Hyénidés modernes et fossiles d'Europe et d'Afrique : taphonomie comparée de leurs assemblages osseux

Jean-Baptiste Fourvel

▶ **To cite this version:**

Jean-Baptiste Fourvel. Hyénidés modernes et fossiles d'Europe et d'Afrique : taphonomie comparée de leurs assemblages osseux. Archéologie et Préhistoire. Université Toulouse le Mirail - Toulouse II, 2012. Français. NNT : 2012TOU20145 . tel-00830276

HAL Id: tel-00830276

https://theses.hal.science/tel-00830276

Submitted on 4 Jun 2013

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

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

THÈSE

Présentée à

L'Université De Toulouse Le Mirail

École Doctorale Temps, Espaces, Sociétés et Cultures
Anthropologie Social et Préhistoire
TRACES UMR 5608

Par

Jean-Baptiste Fourvel

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR

Hyénidés modernes et fossiles d'Europe et d'Afrique : Taphonomie comparée de leurs assemblages osseux.

Sous la direction de **Jean-Philip BRUGAL** et **Philippe FOSSE**

Soutenue le 13 Décembre 2012

Après avis de :

Mme Kay HOLEKAMP, Professeur à l'Université d'État du Michigan	Rapporteur
M. Manuel DOMINGUEZ-RODRIGO, Professeur à l'Université Complutense de Madrid	Rapporteur

Devant le jury composé de :

M. Jean-Philipe BRUGAL, Directeur de Recherche, CNRS	Directeur
M. Philippe FOSSE, Chargé de Recherche, CNRS	Co-directeur
Mme Kay HOLEKAMP, Professeur à l'Université d'État du Michigan	Rapporteur
M. Manuel DOMINGUEZ-RODRIGO, Professeur à l'Université Complutense de Madrid	Rapporteur
M. Graham AVERY, Chercheur Honoraire au Musée Iziko du Cape	Examinateur
M. François BON, Professeur à l'Université de Toulouse Le Mirail	Examinateur
M. Jean-Luc GUADELLI, Chargé de Recherche, CNRS	Examinateur

Remerciements

Je concrétise enfin, sous la forme de ce manuscrit, près de 5 années de recherches. Ce travail n'a pu être réalisé sans la collaboration (de près ou de loin) d'un nombre de personnes important. Ces quelques mots sont pour eux, ceux sans qui ce travail ne saurait exister.

Mes premiers remerciements sont adressés à l'ensemble des membres de mon jury qui ont examiné ce travail. Je tiens à remercier en premier mes (co-)directeurs, Jean-Philip Brugal et Philippe Fosse, qui m'ont encadré, suivi, formé, encouragé. Ma vision de la taphonomie et des Carnivores aurait sûrement été tout autre sans les multiples échanges et discussions que nous avons pu avoir tout au long de ces années.

Je tiens à remercier M. Manuel Dominguez-Rodrigo ; Professeur à l'Université Complutense de Madrid, d'avoir accepté d'examiner ce travail : ses nombreux travaux de taphonomie et son importante connaissance des grands Carnivores ont largement inspiré ce travail.

J'exprime aussi toute ma gratitude à Mme Kay Holekamp, Professeur à l'Université d'Etat du Michigan, qui a également bien voulu examiner ce travail : son regard écologique/éthologique ne peuvent que m'être profitable.

J'exprime toute ma gratitude envers Graham Avery, chercheur honoraire au Musée Iziko du Cape. D'une part, je le remercie de bien avoir voulu examiner ce travail. Je souhaite aussi le remercier pour son accueil lors de mon séjour d'étude en Afrique du Sud en Mars 2007, ainsi que pour m'avoir fait partager ses connaissances en matière de taphonomie, de faunes africaines et de prédateurs. Nos multiples rencontres ont toujours été propices à de nombreuses discussions qui ont largement enrichi mes connaissances. Je lui suis extrêmement reconnaissant.

Je suis honoré par la présence de M. François Bon, professeur à l'Université de Toulouse le Mirail, en tant qu'examinateur. En ses qualités de lithicien, son regard extérieur ne pourra qu'enrichir les discussions.

Enfin, je tiens à remercier, M. Jean-Luc Guadelli, chargé de recherche au CNRS, d'avoir accepté de siéger dans ce jury. Ses recherches en paléontologie et ses observations taphonomiques sur les faunes de Camiac constituent une référence incontournable sur les repaires d'hyènes würmiennes et un important travail pour la connaissance des faunes Quaternaires. Je suis donc très honoré du jugement qu'il portera sur cette étude.

Ce travail n'aurait jamais pu être réalisé sans l'ensemble des personnes qui m'ont confié l'étude du matériel osseux à la base de ce travail de recherche. Je remercie une fois encore Philippe Fosse qui m'a permis d'accéder au matériel osseux de différents gisements Pléistocènes et Holocènes. Je remercie Jean Descout pour avoir fouillé avec rigueur et passion, dans les années soixante, le site paléontologique de Conives, ainsi que la direction et l'ensemble du personnel du Musée d'Argentomagus pour le prêt du matériel et les facilités accordées pour le travail de terrain.

Je remercie M. Xavier Gutherz, professeur à l'Université de Montpellier III et M. Henry Duday, Directeur de Recherche au CNRS, pour avoir coordonnés les missions de terrains à Djibouti ; j'adresse d'ailleurs toute ma gratitude à l'ensemble de l'équipe du CERD qui a facilité la collecte du matériel, son étude et son transport vers la France.

Je tiens à remercier M. Jean-Jacques Cleyet-Merle, conservateur en chef du Musée National de Préhistoire des Eyzies de Tayac, pour m'avoir autorisé l'accès aux collections de Ceyssaguet et Lunel-

Viel 1. A Stéphane Madelaine et Philippe Jugie pour leur disponibilité (et pour avoir répondu à mes demandes dans des délais parfois très courts) un grand merci.
J'adresse mes remerciements à M. Francis Duranthon, directeur du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, pour m'avoir accueilli dans ses locaux. L'examen de la collection de Peyre et de restes d'hyènes m'a été facilitée par Pierre Daloux, directeur des collections, et Guillaume Fleury, assistant de conservation : un grand merci pour votre disponibilité et votre sympathie. Le matériel osseux d'Artenac couche 10 et des ensembles I et II m'a été confié par Jean-François Tournepiche, conservateur du Musée des Beaux Arts d'Angoulême : il m'a accueilli dans ses locaux et, avec l'ensemble de son équipe, a largement facilité mon étude, je tiens donc à les remercier grandement.
Un grand merci à Ludovic Slimak, chargé de recherche au CNRS, pour la confiance qu'il m'a accordée en me confiant l'analyse taphonomique du matériel osseux du Grand Abri aux Puces : un site extraordinaire, une faune magnifique, un cas d'étude incroyable ! Delà, j'en viens à remercier Mme Evelyne Crégut-Bonnoure, conservateur du Musée Requien d'Avignon. Elle a su me mettre le pied à l'étrier, elle m'a largment fait partager ses connaissances paléontologiques et ostéologiques, elle m'a associé à ses différentes équipes de recherche, elle a élargit mon champs d'étude (avens-pièges) et m'a totalement intégré dans le Vaucluse. Jamais je ne luis serai assez reconnaissant. A tous les spéléologues vauclusiens (Entre autre Robert Russ, Michel Baillet, Christian Berard, Christian Devin, Frédéric Chauvin, Gilles Druard…et j'en oublie), un grand merci : sans vous, pas de cavité ni d'os, surtout qu'on ne l'oublie jamais. J'en profite pour remercier l'ensemble du personnel du Musée Requien, pour leur sympathie et leur accueil toujours agréable.
Je me dois de remercier l'ensemble des chercheurs polonais qui ont collaboré dans le cadre de recherches entreprises sur l'impact taphonomique du loup : merci à Henryk Okarma, directeur de l'institut pour la Conservation de la Nature à Cracovie, à Nuria Selva, Wojciech Smietana et Adam Wajrak pour avoir facilité le travail de terrain, la localisation des carcasses, leur collecte, leur nettoyage,…
Un grand merci à Marius Robu de l'institut Emil Racovita de Bucarest en Roumanie pour son acceuil lors du dernier International Cave Bear Symposium, pour nos discussions enrichissantes ainsi que pour m'avoir autorisé à regarder et à utiliser le matériel du repaire d'hyènes de La Adam.
Je dois adresser mes remerciements à Ogeto Mwebi du Musée National de Nairobi, Kenya, pour sa collaboration et nos échanges fructueux sur les hyènes modernes. Je tiens aussi à Remercier Anne-Marie Moigne, Pierre Magniez et Agnès Testu pour les discussions récemment engagées.

J'en arrive à mes petits camarades du labo qui, d'une manière ou d'une autre, ont participé à l'élaboration de ce travail! Oui je leur dois bien un merci, ne serait-ce que pour m'avoir supporté tout ce temps : merci à Benjamin, Nadia, Delphine, Jessica, Marie-Cécile, Aude, Mag. G., Mag F., Nicolas B., Nicolas L., Marianne, Ménardo, Emmanuelle… J'en oublie à coup sûr, ne m'en voulez surtout pas !

Je dois adresser des sincères remerciements à Nicolas Frèrebeau de l'Université de Bordeaux 3. Je le connais depuis longtemps, nos échanges nombreux, aussi diversifiés qu'enrichissant, m'ont largement inspirés. Jusqu'au bout il m'aura supporté, soutenu et aidé. Sans lui, je n'aurais jamais pu me réconcilier avec les chiffres et l'outil statistique. Je ne m'étendrais pas plus mais il comprendra à ces quelques lignes à quel point je lui suis reconnaissant. A charge de revanche !

J'en arrive à mes Amis tout à fait extérieurs à ce milieu de la recherche : je dois remercier Didou, Emma, Pops, Juj, Toni et Guillemette entre autres. Au moins, ils ne m'ont pas pris au sérieux !

A mes parents qui ont su me soutenir durant toutes ces années et parfois me bousculer (jusqu'à la veille du dépôt) afin de terminer dans de bonnes conditions ce que j'ai commencé. Je ne pense pas que d'autres mots soit nécessaires.
Je tiens à adresser quelques mots à l'une des personnes qui m'a sûrement le plus inspiré. Il n'est malheureusement pas là pour me voir aboutir. Cependant, je sais que de là où il est, il me regarde, il me sourit. J'espère que tu es fier de moi mon Pépé Jean.

J'en arrive à ma celle qui m'accompagne depuis ces 4 années et qui m'aura supporté (et subi) jusqu'au bout. Contrairement à ce que tu penses, tu es pour beaucoup dans la réalisation de cette thèse. Jamais je ne te serai assez reconnaissant. A toi Sonia, je te dédie ce travail.

A mes grands-parents,

A mes parents,

A Sonia,

Sommaire

Chapitre I - Fondements de l'étude et problématique 1

1. Le statut et le rôle des Carnivores dans les ensembles Pléistocènes : rappel du rôle de l'hyène dans la formation des assemblages. 2
2. Problématique de recherche et moyens mis en œuvre. 4

Chapitre II - Les Hyénidés modernes et fossiles : bilan paléontologique et éco-éthologique. 7

1. Les hyénidés fossiles et modernes : Phylogénie, Evolution, Géochronologie. 8
2. Eco-Ethologie des Hyénidés actuels. 40

Chapitre III - Présentation des échantillons. 51

1. Les assemblages Actuels. 52
2. Les accumulations Pléistocènes. 70
3. Assemblages produits par d'autres prédateurs. 102

Chapitre IV - Méthodologie de l'étude. 113

1. Traitement des données ostéométriques. 115
2. Méthodes. 118

Chapitre V - Analyse des populations de Hyénidés. 157

1. Variabilité ostéométrique des populations d'hyènes. 158
2. La question du dimorphisme sexuel. 219
3. Structure des populations d'hyènes. 233

Chapitre VI - Analyse taphonomique des accumulations et modifications produites par les grands prédateurs. 243

1. Analyse taphonomique des modifications/accumulations osseuses d'hyènes actuelles (*C. crocuta*/ *H. hyaena* / *P. brunnea*). 244
2. Analyse taphonomique des repaires d'hyènes pléistocènes. 296
3. Définition de l'impact taphonomique des félins. 337
4. Définition de l'impact taphonomique des grands canidés. 346
5. Définition de la signature taphonomique de l'hyène. 357

Chapitre VII - Discussion. 363

1. Les repaires d'hyènes : présentation du corpus comparatif et limites méthodologiques. 364
2. Vers une définition spécifique ? 372
3. Caractérisation du repaire d'hyènes : discussion et validité des critères existants. 374
4. Caractérisation taphonomique : la place de l'hyène au sein des grands prédateurs. 406
5. La signature taphonomique de l'hyène : l'apport des os ingérés. 406

Conclusions générales et perspectives. 415

1. Apport des tanières modernes et impact des autres prédateurs. 416
2. Les repaires Pléistocènes : écologie des espèces fossiles et applicabilité des critères en vue d'une définition de la signature taphonomique de l'hyène des cavernes. 417
3. Limites méthodologiques. 418
4. Perspectives. 419

Bibliographie. 423
Annexes 466

Introduction générale

La place des Carnivores au sein des assemblages ostéologiques du Pléistocène et du Paléolithique est largement discutée depuis le début du XIX^{ème} siècle. Eléments récurrents, les prédateurs sont constamment représentés dans les gisements paléontologiques et archéologiques. Qu'ils soient de petite taille (renard roux, renard polaire, blaireau) ou plus grands (hyène, lion, ours), les Carnivores sont systématiquement retrouvés en association avec du matériel osseux jusqu'au stade isotopique 2 (dépôts naturels, accumulations d'origine anthropique, repaires de carnivores). Les restes osseux, support principal des études archéozoologiques, taphonomiques et paléontologiques, ne sont pas les seuls témoins de la présence et de l'occupation des sites par les Carnivores. D'autres types de vestiges (bioglyphes, coprolithes …) constituent d'autres indices de fréquentation d'un gisement par les prédateurs.

L'historique des recherches et l'évolution des idées accordent une place et un rôle taphonomique de plus en plus important aux Carnivores. L'observation et la caractérisation de sites propres aux prédateurs fossiles (tanières de renards, grottes à ours ou repaires d'hyènes) ont favorisé les premières définitions de l'impact des carnivores pléistocènes. Parallèlement, l'étude d'assemblages ostéologiques actuels a mis en évidence la capacité propre de certains taxons à consommer et à accumuler des restes osseux. La confrontation des observations actualistes et les séries fossiles a largement contribué à la définition du statut de consommateur et d'accumulateur de l'hyène tachetée (moderne et pléistocène). Cependant, l'examen des travaux les plus récents et de nos propres recherches nuancent les hypothèses communément admises tant sur les modèles actualistes employés que sur la caractérisation des altérations osseuses fossiles. Le regard croisé entre l'archéozoologie, la paléontologie, la taphonomie et l'éco-éthologie montre que :

i) les carnivores actuels et fossiles partagent une niche écologique comparable et entrent en compétition pour l'accès à des ressources communes (habitat et alimentation) ;
ii) les gisements pléistocènes (et paléolithiques) sont rarement mono-spécifiques (en ce qui concerne les Carnivores) ; la présence de prédateurs multiples répond à ces phénomènes de compétition interspécifique mis en évidence dans le registre actuel ; et
iii) les observations éco-éthologiques ont montré la capacité commune à tous les Carnivores de consommer, d'altérer et parfois d'accumuler les restes osseux, phénomène répondant à des stratégies adaptatives propres au contexte où évolue les prédateurs.

Ainsi, la place et le statut donnés à l'hyène doivent être nuancés en considérant le rôle potentiel des autres prédateurs. Nos recherches consistent en une approche taphonomique comparative. La caractérisation des destructions osseuses produites par différents prédateurs et la définition de la signature taphonomique propre à chaque espèce (l'hyène en particulier) ne peuvent être abordées qu'à partir de l'analyse d'ensembles ostéologiques de nature (type de site), de contexte climatique et environnemental (Europe, Afrique), chronologique (Pléistocène, Holocène) et spécifique (Hyénidé, Canidé, Félidé) diversifiés. L'étude comparée de plusieurs gisements d'origine et de fonction différentes autorise ainsi la mise en évidence de critères taphonomiques de caractérisation spécifique. Par extension, ce travail permettra de tester et de valider le statut (chasseur primaire, compétiteur, intervenant secondaire) de chaque agent taphonomique dans la formation d'un assemblage, qu'il soit d'origine anthropique, animale ou naturelle (pièges).

Afin de mener à bien l'analyse de l'impact des Hyénidés pléistocènes et holocènes, et plus globalement les interactions prédateurs-proies, ce travail de recherche se décompose en 7 chapitres complémentaires considérant trois aspects principaux : i) l'écologie et la paléo-écologie des grands prédateurs et de l'hyène en particulier, ii) l'examen paléontologique de l'hyène et iii) l'analyse taphonomique et néo-taphonomique des ensembles osseux produits ou altérés par les Carnivores.

Le premier chapitre présente les fondements de l'étude et cerne précisément la problématique de recherche. Le développement des études portant sur les Carnivores et sur l'hyène des cavernes remonte au début du XIXème siècle. Les méthodes de travail au cours du temps ont joué un rôle important sur l'évolution des idées et des hypothèses. Il s'agit ici de replacer nos recherches dans son contexte historiographique et de mettre en perspective les problématiques actuelles sur le thème des interactions Prédateurs-Proies et Hommes-Carnivores.

L'étude comparée de Hyénidés modernes et des formes pléistocènes similaires nécessite un bilan des connaissances en Ecologie et en Paléontologie propres à cette famille. Le second chapitre traite dans un premier temps de la phylogénie des Hyénidés du Pléistocène européen *sensu lato* (genres *Pliocrocuta, Pachycrocuta, Hyaena* et *Crocuta*) et dans un second temps de l'éco-éthologie des espèces actuelles (*Crocuta crocuta, Hyaena hyaena* et *Parahyaena brunnea*). L'association de ces deux aspects (éthologie, paléontologie) est essentielle à l'observation et la caractérisation de l'évolution du comportement des espèces pléistocènes puis holocènes.

La présentation générale du corpus ostéologique est l'objet du troisième chapitre. Le contexte géographique et environnemental, la localisation des assemblages osseux et les listes de faunes sont présentés par espèce, à savoir : les sites (repaires et aires d'acquisition) produits par l'hyène tachetée, les accumulations d'hyènes rayées et d'hyènes brunes. Les gisements paléontologiques pléistocènes font l'objet de présentation plus conséquente, en particulier en ce qui concerne l'historique des recherches et le cadre géologique et stratigraphique propres à chaque ensemble ostéologique. Enfin, sont brièvement présentés les ensembles de comparaison produits par d'autres prédateurs (Félidés et Canidés).

L'analyse taphonomique de contextes géo-chronologiques différents nécessite l'établissement d'une méthodologie commune, applicable à chaque assemblage et autorisant les comparaisons inter-sites. De plus, le nombre imposant d'études paléontologiques et taphonomiques portant sur les grands prédateurs pléistocènes, et sur l'hyène des cavernes en particulier, révèle l'importante disparité des méthodes employées. Le chapitre 4 présente les principaux outils analytiques existants et synthétise ces informations en vue de l'établissement d'une méthodologie propre à notre étude et applicable à l'ensemble des assemblages ostéologiques modernes ou fossiles.

L'ensemble des éléments osseux et dentaires d'hyène des cavernes font l'objet d'une étude paléontologique complète dans le chapitre 5. La description et l'examen des éléments dentaires issus des gisements couvrant le Pléistocène supérieur, depuis l'OIS5e jusqu'à l'OIS3, permet de discuter l'évolution morphologique et morphométrique des Hyénidés. La comparaison avec des populations anciennes du Pléistocène moyen et des populations actuelles permet d'intégrer les hyènes étudiées dans un cadre chronologique et évolutif plus large. La part non-négligeable d'éléments postcrâniens

autorise une description morphologique et morphométrique complète de ces restes rarement présentés dans la littérature. Les observations et variations enregistrées permettent de discuter plusieurs aspects : i) les phénomènes de fluctuation de taille et leur relation avec les modifications climatiques et les changements comportementaux, ii) la question du dimorphisme sexuel chez les Hyénidés et iii) la caractérisation de la diversité des structures des populations pléistocènes.

Le chapitre 6 porte sur l'analyse taphonomique des accumulations osseuses et les modifications produites par les grands prédateurs. Ce chapitre est décomposé en trois ensembles : l'étude des assemblages actuels, la définition des repaires pléistocènes et la caractérisation des destructions produites par les Carnivores autres que l'hyène (Félidés et Canidés). L'analyse taphonomique porte essentiellement sur les proies-ongulés de l'hyène et cherche à caractériser leur distribution squelettique, les séquences de consommation osseuse (observation des morphotypes), la fragmentation des os longs, l'analyse typologique et morphométrique des traces de dents. A terme, l'étude comparée autorise la mise en évidence d'éléments taphonomiques discriminants de l'impact propre à chaque espèce prédatrice.

Enfin, l'ensemble de l'analyse est remise en perspective dans le chapitre 7. Intégré à un corpus comparatif issu de la littérature, nos échantillons permettent de discuter de la validité des critères de caractérisation du repaire d'hyène, de critiquer certaines méthodes et certains aspects taphonomiques dits caractéristiques et mettre en évidence de nouveaux éléments potentiellement significatifs de la signature taphonomique de l'hyène. Cette discussion met clairement en lumière un fond écologique et taphonomique commun à tous les prédateurs ne facilitant pas la distinction taphonomique spécifique. Cependant, la part importante des coprolithes et des os digérés semble d'une part propre à l'hyène et d'autre part l'élément le plus pertinent en vue de la définition de sa signature taphonomique.

Chapitre I

Fondements de l’étude et problématique

1. Le statut et le rôle des Carnivores dans les ensembles Pléistocènes : rappel du rôle de l'hyène dans la formation des assemblages.

Les Carnivores font partie intégrante des sites Pléistocènes et gisements Paléolithiques. Qu'ils soient physiquement présents au sein des assemblages (restes osseux) ou qu'ils ne laissent que des indices de leur passage sous la forme de bioglyphes (coprolithes, empreintes, polis, bauges, traces de dents), l'impact des prédateurs sur la formation et la modification des assemblages osseux est constant. Les interactions entre communautés humaines paléolithiques et grands prédateurs sont fréquemment attestées et ce depuis le XIX^{ème} siècle (*e.g.* Nodot, 1858 ; Cartailhac, 1881 ; Tournepiche, 1994, 1996 ; Philippe & Fosse, 2003 ; Münzel & Conard, 2004 ; Garcia, 2004 ; Rabinovitch *et al.*, 2004 ; Hannus, 2004 ; Deaujard *et al.*, 2011 ; Sam & Moigne, 2011).

Au milieu de tous ces travaux et descriptions de gisements mêlant industries et restes fauniques, un Carnivore est particulièrement récurrent : l'hyène des cavernes. Son rôle sur la formation d'assemblages (repaires) ou les modifications produites sur différents stock osseux (aven-piège, occupation anthropique) a longuement été débattu. Fosse (1995) présente et synthétise l'évolution des idées depuis le XIX^{ème} siècle.

Au début du XIXème siècle, plusieurs descriptions présentent ce prédateur comme un consommateur et un accumulateur d'ossements (*e.g.* Cuvier, 1812 ; Buckland, 1822 ; Bertrand de Doue, 1828 ; Tournal, 1833 ; Régnault, 1885 ; Harlé, 1892, 1899). Cependant, de nombreux scientifiques rejettent l'idée que l'hyène soit à l'origine de la formation de si importantes accumulations. Thirria (1833), Schmerling (1833-1834), de Serres (1836), de Serres *et al.*, (1839) n'imaginent pas l'introduction de telles quantités d'ossements par un prédateur. Ils plaident plutôt en faveur d'une formation de ces assemblages par l'action de l'eau : les os sont généralement polis et mêlés à des limons (dépôts d'alluvions). D'ailleurs Knox (1822), qui fournit une première étude comportementale de l'hyène tachetée actuelle, s'oppose lui aussi à l'hypothèse de Buckland (1822) : l'hyène tachetée n'accumule pas de restes osseux au sein de son repaire. Pourtant, durant la seconde moitié du XIX^{ème} siècle et au début du XX^{ème} siècle, les découvertes multiples de gisements renfermant des restes de grands prédateurs, et d'hyènes en particulier, de fèces et d'os rongés imposent à tous les capacités accumulatrices de l'hyènes des cavernes : Fouvent (Nodot, 1858-1859), Peyre (Rouquette, 1867), Grotte de Loubeau (Bordier, 1868 ; Babert de Juillé, 1873), Aurignac (Lartet, 1861 ; Cartailhac, 1881), Robin Hood (Dawkins, 1877), Gargas (Cartailhac, 1881 ; Régnault, 1885), Montsaunès (Harlé, 1899), Le Trou du Cluzeau (Dumuys, 1903 ; Coiffard, 1913), Grotte de la Sigogne (Favraud, 1902, 1905), Grotte des Gerbais (Rivière, 1916).

La description de l'accumulation osseuse de Kirkdale par Buckland (1822) marque la première caractérisation du repaire d'hyène des cavernes. La diversité des espèces de Carnivores, la surreprésentation des Ongulés juvéniles et séniles (mortalité attritionnelle), la présence abondante des bois de cervidés et acropodes d'Ongulés, les traces de consommation fréquentes, l'abondante population d'hyènes (avec de nombreux juvéniles) et de coprolithes définissent le repaire. Par la suite, les auteurs du XIX^{ème} définissent le repaire d'hyène sur la base de 3 principaux critères : la présence abondante des Carnivores, des traces de dents et des coprolithes.

Au début du XXème siècle, Zapfe (1939, 1942) est l'un des premiers à s'intéresser particulièrement aux traces de consommation produites par l'hyène. Il effectue des nourrissages d'hyènes au zoo de Vienne afin de définir la fracturation osseuse et comparer ces morphotypes aux ensembles fossiles où l'impact de l'hyène des cavernes est suspecté. Brunner (1944) puis Thenius (1961) reprennent les observations de Zapfe afin de préciser l'impact de l'hyène sur les accumulations fossiles.

Simultanément, le développement des recherches portant sur les sites à Hominidés africains favorise l'émergence d'autres hypothèses. Les travaux mené par Dart (1956, 1957, 1958) sur le gisement de Makapansgat l'amènent à suggérer un impact plus important des Hominidés sur le stock osseux et un rôle minime des Carnivores (l'hyène en particulière). Il appuie son hypothèse de l'industrie ostéodontokératique sur les études de Hughes (1954a, 1954b, 1958) qui, à l'instar de Knox (1822), démontre que l'hyène tachetée n'accumule pas (ou peu) d'ossements au sein de son repaire. Ces théories trouvent un écho en Europe. L'examen du matériel de Pin Hole par Kitching (1963) a développé des hypothèses proches de Dart : l'homme est à l'origine de la constitution de l'assemblage osseux, chaque morphotype osseux apparait significatif d'un outil spécifique. Ces interprétations n'empêchent pas, à la même période, la publication de nombreux sites rapportés à des repaires d'hyènes. Wernert (1957, 1968) décrit le repaire d'hyène d'Achenheim et Chauviré (1962), le gisement de Châtillon-Saint-Jean en France. Les repaires de Teufelslucken et Hollabrunn en Autriche, Klein-St. Paul (Kärnten) en Allemagne sont publiés par Thenius (1961, 1965). Ce dernier discute également la pertinence de l'hypothèse de Dart en confrontant les morphotypes de consommation observés par Zapfe et les pièces de Makapansgat.

Le rôle de l'hyène prend toute son ampleur avec le développement de la Taphonomie et les travaux fondateurs en écologie entre les années 1970 et 1980. La définition du rôle de chaque intervenant (homme/carnivore) dans la formation des assemblages osseux (mixtes) pléistocènes motive le développement des études actualistes et du recours à l'écologie des espèces. Pienaar (1969), Kruuk (1972, 1976), Mills & Mills (1977, 1978) définissent clairement l'éthologie des hyénidés modernes (*Crocuta, Hyaena, Parahyaena*) ; la faculté à consommer et accumuler les os est précisée. Sutcliffe (1970) élabore la première typologie des traces de consommation produites par l'hyène. Les premières analyses néo-taphonomiques portant sur les repaires modernes se développent (*e.g.* Hill, 1977, 1983 ; Skinner *et al.*, 1980 ; Bunn, 1983). Les fondements de la taphonomie, telle qu'on l'applique aujourd'hui, sont publiés dans l'ouvrage *Fossil in the Making* sous la direction de Behrensmeyer & Hill (1980). Brain (1980, 1981) décrit l'impact taphonomique des grands prédateurs (Hyène, Léopard, Guépard) et collecteurs (Porc-épic) africains, tandis que Binford (1981) présente l'impact des Loups nord-américains. C'est à partir de cette époque que se développe une multitude de grilles de lecture en vue de caractériser l'impact des Carnivores et plus particulièrement le repaire d'hyène.

De nombreuses grilles de lecture du repaire se sont développées depuis les années 1980 (Bunn, 1983 ; Cruz-Uribe, 1991 ; Fosse, 1994 ; Pickering, 2002 ; Kuhn *et al.*, 2008a ; Discamps, 2011a). Cependant aucun de ces travaux, les plus récents en particulier, ne synthétise les caractérisations développées antérieurement (depuis le XIX^{ème} siècle) et ne discute réellement chaque critère. Alors que la grille définie par Fosse (1994) est principalement utilisée en Europe de l'Ouest (et en France en particulier), la typologie de Cruz-Uribe (1991) est privilégiée par les auteurs anglophones. Pourtant, l'ensemble de ces caractérisations présentent de nombreux points communs.

4 aspects principaux sont mobilisés : la liste faunique, la distribution squelettique des proies, la taphonomie et les populations d'hyènes. Plusieurs critères sont couramment développés quant à la liste faunique. Depuis Buckland (1822), les auteurs n'ont eu de cesse de présenter des listes de Carnivores diversifiées. De plus, conséquence directe de cette diversité, Cruz-Uribe (1991) met en lumière un ratio Carnivore/Ongulé important (~20% du NMI). Ce critère est par la suite confirmé par les travaux de Fosse (1994) sur le registre fossile, Pickering (2002) et Kuhn *et al.* (2008) sur le registre moderne. Buckland (1822), Cruz-Uribe (1991) puis Discamps (2011) suggèrent que les proies de l'hyène sont principalement représentées par de jeunes individus et des animaux âgés. La distribution squelettique des proies au sein d'un repaire d'hyène est conditionnée, selon différents auteurs, par un ratio crânien/post-crânien qui va décroissant avec l'augmentation de la taille des proies. En d'autres termes, plus la proie est grande plus le squelette post-crânien est important et inversement pour les petits Ongulés. Deux aspects taphonomiques sont communément utilisés pour décrire l'impact spécifique de l'hyène : la fréquence importante des traces de consommation et paradoxalement un taux de fracturation osseuse relativement faible (os complets et cylindres majoritaires). Enfin, la présence systématique des hyènes, des hyénons et des coprolithes seraient symptomatiques d'une occupation des cavités comme lieu d'habitat.

2. Problématique de recherche et moyens mis en œuvre.

Malgré tout, l'ensemble de ces critères n'est pas universellement admis. Certains discutent actuellement leur pertinence (Pickering, 2002 ; Kuhn *et al.*, 2008a ; Dicamps, 2011). Ainsi, pour exemple, la surreprésentation des bois telle que Stiner (1991) le suggère (et précédemment observée par Buckland, 1822) est rejetée par ces auteurs.

De plus, depuis les travaux de Binford (1981) sur les altérations produites par le loup, de nombreuses études portant sur les grands prédateurs autres que l'hyène ont été publiées. Il en ressort clairement que tous les Carnivores sont en capacité d'altérer et de modifier un stock osseux. Les Ursidés (Haynes, 1983 ; Crégut & Fosse, 2001 ; Pinto & Andrews, 2004), les Félidés (Haynes, 1980b, 1983 ; Brain, 1981 ; Phillips, 1993 ;De Ruiter & Berger, 2000) et les Canidés (Haynes, 1980a, 1980b, 1982, 1983, 1985 ; Castel, 2004 ; Fosse *et al.*, 2004, 2011) peuvent consommer et marquer des restes osseux.
Comme le suggèrent les critères de caractérisation du repaire, les espèces de Carnivores sont relativement diversifiées au sein des accumulations pléistocènes. Pourtant, les analyses taphonomiques prennent rarement en compte l'impact potentiel de ces autres prédateurs (il n'est généralement même pas suspecté). Les analyses traitant de l'impact des Carnivores, autres que l'hyène, sont encore peu nombreuses et rarement mises en perspectives avec les abondants travaux traitant de l'hyène.

Cette étude cherche donc à discuter et à mettre en évidence la signature taphonomique de l'hyène en prenant en compte les différences et similitudes existantes entre les espèces modernes (*Hyaena, Parahyaena, Crocuta*) et leur écologie, les espèces fossiles (*Crocuta crocuta spelaea*) et l'impact des autres prédateurs. Ce travail se développe autour de l'analyse comparative d'échantillons osseux provenant d'aires d'acquisition (*Kill site, Scavenging site, feeding place, natural death site*) et repaires d'hyène modernes de Djibouti (*Crocuta crocuta, Hyaena hyaena*) et d'Afrique du Sud (*Parahyaena*

brunnea), et de repaires d'hyènes pléistocènes d'Europe. Ce travail est complété par l'analyse d'assemblages osseux altérés par le loup moderne (*Canis lupus*) et le jaguar européen pléistocène (*Panthera onca gombaszoegensis*).

Cette étude se développe autour de 3 axes principaux :

1) L'analyse taphonomique comparative des échantillons modernes afin de préciser les similitudes et les différences propres à chaque espèce accumulatrice (*Crocuta, Hyaena, Parahyaena*).
2) L'application des critères de caractérisation et des méthodes d'analyse développées actuellement sur des échantillons pléistocènes d'Europe permet d'en discuter la validité.
3) Une approche préliminaire des modifications osseuses produites par d'autres espèces de Carnivores modernes (loup) et fossiles (jaguar) met en évidence d'une part les critères propres à ces prédateurs, et d'autre part les similitudes avec les hyènes.

La synthèse des données actualistes (repaire et site d'acquisition d'hyène), des repaires pléistocènes (données taphonomiques et paléontologiques) et des altérations résultant de l'impact d'autres prédateurs compose un important corpus comparatif. Les critères communs à tous les prédateurs peuvent être discutés à partir de la confrontation de ces informations avec nos analyses propres. Enfin ces comparaisons autorisent la mise en perspective des caractères taphonomiques propres à l'hyène.

Chapitre II

Les Hyénidés modernes et fossiles : bilan paléontologique et éco-éthologique.

Introduction.

Les analyses taphonomiques ont constamment considéré le comportement de l'hyène des cavernes (accumulateur/consommateur d'ossement) comme similaire à celui de l'hyène tachetée actuelle, en raison de leur affinité spécifique et de leur lien phylogénétique. Malgré des études mettant en avant des différences taphonomiques et écologiques entre repaires fossiles et repaires modernes (Cruz-Uribe, 1991 ; Fosse, 1994, 1996, 1997 ; Brugal *et al.*, 1997 ; Pickering, 2002 ; Brugal & Fosse, 2004 ; Fourvel *et al.*, 2010 ; Fosse *et al.*, 2010a), ce modèle actualiste fondé sur le comportement de *Crocuta* n'a jamais été réellement remis en question. Cette étude couvre une échelle géo-chronologique importante (assemblages pléistocènes d'Europe et repaires actuels d'Afrique) et une large diversité spécifique (5 taxons distincts : *Pachycrocuta brevirostris* (Aymard, 1856), *Crocuta crocuta spelaea* (Goldfuss, 1823), *Crocuta crocuta* (Erxleben, 1777), *Hyaena hyaena* (Linneaus, 1758), *Parahyaena brunnea* (Thunberg, 1820)).

L'évolution de la famille des Hyénidés a entraîné l'apparition, la diffusion, puis l'extinction d'une grande variété d'espèces depuis les hyènes coureuses (*Chasmaporthetes*) et les hyènes géantes (*Pliocrocuta*/*Pachycrocuta*) jusqu'aux hyènes des cavernes pléistocènes. Si chacune de ces espèces partagent une denture robuste adaptée à la fracturation et la consommation osseuse, elles ont toutes adopté un comportement et régime alimentaire spécifique. Ce chapitre se propose de faire une brève présentation des différentes hyènes ayant été reconnues dans le Pléistocène européen, afin de mettre en avant leurs liens phylogéniques ainsi que leurs caractères particuliers.

L'analyse taphonomique de repaires d'hyènes ne peut être complète sans considérer l'écologie des espèces modernes. Les trois principales espèces actuelles, au-delà du partage de similitudes comportementales (accumulation/consommation d'os), se distinguent par leur organisation (clan, groupe familiale, solitaire), leur régime alimentaire (carnivore stricte) et leur technique d'acquisition des ressources (chasse *versus* charognage). Par extension, l'éthologie des espèces modernes aura pour intérêt d'esquisser celle des hyènes des cavernes et de nuancer le modèle actualiste couramment utilisé concernant *Crocuta*.

1. Les hyénidés fossiles et modernes : Phylogénie, Evolution, Géochronologie.

Les *Hyaenidae* Gray, 1821 constituent une famille de Carnivores présentant une forte diversité d'espèces dont les représentants modernes sont principalement caractérisés par des prémolaires robustes, adaptées à la fracturation et la consommation des restes osseux (Crégut-Bonnoure *in* Guérin & Patou, 1996 ; Testu, 2006). 4 espèces d'hyènes existent actuellement correspondant à 3 ou 4 genres distincts selon les auteurs (distinction des genres *Hyaena* et *Parahyaena* : *e.g.* Arribas & Garrido, 2008 *versus* Werdelin & Solounias, 1991) : l'hyène tachetée *Crocuta crocuta* (Erxleben, 1777), l'hyène rayée *Hyaena hyaena* (Linneaus, 1758), l'hyène brune *Parahyaena brunnea* (Thunberg, 1820) et le protèle *Proteles critatus* (Sparrman, 1783). Au cours du Pléistocène, plusieurs genres et espèces d'hyénidés ont été identifiés dans le registre paléontologique d'Europe : les hyènes géantes (*Pachycrocuta* Kretzoi, 1938 et *Pliocrocuta* Kretzoi, 1938), les hyènes coureuses (*Chasmaporthetes* Hay, 1921) et les plus proches représentants des espèces modernes (*Hyaena* Brünnich, 1771 et *Crocuta* Kaup, 1828).

Bien qu'il soit difficile d'utiliser les restes dentaires des Hyénidés dans une perspective biochronologique fine (fréquence du métaconide sur les M/1 : Soergel, 1937, Kurtén, 1956, Bonifay, 1971, Clot, 1980, Barycka, 2008 ; allongement du métastyle de la P4/ : Kurtén, *op. cit.*, Baryshnikov, 1999 ; évolution de la taille selon les phases stadiaires et interstadiaires : Chauviré, 1962, Bonifay, *op. cit.*, Kurtén, 1958, 1963, Kurtén & Poulianos, 1977, Klein & Scott, 1989), leur phylogénie et leur phase d'extension géographique restent complexes. La cohabitation de taxons « archaïques » avec des espèces dites évoluées (*Pliocrocuta-Crocuta praespelaea-Crocuta petralonae* de Petralona *in* Kurten & Poulianos, 1977, 1981 ; Baryshnikov & Tsoukala, 2010 ; *Hyaena prisca-Crocuta intermedia* de Lunel-Viel I *in* Bonifay, 1971) pose la question des relations phylogéniques, de l'attribution et de la définition des genres/espèces que nous discutons brièvement. Un bilan des principaux taxons pléistocènes et holocènes, et des relations phylogéniques qui les unissent, paraît intéressant.

Les *Hyaenidae* sont des Mammifères de l'ordre des *Carnivora* Bowdich, 1821 et du sous-ordre des *Feliformia* Kretzoi, 1945. Descendants directs des *Viverridae* Gray, 1821, les fossiles d'*Hyaenidae* les plus anciens semblent remonter au début du Miocène avec la reconnaissance du genre *Protictitherium* et l'espèce *Protictitherium gaillardi* (Forsyth Major, 1903) vers 17-18 Ma (Werdelin & Solounias, 1991). De là, entre 18 et 5 Ma, on note une « *radiation adaptative des espèces de l'Ancien Monde (prédateur, charognard, généraliste) qui se traduit par une extrême diversité en termse de taille et d'adaptations morphologiques au niveau crânien et dentaire* » (Testu, 2006 : 24). Les bouleversements environnementaux (modifications climatiques et de paysage) qui ont lieu entre 5 Ma et l'Holocène, entraînent le développement de nouveaux genres et espèces d'*Hyaenidae* de plus grande taille. La fin du Pliocène et le début du Pléistocène voient l'apparition des lignées et taxons à l'origine des espèces modernes. Suite au réchauffement de l'Holocène, les *Hyaenidae* actuels ne sont plus représentés que par 4 genres monophylétiques (*Crocuta* Kaup, 1828*, Hyaena* Brünnich, 1771*, Parahyaena* Hendey, 1974*, Proteles* Geoffroy, 1771) en Afrique. Seule l'hyène rayée vit encore hors d'Afrique (Mills & Hofer, 1998). Les genres *Hyaena* et *Crocuta* sont des groupes phylogénétiques proches de la sous-famille des *Hyaeninae* Gray, 1821. Se détache de l'arbre phylogénique des *Hyaenidae* le genre *Proteles*, du clade des *Protelinae* Geoffroy Saint-Hilaire, 1851 que ne sera pas traité pas ici.

Un important débat persiste quant à la classification des genres *Hyaena* et *Parahyaena*, la synonymie des deux genres et l'attribution des espèces à chacun d'eux ou au seul genre *Hyaena* (*cf. infra*). Pourtant les analyses phylogéniques semblent montrer que le groupe *Hyaena* est frère des groupes *Parahyaena* et *Crocuta*, dont il se distingue néanmoins (Werdlin & Solounias, 1991 ; Jenks & Werdelin *in* Mills & Hofer, 1998).

D'une manière générale, les hyénidés plio-pléistocènes et holocènes (hors protèle) se caractérisent ostéologiquement par un crâne au profil convexe à la crête sagittale forte et très saillante vers l'arrière. Le museau est relativement large. Le « *processus jugulaire est puissant, dépassant vers le bas les condyles occipitaux* » (Crégut-Bonnoure *in* Guérin & Patou, 1996 : 215). La mandibule est caractérisée par une fosse massétérique profonde, nécessaire à la fixation de puissants muscles pour l'action des mâchoires. La carnassière supérieure est allongée, la carnassière inférieure possède un talonide réduit et un trigonide étroit. La denture des espèces broyeuses d'os présente des prémolaires (P/3, P/4, P3/) très épaisses et coniques (P/3 et P3/) totalement adaptées à cette fonction.

Cette présentation se penche principalement sur les trois lignées européennes majeures (*Pachycrocuta*, *Hyaena* et *Crocuta*) en raison de leur présence récurrente au sein des assemblages pléistocènes européens (fig.1). En effet, depuis les premiers travaux portant sur la biozonation continentale du Plio-Pléistocène européen (Guérin, 2007) puis, à partir d'observations stratigraphiques, le transfert récent du Gélasien du Pliocène au Pléistocène autorise à repousser les limites de cette époque du Quaternaire à 2,58 Millions d'année (Gibbard & Head, 2009). Par conséquent, les hyénidés pléistocènes européens, qui comprenaient jusque là 3 lignées distinctes (*Pliocrocuta*/*Pachycrocuta*, *Hyaena* et *Crocuta*), incluent désormais une lignée supplémentaire, celle des *Euryboas*/*Chasmaporthetes* dont une seule espèce est présente en Europe à cette époque : *Chasmaporthetes lunensis* Del Campana, 1914. Mais ses restes sont relativement rares dans l'Ancien Monde. Le genre *Chasmaporthetes*, plus typique du Nouveau Monde, ne sera donc pas traité. Le genre *Parahyaena* est aussi présenté en raison de l'analyse d'un assemblage produit par l'espèce actuelle (Uniab, Afrique du Sud). Son attribution générique au genre *Hyaena* ou *Parahyaena* est brièvement discutée.

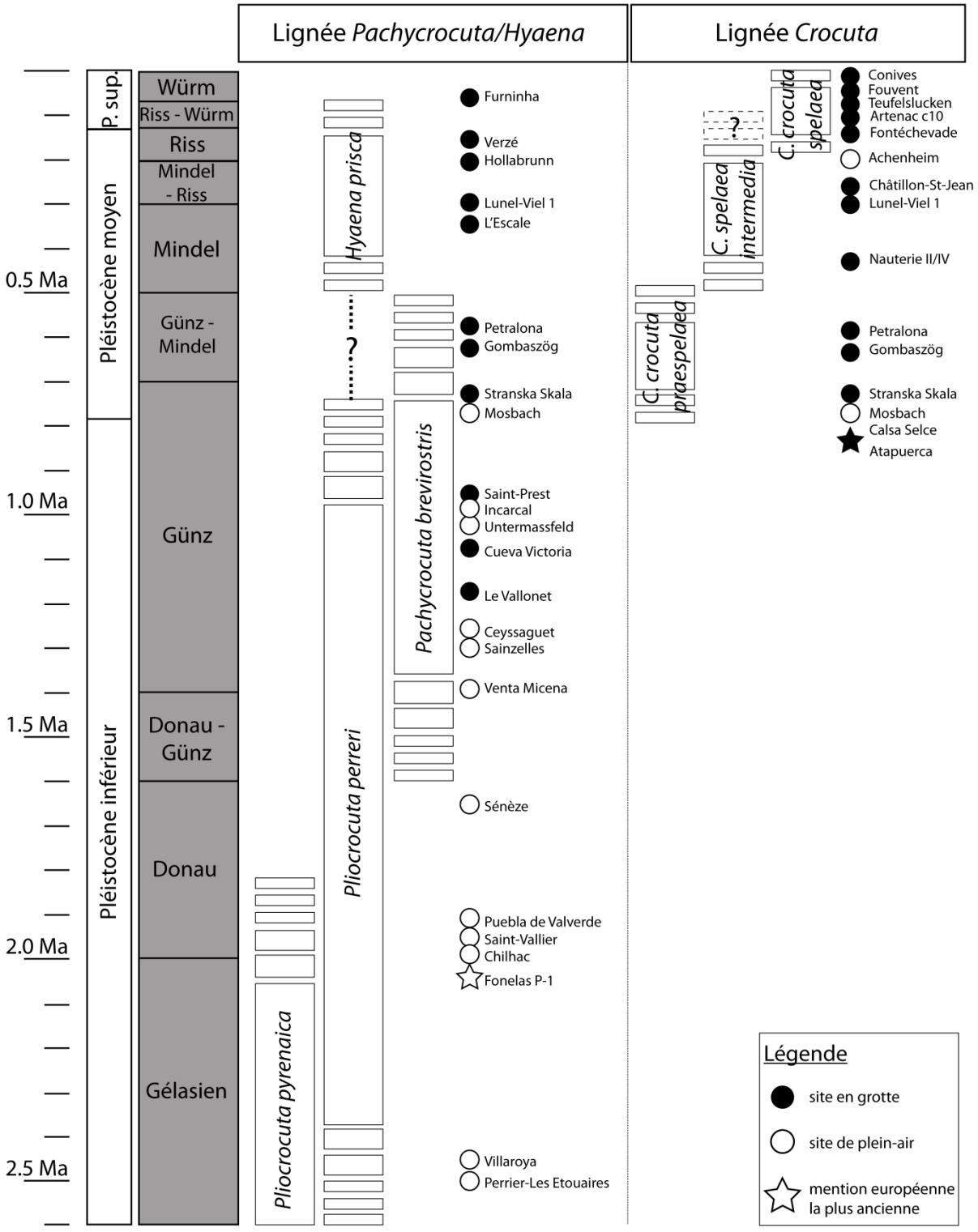


Figure 1. Synthèse de la répartition chronologique des Hyénidés Plio-Pleistocènes d'Europe et principaux gisements (données compilées d'après Kurtén, 1968 ; Ficarelli & Torre, 1970 ; Howell & Petter, 1980 ; Kurtén, 1983 ; Werdelin & Solounias, 1991 ; Torre *et al.*, 1992 ; Crégut *in* Guérin & Patou, 1996 ; Turner & Anton, 1996 ; Rohland *et al.*, 2005 ; Turner *et al.*, 2008) / Chronological distribution of European Plio-Pleistocene Hyenids.

1.1. Le genre *Pliocrocuta*/*Pachycrocuta* Kretzoi, 1938.

Les genres *Pliocrocuta* Kretzoi, 1938 et *Pachycrocuta* Kretzoi, 1938, ont été tantôt considérés comme synonymes (Ficarelli & Torre, 1970 ; Howell & Petter, 1980 ; Crégut-Bonnoure *in* Guérin & Patou, 1996), tantôt comme genres bien différenciés (Werdelin & Solounias, 1991 ; Turner *et al.*, 2008 ; Baryshnikov & Tsoukala, 2010). Pourtant les similitudes morphologiques existantes entre les différentes espèces européennes de *Pliocrocuta* et *Pachycrocuta* supposent qu'elles appartiennent à une même lignée évolutive. Cette évolution s'échelonne du Pliocène inférieur (*Pliocrocuta*) au Pléistocène moyen (*Pachycrocuta*) et est caractérisée par un épaississement des prémolaires et une réduction du talonide et du métaconide de la M/1 conduisant à une morphologie dentaire type « crocutoide » (Olive, 2006). D'une manière générale, ces hyénidés se reconnaissent par « *un crâne volumineux au maxillaire haut sous l'orbite. L'apophyse angulaire de la mandibule est courte et massive. Le plan supérieur du condyle mandibulaire est plus haut que le plan de la surface occlusale des dents jugales.* » (Crégut-Bonnoure *in* Guérin & Patou, 1996 : 216). La projection bivariée des rapports DVL/DMD des carnassières inférieures (M/1) et supérieures (P4/) des espèces des genres *Pachycrocuta* et *Pliocrocuta* est comparée aux valeurs des espèces modernes et fossiles des genres *Crocuta* (*C. crocuta, C. crocuta spelaea*) et *Hyaena* (*H. hyaena, H. prisca*) (fig.2).
Comme Kurtén (1956) a pu le démontrer, les espèces des lignées *Pachycrocuta, Pliocrocuta* et *Hyaena* sont clairement mises en relation (M1/ R^2=0,88, P/4 R^2=0,74). Les proportions des dents de *Hyaena prisca* sont toutes comparables à celles de *Pliocrocuta perrieri*, ce qui plaide en faveur d'une relation directe entre les deux taxons, voire une synonymie comme certains le suggèrent (*cf. infra*). *A contrario*, les valeurs ostéométriques des espèces du genre *Crocuta* distinguent clairement cette lignée de celle des genres *Pachycrocuta*/*Pliocrocuta*/*Hyaena* : les dents sont généralement plus fines et moins longues chez ces-derniers. Malgré une plus forte variabilité morphométrique pour les espèces du genre *Crocuta,* la relation phylogénique qui les unit est clairement suggérée par ces projections : la diminution progressive des proportions des dents caractérise leur évolution.

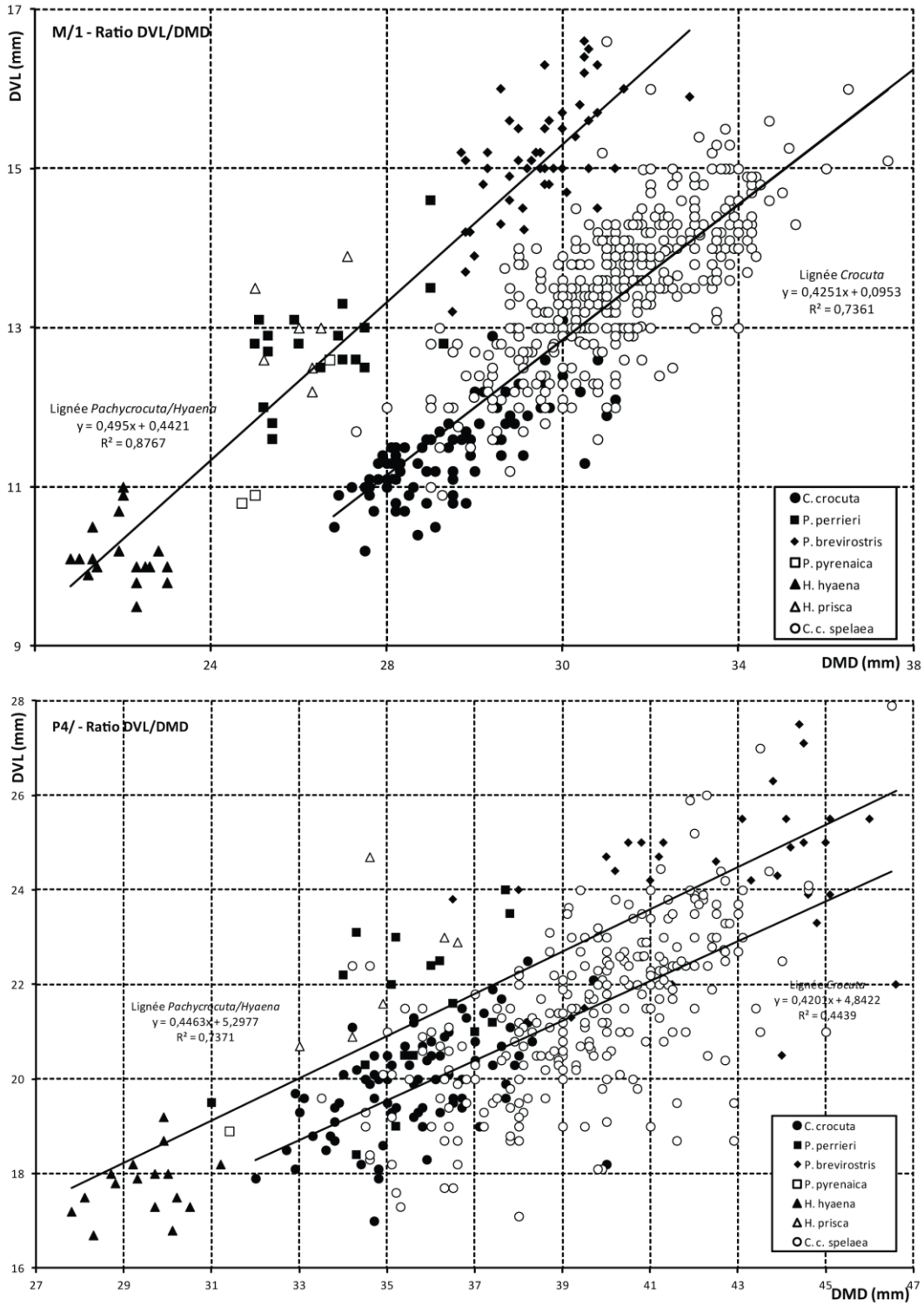


Figure 2. Rapport DVL/DMD de la M/1 et de la P4/ des espèces des genres *Pliocrocuta, Pachycrocuta, Crocuta, Hyaena* (données d'après Boule, 1893 ; Reynolds, 1902 ; Hollister, 1918 ; Battaglia, 1929 ; Pei, 1934 ; Paulus, 1946 ; Hooijer, 1952 ; Ewer, 1955 ; Wernert, 1957 ; Chauviré, 1962 ; Kurtén, 1962, 1972 ; Rakovec, 1965 ; Thenius, 1965 ; Martin, 1968 ; Ficcarelli & Torre, 1970 ; Bonifay, 1971 ; Ballésio, 1979 ; Geraads, 1979, 1997 ; Clot, 1980 ; Howell & Petter, 1980 ; Kurtén & Poulianos, 1977, 1981 ; Pons-Moyà, 1982 ; Julia & Villalta, 1984 ; Turner, 1984a ; Guadelli, 1987 ; Lopes, 1987 ; Dufour, 1989 ; Kurtén & Garevski, 1989 ; Argant, 1991 ; Martinez-Navarro, 1992 ; Moullé, 1992 ; Cardoso, 1993, 1994 ; Blasco Sancho & Montes Ramirez, 1997 ; Fosse, 1997 ; Ambros, 1998 ; Iñigo *et al.*, 1998 ; Baryshnikov, 1999 ; Altuna & Mariezkurrena, 2000 ; Turner, 2001 ; Sotnikova *et al.*, 2002 ; Testu, 2006 ; Barycka, 2008 ; Fernandez & Guadelli, 2008 ; Baryshnikov & Tsoukala, 2010 ; Sardella & Petrucci, 2012). */ M/1 and P4/ Breadth/Length ratio of Hyenid species from genus Pliocrocuta, Pachycrocuta, Crocuta, Hyaena.*

1.1.1. *Pliocrocuta pyrenaica* (Depéret, 1890)

Hyaena arvernensis var. *pyrenaica* (=*Pliocrocuta pyrenaica*) Depéret, 1890 est attestée à la fin du Pliocène (MN14-15) dans le gisement paléontologique de Serrat d'en Vacquer dans le Roussillon. L'espèce, relativement rare, est mise en synonymie avec l'*Hyaena donnezani* de La Calera II. On la retrouve dans le gisement espagnol de Layna, en association avec l'espèce archaïque *Euryboas lunensis* (=*C. lunensis*), et dans celui d'Odessa en Ukraine (Howell & Petter, 1980). Elle semble perdurer jusqu'au milieu du Pléistocène inférieur, où elle est progressivement remplacée par *P. perrieri*, forme évoluée. Elle disparaît finalement vers 1,8 Ma.

D'un point de vue ostéologique, *P. pyrenaica* dispose de prémolaires massives portant une cuspide accessoire légèrement marquée (Sotnikova *et al*., 2002). Les prémolaires supérieures (P2/ et P3/) présentent un denticule mésial et un distal (Crégut-Bonnoure *in* Guérin & Patou, 1996). La carnassière inférieure se caractérise par un trigonide étroit, la présence d'un métaconide vestigial et un talonide bicuspide relativement allongé.

La validité spécifique de *P. pyrenaica* fait encore l'objet de discussions. En effet certains paléontologues considèrent l'espèce comme synonyme de *P. perrieri* sur la base de similitudes morphométriques des dents (Werdelin & Solounias, 1991 ; Turner *et al.*, 2008). Pourtant d'autres études tendent à montrer que la morphologie des restes dentaires distingue clairement les deux espèces (Howell & Petter, 1980 ; Qiu, 1987 *in* Sotnikova *et al.*, 2002 ; Sotnikova *et al.*, *op. cit.*).

1.1.2. *Pliocrocuta perrieri* (Croizet & Jobert, 1828)

La découverte de restes d'hyènes sur le gisement des Etouaires, Perrier, Puy-de-Dôme, par Croizet & Jobert (1828), et l'analyse comparative avec les travaux de Cuvier (1812) sur les hyènes modernes et fossiles ou ceux de Christol & Bravard (1828) sur l'hyène de Montpellier *Hyaena monspessulana,* ont autorisé la définition de deux nouvelles espèces, aujourd'hui synonymes : *Hyaena perrieri* (=*Hyaena arvernensis* = *Pliocrocuta perrieri*). L'espèce semble se développer dans toute l'Eurasie au cours du Pléistocène inférieur : elle est présente dans les sites d'Europe occidentale (*e.g.* Espagne : Puebla de Valverde ; Villaroya ; France : Etouaires (Croizet & Jobert, 1828), Saint Vallier (Argant, 2004), Senèze (Guérin, 2007), Le Vallonet (Echassoux, 2001) ; Angleterre : Red Crag ; Italie : Val D'Arno) et jusqu'en Extrême Orient (*e.g.* Hsia Chwang, Chang Wa Kou *in* Howell & Petter, 1980). On retrouve *P. perrieri* associée aux premiers représentants européens du genre *Crocuta* (*Crocuta crocuta praespelaea* et *Crocuta crocuta petralona*) à Petralona en Grèce (Kurtén & Poulianos, 1977, 1981 ; Kurtén, 1983 ; Baryshnikov & Tsoukala, 2010) ainsi qu'à Mosbach en Allemagne (Schütt, 1971).

D'un point de vue morphologique, l'hyène de Perrier présente un long museau et une boîte crânienne relativement courte, dont la crête sagittale ne la prolonge pas postérieurement contrairement au genre *Crocuta*. Les orbites, largement ouvertes chez *Crocuta*, sont fermées aux trois quarts chez *P. perrieri*. La P4/ présente un métacône allongé, plus long que son paracône (Howell & Petter, 1980). La mandibule est robuste et porte un important foramen mentonier situé à peu près sous la racine antérieure de la P/2. La fosse massétérique aboutit, sur la branche horizontale, légèrement en arrière du talonide de la M/1 (fig.3). La P/2 est courte mais relativement épaisse et porte un cingulum distal marqué. La P/4 est longue et présente un cingulum distal très

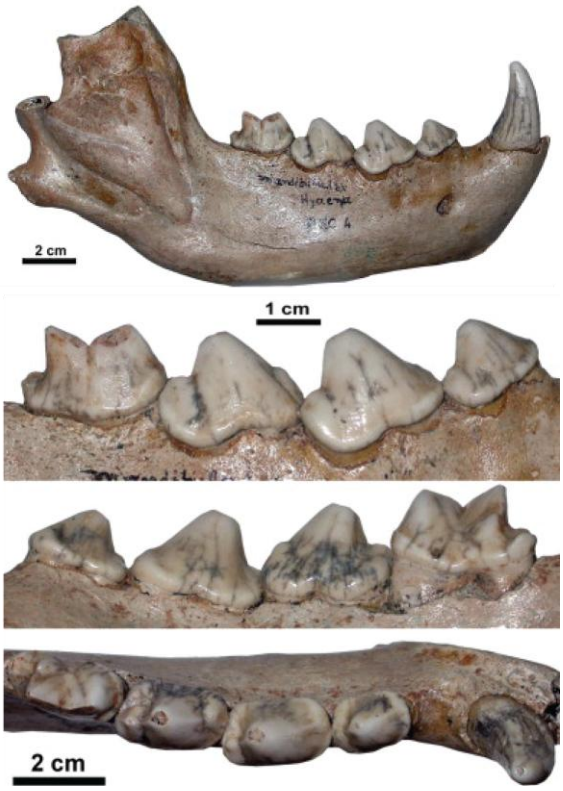


Figure 3. Mandibule de *Pliocrocuta perrieri* de Petralona. Modifié d'après Baryshnikov & Tsoukala, 2010 / *Pliocrocuta perrieri mandible from Petralona. Modified from Baryshnikov & Tsoukala, 2010.*

important. Le trigonide tend à s'allonger et le talonide est plus court que chez *P. pyrenaica* mais toujours plus long que chez *Crocuta* (Howell & Petter, *op. cit.* ; Kurtén & Poulianos, 1981). Occasionnellement la M/1 peut porter un métaconide mais Kurtén et Poulianos (*op. cit.*) en font une variation individuelle. D'une manière générale, le squelette post-crânien de *P. perrieri* est plus petit et gracile que *Crocuta*.

S'il est admis que *P. perrieri* peut descendre de *P. pyrenaica* (Ficarelli & Torre, 1970 ; Schütt, 1972 *in* Howell & Petter, 1980 ; Crégut-Bonnoure *in* Guérin & Patou, 1996), sa potentielle perduration est nettement plus discutée. L'espèce est soit considérée comme sans descendance (Crégut-Bonnoure *in* Guérin & Patou, *op. cit.*), soit comme un gradient évolutif de la lignée *Pliocrocuta*/*Pachycocuta* (Olive, 2006).

Pour Kurtén (1968, 1983), l'hyène de Perrier est assez proche de l'hyène brune actuelle, supposant un ancêtre commun, malgré la rareté du métaconide de la M/1 chez l'espèce fossile et une distribution uniquement africaine pour l'hyène brune moderne et ses représentants fossiles (hors l'hyène de Fonelas P-1, *cf. infra*). A l'inverse, certains proposent de mettre en synonymie *P. perrieri* avec l'hyène rayée pléistocène *Hyaena prisca* (Werdelin &Solounias, 1991 ; Turner & Anton, 1996 ; Turner *et al.*, 2008). Déjà Gervais (1848-1852), comparant les deux espèces, considérait que « *cette espèce* [*P. perrieri*] *diffère bien peu de la précédente* [*H. prisca*] » (Gervais, 1848-1852 : p.121). L'espèce se développerait alors au cours du Pléistocène inférieur et jusqu'au début du Pléistocène moyen, où elle disparaîtrait. En revanche, si l'on considère la synonymie *P. perrieri*/*H. prisca* comme valide, elle réapparait au cours du Mindel sous la forme *H. prisca* (*e.g.* Lunel-Viel 1, France) et perdure jusqu'à la fin du Pléistocène supérieur dans des zones refuges (*e.g.* Furninha, Portugal).

1.1.3. *Pachycrocuta brevirostris* (Aymard, 1856)

La première description de l'hyène à museau court *Hyaena brevirostris* Aymard, 1856 revient à Boule (1893) qui produit un important travail de description de l'holotype de Sainzelles (fig.4). Son étude l'amène même à envisager cette espèce géante comme descendante de *P. perrieri* par sa morphologie relativement proche. Cependant, il les distingue notamment par une plus forte taille et une carnassière inférieure plus importante chez le spécimen de Sainzelles. Par comparaison avec le matériel dentaire de *Hyaena arvernensis* et *Hyaena perrieri*, Kretzoi (1938 *in* Galobart *et al.,* 2003) distingue *Hyaena brevirostris* des deux autres en définissant deux genres : *Pliocrocuta* (*P. arvernensis=P. perrieri*) et *Pachycrocuta* (*P. brevirostris*). Kurtén (1956, 1957), quant à lui, considère

le genre *Pachycrocuta* comme invalide et place une nouvelle fois en synonymie les différentes espèces sous le genre *Hyaena* (*H. arvernensis, H. perrieri, H. brevirostris*). Pourtant, le genre *Pachycrocuta* est officiellement validé suite aux travaux de Ficarelli & Torre (1970), Galiano & Frailey (1977) et Howell & Petter (1980) qui mettent en évidence des différences morphométriques et morphologiques significatives.

L'hyène géante se caractérise par un crâne court et large, d'une taille proche de celle du lion actuel (Kurtén, 1956, 1968 ; Werdelin & Solounias, 1991 ; Turner & Anton, 1996). D'une manière générale les prémolaires (supérieures et inférieures) sont plus robustes que chez *P. perrieri* et *H. hyaena* moderne et la P3/ très large. La M1/ est présente et fonctionnelle comme chez *Hyaena* (Galiano & Frailey, 1977 ; Howell & Petter, 1980). La série jugale inférieure est principalement caractérisée par une M/1, proportionnellement plus petite que la P/4, à talonide unicuspide ou bicuspide court. La présence du métaconide est assez variable comme chez *Crocuta* (Kurtén, 1956). En revanche, aux vues de la diversité des caractères dentaires et de la très large distribution géographique de *P. brevirostris*, Mutter *et al.* (2001) suggèrent que certains traits soient considérés comme des variations géographiques et individuelles plutôt que comme des critères diagnostiques de l'espèce (*e.g.* relation longueur protocône et parastyle de P4/). Kurtén (1956) avait déjà envisagé de définir plusieurs sous-espèces de *P. brevirostris,* selon des différences de morphologie de la M/1.

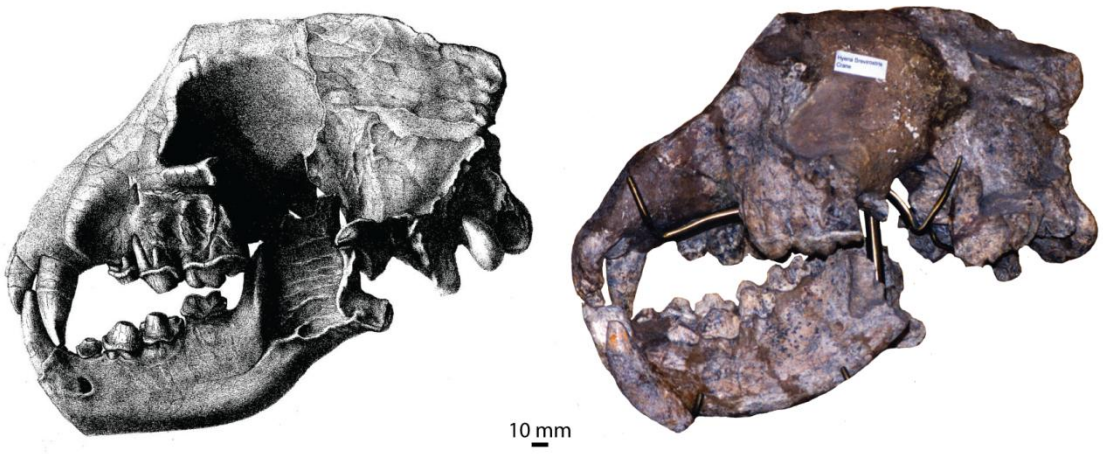


Figure 4. *Pachycrocuta brevirostris* de Sainzelles (Holotype), gravure d'après Boule, 1893 et comparaison avec la pièce d'origine (Musée Crozatier, photo. P. Fosse) / *Pachycrocuta brevirostris from Sainzelles (Holotype), drawing from Boule, 1983 compared to original skull (Musée Crozatier, picture P. Fosse*)

Pachycrocuta brevirostris est le plus grand hyénidé connu à ce jour et l'un des plus fréquents en Eurasie (après les espèces plus récentes du genre *Crocuta*) au cours du Pléistocène inférieur et moyen (Turner & Anton, 1996 ; Turner *et al.*, 2008). Les nombreuses analyses paléontologiques portant sur le genre autorisent la synonymie de *P. brevirostris* avec la majeure partie des représentants africains et eurasiatiques (Werdelin & Solounis, 1991 ; Turner & Anton, *op. cit.*). Par conséquent l'espèce révèle une distribution géographique très large. *P. brevirsotris* se développe en Europe entre 1,6 et 0,5 Ma : *e.g.* Sainzelles (Boule, 1893) et Ceyssaguet (Tsoukala & Bonifay, 2004) en France, Cueva Victoria (Pons-Moya, 1982), Incarcal (Galobart *et al.*, 2003) et Venta Micena (Martinez-Navarro, 1992) en Espagne, Untermassfeld en Allemagne (Turner, 2001) et Stranska Skala en

République Tchèque (Kurtén, 1972). Des formes synonymes à *P. brevirostris* sont présentes en Asie entre 3,0 et 0,5 Ma : *e.g. Pachycrocuta bathygnatha* de Java (Geraads, 1979) ou *Pachycrocuta synensis* de Zoukoudien en Chine (Pei, 1934). Seule la synonymie avec le représentant africain *Pachycrocuta bellax* (Ewer, 1955) est encore discutée. Werdelin & Solounias (1991) considèrent que les caractéristiques morphologiques suggèrent un animal plus « primitif » que la *Pachycrocuta* eurasiatique. Même si ces différences peuvent être considérées comme des variations individuelles, en l'absence d'analyse comparative *P. brevirostris*/*P. bellax* plus complète, la synonymie n'est pas retenue par ces auteurs. A l'inverse, pour Turner & Anton (1996), les échantillons africains sont clairement rapportés à *P. brevirostris*.

Cette importante distribution est aussi à l'origine d'un questionnement sur la diffusion de l'espèce. La diffusion de *Pachycrocuta brevirostris* vers l'Europe apparaît comme un évènement d'importance dans l'évolution des communautés mammaliennes au Pléistocène inférieur (Torre *et al.*, 1992). Mais les origines de ce « *Pachycrocuta event* » ne sont pas claires : si certains envisagent des origines africaines (Torre *et al.*, *op. cit.*), d'autres proposent que la diffusion de l'espèce prenne ses racines en Asie (Werdelin, 1999 *in* Olive, 2006). Malgré des similitudes morphologiques avec l'espèce actuelle *Parahyaena brunnea* (Kurten, 1956, 1968), *P. brevirostris* semble être le dernier représentant de la lignée *Pliocrocuta*/*Pachycrocuta* (Werdelin & Solounias, 1991 ; Turner & Anton, 1996).

1.2. Le genre *Hyaena* Brünnich, 1771.

A l'origine le genre *Hyaena* comprenait la majeure partie des espèces de *Hyaenidae* modernes (*e.g. Hyaena striata* Zimmermann, 1777 ; *Hyaena maculata* Thunberg, 1811 ; *Hyaena brunnea* Thunberg, 1820) et fossiles (*e.g. Hyaena brevirostris* Aymard, 1846 ; *Hyaena spelaea* Goldfüss, 1823 ; *Hyaena perrieri* Croizet & Jobert, 1828 ; *Hyaena arvernensis* Croizet & Jobert, 1828). Les analyses paléontologiques, morphologiques, éco-éthologiques, biologiques et phylogéniques ont progressivement mis en évidence, d'une part, la multitude des genres d'hyénidés, et les caractères propres au genre *Hyaena* d'autre part.

Le genre *Hyaena* se distingue de *Crocuta* par d'importantes différences ostéologiques et morphologiques. D'une manière générale, le squelette post-crânien de l'hyène rayée (moderne et fossile) est plus gracile que chez l'hyène tachetée (Crégut-Bonnoure *in* Guérin & Patou, 1996). Le crâne présente les particularités les plus remarquables (fig.5). *Hyaena* dispose d'une « *boîte crânienne basse,* […] *museau relativement allongé, d'aspect moins massif que celui de Crocuta, et de profil régulièrement convexe* » (Crégut-Bonnoure *in* Guérin & Patou, 1996 : 221). Les orbites sont, à l'inverse de *Crocuta*, nettement plus fermées vers l'arrière chez *Hyaena* (Buckland-Wright, 1969 ; Bonifay, 1971 ; Heptner & Sludskii, 1992 ; Crégut-Bonnoure, *op. cit.* ; Arribas & Garrido, 2008). La série jugale supérieure présente systématiquement une M1/ résiduelle. La mandibule dispose de tous les caractères typiques des hyènes « vraies » : série jugale composée de 3 prémolaires robustes et une molaire sécante, branche horizontale épaisse et fosse massétérique profonde et marquée. Hormis des prémolaires légèrement moins épaisses que chez *Crocuta*, la M/1 de *Hyaena* se distingue clairement de l'autre genre par :

1- Le talonide, réduit chez les hyénidés, est plus marqué.
2- Le trigonide (paraconide et protoconide) est proportionnellement plus court (Kurtén, 1956).
3- La M/1 porte en arrière du protoconide en face linguale un métaconide vestigial proéminent.

Hyaena abronia Hendey, 1974 du Mio-Pliocène africain a été le plus vieux représentant du genre jusqu'à ce que Werdelin & Solounias (1991) distinguent *H. abronia* du genre *Hyaena*, sous la forme de *Ikelohyaena abronia* nov. gen. en raison de l'absence d'affinité observable. Actuellement, on estime que le genre *Hyaena* trouve ses origines dans le Pliocène africain avec la sous-espèce *Hyaena hyaena makapani* de Makapansgat en Afrique du Sud et dans les sites du Pliocène supérieur éthiopien d'Usno et Shungura (Randall, 1981 ; Boaz *et al.*, 1982 *in* Olive, 2006 ; Werdelin & Solounias, *op. cit.*). *Hyaena prisca* (de Serres, 1828) (ou *Hyaena hyaena prisca*) est le seul représentant fossile du genre en Europe dont les affinités avec les genres *Pliocrocuta* et *Leecyaena* sont discutées (Turner, 1990 ; Turner *et al.*, 2008). Il existe encore une espèce actuelle du genre : l'hyène rayée *Hyaena hyaena* (Linneaus, 1758).

Figure 5. Crâne d'hyène rayée *Hyaena hyaena*. De haut en bas et de gauche à droite : vue dorsale, vue ventrale, vue latérale, détail du maxillaire droit. Photo J.-B. Fourvel / *Striped hyena Hyaena hyaena skull. From top left to bottom right : upper, lower and lateral view, right maxillary detail.*

1.2.1. *Hyaena prisca* de Serres, 1828

La hyène rayée humatile *Hyaena prisca* de Serres, 1828 a été définie à partir du matériel osseux de la grotte de Lunel-Viel. La première étude paléontologique réalisée sur cette espèce a permis de la distinguer de *Crocuta* par comparaison avec les hyènes tachetées et rayées modernes, et les hyènes fossiles *Crocuta spelaea intermedia* (de Serres, 1828) et *Crocuta crocuta spelaea* (Goldfüss, 1832). Les caractères crâniens de cette espèce semblent clairement correspondre à une *Hyaena hyaena* de forte taille (de Serres *et al.*, 1839 ; Bonifay, 1971). Tout comme l'hyène rayée moderne, la *H. prisca* présente une M1/ développée (fig.7 et 8). La mandibule de l'hyène rayée fossile présente sur sa branche horizontale un bord inférieur relativement droit, contrairement au genre *Crocuta* où ce bord adopte un angle plus arqué (fig.6). La carnassière inférieure est flanquée d'un métaconide vestigial marqué tout comme l'espèce actuelle. De plus, cette dent apparaît relativement fine et courte face à la massivité des prémolaires (Bonifay, *op. cit.* ; Clot & Duranthon, 1990).

Figure 6. Mandibules de *Hyaena prisca* de Lunel-Viel 1, Furninha et L'Escale (Photo. J.-P. Brugal et P. Fosse) / *Hyaena prisca mandibles from Lunel-Viel 1, Furninha and L'Escale (Pictures J.-P. Brugal and P. Fosse).*

H. prisca apparaît en Europe au cours du Mindel. On la retrouve dans de nombreux sites du Pléistocène moyen : L'Escale, Es-Taliens, Montsaunès, Lunel-Viel, Montmaurin en France (Bonifay, *op. cit.* ; Clot & Duranthon, *op. cit.*), Hollabrunn en Autriche (Thenius, 1965). L'espèce semble disparaître de nos contrées au cours du Riss : quelques restes lui sont attribués à Verzé (Argant, 1991). Elle perdure cependant jusqu'au Pléistocène supérieur dans des zones refuges du Sud : elle

est attestée au Portugal dans le site de Furninha (Cardoso, 1996) où l'environnement tempéré semble plus propice à sa survie.

Les liens phylogéniques qui unissent *H. prisca* aux autres *Hyaenidae* ne sont pas clairs. Les longueurs relatives du matériel dentaire et leur morphologie permettent de ranger l'espèce dans la lignée de *H. hyaena* (Kurtén, 1968). En revanche, certains auteurs s'accordent à la rapprocher de *H. donnezani* Viret, 1954 (=*P. pyrenaica*) (Bonifay, 1971) et de *P. perrieri* (Werdelin & Solounias, 1991 ; Turner, 1990 ; Turner *et al.*, 2008), alors que l'on considère que cette dernière disparaît sans descendance (Crégut-Bonnoure *in* Guérin & Patou, 1996). A l'inverse, d'autres distinguent nettement l'espèce de la lignée *Pliocrocuta* pour la rapporter uniquement à *Hyaena* sur la base de caractères morphologiques distinctifs comme la morphologie du métaconide (Kurtén, 1956 ; Howell & Petter, 1980). Comme le souligne Bonifay (*op. cit.*) la définition de la notion de métaconide qui semble distinguer les espèces et genres entre eux (*Pliocrocuta* = métaconide peu développé ; *Hyaena* = métaconide proéminent) doit être précisée afin de repondre au poblème de la synonymie des différentes espèces du genre *Pliocrocuta*.

Figure 7. Crâne de *Hyaena prisca* de Furninha (Photo. J.-P. Brugal) / *Hyaena prisca skull for Furninha (Picture J.-P. Brugal).*

-

Figure 8. Crâne de *Hyaena prisca* de Lunel-Viel 1 (Photo. P. Fosse) / *Hyaena prisca skull for Lunel-Viel 1 (Picture P. Fosse).*

1.2.2. *Hyaena hyaena* (Linneaus, 1758)

Figure 9. Hyène rayée *Hyaena hyaena* actuelle. Photo J.-B. Fourvel / *Modern striped hyena Hyaena hyaena.*

L'hyène rayée actuelle est un carnivore de taille assez proche des autres grandes espèces modernes (*C. crocuta* et *P. brunnea*). Les mâles pèsent entre 26 et 41 kilos, contre 26 à 34 kilos pour les femelles. Plus généralement, l'hyène rayée peut atteindre jusqu'à 55 kilos pour 66 à 75 cm au garrot (Rieger, 1981 ; Mills & Hofer, 1998). L'hyène rayée respecte la morphologie propre à toutes les hyènes « vraies » : une tête et un cou puissant, de longs membres antérieurs, un dos pentu aboutissant à un arrière-train plus faible. Son pelage est souvent gris clair orné de 5 à 9 rayures verticales noires sur les flancs et des lignes horizontales sur la face antérieure des pattes (Pocock, 1934 ; Rieger, *op. cit.*). La tête est relativement ronde avec un museau et des oreilles pointus (fig.9).

L'hyène rayée présente l'aire de répartition la plus vaste. On la retrouve du nord du continent africain et jusqu'au sud de l'Ethiopie à l'Est (fig.10). Elle est la seule espèce d'hyène à se développer hors du continent africain. En effet, on la retrouve au Moyen-Orient et en Asie Mineure jusqu'en Inde (Pocock, *op. cit.* ; Rieger, *op. cit.* ; Mills & Hofer, *op. cit.*). Cette large distribution a même donné lieu à la définition de 5 sous-espèces distinguées par leur taille, leur pelage et les zones géographiques qu'elles occupent :

- *Hyaena hyaena barbara* (Blainville, 1844) au nord-ouest de l'Afrique (Algérie, Tchad, Maroc, Mali) ;
- *Hyaena hyaena dubbah* (Meyer, 1793) au Nord-Est de l'Afrique (Djibouti, Egypte, Ethiopie, Kenya, Somalie) ;
- *Hyaena hyaena sultana* Pocock, 1934 en Arabie ;
- *Hyaena hyaena syriaca* Matschie, 1900 en Syrie, Asie Mineure et dans le Caucase ;
- *Hyaena hyaena hyaena* (Linneaus, 1758) en Inde.

Figure 10. Répartition de l'hyène rayée *Hyaena hyaena* en Afrique (D'après Rieger, 1981 ; Werdelin & Solounias, 1991 ; Mills & Hofer, 1998) / *African distribution of the striped hyena Hyaena hyaena.*

Bien que 5 sous-espèces aient été définies, les données écologiques, éthologiques et anatomiques suggèrent 2 groupes distincts d'hyène rayée (Rieger, 1979 *in* Rieger, 1981) :

- Les plus grandes, regroupant *H. h. barbara, H. h. syriaca* et *H. h. hyaena*.
- Les plus petites représentées par *H. h. sultana* et *H. h. dubbah*.

1.3. Le genre *Parahyaena* Hendey, 1974

A l'origine *Parahyaena* est défini comme un sous-genre de *Hyaena* (Hendey, 1974 *in* Mills & Hofer, 1998). Par la suite individualisé, le genre *Parahyaena* présente, tout comme les genres *Hyaena* et *Crocuta*, une denture adaptée au broyage des ossements avec des prémolaires robustes. Tout comme l'hyène rayée, la carnassière inférieure (M/1) de l'hyène brune porte un métaconide vestigial situé en arrière du protoconide en face linguale. En revanche, la carnassière supérieure (P4/) présente, à l'inverse de l'hyène rayée, un métastyle proportionnellement plus long que son paracône, et un protocône relativement large. Pour certains auteurs, ces différences morphologiques plaident en faveur d'une distinction entre hyène rayée et brune selon deux genres : respectivement *Hyaena* et *Parahyaena* (Werdelin & Solounis, 1991 ; Werdelin & Barthelme, 1997 ; Jenks & Werdelin, 1998). A l'inverse, d'autres études soulignent que les différences morphologiques sont trop faibles pour être significatives d'une distinction générique. Ficarelli & Torre (1970) mettent en évidence, entres autres, le museau plus long et le ratio longueur P/3/longueur P/4 proportionnellement plus faible de l'hyène brune par rapport à l'hyène rayée. Pourtant, ces auteurs considèrent ces différences comme marginales face aux nombreuses similitudes et correspondances morphologiques pour les distinguer au niveau générique.

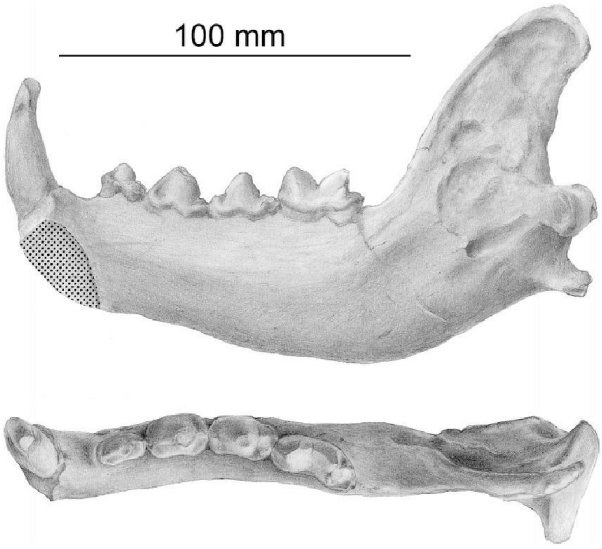


Figure 11. Mandibule droite KP10033 de *Parahyaena howelli* Werdelin, 2003 de Kanapoi (Kenya). Modifié d'après Werdelin, 2003 / *Parahyaena howelli* Right mandible KP10033 from Kanapoi (Kenya). Modified from Werdelin, 2003.

L'espèce *Parahyaena brunnea* du Plio-Pléistocène africain est tout à fait similaire à l'espèce actuelle. L'absence d'ancêtre de ce taxon a d'ailleurs participé à l'assimilation de l'hyène brune au genre *Hyaena*. La révision des restes d'hyénidés du site Pliocène de Kanapoi, Kenya, à l'origine déterminé comme *Hyaena* sp. (Berenshmeyer, 1976 *in* Werdelin, 2003) puis rapporté à *Pachycrocuta* (Howell & Petter, 1980), a permis la définition du premier ancêtre vrai de l'hyène brune : *Parahyaena howelli* Werdelin, 2003. Cette espèce présente une branche mandibulaire robuste portant des prémolaires, à la morphologie de broyeuses, modérément développées contrairement aux genres *Pliocrocuta, Pachycrocuta* et *Crocuta* (fig.11). Le métastyle de la P4/ est nettement plus long que le paracône, caractéristique distinguant déjà l'espèce actuelle de l'hyène rayée. L'hyène brune de Kanapoi dispose de métapodes plus courts que l'ensemble des espèces actuelles (Werdelin, 2003 ; Werdelin & Manthi, 2012). Cette analyse paléontologique et les constantes morphologiques

observées sur différents échantillons d'hyène brune modernes et fossiles renforcent l'idée d'une distinction générique avec l'hyène rayée.

Aux vues des découvertes paléontologiques, les représentants fossiles de l'hyène brune semblent avoir partagés une aire de répartition géographique bien plus importante que l'espèce actuelle (tab.1). La majeure partie des assemblages présentant des restes de *Parahyaena brunnea* est concentrée dans le Pléistocène sud africain depuis 1,97 Ma (Malapa : Kuhn *et al.*, 2011) jusqu'à des repaires du Pléistocène supérieur (*e.g.* Boegoeberg 1 : Klein *et al.*, 1999). Toutefois des restes de *Parahyaena brunnea* ont été reconnus jusqu'en Ethiopie (Werdelin & Solounias, 1991 ; Werdelin & Barthelme, 1997 ; Olive, 2006).

Espèce	Site	Pays	Datation	NR/NMI	Source
P. howelli	Kanapoi	Kenya	4,2-3,9 Ma	37/-	Werdelin, 2003 ; Werdelin & Manthi, 2012
P. brunnea	Sterkfontein 4	Afrique du Sud	2,8-2,4 Ma		Turner, 1990 *in* Olive, 2006
P. brunnea	Malapa	Afrique du Sud	1,97 Ma	16/3	Kuhn *et al.*, 2011
P. brunnea	Magadi	Kenya	700-400 Ka		Werdelin & Barthelme, 1997
P. brunnea	Elandsfontein BC	Afrique du Sud	700-400 Ka	6/-	Klein, 1983
P. brunnea	Gladysvale Cave	Afrique du Sud	257-195 Ka	Copro.	Berger *et al.*, 2009
P. brunnea dispar	Swartkrans	Afrique du Sud	Pléist. moyen		Ewer, 1955
P. brunnea	Equus Cave	Afrique du Sud	94-84 Ka	701/54	Klein *et al.*, 1991
P. brunnea	Swartklip 1	Afrique du Sud	>40 Ka	21/3	Cruz-Uribe, 1991
P. brunnea	Boegoeberg 1	Afrique du Sud	37 Ka	64/3	Klein *et al.*, 1999
P. brunnea	Hoedjies Punt	Afrique du Sud	Pléistocène	7/-	Klein, 1983
P. brunnea	Kromdraai A	Afrique du Sud	Pléistocène		Werdelin & Solounias, 1991
P. brunnea	Sea Harvest	Afrique du Sud	Pléistocène	45/-	Klein, 1983
P. brunnea	Hadar	Ethiopie	Pléistocène		Werdelin & Solounias, 1991
Cf. P. brunnea	Omo Usno	Ethiopie	Pléistocène		Werdelin & Solounias, 1991
Cf. P. brunnea	Olduvai	Tanzanie	Pléistocène		Werdelin & Barthelme, 1997
Cf. P. brunnea	Shungura	Ethiopie	Pléistocène		Leakey, 1976 *in* Olive, 2006

Tableau 1. Sites avec présence fossile du genre *Parahyaena* / *Review of African Pleistocene sites with presence of genus Parahyaena.*

A ce jour, hormis le cas discuté de Fonelas P-1 (*cf. infra*), l'hyène brune est absente du Plio-Pléistocène européen. Toutefois, certains travaux paléontologiques tentent de rapporter le genre *Pliocrocuta* à une forme ancestrale européenne de *Parahyaena* (Howell & Petter, 1980). Kurtén (1968) souligne les similitudes morphologiques entre *P. perrieri* et *P. brunnea*, mais continu de les distinguer au niveau spécifique. Il suggère tout de même un ancêtre commun, à l'origine de leur divergence, sous la forme de l'*Hyaena donnezani* Viret, 1954. A l'inverse Turner *et al.* (2008) assimilent sous la forme *P. perrieri* les espèces *P. pyrenaica, P. perrieri,* et *H. prisca* l'ancêtre (ou synonyme) de l'hyène rayée *H. hyaena.*

1.3.1. *Parahyaena brunnea* (Thunberg, 1820)

L'espèce actuelle correspond à un prédateur de taille moyenne, les mâles pesant entre 35 et 47,5 kilos pour 74 à 88 cm au garrot et les femelles, plus petites, entre 28 et 47,5 kilos pour 64 à 77 cm au garrot (Skinner, 1976 ; Mills 1982a, 1982b, 1990 ; Mills & Hofer, 1998). L'hyène brune est dotée de longues pattes avant et d'un buste relativement développé, en contraste avec un faible arrière-train qui achève la pente formée par son dos. Elle possède une fourrure variant du marron foncé jusqu'au noir, excepté autour du cou et des épaules où le pelage est blanc (fig.12)

Figure 12. Hyène brune *Parahyaena brunnea* actuelle (modifié d'après Wiesel, 2006) / *Extant* b*rown hyena Parahyaena brunnea (Modified from Wiesel, 2006).*

L'hyène brune actuelle présente une aire de répartition géographique confinée à l'Afrique australe (fig.13). Les enregistrements et observations les plus récents tendent à montrer une assez bonne représentation de l'espèce sur la côte ouest de la Namibie (la *Skeleton Coast*), en Afrique du Sud et au Bostswana. Le recensement de l'espèce en Angola, au Zimbabwe et au Mozambique reste encore à confirmer (Skinner, *op. cit.* ; Mills & Hofer, *op. cit.*).

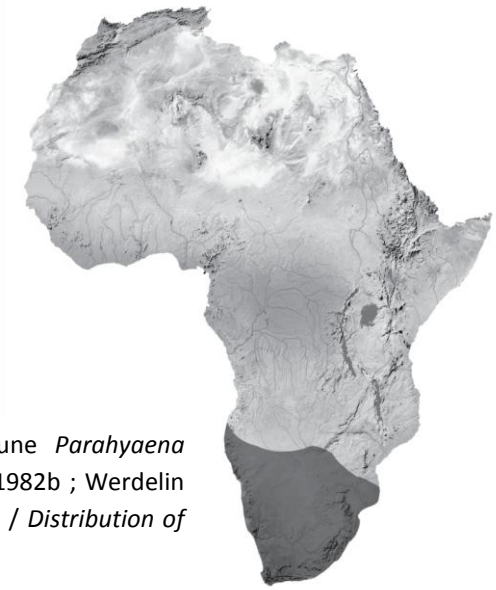


Figure 13. Répartition de l'hyène brune *Parahyaena brunnea* (D'après Skinner, 1976 ; Mills, 1982b ; Werdelin & Solounias, 1991 ; Mills & Hofer, 1998) / *Distribution of the brown hyena Parahyaena brunnea*.

1.3.2. L'hyène brune de Fonelas P-1 et son affiliation au genre *Hyaena*

Il existe actuellement une discussion quant au rapprochement de l'hyène brune au genre *Hyaena* ou *Parahyaena* (*cf. supra*). Si les critères et indices morphologiques et ostéologiques sont présentés soit comme significatifs d'un genre à part entière (*e.g.* Werdelin & Solounias, 1991) soit comme élément marginal et non discriminant (*e.g.* Ficarelli & Torre, 1970), l'ensemble des travaux s'accorde toutefois sur l'absence du genre *Parahyaena* (ou de l'espèce) dans l'Ancien Monde.

Pourtant la mise au jour de matériel paléontologique provenant du site de plein-air de Fonelas P-1, en Espagne, discute la présence de l'espèce en Europe dès le Pliocène supérieur (Arribas Herrera (Ed.), 2008). Alors qu'au Pliocène supérieur européen (MNQ18) les hyènes identifiées sont *Chasmaporthetes lunensis* et *Pliocrocuta perrieri*, l'assemblage paléontologique présente des restes d'hyénidés rapportés à au moins deux espèces différentes (et jusqu'alors inconnus pour ces périodes dans nos régions) : *Pachycrocuta brevirostris* et une hyène brune *Hyaena brunnea* (Arribas & Garrido, 2008).

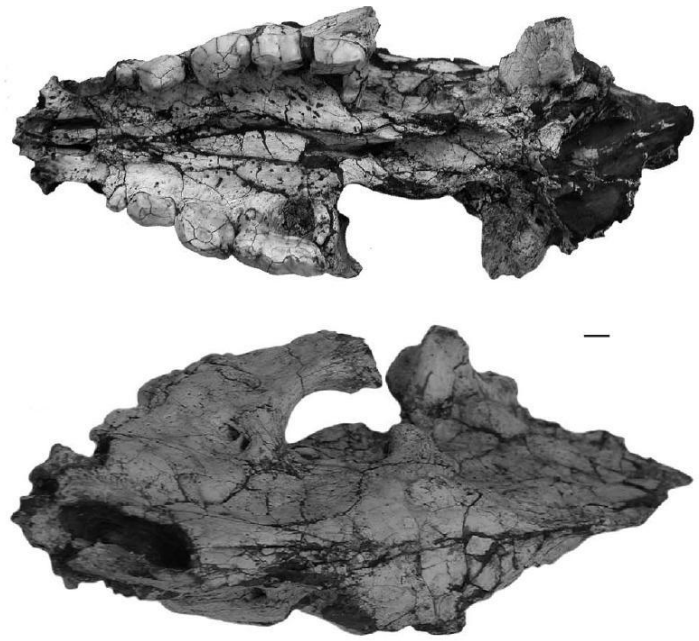


Figure 14. Crâne d'*Hyaena brunnea* de Fonelas P-1 (Espagne). Modifié d'après Arribas & Garrido, 2008 / *Hyaena brunnea skull from Fonelas P-1 (Spain). Modified from Arribas & Garrido, 2008.*

9 restes d'hyène brune dont un crâne complet (fig.14) et 2 hémi-mandibules sont identifiés. Ce matériel ostéologique se rattache, selon ces auteurs, au genre *Hyaena*. Au travers de l'analyse paléontologique, ils cherchent à placer en synonymie l'ensemble des taxons plio-pléistocènes des genre *Hyaena, Parahyaena* et *Pliocrocuta* d'Europe et d'Afrique sur la base principale de l'étude comparative des jugales inférieures (Arribas *et al.*, 2003 ; Arribas *et al.,* 2004 ; Arribas & Garrido, 2008 ; Arribas *et al.*, 2010).

L'analyse des M/1 des séries jugales inférieures mises au jour à Fonelas P-1 présente l'ensemble des similitudes déjà observées entre *Hyaena* et *Parahyaena*. Le métaconide vestigial de la M/1 et les descriptions morphologiques des dents inférieures apparaissent comme des éléments significatifs du lien phylogénique unissant les hyènes rayées et brunes (Arribas *et al.*, 2010). Cette caractéristique déjà connue n'est pourtant pas considérée comme révélateur d'un même ensemble générique. Le rapport DVL/DMD comparé à des populations modernes d'hyènes tachetées, brunes et rayées met clairement en évidence la distinction entre le matériel de Fonelas et le genre *Crocuta,* et rapporte cette dent aux *Parahyaena* modernes et fossiles (Arribas *et al.*, 2003). En revanche, si l'on ajoute des données portant sur l'*Hyaena prisca,* et excluant la synonymie avec *Parahyaena*, le matériel de Fonelas peut alors être attribué soit à une hyène rayée fossile type *H. prisca* soit à une hyène de taille équivalente aux *P. brunnea* modernes et plus petite que les rares données sur les *P. brunnea* fossiles (Arribas & Garrido, 2008 : fig. 9, p.220).

L'observation de la morphologie de la P4/ et le rapport longueur du métastyle face au paracône est lui aussi traité (Arribas & Garrido, 2008). Ces auteurs montrent que le métastyle est plus long que le paracône chez l'hyène brune que chez l'hyène rayée, à l'instar d'autres travaux antérieurs (*e.g.* Werdelin & Solounis, 1991 ; Werdelin & Barthelme, 1997). En revanche la présence d'un cingulum lingual très développé sur la P4/ et l'existence d'une M1/ chez *H. hyaena, H. prisca, P. brunnea* et *P. perrieri* plaident en la faveur d'une synonymie entre ces taxons (Arribas & Garrido, *op. cit.*).

L'attribution de l'hyène de Fonelas P-1 à une *Hyaena brunnea* synonyme de la lignée des *Hyaena* fossiles (*H. prisca*) et modernes (*H. hyaena*) repose sur la morphologie des restes dentaires. Pourtant, si l'on considère la synonymie comme invalide, l'attribution du matériel à l'hyène brune est plus hasardeuse. Arribas & Garrido (2008) considérent la *Parahyaena howelli* comme similaire et synonyme de *P. brunnea* actuel. Alors que Werdelin (2003) précise, en plus des différences de

morphologie dentaire *Hyaena* / *Parahyaena*, la particularité de métapodes courts inconnus dans le registre actuel. Enfin le matériel post-crânien de Fonelas présentant un métacarpe mériterait, comme les restes crâniens, une étude morphologique et morphométrique pour préciser l'attribution définitive de ce hyénidé à un genre ou une espèce.

1.4. Le genre *Crocuta* Kaup, 1828.

Le genre *Crocuta* Kaup, 1828 se distingue des autres genres par d'importantes différences morphologiques (crâniennes et dentaires). Le crâne de l'hyène tachetée, contrairement à *Hyaena*, dispose d'un museau court et large (fig.15). Les orbites sont largement ouvertes en raison d'apophyses zygomatiques frontales peu développées (Buckland-Wright, 1969 ; Ficarelli & Torre, 1970 ; Crégut-Bonnoure *in* Guérin & Patou, 1996). La denture supérieure présente de multiples différences avec les autres genres. Il n'y a pas de denticule mésial sur les prémolaires (P2/ et P3/) mais un cingulum fortement développé. Le métacône de la P4/ est proportionnellement plus long que le paracône. La M1/, typique chez *Hyaena*, est le plus souvent absente ou, si le spécimen en présente une, très réduite (Kurtén, 1956 ; Bonifay, 1971 ; Galiano & Frailey, 1977). La mandibule diffère aussi des genres *Hyaena* et *Parahyaena*. « *La branche horizontale de la mandibule est fortement convexe et haute à l'aplomb de la M/1* » (Crégut-Bonnoure *in* Guérin & Patou, *op. cit.* : 218). Les jugales inférieures sont puissantes et présentent une morphologie adaptée au broyage ; P/2 et P/3 sont en effet des dents plus robustes que chez *Hyaena* et *Parahyaena*. En revanche la P/4 est proportionnellement plus petite et plus mince (Galiano & Frailey, *op. cit.*). La carnassière M/1 est caractérisée par un talonide unicuspide fortement réduit. La présence d'un métaconide est attestée mais est inconstante (Kurtén, 1956). Ce-dernier fait l'objet de nombreuses discussions quant à la valeur à lui accorder (*e.g.* Kurtén, 1963 ; Bonifay, 1971 ; Clot, 1980 ; Testu, 2006 ; Barycka, 2008).

Figure 15. Crâne d'hyène tachetée *Crocuta crocuta*. De haut en bas et de gauche à droite : vue dorsale, vue ventrale, vue latérale, détail du maxillaire droit. Photo C. Triat (M. Requien, Avignon) / *Spotted hyena Crocuta crocuta skull. From top left to bottom right : upper, lower and lateral view, right maxillary detail.*

Le genre *Crocuta* Kaup, 1828 est celui qui rassemble la plus grande diversité (sous-)spécifique d'hyènes plio-pléistocènes. En raison de fortes variations morphologiques et des liens phylogénétiques observés, l'ensemble des espèces fossiles et modernes issues du genre *Crocuta* est placé en synonymie (Kurtén, 1956 ; Werdelin & Solounias, 1991 ; Rohland *et al.*, 2005 ; Turner *et al.*, 2008). En conséquence, la majeure partie des taxons définis passent du rang d'espèce à celui de sous-espèce (*e.g. Crocuta crocuta praespelaea, Crocuta crocuta ultra, Crocuta crocuta spelaea, Crocuta crocuta crocuta*). *Crocuta crocuta* semble trouver ses origines au cœur du continent africain vers 3,5 à 4 Ma. *Crocuta dietrichi* Petter & Howell, 1989, en Tanzanie et Namibie, et *Crocuta eturono* Werdelin & Lewis, 2008, au Kenya, sont à ce jour les plus anciens représentants du genre. Ces deux taxons sont clairement différenciés de l'espèce *Crocuta crocuta* mais semblent correspondre à sa forme ancestrale. La mise en synonymie de *C. dietrichi* avec *Crocuta dbaa* Geraads, 1997 de Ahl al Oughlam, Maroc, autorise l'idée d'un développement du genre vers 3,5-4 Ma au sud de l'Afrique suivit d'une extension au nord du continent vers 2-2,5 Ma (Morales *et al.*, 2011). Le premier représentant de l'espèce serait l'hyène tachetée *C. crocuta* de Makapansgat Member 4 en Afrique du Sud, estimée à 2,6 Ma (Randall, 1981). De là, les multiples analyses paléontologiques ont permis de définir les principales phases de migration du genre *Crocuta* depuis l'Afrique (fig.16) :

- Une première migration depuis l'Afrique vers l'Extrême-Orient a lieu vers 3,5 Ma. Cette extension du genre est à l'origine de *Crocuta sivalensis* et *Crocuta ultima*.
- La seconde radiation du genre en Afrique et vers l'Europe, vers 1,3 et 1,5 Ma, est à l'origine des premiers représentants européens vers 0,8-0,6 Ma.
- Enfin vers 0,36 Ma, on retrouve la dernière grande migration du genre vers l'Asie et l'Europe. L'explosion du genre en Europe avec la forme type *Crocuta crocuta spelaea* semble en être la conséquence.

La lignée évolutive européenne de *Crocuta* se caractérise par d'importantes fluctuations de taille rapportées aux variations climatiques (Kurtén, 1958 ; Kurtén & Poulianos, 1977 ; Klein & Scott, 1989). Ces fluctuations justifient en partie la définition des sous-espèces d'hyène tachetée pléistocènes : *Crocuta crocuta praespelaea* Schütt, 1971, *Crocuta crocuta intermedia* (De Serres, 1828), *Crocuta crocuta spelaea* (Goldfüss, 1832).

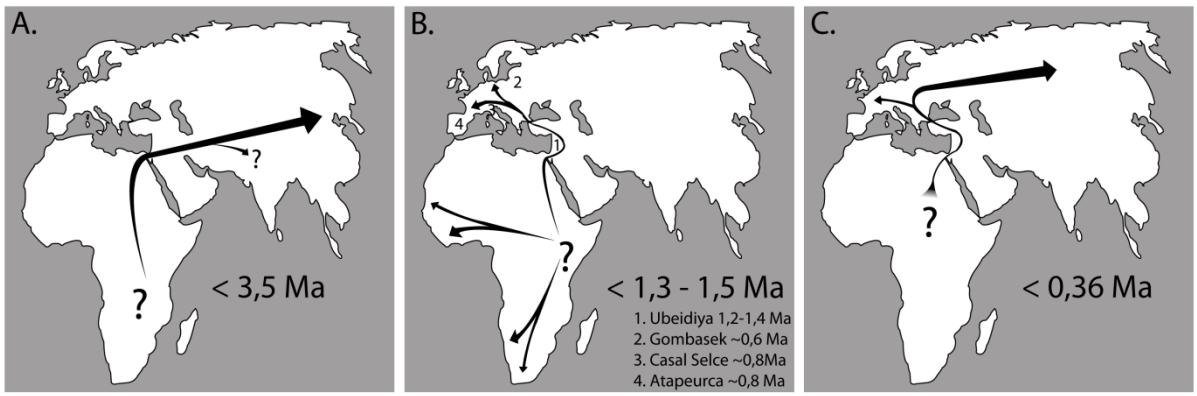


Figure 16. Principales phases de migration du genre *Crocuta* depuis l'Afrique. D'après Garcia & Arsuaga, 2001 ; Rohland *et al.*, 2005 ; Sardella & Petrucci, 2012 / *Principal phases of Crocuta migration out of Africa.*

1.4.1. *Crocuta crocuta praespelaea* Schütt, 1971

Décrite à l'origine dans le gisement Pléistocène moyen de Mosbach, Allemagne, *Crocuta crocuta preaspelaea* est le premier représentant européen du genre (Schütt, 1971). Schütt décrit cette nouvelle forme sur la base de différences morphologiques dentaires et la présence de caractères encore archaïques. Les P2 (supérieure et inférieure) présentent un talon développé. Sa carnassière moins spécialisée distingue nettement cette sous-espèce des représentants holocènes (*C. c. crocuta*) et du Pléistocène supérieur (*C. c. spelaea*). Le talonide de la M/1 est encore assez allongé, et le protoconide peut être flanqué d'un métaconide vestigial sur sa face linguale.

C. c. praespelaea est sûrement le résultat de la seconde phase de migration de la *Crocuta* africaine vers 1,3 Ma. La forme pré-spéléenne marque l'arrivée du genre *Crocuta* en Europe vers 0,8 Ma. *C. c. praespelaea* est attestée au cours du Pléistocène moyen à Mosbach en Allemagne (Schütt, 1971), à Stranska Skala en République Tchèque (Kurtén, 1972 ; Kurtén & Poulianos, 1977) et à Petralona en Grèce (Kurtén & Poulianos, *op. cit.*, 1981 ; Kurtén, 1983). Clot & Duranthon (1990) suppose la présence de la sous-espèce dans les couches mindeliennes II et IV de Nauterie (France). *C. c. praespelaea* est considéré comme à l'origine de la lignée européenne *C. c. preaspelaea* → *C. c. intermedia* → *C. c. spelaea* (Kurtén & Poulianos, 1977).

1.4.2. *Crocuta crocuta petralonae* Kurtén & Poulianos, 1977

Crocuta crocuta petralonae Kurtén & Poulianos, 1977 est une sous-espèce de *C. crocuta* dont la présence n'est attestée qu'au sein du site de Petralona en Grèce et probablement datée du Mindel (Kurtén & Poulianos, 1977 ; Kurtén, 1983). L'holotype de *C. c. petralonae* est un crâne portant une mandibule droite (n°65) de très forte taille (fig.17). Le crâne est beaucoup plus large que l'hyène pré-spéléenne du même site et des gisements sub-synchrones de Mosbach et Stranska Skala. Elle se distingue aussi par des prémolaires P2/ et P3/ plus épaisses et une P4/ à métacône allongé. Les jugales inférieures sont robustes. La P/4, sans être très épaisse, est tout aussi longue que la M/1. La carnassière ne présente pas de métaconide et dispose d'un talonide relativement long.

Le matériel rapporté à cette sous-espèce comprend moins d'une dizaine de pièces parmi lesquelles plusieurs crânes et mandibules ainsi que 3 éléments post-crâniens (Kurtén & Poulianos, *op. cit.*). L'hyène de Petralona semble dériver de *C. c. praespelaea* et, tout comme cette-dernière, est considérée comme une « hyène tachetée primitive » de forte taille. En revanche, si les travaux de Kurtén & Poulianos (1977) distinguaient clairement les différentes sous-espèces, la récente révision du matériel de Petralona n'autorise pas une définition sous-spécifique. La mise en évidence de caractères morphologiques et ostéométriques applicables soit aux hyènes pré-spéléennes soit aux premiers représentants européens de *C. c. spelaea* ne permet d'attribuer ce matériel qu'à l'espèce *Crocuta crocuta* ssp. (Baryshnikov & Tsoukala, 2010).

Figure 17. Crâne de *Crocuta crocuta petralonae* de Petralona (Grèce). D'après http://www.petralona-cave.gr. / *Crocuta crocuta petralonae from Petralona (Greece).*

1.4.3. *Crocuta spelaea intermedia* (De Serres, 1828)

Crocuta spelaea intermedia (de Serres, 1828) (=*Crocuta crocuta intermedia*) est une sous-espèce d'hyène tachetée fossile dont la validité a souvent été discutée. La diversité du matériel osseux de Lunel-Viel est à l'origine de la définition spécifique de *Hyaena intermedia* (de Serres *et al.*, 1828). Selon ces auteurs, la comparaison du matériel de Lunel-Viel avec des hyénidés modernes (*Crocuta crocuta* et *Hyaena hyaena*) permet la définition de 3 taxons fossiles : *Hyaena prisca*, *Hyaena spelaea* et *Hyaena intermedia*. La diagnose de cette-dernière se fait sur la base de l'association de caractères crâniens et dentaires appartenant à *H. prisca* et à *H. spelaea.* La M/1 semble un élément de diagnose important : malgré une morphologie générale similaire, elle est plus petite que chez la forme spéléenne type et présente un métaconide comme chez *H. prisca* mais plus réduit (de Serres *et al.*, *op. cit.*)

Lors du réexamen du matériel de Lunel-Viel, Bonifay (1971) confirme l'attribution des restes à la sous-espèce *C. s. intermedia* sur la base d'un squelette post-crânien assez gracile (proche de l'espèce actuelle) et la présence de caractères dentaires et crâniens dits archaïques (fig.18). Cet auteur fait de la représentation et de la fréquence du métaconide de la M/1 un élément de diagnose très important.

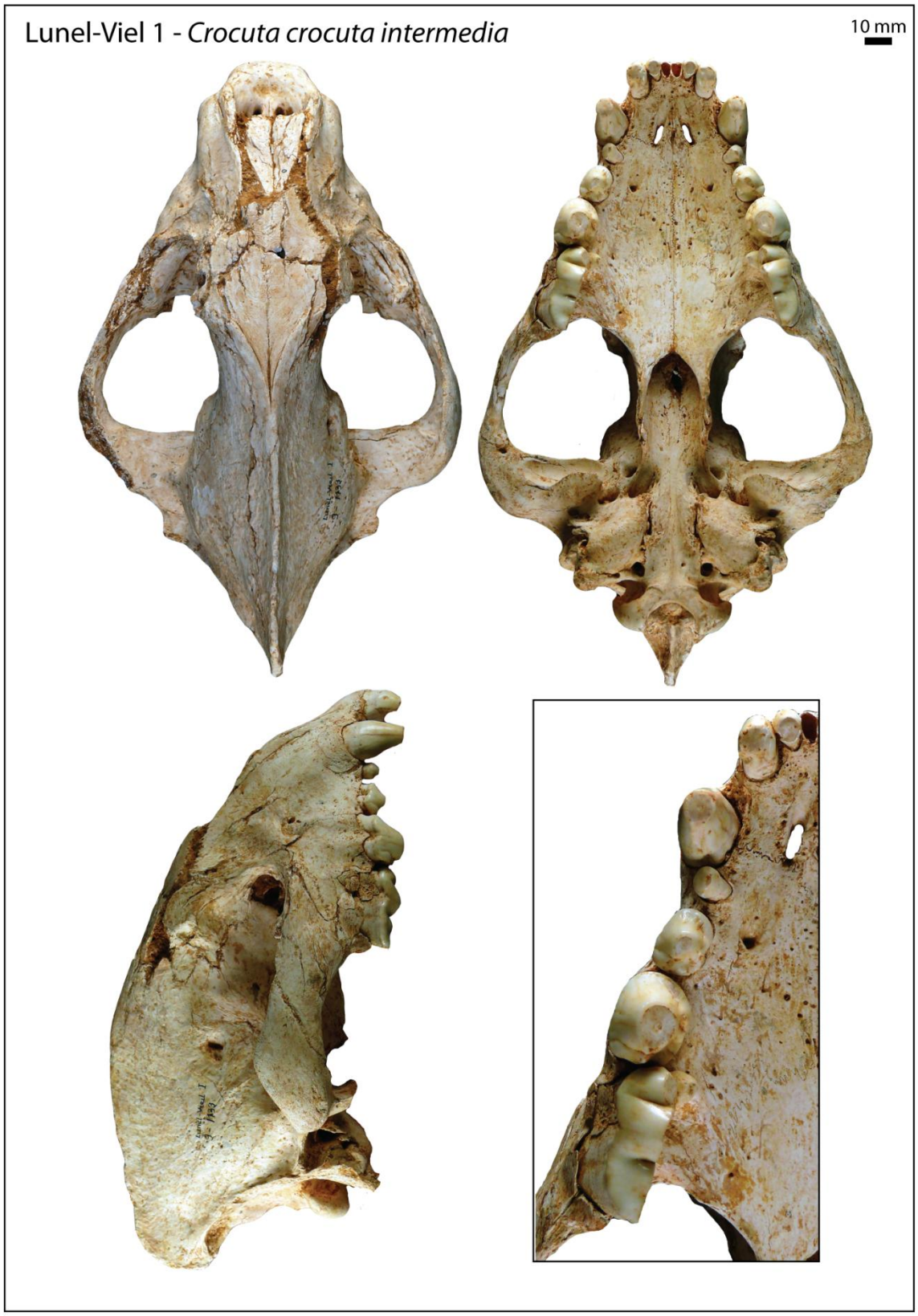


Figure 18. Crâne de *Crocuta spelaea intermedia* de Lunel-Viel 1 (LV1-9-1133). De haut en bas et de gauche à droite : vue dorsale, vue ventrale, vue latérale, détail du maxillaire droit. Photo. P. Jugie (MNP Les Eyzies) et P. Fosse / *Crocuta crocuta intermedia skull from Lunel-Viel 1 (LV1-9-1133). From top left to bottom right : upper, lower and lateral view, right maxillary detail.*

Cette sous-espèce est pourtant contestée par de nombreux auteurs. Harlé (1910) réunit l'hyène mixte avec l'hyène des cavernes, considérant les traits morphologiques comme non-significatifs d'un gradient évolutif distinct. En accord avec l'observation de ce dernier, Kurtén (1956, 1963) rejette cette espèce ou sous-espèce. La fréquence du métaconide, mise en avant par Bonifay (1971), ne présente selon Kurtén & Poulianos (1977) aucune valeur taxonomique ni relève des fluctuations climatiques. En revanche, autre argument invalidant la sous-espèce, les alternances de températures (phases glaciaires et interglaciaires) semblent être à l'origine de la gracilité du squelette post-crânien (Kurtén, 1958 ; Kurtén & Poulianos, *op. cit.* ; Klein & Scott, 1989). Sans rejeter totalement la sous-espèce, Clot (1980) ne considère pas la présence d'un métaconide comme un élément de diagnose mais comme caractéristique des variations climatiques. Ballésio (1979), sans invalider la sous-espèce, lui préfère la dénomination de *C. c. spelaea* « forme archaïque » (Chauviré, 1962) en raison des difficultés à distinguer les formes rissiennes des hyènes würmiennes.

Considérant l'hyène mixte comme valide, sa répartition géo-chronologique se limite au Mindel-Riss d'Europe de l'Ouest. On retrouve la forme archaïque dans le site allemand de Lindental (Soergel, 1937), en Angleterre à Kent's cavern selon Dawkins et Sandford (1877 *in* Bonifay, 1971) et dans les gisements français de Lunel-Viel (Boniafy, *op. cit.*), Achenheim (Wernert, 1957), Châtillon-Saint-Jean (Chauviré, 1962) et au Portugal à Lorga de Dine (Cardoso, 1994, 1996). Sa présence a été suspectée à Fontéchevade (Tournepiche, 1996), à Nauterie couche V (Clot & Duranthon, 1990) ainsi qu'Artenac couche 10 (Tournepiche, 1985) au début du Pléistocène supérieur.

1.4.4. *Crocuta crocuta spelaea* (Goldfüss, 1823)

La première mention et figuration de l'hyène des cavernes revient à Goldfüss (1810). Il décrit au sein du matériel de Gailenreuth, Allemagne, un crâne partiel et une mandibule qu'il attribue à l'hyène sans pour autant définir une espèce nouvelle (fig.19). Cuvier (1812), comparant le matériel osseux de Fouvent avec les hyènes modernes et les descriptions d'hyènes fossiles allemandes, fait une distinction entre ce qu'il nomme « *l'hyène du Levant* » actuel (qui semble correspondre à une hyène rayée) et « *l'hyène fossile* » sans pour autant les distinguer spécifiquement. Goldfüss finira par définir le statut spécifique de cette hyène fossile : *Hyaena spelaea* Goldfüss, 1823.

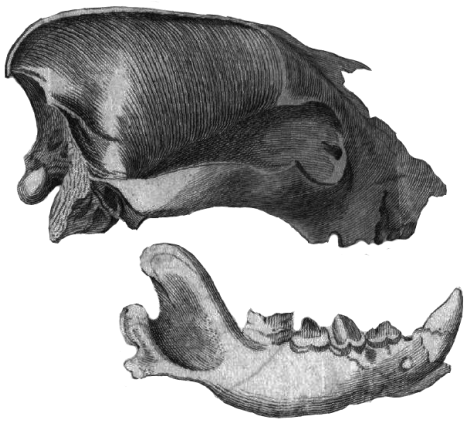


Figure 19. *Crocuta crocuta spelaea* de Zoolithenhöhle (=Gailenreuth) (Holotype) d'après Goldfüss, 1810 / *Crocuta crocuta spelaea from Zoolithenhöhle (=Gailenreuth) (Holotype), modified from Goldfüss, 1810.*

L'hyène des cavernes *C. c. spelaea* est ostéologiquement très proche des représentants actuels, de l'hyène tachetée *C. crocuta*. La taille plus importante de l'espèce pléistocène est le constat le plus ancien autorisant une distinction entre *C. c. spelaea* et *C. crocuta* (*e.g.* Cuvier, 1812 ; Reynolds, 1902 ; Ballésio, 1979 ; Crégut-Bonnoure *in* Guérin & Patou, 1996). La morphologie crânienne est typique du genre *Crocuta* et présente toutes les caractéristiques de l'espèce actuelle (*cf. supra ;* fig. 20 et 21). La mandibule est, comme le crâne, plus

grande et légèrement plus robuste que chez l'espèce moderne. La fosse massétérique profonde s'achève en arrière du bord mésial de la M/1. Les dents jugales sont épaisses. L'évolution de la lignée semble se caractériser par une réduction plus importante du talonide de la M/1 et un allongement important du trigonide. Selon certains auteurs, la diminution de la fréquence du métaconide de la M/1 et l'épaississement des jugales distinguent la forme spéléenne type de la forme *intermedia* du Mindel-Riss, et des formes plus anciennes (*e.g.* Kurtén, 1963 ; Ballésio, *op. cit.*).
Sa présence récurrente tout au long du Pléistocène supérieur sur l'ensemble du Vieux Monde en fait un sujet d'étude important. La présence, en très grand nombre au sein de cavités karstiques, de l'hyène des cavernes associée à des coprolithes et des restes d'ongulés portant des traces de consommations fond de ce prédateur l'un des sujets d'analyse taphonomique essentiel depuis le début du XIX^{ème} siècle (*e.g.* Buckland, 1822 ; Nodot, 1858-1859). L'hyène des cavernes est encore actuellement très largement étudiée (*e.g.* Beauval, 1997 ; Letourneux, 2003 ; Beauval, 2005 ; Bourdillat, 2008 ; Fourvel, 2008 ; Discamps, 2011a ; Mangano, 2011).

Figure 20. Crâne d'hyène des cavernes *Crocuta crocuta spelaea* de Bach. De haut en bas et de gauche à droite : vue dorsale, vue ventrale, vue latérale, détail du maxillaire droit. Photo J.-B. Fourvel / *Crocuta crocuta spelaea skull from Bach. From top left to bottom right : upper, lower and lateral view, right maxillary detail.*

Figure 21. Crâne d'hyène des cavernes *Crocuta crocuta spelaea* de Gargas. De haut en bas et de gauche à droite : vue dorsale, vue ventrale, vue latérale, détail du maxillaire droit. Photo J.-B. Fourvel / *Crocuta crocuta spelaea skull from Gargas. From top left to bottom right : upper, lower and lateral view, right maxillary detail.*

1.4.5. *Crocuta crocuta* (Erxleben, 1777)

L'hyène tachetée *Crocuta crocuta* est le plus grand représentant actuel de la famille des *Hyaenidae*. A l'inverse des hyènes rayées et brunes, la femelle est plus lourde que le mâle avec un poids compris entre 45/50 et près de 80 kilos contre 40 à 75 kilos pour le mâle (Deane, 1962 ; Kruuk, 1972 ; Skinner, 1976 ; Mills, 1990 ; Sillero-Zubiri & Gottelli, 1992). Pourtant cette différence mâle/femelle ne se traduit pas par un dimorphisme sexuel observable (Whateley, 1980 ; Hamilton III *et al.*, 1986). Sur l'ensemble des données biométriques (*e.g.* longueur du corps, des oreilles, hauteur des membres antérieurs et postérieurs), seules les différences de poids et de tour de corps sont significatives d'une distinction mâle/femelle. L'hyène tachetée présente les mêmes caractéristiques morphologiques que l'hyène brune et l'hyène rayée : la partie antérieure (tête, cou, thorax, pattes avant) est relativement puissante, le dos est pentu et aboutit à un arrière-train peu développé (fig.22). Le pelage, de couleur « sable » à gris-marron, présente des tâches de couleur noire à marron foncé dispersées sur le dos, les flancs, la croupe et les pattes (Mills & Hofer, 1998). Les tâches semblent s'éclaircir avec l'âge des individus (Kruuk, 1972).

Figure 22. Hyène tachetée *Crocuta crocuta* actuelle. Photo J.-B. Fourvel / *Extant spotted hyena Crocuta crocuta.*

L'hyène tachetée est l'espèce la plus répandue sur le continent africain (fig.23). On la retrouve en Afrique sub-saharienne depuis le Sénégal à l'Ouest et l'Ethiopie à l'Est, jusqu'en Afrique du Sud (Mills & Hofer, *op. cit.*). Historiquement, son aire de répartition allait jusqu'au nord du Continent (*e.g.* Algérie, Egypte), mais aucune observation récente ne confirme sa présence. Malgré de rares observations, elle semble absente du centre du continent (*e.g.* République démocratique du Congo, Gabon).

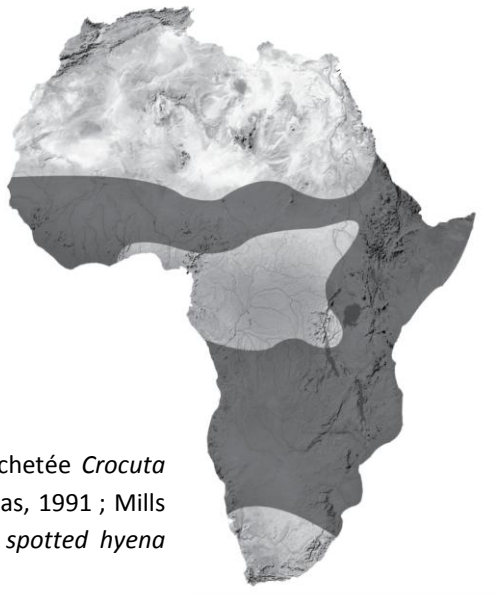


Figure 23. Répartition de l'hyène tachetée *Crocuta crocuta* (D'après Werdelin & Solounias, 1991 ; Mills & Hofer, 1998). *Distribution of the spotted hyena Crocuta crocuta.*

2. Eco-Ethologie des Hyénidés actuels.

La reconstitution du comportement d'une espèce disparue repose sur le principe de l'actualisme. L'hyène des cavernes et sa capacité à collecter et accumuler les restes de ses proies au sein de son repaire, trouvent un écho dans les observations sur les *Crocuta* modernes. L'hyène tachetée apparaît comme un modèle actualiste très largement observé en vue de la définition du paléo-comportement de l'espèce pléistocène (*e.g.* Palmqvist *et al.*, 1996 ; Arribas & Palmqvist, 1998 ; Fosse *et al.*, 2010a ; Dominguez-Rodrigo & Pickering, 2010 ; Kuhn, 2011).

Aujourd'hui, le lien phylogénique unissant l'hyène des cavernes à l'hyène tachetée, est clairement défini (*cf. supra*). L'analogie comportementale entre les deux taxons (consommation et accumulation osseuse) est à l'origine de la multitude d'analyses comparatives ou néo-taphonomiques (*e.g.* Brain, 1981). Les comportements de ces prédateurs présentent à la fois des traits communs (consommation osseuse, accumulation) mais aussi des différences éco-éthologiques. La connaissance éco-éthologique de chacune des espèces peut être à l'origine de définitions de critères néo-taphonomiques typiques de chaque espèce. De là, ces grilles de lecture peuvent être confrontées aux assemblages pléistocènes afin de nuancer les apports de l'actualisme strict.

Les travaux fondamentaux portant sur les hyénidés modernes et leur écologie restent rares (*e.g.* van Lawick & Goodall, 1970 ; Kruuk, 1972 ; Mills, 1990 ; Mills & Hofer, 1998). Mais la littérature écologique regorge d'études ponctuelles sur chacune des espèces (*e.g.* Hughes, 1954a, 1954b ; Eloff, 1964 ; Kruuk, 1976 ; Mills, 1982a, 1982b, 1984, 1985 ; Mills & Mills, 1977, 1978 ; Holekamp & Smale, 1990 ; Holekamp *et al.*, 1997). Chacune de ces analyses présente des données spécifiques pour des environnements et des clans d'hyènes particuliers. La multitude des informations autorise quelques synthèses en vue de comparaisons interspécifiques puis entre espèces modernes et fossiles. La taille du clan et sa variabilité, l'influence de l'environnement et de la disponibilité en proies ainsi que les relations inter-prédateurs et interspécifiques sont succinctement présentées. La connaissance des grands traits comportementaux des trois espèces permettront ainsi de mieux comprendre la formation des assemblages osseux et de renouveler notre regard sur les ensembles pléistocènes.

2.1. Hiérarchie sociale et taille du clan.

Si les hyènes tachetées, rayées et brunes partagent cette faculté à consommer et accumuler les restes osseux, la hiérarchie sociale de chaque espèce et la taille des clans sont diamétralement opposées (Kruuk, 1972, 1976 ; Mills, 1990 ; Mills & Hofer, 1998). L'hyène tachetée vit en groupe sociaux plus ou moins importants dénommés clans (*sensu* Kruuk, 1972), tandis que l'hyène brune et l'hyène rayée sont solitaires ou vivent en couple auxquels s'ajoutent les petits (tab.2).

Le nombre d'individus d'un clan d'hyènes tachetées est très variable. Les clans les plus petits peuvent comprendre 3 à 4 animaux (*e.g.* Tilson & Henschell, 1986). A l'inverse le clan peut contenir plus d'une cinquantaine d'individus (adultes, sub-adultes et juvéniles compris). Kruuk (1972) présente un clan de 54 individus dans cratère de Ngorongoro. Le clan de Talek comporte quant à lui jusqu'à 80 animaux (57 adultes et sub-adultes) dans le Masai Mara (Frank, 1986a). Cooper (1989) compte 44 hyènes au sein du clan de Savuti. Ce dernier auteur suggère néanmoins que la variabilité de taille des clans d'hyènes tachetées est à rapprocher de la superficie de leur territoire, et de la disponibilité en

proies. Plus l'écosystème d'un clan d'hyènes dispose de proies potentielles, plus le clan se développe et compte un nombre important d'individus (Macdonald, 1983 *in* Henschell, 1986 ; Henschell, 1986). Ce fait est attesté aussi bien pour l'hyène tachetée que l'hyène brune (Mills, 1990).
La même variabilité de taille des clans s'observe dans le registre fossile (*cf.* synthèse *in* Fosse, 1994 : tab. 2.16 p. 61). Ainsi, se référant au constat de relation entre taille du clan et disponibilité en proies, la question du rôle du stress alimentaire sur le degré de consommation osseuse peut être posée pour les populations pléistocènes (Fourvel & Mwebi, 2011). Un aspect de cette étude cherchera à répondre à cette question.

Espèce	Clan	Pays	Clan (indiv.)	Territoire (km^2)	Environnement	Densité de proie	Source
Crocuta	Ngorongoro	Tanzanie	54	30	Savane herbacée	+++	Kruuk, 1972
Crocuta	Talek 1981	Kenya	62 (51ad/sa)	60	Savane herbacée	+++	Frank, 1986a
Crocuta	Talek 1982		67 (47ad/sa)	60		+++	
Crocuta	Talek 1983		80 (57ad/sa)	60		+++	
Crocuta	Savuti	Botswana	44	>100	Savane arborée	++	Cooper, 1989
Crocuta	Rietfontein	Namibie	23 (15-35)	320	Savane aride	+	Gasaway *et al.*, 1989
Crocuta	Umfolozi	Afrique du sud	14	39	Savane arborée	++	Whateley, 1981
Crocuta	Southern Kalahari	Afrique du Sud / Botswana	3-14	553-1776	Désert/Savane Aride	++	Mills, 1990
Crocuta	Satara	Afrique du Sud	11	92	Savane arborée		Henschell, 1986
Crocuta	Timbavati	Afrique du Sud	11	>25	Végétation dense	++	Bearder, 1977
Crocuta	Mavumbye	Afrique du Sud	10	130	Savane arborée	+++	Henschell, 1986
Crocuta	Nghotsa		9	115			
Crocuta	Gudzane		9	60			
Crocuta	Hluhluwe	Afrique du Sud	9	13	Savane arborée	++	Whateley & Brooks, 1978
Crocuta	Kalahari	Afrique du Sud / Botswana	8	1250	Désert/Savane Aride	-	Mills, 1984
Crocuta	Namib	Namibie	4-8	383-816	Désert/Savane Aride		Tilson & Henschell, 1986
Crocuta	Namib		5	570		-	
Hyaena	Laikipia	Kenya	?10	284-480	Savane semi-aride	++	Wagner, 2006
Hyaena	Serengeti	Tanzanie	2	44-72	Prairie / Savane arborée		Kruuk, 1976
Parahyaena	Kasperdraai	Afrique du Sud / Botswana	4 (2ad)	267	Désert/Savane Aride	++	Mills, 1990
Parahyaena	Rooikop		5 (2ad)	381		++	
Parahyaena	Seven Pans		6 (2ad)	461		++	
Parahyaena	Baker's Bay	Namibie	12	420-500	Désert	+++	Wiesel, 2006

Tableau 2. Diversité des tailles de clans d'hyènes, en relation avec la superficie du territoire et la disponibilité en proie / *Clan size diversity and relationship with territory and prey availability.*

La hiérarchie d'un clan d'hyènes tachetées repose sur un système matriarcal (Kruuk, 1972 ; Frank, 1986b ; Mills, 1990 ; Holekamp *et al.*, 1997 ; Mills & Hofer, 1998). Le clan est principalement composé des femelles et des jeunes. Mills (1990) présente les données de *sex ratio* suivantes : 75% des adultes du *Kousant clan* sont des femelles, entre 50 et 80% des adultes du *Kasperdraai clan* sont des femelles ainsi que 8 des 9 animaux adultes et sub-adultes du *St. John's clan*. 23 des 43 adultes du *Talek clan* sont des femelles (Frank, 1986a). Sur les 11 adultes du *Mavumbye clan* présenté par Henschel (1986) 6 sont des femelles. Les hyénons sont élevés par les femelles du clan jusqu'à l'âge de 30 mois (Kruuk, 1972 ; Mills, *op. cit.*). A cet âge, une partie des sub-adultes, principalement les mâles,

quitte le clan pour devenir des *Nomadic males* ou *Transients* dont le but principal est d'intégrer un nouveau clan (Frank, 1986a ; Mills, *op. cit.*).

La littérature présente une grande quantité d'informations sur l'hyène tachetée. En revanche les travaux d'éco-éthologie portant sur les deux autres taxons sont moins courants. L'hyène brune est toujours plus étudiée (*e.g.* Skinner, 1976 ; Mills & Mills, 1978 ; Skinner & Van Aarde, 1981 ; Mills, 1982a, 1982b, 1984 ; Avery *et al.*, 1984 ; Kolar, 2004 ; Maude & Mills, 2005 ; Kuhn *et al.*, 2008b) que l'hyène rayée pour laquelle trop peu d'études existent (*e.g.* Kruuk, 1976 ; Rieger, 1981 ; Bouskilla, 1983 ; Heptner & Sludskii, 1992 ; Wagner, 2006 ; Singh, 2008).

Chez l'hyène rayée l'organisation sociale s'effectue autour d'une structure familiale composée d'une femelle, d'un mâle et des jeunes (Rieger, 1979 *in* Rieger, 1981 ; Rieger, 1981 ; Kruuk, 1976). Le clan peut comporter jusqu'à une dizaine d'individus, selon les travaux les plus récents (Wagner, 2006). En revanche, la recherche de nourriture (*foraging behavior*) est réalisée par des individus isolés contrairement à l'hyène tachetée. La structuration du clan (groupes familiaux) et ces *foraging behavior* expliquent le comportement plus opportuniste (charognard) que chasseur de l'hyène rayée (*cf. infra*).

Les hyènes brunes, tout comme les hyènes rayées, forment principalement de petits clans familiaux comprenant une (ou des) femelle(s) adulte(s) solitaire(s) ou accompagnée(s) de sa (leur) portée(s), composée(s) de sub-adultes et de juvéniles (Skinner, 1976 ; Mills, 1982b, 1990 ; Mills & Hofer, 1998). En revanche, il existe quelques cas de clans au plus grand nombre d'individus. Celui de Kwang, présenté par Mills (1990) comprend jusqu'à 10 adultes et sub-adultes dans les périodes les plus propices. D'ailleurs, la taille du clan et du territoire des hyènes brunes sont étroitement liés à la disponibilité en ressources alimentaires (Mills & Hofer, 1998). Les jeunes mâles devenus des *Nomadic males* (ou *Transients*) une fois le clan quitté, jouent un rôle essentiel, par leurs déplacements, dans la reproduction et le brassage des clans (Mills, 1990).

2.2. L'hyène et les espèces-proies : entre chasse et charognage.

Les hyénidés, par leur morphologie et leur comportement particulier sont à l'origine de nombreux mythes conférant à ce prédateur une image négative (Kruuk, 1972 ; East & Hofer *in* Mills & Hofer, 1998). L'image de l'hyène comme charognard strict et son impact sur le bétail des communautés pastorales jouent sur les difficiles relations hommes/hyènes. En conséquence, les populations de prédateurs sont progressivement décimées (Ogada *et al.*, 2003 ; Woodroffe *et al.*, 2007 ; Yrga & Bauer, 2010 ; Fourvel & Mwebi, 2011 ; Kuhn, 2012). Pourtant l'hyène profite de qualités de prédateur chasseur en plus du comportement de collecteur opportuniste (charognard) commun à tous les carnivores. Chaque espèce présente des dispositions particulières à la chasse ou au charognage et un régime alimentaire diversifié en accord avec ses besoins, son environnement et les ressources disponibles (Kruuk, 1972, 1976 ; Mills, 1990 ; Mills & Hofer, 1998).

