus</i>
intermédiaires (2)	<i>Bubo africanus, Bubo bubo, Strix aluco</i>
modérées (3)	<i>Athene noctua, Falco tinnunculus, Falco peregrinus</i>
fortes (4)	<i>Circus cyaneus, Ichneumia albicauda, Genetta genetta, Otocyon megalotis, Milvus milvus, Buteo buteo</i>
extrêmes (5)	<i>Canis latrans, Vulpes vulpes, Alopex lagopus, Martes martes, Mustela erminea, Felidaea</i>

Tableau 38: Catégories de prédateurs d'après les degrés de modifications observés (d'après Andrews, 1990)

---

*Composition taxonomique*

La composition taxonomique d'un assemblage de micromammifères permet d'appréhender dans un premier temps le spectre faunique consommé par un prédateur, chacun d'entre eux ayant des spécificités écologiques et des préférences alimentaires propres. Les rongeurs et autres petits mammifères (insectivores et parfois chiroptères) ne sont pas les seules proies chassées et l'on rencontre fréquemment auprès d'elles des lagomorphes, des oiseaux, des poissons, des amphibiens ou des reptiles, voire même de petits bovidés.

Les régimes alimentaires et les comportements de chasse des rapaces, à travers l'observation de pelotes de rejection, ont beaucoup été étudiés, fournissant des référentiels actuels assez importants (p. ex. Uttendörfer, 1952 ; Mikkola, 1983 ; Yalden, 1985 ; Denys, 1985 ; Andrews, 1990 ; Sándor & Ionescu, 2009). Les déjections de carnivores ont également fait l'objet d'études approfondies (Saint-Girons, 1973 ; Delibes, 1978 ; Reynolds, 1979 ; Cugnasse & Riols, 1982, 1984 ; Andrews & Nesbit-Evans, 1983 ; Cheylan & Bayle, 1988 ; Andrews, 1990). Ces différentes études ont montré que les listes fauniques et les proportions relatives des espèces mises en évidence dans les pelotes et les fèces sont le reflet d'assemblages d'un territoire de chasse particulier plus qu'un inventaire exhaustif de la faune d'une région (Chaline, 1977 ; Denys, 1985). Ainsi, des prédateurs spécialisés, tels que le faucon pèlerin (*Falco peregrinus*) qui se nourrit presque exclusivement d'oiseaux, ou le circaète Jean-le-Blanc (*Circaetus gallicus*) qui consomme principalement des reptiles, sont susceptibles de ne donner qu'une image très restreinte de la diversité des faunes présentes dans les environs d'un site préhistorique. Des prédateurs plus opportunistes, notamment *S. aluco* (chouette hulotte) qui chasse tout type de proies, sont plus à même de livrer un assemblage représentatif de l'aire de chasse fréquentée (Uttendörfer, 1952 ; Andrews, 1990).

Il faut également tenir compte de la variabilité existante au niveau de la disponibilité des proies en fonction des saisons ou des cycles de pullulation, mais aussi du type d'environnement fréquenté par les prédateurs (Chaline, 1974 b ; Kowalski, 1990 ; Andrews, 1990). La variabilité saisonnière peut également être très importante sur un même site (Denys *et al.*, 2004). Le régime alimentaire d'un prédateur peut varier de façon importante en fonction de la région d'habitat et du climat (p. ex. Hiraldo *et al.*, 1976 ; Denys, 1985 ; Artois & Stahl, 1989 ; Bayle, 1993 ; Goutner & Alivizatos, 2003 ; Fargallo *et al.*, 2009 ). De plus, il a été démontré que certaines espèces chassées se trouvent bien représentées dans les pelotes de réjection alors qu'elles ne sont représentatives que d'un type milieu spécifique, et ce au détriment de taxons beaucoup plus abondants et disponibles dans la nature (Chaline, 1974 b ;



Andrews, 1990). Certaines de ces espèces ne seront, au contraire, que peu représentées dans les pelotes ou déjection, en raison de leur habitat qui rend leur capture difficile, comme notamment les rongeurs arboricoles. Enfin, l'activité des prédateurs, diurne ou nocturne, est également déterminante dans le type de proies chassées (Andrews, 1990).

Il ne faut donc pas voir les coprocœnoses comme le reflet exact des communautés de faune environnantes, mais comme un indicateur permettant d'estimer la diversité représentée dans les assemblages de micromammifères fossiles. Cette diversité, moins importante que dans les communautés vivantes (Denys, 1985), peut toutefois augmenter dans le cas d'un mélange d'apports par différents prédateurs (Denys, 1997 ; Andrews, 2006).

L'étude de la composition faunique des assemblages de micromammifères n'est pas suffisante pour déterminer le ou les prédateurs pouvant être à l'origine de l'accumulation, mais elle permet néanmoins de renseigner sur la taille sur les mœurs diurnes ou nocturnes de ceux-ci.

#### *Représentation des éléments anatomiques*

Les assemblages osseux ingérés par un prédateur subissent des pertes importantes par rapport à la biocœnose, et notamment pour ce qui est des éléments crâniens (Raczinsky & Ruprecht, 1974 ; Dodson & Wexlar, 1979). Ces phénomènes de conservation différentielle sont induits par la conjugaison de deux facteurs, d'une part la structure et la densité de l'os, et d'autre part, les effets de la prédation (mode d'ingestion et degré de digestion). De plus, certaines espèces, en raison de leur structure osseuse, résistent mieux aux différents processus de corrosion des os (Denys, 1985 ; Denys *et al.*, 1996 ; Bruderer & Denys, 1999).

P. Dodson et D. Wexlar (1979) ont défini le pourcentage de représentation des éléments anatomiques, afin d'homogénéiser les observations en quantifiant la proportion de restes par rapport à l'individu entier, aidant ainsi à évaluer l'état de conservation de l'assemblage et son lien avec une certaine catégorie de prédateurs. Ce travail a été effectué sur des prédateurs actuels, puis appliqué au registre fossile, créant ainsi un champ croissant de référentiels pour les sites paléontologiques (Korth, 1979 ; Denys, 1985 ; Andrews & Nesbit-Evans, 1983 ; Andrews, 1990 ; Desclaux, 1992 a ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Fernández-Jalvo, 1996 ; Sanchez *et al.*, 1997 ; Barroso-Ruiz *et al.*, 2003 ; Lumley *et al.*, 2004 ; Desclaux *et al.*, 2011).



Le pourcentage de représentation (PR) se calcule de la façon suivante :

$$\text{PR} = \frac{\text{FO}}{\text{FT} \times \text{NMI}} \times 100$$

avec : FO = Fréquence observée de chaque élément anatomique de l'assemblage ;

FT = Fréquence théorique de l'élément anatomique considéré (chez les Rongeurs : 1 crâne ; 2 mandibules ; 4 incisives ; 12 molaires ; 2 humérus ; 2 radius ; 2 ulnas ; 2 fémurs ; 2 tibias ; 2 scapulas ; 2 pelvis ; 2 talus ; 2 calcanéums ; 24 côtes ; 54 vertèbres ; 78 phalanges et métapodiens) ;

NMI = Nombre minimum d'individus estimé à partir de l'élément anatomique le plus représenté.

C. Denys (1994) a fait remarquer que des problèmes peuvent néanmoins apparaître lors du calcul du P.R. moyen selon le type d'élément pris en compte, et par conséquent pour le calcul du N.M.I. On note, par exemple, que les assemblages fossiles peuvent présenter une faible représentation des mandibules et des maxillaires comparativement à ce que l'on observe dans les assemblages actuels, tandis qu'en revanche, les dents isolées, et notamment les incisives, sont particulièrement bien représentées. Ceci s'explique par le fait que la perte en élément osseux liée à la prédation est amplifiée par les phénomènes de conservation différentielle. En effet, les éléments dentaires, par exemple, peuvent facilement se déchausser (surtout les molaires dépourvues de racines et les incisives) en raison des diverses causes d'altération et de fragmentation des parties crâniennes post-dépositionnelles (voir infra). La surreprésentation d'un type d'élément peut alors apparaître et écraser le reste des données. De même que les parties squelettiques les plus petites (phalanges, vertèbres caudales, etc.) peuvent disparaître à cause d'un tamisage trop grossier et apparaître ainsi sous-représentées.

La représentation des éléments anatomiques a pour but de mettre en évidence si l'assemblage osseux est lié à de la prédation (en comparant avec les données de prédateurs actuels) ou à un autre biais, comme un éventuel transport par l'eau ou d'autres processus post-dépositionnels (Voorhies, 1969 ; Dodson, 1973 ; Denys, 1985). Dans le cas d'une accumulation liée à un transport par l'eau, certaines parties squelettiques sont surreprésentées. En effet, d'après la classification établie par Voorhies (1969), un tri des éléments osseux s'opère en fonction de leur poids, de leur forme et de leur taille au cours du charriage (Tableau 39). Les éléments les plus fins et les plus légers sont les premiers à disparaître de

#### IV. Taphonomie

l'assemblage osseux, alors que subsistent les ossements les plus denses et robustes, tels que les mandibules ou les dents (Dodson, 1973 ; Wolff, 1973 ; Korth, 1979). Les profils de représentation osseuse témoignent alors d'une logique d'accumulation distincte d'une coprocoenose.

Genre	Groupe I	Groupe II	Groupe III	Groupe IV	Groupe V
<i>Mus</i> (1)	vertèbres thoraciques maxillaires	pelvis vertèbres cervicales vertèbres caudales	crâne tibias-fibulas fémurs humérus	calcanéums radius ulnas	mandibules
<i>Sorex</i> (2)		atlas	calcanéums talus fémurs	molaires	mandibules crâne
<i>Peromyscus</i> (2)	côtes scapulas phalanges	métatarses vertèbres lombaires atlas radius ulnas pelvis	maxillaires crâne talus humérus fémurs	molaires maxillaires incisives mandibules	tibias-fibulas
<i>Sciurus</i> (2)		crâne atlas	talus calcanéums scapulas molaires fémurs		tibias mandibules
<i>Sylvilagus</i> (2)		crâne atlas pelvis	talus molaires scapulas fémurs		mandibules

Tableau 39 : Comparaisons du tri hydrodynamique des éléments osseux de différents rongeurs, avec (1) : Dodson, 1973, et (2) : Korth, 1979. (d'après Denys, 1985)

#### ○ *Analyses statistiques des données*

L'utilisation d'analyses statistiques multivariées peut également être envisagée dans le but de comparer la représentation squelettique de plusieurs assemblages, fossiles et actuels, sous forme d'un plan factoriel. L'analyse factorielle des correspondances (AFC) permet de traiter sous forme graphique et synthétique, des données nombreuses difficilement interprétables sous forme de tableau. Cette méthode a été décrite par Benzecri (1973) puis reprise par Libois (1984).

*Fragmentation*

L'état de fragmentation d'un assemblage osseux diffère selon le type de prédateur. Par exemple, il a été montré que les pelotes de réjection de rapaces nocturnes comme *Tyto alba* (chouette effraie) contiennent majoritairement des os entiers (Dodson & Wexlar, 1979 ; Korth, 1979) ; à l'inverse, dans des coprocoenoses de rapaces diurnes ou de petits carnivores, les ossements présentent des taux de fragmentation très élevés (Korth, 1979 ; Andrews & Nesbit-Evans, 1983 ; Denys, 1985). Cette différence de conservation est liée au mode d'ingestion de la proie, entière ou déchiquetée. Différents types de cassures ont été identifiées, sur les os longs et sur les éléments crâniens.

Le pourcentage de fragmentation (PF) d'un assemblage osseux se calcule de la façon suivante :

$$Pf = N \text{ fragmentés} / N \text{ total} * 100$$

(N : nombre d'ossements)

Seule la fragmentation des os longs des membres antérieurs (humérus, ulna) et postérieurs (fémurs, tibias) est considérée pour le squelette post-céphalique (Figure 31). Les éléments crâniens et les dents sont également observés pour évaluer l'état de conservation de l'assemblage.

Cependant, ces observations sont particulièrement délicates en contexte fossilifère, étant donné que la fracturation des parties squelettiques peut être provoquée par différents facteurs (p. ex. *weathering*, prédation, chute d'éléments grossiers de paroi en grotte, enfouissement et compactage des sols, *trampling*) intervenant à différents moments, mais également lors du tamisage des sédiments, et dont les stigmates sont difficilement différenciables (Andrews, 1990 ; Smoke & Stahl, 2004). Les parties les plus fragiles, comme les crânes, subsistent rarement dans le registre fossile, et un biais de surreprésentation peut exister, notamment au niveau des dents isolées, en raison de la conservation différentielle mais également des biais de tamisage et de tri (Denys, 1994 ; Hanquet, 2006). Enfin, la structure même des éléments osseux, et particulièrement crâniens, selon le groupe taxonomique, induit des différences importantes dans le phénomène de conservation différentielle (Denys, 1987 ; Sanchez *et al.*, 1997). La part de fragmentation induite par la prédation est par conséquent difficilement évaluable.

L'étude de la fragmentation ne permet pas de caractériser une coprocoenose fossile, mais elle renseigne sur l'état de conservation de l'assemblage osseux et de l'impact de différents processus post-dépositionnels.

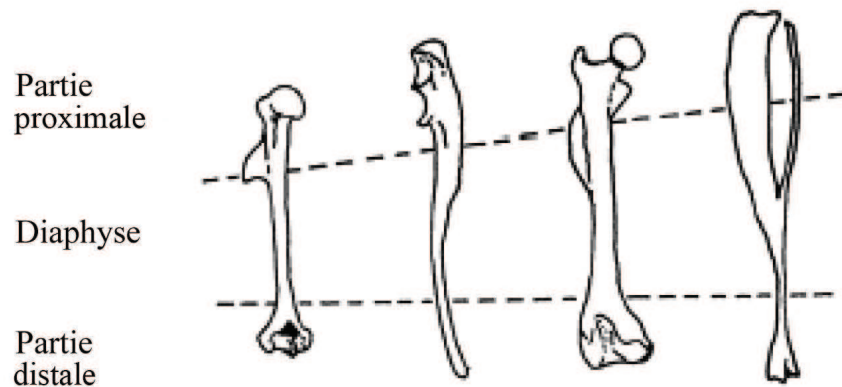


Figure 31 : Schéma des patrons de fragmentation préférentielle des os longs (Humérus, Ulna, Fémur, Tibio-fibula) (d'après Fernández-Jalvo & Andrews, 1992).

#### *Altérations de surfaces*

Les surfaces osseuses et dentaires peuvent subir divers types d'altérations post-mortem, pré et post-enfouissement (voir 2.1.b.) : *weathering*, *rounding*, *trampling*, nature des sédiments, oxydation, racines, prédation. Chaque agent de modification est caractérisé par des stigmates spécifiques. Leur identification peut néanmoins être délicate dans le cas d'une combinaison de différents facteurs. L'utilisation d'un Microscope électronique à balayage (MEB) est requise pour une observation détaillée de ces modifications de surface. (Voir par exemple Bennàsar Serra (2005) pour une revue détaillée des différents types d'altérations)

1. *Weathering* : l'exposition d'un os aux variations de conditions climatiques et aux intempéries (température, humidité, exposition au rayonnement UV, etc.) provoque des altérations plus ou moins marquées, selon les conditions d'exposition et leur durée, mais aussi

selon le type d'environnement (Behrensmeyer, 1978 ; Andrews, 1990). Chez les micromammifères, les surfaces osseuses et dentaires présentent de légères craquelures et écailllements superficiels après un court temps d'exposition (entre 1 et 5 ans), jusqu'à une desquamation importante du périoste et un fendillement complet des dents pour une longue durée (à partir de 4 ans d'exposition) (Andrews, 1990).

2. *Trampling* : le piétinement des sols, pré et post-enfouissement, est un facteur d'altération important. En plus de la dispersion et des cassures des ossements qu'ils occasionnent, majoritairement au niveau des mandibules (Andrews, 1990), les effets du *trampling* peuvent créer des stries de surface, parfois difficilement distinguables des stries d'origine anthropique (Andrews et Cook, 1985 ; Domínguez-Rodrigo, 2009). Ces marques apparaissent, sur les ossements de microvertébrés, sous forme de légers sillons, plus ou moins superficiels, parfois groupés et parallèles (Andrews & Cook, 1985 ; Denys, 2002).

3. *Corrosion du sol* : la nature des sédiments peut altérer la surface des os et des dents après leur enfouissement (Andrews, 1990). En fonction de la valeur du pH (alcalin ou acide), les effets corrosifs diffèrent, altérant la matière organique pour un pH alcalin (abrasion de surface sur os et dentine) et la matière minérale dans un environnement acide (attaque de l'émail). Ce type de corrosion s'étend sur toute la surface de l'os (Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Fernández-Jalvo *et al.*, 2002).

4. *Polissage* : l'altération de la surface des os peut être provoquée lors de leur transport, par le charriage des sédiments par l'eau ou le vent, ayant comme effet l'arrondissement général de l'os et une surface plus ou moins « polie » (Korth, 1979 ; Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 2003). Selon la granulométrie du sédiment et l'état de l'os (frais, fossile, soumis au *weathering*), l'abrasion et le polissage vont se faire différemment. La digestion peut également produire ce type de modification, mais elle n'est alors que partielle et localisée (Andrews, 1990).

5. *Altérations chimiques (organiques)* : ces altérations peuvent être liées à plusieurs causes. L'emprise de racines sur un ossement peut laisser en surface des cupules tubulaires (Andrews, 1990) produites par les acides organiques sécrétés, et augmente la porosité des tissus osseux (Fernández-Jalvo *et al.*, 2002). Ces traces présentent un aspect parfois similaire à l'effet d'une corrosion chimique lorsqu'elles recouvrent l'ensemble d'un ossement (Andrews, 1990). Des champignons et autres micro-organismes peuvent également agir sur le matériel enfoui, néanmoins ces altérations sont encore relativement peu étudiées (Fernández-Jalvo *et*

al., 2002; Stoetzel, 2009). Enfin, des tâches d'oxyde de manganèse ou de fer peuvent également se déposer en surface du matériel osseux, indiquant alors des conditions de dépôts humides et stables. Ces traces peuvent être difficilement différenciables de l'action de champignons (Stoetzel, 2009).

6. Prédation : Les altérations de surface liées à la prédation se traduisent essentiellement par des traces de digestion. En effet, les effets corrosifs de la digestion, c'est-à-dire l'attaque chimique produite par les fluides digestifs, laissent des traces sur les dents et les ossements des petits vertébrés. Les traces de digestion, même lorsqu'elles se traduisent par de légères altérations de l'émail dentaire et de certaines surfaces osseuses, sont très caractéristiques et facilement différenciables des effets d'autres processus post-dépositionnels ; ces altérations ont été mises en évidence par plusieurs auteurs sur les assemblages actuels de rapaces et de carnivores (Duke & al, 1975 ; Mayhew, 1977 ; Korth, 1979 ; Shipman, 1981 ; Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992). Ces études ont montré que les effets de la digestion sur les dents et les ossements des petits vertébrés diffèrent selon le type de prédateur. Celui-ci peut être identifié en tenant compte de l'intensité de la digestion, des proportions de dents et d'os affectés, ainsi que du mode de digestion (dents digérées isolées ou digestion *in situ*). En fonction de ces critères, cinq catégories de prédateurs ont été définies, allant des moins « agressifs », type *Tyto alba* (Chouette effraie), aux plus destructeurs, les Félidés (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992). (Tableau 38) Les effets corrosifs de la digestion des carnivores et des rapaces diurnes sont beaucoup plus marqués que chez les rapaces nocturnes, les fluides digestifs altérant de façon accentuée les surfaces osseuses, l'émail et la dentine. Ainsi pour ce type de prédateurs, les restes osseux et dentaires sont quasiment indéterminables. L'effet des fluides digestifs est encore plus puissant chez les humains et les crocodiliens (Fischer, 1981 ; Crandall & Stahl, 1995). Le degré de digestion peut aussi dépendre de certains paramètres, par exemple l'épaisseur de l'émail en fonction de l'usure, ou l'âge du prédateur. En effet, les prédateurs juvéniles produisent une digestion plus intense que des individus plus âgés (Bruderer & Denys, 1999).

La structure dentaire des Rongeurs, notamment des Campagnols, se prête particulièrement bien à ce type d'étude ; au contraire, l'émail des dents d'Insectivores et de Chiroptères est plus robuste et les traces de digestion apparaissent plus discrètement, sous forme de cupules plus ou moins profondes, et sont quasiment absentes des assemblages de catégorie 1 (Andrews, 1990 ; Pot, 2007).

Chez les Rongeurs, l'attaque des fluides digestifs sur les incisives est similaire chez les différentes espèces. Différents degrés d'altérations sont observables selon l'intensité de la digestion, allant de « légère » à « extrême » (Andrews, 1990) (Figure 32). Dans la première catégorie, la surface d'émail est attaquée, altérant parfois légèrement la dentine. Les traces de digestion peuvent être concentrées sur la partie antérieure de l'incisive, témoignant d'une digestion *in situ*, lorsque la dent est encore placée dans son alvéole (Figure 32 a.). Une digestion « modérée » produit les mêmes effets de façon plus intense. La dentine présente un aspect ondulé (Figure 32 b.). Dans ces deux catégories, la bande d'émail, bien qu'altérée, subsiste sur la longueur de la dent. Un grade de digestion plus fort provoque l'altération de l'émail, réduite à de petits îlots, et de la dentine dont la surface est ondulée (Figure 32 c.). L'émail peut disparaître entièrement. La catégorie de digestion la plus extrême produit une destruction partielle ou totale de l'émail, ne laissant qu'une mince épaisseur de dentine ; lorsque l'émail est conservé, il est réduit à des îlots isolés (Figure 32 d.).

Sur les molaires, les altérations diffèrent selon la structure dentaire des différents groupes taxonomiques. Les sucs gastriques n'altèrent pas de la même façon les molaires d'arvicolinés présentant des angles saillants, et les molaires de muridés ou d'insectivores, plus arrondies. Comme pour les incisives, il existe plusieurs grades de modifications dues à la digestion (Andrews, 1990) (Figure 33).

L'effet d'une digestion « légère » est restreint, chez les arvicolinés, aux bords occlusaux des angles saillants des dents dans leur partie supérieure, sans altération de la dentine. Chez les muridés et les cricétinés, la surface de l'émail est lissée. La digestion « modérée » fait disparaître les bandes d'émail sur la moitié de la hauteur des molaires d'arvicolidés et les bords sont arrondis. Les dents de muridés et de cricétinés présentent de légères ponctuations de l'émail. Dans la catégorie de digestion suivante (« forte »), chez les arvicolinés l'émail disparaît presque entièrement des angles saillants largement entamés, les bords sont fortement arrondis et la dentine est exposée. Chez les muridés et les cricétinés, la surface des molaires présente plus de ponctuation que dans la catégorie précédente, l'émail disparaît parfois sur les surfaces d'usure, mais la dentine n'est pas altérée. Ces altérations s'observent également sur les molaires d'insectivores. Enfin, le dernier degré de modification, « extrême », accentue fortement les dommages observés dans la catégorie précédente, notamment sur la dentine qui est perforée. Les dents d'arvicolinés ont un aspect ondulé. Sur les molaires de muridés et de cricétinés, l'émail a partiellement disparu.



Figure 32 : Effets de la digestion sur les incisives de rongeurs selon l'intensité. a. : légère ; b. : modérée ; c. forte ; d. extrême. (d'après Fernández-Jalvo & Andrews, 1992)

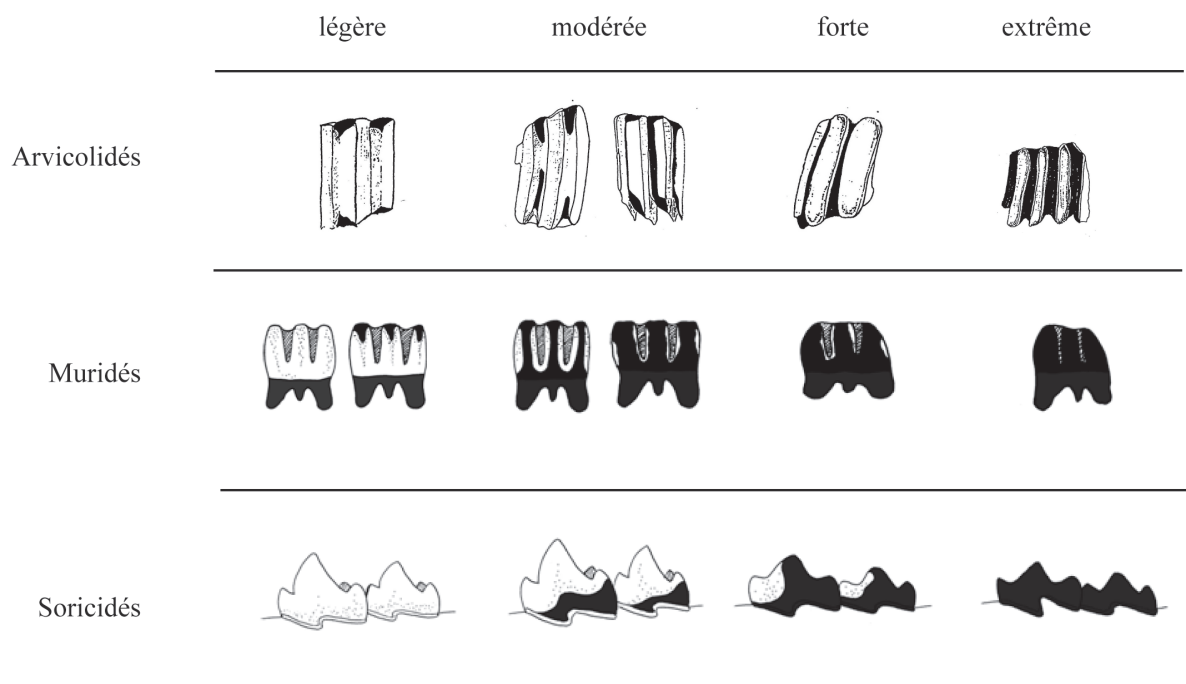


Figure 33: Modifications de surface des molaires d'arvicolinés, de muridés et de soricidés selon l'intensité de la digestion (d'après Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Stoetzel, 2009)

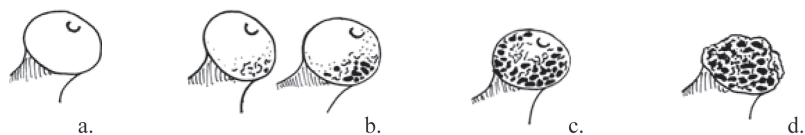


Figure 34: Effets de la digestion sur les têtes fémorales de rongeurs selon le degré d'intensité. a. : nulle ; b. : légère ; c. : modérée ; d. : forte à extrême. (d'après Stoetzel, 2009)



Sur les molaires d'insectivores, l'émail est présent sous forme d'ilots craquelés ou striés, ou il peut être totalement détruit, laissant apparaître la dentine, fortement endommagée (Figure 33). L'impact des fluides digestifs du prédateur est plus fort sur les dents isolées que sur les dents placées sur la rangée dentaire ; dans le cas d'une digestion *in situ*, la dent, molaire ou incisive, est protégée par la structure du maxillaire ou de la mandibule dans sa partie basale, tandis qu'au contraire, lorsque la dent est isolée, elle est directement affectée par les sucs gastriques, sur toute sa surface.

Les traces de digestion sont également visibles sur les os longs, principalement au niveau des surfaces articulaires et des épiphyses (Figure 34). L'état de conservation des surfaces osseuses dépend du degré d'intensité de la digestion : légère, seule la surface articulaire est endommagée ; plus forte, la spongiosa est altérée ; à un stade extrême, c'est toute la surface de l'os qui est attaquée, et l'os inidentifiable. Pour les catégories de digestion les plus fortes, les surfaces osseuses peuvent présenter des craquelures comparables à celles produites par le *weathering* (Andrews, 1990).

Ainsi, d'après le degré de digestion des surfaces dentaires et osseuses et la proportion de dents digérées (molaires et incisives), l'identification d'une catégorie de prédateur est possible (Tableau 40). Il faut noter qu'un seul et même prédateur n'est pas toujours à l'origine d'une accumulation de micromammifères et que des mélanges sont possibles. Toutefois, la part respective de chaque prédateur incriminé demeure difficile à évaluer et seule une catégorie peut alors être déterminée.

Catégorie de digestion	Molaires	Incisives
<sup>1</sup> Digestion absente à minimale - molaires: 0 à 3% - incisives: 8 à 13%	<i>Tyto alba</i> <i>Asio otus</i> , <i>A flammeus</i> <i>Bubo lacteus</i>	<i>Tyto alba</i> <i>Asio flammeus</i> <i>Bubo scandiacus</i>
<sup>2</sup> Digestion modérée - molaires: 4 à 6% - incisives: 20 à 30%	<i>Bubo scandiacus</i> <i>Bubo africanus</i> <i>Strix nebulosa</i>	<i>Asio otus</i> <i>Bubo lacteus</i> <i>Strix nebulosa</i>
<sup>3</sup> Digestion forte - molaires: 18 à 22% - incisives: 50 à 70%	<i>Bubo bubo</i> <i>Strix aluco</i>	<i>Bubo bubo</i> , <i>B africanus</i> <i>Strix aluco</i> <i>Athene noctua</i>
<sup>4</sup> Digestion très forte - molaires: 50 à 70% - incisives: 60 à 80%	<i>Athene noctua</i> <i>Falco peregrinus</i> <i>Falco tinnunculus</i>	<i>Falco tinnunculus</i> <i>Falco peregrinus</i>
<sup>5</sup> Digestion extrême - molaires: 50 à 100% - incisives: 100%	<i>Circus cyaneus</i> <i>Milvus milvus</i> <i>Buteo buteo</i>	<i>Circus cyaneus</i> <i>Buteo buteo</i>

Tableau 40: Catégories de prédateurs en fonction de l'intensité et de la fréquence de la digestion des molaires et des incisives de micromammifères (Andrews, 1990)

### 2.3 Taphonomie des chiroptères

Les chiroptères représentent généralement la plus faible contribution en termes de nombre de restes au sein des gisements contenant des micromammifères. En effet, bien que la diversité et la richesse spécifique soient très importantes chez cet ordre, l'enregistrement fossile des chiroptères est généralement très faible (Eiting & Gunnell, 2009), en raison notamment de la fragilité de leurs squelettes. Les processus taphonomiques menant à la découverte d'ossements fossiles de chiroptères sont beaucoup moins connus et étudiés que pour les autres groupes de petits mammifères (Sevilla Garcia, 1988). D'importantes accumulations de chiroptères en grotte correspondent généralement à des thanatocoenoses naturelles (Kowalski, 1995 ; Sigé *et al.*, 2003 ; Pigeaud *et al.*, 2010), mais la conservation des restes osseux peut être alors compromise par l'effet du guano, très abondant dans ce type de gîte (Shahack-Gross *et al.*, 2004). Les chauves-souris sont relativement peu nombreuses dans les sites archéologiques en grotte, mais toutefois plus abondantes qu'en contexte fluvio-lacustre (Sigé & Legendre, 1982). La présence de restes osseux de chiroptères parmi d'autres petits mammifères, ainsi que la représentation d'espèces non cavernicoles suggèrent une origine distincte des accumulations naturelles (Kowalski, 1995 b).

Les chauves-souris n'ont que peu de prédateurs comme la chouette hulotte (*S. aluco*), l'effraie (*T. alba*), la fouine (*M. foina*) ou encore le faucon hobereau (*F. subbuteo*) (Schober & Grimmberger, 1991). Cette prédation n'est toutefois pas systématique, et qu'il s'agisse de rapaces ou de petits carnivores, la part de chiroptères dans le régime alimentaire d'un prédateur demeure très occasionnelle et opportuniste (Chaline, 1974 ; Kowalski, 1995 b). Des traces de digestion sont parfois observées sur les surfaces osseuses et dentaires de chauves-souris, témoignant ainsi de leur accumulation, ponctuellement, par des prédateurs.

### 3) ANALYSES TAPHONOMIQUES

Les différentes méthodes d'analyses taphonomiques décrites ci-dessus ont été appliquées aux assemblages de micromammifères des quatre gisements étudiés. L'étude du sol G de la Caune de l'Arago et des niveaux XIV et XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy a été publiée dans la cadre de l'ouvrage de synthèse « *Taphonomie des petits vertébrés : référentiels et transferts aux fossiles* », présenté en annexe de ce travail :

**Desclaux E., Hanquet C. & El Guennouni K. (2011) – Origine(s) des accumulations de micromammifères dans quelques sites préhistoriques du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe méridionale. In Laroulandie, Mallye & Denys (eds.), *Taphonomie des petits vertébrés : référentiels et transferts aux fossiles*. BAR International Series, 2269, 110-118.**

L'analyse taphonomique détaillée de ces niveaux est exposée dans les pages suivantes.

#### 3.1 Composition des assemblages fauniques

Pour analyser la composition taxonomique d'un assemblage de microfaune, il est nécessaire, dans la mesure du possible, de tenir compte de l'ensemble des petites faunes présentes sur le gisement, tels que lagomorphes, herpétofaune et ichtyofaune.

Parmi les sites étudiés, la Caune de l'Arago, la grotte du Lazaret et la grotte de Maltravieso ont livré, outre d'abondants restes de micromammifères (comprenant rongeurs, insectivores et chiroptères), un nombre important d'ossements de lapins (Desclaux, 1992 ; El Guennouni, 2001 ; Lumley *et al.*, 2004b ; Hanquet *et al.*, 2010 ; Rodríguez-Hidalgo *et al.*, en prép.) (Tableau 41). Une partie de ces restes témoigne néanmoins d'actions anthropiques par la présence de stries de découpe, d'extrémités osseuses brûlées, ou encore de diaphyses d'os longs (El Guennouni, 2001; Lumley *et al.*, 2004b; Rodríguez-Hidalgo *et al.*, en prép.; Desclaux *et al.*, 2011). Certains groupes taxonomiques, actuellement en cours d'étude, n'apparaissent pas dans les comptages présentés (Herpétofaune et ichtyofaune des unités archéostratigraphiques 26 et 27 du Lazaret, herpétofaune et avifaune des sols G et P de la Caune de l'Arago), leur présence est toutefois signalée (Tableau 41). Le nombre de restes de lagomorphes de la grotte de Maltravieso n'est donné qu'à titre indicatif, puisqu'ils proviennent du même niveau archéologique (niveau 1) que les micromammifères, mais des couches sus-jacentes. Les lagomorphes des niveaux correspondant à la microfaune, trouvés en place sur le site ou dans les refus de tamis, sont, d'après les observations faites lors du tri, présents en

#### IV. Taphonomie

quantité importante. On peut noter que les lagomorphes représentent 50% des restes identifiés parmi la grande faune (Rodríguez-Hidalgo *et al.*, 2008 ; *en prép.*).

	Arago G		Arago P		Lazaret UA26		Lazaret UA27		Moula XIV		Moula XVI/XVII		Maltravieso	
	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%
Micromammifères	2542	81,47	578	79,1	5298	69,66	1227	69,01	5965	98,66	6784	87,27	1005	76,19
Lagomorphes	564	18,53	149	20,9	1002	13,18	467	26,27	-	-	-	-	237	17,97
Avifaune	*	*	*	*	1093	14,37	84	4,72	15	0,25	-	-	10	0,76
Herpétofaune	*	*	*	*	212	2,79	*	*	66	1,09	755	9,71	64	4,85
Ichtyofaune	-	-	-	-	*	*	*	*	-	-	235	3,02	3	0,23
COMPOSITION TAXONOMIQUE														

Tableau 41 : Composition taxonomique des assemblages de microvertébrés des sites préhistoriques étudiés. (\* : groupe faunique présent). Avec : ■ : Micromammifères ; ■ : Lagomorphes ; □ : Avifaune ; □ : Herpétofaune ; □ : Ichtyofaune.

Les sept assemblages étudiés se composent en majorité de micromammifères.

Dans les niveaux de la Caune de l'Arago et de la grotte du Lazaret, les lagomorphes sont bien représentés, constituant entre 13 et 26% des assemblages fauniques (Tableau 41). Les oiseaux et l'herpétofaune sont également présents dans ces gisements. Des restes de poissons de petite taille sont représentés dans les deux unités archéostratigraphiques du Lazaret (obs. pers.).

A Maltravieso, malgré l'absence de comptage des lapins pour les niveaux dont est issue la microfaune, les observations préliminaires du matériel ont montré qu'ils étaient relativement abondants. La présence d'herpétofaune, de poissons et d'oiseaux permet de rapprocher la composition faunique de Maltravieso de la Caune de l'Arago et du Lazaret.

La composition taxonomique des assemblages de la baume Moula-Guercy comprend, dans les deux niveaux considérés, une large majorité de micromammifères (99% dans le niveau XIV, 87% dans les niveaux XVI/XVII). D'autres groupes taxonomiques sont présents en faible quantité : oiseaux et herpétofaune dans la couche XIV (respectivement 0,25 à 1%) ; près de 10% d'herpétofaune et 3% d'ichtyofaune dans les niveaux XVI/XVII.

La comparaison de ces données avec le régime alimentaire de prédateurs actuels (Tableau 42) permet de mettre en évidence que les accumulations recueillies à la Caune de l'Arago, à la grotte du Lazaret et à Maltravieso sont liées à une catégorie de prédateurs distincte de la Baume Moula-Guercy. Pour les sols P et G de la Caune de l'Arago, l'association faunique, dans laquelle les lagomorphes représentent une part notable, est comparable aux coprocoenoses de prédateurs de grande taille, tels que le hibou grand-duc (*Bubo bubo*), la belette (*Mustela nivalis*) ou le renard (*Vulpes vulpes*). La composition faunique des

assemblages de la grotte du Lazaret et de Maltravieso est comparable à ce qui est observé à l'Arago, contenant des proies de petite et moyenne taille. On remarque également que la majorité des espèces représentées dans les assemblages de micromammifères (rongeurs, insectivores et chiroptères) sont nocturnes ou crépusculaires (Aulagnier *et al.*, 2008), écartant ainsi l'implication d'un rapace diurne.

	<i>Bubo bubo</i> (N=4) <sup>1</sup>		<i>Asio otus</i> (N=5) <sup>2</sup>		<i>Tyto alba</i> (N=4) <sup>3</sup>		<i>Strix aluco</i> (N=2) <sup>4</sup>	
	$\bar{x}$ (%)	min.-max (%)	$\bar{x}$ (%)	min.-max (%)	$\bar{x}$ (%)	min.-max (%)	$\bar{x}$ (%)	min.-max (%)
Micromammifères	59,13	46 - 81,8	88,26	82,1 - 99,1	95,14	85 - 100	80,1	72,7 - 87,5
Lagomorphes	20,63	0 - 33	0,65	0,2 - 1	5,27	0,5 - 13	1,35	0,7 - 2
Avifaune	15,23	8,1 - 19	8,96	0,9 - 14,2	2,55	2 - 3,1	12,1	10 - 14,2
Herpétofaune	8,80	0,3 - 30,9	2,49	0,06 - 5,3	1,33	0,2 - 2	6,45	0,5 - 12,4
Ichtyofaune	1,33	0 - 2	0,65	0,2 - 1,1	-	-	-	-

	<i>Buteo buteo</i> (N=2) <sup>5</sup>		<i>Mustela nivalis</i> (N=1) <sup>6</sup>		<i>Mustela erminea</i> (N=2) <sup>7</sup>		<i>Vulpes vulpes</i> (N=2) <sup>8</sup>	
	$\bar{x}$ (%)	min.-max (%)	$\bar{x}$ (%)	min.-max (%)	$\bar{x}$ (%)	min.-max (%)	$\bar{x}$ (%)	min.-max (%)
Micromammifères	38	29 - 47	55,6	-	28,95	22,9 - 35	64,5	55 - 74
Lagomorphes	32,5	19 - 46	17,6	-	27,7	25,4 - 30	22,5	20 - 25
Avifaune	28,5	24 - 33	13,9	-	32,75	30,5 - 35	12	4 - 20
Herpétofaune	6	1 - 11	-	-	-	-	1	0 - 2
Ichtyofaune	-	-	-	-	-	-	-	-

Tableau 42 : Composition taxonomique d'assemblages de quelques prédateurs actuels (N = nombre d'études considérées). <sup>1</sup> : d'après Uttendörfer, 1952 ; Bayle, 1993 ; Sándor & Ionescu, 2009. <sup>2</sup> : d'après Bayle, 1993 ; Andrews, 1990. <sup>3</sup> : d'après Uttendörfer, 1952 ; Libois *et al.*, 1983 ; Delibes *et al.*, 1984 ; Andrews, 1990 ; Bayle, 1993. <sup>4</sup> : d'après Uttendörfer, 1952 ; Andrews, 1990. <sup>5</sup> : d'après Andrews, 1990 ; Sergio *et al.*, 2002. <sup>6</sup> : d'après McDonald *et al.*, 2000. <sup>7</sup> : d'après Andrews, 1990 ; McDonald *et al.*, 2000. <sup>8</sup> : d'après Andrews, 1990 ; Reynolds, 1979.

L'association faunique observée à la Baume Moula-Guercy, qui se compose uniquement de petites proies, suggère un prédateur plus petit, comparable au régime alimentaire de petits rapaces nocturnes, comme *Strix aluco* (chouette hulotte), *Asio otus* ou encore *A. flammeus*.

L'examen de la composition faunique des assemblages de microvertébrés ne permet pas de préciser l'intervention d'un prédateur particulier. Toutefois, on voit que les accumulations de micromammifères dans lesquels les lagomorphes sont abondants, à la Caune de l'Arago, au Lazaret et à Maltravieso, sont comparables à des coprocoenoses de prédateurs assez grands, comme le hibou Grand-duc ou le renard. Les assemblages de faune de la Baume Moula-Guercy, constitués uniquement de micromammifères, sont plus proches des régimes alimentaires de petits rapaces nocturnes. Enfin, dans les différents assemblages considérés, les espèces représentées ont en majorité une activité nocturne, ce qui exclut par conséquent les prédateurs diurnes comme accumulateurs.

### 3.2 Représentation anatomique

#### 3.2.1 Pourcentages de représentation anatomique

Les profils de représentation osseuse et P.R. moyens ont été effectués pour les quatre sites étudiés. Ceux-ci sont comparés aux données obtenues pour différents prédateurs actuels et d'autres gisements fossilifères. Les données concernant les lagomorphes ont été prises en compte pour les sites de la Caune de l'Arago et du Lazaret, dans lesquels ils représentent une part non négligeable de l'assemblage faunique et peuvent résulter d'une même logique d'accumulation que les micromammifères. Les PR moyens de ce groupe ont également été calculés. Les N.M.I. sont calculés d'après l'élément osseux le mieux représenté.

- Caune de l'Arago

- Sol G : Le profil de représentation osseuse des micromammifères du sol G est caractérisé par l'abondance d'incisives isolées qui domine largement l'assemblage (Tableau 43). Le squelette post-céphalique est d'abord représenté par les tibias et les humérus, n'atteignant cependant que, comme les molaires, 30 à 35 %. Le pourcentage moyen de représentation est faible (17,6%), notamment en raison de la surreprésentation des incisives. Il est proche des valeurs moyennes observées chez des petits carnivores comme la martre ou la genette (Tableau 45). On observe également que le PR moyen du sol G est comparable à des assemblages fossiles comme TD3 d'Atapuerca (Fernández-Jalvo & Andrews, 1992) ou Tighenif (Denys, 1987).

La surreprésentation des incisives est souvent remarquable sur les gisements fossilifères en raison de biais de conservation différentielle (Denys, 1984; Hanquet, 2006). Les parties crâniennes sont souvent les moins bien représentées, puisque très fragiles, en résulte alors un délogement important des dents. Celles-ci, composées de dentine et d'émail, présentent une structure plus robuste que les ossements favorisant leur conservation. La représentation importante des incisives dans l'assemblage du sol G s'explique en partie par la faible conservation des mandibules et des maxillaires, ce qui suggère un phénomène post-dépositionnel important (*trampling*).

Les lagomorphes représentant une part importante de l'assemblage de petits mammifères (Tableau 41), il a été jugé intéressant d'observer leur profil de représentation afin de voir si une même logique d'accumulation est à l'origine de cet ensemble (Tableau 44, Figure 36). Le profil obtenu pour le sol G diffère des résultats obtenus par Desclaux (1992). Les humérus sont les mieux représentés (68,18%), les radius, ulna et pelvis sont mieux conservés que dans l'assemblage étudié par E. Desclaux (1992). Le pic observé au niveau des incisives dans l'étude précédente n'apparaît pas dans notre assemblage (Figure 36). Le PR moyen (39,63%) n'est néanmoins que légèrement supérieur au premier échantillon (34,2%). Ces valeurs sont comparables à ce qui est observé dans les coprocoenoses de rapaces nocturnes tels que *B. bubo*, *S. aluco* et *A. noctua*, mais également de carnivores comme *M. martes* et *V. vulpes* (Tableau 45). Toutefois, les petits rapaces nocturnes (*S. aluco* ou *A. noctua*) ne consomment pas de proies de la taille des lagomorphes, ce qui les exclut.

Le profil cumulé des deux groupes de petits mammifères (Figure 36) présente un PR moyen (44,95 %) comparable à ce qu'on observe chez *B. bubo* (Tableau 45).

La représentation anatomique des micromammifères du sol G suggère une coprocoenose, néanmoins la représentation importante des incisives « écrase » le reste des données. Les PR moyens du sol G (micromammifères et lagomorphes) sont proches de prédateurs comme *M. martes* ou *G. genetta*, mais le type de représentation osseuse laisse entrevoir des similitudes avec une coprocoenose de hibou grand-duc *B. bubo*.

- Sol P : Les tibias et les humérus sont les éléments les mieux représentés (87 et 85%) après les incisives (Tableau 43 ; Figure 35), et suivis des fémurs (67%). Les ossements de petite taille comme les vertèbres, phalanges ou côtes sont, proportionnellement, très peu représentés dans l'assemblage osseux, de même que les ossements du tarse. Les radius et ulnas sont moins abondants que les autres os longs et apparaissent en proportions comparables. Les mandibules et maxillaires ne dépassent pas les 15%. Les molaires et les

mandibules (54 et 55%) sont moins bien représentées que les fémurs (67,5%). Les incisives sont les plus abondantes dans l'assemblage, mais elles n'apparaissent pas surreprésentées comme dans l'assemblage du sol G. Le pourcentage moyen de représentation n'est pas très élevé (35%) et est proche de ce qui est observé chez certains petits carnivores comme le renard (*V. vulpes*) ou la martre (*M. martes*) (Tableau 45). Ce profil diffère des assemblages de rapaces nocturnes ou diurnes.

La représentation anatomique des lagomorphes a également été considérée (Tableau 44). Le PR moyen est faible (11,62 %) et diffère des valeurs connues pour différents prédateurs actuels. Les éléments crâniens et les os du membre postérieur ne sont pas conservés. Les restes représentés n'apparaissent qu'à hauteur d'environ 20%, hormis pour les incisives qui dominent l'assemblage avec 33% de représentation. Cette configuration de conservation des éléments squelettique ne permet pas d'inférer l'implication d'un quelconque prédateur.

Le profil de représentation cumulé des restes de micromammifères et de lagomorphes (bien qu'« écrasé » par les valeurs des seuls micromammifères, plus nombreux) présente une allure similaire au sol G, à l'exception des incisives qui ne sont pas surreprésentées (Figure 36). Le PR moyen (28,94 %) est plus faible que chez les grands rapaces, et est comparable au renard *V. vulpes* (Tableau 45).

La représentation osseuse de l'assemblage de micromammifères du sol P témoigne d'une accumulation liée à de la prédation. Les coprocoenoses de certains prédateurs tels que le renard (*V. vulpes*) ou la martre (*M. martes*) présentent des caractéristiques communes aux profils de représentation du sol P. La faible représentation des restes de lagomorphes pourrait signifier un apport minime de ce groupe dans l'accumulation de petits mammifères par un même prédateur.



- Grotte du Lazaret

Les unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret présentent des profils de représentation osseuse relativement proches entre eux, notamment au niveau des pourcentages des dents, des parties crâniennes et des ossements de petite taille (Tableau 43). Les os longs sont moins représentés dans l'UA 27, alors qu'ils apparaissent en proportions importantes dans l'UA 26, exception faite des ulnas et des radius (Tableau 43 ; Figure 35). La représentation des éléments crâniens et des dents sont comparables sur les deux unités, présentant des valeurs moyennes pour les mandibules (49% et 43%), faibles pour les molaires (26 à 31 %), alors que les incisives sont les mieux représentées. Les pourcentages moyens de représentation sont de 37% pour l'UA 26 et 26% pour l'UA 27.

Ces valeurs sont relativement faibles et peuvent être comparées aux PR moyens des coprocoenoses du renard *V. vulpes*, de la martre *M. martes* ou de la genette *G. genetta* (Tableau 45). Elles sont inférieures aux valeurs moyennes observées chez les rapaces nocturnes.

Les profils de représentation des assemblages de lagomorphes présentent quelques différences entre les deux unités archéostratigraphiques (Tableau 44). Si les fémurs et tibias sont bien représentés sur les deux niveaux, on note un déficit en éléments crâniens et dentaires sur l'UA26 et une moins bonne représentation des os du membre antérieur. Le PR moyen de l'UA 26 (30,69%) est comparable aux valeurs connues chez certains prédateurs carnivores, *V. vulpes* et *M. martes* (Tableau 45). Néanmoins chez ce dernier, les éléments du membre postérieur sont peu représentés.

Les profils cumulés des assemblages de micromammifères et de lagomorphes suggèrent une même logique d'accumulation (Figure 36). Les PR moyens sont comparables aux valeurs connues dans les coprocoenoses de renard (*V. vulpes*) pour l'UA26 (35,08 %) et de hibou grand-duc *B. bubo* pour l'UA 27 (43,34 %), deux prédateurs consommant des proies de petite et moyenne taille.

	Arago sol G		Arago sol P		Lazaret UA 26		Lazaret UA 27		XVIII/XVI		XIV		Maltravieso	
	N	PR	N	PR	N	PR	N	PR	N	PR	N	PR	N	PR
Mandibules	46	12,43	22	55	242	49,19	59	42,75	141	39,17	66	13,2	40	40
Maxillaires	25	13,51	3	15	44	17,89	19	27,54	95	52,78	42	16,8	16	32
Incisives	741	100,14	81	101,25	986	100,20	275	99,64	581	80,69	1003	100,3	201	100,5
Molaires	788	35,50	129	53,75	796	26,96	257	31,04	1156	53,52	2190	73	198	33
Fémurs	84	22,70	27	67,5	407	82,72	52	37,68	321	89,17	188	37,6	39	39
Tibio-fibula	110	29,73	35	87,5	407	82,72	74	53,62	321	89,17	165	33	32	32
Pelvis	22	5,95	3	7,5	122	24,80	10	7,25	117	32,5	54	10,8	12	12
Calcaneum	18	4,86	3	7,5	150	30,49	22	15,94	146	40,56	71	14,2	10	10
Talus	10	2,70	1	2,5	28	5,69	4	2,90	60	16,67	36	7,2	4	4
Humérus	127	34,32	34	85	459	93,29	63	45,65	359	99,72	319	63,8	57	57
Radius	28	7,57	13	32,5	117	23,78	9	6,52	93	25,83	70	14	17	17
Ulna	25	6,76	8	20	159	32,32	28	20,29	199	55,28	164	32,8	10	10
Scapula	7	1,89	2	5	91	18,50	22	15,94	113	31,39	24	4,8	15	15
Côtes + sacrum	2	0,05	8	1,67	60	1,02	7	0,42	142	3,29	71	1,18	21	1,75
Vertèbres	167	1,67	32	2,96	643	4,84	160	4,29	1049	10,79	575	4,26	98	3,63
Métap. + Phalanges	342	2,37	181	11,60	968	5,04	157	2,92	1425	10,15	934	4,79	336	8,62
NR total	2542		582		5679		1218		6318		5972		1106	
PR moyen	17,63		34,76		37,47		25,90		45,67		26,98		25,97	
NMI	185		20		246		69		180		250		50	

Tableau 43 : Nombre de restes (N) et pourcentages de représentation des éléments squelettiques (PR) des assemblages de micromammifères des sols G et P de la Caune de l'Arago, des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XVI/XVII et XIV de la Baume Moula-Guercy et de la grotte de Maltravieso (Sala de los Huesos).

- Baume Moula-Guercy

Les profils de représentation des différents niveaux étudiés à la Baume Moula-Guercy diffèrent sensiblement.

- XIV : L'assemblage osseux est dominé par les éléments dentaires, incisives et molaires (Tableau 43 ; Figure 35). Le pourcentage moyen de représentation osseuse est peu élevé (26,98%). Tous les ossements sont représentés, mais les parties crâniennes et certains os longs (fémur et tibias) sont peu conservés, ce qui est comparable à des assemblages de rapaces diurnes ou de petits mustélidés (Tableau 45).

- XVI/XVII : La représentation osseuse (PR moyen = 45,67%) est caractérisée par une bonne conservation des os longs (fémurs, tibias, humérus) et des éléments dentaires (Tableau 43 ; Figure 35). Les mandibules et maxillaires sont présents à hauteur de 40 et 52%. Le profil obtenu est comparable à celui qu'on observe dans la grande majorité des coprocoenoses actuelles des rapaces, diurnes et nocturnes, et de carnivores (Tableau 45).

	Arago sol G		Arago sol P		Lazaret UA 26		Lazaret UA 27	
	N Lago.	PR	N Lago.	PR	N Lago.	PR	N Lago.	PR
Mandibules	6	23,08	0	0	40	48,78	6	33,33
Maxillaires	5	38,46	0	0	8	19,51	5	55,56
Incisives	37	47,44	10	27,78	31	12,60	25	46,30
Molaires	112	39,16	31	23,48	96	10,64	45	22,73
Fémurs	10	38,46	0	0	62	75,61	17	94,44
Tibio-fibula	8	30,77	0	0	82	100,00	17	94,44
Pelvis	12	46,15	0	0	2	2,44	9	50
Calcaneum	8	30,77	2	16,67	25	30,49	4	22,22
Talus	8	30,77	2	16,67	7	8,54	4	22,22
Humérus	15	57,69	2	16,67	40	48,78	12	66,67
Radius	13	50,00	0	0	29	35,37	11	61,11
Ulna	11	42,31	2	16,67	18	21,95	10	55,56
Scapula	5	19,23	1	8,33	42	51,22	6	33,33
Côtes + sacrum	31	9,54	10	6,67	97	9,46	63	28
Vertèbres	16	2,68	11	3,99	71	3,76	46	11,11
Métap. + Phalanges	281	30,02	78	18,06	352	11,92	187	28,86
NR total	578		149		1002		467	
NMI	13		6		41		9	
PR moyen	33,53		9,69		30,69		45,37	

Tableau 44 : Nombre de restes (N) et pourcentages de représentation des éléments squelettiques (PR) de lagomorphes des sols G et P de la Caune de l'Arago et des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret.

- Maltravieso

Les pourcentages de représentation des éléments anatomiques de la grotte de Maltravieso n'ont été calculés que pour les micromammifères. Le profil obtenu est sensiblement similaire à ce qui est observé à la Caune de l'Arago et au Lazaret en ne tenant compte que de la microfaune (Tableau 43 ; Figure 35). Les incisives sont les éléments les mieux conservés de l'assemblage. Les ossements les plus représentés sont les humérus (57%), suivis des fémurs (39%) et des tibias (32%). Les mandibules et maxillaires apparaissent en proportions moyennes. Le pourcentage moyen de représentation squelettique n'est pas très élevé (25,97 %) et est comparable aux assemblages de rapaces diurnes ou de petits carnivores (Tableau 45). L'étude préliminaire de la représentation squelettique des restes de léporidés (Rodríguez-Hidalgo *et al.*, en prép) suggère une accumulation compatible avec une coprocœnose puisque la totalité des éléments osseux sont représentés. Un petit carnivore est proposé comme accumulateur potentiel.

#### *Discussion*

Les profils de certains niveaux étudiés affichent un pourcentage élevé de dents isolées. Dans les assemblages de micromammifères du sol G de la Caune de l'Arago, de l'UA 27 du Lazaret, de la couche XIV de la Baume Moula-Guercy et de Maltravieso, la majorité des éléments squelettiques et crâniens est conservée, toutefois la surreprésentation des incisives permet d'inférer qu'un tri favorisant ce type d'élément est effectué. Ces assemblages présentent en effet des pics notables d'incisives (Tableau 43), beaucoup plus importants que dans les assemblages actuels (Tableau 45). Ces différences, remarquables sur les quatre sites considérés, ne résultent pas d'un biais de prédation puisque les coprocœnoses de prédateurs actuels ne présentent pas ce type de surreprésentation d'éléments dentaires (Tableau 45). Elles peuvent être liées, outre à des biais de conservation différentielle et de fragmentation (des mandibules et maxillaires), à des biais de tamisage et/ou de tri (Denys, 1994). Il y a lieu également de vérifier si l'accumulation des ossements peut résulter d'un transport par l'eau. En effet dans ce cas, la surreprésentation d'une catégorie d'éléments squelettiques s'observe (Tableau 39). Néanmoins, la représentation des éléments squelettiques des différents assemblages étudiés ne correspond pas à ce type d'apport (Figure 37). Tous les ossements sont conservés, les os longs sont particulièrement bien représentés, et les mandibules, qui selon les catégories de Voorhies devraient dominer l'assemblage (Tableau 39), présentent des valeurs moyennes (Figure 37).

	<i>Bubo bubo</i>	<i>Asio flammeus</i>	<i>Asio otus</i>	<i>Strix aluco</i>	<i>Tyto alba</i>	<i>Athene noctua</i>	<i>Bubo scandiacus</i>
Mandibules	92,2	93,6	96	95,4	84,1	68,7	71,4
Maxillaires	40	52,5	84,8	74,2	71,3	18,7	57,1
Incisives	55	27,7	7,6	34,1	4,7	50	14,3
Molaires	31,2	15,8	4,2	5,4	11,9	26	10,7
Fémurs	73,3	73,1	95,4	81,1	69,1	75	89,3
Tibio-fibula	62,2	71,8	94	79,5	73	87,5	96,4
Pelvis	40	51,2	87,6	52,3	67	18,7	92,9
Calcaneum	23,3	24,3	19	8,3	34,4	18,7	60,7
Talus	25,5	24,3	7,9	0,8	34,7	6,2	46,4
Humérus	71,1	89,7	86,3	58,3	70,1	68,7	82,1
Radius	33,3	61,5	69,3	49,2	66,6	12,5	71,4
Ulna	65,5	64,1	76,3	52,3	70	43,7	64,3
Scapula	27,8	26,9	51	18,9	59,5	25	67,9
Côtes + sacrum	6,6	17,4	35,5	7,8	45,7	7,2	89,3
Vertèbres	24,6	20,8	27,6	5	42,6	8,9	41,5
Métap. + Phalanges	10,7	11	15,8	3,6	22,3	12,3	61
PR moyen	42,64375	45,35625	53,64375	39,1375	51,69	34,24	63,54

	<i>Circus cyaneus</i>	<i>Hieratus fasciatus</i>	<i>Falco tinnunculus</i>	<i>Alopex lagopus</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Martes martes</i>	<i>Genetta genetta</i>
Mandibules	97,8	80,8	96,7	100	50	66,7	99,4
Maxillaires	95,6	82,4	66,2	83,3	25	50	45,9
Incisives	69,5	32,7	60,3	0	68,8	75	55,9
Molaires	27,5	23,1	32,8	33,3	31,3	41,6	11,3
Fémurs	21,7	94,2	61,2	16,6	100	33,3	59,7
Tibio-fibula	19,6	67,3	53,2	33,3	62,5	16,6	36,7
Pelvis	8,7	86,6	33,1	0	25	16,6	22,4
Calcaneum	4,3	69,2	14,5	0	25	0	8
Talus	2,2	98,1	19,5	33,3	12,5	0	4
Humérus	50	98,1	70,3	50	75	100	48,2
Radius	21,7	88,5	41,4	16,6	25	16,6	12
Ulna	19,6	90,4	52,3	16,6	37,5	66,7	16
Scapula	6,5	80,8	28,8	0	12,5	33,3	3,4
Côtes + sacrum	6,3	18,4	6,9	7,5	8,3	7,5	0,4
Vertèbres	1,6	72	12,3	27,1	23,4	23,9	11,2
Métap. + Phalanges	6,3	39,6	13,1	29,7	22,7	18	1,4
PR moyen	28,68125	70,1375	41,4125	27,95625	37,78125	35,3625	27,24375

Tableau 45 : Pourcentages de représentation des éléments squelettiques (PR) des assemblages de micromammifères issus de coprocoenoses de plusieurs prédateurs actuels. (d'après Andrews, 1990)

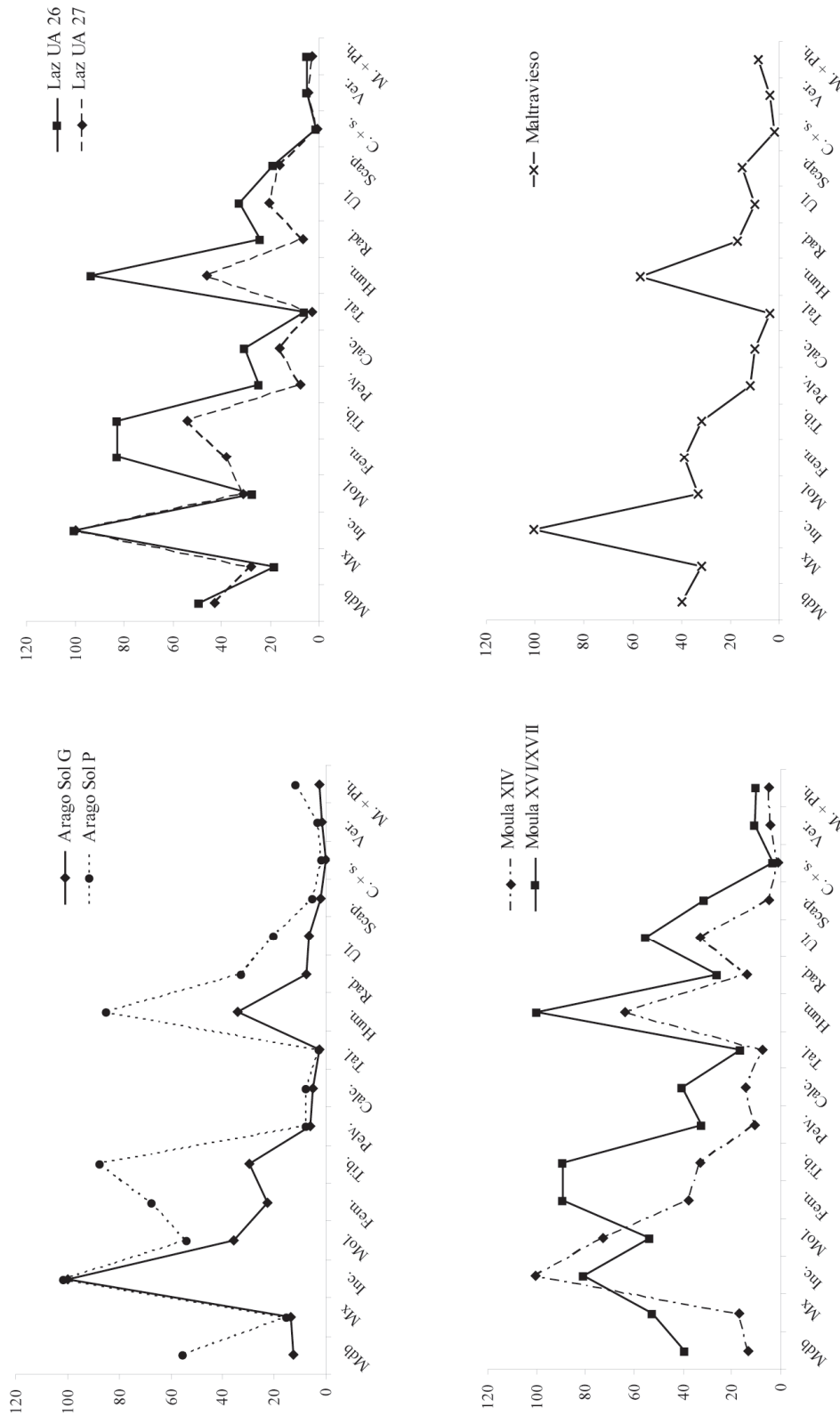


Figure 35 : Profils de représentation osseuse des assemblages de micromammifères de la Caune de l’Arago (sols G et P), de la grotte du Lazaret (UA 26 et 27), de la Baume Moula-Guercy (niveaux XIV et XVI/XVII) et de Maltravieso (sala de los Huesos). Avec Mdb : mandibule ; Mx : maxillaire ; Inc. : incisives ; Mol. : molaires ; Fem. : fémur ; Tib. : tibia-fibula ; Pelv. : pelvis ; Calc. : calcaneum ; Tal. : talus ; Hum. : humérus ; Rad. : radius ; Ul. : ulna ; Scap. : scapula ; C. + s. : côtes et sacrum ; Ver. : vertèbres ; M. + Ph. : métapodes et phalanges.

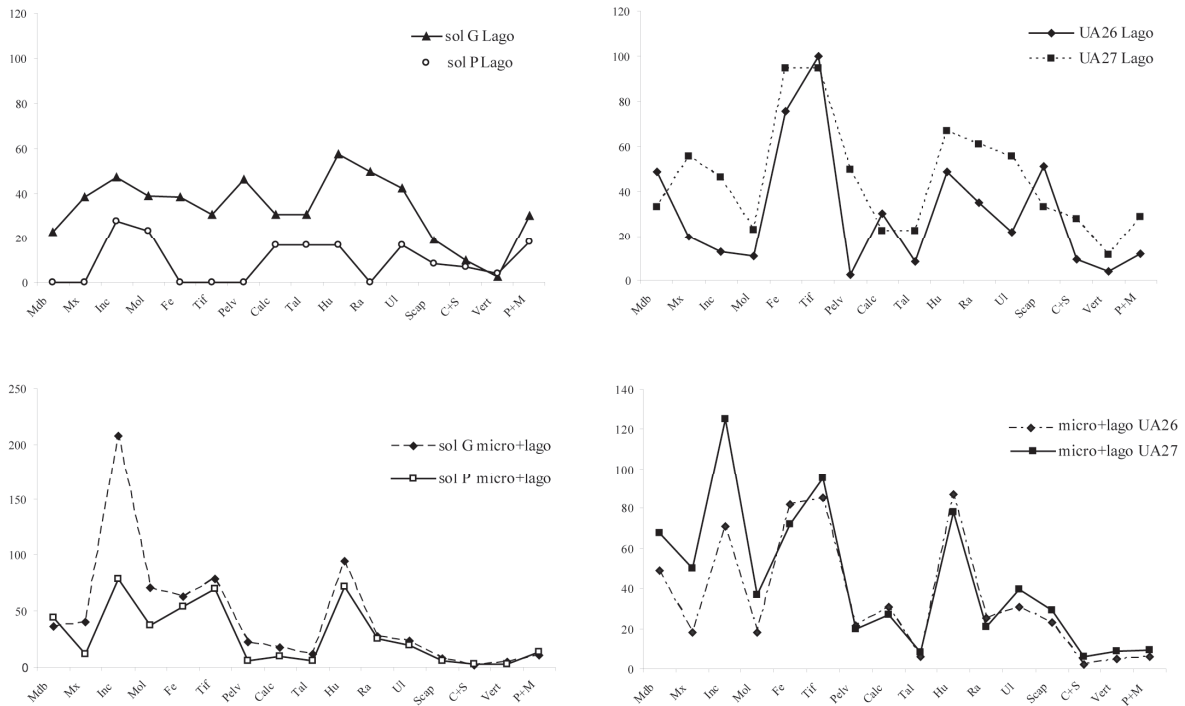


Figure 36 : Profils de représentation osseuse des assemblages de lagomorphes, et de micromammifères et lagomorphes associés, des sols G et P de la Caune de l’Arago et des UA 26 et 27 de la grotte du Lazaret. Avec Mdb : mandibule ; Mx : maxillaire ; Inc. : incisives ; Mol. : molaires ; Fem. : fémurs ; Tib. : tibia-fibula ; Pelv. : pelvis ; Calc. : calcanéum ; Tal. : talus ; Hum. : humérus ; Rad. : radius ; Ul. : ulna ; Scap. : scapula ; C. + s. : côtes et sacrum ; Ver. : vertèbres ; M. + Ph. : métapodes et phalanges.

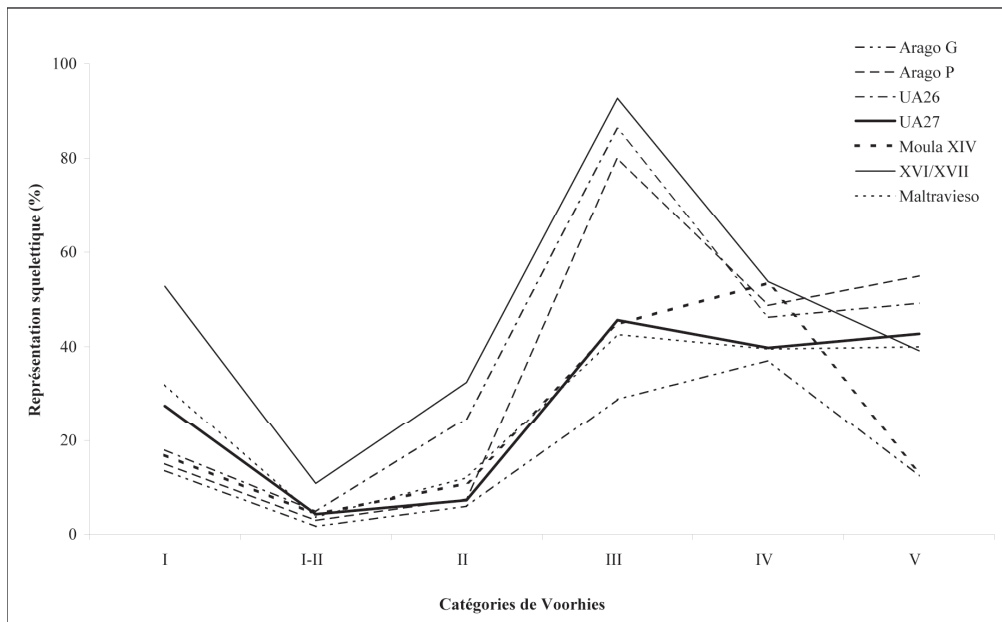


Figure 37 : Représentation des éléments anatomiques des assemblages de micromammifères des sols G et P de la Caune de l’Arago, des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XIV et XVI/XVII de la Baum Moula-Guercy et de Maltravieso en fonction des catégories de Voorhies (d’après Dodson, 1973 et Korth, 1979). I : Maxillaires ; I-II : vertèbres ; II : Pelvis ; III : Fémurs, humérus, tibias ; IV : Calcanéum, ulnas, radius, dents isolées ; V : mandibules.

Les dents isolées se classent au sein de la catégorie IV (Tableau 39). Cette catégorie apparaît moins représentée que les os longs dans presque tous les niveaux étudiés, à l'exception de la couche XIV de Moula et de l'UA26. Néanmoins pour ces deux niveaux, les mandibules sont encore plus faiblement représentées. Le transport par l'eau des éléments squelettiques ne semble donc pas être à l'origine des assemblages de micromammifères étudiés.

Bien que les incisives soient surreprésentées sur le sol G de l'Arago, l'UA 27 du Lazaret, la couche XIV de Moula et à Maltravieso, la présence de phalanges, de vertèbres et d'os longs dans les accumulations osseuses suggère qu'elles ne résultent pas d'un transport hydrique et confirme qu'elles correspondent à des coprocoenoses. La surreprésentation des incisives dans les assemblages étudiés est imputable à une forte fragmentation post-dépositionnelle ainsi qu'au phénomène de conservation différentielle.

### 3.2.2 Analyses statistiques

Afin d'évaluer le biais supposé de conservation différentielle dans la représentation des éléments anatomiques de micromammifères, une analyse en composante binaire est menée sur le matériel issu des sites étudiés dans ce travail, ainsi que sur plusieurs autres sites fossilifères et assemblages osseux de prédateurs actuels. Seuls les restes de micromammifères sont pris en compte. Les sites de comparaison utilisés sont Tighenif (Denys *et al.*, 1987), Gran Dolina à Atapuerca (niveaux Td 3, Td 6, Td 10) (Fernández-Jalvo & Andrews, 1992; Fernández-Jalvo, 1996) et Artenac (Desclaux *et al.*, 2011). Différents types de prédateurs ont été identifiés dans les gisements considérés : petit carnivore pour Tighenif, *B.bubo* sur Td 3, *S. aluco* dans Td 6, *F. tinnuculus* dans Td 10, et un accumulateur inconnu à Artenac (couche c8). Les données sur les prédateurs actuels sont tirées de Andrews (1990).



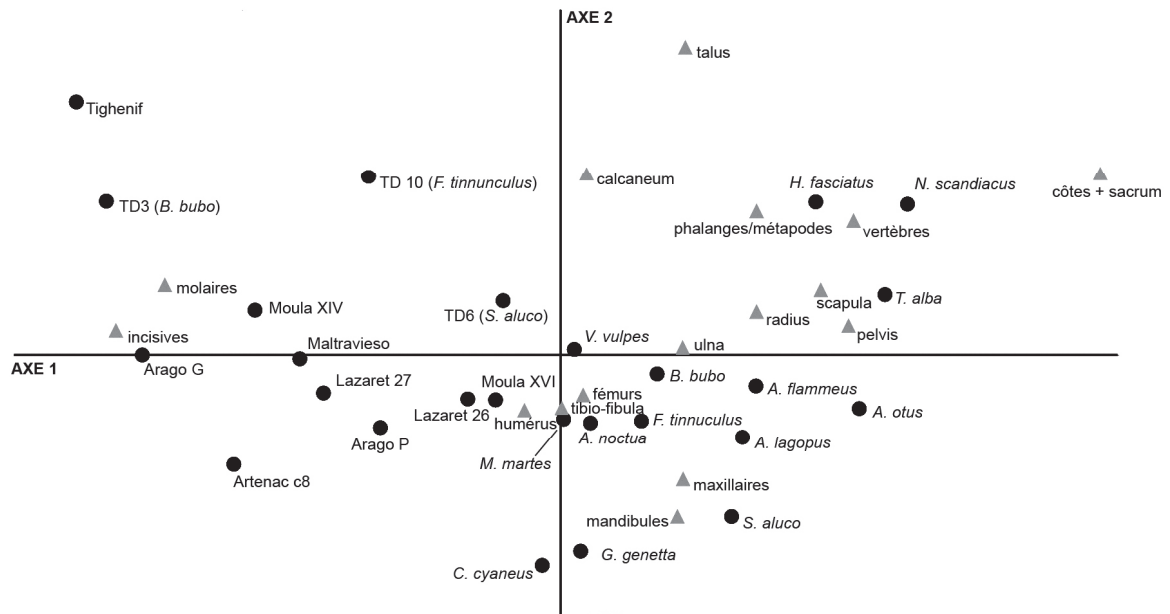


Figure 38 : Analyse en composante binaire (ACB) des assemblages osseux de micromammifères d'assemblages fossiles et actuels en fonction du pourcentage de représentation osseuse.

Les quatre premiers axes de l'ACB (analyse en composante binaire) représentent 82,73 % de l'inertie, ce qui est satisfaisant. Le plan factoriel défini par les deux premiers axes (66,26 % de l'inertie) permet de distinguer sans équivoque les assemblages provenant des divers sites préhistoriques, indépendamment de leurs âges, des assemblages actuels (Figure 38). En effet, la totalité des assemblages fossiles, et indépendamment des prédateurs identifiés, est située en zone négative de l'axe 1, alors que les assemblages actuels sont situés en zone positive de ce même axe (à l'exception de *Circus cyaneus*). L'axe 1 est caractérisé par une très forte contribution à l'inertie des incisives (43,34 %) et des molaires (17,86 %).

L'ACB réalisée apparaît donc comme étant le reflet d'une surreprésentation des éléments dentaires dans les assemblages fossiles, par rapport aux autres éléments du squelette crânien et du squelette post-céphalique. Le plan factoriel défini par les Axes 1 et 2 de l'ACB met en évidence un phénomène de conservation différentielle, commun à tous les gisements fossiles considérés, et confirme nos observations sur les seuls pourcentages de représentation. Cette analyse souligne par conséquent les limites de cette méthode, induite par la fragmentation post-dépositionnelle dans les assemblages fossiles.

### 3.3 Fragmentation

Les assemblages de micromammifères des quatre gisements étudiés présentent un taux de fragmentation élevé, entre 91% pour les os longs des niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et 100% dans le sol P de la Caune de l'Arago (Tableau 46). Les extrémités distales d'humérus et d'ulna, et les extrémités proximales de fémurs sont les plus représentées sur la majorité des niveaux considérés. Pour les tibias, les diaphyses apparaissent en plus grand nombre. Les niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy présentent les pourcentages les plus élevés d'ossements entiers, et notamment d'ulnas, dont généralement seule l'extrémité proximale subsiste. Les autres ossements du squelette post-céphalique sont également majoritairement cassés, à l'exception des vertèbres caudales et calcanéum qui présentent, sur l'ensemble des gisements, une bonne conservation.

Les mandibules et les maxillaires sont très fragmentés (Tableau 47). En effet, sur l'ensemble des sites considérés dans cette étude, aucun de ces éléments n'a été trouvé entier. Les mandibules et les maxillaires des différents gisements présentent des pourcentages de perte des molaires et incisives (nombre de dents par échantillon par rapport au nombre d'alvéoles vides) assez importants. Les incisives sont très rarement retrouvées en place, en particulier sur les maxillaires. Les pourcentages de dents isolées (molaires et incisives) sont également très élevés, atteignant des valeurs excessives pour les incisives du sol G de la Caune de l'Arago et la couche XIV de Moula. Ceci suppose par conséquent la destruction totale d'une partie des mandibules et des maxillaires. Des pourcentages importants de dents isolées ont également été observés dans d'autres gisements fossilifères, comme dans l'unité 18 de Westbury (Andrews, 1990), les niveaux TP9, TP7 et TP3 de la Trincheria Penal d'Atapuerca (Fernández-Jalvo, 1995), les niveaux TD11, TD10, TD6, TD5 et TD3 de Gran Dolina (Fernández-Jalvo & Andrews, 1992) dans lesquels différents prédateurs ont été identifiés.

Les dents sont, comparativement au reste du matériel crânien et post-crânien, relativement peu fragmentées. Les molaires présentent une fragmentation légère et concerne majoritairement les molaires d'arvicolinés, au niveau des angles saillants. Dans le sol G de l'Arago, les molaires sont particulièrement bien conservées, avec seulement 8% de matériel cassé, tandis que dans le niveau XIV de la Baume Moula-Guercy près de 54% présente une fragmentation. Sur l'ensemble des sites, les molaires rhyzodontes (muridés, gliridés) sont

	Arago G		Arago P		UA 26		UA 27		Moula XVI/XVII		Moula XIV		Maltravieso	
	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%
<b>Humérus</b> entiers	5	3,94	0	0	42	9,15	4	6,35	46	13,49	20	6,33	2	5,26
fragmentés	122	<b>96,06</b>	34	<b>100</b>	417	<b>90,9</b>	59	<b>93,65</b>	295	<b>86,51</b>	296	<b>93,67</b>	36	<b>94,74</b>
- partie proximale	16	12,6	6	17,6	114	24,8	11	17,5	104	30,5	39	12,3	12	31,6
- diaphyse	56	44,09	10	29,41	49	10,7	11	17,46	69	20,23	53	16,77	6	15,79
- partie distale	50	39,37	18	52,94	254	55,33	37	58,73	122	35,78	204	64,56	18	47,37
Total	<b>127</b>	100	<b>34</b>	100	<b>459</b>	100	<b>63</b>	100	<b>341</b>	100	<b>316</b>	100	<b>38</b>	100
<b>Ulna</b> entiers	0	0	0	0	0	0	0	0	14	7,78	5	3,05	1	10
fragmentés	25	<b>100</b>	8	<b>100</b>	159	<b>100</b>	31	<b>100</b>	166	<b>92,22</b>	159	<b>96,95</b>	9	<b>90</b>
- partie proximale	16	64	4	50	137	86,2	21	67,7	104	57,8	135	82,3	7	70
- diaphyse	9	36	4	50	0	0	10	32,26	53	29,44	22	13,41	2	20
- partie distale	0	0	0	0	22	13,84	0	0	9	5	2	1,22	0	0
Total	<b>25</b>	100	<b>8</b>	100	<b>159</b>	100	<b>31</b>	100	<b>180</b>	100	<b>164</b>	100	<b>10</b>	100
<b>Fémurs</b> entiers	0	0	0	0	17	4,2	2	4	39	13,98	2	1,06	1	3,45
fragmentés	84	<b>100</b>	26	<b>100</b>	390	<b>95,8</b>	48	<b>96</b>	240	<b>86,02</b>	186	<b>98,94</b>	28	<b>96,55</b>
- partie proximale	39	46,4	16	61,5	291	71,5	26	52	133	47,7	148	78,7	22	75,9
- diaphyse	25	29,76	4	15,38	45	11,05	13	26	66	23,66	20	10,64	2	6,9
- partie distale	20	23,81	6	23,08	54	13,25	9	18	41	14,70	18	9,57	4	13,79
Total	<b>84</b>	100	<b>26</b>	100	<b>407</b>	100	<b>50</b>	100	<b>279</b>	100	<b>188</b>	100	<b>29</b>	100
<b>Tibia</b> entiers	0	0	0	0	3	0,7	0	0	2	0,70	3	1,82	0	0
fragmentés	110	<b>100</b>	35	<b>100</b>	404	<b>99,3</b>	72	<b>100</b>	282	<b>99,3</b>	162	<b>98,18</b>	32	<b>100</b>
- partie proximale	12	10,9	9	25,7	94	23,1	10	13,9	100	35,2	31	18,8	2	6,3
- diaphyse	60	54,55	12	34,29	191	47	26	36,11	73	25,7	48	29,09	24	75
- partie distale	38	34,55	14	40	119	29,20	36	50	109	38,38	83	50,3	6	18,75
Total	<b>110</b>	100	<b>35</b>	100	<b>407</b>	100	<b>72</b>	100	<b>284</b>	100	<b>165</b>	100	<b>32</b>	100

Tableau 46 : Taux de fragmentation des os longs de micromammifères dans les assemblages des sols G et P de la Caune de l'Arago, des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XIV et XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et de la grotte de Maltravieso

#### IV. Taphonomie

rarement cassées et les racines sont présentes. Les incisives sont plus largement fragmentées, qu'elles soient isolées ou *in situ* (Tableau 47). On observe 53% de fragmentation sur les incisives isolées du sol G de l'Arago, jusqu'à près de 99% dans les niveaux XVI/XVII de Moula. Sur le matériel *in situ*, seul 5% est cassé sur le sol P de l'Arago, alors que la totalité est fragmentée dans les niveaux XVI/XVII de Moula.

Les taux de fragmentation élevés des éléments crâniens et du squelette post-céphalique des gisements étudiés sont comparables aux valeurs obtenues pour les assemblages actuels de rapaces diurnes et de petits carnivores, mais pas à ceux de rapaces nocturnes dont les ossements présentent relativement peu de fragmentation (Tableau 48). On remarque que les assemblages fossiles présentent des valeurs situées entre les rapaces diurnes (fragmentation moyenne) et les carnivores de petite taille (fragmentation extrême). On note cependant une meilleure représentation des extrémités distales d'humérus et proximales de fémurs dans les coprocoenoses de prédateurs que dans les assemblages fossiles. De plus, dans les coprocoenoses de carnivores, il existe un déficit en dents isolées (Andrews, 1990), alors qu'elles apparaissent en proportions importantes dans les assemblages fossiles étudiés. Ces quelques éléments ne permettent pas d'identifier de catégorie de prédateur, bien qu'une part, non estimable, de la fragmentation observée puisse y être liée.

	Arago G	Arago P	Lazaret 26	Lazaret 27	Moula XIV	Moula XVI/XVII	Maltravieso
<b>Fragmentation crâne</b>							
% crâne entier	0	0	0	0	0	0	0
% maxillaire avec zygomatiques	0	0	0	0	0	0	0
% perte molaire/maxillaire	68	79	78,6	74,6	82,3	88,6	69,4
% perte incisives/maxillaire	100	100	92,3	100	100	100	100
<b>Fragmentation mandibule</b>							
% mandibule entière	0	0	0	0	0	0	0
% perte molaires	65,21	48,48	78,3	60,94	68,2	88,70	61,9
% perte incisives	90,70	81,00	93,60	89,56	91,01	98,31	92,86
<b>Dents isolées</b>							
% molaires isolées	369,70	239,02	109,64	169,08	517,73	190,30	396
% incisives isolées	1043,66	385,71	212,30	357,14	928,70	246,19	870
<b>Fragmentation dents</b>							
% molaires isolées cassées	8,4	25,51	34,61	32,40	53,6	42,24	15,67
% molaires <i>in situ</i> cassées	3,85	17,65	25	5,66	64,21	29,79	7,69
% incisives isolées cassées	53,38	72,84	84,42	90,04	93	98,6	66,17
% incisives <i>in situ</i> cassées	70	5,26	17,39	90	97,3	100	42,86

Tableau 47 : Fragmentation des crânes et des mandibules de micromammifères et représentation des dents isolées (%) dans les assemblages des sols G et P de la Caune de l'Arago, des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XIV et XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et de la grotte de Maltravieso.

La fragmentation importante des ossements des assemblages osseux étudiés doit donc être imputée à d'autres facteurs que la prédation. Il apparaît qu'elle est principalement liée à des phénomènes post-dépositionnels et notamment le *trampling* (piétinement des sols). En effet, la grande proportion de dents isolées, l'absence de crâne entier, la fracturation de toutes les mandibules et des maxillaires, des os longs, ainsi que la bonne conservation des plus petits éléments, caractérisent l'action du *trampling* (Andrews, 1990). De plus, dans l'assemblage du sol G de la Caune de l'Arago, la présence de micro-stries sur plusieurs ossements (Figure 47) est également à mettre en relation avec le *trampling* (voir *Etat des surfaces osseuses et dentaires*, 3.4.2.). Le compactage des sédiments est également un facteur majeur de fragmentation (Smoke & Stahl, 2004) de même que la chute de lambeaux de parois en contexte karstique (Andrews, 1990). Enfin, une part de la fragmentation des ossements de micromammifères de la Caune de l'Arago, de la grotte du Lazaret, de la Baume Moula-Guercy et de Maltravieso doit être imputée au tamisage des sédiments. Dans chaque assemblage, des fractures récentes ont pu être observées.

	<i>Asio otus</i>	<i>Asio flammeus</i>	<i>Bubo bubo</i>	<i>Strix aluco</i>	<i>Athene noctua</i>	<i>Falco tinnunculus</i>	<i>Circus cyaneus</i>	<i>Martes martes</i>	<i>Vulpes vulpes</i>
	%	%	%	%	%	%	%	%	%
<b>Humérus entiers</b>	96	88	82	53	33	44	22	0	0
fragmentés	4	12	18	47	65	56	78	100	100
- partie proximale	0	3	7	7	33	4	7	30	8
- diaphyse	1	2	0	12	16	27	39	19	9
- partie distale	3	7	11	28	16	25	32	51	83
<b>Ulna entiers</b>	95	92	97	69	100	32	60	25	0
fragmentés	5	8	3	31	-	68	40	75	100
- partie proximale	4	8	3	31	-	52	40	75	67
- diaphyse	1	0	0	0	-	8	0	0	33
- partie distale	0	0	0	0	-	8	0	0	0
<b>Fémurs entiers</b>	96	93	83	52	12	20	20	0	0
fragmentés	4	7	17	48	88	79	80	100	100
- partie proximale	3	7	12	22	64	48	40	50	53
- diaphyse	1	0	3	6	12	24	20	50	21
- partie distale	0	0	2	20	12	7	20	0	26
<b>Tibia entiers</b>	93	87	86	85	33	31	22	0	0
fragmentés	7	13	14	15	66	68	77	100	100
- partie proximale	6	4	9	7	8	29	22	82	67
- diaphyse	1	5	0	4	50	25	33	18	33
- partie distale	0	4	5	4	8	14	22	0	-

Tableau 48 : Taux de fragmentation des os longs de micromammifères dans les coprocoenoses de prédateurs actuels (d'après Andrews, 1990).

L'étude de la fragmentation des assemblages osseux de la Caune de l'Arago, de la grotte du Lazaret, de la Baume Moula-Guercy et de Maltravieso n'apporte pas d'informations spécifiques sur une catégorie de prédateurs, mais permet de mettre en évidence l'impact de plusieurs phénomènes post-dépositionnels comme le *trampling* et le tamisage des sédiments.

### 3.4 Etat des surfaces osseuses et dentaires

L'observation des états de surface des ossements et des dents des différents gisements a permis de mettre en évidence différents types d'altérations, dont les principales sont liées aux sucs digestifs de prédateurs. D'autres modifications de surface ont été observées comme des traces de racines, de *weathering*, de piétinement (*trampling*), d'oxydation ou encore d'abrasion sédimentaire.

#### 3.4.1 Traces de digestion

Sur l'ensemble des assemblages étudiés, des traces de digestion ont été observées, préférentiellement sur les molaires et les incisives, mais aussi sur les ossements du squelette post-céphalique. Ces altérations sont particulièrement visibles chez les rongeurs, mais les restes osseux appartenant à d'autres ordres peuvent également être affectés par la digestion (Insectivores, chiroptères, amphibiens, reptiles, lagomorphes). Pour chaque site, l'intensité et la quantité de matériel digéré ont été observés (Tableau 49).

	Arago G	Arago P	Lazaret UA26	Lazaret UA27	Moula XIV	Moula XVI/XVII	Maltravieso
<b>Incisives (%)</b>							
<b>incisives isolées digérées</b>	24,59	51,8	18	6,5	33	18	15
digestion légère	46,8	57,9	55	58,8	81	88	56
digestion moyenne	43,7	26,3	37	29	16,5	9	37
digestion forte	9,5	15,8	8	12,2	2,5	3	7
<b>digestion in situ</b>	25	13,6	10	37,5	56	33	0
digestion légère	100	66	61	66	72	100	0
digestion moyenne	0	34	38	34	26	0	0
digestion forte	0	0	1	0	2	0	0
<b>Total digestion</b>	24,8	32,7	14	22	44,5	25,5	15
<b>Molaires (%)</b>							
<b>molaires isolées digérées</b>	46,5	44,8	19,5	16,76	37	18,12	29
digestion légère	52,5	57,5	75,5	55	75	68	74
digestion moyenne	43	40,45	20	25	19	24	22
digestion forte	4,5	2,05	4,5	20	6	8	4
<b>digestion in situ</b>	20	15	11,03	9	29	14	25
digestion légère	61,5	80	86	85,7	58,2	70	100
digestion moyenne	38,5	20	14	14,3	37,3	20	0
digestion forte	0	0	0	0	4,5	10	0
<b>Total digestion</b>	33,25	29,9	15,27	12,88	33	16,06	27

Tableau 49: Proportion et intensité de la digestion des incisives et des molaires, isolées et *in situ*, dans les assemblages des sols G et P de la Caune de l'Arago, des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XIV et XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et de la grotte de Maltravieso.

	Digestion (%)		Digestion <i>in situ</i> (%)		Digestion fémur	Catégorie digestion
	Incisives	Molaires	Incisives	Molaires		
<b>Assemblages fossiles</b>						
Arago micromammifères - sol G	25	33	25	20	41	2-3
Arago micromammifères - sol P	33	30	14	15	44	2-3
Lazaret UA26	14	15	10	11	26	2-3
Lazaret UA27	22	13	37	9	19	2-3
Moula-Guercy - niveau XIV	44	33	56	29	40	3
Moula-Guercy - niveaux XVII-XVI	25	16	33	14	27	2
Maltravieso	15	27	-	25	37	2-3
<b>Rapaces nocturnes actuels (*)</b>						
<i>Tyto alba</i>	5	1	4,2	1,1	11	1
<i>Asio flammeus</i>	13	2	8,69	1,9	11	1
<i>Asio otus</i>	27	1	25	1,5	14	1-2
<i>Bubo scandiacus</i>	8	5	10	5,3	12	1-2
<i>Strix nebulosa</i>	30	4	14,28	4,1	18	2
<i>Strix aluco</i>	66	22	54,7	19,2	26	3
<i>Bubo bubo</i>	48	11	44	13,1	34	3
<i>Athene noctua</i>	73	51	100	42,9	66	3-4
<b>Rapaces diurnes actuels (*)</b>						
<i>Falco tinnunculus</i>	60	53	66,6	38	82	4
<i>Circus cyaneus</i>	100	46	100	41,6	66	5
<b>Carnivores actuels (*)</b>						
<i>Genetta genetta</i>	35	15	35,2	20,4	58	3
<i>Martes martes</i>	28	24	33,3	16,7	50	3-4
<i>Vulpes vulpes</i>	90	70	100	54,5	50	5
<i>Alopex lagopus</i>	100	48	100	41,7	-	5

Tableau 50 : Proportion et intensité de la digestion des incisives et des molaires (isolées et *in situ*), et des têtes fémorales dans les assemblages des sols G et P de la Caune de l'Arago, des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XIV et XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et de la grotte de Maltravieso, ainsi que de différents assemblages de prédateurs actuels. (\*) : Andrews, 1990.

- Caune de l'Arago
  - Sol G

La quantité de matériel digéré dans le sol G avoisine les 25% pour les incisives et 33% pour les molaires (Tableau 49), ces pourcentages tenant compte de la totalité des dents digérées (dents isolées et *in situ*). Pour les incisives, la part de digestion *in situ* n'est pas forcément très représentative étant donné le faible pourcentage de matériel retrouvé dans les alvéoles dentaires, dû à la fragmentation importante des parties crâniennes (voir 3.3 *Fragmentation*). Néanmoins, on constate que 58% des incisives sont affectées sur l'extrémité, témoignant d'une altération primaire *in situ* (Figure 39a.). Un peu plus de 80% des incisives digérées présentent des altérations légères à modérées affectant les bandes d'émail (dont digestion *in situ*). Une faible part du matériel montre une digestion plus intense (9,5%), les bandes d'émail sont considérablement réduites voire disparues, et la dentine présente un aspect légèrement ondulé. Les molaires digérées sont plus nombreuses que les incisives, principalement des dents isolées d'arvicolinés. Les bords sont préférentiellement attaqués et arrondis dans leur partie occlusale dans 52% des cas, tandis que l'émail est endommagé sur 40% des dents ; 4,5% présentent les stigmates d'une digestion plus forte avec les bords d'émail entamés sur toute la surface de la dent et la dentine plus ou moins affectée (Figure 39b.). Plusieurs molaires de muridés présentent des altérations plus ou moins fortes de l'émail. Les ossements du squelette post-céphalique portent également de légères traces de digestion, principalement localisées sur les têtes fémorales (41%) (Figure 39c.), les extrémités distales d'humérus et sur les extrémités proximales d'ulnas. Elles se traduisent par l'altération des surfaces articulaires laissant apparaître le tissu spongieux de l'os. Seuls les ossements de rongeurs sont digérés.



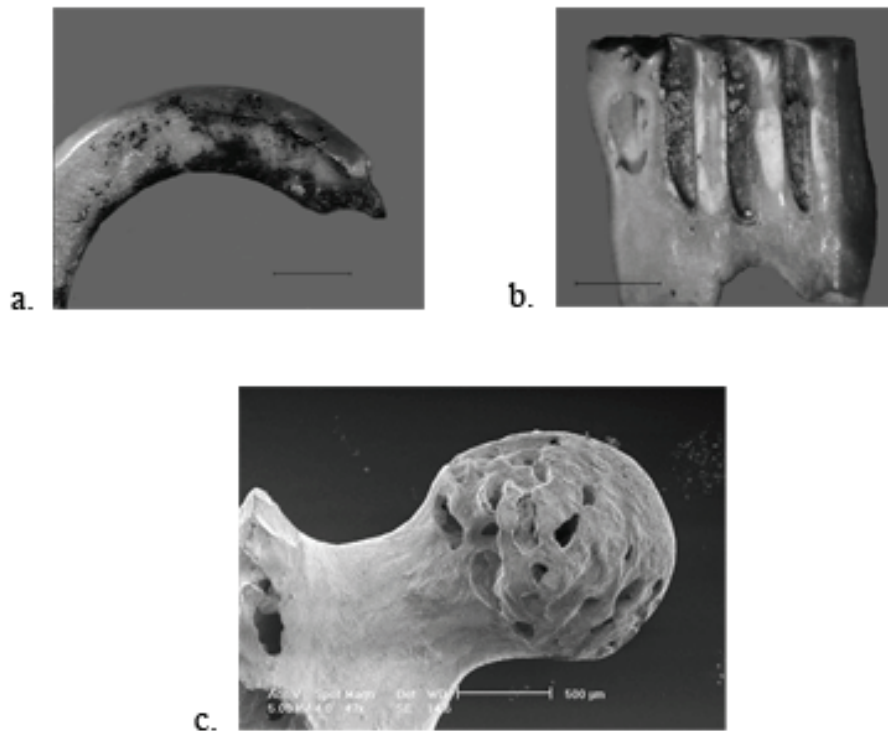


Figure 39 : Digestion observée sur le matériel du sol G : a. incisive supérieure, digestion in situ légère ; b. molaire inférieure de *P. lenki*, digestion modérée ; c. tête fémorale de rongeur, digestion modérée. (échelle : a., b. = 1mm ; c. = 500 µm)

Les pourcentages et l'intensité de la digestion observée sur le matériel dentaire et osseux du sol G de la Caune de l'Arago sont plus importants que dans les assemblages de prédateurs comme *T. alba* ou *A. flammeus*, appartenant à la catégorie 1 (Tableau 50). Ils peuvent être rapprochés des données obtenues pour plusieurs gisements fossilifères : le niveau TD 3 d'Atapuerca (Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Fernández-Jalvo, 1995) pour un prédateur appartenant aux catégories 2/3 a été identifié, et la phase II du Boquete de Zaffaraya, résultant d'une coprocoenose mixte (petit mustélinidé et rapace nocturne de grande taille) (Desclaux *et al*, 2011). Ils permettent également d'exclure les rapaces diurnes et les canidés en raison de la forte intensité de la digestion, affectant de façon importante la majorité du matériel chez ces animaux. La digestion des restes du sol G est plutôt comparable à ce qui est observé chez *Asio otus*, *Strix aluco*, ou *Bubo bubo*, mais aussi chez des carnivores comme *M. martes* et *G. genetta* (Tableau 50). Toutefois, chez ces deux prédateurs, la digestion des éléments du squelette post-céphalique est plus fréquente et plus forte que ce que l'on observe dans le sol G, et le degré de digestion des dents plus intense, notamment sur les molaires (Andrews, 1990). En fonction des catégories de digestion établies par Andrews (1990) pour différents

prédateurs actuels, il apparaît que l'assemblage de micromammifères du sol G peut être attribué aux groupes 2 ou 3 (Tableau 40), regroupant les rapaces nocturnes de petite et grande taille. Cependant, bien que l'intensité de la digestion soit relativement modérée sur l'ensemble de l'assemblage de ce niveau comme reconnue dans le groupe 2, la proportion de molaires digérées et de têtes fémorales correspond plutôt au groupe 3. Quelques restes attribués à *O. cuniculus* (3,11 %) portent également des traces de digestion comparables en intensité à ce qui est observé sur les micromammifères (Obs. K. El Guennoui). Ceci suggère l'implication d'un même prédateur, vraisemblablement de grande taille comme *B. bubo*. Un autre prédateur, produisant une digestion moins intense, pourrait être impliqué dans l'apport d'une partie du matériel, tel qu'*A. otus* (catégorie 2).