2.2.1. Diversité des espèces-proies.

Les différences de structures sociales (clans de tailles diversifiées, groupes familiaux, individus solitaires) entre les hyènes tachetées, rayées et brunes conditionnent le comportement plus

chasseur que charognard et inversement. Les hyènes brunes ne coopèrent pas pour la recherche de nourriture, et collectent les ressources individuellement (Mills, 1982b). Le charognage et la collecte opportuniste leur sont tout à fait adaptés. Les clans vivant sur les côtes de la Namibie s'attaquent principalement aux jeunes des immenses colonies d'otaries *Arctocephalus pusillus* et aux carcasses délaissées par les chacals (Skinner & van Aarde, 1981 ; Mills, 1990 ; Skinner *et al.*, 1995 ; Wiesel, 2006 ; Kuhn, 2006, 2011). A l'inverse, les clans d'hyènes tachetées comprenant un nombre important d'individus, composent des stratégies de chasse complexes et coordonnent leurs attaques, que ce soit sur les troupeaux (de gnous ou de zèbres) ou pour séparer un jeune rhinocéros de sa mère (Van Lawick & Goodall, 1970 ; Kruuk, 1972 ; Mills, 1990).

Chasseurs ou charognards, les hyénidés ont un régime alimentaire diversifié. L'hyène tachetée est un carnivore strict puisant ses ressources alimentaires au sein des communautés d'ongulés présents dans son environnement direct (*e.g.* Pienaar, 1969 ; Kruuk, 1972 ; Bearder, 1977 ; Henschell, 1986). L'hyène brune et l'hyène rayée, plus solitaires, ont des régimes plus variés (Rieger, 1981 ; Mills, 1982b, 1990 ; Mills & Hofer, 1998). Ces espèces consomment des carcasses, mais aussi de petits vertébrés, invertébrés ainsi que des fruits (=apport en eau). En ce qui concerne plus particulièrement les ongulés proies, tous les travaux portant sur la définition du régime carné des hyènes (à partir d'observations directes (*hunting event* et *feeding event*), d'analyses coproscopiques ou taphonomiques d'accumulations en contexte de repaire) montrent qu'elles s'attaquent ou consomment tous les ongulés disponibles dans leur environnement depuis les plus petits jusqu'aux plus grands, avec une préférence pour ceux de taille moyenne comme les gazelles et les gnous (fig.24 et 25).

Le contenu coproscopique (*e.g.* Kruuk, 1972 ; Bearder, 1977 ; Henschell, 1986 ; Skinner *et al*., 1992) et ostéologique du repaire (*e.g.* Skinner *et al.*, 1986 ; Lam, 1988, 1992) d'hyène tachetée reflète cette diversité des espèces-proies. Les ongulés de petite taille (type *Cephalopinae* et plus petit) sont peu représentés quand ceux de taille moyenne sont majoritaires : les chèvres *Capra hircus* bien représentées dans l'environnement de *Koobi Fora Hyena Den* compose plus de 80% de l'assemblage (Lam, 1988, 1992) ; l'oryx, commun en Afrique australe, représente 75% des restes du repaire de Natab (Henschell *et al.*, 1979) et 82% du contenu des fèces du Namib (Skinner *et al.*, 1992) ; le gnou *Connochaetes taurinus*, commun dans le cratère Ngorongoro et dans le Serengeti, est respectivement représenté dans 56% et 36% des fèces (Kruuk, 1972). En revanche le contenu des fèces et du repaire n'apportent pas d'élément quant au mode d'acquisition : chasse ou charognage (*cf. infra*). La fréquence des espèces chassées confirme les observations précédentes : les ongulés de taille moyenne, communs dans l'environnement, composent la majeure partie du régime alimentaire de l'hyène tachetée : les gnous du Serengeti et Ngorongoro sont les proies préférentiellement chassées (Kruuk, 1972) et l'oryx du Kalahari est la proie principale (Mills, 1990). Bien que moins fréquents, les ongulés de grande taille (et méga-herbivores) font aussi partie du régime alimentaire de l'hyène tachetée (*e.g.* Kruuk, 1972 ; Bearder, 1977 ; Henschell, 1986 ; Henschell & Skinner, 1990). La présence de restes d'éléphants, girafes, hippopotames et buffles ne sont pas uniquement le résultat de *feeding events* et charognage. Plusieurs auteurs mentionnent des méga-herbivores tués par les hyènes elles-mêmes (*e.g.* Pienaar, 1969 ; Van Lawick & Goodall, 1970 ; Henschell, 1986 ; Salnicki *et al.*, 2001). La part des méga-herbivores dans leur régime alimentaire et la fréquence de ces animaux chassés présentent un réel intérêt actualiste pour la compréhension des assemblages fossiles, où les proboscidiens et rhinocérotidés sont fréquemment représentés.

Le régime alimentaire plus diversifié des hyènes rayées et brunes se ressent sur le spectre d'ongulés consommés par ces prédateurs. L'analyse des proies et carcasses consommées, du contenu coproscopique et des accumulations en repaire met en évidence une diversité moindre des herbivores consommés par rapport à l'hyène tachetée, même pour des environnements à la richesse faunique similaire. En revanche, tout comme chez l'hyène tachetée, les ongulés de taille moyenne sont préférentiellement consommés : près de 40% des proies de l'hyène brune du Kruger National Park sont des Kudus (Pienaar, 1969) ; l'oryx et le kongoni représentent respectivement 35 et 25% de leur régime alimentaire dans le Kalahari (Mills & Mills, 1978). Le gnou compose près de 35% des ongulés consommés par l'hyène rayée (Kruuk, 1976). La part des ongulés de grande taille (zèbre, cheval, bœuf, dromadaire, buffle) est faible et résulte principalement du charognage et de la collecte opportuniste (Skinner, 1976 ; Kruuk, 1976 ; Rieger, 1981 ; Mills, 1982b ; Mills & Hofer, 1998).

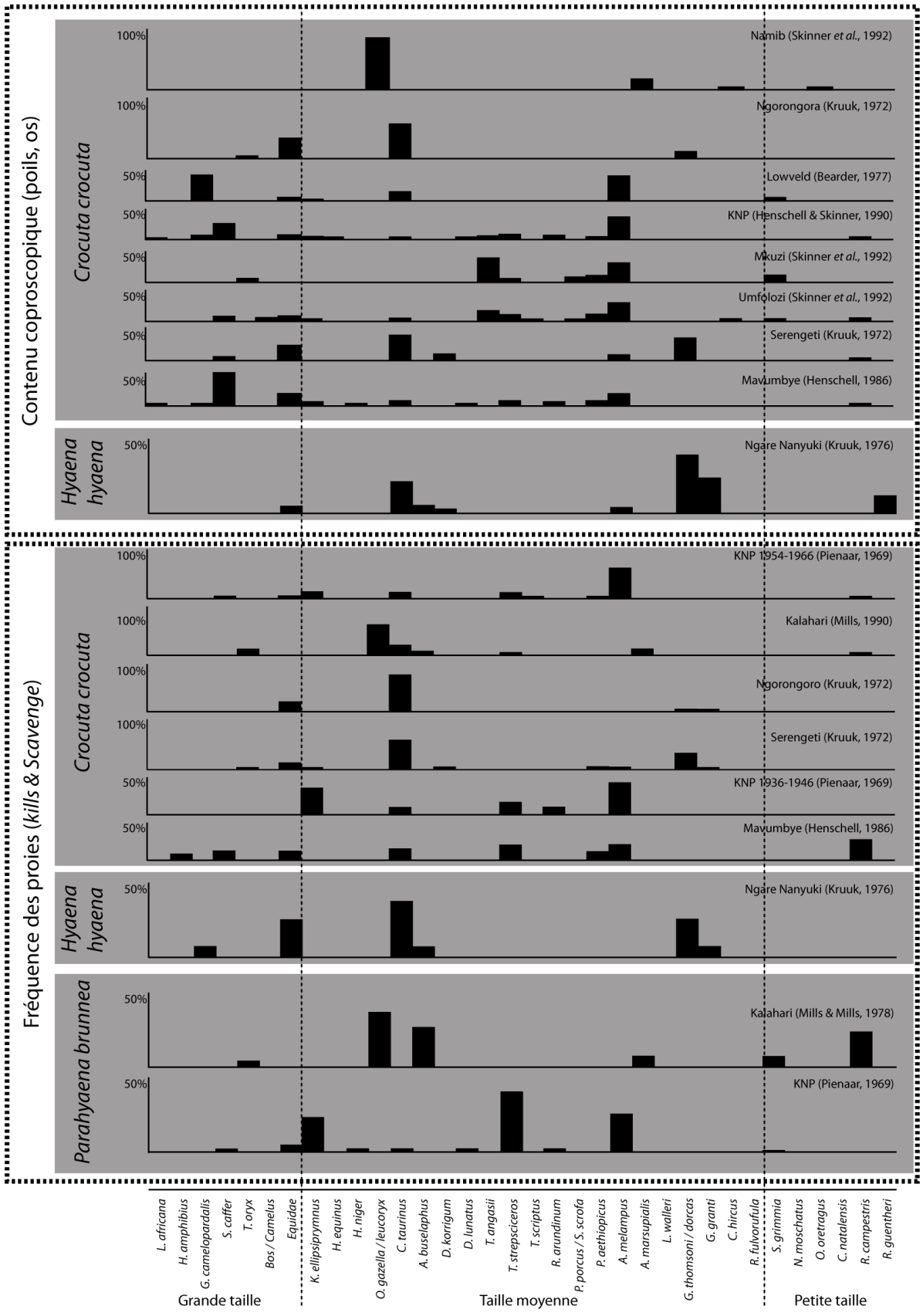


Figure 24. Diversité des espèces-proies des hyènes tachetées, rayées et brunes définie d'après les ongulés tués et le contenu coproscopique. / *Prey diversity in spotted, striped and brown hyenas diet based on kills and scat contents.*

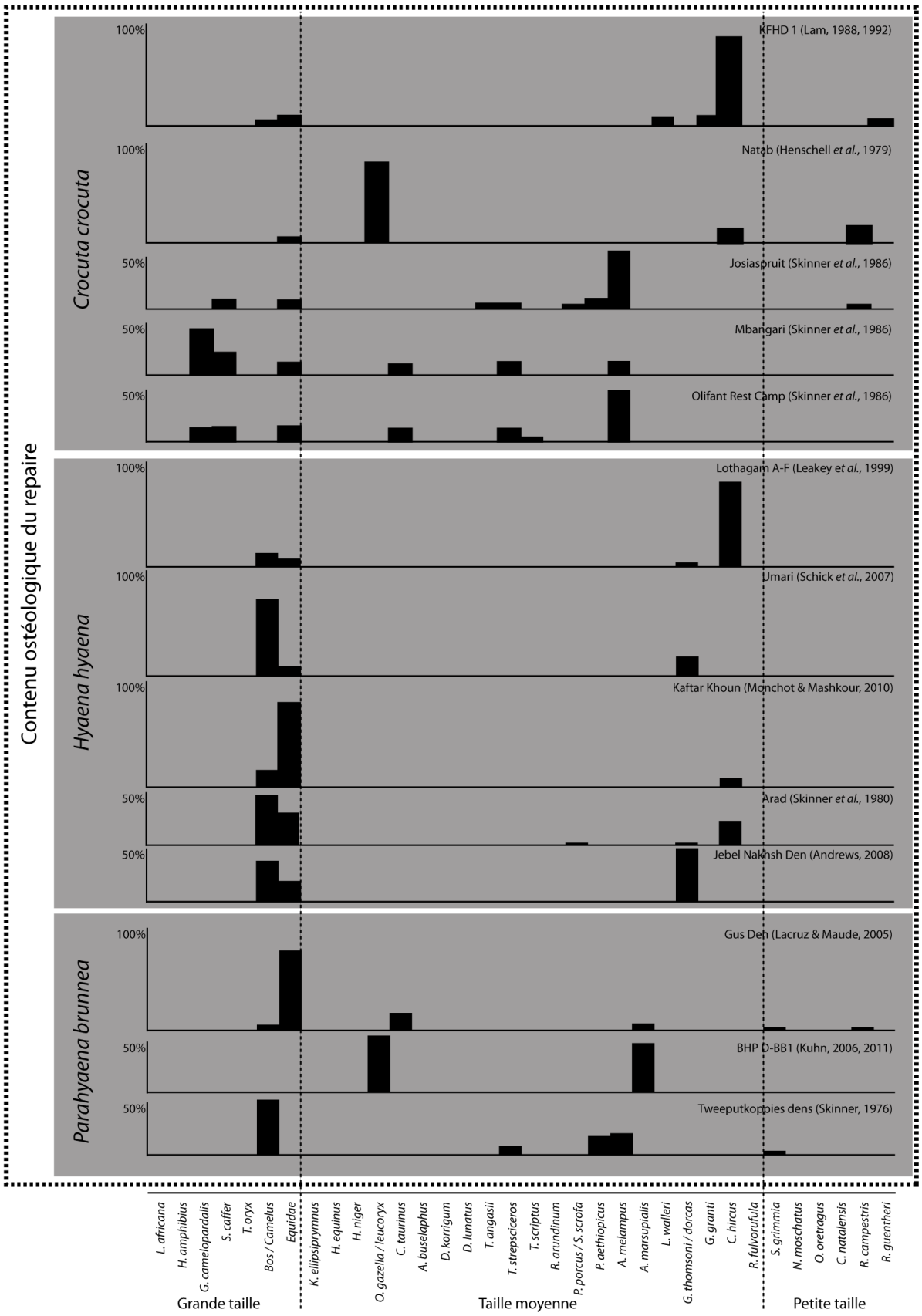


Figure 25. Diversité des espèces-proies des hyènes tachetées, rayées et brunes définie d'après le contenu ostéologique du repaire / *Prey diversity in spotted, striped and brown hyenas diet based on osteological content of the den.*

2.2.2. Des techniques de chasse élaborées.

L'hyène tachetée est principalement prédatrice et, à l'occasion seulement, charognard (Deane, 1962 ; Bearder, 1977 ; Kruuk, 1972 ; Mills, 1990 ; Mills & Hofer, 1998). Même si la recherche de ressources carnées par un unique individu est attestée, les hyènes tachetées se déplacent en groupes de 2 à 3 individus en moyenne, et parfois à plus de 6 individus (Mills, 1990). La taille du groupe a son importance dans la chasse d'ongulés : le *Hunting success* dépend à la fois de la taille de la proie mais aussi du nombre d'hyènes participant à la chasse (Kruuk, 1972 ; Cooper, 1989, 1990 ; Mills, *op. cit.* ; Holekamp *et al.*, 1997). La taille du groupe et le nombre d'individus qui prend part à la chasse est étroitement lié au type de proie (classe de taille). Cooper (1990) et Mills (1990) montrent que les chances de succès de la chasse des ongulés de grande taille augmentent selon le nombre d'hyènes engagées : trois hyènes suffisent à la chasse d'une antilope et un minimum de 6 individus est nécessaire à la chasse d'un ongulé de plus de 150 Kg.

La plupart des auteurs montre clairement que plus les proies sont grandes moins les adultes sont chassés ; les juvéniles sont préférentiellement sélectionnés par l'hyène. Même s'il est avéré que les mégaherbivores représentent une part (même minime) des proies de l'hyène tachetée (*cf. supra*), leur cas est particulier. Près de 50% des zèbres chassés dans le Serengeti et le Ngorongoro sont des jeunes de moins de 4 ans (Kruuk, 1972). Van Lawick & Goodall (1970) observent plusieurs tentatives de capture sur des rhinocéros juvéniles d'un mois. Salnicki *et al.*, (2001) documentent la relation hyène/éléphant dans le *Hwange National Park* au Zimbabwe et mettent en évidence la chasse et la consommation des individus nouveaux-nés et juvéniles par les hyènes tachetées. Comme vu précédemment, la relation hyène moderne et mégaherbivore est un élément essentiel, les espèces de très grande taille que l'on retrouve dans les repaires pléistocènes étant principalement représentées par des juvéniles.

Skinner (1976) rejette l'idée développée par Pienaar (1969) de l'hyène brune comme chasseur efficace. Mills (1990) confirme l'opinion de Skinner. La chasse occupe une part minime dans la recherche de ressources et le *ratio* nombre de chasses tentées/nombre de chasses réussies est faible : 6 chasses réussies pour 128 tentatives. Tout comme l'hyène brune, la chasse reflète une part minime des ressources de l'hyène rayée. Sur 12 chasses observées dans le Serengeti, seule une, concernant un otocyon, fut un succès (Kruuk, 1976).

2.2.3. La collecte opportuniste.

L'hyène tachetée peut occasionnellement profiter des carcasses d'ongulés ou profiter des proies d'autres prédateurs (Kruuk, 1972 ; Mills, 1990 ; Mills & Hofer, 1998). Même si le kleptoparasitisme et le charognage sont attestés (*e.g.* Carbone *et al.*, 1997 ; Honer *et al.*, 2002), leur part dans le régime alimentaire de l'hyène tachetée reste faible (moins de 30% des ongulés charognés selon Mills, 1990 ; moins de 10% dans le Ngorongoro et de 30% dans le Serengeti selon Kruuk, 1972). A l'inverse, le charognage et le kleptoparasitisme sont essentiels au régime des hyènes brunes et rayées (Kruuk, 1976 ; Rieger, 1981 ; Mills, 1982b, 1990 ; Bouskilla, 1983).

La structuration des clans en petit groupes familiaux et la recherche de ressources par des individus isolés n'autorisent pas une chasse systématique et, au contraire, sont plus en accord avec une

collecte opportuniste dominante. Dans le cas de l'hyène brune, la majeure partie des assemblages osseux (repaires) connus et des données écologiques proviennent des côtes d'Afrique australe (Skinner & van Aarde, 1991 ; Skinner *et al.*, 1995, 1998 ; Wiesel, 2006 ; Kuhn, 2006, 2011). Les colonies d'otaries, qui se développent dans ces aires géographiques, représentent jusqu'à 70% du régime alimentaire de l'hyène et seulement 2% sont issus de la chasse (Skinner *et al.*, 1995). L'hyène rayée se développe principalement dans des zones anthropisées (où le bétail est important) et collecte seule les ressources alimentaires. Par conséquent, la majeure partie des ongulés présents dans le régime est le résultat de collectes opportunistes (Skinner, 1976 ; Kruuk, 1976 ; Rieger, 1981 ; Mills, 1982 ; Mills & Hofer, 1998).

2.2.4. La compétition interspécifique : relation avec les autres prédateurs.

La présence récurrente de restes de prédateurs dans les repaires d'hyènes pose la question des relations entre l'hyène et ces autres carnivores : la compétition interspécifique joue-t-elle un rôle sur la formation des assemblages ? Quelle est son influence sur l'accumulation ? Il est nécessaire de comprendre les rapports entre prédateurs pour comprendre l'éthologie des espèces pléistocènes.

Actuellement l'hyène partage systématiquement son territoire avec une multitude de prédateurs (*e.g.* lion, léopard, lycaon, chacal). L'accès aux ongulés (proies ou carcasses) est un enjeu essentiel à la survie de chacun. Leurs préférences alimentaires peuvent présenter de nombreuses similitudes, qui sont à l'origine de la compétition interspécifique (Kruuk, 1972 ; Hayward & Kerley, 2005 ; Hayward, 2006 ; Hayward *et al.*, 2007). L'hyène est un carnivore opportuniste qui peut participer à cette compétition en vue de l'accès à une carcasse (tab.3).

Hyène *versus*...	**Source**
Felidae (lion, léopard, guépard,...)	Pienaar, 1969 ; Van Lawick & Goodall, 1970 ; Kruuk, 1972, 1976 ; Bearder, 1975 ; Brain, 1981 ; Bothma & Leriche, 1984 ; Mills, 1984 (b) ; Henschell, 1986 ; Cooper, 1990 ; Mills & Biggs, 1993 ; Mills & Hofer, 1998
Canidae (lycaon, chacal,…)	Pienaar, 1969 ; Kruuk, 1972 ; Bearder, 1975 ; Brain, 1981 ; Cooper, 1990 ; Mills & Hofer, 1998
Hyaenidae (hyène tachetée, rayée et brune)	Kruuk, 1976 ; Mills, 1984 (a) ; Mills & Hofer, 1998
Aves (Vautour,…)	Kruuk, 1972 ; Bearder, 1975 ; Brain, 1981 ; Mills & Hofer, 1998

Tableau 3. Synthèse des études présentant les espèces compétitrices de l'hyène / *Review of studies presenting inter-specific competition with hyena.*

La littérature traite largement des conflits entre les prédateurs, des rapports de force selon les espèces considérées et le nombre d'individus participant au conflit. Le lion est le carnivore qui a le plus d'ascendance sur l'hyène (Kruuk, 1972 ; Bearder, 1975). Pienaar (1969) estime à 39 le nombre d'hyènes tachetées tuées par le lion suite à des conflits dans le *Kruger National Park* sur une période de 30 ans. Le lion profite aussi largement des proies de l'hyène. Dans 53% des cas, il lui vole ses proies (sur un total de 129 ongulés chassés par l'hyène) dans le Serengeti et dans 84% des cas (sur 61 proies) dans le cratère du Ngorongoro (Kruuk, 1972). A l'inverse, les proies du lion constituent une part importante du régime carné de l'hyène brune (Mills, 1990). Et dans certains cas, l'hyène tachetée peut avoir l'ascendance sur le lion. Pienaar (1969) mentionne des chasses et consommations de lionceaux par l'hyène tachetée ainsi que la présence fréquente de griffes de lion contenues dans leurs excréments. Le rapport de force entre l'hyène et le léopard n'est pas aussi marqué. L'hyène (tachetée et brune) vole parfois les proies du léopard et inversement (Pienaar, 1969 ; Mills, 1990 ; Kruuk, 1972). Plus spécifiquement, l'hyène brune est régulièrement en conflit

avec le chacal *Canis mesomelas* qui profite des mêmes carcasses ; le canidé peut devenir à son tour une proie de l'hyène faisant partie intégrante de l'accumulation osseuse (Avery *et al.*, 1984 ; Mills, *op. cit.*, Wiesel, 2006).

2.2.5. Cohabitation et influence des collecteurs/compétiteurs secondaires.

Les hyénidés ne partagent pas que des relations de compétition avec d'autres prédateurs pour le seul accès aux ressources carnées. Le repaire peut lui aussi être à l'origine d'une cohabitation (oryctérope, porc-épic) et de relations avec des compétiteurs et collecteurs secondaires (chacal, porc-épic). Les qualités d'agent taphonomique des collecteurs secondaires (*Hystricidae*) sont bien connues et leur présence dans les repaires mérite une attention particulière (Brain, 1980, 1981). Par exemple, Bunn (1983) souligne le fait que l'accumulation osseuse de Syokimau ne peut être du seul fait de l'hyène. Le réexamen de cet assemblage confirme l'utilisation multiple de la cavité par les hyènes, les damans ainsi que le porc-épic (Egeland *et al.*, 2008). Il est donc important de définir les relations de cohabitation ou de succession d'occupations se développant au sein même du repaire pour mieux comprendre la formation des accumulations.

Les données et publications portant sur les repaires modernes permettent de définir trois types de « relations » au sein du repaire :

1- La cohabitation stricte entre hyènes et autres taxons ;
2- La succession d'occupations par différentes espèces animales ;
3- La « compétition » au sein du repaire, altérant l'accumulation osseuse.

Les cohabitations strictes dans un même repaire sont rares. Le repaire de Mananga est occupé à la fois par un clan d'hyènes tachetées et par un oryctérope (Skinner *et al.,* 1986). La cohabitation entre hyène brune et porc-épic est attestée au sein du repaire de Leeufontein (Skinner, 1976). Tout comme Bunn le suggérait pour Syokimau, un grand nombre de repaires d'hyènes est le résultat d'occupations multiples, chacune apportant des éléments constituant l'assemblage définitif. L'oryctérope ne présente aucune qualité d'agent taphonomique connue ; en revanche il est à l'origine de nombreux terriers réutilisés par les hyènes (Skinner, 1976 ; Skinner *et al.*, 1986 ; Lacruz & Maude, 2005). L'alternance de plusieurs occupants est régulièrement mentionnée. L'association la plus commune reste hyène/porc-épic (Mills & Mills, 1977 ; Henschell *et al.*, 1979 ; Skinner *et al.*, 1980 ; Skinner *et al., op. cit.* ; Skinner & van Aarde, 1991 ; Kerbis-Peterhans & Kolska Horwitz, 1992 ; Leakey *et al.*, 1999). En revanche cette association n'est pas nécessairement le résultat d'une succession d'occupations, elle peut aussi être le fruit d'une compétition entre l'occupation du repaire par l'un (hyène) et la collecte de matière osseuse par l'autre (porc-épic). Cette « compétition » est soupçonnée dans de nombreux repaires par la présence d'os rongés par les rongeurs en plus du matériel consommé par l'hyène (Skinner *et al.*, 1986 ; Pokines & Kerbis-Peterhans, 2007 ; Kuhn, 2006, 2011). Il est nécessaire de définir clairement l'impact du porc-épic sur les accumulations osseuses afin de prendre en considération ces altérations taphonomiques dans notre caractérisation du repaire, d'autant plus que cette relation hyène/rongeur trouve un écho pléistocène (Le Vallonet *in* Echassoux, 2004 ; Ceyssaguet *in* Cavanhié, 2006).

Chapitre III

Présentation des échantillons.

Introduction.

La caractérisation de la signature taphonomique de l'hyène des cavernes et la définition de son comportement ne peuvent reposer que sur l'analyse de multiples assemblages/accumulations osseuses dont les hyénidés sont les intervenants principaux, primaires voire exclusifs.

Dans cette optique, ce travail s'est focalisé sur l'étude de repaires d'hyène *sensu stricto* dans une perspective diachronique (depuis les sites anciens du Pléistocène moyen jusqu'aux accumulations osseuses modernes) et portant sur plusieurs espèces de hyénidés (depuis *Pachycrocuta brevirostris* jusqu'aux trois espèces accumulatrices actuelles *Crocuta crocuta, Hyaena hyaena* et *Parahyaena brunnea*).

L'analyse des sites à hyènes se décompose en deux parties : 1) l'étude et la définition du repaire moderne pour chacune des 3 espèces accumulatrices (hyène tachetée, rayée et brune) ; et 2) l'observation et la mise en évidence de caractéristiques taphonomiques typiques de l'impact des hyénidés fossiles depuis les gisements de plein-air du Pléistocène inférieur final jusqu'aux repaires, en grotte, du Pléistocène supérieur.

La confrontation des résultats obtenus pour les registres modernes et fossiles ne peut satisfaire entièrement la définition du comportement ostéophagique des hyènes. La présence récurrente de toute une diversité de carnivores au sein des accumulations osseuses (depuis les plus petits mustélidés, jusqu'aux plus grands félidés et ursidés) pose la question de l'impact potentiel de ces prédateurs et *ipso facto* des biais qu'ils peuvent introduire dans l'interprétation des assemblages. Par conséquent, la recherche des caractéristiques taphonomiques d'autres prédateurs (Canidés, Félidés) a été effectuée puis confrontée à l'impact des hyénidés. Ce travail se propose de compléter les grilles de caractérisation de l'hyène par l'analyse d'assemblages osseux produits/modifiés par d'autres prédateurs : les grands félins fossiles (*Panthera onca gombaszoegensis*) et les grands canidés actuels (*Canis lupus*).

1. Les assemblages Actuels.

Le développement d'une analyse néo-taphonomique portant sur les trois espèces existantes a pour intérêt de définir et sérier les similitudes et la variabilité des assemblages d'une espèce à l'autre. Cette diversité spécifique (*Crocuta, Hyaena, Parahyaena*), des fonctions de site (*kill sites*, *acquisition site* et repaire) et le nombre d'accumulations étudiées permettent d'envisager la variabilité des assemblages : les données topographiques (grotte ou plein-air, morphologie, surface concernée,…), la fréquence des restes osseux (de petits échantillons aux plus importantes accumulations), la diversité spécifique et la variabilité des altérations taphonomiques. Dès lors que les différences intra-spécifiques sont mises en évidence, les caractéristiques communes aux assemblages peuvent être mobilisées pour la définition de la signature néo-taphonomique des hyénidés modernes.

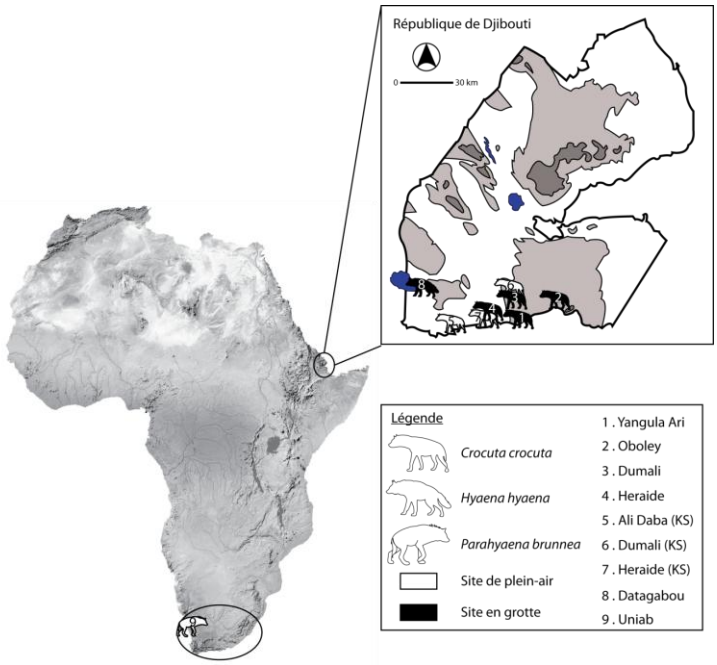


Figure 26. Localisation géographique des repaires et *kill sites* actuels de Djibouti et d'Afrique du Sud / *Localisation of dens and kill sites from Djibouti and South Africa.*

Les différents échantillons d'études proviennent de deux aires géographiques distinctes d'Afrique : la République de Djibouti et l'Afrique du Sud (fig.26). Cette étude présente des données inédites provenant d'assemblages osseux de quatre repaires (Yangula Ari, Oboley, Dumali, Heraide) et trois aires de collectes/acquisition ou *kill-sites* (Heraide KS, Dumali KS, Ali-Daba) d'hyène tachetée et un repaire d'hyène rayée (Datagabou) ainsi que le repaire/aire de consommation d'hyène brune d'Uniab en Afrique du Sud (tab.4).

Site	Pays	Accumulateur	Type	Contexte	NR	NR ong.	NR Carn.
Heraide	Djibouti	*C. crocuta*	Repaire	Plateforme/Grotte	291	216	11
Dumali	Djibouti	*C. crocuta*	Repaire	Grotte	494	421	16
Yangula Ari	Djibouti	*C. crocuta*	Repaire	Plateforme/Grotte	606	400	39
Oboley	Djibouti	*C. crocuta*	Repaire	Grotte	338	259	
Heraide KS	Djibouti	*C. crocuta*	*Kill site*	Plein-air	538	460	10
Dumali KS	Djibouti	*C. crocuta*	*Kill site*	Plein-air	204	175	2
Ali Daba	Djibouti	*C. crocuta*	*Kill site*	Plein-air	49	40	
Datagabou	Djibouti	*H. hyaena*	Repaire	Grotte	426	352	41
Uniab	Afrique du Sud	*P. brunnea*	« Repaire »	Plein-air	1528	568	11

Tableau 4. Données générales relatives aux échantillons d'études modernes / *General data concerning modern study samples.*

1.1. Djibouti : hyène tachetée et rayée.

La République de Djibouti dispose à la fois d'une population d'hyénidés (représentant 2 taxons : tachetée et rayée) et la possibilité d'analyse de nombreuses accumulations osseuses. Cependant l'interaction communautés humaines/faunes sauvages entraîne quelques biais méthodologiques et analytiques qui doivent être définis. Les populations animales (tant de carnivores que d'ongulés) de la république de Djibouti, bien qu'encore importantes, enregistrent une constante régression depuis près d'un siècle, allant jusqu'à la disparition de certains taxons tels que le lion ou le zèbre (East, 1988, 1999 ; Ginsberg & Macdonald, 1990 ; Duncan, 1992 ; Mills & Hofer, 1998 ; Nowell & Jackson, 1996 ; Woodroffe *et al.*, 1997 ; Laurent & Laurent, 2002 ; Sillero-Zubiri *et al*., 2004). La nécessité de protection du bétail a entraîné la forte diminution (voire disparition) des populations de grands Carnivores (tab.5). Bien que les hyénidés de Djibouti fassent encore l'objet régulier d'abattages, captures ou empoisonnements (Mills & Hofer, 1998 ; Laurent & Laurent, 2002), les hyènes tachetées

et rayées restent les grands prédateurs les plus abondants (les études IUCN espèrent des populations supérieures à 100 individus par espèce, Mills & Hofer, *op. cit.*). Par conséquent, ces groupes de Carnivores offrent la possibilité d'étudier de nombreux sites de prédation/charognage et accumulations en contexte de repaire où très peu d'autres prédateurs ont pu intervenir (Fosse *et al*., 2010a ; Fourvel & Mwebi, 2011).

Espèce	Statut 1990's	Statut 2000's	Tendance	Causes/Commentaires
Canis aureus	C	C	S	Capture / Piégeage
Canis mesomelas	?	R	D	Elimination par les éleveurs
Vulpes rueppelli	?	PC-C	D	Elimination par les éleveurs
Vulpes pallida	?	Probable ?	?	Présence supposée
Otocyon megalotis	?	R	En	
Lycaon pictus	† ?	Probable ?	?	Présence supposée
Crocuta crocuta	C	C	D	Elimination par les éleveurs
Hyaena hyaena	C	C	D	Elimination par les éleveurs
Proteles cristatus	?	PC	S	
***Felis silvestris* (*lybica*)**	C	C	D	Hybridation (*Felis catus*)
Felis serval	?	R	En	
Caracal caracal	PC	R	En	Capture / Elimination
Panthera pardus	PC	PC-C	En	Capture / Elimination
Panthera leo	†	†	†	Chasse / Braconnage
Acynonyx jubatus	R	R	En	Braconnage
† : éteint ; R : rare ; PC : peu commun ; C : commun ; ? : inconnu ; En : En danger ; S : stable ; D : décroissant.				

Tableau 5. Evolution du statut des Carnivores sauvages de Djibouti (données d'après Ginsberg & Macdonald, 1990 ; Mills & Hofer, 1996 ; Nowell & Jackson, 1996 ; Woodroffe *et al.*, 1997 ; Laurent & Laurent, 2002 ; Sillero-Zubiri *et al*., 2004) / *Status and actual trend of wild Carnivores from Djibouti.*

Cette politique d'élevage entraîne le même type de conséquence sur les ongulés sauvages. Sur les treize espèces que comptait Djibouti trois ont déjà disparu, deux sont menacées d'extinction et cinq voient leur population décroître (tab.6). *A contrario* le cheptel domestique prend de plus en plus d'importance (population de caprinés estimée à 1 million de têtes soit 43 animaux/km^2 : source provenant du ministère de l'agriculture et de l'élevage de Djibouti http://www.maem.dj). L'association de ces deux phénomènes a une double conséquence sur notre analyse : 1) le contexte d'étude ne reflète pas entièrement le milieu naturel sauvage des prédateurs et la compétition interspécifique qui devrait en découler, et 2) l'abondance de matière carnée influe sur la consommation des restes osseux (Fourvel & Mwebi, 2011).

Espèce	Statut 1990	Statut 2001	Tendance	Causes
Equus africanus	R	†	†	Chasse
Equus grevyi	†	†	†	Chasse
Phacochoerus aethiopicus	C	C	D	Chasse
Tragelaphus imberbis		R	En	Chasse / Dégradation de l'habitat
Tragelaphus strepsiceros	†	†	†	Chasse / Dégradation de l'habitat
Oreotragus oreotragus		R	D	Compétition avec le bétail
Dorcatragus megalotis	R	R	D	Dégradation de l'habitat
Madoqua saltiana	C	C	D	Chasse / Dégradation de l'habitat
Gazella dorcas	C	C	S	Compétition avec le bétail
Gazella soemmerringi	PC	C	S	Compétition avec le bétail
Litocranius walleri	PC	PC	D	Compétition avec le bétail
Ammodorcas clarkei	R	R	?	?
Oryx beisa	PC	R	En	Chasse
Sylvicapra grimmia	?	?	?	Compétition avec le bétail
† : éteint ; R : rare ; PC : peu commun ; C : commun ; ? : inconnu ; En : En danger ; S : stable ; D : décroissant.				

Tableau 6. Evolution du statut des ongulés sauvages de Djibouti (données d'après IUCN report 1988, 1992, 1999 et Laurent & Laurent, 2002) / *Status and actual trend of wild ungulates from Djibouti.*

L'analyse taphonomique des restes osseux consommés par les hyénidés concerne le matériel collecté au sud du pays dans la région du lac Abhé au sein de 14 assemblages, représentant près de 3000 pièces, produits/modifiés par les deux espèces consommatrices/accumulatrices de Djibouti : l'hyène tachetée *Crocuta crocuta* et l'hyène rayée *Hyaena hyaena*. Ces assemblages osseux correspondent à deux types de sites : des aires d'acquisition (*natural death sites* (= sites de mort naturelle) ou *kill sites* (= sites de mise à mort)) et des accumulations en contexte de repaire *sensu stricto*. Concernant les aires d'acquisition, deux aspects doivent être précisés :

1) La qualification selon la « fonction » du site reste difficile. Les informations d'ordre écologique/éthologique permettent de préciser si ces assemblages peuvent clairement être définis comme des sites de prédation d'hyène, ou si les carcasses sont le résultat d'un autre prédateur ou d'une mort naturelle qui, par la suite, ont été consommées par les hyènes.
2) Ces assemblages de plein-air ne peuvent être qualifiés de *kill sites sensu stricto*. En effet, le *kill site* est le reflet d'une unique prédation et donc ne peut être représenté que par les restes d'une seule proie. Dans le cas des sites de Djibouti, ces assemblages ne peuvent être considérés comme des *kill sites sensu stricto* : certains échantillons disposent parfois d'une vraie diversité faunique (résultat de plusieurs épisodes de nourrissage) tandis que d'autres ne sont constitués que d'une à deux proies/carcasses. L'analyse cherchera donc à préciser la nautre de ces zones.

1.1.1. Les sites à hyènes tachetées *Crocuta crocuta*.

Le corpus ostéologique provenant des assemblages mis en place par l'hyène tachetée est le plus important, tant en nombre de sites qu'en nombre de restes osseux par échantillon. Cette étude concerne le matériel provenant de 9 aires d'acquisitions et 4 repaires, soit plus de 2500 restes osseux et non-osseux (épines de porc-épic, cornes, sabots,…).

Le nombre important des échantillons témoigne de la diversité des assemblages et des données disponibles. Les zones de plein-air, attribuées à des sites d'acquisition, présentent des quantités de matériel osseux très diverses (comprises entre 2 et 358 restes), diversité aussi observable, dans une moindre mesure, au sein des repaires (accumulations variant entre 300 et 600 vestiges). Même si la majorité des restes osseux correspond au cheptel domestique (*Capra hircus*, *Bas taurus*, *Camelus dromedarius*, *Equus asinus*), les assemblages renferment malgré tout une petite composante sauvage (*Antilopinae*, Primate, Carnivores, Rongeurs). Ces assemblages reflètent l'importante variabilité des accumulations produites par les hyénidés actuels : variabilité du matériel (quantité, diversité spécifique et des éléments anatomiques…), du contexte (site de plein-air ou repaire, morphologie et superficie du repaire), écologique (interaction avec d'autres prédateurs et collecteurs),…

1.1.1.1. Heraide.

Heraide (ou Araïde ou Hara Idé) est constitué de cinq zones d'accumulations/consommations osseuses : un repaire *sensu stricto* et quatre aires d'acquisition.

1.1.1.1.1. Le repaire d'Heraide.

Heraide	Hauteur	Largeur
Entrée 1	0,30	1,20
Entrée 2	0,30	0,70
Entrée 3	0,80	1,30
Entrée 4	0,35	0,25
Entrée 5	1,00	1,30
Entrée 6	0,35	0,60

Tableau 7. Dimensions (en mètre) des différentes entrées du repaire d'Heraide / *Heraide den entrances dimensions (in meters).*

Les cavités d'Heraide, qui composent le repaire d'hyène tachetée, se développent dans un travertin. La reconnaissance de six entrées suggère un repaire d'une taille relativement importante. Néanmoins l'intérieur de la cavité (et donc du repaire d'hyène *sensu stricto*) est resté inaccessible en raison de la petitesse des différentes entrées (tab.7).

Si l'intérieur du repaire n'a pu être visité (impénétrable), l'essentiel du matériel osseux ne semble pas avoir été accumulé au sein même de la cavité mais bien à l'extérieur, sur la plate-forme à l'avant des entrées (fig.27). Bien que la plate-forme faisant front au repaire ait une superficie supérieure à 60m^2 l'accumulation osseuse d'Heraide est concentrée sur une vingtaine de mètres carrés. Aucune organisation réelle ne peut être déduite d'après la localisation spatiale, ni concentrations osseuses, ni situations particulières. Cette accumulation externe est composée de 291 vestiges dont 78% rapportés à 10 espèces ou groupes d'espèces (tab.8). Les carnivores sont rares et l'hyène n'est pas présente (seuls le chien et l'otocyon sont représentés respectivement par 6 et 5 restes). Le cortège des Ongulés est quant à lui dominé par les taxons domestiques (dromadaire, bœuf, âne et chèvre).

Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
Canis familiaris	6	2	3	1	1	5
Otocyon megalotis	5	2	5	1	1	5
Total Carnivore	**11**	**4**	**8**	**2**	**2**	**10**
Camelus dromedarius	5	2	5	1	1	5
Bos taurus	2	1	1	1	1	5
Equus asinus	18	6	15	1	1	5
***Gazella* sp.**	11	4	11	2	2	10
Capra hircus	60	21	55	6	8	40
Oreotragus oreotragus	9	3	9	2	2	10
Cephalopinae	1	1	1	1	1	5
Madoqua saltiana	5	2	5	2	2	10
Taille moyenne (*Equus*)	2	1	1	-	-	-
Petite taille (*Capra*/*Gazella*)	103	35	78	-	-	-
Total Ongulé	**216**	**74**	**181**	**16**	**18**	**90**
Indéterminé	64	22	-	-	-	-
Total	**291**	**100**	**189**	**18**	**20**	**100**

NRD/NR	78/22
NR Ong./Carn.	95/5
NMIc Ong./Carn.	90/10

Tableau 8. Spectre faunique d'Heraide (NR, NMI, NME et fréquences associées) / *Heraide den faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

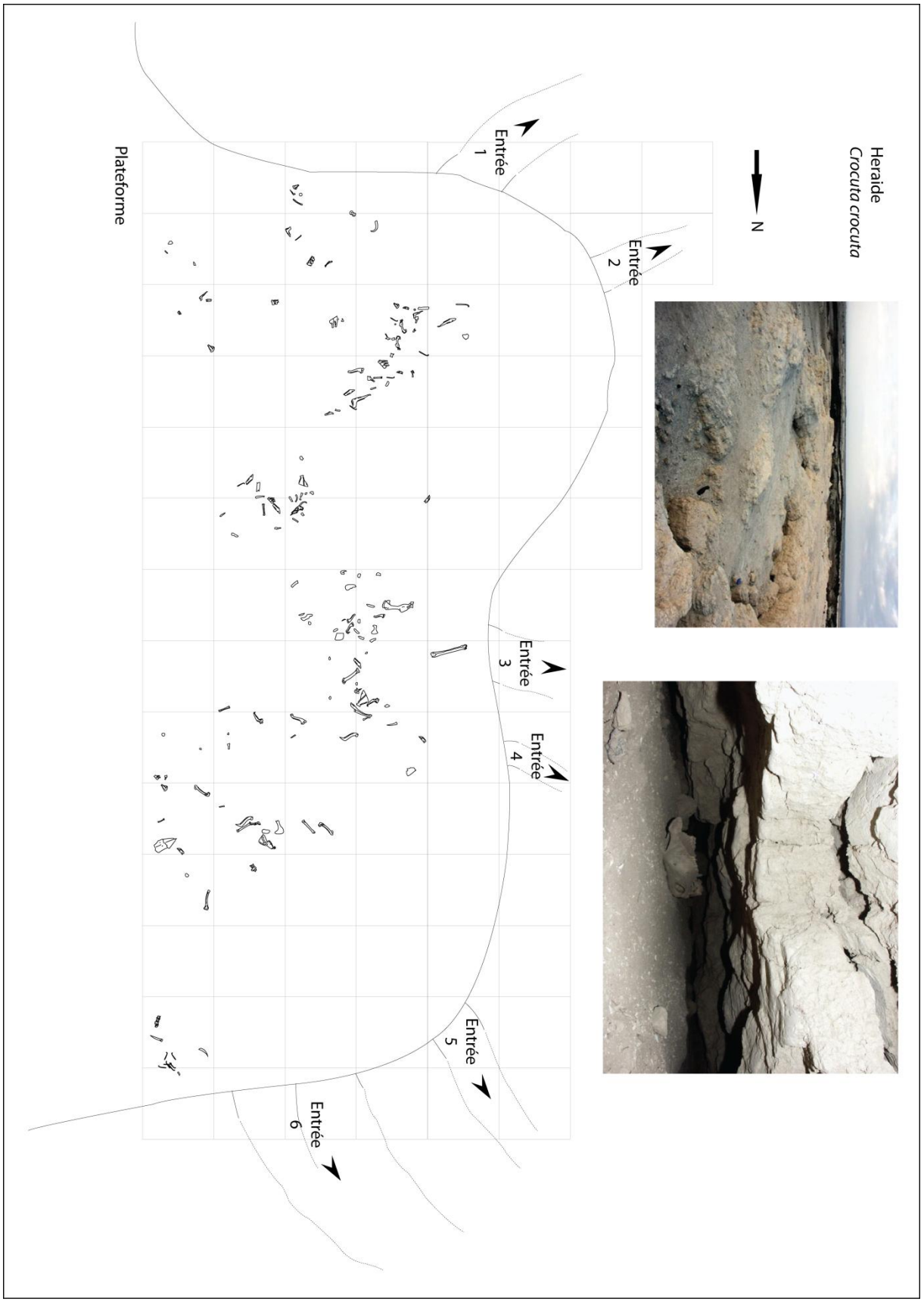


Figure 27. Topographie et répartition spatiale de l'accumulation osseuse d'hyène tachetée (*Crocuta crocuta*) d'Heraide (photo. P. Fosse) / *Topography and spatial distribution of bone accumulation produced by the spotted hyena from Heraide den.*

1.1.1.1.2. Les sites d'acquisition d'Heraide.

Les zones de collecte d'Heraide ont été divisées en quatre grandes aires d'acquisition comprenant un total de 538 restes osseux attribués à 13 taxons (6 domestiques et 7 sauvages). Les quantités de matériels sont très variables d'une aire à l'autre (de 2 à 358 pièces) :

1) La première zone, nommée Heraide KS 1, comprend 91 éléments attribués à 2 espèces domestiques, l'âne *Equus asinus* et la chèvre *Capra hircus* (tab.9). Le *kill site* 1 correspond en réalité à trois carcasses différentes (2 ânes et une chèvre), donc trois évènements distincts de consommation.

2) Heraide KS 2 correspond à deux fragments mandibulaires d'un primate attribué au genre *Papio* (tab.10).

3) L'aire d'acquisition Heraide KS 3 est un assemblage nettement plus complexe comprenant 358 pièces attribuées à 13 espèces sauvages et domestiques (tab.11). L'attribution des différents éléments squelettiques et individus à un site de prédation précis reste difficile, cet échantillon étant constitué d'un nombre important de restes osseux collectés aux alentours du repaire. En revanche les informations taphonomiques et de distribution squelettique sont des éléments essentiels à la définition de la complémentarité entre site de prédation/charognage et repaire.

4) Le site d'acquisition 4 comporte les restes osseux de 3 à 4 carcasses de chèvre et d'un petit carnivore rapporté à l'otocyon *Otocyon megalotis* (tab.12). La présence de l'otocyon (au même titre que tous les carnivores présents au sein des différents échantillons) pose la question de la compétition inter-spécifique pour l'accès aux matières carnées.

Heraide KS1						
Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
Equus asinus	65	71	63	2	2	67
Capra hircus	9	10	9	1	1	33
Total Ongulé	**74**	**81**	**72**	**3**	**3**	**100**
Indéterminé	17	19	-	-	-	-
Total	**91**	**100**	**72**	**3**	**3**	**100**

NRD/NR	81/19
NR Ong./Carn.	100/-
NMIc Ong./Carn.	100/-

Tableau 9. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 1 d'Heraide (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / *Heraide acquisition site n°1 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

Heraide KS 2						
Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
***Papio* sp.**	2	100	2	1	1	100
Total	**2**	**100**	**2**	**1**	**1**	**100**

NRD/NR	100/-
NR Ong./Carn.	-/-
NMIc Ong./Carn.	-/-

Tableau 10. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 2 d'Heraide (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / *Heraide acquisition site n°2 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

Heraide KS 3						
Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
***Canis* sp.**	1	<1	1	1	1	4
Otocyon megalotis	1	<1	1	1	1	4
***Felis* sp.**	1	<1	1	1	1	4
Total Carnivore	**3**	**1**	**3**	**3**	**3**	**12**
Camelus dromedarius	4	1	4	1	1	4
Bos taurus	1	<1	1	1	1	4
Equus asinus	6	2	4	1	1	4
***Gazella* sp.**	13	4	13	2	2	8
Litocranius walleri	3	1	3	1	1	4
Capra hircus	67	19	66	11	11	44
Oreotragus oreotragus	5	1	5	2	2	8
Cephalopinae	3	1	3	1	1	4
Madoqua saltina	3	1	2	1	1	4
Grande taille	2	1	2	-	-	-
Taille moyenne	14	4	11	-	-	-
Petite taille	188	53	157	-	-	-
Total Ongulé	**309**	**86**	**271**	**21**	**21**	**84**
***Papio* sp.**	1	<1	1	1	1	4
Indéterminé	45	13	-	-	-	-
Total	**358**	**100**	**275**	**25**	**25**	**100**

NRD/NR	88/12
NR Ong./Carn.	99/1
NMIc Ong./Carn.	87/13

Tableau 11. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 3 d'Heraide (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / *Heraide acquisition site n°3 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

Heraide KS 4						
Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
Otocyon megalotis	7	8	7	1	1	20
Total Carnivore	**7**	**8**	**7**	**1**	**1**	**20**
Capra hircus	42	48	34	3	4	80
Petite taille	35	40	20	-	-	-
Total Ongulé	**77**	**88**	**54**	**3**	**4**	**80**
Indéterminé	3	4	-	-	-	-
Total	**87**	**100**	**61**	**4**	**5**	**100**

NRD/NR	97/3
NR Ong./Carn.	92/8
NMIc Ong./Carn.	80/20

Tableau 12. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 4 d'Heraide (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / *Heraide acquisition site n°4 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

1.1.1.2. Dumali.

L'assemblage osseux de Dumali est constitué de près de 700 restes osseux répartis au sein de 4 accumulations distinctes : un repaire *sensu stricto* et trois aires d'acquisition.

1.1.1.2.1. Le repaire de Dumali.

L'assemblage de Dumali est constitué de 494 restes osseux dont 90% ont pu être attribués au niveau générique ou spécifique (tab.13). Le cortège faunique, relativement diversifié, comprend 15 espèces. Les faunes domestiques sont majoritaires (chèvre, âne, dromadaire,…) mais la diversité des espèces sauvages reste importante (un carnivore, cinq ongulés, un primate, un rongeur, un lagomorphe).

Le site de Dumali présente quelques particularités à souligner et dont la prise en compte dans l'analyse est nécessaire à la compréhension de la mise en place de l'assemblage :

1) L'accumulation osseuse de Dumali n'est pas confinée au repaire *sensu stricto* à l'intérieur de la cavité. L'assemblage comporte en réalité deux accumulations : une à l'intérieur du repaire (n=288, 58,3%), dispersée sur une surface de 5m^2, et l'autre à l'extérieur sur la plate-forme faisant front à l'entrée du repaire (n=206, 41,7%).
2) Le porc-épic *Hystrix cristata* (seule espèce d'*Hystricidae* présente à Djibouti) est représenté au sein de l'assemblage par un élément squelettique. Mais sa présence est aussi attestée par la reconnaissance de quelques pièces rongées et surtout d'un chenal creusé par les rongeurs.

Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
Canis* cf. *familiaris	1	<1	1	1	1	3
Vulpes rueppeli	5	1	5	1	1	3
***Felis* sp.**	2	<1	2	1	1	3
Carnivora	8	1	8	-	-	-
Total Carnivore	**16**	**3**	**16**	**3**	**3**	**9**
Camelus dromedarius	4	1	3	2	2	6
Bos taurus	11	2	11	2	2	6
Equus asinus	2	<1	2	1	1	3
Phacochoerus aethiopicus	4	1	4	1	1	3
***Gazella* sp.**	21	4	21	3	4	13
Litocranius walleri	1	<1	1	1	1	3
Capra hircus	112	23	106	11	13	41
Oreotragus oreotragus	1	<1	1	1	1	3
Cephalopinae	1	<1	1	1	1	3
Grande taille	8	2	7	-	-	-
Taille moyenne	14	3	11	-	-	-
Petite taille	242	49	194	-	-	-
Total Ongulé	**421**	**85**	**362**	**23**	**26**	**81**
***Papio* sp.**	6	1	6	1	1	3
Hystrix cristata	1	<1	1	1	1	3
Lagomorpha	2	<1	2	1	1	3
Indéterminé	48	10	-	-	-	-
Total	**494**	**100**	**387**	**29**	**32**	**100**

NRD/NR	90/10
NR Ong./Carn.	96/4
NMIc Ong./Carn.	90/10

Le site de Dumali, par l'association de ces différents critères, constitue un parfait exemple de relation entre une « double accumulation » (accumulation primaire et/ou secondaire ? quel agent d'accumulation dans chaque aire ?). De plus, la présence physique et taphonomique du porc-épic est une donnée intéressante pour définir au niveau ostéologique la relation inter-spécifique hyène/porc-épic déjà observée dans de nombreux repaires actuels (Mills & Mills, 1977 ; Henschell *et al.*, 1979 ; Brain, 1981 ; Bunn, 1983 ; Skinner *et al*., 1986).

Tableau 13. Spectre faunique de Dumali (NR, NMI, NME et fréquences associées) / *Dumali den faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

1.1.1.2.2. Les sites d'acquisition de Dumali.

La prospection des zones alentours au repaire de Dumali a permis la collecte de matériel osseux attribué à trois aires d'acquisition.

Le premier assemblage, localisé à l'Est/Sud-Est du massif dolomitique où se situe le repaire de Dumali, est composé de 28 restes osseux (tab.14). Cet échantillon correspond à trois (ou quatre) évènements de prédation ou charognage : une gazelle et deux ou trois chèvres.

Le matériel collecté dans l'oued au Nord-Est/Sud-Est du massif est un échantillon osseux plus important attribué au minimum à douze animaux différents (tab.15). En raison des difficultés de détermination spécifique (*Cephalopinae*, *Gazella* sp., attribution à une classe de taille) le décompte des individus ne peut être utilisé pour tenter de définir un nombre d'évènements de prédation. Il n'en reste pas moins que les données taphonomiques seront utiles à la caractérisation de ces assemblages de plein-air et de leur relation avec le repaire.

La troisième aire de collecte, à l'est du massif, est un assemblage assez similaire au précédent (tab.16). Un nombre important d'animaux (n=10) a pu être déduit des 76 éléments squelettiques ramassés. Les commentaires faits précédemment, sur la seconde aire d'acquisition, s'appliquent ici aussi à cause des difficultés d'attribution spécifique.

Dumali KS - E/SE massif dolomite						
Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
***Gazella* sp.**	1	4	1	1	1	25
Capra hircus	13	46	13	2	3	75
Petite taille	7	25	5	-	-	-
Total Ongulé	**21**	**75**	**19**	**3**	**4**	**100**
Indéterminé	7	25	-	-	-	-
Total	**28**	**100**	**19**	**3**	**4**	**100**
			NRD/NR			75/25
			NR Ong./Carn.			100/-
			NMIc Ong./Carn.			100/-

Tableau 14. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 1 de Dumali (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / *Dumali acquisition site n°1 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

Dumali KS - NE/SE massif dolomite (Oued/grande plaine)						
Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
***Canis* sp.**	1	1	1	1	1	8
***Felis* sp.**	1	1	1	1	1	8
Total Carnivore	**2**	**2**	**2**	**2**	**2**	**16**
Bos taurus	1	1	1	1	1	8
Equus asinus	1	1	1	1	1	8
Phacochoerus aethiopicus	1	1	1	1	1	8
***Gazella* sp.**	4	4	4	1	1	8
Capra hircus	22	22	22	4	4	33
Oreotragus oreotragus	3	3	3	1	1	8
Cephalopinae	7	7	6	1	1	8
Grande taille	1	1	1	-	-	-
Taille moyenne	1	1	1	-	-	-
Petite taille	54	54	54	-	-	-
Total Ongulé	**95**	**95**	**94**	**10**	**10**	**84**
Indéterminé	3	3	-	-	-	-
Total	**100**	**100**	**96**	**12**	**12**	**100**
			NRD/NR			97/3
			NR Ong./Carn.			98/2
			NMIc Ong./Carn.			83/17

Tableau 15. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 2 de Dumali (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / *Dumali acquisition site n°2 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

Dumali KS - E massif des tanières						
Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
Camelus dromedarius	3	4	3	1	1	10
Bos taurus	3	4	3	1	1	10
Equus asinus	1	1	1	1	1	10
***Gazella* sp.**	1	1	1	1	1	10
Capra hircus	17	22	17	4	4	40
Oreotragus oreotragus	1	1	1	1	1	10
Cephalopinae	7	9	7	1	1	10
Taille moyenne	3	4	3	-	-	-
Petite taille	33	43	31	-	-	-
Total Ongulé	**69**	**91**	**67**	**10**	**10**	**100**
Indéterminé	7	9	-	-	-	-
Total	**76**	**100**	**67**	**10**	**10**	**100**
				NRD/NR		91/9
				NR Ong./Carn.		100/-
				NMIc Ong./Carn.		100/-

Tableau 16. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 3 de Dumali (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / *Dumali acquisition site n°2 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

1.1.1.3. Ali-Daba Kill-sites.

Contrairement à Heraide et Dumali, le matériel osseux d'Ali-Daba provient uniquement d'aires d'acquisition. Les 49 pièces collectées ont été divisées en 2 ensembles : Ali-Daba *Kill Site* 1 et Ali-Daba *Kill Site* 2. La première aire d'acquisition d'Ali-Daba est composée de 35 restes osseux attribués à deux ongulés et donc à deux *kill sites sensu stricto*: une gazelle indéterminée et un céphalopiné (tab.17). Les restes osseux d'une carcasse de chèvre correspondent au *kill site* 2 d'Ali-Daba (tab.18).

Ali Daba KS 1						
Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
***Gazella* sp.**	21	60	17	1	1	50
Cephalopinae	5	14	4	1	1	50
Total Ongulé	**26**	**74**	**21**	**2**	**2**	**100**
Indéterminé	9	26	-	-	-	-
Total	**35**	**100**	**21**	**2**	**2**	**100**
				NRD/NR		69/31
				NR Ong./Carn.		100/-
				NMIc Ong./Carn.		100/-

Tableau 17. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 1 d'Ali Daba (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / *Ali Daba acquisition site n°1 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

Ali Daba KS 2						
Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
Capra hircus	14	100	14	1	1	100
Total	**14**	**100**	**14**	**1**	**1**	**100**
				NRD/NR		100/-
				NR Ong./Carn.		100/-
				NMIc Ong./Carn.		100/-

Tableau 18. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 2 d'Ali Daba (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / *Ali Daba acquisition site n°2 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

1.1.1.4. Le repaire de Yangula Ari.

Le site de Yangula Ari, qui se développe dans un chaos basaltique, apparaît comme un assemblage ostéologique essentiel selon deux aspects importants : la localisation et dispersion des restes osseux et l'interaction hyène/collecteur secondaire. L'échantillon ostéologique de Yangula Ari a été formé par l'hyène tachetée *Crocuta crocuta*. En revanche l'assemblage primaire a subi diverses modifications/dispersions. En effet, Yangula Ari est en réalité formé de 5 accumulations osseuses : une sur plate-forme, une dans le repaire d'hyène *sensu stricto* et trois au sein de caches de porc-épic (fig.28).

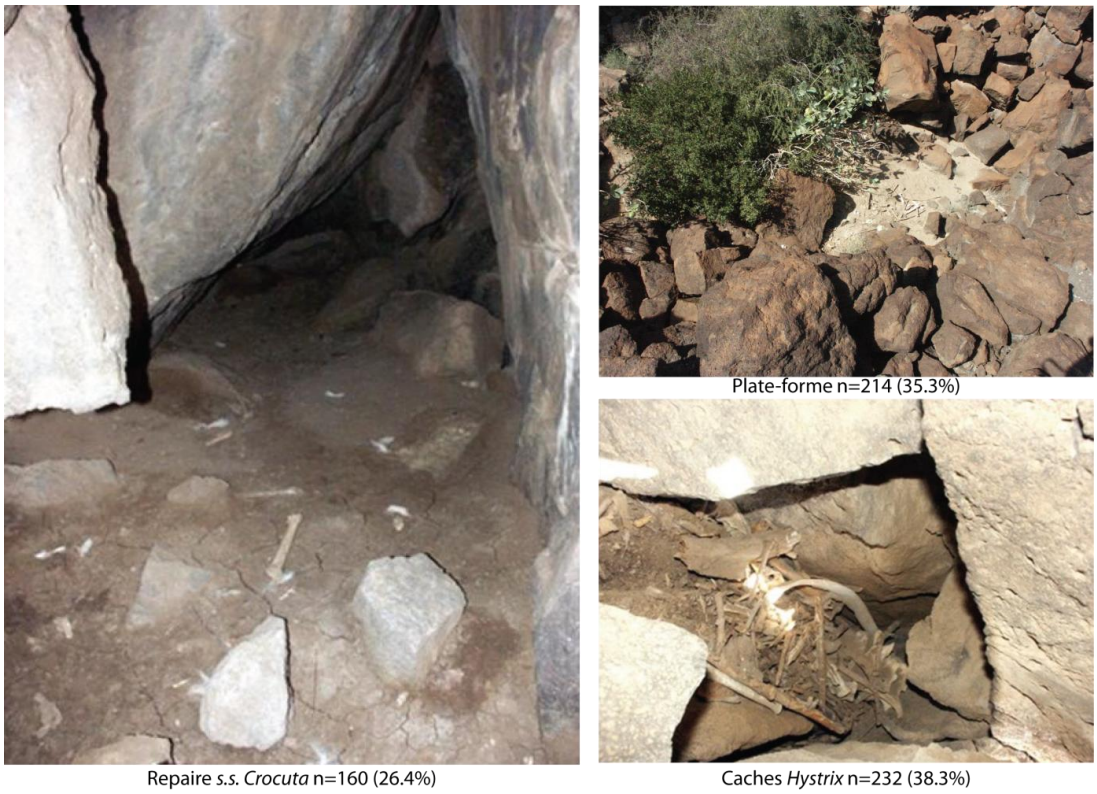


Figure 28. Détails des différentes aires d'accumulation de Yangula Ari et fréquence des ossements par ensemble (photo P. Fosse) / *Details from the various accumulations of Yangula Ari den*.

Deux agents sont intervenus sur l'assemblage : l'hyène et le porc-épic. L'hyène apparaît comme l'intervenant primaire, responsable de la formation de l'accumulation selon deux aires différentes : une accumulation externe (plate-forme) et une interne (repaire). Le porc-épic *Hystrix cristata*, connu pour son comportement de collecteur/accumulateur et ostéophagique (Alexander, 1956 ; Brain, 1981 ; Duthie & Skinner 1986 ; Kerbis-Peterhans, 1990 ; Kibii, 2009), est intervenu secondairement sur l'assemblage mis en place par l'hyène. Le matériel déposé sur la plate-forme extérieure a été collecté par les porcs-épics puis transporté vers leurs caches en vue d'une consommation secondaire. D'autre part, le porc-épic semble avoir agi sur l'assemblage du repaire *sensu stricto* en raison de la présence de traces de consommation.

Les 606 restes osseux composant l'échantillon sont donc répartis selon trois aires principales : i) la majeure partie des vestiges (n=232 ; 38,3%), a été transportée par le porc-épic vers les 3 caches (entre 11 et 15% des restes par cache), ii) 35% du matériel se trouve localisé sur la plate-forme extérieure et iii) 160 pièces (26%) ont été accumulées dans le repaire d'hyène *sensu stricto* (tab.19).

Taxon	Plate-forme	Repaire *s.s.* n°1	*Hystrix* cache n°3	*Hystrix* cache n°4	*Hystrix* cache n°5	Toutes zones (plate-forme, repaire, caches)					NR collecté et étudié (*)
						NR	%NR	NME	NMI	%NMI	
Crocuta crocuta	-	-	-	-	-	-	-	-	2	4	9
Hyaena hyaena	-	-	-	-	-	-	-	-	2	4	49
Hyaenidae	3	4	18	11	1	37	6	36	2	4	12
Otocyon megalotis	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	2
***Felis* sp.**	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	2
Carnivora	-	-	-	2	-	2	<1	2	-	-	-
Total Carnivore	**3**	**4**	**18**	**13**	**1**	**39**	**6**	**38**	**8**	**15**	**74**
Camelus dromedarius	58	11	4	29	5	107	18	90	7	13	14
Bos taurus	6	2	1	1	-	10	2	10	2	4	2
Equus asinus	13	6	9	5	3	36	6	34	2	4	7
Phacochoerus aethiopicus	8	2	9	2		21	4	20	3	6	6
***Gazella* sp.**	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	4
Litocranius walleri	1	-	-	1	-	2	-	2	2	4	2
Capra hircus	93	23	28	5	36	185	31	160	23	44	41
Cephalopinae	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	2
Madoqua saltiana	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	2
Grande taille (*Camelus*/*Bos*)	15	-	1	1	1	18	3	-	-	-	-
Taille moyenne (*Equus*)	9	-	-	-	1	10	2	-	-	-	12
Petite taille (*Capra*/*Gazella*)	5	1	2	3	-	11	2	-	-	-	41
Total Ongulé	**208**	**45**	**54**	**47**	**46**	**400**	**66**	**316**	**42**	**81**	**133**
***Papio* sp.**	1	-	-	1	1	3	<1	3	1	2	3
Testudines	-	1	-	-	-	1	<1	1	1	2	1
Indéterminé	2	110	-	8	43	163	27	-	-	-	5
Total	**214**	**160**	**72**	**69**	**91**	**606**	**100**	**358**	**52**	**100**	**216**
***Hystrix* épine**	-	4	-	-	4	8	-	-	-	-	-

NRD/NR	67/33
NR Ong./Carn.	90/10
NMIc Ong./Carn.	84/16

* différences de décompte et de liste faunique avec les observations *in situ* suite à la révision du matériel collecté.

Tableau 19. Spectre faunique de Yangula Ari (NR, NMI, NME et fréquences associées) / *Yangula Ari den faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

Il est important de souligner que l'ensemble du matériel n'a pu être étudié. Seule une partie des restes osseux (n=216 ; 35,6% de l'assemblage) a été collectée. Ces pièces correspondent principalement aux os rongés et aux morphotypes de consommation les plus typiques ainsi qu'aux restes de carnivores (*Hyaenidae, Felidae, Canidae*). En revanche, cette analyse a bénéficié d'une base

de données complète, de nombreux documents photographiques et des commentaires et notes de terrain de P. Fosse.

Comme pour l'ensemble des accumulations de Djibouti, les faunes domestiques, majoritaires dans l'environnement, dominent l'assemblage et en particulier des taxons correspondant à deux classes de taille différentes : le dromadaire *Camelus dromedarius* (n=107 ; 17,7%) et les chèvres *Capra hircus* (n=185 ; 30,5%). Il faut souligner une présence non-négligeable d'hyènes rayées *Hyaena hyaena* dans l'assemblage (n=49) bien que la formation de l'accumulation soit rapportée à l'hyène tachetée *Crocuta crocuta* (n=9). Dans le même ordre d'idée, le porc-épic n'est pas attesté par la présence de restes osseux, mais par la représentation d'ossements rongés et de 8 épines localisées dans le repaire *sensu stricto* et dans une cache.

1.1.1.5. Le repaire d'Oboley.

L'accumulation osseuse d'Oboley diffère nettement des précédents assemblages d'hyène tachetée de Djibouti. Si les autres échantillons présentent des accumulations sur des surfaces de taille moyenne (5m^2 à Dumali) à grande (60m^2 sur la plate-forme d'Heraide), celui d'Oboley est concentré dans une petite cache rocheuse d'un mètre carré.

L'accumulation d'Oboley concentre plus de 300 restes osseux sur un mètre carré, correspondant à un minimum de 17 animaux/proies (tab.20). Aucun carnivore n'a été identifié au sein de l'assemblage, et les ongulés sont quant à eux représentés par deux taxons de petite taille : la chèvre *Capra hircus* (n=90, NMI=11) et l'oréotrague *Oreotragus oreotragus* (n=18, NMI=4). Cependant, 47% du matériel (n=147) n'a pu être déterminé spécifiquement en raison de l'état fragmentaire des restes osseux. Ils ont finalement été rapportés à une classe de taille.

Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
Capra hircus	90	27	78	10	11	65
Oreotragus oreotragus	18	5	18	4	4	23
Taille moyenne	4	1	3	-	-	-
Petite taille	147	43	108	-	-	-
Total Ongulé	**259**	**77**	**207**	**14**	**15**	**88**
Hyracoidea	3	1	2	2	2	12
Indéterminé	76	22	-	-	-	-
Total	**338**	**100**	**209**	**16**	**17**	**100**

NRD/NR	78/22
NR Ong./Carn.	-/100
NMIc Ong./Carn.	-/100

Tableau 20. Spectre faunique d'Oboley (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / *Oboley den faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

1.1.2. Les accumulations d'hyène rayée.

L'hyène rayée est encore très présente à Djibouti, même si ses effectifs restent difficiles à estimer. Elle est encore largement répartie sur l'ensemble du territoire, bien que les populations régressent progressivement en raison de l'abattage des hyènes par les éleveurs (Mills & Hofer, 1996 ; Laurent & Laurent, 2002).

1.1.2.1. Le repaire de Datagabou.

L'assemblage de Datagabou est le seul repaire d'hyène rayée de notre étude. Il est localisé dans un chaos basaltique et correspond à une cache de taille relativement importante. L'entrée du repaire,

d'environ 0,5 par 0,6 mètre, débouche sur une galerie principale d'environ 4 à 5 mètres de long pour 1,5 mètre de largeur maximale dans laquelle on retrouve l'accumulation osseuse. La galerie principale mène à une entrée plus étroite (0,3 par 0,3 mètre) ouvrant sur une galerie secondaire inaccessible (fig. 29).

L'accumulation osseuse est localisée à l'intérieur du repaire, au sein de la galerie principale, et représente un échantillon relativement important par rapport à la surface du repaire (427 restes osseux pour ≈5 à 7m^2). Le matériel osseux collecté est rapporté à un spectre faunique diversifié avec un cheptel domestique majoritaire (*Camelus dromedarius*, *Bos taurus*, *Capra hircus*) et une composante sauvage (*Litocranius* walleri, *Phacochoerus aethiopicus, Oreotragus oretragus*) de moindre importance (tab. 21). Les carnivores sont relativement rares (n=41 ; 9,62%) mais il faut remarquer que les deux espèces d'hyènes sont présentes au sein de l'accumulation : l'hyène tachetée (n=1) entant que proie potentielle, et les os d'hyène rayée (n=35), restes d'un individu probablement mort dans la cavité.

Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
Crocuta crocuta	1	<1	1	1	1	4
Hyaena hyaena	35	8	33	1	1	4
Hyaenidae	2	<1	2	1	1	4
***Canis* sp.**	1	<1	1	1	1	4
Carnivora	2	<1	2	-	-	-
Total Carnivore	**41**	**10**	**39**	**4**	**4**	**14**
Camelus dromedarius	23	5	18	2	3	11
Bos taurus	1	<1	1	1	1	4
Equus asinus	6	1	6	1	1	4
Phacochoerus aethiopicus	1	<1	1	1	1	4
***Gazella* sp.**	7	2	7	2	2	7
Litocranius walleri	1	<1	1	1	1	4
Capra hircus	134	31	118	10	13	46
Oreotragus oreotragus	1	<1	1	1	1	4
Grande taille (*Camelus*/*Bos*)	2	<1	2	-	-	-
Taille moyenne (*Equus*)	2	<1	2	-	-	-
Petite taille (*Capra*/*Gazella*)	174	41	131	-	-	-
Total Ongulé	**352**	**83**	**288**	**19**	**23**	**82**
***Papio* sp.**	1	<1	1	1	1	4
Indéterminé	32	8	-	-	-	-
Total	**426**	**100,00**	**328**	**24**	**28**	**100**

NRD/NR	92/8
NR Ong./Carn.	90/10
NMIc Ong./Carn.	85/15

Tableau 21. Spectre faunique de Datagabou (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / *Datagabou den faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

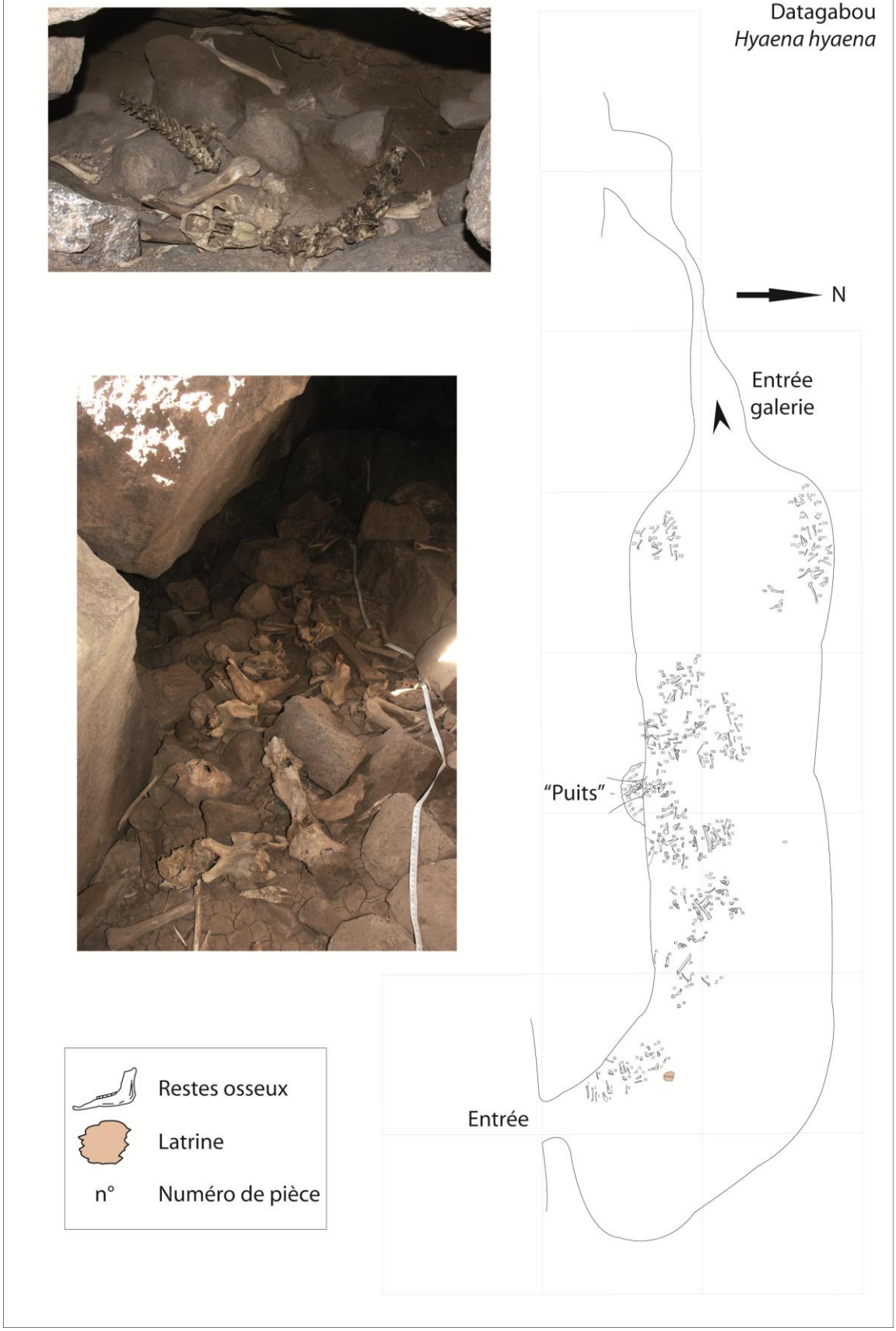


Figure 29. Topographie et répartition spatiale de l'accumulation osseuse d'hyène rayée (*Hyaena hyaena*) de Datagabou (photo. P. Fosse) / Topography and spatial distribution *of bone accumulation produced by the striped hyena from Datagabou den.*

1.2. Afrique du Sud : hyène brune.

L'hyène brune *Parahyaena brunnea* voit son aire de répartition confinée à l'Afrique australe (Afrique du Sud, Namibie et Botswana). Malgré une distribution géographique réduite, 68 repaires d'hyène brune sont répertoriés (25% des repaires connus), 53 présentent des listes fauniques et seulement 13 sites ont fait l'objet d'une analyse taphonomique (environ 30% des sites ayant fait l'objet d'une étude ostéologique/taphonomique). Dans le cadre de ce travail, un assemblage osseux d'hyène brune inédit, provenant d'Afrique Australe, est inclus aux échantillons modernes : Uniab.

1.2.1. L'accumulation osseuse d'Uniab.

1.2.1.1. Présentation générale.

Bien que définie et présentée comme repaire d'hyène brune, l'accumulation osseuse d'Uniab ne correspond pas tout à fait à un repaire d'hyène *sensu stricto*, à savoir un assemblage ostéologique accumulé dans une cache, un terrier ou une cavité rocheuse. Uniab est en réalité un très important site de plein-air de plus de 200m^2, où les hyènes brunes ont rapporté et consommé les restes osseux collectés sur des carcasses. Ce gisement se définit alors plutôt comme une aire de consommation que comme un repaire *sensu stricto*.

Localisée dans le *Skeleton Coast Park* en Namibie, l'accumulation osseuse d'Uniab a été découverte en 1969. L'étude du site et le travail de terrain ont été initiés par G. Avery. Le matériel ostéologique n'a pas été directement collecté et le site a fait l'objet d'observations sur le long terme, jusqu'en 1982, soit 13 ans d'accumulation potentielle (Fosse *et al.*, 2011).

1.2.1.2. Topographie du gisement.

Comme vu précédemment, l'accumulation osseuse d'Uniab ne correspond pas à l'image habituelle du repaire sous la forme d'une cavité horizontale pourvue (ou non) d'un assemblage osseux formé par les prédateurs.

Uniab est une grande aire ouverte où les restes osseux ont été rapportés par les hyènes (fig.30, 31). L'assemblage comprend 1528 restes concentrés en différentes petites accumulations localisées dans des « tranchées » : ainsi 5 accumulations distinctes peuvent être observées.

Les restes osseux ne sont pas les seuls vestiges que présente cette accumulation. En association directe avec certains des assemblages osseux, on retrouve de fortes concentrations de fèces (fig. 31). Cette importante présence des laissés démontre clairement une utilisation fréquente et récurrente de l'aire par les hyènes brunes. En dépit de leur nombre, aucune fèce n'a été analysée dans le cadre de ce travail.

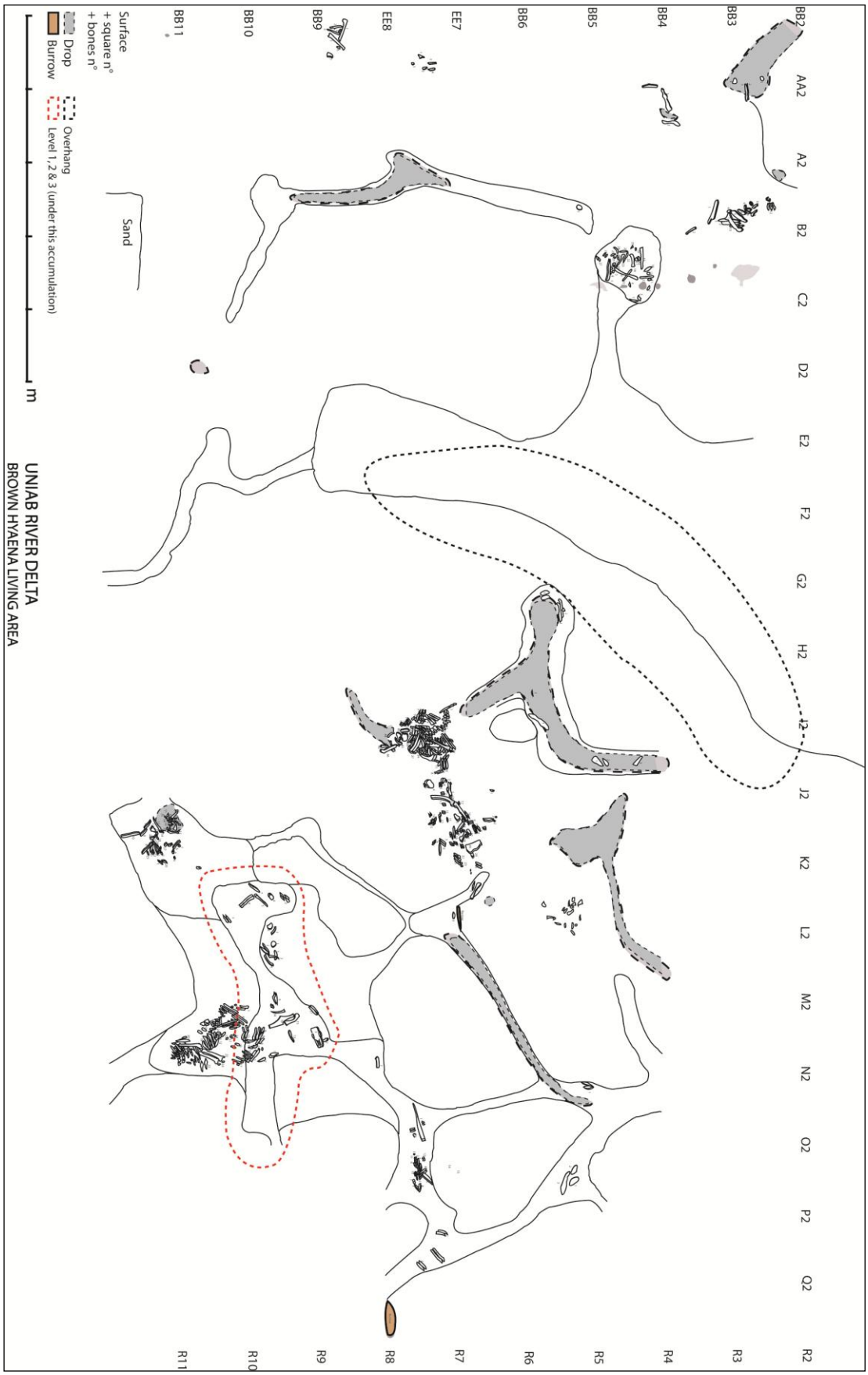


Figure 30. Topographie et répartition spatiale de l'accumulation osseuse d'hyène brune (*Parahyaena bunnea*) d'Uniab (relévé modifié d'après G. Avery) / Topography and spatial distribution *of bone accumulation produced by the brown hyena from Uniab den.*

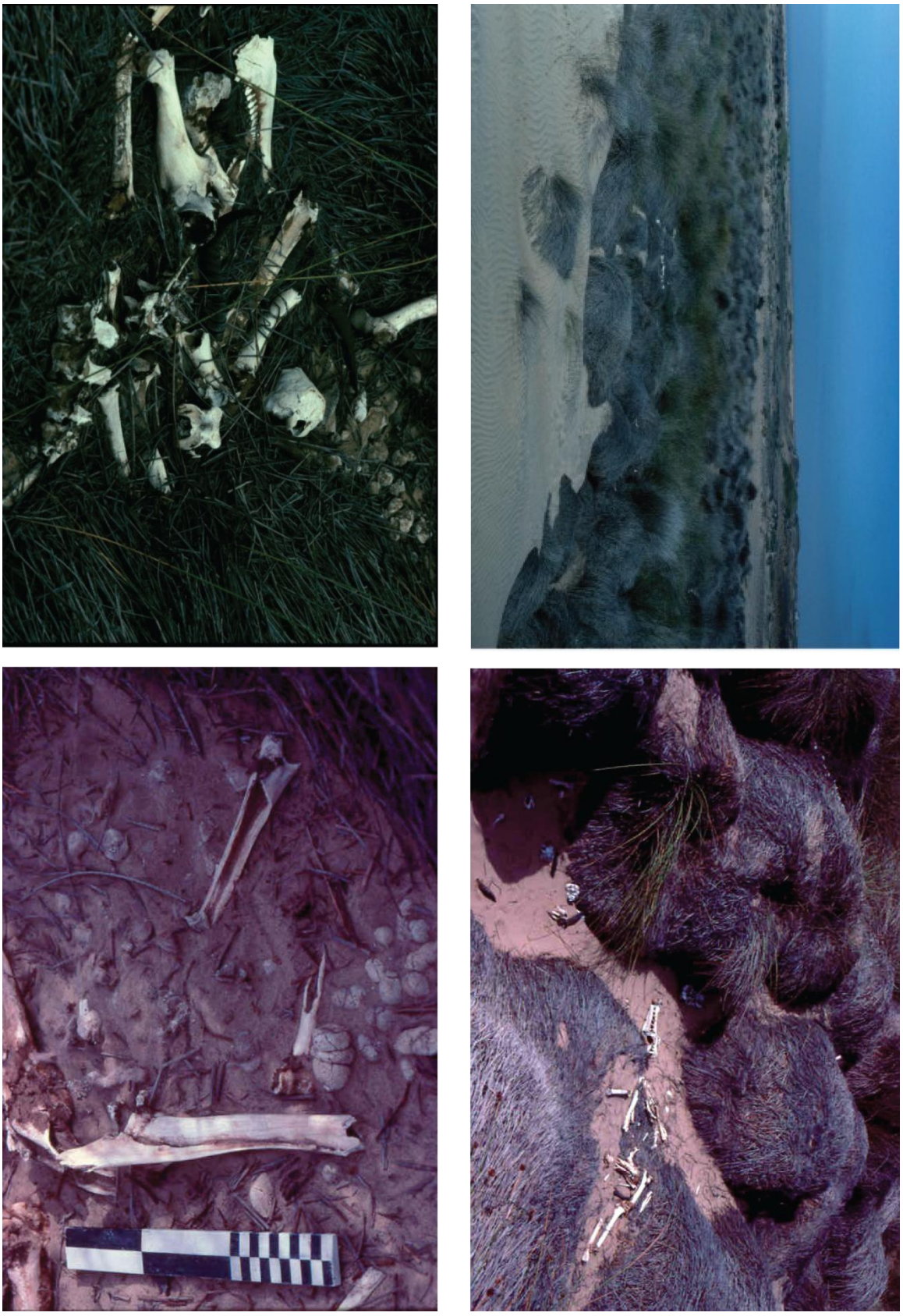


Figure 31. Vue générale et détails de l'accumulation osseuse d'Uniab (photo G. & M. Avery) / *General view and details from Uniab bone accumulation (pictures courtesy of G. & M. Avery).*

1.2.1.3. Présentation du matériel ostéologique.

Le site d'Uniab présente une autre particularité : la liste faunique. L'hyène brune semble avoir collecté et consommé quasi-exclusivement deux ongulés: l'oryx *Oryx gazella* et le springbok *Antidorcas marsupialis* (tab.22). Ces deux taxons représentent près de 98% (esquilles exceptées) des restes accumulés/consommés (37% de l'ensemble du matériel). Les restes d'hyène sont rares : seules deux hémi-mandibules et une canine déciduale supérieure, correspondant à un unique hyénon, ont été collectées. Ces pièces, ne portant aucun stigmate de consommation, peuvent être attribuées à un jeune animal probablement mort naturellement. La présence de 3 chacals (9 restes) reflète la compétition interspécifique entre l'hyène brune et ce petit canidé fréquente pour l'accès aux carcasses (*e. g.* Wiesel, 2006).

Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
Parahyaena brunnea	3	<1	3	1	1	2
Canis mesomelas	9	<1	9	3	3	6
Total Carnivore	**11**	**1**	**11**	**4**	**4**	**8**
Oryx gazella	287	19	247	20	20	39
Antidorcas marsupialis	278	18	207	26	26	51
Phacochoerus aethiopicus	1	<1	1	1	1	2
Ongulé indét.	2	<1	2	-	-	-
Total Ongulé	**568**	**37**	**457**	**47**	**47**	**92**
Indéterminé	949	62	-	-	-	-
Total	**1528**	**100**	**468**	**51**	**51**	**100**

NRD/NR	38/62
NR Ong./Carn.	98/2
NMIc Ong./Carn.	92/8

Tableau 22. Spectre faunique d'Uniab (NR, NMI, NME et fréquences associées) / *Uniab den faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

2. Les accumulations Pléistocènes.

Les accumulations osseuses Pléistocènes en contexte de repaire d'hyène des cavernes, étudiées dans ce travail, sont bien plus nombreuses que les sites modernes répertoriés (synthèse pour l'europe de l'ouest *in* Discamps, 2011a). Les problématiques d'étude ne sont cependant pas tout à fait les mêmes que pour le registre moderne. En effet le registre fossile pose constamment la question de la définition du principal agent d'accumulation/modification en raison de l'importante diversité de carnivores présents au sein de ces assemblages ainsi que la durée d'occupation des gisements.

Le regard croisé entre l'analyse taphonomique d'échantillons modernes et fossiles a pour intérêt principal la définition de critères caractérisant l'impact particulier de l'hyène sur le stock osseux ainsi que de le distinguer des modifications produites par d'autres prédateurs (renard, glouton, loup, lion, ours,…).

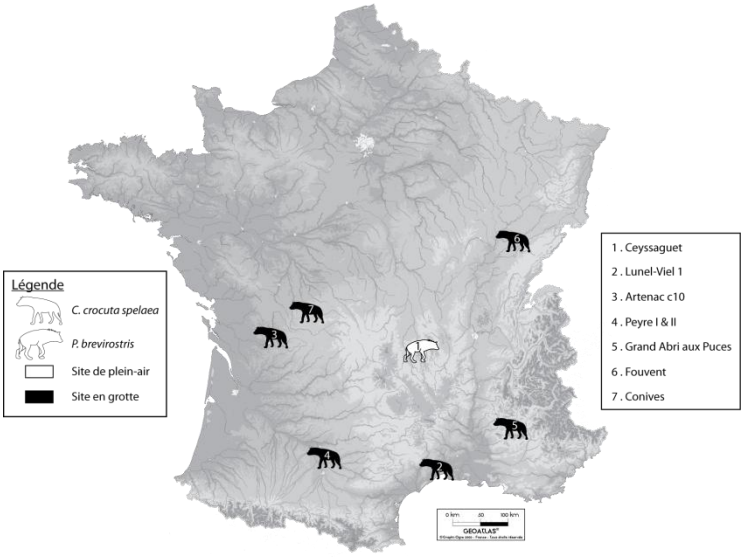


Figure 32. Localisation géographique des repaires d'hyènes pléistocènes étudiés / *Localisation of studied pleistocene hyena dens.*

La définition éthologique (ou paléo-éthologique) se fonde quant à elle à la fois sur la comparaison générale des registres actuels et pléistocènes, mais aussi sur la confrontation des données fossiles « site à site » et ce dans une perspective diachronique.

Ce travail de recherche porte donc sur un nombre conséquent d'assemblages Pléistocène et de contextes géologiques et environnementaux différents inédits. Le corpus se compose de 4 repaires principaux (Artenac c10, Peyre I et II, Fouvent, Conives) et 3 assemblages de comparaison (Ceyssaguet, Lunel-Viel 1, Le Grand Abri aux Puces). L'ensemble de ces échantillons, localisés en France, couvre la majeure partie du Pléistocène : depuis Ceyssaguet du Pléistocène inférieur (1-2Ma) jusqu'à Conives et Fouvent, repaires du MIS3 (30Ka) (fig.32).

Différents contextes de dépôt (site de plein-air et accumulation en milieu karstique), environnementaux (p. ex. phase tempéré de l'Eémien et phase froide würmienne) et paléo-écologiques (variabilité des populations d'hyènes et d'espèces-proies disponibles) sont donc considérés afin de dégager des caractéristiques taphonomiques générales imputables à l'hyène, tout en observant (ou non) une évolution comportementale au cours du Pléistocène.

2.1. Artenac c. 10, Charente (MIS 5c).

2.1.1. Localisation du gisement.

Le gisement archéologique et paléontologique d'Artenac est situé en Charente (16) sur la commune de Saint-Mary (au lieu-dit Les Boissières) dans le nord du Bassin Aquitain, à une vingtaine de kilomètres au Nord-Est d'Angoulême. Le site est implanté sur un promontoire rocheux de la rive droite de la Bonnieure, affluent de la Tardoise. La carrière exploitant les calcaires de l'Oxfordien moyen est à l'origine de la découverte du gisement (Tournepiche, 1984, 1996 ; Delagnes *et al*., 1999).

2.1.2. Historique des recherches.

Le gisement d'Artenac est un site anciennement connu ; la présence d'une station paléolithique au lieu-dit des Boissières, à proximité du village d'Artenac, est attestée dès 1921. L'Abbé Boreau-Lajanadie signalait déjà une petite grotte renfermant du matériel lithique attribué à l'Aurignacien, des vestiges osseux (dont certains attribués à l'hyène) ainsi que des esquilles brûlées attestant de cette occupation (Boreau-Lajanadie, 1921).

Le site, dès lors tombé dans l'oubli, n'est redécouvert que durant les années 1950, lors des premières destructions de matériel archéologique opérées par la carrière exploitant le calcaire encaissant. En 1959, l'opération de fouilles de sauvetage, effectuée au sein d'une petite cavité, permet la découverte d'une sépulture collective et du matériel associé à l'origine d'un nouveau groupe culturel Néolithique : la culture d'Artenac ou Artenacien (Bailloud & Burnez, 1962 *in* Delagnes *et al*., 1999).

Il faut attendre les années 1970, après la destruction complète de la Grotte Sépulcrale, pour que l'extraction du calcaire entame un nouveau remplissage fossilifère présentant un important matériel lithique et osseux (Tournepiche, 1972 *in* Delagnes *et al., op. cit.*). Une nouvelle campagne de sauvetage est alors lancée, sous l'impulsion de B. Vandermeersch, entre 1974 et 1976. Ces travaux

mettent en évidence la présence de diverses occupations moustériennes à Artenac (Meignen *et al.*, 1977).

Les années 1980 ne sont pas propices à la préservation du site. De nombreuses destructions ont lieu en raison de multiples pillages. La volonté de conservation de ce patrimoine suscite la mise en place de plusieurs sondages et interventions sous la direction de J.-F. Tournepiche. Ces travaux permettent d'estimer l'importante étendue et l'intérêt exceptionnel du remplissage (Tournepiche, 1982, 1984). Des fouilles programmées sont effectuées entre 1993 et 2001 sous la direction d'A. Delagnes (pour les ensembles moustériens) et J.-F. Tournepiche (en charge des faunes du Pléistocène moyen). Malgré de nombreux travaux de terrain, les pillages se poursuivent, et il faut attendre 1995 pour que le site soit complètement mis à l'abri de toute destruction liée aux fouilles clandestines (Delagnes *et al*., *op. cit.*).

2.1.3. Cadre géologique et stratigraphique.

Les multiples travaux sur le gisement d'Artenac depuis les années 1970, ont mis en évidence une importante et complexe séquence stratigraphique. La séquence ainsi définie (d'une puissance maximale de 20 mètres) couvre une partie du Pléistocène moyen, l'ensemble inférieur (13 mètres de remplissage) compris entre les couches Ib à V, et du Pléistocène supérieur, dénommé ensemble supérieur (7 mètres de stratigraphie) allant des couches 10 à 5 (Delagnes *et al., op. cit.*).

La synthèse des données collectées et analyses menées (sédimentologique, biostratigraphique, archéologiques, chronologiques) sur le gisement d'Artenac permet une meilleure compréhension de la mise en place des dépôts, de leur succession et des occupations qu'ils renferment (fig.33).

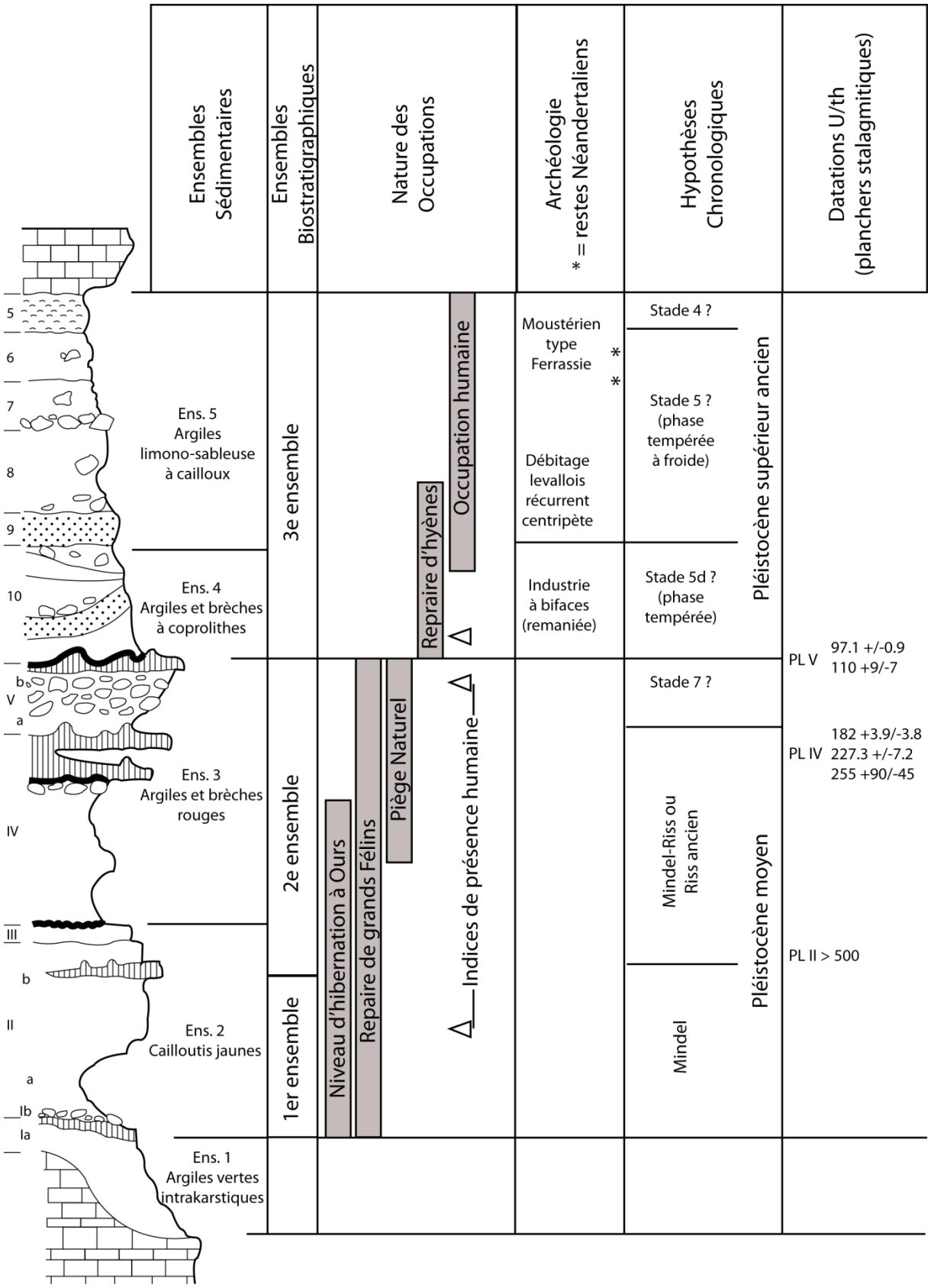


Figure 33. Coupe stratigraphique schématique du gisement d'Artenac et principales informations chronologiques et factuelles (modifiée d'après Delagnes *et al*., 1999) / *Stratigraphic sequence from Artenac and principal chronological informations and occupations (modified from Delagnes et al., 1999).*

L'historique du gisement peut se résumer en 5 phases de dépôt/occupation (Delagnes *et al.*, *op. cit.* ; Delagnes & Tournepiche, 2010) :

- La première phase de dépôt d'Artenac, composée uniquement de la couche Ia, correspond au dépôt d'argiles vertes sableuses par décantation d'une nappe d'eau souterraine. La date de mise en place de ce dépôt reste indéterminée mais vraisemblablement bien antérieure au Pléistocène moyen. Cet ensemble est stérile de matériel archéologique et/ou paléontologique.

- Le second ensemble, couvrant les couches Ib, IIa, IIb et III, est, au contraire, très riche en vestiges paléontologiques. Ces restes sont attribués principalement à deux espèces : l'ours de Deninger *Ursus deningeri* et le jaguar européen *Panthera onca gombaszoegensis*. Il faut signaler la présence d'un machairodonte attribué à *Dinobastis latidens*, première mention d'un félin à dents de sabre en Charente (Beden *et al*., 1984). Les ursidés, très largement représentés, attestent d'une occupation de la cavité pour l'hibernation. En revanche, l'importante présence des félins pose la question de leur statut dans l'assemblage : occupants de la grotte ou charognards/chasseurs d'ours. La datation U/Th du spéléothème situé au sommet de l' ensemble donne une date minimale de 500 000 ans, résultat en accord avec l'analyse biochronologique.

- Les niveaux IV et V forment l'ensemble 3, dernier ensemble de la séquence inférieure d'Artenac attribuée au Pléistocène moyen. Le niveau IV, composé d'argile rouge, semble encore présenter un niveau d'hibernation d'*Ursus deningeri,* tandis que le niveau V, alternant brèches ossifères et lits d'argile rouge, présente toutes les caractéristiques d'un aven-piège. L'association d'un loup rapporté à la sous-espèce *Canis lupus* cf. *Lunellensis* (Tournepiche, 1984, 1985) et d'un lion de petite taille (Tournepiche, 1996) tendent à attribuer cet assemblage à la fin du Mindel-Riss ou au début du Riss. Le cortège faunique présente aussi une petite composante de renne *Rangifer tarandus* et de glouton *Gulo* sp. suggèrant un début de dégradation climatique.

- L'ensemble quatre, composé de la couche 10, correspond au premier assemblage de « l'ensemble supérieur ». Le Pléistocène moyen disparaît de l'assemblage et les faunes mises au jour dans ces dépôts sont caractéristiques du Pléistocène supérieur. La couche 10, composée de « *niveaux argilo-limoneux plus ou moins riches en cailloux, minces passées de coprolithes* » (Delagnes *et al*., 1999 p.475), présente tous les caractéristiques d'un repaire ; la formation de cette accumulation (objet de notre étude) est donc rapportée à l'hyène des cavernes (Tournepiche, 1996 ; Delagnes *et al.*, 1999 ; Delagnes & Tournepiche, 2010).

- L'ensemble cinq, s'étalant de la couche 8 à 5, « *s'inscrit dans une phase de sédimentation plus calme rapportée au début du Pléistocène supérieur, entre 90 000 et 60 000 ans* » (Delagnes & Tournepiche, 2010 p. 114). Le site a fait l'objet d'importantes occupations humaines dans ces niveaux. Les abondants ensembles lithiques (près de 14 000 vestiges décomptés) les rapportent au Paléolithique moyen (Delagnes *et al.*, *op. cit.*). En revanche ces occupations doivent être relativisées. Si les traces de boucheries, pièces brûlées, retouchoirs et autres caractéristiques anthropiques sont majoritaires dans la couche 8, il faut remarquer

l'association d'une petite composante de traces de carnivores, de coprolithes désagrégés et de restes d'hyènes des cavernes posant la question du rôle (même minime) du prédateur sur la formation de l'assemblage. Le même problème est remarqué pour la couche 7 : si l'apport des restes de cerf, boviné et renne est clairement d'origine anthropique, la question d'une introduction des restes de chevaux par les prédateurs se pose. D'une manière plus générale, les niveaux de l'ensemble 5 (couches 8 à 5) attestent clairement de multiples occupations anthropiques où le rôle des prédateurs doit être précisé pour mieux définir ces assemblages mixtes.

2.1.4. L'assemblage faunique de la couche 10.

Les premiers travaux paléontologiques et biostratigraphiques rapportaient la couche 10 (alors nommée couche VI) au « Riss ancien tempéré », antérieur au Riss III, et donc au Pléistocène moyen (Tournepiche, 1985). La définition du gradient évolutif des hyènes d'Artenac a fortement influencé cette attribution chronologique. En effet, les restes d'hyènes suggèraient un animal de petite taille, aux caractéristiques morphologiques primitives semblables à la *Crocuta crocuta intermedia* décrite par De Serres (1828) puis Bonifay (1971) à Lunel-Viel.

L'avancée des travaux (en paléontologie, biostratigraphie et paléoécologie) a permis de préciser ces déterminations et de rapporter l'attribution chronologique du niveau au Pléistocène supérieur ancien, plus précisément à une phase tempérée proche de l'Eémien (Tournepiche, 1996 ; Delagnes *et al.*, 1999). L'association entre un cerf de petite taille (rapporté au *Cervus simplicidens* Guadelli, 1987), semble placer le niveau au début du Pléistocène supérieur (OIS 5), et l'attribution spécifique des hyénidés à une *Crocuta crocuta spelaea* de petite taille peut refléter une phase plus tempérée. L'environnement et le climat tempéré de la couche 10 doivent néanmoins être relativisés en raison de la reconnaissance du lemming des steppes *Lagurus lagurus* marqueur d'une détérioration climatique. L'assignation biostratigraphique du niveau au début du stade isotopique 5 est néanmoins confirmée par les datations U/Th du plancher stalagmitique PL V (situé à la base de la couche 10) de 97.000 à 110.000 (Delagnes *et al.*,1999 ; Delagnes & Tournepiche, 2010).

A l'origine, l'analyse paléontologique avait mis en évidence la présence de 12 taxons dont l'association générale reflétait un environnement tempéré (Delagnes *et al.*, 1999) : 5 ongulés (*Rhinocerotidae* indéterminé, *Equus caballus, Equus hydruntinus, Bos primigenius, Cervus* cf. *simplicidens*) et 7 carnivores (*Crocuta crocuta spelaea, Panthera* (*leo*) *spelaea, Lynx* sp.*, Ursus* sp.*, Canis lupus, Vulpes vulpes, Mustela putorius*).

Le ré-examen du matériel osseux de la couche 10 a permis la définition de 18 espèces ou familles (tab.23). Le cortège faunique reste relativement semblable à celui défini auparavant. Cependant, il faut remarquer la présence de plusieurs espèces particulières : la reconnaissance du renne *Rangifer tarandus* (une seule pièce) confirme l'idée de détérioration climatique déjà envisagée. De plus, l'observation de la morphologie des restes dentaires de *Rhinocerotidae* (d'après les travaux de Guérin, 1980) tend à les rapporter au rhinocéros laineux *Coelodonta antiquitatis*. L'assemblage présente aussi 4 fragments d'une dent déciduale de proboscidien pour lesquel une analyse plus précise permettrait une attribution générique (*Palaeoloxodon* ou *Mammuthus*) si ce n'est spécifique.

Concernant le cortège des Carnivores, le lynx n'a pas été retrouvé. En revanche, le chat sauvage est attesté par 2 pièces. Un grand félin indéterminé (rapporté à la sous-famille des *Pantherinae* Pocock, 1917) a aussi été reconnu. Ce félidé est représenté par une phalange 1 de doigt latéral antérieur dont les données ostéométriques sont trop faibles pour un lion et trop grandes pour un lynx : le rapprochement avec la panthère *Panthera pardus* semble logique mais la rareté des données comparatives sur cet élément osseux ne permet pas de l'affirmer avec certitude.

Enfin, l'attribution de la couche 10 à un niveau repaire d'hyènes a été réalisés sur la base de la comparaison des premières observations fauniques et taphonomiques avec la grille de caractérisation mise en place par P. Fosse (1994). Même si cette définition reste juste, il faut remarquer que le matériel osseux pour lequel il était signifié « esquilles peu nombreuses et de grande taille » présente en réalité près de 80% d'esquilles indéterminables (n=4592).

Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
Crocuta crocuta spelaea	221	4	202	12	20	25
Panthera (Leo) spelaea	3	<1	3	1	1	1
Pantherinae	1	<1	1	1	1	1
Felis silvestris	2	<1	2	1	1	1
***Ursus* sp.**	63	1	56	4	6	8
Canis lupus	10	<1	10	1	1	1
Canidae	5	<1	5	-	-	-
Vulpes vulpes	39	1	37	2	3	4
Mustela putorius	3	<1	3	1	2	3
Carnivora	18	<1	15	-	-	-
Total Carnivore	**365**	**6**	**334**	**23**	**35**	**44**
Proboscidea	4	<1	2	1	1	1
Cf. *Coelodonta*	18	<1	15	2	3	4
Bos* / *Bison	217	4	179	11	13	16
Megaloceros giganteus	1	<1	1	1	1	1
***Cervus* sp.**	84	1	70	2	5	6
Rangifer tarandus	1	<1	1	1	1	1
Capreolus capreolus	8	<1	8	1	1	1
Cervidae	21	<1	16	-	-	-
Equus caballus	315	5	230	7	12	15
Equus* cf. *hydruntinus	4	<1	4	1	1	1
Sus scrofa	5	<1	5	1	2	3
***Ungulata* (petit)**	61	1	56	-	-	-
***Ungulata* (moyen)**	103	2	78	-	-	-
***Ungulata* (grand)**	65	1	45	-	-	-
Total Ongulé	**907**	**15**	**710**	**28**	**40**	**51**
Lagomorpha	29	<1	29	3	4	5
Indéterminé	4592	78	-	-	-	-
Total	**5893**	**100**	**1073**	**54**	**79**	**100**

NRD/NR	22/78
NR Ong./Carn.	71/29
NMIc Ong./Carn.	53/47

Tableau 23. Spectre faunique d'Artenac couche 10 (NR, NMI, NME et fréquences associées) / *Artenac level 10 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

2.2. Peyre I et II, Aveyron (MIS 5e).

2.2.1. Localisation géographique.

Les cavités ossifères de Peyre I et Peyre II se développent au sein de travertins (ou tufs du réservoir de Peyre) dans la commune de Comprégnac en Aveyron (12). Le gisement paléontologique de Peyre est localisé « *au dessus du massif de travertin sur lequel s'appuie le village de Peyre, en bordure du Causse Rouge* » (Brugal & Jaubert, 1991, p.25) sur la rive droite du Tarn.

2.2.2. Historique des recherches.

Le gisement est en réalité composé de deux petites cavités présentant d'abondants restes de faune Pléistocène : Peyre I et Peyre II.

Le premier assemblage est anciennement connu. Au début de la seconde moitié du XIXème siècle, l'exploitation de la roche calcaire du massif de Peyre a mis au jour une brèche ossifère présentant un important matériel paléontologique (Rouquette, 1868). Les déterminations réalisées par la

commission de l'Académie de Toulouse (première collecte par M. de Sambucy-Luzençon) et le géologue De Rouville (collection Rouquette) mettent en évidence l'association entre de nombreux Ongulés (cerf, renne, mammouth, cheval) et des Carnivores (hyène principalement). Un rongeur de grande taille est signalé mais son attribution reste alors incertaine : *Castor, Paca* ou *Hystrix*. Les nombreux restes osseux et coprolithes ne laissent aucun doute sur la présence et l'impact importants de l'hyène, l'abbé Rouquette se permet même l'interprétation suivante :

> « *Je me permettrai une seule observation relativement aux débris organiques existant dans la caverne de Peyre. On ne peut expliquer par aucune particularité de mœurs propres aux pachydermes et aux ruminants la présence de leurs restes en ce lieu. On n'a d'autre raison à donner, ce me semble, de l'existence de ces ossements, qu'en supposant que ces animaux ont été la proie de quelques grand carnassier qui avait son repaire dans la grotte de Peyre.* » (Rouquette, 1868, p.154-155).

Le site de Peyre disparaît des écrits jusqu'à la reprise des fouilles par Raymond Rouquet entre 1960 et 1961 (Astre, 1963). Les recherches portent à nouveau sur la brèche ossifère de Peyre I (seul assemblage connu à cette époque). L'analyse paléontologique de ce nouveau matériel, réalisée par Gaston Astre, permet de dresser une liste faunique de 11 ongulés (parmi lesquels le mégacéros, le cheval, deux proboscidiens…) et 3 carnivores (la panthère, l'ours brun et l'hyène des cavernes). Comme De Rouville, Astre remarque la présence de grands rongeurs, il attribue ces vestiges à la marmotte et pour le plus grand au castor. Il suppose également un impact de l'hyène sans réellement affirmer l'utilisation du site comme repaire (comme a pu le faire l'abbé Rouquette) : « *Cet amas d'ossements, très souvent cassés, que les Hyènes allèrent saccager (les coprolithes témoignent de leur passage)* […] » (Astre, 1963, p.331).

Une vingtaine d'années plus tard, au cours des années 1980, une nouvelle action pluridisciplinaire sur les formations de tufs de Peyre et de la vallée du Tarn relance les travaux de recherches sur le gisement paléontologique (Brugal, 1981). La reprise de fouilles archéologiques entre 1982 et 1983 a permis la reconnaissance de deux accumulations osseuses : Peyre I correspond à la brèche ossifère déjà observée par Rouquette puis Astre ; et Peyre II, une petite cavité située au-dessus de la brèche de Peyre I (Brugal & Jaubert, 1991 ; Brugal, 1993 ; Vernet *et al.*, 2008).

Les analyses paléontologiques et taphonomiques des deux assemblages (et surtout Peyre II) mettent en lumière le rôle essentiel de l'hyène dans la formation de l'accumulation et l'utilisation de la cavité comme repaire. De plus, le rongeur, déterminé comme castor par Astre, est en réalité un porc-épic auquel sont associés des os complètement sculptés (fig.34), révélateurs de son intervention sur l'assemblage (Brugal, 1993 ; Brugal & Jaubert, 1991). Cette observation doit être soulignée en vue de la comparaison avec des assemblages modernes où l'interaction hyène/porc-épic est signalée (cf. Yangula Ari).

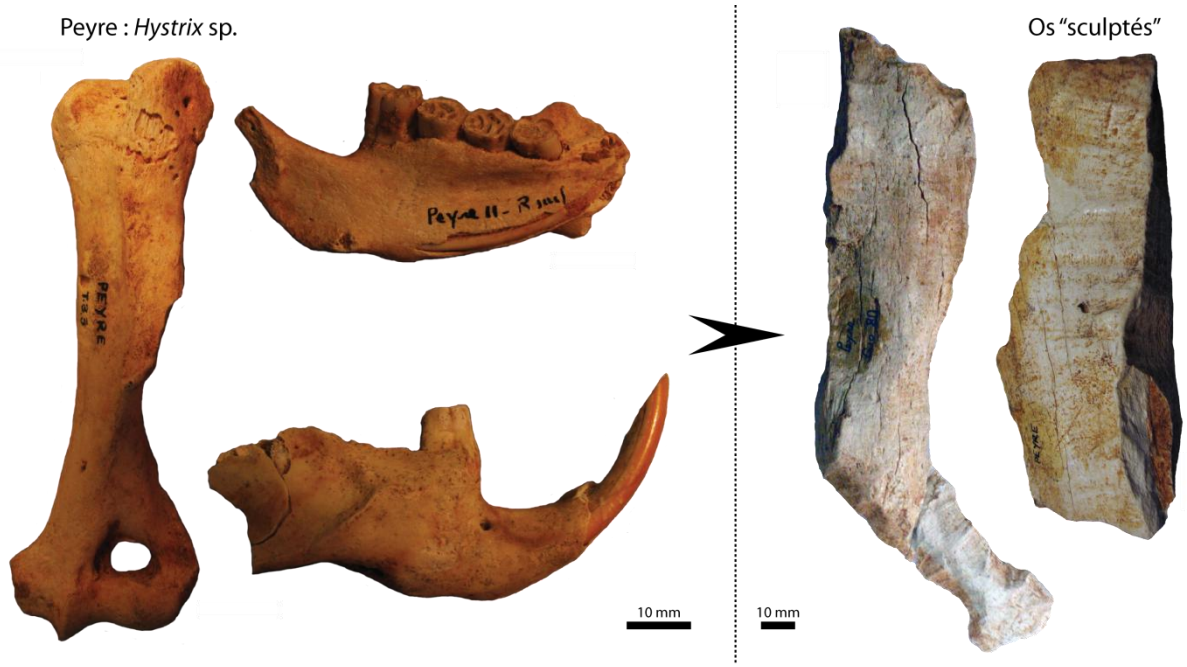


Figure 34. Restes osseux de porc-épic de Peyre et exemples de vestiges sculptés par le rongeur / *Porcupine remains from Peyre and associated gnawed bones.*

2.2.3. Cadre géologique et stratigraphique.

Le gisement paléontologique de Peyre se développe au sein de travertins (ou tufs calcaires du réservoir de Peyre) appartenant à des formations de terrasses alluviales et de dépôts de pente (Brugal & Jaubert, 1991 ; Vernet *et al.*, 2008). Les datations U/Th réalisées sur ces ensembles géologiques situent leur mise en place à un âge ≥350 000 ans. De plus, l'étude des macro-restes végétaux, contenus dans le tuf, traduit un milieu de type supraméditérannéen (présence importante du buis) caractéristique d'un intergalciaire (Roiron, 1993 ; Brugal & Jaubert, 1991). Par comparaison avec l'association faunique de Peyre, attribuée à l'interglaciaire Riss-Würm (Brugal, 1993) et dont le dépôt ne peut être que postérieur, et en raison de l'optimum climatique révélé par la flore, la formation du travertin du Réservoir est rapportée à l'interglaciaire précédent, Mindel-Riss, (Roiron, 1993).

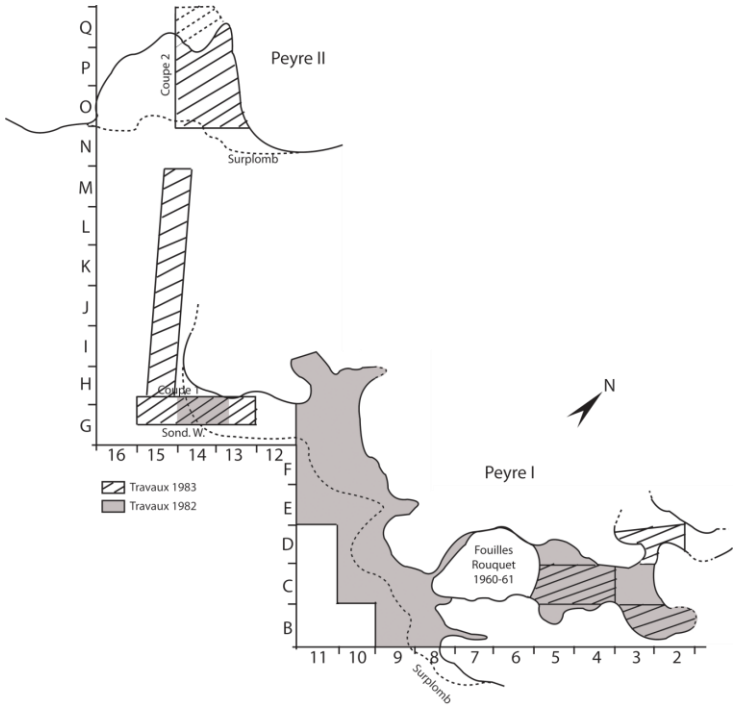


Figure 35. Plan du gisement paléontologique de Peyre présentant les différents secteurs fouillés (modifié d'après Brugal & Jaubert, 1991) / *Topography of Peyre palaeontological site presenting the various excavated areas (modified from Brugal & Jaubert, 1991).*

C'est donc au sein de cet ensemble géologique que se sont ouvertes les deux cavités fossilifères de Peyre (fig.35). Dès la découverte de la brèche au cours du XIXème siècle, l'abbé Rouquette décrit une grotte de bonne taille présentant un long couloir de 5 à 6 mètres de profondeur, sur une hauteur de près de deux mètres (Rouquette, 1868). L'extraction du calcaire à l'époque et l'érosion progressive de la roche n'ont pas permis la bonne conservation de la cavité.

La cavité de Peyre II a été révélée par la reprise des travaux de terrain en 1983, sous la direction de Jean-Philip Brugal. Peyre II se présente comme un petit abri de taille plus réduite que Peyre I. Le site mesure 4 mètres par 3 mètres et présente un net pendage en direction de l'intérieur de la cavité. Ce pendage s'achève par une poche (couche 4 du remplissage sédimentaire) où la majorité du matériel ostéologique était accumulée (fig. 36) (Brugal & jaubert, 1991 ; Brugal, 1993).

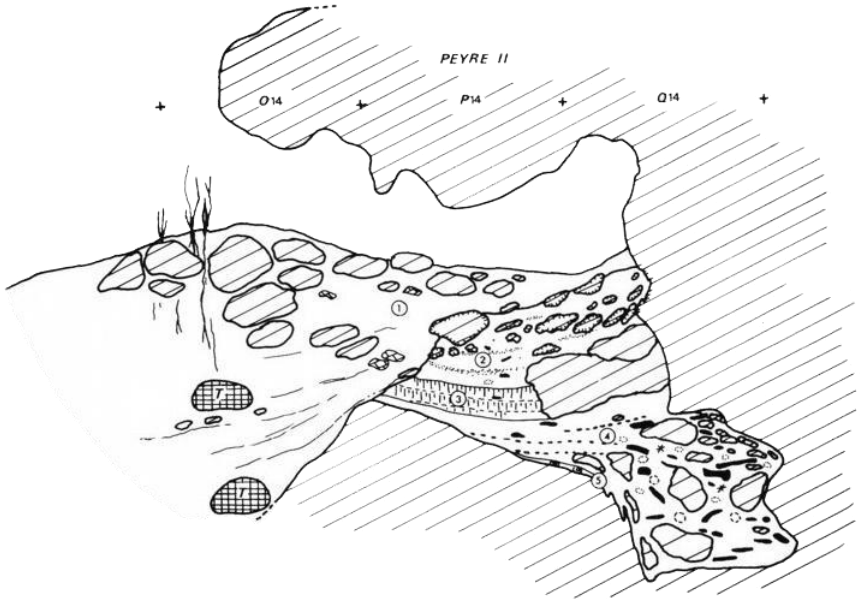


Figure 36. Coupe stratigraphique de Peyre II (modifié d'après un dessin de J.P. Brugal *in* Brugal & Jaubert, 1991) / *Stratigraphic sequence from Peyre II (redrawn from J.P. Brugal in Brugal & Jaubert, 1991).*

Si les accumulations osseuses des grottes ossifères de Peyre sont indubitablement attribuées à l'hyène (et secondairement au porc-épic), 2 vestiges lithiques (dont un outil) doivent être mentionnés : un éclat pseudo-Levallois cassé et un racloir simple sur support Levallois (fig. 37) (Brugal & Jaubert, 1991).

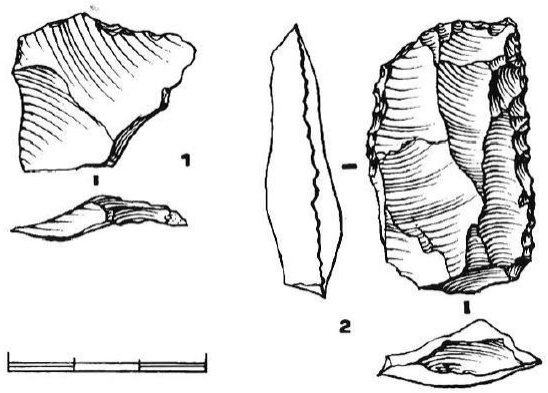


Figure 37. Industrie lithique contenue dans l'assemblage ostéologique de Peyre (d'après Brugal & Jaubert, 1991) / *lithics recovered from the osteological assemblge of Peyre (modified from Brugal & Jaubert, 1991)*.

2.2.4. L'assemblage faunique : entre accumulation d'hyène et collecte du porc-épic.

Les analyses paléontologiques et déterminations successives du matériel osseux des différentes collections de Peyre permettent de disposer d'une première liste faunique relativement complète, mais aussi d'interprétations précises marquant l'évolution des techniques, des idées et des attributions biochronologiques (tab.24).

Même si aucune interprétation d'ordre bio-chronologique n'a pu être établie en 1868, De Rouville présente une liste de 7 taxons : deux carnivores, 4 ongulés et 1 rongeur dont l'attribution est incertaine. L'étude de Astre apporte les premiers éléments de définition paléo-environnementale, basée sur les associations fauniques. Il enrichit le spectre faunique (16 taxons) et propose une première interprétation. Pour lui, l'assemblage ne présente aucun trait significatif du « Pléistocène ancien à caractère chaud », mais au contraire l'assemblage semble davantage correspondre à une phase froide d'après l'association d'un rhinocéros rapporté au *Rhinoceros tichorhinus* (=*Coelodonta antiquitatis*) et d'un mammouth de type sibérien (Astre, 1963).

	Rouquette, 1868	Astre, 1963	Brugal, 1993 ; Vernet *et al.*, 2008
Carnivore	*Hyena spelaea*	*Hyaena crocuta spelaea*	*Crocuta crocuta spelaea*
	Ursus spelaeus	*Ursus arctos fossilis*	*Ursus* sp.
			Canis lupus s.sp.
			Vulpes vulpes
		Felis pardus	*Panthera pardus*
Ongulé	*Elephas primigenius*	*Elephas primigenius* *Elaphas primigenius* var. *sibiricus*	*Mammuthus primigenius*
		Rhinoceros tichorhinus	*Coelodonta antiquitatis*
		Bos primigenius	*Bos primigenius*
	Equus caballus fossilis	*Equus caballus fossilis*	*Equus caballus* s.sp.
		Equus (Asinus) hydruntinus	*Equus hydruntinus*
		Megaceros hibernicus	*Megaloceros* sp.
	Cervus elaphus	*Cervus elaphus antiquus*	*Cervus elaphus*
	Cervus tarandus		
		Capra ibex	*Capra ibex*
		Rupicapra rupicapra	
		Sus scrofa	*Sus scrofa*
Rongeur	*Castor* ?	*Castor fiber*	
	Histrix ?		*Hystrix* sp.
		Arctomys marmota primigenia	*Marmota* sp.

Tableau 24. Evolution du spectre faunique de Peyre selon les différentes publications / *Peyre faunal list evolution based on different publications.*

Suite aux campagnes de fouilles les plus récentes, l'analyse paléontologique de l'assemblage apporte des éléments plus précis quant à son attribution chronologique. Le spectre faunique présente une majorité d'espèces inféodées aux environnements tempérés (cerf, cheval hyduntinus, aurochs, sanglier, porc-épic). Le cheval semble se rapporter, par sa grande taille, à la forme *Equus caballus germanicus* du début du Pléistocène supérieur. En raison de l'analyse des macro-restes végétaux contenus dans le tuf (Roiron, 1993), la rareté des faunes froides, une association faunique à dominante tempérée et le degré évolutif de certains taxons (le cheval) cet ensemble paléontologique est rapporté à l'Eémien (interglaciaire du Riss-Würm, MIS 5e ?, entre 125 et 70 ka) (Brugal, 1981 ; Brugal & Jaubert, 1991 ; Brugal, 1993 ; Vernet *et al*., 2008).

L'analyse taphonomique a donc porté sur le matériel osseux accumulé dans les cavités de Peyre I et II et mis au jour au cours des campagnes de fouilles 1982-1983. L'assemblage comporte au total 5836 restes osseux (Peyre I=4623 ; Peyre II=1213), rapportés à plus de 20 espèces ou familles différentes (tab.25). Cette étude a mis en évidence de 7 taxons supplémentaires : 5 carnivores (*Panthera* (*leo*)

spelaea, *Felis silvestris,* cf. *Gulo, Meles meles, Mustela* sp.) et 2 ongulés (*Capreolus capreolus*, *Rupicapra rupicapra*). En considérant l'attribution des restes de rhinocérotidé à *Coelodonta antiquitatis* et celle des proboscidien au genre *Mammuthus* (Brugal, 1993), la détermination de restes de glouton est un élément supplémentaire à la définition paléo-environnementale du gisement. En effet, ces espèces inféodées à des environnements ouverts et froids peuvent marquer un début de détérioration climatique.

L'accumulation de Peyre I est la plus importante : elle comprend 2116 restes déterminés (soit 46% de l'assemblage). Le cortège des carnivores est très diversifié : 11 espèces ou ensembles d'espèces, pour 380 restes osseux, soit 8,2% du total. En revanche sur ces 380 éléments, plus de 60% sont attribués aux hyènes (n=242). Les hyénidés représentent 20 individus soit 50% de la population globale des carnivores. Les Ongulés sont tout aussi diversifiés : 35% des restes (n=1595). Le cerf domine l'assemblage (n=365, NMI=18) suivi du cheval (n=290, NMI=12) du bouquetin (n=119, NMI=4) et des grands bovinés (n=112, NMI=5). Le porc-épic, collecteur secondaire d'importance à Peyre, est attesté par 21 éléments appartenant à deux rongeurs différents.

Peyre II dispose d'un assemblage de moindre importance : 1213 vestiges observés (soit 20% de l'ensemble du matériel) dont 699 restes déterminés. Dans cet échantillon, les prédateurs ne sont plus représentés que par 6 espèces (n=125, 10%) : l'hyène domine toujours largement avec 95 éléments pour 8 animaux, suivie du renard roux attesté par 14 pièces (5 individus). Les Ongulés sont représentés par un ensemble de 491 restes osseux (40% de l'assemblage) attribués à 8 taxons (ou famille). Le cerf reste la proie dominante avec 184 pièces rapportées à 12 animaux différents. Signalons la disparition des espèces de plus grande taille comme les proboscidiens, les rhinocérotidés et le mégacéros. Le porc-épic est aussi présent physiquement dans cet échantillon (n=3, NMI=2).

Peyre I							Peyre II					
Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
Crocuta crocuta spelaea	242	5	219	16	20	20	95	8	93	6	8	16
Panthera (Leo) spelaea	-	-	-	-	-	-	1	<1	1	1	1	2
Panthera pardus	2	<1	2	1	1	1	1	<1	1	1	1	2
Felis silvestris	2	<1	2	1	2	2	-	-	-	-	-	-
***Ursus* sp.**	11	<1	11	2	3	3	-	-	-	-	-	-
Canis lupus	30	1	29	2	4	4	4	<1	4	2	3	6
Canidae	3	<1	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Vulpes vulpes	40	1	38	4	6	6	14	1	14	2	5	10
cf. *Gulo*	3	<1	3	2	2	2	2	<1	1	1	1	2
Meles meles	1	<1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
***Mustela* sp.**	4	<1	3	1	1	1	-	-	-	-	-	-
Mustelidae	1	<1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Carnivora	41	1	26	-	-	-	8	1	8	-	-	-
Total Carnivore	**380**	**8**	**338**	**30**	**40**	**40**	**125**	**10**	**122**	**13**	**19**	**38**
***Mammuthus* sp.**	11	<1	6	1	1	1	-	-	-	-	-	-
Rhinocerotidae	20	<1	14	1	2	2	-	-	-	-	-	-
Bos / Bison	112	2	75	4	5	5	45	4	41	2	4	8
Megaloceros giganteus	4	<1	4	1	1	1	-	-	-	-	-	-
Cervus elaphus	365	8	237	13	18	18	184	15	111	9	12	24
Capreolus capreolus	20	<1	12	2	3	3	9	1	8	1	2	4
Cervidae	38	1	32	-	-	-	9		8	-	-	-
Equus caballus	290	6	232	9	12	12	22	2	20	2	2	4
Capra ibex	119	3	90	4	4	4	4	<1	4	1	1	2
Rupicapra rupicapra	15	<1	13	1	2	2	4	<1	4	1	1	2
Sus scrofa	12	<1	9	2	3	3	2	<1	2	1	1	2
Ungulata	10	<1	4	-	-	-	1	<1	1	-	-	-
***Ungulata* (petit)**	298	6	265	-	-	-	147	12	138	-	-	-
***Ungulata* (moyen)**	207	4	178	-	-	-	59	5	55	-	-	-
***Ungulata* (grand)**	85	2	74	-	-	-	5	<1	5	-	-	-
Total Ongulé	**1595**	**34**	**1239**	**37**	**50**	**50**	**491**	**40**	**397**	**17**	**23**	**46**
Lagomorpha	117	3	102	5	5	5	76	6	65	4	5	10
***Hystrix* sp.**	21	<1	21	1	2	2	3	<1	3	1	2	4
Marmota marmota	2	<1	2	1	1	1	4	<1	4	1	1	2
Erinaceus europaeus	1	<1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
Indéterminé	2507	54	-	-	-	-	514	42	-	-	-	-
Total	**4623**	**100**	**1703**	**75**	**99**	**100**	**1213**	**100**	**591**	**36**	**50**	**100**
			NRD/NR			46/54			NRD/NR			58/42
			NR Ong./Carn.			81/19			NR Ong./Carn.			80/20
			NMIc Ong./Carn.			56/44			NMIc Ong./Carn.			55/45

Tableau 25. Spectre faunique de Peyre I et II (NR, NMI, NME et fréquences associées) / *Peyre I and II faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

2.3. Fouvent, Haute-Saône (MIS 3).

2.3.1. Localisation géographique.

Le gisement paléontologique de Fouvent (dit l'Abri Cuvier) est situé dans la région karstique de Fouvent, à l'extrême nord-ouest du département de la Haute-Saône (70), plus précisément dans le village de Fouvent-le-Bas. Ce gisement, disposant d'une longue histoire de paléontologie et de recherche, a été découvert au début du XIXème siècle et les travaux les plus récents remontent à 1992. A ce jour, seule une petite partie de l'ancienne cavité a été excavée et étudiée (Fosse, com. pers.).

2.3.2. Historique des recherches.

La découverte de l'assemblage paléontologique remonte au début du XIXème siècle. Ce site apparaît, dès les premiers travaux, d'une importance capitale dans les recherches en paléontologie quaternaire (distinction hyène moderne/fossile *in* Cuvier, 1825 ; premiers gloutons fossiles en France *in* Gervais, 1870) et joue un rôle essentiel dans l'évolution des idées et la définition du repaire d'hyène pléistocène (Thirria, 1828, 1833 ; Nodot, 1858-1859). L'historique des recherches portant sur ce gisement souligne clairement l'évolution du regard des chercheurs vis-à-vis des observations fines de terrain, du contexte et des interprétations qui en découlent (synthèse *in* Fosse, 1995).

La toute première mention du site de Fouvent est à rapporter à Cuvier. En 1812, dans le tome IV de *Recherches sur les ossemens fossiles de quadrupèdes*, il fait appel au matériel osseux provenant de Fouvent dans son chapitre *Sur les ossemens fossiles d'hyène* pour distinguer les taxons modernes des espèces fossiles (fig.38). Il mentionne, à cette occasion, la découverte, en 1808, d'une faille ossifère d'importance découverte lors de travaux d'agrandissement d'un jardin.

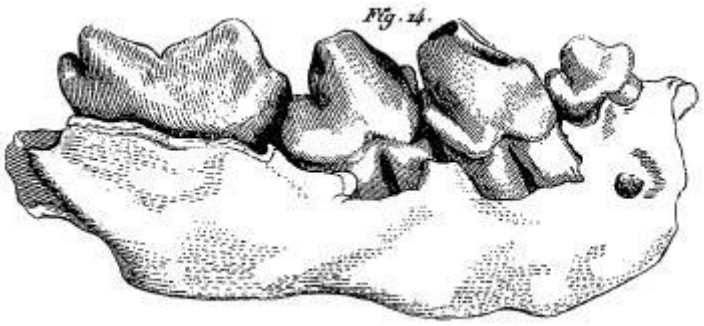


Figure 38. Illustration des restes d'hyène de Fouvent étudiés par Cuvier (modifié d'après Cuvier, 1812) / *Cuvier's drawing of hyeana remains from Fouvent (modified from Cuvier, 1812).*

Si Cuvier utilise les restes d'hyènes découverts à Fouvent pour ses travaux d'anatomie comparée, il ne présente pas réellement le gisement. La première description physique et géologique du site revient à Thirria dans la première moitié du XIXème siècle (Thirria, 1828, 1833). Selon lui, il existe en réalité trois cavités karstiques dans la région de Fouvent : la grotte dite de Sainte-Agathe, celle dite de Saint-Martin, toutes deux stériles, et la grotte de Fouvent, riche en matériel paléontologique, dans laquelle il entreprend des fouilles en 1827 (Thirria, 1828). A partir des descriptions du gisement et considérant la grande taille des espèces retrouvées dans la grotte (rhinocéros, éléphants,…), Thirria formule la première hypothèse de mise en place du matériel :

> « […] *il est très vraisemblable que les animaux dont nous retrouvons les restes périrent lors de la grande catastrophe qui forma notre terrain d'atterrissement dit diluvien, et que leurs ossemens furent transportés dans la grotte par l'inondation violente qu'elle occasiona* » (Thirria, 1828, p. 22).

Par la suite, Thirria ajoute de nouveaux arguments dans sa démonstration d'une mise en place catastrophique de l'assemblage de Fouvent :

> « *Lorsque* […] *les débris de carnassiers sont entremêlés de beaucoup d'ossemens d'herbivores, leur présence est due principalement, ou même uniquement, aux eaux diluviennes qui les ont amenés du dehors* » (Thirria, 1833, p. 249).

En avançant l'idée que l'accumulation en nombre de restes de carnivores et d'ongulés plaide en faveur d'un dépôt naturel, Thirria ne se doute pas qu'il avance en réalité les premiers éléments caractérisant le repaire de prédateur, et plus particulièrement d'hyène (Fosse, 1994, 1995).

Suite à différentes campagnes de fouilles, une étude complète du site de Fouvent est publiée par Nodot (1858-1859). Il y présente une description géologique, sédimentologique et paléontologique complète. Le premier plan de Fouvent est publié ainsi que la localisation des différents amas osseux au sein de la cavité (fig.39).

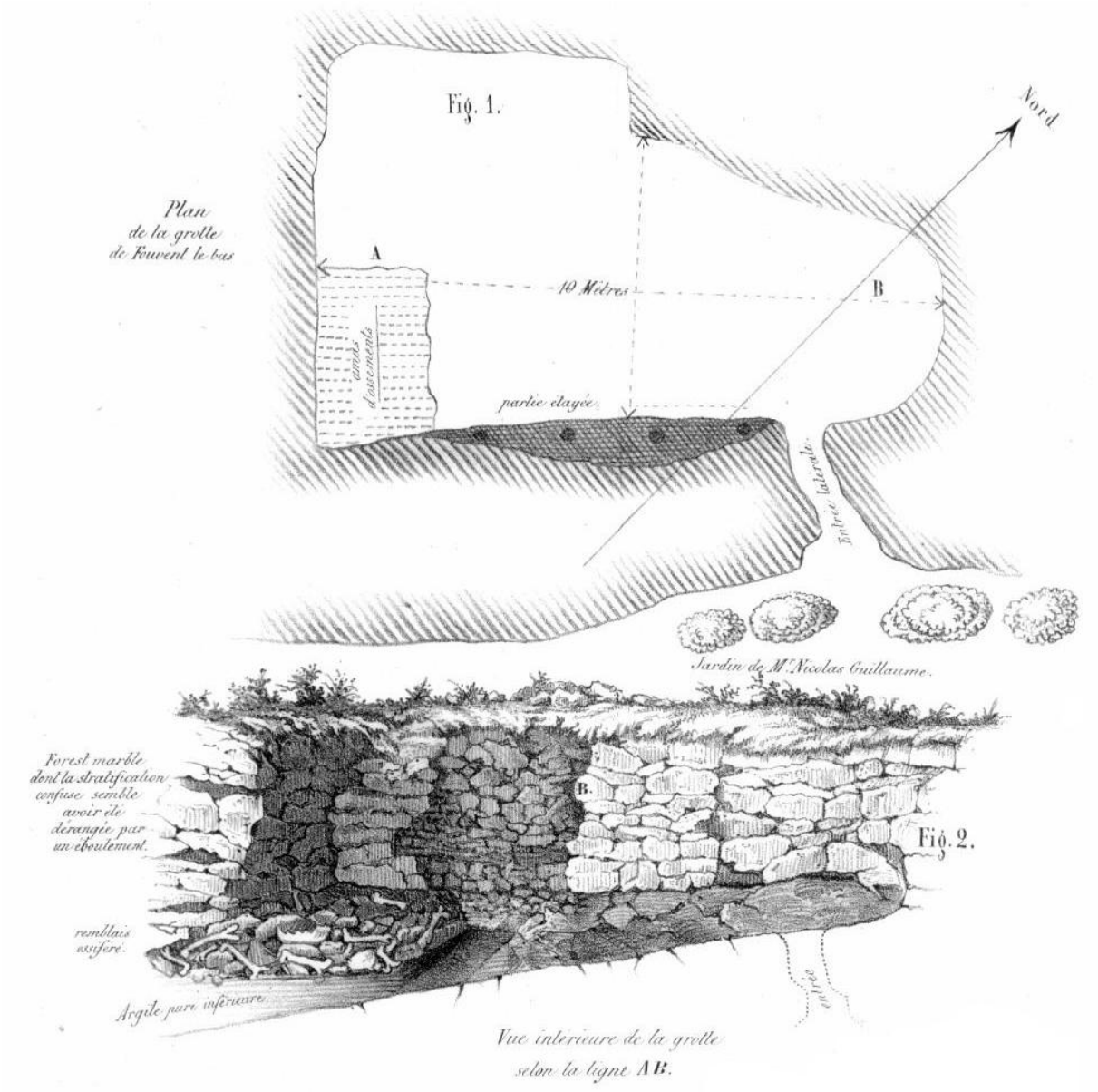


Figure 39. Plan du gisement de Fouvent réalisé au cours du XIXème siècle (d'après Nodot, 1858) / *Topography of Fouvent during the XIXth century (modified from Nodot, 1858)*.

Nodot avance différents arguments allant à l'encontre de l'hypothèse de Thirria et plaidant en faveur d'une accumulation osseuse par l'hyène des cavernes. Nodot effectue tout un ensemble d'observations « taphonomiques » caractérisant le repaire : présence de connexions anatomiques, relation entre morphologie des fractures osseuses et consommation par des carnivores, observation de traces de dents… Il suggère même un impact différentiel selon les qualités nutritives des os distinguant les éléments pauvres en moëlle (os courts, métapodes) et les os riches (les os longs). Nodot précise qu'il lui manque un élément, qu'il n'a pu observer, nécessaire à sa démonstration : la présence de coprolithes, signes incontestables de la fréquentation de la cavité par les carnivores (Nodot, 1858-1859).

Bouillerot (1881) publie la première synthèse sur le gisement paléontologique de Fouvent (fouilles Thirria en 1827, fouilles Dubois en 1842 et fouilles Nodot en 1858) ainsi que les résultats de ses propres recherches. Par comparaison avec les observations et interprétations portées sur la caverne de Kirkdale en Angleterre (Buckland, 1822), il arrive à la conclusion que Fouvent n'a pu servir que de repaire aux hyènes des cavernes. Cette analyse constitue le dernier travail portant sur ce site avant sa redécouverte dans la seconde moitié du XXème siècle.

En 1989, la reprise des travaux de terrain a été stimulée par la découverte d'un boyau, long d'une dizaine de mètres sur 3 mètres de large, après l'aménagement d'une partie de la propriété. Cette partie du gisement, dénommée Abri Cuvier, a fait l'objet de fouilles systématiques, sous la direction de J. Detrey, entre 1989 et 1992 (Detrey, 1992 ; Fosse, 1997). Un très abondant matériel faunique ainsi que d'un petit assemblage lithique composé de près de 300 pièces (nucléus, outils, éclats) rapporté à un faciès châtelperronien ou moustérien (Fosse, 1997) ont ainsi été récoltés.

2.3.3. Cadre géologique et stratigraphique.

Le site de Fouvent se développe au sein d'une importante région karstique. La grotte, telle qu'elle a pu être par le passé, a aujourd'hui disparue, les blocs de calcaire ayant servi de fondation à une maison (Fosse, 1997). En revanche le site au moment de sa découverte a été décrit en détail. Les publications anciennes font état d'une cavité aux proportions modérées : la grotte s'étendait sur 10 mètres de long pour 4 de large et une hauteur de près de 2 mètres et disposait de deux entrées, la principale de 1 mètre sur 1 et la secondaire de 1 mètre sur 0,5 (Nodot, 1858-1859). La reprise des travaux à la fin des années 1980 a permis la mise au jour d'un boyau rapporté au gisement d'origine (Detrey, 1992 ; Fosse, 1997) (fig.40). Les fouilles de l'Abri Cuvier, portant sur près de 20 m^2, ont permi la mise au jour d'un important matériel paléontologique et d'un petit assemblage lithique.

Figure 40. Plan du gisement paléontologique de Fouvent présentant les différents secteurs fouillés (modifié d'après Detrey, 1992) / *Topography of Fouvent palaeontological site presenting the various excavated areas (modified from Detrey, 1992)*

Même si le matériel archéologique est contenu dans une composante sédimentaire formée principalement de cryoclastique (typique des phases froides), l'observation fine du sédiment a distingué quatre niveaux stratigraphiques (fig.41) (d'après Morin *in* Detrey, 1992):

- Les niveaux supérieurs E sont principalement marqués par des niveaux limono-argileux surmontant les niveaux grossiers sous-jacents. L'analyse sédimentologique conclut à un dépôt par ruissellement et/ou colluvionnement (résultat d'un couvert végétal peu marqué). Dans le fond de la cavité, l'ensemble E est subdivisé en 2 couches ; E1 se caractérisant par la présence de gélifracts provenant de la désagrégation de la voûte et E2 correspond au niveau limono-argileux.

- Les niveaux A et B sont largement composés de cailloux et cailloutis cryoclastiques. Seule la partie sommitale du niveau A présente des traces de plaquettes résultant de la désagrégation du plafond de la grotte. Les différents calibres du cailloutis cryoclastique, la présence plus ou moins importante de matrice et de blocs d'effondrement sont à l'origine de la subdivision de l'ensemble B en deux niveaux B1 et B2

- L'ensemble C correspond à un horizon limono-argileux interstratifié avec un cailloutis cryoclastique anguleux à éléments fins.

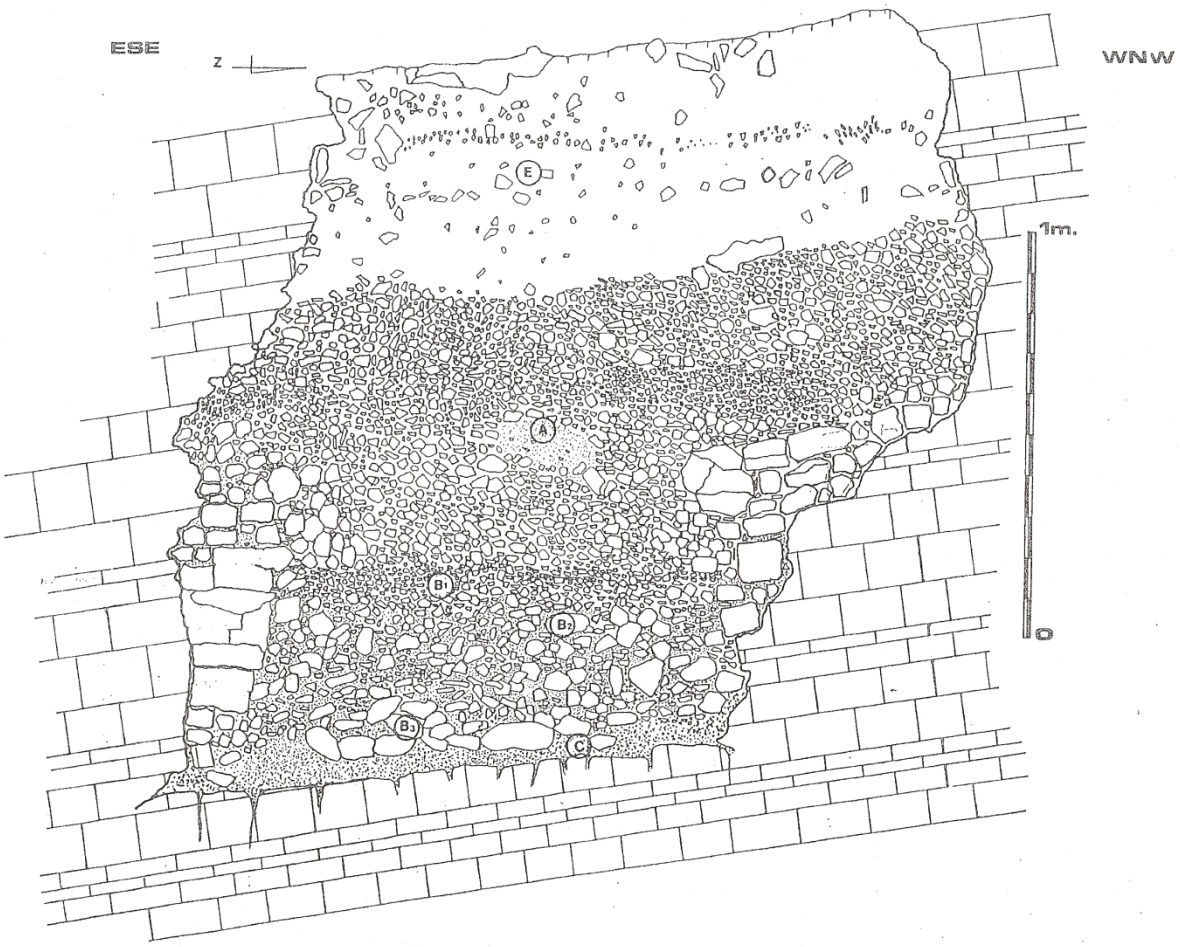


Figure 41. Coupe stratigraphique de Fouvent (modifié d'après Detrey, 1992) / *Stratigraphic sequence from Fouvent (modified from Detrey, 1992).*

De l'analyse sédimentologique résultent les premières interprétations climato-sédimentaires. La majeure partie de la séquence met en évidence « *des conditions climatiques relativement rigoureuses correspondant à un remplissage homogène de matériel détritique tributaire au maximum de l'encaissant karstique* » (Morin *in* Detrey, 1992, p.6). La présence de niveaux limoneux et l'alternance avec le matériel cryoclastique résultant de la gélifraction marquent des phases d'améliorations climatiques (augmentation de température et de l'humidité).

2.3.4. Présentation de l'accumulation osseuse.

Le matériel osseux de Fouvent des séries XIXème est à l'origine d'importants travaux de paléontologie dont principalement la reconnaissance d'espèces disparues. Le matériel confié à Cuvier a permis la distinction entre les hyènes modernes et fossiles d'après la comparaison morphologique des restes crâniens de Fouvent, Gaylenreuth et d'animaux actuels (Cuvier, 1812). Le glouton pléistocène est attesté pour la première fois en France par Gervais en 1870 au sein de la collection Nodot, même si en réalité ce-dernier figurait déjà le glouton, qu'il attribuait alors à un chien, dans son étude réalisée 10 ans plus tôt (fig.42 ; Nodot, 1858-1859, planche 2, fig.7 & 8).

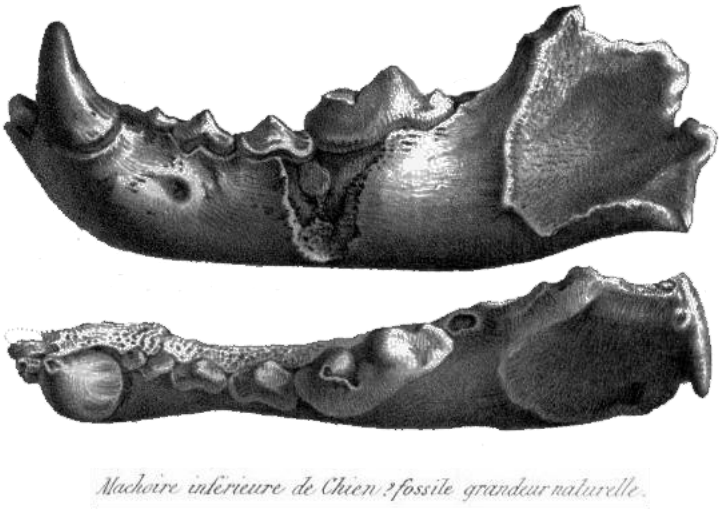


Figure 42. Mandibule de Glouton de Fouvent, étudié par Gervais, attribué à l 'origine à un chien (modifié d'après Nodot, 1858-1859) / *Wolverine mandible from Fouvent, studied by Gervais, firstly determined as dog (modifies from Nodot, 1858-1859).*

Une synthèse des différents travaux anciens montre déjà la large diversité faunique de l'assemblage : 6 études portant sur trois collections issues des différentes campagnes de fouilles (tab.26). La première liste faunique, établie d'après le matériel collecté par M. Febvre de Morey et transmis à Cuvier, fait état d'au moins trois espèces : le cheval, l'éléphant et l'hyène. Les travaux successifs enrichissent le cortège faunique suggérant un environnement ouvert de type steppe et un climat froid : association entre le cheval, le mammouth, le rhinocéros laineux, le renne et le glouton.
L'ensemble des espèces déterminées est similaire au cortège faunique retrouvé dans les collections des fouilles récentes (Fosse, 1997 ; cette étude). Seul l'*Elephas meridionalis* voit sa détermination remise en cause. Lovis (1968), qui révise le matériel des collections anciennes, ne retient pas ce taxon. Le mammouth méridional est une espèce « *qui caractérise les sites du Pléistocène inférieur et qui disparait juste avant l'interglaciaire Günz-Mindel* » (Paupe *in* Detrey, 1992, p.18). La révision paléontologique de Lovis ne lui permet pas une attribution chronologique précise : l'assemblage est d'âge rissien ou würmien. En revanche, l'étude réalisée sur les mammouths des fouilles récentes rapporte l'ensemble du matériel dentaire à l'espèce *Mammuthus primigenius* apparentée à la sous-espèce *sibericus* plaidant cette fois-ci pour un âge würmien *sensu lato* (Paupe *op. cit.*).

	Cuvier, 1812	**Thirria, 1828, 1833**	**Nodot, 1858-1859**	**Perron *in* Bouillerot, 1881**	**Billerey *in* Bouillerot, 1881**	**Bouillerot, 1881**
Probo	Eléphant	Eléphant	*Elephas primigenius*	*Elephas primigenius*	Eléphant	Eléphant
			Elephas meridionalis			
Pé	Rhinocéros	Rhinocéros	Rhinocéros	*Rhinoceros tichorhinus*	Rhinocéros	Rhinocéros
	Cheval	Cheval	*Equus caballus*	*Equus fossilis*	Cheval	Cheval
Artio.		Bœuf	*Bos urus*	Aurochs		Aurochs
			Cervus elaphus	*Cervus megaceros*	Cerf	*Cervus megaceros*
			Renne ?			Renne
			Cervus capreolus			Capréolés
						Sanglier
Carnivore	*Hyaena fossilis*	*Hyaena fossilis*	*Hyaena fossilis*	*Hyaena spelaea*	Hyène	Hyène
		Lion	*Felis spelaea*			*Felis spelaea*
		Ursus spelaeus	*Ursus spelaeus*	*Ursus spelaeus*	Ours	Ours
			Renard			*Canis vulpes*
					Canis	*Canis lupus*
			Chien ? (=glouton)			Glouton

Tableau 26. Evolution du spectre faunique de Fouvent selon les différentes publications au cours du XIXème siècle / *Peyre faunal list evolution based on different works published during the XIXth century.*

Notre étude porte, quant à elle, sur deux collections ostéologiques mises au jour à Fouvent : la collection 1842 des fouilles Dubois, présenté par Nodot (1858-1859) et révisée par Lovis (1968), et le matériel issu des fouilles récentes 1989-1992. L'analyse taphonomique a alors porté sur un total de 14976 restes osseux (déterminés et indéterminés) repartis selon les deux séries : 145 pour la collection 1842 et 14831 pour le matériel récent. L'ensemble du matériel déterminé (n=3347) a été rapporté à 27 espèces, genres ou familles (selon le niveau de détermination) parmi lesquelles 11 attributions génériques ou spécifiques pour les carnivores et 9 pour les ongulés (tab.27).

Même si l'ensemble du matériel 1842 n'a pu être révisé et étudié (les dents de mammouth étaient absentes ainsi que la mandibule de lion figurée dans le travail de Lovis, 1968), le nouveau regard porté sur cet échantillon met en lumière quelques différences au niveau du cortège faunique. Si Lovis distinguait deux espèces d'*Ursidae* (ours brun *Ursus arctos* et ours des cavernes *Ursus spelaeus*) seul l'ours des cavernes a été retenu (n=4). De plus différents taxons, présents au sein de cet assemblage, n'avait alors pas été signalés. Un petit canidé (rapporté au renard roux) est attesté par 4 pièces, ainsi qu'un lagomorphe (n=1). Mais surtout, il faut remarquer la présence du glouton *Gulo gulo* (n=1) et du renne *Rangifer tarandus* (n=5) qui, n'ayant pas été déterminé par Lovis, ont limité l'interprétation paléo-environnementale et l'attribution chronologique du gisement.

Le matériel mis au jour entre la fin des années 1980 et début 1990 est nettement plus conséquent et diversifié (apport des méthodes de fouilles modernes). L'enregistrement par niveau archéologique permet de disposer d'une répartition par couche des éléments et d'envisager une première distinction en différents « évènements chronologiques » (dépôts/ occupations). Les spectres fauniques établis pour chaque niveau présentent tous une caractéristique commune : les populations d'hyènes des cavernes dominent systématiquement les prédateurs et plus généralement l'hyène apparaît soit comme l'espèce la mieux représentée soit la seconde après le cheval. Cet élément ne laisse que peu de doute quand à la fonction « unique » de Fouvent comme grotte-repaire.

Parmi les 3347 restes déterminés les espèces les mieux représentés sont par ordre décroissant : le cheval *Equus caballus* (27,3%NR, 16,8%NMI), l'hyène *Crocuta crocuta spelaea* (25,4%NR, 30,8%NMI), les grands bovidés *Bos*/*Bison* (7,2%NR, 7,5%NMI), le rhinocéros laineux (6,7%NR, 9,9%NMI), le mammouth *Mammuthus primigenius* (6,6%NR, 2%NMI) et le renne *Rangifer tarandus* (3,4%NR, 4,1%NMI). Cette association faunique reflète bien un paysage ouvert, de type steppe-toundra et un climat froid comme l'étude préliminaire de l'assemblage l'avait déjà montré (Fosse, 1997). Cette interprétation paléo-environnementale est confirmée par la microfaune de climat rude au travers de l'association *Dicrostonyx* / *Lemmus* (lemmings) ainsi que par la présence de la marmotte (Roger, inédit).

Les populations d'hyènes de Fouvent méritent quelques commentaires. Considérant un nombre d'individu minimum par couche, la population d'hyène de l'assemblage des fouilles récentes est colossale : 826 restes osseux (dont 759 restes crâniens et dentaires) sont rapportés à un minimum de 118 animaux. Néanmoins, deux éléments tendent à relativiser ces chiffres importants :

1) En considérant le nombre d'animaux couche par couche (et par extension une couche équivalant à une occupation), les populations semblent plus en accord avec les populations

d'hyènes tachetées modernes (généralement comprises entre 15 et 20 individus par clans): les « clans » de Fouvent varient de 4 (couche E) à 37 individus (couche C), pour une moyenne de 15 hyènes par niveau.

2) Un problème concerne les couches elles-mêmes. Des niveaux sédimentologiquement différents sont-ils significatif d'une unique occupation ? Un niveau ne peut-il pas recéler plusieurs occupations ou à l'inverse plusieurs niveaux ne peuvent-ils pas être le reflet d'une seule occupation ? Pour exemple, si l'on considére que l'ensemble des restes d'hyènes de Fouvent est le reflet d'une unique occupation le NMIf sera deux fois moins important : 56 (20 juvéniles d'après les D/4 sin et 36 adultes d'après les M/1 dext). Par conséquent quelle distribution est la plus proche de la réalité ?

	Coll. 1842		Niv. E		Niv. E/A		Niv. A		Niv. A/B		Niv. B		Niv. B/C		Niv. C		HS		Tout niveau			
	NR	N NMI	NR	N NMI	NR	N NMI	NR	N NMI	NR	N NMI	NR	N NMI	NR	N NMI	NR	N NMI	NR	N NMI	NR	%	NME	NMI	%
C. c. spelaea	24	3	11	4	10	5	98	15	25	8	283	36	9	3	322	37	68	10	850	6	792	121	31
P. (leo) spelaea							3	2			7	9			2	1	1	1	13	<1	13	7	2
Panthera sp.															1	1			1	<1	1	1	<1
U. spelaeus	4	3					4	2			1	1			7	2	1	1	17	<1	17	9	2
C. lupus			1	1	1	1	4	3			17	2	1	1	8	2	5	2	37	<1	37	12	3
V. vulpes	4	1	3	1			1	1	1	1	4	1							13	<1	12	5	1
Cf. Alopex											1	1							1	<1	1	1	<1
Vulpes/Alopex			2	1	2	1	13	2	2	2	26	2	2	1	9	1	6	2	62	<1	55	12	3
G. gulo	1	1	1	1	2	1	1	1			2	1					2	1	9	<1	9	6	2
M. meles			1	1	9	2	4	2	5	2	3	2					3	1	25	<1	24	10	3
Martes sp.					1	1					1	1							2	<1	2	2	1
M. putorius											2	2							2	<1	2	2	1
Mustela sp.					3	1	1	1			3	1					1	1	8	<1	7	4	1
Carnivora				5-	11	-	9	-	4	-	22	-	1	-	5	-	13	-	70	<1	-	-	-
Total Carnivores	33	8	24	9	39	12	138	29	37	13	372	53	13	5	354	44	100	19	1110	7	972	192	49
M. primigenius	3	1	3	1	4	1	20		3	1	89	1	5	1	48	2	47		222	2	63	8	2
C. antiquitatis	11	2	1	1	2	1	15	4	3	1	80	10	6	3	72	10	35	7	225	2	178	39	10
M. giganteus	6	2			4	2	6	3	3	1	16	4	1	1	7	2	3	1	46	<1	45	16	4
C. elaphus	4	3	1	1	3	1	6	1			5	1	1	1	5	1	5	1	30	<1	29	10	2
R. tarandus	5	1			3	2	16	1	3	1	38	3	3	2	27	3	18	3	113	1	94	16	4
C. capreolus			2	1							6	1					2	1	10	<1	9	3	1
Cervidae			1	-			4	-	1	-	8	-			9	-	1	-	21	<1	-	-	-
E. caballus	55	4	8	2	24	3	136	9	29	6	309	16	13	2	225	14	116	10	915	6	827	62	17
E. cf. hydruntinus	3	1					1	1							3	1			7	<1	7	3	1
Equidae	3	-	1	-			2	-			7	-			2	-	2	-	17	<1	14	-	-
Bos/Bison	17	3	1	1	5	1	51	5	9	3	79	8	5	1	58	6	16	3	241	2	191	31	8
Ungulata			3	-			11	-			17	-			6	-	6	-	43	<1	-	-	-
Unugulata (Petit)			3	-	6	-	17	-	11	-	35	-			7	-	28	-	107	1	-	-	-
Ungulata (Moyen)	1	-	2	-	5	-	8	-	8	-	21	-	3	-	15	-	31	-	94	1	-	-	-
Ungulata (Grand)	3	-	3	-	5	-	15	-	7	-	39	-	1	-	36	-	18	-	127	1	-	-	-
Total Ongulés	111	17	29	7	61	11	308	24	77	13	749	44	38	11	517	39	238	26	2218	15	1457	192	49
Lepus sp.	1	1	1	1											1	1			3	<1	3	3	1
Sciurus sp.					1	1													1	<1	1	1	<1
M. marmota			1	1	2	1	7		1	1	1	1			2	1			14	<1	12	5	1
Méso-mammifère																	1	-	1	<1	-	-	-
Indéterminé			47	-	177	-	1544	-	242	-	4883	-	240	-	2348	-	2148	-	11629	78	-	-	
Total	145	26	102	18	280	25	1997	53	357	27	6005	98	291	16	3222	85	2577	45	14976	100	2445	393	100

Tableau 27. Spectre faunique de Fouvent (NR, NMI, NME et fréquences associées) par couche / *Fouvent faunal list per level (NISP, MNI, MNE, frequencies)*.

2.4. Conives, Indre (MIS 3).

2.4.1. Localisation géographique.

Le site se trouve dans l'Indre (36) sur la commune de Thenay à une vingtaine de kilomètres au sud-ouest de Châteauroux. La cavité est localisée plus précisément dans les coteaux qui surplombent le village de Conives, sur la rive gauche de la Creuse. Des colonies de blaireaux implantées depuis plusieurs décennies ont créé de très nombreuses et importantes galeries permettant la découverte du site (par le biais du rejet d'ossements fossiles sur les pentes du talus des coteaux). Cependant, les mêmes fouisseurs ont perturbé « *l'espace intérieur de la cavité, principalement dans sa partie antérieure et centrale. Seuls les niveaux les plus profonds de ces zones ont été détruits* » (Fosse & Guadelli, 1999, p. 1). Ces bouleversements n'ont affecté que la partie inférieure du remplissage ce qui a motivé la reprise des travaux de recherche sur le site.

2.4.2. Historique des recherches.

Le site de Conives a été découvert en 1961 par Jean Descout à la faveur des activités du blaireau. Différentes campagnes de fouilles archéologiques, sous la direction de l'inventeur Jean Descout, entre 1965 et 1972, ont permis d'attribuer la fonction de repaire d'hyènes des cavernes en raison de l'abondance de leurs restes osseux ainsi que de ceux d'herbivores. En 1998 une opération de sondage diagnostique menée par Philippe Fosse et Jean-Luc Guadelli relance les recherches et les campagnes de terrain jusqu'en 2000. Ces travaux plus récents avaient pour but d'élargir nos connaissances sur les accumulations osseuses créées par l'hyène des cavernes.

2.4.3. Cadre géologique et stratigraphique.

Le site de Conives est une petite cavité formée d'un couloir principal d'environ neuf mètres par un mètre cinquante. Il se termine en cul-de-sac et précède une entrée d'un mètre de large par un mètre de haut, entrée directement suivie d'une petite niche de un mètre par un mètre cinquante (Fosse *et al.*, 1998) (fig.43).

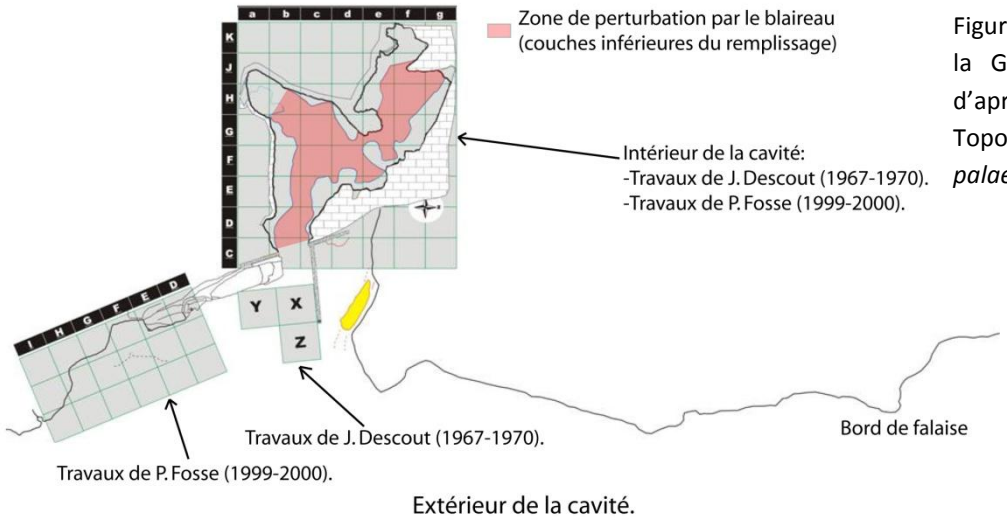


Figure 43. Plan au sol de la Grotte de Conives, d'après Philippe Fosse / Topography of *Conives palaeontological site*.

Le remplissage d'une puissance maximale d'un mètre cinquante est partagé, en stratigraphie, en 4 niveaux principaux (C1, C2, D1, D2) et différents niveaux « secondaires » (C1C2, C2D1, D1D2,…), soit

un ensemble stratigraphique d'une dizaine de niveaux comprenant l'accumulation osseuse provoquée par l'hyène (fig.44). Ce sont environ 20 mètres carrés qui ont été fouillés à l'intérieur de la cavité, auxquels s'ajoutent 3 mètres carrés de sondage à l'entrée (X, Y et Z) et presque 6 mètres carré en bord de paroi à l'extérieur (D, E, F, G, H et I).

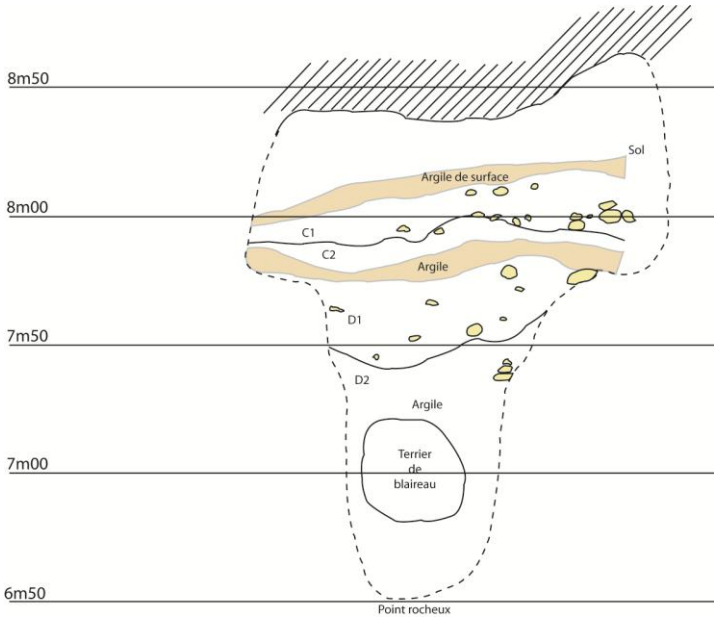


Figure 44. Coupe stratigraphique (au niveau de la niche) modifiée d'après les schémas de J. Descout, 1972 / *Stratigraphic sequence from Conives modified from drawing by J. Descout, 1972.*

Des analyses d'échantillons paléontologiques effectuées au Centre de Datation Radiocarbone de Lyon ont permis d'obtenir deux dates :

C1C2 : 31950 ± 400 BP
D1D2 : 29400 ± 400 BP

A ces deux datations, obtenues lors des fouilles récentes, s'ajoute une date obtenue lors de la campagne de 1974 :

? C1C2 : 32000 ± 900 BP

Ces résultats semblent placer la fréquentation du site par l'hyène au niveau de l'interstade Würmien. Néanmoins il existe un problème de cohérence entre les dates des niveaux C1C2 et D1D2 difficile à expliquer : possible résultat d'un remaniement partiel des couches ou d'un simple problème d'attribution de la pièce datée à une couche erronée. Ces dates permettent toutefois de confirmer « *la fréquentation de la grotte durant une phase tempérée (cortège faunique à dominance grands bovinés (Bos) et équidés) et sans doute de mettre en évidence au moins 2 phases d'occupation de la cavité par les hyènes*. » (Fosse & Guadelli, 1999 : 5).

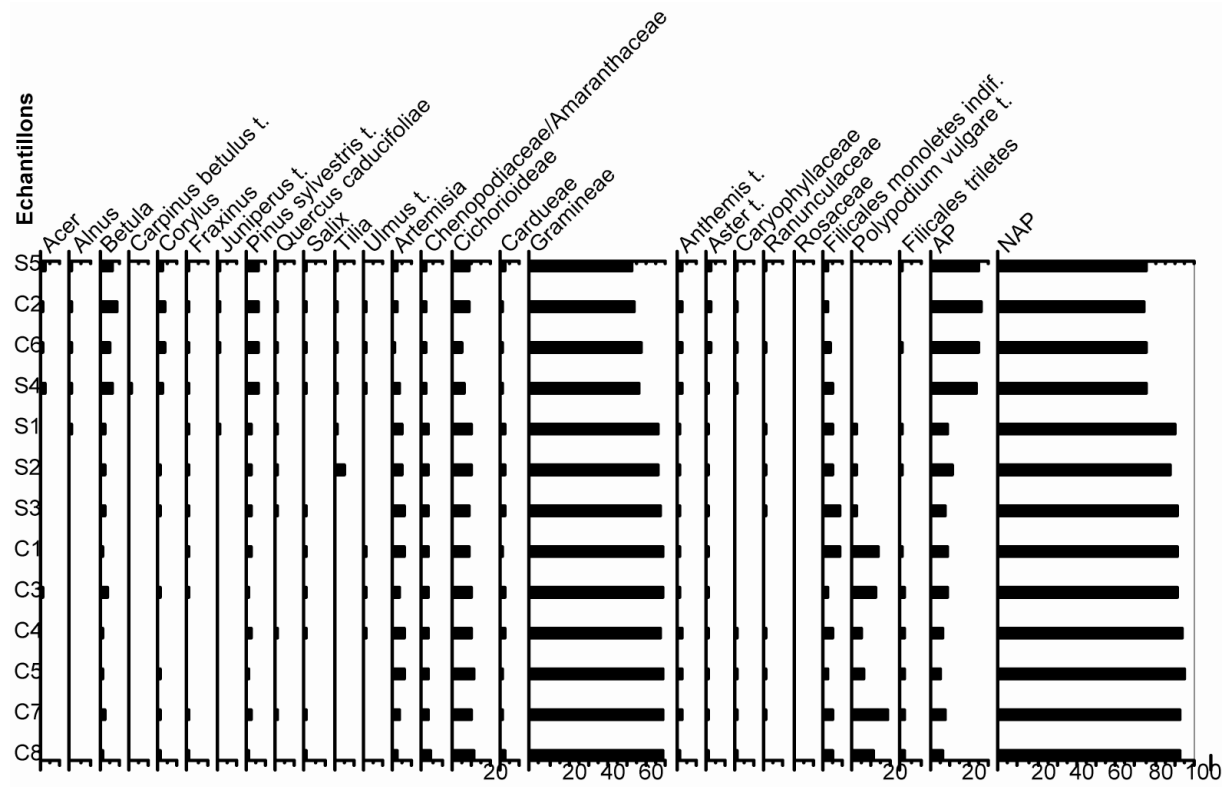


Figure 45. Diagramme palynologique obtenu à partir d'échantillons de sédiments des niveaux C1C2 (modifié d'après Fosse & Guadelli, 1999) / *Pollens distribution resulting of sidements analysis from level C1C2 (modified from Fosse & Guadelli, 1999).*

Aux récentes opérations de terrain s'est ajoutée une analyse palynologique (fig.45) qui montre une nette prédominance des graminées (70 à 90% de NAP dans chaque échantillon analysé) caractéristique des milieux ouverts type prairie.

A ce jour, seuls 2 témoignages ttestent d'une présence anthropique à Conives, à savoir, une incisive humaine déterminée comme *Homo* sp. par André Leroi-Gourhan (com. Pers. Jean Descout), et des traces de boucherie sur un élément diaphysaire de tibia grand boviné associées à des empreintes de *chewing* provoquées par l'hyène (fig 46 ; Fourvel, 2007). En revanche aucun foyers ni supports lithiques travaillé par

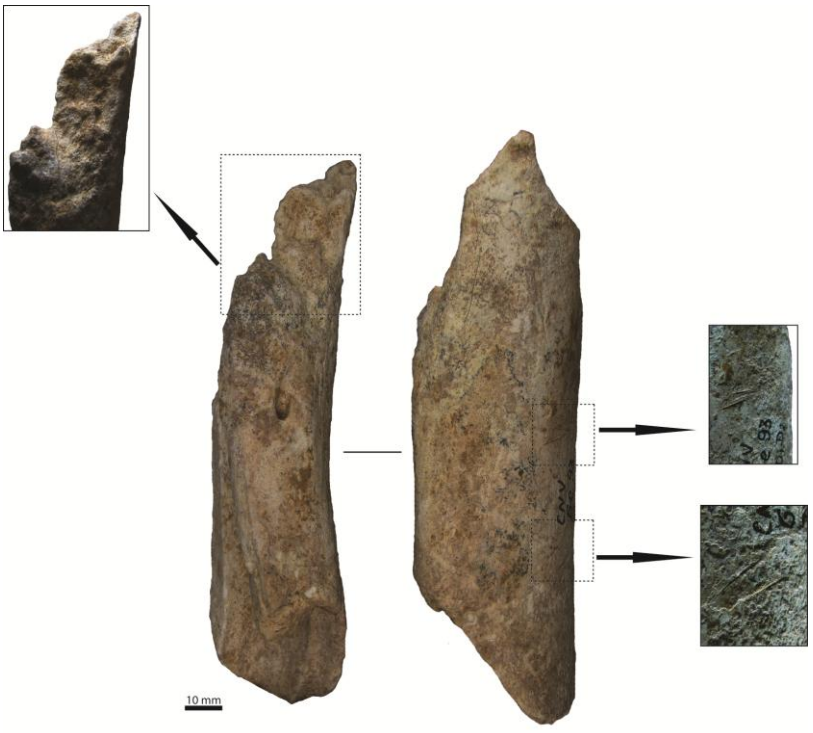


Figure 46. CNV Ge 93 D1D2 : éclat diaphysaire de tibia de grand boviné associant stries de boucherie et traces de mâchonnement par les hyènes / *CNV Ge 93 D1D2 : Bovid tibia shaft fragment presenting both butchering marks and hyena chewing marks.*

l'homme n'ont été retrouvés *in situ* « *seul un éclat de silex gris provenant du plateau (coulée) a été recueilli dans les années 60* » (Fosse & Guadelli, 1999 : 1).

2.4.4. Une petite accumulation pour un petit repaire.

Bien que de taille réduite, la cavité de Conives comprend une accumulation osseuse relativement importante de 5184 restes osseux de grands mammifères, dont 1717 ont pu être déterminés anatomiquement et/ou spécifiquement. A cela, il faut ajouter 928 pièces de microfaune, avifaune et ichtyofaune qui n'ont pas été prises en compte dans cette étude. L'assemblage est constitué par un cortège faunique de Carnivores et d'Ongulés bien diversifié (tab. 28). Les Ongulés sont très largement dominés par les grands bovinés *Bos primigenius* et/ou *Bison priscus* (n=813) suivis par le cheval *Equus caballus* (n=159) et le cerf *Cervus elaphus* (n=107). Bien que peu représentés d'autres ongulés typiques des faunes würmiennes sont recensés : le rhinocéros laineux *Coelodonta antiquitatis*, le mégacéros *Megaloceros giganteus*, le renne *Rangifer tarandus* et l'hydruntin *Equus hydruntinus*. Les populations de carnivores sont, quant à elles, largement dominées par l'hyène des carvernes *Crocuta crocuta spelaea* (n=423 ; NMI=34) critère de caractérisation du repaire. Les autres prédateurs (*Panthera (leo) spelaea*, *Ursus spelaeus*, *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Alopex lagopus*), communs au sein des accumulations en contexte de grotte-repaire, ne sont représentés que par quelques pièces et peuvent refléter, au même titre que les ongulés, les restes de proies/carcasses consommées par les hyènes.

Taxon	NR	%NR	NME	NMIf	NMIc	%NMIc
Crocuta crocuta spelaea	423	8	393	24	34	32
Panthera (Leo) spelaea	4	<1	4	1	2	2
Ursus spelaeus	6	<1	6	1	1	2
Canis lupus	14	<1	14	2	3	3
Vulpes vulpes	4	<1	4	1	1	1
cf. *Alopex*	3	<1	3	2	2	2
Vulpinae	40	1	38	3	4	4
Meles meles	9	<1	9	2	2	2
Mustelidae	3	<1	3	1	1	1
Carnivora	54	1	43	-	-	-
Total Carnivore	**560**	**11**	**517**	**37**	**50**	**47**
Coelodonta antiquitatis	10	<1	9	1	3	3
Megaloceros giganteus	7	<1	7	2	2	2
Cervus elaphus	107	2	69	3	6	6
Rangifer tarandus	8	<1	7	2	2	2
Cervidae	15	<1	13	-	-	-
Equus caballus	159	3	144	8	10	9
Equus hydruntinus	3	<1	3	1	1	1
Bos / Bison	813	16	484	16	29	27
Sus scrofa	9	<1	8	2	2	2
Ungulata	19	<1	15	-	-	-
Total Ongulé	**1150**	**22**	**759**	**35**	**55**	**51**
Lepus sp.	4	<1	4	1	1	1
Erinaceus europaeus	3	<1	3	1	1	1
Indéterminé	3467	67	-	-	-	-
Total	**5184**	**100**	**1283**	**74**	**107**	**100**

NRD/NR	33/67
NR Ong./Carn.	67/33
NMIc Ong./Carn.	52/47

Tableau 28. Spectre faunique de Conives (NR, NMI, NME et fréquences associées) / *Conives faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

2.5. Autres sites à hyènes Pléistocènes de comparaison.

L'analyse taphonomique des échantillons pléistocènes présentés précédemment (Artenac c.10, Peyre, Fouvent, Conives) est complétée par trois échantillons provenant de grotte-repaires/accumulation de plein-air fossiles : Ceyssaguet, Lunel-Viel 1 et le Grand Abri aux Puces. Ces assemblages, qu'ils aient été largement étudiés au niveau paléontologique (Ceyssaguet, Lunel-Viel 1)

ou taphonomique (Lunel-Viel 1), ou qu'ils soient inédits (Grand Abri aux Puces), sont mobilisés de manière ponctuelle selon les données disponibles (publiées ou inédites) et nos analyses.

Chacun de ces assemblages a un intérêt spécifique pour notre étude. Les gisements paléontologiques de Ceyssaguet et de Lunel-Viel 1, attribués respectivement au Pléistocène inférieur et moyen, complètent l'échelle chronologique. De plus le site de Ceyssaguet, consistant en un assemblage de plein-air avec une population importante de *Pachycrocuta brevirostris* et un impact d'*Hystrix*, permet d'observer les différences/similitudes taphonomiques selon un contexte différent (plein-air *versus* grotte) et un hyénidé autre que l'hyène des cavernes.

Le site du Grand Abri aux Puces, découverte récente, illustre le site à occupations multiples par excellence. L'association entre une (des) occupation(s) humaine(s) et un impact important des prédateurs (canidé et hyénidé) rapporté à un (des) niveau(x) repaire constitue un assemblage de comparaison essentiel pour tester les différentes observations réalisées sur les grottes-repaires *sensu stricto*.

Ces assemblages de comparaison, aux conditions environnementales (climat, disponibilité en proie,…) variées et influences éco-éthologiques (taille du clan) différentes, permettent donc d'envisager les différences et/ou similitudes taphonomiques des accumulations osseuses produites par l'hyène en fonction de ces différences.

2.5.1. Ceyssaguet (Haute-Loire) : accumulation osseuse de plein-air.

Le site de Ceyssaguet, localisé sur la commune de Lavoute-sur-Loire en Haute-Loire, est un gisement paléontologique de plein-air anciennement connu. La première mention de l'assemblage est attribuée à Boule (1889) qui présente une mandibule de Canidé provenant du site.

Suite à une campagne de sondage, réalisée en 1981, qui a permis la mise au jour de restes de grandes faunes (dont un canidé archaïque *Canis etruscus*) le site de Ceyssaguet fait l'objet de fouilles systématiques entre 1982 et 1997 sous la direction de Marie-Françoise Bonifay. Ces travaux de terrain ont livré plus de 15000 restes osseux (Croitor & Bonifay, 2001 ; Cavanhié, 2006). L'analyse du matériel faunique, contenu dans un important dépôt loessique, et sa comparaison aux autres faunes villafranchiennes supérieures de la même région (Sainzelles et Peyrolles) attribuent ce gisement au Pléistocène inférieur, aux alentours de 1,2-1,3 Ma (Bonifay, 1986).

La majeure partie des études publiées portant sur le matériel de Ceyssaguet consiste en analyses paléontologiques et biochronologiques (tab.29). En revanche, ce gisement paléontologique au spectre faunique, au contexte et à l'attribution chronologique proches d'autres importants gisements fluviatiles (Venta Micena, Espagne : Arribas & Palmqvist, 1998 ; Untermassfeld, Allemagne : Kahlke, 2006) n'a pas fait l'objet d'analyse taphonomique systématique. Une analyse taphonomique préliminaire a été publiée dans les années 1980 (Bonifay, 1986). Une étude sur l'impact du porc-épic a été réalisée (Cavanhié, 2006).

Taxon	NR	NMI	Source
Pachycrocuta brevirostris	44	3	Tsoukala & Bonifay, 2004
Homotherium crenatidens	21	2	Tsoukala & Bonifay, 2004
Megantereon cultridens	25	2	Tsoukala & Bonifay, 2004
Lynx lynx	5	1	Tsoukala & Bonifay, 2004
Acinonyx pardinensis	1	1	Tsoukala & Bonifay, 2004
Panthera onca gombaszoegensis	1	1	Tsoukala & Bonifay, 2004
Ursus etruscus	21	3	Tsoukala & Bonifay, 2004
Canis etruscus	119	6	Tsoukala & Bonifay, 2004
Canis* cf. *falconeri	1	1	Tsoukala & Bonifay, 2004
Vulpes alopecoides	4	1	Tsoukala & Bonifay, 2004
Total Carnivore	**242**	**21**	
Mammuthus meridionalis	37	2	Aouadi & Bonifay, 1997-98 ; Fosse *et al*., inédit
cf. *Palaeoloxodon antiquus*	5	1	Aouadi & Bonifay, 1997-98 ; Fosse *et al*., inédit
Dicerorhinus etruscus	64	5	Guérin, 1980 ; Bonifay, inédit ; Fosse *et al*., inédit
Praemegaceros obscurus	+		Croitor & Bonifay, 2001 ; Kaiser & Croitor, 2004
Eucladoceros ctenoides	+		Croitor & Bonifay, 2001 ; Kaiser & Croitor, 2004
Metacervoceros rhenanus	+		Croitor & Bonifay, 2001 ; Kaiser & Croitor, 2004
Dama* cf. *vallonnetensis	2	1	Croitor & Bonifay, 2001 ; Kaiser & Croitor, 2004
Equus stenonis	1576		Aouadi-Abdeljaouad & Bonifay, 2008
Equus bressanus	++		Aouadi-Abdeljaouad & Bonifay, 2008
Total Ongulé	**1682**	**8**	
***Hystrix* sp.**	1	1	Bonifay, 1986 ; Cavanhié, 2006
Total	**1925**	**30**	

Tableau 29. Spectre faunique de Ceyssaguet (NR, NMI) / *Ceyssaguet faunal list (NISP, MNI).*

2.5.2. Lunel-Viel I (Hérault) : repaire d'hyène Pléistocène moyen.

Le site de Lunel-Viel 1, situé dans l'Hérault entre Nîmes et Montpellier, fait partie intégrante d'un complexe karstique regroupant quatre cavités différentes (Fosse, 1996). La grotte n°1 a livré un abondant matériel paléontologique qui a fait l'objet de multiples travaux de recherches et ce depuis le début du XIXème siècle (de Serres, 1836 ; de Serres *et al.*, 1839).

Ces collections provenant de fouilles anciennes ont été complétées à partir des années 1960. La reprise des travaux de terrain, sous la direction d'E. Bonifay, entre 1965 et 1983, a permi la mise au jour d'une série lithique (1138 pièces en quartz, quartzite et silex attribuées à une industrie levallois sans bifaces : Bonifay, 1989 *in* Fosse, 1996) et d'un important matériel paléontologique.

L'association, au sein du matériel faunique, entre des taxons archaïques (*Dicerorhinus etruscus, Hyaena prisca, Meles thorali*) et évolués (*Equus hydruntinus*, *Crocuta spelaea*, *Panthera spelaea*) semble rapporter l'assemblage à la fin de l'interglaciaire Mindel-Riss, et plus précisément à la fin du Pléistocène moyen, aux alentours de 350 000 ans selon M.-F. Bonifay (Fosse, 1996).

Les restes osseux mis au jour à Lunel-Viel 1 ont fait l'objet de nombreuses analyses paléontologiques : les carnivores (Bonifay, 1971), les rhinocéros (Bonifay, 1973), les équidés (Bonifay, 1980, 1991), les bovidés (Brugal, 1983) et les cervidés (Croitor *et al.*, 2008) ont été largement étudiés. Ces différents travaux ont permis de définir un important spectre faunique (tab.30): 23 espèces de méso et macro-mammifères, dont 9 ongulés et 14 carnivores réparties selon deux ensembles stratigraphiques, l'ensemble supérieur (couches 1 à 5) et l'ensemble inférieur (couches 6 à 11).

La grotte n°1 de Lunel-Viel a aussi fait l'objet de travaux fondamentaux en taphonomie paléolithique. L'analyse de la fragmentation des os et des stigmates résultants de la consommation des restes par

les prédateurs fait partie intégrante des critères définis en vue d'une caractérisation du repaire d'hyène pléistocène (Fosse, 1994a, 1994b, 1995, 1996, 1997). En définitive l'importance et la diversité des études (paléontologiques et taphonomiques) réalisées sur ce gisement en font un parfait assemblage de comparaison.

Taxon	NR	%NR	NMIf	%NMIf	NMIc	%NMIc	Source
Crocuta spelaea intermedia	785	13	41	13	52	13	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
Hyaena prisca	19	<1	3	1	3	1	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
Panthera (leo) spelaea	11	<1	6	2	7	2	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
Lynx spelaea / Lynx* cf. *pardina	8	<1	5	2	5	1	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
Felis lunellensis	6	<1	4	1	4	1	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
Felis monspessulana	1	<1	1	<1	1	<1	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
Ursus* cf. *deningeri	5	<1	2	1	2	<1	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
Canis lupus lunellensis	127	2	21	7	27	7	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
Cuon priscus	8	<1	2	<1	2	<1	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
Vulpes vulpes	12	<1	4	1	5	1	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
Meles thorali spelaeus	2	<1	2	1	2	<1	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
Mustela palerminea	1	<1	1	<1	1	<1	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
***Lutra* sp.**	2	<1	2	1	2	<1	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
Total Carnivore	**987**	**16**	**94**	**30**	**113**	**27**	
Dicerorhinus etruscus	52	<1	7	2	15	4	Bonifay, 1973 ; Fosse, 1994b
Cervus elaphus / Haploidoceros mediterraneus	3230	53	128	40	158	38	Croitor *et al*., 2008
Capreolus* cf. *süssenbornensis	4	<1	2	1	2	<1	Fosse, 1994b
Equus mosbachensis palustris	525	9	29	9	38	9	Bonifay, 1980 ; Fosse, 1994b
Equus hydruntinus minor	77	1	9	3	16	4	Bonifay, 1991 ; Fosse, 1994b
Bison* cf. *schoetensacki	2	<1	1	<1	1	<1	Brugal, 1983, Fosse, 1994b
Bos primigenius	1217	20	39	12	61	15	Brugal, 1983 ; Fosse, 1994b
***Sus* sp.**	60	1	10	3	12	3	Fosse, 1994b
Total Ongulé	**5167**	**84**	**225**	**70**	**303**	**73**	
Total	**6154**	**100**	**319**	**100**	**416**	**100**	

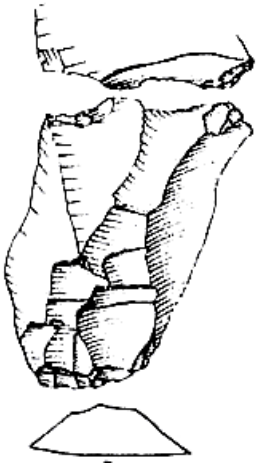
Tableau 30. Spectre faunique de Lunel-Viel I (NR, NMI et fréquences associées) / *Lunel-Viel 1 faunal list (NISP, MNI, frequencies)*.

2.5.3. Le Grand Abri aux Puces (Vaucluse) : repaire charnière entre Pléistocène moyen et supérieur.

Le site du Grand Abri aux Puces, ou Grotte Basse, est localisé dans la commune d'Entrechaux en Vaucluse. Le gisement se situe plus précisément sur la rive droite de l'Ouvèze dans une zone riche en abris sous roche et grottes.

Bien que n'étant pas réellement décrit, la première allusion au gisement remonte à la fin du XIXème siècle. Hector Nicolas, Ingénieur aux Ponts et Chaussées, mentionne à plusieurs reprises, alors qu'il présente son étude de la grotte de la Masque, la possibilité que les abris et grottes alentours aient servi de station aux paléolithiques (Nicolas, 1886, 1887).

La première mention réelle du site revient à H. De Lumley qui figure, dans les années 1960, une pièce lithique moustérienne provenant du Grand Abri aux Puces (fig.47 ; De Lumley, 1965 *in* Slimak *et al.*2011). La reprise des travaux sur ce gisement ne se fera qu'à partir de 2008, sous la direction de Ludovic Slimak. Les campagnes de sondage et de fouilles successives ont permis de préciser la stratigraphie du gisement, de définir son extension et de collecter un abondant matériel lithique et paléontologique (Slimak *et al.*, 2008, 2009, 2010a, 2010b, 2011). Le spectre faunique défini à partir du matériel ostéologique (près d'une trentaine d'espèces de méso et macro-mammifères) souligne un environnement et un climat relativement tempérés. De plus, le stade évolutif de certains taxons



(le loup entre autre) rapporte l'assemblage au stade isotopique 5, plus précisément le stade 5e ou l'une de ses phases tempérées, 5c ou 5a (Slimak *et al.*, 2010b). Cette attribution biochronologique est confirmée par les datations U/Th, réalisées sur un concrétionnement « *en contact direct avec le toit du remplissage sédimentaire de la cavité nous donne une datation à 100.3 +/- 3.6 BP ce qui nous permet de ranger directement vers l'Eémien l'ensemble de la formation et de ces niveaux archéologiques* » (Ollivier *in* Slimak *et al.*, 2011, p.48).

Figure 47. Pièce lithique moustérienne du Grand Abri aux Puces (d'après De Lumley, 1965) / *Moustrian lithic artefact from Grand Abri aux Puces (modified from De Lumley, 1965).*

Les travaux de terrain portant sur ce gisement (fouillé à ce jour sur une surface de près de 30m^2) ont permis la reconnaissance de deux grands ensembles : la Salle principale, jouxtant l'entrée de l'abri, et le Réseau supérieur, localisé plus en profondeur. Chacun de ces deux ensembles archéologiques présente une stratigraphie distincte comprenant 6 couches pour la Salle principale et 7 (dont les trois premières ont été fouillées à ce jour) pour le Réseau supérieur (fig.48).

Le site du Grand Abri aux Puces est intéressant par plusieurs aspects. Les premières analyses taphonomiques (J.-B. Fourvel) et archéozoologiques (J. Lewis) présentent diverses occupations et fonctionnalités du gisement au cours du temps : halte de chasse pour l'Homme et repaire pour les carnivores. De plus, ces analyses suggérent l'impact de deux prédateurs distincts en fonction des ensembles archéologiques : le loup pour la Salle Principale et l'Hyène pour le Réseau Supérieur (Fourvel *in* Slimak *et al.*, 2011). Cette nette distinction géographique permet d'envisager les altérations produites par chacun des bioturbateurs (loup et hyène). Enfin, la confrontation des données taphonomiques du Grand Abri aux Puces avec les accumulations en contexte de repaire *sensu stricto* permet d'envisager la définition et la distinction de la part anthropique et de la part carnivore sur l'assemblage osseux.

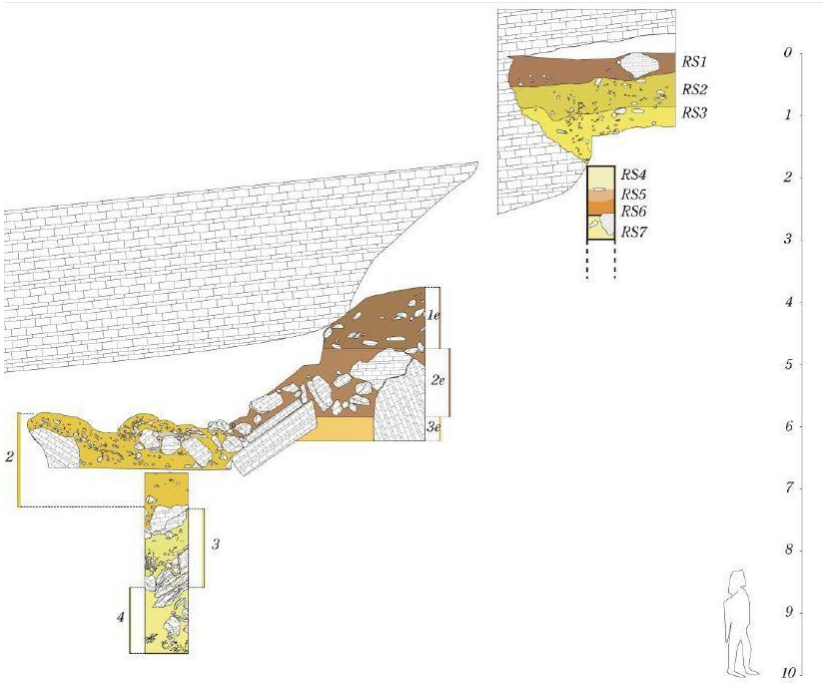


Figure 48. Coupes stratigraphiques de la Salle principale et du Réseau supérieur du Grand Abri aux Puces (d'après Slimak *et al.*, 2011) / *Stratigraphic sequence of Salle Principale and Réseau Supérieur from Grand Abri aux Puces (modified from Slimak et al., 2011).*

L'échantillon osseux du Grand Abri aux Puces comprend à ce jour 2549 vestiges (dont 24 coprolithes) correspondant à 28 espèces de mammifères : 10 ongulés, 14 carnivores, 2 rongeurs, 1 insectivore et 1 ou 2 lagomorphes (tab.31). Seules les esquilles osseuses indéterminables n'ont pu être observées, mais feront l'objet d'une étude plus précise à l'avenir. L'échantillon ostéologique est divisé en trois grands ensembles : le matériel hors stratigraphie, la salle principale (couches 1, 2, 2α et 3E), le réseau supérieur (RS 0, RS 1, RS 2, RS 3 et RS fond).

Taxon	Réseau supérieur		Salle principale		Hors-stratigraphie		Total			
	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	%NR	NMI	%NMI
Crocuta crocuta spelaea	44	8	7	3	7	3	58	2	14	6
Panthera (Leo) spelaea	2	2	7	2	1	1	10	<1	5	2
Panthera pardus	8	2	2	2			10	<1	4	2
Lynx sp.	10	4	28	4	58	2	96	4	10	4
Felis silvestris	2	1			6	1	8	<1	2	1
Ursus arctos	3	2	11	1	13	2	27	1	5	2
Ursus spelaeus					5	1	5	<1	1	<1
Ursus* cf. *thibetanus			2	1			2	<1	1	<1
***Ursus* sp.**	29	6	16	4	5		50	2	10	4
Canis lupus	34	5	132	12	140	3	306	12	20	8
Cuon sp.	2	1	5	3	3	1	10	<1	5	2
Canidae	1	-					1	<1		
Vulpes vulpes	12	3	9	4	23	4	44	2	11	4
***Lutra* sp.**					2	1	2	<1	1	<1
Meles meles	6	3	6	4	38	3	50	2	10	4
Mustelidae			2	1	1	1	3	<1	2	1
Carnivora	13	-	6				19	<1		
Total Carnivore	**166**	**37**	**233**	**41**	**302**	**23**	**701**	**27**	**101**	**40**
Proboscidea	4	1	5	1	1	1	10	<1	3	1
Rhinocerotidae	13	2					13	<1	2	1
Bos primigenius	55	5	13	5	32	3	100	4	13	5
Megaloceros giganteus	8	1	1	1	4	2	13	<1	4	2
Cervus elaphus	317	17	101	10	93	5	511	20	32	13
Capreolus capreolus	103	9	167	11	73	5	343	14	25	10
Cervidae	26		8		8		42	2		
Equus caballus	46	6	14	3	21	2	81	3	11	4
Capra ibex	10	3	66	11	87	8	163	6	22	9
Rupicapra rupicapra	2	1	9	3	15	1	26	1	5	2
Caprini	5		5		2		12	<1		
Sus scrofa	37	5	8	3	18	2	63	3	10	4
***Ungulata* (petit)**	7		30				37	2		
***Ungulata* (moyen)**	38		22				60	2		
***Ungulata* (grand)**	23		5		1		29	1		
Total Ongulé	**694**	**50**	**454**	**48**	**355**	**29**	**1502**	**59**	**127**	**50**
Lagomorpha	22	5	12	4			34	1	9	4
Castor fiber	24	3	33	6	57	3	114	5	12	5
Marmota marmota	1	1					1	<1	1	<1
Erinaceus europaeus	1	1	1	1			2	<1	2	1
Mésofaune	1						1	<1		
Testudines	13						13	<1		
Coprolithe	4		7		13		24	1		
Indéterminé	84		72				156	6		
Total	**1010**	**98**	**812**	**99**	**718**	**50**	**2549**	**100**	**252**	**100**

Tableau 31. Spectre faunique du Grand Abri aux Puces (NR, NMI et fréquences associées) / *Grand Abri aux Puces faunal list (NISP, MNI, frequencies)*.

2.5.3.1. Le matériel hors stratigraphie.

Le premier ensemble ostéologique, comprenant 727 restes, dont 13 coprolithes (soit 28,5% des pièces analysées) correspond à du matériel hors-stratigraphie résultant de différents pillages du gisement. Malheureusement ce matériel ne peut fournir que peu d'information en raison de l'absence de contexte archéologique *sensu stricto*. En revanche, il permet d'observer l'importante diversité faunique du site et les premières données taphonomiques : 20 taxons ou familles, 10 carnivores (parmi lesquels plusieurs espèces d'*Ursidae*, l'ours brun *Ursus arctos* et l'ours des carvernes *Ursus spelaeus*) 9 ongulés et 1 rongeur, le castor *Castor fiber*.

Aux vues des premiers décomptes, le loup *Canis lupus* semble largement dominer les carnivores, suivi du lynx *Lynx sp.* puis des *Mustelidae, Ursidae* et petits canidés (le renard roux *Vulpes vulpes*). En revanche, l'observation du nombre d'individus par espèce relativise la composition des carnivores : le loup, qui dominait largement en nombre de restes, apparaît tout aussi bien représenté que les ours ou même l'hyène des cavernes *Crocuta crocuta spelaea* (respectivement 13% chacun). Le matériel Hors-Stratigraphie met déjà clairement en évidence cette place importante du loup et de l'hyène dans l'assemblage et potentiellement leur rôle sur sa formation.

Concernant le cortège d'ongulés et autres taxons, la représentation en %NR et %NMI est environ équivalente. L'assemblage est majoritairement dominé par des ongulés de taille moyenne (avec le bouquetin *Capra ibex* et le cerf *Cervus elaphus*) et de petite taille (le chevreuil *Capreolus capreolus*). Il faut remarquer la présence non négligeable de grandes faunes représentées par l'aurochs *Bos primigenius*, le cerf géant *Megaloceros giganteus* et un éléphantidé, ainsi que l'importante représentation du castor *Castor fiber* (respectivement 14%NR et 10%NMI).

2.3.5.2. La salle principale : couches 1, 2, 2α et 3E.

Le matériel de la Salle Principale (couches 1, 2, 2α et 3E), localisé au niveau du porche d'entrée, constitue le premier assemblage en stratigraphie du gisement. Cet échantillon, de 812 restes (soit 31.8% de l'assemblage), présente une importante diversité spécifique. Mais, d'une manière générale, les données taphonomiques sont à peu près similaires d'une couche à l'autre. En considérant ce locus comme un ensemble archéologique, paléontologique et taphonomique cohérent, cet échantillon autorise une étude globale. Sont représentés 12 familles ou espèces de carnivores (n=233), 11 ongulés (n=454), un insectivore (n=1), un rongeur, le castor (n=33) et des lagomorphes (n=12).

Bien que fortement diversifiés, les carnivores sont nettement dominés par le loup *Canis lupus* tant en nombre de restes (n=132 ; 58%NR) qu'en nombre d'individus (n=12 ; 29%NMI). L'importante fréquence de ce canidé pose la question de son impact sur la formation/modification de ce locus archéologique. Il faut en revanche remarquer une présence non négligeable des grands félins (*Panthera* (*leo*) *spelaea*, *Panthera pardus* et *lynx sp.*) respectivement 16%NR et 19%NMI, et une petite composante de *Crocuta* (3%NR et 7%NMI) associée à 7 coprolithes rapportés aux hyénidés.

Les ongulés sont, quant à eux, largement dominés par les taxons de petite et moyenne tailles. Les cervidés (*Cervus elaphus* et *Capreolus capreolus*) sont majoritaires (respectivement 26%NR / 21%NMI

et 43%NR / 23%NMI), suivis des caprinés *Capra ibex* (17%NR / 23%NMI) et *Rupicapra rupicapra* (2%NR / 6%NMI). Hormis l'aurochs qui atteint 10% du NMI, les mégaherbivores sont marginaux.

2.5.3.3. Le réseau supérieur : RS0, RS1, RS2, RS fond.

Le réseau supérieur, correspondant à une partie plus profonde de la cavité et non à une cheminée (Slimak *et al*., 2010), comprend la plus forte densité de vestiges osseux : 1010 restes soit 40% de l'ensemble du matériel. Au niveau spécifique, l'échantillon s'avère toujours aussi diversifié : 12 espèces de carnivores ont pu être reconnues, ainsi que 10 ongulés, 2 rongeurs et des lagomorphes. 2 espèces supplémentaires apparaîssent, absentes du matériel hors-stratigraphie et de la salle principale, à savoir un *Rhinocerotidae* du type rhinocéros de pairie *Dicerorhinus hemitoechus* (cf. Crégut-Bonnoure *in* Slimak *et al.*, 2010) et la marmotte *Marmota marmota*.

Si le loup était dominant dans l'assemblage de la salle principale, il est moins bien représenté dans le réseau supérieur. Les ursidés sont bien représentés (21%NR et 24%NMI). En revanche les hyénidés du type *Crocuta crocuta spelaea* sont nettement plus important (29%NR et 21%NMI) et dominent le cortège des prédateurs. Les hyènes apparaissent donc comme un possible agent d'accumulation et dont l'influence sur l'assemblage doit être définie.

Les ongulés sont tout autant diversifiés que dans la Salle principale. Une nouvelle espèce est signalée : le rhinocéros de prairie *Dicerorhinus hemitoechus*. Bien que rare (2%NR et 3,4%NMI) il représente tout de même deux individus nettement différenciés : un juvénile d'environ 2 à 4 mois et un individu adulte âgé estimé à plus de 30 ans (voire près de 40) d'après l'usure de la surface occlusale des dents corrélé à la méthode d'estimation d'âge portant sur le rhinocéros blanc *Ceratotherium simum* de Hillman-Smith *et al*., 1986. Les cervidés de petite (*Capreolus capreolus*) et moyenne tailles (*Cervus elaphus*) dominent toujours le cortège des ongulés (avec respectivment 16%NR / 15%NMI et 49%NR / 29%NMI).

3. Assemblages produits par d'autres prédateurs.

L'impact de l'hyène sur les restes osseux est clairement démontré tant dans le registre moderne (Zapfe, 1939 ; Sutcliffe, 1970 ; Brain, 1981 ; Bunn, 1983 ; Lam, 1992 ; Kuhn, 2008 ; …) que sur des accumulations fossiles (Thenius, 1961 ; Cruz-Uribe, 1991 ; Stiner, 1992 ; Fosse, 1994 ; …). Pourtant les hyénidés, bien qu'adaptés à la consommation d'os, ne sont pas les seuls carnivores capables de consommer des restes osseux et de laisser leurs empreintes.

Depuis le développement des travaux en taphonomie, l'impact des grands prédateurs (autres que l'hyène), sur les restes osseux, est attesté : depuis les carnivores spécialisés comme les félins (Moran & O'Connor, 1992 ; Phillips, 1993 ; Martin & Borrero, 1997 ; Martin, 2008 ; Dominguez-Rodrigo, 1999, De Ruiter & Berger, 2000) jusqu'aux plus polyvalents que sont les canidés (dont le loup : Haynes, 1980a, 1980b, 1982, 1983, 1985 ; Binford, 1981 ; Prucca, 2003 ; Castel, 2004 ; Fosse *et al*., 2004 ; Campmas & Beauval, 2008 ; Fosse *et al.*, 2011). Chaque carnivore peut altérer des éléments squelettiques.

La présence constante d'une importante diversité de prédateurs (des plus petits aux plus grands) au sein des repaires d'hyènes pléistocènes pose donc la question de l'impact potentiel de chaque carnivore sur l'assemblage originel. Par conséquent, la signature taphonomique de l'hyène des cavernes n'est pas encore tout à fait claire.

La signature taphonomique d'un prédateur ne peut être définie par la simple observation de son impact sur divers assemblages ostéologiques. L'analyse taphonomique et comparative d'assemblages, dont les intervenants/accumulateurs principaux diffèrent, apparaît comme essentielle. Par conséquent, notre étude ne peut se limiter à l'analyse des modifications produites par l'hyène et est complétée par l'observation d'échantillons fossiles et modernes dont les agents accumulateurs/modificateurs ne sont pas des hyénidés :

1) L'impact du jaguar européen *Panthera onca gombaszoegensis* sur les restes d'ursidé des niveaux Pléistocène moyen d'Artenac.

2) Les modifications osseuses produites par le loup moderne *Canis lupus* sur les restes de proies (cerf et bison) de Pologne.

3.1. Artenac ensembles I et II (Pléistocène moyen) : impact du jaguar européen (*P. onca gombaszoegensis*).

Principalement connu, d'une part, pour sa grotte sépulcrale néolithique pour les phases les plus récentes et, d'autre part, pour les phases paléolithiques, par ses occupations moustériennes, le gisement d'Artenac renferme pourtant une longue séquence stratigraphique avec des ensembles anciens d'importance.

En effet, la base du remplissage comprend un dépôt sédimentologique (l'ensemble 2, faisant suite à un dépôt stérile d'argiles sableuses dénommé ensemble 1), enserré entre deux planchers stalagmitiques (PL I et PL II), et dont les vestiges osseux attestent d'une première phase d'occupation du gisement. Cet assemblage est défini comme niveau d'hibernation à ours et tanières de félins (Tournepiche, 1996 ; Delagnes *et al.*, 1999 ; Delagnes & Tournepiche, 2010 ; Tournepiche, 2010).

Il se subdivise en 4 niveaux (couches Ib, IIa, IIb et III) dont la datation par U/Th du plancher stalagmitique supérieur PL II (compris entre les couches IIb et III) donne un âge de mise en place de ces dépôts supérieurs à 500.000 ans (Delagnes *et al*., *op. cit.*). Cette datation est confirmée par l'analyse paléontologique et les associations fauniques (présence de *Dinobastis latidens*, ours de Deninger et Jaguar européens), assignant les niveaux inférieurs d'Artenac au Pléistocène moyen (Tournepiche, 1996).

Cet ensemble paléontologique, tout d'abord connu pour la présence exceptionnelle de *Dinobastis latidens* (Beden *et al*., 1984), renferme une importante population d'ursidés dont les caractéristiques morphologiques, évolutives et ostéométriques la rapporte à l'espèce *Ursus deningeri* (Tournepiche, 1984, 1985). La diversité spécifique de cet ensemble paléontologique est relativement limitée et ne comprend que 8 espèces ou groupes d'espèces (fig.49). La rareté des ongulés (quelques éléments de *Bovinae*, *Rangifer tarandus* et *Equus* cf. *mosbachensis*) dans ces niveaux atteste d'une utilisation de

la cavité par les ours comme repaire et plus particulièrement comme grotte à hibernation. L'analyse paléontologique et les premières observations taphonomiques suggèrent que ces niveaux ont pu aussi servir de tanières pour les grand félins et plus particulièrement le jaguar européen *Panthera onca gombaszoegensis* (Tournepiche, 1996).

Dans le cadre de notre étude, l'association, quasi-exclusive, d'ursidés et de félidés au sein des niveaux Ib, IIa et IIb (fig.49) en font un assemblage de comparaison parfait où un unique prédateur (*P. onca gombaszoegensis*) a interagit sur une unique espèce-proie (*U. deningeri*). L'analyse des niveaux inférieurs d'Artenac a donc porté sur les populations de Jaguar et d'ours de deningeri, taxons très largement représentés dans les couches I et II (tab.32). La présence anecdotique du machairodonte (n=1) est signalée, mais il n'est pas considéré comme un intervenant/consommateur potentiel.

	Ens. I		Ens. II		HS		1er ensemble (I, II, HS)			
Taxon	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	%NR	NMI	%NMI
Dinobastis latidens			1	1			1	<1	1	2
Panthera onca gombaszoegensis	11	2	36	3	58	5	105	10	10	20
Ursus deningeri	184	11	218	10	516	18	918	89	39	78
Total	**195**	**13**	**255**	**14**	**574**	**23**	**1024**	**100**	**50**	**100**

Tableau 32. Spectre faunique des niveaux Pléistocène moyen d'Artenac (NR, NMI, NME et fréquences associées) / *Artenac Middle Pleistocene levels faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies).*

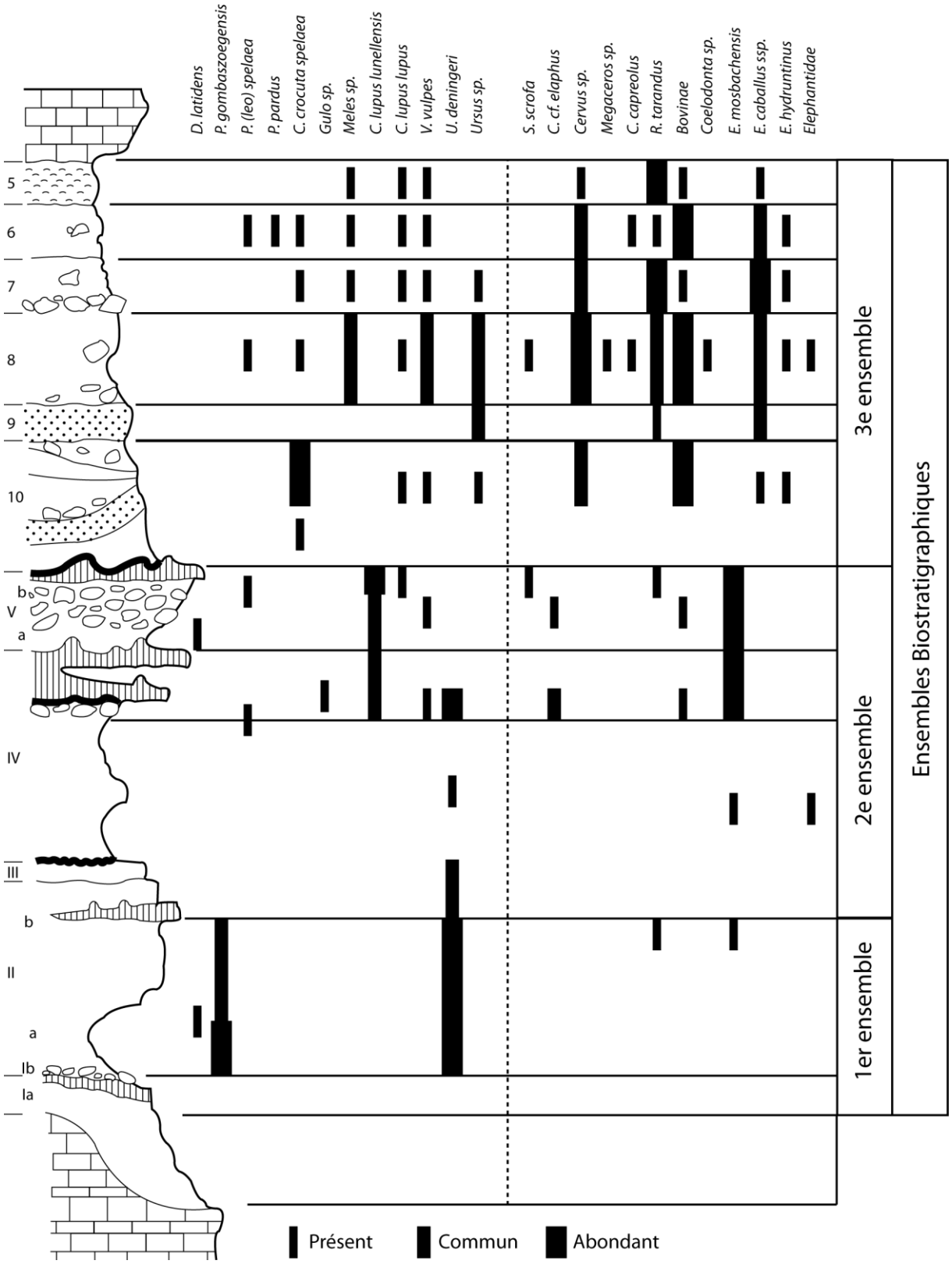


Figure 49. Evolution du cortège faunique du gisement paléontologique d'Artenac (modifié de Delagnes *et al.*, 1999) / *Evolution of faunal spectrum in Artenac palaeontological site (modified from Delagnes et al., 1999).*

Le nombre de restes osseux de jaguar (n=105 pour 10 individus), leur état de conservation et la distribution squelettique qui en résulte ne laissent aucun doute quant au statut et à l'introduction naturelle du félin dans le gisement d'Artenac (fig.50). Le félidé est ici considéré comme un prédateur à la recherche de ressources carnées, l'ours de Deninger. L'association entre grands félins et ours a déjà été signalée dans d'autres gisements (Azé, Argant, 1988, 1991 ; Château, Argant, 1980, 1991 ; Malarnaud, Dufour, 1989) et la question d'une intervention des félidés sur le stock osseux se pose.

Figure 50 : Distribution squelettique et matériel osseux de Jaguar européen (*Panthera onca gombaszoegensis*) d'Artenac I et II / *Skeletal part distribution and exemple of bone remains of European jaguar (Panthera onca gombaszoegensis).*

Si l'observation des populations d'Ursidés concerne principalement l'analyse taphonomique (morphologie des pièces résultant d'une consommation, fragmentation, taille et localisation des traces,…) en vue d'une comparaison avec le matériel osseux des repaires d'hyènes pléistocènes, l'étude de la population de *P. onca gombaszoegensis* a pour intérêt de définir le type de population féline qui peut interagir avec les ours en contexte de repaire/niveau à hibernation. En raison de la rareté des données taphonomiques et paléo-éthologiques disponibles sur les grands félins, tous les aspects de l'ensemble inférieur d'Artenac doivent être définis le plus précisément possible.

3.2. Impact du loup *Canis lupus* actuel : *kill-sites* de Pologne (Bialowieza et Bieszcady).

Le matériel osseux collecté en Pologne provient des alentours de deux parcs nationaux : la forêt de Bialowieza au nord-est du pays et s'étendant sur la Biélorussie, et le parc national de Bieszcady au sud-est à proximité des frontières ukrainienne et slovaque (fig.51). Dans le cas de la forêt de Bialowieza, deux zones distinctes peuvent être définies : la forêt primaire composant le parc national *sensu stricto* d'une superficie de 100 km^2 et la zone commerciale, d'où proviennent les carcasses, de près de 500 km^2, associant forêt, prairie et village (Fosse *et al.*, 2004).

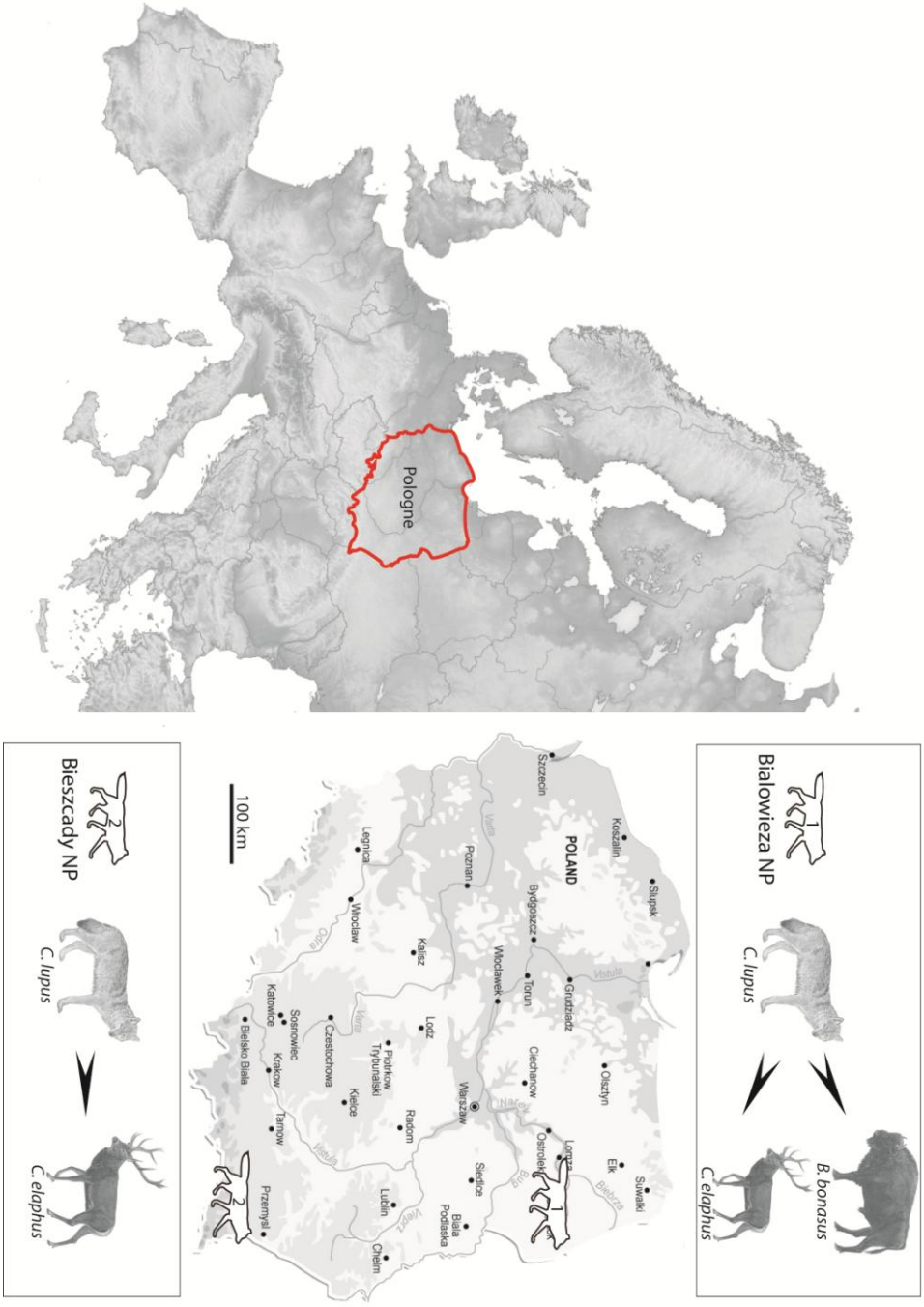


Figure 51. Origine et localisation des carcasses de cerfs et bisons dévorées par les loups : Bialowieza et Bieszcady NP / *Red deer and bison carcasses consumed by wolves localisation : Bialowieza and Bieszcady NP*.

Le spectre faunique de ces parcs polonais dispose d'une importante diversité de mammifères (carnivores et herbivores) : 9 prédateurs sont ainsi répertoriés et 6 ongulés :

1) Dans la région de Bialowieza, le loup *Canis lupus* et le lynx *Lynx lynx* dominent le spectre des grands prédateurs, suivis de toute une variété de petits carnivores (*Meles meles*, *Nyctereutes procyonides*, *Martes martes*) dont l'interaction écologique avec les grands carnivores est principalement cantonné au charognage des proies de ces-derniers (Jedrezejewska & Jedrezejewski, 1998 ; Fosse *et al.*, *op. cit.*).

2) Dans les Carpates polonaises, le loup et le lynx sont accompagnés de l'ours brun *Ursus arctos*, et les petits prédateurs déjà cités sont accomagnés de la loutre *Lutra lutra* et du chat sauvage *Felis silvestris* (Okarma *in* Witkowski *et al*., 2003).

Le cortège des artiodactyles est sensiblement le même entre Bialowieza et Bieszcady. Le cerf *Cervus elaphus*, le chevreuil *Capreolus capreolus* et le sanglier *Sus scrofa* se développent particulièrement bien. Les grands ongulés sont quant à eux représentés par le bison d'Europe *Bison bonasus* et l'élan *Alces alces* (Jedrezejewska & Jedrezejewski, *op. cit.* ; Witkowski *et al*., *op. cit.*).

Le corpus documentaire polonais concerne les proies principales du loup : le cerf et le bison. Au total, les éléments squelettiques des proies du loup provenant de 60 sites de prédation (31 sites à Bialowieza et 29 à Bieszcady) ont été collectés (tab. 33). A ces assemblages s'ajoute l'analyse d'un échantillon coproscopique conséquent (plus de 300 restes osseux) collecté dans la zone de Bieszcady.

	Cervus elaphus	*Bison bonasus*
	n *kill sites*	n *kill sites*
Bialowieza NP	20	11
Bieszcady NP	29	

Tableau 33. Décompte des différents *kill-sites* étudiés de Bialowieza et Bieszcady / *Number of studied kill sites from Bialowieza and Bieszcady.*

L'observation, l'analyse et la caractérisation des modifications produites par l'action du loup actuel présentent de multiples intérêts. Tout comme la caractérisation de l'impact des félidés (cf. *supra*), la définition des stigmates résultants de la consommation osseuse par les grands canidés apparaît comme un élément comparatif nécessaire à la mise en évidence de la signature taphonomique de l'hyène, cœur de ce travail.

L'analyse porte sur des taxons de tailles différentes (cerf et bison). La présence du cerf et des grands bovidés (bison et aurochs), au sein des repaires d'hyène pléistocène, est très fréquente. Par conséquent, cela favorise et justifie la comparaison entre les assemblages où les intervenants principaux diffèrent (loup d'une part et hyène d'autre part).

De plus les corpus taphonomiques servant à la définition de l'impact des différents prédateurs présentent une réelle lacune concernant les canidés. Contrairement à l'hyène, les loups modernes et pléistocènes n'ont pas fait l'objet d'autant d'analyses taphonomiques. Pourtant, aux vues des données disponibles (population canine, traces de pas, os rongés), l'intervention du loup sur les assemblages ostéologiques se pose pour de nombreux gisements paléolithiques (Fosse *et al.*, 2004 ; Fosse *et al.*, 2011). Cette étude a donc aussi pour intérêt de préciser la caractérisation taphonomique des grands canidés en vue d'une meilleure compréhension des ensembles fossiles.

Contrairement au registre fossile, les sites de prédation polonais présentent une importante diversité de données écologiques à propos de la mise en place et des modifications qu'ont subi les carcasses avant leur collecte en vue de l'analyse taphonomique (fig.52). L'étude de ces dernières, réalisée conjointement avec des biologistes, permet de préciser le rôle de chaque intervenant qu'il soit primaire (loup) ou secondaire (petits carnivores, rapaces, rongeurs) et de définir les séquences de

consommation/modification. La notion de temps, absente dans le cadre d'analyses de gisements préhistoriques, est ici connue et utile à la compréhension de la relation entre exposition et destruction osseuse, dispersion des restes,…

L'association entre données éco-éthologiques et taphonomiques permet de caractériser l'impact du loup moderne. Ces critères néo-taphonomiques, portant sur des taxons relativement fréquents dans les gisements pléistocènes, sont comparés aux modifications produites par l'hyène des cavernes et permettent de préciser le statut du loup sur les assemblages paléolithiques.

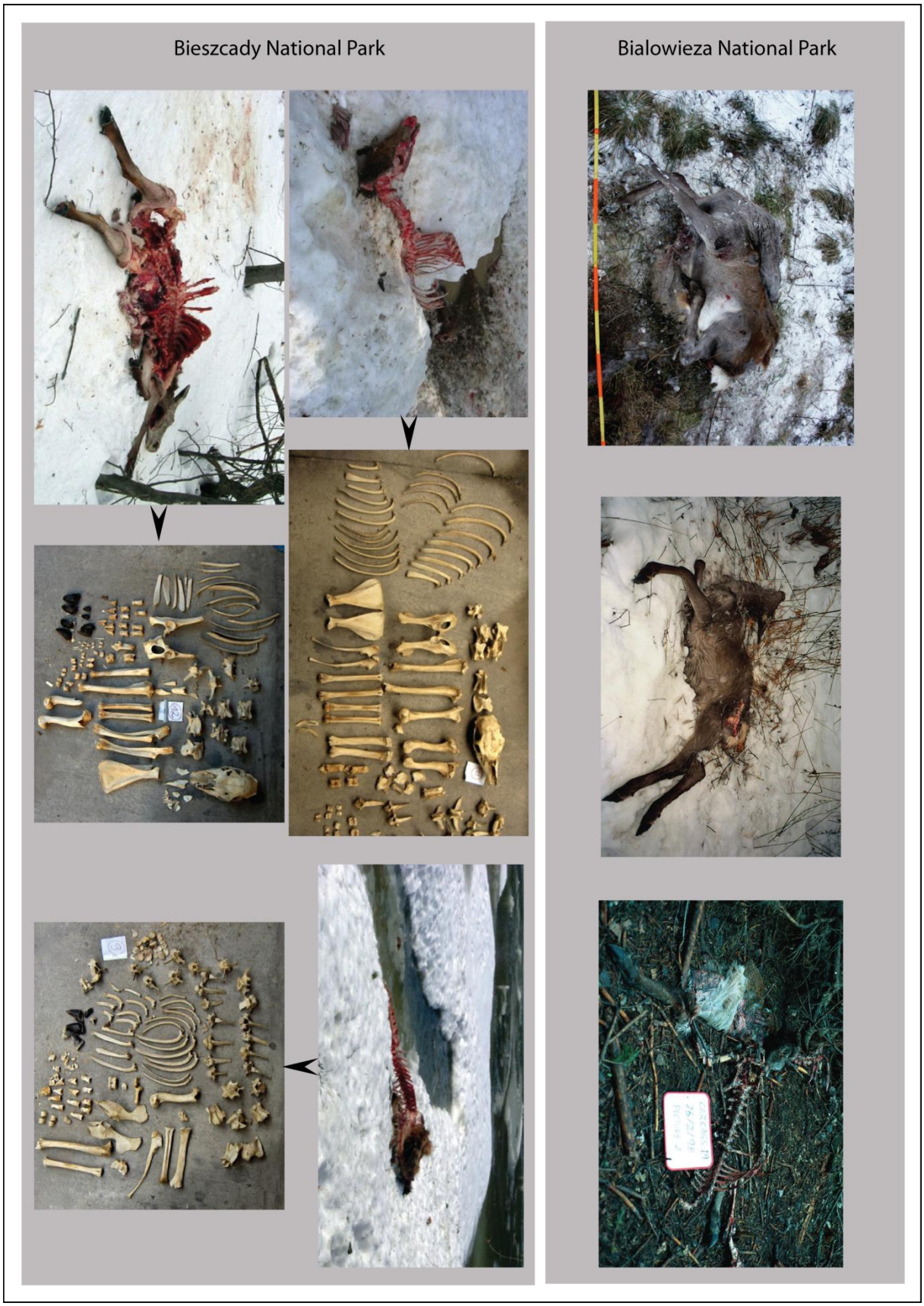


Figure 52. Illustration des *kill sites* de Pologne et des échantillons ostéologiques étudiés (Photo N. Selva, W. Smietana, P. Fosse) / *Various kill sites illustrations from Poland and studied bone samples (pictures courtesy of N. Selva, W. Smietana, P. Fosse).*

4. Echantillon d'étude : synthèse.

En définitive, l'analyse taphonomique et la mise en évidence de la signature taphonomique de l'hyène ne peut être réalisée que sur la base d'une étude comparative de l'impact des multiples grands prédateurs (Canidés, Félidés, Hyénidés), couvrant plusieurs périodes (Pléistocène, Holocène) et différents contextes (grotte-repaire, site d'acquisition, *kill sites*, aire de consommation). 3 étapes analytiques sont nécessaires: 1) l'analyse et la caractérisation d'échantillons actualistes, 2) la confrontation de ces observations avec les altérations produites par d'autres prédateurs modernes et 3) la caractérisation des ensembles fossiles et leur comparaison avec le registre actuel. Sur cette base, 19 échantillons couvrant ces aspects diversifiés, ont été analysés (tab.34).

Site	Pays	Période	Prédateur	Type	Contexte	NR	Proie principale
Dumali	Djibouti	Moderne	*C. crocuta*	Repaire	Grotte	494	Chèvre
Heraide	Djibouti	Moderne	*C. crocuta*	Repaire	Plateforme/Grotte	291	Chèvre
Oboley	Djibouti	Moderne	*C. crocuta*	Repaire	Grotte	338	Chèvre
Yangula Ari	Djibouti	Moderne	*C. crocuta*	Repaire	Plateforme/Grotte	606	Chèvre, Dromadaire
Dumali KS	Djibouti	Moderne	*C. crocuta*	*Kill site*	Plein-air	204	Chèvre
Heraide KS	Djibouti	Moderne	*C. crocuta*	*Kill site*	Plein-air	538	Chèvre, Ane
Ali Daba	Djibouti	Moderne	*C. crocuta*	*Kill site*	Plein-air	49	Chèvre
Datagabou	Djibouti	Moderne	*H. hyaena*	Repaire	Grotte	426	Chèvre
Uniab	Afrique du Sud	Moderne	*P. brunnea*	« Repaire »	Plein-air	1528	Oryx, Springbok
Conives	France	MIS3	*C. c. spelaea*	Repaire	Grotte	5184	Bovidé, Equidé
Fouvent	France	MIS3	*C. c. spelaea*	Repaire	Grotte	14976	Equidé, Rhino., Bovidé
Peyre	France	MIS5	*C. c. spelaea*	Repaire	Grotte	5836	Cerf, Equidé, Bouquetin
Artenac c10	France	MIS5	*C. c. spelaea*	Repaire	Grotte	5893	Equidé, Bovidé
GAP	France	MIS5	*C. c. spelaea*	Mixte	Grotte	3028	Cerf, Chevreuil, Bouquetin
Lunel-Viel 1	France	MIS9-11	*C. c. spelaea*	Repaire	Grotte	6154	Cervidé, Bovidé
Ceyssaguet	France	1-2Ma	*P. brevirostris*	« Feeding place ?»	Fluviatile	1925	Equidé
Artenac I & II	France	>500Ka	*P. gombaszoegensis*	Niveau d'hibernation	Grotte	1024	Ours
Bialowieza	Pologne	Moderne	*C. lupus*	*Kill site*	Plein-aire		Cerf/Bison
Bieszcady	Pologne	Moderne	*C. lupus*	*Kill site*	Plein-air		Cerf

Tableau 34. Données générales relatives aux échantillons d'étude / *Study samples general data*.

Chapitre IV

Méthodologie de l’étude.

Introduction.

Les hyénidés font partie des espèces carnivores les plus étudiées, tant du point de vue paléontologique (*e.g.* Goldfuss, 1810 ; Cuvier, 1812, 1825 ; Harlé, 1894, 1895, 1910 ; Soergel, 1937 ; Ehrenberg, 1938, 1940 ; Kernerknecht *in* Ehrenberg, 1940 ; Kurtén, 1956, 1963, 1968 ; Thenius, 1965 ; Bonifay, 1971 ; Ballésio, 1979 ; Clot, 1980 ; Ambros, 1998 ; Baryshnikov, 1999 ; Testu, 2006) que taphonomique (*e.g.* Thenius, 1961 ; Zapfe, 1966 ; Turner, 1981 ; Guadelli, 1987, 1989 ; Stiner, 1991, 1992 ; Fosse, 1994, 1996 ; 1997a ; 1997b ; Aldhouse-Green *et al.*, 1995 ; Ziegler, 1996 ; Bourdillat, 1999 ; Letourneux, 2003) ou néo-taphonomique (*e.g.* Mills & Mills, 1977 ; Skinner *et al.*, 1980 ; Brain, 1981 ; Skinner & van Aarde, 1991 ; Skinner *et al.*, 1998 ; Kuhn, 2005, 2006 ; Fosse *et al*., 2010a ; Fosse *et al.*, 2011). Cette diversité des travaux permet de disposer d'un important corpus documentaire et de nombreuses données de comparaison. En revanche, cette diversité induit un inconvénient majeur : la multiplication des études signifie la multiplication des méthodes d'analyse.

L'élaboration de la méthodologie employée dans cette étude ne peut être aboutie que sur la base d'un bilan des études actuelles et une synthèse des méthodes employées (approche taphonomique, écologique, quantification, description, distribution spatiale,…). La synthèse des principales méthodes d'analyses existantes constitue la première étape méthodologique nécessaire de la bonne réalisation de notre démarche. En effet, ce travail de recherche, portant sur des aires géo-chronologiques très larges, ne peut être mené à terme qu'au travers de comparaisons entre les données collectées sur nos propres échantillons (repaires holocènes et pléistocènes) et les données publiées. Ce chapitre a pour objectif de présenter les outils utilisés en paléontologie, taphonomie et archéozoologie adaptés à l'étude des Hyénidés et leurs ensembles osseux.

L'étude des assemblages ostéologiques produits/altérés par l'hyène ne peut porter sur la simple description de l'ensemble ostéologique. L'accumulation osseuse est la conséquence d'un trait comportemental particulier : le transport et l'accumulation d'ossements. Ce chapitre se divise par conséquent en 2 parties pour lesquelles des méthodes spécifiques sont décrites :

1- Les populations d'hyènes fossiles font l'objet d'une étude à part entière. Cette étude, portant sur l'observation de caractéristiques morphologiques et morphométriques, cherche à préciser nos connaissances des clans d'hyènes des cavernes selon plusieurs aspects (dimorphisme sexuel, influences environnementales sur l'évolution des individus et des populations).

2- L'accumulation osseuse fait enfin l'objet d'une analyse précise qui autorise une définition écologique (et paléo-écologique) du repaire par l'observation et la comparaison des populations d'hyènes, la définition des espèces-proies (classe de taille, structure de populations, éléments squelettiques,…) et l'analyse taphonomique *stricto sensu* (traces, fragmentation,…).

1. Traitement des données ostéométriques.

Les restes d'hyénidés provenant des différents assemblages de notre corpus font l'objet d'une analyse ostéologique et sont confrontés aux principales données comparatives (*e.g.* Ehrenberg, 1938, 1940 ; Kurtén, 1956 ; Bonifay, 1971 ; Ballésio, 1979 ; Clot, 1980 ; Cardoso, 1993). Les objectifs de cette analyse ostéométrique sont multiples :

1) Sérier la variabilité ostéométrique pour chaque reste osseux (crânien et post-crânien) chez les Hyénidés modernes et pléistocènes ;

2) Rechercher une distinction sexuelle (dimorphisme) et tester la mise en évidence du *sex-ratio*.

3) Proposer un corpus de données métriques pour les différentes espèces d'hyènes modernes (*Crocuta, Hyaena, Parahyaena*) et pléistocènes (*Crocuta crocuta spelaea*) pour chaque élément squelettique (à partir de la synthèse des données publiées et du matériel analysé).

L'analyse paléontologique requiert l'établissement d'une importante base de données ostéométriques sur les Hyénidés modernes (*Crocuta crocuta, Hyaena hyaena, Parahyaena brunnea*) et pléistocènes d'Europe (*Crocuta crocuta spelaea, Crocuta spelaea intermedia, Pachycrocuta brevirostris,…*), d'Asie (*Crocuta crocuta ultima,…*), et d'Afrique (*Crocuta crocuta ultra, Pachycrocuta bellax,…*). Le protocole de mesurage suit en grande partie les codes mis en place par Von den Driesch (1976). Les travaux spécifiques aux carnivores présentent la nécessité d'adjoindre aux mesures générales, applicables à n'importe quel taxon (*e.g.* diamètre proximo-distal GL, diamètre transverse proximal Bp,…), des données ostéométriques spécifiques (Bonifay, 1971 ; Clot, 1980 ; Argant, 1988, 1991 ; Testu, 2006).

Si une multitude de travaux et données ostéométriques sur les Hyénidés modernes et fossiles est disponible, autant de codes de mesures sont utilisés (*e.g.* Ehrenberg, 1940 ; Clot, *op. cit.* ; Argant, *op. cit.* ; Dufour, 1989 ; Cardoso, 1994 ; Ambros, 1998 ; Turner, 2001 ; Baryshnikov & Tsoukala, 2010). Il faut préciser que toute analyse paléontologique comparative, se référant à des mesures quelles qu'elles soient, passe nécessairement par une standardisation des variables utilisées (Simpson *et al.*, 1960). Les différents protocoles sont ainsi homogénéisés afin de faciliter le travail de comparaison (tab.35)

Dent jugale	DVL	DMD	DVL	DVL	Ht
			ant	post	Couronne
von den Driesch, 1976	B	L			
Clot, 1980	4	1	6	4	2
Turner, 2001	B	L			
Mesures retenues	√	√			

M/1	DVL	DMD	DMD	DMD	DMD	DMD	Métac.
			para	proto	trigonide	talonide	PST/ABST
von den Driesch, 1976	B	L					
Clot, 1980	16	1	4	7	2	13	28
Turner, 2001	B	L				Lt	
Mesures retenues	√	√			√		√

P4/	DVL ant	DMD	DVL metac	DMD Metac	DMD Para
von den Driesch, 1976	B	L			
Clot, 1980	20	1	6	4	9
Turner, 2001	B	L	Bbl	Lm	Lp
Mesures retenues	√	√		√	√

Vertèbre, Atlas								
von den Driesch, 1976	GB	GL	BFcr	BFcd	GLF	LAd	LAv	H
Ehrenberg, 1940	2	3	4	5	6	8	7	1
Argant, 2010	Br.		v. Dbr.	h. Dbr		Lg.		dv. H.
Baryshnikov & Tsoukala 2010	GB	GL	Bp art	Bd art	L art-art	L dor min	L ven min	H mid
Mesures retenues	√	√	√	√		√	√	√

Vertèbre, Axis									
von den Driesch, 1976		LCDe	BFtr	BFcr	BFcd	SBV	LAPa	BPacd	H
Ehrenberg, 1940		C. lg	Dlg / Dbr	v. Ddr	h. Ddr		K lg.		H
Argant, 2010	3		2	4	5				1
Mesures retenues	√	√		√	√				√

Vertèbre, cervicale											
von den Driesch, 1976	GLPa	LAd	BPacr	BPacd	BFcr	HFcr	BFcd	HFcd	BPtr	H	PL
Ehrenberg, 1940	Max Wk. L	dors. Wk. L	v. Dachbreite	h. Dachbreite				hint. Med. Wk. H.		h. Dachhöhe	
Argant, 2010	4		3		5		6			2	7
Dufour, 1989		V7	V14	V15	V11	V9	V12	V10	V16	V8	V6a
Mesures retenues			√		√	√	√	√		√	√

Coxal							
von den Driesch, 1976	GL	LA	LAR		LS	SH	SB
Ehrenberg, 1940	g. L.		Ld.a.	Qd.a.			
Mesures retenues	√		√				√

Os Long							
von den Driesch, 1976	GL	Bp	Dp	SD		Bd	Dd
Ehrenberg, 1940	g. L.	B.p.E.	D.p.E.	k.D.	g.D.D.	B.E.	D.E.
Argant, 2010	1	2	3	4	5	6	7
Baryshnikov & Tsoukala 2010	GL	Bp	Dp	SD	DD	Bd	Dd
Altuna & Mariezkurrena 2000	LM	Ap		AmD		Ad	Ed
Dufour, 1989	GL	Bp		23	24	Bd	
Mesures retenues	√	√	√			√	√

Métapode							
von den Driesch, 1976	GL	Bp	Dp	SD		Bd	Dd
Turner, 2001	TL	PML	PAP	SW		DW	
Clot, 1980	1	3	2	8	7	5	4
Ehrenberg, 1940	1			2			
Argant, 2010	1	2	3	4	5	6	7
Baryshnikov & Tsoukala 2010	GL	Bp	Dp	SD	DD	Bd	Dd
Altuna & Mariezkurrena 2000	LM			AmD		Ad	Ed
Mesures retenues	√	√	√	√		√	√

Tableau 35. Homogénéisation des différents protocoles de mesurage et mesures retenues / *Uniformization of the diffrent measurement methods.*

L'analyse de nos assemblages passe par la comparaison ostéométrique avec des échantillons dits de référence. La volonté de sexer des individus en vue de reconstitutions claniques nécessite l'emploi de données obtenues sur des animaux modernes de sexe connu. Les recherches paléontologiques portant sur les Hyénidés présentent régulièrement des données sur les espèces modernes mais rarement sur des individus de sexe connu. Seules quelques références présentent un nombre important de mesures exploitables (Reynolds, 1902 ; Hollister, 1918 ; Pocock, 1934 ; Kernerknecht *in* Ehrenberg, 1940 ; Saxon, 1974 ; Berta, 1981 ; Turner, 1984a ; Thackeray & Kieser, 1992).

Le second aspect de notre étude concerne l'évolution morphologique et l'évaluation des variations de taille des Hyénidés au cours du temps. La présence récurrente de l'hyène des cavernes au sein des assemblages pléistocènes anthropiques ou naturels, permet de disposer d'une multitude de données ostéométriques supplémentaires.

Les résultats de nos analyses sont présentés sous forme de données brutes, où sont figurés le nombre (n) de pièces mesurées, la moyenne (X), l'écart-type (SD) et les extrêmes (min-max). L'ensemble des analyses (statistiques et graphiques) est géré par l'utilisation d'un logiciel de traitement statistique (R). En résultent divers modes de représentations graphiques selon les données traitées et le type d'observations recherché (*biplots, boxplots,* ACP). L'analyse ostéométrique des restes d'hyènes est graphiquement représentée selon deux modes :

- Le diagramme bivarié (nuage de points) : cette représentation graphique permet de tester les relations entre deux variables en vue de distinguer des caractéristiques typiques d'un genre, d'une espèce ou d'un groupe d'individus particulier (Simpson *et al.*, *op. cit.*). Largement utilisés pour tester le dimorphisme sexuel chez les carnivores (*e.g.* Turner, 1984b ; Fosse, 1997b ; Schweizer, 2004 ; Grandal D'Anglade & Lopez Gonzales, 2005), ils sont utilisés ici dans ce but.

- Le *ratio diagram*, ou diagramme de Simpson : ce système de représentation graphique permet d'observer facilement des différences morphométriques relatives, par comparaison avec un échantillon de référence (Simpson, 1941 ; Simpson *et al.*, *op. cit.*). Ce type d'analyses, couramment utilisé par les paléontologistes (*e.g.* Crégut-Bonnoure, 1992, 1997, 2005, 2006 ; Rivals, 2002 ; Crégut & Dimitrijevic, 2006 ; Rivals & Testu, 2006 ; Testu, 2006 ; Magniez, 2010 ; Kuntz, 2011), permet de définir des différences de proportions d'une (ou plusieurs) variable(s) entre différentes populations.

En aparté, l'analyse des assemblages ostéologiques requiert l'emploi de l'Analyse en Composantes Principales. Cette analyse statistique particulière ne porte pas sur les restes osseux d'hyènes mais sur la distribution squelettique des proies. Elle est employée dans le cadre bien spécifique de la discussion de modèles taphonomiques (Arribas & Palmqvist, 1998 ; Dominguez-Rodrigo & Pickering, 2010). Même si ces travaux utilisent des analyses différentes (AFC, Analyse des Correspondances), il apparaît que cette méthode multivariée est la plus appropriée pour traiter un corpus croisant des individus (site/proie) et des données quantitatives continues (fréquence des différents ensembles squelettiques) (Pagès, 2005).

2. Méthodes.

La population d'hyène et les restes osseux des espèces-proies accumulés sont les principaux éléments qui composent le repaire. Leur étude est nécessaire à la définition des accumulations modernes et fossiles et forme le cœur de ce travail. Ces multiples aspects sont croisés en vue de définir les relations entre la taille des clans, l'(paléo-)environnement et la consommation/accumulation des restes osseux.

L'étude des restes des hyénidés (hors analyse paléontologique) porte principalement sur la définition du clan en termes de nombres d'individus, de structures de population, de représentation squelettique et d' (paléo-) éco-éthologie. D'autre part, un regard particulier est porté aux espèces-proies. L'étude des espèces-proies s'attache à définir les populations chassées/accumulées par le prédateur et les éléments squelettiques consommés (distribution, morphologie, fracturation, traces). Les données actualistes et fossiles sont ensuite comparées.

2.1. Structure de population des hyénidés.

La spécificité de l'hyène à consommer et accumuler les restes osseux a largement motivé les travaux de recherche sur ce prédateur. Cette particularité comportementale, que l'on retrouve aussi bien dans le registre moderne que fossile, est particulièrement étudiée en taphonomie. La majorité des travaux portant sur les repaires pléistocènes cherche à caractériser précisément ces accumulations osseuses (Fosse, 1996; Bourdillat, 1999; Letourneux, 2003; Brink, 2004; Diedrich & Zak, 2006; Davis *et al.*, 2007; Fernandez & Guadelli, 2008; Fourvel, 2008). Dans le cadre des accumulations modernes, les trois espèces consommatrices d'os sont largement traitées : l'hyène tachetée (Mills & Mills, 1977; Skinner *et al.*, 1986; Lam, 1988, 1992; Kuhn, 2006; Faith, 2007; Pokines & Kerbis-Peterhans, 2007), l'hyène rayée (Beker & Reed, 1993; Leakey *et al.*, 1999; Kempe *et al.*, 2006; Kuhn, *op. cit.*) et l'hyène brune (Mills & Mills, 1978; Skinner & van Aarde, 1991; Lacruz & Maude, 2005; Kuhn, *op. cit.*).

Les travaux sur le registre moderne tendent à suggérer une rareté de la présence de l'hyène au sein des accumulations osseuses. A l'inverse, la présence très fréquente des restes d'hyène des cavernes contenus dans les assemblages pléistocènes en fait une caractéristique essentielle du repaire fossile (Fosse, 1994). La reconnaissance de l'agent accumulateur (en termes d'éléments squelettiques et de population) est nécessaire à la définition précise de nos assemblages. Plusieurs méthodes d'estimation de l'âge des hyénidés ont été avancées, à la fois sur les espèces modernes (Kruuk, 1972 ; Mills 1982b) et sur l'hyène tachetée pléistocène (Clot, 1980, 1987 ; Stiner, 1994 ; Brugal *et al.*, 1997). Toutes ont comme point commun de se fonder sur les stades d'éruption et d'usure des dents

jugales. Néanmoins elles ne portent pas toutes sur le même taxon (différence entre registre moderne et fossile, hyène tachetée, hyène brune, hyène des cavernes), ni sur le même type de matériel dentaire.

Il apparaît avant tout nécessaire de présenter brièvement chacune de ces méthodes, avant d'envisager une synthèse des avantages et inconvénients spécifiques à chaque protocole. Au final, les correspondances entre chacune des méthodes peuvent être mises en évidence, et ainsi définir la structure des populations d'hyènes de chacun de nos assemblages. Cela permettra de les comparer entre elles et ce quel que soit le type de matériel dentaire à disposition.

2.1.1. La méthode de Kruuk (1972).

Dans la perspective écologique de l'étude des populations d'hyène tachetée du cratère de Ngorongoro et des plaines du Serengeti en Tanzanie, Kruuk a du mettre en place une méthode d'estimation d'âge des individus d'après le matériel dentaire afin de définir la mortalité des différents clans.

Il prend en compte l'observation de la hauteur de couronne (et sa diminution progressive suite à l'usure) des troisièmes prémolaires supérieures et inférieures en raison de leur aptitude à la fracturation des restes osseux et donc de l'usure importante qu'elles subissent. De là, 4 classes d'âge, concernant les individus adultes, ont pu être proposées (Kruuk, 1972 : 33 fig.7 ; fig.53). Une rapide comparaison entre la séquence d'usure de Kruuk et le matériel dentaire pléistocène montre la facilité d'application de la méthode. Turner (1981), en l'appliquant aux ensembles paléontologiques de Grande-Bretagne, met en évidence la diversité des populations d'hyènes fossiles britanniques (fig.54).

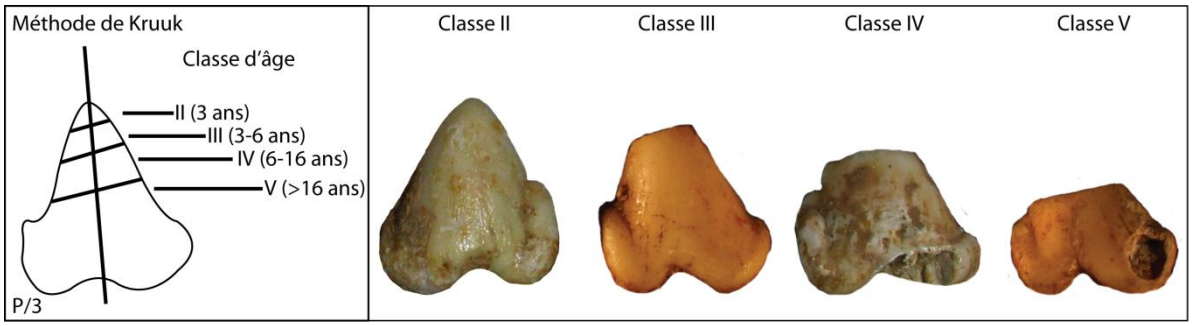


Figure 53. Méthode d'estimation d'âge de Kruuk (1972) et application au registre fossile / *Kruuk (1972) age estimation method and fossil context application*.

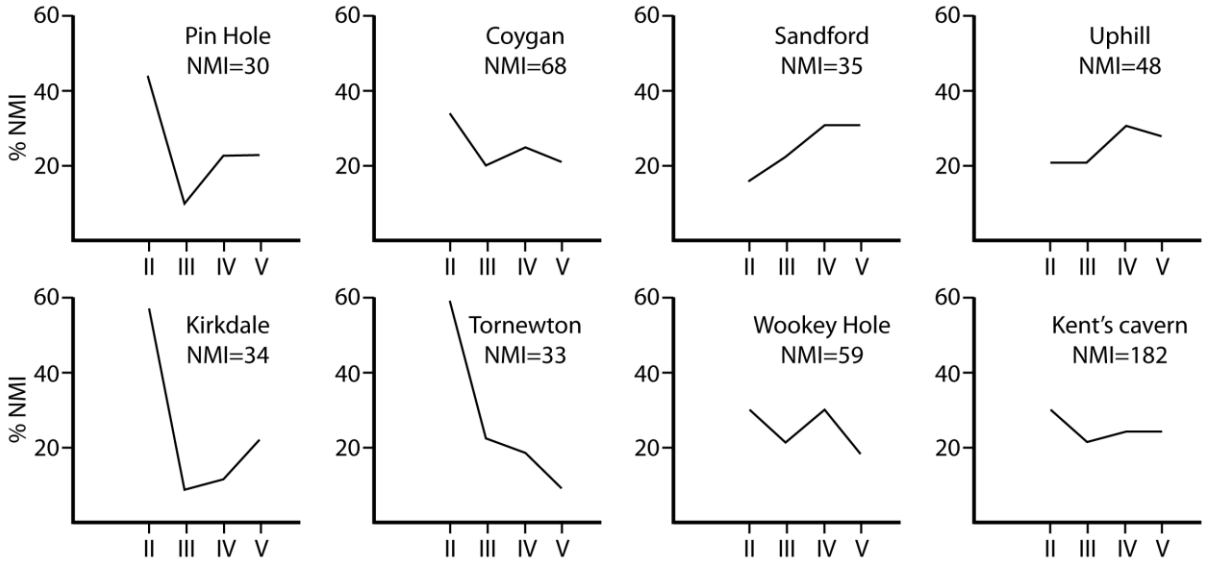


Figure 54. Application de la méthode de Kruuk aux ensembles fossiles anglais (modifié d'après Turner, 1981) / *Application of Kruuk's method on British Pleistocene population (modified from Turner, 1981).*

Néanmoins la méthode définie par Kruuk présente quelques inconvénients. Le niveau d'usure de la couronne des P3/ et P/3, à l'origine de la définition de la séquence, ne peut à lui seul s'appliquer à l'ensemble de la série jugale. En effet, chaque dent ne se développant pas au même moment, la hauteur de couronne d'une dent en particulier ne correspond pas nécessairement à la hauteur des autres dents jugales. Même si l'ensemble de la dentition définitive est en place vers 15-18 mois, l'éruption et la « mise en activité » de chaque dent n'a pas lieu au même moment (Rieger, 1981 ; Mills, 1982a, 1982b, 1990 ; von Horn *et al.*, 2003). Par conséquent il semble difficile d'appliquer cette méthode sur des dents isolées autre que les P3/ et P/3 sans introduire un biais, vieillissant ou rajeunissant les populations.

Le second inconvénient de la méthode est l'écartement des individus juvéniles. La classe I, non présentée dans l'analyse de population de Kruuk, correspond aux animaux d'âge compris entre la naissance et un an, c'est-à-dire la population juvénile vivant principalement au sein du *Communal den* (Kruuk, 1972, 1976 ; Hill, 1980a ; Mills, 1990). Si l'on peut inclure dans cet ensemble les dents de lait, il semble difficile d'attribuer les bourgeons isolées des dents définitives à la classe I, où peuvent être incluses toutes les dents en cours de formation, ou la classe II, où l'on retrouve les dents en cours (ou fin) d'éruption et non actives.

2.1.2. La méthode de Mills (1982b).

Nos connaissances de l'éco-éthologie de l'hyène brune sont en grande partie tributaires des apports de Mills (Mills, 1978, 1982a, 1983, 1984a, 1990 ; Mills & Mills, 1977, 1978). Au même titre que les travaux de Kruuk sur l'hyène tachetée, les recherches portant sur l'hyène brune ont nécessité la définition de structures de population, en vue d'une meilleure compréhension des groupes de prédateurs. Mills (1982b) développe une méthode d'estimation d'âge des individus reliant les stades d'éruption/usure dentaire à l'évolution de la taille de l'animal. Dans le cadre de l'analyse de populations d'hyènes fossiles, seule la séquence d'éruption/usure dentaire apparait applicable aux assemblages Pléistocènes (fig.55).

Mills présente une séquence relativement détaillée où un âge précis est attribué à chaque ensemble dentaire. 5 classes d'âge sont donc mises en place :

1- La classe 1 est caractérisée par l'éruption des dents de lait puis leur usure et chute jusqu'à l'éruption de l'ensemble des jugales définitives, soit de la naissance du hyénon jusqu'à l'âge de 12 mois.
2- Entre 15 et 30 mois, les animaux sont considérés comme des sub-adultes (classe 2) définis au niveau dentaire par la mise en place, et en activité, de l'ensemble des dents permanentes (incisives, canines et jugales).
3- Les individus adultes (4 à 6 ans) présentent une usure partielle de leurs dents, les P3/ et P/3 paraissent les plus altérées.
4- Au-delà de 6 ans (et jusqu'à une dizaine d'années) l'usure importante des jugales caractérise la denture d'individus âgés.
5- Entre 10 et 15 ans (voir plus) la denture se réduit à l'état de « chicots » suite à une usure totale des couronnes. Les rares animaux vivants, présentant ce type de denture, sont des individus séniles en fin de vie.

La méthode de Mills, en plus de définir précisément les séquences d'éruption/usure, est abondamment illustrée, afin de présenter clairement chaque classe d'âge. L'intérêt de cette iconographie réside dans la prise en compte de l'ensemble des jugales et de leur niveau d'éruption/usure différentielle.

Dans le cadre de l'étude de populations fossiles, la séquence de Mills permet une attribution précise à la fois aux restes mandibulaires et maxillaires ainsi qu'à chaque dent isolée. La seule réelle limite de la méthode réside dans la différence spécifique : l'hyène brune moderne et l'hyène tachetée fossile. En l'absence de séquence identique pour *Crocuta* nous ne pouvons affirmer l'exacte ressemblance des stades d'éruption/usure entre les deux espèces. Si la méthode de Mills est appliquée au titre de postulat, la pertinence de l'applicabilité du modèle *Parahyaena* sur des populations de *Crocuta* peut être remise en cause.

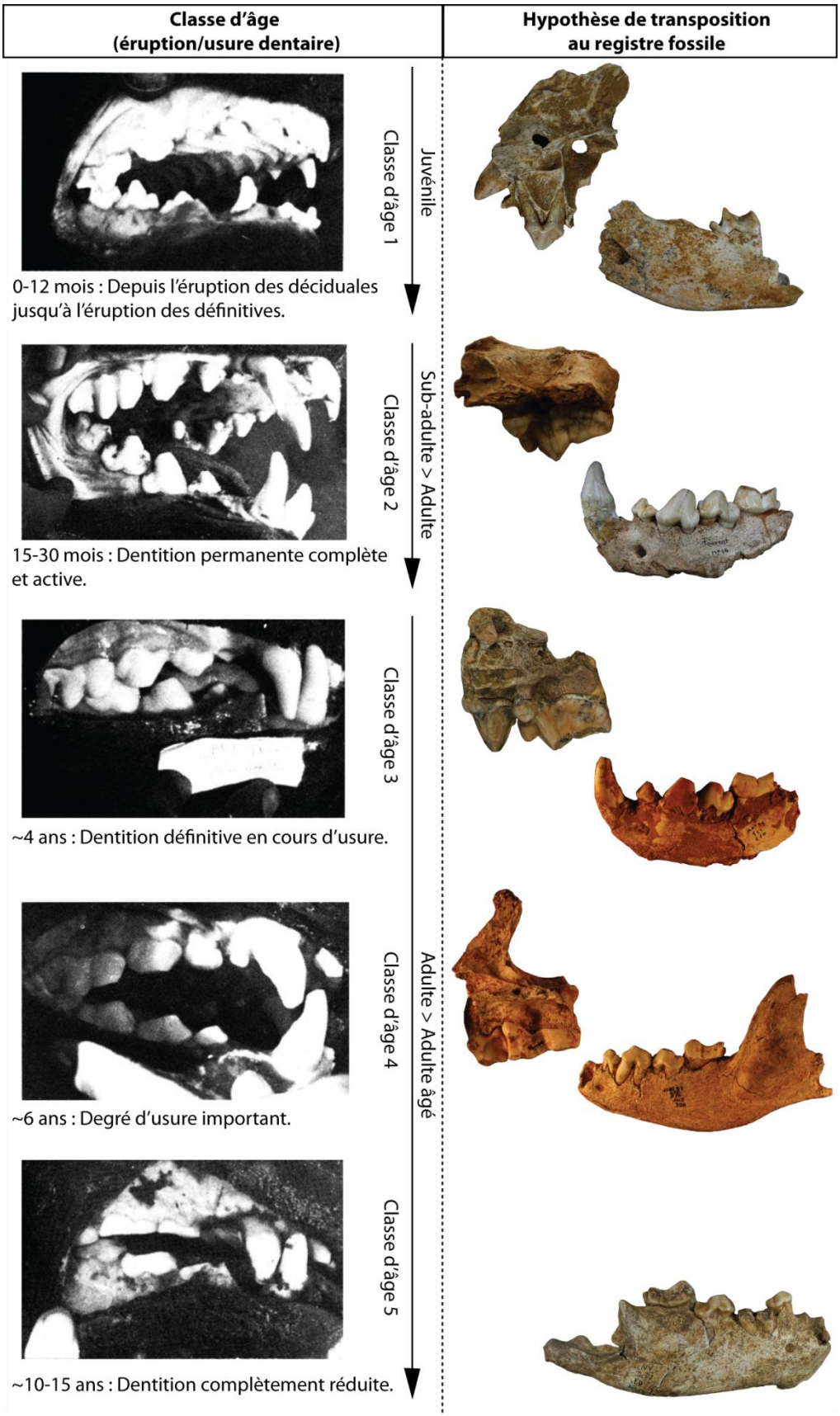


Figure 55. Séquence d'éruption/usure dentaire chez l'hyène brune (d'après Mills, 1982b) et hypothèse de transposition à l'hyène des cavernes / *Tooth eruption and tooth wear sequence obersved in brown hyena and hypothetic utilisation in Cave hyena* .

2.1.3. La méthode de Stiner (1994).

L'analyse archéozoologique et taphonomique des accumulations osseuses de type repaire d'hyènes du Pléistocène italien (Stiner, 1992 ; 1994 ; 2004) a autorisé la définition d'une nouvelle séquence d'éruption/usure des dents d'hyènes pléistocènes (Stiner, 1994 ; fig.56), ne se basant pas sur les carnassières supérieures et inférieures utilisées le plus souvent. Les P/3 d'hyènes, au rôle majeur dans la fracturation des restes osseux, deviennent l'élément déterminant de cette méthode. En effet, comme Kruuk (1972) le souligne, la hauteur de couronne (et donc l'état de la surface occlusale) des P/3 et P3/ et l'âge des individus sont étroitement liés.

Elle définit une séquence d'éruption/usure des P/3 en 9 stades qui peuvent être résumés en 3 classes d'âges : juvénile, adulte, vieux (fig.57). Cette méthode présente un intérêt double :

1- Les dents coniques et massives (P/3 et P3/), caractéristiques de l'hyène, sont facilement reconnaissables et donc souvent bien représentées dans les assemblages. Cette relative importance permet de disposer d'échantillons suffisamment grands pour définir précisément les populations fossiles.
2- La multiplicité (n=9) et le détail (surface occlusale) des stades d'usure autorisent des structures de populations très précises.

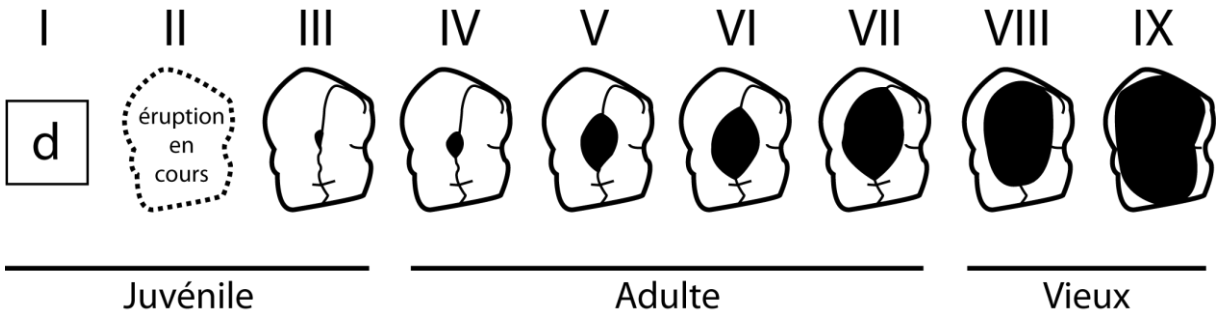


Figure 56. Séquence d'éruption/usure de la P/3 chez l'hyène des cavernes d'après Stiner (1994) / *P/3 eruption and P/3 wear sequence observed in Cave hyena (from Stiner, 1994).*

Paradoxalement, ses intérêts sont aussi ses inconvénients. Stiner prend en compte uniquement les P/3, et, au contraire de Kruuk (1972), les distingue clairement des P3/. Dès lors un grand nombre de fragments ou éléments dentaires doivent être exclus de l'analyse. Si les dents « casseuses d'os » sont facilement reconnaissables même à l'état de fragments, ces-derniers permettent rarement une attribution au niveau du rang dentaire mais plutôt une détermination plus générale du type prémolaire, sans autre précision. Ces fragments, souvent nombreux, ne peuvent donc être pris en compte. De même pour les bourgeons dentaires des P3, la morphologie et les traits distinctifs, encore trop peu marqués, n'autorisent pas une distinction précise entre P/3 et P3/.

Les 9 stades d'usure dentaire sont finalement trop nombreux et pour certains trop imprécis. Le stade 1 correspondant aux déciduales (d/3) ne distingue pas les dents en cours d'activité de celles fortement usées. Les dents définitives en cours d'éruption sont regroupées dans le stade 2 ce qui peut entraîner une confusion. Les dents en cours de formation (bourgeons) sont inclues à l'intérieur des mandibules alors que les d/3 sont encore actives, et donc correspondent au stade 1. Prises isolément, ces dents seront attribuées à une classe d'âge supérieure. Enfin les différences entre deux

stades sont parfois très minces et peuvent induire une attribution arbitraire : ainsi les dents en fin d'éruption du stade 2 et les dents non-actives (ou entrant juste en activité) du stade 3 sont difficilement différenciables, *idem* entre les stades 3 et 4 ou 5 et 6.

Finalement, en raison de ces inconvénients, ou simplement à cause d'un échantillon trop faible, les classes d'âges générales (juvénile, adulte et vieux), applicables à l'ensemble des dents jugales, sont utilisées au détriment de stades « trop précis » et applicables à un unique rang dentaire.

2.1.4. La méthode de Brugal *et al.* (1997).

La méthode mise en place par Brugal *et al.* (1997) cherche à définir les courbes de mortalité des populations d'hyènes à partir de l'observation et de la définition de stades d'éruption et d'usure dentaires. Cette méthode se fonde sur le degré d'usure de la carnassière inférieure lactéale (D/4) et définitive (M/1). À partir de l'observation de séries mandibulaires provenant de la grotte-repaire de Lunel-Viel 1, ces auteurs se proposent de définir 6 classes d'âges transposables aux séries jugales et carnassières isolées (fig.57). La méthode se rapproche de la séquence définie par Clot (1987) sur le matériel de la grotte carrière à Gerde. Les deux premiers stades concernent l'éruption et l'usure des dents de laits (plus particulièrement la D/4). Les stades 3 et 4 se rapportent aux jeunes adultes avec la M/1 en cours d'éruption (stade 3) puis active avec une très faible usure (stade 4). Enfin les stades 5 et 6 définissent des individus adultes et adultes âgés au degré d'usure de la surface occlusale de plus en plus marqué.

Néanmoins, avec cette méthode, l'attribution de classe d'âge pour des dents isolées est problématique. Une confusion peut être faite entre les stades 2 et 3 où la M/1 apparaît, dans l'un, comme bourgeon inactif (dans la mandibule) et, dans l'autre, comme bourgeon, hors mandibule, non fonctionnel. Dès lors, la dent isolée peut être interprétée comme appartenant à un individu juvénile (stade 2) ou jeune adulte (stade 3). Le choix « arbitraire » d'une classe plus que l'autre provoque alors un biais interprétatif de taille : soit le clan présente un taux important de juvénile caractérisant une population de type *nursery* soit les jeunes adultes sont plus nombreux caractérisant alors une population de clan actif.

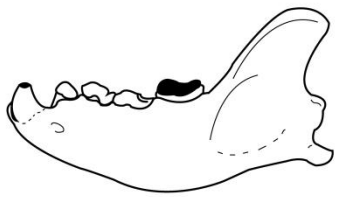
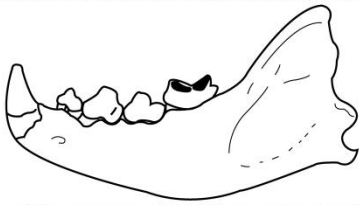
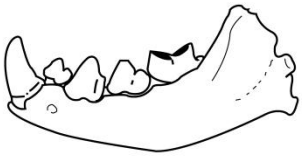
Typologie	Description	Comparaison
	**Stade VI** Individu âgé : dents très usées.	
	**Stade V** Adulte : M1 usée.	
	**Stade IV** Jeune adulte : M1 à peine entamée par l'usure.	
	Stade III Sub-adulte : les dents définitves sortent et ne sont pas usées, M1 pas encore fonctionnelle.	
	Stade II Juvénile avec dentition déciduale (D2 à D4 usée), P4 M1 à l'état de bourgeon.	
	Stade I Juvénile avec dentition déciduale (D2 à D4) intacte.	

Figure 57. Séquence d'éruption/usure de la carnassière inférieure (lactéale et définitive) de l'hyène des cavernes, d'après la méthode de Brugal *et al.*, 1997 / *Lower carnassial eruption and wear sequence observed in Cave hyena (from Brugal et al., 1997).*

2.1.5. Synthèse des différentes méthodes et application.

La présentation de ces études met en évidence l'importante diversité méthodologique (tab.36). Aucune de ces 4 méthodes ne permet de comparaison entre les résultats obtenus pour chacune d'entre elles. Les auteurs se sont tout-à-tour intéressés à des espèces (*Crocuta crocuta, Parahyaena brunnea, Crocuta crocuta spelaea*) et objets (prémolaires, carnassières, série jugale) différents dans des contextes chronologiques (moderne, pléistocène) et de recherches (écologie, taphonomie) différents. En l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons pas définir une nouvelle méthode. En revanche, il est possible de synthétiser et d'établir des correspondances entre chacune des méthodes précédemment définies.

	Kruuk, 1972	Mills, 1982b	Stiner, 1994	Brugal *et al.*, 1997
Période	Moderne	Moderne	Fossile	Fossile
Espèce	*Crocuta crocuta*	*Parahyaena brunnea*	*C. crocuta spelaea*	*C. crocuta spelaea*
Matériel	P/3 & P3/	Jugales déciduales et définitives	P/3	D/4 & M/1
N classes	4 (5)	5	9 (3)	6
Intérêt	- intérêt actualiste - âge précis	- intérêt actualiste - âge précis - séquence éruption/usure complète prenant en compte la relation entre chaque dent	- observation de la surface occlusale	- séquence d'éruption/usure de la carnassière
Inconvénient	- absence des déciduales	- application aux autres hyénidés ?	- trop de classes d'âge - déciduales et dents en cours d'éruption peu prises en compte - utilisation préférentielle des trois classes générales	- difficulté d'attribution des dents isolées - confusion dans l'attribution des M/1 isolées des stades 2 et 3

Tableau 36. Tableau synthétique des différentes méthodes d'estimation d'âge des hyénidés modernes et fossiles / *Review of the different age estimation methods observed in extant and extinct hyenas.*

L'identification de correspondances entre des méthodes aussi diverses et variées ne peut se faire sans reposer sur un postulat de départ : la confrontation de contextes chronologiques (Holocène *versus* Pléistocène) et spécifiques (hyène modernes et fossiles) différents oblige à considérer comme similaires les séquences générales d'éruption et d'usure dentaire des Hyénidés.