##### o Sol P

La proportion d'incisives digérées sur le sol P est un peu plus importante que sur le sol G (32,7 %), et s'observe principalement sur les dents isolées (51,8 %) (Tableau 49). La digestion *in situ* est peu abondante sur les incisives placées dans les alvéoles mandibulaires, à cause d'une fragmentation importante des parties crâniennes. Néanmoins, comme sur le sol G, la proportion importante de dents dont la pointe est digérée (près de 70 %) témoigne de leur altération *in situ* (Figure 40a.). Les bandes d'émail sont généralement peu altérées (58 %) mais une partie des incisives présente une digestion plus forte attaquant également la dentine (15 %). Les molaires du sol P sont un peu moins altérées que dans le sol G, en proportion et en intensité. La digestion s'observe majoritairement, et de façon modérée (58 %), sur les dents d'arvicolinés (bords arrondis, émail altéré sur les angles saillants, dentine parfois attaquée) (Figure 40b.), mais on observe toutefois sur quelques molaires de muridés des altérations superficielles de l'émail, ainsi que sur deux restes dentaires de crociduriné et de chiroptère. La digestion du squelette post-céphalique s'observe préférentiellement sur les extrémités proximales de fémurs de rongeurs (44 %). De rares extrémités proximales de fémurs et d'humérus de chiroptères et d'insectivores sont également légèrement digérées. L'observation des restes de lagomorphes montre qu'une faible quantité de matériel présente des traces de digestion (3,35 %) de faible intensité (Obs. K. El Guennoui).

L'intensité de la digestion des dents dans le sol P est légèrement moins forte que dans le sol G, mais les proportions de dents altérées sont comparables. La digestion est toutefois plus intense sur 15% des incisives. Cet assemblage présente des valeurs comprises entre les catégories 2 et 3 (Tableau 50). L'importante fréquence de digestion observée au niveau des

extrémités des incisives (67%) caractérise les prédateurs du groupe 2 comme *A. otus* (Andrews, 1990), tandis que la proportion de fémurs et de dents digérées place l'assemblage du sol P au sein de la catégorie 3 (*B. bubo* ou *S. aluco*). La présence d'altérations peu intenses sur quelques restes de lagomorphes suggère l'implication ponctuelle de *B. bubo*.

L'assemblage dentaire et osseux de micromammifères du sol P correspond aux catégories de digestion 2 à 3 (Tableau 40) et pourrait refléter un mélange d'apport de plusieurs prédateurs, rapaces nocturnes de petite taille comme *A. otus* ou *Strix aluco*, mais aussi de plus grande taille, *B. bubo*.

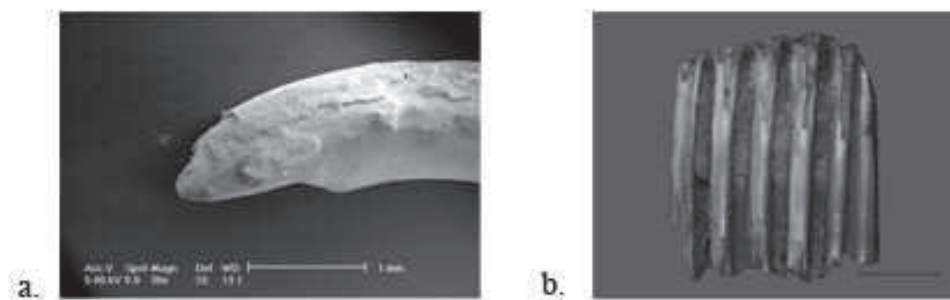


Figure 40 : Digestion observée sur le matériel du sol P : a. incisive inférieure, digestion *in situ* modérée ; b. molaire inférieure de *M. (T.) vaufreyi*, digestion modérée. (échelle : 1mm)

- Grotte du Lazaret
  - UA 26

Les restes dentaires et osseux de micromammifères de l'UA 26 de la grotte du Lazaret sont peu digérés (14% des incisives, 15% des molaires et 26% des têtes fémorales) (Tableau 49). En ce qui concerne les incisives, 55 % du matériel digéré présente des altérations légères à modérées, attaquant plus ou moins fortement les bandes d'émail, et préférentiellement sur le bord antérieur des dents (digestion *in situ*) (Figure 41a.). 8% des incisives ont été altérées plus fortement par les sucs gastriques : la totalité de l'émail a disparu, la dentine est également affectée et présente un aspect ondulé. Majoritairement, les molaires d'arvicolinés et de quelques muridés sont affectées assez légèrement par les sucs gastriques (75,5 %) (Figure 41b.). Les bords supérieurs et inférieurs sont arrondis et l'émail est légèrement altéré sur 20 % des molaires d'arvicolinés isolées. Les molaires de muridés présentent une abrasion

superficielle de l'émail. On observe une digestion plus intense sur 4,5 % des molaires d'arvicolinés sur lesquelles l'émail est très altéré, les angles saillants sont creusés et la dentine est entamée. Des traces de digestion ont été observées sur les ossements du squelette post-céphalique : têtes fémorales (Tableau 50), plusieurs extrémités d'humérus et d'ulnas de rongeurs, affectées assez légèrement par les fluides digestifs. Les restes osseux et dentaires de lagomorphes de l'UA26 ont également été considérés. D'après les observations effectuées (Obs. K. El Guennoui), des traces de digestion sont visibles sur moins de 2 % du matériel, affectant majoritairement des dents, mais aussi des fémurs, tibias, calcanéums et vertèbres. Cette digestion est relativement modérée.

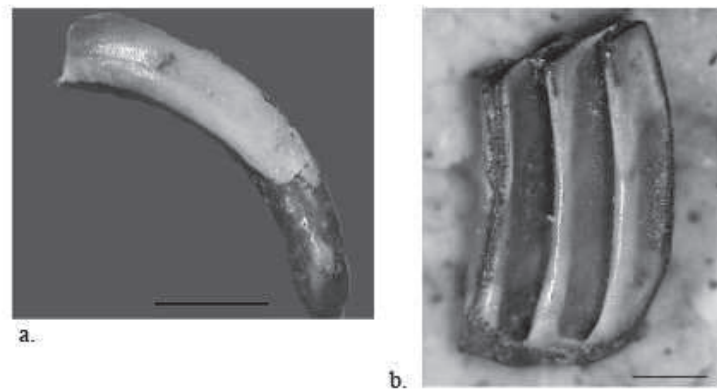


Figure 41 : Digestion observée sur le matériel de l'UA 26 de la grotte du Lazaret : a. incisive inférieure, digestion *in situ* modérée ; b. molaire inférieure d'arvicolidé, digestion légère. (échelle : 1mm)

L'intensité de la digestion des restes dentaires et osseux de l'UA 26 est relativement faible et est à rapprocher de prédateurs correspondant aux catégories 1 et 2 de digestion, comme *Asio flammeus* ou *Asio otus*. Néanmoins, les proportions de molaires digérées se situent entre les catégories 2 et 3, de même que la fréquence de fémurs altérés est comparable aux valeurs connues pour *S. aluco* (Tableau 50). La digestion observée sur quelques restes de lapins est à mettre en relation avec un prédateur de grande taille comme *B. bubo* plutôt qu'un carnivore chez qui les fluides gastriques sont beaucoup plus corrosifs. Ils peuvent être comparés aux

valeurs observées sur les niveaux Td 3 et Td 6 d'Atapuerca (Fernández-Jalvo, 1992) correspondant à des rapaces nocturnes (Tableau 50).

La digestion observée peut-être attribuée à de petits rapaces nocturnes *A. flammeus* ou *Asio otus* pour les micromammifères. Le hibou grand-duc *B. bubo* semble être également responsable d'une partie de l'accumulation en raison des altérations présentes sur quelques restes de lapins et de la forte intensité de digestion observée sur certaines molaires d'arvicolinés. Ces prédateurs correspondent aux catégories 2 et 3 de P. Andrews (1990) (Tableau 40).

#### ○ UA 27

La digestion observée sur le matériel de l'UA27 de la grotte du Lazaret est relativement faible. En effet, seuls 22 % des incisives et près de 13 % des molaires présentent des altérations liées à l'action des sucs gastriques (Tableau 49). Sur les incisives, la digestion est légère. L'émail a disparu sur l'extrémité de la dent dans 56% des cas, correspondant à une digestion *in situ*. Quelques-unes sont digérées plus fortement, montrant une réduction de la bande d'émail et une altération de la dentine leur conférant un aspect ondulé. Les molaires sont, en majorité, faiblement affectées, mais 20% d'entre elles, ne concernant que des dents d'arvicolinés, ont subi une forte digestion : les bords sont très arrondis, les angles saillants sont ouverts, mais la dentine peu altérée (Figure 42a.). La surface des molaires de muridés (moins de 4 %) est légèrement polie par la digestion (Figure 42b.). Aucun reste d'insectivore ou de chiroptère n'est digéré. Quelques ossements de rongeurs dans l'UA27 présentent des altérations légères sur les extrémités ou les surfaces articulaires (fémur, humérus, ulna, tibia, scapula, vertèbres). Seule une incisive de lapin est digérée (obs. K. El Guennoui).

L'intensité et les proportions (bien que légèrement supérieures) de restes digérés dans l'UA27 sont comparables à l'UA26. Ces valeurs relativement faibles excluent des prédateurs comme les rapaces diurnes ou les petits carnivores (Tableau 50). La digestion peu marquée des dents suggère un prédateur correspondant à la catégorie 2 de P. Andrews (1990), tel que *A. otus* (Tableau 40). La forte digestion de certaines dents d'arvicolinés, ainsi que la présence d'une incisive de lapin digérée, suggèrent l'implication de *B. bubo*.

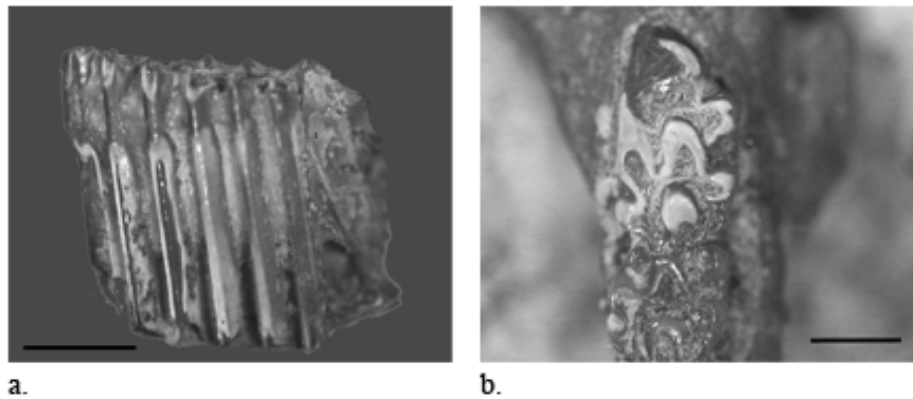


Figure 42 : Digestion observée sur le matériel de l'UA 27 de la grotte du Lazaret : a. molaire inférieure de *M. (T.) multiplex*, cassée, digestion modérée ; b. maxillaire d'*A. sylvaticus* (M<sup>1</sup> M<sup>2</sup>), digestion modérée. (échelle 1 mm)

- Baume Moula-Guercy
  - Couche XIV

Les traces de digestion observées sur les micromammifères de la couche XIV de la Baume Moula-Guercy sont présentes en proportions plus importantes que dans les assemblages étudiés précédemment (Tableau 49). 44,5 % des incisives et 33 % de molaires ont été digérées. Toutefois, l'intensité de la digestion est majoritairement légère à modérée sur l'ensemble des dents. La digestion *in situ* est assez importante sur les incisives puisqu'elle est présente sur 56 % du matériel et implique la fragmentation post-prédation des parties crâniennes ou leur destruction par un prédateur (Figure 43a.). De rares altérations plus fortes sont observables sur ce type de dents : l'émail est absent ou réduit à de petites plages isolées et la dentine est ondulée. Une digestion forte est également visible sur 6 % des molaires d'arvicolidés, ce qui est supérieur aux incisives. La majorité reste faiblement digérée (Figure 43b.) La digestion *in situ* est aussi relativement importante sur les molaires (29 %). Au niveau du squelette post-céphalique, environ 15 % des restes osseux de rongeurs présentent des traces d'altérations dues aux sucs gastriques, peu intenses (Figure 43c.), ainsi que sur une dizaine d'ossements de chiroptères.

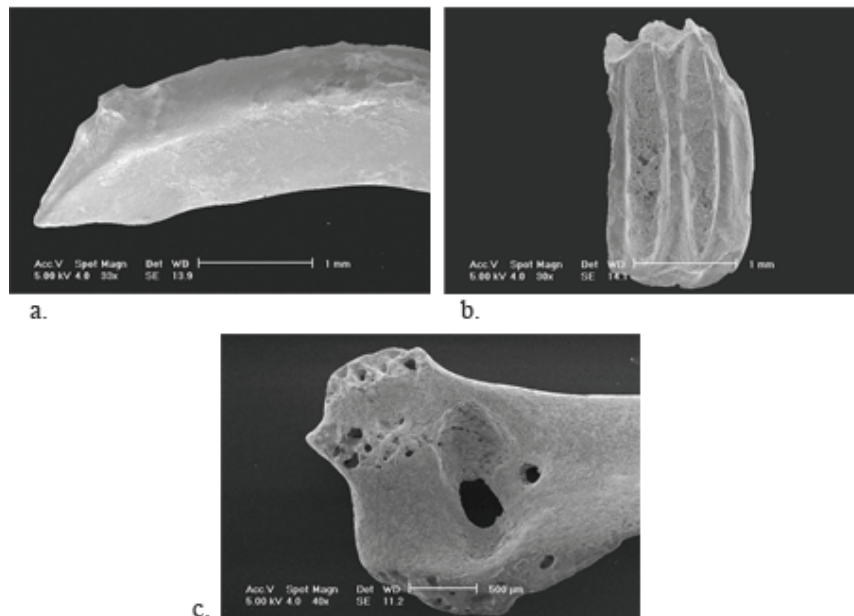


Figure 43 : Digestion observée sur le matériel de la couche XIV de la Baume Moula-Guercy : a. incisive inférieure de rongeur, digestion modérée; b. molaire inférieure d'arvicoliné cassée, digestion légère ; c. extrémité distale d'humérus de rongeur, digestion légère. (échelle a., b. = 1 mm ; c. = 500µm)

Les proportions de matériel digéré dans la couche XIV de la Baume Moula-Guercy sont comparables avec le niveau 2 c de la grotte des Hyènes (Desclaux *et al.*, 2011). Ces valeurs peuvent également être comparées avec les données connues pour des rapaces nocturnes actuels comme *Strix aluco* ou *Athene noctua*. La fréquence de molaires digérées *in situ* se rapproche plutôt des valeurs existantes chez certains rapaces diurnes ou petits carnivores. Néanmoins, l'intensité de la digestion, relativement moyenne sur le matériel de la couche XIV de Moula-Guercy, s'observe dans les assemblages actuels de rapaces nocturnes (Tableau 50), correspondant aux catégories 2 et 3 de digestion (Andrews, 1990) (Tableau 40). D'autres prédateurs présentent les mêmes caractéristiques, *G. genetta* et *Martes martes*, deux carnivores appartenant à la catégorie 4, pouvant également expliquer l'importante fragmentation des parties crâniennes. Néanmoins pour ces deux animaux, la digestion est plus intense que dans les assemblages de rapaces nocturnes, ce qui n'est pas compatible avec les pourcentages de digestion observés sur le matériel de la couche XIV (Tableau 49 ; Tableau 50).

La fréquence et l'intensité de digestion suggèrent l'implication d'un rapace nocturne de petite taille, appartenant à la catégorie 3 (*S. aluco*), dans l'accumulation de micromammifères du niveau XIV.



##### ○ Couche XVI/XVII

Le matériel osseux et dentaire des couches XVI/ XVII est, en proportions, moins digéré que dans la couche XIV (Tableau 49), avec 18 % d'incisives et 25 % de molaires affectées. La digestion observée est peu marquée, notamment sur les incisives, où seul l'émail présente des altérations (Figure 44a.). L'action des liquides gastriques est visible sur l'extrémité de la dent dans 73 % des cas. Sur les molaires, les traces de digestion sont en majorité légères, mais des altérations un peu plus prononcées apparaissent sur 24 % du matériel (molaires d'arvicolinés) sur lequel l'émail est attaqué sur les angles saillants, dont les bords sont arrondis. 30 % des dents jugales de muridés, de cricétinés et de gliridés présentent des surfaces d'émail faiblement digérées. Les altérations les plus fortes sont visibles sur 8 % des dents d'arvicolinés. Parmi les restes dentaires de chiroptères et d'insectivores, près de 10 % sont également altérés, montrant parfois une ponctuation superficielle de l'émail (Figure 44b). Une rangée dentaire supérieure d'*Apodemus sylvaticus* présente des dents fortement digérées sur la surface desquelles l'émail a quasiment disparu sans que la dentine soit affectée. 16 % des molaires sont digérées *in situ*. Différents éléments du squelette post-céphalique de rongeurs sont modérément digérés (fémurs, humérus, ulnas et tibias), représentant 7 % du matériel. Quelques ossements de chiroptères (8 %) présentent des altérations au niveau des surfaces articulaires (Figure 44c.).

Les proportions de matériel altéré par les sucs gastriques sont plus faibles que dans la couche XIV, mais l'intensité de la digestion est comparable. Toutefois, certaines molaires des couches XVI/XVII présentent des altérations plus marquées, notamment sur les dents d'insectivores et de chiroptères. Les observations sur la digestion des restes sont comparables à ce qui est observé sur le niveau TD 3 d'Atapuerca (Fernández-Jalvo & Andrews, 1992). Elles permettent en outre d'exclure des prédateurs comme *T. alba* ou *A. flammeus* qui présentent un matériel peu digéré en faibles proportions ; les prédateurs appartenant à la catégorie 3 (*S. aluco*, *B. bubo* ou *M. martes*) produisent généralement des altérations plus marquées (Tableau 50). La digestion des extrémités d'incisives apparaît dans des proportions comparables aux prédateurs de catégorie 2. On note également que 27% des fémurs présentent des surfaces articulaires altérées par les sucs gastriques, ce qui est comparable à la fréquence observée dans les assemblages actuels de *Strix aluco* (26 %). Néanmoins, l'intensité de la digestion observée sur les niveaux XVI/XVII, relativement modérée, ainsi que sa fréquence (notamment au niveau des extrémités d'incisives), suggère un rapace



nocturne de petite taille appartenant à la catégorie 2 de P. Andrews (1990) (Tableau 40), vraisemblablement *A. otus*.

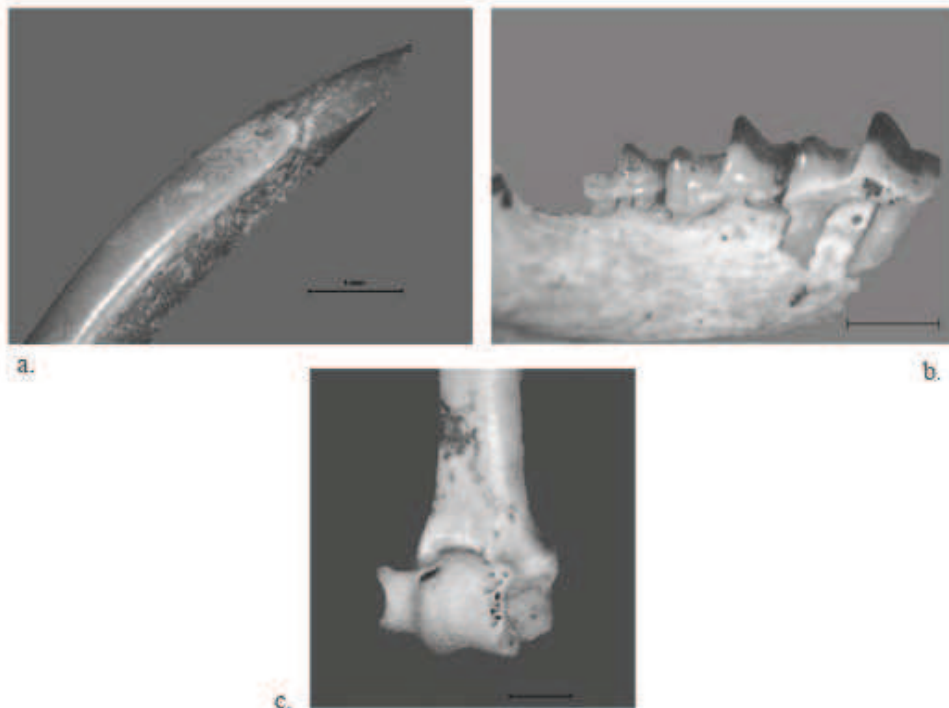


Figure 44 : Digestion observée sur le matériel de la couche XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy : a. incisive inférieure de rongeur, digestion *in situ* modérée ; b. mandibule droite de *Sorex araneus/coronatus* (M<sub>1</sub> M<sub>2</sub> M<sub>3</sub>), digestion légère de l'émail et du corps mandibulaire ; c. extrémité distale d'humérus de *R. ferrumequinum*, digestion légère. (échelle = 1 mm)

- Maltravieso

La digestion des restes dentaires et osseux de la grotte de Maltravieso est évidente sur 15 % des incisives, 27 % des molaires (Tableau 49) et 10 % du squelette post-céphalique (Tableau 50). Les altérations causées par les sucs gastriques sont légèrement prononcées sur un peu plus de la moitié des incisives, causant une destruction partielle de la bande d'émail. 37 % de ces dents présentent une attaque plus intense de l'émail et une altération légère de la dentine. Certaines incisives sont fortement altérées (7 %), l'émail n'est jamais totalement détruit et subsiste en îlots, et la surface de la dentine prend un aspect ondulé. Aucune incisive digérée n'a été trouvée en place, mais sur 69 % des dents isolées on observe une digestion de l'extrémité, témoignant d'une digestion primaire *in situ*. Les molaires sont plus affectées que les incisives, mais l'intensité de la digestion est très légère à modérée, sur les molaires d'arvicolinés, de muridés et de cricétinés (Figure 45 a., b.). 7 % d'entre elles présentent des traces de digestion forte. De rares dents de muridés présentent une légère altération de l'émail. Enfin, 10 % du squelette post-céphalique est affecté par les sucs digestifs, altérant principalement les épiphyses et les surfaces articulaires (Figure 45c.) ; quelques ossements de chiroptères et d'insectivores présentent les mêmes modifications de surface.

L'intensité des restes de micromammifères digérés dans la grotte de Maltravieso et leurs proportions sont comparables avec les niveaux Td 3 et Td 6 d'Atapuerca, mais également avec les niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et les unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret (Tableau 50). Le pourcentage d'incisives digérées se situe entre les valeurs connues dans les assemblages de rapaces nocturnes de catégorie 1 et 2, ce qui exclut donc des prédateurs comme les rapaces diurnes et les carnivores, mais la digestion plus marquée sur certains restes suggère un prédateur de catégorie 3. On remarque néanmoins que la concentration des effets de la digestion sur l'extrémité des incisives (Tableau 40) est caractéristique de la catégorie 2 de digestion (Andrews, 1990). La digestion des fémurs se rapproche, en fréquence, des assemblages de catégories 3 (*S. aluco*, *B. bubo*). Parmi les assemblages de prédateurs actuels, certains présentent des proportions de matériel digéré et peu altéré comparables, notamment des rapaces nocturnes, compris dans les catégories 2 et 3 de P. Andrews (Tableau 40), comme *A. otus* ou *S. aluco*. Aucune donnée n'est connue quant à la fréquence et l'intensité de la digestion des restes de léporidés.

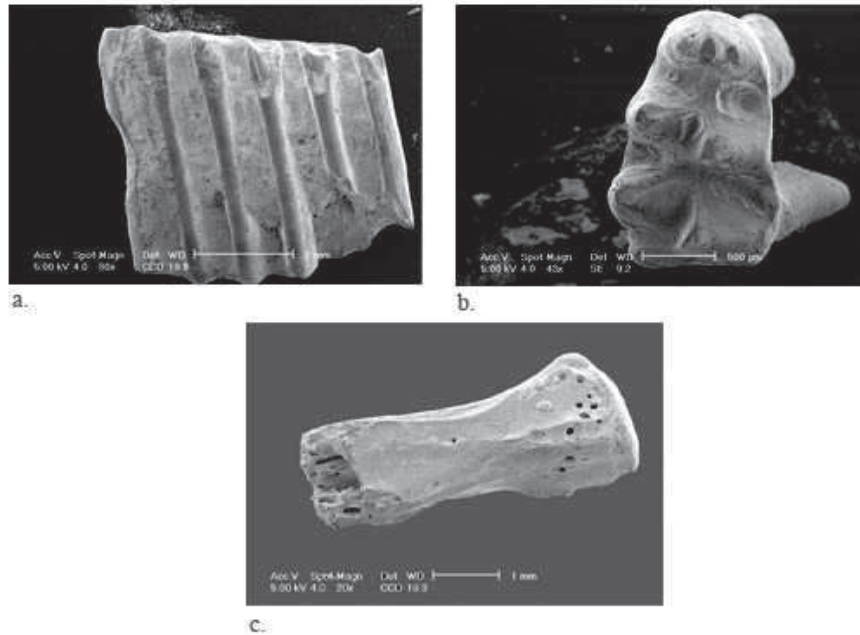


Figure 45 : Digestion observée sur le matériel de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso : a. 1ère molaire inférieure d'arvicolidé, digestion légère ; b. molaire inférieure de *Allocricetus bursae*, digestion légère ; c. vertèbre caudale de rongeur, digestion légère. (échelle = 1mm)

### Conclusions

L'observation des surfaces osseuses et dentaires des assemblages des différents gisements étudiés a permis de mettre en évidence, dans chacun d'entre eux, des traces témoignant de la digestion des restes. Ces altérations sont plus ou moins nombreuses et marquées selon les sites, et sont comparables avec des coprocoenoses de prédateurs actuels :

- Les sols P et G de la Caune de l'Arago, tous deux comparables, présentent un matériel moyennement digéré équivalent à ce qui est observé dans les assemblages de catégories 2 et 3 de prédateurs (Andrews, 1990), correspondant aux rapaces nocturnes de moyennes et grandes taille (Tableau 40). Le hibou grand-duc *B. bubo* est vraisemblablement à l'origine d'une partie l'accumulation du sol G en raison de la fréquence de digestion sur les micromammifères et des altérations observées sur les restes de lagomorphes. Une digestion moins importante sur certains restes pourrait impliquer un prédateur de catégorie 2. Dans le sol P du même gisement, il pourrait également s'agir de coprocoenoses mixtes, avec l'implication d'un prédateur de catégorie 2 (*A. otus*) d'une part, et l'apport d'un prédateur caractérisé par une digestion plus marquée, de catégorie 3 (*B. bubo*, *S. aluco*).

- Dans les assemblages de micromammifères des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret, les traces de digestion et leur fréquence suggèrent un prédateur de catégorie 2 ou 3. Comme dans les sols G et P de l'Arago, la digestion des restes de lagomorphes associée à une altération relativement forte de certains restes de micromammifères implique l'apport de *B. bubo*. Néanmoins, les proportions et l'intensité de la digestion sont moins importantes qu'à la Caune de l'Arago, et il est envisageable qu'*Asio otus*, et peut-être *A. flammeus* (catégorie 1) soient majoritairement responsables de l'accumulation.
- Dans le niveau XIV de la Baume Moula-Guercy, la proportion de matériel digéré est un peu plus importante que sur les autres gisements et présente des altérations plus marquées, correspondant à une catégorie de digestion plus forte. La proportion de digestion *in situ* est également importante, comparable au matériel issu des coprocoenoses de *Strix aluco* (catégorie 3).
- Les niveaux XVI/XVII présentent un matériel moins digéré, en fréquence et en intensité, que sur le niveau XIV. Les caractéristiques de cet assemblage sont imputables à un prédateur de catégorie 2, tel que *A. otus*.
- Enfin, le type de digestion observé sur le matériel dentaire et osseux de Maltravieso est à rapprocher des prédateurs appartenant aux catégories 2 ou 3, vraisemblablement un petit rapace nocturne (*Asio otus*, *Strix aluco*).

### 3.4.2 Autres types d'altérations

Plusieurs types d'altérations de surface ont été observés sur les différents assemblages de micromammifères (Figure 46).

#### (a) Piétinement (*Trampling*)

Des stries localisées sur des diaphyses de tibias, de fémurs et d'humérus ont été observées sur le matériel du sol G de l'Arago (2,53 %), du sol P (0,92%), de l'UA 26 (3%) et des niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy (2,35%) (Figure 46). Ces marques sont caractéristiques des effets du *trampling* sur les ossements de microfaune : elles sont superficielles, souvent groupées et parallèles. Les sillons créés présentent un fond lisse, sans striations internes. Ces stries sont généralement peu profondes et fines (Figure 47). La présence de ces marques confirme les hypothèses formulées sur le biais de représentation et de fragmentation des éléments anatomiques induit par le *trampling*, tout au moins pour une partie du matériel.

#### (b) Traces de racines

Des empreintes de racines ont été identifiées sur des restes osseux du sol P de la Caune de l'Arago (2,75%), sur du matériel de l'UA26 (3%) et de l'UA27 (2,5%), dans la couche XIV de la Baume Moula-Guercy (4,23%) et les niveaux XVI/XVII (5,10%), ainsi qu'à Maltravieso (8,77%) (Figure 46). Ces traces sont présentes sous forme de vermiculations superficielles et localisées le long des diaphyses, relativement fines, et correspondant à l'empreinte de radicelles. Une trace un peu plus marquée sur un ossement de la couche XIV de Moula-Guercy est interprétée en tant qu'empreinte de racine (Figure 47).

#### (c) *Weathering*/ intempérisation

Certains ossements présentent de légères fissurations et craquelures de surface, suggérant leur exposition à des changements de conditions climatiques, et correspondant au premier stade d'intempérisation défini par Andrews (1990), dans tous les cas observés (Figure 46).

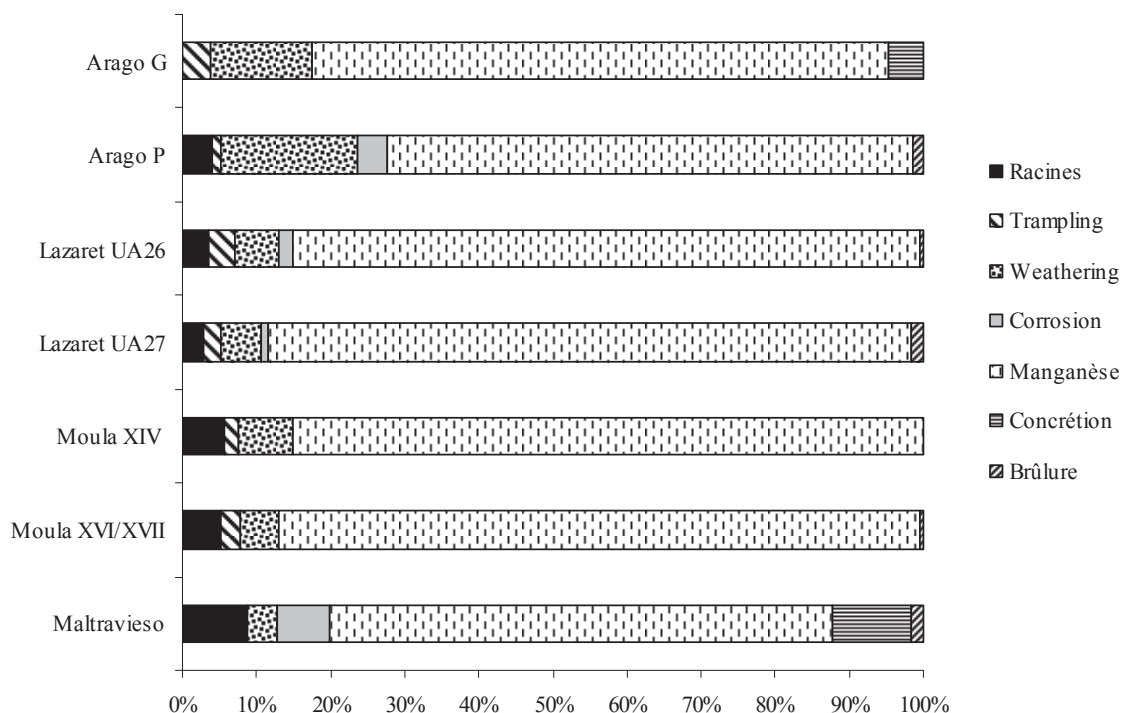


Figure 46 : Parts des différentes altérations de surface (hors digestion) observées sur les assemblages osseux de micromammifères des sols G et P de la Caune de l'Arago, des UA 26 et 27 du Lazaret, des niveaux XIV et XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et de Maltravieso.

#### (d) Manganèse

Dans chaque gisement étudié, une importante partie du matériel (49 à 53%) (Figure 46), présente des taches noires diffuses, de petite taille, à la surface des ossements, de l'émail et de la dentine. Ces tâches, couvrant parfois l'intégralité des os, sont attribuées à une oxydation de manganèse. Des traces noires similaires sont observées en surface des restes de grands mammifères et autres faunes des gisements étudiés, au Lazaret (Lumley *et al.*, 2005 ; obs. pers) et à la Caune de l'Arago (Filoux, 2011). Les dépôts de manganèse sont liés à l'activité des sols et à la circulation d'eau de ruissellement.

#### (e) Brulage

Quelques ossements présentant des traces de brulage ont été identifiés dans le sol P, l'UA27 du Lazaret et à Maltravieso. Une faible quantité de matériel est concernée. Néanmoins, l'action du feu et de la chaleur pourrait être à l'origine de la fracturation importante de certains ossements.

## (f) Polissage des os

Les seules surfaces polies observées sont des extrémités osseuses ou dents, caractéristiques des effets de la digestion. Aucun ossement ne présente de polissage sur l'ensemble de sa surface, lié à un transport par l'eau. Cette absence de « *rounding* » sur le matériel appuie les observations faites sur la représentation osseuse qui exclut une accumulation des assemblages de micromammifères par l'eau.

## (g) Corrosion des sols

Des traces de corrosion, liée à la nature des sols, ont été mises en évidence sur quelques ossements et éléments dentaires. Elles apparaissent sous forme d'abrasions de surface généralisées donnant un aspect rugueux, dans le sol P de la Caune de l'Arago (2,75%), l'UA26 (1,5%), l'UA27 (1%) et à Maltravieso (7,02%) (Figure 46). Ces altérations suggèrent un milieu d'enfouissement acide.

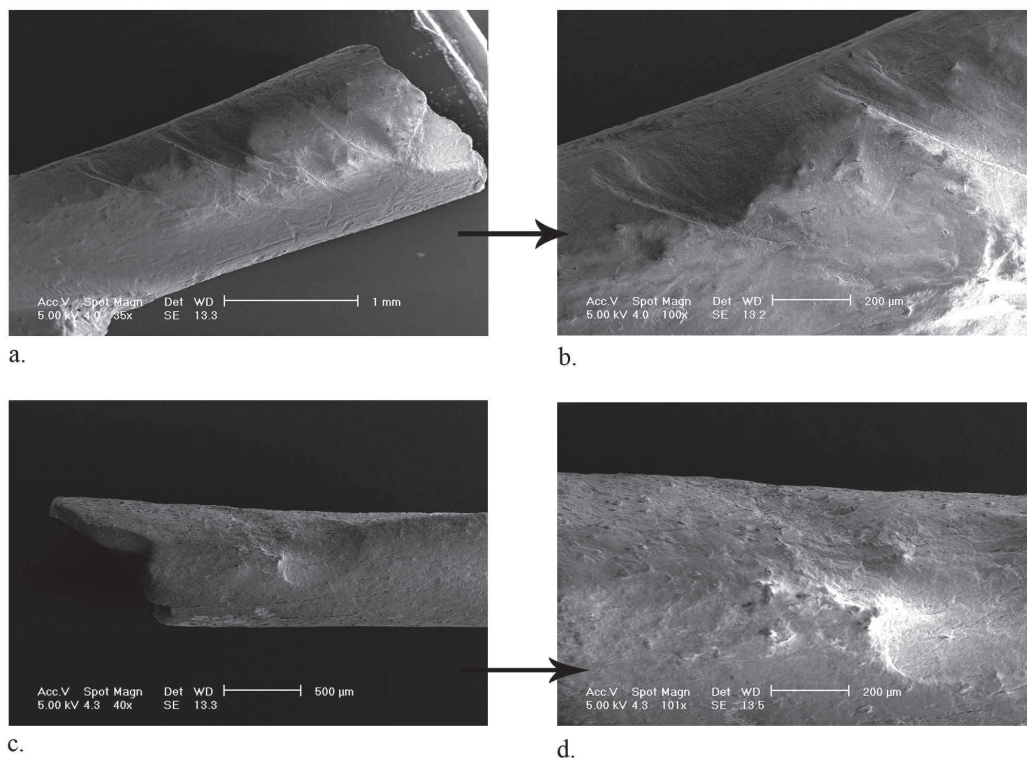


Figure 47 : Exemples de modification de surface. a. : Sol G de la Caune de l'Arago, tibia présentant des stries groupées et parallèles attribuées au *trampling* ; b. : grossissement à 200 μm. c. : diaphyse présentant une trace cupulaire interprétée comme empreinte de racine ; d. : grossissement à 200 μm.

### 4) CONCLUSIONS

L'ensemble des analyses taphonomiques menées sur les différents niveaux des gisements étudiés a permis de mettre en évidence l'origine des accumulations de micromammifères. Les résultats obtenus pour chaque site sont récapitulés dans le Tableau 51. L'étude des assemblages de la Caune de l'Arago, des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XVI/XVII et XIV de la Baume Moula-Guercy, et de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso, présentent des similitudes dans les conditions de dépôts. En effet, la composition taxonomique, la représentation osseuse, la fragmentation des éléments squelettiques et les altérations de surface, notamment les traces de digestion, suggèrent, pour chaque niveau étudié, que les accumulations de micromammifères correspondent à des coprocénoses. Des traits communs sont observés sur les différents assemblages (Tableau 51) :

- La composition taxonomique des assemblages de microvertébrés montre la présence de rongeurs, de soricomorphes (insectivores), de chiroptères, de lagomorphes, d'avifaune, d'herpétofaune et d'ichtyofaune. Les niveaux XVI/XVII et XIV de la Baume Moula-Guercy sont les seuls à ne pas contenir de lagomorphes. Les associations fauniques sont riches et variées.

- L'analyse de la représentation squelettique montre que la conservation des éléments osseux et dentaires varie de « élevée » (Moula XVI/XVII, Lazaret UA26), à « faible » (Arago G), mais elle n'atteint jamais 50%, ce qui montre une perte de matériel importante.

- L'observation de la fragmentation du squelette post-céphalique et du crâne montre que la quasi-totalité du matériel considéré est cassée.

- L'observation des surfaces osseuses et dentaires révèle des traces liées à de la digestion sur tous les niveaux étudiés.

- D'autres altérations de surface sont observées comme la présence d'oxyde de manganèse, de *weathering*, de *trampling* et de corrosion.



Sites	NR	Composition taxonomique	Représentation anatomique	Fragmentation post céphalique	Fragmentation crâne	Digestion dents	Catégorie digestion	Modifications post-dépositionnelles	Prédateurs	Biais représentativité
Arago G	2542	Rongeurs Insectivores Chiroptères Lagomorphes Avifaune Herpétofaune	Faible (17,63%)	Extrême (99,02%)	Extrême (100%)	Moderée à forte (25-33%)	2-3	Fragmentation <i>Trampling</i> <i>Weathering</i>	<i>Asio otus</i> <i>Bubo bubo</i>	Faible <i>A. otus</i> : prédation axée sur les campagnols les plus abondants <i>B. bubo</i> : eclectique
Arago P	582	Rongeurs Insectivores Chiroptères Lagomorphes Avifaune Herpétofaune	Elevée (34,76%)	Extrême (100%)	Extrême (100%)	Moderée à forte (33-30%)	2-3	Fragmentation importante <i>Weathering</i>	<i>Asio otus</i> / <i>Strix aluco</i> <i>Bubo bubo</i>	Très faible Prédateurs spécialisés sur espèces abondantes ou opportunistes
Lazaret UA 26	5679	Rongeurs Insectivores Chiroptères Lagomorphes Avifaune Herpétofaune Ichtyofaune	Elevée (37,47%)	Extrême (96,48%)	Extrême (100%)	Moderée (14-15%)	2-3	Fragmentation Oxyde manganèse	<i>Asio flammeus</i> / <i>Asio otus</i> <i>Bubo bubo</i>	Faible <i>A. flammeus</i> : prédation spécialisée sur campagnols <i>A. otus</i> : prédation axée sur les campagnols les plus abondants <i>B. bubo</i> : eclectique
Lazaret UA 27	1218	Rongeurs Insectivores Chiroptères Lagomorphes Avifaune Herpétofaune Ichtyofaune	Moyenne (25,9%)	Extrême (97,41%)	Extrême (100%)	Moderée à forte (22-13%)	2-3	Fragmentation Oxyde manganèse	<i>Asio otus</i> <i>Bubo bubo</i>	Faible <i>A. otus</i> : prédation axée sur les campagnols les plus abondants <i>B. bubo</i> : eclectique
Moula XIV	5972	Rongeurs Insectivores Chiroptères Avifaune Herpétofaune	Moyenne (26,98%)	Extrême (96,94%)	Extrême (100%)	Forte (44-33%)	3	Fragmentation Oxyde manganèse	<i>Strix aluco</i>	Très faible Prédateur opportuniste
Moula XVI/XVII	4109	Rongeurs Insectivores Chiroptères Herpétofaune Ichtyofaune	Elevée (45,67%)	Extrême (91,01%)	Extrême (100%)	Légère à modérée (25-16%)	2	Fragmentation Oxyde manganèse	<i>Asio otus</i>	Faible prédation axée sur les campagnols les plus abondants
Maltravieso	1106	Rongeurs Insectivores Chiroptères Lagomorphes Avifaune Herpétofaune Ichtyofaune	Moyenne (25,97%)	Extrême (95,32%)	Extrême (100%)	Moderée (15-27%)	2-3	Fragmentation Oxyde manganèse Corrosion sol	catégorie 2 ou 3 <i>A. otus</i> / <i>S. aluco</i>	Faible Prédation opportuniste ou axée sur espèces abondantes

Tableau 51 : Résumé des modifications observées sur les assemblages de micromammifères des gisements étudiés.

Ces caractéristiques suggèrent des processus d'accumulations comparables. L'importante diversité des associations fauniques, la représentation osseuse modérée, la fragmentation systématique des ossements et des crânes, et surtout les altérations de surfaces dentaires et osseuses dues à l'action de sucs digestifs, indiquent clairement des dépôts non accidentels, mais liés à un apport exogène par des prédateurs d'une part, et ayant subis des modifications d'ordre post-dépositionnels d'autre part.

Les comparaisons effectuées entre les assemblages fossiles et le contenu de pelotes de rejection de rapaces actuels, ont permis d'identifier des agents accumulateurs pour chaque niveau archéologique étudié. D'après ces observations, il a été possible d'inférer que différents prédateurs ont pu intervenir (Tableau 51) :

- Sur le sol G de la Caune de l'Arago, deux rapaces nocturnes sont susceptibles d'être à l'origine des accumulations : *Asio otus* en partie, et majoritairement *Bubo bubo*, d'après les grades de digestion observés sur les restes de micromammifères et de lagomorphes.
- Sur le sol P, les observations sont comparables au sol G, mais une digestion plus intense sur le matériel dentaire suggère l'intervention de *B. bubo* et/ou *Strix aluco*. Toutefois, l'implication d'*Asio otus* est également envisageable pour une partie du matériel.
- Dans l'UA 26 de la grotte du Lazaret, l'intensité et les proportions de matériel digéré impliquent *A. otus* et *A. flammeus*, mais une partie du matériel a pu être apportée par *B. bubo*.
- Dans l'UA 27, la digestion est plus prononcée que dans l'UA 26 et suggère l'implication d'*Asio otus* et de *B. bubo*.
- Dans le niveau XIV de Moula-Guercy, l'absence de proie de taille moyenne suggère un rapace nocturne de petite taille comme *Strix aluco* ou *A. otus*, d'après les grades de digestion observés.
- Dans les niveaux XVI/XVII de la même grotte, l'accumulation osseuse est liée également à un petit rapace nocturne, vraisemblablement *A. otus* en raison de la digestion modérée observée.

- Enfin, l'assemblage de la Sala de los Huesos de Maltravieso résulte d'une accumulation par plusieurs rapaces nocturnes, tels que *A. otus* et *S. aluco*, en raison des grades de digestion mixtes observés sur les dents.

Ce sont donc des coprocoenoses de rapaces nocturnes qui ont été mises en évidence sur l'ensemble des niveaux considérés dans cette étude. Plusieurs espèces sont généralement à l'origine des accumulations de micromammifères, à l'exception des niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy où seul *A. otus* a été identifié.

Quatre espèces de rapaces nocturnes ont été mis en évidence : *Bubo bubo*, *Asio otus*, *Asio flammeus* et *S. aluco*. Ces taxons, à vaste distribution européenne, sont parmi les prédateurs de micromammifères les plus communs. Les mœurs et le régime alimentaire actuels de ces oiseaux ont été largement étudiés et documentés (notamment Uttendörfer, 1952 ; Mikkola, 1983 ; Géroudet, 1984 ; Andrews, 1990) :

- *Bubo bubo* (hibou grand-duc) est un hibou ubiquiste, actif du crépuscule jusqu'à l'aube, répandu à travers l'Eurasie en dehors des régions du nord-ouest. Il niche préférentiellement à flanc de falaises, sur les corniches, entrée de grottes et crevasses. Son spectre alimentaire est très vaste, comprenant une grande variété de rongeurs, mais aussi lagomorphes, insectivores, mustélidés, chauves-souris, oiseaux de toutes sortes (canards, rapaces diurnes et nocturnes, Tétrins, corvidés, passereaux, etc.), herpétofaune, poissons, insectes et même faons. Ce régime éclectique est surtout dicté par l'abondance des proies, mais *B. bubo* reste un prédateur généraliste. Différentes études régionales montrent que le grand-duc adapte son régime alimentaire selon la disponibilité des ressources locales. Le contenu de ses pelotes de réjection constitue donc un échantillonnage assez complet des animaux vivant aux alentours du nid.
- *Asio otus* (hibou moyen-duc) est l'espèce de hibou la plus répandue en France. Nocturne et crépusculaire, il fréquente les milieux humides et dégagés, mais niche en forêt. Ses proies sont majoritairement des campagnols, mais il chasse également d'autres rongeurs de même taille jusqu'aux écureuils, insectivores, chauves-souris, petits oiseaux, insectes, amphibiens et parfois reptiles. C'est un prédateur relativement opportuniste.

- *Asio flammeus* (hibou des marais) est un rapace nocturne, mais il lui arrive de chasser également de jour. Cette espèce largement répandue en Europe fréquente les milieux très ouverts plus ou moins humides, sous différents climats, dans lesquels elle trouve ses proies favorites, les campagnols. Son régime alimentaire est principalement axé sur ces rongeurs, mais il peut occasionnellement consommer d'autres types de proies. Le contenu de ses pelotes de rejection reflète surtout les espèces dominantes dans l'environnement.
- *Strix aluco* (chouette hulotte) est un rapace nocturne très éclectique. Présent dans toute l'Europe occidentale (exception faite de l'Irlande et de la Scandinavie), *S. aluco* consomme tout type de proie à sa portée en fonction de leur abondance, des campagnols jusqu'aux poissons, amphibiens et insectes, et chauve-souris parfois. Elle s'attaque également à d'autres oiseaux et notamment des rapaces. Cette espèce niche dans les troncs d'arbres, parfois en zone rocheuse, mais son aire de chasse s'étend aux espaces abondamment peuplés par ses proies. Les biotopes en mosaïque lui sont donc favorables. Le contenu des pelotes de rejection fournit de bonnes informations concernant les espèces les plus disponibles dans les environs des zones de nidification.

Le régime alimentaire des différents prédateurs identifiés est assez vaste et varié, indiquant des prélèvements épars parmi les proies les plus abondantes et les plus disponibles, notamment en ce qui concerne *B. bubo* et *S. aluco*. L'opportunisme et l'éclectisme de ces rapaces induit un échantillonnage de proies représentatives des milieux environnants. Il apparaît également que les espèces chassées par *A. otus* et *A. flammeus* reflètent les taxons les plus abondants, et notamment les campagnols. Un biais de représentativité peut donc être induit par ces prédateurs, dans la mesure où des animaux rares, ou occupant des niches particulières, ont peu de chances d'être chassés, et seront donc sous-représentés, voire absents dans les assemblages fauniques. Néanmoins, sur les sites étudiés, la présence du muscardin ou de la sicieste montre que des espèces peu abondantes et autres que des campagnols ont été chassées, et que le spectre faunique est relativement vaste.

On peut ainsi inférer, d'après l'identification de ces rapaces nocturnes comme agents accumulateurs dans les différents gisements étudiés, que le biais de représentativité des

assemblages de micromammifères est faible, et que ceux-ci sont le reflet global des conditions existantes dans le milieu environnant.

D'autres facteurs taphonomiques ont été mis en évidence. Un biais de conservation différentielle apparaît dans chaque assemblage étudié. En effet, l'analyse de la représentation squelettique montre une surreprésentation des dents (plus particulièrement des incisives) par rapport aux éléments osseux. Si la perte de restes squelettiques peut être, en partie, imputable à la prédation, il apparaît clairement que des processus taphonomiques tels que conservation différentielle et fragmentation post-dépositionnelle ont largement contribué à ce phénomène. De la même façon, l'extrême fragmentation des restes squelettiques et crâniens observée sur les assemblages fossiles est induite par des processus post-dépositionnels. La présence de stries attribuées au *trampling* sur une partie du matériel appuie cette hypothèse. Il n'est pas non plus à exclure que des biais de tamisage et de tri puissent exister dans une certaine mesure, malgré les précautions employées. Enfin, la présence d'oxydes de manganèse dans tous les sites et d'ossements corrodés témoignent de l'impact des sols et de leur activité sur le matériel. Néanmoins, en considérant l'ensemble des ossements et des dents étudiés, on peut considérer que l'état de conservation est relativement bon.

L'étude taphonomique entreprise a donc permis de mettre en évidence le rôle de différents rapaces nocturnes dans les accumulations de micromammifères. Les mœurs opportunistes et éclectiques de ces prédateurs permettent d'estimer que les assemblages étudiés présentent des biais de représentativité minimales, et qu'ils peuvent alors être interprétés de façon relativement fiable pour les reconstitutions paléoenvironnementales envisagées, car reflétant les milieux environnants. Il a également été possible d'observer des biais de conservation différentielle et de processus post-dépositionnels, n'ayant toutefois pas affecté très fortement les assemblages de micromammifères.



---

## V. PALEOECOLOGIE





---

## V. PALEOECOLOGIE

### 1) INTRODUCTION

La connaissance des paléoenvironnements et des paléoclimats est l'un des axes majeurs de recherche en Préhistoire, permettant de reconstituer le cadre de vie des premiers hommes et d'appréhender ainsi les conditions de leur dispersion et de leur peuplement sur tous les continents. Cette approche est également indispensable à la bonne compréhension de la biodiversité actuelle au travers des processus de sa mise en place au cours du Quaternaire. L'établissement de grands cycles climatiques depuis 2,6 Ma, alternant phases glaciaires et interglaciaires, et apparaissant à une fréquence de 100 ka au Pléistocène moyen (Maslin & Ridgwell, 2005), a eu un impact majeur sur la répartition des faunes et leur évolution jusqu'à aujourd'hui.

Les micromammifères, et plus particulièrement les rongeurs, sont de très bons marqueurs paléocéologiques. Ces derniers constituent, au sein des Mammifères, l'ordre le plus important avec environ 2277 espèces connues à l'heure actuelle (Wilson & Reeder, 2005), réparties dans l'ensemble des biotopes terrestres et semi aquatiques. Leurs milieux d'habitats sont conditionnés par différents facteurs comme le climat, l'humidité, la température, l'altitude ou la nature du sol (Chaline, 1972 ; 1977). La plupart des espèces de micromammifères sont inféodées à des niches écologiques spécifiques. Elles sont donc soumises aux exigences de leur environnement et sont sensibles aux changements climatiques qui les régissent. Ainsi, les variations d'espèces perçues dans une association faunique peuvent être interprétées en termes de changement de climat et de milieux. L'étude des cortèges de micromammifères permet également d'apprécier l'extension des variations climatiques et de leurs conséquences, grâce aux processus d'expansions de certaines espèces à travers de vastes territoires. Un exemple commun, le lemming à collier (*D. torquatus*) peuplant aujourd'hui les toundras des régions arctiques, a eu une large distribution en Europe occidentale, à plusieurs reprises au cours du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur, en relation avec l'extension des glaciers et des zones périglaciaires lors des phases de glaciations (Chaline, 1972 ; Marquet, 1989).

L'utilisation des micromammifères comme marqueurs environnementaux permet, dans la mesure où les biais taphonomiques ont été préalablement identifiés (voir chapitre précédent), d'envisager une large diversité de milieux d'habitats. En raison de leur abondance et de leur diversité, les micromammifères sont susceptibles de fournir une vision plus précise de l'environnement aux alentours d'un gisement, que les faunes de grands mammifères, souvent soumises aux biais d'activités cynégétiques ou de charognage, et par conséquent moins représentatives des conditions environnementales et climatiques locales. Néanmoins, il convient de souligner que les micromammifères représentés dans un assemblage fossile ne constituent que le reflet partiel de la communauté vivante (Chaline, 1977 ; Kolfschoten, 1995).

L'application de méthodes de reconstitutions paléoenvironnementales sur des assemblages fossiles nécessite de se référer aux faunes actuelles, tout au moins pour des associations d'espèces identiques aux actuelles. La connaissance de la distribution, de l'écologie et de l'éthologie de celles-ci est alors extrapolée au registre fossile. Un problème se pose dès lors que les taxons rencontrés dans un assemblage sont disparus. Les reconstitutions proposées doivent alors tenir compte des affinités écologiques et de la répartition des espèces descendantes, mais aussi de celles des autres taxons associés (Chaline, 1977). L'étude paléocologique d'assemblages fossiles, qui ne représentent qu'une partie des communautés d'origine, nécessite la prise en compte d'un maximum d'éléments exploitables afin de restituer au mieux les conditions environnementales et climatiques.

Les études paléoenvironnementales menées sur les faunes de micromammifères du Pléistocène européen sont largement répandues et font appel à différents types de méthodes : analyse des proportions relatives d'espèces (p. ex. Chaline, 1974 ; Marquet, 1990; Desclaux, 1992 ; Hanquet *et al.*, 2010), indices taxonomiques d'habitat (Evans *et al.*, 1981 ; Desclaux, 1992 ; Andrews, 2006 ; Stoetzel *et al.*, 2010), analyses multivariées (Marquet, 1990; Denys, 1992 ; Desclaux, 1992; Chaline *et al.*, 1995 ; Hanquet & Desclaux, 2011), cénogrammes (Montuire, 1994; Montuire *et al.*, 1997), *mutual climatic range* (López-García, 2008a), corrélation entre richesse spécifique et températures (Montuire *et al.*, 1997 ; Legendre *et al.*, 2005), indice d'aridité d'après le rapport soricidés/cricétinés (Lopez Antoñanzas & Cuenca-Bescós, 2002), indices de diversité (Lopez Antoñanzas & Cuenca-Bescós, 2002 ; Hanquet *et al.*, 2010). Ces méthodes sont employées en fonction du type d'espèces rencontrées, mais aussi selon la problématique envisagée. L'analyse des

proportions relatives d'espèces de rongeurs, l'étude de la structure des communautés de mammifères ou encore de la diversité spécifique n'ont évidemment pas les mêmes aboutissants. Leur utilisation conjointe permet, néanmoins, d'estimer différents paramètres concourant à la compréhension globale des variations climatiques et environnementales, et de leurs conséquences sur les associations de micromammifères.

## 2) ÉCOLOGIE ET REPARTITION DES ESPECES

Les différentes méthodes de reconstitutions paléoenvironnementales sont basées sur le principe d'*actualisme*, qui vise à appliquer aux assemblages fossiles les données actuelles concernant les affinités écologiques de chaque espèce. De nombreux ouvrages ont été réalisés sur la répartition et l'écologie des faunes européennes, dont les travaux de Saint-Girons (1973), Chaline (1974), Schiling, Singer & Diller (1983), Shober & Grimmberger (1991), Macdonald & Barret (1995), Le Louarn & Quéré (2003), Wilson & Reeder (2005), Aulagnier *et al.* (2008), mais aussi les données de l'IUCN (*International Union for Conservation of Nature*), utilisés dans ce travail. Les cartes de répartition de chaque espèce sont données en annexe.

### 2.1 Soricomorphes

#### 2.1.1 *Talpa europaea* (Taupe)

La Taupe est un animal relativement ubiquiste. On la rencontre dans les prairies au sol meuble, les forêts de feuillus et les champs, jusqu'à 2000 m, et ce dans toute l'Eurasie. Elle évite surtout les terrains défavorables à son activité fousseuse (sols pierreux, sablonneux, trop humides ou trop acides).

#### 2.1.2 *Sorex minutus* (Musaraigne pygmée)

La Musaraigne pygmée fréquente les prairies humides, landes, marécages, tourbières et lisière de bois, souvent à proximité de cours d'eau, mais aussi les dunes herbeuses. Dans le sud de l'Europe, on la trouve principalement en zone montagneuse. On la rencontre dans une grande partie de l'Europe et d'Asie septentrionale, mais elle est absente, en France, en région méditerranéenne.

### 2.1.3 *Sorex araneus* (*Musaraigne carrelet*)

Cette musaraigne vit dans les forêts, les bois, les prairies, les landes et les haies, et peut être observée jusqu'à 2850m d'altitude dans les Alpes françaises. Elle affectionne les milieux frais et humides. La Musaraigne carrelet se rencontre dans la majeure partie de l'Eurasie, mais on ne la trouve en France qu'en montagne à partir de 1000m.

### 2.1.4 *Sorex coronatus* (*Musaraigne de Millet*)

*S. coronatus* habite préférentiellement en plaine et fréquente des milieux plus secs et moins frais que *S. araneus*. On la rencontre jusqu'à 2200m dans les Pyrénées espagnols. Son aire de répartition s'étend du nord de la péninsule ibérique jusqu'au nord de l'Allemagne et comprend la majorité du territoire français.

### 2.1.5 *Crocidura russula* (*Crocidure musette*)

La crocidure musette vit dans les milieux semi-ouverts et relativement secs, prairies et broussailles, lisières riches en buisson, maquis méditerranéen, zones rocheuses. Elle est très abondante dans les régions chaudes. *C. russula* est présente en Europe occidentale (mais absente d'Italie) et dans le nord de l'Afrique.

### 2.1.6 *Crocidura leucodon* (*Crocidure leucode*)

*C. leucodon* se rencontre en forêts, haies, hautes herbes, mais aussi en zones rocheuses, relativement peu humides. Son aire de répartition couvre une vaste zone, de l'ouest de la France jusqu'au Caucase, mais exclut le sud-ouest et le nord de l'Europe.

### 2.1.7 *Crocidura suaveolens* (*Crocidure des jardins*)

Cette crocidure vit dans des milieux variés tels que forêts, broussailles, haies, maquis, dunes côtières, mais parfois aussi en bordure de cours d'eau ou de lacs. Sa répartition est sporadique en France (littoral atlantique, Pyrénées, région méditerranéenne et vallée du Rhône), mais elle est largement répandue en Europe méridionale et centrale, jusqu'au Caucase.

### 2.1.8 *Erinaceus europaeus* (Hérisson européen)

Le hérisson fréquente les zones relativement humides, bois de feuillus, haies, prairies. On le rencontre jusqu'à 2000m d'altitude en montagne. Il est présent dans toute l'Europe occidentale jusqu'en Finlande, mais absent d'une majeure partie de la Scandinavie.

## 2.2 Chiroptères

### 2.2.1 *Rhinolophus ferrumequinum* (Grand rhinolophe)

Le grand rhinolophe affectionne les zones boisées et humides, dans des régions chaudes. Les gîtes sont situés à proximité de points d'eau. Il hiberne en grotte. *R. ferrumequinum* est représenté en Europe occidentale, méridionale et centrale, du sud de l'Angleterre jusqu'aux Balkans.

### 2.2.2 *Rhinolophus euryale* (Rhinolophe euryale)

Ce rhinolophe vit dans les zones boisées et chaudes, en plaine, près de massifs karstiques et de points d'eau. Son gîte hivernal se trouve principalement en grotte. On le rencontre en Europe méridionale, à l'exception du sud-ouest de l'Espagne, et dans les Balkans.

### 2.2.3 *Rhinolophus hipposideros* (Petit rhinolophe)

Le plus petit rhinolophe européen habite les régions chaudes, en milieux ouverts mais relativement boisés. Il peut vivre jusqu'à 2000m d'altitude dans les Alpes. Il hiberne dans les grottes. Son aire de répartition est plus vaste et plus septentrionale que les autres taxons du genre *Rhinolophus* puisqu'elle atteint l'Irlande, le nord de l'Allemagne, jusqu'au sud de l'Ukraine.

### 2.2.4 *Barbastella barbastellus* (Barbastelle)

La barbastelle fréquente les milieux boisés et massifs forestiers de plaine et de montagne. Cette espèce est très résistante au froid. Elle hiberne en grotte. Elle est présente en Europe occidentale jusqu'au Caucase, et manque dans la majeure partie de la péninsule Ibérique et dans les Balkans.

#### 2.2.5 *Nyctalus noctula* (Noctule)

La noctule est une espèce forestière, surtout en plaine mais parfois aussi en montagne. Elle peut supporter des températures proches de zéro. Les gîtes d'hibernation sont souvent des arbres creux ou des fissures rocheuses. Dans le sud-est de l'Europe, la noctule peut hiberner en grotte. Elle est présente dans toute l'Europe à l'exception des zones les plus septentrionales.

#### 2.2.6 *Pipistrellus nathusii* (Pipistrelle de Nathusius)

Cette espèce de pipistrelle se rencontre dans les milieux forestiers, forêts de feuillus ou pinèdes plus sèches, souvent à proximité de points d'eau. Elle niche pour l'hibernation dans des fissures rocheuses, grottes ou arbres creux. On la rencontre en Europe centrale, orientale et méridionale. Elle est signalée dans le centre de l'Espagne, sur le pourtour méditerranéen français et dans le nord de l'Italie.

#### 2.2.7 *Pipistrellus pipistrellus* (Pipistrelle commune)

La plus petite chauve-souris européenne peut vivre dans divers types d'habitats, mais affectionne les milieux boisés. On la rencontre dans la quasi-totalité de l'Europe jusqu'au Caucase.

#### 2.2.8 *Miniopterus schreibersii* (Minioptère de Schreibers)

Ce minioptère est cavernicole. On le rencontre dans les paysages karstiques, tant en plaine qu'en montagne. Cette espèce est connue en Europe méridionale et dans les Balkans, mais aussi dans plusieurs pays d'Afrique tropicale (Guinée, Nigéria, Cameroun).

#### 2.2.9 *Myotis bechsteini* (Vespertilion de Bechstein)

*M. bechsteini* fréquente les milieux forestiers plutôt humides, mais on le rencontre également dans les pinèdes, en plaine et moyenne montagne. Il niche dans des trous d'arbres, mais s'installe dans des grottes pour hiberner. Le vespertilion de Bechstein se rencontre dans les régions tempérées d'Europe, souvent localement, du sud-est de l'Angleterre à la Bulgarie.

### 2.2.10 *Myotis myotis* (Grand murin)

Le grand murin est une espèce thermophile affectionnant les espaces ouverts et peu boisés. Il hiberne dans les grottes. Son aire de répartition est très vaste: il vit dans toute l'Europe occidentale, centrale et méridionale, mais il manque dans les zones septentrionales.

### 2.2.11 *Myotis nattereri* (Vespertilion de Natterer)

Le vespertilion de Natterer vit en milieu forestier humide, avec présence de zones d'eau. Il niche pour l'hibernation dans des grottes très humides. Ce taxon se rencontre dans toute l'Europe sauf dans les Balkans et le nord de la Scandinavie.

### 2.2.12 *Myotis blythii* (Petit murin)

Le petit murin cohabite souvent avec le grand murin. C'est donc une espèce thermophile vivant dans des zones découvertes à faible boisement. Les gîtes sont également des grottes relativement chaudes. Il est surtout localisé dans le sud de l'Europe et est cité ponctuellement en France en dehors des zones méditerranéennes.

## 2.3 Rongeurs

### 2.3.1 *Sciurus vulgaris* (Écureuil d'Europe)

L'écureuil est une espèce forestière et arboricole, fréquentant aussi bien les forêts de feuillus que de conifères. On le rencontre du niveau de la mer jusqu'à 2000m en montagne. Son aire de répartition est très vaste, s'étendant d'Europe occidentale jusqu'au Japon, en zone tempérée.

### 2.3.2 *Spermophilus citellus* (Souslik d'Europe)

Le souslik vit dans les milieux steppiques, relativement secs, prairies rases, en plaine et rarement en montagne (jusqu'à 2500m). On le rencontre en Europe centrale (République tchèque, Slovaquie, Hongrie) et de l'Est (Roumanie, Bulgarie).

### 2.3.3 *Spermophilus major* (Souslik rouge)

Ce taxon affectionne les terrains argileux, prairies sèches, ravins, pentes steppiques et lisières de forêts. Le souslik rouge est représenté actuellement en Russie, entre les fleuves Volga et Irtych.

#### 2.3.4 *Glis glis* (Loir)

Le loir vit dans les forêts de feuillus (surtout en lisière), rarement de conifères. On le rencontre également dans les massifs rocheux et peut vivre jusqu'à 2000m d'altitude dans les Pyrénées. Largement répandu en Europe occidentale, le loir est toutefois absent de l'ouest de la France, de la majeure partie de la péninsule Ibérique, de Grande-Bretagne et de Scandinavie. A l'est, il est représenté jusqu'en Iran.

#### 2.3.5 *Eliomys quercinus* (Lérot)

Ce gliridé est un habitant des forêts de feuillus et de résineux, mais aussi des terrains rocaillieux avec broussailles. Il peut vivre en altitude jusqu'à 2200m dans les Alpes et les Pyrénées. Il est présent uniformément en Europe occidentale et ponctuellement en Europe centrale jusqu'à l'ouest de la Russie.

#### 2.3.6 *Muscardinus avellanarius* (Muscardin)

Le muscardin est une espèce forestière, vivant dans les forêts de feuillus à sous-bois denses, broussailles, haies, ronciers. En altitude, il ne dépasse pas 1600m. Il est représenté dans toute l'Europe occidentale, centrale et orientale, mais manque dans les zones septentrionales, et rare en région méditerranéenne.

#### 2.3.7 *Castor fiber*

Le castor d'Eurasie, plus grand rongeur européen, est inféodé aux milieux semi-aquatiques d'eau douce, construisant des abris sur les cours d'eau ou les berges, à tout niveau d'un réseau hydrographique à condition que le courant y soit faible. Il occupe les ripisylves, bords d'étangs, de lacs. Sa répartition actuelle, principalement conditionnée par la chasse dont le castor a longtemps fait l'objet puis par sa réintroduction dans différentes régions, est éparse en Europe occidentale, du nord et de l'est, jusqu'en Russie.

#### 2.3.8 *Sicista betulina* (Siciste des bouleaux)

La siciste vit préférentiellement dans les forêts de bouleaux, mais elle fréquente également les forêts d'épicéas, d'aulnes et sous-bois denses. On la rencontre en plaine dans le nord de son aire de répartition, et jusqu'à 2000m au sud. Espèce forestière, elle peut vivre néanmoins dans les steppes entrecoupées de zones boisées, prairies et clairières humides, et



bordures de forêts. Elle est présente ponctuellement en Scandinavie, et dans une vaste bande allant de l'Europe centrale à la Sibérie centrale (lac Baïkal).

#### 2.3.9 *Microtus arvalis* (Campagnol des champs)

Le campagnol des champs affectionne les terrains découverts à herbe rase, prairies, lisières de forêts, talus herbeux et pelouses de montagne jusqu'à 3100m dans les Alpes. Sa répartition est limitée au nord par l'isotherme de juillet de 16°C et au sud par l'aridité. Cette espèce est largement répandue en Eurasie, mais manque dans les zones septentrionales. En France, elle est absente du littoral méditerranéen et de l'extrême ouest de la Bretagne.

#### 2.3.10 *Microtus agrestis* (Campagnol agreste)

Le campagnol agreste vit dans les terrains humides couverts d'herbe haute, prairies, taillis, marais, tourbières, forêts claires, mais aussi landes d'altitude jusqu'à 2000m. Il a une distribution globalement similaire à *M. arvalis*, mais il occupe en outre les zones septentrionales d'Europe, Grande-Bretagne et Scandinavie.

#### 2.3.11 *Microtus (Stenocranius) gregalis* (Campagnol des hauteurs)

Ce campagnol vit en milieu ouvert, toundra de plaine et de montagne. On le rencontre en Asie centrale, dans le nord-est de la Russie et en Sibérie orientale.

#### 2.3.12 *Microtus oeconomus* (Campagnol nordique)

Le campagnol nordique occupe les prairies humides et marais dans la taïga et la toundra, ainsi que les rives de cours d'eau. Son aire de répartition actuelle est très vaste, allant des Pays-Bas à l'est de l'Europe centrale, jusqu'à l'Alaska, et englobant la majeure partie de la Russie.

#### 2.3.13 *Microtus (Terricola) subterraneus* (Campagnol souterrain)

Ce campagnol peut vivre dans divers types d'habitat au sol plutôt humide et recouvert de végétation dense, tourbières, prairies et boisements clairs. On peut le rencontrer en lisière de forêt et clairière, mais aussi dans les zones rocailleuses en montagne, jusqu'à

2300m dans les Alpes. Il est présent en Europe occidentale, centrale et de l'est jusqu'en Ukraine, dans les zones tempérées.

2.3.14 *Microtus (Terricola) duodecimcostatus (Campagnol provençal)*

Le campagnol provençal occupe les milieux ouverts au sol friable, en zone méditerranéenne. Il tolère plus les hautes températures et la sécheresse que les autres espèces de campagnols. *M. (T.) duodecimcostatus* se rencontre en Europe méridionale, des rivages méditerranéens français à la péninsule ibérique où il est présent partout à l'exception de la côte nord-ouest.

2.3.15 *Microtus (Terricola) gerbei (= pyrenaicus) (Campagnol des Pyrénées)*

Le campagnol des Pyrénées vit dans les milieux ouverts, prairies, clairières et bordures de forêts en plaine, forêts claires en montagne, limité par des gradients de pluviométrie (>1000mm) et de températures (15-16°C). Il est présent dans le sud-ouest de la France jusqu'à la Loire et dans les Pyrénées.

2.3.16 *Microtus (Terricola) multiplex (Campagnol de Fatio)*

Le campagnol de Fatio affectionne les milieux humides aux sols profonds, clairières, prairies, forêts aux sous-bois denses, en plaine et forêts de conifères en montagne jusqu'à 2800m. Son aire de répartition est localisée dans les Alpes et la vallée du Rhône.

2.3.17 *Arvicola sapidus (Campagnol amphibie)*

Le campagnol amphibie a un mode de vie semi-aquatique et fréquente les berges de cours d'eau, lacs, marais, au couvert végétal dense, jusqu'à 2300m d'altitude. Il occupe toute la péninsule ibérique et la majeure partie de la France à l'exclusion de l'est et du nord-est.

2.3.18 *Arvicola amphibius (Campagnol terrestre)*

Deux écotypes sont reconnus chez les représentants de l'espèce *A. amphibius* : la forme semi-aquatique (*A. amphibius*) et la forme fousseuse (*A. scherman*). Les populations aquatiques fréquentent les mêmes types de milieux que *A. sapidus* et peuvent vivre jusqu'à

3210m d'altitude. La forme fouisseuse occupe les milieux ouverts au sol frais et humide, dans les prairies de montagne de moyenne et haute altitude (jusqu'à 2500m), rarement en zones boisées. Ce taxon a une vaste distribution dans toute l'Europe. Elle est absente de la quasi-totalité de la péninsule ibérique, de l'ouest de la France (sauf Pyrénées), du sud de la Norvège, de l'Italie et des Balkans.

#### 2.3.19 *Chionomys nivalis* (Campagnol des neiges)

Le campagnol des neiges vit dans les milieux rocaillieux de montagne à faible couvert végétal, buissons sur sols pierreux, éboulis, entre 1000 et 4700m. Il est le seul campagnol européen à vivre en haute altitude. *C. nivalis* est néanmoins présent en basse altitude sur les versants rocheux et boisés, notamment en garrigue méditerranéenne. Sa répartition fragmentaire en Europe est restreinte principalement aux massifs montagneux : Pyrénées, Alpes, Apennins, Carpates et montagnes de la péninsule balkanique. On le rencontre également dans le Caucase et en Anatolie.

#### 2.3.20 *Dicrostonyx torquatus* (Lemming à collier)

*D. torquatus* est un habitant des toundras des régions arctiques. On le rencontre dans les zones bordant les mers boréales, de l'ouest de la Russie jusqu'à l'extrême ouest de la Sibérie.

#### 2.3.21 *Myodes glareolus* (Campagnol roussâtre)

Le campagnol roussâtre est une espèce forestière. On le rencontre dans les forêts décidues, de conifères et mixtes, particulièrement en lisière et dans les clairières au sous-bois buissonnants, mais aussi dans les broussailles, ronciers et fougères. Il peut néanmoins faire preuve d'une grande plasticité adaptative. Cette espèce connaît une vaste répartition en Europe jusqu'au lac Baïkal à l'est, mais il est absent de certaines zones : Irlande, grande partie de la péninsule ibérique, sud de l'Italie, zones les plus septentrionales. Sa présence est rarement signalée en région méditerranéenne.

#### 2.3.22 *Apodemus sylvaticus* (Mulot sylvestre)

Le mulot est inféodé au milieu forestier de tout type, mais fréquente également tous les biotopes couverts d'un minimum de végétation. Il est toutefois rare, voire absent, des

forêts de conifères dépourvues de sous-bois. Sa distribution est très vaste : elle s'étend sans discontinuer dans toute l'Europe occidentale jusqu'à l'extrême est de la Biélorussie et de l'Ukraine. Sa répartition septentrionale est limitée au sud de la Scandinavie.

## 2.4 Espèces fossiles

L'écologie des espèces fossiles ne peut être connue avec certitude dans la mesure où les paléoenvironnements pourraient ne pas avoir d'équivalent actuel. Cependant, il est possible d'évaluer leurs affinités écologiques par l'utilisation de critères biogéographiques et phylogénétiques associés aux données paléoécologiques obtenues par analyses multivariées (p. ex. Marquet, 1989 ; Desclaux, 1992).

Il s'agit des espèces suivantes :

### 2.4.1. *Spermophilus superciliosus*

Ce taxon fossile est proche de l'espèce actuelle *S. major* (Chaline, 1972; Nord Andreason, 1997). Marquet (1989) le classe dans les taxons de steppes continentales arides.

### 2.4.2. *Microtus (Iberomys) brecciensis*

Selon Chaline (1972 a) et Marquet (1989), ce campagnol fossile vit dans des biotopes essentiellement méditerranéens. En effet, l'espèce actuelle issue de ce taxon, *Microtus cabrerae*, est endémique de la péninsule ibérique. Elle vit exclusivement dans les zones méditerranéennes, dans les plaines, piémonts et prairies humides à herbes hautes.

### 2.4.3. *Microtus (Terricola) vaufreyi*

L'analyse paléoécologique menée par Desclaux (1992 a) place *M. (T.) vaufreyi* parmi les espèces d'espaces découverts peu arides.

#### 2.4.4. *Arvicola cantiana*

Selon Hinton (1926) et Chaline (1983), il s'agit vraisemblablement d'une espèce de bordure d'eau, tout comme ses descendants *A. sapidus* et *A. amphibius*.

#### 2.4.5. *Pliomys lenki*

D'après Bartolomei (1970), *Pliomys lenki* serait inféodé à un milieu aride steppique de type méditerranéen, mais ce taxon semble faire preuve d'une importante plasticité adaptative. En effet, Marquet (1989) signale cette caractéristique pour les populations du Pléistocène moyen et supérieur du domaine atlantique français. En effet, associé dans différents niveaux à des taxons écologiquement distincts, il apparaît que *P. lenki* est plus lié à l'ouverture du milieu qu'aux conditions climatiques. De la même façon, Desclaux (1992) observe pour les populations de la Caune de l'Arago des ensembles II et III, une affinité pour les milieux ouverts. L'étude des populations de *P. lenki* de la Baume Moula-Guercy, souligne également, qu'associé à des taxons tempérés ou froids, sa présence est conditionnée par l'ouverture du milieu (Desclaux & Defleur, 1997). D'autres exemples sont donnés par Cuenca-Bescós *et al.* (2010 a). Selon ces derniers auteurs, au Pléistocène supérieur en Europe méridionale, *P. lenki* pourrait s'être plus particulièrement adapté aux mêmes milieux que ceux fréquentés par *C. nivalis*, et la compétition avec ce dernier expliquerait alors sa disparition.

#### 2.4.6. *Pliomys boronensis*

Il s'agit d'une espèce endémique, rencontrée uniquement dans le remplissage de la grotte du Lazaret. Ce taxon se rattache à *Pliomys episcopalus* qui, d'après Bartolomei (1969), vivrait plutôt en milieu forestier de type méditerranéen (Abbassi, 1999).

#### 2.4.7. *Allocricetus bursae*

Selon plusieurs auteurs, cette espèce est étroitement apparentée à *Cricetulus migratorius*, et pourrait avoir des exigences écologiques similaires (Marquet, 1989 ; Desclaux, 1992). Il est classé dans la catégorie des espèces de steppes continentales arides.

2.4.8. *Marmota sp.*

La répartition actuelle des marmottes européennes (*M. marmota* et *M. bobak*) se met en place à partir du Pléistocène supérieur, lors de la dernière glaciation (Cuenca-Bescós & Canudo, 2005c). Il apparaît que les représentants du genre *Marmota* présents dans des gisements fossiles plus anciens sont apparentés à des formes asiatiques telles que *Marmota siberica nekipelovi* (cf. chapitre Systématique), habitant les steppes continentales, pentes de montagne et vallées.

2.4.9. *Erinaceus davidi*

L'écologie de ce hérisson fossile semble présenter des similitudes avec l'espèce actuelle *E. europaeus*. *E. davidi* est représenté dans différents gisements, au sein de phases climatiques froides comme à La Fage (Chaline, 1972 ; Mourer-Chauviré, 2003) et niveaux de l'ensemble CIII de la Caune de l'Arago (Desclaux, 1992) ou plus tempérées, par exemple à Maastricht-Belvedere (Kolfshoten, 1985), dans la grotte du Lazaret (Desclaux, inédit), Orgnac 3 (El Hazzazi, 1991) ou Moula-Guercy (Desclaux & Defleur, 1997). L'espèce européenne actuelle *Erinaceus europaeus* occupe les milieux forestiers et de prairies.

2.4.10. *Hystrix (A.) vinogradovi*

Ce porc-épic est vraisemblablement lié à l'espèce actuelle d'Asie du sud-est *Hystrix brachyura* (Baryshnikov, 2003 ; van Weers, 2005) qui vit en milieu tropical. La signification écologique de ce taxon en contexte fossile reste difficile à définir. Si certains auteurs ont parfois douté de sa valeur d'indicateur écologique (López Antoñanzas & Cuenca-Bescós, 2002), le porc-épic est souvent associé au milieu méditerranéen et à des conditions climatiques chaudes (Desclaux, 1992 ; Baryshnikov, 2003 ; Lopez-Garcia *et al.*, 2008 ; Cuenca-Bescós *et al.*, 2011).

### 3) METHODES DE RECONSTITUTIONS PALEOECOLOGIQUES

#### 3.1 Méthode des « climatogrammes »

L'analyse des proportions relatives de rongeurs est couramment employée dans le but d'étudier le signal paléocéologique des associations d'espèces. La méthode des « climatogrammes » prend en compte les proportions d'espèces de rongeurs regroupées en classes climato-écologiques selon leurs affinités, permettant ainsi d'appréhender les variations du climat et de l'environnement. Cette méthode a été largement employée par divers auteurs (p. ex. Chaline, 1983 ; Marquet, 1989 ; Desclaux, 1992a, 1992b ; Desclaux & Defleur, 1997 ; Barroso *et al.*, 2006 ; Desclaux *et al.*, 2008).

Les catégories climato-écologiques utilisées, établies sur la base du principe d'actualisme, sont les suivantes :

- Steppes froides attenantes aux mers arctiques (**ARC**) : *Dicrostonyx torquatus*
- Zone humide froide boréale (**BOR**) : *Microtus* gr. *oeconomus*
- Zone de steppe aride (**CONT**) : *Microtus (Stenocranius) gregalis*, *Spermophilus* sp., *Pliomys lenki*, *Allocricetus bursae*, *Microtus arvalis*
- Environnements rupicoles (**RUP**) : *Marmota* sp., *Chionomys nivalis*
- Bordures d'eau à végétation dense (**EAU**) : *Arvicola cantiana*, *Castor fiber*
- Prairies et milieux humides (**HUM**) : *Microtus agrestis*, *Microtus (Terricola) vaufreyi*, *M. (T.) multiplex*, *M. (T.) gerbei*
- Forêt tempérée (**TEMP**) : *Sciurus vulgaris*, *Glis glis*, *Eliomys quercinus*, *Myodes glareolus*, *Apodemus sylvaticus*
- Zone méditerranéenne (**MED**) : *Microtus (Iberomys) brecciensis*, *M. (T.) duodecimcostatus*, *Hystrix cristata*, *Pliomys boronensis*

Il convient de préciser que cette méthode ne prenant en compte que l'abondance relative des espèces, la reconstitution paléoenvironnementale peut être biaisée par le poids de certains taxons fortement représentés ou au contraire très rarement rencontrés. Les résultats doivent donc être interprétés avec précaution, en tenant compte des biais taphonomiques éventuels.

### 3.2 Indice taxonomique d'habitat (I.T.H.)

L'indice taxonomique d'habitat (I.T.H.) (Evans *et al.*, 1981 ; Andrews, 2006) est une méthode de reconstitution paléocologique qui présente l'avantage de ne tenir compte que de la diversité des milieux habités par les différentes espèces de micromammifères et non des proportions relatives. Pour chaque taxon, on assigne aux différents types d'habitats qu'il est susceptible de fréquenter une valeur pondérée en fonction de leur importance relative, la somme de ces valeurs étant égale à 1. Un indice global cumulant les valeurs obtenues pour les différentes espèces est ensuite calculé pour chaque type d'habitat (Tableau 52). Les valeurs présentées dans le Tableau 52 suivent les données actuelles sur l'écologie de chaque espèce (Saint-Girons, 1973 ; Chaline, 1974 ; Schiling, Singer et Diller, 1983 ; Macdonald & Barret, 1995, Le Louarn & Quéré, 2003 ; Wilson & Reeder, 2005 ; Aulagnier *et al.*, 2008). Les indices attribués aux taxons fossiles sont déduits des affinités écologiques supposées (voir paragraphe 2.4 de ce chapitre).

Pour les régions couvrant les sites étudiés dans ce travail, situées en zone eurasiatique, sept types d'habitats sont représentés. 2 biomes de zones froides : Toundra et Forêt boréale ; 4 biomes de zones tempérées : Forêt tempérée, Forêt sclérophylle, Steppe (environnement ouvert sec), Prairie humide (environnement ouvert humide) ; et un biome azonal de montagne. Ils regroupent les milieux suivants :

- Toundra : formations des régions attenantes aux mers arctiques, à végétation herbacée basse, soumises à des conditions climatiques rigoureuses. Il s'agit d'un milieu ouvert et sec.
- Forêt boréale (taïga) : constituées principalement de conifères, mais aussi de feuillus (bouleaux, saules, peupliers, sorbiers) et de végétation de marais, sous climat continental sibérien (ou subarctique).



- Montagne : prairies et broussailles d'altitude
- Steppe aride : environnement ouvert à végétation xérophile, sous climat semi-aride.
- Prairie : environnement ouvert à végétation dense de poaceae et boisements clairs, relativement humide, en zone tempérée.
- Forêt tempérée : regroupe forêt caducifoliée, déciduale et sempervirente des zones tempérées (continentale et océanique)
- Forêt sclérophylle : forêts et broussailles des régions méditerranéennes.

	TU	S	PR	M	B	D	Mo
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	1						
<i>M. malei/oeconomus</i>	0,4		0,10		0,50		
<i>Alloricetus bursae</i>	0,25	0,50	0,05		0,15	0,05	
<i>Microtus gregalis</i>	0,45	0,35	0,20				
<i>Pliomys lenki</i>	0,15	0,35	0,15	0,05	0,05	0,15	0,10
<i>Marmota sp.</i>		0,45	0,15				0,40
<i>Chionomys nivalis</i>			0,15	0,15		0,10	0,60
<i>Myodes glareolus</i>	0,1	0,10	0,10		0,30	0,30	0,10
<i>Apodemus sylvaticus</i>		0,10	0,20	0,20		0,50	
<i>Eliomys quercinus</i>				0,20		0,60	0,20
<i>Glis glis</i>				0,30		0,50	0,20
<i>Muscardinus avellanarius</i>				0,05		0,85	0,10
<i>Arvicola grp.cantiana/terrestris</i>			0,25	0,20	0,15	0,20	0,20
<i>Microtus (L.) brecciensis</i>		0,20	0,10	0,50		0,10	0,10
<i>Microtus (T.) vaufreyi</i>		0,20		0,25		0,15	0,40
<i>Microtus (T.) duodecimcostatus</i>		0,15	0,25	0,50			0,10
<i>Microtus (T.) subterraneus</i>			0,45			0,35	0,20
<i>Microtus (T.) multiplex</i>		0,30	0,20	0,10		0,20	0,20
<i>Microtus agrestis</i>	0,05	0,05	0,30	0,15	0,10	0,20	0,15
<i>Microtus arvalis</i>	0,15	0,35	0,10	0,05	0,10	0,10	0,15
<i>Pliomys boronensis</i>		0,20		0,40		0,25	0,15
<i>Spermophilus major</i>		0,70	0,30				
<i>Spermophilus superciliosus</i>		0,70	0,30				
<i>Castor fiber</i>			0,10	0,10	0,35	0,35	0,10
<i>Hystrix sp.</i>		0,45		0,45			0,10
<i>Sciurus sp.</i>				0,10	0,40	0,40	0,10
<i>Sicista betulina</i>	0,15	0,10	0,10		0,40	0,20	0,05
<i>Talpa europaea</i>		0,10	0,15	0,10	0,15	0,40	0,10
<i>Sorex sp.</i>	0,1	0,15	0,04	0,06	0,26	0,14	0,25
<i>Sorex araneus/coronatus</i>	0,05		0,20	0,20	0,20	0,25	0,10
<i>Crocidura leucodon</i>		0,30	0,20	0,20		0,15	0,15
<i>Crocidura russula</i>		0,20	0,10	0,50			0,20
<i>Crocidura sp.</i>		0,20	0,30	0,15	0,05	0,20	0,10
<i>Erinaceus sp.</i>		0,20	0,30	0,05		0,40	0,05

Tableau 52 : Indices taxonomiques d'habitats utilisés pour les taxons de micromammifères présents dans les différents gisements étudiés. Tu : toundra ; S : steppe aride ; PR : prairie humide ; M : milieu méditerranéen ; B : forêt boréale ; D : forêt tempérée ; Mo : milieu montagnard.

### 3.3 Estimation des paléotempératures

La quantification de paramètres climatiques, notamment de températures, basée sur la diversité des taxons d'arvicolinés, a été développée (Montuire, 1994 ; 1996 ; Montuire *et al.*, 1997). Plus de 200 faunes actuelles ont été prises en compte, réparties dans divers sites du Paléarctique et Néarctique pour lesquels les données concernant les températures moyennes annuelles, les mois les plus chauds et les mois les plus froids ont été relevées. Ces analyses mettent en évidence que la corrélation entre ces paramètres climatiques et le nombre d'espèces est forte. Ainsi, plus la diversité est importante parmi les taxons d'arvicolinés, plus les températures sont basses (Montuire *et al.*, 1997).

Le rapport entre nombre d'espèces et température est établi en utilisant une régression linéaire simple, exprimée par l'équation suivante :

$$T = - 2,73 \times Sp + 20,09$$

avec Sp : nombre d'espèces d'arvicolinés

Cette méthode permet d'estimer les températures annuelles moyennes enregistrées dans un niveau, et de suivre par conséquent l'évolution des conditions climatiques le long d'une séquence, mais également des comparaisons avec les données actuelles.

### 3.4 Analyses multivariées

Les analyses statistiques multivariées (p. ex. analyses hiérarchiques, analyse factorielle des correspondances, analyse en composante principale) ont été largement employées dans les reconstitutions paléoenvironnementales (Marquet, 1989 ; El Hazzazi, 1998 ; Denys, 1992 ; Desclaux, 1992 ; Chaline *et al.*, 1995 ; Abbassi, 1999 ; Paunescu, 2001 ; Hernández Fernández, 2001). Ces méthodes statistiques ont été décrites en détail par un certain nombre d'auteurs dont Benzecri (1973), Jambu (1978) ou Djindjian (1991). Ces analyses permettent de traiter, de comparer et de représenter graphiquement un grand nombre de données quantitatives, et caractériser les différentes phases climatiques en termes de température,

d'humidité ou de couvert végétal. Dans ce travail, des analyses factorielles des correspondances (AFC) ont été utilisées, considérant comme individus les N.M.I. par espèces, et comme variables les niveaux archéologiques, dans le but de caractériser les associations de micromammifères du Pléistocène moyen en fonction de leurs affinités écologiques et climatiques.

### 3.5 Analyses de diversité

Afin d'appréhender l'évolution et le développement de la structure des communautés de faunes, il est intéressant d'évaluer la diversité spécifique grâce au calcul d'indices de diversité. Les plus communément employés en écologie sont les indices de Shannon et de Simpson. Ces deux outils de mesure de la diversité spécifique prennent en compte l'abondance relative des espèces, mais également la distribution des individus entre les différentes espèces représentées. L'indice de Shannon est plus sensible aux espèces rares, alors que l'indice de Simpson donne plus d'importance aux taxons les plus abondants (Peet, 1974 ; Barbault, 1995).

Les calculs d'indices sont les suivants :

- Indice de Shannon :  $H' = - \sum (N_i / N) \log_2 (N_i / N)$

- Indice de Simpson :  $L = \sum [N_i (N_i - 1) / N (N - 1)]$

où  $N_i$  : nombre d'individus de l'espèce donnée (NMI)

$N$  : nombre total d'individus.

Pour l'analyse de diversité de Shannon, théoriquement, l'indice est minimal (=0) si tous les individus appartiennent à une seule espèce, ou si chaque espèce n'est représentée que par un seul individu. La diversité maximale est exprimée par un indice élevé, correspondant à une répartition équitable des individus par espèce.

L'indice de Simpson donne plus de poids aux taxons abondants. Ainsi, lorsqu'il augmente, il reflète la dominance d'une espèce et indique une baisse de la diversité de la communauté considérée.

La diversité spécifique est fonction du climat et du type de milieu. Son augmentation est corrélée à la complexification des milieux (Barbault, 1995). Ainsi, dans un milieu complexe, la productivité est importante, les niches écologiques sont diversifiées, permettant ainsi l'adaptation locale et la spécialisation des populations, en réduisant la compétition interspécifique. La pression de prédation est également un facteur important de diversification spécifique. A l'inverse, dans des milieux simples, la diversité s'amointrit.

La stabilité du milieu est, en outre, nécessaire à l'essor de la diversité spécifique. Celle-ci diminue lorsque les variations climatiques saisonnières sont importantes.

Le calcul de ces indices s'avère intéressant si on les compare à différents moments pour des faunes actuelles, ou dans différents niveaux d'une séquence pour des communautés fossiles. Cela permet ainsi d'appréhender l'évolution de la diversité et de la structure des communautés fauniques.

### 3.6 Cénogrammes

La méthode des cénogrammes (Valverde, 1964, 1967 ; Legendre, 1986, 1989) a pour spécificité de prendre en compte la totalité de la communauté de mammifères présents dans un gisement. Le principe de cette méthode est basé sur le fait que la distribution pondérale des espèces de mammifères, dans une région donnée, est fonction de son environnement. Ce qui signifie donc que les facteurs de température, d'humidité et de végétation, déterminent le nombre de taxons et la distribution de poids de ceux-ci. La méthode des cénogrammes permet ainsi de décrire graphiquement la structure des communautés de mammifères en relation avec les conditions environnementales et climatiques permettant leur maintien. Bien qu'elle ait été controversée (Rodríguez, 1999 ; Montuire, 2000 ; Hernández Fernández *et al.*, 2006 ; Travouillon & Legendre, 2009), elle a souvent été utilisée pour les études paléoenvironnementales du Quaternaire européen (Montuire, 1994 ; Montuire & Desclaux, 1997 ; Montuire 1999 ; Montuire & Marcolini, 2001 ; Lumley *et al.*, 2004 b ; Valensi & Psathi, 2004 ; Palombo & Giovinazzo, 2006). Il demeure que cette méthode permet de décrire la structure d'une communauté de mammifères en relation avec le couvert végétal plus qu'avec le climat.

La densité du couvert végétal et l'humidité sont les principaux facteurs régissant la répartition pondérale des espèces. Dans un milieu fermé, la distribution des taxons est continue et les espèces dont l'intervalle de poids se situe entre 8kg et 500g sont nombreuses. Dans les milieux ouverts, ces espèces intermédiaires sont rares voire absentes. Pour les mammifères de poids supérieur à 8kg, la réduction du nombre d'espèces est fonction du degré d'aridité. Ainsi, en milieu très aride, les espèces de grands mammifères sont peu nombreuses.

Quatre principaux types de cénogrammes peuvent être obtenus d'après la répartition des différentes catégories de mammifères, traduisant le degré d'ouverture du milieu et d'humidité (Figure 48). Ces gradients se schématisent par l'inclinaison des pentes et par la rupture de celles-ci, correspondant à une lacune d'espèce de poids intermédiaire (entre 8kg et 500g).

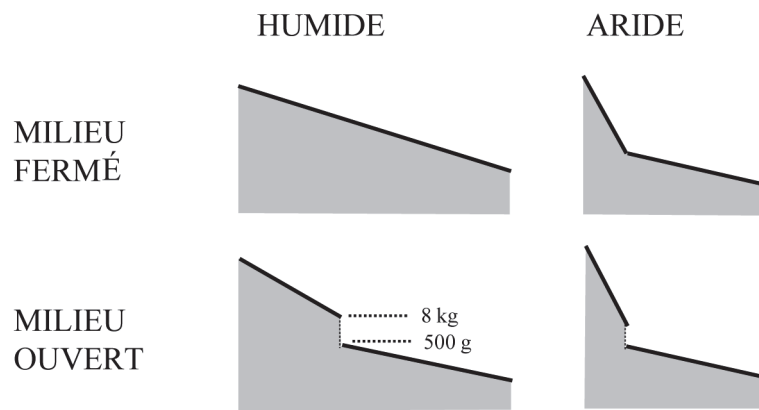


Figure 48: Schématisation des principaux types de cénogrammes (d'après Legendre, 1989).

Les cénogrammes se construisent en reportant en abscisse le rang des espèces de mammifères classés par ordre décroissant, et en ordonnée le logarithme népérien du poids moyen de chaque espèce.

Pour l'estimation du poids moyen des taxons fossiles, Legendre (1989) propose d'appliquer la relation d'allométrie liant la surface des premières molaires inférieures au poids de l'animal.

La formule utilisée est la suivante :

$$\ln Y = \ln b + k \ln X$$

où Y = poids de l'espèce

X = surface de la M<sub>1</sub> (L × l)

k = coefficient d'allométrie

ln b = constante

Ces valeurs ont été calculées pour chaque principal groupe de mammifères (Legendre, 1989) (Tableau 53).

	k	ln b
Insectivores	1,8228	1,4461
Rongeurs	1,7548	2,0875
Artiodactyles	1,5416	3,5346
Périssodactyles	1,5594	3,2818

Tableau 53 : Valeurs de k et ln b pour quatre grands groupes de mammifères

Les cénogrammes sont ensuite schématisés par des droites de régression des poids sur le rang d'espèces, traduisant, selon l'inclinaison des pentes et l'écart entre les droites, le degré d'aridité et d'ouverture du milieu (Figure 48).

Certains auteurs considèrent que les carnivores et les chiroptères sont trop aléatoirement représentés dans les gisements fossilifères, qu'ils recouvrent majoritairement la classe de poids intermédiaire et ne doivent pas, par conséquent, être pris en compte dans la construction des cénogrammes (Montuire, 1998 ; 1994). De plus, les conditions de leur accumulation dans un gisement ne relèvent pas des mêmes modalités que les autres groupes de mammifères. Il a été tenu compte de cette remarque dans le présent travail, les carnivores et les chiroptères ne sont donc pas utilisés dans l'analyse.

#### 4) APPLICATION AUX SITES D'ETUDE

##### 4.1 Caune de l'Arago

Les sols P à D ont été pris en compte pour analyser l'évolution des conditions paléoclimatiques et paléoenvironnementales de la Caune de l'Arago, couvrant les stades isotopiques 12, 13 et 14 (Lumley *et al.*, 1984).

Une analyse paléoécologique des micromammifères des ensembles CMI, II et III a été publiée dans la revue *Quaternaire* en 2011. Nous renvoyons le lecteur à l'article suivant (figurant en annexe de ce travail) :

**Hanquet C., Desclaux E., 2011 – Analyse paléoécologique des communautés de micromammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel, France) dans le contexte des migrations de faunes en Europe méridionale au cours du Pléistocène moyen. *Quaternaire*, 22 (1), 35-45.**

Cette étude présente une analyse des proportions relatives de rongeurs (climatogrammes) ainsi qu'une analyse en composantes binaires (ACB).

D'autres méthodes de reconstitutions paléoécologiques sont appliquées dans le cadre de la présente étude : indices taxonomiques d'habitats, indices de diversité, estimation des paléotempératures, cénogrammes.



#### 4.1.1 Indices taxonomiques d'habitats

L'analyse de la diversité spécifique est entreprise pour la première fois sur la totalité des sols du complexe moyen (CM I, II, III). Seuls les rongeurs ont été utilisés pour cette analyse, les données concernant les insectivores de plusieurs niveaux étudiés auparavant (Paunescu, 2001) n'étant pas connues.

Les diagrammes obtenus, reflétant l'évolution des différents milieux d'habitats occupés par les faunes de rongeurs des sols P à D, ne présentent pas de changements majeurs entre les niveaux (Figure 49). Tous les milieux sont représentés sur l'ensemble de la séquence, néanmoins des variations sont remarquables :

- Le milieu de toundra est moyennement représenté dans le complexe moyen II (sols H, I, J), et dans le complexe moyen I (M, N, O, P). Une nette progression de ce biome est enregistrée au niveau du sol K et du sol G. La toundra est bien représentée au sein du complexe moyen III.
- Les forêts boréales sont peu représentées dans les niveaux inférieurs. A partir du sol N, on observe une augmentation progressive de l'importance de ce milieu d'habitat jusqu'au sol E, avec une légère régression enregistrée dans le sol G. Elle décroît au niveau du sol D.
- Les indices concernant les espèces de milieu montagnard oscillent tout au long de la séquence, présentant un profil en « dents de scie ». Les plus fortes valeurs apparaissent dans les sols P et M de l'ensemble I, le sol H (CM II), et les sols F et D (CM III).
- Les milieux de steppe aride, qui présentent les plus forts indices parmi tous les types d'habitats, sont relativement constants sur l'ensemble de la séquence. Des variations sont néanmoins marquées : un accroissement au niveau des sols H et D, une régression dans le sol N.
- Comme pour les milieux steppiques, les indices de représentation des prairies humides sont stables entre les différents ensembles du complexe moyen. Les oscillations enregistrées sont de très faible amplitude.