Cette synthèse méthodologique débute par la correspondance entre les séquences d'éruption définies sur le registre moderne. Les associations niveau d'usure/âge des P3 de *Crocuta* présentées par Kruuk correspondent bien aux mêmes associations observées par Mills chez l'hyène brune. Par conséquent, la méthode de Mills complète la méthode de Kruuk par la présentation d'une séquence portant sur l'ensemble des séries jugales inférieures et supérieures. Cette « synthèse moderne » devient alors la base sur laquelle sont calées les séquences produites pour les hyènes fossiles.

Dès lors, l'usure des dents isolées, fréquemment utilisées pour définir les populations fossiles, est considérée comme similaire (ou relativement proche) des séquences de Mills (pour sa précision) et de Kruuk (pour la relation taxinomique). Les séquences fossiles peuvent donc être transposées aux méthodes sur le registre actuel (fig.58). Cette synthèse méthodologique autorise donc de comparer entre elles les structures de populations mises en évidence à l'aide de chacune de ces séquences d'éruption/usure.

La séquence définitive comprend les 5 stades observés par Mills et permet de réduire les risques de biais pour les méthodes sur le registre fossile (vieillissement ou rajeunissement des populations) touchant principalement les plus jeunes individus : les déciduales isolées et les bourgeons dentaires sont considérés au sein d'un même stade 1 couvrant finalement une brève période de vie de l'animal de 12 mois.

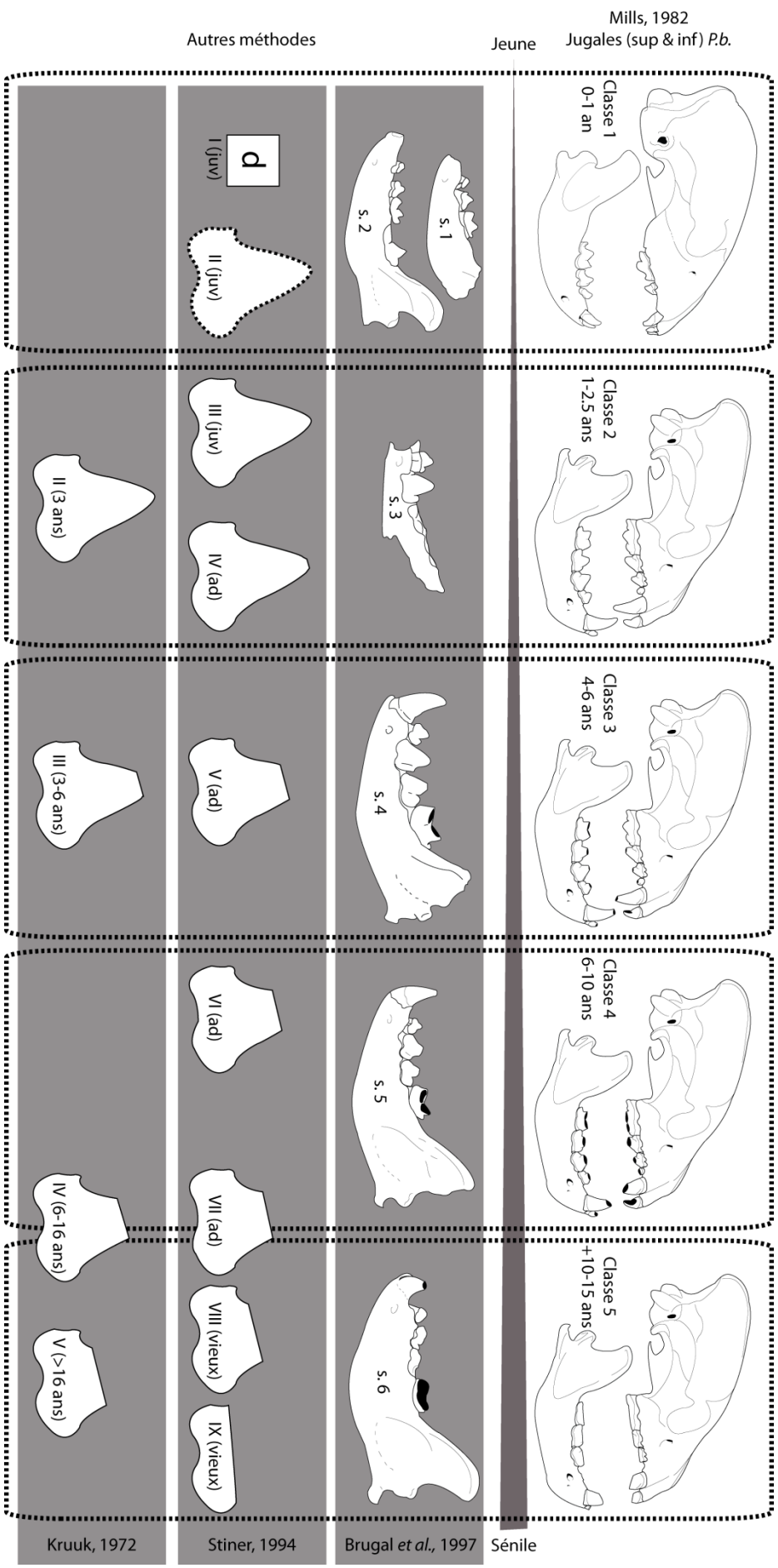


Figure 58. Correspondance des stades d'éruption/usure dentaire des différentes méthodes portant sur les hyénidés fossiles et modernes / *Connection between stages established in the different age estimation methods.*

2.2. Diversité des espèces-proies.

Les assemblages d'origine non-anthropique (de type repaire de carnivore) présentent constamment une importante diversité d'ongulés. De plus, l'étude d'accumulations diachroniques, couvrant le Pléistocène et l'Holocène, suppose une diversité des espèces-proies encore plus importante (mêlant taxons disparus et existants). Il est donc difficile, voire impossible, d'envisager toute comparaison de ces échantillons au niveau spécifique.

Une multitude de travaux tente de définir des classes de taille pour les Ongulés en vue de comparaisons inter-assemblages où les spectres fauniques diffèrent (Bunn, 1982 ; Castel, 1999 ; Costamagno, 1999 ; Morin, 2004 ; Discamps, 2011a). Cependant, les espèces présentent dans les assemblages paléolithiques conditonnent la création de ces outils qui ne sont généralement appliqués qu'à ces seuls ensembles. La plus forte diversité spécifique, aussi bien dans les repaires pléistocènes que dans les accumulations modernes, est à l'origine de la définition d'autres méthodes de classes de taille d'espèces-proies (Brain, 1981 ; Fosse, 1994 ; Palmqvist *et al.*, 1996).

La multiplicité de ces méthodes nuit à la compilation des informations publiées et surtout à la comparaison des assemblages d'origines, ou de périodes, diverses. La solution réside dans l'établissement de classes de taille des espèces-proies applicables aussi bien aux assemblages fossiles que modernes. La synthèse des données de poids et taille au garrot des ongulés, potentiellement consommés/accumulés par l'hyène, confrontée aux méthodes existantes, permet alors de définir des ensembles de taille des espèces-proies applicables sans distinction aux accumulations modernes et fossiles.

2.2.1. Classes de tailles des ongulés africains modernes.

Les multiples analyses taphonomiques de Brain (1980, 1981) portant sur les faunes africaines, leurs relations avec les hommes et les carnivores ont donné lieu à la définition de classes de tailles des ongulés. La diversité des espèces africaines et des assemblages étudiés (repaire de carnivores, *kill sites* de léopard, cache de porc-épic, assemblages anthropiques actuels, sites mixtes pléistocène) nécessitent ces classes de tailles en vue de comparaison. Brain définit 4 classes d'Antilopinés sud africains basées sur le poids des espèces :

1- La classe I comprend les petites antilopes de moins de 20 kilos, depuis le dikdik *Madoqua kirkii* jusqu'à l'oribi *Ourebia ourebi*.
2- Les antilopinés de taille moyenne comprises entre 20-30 kilos (*e.g.* springbok, rhebuck) et 100 kilos (*e.g.* impala, damalisque) composent la classe II.
3- La classe III regroupe les grandes antilopes (*e.g. Hippotragini*, *Tragelaphinae,* gnou) jusqu'à 300 kilos.
4- Le Buffle *Syncerus caffer* et l'Eland du Cap *Taurotragus oryx* pesant plus de 300 kilos forment la classe IV.

Brain définit ses ensembles de tailles selon ses contextes et objets d'étude. Par conséquent, sa typologie ne concerne que les antilopinés d'Afrique du Sud et ne prend pas en compte ni les *Suidae* (phacochère, potamochère), ni les *Equidae*, ni les méga-herbivore (proboscidiens, *Rhinocerotidae*,

Hippopotamidae, *Giraffidae*) pourtant observés au sein de ces assemblages modifiés par les Hyénidés.

Notre étude porte sur un assemblage sud-africain (Uniab) et plusieurs repaires d'Afrique de l'Est (République de Djibouti) où les taxons diffèrent. De plus, la disparité géographique (reflétant la diversité des espèce-proies) de nos échantillons et des données publiées sur des repaires d'hyènes tachetées (Afrique), d'hyènes rayées (Afrique et Moyen-Orient) et d'hyènes brunes (Afrique du Sud) ne permet aucune comparaison sans la mise en place de nouvelles classes de tailles d'ongulé.

Le poids et la taille au garrot apparaissent comme les éléments essentiels à la définition de nouvelles classes de tailles applicables à l'ensemble des espèces-proies présentes dans l'environnement des hyènes actuelles. Une synthèse des données disponibles de poids (en kg) et de taille au garrot (en cm) des ongulés africains et du Moyen-Orient a été réalisée (tab.37). La relation entre taille et poids des différentes espèces exprimée sous la forme d'un diagramme bivarié, montre la possibilité de redéfinir des ensembles d'ongulés cohérents (fig.59). Partant des travaux existant, la typologie de Brain est incluse à ce diagramme. Chaque ensemble spécifique défini par Brain correspondant plus ou moins à une espèce (ou groupe d'espèces), la hauteur maximale au garrot est la limite maximale de chaque classe de taille. Par conséquent ce travail, reposant sur les classes de Brain, ne fait qu'améliorer la typologie existante. 5 ensembles sont mis en évidence : les 4 premiers correspondent aux classes de Brain tout en y incluant les *Suidae, Equidae* et *Camelidae*, la classe 5 prend en compte l'ensemble des méga-herbivores d'un poids supérieur à 1.000 kilos (proboscidien, girafe, rhinocéros, hippopotame). Ces 5 nouvelles classes de tailles autorisent, par la prise en compte de l'ensemble des ongulés africains et du Moyen-Orient, toutes les comparaisons avec les accumulations de prédateurs actuels.

	Poids (Kg)			Hauteur garrot (cm)		
Espèce	**Mâle**	**Femelle**	**Distrib. max.**	**Mâle**	**Femelle**	**Distrib. max.**
***Madoqua* sp.**			2-5.5			30-44.5
***Gazella* sp.**			13-80			55-125
Phacochoerus / Potamochoerus	59-104	45-69	45-150	61-72	54-66	50-85
***Connochaetes* sp.**	160-250	130-215	100-274	120-160	117-134	106-145
Tragelaphus angasii / strepsiceros	115-260	120-210	55-315	140	125	92-150
***Hippotragus* sp.**	270	250	180-300	140	130	110-150
Equus burchelli / zebra / grevyi	250-260	204-257	204-430	127	124	110-160
Camelus dromedarius			400-600			180-200
Syncerus caffer	625	530	425-870	145	140	135-165
Taurotragus oryx	700	460	450-940	170	150	125-185
Hippopotamus amphibius	970-2000	990-1700	650-3200	130-170	110-160	110-170
Giraffa camelopardalis	973-1400	700-950	700-2000	310-350	270-290	200-350
Diceros / Ceratotherium	700-2300	700-1600	700-3600			130-185
Loxodonta africana	>6000		2500-6300		270	270-400

Tableau 37. Synthèse des données de poids (kg) et de hauteur au garrot (cm) des ongulés africains. (Références cf. figure 59) / *Review of African ungulates weigth (kg) and shoulder heigth (cm) data*.

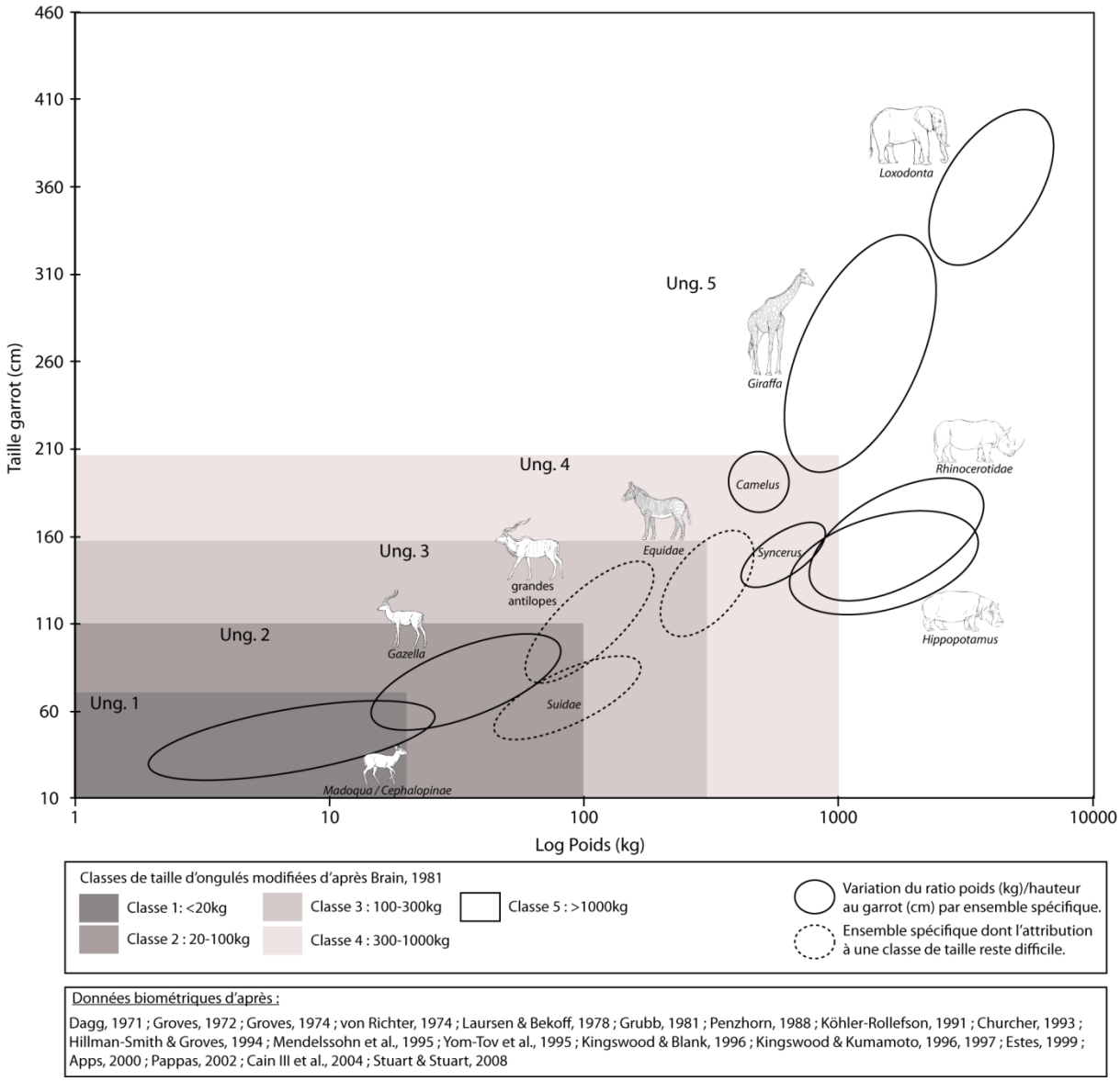


Figure 59. Relation entre hauteur au garrot (cm) et poids (kg) des ongulés africains et attribution à une classe de taille selon la méthode de Brain, 1981 / *Relationship between shoulder heigth (cm) and weigth (kg) in African ungulates and size class defintion based on Brain, 1981 method*.

2.2.2. Classes de tailles des ongulés holarctiques holocènes et pléistocènes.

Le même type de synthèse et de définition semble nécessaire pour les espèces eurasiennes. En effet, les accumulations osseuses provenant de repaires pléistocènes européens présentent une diversité spécifique différente des repaires actuels et fossiles africains. L'analyse de ces assemblages n'autorise pas l'emploi de classes de tailles réalisées d'après les faunes africaines. Les classes de tailles définies pour la comparaison des accumulations en repaire restent rares malgré un nombre très important de repaires pléistocènes européens connus. Seules deux méthodes établies pour les sites à carnivores ont été recensées : Fosse, 1994 pour le site de Lunel-Viel 1 et Palmqvist *et al.*, 1996 pour Venta Micena. Les classes de tailles diffèrent entre chaque auteur, limitant les possibilités de comparaison. De même, il existe un grand nombre de méthodes s'appliquant aux assemblages anthropiques paléolithiques (Castel, 1999 ; Costamagno, 1999 ; Morin, 2004 ; Discamps, 2011a) mais, même si elles peuvent servir de base à la définition et la comparaison de nos échantillons, elles ne

couvrent pas la diversité faunique retrouvée dans les repaires tout au long du Pléistocène et ne peuvent en rien être appliquée telle quelle à nos assemblages. Finalement, une très importante diversité méthodologique est observable, chaque auteur définissant des ensembles en vue de son étude propre. Par conséquent, les résultats publiés, en l'absence de données brutes, ne peuvent être comparés en raison de l'application systématique de « nouvelles méthodes ».

Nous proposons pour notre étude, de nous baser sur une typologie mise en place pour l'analyse de repaires pléistocènes tout en y ajoutant des données de poids et taille d'autres taxons européens afin de couvrir une plus large diversité spécifique. Les 5 classes de tailles définies par Fosse (1994) pour l'analyse du repaire de Lunel-Viel 1 semblent tout à fait indiquées pour notre étude : classe 1, 0-100 kg ; classe 2, 100-300 kg ; classe 3, 300-500 kg ; classe 4, 500-1000 kg ; classe 5, >1000 kg. Néanmoins, notre travail portant sur 7 assemblages, couvrant le Pléistocène inférieur (Ceyssaguet), moyen (Lunel-Viel 1) et supérieur (Artenac c10, Peyre, Grand Abri aux Puces, Conives, Fouvent) regroupe une plus importante diversité d'ongulés. Au même titre que pour les ongulés africains, un travail de synthèse des poids et taille au garrot des espèces holarctiques, potentiellement présentes dans nos assemblages, est présenté (tab.38). La transposition de ces données sous forme de diagramme et l'application de la méthode de Fosse autorisent l'association d'un grand nombre d'espèces à une classe de taille spécifique (fig.60). Ce travail ne modifie en rien la méthode existante mais la complète en termes de nombre d'espèces concernées. Mais il met aussi en évidence la difficulté d'attribution de certains taxons à une classe précise : la variabilité de poids et taille d'espèce comme l'élan, le bœuf musqué ou le renne ne permet une attribution claire. Cet élément soulève une limite à la définition de classe de taille où chaque auteur doit choisir arbitrairement l'attribution d'une espèce à un ensemble.

	Poids (kg)			Hauteur garrot (cm)		
Espèce	**Mâle**	**Femelle**	**Distrib. max.**	**Mâle**	**Femelle**	**Distrib. max.**
Capreolus capreolus / pygargus			16-48			65-94
Rupicapra rupicapra / pyrenaica			20-50			76-81
Capra ibex / pyrenaica / sibirica	62-125	40-70	30-125			60-110
Sus scrofa	100-130	30-80	30-130			70-90
Saiga tatarica			26-69			57-80
Dama dama	46-80	25-52	25-80			85-110
Rangifer tarandus	70-150	40-100	40-150			105-120
Cervus elaphus	130-300	80-150	80-300			120-150
Equus prezewalskii			200-300			120-146
Alces alces	320-800	275-375	275-800	180-210	150-170	150-210
Ovibos moschatus			225-400			120-150
Bison bonasus	800-900	500-600	500-900			150-200

Tableau 38. Synthèse des données de poids (kg) et de hauteur au garrot (cm) des ongulés holarctiques. (Références cf. figure 60) / *Review of holarctic ungulates weigth (kg) and shoulder heigth (cm) data.*

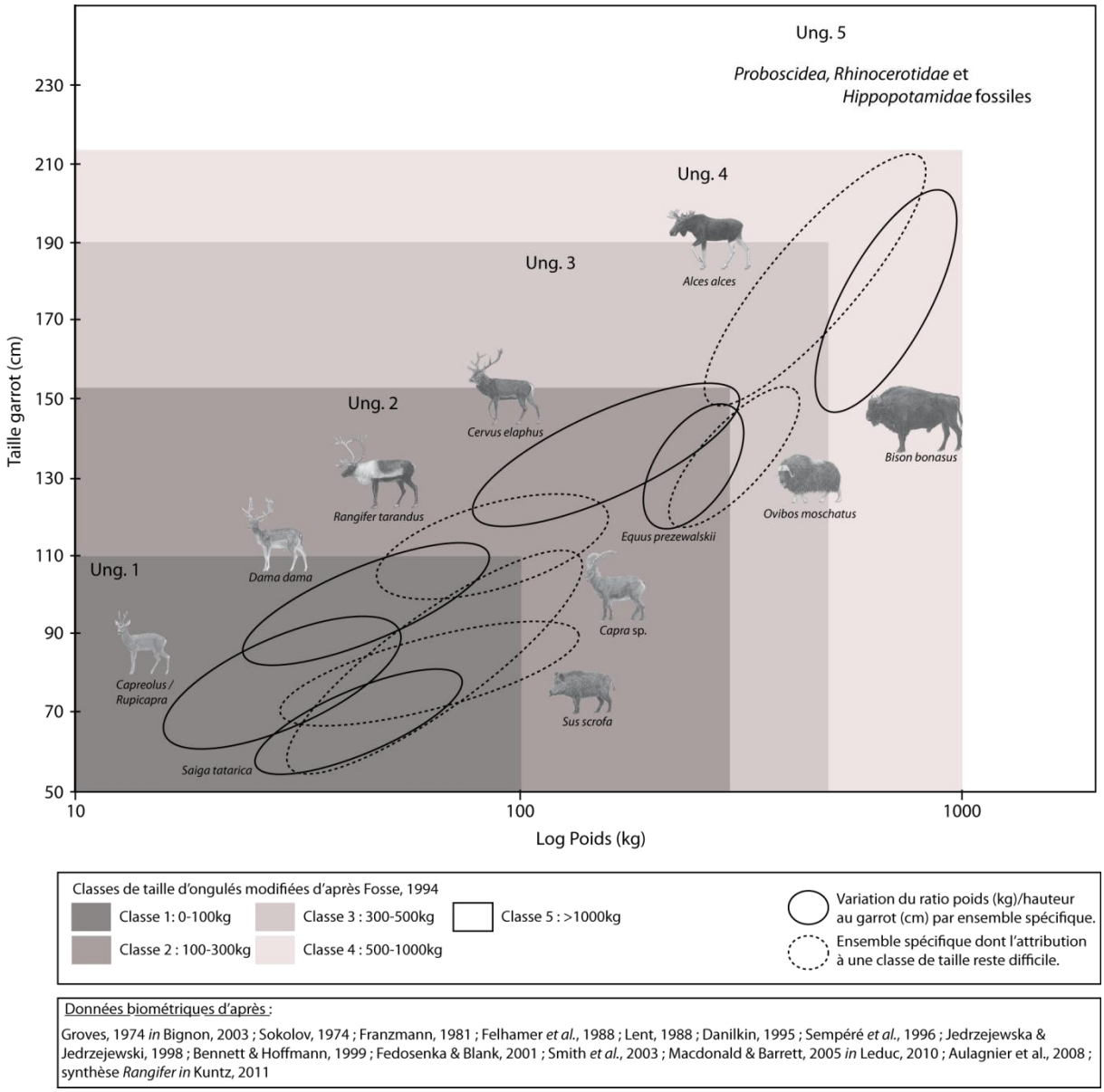


Figure 60. Relation entre hauteur au garrot (cm) et poids (kg) des ongulés holarctiques et attribution à une classe de taille selon la méthode de Fosse, 1994 / *Relationship between shoulder heigth (cm) and weigth (kg) in holarctic ungulates and size class defintion based on Fosse, 1994 method*.

2.2.3. Définition de classes de tailles modernes et fossiles communes.

La définition d'ensembles de tailles/poids pour les faunes africaines et eurasiatiques apparait nécessaire pour l'analyse d'assemblages aux contextes chronologiques (Holocène *versus* Pléistocène), géographiques (Afrique *versus* Europe) différents. Cependant, cette étude porte à la fois sur des accumulations modernes africaines et fossiles européennes. Par conséquent, la comparaison entre des ensembles fauniques si différents ne peut être réalisée sans la mise en place de classes de tailles applicables à chacun d'eux.

L'importante diversité d'ongulés concernés par ce type d'analyse comparative ne peut (et ne doit) pas être retranscrite par un grand nombre de classes de taille. La confrontation des méthodes et données (poids/taille) disponibles pour le registre moderne africain, moderne holarctique et

pléistocène (*cf. supra*) autorise la mise en place de 4 ensembles de taille d'ongulés applicable à tous les registres (fig.61, tab.39):

1- Les petits ongulés regroupent toutes les espèces de moins de 50 kilos, soit les petites antilopes africaines (dikdik, cephalopiné) et les petits Cervidés (*Capreolus*) et Caprinés européens (*Rupicapra*).
2- Les ongulés de taille moyenne concernent les antilopes, les Suidés (phacochère, sanglier), les Cervidés (cerf), les Caprinés (bouquetin) et les petits Equidés compris entre 50 et 300 kilos.
3- Les grands Equidés (zèbre, cheval), Bovidés (buffle, bison) et Cervidés (élan, mégacéros) forment la classe des grands ongulés (300-1000 kilos).
4- Les méga-herbivores concernent les espèces de plus de 1000 kilos (proboscidien, rhinocéros, hippopotame,…).

Classe de taille	Poids (kg)	Ongulés africains	Ongulés eurasiatiques	Ongulés pléistocènes
Petit ongulé	<50kg	Petit *Antilopinae*	Chevreuil Chamois	Chevreuil
Ongulé moyen	50-300kg	*Antilopinae* de taille moyenne	Saïga *Caprinae* *Suidae* *Cervidae*	*Cervidae* *Caprinae* Petit *Equidae*
Grand ongulé	300-1000kg	*Equidae* (zèbre) Buffle	Bœuf musqué Elan Bison	Grand *Cervidae* Grand *Equidae* Grand *Bovidae*
Mégaherbivore	>1000kg	Hippopotame Girafe *Rhinocerotidae* *Proboscidea*		*Hippopotamidae* *Rhinocerotidae* *Proboscidea*

Tableau 39. Classes de poids des espèces-proies applicables aux ongulés modernes africains et eurasiatiques et aux ongulés pléistocènes / *Prey-species weigth classes used in both modern african and eurasiatic and plesitcene ungulates.*

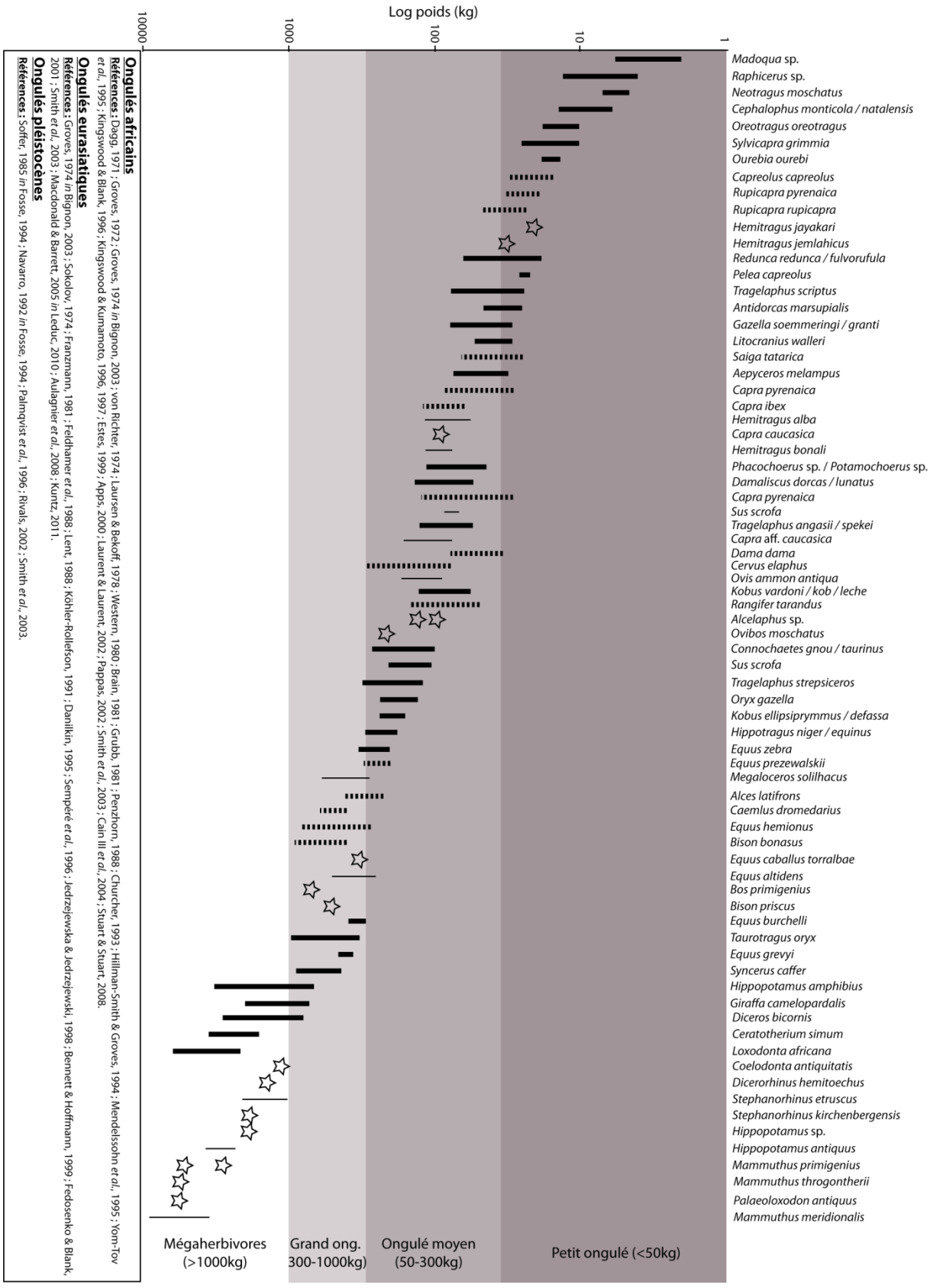


Figure 61. Représentation graphique des poids des ongulés africains, eurasiatiques et pléistocènes et attribution à une classe de taille. (trait épais=variabilité des taxons africains modernes ; pointillé = variabilité des taxons eurasiatiques modernes ; trait fin = variabilité des taxons pléistocènes ; étoile=donnée unique) / Range and distribution of african, eurasiatic and pleistocene size classes.

2.2.4. Structure de population des espèces-proies.

La définition des structures de populations d'ongulés chassés/charognés et consommés par les prédateurs est essentielle à la compréhension des assemblages. De nombreux auteurs ont cherché à définir des méthodes d'estimation de mortalité des populations d'ongulés et leurs interprétations afin de répondre à la question récurrente des stratégies d'acquisition des ongulés par les communautés humaines (Klein, 1982 ; Klein & Cruz-Uribe, 1983 ; Stiner, 1990 ; Steele, 2003, 2005). 3 modèles théoriques de mortalité idéale ont été mis en évidence :

- ➔ Le profil « catastrophique » : il se caractérise par la prédominance de jeunes animaux, et diminution progressive du nombre d'individus adultes et adultes âgés.
- ➔ Le profil « attritionnel » : il représente le profil de mortalité naturel d'une population où les jeunes animaux et les individus âgés sont le mieux représentés.
- ➔ Le profil « adulte-dominant » : défini par Stiner (1990), ce profil présente une prédominance des adultes et caractériserait, selon cet auteur, l'influence anthropique sur la prédation.

Ces profils théoriques ont été mis en place pour distinguer la sélection d'individus et l'impact anthropique sur les populations d'ongulés en comparaison des structures de mortalité dites naturelles. En revanche, les modes de collectes et influences extérieures jouant sur la sélection des proies par le prédateur diffèrent de l'action anthropique. L'impact de l'hyène sur les populations d'ongulés est dicté par son éthologie (contre la culture anthropique) et son environnement. La sélection opportuniste par l'hyène, de classes d'âge spécifiques (juvénile ou sénile préférentielles) ne semble pas être une constante applicable à l'ensemble de nos échantillons modernes ou fossiles. L'environnement (ouvert *versus* fermé, chaud *versus* froid), la disponibilité en proie qui résulte de l'environnement, le type de proies (classe de taille), le mode de collecte (chasse/charognage), l'espèce d'hyène considérée (tachetée, rayée, brune) et la taille du clan sont autant de facteurs qui jouent un rôle fondamental sur la sélection des proies par le carnivore. Ainsi, dans le registre moderne, les populations d'ongulés consommées par les hyènes diffèrent d'un clan à l'autre (Kruuk, 1972 ; Mills, 1984b, 1990).

Les nombreux échantillons pléistocènes et holocènes de notre étude présentent une large diversité d'ongulés consommés par les hyénidés. Cette diversité spécifique et chronologique n'autorise pas l'utilisation de méthodes d'estimation d'âge particulières à chaque espèce. En effet, en vue de comparaisons entre nos assemblages et afin de cerner la variabilité des structures des populations consommées, nous devons définir des structures dites « larges ». A partir de l'observation du degré de synostose ou d'usure dentaire des proies de l'hyène, des classes d'âges générales sont établies (fœtus, juvénile, sub-adulte, adulte, adulte âgé, sénile) applicables à chaque taxon et chaque assemblage. Dès lors, les profils sont représentés

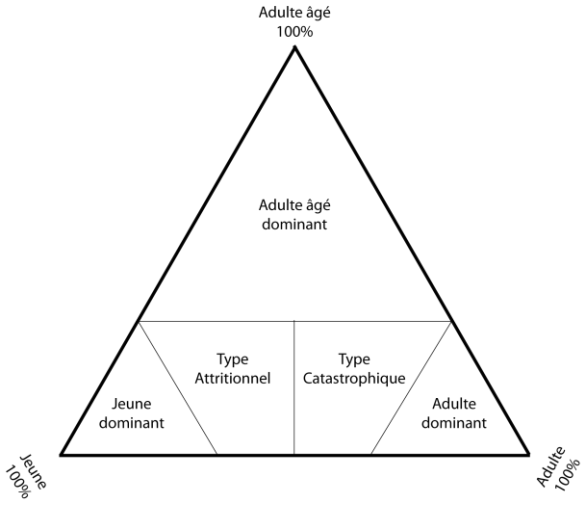


Figure 63. Modèle théorique de la représentation sous forme de graphique ternaire (modifié d'après Stiner, 1990 ; Steele & Weaver, 2002) / *Theoric model represented in ternary plots (modified from Stiner, 1990 ; Steele & Weaver, 2002).*

sous la forme d'histogrammes (fig.62) où chaque classe d'âge est figurée selon sa représentation en NR, NMI, %NR ou %NMI ou de graphique triangulaire (fig.63), ou diagramme ternaire, (Stiner, 1990 ; Steele, 2003, 2005 ; Steele & Weaver, 2002). Ces représentations graphiques et profils de mortalités permettent ainsi de pallier le problème de la diversité spécifique au sein des différents repaires pléistocènes et holocènes, traitant chaque espèce selon la même méthode. Ainsi l'application de cette méthode facilitera la comparaison entre ces différents assemblages.

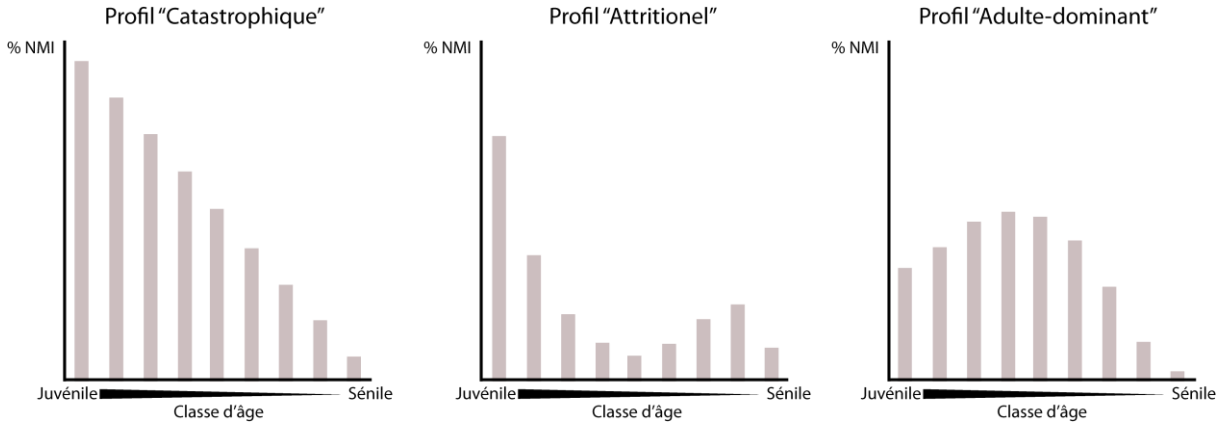


Figure 62. Profils de mortalité théorique présents dans la nature (modifié d'après Stiner, 1990) / *Theoric mortality profil observed in natural context (modified from Stiner, 1990).*

2.3. L'analyse taphonomique des accumulations.

2.3.1. Les unités de décompte.

Notre étude portant principalement sur l'analyse, l'observation et la description morphologique des altérations taphonomiques, les unités de quantification des vestiges osseux ont pour intérêt la définition générale de nos assemblages, desquels découlent l'ensemble de notre travail (Lyman, 1994). Dès lors, les unités de décomptes employées dans ce travail restent peu nombreuses (NR, NMIc, NMIf, NME). De plus, comme le soulignent certains auteurs (*e.g.* Paletta, 2005), ces unités peuvent être différemment définies en fonction du regard de chacun. Nous ne présentons ici qu'une définition générale et objective de chacune des unités utilisées :

- Le Nombre de Restes (NR) : le NR correspond au nombre de restes conservés et décomptés dans un échantillon donné. Peuvent être définis le NRT (Nombre de Restes Total), soit l'ensemble des vestiges osseux observés, et le NRD (Nombre de Restes Déterminés) soit le nombre de pièces déterminées au niveau anatomique ou taxinomique.

- Le Nombre Minimum d'Individu (NMI) : il définit le nombre minimum d'individus d'un échantillon osseux. Deux types de NMI peuvent être observés selon le mode de calcul. Le NMIf (NMI de fréquence) déduit d'après la représentation d'un élément anatomique d'une même espèce et fonction de la latéralisation de cet élément. Le NMIc (NMI de combinaison) prend en compte d'autres paramètres que la simple représentation d'un élément : l'âge, le sexe, la taille ou les remontages sont considérés dans l'établissement du NMI en vue de définir une population au plus proche de ce qu'a pu être la réalité. Le NMIc est donc préférentiellement utilisé.

- Le Nombre Minimum d'Elément (NME) : il correspond au nombre d'éléments anatomiques potentiellement représentés dans un assemblage. Il se calcule à partir « *d'une reconstitution arbitaire de l'os fragmenté en respectant une certaine logique de forme, de latéralité et d'âge* » (Paletta, 2005 : 54). Malgré le niveau de subjectivité de cette unité de quantification elle apparaît nécessaire à l'analyse taphonomique, en vue des restitutions des portions anatomiques rapportées et consommées par les prédateurs.

Ces unités de quantification aussi simples et peu diversifiées soit-elles, forment la base de toute analyse archéozoologique ou taphonomique.

2.3.2. Division des portions anatomiques.

L'importante diversité spécifique et des éléments squelettiques accumulée par le prédateur et conservée au sein de l'assemblage n'autorise pas une étude par éléments anatomiques et taxons. En vue de faciliter les comparaisons entre les ensembles osseux provenant de contextes variés, il est apparu nécessaire de définir des ensembles ostéologiques et anatomiques larges autorisant la comparaison entre des espèces différentes et des phases chronologiques différentes.

En se référant aux travaux de Stiner (1991) sur les restes fauniques de la Grotta Guattari, le squelette des ongulés a été divisé selon trois grands ensembles anatomiques : les éléments du squelette crânien, axial et appendiculaire (fig.64). Si Stiner fondait sa division en 9 régions anatomiques selon les séquences de désarticulation et transport des restes osseux par des agents humains ou non-humains (Stiner, 1991 : texte p. 106 et fig.3 p.107), c'est la séquence générale de consommation d'une carcasse par les prédateurs qui nous a dirigé vers cette première division. En effet, en contexte naturel, la séquence de consommation par l'hyène d'une proie (ou charogne intacte) présente trois étapes principales : 1) la consommation des parties ventrales et abdominales ; 2) puis, une fois l'abdomen vidé de son contenu, débute la consommation des parties charnues des pattes ; 3) enfin la séquence se termine toujours par la consommation de la tête (Kruuk, 1972). Même si tous les prédateurs ne disposent pas d'une denture adaptée à ce niveau extrême de consommation, cette séquence (ou partie de séquence) est systématique et commune à tous les carnivores que ce soit les félidés (Pienaar, 1969 ; Richardson, 1980 ; Phillips, 1993 ; Dominguez-Rodrigo, 1999) ou les canidés (Richardson, *op. cit.*, Haynes, 1980, 1982 ; Lotan, 2000 ; Kolar, 2005). Ne résulte généralement d'une consommation complète qu'une portion de colonne vertébrale, parfois associée à la ceinture pelvienne.

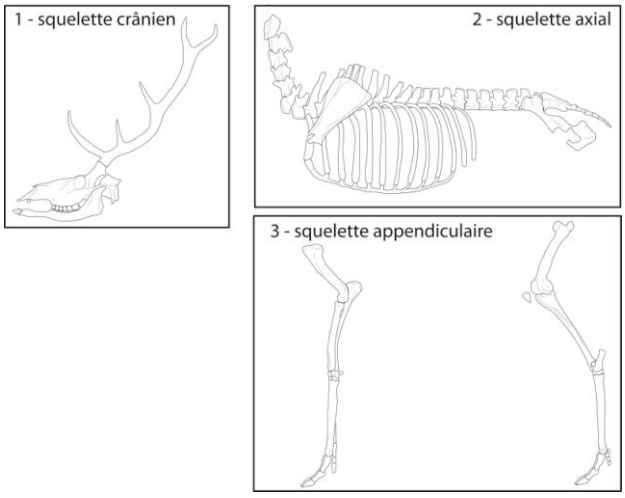


Figure 64. Division d'un squelette de mammifère selon trois ensembles anatomiques : crânien, axial et appendiculaire / *Skeletal part division into 3 anatomical portions : cranial, axial and appendicular skeleton*.

Au fur et à mesure de l'avancement de l'analyse taphonomique, chacun de ces ensembles se voit sub-divisé en sous-ensembles anatomiques considérant ici les données sur les dommages (Brain, 1980 ; Richardson, *op. cit.* ; Binford, 1981 ; Lotan, *op. cit.*), le taux de réduction/conservation (Richardson, *op. cit.*, Bunn, 1983) et la séquence de désarticulation/transport (Hill, 1979 ; Hill, 1980b ; Haynes, 1980, 1982 ; Hill & Behrensmeyer, 1984 ; Hill & Behrensmeyer, 1985) susceptibles d'altérer différemment chaque élément squelettique distinct.

- **Le squelette crânien** : Les différents éléments squelettiques de cette région anatomique présentent un impact (séquence de consommation et traces) différentiel. 3 os distincts sont pris en compte : le crâne *sensu stricto*, les mandibules, à l'intensité de réduction (Brain, *op. cit.* ; Richardson, *op. cit.* ; Binford, *op. cit.*, Lam, 1988 ; 1992 ; Fourvel, 2010), et les bois (cervidés) ou chevilles osseuses (bovidés) à la séquence de réduction particulière (Fosse, 1994).

- **Le squelette axial** : Chez les prédateurs africains (hyénidés, félidés, canidés) le squelette axial décharné constitue le dernier stade de consommation d'une carcasse d'ongulé (Brain, 1980 ; Richardson, 1980 ; Dominguez-Rodrigo, 1999). Kruuk (1972) fait le même type d'observation pour l'hyène tachetée. Il semble donc logique de définir le squelette axial comme l'un de nos ensembles ostéologiques. Le squelette axial associe plusieurs types de vertèbres (cervicale, thoracique, lombaire, sacrale), les côtes et les os des ceintures (scapulaire et pelvienne). Aux vues des observations néo-taphonomiques disponibles, plusieurs sous-ensembles doivent être définis en raison des différences de traitement/consommation des restes osseux (Richardson, *op. cit.* ; Hill, 1980b ; Dominguez-Rodrigo, *op. cit.* ; Lotan, 2000) : 1) les vertèbres cervicales, 2) la ceinture scapulaire, 3) l'ensemble vertèbres thoraciques/côtes, 4) l'ensemble lombaire et 5) la ceinture pelvienne (coxal et sacrum associés).

- **Le squelette appendiculaire** : Le squelette appendiculaire présente toute une diversité d'éléments osseux aux morphologies et structures très différentes (os longs et courts, os compacts et spongieux). Même si nous pouvons traiter de la consommation générale du squelette appendiculaire il est nécessaire de définir l'impact des prédateurs spécifique à chaque type d'os. Deux sous-ensembles sont distingués : 1) les os longs (humérus, radio-ulna, fémur, tibia, métacarpe, métatarse) et 2) les os courts (rotule, carpiens, tarsiens, phalanges) :

1- Les 6 os longs sont eux-mêmes divisés en deux, considérant la quantité de viande et de graisse disponible sur chaque pièce. D'une manière générale on sépare les « os riches » (humérus, radio-ulna, fémur, tibia) des « os pauvres » (les métapodes). L'influence des facteurs environnementaux et de la disponibilité en proies et ressources carnées sur la séquence de consommation des os longs, ainsi que la question d'un potentiel stress alimentaire, sont abordées au travers de l'analyse taphonomique des os longs considérant cette sub-division.

2- Les os courts rassemblent quant à eux l'ensemble des petits os présents dans le squelette appendiculaire : les rotules, les blocs carpiens et tarsiens, les sésamoïdes, les phalanges 1, 2 et 3. Cet ensemble de restes osseux mérite ici un intérêt particulier: l'étude des traces et morphologies des os digérés. Fréquemment retrouvés dans les repaires fossiles et dans les *faeces* et régurgitations d'hyène moderne (Sutcliffe, 1970 ; Bearder, 1977 ; Mills & Mills,

1978 ; Skinner & van Aarde, 1981 ; Horwitz & Goldberg, 1989 ; Horwitz, 1990) les os digérés feront l'objet d'une attention particulière.

2.3.3. Fragmentation et fracturation des os longs.

L'hyène est connue pour sa capacité à fragmenter les os grâce à ses puissantes prémolaires (P3/, P/3 et P/4). Il est donc nécessaire d'analyser la fragmentation et la fracturation des restes osseux provenant de repaires d'hyènes modernes et pléistocènes afin de cerner la variabilité de l'intensité de consommation osseuse par le carnivore. Les éléments du squelette appendiculaire sont préférentiellement observés en raison de leur statut particulier et de leur morphologie dite typique au sein des repaires d'hyènes (Bunn, 1982 ; Cruz-Uribe, 1991 ; Stiner, 1992 ; Fosse, 1994 ; Pickering, 2002). Cette analyse d'intensité de consommation porte sur deux aspects principaux :

1- La représentation des différentes portions d'os longs : la séquence de consommation des os longs par les grands prédateurs comme définie par de nombreux auteurs (*e.g.* Fosse, 1994 ; Campmas & Beauval, 2008) présente plusieurs stades de réduction. Chacun de ces stades est caractérisé par une morphologie osseuse : complet, extrémité (proximale, distale), extrémité et diaphyse, cylindre, éclat diaphysaire. La fréquence de représentation de chaque portion traduit alors l'intensité de fracturation osseuse.

2- La fragmentation des os longs : elle est analysée selon la méthode de Bunn (1983) qui consiste en l'observation des proportions de longueur et de circonférence des éléments diaphysaires et des os longs portant leur(s) extrémité(s). Trois critères de proportion sont proposés : <1/2, >1/2 et complet. La formation de grands ensembles, concernant à la fois la diaphyse et les pièces à extrémité, permet alors d'analyser le taux de fragmentation du squelette appendiculaire. Ceci, répété pour chaque espèce, permettra d'observer l'importance d'exploitation de certains taxons par l'hyène. Bien que moins précise que des mesures réelles, l'intérêt de la méthode de Bunn réside dans l'observation rapide et efficace du taux de fragmentation des éléments.

Afin de limiter les biais analytiques et de s'attacher particulièrement aux taux de fragmentation produits par l'hyène, l'ensemble des restes osseux à fracture sèche ou récente sont exclus de cette analyse. L'observation de la forme de la cassure des ossements, de l'aspect du bord et de son angulation, permet de distinguer les éléments brisés frais de ceux fragmentés de façon plus tardive (une fois que l'os a perdu une grande partie de son collagène). Chacun de ces deux types de matériel fracturé est associé à des angles de fracturation permettant de « classer » les vestiges dans une classe plutôt que dans une autre (Villa et Mahieu, 1991) :

- ➔ Fracturation sur os frais : épaisseur de l'os à aspect net et lisse et angle de fracturation oblique ou en spirale (voire longitudinal selon la morphologie de l'os considéré).
- ➔ Fracturation sur os sec : épaisseur de l'os à aspect irrégulier et angle de fracturation transverse ou sub-transverse.

2.3.4. Les traces de consommation.

Notre travail portant sur les accumulations en contexte de repaire, nécessite une étude précise des traces de carnivores. Néanmoins notre analyse des traces présentes sur les restes osseux ne concerne pas uniquement les prédateurs. Ainsi l'analyse taphonomique porte sur deux intervenants principaux dont les méthodes d'analyse sont développées par la suite :

1- Les traces de consommation produites par les prédateurs (principal intervenant sur l'assemblage) sont décrites, mesurées et localisées sur les restes osseux en vue d'une distinction du rôle de chaque carnivore.
2- La présence ostéologique et taphonomique des grands rongeurs (genre *Hystrix*), aussi bien dans les accumulations holocènes que pléistocènes, nécessite une description précise afin de définir la relation inter-spécifique qui unit hyène et porc-épic et l'influence du rongeur sur l'assemblage.

2.3.4.1. Typologie des traces de dents de Carnivores.

Il existe une multitude de travaux présentant l'impact des grands prédateurs sur le stock osseux. L'hyène n'est pas l'unique carnivore à pouvoir consommer des restes osseux. Les nombreuses analyses d'assemblages modernes et fossiles ont montré que les canidés (fossile: Castel *et al.,* 2010 ; moderne: Haynes, 1980a, 1980b, 1982, 1983, 1985; Binford, 1981; D'Andrea & Gotthardt, 1984; Avery *et al.*, 1987*;* Prucca, 2003; Castel, 2004; Fosse *et al.*, 2004; Campmas & Beauval, 2008; Fosse *et al.*, 2011), les félidés (fossile: Argant, 1988 ; moderne: Haynes, 1980b, 1983, 1985; Moran & O'Connor, 1992; Phillips, 1993; Martin & Borrero, 1997; Martin, 2008; Dominguez-Rodrigo, 1999; De Ruiter & Berger, 2000) et les ursidés (Crégut & Fosse, 2001; Lolliot & Philippe, 2004; Cavanhié, 2007) peuvent agir de même et altérer les os. Les typologies de traces de consommation résultant de ces travaux sont presque aussi nombreuses.

Notre étude porte principalement sur l'hyène et même si l'on s'attache à définir l'impact d'autres prédateurs (loups modernes de Pologne, loups pléistocènes du Grand Abri aux Puces et jaguars européens d'Artenac) nous ne présenterons ici que les principales typologies touchant l'hyène (Sutcliffe, 1970 ; Maguire *et al.*, 1980 ; Brain, 1981 ; Diedrich, 2005a) ou présentées comme applicables à l'hyène (Binford, 1981). La rapide présentation de ces travaux a pour intérêt la mise en évidence de critères communs (ou non) afin de constituer une grille de lecture synthétisant ces typologies.

La localisation des stigmates sur les différentes portions osseuses est prise en compte (sur les éléments crâniens ; les corps vertébraux, apophyses, membres pelviens ou scapulaires du squelette axial ; ou les différentes régions des os longs, extrémités et diaphyses). En effet, la localisation précise des traces permet d'observer l'intensité de l'impact d'un prédateur, mais il est aussi un élément potentiellement discriminant de l'action d'un carnivore plutôt que d'un autre ; les différences de morphologie dentaire entre les carnivores (*Canidae, Felidae, Hyaenidae* principalement) ne permettent pas les mêmes capacités de consommation des éléments osseux. Par extension, l'hyène est directement adaptée à la consommation d'os, les félins et leur dents sécantes pour la consommation de viande plutôt que d'os et les grands canidés comme le loup apparaissent comme des prédateurs intermédiaires à la denture polyvalente.

2.3.4.1.1. La typologie de Sutcliffe.

Suite aux différents travaux posant la question du rôle des prédateurs sur les assemblages osseux et la distinction entre les altérations d'origine anthropique et carnivore (Zapfe, 1939 ; Dart, 1956 ; Thenius, 1961), Sutcliffe développe la première typologie des traces de consommation dues à l'hyène tachetée (1970). A partir du matériel osseux collecté au sein des repaires du *Mount Elgon*, du *Mount Suswa, Kajiado* (Kenya) et du *Queen Elizabeth Park* (Ouganda), il définit 4 types de traces produites par l'hyène et pour lesquelles il tente de distinguer des altérations selon l'âge des prédateurs :

1- *Splintering of bones by adult animals* : il ne s'agit pas d'une trace de consommation *stricto sensu*. Le *splintering* est le résultat de la fracturation des os longs par les hyènes au moyen de leurs prémolaires.

2- *Gnawing of bones by juvenile animals* : les traces de mâchonnement, décrites par Sutcliffe correspondent à de multiples stries (parallèles ou sub-parallèles) localisées perpendiculairement à l'axe de l'os. Sutcliffe associe ces modifications à l'impact des hyénons qui, ne pouvant briser les os comme les adultes, les rongent, produisant ces stries avec leurs dents de laits.

3- *Scooping out of cancellous bone* : cette trace correspond à la consommation des zones chargées en graisse des os longs (à savoir les extrémités) et donc à une phase de réduction des éléments appendiculaires. Sutcliffe décrit cette altération dans le registre sauvage mais souligne la première description faite par Zapfe (1939) lors de ses nourrissages au zoo de Vienne.

4- *Damage by partial digestion* : Sutcliffe décrit le résultat de régurgitations d'hyènes. Associés à des poils et des fragments de sabot, les éléments osseux présentent des surfaces corrodées, des bords tranchants et des petits trous circulaires ou sub-criculaires.

Il faut néanmoins relativiser certains aspects de cette typologie. Par exemple, il reste difficile (voire impossible) d'affirmer que certains types de traces résultent bien de l'impact de classes d'âges spécifiques (*splintering* = adulte ; *gnawing* = juvénile). De même, la fracturation des restes osseux (*splintering*), et plus particulièrement les os longs, ne peut pas être décrite comme réellement significative de l'hyène sans une description plus approfondie de la morphologie des éclats ou des traces de consommations associées. Malgré ces quelques remarques il faut souligner l'importance du travail de Sutcliffe, premier à réellement décrire les traces de consommation des prédateurs à l'état sauvage.

2.3.4.1.2. La typologie de Maguire *et al.*

L'analyse taphonomique de *Makapansgat member 3* (ou *Makapansgat Limeworks Grey Breccia*) par Maguire *et al.* (1980) pose la question de l'origine de l'assemblage osseux : anthropique, hyénidés, porcs-épics ou naturelle/abiotique. Afin d'appréhender et de définir les modes de dépôt de Makapansgat, l'analyse néo-taphonomique d'accumulations modernes produites et modifiées par l'hyène et le porc-épic forme le corps de l'étude de Maguire. Concernant l'impact de l'hyène,

Maguire observe et décrit les traces de consommation présentes sur les restes osseux de plusieurs repaires actuels d'Afrique du Sud (*Crocuta* et *Parahyaena*) et du Moyen-Orient (*Hyaena*). Ces collections lui offrent la possibilité d'établir une typologie des stigmates produites par l'hyène où 9 types principaux sont décris :

1- *Ragged-edge chewing* : cette altération correspond à une réduction des zones « non-cassables » d'un élément squelettique (*e.g.* extrémités). Maguire rapproche cette trace du *Gnawing of bones with incisors and canines* défini par Brain (cf. *infra*). Il précise néanmoins que, bien qu'en accord avec la définition de Brain, il emploie surtout ce terme pour le crénelage des bords des cylindres et les os plats (palette de la scapula et ilium du coxal).

2- *Shallow pitting which is often localized* : cette trace semble correspondre à une zone de mâchonnement très localisée (caractérisée par de multiples empreintes de dents sub-circulaires, *cf.* Maguire *et al*., 1980 fig.6 p.81) produites par les dents des hyénons. Mais le *shallow pitting* n'est pas clairement défini par les auteurs.

3- *Punctate depressions or perforations* : les perforations sont le résultat de l'impact de dents robustes d'individus adultes (comme les P3/, P/3 et P/4).

4- *Lunate or crescent-shaped fractures scars :* Maguire décrit cette trace comme « *half of a punctuate bite mark when the strength to bite has been sufficient to split the bone so that the fracture line passes through the punctuate perforation* ». Ce « demi-*punctate* » est régulièrement associé à un *back-flake*, un esquillement de matière osseuse lié à la pression dentaire lors de la fracturation.

5- *Striations or gouge marks* : les *striations* correspondent en tous points aux traces figurées par Sutcliffe (1970 : 1112, fig.4). Ce sont des traces allongées typiques du raclement des dents sur la surface osseuse. D'après Maguire, elles sont souvent perpendiculaires à l'axe de l'os long.

6- *Contiguous or close, irregular and randomly-oriented grooves* : contrairement à Sutcliffe, Maguire distingue 2 types de traces de rongement : les *striations* (*cf. supra*) et les *randomly-oriented grooves*. Ces-derniers correspondent à un mâchonnement plus intense de l'os où se retrouve mélangé toute une diversité de traces (*perforations*, *pitting, striations*). Ces traces sont généralement localisées aux extrémités d'éclats osseux.

7- *Scooping or hollowing out* : cette trace déjà décrite par Sutcliffe et Brain (*cf. infra*) correspond à un évidement, à l'aide des canines et incisives, des zones spongieuses des os longs.

8- *Acid-etching and erosion of bone* : les os corrodés sont le résultat de l'ingestion et l'attaque des surfaces par les acides gastriques. Tout comme Sutcliffe, Maguire ne parle pas de fèces mais précise que ces restes osseux sont régurgités.

9- *Splintering or shatter-cracking* : même si Maguire considère le *splintering* qu'il décrit comme légèrement différent de la définition de Sutcliffe, il n'en reste pas moins que cette altération se rapporte plus à un angle de fracture qu'une trace de dent *sensu lato*.

Même si Maguire présente une typologie comportant une importante diversité de traces, les fortes similitudes, qui existent entre ses observations et celles de Sutcliffe (1970) et Brain (1981, présenté alors comme *in press*), restent tout à fait remarquables.

2.3.4.1.3. La typologie de Brain.

La caractérisation d'un assemblage fossile, et plus particulièrement en milieu karstique, se doit de passer par la caractérisation de chaque agent naturel animal et anthropique. Dans cette optique, les travaux de Brain (1980, 1981) ont très largement contribué à la définition de la taphonomie et l'intérêt de l'application de la néo-taphonomie sur les assemblages naturels africains (*hyaena den, leopard lair, porcupine lair, owls contribution, …*).

L'importance et la diversité taxinomique des hyénidés présents dans les assemblages pléistocènes africains nécessitent une compréhension du rôle ostéophage et accumulateur d'os des différentes espèces actuelles (genre *Crocuta, Hyaena* et *Parahyaena*). L'étude de multiples repaires d'hyènes tachetées (*Satara area*) et brunes (*Uitkomst, Boekenhoutkloof*) et de nombreuses carcasses consommées par les hyénidés a permis à Brain l'élaboration d'une typologie des traces de dents (Brain, 1981). Brain ne définit réellement que deux grands ensembles de stigmates en fonction des dents qui agissent sur les restes osseux (fig.65) :

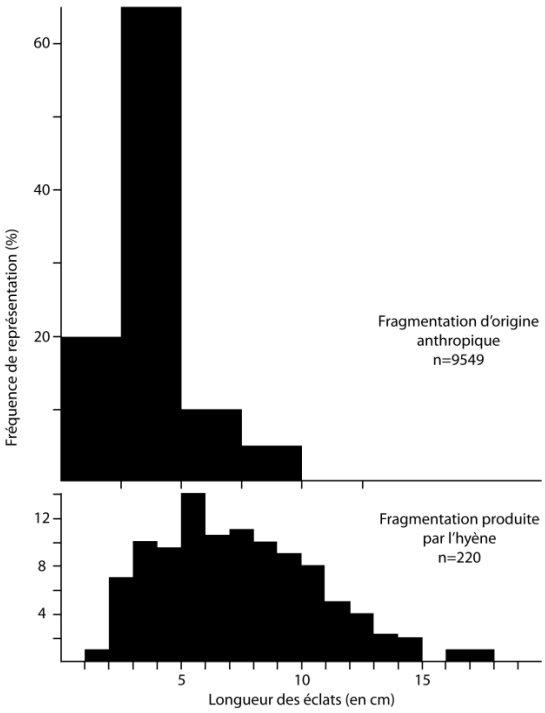


Figure 66. Comparaison des longueurs d'éclats osseux produits par la fragmentation d'origine anthropique et produite par l'hyène tachetée (modifié d'après Brain, 1981 : fig.152 p.143) / *Comparison of bone flakes length resulting of anthropic or spotted hyena fracturation (modified from Brain, 1981 : fig.152 p. 143).*

1- *Bone cracking with premolars* : selon Brain, l'impact des P3/, P/3 et P/4, agissant lors de la fragmentation des os, produit des éclats osseux se distinguant des éclats résultant d'une fracturation anthropique par une plus forte variabilité de longueur (fig.66 ; Brain, 1981 : fig.152). Cette fragmentation du matériel est typiquement représentée par la présence de *fracture-scars* (encoche de fracturation résultant de la pression dentaire) sur les bords de fracture. Ces *fracture-scars* typiques des éclats diaphysaires d'os longs deviennent des *crenulated edges* (bords crénelées) sur les os plats de type scapula et mandibule. En revanche, Brain précise toutes les difficultés qu'il existe à distinguer ces traces des encoches de fracturation anthropique : « *The shattering of long-bone shafts through either stone impact or carnivore tooth pressure typically produces bone flakes* […] *flakes of the two kinds frequently both show impact points, with negative flake-scars on their undersides where the hammerstone blow, or tooth pressure, were applied. I am not confident in my ability to separate human-made from hyena-made bone flakes by shape or by structure*." (Brain, 1981 : p. 141).

2- *Gnawing of bones with incisors and canines* : si les restes osseux sont trop grands pour être fracturés entre les prémolaires, ils sont mâchonnés entre les incisives et les canines du prédateur. Ce type de trace se caractérise par la réduction progressive de l'os et l'arrachement de parties d'os (*scooping out cf*. Sutcliffe, 1970). La séquence de mâchonnement des restes crâniens se distingue des éléments appendiculaires : le *gnawing* affecte en premier lieu les cornes et l'os nasal (généralement retiré et consommé), la réduction complète par mâchonnement de restes crâniens se caractérisant régulièrement par le *skull bowl* (fragment de l'os occipital) ou le palais isolé avec les maxillaires.

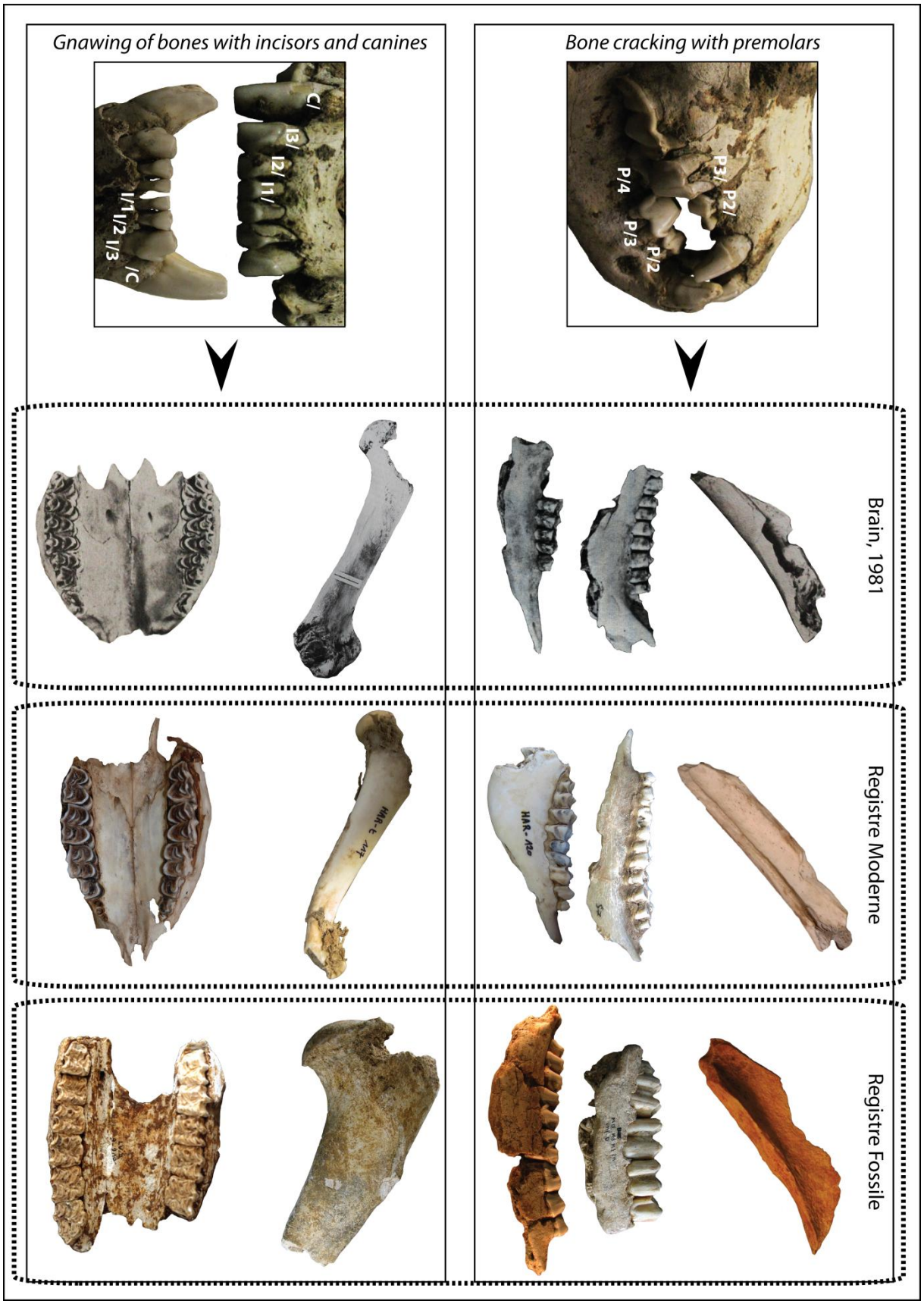


Figure 65. Typologie de Brain (1981) et applicabilité aux ensembles fossiles / *Brain (1981) tooth mark typology and comparison with fossil material.*

2.3.4.1.4. La typologie de Binford.

Binford (1981) décrit, à partir de l'observation de restes osseux consommés par des canidés nord-américains (chien *Canis familiaris* et loup *Canis lupus*), des altérations produites par les carnivores. Bien que se fondant principalement sur l'action des canidés, la typologie qu'il met en place reste applicable aux autres grands prédateurs (hyénidés, félidés).

Binford observe 6 empreintes de dents reparties selon deux grands ensembles (fig.67). Il reconnaît tout d'abord 4 types de traces dites de base (« *basic types of tooth marking on bones* ») :

1- *Puncture* : cette trace caractérise l'impact de dent perforant l'os cortical. Les perforations (*punctures*), de forme circulaire ou sub-circulaire, sont principalement localisées sur les extrémités des os longs ou sur les éléments spongieux.
2- *Pitting* : un *pit* est un impact de dent isolé non-perforant. Les zones de *pitting* correspondent à un entremêlement de traces circulaires (sub-circulaires) sur les surfaces osseuses mâchonnées.
3- *Scoring* : le *scoring* est le résultat du frottement des dents contre une surface osseuse. Le *score* est une trace longiligne que l'on retrouve sur de l'os compact (*e.g.* diaphyse d'os long) et généralement associée à des zones de *pitting*.
4- *Furrowing* : le *furrowing* peut être considéré comme un *scoring* typique des portions osseuses riches en spongiosa. Binford décrit cette trace comme résultant de l'impact des canines ou carnassières sur les extrémités osseuses (épiphyses d'os longs).

A ces « traces de base », Binford ajoute au moins 2 autres altérations qui, d'après lui, résultent directement de la fracturation de l'os :

5- Le *Chipping back* est le résultat de la pression dentaire sur un os lors de sa fracturation, formant alors une encoche. Le *Chipping back* peut présenter un *Pressure-flaking* (ou esquillement du cortical). Cette trace correspond aux *fracture-scars* observés par Brain (1981).
6- Dans ces phases extrêmes, la fracturation osseuse forme ce que Binford nomme le *Microdenticulated effect* ou *Crenulated egde*. Le bord de fracture présente une succession de multiples *chipping backs* formant littéralement un bord crénelé.

Binford souligne, au travers de comparaisons avec des os consommés par d'autres prédateurs modernes et fossiles, la grande similitude des traces produites par les carnivores de taille moyenne à grande. Par conséquent, la typologie de Binford est applicable aux accumulations produites par l'hyène.

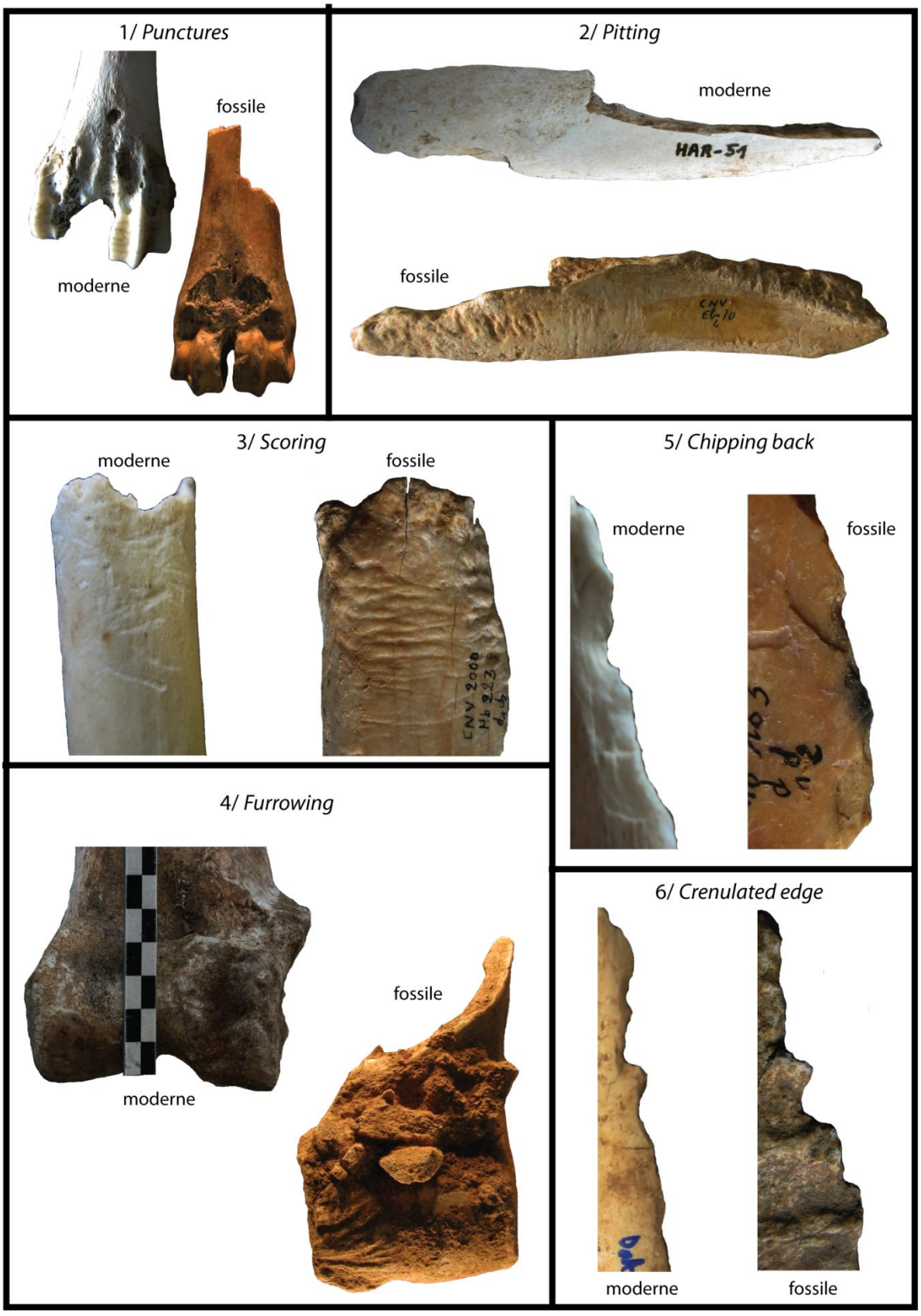


Figure 67. Transposition de la typologie de Binford (1981) sur des restes osseux de repaires d'hyènes modernes et fossiles / *Adaptation of Binford (1981) typology on bone remains consumed by extant and extinct hyenas.*

2.3.4.1.5. La typologie de Diedrich.

Depuis le début des années 2000, la révision de nombreux repaires d'hyènes pléistocènes tchèques et allemands a permis à Diedrich (2005a, 2011a, 2012) de définir une typologie des traces de consommation à partir de matériel fossile. D'une manière générale, les travaux de Diedrich sur ces assemblages et la définition de traces reprennent le principe précédemment défini par Sutcliffe (1970) et Brain (1981) considérant que chaque altération est le résultat d'une action de consommation particulière et le résultat de l'impact d'un type de dent particulier.
A partir de l'analyse taphonomique de l'ensemble de l'accumulation osseuse du repaire de Perick-Höhlen, Allemagne (Diedrich, 2005a, 2005b, 2005c, 2005d, 2005e, 2005f), Diedrich établit une première typologie où 4 actions produites par 4 dents différentes forment 4 types de traces :

1- *Nibbling* : Le grignotage des os à l'aide des incisives supérieures et inférieures ainsi que des canines produit des traces de forme allongée.
2- *Catching* : La prise et le transport des os se fait, selon Diedrich, au moyen des P1/, P2/ et P/2 et parfois les canines) produisant des traces circulaires.
3- *Cracking* : L'impact des dents broyeuses, les P3/, P/3 et P/4, produit des traces de forme ovale, ce qui permet, selon Diedrich, de les distinguer des traces de *catching*.
4- *Cutting*/*Gnawing* : Les dents sécantes (M/1 et P4/) servent au mâchonnement, les lames de ces dents formant des traces relativement triangulaires.

A partir de l'étude de nombreux sites à prédateurs (repaires d'hyènes, grottes à ours, sites de plein-air et karstiques avec prédateurs multiples) Diedrich élabore l'hypothèse de compétition inter-spécifique (lion *versus* hyène) pour l'accès aux carcasses d'ours des cavernes. En effet, l'analyse de restes osseux d'ours, d'hyène et de lion provenant de sites où ils « cohabitent » et présentant des traces de prédation/consommation permet à l'auteur d'envisager l'idée d'interactions et de conflits directs entre les carnivores (Diedrich, 2008, 2009a, 2009b, 2011a, 2011b, 2011c, 2011d). L'association récurrente de l'hyène et du lion (en particulier dans les sites à ours) pose la question de la signature taphonomique de chacun. A partir du matériel osseux de Bottrop (Diedrich, 2011a) et de l'assemblage d'Ursilor (Diedrich, 2012), il cherche à préciser la typologie des actions de l'hyène et définir une séquence attribuable au lion des cavernes. Diedrich abandonne l'association trace/dent/action, il n'associe plus qu'un type de dent à une forme générale de trace :

1- Jugale sécante (P4/, M/1) = trace triangulaire.
2- Jugale « conique » (prémolaires) = trace ovale à ronde.
3- Incisives = trace allongée.

Enfin, il distingue le lion de l'hyène, non plus à partir des traces de consommation où les trois ensembles sont similaires, mais au sein de la séquence de réduction osseuse (fig.68). En l'absence de dents « broyeuses » chez le lion, la séquence de consommation se différencie par l'absence de la phase de fracturation des os.

En revanche, si ces travaux ont le mérite de tenter une distinction taphonomique entre les grands prédateurs, il n'en reste pas moins que plusieurs biais empêchent l'application de ces typologies. Hormis l'absence d'éclats diaphysaires, significatifs d'une fragmentation des os par un prédateur, plus rien ne permet de distinguer clairement les prédateurs entre eux, même pas les traces de consommation. De plus, la séquence de consommation des os longs définie pour le lion des cavernes

ne prend pas en compte les travaux existant sur l'impact taphonomique des grands félins modernes (Haynes, 1980b, 1983, 1985; Brain, 1981 ; Moran & O'Connor, 1992 ; Martin & Borrero, 1997 ; Martin, 2008 ; Dominguez-Rodrigo, 1999 ; De Ruiter & Berger, 2000 ; Borrero *et al.*, 2005 ; Pobiner, 2007 ; Mondini & Munoz, 2008 ; Stiner *et al.*, 2012) et fossiles (Argant, 1988 ; Fourvel *et al.*, 2012 *in press* ; Fourvel *in prep.*). Par conséquent il est difficile de définir l'impact des grands félins en se référant uniquement à des ensembles pléistocènes où plusieurs prédateurs ont pu interagir.

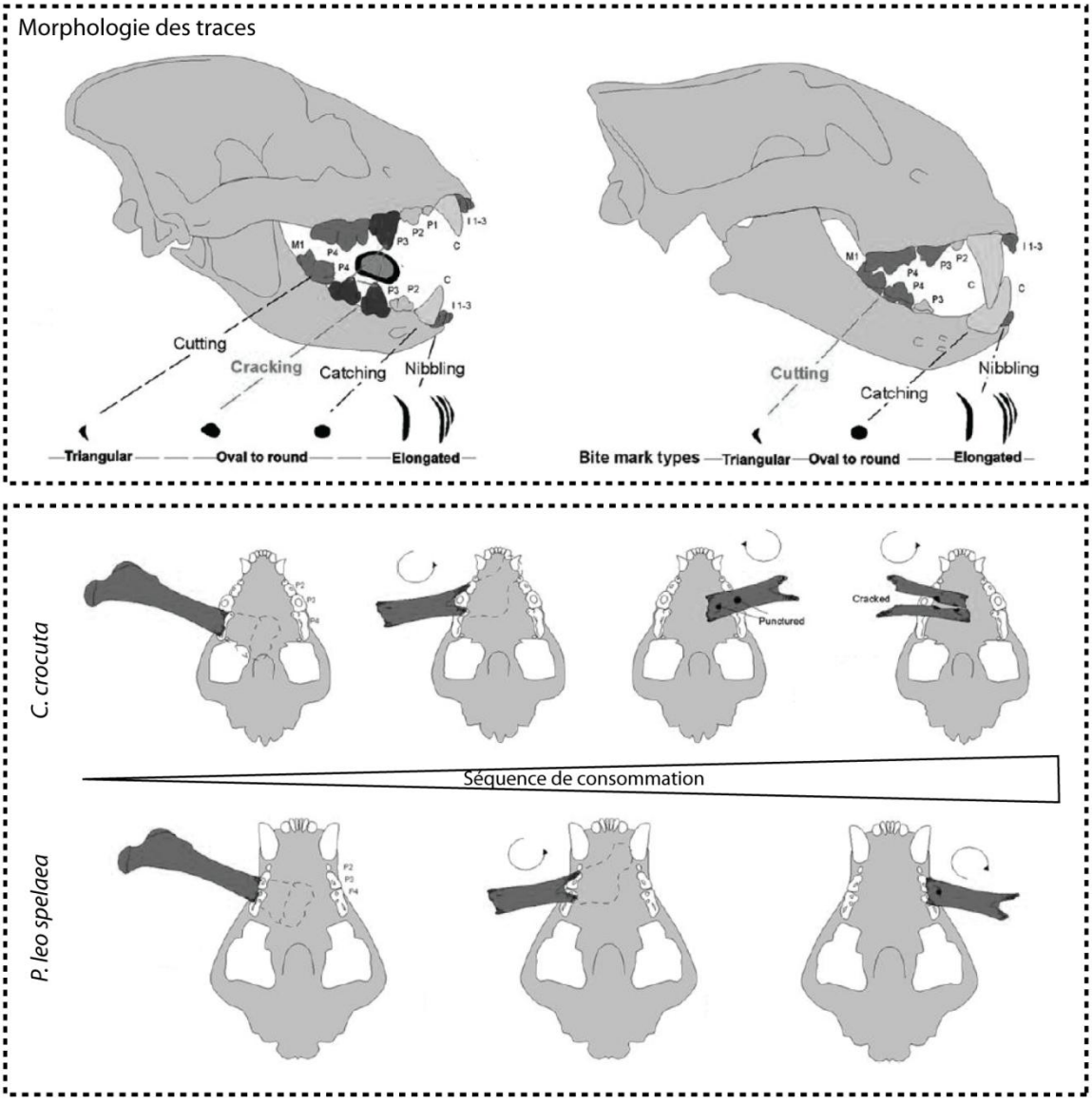


Figure 68. Relation entre la morphologie des traces, la dent en activité et la séquence de consommation osseuse par l'hyène et le lion des cavernes (modifié d'après Diedrich, 2012) / *Relationship between tooth mark morphology and bone consumption sequence by cave hyena and cave lion (modified by Diedrich, 2012).*

2.3.4.1.6. Les os ingérés.

La capacité de l'hyène à casser et consommer les restes osseux donne une place importante aux os ingérés. Seules les typologies de Sutcliffe et Maguire présentent ces restes comme typiques de l'impact de l'hyène. Pourtant les os digérés et régurgités ou contenus dans des coprolithes sont

fréquemment attestés au sein des accumulations fossiles (*e.g.* Fosse, 1994 ; Beauval, 1997 ; Diedrich & Zak, 2006 ; Fourvel, 2008 ; Fernandez & Guadelli, 2008) et des assemblages modernes (*e.g.* Mills & Mills, 1978 ; Kolska Horwitz, 1990 ; Kuhn, 2006). L'analyse du contenu coproscopique porte majoritairement sur la palynologie en vue de reconstitution paléoenvironnementale (Vivent, 1989 ; Fernandez-Rodriguez *et al.*, 1995 ; Carrion *et al.*, 2007 ; Argant, 2010 ; Argant & Bonifay, 2011) et rarement sur leur contenu ostéologique.

Quelques études se sont tout de même penchées sur les os digérés par l'hyène et le contenu ostélogique des coprolithes. Quelques pistes analytiques sont lancées et tentent de distinguer l'impact de l'hyène de celui d'autres prédateurs (Horwitz & Goldberg, 1989 ; Kolska Horwitz, 1990) ou d'une altération anthropique (D'Errico & Villa, 1997). Mais, malgré ces travaux, nous ne savons que peu de chose permettant de distinguer taphonomiquement les os digérés par l'hyène de ceux ingérés par d'autres consommateurs d'os.

A l'inverse, les autres prédateurs et consommateurs d'os ont fait l'objet d'une multitude d'études. Des grilles de caractérisation des os ingérés par les rapaces comme le gypaète barbu (Costamagno *et al.,* 2008 ; Robert Attard & Reumer, 2009 ; Marin-Arroyo *et al.*, 2009 ; Marin-Arroyo & Margalida, 2011) constituent une première base comparative à notre étude. De plus, si les modifications osseuses liées à l'ingestion par les carnivores ne sont pas encore sériées, plusieurs travaux portant sur les canidés (Klippel *et al.*, 1987 ; Esteban-Nadal *et al.*, 2010 ; Fosse *et al.*, 2012), les félidés (Montalvo *et al.*, 2007 ; Stiner *et al.*, 2012) ou encore les petits carnivores (Andrews & Nesbit Evans, 1983 ; Andrews, 1990 ; Mallye *et al.*, 2008) offrent un ensemble comparatif d'importance.

A terme, notre étude, portant à la fois sur des repaires modernes et fossiles, cherchera donc à définir une grille de lecture des os ingérés par l'hyène au travers de la définition/observation de plusieurs aspects :

- Définition des éléments squelettiques concernés.
- Distinction entre régurgitation et coprocénose.
- Variabilité de taille des pièces ingérées.
- Description morphologique des états de surface.
- Comparaison aux données existantes.

2.3.4.1.7. Synthèse des travaux et définition d'une grille de lecture.

Malgré des dénominations différentes, qui peuvent être à l'origine de confusions (*gnawing* de Brain égale au *scooping* de Maguire et Binford mais différent du *ragged-edge chewing* de Maguire), chacune de ces typologies présente un grand nombre de similitudes. Une synthèse typologique est nécessaire face à la diversité méthodologique et terminologique.

La typologie de Maguire *et al.*, 1980 présente à la fois la plus grande diversité de traces mais aussi les premières correspondances entre les travaux existants (Sutcliffe, 1970 et Brain, 1981). Elle est la base de notre comparaison. Pour chaque altération décrite, nous cherchons la correspondance avec les descriptions présentées dans les autres études (Sutcliffe, *op. cit.* ; Brain, *op. cit.* ; Binford, 1981). La typologie de Diedrich (2005a, 2011a, 2012) est considérée au sein de cette synthèse méthodologique mais les différents types de traces, présentés n'étant pas clairement définis, ne

peuvent donc pas être comparés et associés directement aux autres typologies. Nous rejetons le *splintering* décrit par Sutcliffe et Maguire qui ne peut être considéré comme trace de consommation en tant que telle mais plus comme morphologie de fracture.

Au regard des définitions et descriptions apportées par chaque auteur, nous avons pu mettre en évidence des correspondances entre chaque typologie (fig.69). La typologie synthétique ainsi définie comprend 4 ensembles de stigmates, considérant la morphologie générale des traces, pour 8 altérations différentes :

1- Les traces d'impacts de la dent : elles correspondent aux traces circulaires (ou sub-circulaires) résultant d'un « coup » simple de la dent du prédateur sur la surface osseuse. Les *punctures* (perforations *sensu stricto*) et les *pits* (trace de coup de dent) caractérisent cet ensemble.
2- Les traces de fracture et de réduction osseuse : la consommation d'os passe par la réduction progressive (par grignotage) puis l'éclatement de l'élément. Chacune de ces actions est caractérisée par des altérations spécifiques. La fracturation et la réduction d'un élément osseux sont observables au travers de 3 altérations : les arrachements de matière (*scooping out*), les bords crénelés (*crenulated edges*) et les *pits* de fracturation (*chipping-back* et *fracture scars*).
3- Les traces de frottement de la dent : le glissement de la dent sur la surface osseuse (suite à son impact) entraîne la formation de traces de forme allongées. Le *scoring* (raclement sur os compact) et le *furrowing* (raclement sur os spongieux) sont les deux traces retenues pour cet ensemble.
4- Les traces d'ingestion : elles concernent les éclats osseux ou petits éléments ingérés par les prédateurs puis régurgités. Comme le définit Sutcliffe, les os régurgités présentent un aspect poli parfois piqueté et des bords tranchants.

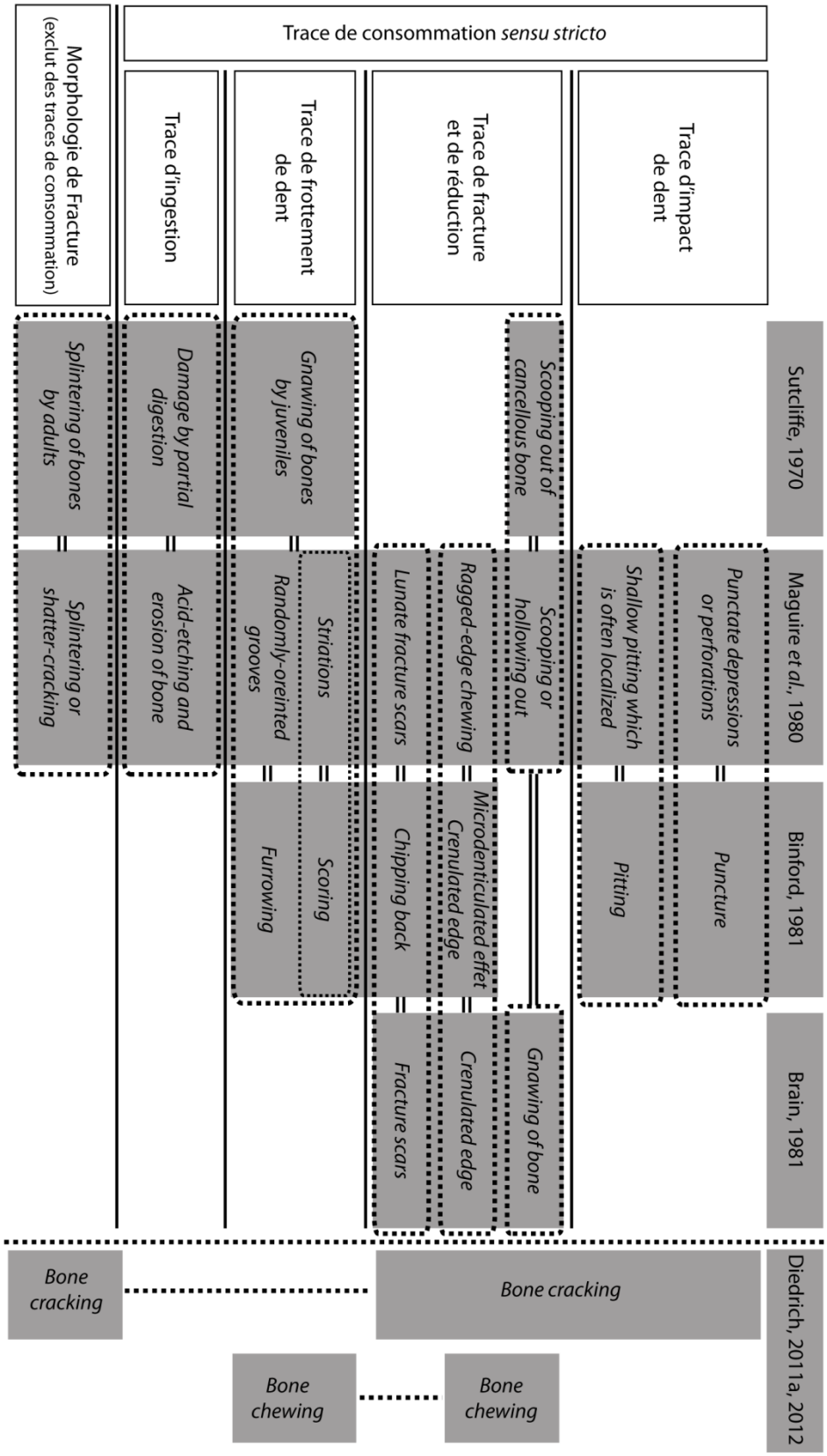


Figure 69. Synthèse des typologies des traces de consommation produites par les grands prédateurs / *Synthesis of consumption marks typologies.*

2.3.4.2. Analyse morphométrique des traces.

Depuis quelques années, de nouvelles études néo-taphonomiques sur la morphométrie des traces de carnivores se développent afin de déterminer l'action spécifique de chaque prédateur sur le matériel ostéologique (Selvaggio, 1994 ; Selvaggio & Wilder, 2001 ; Dominguez-Rodrigo & Piqueras, 2003 ; Foust, 2007 ; Campmas & Beauval, 2008 ; Delaney-Rivera *et al.*, 2009). La comparaison des diamètres maximums des *pits* ou *punctures* et autres traces (fig.70) à des données d'origine connue (loup, hyène, ours, chien, renard,…) permet d'affiner l'hypothèse de l'impact d'un prédateur vis-à-vis d'autres.

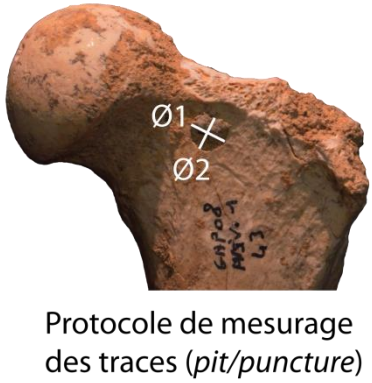


Figure 70. Protocole de mesurage des traces de dents / *Tooth mark measurement method.*

Ces différents travaux ont pour principal intérêt de tester l'apport de la morphométrie des traces de dents à la définition du prédateur responsable de la consommation et de l'accumulation osseuse. En revanche, ces méthodes de comparaison morphométrique entre échantillons modernes d'origine connue et assemblages fossiles, ne doivent pas être considérées comme la réponse au problème de la signature taphonomique des prédateurs. La majeure partie de ces échantillons morphométriques a été définie sur des prédateurs actuels, qui diffèrent de leurs ancêtres pléistocènes, mais aussi (et surtout) à partir de nourrissages expérimentaux avec des animaux maintenus en captivité, biaisant donc le comportement et potentiellement la morphologie et la morphométrie des traces de consommation. Ces données servent donc de base analytique (sous forme de diagrammes univariés ou bivariés) auxquelles seront ajoutées les données morphométriques des échantillons modernes en contexte sauvage (repaire d'hyène de Djibouti et d'Afrique du sud) et publiées par d'autres auteurs (*e.g.* Prucca, 2003 pour le loup).

2.3.4.3. Les traces de rongeur.

L'analyse des traces de consommation ne concerne pas seulement les carnivores. L'intervention du porc-épic dans le repaire semble relativement fréquente (épines, restes de porc-épic et traces de dents sur les os). Néanmoins il reste à définir précisément l'importance de son rôle sur les accumulations osseuses de grands carnivores (modifications, récupération et transport des os, impact sur la représentation squelettique des espèces…).

Comme pour la définition de l'impact des prédateurs à partir de la morphométrie des traces de dents, une définition précise des traces résultant de la consommation osseuses par les grands rongeurs doit être réalisée. Actuellement, sur le continent africain, le porc-épic est le seul rongeur de grande taille présent dans l'environnement, capable de modifier les assemblages produits par les carnivores. Au sein des accumulations pléistocènes, même si leur potentiel ostéophagique n'a jamais été mis en évidence, d'autres rongeurs de grande taille peuvent accompagner le porc-épic. L'association du porc-épic *Hystrix* sp., du castor *Castor fiber* et du *Trongotherium cuvieri* à Untermassfeld (Maul, 2001a, 2001b) ou de Saint-Vallier (Hugueney, 2004) pose ainsi la question de l'origine du matériel présentant des traces de rongeurs. Dans d'autres cas, malgré la présence de

traces évidentes sur les os, les grands rongeurs sont absents de l'assemblage (Las Fonelas P-1, Arribas *et al.*, 2009 ; Artenac ensemble I, Fourvel inédit).

Comme Maul (2001b) le suggère, la comparaison entre les mesures de DT d'incisives de différentes familles de rongeurs et le DT d'empreintes d'incisives permet de discriminer le rongeur responsable de la consommation osseuse (fig.71). Ainsi l'analyse comparative des traces présentes sur le matériel provenant de nos assemblages modernes de Djibouti (Yangula Ari) et pléistocènes (Peyre) permet d'une part de distinguer l'action des rongeurs actuels et fossiles, et d'autre part de définir l'intensité de leur impact. Enfin, associée à la définition taphonomique de nos assemblages (ensemble méthodologique précédemment développé), l'analyse des traces de rongeurs (morphologie, localisation, type de matériel) devra préciser l'influence de ces-derniers sur les accumulations.

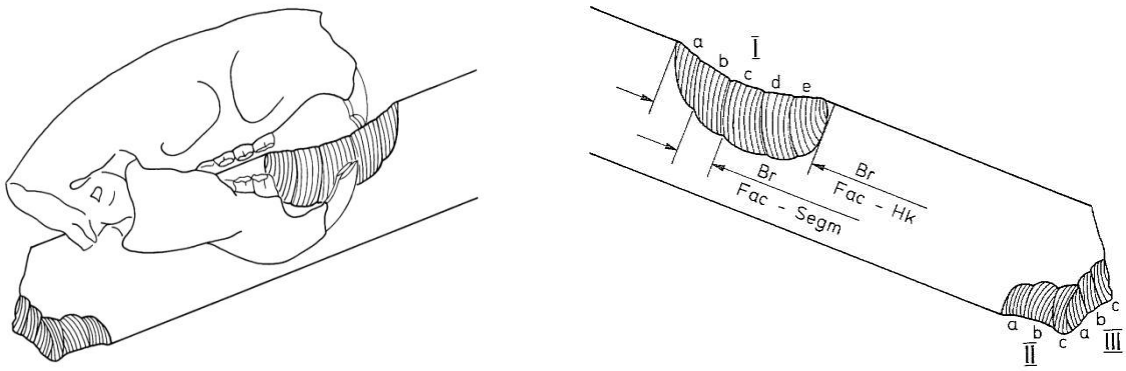


Figure 71. Schématisation de la consommation osseuse par le porc-épic et protocole de mesurage des traces (d'après Maul, 2001b) / *Simplication of bone consumption by porcupine and tooth mark measurements method (from Maul, 2001b).*

3. Méthodologie : synthèse

L'hyène a fait l'objet de nombreux travaux de recherches (écologie, néo-taphonomie, taphonomie, paléontologie). Paradoxalement la démultiplication des études a entraîné une démultiplication des méthodes d'analyses. Dans ce contexte il est difficile de réaliser une étude comparative avec l'ensemble des travaux existant.

En ce sens, l'analyse ostéométrique des populations de Hyénidés, se référant largement aux études publiées, passe par une homogénéisation des codes de mesurages, entre les protocoles généraux tels que von den Driesch (1976), et les méthodes spécifiques aux carnivores telles que Ehrenberg (1938, 1940), Dufour (1989) ou Argant (1988, 1991, 2010). Les méthodes de définition des structures de populations d'hyènes ont fait l'objet du même travail de synthèse en vue de l'élaboration d'une méthode dont les résultats sont comparables entre registres (moderne et fossile) ainsi qu'aux travaux antérieurs.

Depuis le développement important de la taphonomie au cours des années 1980, l'intérêt porté aux traces de Carnivores s'est largement accru. L'élaboration d'une typologie commune des traces de consommation passe par la présentation et la comparaison des typologies existantes. Ainsi, tout comme les protocoles de mesurage, la typologie des traces a fait l'objet d'une homogénéisation en

vue d'obtenir un référentiel applicable à chaque assemblage, à chaque prédateur et comparable aux données présentes dans la littérature.
Cette section a clairement montré la nécessité de 1) faire une synthèse des travaux existants (aussi bien sur le registre moderne que fossile) afin de sérier la variabilité analytique et 2) l'importance de la sélection des données selon l'étude comparative menée.

Chapitre V

Analyse des populations de Hyénidés.

Introduction.

Le rôle taphonomique d'importance de l'hyène des cavernes et sa présence fréquente dans les assemblages quaternaires, ont permis le développement de nombreux travaux paléontologiques et paléo-écologiques (*e.g.* Lindental *in* Soergel, 1937 ; Teufelslucken *in* Ehrenberg 1938-1940 ; Lunel-Viel *in* Bonifay, 1971 ; Gerde *in* Clot, 1980, 1987 ; repaires anglais *in* Turner, 1981 ; Camiac *in* Guadelli, 1987 ; Villa Seckendorf *in* Zielger, 1996 ; Labeko Koba *in* Altuna & Mariezkurrena, 2000 ; sites polonais *in* Barycka, 2008). Malgré le nombre et la qualité de ces travaux, les variabilités morphologiques et morphométriques de l'hyène des cavernes rendent son intérêt biostratigraphique assez limité. Seules les variations de taille suggèrent une attribution chronologique à l'image de la *Crocuta spelaea* archaïque (Chauviré, 1962) ou *Crocuta spelaea intermedia* (Bonifay, 1971), hyène gracile du Pléistocène moyen.
Pourtant les variations de taille sont courantes au sein du genre tout au long du Pléistocène. De nombreuses études mettent en avant l'hypothèse d'une influence climatique, la taille des animaux variant selon les phases glaciaires et interglaciaires (Kurtén, 1958, 1963, 1968 ; Kurtén & Poulianos, 1977 ; Klein & Scott, 1989). Cependant, l'analyse des variations de taille des hyènes fossiles ne s'est, à ce jour, jamais posée en termes d'influence éco-éthologique.
Les importantes variations ostéométriques observées au sein d'une même phase chronologique, et parfois d'une même population, posent la question du dimorphisme sexuel. Même si l'on connait toutes les difficultés pour distinguer les mâles des femelles *Crocuta* actuelles (Whateley, 1980 ; Hamilton III *et al.*, 1986), la composition du clan, en termes d'individus sexés, est un élément majeur de la hiérarchie. Malgré la quantité de matériel et de données disponibles, ce caractère n'a que rarement été discuté pour les ensembles paléontologiques (Clot, *op. cit.*, Fosse, 1997). Les méthodes empruntées à la paléontologie (ostéométrie, morphologie) et l'archéozoologie (quantification, structure de population) sont utilisées pour définir les clans d'hyènes fossiles.

1. Variabilité ostéométrique des populations d'hyènes.

La définition du repaire d'hyène pléistocène ne peut se contenter d'une analyse taphonomique *sensu stricto*. La population (NR, NMI) étant un élément de caractérisation de nos assemblages (Fosse, 1994 ; Pickering, 2002 ; Kuhn *et al.*, 2008), il est nécessaire d'en effectuer une analyse morphologique et ostéométrique. L'étude comporte des assemblages couvrant la majeure partie du Pléistocène supérieur et quelques assemblages modernes. Chaque échantillon présente une quantité importante de matériel osseux, tant crânien que post-crânien (tab. 40). Comparativement à d'autres repaires pléistocène d'Europe, les dents isolées sont constamment représentées (fig.72). Le matériel crânien (maxillaires, mandibules, dents isolées) représente généralement plus de 50% du matériel osseux d'hyènes (en dehors du cas de Guattari où il représente 35%). Cette distribution (liée à la conservation différentielle) justifie une prédominance des travaux portant sur ces éléments osseux en particulier. Il faut alors souligner d'une part la rareté des données ostéométriques portant sur le matériel post-crânien, et d'autre part la grande disparité des variables mesurées. Par conséquent, les projections bivariées sont limitées aux données collectées sur les échantillons d'études et aux valeurs les plus communément présentées dans la littérature. Cela est regrettable car l'étude du matériel post-crânien apporte des éléments essentiels pour définir les populations : morphologie des individus (taille), dimorphisme sexuel. De là, la description du matériel, sur la base de comparaisons avec les données d'autres assemblages Pléistocènes et Holocènes, porte à la fois sur le matériel

crânien (dentaire et mandibulaire) ainsi que sur les éléments post-crâniens (os longs, métapodes, vertèbres, ceintures). Ce travail s'inscrit dans une dynamique de recherche portant sur les variations morphologiques et morphométriques du genre *Crocuta* et la description des populations (recherche du *sex-ratio* en vue de mieux caractériser les clans d'hyènes des cavernes et leur paléo-écologie).

Site	Artenac c10	GAP	Peyre	Fouvent	Conives	Uniab	Datagabou	Yangula Ari
Espèce	**C. c. spelaea**					**P. brunnea**	**C. crocuta/ H. hyaena**	
Crâne	10 (5)		14 (6)	6 (1)	1 (<1)		1 (3)	2 (3)
maxillaire	10 (5)		3 (1)	3 (<1)	15 (4)			3 (4)
mandibule	22 (10)	3 (5)	5 (2)	26 (3)	21 (5)	2 (67)		6 (9)
Dent isolée	100 (46)	31 (55)	144 (60)	732 (86)	316 (75)	1 (33)	1 (3)	5 (7)
Atlas	2 (1)			2 (<1)				1 (1)
Axis	3 (1)		2 (1)					1 (1)
Cervicale	2 (1)		4 (2)	4 (<1)	1 (<1)		2 (5)	4 (6)
Thoracique	1 (<1)		4 (2)	3 (<1)			7 (18)	5 (7)
Lombaire			1 (<1)	2 (<1)			2 (5)	2 (3)
Sacrum								1 (1)
Caudale	1 (<1)			4 (<1)				
Vertèbre (?)			3 (1)					2 (3)
Côte					1 (<1)		7 (18)	8 (11)
Scapula	1 (<1)						1 (3)	3 (4)
Humérus	2 (1)		5 (2)	8 (1)	6 (1)		3 (8)	5 (7)
Radius	3 (1)	2 (4)	7 (3)	4 (<1)	7 (2)		2 (5)	2 (3)
Ulna	1 (<1)	4 (7)	1 (<1)	2 (<1)	6 (1)			2 (3)
Carpien	3 (1)		3 (1)	4 (<1)	4 (1)		1 (3)	1 (1)
Métacarpe	7 (3)	2 (4)	9 (4)	4 (<1)	5 (1)			2 (3)
Coxal	1 (<1)		1 (<1)	2 (<1)			2 (5)	1 (1)
Fémur	3 (1)		3 (1)	2 (<1)	11 (3)			1 (1)
Patella	2 (1)		1 (<1)	1 (<1)				
Tibia	3 (1)	3 (5)	5 (2)	4 (<1)	7 (2)		1 (3)	2 (3)
Fibula				2 (<1)				
Calcaneum	3 (1)		1 (<1)	2 (<1)			1 (3)	
Talus	3 (1)	1 (2)	2 (1)	3 (<1)			1 (3)	
Tarsien	1 (<1)			1 (<1)	1 (<1)		1 (3)	
Métatarse	3 (1)	1 (2)	3 (1)	3 (<1)	2 (<1)		4 (10)	1 (1)
Phalange 1	10 (5)	4 (7)	9 (4)	9 (1)	7 (2)		1 (3)	3 (4)
Phalange 2	13 (6)	4 (7)	2 (1)	6 (1)	6 (1)			4 (6)
Phalange 3	4 (2)		3 (1)	6 (1)	4 (1)			3 (4)
Sésamoïde				3 (<1)				
Métapode	5 (2)	1 (2)	5 (2)	2 (<1)	1 (<1)			
Total	219	56	240	850	422	3	38	70

Tableau 40. Inventaire du matériel osseux d'hyène de chaque assemblage pléistocène et holocène. NR (%NR) / *Hyena bone remains inventory from Pleistocene and Holocene samples. NISP (%NISP).*

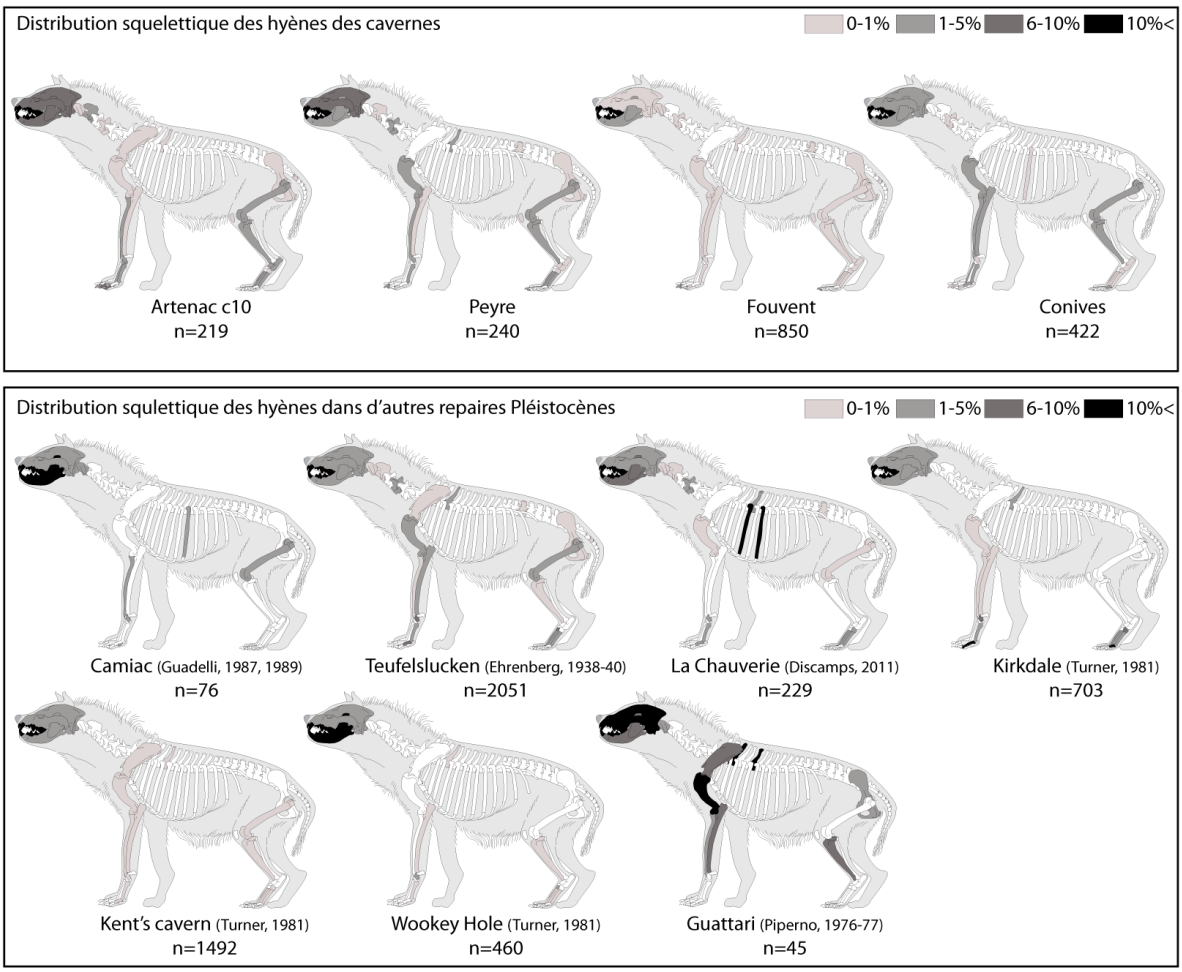


Figure 72. Distribution squelettique des hyènes de différents repaires pléistocènes d'Europe / *Hyena skeletal part distribution from various European Pleistocene dens.*

Chacune des descriptions et analyses (présentation de notre matériel, comparaison ostéométrique entre nos gisements d'études et les populations publiées) met en évidence une importante variabilité morphométrique. Cette dernière s'observe au sein de populations synchrones, mais aussi au travers de la comparaison d'ensembles paléontologiques diachroniques. Ces fluctuations, s'échelonnant au cours du temps, on déjà été mises en évidence par plusieurs auteurs. Kurtén (1963) montre l'accroissement progressif des mensurations crâniennes (longueur condylo-basale) de l'hyène des cavernes jusqu'à son maximum durant le Würm. Ajoutant à son analyse le matériel de Petralona, Kurtén & Poulianos (1977) confirment cette tendance générale. Ils soulignent au passage le rôle des conditions climatiques et environnementales sur la fluctuation de la longueur du crâne mettant clairement en évidence une tendance à la diminution au cours des phases interglaciaires (Kurtén & Poulianos, 1977 : 104 fig. 9 , 105).

1.1. Le squelette crânien.

Les Hyénidés se caractérisent par leur denture massive adaptée à la fragmentation et la consommation des restes osseux. Elle est composée chez le genre *Crocuta* de 16 à 17 dents

définitives (la M1/ résiduelle n'étant pas constante) selon la formule suivant : I $\frac{3}{3}$; C $\frac{1}{1}$; P $\frac{4}{3}$; M $\frac{(1)}{1}$. Les dents déciduales sont au nombre de 14 : Di $\frac{3}{3}$; Dc $\frac{1}{1}$; Dpm $\frac{3}{3}$.

Le matériel crânien, et plus particulièrement dentaire, représente la majeure partie des restes conservés. Les ensembles ostéologiques d'hyènes des cavernes comprennent de 45% (Artenac c10) à 85% (Fouvent) de dents isolées. La quantité de matériel disponible autorise une description précise des caractères morphologiques et morphométriques pour chaque population. Entre les dents isolées et les pièces encore incluses dans les éléments mandibulaires et maxillaires, chaque échantillon dispose de tous les rangs dentaires (tab.41) : incisives, canines, prémolaires et molaires inférieures et supérieures. Seront successivement présentées, les dents déciduales supérieures et inférieures, puis les dents définitives supérieures et inférieures.

	Artenac c10		**GAP**		Peyre		Fouvent		Conives	
	Sin	**Dext**	**Sin**	**Dext**	**Sin**	**Dext**	**Sin**	**Dext**	**Sin**	**Dext**
I sup (I1/I2/I3)	1/1/6	-/4/7	-/-/2	-/-/1	-/2/2	1/3/2	2/17/9	1/15/16	1/8/5	1/6/7
C/	6	7					8	8	16	9
P1/	2	1	2		4	3	13	7	7	2
P2/	2	4		1	2	4	7	9	5	5
P3/	5	7	1	1	3	2	14	9	11	6
P4/	11	7		2	5	5	20	14	15	9
I inf (I1/I2/I3)	1/1/2	3/2/2			2/4/4	2/3/2	5/7/23	2/5/20	2/4/7	1/1/3
/C	10	4	1		1	2	23	22	10	12
P/2	7	3		1	1	2	14	8	6	10
P/3	7	10			9	2	28	26	15	12
P/4	11	11	1		3	3	39	38	9	15
M/1	12	12	1	1	4	4	26	37	7	15
Dc/							6	8	3	3
D2/			1			1	3	5	3	4
D3/					4		17	7	6	5
D4/					2	3	6	3	2	2
/Dc							7	2	6	3
D/2			1		3	3	9	5	5	4
D/3			1		8	1	11	10	6	1
D/4	1		1	1	7	5	20	11	9	7
Total	164		20		123		614		315	

Tableau 41. Inventaire du matériel dentaire d'hyène des cavernes (dents isolées + dents en place) / *Cave hyena teeth distribution.*

1.1.1. Les dents déciduales supérieures.

Les dents déciduales supérieures sont assez bien représentées. La rareté des descriptions et analyses morphométriques portant sur ces dents n'autorise pas une étude comparative poussée. Ehrenberg (1938) produit la seule étude décrivant précisément les dents déciduales d'hyènes des cavernes. Cependant, seules les valeurs extrêmes sont présentées. Les données morphométriques sont comparées entre ces 4 assemblages : Peyre, Fouvent, Conives et Baume-Longue (tab.42).

La D2/ est une dent déciduale relativement conique et unicuspide. Le protocône occupe la quasi-totalité de la surface de la dent. La couronne est traversée par une arête saillante qui, dans sa partie postérieure, peut présenter un petit relief conforme à la description faite par Clot (1980) sur le matériel de Gerde. En face linguale, la base de la couronne est marquée par un fort cingulum. Les quelques données morphométriques ne révèlent pas de différences significatives entre les échantillons, la D2/ est une dent massive où le DVL représente toujours plus de 50% du DMD de la

dent (tab.45). Ehrenberg (1938) enregistre des proportions DVL/DMD tout à fait équivalentes aux populations étudiées (DVL=6-8,6mm ; DMD=10,9-12,9mm).
La carnassière de lait (D3/) est bien plus complexe que la D2/. Le protocône très prononcé repose sur une imposante racine s'orientant vers l'intérieur du palais. Cette cuspide, en position antérieure sur les dents définitives, est située à l'arrière de deux petites cuspides, l'une antéro-externe, l'autre en retrait en face interne (Reynolds, 1902 ; Bonifay, 1971 ; Clot, 1980). Le métastyle est assez court et, comme le décrit Clot (*op. cit.*), ne dépasse guère le tiers du DMD total. Les DMD pris sur le matériel de nos ensembles, semblent mettre en avant une différence entre le site Eémien de Peyre et les sites würmiens. Les D3/ de Peyre sont plus courtes (DMD=20(19-20,4)) que les hyénons du Würm où le DMD n'est jamais inférieur à 20 mm. La population de Teufelslucken confirme d'ailleurs les fortes proportions des D3/ würmiennes (DVL=12,5-15mm ; DMD=21,6-23,1mm). Cette différence peut être le résultat de l'accroissement de la taille des déciduales au court du Pléistocène (tout comme observé pour les définitives), ou simplement le reflet de la variabilité morphométrique de cette dent.
La D4/ présente une morphologie particulière (facilitant d'ailleurs sa détermination). Large et plate, de forme sub-triangulaire, Clot (1980) décrit sa surface occlusale comme « mamelonnée ». Morphologiquement proche de la M1/ supérieure de l'hyène rayée, elle n'est pas remplacée par une dent définitive chez l'hyène tachetée (ou rarement par une dent résiduelle). 19 D4/ ont pu être mesurées (tab.45). Les données confirment l'importante variabilité suggérée par Clot (*op. cit.*) : le DVL varie entre 11 et 15 mm mais la moyenne est à peu près stable, autour de 13mm ; le DMD, lui, est bien plus variable (compris entre 7 et 11mm) et les moyennes différent d'un gisement à un autre (de 7,3 à Baume-Longue à 10,2 à Fouvent). Bien qu'entrant dans la distribution des D4/ würmiennes, les valeurs enregistrées par Ehrenberg (1938) à Teufelslucken sont plus importantes d'environ 1 mm (DVL=12,6-16,3 ; DMD=7-11,4).

Dent	Sites	Période	DVL			DMD			Source
			n	min-max	moy.	n	min-max	moy.	
D2/	Peyre	Eémien – OIS5e ?	5	6-7	6,4	4	10,8-11,6	11,3	
	Fouvent	OIS3 (35 ka)	8	7-9	7,6	8	11,6-14	12,5	
	Conives	OIS3 (30 ka)	7	6,4-7,8	7,1	7	11-12	11,6	Fourvel, 2008
	Baume-Longue	OIS3	2	6,7-6,7		2	11-11		Fourvel, inédit
D3/	Peyre	Eémien – OIS5e ?	1	12		5	19-20,4	20	
	Fouvent	OIS3 (35 ka)	6	13-15	13,5	13	21,3-23,7	22,6	
	Conives	OIS3 (30 ka)	4	12-13,6	12,4	4	21,7-22,5	22,1	Fourvel, 2008
	Baume-Longue	OIS3	2	12-13,8	12,9	2	20,6-21,4	21	Fourvel, inédit
D4/	Peyre	Eémien – OIS5e ?	6	11-13	12,2	6	7-9	7,5	
	Fouvent	OIS3 (35 ka)	7	12-15	12,6	6	9-11	10,2	
	Conives	OIS3 (30 ka)	4	13-14,5	13,8	4	8,4-10,7	9,4	Fourvel, 2008
	Baume-Longue	OIS3	2	12,3-14,1	13,2	2	6,9-7,8	7,3	Fourvel, inédit

Tableau 42. Odontométrie comparée des déciduales supérieures (D2/, D3/ et D4/) d'hyènes des cavernes de divers gisements (en mm) / *Upper deciduous teeth measurements (D2/, D3/, D4/).*

1.1.2. Les dents déciduales inférieures.

Les déciduales inférieures sont bien représentées. 95 dents déciduales inférieures sont rapportées aux trois jugales : 23 D/2, 32 D/3 et 40 D/4. Tout comme leurs homologues supérieures, les descriptions et comparaisons portant sur ces pièces sont rares, et par conséquent ne permettent pas une analyse comparative poussée. La morphologie de ces restes et les quelques observations odontométriques, autorisent quelques commentaires (tab.43).

La D/2 est une dent unicuspide. Le protoconide occupe la quasi-totalité de la surface de la dent. Une légère arête d'axe antéro-postérieur partage la couronne et présente deux petits denticules se développant à la base antérieure et postérieure de cette arête. D'un point de vue métrique, les données collectées sur nos échantillons révèlent des proportions (DVL/DMD) proches entre chaque gisement depuis l'OIS5e de Peyre à l'OIS3 de Conives. Les données de Teufelslucken s'inscrivent tout à fait dans cette constante (DVL/DMD=4,9-6,2/8,3-10,7 *in* Ehrenberg, 1938). La D/2 de GAP est comparativement plus grande mais en l'absence d'autres pièces, elle ne peut à elle seule représenter une différence significative.
La D/3 dispose de trois cuspides bien marquées : l'important protoconide est précédé d'une cuspide antéro-interne, surplombant un cingulum, et suivie d'une cuspide postérieure nettement dissociée du protoconide. Contrairement à la D/2, les données morphométriques distinguent deux ensembles : les hyénons éémiens de Peyre disposent de D/3 assez petites (DVLmoyen/DMDmoyen=6,1/12,7mm). Les valeurs obtenues pour les gisements würmiens de Fouvent et Conives sont en moyenne plus grandes de 1mm (aussi bien pour le DVL que le DMD). Les longueurs des D/3 de Teufelslucken s'accordent bien avec Conives et Fouvent (DMD=12,5-15mm). Cependant, ces dents sont fines et présentent un DVL tout à fait comparable à Peyre (DVL=5,8-7,6mm). Le matériel de GAP contient une D/3 qui, à l'inverse de la D/2, est très petite mais ne constitue en rien un élément significatif.
La D/4, ou carnassière de lait inférieure, a une morphologie très similaire à la dent définitive. Elle s'en distingue par un paraconide et un protoconide de longueurs équivalentes ainsi qu'un talonide proportionnellement plus long que sur la M/1 et marqué de 2 à 3 petites cuspides. D'un point de vue morphométrique, la D/4 ne présente aucune variation significative entre les différentes populations étudiées. Les valeurs obtenues pour nos populations s'inscrivent bien dans la distribution des D/4 de Teufelslucken (DVL/DMD=6,5-9,2/16,4-22) présentées par Ehrenberg (1938).

Dent	Sites	Période	DVL			DMD			Source
			n	min-max	moy.	n	min-max	moy.	
D/2	Peyre	Eémien – OIS5e ?	5	5-6	5,3	4	9-11	10,1	
	GAP	Eémien (~100ka)	1	7		1	12		Crégut & Fourvel, inédit
	Fouvent	OIS3 (35 ka)	11	5-7,2	6,3	11	9,5-12	10,8	
	Conives	OIS3 (30 ka)	6	5-7	5,9	6	9-13	10,5	Fourvel, 2008
D/3	Peyre	Eémien – OIS5e ?	8	5,4-7,6	6,1	8	10-14	12,7	
	GAP	Eémien (~100ka)	1	6.5		1	9		Crégut & Fourvel, inédit
	Fouvent	OIS3 (35 ka)	16	5,4-8	7,1	15	12,7-15	13,9	
	Conives	OIS3 (30 ka)	7	6-8	7	6	13,5-15	14,2	Fourvel, 2008
D/4	Artenac c10	OIS5c (100 ka)	1	8		1	20		
	Peyre	Eémien – OIS5e ?	9	7-7,8	7,4	9	18,7-20.3	19,2	
	Fouvent	OIS3 (35 ka)	21	7-9	8	17	19-21	19,6	
	Conives	OIS3 (30 ka)	9	5,6-9	8	10	14,5-21	19,4	Fourvel, 2008

Tableau 43. Odontométrie comparée des déciduales inférieures (D/2, D/3 et D/4) d'hyènes des cavernes de divers gisements (en mm) / *Lower deciduous teeth measurements (D/2, D/3, D/4)*.

1.1.3. Les éléments maxillaires.

Aucun crâne complet n'est présent dans les séries étudiées. Les portions de maxillaire sont assez bien représentées (Artenac c10 = 10 ; Peyre = 3 ; Fouvent = 3 ; Conives = 15) mais il est rare que les séries jugales soient complètes. De plus, les données morphométriques portant sur les séries jugales supérieures sont elle-mêmes rares. Par conséquent la présentation, la description et l'analyse des jugales du maxillaire se fait rang par rang.

1.1.4. Incisives supérieures.

Comme pour l'ensemble des carnivores fissipèdes, le prémaxillaire dispose de trois incisives dont la morphologie générale est similaire à l'ensemble des espèces. Les premières et secondes incisives partagent une morphologie relativement proche : la couronne de la dent porte trois cuspides, une principale et deux petits denticules situés plus bas en face linguale. La taille est le critère principal de distinction entre les deux rangs. La troisième incisive est dite caniniforme.
En ce qui concerne plus particulièrement l'hyène, le matériel étudié autorise les commentaires suivants. La racine des deux premières incisives, conforme à la description de Clot (1980), est relativement aplatie et de section triangulaire. Les dents présentent bien les deux denticules linguaux nettement dissociés du reste de la couronne et surmontant un cingulum marqué sur cette même face. Les données morphométriques portant sur ces dents sont peu fréquentes. Le matériel de Lunel-Viel 1 (Fosse, com. pers.) du Pléistocène moyen et de Gerde (Clot, *op. cit.*) attribué à la transition Riss-Würm (Eémien) complète notre échelle chronologique et permet de faire quelques commentaires morphométriques (tab.44). Ces dents sont assez étroites en comparaison de leur DMD : le DVL est généralement inférieur de 2 à 4 mm du DMD. Cette aplatissement déjà marqué pour la I1/ est plus important encore pour la I2/ où l'on enregistre jusqu'à 5mm de différence pour le matériel de Gerde.
Les données de comparaison portant sur les incisives supérieures d'hyènes des cavernes sont rares (*e.g.* Clot, 1980 ; Guadelli, 1987 ; Ambros, 1998 ; Barycka, 2008). Cependant, les premières comparaisons suggèrent un accroissement de la taille de ces dents vers la fin du Pléistocène supérieur. En effet les hyènes de Lunel-Viel (Pléistocène moyen) présentent des I1/ et I2/ très petites (DVL/DMD moy. I1/=3,4/5,5 ; DVL/DMD moy. I2/=5/7,6) face aux hyènes würmiennes de Conives (DVL/DMD moy. I1/=6,4/7,9 ; DVL/DMD moy. I2/=7,2/9,7). Les ensembles de phases chronologiques intermédiaires confirment cette tendance : les mesures minimales et maximales des DVL et DMD des I1/ et I2/ d'Artenac c10, Peyre et Gerde augmentent progressivement jusqu'aux ensembles würmiens. Les dents de Fouvent présentent des mesures proches de l'ensemble sub-contemporain de Conives. Les 2 I2/ des sites würmiens polonais publiés par Barycka (2008) s'accordent aux valeurs de Conives (Deszczowa VIIa = 6,6/9 ; Oblazowa X = 6,3/8,2). Les 4 I2/ de Cueva del Bùho (Espagne) présentent des proportions encore plus fortes (DVL=7,1-10,2 ; DMD=10,7-13,3 *in* Iñigo *et al.*, 1998).
La I3/ de l'hyène est facilement déterminable en raison de son aspect caniniforme typique. Morphologiquement, cette dent se caractérise par un cingulum marqué en face linguale. Nos échantillons présentent un nombre assez important de I3/ (Artenac c10=10 ; Peyre=7 ; Fouvent=21 ; Conives=12). Deux dents supplémentaires du Grand Abri aux Puces (Eémien, OIS5) ont été mesurées, ainsi que du matériel inédit de la Baume-Longue (n=10). Ces dents sont moins étroites que les deux premières et, tout comme la racine, la couronne présente une section triangulaire. Si les mesures des I1/ et I2/ mettent en avant une gradation depuis le Pléistocène moyen jusqu'àl 'OIS3, la I3/ dévoile une autre tendance. L'accroissement de la taille s'observe bien d'après les moyennes obtenues pour le Mindel-Riss de Lunel-Viel, l'OIS5 d'Artenac et du Grand Abri aux Puces : on passe d'un DVL moyen de 7,9±0,48 (n=15) à Lunel à 10,7 pour GAP et de 11,3±0,8 (n=15) de DMD à 13. En revanche, la morphométrie moyenne reste stable depuis 100ka jusqu'à l'OIS3 (DVL entre 9,6 et 11 et DMD entre 13 et 14). L'observation des extrêmes (plus particulièrement du DMD) suggère des oscillations de taille : augmentation de taille d'Artenac à Peyre, puis diminution au Riss-Würm de Gerde, puis forte augmentation et variabilité importante à Fouvent (OIS3) et enfin diminution progressive pour les

sites de la Baume-Longue et Conives. Les I3/ de la Bouhadère (Clot, 1980), de Cueva del Bùho (Iñigo *et al.*, 1998) ou des sites würmiens allemands (Breitenfurt, Mauern *in* Ambros, 1998) présentent des mesures comparables aux sites étudiés du Pléistocène supérieur et confirment nos observations (DMD compris entre 11,1 et 14,5).

Dent	Sites	Période	DVL			DMD			Source
			n	min-max	moy.	n	min-max	moy.	
I1/	Lunel-Viel I	Mindel-Riss (350ka)	2	3,2-3,5	3,4	2	5,4-5,5	5,5	Fosse, com. pers.
	Artenac c10	OIS5c (100 ka)	3	4,9-6	5,3	3	7,8-8	7,9	
	Peyre	Eémien – OIS5e ?	2		6	2	7-7,4	7,2	
	Gerde	Riss-Würm (?)	4	4-4,5	4,3	4	7,8-8	7,9	Clot, 1980, 1987
	Fouvent	OIS3 (35 ka)	4	4-7	6	4	7-9	8,1	
	Conives	OIS3 (30 ka)	3	6-6,7	6,4	3	7,5-8,4	7,9	Fourvel, 2008
I2/	Lunel-Viel I	Mindel-Riss (350ka)	5	4,5-5,5	5	5	7,1-8,2	7,6	Fosse, com. pers.
	Artenac c10	OIS5c (100 ka)	3		7	3	9-10	9,5	
	Peyre	Eémien – OIS5e ?	9	7-8	7,4	8	9,3-10	9,7	
	Gerde	Riss-Würm (?)	9	5-6	5,4	8	8,2-11,2	10,2	Clot, 1980, 1987
	Fouvent	OIS3 (35 ka)	31	6-8,2	6,9	32	7,9-11,7	9,8	
	Conives	OIS3 (30 ka)	14	6-8,4	7,2	14	8-11	9,7	Fourvel, 2008
I3/	Lunel-Viel 1	Mindel-Riss (350ka)	15	7,1-8,6	7,9	15	10,3-12,9	11,3	Fosse, com. pers.
	Artenac c10	OIS5c (100 ka)	10	4-12	9,7	10	9,8-14	12,7	
	GAP	Eémien (~100ka)	2		10,7	2		13	Crégut & Fourvel, inédit
	Peyre	Eémien – OIS5e ?	7	9-11	9,7	6	12-14,8	13	
	Gerde	Riss-Würm (?)				5	12,5-13,7	13	Clot, 1980, 1987
	Fouvent	OIS3 (35 ka)	21	8,7-12	10,7	21	9,5-15	13,1	
	Baume-Longue	OIS3	9	9,8-12,8	11,1	10	12,7-14,7	13,9	Fourvel, inédit
	Conives	OIS3 (30 ka)	12	6-11	9,6	12	8,3-14	12,5	Fourvel, 2008

Tableau 44. Odontométrie comparée des incisives supérieures (I1/, I2/ et I3/) d'hyènes des cavernes (en mm) / *Upper incisive measurements (I1/, I2/, I3/).*

1.1.5. Canines supérieures.

De manière générale, la racine de la canine supérieure respecte l'axe de la couronne formant une pièce relativement droite, contrairement à la dent inférieure pour laquelle la racine présente une courbure fortement marquée nécessaire à l'insertion de la dent dans la mandibule. La couronne seule peut aussi suffire à la détermination de ce rang dentaire. Selon Clot (1980), la canine supérieure se distingue de son homologue inférieur par la présence d'un bourrelet triangulaire se formant à la base de la couronne, à la jonction l'arête antéro-interne et du cingulum. D'autres auteurs se réfèrent à la présence de deux arêtes très saillantes (dont l'antéro-interne) ménageant une surface active relativement plane (Testu, 2006 ; Barycka, 2008).

Des canines supérieures ont pu être mesurées pour trois gisements : 11 pièces à Artenac c10, 15 à Fouvent et 23 à Conives. La comparaison entre les données de nos échantillons et d'autres assemblages met en avant d'importantes oscillations de taille (tab.45). Les hyènes rissiennes de Châtillon-Saint-Jean disposent de canines robustes (DVL=13,9 (13,6-14) / DMD=17,7 (17-18) d'après Chauviré, 1962). Le passage entre la phase glaciaire du Riss et l'interglaciaire Riss-Würm (stade 5) se traduit par une diminution des DVL et DMD des C/. Ainsi les hyènes d'Artenac c10 ont des canines relativement petites avec un DVL moyen de 12,1 (n=11) et un DMD moyen de 15,6 (n=11). L'assemblage de Gerde ne correspond pas avec la tendance observée : les canines ont des proportions similaires voire plus importantes qu'à Châtillon-Saint-Jean. Ceci peut être le résultat d'un échantillon trop faible (n=4), ou de la variation morphométrique des hyénidés de cette phase. Au

Würm (stade 3), les canines deviennent très robustes. Les moyennes et extrêmes de Fouvent (DVL/DMD=13,2(12-14)/17,5(17-18)), Conives (DVL/DMD=13(8-16)/16,3(11,6-18)) et Baume-Longue (DVL/DMD=14,2(13,3-15,1)/18(16,3-19)) représentent à la fois la forte taille de ces animaux et l'importante variabilité morphométrique des hyènes würmiennes. Les sites allemands présentent des proportions équivalentes et une variabilité tout aussi importante (Breitenfurt DVL/DMD=12,7(9,5-14)/16,1(14-8) ; Mauern DVL/DMD=11,5(8-14)/14,3(12-17) *in* Ambros, 1998).
D'une manière générale, cette évolution des rapports DVL/DMD de C/ est conforme aux observations faites par Kurtén & Poulianos (1977 : fig. 9 p. 104) sur la base de la longueur condylo-basale du crâne : le matériel rissien de Châtillon-Saint-Jean suggère une hyène puissante, s'ensuit au cours de l'OIS5 une diminution de la taille des hyènes avant une augmentation très importante au cours de l'OIS3 (à nuancer par une variabilité assez forte des valeurs morphométriques).

Sites	Période	DVL			DMD			Source
		n	min-max	moy.	n	min-max	moy.	
Artenac c10	OIS5c (100 ka)	11	10-14	12,1	11	13-17	15,6	
Fouvent	OIS3 (35 ka)	15	12-14	13,2	13	17-18	17,5	
Conives	OIS3 (30 ka)	23	8-16	13	22	11,6-18	16,3	Fourvel, 2008
Autres sites								
Châtillon-Saint-Jean	Riss (250 ka)	4	13,6-14	13,9	5	17-18	17,7	Chauviré, 1962
Gerde	Riss-Würm (?)	4	13-14,1	13,7	4	17-18,8	18,1	Clot, 1980, 1987
Baume-Longue	OIS3	8	13,3-15,1	14,2	7	16,3-19	18	Fourvel, inédit
Hyènes actuelles								
C. crocuta	Afrique	14	10,6-13	12	21	13-18	16	Martin, 1968 ; Saxon, 1974 ; Turner, 1984
H. hyaena	Afrique	2	9,7-10	9,9	2	13,8-14	13,9	Fourvel, inédit

Tableau 45. Odontométrie comparée des canines supérieures (C/) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / *Upper canine measurements(C/) from cave hyena and modern species*.

1.1.6. Première prémolaire supérieure.

Morphologiquement la première prémolaire supérieure de l'hyène est une petite dent unicupside de forme sub-circulaire à ovalaire. Une arête saillante traverse la dent selon l'axe mésio-distal. La base de la couronne présente un bourrelet cingulaire fortement marqué.
Rarement mentionnée et décrite dans la littérature, la P1/ est assez bien représentée dans nos échantillons : 3 pièces mesurables à Artenac c10, 9 à Peyre, 21 à Fouvent et 10 à Conives. A cela s'ajoutent 3 éléments supplémentaires au Grand Abri aux Puces et 4 à la Baume-Longue. D'une manière générale les données morphométriques sont sensiblement équivalentes d'un site à un autre et d'une période à une autre (tab.46). En moyenne le DVL est compris entre 7 et 8mm, le DMD aux alentours de 8mm. Remarquons tout de même la petitesse des P1/ de Lunel-Viel dont les mesures DVL/DMD moyen n'atteignent pas les 7 mm et ne dépassent guère les hyènes tachetées actuelles. Le site interglaciaire de Peyre semble lui aussi se distinguer légèrement des autres assemblages par des pièces de petites tailles (DVL/DMD = 6,8(5-7,4) / 7,9(7,2-8,5)).

Sites	Période	DVL			DMD			Source
		n	min-max	moy.	n	min-max	moy.	
Artenac c10	OIS5c (100 ka)	3	7-8	7,5	3	8-9	8,3	
Peyre	Eémien – OIS5e ?	9	5-7,4	6,8	9	7,2-8,5	7,9	
Fouvent	OIS3 (35 ka)	20	6-9	7,6	21	7-9	7,7	
Conives	OIS3 (30 ka)	10	7-7,7	7,4	9	7-8,5	7,6	Fourvel, 2008
Autres sites								
Lunel-Viel 1	Mindel-Riss (350 ka)	12	5-7,5	6,2	13	5,1-8,5	6,7	Bonifay, 1971 ; Foss, com. pers.
GAP	Eémien (~100 ka)	3	6-8	7,3	3	7-8,7	8,1	Crégut & Fourvel, inédit
Gerde	Riss-Würm (?)	10	7,4-8,7	7,7	11	7,3-9,1	8,2	Clot, 1980, 1987
Baume-Longue	OIS 3	4	6,7-8,6	7,8	4	7,6-8	7,8	Paulus, 1946 ; Fourvel, inédit
Hyènes actuelles								
C. crocuta	Afrique	16	5,7-7,5	6,8	1		6,4	Khan, 1972 ; Turner, 1984
H. hyaena	Afrique	2	5,3-5,6	5,5	3	5,8-7,4	6,5	Khan, 1972 ; Fourvel, inédit

Tableau 46. Odontométrie comparée des premières prémolaires supérieures (P1/) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / *First upper premolar measurements (P1/) from cave hyena and modern species*.

1.1.7. Deuxième prémolaire supérieure.

La morphologie générale de la P2/ est assez proche de l'inférieure et peut parfois être confondue avec cette dernière. Cette dent présente une cuspide principale (protocône) de hauteur moyenne et est flanqué postérieurement d'une cuspide accessoire (Reynolds, 1902). La dent est traversée par une arête saillante. Dans la partie antérieure, cette arête se poursuit vers la face linguale pour aboutir sur un cingulum très proéminent bordant l'ensemble de la face interne (Testu, 2006 ; Barycka, 2008).

En dehors de ces caractéristiques générales énumérées, le matériel disponible permet de présenter quelques variations morphologiques (fig.73). Le métacône, généralement décrit comme haut et net, semble présenter deux morphologies différentes. Une partie des vestiges présente bien un denticule saillant de profil relativement triangulaire, tandis que d'autres présentent un métacône peu marqué, clairement rattaché au protocône et de profil arrondi. Déjà observé à Teufelslucken (Erhenberg, 1938) ainsi qu'à Pair-non-Pair (Clot, 1980), l'étranglement médian de la P2/ peut présenter des variations morphologiques observables en vue occlusale. Les 6 P2/ de la Baume-Longue analysées ont permis de les recenser : les deux murailles (interne et externe) peuvent être toutes deux rectilignes (n=1), l'externe rectiligne et l'interne concave (n=4) ou toutes les deux peuvent présenter une concavité (n=1).

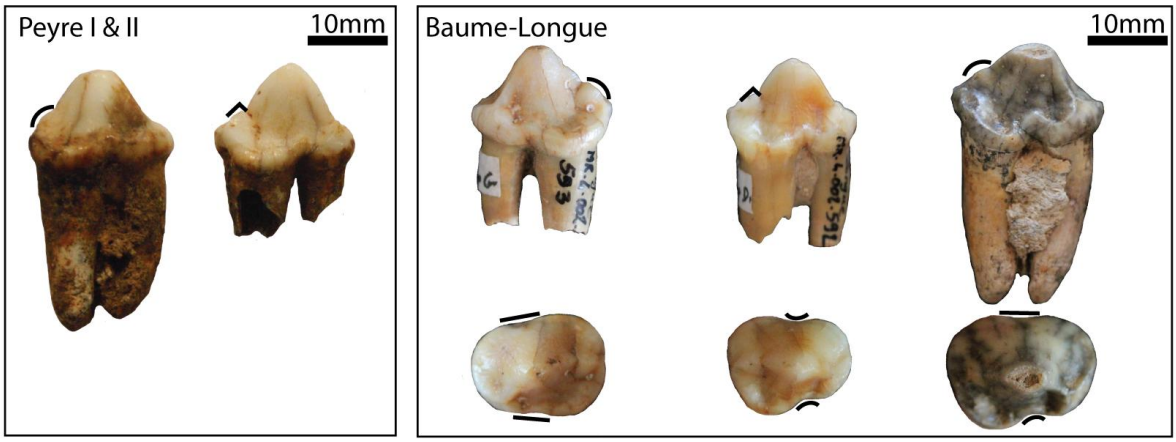


Figure 73. Variabilité morphologique de la deuxième prémolaire supérieure de l'hyène des cavernes / *Morphological variability of cave hyena second upper premolar.*

Le rapport DVL/DMD de la P2/ distingué en ensembles chronologiques généraux (Pléistocène moyen et supérieur) ne permet pas réellement de distinguer les ensembles (fig.74). Ceci est soit le résultat d'une forte variabilité morphométrique de cette dent, ou le reflet d'importantes fluctuations de taille observables sur des phases chronologiques plus courtes. En effet, les valeurs métriques enregistrées semblent mettre en évidence un accroissement de la taille de ce rang dentaire depuis le Pléistocène moyen jusqu'aux sites würmiens (tab.47). Il n'existe pas de réelles différences morphométriques entre le Riss-Würm de Gerde (Clot, 1980, 1987) et les sites OIS3 de Jaurens (Ballésio, 1979), Baume-Longue (Paulus, 1946, Fourvel inédit), Fouvent et Conives : les P2/ sont relativement longues avec des DMD moyens compris entre 17,5 (Conives) et 18,1 (Baume-Longue) et une variabilité assez importante allant de petites pièces de moins de 16 mm (Jaurens) jusqu'à plus de 19 mm (Gerde). Les DVL moyens et mesures extrêmes de ces mêmes gisements sont assez similaires avec des pièces comprises entre 11-12 et 15 mm. En revanche les oscillations morphométriques sont plus marquées entre le Mindel-Riss et l'Eémien. Lunel-Viel présente toujours des dents de faible taille (DVL/DMD moyen=12,1/15,6). Au Riss de Châtillon-Saint-Jean les hyènes « archaïques » sont plus massives et se rapprochent des hyènes würmiennes (DVL/DMD moyen=13,5/17,8). Tandis qu'à l'Eémien de Peyre et du Grand Abri aux Puces, les hyènes sont bien plus petites avec des longueurs moyennes n'atteignant pas les 16,5 mm. Les hyènes du début du Pléistocène supérieur d'Artenac c10 semblent marquer le début de cette accroissement avec des pièces plus longues et larges que précédemment mais n'atteignant toujours pas la taille des hyènes würmiennes.

Sites	Période	DVL			DMD			Source
		n	min-max	moy.	n	min-max	moy.	
Artenac c10	OIS5c (100 ka)	6	12-13	12,5	6	16,4-18	17	
Peyre	Eémien – OIS5e ?	6	11-13,4	12,4	6	14,5-17,7	16,2	
Fouvent	OIS3 (35 ka)	16	12-14,8	13,5	16	16-19	17,7	
Conives	OIS3 (30 ka)	6	11-13,5	12,6	7	16,5-19	17,5	Fourvel, 2008
Autres sites								
Lunel-Viel 1	Mindel-Riss (350 ka)	37	7-16,7	12,1	36	12,3-18	15,6	Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993 ; Fosse, com. pers.
Châtillon-Saint-Jean	Riss (250 ka)	7	11,2-15	13,5	7	16,3-18,9	17,8	Chauviré, 1962 ; Cardoso, 1993
GAP	Eémien (~100 ka)	2	12,1-12,6	12,4	1		15,8	Crégut & Fourvel, inédit
Gerde	Riss-Würm (?)	9	12,3-14,4	13,4	9	16,2-19,2	17,9	Clot, 1980, 1987
Jaurens	OIS3 (32ka)	7	12,7-14	13,2	7	15,8-18,8	17,6	Ballésio, 1979
Baume-Longue	OIS 3	7	12-14,7	13,6	7	16,4-19,4	18,1	Paulus, 1946 ; Fourvel, inédit
Hyènes actuelles								
C. crocuta	Afrique	27	9,2-13	11,6	28	13,7-19,2	16	Hooijer, 1952 ; Martin, 1968 ; Khan, 1972 ; Turner, 1984 ; Fourvel, inédit
H. hyaena	Afrique	2	9,3-9,4	9,4	3	14-17,2	15,1	Khan, 1972 ; Fourvel, inédit

Tableau 47. Odontométrie comparée des deuxièmes prémolaires supérieures (P2/) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / *Second upper premolar measurements from cave hyena and modern species*.

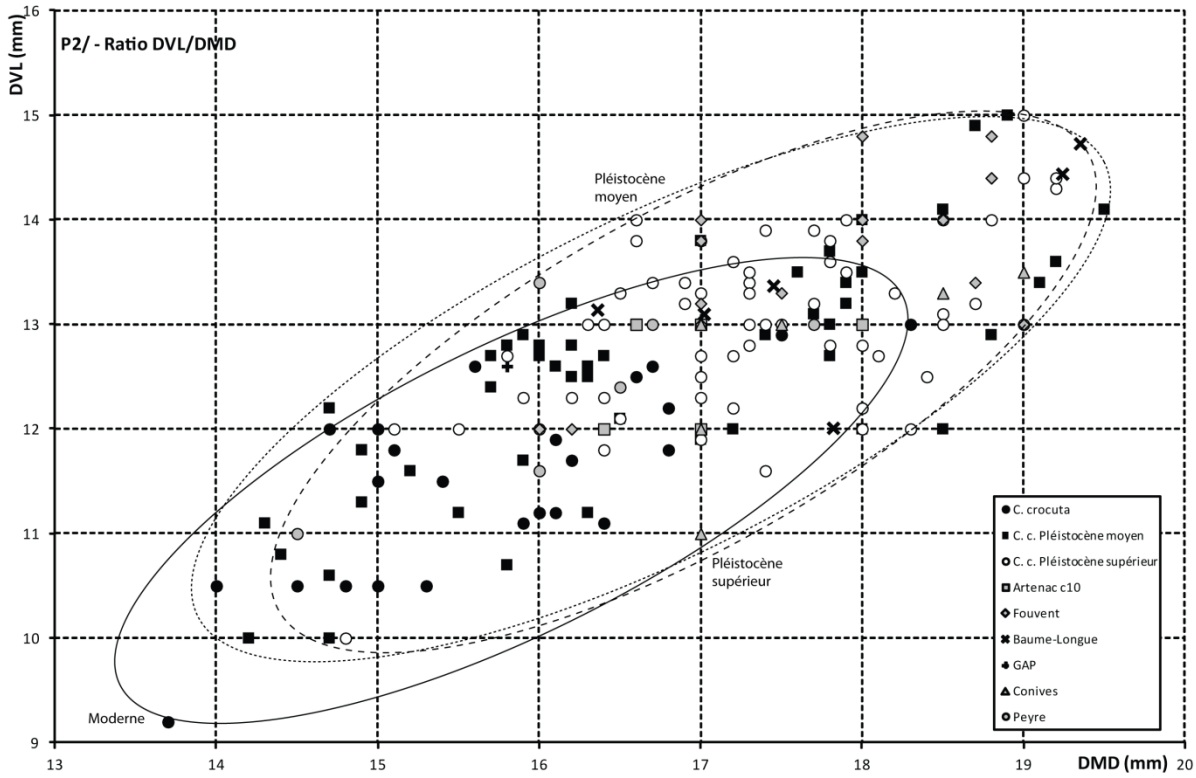


Figure 74. Rapport DVL/DMD de la P2/ d'hyène / *Second upper premolar Breadth/Length ratio*.

1.1.8. Troisième prémolaire supérieure.

La troisième prémolaire supérieure est la dent la plus puissante du maxillaire. De forme conique et assez haute, elle participe au cassage et à la fragmentation des restes osseux. Le protocône de la P3/ couvre la majeure partie de la dent réduisant largement les denticules antéro-internes et postérieurs. Tout comme pour la P2/, la P3/ se distingue de la P/3 par la présence d'une arête saillante courant le long de la dent et aboutissant distalement en face linguale sur un bourrelet cingulaire très proéminent.

Facilement déterminable et souvent bien conservée, cette dent est bien représentée dans nos échantillons : 12 à Artenac, 4 à Peyre, 22 à Fouvent, 15 à Conives. Cette quantité de matériel autorise quelques commentaires descriptifs. Tout comme la P2/, la P3/ présente un léger étranglement médian. Ce dernier semble adopter différentes morphologies : la plus fréquente reste un bord externe rectiligne et un bord interne concave, pourtant une pièce de Conives et une de Baume-Longue présentent ces deux bords rectilignes (fig.75). L'arête antéro-interne et le cingulum semblent pouvoir aussi être moins marqués.

Les DVL et DMD moyens ne présentent pas de différences importantes avec des mesures moyennes comprises entre 17,4 et 18,8 pour le DVL et 23,5 et 25,4 pour le DMD (tab.48). Seul le DMD des hyènes de Lunel-Viel suggère des animaux aux P3/ plus courtes, tout en étant aussi larges (DVL/DMD moyen=17,6/22,3). En revanche, les valeurs extrêmes mettent en évidence la forte variabilité morphométrique des hyènes würmiennes en comparaison aux populations du début du Pléistocène supérieur (Artenac c10 et Peyre). Les 5 dents de Gabasa I présentent des mesures très faibles par rapport aux hyénidés de cette phase (DVL/DMD moyen=16,3/22,8) et sont tout à fait comparables à Lunel-Viel 1. Cependant, soit elles reflètent la variabilité extrême des hyènes würmiennes soit l'échantillon est trop faible. Cependant une comparaison des rapports DVL/DMD par ensemble

chronologique large (Pléistocène moyen et supérieur) suggère un accroissement progressif des proportions de la dent (fig.76).

Sites	Période	DVL			DMD			Source
		n	min-max	moy.	n	min-max	moy.	
Artenac c10	OIS5c (100 ka)	12	16,4-18	17,4	12	22-26	24	
Peyre	Eémien – OIS5e ?	2	16-19	17,5	4	24-25,3	24,3	
Fouvent	OIS3 (35 ka)	22	15-19	17,5	20	23-26	24.5	
Conives	OIS3 (30 ka)	15	15,4-18,6	17,4	15	21,6-25	23,5	Fourvel, 2008
Autres sites								
Lunel-Viel 1	Mindel-Riss (350 ka)	51	14,5-20,1	17,6	51	18,2-25	22,3	Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993 ; Fosse, com. pers.
Gerde	Riss-Würm (?)	11	16,7-20,2	18,1	13	22,5-26,5	24,7	Clot, 1980, 1987
Jaurens	OIS3 (32ka)	8	16,9-23,8	18,8	7	23,4-26,5	24,5	Ballésio, 1979
Labeko Koba	OIS3	8	17,2-20,8	18,7	8	24-27	25,4	Altuna & Mariezkurrena, 2000
Gabasa I	OIS3	5	11,7-18,5	16,3	5	19,9-25	22,8	Blasco Sancho & Montes Ramirez, 1997
Baume-Longue	OIS 3	10	16,8-20,2	18,7	9	24,3-27,4	25,4	Paulus, 1946 ; Fourvel, inédit
Hyènes actuelles								
C. crocuta	Afrique	67	14,3-18,1	16,3	70	17,2-24,5	22	Hollister, 1918 ; Hooijer, 1952 ; Martin, 1968 ; Khan, 1972 ; Turner, 1984 ; Fourvel, inédit
H. hyaena	Afrique	15	11,3-13,8	12,7	16	18,2-22,3	19,4	Hollister, 1918 ; Khan, 1972 ; Fourvel, inédit

Tableau 48. Odontométrie comparée des troisièmes prémolaires supérieures (P3/) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / *Third upper premolar (P3/) from cave hyena and modern species*.

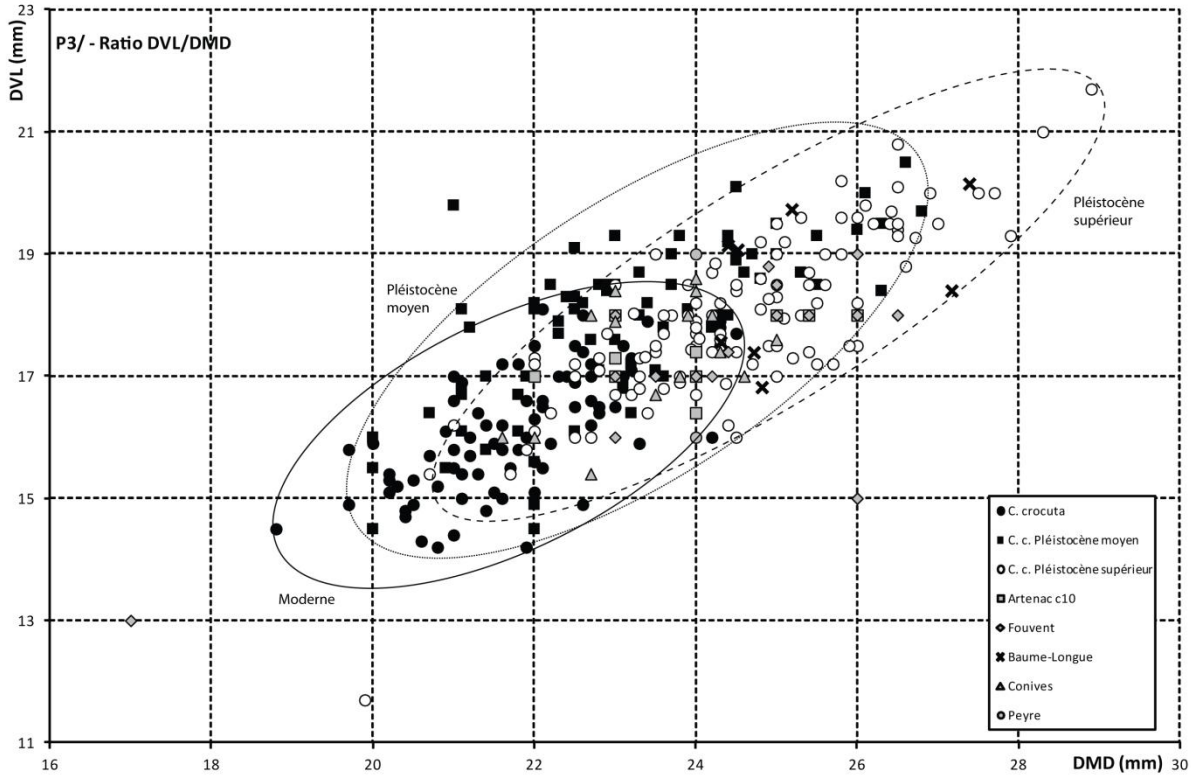


Figure 75. Rapport DVL/DMD de la P3/ d'hyène / *Third upper premolar Breadth/Length ratio*.

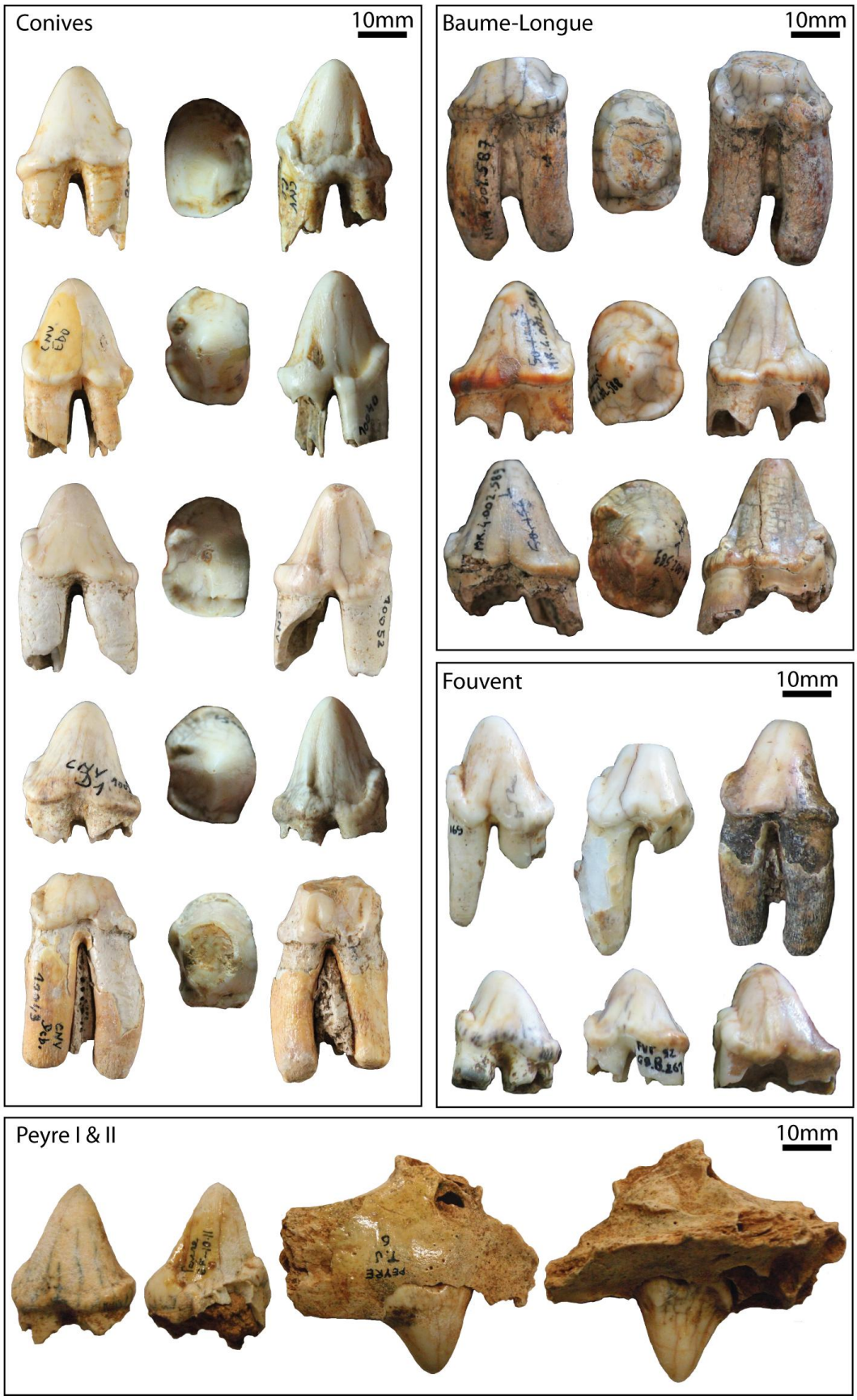


Figure 76. Variabilité morphologique de la troisième prémolaire supérieure de l'hyène des cavernes / *Morphological variability of cave hyena third upper premolar*.

1.1.9. Quatrième prémolaire supérieure.

La morphologie de la quatrième prémolaire supérieure respecte la morphologie commune aux hyénidés, canidés et félidés : un aspect général en forme de « L », un protocône déjeté vers l'intérieur du palais et une lame composée d'un parastyle, un paracône et un métastyle. Chez les hyénidés, cette dent se distingue plus particulièrement par un parastyle court mais puissant (contrairement aux canidés, où il est réduit à un petit denticule et au parastyle très sécant des félins). Le protocône déjeté est, quant à lui, très proéminent, et adopte une morphologie de broyeuse : rond, large et plat.

Un total de 86 P4/ a pu être déterminé pour les 4 gisements principaux (Artenac c10=18 ; Peyre=10 ; Fouvent=34 ; Conives=24). Cependant, le niveau d'usure dentaire trop important ou la fragmentation des pièces ont parfois interdit certaines mesures ; pour ces raisons, seules 55 dents ont pu être mesurées. Comme pour les autres jugales, la P4/ présente plusieurs variations morphologiques (fig.77). Le protocône est l'élément le plus variable. Toujours déjeté vers l'intérieur du palais, il est parfois projeté en avant le dissociant nettement du parastyle, une « goutière » marquant alors la séparation. Cette morphologie semble être la plus fréquente. A deux reprises à la Baume-Longue, le protocône ne dépasse pas le parastyle, formant ainsi un bord distal rectiligne et un protocône moins clairement détaché du reste de la dent. L'étude des ensembles pléistocènes polonais a déjà permis à Barycka (2008) de reconnaître quelques-unes de ces variations. Quelques pièces de Fouvent présentent un léger cingulum en face interne au niveau du métastyle uniquement, ce qui le distingue du bourrelet décrit par Bonifay (1971) pour l'*Hyaena prisca* de Lunel-Viel.

Pour compléter l'analyse morphométrique, 2 pièces de l'Eémien du Grand Abri aux Puces et 10 dents du Würm de la Baume-Longue ont pu être mesurées. Le matériel est comparé à Mosbach, Lunel-Viel 1 et Châtillon-Saint-Jean pour le Pléistocène moyen, à Gerde pour le début du Pléistocène supérieur et à Labeko Koba, Jaurens et au Portel-Ouest pour l'OIS3 (tab.49). A titre de comparaison les données disponibles pour les 3 taxons actuels sont présentées.

Selon différents auteurs, cette dent est largement influencée par les variations de taille des hyènes au cours du Pléistocène : l'allongement progressif du métastyle traduit cette influence (Kurtén, 1956 ; Kurtén & Poulianos, 1977 ; Werdelin & Solounias, 1991 ; Baryshnikov, 1999). Le métastyle des sites du Pléistocène moyen (Lunel et Châtillon) est très court (entre 15,4 et 16,5) puis s'allonge au début du Pléistocène supérieur (Artenac c10=16,9 ; Peyre=16,3). Celui de Mosbach présente des valeurs tout à fait comparables aux populations plus récentes (17 et 18,3mm), ce qui peut s'expliquer par un échantillon faible (n=2) soit ont une valeur (sous)spécifique (*C. crocuta praespelaea* ?). A l'OIS3, la longueur du métastyle peut facilement dépasser les 19mm. Fouvent, Conives, Le Portel, Labeko Koba, Jaurens et la Baume-Longue présentent des mesures assez proches et reflètent bien cet accroissement. Si le métastyle des 2 dents du Grand Abri aux Puces est proche des sites plus récents, il faut remarquer les faibles proportions DVL/DMD de ces pièces (18,8-19/37,2-37,8). Si l'attribution chronologique de Gerde au Riss-Würm n'est pas certaine, les mesures des P4/ du gisement semblent plus en accord avec les moyennes et variabilités des ensembles würmiens où la carnassière est à la fois longue (environ 40mm en moyenne) et robuste (DVL supérieur à 20mm). Les longueurs moyennes du métastyle et du paracône des P4/ de Gerde suggèrent aussi ce rapprochement.

Site	Période	DVL			DMD		DMD métastyle			DMD paracône			Source
		n	min-max	moy	n	min-max	moy	n	min-max	moy	n	min-max	moy	
Artenac c10	OIS5c (100ka)	13	20,2-23,4	21,8	10	36-43	39,2	8	15,5-19	16,9				
Peyre	Eémien – OIS5e ?	7	19-24	20,9	8	36-39,5	37,2	9	15-17,5	16,3				
Fouvent	Würm – OIS3 (35 ka)	19	19-23	21,6	16	35,5-42	39,7	19	15-20	18				
Conives	Würm – OIS3 (30 ka)	13	20-23	21,4	13	38-42,7	39,8	14	16,3-18,4	17,4				Fourvel, 2008
Autres sites														
Mosbach	Pléist. Moy.	2	18,7-19,5	19,1	2	41,6-42,9	42,3	2	17-18,3	17,7	2	13,6-15,3	14,5	Kurtén, 1962, 1972
Lunel-Viel 1	Mindel-Riss (350 ka)	48	17,7-22,4	20,3	48	34,2-39,7	37	22	11,4-16,8	15,4	23	12,4-18,9	13,7	Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993 ; Fosse, com. pers.
Châtillon-St-Jean	Riss (250 ka)	8	21-23	21,8	8	39,6-43,5	41	3	16-16,8	16,5	3	14-15,5	14,8	Chauviré, 1962 ; Cardoso, 1993
GAP	Eémien (~100 ka)	2	18,8-19	18,8	2	37,2-37,8	37,5	2	17-17	17	1		12,8	Crégut & Fourvel, inédit
Gerde	Riss-Würm (?)	12	21,9-24,2	23,4	13	39,2-43,1	41,3	13	16,2-20,8	19	13	14-15,6	14,8	Clot, 1980, 1987
Labeko Koba	OIS3	9	20,1-23,5	21,9	7	38,9-44	41,5	8	17,7-20,8	19,1	9	13,9-16	15	Altuna & Mariezkurrena, 2000
Portel-Ouest	OIS3	9	20,5-23,9	22,7	8	40,43	41,2	10	17,7-19,9	19	9	13,3-16,6	14,7	Testu, 2006
Jaurens	OIS3 (32ka)	6	20,5-24	22,1	6	37,7-41,9	39,7	5	16,3-18,4	17	5	13,5-14,3	13,7	Ballésio, 1979
Baume-Longue	OIS3	9	20,6-26	23,2	12	39,1-42,7	41,2	10	16,5-19,1	17,9	9	13,3-14,8	14,2 14,2	Paulus, 1946 ; Fourvel, inédit
Hyènes actuelles														
C. crocuta	Moderne	65	17,9-22,5	20,1	98	31-39,3	35,3	18	15-17,8	16,3	17	12-14,5	13,4	Hollister, 1918 ; Pocock, 1934 ; Hooijer, 1952 ; Ewer, 1954 ; Martin, 1968 ; Khan, 1972 ; Saxon, 1974 ; Turner, 1984 ; Fourvel, inédit
H. hyaena	Moderne	16	16,7-19,2	17,8	59	27,8-34	30,2	3	10-11,4	2	2	11-11		
P. brunnea	Moderne				15	28,2-36	34							

Tableau 49. Odontométrie comparée des carnassières supérieures (P4/) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / *Upper carnassial (P4) measurements from cave hyena and modern species.*

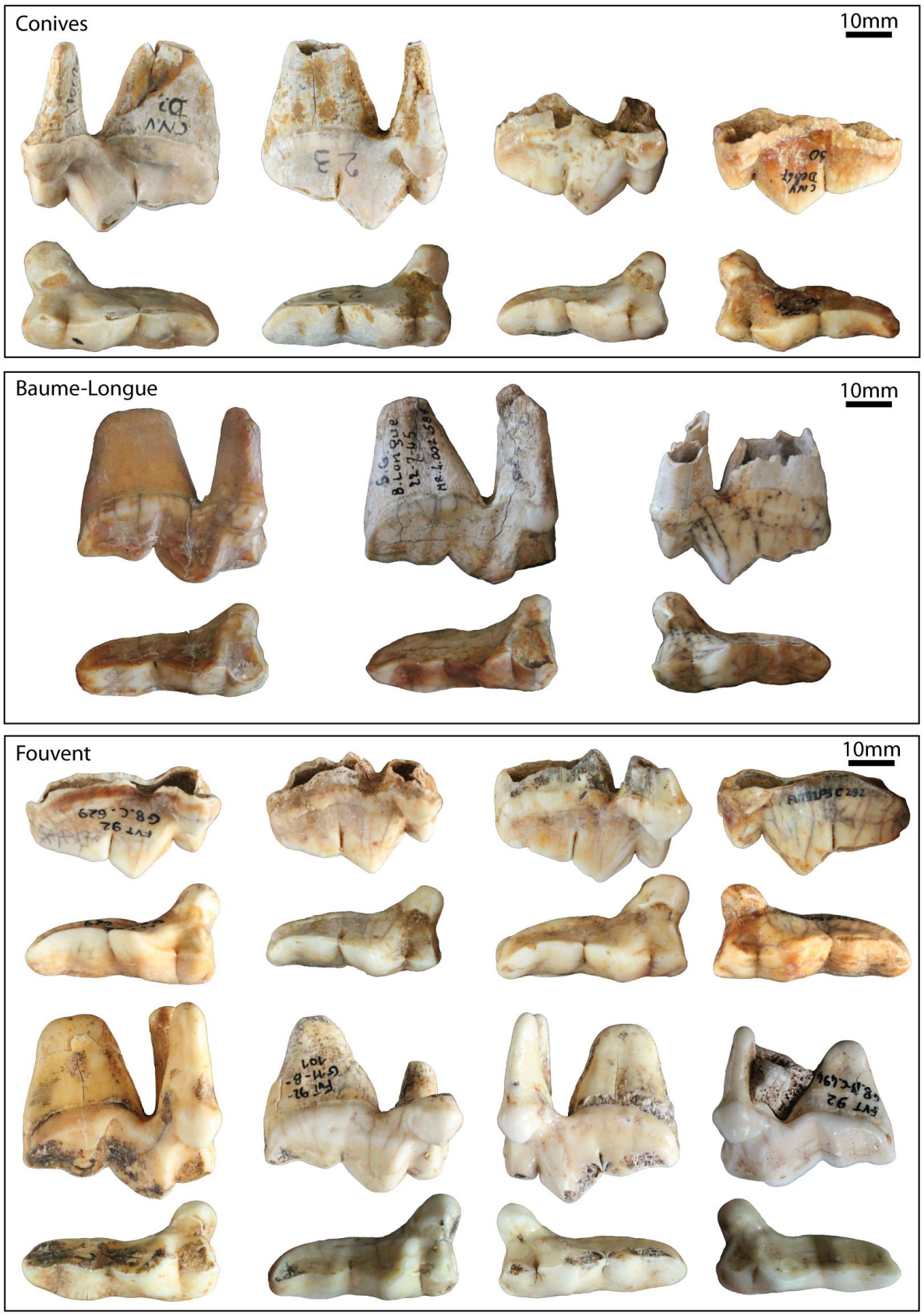


Figure 77. Variabilité morphologique de la carnassière supérieure de l'hyène des cavernes / *Morphological variability of cave hyena upper carnassial.*

Les comparaisons odontométriques s'accordent bien avec l'hypothèse des fluctuations de taille (fig.78). De plus, la répartition des P4/ selon le rapport DVL/DMD présente bien la tendance générale à l'allongement et l'élargissement de la dent jusqu'au Würm (OIS3). Les similitudes qui existent avec les proportions importantes de l'hyène de Châtillon-Saint-Jean corroborent l'idée d'un accroissement durant les phases froides (fig.79A). En revanche, si l'on s'attarde à une observation gisement par gisement au travers d'un diagramme de Simpson, il semble difficile de distinguer une quelconque tendance (fig.79B). En effet, même si les populations de phases interglaciaire/interstadiaire que sont Lunel-Viel 1, Artenac c10 et Peyre ont des proportions généralement plus faibles, certaines populations würmiennes ne s'accordent pas avec l'idée d'un accroissement de la taille. Les P4/ de Fouvent et de Conives, rapporté au Würm récent, ont des DVL bien plus faibles qu'Artenac c10 rapporté au Riss-Würm (OIS5). De même, alors que l'hyène de Châtillon-Saint-Jean présente des proportions importantes, le métacône est très court.

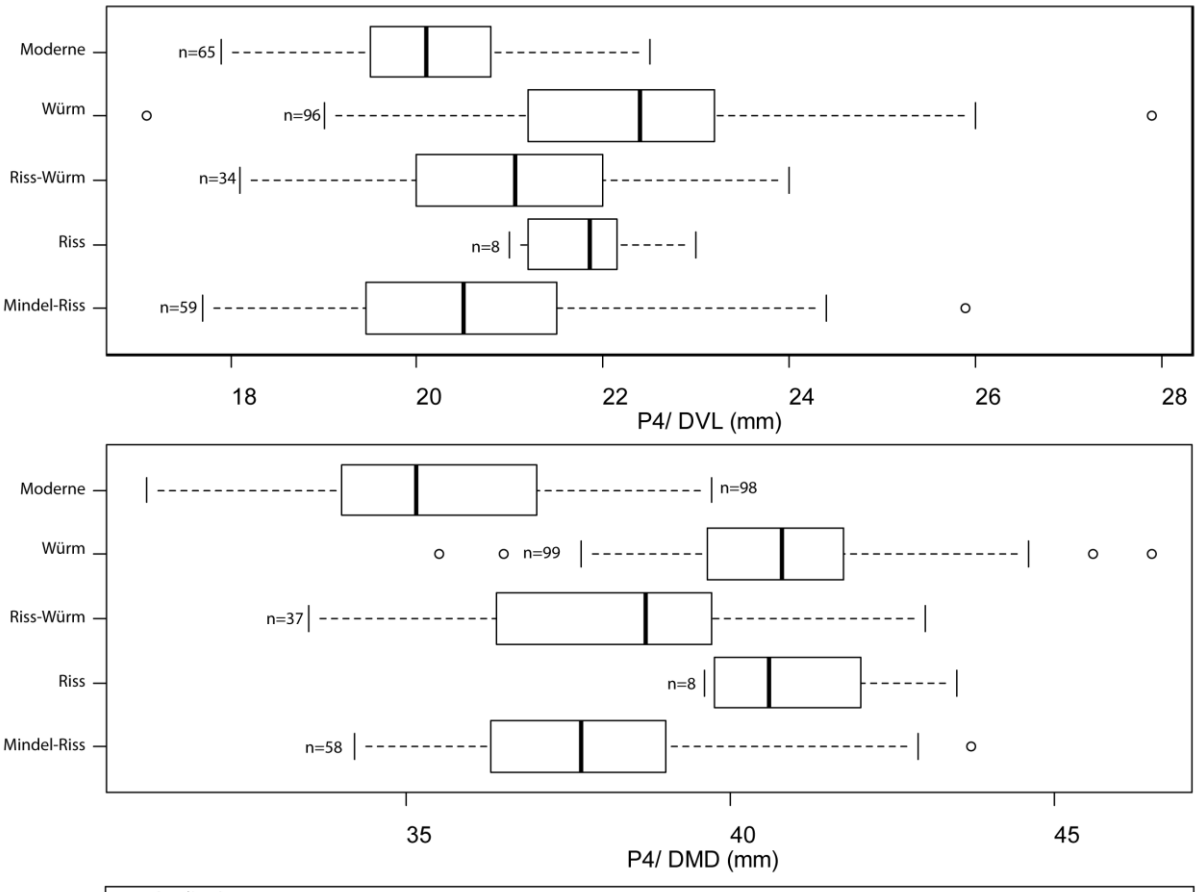


Figure 78. Représentation graphique *boxplot* de l'évolution des DVL et DMD des P4/ d'hyènes des cavernes entre le Pléistocène moyen et supérieur / *Boxplot representation presenting P4/ breadth and length evolution durong Middle and Late Pleistocene.*

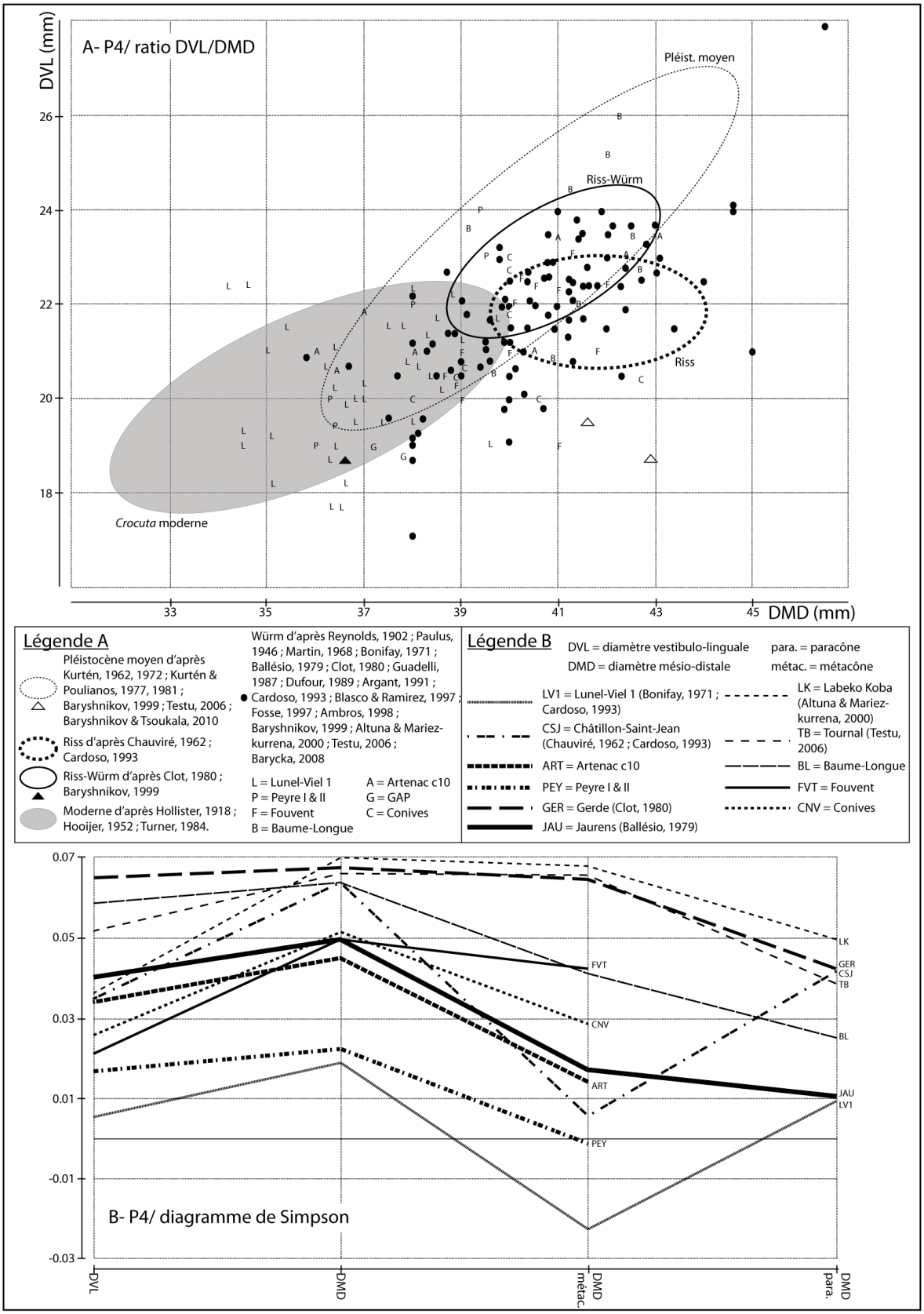


Figure 79. (A) Rapport des DVL et DMD et (B) diagramme de Simpson (standard *C. crocuta*) des P4/ d'hyènes des cavernes / *(A) Breadth/Length ratio and (B) P4/ Simpson ratio diagram.*

1.1.10. Les éléments mandibulaires.

Contrairement aux éléments de maxillaire, les mandibules (ou fragments de mandibule) sont beaucoup plus nombreuses (Artenac c10 = 22 ; Peyre = 8 ; Fouvent = 26 ; Conives = 21 ; Baume-Longue = 3 ; Grand Abri aux Puces = 3). Cependant, tout comme les maxillaires, les vestiges, parfois trop fragmentés, n'ont pas permis la prise de mesures. De plus, les protocoles de mesurage, portant sur les mandibules de carnivores (et plus spécifiquement d'hyènes), sont multiples (von den Driesch, 1976 ; Dufour, 1989 ; Cardoso, 1993, 1996 ; Ambros, 1998 ; Turner, 2001) : ils comportent un grand nombre de variables morphométriques dont la pertinence est parfois discutable. Nous avons donc sélectionné 5 variables observables sur nos échantillons, couramment retrouvées dans la littérature et permettant quelques commentaires préliminaires sur ces pièces (tab.50).
Le matériel de Lunel-Viel 1, successivement étudié par Bonifay (1971) et Cardoso (1993), est notre référence de comparaison. Confrontée à nos échantillons, la sous-espèce *C. spelaea intermedia*, caractérisée par sa gracilité, présente des proportions plus importantes que ne l'envisage sa description. Les valeurs obtenues pour le matériel d'Artenac, Fouvent et Conives sont en tous poins similaires ou comprises dans l'intervalle des valeurs de Lunel-Viel, aussi bien pour la longueur totale, la hauteur de la branche montante, la longueur des jugales ou celle des prémolaires. La hauteur de la branche mandibulaire en arrière du talonide de la M/1 suggère même des animaux plus robustes à Lunel que dans nos assemblages. Peut-être que ces observations morphométriques sont le résultat d'une variabilité importante du genre ou l'influence de la petitesse de nos échantillons. Toujours est-il que l'hyène du Mindel-Riss n'est pas plus gracile que ses descendantes würmiennes en ce qui concerne les éléments mandibulaires. Ces quelques commentaires nuancent l'hypothèse des oscillations de taille des hyénidés pléistocènes présentée par Kurtén (1957, 1963), Kurtén & Poulianos (1977) et Klein & Scott (1989).

Site	L. Tot.	H br mont	L jug.	L P	H arr M1	Source
Lunel-Viel I	178-205 (14)	89-97 (7)	80-92 (22)	56 (1)	41-59 (18)	Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993
Artenac c10	175-194 (2)	85 (1)	82-88 (6)	54-60 (5)	39-50 (6)	
Fouvent			86-93 (3)	58-63 (5)		
Conives			92 (2)	58-62 (4)	55 (1)	Fourvel, 2008
Hyènes actuelles						
C. crocuta	161-198 (25)	79-87 (9)	76-86 (14)	52-56 (5)	35-53 (9)	Reynolds, 1902 ; Ehrenberg, 1938 ; Ewer, 1954 ; Martin, 1968 ; Turner, 1984 ; Ambros, 1998 ; Andrews, 2008 ; Fourvel, inédit
H. hyaena	147-173 (20)	63-70 (5)	70-72 (4)	50-52 (4)	39-40 (2)	
P. brunnea	170-184(8)	83 (1)				

Tableau 50. Odontométrie comparée des mandibules d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm). Légende : x-x (x) = min-max (n) / *Mandible measurements from cave hyena and modern species.*

1.1.11. Incisives inférieures.

La description la plus détaillée de ces dents revient à Reynolds (1902). La morphologie générale des incisives inférieures (I/1, I/2 et I/3) est sensiblement similaire à chaque rang dentaire. La couronne est haute et étroite, composée d'une cuspide principale, couvrant la plus grande partie de la dent, et flanquée sur son bord externe, d'un petit denticule. Ce dernier est nettement plus proéminent sur I/3 en raison du dégagement du bord externe et de l'espace libéré entre la dent et la canine. La

racine des incisives inférieures est relativement longue et plate. Elle adopte une section nettement triangulaire chez I/3. La taille semble être le principal critère distinguant chaque rang dentaire.
Ces dents sont rarement traitées dans la littérature. Les données morphométriques de comparaisons sont rapportées au travail de Clot (1980) sur la grotte Carrière. Des mesures ont aussi été rendues disponibles pour les I/2 de Lunel-Viel 1 (Fosse, com. pers.). 97 incisives inférieures ont pu être analysées (I/1=12 ; I/2=20 ; I/3=65). Des variations morphométriques sont observables selon les différents rangs et la position chronologique des gisements (tab.51). La I/1 présente une importante variabilité sans pour autant suivre la séquence des oscillations de taille. Des assemblages sub-contemporains (Fouvent et Conives) présentent des différences marquées (de 1 à 3 mm d'écart pour les DVL et DMD) et le matériel de Gerde révèle des pièces aux proportions encore plus faibles (DVL/DMD=2,9/6,4). Les dents d'Artenac sont, quant à elles, proches des hyènes würmiennes de Fouvent. Pour les I/2, les observations sont encore plus particulières. En effet, le DMD présente une grande stabilité depuis l'OIS5 (Peyre) et jusqu'à l'OIS3 (Fouvent et Conives), avec des moyennes comprises entre 8 et 9 mm (le cas d'Artenac est exclut en raison de la seule pièce qu'il présente). Le matériel de Lunel correspond bien à un animal plus petit (DMD moyen=6,5). Les valeurs du Mindel-Riss coïncident avec l'Eémien de Peyre (DVL moyen respectivement 5,9 et 5,8). Cependant, les I/2 de Gerde sont très étroites (DVL=4(3,7-4,2)). Le DVL augmente enfin au Würm (moyennes comprises entre 6,1 et 6,5), mais le matériel présente une variabilité très importante (entre 4,5 et 9mm). A l'inverse l'accroissement des I/3 ne fait aucun doute. Peyre présente des dents assez faibles (DVL/DMD=4,6/6,1) puis dès le Riss-Würm de Gerde et Artenac les I/3 prennent du volume (DVL/DMD respectivement 7,2/9,5 et 8,8/9,5). Les gisements würmiens, quant à eux, disposent de dents robustes. La variabilité déjà remarquée pour ces phases est à nouveau présente pour les I/3 (jusqu'à 5 mm d'écart entre les DMD les plus petits et les plus grands).

Dent	Sites	Période	DVL			DMD			Source
			n	min-max	moy.	n	min-max	moy.	
I/1	Artenac c10	OIS5c (100 ka)	2	4-6	5	2	6-8	7	
	Gerde	Riss-Würm (?)	7	2,5-3,1	2,9	7	6,2-7,1	6,4	Clot, 1980, 1987
	Fouvent	OIS3 (35 ka)	7	4-6	4,5	7	6,4-8	7,1	
	Conives	OIS3 (30 ka)	3	5-5,7	5,4	3	8,6-9	8,9	Fourvel, 2008
I/2	Lunel-Viel I	Mindel-Riss (350ka)	15	5,1-7,2	5,9	15	5,8-7,1	6,5	Fosse,com. pers.
	Artenac c10	OIS5c (100 ka)	1	8		1	9		
	Peyre	Eémien – OIS5e ?	8	5-6,4	5,8	8	7,3-9	8,1	
	Gerde	Riss-Würm (?)	6	3,7-4,2	4	5	7,4-8,5	8,1	Clot, 1980, 1987
	Fouvent	OIS3 (35 ka)	7	5-7,3	6,1	7	9-10	9,3	
	Conives	OIS3 (30 ka)	4	4,5-9	6,5	4	7,3-9,6	8,2	Fourvel, 2008
I/3	Artenac c10	OIS5c (100 ka)	2	8,5-9	8,8	2	9-10	9,5	
	Peyre	Eémien – OIS5e ?	6	4-5,5	4,6	6	6-6,4	6,1	
	Gerde	Riss-Würm (?)	16	6,2-7,8	7,2	16	8,1-10,8	9,5	Clot, 1980, 1987
	Fouvent	OIS3 (35 ka)	39	7,8-10,2	9,1	40	8-11,3	9,9	
	Baume-Longue	OIS3	7	8,6-10	9,2	7	9,4-10,7	10,3	Fourvel, inédit
	Conives	OIS3 (30 ka)	10	8-9,7	8,8	10	7-12	9,6	Fourvel, 2008

Tableau 51. Odontométrie comparée des incisives inférieures (I/1, I/2 et I/3) d'hyènes des cavernes (en mm) / *Lower incisive (I/1, I/2, I/3) measurements.*

1.1.12. Canines inférieures.

La canine inférieure se distingue de la supérieure par sa racine courbe. Tout comme pour la dent supérieure, elle dispose de deux arêtes saillantes (une postérieure et une antéro-interne) qui délimitent la surface active qui apparaît plus restreinte que chez la canine supérieure. Enfin le bourrelet triangulaire, se formant à la base de l'arête antéro-interne, est nettement moins marqué voire absent.

Les principaux échantillons ont permis la reconnaissance et l'analyse de 75 pièces (Artenac c10=14 ; Peyre=2 ; Fouvent=41 ; Conives=18) auxquelles s'ajoutent 2 dents du Grand Abri aux Puces, 10 de la Baume-Longue et 13 de Lunel-Viel 1 (Fosse, com. pers.). Les valeurs odontométriques comparées mettent en avant un léger accroissement de la taille des canines et une variabilité importante pour les phases les plus récentes du Pléistocène supérieure (tab.52). La puissante hyène archaïque de Châtillon, qui présentait jusque là des valeurs importantes, dispose de canines aux DVL et DMD, sensiblement équivalents (respectivement 14,8 et 14,2mm), plus faibles que les valeurs observées pour le Mindel-Riss de Lunel-Viel (DVL/DMD=13,4/16,7). Les hyènes du dernier interglaciaire (OIS5) d'Artenac c10, de Peyre et du Grand Abri aux Puces suggèrent des animaux aux canines moins développées (DVL moyen de 11,9 et 12,9 mm ; DMD moyen de 15,5 à 16 mm). Gerde reste problématique : malgré son attribution (incertaine) au Riss-Würm, les valeurs observées se rapprochent des hyènes würmiennes (Osterloch, Fouvent, Conives, Jaurens et la Baume-Longue). Ces-dernières sont caractérisées par des mesures moyennes assez fortes et une variabilité importante observable au travers des valeurs extrêmes. Les valeurs assez basses de Mauern s'expliquent par la présence de deux pièces de faibles tailles (DVL/DMD : 8/10,5 et 10/12). Ces dents correspondent soit à des individus plus jeunes, soit à une erreur de détermination ou de prise de mesure. Néanmoins, les moyennes obtenues, en excluant ces deux pièces, s'accordent tout à fait avec les autres populations würmiennes (DVL/DMD=13/15,8). Le même problème se pose pour Breitenfurt où 3 pièces présentent des proportions très faibles (respectivement 8/8,9/11 et 6,5/9,5). Une fois exclues, les moyennes coïncident avec les autres populations würmiennes (13,9/16,4mm).

Sites	Période	DVL			DMD			Source
		n	min-max	moy.	n	min-max	moy.	
Artenac c10	OIS5c (100 ka)	14	12-14,5	12,9	13	14-17	15,5	
Peyre	Eémien – OIS5e ?	1	11		2	15-16	15,5	
Fouvent	OIS3 (35 ka)	41	12-16	13,7	40	14,4-19	16,3	
Conives	OIS3 (30 ka)	18	10-14,4	13,4	18	13,5-17,5	15,7	Fourvel, 2008
Autres sites								
Lunel-Viel 1	Mindel-Riss (350 ka)	13	12,6-14,4	13,4	13	15,7-18,3	16,7	Fosse, com. pers.
Châtillon-Saint-Jean	Riss (250 ka)	2	14,6-15	14,8	2	14-14,3	14,2	Chauviré, 1962
GAP	Eémien (~100 ka)	2	11,5-12,2	11,9	2	15,7-16,2	16	Crégut & Fourvel, inédit
Gerde	Riss-Würm (?)	17	11,8-14,9	13,5	15	15-18,2	16,7	Clot, 1980, 1987
Jaurens	OIS3 (32ka)	3	14,3-15	14,6	2	17-17,5	17,3	Ballésio, 1979
Baume-Longue	OIS3	10	12,8-14,5	13,8	10	15,5-16,9	16,1	Fourvel, inédit
Breitenfurt	P. sup.	9	6,5-15	11,9	9	8-18	14,1	Ambros, 1998
Mauern	P. sup.	11	8-14	12,3	10	10,5-17,5	14,9	Ambros, 1998
Osterloch	P. sup.	7	13-14,5	13,7	7	15-17	16,1	Ambros, 1998
Hyènes actuelles								
C. crocuta	Afrique	16	11,3-13,6	12,3	14	13,5-17,4	15,9	Turner, 1984 ; Fourvel, inédit
H. hyaena	Afrique	4	10-11,4	10,9	5	13-15	13,9	

Tableau 52. Odontométrie comparée des canines inférieures (/C) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / *Lower canine (/C) measurements*.

1.1.13. Deuxième prémolaire inférieure.

La P/2 présente une morphologie générale similaire à la P2/ : dent relativement longue portant un protocône important flanqué d'un faible denticule antérieur et d'un puissant denticule postérieur formant le talon large de la dent. Elle se distingue de la P2/ par l'absence de cingulum proéminent en face linguale, et la présence d'une arête antérieure qui ne dérive pas vers la face interne de la couronne et suit l'axe de la dent. Certains auteurs présentent le denticule antérieur comme un élément fortement variable, présent, absent ou simplement esquissé (Bonifay, 1971 ; Clot, 1980).
47 P/2 ont été déterminées et mesurées, auxquelles s'ajoutent 5 pièces de la Baume-Longue (tab.53). Les données morphométriques ne semblent pas mettre en évidence de fluctuations morphométriques comme observées pour d'autres rangs dentaires, tandis que la projection en deux ensembles généraux (Pléistocène moyen et supérieur) présente une tendance générale à l'accroissement de la dent (fig.80). Lunel-Viel présente toujours des pièces aux faibles proportions (DVL/DMD moyen=10,9/14,8 mm). Les hyènes rissiennes de Châtillon-Saint-Jean présentent des valeurs extrêmes et moyennes en accord avec les ensembles würmiens : des dents longues (DMD moyen compris entre 16 et 17 mm) et étroites (DVL moyen compris entre 12 et 13 mm). Le matériel d'Artenac c10 sort du lot : les P/2 du gisement sont très réduites (DVL/DMD moyen=10,9/15,2mm) et se rapprochent des valeurs de Lunel-Viel 1.

Sites	Période	DVL			DMD			Source
		n	min-max	moy.	n	min-max	moy.	
Artenac c10	OIS5c (100 ka)	8	9,7-12	10,9	8	14-17	15,2	
Peyre	Eémien – OIS5e ?	3	12,6-13,5	13	3	16,4-18	17,1	
Fouvent	OIS3 (35 ka)	20	10,5-13,7	12,2	21	14-18,5	16,5	
Conives	OIS3 (30 ka)	15	10,6-13,8	12,2	15	14,9-18	16,3	Fourvel, 2008
Autres sites								
Lunel-Viel 1	Mindel-Riss (350 ka)	30	9,8-12,5	10,9	30	12,2-17	14,8	Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993
Châtillon-Saint-Jean	Riss (250 ka)	13	10,8-13	11,9	15	15.5-17,1	16,2	Chauviré, 1962 ; Cardoso, 1993
Gerde	Riss-Würm (?)	18	11-13,5	12,1	21	15-18,5	16,5	Clot, 1980, 1987
Jaurens	OIS3 (32ka)	11	10,9-13,2	11,9	11	14.8-17,4	16,3	Ballésio, 1979
Baume-Longue	OIS 3	5	11,3-13,1	12,1	5	16-18,2	17	Paulus, 1946 ; Fourvel, inédit
Gabasa I	OIS3	5	10,7-11,5	10,9	4	16-16,9	16,4	Blasco Sancho & Montes Ramirez, 1997
Labeko Koba	OIS3	15	10,6-14,3	12,5	15	15,1-20	16,8	Altuna & Mariezkurrena, 2000
Mauern	P. sup.	4	10-13	11,1	4	16-17	16,3	Ambros, 1998
Zoolithenhöhle	P. sup.	3	11-13	11,7	3	16-18	17	Ambros, 1998
Breitenfurt	P. sup.	9	11-13	12,3	8	15,5-19	16,6	Ambros, 1998
Hyènes actuelles								
C. crocuta	Afrique	20	9,6-12	10,8	20	14-18,1	15,7	Martin, 1968 ; Turner, 1984 ; Fourvel, inédit
H. hyaena	Afrique	6	8-9	8,5	6	13-14	13,5	

Tableau 53. Odontométrie comparée des deuxièmes prémolaires inférieures (P/2) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / *Second lower premolar (P/2) measurements from cave hyena and modern species.*

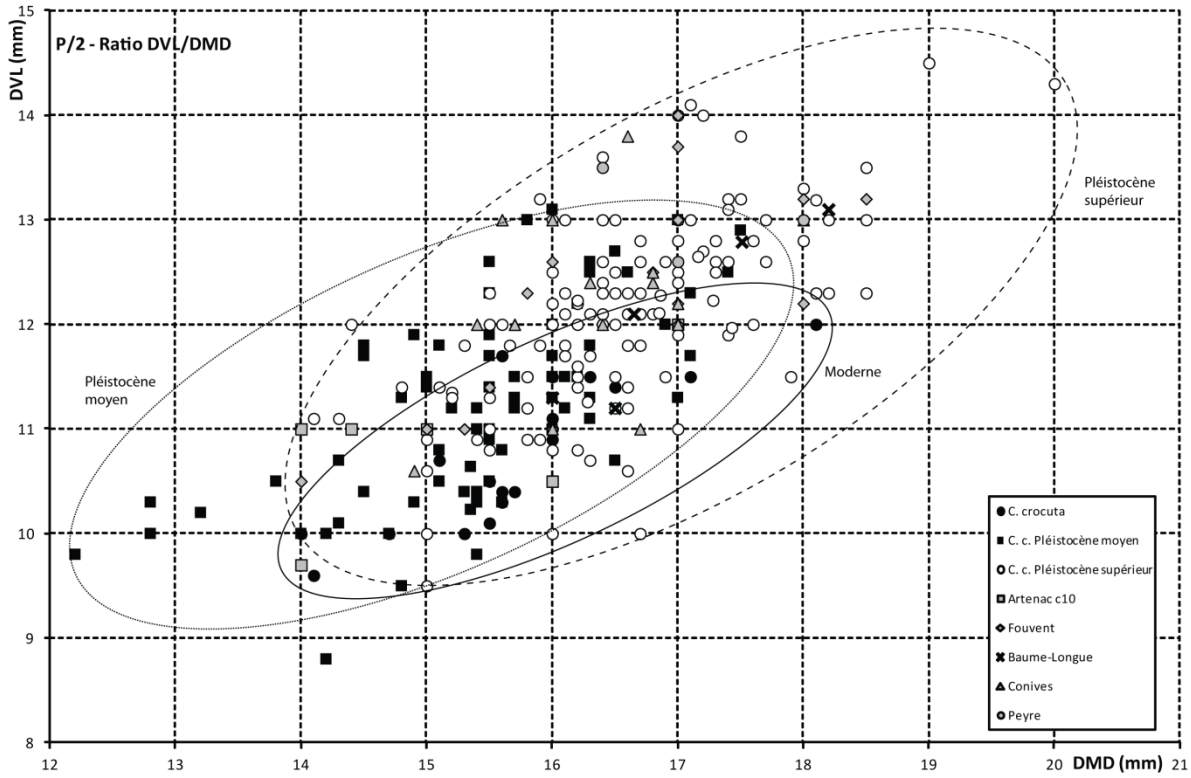


Figure 80. Rapport DVL/DMD de la P/2 d'hyène / *Second lower premolar Breadth/Length ratio*.

1.1.14. Troisième prémolaire inférieure.

Tout comme la P/2, la P/3 adopte une morphologie proche de son homologue supérieure. La P/3 joue un rôle essentiel dans les capacités de broyage et de cassage de l'hyène. C'est une dent puissante et conique. Le protocône est haut et large, il occupe la majeure partie de la surface de la dent. Une arête saillante court sur la longueur de la dent mais, contrairement à la P/3, garde un axe droit et aboutit antérieurement sur un bourrelet formant un cingulum. Ce dernier n'est pas aussi marqué que chez la P3/ et est absent de la face linguale. Même si plusieurs auteurs présentent quelques variations morphologiques (*e.g.* bourrelet antérieur selon Clot, 1980), le matériel étudié n'a pas permis de les observer nettement (fig.81). L'analyse morphométrique a, quant à elle, porté sur 85 pièces (Artenac c10=15 ; Peyre=5 ; Fouvent=44 ; Conives=21). Les données de comparaison publiées sont bien plus nombreuses, principalement pour les phases récentes du Pléistocène supérieure (tab.54). Les données comparées par population tendent à mettre en avant deux lots distincts : les ensembles « anciens » de faibles proportions couvrant le Mindel-Riss (Lunel), le Riss (Châtillon) et le début du Pléistocène supérieur (Artenac c10, Peyre) et les ensembles würmiens où la taille des pièces est à la fois plus importante (moyenne) et plus variable (extrêmes). Pour autant, il convient de temporiser ces ensembles. Ainsi le lot « ancien » voit les valeurs de Peyre en adéquation avec les populations würmiennes et inversement les dents de faible taille de Conives, Gabasa I et Mauern sont proches des sites du Pléistocène moyen. Gerde reste un ensemble problématique : les valeurs métriques ne permettent pas de le rapporter à une phase particulière (plus récente ou ancienne). Les valeurs très différentes des assemblages synchrones d'Artenac, Peyre et Gerde traduisent peut-être la phase évolutive charnière entre les hyènes anciennes de petite taille et les hyènes würmiennes de forte taille. Cependant, une comparaison plus large, prenant en compte deux

ensembles chronologiques distincts (Pléistocène moyen, Pléistocène supérieur) et ne tenant pas compte des populations, ne permet que d'observer une extrême variabilité morphométrique (fig.82).

Sites	Période	DVL			DMD			Source
		n	min-max	moy.	n	min-max	moy.	
Artenac c10	OIS5c (100 ka)	15	14-17	15,2	14	20-23	21,2	
Peyre	Eémien – OIS5e ?	5	14-17,2	16	5	21-25	22,4	
Fouvent	OIS3 (35 ka)	41	15-17,3	16,4	44	21.24	22,5	
Conives	OIS3 (30 ka)	21	12,5-17,4	16	21	19-22,8	21,6	Fourvel, 2008
Autres sites								
Lunel-Viel 1	Mindel-Riss (350 ka)	26	14-17,7	15,5	26	20,5-23,5	21,5	Bonifay, 1971 ; Cardooso, 1993
Châtillon-Saint-Jean	Riss (250 ka)	14	14-17,5	15,6	15	21-24	22,1	Chauviré, 1962 ; Cardoso, 1993
Gerde	Riss-Würm (?)	19	14-17,3	16	25	19-24,2	22,5	Clot, 1980, 1987
Jaurens	OIS3 (32ka)	12	15,2-17,2	16,6	12	21,3-23,2	22,6	Ballésio, 1979
Baume-Longue	OIS3	7	14,6-17,7	16,5	7	20,9-23,6	22,7	Fourvel, inédit
Gabasa I	OIS3	5	14,9-15,6	15,2	5	21-23,1	21,5	Blasco Sancho & Montes Ramirez, 1997
Labeko Koba	OIS3	15	14,4-18,7	16,6	15	21,3-25	22,7	Altuna & Mariezkurrena, 2000
Wierzchowska	P. sup.	3	16-16,5	16,3	3	21,3-23,8	22,4	Barycka, 2008
Zoolithenhöhle	P. sup.	4	16-17	16,5	6	20-23	21,5	Ambros, 1998
Breitenfurt	P. sup.	11	13,5-17,5	16,1	12	21-24	22,1	Ambros, 1998
Mauern	P. sup	12	10-18	14,8	12	13,5-22,5	20,5	Ambros, 1998
Hyènes actuelles								
C. crocuta	Afrique	22	14,2-16,2	14,9	48	18-22,6	20,3	Martin, 1968 ; Saxon, 1974 ; Turner, 1984 ; Fourvel, inédit
H. hyaena	Afrique	4	10,9-11,4	11,1	5	17,5-18,6	18,4	

Tableau 54. Odontométrie comparée des troisièmes prémolaires inférieures (P/3) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / *Third lower premolar (P/3) measurements from cave hyena and modern species.*

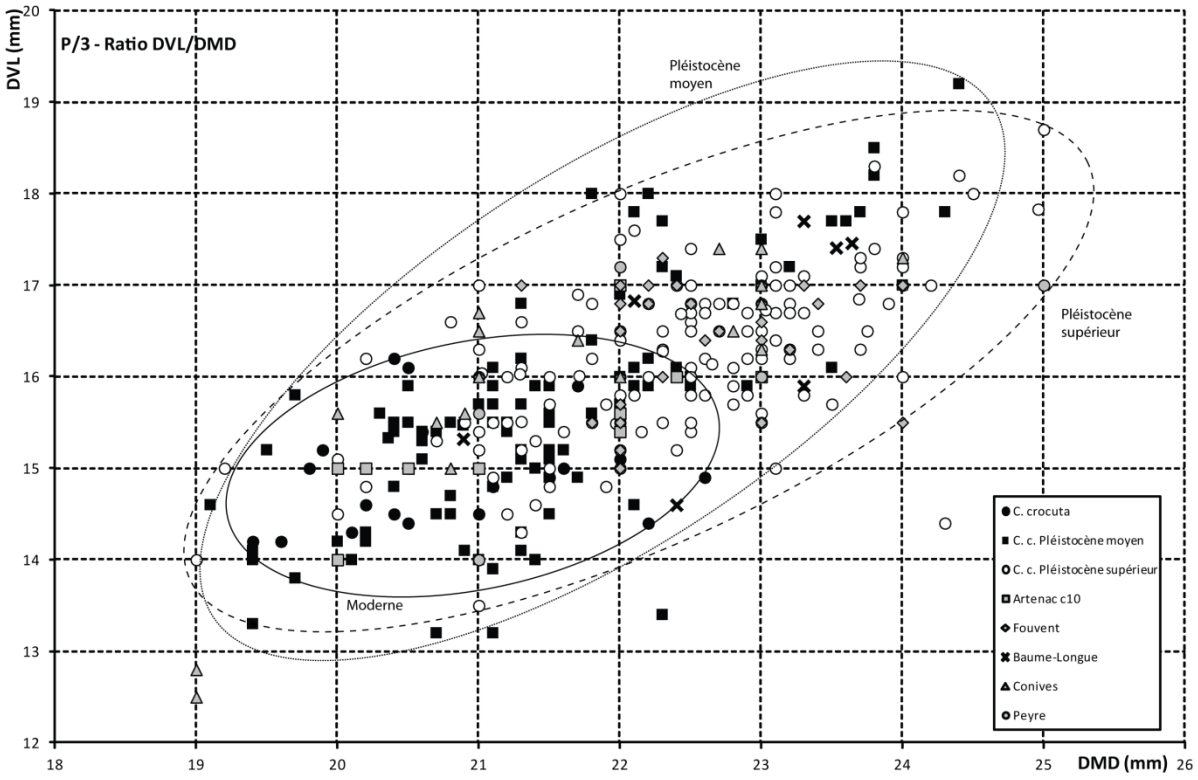


Figure 82. Rapport DVL/DMD de la P/3 d'hyène / *Third lower premolar Breadth/Length ratio.*

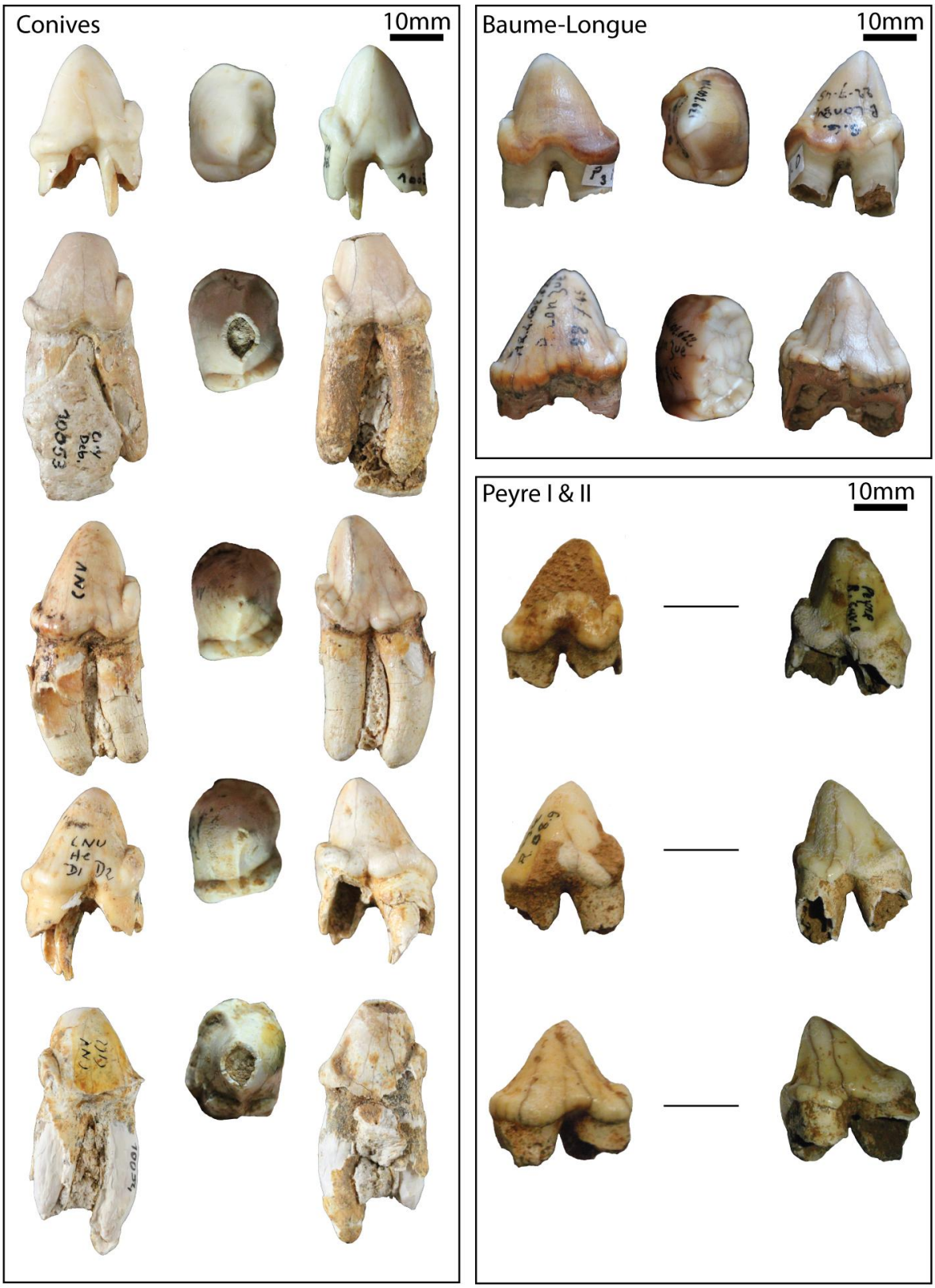


Figure 81. Variabilité morphologique de la troisième prémolaire inférieure de l'hyène des cavernes / *Morphological variability of cave hyena third lower premolar.*

1.1.15. Quatrième prémolaire inférieure.

La quatrième prémolaire inférieure (P/4) est composée de 3 cuspides marquées : le paraconide (denticule antérieure), le protoconide (denticule principale) et l'hypoconide (denticule postérieur). Le paraconide présente quelques variations et peut être plus ou moins marqué et distinct du protoconide (fig.83). L'arête qui parcourt longitudinalement la dent la sépare en deux parties sensiblement équivalentes (Reynolds, 1902). La P/4 présente des caractères typiques au genre *Crocuta* autorisant une distinction aisée avec le genre *Hyaena* : arête antérieure du protoconide saillante et absence de cingulum en face externe (Clot, 1980). Facilement reconnaissable, la P/4 est régulièrement citée et décrite dans la littérature et les données de comparaisons ne manquent pas. Nos 4 gisements principaux ont fourni 105 P/4 (Artenac c10=18 ; Peyre=6 ; Fouvent=64 ; Conives=17). 2 ont été reconnues au Grand Abri aux Puces et une douzaine pour la Beaume-Longue. La comparaison de données odontométriques considérant deux ensembles généraux, Pléistocène moyen et Pléistocène supérieur, met en évidence une tendance générale à l'accroissement de la dent (fig.84). Cependant, les valeurs métriques enregistrées et comparées par phase chronologique (glaciaire/interglaciaire) et par population ne présentent aucune des logiques d'accroissement ou oscillation de taille précédemment rencontrées, mais au contraire une très forte variabilité (tab.55). Les valeurs du matériel rissien de Châtillon (DVL/DMD=14,7/23,8mm) sont proches d'ensembles éémiens (Peyre DVL/DMD=14,3/23,6mm) et würmiens (Baume-Longue DVL/DMD=15/23,8mm). Pour autant, les sites de l'OIS3 peuvent atteindre des tailles importantes (DMD moyen compris entre 24 et 25 et DMD maximale pour une pièce de Tournal avec 26,6 mm). Les hyènes würmiennes de Conives et de Gabasa I, sont une fois encore, les plus petites de leur période (DVL/DMD respectif = 14,8/23,2 et 13,9/22,4mm). Les P/4 d'Artenac c10 ont des proportions aussi faibles qu'à Lunel (respectivement DVL/DMD de 13,8/22,8 et 13,9/22,2mm), ce qui explique en partie le rapprochement de cette population à la sous-espèce *C. spelaea intermedia* (Tournepiche, 1985).

Sites	Période	DVL			DMD			Source
		n	min-max	moy	n	min-max	moy	
Artenac c10	OIS5c (100 ka)	18	12-15,3	13,8	17	20,5-26,5	22,8	
Peyre	Eémien	5	13-16	14,3	6	22,5-25,5	23,6	
Fouvent	Würm – OIS3	62	12-17,4	14,9	64	21,5-26	24	
Conives	Würm – OIS3	17	13,5-17,4	14,8	17	20,6-25	23,2	Fourvel, 2008
Autres sites								
Lunel-Viel 1	Mindel-Riss (350 ka)	31	12,7-15,2	13,9	31	20,6-24,2	22,2	Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993
Châtillon-Saint-Jean	Riss (250 ka)	14	13,1-17,8	14,7	14	22,4-26	23,8	Chauviré, 1962 ; Cardoso, 1993
GAP	Eémien (~100 ka)	2	14,5-14,6	14,6	2	24,9-25	25	Crégut & Fourvel, inédit
Gerde	Riss-Würm (?)	19	13,8-16,1	15,1	19	22,2-25,5	24,5	Clot, 1980, 1987
Jaurens	OIS3 (32ka)	12	14,2-15,8	15	12	22,7-25,5	23,7	Ballésio, 1979
Bize-Tournal	OIS3	13	13,3-16	15,2	14	21,4-26,6	24	Testu, 2006
Portel-Ouest	OIS3	13	13,9-16,3	15,1	11	23,2-24,7	23,9	Testu, 2006
Baume-Longue	OIS3	12	13,7-16,7	15	11	21,7-25	23,8	Paulus, 1946 ; Fourvel, inédit
Gabasa I	OIS3	7	13,4-14,5	13,9	6	21-23,3	22,4	Blasco Sancho & Montes Ramirez, 1997
Labeko Koba	OIS3	18	14-16,6	15,1	18	21,3-25,5	24,1	Altuna & Mariezkurrena, 2000
Zoolithenhöhle	P. sup.	7	13,3-15	14	6	23-24,5	23,8	Ambros, 1998
Mauern	P. sup.	7	13-15	14	7	21-25	23,6	Ambros, 1998
Hyènes actuelles								
C. crocuta	Afrique	22	12.1-14	13.2	62	18-24.1	21.9	Martin, 1968 ; Saxon, 1974 ; Berta, 1981 ; Turner, 1984 ; Fourvel, inédit
H. hyaena	Afrique	5	10.5-11	10.8	5	19-20.3	20	

Tableau 55. Odontométrie comparée des quatrièmes prémolaires inférieures (P/4) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / *Fourth lower premolar (P/4) measurements from cave hyena and modern species.*

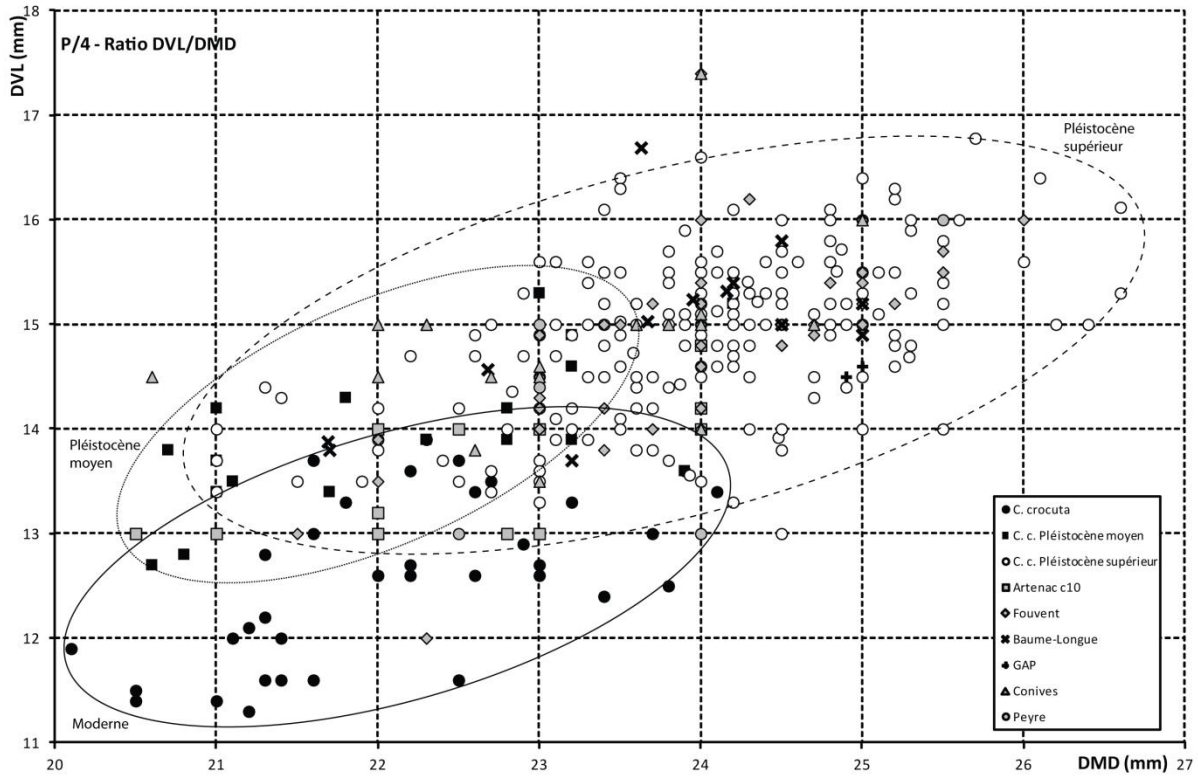


Figure 84. Rapport DVL/DMD de la P/4 d'hyène / *Fourth lower premolar (P/4) Breadth/Length ratio.*

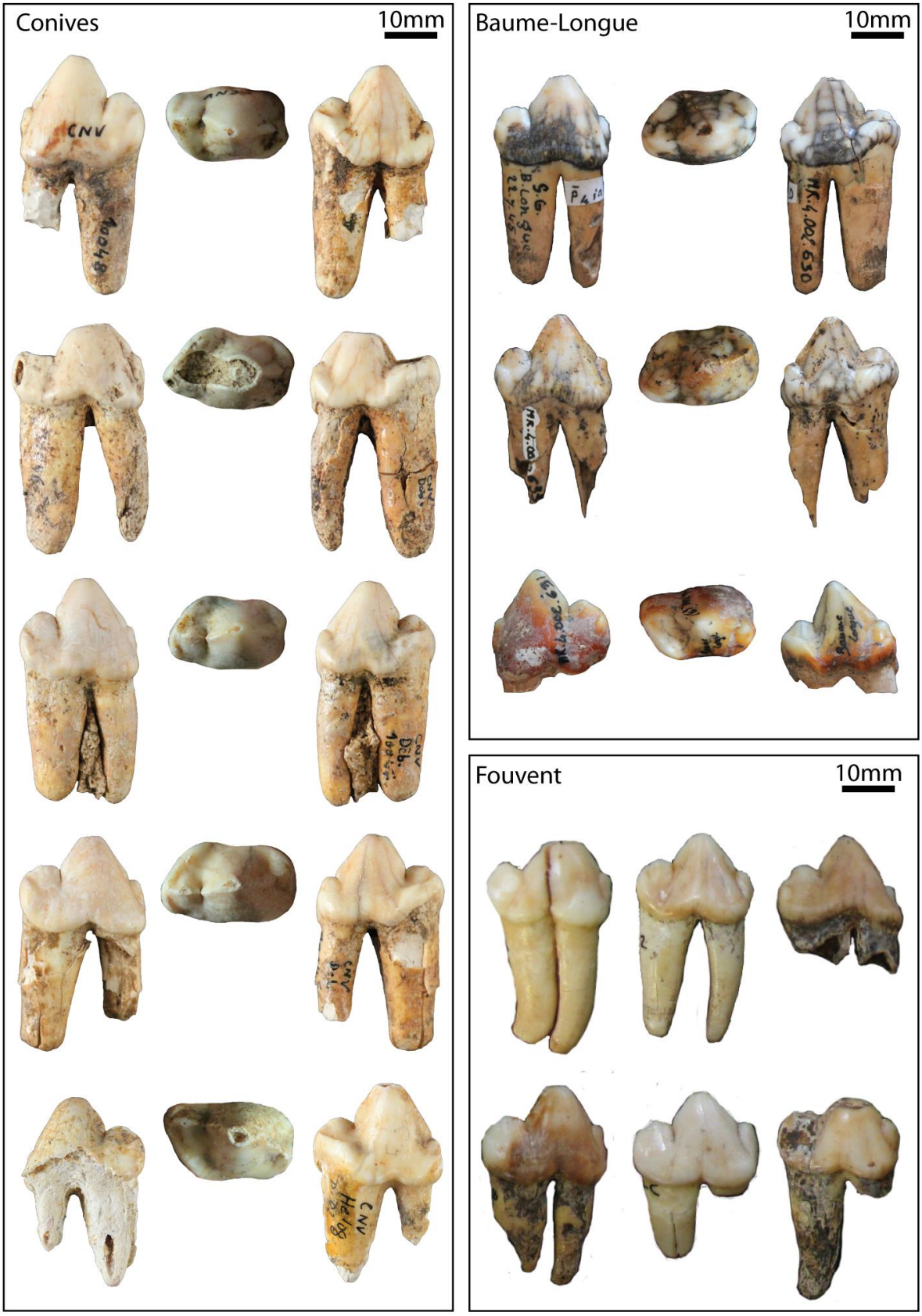


Figure 83. Variabilité morphologique de la quatrième prémolaire inférieure de l'hyène des cavernes / *Morphological variability of cave hyena fourth lower premolar.*

1.1.16. Première molaire inférieure.

Largement étudiée, la carnassière inférieure (M/1) autorise une détermination générique et spécifique assez fine. Le trigonide constitue la partie sécante de la dent, il est formé par le paraconide et le protoconide. Le paraconide est plus court que le protoconide (Reynolds, 1902 ; Bonifay, 1971 ; Clot, 1980). De plus, il surplombe un léger bourrelet dont la présence et la proéminence semblent variables (fig.85). Ce dernier porte le caractère le plus variable sur cette dent au sein du genre *Crocuta* : il peut être flanqué d'un métaconide vestigial dont la valeur et l'intérêt paléontologique sont sujets à discussion (*cf. infra*). Le genre *Crocuta* se caractérise par une extrême réduction de son talonide. Deux aspects sont successivement présentés :

- La fréquence du métaconide de la M/1 ;
- L'analyse odontométrique comparée.

- **Le Métaconide de la M/1.**

Si le métaconide de la M/1 est une caractéristique du genre *Hyaena*, sa présence aléatoire chez *Crocuta* pose des questions (Soergel, 1937 ; Kurtén, 1956, 1963 ; Bonifay, 1971 ; Clot, 1980 ; Barycka, 2008). Dès 1828, De Serres, Dubreuil et Jean-Jean accordent un caractère spécifique au métaconide vestigial. Selon ces auteurs, sa morphologie et sa présence sur le matériel de Lunel-Viel autorisent pour partie la définition de l'*Hyaena intermedia*. Bonifay (1971) accorde à son tour un caractère évolutif à cette cuspide accessoire. Tout en tempérant la définition de De Serres *et al.* (*op. cit.*), elle accorde une importance stratigraphique au métaconide et autorise une attribution sous-spécifique à l'hyène archaïque *C. spelaea intermedia*. Kurtén (1956) n'accorde aucune valeur spécifique au métaconide vestigial en raison de son importante variabilité, et rejette l'idée de diagnose d'espèce sur la base de ce caractère. Ainsi il rejette l'*H. intermedia* de De Serres. Le climat semble pourtant influencer son développement, aux vues de l'analyse du rapport entre fréquence du métaconide et phase climatique (glaciaire/interglaciaire) des gisements anglais (Kurtén, 1963). Pourtant cette idée est à son tour rejetée en raison des variations de représentation de ce caractère au cours du temps (Kurtén & Poulianos, 1977). Ces auteurs ne lui confèrent aucun lien avec les fluctuations de taille des hyènes résultant de ces bouleversements environnementaux : le métaconide vestigial n'est qu'un caractère secondaire variable du genre *Crocuta*. Selon Clot (1980) le développement du métaconide est étroitement lié aux conditions climatiques : en phase glaciaire le métaconide est présent plus d'une fois sur deux, en phase de réchauffement la représentation du métaconide diminue très fortement. Clot observe une forte représentation de ce caractère sur la population de Gerde. Sans trancher avec certitude, il suggère que la population peut se rapporter à une phase froide. Plus récemment, sans discuter la représentation du caractère, Testu (2006) observe bien une évolution de la fréquence du métaconide entre les différentes couches de la grotte du Portel-Ouest et de Bize. Barycka (2008), sur la base des populations polonaises, rejoint l'hypothèse de Clot d'un lien entre climat et représentation du métaconide.

Les données quantifiées portant sur la présence ou l'absence du métaconide vestigial sont nombreuses. Les informations collectées pour 32 populations glaciaires et interglaciaires révèlent une variabilité extrême de sa fréquence (tab.56). Pourtant, après classement de ces gisements selon les phases glaciaires et interglaciaires, deux ensembles se distinguent.

A l'exception de Gerde, dont l'attribution chronologique reste incertaine, les populations interglaciaires ont rarement une fréquence du métaconide supérieure à 20% : les gisements integlaciaires (OIS5) anglais présentés par Kurtén (1963) varient entre 0 (Barrington) et 18% (Joint Mitnor). Lherm atteint les 20%. Sur les 9 M/1 de Peyre, 22% dispose du métaconide. Les fréquences observées pour ces populations (de phases tempérées à chaudes) sont proches ou similaires de celles observées dans le registre moderne (*C. crocuta*) où le métaconide n'est jamais représenté au-delà de 20%. Cependant, les M/1 d'Artenac c10 se distinguent. Près de 45% des pièces portent un métaconide. Elle peut aussi marquer une étape entre les populations interglaciaires et glaciaires. Ce commentaire, s'il s'avère justifié, pourrait s'appliquer à Gerde.

A contrario les populations de phases froides voient la fréquence du métaconide fortement augmentée. Les hyènes rissiennes de Châtillon et de Lindenthal présentent respectivement 38 (3 pièces sur 8) et 100% (n=21). Même si Pech de l'Azé II ne dispose que d'une M/1, il reste important de souligner la présence du métaconide sur cette seule pièce. La fréquence du métaconide au sein des populations de l'OIS3 reste très variable mais rarement en dessous de 20%. De plus, si l'on exclut les échantillons de moins de 5 pièces observées, cette fréquence n'est jamais inférieure à 30%. Si l'on ne considère que les ensembles comprenant un minimum de 10 M/1, le métaconide est toujours présent sur au moins un tiers des dents, et jusqu'à la moitié des vestiges. Les dents de Fouvent et de Conives s'inscrivent tout à fait dans cette constante : le métaconide est représenté respectivement dans 52 et 42% des cas. Sur la base de ces observations nous rejoignons le point de vue de Clot (1980) et de Barycka (2008) sur le rôle joué par le climat sur le développement de ce caractère.

Site	Période	N M/1		Fréquence	Source
		Totale obs.	N métaconide		
Lunel-Viel 1	OIS9-11 (350ka)	30	15	50%	Bonifay, 1971 ; Clot, 1980
Hyènes interglaciaires					
Artenac c10	OIS5c (100ka)	21	9	43%	
Peyre	Eémien (OIS5e)	9	2	22%	
Barrington Gravels	Eémien (OIS5e)	8	0	0%	Kurtén, 1963
Joint Mitnor	Eémien (OIS5e)	33	6	18%	Kurtén, 1963
Tornewton	Eémien (OIS5e)	103	10	10%	Kurtén, 1963
Kirkdale	Eémien (OIS5e)	16	2	12%	Kurtén, 1963
Lherm	Riss-Würm (?) OIS5e ?	5	1	20%	Clot, 1980
Gerde	Riss-Würm (?) OIS5e ?	25	16	64%	Clot, 1980
Hyènes glaciaires					
Châtillon-Saint-Jean	Riss	8	3	38%	Chauviré, 1962
Lindenthal	Riss	21	21	100%	Soergel, 1937
Pech de l'Azé II	Riss I	1	1	100%	Clot, 1980
Fouvent	OIS3 (35ka)	50	26	52%	
Conives	OIS3 (30ka)	19	8	42%	Fourvel, 2008
Jaurens	OIS3 (32ka)	11		36%	Ballésio, 1979
Baume-Longue	OIS3	9	4	44%	Fourvel, inédit
Tournal-Bize	OIS3			25%	Testu, 2006
Portel-Ouest	OIS3-2	14		67%	Testu, 2006
Württenberg	Würm (OIS3)	200		46%	Soergel, 1937
Kent's Cavern	Würm (OIS3)	199	85	43%	Kurtén, 1963
Brisham Caves	Würm (OIS3)	4	3	75%	Kurtén, 1963
Uphill	Würm (OIS3)	10	3	30%	Kurtén, 1963
King Arthur's Cave	Würm (OIS3)	6	2	33%	Kurtén, 1963
Coygan	Würm (OIS3)	2	0	0%	Kurtén, 1963
Ffynnon Beuno	Würm (OIS3)	5	3	60%	Kurtén, 1963
Long Hole	Würm (OIS3)	2	2	100%	Kurtén, 1963
Creswell	Würm (OIS3)	2	2	100%	Kurtén, 1963
Wierzchowska	Würm ? (OIS3 ?)	5	2	40%	Barycka, 2008
Eichel	Würm ? (OIS3 ?)	19	9	47%	Clot, 1980
Cracow Caves	Würm ? (OIS3 ?)	8	5	63%	Barycka, 2008

Raj	Würm ? (OIS3 ?)	2	0	0%	Barycka, 2008
Na Golabcu	Würm ? (OIS3 ?)	1	1	100%	Barycka, 2008
Deszczowa	Würm ? (OIS3 ?)	2	0	0%	Barycka, 2008
Hyènes actuelles					
Afrique *C. c.*	Moderne	129		17%	Kurtén, 1956
Afrique *C. c.*	Moderne	18	1	6%	Turner, 1984

Tableau 56. Tableau comparatif de la présence du métaconide de la M/1 de l'hyène des cavernes / *Review of metaconif frequencies in cave hyena populations.*

- **Analyse morphométrique de la M/1.**

Les données odontométriques publiées sont très fréquentes. En dépit des difficultés à définir un intérêt biostratigraphique, les carnassières (inférieures ou supérieures) sont constamment mentionnées et étudiées. Le nombre assez important de M/1, complètes ou fragmentées, autorise cette présentation : 21 pièces déterminées à Conives, 46 à Fouvent, 10 à Peyre et 22 à Artenac c10. L'assemblage du Grand Abri aux Puces dispose de 2 pièces supplémentaires et 11 M/1 de la Baume-Longue ont pu être mesurées auxquelles s'ajoute le matériel décrit par Paulus (1946). En revanche, nous avons pris le parti de présenter ici les résultats portant sur les 3 mesures les plus communément utilisées et sûrement les plus significatives de l'évolution des hyénidés : le DVL, le DMD et le DMD du trigonide (tab.57). Les moyennes et valeurs extrêmes du DVL des M/1 de nos 4 assemblages principaux ne présentent pas de différences flagrantes : la carnassière est assez fine, avec des valeurs comprises entre 13 et 14mm. En revanche, l'observation du DMD et du DMD du trigonide suggèrent deux groupes morphométriques. En effet, les hyènes du début du Pléistocène (OIS5) ont des dents assez courtes (DMD moyen 29,7 et 30,5mm ; DMD trigonide moyen 25,5 et 25,3mm). Les hyènes würmiennes, quant à elles, disposent de carnassières longues (DMD moyen à environ 32mm ; DMD trigonide moyen entre 27 et 28mm). L'ensemble des gisements de comparaison confirme ces observations. Les DVL restent constants depuis le Riss jusqu'au Würm. Les DMD et DMD trigonide, quant à eux, varient : l'ensemble des populations würmiennes présentent des valeurs comparables à Conives et Fouvent (DMD moyen environ 32mm ; DMD trigonide entre 27,5 et 28,5mm). Les ensembles plus anciens du Riss-Würm (Binagady Transcaucasia, GAP) et du Riss (Châtillon) ont des valeurs proches de nos populations d'Artenac c10 et de Peyre. Seul Lunel-Viel se distingue clairement des autres populations par des dents plus courtes (DMD moyen = 29,4mm) et plus fines (DVL moyen = 12,6mm) comparables aux populations actuelles. Les 2 dents de Casal Selce, Italie, présentent des valeurs plus basses encore que Lunel-Viel 1 (Sardella & Petrucci, 2012). Ces proportions, comparées aux autres populations, et ce jusqu'à l'OIS3, coïncident avec l'hypothèse d'accroissement de la taille des hyènes.

Sites	Période	DVL			DMD			DMD trigonide			Source
		n	min-max	moy.	n	min-max	moy.	n	min-max	moy.	
Artenac c10	OIS5c (100 ka)	22	11-14.3	13	21	27-35,3	29,7	21	22,8-29	25,5	
Peyre	Eémien – OIS5e ?	9	12,3-15	13,4	8	28-33,4	30,5	9	23-28	25,3	
Fouvent	Würm – OIS3 (35 ka)	46	12-14,5	13,4	42	27,5-34	31,7	41	23,7-29	27	
Conives	Würm – OIS3 (30 ka)	19	12,6-16	14,1	18	29-36,5	32	15	24-30,5	27,6	Fourvel, 2008
Autres sites											
Casal Selce	Mindel (800ka)	2	12,1-11,8	11,9	2	27,6-28	27,8	2	24-24	24	Sardella & Petrucci, 2012
Lunel-Viel 1	Mindel-Riss (350 ka)	33	11,2-14	12,6	34	26-33	29,4	17	22,8-28,7	26,4	Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993 ; Fosse, 1997
Châtillon-Saint-Jean	Riss (250 ka)	12	12,3-15,5	13,6	12	29,5-34,4	31,2	5	26,2-29,2	28	Chauviré, 1962 ; Cardoso, 1993
GAP	Eémien (~100 ka)	2	13,5-14,1	13,8	2	31,3-31,1	31,2	1	24,8		Crégut, 2011 ; Fourvel, inédit
Binagady Transcaucasia	Riss-Würm	2	12,4-15,3	13,9	8	28,1-33,5	30,4	8	26,7-30	28	Baryshnikov, 1999
Jaurens	OIS 3 (32 ka)	9	13,5-14,6	14	9	30-34,7	32,3	10	21,3-31	28,6	Ballésio, 1979
Gabasa I	OIS3	6	12,5-14,4	13,2	6	28,4-32,3	30				Blasco Sancho & Montes Ramirez, 1997
Labeko Koba	Würm II-III – OIS 3	22	12,9-15,3	14,1	22	30,2-34,3	32,2	22	26-29	27,5	Altuna & Mariezkurrena, 2000
Portel-Ouest	Würm – OIS3	12	13,3-14,8	13,9	10	30,3-33,4	31,7	10	25,6-28,9	27	Testu, 2006
Bize-Tournal	Würm – OIS3	8	13,4-14,9	14	8	30-33,8	31,9	8	27-30,3	28,2	Testu, 2006
Baume-Longue	Würm – OIS 3	17	12,7-15,3	13,7	18	28,3-35,2	31,3	11	24,5-29	26,5	Paulus, 1946 ; Fourvel, inédit
Cueva de las Hienas	Würm – OIS3	16	11,7-14,1	12,9	16	28,3-34,2	30,2				Fosse, 1997
Cracow caves	P. sup	7	10,9-14,8	13,5	7	27,3-33,5	31,2				Barycka, 2008
Wierzchowska	P. sup	5	13,5-14,5	14	5	31,4-33,7	32,4				Barycka, 2008
Zoolithenhöhle	P. sup.	6	12,5-14	13,3	6	30-31,5	30,8	6	27,5-29	28	Ambros, 1998
Breitenfurt	P. sup.	11	12-15	13,4	8	21-36	33,3	8	28-32	29,7	Ambros, 1998
Hyènes actuelles											
C. crocuta	Afrique	120	10,2-13,1	11,5	132	23-31,2	27,5	4	21-25,7	22,9	Hollister, 1918 ; Saxon, 1974 ; Turner, 1984
H. hyaena	Afrique	19	9,8-11	10,1	19	18,8-21	19	5	15,6-17,2	16,3	Hollister, 1918 ; Fourvel, inédit

Tableau 57. Odontométrie comparée des carnassières inférieures (M/1) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / *Lower carnassial measurements from cave hyena and modern species.*

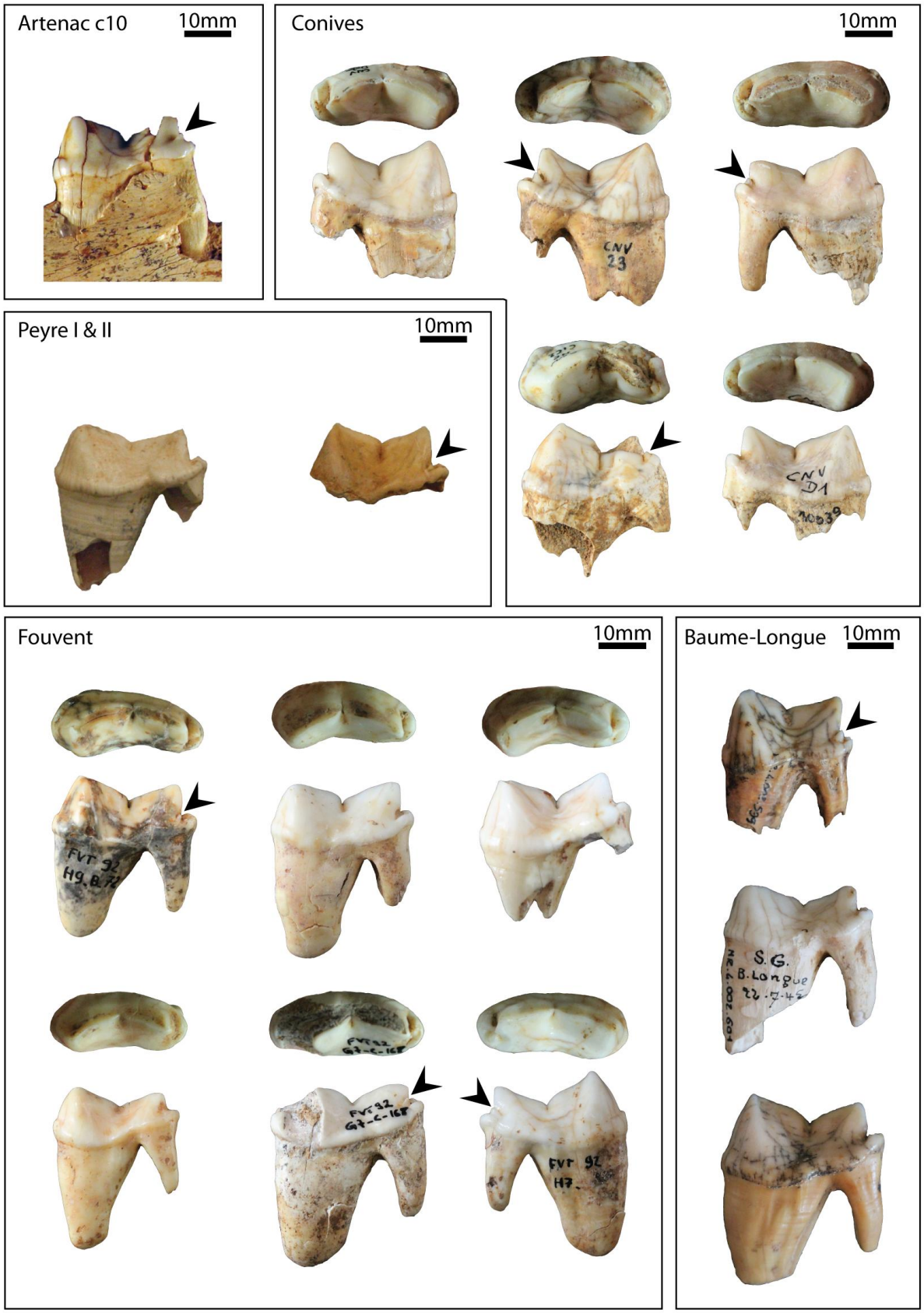


Figure 85. Variabilité morphologique de la carnassière inférieure de l'hyène des cavernes. La flèche indique la présence du métaconide / *Morphological variability of cave hyena lower carnassial. Arrow indicates metaconid.*

Les variations morphométriques des M/1 ont déjà été observées. En effet, Klein & Scott (1989) remarquent sur les carnassières inférieures (M/1) une tendance à fluctuation selon le climat, et suggèrent une réduction lors des phases chaudes et une augmentation lors des phases froides. L'évolution morphométrique des DVL et DMD des carnassières inférieures (M/1) entre tout à fait dans ce cadre (fig.86). Les *Crocuta* actuelles et integlaciaires se caractérisent par leur petitesse. A l'inverse les hyènes glaciaires disposent de proportions relativement importantes. Le diagramme de dispersion (fig.87A) montre clairement un allongement de la dent jusqu'à l'OIS3, en accord avec les hypothèses de Kurtèn (1963) et de Klein & Scott (1989). Le diagramme de Simpson (fig.87B) présente un accroissement progressif du DVL, DMD et DMD paraconide en accord avec la logique évolutive de ces auteurs. En revanche les longueurs du protoconide et du trigonide sortent du schéma : Châtillon dispose d'un protoconide plus court encore que Lunel-Viel 1, tandis que les valeurs observées pour Jaurens (OIS3) caractérise une cuspide à la longueur plus faible qu'Artenac et Peyre. Le trigonide de ces deux derniers gisements est plus petit que celui de Lunel, alors que Châtillon présente des proportions tout à fait comparables aux populations du stade isotopique 3.
Alors que les observations par ensembles chronologiques s'accordent tout à fait avec le modèle évolutif, l'analyse site par site révèle une multitude de variations dénotant avec le modèle établi. Ces variations relèvent soit de (1) particularismes propres à chaque population (et donc d'une variabilité morphométrique importante), soit (2) de la taille des échantillons qui, par gisements, sont trop faibles pour refléter une réalité paléontologique.

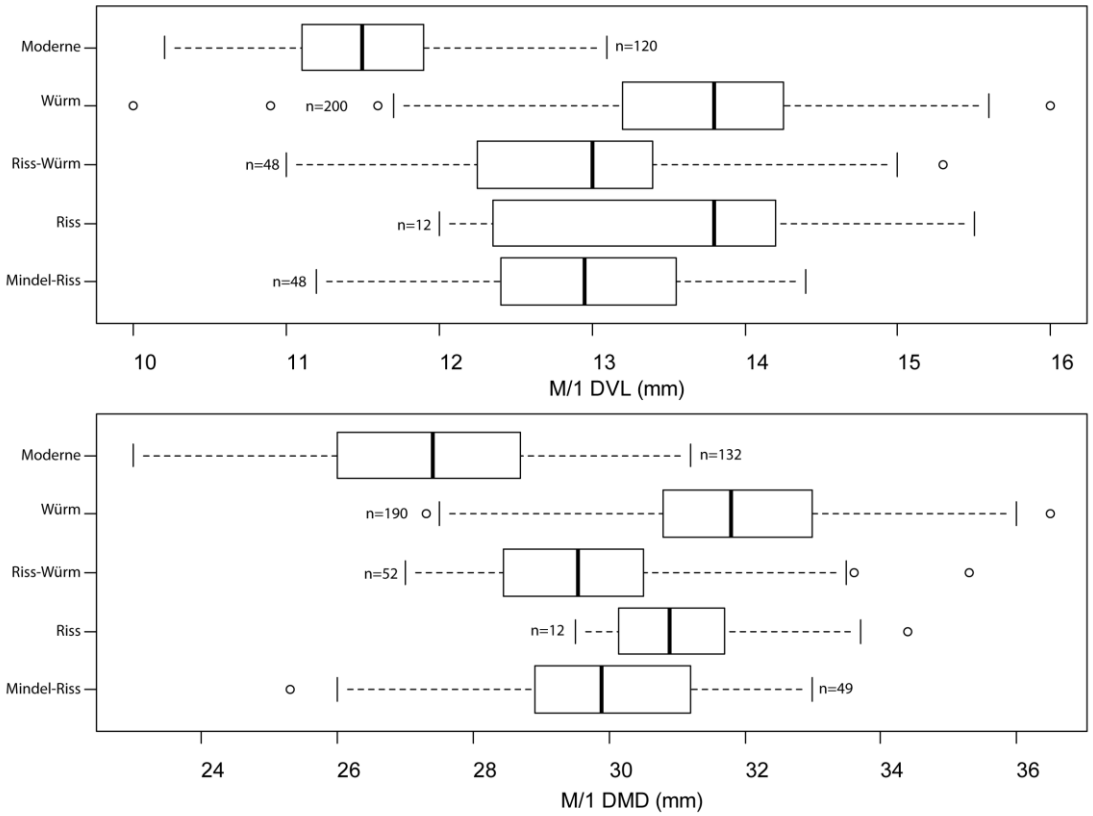


Figure 86. Représentation graphique *boxplot* de l'évolution des DVL et DMD des M/1 d'hyènes des cavernes entre le Pléistocène moyen et supérieur / *Boxplot representation presenting M/1 breadth and length evolution durong Middle and Late Pleistocene*.

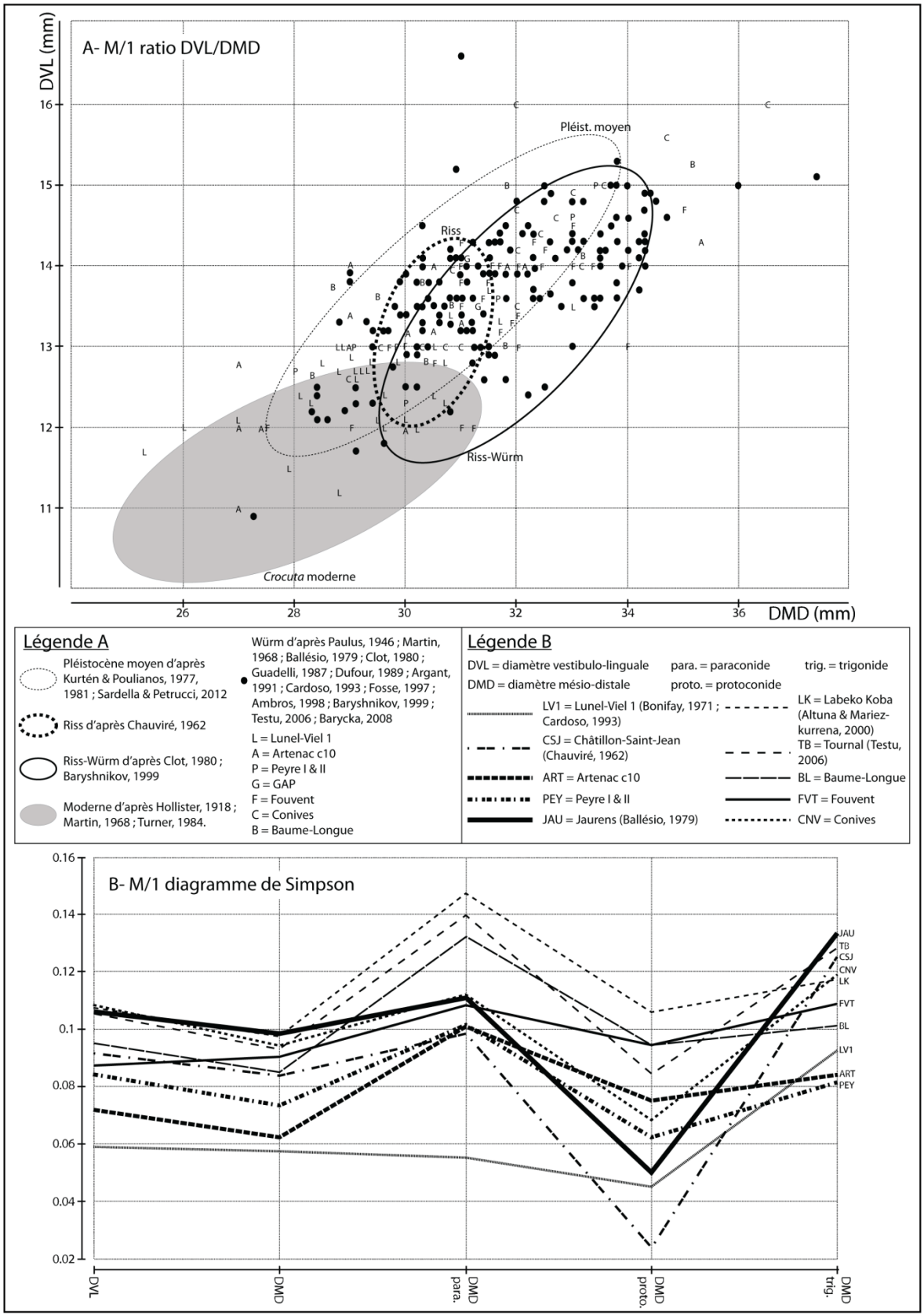


Figure 87. (A) Rapport des DVL et DMD et (B) diagramme de Simpson (standard *C. crocuta*) des M/1 d'hyènes des cavernes / *(A) Breadth/Length ratio and (B) M/1 Simpson ratio diagram*.

1.1.17. Fluctuation de taille des dents jugales, variations climatiques et changements comportementaux.

La tendance évolutive à l'accroissement des proportions ne semble pas caractériser l'ensemble du matériel crânien et dentaire. Sur la base de comparaisons entre le matériel des gisements polonais et d'autres populations pléistocènes d'Europe, Barycka (2008) observe une tendance différente pour les jugales. Un allongement depuis le Pléistocène moyen et l'OIS5 jusqu'à l'OIS3 semble bien affecter la P/3 mais, *a contrario,* la tendance s'inverse pour la P/2 et une réduction de la dent s'opère depuis le Pléistocène moyen jusqu'au stade 3. A partir de cette observation, nous testons sa validité à partir de nos assemblages et des données disponibles publiées portant sur les jugales inférieures et supérieures autres que les carnassières (fig.88). Les résultats obtenus temporisent l'observation de Barycka et autorisent d'autres commentaires :

(1) Les jugales supérieures présentent différents aspects (fig.88A). Les valeurs (DVL/DMD) des canines s'accordent avec l'accroissement général de taille et les phénomènes de fluctuation. En effet, les dents d'Artenac sont de faible taille et correspondent bien aux petites hyènes des phases de réchauffement. Les hyènes rissiennes de Châtillon sont robustes et égalent les hyènes würmiennes (OIS3). Ces dernières, de fortes proportions, présentent néanmoins une importante variabilité (différence entre Conives et la Baume-Longue). Les mêmes commentaires s'appliquent pour la P2/. En revanche la P1/ présente une évolution différente : le DMD est important chez les hyènes anciennes (Artenac et Peyre) et est généralement plus court chez les populations plus récentes du stade isotopique 3. Le cas de Gerde est discutable : si l'on considère une attribution interglaciaire (Riss-Würm) de la population, alors les valeurs obtenues sont tout à fait comparables aux hyènes interglaciaires d'Artenac et Peyre ; en revanche, si on rapporte l'assemblage au stade 3 (Würm), Gerde pourrait représenter l'importante variabilité des populations de cette phase. Il est difficile de définir une tendance sur les DVL et DMD des P3/, le fort degré de variation n'autorise pas d'interprétation. Il faut tout de même souligner la robustesse des P3/ de Lunel-Viel : malgré une couronne courte, la dent est tout aussi épaisse que les pièces plus récentes de Fouvent et Conives.

(2) En ce qui concerne les jugales inférieures, l'observation de Barycka ne peut être complètement confirmée sur la base de l'analyse par populations (fig.88B). En effet chaque jugale suggère un fort degré de variabilité. Les dents d'Artenac c10 et Lunel-Viel (en dehors de canines légèrement plus robustes) sont constamment de faibles dimensions. Ces observations expliquent d'ailleurs en partie la première attribution de l'hyène d'Artenac à la sous-espèce *intermedia* (selon Tournepiche, 1985). Le DMD de la canine de Châtillon doit être exclue, la valeur est soit erronée, soit l'échantillon non représentatif. En dehors de Lunel et Artenac, la P/2 se rapproche de l'observation de Barycka : Peyre présente les valeurs les plus fortes, une diminution s'opère avec les gisements de l'OIS3 (Labeko Koba, Conives, Fouvent, Baume-Longue) ainsi qu'au Riss de Châtillon (assez similaire à Jaurens). De là, il faut donc supposer qu'en plus d'une réduction progressive de la P/2, les fluctuations dues aux changements climatiques sont bien présentes. A l'inverse des carnassières, la P/2 serait plus grêle en phase froide et plus robuste en phase tempérée à chaude. Les P/3 de Peyre disposent à nouveau de valeurs plus faibles (mais néanmoins comparables à Châtillon et Conives). La logique d'accroissement de Kurtèn (1963) et Klein & Scott (1989) s'applique à nouveau pour la P/4.

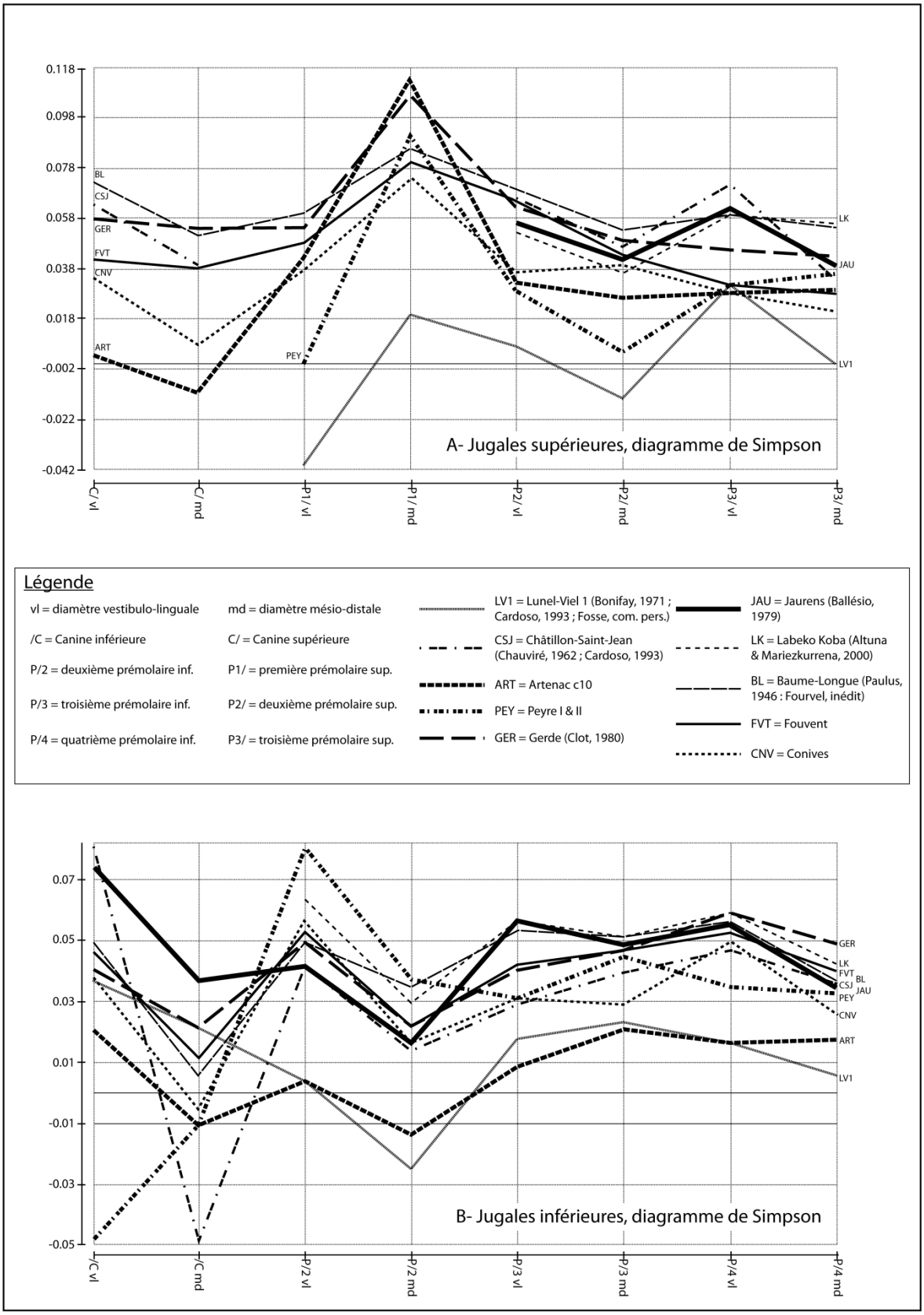


Figure 88. Diagramme de Simpson (standard *C. crocuta*) des jugales supérieures (A) et inférieures (B) d'hyènes des cavernes / *Cave hyena Upper (A) and Lower (B) raw teeth Simpson ratio diagram*.

Finalement les variations de taille et de morphologie semblent étroitement liées aux changements climatiques et environnementaux qui ont lieu au cours du Quaternaire. Les théories d'accroissement progressif de la taille des hyènes doivent néanmoins être relativées. Ainsi Kurtèn (1963), Kurtèn & Poulianos (1977) puis Klein & Scott (1989) suggèrent l'idée d'une gradation générale des mensurations crâniennes et dentaires. Cependant, ces éléments subissent quelques fluctuations de taille dépendantes des modifications climatiques. Pourtant Barycka (2008) met clairement en évidence une évolution différentielle selon l'élément considéré : ainsi la P/3 s'allonge au détriment de la P/2 dont la longueur diminue. De plus, nous avons pu remarquer, sur la base de nos observations personnelles, que les éléments du squelette post-crânien réagissent différemment (*cf. infra*). L'hyène de Lunel-Viel 1 caractérisée par sa gracilité, dispose pourtant de métapodes plus robustes que toutes les populations récentes que nous avons pu observer. Alors que la loi de Bergmann semble s'appliquer sur la morphologie crânienne, la loi d'Allen semble s'appliquer pour les métapodes.

Baryshnikov (1999) suggère des modifications d'ordre comportemental plus qu'environnemental : l'allongement du métastyle de la P4/ jusqu'au Würm suppose, selon cet auteur, une modification du régime alimentaire vers une consommation de chair plus importante, et un comportement de prédation plus accru. Les modifications comportementales de l'hyène suggérées par Baryshnikov, ne sont pas incompatibles avec les changements environnementaux. Par ailleurs, il est clairement démontré que les espaces ouverts type steppe, que l'on retrouve pour les phases glaciaires pléistocènes, autorisent le développement d'une faune d'ongulé importante (données sur les ongulés paléolithiques *in* Delpech, 1999 ; synthèse des données actualistes *in* Discamps, 2011a).

Ainsi, nous pouvons supposer que l'accroissement de la taille des hyènes, ainsi que l'évolution comportementale de prédation, sont le résultat des modifications environnementales. Le refroidissement observé durant les phases glaciaires ouvre ainsi les espaces nécessaires au bon développement de la mégafaune (rhinocéros, proboscidien, mégacéros) et des espèces grégaires (renne, cheval, bison). Par conséquent, la quantité de proies potentielles devient suffisante, rend prospère l'évolution des hyènes et participe à ses modifications morphologiques et à l'accroissement de la taille du prédateur. Cette interprétation devra néanmoins être confortée par l'adjonction de nouveaux échantillons, provenant de populations de phases tempérées à chaudes et où l'environnement limite le développement d'une biomasse conséquente.

1.2. Le squelette postcrânien.

Le matériel postcrânien comprend, pour l'ensemble de nos échantillons holocènes et pléistocènes, plus de 350 vestiges (tab.58) : environ 70 éléments du squelette axial (vertèbres, côtes), une douzaine de ceintures (scapulaires ou pelviennes), 110 restes du membre antérieur (depuis l'humérus jusqu'aux métacarpiens compris), 82 pour le postérieur (du fémur aux

Site	Espèce	Axial	Ceinture	Antérieur	Postérieur	Phalange
Ensembles Pléistocènes						
GAP	*C. c. s.*			8	5	9
Artenac c10	*C. c. s.*	9	2	16	18	27
Peyre	*C. c. s.*	11	1	25	15	14
Fouvent	*C. c. s.*	15	2	23	17	21
Conives	*C. c. s.*	2		28	21	17
Baume-Longue	*C. c. s.*					
Ensembles Actuels						
Datagabou	*H.h.*	14	3	6	7	1
Yangula Ari	*H.h./C. c.*	22	4	12	4	10

Tableau 58. Inventaire du matériel post-crânien d'hyènes pléistocènes et holocènes par région anatomique */ Post-cranial elements (general anatomical parts) from Pleistocene and Holocene hyena*.

métatarsiens) et 90 phalanges (proximales, moyennes et distales). La quantité (n), la qualité (état de conservation) et la diversité (spécifique : *C. crocuta spelaea*, *C. crocuta*, *H. hyaena*) autorisent une description de la morphologie et des mensurations de ces pièces. Contrairement aux dents, l'intérêt porté au squelette post-crânien est moindre. En effet, les travaux présentant des données comparables et sur chaque élément squelettique sont rares (tab.59). L'étude ostéométrique la plus complète concerne la population de Teufelslucken (Ehrenberg, 1938, 1940 ; Kernerknecht *in* Ehrenberg, 1940). Le même constat peut être fait pour les taxons modernes : les données sont rares et seule l'étude comparée de Teufelslucken présente un important corpus actuel sur chacune des 3 espèces (*C. crocuta, H. hyaena, P. brunnea*).

Site	Espèce	Axial	Ceinture	Antérieur	Postérieur	Phalange	Source
Ensembles Pléistocènes							
Lunel-Viel 1	*C. c. i.*			X	X		Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993
Wookey Hole	*C. c. s.*	X		X			Reynolds, 1902
Malarnaud	*C. c. s.*			X		X	Dufour, 1989
Labeko Koba	*C. c. s.*	X	X	X			Altuna & Mariezkurrena, 2000
Jaurens	*C. c. s.*		X	X	X		Ballésio, 1979
Le Portel	*C. c. s.*			X	X		Testu, 2006
Teufelslucken	*C. c. s*	X	X	X	X		Ehrenberg, 1938, 1940 ; Kernerknecht *in* Ehrenberg, 1940
Ensembles Actuels							
	C. c.	X	X	X	X		Ehrenberg, 1938, 1940 ; Kernerknecht *in* Ehrenberg, 1940
	H. h.	X	X	X	X		
	P. b.	X	X	X	X		

Tableau 59. Inventaire des principaux sites de comparaison et des régions anatomiques traitées / *Review of the principal studies used for comparisons*.

1.2.1. Le squelette axial.

Les 37 pièces recensées dans les sites pléistocènes concernent principalement des vertèbres : cervicales (20), thoraciques (8), lombaires (3), caudales (5). Une côte a été rapportée à l'hyène à Conives en raison de sa morphologie de carnivore (section sub-circulaire) et de sa robustesse. Les critères morphologiques et ostéométriques autorisant une distinction générique ou spécifique des différents *Hyaenidae* modernes et fossiles, n'ont à ce jour jamais été décrits. Reynolds (1902) distingue *Crocuta* et *Hyaena* uniquement sur la base du nombre de vertèbres (sacrales et caudales) et la différence de robustesse entre les deux genres. Dans notre cas, le degré de fragmentation et d'altération des vertèbres limite aussi la description (fig.89). L'analyse porte donc uniquement sur les vertèbres cervicales présentes dans nos assemblages, car elles sont les mieux conservées, les plus typiques et le rang assez facilement déterminable.

1.2.1.1. Les vertèbres cervicales.

Malgré sa morphologie caractéristique et sa présence fréquente dans les assemblages, l'atlas est rarement décrit. La première vertèbre cervicale de l'hyène se distingue de celle des Canidés et Félidés d'après la morphologie de ses apophyses. Chez les Canidés et les Félidés, les apophyses sont relativement courtes et ramassées contre le corps vertébral formant, sur la partie antérieure, un angle aigu à la jonction de l'apophyse et du corps (incisure alaire). Chez l'hyène, cette incisure est nettement moins marquée en raison la forme arrondie et l'important prolongement latérale de

l'apophyse. Parmi les 5 atlas déterminés, seules 3 pièces ont autorisé la prise de mesures (tab.60). L'atlas d'hyène tachetée de Yangula Ari est la référence actuelle. L'atlas pléistocène est plus robuste que l'espèce moderne. La largeur maximale entre les surfaces articulaires caudales (BFcd) présente des valeurs similaires entre les différentes pièces. En revanche, la longueur de l'arc dorsal (LAd) et la hauteur du corps (H) mettent en lumière une variabilité des proportions : la pièce de Fouvent est courte mais haute ; à l'inverse l'atlas d'Artenac est long mais écrasé.

L'axis de l'hyène présente un corps assez court et un processus épineux. Ce dernier ne dépasse que peu la partie caudale du corps et son extrémité arrière, surplombant les processus articulaires caudaux, et présente une double tuberosité retrouvée à la fois chez *Crocuta* et *Hyaena*. La seule pièce mesurable de notre analyse est un axis complet d'Artenac Art01 c10 D25 d3.6 (tab.63 ; fig.89). A cela s'ajoute une vertèbre d'hyène rayée de Djibouti. Les longueurs GL (Artenac=79,5mm ; Djibouti=71mm) et largeurs de surface articulaire caudale (Artenac=25mm ; Djibouti=20mm) sont assez proches. En revanche l'hyène d'Artenac dispose d'un axis plus massif correspondant à la robustesse du taxon pléistocène : la pièce est nettement plus haute (20mm de différence) et large antérieurement (l'articulation crâniale est près de 1,5 fois plus grande que *Hyaena hyaena*).

	Site	GB	GL	BFcr	BFcd	LAd	LAv	H
Atlas	Fouvent			60.4	52,5	31,6	19,5	42,6
	Artenac c10				54	40		31
	Peyre*			54	48	21		29
	Crocuta moderne	107	54	48,5	49	27		
	Site	**GL**	**LCDe**	**BFcr**	**BFcd**	**H**		
Axis	Artenac c10	79,5		52	25	72		
	Hyaena moderne	71	66	38	20	52,5		
	Site	**BPacr**	**BFcr**	**HFcr**	**BFcd**	**HFcd**	**H**	**PL**
C6/7	Artenac c10	72	23	15	27	20	64	44

Tableau 60. Données ostéométriques des vertèbres cervicales d'hyènes (en mm). Protocol de mesurage *cf.* von den Driesch, 1976.*=jeune adulte / *Cervical vertebras measurements*. *=juvenile.

Sur la base des planches ostéologiques de Reynolds (1902), Pales & Garcia (1981) et Erhenberg (1938, 1940), deux vertèbres au moins (Fouvent Fvt 1842-84 et Artenac Art01 c10 D25 d3.1) ont été rapportées à C6/7. La pièce sub-complète d'Artenac a permis la prise de mesures (tab.63). Néanmoins, sans la certitude du rang de la vertèbre et en l'absence de données ostéométriques comparatives, la description ne peut pas être développée plus en avant.

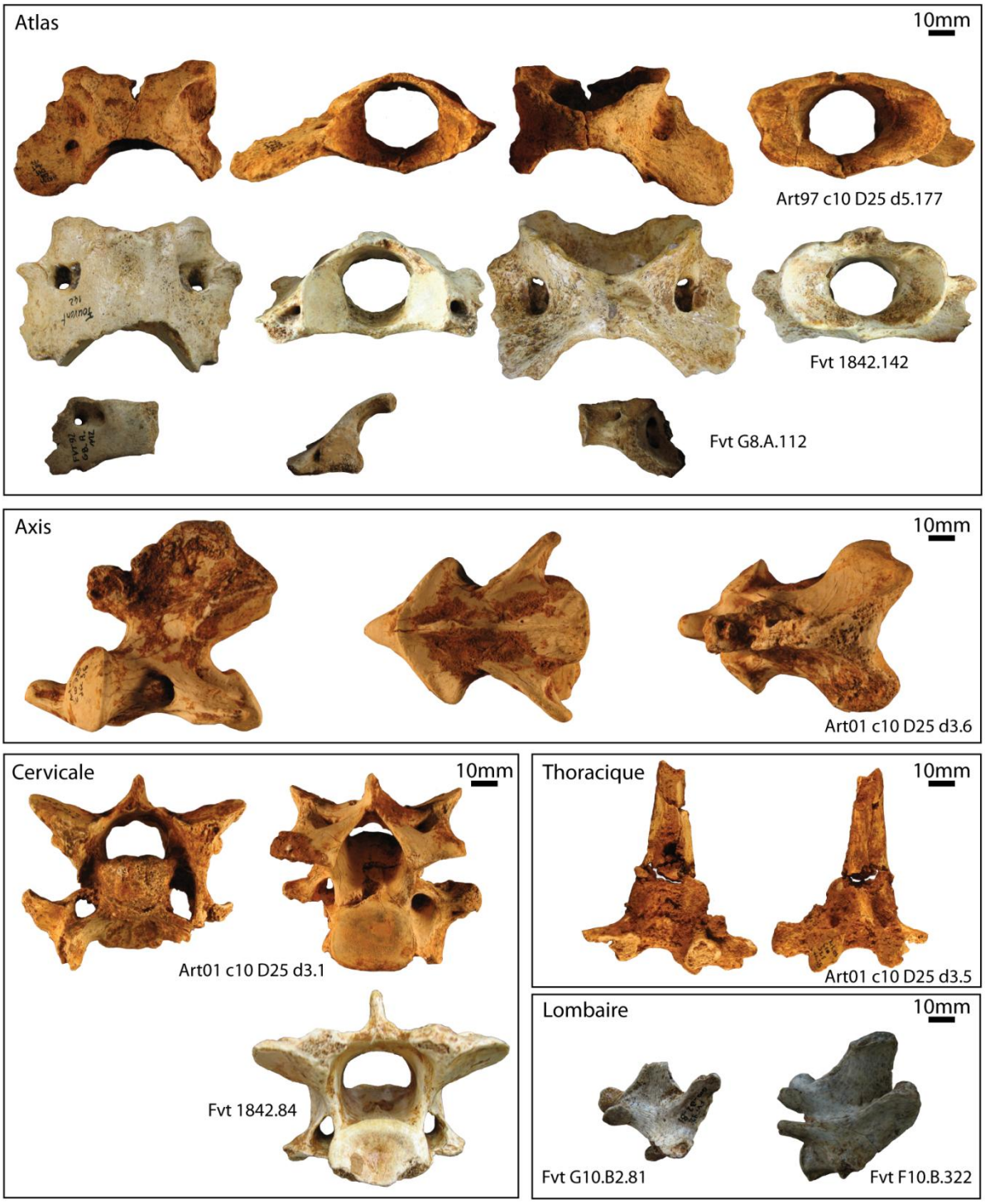


Figure 89. Planche ostéologique des vertèbres d'hyènes des cavernes / *Cave hyena vertebras plate.*

1.2.1.2. Les ceintures.

Les éléments de ceinture sont rares dans le registre fossile, en raison de leur fragilité. Les quelques restes déterminés dans nos assemblages pléistocènes (n=7) et conservés dans les accumulations actuelles (n=7) permettent une rapide description morphologique.

1.2.1.2.1. Ceinture scapulaire.

Figure 90. Scapula d'hyène des cavernes d'Artenac couche 10 (ART.c10.D25.d3.15) */ Cave hyena scapul from Artenac l.10 (ART.c10.D25.d3.15).*

La scapula de l'hyène des cavernes n'a été déterminée qu'à Artenac c10 (ART.c10.D25.d3.15) mais son état trop fragmentaire n'a pas autorisé la prise de mesures (fig.90). En revanche 4 pièces ont pu être observées dans deux accumulations de Djibouti : Datagabou (n=1) et Yangula Ari (n=3). Le matériel de Djibouti appartient aux deux espèces (Datagabou *H. hyaena* =1 ; Yangula Ari *C. crocuta* = 2 et *H. hyaena* = 1). Morphologiquement très proches, les scapulas des deux taxons se distinguent principalement par leur taille : l'hyène tachetée est plus grande que l'hyène rayée. L'observation morphologique et morphométrique des cavités glénoïdes suggère une morphologie plus allongée pour l'hyène tachetée (LG : *C. crocuta* : YAS-4-11 = 48mm, YAS-138 = 39,5mm ; *H. hyaena* : Dat-50 = 33mm, YAS-2-1 = 32,5mm). Le bord latéral de la cavité glénoïde est très aplati chez *Crocuta*. Chez *Hyaena*, il présente au contraire une forte convexité se développant dans l'axe de l'acromion.