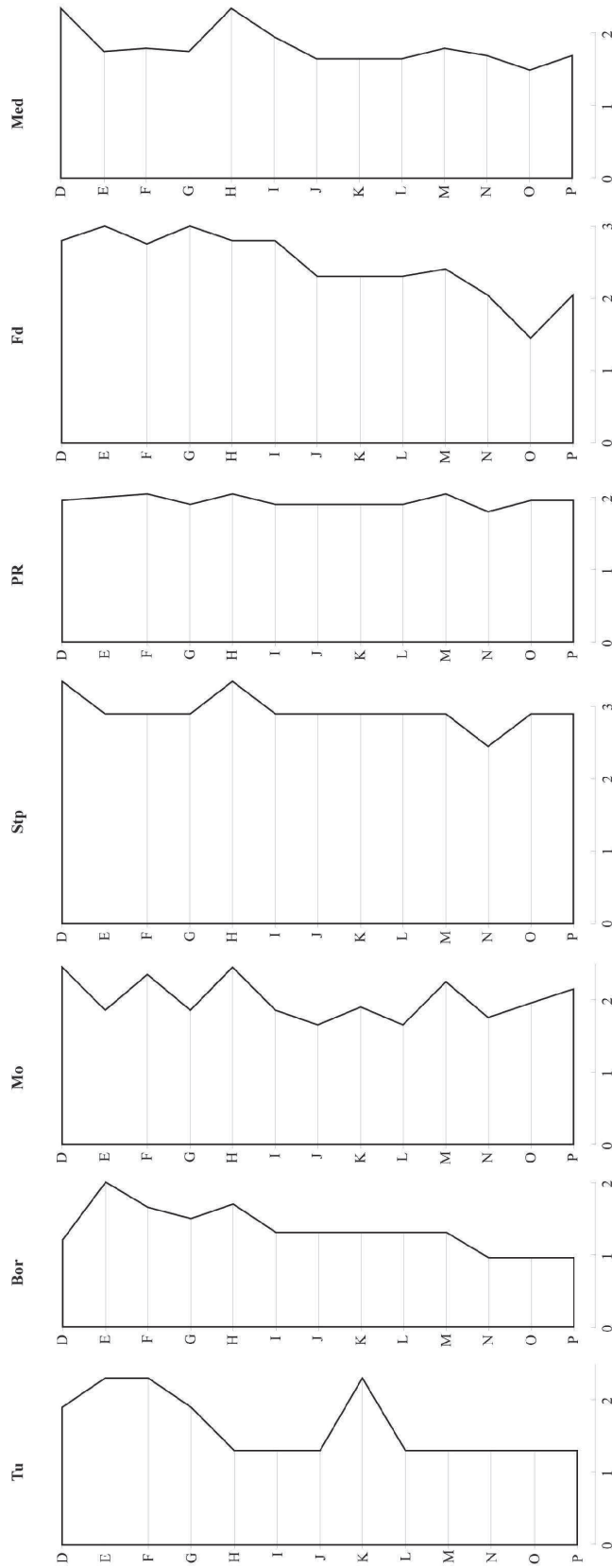


Figure 49: Evolution des indices taxonomiques d'habitats des sols D à P (CM) de la Caune de l'Arago, d'après les faunes de rongeurs. Tu : toundra ; Bor : forêts boréales ; Mo : milieu montagnard ; Stp : espaces découverts arides ; PR : prairies et zones humides ; Fd : forêts tempérées ; Med : milieu méditerranéen.

- Les forêts tempérées sont les milieux d'habitat les plus représentés après les steppes arides. De la base au sommet de la séquence, on observe un accroissement global des indices de représentation. La plus faible valeur est marquée au niveau du sol O, tandis que la plus forte est enregistrée dans le sol G.

- Le biome méditerranéen est présent constamment dans les trois ensembles du complexe moyen. Des pics de représentation sont observés dans les sols H et D.

Les résultats de cette analyse ne permettent pas de mettre en évidence de variations majeures entre les trois ensembles (I, II et III). Toutefois, il est possible de dégager plusieurs tendances : la toundra est bien marquée dans les niveaux du CM III et au sommet du CM I ; le milieu forestier, boréal et tempéré, est en progression entre les niveaux inférieurs et supérieurs ; les milieux ouverts, steppes et prairies, sont relativement constants le long de la séquence ; les milieux méditerranéens sont mieux représentés au sein de l'ensemble II et dans le sol D ; le biome montagnard est fluctuant sur l'ensemble du complexe moyen.

La constance de certains habitats, notamment des milieux ouverts (steppes et prairies), s'explique en partie par le fait que sur l'ensemble de la séquence, neuf taxons de rongeurs apparaissent systématiquement. Les différents types d'habitats susceptibles d'être habités par ces espèces apparaissent donc dans chaque sol, conformément au principe de la méthode des Indices taxonomiques d'habitats. La diversité des milieux d'habitats ainsi exprimée demeure relativement peu contrastée, et l'on peut en déduire la persistance localisée des différents biomes au cours des phases successives d'occupation de la Caune de l'Arago.

## 4.1.2 Analyses de diversité

Les indices de Shannon et de Simpson ont été calculés afin d'appréhender l'évolution de la structure des communautés de rongeurs du complexe moyen de la Caune de l'Arago (Figure 50).

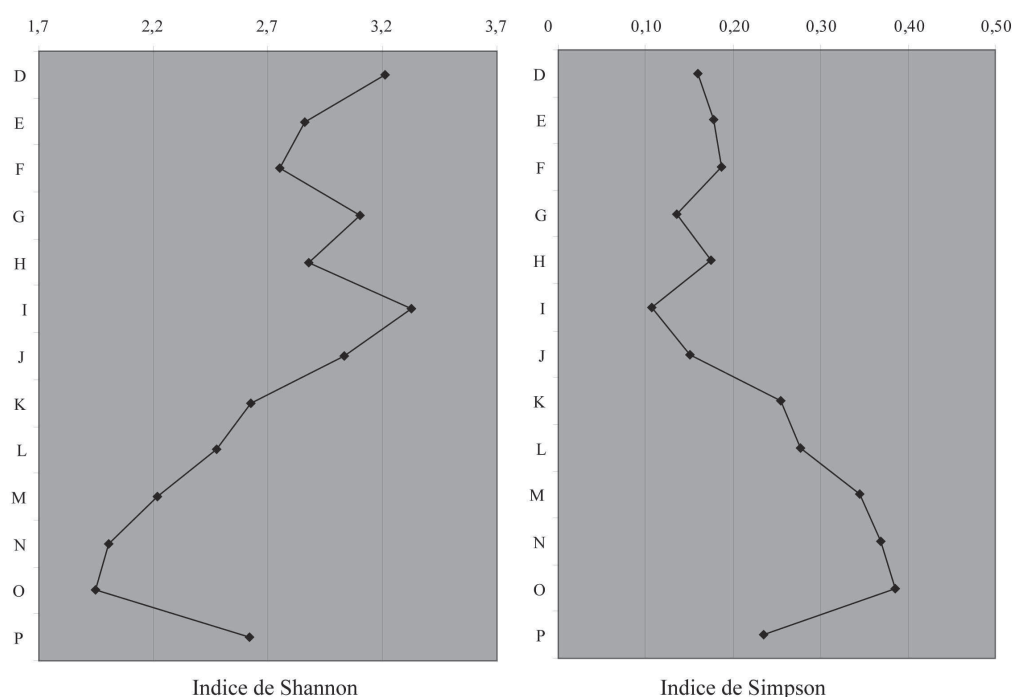


Figure 50 : Evolution des indices de diversité (Shannon et Simpson) basés sur les assemblages de rongeurs du complexe moyen de la Caune de l'Arago.

Les indices de Shannon, calculés pour chaque niveau de la séquence, soulignent des variations marquées de la diversité spécifique.

Dans le complexe moyen I (sols P à K), les indices sont relativement faibles, et plus particulièrement sur le sol O (Figure 50). Les sols sus-jacents, bien que plus diversifiés, n'enregistrent pas des valeurs très fortes. Dans cet ensemble, l'assemblage de rongeur est largement dominé par une espèce, *Microtus (Stenocranius) gregalis* (représentant entre 45 et 57% des effectifs totaux). La diversité exprimée est faible, reflétant l'appartenance de près de

la moitié des individus à un seul taxon, et les faibles effectifs des autres espèces représentées. Enfin, les taxons représentés caractérisent majoritairement un climat froid et des espaces découverts. Ce type de milieu favorise une faible diversité.

Dans le complexe moyen II, entre les sols J et H, la diversité est maximale. Celle-ci traduit une répartition équitable des individus entre les différentes espèces et par conséquent, la stabilité du milieu dans lequel ils évoluent. On peut remarquer qu'en termes de richesse spécifique, le nombre moyen de taxons représentés diffère à peine de ce que l'on observe dans le complexe I.

Pour le complexe moyen III, la situation est moins linéaire que dans les niveaux sous-jacents. Le sol G présente un indice de diversité supérieur au sol H, et comparable au sol J, appartenant tous deux au CM II. Les indices des niveaux F et E sont plus faibles, et sont équivalents au sol H. Dans ces trois niveaux, les communautés de rongeurs sont largement dominées par un ou plusieurs taxons : *M. (I.) brecciensis* dans H, *M. (S.) gregalis*, *M. (T.) vaufreyi* et *P. lenki* dans F et E.

Le dernier niveau du CM III (sol D) présente une augmentation de la diversité spécifique, atteignant presque la valeur maximale enregistrée dans le sol I. Les individus sont équitablement répartis entre les différentes espèces.

Les variations observées dans cet ensemble peuvent être interprétées en termes de fluctuations climatiques. Les conditions permettant une diversité importante des communautés de rongeurs dans le sol G se dégradent dans le sol F, ne permettant pas leur maintien. Ce changement abrupt des valeurs de l'indice de diversité pourrait traduire un changement rapide et marqué des conditions paléoécologiques. Une amélioration est perceptible au sommet de cet ensemble.

Les indices de Simpson obtenus sur la séquence marquent également des variations importantes de la diversité spécifique (Figure 50).

Dans le complexe moyen inférieur, l'indice est maximal, indiquant la prédominance d'un taxon, *Microtus (Stenocranius) gregalis*, et décroît régulièrement jusqu'au sol K. Les valeurs enregistrées sont les plus hautes de la séquence, ce qui implique une faible diversité de la communauté de rongeurs.

L'analyse de la diversité du complexe moyen II montre que celle-ci est importante dans les 3 niveaux, sans qu'une espèce particulière ne domine. Les indices obtenus pour le complexe moyen III sont légèrement plus importants, témoignant d'une diversité spécifique moyenne.

Les résultats obtenus par les deux types d'indices sont cohérents et complémentaires. On observe que la structure de la communauté de rongeurs n'est pas stable et qu'elle subit d'importantes variations tout au long de la séquence sous l'influence des variations des conditions paléoclimatiques et environnementales. Le complexe moyen inférieur présente une diversité très faible de par la prépondérance de *M. (S.) gregalis*, mais aussi en raison du type de milieu représenté. L'évolution légère et progressive des valeurs d'indices, associée à la présence constante de ce taxon, tend à souligner le maintien de conditions d'ouverture du milieu et d'aridité. Ces caractéristiques écologiques engendrent en effet une faible diversité spécifique. Le maximum de diversité spécifique est enregistré dans l'ensemble II. Ceci implique la stabilité des conditions écologiques lors de cette période, ayant permis le développement symbiotique des communautés de rongeurs. Le sol G enregistre une amélioration des conditions favorables au développement des communautés par rapport au sol sous-jacent, et présente une diversité spécifique importante. Ce niveau semble bénéficier des mêmes conditions que dans l'ensemble II, mais aussi d'éléments nouveaux dont témoigne la présence de taxons provenant de zones plus septentrionales. Cet enrichissement de faune, associé à la persistance de taxons tempérés et méditerranéens, suggère l'établissement progressif d'un changement climatique et environnemental au sein de l'ensemble III. La mise en place de conditions climatiques plus rigoureuses dans l'ensemble supérieur, caractérisées par une diversité spécifique faible, apparaît dans le sol F. Enfin, une amélioration climatique et la stabilisation des conditions écologiques sont perceptibles dans le sol D.

#### 4.1.3 Estimation des paléotempératures

L'estimation des températures moyennes annuelles des niveaux P à D, basée sur le nombre d'espèces d'arvicolinés, montre de grandes variations le long de la séquence (Figure 51). Dans les niveaux inférieurs (CM I), les sols P et O enregistrent les mêmes valeurs négatives, tandis que jusqu'au sol K, les températures oscillent alternativement entre - 2 et 1°C.

Le complexe moyen II présente des températures positives, comparables sur les sols J et I, n'excédant pas 1°C. Les valeurs rechutent à partir du sol H, enregistrant près de - 2°C.

Dans les niveaux supérieurs, les températures estimées sont exclusivement négatives, passant de - 2 °C dans le sol G jusqu'à - 8°C au niveau du sol F. Les sols E et D présentent des températures moyennes annuelles respectivement de - 5 et -2°C.

Un pic de froid est bien marqué au niveau du complexe moyen supérieur, notamment dans le sol F, tandis que le reste de la séquence n'enregistre que des oscillations variant de -2 à 1°C. La persistance des températures positives dans les sols J et I suggère une amélioration globale des conditions climatiques.

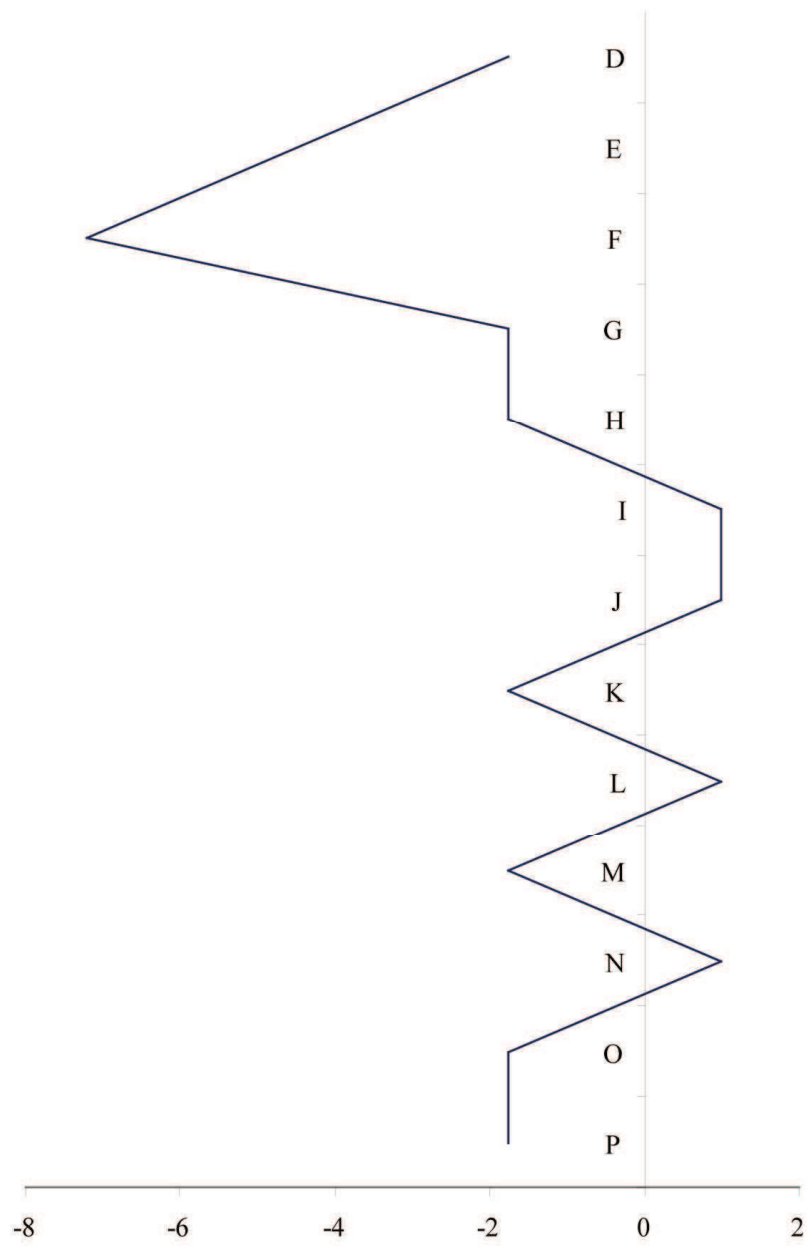


Figure 51 : Estimation des températures moyennes annuelles (°C) des sols du complexe moyen de la Caune de l'Arago.



#### 4.1.4 Cénogrammes

La méthode des cénogrammes, prenant en compte la communauté de mammifères, a été appliquée par E. Desclaux (1992) sur les sols L à D, puis par C. Paunescu (2001) sur l'ensemble de la séquence. Nous reprenons ici cette étude avec les nouvelles données obtenues sur les différents taxons, notamment sur les grands mammifères (Figure 52).

Les niveaux inférieurs du CM I (sols P à N) figurent une ouverture importante de l'environnement, ainsi qu'une relative aridité marquée par le peu d'espèces de grands mammifères représentées. Celles-ci, de même que les petits mammifères, augmentent entre les sols M et K, tandis que les espèces intermédiaires restent stables. Ceci suggère la continuité d'un milieu ouvert, tendant vers plus d'humidité.

Dans le complexe moyen II, les espèces de grands mammifères sont plus nombreuses au niveau du sol J, ce qui implique un milieu plus humide que dans les niveaux sous-jacents. Dans le sol I, le milieu apparaît plus ouvert, dû au faible nombre d'espèces de poids intermédiaire. On remarque qu'il s'agit du seul niveau de la séquence duquel le lièvre variable (*Lepus timidus*) et le pika des steppes (*Ochotona pusilla*), taxons caractéristiques des espaces découverts plus ou moins rigoureux, sont absents. Le sol H présente une distribution continue des taxons de grands, moyens et petits mammifères, témoignant d'un environnement plutôt fermé et humide.

Le degré d'humidité est également bien marqué dans le sol G de l'ensemble III. En effet, les taxons de grande et petite taille sont abondants et la diversité spécifique est la plus importante au sein de la séquence stratigraphique. Les cénogrammes correspondant aux sols F et E sont caractéristiques d'environnements plus ouverts et de nouveau, plus arides. Dans ces deux niveaux, les taxons de micromammifères atteignent une diversité maximale. Le degré d'ouverture est moins prononcé que dans les niveaux inférieurs.

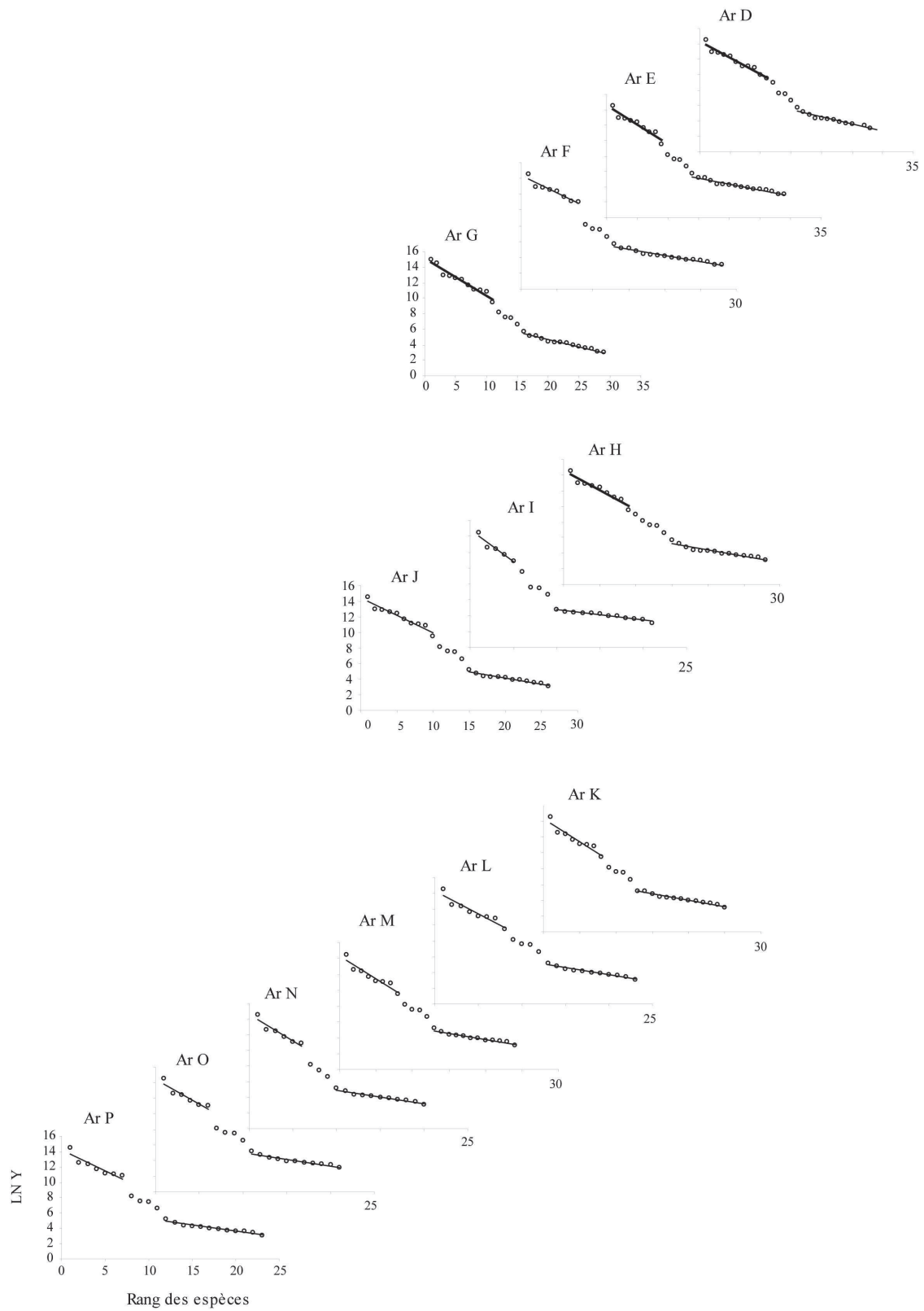


Figure 52 : Cénogrammes du complexe moyen de la Caune de l'Arago, sols P à D.

On remarque que les espèces de poids intermédiaires sont représentées sur tous les niveaux, hormis le sol I, limitant l'ampleur du degré d'ouverture observé. Néanmoins, l'on note que ces taxons (*Lepus* sp., *Oryctolagus cuniculus*, *Spermophilus major*, *Marmota* sp., *Hystrix vinogradovi*) sont inféodés aux espaces relativement découverts.

#### 4.1.5 Discussion

L'application de différentes méthodes de reconstitutions paléoécologiques aux niveaux du complexe moyen de la Caune de l'Arago, d'après les associations de micromammifères et la structure de la communauté de mammifères, ont donné les résultats suivants (les résultats donnés dans Hanquet & Desclaux, 2011 sont inclus) (Figure 53) :

Des tendances générales sont observées pour chaque complexe :

- le complexe moyen I est caractérisé par un climat froid et sec dans un environnement ouvert ;
- le complexe moyen II témoigne d'un climat tempéré au couvert forestier important ;
- le complexe moyen III indique un climat froid et sec, toutefois moins prononcé que dans le complexe inférieur (tout au moins dans le sol G) et un couvert végétal plus contrasté. Les milieux forestiers et de prairies relativement sèches coexistent.

Si des traits communs apparaissent, on remarque également des disparités selon le type d'analyse employé, notamment entre les indices taxonomiques d'habitat et les climatogrammes, ainsi qu'entre la méthode des températures et les analyses factorielles.

Entre la méthode des Indices taxonomiques d'habitat et les climatogrammes (Figure 54), les milieux représentés n'apparaissent pas de la même manière : les variations environnementales et climatiques sont bien marquées lorsque l'on utilise l'abondance relative des espèces, alors qu'elles sont nettement moins contrastées en employant la diversité spécifique (Figure 49). Comme cela a déjà été remarqué, la présence constante de neuf taxons à affinités climato-écologiques distinctes dans l'ensemble de la séquence influe de façon importante sur la représentation des différents milieux. L'utilisation des N.M.I. par espèce

Complexe moyen	
CMI	CM III
<i>Méthodes</i>	CM II
<i>ITH</i>	Augmentation des biomes arctiques et boréaux
<i>Indices de diversité</i>	Diversité maximale
<i>Paléotempératures</i>	Diversité minimale
<i>Cénogrammes</i>	Diversité moyenne
<i>Climatogramme</i>	Diversité maximale
<i>Analyses factorielles</i>	Diversité moyenne
<i>ITH</i>	Pic de représentation du milieu arctique dans K
<i>Paléotempératures</i>	T° négatives dans P et O Oscillations entre -2 et 1°C de N à K
<i>Cénogrammes</i>	Milieu ouvert aride
<i>Climatogramme</i>	Forêts boréales et milieu continental bien représentés
<i>Analyses factorielles</i>	Climat froid et sec Milieu ouvert
<i>ITH</i>	Représentation maximale des milieux méditerranéens et steppiques
<i>Indices de diversité</i>	Diversité maximale
<i>Paléotempératures</i>	J et I stable (1°C) Baisse des T° dans H
<i>Cénogrammes</i>	Fermeture du milieu
<i>Climatogramme</i>	Augmentation de l'humidité, des milieux tempérés et méditerranéens
<i>Analyses factorielles</i>	Climat tempéré à chaud Milieu fermé
<i>ITH</i>	Augmentation des milieux forestiers Stabilité des indicateurs de milieux ouverts Milieu de montagne fluctuant
<i>Indices de diversité</i>	Diversité maximale
<i>Paléotempératures</i>	Pic de froid (-8°C dans F)
<i>Cénogrammes</i>	Milieu fermé et humide dans G Plus ouvert et aride dans les niveaux supérieurs
<i>Climatogramme</i>	Milieux ouverts moins arides que CM I Augmentation des taxons de milieu arctique
<i>Analyses factorielles</i>	Milieu ouvert Plus sec que CM II Froid moins marqué que CM I

Figure 53 : Synthèse des résultats obtenus par les différentes méthodes de reconstitutions paléocéologiques du complexe moyen de la Caune de l'Arago d'après les faunes de rongeurs et des communautés de mammifères.

regroupées en classes climato-écologiques (en tenant compte des biais taphonomiques éventuels) semble, dans ce cas, bien transcrire les variations environnementales au sein de biotopes se maintenant tout au long de la séquence. Les deux types d'analyses apparaissent alors complémentaires.

L'estimation des paléotempératures (Figure 51) donne des résultats qui diffèrent de ce qui est observé avec les analyses factorielles (Hanquet & Desclaux, 2011) (Figure 55). Dans cette analyse, réalisée dans le but de faire ressortir les variations quantitatives de chaque espèce au cours du temps (MIS 14, 13 et 12), trois groupes se répartissent le long des axes 1 et 2. L'axe 1 oppose clairement deux ensembles : le complexe moyen I d'une part, et les CM II et III d'autre part. Cet axe, opposant des espèces de milieu froid (*M. (S.) gregalis*, *M. gr. oeconomus*, *C. nivalis*) à des associations de climat chaud et/ou tempéré et fermé (*A. sylvaticus*, *M. (I.) brecciensis*, *G. glis*, *E. quercinus*), peut être interprété en termes de gradient de température (Hanquet & Desclaux, 2011). L'axe 2 pourrait opposer quant à lui les espèces d'espaces ouverts (*M. (T.) vaufreyi*, *Spermophilus* sp.) aux taxons de milieux plus fermés (*M. (I.) brecciensis*, *A. sylvaticus*). Il apparaît néanmoins que l'ensemble III, au sein de cette analyse, est moins clairement discriminé que les deux autres. L'importante diversité taxonomique enregistrée (particulièrement dans le sol G), mêlant espèces méditerranéennes, forestières mais aussi arctiques ou steppiques, explique cette disposition, de même que la présence de taxons rares n'apparaissant principalement que dans cet ensemble (*Myodes glareolus*, *D. torquatus*, *Sciurus* sp.).

La projection des coordonnées de l'axe 1 de l'ACB a permis de tracer une courbe de l'évolution des températures dans la séquence, mettant en évidence un climat froid marqué dans l'ensemble I, se rapportant au stade isotopique 14 (Hanquet & Desclaux, 2011). L'ensemble III (MIS12) apparaît plus froid que l'ensemble II (attribué à l'interglaciaire du MIS 13), mais moins prononcé que dans l'ensemble inférieur. L'estimation des paléotempératures montre au contraire un pic de froid, le plus marqué de toute la séquence, au niveau des sols F et E de l'ensemble III (MIS 12), et des températures basses, mais alternativement négatives et positives dans l'ensemble I (Figure 51). Ce dernier résultat, montrant un refroidissement de plus grande ampleur lors du MIS 12, est en accord avec le schéma global des stades isotopiques au cours du Pléistocène moyen, issu de l'étude du  $\delta^{18}\text{O}$  de carottages marins (Lisiecki & Raymo, 2005). La discordance de ces résultats s'explique par l'importance de la richesse spécifique observée (en termes de nombre de taxons) dans l'ensemble III. L'AFC permet de bien discriminer les associations d'espèces

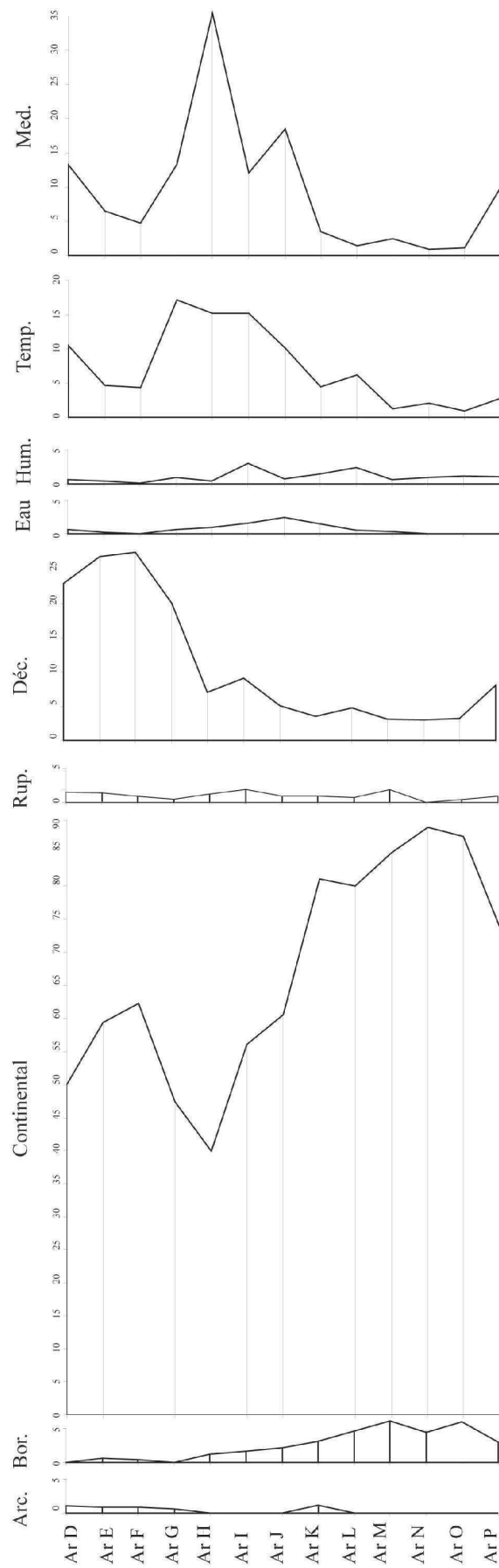


Figure 54 : Climatogramme. Evolution des proportions relatives de rongeurs regroupés en catégories climato-écologiques au sein du remplissage de la Caune de l'Arago. Arc. : steppes arctiques ; Bor. : zones marécageuses boréales ; Continental : steppes continentales et espaces découverts arides ; Rup. : espèces rupicoles héliophiles ; Déc. : espaces découverts arides ; Eau : zones de bordures d'eau ; Hum. : espaces humides et prairies ; Temp. : forêts déciduales ; Méd. : zones méditerranéennes. (d'après Hanquet & Desclaux, 2011)

caractéristiques de chaque ensemble en fonction de leurs affinités climato-écologiques, et met donc en évidence l'homogénéité des assemblages. Dans le cas de l'ensemble III, l'importante richesse spécifique observée confère un caractère hétérogène aux associations de rongeurs, du sol G à D.

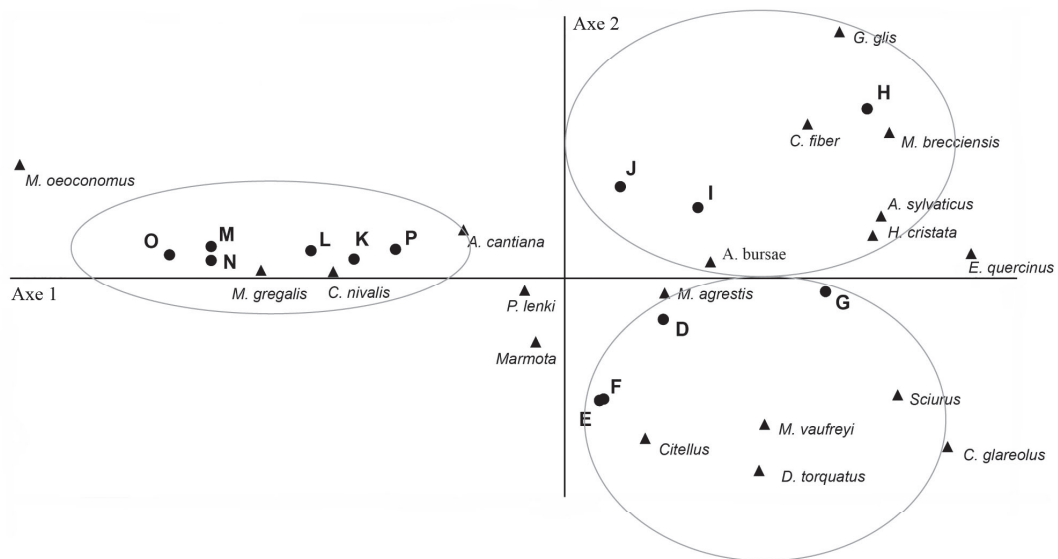


Figure 55 : Caune de l'Arago. Analyse en composante binaire (ACB). D à P : niveaux archéologiques (d'après Hanquet & Desclaux, 2011)

Ainsi, dans l'image de l'évolution des températures donnée par l'AFC, le signal climatique de l'ensemble III est lissé par la diversité des taxons, et par conséquent de leur signification écologique. La méthode des températures est basée sur l'abondance des arvicolinés et tient donc compte du principe de richesse spécifique. L'estimation des températures annuelles les plus basses apparaissent logiquement dans les niveaux où les taxons concernés sont les plus nombreux, les sols F et E. On peut néanmoins objecter que cette dernière méthode ne prend en compte que la corrélation entre températures et nombre d'espèces.

En considérant l'ensemble des résultats, on constate que toutes les méthodes employées sont complémentaires, et qu'il est nécessaire d'étendre le spectre des analyses afin d'étayer, mais aussi de nuancer, les conclusions concernant la paléoécologie.

Ainsi, il est possible d'inférer qu'un refroidissement important est enregistré dans l'ensemble I, attribué au MIS 14, caractérisé par un environnement ouvert et aride. Un changement abrupt de ces conditions marque la transition avec les niveaux de l'ensemble II. Celui-ci témoigne en effet d'un radoucissement des températures et du développement du couvert arboré. Les espèces caractéristiques des milieux tempérés relativement humides se maintiennent sur toute cette séquence, ce qui démontre la stabilité des conditions écologiques (comme l'indiquent les indices de diversité). La situation de l'ensemble III est plus contrastée. Les analyses de la diversité des milieux d'habitat et les climatogrammes indiquent un refroidissement notable dans ces niveaux, avec néanmoins une aridité moins prononcée que dans les niveaux inférieurs. L'estimation des températures moyennes annuelles montre un pic de froid marqué dans les sols F et E, mais les sols G et D apparaissent, d'après les différentes méthodes, relativement moins froids et plus humides. L'image fournie par le sol G, présentant des affinités avec l'ensemble II, mais aussi avec les sols sus-jacents, pourrait également traduire l'existence d'un épisode interstadiaire. En effet, le sol G présente une épaisseur pouvant atteindre jusqu'à 80 cm, et il est envisageable qu'un stade plus tempéré au sein de la phase glaciaire couvrant l'ensemble III (MIS 12) ait été enregistré dans de ce niveau. Cela pourrait expliquer, en partie, l'importante diversité spécifique de ce sol.

La structure générale des communautés de micromammifères du complexe moyen présente quelques caractères relativement constants sur toute la séquence, avec la présence de neuf taxons à affinités climato-écologiques distinctes (*Spermophilus* sp., *Arvicola mosbachensis*, *Microtus agrestis*, *M. (S.) gregalis*, *M. (I.) brecciensis*, *M. (T.) vaufreyi*, *P. lenki*, *A. bursae*, *A. sylvaticus*), mélangeant taxons endémiques et espèces originaires d'Europe du nord et de l'est (Hanquet & Desclaux, 2011). Ceci suggère que les différentes niches écologiques habitées par chacune de ces espèces ont pu subsister pendant la période couverte par le complexe moyen, entre les stades isotopiques 14 et 12, lors de l'alternance de phases glaciaires et interglaciaires. Cette situation peut s'expliquer par la topographie et les spécificités locales des environs du gisement, notamment la proximité des Pyrénées et du massif des Corbières.



#### 4.1.6 Comparaison avec différents marqueurs paléoenvironnementaux

Les reconstitutions paléoenvironnementales issues des études sédimentologiques, paléontologiques et palynologiques, dans le complexe moyen de la Caune de l'Arago, donnent les résultats suivants (Tableau 54 ; Tableau 55) :

○ Ensemble I : L'étude sédimentologique du remplissage de cet ensemble montre qu'il se compose de sables grossiers lités déposés lors d'une phase froide sous vents violents (Lumley *et al.*, 1984).

Le cortège faunique est dominé par le renne (*Rangifer tarandus*), l'argali (*Ovis ammon antiqua*) et le thar (*Hemitragus bonali*), ce qui témoigne de l'existence d'un milieu découvert sous climat froid, de même que la présence du cheval de Mosbach (*Equus ferus mosbachensis*) et du renard polaire (*Vulpes praeglacialis*) (Moigne *et al.*, 2006).

Les analyses palynologiques menées dans cet ensemble ont démontré sa stérilité (Lartigot, 2007). Néanmoins, les données issues de l'étude de la base et du sommet de l'ensemble I (Renault-Miskovsky, 1995) reflètent la présence d'une steppe à poacés et à astéracés sous climat froid et sec et témoignent d'un faible couvert arboré (15% à la base, 25% au sommet) composé de pins et de genévriers.

La présence du lièvre variable (*Lepus timidus*) et du pika des steppes (*Ochotona pusilla*) témoigne du caractère steppique de l'environnement. Des espèces de montagne sont également représentées comme le chocard à bec jaune (*Pyrrhocorax graculus*).

○ Ensemble II : Dans cet ensemble, les sédiments sont constitués de limons sablo-argileux déposés par ruissellement lors d'une période tempérée humide (Lumley *et al.*, 1984).

Les faunes de milieux forestiers tempérés et humides sont bien représentées, notamment par l'association du cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et du daim (*Dama clactoniana*). Les autres grands mammifères témoignent également d'un milieu méditerranéen marqué (Moigne *et al.*, 2006).

L'analyse pollinique montre la présence d'un couvert arboré important, dominé par les pins méditerranéens, aux cotés d'autres taxons thermophiles, témoignant d'un climat tempéré et humide (Renault-Miskovsky, 1995).

Parmi les petits vertébrés, des espèces méditerranéennes ou thermophiles apparaissent : l'hirondelle des rochers (*Hirundo rupestris*), le gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*) parmi les oiseaux, et les amphibiens discoglosse (cf. *Discoglossus*) et pélodyte ponctué (*Pelodytes*

Datations	Stades isotopiques	Complexe sédimentaire	Unité archéologique	Sédimentologie	Grands mammifères	Pollens	Végétation	Paléoclimat
450 000	12	Ensemble III	D	Sables grossiers lités	<i>Canis mosbachensis</i> <i>Cuon prisceus</i> <i>Vulpes vulpes</i> <i>Panthera leo spelaea</i> <i>Felis silvestris</i> <i>Lynx spelaea</i> <i>Ursus arctos</i> <i>Ursus deningeri</i> <i>Cervus elaphus</i> <i>Rangifer tarandus</i> <i>Pracevobos prisceus</i> <i>Hemirragus bonali</i> <i>Rupicapra aff. pyrenaica</i> <i>Ovis ammon antiqua</i> <i>Bison prisceus</i> <i>Equus ferus mosbachensis</i> <i>Stephanorhinus hemitoechus</i> <i>Elephantidae</i> gen. et sp. indet.	Couvert arboré et méditerranéen Progression des herbacées couvert arboré Progression des herbacées Couvert arboré progression des herbacées Couvert arboré à Conifères, Bouleaux, aulnes, + taxons thermophiles et méditerranéen	Forêt très thermophile Paysage ouvert Forêt thermophile Paysage ouvert Forêt thermophile Paysage ouvert Forêt thermophile	TEMPÉRÉ CHAUD ↘ alternance TEMPÉRÉ CHAUD et FROID SEC
			E					
			F					
			G					
	13	Ensemble II	H	Limons sablo-argileux	<i>Canis mosbachensis</i> <i>Cuon prisceus</i> <i>Vulpes vulpes</i> <i>Felis silvestris</i> <i>Lynx spelaea</i> <i>Ursus deningeri</i> <i>Cervus elaphus</i> <i>Dama clactoniana</i> <i>Hemirragus bonali</i> <i>Bison</i> sp. <i>Stephanorhinus hemitoechus</i>	Pins dominants avec Cupressacées, caducifoliées et taxons méditerranéens	Forêt thermophile plus ou moins ouverte	TEMPÉRÉ alternativement HUMIDE ou SEC
			I					
			J					
14	Ensemble I	K	Sables lités	<i>Canis mosbachensis</i> <i>Cuon prisceus</i> <i>Vulpes proglacialis</i> <i>Lynx spelaea</i> <i>Panthera leo spelaea</i> <i>Panthera cf. pardus</i> <i>Ursus deningeri</i> <i>Ursus arctos</i> <i>Cervus elaphus</i> <i>Rangifer tarandus</i> <i>Hemirragus bonali</i> <i>Ovis ammon antiqua</i> <i>Bison schoetensacki</i> <i>Equus ferus mosbachensis</i> <i>stephanorhinus hemitoechus</i>	Pins et genévriers dominants une strate herbacée à Asteracées et Poacées	Paysage ouvert	FROID TRÈS SEC	
		L						
		M						
		N						
		O						
		P						
570 000			Q					

Tableau 54 : Tableau synthétique des données paléocologiques de la Caune de l'Arago d'après les études sédimentologiques (d'après Lumley *et al.*, 1984), des faunes de grands mammifères (d'après Moigne *et al.*, 2006) et palynologiques (d'après Renault-Miskovsky, 1995 ; Lartigot, 2007).

*punctatus*) (Desclaux, 1992). Les espèces forestières et de milieu humide sont bien représentées (*C. coccothraustes*, *Rana temporaria*).

○ Ensemble III : Les sédiments sont composés de sables grossiers lités, apportés par des vents violents à l'entrée de la grotte, mais déposés par ruissellement à l'intérieur de la grotte à la faveur de périodes humides (Lumley *et al.*, 1984).

Les faunes de grands mammifères sont très diversifiées, mais elles sont surtout caractérisées par la présence d'espèces boréales telles que le bœuf musqué (*Praeovibus priscus*), le renne (*Rangifer tarandus*) et le chamois (*Rupicapra aff. pyrenaica*). Le bison des steppes (*Bison priscus*), l'argali (*Ovis ammon antiqua*) et le rhinocéros de prairie (*Stephanorhinus hemitoechus*) sont également bien représentés. Les taxons forestiers et tempérés (*C. elaphus*, *D. clactoniana*) sont néanmoins présents dans les sols G et D (Moigne *et al.*, 2006).

Les analyses palynologiques montrent plusieurs fluctuations au sein de la séquence sédimentaire de cet ensemble. Les espèces thermophiles et méditerranéennes sont abondantes dans le sol G, mais des essences de climat frais à froid sont également présentes à sa base. Ces mêmes types de taxons se retrouvent dans les niveaux sus-jacents. Les poacés et astéracés sont bien représentés, comme dans l'ensemble I, reflétant d'importants espaces découverts mis en place sous un climat rigoureux, notamment dans le sol E (Renault-Miskovsky, 1981 ; Lartigot, 2007).

Les espèces d'oiseaux sont plutôt caractéristiques des forêts tempérées (*C. coccothraustes*, *A. funereus*, *Turdus pilaris*, *T. viscivorus*, *Ficedula albicollis*) et associées à des taxons plus thermophiles (*G. barbatus*, *A. fasciatus*, *Alectoris barbara*) dans le sol G. Des taxons steppiques sont toutefois représentés dans ce même sol, mais le degré d'aridité est peu prononcé (Desclaux, 1992). Dans les sols sus-jacents, les taxons de steppes peu arides dominent, suggérant un refroidissement du climat.

Pour les ensembles I et II du complexe moyen, les résultats issus des différentes disciplines sont comparables. Dans l'ensemble I, le climat est froid, sec, sous vent violent. L'environnement est ouvert, de type steppique. L'ensemble II apparaît beaucoup plus tempéré avec le développement important du couvert forestier et l'installation de conditions plus humides que dans les niveaux inférieurs. Des zones de prairies peu arides sont également représentées. Les reconstitutions paléoécologiques obtenues d'après les faunes de micromammifères sont similaires.

L'enregistrement des conditions paléoenvironnementales et paléocologiques de l'ensemble III, et plus particulièrement du sol G, diffère selon le type de données. Comme l'a fait remarquer A.-S. Lartigot (2007), les spectres polliniques obtenus, montrant la persistance de taxons méditerranéens, ne correspondent pas à l'image donnée par le cortège de grands mammifères d'un paysage ouvert sous climat froid et sec. Les faunes de micromammifères quant à elles présentent une proportion notable de taxons tempérés et forestier dans le sol G (présence notamment de *G. glis* et *E. quercinus*), et les espèces méditerranéennes sont toujours représentées, comme le montrent les spectres polliniques. Néanmoins, les taxons steppiques et boréaux sont également présents. Les dépôts sédimentaires, en partie déposés par ruissellement, témoignent de la validité des enregistrements polliniques. Les pollens identifiés dans le sol G pourraient être représentatifs de l'environnement proche de la grotte (Lartigot, 2007). Les micromammifères, résultant de coprocoenoses de rapaces nocturnes (cf. Chap. IV), proviennent également des alentours proches du gisement. Dans le cas des grands mammifères, comme cela a déjà été souligné dans le chapitre précédent, leur présence est souvent le reflet des choix opérés par les chasseurs préhistoriques ou par d'autres prédateurs. Le sol G présente une vaste diversité de faunes de grands mammifères, chassées, lors d'occupations de longue durée, dans un rayon de 5km autour de la grotte (Lumley *et al.*, 2004). Divers biotopes ont été exploités et différentes périodes d'abattage ont été identifiées. Les facteurs climatiques ne semblent pas être liés aux choix de faunes et de biotopes exploités (Moigne *et al.*, 2005). Il est possible que certaines espèces appartiennent à des niches écologiques probablement plus éloignées. En effet, si l'on considère les distances d'approvisionnement en matière première lithique estimées pour ce niveau, qui vont d'une récolte locale à des gîtes distants de 33km (Lumley & Barsky, 2004), l'on peut penser que les occupants de la Caune de l'Arago ont pu exploiter le gibier sur de plus grandes distances. La situation géographique et topographique du gisement (présence de plaines, plateaux, fonds de vallées, contreforts montagneux et milieux d'altitude) permet en effet une grande diversité de niches écologiques. Enfin, l'hypothèse de l'enregistrement d'un interstadaire au sein de ce sol par les micromammifères pourrait aussi expliquer la différence de signal paléocologique : en effet, les pelotes de rejection ont été rejetées lors de période d'abandon du site, donc non contemporaines des faunes chassées lors de son occupation.

Datations	Stades isotopiques	Complexe sédimentaire	Avifaune	Herpétofaune	Lagomorphes	
450 000	12	COMPLEXE MOYEN	Ensemble III	<i>Mergus merganser</i> <i>Aegyptus monachus</i> <i>Gypaëtus barbatus</i> <i>Aquila chrysaëtos</i> cf. <i>Aquila fasciatus</i> <i>Falco tinnunculus</i> <i>Alectoris graeca</i> <i>Alectoris barbara</i> <i>Perdix palaeoperdix</i> <i>Gallinago gallinago</i> <i>Columba livia</i> <i>Asio</i> cf. <i>flammeus</i> <i>Aegolius funereus</i> cf. <i>Athene noctua</i> <i>Bubo</i> sp. <i>Turdus pilaris</i> <i>Turdus viscivorus</i> <i>Ficedula albicollis</i> <i>C. coccothraustes</i> <i>Garrulus glandarius</i> <i>Pica pica</i> <i>Pyrrhocorax graculus</i> <i>P. pyrrhocorax</i> <i>Corvus corone</i> <i>Corvus pliocaenus</i> cf. <i>Bubo scandiaca</i>	<i>Pelodytes punctuatus</i> cf. <i>Bufo</i> sp. <i>Bufo</i> sp. <i>Bufo bufo</i> <i>Epidalea calamita</i> cf. <i>Rana dalmatina</i> <i>Lacerta</i> sp. <i>Timon</i> cf. <i>lepidus</i> <i>Elaphe</i> sp. <i>Natrix</i> sp. <i>Vipera</i> sp. <i>Vipera</i> cf. <i>berus</i>	<i>Oryctolagus cuniculus</i>  <i>Lepus timidus</i>  <i>Ochotona pusilla</i>
			Ensemble II	<i>Aegyptus monachus</i> <i>Gypaëtus barbatus</i> <i>Aquila chrysaëtos</i> <i>Falco tinnunculus</i> <i>Alectoris graeca</i> <i>Columba oenas</i> <i>Columba livia</i> cf. <i>Asio otus</i> <i>Bubo</i> <i>Hirundo rupestris</i> <i>C. coccothraustes</i> <i>Pyrrhocorax graculus</i> <i>P. pyrrhocorax</i> <i>Corvus antecorax</i>	cf. <i>Discoglossus</i> sp. <i>Pelodytes punctuatus</i> cf. <i>Bufo</i> sp. <i>Bufo</i> sp. <i>Bufo bufo</i> <i>Rana</i> sp. <i>Rana temporaria</i> <i>Lacerta</i> sp. <i>Coluber</i> sp. <i>Coronella</i> sp. <i>Elaphe</i> sp. <i>Vipera</i> sp.	<i>Oryctolagus cuniculus</i>  <i>Lepus timidus</i>  <i>Ochotona pusilla</i>
			Ensemble I	<i>Falco tinnunculus</i> <i>Columba livia</i> cf. <i>Asio otus</i> cf. <i>Sturnus vulgaris</i> <i>Pyrrhocorax graculus</i> <i>Corvus antecorax</i>	<i>Bufo</i> sp. <i>Rana</i> sp.	<i>Oryctolagus cuniculus</i>  <i>Lepus timidus</i>  <i>Ochotona pusilla</i>
570 000	14					

Tableau 55 : Répartition des espèces d'oiseaux, d'amphibiens, de reptiles et de lagomorphes dans le complexe moyen de la Caune de l'Arago (d'après Desclaux, 1992 ; El Guennouni, comm. pers.)

La somme des différentes analyses paléocologiques menées sur différents marqueurs montre l'homogénéité des réponses dans les ensembles I et II. Les enregistrements environnementaux et écologiques du sol G de l'ensemble III témoignent au contraire de leur hétérogénéité. Ceci peut être mis en relation avec différents facteurs : choix opérés par les hommes préhistoriques sur les gibiers, biotopes plus ou moins éloignés du gisement, configuration topographique du site, enregistrement d'un épisode climatique interstadaire de courte durée et de faible amplitude par une partie des marqueurs environnementaux (micromammifères, pollens). La persistance de niches écologiques ayant permis le maintien de taxons méditerranéens, et la présence d'espèces boréales et steppiques, plaident en faveur d'un paysage en mosaïque constitué de différents types de milieux coexistant aux alentours de la Caune de l'Arago. La topographie du gisement et les spécificités de la région ont permis l'existence simultanée de taxons aux exigences écologiques variées, appartenant à diverses niches écologiques. Ces associations de taxons « non-analogues » sont directement liées aux processus de contraction et d'expansion induit par les changements climatiques opérés lors de la transition de phase glaciaires et interglaciaires (voir chapitre suivant).

#### 4.1.7 Conclusions

Les associations de micromammifères du complexe moyen de la Caune de l'Arago permettent d'obtenir des images précises de l'environnement et du climat dans les différents ensembles.

L'ensemble I est caractérisé par un cortège de petits mammifères caractéristiques des steppes continentales (*Microtus (S.) gregalis*, *Allocricetus bursae*, *Spermophilus major*) et des zones boréales (*Microtus oeconomus*). Les conditions climatiques, froides et sèches, semblent s'être maintenues stablement entre les sols P et K. Ces niveaux sont attribués à l'optimum glaciaire du MIS 14.

Dans l'ensemble II, les taxons tempérés et thermophiles apparaissent bien représentés (*Eliomys quercinus*, *Glis glis*, *Apodemus sylvaticus*), au détriment des espèces steppiques. Cela souligne un changement drastique des conditions climatiques et environnementales par rapport à l'ensemble I. Ces données concordent avec l'attribution de cet ensemble à une phase interglaciaire du MIS 13.



L'ensemble III montre le retour de conditions plus froides et plus arides, associées à un environnement plus ouvert, avec la présence d'espèces arctiques (*Dicrostonyx torquatus*) et sibériennes (*Spermophilus major*). Néanmoins, des taxons méditerranéens et tempérés subsistent dans le sol G (*M. (I.) brecciensis*, *M. (T.) vaufreyi*), ce qui d'une part, tempère l'amplitude du refroidissement, et d'autre part, souligne la coexistence d'espèces à affinités climato-écologiques diverses. L'importante diversité de rongeurs est également observée chez les soricomorphes. Parmi ceux-ci, des associations mixtes sont présentes, mêlant taxons thermophiles et espèces vivant dans des milieux frais et humides (*Crocidura russula/leucodon* et *Sorex araneus*). Différents types de milieux se sont donc côtoyés : plaines découvertes, steppes arborées, massifs forestiers denses, bords de cours d'eau. La diversité taxonomique enregistrée pourrait également traduire, dans une certaine mesure, l'existence d'une courte phase de radoucissement des conditions climatiques dans ce niveau. Les sols sus-jacents présentent clairement un refroidissement des températures et une large progression des milieux découverts. Si le climat se rapproche de ce qui a été observé dans l'ensemble I, le degré d'aridité est néanmoins beaucoup moins marqué.

En outre, la présence de l'*Arvicola* dans tous les niveaux du complexe moyen, et du castor dans certains d'entre eux, montre la persistance d'une ripisylve bordant un important cours d'eau, vraisemblablement le Verdoube, jaillissant des gorges des Gouleyrous en contrebas de la grotte.

Les associations de micromammifères du complexe moyen de la Caune de l'Arago sont composées, sur l'ensemble de la séquence, de faunes mixtes, à affinités climato-écologiques distinctes et n'ayant pas d'équivalents actuels, que l'on appelle « non-analogues ». Elles sont le reflet d'un paysage en mosaïque composé d'espaces ouverts entrecoupés d'aires boisées plus ou moins importantes, sous un climat froid et sec dans l'ensemble I, tempéré et humide dans l'ensemble II, froid et peu aride dans l'ensemble III. La persistance et la coexistence de différents biotopes aux alentours du gisement s'expliquent grâce aux spécificités topographiques de la région. Fonds de vallées, plateaux d'altitude, plaines, zones montagneuses et proximité des Pyrénées sont autant de gradients altitudinaux et topographiques qui ont dû permettre, localement, le maintien de niches écologiques et ainsi jouer le rôle de « zone refuge » tant en période glaciaire qu'interglaciaire. Nous renvoyons le lecteur au chapitre suivant pour un développement de la problématique phylogéographique de ce gisement.

## 4.2 Grotte du Lazaret

## 4.2.1 Climatogrammes

Une reconstitution paléocologique, effectuée d'après l'abondance relative des espèces de rongeurs des unités archéostratigraphiques 24, 25 et 26, est présentée dans un article de synthèse sur l'ensemble des faunes de vertébrés de la grotte du Lazaret (Hanquet *et al.*, 2010), figurant en annexe de ce travail. L'étude de l'UA 27 est ici proposée (Figure 56).

Les types de milieux représentés ne sont pas très diversifiés : milieu ouvert steppique, zones de prairies humides, forêt tempérée, berges de cours d'eau, milieu méditerranéen. Les mêmes types d'environnement sont représentés jusqu'à la base de l'ensemble CIII, tandis que les niveaux supérieurs témoignent, en plus de ceux-ci, de l'existence de steppes continentales très arides et de zones rupicoles héliophiles froides (Hanquet *et al.*, 2010).

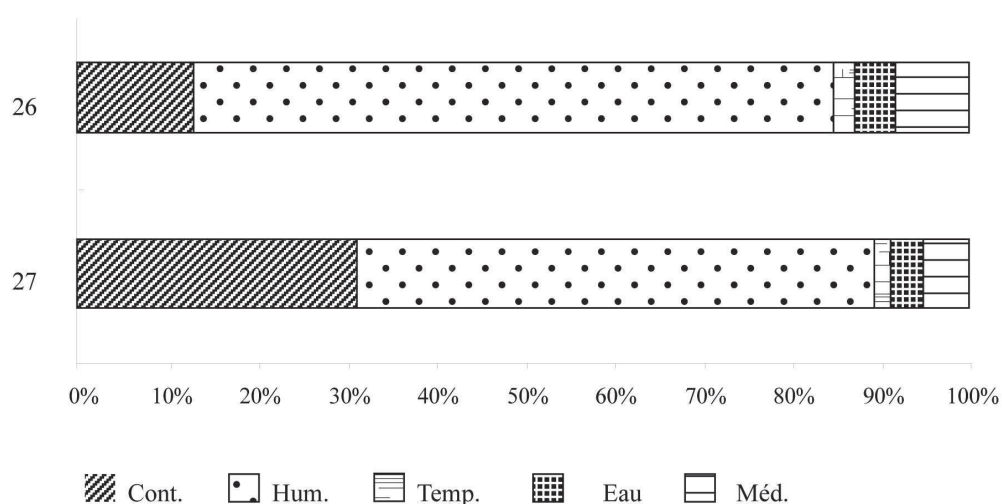


Figure 56 : Climatogrammes des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret. Avec Cont. : steppes continentales et espaces découverts peu arides ; Hum. : espaces humides et prairies ; Temp. : forêts déciduales ; Eau : zones de bordures d'eau ; Méd. : zones méditerranéennes.



Le climatogramme de l'UA27 montre la prédominance des taxons de milieux de prairies humides et boisements clairs (*M. (T.) multiplex*, *M. agrestis*, *A. sylvaticus*) coexistant avec des espèces d'espaces ouverts plus secs (*M. arvalis*, *P. lenki*). L'existence d'une forêt déciduale est confirmée par la présence de taxons forestiers tels que *Muscardinus avellanarius* et *Eliomys quercinus*. L'influence méditerranéenne est également ressentie avec la présence, relativement abondante, d'un taxon endémique, *Pliomys boronensis*. Enfin, *Arvicola cantiana*, le rat taupier, atteste de la présence d'un cours d'eau dans l'environnement du site et d'une probable ripisylve. Les chiroptères identifiés dans ce niveau appuient ces constatations : *M. myotis* et *M. blythi*, taxons thermophiles vivant en milieux ouverts et peu boisés, et *M. nattereri*, affectionnant les zones humides et forestières. Les crocidures *C. russula-leucodon* sont également inféodées aux milieux méridionaux. Toutefois, la présence des musaraignes *Sorex araneus* et *S. minutus*, aujourd'hui absentes du biome méditerranéen, suggèrent des conditions de températures plus fraîches qu'actuellement. La comparaison avec le niveau UA 26 sus-jacent (Figure 56) montre le recul des espaces humides au profit d'une augmentation de l'aridité.

En comparant ces résultats avec l'ensemble des climatogrammes obtenus dans les complexes CIII et CII de la grotte du Lazaret (Figure 57), on observe que l'UA27, mais aussi les niveaux sus-jacents (26, 25 et 24) présentent une augmentation des milieux découverts relativement secs (en raison notamment de l'abondance de *Microtus arvalis*). Mais ces niveaux apparaissent également plus tempérés que le complexe CIII, avec une bonne représentation des taxons forestiers, mais aussi des espèces thermophiles et méditerranéennes. Ces dernières sont peu représentées dans les ensembles A à E, alors que des taxons steppiques comme *C. cricetus*, *M. gregalis* et *P. lenki* sont plus abondants. La marmotte est absente des unités archéostratigraphiques 27, 26, 25 et 24, ce qui implique des conditions de température moins favorables à cette espèce que dans les niveaux supérieurs. L'UA 27, par rapport à l'ensemble des niveaux considérés à partir du sommet de la séquence, semble donc se placer au sein d'une phase climatique tempérée, à cachet méditerranéen marqué, sous un climat frais et relativement sec.

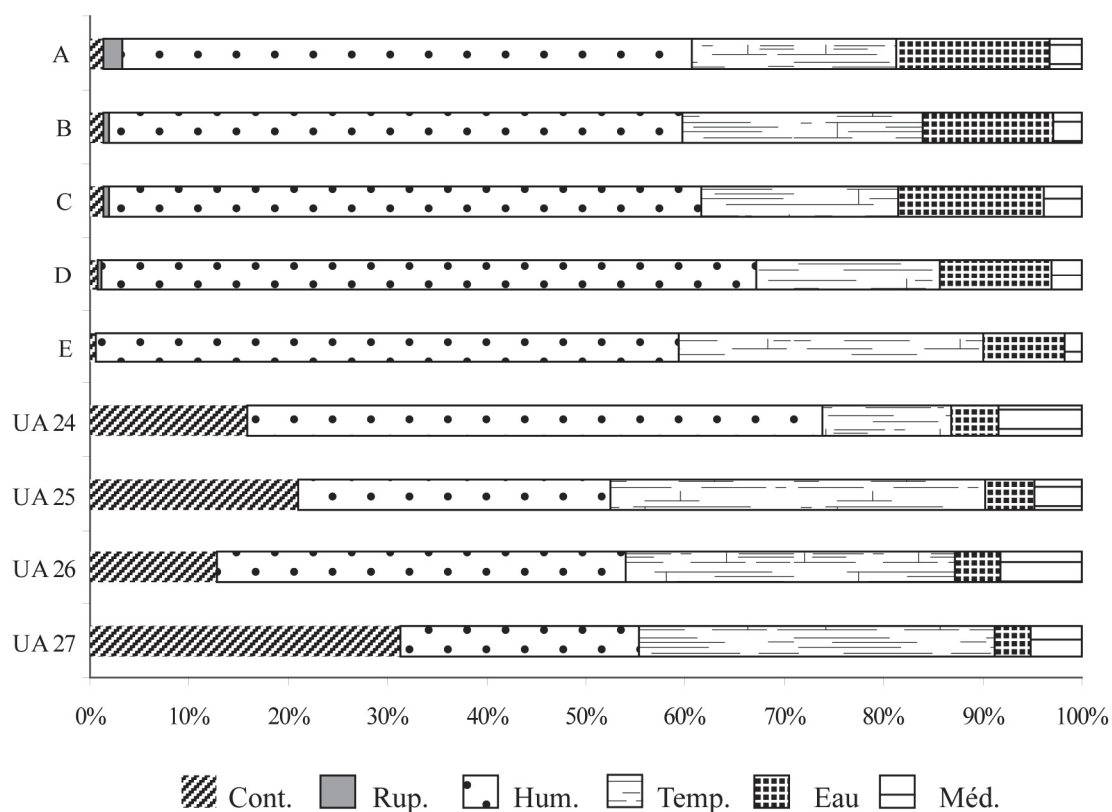


Figure 57 : Climatogrammes des ensembles A (UA 1 à 4), B (UA 5 à 7), C (UA 8 et 9), D (UA 10 à 12), E (UA 13 à 18) et unités archéostratigraphiques UA 24, 25, 26 et 27 de la grotte du Lazaret (d'après Hanquet *et al.*, 2010)

L'image paléoenvironnementale et climatique de l'UA27 donnée par cette analyse est celle d'un paysage découvert de prairies, dans lequel des zones de forêts denses, relativement importantes, se développent, ainsi qu'une ripisylve. La position méridionale du gisement favorise la persistance d'espèces inféodées au milieu méditerranéen, mais la présence de quelques taxons non thermophiles et absents aujourd'hui de la région, suggère des conditions climatiques plus fraîches qu'actuellement. Enfin, la topographie du site (falaises côtières escarpées, vastes plaines) est un élément essentiel du paysage, représenté par la présence constante de taxons d'altitude et d'animaux de prairies. La situation de l'UA26 est tout à fait comparable, mais présente néanmoins un cachet méditerranéen plus marqué (notamment par la présence de *M. (I.) brecciensis* et de *R. ferrumequinum*). L'UA 27 se place au sein des niveaux les plus tempérés de la séquence.

#### 4.2.2 Indices taxonomiques d'habitat

L'analyse de la diversité des milieux d'habitats des micromammifères a été menée sur l'UA26 et l'UA27 de la grotte du Lazaret, ainsi que sur l'ensemble de la séquence.

D'après les histogrammes obtenus, l'UA 27 montre une bonne représentation des biomes forestiers et méditerranéens (Figure 58). Les milieux de montagne et les espaces ouverts, tant arides qu'humides, présentent des indices comparables. On remarque que les milieux froids arctiques (toundras et forêts boréales) sont largement minoritaires. La prédominance du milieu forestier est notamment marquée par la présence de *Muscardinus avellanarius*, taxon typique des espaces au couvert arboré dense. L'absence de ce taxon dans l'UA 26 explique en partie la moindre importance du milieu forestier dans ce niveau.

On constate que le biome méditerranéen prend plus d'importance dans l'UA 26, ce qui pourrait suggérer des conditions climatiques légèrement plus chaudes et arides que dans le niveau suivant. La même observation a été faite en comparant l'UA26 à l'UA25 (Hanquet, 2006).

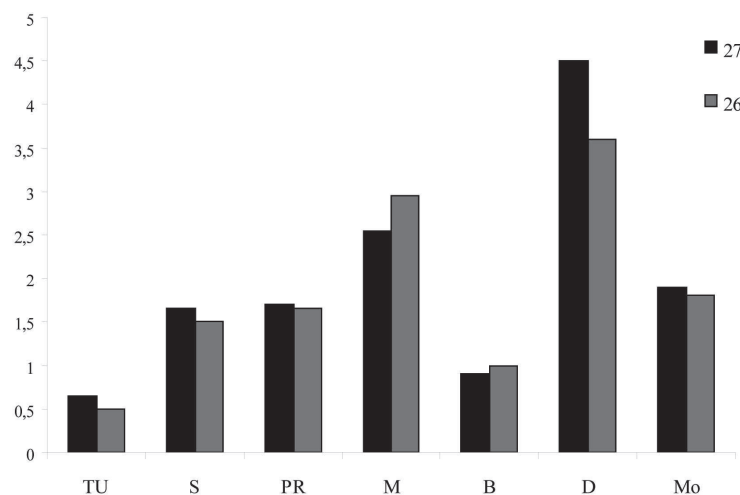


Figure 58 : Indices taxonomiques d'habitats des unités archéostratigraphiques UA 26 et UA 27. Avec Tu : toundra ; S : espaces découverts arides ; PR : prairies et zones humides ; M : milieu méditerranéen ; B : forêts boréales ; D : forêts tempérées ; Mo : milieu montagnard.

L'unité archéostratigraphique 27 enregistre un développement plus important du milieu forestier que dans l'UA26. Néanmoins, les biotopes méditerranéens sont bien marqués sur les deux niveaux, de même que les milieux découverts (secs et humides) et montagnards. Ces trois composantes apparaissent comme des constantes du paysage environnant la grotte du Lazaret : l'influence du climat méditerranéen souligne la position méridionale du gisement, tandis que la présence des biomes montagnards et de prairies témoignent des conditions topographiques et de spécificités locales.

Sur l'ensemble de la séquence, on observe une variation de l'importance relative des différents milieux d'habitats représentés (Figure 59). Contrairement à ce qui apparaît sur les climatogrammes (Figure 57), les espaces découverts, secs ou humides, sont mieux représentés dans les ensembles supérieurs. L'influence méditerranéenne est bien marquée dans tous les niveaux, sauf dans l'ensemble E et l'UA24 où celle-ci régresse. Les UA 26 et 27 présentent des valeurs d'indices de milieu méditerranéen légèrement supérieures à l'ensemble de la séquence. La même observation est faite pour la représentation du biome forestier dans l'UA27.

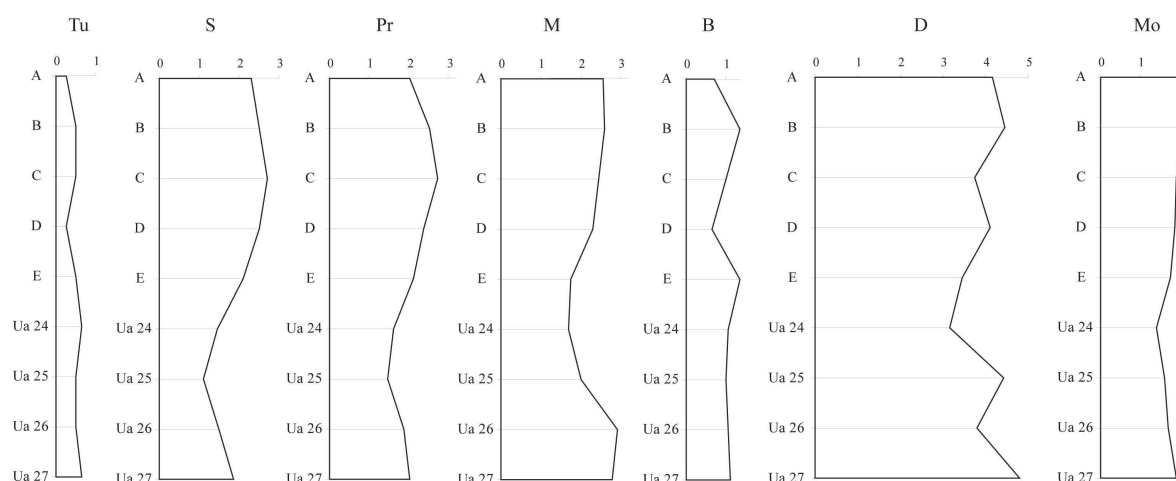


Figure 59 : Indices taxonomiques d'habitats des complexes CII et CIII de la grotte du Lazaret : ensemble A (UA 1 à 4), B (UA 5 à 7), C (UA 8 et 9), D (UA 10 à 12), E (UA 13 à 18) et unités archéostratigraphiques UA 24, 25, 26 et 27. Tu : toundra ; S : espaces découverts arides ; Pr : prairies et zones humides ; M : milieu méditerranéen ; B : forêts boréales ; D : forêts tempérées ; Mo : milieu montagnard.

## 4.2.3 Indices de diversité

Pour observer la structure des communautés de micromammifères de l'UA 27 et de l'UA 26, les indices de diversité de Shannon et de Simson ont été calculés. La totalité de la séquence a été prise en compte (ensembles A, B, C, D et E, et UA 24, 25, 26 et 27) (Figure 60).

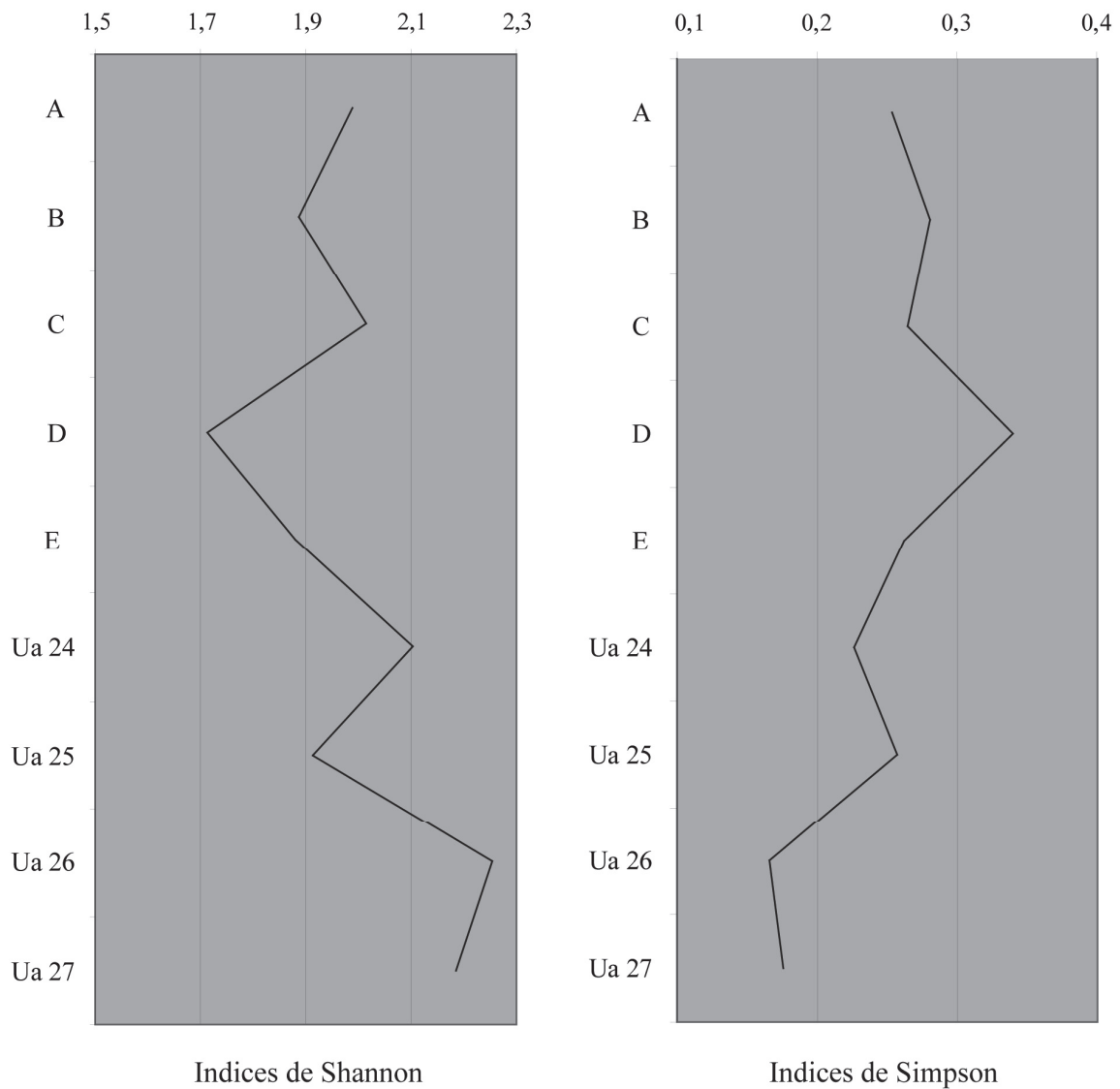


Figure 60 : Evolution des indices de diversité (Shannon et Simpson) basés sur les assemblages de rongeurs de la grotte du Lazaret. : ensemble A (UA 1 à 4), B (UA 5 à 7), C (UA 8 et 9), D (UA 10 à 12), E (UA 13 à 18) et unités archéostratigraphiques UA 24, 25, 26 et 27.

Les indices de diversité de Shannon montrent des variations le long de la séquence. Les valeurs les plus fortes sont enregistrées dans l'UA 27 et l'UA 26, ce qui signifie une répartition équitable des individus entre les différentes espèces, donc une structure écologique équilibrée et plutôt stable. On note que l'indice le plus faible apparaît pour l'ensemble D. Ceci est dû à la forte abondance de *M. agrestis*. Entre l'ensemble A et l'UA 25, les valeurs de diversité sont moyennes mais inconstantes, montrant ainsi l'instabilité des conditions climatiques et écologiques. Les sols 27 et 26, présentant de forts indices, apparaissent comme les niveaux les plus favorables au développement de la diversité.

Les indices de Simpson caractérisent les mêmes tendances. Cet indice met en évidence les espèces les plus abondantes, en leur donnant plus de poids. Ainsi, les UA 26 et 27 présentent des valeurs faibles, ne montrant pas de taxon dominant, au contraire de l'ensemble D dont l'indice élevé marque l'abondance de *M. agrestis*.

L'analyse de deux types d'indices de diversité (Shannon et Simpson), met en évidence que les UA 27 et 26 présentent des communautés de micromammifères variées et équilibrées, marquant des conditions écologiques et climatiques favorables dans ces niveaux. Le maximum de diversité de l'ensemble de la séquence de la grotte du Lazaret est enregistrée dans les UA 27 et 26.

#### 4.2.4 Cénogrammes

La méthode des cénogrammes a été appliquée aux unités archéostratigraphiques UA26 et UA27, et comparées aux autres niveaux de la grotte du Lazaret (Figure 61). Les diagrammes obtenus sont relativement similaires sur l'ensemble de la séquence. Les droites de régression figurant les groupes de mammifères de plus de 8kg et de moins de 500g montrent que ceux-ci sont équitablement représentés, allant de très grands animaux comme le rhinocéros laineux (*Coelodonta antiquitatis*) ou l'éléphant antique (*Palaeoloxodon antiquus*) à de très petit comme la musaraigne pygmée (*Sorex minutus*). Cette configuration suggère un milieu humide. Seul l'UA 25 présente une droite relative aux grands mammifères plus pentue que les autres, en raison du nombre moins important d'espèces de ce groupe, notamment les plus massifs (*S. hemitoechus*, *C. antiquitatis* ou *M. giganteus*) (Lumley *et al.*, 2005).

Dans les sols 27, 26 et 25, une seule espèce appartient au groupe de poids intermédiaire (le lapin, *Oryctolagus cuniculus*). Cette lacune entre les deux groupes de poids extrêmes indique un environnement ouvert. Dans les ensembles supérieurs (A à E), bien qu'une seconde espèce située entre 8kg et 500g soit représentée (*Marmota marmota*), le degré d'ouverture du milieu reste notable.

La structure générale des communautés de faunes de mammifères varie donc relativement peu sur l'ensemble de la séquence, et caractérise, comme on l'observe dans les unités archéostratigraphiques 26 et 27, un environnement globalement ouvert et humide.

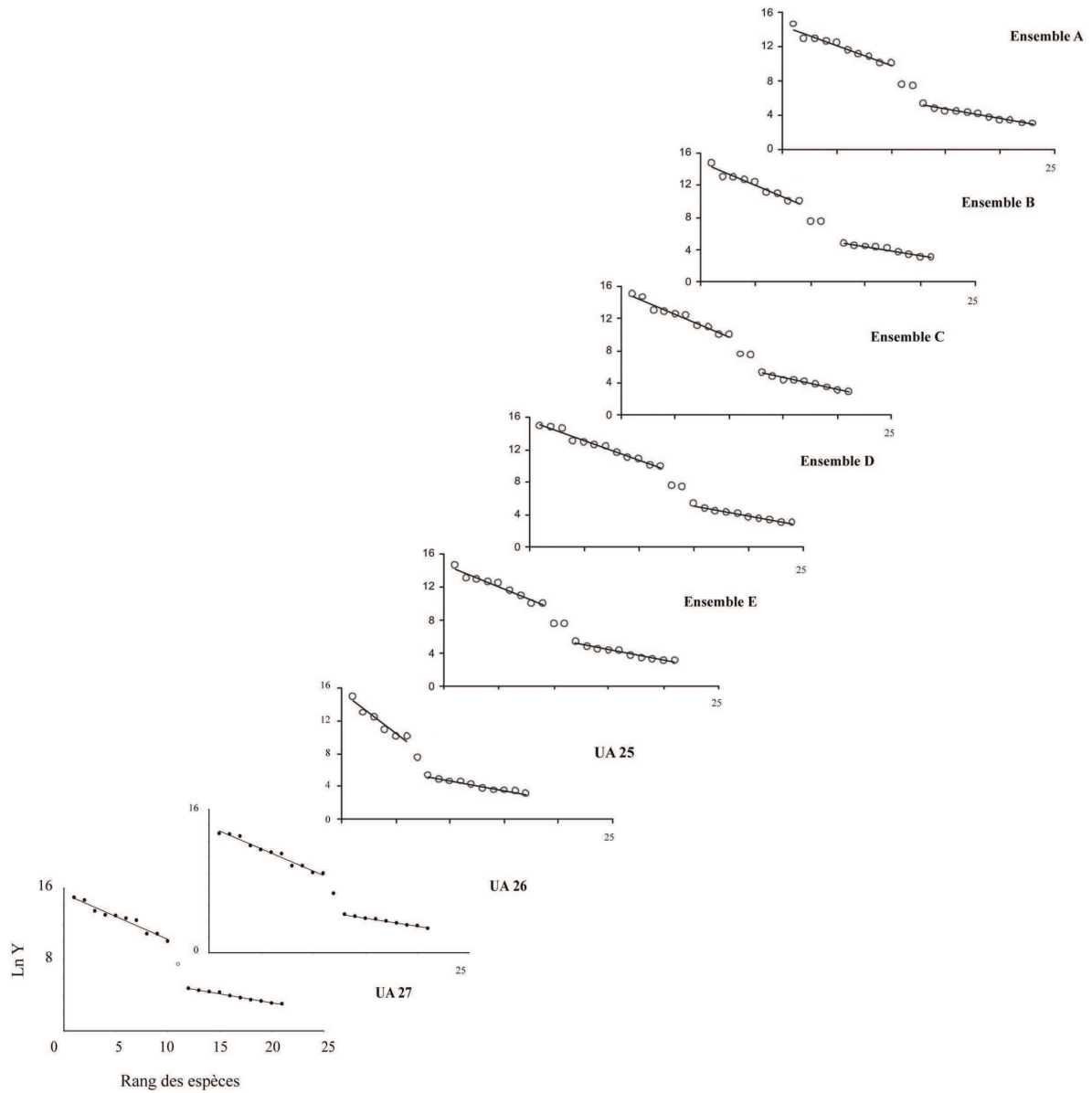


Figure 61 : Cénogrammes des communautés de mammifères des unités archéostratigraphiques UA 27, 26 et 25 et des ensembles A (UA 1 à 4), B (UA 5 à 7), C (UA 8 et 9), D (UA 10 à 12), E (UA 13 à 18) de la grotte du Lazaret.



#### 4.2.5 Méthodes des températures

L'estimation des températures moyennes annuelles donne des résultats similaires sur les deux unités archéostratigraphiques. En effet, le nombre d'espèces d'arvicolinés identifiés est le même. Par conséquent, avec la présence de 5 taxons appartenant à cette sous-famille, les températures estimées sont de 6,44 °C. La température moyenne annuelle enregistrée à Nice aujourd'hui est de 15,6 °C (données Météo France©). A titre de comparaison, l'application de cette méthode sur les ensembles sus-jacents (A, B, C, D, E) montre des températures moyennes annuelles variant entre 10 (niveaux A et C) et -5°C (niveau B), mais aussi des valeurs intermédiaires proches de 0°C (niveaux D et E) (Abbassi, 1999).

#### 4.2.6 Comparaison avec différents marqueurs paléoenvironnementaux

Les données issues de différents champs d'étude appliquées à l'UA27 sont actuellement en cours d'étude (grands mammifères, avifaune, lagomorphes, herpétofaune), toutefois certaines d'entre elles ont permis d'établir des listes fauniques préliminaires (Lumley *et al.*, 2008) (Tableau 56). La composition de l'assemblage de grands mammifères de ce niveau indique des conditions climatiques tempérées et un environnement forestier, plus ou moins thermophile (*C. elaphus*, *D. dama*, *P. antiquus*, *Bos primigenius*, *C. capreolus*). Des taxons d'espaces découverts (*E. caballus* cf. *taubachensis*, *M. giganteus*) et de montagne (*Capra ibex*) sont également représentés. Pour l'UA 26, une partie des données concernant la faune a été publiée (Hanquet *et al.*, 2010). Les associations fauniques sont comparables, mais l'on note toutefois dans ce niveau la présence d'espèces arctiques (*R. tarandus*, *C. antiquitatis*), ce qui suggère des conditions plus froides que dans l'UA27. De plus, la forte taille de *V. vulpes* et *C. elaphus* identifiés dans l'UA26 permet de les replacer au sein des populations nordiques (Valensi, 2004), caractéristiques de milieux frais. L'herpétofaune suggère également des conditions plus fraîches avec la présence taxons montagnards (*T.* cf. *alpestris* et *V. aspis*). On note enfin que les informations climatiques issues de la corrélation entre la taille des lapins et les précipitations annuelles, indiquent un climat plus sec que l'actuel (Hanquet *et al.*, 2010).

		UA26		UA27	
		NR	NMI	NR	NMI
Urodela	<i>Triturus cf. alpestris</i>	1	-	x	x
Anura	<i>Pelobates cultripes</i>	3	-	x	x
	<i>Pelodytes punctatus</i>	82	-	x	x
	<i>Bufo bufo</i>	444	-	x	x
	<i>Bufo calamita</i>	306	-	x	x
	<i>Rana (Pelophylax) sp.</i>	161	-	x	x
	<i>Rana temporaria</i>	92	-	x	x
Lacertilia	cf. <i>Podarcis</i> + Lacertidae ind	107	-	x	x
	<i>Lacerta cf. lepida</i>	-	-	x	x
	<i>Lacerta cf. viridis</i>	29	-	x	x
	<i>Anguis fragilis</i>	40	-	x	x
Serpentes	Colubridae ind.	78	-	x	x
	<i>Coronella cf. austriaca</i>	-	-	x	x
	<i>Coronella cf. girondica</i>	-	-	x	x
	<i>Elaphe</i>	-	-	x	x
	<i>Elaphe cf. scalaris</i>	-	-	x	x
	<i>Coluber viridiflavus</i>	-	-	x	x
	cf. <i>Malpolon</i>	-	-	x	x
	<i>Natrix</i>	2	-	x	x
	<i>Vipera (V. aspis + V. cf. ursinii)</i>	388	-	x	x
Carnivora	<i>Canis lupus</i>	*	*	*	*
	<i>Vulpes vulpes</i>	*	*	*	*
	<i>Mustela nivalis</i>	*	*	*	*
	<i>Martes sp.</i>	-	-	*	*
	<i>Panthera (Leo) spelaea</i>	*	*	-	-
	<i>Lynx spelaea</i>	*	*	*	*
	<i>Felis silvestris</i>	*	*	*	*
	<i>Ursus spelaeus</i>	*	*	*	*
	<i>Ursus arctos</i>	*	*	*	*
Artiodactyla	<i>Cervus elaphus</i>	*	*	*	*
	<i>Dama dama</i>	*	*	*	*
	<i>Rangifer tarandus</i>	-	-	-	-
	<i>Capreolus capreolus</i>	*	*	-	-
	<i>Megaloceros giganteus</i>	-	-	*	*
	<i>Capra ibex</i>	*	*	*	*
	<i>Bos primigenius</i>	*	*	*	*
	<i>Bos/Bison</i>	*	*	*	*
	<i>Rupicapra rupicapra</i>	*	*	*	*
Perissodactyla	<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>	*	*	-	-
	<i>Coelodonta antiquitatis</i>	*	*	-	-
	<i>Equus caballus cf. taubachensis</i>	*	*	*	*
Proboscidea	<i>Palaeoloxodon antiquus</i>	*	*	*	*
Lagomorpha	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	10560	155	3708	63

Tableau 56 : Répartition des faunes d'amphibiens, de reptiles, de grands mammifères et de lagomorphes dans les unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret (x : faunes en cours d'étude ; \* : espèces signalées, en cours d'étude).

Les données sédimentologiques indiquent, pour l'UA27, qu'il s'agit d'un dépôt argilo-sableux à cailloux et blocs, riche en galets karstiques, qui traduisent un climat frais et peu humide. Les mêmes caractéristiques sont identifiées dans l'UA26 (Lumley *et al.*, 2008).

#### 4.2.7 Conclusions

Les enregistrements climatiques et paléoenvironnementaux des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret sont globalement similaires, mais présentent néanmoins quelques différences. Les climatogrammes et l'analyse de diversité spécifique montrent tous deux un léger recul des prairies humides au profit d'espaces plus secs dans l'UA27. Toutefois, le biome de forêt tempérée est en progression par rapport au sol supérieur et apparaît comme l'un des principaux éléments du paysage. Ce caractère est appuyé par la composition faunique des assemblages de grands mammifères. Les cénogrammes montrent indistinctement un milieu découvert et humide dans les deux niveaux. De la même façon, la méthode des températures fournit des valeurs comparables, estimées à environ 6,5°C. En replaçant ces niveaux dans le cadre de la dynamique climatique enregistrée au sein de la séquence, il apparaît qu'ils caractérisent une phase plus tempérée que dans les ensembles supérieurs. Les reconstitutions paléoenvironnementales figurent l'existence d'un milieu en mosaïque, constitué de vastes espaces ouverts de prairies, plus ou moins sèches, que côtoient des zones forestières relativement denses. Un cours d'eau important circule dans ce paysage. Enfin, les falaises côtières escarpées apparaissent comme l'un des éléments majeurs de cet environnement. Malgré la présence de plusieurs taxons ayant actuellement une répartition plus septentrionale (p. ex. *Sorex araneus*, *S. minutus*), l'influence du climat méditerranéen est marquée, mais sous des températures plus fraîches qu'aujourd'hui. La configuration particulière du site, constitué de falaises, de plaines, de forêts et d'une ripisylve, mis en place sous un climat méditerranéen, bénéficie de plus de la situation de la région, située entre mer et montagne. Ces spécificités locales et régionales ont favorisé le développement et le maintien d'une importante biodiversité autour de la grotte du Lazaret lors de son occupation par les hommes préhistoriques. Cette diversité est d'autant plus remarquable que la séquence sédimentaire du gisement est comprise dans une phase glaciaire, attribuée au stade isotopique 6. La présence d'espèces thermophiles, aux côtés de taxons à répartition non méditerranéenne, et même arctiques (*R. tarandus*, *C. antiquitatis*), témoigne du rôle de « zone refuge » de la région en période glaciaire.

### 4.3 Baume Moula-Guercy

Une analyse paléocologique d'après les faunes de micromammifères de l'ensemble de la séquence de la Baume Moula-Guercy a été précédemment réalisée (Desclaux & Defleur, 1997). Les résultats obtenus d'après le matériel étudié dans ce travail sont ici présentés, en comparaison avec le reste de la séquence. Le nombre de grand mammifères présents dans les niveaux correspondants au sondage n'étant pas connu, il n'a pas été possible de réaliser de cénogrammes.

#### 4.3.1 Climatogramme

L'analyse des proportions relatives de rongeurs issus du sondage correspondant aux niveaux XVI/XVII montre une diversité importante des catégories climato-écologiques (Figure 62). En effet, des espèces de milieux arctiques et boréaux sont représentées, mais on observe également des taxons méditerranéens et tempérés. D'après le climatogramme obtenu, ces niveaux sont largement dominés par les espèces de steppes continentales arides (*M. gregalis*, *M. arvalis*, *Spermophilus superciliosus*, *A. bursae*). Les milieux de forêts tempérées apparaissent pour un tiers des catégories climato-écologiques représentées, avec la présence de taxons associés relativement diversifiés (*A. sylvaticus*, *G. glis*, *E. quercinus*, *M. avellanarius* et *M. glareolus*). Les steppes, forêts et zones humides arctiques et boréales sont marquées par la présence de taxons rares comme *D. torquatus*, *M. malei/oeconomus* et *Sicista betulina*. Les zones méditerranéennes sont signalées par la présence de *M. (I.) brecciensis* et *M. (T.) duodecimcostatus*. Enfin, le passage d'un cours d'eau, suggérant la présence d'une ripisylve, apparaît dans le climatogramme.

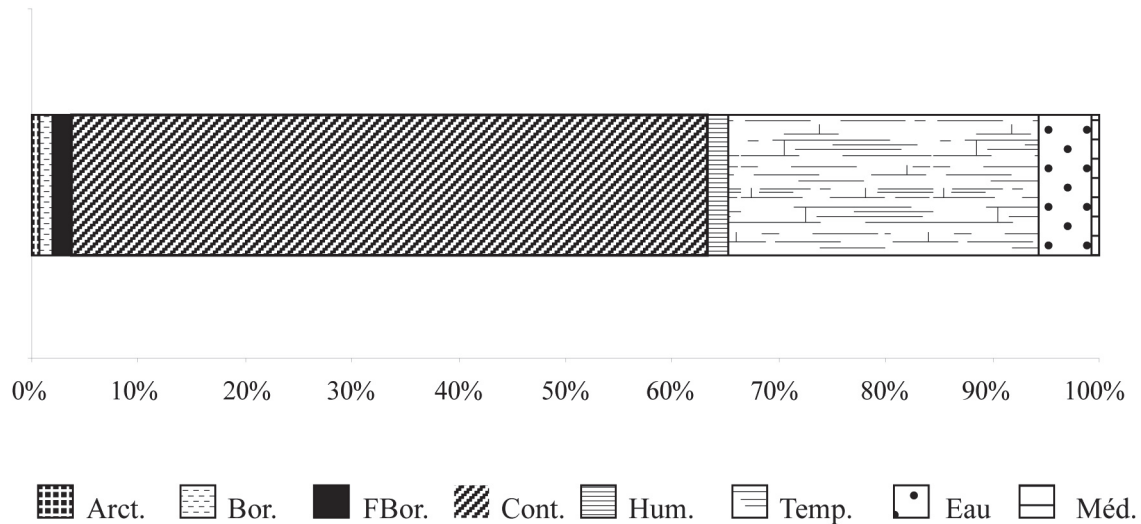


Figure 62 : Climatogramme des niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy.

Les associations d'espèces de rongeurs représentées pour les niveaux XVI/XVII suggèrent un climat froid et ouvert, correspondant à un optimum glaciaire. En effet, la présence de taxons arctiques (*D. torquatus*), boréaux (*M. malei/oconomus*, *Sicista betulina*), associés à des espèces de steppes continentales, est caractéristique des assemblages de petits mammifères lors de phases de glaciaires. Cependant, des zones plus tempérées ont du subsister lors de cette période rigoureuse, puisque les taxons forestiers sont largement représentés. Le paysage se composait de vastes plaines découvertes et arides soumises à un climat froid, au milieu desquelles quelques massifs arborés apparaissent. Ces derniers, de même que les taxons des zones méditerranéennes, devaient se développer dans des zones protégées de l'influence des conditions climatiques rigoureuses.

La comparaison de ces résultats avec ce qu'avait observé E. Desclaux (1997) confirme bien que le sondage étudié correspond à la transition des niveaux XVI et XVII. En effet, dans son étude, les deux couches étaient bien différenciées, et fournissent les résultats suivants : le niveau XVII présente l'abondance de taxons steppiques continentaux, associés à des espèces de zones arctiques et de forêts tempérées. Dans le niveau XVI, le degré d'humidité et d'ouverture de l'environnement augmente, au détriment des milieux froids et des forêts tempérées (Figure 63). La présente étude montre des conditions mixtes, correspondant à la transition des conditions écologiques enregistrées dans ces deux niveaux.

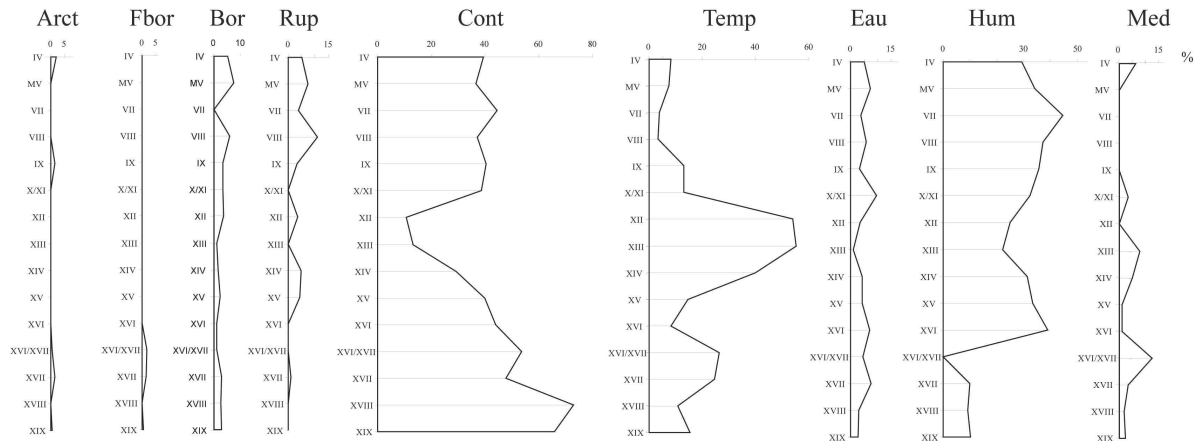


Figure 63 : Climatogrammes des couches IV à XIX de la Baume Moula-Guercy.

La comparaison avec les niveaux supérieurs montre des variations importantes des conditions climatiques et environnementales. L'étude antérieure de ces niveaux (Desclaux & Defleur, 1997) a permis de mettre en évidence quatre phases climatiques au sein de la séquence, de la base au sommet :

- Phase IV, des couches XIX à XVII, caractérisée par la présence d'espèces de steppes continentales arides, et de taxons boréaux et arctiques.
- Phase III, interprétée comme phase de transition, et comprenant les couches XVI et XV. On observe une diminution des taxons de climat froid au profit d'espèces de milieux tempérés.
- Phase II, divisée en 2 parties : II a, comprenant l'ensemble des couches XIV et caractérisée par l'abondance de taxons forestiers et tempérés, attribuée à un stade interglaciaire ; II b, phase de transition marquée dans les couches XIII et XII, montrant une baisse des espèces tempérées au profit de taxons boréaux et de milieux découverts et humides.
- Phase I, au sommet de la séquence (couche IX/X à IV), caractérisée par la régression des espèces tempérées et le retour des taxons de biotopes froids et de steppes continentales.

Les micromammifères des niveaux XVI/XVII, étudiés dans ce travail, caractérisent bien les conditions climatiques et environnementales marquées dans les niveaux inférieurs de la Baume Moula-Guercy, attribués au Pléistocène moyen final.

## 4.3.2 Indices taxonomiques d'habitat

L'analyse de la diversité des milieux d'habitats est appliquée pour la première fois sur l'ensemble des niveaux de la Baume Moula-Guercy (Figure 64).