1.2.1.2.2. Ceinture pelvienne.

Tout comme la ceinture scapulaire, la ceinture pelvienne a rarement été décrite en raison de sa faible présence dans les ensembles pléistocènes et du peu d'importance ostéométrique donné à cet élément. Reynolds (1902) présente une brève description morphologique : le bassin est un os relativement court mais la ceinture pelvienne est proportionnellement large. Les 3 fragments de bassin de Lunel-Viel présentent, selon Bonifay (1971), des proportions tout à fait comparables à

Crocuta actuelle mais aucune donnée ostéométrique ni morphologique n'est décrite. Seuls 4 restes ont pu être observés sur l'ensemble de nos échantillons plésitocènes : Artenac c10 (1), Peyre (1) et Fouvent (2). Les pièces les plus remarquables proviennent de Fouvent : FVT-1842-94 et FVT-1842-9 (fig.91). Ces portions conservent encore l'acetabulum, la branche ischiatique (FVT-1842-9) et la branche iliaque (FVT-1842-94 et FVT-1842-9). L'acetabulum n'a pu être mesuré que dans un cas (FVT-1842-9). Trop altérée (émoussée) la surface articulaire de FVT-1842-94 n'a pu être mesurée sans inclure une erreur trop importante. 3 coxaux d'hyène rayée provenant de Djibouti (Datagabou et Yangula Ari) autorisent la description et la comparaison. Les données ostéométriques sont résumées dans le tableau 61 mais ne présentent pas de réel intérêt si ce n'est de dire que l'hyène des cavernes de Fouvent est plus grande que l'hyène rayée actuelle. Le tubercule situé sur la face ventrale du col de l'ilium au dessus de l'acetabulum est morphologiquement différent entre les genres *Hyaena* et *Crocuta* : il est plus saillant chez *Hyaena,* contrairement aux pièces pléistocènes ou à la description de Reynolds (Reynolds, 1902, pl. XII). L'observation de spécimens de *Crocuta* modernes et fossiles est requise pour envisager une distinction plus fine.

Site	GL	LAR	SB
Fouvent		37	35,3
***Hyaena* moderne**	143	25,5	
		26	

Tableau 61. Données ostéométriques des coxaux d'hyènes (en mm). Protocole de mesurage *cf.* von den Driesch, 1976 */ Cave hyena innominate measurements.*

Figure 91. Planche ostéologique des ceintures pelviennes d'hyènes des cavernes de Fouvent (1842-94 et 1842-9) */ Cave hyena innominates from Fouvent (1842-94 et 1842-9).*

1.2.2. Le membre antérieur.

Les os du membre antérieur (humérus, radius, ulna, carpiens, métacarpiens) sont fréquemment représentés au sein des populations d'hyènes fossiles. Ces éléments squelettiques ont, pour partie, été décrits et permettent une analyse assez détaillée (Reynolds, 1902 ; Erhenberg, 1938, 1940 ; Bonifay, 1971 ; Ballésio, 1979 ; Clot, 1980 ; Argant, 1991 ; Cardoso, 1993 ; Testu, 2006).

1.2.2.1. L'humérus.

24 portions humérus ont pu être observées dans 5 gisements principaux (Artenac c10=2 ; Peyre=5 ; Fouvent=8 ; Conives=6 ; Baume-Longue=3). Sur la base des descriptions produites par différents auteurs et nos propres observations, quelques caractères morphologiques typiques de l'hyène sont présentés (fig.92). Il s'agit d'un os assez court et massif. L'extrémité proximale porte un turbercule majeur très fortement développé (Reynolds, 1902). La diaphyse est tranversalement très comprimée sur toute sa longueur (Bonifay, 1971 ; Clot, 1980). La diaphyse s'élargit progressivement dans le sens antéro-postérieur, au tiers de sa longueur, et ce jusqu'à l'extrémité proximale. Elle présente aussi une insertion du muscle deltoïde fortement marquée. L'extrémité distale présente un foramen supratrochléaire sub-circulaire, tout comme les Canidés. En revanche, l'épicondyle médial est moins accusé que chez les Canidés. Seules 9 portions associant diaphyse et extrémité distale autorisent une description et comparaison ostéométrique (tab.62). La compaction transversale de la diaphyse est très nette : le diamètre transverse de la diaphyse (SD) ne dépasse jamais les 23mm et ce quelle que soit la période considérée (les valeurs de Lunel-Viel 1 sont sensiblement équivalentes à celles des hyènes würmiennes). *A contrario* l'extrémité distale est puissante : le diamètre transverse de l'extrémité distale (Bd) est 2 fois plus important que le diamètre SD de la diaphyse. Les données ostéométriques portant sur l'extrémité distale (Bd/Dd) des hyènes würmiennes ne présentent pas de différence significative. L'humérus de Peyre porte une extrémité distale légèrement plus petite (Bd/Dd=55,5/41mm), mais cette pièce ne peut à elle seule caractériser les populations interglaciaires de l'OIS5. La projection du rapport Bd/Dd atteste bien d'une certaine variabilité pour les hyènes du Pléistocène supérieur (fig.93). Cependant la rareté des données de comparaison ne permet pas d'interprétation plus poussée.

Site	GL	Bp	Dp	SD	Bd	Dd	Source
Artenac c10				19,5-21,4 (2)			
Peyre				22,7 (1)	55.5 (1)	41 (1)	
Fouvent				20-23 (2)	58 (1)		
Conives				22,3 (1)	58 (1)	45,1 (1)	Fourvel, 2008
Baume-Longue				18,4-22,1 (3)	55,2-57,1 (2)	44,3-44,4 (2)	Fourvel, inédit
Autres sites							
Lunel-Viel 1				17-22 (6)			Cardoso, 1993
Teufelslucken	239,3 (1)	58 (1)	78.5 (1)	20-22 (6)	55-63 (8)	43,7-50 (8)	Ehrenberg, 1940
Labeko Koba				18-21 (5)	56-59,5 (4)	43,5-46 (3)	Altuna & Mariezkurrena, 2000
Jaurens	237-241 (3)				55-59 (3)		Ballésio, 1979
Hyènes actuelles							
C. crocuta	194-252 (25)	48-64 (20)	57-73 (19)	16-23 (19)	47-57 (21)	36-46 (20)	Reynolds, 1902 ; Ehrenberg, 1940 ; Kurtén, 1956 ; Turner, 1981 ; Fourvel, inédit
H. hyaena	194-208 (11)	41-46 (7)	56-63 (7)	16-19 (6)	40-49 (10)	32-37 (10)	
P. brunnea	214-215 (2)	51 (2)	63 (2)	18 (2)	50 (2)	38 (2)	

Tableau 62. Ostéométrie comparée des humérus d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm). Protocole de mesurage *cf.* von den Driesch, 1976. Légende : x-x (x)=min-max (n) / *Humerus measurements from cave hyena and modern species.*

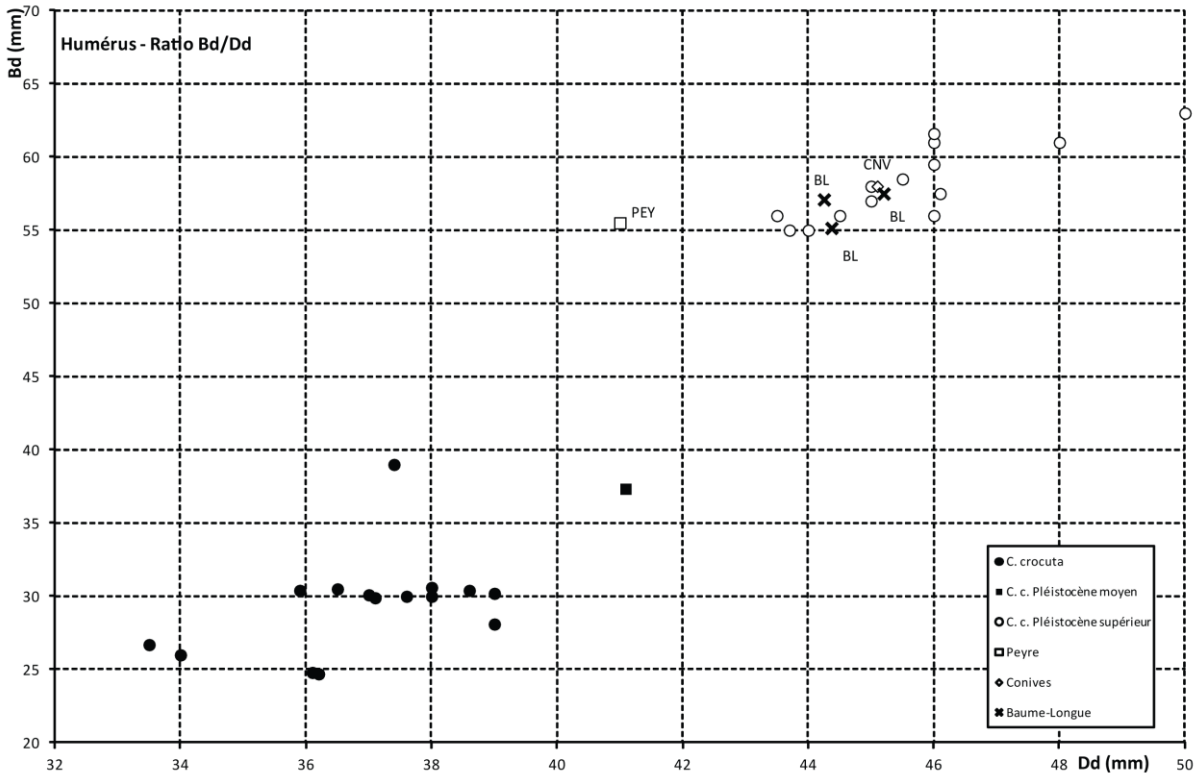


Figure 93. Rapport Bd/Dd de l'humérus d'hyène / *Humerus Bd/Dd ratio.*

1.2.2.2. Le radius et l'ulna.

L'avant-bras est composé du radius et de l'ulna. 23 radius ou portions de radius sur 6 assemblages ont pu être observés et mesurés (Artenac c10=3 ; GAP=1 ; Peyre=7 ; Fouvent=4 ; Conives=7 ; Baume-Longue=1). Morphologiquement, le radius se caractérise par une diaphyse longue adoptant une courbure en S (Bonifay, 1971). Les pièces complètes ou sub-complètes de nos assemblages présentent cette morphologie typique (fig.92). L'extrémité proximale ovalaire est assez proche de celle des Canidés. Pourtant, en vue supérieure la surface articulaire présente un caractère spécifique à l'hyène : elle est nettement partagée en deux zones concaves délimitées par un ressaut osseux convexe d'axe antéro-postérieur. Cette morphologie s'observe aussi bien chez l'hyène des cavernes que chez les hyènes tachetées et rayées actuelles. Les données ostéométriques appelent plusieurs commentaires (tab.63). Seules deux pièces (Artenac c10 et Baume-Longue) ont autorisé l'observation du diamètre proximo-distal (GL) et représentent deux extrêmes. Le radius de Baume-Longue entre bien dans l'intervalle des populations de l'OIS3. Le radius d'Artenac est très court (209mm) et se rapproche du plus petit individu de Jaurens. Comparativement, les hyènes de Lunel-Viel, caractérisées par leur gracilité (Bonifay, 1971), sont tout de même plus robustes que l'individu d'Artenac. Ces différences peuvent résulter de la variabilité de la population ou d'un éventuel dimorphisme sexuel. Les autres valeurs de diamètre transverse et antéro-prostérieur de l'extrémité proximale (Bp et Dp) et distale (Bd et Dd) et diamètre SD de la diaphyse sont toutes comparables, sans distinction de phases chronologiques. La projection du rapport Bp/Dp (données les plus courantes) confirme bien cet aspect (fig.94). Malgré la rareté du matériel de comparaison, il est difficile de distinguer des ensembles chronologiques en dehors de la distinction hyène actuelle/hyène pléistocène.

Site	GL	Bp	Dp	SD	Bd	Dd	Source
Artenac c10	209 (1)	30 (1)	21 (1)	21,5-25 (3)	33 (1)	18 (1)	
Peyre				23-24 (3)			
GAP				24 (1)			Crégut & Fourvel, inédit
Fouvent		34 (1)	21 (1)	18,4-20,5 (2)			
Conives		31,7 (1)	21,1 (1)	23,3 (1)			Fourvel, 2008
Baume-Longue	225,2 (1)	29,8 (1)	21,4 (1)	22,7 (1)	41 (1)	24,9 (1)	Fourvel, inédit
Autres sites							
Lunel-Viel 1	220-228 (5)	28,4-32,8 (8)		22,1-26,2 (8)	39,5-42 (5)		Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993
Teufelslucken	225,2-233 (2)	29,5-33,9 (6)	20,5-22,9 (6)	19,8-23 (3)	45-47 (2)	27-29 (2)	Ehrenberg, 1940
Labeko Koba	223-226 (2)	30,5-32 (3)		22-22,5 (2)	46-48 (2)		Altuna & Mariezkurrena, 2000
Jaurens	206-221 (5)			22-25 (2)	42,5-48 (5)		Ballésio, 1979
Le Portel	225,8 (1)	34,1 (1)	22,8 (1)	22,7-23,7 (4)	44,4-45,5 (2)	25,5-27,4 (2)	Testu, 2006
Hyènes actuelles							
C. crocuta	206-256 (24)	24,8-31,4 (19)	16,4-20,7 (18)	19-26,5 (19)	36,8-43 (19)	21,8-28 (19)	Reynolds, 1902 ; Ehrenberg, 1940 ; Kurtén, 1956 ; Turner, 1981 ; Fourvel, inédit
H. hyaena	195-219 (10)	21-25,6 (7)	15-17,5 (7)	16,5-19 (6)	32-34 (7)	19,5-20 (6)	
P. brunnea	210-211 (3)	27 (2)	17 (2)	16 (2)	39 (2)	22 (2)	

Tableau 63. Ostéométrie comparée des radius d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm). Protocole de mesurage *cf.* von den Driesch, 1976. Légende : x-x (x)=min-max (n) / *Radius measurements from cave hyena and modern species.*

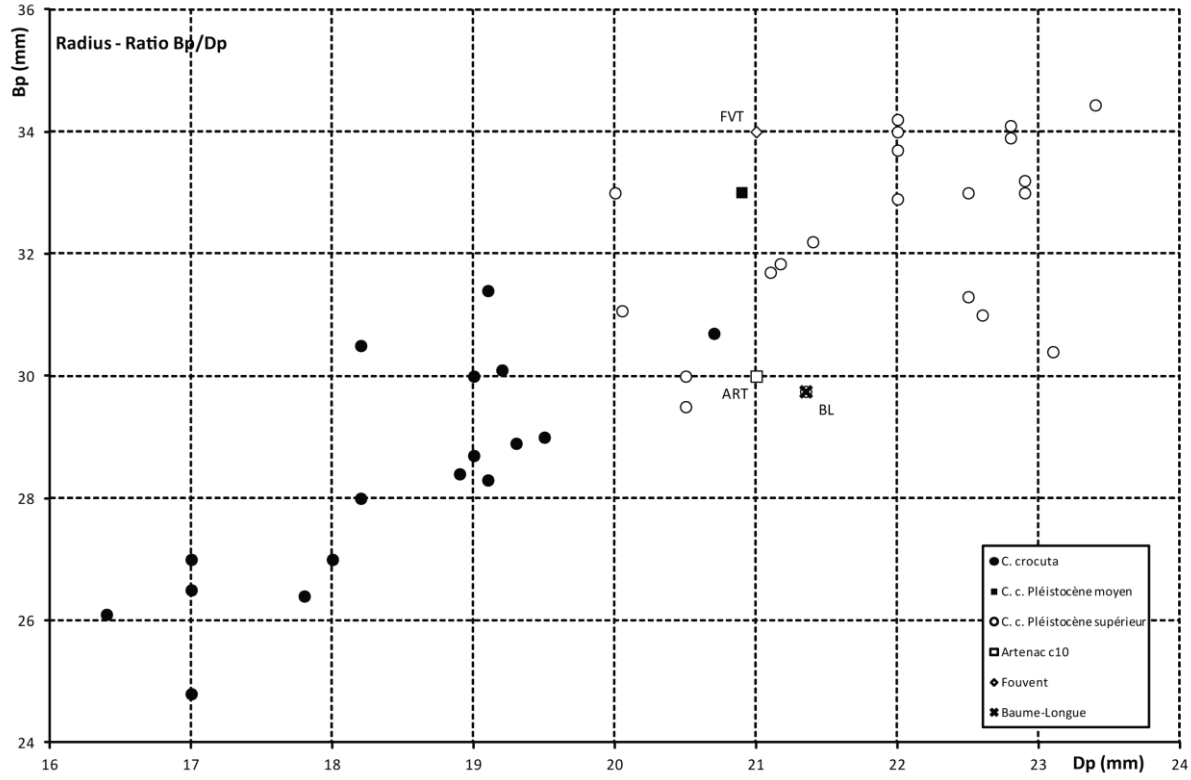


Figure 94. Rapport Bp/Dp du radius d'hyène / *Radius Bp/Dp ratio*.

La détermination et l'observation de 16 ulnas d'hyènes pléistocènes, ainsi que les descriptions faites par différents auteurs, permettent de présenter les caractères spécifiques à l'hyène (fig.92). L'olécrâne concentre principalement les critères distinguant cette pièce des autres carnivores. La surface articulaire de l'incisure trochléaire, bordant en face médiale et latérale le processus anconé,

Site	GL*	DPA*	L.m.#	DD*	BPC*
GAP		43			33
		44,2	34,4		33,7
					29,2
Peyre		53	32		34
Conives			33		30,2
Baume-Longue		43,3	34,3		24,7
	206,7	42,4	33	19,1	26,3
		39,7	35		

Tableau 64. Données ostéométriques des ulnas d'hyènes (en mm). Protocole de mesurage *cf.* * von den Driesch, 1976 et # Ehrenberg, 1940 / *Cave hyena ulna measurements.*

présente une dissymétrie que l'on ne retrouve que chez les Hyénidés et Félidés : la surface latérale aboutit plus haut sur le processus que la surface médiale. L'hyène se distingue néanmoins des Félidés par la morphologie de l'incisure trochléaire dont la partie inférieure médiale de la surface articulaire s'étend vers le bas chez ces derniers. L'ulna d'hyène dispose, en outre, juste sous l'incisure trochléaire, une incisure radiale très profonde faisant écho à la tubérosité qui se développe sur la face palmaire du radius sous l'extrémité proximale. D'un point de vue ostéométrique, les mesures obtenues sur notre matériel ne mettent pas en évidence de différences significatives, en dehors d'une certaine variabilité de valeurs particulières telle que le DAP maximal de l'olécrâne (DPA) et le DT maximal de l'incisure trochléaire (BPC) (tab.64).

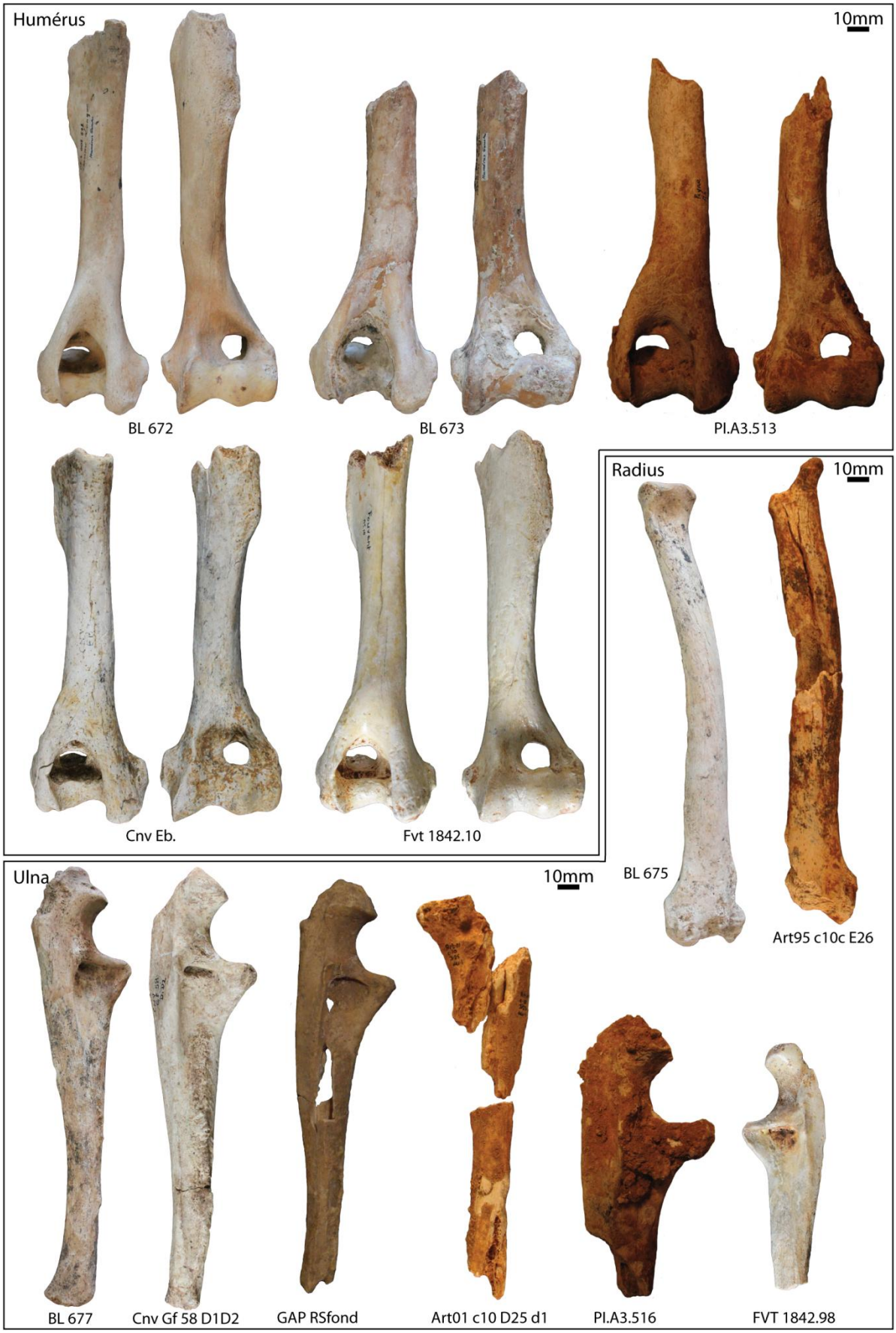


Figure 92. Variabilité morphologique des os du membre antérieure (humérus, radius, ulna) de l'hyène des cavernes / *Morphological variability of Cave hyena forelimb bones (Humerus, Radius, Ulna)*.

1.2.2.3. Les carpiens.

Les gisements pléistocènes étudiés ont livré plusieurs os du carpe: 4 scapholunaires (Artenac c10=1 ; Fouvent=2 ; Peyre=1 juvénile), 7 pisiformes (Artenac c10=1 ; Fouvent=2 ; Peyre=2 dont 1 juvénile ; Conives=2 sub-adultes), 1 hamatum (Conives), 1 trapézoïde (Artenac c10). La description porte sur les os les plus caractéristiques : le scapholunaire et le pisiforme. Bonifay (1971) décrit le scapholunaire comme un carpien massif à la surface articulaire supérieure (articulation radio-ulnaire) bombée et la surface inférieure formée de trois facettes pour l'articulation avec l'hamatum, le magnum et le trapézoïde. Les scapholunaires d'Artenac c10, Peyre et Fouvent sont conformes à cette description. Les valeurs ostéométriques ne soulignent pas de réelles différences de taille d'un site à l'autre (tab.65). Cependant, la projection du rapport B max/GL suggère d'une part une certaine variabilité, et d'autre part des similitudes morphométriques entre l'hyène tachetée actuelle et l'hyène Pléistocène (fig.95). Le scapholunaire de Peyre (PI.non°) correspond à un juvénile d'où les 10mm de différence à chaque valeur. Barone (1979) décrit le pisiforme des carnivores comme un petit carpien de forme allongée, avec un étranglement en son milieu et des extrémités renflées (articulation et tête du pisiforme). Chez l'hyène des cavernes, cet os fait généralement 30 à 35mm de long mais peut parfois atteindre et dépasser les 36mm (Malarnaud *in* Dufour, 1989 ; Gissey-sur-Ouche *in* Argant, 1991) voir les 37 ou 38mm (Teufelslucken *in* Ehrenberg, 1940). Le matériel observé présente des diamètres GL compris dans l'intervalle connu pour cette espèce (tab.65).

	Site	B max	GL	D max
Scapholun	Artenac c10	37	27	24
	Peyre	27*	20*	16*
	Fouvent	38	25,5	23,5
		38,3	23	23,5

	Site	GL	DTtête	DAPtête	DTsurf	DAPsurf
Pisiforme	Artenac 10	31	16	11	11	12
	Peyre	33			11,3	
	Fouvent	32,5	15	11	14	12
					15	15
	Conives	20*			8*	11*
	Baume-Longue	35,3	18	13.1	12,2	14,5

Tableau 65. Données ostéométriques des carpiens (scapholunaire et pisiforme) d'hyènes (en mm). Protocole de mesurage *cf.* von den Driesch, 1976. *=juvénile/sub-adulte */ Carpals (scapholunar and pisiform) measurements.*=juvenile/sub-adulte.*

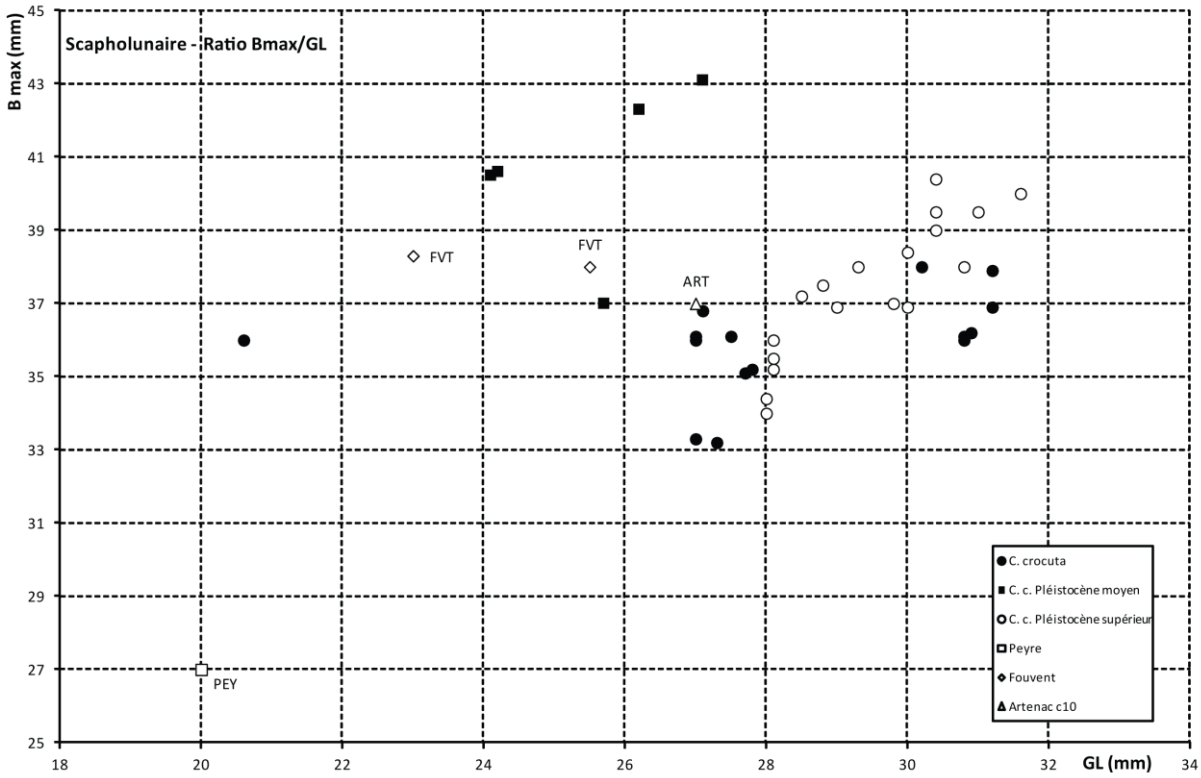


Figure 95. Rapport B max/GL du scapholunaire d'hyène / *Scapholunar maximum Breadth/Greastest Length ratio.*

1.2.2.4. Les métacarpiens.

Malgré leur présence fréquente et la quantité de données ostéométriques disponibles, les descriptions morphologiques des métacarpiens d'hyènes sont rares. En dehors de la détermination du rang, le matériel étudié autorise la mise en évidence de quelques caractères généraux. Contrairement aux Félidés, pour lesquels les métacarpiens présentent une courbure générale de l'os, ils sont assez rectilignes chez l'hyène (métacarpe V compris). Ronde et globuleuse chez les félins, l'extrémité distale adopte un profil plus rectangulaire en face dorsale et se rapproche de la morphologie des canidés. La massivité reste la caractéristique typique des métacarpiens des Hyénidés. Relativement long, la diaphyse épaisse des métacarpiens leur confère une robustesse que l'on ne retrouve pas chez les autres Carnivores (fig.96). Parmi le matériel osseux de nos 4 gisements principaux, 25 métacarpiens ont pu être mesurés (6 métacarpes II dont 3 juvéniles, 6 métacarpes III dont 2 juvéniles, 5 métacarpes IV dont 1 juvéniles, 6 métacarpes V dont 2 juvéniles). 2 autres pièces (métacarpes IV et V) proviennent du Grand Abri aux Puces, et 11 de la Baume-Longue (4 métacarpes II, 2 III, 2 IV et 5 V). Les données ostéométriques obtenues pour chaque variable (GL, Bp, Dp, SD, Bd, Dd) ne suggèrent pas, à la différence des dents, une gradation de la taille des animaux au cours du temps (tab.66). Ces mesures sont, d'une part, assez homogènes et, d'autre part, reflètent surtout une importante variabilité morphométrique des métacarpiens. En revanche l'hyène « mixte » de Lunel-Viel, caractérisée par la gracilité des os de ces membres, présente ici des métacarpiens aux proportions plus importantes que les hyènes de phases plus récentes. Ce contraste avec les observations faites sur le matériel dentaire pose la question de l'influence climatique sur les éléments post-crâniens (métapodes en particulier) de l'hyène des cavernes.

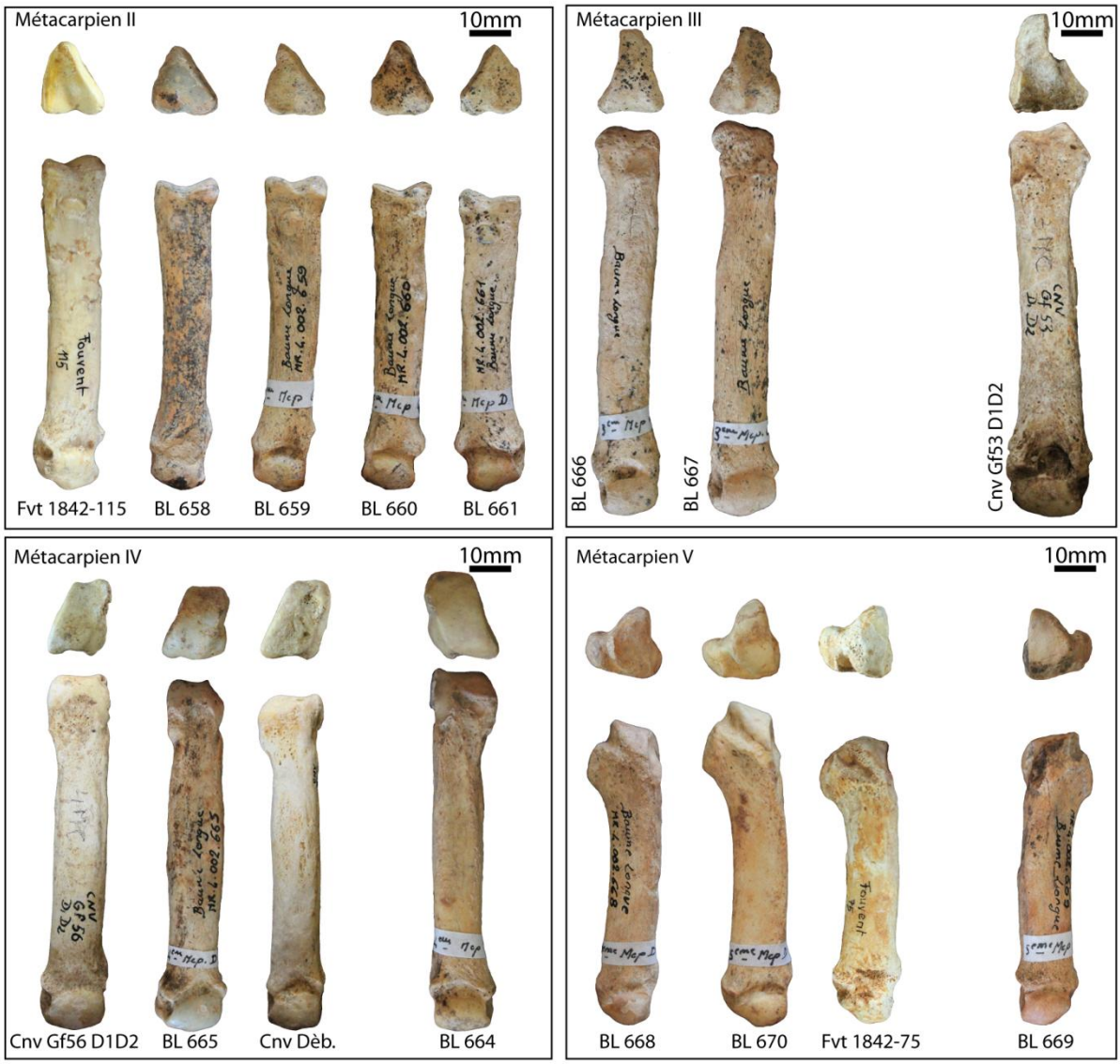


Figure 96. Variabilité morphologique des métacarpiens de l'hyène des cavernes / *Morphological variability of cave hyena metacarpals.*

Site	GL	Bp	Dp	SD	Bd	Dd	Source
Métacarpien II							
Artenac c10	73,2 (1)	14 (1)	16 (1)	11,5 (1)	13,4 (1)	14 (1)	
Peyre		9-10* (2)	12-13* (2)	8-8,5* (2)			
Conives		11 (1)	14 (1)				Fourvel, 2008
Fouvent	68-81 (2)	12-15 (2)	15-17 (2)	11,5-13 (2)	13,7-16 (2)	13-16 (2)	
Baume-Longue	76,6-79,1 (4)	15,2-16,2 (4)	16,7-18,7 (4)	11,6-14,9 (4)	14,5-16,2 (4)	13,3-16,3 (4)	Fourvel, inédit
Lunel-Viel I	80,4-85,5 (6)			10,5-13,6 (6)		13,8-15,6 (4)	Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993
Teufelslucken	74,2-82,8 (12)			11,6-13,4 (12)			Ehrenberg, 1940
Métacarpien III							
Artenac c10	86,5-88 (2)	13-15 (3)	17-19 (3)	11-12 (3)	12,5-13 (2)	13,8-14 (2)	
Peyre		12* (1)	13,8-15,5* (2)	7,5-9* (2)			
Conives	91 (1)	16,3 (1)	20,7 (1)	13 (1)	17,7 (1)	13,6 (1)	Fourvel, 2008
Baume-Longue	94,6-95,9 (2)	15,3-15,8 (2)	19,6-20,1 (2)	12,9-13 (2)	15,3-16,2 (2)	15,8-16,8 (2)	Fourvel, inédit
Lunel-Viel 1	91,5-98,1 (7)			10,6-12,4 (7)		12,9-13,7 (6)	Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993
Teufelsluken	85-96,3 (11)			11,7-14,6 (11)			Ehrenberg, 1940
Métacarpien IV							
Artenac c10	87 (1)	13 (1)	16 (1)	11 (1)	12 (1)	14 (1)	
Peyre		8-10* (2)	11-15* (2)	7-8* (2)			
GAP		14,8 (1)	17.8 (1)	11,4 (1)			Crégut & Fourvel, inédit
Conives	80-86 (2)	10-13 (2)	15-18 (2)	11,6-13 (2)	12-14,5 (2)	12-15 (2)	Fourvel, 2008
Baume-Longue	85,9-88,3 (2)	14,3-15,5 (2)	17,4-17,9 (2)	11,4-12,7 (2)	15,7-17 (2)	16-17,3 (2)	Fourvel, inédit
Lunel-Viel I	82,4-94,5 (6)			9,6-12,1 (6)	10,5-14 (5)		Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993
Teufelslucken	85,7-96 (8)			11,2-14 (8)			Ehrenberg, 1940
Métacarpien V							
Artenac c10	73 (1)	17 (1)	17 (1)	11,5 (1)	13-14 (2)	14 (2)	
Peyre		13-14,5* (3)	12-13* (3)	8,5-9* (2)			
GAP	73 (1)	14,2 (1)	18 (1)	11 (1)	15 (1)	13 (1)	Crégut & Fourvel, inédit
Fouvent	62,9 (1)	17,4 (1)	17,8 (1)	12,4 (1)	16,4 (1)		
Baume-Longue	68,8-77,9 (4)	12,3-19,4 (4)	17,2-18,8 (4)	8,8-13,5 (5)	12,5-17,3 (5)	11,6-16,1 (5)	Fourvel, inédit
Lunel-Viel I	75-80,5 (7)			10,2-11,3 (7)	13,4-15,5 (4)		Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993
Teufelslucken	71-79 (16)			12-14 (15)			Ehrenberg, 1940

Tableau 66. Ostéométrie comparée des métacarpiens d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm). Protocole de mesurage *cf.* von den Driesch, 1976. Légende : x-x (x)=min-max (n) ; *=juvénile / *Metacarpals measurements from cave hyena and modern species. *=juvenile.*

1.2.3. Le membre postérieur.

Les os du membre postérieur (fémur, tibia, tarsiens et métatarsiens) sont décrits morphologiquement. Les données disponibles dans la littérature autorisent, selon la pièce et la variable considérées, une analyse comparative plus ou moins aboutie.

1.2.3.1. Le fémur.

21 fémurs (ou portions de fémur) d'hyènes pléistocènes ont été examinés : Artenac c10=3, Peyre=3, Fouvent=2, Conives=11 et Baume-Longue=2. Les descriptions existantes (Bonifay, 1971 ; Clot, 1980 ; Testu, 2006), ainsi que l'observation d'un fémur de *H. hyaena* mis au jour à Yangula Ari, et différents éléments de *C. crocuta,* autorisent une rapide description. L'extrémité proximale dispose d'une tête articulaire ronde et nettement dissociée du reste de l'extrémité. Le grand trochanter est morphologiquement proche de celui des Canidés. Le petit trochanter est très saillant et se distingue des Félidés et Canidés par sa forme allongée-ovalaire. La diaphyse adopte une section sub-circulaire et présente une arête saillante sur le bord postéro-externe, formant un angle droit dans sa partie supérieure. L'extrémité distale du fémur d'hyène se caractérise principalement par la dissymétrie des lèvres de la trochlée, qui ne se retrouve ni chez les Canidés, ni chez les Félidés. L'ensemble de ces critères s'observe bien sur le matériel pléistocène étudié (fig.97). Malgré la faiblesse des échantillons et la rareté des données ostéométriques, nous pouvons faire quelques brefs commentaires (tab.67). Les valeurs de l'extrémité proximale (Bp/Dp) suggèrent deux ensembles : les sites du début du Pléistocène supérieur (Artenac c10 et Peyre) correspondent aux petites hyènes du Pléistocène moyen (Lunel-Viel 1). En revanche le fémur complet de Peyre (P1.B3.354) relativise ce commentaire. Le fémur est nettement plus grand que l'hyène de Lunel et s'inscrit dans l'intervalle des hyènes würmiennes de Teufelslucken et Wookey Hole. L'extrémité distale (Bd/Dd), plus importante que les hyènes du Mindel-Riss, est toujours plus faible que les rares valeurs enregistrées pour les populations würmiennes.

Site	GL	Bp	Dp	SD	Bd	Dd	Source
Artenac c10		57 (1)	30 (1)	23 (1)			
Peyre	267 (1)	60,5 (1)	29 (1)	23 (1)	51 (1)	45 (1)	
Fouvent			34 (1)				
Baume-Longue		71,8 (1)	32,1 (1)	24,2 (1)			Fourvel, inédit
Autres sites							
Lunel-Viel 1	245,5-250 (2)	57,7 (1)		21,3-22,4 (3)	48-48,2 (2)		Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993
Teufelslucken	292 (1)	72,9 (1)	33,3 (1)	24,9-26,8 (4)	52 (1)	51 (1)	Ehrenberg, 1940
Wookey Hole	257-260 (2)	65,5-69 (2)	31,5 (2)	23,5 (2)	53-55 (2)		Reynolds, 1902 ; Turner, 1981
Hyènes actuelles							
C. crocuta	221-279 (24)	53,1-69 (19)	26,4-32 (18)	17,4-25 (19)	45,1-51,5 (19)	43,8-50,5 (18)	Reynolds, 1902 ; Ehrenberg, 1940 ; Kurtén, 1956 ; Turner, 1981 ; Fourvel, inédit
H. hyaena	209-212 (9)	48,5-54 (6)	20,2-25 (7)	18-19 (6)	38,1-39,9 (6)	40-41,2 (6)	
P. brunnea	224,5-225 (3)	51,6-51,7 (2)	24,8-25 (2)	17,6-17,8 (2)	42 (2)	40,6-40,8 (2)	

Tableau 67. Ostéométrie comparée des fémurs d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm). Protocole de mesurage *cf.* von den Driesch, 1976. Légende : x-x (x)=min-max (n) / *Femur measurements from cave hyena and modern species.*

1.2.3.2. Le tibia.

21 portions osseuses plus ou moins complètes de tibia ont été étudiées (Artenac c10=3 ; GAP=1 ; Peyre=5 ; Fouvent=4 ; Conives=7 ; Baume-Longue=1). Le tibia d'hyène, et plus particulièrement pour le genre *Crocuta*, est un os long relativement court et massif. Cette massivité s'accentue chez l'espèce fossile (Bonifay, 1971 ; Clot, 1980). Le plateau tibial s'élargit peu transversalement et donne naissance à une crête très saillante. L'extrémité distale se différencie des autres Carnivores par la morphologie de la malléole médiale. Les valeurs ostéométriques obtenues mettent en avant des proportions proches ou équivalentes entre *Crocuta* fossiles et modernes (tab.68). Le tibia complet d'Artenac (Art95 c10 REM) s'intègre totalement dans l'intervalle des valeurs de l'espèce actuelle. Au sein des seuls ensembles pléistocènes, il est difficile de mettre en évidence des ensembles morphométriques. Les hyènes de Lunel-Viel 1, caractérisées par leur gracilité, sont ici en accord parfait avec les hyènes würmiennes ; seule l'extrémité distale suggère un animal aux proportions un peu plus faibles. Le rapport Bd/Dd distingue les ensembles Holocènes et Pléistocènes (fig.98). Cependant, les individus actuels les plus robustes présentent des proportions tout à fait comparables aux individus du Pléistocène supérieur les plus petits (*e.g.* Artenac c10, GAP). Les tibias de Fouvent et Conives présentent quant à eux une forte variabilité de l'extrémité distale jusqu'à des valeurs plus faibles que chez l'hyène tachetée actuelle (Bd minimal à 25mm, Dd minimal à 19 et 21mm). Ces proportions suggèrent de jeunes individus.

Site	GL	Bp	Dp	SD	Bd	Dd	Source
Artenac c10	204 (1)	49 (1)	60 (1)	18-19 (2)	36,2-39 (3)	24-27 (3)	
Peyre				21 (1)	40 (1)	30 (1)	
GAP				20 (1)	36 (1)	26,6 (1)	Crégut & Fourvel, inédit
Fouvent					25-41 (2)	19-26 (2)	
Conives				23,3-23,7 (2)	25-44 (3)	21-30,3 (3)	Fourvel, 2008
Baume-Longue				20 (1)	41 (1)	29,1 (1)	Fourvel, inédit
Autres sites							
Lunel-Viel 1	191-201,6 (4)		52,6-54,2 (4)	18,3-20,5 (6)	35,4-39,1 (8)		Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993
Teufelslucken	192,8 (1)	54 (1)	62 (1)	19-21,1 (6)	37-45 (9)	27-33 (9)	Ehrenberg, 1940
Jaurens	184-200 (4)	55-55 (3)		18-20 (4)	39-44 (4)		Ballésio, 1979
Labeko Koba				17,7-21 (5)	40-44 (5)	28,5-30 (5)	Altuna & Mariezkurrena, 2000
Hyènes actuelles							
C. crocuta	178,2-225 (23)	43-53 (18)	45-56,2 (17)	16-20,6 (18)	32-41,2 (18)	22,5-27 (18)	Reynolds, 1902 ; Ehrenberg, 1940 ; Kurtén, 1956 ; Turner, 1981 ; Fourvel, inédit
H. hyaena	180-191 (10)	36-44,5 (7)	41-46,7 (7)	14,2-17 (6)	26-32 (8)	17-20,2 (8)	
P. brunnea	174-174,4 (3)	42-42,3 (2)	44,6-44,7 (2)	14 (2)	32,1-32,2 (2)	22,2-22,3 (2)	

Tableau 68. Ostéométrie comparée des tibias d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm). Protocole de mesurage *cf.* von den Driesch, 1976. Légende : x-x (x)=min-max (n) / *Tibia measurements from cave hyena and modern species.*

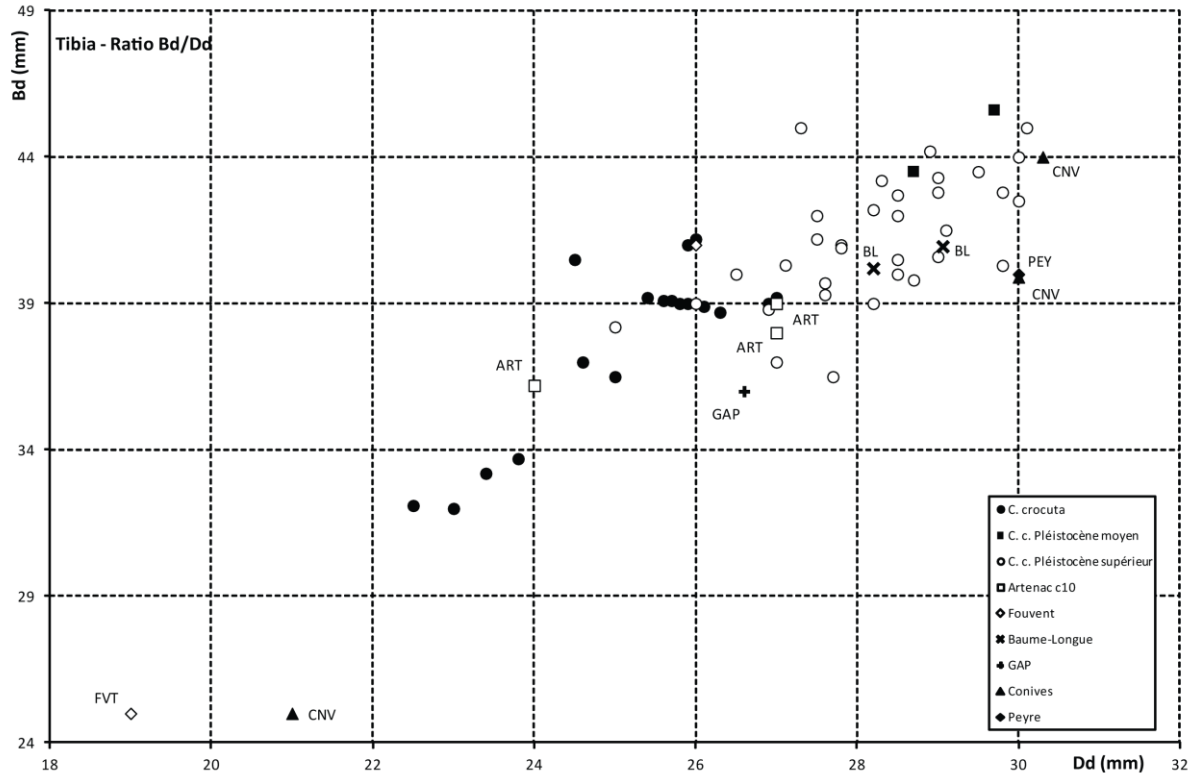


Figure 98. Rapport Bd/Dd du tibia d'hyène / *Tibia Bd/Dd ratio.*

Figure 97. Variabilité morphologique des os du membre postérieur (fémur, tibia) de l'hyène des cavernes / *Morphological variability of Cave hyena hindlimb bones (Femur, Tibia).*

1.2.3.3. Les tarsiens.

Parmi les os du tarse, le *talus* et le *calcaneum* sont les plus reconnaissables, et souvent les mieux représentés. 22 des 25 tarsiens observés au sein de nos 6 populations d'étude (Artenac c10, Peyre, GAP, Fouvent, Conives, Baume-Longue) sont des *tali* (n=14) ou *calcanei* (n=8). En accord avec la description de Bonifay (1971), le *talus* présente une poulie large et peu profonde, tandis que le *calcaneum* se caractérise par sa massivité. Tant d'un point de vue morphologique que morphométrique, ces os du tarse ont des proportions très variables (tab.69 ; fig.99). Les 3 *calcanei* mis au jour dans la couche 10 d'Artenac illustrent bien cette variabilité : différentes variables (GL, DAPmax, L sust-tub) mettent en évidence 3 individus de petite, moyenne et grande taille. On fait la même observation pour les *talus* d'Artenac et de la Baume-Longue.

	Site	GL[+]	GB[+]	DAPmax[#]	DTtub	DAPtub	L sust-tub
Calcaneum	Artenac c10	70		31,5	23	21	59
		58		26	20	21	44
		63		28	21,8	19	47
	Fouvent	65		29	23	23	48
		65		29	22,5	22,5	47
	Baume-Longue	62,6	29,5	31,2	22,7	24	45,5
		55,9*	30,3*	26,9*			39,7*

	Site	GL[+]	GB[+]	DDP
Talus	Artenac c10	41	35	
		36	33	17
		37	30	19
	GAP	39		
	Peyre	31*	26*	19*
		31*		19*
	Fouvent	38	40.5	
		33*	27*	
	Baume-Longue	40,3	38,2	22,5
		39,6	38	19,5
		39,3	37,2	20,7
		40,1	36,2	22,2
		35,8	33	18,6

Tableau 69. Données ostéométriques des tarsiens (talus et calcanéum) d'hyènes (en mm). Protocole de mesurage *cf.* [+] von den Driesch, 1976 et [#] Clot, 1980. DDP=Distance dorso-palmaire ; L=longueur ; tub=*tuber calcanei* ; sust=*sustentaculum tali*. *=juvénile / *Tarsals (talus, calcaneum) measurements.*

Figure 99. Variabilité morphologique des os du tarse (talus, calcanéum) de l'hyène des cavernes / *Morphological variability of Cave hyena tarsals (talus, calcaneum).*

1.2.3.4. Les métatarsiens.

Les descriptions morphologiques des métatarsiens sont rares. Ils se caractérisent surtout par leur robustesse. Les os des membres et les métapodes sont plus trapus que les hyènes actuelles : les éléments sont généralement de longueurs comparables, en revanche l'espèce spéléenne dispose d'os plus épais (Bonifay, 1971 ; Ballésio, 1979 ; Clot, 1980). 24 métatarsiens ont été analysés (4 métatarses II, 5 métatarses III, 7 métatarses IV, 7 métatarses V) provenant d'Artenac c10, Peyre, GAP, Fouvent, Conives et Baume-Longue. Ce matériel présente une réelle varaibilité morphologique et morphométrique (fig.100 ; tab.70). L'hyène de Lunel-Viel dispose de métatarsiens puissants : ils sont principalement plus longs (sans distinction de rang) de 1 à 10mm. Le métatarsien III est même plus robuste avec un diamètre de la diaphyse (SD) supérieur aux populations würmiennes (OIS3). Le reste des assemblages couvrant l'ensemble du Pléistocène supérieur (depuis Artenac c10 ou GAP jusqu'à Conives) dispose de valeurs ostéométriques assez homogènes. Le métatarse V de GAP, rapporté à l'OIS5, présente des valeurs proches des pièces de Lunel-Viel. La question d'une influence climatique/environnementale différentielle selon l'élément considéré (crânien ou post-crânien) se pose.

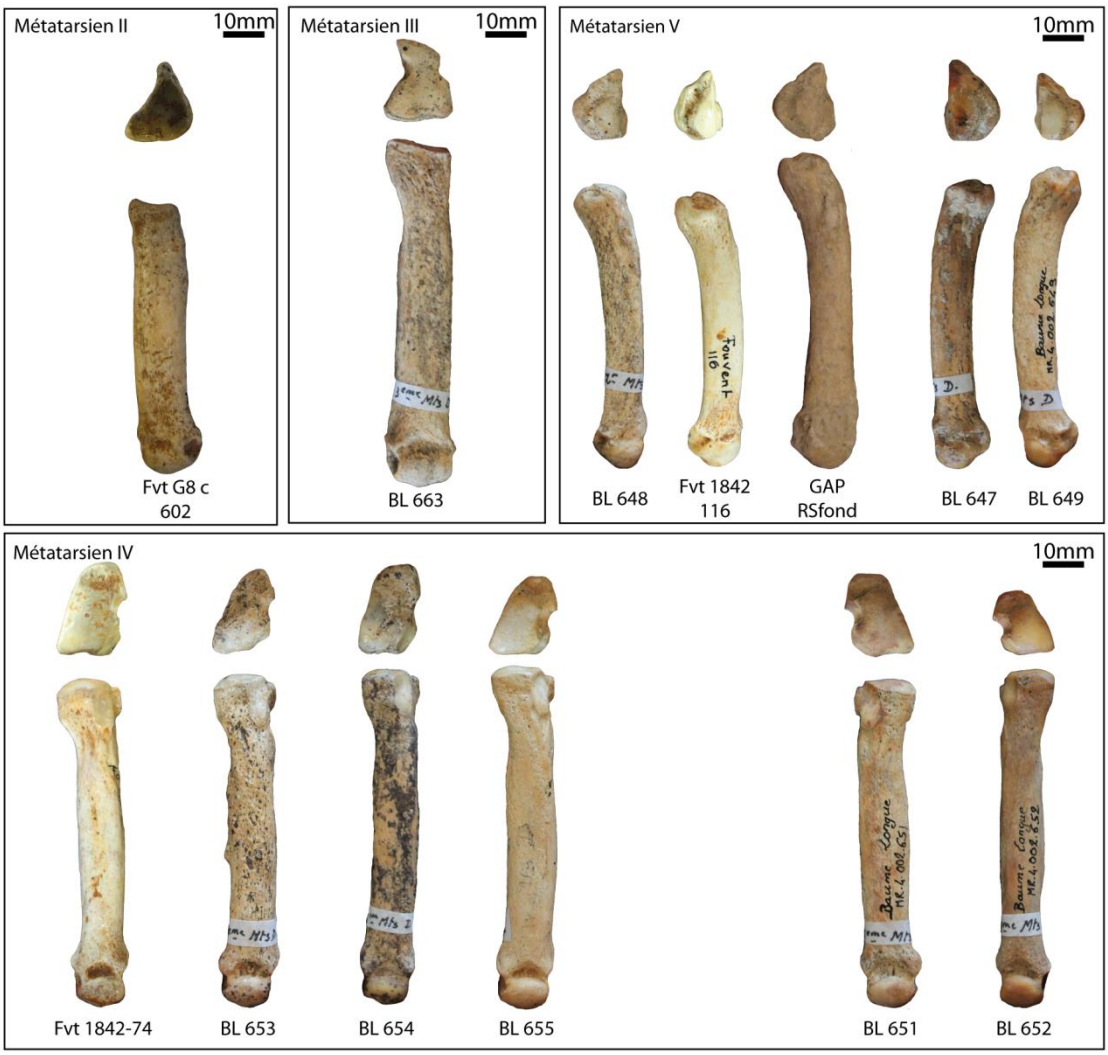


Figure 100. Variabilité morphologique des métatarsiens de l'hyène des cavernes / *Morphological variability of cave hyena metatarsals.*

Site	GL	Bp	Dp	SD	Bd	Dd	Source
Métatarsien II							
Artenac c10		15 (1)	18 (1)	10,6 (1)			
Conives	75,5-76 (2)	13-14 (2)	15-18 (2)	13,3-13,7 (2)	15-16 (2)	12-15 (2)	Fourvel, 2008
Fouvent	69 (1)	11,5 (1)	14 (1)		13 (1)	13 (1)	
Lunel-Viel I	76,5-80,8 (4)			11-12,1 (4)			Bonifay, 1971
Labeko Koba	72-79 (6)			11,4-14 (6)	15-16,3 (6)	13,6-15,7 (5)	Altuna & Mariezkurrena, 2000
Eichel	70,4-74 (6)	12-14.6 (6)	16-19.3 (6)	11-12,3 (6)	13.5-15,8 (6)	13,4-15,2 (4)	Clot, 1980
Métatarsien III							
Artenac c10	81 (1)	13 (1)	18 (1)	10,4 (1)	12 (1)	13 (1)	
GAP		14,5 (1)	15 (1)				
Peyre		9* (1)	15,5* (1)	8* (1)			
Fouvent		14,5 (1)	16 (1)				Fourvel, 2008
Baume-Longue	83,1 (1)	15,4 (1)	18,6 (1)	12,8 (1)	17,1 (1)	14,7 (1)	Fourvel, inédit
Lunel-Viel 1	84,2-89,8 (8)			10,7-14 (8)	13,6-15,6 (5)		Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993
Teufelsluken	71,5-83 (6)			11-13 (6)	14-17,5 (2)		Ballésio, 1979
Métatarsien IV							
Peyre		12* (1)		9* (1)			
Fouvent	77 (1)	13 (1)	17,3 (1)	11 (1)	13,5 (1)	11,8 (1)	Crégut & Fourvel, inédit
Baume-Longue	77,3-83,5 (5)	11,4-13,8 (5)	16-18 (5)	10,8-12,1 (5)	14-14,7 (5)	13,7-14,2 (5)	Fourvel, inédit
Lunel-Viel I	83,8-86,9 (4)			9,4-11 (3)	11,7-14,3 (3)		Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993
Eichel	75,8-81,5 (5)	14,7-16,2 (5)	17,3-18,8 (5)	10-11,3 (5)	13,4-14,6 (5)	13-14,3 (5)	Clot, 1980
Malarnaud	82,2-83,8 (3)	14,6 (1)	17,7 (1)	12-12,4 (3)	14-15,5 (4)	13,4 (1)	Clot, 1980 ; Dufour, 1989
Métatarsien V							
Artenac c10		10 (1)	14 (1)				
GAP	73,1 (1)	12,7 (1)	17 (1)	10,1	13	15,2	
Peyre		12* (1)	10* (1)	6* (1)			
Fouvent	65,9 (1)	13 (1)	15,4-18,6 (2)	8-8,7 (2)	12 (1)	12,8 (1)	
Baume-Longue	65,4-68,9 (3)	11,9-12,3 (3)	18,2-18,4 (2)	8,7-10,5 (3)	12,2-12,9 (3)	13,1-13,9 (3)	Fourvel, inédit
Lunel-Viel I	68,1-75,6 (8)			7,3-8,2 (7)	10,6-12,8 (8)		Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993
Labeko Koba	66,5-69 (4)			9,4-10,2 (4)	12,5-14,4 (4)	12,2-13,9 (4)	Altuna & Mariezkurrena, 2000

Tableau 70. Ostéométrie comparée des métacarpiens d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm). Protocole de mesurage *cf.* von den Driesch, 1976. Légende : x-x (x)=min-max (n) ; *=juvénile / *Metatarsals measurements from cave hyena and modern species. *=juvenile.*

2. La question du dimorphisme sexuel.

Les difficultés à sexer ostéologiquement les hyènes sont connues depuis longtemps. Chez les hyènes actuelles (*Crocuta*), la distinction mâle/femelle ne semble pas se traduire par un dimorphisme reposant sur des différences de proportions physiologiques (Deane, 1962 ; Whateley, 1980 ; Hamilton III *et al.*, 1986). Pourtant cette question doit être abordée pour définir nos ensembles pléistocènes. Un clan d'hyènes tachetées repose sur une structure matriarcale et, partant du postulat actualiste, la hiérarchie sociale des hyènes des cavernes est considérée comme similaire. Pourtant, rares sont les travaux ayant cherché à définir le *sex-ratio* du clan pléistocène. Clot (1980) tente de distinguer les mâles et femelles de Gerde sur la base des différentes longueur et largeur des dents inférieures, mais conclut à l'absence de dimorphisme chez l'hyène (Clot, 1980 : fig 34 p.84-85). L'étude de différents gisements pléistocènes (Lunel-Viel, Fouvent, Conives, Cueva de las Hienas et la grotte de Morancourt) a permis à Fosse (1997) d'envisager à nouveau cette question. Malgré quelques représentations bipartites selon la jugale considérée, les résultats ne sont pas non plus satisfaisants.

Ce problème est à nouveau abordé ici. La quantité de matériel pour laquelle nous avons pu obtenir des données ostéométriques autorise un travail sur l'ensemble des éléments squelettiques crâniens (dentaires) et post-crâniens (os longs et métapodes). Une pré-analyse portant sur les restes d'hyènes tachetées modernes permettra de définir les variables pertinentes avant l'analyse du matériel pléistocène. Le tableau 71 présente les références actuelles utilisées pour notre étude. Ces données portent principalement sur le squelette céphalique et dentaire. Ehrenberg et Kernerknecht présentent un important travail ostéométrique sur les os longs et métapodes des espèces modernes (Ehrenberg, 1940), ce qui complète le *corpus* ostéométrique nécessaire à notre analyse.

Source	Espèce	Pays	Sexe		Type de matériel		
			Mâle	Femelle	Crânien	dentaire	Post-crânien
Reynolds, 1902	*C. c.*	Afrique		+	+		
Hollister, 1918	*C. c.*	Afrique de l'Est	+	+		+	
	H. h.	Afrique de l'Est	+	+		+	
Pocock, 1934	*H. h.*	Afrique / Asie	+	+	+	+	
	P. b.	Afrique australe	+	+	+	+	
Ehrenberg, 1938-1940	*C. c.*		+	+			+
	H. h.		+	+			+
	P. b.		+	+			+
Saxon, 1974	*C. c.*	Afrique	+	+		+	
Berta, 1981	*C. c.*	Kenya	+	+		+	
Turner, 1984	*C. c.*	Afrique du Sud	+	+		+	
Thackeray & Kieser, 1992	*C. c.*	Afrique du Sud	+	+		+	

Tableau 71. Liste des publications présentant des données ostéométriques sur des hyènes modernes sexées / *Inventory of published osteometrical data from modern hyena of known sex*. *C. c. = C. crocuta* ; *H. h. = Hyaena hyaena* ; *P. b. = P. brunnea.*

2.1. Le dimorphisme chez les hyènes modernes : intérêt pour la sélection des variables ostéométriques.

A partir des nombreuses données ostéométriques collectées dans la littérature, nous allons tester différents *ratio* (rapport bivarié) portant sur les squelettes crâniens (dentaire principalement) et post-crâniens (os longs et métapodes). A terme cette analyse devrait permettre soit :

(1) la mise en évidence des éléments ostéologiques (ou variables ostéométriques) autorisant une distinction mâle/femelle ;
(2) soit une impossibilité totale à définir un dimorphisme sexuel chez l'hyène.

2.1.1. Le squelette crânien et dentaire.

Skinner (1976), dans son étude comparative portant sur l'hyène tachetée et l'hyène brune, présente quelques données ostéométriques crâniennes et mandibulaires. Ces valeurs, obtenues sur des animaux de sexe connu, mettent clairement en évidence un dimorphisme sexuel chez l'hyène tachetée (tab.72). La femelle se caractérise par des proportions supérieures : le crâne est à la fois plus long et plus large, la mandibule plus longue. Les valeurs crâniennes publiées ne présentent même pas de recoupement entre les deux sexes et la mandibule de mâle la plus longue ne dépasse que de 0,9 mm la plus petite femelle. Malheureusement, nous ne disposons d'aucun crâne entier ou mandibule complète (en nombre suffisant) dans nos assemblages holocènes ou pléistocènes, ni même dans la littérature pour vérifier la validité de ce dimorphisme. En revanche, retenons que l'hyène tachetée femelle se caractérise par des proportions crâniennes plus massives que le mâle.

	Hyène tachetée *Crocuta crocuta*	
	Mâle	Femelle
Crâne L. condylo-basale	228,3-263,3 248,6 ± 12,8 (5)	267,6-285,2 278,1 ± 6,5 (5)
Crâne DT bizygomatique	146,5-168,3 159,3 ± 8,2 (5)	171-190 179,5 ± 7,1 (5)
Mandibule GL	161,8-179,2 171,7 ± 6,6 (5)	178,3-189,2 183,6 ± 4,8 (5)

Tableau 72. Mensurations crâniennes et mandibulaires (en mm) d'hyènes tachetées modernes mâles et femelles (d'après Skinner, 1976). Min-Max / Moyenne ± E.C. (n) / *Skull and mandible measurements (in mm) for both male and female extant spotted hyena (from Skinner, 1976). Min-Max / Mean ± SD (n).*

La littérature paléontologique présente un grand nombre de données odontométriques portant sur les espèces modernes. Certaines publications concernent même des individus de sexe connu (Hollister, 1918 ; Saxon, 1974 ; Berta, 1981). Toutes les dents n'ont pas reçu la même attention (la M/1, la P3/ et la P4/ sont les jugales les mieux représentées) et les variables métriques concernent généralement les seuls DVL et DMD. La projection des rapports DVL/DMD par rang dentaire des individus sexés et inconnus autorise quelques commentaires (fig.101). D'une manière générale, l'ensemble des jugales confirme l'observation de Skinner (*op. cit.*) : les femelles sont plus robustes que les mâles. Systématiquement, les valeurs de DVL et de DMD sont plus importantes pour les femelles. Le second constat porte sur la variabilité morphométrique. Les canines inférieures et supérieures, les P/3 et P/4 révèlent une forte diversité morphométrique. De plus, si les nuages de points des diagrammes bivariés des P/2, M/1, P2/, P3/ et P4/ présentent une linéarité certaine, un regard plus spécifiquement porté sur les individus sexés révèle l'extrême variabilité de chaque sexe (certains mâles aux dents puissantes d'autres bien plus petites) et l'important recoupement des valeurs morphométriques qui existe entre mâle et femelle. Les dents pour lesquelles les données sexées sont plus rares (/C, P/2, P/3, P/4 et C/) renforcent les difficultés à distinguer mâles et femelles. Il semble par exemple difficile d'attribuer un sexe aux canines inférieures et supérieures de sexe inconnu. Dans le cas des P2/ où aucune donnée n'est sexée, il apparaît impossible de pratiquer une césure distinguant deux ensembles nets.

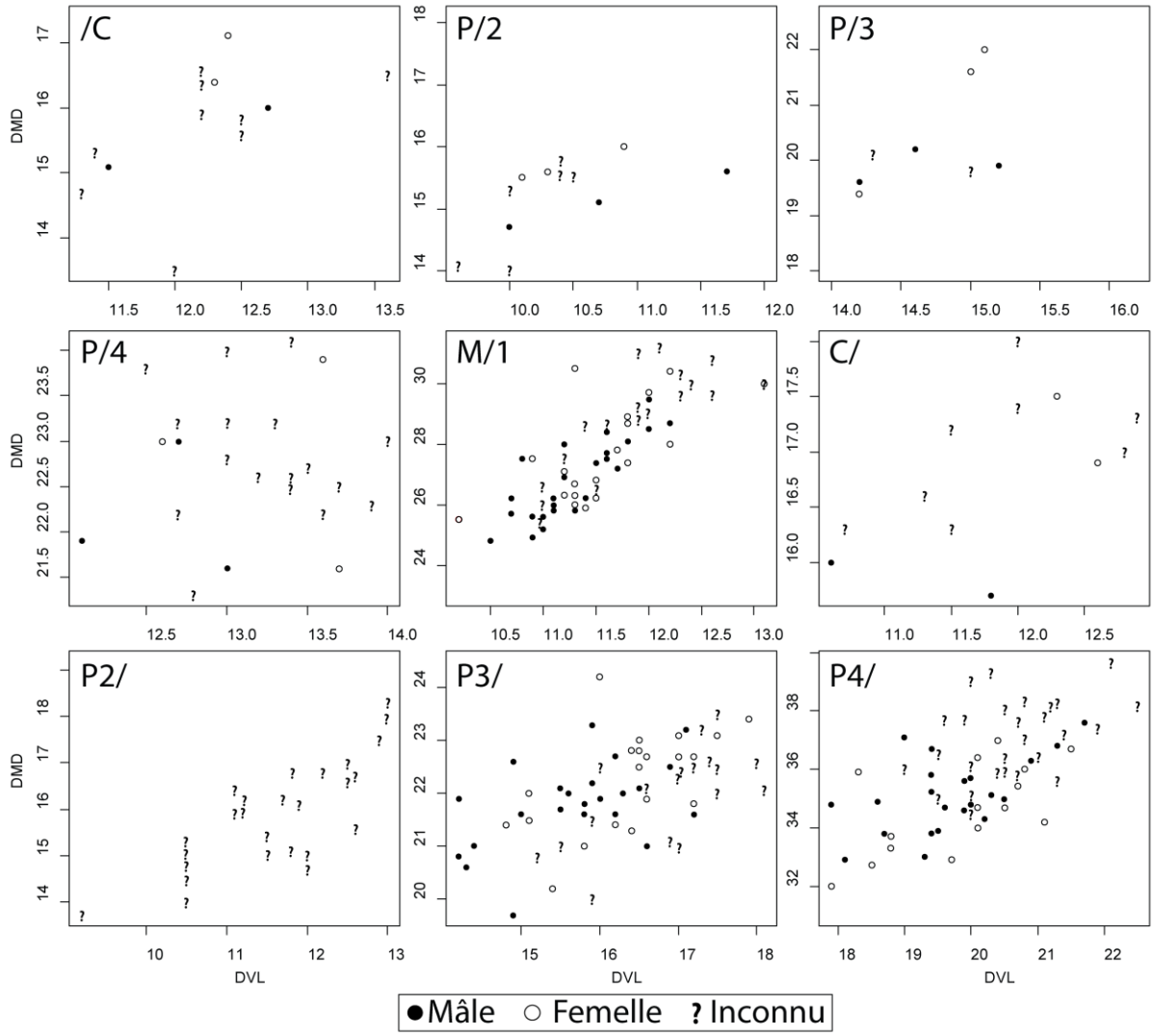


Figure 101. Dimorphisme sexuel : Rapport des DVL et DMD des dents inférieures et supérieures d'hyènes tachetées actuelles / *Sexual dimorphism : Breadth/Length ratio for each lower and upper teeth of extant spotted hyena.*

2.1.2. Les os des membres : os longs et métapodes.

Les données disponibles pour les os du squelette appendiculaire (os longs en particulier) sont plus rares et proviennent de la monographie de Teufelslucken par Ehrenberg (1938-1940). Pour autant, les répartitions bivariées obtenues sur la base de 4 variables (GL, Bp, SD et Bd) apportent quelques commentaires intéressants. Le premier constat concerne chacun des 4 os longs (humérus, radius, fémur, tibia). A l'inverse des mensurations crâniennes et dentaires où la femelle apparaît plus robuste, les os des membres sont plus graciles. Le mâle, quant à lui, dispose d'os longs plus robustes. Cette robustesse des mâles s'observe pour chaque variable et *ratio* testé pour les os long (fig.102 et 103). En dehors de ce constat, les différents diagrammes de dispersion réalisés sur la base d'animaux de sexe connu ne mettent en évidence que peu de caractères dimorphiques satisfaisants. La variabilité morphométrique de l'humérus rend compliquée toute tentative de définition du *sex ratio* (fig.102). Les rapports prenant en compte l'extrémité distale (GL/Bd, Bp/Bd, SD/Bd) tendent à distinguer plus nettement les ensembles mâles/femelles. Pourtant, deux humérus d'une même femelle disposent de proportions importantes l'incluant dans l'ensemble mâle. Le radius offre quelques résultats plus intéressants (fig.102). En effet le diamètre proximo-distal de l'os (GL) ainsi que le diamètre transverse de l'extrémité proximale (Bp) semblent marquer un certain dimorphisme. Les femelles *Crocuta* ont un radius relativement court (GL ne dépasse pas 225mm) et fin (Bd max=41,5mm ; SD max=21mm ; Bp max=27mm). Les femelles les plus robustes sont

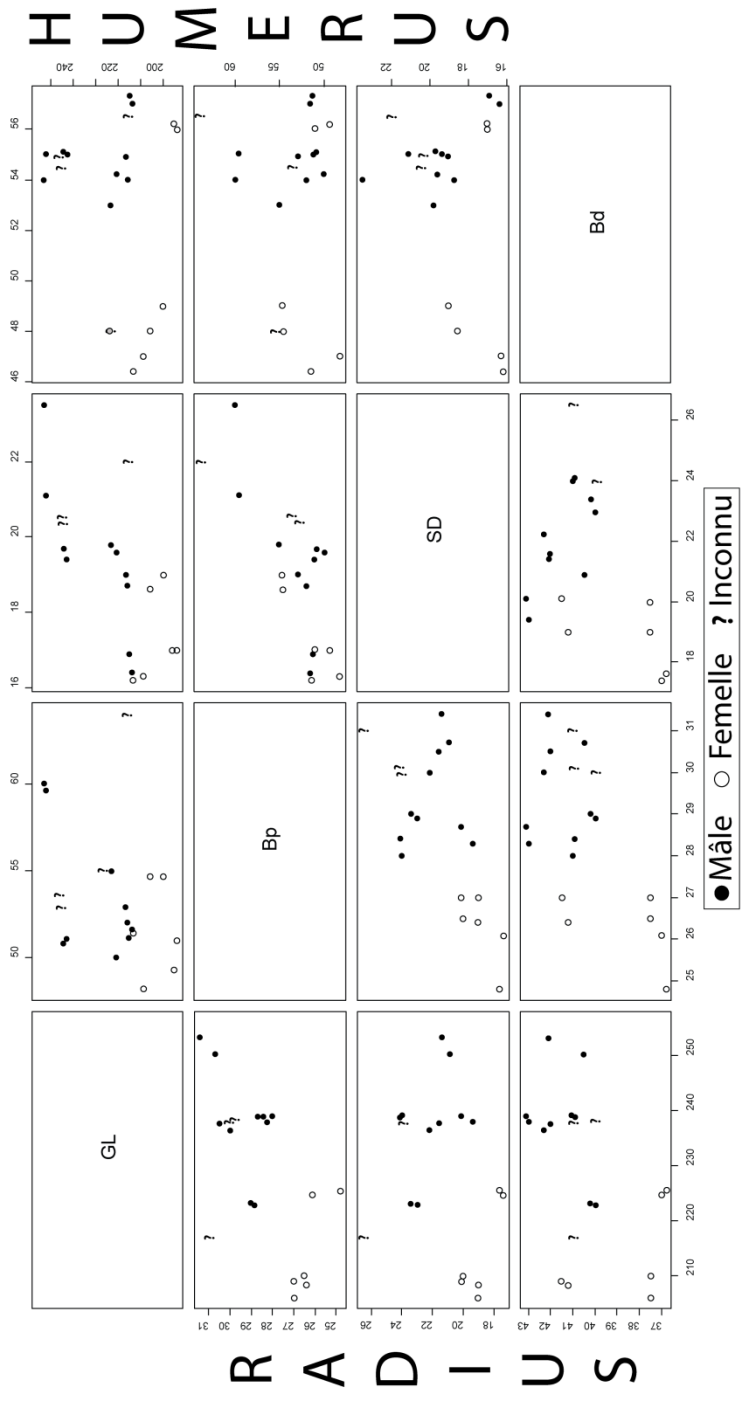


Figure 102. Dimorphisme sexuel : Rapport des différentes valeurs ostéométriques (GL, Bp, SD, Bd) des humérus et radius d'hyènes tachetées actuelles / *Sexual dimorphism : osteometrical ratio (GL, B, SD, Bd) for humerus and radius of extant spotted hyena.*

toujours plus graciles que les mâles (*cf.* fig.102 ratio GL/Bd ; Bp/Bd ; SD/Bd).

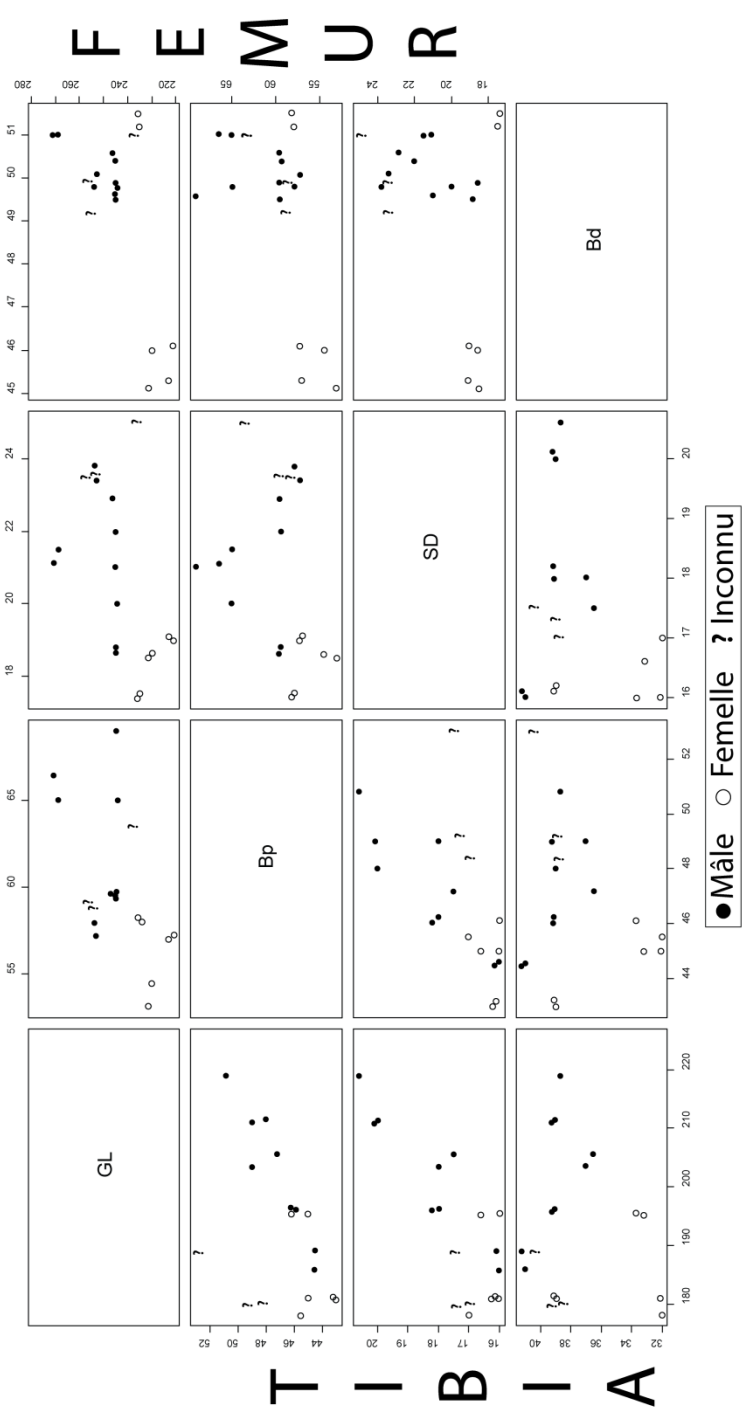


Figure 103. Dimorphisme sexuel : Rapport des différentes valeurs ostéométriques (GL, Bp, SD, Bd) des fémurs et tibias d'hyènes tachetées actuelles / *Sexual dimorphism : osteometrical ratio (GL, B, SD, Bd) for femur and tibia of extant spotted hyena.*

Les os du membre postérieur (fémur et tibia) présentent des résultats assez peu pertinents en vue d'une application sur des ensembles pléistocènes (fig.103). A première vue, l'extrémité distale du fémur (Bd) présente un caractère dimorphique. Les ensembles mâles/femelles sont clairement dissociés. Pourtant, tout comme pour l'extrémité distale de l'humérus (*cf. supra*), les fémurs de la plus grosse femelle s'intègrent parfaitement dans le groupe des mâles que ce soit pour les *ratio* GL/Bd, Bp/Bd ou SD/Bd. Dans ce cas, soit on considère cette femelle de grande taille comme l'exception, rendant alors l'extrémité distale comme pertinente, soit elle appartient au champ de variation moyen des femelles *Crocuta*. Il sera nécessaire à l'avenir de compléter le corpus ostéologique actualiste pour répondre à cette question. Les rapports GL/Bp, GL/SD et Bp/SD distinguent bien les mâles des femelles sans recoupement des ensembles. En revanche, les différences de proportions assez faibles posent la question de leur applicabilité sur une population pléistocène. Les résultats obtenus pour le tibia sont eux aussi discutables (fig.103). L'extrémité distale (Bd) présente les ensembles les plus nets : les femelles présentent toujours des proportions plus étroites que les mâles et tout comme l'extrémité proximale du radius, la femelle la plus forte présente toujours des proportions plus fines que le plus petit mâle. Les rapports GL/Bp, GL/SD et Bp/SD ne semblent pas représentatifs, la distribution des femelles et les mâles ne permet aucune distinction entre les deux ensembles.

Les données portant sur les métapodes d'individus sexés sont plus rares que pour les os longs. Seuls les métacarpiens sont présentés dans la monographie de Teufelslucken et les échantillons sont faibles (16 pièces pour chaque métacarpe dont 4 femelles, 10 mâles et 2 inconnus). Les diamètres proximo-distaux maximaux (GL) et diamètres transverses de la diaphyse (SD), communément employés pour mettre en évidence la gracilité des espèces, sont les seules variables ostéométriques disponibles. Pour ces raisons, les diagrammes de dispersion obtenus n'apparaissent pas pertinents (fig.104). Malgré la plus grande gracilité des femelles, la morphométrie des métacarpiens recèle une importante variabilité. Seul le métacarpe III semble présenter deux ensembles clairement dissociés. Mais en l'absence d'autres échantillons à tester, nous ne pouvons pas considérer cet élément comme clairement dimorphique.

En définitive, le dimorphisme de l'hyène tachetée actuelle est difficile à distinguer. Pourtant les proportions crâniennes et mandibulaires sont claires : les femelles se démarquent nettement des mâles par une robustesse importante. Les jugales inférieures et supérieures respectent bien cette tendance, mais ne sont en rien dimorphiques. A l'inverse, les éléments post-crâniens sont plus graciles chez les femelles, et les mâles sont plus robustes. Malgré une forte variabilité morphométrique, et des échantillons actualistes encore trop faibles, il apparaît que quelques caractères traduisent davantage le dimorphisme. La distinction mâle/femelle est clairement établie à partir de *ratio* incluant le diamètre proximo-distal GL du radius ainsi que le diamètre transverse de son extrémité proximale Bp. L'extrémité distale du tibia présente aussi des résultats intéressants. Les résultats sur les extrémités distales des humérus et fémurs mériteraient d'être complétés par d'autres échantillons afin de confirmer ou infirmer leur caractère dimorphique.

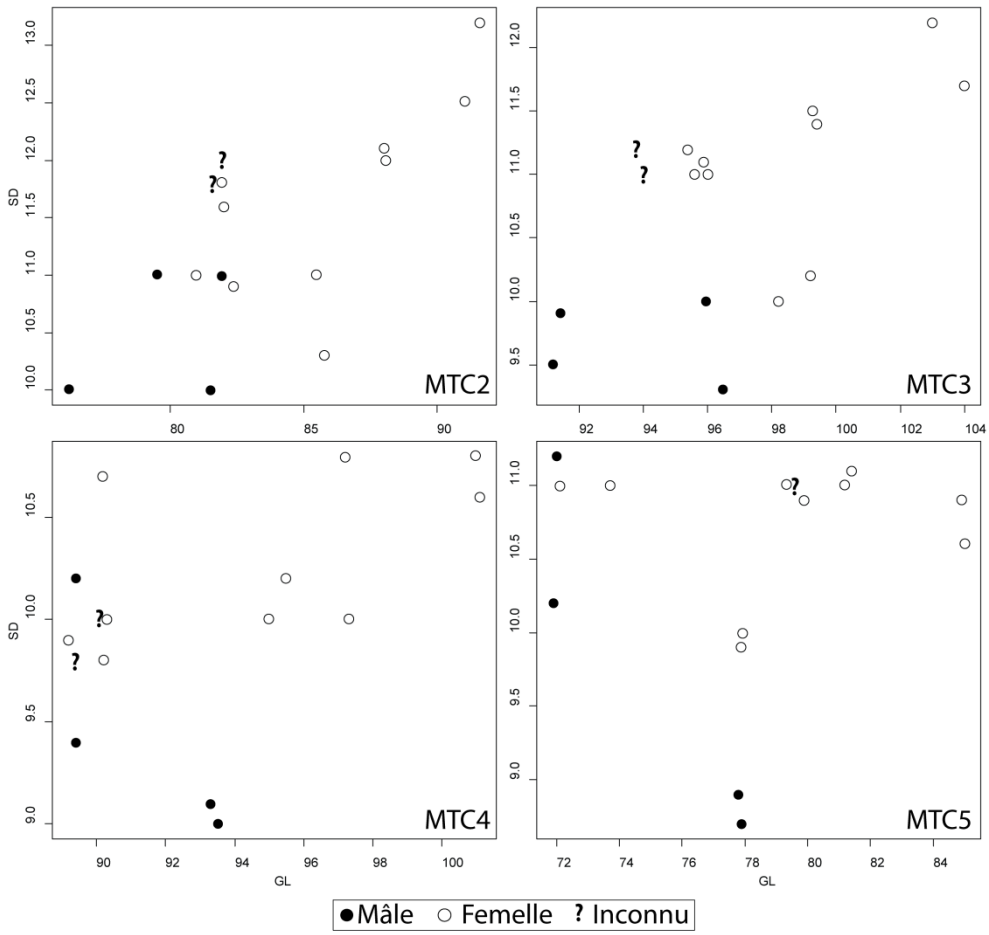


Figure 104. Dimorphisme sexuel : Rapport des GL et SD des métacarpiens d'hyène tachetée actuelles / *Sexual dimorphism : Greatest Length/Shaft width ratio for metacarpals of extant spotted hyena*.

2.2. Le dimorphisme chez l'hyène des cavernes : essai de définition.

Suite à l'analyse portant sur l'hyène tachetée moderne, et la mise en évidence de quelques caractères pertinents, nous cherchons à appliquer et observer ce dimorphisme sexuel chez l'hyène des cavernes. Contrairement au registre actuel, les données ostéométriques sont nettement plus nombreuses sur *Crocuta crocuta spelaea*. En revanche, il faut tenir compte des variations de taille observées chez cette sous-espèce et vraisemblablement influencées par les facteurs climatiques/environnementaux (Klein & Scott, 1989). Les populations d'hyènes des cavernes ne sont donc pas étudiées ni par gisement ni d'un seul tenant mais par grandes phases chronologiques mêlant les assemblages :

(1) Mindel-Riss – OIS9-11 : Lunel-Viel 1 (Bonifay, 1971 ; Cardoso, 1993 ; Fosse, 1997, com. pers).
(2) Riss-Würm – OIS5 : Gerde, Lherm (Clot, 1980), Artenac c10, Grand Abri aux Puces, Peyre I & II (ce travail).
(3) Würm – OIS3 : Baume-Longue (Paulus, 1946 ; Fourvel), Conives, Fouvent (ce travail), Bouhadère, Eichel, Haristoy, Lavison, Laroque, Malarnaud, Massat, Pair-non-Pair (Clot, 1980), Gabasa I (Blasco Sancho & Montes Ramirez, 1997), Gargas (Clot, *op. cit.* ; Cardoso, *op. cit.*), Jaurens (Ballésio, 1979), Labeko Koba (Altuna & Mariezkurrena, 2000), Le Portel, Tournal (Testu, 2006), Teufelslucken (Ehrenberg, 1938-1940), Vence (Bonifay, *op. cit*), Wookey Hole (Reynolds, 1902 ; Turner, 1981), sites de Bourgogne (Argant, 1991).

2.2.1. Application au matériel dentaire.

La rareté des crânes complets n'a pas permis de tester le dimorphisme sexuel sous la forme d'un diagramme bivarié prenant en compte la longueur condylo-basale et le DT bizygomatique. Il en va de même pour les mandibules ; les pièces complètes sont rares, tout comme les données ostéométriques. Par conséquent le dimorphisme n'a pu être testé que sur le matériel dentaire. Fréquemment publiées, les données odontométriques disponibles ont permis d'envisager l'analyse sur chacune des jugales inférieures et supérieures (C, P2, P3, P4, M1). Malgré la quantité de matériel et de valeurs disponibles, il semble que le matériel dentaire ne permette, en aucun cas, de de séparer mâles et femelles (fig.105, fig.106, fig.107). En effet, malgré la confirmation de l'extrême variabilité morphométrique des jugales pour chaque période, aucun dimorphisme n'est observable.

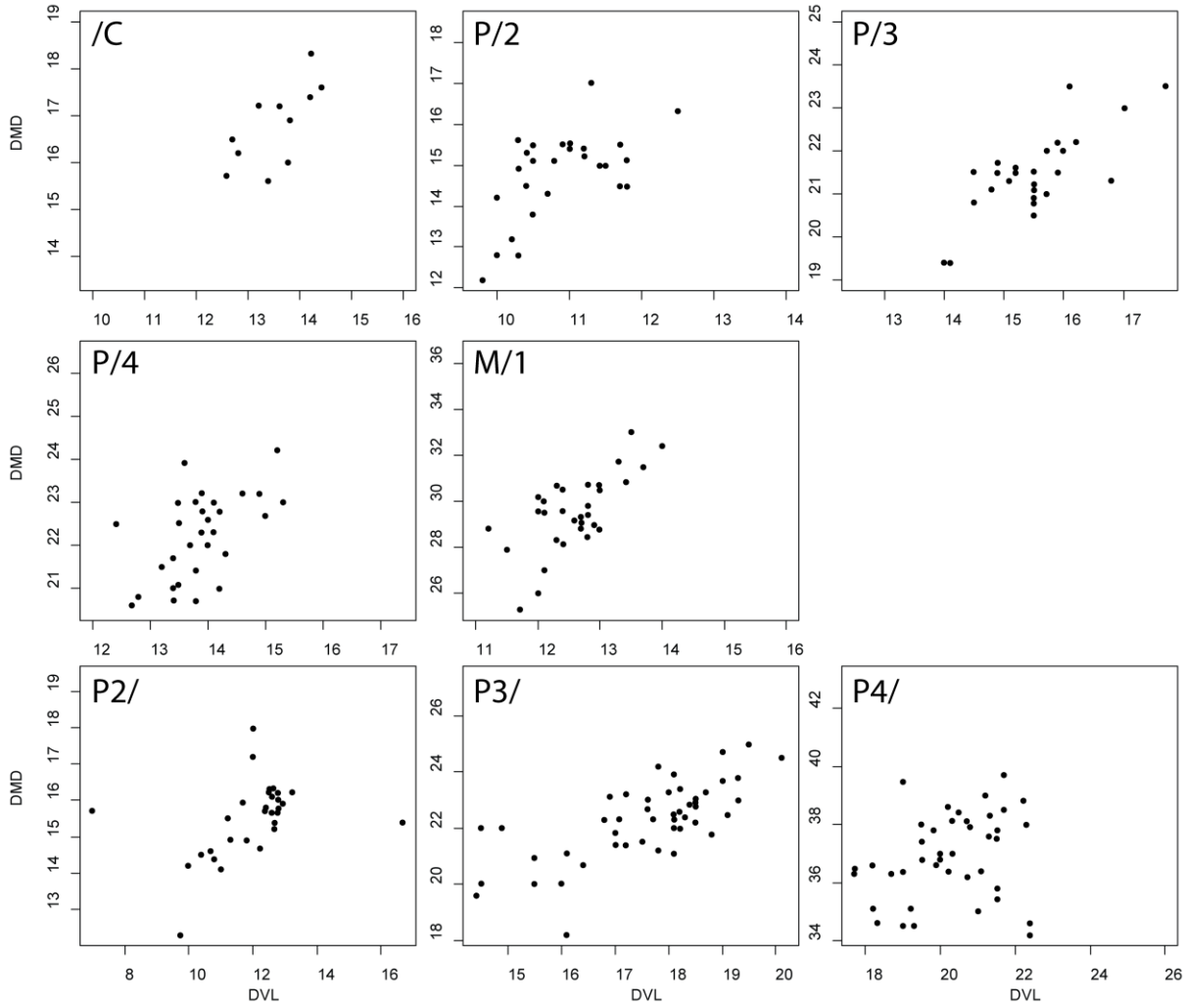


Figure 105. Dimorphisme sexuel : Rapport des DVL et DMD des dents inférieures et supérieures d'hyènes des cavernes du Mindel-Riss / *Sexual dimorphism : Breadth/Length ratio for each lower and upper teeth of Mindel-Riss cave hyena*.

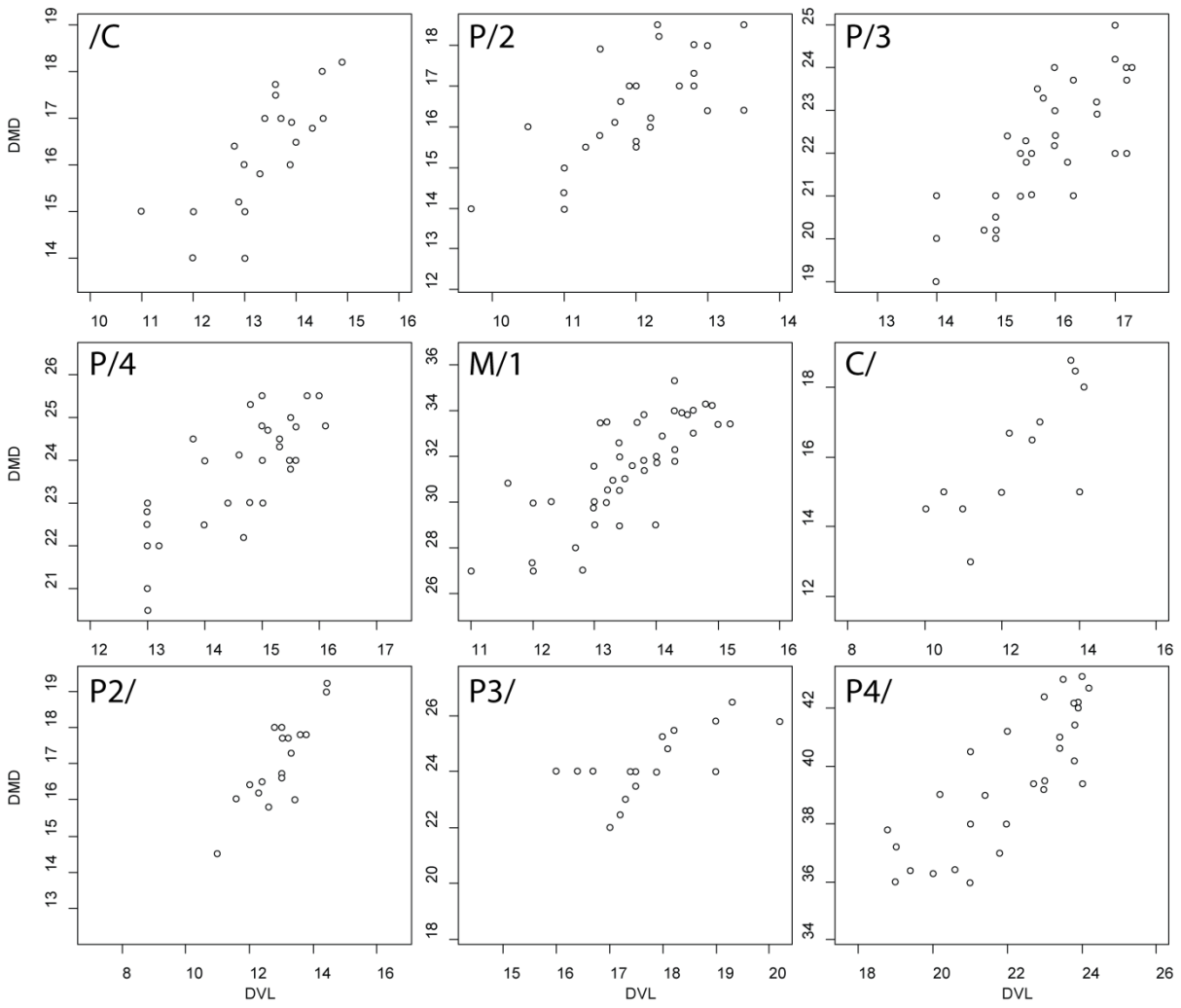


Figure 106. Dimorphisme sexuel : Rapport des DVL et DMD des dents inférieures et supérieures d'hyènes des cavernes du Riss-Würm / *Sexual dimorphism : Breadth/Length ratio for each lower and upper teeth of Riss-Würm cave hyena*.

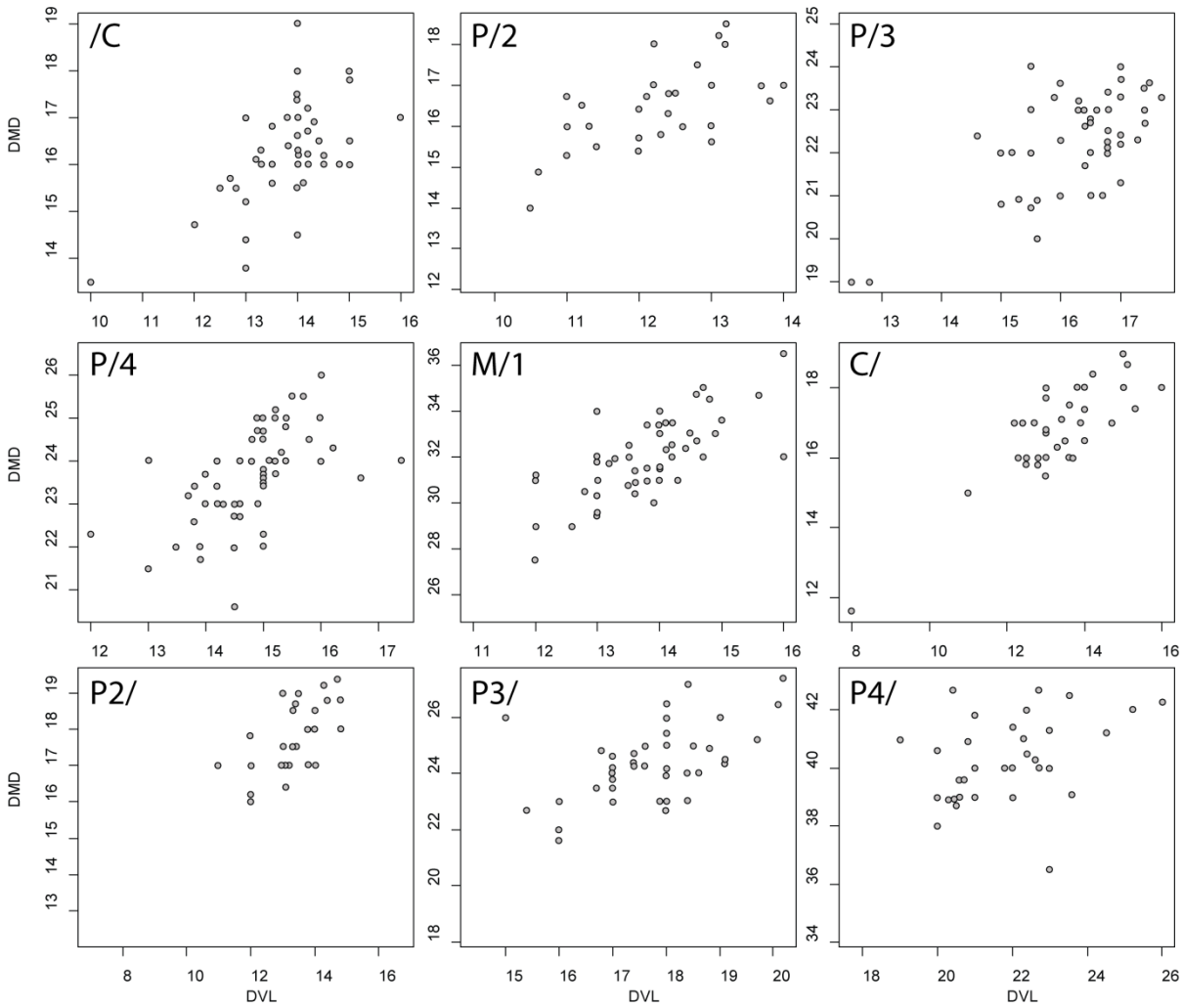


Figure 107. Dimorphisme sexuel : Rapport des DVL et DMD des dents inférieures et supérieures d'hyènes des cavernes du Würm / *Sexual dimorphism : Breadth/Length ratio for each lower and upper teeth of Würmian cave hyena*.

2.2.2. Application au squelette post-crânien : les os longs et les métapodes.

A partir des 4 variables ostéométriques précédemment utilisées pour les hyènes modernes (GL, Bp, SD, Bd), les os longs (humérus, radius, fémur, tibia) et les métapodes (métacarpiens et métatarsiens) sont analysés en vue de définir le *sex ratio* des différentes populations (Mindel-Riss, Riss-Würm, Würm). Contrairement au matériel dentaire, les données disponibles sont plus rares et les pièces présentant deux variables mesurables peu communes. Néanmoins, les diagrammes de dispersion obtenus autorisent quelques commentaires. Les seuls restes würmiens d'humérus sont soit trop peu nombreux soit présentent une trop grande variabilité pour autoriser une distinction mâle/femelle (fig.108). En revanche, les résultats obtenus pour le radius sont plus satisfaisants. La population Mindel-Riss de Lunel-Viel se distingue par deux ensembles que l'on retrouve pour chaque rapport : un radius apparaît nettement plus robuste que le reste de l'échantillon (GL=235,6mm, Bp=32,8mm, SD=26,2mm, Bd=43,6mm). Reprenant les observations actualistes, nous considérons cette pièce comme représentative d'un mâle, les autres considérées comme des femelles. Les populations würmiennes présentent une variabilité plus importante et une distinction peu aisée. Seul le rapport Bp/Bd suggère deux ensembles, mais la pertinence de ces groupes reste discutable. Aussi bien pour l'ensemble würmien que Mindel-

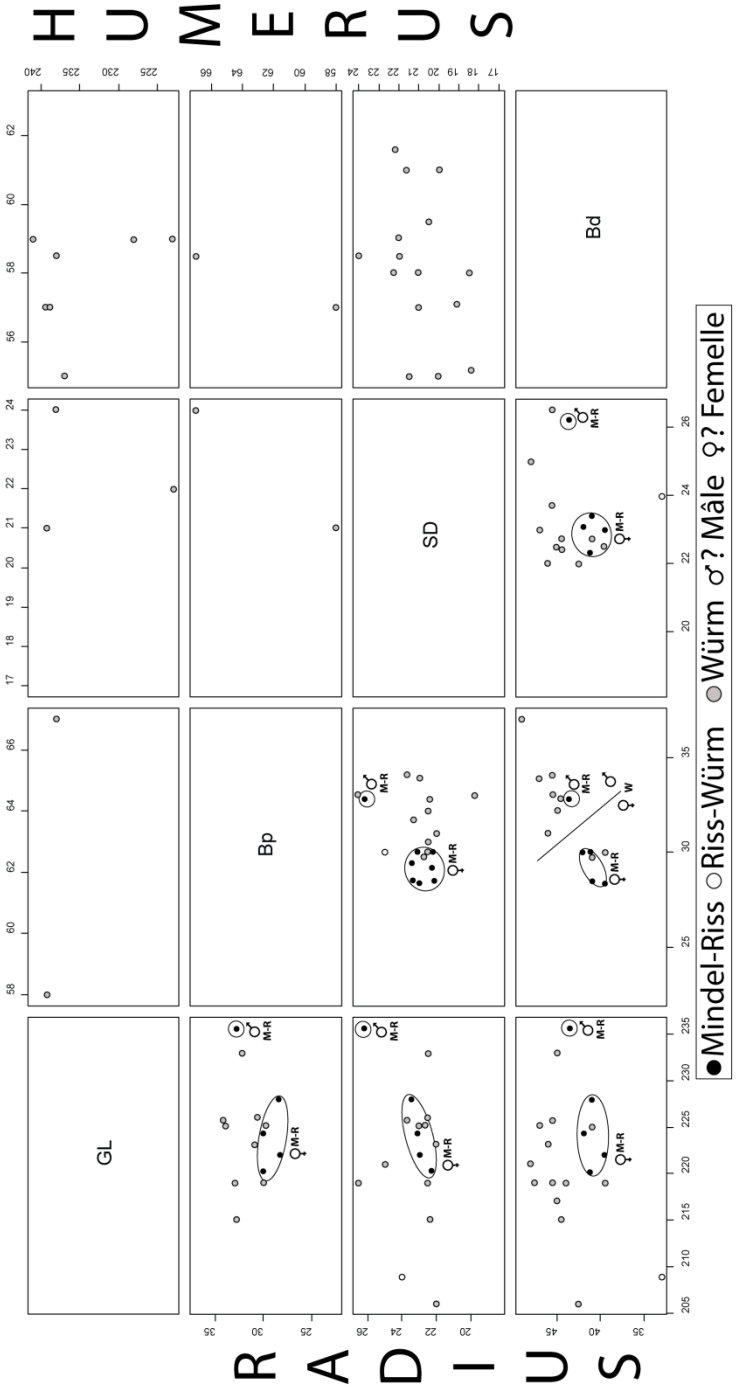


Figure 108. Dimorphisme sexuel : Rapport des différentes valeurs ostéométriques (GL, Bp, SD, Bd) des humérus et radius d'hyènes des cavernes / *Sexual dimorphism : osteometrical ratio (GL, B, SD, Bd) for humerus and radius of cave hyena*.

Riss, soulignons tout de même que les résultats peuvent aussi être influencés par la taille relativement faible des échantillons.

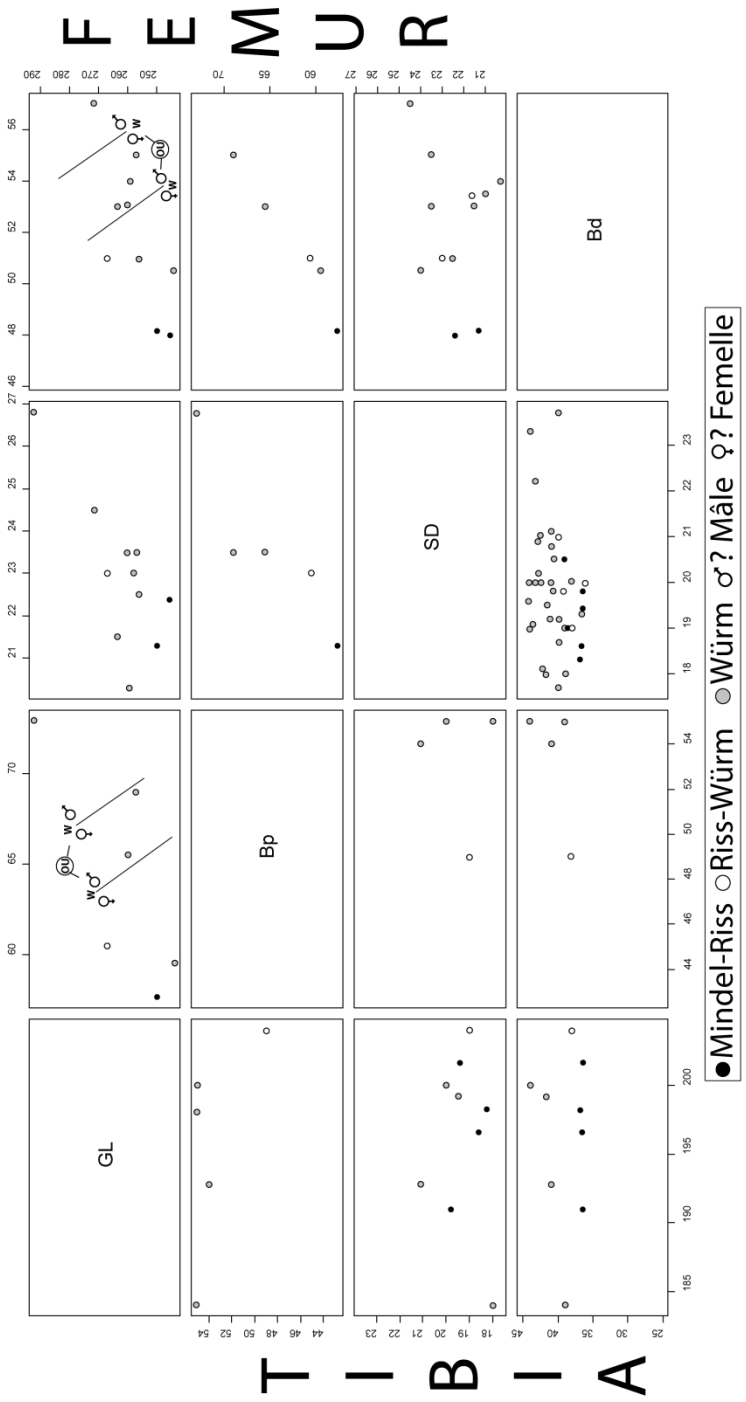


Figure 109. Dimorphisme sexuel : Rapport des différentes valeurs ostéométriques (GL, Bp, SD, Bd) des fémurs et tibias d'hyènes des cavernes / *Sexual dimorphism : osteometrical ratio (GL, B, SD, Bd) for femur and tibia of cave hyena*.

Les os du membre postérieur (fémur et tibia) sont peu nombreux et les diagrammes de dispersion difficilement interprétables (fig.109). La question d'une distinction mâle/femelle se pose pour les populations würmiennes et pour les seuls rapports GL/Bp et GL/Bd du fémur. En effet les 4 pièces utilisées pour la relation GL/Bp permettent d'isoler 3 ensembles : 2 pièces aux mensurations extrêmes opposées arbitrairement considérées comme mâle et femelles, les 2 pièces placées dans l'intervalle peuvent alors être considérées comme attribuables à l'un ou l'autre. La même observation peut être faite pour le rapport GL/Bd. Mais tout comme le radius, il faut rappeler que les faibles échantillons peuvent conditionner nos observations.

Contrairement aux ensembles modernes, les métacarpiens sont bien représentés pour les ensembles pléistocènes et principalement würmiens (fig.110). Les rares métacarpiens provenant de gisements interglaciaires (GAP, Peyre et Artenac) n'autorisent aucune interprétation. Encore une fois, la variabilité morphométrique est le premier élément observable. Il en découle d'importantes difficultés à définir un potentiel dimorphisme sexuel. Dans deux cas, des ensembles nets se détachent. Le rapport GL/SD des métacarpes V de Lunel-Viel met en évidence deux groupes se distinguant par la longueur des pièces. En l'absence d'échantillon plus conséquent, il est difficile de confirmer cette distinction. En revanche le rapport

SD/Bd des métacarpes V würmiens présente une distinction assez franche : un ensemble caractérisé par sa gracilité (femelles ?) et l'autre par la robustesse de la diaphyse et de l'extrémité (mâle ?).

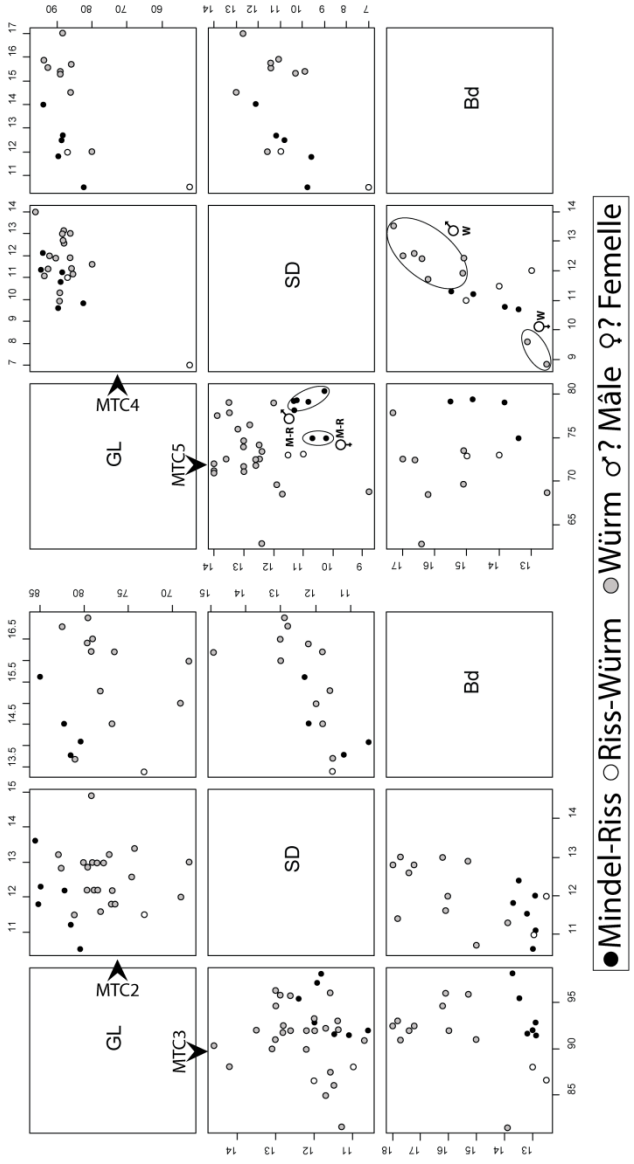


Figure 110. Dimorphisme sexuel : Rapport des différentes valeurs ostéométriques (GL, SD, Bd) des métacarpiens d'hyènes des cavernes / *Sexual dimorphism : osteometrical ratio (GL, SD, Bd) for metacarpals of cave hyena*.

Les résultats sont toujours aussi difficilement interprétables pour les métatarsiens mais autorisent davantage de commentaires que les métacarpiens (fig.111). Les métatarses issus de gisements würmiens présentent toujours une importante variabilité ostéométrique ; mais dans plusieurs cas, différents ensembles s'individualisent. Les rapports GL/SD et SD/Bd des métatarses II isolent deux groupes. Cette bipartition, reposant sur la gracilité ou la robustesse des éléments, est interprétée comme représentative d'un potentiel dimorphisme sexuel. Le rapport GL/SD prête plus à discussion car 3 ensembles se distinguent ; l'ensemble central (GL entre70 et 75mm, Bd entre 14 et 15mm) correspondrait alors à l'intervalle de chevauchement entre les mâles et les femelles. Pour les métatarsiens III, le rapport GL/SD est considéré comme potentiellement dimorphique en raison des deux ensembles distincts observés pour les populations würmiennes. Le même constat peut être fait pour le rapport GL/Bd du métatarse IV. La distinction supposée pour le rapport SD/Bd du même os est plus discutable. Les 3 métatarses IV de Lunel-Viel présentent une répartition bipartite nette pour laquelle une distinction mâle/femelle est proposée. Pour autant cette dispersion peut aussi suggérer une importante variabilité. Ce résultat ne peut être approfondi qu'au moyen d'échantillons supplémentaires. Pour les métatarses V, les rapports GL/SD et GL/Bd autorisent la mise en évidence de groupes ostéométriques distincts. Mais les différences, moins claires que pour les métatarses IV, requièrent la prudence.

En définitive, cette analyse permet à la fois de définir les caractères qui semblent dimorphiques (sur la base de populations actuelles de sexe connu) et d'envisager leur report sur le registre pléistocène (autorisant du même coup la définition de plusieurs hypothèses de distinction). Pour autant ce travail ne prétend pas constituer la réponse au problème du dimorphisme sexuel chez l'hyène tachetée moderne et fossile. Il correspond plus à une introduction à cette question, formée sur la base des données disponibles et de nos observations personnelles. Il apparaît clair que le corpus ostéologique doit être complété aussi bien pour les populations fossiles des différentes phases chronologiques que pour les individus actuels de sexe connu.

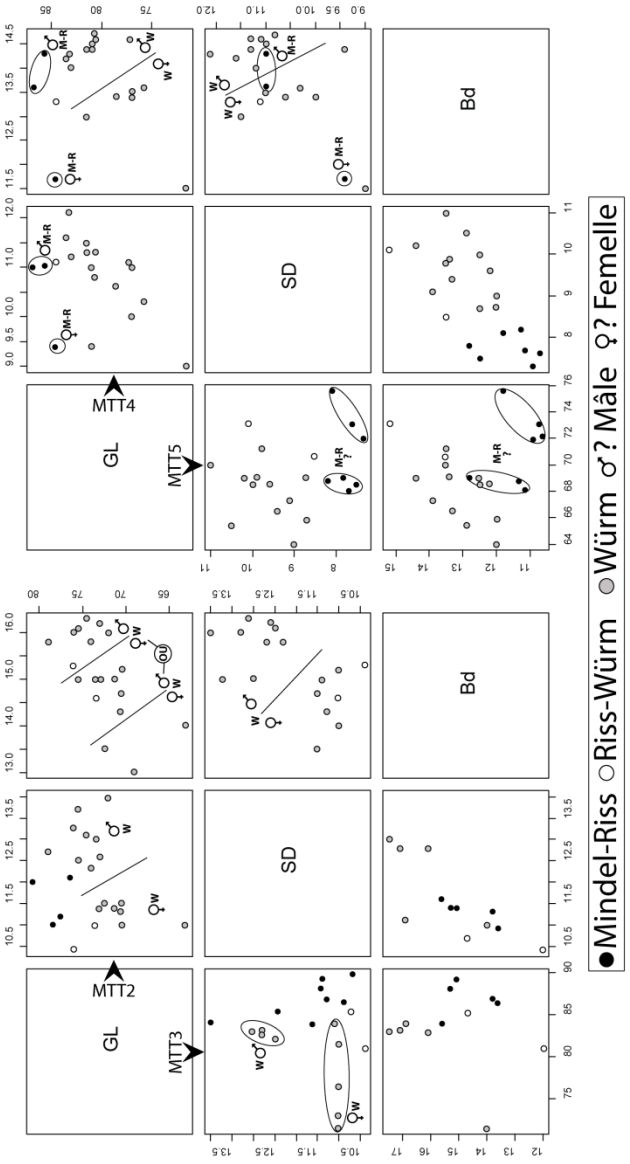


Figure 111. Dimorphisme sexuel : Rapport des différentes valeurs ostéométriques (GL, SD, Bd) des métatarsiens d'hyènes des cavernes / *Sexual dimorphism : osteometrical ratio (GL, SD, Bd) for metatarsals of cave hyena*.

3. Structure des populations d'hyènes.

La structure des populations d'hyènes est décrite comme un critère important de la caractérisation du repaire (Fosse, 1994, 1996 ; Pickering, 2002 ; Kuhn *et al.*, 2008). La présence d'individus juvéniles est régulièrement mentionnée comme caractérisant le repaire *sensu lato* (il n'existe aucune étude cherchant à distinguer dans le registre fossile différents types de repaires : *birth den* repaire de mise-bas, *Communal den* repaire principal). A l'inverse, les adultes dominants apparaissent typiques de zones de nourrissage ou de leur simple présence dans un assemblage (Discamps, 2008, 2010, 2011). Malgré cette distinction, la définition précise des populations d'hyènes est rare et la simple présence d'une classe d'âge particulière ne peut en rien définir un ensemble d'individus, et donc l'origine et la fonction d'un assemblage. Par conséquent, notre étude portant sur des repaires *sensu stricto*, la définition de la structure des différentes populations étudiées doit permettre de cerner la variabilité de ces populations et préciser ce critère de caractérisation.

Le matériel mis au jour dans chaque assemblage comporte tout aussi bien des restes crâniens-dentaires que post-crâniens. L'association du matériel dentaire et post-crânien permet de définir précisément le nombre d'individus composant une population. En revanche, ce NMI de combinaison ne peut être traité selon une méthode précise comme le sont les méthodes reposant sur l'usure dentaire (Kruuk, 1972 ; Mills, 1982b ; Stiner, 2004 ; Brugal *et al.*, 1997). L'ensemble de ce matériel peut tout de même être traité en vue de définir une population sur la base de classes d'âge générales. Trois classes sont définies: les juvéniles, les adultes et les séniles.
Les données collectées pour les accumulations fossiles et les repaires actuels sont synthétisées dans le tableau 76. 5 gisements pléistocènes (formant en réalité 10 ensembles osseux) sont considérés : Lunel-Viel 1 pour le Pléistocène moyen, Artenac c10, GAP et Peyre pour la transition Pléistocène moyen-supérieur, Conives et Fouvent pour les ensembles würmiens. Aux vues du nombre d'individus par site et de la répartition de ceux-ci selon les 3 classes d'âge, les populations pléistocènes révèlent une composition variable (tab.73 ; fig.112). Trois ensembles se dégagent :

1- Des sites comme Peyre I & II et Lunel-Viel 1 et Grand Abri aux Puces (RS, zone à hyènes) voient leur population principalement composée d'animaux juvéniles (40%) et d'adultes (entre 35 et 40%). Les séniles sont minoritaires (15 à 25%). Cela suggère une occupation de type *nursery* ou *breeding den.*

2- Fouvent et Conives disposent de populations équilibrées entre chaque classe d'âge (fréquences comprises entre 25 et 40%). Les adultes sont généralement les mieux représentés. Nous associons cette représentation au *communal den* où vivent l'ensemble des individus d'un clan.

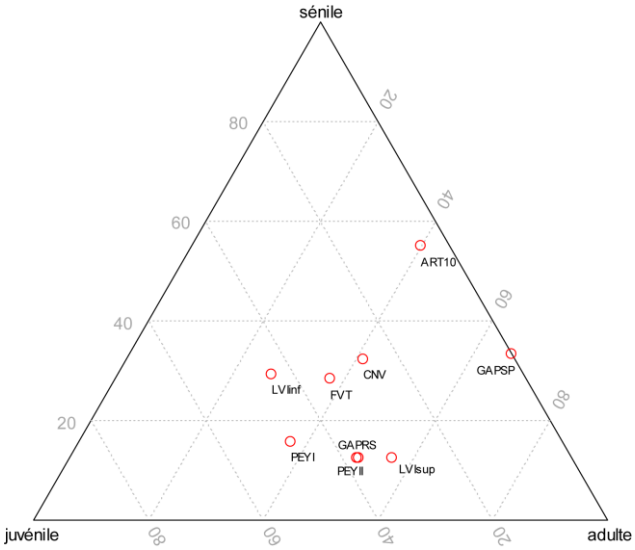


Figure 112. Représentation ternaire de la structure de population des hyènes des cavernes de divers assemblages / *Ternary plot showing cave hyena population from the various study semples.*

3- Les populations du Grand Abri aux Puces (SP) et Artenac c10 sont largement dominées par les adultes et séniles. Les juvéniles sont minoritaires voire absents. Dans ces deux cas, il reste difficile de relier ces structures aux « standards » actualistes. Les 3 individus de GAP SP peuvent sous-entendre une simple présence et non une occupation du *locus* comme repaire. En revanche le nombre d'animaux d'Artenac (n=20) et la présence de juvéniles supposent une occupation.

Site	Période	Ensemble	n (%) juvénile	n (%) adulte	n (%) sénile	n Total
Lunel-Viel 1	Mindel-Riss (350ka)	tout	23 (40)	20 (35)	14 (25)	57
		Sup.	5 (31)	9 (56)	2 (13)	16
		Inf.	18 (44)	11 (27)	12 (29)	41
Artenac	OIS5c (100ka)	c10	1 (5)	8 (40)	11 (55)	20
Grand Abri aux Puces	Eémien (~100ka)	tout	4 (29)	8 (57)	2 (14)	14
		RS	3 (38)	4 (50)	1 (13)	8
		SP		2 (67)	1 (33)	3
		HS	1 (33)	2 (67)		3
Peyre	Eémien – OIS5e?	tout	12 (44)	11 (41)	4 (15)	27
		P I	9 (47)	7 (37)	3 (16)	19
		P II	3 (38)	4 (50)	1 (13)	8
Fouvent	OIS3 (35ka)		41 (34)	45 (38)	34 (28)	120
Conives	OIS3 (30ka)		9 (26)	14 (41)	11 (32)	34
Datagabou	Moderne			3 (100)		3
Yangula Ari	Moderne		3 (50)	2 (33)	1 (17)	6
Uniab	Moderne		1 (100)			1

Tableau 73. Structure générale des différentes populations d'hyènes des cavernes (en NMI, %NMI considérant le matériel crânien, dentaire et post-crânien) / *Cave hyena population structure (MNI, %MNI considering teeth, cranial and post-cranial elements)*.

Alors que les restes d'hyènes jouent un rôle essentiel dans la définition du repaire pléistocène, les accumulations modernes ne présentent pas, ou peu, de restes d'hyènes. Sur les 6 repaires modernes analysés, seuls 3 comportent des restes d'hyènes au sein de l'accumulation : Uniab (n=3), Datagabou (n=38) et Yangula Ari (n=70). Dans le registre actuel, la présence de restes de hyénidés au sein même de leur accumulation est rare. Sur 270 repaires actuels connus (*Crocuta*=139, *Hyaena*=63, *Parahyaena*=68), seuls 27 en recensent (tab.74). Ces restes sont peu nombreux (l'échantillon le plus important étant Kisima Ngeda avec 98 restes d'après Prendergast & Dominguez-Rodrigo, 2008) et le nombre d'individu n'atteint jamais une dizaine. Deux solutions expliqueraient cette faible (rare) représentation des hyénidés :

1- La durée d'occupation d'un repaire par un clan d'hyènes actuelles est brève : en moyenne 3,6 mois pour l'hyène tachetée et 1,5 pour l'hyène brune (Mills, 1990). Cette courte présence des hyènes limite fortement le taux de mortalité à *l'intérieur* du repaire. A l'inverse les populations pléistocènes sont colossales (tant en NR qu'en NMI). Ces populations d'hyènes des cavernes ne reflètent pas une occupation mais une multitude d'épisodes dont le nombre et la durée sont difficilement estimables.

2- D'autre part, l'association de plusieurs espèces d'hyènes au sein d'une même accumulation produite par un agent (une espèce), peut être le reflet d'une compétition interspécifique. Ces conflits sont mentionnés dans la littérature. Yangula Ari peut entrer dans ce cas de compétition. L'accumulation, produite par l'hyène tachetée, associe la présence de juvéniles et adultes, potentiel reflet d'une mortalité naturelle, et d'hyènes rayées dont l'origine peut être rapportée aux conflits entre espèces.

Site	Pays	Hyénidé	NR	NMI	Source
QEP lair 1	Ouganda	*C. crocuta*	1	1	Sutcliffe, 1970
QEP lair 2	Ouganda	*C. crocuta*	+		Sutcliffe, 1970
Ngorongoro Lake Side	Tanzanie	*C. crocuta*	+		Sutcliffe, 1970
Kisima Ngeda den 2	Tanzanie	*C. crocuta*	98	3	Prendergast & Dominguez-Rodrigo, 2008
Mashatu 2	Botswana	*C. crocuta*	2	1	Kuhn, 2006, 2011, 2012
Olifant RC	Afrique du Sud	*C. crocuta*	1	1	Skinner *et al.*, 1986
Amboseli	Kenya	*C. crocuta*	7	2	Hill, 1989 ; Faith, 2007
Syokimau	Kenya	*C. crocuta*		1	Bunn, 1983
Masai Mara Cave	Kenya	*C. crocuta*	17	5	Pokines & Kerbis-Peterhans, 2007
MMM-5A	Kenya	*C. crocuta*			Pokines & Kerbis-Peterhans, 2007
Kaftar Khoun	Iran	*H. hyaena*	6	4	Monchot & Mashkour, 2010
Arad	Israel	*H. hyaena*	11	3	Kerbis-Peterhans, 1990 ; Kerbis-Peterhans & Horwitz, 1992
Jawa 4	Jordanie	*H. hyaena*	1	1	Kuhn, 2005, 2006, 2011
Umari	Jordanie	*H. hyaena*	1	1	Schick *et al.*, 2007
Lothagam	Kenya	*H. hyaena*	13	3	Leakey *et al.*, 1999
BHP D-SPG1	Namibie	*P. brunnea*	3	1	Kuhn, 2006, 2011
BHP D-P9	Namibie	*P. brunnea*	20	2	Kuhn, 2006, 2011
BHP D-P4	Namibie	*P. brunnea*	4	1	Kuhn, 2006, 2011
BHP D-P18	Namibie	*P. brunnea*	6	1	Kuhn, 2006, 2011
BHP D-P16	Namibie	*P. brunnea*	11	3	Kuhn, 2006, 2011
BHP D-P1	Namibie	*P. brunnea*	4	1	Kuhn, 2006, 2011
BHP D-BB1	Namibie	*P. brunnea*	6	2	Kuhn, 2006, 2011
Rietvlei R01	Namibie	*P. brunnea*	1	1	Kuhn, 2006, 2011
Coastal	Namibie	*P. brunnea*	4	1	Skinner & Van Aarde, 1991
Inland	Namibie	*P. brunnea*	2	1	Skinner & Van Aarde, 1991
WMA	Botswana	*P. brunnea*	8	2	Lacruz & Maude, 2005
MNP	Botswana	*P. brunnea*	7	2	Maude, 2005 ; Lacruz & Maude, 2005
Wright	Afrique du Sud	*P. brunnea*	1	1	Mill & Mills, 1977

Tableau 74. Inventaire des repaires actuels comportant des restes osseux d'hyénidés / *Modern hyena dens with hyena bone remains*.

3.1. Définition de l'âge d'après les restes dentaires.

L'observation de l'usure dentaire autorise une définition plus fine des structures de population reposant sur 5 classes d'âge : juvénile, sub-adulte, adulte, adulte âgé et sénile. La quantité de matériel disponible et le nombre d'individus présents dans chaque assemblage permet de préciser les observations faites selon les classes d'âges générales (*cf. supra*). L'observation des surfaces occlusales des dents sur mandibules a permis d'une part d'observer l'usure différentielle de chaque jugale (*e.g.* l'usure de la P/2 n'est réellement marquée qu'au stade 4 tandis que la P/3 est altérée dès le stade 3), et d'autre part de ne plus considérer les dents isolées pour elles-mêmes mais bien de les associer à un stade d'usure sur la base des série jugales complètes. Les quelques exemples figurés, provenant de différents gisements, offrent un premier séquençage de l'usure des séries jugales d'hyènes des cavernes (fig.113).

La répartition du NMI selon leurs classes d'âge est synthétisée dans le tableau 75. La définition des populations modernes sur la base du matériel osseux dentaire contenu dans un repaire semble difficile. Les 4 individus de Yangula Ari et le hyénon d'Uniab ne peuvent résumer à eux seuls les populations qui ont fréquenté les aires d'accumulation. A l'inverse les populations fossiles, plus conséquentes, se prêtent plus facilement à l'interprétation. Les juvéniles occupent une part importante. Lunel-Viel 1 (ensemble inférieur), GAP (RS), Peyre (I & II) et Fouvent sont dominés par les hyénons (fréquences comprises entre 32 et 47%) : le rôle de nurserie semble privilégié pour ces assemblages. Les populations de Lunel-Viel 1 (ensemble supérieur) et de Conives sont plus

équilibrées et reflètent vraisemblablement un *communal den*. Le clan d'Artenac est assez proche de ces derniers, en revanche les juvéniles sont minoritaires (stade 1 : 5%) et les séniles majoritaires (stade 5 : 30%). Le seul adulte âgé de GAP (SP) suggère une simple présence dans le *locus* et non une fréquentation de repaire.

Site	Période	Ensemble	Stade 1 Juvénile	Stade 2 Sub-adulte	Stade 3 Adulte	Stade 4 Adulte âgé	Stade 5 Sénile
Lunel-Viel 1	Mindel-Riss (350ka)	Tout	23 (40)	8 (14)	12 (21)	7 (12)	7 (12)
		Sup.	5 (31)	4 (25)	5 (31)	1 (6)	1 (6)
		Inf.	18 (44)	4 (10)	7 (17)	6 (15)	6 (15)
Artenac	OIS5c	c10	1 (5)	3 (15)	5 (25)	5 (25)	6 (30)
GAP	Eémien (~100ka)	Tout	4 (33)	3 (25)	3 (25)	1 (8)	1 (8)
		RS	3 (38)	2 (25)	2 (25)		1 (13)
		SP				1 (100)	
		HS	1 (33)	1 (33)	1 (33)		
Peyre	Eémien – OIS5e ?	Tout	12 (44)	6 (22)	5 (19)	1 (4)	3 (11)
		PI	9 (47)	4 (21)	3 (16)	1 (5)	2 (11)
		PII	3 (38)	2 (25)	2 (25)		1 (13)
Fouvent	OIS3 (35 ka)		37 (32)	18 (16)	25 (22)	19 (17)	15 (13)
Conives	OIS3 (30 ka)		9 (26)	7 (21)	7 (21)	7 (21)	4 (13)
Yangula	Moderne	*H.h.*	1 (50)			1 (50)	
		Hyaenid.	2 (100)				
Uniab	Moderne	*P. b.*	1 (100)				

Tableau 75. Structure de populations des assemblages considérés selon les restes dentaires. x (x) = NMI (%NMI) / *Hyena population structure based on teeth remains. x (x)=MNI(%MNI)*.

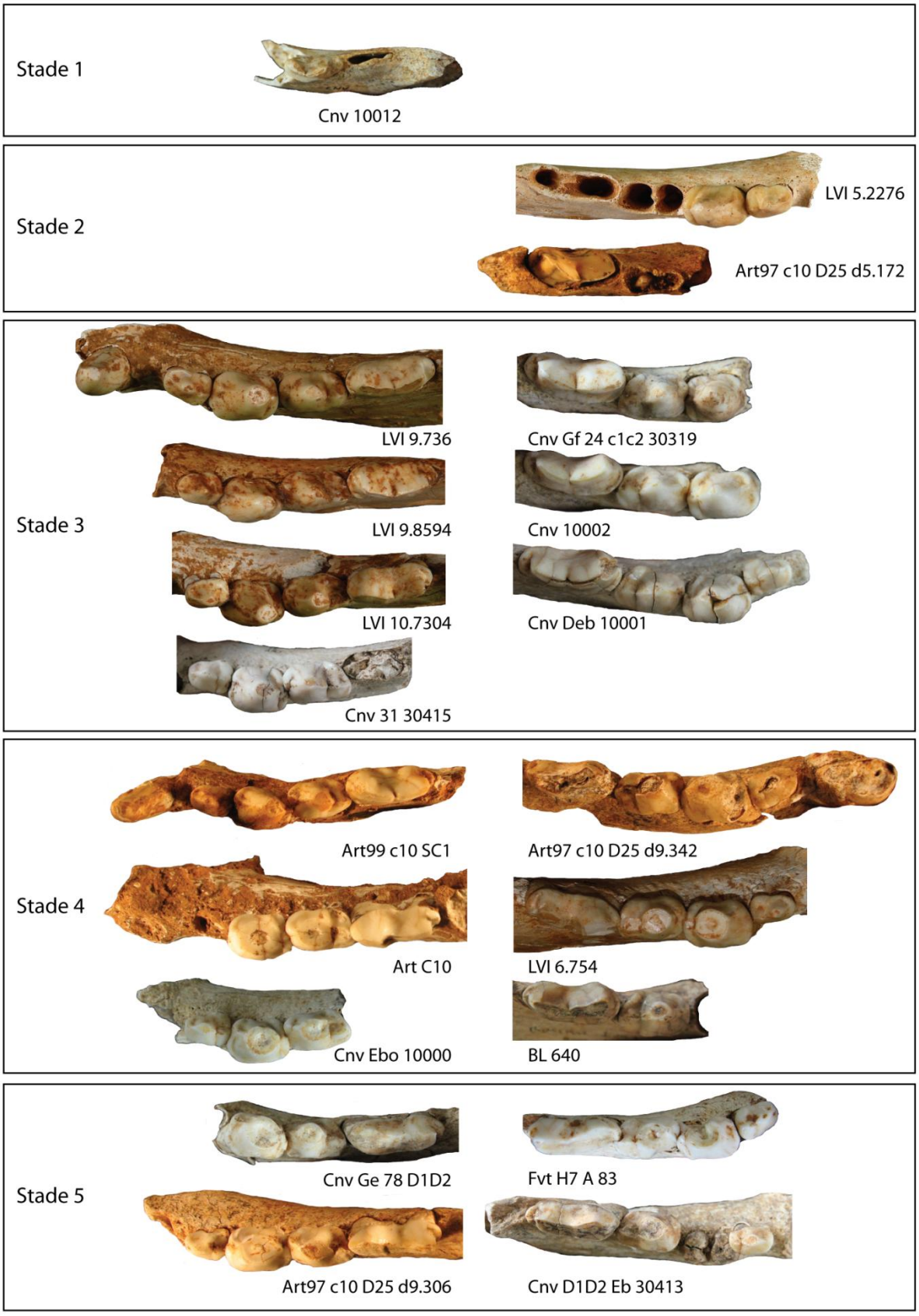


Figure 113. Exemple des différents stades d'usure observés sur les séries dentaires inférieures d'hyène des cavernes (photos de Lunel-Viel (LVI) par P. Fosse) / *Example of the different tooth wear stages observed on cave hyena raw teeth.*

3.2. Estimation des âges d'après les restes post-crâniens.

Si la majeure partie des méthodes d'estimation d'âge porte sur les dents et les résultats obtenus sont assez précis (*cf. supra*), les restes post-crâniens (appendiculaires particulièrement) doivent aussi être pris en compte. Ce matériel est fréquemment mentionné dans la littérature mais rarement, voire jamais, utilisé en vue de définir une population. Il n'existe aucun travail spécifique portant sur la synostose des restes post-crâniens d'hyène. Ehrenberg (1938-1940) et Kernerknecht (*in* Ehrenberg, 1940) sont les seuls à décrire le matériel post-céphalique des hyènes des cavernes et leur croissance. Pourtant, ce matériel n'est pas rare (fig. 114). Une étude comparative entre des populations fossiles et des individus actuels d'âge connu devra être menée.

En l'absence de méthode spécifique, le classement du matériel osseux repose sur la taille, la structure et le degré de synostose des éléments osseux. 3 classes d'âge très générales sont proposées : les juvéniles, les sub-adultes/adultes et les adultes (+). Malgré l'imprécision de la méthode et le fait que l'on pourra toujours opposer les effets de la conservation différentielle sur le matériel post-crânien (et donc discuter son apport), la représentation (fréquence) de chaque classe peut apparaître comme (1) un argument confirmant la structure définie selon l'usure dentaire ou (2) nuancer la structure précédemment établie. En raison de la difficulté de définir un NMI sur la seule base du matériel post-crânien, la fréquence des classes est réalisée sur la base du NR (tab.76). Ainsi 3 types d'ensembles peuvent être distingués :

Site	Période	NR total	juvénile	Sub-ad/Ad	Adulte +
Artenac c10	OIS5c (100 ka)	87	2 (2)	1 (1)	84 (97)
GAP	Eémien (~100ka)	24	2 (8)	1 (4)	21 (88)
Peyre	Eémien – OIS5e ?	90	67 (74)		23 (26)
Fouvent	Würm – OIS3 (35 ka)	92	25 (27)	6 (7)	61 (66)
Conives	Würm – OIS3 (30 ka)	68	2 (3)	7 (10)	59 (87)

Tableau 76. Echantillon de matériel post-crânien considéré pour chaque assemblage et attribution à une classe d'âge (NR (% NR)) / *Post-cranial elements used and distribution for each age classes (NISP (%NISP)).*

(1) Peyre confirme son statut de *nursery den*, les juvéniles et les hyénons sont majoritaires (74%NR, illustration fig.114) ;

(2) malgré la sous-représentation des sub-adultes/adultes et à la lumière des données dentaires, le matériel de Fouvent suggère une population assez équilibrée mêlant l'ensemble des classes d'âges ;

(3) Artenac, GAP et Conives sont largement représentés par des animaux adultes (respectivement 97%, 88% et 87%). La sous-représentation des juvéniles est conforme aux populations d'Artenac c10 et de GAP. En ce qui concerne Conives, sur les 9 juvéniles de stade 1 (matériel dentaire) seuls 2 restes post-crâniens leur sont associés. Dans ce cas précis, le rôle de la conservation différentielle peut être discuté.

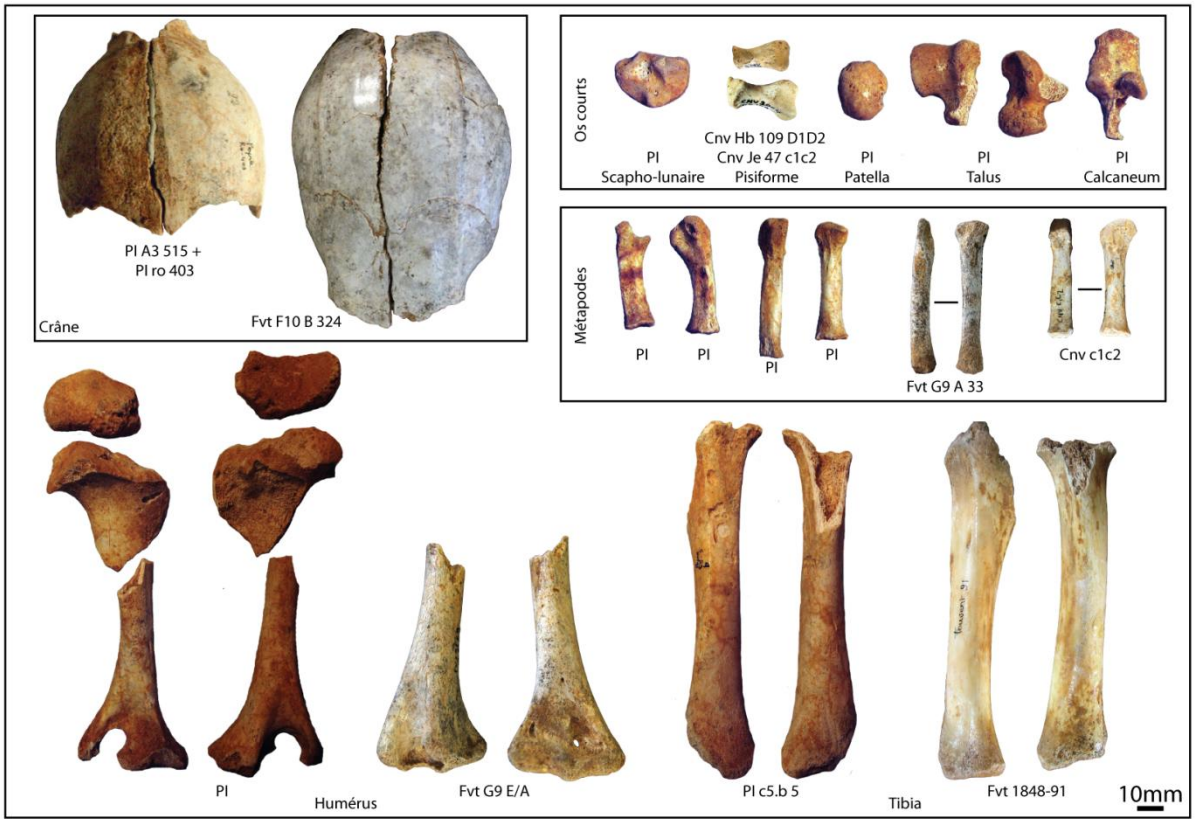


Figure 114. Exemple de restes osseux d'hyènes des cavernes (crâniens et post-crâniens) en cours de croissance (synostose) / *Examples of cave hyena bone remains (both cranial and post-cranial) during their development.*

4. Analyse des populations d'hyènes : Synthèse.

Il est illusoire de vouloir discuter le comportement d'un prédateur et les accumulations ou modifications osseuses qu'il peut produire, sans le définir précisément. L'analyse paléontologique portant sur diverses populations d'hyènes couvrant une partie du Pléistocène moyen (Lunel-Viel 1) ainsi que le Pléistocène supérieur (Grand Abri aux Puces, Artenac c10, Peyre, Fouvent, Conives, la Baume-Longue) jusqu'à l'actuel (Djibouti, Uniab) permet de discuter certains aspects :

(1) la question du dimorphisme sexuel ;
(2) le rôle des changements climatiques et environnementaux ;
(3) la structure du clan et la diversité des populations/occupations.

Le caractère polymorphe du genre *Crocuta* a bien été observé. L'importante variabilité ostéométrique touchant l'ensemble des éléments squelettiques (crâniens et post-crâniens) participe du questionnement portant sur un éventuel dimorphisme sexuel. La structure matriarcale du clan d'hyènes tachetées actuelles ne peut être observée dans le registre fossile qu'au travers de la définition du *sex ratio*. L'étude effectuée a permis (1) de mettre en évidence la robustesse du squelette crânien des femelles face à la gracilité des os de leurs membres et (2) de présenter et discuter les caractères et éléments potentiellement dimorphiques. Cette même variabilité ostéométrique et les fluctuations enregistrées au cours du temps ont toujours pointé le rôle du climat. Alors que l'évolution des mensurations crâniennes et dentaires s'accorde avec les modèles existants, la gracilité typique des hyènes interglaciaires est discutée sur la base de métapodes plus robustes que les hyènes massives des phases glaciaires. Enfin la disponibilité en proies, résultant des

modifications environnementales, a été abordée en vue de définir son influence sur l'évolution morphologique de l'hyène des cavernes.
La structure de population du clan d'hyènes des cavernes présente à la fois un certain degré de variabilité, mais aussi une différence d'importance avec le registre moderne. A partir du nombre d'individus et de la fréquence de représentation de chaque classe d'âge, la diversité des populations autorise la définition de trois types d'occupation des cavités : (1) *nursery* ou *breeding den*, (2) *communal den* et (3) la fréquentation occasionnelle. La présence (en quantité) de l'hyène au sein des accumulations pléistocènes est un aspect caractéristique du repaire. *A contrario* l'hyène actuelle n'est que rarement présente dans les accumulations osseuses qu'elle produit. Malgré la difficulté que nous avons à définir la durée d'une occupation d'une cavité par l'hyène fossile, il est clair que les restes d'hyènes reflètent pour partie la mortalité naturelle. Dans le registre moderne, cette mortalité n'est que rarement représentée, voire même sujette à discussion (compétition inter-spécifique ?). Cette différence permet de souligner le rôle de l'actualisme comme un élément de discussion et non une copie conforme du comportement des espèces disparues.

L'analyse taphonomique (le degré de consommation, l'intensité de la fragmentation et des traces, la représentation squelettique des proies,…) autorisera un développement plus conséquent de ces idées : Peut-on clairement définir le comportement d'une espèce disparue sur la base d'une analyse taphonomique diachronique?

Chapitre VI

Analyse taphonomique des accumulations et modifications produites par les grands prédateurs.

Introduction.

Le contexte (site de plein-air, en grotte, repaire, *kill site*), la diversité spécifique, la distribution squelettique des proies et la consommation osseuse (fragmentation, traces) structurent l'analyse taphonomique des accumulations osseuses produites ou modifiées par l'hyène. La diversité des échantillons, tant d'un point de vue chronologique (Pléistocène moyen, Pléistocène supérieur, Holocène) que spécifique (*Crocuta crocuta spelaea*, *Crocuta crocuta, Hyaena hyaena, Parahyaena brunnea*) autorise la mise en évidence de constantes comportementales (caractère accumulateur et ostéophagique de l'hyène) ainsi que les différences (influence comportementale ou environnementale ?).

L'analyse taphonomique porte sur les espèces-proies Ongulés. La distinction en classes de taille (petits, moyens, grands, méga-herbivores) permet de définir (ou non) un traitement différentiel du matériel osseux (sélection et transport préférentiel, degré de fragmentation variable). A ce jour, la question du rôle et du statut des Carnivores autres que l'hyène (proie/collecteur/compétiteur) ne peut être traitée sur la base de la liste faunique (diversité des carnivores) ou selon la taille et la diversité des traces de dent. L'ensemble des échantillons est considéré comme étant le résultat principal de l'accumulation et de la consommation osseuse par l'hyène. En revanche l'impact des collecteurs secondaires (*Hystricidae*) est brièvement discuté en raison de la présence physique du porc-épic (aussi bien dans les gisements pléistocènes qu'holocènes) et de sa signature taphonomique (traces d'incisives).

Sont ici présentés les résultats de l'analyse taphonomique des sites à hyènes tachetées, rayées et brunes modernes de Djibouti et d'Afrique du Sud. Les repaires d'hyènes des cavernes sont ensuite présentés et discutés sur la même base analytique. Deux autres assemblages osseux comparatifs sont présentés : l'impact du jaguar européen sur les restes d'ours d'Artenac I et II, et l'impact des loups actuels sur des carcasses de bisons et de cerfs polonais. L'adjonction de l'analyse taphonomique de ces assemblages doit apporter des premiers éléments de discussion en vue de définir la signature taphonomique de l'hyène.

1. Analyse taphonomique des modifications/accumulations osseuses d'hyènes actuelles (*C. crocuta/ H. hyaena / P. brunnea*).

L'analyse taphonomique des assemblages modernes repose sur plusieurs aspects en vue de souligner les similitudes et les différences comportementales des 3 espèces accumulatrices (*Crocuta, Hyaena, Parahyaena*). Quatre points principaux sont abordés :

1) l'étude de différentes espèces et sites (typologie des gisements et des contextes) ;
2) l'observation des distributions squelettiques des proies. Associée au contexte, elle permet de définir les relations entre type de site (repaire/*kill site*), taille de proie et éléments squelettiques collectés et consommés ;
3) la définition des séquences de consommation des éléments du squelette crânien, axial et appendiculaire réalisée sur la base du matériel osseux accumulé par les hyènes, la fragmentation et la fréquence de conservation des portions osseuses ;

4) les altérations osseuses : la caractérisation des traces de consommation, la représentation de chaque type de trace et une analyse morphométrique cherchent à mettre en évidence des similitudes et différences spécifiques.

1.1. Reconnaissance et définition des assemblages : les *kill-sites* et les repaires.

Le matériel actuel provient de 9 ensembles correspondant à 15 assemblages ostéologiques. Ces sites présentent des contextes divers (plein-air et grotte) et des fonctions différentes (*Kill site* ou site de mise à mort, site d'acquisition, *feeding places* ou aire de nourrissage, repaire). Il est nécessaire de distinguer les sites de plein-air représentant des *kill sites* ou *feeding places* des sites assimilés au repaire *sensu lato*.

Le *kill site*/*natural death site* représente l'origine de l'accumulation en contexte de repaire. Le *kill site* est la zone de mise à mort d'un animal par un prédateur quelconque, tandis que le *natural death site* se rapporte à la mort naturelle d'un animal (sans influence directe d'un prédateur). Le *kill site*, correspond à la première étape d'acquisition et de consommation osseuse (Binford, 1981). Pourtant les travaux portant sur des *kill sites* (plus particulièrement d'hyènes) ou *natural death sites* (où l'hyène est l'un des principaux intervenants) sont rares (tab.77). Une synthèse de la littérature met en avant deux types de travaux : le nourrissage expérimental (Richardson, 1980 ; Binford *et al.*, 1988 ; Blumenschine, 1988 ; Lotan, 2000) et les sites naturels (Pienaar, 1969 ; Shipman & Philips-Conroy, 1977 ; Brain, 1981 ; Prendergast & Dominguez-Rodrigo, 2008 ; White & Diedrich, 2012). Ces études se sont toutes attachées à l'analyse d'aspects bien précis (*e.g.* fracturations, traces, dispersions, écologie,…) mais aucune ne synthétise l'ensemble de ces points en vue de définir un *kill site* d'hyène *sensu stricto*.

Site	Pays	Espèce	Type	Taphonomie	Référence
Kisima Ngeda Cow Site	Tanzanie	*C. crocuta*	Naturel	-éléments squelettiques -fracturation -traces	Prendergast & Dominguez-Rodrigo, 2008
	Tanzanie	*C. crocuta*	Expérimentation	-fracturation	Blumenschine, 1988
Kruger NP	Afrique du Sud	*C. crocuta*	Expérimentation	-spatial -traces	Binford *et al.*, 1988
Awash NP	Ethiopie	*C. crocuta*	Naturel	-fracturation -dispersion	Shipman & Philips-Conroy, 1977
***Loxodonta* carcass**	Zambie	*C. crocuta*	Naturel	-traces -spatial/dispersion	White & Diedrich, 2012
Transvaal	Zimbabwe	*C. crocuta*	Expérimentation	-% survie -traces	Richardson, 1980
Kruger NP	Afrique du Sud	*C. crocuta* *P. brunnea*	Naturel	-Ecologie	Pienaar, 1969
Satara Area	Afrique du Sud	*C. crocuta*	Naturel	-spatial	Brain, 1981
Jordan Valley	Jordanie	*H. hyaena*	Expérimentation	-% survie -spatial	Lotan, 2000

Tableau 77. Synthèse des travaux sur les *kill sites*/*feeding places* d'hyènes et type de données disponibles / *Review of studies and data published on extant hyena kill sites and feeding places.*.

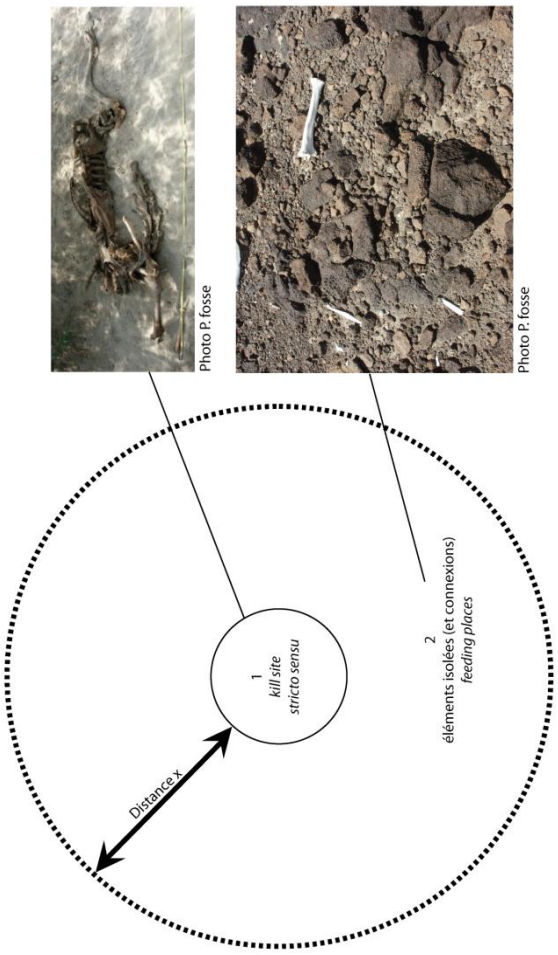
La littérature éthologique sur les hyènes modernes ne manque pas de souligner l'importance de la compétition entre les prédateurs pour l'accès aux carcasses (Pienaar, 1969 ; Kruuk, 1972 ; Mills & Hofer, 1998…) et le cleptoparasitisme (Carbone *et al.*, 1997 ; Höner *et al.*, 2002). Il apparaît que

l'hyène entre en compétition avec l'ensemble des prédateurs et consommateurs de viande présents dans son environnement : *Felidae*, *Canidae*, *Hyaenidae*, *Aves*. De plus, dès lors qu'une carcasse est abandonnée, les carnivores opportunistes modifient, à leur tour, les restes osseux (Lotan, 2000). Par conséquent, la présence de carnivores ou consommateurs de viande dans les assemblages ostéologiques de Djibouti (*Canis* sp., *Otocyon megalotis*, *Felis* sp., *Papio* sp.) peut être considérée comme le résultat de conflits inter-spécifiques pour l'accès aux carcasses. Ces prédateurs peuvent donc être à l'origine de modifications taphonomiques des restes osseux soit 1) par la consommation sur place laissant des traces de dents (expliquant en partie la variabilité morphométrique), soit 2) par l'acquisition et le transport d'éléments osseux biaisant la distribution squelettique.

D'un point de vue écologique, il existe une solution à la compétition inter/intra-spécifique. La *feeding place* apparaît comme une première étape réelle de transport des éléments squelettiques en vue d'une consommation à l'abri de l'intervention de compétiteurs potentiels. Les données disponibles concernant plus particulièrement l'hyène mettent en évidence l'utilisation de *feeding places* et/ou *water-hole caches* (en vue d'une consommation ultérieure) afin de limiter les phénomènes de compétition (Kruuk, 1972, 1976 ; Brain, 1981 ; Skinner *et al.*, 1986 ; Selvaggio, 1998). Les restes osseux ne sont pas systématiquement consommés et peuvent même être abandonnés et/ou perdus par le prédateur (Kruuk, 1972). Bien que ces aires secondaires de consommation soient reconnues, il n'existe en revanche, pour l'hyène, aucune analyse taphonomique ou mise en évidence de critères de caractérisation des *feeding places*.

Dans le cas de Djibouti, les aires d'acquisition de Dumali, Heraide et Ali Daba constituent en réalité de grandes zones de ramassages de restes osseux (fig. 115). Ces échantillons permettent néanmoins de mettre en évidence une organisation spatiale et de premiers éléments de reconnaissance taphonomique. Ces aires d'acquisition sont composées de différents ensembles : 1) le *kill site* (ou *acquisition site*) *sensu stricto* correspondant au lieu de mort originel d'un animal et 2) de différentes aires de dispersion des restes osseux (correspondant aux *feeding places*). Ce schéma est en accord avec le seul plan de dispersion en contexte naturel, présenté par Brain (1981), concernant une carcasse de girafe dont les éléments squelettiques ont été dispersés (en connexion) jusqu'à 1,4 kilomètre du *kill site sensu stricto*. D'un point de vue taphonomique, la représentation des éléments squelettiques en connexion anatomique et leur degré de fragmentation/consommation apparaissent comme des critères diagnostiques de ces aires particulières. Les os complets et/ou sub-(Heraide=149NISP/36% ; Dumali=100NISP/50% ; Ali Daba=11NISP/27%) et connexions anatomiques représentent la majorité des éléments abandonnés et attestent d'une consommation réduite aussi bien sur le *kill site sensu stricto* que dans les *feeding places*. Le faible taux de réduction des os suggère un temps très court d'utilisation de ces aires qui apparaissent comme une brève transition entre le *kill site* et le repaire.

	Kill site / Scavenging site	Connexions anatomiques	Restes complets/sub-complets	Fragments (taille <1/2)
Hérarle KS	Kill Site n°1	n=5 / 22NR	41NR	5NR
	Kill Site n°2		2NR	
	Kill Site n°3	n=23 / 110NR	80NR	72NR
	Kill Site n°4	n=4 / 23NR	26NR	34NR
Dumali KS	Kill Site E/SE massif dolomitique		7NR	21NR
	Kill Site NE/SE massif dolomitique	n=9 / 28NR	52NR	20NR
	Kill Site E massif des tanières	n=3 / 18NR	29NR	29NR
Ali Daba	Ali Daba n°1	n=4 / 10NR	9NR	11NR
	Ali Daba n°2	n=1 / 14NR		



Si les restes osseux des proies ne sont pas consommés et/ou abandonnés sur le *kill site* ou les *feeding places*, ils sont finalement rapportés vers le repaire pour former l'accumulation osseuse *sensu stricto*. Ceci constitue la dernière étape de transport. L'assemblage osseux du repaire fait l'objet d'une importante variabilité d'un site à l'autre, variabilité déjà reconnue dans le contexte fossile (Fosse, 1997). Le registre moderne ne fait pas exception, des variabilités taphonomiques/ostéologiques et écologiques interspécifiques sont mises en évidence. La répartition spatiale des restes osseux (interne/externe), une compétition (ou charognage) interspécifique et l'impact de collecteurs secondaires semblent à l'origine de biais dans la distribution squelettique des espèces-proies. Au même titre que le *kill site*, le repaire d'hyène fait l'objet d'une compétition entre prédateurs pour l'accès aux restes frais et consommables des carcasses. La compétition au niveau du repaire est reconnue : l'hyène brune fait l'objet d'une compétition avec le chacal (*Canis mesomelas*) au niveau même du repaire, en raison de la proximité entre les aires de chasses/charognage des otaries *Arctocephalus pusillus* et d'accumulation (Avery *et al.*, 1984 ; Kolar, 2004 ; Wiesel, 2006). De plus, près de la moitié des accumulations d'hyènes brune (pour lesquelles la liste faunique est disponilbe) comporte des restes de chacal (n=28 ; *e.g.* Skinner, 1976 ; Mills & Mills, 1977, 1978 ; Skinner & van Aarde, 1991 ; Maude, 2005 ; Lacruz & Maude, 2005 ; Kuhn, 2006). La présence de ces petits canidés peut être une conséquence d'une compétition interspécifique.

Figure 115. Organisation schématique des zones d'acquisition et de nourrissage de Djibouti et distribution des différents types de restes osseux (complets, connexions, fragments) / *Schematic organisation of acquisition site in Djibouti and skeletal part distribution (complete, anatomical connexion, fragment).*

Il est fréquent de rencontrer différentes espèces de Carnivores dans les accumulations produites par chaque espèce de *Hyaenidae* moderne (Repaires avec restes de carnivores autre que l'accumulateur : *H. hyaena* n=18 ; *C. crocuta* n=10 ; *P. brunnea* n=46). Même si une part de ces restes peut provenir d'une collecte sur une carcasse, les données écologiques suggèrent une compétition au sein du repaire. Dans le cas de Djibouti, de nombreuses espèces de Carnivores sont présentes au sein des accumulations : *Canidae* (*V. rueppeli*, *Canis* sp., *O. megalotis*), *Felidae* (*Felis* sp., *Felis* cf. *lybica*) , *Hyaenidae* (*C. crocuta*, *H. hyaena*), Primate (*Papio* sp.). Les restes d'hyènes tachetées dans le repaire d'hyènes rayées de Datagabou et d'hyènes rayées à Yangula Ari suggèrent une compétition intra-spécifique au niveau du repaire, et donc une potentielle modification de l'assemblage osseux.

Bien que peu fréquentes, les données de répartition spatiale des restes osseux au niveau du repaire mettent en évidence deux aires de distribution et d'accumulation : à l'extérieur et à l'intérieur du repaire. Cette différence significative entre hyène tachetée et rayée suggère une différence comportementale : l'hyène rayée semble plus accumulatrice au sein du repaire que l'hyène tachetée. Sur les 35 repaires d'hyènes rayées avec répartition spatiale des vestiges, 27 présentent une accumulation à l'intérieur, tandis que la majeure partie des accumulations d'hyènes tachetées est localisée devant le repaire (12 sur 27 repaires). Datagabou correspond bien au modèle hyène rayée. L'accumulation osseuse est entièrement localisée à l'intérieur du repaire et en quantité (fig.116). Les repaires d'hyènes rayées illustrés dans la littérature confirment bien cette spécificité : par exemple les repaires de Jordanie figurés par Kempe *et al.* (2006) contiennent d'importantes quantités de matériel. Le site de Wadi El Stbu en Egypte présente aussi une importante accumulation interne (Becker & Reed, 1993). Selon Ilany (1975), ce phénomène est une réponse à la compétition interspécifique ; l'hyène rayée, en vue de limiter les rapports avec les autres prédateurs, rapporte à son repaire et accumule systématiquement les restes osseux.

Figure 116. Détail de l'accumulation osseuse d'hyène rayée de Datagabou (photo. P. Fosse) / *Detailled view of striped hyena bon accumulation from Datagabou (pictures P. Fosse).*

Hormis le cas d'Oboley (petite accumulation d'1m^2 dans une cache), les assemblages de Djibouti sont en accord avec les observations précédentes (tab.78) : Datagabou (*H. hyaena*) accumulation interne ; Heraide (*C. crocuta*) accumulation externe. Dumali et Yangula Ari (repaires d'hyène tachetée) présentent à la fois des accumulations externes et internes (Dumali *out* 195/ *in* 288 ; Yangula Ari *out*

214 / *in* 161). Cette répartition particulière des restes osseux peut résulter de l'impact de collecteurs secondaires. Le porc-épic, connu pour son comportement accumulateur et ostéophage (Alexander, 1956 ; Hughes, 1961 ; Brain, 1981 ; Duthie & Skinner, 1986 ; Rabinovitch & Horwitz, 1994 ; Kibii, 2009), est fréquemment associé aux repaires d'hyènes (présence de restes osseux ou épines, ossements rongés). La présence et l'impact du porc-épic, plus important chez l'hyène tachetée (présence=6 repaires ; impact=7 repaires), peut être à l'origine d'un transport vers l'intérieur du repaire et/ou du retrait d'ossements de l'accumulation, biaisant la représentation squelettique des proies. Dumali présente à la fois un humérus de porc-épic et un chenal creusé par ces-derniers ; aucun impact direct n'est observé sur l'assemblage. Néanmoins la présence et les activités (chenal) du rongeur supposent un déplacement des ossements et une éventuelle disparition de certains restes. Yangula Ari est un cas particulier d'association entre repaire d'hyène et caches de porc-épic : le repaire *sensu stricto* est entouré de trois caches de porc-épic ; les restes osseux sont répartis entre la plate-forme extérieure, les caches de porc-épic et le repaire où des os rongés sont représentés. Yangula Ari atteste d'une influence du collecteur sur l'assemblage originel extérieur mis en place par l'hyène. Le rongement et le transport d'ossements par le porc-épic est un impact secondaire qui biaise la représentation squelettique des espèces-proies et justifie en partie la non-complémentarité entre *kill site* et repaire.

Repaire	Pays	Accumulateur	NR interne	NR externe	*Hystrix* présence	*Hystrix* impact
Datagabou	Djibouti	*H. hyaena*		427		
Dumali	Djibouti	*C. crocuta*	195	288	1NR	Chenal creusé
Heraide	Djibouti	*C. crocuta*	292			
Oboley	Djibouti	*C. crocuta*		338		
Yangula Ari	Djibouti	*C. crocuta*	214	161	3 caches Epines (+)	Os rongés (+)
Uniab	Afrique du Sud	*P. brunnea*		1528		

Tableau 78. Données générales relatives aux accumulations osseuses des tanières de Djibouti et d'Afrique du Sud / *General data of Djibouti and south african bone accumulations.*

1.2. Représentation des éléments squelettiques des proies.

Selon certains auteurs, la séquence de consommation d'une carcasse, ainsi que la distribution squelettique des proies d'un prédateur, sont significatifs du type de site (*kill site*/ repaire) ainsi que du mode d'acquisition (chasse/charognage) (Binford, 1981 ; Blumenschine, 1986). Dans notre cas, la fonction du site est connue et le mode d'acquisition est supposé (collecte opportuniste principalement). La représentation des éléments squelettiques des Ongulés consommés par les hyènes tachetées, rayées et brunes est présentée en tenant compte de la classe de taille des ongulés ainsi que de la fonction du site. Les dents isolées sont exclues de l'analyse, afin de limiter les phénomènes de sur- ou sous-représentation.

1.2.1. Les *kill-sites*.

La figure 117 et le tableau 79 présentent les distributions squelettiques des différents Ongulés collectés sur les sites d'acquisition (*Kill site*/*Scavenging site*/*Feeding place*) de Djibouti. Deux classes de taille sont considérées (petites et grandes proies) et trois groupes spécifiques (Capriné/Antilopinés, Bovidés/Camélidés, Equidés). Tout d'abord les restes de petites proies (Caprinés et Antilopinés) collectés sur 8 aires d'acquisition autorisent quelques commentaires. En

dépit de la petitesse de certains échantillons (Dumali KS1=18 ; Heraide KS1=8 ; Ali Daba KS1=21 ; Ali Daba KS2=14) il apparait que l'ensemble des éléments squelettiques de ces petits ongulés est assez bien représenté (squelette crânien, axial, ceintures, appendiculaire). Le matériel important d'Heraide KS3 (n=273) présente un équilibre dans la représentation de chaque élément anatomique (fréquences comprises entre 1 et 14%NR). A l'inverse, ne subsistent pour le site d'Ali Daba KS2, correspondant à un unique évènement de consommation (un individu), qu'une portion de squelette axial (lombaire, sacrum) et la ceinture pelvienne. En dehors de ces deux extrêmes, il apparaît que le squelette axial (associant restes crâniens et vertèbres) est plus communément représenté. Les mandibules et crânes sont majoritaires (15-29%) dans 4 gisements : Dumali KS1, Dumali KS2, Dumali KS3, Heraide KS4. Les vertèbres thoraciques dominent les restes de l'individu d'Heraide KS1 (>50%, n=5) auxquels s'ajoutent une vertèbre cervicale et une côte. Les vertèbres thoraciques et lombaires sont aussi bien représentées à Dumali KS3 (n=17). Pour autant, il faut préciser que les éléments appendiculaires (os longs, blocs carpiens/tarsiens, acropodes) sont constamment représentés (hormis Ali Daba KS2).

Les échantillons rapportés aux grandes proies de type Bovidés et Camélidés sont très faibles et en même temps très diversifiés. Les éléments crâniens, du squelette axial ou appendiculaire sont représentés mais aucune constante ou particularité ne peut être déduite de ces échantillons trop petits (compris entre 3 et 12 pièces). Les Equidés (*Equus asinus*) sont eux aussi assez rares : Dumali KS2 (n=1), Dumali KS3 (n=1) et Heraide KS3 (n=6) sont exclut en raison du nombre trop faible de pièces (pour autant le même commentaire que pour les Bovidés/Camélidés s'applique). Heraide KS1 dispose de 60 pièces rapportées à 2 évènements de consommation (2 individus). Le matériel conservé (partie du squelette crânien et axial, ceintures scapulaire et pelvienne, appendiculaire postérieure et pour partie antérieure) suppose une collecte/destruction du crâne d'un individu, des vertèbres lombaires et d'une partie des membres antérieurs (radio-ulnas et métacarpes des deux individus).

	Petite proie								Grande proie				
	Dumali 1	**Dumali 2**	**Dumali 3**	**Heraide 1**	**Heraide 3**	**Heraide 4**	**Ali Daba 1**	**Ali Daba 2**	**Dumali 1**	**Dumali 2**	**Dumali 3**	**Heraide 1**	**Heraide 3**
Crâne	2 (11)	3 (8)			5 (2)	9 (12)	1 (4)				1 (6)	1 (2)	2 (20)
Maxillaire		2 (5)	2 (4)		7 (3)	4 (5)	1 (4)		1 (33)	1 (17)	1 (6)		1 (10)
Mandibule	4 (22)	7 (19)	8 (15)		21 (8)	8 (10)	2 (7)		1 (33)	1 (17)			
Atlas	1 (6)				2 (1)		1 (4)					2 (3)	
Axis	1 (6)				3 (1)							2 (3)	
Cervicale		1 (3)		1 (11)	12 (4)							10 (17)	
Thoracique			12 (22)	5 (56)	34 (12)			3 (21)		1 (17)		7 (12)	
Lombaire			3 (5)		26 (10)			8 (57)		2 (33)	1 (6)		
Sacrum					6 (2)	3 (4)		1 (7)					
Caudale													
Côte				1 (11)	35 (13)							17 (28)	
Scapula	3 (17)	3 (8)	3 (5)		10 (4)	4 (5)					2 (12)	4 (7)	
Humérus		3 (8)	4 (7)		15 (5)		1 (4)				2 (12)	3 (5)	1 (10)
Radius		2 (5)	4 (7)		7 (3)	4 (5)					1 (6)		
Radio-ulna	1 (6)	1 (3)	2 (4)		10 (4)	1 (1)	2 (7)					1 (2)	1 (10)
Ulna		1 (3)				2 (3)					1 (6)		
Carpien													
Métacarpe	1 (6)		1 (2)		7 (3)	2 (3)	1 (4)			1 (17)	1 (6)		
Pelvis	2 (11)		7 (13)		17 (6)	5 (6)		2 (14)			2 (12)	2 (3)	
Fémur	1 (6)	3 (8)	2 (4)	1 (11)	20 (7)	4 (5)	2 (7)					1 (2)	1 (10)
Patella						1 (1)							
Tibia	2 (11)	2 (5)	5 (9)	1 (11)	24 (9)	11 (14)	4 (15)		1 (33)			1 (2)	1 (10)
Calcaneum		2 (5)				1 (1)	1 (4)				1 (6)	1 (2)	
Talus		2 (5)				1 (1)	1 (4)					1 (2)	
Tarsien		1 (3)			1 (<1)	5 (6)	1 (4)					1 (2)	
Métatarsien		3 (8)	2 (4)		5 (2)	1 (1)	2 (7)					1 (2)	1 (10)
Phalange 1					2 (1)	4 (5)	2 (7)					1 (2)	1 (10)
Phalange 2					2 (1)	3 (4)	2 (7)					1 (2)	
Phalange 3					2 (1)	3 (4)	2 (7)				2 (12)	2 (3)	
Métapode		1 (3)				1 (1)						1 (2)	1 (10)
Total	**18**	**37**	**55**	**9**	**273**	**77**	**27**	**14**	**3**	**6**	**16**	**60**	**10**

Tableau 79. Représentation des éléments squelettiques des Ongulés collectés sur les sites d'acquisition (NR(%NR)) / *Ungulate skeletal part distribution recovered from acquisition sites (NISP(%NISP)).*

1.2.2. Les repaires.

La figure 118 et le tableau 80 présentent la distribution squelettique des espèces de petite et grande taille accumulées au sein des repaires. Pour l'ensemble des gisements, les proies de petite taille (Caprinés/Antilopinés) sont courantes (Datagabou=277 ; Heraide=183 ; Dumali=380 ; Yangula Ari=192 ; Oboley=233 ; Uniab=235). L'ensemble des éléments squelettiques est assez bien représenté. Cependant, quelques nuances doivent être émises. Les restes crâniens sont assez fréquents : 6-10% à Heraide (n=19) et Dumali (n=31), 11-15% à Datagabou (n=32) et d'Oboley (n=28) et plus de 16% à Yangula Ari (n=36) et Uniab (n=63). Les mandibules suivent le même constat, hormis à Uniab où l'on en retrouve seulement 5. Les vertèbres (cervicales, thoraciques et lombaires) sont bien représentées et les côtes dominent souvent le squelette axial voire l'assemblage (*cf.* Heraide, Dumali et Oboley). Même si les os des membres sont fréquents, attestés dans chaque assemblage, on observe une plus grande variabilité de distribution. Les métapodes sont représentés dans des proportions équivalentes (1-5% du matériel) en dehors des métatarses de Springbok, légèrement plus nombreux (6-10%, n=24). Le membre antérieur (humérus et radio-ulna) est fréquent (6-10%) à Datagabou (n=24 et 26), Dumali (n=25 et 33) et Uniab (n=9 et 33), plus faible (1-5%) à Heraide (n=10 et 11), Yangula Ari (n=8 et 10). Les humérus sont absents de l'accumulation d'Oboley. Le membre postérieur se caractérise principalement par une surreprésentation du tibia à Datagabou (11-15%, n=41), Dumali (6-10%, n=33), Yangula Ari (6-10%, n=13) et Uniab (>16%, n=38).

Les proies de grande taille (Bovidés/Camélidés) enregistrent une variabilité plus forte qui résulte sûrement de la diversité des échantillons (des plus petits de moins de 30 pièces aux plus importants de plus de 200 restes). Les oryx d'Uniab (n=261) et les dromadaires de Yangula Ari (n=104) sont assez nombreux pour être décris. Malgré la différence spécifique, il partage une distribution squelettique proche. Tous les éléments squelettiques sont représentés, mais les membres antérieurs et postérieurs dominent (fréquence variant de 6-10%NR à >16%NR selon l'os considéré). A Uniab, chaque os long représente 11 à 15% de l'assemblage (humérus=36, radio-ulna=32, tibia=39, métatarse=29). Seuls les métacarpes et les fémurs sont légèrement moins courants (6-10%, n=19 et 22). Les tibias dominent l'assemblage de Yangula Ari (>16%, n=17), les humérus et métacarpes suivent (11-15%, n=13 et 13) puis les radio-ulnas et fémurs (6-10%, n=10 et 7). Les métatarses sont plus rares (1-5%, n=5). Il faut souligner pour chacun des deux assemblages une bonne représentation d'une partie du squelette axial : vertèbres thoraciques à Uniab (11-15%, n=28) et vertèbres cervicales à Yangula (6-10%, n=7). Les Equidés, présents dans 4 repaires, sont rares (échantillons variant de 2 à 37 restes) et ne permettent pas de commentaires particuliers.

	Petite proie						Grande proie				
	Datagabou	Heraide	Dumali	Yangula Ari	Oboley	Uniab	Datagabou	Heraide	Dumali	Yangula Ari	Uniab
Crâne	18 (6)	10 (5)	19 (5)	13 (7)	20 (9)	62 (26)		10 (24)	1 (3)	6 (4)	3 (1)
Maxillaire	14 (5)	9 (5)	12 (3)	23 (12)	8 (3)	1 (<1)			2 (6)	2 (1)	1 (<1)
Mandibule	26 (9)	13 (7)	36 (9)	40 (21)	16 (7)	5 (2)	1 (3)	1 (2)	2 (6)	6 (4)	6 (2)
Atlas	3 (1)	3 (2)	1 (<1)		5 (2)		2 (7)			3 (2)	1 (<1)
Axis	4 (1)	3 (2)	1 (<1)	1 (1)	4 (2)	1 (<1)	2 (7)			5 (3)	1 (<1)
Cervicale	7 (3)	6 (3)	6 (2)	6 (3)	5 (2)	3 (1)	5 (17)		1 (3)	6 (4)	2 (<1)
Thoracique	7 (3)	10 (5)	5 (1)	2 (1)	14 (6)	6 (3)		1 (2)	1 (3)	1 (<1)	28 (11)
Lombaire	13 (5)	9 (5)	17 (4)	10 (5)	14 (6)		2 (7)	1 (2)	4 (11)	1 (<1)	
Sacrum	3 (1)	5 (3)	2 (1)	1 (1)	1 (<1)			2 (5)			1 (<1)
Caudale									3 (9)		
Côte	15 (5)	33 (18)	77 (20)	12 (6)	47 (20)	5 (2)	1 (3)	7 (17)	13 (37)	5 (3)	
Scapula	14 (5)	8 (4)	22 (6)	4 (2)	13 (6)			3 (7)	3 (9)	6 (4)	14 (5)
Humérus	24 (9)	10 (5)	25 (7)	8 (4)	9 (4)	9 (4)	5 (17)			16 (10)	36 (14)
Radius	15 (5)	2 (1)	3 (1)	8 (4)	4 (2)	17 (7)	4 (13)	2 (5)	1 (3)	6 (4)	12 (5)
Radio-ulna	7 (3)	7 (4)	27 (7)	2 (1)	8 (3)	16 (7)	1 (3)		1 (3)	4 (3)	20 (7)
Ulna	4 (1)	2 (1)	3 (1)		1 (<1)						13 (5)
Carpien	2 (1)	1 (1)	2 (1)		3 (1)			1 (2)		6 (4)	1 (<1)
Métacarpe	11 (4)	6 (3)	4 (1)	9 (5)	5 (2)	8 (3)	1 (3)			17 (11)	19 (7)
Pelvis	20 (7)	7 (4)	19 (5)	7 (4)	5 (2)	5 (2)	1 (3)	4 (10)	2 (6)	4 (3)	11 (4)
Fémur	16 (6)	11 (6)	19 (5)	8 (4)	10 (4)	9 (4)		3 (7)	3 (9)	12 (8)	22 (8)
Patella					1 (<1)						
Tibia	41 (15)	7 (4)	33 (9)	13 (7)	11 (5)	38 (16)	1 (3)	4 (10)	2 (6)	20 (13)	39 (15)
Calcaneuù			2 (1)	2 (1)	1 (<1)	1 (<1)	1 (3)			2 (1)	
Talus	3 (1)	3 (2)		4 (2)	3 (1)	1 (<1)	1 (3)	1 (2)		3 (2)	1 (<1)
Tarsien			3 (1)	1 (1)			1 (3)			1 (<1)	1 (<1)
Métatarsien	7 (3)	7 (4)	18 (5)	6 (3)	8 (3)	24 (10)	1 (3)			10 (6)	29 (11)
Phalange 1	2 (1)	4 (2)	12 (3)	3 (2)	10 (4)					6 (4)	
Phalange 2		3 (2)	7 (2)	3 (2)	3 (1)					1 (<1)	
Phalange 3		4 (2)	5 (1)	2 (1)	3 (1)					1 (<1)	
Métapode	2 (1)			4 (2)	1 (<1)	24 (10)		1 (2)	2 (6)	3 (2)	
Total	**277**	**183**	**380**	**192**	**233**	**235**	**30**	**41**	**35**	**153**	**261**

Tableau 80. Représentation des éléments squelettiques des Ongulés collectés sur les repaires (NR(%NR)) / *Ungulate skeletal part distribution recovered from hyena dens (NISP(%NISP))*.

1.2.3. *Kill-sites versus* repaires : comparaison des distributions squelettiques.

Avec le développement de la taphonomie au cours des années 1970-80, Binford (1981) a cherché à établir la relation entre ces deux aires : acquisition/accumulation. Il définit un modèle comparatif d'après la représentation squelettique des restes osseux des proies présents sur le *kill site* et ceux rapportés au repaire. Il établit un modèle stable (applicable à tous les prédateur) en deux temps : 1) acquisition d'élément osseux sur le kill site, 2) suivie d'un transport vers le repaire. La relation entre site d'acquisition et accumulation se traduit par une complémentarité ostéologique des différents éléments anatomiques. En effet, les os absents du *kill site* sont présents dans le repaire et inversement. Afin de préciser son modèle, Binford (1981) observe une complémentarité différentielle selon la classe de taille d'ongulé considérée : les petites proies voient leur squelette axial et les bas de pattes bien représentés dans le repaire, tandis que les ongulés de moyenne à grande taille voient les éléments appendiculaires très largement transportés jusqu'à l'accumulation.

Le matériel ostéologique de Djibouti, comportant des accumulations en repaire et des ramassages sur des aires d'acquisition, permet de tester la validité de ce modèle (fig. 119). La confrontation du %MAU pour l'ensemble des repaires et sites d'acquisitions tend à relativiser le modèle strict en deux temps de Binford. En effet, les petits ongulés (*Caprinae*, *Antilopinae*) montrent des distributions squelettiques assez similaires entre acquisition (n=524) et accumulation (n=1283) : les éléments crâniens sont très bien représentés dans les deux cas et les squelettes axial et appendiculaire dans des proportions relativement équivalentes. Bien que le modèle établi pour les grandes proies (grands *Bovidae*, *Camelidae*) semble plus en accord avec Binford, il n'en reste pas moins que certains éléments n'apparaissent pas complémentaires (cage thoracique, humérus, bas de patte arrière). Le même type d'observation peut être fait en s'attachant à distinguer chaque aire d'acquisition et chaque repaire. La complémentarité n'est pas complète pour d'autres assemblages, et ceux pour chaque *Hyaenidae* existant, disposant d'accumulation en repaire et de zones extérieures (*H. hyaena* : Lothagam, Leakey *et al.*, 1999 ; *P. brunnea* : Coastal Den, Skinner & van Aarde, 1991 ; *C. crocuta* : Kisima Ngeda, Prendergast & Dominguez-Rodrigo, 2008). Ces différences avec le modèle établi trouvent sûrement leur réponse dans l'éthologie des espèces, la compétition interspécifique mais aussi la simple variabilité de formation des assemblages (pas ou peu de sélections d'éléments transportés vers le repaire).

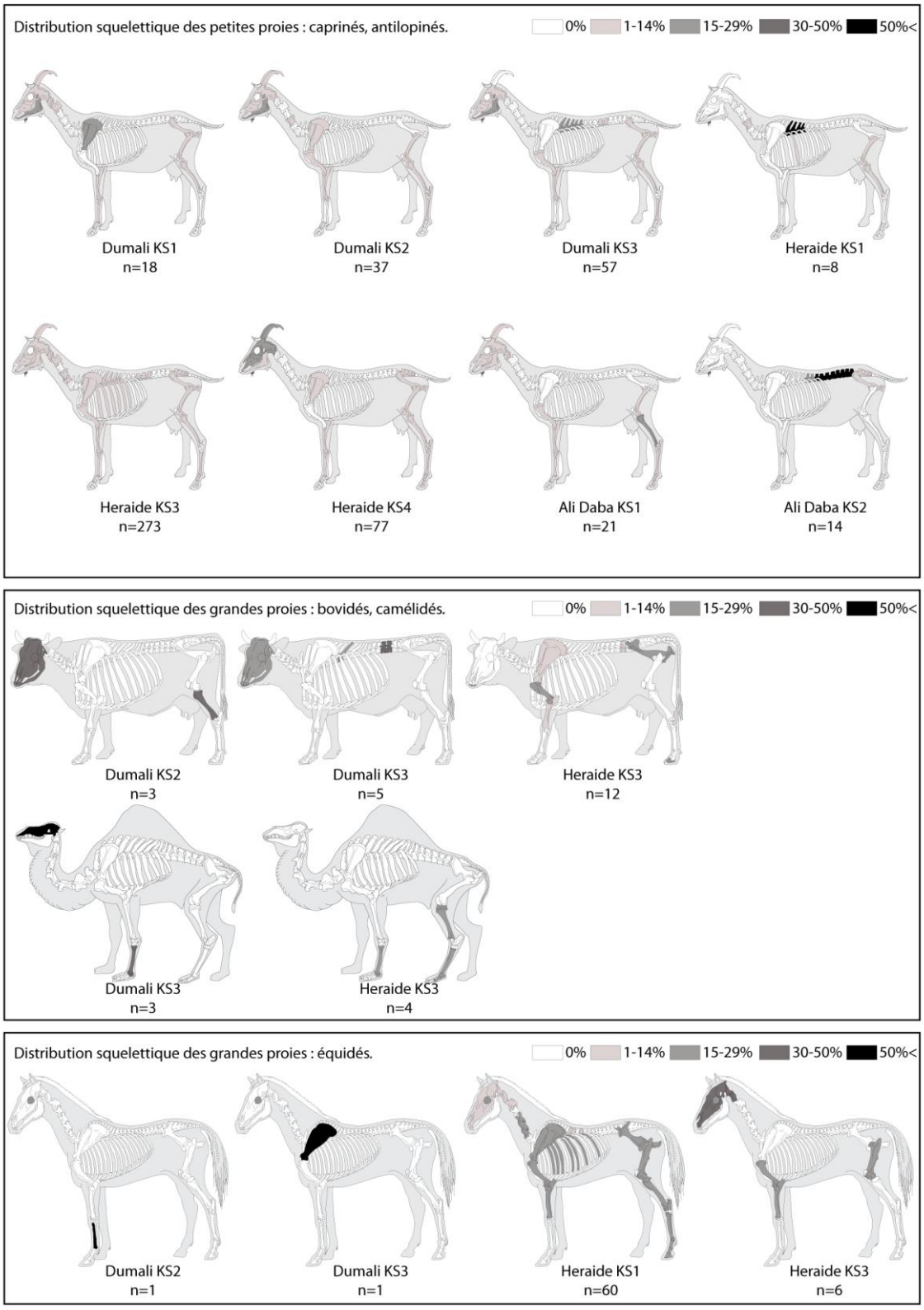


Figure 117. Distribution squelettiques des petites et grandes proies provenant d'aires d'acquisition (*Kill site*/*Scavenging site*). Silhouettes squelettiques par M. Coutereau et collaborateurs (© 1996-2012 ArchéoZoo.org) / *Small to large prey skeletal part distribution from acquisition sites (Kill site/Scavenging site).*

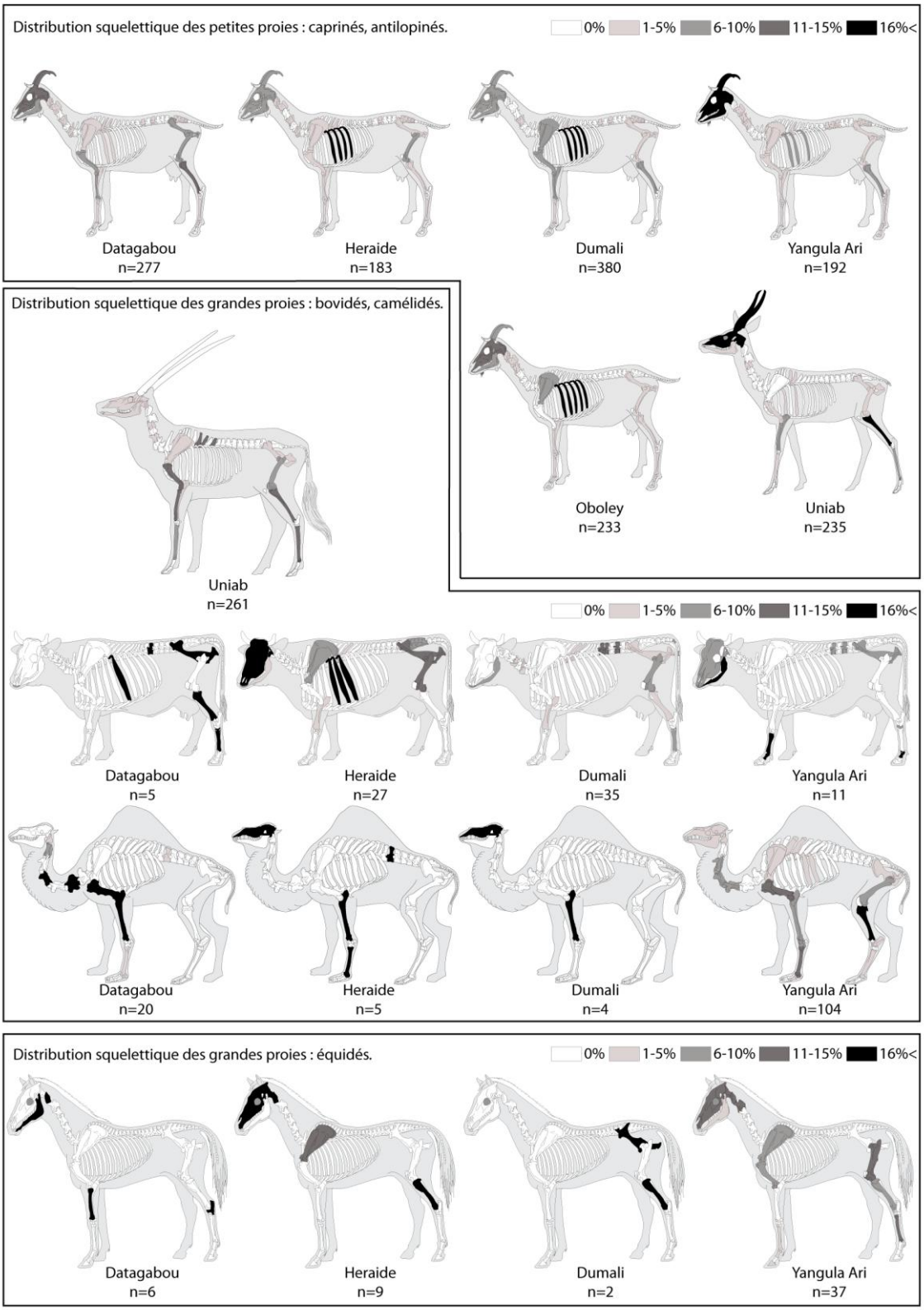


Figure 118. Distribution squelettiques des petites et grandes proies accumulées dans les repaires. Silhouettes squelettiques par M. Coutereau et collaborateurs (© 1996-2012 ArchéoZoo.org) / *Small to large prey skeletal part distribution from hyena dens*.

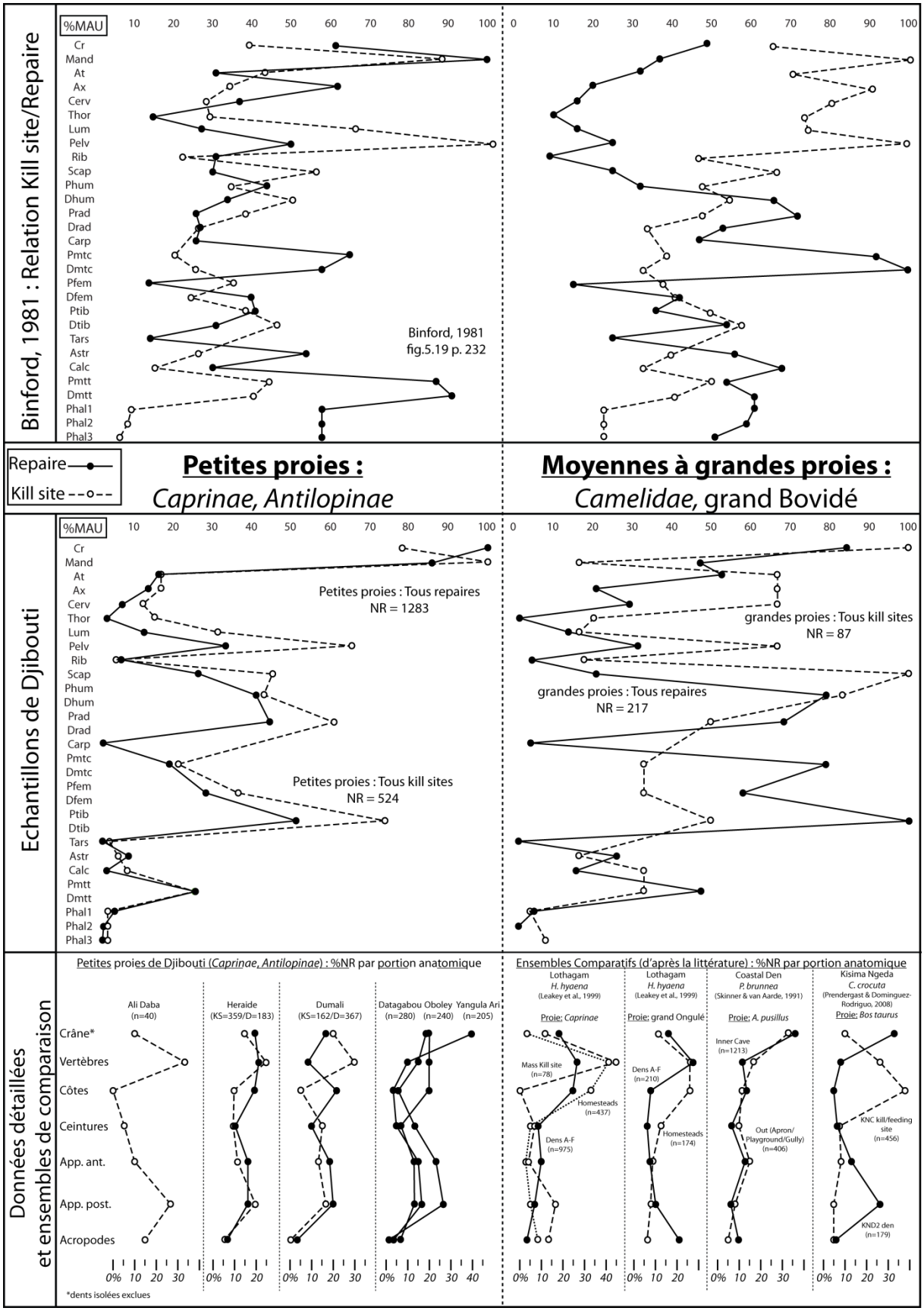


Figure 119. Analyse comparative des distributions squelettiques entre différentes aires d'acquisitions et repaires sur la base du modèle de Binford, 1981 / *Comparative analysis of skeletal part distribution between acquisition areas and dens, based on Binford, 1981 model*.

1.3. Caractérisation des destructions osseuses.

L'observation des portions osseuses résultant de la fragmentation des éléments squelettiques par le prédateur, autorise la définition d'une séquence de consommation. Pour chaque séquence, la représentation (NR et fréquence) des morphotypes de destruction et la comparaison entre les différentes accumulations permettent d'envisager les différences d'intensité de consommation. L'analyse porte sur les éléments crâniens et mandibulaires, les vertèbres et ceintures (squelette axial) ainsi que les os longs pour lesquels sont distingués les os « riches » en matière carnée (humérus, radius, fémur, tibia) des os « pauvres » (métapodes).

1.3.1. Le squelette crânien.

Deux éléments sont considérés pour le squelette crânien : le crâne *sensu stricto* et les mandibules.

1.3.1.1. Séquence de consommation du crâne.

Seules les petites proies sont considérées. 250 restes crâniens provenant des 9 échantillons d'étude ont été observés en vue de définir la séquence de réduction/consommation des crânes et de distinguer l'impact de l'hyène sur ces éléments osseux, en fonction du contexte (repaire *vs. Kill site*). Malgré leur rareté (n totale=27), la morphologie des restes crâniens des grandes proies (Equidés, Antilopes, Camélidés, Bovidés) s'accorde avec celle observée pour les Caprinés/Antilopinés. Au vu du matériel osseux et des morphotypes partagés dans les différents gisements, une séquence en 4 stades a pu être définie (fig. 120 et 121) :

- Stade 1 : La consommation des chairs présentes sur le crâne entraîne une réduction plus ou moins importante des orbites, associée à des *punctures* autour de la zone réduite (parfois jusque sur l'os frontal. Un premier impact (quelques *pitting* et *punctures*) affecte le prémaxillaire et le maxillaire. La désarticulation crâne/atlas est remarquable ; on retrouve des traces de dents au niveau occipital et parfois une réduction (minime) des condyles occipitaux.
- Stade 2 : Ce stade se caractérise par une intensification de la consommation des zones précédemment altérées. Les prémaxillaires et os nasaux ont disparu. Les condyles occipitaux sont complètement consommés, entraînant une ouverture de l'arrière de la boîte crânienne (pour un accès au cerveau). Chaque zone présente un nombre plus important de traces ainsi que des bords crénelés.
- Stade 3 : La réduction progressive de l'os frontal et des maxillaires provoque une fragmentation du crâne en deux portions dont la consommation se poursuit indépendamment : le maxillaire (stade 3a) et la boîte crânienne (stade 3b). Le maxillaire est encore complet (associant les côtés droit et gauche) ainsi que la boîte crânienne.
- Stade 4 : Le maxillaire (stade 4a) est réduit à un côté et le plus souvent à la simple rangée de jugales. La boîte crânienne (stade 4b) est éclatée en fragments osseux de tailles variées.

La représentation des différents stades de réduction suggère une intense consommation des éléments crâniens (fig.122). Dumali KS et Ali Daba sont exclus de l'analyse par site en raison de leur trop faible échantillon (respectivement 6 et 4 restes). Les crânes complets de stade 1 sont absents

des sites à *Crocuta* et d'Uniab. Seul Dumali KS et Heraide KS disposent respectivement de 2 (6%) et 1 (5%) crânes complets. Le repaire de Datagabou dispose de crânes complets (n=8, 24%). Les crânes sub-complets (stade 2) sont présents dans 4 gisements (Dumali, Heraide, Datagabou, Heraide KS) et les portions de stade 3a et 3b dans 5 assemblages (*idem* et Oboley). Mais ces pièces restent assez rares (moins de 20%). Les fragments de maxillaires 4a et crâniens 4b dominent largement la séquence de chaque ensemble. Chez l'hyène tachetée, les fragments de stade 4b sont plus fréquents que les maxillaires 4a (fréquences respectives de 30 à 72% et 25 à 27%). La tendance est inverse à Yangula Ari (4a=95%, 4b=5%). Cette différence peut s'expliquer par l'impact des collecteurs secondaires (*Hystrix*), par la destruction naturelle (*weathering*) des fragments de crânes 4b de la plateforme, ou tout simplement par une consommation plus intense de la boîte crânienne. A Datagabou, où l'ensemble des restes est accumulé à l'intérieur de la cavité, les maxillaires 4a dominent (n4a=14, 42% contre n4b=8, 24%). Cette représentation suggère une consommation plus intense des boites crâniennes par l'hyène rayée (expliquant leur sous-représentation). Leakey *et al.* (1999) observent un taux important de fragmentation des crânes par les hyènes rayées de Lothagam (74% des crânes sont réduits à moins de 40% de leur taille complète). Cependant, d'une manière générale, les morphotypes de consommation reconnus ici ont déjà été illustrés par différents auteurs. Brain (1981) identifie les mêmes restes dans un repaire d'hyène tachetée du Kalahari. Lam (1992) illustre les même morphotypes de consommation à *Koobi Fora Hyena Den 1*. Cependant aucune étude ne présente de données quantifiées par morphotype. Le cas d'Uniab est plus particulier. Les 63 pièces de stade 4b représentent des chevilles osseuses et des étuis cornées. Cette caractéristique suggère une consommation complète des crânes une fois rapportés sur le site. Skinner & van Aarde (1981) observent le même phénomène dans la zone de *Koichab Pan* (Namibie) où les étuis d'Oryx étaient les seuls restes retrouvés ; ils concluent à l'intensification de la consommation osseuse par les hyènes tachetées et brunes.

1.3.1.2. Séquence de consommation des mandibules.

Tout comme pour les éléments crâniens, les éléments mandibulaires des proies de grande taille sont trop peu nombreux pour faire l'objet d'une étude à part entière (n total=18). En revanche leur morphologie s'accorde tout à fait avec les observations faites sur les proies de petite taille. 4 stades de réduction (plus un stade complémentaire pouvant correspondre aux conséquences de plusieurs stades) ont été définis sur la base de 189 mandibules ou fragments de mandibules d'Ongulés de petite taille répartis au sein des 9 échantillons (fig.123 et 124) :

- stade 1 : La mandibule est complète (ou sub-complète). Le premier impact de l'hyène touche la branche montante, au niveau des processus coronoïde et condylaire (*pitting, puncture*) et jusqu'à la réduction de la branche à hauteur des jugales. La base de la branche montante (angle de la mandibule) est aussi affectée (de la simple trace de dent jusqu'au prélèvement de matière osseuse). La partie incisive du corps mandibulaire et la symphyse peuvent être en partie réduites.
- stade 2 : La réduction complète de la branche montante (fosse massétérique et angle de la mandibule compris) marque le second stade. Le bord est le plus souvent crénelé et présente de multiples traces de dents. La zone incisive peut être en partie consommée.
- stade 3 : Ce stade se caractérise par une portion de branche horizontale portant la série jugale. La base de la branche porte des traces de consommation qui marquent la transition vers le stade 4.

- stade 4 : la consommation de la branche horizontale depuis sa base définit le stade 4. La portion osseuse résultant de cette réduction correspond à un fragment de mandibule portant les jugales. La base du fragment osseux présente généralement des traces de consommation (type *fracture scars* et bord crénelé).
- stade * : Ce stade complémentaire correspond à l'ensemble des « déchets » résultant de la fragmentation de la mandibule. Ils peuvent être générés à tous stades et de morphologies diverses.

Contrairement aux éléments de crânes, il semble que les mandibules soient moins consommées (fig.125). Les 2 seules mandibules de *Cephalopinae* d'Ali Daba, (Ali KS2-4 n13 et Ali KS2-4 n14) faiblement réduites (stade 1), contrastent avec le crâne fragmenté (Ali KS2-4 n12 et Ali KS2-4) du même individu (crâne, stade 3a et 3b). D'une manière générale, la réduction des mandibules concerne principalement les stades 1 (fréquences comprises entre 12 et 69%) et 2 (fréquences comprises entre 21 et 39%). Les portions mandibulaires de stade 3 sont plus rares mais dominent deux assemblages : Uniab (n=3, 33%) et Heraide KS (n=9, 64%). Le repaire d'hyène rayée se distingue des sites à hyènes tachetées par une fragmentation plus importante des mandibules : les fragments osseux divers (stade *) dominent (n=11, 42%) et supposent une exploitation/fragmentation plus importante. De plus, ce site (avec Yangula Ari) présente le taux le plus bas de mandibules complètes (stade 1=4, 15%). Les mandibules du repaire d'hyènes rayées de Lothagam répondent à une intensité de fragmentation moindre : 40% des pièces sont (sub-)complètes, les fragments (<40% de la taille) représentent 27% du matériel (Leakey *et al.*, 1999). En termes de morphotypes de consommation, les pièces consommées sont tout à fait comparables aux pièces illustrées dans de multiples études (Shipman & Phillips, 1976 ; Brain, 1981 ; Lam, 1992 ; Schick *et al.*, 2007).

L'observation de la fragmentation des restes crâniens et mandibulaires semble mettre en avant une consommation plus forte de ces éléments par les hyènes rayées et brunes. Les derniers stades sont majoritaires et les stades les moins avancés minoritaires. A l'inverse (et particulièrement pour les mandibules), l'hyène tachetée se démarque par un taux de réduction moindre.

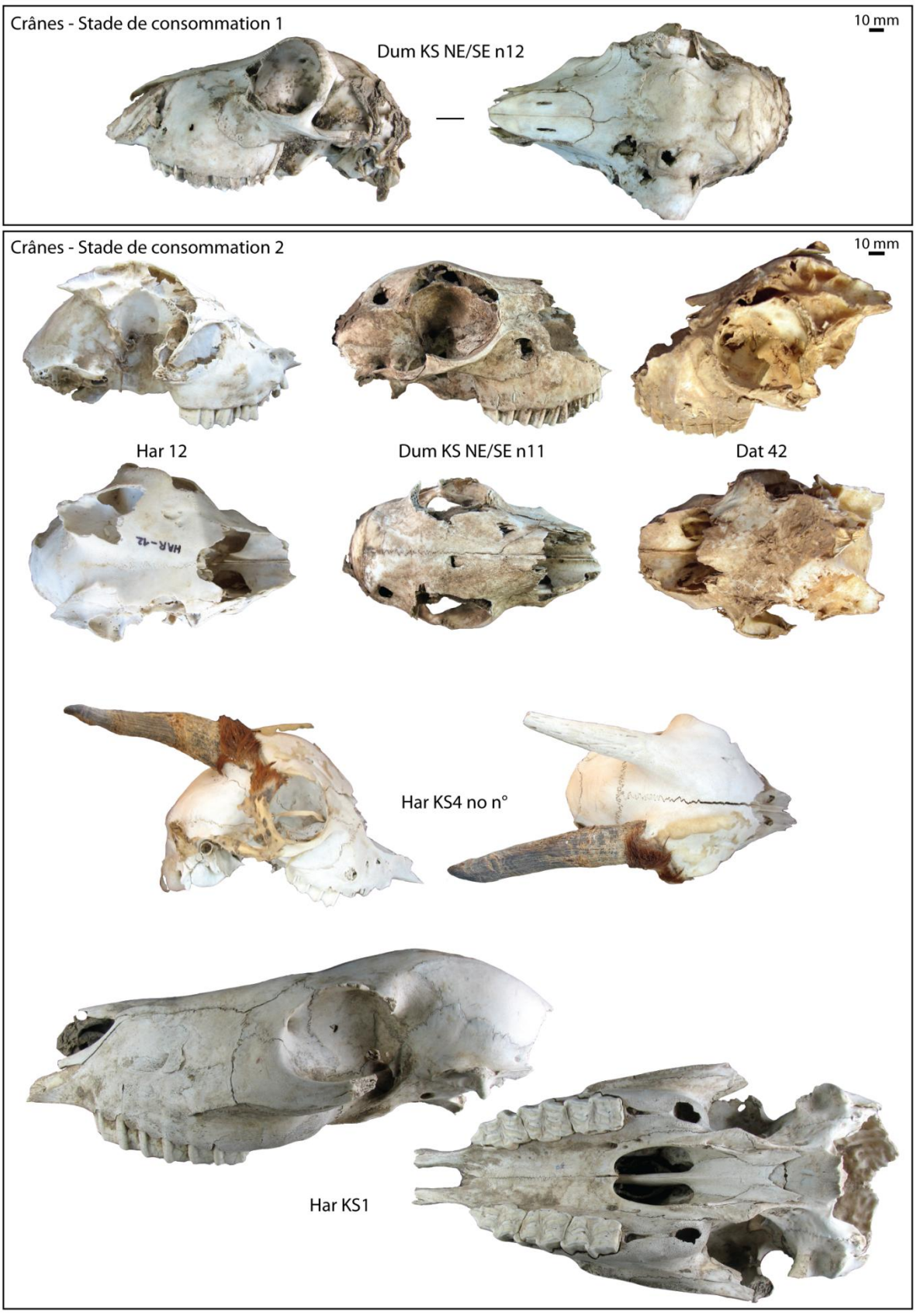


Figure 120. Morphotypes de consommation des crânes : stades de consommation 1 et 2 / *Morphology of consumed skull : consumption stages 1 and 2.*.

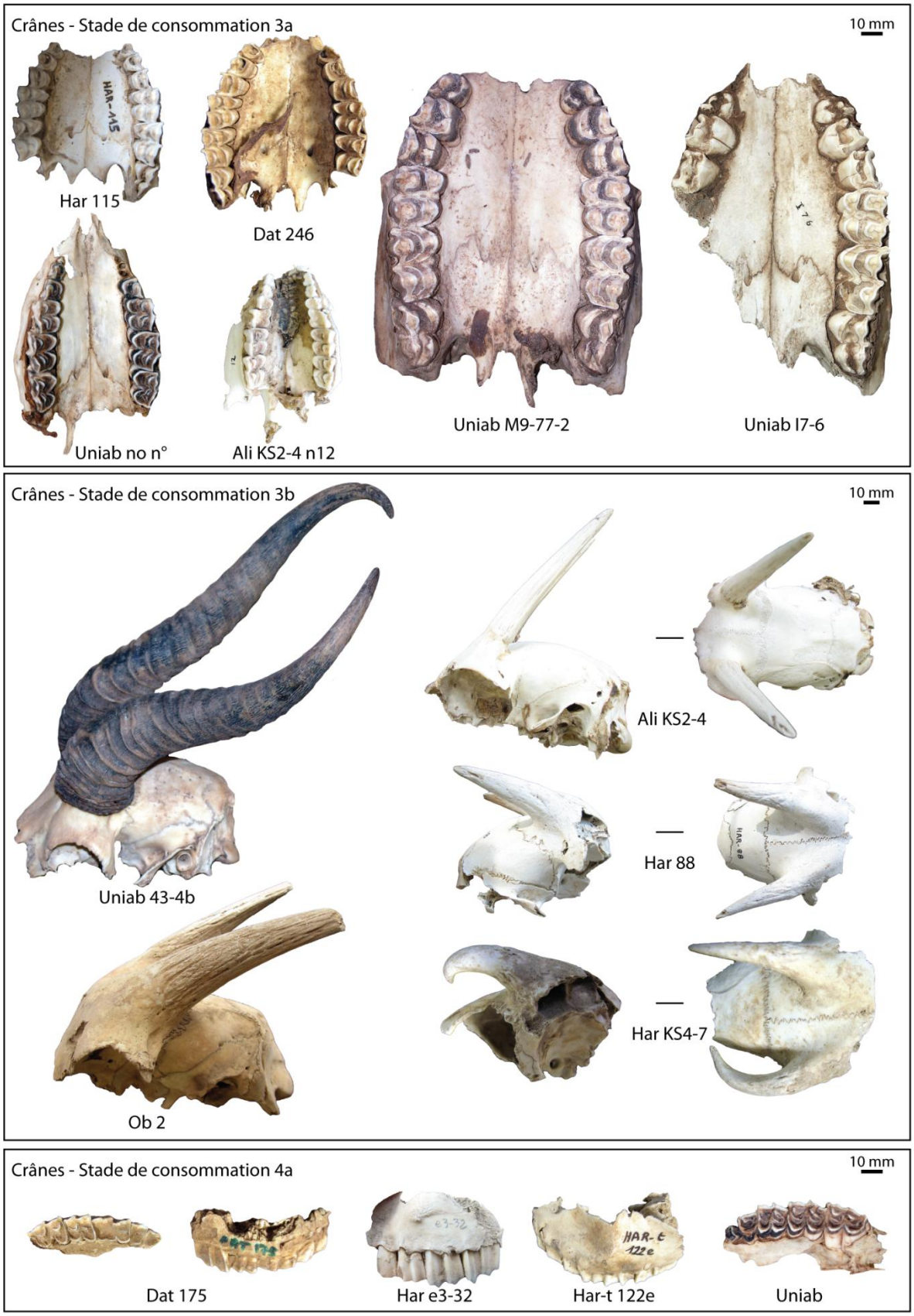


Figure 121. Morphotypes de consommation des crânes : stades de consommation 3a, 3b et 4a / *Morphology of consumed skull : consumption stages 3a, 3b and 4a.*

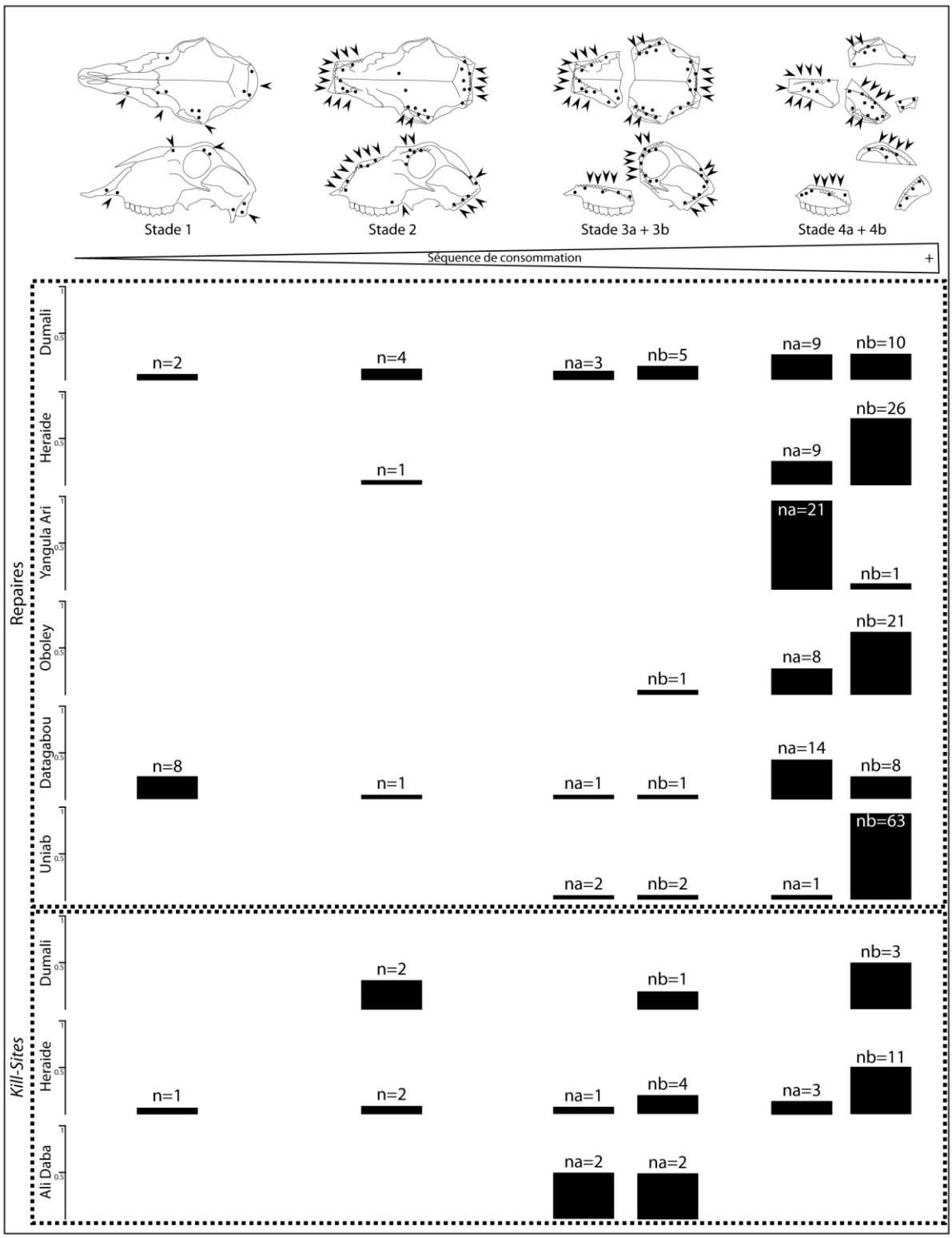


Figure 122. Fréquence de représentation des différents stades de réduction des crânes au sein des assemblages modernes / *Frequencies of each skull reduction stage in each modern sample*.

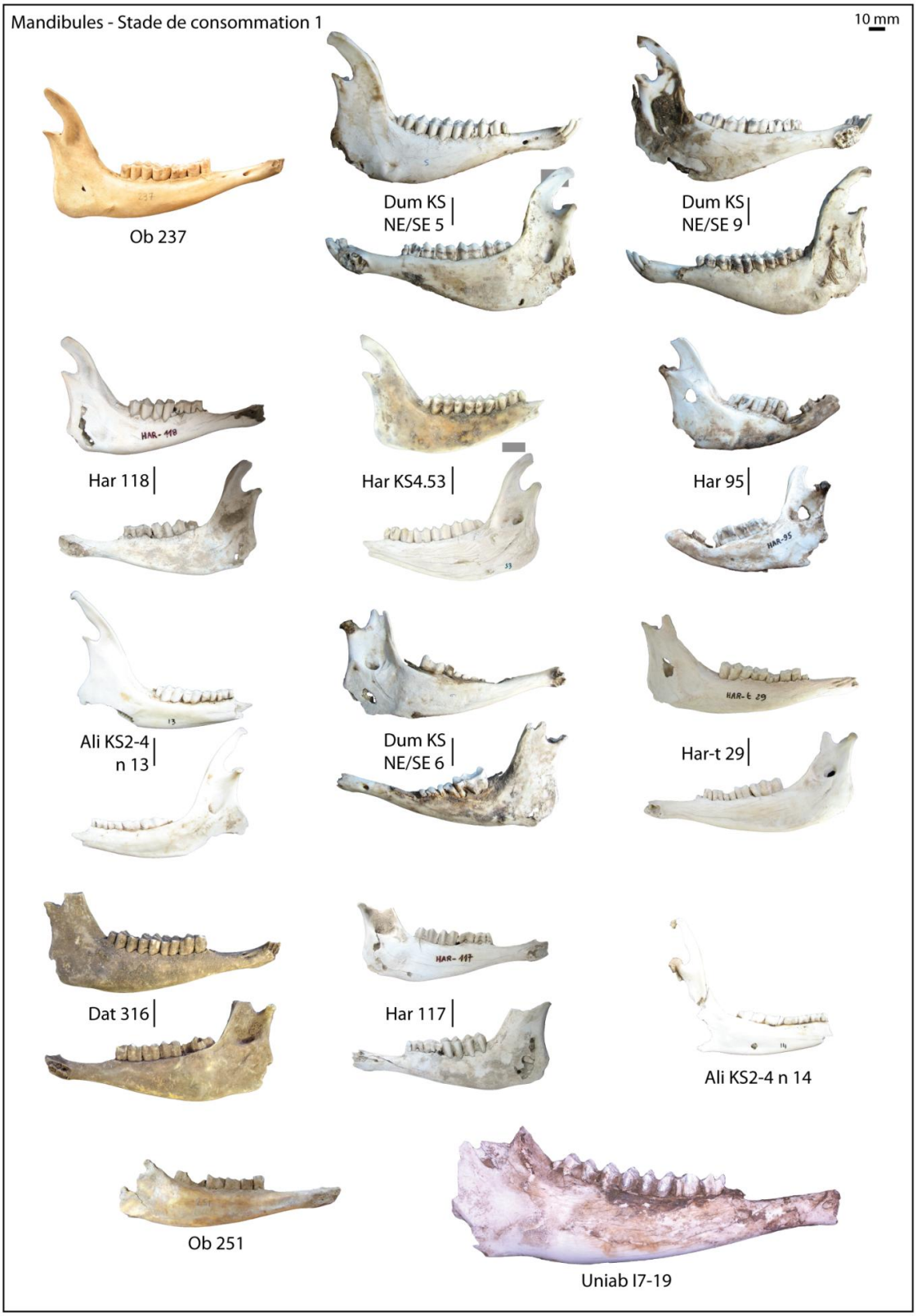


Figure 123. Morphotypes de consommation des mandibules : stade de consommation 1 / *Morphology of consumed mandible : consumption stage 1*.

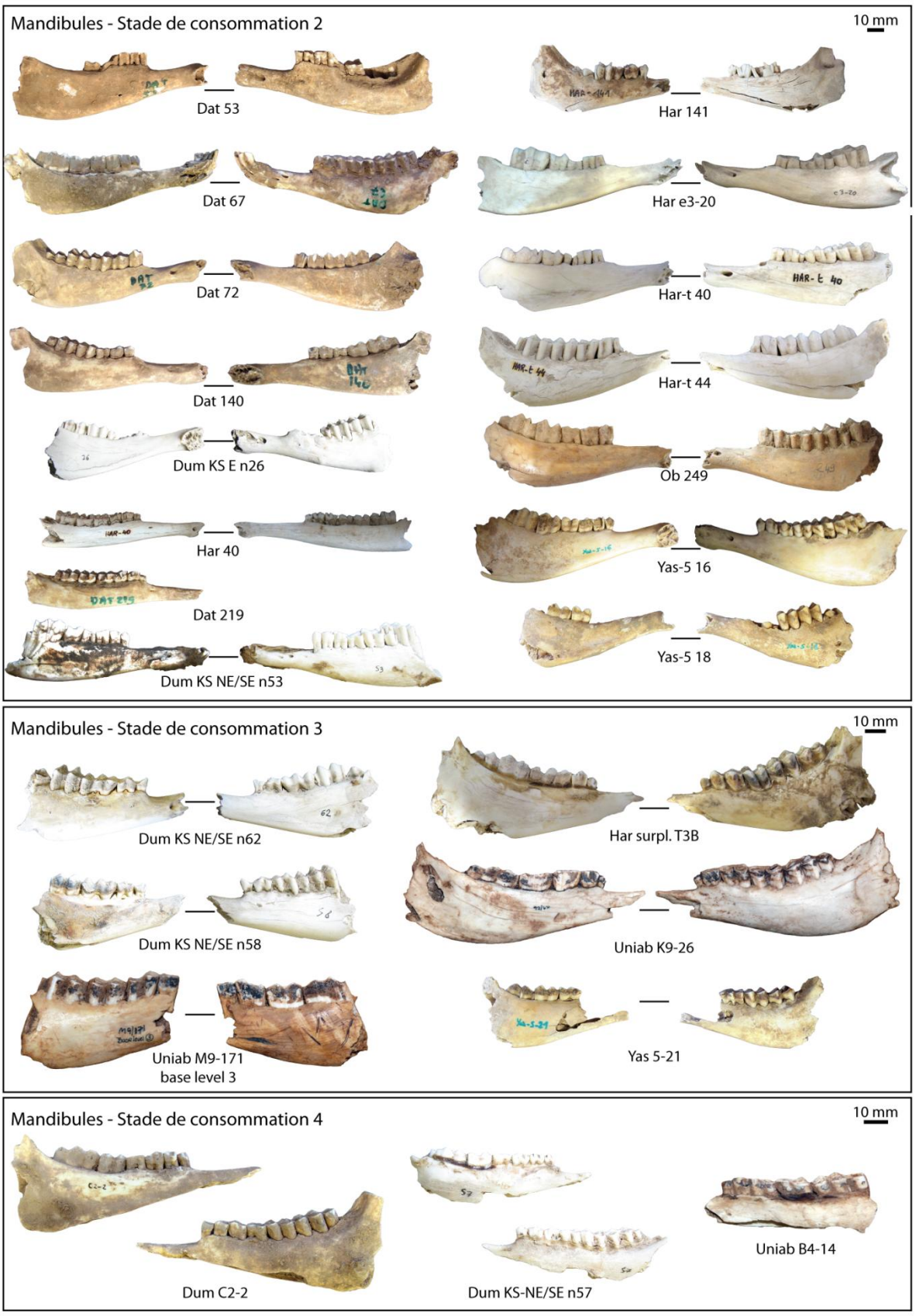


Figure 124. Morphotypes de consommation des mandibules : stade de consommation 2 à 4 / *Morphology of consumed mandible : consumption stages 2 to 4.*

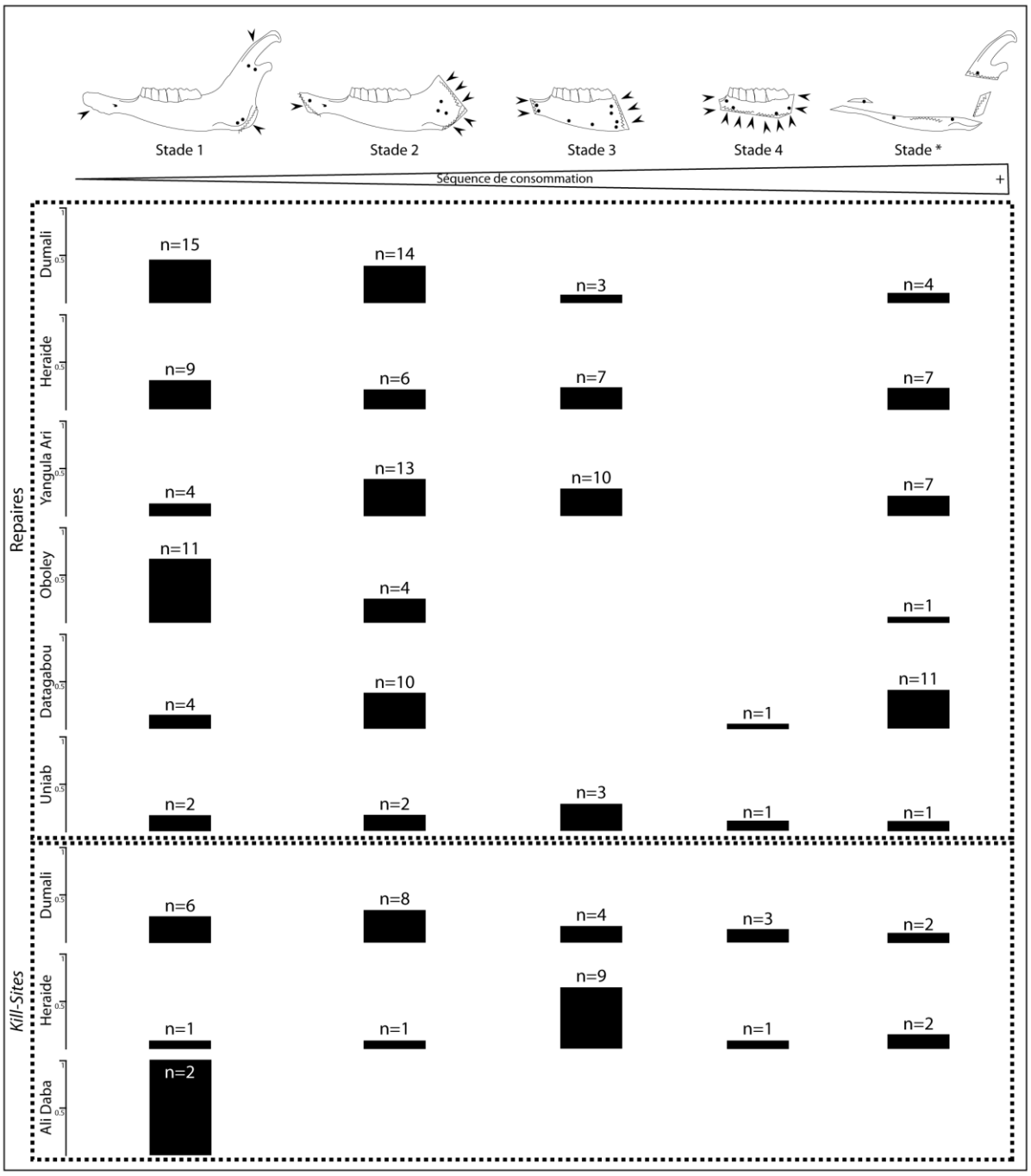


Figure 125. Fréquence de représentation des différents stades de réduction des mandibules au sein des assemblages modernes / *Frequencies of each mandible reduction stage in each modern sample*.

1.3.2. Le squelette axial.

L'analyse de la consommation du squelette axial porte sur 3 ensembles anatomiques : les vertèbres, les ceintures scapulaires et pelviennes. Dans le cas des vertèbres, aucune distinction de rang (cervicale, thoracique, lombaire) n'est prise en compte. Le matériel rapporté aux ceintures est moins bien représenté que les restes crâniens (*cf. supra*) ou appendiculaires (*cf. infra*). Par conséquent, ces éléments sont traités dans leur ensemble, sans distinction de taille. L'analyse autorise l'observation de la fragmentation et la définition de séquence de consommation.

1.3.2.1. Réduction des vertèbres.

Le squelette axial et les vertèbres sont bien représentés dans les assemblages actuels (*cf. supra*). Leur fragmentation a pu être observée sur la base de 409 restes, dont 319 rapportés aux petites proies et 90 aux grandes. 5 types de vestiges ont pu être enregistrés pour chaque classe de taille : les vertèbres connectées (comptées pour une connexion dès l'association de deux pièces), les vertèbres isolées complètes/sub-complètes, les corps vertébraux, les fragments d'apophyses et les fragments de vertèbres.

La représentation des différentes portions de vertèbres des petites proies autorise quelques commentaires (tab. 81). Les connexions sont fréquentes. Hormis Oboley, l'ensemble des repaires d'hyènes tachetées et les *kill sites* (produits par l'hyène tachetée) dispose de vertèbres en connexion. Le nombre de pièces concernées représente de 38% (Yangula Ari) à 74% (Dumali) des vertèbres des repaires et 64% (Dumali KS) à 92% (Ali Daba) du matériel des *kill sites*. Les vertèbres complètes isolées composent de 25% à 46% du matériel des repaires de *Crocuta* et de 8% à 33% des *kill sites*. Les pièces fragmentées sont rares (moins de 20% pour les repaires et moins de 5% pour les *kill sites*). Dans le cas des accumulations produites par les autres espèces, Uniab (*Parahyaena*) et Datagabou (*Hyaena*), les connexions sont absentes et les vertèbres isolées sont majoritaires (respectivement 60% et 61%). Comme dans les sites à *Crocuta*, les fragments sont peu fréquents.

		Connexion	Complet/Sub-complet	Corps	Apophyse	fragment
Grande proie	Repaires					
	Dumali	n=2 (6NR)			1	1
	Heraide		1			
	Yangula Ari	n=1 (3NR)	8			3
	Datagabou	n=1 (3NR)	5	1	1	1
	Uniab	n=6 (18NR)	14			
	Kill-sites/Scavenging sites					
	Dumali KS		2			
	Heraide KS	n=2 (12NR)	10			
Petite proie	Repaires					
	Dumali	n=7 (23NR)	8			
	Heraide	n=6 (17NR)	11	2		1
	Yangula Ari	n=2 (9NR)	11			4
	Oboley		35	2	3	6
	Datagabou		22	5	4	5
	Uniab		6		1	3
	Kill-sites/Scavenging sites					
	Dumali KS	n=7 (27NR)	14			1
	Heraide KS	n=16 (69NR)	16			3
	Ali Daba KS	n=1 (11NR)	1			

Tableau 81. Représentation des différentes portions de vertèbres / *Representation of the different vertebras portions.*

Les échantillons de vertèbres de grandes proies sont numériquement faibles (entre 1 et 32 pièces). Il est difficile d'en déduire une intensité de consommation ou une distinction entre type de site ou

espèce accumulatrice. Il faut tout de même remarquer la rareté des vertèbres fragmentées (corps, apophyse, fragment). Les connexions et pièces isolées complètes sont nombreuses. Bien que parfois rapportées au repaire, les vertèbres semblent rarement consommées.

Les données de comparaison portant sur les vertèbres sont rares. Cependant, à Lothagam, 66% des 350 vertèbres sont complètes (Leakey *et al.,* 1999). Les autres publications présentent principalement la fréquence des traces de consommation. Ainsi seulement 33% des 36 pièces de *KFHD1* portent des traces (Lam, 1992) et 24% sur les sites d'acquisition de *Kisima Ngeda Cow Site* (Prendergast & Dominguez-Rodrigo, 2008).

1.3.2.2. Consommation des ceintures scapulaires et pelviennes.

Les 123 éléments de scapulas observés ont permis de définir une séquence de consommation en 5 stades (fig.126 et 127) :

- Stade 1 : la scapula, encore complète, présente les premières traces de l'impact du prédateur à l'extrémité du bord supérieur. Quelques traces de dents peuvent marquer la pièce jusqu'à un léger prélèvement de matière osseuse.
- Stade 2 : le début de la réduction de la scapula depuis le bord supérieur marque le stade 2. Le bord réduit présente des traces d'impact (*punctures, pits*) et des bords crénelés. La zone de la cavité glénoïde est entamée, le col porte des traces.
- Stade 3 : deux variantes ont pu être observées. Le stade 3a se caractérise par une réduction plus importante de la palette de la scapula et une intensification du mâchonnement de la cavité glénoïde. Dans le stade 3b, la cavité glénoïde est consommée et entièrement réduite.
- Stade 4 : la réduction encore plus importante de la scapula et la multiplication des traces au niveau de la cavité définissent le stade 4a. Le stade 4b se caractérise par une réduction plus forte encore du fragment.
- Stade 5a : la cavité glénoïde isolée, fortement mâchonnée, caractérise le dernier stade de réduction.

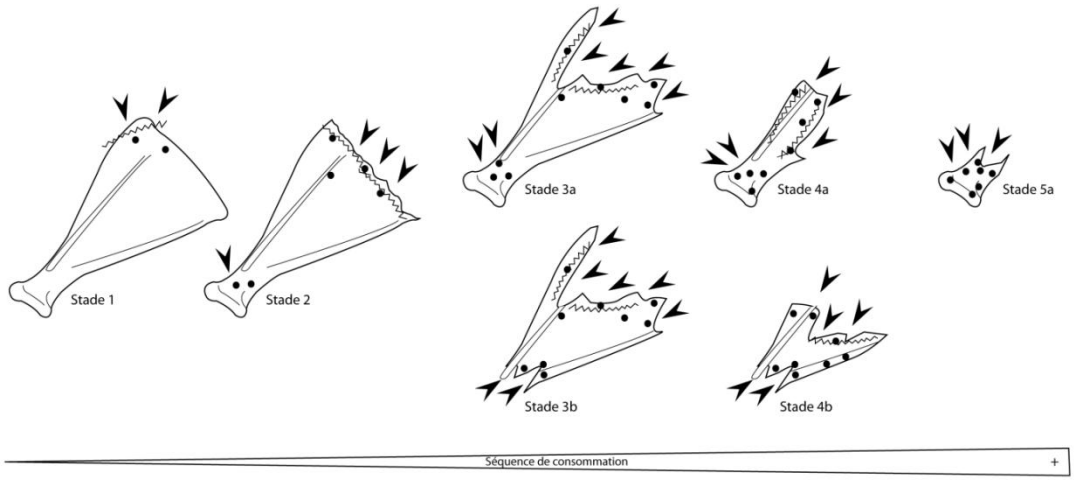


Figure 126. Séquence de réduction/consommation de la ceinture scapulaire / *Scapula consumption sequence..*

D'une manière générale, 5 morphotypes de consommation (rapportés à la séquence de réduction) sont observables sur ce matériel : les scapulas complètes, sub-complètes, les pièces de taille inférieure à la moitié de la taille complète, les cavités glénoïdes et les fragments scapulaires

(tab.82). La représentation de ces portions osseuses autorise quelques commentaires. Les échantillons trop faibles ne permettent pas de distinguer un impact différentiel fonction de l'espèce d'hyène. En revanche, le taux de fragmentation diffère entre repaire et *kill site*. Les repaires présentent l'ensemble des morphotypes avec une représentation majoritaire de pièces sub-complètes (de 15% à 46% des échantillons) et de fragments (de 38% à 57%). Dans les *kill sites*, les scapulas complètes (33% et 40%) et sub-complètes (33% et 35%) dominent. Tout comme les vertèbres, le matériel provenant des aires d'acquisitions est moins réduit. Les questions du temps d'accès aux carcasses, de la sélection d'éléments anatomiques et de la compétition inter-spécifique pourraient expliquer pour partie ces différences d'intensité de consommation.

	Complète (1)	Sub-complète (2)	<1/2 (3a/3b/4a)	Cavité glénoïde (5a)	Fragment (4b)
Repaires					
Dumali		12	1	3	10
Heraide		4	2	2	4
Yangula Ari	3	2		2	5
Oboley		2	2	3	6
Datagabou	1	4	1		8
Uniab	1	3	3		7
Kill-sites/Scavenging sites					
Dumali KS	4	4		1	3
Heraide KS	8	7			5

Tableau 82. Représentation des différentes portions osseuses de scapula / *Representation of the different scapula portions*.

4 phases de réduction marquent la consommation des coxaux (fig.128 et 129) :

- Stade 1 : le coxal est intact mais présente des impacts de dents au niveau de l'ilium et de l'ischium et parfois au niveau de l'acetabulum (ce dernier point marque probablement la consommation de l'extrémité proximale du fémur ou la désarticulation coxal/fémur).
- Stade 2 : l'ilium présente un impact plus important marqué par une consommation osseuse (*pitting, puncture* et *fractures scars* résultant de cette réduction). Le même schéma s'applique à l'ischium. L'impact sur l'acetabulum s'intensifie. La symphyse pelvienne, au niveau du foramen obturé, est parfois détruite.
- Stade 3 : l'association acetabulum/branche iliaque et ischiatique figure le stade 3a. L'ischium et l'ilium ont été entièrement consommés. Les premières traces apparaissent sur l'épine sciatique. Le stade 3b présente une variante où seuls l'ilium et la branche iliaque sont conservés.
- Stade 4 : dans le stade 4a, seul l'acetabulum est conservé. Les branches iliaque et ischiatique, ainsi que l'os pubis, sont très largement réduits voire entièrement consommés. L'épine sciatique peut aussi être détruite. Une portion d'ilium, associée à une petite portion de branche, caractérise le stade 4b.

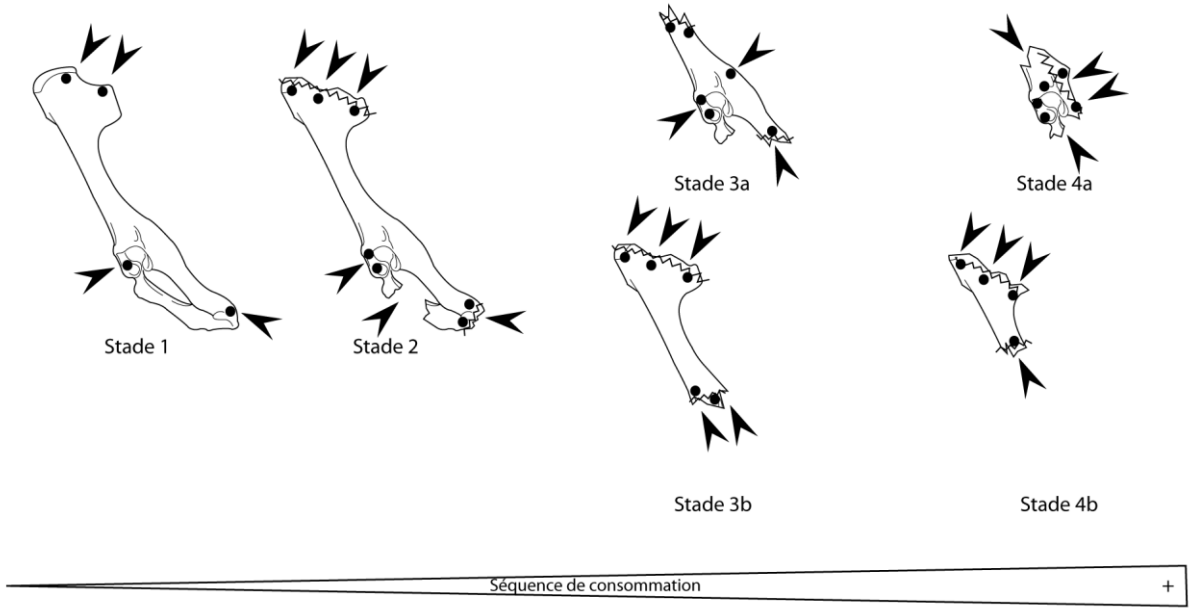


Figure 128. Séquence de réduction/consommation de la ceinture pelvienne / *Innominate consumption sequence*.

La séquence de consommation concerne un hémi-coxal. Le matériel analysé présente une portion supplémentaire (assimilée ici au stade 1 de la séquence) : l'os coxal complet associant les 2 hémi-coxaux. 124 coxaux ou fragments d'os coxal ont pu être observés, en vue d'analyser la fragmentation (tab.83). Les échantillons par site sont malheureusement un peu faibles pour effectuer des observations précises et statistiquement valides. Néanmoins, une constante apparaît. A l'inverse des scapulas et vertèbres où les pièces entières sont nombreuses, les fragments de coxaux (acetabulum + branche, acetabulum seul, ilium) sont plus nombreux (respectivement 14% à 75%, 9% à 20%, 6% à 90%). Il semble exister un lien entre réduction du coxal et consommation du fémur. Les altérations osseuses, produites par les carnivores, observées par Hill (1980) sur différents taxons (*e.g. L. africana, E. burchelli, P. aethiopicus, H. amphibius*) associent clairement les modifications du coxal avec celles du fémur. La fragmentation importante de la ceinture pelvienne, observée dans nos assemblages, est à rapprocher de cette association coxal/fémur (*cf. infra*).

	Complet (soudé) (1)	Hémi-coxal complet (1)	Sub-complet (2)	Acetabulum + branche (3a)	Acetabulum seul (4a)	Ilium (3b/4b)
Repaires						
Dumali	2		13	3		3
Heraide		2		7		2
Yangula Ari	1					9
Oboley	1		2	1	1	
Datagabou		2	3	10	2	4
Uniab	1			12	2	1
Kill-sites/Scavenging sites						
Dumali KS	3		1	5	2	2
Heraide KS	3					
Ali Daba	1	3		8	2	10

Tableau 83. Représentation des différentes portions osseuses de coxal / *Representation of the different innominate portions*.

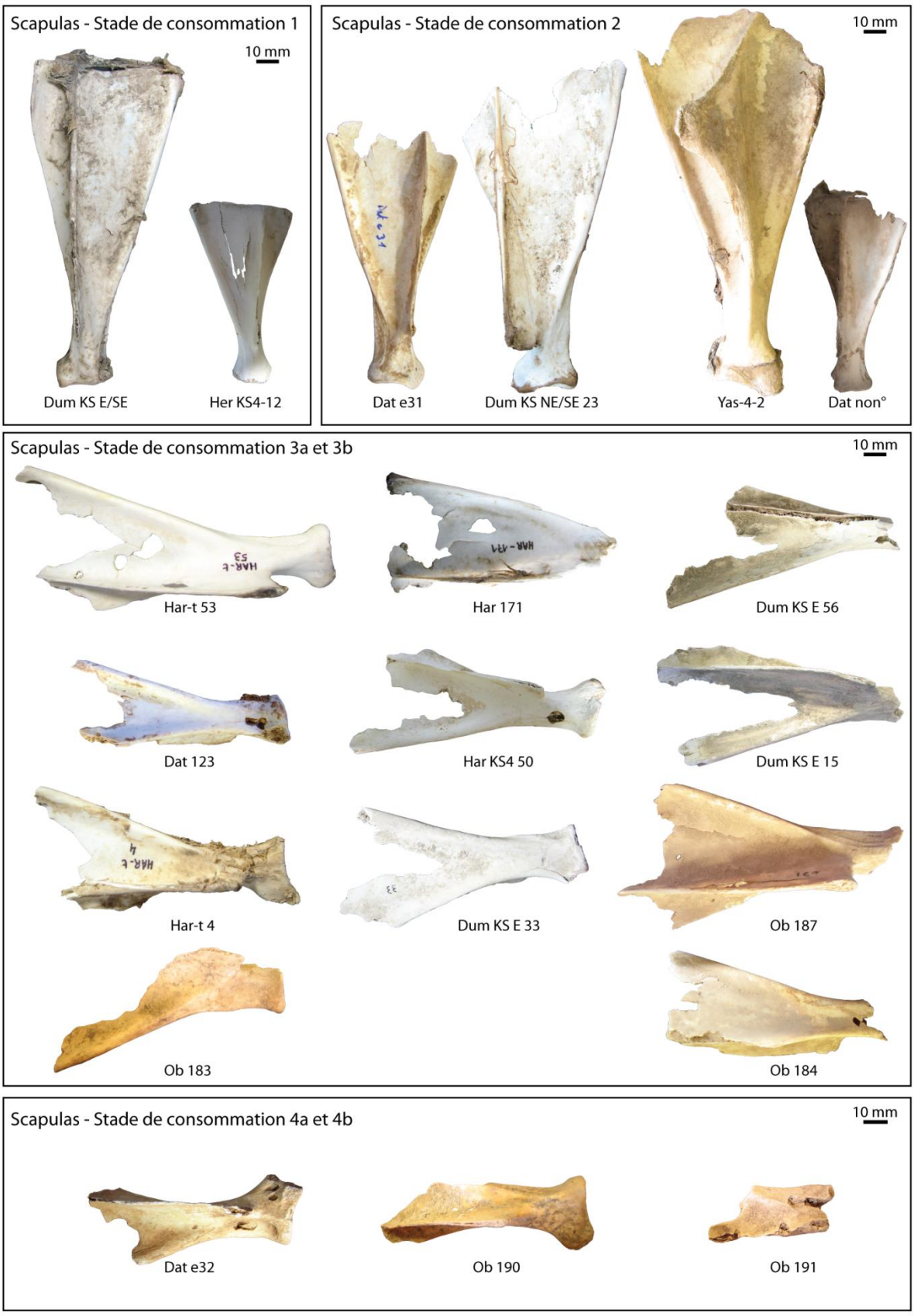


Figure 127. Morphotypes de consommation des ceintures scapulaires / *Morphology of consumed scapula*.

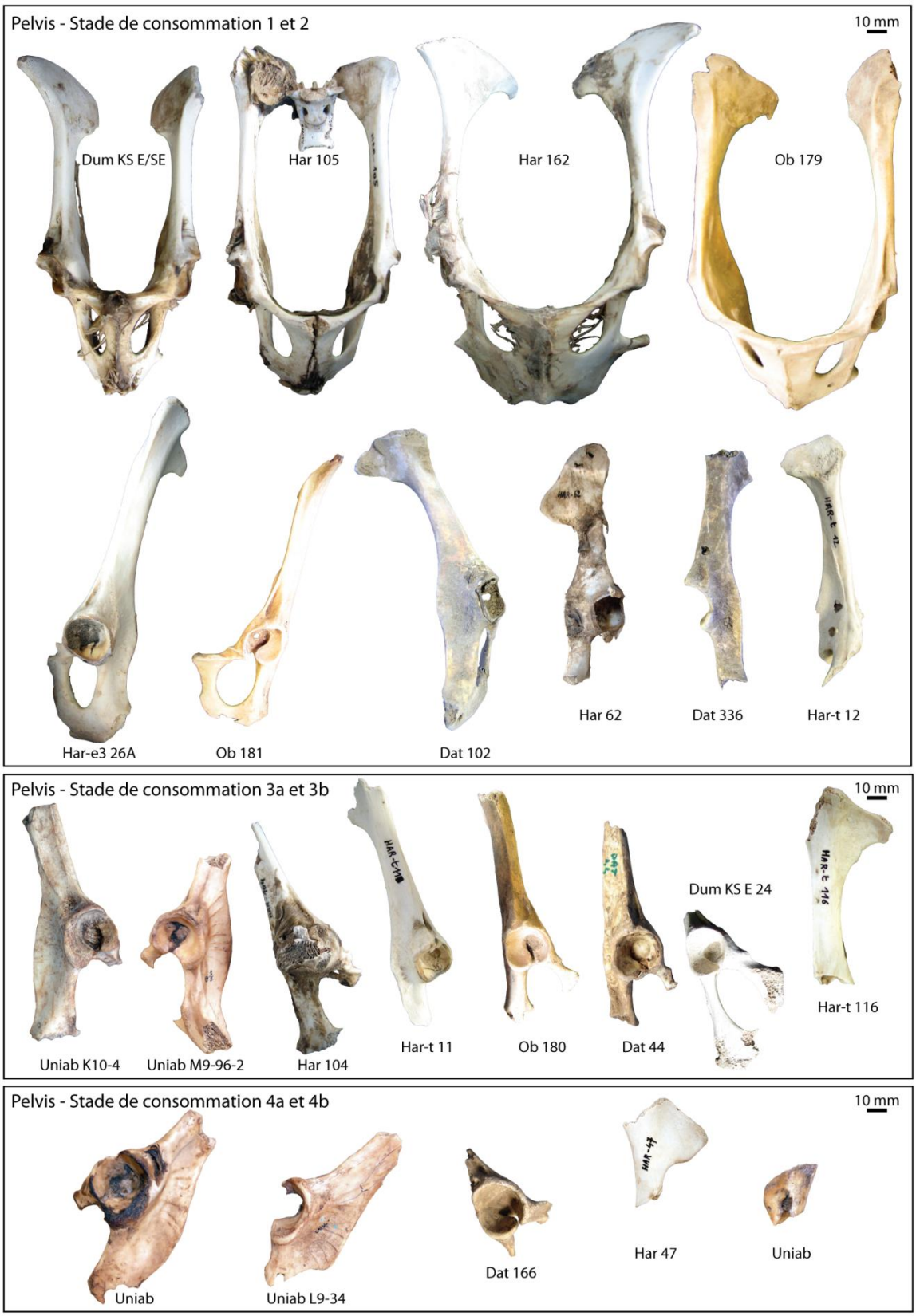


Figure 129. Morphotypes de consommation des ceintures pelviennes / *Morphology of consumed innominate*.

1.3.3. Le squelette appendiculaire.

L'analyse du squelette appendiculaire porte sur deux aspects : 1) la fracturation du matériel osseux ou la représentation des différentes portions osseuses résultant d'une consommation par le prédateur, et 2) la définition de la séquence de réduction ainsi que la mise en évidence des différences d'intensité de consommation fonction de la taille de la proie et du type d'os considéré (« riche » ou « pauvre »).

1.3.3.1. Fragmentation des os longs.

Les os longs représentent le type de matériel le plus abondant. Sur l'ensemble des échantillons, 1059 os longs, ou fragments d'os longs, ont pu être observés : 730 rapportés à des proies de petite taille et 329 à celles de grande taille. 7 types de portions osseuses sont considérés : les os (sub)complets, les extrémités proximales isolées, les fragments associant extrémité proximale et diaphyse, les cylindres de diaphyse, les éclats diaphysaires, les extrémités distales avec diaphyse et les extrémités distales seules.

Le tableau 84 présente la fragmentation des différents éléments du squelette appendiculaire des petites proies. D'une manière générale, considérant l'ensemble du matériel, 2 morphotypes dominent : les os (sub)complets (n=157, 21%) et les cylindres diaphysaires (n=203, 28%). Suivent les éclats diaphysaires (n=120, 16%), les extrémités distales avec diaphyse (n=115, 16%) et les extrémités proximales avec diaphyse (n=113, 15%). Au vu de ces premiers résultats, il apparaît que les hyènes modernes réduisent assez peu les os longs, et se contentent de consommer les extrémités riches (os spongieux) en graisse. L'analyse os par os nuance légèrement ce résultat et précise quelques particularités de consommation. Si les humérus complets et cylindres sont assez fréquents (respectivement n=24, 22% et n=22, 20%), l'association extrémité distale et diaphyse est le morphotype le plus courant (n=41, 38%). Les éclats sont présents mais peu abondants (n=12, 11%) et les extrémités proximales (avec ou sans diaphyse) et distales seules représentent moins de 10% du matériel. La forte représentation du morphotype extrémité distale et diaphyse (ou la rareté des extrémités proximales) réside soit dans la désarticulation scapula/humérus, soit dans la forte consommation de la tête humérale, très spongieuse et riche en éléments nutritifs (les deux hypothèses n'étant pas incompatibles). Le radius adopte le même type de fragmentation, à la différence près que l'association extrémité proximale et diaphyse domine (n=45, 30%) et non l'extrémité distale et diaphyse. La désarticulation radius/carpiens/métacarpien entraîne la sur-consommation de l'extrémité distale du radius, la sous-représentation des os du carpe et l'arrachement d'une partie de l'extrémité proximale du métacarpe (*cf. infra*). Le fémur semble plus fortement consommé. Les cylindres et éclats diaphysaires dominent l'échantillon (respectivement n=42, 39% et n=22, 21%). Les os complets et associations extrémités/diaphyses sont moins fréquents (pas plus de 15% par portion). Les extrémités proximales seules sont absentes, et les extrémités distales rares (n=1, 1%). Ce schéma (forte représentation des cylindres, sous-représentation des extrémités et plus particulièrement les extrémités proximales) s'accorde bien avec les observations faites pour le coxal. La désarticulation des deux os entraîne une consommation accrue de cette zone du fémur.

La faible représentation de l'extrémité distale du fémur est liée quant à elle à une sur-consommation de l'extrémité proximale du tibia (comme l'humérus, très spongieuse et riche en graisse). En effet, les tibias complets ne représentent que 14% des éléments (n=27) et les extrémités proximales sont rares (seules=2, 1% ; avec diaphyse=9, 5%). Les cylindres sont largement représentés (n=87, 46%). Malgré la présence de 10% d'éclats diaphysaires (n=20), le tibia ne semble pas fréquemment réduit jusqu'à éclatement. On retrouve 24% d'associations extrémité distale et diaphyse (n=45), ce qui va dans le sens de la forte réduction de l'extrémité proximale. Néanmoins, la proportion assez faible d'éléments distaux suggère le même commentaire que pour le radius : l'idée d'une réduction accrue de cette zone en vue d'une désarticulation tibia/bloc tarsien/métatarsien.

Os	Portion	Dumali	Heraide	Yangula	Oboley	Datagabou	Uniab	Dum KS	Her KS	Ali KS	Total	%NR
Humérus	(sub)Cpt	6	2	3	1			4	7	1	24	22
	Prox				1		1				2	2
	Prox + D		3						2		5	5
	D, cyl	7	1	1	2	9	2				22	20
	D, fgt	2		1		6	1	1	1		12	11
	Dist + D	10	4	2	5	8	4	3	5		41	38
	Dist	1				1					2	2
Radius-ulna	(sub)Cpt	8	1	3	6	4	1	5	11		39	26
	Prox				1	1					2	1
	Prox + D	13	5	3	4	4	7	3	5	1	45	30
	D, cyl	7	1	4		8	5	2	2		29	19
	D, fgt			1		2	19		4		26	17
	Dist + D	2	2			2		1		1	8	5
	Dist				1	1					2	1
Fémur	(sub)Cpt	2	1	1			2	2	6	2	16	15
	Prox											
	Prox + D	1	1	1	2			2	6		13	12
	D, cyl	7	5	5	6	10	3		6		42	39
	D, fgt	5	3		2	6	4	1	1		22	21
	Dist + D	3	1	2				1	6		13	12
	Dist	1									1	1
Tibia	(sub)Cpt	7		4	1	2	2	3	8		27	14
	Prox	1							1		2	1
	Prox + D		2						5	2	9	5
	D, cyl	14		5	3	26	16	6	17		87	46
	D, fgt	1	2	1	2	4	9		1		20	10
	Dist + D	10	3	4	5	8	7	2	4	2	45	24
	Dist					1					1	1
Métapode	(sub)Cpt	14	4	7	10	3	3	2	7	1	51	29
	Prox					1					1	1
	Prox + D	5	5	3	1	9	7	4	5	2	41	24
	D, cyl	2	3	3		3	9	2	1		23	13
	D, fgt					3	37				40	23
	Dist + D	1	1		2		1	1	2		8	5
	Dist			6	1	1			1		9	5

Tableau 84. Représentation (NR) des différentes portions d'os long des proies de petite taille */ Distribution of small prey long bone portions.*

3 morphotypes se dégagent pour les métapodes : les éléments complets (n=51, 29%), les extrémités proximales et diaphyses (n=41, 24%) et les éclats diaphysaires (n=40, 23%). En définitive, cette fragmentation particulière suggère leur faible consommation, liée à leur pauvreté en matières nutritives. En revanche s'ils doivent être consommés, la séquence va jusqu'à son aboutissement : l'éclatement de l'os. L'association extrémité proximale et diaphyse fréquente, et la rareté des éléments distaux (seuls=9, 5% ; avec diaphyse=8, 5%) supposent une séquence de consommation pouvant débuter depuis les phalanges et les parties distales de l'os.

Le degré de fragmentation diffère pour les proies de grande taille (tab.85). Parmi les 329 os longs, 26% sont (sub)complets (n=87) mais cette fréquence est immédiatement suivie par un taux important d'éclats diaphysaires (21%, n=68). Les associations extrémités/diaphyses et cylindres diaphysaires représentent systématiquement moins de 20%. Les extrémités seules sont rares (prox=14, 4% ; dist=15, 4%). Malgré une prédominance d'os complets, la forte représentation des éclats diaphysaires suggère une intense réduction des os longs des proies de grande taille. Contre toute attente, l'humérus est l'os le moins fragmenté. 30% d'entre eux sont complets (n=21). Néanmoins, les extrémités proximales sont assez fortement réduites (5% d'extrémités proximales conservées (n=4) contre 25% d'extrémités distales et diaphyse (n=17)). L'ensemble des radius est dominé par les extrémités proximales et diaphyses (n=25, 40%), ce qui traduit la réduction distale en vue d'une désarticulation radio-ulna / carpien / métacarpien. Cependant, 25% des pièces sont des éclats diaphysaires ce qui suppose une consommation plus forte de la diaphyse (réduction puis éclatement). 16% ne sont pas fragmentés (n=10). Les fémurs sont moins réduits. Les os complets sont les plus nombreux (n=14, 34%). Les éclats diaphysaires sont peu fréquents (n=5, 12%) alors que les cylindres sont courants (n=10, 24%). L'interaction désarticulation coxal/fémur et fémur/tibia semble être de mise en raison de la présence importante de cylindre. La fragmentation du tibia corrobore cette idée. Même si les os complets sont les plus fréquents (n=19, 28%), les cylindres sont encore bien représentés (n=16, 24%), et les extrémités proximales sont rares (n=2, 3%). La consommation intense de cette partie entraîne la forte représentation de la portion distale/diaphyse (n=13, 19%). Néanmoins l'os semble assez régulièrement fragmenté (à son extrême) au vu des 19% d'éclats diaphysaires (n=13). Enfin, les métapodes sont assez peu réduits. Les os complets et portions d'extrémités proximales et diaphyse sont fréquents (respectivement n=23, 26% et n=25, 28%). La

Os	Portion	Dumali	Heraide	Yangula	Datagabou	Uniab	Dum KS	Her KS	Total	%NR
Humérus	(sub)Cpt			7		11		3	21	30
	Prox			1	1	1			3	4
	Prox + D					1			1	1
	D, cyl			1		7			8	12
	D, fgt				2	9		2	13	19
	Dist + D			3		13		1	17	25
	Dist			4	2				6	9
Radius-ulna	(sub)Cpt	1	1	2		5		1	10	16
	Prox			3					3	5
	Prox + D			2	1	21		1	25	40
	D, cyl			1	2	5			8	13
	D, fgt			1	2	11		2	16	25
	Dist + D									
	Dist			1					1	2
Fémur	(sub)Cpt			4		9		1	14	34
	Prox		1	2				1	4	10
	Prox + D			1					1	2
	D, cyl	1		2		7			10	24
	D, fgt					5			5	12
	Dist + D	1		2		2			5	12
	Dist		1	1					2	5
Tibia	(sub)Cpt	1		7		10		1	19	28
	Prox			1		1			2	3
	Prox + D									
	D, cyl		1	2	1	11		1	16	24
	D, fgt	1	2	2		8			13	19
	Dist + D			5		7	1		13	19
	Dist		1	3					4	6
Métapode	(sub)Cpt		1	11	1	7	1	2	23	26
	Prox			2					2	2
	Prox + D			11		14			25	28
	D, cyl				1	9	1	2	13	15
	D, fgt	2		2	1	16			21	24
	Dist + D			2		1			3	3
	Dist			1		1			2	2

Tableau 85. Représentation (NR) des différentes portions d'os long des proies de grande taille */ Distribution of large prey long bone portions.*

consommation semble aboutir régulièrement à l'éclatement du métapode (éclats diaphysaires=21, 24%).

1.3.3.2. Relation entre consommation, taille des proies et type d'os.

La fragmentation des os longs pour les petites et grandes proies ainsi que la représentation des différentes portions osseuses conservées autorisent la définition de séquences de consommation : l'une concerne les os « riches » en matières nutritives (humérus, radius, fémur, tibia), et l'autre les os plus pauvres (métacarpe et métatarse). La consommation/réduction des os « riches » peut être résumée en 5 stades (fig.130, 131, 132):

- Stade 1 : l'os est encore complet. La première intervention du carnivore se traduit par des traces de consommation (*punctures* principalement) au niveau des extrémités.
- Stade 2 : cette étape correspond à la consommation d'une des deux extrémités. La variante 2a concerne la consommation de l'extrémité distale, et la 2b celle de l'extrémité proximale. Dans tous les cas, le bord de diaphyse est marqué par des traces (*pitting, punctures, crenulated, fracture scars*).
- Stade 3 : la consommation de la seconde extrémité conduit à la formation d'un cylindre diaphysaire. Les premières traces de dents sur la diaphyse semblent apparaître à ce stade. Lorsque le cylindre est consommé, seule une extrémité isolée (proximale 3a ou distale 3b) persiste.
- Stade 4 : le mâchonnement des extrémités du cylindre peut engendrer une réduction progressive de la pièce. Le cylindre, inférieur à la moitié de sa longueur, correspond à ce stade.
- Stade 5 : c'est l'étape extrême de la consommation osseuse. Les cylindres ou les extrémités sont fragmentés. Ne restent alors que des fragments osseux portant diverses traces.

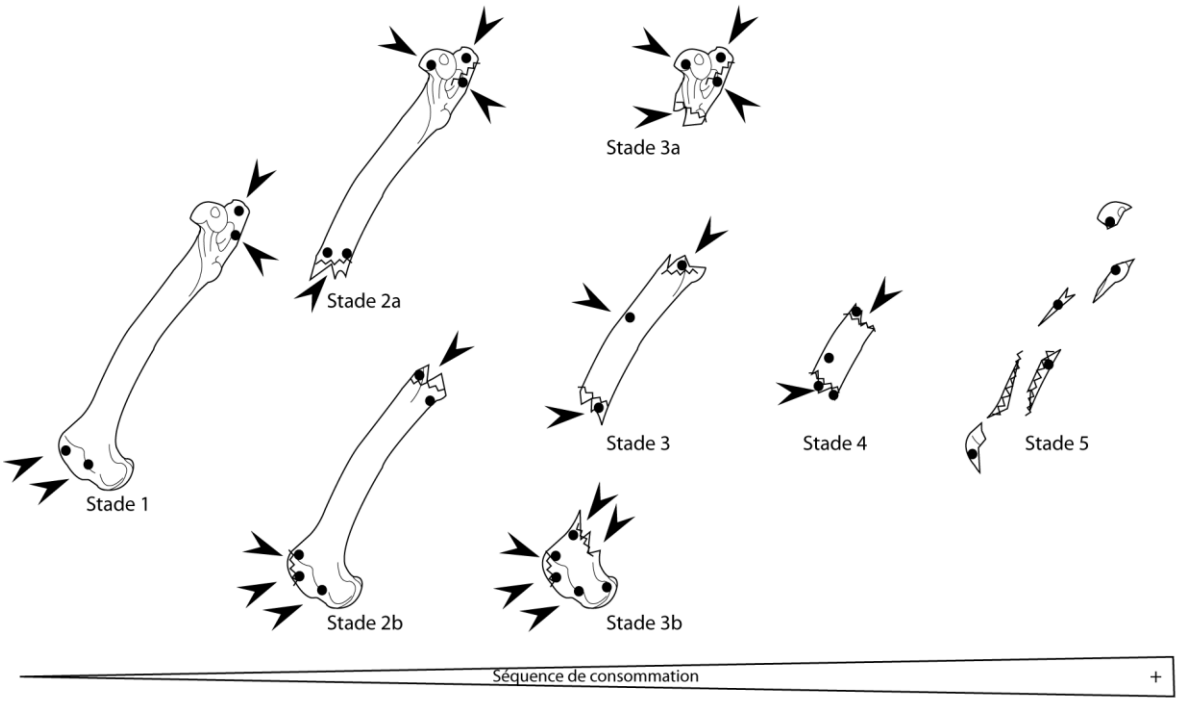


Figure 130. Séquence de réduction/consommation des os longs / *Long bone consumption sequence*.

La séquence de consommation des métapodes diffère légèrement des autres os longs. La séquence présente 4 stades et une variante (fig.133 et 134) :

- Stade 1 : la première étape de consommation se caractérise par un métapode encore complet ou sub-complet. Les premières attaques (traces) touchent les extrémités. De la désolidarisation bloc carpien-tarsien/métapode résulte un arrachement de matière en face palmaire (correspond au *scooping out* de Sutcliffe, 1970).
- Stade 2 : la consommation de l'extrémité distale marque le stade 2. Le *scooping out* peut aussi avoir lieu à ce stade avec le début de la réduction de l'extrémité proximale. La diaphyse porte les premières traces de mâchonnement. Plus rarement, l'extrémité proximale est consommée au lieu de l'extrémité distale (stade 2a).
- Stade 3 : la consommation de l'extrémité restante entraîne la formation d'un cylindre de diaphyse dont les extrémités portent les stigmates de consommation.
- Stade 4 : la consommation extrême des métapode est marquée, comme les autres éléments, par l'éclatement de la pièce et la formation d'une multitude d'éclats diaphysaires, parfois de fragments d'épiphyses.

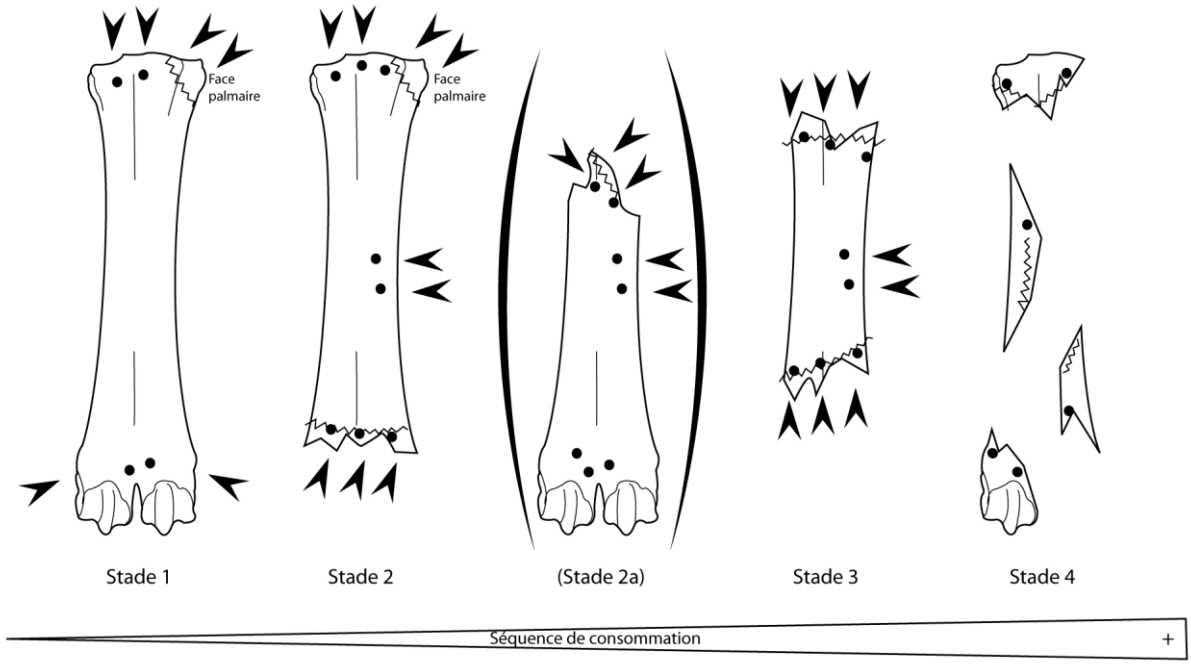


Figure 133. Séquence de réduction/consommation des métapodes / *Metapodial consumption sequence.*

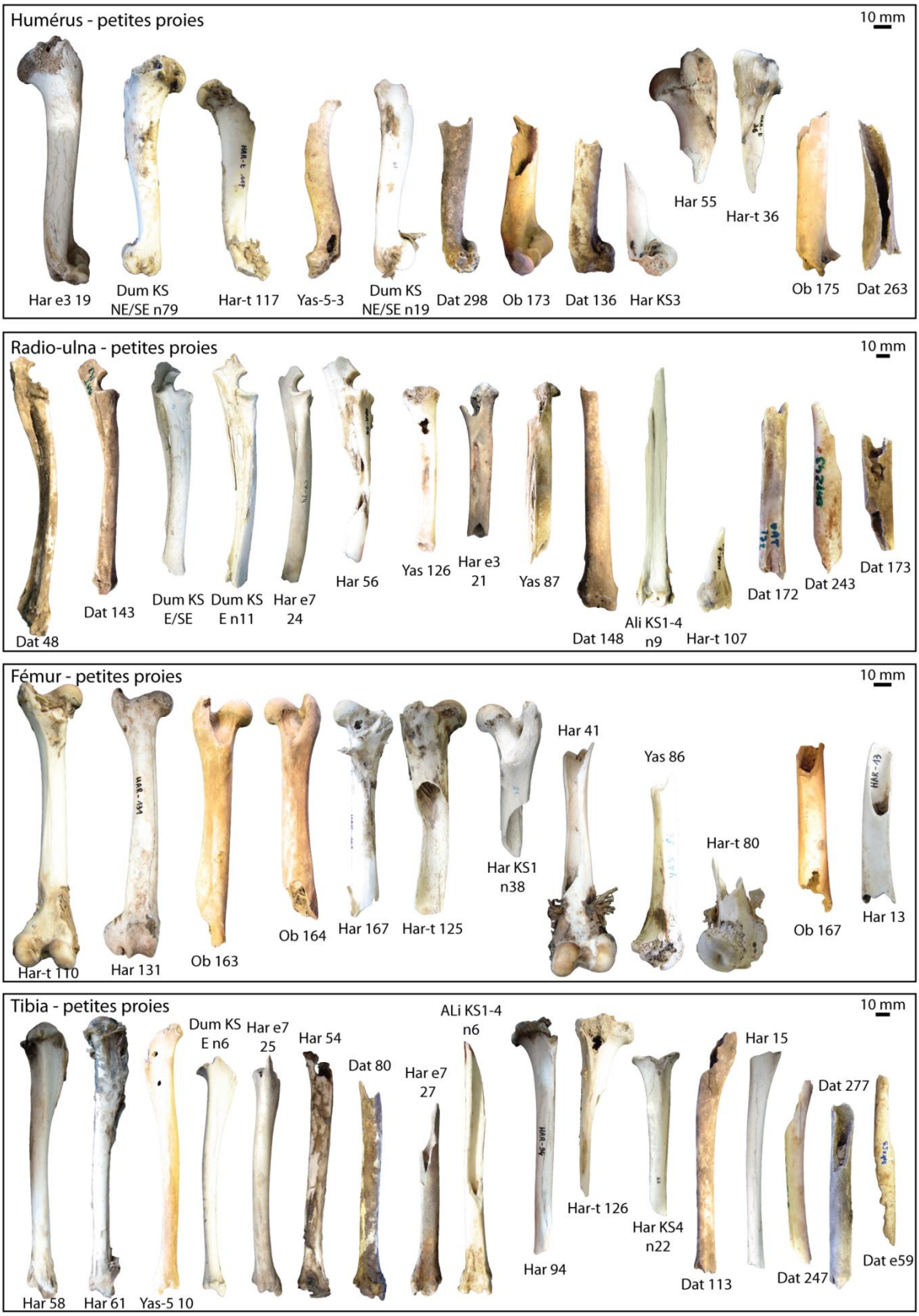


Figure 131. Morphotypes de consommation des os longs : proies de petite taille / *Morphology of consumed long bone : small prey.*

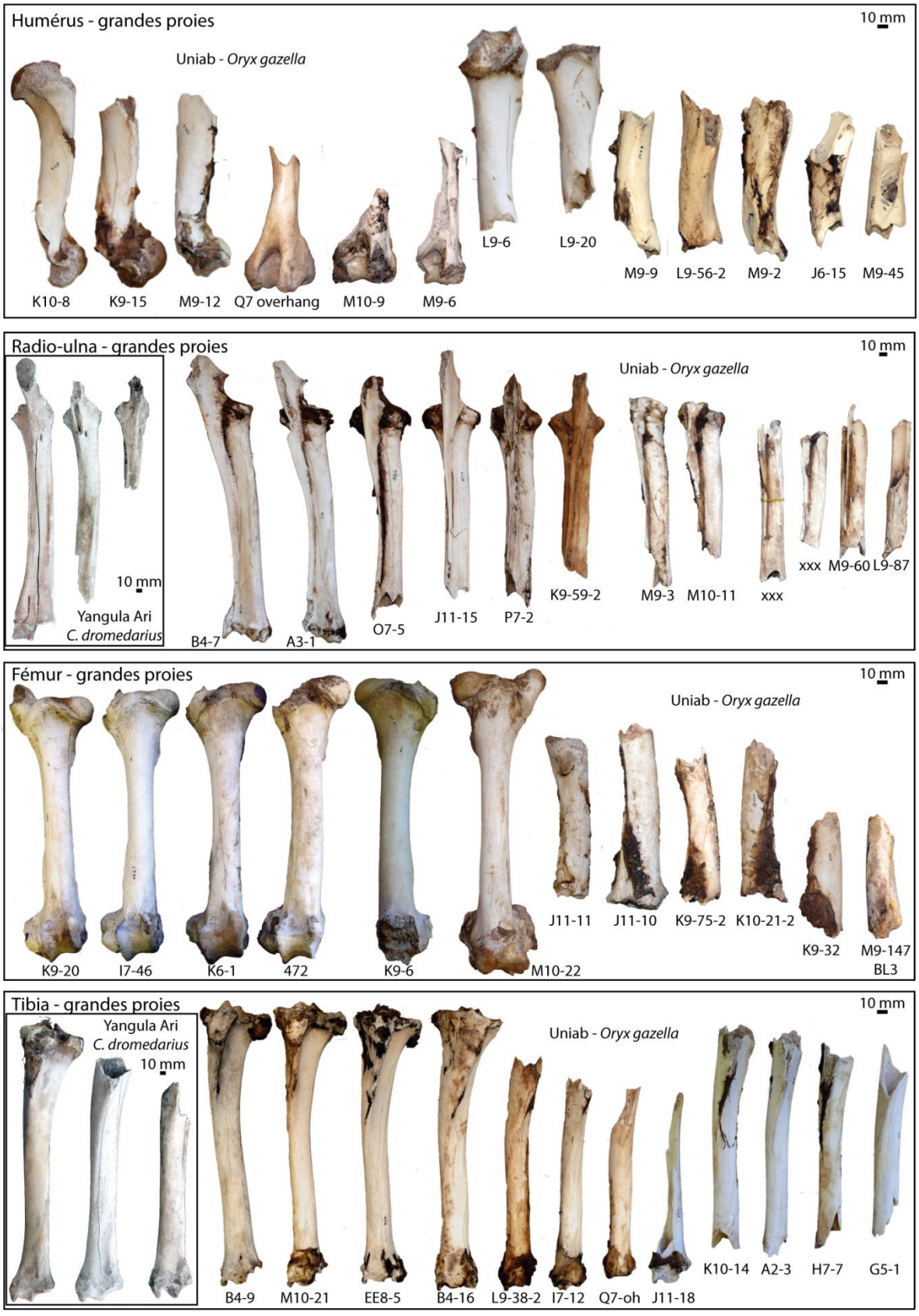


Figure 132. Morphotypes de consommation des os longs : proies de grande taille / *Morphology of consumed long bone : large prey.*

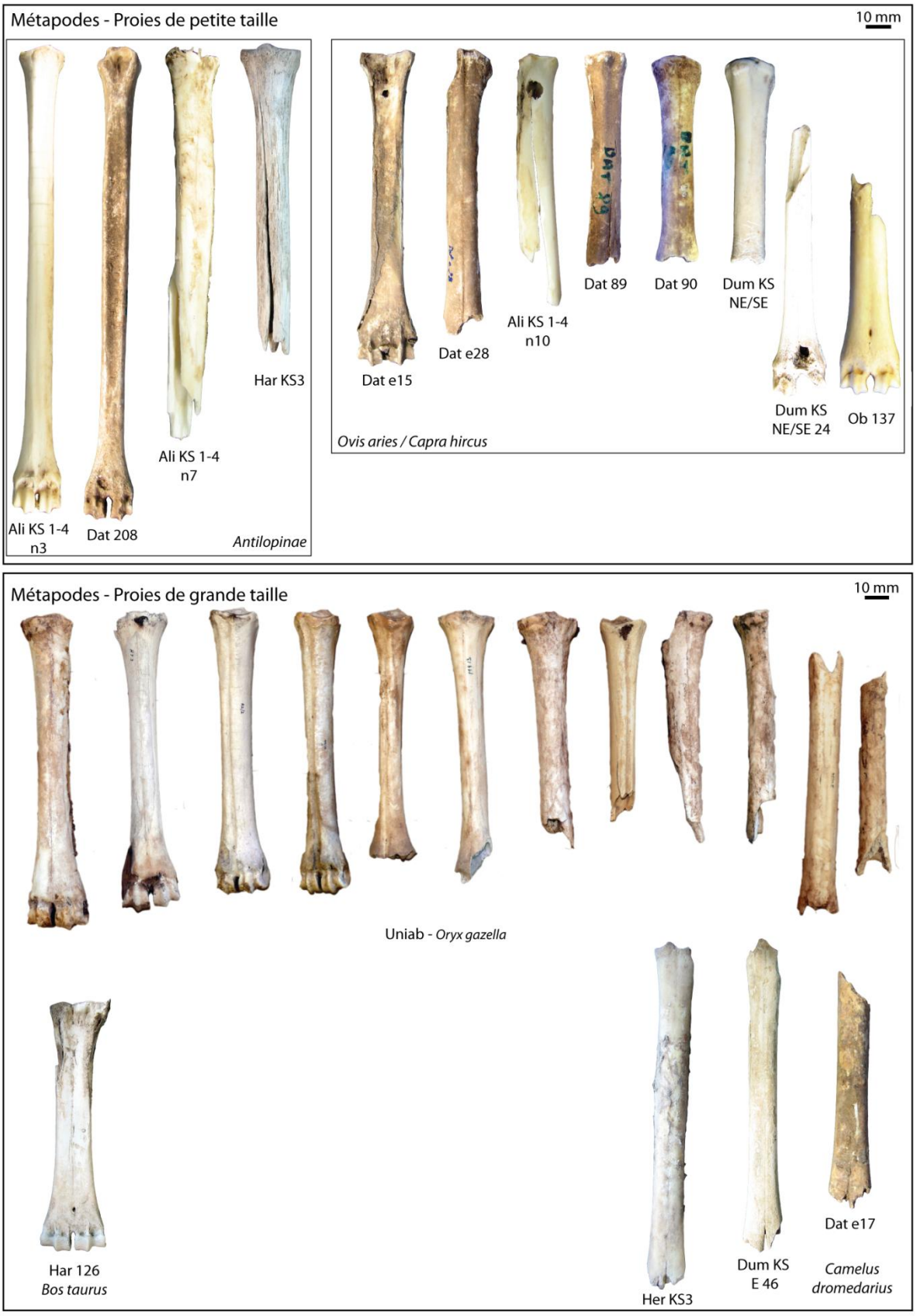


Figure 134. Morphotypes de consommation des métapodes : petits et grands ongulés / *Morphology of consumed metapodial : small and large prey.*

Considérant 4 ensembles morphologiques (complet, extrémité + diaphyse, cylindre et fragment), il est possible de confronter la fragmentation des os site à site. La classe de taille des proies et le type d'os long (riche ou pauvre) est pris en compte. La figure 135 montre que le degré de consommation des os « riches » de petites proies diffère entre *kill site* et repaire. Les *kill sites* de Dumali et Heraide présentent une part importante d'os complets (entre 30% et 40%) et d'associations extrémité/diaphyse (30% à 35%). Les cylindres sont moins fréquents, et les éclats sont rares. Le *kill site* d'Ali Daba est exclu en raison d'un nombre trop faible de pièces (n=6). A l'inverse, les os complets sont plus rares au sein des repaires (de 5% à 25%) et les cylindres mieux représentés (de 5% à 40%). Ce contraste traduit bien l'idée que le temps d'accès à une carcasse est plus court sur le *kill site*/*feeding place*/*scavenging site* qu'au sein du repaire. L'intensité de consommation des restes en dépend. De plus, au sein même des repaires une différence apparaît entre le groupe *Hyaena*/*Parahyaena* et *Crocuta* : les os complets sont rares dans le premier cas et fréquents dans le second, *idem* pour les extrémités/diaphyses. Enfin les cylindres et éclats sont plus nombreux chez *Hyaena*/*Parahyaena*. Ainsi l'intensité de consommation d'un os long semble dépendre de l'espèce considérée. Kuhn (2006, 2011) constate également une fragmentation des os plus intense chez *Hyaena hyaena* que chez *Crocuta crocuta* (respectivement 5% contre 25% d'os complets, 70% contre 35% d'éclats diaphysaires). En revanche, il suggère un faible taux de fragmentation chez *Parahyaena brunnea* (environ 30% d'os complets). D'un point de vue éthologique, le comportement plus opportuniste (charognard) des hyènes rayées et brunes peut justifier cette différence. La consommation extrême d'un os « compense » les difficultés d'accession aux matières carnées et la part manquante de ressources alimentaires. Les commentaires portant sur les métapodes sont plus délicats en raison d'échantillons plus faibles. Néanmoins il est possible de remarquer une fragmentation moindre de ces os, plus pauvres en matières nutritives.