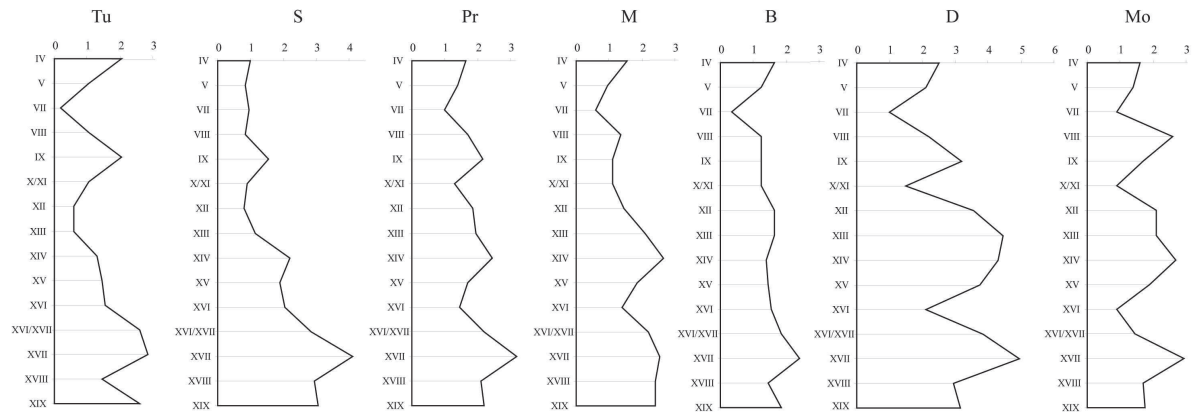


Figure 64 : Indices taxonomiques d'habitats des niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy. Avec Tu : tundra ; S : espaces découverts arides ; Pr : prairies et zones humides ; M : milieu méditerranéen ; B : forêts boréales ; D : forêts tempérées ; Mo : milieu montagnard.

Pour les niveaux XVI/XVII, tous les types de milieux sont représentés, mais l'un d'entre eux domine largement : il s'agit du biome forestier tempéré. Les indices des espaces découverts, de steppe ou de prairie, présentent des valeurs comparables, et sont suivis des milieux de toundras, des zones méditerranéennes, puis des forêts boréales. L'indice le plus faible est celui du biome montagnard. L'environnement apparaît donc composé majoritairement de zones forestières tempérées, mais les autres biomes représentés modulent cette image. En effet, le développement des milieux de tundra et de forêts boréales implique l'existence de conditions climatiques rigoureuses, et la présence du biome méditerranéen suggère la persistance de niches protégées. Enfin, l'extension des plaines, arides et humides, semble d'ampleur équivalente. Ceci montre la variété des conditions écologiques qui ont permis la coexistence de ces milieux distincts, et souligne la mixité des assemblages d'espèces pouvant correspondre à une phase de transition climatique. Les autres niveaux de la séquence présentent les mêmes caractéristiques que dans les climatogrammes : les couches inférieures sont caractérisées par la bonne représentation des biomes steppiques et de milieux froids (tundra, forêts boréales) ; à partir de la couche XVI, le biome forestier est en progression pour atteindre son extension maximum dans le niveau XIII, les milieux découverts humides et

méditerranéens culminent dans le niveau XIV ; enfin, les niveaux supérieurs montrent une régression globale de l'ensemble des biomes, caractérisés toutefois par le retour des milieux froids de toundra, et la diminution de l'importance du biome forestier.

#### 4.3.3 Indices de diversité

La diversité des communautés de micromammifères de la Baume Moula-Guercy est estimée, à partir des indices de Shannon et de Simpson (Figure 65).

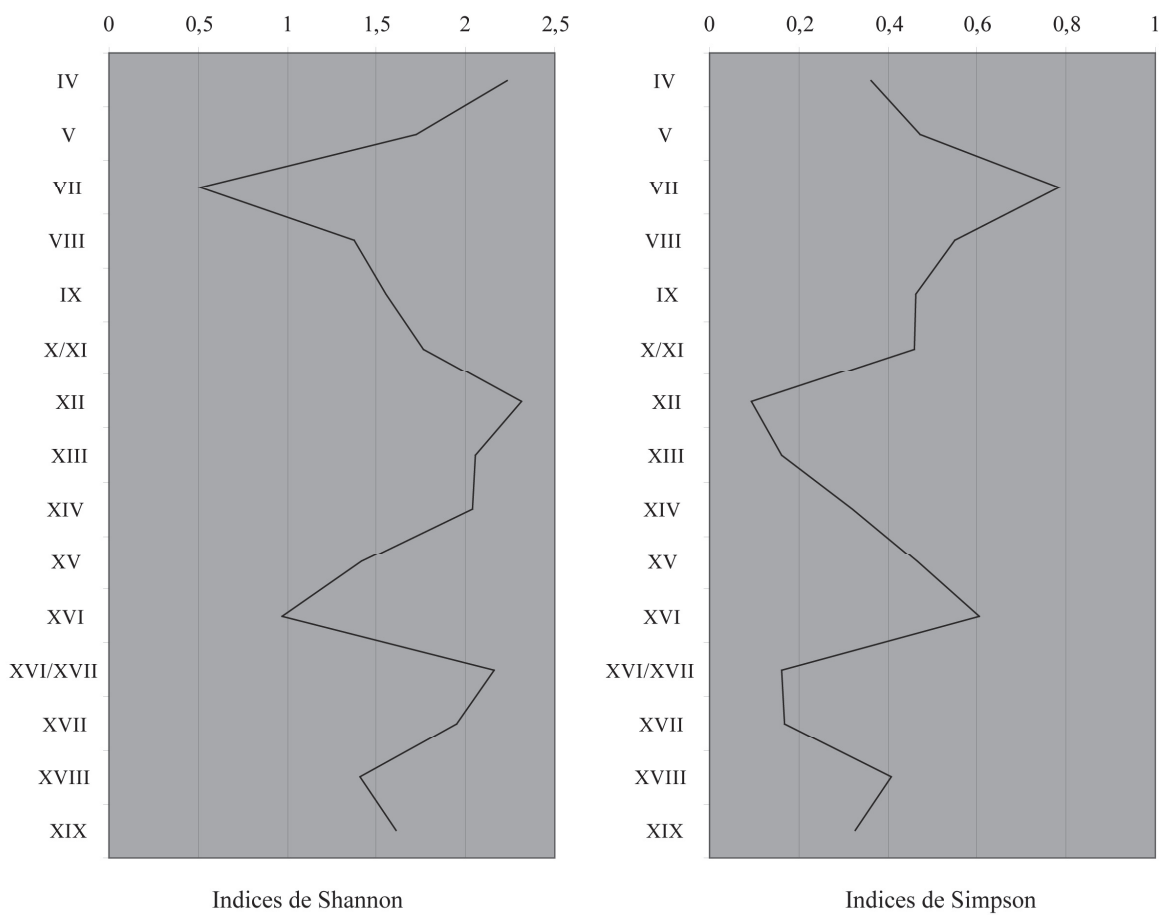


Figure 65 : Evolution des indices de diversité (Shannon et Simpson) basés sur les assemblages de rongeurs de la Baume Moula-Guercy (niveaux XIX à IV).



L'indice de Shannon montre un maximum de diversité des communautés dans les niveaux XVI/XVII, XIV, XII et IV. Ces niveaux correspondent respectivement à une phase de transition des conditions écologiques, un optimum climatique, une nouvelle phase de transition et, pour le niveau IV, des conditions probablement stabilisées. Les individus et les espèces sont équitablement répartis. Les niveaux comprenant peu d'espèces rares et des taxons dominants présentent des indices faibles (niveaux XVI et VII).

L'indice de Simpson est comparable, pour les mêmes niveaux, montrant qu'il n'y a pas de taxon dominant, et que les communautés de micromammifères sont équilibrées. Les niveaux XVI et VII, dont les associations fauniques sont largement dominées par une seule espèce (*M. agrestis* dans les deux cas), figurent les indices les plus forts.

Les fluctuations de ces indices traduisent bien les variations climatiques enregistrées dans la séquence. Les niveaux XVI/XVII, caractérisés par une diversité spécifique importante, suggèrent une période de transition progressive et relativement lente, ayant permis le développement conjoint des différentes espèces représentées.

#### 4.3.4 Méthodes des températures

Cette méthode a été utilisée sur l'ensemble de séquence (Figure 66). Les niveaux XVI/XVII présentent une diversité importante d'arvicolinés, avec huit espèces identifiées (*D. torquatus*, *M. (S.) gregalis*, *M. arvalis*, *M. oeconomus*, *P. lenki*, *M. glareolus*, *M. (I.) brecciensis*, *M. (T.) duodecimcostatus*). L'estimation des températures annuelles moyennes donne une valeur négative de  $-1,75$  °C pour ces niveaux.

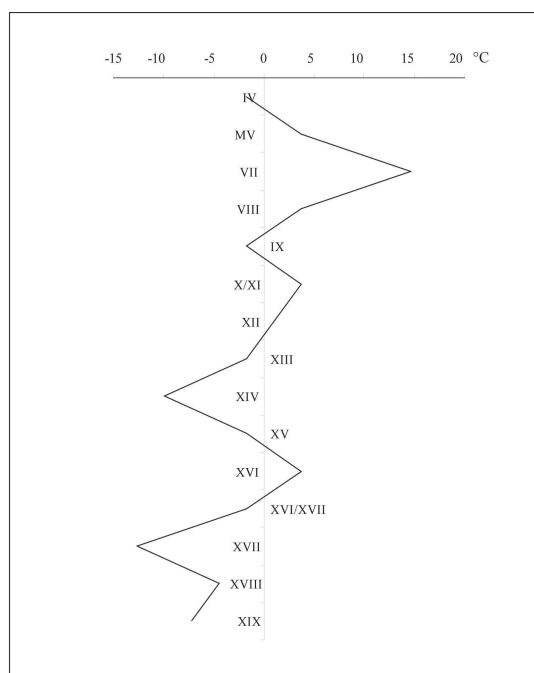


Figure 66 : Estimation des températures annuelles moyennes sur la séquence de la Baume Moula-Guercy (niveau IV à XIX).

Si l'on considère l'ensemble des niveaux, on observe qu'un pic de froid est bien marqué dans les niveaux inférieurs (XIX à XVII), atteignant jusqu'à  $-12,67\text{ °C}$  dans le niveau XVII. Ces estimations sont cohérentes avec les résultats des climatogrammes et des indices taxonomiques d'habitats. Dans les niveaux supérieurs, les estimations obtenues donnent au contraire une image très différente des autres méthodes utilisées. En effet, le niveau XIV, identifié comme optimum climatique au sein d'un stade interglaciaire, présente ici des températures négatives de quasiment  $-10\text{ °C}$ . A l'inverse, les niveaux supérieurs (X/IX à IV), caractérisés par une augmentation des taxons de biomes froids et steppiques, suggèrent ici des conditions tempérées avec des températures positives (jusqu'à  $15\text{ °C}$  dans le niveau VII).

Cette méthode présente donc ces limites, car la diversité d'arvicolinés enregistrée dans les niveaux XIV à IV est induite par différents facteurs reflétant des conditions particulières et non prises en compte par ces estimations de températures. La richesse spécifique (nombre d'espèces) est très importante dans le niveau XIV car celui-ci correspond à un optimum interglaciaire, au sein duquel subsiste néanmoins des taxons steppiques et de milieux froids. Cela s'explique notamment par la configuration du gisement, au carrefour de plusieurs influences climatiques. Dans le niveau VII, seuls quatre taxons sont représentés au total, cette couche n'ayant livré que très peu de matériel.

Ainsi, la méthode des températures est à interpréter avec précaution, en tenant compte des autres analyses paléoécologiques menées.

#### 4.3.5 Conclusions

L'étude paléoécologique des couches XVI/XVII souligne le caractère mixte des associations de micromammifères identifiées. Parmi les rongeurs, les taxons de milieux froids (*D. torquatus*, *S. betulina*, *M. malei/oekonomus*) côtoient des espèces de forêt tempérée (*M. avellanarius*, *G. glis*, *E. quercinus*, *A. sylvaticus*), mais aussi de steppes continentales (*M. arvalis*, *M. gregalis*) et de zones méditerranéennes (*M. (I.) brecciensis*, *M. (T.) duodecimcostatus*). Ces associations, qui n'ont pas d'équivalents actuels, sont dites faunes « non-analogues ». Les mêmes caractéristiques s'observent dans les assemblages de soricomorphes et de chiroptères. On rencontre en effet les crocidures (*Crocidura* sp.), taxons relativement ubiquistes affectionnant les zones plutôt arides, aux cotés de musaraignes vivant dans des milieux frais et humides (*Sorex araneus*, *Sorex minutus*). Parmi les chiroptères, les espèces thermophiles et de milieux boisés (*R. ferrumequinum*, *R. euryale*, *M. myotis*, *M. nattereri*) sont associées à des espèces de milieux frais supportant bien les températures négatives (*B. barbastellus*, *N. noctula*). Le couvert forestier est un des éléments les mieux représentés du paysage parmi les différents ordres de petits mammifères. Néanmoins, comme le montrent le climatogramme et les indices taxonomiques d'habitat, les milieux découverts de steppes et de prairies, sont également présents. Les taxons arctiques comme *D. torquatus* et *S. betulina* présentent des phases d'extension maximale en Europe occidentale lors de phases de glaciation (Marquet, 1989). Leur présence dans les niveaux XVI/XVII permet de les replacer au sein d'un optimum glaciaire.

La reconstitution paléoenvironnementale donne l'image d'un paysage ouvert, de type steppique sur les plateaux. Bien que le froid et l'aridité soient bien marqués dans ces niveaux, l'existence de zones qui se sont maintenues à l'abri de ces conditions rigoureuses est attestée par l'importance du milieu forestier tempéré et la présence de taxons méditerranéens, mais aussi de prairies humides. En outre, la présence d'une ripisylve sur le Rhône souligne le maintien de l'humidité en fond de vallée. La Baume Moula-Guercy témoigne du rôle de couloir de migration de cette région lors des phases glaciaires, en présentant des associations de faunes autochtones et allochtones. La comparaison des niveaux XVI/XVII avec le reste de

la séquence confirme qu'ils appartiennent à une phase glaciaire, précédant l'important réchauffement enregistré dans le niveau XIV et attribué à l'Eémien (MIS 5e).

#### 4.4 Maltravieso

##### 4.4.1 Climatogrammes

Les faunes de rongeurs recueillies dans la Sala de los Huesos sont peu abondantes et peu diversifiées. Le climatogramme obtenu d'après l'abondance relative des espèces ne présente que trois catégories climato-écologiques (Figure 67). Le milieu méditerranéen est le mieux représenté, avec la présence de *M. (I.) brecciensis* et *M. (T.) duodecimcostatus*. Les taxons de forêt tempérée sont moins nombreux, mais ils soulignent néanmoins l'importance du couvert boisé dans le paysage. Enfin, la présence de zones steppiques arides, fréquentées par *A. bursae*, tempère le caractère humide et méridional indiqué par les autres types de milieux.

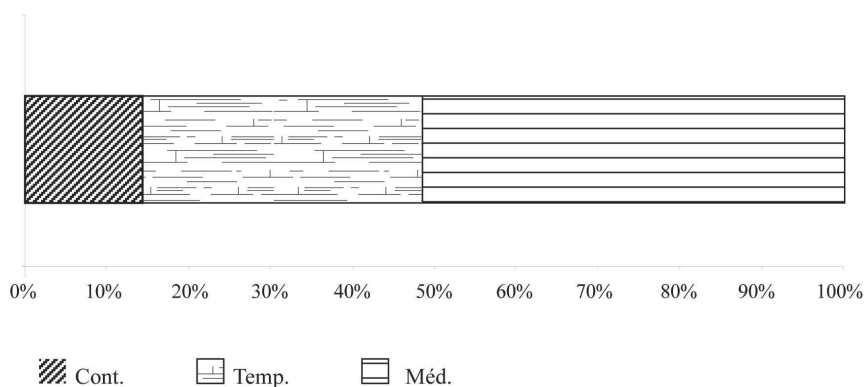


Figure 67 : Climatogramme de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso.

L'environnement de la grotte de Maltravieso est composé de forêts méditerranéennes et d'espaces plus ouverts. Toutefois, les conditions climatiques apparaissent plus fraîches et plus arides qu'actuellement en raison de la représentation de steppes continentales arides dans le paysage. En effet, le climat actuel de Cáceres est un mélange d'influences méditerranéennes et continentales, toutefois tempéré par l'influence océanique.

#### 4.4.2 Indices taxonomiques d'habitat

L'analyse de la diversité d'habitat des micromammifères montre la prédominance du milieu méditerranéen (Figure 68). Les espaces de forêt tempérée et de steppes arides, moins prononcés, présentent des indices comparables entre eux. On constate que les prairies humides sont relativement bien marquées.

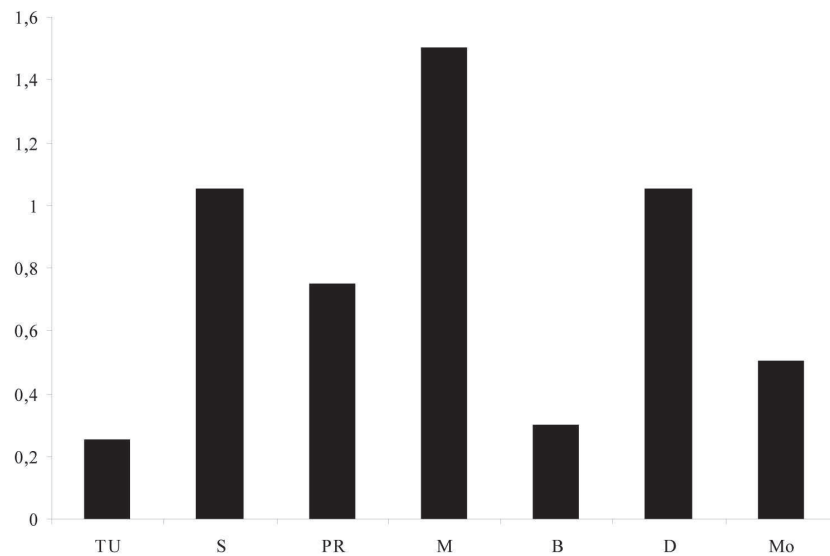


Figure 68 : Indices taxonomiques d'habitats de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso. Avec Tu : tundra ; S : espaces découverts arides ; Pr : prairies et zones humides ; M : milieu méditerranéen ; B : forêts boréales ; D : forêts tempérées ; Mo : milieu montagnard.

Le milieu de montagne est faiblement représenté, tandis que les biomes de tundra et de forêts boréales sont minoritaires.

L'utilisation des indices taxonomiques d'habitats évoque un paysage en mosaïque, aux milieux contrastés, marqué par un fort cachet méditerranéen, dans lequel steppes arides et zones boisées se côtoient. Ce contraste pourrait être lié à la configuration topographique et édaphique des environs du gisement.

## 4.4.3 Cénogrammes

L'analyse de la structure de l'ensemble des communautés de mammifères présents dans la Sala de los Huesos (à l'exception des carnivores et des chiroptères), suggère un environnement ouvert et humide (Figure 69). En effet, une seule espèce de poids compris entre 8kg et 500g est représentée (*O. cuniculus*). Grands et petits mammifères sont répartis équitablement ce qui tend à montrer une humidité relative.

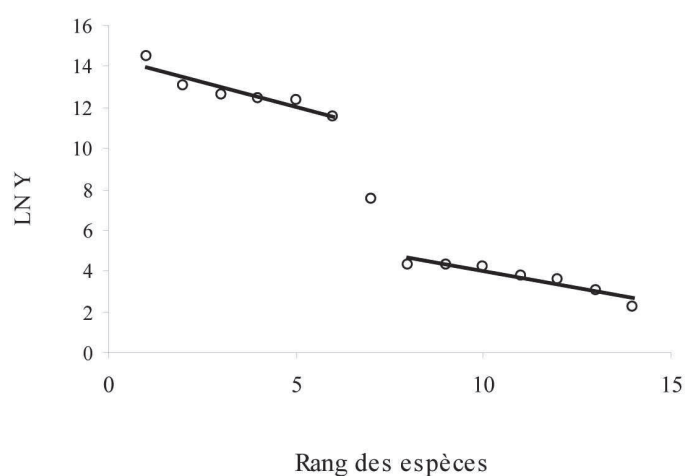


Figure 69 : Cénogramme des communautés de mammifères de Maltravieso

## 4.4.4 Comparaison avec différents marqueurs paléoenvironnementaux

La Sala de los Huesos a livré différents restes, osseux et végétaux, susceptibles de fournir des informations paléocologiques.

Les taxons de reptiles identifiés (Bailon S., comm. pers.) sont inféodés aux zones méditerranéennes (*Malpolon monspessulanus*, *Timon lepidus* et *Rhinechis* sp.).

Une analyse anthracologique a été menée sur quelques fragments de charbons recueillis dans la Sala de los Huesos. Des cistaceae et du genévrier (*Juniperus* sp.) ont ainsi pu être mis en évidence. Ces essences indiquent un environnement ouvert et arbustif. D'autres arbres sont

également représentés : il s'agit d'espèces de pins inféodées au milieu méditerranéen (*Pinus carrasco*, *P. pinea*, *P. pinaster*) (Euba in Rodriguez-Hidalgo, *en prép.*).

Parmi les grands mammifères, la présence de *Cervus elaphus* et de *Sus scrofa* attestent d'un couvert forestier important. Néanmoins, certains taxons témoignent d'un environnement plus ouvert et aride (*Equus hydruntinus*). Les données sédimentologiques n'apportent pas d'informations complémentaires.

Ces observations sont en accord avec les résultats obtenus par les analyses paléoécologiques menées sur les micromammifères, montrant l'existence d'un milieu forestier et de zones découvertes plus arides.

#### 4.4.5 Conclusions

L'assemblage de micromammifères de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso est caractérisée par des associations d'espèces représentatives du milieu méditerranéen, comme *Microtus (Iberomys) brecciensis* et *Terricola duodecimcostatus*, et de taxons inféodés à des milieux plus tempérés et forestiers, tels que *Apodemus sylvaticus*, *Glis glis* et *Eliomys quercinus*. La présence de Chiroptères thermophiles (*R. euryale*, *R. mehely*, *R. ferrumequinum*, *M. schreibersi*) témoigne de conditions climatiques relativement chaudes. L'existence d'environnements ouverts et secs autour de la grotte est toutefois confirmée par la présence d'*A. bursae*. Les résultats donnés par le climatogramme et les indices de diversité d'habitats sont similaires : le milieu méditerranéen domine largement, des zones de forêt sont également présentes ainsi que les steppes continentales. L'apport des analyses anthracologiques et des associations de grands mammifères corrobore ces résultats.

La présence dans la grotte de taxons steppiques (*A. bursae* et *E. hydruntinus*) tempère les informations apportées par les taxons thermophiles, et suggère que le climat devait être plus froid et plus aride qu'actuellement. L'association des différents biomes représentés (méditerranéen, forestier et steppique) n'a pas d'équivalent actuel. Les faunes représentées peuvent être qualifiée de « non-analogues », caractérisant des conditions climatiques et environnementales particulières. Elles pourraient également traduire la période de transition entre la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur (MIS 6/ MIS 5) lors duquel un important radoucissement est ressenti sur l'ensemble de l'Europe.

Actuellement, le climat dominant dans la région de Cáceres est de type méditerranéen mais avec une influence continentale marquée, présentant une amplitude thermique importante. Néanmoins l'influence océanique adoucit ce cachet continental, stoppé également par la cordillère du Système central qui empêche le passage des vents froids venus du nord (*Agencia estatal de Meteorologia*). Il apparait, d'après les faunes de micromammifères de la Sala de los Huesos, que l'influence méditerranéenne était plus importante qu'aujourd'hui dans la région de Cáceres au Pléistocène moyen.



## 5) CARACTERISATION CLIMATIQUE DES GISEMENTS D'EUROPE MERIDIONALE DE LA FIN DU PLEISTOCENE MOYEN : LAZARET, MOULA-GUERCY, MALTRAVIESO

Parmi les gisements étudiés, trois présentent l'intérêt d'être situés chronologiquement à des périodes similaires, contemporaines de la fin du Pléistocène moyen (MIS 6). En effet, les niveaux 26 et 27 de la grotte du Lazaret (Lumley *et al.*, 2008 ; Hanquet *et al.*, 2010), les niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy (Desclaux & Defleur, 1997) et la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso (Rodríguez-Hidalgo *et al.*, en prép.) se rapportent, d'après la biostratigraphie et/ou les datations physico-chimiques, à la phase finale du stade isotopique 6, précédant le réchauffement important de l'Eémien (MIS 5e ), correspondant au début du Pléistocène supérieur.

Les sections précédentes ont présenté les différentes analyses paléoécologiques menées sur chacun de ces sites. Dans le but de comparer et de caractériser les associations fauniques observées, une analyse factorielle des correspondances (AFC) est envisagée (Figure 70). Les individus représentent le nombre minimum d'individus (N.M.I.) de chaque taxon, et les variables sont les différents niveaux archéologiques considérés.

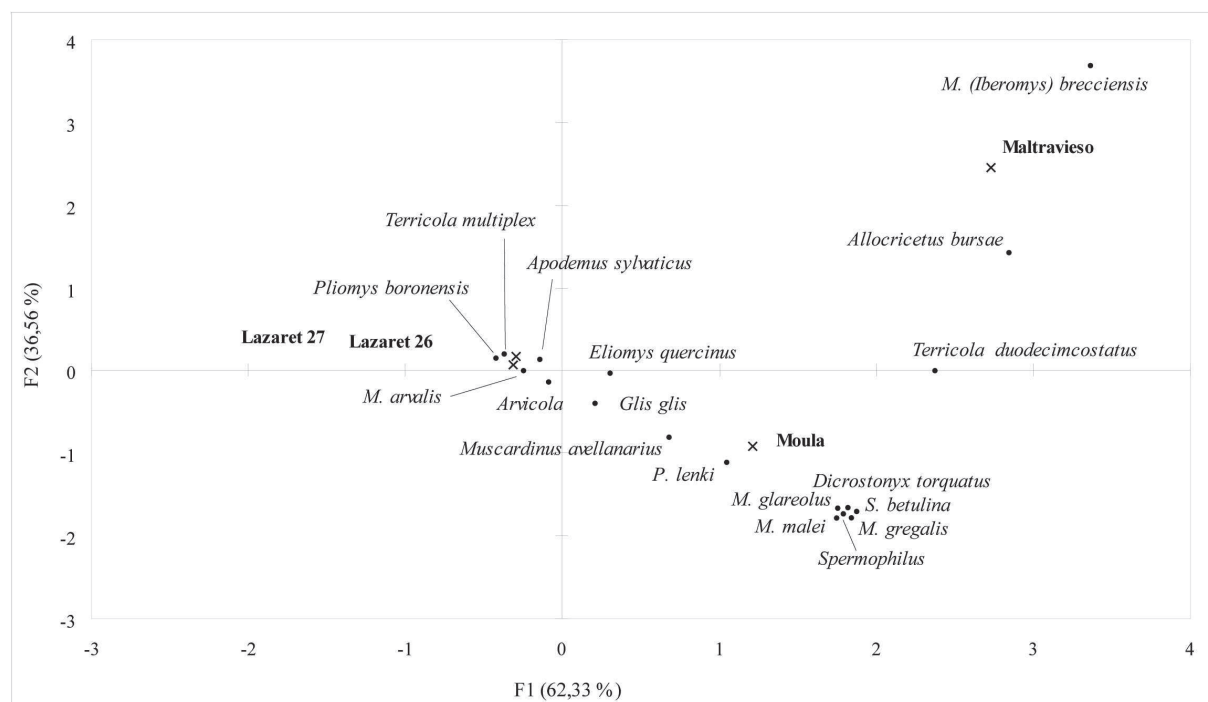


Figure 70 : Analyse factorielle des correspondances (AFC) des assemblages de rongeurs des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et de la Sala de los Huesos de Maltravieso.

Sur le plan factoriel obtenu, les deux premiers axes ont été retenus. L'axe 1 résume 62,33% de l'inertie, et l'axe 2 36,56%. Pour le premier axe, les contributions les plus importantes viennent des sites de Moula (44,3%) et Maltravieso (40,9%) en terme de variables. Pour les individus, les contributions à l'inertie sont moins fortes, avec principalement *T. duodecimcostatus* (26,1%), *M. (I.) brecciensis* (21,7%) et *M. gregalis* (19,5%), situés dans la partie positive de cet axe, comme d'ailleurs la majorité des informations. Il apparaît qu'un « effet Guttman » peut être identifié : les points se répartissent sur le plan factoriel en suivant une courbe parabolique. Ceci traduit la forte dépendance entre les différentes variables et individus (Dervin, 1988).

L'axe 1 oppose les deux niveaux de la grotte du Lazaret aux deux autres gisements. Les taxons placés de part et d'autre pourraient traduire un gradient écologique, mais aussi un gradient structurel. En effet, les espèces situées à proximité du centre du plan factoriel sont celles que l'on rencontre dans tous les sites étudiés (*A. sylvaticus* et *E. quercinus*). Les unités archéostratigraphiques UA 26 et 27 en sont très proches en raison de l'importance de ces taxons dans les assemblages fauniques qu'elles contiennent. Deux espèces qui ne sont représentées qu'au Lazaret sont situées à côté, *M. (T.) multiplex* et *P. boronensis*. Ainsi, les sites et taxons situés dans la partie positive de l'axe 1, présentent une distance plus ou moins importante avec les niveaux du Lazaret d'une part, et avec les espèces « communes » d'autre part, en raison de la structure des associations de micromammifères. Les espèces n'apparaissant qu'à la Baume Moula-Guercy sont regroupées en un nuage de point dense, alors que celles que l'on rencontre également au Lazaret sont situées entre les deux. Maltravieso est représenté à l'extrémité de l'axe, associé à trois espèces présentes également à Moula-Guercy. On constate donc que trois groupes peuvent être individualisés : 1) Lazaret, associé à des taxons endémiques méditerranéens (*P. boronensis*), tempérés (*T. multiplex*, *A. sylvaticus*, *Arvicola*) et de plaines (*M. arvalis*) ; 2) Moula-Guercy, associé aux taxons de milieux arctiques et steppiques arides ; 3) Maltravieso, associé à une espèce méditerranéenne (*M. (I.) brecciensis*) et steppique (*A. bursae*). Trois types d'associations fauniques et de conditions écologiques sont donc représentés sur l'axe 1, partageant néanmoins des caractères communs (composantes tempérées, méditerranéennes et steppiques).

Le second axe pourrait traduire un facteur d'opposition entre les structures des assemblages identifiés. Le groupe de Moula-Guercy est très diversifié, composé de taxons de milieux froids et d'espèces communes tempérées, situé dans la partie négative de l'axe 2. Le groupe de Maltravieso présente une faible diversité taxonomique, mêlant taxons steppiques et méditerranéens, mais aussi tempérés, dans la partie positive. Le Lazaret, situé au centre de

l'axe 2, est caractérisé par une diversité moyenne et des assemblages fauniques globalement tempérés.

L'analyse factorielle des correspondances appliquées aux différents gisements étudiés datant de la fin du Pléistocène moyen permet de différencier trois groupes. Ces derniers correspondent aux particularités écologiques et environnementales enregistrées dans chacun des niveaux archéologiques considérés. Les unités archéostratigraphiques 26 et 27 du Lazaret témoignent de conditions tempérées avec une influence méditerranéenne marquée. Le niveau XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy est caractérisé par une des associations d'espèces de milieux froids, mais aussi tempérées. Enfin, l'assemblage faunique de la Sala de los Huesos de Maltravieso souligne le cachet méditerranéen du climat, avec néanmoins la présence d'un milieu steppique témoignant d'une influence plus continentale.

Cette discrimination des sites montre la diversité des conditions paléoécologiques dans différentes régions d'Europe méridionale à la fin du Pléistocène moyen. La localisation et la configuration topographique particulière de chacun d'entre eux impliquent des réponses et des adaptations locales aux variations climatiques.

## 6) CONCLUSIONS

Les analyses paléoécologiques menées sur plusieurs niveaux de gisements du Pléistocène moyen d'Europe méridionale a permis de mettre en évidence les particularités inhérentes à chacun d'entre eux.

Pour les différents sols de la Caune de l'Arago appartenant aux ensembles I, II et III du complexe moyen, les associations de micromammifères montrent une succession de phases climatiques, le long d'une séquence couvrant trois stades isotopiques (MIS 14, 13 et 12). L'ensemble I est caractérisé par des associations de micromammifères inféodés à des climats froids et arides (*Microtus (S.) gregalis*, *Allocricetus bursae*, *Spermophilus major*, *Microtus oeconomus*), dans un environnement de type steppique, et corrélé à l'optimum glaciaire du MIS 14. Un changement climatique important est marqué dans l'ensemble II sus-jacent. Les espèces thermophiles et tempérées (*Eliomys quercinus*, *Glis glis*, *Apodemus sylvaticus*) dominent les assemblages fauniques. La diversité spécifique est élevée, témoignant de conditions écologiques stables. L'estimation des paléotempératures donne des températures annuelles positives pour cet ensemble, excepté pour le sol H. Ces résultats confirment l'attribution de ces niveaux à une phase interglaciaire, correspondant au MIS 13. Dans l'ensemble III, le sol G, par la présence d'espèces arctiques (*Dicrostonyx torquatus*) et sibériennes (*Spermophilus major*) suggère l'installation de conditions plus froides et plus arides que dans l'ensemble II. Ces observations sont néanmoins tempérées par la rémanence de taxons méditerranéens et tempérés tels que *M. (I.) brecciensis*, *M. (T.) vaufreyi* ou *A. sylvaticus*. Les associations de petits mammifères sont caractérisées par une importante diversité spécifique, illustrant différents types de milieux tels que plaines découvertes, steppes arborées, massifs forestiers et ripisylve. Cette diversité pourrait également traduire l'existence d'une phase d'amélioration climatique au sein du sol G, ayant permis le maintien des communautés de faunes tempérées dans la région. Les sols sus-jacents montrent un refroidissement important du climat ainsi que la progression des milieux ouverts, avec toutefois un degré d'aridité moins prononcé que dans l'ensemble I, jusqu'au sol D dans lequel les taxons forestiers et thermophiles réapparaissent.

L'ensemble III est attribué à la période glaciaire correspondant au MIS 12, enregistré par les analyses de  $\delta^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$  comme plus rigoureuse que le MIS 14. L'inverse est observé sur la séquence de la Caune de l'Arago, montrant que l'amplitude du refroidissement a été limitée

dans cette région. Les spécificités de la région de la plaine de Tautavel ont pu favoriser le maintien de différentes populations de faunes tempérées lors de phases glaciaires, mais aussi interglaciaires, agissant comme « réservoir » d'espèces, réfugiées dans les contreforts pyrénéens ou en fonds de vallées. La diversité spécifique observée sur l'ensemble du complexe moyen, composée de taxons qui se maintiennent sur place, mais aussi de populations venant de Sibérie ou d'Europe septentrionale, montre que la région de la Caune de l'Arago offrait, au cours du Pléistocène moyen, des conditions écologiques riches et variées, même lors des phases de glaciations.

Les unités archéostratigraphiques UA27 et UA26 de la grotte du Lazaret se placent parmi les niveaux les plus tempérés de la séquence. Elles sont caractérisées par des associations de faunes témoignant d'un paysage en mosaïque dans lequel coexistent des zones de forêt tempérée (*E. quercinus*, *G. glis*, *M. avellanarius*, *A. sylvaticus*) et des espaces de plaines couvertes de prairies plus ou moins humides. Les falaises côtières environnant la grotte sont également bien marquées dans les reconstitutions paléoenvironnementales, avec la présence de taxons vivant dans ce type de reliefs accidentés. La présence de taxons de micromammifères aujourd'hui absents du biome méditerranéen (*Sorex araneus/coronatus*) et à affinités steppiques (*P. lenki*) souligne que les conditions climatiques devaient être plus fraîches lors de la phase finale du Pléistocène moyen dans la région. L'absence d'espèces d'oiseaux typiquement méditerranéennes et la présence de taxons d'herpétofaune à répartition montagnarde (*T. cf. alpestris*, *V. aspis*), de certaines espèces de grands mammifères (*R. tarandus*, *C. antiquitatis*), mais aussi d'avifaune (*N. scandiaca*, *T. tetrix*, *C. cf. ferruginea*) à répartition boréale ou arctique appuient ces observations. Leur association à des espèces thermophiles suggère le rôle de « zone refuge » qu'a pu avoir cette région lors de la période glaciaire du MIS 6. Nous reviendrons sur cette problématique dans le chapitre suivant.

Les niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy étudiés dans ce travail fournissent des informations comparables à ce qui avait été auparavant observé (Desclaux et Defleur, 1997). Les assemblages de micromammifères provenant d'un sondage n'ont pas pu être individualisés par couches, mais il apparaît, d'après les différentes analyses menées, et en comparaison avec les travaux antérieurs, qu'il s'agit bien d'un mélange qui pourrait correspondre à la transition entre les niveaux XVII et XVI. Les associations de micromammifères présentent une diversité importante, regroupant espèces de zones froides humides, de steppes arides, mais aussi de forêt tempérée et de milieu méditerranéen.

L'image paléoenvironnementale obtenue montre l'existence d'un paysage ouvert de type steppique, sous des conditions climatiques froides et arides d'après la présence de taxons arctiques. Toutefois, l'importance du milieu forestier tempéré, d'une ripisylve et d'espèces thermophiles attestent de conditions suffisantes de température et d'humidité, nécessaires à leur maintien. Ces associations fauniques sont une conséquence de la localisation du gisement, situé dans la vallée du Rhône et identifiée comme un important couloir migratoire lors des phases de glaciations, qui ont favorisé le mélange de taxons à affinités climato-écologiques diverses. Elles sont également, dans le cas de l'échantillon étudié, le reflet de la transition entre deux couches archéologiques.

Enfin, l'analyse des micromammifères de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso montre que les associations d'espèces sont majoritairement représentatives du milieu méditerranéen, mais elles soulignent également l'existence de zones boisées. La présence d'*A. bursae* témoigne d'un environnement découvert et sec. Ce taxon de steppe continentale suggère que les conditions climatiques devaient être plus froides et plus arides qu'actuellement. En effet, le climat dominant Cáceres étant méditerranéen-continentale mais subissant l'influence océanique, l'amplitude thermique n'est pas très marquée et la moyennes des températures annuelles donne une valeur de 16,1°C (*Agencia Estatal de Meteorología*). Néanmoins, d'après l'importante représentation des taxons méditerranéens et thermophiles, il apparaît également que l'influence de ce climat méridional était plus prononcée dans la région de Cáceres au cours du Pléistocène moyen. Les associations de micromammifères de la Sala de los Huesos pourraient également préfigurer la transition climatique entre Pléistocène moyen et Pléistocène supérieur (MIS 6/ MIS 5).

Ces résultats ont été obtenus par l'utilisation de plusieurs méthodes d'analyses paléocologiques sur les différents assemblages de micromammifères. Elles ont montré dans l'ensemble leur concordance, mais aussi leur complémentarité. Cependant dans certains cas, notamment pour les sols du complexe moyen de la Caune de l'Arago, des divergences, voire des oppositions, sont apparues au niveau des résultats. L'estimation des paléotempératures moyennes annuelles et l'interprétation de l'analyse factorielle effectuée sur la répartition des taxons par sol, ont montré des schémas contraires, proposant chacun un refroidissement important soit de l'ensemble I, soit de l'ensemble III. Cette apparente contradiction est en fait induite par l'approche des données considérées : l'estimation des températures se base sur la seule diversité des arvicolinés, alors que l'analyse factorielle privilégie l'homogénéité des

assemblages. La même observation a été faite pour l'estimation des paléotempératures de la Baume Moula-Guercy. Il a également été vu, lors de l'étude de la Caune de l'Arago, que climatogrammes et indices taxonomiques d'habitats ne reflétaient pas les variations de milieux de la même façon. Le climatogramme rend compte des variations de proportions d'espèces et des catégories éco-climatiques qu'elles représentent sur chaque sol, alors que l'I.T.H. montre la diversité d'habitats qui, dans ce cas est apparue très peu contrastée. La présence de neuf taxons récurrents dans la totalité du complexe moyen explique la représentation constante de certains milieux et donc les faibles variations observées. Les exemples cités montrent l'intérêt de multiplier les spectres d'analyses paléoécologiques et de confronter leurs résultats, afin d'éviter une interprétation hâtive et erronée. Il apparaît que ces différentes méthodes sont largement complémentaires.

Enfin, dans le but de caractériser les assemblages de la grotte du Lazaret, de la Baume Moula-Guercy et de la Sala de los Huesos de Maltravieso, contemporains de la fin du Pléistocène moyen, une analyse factorielle a été tentée. Elle a permis de souligner les caractéristiques climato-écologiques propres à chacun des sites. Les unités archéostratigraphiques 26 et 27 du Lazaret se distinguent par une association de micromammifères reflétant un climat tempéré, sous lequel se développe un paysage composé de massifs forestiers et d'espaces découverts peu arides. Les niveaux XVI/XVII de Moula-Guercy sont caractérisés par un climat froid et des zones steppiques, dans lesquelles des massifs forestiers plus tempérés parviennent néanmoins à subsister. L'assemblage de micromammifères de la grotte de Maltravieso traduit quant à lui une importante influence climatique méditerranéenne, avec toutefois un cachet continental marqué. Ces trois gisements présentent des particularités liées à la localisation des gisements : zone côtière située entre mer et montagne au Lazaret, vallée du Rhône pour Moula-Guercy, et plateau de la Meseta sud dans la péninsule ibérique à Maltravieso.

Ces trois sites ont donc réagi localement aux conditions climatiques de la fin du Pléistocène moyen, attribué à la glaciation du MIS 6. La présence de taxons tempérés et thermophiles, ainsi que leur association à des taxons allochtones de milieux froids ou continentaux dans chacun des gisements montre que, malgré les spécificités locales, l'Europe méridionale subit modérément l'influence glaciaire, et agit comme « zone refuge » permettant le maintien de communautés d'espèces adaptées aux conditions climatiques interglaciaires. On note que l'extension de cette glaciation diminue selon des gradients latitudinaux et

longitudinaux, relativement marquée dans la vallée de Rhône, suggérée sur le littoral méditerranéen, absente dans le centre ouest de la péninsule ibérique. Ceci s'observe également à la Caune de l'Arago pour des périodes plus anciennes, entre les stades isotopiques 14 et 12. Les assemblages correspondant aux glaciations témoignent de conditions climatiques rigoureuses, mais comme dans les autres gisements étudiés, des taxons tempérés et méditerranéens sont toujours représentés. Ceci montre l'existence de zones protégées permettant leur maintien entre les phases interglaciaires.

En conclusion, l'étude paléoécologique des associations de micromammifères de quatre gisements préhistoriques situés en Europe méridionale, présentant chacun des spécificités locales liées à leur localisation (proximité de la Méditerranée et des Alpes ou des Pyrénées, vallée, falaises côtières, plateau continental) a montré que lors de différentes phases de glaciation au cours du Pléistocène moyen (MIS 14, 12, 6), cette région conserve des caractères tempérés permettant la subsistance de taxons non adaptés aux climats rigoureux, et favorise le maintien, voire l'augmentation, de la biodiversité.



---

## VI. SYNTHÈSE



---

## VI. SYNTHÈSE

Cette partie présente la contribution des différentes études menées sur les micromammifères de ce travail, à la compréhension de la dynamique climatique du Pléistocène moyen en Europe méridionale.

### 1) BIOCHRONOLOGIE

#### 1.1 Place de la Caune de l'Arago, de la grotte du Lazaret et de la Baume Moula-Guercy au sein du Pléistocène européen

La révision systématique des différents taxons a permis de réaffirmer l'attribution chronologique des gisements étudiés auparavant. En effet, ces sites ont fait l'objet d'études paléontologiques complètes : complexe moyen de la Caune de l'Arago (Chaline, 1971 ; Brunet-Lecomte, 1990 b ; Desclaux, 1992 a ; Paunescu, 2001 ; Brunet-Lecomte & Paunescu, 2004), unités archéostratigraphiques de l'ensemble CII (Abbassi & Desclaux, 1996 ; Abbassi *et al.*, 1998 ; Abbassi, 1999 ; Lumley *et al.*, 2004 b) et niveaux inférieurs de la Baume Moula-Guercy (Brunet-Lecomte *et al.*, 1995 ; Desclaux & Defleur, 1997 ; Abbassi *et al.*, 1998 ; Defleur *et al.*, 2001). Ces trois gisements présentent des associations fauniques se rapportant à plusieurs phases du Pléistocène moyen.

- Dans les ensembles I, II et III de la Caune de l'Arago, la présence de taxons de rongeurs tels que *M. marmota primigenia*, *Spermophilus major*, *E. quercinus helleri*, *Dicrostonyx torquatus*, *A. bursae correzensis*, *M. (I.) mediterraneus*, *M. gregalis martelensis*, *Arvicola* gr. *cantiana terrestris*, *Microtus (Pallasiinus)* gr. *oeconomus/malei*, *M. (T.) vaufreyi tautavelensis* et *H. (A) vinogradovi*, permet de les replacer au sein du Pléistocène moyen. Certaines de ces espèces présentent des caractères archaïques suggérant une période relativement ancienne. Certains de ces taxons apparaissent pour la première fois en Europe occidentale dans ce gisement (Hanquet & Desclaux, 2011) : *M. (S.) gregalis*, *Spermophilus major*, *M. gr. oeconomus*, *C. nivalis*, et *Dicrostonyx torquatus*.

Les associations de micromammifères confirment l'attribution aux stades isotopiques 14, 13 et 12 de la chronologie marine des ensembles I, II et III (Lumley *et al.*, 1984). Les datations obtenues sur la séquence (Falguères *et al.*, 2004) concordent avec ces résultats.

- Les micromammifères du complexe CII de la grotte du Lazaret témoignent d'une période plus récente. La présence d'*Eliomys quercinus helleri*, des morphotypes *Arvicola* gr. *cantiana terrestris*/ *Arvicola* gr. *cantiana sapidus*, ainsi que de *Pliomys boronensis*, taxon archaïque endémique, suggère une attribution au Pléistocène moyen final. Ceci est en accord avec les datations obtenues sur le complexe CII (Michel, 1995 ; Michel *et al.*, 2009). Les taxons déterminés dans les unités archéostratigraphiques UA 26 et UA 27 sont similaires aux niveaux sus-jacents.
- Les niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy contiennent des associations d'espèces de micromammifères attribuées au Pléistocène moyen final, notamment *M. (I.) brecciensis*, *Pliomys lenki*, *Allocricetus bursae* et *Arvicola* groupe *cantiana/terrestris* - *Arvicola* groupe *cantiana/sapidus*.

Ces trois gisements sont bien connus et peuvent être replacés au sein de l'échelle biostratigraphique européenne occidentale (Desclaux & Defleur, 1997 ; Lumley *et al.*, 2004 b ; Hanquet & Desclaux, 2011).

### 1.2 Position biostratigraphique des communautés de micromammifères de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso

Les micromammifères de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso ont été étudiés pour la première fois dans le cadre de ce travail. La détermination des espèces issues du remplissage a fourni la liste faunique suivante : *Talpa* sp., *Crocidura* cf. *russula/leucodon*, *Myotis myotis/blythi*, *Myotis* cf. *bechsteini*, *Rhinolophus mehely/euryale*, *Rhinolophus mehely*, *Rhinolophus ferrumequinum*, *Eliomys quercinus*, *Allocricetus bursae correzensis*, *M. (T.)* cf. *duodecimcostatus*, *M. (I.) brecciensis*, *A. sylvaticus*.

Si les chiroptères et les soricomorphes représentés ne permettent pas de préciser la position biochronologique du niveau étudié, certaines espèces de rongeurs fournissent au contraire des

informations intéressantes. En effet, *A. bursae correzensis* est un taxon caractéristique du Pléistocène moyen et les molaires de *M (I.) brecciensis* identifiées présentent des similitudes avec les populations évoluées de la fin de cette période. Cette association de micromammifères apparaît donc se rapporter au Pléistocène moyen final. Les datations obtenues sur les deux planchers stalagmitiques enserrant le remplissage, de 117 et 183 ka BP, confirment la position biochronologique suggérée par les micromammifères au sein du Pléistocène moyen final.

L'association faunique de la Sala de los Huesos s'intègre dans le cadre biochronologique du Pléistocène de la péninsule ibérique, établi d'après la succession des gisements d'Atapuerca (Atapuerca local faunal units, ATA FU) (Cuenca-Bescós & García, 2007) et d'autres sites espagnols (Cuenca-Bescós *et al.*, 2010 b). Cinq biozones ont été définies, du début du Pléistocène inférieur à la fin du Pléistocène supérieur, délimitées chacune par les premières et dernières apparitions (*First apparition data* (FAD) et *Last apparition data* (LAD)) des espèces caractéristiques : *Allophaiomys pliocaenicus*, *Allophaiomys lavocati*, *Allophaiomys chalinei*, *Iberomys brecciensis* et *Iberomys cabreræ*.

Les micromammifères de la grotte de Maltravieso appartiennent à la biozone *I. brecciensis*. Elle se définit par l'apparition (FAD) de *T. atapuerquensis*, *I. brecciensis*, *Allocricetus correzensis*, *M. arvalis*, *M. agrestis jansoni*, *P. lenki* et *H. (A.) vinogradovi* à sa limite inférieure, et par l'apparition de *M. oeconomus*, *M. (T.) duodecimcostatus*, *M. (T.) pyrenaicus*, *C. nivalis*, *I. cabreræ* et *A. terrestris* à sa limite supérieure. Cette biozone couvre la quasi-totalité du Pléistocène moyen (Figure 71).

D'autres gisements d'époque contemporaine sont connus dans la Péninsule ibérique : Galeria Pesada, située en Estrémadure portugaise (Marks *et al.*, 2002), à environ 190 km de la grotte de la grotte de Maltravieso, et la grotte de Bolomor (niveau XII), localisée dans la partie ouest du territoire ibérique, dans l'actuelle province de Valence (Guillem, 2001 ; Blasco *et al.*, 2008). Ces deux gisements ont fourni les listes fauniques suivantes (Tableau 57) :

Ordre	Espèce	Bolomor XII	Galeria Pesada	Maltravieso
Chiroptera	<i>Rhinolophus</i> sp.		+	
	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>			+
	<i>Rhinolophus euryale/mehelyi</i>			+
	<i>Rhinolophus mehelyi</i>			+
	<i>Myotis</i> sp. gr. <i>myotis</i> <i>blythi</i>		+	+
	<i>Myotis</i> cf. <i>myotis</i>			
	<i>Myotis</i> cf. <i>bechsteini</i>			
	<i>Miniopterus schreibesii</i>		+	+
	<i>Pipistrellus</i> sp.		+	
Erinaceomorpha	<i>Erinaceus europaeus</i>	+		
Soricomorpha	<i>Talpa europaea</i>	+	+	+
	<i>Galemys</i> sp.	+	+	
	<i>Sorex</i> gr. <i>araneus/coronatus</i>		+	
	<i>Neomys</i> sp.	+		
	<i>Crocidura russula</i>	+	+	
Rodentia	<i>Eliomys quercinus</i>	+	+	+
	<i>Sciurus</i> sp.	+		
	<i>Microtus (I.) brecciensis</i>	+	+	+
	<i>M. arvalis</i>	+		
	<i>M. (T.) cf. duodecimcostatus</i>			+
	<i>P. episcopalis</i>		+	
	<i>Arvicola</i>		+	
	<i>Allocricetus bursae</i>	+	+	+
	<i>Apodemus sylvaticus</i>	+	+	+

Tableau 57 : Listes fauniques des micromammifères de la grotte de Bolomor (niveau XII) (Guillem, 2001), du site de Galeria Pesada (Marks *et al.*, 2002) et la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso.

On remarque que les listes fauniques présentent des éléments communs aux deux gisements extrémègnes, ce qui n'est pas surprenant, mais aussi à la grotte de Bolomor : *Talpa europaea*, *E. quercinus*, *M. (I.) brecciensis*, *A. bursae* et *A. sylvaticus*. Ces taxons sont caractéristiques des associations se rapportant à la biozone *I. brecciensis*. Il est intéressant d'observer que cette entité « chronobiostratigraphique » est très homogène sur l'ensemble de la péninsule ibérique, comme en témoigne la répartition des taxons présents dans la grotte de Maltravieso, à Galeria Pesada et à la grotte de Bolomor, situés aux deux extrémités est et ouest du territoire.

Un taxon identifié dans la grotte de Maltravieso correspond plutôt à la biozone suivante, *I. cabraerae*. Cette espèce n'apparaît en Espagne qu'à partir du début du Pléistocène supérieur. Néanmoins, la présence de *M. (T.) cf. duodecimcostatus* dans la grotte de Maltravieso, si elle est confirmée, pourrait mettre en évidence une faune correspondant à une période de transition, entre la fin du Pléistocène moyen et les prémices du Pléistocène supérieur. Les datations du remplissage de la Sala de los Huesos soutiennent cette hypothèse.

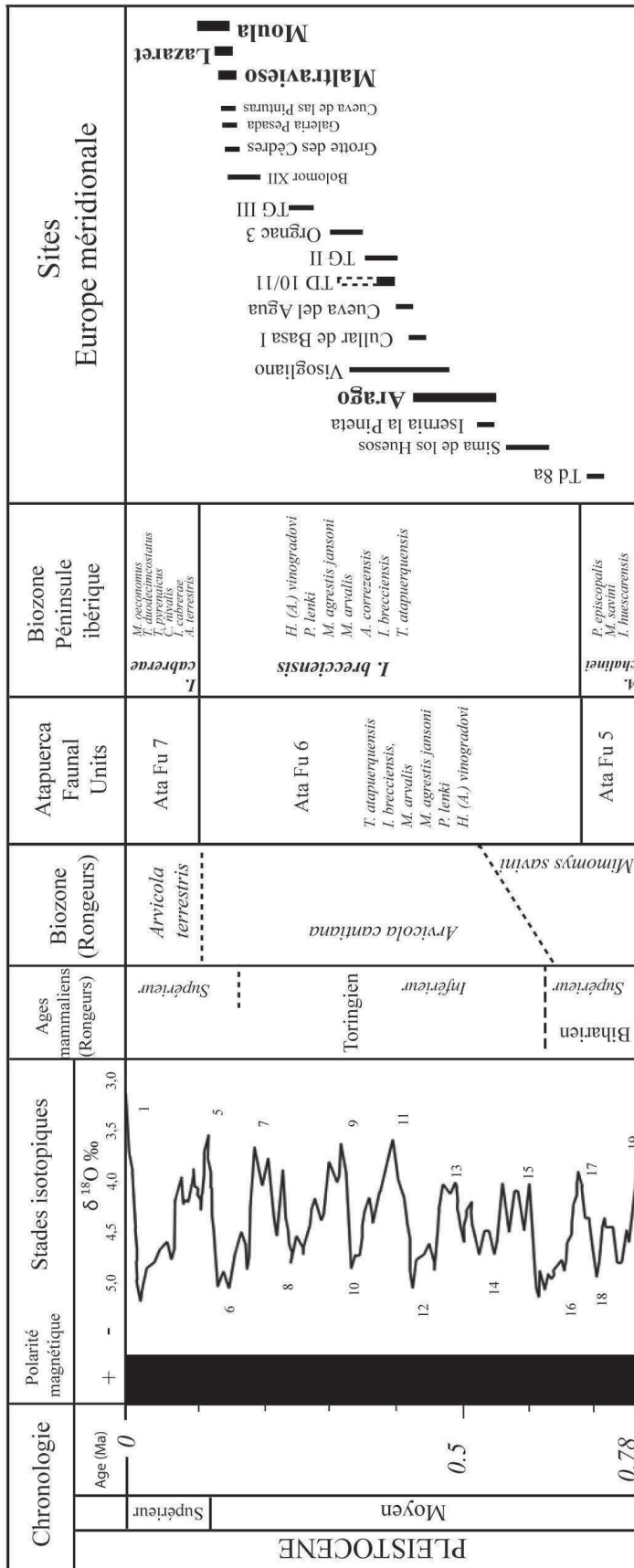


Figure 71 : Synthèse chronostratigraphique du Pléistocène moyen en Europe méridionale d'après les faunes de rongeurs. Les données sont issues de : Ruiz Bustos, 1976 ; 1982 ; López Martínez & Ruiz Bustos, 1977 ; Defleur et al., 1990 ; Sesé & Ruiz Bustos, 1992 ; Fejfar et al., 1997 ; Paunescu, 2001 ; López Antónanzas & Cuenca-Bescós, 2002 ; Marks et al., 2002 ; Bischoff et al., 2007 ; Blasco et al., 2008 ; Cuenca-Bescós et al., 2010 b.

Les quatre gisements étudiés dans ce travail, Caune de l'Arago, grotte du Lazaret, Baume Moula-Guercy et grotte de Maltravieso sont situés en Europe méridionale et sont attribués au Pléistocène moyen, d'après les faunes de micromammifères qu'ils ont fournies. La Caune de l'Arago couvre une séquence assez longue du Pléistocène moyen, le remplissage du complexe moyen ayant été attribué au MIS 14 (ensemble I), 13 (ensemble II) et 12 (ensemble III). Les trois autres sites se placent dans la partie finale du Pléistocène moyen (fin du MIS 6), lors de la dernière phase glaciaire précédant le réchauffement du début du Pléistocène supérieur (MIS 5e).

### 2) ORIGINE DES ACCUMULATIONS DE MICROMAMMIFERES

Des analyses taphonomiques ont été menées sur les assemblages de micromammifères des quatre sites étudiés.

Les accumulations de micromammifères, toutes découvertes en grotte, sont relativement riches en termes de nombre de restes, mais aussi d'espèces (dominées notamment par les rongeurs). Ces deux premières observations (localisation et abondance) suggèrent un apport allochtone des animaux. En effet, les micromammifères, hormis certains chiroptères, ne sont généralement pas cavernicoles et une importante accumulation de restes osseux dans ce contexte ne correspond alors pas à une mort sur place (comme cela peut arriver lors de l'hibernation de certaines chauves-souris en grotte). De plus, la configuration des sites ne correspond pas à un piège naturel de type aven, mais à des lieux d'occupation ponctuels par les hommes préhistoriques.

Différentes analyses ont été appliquées sur les assemblages osseux de micromammifères des sols G et P de la Caune de l'Arago, des UA 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XIV et XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et de la Sala de los Huesos, représentant au total près de 23 500 restes. Pour cette étude, la composition taxonomique, la représentation squelettique, la fragmentation et les altérations de surface ont été prises en compte. En comparant ce matériel avec les données connues pour les coprocoenoses de prédateurs actuels, les analyses taphonomiques menées ont permis de mettre en évidence des accumulations liées à différents rapaces nocturnes : *Asio otus* (hibou moyen-duc), *Asio flammeus* (hibou des marais), *Strix aluco* (chouette hulotte) et *Bubo bubo* (hibou grand-duc).



Pour les niveaux de la Caune de l'Arago, trois prédateurs ont été identifiés, avec une implication majeure de *B. bubo* et l'intervention ponctuelle de *A. otus*.

Dans les autres gisements, *B. bubo* n'est identifié que sur les unités archéostratigraphiques UA 26 et 27, pour une partie du matériel. D'autres rapaces nocturnes ont été identifiés sur ce site : *Asio otus* et *A. flammeus*. On retrouve *A. otus* comme accumulateur des assemblages de micromammifères des niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy, alors que dans la couche XIV, une coprocoenose liée à ce même prédateur ou à *Strix aluco* est identifiée. Ces deux mêmes rapaces semblent être à l'origine conjointement de l'accumulation osseuse de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso.

Si *B. bubo* et *Strix aluco* sont des prédateurs opportunistes, dont le régime alimentaire varie selon la région, la saison, la disponibilité des proies, le hibou moyen-duc (*A. otus*) et le hibou des marais (*A. flammeus*) consomment essentiellement des campagnols, ce qui peut induire un biais de représentativité. Il a été vu que dans les assemblages imputables à ces deux prédateurs, UA 26 de la grotte du Lazaret et couche XIV de la Baume Moula-Guercy, des espèces rares ou peu chassées (muscardin, siciste) étaient néanmoins représentées, ce qui suggère un échantillonnage plus vaste que ce qui pourrait être attendu dans les coprocoenoses de ce type de rapaces. Il n'y a donc pas de véritable biais de prédation sur ces assemblages.

Les prédateurs responsables des accumulations de petits mammifères de la Caune de l'Arago, de la grotte du Lazaret, de la Baume Moula-Guercy et de la grotte du Lazaret permettent globalement une bonne représentation de la biocoenose. Néanmoins, on peut souligner que les accumulations de micromammifères fossiles ne sont pas systématiquement liées à ce type de prédateurs, et il est parfois délicat d'en inférer l'origine (Desclaux *et al.*, 2011). On remarque que *Tyto alba*, trop souvent désignée comme prédateur en l'absence d'analyses taphonomiques, n'a pas été identifiée pour les assemblages des sites étudiés dans ce travail.

Il a été vu, d'après l'étude des différents assemblages, qu'ils étaient homogènes et qu'il n'y pas eu de perturbations majeurs des sols, ni de lessivage. La conservation générale est bonne et fournit donc un matériel de base fiable et de qualité pour mener à bien des études paléoécologiques sur les différents sites considérés dans ce travail.

Même si la représentativité des assemblages est bonne, il faut toujours tenir compte, des biais imputables aux méthodes utilisées (tamisage, tri), malgré le contrôle effectué à chaque étape de récupération du matériel.

La présente étude a porté sur deux unités archéostratigraphiques de la grotte du Lazaret, une couche de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso, et sur une partie du matériel de la

Baume Moula-Guercy et de la Caune de l'Arago. Il serait intéressant d'élargir les analyses taphonomiques à l'ensemble des niveaux, mais aussi aux autres groupes de petits vertébrés, afin d'approfondir la connaissance des processus d'accumulations sur ces sites, et compléter encore le registre des référentiels fossiles.

### 3) PALEOENVIRONNEMENTS ET PALEOCLIMATS AU PLEISTOCENE MOYEN

Les analyses paléoécologiques menées sur les assemblages de micromammifères des différents gisements étudiés a permis de reconstituer les conditions environnementales et climatiques enregistrées dans chacun d'entre eux, mais également de mettre en évidence leurs particularités inhérentes. L'influence des changements climatiques, à différentes périodes et dans différentes zones de l'Europe méridionale, se traduit par des réponses globales et locales des communautés fauniques. Les spécificités structurales et climatique de cette région au cours du Quaternaire ont été soulignées (p. ex. Agustí & Moyá-Solá, 1992 ; Turner, 1995 ; Bonifay & Brugal, 1996 ; Cuenca-Bescós *et al.*, 2005 b ; Sommer & Nadachowski, 2006 ; Álvarez-Lao & Garcia-García, 2006). Il en ressort que l'Europe méridionale (péninsules ibériques et italiennes, sud de la France) a connu des conditions plus tempérées que les zones périglaciaires septentrionales lors des différentes phases de glaciation.

#### 3.1 Paléoenvironnements et paléoclimats de la Caune de l'Arago, de la grotte du Lazaret, de la Baume Moula-Guercy et de la grotte de Maltravieso

Plusieurs méthodes de reconstitutions paléoclimatique et environnementales ont été appliquées sur les différents gisements : analyse des proportions relatives d'espèces, analyse de la diversité d'habitat, méthodes des températures, indices de diversité (Shannon, Simpson), cénogrammes et analyses factorielles. Leur application conjointe permet d'obtenir une bonne image du signal paléoenvironnemental, grâce à la complémentarité des approches. La prise en compte de la diversité des milieux de vie de chaque espèce, indépendamment de leurs proportions relatives, apporte des informations qui n'apparaissent pas dans les climatogrammes (qui impliquent le risque de surreprésentation d'un milieu pour les espèces

abondantes). De la même façon, considérer l'ensemble de la communauté de mammifères pour en étudier la structure, donnera une vision moins précise, mais aussi en décalage par rapport aux variations climatiques, qu'à l'échelle de l'espèce (Montuire, 1997), mais apportera des tendances générales sur l'environnement et le type de climat. Les analyses statistiques permettent de faire ressortir des caractères liés à la composition et à la diversité des assemblages, que l'estimation des paléotempératures d'après l'abondance d'arvicolinés, par exemple, ne permet pas d'apprécier. L'analyse de la diversité à l'aide d'indices comme ceux de Shannon et Simpson permet d'estimer l'équilibre des communautés de micromammifères et la stabilité du milieu, ce que d'autres méthodes ne peuvent pas décrire. Ces quelques exemples montrent l'intérêt de multiplier les filtres d'analyses paléoécologiques, à plus forte raison sur des assemblages fossiles. L'application de ces différentes méthodes a permis d'obtenir les résultats suivants pour les niveaux étudiés :

- Le complexe moyen de la Caune de l'Arago se divise en trois ensembles, I, II et III attribués respectivement aux MIS 14, 13 et 12. La séquence comprend donc deux phases glaciaires et une interglaciaire. L'étude de l'ensemble I (MIS 14) montre des associations de micromammifères inféodés à des climats froids et arides (*Microtus (S.) gregalis*, *Allocricetus bursae*, *Spermophilus major*, *Microtus oeconomus*), dans un environnement de type steppique. L'ensemble II (MIS 13) présente une abondance de taxons reflétant des conditions tempérées et un couvert forestier important (*Eliomys quercinus*, *Glis glis*, *Apodemus sylvaticus*). Dans l'ensemble III (MIS 12), le sol G témoigne d'un changement climatique important, marqué par la progression de taxons à affinités steppiques et de milieux froids (notamment *D. torquatus*), mais également de la persistance d'espèces tempérées rencontrées dans l'ensemble sous-jacent. Les sols F et E montrent un refroidissement notable ainsi que la progression des milieux ouverts, avec toutefois un degré d'aridité moins prononcé que dans l'ensemble I, jusqu'au sol D dans lequel les taxons forestiers et thermophiles réapparaissent. Ces tendances générales marquent donc bien la succession des phases climatiques glaciaires et interglaciaires. On note néanmoins, sur toute la séquence, la présence constante de taxons à affinités climato-écologiques distinctes et provenant d'origines diverses : *Spermophilus major*, *Arvicola mosbachensis*, *Microtus agrestis*, *M. (S.) gregalis*, *M. (I.) brecciensis*, *M. (T.) vaufreyi*, *P. lenki*, *A. bursae*, *A. sylvaticus*. La coexistence et la rémanence de ces espèces, tant en période glaciaire, qu'interglaciaire, souligne les spécificités de la région de la Caune de l'Arago, ayant favorisé localement ces associations.

- Les micromammifères des unités archéostratigraphiques UA 26 et UA 27 de la grotte du Lazaret, attribuées au MIS 6, témoignent d'un paysage en mosaïque, composé d'espaces ouverts plus ou moins humides (plaines sèches et prairies) et de massifs arborés, jouxtant les falaises côtières. L'incidence climatique méditerranéenne est marquée par la présence de taxons thermophiles, mais elle est toutefois minorée par la présence d'espèces à affinités steppiques, montagnardes ou disparues de la région. Ces associations de faunes impliquent l'existence de conditions particulières permettant le maintien de différentes niches écologiques à la fin du Pléistocène moyen (MIS 6) dans la région, et la persistance de taxons tempérés lors d'une phase glaciaire.

- Les assemblages de micromammifères des niveaux XVI/XVII présentent une diversité spécifique importante, regroupant espèces de zones froides humides et steppiques, mais aussi de milieu forestier tempéré et méditerranéen. L'environnement du gisement semble être composé de steppes arides, de zones forestières, de ripisylve et peut-être de marécages, mais aussi de zones protégées des conditions rigoureuses du climat. Ces associations témoignent probablement d'une faune de transition de la fin du Pléistocène moyen et annonçant le changement climatique du début du Pléistocène supérieur, mais elles sont également la conséquence de la localisation du site. La vallée du Rhône semble avoir été un important couloir de migration lors des glaciations, favorisant le mélange de taxons d'origines variées.

- Les associations d'espèces de micromammifères de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso, attribuées au Pléistocène moyen final, sont représentatives du milieu méditerranéen, et témoignent également de la proximité de zones boisées. La présence d'*A. bursae*, taxon de steppe continentale, suggère que les conditions climatiques devaient être plus fraîches et plus arides qu'actuellement. Toutefois, l'importante représentation des taxons méditerranéens et thermophiles semble indiquer que l'influence de ce climat méridional était plus prononcée dans la région de Cáceres au cours du Pléistocène moyen, qui connaît aujourd'hui une influence méditerranéenne-continentale. Les associations de micromammifères de la Sala de los Huesos pourraient également préfigurer la transition climatique entre Pléistocène moyen et Pléistocène supérieur (MIS 6/ MIS 5).

Les ensembles I et III de la Caune de l'Arago, les unités archéostratigraphiques UA 26 et 27 de la grotte du Lazaret, les niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et la Sala de los Huesos de Maltravieso sont situés au sein de périodes glaciaires, correspondant

respectivement aux stades isotopiques 14, 12 et 6. Les assemblages de micromammifères de chaque site, par la présence de taxons de milieux froids et/ou steppiques, témoignent de l'impact climatique des glaciations. Les températures sont froides ou fraîches, et les environnements globalement dominés par des espaces découverts.

Dans le cas de l'ensemble II de la Caune de l'Arago, des conditions interglaciaires sont identifiées, caractérisées par une diversité spécifique importante, une bonne représentation des espèces tempérées et thermophiles et du couvert forestier. L'amélioration climatique du stade isotopique 13 est bien marquée, et se différencie nettement des ensembles I et III.

Des tendances globales se dégagent de l'étude de chaque séquence. L'évolution des conditions climatiques et environnementales au cours des stades isotopiques 14, 13, 12 et 6, peuvent se résumer de la façon suivante (Tableau 58) :

Stade isotopique	Site	Climat	Environnement
6	Maltravieso Sala de los Huesos	Tempéré/ méditerranéen	Ouvert avec présence de forêt
	Moula-Guercy XVI/XVII	Froid aride	Ouvert avec présence de forêt
	Lazaret UA 26, UA 27	Tempéré frais	Mosaïque Plaine et forêt
12	Arago III D, E, F, G	Froid aride	Ouvert steppique présence de forêt
13	Arago II H, I, J	Tempéré humide	Fermé Forestier
14	Arago I K, L, M, N, O, P	Froid très aride	Ouvert steppique

Tableau 58 : Données climatiques et environnementales générales des ensembles I, II et III de la Caune de l'Arago, des UA 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso, d'après les micromammifères.

- MIS 14 : Un climat froid et très aride est marqué dans l'ensemble I de la Caune de l'Arago, engendrant un environnement de type steppique.
- MIS 13 : L'ensemble II est tempéré humide avec un couvert forestier important.
- MIS 12 : L'ensemble III est caractérisé par des conditions moins rigoureuses que dans l'ensemble I, avec la présence de steppes mais aussi de forêts.
- MIS 6 : Les trois sites étudiés présentent des réponses climatiques et environnementales différentes. Les unités archéostratigraphiques 26 et 27 témoignent d'un paysage en mosaïque sous un climat frais tempéré. Les niveaux XVI/XVII montrent un climat froid sous lequel les milieux découverts arides et zones de forêts se développent. Le remplissage de la Sala de los Huesos est caractérisé par un climat tempéré à cachet méditerranéen, un environnement ouvert sec, et la présence de zones boisées.

La comparaison des assemblages de micromammifères de trois gisements contemporains de la fin du Pléistocène moyen, permet d'observer des réponses localisées aux conditions climatiques induites par la glaciation du MIS 6. Ces sites présentent des situations particulières : zone côtière située entre mer et montagne au Lazaret, vallée du Rhône pour Moula-Guercy, et plateau de la Meseta sud dans la péninsule ibérique à Maltravieso. Ces différentes configurations induisent des caractéristiques climato-écologiques singulières. Dans le cas de la grotte du Lazaret, l'environnement constitué de falaises, de plaines, de forêts et d'une ripisylve, mis en place sous un climat méditerranéen, bénéficie à la fois de l'influence maritime et des montagnes alpines, favorisant l'existence de conditions tempérées permanentes. Ces spécificités locales et régionales ont favorisé le développement et le maintien d'une importante biodiversité autour de la grotte du Lazaret. La présence de taxons allochtones, non inféodés au biome méditerranéen témoigne de leur extension dans la région à la faveur de conditions climatiques plus fraîches. Leur association à des espèces locales et thermophiles montre également que le climat reste suffisamment stable pour permettre le maintien de ces communautés.

La vallée du Rhône, dans laquelle se situe la Baume Moula-Guercy, est une zone de passage, favorisant les migrations et les expansions d'espèces lors des glaciations, ce qui implique alors des assemblages fauniques mixtes.

A Maltravieso, la persistance de conditions tempérées et méditerranéennes s'explique par localisation du gisement dans le sud-ouest de la péninsule ibérique. Au cours du Pléistocène moyen et des différentes phases de glaciation, l'ensemble du territoire n'est plus atteint par les migrations d'espèces septentrionales, tout au moins jusqu'à la dernière glaciation du MIS 4 (López-Martínez, 1980 ; Cuenca-Bescós *et al.*, 1999 ; Álvarez-Lao & García-García, 2006 ; López-García *et al.*, 2010 ; Hanquet & Desclaux, 2011).

La Caune de l'Arago présente également ses propres particularités. Bien que les phases glaciaires et interglaciaires soient bien identifiées dans la séquence, il demeure que les associations de micromammifères du complexe moyen se composent, sur l'ensemble de la séquence, de faunes mixtes, à affinités climato-écologiques distinctes et n'ayant pas d'équivalents actuels. Elles sont le reflet d'un paysage en mosaïque composé d'espaces ouverts entrecoupés d'aires boisées plus ou moins importantes, sous un climat froid et sec dans l'ensemble I, tempéré et humide dans l'ensemble II, froid et peu aride dans l'ensemble III. La persistance et la coexistence de différents biotopes aux alentours du gisement s'expliquent grâce aux spécificités topographiques de la région. Fonds de vallées, plateaux d'altitude, plaines, zones montagneuses et proximité des Pyrénées sont autant de gradients altitudinaux et topographiques qui ont dû permettre, localement, le maintien de diverses niches écologiques.

Ces quatre gisements du Pléistocène moyen d'Europe méridionale présentent donc chacun des communautés de micromammifères réagissant aux conditions paléoclimatiques de façon globale durant les différentes phases de glaciations et d'interglaciaires, mais également en apportant des réponses induites par la configuration de chaque gisement : localisation, topographie, proximité de la Méditerranée et/ou de massifs montagneux (Pyrénées, Alpes, Vercors, Système central). D'après l'étude de ces gisements, il ressort que lors de différents épisodes glaciaires du Pléistocène moyen (MIS 14, 12, 6), l'Europe méridionale conserve des caractères plus tempérés que dans les zones septentrionales, et une influence méditerranéenne importante.

### 3.2 Comparaison avec d'autres gisements du Pléistocène moyen d'Europe méridionale

Dans le but de resituer les gisements étudiés dans le cadre de la dynamique climatique du Pléistocène moyen en Europe méridionale, plusieurs gisements de comparaison sont utilisés. Il s'agit des sites de Terra Amata, Orgnac 3, de la Baume-Bonne et de la grotte des Cèdres, localisés dans le sud-est de la France, et des niveaux TD 10 et TD 11 de Gran Dolina d'Atapuerca, dans le nord-est de l'Espagne.

Les données issues des assemblages de micromammifères de ces différents gisements sont présentées :

A Terra Amata, gisement de plein-air situé à Nice dans les Alpes-Maritimes, sur le littoral méditerranéen, les micromammifères sont représentés uniquement par des rongeurs, peu nombreux (Bailon *et al.*, 2011). Localisés dans les deux ensembles stratigraphiques C1 a et C1 b attribués au MIS 11, ils donnent les informations suivantes : un climat tempéré à forte influence méditerranéenne ; un milieu ouvert mais également boisé.

Le site d'Orgnac 3, situé en Ardèche, est localisé sur un plateau à proximité de la vallée du Rhône et au sud des gorges de l'Ardèche. L'étude des micromammifères a permis de mettre en évidence trois phases climatiques, d'après l'utilisation de différentes méthodes (climatogrammes, analyses factorielles, cénogrammes, méthodes des températures) (El Hazzazi, 1998 ; Paunescu, 2001) :

- Phase I (couches géologiques n, o, p, q, k, l, m, et archéologique 8) : Climat très froid (présence de *S. cf. betulina* et *D. torquatus*), avec prairies humides et zones boisées. Ces niveaux seraient antérieurs au MIS 9 ;
- Phase II (couches archéologiques 7, 6) : Climat tempéré humide, caractérisé par un couvert forestier important (abondance de *A. sylvaticus*). Ces couches correspondraient au MIS 9 ;
- Phase III (5a, 5b, 4a, 4b, 3, 2) : Climat très froid, espaces découverts steppiques, caractérisés par la présence de *Sicista betulina* et *A. bursae*. Cette phase serait contemporaine du début du MIS 8.



La grotte de la Baume-Bonne est située dans les gorges du Verdon (Alpes-de-Haute-Provence), à une altitude de 410m. Elle est distante de 66km de la mer Méditerranée au sud, et d'une quinzaine de km des Alpes à l'est, bénéficiant d'un climat méditerranéen, soumis à l'influence du massif alpin (Gagnepain & Gaillard, 2005). Les faunes de micromammifères du Pléistocène moyen sont issues des ensembles II-III et IV, respectivement attribués aux MIS 8 et 6. Les résultats paléocéologiques obtenus d'après l'utilisation de climatogrammes, de la méthode de calibration climatique par l'abondance d'arvicolinés, de cénogrammes et d'analyses multivariées, sont les suivants (Paunescu, 2001) :

- Ensemble II-III : Climat tempéré et paysage découvert steppique. Les espèces méditerranéennes (*M. (T.) duodecimcostatus*) sont abondantes, mais les taxons steppiques de milieux froids (*M. (S.) gregalis*, *A. bursae*, *Cricetulus migratorius*) sont néanmoins présents.
- Ensemble IV : Climat tempéré plus chaud, sous lequel se développe un paysage mixte, composé d'espaces ouverts et de forêts. Les espèces méditerranéennes dominent l'assemblage et les taxons forestiers (*E. quercinus*, *A. sylvaticus*) sont bien représentés.

La grotte des Cèdres est localisée dans la partie occidentale de la chaîne de la Sainte-Baume (Defleur *et al.*, 1990). Les micromammifères sont peu abondants et proviennent des couches II et III, attribuées, d'après les données paléontologiques, au Pléistocène moyen, postérieurs aux niveaux 4b-7 d'Orgnac 3 (MIS 8/9) et antérieurs aux niveaux de la grotte du Lazaret (MIS 6). Les données paléoenvironnementales et climatiques obtenues sur les micromammifères de la grotte des Cèdres sont les suivantes (Radulescu, 1995) :

- Couche III : Climat tempéré à cachet méditerranéen, milieux semi-ouverts, mais aussi zones boisées et prairies humides, avec la bonne représentation de *M. (I.) brecciensis*, *M. (T.) duodecimcostatus*, *E. quercinus* et *A. sylvaticus*.
- Couche II : Climat tempéré plus continental, milieux semi-ouverts, marqués notamment par la présence de la marmotte *M. marmota mesostyla*.

Les niveaux Td10 et Td11 de Gran Dolina ont également été pris en compte pour cette comparaison. Ce gisement appartient à l'ensemble karstique d'Atapuerca, localisé dans le nord-est de la péninsule ibérique. Le site de Gran Dolina contient une longue séquence stratigraphique dont les niveaux inférieurs (TD 3 à 8a) se rapportent à la fin du Pléistocène inférieur (Pares & Perez-Gonzalez, 1999 ; Falguères *et al.*, 1999), et les niveaux supérieurs au Pléistocène moyen. Les niveaux Td10 et 11 sont datés entre 400 et 300 ka environ (Falguères *et al.*, 1999), et ont été corrélés aux stades isotopiques 11 ou 9 (López-Antoñanzas & Cuenca-Bescós, 2002). Les méthodes utilisées pour l'étude paléoécologique des micromammifères des couches Td 10 et 11 sont basées sur les proportions de soricinae et de cricetinae (ratio humidité/aridité), sur l'abondance des espèces d'arvicolinae, et sur les analyses de diversité. Ces assemblages sont caractéristiques d'une phase interglaciaire, montrant un climat tempéré et humide (*M. (I.) brecciensis*, *A. gr. apodemus/flavicollis*, *M. (T.) atapuerquensis*, *M. agrestis*). L'environnement se compose de prairies et de zones boisées, mais des espaces découverts plus secs sont également présents (*A. bursae*, *P. lenki*).

Les résultats issus des assemblages de micromammifères de ces différents sites indiquent les mêmes types de réactions face aux conditions climatiques : marquées par une influence globale du climat (refroidissement ou radoucissement), les conditions locales (influences méditerranéennes, montagnardes ou continentales) sont néanmoins prononcées (Tableau 59).

Stade isotopique	Site	Climat	Environnement
6	<b>Maltravieso</b> Sala de los Huesos	Tempéré/ méditerranéen	Ouvert avec présence de forêt
	<b>Moula-Guercy</b> XVI/XVII	Froid aride	Ouvert avec présence de forêt
	<b>Lazaret</b> UA 26, UA 27	Tempéré frais	Mosaïque Plaine et forêt
	<b>Baume-Bonne</b> II-III	Tempéré	Ouvert steppique
?	<b>Cèdres II</b>	Tempéré méditerranéen	Semi-ouvert Prairies humides
	III	Tempéré	Semi-ouvert
8	<b>Baume-Bonne IV</b>	Tempéré humide	Mixte Prairies et forêts
	<b>Orgnac 3</b> 5a, 5b, 4a, 4b, 3, 2	Froid aride	Ouvert steppique
9	<b>Orgnac 3</b> 7, 6	Tempéré humide	Fermé Forestier
11 ou 9	<b>Gran dolina</b> Td 10, Td 11	Tempéré humide	Prairies et forêts
11	<b>Terra Amata</b> C1 a, C1 b	Tempéré méditerranéen	Ouvert Boisé
12	<b>Arago III</b> D, E, F, G	Froid aride	Ouvert steppique présence de forêt
13	<b>Arago II</b> H, I, J	Tempéré humide	Fermé Forestier
14	<b>Arago I</b> K, L, M, N, O, P	Froid très aride	Ouvert steppique

Tableau 59 : Paléoclimat et paléoenvironnement au Pléistocène moyen d'après les faunes de micromammifères de plusieurs gisements d'Europe méridionale (Caune de l'Arago, Terra Amata, Gran Dolina, Orgnac 3, Baume-Bonne, grotte des Cèdres, grotte du Lazaret, Baume Moula-Guercy et grotte de Maltravieso).

Les niveaux II-III et IV de la Baume-Bonne, attribués aux glaciations des MIS 6 et 8, présentent, comme à la grotte du Lazaret, un climat tempéré, sous influence méditerranéenne et montagnarde. On note toutefois que l'aridité est plus marquée dans les niveaux II-III. La grotte des Cèdres présente des caractères plutôt représentatifs d'une période glaciaire en

contexte méditerranéen. Les assemblages fauniques présentent des similitudes avec ce que l'on observe dans les deux niveaux de la Baume-Bonne, et plus particulièrement avec le niveau IV. Les niveaux d'Ornac, attribués aux MIS 8 et 9, semblent être plus soumis à l'influence continentale.

Les niveaux Td 10 et 11 de Gran Dolina, attribués aux stades isotopiques 11 ou 9, sont caractéristiques d'une période interglaciaire. Les micromammifères du site de Terra Amata, bien que peu nombreux, présentent également des conditions tempérées et méditerranéennes mises en place lors du MIS 11.

D'après ces différentes données, confrontées aux résultats des analyses paléoécologiques obtenus sur la séquence du complexe moyen de la Caune de l'Arago, de la grotte du Lazaret, des niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et de la Sala de los Huesos de Maltravieso, un schéma de l'évolution climatique et environnementale peut être dressé pour le Pléistocène moyen, entre les stades isotopiques 14 et 6 (Tableau 59).

- Lors de la glaciation du MIS 14, les conditions climatiques sont très rigoureuses, marquées par des températures basses et une aridité bien marquée. L'environnement est largement découvert, typiquement steppique.
- Le MIS 13 désigne une phase interglaciaire. Celle-ci est bien enregistrée à la Caune de l'Arago avec la présence de taxons thermophiles et tempérés. Le milieu forestier est bien développé.
- Le MIS 12 témoigne d'une période glaciaire. L'ensemble III de la Caune de l'Arago enregistre des conditions rigoureuses, néanmoins moins marquées qu'au cours du MIS 14. Ceci ne correspond pas au schéma global des glaciations mis en évidence par les carottages marins (Lisiecki & Raymo, 2005), et suggère que l'amplitude du refroidissement a été moins prononcée dans la région de Tautavel.
- Le stade isotopique 11 est enregistré à Terra Amata et peut-être dans les niveaux Td 10 et 11. Le climat tempéré domine largement. Le cachet méditerranéen est plus prononcé à Terra Amata, mais les milieux découverts et les zones forestières sont bien marqués sur les deux gisements.
- L'interglaciaire du MIS 9 témoigne des mêmes conditions que lors du stade 11.
- La phase glaciaire du MIS 8 est bien caractérisée, dans les niveaux supérieurs d'Ornac 3, par un froid aride et un environnement steppique. Le niveau IV de la Baume-

Bonne montre des conditions beaucoup plus tempérées et un paysage en mosaïque composé de prairies et de forêts. Cela suggère que le refroidissement de ce stage glaciaire a été moins prononcé dans les gorges du Verdon, tempéré par une importante influence méditerranéenne.

- Le stade isotopique 7 pourrait être illustré par le remplissage de la grotte des Cèdres, témoignant d'un climat tempéré méditerranéen.
- Enfin, le MIS 6, représenté par quatre séquences, apparaît contrasté et variant selon les régions. Des conditions glaciaires sont bien marquées dans les niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy, avec la présence d'espèces arctiques et steppiques. A la grotte de Maltravieso, du Lazaret et à la Baume-Bonne, les conditions climatiques enregistrées sont nettement plus tempérées, mais toutefois plus fraîches qu'aujourd'hui pour le Lazaret, et plus méditerranéenne dans le cas de la grotte de Maltravieso. Bien que différentes, ces quatre séquences préfigurent le changement climatique intervenant à la transition du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur, en présentant chacune des faunes mixtes, composées de taxons thermophiles et tempérés et des espèces allochtones de milieux froids ou steppiques.

On remarque que les données climatiques obtenues pour la péninsule italienne au Pléistocène moyen, montrent des tendances similaires, avec un froid aride marqué lors des phases glaciaires, et des conditions tempérées, voire chaudes, et humides lors des interglaciaires (Montuire & Marcolini, 2002 ; Arobba *et al.*, 2004 ; Masini & Sala, 2007).

Une analyse en composante binaire (ACB) a été menée dans le but de caractériser différents niveaux par rapport à la dynamique climatique du Pléistocène moyen final et du début du Pléistocène supérieur. Cette analyse se base sur l'ensemble de la séquence de la grotte du **Lazaret** (ensembles A à E, et UA 24, 25, 26 et 27), de la **Sala de los Huesos** de la grotte de Maltravieso, des **niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy**, et de la **grotte des Cèdres**. Les niveaux attribués au Pléistocène supérieur (XIV à IV) et les niveaux inférieurs (correspondant au Pléistocène moyen final, niveaux XIX à XV) de la Baume Moula-Guercy (Desclaux & Defleur, 1997) ont été ajoutés, dans le but de faire ressortir des traits propres aux assemblages de micromammifères du Pléistocène moyen final (Figure 72). Les axes 1 à 4 représentent 57,93% de l'information (l'axe 1 représente seulement 24,71%,). Sur le plan factoriel obtenu (axes 1 et 2), les différents points se répartissent de part et d'autre des deux axes en formant un nuage en parabole, donnant un effet « Guttman ». Ceci implique qu'il y a redondance entre les deux axes, qui ne représentent en fait qu'une seule dimension.



L'axe 1 oppose clairement tous les niveaux de la Baume Moula-Guercy, dans la partie positive, aux autres gisements (Lazaret, Maltravieso et grotte des Cèdres), dans la partie négative. Il semble qu'un gradient de diversité soit indiqué. Les assemblages présentant principalement des taxons récurrents sur l'ensemble des gisements considérés (*A. sylvaticus*, *E. quercinus*, *M. agrestis/arvalis*, *M. (I.) brecciensis*) sont distincts des associations fauniques de la Baume Moula-Guercy. Ces dernières sont composées d'espèces d'origine sibérienne et d'Asie centrale (*D. torquatus*, *S. betulina*, *C. migratorius*, *M. oeconomus*, *M. gregalis*), mais également d'espèces tempérées caractérisant les niveaux attribués au Pléistocène supérieur. Cette analyse met en évidence les assemblages typiques du Pléistocène moyen méditerranéen, représentés par les grottes du Lazaret, de Maltravieso et des Cèdres, face à des associations composites, très diversifiées, mises en place sous l'influence des phénomènes d'expansions d'espèces favorisées par le couloir rhodanien, qui n'atteignent pas les zones plus méridionales, représentées à la Baume Moula-Guercy. La répartition des points sur le plan factoriel est donc interprétable en termes biogéographiques plutôt qu'en termes de paléoclimats.

Il apparaît donc, d'après l'étude de différents assemblages de micromammifères, que l'évolution des climats et des environnements en Europe méridionale occidentale, au cours du Pléistocène moyen, est marquée par une alternance de conditions climatiques froides et arides et de milieux ouverts de type steppiques, et de périodes tempérées et humides, présentant des milieux plus fermés. Néanmoins, des réactions locales aux changements climatiques, dues aux particularités géographiques et topographiques de chaque site, nuancent ce schéma général. Même lors de phases glaciaires bien marquées, les associations fauniques conservent un cachet tempéré, et inversement lors des phases interglaciaires. Chaque région a donc réagi de façon particulière aux alternances climatiques. Ces variations, conséquentes à la cyclicité des phases glaciaires et interglaciaires d'une durée de 100ka, ont affecté de façon importante la répartition des espèces de micromammifères.

#### 4) IMPLICATIONS BIOGEOGRAPHIQUES DES COMMUNAUTES DE MICROMAMMIFERES EN EUROPE MERIDIONALE AU PLEISTOCENE MOYEN

Les spécificités des communautés de micromammifères relevées sur chacun des gisements étudiés permettent d'émettre des hypothèses quant à leurs implications biogéographiques.

L'établissement de grands cycles climatiques depuis 2,6 Ma, alternant phases glaciaires et interglaciaires, et apparaissant à une fréquence de 100 ka au Pléistocène moyen (Maslin & Ridgeway, 2005), a eu un impact majeur sur la répartition des faunes et leur évolution jusqu'à aujourd'hui. Il est admis que les changements climatiques et environnementaux au cours du Quaternaire ont eu une influence importante et conséquente sur la distribution géographique et la diversité génétique des espèces (Hewitt, 1996 ; 2000 ; Bennet & Provan, 2008). Actuellement en Europe, quatre zones biogéographiques principales peuvent être distinguées (Zone boréale, méditerranéenne, atlantique et continentale). J. Chaline (1981) a démontré que les variations climatiques observées au cours du Pléistocène régissaient les variations d'extension de ces zones. Les phénomènes d'expansion, mais aussi de contraction d'espèces, sont des facteurs majeurs expliquant les changements opérés dans les communautés de micromammifères au Pléistocène, et dont témoigne leur répartition actuelle. En effet, durant les périodes glaciaires, l'aire de répartition des espèces les plus tempérées est considérablement réduite, tandis qu'au contraire, l'établissement d'un climat froid va favoriser pour les taxons inféodés à ces conditions, l'expansion de leur aire de distribution (Hewitt, 2000).

Différentes phases de dispersion d'espèces venues d'Europe du Nord, de l'Est et d'Asie centrale sont connues en Europe occidentale au cours du Pléistocène moyen (Marquet, 1989 ; Randi, 2007). Il apparaît que la Caune de l'Arago, lors des MIS 14 et 12, s'inscrit parmi les premiers gisements d'Europe méridionale à avoir enregistré cette expansion de faunes, en relation avec un changement climatique majeur (Hanquet & Desclaux, 2011). Deux phases de migration de *D. torquatus* et de *M. oeconomicus* semblent avoir eu lieu aux cours du MIS 14, puis du MIS 12. La chaîne des Pyrénées a constitué une barrière écologique pour la dispersion de ces taxons dans la péninsule ibérique, jusqu'à la transition entre Pléistocène moyen et supérieur (Álvarez-Lao & García- García, 2006 ; O'Regan, 2008). La dispersion de ces espèces s'effectue selon un axe est-ouest, et n'atteignent pas non plus le sud de l'Italie,



probablement limitée par les Apennins. A la fin du MIS 6, les niveaux inférieurs de la Baume-Moula (XIX à XVI) enregistrent également des migrations de faunes allochtones : *Spermophilus superciliosus*, *Dicrostonyx torquatus*, *S. betulina*, *M. (S.) gregalis*, *C. migratorius*. Cette phase de migration de *D. torquatus* est également identifiée sur d'autres gisements de la même période, à l'ouest de la France, comme l'abri Suard, Moulin du Milieu en Charente, et Montgaudier dans le Lot-et-Garonne (Marquet, 1989). La présence de ces espèces à la Baume Moula-Guercy est due à la vallée du Rhône qui apparaît comme étant l'un des principaux couloirs de migration en Europe occidentale au cours du Pléistocène. Il est néanmoins intéressant de remarquer qu'elles n'apparaissent pas dans des zones plus méridionales, notamment au Lazaret, mais qu'on rencontre certaines de ces espèces migrantes, comme *M. (S.) gregalis* et *C. migratorius* dans les niveaux de la Baume-Bonne, également attribués au MIS 6. Les Alpes méridionales ont limité l'expansion de ces faunes qui n'atteignent pas le site du Lazaret. A Maltravieso, aucun phénomène de dispersion n'est observé.

Il est généralement admis que les espèces réagissent de façon indépendante aux changements climatiques, contrairement à l'ensemble des communautés de faunes (Stewart, 2008 ; *et al.* 2010). Les changements opérés au sein de ces dernières sont progressives et induites par différents processus agissant au niveau de la distribution des populations d'espèces (expansion, contraction, extinction) lors des alternances de phases glaciaires et interglaciaires. L'indépendance des réponses de chaque taxon aboutit notamment à la formation de communautés « non-analogues », composées d'associations d'espèces qui ont aujourd'hui une distribution allopatrique (Graham, 1985). C'est le cas des communautés de micromammifères observées sur toute la séquence du complexe moyen de la Caune de l'Arago, mais aussi à la grotte du Lazaret, à la Baume Moula-Guercy et dans la grotte de Maltravieso. On rencontre par exemple, sur le sol G de la Caune de l'Arago, une diversité importante de taxons au sein de laquelle sont représentés *M. (S.) gregalis*, *Spermophilus major*, *D. torquatus* et *M. oeconomus* (milieux froids et steppiques), originaires d'Europe centrale, de Sibérie et d'Europe de l'est, et *E. quercinus*, *M. (I.) brecciensis*, *A. sylvaticus* ou encore *Rhinolophus hipposideros*, espèces de milieux tempérés et/ou thermophiles. Des associations similaires sont remarquables à la grotte du Lazaret : la présence de *Sorex araneus/coronatus*, *C. cricetus* et *M. marmota* (UA25 et niveaux supérieurs notamment), espèces disparues du biome méditerranéen, associés aux taxons plus typiques tels que *A. sylvaticus*, *G. glis*, *M. (I.) brecciensis* ou *M. agrestis*.

Il est clairement établi que l'Europe méridionale a joué le rôle de zone refuge en période glaciaire pour les espèces tempérées (Hewitt, 1996 ; Sommer & Nadachowski, 2006). La réduction de l'aire de distribution de certaines de ces espèces aurait abouti à une localisation dans les zones méridionales et plus particulièrement dans les péninsules méditerranéennes (Italie, Espagne, Balkans) et dans les montagnes (Alpes et Pyrénées) (Hewitt, 2004). Ces derniers types d'habitats, largement répandus en Europe méridionale, et la variété de la topographie, semblent avoir permis le développement d'habitats propices à la survie de ces espèces (Hewitt, 1996). Ainsi, une telle zone peut enregistrer une diversité importante dans la mesure où elle regroupe des espèces à affinités-climatiques diverses. Ces zones correspondent à des phases de contraction des communautés (Stewart, 2008). Plusieurs types de refuges ont été définis : les refuges d'espèces tempérées en zone méridionale pendant les phases glaciaires, mais également dans les régions du nord. Ces derniers sont appelés *northern cryptic refugia* et correspondraient à des zones protégées, moins soumises à la rigueur climatique (Stewart & Lister, 2001). Une troisième catégorie apparaît, le pendant du *northern cryptic refugia* en période interglaciaire, le *southern cryptic refugia* (Stewart *et al.*, 2010), c'est-à-dire des zones refuges méridionales pour les espèces septentrionales adaptées à un climat froid. Plusieurs cas sont connus dans les zones montagneuses méridionales qui ont joué le rôle de zone refuge interglaciaire, en altitude, pour diverses populations isolées au cours du Quaternaire. Dans les Pyrénées, ce phénomène a été identifié pour le dernier maximum glaciaire, sur les versants méridionaux (López-García *et al.*, 2010). La Caune de l'Arago semble présenter également ce type de refuge. En effet, dans l'ensemble II (MIS 13), caractérisant une période interglaciaire, les taxons tempérés et thermophiles sont les plus abondants, mais les espèces de milieux froids et steppiques comme *M. oeconomus* et *M. (S.) gregalis*, *Marmota* et *S. major* apparaissent également. Il est envisageable que ces taxons se soient réfugiés dans des zones d'altitude, peu éloignées du gisement, où les conditions étaient favorables à leur maintien. Le phénomène inverse est observé lors des périodes glaciaires (MIS 14 et 12), pendant lesquelles des taxons tempérés sont associés aux espèces adaptées à des conditions froides et arides. Ainsi, lors des périodes glaciaires, l'enneigement devait s'étendre jusqu'à basse altitude et les espèces les plus tempérées ont pu se réfugier dans des zones de fonds de vallées abritées, moins exposées aux conditions climatiques rigoureuses. La Caune de l'Arago, de par la diversité topographique de sa région, témoigne de la présence d'un refuge glaciaire typique, mais aussi d'un refuge méridional pour des taxons adaptés au froid lors d'une période interglaciaire (*southern cryptic refugia*) au cours du Pléistocène moyen. La grotte du Lazaret présente une situation classique de refuge glaciaire. A la Baume

Moula-Guercy, la configuration du gisement, placé au cœur d'un couloir de migration, et les conditions locales semblent avoir également permis la survie de taxons tempérés à la fin du Pléistocène moyen. La grotte de Maltravieso présente les conditions typiques du refuge glaciaire en zone méridionale.

Il apparaît donc que les alternances de cycles glaciaires et interglaciaires au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, ont eu un impact important au niveau de la distribution des espèces et de la structure des communautés de micromammifères. Les différentes phases de dispersions d'espèces, notamment celles inféodées aux milieux froids et arrivant en Europe occidentale au cours des périodes de glaciation, ont concouru à la mise en place de communautés non-analogues. Ces dernières sont caractéristiques d'une période et d'une zone géographique donnée. En effet, lors de la première partie du Pléistocène moyen, des faunes allochtones venant de Sibérie, d'Europe centrale, du Nord et de l'Est, sont identifiées dans les assemblages du sud-ouest de la France de la Caune de l'Arago. Une comparaison avec les péninsules ibériques et italiennes montrent que celles-ci enregistrent peu ou pas ces changements de communautés, notamment en raison des barrières écologiques que constituent les Apennins et les Pyrénées, et que les communautés de faunes de ces régions ont réagi différemment aux variations du climat (Hanquet & Desclaux, 2011). Les associations de micromammifères de la Caune de l'Arago sont donc particulières, et montrent que cette région a été, au cours du Pléistocène moyen, une zone de mélange, ou zone hybride (Hewitt, 2011), permettant une diversité spécifique et génétique importante. L'existence de ces communautés a favorisé les possibilités de recolonisation des territoires septentrionaux ou d'altitude lors des changements climatiques. Les phases de contraction d'espèces ont également permis la mise en place de refuges glaciaires, mais aussi interglaciaires (*Southern cryptic refugia*). Lors du Pléistocène moyen final, un renouvellement de faune important est enregistré à la Baume Moula-Guercy située dans la vallée du Rhône. Celle-ci, localisée entre les Alpes et les contreforts du massif central, constitue un couloir de migration majeur au cours des successions de cycles glaciaires et interglaciaires au Pléistocène moyen. Comme dans le cas de la Caune de l'Arago, une phase de dispersion d'espèces de milieux froids est clairement enregistrée, qui forment, associées aux espèces locales, des communautés non-analogues, très diversifiées, qui existent également lors de phases de radoucissement climatique (niveaux XV, XIV). Ce renouvellement n'est pas enregistré dans la grotte du Lazaret, située au sud-est de ce gisement. La barrière écologique constituée par les Alpes

méridionales a limité l'expansion des faunes observées à la Baume Moula-Guercy. Toutefois, des taxons non inféodés aux régions méditerranéennes sont bien présents au Lazaret, mais témoignent de la contraction d'espèces tempérées plus septentrionales, dans cette région. Elle est considérée comme zone refuge. Enfin, la grotte de Maltravieso présente un cas de figure différent. Localisé dans le sud-ouest de la péninsule ibérique, ce site (comme le reste du territoire jusqu'au début du Pléistocène supérieur) n'est pas affecté par les expansions de faunes glaciaires qui sont limitées par les Pyrénées. Les associations fauniques présentent des taxons tempérés en phase de contraction dans cette région. La péninsule ibérique est considérée comme une zone de refuge importante lors du Pléistocène moyen, favorisant une évolution endémique des espèces.

Quelque soit la zone considérée, on observe que les phénomènes de dispersion, et/ou de contraction d'espèces, en réaction aux changements climatiques et environnementaux, ont affecté la biodiversité de façon importante.

Toutes ces considérations doivent être prises en compte lors de la comparaison des assemblages fauniques fossiles d'une même région.

---

## CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES



---

## CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES

L'étude de plusieurs assemblages de micromammifères issus de quatre gisements du Pléistocène moyen, situés entre 600 et 130 ka BP (MIS 14 à 6), dans le sud de la France et le sud-ouest de la péninsule ibérique, a été menée dans le but de caractériser l'évolution climatique et environnementale dans ces régions. Ce travail a été effectué selon différentes approches : systématique, taphonomique et paléoécologique.

La Caune de l'Arago (Pyrénées-Orientales), la grotte du Lazaret (Alpes-Maritimes), la Baume Moula-Guercy (Ardèche) et la grotte de Maltravieso (Estrémadure, Espagne) ont livré plusieurs dizaines de milliers d'ossements de micromammifères se rapportant à quatre ordres : Soricomorphes, Erinaceomorphes, Chiroptères et Rongeurs. La révision de la systématique des espèces des trois premiers gisements, étudiés dans des travaux antérieurs, n'apporte pas d'informations supplémentaires et confirme leur attribution à la première moitié du Pléistocène moyen pour la Caune de l'Arago, et au Pléistocène moyen final pour la grotte du Lazaret et les niveaux inférieurs de la Baume Moula-Guercy. L'étude des associations d'espèces de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso a été entreprise pour la première fois dans ce travail. La détermination de *M. (I.) brecciensis*, *Allocricetus bursae correzensis* et *E. quercinus* dans ce gisement, permet de le corrélérer à la biozone à *I. brecciensis* définie pour la péninsule ibérique (Cuenca-Bescós *et al.*, 2010), caractéristique du Pléistocène moyen. Les caractères morphologiques et biométriques présentés par *M. (I.) brecciensis* et *Allocricetus bursae correzensis*, ainsi que l'identification de *M. (T.) cf. duodecimcostatus*, permet d'attribuer la séquence à la partie finale du Pléistocène moyen (MIS 6). Elle apparaît contemporaine des niveaux de la grotte du Lazaret et de la Baume Moula-Guercy pris en compte dans ce travail.

Dans le but de comprendre et d'identifier l'origine des accumulations de micromammifères dans ces différents gisements, des analyses taphonomiques ont été menées. L'étude de la composition taxonomique, de la représentation squelettique, de la fragmentation et des altérations de surface a permis de mettre en évidence que les différents assemblages de petits vertébrés sont liés à des coprocoenoses de différents rapaces nocturnes :

- Dans les sols G et P de la Caune de l'Arago, il semble que trois prédateurs soient à l'origine de la concentration de micromammifères : *Bubo bubo* (hibou grand-duc), *Strix aluco* (chouette hulotte), et *Asio otus* (hibou moyen-duc) dans une moindre mesure ;
- Dans les unités archéostratigraphiques UA 26 et 27 de la grotte du Lazaret, *Asio otus* et *Asio flammeus* (hibou des marais) apparaissent comme les accumulateurs principaux, mais l'implication de *B. bubo* n'est pas exclue ;
- Dans les niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy, l'accumulation de micromammifères semble être due à *Asio otus*, alors que dans le niveau XIV, une coprocoenose liée à ce même prédateur ou à *Strix aluco* est identifiée ;
- Dans la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso, les assemblages de micromammifères peuvent être mis en relation avec une coprocoenose mixte due à *A. otus* et *S. aluco*.

Les mœurs éclectiques et/ou opportunistes de ces différents prédateurs permettent d'inférer que les assemblages étudiés fournissent une image satisfaisante des communautés de micromammifères vivant autour des gisements. Bien que des biais de conservation différentielle aient été relevés dans la représentation des assemblages fossiles, il apparaît néanmoins que les processus post-dépositionnels les ont relativement peu affectés. Les associations de micromammifères peuvent alors être interprétés de façon fiable pour les reconstitutions paléoenvironnementales envisagées, car reflétant les milieux environnants.

Enfin, l'analyse paléoécologique des différents gisements a permis de mettre en évidence qu'au cours du Pléistocène moyen, entre 600 et 130 ka BP en Europe méridionale, les changements climatiques, induits par les alternances de cycles glaciaires et interglaciaires, ont eu un impact fort sur la structure des communautés de micromammifères. Les périodes glaciaires sont marquées par des conditions climatiques froides et une ouverture globale du milieu. Les phases interglaciaires sont beaucoup plus tempérées et présentent des environnements plus fermés. Néanmoins, si l'Europe méridionale présente des particularités géographiques et climatiques ayant permis le développement de la biodiversité même lors des phases de glaciation, les quatre gisements sont eux-mêmes caractérisés par des spécificités inhérentes à leur localisation. La proximité de massifs montagneux, de la Méditerranée et de voies de migration importantes, confère aux communautés de micromammifères des caractères particuliers. Celles-ci sont composées d'espèces locales, inféodées aux régions méditerranéennes, et d'espèces allochtones, issues de phénomènes de dispersion relatifs à



l'extension ou à la réduction de leurs domaines vitaux lors des phases glaciaires et interglaciaires. Ces faunes « non-analogues » sont la conséquence du principe de réponse indépendante des espèces aux changements climatiques et environnementaux. Ainsi, à la Caune de l'Arago, lors des MIS 14 et 12, des taxons de rongeurs originaires d'Europe de l'Est, de Sibérie et d'Asie centrale apparaissent, à la faveur de l'extension des conditions climatiques froides et arides en Europe méridionale. Les niveaux attribués à l'interglaciaire du MIS 13 témoignent d'un climat tempéré et d'un développement important des zones forestières, mais la rémanence de taxons comme *M. (S.) gregalis* ou *M. oeconomicus* lors de cette phase, suggère que la région a pu être un refuge interglaciaire pour ces espèces, subsistant alors dans les zones montagneuses d'altitude. De la même façon, des espèces tempérées et thermophiles ont survécu lors des phases glaciaires, grâce à l'influence du climat méditerranéen, dans des zones de fonds de vallées abritées. A la grotte du Lazaret, lors du MIS 6, le même phénomène de refuge méridional est observé, avec la présence de taxons méditerranéens et également inféodés aux climats plus froids. L'influence glaciaire ressentie à la Baume Moula-Guercy à la même période, n'atteint pas le littoral méditerranéen. La Baume Moula-Guercy témoigne de l'importance du couloir de migration que constitue la vallée du Rhône lors des glaciations, et présente des associations de micromammifères mixtes marquant une importante biodiversité. Enfin, à la grotte de Maltravieso, les communautés de micromammifères de la fin du Pléistocène moyen montrent un climat tempéré méditerranéen, non affectées par les espèces adaptées aux conditions glaciaires septentrionales. Les Pyrénées, et les Alpes, ont joué le rôle de barrière écologique jusqu'au Pléistocène supérieur. Les quatre zones étudiées ont donc été favorables à l'accroissement de la paléobiodiversité, mais aussi à l'installation des populations préhistoriques dans ces régions.

Les résultats obtenus pour le sud de la France et les sud-ouest de la péninsule ibérique doivent maintenant être mis en perspective dans un contexte plus global, c'est-à-dire l'ensemble de l'Europe méridionale, en considérant les péninsules italiennes et balkaniques, ainsi que la Turquie, afin d'obtenir une synthèse générale et de mieux appréhender le cadre paléoclimatique et paléoenvironnemental dans ces régions. Il sera dès lors possible d'envisager une comparaison avec l'évolution des climats et des environnements observée dans d'autres régions d'Europe dans le but de contribuer à la connaissance de la dynamique des interactions entre les hommes fossiles et leur environnement au cours du Quaternaire.



---

## BIBLIOGRAPHIE



---

## BIBLIOGRAPHIE

- Abbassi M., 1992 – Contribution à l'étude des micromammifères de la Baume-Bonne. Données paléontologiques, paléoclimatiques et biostratigraphiques. Premiers résultats. Mémoire de D.E.A., M.N.H.N., Paris, 91 p., inédit.
- Abbassi M., 1997-1998 – Essai de différenciation entre *Microtus arvalis* et *Microtus agrestis* à partir de l'étude de quatre populations fossiles (sud-est de la France et Ligurie italienne). Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco, 39, 45-51.
- Abbassi M., 1999 – Les Rongeurs du Sud-est de la France et de Ligurie : Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales. Thèse de Doctorat, M.N.H.N., Paris, 210 p., inédit.
- Abbassi M. & Desclaux E., 1996 – *Arvicola* Lacépède, 1799 (Rodentia, Mammalia) de quatre séquences du sud-est de la France et de Ligurie datant de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur. Quaternaire, 7 (1), 29-37.
- Abbassi M. & Brunet-Lecomte P., 1997 – *Terricola* Fatio, 1867 (Arvicolidae, Rodentia) de cinq séquences du Sud-Est de la France et de Ligurie. Quaternaire, 8 (1), 3-12.
- Abbassi M., Desclaux E., Marquet J.-C., Chaline J., 1998 – Répartition et évolution des *Arvicola* Lacépède, 1799 (Rodentia, Mammalia) au cours du Pléistocène moyen et supérieur en France et en Ligurie. Quaternaire, 9 (2), 105-116.
- Agustí J., 1982 – Los roedores (Mammalia) del Pleistoceno inferior de la Cueva Victoria (Murcia, España). Endins, 9, 49-55.
- Agustí J., Moyá-Solá S., 1992 – Mammalian dispersal events in the Spanish Pleistocene. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 153, 69-77.
- Álvarez-Lao D., García-García N., 2006 - A new site from the Spanish Middle Pleistocene with cold-resistant faunal elements: La Parte (Asturias, Spain). Quaternary International, 142-143, 107-118.
- Andrews P., 1990 – Owls, cave and fossils : Predation, preservation, and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK. University of Chicago Press, 231 p.
- Andrews P., 1995 – Experiments in taphonomy. Journal of Archaeological Science, 22, 147-153.
- Andrews P., 2006 – Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 241 (3-4), 572-589.
- Andrews P., Nesbit-Evans E.M.N., 1983 – Small mammal bone accumulation produced by mammalian carnivores. Paleobiology, 9 (3), 289-307.

- 
- Andrews P., Cook J., 1985 – Natural modifications to bones in a temperate setting. *Man* (New series), 20 (4), 675-691.
- Andrews P., Whybrow P., 2005 – Taphonomic Observations on a Camel Skeleton in a Desert environment in Abu Dhabi. *Palaeontologia Electronica*, 8 (1, 23), 17p.  
[http://palaeo-electronica.org/paleo/2005\\_1/andrews23/issue1\\_05.htm](http://palaeo-electronica.org/paleo/2005_1/andrews23/issue1_05.htm)
- Andrews P., 2006 – Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241 572–589.
- Argenti P., Kotsakis T., Sabatini F., 2008 – *Myotis dasycneme* in a latest Pleistocene bat assemblage of Cittareale cave (Rieti, Latium, central Italy), *Geologica Romana* 41, 117-123.
- Arlettaz R., Ruedi M., Ibañez C., Palmeirim J., Hausser J., 1997 – A new perspective on the zoogeography of the sibling mouse-eared bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*: morphological, genetical and ecological evidence. *Journal of zoology*, London, 242, 45-62.
- Armour-Chelu M., Andrews P., 1994 – Some effects of bioturbation by earthworms (*Oligochaeta*) on archaeological site. *Journal of Archaeological Science*, 21, 433-443.
- Artois M., Stahl P., 1989 – Prédation des rongeurs par le renard roux (*Vulpes vulpes*) en Lorraine. *Ginier Faune Sauvage*, 6, 279-294.
- Arobba D., Boscato P., Boschian G., Falguères C., Fasani L., Peretto C., Sala B., Thun Hohenstein U., Tozzi C., 2004 – Paleoenvironmental Analysis. *Coll. Anthropol.*, 28 (1), 5-21.
- Aulagnier S., Haffner P., Mitchell-Jones A.J., Moutou F. & Zima J., 2008 – Guide des Mammifères d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient. Delachaux et Niestlé, 271 p.
- Ayarzaguena J. & Lopez Martinez N., 1976 – Estudio filogenético y comparativo de *Microtus cabreræ* y *Microtus brecciensis*. *Doñana Acta Vertebrata*, 3(2), 181-204.
- Bahain J.-J., 1993 – Datation par résonance de spin électronique (ESR) de carbonates et d'émail dentaire quaternaires. Potentiel et problèmes. Thèse de Doctorat, M.N.H.N., Paris, 114 p., inédit.
- Bahain J.J., Falgueres C., Laurent M., Voinchet P., Dolo J.M., Antoine P., Tuffreau A., 2007 – ESR chronology of the Somme River Terrace system and first human settlements in Northern France. *Quaternary Geochronology*, 2, 356-362.
- Bailon S., Desclaux E., El Guennouni K., Hanquet C., Lumley de H., Roger T., 2011 – Les faunes de petits vertébrés des formations du Pléistocène moyen du site acheuléen de Terra Amata. *In* Lumley de H dir., Terra Amata, Nice, Alpes-maritimes, France, Tome II, 536p.
- Barbault R., 1995 – Ecologie des peuplements. Structure et dynamique de la biodiversité. Masson, Paris, 273 p.

- 
- Barčiová L., Macholán M., 2009 – Morphometric key for the discrimination of two wood mice species, *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis*. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 55 (1), 31–38.
- Barroso Ruiz C., Desclaux E., Bailon S., El Guennouni K., Abbassi M., 2003 – La fauna de pequeños mamíferos de la Cueva del Boquete de Zafarraya. *In* Barroso Ruiz C. dir., *El Pleistoceno Superior de la Cueva del Boquete de Zafarraya*. Junta de Andalucía – Consejería de Cultura ed., 223-250.
- Barroso Ruiz, C. et Lumley H. de (eds), 2006 – La grotte du Boquete de Zafarraya, Malaga, Andalousie. Junta de Andalucía, Consejería de Cultura.
- Barsky, D., 2001 – Le débitage des industries lithiques de la Caune de l’Arago (Pyrénées-Orientales, France) : leur place dans l’évolution des industries du Paléolithique inférieur en Europe méditerranéenne. Thèse de Doctorat de 3e cycle, Université de Perpignan.
- Bartolomei G., 1969 – Primi contributi alla conoscenza dei *Dolomys* pleistocenici del Veneto e del Carso. *Memorie del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 17, 79-139.
- Bartolomei G., 1970 – Considerazioni sul probabile significato ecologico del roditore pleistocenico *Dolomys lenki* Heller. *Annali dell’Università di Ferrara, Sezione IX*, vol. IV (19), 299-304.
- Bartolomei G. & Tozzi C., 1979 – Nuovi dati stratigrafici sui depositi del Pleistocene medio a *Ochotona* del Riparo di Visogliano nel Carso di Trieste, *Atti della Accademia Nazionale dei Lincei*, 64, 490–497.
- Bartolomei G., Chaline J., Fejfar O., Jánossy D., Jeannet M., Koenigswald W., Kowalski K., 1975 – *Pliomys lenki* Heller 1930 (Rodentia, Mammalia). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 20 (10), 393–467.
- Baryshnikov G.F., 2003 – Pleistocene small porcupine from the Ural Mountains, Russia, with note on taxonomy of *Hystrix vinogradovi* (Rodentia, Hystricidae). *Russian Journal of Theriology*, 2 (1), 43-47.
- Bayle P., 1993 – Apport de l’écologie à l’archéozoologie. Recherche de l’origine des micromammifères dans les gisements préhistoriques postglaciaires par une méthode statistique multivariée. Application à trois sites du midi de la France. Diplôme de l’Ecole Pratique des Hautes Etudes, 91 p., inédit
- Behrensmeyer A. K., 1975 – The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 146, 473–578.
- Behrensmeyer A.K., 1978 – Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4 (2), 150-162.
- Behrensmeyer A.K., Hill A. P., 1980 – Fossils in the Making. Vertebrate taphonomy and paleoecology. Butzer K. W., Freeman L. G. (eds), *Prehistoric Archeology and Ecology Series*, University of Chicago Press, 338 p.

- 
- Behrensmeyer A.K., Kidwell S.M., 1985 – Taphonomy's contribution to paleobiology. *Paleobiology*, 11, 105-119.
- Behrensmeyer A.K., Gordon K.D., Yanagi, G.T., 1986 – Trampling as a cause of bone surface damage and pseudo cutmarks. *Nature*, 319, 768–771.
- Beisaw A. M., 1998 – Differential preservation and recovery: taphonomy of bone preservation at the Thomas/Luckey site, Ashland, NY. Unpublished Master thesis, Department of Anthropology, Binghamton University, NY, 88 p.
- Bennàsar Serra M, 2005 – Tafonomia de micromamífers. Metodologia y Criterios Tafonómicos para las Interpretaciones Paleoecológicas. DEA, Universitat Rovira I Virgili, Taragona, Espagne, 133p.
- Bennett K.D., Provan J., 2008 – What do we mean by ‘refugia’? *Quaternary Science Reviews*, 27, 2449–2455.
- Benzecri J. P., 1973 – L’analyse des données. Dunod, Paris, 615 p.
- Bernoussi R., 1997 – Contribution à l'étude paléontologique et observations archéozoologiques pour deux sites du Pléistocène Moyen du Maroc Atlantique : la Grotte à Hominidés de la Carrière Thomas 1 et la Grotte des Rhinocéros de la Carrière Oulad Hamida 1 (Casablanca, Maroc). Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux I, 294p.
- Blasco López R., Fernández Peris J., Rosell J., 2008 - Estrategias de subsistencia en los momentos finales del Pleistoceno medioel nivel XII de la Cova del Bolomor (La Vallidigna, Valencia). *Zephyrus*, 62, 63-80.
- Bona F., Zorzini R., Accordini M., Mazzi R., Gatto R., C. A. Accorsi, M. B. Mazzanti, Bosi G., Trevisan G., Torri P., 2006 – First paleo-environmental considerations on the Pleistocene deposits of the lower Cave of Covoli di Velo (VR - Italy). *Sci. Annals, Geol. School, AUTH, special vol.*, 229-239.
- Bonifay M.-F., Brugal J.-P., 1996 – Biogéographie et biostratigraphie des grandes faunes du Pléistocène inférieur et moyen en Europe du Sud : apport des gisements français. *PALEO*, 8, 19-30.
- Brochet G., 1981 – Etude comparative des faunes d'Arcy-sur-Cure, la Cotte Sainte-Brelade et de Gigny à l'aide d'une méthode d'écologie quantitative. DEA Université de Dijon. Inédit
- Bruderer C., Denys C., 1999 – Inventaire taxonomique et taphonomique d'un assemblage de pelotes d'un site de nidification de *Tyto alba* de Mauritanie. *Bonner Zoologische Beiträge*, 48 (3-4), p.242-257.
- Brunet-Lecomte P., 1988 – Les campagnols souterrains (*Terricola*, Arvicolidae, Rodentia) actuels et fossiles d'Europe occidentale. Thèse de doctorat, Université de Bourgogne, 146p. Inédit
- Brunet-Lecomte P., 1989 – La répartition géographique des campagnols souterrains (Arvicolidae, Rodentia) au Quaternaire en Europe occidentale. *Mammalia*, 53, 605–620.



- 
- Brunet-Lecomte P., 1990 a – Evolution morphologique de la première molaire inférieure des campagnols souterrains d'Europe (Arvicolidae, Rodentia). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 55 (6), 371-382.
- Brunet-Lecomte P., 1990 b – Statut des campagnols souterrains (Rodentia, Arvicolidae) du gisement du Pléistocène moyen de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales, France). *Bulletin mensuel de la société linnéenne de Lyon*, 59 (4), 100-104.
- Brunet-Lecomte P., Brochet G., Chaline J., Delibes M., 1987 – Morphologie dentaire comparée de *Pitymys lusitanicus* et *Pitymys duodecimcostatus* (Arvicolidae, Rodentia) dans le nord-ouest de l'Espagne. *Mammalia*, 51 (1), 145-158.
- Brunet-Lecomte P. & Chaline J., 1990 – Relations phylogénétiques et évolution des campagnols souterrains d'Europe (*Terricola*, Arvicolidae, Rodentia). *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences, Série 2, Sciences de la Terre*, 311(6), 745-750.
- Brunet-Lecomte P. & Chaline J., 1991 – Morphological evolution and phylogenetic relationships of the European ground voles (Arvicolidae, Rodentia). *Lethaia*, 24 (1), 45-53.
- Brunet-Lecomte P., Nadachowski A., Chaline J., 1992 – *Microtus (Terricola) grafi* nov. sp. du Pléistocène supérieur de la Grotte de Bacho Kiro (Bulgarie). *Geobios*, 25(4), 505-509.
- Brunet-Lecomte P., Thouy P., Chaline J., 1994a – Etude comparée des populations actuelles et fossiles de *Microtus (Terricola) pyrenaicus* (Rodentia). *Bulletin de la Société zoologique de France*, 119 (11), 37-49.
- Brunet-Lecomte P. & Nadachowski A., 1994b – Comparative analysis of the characters of the first lower molar in *Microtus (Terricola) thomasi* (Rodentia, Arvicolidae). *Acta Zoologica Cracoviensa*, Kraków, 37 (1), 157-162.
- Brunet-Lecomte P., Desclaux E., Defleur A., 1995 – Les campagnols souterrains (Rodentia, Arvicolidae) du Pléistocène moyen et supérieur de la Baume Moula-Guercy (Ardèche). *Bulletin du musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 38, 9-15.
- Brunet-Lecomte P. & Paunescu A., 2004 – Morphologie comparée de la première molaire inférieure du campagnol *Microtus (Terricola) vaufreyi tautavelensis* (Rodentia, Arvicolidae) du gisement pléistocène moyen de l'Arago (Pyrénées, France) et inférences paléoclimatiques. *Quaternaire*, 15 (3), 263-268.
- Buikstra, J. E., Swegle, M., 1989 – Bone modification due to burning : experimental evidence. *In* Bonnicksen R., Sorg M. H. (eds.), *Bone modification*, University of Maine Center for the Study of the First Americans, 247-258.
- Cadée, G.C., 1991 - The history of taphonomy. *In* : *The Processes of Fossilization*. Donovan, S.K., ed., New York : Columbia University Press, 3-21.

- 
- Canals A., Saucedo I., Carbonell E., 2008 – El equipo de los Primeros Pobladores de Extremadura y la intervención arqueológica en la cueva de Maltravieso (2002-2006). *In* Arqueología urbana en Cáceres : investigaciones e intervenciones recientes en la ciudad de Cáceres y su entorno : actas de las jornadas de arqueología del Museo de Cáceres, 43-56.
- Capasso Barbato L., Kotsakis T., 1986 - Les chiroptères du Pléistocène supérieur de la Grotte de Monte Cucco (Italie centrale). *Geol. Romana*, 25, 309-316.
- Cattini L., Cremaschi M., Ferraris M.R., Mallegni F., Masini F., Scola V., Tozzi C., 1991 – Le gisement du Pléistocène moyen de Visogliano (Trieste): restes humains, industries, environnement. *L'Anthropologie*, 91 (1), 9–36.
- Chaline J., 1969 – Les rongeurs contenus dans le sol de la cabane acheuléenne du Lazaret (Nice). *In* Lumley H. de (ed.), *La cabane du Lazaret*, Mémoires de la Société Préhistorique Française, 7, 85-93.
- Chaline J., 1970 – *Pliomys lenki*, forme relique du Pléistocène supérieur de la grotte de Lezetxiki (Guipuzcoa, Espagne). *Munibe*, 22 (1–2), 43–49.
- Chaline J., 1971 – L'âge des Hominiens de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales), d'après l'étude des Rongeurs. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences Paris*, 272, D, 1743–1746.
- Chaline J., 1972 a – Les Rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France (Systématique, Biostratigraphie, Paléoclimatologie). *Cahiers de Paléontologie*, Ed. C.N.R.S., Paris, 410 p.
- Chaline J., 1972 b – Les Rongeurs de l'aven des Abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze). *Nouvelles archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, 10, 61-78.
- Chaline J., 1972 c – Les Rongeurs du Würmien II de la grotte de l'Hortus (Valflaunès, Hérault). *Etudes quaternaires*, 1, 233-240.
- Chaline J., 1974 a – Les Rongeurs, l'âge et l'environnement de la très haute terrasse de Grâce à Montières (Somme). *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, 11, 151-157.
- Chaline J., 1974 b – Les Proies des rapaces : petits mammifères et leur environnement. *Doin*, Paris, 141 p.
- Chaline J., 1977 – Les rongeurs au pilori? Analyse critique des reconstitutions paléoécologiques en microthériodontologie. *In* : Renault-Miskovsky J. & Laville H. (eds), *Approche écologique de l'homme fossile*, Supplément au Bulletin de l'AFEQ, 47 : 75-81.
- Chaline J., 1981 – Tentative West-European rodents biozonation of the last glaciation. *Quaternary studies in Poland*, 3, 5-13.

- 
- Chaline J., 1983 – Les rongeurs, les paléoenvironnements et les climats du Pléistocène moyen de Vergranne (Doubs). *Annales scientifiques de l'Université de Franche-Comté Besançon. Géologie*, 5 (4), 31-45.
- Chaline J., Mein P., 1979 – Les rongeurs et l'évolution. Doin, Paris, 235 p.
- Chaline J. & Marquet J.-C., 1976 – Les conséquences stratigraphiques de la persistance en France dans le Würm ancien des formes reliques *Pliomys lenki* et *Allocricetus bursae* (Rodentia). *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 282 D, 1941–1942.
- Chaline J., Renault-Miskovsky J., Brochet G., Clement-Dels R., Jammot D., Mourer-Chauviré C., Bonvalot J., Lang J., Leneuf N., Pascal A., 1985 – L'aven des Valerots (Nuits-Saint-George, Côte-d'Or), site de référence du Pléistocène inférieur. *Revue de géologie dynamique et de géographie physique*, 26 (2), 109-118.
- Chaline J. & Graf J.-D., 1988 a – Phylogeny of the arvicolidae (Rodentia) : Biochemical and paleontological evidence. *Journal of Mammalogy*, 69, 22-33.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Graf J.-D., 1988 b – Validation de *Terricola Fatio*, 1867 pour les campagnols souterrains (Arvicolidae, Rodentia) paléarctiques actuels et fossiles. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 306, 475-478.
- Chaline J. & Brochet G., 1989 – Les rongeurs. Leurs significations paléocéologiques et paléoclimatiques. *In* M. Campy, J. Chaline and M. Vuilleme, Editors, *La baume de Gigny (Jura)*. XXVIIe supplément à *Gallia Préhistoire*, Editions du CNRS, Paris, 97–109.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Montuire S., Viriot L., Courant F., 1999 – Anatomy of the arvicoline radiation (Rodentia) : palaeogeographical, palaeoecological history and evolutionary data. *Annal. Zool. Fennici*, 36, 237-267.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Campy M., 1995 – The last glacial/interglacial record of rodent remains from the Gigny karst sequence in the French Jura used for palaeoclimatic and palaeoecological reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 117, 229-252.
- Cheyland G., Bayle P., 1988 – Le régime alimentaire de quatre espèces de mustélidés en Provence : la fouine *Martes foina*, le blaireau *Meles meles*, la belette *Mustela nivalis* et le putois *Putorius putorius*. *Faune de Provence (C.E.E.P.)*, 9, 14-26.
- Chlachula J., 2001 – Pleistocene climate change, natural environments and palaeolithic occupation of the Angara–Baikal area, East Central Siberia. *Quaternary International*, 80/81, 69–92.
- Cleef-Rodders J.T van, Hoek Ostende L.W. van den, 2001 – Dental morphology of *Talpa europaea* and *Talpa occidentalis* (Mammalia : Insectivora) with a discussion of fossil *Talpa* in the Pleistocene of Europe. *Zool. Med. Leiden*, 75 (2), 51-68.
- Coard R., 1999 – One bone, two bones, wet bones, dry bones: transport potentials under experimental conditions. *Journal of Archaeological Science*, 26, 1369-1375.

- 
- Cochard D., 2004 – Les léporidés dans la subsistance paléolithique du sud de la France. Thèse de doctorat, Université Sciences et Technologies - Bordeaux I, inédit.
- Clot A., Chaline J., Heintz E., Jammot E., Mourer D. & Rage J.-C., 1976 – Montoussé 5 (Hautes-Pyrénées), un nouveau remplissage de fissures à faunes de vertébrés du Pléistocène inférieur. *Géobios*, Lyon, 9, 512-514.
- Colangelo P., Bannikova A.A., Kryštufek B., Lebedev V.S., Annesi F., Capanna E., Loy A., 2010 – Molecular systematics and evolutionary biogeography of the genus *Talpa* (Soricomorpha : Talpidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55 (2), 372-380.
- Comber J., 1967 – Le Paléolithique de l'Ardèche dans son cadre paléoclimatique. Publication de l'Institut de Préhistoire de l'Université de Bordeaux, Mémoire n° 4, Bordeaux, 462 p.
- Contoli L., 2002 – Towards a polydromic diagnostic key of Italian *Crocidura* species (Mammalia, Soricidae). *Il Naturalista Valtellinese, Atti Mus. civ. Stor. nat. Morbegno*, 13, 83-97.
- Cosson J.F., Hutterer R., Libois R., Sarà M., Taberlet P., Vogel P., 2005 – Phylogeographical footprints of the Strait of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean : a case study with the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* (Mammalia : Soricidae). *Molecular Ecology*, 14, 1151–1162.
- Costamagno S., Griggo C., Mourre V., 1999 – Approche expérimentale d'un problème taphonomique : utilisation de combustible osseux au Paléolithique. *Préhistoire Européenne* 13, 167–194.
- Courtin J., Villa P., 1982 – Une expérience de piétinement. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 79(4), 117–23.
- Crandall B.D., Stahl P.W., 1995 – Human digestive effects on a micromammalian skeleton. *Journal of Archaeological Science*, 22, 789-797.
- Cuenca-Bescós G., 1988 – Revisión de los Sciuridae del Aragoniense y del Ramblense en la fosa de Calatayud-Montalbán. *Scripta Geologica*, 87, 1-116.
- Cuenca-Bescós G., 2003 – Análisis filogenético de *Allocricetus* del Pleistoceno (Cricetidae, Rodentia, Mammalia). *Coloquios de Paleontología*, vol Ext. 1, 95-113.
- Cuenca-Bescós G. et Laplana C., 1995 – Evolución de *Iberomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) durante el Cuaternario español. In : XI Jornadas de Paleontología, López G., Obrador A., Vicens E. (eds). *Sociedad Española de Paleontología : Tremp* ; 69-72.
- Cuenca-Bescós G., Laplana C., Canudo J., Arsuaga J.L., 1997 – Small mammals from Sima de los Huesos. *Journal of Human Evolution*, 33, 175-190.
- Cuenca-Bescós G., Canudo J., Laplana C., 1999 a – Análisis bioestratigráfico de los roedores del Pleistoceno medio del yacimiento de Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos). *Memorias. Arqueología en Castilla y León*, (7), 189-210.

- 
- Cuenca-Bescós G., Laplana C., Canudo J., 1999 b – Biochronological implications of the Arvicolidae (Rodentia, Mammalia) from the Lower Pleistocene hominid-bearing level of Trinchera Dolina 6 (TD6, Atapuerca, Spain). *Journal of Human evolution*, 37, 353-373.
- Cuenca-Bescós G., Canudo J., Laplana C., 2001 – La séquence des rongeurs (Mammalia) des sites du Pléistocène inférieur et moyen d'Atapuerca (Burgos, Espagne). *L'Anthropologie*, 105(1), 115-130.
- Cuenca-Bescós G., Alberdi M.T., Canudo J.I., García N., Gordillo J.C., Made J.v.d., Ramón D., Rubio C. J., 2005 a – Los mamíferos del Pleistoceno Medio de la Cueva de los Huesos de Obón (Parque Cultural del Río Martín, Teruel). *Geogaceta*, 38, 119-122.
- Cuenca-Bescós G., Rofes J., García Pimienta J., 2005 b – Environmental change across the Early-Middle Pleistocene transition : small mammalian evidence from the Trinchera Dolina cave, Atapuerca, Spain. *In* Head M.J. & Gibbard P.L. (Eds): *Early-Middle Pleistocene Transition : The Land-Ocean Evidence*. Geological Society, London, Special Publications, 247, 277-286.
- Cuenca-Bescós G. & Canudo J.I., 2005 c – El origen de la marmota europea (Sciuridae, Rodentia, Mammalia). XXI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Gestión e Investigación de la Paleontología en el Siglo XXI. Sevilla 4-8 de octubre de 2005. Eds. E. Bernáldez, E. Mayoral y A. Guerreiro dos Santos, 141-142.
- Cuenca-Bescós G. & García N., 2007 – Biostratigraphic succession of the Early and Middle Pleistocene mammal faunas of the Atapuerca cave sites. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Weimar*, 259, 99-110.
- Cuenca-Bescós G., Strauss L.G., García Pimienta J., 2008 – Paleoclima y paisaje del final del cuaternario en Cantabria : Los Pequeños mamíferos de la cueva del Mirón (Ramales de la Victoria). *Revista española de Paleontología*, 23 (1), 91-126.
- Cuenca-Bescós G., Strauss L.G., González Morales M., García Pimienta J., 2009 – The reconstruction of past environments through small mammals : from the Mousterian to the Bronze Age in El Mirón Cave (Cantabria, Spain). *Journal of Archaeological Science*, 36 (4), 947-955.
- Cuenca-Bescós G., Strauss L.G., García Pimienta J., González Morales M., López García J.M., 2010 a – Late Quaternary small mammal turnover in the Cantabrian Region : The extinction of *Pliomys lenki* (Rodentia, Mammalia). *Quaternary International*, 212 (2), 129-136.
- Cuenca-Bescós G., Rofes J., López García J.M., Blain H.A., De Marfá R.J., Galindo-Pellicena M.A., Bennáscar M.L., Melero-Rubio M., Arsuaga J.L., Bermúdez de Castro J.M., Carbonell E., 2010 b – Biochronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas. *Quaternary International*, 212 (2), 109-119.
- Cugnasse J.M., Riols C., 1982 – Contribution à l'étude du régime alimentaire du renard *Vulpes vulpes*, de la fouine *Martes foina* et de la genette *Genetta genetta* dans le massif du Caroux Espinousse. *Bull. Mens. Off. Nat. Chasse*, 59, 37-40.

- 
- Cugnasse J.M., Riols C., 1984 – Contribution à l'écologie de la genette *Genetta genetta* dans quelques départements du Sud de la France. *Gibier et Faune sauvage*, 1, 25-55.
- Daams, R., De Bruijn, H., 1995 - A classification of the Gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology. *Hystrix*, 6, 1–50.
- Daoud A., 1993 – Evolution of Gliridae (Mammalia, Rodentia) in Pliocene and Quaternary of Poland. *Acta zoologica cracoviensa*, 36 (2), 199-231.
- Darlas A., 1994 – L'Acheuléen final des couches supérieures de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). *L'Anthropologie*, 98 (2-3), 267-304.
- Dauphin Y, Denys C., 1988 – Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés. 1. Composition chimique des tissus minéralisés de quelques rongeurs sauvages actuels. *Revue de Paléobiologie*, 7 (2), 307-316.
- Dauphin Y, Denys C., Denis A., 1988 – Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés : modifications des os et des dents de rongeurs issus de pelotes de régurgitation de rapaces. *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, t. 307, série III, 603-608.
- Dauphin Y., Williams C.T., 2004 – Diagenetic trends of dental tissues. *C.R. Palevol*, 3 (6-7), 583-590.
- Defleur A. , Crégut-Bonnoure E. , Radulescu C., Villette P., 1990 - La grotte des Cèdres, commune du Plan d'Aups (Var). *Bulletin de la Société préhistorique française*, 87 (9), 270-274
- Defleur A., Dutour O., Valladas H., Combiér J., Vandermeersch B., 1993 – Découverte de restes humains moustériens dans l'abri Moula (Soyons, Ardèche). *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2*, 316 (7), 1005-1010.
- Defleur A, Dutour O, Valladas H, Vandermeersch B., 1993 – Cannibals among the Neanderthals ? *Nature*, 362, 214.
- Defleur A., Bez J.-F., Cregut-Bonnoure E., Desclaux E., Onoratini G., Radulescu C., Thimon M., Vilette P., 1994 – Le niveau moustérien de la grotte de l'Adaouste (Joucques, Bouches-du-Rhône). *Approche culturelle et paléoenvironnements. Bull. Mus. Anthropol. Préhist. Monaco*, 37, 11-48.
- Defleur A., Crégut-Bonnoure E. (dir.), 1995 – Le gisement paléolithique moyen de la grotte des Cèdres (Var). *Documents d'archéologie française*, 49, 148-152.
- Defleur A., Crégut-Bonnoure E., Desclaux E., 1998 – Première mise en évidence d'une séquence éémienne à restes humains dans le remplissage de la Baume Moula-Guercy (Soyons, Ardèche). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA -*, 326 (6), 453-458.
- Defleur A., White T., Valensi P., Slimak L., Crégut-Bonnoure E., 1999 – Neanderthal Cannibalism at Moula-Guercy, Ardèche, France. *Science*, 286, 128-131.



- 
- Defleur A., Crégut-Bonnoure E., Desclaux E., Thinon M., 2001 – Présentation paléo-environnementale du remplissage de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche) : implications paléoclimatiques et chronologiques. *L'Anthropologie*, 105 (3), 369-408.
- Delagnes A., Tournepiche J.-F., Armand D., Desclaux E., Diot M.-F., Ferrier C., Le Fillâtre V., Vandermeersch B., Falguères C., Ayliffe L., 1999 – Le gisement Pléistocène moyen et supérieur d'Artenac (Saint-Mary, Charente) : premier bilan interdisciplinaire. *Bulletin de la S. P. F.*, 96 (4), 469-496.
- Delibes M., 1978 – Feeding habits of the stone marten, *Martes foina* (Erxleben, 1777) in northern Burgos, Spain. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 43, 282-288.
- Delibes M., Brunet-Lecomte P., Mániz M., 1984 – Datos sobre la alimentación de la lechuza común (*Tyto alba*), el buho chico (*Asio otus*) y el mochuelo (*Athene noctua*) en una misma localidad de Castilla la vieja. *Ardeola*, 30, 57-63.
- Delpéch F., Le Tensorer J.-M., Pineda R., Prat F., 1978 – Un nouveau gisement du Pléistocène moyen : Camp-de-Peyre à Sauveterre-la-Lémance (Lot-et-Garonne). *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, t. 286, 1101-1103.
- Denys C., 1985 – Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouettes du Botswana (Afrique australe). *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle. Sec. A*, 7 (4) 879-933.
- Denys C., 1986 – Le gisement Pliocène de Laetoli (Tanzanie, Afrique de l'Est) : Analyse taphonomique des assemblages de microvertébrés. *Palaeontographica Abteilung A-Palaeozoologie-Stratigraphie*, 194, 69-98.
- Denys C., 1992 – Les analyses multivariées : une aide à l'interprétation des paléoenvironnements. L'exemple des rongeurs Plio-Pléistocènes d'Afrique australe. *Geobios, Mémoire Spécial*, 14, 209-217.
- Denys C., 1994 – Introduction générale. Taphonomie des microvertébrés : méthodologie et état de l'art. In Patou-Mathis M. (ed.), *Outillage peu élaboré en os et bois de Cervidés IV : taphonomie/bone modification*, *Artéfacts*, 9, 195-206.
- Denys C., 1997 – Rodent faunal lists in karstic and open-air sites of Africa : an attempt to evaluate predation and fossilisation biases on paleodiversity. *Cuadernos de Geología Iberica*, 23, 73-94.
- Denys C., 2002 – Taphonomy and experimentation. *Archaeometry*, 44 (3), 469-484.
- Denys C., 2011 – Des référentiels en taphonomie des petits vertébrés : bilan et perspectives. In Laroulandie, Mallye & Denys (eds.), *Taphonomie des petits vertébrés : référentiels et transferts aux fossiles*. BAR International Series, 2269.
- Denys C., Patou M., Djemmali N., 1984 – Tighennif (Ternifinne, Algérie). Premiers résultats concernant l'origine de l'accumulation du matériel osseux de ce gisement Pleistocène. *Comptes-rendus des séances de l'Académie des sciences. Série 2*. 299 (8), 481-486.

- 
- Denys C., Gerrads D., Hublin J.J. & Tong H., 1987 – Méthode d'étude taphonomique des microvertébrés. Application au site Pléistocène de Tighenif (Ternifine, Algérie). *Archaeozoologica*, 12, p ; 53-82.
- Denys C., Sanchez V., Fernández-Jalvo Y., 1995 a – Prédation et fossilisation des micromammifères. Présentation d'un des aspects d'une discipline récente : la taphonomie. *Arvicola*, t. VII (1), 7-13.
- Denys C., Fernández-Jalvo Y., Dauphin Y., 1995 b – Experimental taphonomy: preliminary results of the digestion of micromammal bones in the laboratory. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 321, série II a, 803-809.
- Denys C., Dauphin Y., Rzebik-Kowalska B., Kowalski K., 1996 – Taphonomic study of Algerian owl pellet assemblages and differential preservation of some rodents: palaeontological implications. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 39 (1), 103-116.
- Denys C., Dauphin Y., Fernández-Jalvo Y., 1997 – Apports biostratigraphiques et paléoécologiques de l'étude taphonomique des assemblages de micromammifères. Bilan et perspectives. *Geobios*, 30 (1), 197-206.
- Denys C., Canet C., Cuisin J., Pharissat A., 2004 – Diversité des petits mammifères et prédation : l'importance des études néotaphonomiques pour la reconstruction paléoécologique des sites plio-pléistocènes, le cas d'Etrabonne (Jura, France). *Miscelanea en homenaje a Emiliano Aguirre*, Vol.XX, *Paleontologia*, 159-178.
- Dervin C., 1988 – Comment interpréter les résultats d'une analyse factorielle des correspondances ? ITCF-INAPG, Paris, 75 p.
- Desclaux E., 1992 a – Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago. Paléontologie, paléoécologie et taphonomie. Thèse de Doctorat, M.N.H.N., Paris, 444 p., inédit.
- Desclaux E., 1992 b – Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales): biostratigraphie, paléoécologie et taphonomie. *Bulletin du musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 35, 35-64.
- Desclaux E. & Defleur A., 1997 – Etude préliminaire des micromammifères de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche, France). *Systématique, biostratigraphie et paléoécologie. Quaternaire*, 8, (2-3), 213-223.
- Desclaux E., Abbassi M., Marquet J.-C., Chaline J., Van Kolfschoten T., 2000 – Distribution and evolution of *Arvicola* Lacépède, 1799 (Mammalia, Rodentia) in France and Liguria (Italy) during the Middle and the Upper Pleistocene. *Acta Zoologica Cracoviensia*, Kraków, 43 (1-2), 107-125.
- Desclaux E., El Hazzazi N., Villette P., Dubar M., 2008 – Le contexte environnemental des occupations humaines : l'apport de la microfaune, des restes aviaires et de la malacofaune. *Mémoire de la Société préhistorique française* 46, 91-105.
- Desclaux E., Hanquet C., El Guennouni K. (2011) – Origine(s) des accumulations de micromammifères dans quelques sites préhistoriques du Pléistocène moyen et supérieur



- 
- d'Europe méridionale. In Laroulandie, Mallye & Denys (eds.), *Taphonomie des petits vertébrés : référentiels et transferts aux fossiles*. BAR International Series, 2269, 110-118.
- Dienske H., 1969 – Notes on differences between some external and skull characters of *Microtus arvalis* (Pallas, 1778) and of *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761) from the Netherlands. Zool. Med. Rikjmus. Nat. Hist., 44 (6), 83-108.
- Djindjian F., 1991 – Méthodes pour l'archéologie. Collection U, A. Colin, Paris, 401 p.
- Dodson P., 1973 – The significance of small bones in palaeoecological interpretation. Contribution to Geology, University of Wyoming, 12, 15-19.
- Dodson P., Wexlar D., 1979 – Taphonomic investigations of owl pellets. Paleobiology, 5 (3), 275-284.
- Domínguez-Rodrigo M., Juana S. de, Galán A.B., Rodríguez M., 2009 – A new protocol to differentiate trampling marks from butchery cut marks. Journal of Archaeological Science, 36, 2643–2654.
- Döpkes, D., Frank, C., 1997 – Spätglaziale und mittelhölozäne Faunenreste in der Allander Tropfsteinhöhle (Niederösterreich). Wiss. Mitt. Niederösterr. Landesmuseum 10, 129–147.
- Dupuis I., 1986 – Les chiroptères du Quaternaire en France. Mémoire de Maîtrise en Préhistoire, Université Paris I, T.1, 202 p., inédit.
- Duke G. E., Jegers A. A., Loff G., Evanson, A., 1975 – Gastric digestion in some raptors. Comparative Biochemistry and Physiology. 50, 649-656.
- Efremov I.A., 1940 – Taphonomy : a new branch of paleontology. Pan-american Geologist, 74, 81-93.
- Eiting T. P., Gunnell G. F., 2009 – Global completeness of the bat fossil record. Journal of mammalian evolution, 16, 151–173.
- El Guennouni K., 2001 – Les lapins du Pléistocène moyen et supérieur de quelques sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne : Terra Amata, Orgnac 3, Baume-Bonne, grotte du Lazaret, Boquete de Zafarraya, Arma delle Manie. Etude paléontologique, taphonomique et archéozoologique. Thèse de Doctorat, M.N.H.N., Paris, 403 p., inédit.
- El Hazzazi N., 1991 - Contribution à l'étude de la microfaune d'Orgnac 3 : données paléontologiques, paléoclimatiques et paléoethnographiques. Mém. D.E.A., M.N.H.N., Paris, 199p.
- El Hazzazi N., 1998 – Paléoenvironnement et chronologie des sites du Pléistocène moyen et supérieur Orgnac 3, Payre et abri des Pêcheurs (Ardèche, France) d'après l'étude des rongeurs. Thèse de Doctorat, M.N.H.N., Paris, 246 p., inédit.
- Engels H., 1972 – Kleinsäuger aus Portugal. Bonn. Zool. Beitr., 23, 79-86.

- 
- EPPEX., 2006 – Memoria científica (preliminar). Equipo de Investigación Primeros Pobladores de Extremadura (1999-2005). Memoria de excavación. Inédita. Consejería de Cultura, Junta de Extremadura.
- Erbajeva M.A., 2003 – History, evolutionary development and systematics of marmots (Rodentia, Sciuridae) in Transbaikalia. *Russian Journal of Theriology*, 2 (1), 33-42.
- Erbajeva M.A. & Alexeeva N.V., 2000 – Pliocene and Pleistocene biostratigraphic succession of Transbaikalia with emphasis on small mammals. *Quaternary International*, 68-71, 67-75.
- Escudé E., Montuire S., Desclaux E., 2008 a – Variabilité morphologique de l'espèce *Arvicola cantiana* (Arvicolinae, Rodentia) du Pléistocène moyen au Pléistocène supérieur de France et de Ligurie. *Quaternaire*, 19 (1), 31-41.
- Escudé E., Montuire S., Desclaux E., Quéré J.-P., Renvoisé E., Jeannet M., 2008 b – Reappraisal of « chronospecies » and the use of *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) for biochronology. *Journal of Archaeological Science*, 35, 1867-1879.
- Evans E.M.N., van Couvering J.H., Andrews P., 1981 – Palaeoecology of Miocene sites in western Kenya. *Journal of Human Evolution*, 10, 35-48.
- Falguères C., 1986 – Datation de sites acheuléens et moustériens du Midi méditerranéen par la méthode de Résonance de Spin Electronique. Thèse de Doctorat, M.N.H.N., Paris, 173 p., inédit.
- Falguères C., Yokoyama Y., Quaegebeur J.-P., 1988 – Datations de sédiments quaternaires par la méthode de Résonance de Spin Electronique (ESR). *L'Anthropologie*, 92 (2), 723-726.
- Falguères C., Bahain J.J., Yokoyama Y., Arsuagab J.L., Bermudez de Castro J.M., Carbonell E., Bischoff J.L., Dolof J.M., 1999 – Earliest humans in Europe : the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*, 37 (3-4), 343-352.
- Falguères C., Yokoyama Y., Shen G., Bischoff J. L., Ku T., Lumley H. de, 2004 – New U-series dates at the Caune de l'Arago (France). *Journal of Archaeological Science*, 31 (7), 941-952.
- Fargallo J.A., Martínez-Padilla J., Vinuela J., Blanco G., Torre I., Vergara P., De Neve L., 2009 – Kestrel-Prey dynamic in a mediterranean region: the effect of generalist predation and climatic factors. *PLoS ONE*, 4(2), e4311.
- Fernández F. J., Papa L. M. del, Moreira G. J., Prates L., De Santis L. J.M., 2011 – Small mammal remains recovered from two archaeological sites in the middle and lower Negro river valley (Late Holocene, Argentina): taphonomic issues and paleoenvironmental implications. *Quaternary International*, sous presse, 1-12.
- Fernández-Jalvo Y., 1992 – Estudio tafonomico de microvertebrados en el tafosistema carstico Atapuerca-Ibeas (Burgos) Interpretation paleoecologica y determination de criterios de correlation. Thèse de Doctorat, Madrid, Espagne.

- 
- Fernández-Jalvo Y., 1995 – Small mammal taphonomy at La Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114, 167-195.
- Fernández-Jalvo Y., 1996 – Small mammal taphonomy and the middle Pleistocene environments of Dolina, northern Spain. *Quaternary International*, 33, 21-34.
- Fernández-Jalvo Y., Andrews P., 1992 – Small Mammal Taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science*, 19, 407-428.
- Fernández-Jalvo Y., Andrews P., Denys C., 1999 – Cut marks on small mammals at Olduvai Gorge Bed-I. *Journal of Human Evolution*, 36, 587-589.
- Fernández-Jalvo Y., Andrews P., 2003 – Experimental effects of water abrasion on bone fragments. *Journal of Taphonomy*, 1, 147-163.
- Fernández-Jalvo Y., Sánchez-Chillón B., Andrews P., Fernández-López S., Alcalá Martínez L., 2002 - Morphological taphonomic transformations of fossil bones in continental environments, and repercussions on their chemical composition. *Archaeometry*, 44 (3), 353 – 361.
- Fernández-Jalvo Y., Andrews P., 2011 – When humans chew bones. *Journal of Human Evolution*, 60, 117-123.
- Ferraris M., Sala B., Scola V., 1990 – The Late Pleistocene fauna with *Pliomys lenki* from the Ghiacciaia cave loess (Northern Italy). *Quaternary International*, 5, 71-79.
- Fiorillo A.R., 1989 – An experimental study of trampling: implications for the fossil record. *In* Bonnicksen R. & Sorg M. H. (Eds), *Bone modification*, University of Maine, Center for the Study of the First Americans, 61-71.
- Fischer D. C., 1981 – Crocodylian scatology, microvertebrate concentrations, and enamel-less teeth. *Paleobiology*, 7, 262-275.
- Fondi R., 1972 – Fauna cromeriana della Montagnola Senese. *Paleontographia Italiana*, 73, 1-27.
- Fortelius M. (coordinator), 2008 – Neogene of the Old World Database of Fossil Mammals (NOW). University of Helsinki. <http://www.helsinki.fi/science/now/>.
- Furió Bruno M., 2007 – Los insectívoros (Soricomorpha, Erinaceomorpha, Mammalia) del Neógeno superior del levante ibérico. Tesis doctoral, Departament de Geologia, Universitat Autònoma de Barcelona.
- Furió M., Santos-Cubedos A., Blain H.-A., Blayamarti E., Casanovas-Vilar D., Martínez-Alba D., Madurell-Malapeira J., 2005 – Síntesis sobre las faunas fósiles del complejo cárstico de Almenara-Casablanca (Castellón). *In* Meléndez G., Martínez-Pérez C., Ros S., Botella H. & Plasencia P. (eds), *Miscelánea Paleontológica*, Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza, 6, 273-286.

- 
- Gagnepain J., Gaillard C., 2005 – La grotte de la Baume Bonne (Quinson, Alpes de Haute-Provence) : synthèse chronostratigraphique et séquence culturelle d'après les fouilles récentes (1988-1997). BAR International Series 1364, 73-85.
- Géroudet P., 1984 – Les rapaces diurnes et nocturnes d'Europe. Delachaux et Niestlé, 426 p.
- Gilchrist R., Mytum H. C., 1986 – Experimental archaeology and burnt animal bone from archaeological sites. *Circaea*, 4, 29–38.
- Goutner V., Aliviztos H., 2003 – Diet of the Barn Owl (*Tyto alba*) and Little Owl (*Athene noctua*) in wetlands of northeastern Greece. *Belgian Journal of Zoology*, 133 (1), 15-22.
- Graham R. W., 1985 – Diversity and community structure of the Late Pleistocene mammal faunas of North America. *Acta Zoologica Fennica*, 170, 181-192.
- Grégoire, S., 2000 – Origine des matières premières lithiques du Paléolithique pyrénéen et méditerranéen. Contribution à la connaissance des aires de circulations humaines. Thèse de Doctorat de 3e cycle, Université de Perpignan.
- Guillem P., 2001 – Los micromamíferos y la secuencia climática del Pleistoceno medio, Pleistoceno superior y Holoceno en la fachada central mediterránea. In Villaverde, V. (ed.): De Neandertales a Cromañones. El Inicio del Poblamiento Humano en las Tierras Valencianas. Valencia : Universidad de Valencia, 57-72.
- Guthrie R.D., Matthews J.V. Jr., 1971 – The Cape Deceit fauna. Early Pleistocene mammalian assemblage from the Alaskan Arctic. *Quaternary research*, 1, 474-510.
- Hanquet C., 2006 – Les micromammifères des unités archéostratigraphiques UA 24, UA 25 et UA 26 de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes) : implications paléoécologiques et taphonomiques. Mémoire de Master 2, M.N.H.N., Paris, 72p., inédit.
- Hanquet C., Valensi P., Bailon S., Desclaux E., El Guennouni K., Roger T., Lumley H. de, 2010 – Caractérisation du climat et de la biodiversité au Pléistocène moyen final, d'après les faunes de vertébrés de la grotte du Lazaret (Nice, France). *Quaternaire*, 21 (3), 215-226.
- Hanquet C., Desclaux E., 2011 – Analyse paléoécologique des communautés de micromammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel, France) dans le contexte des migrations de faunes en Europe méridionale au cours du Pléistocène moyen. *Quaternaire*, 22 (1), 34-45.
- Hausser J., Jammot D., 1974 – Etude biométrique des mâchoires chez les *Sorex* du groupe *araneus* en Europe continentale (Mammalia, Insectivora). *Mammalia*, 38 (2), 324-343.
- Heinrich W.D., 1978 – Zur biometrischen Erfassung eines Evolutionstrends bei *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) aus dem Pleistozän Thüringens. *Säugetierkd. Inform.*, 2/3, p.21.
- Heinrich W.D., 1982 – Zur Evolution und Biostratigraphie von *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) im Pleistozän Europas. *Zeitschrift für Geologische Wissenschaften*, 10, 683-735.

- 
- Heinrich W.D., 1987 – Neue Ergebnisse zur Evolution und Biostratigraphie von *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) im Quartär Europas. *Zeitschr. Geol. Wiss.*, 15, 389-406.
- Heinrich W.D., 1990 – Some aspects of evolution and biostratigraphy of *Arvicola* (Mammalia, Rodentia) in central european pleistocene. *In* Fejfar O. & Heinrich W.D. (Eds), *Int. Symp. Evol. Biostr. Arvicolids*, Praha, 65-182.
- Heller F., 1936 – Eine oberpliozäne Wirbeltierfauna aus Rheinhessen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilageband*, 76, Abt. B, 99–160.
- Henshilwood C. S., 1997 – Identifying the collector : Evidence for human processing of the Cape Dune Mole-Rat, *Bathyergus suillus*, from Blombos Cave, Southern Cape, South Africa. *Journal of Archaeological Science*, 24, 659-662.
- Hernández Fernández M., 2001 – Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. *Global Ecology & Biogeography*, 10, 189–204.
- Hernández Fernández M., Alberdi M. T., Azanza B., Montoya P., Morales J., Nieto M., Peláez-Campomanes P., 2006 – Identification problems of arid environments in the Neogene-Quaternary mammal record of Spain. *Journal of Arid Environments*, 66, 585-608.
- Hewitt G. M., 1996 – Some genetic consequences of ice ages, and their role, in divergence and speciation *Biological Journal of the Linnean Society*, 58, 247-276.
- Hewitt G. M., 2000 – The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405, 907–913.
- Hewitt G. M., 2004 – Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Phil. Trans. R. Soc. London, B* 359, 183-195.
- Hewitt G. M., 2011 – Quaternary phylogeography: the roots of hybrid zones. *Genetica*, 139, 617-638.
- Hinton M.A.C., 1923 –Diagnoses of species of *Pitymys* and *Microtus* occurring in the Upper Freshwater bed of West Runton, Norfolk. *Journal of Natural History Series* 9, 12 (70), 541-542.
- Hinton M.A.C., 1926 – Monograph of the voles and lemmings (Microtinae), living and extinct. London, British Museum of Natural History, vol.1.
- Hír J., 1993 – *Allocricetus ehiki* Schaub, 1930 (Rodentia, Mammalia) finds from Villány 3 and Esztramos 3 (Hungary). *Fragmenta Mineralogica et Paleontologica*, 16, 61-80.
- Hír J., 1998 – A Comparative study on the dental morphology of the Early Pleistocene *Cricetus praeglacialis* Schaub, 1930 and recent Hungarian *C. cricetus*. *Folia Historico Naturalia musei Matraensis*, 22, 51-79.
- Hirald F., Parreno F., Andrada V., Amores F., 1976 – Variations in the food habits of the European Eagle Owl (*Bubo bubo*). *Doñana Acta Vertebrata*, 3 (2), 137-156.

- 
- Hockett B., 1991 – Toward distinguishing human and raptor patterning on leporid bones. *American Antiquity*, 56 (4), 667-679.
- Hockett B., Bicho N.F., 2000 – The rabbits of Picareiro Cave: small mammal hunting during the late Upper Palaeolithic in the Portuguese Estremadura. *Journal of Archaeological Science*, 27, 715-723.
- Hoek Ostende L.W. van den & Vos J. de, 2006 – A century of research on the classical locality of Tegelen (province of Limburg, The Netherlands). *Courier Forsch. Inst. Senckenberg*, 256, 291-304.
- Hoffman R., 1988 – The contribution of raptorial birds to patterning in small mammal assemblages. *Paleobiology*, 14 (1), 81-90.
- Horáček I., Jahelková H., 2005 – History of the *Pipistrellus pipistrellus* group in Central Europe in light of its fossil record. *Acta Chiropterologica*, 7 (2), 189–204.
- Jaarola M., Martinkova N., Gündüz I., Brunhoff C., Zima J., Nadachowski A., Amoro G., Bulatova N., Chondropoulos B., Fragedakis-Tsolis S., Gonzales-Esteban J., Lopez-Fuster M. J., Kadorov A., Kefelioglu H., Luz Mathias M., Villate I. & Searle J. B., 2004 – Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33, 647-663.
- Jambu M., 1978 – Classification automatique pour l'analyse de données. Tome I : Méthode et algorithmes. Dunod, Paris, 310 p.
- Jammot D., 1973 – Les insectivores (Mammalia) du gisement Pléistocène moyen des Abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 11, 41-51.
- Jammot D., 1977 – Les musaraignes (Soricidae, Insectivora) du Plio-Pléistocène d'Europe. Considérations générales sur les Soricidae. Evolution. Phylogénie. Classification. Thèse de Doctorat. Université de Dijon. 341 p., inédit.
- Jánossy, D., 1962 – Vorläufige Mitteilung über die Mittelpleistozäne Vertebratenfauna der Tarkofelsnische (NO-Ungarn, Biikk-Gebirge). *Annales Historico-naturales Musei Nationalis Hungarici, pars Mineralogica et Palaeontologica* 54, 155-176.
- Jánossy, D. 1964 – Letztinterglaziale Vertebratenfauna aus der Kaiman LambrechtHöhle (Bükk-Gebirge, N-O Ungarn). *Acta Zoologica*, 10, 139-197.
- Jánossy D., 1986 – Pleistocene Vertebrate Faunas of Hungary. Amsterdam, Elsevier Science Publishers, 208 p.
- Jeannet M., 1981 – Les rongeurs du gisement acheuléen d'Orgnac 3 (Ardèche). Essai de paléoécologie et de chronostratigraphie. *Bull. Soc. Linn. Lyon* 50 (2), 49-71.



- 
- Jeannet M., 1995 – Les Cricétidés (Mammalia, Rodentia) des gisements moustériens de Soyons (Ardèche, France). Bull. mens. Soc. Linn. Lyon **64** 1 (1995), 41–48.
- Jeannet M., 2000 – Biométrie et écologie de *Microtus brecciensis* (Mammalia, Rodentia), Revue de Paléobiologie, Genève, 19, 2, 339-357.
- Jeannet M. & Vital J., 2009 – La grotte de la Chauve-souris à Donzère (Drôme, France). L'environnement holocène par la méthode quantitative appliquée aux microvertébrés. Essai de définition et application. Revue de Paléobiologie, 28 (1), 139-173.
- Jewell P.A., 1963 – The experimental earthwork on Overton Down, Wiltshire, 1960. British Association for the Advancement of Science, London.
- Jullien R., 1972 – Les Chiroptères du Würmien II de la grotte de l'Hortus (Valflaunès, Hérault). Etudes Quaternaires, 1, 247-265.
- Kahlke R.-D., 2000 – The early Pleistocene (Epivillafranchian) faunal site of Untermassfeld (Thuringia, Central Germany), synthesis of new results. ERAUL, 92, 123-138.
- Kalthoff D., Mörs T., Tesakov A., 2007 – Late Pleistocene small mammals from the Wannenköpfe volcanoes (Neuwied Basin, western Germany) with remarks on the stratigraphic range of *Arvicola terrestris*. Geobios, 40, 609-623.
- Koenigswald, W. von, 1970 – Mittelpleistozäne Kleinsäugerfauna aus der Spaltenfüllung Petersbuch bei Eichstätt. Mitt. Bay. Staatsslg Paläont. Hist. Geol., 10, 407-432.
- Koenigswald W. Von, 1973 – Veränderungen in der Kleinsäugerfauna von Mitteleuropa zwischen Cromer un Eem (Pleistozän). Eiszeitalter und Gegenwart, 23/24, 159-167.
- Koenigswald W. Von, 1980 – Schmelzstruktur und Morphologie in dem Molaren der Arvicoliden (Rodentia). Abh. Seckenbergerrgische Naturforschende Gesellschaft, 59 (1), 1-94.
- Koenigswald W. Von, Kolfschoten T. van, 1996 – The *Mimomys-Arvicola* boundary and the enamel thickness quotient (SDQ) of *Arvicola* as stratigraphic markers in the Middle Pleistocene. In: Turner C. (ed.), The early Middle Pleistocene in Europe, Rotterdam, 211-216.
- Kolfschoten, T. Van, 1985 – The Middle Pleistocene (Saalianl and Late Pleistocene Weichselian) mammal faunas from Maastricht-Belvédère, Southern Limburg, (The Netherlands). Meded. Rijks Geol. Dienst, 39 (1), 45-74.
- Kolfschoten T. van, 1995 – On the application of fossils mammals to the reconstruction of the palaeoenvironment of northwestern Europe. Acta Zoologica Cracoviensa, 38 (1), 73-84.
- Kolfschoten T. van, Roth G., 1993 – Die mittelpleistozänen Mollusken und Kleinsäuger von Schlackenkegeln der Osteifel. Jahrbuch des Römisch- Germanischen Zentralmuseums Mainz 40, 27–74.

- 
- Kolfschoten T. & Turner E., 1996 – Early Middle Pleistocene mammalian faunas from Kärlich and Miesenheim I and their biostratigraphical implications. *In* Turner C. (ed.), *The early Middle Pleistocene in Europe*, Rotterdam, Balkema, 227-253.
- Kormos T., 1934 – Neuer Insektenfresser, Fledermäuse und Nager aus dem Oberpliozän der Villanyer Gegend. *Föld. Köz. (Geol. Mitteil.)*, 64, 296-321.
- Korth W. K., 1979 – Taphonomy of microvertebrate fossil assemblages. *Annals of the Carnegie Museum of Natural History*, 48, 235–285.
- Kotsakis T., 1987 – Les chiroptères du Pléistocène supérieur des environs de Alghero (Sardaigne, Italie). *Geologica Romana*, 26, 103-108.
- Kotsakis T., Esu D. & Girotti O., 1992 – A post-Villafranchian cold event in central Italy testified by continental mollusc and rodents. *Bolletino della Societa Paleontologica Italiana*, 111, 335-340.
- Kotsakis T., Petronio C., 1980 – I chiropteri del Pleistocene superiore della grotta di Spinagallo (Siracusa, Sicilia). *Boll. Serv. Geol. Ital.*, 101, 49-76.
- Kotsakis T., Abbazzi L., Angelone C., Argenti P., Barisone G., Fanfani F., Marcolini F. & Masini F., 2003 – Plio-Pleistocene biogeography of Italian mainland micromammals, *DEINSEA* 10, 313–342.
- Kowalski K., 1959 – Insectivores, Bats and Rodents from the early Pleistocene bone breccia of Podlesice near Kroczyce (Poland). *Acta Paleont. Pol.*, 1, 331-394.
- Kowalski K., 1962 – Fauna of bats from the Pliocene of Weze in Poland. *Acta zool. cracov.*, 7, 39-51.
- Kowalski K., 1963 – The Pliocene and Pleistocene Gliridae (Mammalia, Rodentia) from Poland. *Acta zool. cracov.*, 8(14), 533-567.
- Kowalski K., 1990 – Some problems of the taphonomy of small mammals. *International Symposium on the Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids*, Praha, 285-296.
- Kowalski K., 1995 a – Lemmings (Mammalia, Rodentia) as indicators of temperature and humidity in the european Quaternary. *Acta Zool. Cracov.*, Kraków, 38 (1), 85-94.
- Kowalski K., 1995 b – Taphonomy of bats (Chiroptera). *Geobios*, 18, 251-256..
- Kowalski K., 2001 – Pleistocene rodents of Europe. *Folia Quaternaria*, 72, 3-389.
- Kowalewski M., Labarbera M., 2004 – Actualistic taphonomy: Death, decay, and disintegration in contemporary settings. *Palaios*, 19, 423–427.
- Kratochvil J., 1980 – Zur Phylogenie und Ontogenie bei *Arvicola terrestris* (Rodentia, Arvicola). *Folia Zoologica*, 29, 209-224.
- Kratochvil J., 1981 – *Arvicola cantiana* vit-elle encore ? *Folia Zoologica*, 30, 289-300.



- 
- Landt M.J., 2004 – Investigations of human gnawing on small mammal bones among contemporary Bofi foragers of the Central African Republic. M.A. thesis, Washington State University.
- Landt M.J., 2007 – Tooth marks and human consumption : ethnoarchaeological mastication research among foragers of the Central African Republic. *Journal of Archaeological Science*, 34, 1629-1640.
- Laplana C. & Cuenca Bescós G., 2000 – Una nueva especie de *Microtus (Allophaiomys)* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) en el Pleistoceno inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España). *Revista española de Paleontología*, 15 (1), 77-87.
- Lartigot A.-S., 2007 – Taphonomie pollinique en grotte de sédiments détritiques et de spéléothèmes : Potentiels et limites pour la reconstitution de l'environnement végétal de l'homme préhistorique sur le pourtour nord-ouest méditerranéen. Application aux sites de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales), de la Baume Bonne (Quinson, Alpes-de-haute-Provence), de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes) et de la grotte italienne de la Basura (Toirano, Ligurie). Thèse de doctorat, MNHN, Paris, 545 p.
- Laudet F., Selva N., 2004 – Ravens as small mammal bone accumulators: First taphonomic study on mammal remains in raven pellets. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 226 (3-4), 272-286.
- Lawson T., Hopkins D.W., Chudek J.A., Janaway R.C., Bell M.G., 2000 – The Experimental Earthwork at Wareham, Dorset after 33 Years : 3. Interaction of Soil Organisms with Buried Materials. *Journal of Archaeological Science*, 27 (4), 273-285.
- Lebon M., Reiche I., Fröhlich F., Bahain J.-J., Falguères C., 2008 – Characterization of archaeological burnt bones: contribution of a new analytical protocol based on derivative FTIR spectroscopy and curve fitting of the  $\nu_{13}$  PO<sub>4</sub> domain. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 392, 1479–1488.
- Legendre S., 1986 – Analysis of mammalian communities from the Late Eocene and Oligocene of southern France. *Paleovertebrata*, Montpellier, 16, 191-212.
- Legendre S., 1989 – Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structures, milieux et évolution. Thèse de doctorat d'Etat, Université de Montpellier II, 2 vol., 263 p.
- Legendre S., Montuire S., Maridet O., Escarguel G., 2005 – Rodents and climate : a new model for estimating past temperatures. *Earth and Planetary Science Letters*, 235, 408-420.
- Le Louarn H, Quéré J.-P., 2003 – Les rongeurs de France : faunistique et biologie. INRA éditions, 256 p.
- Libois R.M., 1984 – Essai synécologique sur les micromammifères d'Europe atlantique et ouest méditerranéenne. Etude par analyse du régime alimentaire de la Chouette effraie *Tyto alba (Scopoli)*. *Cahiers d'Ethologie Appliquée*, 4, 1-202.

- 
- Libois R.M., Fons R., Saint-Girons M.-C., 1983 – Le régime alimentaire de la chouette effraie (*Tyto alba*) dans les Pyrénées-orientales. Etude des variations écogéographiques. Revue d'Ecologie (Terre Vie), 37, 187-197.
- Lisiecki L.E., Raymo M.E., 2005 – A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic  $\delta^{18}\text{O}$  records. Paleoclimatology, 20, PA1003, 17p.
- López Antoñanzas R., Cuenca-Bescós G., 2002 – The Gran Dolina site (Lower to Middle Pleistocene, Atapuerca, Burgos, Spain): new palaeoenvironmental data based on the distribution of small mammals. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 186 (3-4), 311-334.
- López-García J. M., 2008 a – Evolución de la diversidad taxonómica de los micromamíferos en la Península Ibérica y cambios Paleambientales durante el Pleistoceno superior. Tesis Doctoral, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, 368 p., inédit.
- López-García J. M., 2008 b – Late Pleistocene small mammals from Abric Romaní (Barcelona, Spain). Annali dell'Università di Ferrara, Mus. Sci. Nat., Vol. speciale, 105-110.
- López-García J.M., Blain H.A., Cuenca-Bescós G., Arsuaga J.L., 2008 – Chronological, environmental, and climatic precisions on the Neanderthal site of the Cova del Gegant (Sitges, Barcelona, Spain). Journal of Human Evolution, 55, 1151–1155.
- López-García J.M., Blain H.A., Allué E., Bañuls S., Bargalló A., Martín P., Morales J.U., Pedro M., Rodríguez A. and Solé A., et al., 2010 – First fossil evidence of an “interglacial refugium” in the Pyrenean region. Naturwissenschaften, 97 (8), 753-761.
- López Martínez N., 1980 – Los micromammíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) del sitio de ocupación achelense de Aridos-I (Arganda, Madrid). In Ocupaciones achelenses en el valle del Jarama. Publicaciones en la Excma. Diput. Prov. De Madrid, 161-202.
- López Martínez N., Ruiz Bustos A., 1977 – Descubrimiento de dos yacimientos del Pleistoceno medio en el karst de la Sierra Alfaguara (Granada). Síntesis estratigráfica de este período en la región Bética. Estudios Geológicos, 33, 255-265.
- Lugon-Moulin D., Wytténbach A., Brüner H., Goudet J., Hausser J., 1996 – Study of gene flow through a hybrid zone in the common shrew (*Sorex araneus*) using microsatellites. Hereditas, 125, 159-168.
- Lumley M.A. de, 1970 – Anténéandertaliens et néandertaliens du Bassin méditerranéen occidental européen. Doctorat d'Etat, Université Paris, 1 116 p.
- Lumley M.A. de, 1976 – Les Anténéanderthaliens dans le Sud. In Lumley (ed.), La Préhistoire française, I, Editions du CNRS, Paris, 547-560.
- Lumley H. de, 1971 – Le Paléolithique inférieur et moyen du Midi méditerranéen dans son cadre géologique. T. II, Ve Supplément à Gallia-Préhistoire, 445p.

- 
- Lumley H. de, 1976 – Les civilisations paléolithiques et mésolithiques de la France. In : La Préhistoire française, t I-2, 819-851, Editions du CNRS.
- Lumley H de, ed., 1982 – *L'Homo erectus* et la place de l'Homme de Tautavel parmi les hominidés fossiles. Nice: Prétirage, Collections du Congrès International de la Paléontologie humaine.
- Lumley H. de, Fournier A., Park Y.C., Yokoyama Y., Demouy A. , 1984 – Stratigraphie du remplissage Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Etude de huit carottages effectués de 1981 à 1983. *L'Anthropologie*, 88 (1), 5-18.
- Lumley de H., Barsky D., 2004 – Évolution des caractères technologiques et typologiques des industries lithiques dans la stratigraphie de la Caune de l'Arago. *L'Anthropologie* 108, 185–237.
- Lumley H. de., Grégoire S., Barsky D., Batalla G., Bailon S., Belda V., Briki D., Byrne L., Desclaux E., El Guennouni K., Fournier A., Kacimi S., Lacombat F., Lumley M.-A. de, Moigne A.-M., Moutoussamy J., Paunescu C., Perrenoud C., Pois V., Quiles J., Rivals F., Roger T., Testu A., 2004 a – Habitat et mode de vie des chasseurs paléolithiques de la Caune de l'Arago (600 000–400 000 ans). *L'Anthropologie*, 108 (2), 159-184.
- Lumley H. de, Echassoux A., Bailon S., Cauche D., De Marchi M.P., Desclaux E., El Guennouni K., Khatib S., Lacombat F., Roger T., Valensi P., 2004 b – Le sol d'occupation acheuléen de l'unité archéostratigraphique UA 25 de la grotte du Lazaret, Nice, Alpes-Maritimes. Edisud, Aix-en-Provence, 491p.
- Lumley H. de, Bailon S., Cauche D., Desclaux E., El Guennouni K., Hanquet C., Khatib S., Mhamdi M., Roger T., Valensi P., 2006 – La grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). Rapport de fouille 2006. DRAC région PACA, 230 p.
- Lumley H. de, Bailon S., Cauche D., Desclaux E., El Guennouni K., Hanquet C., Khatib S., Mestour B., Mhamdi M., Michel V., Moussous A., Roger T., Rossoni E., Valensi P., 2008 a – La grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). Rapport de fouille 2008, opération programmée 2006-2008. DRAC région PACA, 203 p.
- Lumley H. de, Arobba D., Cauche D., Desclaux E., Echassoux A., Khatib S., Ricci M., Roussel B., Simon P., Tozzi C., Valensi P., Vicino G, 2008 b – Les cultures acheuléennes et moustériennes dans les Alpes-Maritimes et en Ligurie. *Bulletin du Musée d'Anthropologie de Monaco*, 1, 11-20.
- Lyman R.L., 1984 – Bone density and differential survivorship of fossils classes. *Journal of anthropological archaeology*, 3 (4), 259-299.
- Lyman R.L., 1994 – Vertebrate taphonomy. *Cambridge manuals in archaeology*, Cambridge University Press, 524 p.
- MacDonald D., Barret P., 1995 – Guide complet des mammifères de France et d'Europe. Delachaux et Niestlé, 304 p.

- 
- Marchetti M., Parolin K., Sala B., 2000 – The Biharian fauna from Monte La Mesa (Verona, northeastern Italy). *Acta Zool. Cracov.*, Kraków, 43, 79-105.
- Markova A.K., 2007 – Pleistocene mammal faunas of Eastern Europe. *Quaternary International*, 160, 100-111.
- Marks A.E., Brugal J-Ph., Chabai V.P., Monigal K., Goldberg P., Hockett B., Peman E., Elorza M., Mallol C., 2002 – Le gisement pléistocène moyen de Galeria Pesada (Estrémadure, Portugal) : premiers résultats. *Paléo*, 14, 77-100.
- Marquet J.-C., 1989 – Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Dijon, 636 p.
- Marquet J.-C., 2001 – Les Rongeurs de la grotte du Sanglier à Reilhac (Lot). In Séronie-Vivien M.R. (ed.), *La Grotte du Sanglier à Reilhac (Lot) : du Magdalénien au Néolithique ancien*, Cressensac, Préhistoire du Sud-Ouest, 175-182.
- Martin Suárez E., Mein P., 1998 – Revision of the genera *Parapodemus*, *Apodemus*, *Rhagamys* and *Rhagapodemus* (Rodentia, Mammalia). *Geobios*, 31 (1), 87-97.
- Masini F., Sala B., 2007 – Large- and small-mammal distribution patterns and chronostratigraphic boundaries from the Late Pliocene to the Middle Pleistocene of the Italian peninsula. *Quaternary International*, 160, 43-56.
- Maslin, M.A., and Ridgwell, A.J., 2005 – Mid-Pleistocene revolution and the 'eccentricity myth'. In Head M.J. & Gibbard P.L. (Editors), *Early–Middle Pleistocene transitions: the land–ocean evidence*: Geological Society of London, Special Publication 247, 19–34.
- Maul, L., 1990 – Überblick über die unterpleistozänen Kleinsäugerfaunen Europas. *Quartärpaläontologie*, 8, 153-191.
- Maul L.C., Rekovets L., Heinrich W.D., Keller T., Storch G., 2000 – *Arvicola mosbachensis* (Schmidtgen 1911) of Mosbach 2: a basic sample for the early evolution of the genus and a reference for further biostratigraphical studies. *Senckenbergiana lethaea*, 80 (1), 129-147.
- Maul L.C. & Markova A., 2007 – Similarity and regional differences in Quaternary arvicolid evolution in Central and Eastern Europe. *Quaternary International*, 160, 81-99.
- Maul L.C., Parfitt S., 2010 – Micromammals from the 1995 Mammoth excavation at West Runton, Norfolk, UK, morphometric data, biostratigraphy and taxonomic reappraisal. *Quaternary international*, 228, 91-115.
- Mayhew D. F., 1977 – Avian predators as accumulators of fossil mammal material. *Boreas*, 6 (1), 25-31.
- McDonald R. A., Webbon C., Harris S., 2000 – The diet of stoats (*Mustela erminea*) and weasels (*Mustela nivalis*) in Great Britain. *Journal of zoology (London)*, 252, 363-371.

- 
- Mein P., 1975 – Les Chiroptères (Mammalia) du gisement pléistocène moyen des Abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze). *Nouvelles Archives du Musée d'Histoire Naturelle de Lyon*, 13, 57-67.
- Mein P. & Freudenthal M., 1971 – Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia Rodentia) du Tertiaire de l'Europe. *Scripta geologica*, 2, 1–37.
- Mellett J.S., 1974 – Scatological origin of microvertebrate fossil accumulations. *Nature*, 185, 349 – 350.
- Menu H., Sigé B., 1971 – Nyctalodontie et mytodontie, importants caractères de grades évolutifs chez les chiroptères entomophages. *C. R. Acad. Sci. Paris, D*, 272, 1735–1738.
- Menu H., Popelard J.-B., 1987 – Utilisation des caractères dentaires pour la détermination des vespertilionidés de l'Ouest européen. *Le Rhinolophe*, 4, 1-88.
- Meylan A., Hausser J., 1978 – Le type chromosomique A des *Sorex* du groupe *araneus* : *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Insectivora, Mammalia). *Mammalia*, 42, 115-122.
- Michaux J., 1971 – Muridae (Rodentia) néogènes d'Europe suboccidentale. Evolution et rapport avec les formes actuelles. *Paléobiologie continentale, Montpellier*, 2 (1), 67p.
- Michaux, J., Pasquier, L., 1974 – Dynamique des populations de mulots (Rodentia, Apodemus) en Europe durant le Quaternaire. Premières données. *B.S.G.F.* 7 (XVI), 431–439.
- Michaux, J., Aguilar, J.-P., Montuire, S., Wolff, A., Legendre, S., 1997 – Les Murinae (Rodentia, Mammalia) néogènes du Sud de la France : Evolution et paléo environments. *Geobios* 20, 379–385.
- Michaux J.R., Kinet S., Libois R., Besnard A., Catzefflis F., 2001 – Molecular identification of three sympatric species of wood mice (*Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, *A. alpicola*) in western Europe (Muridae : Rodentia). *Molecular Ecology Notes*, 1 (4), 260- 263.
- Michaux, J.R., Chevret, P. Filippucci, M.-G., Macholand M., 2002 – Phylogeny of the genus *Apodemus* with a special emphasis on the subgenus *Sylvaemus* using the nuclear IRBP gene and two mitochondrial markers : cytochrome b and 12S rRNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 23, 123–136.
- Michel V., 1995 – Etude des influences des processus de fossilisation sur le fondement de la datation radiométrique. Application à la datation par U-TH et ESR de mâchoires (os, dent) de *Cervus elaphus* des niveaux archéologiques de la grotte du Lazaret. Thèse de Doctorat, M.N.H.N., Paris, 240 p., inédit.
- Michel V., Shen G., Valensi P., Lumley H. de, 2009 – ESR dating of dental enamel from Middle Palaeolithic levels at Lazaret Cave, France. *Quaternary Geochronology*, 4, 233–240.
- Mikkola H., 1983 – Owls of Europe. Poyser Calton. 397 p.

- 
- Moigne A.-M., Grégoire S., Lumley H. de, 2005 a – Les territoires de chasse et d'exploitation des matières premières des hommes préhistoriques de la Caune de L'Arago entre 600 000 ans et 400 000 ans. In Jaubert & Barbaza (dir.) : Territoires, déplacements, mobilité, échanges durant la Préhistoire, CTHS ed., 17-30.
- Moigne A-M, Moncel M-H., 2005 b – Données nouvelles sur les restes fauniques et lithiques dans les différents niveaux d'occupation du site d'Orgnac 3 (Ardèche, sud-est France) : types d'occupation. In Les Premiers Peuplements en Europe, Molines N, Moncel M-H, Monnier J-L (eds). British Archaeological Reports, International Series, 1364, 215-226.
- Moigne A.M., Palombo M.R., Beldac V., Heriech-Briki D., Kacimi S., Lacomat F., de Lumley M.A., Moutoussamy J., Rivals F., Quilès J, Testu A., 2006 – Les faunes de grands mammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel) dans le cadre biochronologique des faunes du Pléistocène moyen italien. *L'Anthropologie*, 110 (5), 788-831.
- Moncel M.-H., Débard E., Desclaux E., Dubois J.-M., Lamarque F., Patou-Mathis M., Vilette P., 2002 – Le cadre de vie des hommes du Paléolithique moyen (stades isotopiques 6 et 5) dans le site de Payre (Rompon, Ardèche) : d'une grotte à un abri sous roche effondré. *Bulletin de la S.P.F.*, 99 (2), 249-273.
- Montoya P., Alberdi M. T., Barbadillo L.J., van der Made J., Morales J., Murelaga X., Peñalver E., Robles F., Ruiz Bustos A., Sánchez A., Sanchiz B., Soria D., Szyndlar Z., 2001 – Une faune très diversifiée du Pléistocène inférieur de la Sierra de Quibas (province de Murcia, Espagne). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA*, 332 (6), 387-393.
- Montuire S., 1994 – Communautés de mammifères et environnements, l'apport des faunes aux reconstitutions des milieux en Europe depuis le Pliocène et l'impact des changements climatiques. Thèse de doctorat, Université Montpellier II, 128 p.
- Montuire S., 1996 – Rodents and climate II: Quantitative climatic estimates for Plio-Pleistocene faunas from Central Europe. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 39 (1), 373-379.
- Montuire S., 1997 – L'adaptation des mammifères a des milieux nouveaux : Un retard des communautés sur les espèces. *Geobios*, 30 (2), 145-150.
- Montuire S., 1998 – Analyse paléoécologique d'une première séquence de faunes de mammifères et évolution des environnements en Allemagne au Pleistocene. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science*, 326, Issue 3, 221-226.
- Montuire S., 1999 – Mammalian faunas as indicators of environmental and climatic changes in Spain during the Pliocene–Quaternary transition. *Quaternary Research*, 52, 129–137.
- Montuire S., 2000 – Letter to the editor. Reply to letter to the editor by J. Rodríguez. *Quaternary Research*, 54, 436.
- Montuire S., Desclaux E., 1997 – Palaeoecological analysis of mammalian faunas and environmental evolution in the South of France during the Pleistocene. *Boreas*, 26, 355–365.



- 
- Montuire S., Michaux J., Legendre S., Aguilar J.P., 1997 – Rodents and climate. 1. A model for estimating past temperatures using arviculids (Mammalia : Rodentia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 128, 187-206.
- Montuire S., Marcolini F., 2001 – Palaeoenvironmental significance of the mammalian faunas from Italy since the Pliocene. *Journal of Quaternary Science*, 17 (1), 87–96.
- Mourer-Chauviré C., Philippe M., Quinif Y., Chaline J., Debard E., Guérin C., Huguency M., 2003 – Position of the palaeontological site Aven I des Abîmes de La Fage, at Noailles (Corrèze, France), in the European Pleistocene chronology. *Boreas*, 32 (3), 521-531.
- Nadachowski A., 1982 – Late Quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of Voles. *Panstwowe Wydawnictwo Naukowe*, 1-108.
- Nadachowski A., 1984 – Taxonomic value of anteroconid measurements of M/1 in common and field voles. *Acta theriologica*, 29 (10), 123-127.
- Nadachowski A., 1990 – Comments on variation, evolution and phylogeny of *Chionomys* (Arvicolinae). In Fejfar O. & Heinrich W.D. (eds.), *Int. Symposium on Evolution Phyl. and biostrat. of Arviculids (Rodentia, Mammalia)*. Prague, Geological survey, 448 p.
- Nadachowski A., 1991 – Systematics, geographic variation, and evolution of snow voles (*Chionomys*) based on dental characters. *Acta Theriologica*, 36 (1-2), 1-45.
- Nadachowski A., 1992 – Early Pleistocene *Predicrostonyx* (Rodentia, Mammalia) from Poland. *Acta Zool. Cracov.*, Kraków, 35 (2), 203-216.
- Nadachowski A. & Daoud A., 1995 – Patterns of Myoxid evolution in the Pliocene and Pleistocene of Europe. *Hystrix*, 6 (1-2), 141-149.
- Niethammer J., Krapp F., 1982 – *Handbuch des Säugertiere Europas*. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, 649 p.
- Nord Andreasen T., 1997 – Taxonomic status of *Desmana* (Insectivora) and *Spermophilus* (Rodentia) specimens from Danish Late Weichselian deposits. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 40 (2), 229–236.
- Olsen S.L., Shipman P., 1988 – Surface modification on bone: trampling versus butchery. *Journal of Archaeological Science*, 15, 535–553.
- Olson E.C., 1980 – Taphonomy : its history and role in community evolution. In Butzer K. W., Freeman L. G. (eds), *Fossils in the making. Prehistoric Archeology and Ecology Series*, University of Chicago Press, 5-19.
- Oppliger J., Becker D., 2010 – Analyses morphométriques de sicistes des bouleaux (*Sicista betulina* Pallas, 1779 ; Mammalia ; Rodentia) découvertes dans un riche gisement du Pléistocène supérieur du Nord-Ouest de la Suisse. *Comptes Rendus Palevol* 9 (3), 113-120.

- 
- O'Regan H. J., 2008 – The Iberian Peninsula – corridor or cul-de-sac? Mammalian faunal change and possible routes of dispersal in the last 2 million years. *Quaternary Science Reviews*, 27 (23-24), 2136-2144.
- Palombo M.R., Giovinazzo, C., 2006 – What do cenograms tell us about mammalian palaeoecology? The example of Plio-Pleistocene Italian faunas. *Courier-Forschungsinstitut Senckenberg*, 256, 215-235.
- Pasquier L., 1974 – Dynamique évolutive d'un sous-genre de Muridae, *Apodemus (Sylvaemus)*. Etude biométrique des caractères dentaires de populations fossiles et actuelles d'Europe occidentale. Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 183 p.
- Patou M., 1987 – Les marmottes : animaux intrusifs ou gibiers des préhistoriques du Paléolithique. *Archaeozoologia*, I (1), 93-107.
- Paunescu A.-C., 2001 – Les Rongeurs du Pléistocène Inférieur et Moyen de trois grottes du sud-est de la France (Vallonnet, Caune de l'Arago, Baume Bonne). Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales. Thèse de Doctorat, M.N.H.N., Paris, 514 p., inédit.
- Paunescu C., 2004-2005 – *Chionomys nivalis* Martins, 1842 et *Microtus (Suranomys) malei* Hinton, 1907 (Arvicolinae, Rodentia, Mammalia) dans le remplissage de la grotte de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales, France). Etude comparative des populations. *Dacia*, n.s., t. XLVIII-XLIX, Bucarest, 455-469.
- Paunescu C., 2006 – *Pliomys lenki* Heller, 1930 (Arvicolinae, Rodentia), forme relique dans la séquence würmienne de la grotte Spurcata (Nandru, Hunedoara, Roumanie). *Bull. Mus. Anthropol. Préhist. Monaco*, 46, 69-75.
- Paunescu C. & Abbassi M., 2002 – Variations d'*Eliomys* (Myoxidae, Rodentia) durant le Quaternaire. Aperçu sur des populations du Sud de la France, de Ligurie et d'Espagne. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 42, 3-13.
- Paunescu C. & Brunet-Lecomte P., 2005 – Analyse odontométrique du sous-genre *Microtus (Iberomys)* Chaline, 1972 (Rodentia, Arvicolinae) du sud de la France au pléistocène moyen et supérieur. *Bull. Mus. Anthropol. préhist. Monaco*, 45, 31-39.
- Parés J.M., Pérez-González A., 1999 – Magnetochronology and stratigraphy at Gran Dolina section, Atapuerca (Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution*, 37 (3-4), 325-342
- Paunovic, M., Rabeder, G., 2000 – Paleoeological Analysis of the Early Pleistocene Vertebrate Fauna from Razvodje and Tatinja draga (Croatia). *Beiträge zur Paläontologie*, 25, 87-94.
- Payen P., Argant J., Cregut-Bonnoure E., Defleur A., Evin J., Guerin C., 1990 - Le gisement moustérien de l'abri Moula (Soyons, Ardèche). *Ardèche archéologie*, 7, 3-9.
- Peet R. K., 1974 – The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 5, 285-307.



- 
- Peña, L., 2006 – Caracterización y estudio morfológico de las industrias líticas del Pleistoceno Inferior y Medio de los yacimientos en cueva de Santa Ana y Maltravieso en el Calerizo Cacereno (Cáceres, Extremadura). Comparación de dos conjuntos líticos en cuarzo lechoso: la Sala de los Huesos de la cueva de Maltravieso y el nivel C de la cueva de L'Aragó (Tautavel, Francia). Tesis de Licenciatura. inédita, Universidad Rovira i Virgili, Tarragona, 300p.
- Peña L, 2008 – Morpho-technological study of the Lower and Middle Palaeolithic lithic assemblages from Maltravieso and Santa Ana cave (Cáceres, Extremadura). Comparison of two lithic assemblages knapped in milky quartz: Maltravieso cave (Sala de los Huesos) and level C of Arago cave (Tautavel, France). *Annali dell'Università di Ferrara, Mus. Sci. Nat.*, Vol. speciale, 145-150.
- Pigeaud R., Plagnes V., Bouchard M., Bahain J.-J., Causse C., Demailly S., Falguères C., Laval E., Noël F., Rodet J., Valladas H., Walter P., 2010 – Analyses archéométriques dans la grotte ornée Mayenne-Sciences (Thorigné-en-Charnie, Mayenne). *L'Anthropologie*, 114, 97-112.
- Poitevin F., 1984 – Biogéographie et écologie des crocidures méditerranéennes (Insectivores, Soricidés), *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811). Mémoires et travaux de l'École Pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier, 14, 100 p.
- Poitevin F., Catalan J., Fons R., Croset H., 1986 – Biologie évolutive des populations ouest-européennes de Crocidures. 1 - Critères d'identification et repartition biogéographique de *Crocidura russula* (Herman, 1780) et *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811). *Revue d'Ecologie – Terre Vie*, 41, 299-314.
- Pokines J.T., 1998 – Late survival of *Pliomys lenki* (Heller 1930) in Cantabrian Spain. *Mammalia*, 62, 143-145.
- Popov V., 1989 – Middle Pleistocene small mammals (Mammalia : Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) from Morovitsa Cave (North Bulgaria). *Acta Zoologica Cracoviensa, Kraków*, 32(13), 561-588.
- Popov V., 2004 – Pliocene small mammals (Mammalia, Lipotyphla, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) from Muselievo (North Bulgaria). *Geodiversitas*, 26 (3), 403-491.
- Povoas L., Zilhao J., Chaline J., Brunet-Lecomte P., 1992 – La faune de rongeurs du Pléistocène supérieur de la grotte de Caldeirao (Tomar, Portugal). *Quaternaire*, 3 (1), 40-47.
- Pradel A., 1988 – Fossil hamsters (Cricetinae, Rodentia) from the Pliocene and Quaternary of Poland. *Acta Zoologica Cracoviensa, Kraków*, 31, 235-296.
- Psathi E., 1996 – Étude paléontologique, paléoécologique et biostratigraphique du site de la Baume-Bonne (Alpes-de-Haute- Provence), mémoire de DEA du Muséum national d'histoire naturelle, 98 p.

- 
- Pucek Z., 1982 – Familie Zapodidae Coues, 1875 – Hüpfmäuse. *In* Niethammer, J., Krapp, F. (Eds.), *Handbuch der Säugetiere Europas*, 2/1, Rodentia II. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, 497–583.
- Puchkov V., Danukalova G., 2009 – The Late Pliocene and Pleistocene history of the Southern Urals Region in the light of neotectonic data. *Quaternary International*, 201 (1-2), 4-12.
- Rabeder G., 1972 – Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Hundsheim (Niederösterreich). *Ann. Naturhist. Mus. Wien.*, 76, 345-474.
- Rabeder G., 1973 – Fossile Fledermausfaunen aus Österreich. *Myotis*, Mitteilungsblatt für Fledermauskundler, XI, 3-14.
- Radulescu C., 1995 – Les Rongeurs. *In* Defleur A. & Crégut-Bonnoure E. (dir.), *Le gisement paléolithique moyen de la grotte des Cèdres (Var)*. Documents d'archéologie française, 49, 148-152.
- Raczynski K., Ruprecht A.C., 1974 – The effects of digestion on the osteological composition of owl pellets. *Acta Ornithologica*, 14, 1-12.
- Randi E., 2007 – Phylogeography of South European mammals. *In* Weiss S. And Ferrand N. Eds, *Phylogeography of South European Refugia*, 101-126.
- Reinhard K.J., Ambler J.R., Szuter C.R., 2007 – Hunter-Gather use of small animal food resources: coprolite evidence. *International Journal of Osteoarchaeology*, 17, 416-428.
- Renault-Miskovsky J., 1980 – Le paléoenvironnement de l'Homme de Tautavel (Caune de l'Arago, Tautavel, Pyrénées-orientales) : la faune et la flore en Roussillon au Pléistocène moyen. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 290 D, 747-750.
- Renault-Miskovsky, J., 1981– Étude palynologique du remplissage de la Caune de l'Arago à Tautavel. Signification chronologique, paléoclimatique et palééthnographique des flores. Colloque international du CNRS, Tautavel, Prétirage. *Datations et analyses isotopiques en Préhistoire. Méthodes et limites*, 253–257.
- Renault-Miskovsky J., 1995 – Middle Pleistocene vegetation and paleoclimatology in the french mediterranean basin. *Actas*, 1, 75-98.
- Reumer J.W.F., 1984 – Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta geologica*, 73, 1-173.
- Reumer J.W.F., 1987 – Redefinition of the Soricidae and the Heterosoricidae (Insectivora, Mammalia), with the description of the Crocidosoricinae, a new subfamily of Soricidae. *Revue de Paléontologie*, 6, 189-192.
- Reumer, J.W.F., 1996 – Quaternary Insectivora (Mammalia) from southwestern France. *Acta zool. Cracov.*, 39 (1), 413-426.

- 
- Reutter B.A., Hausser J., Vogel P., 1999 – Discriminant analysis of skull morphometric characters in *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, and *A. alpicola* (Mammalia; Rodentia) from the Alps. *Acta Theriologica*, 44 (3), 299-308.
- Reutter B.A., Petit E., Brünner H., Vogel P., 2003 – Cytochrome b haplotype divergences in West European *Apodemus*. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, 68, 153-164.
- Reynolds, P. 1979 – Preliminary observations on the food of the Fox *Vulpes vulpes* in the Camargue, with special reference to the rabbit *Oryctolagus cuniculus* predation. *Mammalia* 43, 295-307.
- Ripoll S., Ripoll E., Collado H., 1999 – Maltravieso : El santuario extremeño de las manos. 1. Museo de Cáceres, Consejería de Cultura, Junta de Extremadura.
- Rivals F., Moigne A.-M., Lumley H. de, 2002 – La chasse aux petits bovidés à la Caune de l'Arago (Tautavel, France) : opportunisme ou sélection des proies ? *Anthropozoologica*, 36, 3-12.
- Robert C., 1983 – Recherches sur les Taupes (*Talpa*, Insectivora) de quelques gisements quaternaires de France. Thèse Université de Bordeaux I, 170 p.
- Rodríguez J., 1999 – Use of cenograms in mammalian palaeoecology. A critical review. *Lethaia*, 32 (4), 331-347.
- Rodriguez-Hidalgo A.J., 2008 – Zooarqueología de los yacimientos kársticos del Complejo Cacereño (cueva de Santa ana y Mlatravieso). Tesis de de Licenciatura. inédita, Universidad Rovira i Virgili, Tarragona.
- Rofes J., 2009 – Los sorícidos (Mammalia, Eulipotyphla) del Pleistoceno inferior de los yacimientos de la sierra de Atapuerca, Burgos, España. Tesis doctoral, Universidad de Zaragoza, Facultad de Ciencias, Departamento de Ciencias de la Tierra, 268 p.
- Rofes J., Cuenca Bescós G., 2011 – Evolutionary history and biogeography of the genus *Crocidura* (Mammalia, Soricidae) in Europe, with emphasis on *Crocidura kornfeldi*. *Mammalian Biology*, 76 (1), 64-78.
- Roger T., 2004 – L'avifaune du Pléistocène moyen et supérieur du bord de la Méditerranée européenne : Orgnac 3, Lazaret (France), Caverna delle Fate, Arma delle Manie (Italie), Kalamakia (Grèce), Karain E (Turquie). *Paléontologie, Taphonomie et Paléoécologie. Paléontologie, Taphonomie et Paléoécologie. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 371 p.*
- Röttger, U., 1987 – Schmelzbandbreiten an Molaren von Schermäusen (*Arvicola* Lacepede, 1799). *Bonner zoologische Beiträge*, 38, 95-105.
- Ruiz Bustos A., 1978 – Edad y estudio faunístico del yacimiento kárstico de Las Yedras (Sierra de la Alfaguara, Granada). *Estudios geológicos*, 34, 323-330.

- 
- Ruiz Bustos A. & Michaux J., 1976 – Le site préhistorique de Cullar de Baza-I (Province de Grenade, Espagne) d'âge pléistocène moyen. Etude préliminaire et analyse de la faune des rongeurs. *Géologie méditerranéenne*, T. III (3), 173-182.
- Ruiz Bustos A., Garcia Sanchez M., 1977 – Las condiciones ecologicas del musteriense en las depresiones granadinas. La faune de micromamiferos en la cueva de la Carigüela (Piñar, Granada). *C.P.GR.* 2, 7–17.
- Ruiz Bustos A., Toro Moyano I., Martin Suarez E. & Almohalla Gallego M., 1982 – Processos evolutivos durante el cuaternario medio y superior en las poblaciones de pequeños mamiferos del sur de la peninsula iberica. Condiciones climaticas que implican e importancia bioestratigraphica. *Cuadernos de Prehistoria de la Universidad de Granada*, 7, 9-35.
- Ruiz Bustos, A., 1988 – Estudio sobre los Arvicolidos Cuaternarios. *Paleomammalia*, 2 (1), 1-89.
- Rzebik-Kowalska B., 1998 – Fossil history of shrews in Europe. *In* Wójcik J.M., Wolsan M. (Eds.), *Evolution of shrews*. Mammal Research institute, Polish Academy of Sciences, 23-92.
- Rzebik-Kowalska B., 2005 – Paleontological relationships of European *Sorex*. *In* Merritt J.F., Churchfield S., Hutterer R., Sheftel B.I. (eds.), *Advances in the biology of shrews II*. International Society of Shrew Biologist, Special Publication, 1, 1-8.
- Rzebik-Kowalska B., 2007 – New data on Soricomorpha (Lipotyphla, Mammalia) from the Pliocene and Pleistocene of Transbaikalia and Irkutsk Region (Russia). *Acta zoologica Cracoviensa, serie A*, 50 (1-2), 15-48.
- Saint Girons M.C., 1973 – *Les Mammifères de France et du Bénélux*. Doin éditions, Paris. 481 p.
- Saint Girons M.C., Fons R., Nicolau-Guillaumet P., 1979 – Caractères distinctifs de *Crocidura russula*, *Crocidura leucodon* et *Crocidura suaveolens* en France continentale. *Mammalia*, 43 (4), 511-518.
- Sala B., Masini F., Torre D., 1994 – Villanyian arvicolids from Rivoli Veronese, a karst fissure in the Adige valley, northeastern Italy. *Bolletino della Societe paleontologica Italiana*, 33, 1-9.
- Sala B., Masini F., 2007 – Late Pliocene and Pleistocene small mammal chronology in the Italian peninsula. *Quaternary International*, 160, 4-16.
- Sanchez V., Denys C., Fernández-Jalvo Y., 1997 – Origine et formation des accumulations de microvertébrés de la couche 1a du site du Monté di Tuda (Corse, Holocène). *Contribution à l'étude taphonomique des micromammifères*. *Geodiversitas*, 19 (1), 129-157.
- Sándor A., Ionescu D.T., 2009 – Diet of the eagle owl (*Bubo bubo*) in Braşov, Romania. *North-Western Journal of Zoology*, 5 (1), 170-178.

- 
- Schilling D., Singer D., Diller H., 1986 – Guide des mammifères d'Europe. Delachaux et Niestlé, 280 p.
- Saos T., 2003 – Cadre stratigraphique paléoclimatique et géochronologique du Languedoc-Roussillon au cours du pléistocène supérieur d'après l'étude des remplissages de grottes. Thèse de Doctorat, Université de Perpignan, 250p.
- Schober W., Grimmberger E., 1991 – Guide des chauves-souris d'Europe. Biologie, Identification, Protection. Delachaux et Niestlé, 222 p.
- Schreuder A., 1959 – La grotte de Fontéchevade : Les Micromammifères. Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine, Paris, 29, 230-240.
- Sergio F., Boto A., Scandolaro C., Bogliani G., 2002 – Density, nest sites, diet, and productivity of common buzzards (*Buteo buteo*) in the Italian pre-Alps. Journal of raptor research, 36 (1), 24-32.
- Sesé C., 1994 – Paleoclimatical interpretation of the Quaternary small mammals of Spain. Geobios, 27(6), 753-767.
- Sesé C., 2005 – Aportación de los micromamíferos al conocimiento paleoambiental del Pleistoceno Superior en la Región Cantábrica: Nuevos datos y síntesis. MONOGRAFÍAS, 20, 167-200.
- Sesé C., Ruiz Bustos A., 1992 – Nuevas faunas de micromamíferos del Pleistoceno del Norte de la Provincia de Madrid (España). Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geología), 87 (1-4), 115-139.
- Sesé C., Sevilla P., 1996 – Los micromamíferos del Cuaternario peninsular español : cronoestratigrafía e implicaciones bioestratigráficas. Revista Española de Paleontología, N° Extraordinario, 278-287.
- Sesé C., Soto E., 1988 – Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Lagomorpha). In : La Cueva de Ambrosio (Almería, Spain) y su posición cronoestratigráfica en el Mediterraneo Occidental, Ripoll López S. (Edit.). BAR International Series, 462 (I), 157-168.
- Sevilla García P., 1983 – Los Quirópteros de la cueva de Las Grajas (Archidona, Málaga), Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Madrid, inédit.
- Sevilla García P., 1988 – Estudio paleontológico de los Quirópteros del Cuaternario español. Paleontologia i evolució, 22, 113-233.
- Sevilla García P., 1990 – The fauna of bats from the upper Pleistocene locality of Santenay (Côte-d'Or, France). Quaternaire, 2, 101-110.
- Sigé B., Legendre S., 1982 – L'histoire des peuplements de chiroptères du bassin méditerranéen : apport comparé des remplissages karstiques et des dépôts fluvio-lacustres. Mémoire Biospéologie, 10, 209-255.

- 
- Siori M.S., Sala B., 2007 – The mammal fauna from the late Early Biharian site of Castagnone (Northern Monferrato, Piedmont, NW Italy), *Geobios*, 40 (2), 207-217.
- Shen G., 1985 – Datation des planchers stalagmitiques de sites acheuléens en Europe par les méthodes des déséquilibres des familles de l'uranium et contribution méthodologique. Thèse d'Etat, M.N.H.N., Paris, 162 p., inédit.
- Shaffer B. S., Sanchez J. L., 1994 – Comparison of 1/8"- and 1/4"- mesh recovery of controlled samples of small-to-medium-sized mammals. *American Antiquity*, 59 (3), 525-530.
- Shahack-Gross R., Berna F., Karkanas P., Weiner S., 2004 – Bat guano and preservation of archaeological remains in cave sites. *Journal of Archaeological Science*, 31, 1259-1272.
- Sher A., 1992 – Beringian fauna and Early Quaternary mammalian dispersal in Eurasia: ecological aspects. *Courier Forsch. Inst. Senckenberg, Weimar*, 135, 125-133.
- Shipman P., 1981 – Applications of scanning electron microscopy to taphonomic problems. In Cantwell A. M., Griffin J. B. & Rothschild N. A. (eds.), *The research potential of anthropological museum collections*, 357–385, *Annals of the New York Academy of Science*, 376.
- Shipman P., Foster G., Schoeninger M., 1984 – Burnt bones and teeth : an experimental study of colour, morphology, crystal structure and shrinkage. *Journal of Archaeological Science*, 11, 307–325.
- Sigé B., Mihevc A., Aguilar J.-P., 2003 – Les chiroptères actuels et fossiles (Pléistocène supérieur) d'une grotte d'altitude des Alpes de Slovénie, témoins d'une détérioration climatique. *Coloquios de Paleontología*, vol. ext. 1, 637-345.
- Smoke N. D., Stahl P. W., 2004 – Post-burial fragmentation of microvertebrate skeletons. *Journal of Archaeological Science*, 31, 1093-1100.
- Sobolik K.D., 1993 – Direct evidence for the importance of small animals to prehistoric diet: a review of coprolites studies. *North American Archaeologist*, 14, 227-244.
- Sommer R.S., Nadachowski A., 2006 – Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review*, 36, 251-265
- Stahl P.W., 1982 – On small mammal remains in archaeological context. *American Antiquity*, 47 (4), 822-829.
- Stewart J. R., 2008 – The progressive effect of the individualistic response of species to Quaternary climate change: an analysis of British mammalian faunas. *Quaternary Science Review*, 27, 2499–2508.
- Stewart J.R, Lister A., 2001 – Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology and evolution*, 16 (11), 608-613.



- 
- Stewart J.R, Lister A., Barnes I, Dálen L., 2010 – Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal society*, 277, 661-671.
- Stiner M.C., Kuhn S., Weiner S., Bar-Yosef O., 1995 – Differential burning, recrystallization, and fragmentation of archaeological bone. *Journal of Archaeological Science*, 22, 223-237.
- Stoetzel E., 2009 – Les microvertébrés du site d'occupation humaine d'El Harhoura 2 (Pléistocène supérieur – Holocène, Maroc) : Systématique, évolution, taphonomie et paléoécologie. Thèse de doctorat, M.N.H.N., Paris, 432 p.
- Stoetzel E., Marion L., Nespoulet R., El Hajraoui M.A., Denys C. 2011 – Taphonomy and Palaeoecology of the Late Pleistocene to Middle Holocene Small Mammal succession of El Harhoura 2 cave (Rabat-Temara, Morocco). *Journal of Human Evolution*, 60, 1-33.
- Storch G., 1974 – Quartäre Fledermaus-Faunen von der Insel Malta. *Senckenbergiana Lethaea*, 55 (1/5), 407-434.
- Storch G., 1975 – Eine mittelpleistozäne Nagerfauna von der Insel Chios. *Agäis, Senckenbergiana Biol.*, 56, 165–189.
- Storch G., 1994 – Spätglaziale und holozäne Kleinsäugerfunde aus Abri-Grabungen im Raum Göttingen (Mammalia: Rodentia, Insectivora, Chiroptera). In Grote K. (Ed.), *Die Abris im südlichen Leinebergland bei Göttingen: Archäologische Befunde zum Leben unter Felsschutzdächern in urgeschichtlicher Zeit. Teil II: Naturwissenschaftlicher Teil. Veröffentlichungen der urgeschichtlichen Sammlungen des Landesmuseums zu Hannover*, 43, 53–69.
- Storch G., Qiu Z., Zazhigin V.S., 1998 – Fossil history of shrews in Asia. In Wójcik J.M., Wolsan M. (eds.), *Evolution of shrews*. Białowieża: Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, 93-120.
- Storer J. E., 2003 – The Eastern Beringian vole *Microtus deceitensis* (Rodentia, Muridae, *Arvicolinae*) in Late Pliocene and Early Pleistocene faunas of Alaska and Yukon. *Quaternary research*, 60 (1), 84-93.
- Sulimski A., Szykiewicz A., Woloszyn B., 1979 – The Middle Pliocene Mammals from Central Poland. *Acta Paleontologica Polonica*, 24 (3), 377-403.
- Sutcliffe A.J., 1970 – Spotted hyaena: crusher, gnawer, digester, and collector of bones. *Nature*, 227, 1110-1113.
- Sutcliffe A.J. & Kowalski K., 1976 – Pleistocene rodents of the British Isles. *Bull. British Museum of Natural History, Geol.*, 27, 1-147.
- Tappein, M., 1994 – Bone weathering in the tropical rain forest. *Journal of Archaeological Science*, 21, 667–673.

- 
- Tappen M., Adler D. S., Ferring C. R., Gabunia M., A. Vekua, Swisher III C. C., 2002 – Akhalkalaki: The Taphonomy of An Early Pleistocene Locality in the Republic of Georgia. *Journal of Archaeological Science*, 29, 1367–1391.
- Tata C., Kotsakis T., 2005 – Italian fossil chiropteran assemblages : a preliminary report. *Geo. Alp*, 2, 53-60.
- Tegelström H., Jaarola M., 1989 – Genetic divergence in mitochondrial DNA between the Wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) and the Yellow necked mouse (*A. flavicollis*). *Hereditas*, 111, 49-40.
- Terzea E., 1972 – Remarques sur la morphologie dentaire et la répartition de *Microtus nivalis* Martins (Rodentia, Mammalia) dans le Pléistocène de Roumanie. *Trav. Inst. Spéol. “Emile Racovitza”*, Bucarest, t. **XI**, 271–298.
- Terzea E., 2006-2007 – Faune de vertébrés de Betfia XII (Bihor, Roumanie) et son âge chronologique. Etude des arvicolidés. (Rodentia). *Trav. Inst. Spéol. “Emile Racovitza”*, Bucarest, t. XLV-XLVI, 75-96.
- Tesakov A.S., 1996 – Evolution of bank voles (*Clethrionomys*, Arvicolinae) in the late Pliocene and early Pleistocene of eastern Europe. *Acta Zoologica Cracoviensia*, Kraków, 39 (1), 541-547.
- Tesakov A.S., 2005 – Pliocene voles (*Pliomys*, Arvicolinae, Rodentia) from Odessa Catacombs. *Russian Journal of Theriology* 4, 123–135.
- Théry-Parisot I., 2002 – Fuel management (bone and wood) during the Lower Aurignacian in the Pataud Rock Shelter (Lower Palaeolithic, Les Eyzies de Tayac, Dordogne, France). *Contribution of Experimentation. Journal of Archaeological Science*, 29, 1415–1421.
- Topal G., 1979 – Fossils bats of the *Rhinolophus ferrumequinum* group in Hungary (Mammalia, Chiroptera). *Fragm. Min. Paleont.*, 6, 5-29.
- Topal G., 1983 – New and rare fossil Mouse-eared Bats from the Middle Pliocene of Hungary (Mammalia, Chiroptera). *Fragm. Min. Paleont.*, 11, 43-54.
- Tougaard C., Renvoisé E., 2008 – Rodents and paleogenetics : New perspectives. *Comptes-rendus Palevol*, 7, 125-134.
- Travouillon K. J., Legendre S., 2009 – Using cenograms to investigate gaps in mammalian body mass distributions in Australian mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 272, 69-84.
- Turner A., 1995 – Plio-Pleistocene correlations between climatic change and evolution in terrestrial mammals : the 2.5 mya event in Africa and Europe. *Acta Zoologica Cracoviensia*, Kraków, 38 (1), 45-58.
- Uttendörfer O., 1952 – Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen. Eugen Ulmer, Stuttgart.



- 
- Valensi P., 1994 – Les grands mammifères de la grotte du Lazaret, Nice. Etude paléontologique et biostratigraphique des carnivores. Archéozoologie des grands faunes. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2 tomes, 500 p.
- Valensi P., Psathi E., 2004 – Faunal exploitation during the middle Palaeolithic in South-eastern France and North-western Italy. *International Journal of Osteoarchaeology*, 14, 256–272.
- Valensi P., Crégut-Bonnoure E., Defleur A. – Archaeozoological data from the Mousterian level from Moula-Guercy (Ardèche, France) bearing cannibalised Neanderthal remains. *Quaternary International*, *sous presse*.
- Valverde J. A., 1964 – Remarques sur la structure de l'évolution des communautés de vertébrés terrestres. I. Structure d'une communauté. II. Rapport entre prédateurs et proies. *Terre et Vie*, 111, 121-154.
- Valverde J. A., 1967 – Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. *Monografías de la estacion de Doñana*, 1, 1-129.
- Van der Meulen A.J., 1973 – Middle Pleistocene Smaller Mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy) with Special Reference to the Phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia), *Quaternaria*, 17, 1–144.
- Vega Toscano L.G., Hoyos M., Ruiz Bustos A., Laville H., 1988 – La séquence de la grotte de la Carihuela (Piñar, Grenade) : Chronostratigraphie et paléoécologie du pléistocène supérieur au sud de la péninsule ibérique. *L'Homme de Néandertal*, vol.2, L'Environnement, Liège, 169-180.
- Villa P., Sánchez Goñi M. F., Cuenca Bescós G., Grün R., Ajas A., García Pimienta J.C., W. Lees, 2010 – The archaeology and paleoenvironment of an Upper Pleistocene hyena den : An integrated approach. *Journal of Archaeological Science*, 37 (5), 919-935.
- Villalta J. F. de, 1972 – Presencia de la Marmota y otros elementos de la fauna esteparia en el Pleistoceno catalán. *Acta Geológica Hispánica*, 7(6), 170-173.
- Voorhies, M. R., 1969 – Taphonomy and population dynamics of an early Pleistocene vertebrate fauna, Know County, Nebraska. *University of Wyoming Contributions to Geology Special Paper*, 1, 1–69.
- Weers D.J. van, 1994 – The porcupine *Hystrix refossa* Gervais, 1852 from the Plio-Pleistocene of Europe, with notes on other fossil and extant species of the genus *Hystrix*. *Scripta Geologica*, 106, 35-52.
- Weers D.J. van, 2005 – A taxonomic revision of the Pleistocene *Hystrix* (Hystricidae, Rodentia) from Eurasia with notes on the evolution of the family. *Contributions to Zoology*, 74 (3/4), 301-312.
- Weers D.J. van & Montoya P., 1996 – Taxonomy and stratigraphic record of the oldest European porcupine *Hystrix parvae* (Kretzoi, 1951). *Proc. Kon. Ned. Akad .v. Wetensch.*, 99, (1-2), 131-141.

- 
- Wilson D.E., Reeder D.M. (eds.), 2005 – Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference (3rd ed.). Johns Hopkins University Press, 2 vol. , 2142 p.
- Wolff R. G., 1973 – Hydrodynamic sorting and ecology of a Pleistocene mammalian assemblage from California (U.S.A). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 13, 91-101.
- Woloszyn B. W., 1987 – Pliocene and Pleistocene bats of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 32(3-4), 207-325.
- Yalden D.W., 1985 – Dietary separation of owls in the Peak District. *Bird Study*, 26, 122-131.
- Yellen J.E., 1991 – !Kung San faunal Utilization and the Production of faunal assemblages. *Journal of Anthropological Archaeology*, 10, 1-26.
- Yravedra Sainz De Los Terreros J., 2008 – Los lagomorfos como recursos alimenticios en Cueva Ambrosio (Almería, España). *Zephyrus*, 62, 81-99.
- Ziegler R., 1990 – Talpidae (Insectivora, Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozän Süddeutschlands. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, B, 167, 1-81.

---

## TABLES DES ILLUSTRATIONS



---

## FIGURES

Figure 1 : Localisation des différents gisements étudiés : Grotte de Maltravieso (Caceres, Espagne), Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales), Baume Moula-Guercy (Soyons, Ardèche), Grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). (carte Géoportail©) .....	3
Figure 2 : Localisation de la Caune de l'Arago (carte Géoportail©) .....	4
Figure 3: Localisation et coupe stratigraphique de la Caune de l'Arago (d'après Lumley <i>et al.</i> , 1984). 5	
Figure 4: Cadre stratigraphique du remplissage sédimentaire pléistocène moyen de la Caune de l'Arago (d'après Lumley, 1984).....	9
Figure 5: Plan général de la grotte de Lazaret. Carroyage et secteurs.....	10
Figure 6 : Coupe stratigraphique à l'entrée de la grotte du Lazaret (puits) et localisation des unités archéostratigraphiques UA 26 et UA 27, étudiées dans ce travail. ....	12
Figure 7 : Industries lithiques de l'UA 27 de la grotte du Lazaret. 1 : Biface ; 2 : Chopper ; 3 : nucléus discoïde, 4 : nucléus levallois ; 5 : racloir latéral en jaspe ; 6 : racloir transversal ; 7 : encoche ; 8 : pointe retouchée. (Dessins et photo : D. Cauche) .....	16
Figure 8 : Localisation de la Baume Moula-Guercy, en rive droite de la vallée du Rhône. Les zones les plus sombres correspondent aux massifs montagneux.....	18
Figure 9 : Coupe stratigraphique et localisation de différents sondages de la Baume Moula-Guercy (d'après Saos <i>et al.</i> , en prép.) .....	20
Figure 10: Plan de la grotte de Maltravieso et localisation des zones fouillées (d'après Ripoll <i>et al.</i> , 1999).....	22
Figure 11 : Sala de los Huesos lors de la campagne de fouille 2006. ....	23
Figure 12 : Stratigraphie de la Sala de los Huesos (d'après EPPEX, 2006).....	24
Figure 13 : Industrie lithique de la Sala de los Huesos ; 1 : Racloir double sur fragment naturel de quartz laiteux ; 2 : Denticulé inverse sur éclat de quartz laiteux (a. face dorsale, b. face ventrale) ; 3. Racloir inverse à encoche sur éclat de quartz translucide (a. face dorsale, b. face ventrale). (d'après Rodriguez-Hidalgo, en prép.).....	26
Figure 14 : Localisation des sites de Terra Amata, d'Orgnac 3, de la Baume-Bonne et de la grotte des Cèdres (carte Géoportail ©) .....	27
Figure 15 : Localisation de la sierra d'Atapuerca (carte Géoportail ©).....	31
Figure 16 : Séchage des refus de tamis après tamisage à l'eau. ....	33
Figure 17 : Loupe binoculaire utilisée pour la détermination des restes de micromammifères. ....	35
Figure 18 : Nomenclature des caractères dentaires de chiroptères (d'après Sevilla, 1988). A : molaires supérieures, B : molaires inférieures. 1 : parastyle ; 2 : préparacrête ; 3 : paracône ; 4 : cingulum	

antérieur ; 5 : paralophe ; 6 : paraconule ; 7 : protocône ; 8 : postprotocrête ; 9 : cingulum lingual ; 10 : hypocône ; 11 : talon ; 12 : métaconule ; 13 : métalophe ; 14 : cingulum distal ; 15 : métacône ; 16 : postmétacrête ; 17 : métastyle ; 18 : cingulum labial du métaflexe ; 19 : mésostyle ; 20 : cingulum labial du paraflexe ; 21 : paraconide ; 22 : protolophide ; 23 : protoconide ; 24 : crête oblique ; 25 : hipoconide ; 26 : cingulum distal ; 27 : postcristide ; 28 : hipoconulide ; 29 : entoconide ; 30 : entocristide ; 31 : métaconide ; 32 : cingulum lingual du trigonide. Trgd : trigonide ; Tld : talonide. . 36

Figure 19: Dentition nyctalodonte (a : *Rhinolophus ferrumequinum*) et myotodonte (b : *Myotis myotis*) (d'après Sevilla, 1988 ; Menu & Sigé, 1971)..... 37

Figure 20 : Nomenclature de l'extrémité distale de l'humérus (Sevilla, 1988)..... 37

Figure 21 : Nomenclature des caractères dentaires de Myoxidae (d'après Stehlin & Schaub, 1951 ; de Bruijin, 1966)..... 38

Figure 22 : Nomenclature des caractères dentaires de Sciuridae (d'après Cuenca-Bescós, 1988) ..... 38

Figure 23 : Nomenclature des caractères dentaires de Cricetinae (d'après Mein & Freudenthal, 1971) ..... 39

Figure 24 Nomenclature des caractères dentaires d'arvicolinae (*Ondatra zibethicus*) (d'après Hibbard, 1950)..... 39

Figure 25 : Nomenclature des caractères dentaires de Murinae (d'après Michaux, 1971) ..... 40

Figure 26: Diagramme de dispersion des valeurs de la longueur de M<sub>1</sub> et du rapport T4/T5 de *Microtus arvalis* et *Microtus agrestis* actuels et le matériel de Caune de l'Arago..... 90

Figure 27 : Diagramme de dispersion des valeurs de la longueur de M<sub>1</sub> et du rapport T4/T5 de *Microtus arvalis* et *Microtus agrestis* actuels et le matériel de la Baume Moula-Guercy. .... 90

Figure 28: Diagramme de dispersion des valeurs de la longueur de M<sub>1</sub> et du rapport T4/T5 de *Microtus arvalis* et *Microtus agrestis* actuels et le matériel des UA 26 et 27 de la grotte du Lazaret. .... 91

Figure 29 : Résumé des différents processus taphonomiques pouvant intervenir lors de la formation d'un assemblage fossile, de la communauté vivante à l'échantillon fossile récolté (d'après Denys, 1985 ; Andrews, 1990)..... 122

Figure 30 : Hibou Moyen-duc (*Asio otus*) attaquant sa proie (© Dietmar Nill / naturepl.com)..... 126

Figure 31 : Schéma des patrons de fragmentation préférentielle des os longs (Humérus, Ulna, Fémur, Tibio-fibula) (D'après Fernández-Jalvo & Andrews, 1992) ..... 134

Figure 32 : Effets de la digestion sur les incisives selon l'intensité. a. : légère ; b. : modérée ; c. forte ; d. extrême. (d'après Fernández-Jalvo & Andrews, 1992)..... 138

Figure 33: Modifications de surface des molaires d'arvicolinés, de muridés et de soricidés selon l'intensité de la digestion (d'après Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Stoetzel, 2009)..... 138

Figure 34: Effets de la digestion sur les têtes fémorales de rongeurs selon le degré d'intensité. a. : nulle ; b. : légère ; c. : modérée ; d. : forte à extrême. (d'après Stoetzel, 2009)..... 138

Figure 35 : Profils de représentation osseuse des assemblages de micromammifères de la Caune de l’Arago (sols G et P), de la grotte du Lazaret (UA 26 et 27), de la Baume Moula-Guercy (niveaux XIV et XVI/XVII) et de Maltravieso (sala de los Huesos). Avec Mdb : mandibule ; Mx : maxillaire ; Inc. : incisives ; Mol. : molaires ; Fem. : fémur ; Tib. : tibia-fibula ; Pelv. : pelvis ; Calc. : calcanéum ; Tal. : talus ; Hum. : humérus ; Rad. : radius ; Ul. : ulna ; Scap. : scapula ; C. + s. : côtes et sacrum ; Ver. : vertèbres ; M. + Ph. : métapodes et phalanges. ....	152
Figure 36 : Profils de représentation osseuse des assemblages de lagomorphes, et de micromammifères et lagomorphes associés, des sols G et P de la Caune de l’Arago et des UA 26 et 27 de la grotte du Lazaret. Avec Mdb : mandibule ; Mx : maxillaire ; Inc. : incisives ; Mol. : molaires ; Fem. : fémurs ; Tib. : tibia-fibula ; Pelv. : pelvis ; Calc. : calcanéum ; Tal. : talus ; Hum. : humérus ; Rad. : radius ; Ul. : ulna ; Scap. : scapula ; C. + s. : côtes et sacrum ; Ver. : vertèbres ; M. + Ph. : métapodes et phalanges.....	153
Figure 37 : Représentation des éléments anatomiques des assemblages de micromammifères des sols G et P de la Caune de l’Arago, des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XIV et XVI/XVII de la Baum Moula-Guercy et de Maltravieso en fonction des catégories de Voorhies (d’après Dodson, 1973 et Korth, 1979). I : Maxillaires ; I-II : vertèbres ; II : Pelvis ; III : Fémurs, humérus, tibias ; IV : Calcanéum, ulnas, radius, dents isolées ; V : mandibules. ....	153
Figure 38 : Analyse en composante binaire (ACB) des assemblages osseux de micromammifères d’assemblages fossiles et actuels en fonction du pourcentage de représentation osseuse.....	155
Figure 39 : Digestion observée sur la matériel du sol G : a. incisive supérieure, digestion <i>in situ</i> légère ; b. molaire inférieure de <i>P. lenki</i> , digestion modérée ; c. tête fémorale de rongeur, digestion modérée. (échelle : a., b. = 1mm ; c. = 500 µm) .....	163
Figure 40 : Digestion observée sur la matériel du sol P : a. incisive inférieure, digestion <i>in situ</i> modérée ; b. molaire inférieure de <i>M. (T.) vaufreyi</i> , digestion modérée. (échelle : 1mm).....	165
Figure 41 : Digestion observée sur la matériel de l’UA 26 de la grotte du Lazaret : a. incisive inférieure, digestion <i>in situ</i> modérée ; b. molaire inférieure d’arvicolidé, digestion légère. (échelle : 1mm) .....	166
Figure 42 : Digestion observée sur la matériel de l’UA 27 de la grotte du Lazaret : a. molaire inférieure de <i>M. (T.) multiplex</i> , cassée, digestion modérée ; b. maxillaire d’ <i>A. sylvaticus</i> (M <sup>1</sup> M <sup>2</sup> ), digestion modérée. (échelle 1 mm) .....	168
Figure 43 : Digestion observée sur le matériel de la couche XIV de la Baume Moula-Guercy : a. incisive inférieure de rongeur, digestion modérée; b. molaire inférieure d’arvicolidé cassée, digestion légère ; c. extrémité distale d’humérus de rongeur, digestion légère. (échelle a., b. = 1mm ; c. = 500µm).....	169
Figure 44 : Digestion observée sur le matériel de la couche XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy : a. incisive inférieure de rongeur, digestion <i>in situ</i> modérée; b. mandibule droite de <i>Sorex araneus/coronatus</i> (M <sub>1</sub> M <sub>2</sub> M <sub>3</sub> ), digestion légère de l’émail et du corps mandibulaire ; c. extrémité distale d’humérus de <i>R. ferrumequinum</i> , digestion légère. (échelle = 1mm).....	171
Figure 45 : Digestion observée sur le matériel de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso : a. lère molaire inférieure d’arvicolidé, digestion légère; b. molaire inférieure de <i>Allocricetus bursae</i> , digestion légère ; c. vertèbre caudale de rongeur, digestion légère. (échelle = 1mm).....	173

Figure 46 : Parts des différentes altérations de surface (hors digestion) observées sur les assemblages osseux de micromammifères des sols G et P de la Caune de l'Arago, des UA 26 et 27 du Lazaret, des niveaux XIV et XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et de Maltravieso.....	176
Figure 47 : Exemples de modification de surface. a. : Sol G de la Caune de l'Arago, tibia présentant des stries groupées et parallèles attribuées au <i>trampling</i> ; b. grossissement à 200µm. c. diaphyse présentant une trace cupulaire interprétée comme empreinte de racine ; d. : grossissement à 200 µm. ....	177
Figure 48: Schématisation des principaux types de cénogrammes (d'après Legendre, 1989).....	206
Figure 49: Evolution des indices taxonomiques d'habitats des sols D à P (CM) de la Caune de l'Arago, d'après les faunes de rongeurs. Tu : tundra ; Bor : forêts boréales ; Mo : milieu montagnard ; Stp : espaces découverts arides ; PR : prairies et zones humides ; Fd : forêts tempérées ; Med : milieu méditerranéen. ....	210
Figure 50 : Evolution des indices de diversité (Shannon et Simpson) basés sur les assemblages de rongeurs du complexe moyen de la Caune de l'Arago.....	212
Figure 51 : Estimation des températures moyennes annuelles (°C) des sols du complexe moyen de la Caune de l'Arago .....	216
Figure 52 : Cénogrammes du complexe moyen de la Caune de l'Arago, sols P à D. ....	218
Figure 53 : Synthèse des résultats obtenus par les différentes méthodes de reconstitutions paléoécologiques du complexe moyen de la Caune de l'Arago d'après les faunes de rongeurs et des communautés de mammifères. ....	220
Figure 54 : Climatogramme. Evolution des proportions relatives de rongeurs regroupés en catégories climato-écologiques au sein du remplissage de la Caune de l'Arago. Arc. : steppes arctiques ; Bor. : zones marécageuses boréales ; Continental : steppes continentales et espaces découverts arides ; Rup. : espèces rupicoles héliophiles ; Déc. : espaces découverts arides ; Eau : zones de bordures d'eau ; Hum. : espaces humides et prairies ; Temp. : forêts déciduales ; Méd. : zones méditerranéennes. (d'après Hanquet & Desclaux, 2011) .....	222
Figure 55 : Caune de l'Arago. Analyse en composante binaire (ACB). D à P : niveaux archéologiques (d'après Hanquet & Desclaux, 2011) .....	223
Figure 56 : Climatogrammes des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret. Avec Cont. : steppes continentales et espaces découverts peu arides ; Hum. : espaces humides et prairies ; Temp. : forêts déciduales ; Eau : zones de bordures d'eau ; Méd. : zones méditerranéennes.....	232
Figure 57 : Climatogrammes des ensembles A (UA 1 à 4), B (UA 5 à 7), C (UA 8 et 9), D (UA 10 à 12), E (UA 13 à 18) et unités archéostratigraphiques UA 24, 25, 26 et 27 de la grotte du Lazaret (d'après Hanquet <i>et al.</i> , 2010) .....	234
Figure 58 : Indices taxonomiques d'habitats des unités archéostratigraphiques UA 26 et UA 27. Avec Tu : tundra ; S : espaces découverts arides ; Pr : prairies et zones humides ; M : milieu méditerranéen ; B : forêts boréales ; D : forêts tempérées ; Mo : milieu montagnard.....	235
Figure 59 : Indices taxonomiques d'habitats des complexes CII et CIII de la grotte du Lazaret : ensemble A (UA 1 à 4), B (UA 5 à 7), C (UA 8 et 9), D (UA 10 à 12), E (UA 13 à 18) et unités	



---

archéostratigraphiques UA 24, 25, 26 et 27. Tu : toundra ; S : espaces découverts arides ; Pr : prairies et zones humides ; M : milieu méditerranéen ; B : forêts boréales ; D : forêts tempérées ; Mo : milieu montagnard.....	236
Figure 60 : Evolution des indices de diversité (Shannon et Simpson) basés sur les assemblages de rongeurs de la grotte du Lazaret. : ensemble A (UA 1 à 4), B (UA 5 à 7), C (UA 8 et 9), D (UA 10 à 12), E (UA 13 à 18) et unités archéostratigraphiques UA 24, 25, 26 et 27.....	237
Figure 61 : Cénogrammes des communautés de mammifères des unités archéostratigraphiques UA 27, 26 et 25 et des ensembles A (UA 1 à 4), B (UA 5 à 7), C (UA 8 et 9), D (UA 10 à 12), E (UA 13 à 18) de la grotte du Lazaret.....	240
Figure 62 : Climatogramme des niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy.....	245
Figure 63 : Climatogrammes des couches IV à XIX de la Baume Moula-Guercy. ....	246
Figure 64 : Indices taxonomiques d'habitats des niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy. Avec Tu : toundra ; S : espaces découverts arides ; Pr : prairies et zones humides ; M : milieu méditerranéen ; B : forêts boréales ; D : forêts tempérées ; Mo : milieu montagnard.....	247
Figure 65 : Evolution des indices de diversité (Shannon et Simpson) basés sur les assemblages de rongeurs de la Baume Moula-Guercy (niveaux XIX à IV). ....	248
Figure 66 : Estimation des températures annuelles moyennes sur la séquence de la Baume Moula-Guercy (niveau IV à XIX).....	250
Figure 67 : Climatogramme de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso. ....	252
Figure 68 : Indices taxonomiques d'habitats de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso. Avec Tu : toundra ; S : espaces découverts arides ; Pr : prairies et zones humides ; M : milieu méditerranéen ; B : forêts boréales ; D : forêts tempérées ; Mo : milieu montagnard.....	253
Figure 69 : Cénogramme des communautés de mammifères de Maltravieso.....	254
Figure 70 : Analyse factorielle des correspondances (AFC) des assemblages de rongeurs des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et de la Sala de los Huesos de Maltravieso.....	257
Figure 71 Synthèse chronostratigraphique du Pléistocène moyen en Europe méridionale d'après les faunes de rongeurs. Les données sont issues de : Ruiz Bustos, 1976 ; 1982 ; López Martinez & Ruiz Bustos, 1977 ; Defleur <i>et al.</i> , 1990 ; Sesé & Ruiz Bustos, 1992 ; Fejfar <i>et al.</i> , 1997 ; Paunescu, 2001 ; López Antoñanzas & Cuenca-Bescós, 2002 ; Marks <i>et al.</i> , 2002 ; Bischoff <i>et al.</i> , 2007 ; Blasco <i>et al.</i> , 2008 ; Cuenca-Bescós <i>et al.</i> , 2010 b. ....	269
Figure 72 : Analyse en composante binaire des assemblages de micromammifères de différentes séquences du Pléistocène moyen et du début de Pléistocène supérieur du sud de la France .....	284

---

## TABLEAUX

Tableau 1 : Répartition des espèces de grands mammifères dans les différents ensembles de la Caune de l'Arago par N.M.I. (d'après Moigne <i>et al.</i> , 2006).....	8
Tableau 2 : Liste faunique des micromammifères (N.M.I.) de différents sites du Pléistocène moyen du sud de la France : Terra Amata (Lumley <i>et al.</i> , 2011), Orgnac 3 (El Hazzazi, 1998 ; Paunescu, 2001) ; Baume-Bonne (Paunescu, 2001) et grotte des Cèdres (Defleur <i>et al.</i> , 1990).....	29
Tableau 3 : Répartition des micromammifères des niveaux TD 10 et Td 11 de Gran Dolina, Atapuerca (López-Antoñanzas & Cuenca Bescós, 2002).....	32
Tableau 4: Mesures des restes dentaires de <i>Sorex araneus/coronatus</i> de la grotte du Lazaret (UA 26 et 27) et de la Baume Moula-Guercy .....	46
Tableau 5: Mesures des molaires inférieures de <i>Sorex minutus</i> de la grotte du Lazaret (UA 26 et 27) et de la Baume Moula-Guercy (niveaux XVI/XVII).....	47
Tableau 6: Dimensions de la P <sub>4</sub> de <i>Erinaceus europaeus</i> de la Baume Moula-Guercy. <sup>1</sup> : Jammot, 1973 ; <sup>2</sup> : Sesé, 2006. ....	50
Tableau 7 : Mesures des humérus distaux et proximaux et d'un radius proximal de <i>R. ferrumequinum</i> de la Caune de l'Arago (sol P). * : d'après Mein, 1975. ....	53
Tableau 8: Mesures des restes dentaires de <i>Rhinolophus ferrumequinum</i> de la Caune de l'Arago (sol P) et la Baume Moula-Guercy (niveaux XVI/XVII). * : d'après Sevilla, 1988.....	54
Tableau 9 : Mesures des restes dentaires de <i>Rhinolophus euryale/mehelyi</i> de la Caune de l'Arago (sols P et G), de la Baume Moula-Guercy (niveaux XVI/XVII), et de Maltravieso (Sala de los Huesos). * : d'après Sevilla, 1988. ....	57
Tableau 10 : Dimensions des humérus distaux de <i>Rhinolophus euryale/mehelyi</i> de la Baume Moula-Guercy (niveaux XVI/XVII) et de Maltravieso (Sala de los Huesos). * : d'après Sevilla, 1988 ; ** : d'après Dupuis, 1986) .....	58
Tableau 11: Mesures de la M <sub>1</sub> de <i>R. hipposideros</i> de la Caune de l'Arago (sol P). * : d'après Sevilla, 1988.....	59
Tableau 12 : Dimensions de la M <sub>2</sub> de <i>B. barbastellus</i> de la Baume Moula-Guercy. * : d'après Sevilla, 1988.....	60
Tableau 13 : Dimensions des M <sub>1</sub> et M <sub>2</sub> de <i>Pipistrellus</i> de la Caune de l'Arago. * d'après Sevilla, 1988 .....	62
Tableau 14: Dimensions des extrémités distales d'humérus de <i>Pipistrellus</i> .....	62
Tableau 15: Dimensions des extrémités distales d'humérus de <i>M. schreibersi</i> de la Baume Moula-Guercy et de la Sala de los Huesos. * : d'après Sevilla, 1988.....	64
Tableau 16: Mesures dentaires de <i>Miniopterus schreibersi</i> de la Baume Moula-Guercy. *d'après Sevilla, 1988.....	64

Tableau 17 : Dimensions dentaires de <i>Myotis bechsteini</i> de la Caune de l'Arago et de la Sala de los Huesos (Maltravieso). * d'après Sevilla, 1988.....	66
Tableau 18 : Mesures des M1, M2 des extrémités distales d'humérus de <i>Myotis nattereri</i> de la grotte du Lazaret et de la Baume Moula-Guercy.....	67
Tableau 19: Mesures des M <sup>1</sup> et M <sup>2</sup> , M <sub>1</sub> et M <sub>2</sub> , et des extrémités distales de <i>M. myotis</i> de la Caune de l'Arago, la Baume Moula-Guercy et de la Sala de los Huesos (grotte de Maltravieso). * d'après Sevilla, 1986.....	70
Tableau 20: Dimensions dentaires de <i>M. myotis/blythi</i> de la Caune de l'Arago, la Baume Moula-Guercy et de la Sala de los Huesos (grotte de Maltravieso).....	71
Tableau 21: Moyennes des longueurs et largeurs des molaires et prémolaires inférieures de <i>Sciurus cf. vulgaris</i> de la Caune de l'Arago et de collections fossiles et actuelles.....	73
Tableau 22: Mesures des molaires et prémolaires inférieures de <i>Spermophilus cf. major</i> de la Caune de l'Arago. * : d'après Desclaux 1992 a ; ** : d'après Chaline, 1972 b.....	75
Tableau 23 : Mesures des molaires et prémolaires supérieures de <i>Spermophilus cf. major</i> de la Caune de l'Arago et de la Baume Moula-Guercy. * : d'après Desclaux 1992 a ; ** : d'après Chaline, 1972 b. ....	76
Tableau 24: Dimensions des molaires et prémolaires, inférieures et supérieures, d' <i>Eliomys quercinus</i> de la Caune de l'Arago, de la grotte du Lazaret, de la grotte de Maltravieso et de la Baume Moula-Guercy. Avec <sup>1</sup> : Chaline, 1972 a ; <sup>2</sup> : Ruiz Bustos, 1982 ; <sup>3</sup> : Paunescu, 2001 ; <sup>4</sup> : Barroso Ruiz <i>et al.</i> , 2003 ; <sup>5</sup> : López Martínez & Ruiz Bustos, 1977 ; <sup>6</sup> : Abbassi, 1999. ....	80
Tableau 25 : Dimensions des M <sub>1</sub> de <i>Muscardinus avellanarius</i> de la grotte du Lazaret (UA 27) et de la Baume Moula-Guercy, et de différents gisements du Pléistocène moyen et supérieur et spécimens actuels. <sup>1</sup> : d'après Lumley <i>et al.</i> , 2004 ; <sup>2</sup> d'après Abbassi, 1999; <sup>3</sup> d'après Paunescu, 2001. ....	82
Tableau 26: Dimensions des M <sub>1</sub> de <i>Sicista cf. betulina</i> de Moula-Guercy. <sup>1</sup> : Marquet, 1989 ; <sup>2</sup> : Chaline, 1972 a ; <sup>3</sup> : Döppes & Frank, 1997 ; <sup>4</sup> : Oppliger & Becker, 2010 ; <sup>5</sup> : Abbassi, 1999 ; <sup>6</sup> : Kolfshoten & Roth, 1993 ; Kalthoff <i>et al.</i> , 2007.....	83
Tableau 27 : Dimensions des rangées dentaires inférieures et supérieures d' <i>Allocricetus bursae</i> de la Caune de l'Arago, de la Baume Moula Guercy, de Maltravieso et de sites de comparaison ( <sup>1</sup> : Ruiz Bastos & Garcia Sanchez, 1977 ; <sup>2</sup> : López Martínez et Ruiz Bustos, 1977 ; <sup>3</sup> : Cuenca-Bescós <i>et al.</i> , 1999 a ; <sup>4</sup> : Chaline, 1971 ; <sup>5</sup> : Chaline, 1972 a, b ; <sup>6</sup> : Cuenca-Bescós <i>et al.</i> , 1997). ....	87
Tableau 28 : Mesures des M <sub>1</sub> de <i>Microtus gregalis</i> de la Caune de l'Arago et de la Baume Moula-Guercy. * : Chaline, 1972 a.....	93
Tableau 29 : Mesures des M <sub>1</sub> de <i>M. (L.) brecciensis</i> de la Caune de l'Arago, de la Baume Moula-Guercy, de la Sala de los Huesos (grotte de Maltravieso). <sup>1</sup> : Chaline, 1972 a ; <sup>2</sup> : Ruiz Bustos & Michaux, 1976 ; <sup>3</sup> : Ruiz-Bastos, 1982 ; <sup>4</sup> : Jeannet, 2000 ; <sup>5</sup> : El Hazzazi, 1998 ; <sup>6</sup> : Defleur & Crégut-Bonnoure ; <sup>7</sup> : Sesé & Ruiz Bastos, 1992 ; <sup>8</sup> : Abbassi, 1999 ; <sup>9</sup> : Chaline, 1972 c ; <sup>10</sup> : Barroso Ruiz <i>et al.</i> , 2003 ; <sup>11</sup> : Niethammer & Krapp, 1982 ; <sup>12</sup> : Engels, 1972.....	97
Tableau 30: Dimensions des M <sub>1</sub> de <i>Pliomys lenki</i> de la Caune de l'Arago et de la Baume Moula-Guercy. <sup>1</sup> : Abbassi, 1999 ; <sup>2</sup> : Desclaux & Defleur, 1997 ; <sup>3</sup> : Chaline, 1970 ; <sup>4</sup> : Paunescu, 2001....	103

Tableau 31: Dimensions des M <sub>1</sub> de <i>Myodes glareolus</i> de la Caune de l'Arago et de la Baume Moula-Guercy.....	111
Tableau 32 : Mesures des rangées dentaires inférieures et supérieures d' <i>Apodemus sylvaticus</i> de la Caune de l'Arago, de la grotte du Lazaret, de la Baume Moula-Guercy et de la grotte de Maltravieso (Sala de los Huesos).....	114
Tableau 33: Dimensions de la M1 de <i>H. (A.) vinogradovi</i> de la Caune de l'Arago. 1 : Paunescu, 2001 ; 2 : Niethammer & Krapp, 1982 ; 3 : Tchernov, 1975 ; 4 : Cuenca-Bescós <i>et al.</i> , 1999 a ; 5 : Jánossy, 1964 ; 6 : Bernoussy, 1997.....	116
Tableau 34 : Liste faunique des taxons de micromammifères de la Caune de l'Arago (NMI) (les données des travaux antérieurs sont incluses).....	118
Tableau 35 : Liste faunique des micromammifères des unités archéostratigraphiques UA 26 et UA 27 de la grotte du Lazaret (NR, NMI).....	119
Tableau 36 : Liste faunique des micromammifères de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso (NR, NMI).....	119
Tableau 37 : Liste faunique des micromammifères des niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy (NR, NMI).....	120
Tableau 38: Catégories de prédateurs d'après les degrés de modifications observés (d'après Andrews, 1990).....	128
Tableau 39 : Comparaisons du tri hydrodynamique des éléments osseux de différents rongeurs, avec (1) : Dodson, 1973, et (2) : Korth, 1979. (d'après Denys, 1985).....	132
Tableau 40: Catégories de prédateurs en fonction de l'intensité et de la fréquence de la digestion des molaires et des incisives de micromammifères (Andrews, 1990).....	139
Tableau 41 : Composition taxonomique des assemblages de microvertébrés des sites préhistoriques étudiés. (* : groupe faunique présent). Avec : ■ : Micromammifères ; ■ : Lagomorphes ; □ : Avifaune ; □ : Herpétofaune ; □ : Ichtyofaune.....	142
Tableau 42 : Composition taxonomique d'assemblages de quelques prédateurs actuels (N = nombre d'études considérées). <sup>1</sup> : d'après Uttendörfer, 1952 ; Bayle, 1993 ; Sándor et Ionescu, 2009. <sup>2</sup> : d'après Bayle, 1993 ; Andrews, 1990. <sup>3</sup> : d'après Uttendörfer, 1952 ; Libois <i>et al.</i> , 1983 ; Delibes <i>et al.</i> , 1984 ; Andrews 1990 ; Bayle, 1993. <sup>4</sup> : d'après Uttendörfer, 1952 ; Andrews, 1990. <sup>5</sup> : d'après Andrews, 1990 ; Sergio <i>et al.</i> , 2002. <sup>6</sup> : d'après McDonald <i>et al.</i> , 2000. <sup>7</sup> : d'après Andrews, 1990 ; McDonald <i>et al.</i> , 2000. <sup>8</sup> : d'après Andrews, 1990 ; Reynolds, 1979.....	143
Tableau 43 : Nombre de restes (N) et pourcentages de représentation des éléments squelettiques (PR) des assemblages de micromammifères des sols G et P de la Caune de l'Arago, des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XVI/XVII et XIV de la Baume Moula-Guercy et de la grotte de Maltravieso (Sala de los Huesos).....	148
Tableau 44 : Nombre de restes (N) et pourcentages de représentation des éléments squelettiques (PR) de lagomorphes des sols G et P de la Caune de l'Arago et des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret.....	149

---

Tableau 45 : Pourcentages de représentation des éléments squelettiques (PR) des assemblages de micromammifères issus de coprocoenoses de plusieurs prédateurs actuels. (d'après Andrews, 1990) .....	151
Tableau 46 : Taux de fragmentation des os longs de micromammifères dans les assemblages des sols G et P de la Caune de l'Arago, des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XIV et XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et de la grotte de Maltravieso.....	157
Tableau 47 : Fragmentation des crânes et des mandibules de micromammifères et représentation des dents isolées (%) dans les assemblages des sols G et P de la Caune de l'Arago, des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XIV et XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et de la grotte de Maltravieso.....	158
Tableau 48 : Taux de fragmentation des os longs de micromammifères dans les coprocoenoses de prédateurs actuels (d'après Andrews, 1990). .....	159
Tableau 49: Proportion et intensité de la digestion des incisives et des molaires, isolées et <i>in situ</i> , dans les assemblages des sols G et P de la Caune de l'Arago, des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XIV et XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et de la grotte de Maltravieso.....	161
Tableau 50 : Proportion et intensité de la digestion des incisives et des molaires (isolées et <i>in situ</i> ), et des têtes fémorales dans les assemblages des sols G et P de la Caune de l'Arago, des unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XIV et XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et de la grotte de Maltravieso, ainsi que de différents assemblages de prédateurs actuels. (*) : Andrews, 1990.....	161
Tableau 51 : Résumé des modifications observées sur les assemblages de micromammifères des gisements étudiés.....	179
Tableau 52 : Indices taxonomiques d'habitats utilisés pour les taxons de micromammifères présents dans les différents gisements étudiés. Tu : toundra ; S : steppe aride ; PR : prairie humide ; M : milieu méditerranéen ; B : forêt boréale ; D : forêt tempérée ; Mo : milieu montagnard.....	201
Tableau 53 : Valeurs de k et ln b pour quatre grands groupes de mammifères.....	207
Tableau 54 : Tableau synthétique des données paléoécologiques de la Caune de l'Arago d'après les études sédimentologiques (d'après Lumley <i>et al.</i> , 1984), des faunes de grands mammifères (d'après Moigne <i>et al.</i> , 2006) et palynologiques (d'après Renault-Miskovsky, 1995 ; Lartigot, 2007). .....	226
Tableau 55 : Répartition des espèces d'oiseaux, d'amphibiens, de reptiles et de lagomorphes dans le complexe moyen de la Caune de l'Arago (d'après Desclaux, 1992 ; El Guennouni, comm. pers.) ...	229
Tableau 56 : Répartition des faunes d'amphibiens, de reptiles, de grands mammifères et de lagomorphes dans les unités archéostratigraphiques 26 et 27 de la grotte du Lazaret (x : faunes en cours d'étude ; * : espèces signalées, en cours d'étude).....	242
Tableau 57 : Listes fauniques des micromammifères de la grotte de Bolomor (niveau XII) (Guillem, 2001), du site de Galeria Pesada (Marks <i>et al.</i> , 2002) et la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso.....	268

---

Tableau 58 : Données climatiques et environnementales générales des ensembles I, II et III de la Caune de l'Arago, des UA 26 et 27 de la grotte du Lazaret, des niveaux XVI/XVII de la Baume Moula-Guercy et de la Sala de los Huesos de la grotte de Maltravieso, d'après les micromammifères.

..... 275

Tableau 59 : Paléoclimat et paléoenvironnement au Pléistocène moyen d'après les faunes de micromammifères de plusieurs gisements d'Europe méridionale (Caune de l'Arago, Terra Amata, Gran Dolina, Orgnac 3, Baume-Bonne, grotte des Cèdres, grotte du Lazaret, Baume Moula-Guercy et grotte de Maltravieso). .....

281

## ANNEXES





Annexe 1 :

Planches photographiques des taxons de micromammifères identifiés  
sur les différents gisements

Planche I : Caune de l'Arago

1 : *Crocidura russula/leucodon*, mandibule droite, vue jugale (B14-BFP6) ; échelle 1mm

2 : *Myotis nattereri*, mandibule droite, vue occlusale (B16-BHQ16) ; échelle 1mm

3 : *Rhinolophus ferrumequinum*, humérus distal, vue postérieure (B16-BHQ16) ; échelle 5mm

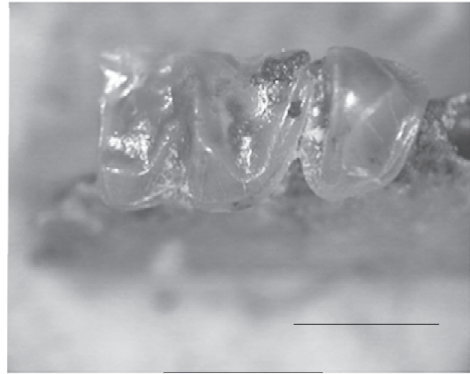
4 : *Pipistrellus pipistrellus*, mandibule gauche (B16-BHQ16) ; échelle 1mm

5 : *Eliomys quercinus*, M<sub>1</sub> droite, vue occlusale (K19-KKG10) ; échelle 0,5mm

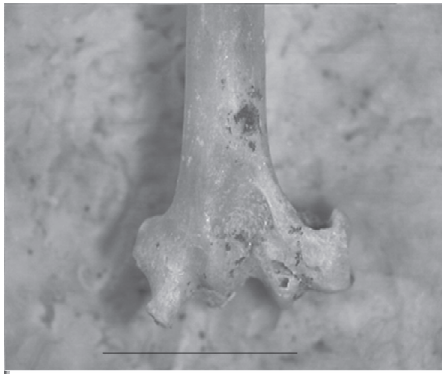
6 : *Marmota marmota primigenia*, M<sup>2</sup> droite, vue occlusale (F11-FCP3) ; échelle 1mm



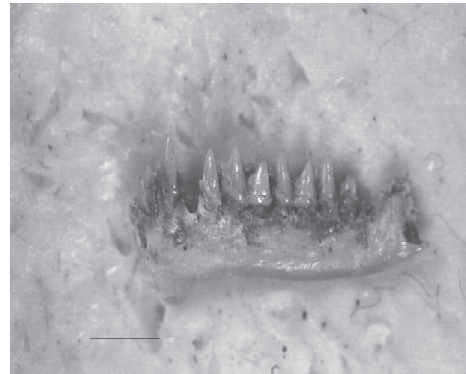
1



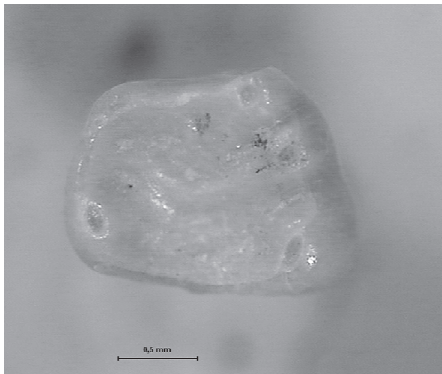
2



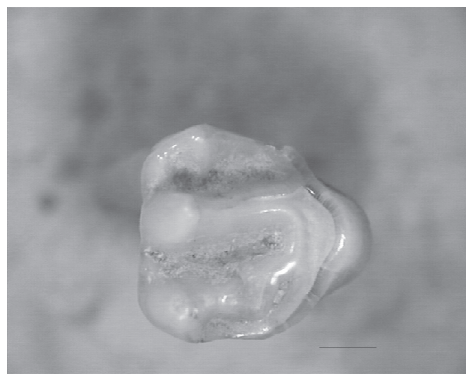
3



4



5



6

Planche II : Caune de l'Arago

1 : *Spermophilus* cf. *major*, M<sup>1</sup> droite, vue occlusale (F18-FJG1M) ; échelle 1mm

2 : *Allocricetus bursae*, maxillaire gauche M<sup>1</sup>, vue occlusale (D20-DLF12) ; échelle 1mm

3 : *Microtus (Stenocranius) gregalis*, mandibule droite M<sub>1</sub>, vue occlusale (I10-IBP7) ; échelle 1mm

4 : *Dicrostonyx torquatus*, mandibule gauche M<sub>1</sub>, vue occlusale (D18-DJG12) ; échelle 1mm

5 : *Pliomys lenki*, M<sub>1</sub> gauche, vue occlusale (F11-FCP5) ; échelle 1mm

6 : *Microtus (Terricola) vaufreyi*, M<sub>1</sub> gauche, vue occlusale (E19-EKG13) ; échelle 1mm

7 : *Microtus (Iberomys) brecciensis*, M<sub>1</sub> gauche, vue occlusale (C17-CIO3) ; échelle 1mm

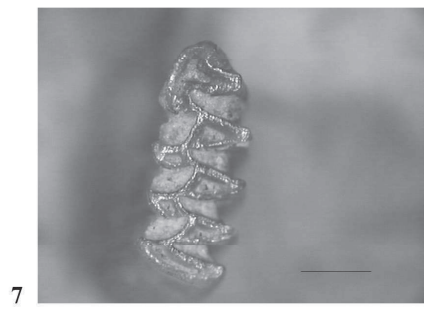
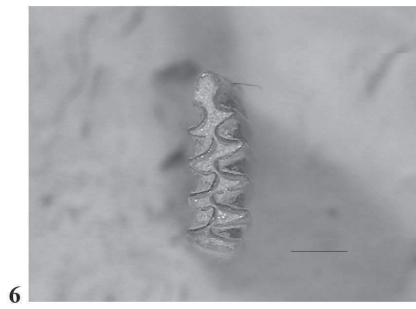
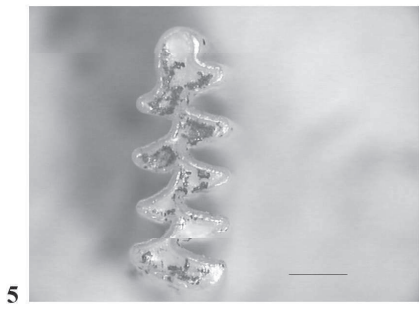
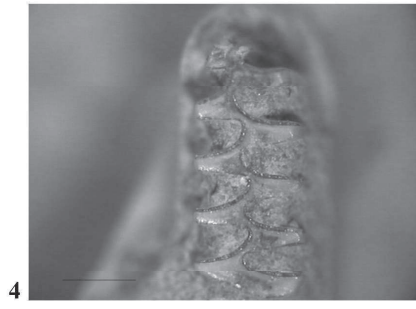
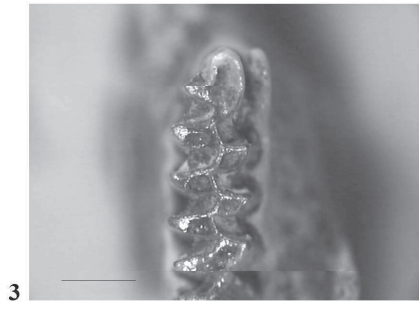
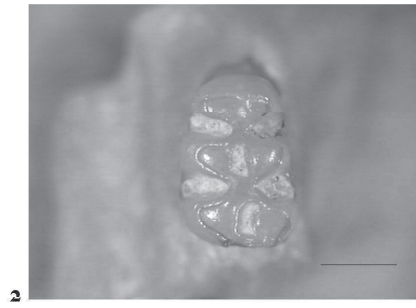
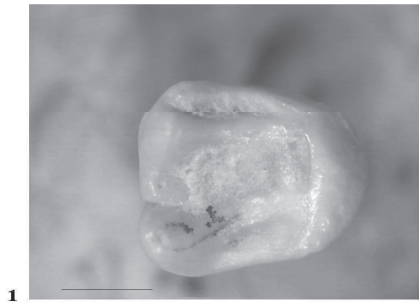


Planche III : grotte de Lazaret (UA 26, UA 27)

1 : *Sorex araneus/coronatus*, mandibule droite, vue jugale (Q17-JB83) ; échelle 1mm

2 : *Talpa europaea*, M<sub>1</sub> gauche, vue occlusale (W16-IG62) ; échelle 1mm

3 : *Eliomys quercinus*, M<sub>2</sub> gauche, vue occlusale (P11-DE91) ; échelle 1mm

4 : *Glis glis*, M<sub>2</sub> gauche, vue occlusale (K9-BC70) ; échelle 1mm

5 : *Muscardinus avellanarius*, M<sub>1</sub> gauche, vue occlusale (S14-GD93) ; échelle 1mm

6 : *Pliomys boronensis*, M<sub>1</sub> gauche, vue occlusale (W9-BX4) ; échelle 1mm

7 : *Microtus agrestis/arvalis*, M<sub>1</sub> droite, vue occlusale (S12-ED97) ; échelle 1mm

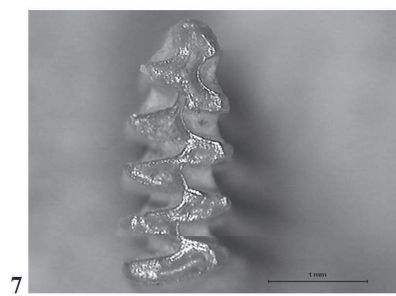
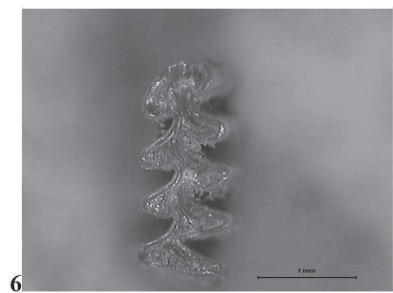
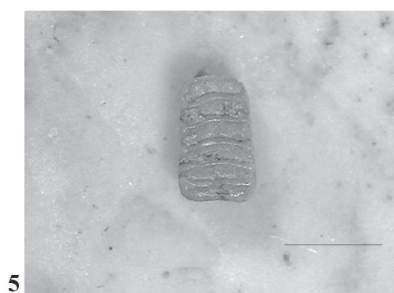
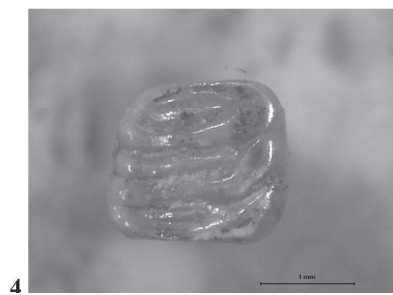
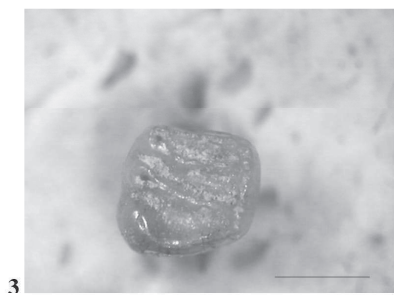
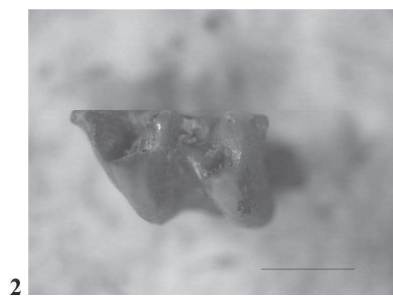
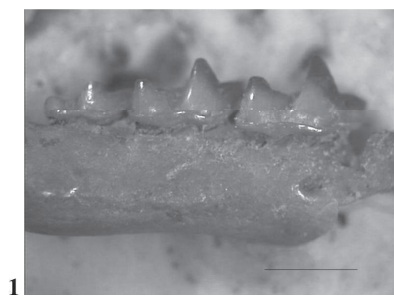


Planche IV : Baume Moula-Guercy (niveaux XVI/XVII)

1 : *Dicrostonyx torquatus*, M<sub>1</sub> gauche, vue occlusale (III-8) ; échelle 1mm

2 : *Arvicola gr. cantiana/terrestris*, M<sub>1</sub> gauche, vue occlusale (II-4 2) ; échelle 1mm

3 : *Microtus (S.) gregalis*, M<sub>1</sub> droite, vue occlusale (III-2) ; échelle 1mm

4 : *Microtus oeconomus/malei*, M<sub>1</sub> gauche, vue occlusale (III) ; échelle 1mm

5 : *Microtus cf. (T.) duodecimcostatus*, M<sub>1</sub> gauche, vue occlusale (II-1 2) ; échelle 1mm

6 : *Apodemus sylvaticus*, mandibule gauche M<sub>1</sub> M<sub>2</sub>, vue occlusale (II-1) ; échelle 1mm



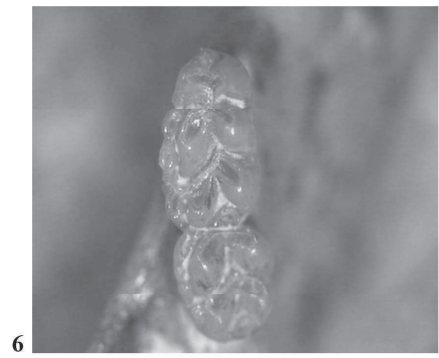
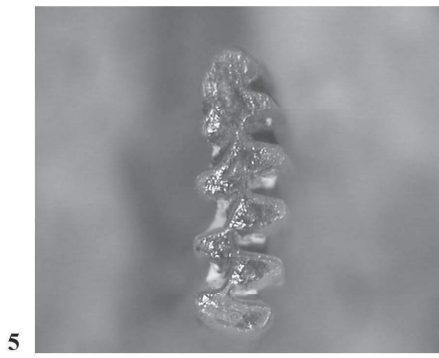
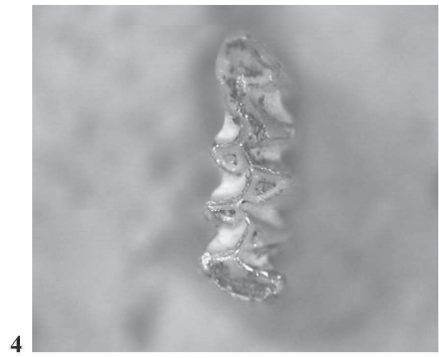
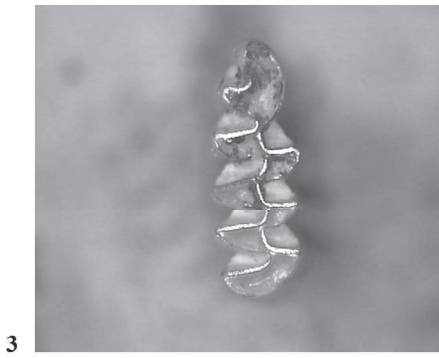
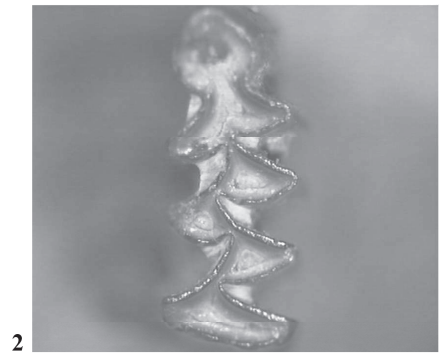
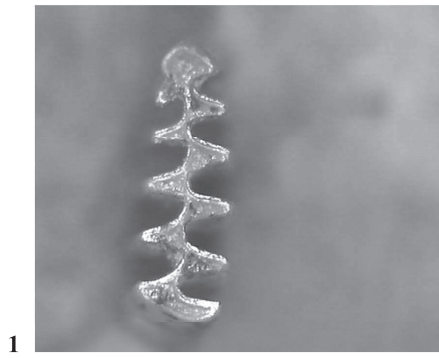


Planche V : grotte de Maltravieso (Sala de los Huesos)

1 : *Crocidura russula/leucodon*, mandibule gauche, vue jugale (Z74-368/378) ; échelle 1mm

2 : *Myotis myotis*, M<sup>1</sup> gauche, vue occlusale (X74-360/370) ; échelle 1mm

3 : *Rhinolophus mehelyi*, humérus distal droit (X74-350/360) ; échelle 1mm

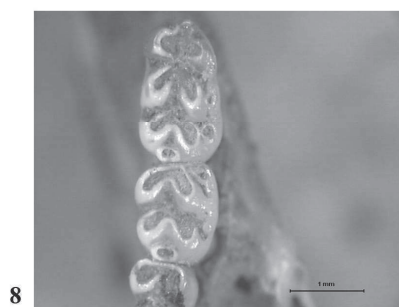
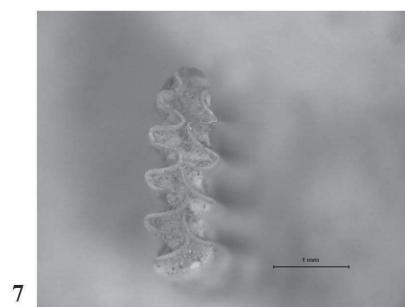
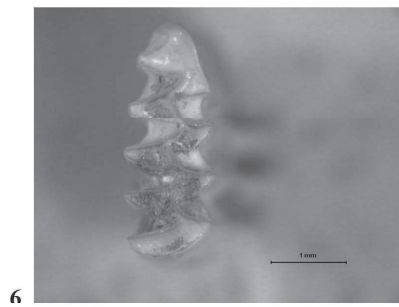
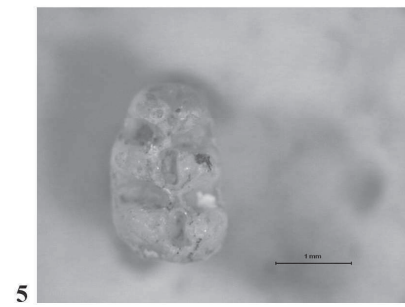
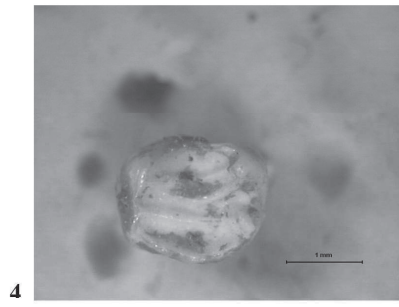
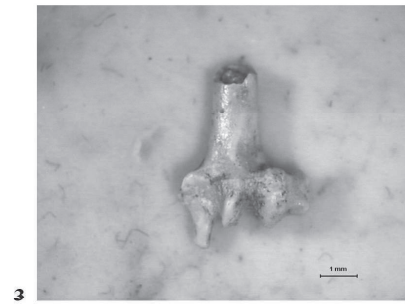
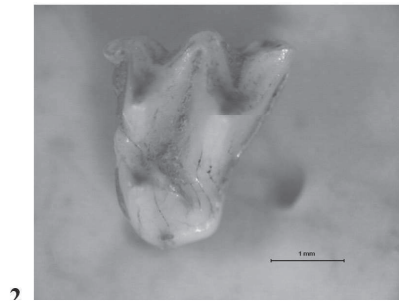
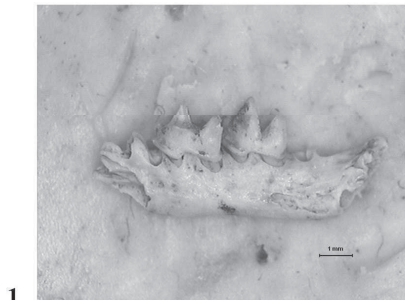
4 : *Eliomys quercinus*, M<sup>1</sup> droite, vue occlusale (W73-350/360) ; échelle 1mm

5 : *Allocricetus bursae*, M<sup>1</sup> droite, vue occlusale (V72-340) ; échelle 1mm

6 : *Microtus (Iberomys) brecciensis*, M<sub>1</sub> droite, vue occlusale (V71-355/365) ; échelle 1mm

7 : *Microtus* cf. (*T.*) *duodecimcostatus*, M<sub>1</sub> droite, vue occlusale (W72-355/365) ; échelle 1mm

8 : *Apodemus sylvaticus*, mandibule droite M<sub>1</sub> M<sub>2</sub> M<sub>3</sub>, vue occlusale (W73-340/350) ; échelle 1mm





Annexe 2 :

Cartes de distribution actuelle des espèces de micromammifères présents dans les différents gisements. (cartes IUCNredlist©)





2.1.1. *Talpa europaea*



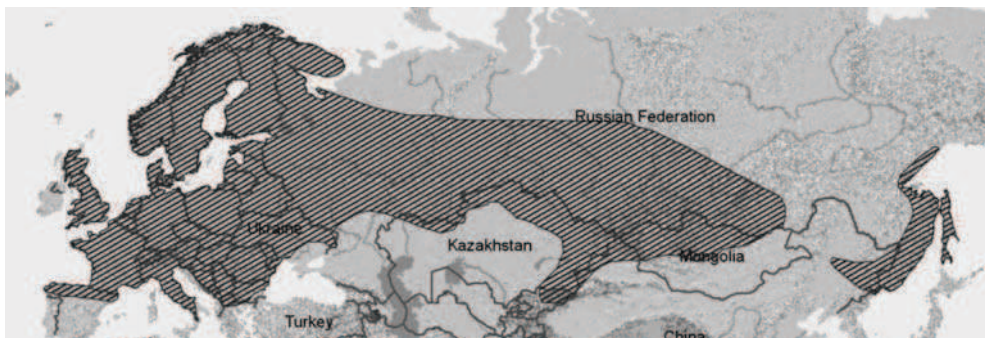
2.1.2. *Sorex minutus*



2.1.3. *Sorex araneus*



2.1.4. *Sorex coronatus*



2.1.5. *Neomys fodiens*

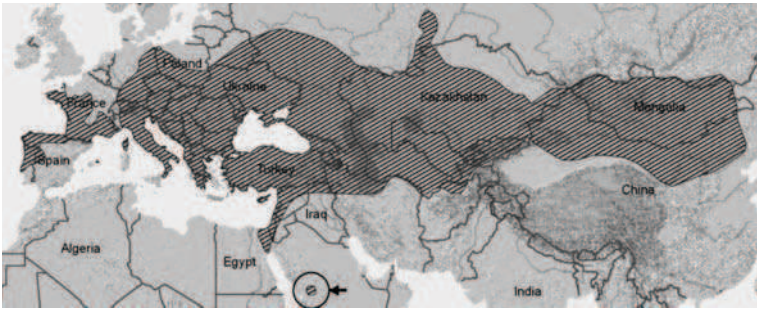


2.1.6. *Crocidura russula*



2.1.7. *Crocidura leucodon*





2.1.8 *Crocidura suaveolens*



2.1.9 *Erinaceus europaeus*



2.2.1 *Rhinolophus ferrumequinum*



2.2.2 *Rhinolophus euryale*



2.2.3 *Rhinolophus hipposideros*



2.2.4 *Barbastella barbastellus*

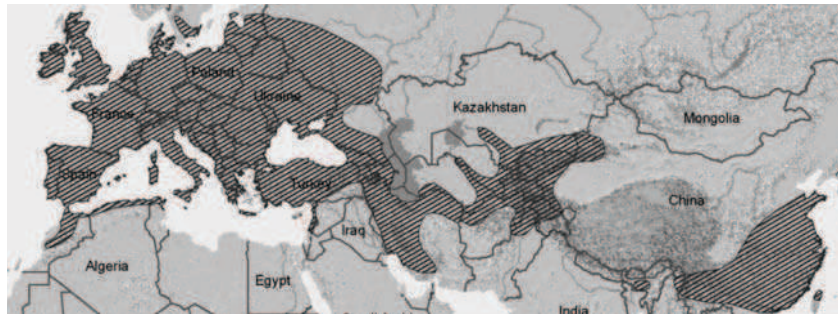


2.2.5 *Nyctalus noctula*



2.2.6 *Pipistrellus nathusii*





2.2.7 *Pipistrellus pipistrellus*



2.2.8 *Miniopterus schreibersii*



2.2.9 *Myotis bechsteini*



2.2.10 *Myotis myotis*



2.2.11 *Myotis nattereri*



2.2.12 *Myotis blythii*



2.3.1 *Sciurus vulgaris*





2.3.2 *Spermophilus citellus*



2.3.3 *Spermophilus major*



2.3.4 *Glis glis*



2.3.5 *Eliomys quercinus*



2.3.6 *Muscardinus avellanarius*

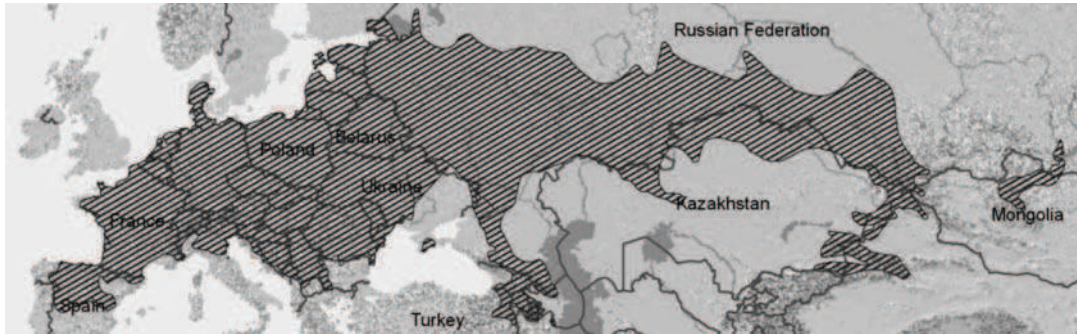


2.3.7 *Castor fiber*

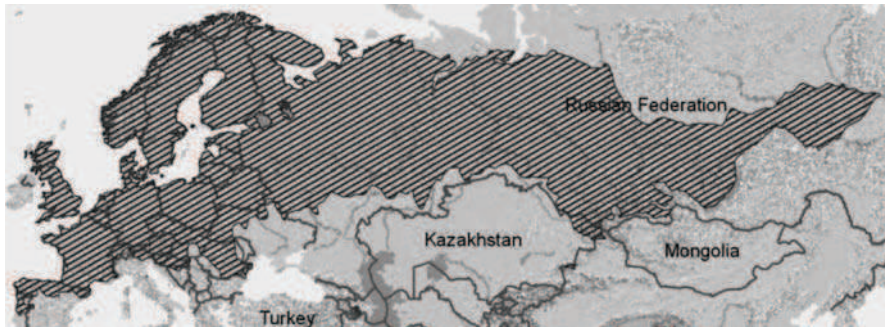


2.3.8 *Sicista betulina*





2.3.9 *Microtus arvalis*



2.3.10 *Microtus agrestis*



2.3.11 *Microtus (Stenocranius) gregalis*



2.3.12 *Microtus oeconomus*



2.3.13 *Microtus (Terricola) subterraneus*



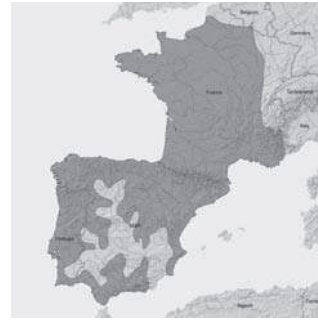
2.3.14 *Microtus (Terricola) duodecimcostatus*



2.3.15 *Microtus (Terricola) gerbei*



2.3.16 *Microtus (Terricola) multiplex*



2.3.17 *Arvicola sapidus*



2.3.18 *Arvicola terrestris*



2.3.19 *Chionomys nivalis*



2.3.20 *Dicrostonyx torquatus*



2.3.21 *Myodes glareolus*



2.3.22 *Apodemus sylvaticus*

### Annexe 3 :

Article : Hanquet C., Desclaux E., 2011 – Analyse paléoécologique des communautés de micromammifères de la Caune de l’Arago (Tautavel, France) dans le contexte des migrations de faunes en Europe méridionale au cours du Pléistocène moyen. *Quaternaire*, 22 (1), 34-45.





# ANALYSE PALÉOÉCOLOGIQUE DES COMMUNAUTÉS DE MICROMAMMIFÈRES DE LA CAUNE DE L'ARAGO (TAUTAVEL, FRANCE) DANS LE CONTEXTE DES MIGRATIONS DE FAUNES EN EUROPE MÉRIDIONALE AU COURS DU PLÉISTOCÈNE MOYEN



Constance HANQUET <sup>1</sup> & Emmanuel DESCLAUX <sup>2</sup>

---

## RÉSUMÉ

L'étude des faunes de micromammifères a largement contribué à la connaissance des paléoenvironnements au cours du Quaternaire. L'évolution des associations de rongeurs observées dans les niveaux de la Caune de l'Arago datés entre 600 000 et 400 000 ans (MIS 14 à 12), montre l'apparition de communautés issues d'Europe de l'Est, de Sibérie et des zones montagneuses d'Asie centrale (*Ochotona pusilla*, *Citellus* sp., *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* et *Dicrostonyx torquatus*), ainsi que d'Europe du Nord (*Microtus* gr. *oeconomus*). Ceci peut être mis en relation avec un changement climatique majeur caractéristique du début du Pléistocène moyen. Ce renouvellement de faune peut être corrélé à l'établissement de périodes glaciaires/interglaciaires plus prononcées modulées par une périodicité de 100 ka, qui montre la dispersion cyclique de taxons à affinités chaud-humide (interglaciaire) et froid-sec (glaciaire) en Europe de l'Ouest.

La Caune de l'Arago, située près de la côte méditerranéenne à l'extrémité est de la chaîne des Pyrénées, témoigne bien de ce renouvellement de faune, contrairement aux péninsules ibérique et italienne qui semblent avoir été moins affectées par l'expansion de ces nouveaux arrivants à cause de barrières géographiques et éventuellement de gradients longitudinaux et latitudinaux. Ainsi, ces spécificités géographiques et écologiques doivent être prises en compte dans les comparaisons des faunes de micromammifères au cours du Pléistocène moyen.

**Mots-clés :** Pléistocène moyen, rongeurs, changement climatique, renouvellement, Europe de l'Ouest méridionale, stades isotopiques marins 14 à 12.

## ABSTRACT

PALAEOECOLOGICAL ANALYSIS OF MICROMAMMAL COMMUNITIES FROM THE ARAGO CAVE (TAUTAVEL, FRANCE) IN THE CONTEXT OF MIDDLE PLEISTOCENE FAUNAL MIGRATIONS IN WESTERN MEDITERRANEAN EUROPE

The study of rodent faunas has widely contributed to the knowledge of the evolution of the palaeoenvironments during the Quaternary. The evolution of rodent associations found in the deposits of the Arago cave are dated between 600,000 and 400,000 years (MIS 14 to MIS 12); during their evolution mammalian communities arrived from eastern Europe, Siberia and the mountains of Central Asia (*Ochotona pusilla*, *Citellus* sp., *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* and *Dicrostonyx torquatus*), as well as from northern Europe (*Microtus* gr. *oeconomus*). Their migration can be related to a major climatic change that occurred during the early Middle Pleistocene. The faunal change can be correlated with the establishment of more pronounced glacial-interglacial periods, modulated by a 100 ka periodicity and resulting in the cyclic dispersal throughout western Europe of taxa having with warm-humid (interglacial) and cold-dry (glacial) affinities. Our comparative studies on the appearance of micromammal species specific of dry and cold environment in eastern, central, northern and Mediterranean Europe during this period have led us to believe that micromammals, especially rodents, have mostly reacted to the change of the climate at the end of the early Middle Pleistocene (MIS 14 to 12). The Arago cave, located near the Mediterranean Sea coast, at the eastern end of the Pyrenees has well recorded this faunal turnover, whereas Spain and Italy, which appear to have been less affected by the expansion of those faunas, due to geographical barriers. In conclusion, such geographical and ecological specificities must be taken into account for micromammal fauna comparisons during the Middle Pleistocene.

**Key-words:** Middle Pleistocene, rodent associations, climatic changes, faunal renewal, western Mediterranean Europe, marine isotopic stages 14 to 12.

---

<sup>1</sup> Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret, 33 bis, boulevard Franck Pilatte, F-06300 NICE; UMR CNRS 5140 Archéologie des Sociétés Méditerranéennes. Courriel : chanquet@lazaret.unice.fr

<sup>2</sup> Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret, 33 bis, boulevard Franck Pilatte, F-06300 NICE; Département de Préhistoire du MNHN, UMR CNRS 7194 Histoire naturelle de l'Homme préhistorique. Courriel : edesclaux@lazaret.unice.fr

## 1 - INTRODUCTION

La reconstitution des paléoenvironnements au cours du temps est aujourd'hui un sujet souvent abordé. L'étude des faunes de rongeurs a largement contribué à la connaissance de la dynamique climatique durant le Quaternaire.

Actuellement en Europe, quatre zones biogéographiques principales (boréale, méditerranéenne, atlantique et continentale) peuvent être distinguées. Chaline (1981) a démontré que les oscillations climatiques observées au Pléistocène régissaient les variations d'extension de ces zones biogéographiques. La migration de certaines espèces de rongeurs est un facteur majeur des changements opérés dans les communautés de micromammifères au Pléistocène.

Le présent travail propose d'étudier les expansions des faunes de rongeurs originaires d'Europe de l'Est, centrale et du Nord en Europe méridionale, à travers l'exemple de la Caune de l'Arago (niveaux P à D, stades isotopiques marins 14 à 12).

## 2 - LA CAUNE DE L'ARAGO

La Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales, France) est l'un des plus anciens sites connus du Pléistocène moyen dans les Pyrénées (fig. 1). La séquence stratigraphique contenant du matériel archéologique couvre une période allant des stades isotopiques marins (MIS) 14 à 12, sans équivalent connu en Europe occidentale, ce qui en fait un site de référence pour l'évolution des comportements humains mais aussi des environnements et des climats au cours du Pléistocène moyen.

### 2.1 - STRATIGRAPHIE

La grotte comprend une longue séquence stratigraphique incluant vingt niveaux archéologiques qui ont livré de très nombreux vestiges lithiques et osseux, dont des ossements d'hominidés.

L'ensemble des dépôts correspond à plusieurs phases climatiques du Pléistocène et s'est déposé en totalité lors de la période paléomagnétique de Brunhes. La séquence stratigraphique est située entre deux planchers stalagmitiques, dont le plus haut a été daté d'au maximum 350 000 ans (Falguères *et al.*, 2004); elle s'est ainsi déposée entre 700 000 et 350 000 ans BP.

La majorité des vestiges archéologiques provient du complexe stratigraphique moyen, lui-même divisé en trois ensembles (de Lumley *et al.*, 1984):

- Ensemble I, comprenant les niveaux S à K, à matrice sableuse, déposés pendant une phase froide.
- Ensemble II, englobant les niveaux J, I et H déposés lors d'une période tempérée et humide.
- Ensemble III, contenant les niveaux G, F/G, F, E et D, déposés sous des conditions climatiques froides et arides.

Pour l'Ensemble I, qui est actuellement en cours de fouille, seuls les niveaux P à K sont pris en compte dans cette étude.

Certains niveaux semblent témoigner d'une occupation rapide de la grotte, tels que les niveaux M, L et K dans l'Ensemble I ou le niveau F/G dans l'Ensemble II, qui contiennent tous une couche simple et discontinue de matériel archéologique.

Le niveau I de l'Ensemble II ainsi que les niveaux D et E de l'Ensemble III sont représentatifs d'occupations soit prolongées soit ponctuelles.

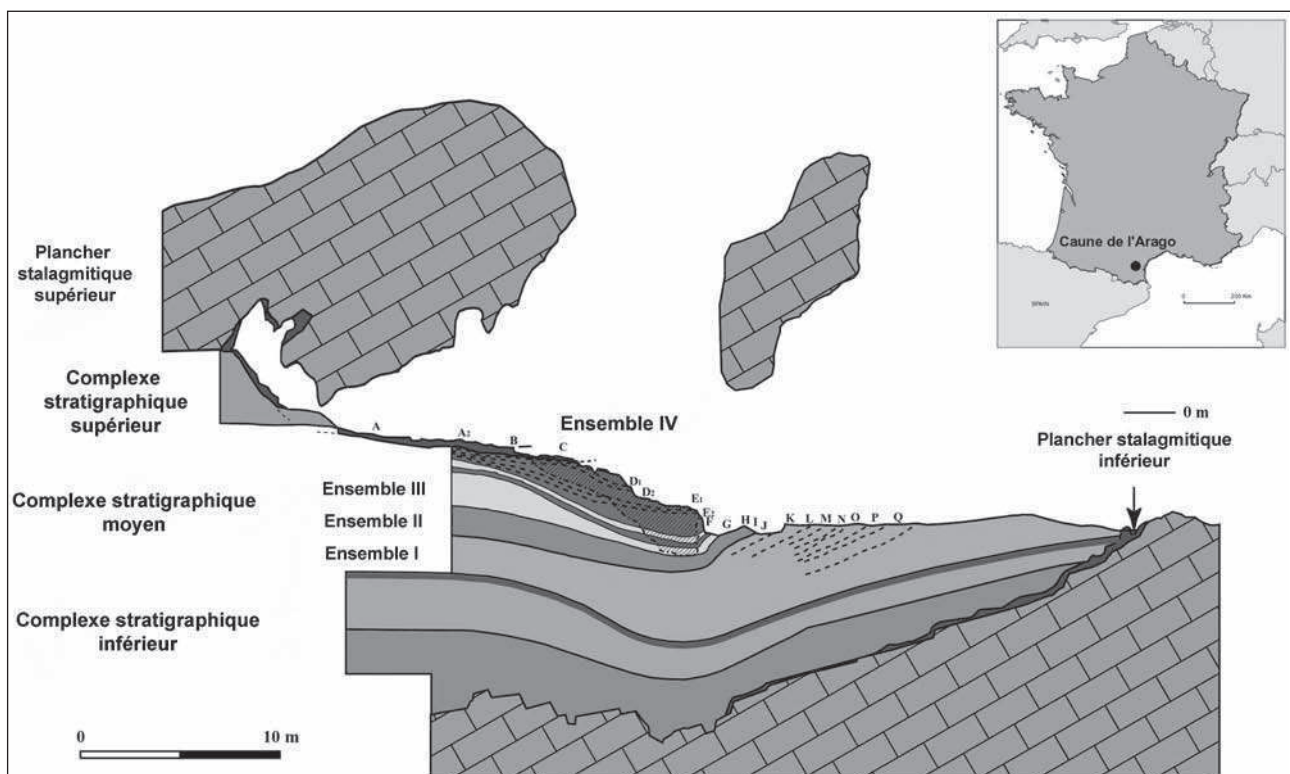


Fig. 1 : Localisation de la Caune de l'Arago et coupe schématique du remplissage, d'après de Lumley *et al.* (1984).

Fig. 1: Location map and synthetic section of Arago cave, after de Lumley *et al.* (1984).



D'autres niveaux tels que le niveau J (Ens. II) et les niveaux G et F (Ens. III) comprennent des accumulations denses de matériel archéologique (jusqu'à 40 cm d'épaisseur dans le niveau G) qui correspondent à une superposition d'occupations successives. (de Lumley *et al.*, 2004)

## 2.2 - MATÉRIEL ARCHÉOLOGIQUE

Actuellement, plus de cent restes d'hominidés ont été découverts à la Caune de l'Arago. Il s'agit principalement de dents isolées (dents de lait et dents définitives), mais également de deux mandibules, un fronto-facial et le pariétal droit associé, ainsi que plusieurs éléments du squelette post-céphalique (coxa, fragments de fémur et de fibula, phalanges). Ces restes représentent plus de 25 individus, adultes et enfants. Les caractéristiques morphologiques des ossements permettent de les attribuer à *Homo heidelbergensis* (ou *Homo erectus* européen, également nommé Anténéandertaliens ou pré-Néandertaliens).

Ainsi, la Caune de l'Arago apparaît comme étant un site clé pour la compréhension de l'évolution humaine pendant le Pléistocène moyen.

Les faunes de grands mammifères sont aujourd'hui bien connues et ont été largement étudiées (voir par exemple Moigne *et al.*, 2006).

Les faunes de micromammifères sont relativement abondantes dans les niveaux étudiés de la Caune de l'Arago.

Une première liste des espèces de rongeurs a été établie par Chaline (1971). Desclaux (1992a, 1992b) a effectué une étude synthétique des petits vertébrés du complexe stratigraphique moyen (niveaux L à D, Ensemble I à III, stades isotopiques 14 à 12) ainsi qu'une analyse taphonomique de ces assemblages mettant en évidence des coprocénoses éclectiques de rapaces nocturnes dans les niveaux archéologiques étudiés. D'autre part, Montuire & Desclaux (1997) ont étudié l'évolution des communautés de mammifères dans les mêmes niveaux. Enfin, Paunescu (2001) a réalisé une analyse paléontologique et paléoécologique des espèces de rongeurs.

## 3 - ANALYSE PALÉOÉCOLOGIQUE

Les niveaux fouillés à la Caune de l'Arago ont livré une faune de rongeurs relativement riche et diversifiée (tab. 1).

	ENSEMBLE III				ENSEMBLE II			ENSEMBLE I					
	Sol D	Sol E	Sol F	Sol G	Sol H	Sol I	Sol J	Sol K	Sol L	Sol M	Sol N	Sol O	Sol P
<b>Insectivores</b>													
<i>Erinaceus davidi</i>		1	2	5	1		1						
<i>Talpa europaea</i>	1	1	2	5	6	1	3	1					
<i>Sorex cf. araneus</i>				2									2
<i>Sorex minutus</i>				1									
<i>Crocidura sp.</i>				2	7	1	1					5	14
<b>Chiroptères</b>													
<i>Miniopterus schreibersi</i>	1	1			1								
cf. <i>Eptesicus nilsoni</i>							1						
cf. <i>Nyctalus leisleri</i>	1				1								
<i>Myotis myotis</i>	2		1	3	4	1	5	1					
<i>Myotis bechsteini</i>				1									
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	1	1		4	3	1	3						
<i>Pipistrellus cf. nathusii</i>				1	1		1						
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1	1										3	1
<i>Rhinolophus euryale-mehelyi</i>	1	1	1	2	1	1	2	1					2
<i>Rhinolophus euryale</i>		1											
<i>Rhinolophus hipposideros</i>				1									2
<b>Rongeurs</b>													
<i>Sciurus sp.</i>	1	1	2	3	1								
<i>Marmota sp.</i>	1	6	1	3	1	1	1	1	1	1		2	2
<i>Citellus sp.</i>	11	31	35	35	2	1	7	5	2	3	4	6	9
<i>Eliomys quercinus</i>	3	5	11	96	19	3	7	2	1	2	1		3
<i>Glis glis</i>						2							
<i>Castor fiber</i>	2	1		10	5	1	7	3	1	1			
<i>Arvicola cantiana</i>	2	2	1	15	2	2	2	3	5	2	3	8	6
<i>Microtus (Chionomys) nivalis</i>	3		2		1					4		1	2
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	3	3	4	6				2					
<i>Microtus agrestis</i>	25	28	71	104	37	7	30	15	10	17	9	17	35
<i>Microtus oeconomus</i>		1	1		4	1	7	6	9	18	14	41	21
<i>Microtus (Stenocranius) gregalis</i>	93	141	213	150	69	13	84	99	106	186	189	420	253
<i>Microtus (Iberomys) breccianensis</i>	39	32	38	213	190	8	55	7	3	8	3	8	58
<i>Microtus (Terricola) vautreya</i>	73	133	220	319	38	6	15	7	10	10	10	23	47
<i>Pliomys lenki</i>	32	83	192	353	81	14	59	43	39	63	84	177	127
<i>Clethrionomys glareolus</i>		1	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Allocegetus bursae</i>	23	39	59	219	63	9	30	20	22	22	20	30	39
<i>Apodemus sylvaticus</i>	29	16	21	168	62	7	23	7	12	2	6	6	13
<i>Hystrix cristata</i>	3				1								
<b>Lagomorphes</b>													
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	5	16	48	145	45	9	37	9	16				
<i>Lepus timidus</i>	1	2	3	3	1		2	1	3				
<i>Ochotona pusilla</i>	1	1	4	9	7		7	2	1	3	2	2	1

**Table 1 : Distribution des micromammifères dans la Caune de l'Arago, d'après le nombre minimum d'individus (N.M.I.) par niveau archéologique.**

Tab. 1: Frequency of the different micromammal taxa of the Arago cave. Numbers represent the minimum number of individuals (MNI) per archaeological level.

Deux méthodes ont été utilisées dans le but de reconstituer l'évolution du climat et des paléoenvironnements de la Caune de l'Arago : la méthode des « climatogrammes » et une analyse statistique (analyse en composante binaire, ACB).

### 3.1 - MÉTHODE DES « CLIMATOGRAMMES »

L'utilisation des proportions relatives de rongeurs dans le but d'analyser le signal paléocologique des associations est courante. La méthode des « climatogrammes » prend en compte les proportions d'espèces de rongeurs regroupées en classes climato-écologiques selon leurs affinités, permettant ainsi d'appréhender les variations du climat et de l'environnement (Chaline, 1981 ; Chaline, 1983 ; Marquet, 1989 ; Desclaux, 1992a, 1992b ; Desclaux & Defleur, 1997 ; Barroso *et al.*, 2006 ; Desclaux *et al.*, 2008).

Les classes climato-écologiques utilisées ont été établies sur la base du principe d'actualisme. Pour les espèces disparues dont l'écologie n'est pas connue telles que *Microtus (Iberomys) brecciensis*, *Allocricetus bursae* et *Pliomys lenki*, des critères biogéographiques et phylogénétiques associés à des analyses multivariées ont été utilisés (Marquet, 1989 ; Desclaux, 1992a, 1992b).

Les catégories climato-écologiques établies sont les suivantes :

- steppes froides attenantes aux mers arctiques (ARC) : *Dicrostonyx torquatus*
- zone humide froide boréale (BOR) : *Microtus* gr. *oeconomus*
- zone de steppe aride (CONT) : *Microtus (Stenocranius) gregalis*, *Citellus* sp., *Pliomys lenki*, *Allocricetus bursae*

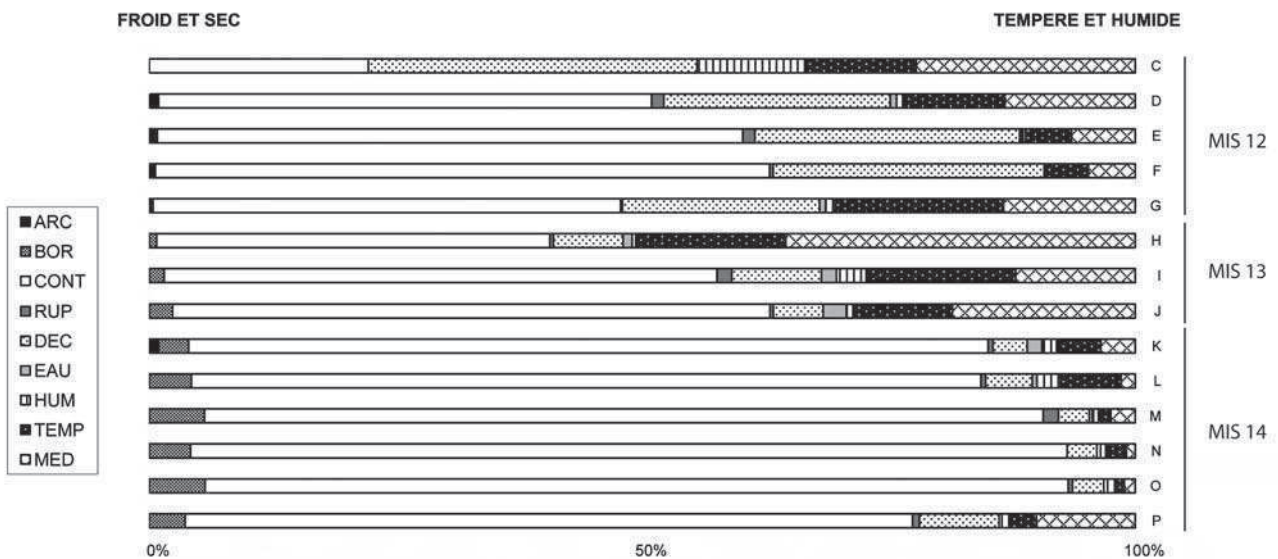
- environnements rupicoles (RUP) : *Marmota* sp., *Microtus (Chionomys) nivalis*
- milieux secs ou découverts (DEC) : *Microtus arvalis*
- bordures d'eau à végétation dense (EAU) : *Arvicola cantiana*, *Castor fiber*
- prairies (HUM) : *Microtus agrestis*, *Microtus (Terri-cola) vaufreyi*
- forêt déciduale (TEMP) : *Glis glis*, *Eliomys quercinus*, *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus sylvaticus*
- zone méditerranéenne (MED) : *Microtus (Iberomys) brecciensis*, *Hystrix cristata*.

Il convient de préciser que cette méthode ne prenant en compte que l'abondance relative des espèces, la reconstitution paléoenvironnementale peut être biaisée par le poids de certains taxons fortement représentés ou au contraire très rarement rencontrés.

D'autres méthodes, telles que l'indice taxonomique d'habitat (ITH) défini par Evans *et al.* (1981) (qui présente l'avantage de ne tenir compte que de la diversité des milieux habités par les différentes espèces de micro-mammifères), ont également été souvent utilisées durant les deux dernières décennies et ont grandement contribué à reconstituer de façon cohérente les paléoenvironnements et les paléoclimats.

Le « climatogramme » des niveaux étudiés de l'Arago montre, de la base au sommet de la séquence, des fluctuations dans les associations de rongeurs reflétant des oscillations climatiques et environnementales (fig. 2).

– Niveaux P à K : les espèces de rongeurs caractéristiques de paysage ouverts et arides [*Microtus (Stenocranius) gregalis*, *Citellus* sp. et *Allocricetus bursae*] et de climat froid (*Microtus* gr. *oeconomus*) apparaissent en



**Fig. 2 : Climatogramme : évolution des proportions relatives de rongeurs regroupés en catégories climato-écologiques au sein du remplissage de la Caune de l'Arago.**

ARC : steppes arctiques ; BOR : zones marécageuses boréales ; CONT : steppes continentales et espaces découverts arides ; RUP : espèce rupicole héliophile ; DEC : espaces découverts arides ; EAU : zones de bordures d'eau ; HUM : espaces humides et prairies ; TEMP : forêts déciduales ; MED : zones méditerranéennes.

Fig. 2 : Climatogram : evolution of rodent proportions grouped by ecological classes, in order to emphasize climatic and environmental variations throughout the infilling of the Caune de l'Arago cave. ARC : cold steppes adjoining the Arctic sea ; BOR : cold humid boreal zone ; CONT : arid steppe area ; RUP : rocky areas ; DEC : dry or open environments ; EAU : vegetated banks of rivers ; HUM : grasslands ; TEMP : deciduous forests ; MED : Mediterranean area.

grande proportion. Ces niveaux peuvent être corrélés à un optimum glaciaire contemporain du MIS 14.

– Niveaux J à H: un changement important du climat et de l'environnement est enregistré. La proportion d'espèces inféodées aux environnements fermés et à un climat tempéré augmente largement par rapport aux niveaux inférieurs (*Eliomys quercinus*, *Microtus (Iberomys) brecciensis* et *Apodemus sylvaticus*), au détriment des taxons steppiques représentatifs de milieux froids et arides. *Hystrix cristata*, originaire d'Afrique, est également présent dans le niveau H. Cette association de rongeurs est caractéristique d'une phase tempérée que l'on peut associer à une période interglaciaire, et plus précisément au SIM 13.

– Niveaux G à D: les associations de rongeurs de ces niveaux montrent une dégradation des conditions tempérées au profit d'un climat plus froid et aride, associé à un milieu plus ouvert. La présence d'un taxon arctique, *Dicrostonyx torquatus*, et d'une espèce originaire de Sibérie *Microtus (Stenocranius) gregalis*, corrobore l'attribution de l'ensemble III au MIS 12. Les niveaux G à D sont néanmoins caractérisés par une diversité spécifique importante reflétant des milieux variés. Cette configuration implique que le refroidissement observé lors du MIS 12 est moins important qu'au MIS 14, tout au moins dans cette partie de la côte méditerranéenne. On peut également noter que la présence dans le niveau G d'espèces à cachet méditerranéen (*Microtus (Iberomys) brecciensis*) et forestier marqué (*Apodemus sylvaticus*, *Eliomys quercinus*), associées à des taxons d'espaces ouverts et froids, montre la persistance de certaines conditions existantes au MIS 13.

### 3.2 - ANALYSES STATISTIQUES MULTIVARIÉES

Les analyses multivariées, et plus particulièrement l'analyse des correspondances et l'analyse en composante principale, sont largement utilisées dans les études paléoenvironnementales afin de caractériser les différentes phases climatiques en terme de température relative, couvert végétal ou humidité.

Les associations de rongeurs de la Caune de l'Arago ont été étudiées dans le but de faire ressortir les variations quantitatives de chaque espèce au cours du temps (du MIS 14 à 12) et les variations globales au niveau des associations dans la séquence, en utilisant une analyse factorielle des correspondances (Analyse en Composante Binaire, Logiciel STATLab, version 3.0).

Dans cette analyse, les nombres minimums d'individus (N.M.I.) de chacun des taxons constituent les individus et les niveaux archéologiques représentant les variables.

Aucune espèce de rongeur n'a été exclue pour l'analyse de correspondance (fig. 3).

L'axe 1 (59,09 % d'inertie) oppose les espèces de milieu froid comme *Microtus (Stenocranius) gregalis* (44,24 % de contribution) et *Microtus gr. oeconomicus* (8,70 %) dans la partie négative, à des associations de climat chaud et d'environnements fermés tels que (*Iberomys) brecciensis* (16,90 % de contribution), *Apodemus sylvaticus* (8,98 %) et *Microtus (Terricola) vaufreyi* (8,88 %) dans la partie positive. Cet axe correspond vraisemblablement à un gradient de température.

L'axe 2 (20,80 % d'inertie) semble opposer les taxons d'espaces ouverts tels que *Microtus (Terricola) vaufreyi* (43,49 % de contribution) et *Citellus* (8,82 %) dans la

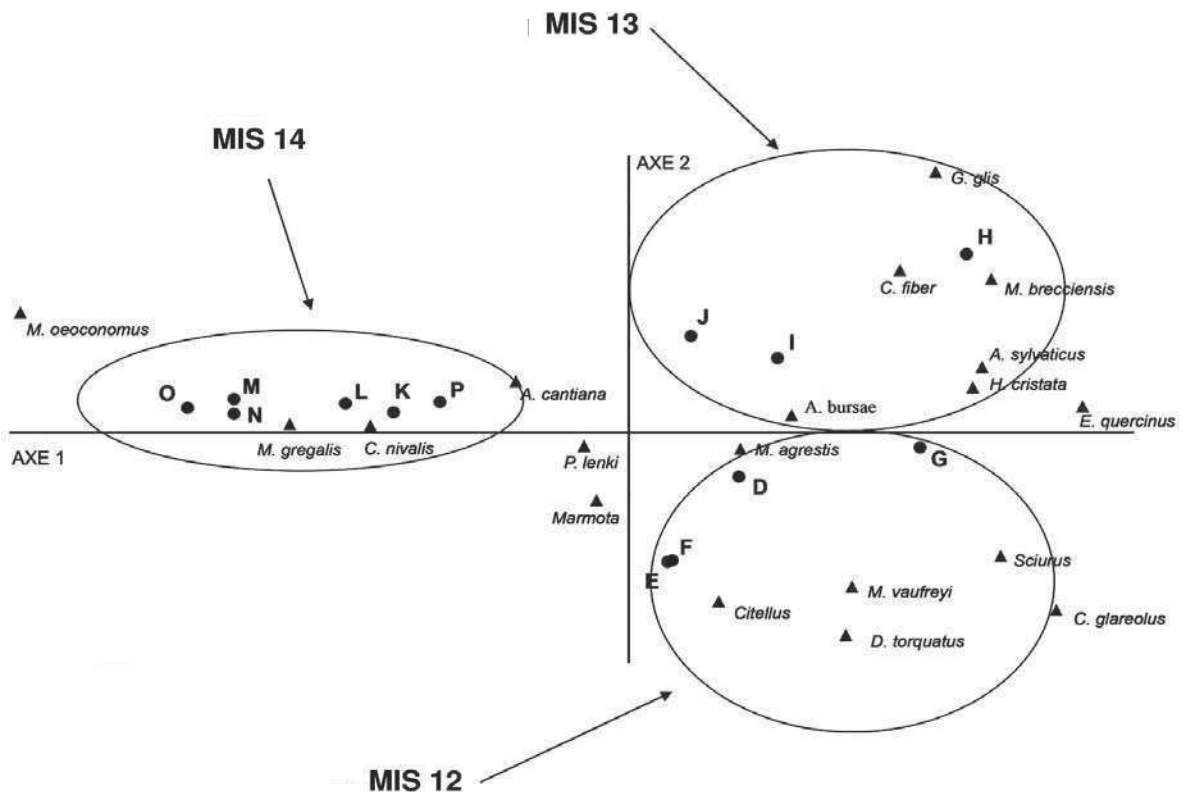


Fig. 3: Caune de l'Arago, Analyse en composante binaire (ACB).

D-P: niveaux archéologiques.

Fig. 3: Arago cave: Binary component analysis (BCA). D-P: archaeological levels.

partie négative, à des associations d'environnements plus fermés comme *Microtus (Iberomys) brecciensis* (33,75 % de contribution), *Microtus* gr. *oeconomus* (3,8 %) et *Apodemus sylvaticus* (3,5 %) dans la partie positive. Cet axe est plus difficile à interpréter. Il pourrait cependant refléter la disposition du couvert végétal et donc correspondre à un gradient d'humidité.

Il est alors possible de tracer une courbe de l'évolution des températures dans la séquence, du niveau P (MIS 14) au niveau D (MIS 12) (fig. 4).

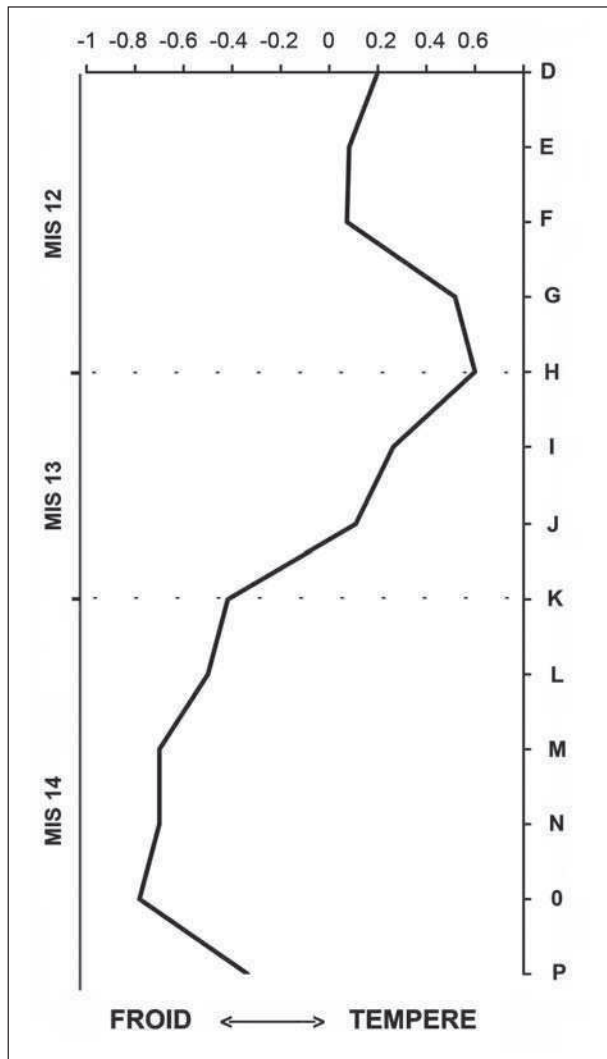


Fig. 4: Caune de l'Arago : variation relative de la température d'après les coordonnées des niveaux archéologiques sur l'axe 1 de l'analyse en composante binaire (ACB).

Fig. 4: Relative variation of the temperature throughout the Arago cave sequence (axis 1 of the binary component analysis; levels D to P).

La courbe indique que les espèces de rongeurs ont mieux enregistré le refroidissement du MIS 14 que celui intervenant au MIS 12. Cette observation concorde avec les résultats des méthodes des « climatogrammes » (ce travail) et des « cénogrammes » (Montuire & Desclaux, 1997) qui indiquent que dans les niveaux G à D, les environnements sont plus diversifiés et les espaces ouverts et arides moins représentés que dans les niveaux inférieurs (niveaux P à K).

#### 4 - DIVERSITÉ ET VARIABILITÉ DES FAUNES DE MICROMAMMIFÈRES EN EUROPE MÉRIDIONALE AU COURS DU PLÉISTOCÈNE MOYEN

Il est possible de replacer les associations de rongeurs de la Caune de l'Arago dans le contexte plus général de l'évolution des communautés de micromammifères en Europe méridionale pendant les MIS 14 à 12.

Il est en effet bien établi que depuis 2,5 Ma des changements climatiques globaux se sont succédé avec l'installation de cycles glaciaires/interglaciaires au Quaternaire. Entre 1,2 et 0,8 Ma, ces changements cycliques du climat sont intervenus à une fréquence de 100 ka (Maslin & Ridgwell, 2005).

Dans la zone méditerranéenne occidentale, ce changement de cycle, qui a surtout affecté le couvert végétal, a amené un épisode majeur dans la réorganisation des communautés de faunes mammaliennes en termes de richesse et de diversité (voir par exemple Masini & Sala, 2007 ; O'Regan, 2008 ; Palombo *et al.*, 2008).

Depuis plusieurs années, les micromammifères sont souvent utilisés comme marqueurs biochronologiques, en raison de leur abondance et de leur évolution rapide. En prenant également en compte les changements du climat et de l'environnement, il est possible d'élaborer des biozones à l'échelle régionale.

Ainsi, si des similarités ont été établies dans l'évolution des rongeurs au Quaternaire en Europe de l'Est, du Nord, centrale, occidentale et méridionale, des différences peuvent aussi apparaître dans ces corrélations biostratigraphiques (voir par exemple Markova, 2007 ; Maul & Markova, 2007).

La communauté de micromammifères de la Caune de l'Arago est un mélange d'espèces allochtones et autochtones, en relation étroite avec les oscillations du climat.

Les taxons persistants sont des habitants de la zone méditerranéenne, comme *Microtus (Iberomys) brecciensis* ou *Apodemus sylvaticus*.

Les nouvelles espèces sont issues de l'Europe de l'Est et centrale [*Ochotona pusilla*, *Microtus gregalis*, *Citellus* sp. et *Microtus (Chionomys) nivalis*] et d'Europe du Nord [*Dicrostonyx torquatus* et *Microtus (Pallasiinus) gr. oeconomus*]. Leur présence en Europe méditerranéenne s'explique par l'expansion de ces taxons lors des phases glaciaires, froides et arides.

##### 4.1 - *OCHOTONA PUSILLA* (PALLAS, 1769)

Le genre *Ochotona*, qui apparaît en Chine au Miocène, est connu par de nombreux représentants au cours du Pliocène et du Pléistocène en Asie centrale (Erbajeva, 1988, 1994).

Au cours du Plio-Pléistocène, les *Ochotona* étendent leur zone de distribution à l'Europe.

D'après Sen (1998) et Angelone (2008), le genre *Ochotona* permet de proposer des corrélations biochronologiques à l'échelle du continent européen pendant le Quaternaire.



En France, les premiers représentants du genre *Ochotona*, attribués à *Ochotona valerotae* (Erbajeva *et al.*, 2001), ont été découverts dans les niveaux bavéliens du site des Valerots (Côte-d'Or).

Depuis le début du Pléistocène moyen, les pikas sont connus en France par une seule espèce, *Ochotona pusilla*, dont la migration est à mettre en relation avec l'extension des environnements steppiques en Europe occidentale au cours de périodes froides (glaciaires).

Dans le Sud de la France, *Ochotona pusilla* apparaît au début du Toringien (MIS 14) à la Caune de l'Arago (niveaux P, L et K par exemple).

*Ochotona pusilla* est également présent dans les niveaux de la Caune de l'Arago attribués au MIS 12. La migration vers l'ouest de ce taxon venant d'Europe centrale et orientale est également marquée dans le Nord-Ouest de l'Italie, sur les sites de Visogliano et Caverna degli Orsi (Bartolomei, 1970; Bartolomei & Tozzi, 1979; Arobba *et al.*, 2004; Sala & Masini, 2007).

*Ochotona pusilla* n'a été cité, à notre connaissance, ni dans la Péninsule ibérique ni dans le Sud de l'Italie. Ainsi, la dispersion d'*Ochotona pusilla* au Pléistocène moyen en Europe méditerranéenne occidentale, qui s'opère d'est en ouest, semble avoir été stoppée au Sud par deux barrières écologiques et géographiques: les Apennins dans le Nord de l'Italie et les Pyrénées au Nord de la Péninsule ibérique.

#### 4.2 - *DICROSTONYX TORQUATUS* (PALLAS, 1778)

Les représentants du genre *Dicrostonyx*, originaires des régions arctiques de l'Europe, peuvent être considérés comme d'excellents indicateurs de climat froid (glaciaires).

Les premiers enregistrements de *Dicrostonyx torquatus* en Europe occidentale se font à Kärlich E (Kolsfchoten & Turner, 1996) et Camp-de-Peyre (Delpech *et al.*, 1978; Marquet, 1989), qui sont attribués aux MIS 14 ou 16.

*Dicrostonyx torquatus* est également présent dans le Sud de la France à la Caune de l'Arago (niveau K, MIS 14, et niveaux G, F, E, D, MIS 12).

Au cours du Pléistocène moyen, la dispersion de *Dicrostonyx torquatus* des régions arctiques vers l'Europe occidentale semble s'être effectuée en relation étroite avec la dynamique climatique pendant les périodes glaciaires, de la fin du complexe cromérien au Saalien (MIS 14 à 10).

*Dicrostonyx torquatus* [nommé *Dicrostonyx gulielmi*/ *torquatus* par Maul & Markova (2007) à cause de différents problèmes résultant de la distinction entre *D. gulielmi* et *D. torquatus*] est présent en Europe centrale et orientale au cours du Saalien (MIS 8 à 6), à Ariendorf 1 et Rybinsk.

Si *Dicrostonyx torquatus* est trouvé de façon cyclique près de la Méditerranée depuis le MIS 14 au cours des stades froids, cette espèce n'apparaît pas au même moment en Italie et dans la Péninsule ibérique. Ainsi, les conditions biogéographiques locales semblent avoir limité l'expansion de *D. torquatus* tout au long du Pléistocène.

#### 4.3 - *MICROTUS (STENOCRANIUS) GREGALIS* (PALLAS, 1779)

*Microtus (Stenocranius) gregaloides* (Hinton, 1923), l'ancêtre de *Microtus (Stenocranius) gregalis* (Pallas, 1778), a une très vaste répartition en Europe au cours du Pléistocène inférieur, y compris l'Angleterre et les péninsules ibériques et italiennes.

D'après Maul & Markova (2007), *Microtus (Stenocranius) gregalis* apparaît plus précocement en Europe centrale, au cours du MIS 17 (interglaciaire cromérien II), à Koneprusy C 718 et Villany 8, et plus tard, au cours du MIS 15, en Europe de l'Est (interglaciaire de Mushkap).

En Europe du Nord, *Microtus (Stenocranius) gregaloides* a été identifié dans le niveau Gb de Kärlich (MIS 15) et à Miesenheim I (MIS 13) (Kolsfchoten & Turner, 1996).

Dans le Sud de la France, une importante population de *Microtus (Stenocranius) gregalis* a été identifiée à la Caune de l'Arago (niveaux Q à D, MIS 14 à 12).

Dans la Péninsule ibérique, si *Microtus (Stenocranius) gregaloides* est bien représenté dans les niveaux inférieurs de TD-3 à TD-5 (Pléistocène inférieur, Biharien récent, MIS 22) de Gran Dolina (Antoñanzas & Cuenca-Bescos, 2002), *Microtus (Stenocranius) gregalis* y est absent pendant le Pléistocène moyen.

En Italie, la première apparition du taxon *Microtus (Stenocranius) gregalis* est observée dans les niveaux supérieurs de la Caverna degli Orsi, en association avec *O. pusilla* (Arroba *et al.*, 2004) qui peut être attribué au MIS 12. Cette association se retrouve dans les niveaux supérieurs de Visogliano.

La dispersion de *Microtus (Stenocranius) gregalis*, allant d'Europe de l'Est et centrale vers les zones méridionales, s'opère lors d'une période froide (MIS 14) du Pléistocène moyen. L'expansion de ce taxon en Europe occidentale pourrait avoir été stoppée par deux barrières écologiques et géographiques, les Apennins et les Pyrénées.

#### 4.4 - *CITELLUS* SP. (OKEN, 1816) (*SPERMOPHILUS* CUVIER, 1825)

Les représentants du genre *Citellus* sont connus en Sibérie et dans l'Oural depuis le Pléistocène inférieur (Chlachula, 2001; Erbajeva & Alexeeva, 2000; Puchkov & Danukalova, 2009).

En France, le genre *Citellus* apparaît pour la première fois avec *Citellus* cf. *dietrichi*, identifié par Chaline (1974) dans la terrasse supérieure de Grâce à Montières, dans la vallée de la Somme, datée du Pléistocène inférieur (MIS 20 ou 22), d'après Bahain *et al.* (2007).

Au Pléistocène moyen, la présence de *Citellus* à la Caune de l'Arago (niveau K, MIS 14 et niveaux G, F, E, D, MIS 12), est à mettre en relation avec l'expansion des environnements steppiques et secs en Europe occidentale pendant les périodes glaciaires.

Si *Citellus* est également présent à Visogliano (Bartolomei, 1970; Bartolomei & Tozzi, 1979; Arroba *et al.*,

2004; Sala & Masini, 2007), l'absence de ce genre en Espagne pendant le Pléistocène montre que son expansion a été limitée au Nord de la Péninsule ibérique en relation avec des conditions climatiques moins rigoureuses.

#### 4.5 - *MICROTUS* GR. *OECONOMUS* (KEYSERLING & BLASIUS, 1841; PALLAS, 1776)

La systématique et l'évolution du sous-genre *Pallasiinus* est complexe et non consensuelle.

D'après Markova (2007) et Maul & Markova (2007), *Microtus (Pallasiinus) protoeconomus* [également connu sous la dénomination *Microtus (Pallasiinus) ex gr. oekonomus*] descend de l'espèce primitive de *Microtus (Pallasiinus) ratticepoides* qui apparaît en Europe de l'Est au Pléistocène inférieur, à la fin de l'épisode paléomagnétique de Matuyama (MIS 21-20). Dans le Nord de l'Europe, les premiers représentants de *Microtus (Pallasiinus) gr. oekonomus* sont connus à West Runton (WRFB) datant du MIS 17 (Maul & Parfitt, sous presse) ainsi qu'à Miesenheim (Kolfshoten & Turner, 1996) attribué au MIS 13. *Microtus (Pallasiinus) gr. oekonomus* est représenté à la Caune de l'Arago (niveaux P à D, MIS 14 à 12). Ces espèces ne sont pas mentionnées en Italie et en Espagne au Pléistocène moyen. Elles sont par contre connues sous la dénomination de *Microtus (Pallasiinus) aff. ratticepoides* à Gran Dolina dans la base du niveau 8, datée du MIS 18 selon Lopez *et al.* (2002).

#### 4.6 - *MICROTUS (CHIONOMYS) NIVALIS* (MARTIN, 1842)

D'après Nadachowski (1991), *Microtus (Chionomys) nivalis* résulte de la spéciation de l'espèce *Allophaiomys pliocaenicus* au cours du Biharien inférieur entre 1,3 et 1,5 Ma (Jaarola *et al.*, 2004). Selon Terzea (1972), Storch (1975) et Popov (1989), *Microtus (Chionomys) nivalis* apparaît en Europe occidentale et en Asie Mineure au début du Pléistocène moyen. En Europe méridionale, *Microtus (Chionomys) nivalis* apparaît plus tard, à la Caune de l'Arago (niveaux P à D, MIS 14 à 12) et à Visogliano (MIS 12).

#### 4.7 - CONCLUSION CONCERNANT LES FAUNES DE MICROMAMMIFÈRES

Les travaux de Maslin & Ridgwell (2005) ont montré que c'est entre 1.2 et 0.7 Ma, qu'on assiste à l'installation de cycles froids et chauds, à une fréquence de 100 Ma. La comparaison entre l'apparition des espèces de micromammifères d'environnements secs et froids dans les différentes zones d'Europe permet d'inférer que ces groupes d'espèces, et particulièrement les rongeurs, ont principalement réagi à cet important changement climatique, qui se traduit principalement par une nette tendance à l'aridité, au cours de la première moitié du Pléistocène moyen. Ainsi, l'Europe orientale et septentrionale voit apparaître dès le MIS 20

les premières espèces inféodées aux steppes arides découvertes et à un climat froid. A partir du MIS 16, vraisemblablement à la faveur d'un refroidissement climatique bien enregistré dans les régions méditerranéennes, ces espèces vont également avoir une expansion importante en Europe occidentale, y compris en France méridionale.

### 5 - CORRÉLATION AVEC LES FAUNES DE GRANDS MAMMIFÈRES

Le renouvellement de faune des grands mammifères au Pléistocène moyen en Europe méridionale, en réponse aux changements du climat, a été bien identifié (Palombo *et al.*, 2008). Ainsi, d'après ces auteurs, à la suite des premiers phénomènes de migration observés dès la fin du Pliocène, un important renouvellement de faune a lieu au début du Pléistocène moyen.

Moigne *et al.* (2006) ont effectué une comparaison biochronologique et paléocéologique entre les faunes de grands mammifères de la Caune de l'Arago et certains sites d'Italie du Galérien et de l'Aurélien, dans le but d'évaluer la possible vicariance de certains taxons et les différences existant dans la dynamique des renouvellements fauniques au Pléistocène moyen dans ces deux régions méditerranéennes.

L'assemblage faunique de la Caune de l'Arago est caractérisé par l'absence d'animaux brouteurs, et à l'inverse, par la présence de taxons boréaux, principalement pisseurs, rares voire absents d'Italie, tels que *Rangifer tarandus* et *Praeovibos priscus*. Par ailleurs, certaines espèces vivant dans des environnements froids et secs, comme *Ovis ammon antiqua* et *Hemitragus bonali*, sont présentes dans les niveaux supérieurs de la Caune de l'Arago, attribués au MIS 12 (Galérien récent), alors que ces mêmes taxons sont présents en Italie uniquement jusqu'au Galérien moyen (MIS 14).

Ainsi, si des changements majeurs du climat peuvent être mis en évidence dans les deux régions, les communautés de grands mammifères de la Caune de l'Arago indiquent des conditions climatiques continentales froides et sèches, ce qui n'a pas d'équivalent en Italie pendant la même période, hormis à Visogliano, dans le Nord de l'Italie, où ont été découverts des assemblages de grands mammifères présentant des similitudes avec ceux de la Caune de l'Arago.

Ces éléments montrent que les grands mammifères ont également réagi aux changements du climat, et ce principalement dans la première moitié du Pléistocène moyen (MIS 16/14 à 12). Ce renouvellement de faune est bien enregistré à la Caune de l'Arago mais n'apparaît pas en Italie (exception faite de Visogliano) où l'expansion des grands mammifères boréaux est moins marquée en raison de la barrière géographique constituée par les Apennins et de l'atténuation latitudinale de l'influence glaciaire.

## 6 - CONCLUSION

L'étude de l'évolution des associations de micromammifères observées dans les niveaux de la Caune de l'Arago, entre 600 000 et 400 000 ans (MIS 14 à 12), a permis de mettre en évidence d'importantes variations du climat et de l'environnement :

- les niveaux P à K (Ensemble I) montrent la prédominance de taxons d'environnements steppiques [*Microtus (Stenocranius) gregalis*, *Citellus* sp. et *Allocricetus bursae*] et de climat froid (*Microtus* gr. *oeconomus*), correspondant à l'optimum glaciaire du MIS 14.

- les niveaux J à H (Ensemble II) suggèrent un changement drastique des conditions environnementales et climatiques. Les taxons de milieux tempérés et fermés sont fortement représentés, au détriment des espèces de steppes. Ces niveaux peuvent être associés à une période interglaciaire au sein du MIS 13.

- les niveaux G à D (Ensemble III) montrent le retour de conditions plus froides et plus arides associées à un environnement plus ouvert, avec la présence de taxons arctiques et sibériens, corrélées au MIS 12. Les espèces forestières et méditerranéennes sont toujours présentes dans le niveau G. La diversité spécifique observée dans ces niveaux suggère que le refroidissement enregistré, contemporain du MIS 12, est moins prononcé que lors du MIS 14, tout au moins dans cette partie de la Méditerranée.

Les associations de micromammifères de la Caune de l'Arago montrent l'apparition de communautés

issues d'Europe de l'Est, de Sibérie et des montagnes d'Asie centrale (*Ochotona pusilla*, *Citellus* sp. et *Microtus (Stenocranius) gregalis*) et du Nord de l'Europe (*Dicrostonyx torquatus* et *Microtus* gr. *oeconomus*) (fig. 5).

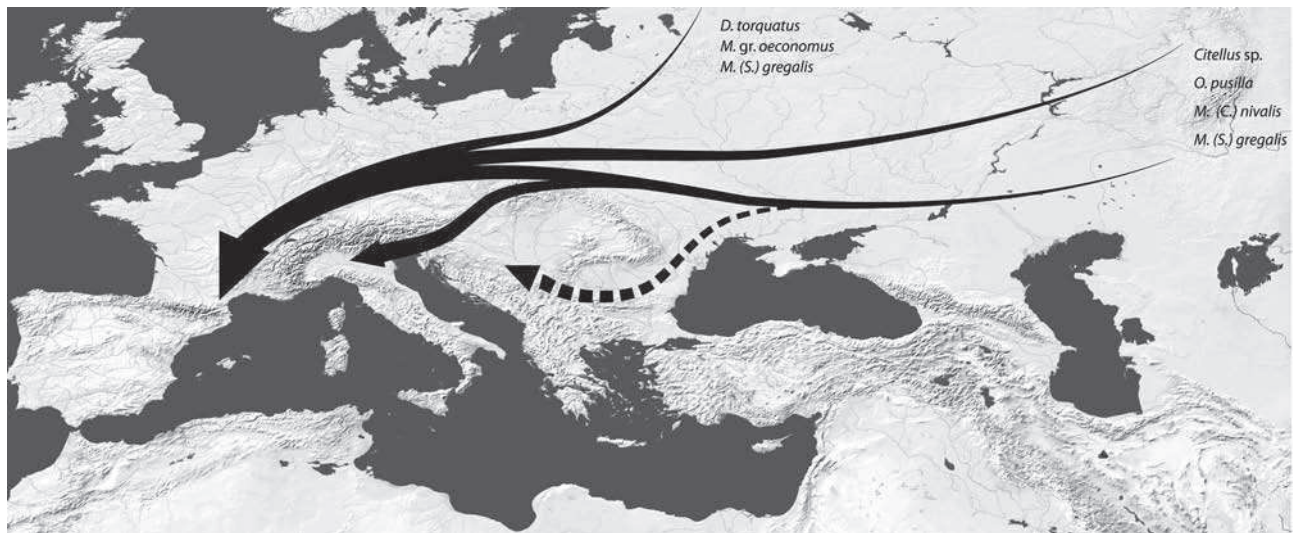
Ce renouvellement de faune peut être mis en relation avec l'établissement de périodes glaciaires et interglaciaires plus marquées au début du Pléistocène moyen, modulées par une périodicité de 100 Ma, et entraînant une dispersion cyclique d'associations d'espèces à affinités chaud-humide (interglaciaire) et froid-sec (glaciaire) en Europe occidentale.

La comparaison entre l'apparition des espèces de micromammifères et de grands mammifères d'environnement sec et froid dans l'Est, le Centre, le Nord et les zones méditerranéennes de l'Europe à cette période permet d'avancer que les micromammifères réagissent majoritairement au changement de climat à la fin de la première moitié du Pléistocène moyen (MIS 14 à 12).

La Caune de l'Arago, située à l'extrémité orientale de la chaîne des Pyrénées et non loin de la mer Méditerranée, a bien enregistré ce renouvellement des communautés de faune.

L'Espagne et l'Italie sont moins affectées par ces nouvelles espèces en raison des barrières géographiques qui limitent leurs expansions, Pyrénées et Apennins, mais également en raison d'une influence moindre des conditions climatiques glaciaires dans ces zones méridionales.

Ces spécificités géographiques et écologiques doivent être prises en compte pour les comparaisons de faunes



**Fig. 5 :** Expansion des micromammifères en Europe occidentale au cours du Pléistocène moyen montrant l'apparition de communautés issues d'Europe de l'Est, de Sibérie et des montagnes d'Asie centrale (*Ochotona pusilla*, *Citellus* sp. and *Microtus (Stenocranius) gregalis*) et du Nord de l'Europe (*Dicrostonyx torquatus*, *Microtus* gr. *oeconomus*).

La Caune de l'Arago, située sur le littoral méditerranéen, à l'extrémité orientale et septentrionale des Pyrénées est affectée par cette migration, alors que l'Espagne et l'Italie sont moins concernées par ces renouvellements de faunes en raison des Pyrénées et des Alpes qui jouent le rôle de barrière géographique.

*Fig. 5 :* Micromammal species expansion in western Europe during the Middle Pleistocene, showing the appearance of communities from eastern Europe, Siberia and from the mountains of Central Asia (*Ochotona pusilla*, *Citellus* sp. and *Microtus (Stenocranius) gregalis*), and from northern Europe (*Dicrostonyx torquatus*, *Microtus* gr. *oeconomus*). The Arago cave, located near the Mediterranean Sea coast, at the eastern edge of the Pyrenees, has well recorded this turnover, whereas Spain and Italy have been less affected by the expansion of those faunas due to geographical barriers (Pyrenees and Alps).







- France). Systématique, biostratigraphie et paléocologie. *Quaternaire*, **8** (2/3), 213-223.
- DESCLAUX E., EL HAZZAZI N., VILETTE P., & DUBAR M., 2008** - Le contexte paléoenvironnemental des occupations humaines. L'apport de la microfaune, des restes aviaires et de la malacofaune. *Mémoires de la Société Préhistorique Française*, **46**, 91-106.
- ERBAJEVA M.A., 1988** - *Pischukhi Kainozoya (Taxonomia, Systematica, Filogenia) [Cenozoic Pikas (Taxonomy, Systematics, Phylogeny)]*. Nauka, Moscow, 224 p. [in Russian]
- ERBAJEVA M.A., 1994** - Phylogeny and evolution of *Ochotonidae* with emphasis on Asian ochotonids. *National Science Museum Monographs*, **8**, 1-13.
- ERBAJEVA M.A., & ALEXEEVA N.V., 2000** - Pliocene and Pleistocene biostratigraphic succession of Transbaikalia with emphasis on small mammals. *Quaternary International*, **68/71**, 67-75.
- ERBAJEVA M.A., MONTUIRE S., & CHALINE J., 2001** - New ochotonids (*Lagomorpha*) from the Pleistocene of France. *Geodiversitas*, **23** (3), 395-409.
- EVANS E.M.N., VAN COUVERING J.H., & ANDREWS P., 1981** - Palaeoecology of Miocene sites in western Kenya. *Journal of Human Evolution*, **10**, 35-48.
- FALGUÈRES C., YOKOYAMA Y., SHEN G., BISCHOFF J.L., KU T.L., & DE LUMLEY H., 2004** - New U-series dates at the Caune de l'Arago, France. *Journal of Archaeological Science*, **31** (7), 941-952.
- JAAROLA M., MARTÍNKOVÁ N., GÜNDÜZ İ., BRUNHOFF C., ZIMA J., NADACHOWSKI A., AMORI G., BULATOVA N.S., CHONDROPOULOS B., FRAGUEDAKIS-TSOLIS S., GONZÁLEZ-ESTEBAN J., LOPEZ-FUSTER M.J., KANDAUROV A.S., KEFELIOGLU H., DA LUZ MATHIAS M., VILLATE I., & SEARLE J.B., 2004** - Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (*Arvicolinae*, *Rodentia*) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33** (3), 647-663.
- LOPEZ ANTONANZAS R., & CUENCA BESCOS G., 2002** - The Gran Dolina site (Lower to Middle Pleistocene, Atapuerca, Burgos, Spain): new palaeoenvironmental data based on the distribution of small mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **186**, 311-334.
- MARKOVA A.K., 2007** - Pleistocene mammal faunas of Eastern Europe. *Quaternary International*, **160**, 100-111.
- MARQUET J.-C., 1989** - *Paléoenvironnements et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs*. Thèse d'État, Université de Bourgogne, Dijon, 637 p.
- MASINI F., & SALA B., 2007** - Large and small-mammal distribution patterns and chronostratigraphic boundaries from the Late Pliocene to the Middle Pleistocene of the Italian peninsula. *Quaternary International*, **160**, 43-56.
- MASLIN M.A., & RIDGWELL A.J., 2005** - Mid-Pleistocene revolution and the "eccentricity myth". *Geological Society Special Publication*, **247**, 19-34.
- MAUL L.C., & MARKOVA A.K., 2007** - Similarity and regional differences in Quaternary arvicolid evolution in Central and eastern Europe. *Quaternary International*, **160**, 81-99.
- MAUL L.C., & PARFITT S.A., 2010** - Micromammals from the 1995 Mammoth Excavation at West Runton, Norfolk, UK: Morphometric data, biostratigraphy and taxonomic reappraisal. *Quaternary International*, **228** (1-2), 91-115.
- MOIGNE A.-M., PALOMBO M.R., BELDA V., HERIECH-BRIKI D., KACIMI S., LACOMBAT F., DE LUMLEY H., MOUTOUS-SAMY J., RIVALS F., QUILÈS J., & TESTU A., 2006** - Les faunes de grands mammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel) dans le cadre biochronologique des faunes du Pléistocène moyen italien. *L'Anthropologie*, **110** (5), 788-831.
- MONTUIRE S., & DESCLAUX E., 1997** - Palaeoecological analysis of mammalian faunas and environmental evolution in the South of France during the Pleistocene. *Boreas*, **26**, 355-365.
- NADACHOWSKI A., 1991** - Systematic, geographic variation, and evolution of snow voles (*Chionomys*) based on dental characters. *Acta Theriologica*, **36** (1-2), 1-45.
- O'REGAN H.J., 2008** - The Iberian Peninsula - corridor or cul-de-sac? Mammalian faunal change and possible routes of dispersal in the last 2 million years. *Quaternary Science Reviews*, **27**, 2136-2144.
- PALOMBO M.R., SARDELLA R., & NOVELLI M., 2008** - Carnivora dispersal in Western Mediterranean during the last 2.6 Ma. *Quaternary International*, **179**, 176-189.
- PAUNESCU C.A., 2001** - *Les rongeurs du Pléistocène inférieur et moyen de trois grottes du Sud-Est de la France (Vallonnet, Caune de l'Arago, Baume Bonne). Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 450 p.
- POPOV V., 1989** - Middle Pleistocene small mammals (Mammalia: Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) from Morovitsa Cave (North Bulgaria). *Acta Zoologica Cracoviensis*, **32** (13), 561-588.
- PUCHKOV V., & DANUKALOVA G., 2009** - The Late Pliocene and Pleistocene history of the Southern Urals Region in the light of neotectonic data. *Quaternary International*, **201** (1-2), 4-12.
- SALA B., & MASINI F., 2007** - Late Pliocene and Pleistocene small mammal chronology in the Italian peninsula. *Quaternary International*, **160** (1), 4-16.
- SEN S., 1998** - Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 4. Rodentia and Lagomorpha. *Geodiversitas*, **20**, 359-378.
- STORCH G., 1975** - Eine mittelpleistozäne Nagerfauna von der Insel Chios. *Senckenbergiana Biologica*, **56**, 165-189.
- TERZEA E., 1972** - Remarques sur la morphologie dentaire et la répartition de *Microtus nivalis* Martins (*Rodentia*, *Mammalia*) dans le Pléistocène de Roumanie. *Travaux de l'Institut de Spéologie « Emile Racovitza »*, **21**, 271-298.
- VAN KOLFSCHOTEN T., & TURNER E., 1996** - Early Middle Pleistocene mammalian faunas from Kärlich and Miesenheim I and their biostratigraphical implications. In C. Turner (ed.), *The early Middle Pleistocene in Europe*. Balkema, Rotterdam, 227-253.



Annexe 4 :

Article : Hanquet C., Valensi P., Bailon S., Desclaux E., El Guennouni K., Roger T., Lumley H. de, 2010 – Caractérisation du climat et de la biodiversité au Pléistocène moyen final, d'après les faunes de vertébrés de la grotte du Lazaret (Nice, France). Quaternaire, 21 (3), 215-226.



# CARACTÉRISATION DU CLIMAT ET DE LA BIODIVERSITÉ AU PLÉISTOCÈNE MOYEN FINAL, D'APRÈS LES FAUNES DE VERTÉBRÉS DE LA GROTTÉ DU LAZARET (NICE, FRANCE)

■  
Constance HANQUET <sup>1,2</sup>, Patricia VALENSI <sup>1</sup>, Salvador BAILON <sup>3</sup>,  
Emmanuel DESCLAUX <sup>1</sup>, Khalid El GUENNOUNI <sup>1</sup>, Thierry ROGER <sup>1</sup>  
& Henry DE LUMLEY <sup>4</sup>

## RÉSUMÉ

La grotte du Lazaret a livré de nombreuses industries acheuléennes, plusieurs restes d'anténéanderthaliens et de très nombreux restes de vertébrés (amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères) reflétant une importante richesse spécifique. Les différentes associations fauniques, ainsi que le degré d'évolution de certaines espèces, permettent d'attribuer les dépôts archéologiques au Pléistocène moyen final (MIS 6), en accord avec les datations radiométriques. L'étude interdisciplinaire des ensembles stratigraphiques CIII et CII supérieur a permis de reconstituer le cadre paléoclimatique et paléoenvironnemental, et de mettre en évidence une certaine variété de paysages continentaux liés à un climat relativement froid, toutefois tempéré par la position méridionale du site. La présence d'espèces de climat froid actuellement disparues du biome méditerranéen implique l'existence de conditions plus fraîches et plus humides qu'aujourd'hui. Des fluctuations sont cependant perceptibles tout au long de la séquence au travers des variations de faunes, au niveau spécifique et quantitatif, montrant une relative intensification du froid et une ouverture progressive du milieu entre les ensembles CII sup. et CIII. Le spectre faunique de la grotte du Lazaret fournit un reflet assez juste de la paléobiodiversité dans le Sud-Est de la France à la fin du Pléistocène moyen (MIS6).

**Mots-clés** : paléobiodiversité, Pléistocène moyen, paléoenvironnement, paléoclimat, Sud-Est de la France, grotte du Lazaret.

## ABSTRACT

CLIMATIC AND BIODIVERSITY CHARACTERIZATION IN THE LATE MIDDLE PLEISTOCENE FROM THE VERTEBRATE FAUNA OF LAZARET CAVE (NICE, FRANCE)

The Lazaret cave has yielded numerous Acheulean lithic industries and some anteneanderthal remains, but also an abundant vertebrate fauna (amphibians, reptiles, birds and mammals) revealing an important specific richness. The various faunal associations, as well as the evolutionary stage of some species, indicate that the archaeological deposits (Complex C) date from the last glacial period of the Middle Pleistocene (MIS 6). The interdisciplinary study of fauna from subcomplexes CIII and CII sup. suggests a variety of continental landscapes linked to a relatively cold climate that was moderated by the southern position of the site. The presence of cold climate species no longer present in the region implies colder and more humid conditions than at present. Fluctuations are perceptible throughout the sequence, as indicated by variation in species abundance and species. A relative decrease in temperature and a gradual opening of the landscape occurred between subcomplexes CII sup. and CIII. The faunal spectrum of the Lazaret cave provides a relatively accurate reflection of the palaeobiodiversity of southern France at the end of the Middle Pleistocene (MIS 6).

**Keys-words**: palaeobiodiversity, Middle Pleistocene, Palaeoenvironment, Palaeoclimate, South East France, Lazaret cave.

## 1 - INTRODUCTION

La grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes) est une vaste cavité creusée dans les calcaires jurassiques du Mont Boron, s'ouvrant à une altitude de 26 m au-dessus du niveau de la mer. La partie inférieure du remplissage de la grotte est constituée de dépôts marins correspondant à deux phases marines transgressives : le niveau inférieur (plage A), attribué au stade isotopique 9

(Lumley *et al.*, 2004), et le niveau supérieur (plage B), riche en coraux et en mollusques marins, daté d'environ 230 ka (Bahain, 1993 ; Michel & Yokoyama, 2001) et correspondant au stade isotopique 7. Ces dépôts marins sont surmontés d'un remplissage continental (complexe stratigraphique C), d'une épaisseur de 6 mètres, scellé par un plancher stalagmitique daté de 108 ka à 40 ka environ (Shen, 1985 ; données inédites Shen & Turpin *in* Michel *et al.*, 2009). Le complexe C est subdivisé en

<sup>1</sup> Laboratoire Départemental de Préhistoire du Lazaret, 33 bis bd Franck-Pilatte, F-06300 Nice.

Courriel : hanquet@lazaret.unice.fr, valensi@lazaret.unice.fr, khalid@lazaret.unice.fr, manu@lazaret.unice.fr, troger@lazaret.unice.fr.

<sup>2</sup> Université Montpellier III Paul-Valéry, UMR 5140 CNRS, Archéologie des Sociétés Méditerranéennes, 390 av. de Pérols, F-34970 Lattes.

<sup>3</sup> UMR 7194 - UMR 7209 du CNRS. Bâtiment d'Anatomie Comparée, 55, rue Buffon, CP 55, F-75005 Paris. Courriel : sbailon@mnhn.fr

<sup>4</sup> Institut de Paléontologie Humaine, 1 rue René-Panhard, 75013 Paris. Courriel : iph@mnhm.fr

trois ensembles C I (à la base), C II et C III (au sommet) correspondant aux niveaux archéologiques, compris entre 220 000 et 130 000 BP (Michel, 1995 ; Michel *et al.*, 2009) (fig. 1). Ce complexe C renferme une succession de sols d'occupations attribués à des *Homo erectus* européens (ou anténéanderthaliens) dont plusieurs ossements ont été mis au jour, ainsi que de très nombreux restes de faunes (vertébrés et invertébrés), et une industrie lithique riche en bifaces caractéristique de l'Acheuléen final. La richesse et la diversité de la faune mise au jour dans la grotte permettent de mettre en évidence des variations climatiques et environnementales tout au long de la séquence.

## 2 - MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'ensemble de la faune présentée dans cette étude provient des ensembles CIII et CII supérieur, dans lesquels 26 unités archéostratigraphiques (UA) ou niveaux d'occupations anthropiques ont été définies (fig. 1). La plupart des restes de grands mammifères et une partie des restes de lapins et d'oiseaux correspondent à des objets coordonnés sur le sol de fouille, tandis que la grande majorité des restes d'amphibiens, reptiles et micromammifères a été récoltée et triée après le lavage et le tamisage des sédiments (diamètre de la maille des tamis de 5 mm et 0,8 mm). La quantification des taxons

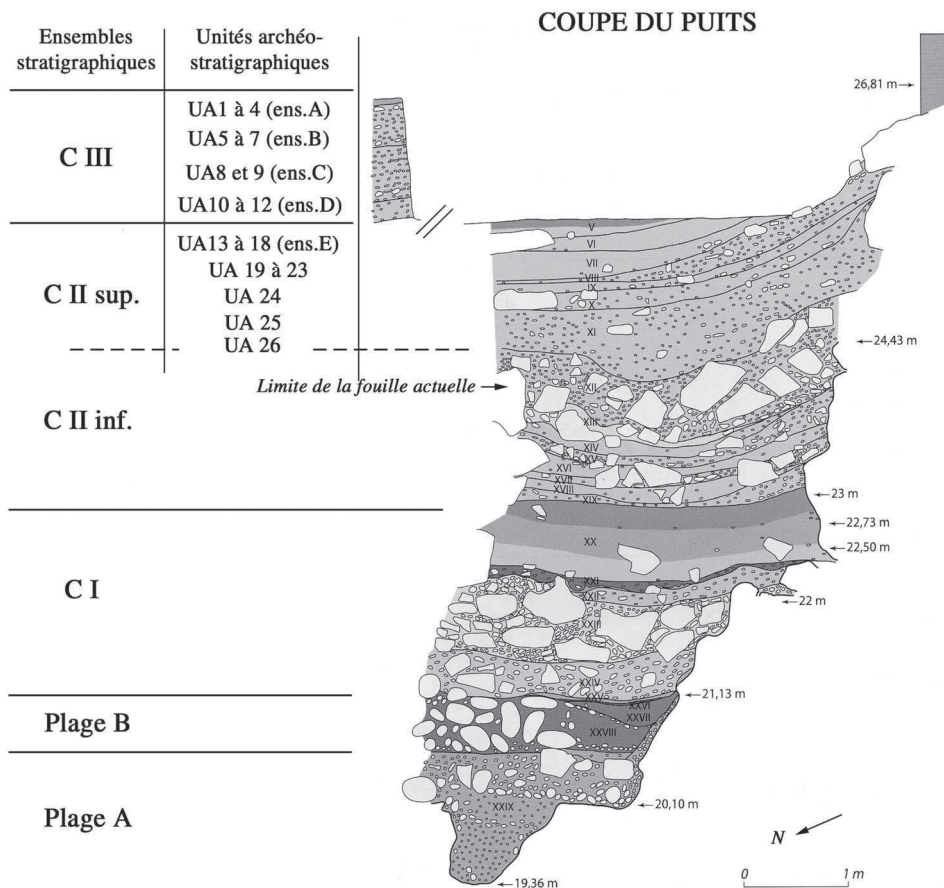
est effectuée en nombre de restes (NR) et en nombre minimal d'individus (NMI) par ensembles archéostratigraphiques A, B, C, D, E à partir du sommet du remplissage (Canals, 1993, *comm. pers.*), regroupant les unités archéostratigraphiques 1 à 18 (fig. 1).

Soulignons qu'une quantification plus fine par unités archéostratigraphiques a été effectuée par ailleurs (Bailon, 1991 ; Abbassi, 1999 ; El Guennouni, 2001 ; Roger, 2004 ; Valensi, 1994 ; Lumley *et al.*, 2004). Cependant pour les grands mammifères, il a été souligné que la meilleure quantification en NMI était obtenue en utilisant les ensembles archéostratigraphiques A à E (Valensi, 1994). Les résultats sont donc synthétisés ici en utilisant ces ensembles, mais restent similaires avec ceux obtenus par unité de quantification plus fine. Différentes méthodes de reconstitution des paléoclimats et paléoenvironnements ont été utilisées en fonction des différents groupes étudiés.

## 3 - LES VERTÉBRÉS DE LA GROTTÉ DU LAZARET

### 3.1 - LES AMPHIBIENS ET LES REPTILES

Les amphibiens sont représentés par 7 taxons tandis que les reptiles sont représentés par au moins 12 espèces (tab.1). Néanmoins, soulignons que la présence de



**Fig. 1 : Coupe stratigraphique à l'entrée de la grotte du Lazaret (puits) et localisation des unités archéostratigraphiques étudiées.**  
Fig. 1: Stratigraphical sequence of Lazaret cave entrance (well) and localization of the studied archaeostratigraphical units.

	Ensemble stratigraphique C III												Ensemble stratigraphique C II supérieur											
	A : UA 1-4		B : UA 5-7		C : UA 8-9		D : UA10-12		E :UA 13-17		UA 24		UA 25		UA 26									
	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI								
Urodela	<i>Triturus cf. alpestris</i>																							
	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	*	*	-	-	1	-								
Anura	<i>Pelobates cultripes</i>																							
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	*	-	-	3	-								
	<i>Pelodytes punctatus</i>																							
	10	5	12	6	14	6	17	5	59	19	*	*	5	2	82	-								
	<i>Bufo bufo</i>																							
	145	22	85	16	81	11	81	14	151	19	*	*	22	5	444	-								
	<i>Bufo calamita</i>																							
	93	27	74	19	69	14	64	17	106	19	*	*	22	6	306	-								
	<i>Rana (Pelophylax) sp.</i>																							
	1	1	-	-	-	-	2	1	-	-	*	*	-	-	161	-								
	<i>Rana temporaria</i>																							
	54	17	61	14	61	12	60	11	92	15	*	*	28	6	92	-								
Lacertilia	cf. <i>Podarcis</i> + Lacertidae ind.																							
	7	-	12	-	6	-	11	-	38	-	*	*	10	-	107	-								
	<i>Lacerta cf. lepida</i>																							
	11	-	4	-	-	-	2	-	-	-	*	*	-	-	-	-								
	<i>Lacerta cf. viridis</i>																							
	1	-	-	-	1	-	-	-	2	-	*	*	-	-	29	-								
	<i>Anguis fragilis</i>																							
	1	-	3	-	5	-	7	-	20	-	*	*	1	-	40	-								
Serpentes	Colubridae ind.																							
	-	-	2	-	1	-	2	-	14	-	*	*	-	-	78	-								
	<i>Coronella cf. austriaca</i>																							
	-	-	1	-	1	-	1	-	3	-	*	*	2	-	-	-								
	<i>Coronella cf. girondica</i>																							
	-	-	1	-	-	-	-	-	3	-	*	*	-	-	-	-								
	<i>Elaphe</i>																							
	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	*	*	2	-	-	-								
	<i>Elaphe cf. scalaris</i>																							
	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	*	*	-	-	-	-								
	<i>Coluber viridiflavus</i>																							
	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	*	*	-	-	-	-								
	cf. <i>Malpolon</i>																							
	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	*	-	-	-	-								
	<i>Natrix</i>																							
	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	*	*	-	-	2	-								
	<i>Vipera (V. aspis + V. cf. ursinii)</i>																							
	64	-	55	-	66	-	74	-	199	-	*	*	43	-	388	-								
Carnivora	<i>Canis lupus</i>																							
	165	7	123	4	103	4	100	4	56	6	*	*	13	2	*	*								
	<i>Vulpes vulpes</i>																							
	64	3	33	5	42	3	15	3	5	2	*	*	1	1	*	*								
	<i>Panthera (Leo) spelaea</i>																							
	-	-	2	1	-	-	3	1	2	1	*	*	-	-	*	*								
	<i>Panthera pardus</i>																							
	28	2	15	2	17	1	16	1	9	1	*	*	-	-	*	*								
	<i>Lynx spelaea</i>																							
	38	2	32	3	30	2	38	2	18	2	*	*	3	1	*	*								
	<i>Felis silvestris</i>																							
	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	*	*	2	1	*	*								
	<i>Ursus spelaeus</i>																							
	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	*	*	-	-	*	*								
	<i>Ursus arctos</i>																							
	4	1	3	1	5	1	6	1	1	1	*	*	3	1	*	*								
	<i>Meles meles</i>																							
	5	1	4	2	2	1	3	1	1	1	*	*	-	-	*	*								
Artiodactyla	<i>Cervus elaphus</i>																							
	1385	21	1081	15	1183	19	1228	22	725	22	*	*	1069	23	*	*								
	<i>Dama dama</i>																							
	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	*	*	-	-	*	*								
	<i>Rangifer tarandus</i>																							
	9	1	1	1	4	2	1	1	-	-	*	*	-	-	*	*								
	<i>Capreolus capreolus</i>																							
	6	1	5	1	6	1	6	1	5	2	*	*	33	1	*	*								
	<i>Megaloceros giganteus</i>																							
	2	1	1	1	2	1	2	1	3	1	*	*	-	-	*	*								
	<i>Capra ibex</i>																							
	366	8	268	10	297	11	230	5	91	5	*	*	109	6	*	*								
	<i>Bos primigenius</i>																							
	-	-	1	1	1	1	-	-	6	2	*	*	49	3	*	*								
	<i>Bison priscus</i>																							
	1	1	-	-	1	1	1	1	1	1	*	*	-	-	*	*								
	<i>Bos/Bison</i>																							
	24	(+1)	14	(+2)	30	(+1)	18	-	45	-	*	*	-	-	*	*								
	<i>Rupicapra rupicapra</i>																							
	2	1	5	2	2	1	5	2	3	1	*	*	2	1	*	*								
Perissodactyla	<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>																							
	8	1	1	1	2	1	3	1	2	1	*	*	-	-	*	*								
	<i>Coelodonta antiquitatis</i>																							
	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	*	*	-	-	*	*								
	<i>Equus caballus cf. tatabchiensis</i>																							
	20	2	18	2	11	1	18	2	6	1	*	*	-	-	*	*								
Proboscidea	<i>Palaeoloxodon antiquus</i>																							
	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-	*	*	2	1	*	*								
Insectivora	<i>Talpa europaea</i>																							
	-	17	-	16	-	19	-	17	-	44	-	3	-	4	-	14								
	<i>Erinaceus cf. davidi</i>																							
	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-								
	<i>Crocodyra sp.</i>																							
	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-								
	<i>Sorex minutus</i>																							
	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	2	-	3	-	5								
	<i>Sorex gr. araneus/coronatus</i>																							
	-	1	-	1	-	1	-	2	-	1	-	1	-	3	-	7								
	<i>Neomys gr. fodiens/anomalus</i>																							
	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-								
Chiroptera	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>																							
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1								
	<i>Rhinolophus hipposideros</i>																							
	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-								
	<i>Miniopterus schreibersii</i>																							
	-	1	-	-	-	1	-	2	-	1	-	-	-	-	-	-								
	<i>Nyctalus lasiopterus</i>																							
	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-								
	<i>Myotis gr. myotis/blythi</i>																							
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	3								
	<i>Myotis nattereri</i>																							
	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-								
	<i>Barbastella barbastellus</i>																							
	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-								
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>																							
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-								
Rodentia	<i>Eliomys quercinus</i>																							
	-	1	-	10	-	14	-	10	-	18	-	1	-	2	-	5								
	<i>Glis glis</i>																							
	-	2	-	2	-	-	-	-	-	5	-	-	-	2	-	6								
	<i>Muscardinus avellanarius</i>																							
	-	2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-								
	<i>Cricetus cricetus</i>																							
	-	6	-	2	-	1	-	1	-	2	-	-	-	1	-	-								
	<i>Apodemus sylvaticus</i>																							
	-	82	-	138	-	92	-	125	-	213	-	13	-	42	-	135								
	<i>Microtus agrestis</i>																							
	-	228	-	350	-	298	-	459	-	438	-	57	-	61	-	169								
	<i>Microtus arvalis</i>																							
	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	16	-	1	-	56								
	<i>Microtus (Iberomys) brecciensis</i>																							
	-	2	-	1	-	4	-	4	-	-	-	-	-	-	-	1								
	<i>Microtus (Terricola) multiplex</i>																							
	-	14	-	12	-	24	-	23	-	45	-	5	-	2	-	12								
	<i>Arvicola cantiana</i>																							
	-	65	-	82	-	79	-	82	-	68	-	5	-	6	-	20								
	<i>Pliomys boronensis</i>																							
	-	12	-	17	-	17	-	18	-	14	-	9	-	6	-	35								
	<i>Pliomys lenki</i>																							
	-	-	-	5	-	3	-	5	-	2	-	1	-	-	-	-								
	<i>Marmota marmota</i>																							
	-	8	-	4	-	3	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-								
Lagomorpha	<i>Oryctolagus cuniculus</i>																							
	3702	92	3037	70	2763	58	3332	58	11939	273	596	16	942	25	10560	155								

**Tab. 1 : Liste taxonomique des mammifères, amphibiens et reptiles de la grotte du Lazaret. Répartition par ensembles et unités archéostratigraphiques (UA) (\* : études en cours).**

Tab. 1: Taxonomic list of Mammals, Amphibians and Reptiles of Lazaret cave. Distribution by archaeostratigraphical complexes and units (UA)(\* : ongoing studies).



*Malpolon monspessulanus* dans les couches du Pléistocène moyen de la grotte du Lazaret reste à confirmer (2 vertèbres dans les UA3 et UA4). En fait, cette espèce est bien représentée dans les couches remaniées, plus récentes, et sa présence dans les niveaux supérieurs de l'ensemble C III pourrait correspondre à une contamination.

Parmi les taxons représentés, *B. bufo* (680 restes), *R. temporaria* (753 restes) et les représentants du genre *Vipera* (659 restes) constituent environ 50 % du nombre total de restes (fig. 2). Il s'agit de trois taxons à large distribution européenne dont la présence en région méditerranéenne se fait principalement à la faveur des biotopes frais et humides, tels que les zones de montagne et les vallées (Geniez & Cheylan, 1987). Par contre, les taxons à caractère méditerranéen, tels que *T. cf. lepidus*, cf. *M. monspessulanus*, *C. cf. girondica*, *H. viridiflavus* ou *R. cf. scalaris*, ne sont représentés que par un très faible pourcentage (environ 1 % du nombre total de restes).

### 3.2 - LES OISEAUX

L'avifaune est très riche avec plus de 30 000 restes déterminés appartenant à au moins 130 espèces. Parmi ces restes, 93 % sont attribuées aux 6 espèces suivantes : *Columba livia*, le pigeon biset (65 %), *Pyrrhocorax*

*graculus*, le chocard à bec jaune (18 %), *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, le crave à bec rouge (5 %), *Coturnix coturnix*, la caille des blés (2 % chacune), et *Alectoris graeca*, la perdrix bartavelle (1 %). Les autres restes d'oiseaux (7 %) sont attribués aux 124 autres espèces. Une liste plus complète des espèces déterminées au Lazaret peut être trouvée dans les travaux antérieurs (Roger, 2004 ; Vilette, 1993 ; Mourer-Chauviré, 1975).

L'avifaune des complexes C III et C II supérieur se caractérise par la présence de la perdrix *Perdix palaeoperdix*, signalée exclusivement au Pléistocène moyen (Mourer-Chauviré, 1975), et du chocard à bec jaune, *Pyrrhocorax graculus* cf. *vetus*. *Perdix palaeoperdix* se distingue de *Perdix perdix*, la perdrix grise actuelle, par des dimensions nettement inférieures des os longs. Les mensurations des restes de chocard à bec jaune permet de rapprocher ces restes de la sous-espèce *Pyrrhocorax graculus vetus*, forme de petite taille caractéristique du Pléistocène moyen (Mourer-Chauviré, 1975 ; Roger, 2004).

La présence dans les ensembles A et C du gypaète barbu – espèce nicheuse dans les Alpes, disparue à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle et réintroduite dans la région à la fin des années 1980 – est remarquable (fig. 3).

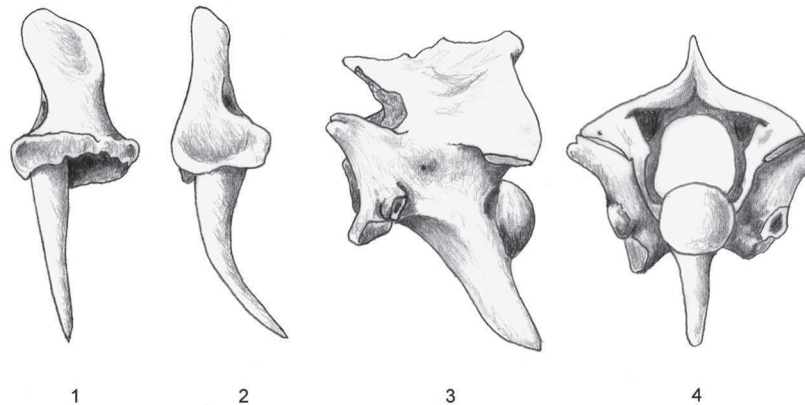


Fig. 2: *Vipera aspis*. 1-2: maxillaire gauche, vues distale et latérale; 3-4 : vertèbre troncale antérieure, vues latérale gauche et postérieure.  
Fig. 2: *Vipera aspis*. 1-2: left maxillar, distal and lateral views; 3-4: anterior troncal vertebra, left lateral and posterior views.

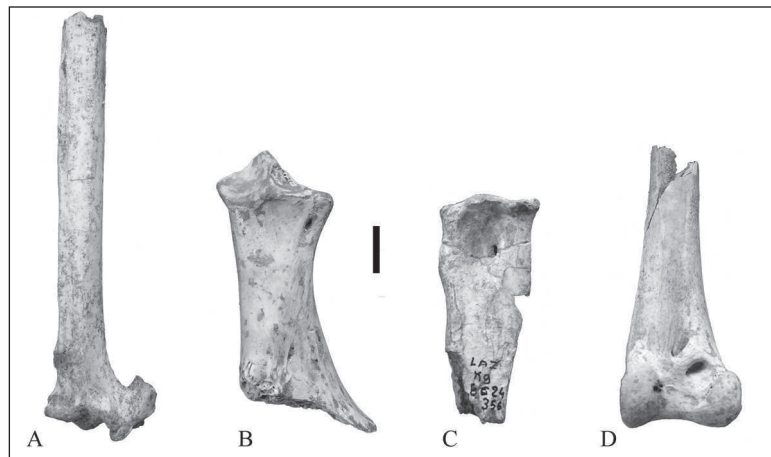
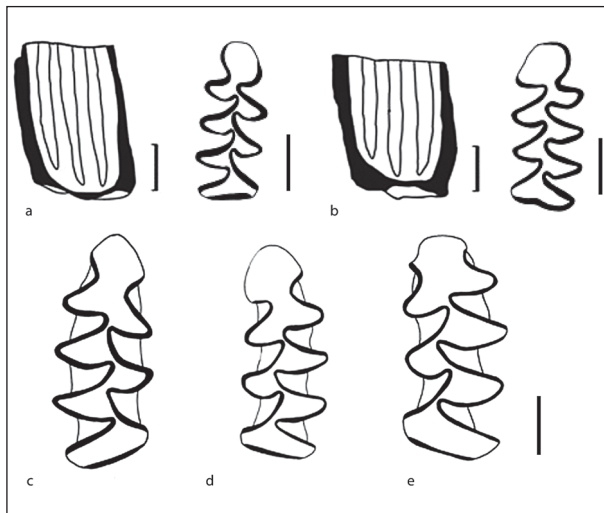


Fig. 3: *Gypaetus barbatus* (Gypaète barbu) de la grotte du Lazaret. L'échelle représente 1 cm. A: Carpométacarpe gauche; B: Coracoïde gauche; C: Tarsométatarse droit; D: Tibiotarse droit.  
Fig. 3: *Gypaetus barbatus* (Bearded Vulture) from Lazaret cave. Scale = 1 cm.  
A: Left carpometacarpus; B: Left coracoideum; C: Right tarsometatarsus; D: Right Tibiotarsus.



### 3.3 - LES MICROMAMMIFÈRES

Trente-cinq espèces de rongeurs, insectivores et chiroptères ont été identifiées (Jullien, 1965 ; Chaline, 1969 ; Jullien & Pillard, 1969a ; Valensi & Abbassi, 1998 ; Abbassi, 1999 ; Lumley *et al.*, 2004) (tab. 1). Les communautés de micromammifères représentées sont typiques des associations de faune du Pléistocène moyen (Abbassi *et al.*, 1998 ; Desclaux *et al.*, 2000). Parmi les espèces identifiées, certaines présentent un intérêt biostratigraphique particulier (fig. 4). La morphologie dentaire du lérot du Lazaret présente des caractères proches de la forme archaïque *Eliomys quercinus helleri* Janossy, 1962 (présence d'un mésoconide et d'un mésolophide sur certaines P<sub>4</sub>), largement répandue en Europe occidentale au Pléistocène moyen. Le rat taupier *Arvicola* est représenté au Lazaret par deux morphotypes différenciés par leurs dimensions et la morphologie de la boucle antérieure : *Arvicola* morphotype *cantianus/sapidus* et *Arvicola* morphotype *cantianus/terrestris* (Abbassi & Desclaux, 1996). Les études menées sur l'indice d'épaisseur de l'émail d'*Arvicola* (ou SDQ selon la nomenclature définie par Heinrich, 1978) au Quaternaire



**Fig. 4 : Arvicolidés de la grotte du Lazaret.**  
a-b : *Pliomys boronensis* (vues latérale et occlusale); c-e : *Arvicola cantiana* gr. *terrestris/sapidus*. Echelle 1 mm.  
Fig. 4: Arvicolids from Lazaret cave. a-b: *Pliomys boronensis* (lateral and occlusal views); c-e : *Arvicola cantiana* gr. *terrestris/sapidus*. Scale 1 mm.

en Europe méditerranéenne (Abbassi *et al.*, 1998 ; Desclaux *et al.*, 2000) permettent de replacer les individus des ensembles C III et C II au sein des communautés du Pléistocène moyen final (N= 55, SDQ = 108.2). Enfin, la présence de *Pliomys boronensis*, Abbassi, 1999, espèce endémique apparentée à *Pliomys episcopalis*, taxon archaïque disparaissant au début du Pléistocène moyen en Europe occidentale, témoigne du rôle de « zone-refuge » qu'a pu tenir la région à cette époque.

### 3.4 - LES LAGOMORPHES

Le site du Lazaret a livré un nombre très important de restes de lagomorphes attribués à *Oryctolagus cuniculus*

(tab. 1). Plusieurs travaux ont été effectués sur les lapins de la grotte : Jullien (1965), Jullien & Pillard (1969b), Patou (1984) et El Guennoui (2001). Son abondance est constante tout au long du remplissage.

### 3.5 - LES GRANDS MAMMIFÈRES

Les grands mammifères sont représentés par 9 taxons attribués aux carnivores et 13 aux ongulés (tab. 1). L'association faunique ainsi que le degré d'évolution de certaines espèces (le loup *Canis lupus*, l'ours des cavernes *Ursus spelaeus* archaïque, le cheval *Equus caballus* cf. *taubachensis*, le bouquetin *Capra ibex*) caractérise la dernière période glaciaire de la fin du Pléistocène moyen (MIS 6). Par exemple, le loup, par ses dimensions dentaires, s'intègre bien parmi d'autres populations de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur (Valensi, 1994 ; Valensi *in* Lumley *et al.*, 2004) comme celles des Abîmes de la Fage (Noailles, Corrèze) (Martin, 1975), Santenay (Côte d'Or) (Argant, 1991) et l'Observatoire (Monaco) (Cardoso, 1993). Autre exemple : le bouquetin, dont l'examen morphologique des chevilles osseuses, des dents et des éléments osseux permet de rapporter cet animal à la population alpine. Sur la P3 inférieure, le métaconide oblique vers l'arrière et qui ne se développe pas en colonnette caractérisent les *Capra ibex* du Pléistocène moyen (Crégut-Bonnoure, 1995 ; Crégut-Bonnoure & Guérin, 1996) (fig. 5).

Deux espèces prédominent dans l'assemblage : le cerf (70 % en NR, 40 % en NMI) et le bouquetin (20 % à 30 % en NR et 15 % environ en NMI). Contrairement aux carnivores qui sont essentiellement des animaux intrusifs, les ongulés reflètent ici le bestiaire des hommes préhistoriques (Valensi, 2000).



**Fig. 5 : *Capra ibex*. P3 inférieure droite, vue linguale.**  
Fig. 5: *Capra ibex*. Right lower P3, lingual view.

## 4 - RECONSTITUTIONS CLIMATIQUES ET ENVIRONNEMENTALES

### 4.1 - AMPHIBIENS/REPTILES

Les taxons et leurs proportions relatives suggèrent qu'au cours de la fin du Pléistocène moyen, le climat de la région était globalement plus frais et plus humide que l'actuel, et très probablement comparable à celui existant actuellement dans l'arrière pays, dans les contreforts des Alpes du Sud (à partir de 700 m d'altitude environ). Le caractère frais du climat se voit renforcé par la présence de taxons à caractère montagnard dans la région (*T. cf. alpestris* et *V. ursinii*). La distribution des espèces d'amphibiens et reptiles reste assez homogène tout au long de la séquence stratigraphique étudiée, indiquant une relative homogénéité climatique. Cependant, quelques fluctuations mineures (légers réchauffements) peuvent être suggérées dans la partie supérieure de l'ensemble C III (si la présence de *M. monspessulanus* et de *T. lepida* est confirmée) ainsi que dans les sols étudiés de l'ensemble C II, dont on observe une plus grande abondance de lacertidés et la présence d'*H. viridiflavus* et peut être de *R. scalaris*. Cet ensemble de taxons indique l'existence d'un paysage mixte : zones humides

(prairies ou bois), favorables au crapaud commun, à la grenouille rousse et à l'orvet; des zones ensoleillées, mais avec un couvert végétal suffisant (garrigue ou lisière de bois) pour permettre le refuge de la vipère aspic, très abondante dans le gisement, et présence de sols meubles (dunes littorales ou arènes sableuses) où pouvaient se trouver le crapaud calamite et le pélogyte ponctué.

### 4.2 - OISEAUX

Dans le remplissage des ensembles C III et C II sup., des espèces sédentaires vivant dans les régions froides (« espèces indicatrices » selon Vilette, 1983, p. 62) sont présentes : *Aegolius funereus* (la chouette de Tengmalm) dans les ensembles A, B, C, D et E ; *Bubo scandiaca* (la chouette Harfang) dans les ensembles B, D et E ; *Tetrao tetrix* (le tétras lyre) dans l'ensemble A ; *Loxia pytyopsittacus* (le bec-croisé perroquet) dans les ensembles A et B.

Les différentes espèces d'oiseaux, regroupées en catégories climato-écologiques définies d'après Vilette (1983), montrent une prédominance des espèces d'environnements ouverts froids, des espèces d'environnements ouverts tempérés ainsi que des espèces de rochers et de montagne (fig. 6A, B & C). La fermeture du milieu

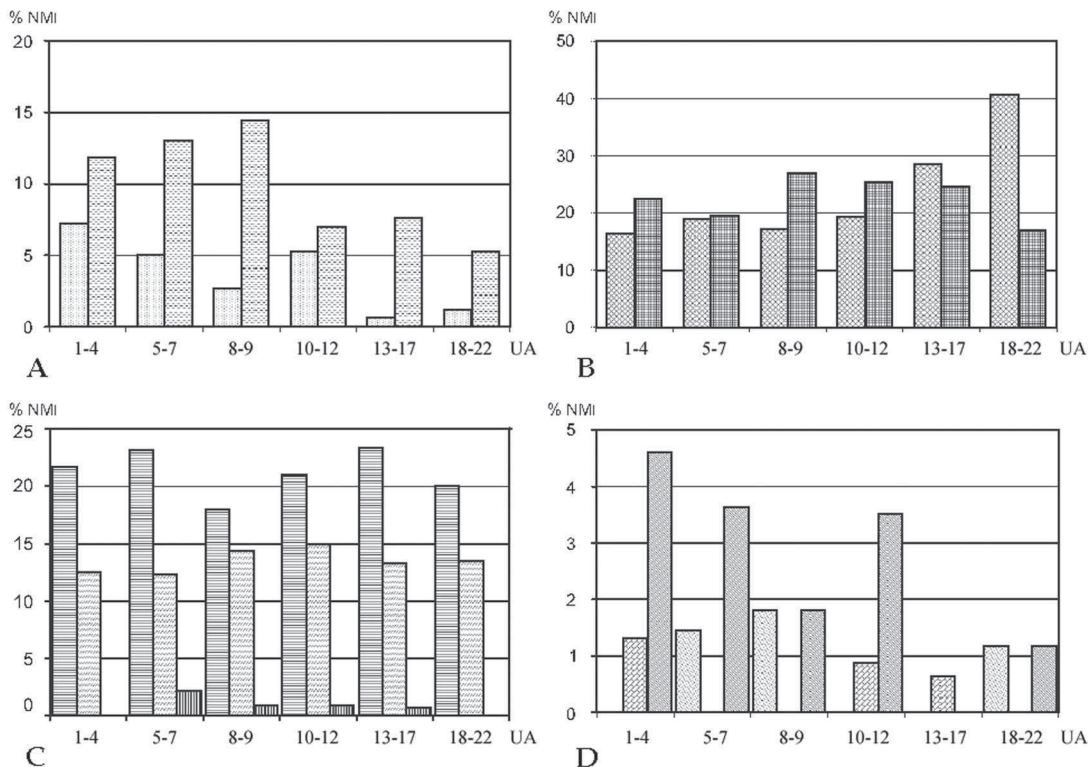


Fig. 6 : Climatogrammes à partir des oiseaux (catégories climato-écologiques d'après Vilette, 1983).

- A : forêt boréale forêt tempérée  
 B : espaces découverts froids espaces découverts tempérés  
 C : espèces de rochers et montagnes espèces xéromontanes espèces méditerranéennes  
 D : mer bord d'eau eau froide

Fig. 6 : Climatograms (climato-ecological categories after Vilette, 1983).

- A : boreal forest temperate forest  
 B : cold open habitat temperate open habitat  
 C : rocks and mountains xeromontan species mediterranean species  
 D : sea shore water's edge cold water

entre les complexes C II et C III est remarquable (fig. 6A & B). Les espèces typiquement méditerranéennes sont très faiblement représentées voire absentes (fig. 6C). Les espèces aquatiques sont très faiblement représentées tout au long du remplissage mais sont légèrement plus abondantes dans l'ensemble C III que dans l'ensemble C II (fig. 6D).

En résumé, d'après les oiseaux, l'environnement est ouvert sous climat tempéré à tendance méditerranéenne, plus frais que l'actuel. Néanmoins, une fermeture du milieu est notée de l'ensemble C II sup. à l'ensemble C III.

#### 4.3 - MICROMAMMIFÈRES

Les associations de micromammifères sont relativement homogènes sur l'ensemble des niveaux. L'analyse des proportions relatives des rongeurs montre, sur tous les niveaux, la prédominance d'espaces ouverts humides entrecoupés de zones boisées (fig. 7), due à la forte représentation du campagnol agreste (*Microtus agrestis*) et du mulot (*Apodemus sylvaticus*). Cependant, à la base de l'ensemble C II sup. (unités 24 à 26) les espèces à cachet méditerranéen, comme le campagnol méditerranéen (*M. (I.) brecciensis*), associé au grand rhinolophe (*R. ferrumequinum*) ainsi qu'à certaines crocidures (*Crocidura russula/leucodon*), sont un peu plus abondantes et une légère augmentation de l'aridité est perceptible. Toutefois la présence d'espèces de nos jours disparues du biome méditerranéen (*Cricetus cricetus*, *Sorex araneus/coronatus*) indique des températures plus fraîches qu'actuellement dans la région de Nice. Les niveaux supérieurs (C III) évoquent un cachet plus continental, froid et humide avec la présence de la marmotte

(*Marmota marmota*), du campagnol des hauteurs (*Microtus gregalis*) et du hamster (*Cricetus cricetus*). La situation méridionale du site tempère néanmoins ce caractère continental, et l'on note encore dans ces niveaux la présence de rongeurs thermophiles. Les résultats d'autres méthodes, comme l'analyse de la diversité spécifique (indices taxonomiques d'habitat), concordent avec ceux obtenus par l'analyse des proportions relatives de rongeurs (Lumley *et al.*, 2004).

#### 4.4 - LAGOMORPHES

Les lapins du Pléistocène moyen et supérieur montrent une grande variation de taille, certainement liée aux variations du climat. La corrélation entre la taille des lapins et certains paramètres climatiques, quantifiés à partir de la méthode de Griggo (1996), a été évaluée par des méthodes statistiques diverses telles que les analyses factorielles ou les régressions simples ou multiples (El Guennoui, 2001). La totalité de ces méthodes montre une très forte corrélation, négative, entre la variation de la taille des lapins et les précipitations annuelles : la taille des lapins diminue avec l'augmentation du taux des précipitations (fig. 8). D'après cette méthode, la taille atteinte par les lapins du Lazaret serait en relation avec un climat plus sec que l'actuel, avec des précipitations moyennes annuelles aux alentours de 690 mm (précipitations moyennes actuelles à Nice = 820 mm).

#### 4.5 - LES GRANDS MAMMIFÈRES

Globalement, l'association faunique de grands mammifères de la grotte du Lazaret présente un cachet tempéré. Les espèces thermophiles sont en effet largement repré-

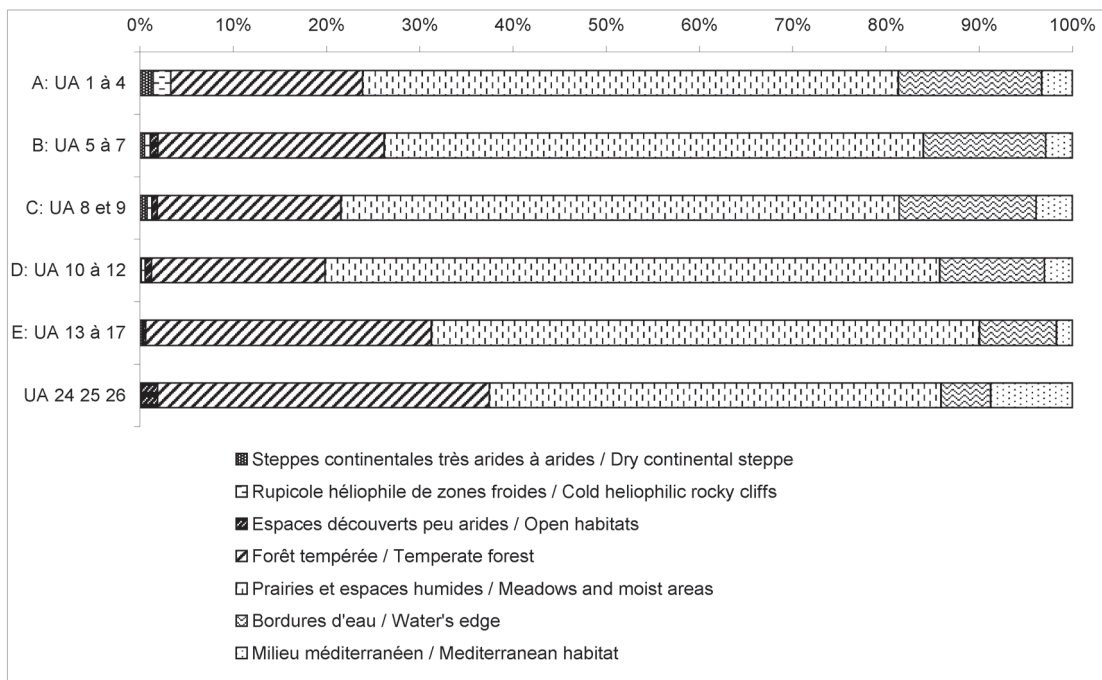
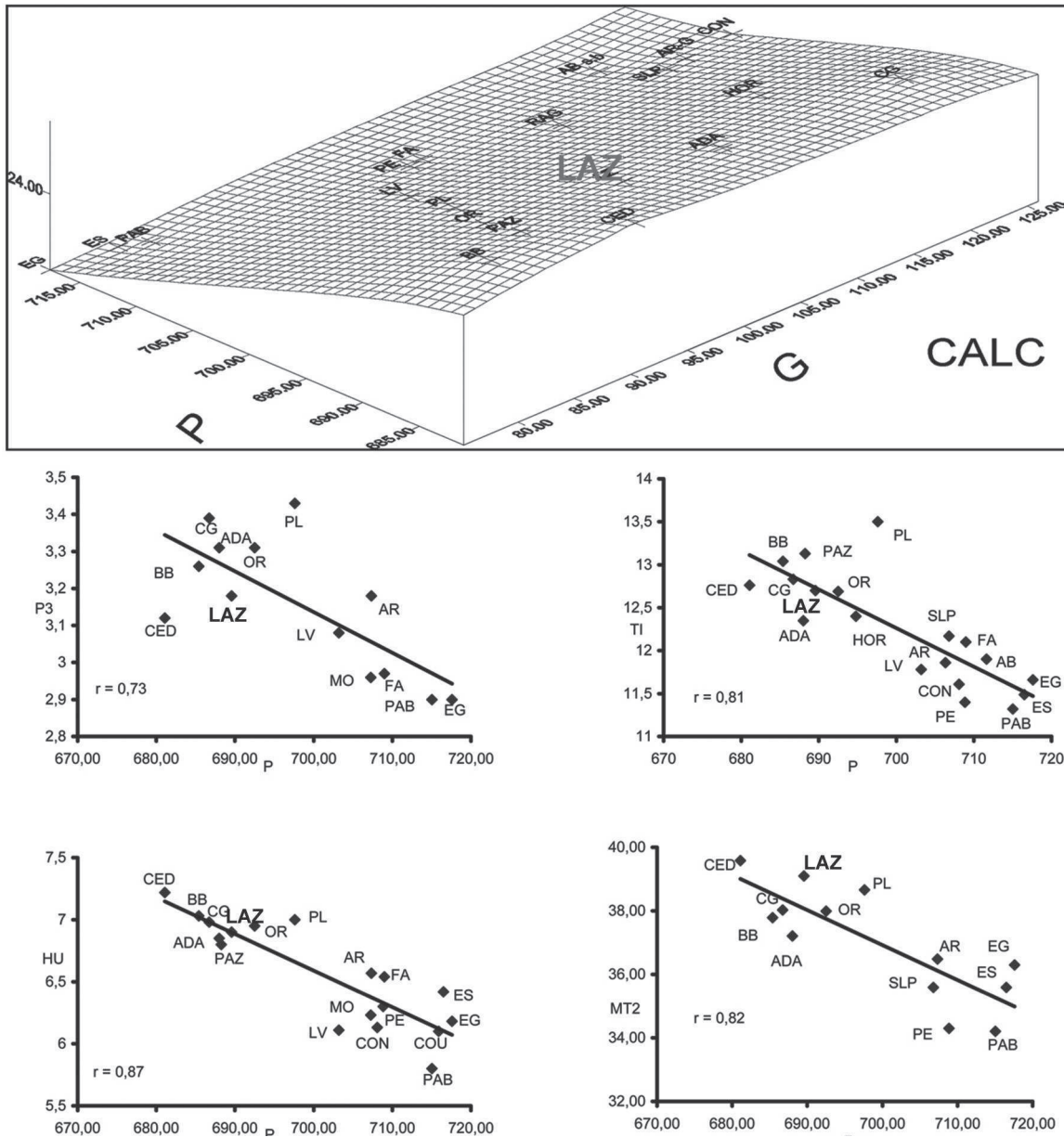


Fig. 7 : Climatogrammes obtenus à partir des affinités climato-écologiques des rongeurs de la grotte du Lazaret.  
Fig. 7: Climatograms established from climato-ecological affinities of rodents in Lazaret cave.





**Fig. 8 :** Plan de régression multiple représentant des mesures biométriques d'ossements en fonction des indices de précipitations annuelles (P) et du nombre de jours de gel par an (G).

La mesure prise en considération est la longueur totale du calcaneum. AR: Arago; TA: Terra-Amata; OR: Orgnac3; BB: Baume Bonne; LV: Lunel Viel; FA: Fage; GAV: Gavaudun; PAZ: Pech de l'Azé; LZ: Lazaret; CED: Cèdres; ADA: Adaouste; PL: Pié Lombard; CG: Combe Grenal; HOR: Hortus; SLP: Salpêtre de Pompignan; AB (s.b): Arbreda; COU: la Gare de Couze; ZAF: Zafarraya; PAB: Pont d'Ambon; MO: Morin; RAG: Bois Ragot; EG: El Gay; PE: Pas Estret (salle terminale); ES: Esperit; CON: Conques 3.

*Fig. 8: Multiple regression plan representing bones biometric measurements according to annual precipitations index (P) and number of frost days a year (G). Considering measurements is the total length of calcaneum. AR: Arago; TA: Terra-Amata; OR: Orgnac3; BB: Baume Bonne; LV: Lunel Viel; FA: Fage; GAV: Gavaudun; PAZ: Pech de l'Azé; LZ: Lazaret; CED: Cèdres; ADA: Adaouste; PL: Pié Lombard; CG: Combe Grenal; HOR: Hortus; SLP: Salpêtre de Pompignan; AB (s.b): Arbreda; COU: la Gare de Couze; ZAF: Zafarraya; PAB: Pont d'Ambon; MO: Morin; RAG: Bois Ragot; EG: El Gay; PE: Pas Estret (salle terminale); ES: Esperit; CON: Conques 3.*

sentées : très importante population de cerfs et présence de chevreuils, aurochs, daims et éléphants antiques. Le caractère plus frais du climat n'est souligné que par la présence sporadique de quelques taxons arctiques (*Coelodonta antiquitatis*, *Rangifer tarandus*) mais aussi par la forte taille du renard roux se situant entre les formes actuelles allemandes et polonaises et celles de Scandinavie (Valensi, 1994), et par la présence de *Cervus elaphus* de grande taille, aux dents morphologiquement complexes caractérisant des populations de climat frais (Valensi *et al.*, 2004).

L'abondance des espèces thermophiles au cours de la période glaciaire du MIS6 est une des caractéristiques des sites paléolithiques de la région (Valensi & Psathi, 2004). Plusieurs auteurs ont déjà souligné les spécificités structurales et climatiques de l'Europe méditerranéenne et leurs conséquences sur les distributions des communautés animales au cours du Quaternaire (Agustí & Moyá-Solá, 1992; Turner, 1995; Bonifay & Brugal, 1996; Cuenca-Bescós *et al.*, 2005; Sommer & Nadaschowski, 2006; Cuenca-Bescós *et al.*, 2009). La forte

représentation des espèces thermophiles s'explique par le fait qu'en période glaciaire, ces taxons viennent se réfugier en Europe méditerranéenne, créant ainsi d'importants réservoirs de faunes qui se redéplient vers le Nord lors de phases climatiques plus clémentes.

Les grands mammifères concourent à définir différents domaines bioclimatiques pouvant être représentés sous forme d'un climatogramme : domaine arctique, montagnard, steppique, de prairie et domaine forestier thermophile (fig. 9). Ce dernier restant ainsi le mieux représenté, du fait de la position géographique du site. Le climat apparaît dans l'ensemble plus frais que le climat actuel, et notamment dans certains niveaux de l'ensemble stratigraphique C III (ensembles B et C).

#### 4.5 - ANALYSE DE LA DIVERSITÉ

Afin d'appréhender l'évolution de la structure des différentes communautés animales, l'un des indices de diversité les plus fréquemment usité en écologie, l'indice de Shannon, a été calculé pour chacun des groupes de vertébrés étudiés (fig. 10). Il se calcule de la façon suivante :

$$H = - \sum \frac{ni}{N} \times \log_2 \frac{ni}{N}, \text{ avec } ni : \text{ nombre d'individus}$$

de l'espèce *i*, et *N* : nombre total d'individus.

L'indice de diversité, calculé sur les ongulés, est particulièrement faible et homogène et traduit la dominance du cerf tout au long de la séquence stratigraphique. Ceci implique que les données paléoenvironnementales et paléoécologiques pourraient être en partie biaisées par le choix humain.

Pour les rongeurs, l'indice est faible du fait de la dominance de *M. agrestis* (prairies et espaces humides) et d'*A. sylvaticus* (milieu forestier tempéré). D'après les analyses taphonomiques effectuées, il semble que cette dominance ne soit pas induite par des biais de prédation (Desclaux, *in* Lumley *et al.*, 2004).

Chez les oiseaux, malgré l'abondance du pigeon biset dans l'ensemble des couches, l'indice de diversité est nettement plus élevé que celui des autres groupes de vertébrés, du fait de la richesse spécifique. Il augmente graduellement vers les couches supérieures : minimal en C II sup. ( $H=3,28$ ) et maximal dans l'ensemble B ( $H=4,75$ ) où la richesse spécifique est la plus abondante.

Les valeurs de l'indice de diversité obtenues pour les amphibiens et reptiles sont faibles et restent assez stables le long de la séquence stratigraphique. Elles traduisent la forte représentation de certains taxons (*B. bufo*, *B. calamita* et *R. temporaria* pour les amphibiens et *Vipera* pour les reptiles), très probablement liée aux facteurs climatiques.

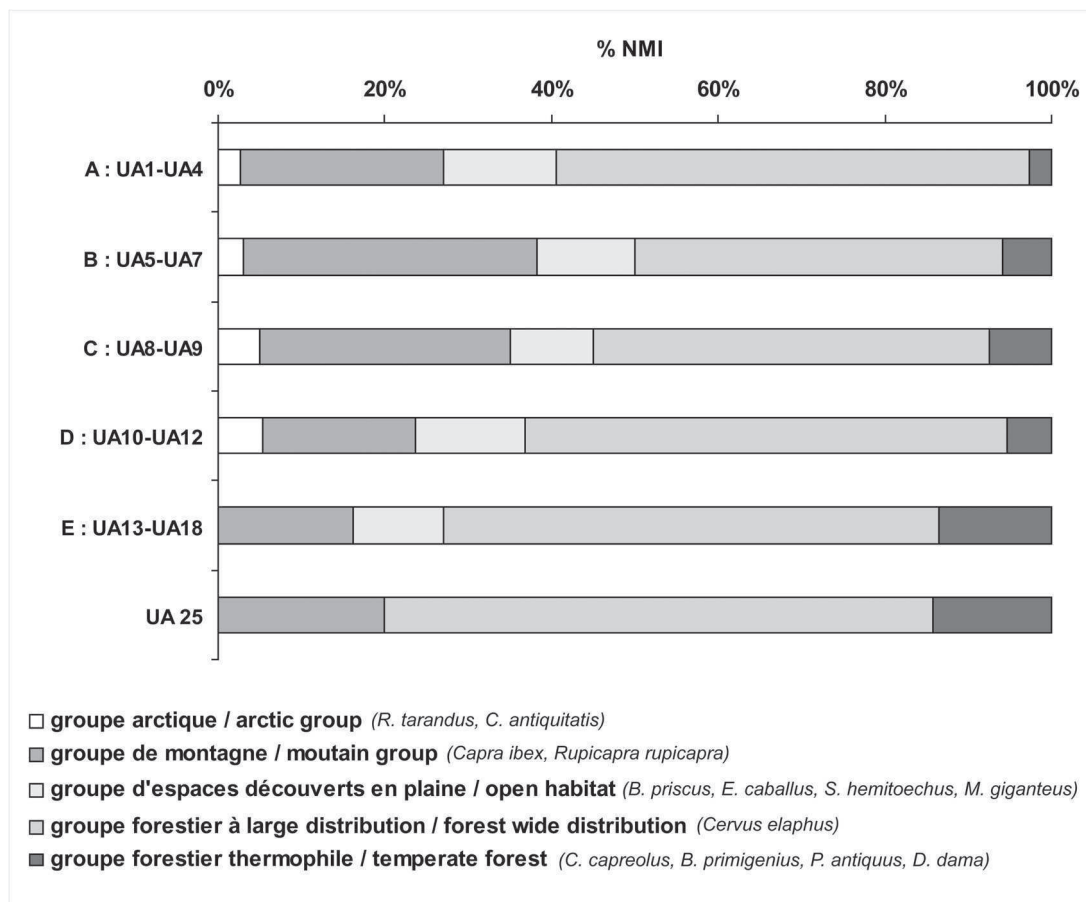


Fig. 9 : Climatogrammes obtenus à partir des affinités climato-écologiques des grands mammifères de la grotte du Lazaret.  
Fig. 9: Climatograms established from climato-ecological affinities of large mammals in Lazaret cave.

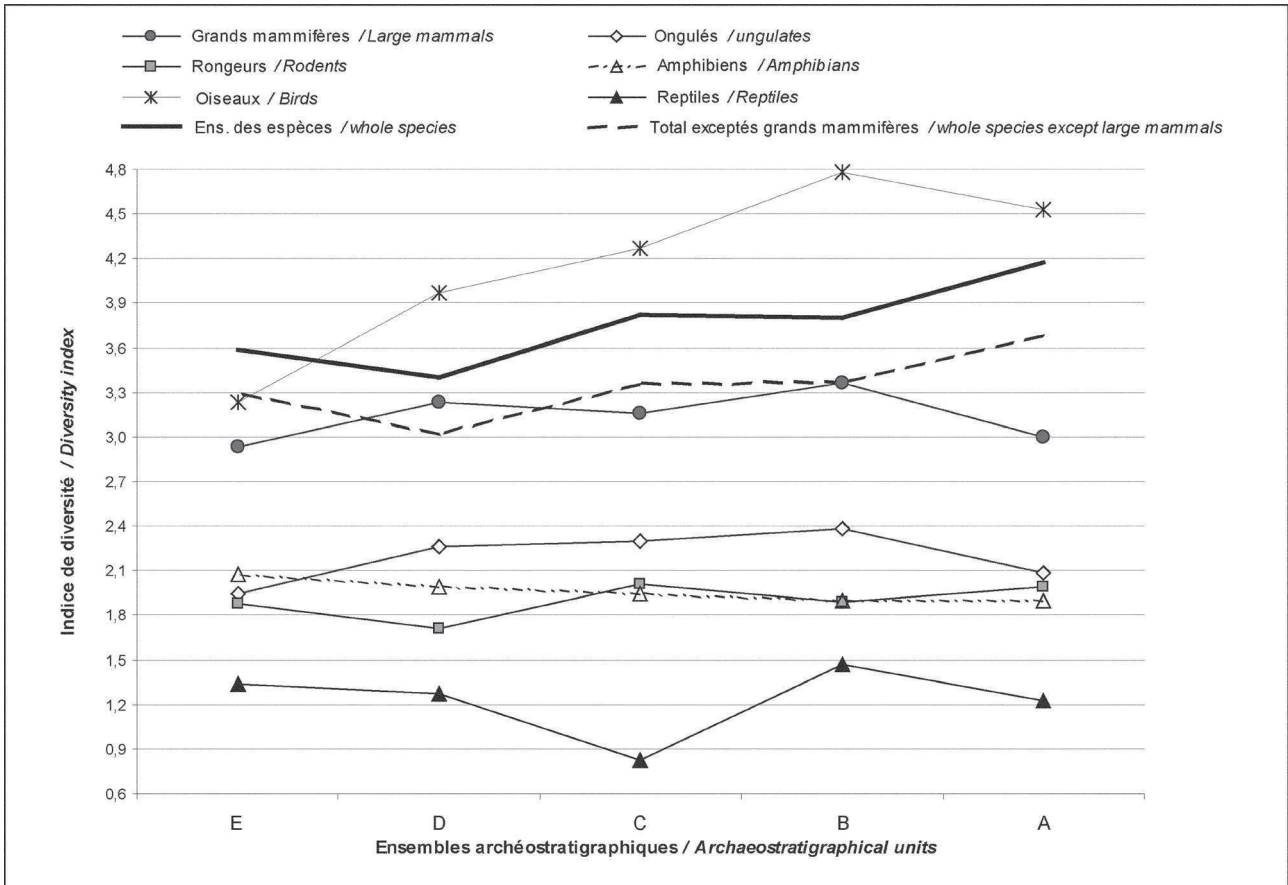


Fig. 10 : Indice de diversité de Shannon ( $-\sum[(ni/N)\log_2(ni/N)]$ ) calculé à partir des différents groupes taxinomiques par ensembles archéostratigraphiques.

Fig. 10: Shannon diversity index ( $-\sum[(ni/N)\log_2(ni/N)]$ ) calculated from different taxonomical categories per archaeostratigraphical complexes.

## 5 - DISCUSSION

Environ 206 taxons de vertébrés (amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères) ont été déterminés dans les sédiments d'origine continentale de la grotte du Lazaret (ensembles C III et C II sup.). La présence de certaines associations fauniques de mammifères, ainsi que l'état évolutif de quelques espèces, permettent d'inférer un âge Pléistocène moyen final (MIS 6) à l'ensemble des couches étudiées, en concordance avec les datations radiométriques connues.

L'ensemble de la faune des vertébrés de la grotte du Lazaret est caractérisé d'une part, par la prédominance de taxons à large distribution européenne et par la rareté de taxons méditerranéens et d'autre part, la présence de taxons à caractère montagnard et de taxons à distribution actuelle arctique. Notons que pour une partie des taxons à large distribution en Europe, leur présence en région méditerranéenne actuelle se fait à la faveur des biotopes les plus frais. Ces considérations bioclimatiques et chronologiques, tout comme la relative homogénéité de la distribution des taxons, nous permettent d'avancer l'existence d'un climat plus froid que l'actuel, dans l'ensemble des dépôts continentaux étudiés dans ce travail. Certains groupes de vertébrés (amphibiens, reptiles et

micromammifères) indiquent également un climat humide (probablement plus humide que l'actuel), exception faite des lapins.

Dans ce contexte général, climat plus frais et plus humide que l'actuel, l'ensemble C II sup. semble correspondre à une période plus tempérée que l'ensemble sus-jacent C III. On note en effet en C II sup., la présence ou une meilleure représentation de taxons thermophiles à caractère méditerranéen (cas des reptiles et des mammifères en général).

La présence d'espèces tempérées est la conséquence du retrait de celles-ci au cours des périodes glaciaires, vers les régions méridionales, qui ont constitué des zones refuges et favorisé la colonisation postérieure vers le Nord lors d'un retour à des conditions climatiques plus favorables.

La grande variété de biotopes représentés indique donc un paysage en mosaïque à proximité de la grotte avec une prédominance des espaces ouverts, plus ou moins entrecoupés par des zones boisées et rocheuses.

La biodiversité de l'ensemble des vertébrés, estimée par l'indice de Shannon, est relativement élevée. Cependant, elle est fortement biaisée par l'indice élevé obtenu pour les oiseaux, tandis que chez les amphibiens, reptiles et mammifères, elle est relativement faible, très proba-



blement comme conséquence des conditions climatiques (climat plus froid) et environnementale (prédominance des espaces ouverts humides) (cas des amphibiens, reptiles et micromammifères) et de la pression anthropique exercée principalement sur les grands mammifères.

## 6 - CONCLUSION

L'étude des faunes de vertébrés de la grotte du Lazaret permet de mettre en évidence les variations climatiques et environnementales enregistrées dans la séquence stratigraphique du site, à la fin du Pléistocène moyen dans le Sud-Est de la France (MIS 6). L'amplitude des refroidissements perçus est toujours modérée en raison de la localisation du gisement (position méridionale, proximité de la mer et de la montagne), et les cortèges de faunes ne sont jamais entièrement renouvelés, permettant ainsi un certain maintien de la biodiversité locale.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABBASSI M., 1999** - *Les rongeurs du Sud-Est de la France et de Ligurie: Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 230 p.
- ABBASSI M., & DESCLAUX E., 1996** - *Arvicola* Lacépède, 1799 (*Rodentia, Mammalia*) de quatre séquences du Sud-Est de la France et de Ligurie datant de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur. *Quaternaire*, 7 (1), 29-37.
- ABBASSI M., DESCLAUX E., MARQUET J.-C., & CHALINE J., 1998** - Répartition et évolution des *Arvicola* Lacépède, 1799 (*Rodentia, Mammalia*) au cours du Pléistocène moyen et supérieur en France et en Ligurie. *Quaternaire*, 9 (2), 105-116.
- AGUSTÍ J., & MOYÁ-SOLÁ S., 1992** - Mammalian dispersal events in the Spanish Pleistocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153, 69-77.
- ARGANT A., 1991** - *Carnivores quaternaires de Bourgogne*. Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon, 115, 301 p.
- BAHAIN J.-J., 1993** - *Datation par résonance de spin électronique (ESR) de carbonates et d'émail dentaire quaternaires: potentiel et problèmes*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 114 p.
- BAILON S., 1991** - *Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes*. Thèse de Doctorat, Université Paris VII, 499 p.
- BALLESIO R., 1979** - Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespoules, Corrèze, France: les carnivores (*Mammalia, Carnivora*). I. *Canidae & Hyaenidae*. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 17, 25-55.
- BONIFAY M.-F., & BRUGAL J.-P., 1996** - Biogéographie et biostratigraphie des grandes faunes du Pléistocène inférieur et moyen en Europe du Sud: apport des gisements français. *PALEO*, 8, 19-30.
- CANALS A., 1993** - *Méthode et techniques archéo-stratigraphiques pour l'étude des gisements archéologiques en sédiment homogène: Application au complexe CIII de la grotte du Lazaret, Nice (Alpes-Maritimes)*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 124 p.
- CARDOSO, J.-L., 1993** - *Contribuição para o conhecimento dos grandes mamíferos do Plistocénico superior de Portugal*. Câmara municipal de Oeiras, 567 p.
- CHALINE J., 1969** - Les rongeurs découverts sur le sol de la cabane acheuléenne du Lazaret. In H. de Lumley (dir.), *Une cabane acheuléenne dans la grotte du Lazaret (Nice)*. Mémoires de la Société Préhistorique Française, 7, 85-93.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1995** - Les grands mammifères. In A. Defleur & E. Crégut (eds.), *Le gisement paléolithique moyen de la grotte des Cèdres (Le Plan-d'Aups, Var)*. Documents d'Archéologie Française, 49, 54-147.
- CRÉGUT-BONNOURE E., & GUERIN C., 1996** - V. Famille des *Bovidae*. In C. Guérin & M. Patou-Mathis (eds.), *Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe*. Masson, Paris, 62-106.
- CUENCA-BESCÓS G., ROFES J., & GARCÍA-PIMIENIA J.C., 2005** - Early Europeans and environmental change across the Early-Middle Pleistocene transition: small mammalian evidence from Trinchera Dolina cave, Atapuerca, Spain. In M.J. Head & P.L. Gibbard (eds.), *Early Middle Pleistocene transitions: The Land-Ocean Evidence*. Journal of the Geological Society, Geological Society London, Special Publications, 247, 277-286.
- CUENCA-BESCÓS G., STRAUS L.G., GONZÁLEZ MORALES M.R., & GARCÍA PIMIENIA J.C., 2009** - The reconstruction of past environments through small mammals: from the Mousterian to the Bronze Age in El Mirón Cave (Cantabria, Spain). *Journal of Archaeological Science*, 36, 947-955.
- DESCLAUX E., ABBASSI M., MARQUET J.-C., CHALINE J., & KOLFSCHOTEN T. VAN, 2000** - Distribution and evolution of *Arvicola* Lacépède, 1799 (*Rodentia, Mammalia*) in France and Liguria (Italy) during the middle and the upper Pleistocene. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 43 (1-2), 107-125.
- EL GUENNOUNI K., 2001** - *Les lapins du Pléistocène moyen et supérieur de quelques sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne: Terra-Amata, Orgnac 3, Baume-Bonne, Grotte du Lazaret, Grotte du Boquete de Zafarraya, Arma del Manie. Etude paléontologique, taphonomique et archéozoologique*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 403 p.
- GRIGGO C., 1996** - Etablissement 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. *Paléo*, 8, 81-97.
- GENIEZ P., & CHEYLAN M., 1987** - *Atlas de distribution des reptiles et amphibiens du Languedoc-Roussillon*. Première édition, EPHE/GRIVE, Montpellier, 114 p.
- JULLIEN R., 1965** - Micromammifères de la grotte du Lazaret, Locus VIII, Nice (A.-M.). *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 12, 103-114.
- JULLIEN R., & PILLARD B., 1969a** - Les insectivores et les chiroptères découverts sur le sol de la cabane acheuléenne du Lazaret. In H. de Lumley (dir.), *Une cabane acheuléenne dans la grotte du Lazaret (Nice)*. Mémoires de la Société Préhistorique Française, 7, 95.
- JULLIEN R., & PILLARD B., 1969b** - Les lagomorphes découverts sur le sol de la cabane acheuléenne du Lazaret. In H. de Lumley (dir.), *Une cabane acheuléenne dans la grotte du Lazaret (Nice)*. Mémoires de la Société Préhistorique Française, 7, 247-265.
- LUMLEY H. de, ÉCHASSOUX A., BAILON S., CAUCHE D., MARCHI M.-P. de, DESCLAUX E., EL GUENNOUNI K., KHATIB S., LACOMBAT F., ROGER T., & VALENSI P., 2004** - *Le sol d'occupation acheuléenne de l'unité archéostratigraphique UA 25 de la grotte du Lazaret, Nice, Alpes-Maritimes*. Édusud, Aix-en-Provence, 494 p.
- MARTIN R., 1975** - Les canidés (*Mammalia, Carnivora*) du gisement pléistocène moyen des Abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze). *Nouvelles Archives du Musée d'Histoire Naturelle de Lyon*, 13, 17-20.
- MICHEL V., 1995** - *Etude des influences des processus de fossilisation sur le fondement de la datation radiométrique. Application à la datation U-Th et ESR de mâchoires (os, dent) de Cervus elaphus des niveaux archéologiques de la grotte du Lazaret*. Thèse du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 240 p.
- MICHEL V., & YOKOYAMA Y., 2001** - Méthodes U-Th/ESR en Préhistoire et problèmes d'altération des matériaux: exemple de la datation des carbonates et apatites de la grotte du Lazaret. In J.-N. Barrandon, P. Guibert & V. Michel (dir.), *Datation*. Actes des XXI<sup>e</sup> Rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, 19-21 octobre 2000, APDCA, Antibes, 187-205.
- MICHEL V., SHEN, G., VALENSI P., & LUMLEY H. de, 2009** - ESR dating of dental enamel from Middle Palaeolithic levels at Lazaret Cave, France. *Quaternary Geochronology*, 4, 233-240.
- MOURER-CHAUVIRE C., 1975** - *Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France*. Documents du Laboratoire de géologie de la faculté de Lyon, 64 (1-2), 624 p.
- PATOU M., 1984** - *Contribution à l'étude des Mammifères des couches supérieures de la grotte du Lazaret (Nice, A.-M.)*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 396 p.
- ROGER T., 2004** - *L'avifaune du Pléistocène moyen et supérieur du bord de la Méditerranée européenne: Orgnac 3, Lazaret (France), Caverne delle Fate, Arma delle Manie (Italie), Kalamakia (Grèce), Karain E (Turquie)*. Paléontologie, Taphonomie et Paléoécologie. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 371 p.

- SHEN G., 1985** - *Datation des planchers stalagmitiques de sites acheuléens en Europe par les méthodes des déséquilibres des familles de l'uranium et contribution méthodologique*. Thèse d'Etat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 162 p.
- SOMMER R.S., & NADACHOWSKI A., 2006** - Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review*, **36**, 251-265.
- TURNER A., 1995** - Plio-Pleistocene correlations between climatic change and evolution in terrestrial mammals: the 2.5 mya event in Africa and Europe. *Acta Zoologica Cracoviensia, Kraków*, **38** (1), 45-58.
- VALENSI P., 1994** - *Les grands mammifères de la grotte du Lazaret, Nice. Etude paléontologique et biostratigraphique des carnivores. Archéozoologie des grands faunes*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2 tomes, 500 p.
- VALENSI P., & ABBASSI M., 1998** - Reconstitution de paléoenvironnements quaternaires par l'utilisation de diverses méthodes sur une communauté de mammifères. Application à la grotte du Lazaret. *Quaternaire*, **9** (4), 291-302.
- VALENSI P., 2000** - Archaeozoology of Lazaret cave faunal remains (Nice, France). *International Journal of Osteoarchaeology*, **10** (5), 357-367.
- VALENSI P., & PSATHI E., 2004** - Faunal exploitation during the Middle Palaeolithic in South-eastern France and North-western Italy. *International Journal of Osteoarchaeology*, **14**, 256-272.
- VALENSI P., PSATHI E., & LACOMBAT F., 2004** - Le cerf élaphe dans les sites du Paléolithique moyen du Sud-Est de la France et de Ligurie. Intérêts biostratigraphique, environnemental et taphonomique. *British Archaeological Reports International Series*, **1271**, 97-106.
- VILETTE P., 1983** - Avifaunes du Pléistocène moyen de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). *Atacina*, **11**, 1-190.
- VILETTE P., 1993** - La paléoavifaune du Pléistocène moyen de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, **36**, 15-29.



Annexe 5 :

Article : Desclaux E., Hanquet C. & El Guennouni K. (2011) – Origine(s) des accumulations de micromammifères dans quelques sites préhistoriques du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe méridionale. *In* Laroulandie, Mallye & Denys (eds.), *Taphonomie des petits vertébrés : référentiels et transferts aux fossiles*. BAR International Series, 2269, 110-118.



# Taphonomie des Petits Vertébrés: Référentiels et Transferts aux Fossiles

Actes de la Table Ronde du RTP Taphonomie,  
Talence 20-21 octobre 2009

Édité par

Véronique Laroulandie  
Jean-Baptiste Mallye  
Christiane Denys



BAR International Series 2269  
2011

Published by

Archaeopress  
Publishers of British Archaeological Reports  
Gordon House  
276 Banbury Road  
Oxford OX2 7ED  
England  
bar@archaeopress.com  
www.archaeopress.com

BAR S2269

*Taphonomie des Petits Vertébrés: Référentiels et Transferts aux Fossiles. Actes de la Table Ronde du RTP Taphonomie, Talence 20-21 octobre 2009*

© Archaeopress and the individual authors 2011

ISBN 978 1 4073 0843 2

Printed in England by Blenheim Colour

All BAR titles are available from:

Hadrian Books Ltd  
122 Banbury Road  
Oxford  
OX2 7BP  
England  
www.hadrianbooks.co.uk

The current BAR catalogue with details of all titles in print, prices and means of payment is available free from Hadrian Books or may be downloaded from [www.archaeopress.com](http://www.archaeopress.com)

# ORIGINE(S) DES ACCUMULATIONS DE MICROMAMMIFÈRES DANS QUELQUES SITES PRÉHISTORIQUES DU PLÉISTOCÈNE MOYEN ET SUPÉRIEUR D'EUROPE MÉRIDIIONALE

Emmanuel DESCLAUX (1), Constance HANQUET (1, 2) et Khalid EL GUENNOUNI (1)

(1) Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret, Nice (France), Département de Préhistoire du MNHN – UMR 7194 du CNRS, 33 bis boulevard Franck Pilatte, 06300 Nice. [edesclaux@lazaret.unice.fr](mailto:edesclaux@lazaret.unice.fr), [kelguennouni@lazaret.unice.fr](mailto:kelguennouni@lazaret.unice.fr)

(2) Université Paul-Valéry Montpellier III - UMR 5140 du CNRS, Archéologie des sociétés méditerranéennes. 390 avenue de Pérols, 34 970 Lattes, [chanquet@lazaret.unice.fr](mailto:chanquet@lazaret.unice.fr)

## Résumé

Les micromammifères, particulièrement abondants dans certains sites préhistoriques du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe méridionale, ont permis d'envisager une analyse taphonomique détaillée afin de mettre en évidence l'origine de leur accumulation.

Ces analyses ont montré que les concentrations étudiées sont majoritairement liées à des coprocoenoses de rapaces nocturnes éclectiques (Caune de l'Arago, grotte du Lazaret, Baume Moula-Guercy, grotte du Boquete de Zafarraya, grotte des Hyènes). Cependant, d'autres prédateurs peuvent également être à l'origine des accumulations de micromammifères dans certains sites préhistoriques. Ainsi, des petits carnivores ont pu intervenir ponctuellement à la grotte du Lazaret ou à Zafarraya et l'Homme apparaît responsable de l'apport des lagomorphes dans le site acheuléen de plein air de Terra Amata. En outre, un prédateur au régime spécialisé (peut-être un rapace diurne) est susceptible d'être à l'origine de l'accumulation des micromammifères des niveaux moustériens d'Artenac, biaisant de façon importante les reconstitutions paléoenvironnementales.

**Mots clés : Taphonomie, Micromammifères, Pléistocène moyen, Pléistocène supérieur, Europe méridionale, Coprocoenose, Petit gibier**

## Abstract

Micromammals can be abundant in some middle and upper Pleistocene sites localized in Southern Europe. Taphonomic analyses have been conducted to determine the origin of their accumulation. Those studies have showed that micromammal concentrations are often linked to predation, especially eclectic owls (Arago cave, Lazaret cave, Baume Moula-Guercy, Boquete de Zafarraya cave, Hyènes' cave). Other kinds of predators should have also caused micromammals accumulations in prehistoric sites. Small carnivores might be involved occasionally in the Lazaret cave or in Zafarraya, and Man might be responsible for the accumulation of lagomorphs in the acheulean open-air site of Terra Amata. Furthermore a selective predator, maybe a diurnal raptor, might be the cause of micromammal accumulation in moustertian levels of Artenac, biasing the reconstructions of paleoenvironments.

**Keywords: Taphonomy, Micromammals, Middle Pleistocene, Upper Pleistocene, Southern Europe, Coprocoenose, Small game**

## Introduction

L'analyse des faunes de mammifères et, en particulier, des micromammifères, a largement contribué à la connaissance des paléoenvironnements et de la dynamique climatique durant le Pléistocène. On sait cependant que les faunes fossiles de grands et de petits mammifères ne sont généralement pas le reflet exact de la faune originale (Kolfschoten 1995). En effet, la grande faune d'une séquence préhistorique peut être affectée par les activités de prédation des hommes préhistoriques (chasse spécialisée ou chasse sélective). Certains prédateurs (notamment les Hyènes) sont également des accumulateurs d'ossements de grands mammifères et, en raison de la sélection qu'ils opèrent dans le milieu, leurs

assemblages ne reflètent que partiellement la communauté environnante. Il est par conséquent justifié de se demander dans quelle mesure les faunes de micromammifères identifiées dans les séquences préhistoriques sont le reflet de la biocénose correspondante.

Les travaux de Dodson et Wexlar (1979), Andrews et Nesbit-Evans (1983), Denys (1985, 1986), Denys *et al.* (1987) et Andrews (1990) sur des assemblages actuels (pelotes de régurgitation de rapaces et fèces de carnivores) et fossiles ont permis d'élaborer une méthodologie rigoureuse dans le but de mieux comprendre et de mieux connaître les mécanismes de concentration des éléments anatomiques des micromammifères. Denys (1985) a défini quatre

principaux types d'assemblages (catatrophocoenose, coprocoenose, nécrocoenose et sédimentocoenose) et mis en évidence les principaux critères d'aide à la détermination taphonomique de l'origine d'une concentration fossile de microvertébrés. Ces processus peuvent intervenir plusieurs fois au cours du temps. De nombreuses combinaisons sont par conséquent susceptibles d'être observées au sein d'un remplissage. L'application de ces méthodes aux cortèges fossiles de micromammifères a montré que la grande majorité des accumulations provenant des sites préhistoriques en grotte correspondent à des coprocoenoses de rapaces (généralement nocturnes) ou de carnivores (Andrews 1990; Barroso *et al.*, 2003, 2006; Desclaux 1992a, 1992b; Fernández-Jalvo et Andrews 1992; Fernández-Jalvo 1996; Sanchez *et al.*, 1997).

Plusieurs sites préhistoriques du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe méridionale (Figure 1), présentant chacun une abondante collection de vestiges d'éléments anatomiques de micromammifères, ont été retenus pour cette étude: Caune de l'Arago, Terra Amata, Baume Moula-Guercy, grotte du Lazaret, Artenac, grotte des Hyènes à Brassempouy et grotte du Boquete de Zafarraya.

## Méthodologie

Afin d'appréhender l'origine de l'accumulation des vestiges des petits mammifères dans un gisement préhistorique, nous avons retenu les différentes méthodes d'études issues de l'analyse des assemblages actuels et fossiles provenant de pelotes de régurgitation de rapaces et de fèces de carnivores, utilisant les critères de composition taxonomique, de représentation osseuse et de digestion selon la méthode développée par Andrews (1990) et Fernández-Jalvo et Andrews (1992), ainsi que certains critères propres aux assemblages fossiles, tels que la localisation des vestiges des niveaux étudiés.

## Localisation des vestiges

Bien que l'apport de la localisation des vestiges soit très limité, il convient cependant d'en tenir compte lors de l'étude taphonomique des petits mammifères susceptibles d'avoir été consommés par l'Homme (lagomorphes notamment).



Figure 1. Localisation des gisements étudiés.

### Composition taxonomique

Il est possible de comparer qualitativement et quantitativement la composition taxonomique des assemblages de micromammifères (ou de petits vertébrés) identifiés dans les niveaux étudiés avec le contenu des pelotes de régurgitation de différents prédateurs actuels (rapaces et carnivores). De très nombreux auteurs se sont intéressés à la composition taxonomique des pelotes en Europe, les inventaires les plus complets ayant été fournis par Uttendoerfer (1952) et Mikkola (1983). Les analyses concernant la composition des fèces de carnivores sont plus rares (e.g. Andrews 1990; Andrews et Nesbit-Evans 1983; Cheylan et Bayle 1988; Cugnasse et Riols 1979, 1982, 1984; Delibes 1978; Reynolds 1979; Saint-Girons 1973). Ces études ont montré que les listes fauniques et les proportions relatives des espèces mises en évidence dans les pelotes et les fèces sont surtout le reflet d'un type d'habitat particulier et ne constituent pas vraiment un inventaire exhaustif de la faune d'une région. Ainsi, des prédateurs spécialisés, tels que le faucon pèlerin (*Falco peregrinus*) qui se nourrit presque exclusivement d'oiseaux, ou le circaète Jean-le-Blanc (*Circaetus gallicus*) qui consomme uniquement des reptiles, sont susceptibles de donner une image très restreinte de la diversité des faunes présentes dans les environs d'un site préhistorique.

Plusieurs auteurs soulignent le fait que certaines proies présentant des affinités écologiques particulières peuvent être fréquemment capturées ou rencontrées dans la nature, alors qu'elles sont faiblement représentées dans les assemblages de certains rapaces et carnivores (Andrews 1990; Chaline 1977; Kowalski 1990). À titre d'exemple, les études de Lockie (1961) montrent que le pourcentage des espèces de rongeurs inféodés aux biotopes forestiers est nettement plus faible dans les fèces de martre (*Martes martes*) que dans les piégeages effectués dans certaines régions d'Écosse. À l'inverse, certaines espèces rares sont trouvées en abondance dans les pelotes et/ou les fèces. Un prédateur opportuniste (e.g. *Tyto alba*, *Falco tinnunculus*, *Bubo bubo*, *Asio otus*, *Asio flammeus*) aura tendance à prélever les proies les plus abondantes. Il existe néanmoins une variabilité importante du régime alimentaire tant en fonction des saisons que des sites de chasse. D'autres prédateurs ont un régime beaucoup plus spécialisé et moins variable comme *Athene noctua* ou *Strix aluco*.

### Représentation des éléments anatomiques

Les travaux de Raczynski et Ruprecht (1974) ont montré qu'il existe, quel que soit le prédateur, une perte de matériel osseux durant la digestion des proies. Dodson et Wexlar (1979) ont établi un pourcentage de représentation (PR) qui permet de quantifier la

conservation des éléments osseux pour différents prédateurs actuels (rapaces nocturnes, rapaces diurnes et carnivores). Les travaux de Korth (1979), Denys (1983, 1985), Denys *et al.* (1987), Andrews et Evans (1983) et Andrews (1990) ont permis d'élargir le spectre des prédateurs et d'appliquer cette méthode aux assemblages fossiles. La représentation des éléments anatomiques a ensuite été prise en considération dans la grande majorité des analyses taphonomiques des assemblages fossiles de microvertébrés.

### Fragmentation des éléments anatomiques

L'analyse de pelotes actuelles a permis à Dodson et Wexlar (1979) d'émettre l'hypothèse que chaque prédateur peut être caractérisé, en fonction du mode d'ingestion des proies, par des pourcentages et des types de fragmentation particulier. Les travaux de Korth (1979) et Andrews et Nesbit-Evans (1983) ont montré que le taux de fragmentation des ossements de micromammifères dans les fèces de carnivores est nettement supérieur à celui que l'on observe dans les pelotes de rapaces nocturnes.

Andrews (1990) a étudié de façon très détaillée la fragmentation des éléments anatomiques dans les assemblages actuels et fossiles de micromammifères. Cet auteur suggère que la fragmentation des dents et des ossements dans les séquences fossiles est généralement induite par les prédateurs et par différents agents naturels lors de la fossilisation. La fragmentation post-prédation peut être très importante dans certains cas, particulièrement au niveau des mandibules et maxillaires, produisant ainsi une surreprésentation des dents isolées. Il souligne également qu'il est souvent difficile de distinguer de façon fiable ces deux modes de fragmentation. Nous n'avons par conséquent pas utilisé ce critère de manière systématique, hormis dans le cas du site de plein air de Terra Amata qui a livré une accumulation de lagomorphes d'origine anthropique.

### Abrasion des dents et des ossements (traces de digestion)

Plusieurs travaux sur les assemblages actuels de rapaces et de carnivores ont montré que les effets corrosifs de la digestion, c'est-à-dire l'attaque par les sucs digestifs, laissent des traces sur les dents et les ossements des petits vertébrés (Andrews 1990; Duke *et al.*, 1975; Korth 1979; Mayhew 1977; Shipman 1981). Ces traces ne peuvent pas être confondues avec d'autres types d'altération et l'analyse de la digestion des incisives et des molaires des micromammifères provenant d'assemblages actuels a permis à Andrews (1990) et Fernández-Jalvo et Andrews (1992) de proposer une classification des prédateurs en



différentes catégories tenant compte du pourcentage, de l'intensité et du mode de digestion (dents isolées digérées ou digestion *in situ*).

### La Caune de l'Arago

Le site de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales, France) est composé de plusieurs niveaux d'occupations du Paléolithique inférieur compris dans un remplissage sédimentaire de 15 mètres d'épaisseur, attribué au Pléistocène moyen. Les fouilles ont mis au jour différents types d'occupations, comprises entre 700,000 ans et 100,000 ans (Falguères *et al.*, 2004; Lumley *et al.*, 1984), attribuables aux hommes et aux carnivores (Lumley *et al.*, 2004a; Moigne *et al.*, 2006).

Le complexe moyen s'étend du stade isotopique 14 au stade isotopique 12. Il est caractérisé climatiquement par une première phase froide et sèche comprise entre 570,000 ans et 530,000 ans, puis par une phase tempérée et humide datée de 530,000 ans à 480,000 ans et enfin par une phase climatique froide et sèche jusqu'à 400,000 ans. Il est subdivisé en trois ensembles stratigraphiques qui comprennent chacun plusieurs niveaux archéologiques inter-stratifiés avec des niveaux d'occupation de la grotte par des carnivores. L'échantillon de micromammifères retenu pour la présente étude provient des niveaux H et G du complexe moyen, attribués respectivement aux stades 13 et 12 de la chronologie marine isotopique (Desclaux 1992a, 1992b).

L'assemblage faunique de petits et microvertébrés des sols H et G de la Caune de l'Arago se compose en majorité de micromammifères (59.5%), d'environ 27% de lagomorphes, de 13% d'oiseaux et d'une faible proportion d'herpétofaune. Une telle association, dans laquelle les lagomorphes représentent une part non négligeable, qui a également été rencontrée dans les sites préhistoriques de la grotte du Lazaret (niveau UA 25) et de Zafarraya, est comparable à celle qu'on observe dans les assemblages actuels de rapaces nocturnes tels que le hibou grand-duc et de carnivores tels que l'hermine et le renard (Figure 2).

Le pourcentage moyen de représentation des niveaux H et G de la Caune de l'Arago (micromammifères et lagomorphes) a une valeur de 40.25 (Figure 3). Il est comparable aux PR moyens observés dans des assemblages actuels et fossiles de divers prédateurs (rapaces nocturnes, rapaces diurnes et carnivores).

Le profil obtenu pour l'ensemble des petits mammifères présente des affinités avec les profils obtenus pour des assemblages actuels de *Bubo bubo* et de *Vulpes vulpes* (Figure 4).

La représentation des éléments anatomiques suggère que nous avons affaire à une coprocoenose, sans qu'il soit possible d'être plus précis quant au type de prédateur qui en est le responsable.

Les éléments dentaires des micromammifères et des lagomorphes présentent des traces de digestion: au total, 10% des molaires présentent des traces de digestion (Figure 5). L'émail est généralement bien altéré et l'intensité de la digestion de la dentine est plus variable (Figure 6). Environ 22% des incisives témoigne d'une attaque par les fluides gastriques. L'émail est généralement bien altéré alors que l'intensité de la digestion de la dentine est généralement faible. Les incisives (70%) et les molaires (80%) sont préférentiellement digérées *in situ*.

Si les lagomorphes présentent des proportions plus importantes d'incisives digérées que les rongeurs (28% contre 16% pour les niveaux G et H), l'intensité de la digestion, qui correspond à celle qu'on observe actuellement dans des assemblages actuels de prédateurs de catégorie 3, voire de certains prédateurs de catégorie 2, est globalement similaire, ce qui permet de supposer qu'un type unique de prédateur est à l'origine de l'accumulation des petits et des micromammifères dans les niveaux H et G de la Caune de l'Arago.

On notera également que si moins de 5% des fémurs de lagomorphes présentent des traces de digestion, 38% des fémurs de rongeurs présentent des surfaces articulaires altérées par les sucs gastriques, ce qui est comparable à la fréquence observée dans les assemblages actuels de *Bubo bubo* (34%), et bien inférieur aux proportions généralement observées dans les assemblages actuels de carnivores (50% pour *Vulpes vulpes* et *Martes martes*) et les rapaces diurnes (66% pour *Circus cyaneus* et 84% pour *Falco tinnunculus*).

Enfin, concernant les lagomorphes du niveau G, on notera également, à titre indicatif, qu'un métatarse présente une strie de découpe (obs. pers.) et que certains éléments anatomiques sont préférentiellement associés à des vestiges anthropiques (grands mammifères et industries lithiques); ce qui permet d'émettre l'hypothèse d'une chasse occasionnelle du petit gibier à la Caune de l'Arago (Desclaux 1992a).

En conclusion, la composition taxonomique, la représentation des éléments anatomique et la digestion des éléments dentaires de l'assemblage des petits et des micromammifères des niveaux H et G de la Caune de l'Arago permet de suggérer que leur accumulation est majoritairement liée à une coprocoenose de rapace nocturne de grande taille, tel que le hibou grand-duc, *Bubo bubo*.



	ARAGO		TERRA AMATA		LAZARET		MOULA-GUERCY		ARTENAC		ZAFARRAYA		HYENES	
	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%
Micromammifères	4501	59.5	7	0.6	4043	66.5	5965	88	2406	94	2205	72	5498	99.9
Lagomorphes	1998	27	882	80	873	14	-	-	20	1	630	20	10	0.1
Avifaune	965	13	4	0.4	984	16	-	-	95	4	94	3	8	0.1
Herpétofaune	19	0.5	215	19	214	3	755	11	24	1	157	5	-	-
Ichtyofaune	-	-	-	-	17	0.5	235	3	-	-	0	-	-	-

	<i>Bubo bubo</i> (1)		<i>Bubo bubo</i> (1)		<i>Vulpes vulpes</i> (2)		<i>Buteo rufinus</i> (3)		<i>Mustela nivalis</i> (3)		<i>Strix aluco</i> (3)		<i>Tyto alba</i> (4)	
	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%
Micromammifères	-	53	-	57	-	74	222	57	-	40	-	86	-	85
Lagomorphes	-	8	-	20	-	20	-	-	-	30	-	2	-	13
Avifaune	-	12	-	19	-	4	30	8	-	30	-	10	-	-
Herpétofaune	-	25	-	3	-	2	137	35	-	-	-	2	-	2
Ichtyofaune	-	2	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Figure 2. Composition taxonomique des gisements préhistoriques étudiés et de divers assemblages actuels de prédateurs (1: d'après Bayle 1992; 2: d'après Cugnasse et Riols 1982; 3: d'après Andrews 1990; 4: d'après Libois *et al.*, 1983).

	ARAGO niveaux G et H			LAZARET UA 25			TERRA AMATA	MOULA-GUERCY		ARTENAC couche 8	ZAFARRAYA		HYENES couche 2C
	micros	lagos	micros+lagos	micros	lagos	micros+lagos		XVII/XVI	XIV		phase II	phase III	
Mandibules	4,25	10,29	8,64	60,66	50,00	57,23	61,11	39,17	13,20	29,77	17,42	11,60	36,35
Maxillaires	2,12	35,98	9,19	20,59	20,00	19,87	14,81	52,78	16,80	4,91	8,33	4,00	0,00
Incisives	95,56	93,98	95,54	133,46	37,33	117,77	17	80,69	100,30	32,95	97,73	96,20	69,60
Molaires	49,82	56,30	62,52	49,20	18,00	45,28	17	53,52	73,00	30,39	33,46	14,80	45,23
Fémurs	99,29	45,96	86,21	77,20	102,00	78,61	70,37	89,17	37,60	12,86	31,06	32,80	26,98
Tibio-fibula	109,57	32,01	91,62	77,94	102,00	79,21	83,33	89,17	33,00	14,74	34,85	36,00	22,30
Pelvis	30,49	25,74	30,00	19,85	32,00	21,08	53,70	32,50	10,80	1,88	10,61	5,20	9,97
Calcaneum	26,59	23,82	26,75	23,89	18,00	22,28	48,15	40,56	14,20	1,3	3,03	2,50	1,01
Talus	5,32	32,01	12,16	4,78	38,00	9,63	31,48	16,67	7,20	0,43	0,75	0,40	0,00
Humérus	129,08	40,69	108,65	97,43	70,00	90,36	70,37	99,72	63,80	16,76	48,11	34,00	30,65
Radius	41,48	22,51	37,30	18,01	70,00	25,30	68,51	25,83	14,00	1,01	8,33	6,00	3,76
Ulna	41,84	25,00	37,83	39,70	32,00	37,34	81,48	55,28	32,80	3,76	7,95	8,80	6,41
Scapula	7,33	25,31	14,86	18,01	26,00	17,77	53,70	31,39	4,80	1,16	2,27	2,00	1,32
Côtes + sacrum	0,29	2,17	0,76	0,98	7,80	1,58	1,08	3,29	1,18	0,04	0,30	0,10	0,01
Vertèbres	4,25	2,34	5,98	14,52	3,13	6,68	1,85	10,79	4,26	0,22	0,70	0,40	0,20
Métap. + Phalanges	9,22	28,72	15,92	8,26	20,00	9,78	7,46	10,15	4,79	0,23	1,28	1,33	0,68
PR moyen	41,03	31,43	40,25	41,53	40,39	39,99	44,29	45,67	26,98	9,53	19,14	16,01	15,90
NR dents	1382	713	2095	1529	155	1684	187	1737	3193	1718	1046	703	4032
NR ossements	3119	1285	4404	2514	718	3232	632	4581	2779	688	636	512	1476
NR total	4501	1998	6499	4043	873	4916	819	6318	5972	2406	1682	1215	5508
NMI	141	44	185	136	25	161	25	180	250	346	132	125	491

Figure 3. Pourcentages de représentation des éléments anatomiques des micromammifères provenant des gisements préhistoriques étudiés (PR = pourcentage de représentation, NR = nombre de restes et NMI = nombre minimum d'individus).

## Terra Amata

Le site de plein air de Terra Amata est situé à Nice (Alpes-Maritimes, France). Ce gisement exceptionnel pour la compréhension du Pléistocène moyen dans le sud de la France a été fouillé en 1966. Il est chronologiquement situé à la transition entre le stade isotopique 11 et l'extrême début du stade isotopique

10 (entre 11,3 et 11,24 à 10). Il a été occupé entre 400,000 et 380,000 ans par des chasseurs d'éléphants et de cerfs, occasionnellement de thars, d'aurochs et de rhinocéros, qui installaient leurs campements, en bordure de la mer, au débouché de la vallée du Paillon (Lumley *dir.*, 2009).

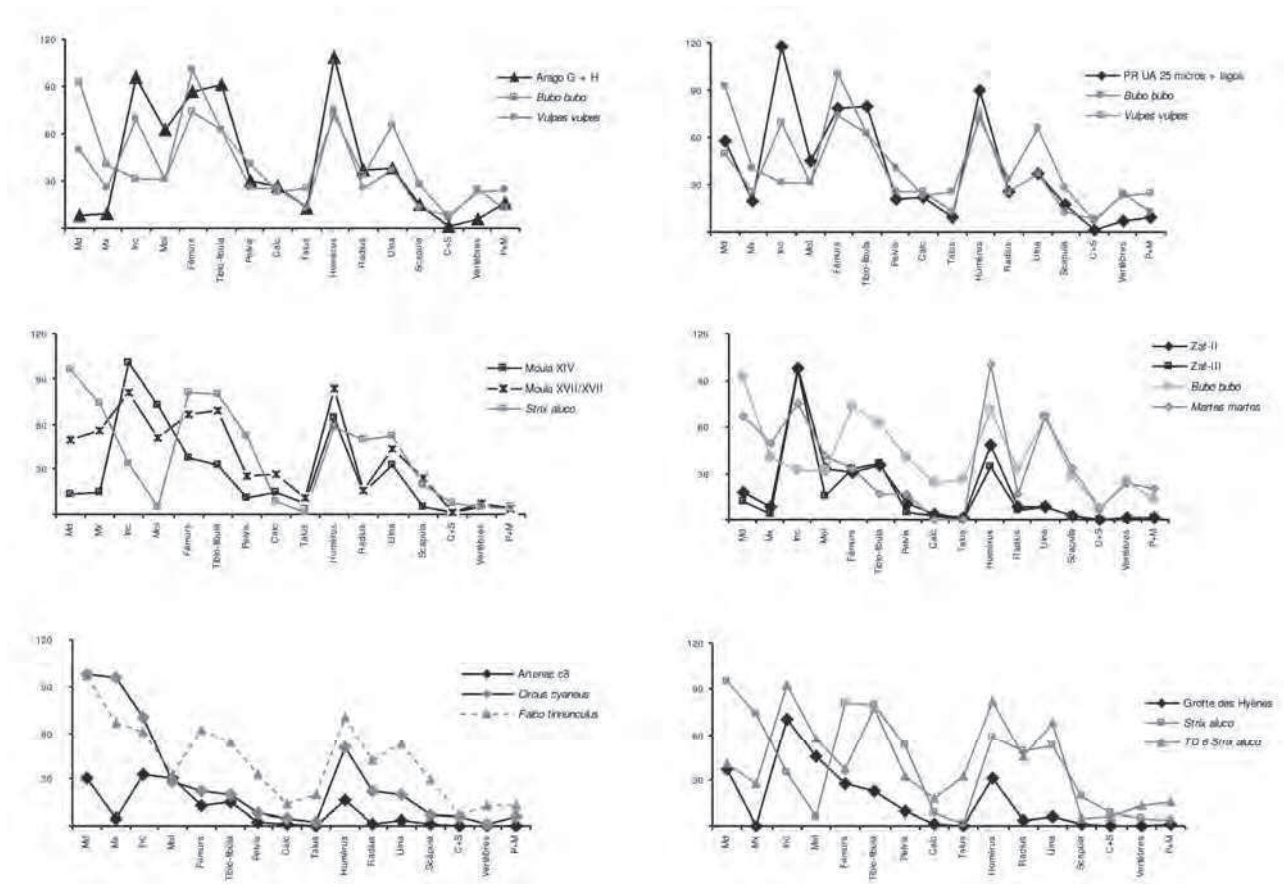


Figure 4. Pourcentages de représentation des éléments anatomiques des micromammifères provenant des gisements préhistoriques étudiés (PR = pourcentage de représentation; NR = nombre de restes; NMI = nombre minimum d’individus).

Les associations de micromammifères de ce site sont caractérisées par une très nette prédominance des lapins (*Oryctolagus cuniculus*) (El Guennouni 2001).

La composition taxonomique de l’assemblage de microfaunes de Terra Amata est caractérisée par le fort pourcentage (environ 80%) de restes de lapins (El Guennouni 2001; Mourer-Chauviré et Renault-Miskovski, 1980; Serre 1987). L’herpétofaune représente 19% des restes alors que les micromammifères et les oiseaux totalisent seulement 1% du nombre de restes de petits vertébrés.

Les restes de lapins de Terra Amata semblent suivre la même répartition que les objets d’origine anthropique (la grande faune ou l’industrie selon les niveaux). Les amphibiens et reptiles (seuls petits vertébrés présents en grand nombre avec le lapin), quand ils sont présents, se répartissent différemment des lapins (Valensi et El Guennouni 2004). En effet, en se basant sur des analyses hiérarchiques à double entrée (Two-way cluster, Holterhoff 1996, Westrop, 1996), on peut suivre la distribution horizontale des lapins de Terra Amata et leurs relations (du point de vue spatial) avec le reste du matériel archéologique (autres restes fauniques, industrie, charbon, pierres...) (El Guennouni 2001; Valensi et El Guennouni 2004). Les

lapins de tous les niveaux archéologiques sont toujours associés aux restes laissés par l’homme (industrie et/ou grande faune) et jamais aux restes de l’herpétofaune.

Les pourcentages de représentation de différents sites préhistoriques (Terra Amata, Orgnac 3, Lazaret-UA25-, Manie et Zafarrya) ont été calculés uniquement à partir de restes de lapins (El Guennouni 2001 et ce travail). Concernant les référentiels actuels, ils sont calculés à partir de restes de léporidés récupérés dans les pelotes, les nids, les aires d’alimentation ou les fèces de prédateurs :

- Pelotes de la chouette effraie (*Tyto alba*): léporidés récoltés: *Sylvilagus* et *Lepus* (Hockett 1991, 1995)
- Pelotes du Grand-duc d’Amérique (*Bubo virginianus*): léporidés récoltés: *Sylvilagus* et *Lepus* (Hockett 1995)
- Restes de *Lepus* et *Sylvilagus* récupérés dans des pelotes du busard saint-martin *Circus cyaneus* (Hockett 1991)

- Restes de léporidés récupérés dans le nid du Grand-duc des Hautes-Alpes: lapin européen *Oryctolagus cuniculus* (El Guennouni 2001)
- Restes de léporidés récupérés dans le nid du Grand-duc du nord de l'Espagne: lapin européen *Oryctolagus cuniculus* (Lloveras *et al.*, 2008 a)
- Restes de *Lepus* et *Sylvilagus* récupérés dans les nids de l'aigle royal *Aquila chrysaetos* et du faucon de prairie *Falco mexicanus* (Hockett 1995)
- Restes de lapin européen récupérés dans les fèces du lynx d'Ibérie *Lynx pardinus* (Lloveras *et al.*, 2008 b).

	Digestion		Digestion <i>in situ</i>		Intensité de la digestion	Catégories de digestion
	Incisives	Molaires	Incisives	Molaires		
Arago micromammifères (sol G)	16	11	-	-	émail altéré, dentine + ou - altérée	2-3
Arago micromammifères (sol H)	16	9	-	-	émail altéré, dentine + ou - altérée	2-3
Arago lagomorphes (sol G)	28	11	-	-	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
Arago lagomorphes (sol H)	28	11	-	-	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
Arago micros + lagos (sol G)	22	10	64	85	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
Arago micros + lagos (sol H)	22	11	75	77	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
Arago micros + lagos (sols G et H)	22	10	70	80	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
Terra Amata	0	0	0	0	absence de digestion	-
Lazaret micromammifères (UA 25)	10	5	70	65	émail altéré, dentine peu altérée	2
Lazaret lagomorphes (UA 25)	9	2	-	-	émail altéré, dentine peu altérée	2
Lazaret micros + lagos (UA25)	10	4	-	-	émail altéré, dentine peu altérée	2-3
Moula-Guercy (niveau XIV)	44	33	56	29	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
Moula-Guercy (niveaux XVII-XVI)	18	25	33	16	émail altéré, dentine + ou - altérée	2-3
Artenac (niveau 8)	1	1	-	-	émail altéré, dentine parfois très altérée	1
Zafarraya micromammifères (phase II)	31	30	61	80	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
Zafarraya micromammifères (phase III)	27	14	77	95	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
Zafarraya lagomorphes (phases II et III)	4	9	-	-	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
Zafarraya micros + lagos (phases II et III)	17	20	68	90	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
Grotte des Hyènes (niveau 2c)	65	43	37	85	émail altéré, dentine peu ou pas altérée	3
<b>Assemblages fossiles</b>						
TD 3 <i>Bubo bubo</i> (1)	11	22	-	-	émail altéré, dentine peu ou pas altérée	3
TD 6 <i>Strix aluco</i> (1)	16	27	-	20	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
TP 9 <i>Falco tinnunculus</i> (2)	53	28	-	-	émail altéré, dentine + ou - altérée	4
TP 7 <i>Vulpes vulpes</i> (2)	53	52	14	33	émail altéré, dentine + ou - altérée	5
Tb 2 <i>Mustelidae</i> indet. (2)	37	24	37	31	émail altéré, dentine altérée	4-5
<b>Rapaces nocturnes actuels (3)</b>						
<i>Tyto alba</i>	5	1	4	1	légères altérations de l'émail	1
<i>Strix aluco</i>	66	22	55	19	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
<i>Strix nebulosa</i>	30	4	14	4	émail altéré, dentine + ou - altérée	2
<i>Athene noctua</i>	73	51	100	43	émail altéré, dentine + ou - altérée	3-4
<i>Asio flammeus</i>	13	2	9	2	légères altérations de l'émail	1
<i>Asio otus</i>	27	1	25	2	émail altéré, dentine peu ou pas altérée	1-2
<i>Bubo bubo</i>	48	11	44	13	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
<i>Bubo scandiacus</i>	8	5	10	5	émail altéré, dentine peu ou pas altérée	1-2
<b>Rapaces diurnes actuels (3)</b>						
<i>Falco tinnunculus</i>	60	53	67	38	émail altéré, dentine altérée	4
<i>Circus cyaneus</i>	100	46	100	42	émail altéré, dentine altérée	5
<b>Carnivores actuels (3)</b>						
<i>Genetta genetta</i>	35	15	35	20	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
<i>Vulpes vulpes</i>	90	70	100	55	émail altéré, dentine très altérée	5
<i>Alopex lagopus</i>	100	48	100	42	émail altéré, dentine très altérée	5
<i>Martes martes</i>	28	24	33	17	émail altéré, dentine + ou - altérée	3-4

Figure 5. Digestion des incisives et des molaires des micromammifères de différents gisements préhistoriques et de différents assemblages actuels de prédateurs (1: d'après Fernández-Jalvo and Andrews 1992; 2: d'après Fernández-Jalvo 1996; 3: d'après Andrews 1990).

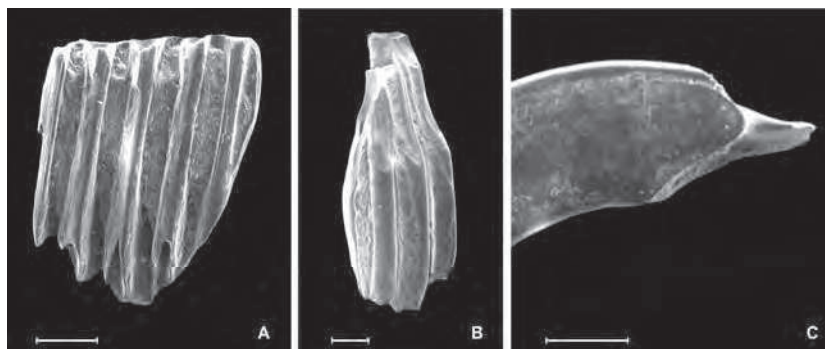


Figure 6 - Digestion des dents de micromammifères de la Caune de l'Arago (A: digestion modérée des angles saillants légère altération de la dentine d'une M/1 gauche de *Microtus gregalis*; B: digestion *in situ* de grade modéré d'une prémolaire inférieure d'*Oryzologus cuniculus* - on notera que les angles saillants d'email sont attaqués sur presque la moitié de la dent dans sa partie exposée; C: digestion *in situ* d'une incisive supérieure de rongeur indéterminé - digestion concentrée à la pointe de l'incisive où l'email est totalement enlevé et la dentine bien altérée; échelle: 1 mm).

Le profil de Terra Amata (Figure 7) montre des pics pour les os longs avec le maximum de représentation observé pour le tibia (plus de 80%). Les PR regroupant les côtes et le sacrum, les vertèbres et les acropodes (phalanges + métapodes), avec des valeurs inférieurs à 20 %, sont relativement faibles. Si le profil de représentation des lapins de Terra Amata n'est pas comparable aux profils des prédateurs actuels, il présente cependant des affinités évidentes avec les profils obtenus pour les sites du Lazaret (niveau UA25) et d'Orgnac 3. Cette tendance est confirmée par l'analyse hiérarchique effectuée à partir des PR des différents assemblages pris en compte. Il est à noter que cette même analyse hiérarchique montre aussi le regroupement de ces trois sites préhistoriques (Terra Amata, Orgnac 3 et Lazaret) avec les restes de léporidés de pelotes de la chouette effraie (Figure 7).

Les ossements de lapin de Terra Amata sont très fragmentés et aucun os longs entier n'a été récolté. La fracturation des fémurs et tibias montre majoritairement un angle oblique qui, selon certains auteurs (Cochard 2004; Valensi 1994; Villa et Mahieu 1991), sont souvent associés à une fracturation sur os frais. Le bord de ces fractures est lisse ce qui suggérerait qu'une force dynamique est à leur origine, ce qui exclurait la fracturation par enfouissement ou par les carnivores (Valensi, 1994).

La fréquence des diaphyses, essentiellement des humérus, fémurs et tibias, dans les accumulations de léporidés, est susceptible d'apporter des renseignements sur l'origine de celles-ci. En effet, selon plusieurs auteurs (Cochard 2004; Hockett 1991, 1995; Hockett et Bicho 2000; Perez-Ripoll 1992) la fréquence des diaphyses de ces os longs dans les accumulations d'origine anthropique est élevée, alors que dans les accumulations issues de rapaces ou de carnivores, les diaphyses sont moins nombreuses. Avec un pourcentage de 34% de tubes diaphysaires, les lapins de Terra Amata présentent un pourcentage très élevé et proche de celui enregistré chez les lapins

d'origine anthropique récoltés à Picareiro (site du paléolithique supérieur) au Portugal (35%) (Figure 6) (Hockett et Bicho 2000). Ces pourcentages sont très supérieurs à ceux des accumulations laissées par les rapaces ou les carnivores qui oscillent entre 0 et 7% (Valensi et El Guennouni 2004).

Aucune trace de digestion n'a été observée sur cet assemblage. Des traces de découpe ont été mises en évidence sur un cinquième métatarse (Valensi et El Guennouni 2004), il s'agit de stries liées certainement à l'écorchage de l'animal (Figure 8).

Sur les os longs de Terra Amata, aucune trace pouvant être rapprochée de celles laissées par des dents ou par l'impact d'un percuteur n'a été repérée.

Les traces de découpe, la présence quasi exclusive de lapins adultes et la fragmentation quasi-généralisée des os longs (essentiellement des fémurs et des tibias qui présentent une très nette prédominance des diaphyses) montrent que les lapins du site de plein air de Terra Amata ont une origine exclusivement anthropique.

Concernant les PR, nous constatons les limites de cette méthode sur les assemblages de léporidés où l'apport anthropique est avéré. En effet, l'analyse hiérarchique, à partir des PR et PR moyen des assemblages de léporidés, montre le regroupement des lapins de Terra Amata avec ceux du Lazaret du niveau de l'UA25 et ceux d'Orgnac 3. Ces trois assemblages sont très proches des assemblages de pelotes de la chouette effraie (Figure 7), coupure du dendrogramme à 2.5. Si la consommation de lapin est attestée aussi bien au Lazaret qu'à Orgnac 3, cette consommation reste malgré tout minimale (El Guennouni 2001). En effet, la structure d'âges de ces assemblages (forte présence de jeunes et de foetus, atteignant jusqu'à la moitié de la population dans certains niveaux du Lazaret par exemple) (El Guennouni 2001; Lumley *et al.*, 2004b), la présence de traces de digestion, de traces de dents de petits carnivores et la faible



présence de marques anthropiques (stries, tubes diaphysaires...), laissent penser que ces deux assemblages seraient majoritairement le résultat de prédateurs autres que l'homme.

Pour le Lazaret, nous pensons qu'un rapace nocturne de type grand-duc pourrait être le responsable de la plus grande partie de cet assemblage à cause de la composition taxonomique des microvertébrés, de la faible digestion des ossements de lapin et de leur fragmentation (El Guennouni 2001; Lumley *et al.*, 2004b).

### La Grotte du Lazaret

La grotte du Lazaret, située à Nice (Alpes-Maritimes, France), a livré une succession de niveaux d'occupation humaine attribués à une forme évoluée d'*Homo erectus* européens ou anténéandertaliens. La stratigraphie du remplissage sédimentaire qui atteint par endroits plus de huit mètres d'épaisseur est bien connue (Lumley dir., 1976; Lumley et Tavoso 1969). De la base au sommet du remplissage, on reconnaît les dépôts quaternaires suivants:

- Des dépôts marins (complexes stratigraphiques A et B) constitués de deux plages

marines superposées correspondant à deux périodes de transgression datant du Pléistocène moyen. Des datations absolues obtenues par différentes méthodes sur des coraux ont montré que la plage B date de 230,000 ans environ (Bahain 1993), ce qui correspond au stade 7 de la chronologie isotopique,

- Des dépôts continentaux (complexes stratigraphiques C à F). Reposant directement sur les formations sédimentaires marines, le complexe stratigraphique C, constitué d'une alternance de niveaux argileux et de niveaux de cailloutis s'individualise. Ce complexe d'une épaisseur moyenne de 6 mètres, est lui-même subdivisé en trois ensembles (CI, CII et CIII). Des datations effectuées par la méthode ESR/U-Th combinée sur émail dentaire de cerf ont donné un âge compris entre 190,000 et 150,000 ans pour les dépôts de CII et un âge compris entre 145,000 et 115,000 ans pour CIII (Michel 1995). Le complexe stratigraphique C s'est donc déposé à la fin du Pléistocène moyen (MIS 6). Le complexe stratigraphique D, constitué d'une brèche qui est venue colmater le porche de la grotte, empêchant ainsi tout accès à la caverne, date de la fin du Pléistocène moyen.

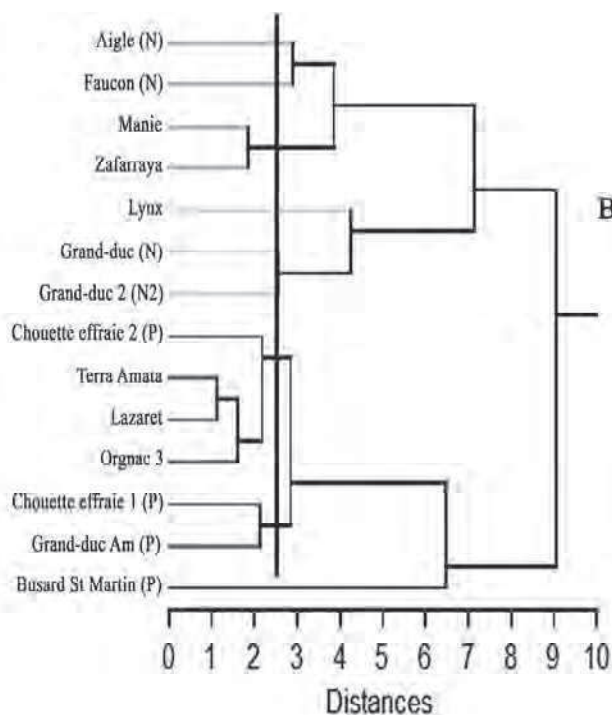
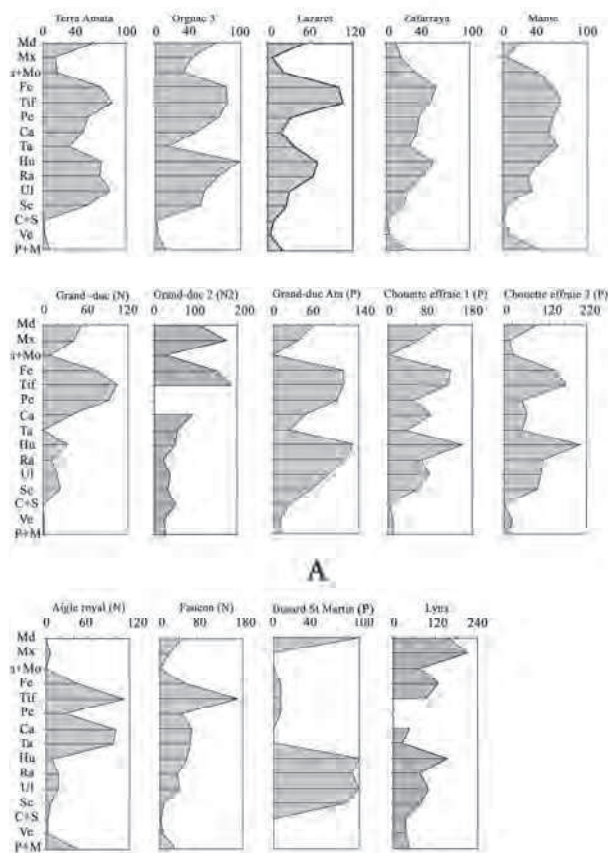


Figure 7. A: Comparaison des profils de représentation en fonction du PR des ossements de lapins des sites de Terra Amata, Orgnac 3, Lazaret, Zafarraya et Arma delle Manie avec les profils de représentation de léporidés récoltés dans les nids ou pelotes de certains rapaces actuels ou dans les fèces d'un canidé actuel; B: regroupement hiérarchique en fonction de ces mêmes PR.

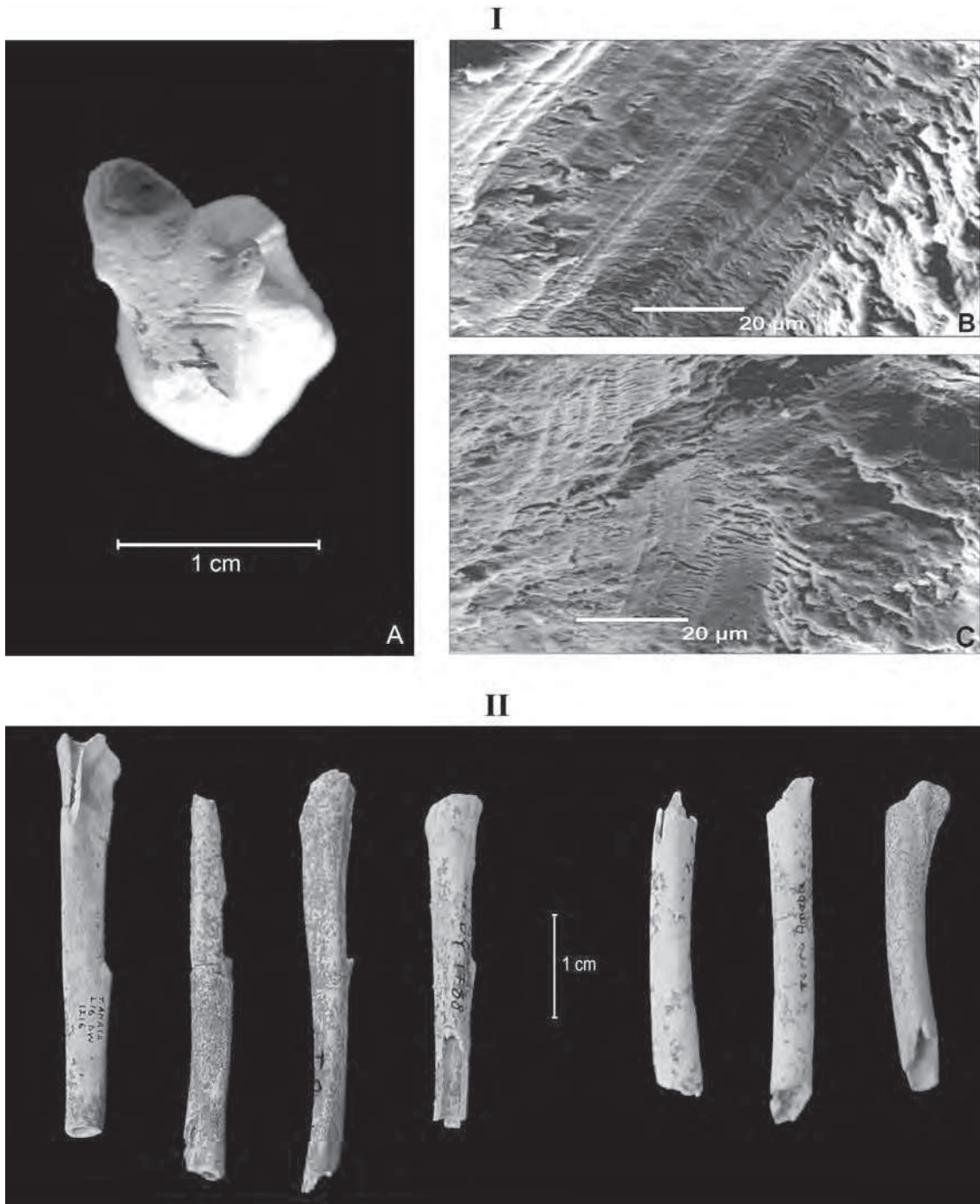


Figure 8. I: Stries de découpe observées sur un cinquième métatarsien de lapin de Terra Amata (B et C: =MEB x1500). II: Tubes diaphysaires de tibia et de fémur de lapins de Terra Amata.

- Enfin, postérieurement à la formation du complexe stratigraphique D, l'ensemble stratigraphique CIII a été recouvert par un plancher stalagmitique (ensemble stratigraphique E). Les études géochimiques (Rousseau *et al.*, 1994) et géochronologiques (Falguères *et al.*, 1992; Shen 1985; Yokoyama *et al.*, 1985) ont montré que ce plancher stalagmitique s'est formé il y a 120,000 à 90,000 ans.

Il date donc du début du Pléistocène supérieur (MIS 5).

Différents restes humains associés à une industrie lithique de transition entre l'Acheuléen final et le Moustérien (Darlas 1986) ont été découverts dans le complexe stratigraphique C, ainsi que de nombreux restes de vertébrés témoignant d'une diversité faunique importante (Hanquet *et al.*, 2010).

Nous présenterons ici les données concernant les micromammifères provenant d'un niveau exceptionnellement bien conservé, dénommé « unité archéostratigraphique UA 25 », situé dans la partie supérieure de CII. Découvert il y a quelques années, ce niveau a fait l'objet d'une étude pluridisciplinaire (Lumley *et al.*, 2004b).

La composition taxonomique de l'assemblage de petits et microvertébrés de l'UA 25 est très proche de celle observée à la Caune de l'Arago (sols G et H), montrant une majorité de micromammifères et une part importante de lagomorphes (Figure 2). Elle est également comparable à celles des rapaces nocturnes de grande taille comme *B. bubo* et des carnivores de petite ou de moyenne taille (hermine et renard par exemple).

Le pourcentage moyen de représentation de l'UA 25 de la grotte du Lazaret a une valeur de 39.99 (Figure 3). Il est comparable au PR moyen celui des niveaux G et H de la Caune de l'Arago (PR moyen = 40.25), ainsi qu'à ceux qui ont été observés dans des assemblages actuels et fossiles de divers prédateurs (rapaces nocturnes, rapaces diurnes et carnivores).

Le profil obtenu pour les petits mammifères de l'UA 25 (micromammifères et lagomorphes) présente des affinités évidentes avec les profils obtenus pour les niveaux G et H de la Caune de l'Arago (coprocoenose attribuée à *B. bubo*) (Figure 4).

Les éléments dentaires de micromammifères présentent des traces de digestion qui concernent 5% des molaires (Figure 5). L'émail est généralement bien altéré et l'intensité de la digestion de la dentine est plus variable. D'autre part, la grande majorité des molaires a été digérée *in situ*. Environ 10% des incisives témoigne d'une attaque par les fluides gastriques. L'émail est généralement bien altéré alors que l'intensité de la digestion de la dentine est généralement faible. Les incisives (70 %) et les molaires (65%) sont préférentiellement digérées *in situ*. Des altérations similaires, mais en quantité moindre, ont également été constatées sur les dents de lapins.

En pourcentage et en intensité, les effets des sucs digestifs sont comparables à ceux qui ont été observés sur des éléments dentaires provenant d'assemblages actuels du hibou moyen-duc (*Asio otus*, catégorie 1-2). L'hypothèse d'un apport par un hibou des marais (*Asio flammeus*, catégorie 1) ne peut pas être rejetée de façon catégorique et certaines traces de digestion plus marquées peuvent éventuellement être imputées à l'action de *B. bubo* (catégorie 3).

La composition taxonomique, la représentation des éléments anatomique et la digestion des éléments

dentaires des petits mammifères de l'UA25 de la grotte du Lazaret suggèrent que leur accumulation est vraisemblablement liée à *A. otus*, voire *A. flammeus*. En outre, l'intervention de *B. bubo* permettrait d'expliquer la forte représentation du lapin dans l'assemblage et l'intensité de certaines traces de digestion.

Malgré l'absence de trace de manducation et de strie de découpe, l'action ponctuelle d'un carnivore et de l'homme sur les lagomorphes, qui a été mise en évidence dans d'autres unités de la grotte du Lazaret (El Guennouni 2001), ne peut pas être rejetée de façon catégorique.

### La Baume Moula-Guercy

La Baume Moula-Guercy est située à Soyons (Ardèche, France), dans la vallée moyenne du Rhône. La stratigraphie du site a permis d'individualiser 5 niveaux archéologiques principaux (couches XV, XIV, XIII, VIII et IV) datant du Pléistocène supérieur (MIS 5 à 4) et 4 niveaux plus anciens, uniquement connus par un sondage profond (XIX à XVI) attribués au Pléistocène moyen final (MIS 6) selon les données de Defleur *et al.*, 1998, 2001; Desclaux et Defleur 1997 et Desclaux *et al.*, 2000. En outre, les fouilles réalisées dans ce site depuis 1992 ont permis de mettre au jour un très abondant matériel faunique, lithique et anthropologique. La présence de nombreux restes humains attribués à *Homo neanderthalensis* confère à cette séquence une place de premier plan dans le Pléistocène européen (Defleur *et al.*, 1993; Defleur *et al.*, 1999).

Le remplissage de la Baume Moula-Guercy a livré plus de 25, 000 éléments anatomiques se rapportant à une faune très diversifiée, comprenant 52 genres et espèces de micromammifères. L'étude des proportions relatives des espèces de rongeurs, regroupées en catégories climato-écologiques, permet de visualiser une variation de grande amplitude du climat et de l'environnement, contemporaine de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur.

Nous présentons ici une analyse taphonomique inédite des micromammifères provenant des niveaux XVII/XVI (Pléistocène moyen final, MIS 6) et XIV (début du Pléistocène supérieur, MIS 5<sup>e</sup>) de ce site.

### Le niveau XVII/XVI

L'assemblage faunique de microvertébrés des couches XVI/XVII de Moula se compose de petites proies (Figure 2), micromammifères (87%), herpétofaune (9.71%) et poissons (3%), comparable au régime alimentaire de prédateurs de petite taille.



La représentation osseuse (PR moyen = 45,67%) est caractérisée par une bonne conservation des os longs (fémurs, tibias, humérus) et des éléments dentaires (Figure 3). Le profil obtenu est comparable à celui qu'on observe dans la grande majorité des coprocoenoses actuelles des rapaces et de carnivores (Figure 4).

Les pourcentages de digestion des dents sont peu importants: 18% pour les incisives et 25% pour les molaires. La digestion *in situ* des molaires est plutôt faible (16 %) alors que près de 33% des incisives demeurent concernées par ce type de digestion (Figure 5).

Ce mode de digestion des dents est proche, en intensité et en proportion, de celui qu'on observe sur les assemblages actuels du hibou moyen duc, *A. otus*, prédateur se rapportant à la catégorie 2. En effet, les prédateurs se rapportant à la catégorie 1, tels que la chouette effraie (*T. alba*), la chouette harfang (*B. scandiacus*) ou le hibou des marais (*A. flammeus*) présentent des altérations moins importantes, tant en proportion qu'en intensité, tandis que les prédateurs appartenant à la catégorie 3 (*S. aluco*, *B. bubo* ou *M. martes*) produisent généralement des altérations plus marquées.

On notera également, à titre indicatif, que 27% des fémurs présentent des surfaces articulaires altérées par les sucs gastriques, ce qui est comparable à la fréquence observée dans les assemblages actuels de *Strix aluco* (26%).

La composition taxonomique, la représentation des éléments anatomiques et la digestion des éléments dentaires des micromammifères du niveau XVII/XVI de la Baume Moula-Guercy suggèrent que leur accumulation est liée à un rapace nocturne se rapportant à la catégorie 2, vraisemblablement *A. otus*.

### Le niveau XIV

La composition taxonomique du niveau XIV de la Baume Moula-Guercy se compose également de petites proies: 98,6% de micromammifères, 1,09% d'herpétofaune et quelques rares restes d'oiseaux (0,25%). Les lagomorphes sont absents. Ce cortège, composé uniquement de petits vertébrés, caractérise le régime alimentaire des rapaces de petite taille.

Le pourcentage moyen de représentation osseuse est peu élevé (26,81%). Tous les ossements sont représentés, mais les parties crâniennes et certains os longs (fémur et tibias) sont peu conservés, ce qui est comparable à des assemblages de rapaces diurnes ou de petits mustélidés (Figure 3).

La proportion de matériel digéré est relativement importante dans le niveau XIV, représentant 44% des

incisives et 33% des molaires. L'intensité de cette digestion est moyennement prononcée, altérant principalement l'émail (Figure 5). Ce type de digestion s'observe chez plusieurs rapaces nocturnes de petite taille comme *A. otus* (catégorie 2) et *S. aluco* (catégorie 3), mais pas chez les rapaces diurnes ou les petits carnivores (catégories 3-4 ou 5). La digestion *in situ* est importante sur les incisives (56%) et plus modérée sur les molaires (26%), impliquant la fragmentation post-prédation du matériel ou la destruction des parties crâniennes par un prédateur, notamment rapace diurne ou mammifère carnivore. Néanmoins, cette dernière hypothèse n'est pas compatible avec les pourcentages de digestion, indiquant plutôt un rapace nocturne.

Les surfaces osseuses des os longs sont également altérées (40% sur les fémurs). Il apparaît donc que l'accumulation de micromammifères de la couche XIV soit liée à un rapace nocturne de petite taille, appartenant aux catégories 2 (*A. otus*) ou 3 (*Strix aluco*).

### Le site d'Artenac

Le gisement d'Artenac est situé en Charente (France). Il présente un remplissage contemporain du Pléistocène moyen et supérieur (Delagnes *et al.*, 1999). Si les occupations humaines sont discrètes dans les niveaux anciens, l'Homme devient le principal occupant du site à partir du Pléistocène supérieur. Ces niveaux moustériens ont en effet livré d'abondantes industries lithiques et faunistiques, ainsi que deux fragments crâniens néandertaliens.

Les micromammifères de la couche 8 seront pris en considération dans cet article. En effet, l'analyse paléocéologique des associations de micromammifères de ce niveau, qui suggère un climat froid et sec, associé à un paysage ouvert, est en désaccord avec les données issues des faunes de grands mammifères, qui évoquent un paysage en mosaïque et un climat plus tempéré.

La composition taxonomique des micromammifères de la couche 8 d'Artenac montre une nette prédominance des rongeurs, comparable à celle qui a été observée à Moula-Guercy, à la grotte des Hyènes et dans des assemblages actuels de rapaces nocturnes de petite taille (Figure 2).

Le PR moyen obtenu (9,53) est particulièrement faible par rapport aux valeurs observées dans les autres séquences étudiées et dans les assemblages actuels de rapaces nocturnes, de rapaces diurnes et de carnivores (Figure 3). Une si faible représentation des éléments du squelette post-céphalique pourrait être liée à des phénomènes post-dépositionnels (e.g. transport).



Les traces de digestion concernent seulement 1% des incisives et des molaires, et leur intensité est généralement faible (Figure 5). On notera également que près de 20% des mandibules de rongeurs présentent de très légères traces de digestion. Cette configuration est rencontrée dans des assemblages actuels de rapaces nocturnes tels que *T. alba* ou *A. flammeus* (catégorie 1).

Le fait que 7 molaires de lagomorphes, sur les 8 récoltées, présentent une digestion importante (altération conséquente de l'émail et de la dentine) permet d'émettre l'hypothèse, malgré le nombre limité d'éléments anatomiques concernés, qu'ils ont été chassés par un autre prédateur (carnivore par exemple).

L'analyse de la composition taxonomique, de la représentation des éléments anatomiques et des effets des sucs digestifs ne permet pas d'identifier un prédateur particulier de façon fiable.

Trois hypothèses peuvent être formulées afin de tenter d'expliquer une configuration aussi singulière:

- Cette accumulation est liée à *Tyto alba* (sur la base de la digestion observée) et la faible proportion d'éléments du squelette post-céphalique est induite par des phénomènes post-dépositionnels (e.g. transport). Dans ce cas, la taphocoenose est le reflet de la biocénose environnante,
- Cette accumulation est liée à *Athene noctua*, qui dépèce ses proies, ce qui induit une perte importante en éléments du squelette post-céphalique dans ses pelotes. Dans ce cas, la taphocoenose est également le reflet de la biocénose environnante. Cette hypothèse est cependant sujette à caution car la digestion des dents induite par ce prédateur (catégorie 3-4) est plus importante que celle qui est observée à Artenac,
- Cette accumulation est liée à un prédateur spécialisé. Le prédateur pourrait alors être *Buteo buteo*. En effet, la buse variable qui chasse préférentiellement en milieu ouvert, opère une sélection dans le milieu. Les assemblages de cette espèce ne sont pas représentatifs du milieu environnant (Dare 1961) et une seule espèce peut représenter plus de 90% des proies (Andrews 1990). D'autre part, ce prédateur dépèce ses proies et n'en ingurgite qu'une partie, ce qui expliquerait la perte en éléments du squelette post-céphalique. Nous serions alors en présence des restes provenant de nids de *Buteo buteo*. On notera cependant que la digestion induite par ce prédateur est très importante (catégorie 5).

Les grands mammifères des niveaux supérieurs d'Artenac (couches 8 à 6), caractérisés par une bonne représentation de *Sus scrofa*, de *Megaloceros* sp., de *Capreolus capreolus* et de *Cervus elaphus*, suggèrent un climat tempéré et la présence d'un environnement boisé à proximité du site (le caractère tempéré du climat étant cependant limité par la présence ponctuelle de *Rangifer tarandus*). À l'inverse, l'assemblage de micromammifères, largement dominé par *Microtus gregalis* et *Microtus arvalis*, associés à *Marmota* sp., *Cricetus cricetus* et *Cricetulus migratorius*, suggère un climat froid et un environnement ouvert, compatible avec un épisode glaciaire vrai. L'hypothèse d'un apport des micromammifères par un prédateur ayant chassé préférentiellement dans les milieux ouverts (éventuellement *Buteo buteo*), permettrait d'expliquer les divergences observées entre les reconstitutions des paléoclimats et des paléoenvironnements des niveaux du Pléistocène supérieur du site d'Artenac proposées par l'analyse des grands et des petits mammifères.

## La Grotte des Hyènes

Les gisements de Brassempouy sont situés au sud du département des Landes (France). Le tamisage systématique des sédiments récoltés dans les différents niveaux de la grotte des Hyènes lors des campagnes de fouilles organisées depuis 1984 a permis de recueillir une abondante microfaune se rapportant à 14 espèces (insectivores, rongeurs, lagomorphes et carnivores) et provenant principalement de la couche 2C, datant de l'Aurignacien ancien, entre -34,000 ans BP et -30,000 ans BP (Henry-Gambier *et al.*, 2004).

Les cortèges de micromammifères récoltés dans la couche 2C de la grotte des Hyènes à Brassempouy (datant de l'Aurignacien) ont été pris en considération dans cette étude.

L'assemblage faunique de microvertébrés de la couche 2C de la grotte des Hyènes se compose presque exclusivement de micromammifères (99.9%), ce qui est comparable à la composition taxonomique observée dans des assemblages actuels de rapaces nocturnes de petite taille (Figure 2).

L'assemblage de la couche 2C de la grotte des Hyènes se caractérise par une importante fragmentation et une faible représentation des éléments du squelette post-céphalique et de certains éléments crâniens (maxillaires et mandibules), impliquant une forte fragmentation post-prédation.

Le PR moyen de la couche 2C de la grotte des Hyènes a une valeur de 15.9 (Figure 3). Il est faible et inférieur à ce qui est observé chez la majorité des prédateurs actuels. Il se rapproche du PR obtenu

pour la genette (*G. genetta*) et de celui qui a été observé dans d'autres séquences préhistoriques, telles que la grotte du Boquete de Zafarraya (PR moyen = 17,6) ou Tighenif (PR moyen = 17,4).

Le profil obtenu pour les petits mammifères de la grotte des Hyènes présente des affinités évidentes avec le profil obtenu à Zafarraya et au niveau TD 6 de Gran Dolina, deux assemblages fossiles attribués à des coprocoenoses (Figure 4).

En ce qui concerne les molaires des micromammifères, 43% d'entre elles ont été affectées par les fluides digestifs des prédateurs. L'émail est généralement bien altéré, l'intensité de la digestion de la dentine étant généralement plutôt faible. D'autre part, la digestion s'effectue principalement *in situ* (65%). Parmi les incisives, 65% présentent des traces de digestion. L'émail est généralement bien altéré alors que l'intensité de la digestion de la dentine est très variable. 37% des incisives sont digérées *in situ* et la dentine est parfois très fortement altérée (Figure 5).

Une configuration similaire est rencontrée dans des assemblages actuels de prédateurs tels que *Strix aluco*, *Bubo bubo* et *Genetta genetta* (catégorie 3), ainsi qu'*Athene noctua* (catégories 3-4).

La composition taxonomique, la représentation des éléments anatomique et la digestion des éléments dentaires des micromammifères de la couche 2C de la grotte des Hyènes suggèrent que leur accumulation est susceptible d'être liée à *Strix aluco* ou à *Athene noctua*.

### La grotte du Boquete de Zafarraya

La grotte de Zafarraya est située en Andalousie, dans le sud de l'Espagne. Elle a livré une séquence avec des niveaux moustériens et des niveaux du Paléolithique supérieur. Les niveaux moustériens ont livré, outre des vestiges lithiques et fauniques, divers restes humains dont une mandibule complète. Ce site a fait l'objet d'une étude pluridisciplinaire (Barroso *et al.*, 2003; Barroso *et al.*, 2006). Les conclusions des différentes études de microvertébrés menées témoignent de milieux variés en mosaïques et d'un climat de type mésoméditerranéen à supraméditerranéen. La région étant accidentée, il faut donc déjà penser à une diversité de biotopes et de niches écologiques propices à l'installation des Néandertaliens et à leur survie. Compte tenu de la richesse et de la diversité des micromammifères recueillis dans le site, il a été jugé opportun d'incorporer une analyse taphonomique de deux échantillons provenant des zones P11 (110 < z < 215, phase climatique II) et Q17 (215 < z < 245, phase climatique III), tous deux contemporains des niveaux moustériens de la grotte.

La composition taxonomique des deux échantillons étudiés du Boquete de Zafarraya (Figure 2) présente des affinités évidentes avec le contenu des pelotes de rapaces de grande taille (grand duc, buse variable ou busard Saint Martin) et celui des fèces de carnivores de taille moyenne (tels que le renard, la genette, le blaireau ou la martre).

Bien que la représentation des éléments anatomiques soit faible (PR moyen phase II = 19.14 et PR moyen phase III = 16.01), les profils obtenus pour le Boquete de Zafarraya (Figure 4) présentent des pics comparables à ceux de la Caune de l'Arago (coprocoenose de *B. bubo*).

Pour les deux échantillons, la majorité des dents est digérée *in situ* (respectivement 61% des incisives et 80% des molaires pour le premier échantillon et 77% des incisives et 95% des molaires pour le second), indiquant une fragmentation importante des parties crâniennes soit liée à des phénomènes post-prédation, soit liée à un prédateur destructif (rapace diurne ou carnivore). Les traces de digestion observées sur les incisives (31% pour le premier échantillon et 27% pour le second) et les molaires (30% pour le premier échantillon et 13.5% pour le second), ainsi que leur intensité relativement faible (la plupart des dents altérées se rattachent principalement à la famille des arvicolidés, à l'exception de quelques dents de muridés et d'insectivores) permet d'attribuer cette accumulation à un rapace nocturne ou à un carnivore se rapportant à la catégorie 3 (Figure 5).

L'application des différentes méthodes montre que la concentration des micromammifères dans la grotte du Boquete de Zafarraya correspond à une coprocoenose. La composition taxonomique de l'assemblage, la représentation et la digestion des éléments anatomiques suggère que le prédateur principal est un rapace nocturne de grande taille (hibou au sens large) ou un carnivore (catégorie 3).

La présence de traces de manducation sur quelques ossements de lagomorphes permet de suggérer qu'un carnivore a contribué à la formation de cette accumulation, au moins de façon ponctuelle. En raison de l'homogénéité de l'action des sucs gastriques sur les dents, si l'on se réfère à la proportion et à l'intensité des traces de digestion observées sur les dents et les ossements de l'assemblage du Boquete de Zafarraya, ce carnivore pourrait être une genette (catégorie 3) ou une martre (catégorie 3-4).

Si les analyses des assemblages actuels de mustélidés en Europe méridionale indiquent que ces prédateurs sont généralement éclectiques (Cheylan et Bayle 1988; Cugnasse et Riols 1982; Delibes 1978), les travaux de Lockie (1961) ont cependant montré qu'en Ecosse, la

martre pouvait se nourrir presque exclusivement d'une seule espèce de rongeur (*Microtus agrestis* en l'occurrence). Bien que peu probable, l'éventualité d'un biais de prédation au sein de l'assemblage du Boquete de Zafarraya ne peut par conséquent pas être rejetée de manière catégorique.

## Conclusion

L'étude taphonomique des assemblages de petits mammifères provenant de sept sites préhistoriques du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe méridionale et basée sur l'utilisation d'un ensemble des méthodes généralement appliquées aux assemblages actuels et fossiles (localisation des éléments anatomiques, composition taxonomique, représentation des éléments squelettiques, état des surfaces osseuses et dentaires), a permis de mettre en évidence des origines diverses.

Ces analyses ont montré que les concentrations étudiées étaient souvent liées à des coprocœnoses de rapaces nocturnes éclectiques (Caune de l'Arago, Baume Moula-Guercy, grotte des Hyènes à Brassempouy). Au Lazaret et Zafarraya, des petits carnivores sont cependant susceptibles d'être également en partie responsables de l'accumulation. Dans le cas de ces deux sites, les reconstitutions paléoenvironnementales ne sont cependant pas biaisées par les prédateurs et la taphocœnose peut être considérée comme étant globalement le reflet de la biocœnose.

Cependant, ces interprétations ne permettent pas de conclure que les accumulations de micromammifères dans les sites préhistoriques sont liées de façon systématique à ce type de prédateur. En effet, l'accumulation des micromammifères des niveaux moustériens d'Artenac (couche 8) est susceptible d'être liée à un prédateur au régime spécialisé (peut-être un rapace diurne) qui aurait induit une sur-représentation des espèces des espaces ouverts, biaisant ainsi les interprétations paléoenvironnementales. Cette hypothèse permettrait d'expliquer les divergences observées dans les reconstitutions proposées par l'analyse des grands et des petits mammifères.

D'autre part, sur le site de Terra Amata, il a été montré que l'accumulation de lagomorphes était due à un apport anthropique, comme cela a également été observé pour quelques restes de lapins à la Caune de l'Arago et au Lazaret. Ceci témoigne de l'intérêt des hommes préhistoriques pour la pratique d'une chasse occasionnelle sur ce petit gibier dès le Paléolithique inférieur.

Ces résultats confirment l'importance des études taphonomiques pour appréhender de l'évolution de la

biodiversité, la dynamique des climats et des environnements au cours du Quaternaire et également l'exploitation des petits animaux par l'Homme.

## Références bibliographiques

**Andrews, P.** 1990. *Owls, cave and fossils: Predation, preservation, and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK.* London, Natural History Museum Publications.

**Andrews, P. and Nesbit-Evans, E. M. N.** 1983. Small mammal bone accumulation produced by mammalian carnivores. *Paleobiology* 9, 289-307.

**Bahain, J.-J.** 1993. *Datation par résonance de spin électronique (ESR) de carbonates et d'émail dentaire quaternaires: potentiel et problèmes.* Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

**Barroso Ruiz, C., Desclaux, E., Bailon, S., El Guennouni, K. et Abbassi, M.** 2003. La fauna de pequeños mamíferos de la Cueva del Boquete de Zafarraya, in C. Barroso Ruiz (ed.), *El Pleistoceno Superior de la Cueva del Boquete de Zafarraya*, 223-250. Junta de Andalucía, Consejería de Cultura.

**Barroso Ruiz, C. et Lumley H. de (eds)** 2006. *La grotte du Boquete de Zafarraya, Malaga, Andalousie.* Junta de Andalucía, Consejería de Cultura.

**Bayle, P.** 1992. *Le Hibou grand-duc Bubo bubo dans le Parc National du Mercantour et ses environs.* Rapport du Parc National du Mercantour, Nice, Note dactylographiée, 35 p.

**Chaline, J.** 1977. Les rongeurs au pilori? Analyse critique des reconstitutions paléocécologiques en microthériodontologie. *Supplément du Bulletin de l'Association Française pour l'Etude du Quaternaire* 47, 75-81.

**Cheyland, G. et Bayle, P.** 1988. Le régime alimentaire de quatre espèces de mustélidés en Provence: la fouine *Martes foina*, le blaireau *Meles meles*, la belette *Mustela nivalis* et le putois *Putorius putorius*. *Faune de Provence (C.E.E.P.)* 9, 14-26.

**Cochard, D.** 2004. *Les léporidés dans la subsistance paléolithique du sud de la France.* Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1.

**Cugnasse, J. M. et Riols, C.** 1979. Contribution à la connaissance du régime alimentaire hivernal de la Genette *Genetta genetta*. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse* 59, 9-11.



- Cugnasse, J. M. et Riols, C.** 1982. Contribution à l'étude du régime alimentaire du Renard *Vulpes vulpes*, de la fouine *Martes foina* et de la Genette *Genetta genetta* dans le massif du Caroux Espinousse. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse* 59, 37-40.
- Cugnasse, J. M. et Riols, C.** 1984. Contribution à l'écologie de la Genette *Genetta genetta* dans quelques départements du sud de la France. *Gibier et Faune sauvage* 1, 25-55.
- Dare, P. J.** 1961. Ecological observations on a breeding population of the Common Buzzard *Buteo buteo*. Unpublished PhD thesis, University of Exeter.
- Darlas, A.** 1986. *L'industrie lithique de l'Acheuléen final (Prémoustérien) des couches supérieures de la grotte du Lazaret*. Thèse de Doctorat, University Paris VI, Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Defleur, A., Dutour, O., Valladas, H. et Vandermeersch, B.** 1993. Cannibalism among the Neanderthals? *Nature* 262, 214.
- Defleur, A., Crégut-Bonnoure, E. et Desclaux, E.** 1998. Première mise en évidence d'une séquence éémienne à restes humains dans le remplissage de la Baume Moula-Guercy (Soyons, Ardèche). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Series IIA* 326, 453-458.
- Defleur, A., White, T., Valensi, P., Slimak, L. and Crégut-Bonnoure, E.** 1999. Neanderthal cannibalism at Moula-Guercy, Ardeche, France. *Science* 286, 128-131.
- Defleur, A., Crégut-Bonnoure, E., Desclaux, E. et Thion, M.** 2001. Présentation paléo-environnementale du remplissage de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche): implications paléoclimatiques et chronologiques. *L'Anthropologie* 105, 369-408
- Delagnes, A., Tournepiche, J.-F., Armand, D., Desclaux, E., Diot, M.-F., Ferrier, C., Le Fillâtre, V., Vandermeersch, B., Falguères, C. et Ayliffe, L.** 1999. Le gisement Pléistocène moyen et supérieur d'Artenac (Saint-Mary, Charente): premier bilan interdisciplinaire. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 96, 469-496.
- Delibes, M.** 1978. Feeding habits of the stone marten, *Martes foina* (Erxelben, 1777) in northern Burgos, Spain. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 43, 282-288.
- Denys, C.** 1983. Nouvelle application de l'informatique à la gestion et au catalogage des données paléontologiques. Exemple de la faune des rongeurs de Laetoli (Tanzanie). *Geobios* 16, 769-772.
- Denys, C.** 1985. Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouettes du Botswana (Afrique australe). *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle. Section A* 7, 879-933.
- Denys, C.** 1986. Le gisement Pliocène de Laetoli (Tanzanie, Afrique de l'Est): étude taphonomique des assemblages de microvertébrés. *Palaeontographica* 194, 69-98.
- Denys, C., Gerrads, D., Hublin, J. J. et Tong, H.** 1987. Méthode d'étude taphonomique des microvertébrés. Application au site Pléistocène de Tighenif (Ternifine, Algérie). *Archaeozoologica* 12, 53-82.
- Desclaux, E.** 1992a. *Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago. Paléontologie, paléoécologie et taphonomie*. Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Desclaux, E.** 1992 b. Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales): biostratigraphie, paléoécologie et taphonomie. *Bulletin du musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco* 35, 35-64.
- Desclaux, E. et Defleur, A.** 1997. Étude préliminaire des micromammifères de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche, France). Systématique, biostratigraphie et paléoécologie. *Quaternaire* 8, 213-223.
- Desclaux, E., Abbassi, M., Marquet, J.-C., Chaline, J. and Van Kolfschoten, T.** 2000. Distribution and evolution of *Arvicola* Lacépède, 1799 (Mammalia, Rodentia) in France and Liguria (Italy) during the Middle and the Upper Pleistocene. *Acta Zoologica Cracoviensa* 43, 107-125.
- Dodson, P. and Wexlar, D.** 1979. Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology* 5, 275-284.
- Duke, G. E., Jegers, A. A., Loff, G. and Evanson, A.** 1975. Gastric digestion in some raptors. *Comparative Biochemistry and Physiology* 50, 649-656.
- El Guennouni, K.** 2001. *Les lapins du Pléistocène moyen et supérieur de quelques sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne: Terra-Amata, Orgnac 3, Baume-Bonne, Grotte du Lazaret, Grotte du Boquete de Zafarraya, Arma del Manie. Etude paléontologique, taphonomique et archéozoologique*. Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Falguères, C., Lumley, H. de and Bischoff, J. L.** 1992. U-series for stalagmitic flowstone E (Riss/Würm interglaciation) at Grotte du Lazaret, Nice, France. *Quaternary research* 38, 227-233.

- Falguères, C., Yokoyama, Y., Shen, G., Bischoff J. L., Ku, T. L. and Lumley H. de** 2004. New U-series dates at the Caune de l'Arago, France. *Journal of Archaeological Science* 31, 941-952.
- Fernández-Jalvo, Y.** 1996. Small mammal taphonomy and the middle Pleistocene environments of Dolina, northern Spain. *Quaternary International* 33, 21-34.
- Fernández-Jalvo, Y. and Andrews, P.** 1992. Small Mammal Taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science* 19, 407-428.
- Hanquet, C., Valensi, P., Bailon, S., Desclaux, E., El Guennouni, K., Roger, T. et Lumley H. de** 2010. Caractérisation du climat et de la biodiversité au Pléistocène moyen final, d'après les faunes de vertébrés de la grotte du Lazaret (Nice, France). *Quaternaire* 21, 215-226.
- Henry-Gambier, D., Maureille, B. et White, R.** 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, 49-87.
- Hockett, B.** 1991. Toward distinguishing human and raptor pattering on leporid bones. *American Antiquity* 56, 667-679.
- Hockett, B.** 1995. Comparison of leporid bones in raptor pellets, raptor nests, and archaeological sites in the Great Basin. *North American Archaeologist* 16, 223-238.
- Hockett, B. and Bicho, N.F.** 2000. The rabbits of Picareiro Cave: small mammal hunting during the late Upper Paleolithic in the Portuguese Estremadura. *Journal of Archaeological Science* 27, 715-723.
- Holterhoff, P. F.** 1996. Crinoid biofacies in Upper Carboniferous cyclothems, midcontinent North America: faunal tracking and the role of regional processes in biofacies recurrence. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 127, 47-81.
- Kolfschoten, T. van** 1995. On the application of fossils mammals to the reconstruction of the palaeoenvironment of northwestern Europe. *Acta Zoologica Cracoviensa* 38, 73-84.
- Korth, W. W.** 1979. Taphonomy of microvertebrates fossils assemblages. *Annals of the Carnegie Museum of Natural History* 48, 235-285.
- Kowalski, K.** 1990. Some problems of the taphonomy of small mammals, in O. Fejfar and W.-D. Heinrich (eds.), *International Symposium on the Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids*, Rohanov, may 1987, 285-296. Munich, Geological survey.
- Libois, R., Fons R. et Saint-Girons M. C.** 1983. Le régime alimentaire de la chouette effraie dans les Pyrénées-Orientales. *Revue d'écologie (Terre et Vie)* 37, 187-217.
- Lloveras, L.L. Moreno-Garcia, M. and Nadal, J.** 2008a. The Eagle Owl (*Bubo bubo*) as a leporid remains accumulator. Taphonomic analysis of modern rabbit remains recovered from nests of this predator. *International Journal of Osteoarchaeology* 19, 573-592.
- Lloveras, L.L. Moreno-Garcia, M. and Nadal, J.** 2008b. Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian Lynx (*Lynx pardinus*) scats. *Journal of Archaeological Science* 35, 1-13.
- Lockie, J. D.** 1961. The food of the Pine Marten *Martes martes* in West Ross-Shire, Scotland. *Proceedings of the Zoological Society of London* 136, 187-195.
- Lumley, H. de (dir.)** 2009. *Terra Amata, Nice, Alpes-Maritimes, France, Tome I*. Paris, CNRS éditions.
- Lumley, H. de (dir.)** 1976. *La Préhistoire Française*. Paris, CNRS.
- Lumley, H. de et Tavano, A.** 1969. La stratigraphie des couches supérieures de la grotte du Lazaret. *Mémoires de la Société Préhistorique Française* 7, 17-24.
- Lumley, H. de, Fournier, A., Park, Y.C., Yokoyama, Y. et Demouy, A.** 1984. Stratigraphie du remplissage Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Etude de huit carottages effectués de 1981 à 1983. *L'Anthropologie* 88, 5-18.
- Lumley, H. de, Grégoire, S., Barsky, D., Batalla, G., Bailon, S., Belda, V., Briki, D., Byrne, L., Desclaux, E., El Guennouni, K., Fournier, A., Kacimi, S., Lacombe, F., Lumley, M.-A. de, Moigne, A.-M., Moutoussamy, J., Paunescu, C., Perrenoud, C., Pois, V., Quiles, J., Rivals, F., Roger, T. et Testu, A.** 2004a. Habitat et mode de vie des chasseurs paléolithiques de la Caune de l'Arago (600 000-400 000 ans). *L'Anthropologie* 108, 159-184.
- Lumley, H. de, Échassoux, A., Bailon, S., Cauche, D., Marchi, M.-P. de, Desclaux E., El Guennouni, K., Khatib, S., Lacombe, F., Roger, T. et Valensi, P.** 2004b. *Le sol d'occupation acheuléen de l'unité archéostratigraphique UA 25 de la grotte du Lazaret, Nice, Alpes-Maritimes*. Aix-en-Provence, Édusud.
- Mayhew, D. F.** 1977. Avian predators as accumulators of fossil mammal material. *Boreas* 6(1), 25-31.
- Mikkola, H.** 1983. *Owls of Europe*. Calton, Poyser.

- Michel, V.** 1995. *Étude des influences des processus de fossilisation sur le fondement de la datation radiométrique. Application à la datation U-Th et ESR de mâchoires (os, dent) de Cervus elaphus des niveaux archéologiques de la grotte du Lazaret.* Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Moigne, A.-M., Palombo, M. R., Belda, V., Heriech-Briki, D., Kacimi, S., Lacombat, F., Lumley, H. de, Moutoussamy, J., Rivals, F., Quilès, J. et Testu, A.** 2006. Les faunes de grands mammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel) dans le cadre biochronologique des faunes du Pléistocène moyen italien. *L'Anthropologie* 110, 788-831.
- Mourer-Chauviré, C. et Renault-Miskovsky, J.** 1980. Le paléoenvironnement des chasseurs de Terra Amata (Nice, Alpes-Maritimes) au Pléistocène moyen. La flore et la faune de grands mammifères. *Géobios* 13, fasc. 13, 279-287.
- Perez-Ripoll, M.** 1992. *Marcas de carnicería, fracturas intencionadas y mordeduras de carnívoros en los huesos prehistóricos del mediterráneo español.* Alicante, Instituto de Cultura Juan Gil-Albert.
- Raczynski, K. AND Ruprecht, A. C.** 1974. The effects of digestion on the osteological composition of owl pellets. *Acta Ornithologica* 14, 1-12.
- Rousseau, L., Robert, F., Lumley, H. de, Bahain, J.-J. et Falguères, C.** 1994. Analyse de la composition isotopique du plancher stalagmitique supérieur de la grotte du Lazaret à Nice. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, série II* 318, 783-786.
- Reynolds, P.** 1979. Preliminary observations on the food of the Fox *Vulpes vulpes* in the Camargue, with special reference to the rabbit *Oryctolagus cuniculus* predation. *Mammalia* 43, 295-307.
- Saint-Girons, M. C.** 1973. *Les Mammifères de France et du Bénélux.* Paris, Doin.
- Sanchez, V., Denys, C. et Fernandez-Jalvo, Y.** 1997. Origine et formation des accumulations de microvertébrés de la couche 1a du site du Monté di Tuda (Corse, Holocène). Contribution à l'étude taphonomique des micromammifères. *Geodiversitas* 19, 1, 129-157.
- Serres, F.** 1987. *Contribution à l'étude des grands mammifères du site Pléistocène moyen de Terra Amata.* Mémoire de D.E.A., Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Shen, G.** 1985. *Datation des planchers stalagmitiques de sites acheuléens en Europe par les méthodes des déséquilibres des familles de l'uranium et contribution méthodologique.* Thèse de Doctorat Université Paris VI, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Shipman, P.** 1981. Applications of scanning electron microscopy to taphonomic problems, in A. M. Cantwell, J. B. Griffin and N. A. Rothschild (eds.), *The research potential of anthropological museum collections*, 357-385. *Annals of the New York Academy of Science*, 376.
- Uttendoerfer, O.** 1952. *Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen.* Stuttgart, Ulmer.
- Valensi, P.** 1994. *Les grands mammifères de la grotte du Lazaret, Nice. Etude paléontologique et biostratigraphique des carnivores. Archéozoologie des grandes faunes.* Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Valensi, P. et El Guennouni, K.** 2004. Comportements de subsistance et structures d'habitat sur le site de plein air de Terra Amata (Paléolithique inférieur, France), in Le secrétariat du Congrès (ed.) *Section 4: Premiers hommes et Paléolithique Inférieur / Human Origins and the Lower Palaeolithic General sessions and posters.* Actes du XIVe UISPP Congress, University of Liège, Belgium, 2-8 September 2001, 75-85. Oxford, British Archaeological Reports, International Series 1272.
- Villa, P. and Mahieu, E.** 1991. Breakage patterns of human long bones. *Journal of Human Evolution* 21, 27-48.
- Westrop, S.R.** 1996. Temporal persistence and stability of Cambrian biofacies: Unwaptan (Upper Cambrian) trilobite faunas of North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 127, 33-46.
- Yokoyama, Y., Falguères, C. and Quaegebeur, J. P.** 1985. ESR dating of quartz from quaternary sediments: First attempt. *Nuclear Tracks and Radiation Measurements* 10, 921-928.