Le matériel des grandes proies est plus difficilement discutable. Deux échantillons seulement sont retenus (quantité de matériel osseux suffisante) : Yangula Ari (os riche=58, métapode=29) et Uniab (os riches=144, métapodes=48). Encore une fois, l'hyène brune semble consommer plus intensément les os riches : les os complets représentent environ 25% du matériel contre 35% à Yangula Ari, les extrémités/diaphyses près de 30% contre 50% à chez la *Crocuta* de Yangula. Enfin les éclats diaphysaires représentent 25% du matériel d'Uniab contre 5% à Yangula Ari. Un constat similaire peut être fait pour les métapodes. A Yangula Ari, plus de 30% sont des pièces complètes et près de 50% des portions extrémités/diaphyses. A Uniab, les métapodes complets sont minoritaires (n=7, 15%), les extrémités/diaphyses concernent autant de pièces que les éclats diaphysaires (n=16, 33%). La fragmentation est donc plus forte chez l'hyène brune.

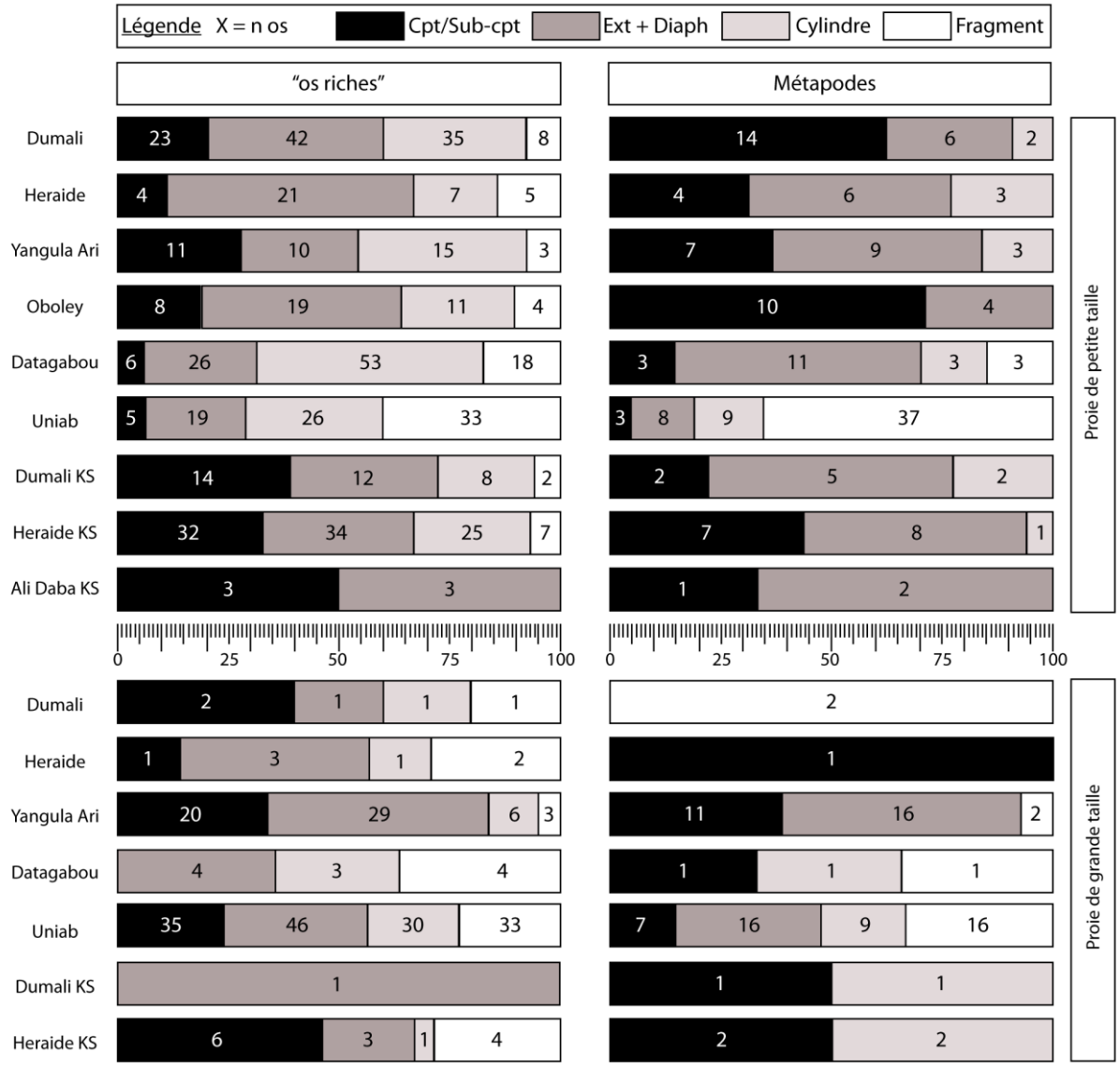


Figure 135. Comparaison de la fréquence de représentation des portions d'os longs conservées pour chaque assemblage et selon la classe de taille des ongulés / *Comparison of long bone portion representation dor each sample and depending on ungulate size class.*

1.3.4. Analyse des altérations osseuses.

En contexte de grotte-repaire ou en plein-air, les altérations osseuses ne sont jamais le résultat d'un unique prédateur/accumulateur (ici l'hyène). En contexte naturel ou d'assemblages produits par un accumulateur primaire ou secondaire (rongeur, oiseau, carnivore), les altérations biologiques et abiotiques sont multiples (*e.g.* Behrensmeyer, 1978 ; Hill, 1980 ; Bunn, 1983 ; Fosse *et al.*, 2004 ; Coumont, 2006, 2009). Pour mieux définir l'influence de chaque intervenant sur la formation d'un assemblage il est nécessaire de présenter la diversité des modifications enregistrées.

Le matériel accumulé par les hyènes modernes (Djibouti et Afrique du Sud) présente 5 types d'altérations de surface (tab.86) : l'impact anthropique (stries de boucherie), les traces de carnivores, les modifications climato-édaphiques, l'impact de la microfaune et celui des rongeurs de grande taille. L'ensemble des gisements présente des traces de carnivores, intervenants primaires.

Proportionnellement aux autres altérations, elles sont plus fréquentes. Ali Daba avec ses 3 carcasses « fraiches » (*Gazella* sp., *Cephalopinae* et *Capra hircus*) présente le moins de diversité taphonomique (traces de carnivores uniquement). Une pièce d'Heraide KS présente quelques stries de boucherie et atteste de la collecte opportuniste. Le *weathering* touche, dans des proportions diverses, tous les assemblages. En revanche, les pièces dont la lisibilité est limitée par les altérations abiotiques sont rares. Les rongeurs de petite taille ont rongé quelques pièces de Yangula Ari, Dumali KS et Heraide KS. Enfin le porc-épic a consommé une part faible, mais non négligeable, du matériel de Yangula Ari et une pièce de Dumali.

	Anthropique	Carnivore	Abiotique (*weathering*)	Rongeur (micro)	Rongeur (macro)
Dumali		+++	+		+
Heraide		+++	+		
YangulaAri		+++	+	+	++
Oboley		+++	+		
Datagabou		+++	+		
Uniab		+++	+		
Dumali KS		+++	++	+	
Heraide KS	+	+++	++	+	
Ali Daba		+++			

Tableau 86. Diversité des altérations osseuses reconnues dans les assemblages holocènes / *Diversity of bone surface modifications observed in modern samples*.

1.3.4.1. Caractérisation des traces.

La fréquence des restes osseux portant des traces de consommation est à peu près constante (tab.87). Les restes consommés représentent entre 23 et 40% du matériel accumulé par les hyènes (tachetées et rayées) de Djibouti. Cette fréquence est plus basse pour l'accumulation d'Uniab (18%) mais peut s'expliquer par un nombre important d'esquilles osseuses sans traces (n=949). En effet, lorsque l'on définit la fréquence des restes d'Ongulés consommés par rapport au nombre de restes d'Ongulés total, la fréquence d'Uniab augmente (43%) et s'intègre bien dans les valeurs obtenues à Djibouti (%NR ongulés consommés entre 26% et 53%). De plus, le nombre de traces effectives est aussi pris en compte. Le ratio NR traces/N traces montre une constante dans la moyenne du nombre de traces par os et ce, que l'on considère l'ensemble des restes osseux ou simplement les restes d'ongulés (moyenne comprises entre 2,147 et 2,873 traces par os et 2,157 et 2,636 traces par reste d'ongulé).

Site	Accumulateur	NRT	NR traces	%NR traces	N traces	NR ong.	NR ong. traces	%NR ong. traces	N traces
Dumali	*C. crocuta*	494	197	40	423	421	178	42	392
Heraide	*C. crocuta*	291	125	43	315	216	114	53	298
Yangula Ari*	*C. crocuta*	606/216	105/71	17/33	-/204	400/133	102/55	26/41	-/161
Oboley	*C. crocuta*	338	97	29	221	259	96	37	220
Datagabou	*H. hyaena*	426	96	23	214	352	84	24	187
Uniab	*P. brunnea*	1528	275	18	604	568	243	43	541
Dumali KS	*C. crocuta*	204	66	32	152	175	64	37	149
Heraide KS	*C. crocuta*	538	129	24	282	460	121	26	261
Ali Daba	*C. crocuta*	49	11	26	29	40	11	32	29

Tableau 87. Données générales relatives à la représentation des traces de carnivores au sein des ensembles holocènes. Yangula Ari *= observations *in situ*/observations personnelles / *General data concerning carnivore tooth marks. Yangula Ari *=in situ observations/personal observations*.

1.3.4.1.1. Les traces de Carnivores.

Sur la base des différentes typologies existantes (Sutcliffe, 1970 ; Maguire *et al.*, 1980, Binford, 1981, Brain, 1981) et de la synthèse effectuée (*cf.* chapitre IV), l'ensemble des restes consommés (et le nombre de traces associées) a été décompté et classé par type d'altération (tab.88). 3 types sont plus fréquents : les *punctures, pitting* et *fractures scars*. La formation de traces spécifiques liée à la denture et la séquence de réduction comme l'envisage Diedrich (2005a, 2011a, 2012) justifie cette représentation particulière. En effet, le mâchonnement des os, la séquence de consommation (*cf. supra*) et leur fracturation motivent la formation préférentielle de ces traces. Les *scooping out of cancellous bone* sont finalement assez rares (11 restes) malgré la bonne représentation des métapodes. Les traces de frottement sont également peu fréquentes. Les os ingérés, résultant probablement de régurgitations, ne sont représentés que par quelques pièces dans 4 assemblages (Dumali n=2, Yangula Ari n=7, Oboley n=5, Heraide KS n=2). Une étude du contenu coproscopique d'échantillons de Djibouti est en cours et n'a pu être intégrée à ce travail.

Site	Impact		Fracturation			Frottement	Ingested
	Puncture	Pitting	Scooping	Crenulated	Fract. Scars	Score/furrow	
Dumali	92 (196)	16 (23)		6 (7)	107 (159)	2 (8)	2 (2)
Heraide	57 (121)	19 (55)	4 (4)	9 (9)	73 (117)	2 (10)	
Yangula Ari	38 (100)	15 (38)	1 (1)	6 (6)	31 (54)	4 (5)	7 (7)
Oboley	32 (77)	26 (56)			53 (73)	1 (1)	5 (5)
Datagabou	41 (94)	18 (36)	2 (2)	5 (6)	48 (72)	2 (4)	
Uniab	53 (111)	160 (360)		49 (50)	9 (14)	16 (17)	
Dumali KS	41 (86)	13 (16)		8 (10)	27 (36)	1 (1)	
Heraide KS	71 (149)	25 (41)	4 (4)	11 (15)	48 (75)		2 (2)
Ali Daba	8 (20)			1 (1)	6 (10)		

Tableau 88. Représentation (NR affecté (N traces)) des différentes modifications osseuses produites par les hyènes modernes / *Tooth mark types representation (NISP marked (N marks)).*

1.3.4.1.2. L'impact des collecteurs secondaires.

Deux accumulations renferment quelques os rongés par le porc-épic : Dumali (n=1) et Yangula Ari (n=13). La pièce de Dumali correspond à une portion distale de fémur de bœuf (H-25). Elle présente une fracture sèche et d'importantes altérations liées à la météorisation. Les traces de porc-épic sont localisées sur l'épicondyle distal de l'os. Yangula Ari est un site à l'organisation particulière : le matériel osseux accumulé principalement par l'hyène tachetée est dispersé entre une plateforme extérieure, le repaire d'hyène et différentes petites caches attribuées au porc-épic. Sur l'ensemble du matériel rapporté et étudié, 13 pièces présentent des traces de ce Rongeur. De multiples taxons sont consommés (âne, dromadaire, bœuf, hyène). Ces pièces se rapportent à des os longs fortement altérés par le *weathering* et 5 d'entres elles associent traces de rongeurs et traces de carnivores (fig.136). Les travaux de Hughes (1961) sur le porc-épic confirment nos observations : la majorité des pièces collectées par le rongeur est sèche et altérée par la météorisation. D'un point de vue morphométrique, les traces produites par le rongeur varient fortement : de 1,9 à 4 mm de largeur (tab.89). Différents problèmes méthodologiques se posent. L'ensemble des traces n'est pas mesurable, certaines grandes plages de rongement sont tout simplement lisses et aucune trace ne se distingue clairement. De plus, en raison des difficultés

Site	NR altéré	DT trace		
		n	min-max	moy.
Yangula Ari	13	51	1,9-4,4	2,9
Dumali	1	4	4-4	4

Tableau 89. Données morphométriques (en mm) des traces produites par le porc-épic *Hystrix cristata* / *Measurements (in mm) of tooth marks produced by porcupine Hystrix cristata.*

d'observation et de prise de mesures, il apparaît que nous confondons sûrement le DT correspondant au négatif d'une incisive (DT de 2 mm et moins) et celui correspondant aux 2 dents (DT aux alentours de 4mm). Enfin, rien ne permet à ce jour de distinguer l'impact des dents supérieures ou inférieures. En l'absence de données ostéométriques (DT incisives) et d'échantillons taphonomiques d'origine connue (expérimentation ?), il restera difficile de définir la morphométrie des traces produites par le rongeur.

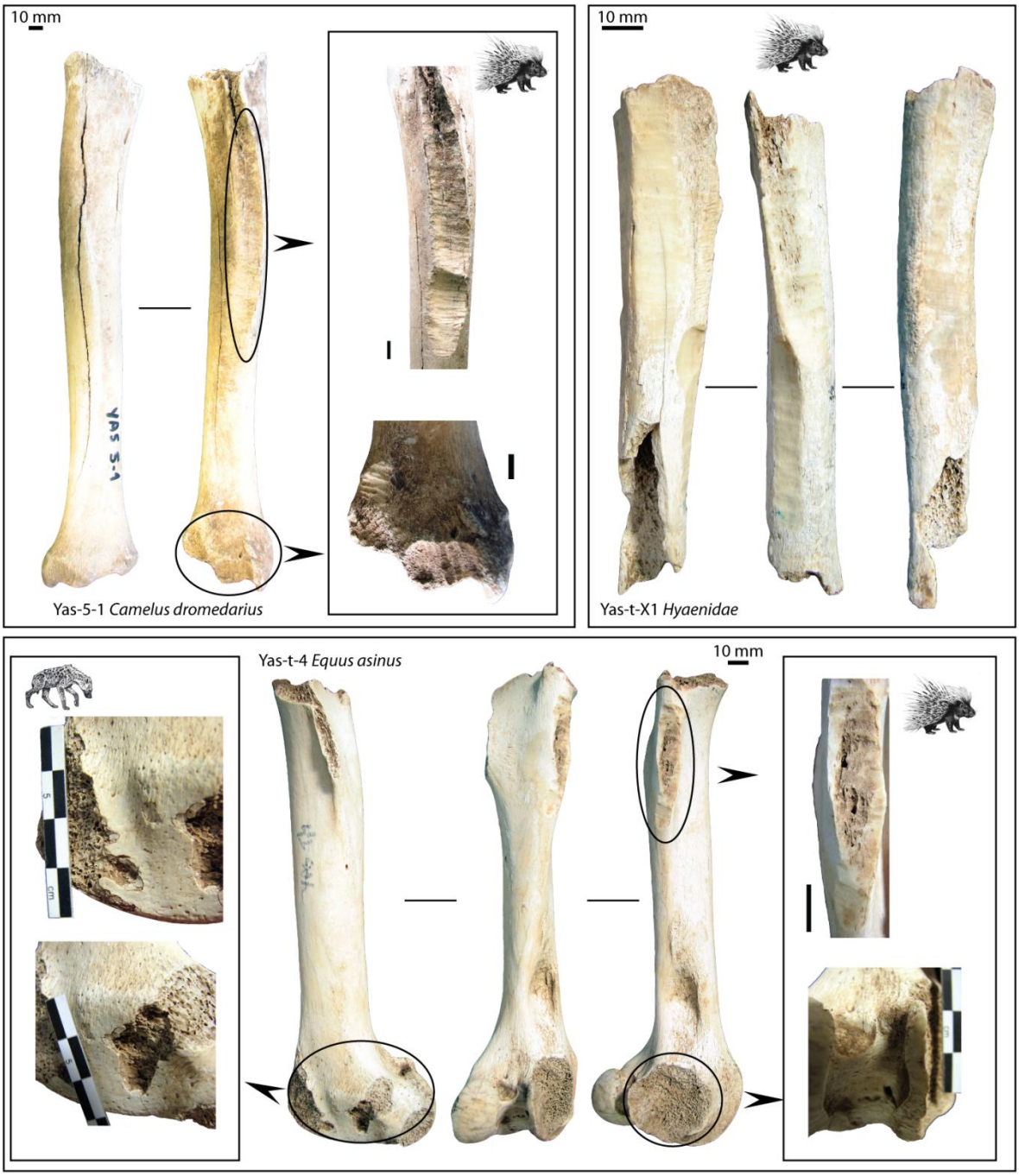


Figure 136. Morphologie des restes osseux consommés par le porc-épic / *Morphology of consumed bone by the porcupine.*

Le comportement ostéophage du porc-épic est bien connu mais très peu étudié. Le premier travail sur ce sujet consistait en une expérimentation de nourrissage d'un porc-épic (Alexander, 1956). Cette étude a clairement démontré le comportement ostéophage du rongeur. De plus, elle a mis en évidence l'intérêt que ce dernier porte aux éléments osseux secs (directement rapportés à la cache puis rongés) par opposition aux restes frais (comportement encore de la viande et/ou de la graisse) qui sont délaissés. Il existe deux hypothèses à ce comportement : 1) le porc-épic dispose, comme tout rongeur, d'incisives non-radiculées (à croissance continue) qu'il peut user en exploitant du matériel osseux ; 2) la seconde hypothèse concerne l'apport en minéraux contenus dans les os qui sont nécessaires au régime alimentaire du porc-épic et absents de son environnement (Duthie et Skinner, 1986 ; Rabinovitch & Kolska Horwitz, 1994).

Caractérisation du repaire d'*Hystrix*	Source
Présence d'os secs	Hughes, 1961
Forte fréquence des traces (60-70%)	Hughes, 1961 ; Kerbis-Peterhans & Singer, 2006
Forte fréquence des os déterminables	Kerbis-Peterhans & Singer, 2006
Présence de restes non-osseux (bois, plastique…)	Hughes, 1961 ; Kibii, 2009

Tableau 90.Liste des critères définissant un repaire de porc-épic / *Porcupine lair characterization.*

Avec le développement de la néo-taphonomie, au cours des années cinquante, et des études portant sur les accumulations osseuses modernes (plus particulièrement l'hyène), il a été mis en évidence qu'il n'existe pas un unique collecteur d'ossements pour la formation d'un assemblage spécifique. Afin de différencier les comportements humains et animaux dans la formation de l'assemblage fossile de Makapansgat, Dart et Hughes ont observé l'aspect collecteur/modificateur d'os du porc-épic (Hughes, 1954a ; Dart, 1958). Au cours de ses recherches, Hughes a collecté de précieuses informations sur les faunes modernes, en particulier sur les collecteurs d'os, l'hyène et le porc-épic (Hughes, 1954a, 1954b, 1958 et 1961). Il suggère trois critères quant à la définition d'un repaire de porc-épic en comparaison aux accumulations formées par l'hyène : 1) les restes osseux sont très majoritairement secs, 2) environ 70% du matériel porte les stigmates de l'action du rongeur (os rongés) et 3) l'accumulation osseuse est généralement associée à d'autres débris tel que des pièces de bois ou des déchets d'origine anthropique. Ces critères sont par la suite complétés par les travaux de Kerbis-Peterhans et Singer (2006) qui observent les taux importants de pièces déterminables (tabl.90).

Site	Pays	N os/objets	% traces	Source
Winkelhoek lair	Afr. du Sud	463	22%	Maguire, 1976
Andrieskraal 2	Afr. du Sud	640	60%	Hendey & Singer, 1965
Nossob lair	Afr. du Sud	1708	61.1%	Brain, 1981
Auob lair	Afr. du Sud	287	69%	Brain, 1981
Rand van Tweespruit lair	Afr. du Sud	106	76%	Maguire, 1976
Kimberly lair	Afr. du Sud	22	80%	Maguire, 1976
Hartebeesthoek lair	Afr. du Sud	479	96%	Maguire, 1976
Hanglip lair	Afr. du Sud	51	100%	Maguire, 1976
12 porcupine lairs	Afr. du Sud	49-1415	54-77%	Hughes, 1961
3 porcupine lairs	Kenya	8	100%	Kibii, 2009
Peer Cave (Fish Hoek)	Afr. du Sud	1282	54%	Kerbis-Peterhans & Singer, 2006
Nossob Hystrix lair	Afr. du Sud	506	+++	Avery, Fosse, Fourvel, en cours

Tableau 91. Liste des repaires de porc-épic, importance des accumulations et fréquence des os rongés / *Inventory of porcupine lair, quantitative data and tooth marks frequency*.

Les critères de caractérisation de l'action du porc-épic ont été définis par l'étude d'assemblages osseux modifiés et/ou collectés par le porc-épic (Hughes, 1961). Par la suite, certains repaires de porc-épic *sensu stricto* ont fait l'objet d'analyses

taphonomiques (tab.91). Ces différents travaux montrent une grande variété dans les capacités d'accumulation du rongeur : allant de petits assemblages avec un nombre de restes osseux inférieur à 50 (Hughes, 1961 ; Maguire, 1976 ; Kibii, 2009) jusqu'à d'importantes accumulations dépassant le millier de pièces (Hughes, 1961 ; Brain, 1981 ; Kerbis-Peterhans & Singer, 2006). En revanche, une constante reste observable, concernant l'action du rongeur sur les restes qu'il a lui-même collectés : la fréquence des traces est relativement importante, supérieure à 50% des restes et plus généralement comprise entre 60 et 100%. La collecte et l'étude de matériel osseux accumulés par le porc-épic dans un repaire d'Afrique du Sud, à proximité du Parc National du Kalahari, confirme l'idée d'une forte variabilité des accumulations (Avery, Fosse, Fourvel, inédit). L'accumulation se réparti sur plus de 50m2, la majeure partie du matériel est accumulée à l'intérieur de la cavité et, une plus faible composante (altérée par le *weathering*) est localisée sur la plateforme qui borde l'entrée du repaire (fig.137). Les restes sont attribués à toute une diversité d'espèces mammifères (petite taille à grande taille d'ongulés, carnivores), d'oiseaux (*e.g.* autruche) et de reptiles (*e.g.* tortue). Une large majorité du matériel porte des traces de rongement et une quantité importante des os est encore fraîche (restes chargés en graisse). Les connexions anatomiques sont courantes. L'analyse plus précise de cet assemblage précisera certainement certains critères spécifiques aux sites à porc-épic.

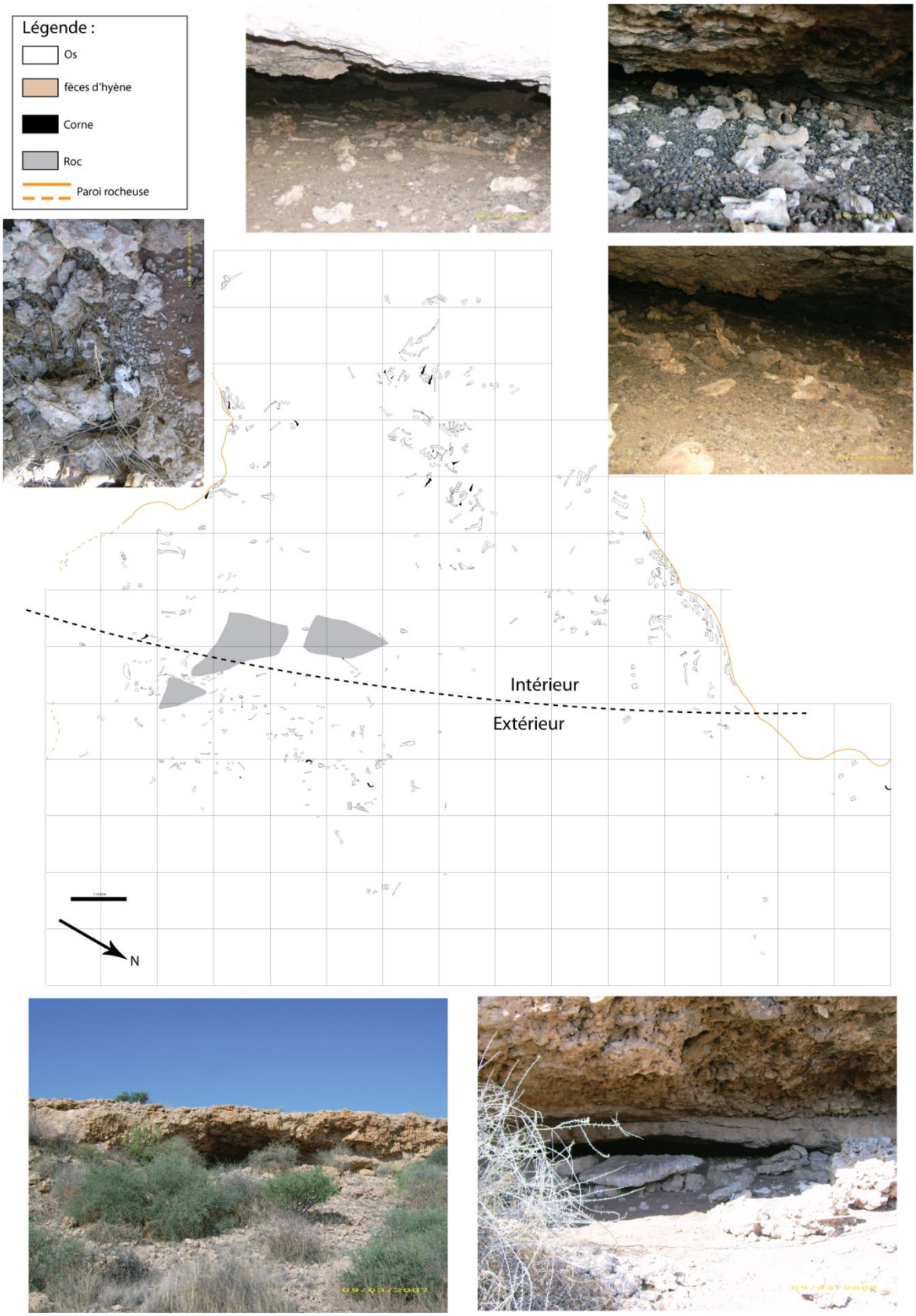


Figure 137. Topographie et répartition spatiale de l'accumulation osseuse de porc-épic *H. africaeaustralis* de Nossob (Avery, Fosse, Fourvel, inédit) / *Topography and spatial distribution of Nossob bone accumulation produced by the porcupine Hystrix africaeautralis (Avery, Foss, Fourvel, unpublished)*.

35 repaires d'hyènes modernes (tachetées, rayées et brunes) présentent des indices de la présence du porc-épic (tabl. 92). Les données collectées dans la littérature révèlent cinq types d'indices témoignant de sa présence, voire de son action directe sur le stock osseux. Grâce à des données d'observation, différents auteurs ont pu remarquer une coexistence des porcs-épics et des hyènes au sein même du repaire. La cohabitation entre rongeurs et carnivores est avérée dans le repaire d'hyène tachetée d'Urikaruus (Mills & Mills, 1977). De même les porcs-épics vivent dans une zone du repaire de Leeufontein tandis que l'hyène brune occupe l'autre partie de la cavité (Skinner, 1976). La présence de fèces (observée dans 4 repaires) atteste de la nature active du porc-épic. Il est régulier de trouver dans le stock osseux d'un repaire des restes de porc-épic ainsi que de nombreuses épines. Brain (1981) suggère que les éléments squelettiques de porc-épic présents dans les accumulations osseuses d'hyène brune du Kalahari ne sont pas consommés par le carnivore mais reflètent une mortalité naturelle des rongeurs dans le repaire. Néanmoins, cela ne signifie pas pour autant que le porc-épic est absent du régime alimentaire de l'hyène. Des restes de porc-épic consommés sont attestés dans les fèces et les régurgitations du carnivore ainsi que l'observation de carcasses de rongeurs adultes chassés par l'hyène tachetée (Bearder, 1977 ; Mills, 1984 ; Henschell & Skinner, 1990 ; Skinner *et al.*, 1992). Ces observations supposent donc la possibilité d'un apport en éléments osseux de porc-épic dans le repaire. Enfin la présence d'éléments rongés par le porc-épic est la preuve la plus évidente du rôle du rongeur sur les stocks osseux accumulés par l'hyène. 13 repaires présentent cette caractéristique. La proportion d'os grignotés n'excède pas 15% et est plus généralement inférieure à 5% du matériel. La fréquence des traces laissées par le porc-épic est clairement plus faible dans les repaires d'hyènes. Ce constat s'accorde avec les observations de Rabinovitch & Kolska Horwitz (1994) : en Israël, le porc-épic a un statut de collecteur secondaire dans les sites où le taux de rongement est faible (généralement inférieur à 1%).

Site	Pays	Accumulateur	N os	*Hystrix* impact				Source
				présence	os	épines	traces (n/%)	
Amboseli Hyena Den	Kenya	*C. crocuta*			+			Behrensmeyer & Boaz, 1980
Coastal	Namibie	*P. brunnea*	3176	Observation	5			Skinner & van Aarde, 1991 ; Skinner *et al.*, 1998
Inland	Namibie	*P. brunnea*	436		1			Skinner & van Aarde, 1991
Syokimau Gorge Den	Kenya	*C. crocuta*	1065				6/0.8%	Egeland *et al.*, 2008
Syokimau	Kenya	*C. crocuta*	502				14/2.8%	Bunn, 1983
Kisima Ngeda Den 1	Tanzanie	*H. hyaena*	24		4			Prendergast & Dominguez-Rodrigo, 2008
KNGP den 1	Afr. du Sud	*P. brunnea*	17		2			Mills & Mills, 1978
Lothagam	Kenya	*H. hyaena*	1765			7		Leakey *et al.*, 1999
Natab (Gobabeb)	Namibie	*C. crocuta*	277				1/0.4%	Henschell *et al.*, 1979
Badkhyz 1	Turkmenistan	*H. hyaena*			1			Heptner & Sludskii, 1972
Site 4 (Auob river)	Afr. du Sud	*C. crocuta*	0	fèces				Hughes, 1958
KNP den	Afr. du Sud	*P. brunnea*			+	2		Brain, 1981
Urikaruus	Afr. du Sud	*C. crocuta*	70	occupation				Mills & Mills, 1977
Wright's den	Afr. du Sud	*C. crocuta* *P. brunnea*	6	occupation				Mills & Mills, 1977
Kwang dens	Afr. du Sud	*P. brunnea*	84			2		Mills & Mills, 1977
WMA dens	Botswana	*P. brunnea*	177		1			Lacruz & Maude, 2005
Leeufontein	Afr. du Sud	*P. brunnea*	6	occupation				Skinner, 1976
Olifants Rest Camp	Afr. du Sud	*C. crocuta*	626	fèces		156	1.3%	Skinner *et al.*, 1986
Nwatimhisi	Afr. du Sud	*C. crocuta*	41	fèces				Skinner *et al.*, 1986
Mbangari	Afr. du Sud	*C. crocuta*	44	fèces		409	13.6%	Skinner *et al.*, 1986
Josiaspruit	Afr. du Sud	*C. crocuta*	80			113	15%	Skinner *et al.*, 1986
Arad	Israel	*H. hyaena*	2370		+			Kerbis-Peterhans, 1990 ; Kerbis-Peterhans & Kolska Horwitz, 1992
Rietvlei R 03	Afr. du Sud	*P. brunnea*	7			+	1/14.3%	Kuhn, 2006
Rietvlei R 02	Afr. du Sud	*P. brunnea*	12			+	1/8.3%	Kuhn, 2006

Mashatu 4	Botswana	*C. crocuta*	611	1	+		Kuhn, 2006
BHP D-P1	Namibie	*P. brunnea*	241		+		Kuhn, 2006
BHP D-P2	Namibie	*P. brunnea*	256		+		Kuhn, 2006
BHP D-P4	Namibie	*P. brunnea*	1865		+	3/0.2%	Kuhn, 2006
BHP D-P9	Namibie	*P. brunnea*	5955		+	2/0.03%	Kuhn, 2006
BHP D-P16	Namibie	*P. brunnea*	1287		+	1/0.1%	Kuhn, 2006
BHP D-BB1	Namibie	*P. brunnea*	1351		+	1/0.1%	Kuhn, 2006
Al-Fadha Cave	Jordanie	*H. hyaena*	+++	+			Kempe *et al.*, 2006
Dahl Rumanah	Arabie Saoudite	*H. hyaena* *C. lupus*	+++		+		Pint, 2009
Ghar al Hibashi	Arabie Saoudite	*H. hyaena* *C. lupus*	+++		+		Pint *et al.*, 2005
Masai Mara Cave	Kenya	*C. crocuta*	6388	2		31/0.5%	Pokines & Kerbis-Peterhans, 2007

Tableau 92. Liste des repaires d'hyènes actuelles avec présence du porc-épic / *Inventory of modern hyena dens with porcupine presence*.

La présence et l'impact du porc-épic, plus importants chez l'hyène tachetée (présence= 6 repaires ; impact= 7 repaires), peuvent être à l'origine d'un transport vers l'intérieur du repaire et/ou du retrait d'ossements de l'accumulation, biaisant la représentation squelettique des proies (fig. 138). Il apparait clairement que l'impact du porc-épic touche le matériel localisé à l'intérieur du repaire de l'hyène tachetée. Cet impact pose la question de l'origine de l'accumulation interne : hyène et/ou porc-épic ? Il est difficile de définir le rôle réel du rongeur sur la formation des accumulations chez l'hyène tachetée. Néanmoins, même si le porc-épic est présent dans les sites à hyène rayée (n=7), à ce jour aucune accumulation répertoriée ne présente d'impact du rongeur.

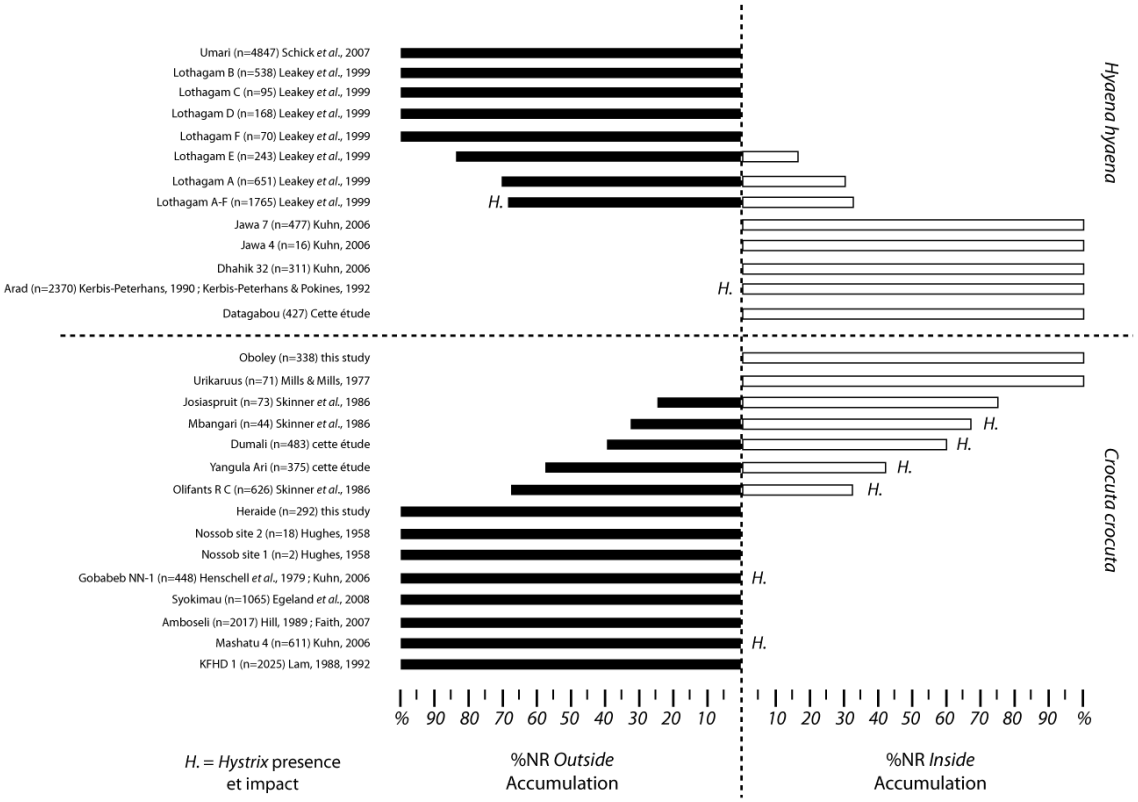


Figure 138. Distribution spatiale des éléments squelettiques (*inside/outside*) et influence du porc-épic (présence/impact) / *Spatial distribution of skeletal parts (inside/outside) and influence of porcupine (presence/impact).*

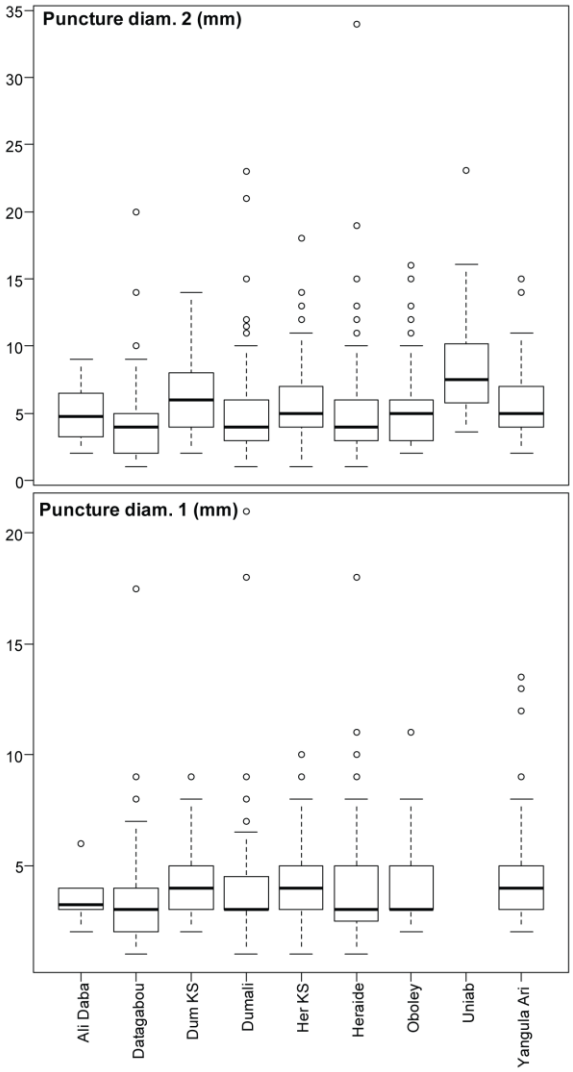
1.3.4.1.3. Analyse morphométrique des traces de carnivores.

Depuis quelques années, il est devenu courant d'effectuer des analyses morphométriques des traces en vue de caractériser et d'identifier l'impact de chaque espèce prédatrice, sur la base de la taille des traces de dents (*e.g.* Selvaggio & Wilder, 2001 ; Dominguez-Rodrigo & Piqueras, 2003 ; Prucca, 2003 ; Campmas & Beauval, 2008 ; Delaney-Rivera *et al.*, 2009 ; Blasco *et al.*, 2011). Deux traces ont été privilégiées en raison de leur fréquente utilisation dans les publications. Elles sont décrites morphologiquement et morphométriquement : les *punctures* et les *pits*. Afin de limiter les problèmes de sélection de matériel ou interprétatif, l'ensemble des traces mesurées est considéré comme étant le résultat de l'action des hyènes. Pour autant, cela ne signifie pas que nous excluons l'impact d'autres prédateurs/compétiteurs.

Les traces de dents présentent une variabilité morphométrique très importante. Les valeurs obtenues pour les *punctures* témoignent de la diversité morphométrique (tab.93). Le diamètre 1 varie de 1 mm à 21mm et le diamètre 2 de 1 mm à 23mm. Les moyennes obtenues pour le diamètre 1 suggèrent pourtant une distribution morphométrique comprise entre 3,3 et 4,4 mm. Le diamètre 2 est plus variable : moyennes comprises entre 4,2 et 8,4mm. A première vue, les *punctures* produits par l'hyène rayée de Datagabou sont plus petits que ceux des hyènes tachetées ou des hyènes brunes d'Uniab. Pourtant le rapport des deux diamètres (considérant les moyennes et écart-types) nuance cette observation, les différences ne sont pas significatives (fig.139). De plus, les valeurs morphométriques publiées vont clairement dans le sens d'une variabilité de taille importante (Selvaggio, 1994 ; Dominguez-Rodrigo & Piqueras, 2003). La représentation *boxplot* confirme bien l'important degré de similitude entre les différents assemblages et les différentes espèces. Excluant les valeurs extrêmes, les différentes médianes et quartiles suggèrent que la morphométrie des traces est relativement proche. Seule la variabilité du diamètre 2 de Dumali KS et d'Uniab semble plus importante que les autres assemblages.

	Puncture					
	Diamètre 1			Diamètre 2		
	n	min-max	moy.	n	min-max	moy.
Dumali	195	1-21	3,844	195	1-23	4,913
Heraide	120	1-18	3,742	121	1-19	4,934
Yangula Ari	99	2-13,5	4,374	99	2-15	5,879
Oboley	75	2-11	3,920	75	2-16	5,260
Datagabou	95	1-17.5	3,335	95	1-20	4,160
Uniab				34	4-23,1	8,359
Dumali KS	86	2-8	4,453	86	2-14	6,151
Heraide KS	147	1-10	4,424	147	1-14	5,865
Ali Daba	20	2-6	3,775	20	2-8,5	5,075

Tableau 93. Données morphométriques (en mm) des *punctures* produits par les hyènes modernes / *Punctures measurements (in mm) produced by extant hyena*.



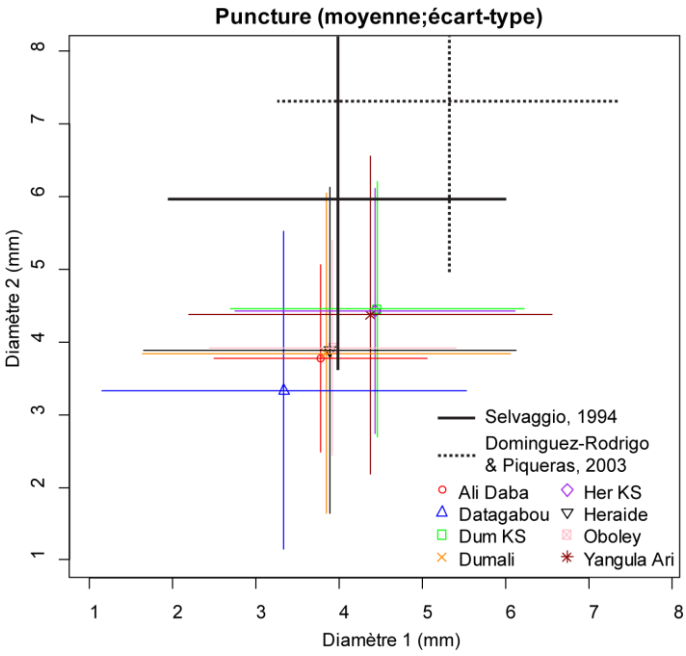


Figure 139. Représentation graphique *boxplot* et projection bivariée (moyenne et écart-type) des valeurs morphométriques des *punctures* produit par les hyènes modernes / *Boxplot representation and breadth/length (mean + SD) ratio of punctures.*

Les *pits* présentent une variabilité morphométrique moindre (tab.94). Le diamètre 1 évolue entre 1mm et 7mm et des moyennes variant de 1,96 à 2,69 mm. La variabilité du diamètre 2 est plus importante en raison de traces plus grandes pour Uniab (tout comme pour les *punctures*) : valeurs comprises entre 1 et 8 sans Uniab et 1 et 11,5 avec Uniab. Les moyennes varient de 1,92 à 3,28 (hors Uniab) et atteignent 5,2 pour Uniab. Ce dernier site présente toujours les traces les plus importantes. En revanche, Datagabou, qui disposait des plus petits *punctures*, est dépassé par Dumali où les *pits* sont plus petits. La projection bivariée (moyenne et écart-type) n'autorise pas de commentaires autres que l'importante diversité morphométrique des *pits* (fig.140). Les données présentées par Selvaggio (1994), Dominguez-Rodrigo & Piqueras (2003) et Delaney-Rivera *et al.* (2009) vont clairement dans le sens de cette variabilité extrême de la taille des

	Pit					
	Diamètre 1			Diamètre 2		
	n	min-max	moy.	n	min-max	moy.
Dumali	25	1-2,5	1,680	25	1-6	1,920
Heraide	52	1-3	2,087	52	1-5	2,548
Yangula Ari	35	1-3	1,714	35	1-7	2,557
Oboley	57	2-5	2,238	57	2-7	3,035
Datagabou	35	1-2	1,957	35	1-4	2,100
Uniab				67	1,7-11,5	5,196
Dumali KS	13	1,5-4	2,269	13	2-4	2,808
Heraide KS	32	1-7	2,687	32	1,5-8	3,281

Tableau 94. Données morphométriques (en mm) des *pits* produits par les hyènes modernes / *Pits measurements (in mm) produced by extant hyena*.

traces de consommation. Ce trait est confirmé par la représentation *boxplot*, aucune différence significative ne peut être soulignée.

En définitive, en dehors de présenter une extrême variabilité (et peut être une taille plus importante des traces produites par l'hyène brune), l'analyse morphométrique ne met pas en évidence de différences d'ordre spécifique (*Crocuta*/*Hyaena*/*Parahyaena*) ou de contexte (*kill site vs.* repaire) comme cela a pu être possible pour la fragmentation des restes osseux. La confrontation avec les données métriques d'autres prédateurs modernes et fossiles autorisera d'autres commentaires de distinction ou similitude.

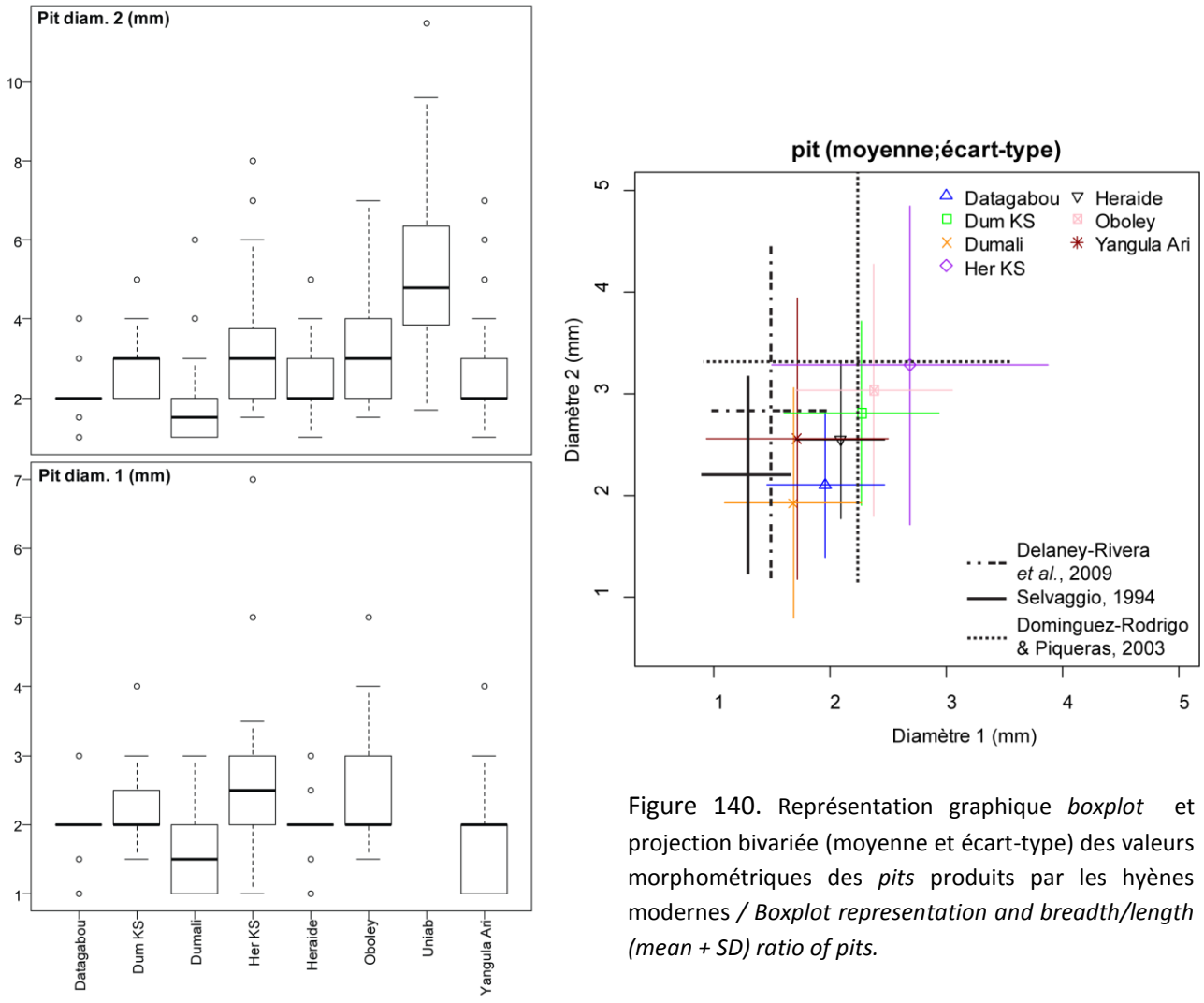


Figure 140. Représentation graphique *boxplot* et projection bivariée (moyenne et écart-type) des valeurs morphométriques des *pits* produits par les hyènes modernes */ Boxplot representation and breadth/length (mean + SD) ratio of pits.*

1.3.4.2. Caractérisation et fréquence des os digérés.

Les os ingérés sont assez rares (entre 2 et 7 restes) et ne représentent qu'une part très faible des assemblages, inférieure à 2% (tab.95). Il est néanmoins intéressant de les décrire (fig.141).
A Dumali, une phalange 1 et une phalange 2, complètes et attribuées à une gazelle, portent les traces caractéristiques de l'action gastrique. A Yangula Ari, ce sont 2 cylindres de métatarses de dik-dik, 1 talus d'âne, 2 phalanges 1 de grand bovidé et un métapode distal qui ont été ingérés, et à Oboley,

une patella, 2 phalanges 1 et 2 phalanges 3 de Caprinés. Le *kill site* d'Heraide présente 2 pièces dissoutes : un métacarpe distal de petit bovidé et un éclat osseux indéterminé de 30 mm de long. Ces pièces ne sont pas issues de coprocénoses et se rapportent à des éléments régurgités. En effet, la taille relativement importante des vestiges (toujours supérieure à 30 mm) ne correspond pas aux tailles et morphologies des fèces collectées (variant de 12 à 82 mm de long et de 10 à 41 mm pour la plus grande largeur sur 446 fèces de Djibouti mesurées, étude en cours). Ce constat est en accord avec les travaux actualistes portant sur le contenu coproscopique des carnivores actuels. Kolska Horwitz (1990) montre que les fragments osseux contenus dans les fèces d'hyènes et chiens modernes mesurent majoritairement entre 0 et 1 cm (80% des restes collectés). 50% des restes issus de fèces de loups actuels mesurent de 1 à 10 mm et un peu plus de 40% entre 11 et 20 mm (Esteban-Nadal *et al.*, 2010). De plus la morphologie des restes osseux ingérés (régurgités) est similaire à ce que l'on peut observer chez d'autres consommateurs d'os. Les phalanges, dans les stades de dissolution avancés dans lesquels nous les retrouvons, correspondent en tous points à ce qui est connu chez le gypaète moderne et fossile (*e.g.* Robert & Vigne, 2002 ; Costamagno *et al.*, 2008 ; Robert & Reumer, 2009 ; Marin-Arroyo *et al.*, 2009 ; Marin-Arroyo & Margalida, 2011 ; Valensi *et al.*, 2011).

Site	Accumulateur	NRT	NRT ingéré	% NRT ingéré
Dumali	*C. crocuta*	494	2	0,40%
Yangula Ari	*C. crocuta*	606	7	1,15%
Oboley	*C. crocuta*	338	5	1,48%
Heraide KS	*C. crocuta*	538	2	0,37%

Tableau 95. Données générales relatives à la représentation des os ingérés au sein des ensembles holocènes / *Ingested bone representation in modern samples*.

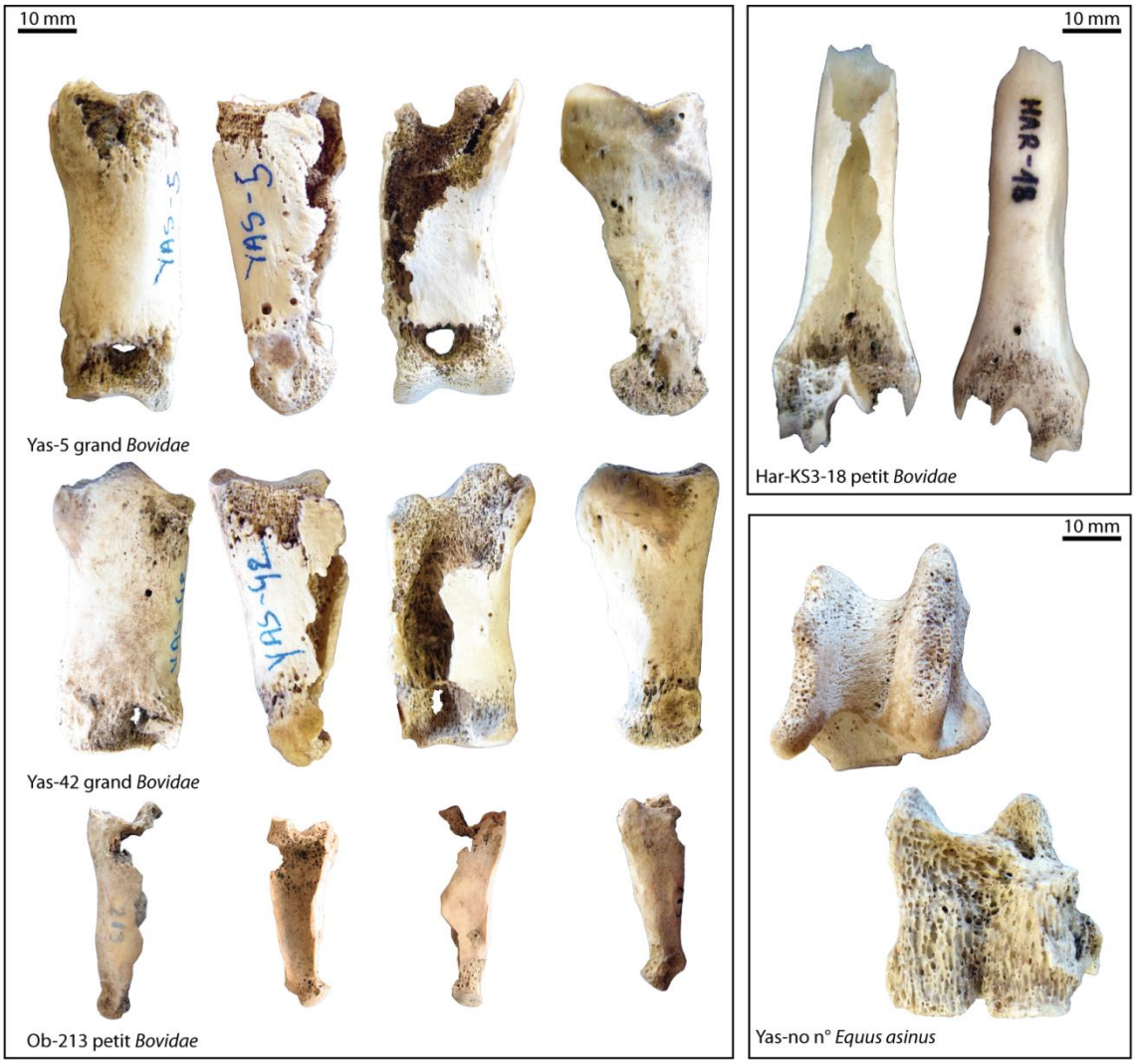


Figure 141. Morphologie des os ingérés par les hyènes modernes / *Morphology of ingested bones*.

1.4. Les accumulations modernes : synthèse des observations.

L'analyse taphonomique des assemblages osseux modifiés et accumulés par les hyènes modernes mettent en avant quelques différences comportementales. Ainsi l'hyène rayée, principalement charognard, accumule plus les os au sein de son repaire et réduit davantage le matériel osseux (prédominance de pièces réduites de type éclat diaphysaire ou portion d'extrémité). A l'inverse, l'hyène tachetée produit des accumulations moindres. Les os sont moins réduits, ce qui est une probable conséquence de modes d'acquisitions plus diversifiés (chasse et charognage). La disponibilité en matière carnée étant plus importante, il n'est alors pas nécessaire d'exploiter intensément les matières osseuses.

En revanche, il semble difficile de distinguer un impact spécifique sur la base de l'observation des morphotypes osseux ou des traces de consommation. La séquence de réduction/consommation d'un os se traduit par des morphotypes similaires entre les différents assemblages, mais aussi entre espèces accumulatrices. De plus, l'intensité des traces de consommation est comparable pour

chaque espèce. La fréquence de représentation des traces ou les valeurs morphométriques ne traduisent aucune distinction.

2. Analyse taphonomique des repaires d'hyènes pléistocènes.

L'analyse taphonomique des accumulations pléistocènes suit le même déroulement que les accumulations modernes : distribution squelettique, caractérisation des destructions osseuses (squelette crânien, axial et appendiculaire), analyse des traces (fréquence et morphométrie). Cette analyse s'en distingue néanmoins par une présentation plus approfondie des espèces-proies (diversité spécifique, classes d'âge des proies).

2.1. Les espèces-proies.

2.1.1. Diversité spécifique.

Cette étude porte sur 5 gisements principaux correspondant à 6 *locii* distincts (Conives, Fouvent, GAP SP, GAP RS, Peyre, Artenac c10) ainsi que deux ensembles paléontologiques complémentaires (Lunel-Viel 1 et Ceyssaguet) en vue de couvrir une échelle chronologique large. Malgré des fonctions de sites proches, cette diversité chronologique entraîne une diversité spécifique : 25 espèces d'Ongulés (depuis le chevreuil jusqu'aux Proboscidiens) sont recensées, dans des proportions diverses (*cf.* Chapitre III Présentation des assemblages). La synthèse de ces listes fauniques en fonction des familles d'Ongulés (*Bovidae, Equidae, Cervidae, Proboscidea, Rhinocerotidae, Caprinae, Suidae*) et des classes de taille (petit ongulé, moyen, grand, mégaherbivore) autorise la comparaison entre les différents sites et groupes spécifiques (fig.142).

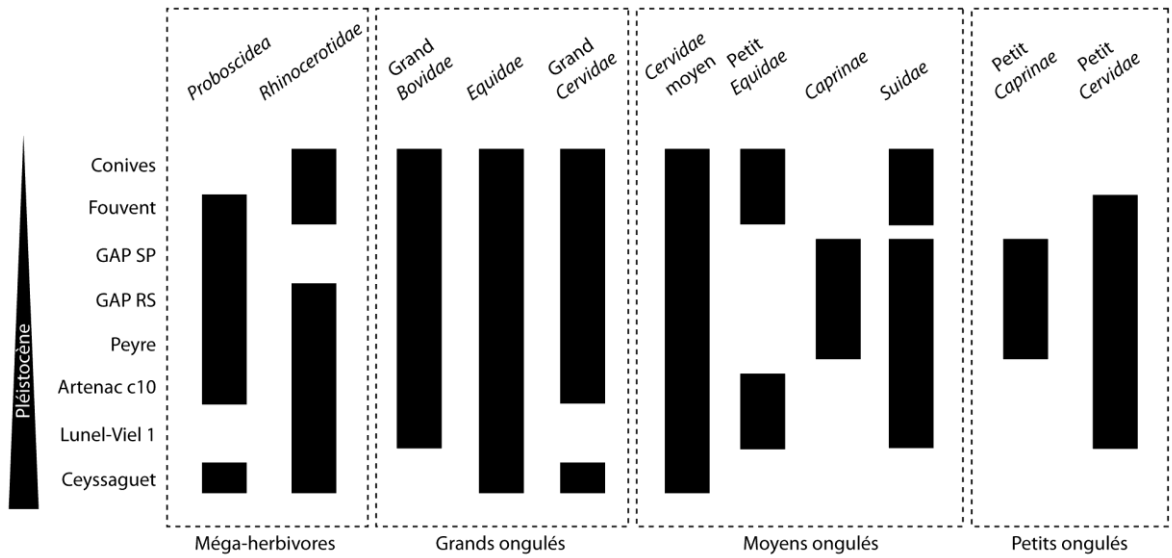


Figure 142. Diversité spécifique des proies et correspondance entre les accumulations pléistocènes / *Prey diversity and connection between Pleistcene bone accumulations.*

2.1.2. Structure de population des ongulés.

L'hyène est généralement considérée comme un collecteur opportuniste et un charognard. En effet, hyènes rayées et brunes fond du charognage leur spécialité (*e.g.* Kruuk, 1976 ; Mills, 1990 ; Mills &

Hofer, 1998) tandis que l'hyène tachetée réalise des chasses lui donnant accès à une grande diversité de proies et de classes d'âge (*e.g.* Kruuk, 1972). L'hyène des cavernes chasse et collecte une grande variété d'Ongulés (*cf. supra*). L'observation des structures de population des proies doit permettre de savoir si l'hyène opère une sélection au sein des classes d'âge et ce en fonction des classes de taille et, par extension, la part de charognage et de chasse. La figure 143 et le tableau 96 présentent la structure des populations d'Ongulés selon deux points de vue : 1) considérant les proies selon leur classe de taille et 2) prenant en compte les 4 espèces principalement représentées dans les assemblages (Rhinocéros, Bovidés, Equidés, Cerfs).

1) Les proies de petite taille (chevreuil, chamois) sont principalement représentées par des individus adultes (Fouvent 100%, Artenac c10 100%, GAP SP 70%, GAP RS 60%). Pour Peyre, la structure est plus complexe et se rapproche d'une courbe type catastrophique (Juvéniles=37,5%, Adultes=37,5%, Séniles=25%). Pour les proies de taille moyenne (Cervidés, Equidés, Caprinés), toutes les classes d'âge sont représentées, dans des proportions assez équilibrées (juvéniles et adultes). Les adultes dominent dans tous les assemblages avec des fréquences comprises entre 39 et 42%. Seul GAP RS voit les juvéniles mieux représentés (48% contre 45% d'adultes) et les séniles plus rares (fréquences comprises entre 6 et 19%). Le cas de Fouvent est plus particulier : dominé par les adultes (39%), les proportions de juvéniles et de séniles sont assez équilibrées (respectivement 28 et 32%). Les structures des populations des grandes proies (Rhinocérotidés, Mégacéros, Bovidés) sont nettement plus diversifiées. A Conives et Fouvent, les juvéniles et séniles ont été préférentiellement consommés (40 à 46% de juvéniles, 29 à 31% de séniles).

2) 3 types de populations de cerf sont observables. Les 2 *locii* de GAP et Conives sont largement dominés par les juvéniles (respectivement 60, 58 et 67%). Les séniles sont absents de GAP. Artenac c10 et Peyre disposent de proportions importantes et relativement équivalentes de juvéniles et d'adultes (40% et 40% à Artenac c10 ; 37% et 40% à Peyre). Les séniles représentent environ 20% des populations. La population de cerf de Fouvent est, quant à elle, dominée par les adultes (50%) et les séniles (40%). Les poulains sont préférentiellement consommés à Fouvent (40%), Artenac c10 (42%) et GAP RS (50%). Les chevaux adultes ont été principalement consommés à Conives (70%) et Peyre (50%). Les 3 individus de GAP SP ne représentent que des chevaux séniles. Les populations de Bovidés sont variées. Les adultes sont dominants à GAP RS (80%), GAP SP (60%) et Peyre (67%). Les populations de Conives, Fouvent et Artenac c10 se rapprochent plus d'un profil catastrophique avec de nombreux juvéniles. Concernant les Rhinocéros, les jeunes et les séniles sont présents.

La variabilité des structures des populations caractérise les proies de l'hyène des cavernes. Les adultes dominent les proies de petite taille. On peut supposer une chasse pour expliquer cette distribution.
Deux ensembles se distinguent pour les cerfs : les juvéniles dominants (Conives, GAP RS, GAP SP) et les adultes dominants (Fouvent, Artenac c10, Peyre).
De même deux ensembles apparaissent pour les Bovidés : les adultes largement dominants (GAP SP, GAP RS, Peyre) et un « équilibre » entre les classes d'âge (Conives, Fouvent, Artenac c10).
Cette scission en deux ensembles de repaires pour la collecte des cerfs et bovidés traduit soit une différence comportementale, soit une accessibilité différente aux populations d'Ongulés (influence

environnementale ?). Les méga-herbivores (Rhinocérotidés) sont systématiquement représentés par les juvéniles et les séniles, traduisant une potentielle collecte/chasse opportuniste.

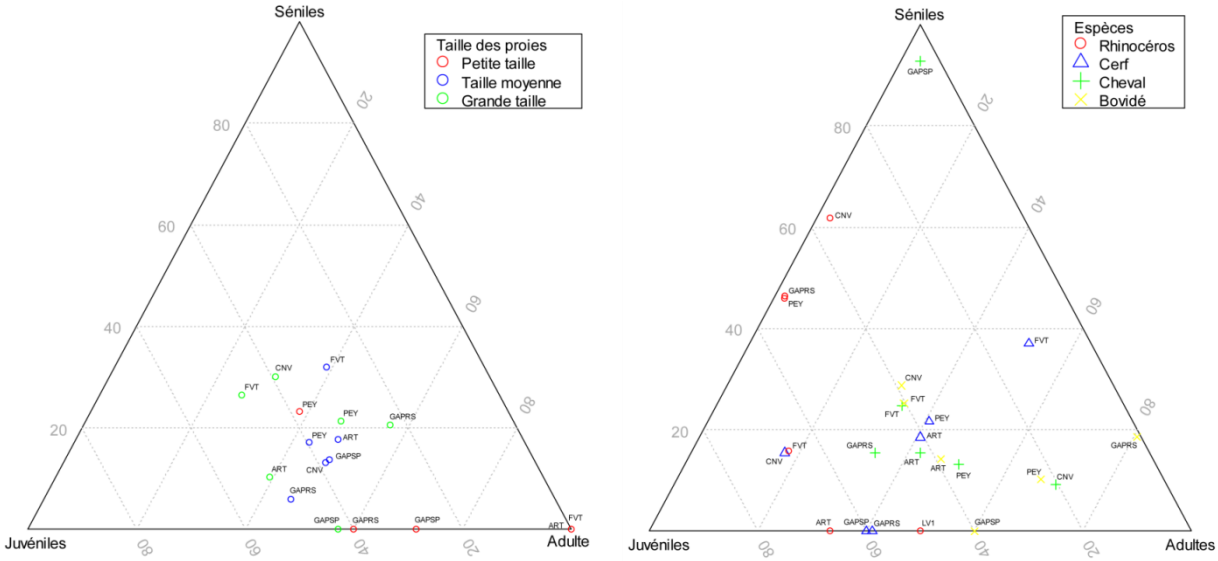


Figure 143. Structure des populations d'ongulés par sites et de la classe de taille (petite, moyenne et grande) et structure des populations des quatre principales proies (Rhinocéros, Cerf, Cheval, Bovidé) / *Ungulata population structure per sites and size classes (small, medium, large) and per fourth major preys (Rhinoceros, Red deer, Horse, Bovid).*

		Petit		Moyen			Grand				Méga-herbivore	
		Cervidé (petit)	Capriné (petit)	Suidé	Capriné (moyen)	Cervidé (moyen)	Equidé (petit)	Equidé	Cervidé (grand)	Bovidé	Rhinocérotidé	Proboscidien
Conives	Juvénile			1/50		5/63		2/20	1/50	11/38	1/33	(2+)
	Adulte					2/25	1/100	7/70	1/50	9/31		
	Sénile			1/50		1/12		1/10		9/31	2/67	
	Total			**2**		**8**	**1**	**10**	**2**	**29**	**3**	**(2+)**
Fouvent	Juvénile					5/19		12/40	3/19	13/39	23/66	
	Adulte	3/100				11/42	2/67	10/33	4/25	11/33	6/17	
	Sénile					10/38	1/33	8/27	9/56	9/27	6/17	
	Total	**3**				**26**	**3**	**30**	**16**	**33**	**35**	
GAP RS	Juvénile	4/44		1/20	1/33	10/59		3/50			1/50	1/100
	Adulte	5/56	1/100	3/60	2/67	7/41		2/33	1/100	4/80		
	Sénile			1/20				1/17		1/20	1/50	
	Total	**9**	**1**	**5**	**3**	**17**		**6**	**1**	**5**	**2**	**1**
GAP SP	Juvénile	4/36			4/36	6/60				2/40		1/100
	Adulte	7/64	3/100	3/100	6/55	4/40			1/100	3/60		
	Sénile				1/9			3/100				
	Total	**11**	**3**	**3**	**11**	**10**		**3**	**1**	**5**		**1**
Peyre	Juvénile	2/40	1/33	3/75	2/33	11/37		5/36		2/22	1/50	1/100
	Adulte	2/40	1/33	1/25	3/50	12/40		7/50		6/67		
	Sénile	1/20	1/33		1/17	7/23		2/14	1/100	1/11	1/50	
	Total	**5**	**3**	**4**	**6**	**30**		**14**	**1**	**9**	**2**	**1**
Artenac c10	Juvénile					2/33		5/42	1/100	5/38	2/67	1/100
	Adulte	1/100		1/50		3/50	1/100	5/42		6/46	1/33	
	Sénile			1/50		1/17		2/16		2/16		
	Total	1		2		6	1	12	1	13	3	1

Tableau 96. Structure des populations d'ongulés par sites et par groupe spécifique (NMI défini à partir du matériel dentaire ; x/x=NMI/%NMI) / *Ungulate population structures per species (MNI based on teeth material ; x/x=MNI/%MNI).*

2.2. Distribution squelettique.

Les dents isolées, résultat de la fragmentation des crânes et mandibules, sont les éléments squelettiques les plus fréquents car les plus résistants. Afin d'éviter tous biais liés à une surreprésentation, les dents isolées ont été exclues de la distribution squelettique des ongulés pléistocènes. La figure 144 et le tableau 97 présentent la distribution squelettique des petites (chevreuil, chamois) et moyennes proies (cerf, bouquetin).

Les chevreuils sont faiblement représentés à Artenac c10 (n=4) et Fouvent (n=10). Les rares pièces qui leur sont attribuées appartiennent au squelette appendiculaire. Les petits cervidés et caprinés sont représentés à Peyre par 38 restes. Le squelette appendiculaire domine la distribution : les membres antérieurs et postérieurs sont bien représentés. Le squelette axial n'est attesté que par deux vertèbres (6% du matériel). L'échantillon de GAP RS (n=82) concerne à la fois le chamois et le chevreuil. Les restes crâniens, ceintures et appendiculaires sont présents. Les fragments de crânes, mandibules et bois ne concernent que 1 à 5% du matériel. En revanche, le squelette appendiculaire et les ceintures sont plus fréquents. L'ensemble des éléments des membres antérieurs et postérieurs sont présents. Les scapulas, fémurs et tarsiens (calcaneum) représentent chacun 6 à 10%. Les métatarsiens sont les plus abondants (n=15, 12%). Le matériel de GAP SP (n=150) présente la distribution la plus équilibrée. Les éléments du squelette crânien, axial et appendiculaire sont représentés (1 à 5% pour chaque type d'os) et suggèrent une introduction des carcasses dans leur ensemble. En dehors des phalanges 1 et 2 (n=12 et n=17), le membre postérieur est le plus fréquent (plus particulièrement le tibia n=11 et le métatarse n=15).

Selon certains auteurs, il existe une relation entre taille de la proie et distribution squelettique au sein des repaires : les restes crâniens et axiaux des petites proies sont surreprésentés par rapport aux éléments appendiculaires (Cruz-Uribe, 1991 ; Fosse, 1994). Hormis le cas particulier de GAP SP, la distribution des petites proies ne répond pas à ce modèle : le squelette appendiculaire (même pour les plus petits échantillons) est le plus fréquent. Deux espèces sont considérées pour les proies de taille moyenne : le bouquetin et le cerf.

Seul 7 restes sont rapportés au Bouquetin de GAP RS et ne concernent que les bas de pattes (tarsiens, métapodes et phalanges). Les 49 pièces de GAP SP montrent une surreprésentation du train arrière (coxal=8, 16% ; fémur=5, 10% ; tibia=2, 4% ; métatarse=3, 6%). La ceinture scapulaire et les os du membre antérieur (humérus, radio-ulna) sont moins fréquents (1 à 5% par élément). Les éléments crâniens (maxillaires et mandibules) représentent 18% du matériel. Peyre dispose de la distribution la plus large : le squelette crânien, axial et appendiculaire sont représentés. Le membre antérieur (humérus, radio-ulna, métacarpe) est fréquent (respectivement n=8, 7%, n=13, 12% et n=8, 7%). Le tibia (n=14, 13%) et le métatarse (n=11, 10%) dominent le membre postérieur. Le squelette axial n'est pas sous-représenté : 13 vertèbres sont rapportées au bouquetin (12%).

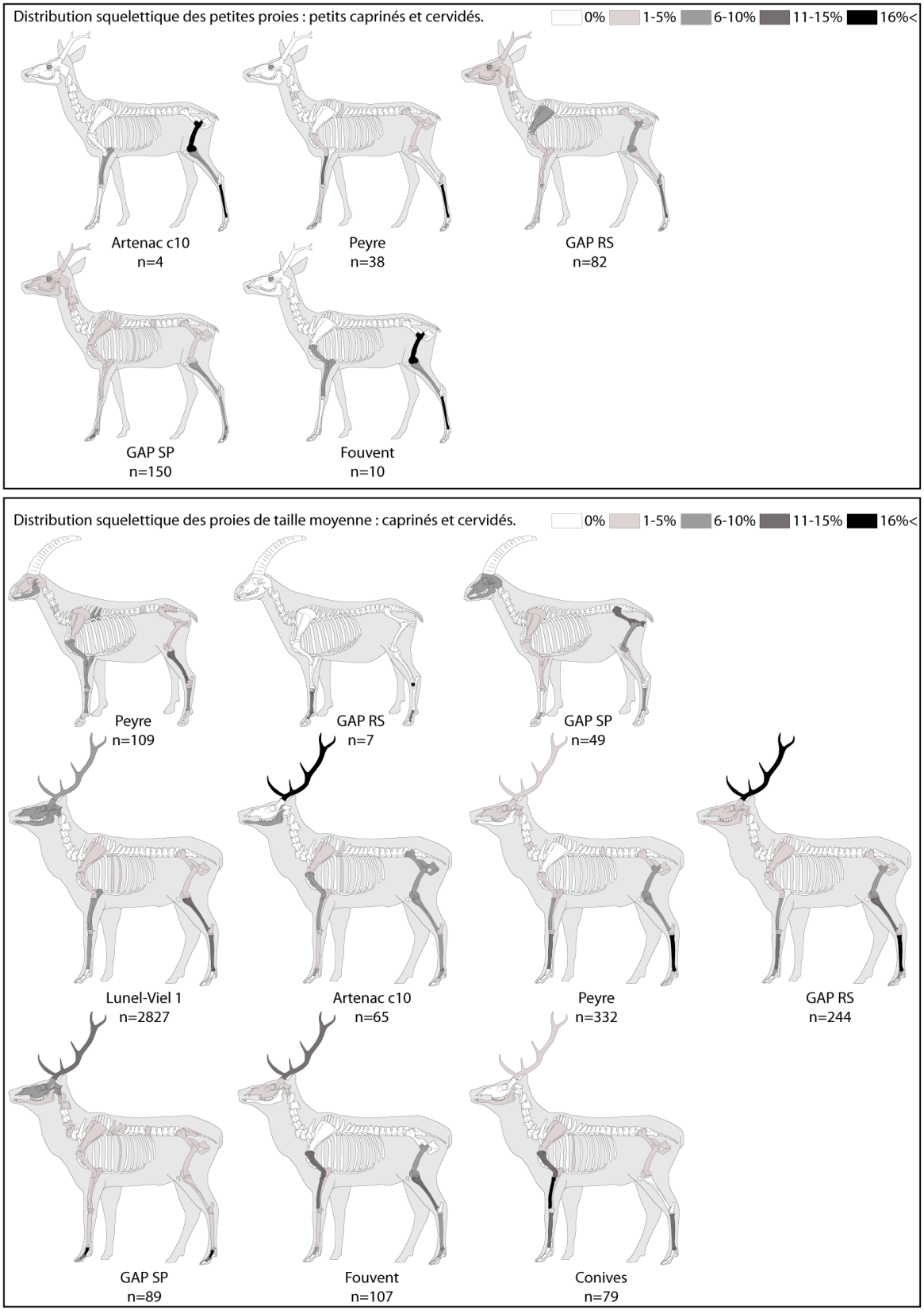
La distribution squelettique des cerfs est à peu près commune à tous les échantillons : les bois sont constamment représentés (fréquence variant de 1% à Conives et Peyre à 23% à Artenac c10). La présence d'éléments crâniens est plus variable : absent d'Artenac c10 et de Conives, ils représentent de 4 à 11% du matériel des autres assemblages. Chaque os long est présent et régulièrement mieux représenté que les autres éléments squelettiques. La distribution de GAP SP se distingue. En dehors

des acropodes (36% à eux seuls), des restes crâniens (11%) et bois (13%), la représentation des autres éléments squelettiques (mandibules, vertèbres, appendiculaires) est assez équilibrée.

Deux espèces sont distinguées pour les grandes proies (fig.145): les chevaux et les Bovidés. Les échantillons de chevaux sont très diversifiés (entre 6 et 330 restes). L'ensemble de GAP SP, trop faible (n=6) est exclu. Ceux de GAP RS et Conives, encore faibles (n=19, n=21), répondent au ratio crânien/post-crânien : l'appendiculaire domine. Les échantillons d'Artenac c10, Peyre et Lunel-Viel 1, plus importants (n=119, n=149, n=330), suivent le même modèle. Contrairement à Artenac, les ceintures sont bien représentées dans les 2 autres gisements. Il faut remarquer la présence régulière des fragments crâniens (maxillaire principalement) et mandibulaires. Les Bovidés des différents gisements répondent tout à fait au ratio crânien/post-crânien (Cruz-Uribe, 1991 ; Fosse, 1994). Le squelette crânien (crânes et mandibules) est représenté dans 6 assemblages (Lunel-Viel 1, Artenac c10, Peyre, GAP RS, Fouvent, Conives) mais reste minoritaire. Les os longs et les ceintures sont fréquents. Les éléments osseux de Rhinocérotidés, hors dents isolées, sont rares : Lunel-Viel 1=31, Artenac c10=4, Peyre=5, GAP RS=2, Fouvent=39, Conives=2. Pour la plupart de ces gisements, aucune autre hypothèse qu'une collecte opportuniste ne peut expliquer cette distribution. En revanche, la représentation des os longs et ceintures des Rhinocérotidés de Lunel-Viel 1 et Fouvent s'accorde avec les observations précédentes sur les Bovidés et les Equidés.

	Petite proie					Proie moyenne							Grande proie						
	FVT	GAP SP	GAP RS	PEY	ART	CNV	FVT	GAP SP	GAP RS	PEY	ART	LV1	CNV	FVT	GAP SP	GAP RS	PEY	ART	LV1
bois		8 (5)	2 (2)		1 (25)	1 (1)	15 (14)	12 (9)	38 (15)	2 (<1)	15 (23)	194 (7)							
Crâne		6 (4)	2 (2)		1 (25)		3 (3)	6 (4)	3 (1)	7 (1)		2 (<1)	10 (2)	14 (10)			11 (4)	3 (1)	1 (<1)
Maxillaire		2 (1)	1 (1)				1 (1)	6 (4)	3 (1)	12 (3)		215 (8)	4 (<1)	1 (<1)			6 (2)	6 (2)	15 (1)
Mandibule		5 (3)	3 (4)			4 (5)		7 (5)	5 (2)	6 (1)	5 (8)	266 (9)	10 (2)	3 (2)		1 (1)	6 (2)	11 (4)	25 (2)
Atlas		3 (2)	1 (1)					1 (<1)				1 (<1)				1 (1)			1 (<1)
Axis		1 (<1)						1 (<1)					1 (<1)			1 (1)			2 (<1)
Cervicale		5 (3)	2 (2)	1 (3)				2 (1)	2 (<1)	5 (1)		4 (<1)	1 (<1)	3 (2)	1 (7)	2 (3)	1 (<1)		1 (<1)
Thoracique		5 (3)		1 (3)				4 (3)	1 (<1)	8 (2)	2 (3)		2 (<1)					1 (<1)	
Lombaire		1 (<1)						1 (<1)	2 (<1)	6 (1)							1 (<1)	1 (<1)	2 (<1)
Sacrum								1 (<1)		1 (<1)				1 (<1)		1 (1)			1 (<1)
Côte		1 (<1)				1 (1)		1 (<1)			2 (3)	73 (3)	2 (<1)			1 (1)	12 (4)		4 (<1)
Scapula		6 (4)	8 (10)			1 (1)		3 (2)	7 (3)	6 (1)	1 (1)	39 (1)	8 (1)	1 (<1)	3 (21)	1 (1)	2 (<1)	1 (<1)	15 (1)
Humérus	1 (10)	8 (5)	2 (2)	2 (5)		11 (14)	14 (13)	4 (3)	10 (4)	26 (6)	5 (7)	147 (5)	120 (20)	11 (8)	1 (7)	1 (1)	11 (4)	11 (4)	103 (7)
Radius	1 (10)	6 (4)	2 (2)	4 (10)	2 (50)	18 (23)	10 (9)	4 (3)	14 (5)	30 (7)	4 (6)		29 (5)	10 (7)		5 (8)	14 (5)	15 (5)	
Radio-ulna		1 (<1)						1 (<1)	1 (<1)	8 (2)	1 (1)	185 (6)	30 (5)	1 (<1)			5 (2)	8 (3)	167 (12)
Ulna	1 (10)	3 (2)	4 (5)			1 (1)	1 (1)	3 (2)	4 (2)	10 (2)	1 (1)		23 (4)	3 (2)		1 (1)	4 (1)	2 (<1)	
Carpien		3 (2)	7 (8)	1 (3)			4 (4)	4 (3)	6 (2)	13 (3)	2 (3)	34 (1)	2 (<1)	4 (3)	1 (7)	1 (1)	13 (5)	28 (10)	20 (1)
Métacarpe		8 (5)	4 (5)	2 (5)		9 (11)	2 (2)	2 (1)	25 (10)	57 (13)	2 (3)	192 (7)	59 (10)	6 (4)	1 (7)	5 (8)	16 (6)	31 (11)	247 (18)
Pelvis		4 (3)	1 (1)	1 (3)		3 (4)		9 (6)	4 (2)	6 (1)	3 (5)	29 (1)	17 (3)	2 (1)	1 (7)		9 (3)		23 (2)
Fémur	2 (20)	3 (2)	8 (10)	1 (3)		1 (1)	9 (8)	9 (6)	14 (5)	29 (7)	4 (6)	36 (1)	43 (7)	13 (9)		5 (8)	11 (4)	7 (2)	40 (3)
Patella			1 (1)				1 (1)	2 (1)		1 (<1)							1 (<1)		
Tibia	1 (10)	11 (7)	2 (2)			17 (22)	12 (11)	4 (3)	26 (10)	44 (10)	3 (5)	317 (11)	122 (21)	26 (18)	2 (14)	8 (12)	24 (9)	22 (8)	105 (7)
Calcaneuù		1 (<1)	7 (8)	2 (5)				3 (2)	1 (<1)	7 (1)	1 (1)	50 (2)	5 (<1)	8 (5)		2 (3)	5 (2)	13 (5)	91 (6)
Talus	1 (10)	5 (3)		3 (8)			2 (2)	1 (<1)	5 (2)	5 (1)	3 (4)	52 (2)	3 (<1)	5 (3)		1 (1)	10 (4)	25 (9)	92 (6)
Tarsien		2 (1)	4 (5)				2 (2)		5 (2)	4 (<1)		48 (1)	1 (<1)	3 (2)		8 (12)	22 (8)	11 (4)	83 (6)
Métatarsien	3 (30)	15 (10)	10 (12)	12 (32)		9 (11)	7 (6)	6 (4)	48 (19)	107 (24)	4 (6)	423 (15)	58 (10)	10 (7)		4 (6)	22 (8)	30 (11)	231 (16)
Phalange 1		12 (8)	3 (4)	1 (3)		1 (1)	8 (7)	17 (12)	14 (5)	11 (2)	3 (5)	9 (<1)	4 (<1)	4 (3)	1 (7)	1 (1)	17 (6)	12 (4)	59 (4)
Phalange 2		17 (11)	1 (1)	3 (8)			5 (5)	14 (10)	4 (2)	9 (2)	2 (3)	23 (1)	4 (<1)	2 (1)		2 (3)	1 (<1)	15 (5)	25 (2)
Phalange 3		8 (5)	6 (7)	2 (5)			4 (4)	8 (5)	3 (1)	8 (2)		1 (<1)	1 (<1)	4 (3)	2 (14)	1 (1)	4 (1)	3 (1)	37 (2)
Métapode			1 (1)	2 (5)		2 (3)	7 (6)	1 (<1)	6 (2)	13 (3)	2 (3)	147 (17)	15 (3)	9 (6)	1 (7)	5 (7)	45 (16)	24 (8)	12 (<1)
Total	**10**	**150**	**82**	**38**	**4**	**79**	**107**	**137**	**251**	**441**	**65**	**2827**	**574**	**144**	**14**	**64**	**273**	**280**	**1402**

Tableau 97. Représentation des éléments squelettiques des Ongulés collectés sur les repaires pléistocènes (NR(%NR)) / *Ungulate skeletal part distribution recovered from Pleistocene hyena dens (NISP(%NISP))*.



-

Figure 144. Distribution squelettiques des petites et moyennes proies accumulées dans les repaires pléistocènes. Silhouettes squelettiques par M. Coutereau et collaborateurs (© 1996-2012 ArchéoZoo.org) / *Small to medium prey skeletal part distribution from Pleistocene hyena dens.*

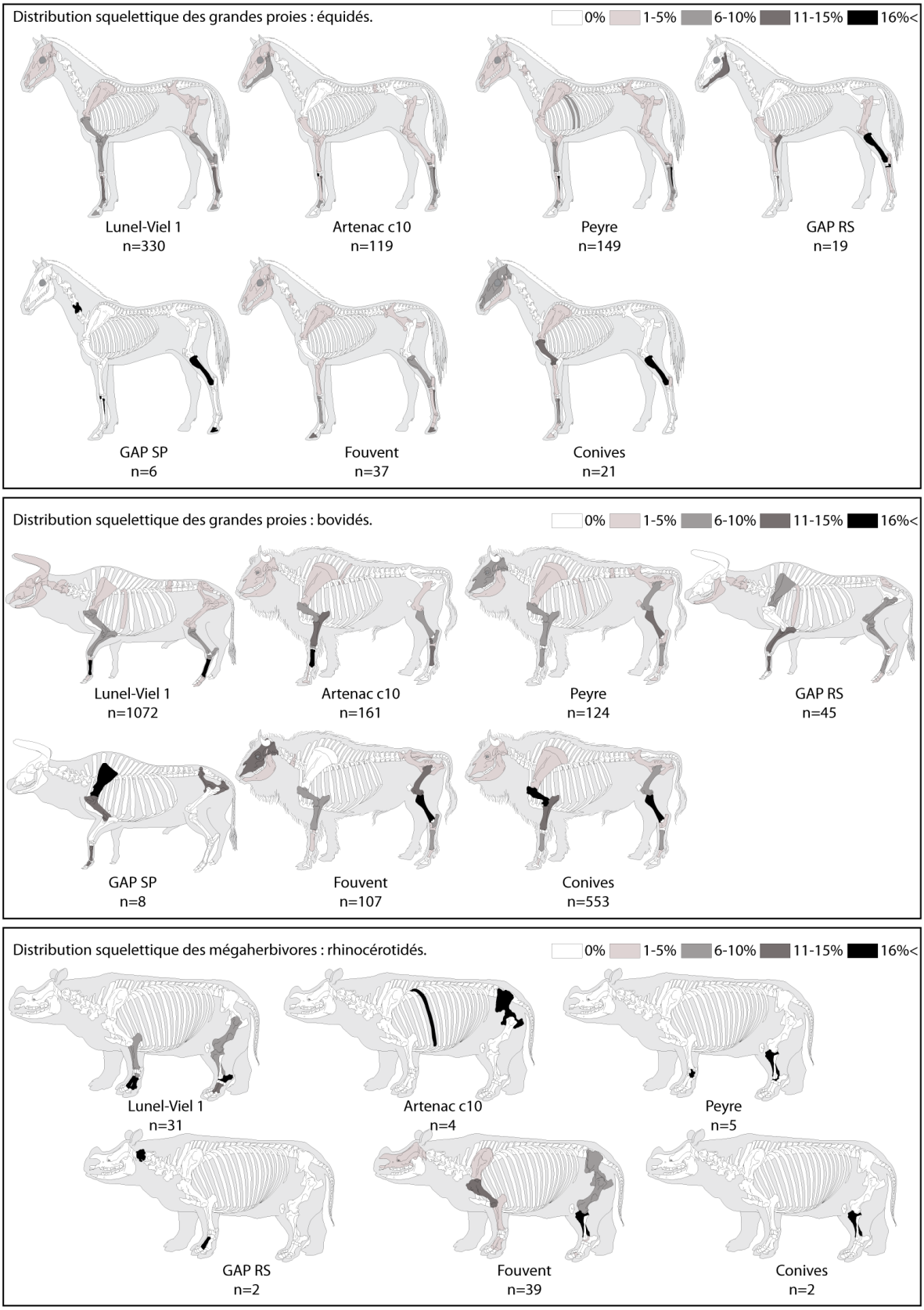


Figure 145. Distribution squelettiques des grandes proies et mégaherbivores accumulées dans les repaires pléistocènes. Silhouettes squelettiques par M. Coutereau et collaborateurs (© 1996-2012 ArchéoZoo.org) / *Large to Megaherbivore prey skeletal part distribution from Pleistocene hyena dens.*

2.3. Caractérisation des destructions/consommations osseuses.

2.3.1. Le squelette crânien.

La description du squelette crânien des proies de l'hyène pléistocène concerne 3 types d'éléments squelettiques : les bois de Cervidés, les fragments crâniens et les portions mandibulaires. La consommation des crânes est définie sur la base des séquences observées pour le registre moderne (fig.146). Dans le cadre de cette séquence, les éléments de bois sont considérés comme des fragments consommés de stade 4b.

Le matériel est assez rare (n moyen=123, n grand=67) et représente principalement des éléments de maxillaire et de bois attribués aux derniers stades de consommation (4a et 4b). L'absence de crâne complet ou sub-complet (stade 1 et 2) peut être le résultat de la conservation différentielle. Néanmoins, sur la base du matériel disponible, il apparaît que les éléments crâniens sont fortement réduits. La morphologie des éléments de maxillaire correspond en touts points aux fragments de stade 3a et 4a observés dans le registre moderne (fig.147). L'association récurrente morphologie spécifique/traces de dents (*fracture scars* principalement) penche en faveur d'une fracturation intentionnelle, et non naturelle, en vue de la consommation des matières nutritives (viande, graisse, pulpe). Les fragments crâniens rapportés au stade 4b confirment cette hypothèse : 36 d'entre eux (23% des fragments 4b) sont des rochers ingérés.

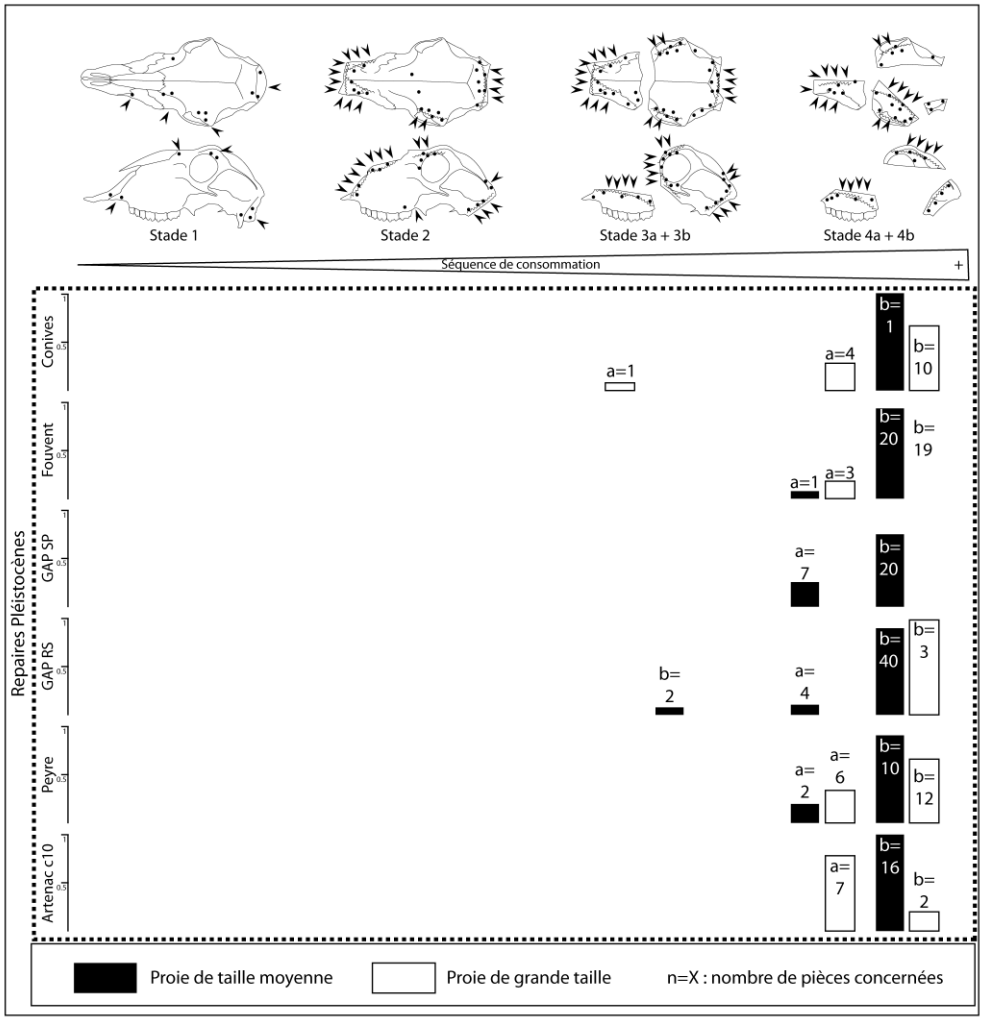


Figure 146. Fréquence de représentation des différents stades de réduction des crânes au sein des assemblages pléistocènes / *Frequencies of each skull reduction stage in each Pleistocene sample*.

Les bois de Cervidés sont des éléments assez courants dans les repaires, assez pour considérer leur présence comme un critère de caractérisation du repaire (Buckland, 1821 ; Stiner, 1991). Le matériel de Conives renferme 1 bois de Cervidé, 15 à Fouvent, 2 à Peyre, 38 à GAP RS, 12 à GAP SP, 15 à Artenac c10 et 194 à Lunel-Viel 1. Il s'agit majoritairement de bois de chute même si des massacres sont reconnus (Lunel-Viel 1, GAP SP, RS et Artenac c10). Les fragments de bois restent assez rares dans nos ensembles (*e.g.* la pièce de Conives correspond à un fragment d'époi ingéré de renne) ainsi que les éléments sub-complets (*e.g.* Fvt90 F10 B 323, un bois de renne sub-entier). Quelle que soit l'espèce considérée, le bois rongé présente une morphologie similaire : la base portant le (ou les deux) premier(s) andouiller(s) fortement mâchonné(s) (fig.148). Ces pièces caractéristiques, anciennement connues, ont été décrites ou figurées dans de nombreux sites à hyènes (Kirkdale : Buckland, 1821 ; Teufelslucken : Thenius, 1966 ; Camiac : Guadelli, 1987 ; Guattari : Stiner, 1991 ; Lunel-Viel 1 : Fosse, 1994 ; Labeko Koba : Altuna & Mariezkurrena, 2000 ; Tournal : Magniez, 2010).

La fragmentation des mandibules repose sur l'observation de 97 vestiges (52 rapportés aux proies de taille moyenne et 45 aux grandes). La répartition des différents morphotypes suggère une consommation intense des mandibules quelle que soit la taille considérée (fig.149). Les fragments (stade *) dominent généralement les assemblages. En dehors des éclats osseux, les mandibules consommées sont abandonnées aux stades 3 et 4 (fig.150). Tout comme les maxillaires ou les bois, la morphologie de ces pièces est commune à l'ensemble des proies et récurrente dans tous les sites à hyènes modernes (*e.g.* Brain, 1981 ; Lam, 1992 ; Schick *et al.*, 2007) et fossiles (*e.g.* Lunel-Viel 1, Fosse, 1994 ; Untermassfeld, Kahlke, 2001 ; Venta Micena, Arribas & Palmqvist, 1998 ; Haro River Quarry, Saunders & Dawson, 1998 ; Labeko Koba, Altuna & Mariezkurrena, 2000 ; Tournal, Magniez, 2010).

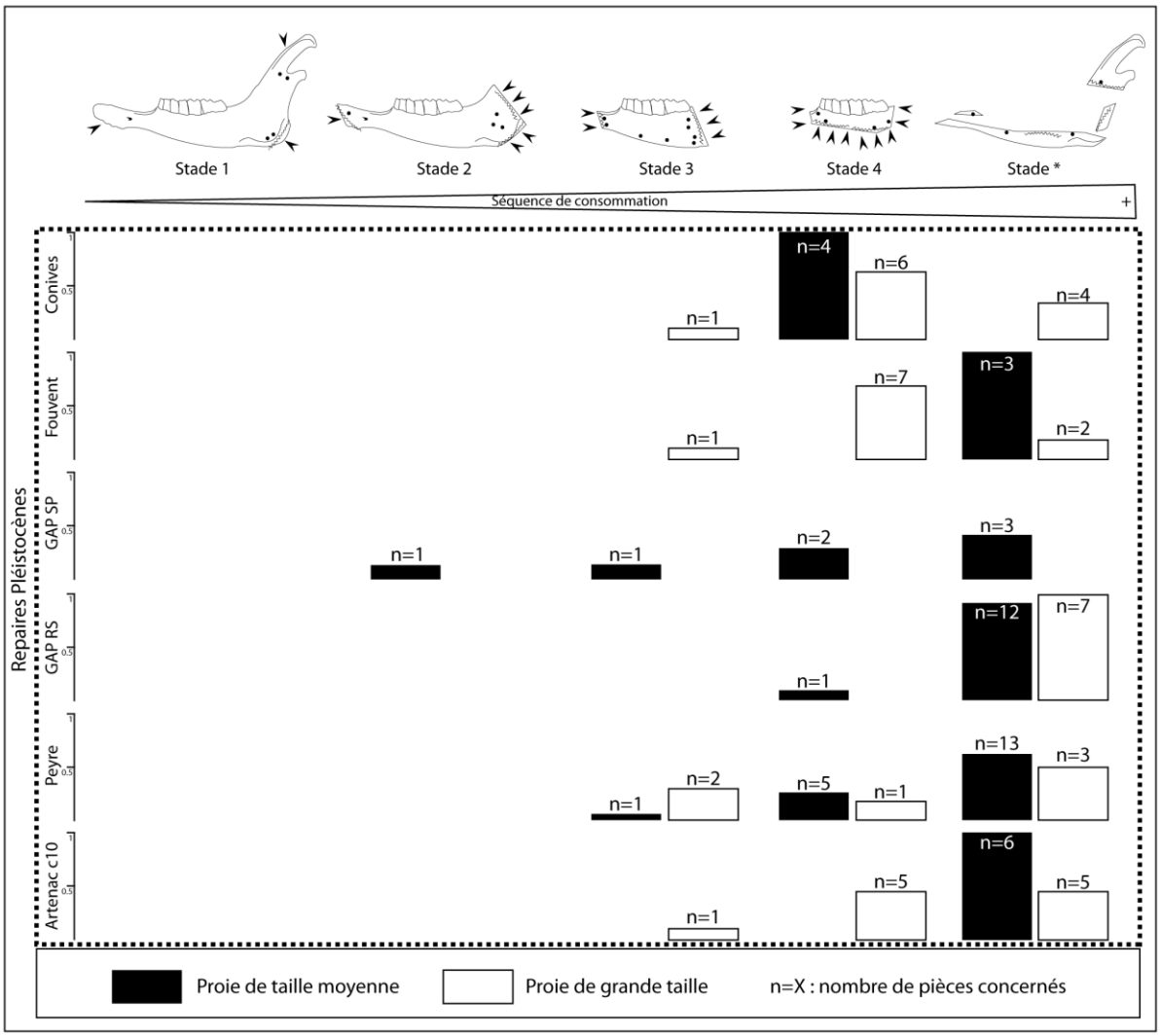


Figure 149. Fréquence de représentation des différents stades de réduction des mandibules, au sein des assemblages pléistocènes / *Frequencies of each mandible reduction stage in each Pleistocene sample*.

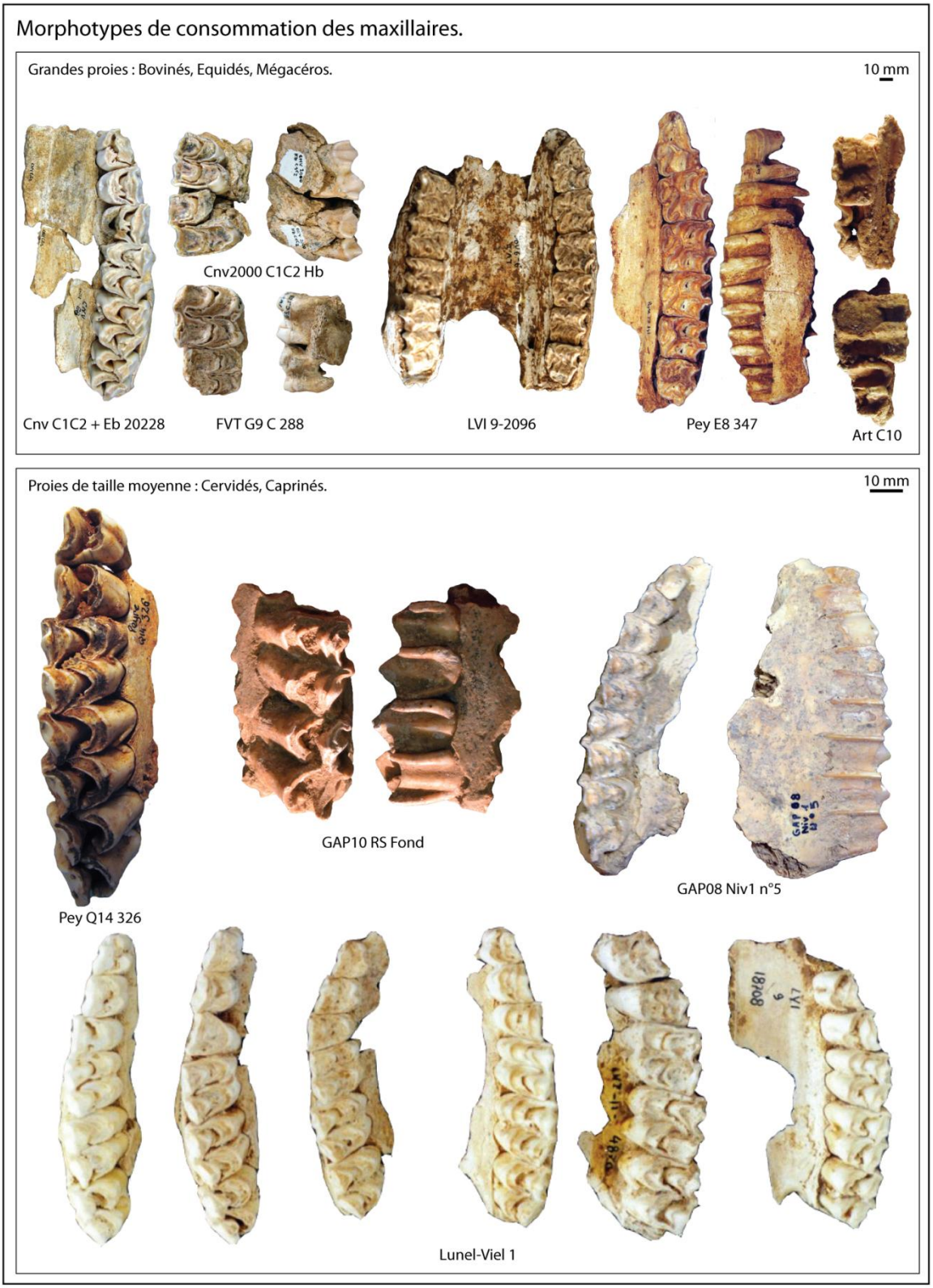


Figure 147. Morphotypes de consommation des maxillaires (Lunel-Viel, photo. P. Fosse) / *Morphology od consumed maxillary (Lunel-Viel, pictures P. Fosse).*

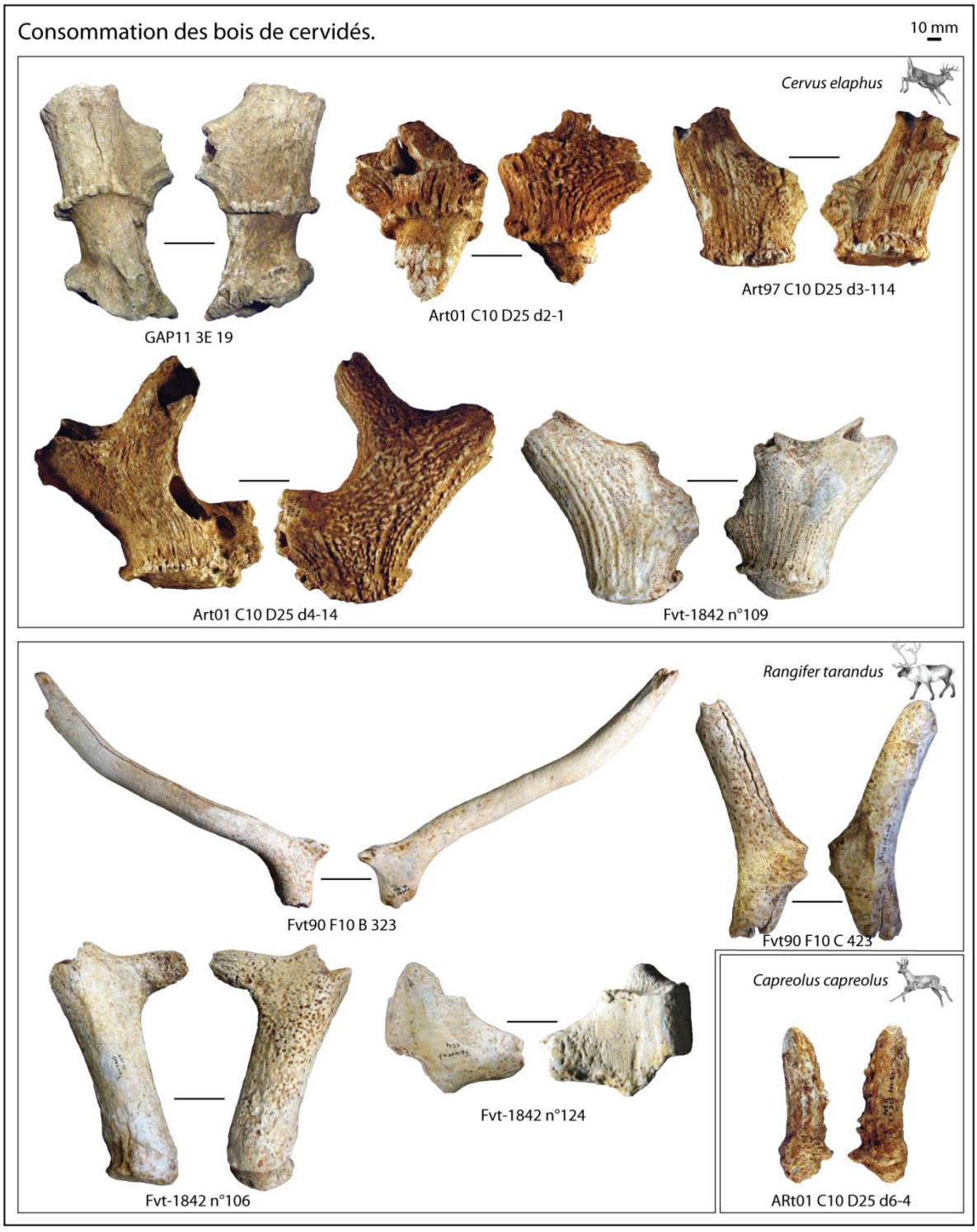


Figure 148. Morphotypes de consommation des bois de cervidés / *Morphology of consumed antler*.

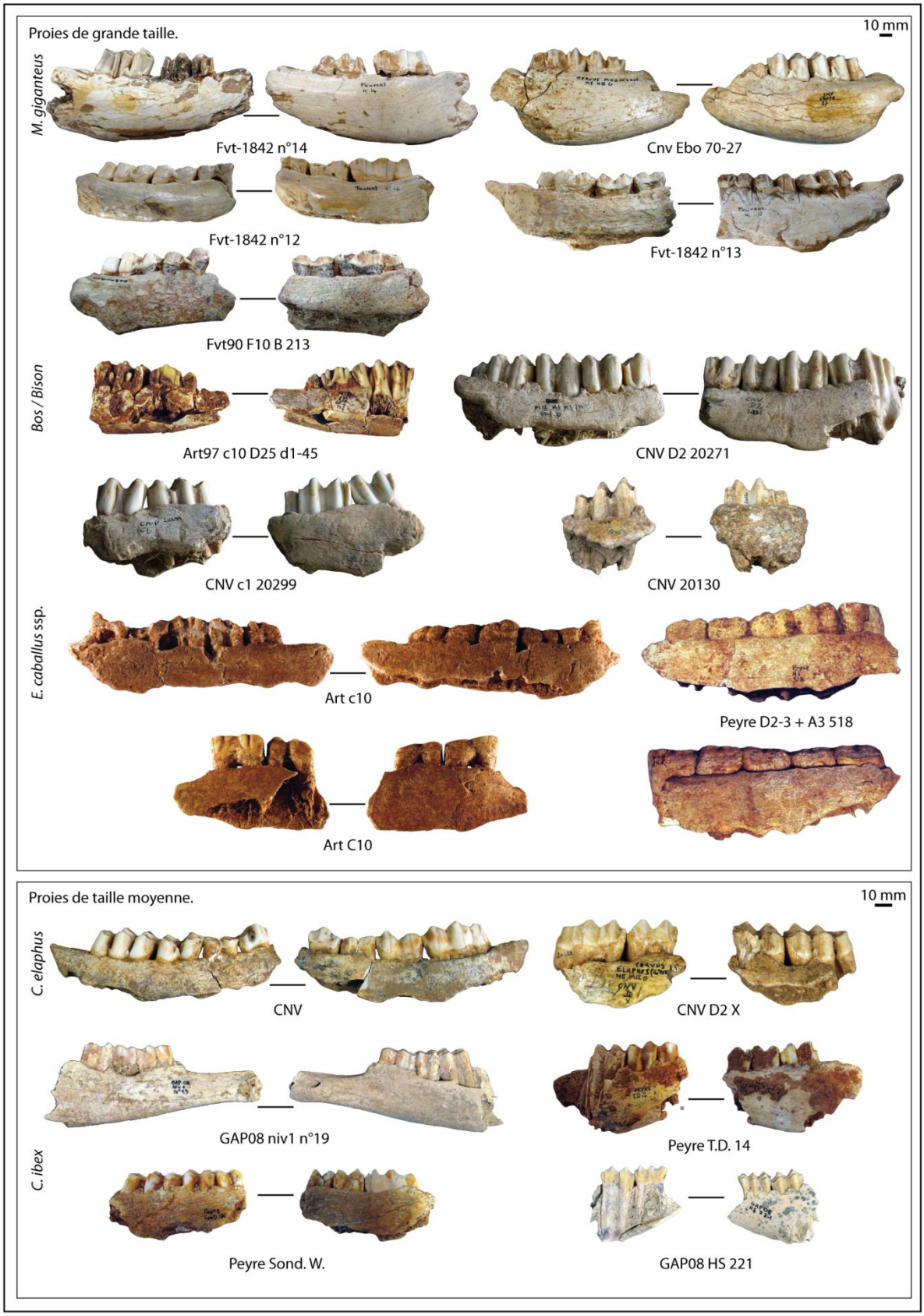


Figure 150. Morphotypes de consommation des mandibules / *Morphology of consumed mandibles*.

2.3.2. Le squelette axial.

Les observations réalisées sur le registre moderne constituent la base de l'analyse des ensembles fossiles.

2.3.2.1. Réduction des vertèbres.

Les vertèbres (ou fragments de vertèbres) qui ont pu être rapportées à une espèce ou une classe de taille, sont nombreuses : 158 vertèbres réparties en 46 de petites proies, 65 de taille moyenne et 47 attribuées aux grandes proies et mégaherbivores (tab.98). Les éléments par site sont, en revanche, trop peu nombreux pour autoriser des commentaires spécifiques. L'analyse présente des séquences de consommation par classe de taille. Les connexions anatomiques n'ont pu être prises en compte et les disques vertébraux isolés sont considérés comme une portion à part entière. Il faut aussi souligner un double problème méthodologique :

1) la conservation différentielle entraîne régulièrement une fragmentation (voire une destruction) des vertèbres et limite les attributions anatomiques et spécifiques. Par conséquent, les vertèbres sont régulièrement sous-représentées, non en raison de sélections, mais de phénomènes taphonomiques ;

	Site	Complet/Sub-complet	Corps	Apophyse	Disque	fragment
Petite proie	Fouvent					1
	GAP SP	4	3	1		16
	GAP RS		2			3
	Peyre	3		1	3	9
Proie moy.	Conives				1	
	GAP SP	1	3	2		4
	GAP RS		2			4
	Artenac c10		7	2	1	8
	Peyre	18	1			11
Grande + Méga	Conives				4	
	Fouvent	3				2
	GAP SP				2	1
	GAP RS	1				6
	Artenac c10	1		2		4
	Peyre	2		2	1	16

Tableau 98. Représentation des différentes portions de vertèbres / *Representation of the different vertebras portions.*

2) De plus, ces éléments naturellement fractionnés ne peuvent être pris en compte dans l'analyse car ils ne résultent pas de l'action des prédateurs. Il est tout aussi difficile de distinguer nettement sur un fragment de vertèbre les fracturations sèches, abiotiques, de celles produites par un coup de dent.

Malgré tout, le matériel sélectionné pour cette analyse est considéré comme le résultat d'une consommation par les hyènes. Les vertèbres collectées dans les repaires pléistocènes montrent un degré de fragmentation important : les fragments représentent 63% des petites proies, 41% des moyennes et 61% des grandes et mégaherbivores. La part des vertèbres complètes et corps vertébraux n'est pas pour autant négligeable : petit 15% et 11%, moyen 29% et 20%, grand 15% et aucun corps.

2.3.2.2. Consommation des ceintures scapulaires et pelviennes.

		<1/2	Cavité glénoïde	Fragment
Petit	GAP SP		2	4
	GAP RS		4	4
	Artenac c10		1	1
Proie moy.	Conives		1	1
	GAP SP		1	2
	GAP RS		5	5
	Artenac c10		2	1
	Peyre		4	2
Grande + Méga	Conives		5	3
	Fouvent	1	1	2
	GAP SP	1	2	
	GAP RS		1	2
	Artenac c10		1	
	Peyre		1	2

Tableau 99. Représentation des différentes portions osseuses de scapula / *Representation of the different scapula portions.*

En ce qui concerne les ceintures, et plus particulièrement scapulaires, les mêmes problèmes de conservation différentielle que les vertèbres s'appliquent. Les 62 éléments de scapulas déterminés se rapportent aux stades 3a, 4b et 5a de la séquence de réduction. La cavité glénoïde (portant généralement des *punctures* ou une réduction du processus coracoïde) est le morphotype le plus fréquent des proies moyennes (n=13, 54%) et grandes (n=11, 50%) (tab.99). Les fragments représentent 56% des scapulas des petites proies et suggèrent une réduction plus importante. Cependant, les restes de scapulas consommés partagent une morphologie commune (fig.151). Malgré la différence de taille (*B. primigenius* et *D. etruscus*) et de prédateur (*C.c. spelaea* et *P. brevirostris*), la scapula d'Aurochs du Grand Abri aux Puces (GAP 3E 200) présente une morphologie comparable à la pièce de Ceyssaguet (Cey 2-14758). Les fragments de cavités glénoïdes de Bovidés de Conives (Cnv c1c2 et Cnv 84) sont morphologiquement similaires au chevreuil du Grand Abri (GAP08 HS n°35). Enfin, malgré une réduction plus avancée, les scapulas de bouquetin de Peyre se rapprochent assez de la pièce de Ceyssaguet.

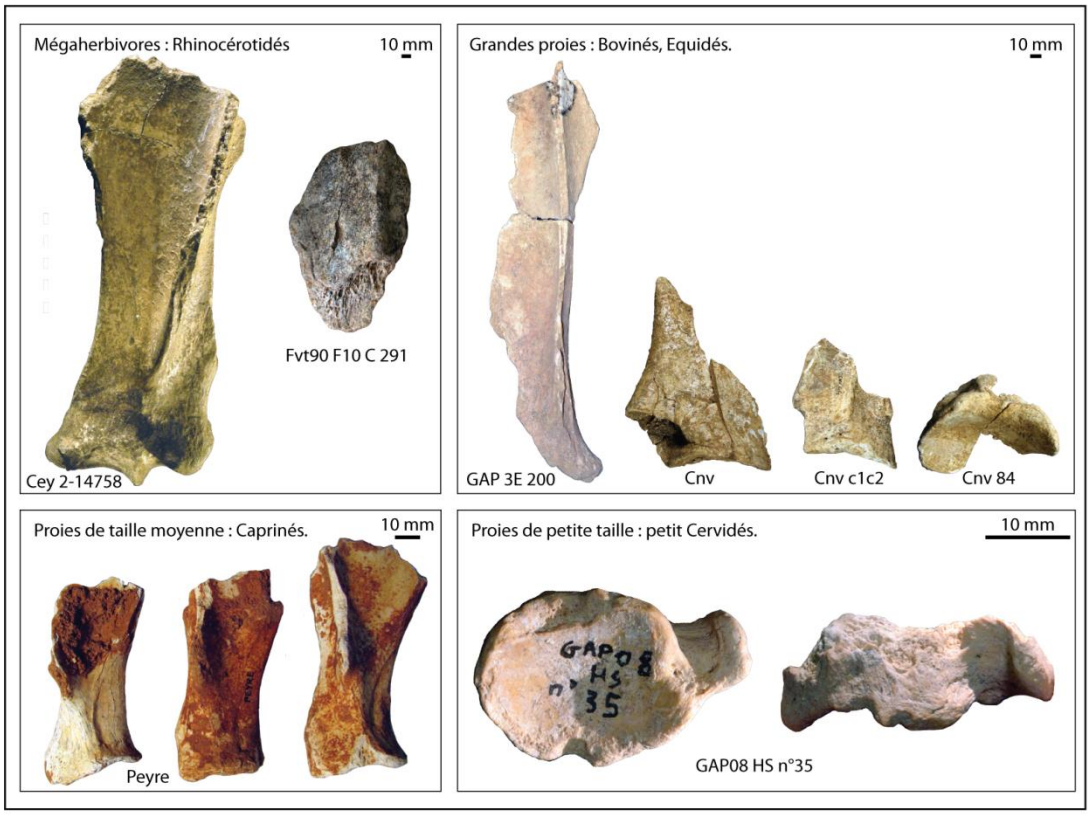


Figure 151. Morphotypes de consommation des ceintures scapulaires (Ceyssaguet, photo. P. Jugie – MNP) / *Morphology of consumed scapula (Ceyssaguet, picture P. Jugie – MNP).*

Les coxaux sont moins fréquents : 7 attribués aux petites proies, 36 aux proies de taille moyenne et 38 de grands ongulés et mégaherbivores. Néanmoins, la séquence de consommation est plus complète que celle des scapulas (5 morphotypes observés contre 3) et suggère *a priori* une réduction moins forte (tab.100). Les hémi-coxaux sub-complets sont peu fréquents mais attestés chez les proies de taille moyenne (n=1, 3%) et de grande taille (n=3, 8%). Les fragments sont nombreux (11 pour les ongulés moyens soit 31% ; 12 pour les grands ongulés soit 32%). Pour autant, les éléments les plus fréquents présentent toujours une portion d'acetabulum (22 pour les ongulés moyens soit 61% ; 15 pour les grands ongulés soit 39%). Les fragments résultant de la réduction des branches (iliaques et ischiatiques) et l'acetabulum forme alors le morphotype final de consommation (fig.152). En définitive, le modèle de consommation des coxaux par l'hyène des cavernes se distingue clairement de ce que l'on a observé chez l'hyène tachetée moderne, où les pièces (sub-) complètes dominent les portions osseuses conservées. La surreprésentation des portions d'acetabulum concorde avec le modèle *Parahyaena* (Uniab) et *Hyaena* (Datagabou) où la consommation plus forte se traduit par la même distribution.

		Sub-complet	Acetabulum + branche	Acetabulum seul	Ilium	Fragment
Petite	GAP SP		1	2		1
	GAP RS			2		
	Artenac c10				1	
Proie moy.	Conives			1	1	1
	Fouvent					
	GAP SP	1	5	2		3
	GAP RS		1	4		3
	Artenac c10		2			2
	Peyre		4	3	1	2
Grande + Méga	Conives		1	6	5	5
	Fouvent	1	2	1		4
	GAP SP				1	
	GAP RS			1		
	Artenac c10				1	1
	Peyre	2	2	2	1	2

Tableau 100. Représentation des différentes portions osseuses de coxal / *Representation of the different innominate portions*.

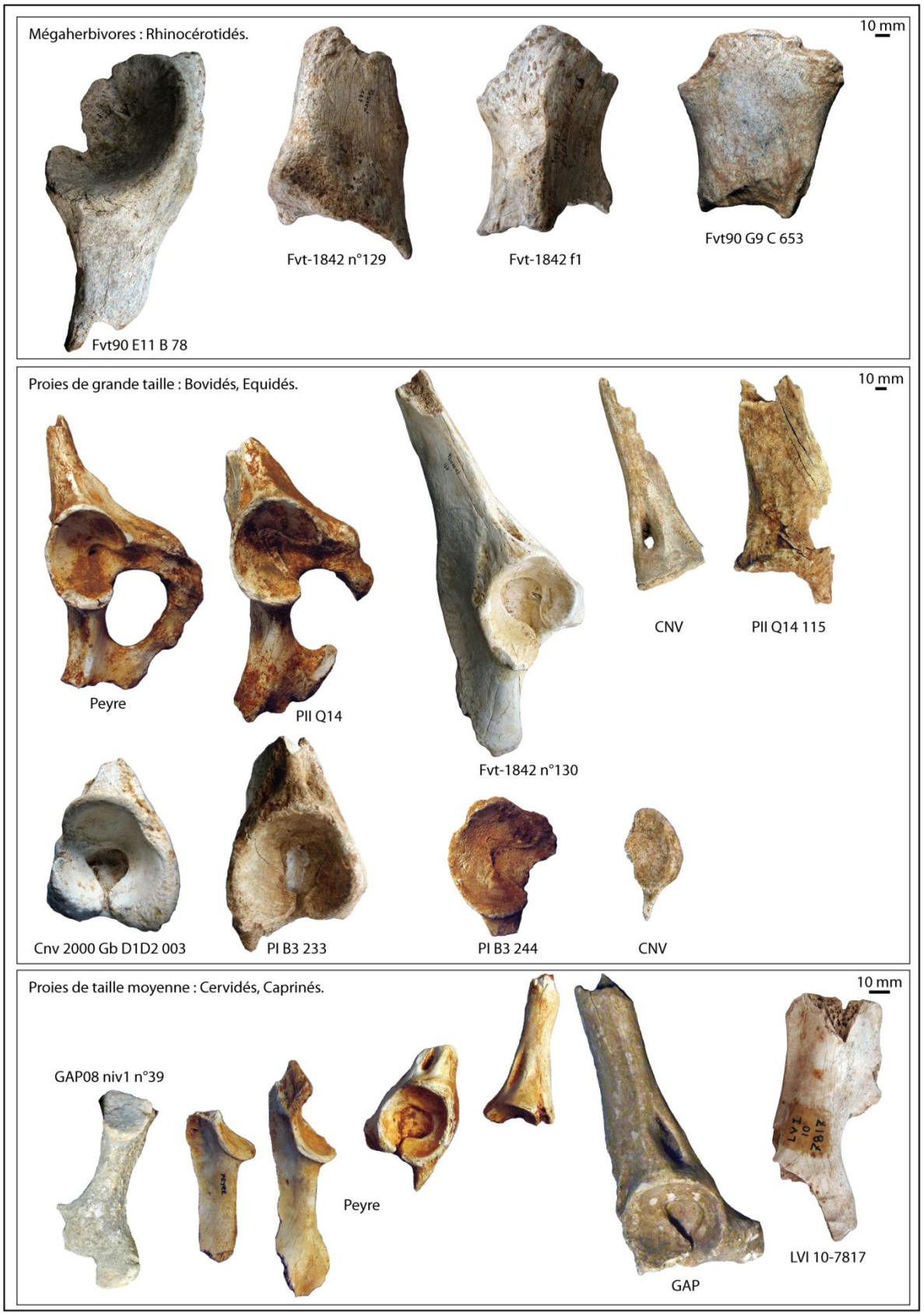


Figure 152. Morphotypes de consommation des ceintures pelviennes (Lunel-Viel, photo. P. Fosse) / *Morphology of consumed innominate (Lunel-Viel, picture P. Fosse)*.

2.3.3. Le squelette appendiculaire.

2.3.3.1. Fragmentation des os longs.

Sur l'ensemble des échantillons, 3794 os longs ou fragments d'os longs sont rapportés aux 4 groupes spécifiques principaux (Caprinés/Cervidés=1944, Equidés=343, Bovidés=1470, Rhinocérotidés=37). La distribution des portions osseuses conservées respecte les 7 types du registre moderne.

Les 1944 os longs de proies de taille moyenne se répartissent en échantillons conséquents pour chaque élément squelettique (tab.101) : humérus=218, radius=276, fémur=91, tibia=423, métapode=929. La fragmentation des os longs de Caprinés et Cervidés est marquée par la prédominance des éclats diaphysaires (entre 64 et 77% des fragments osseux). Cette prédominance affecte aussi bien les os riches en matière carnée (humérus, radius, fémur, tibia) que les métapodes (n=638, 74%). Cette intense fragmentation/consommation osseuse suggère une exploitation maximale des éléments. Il n'existe pas de différence flagrante entre les gisements, ce qui exclut l'hypothèse d'un stress alimentaire induit par les conditions environnementales et l'accès aux ressources. La quantité moyenne journalière de nourriture consommée par l'hyène varie de 2 à 6 kilos par individu (Kruuk, 1972 ; Henschell, 1986 ; Henschell & Tilson, 1988). Pour des ongulés africains de poids équivalent au cerf élaphe (oryx et gnou) chaque prédateur consomme entre 3 et 6 kilos pour les animaux chassés et environ 4 kilos lors de charognage (Mills, 1990). Il est possible de supposer que les animaux (cerf, renne et bouquetin) chassés ou collectés ne répondent pas entièrement aux besoins alimentaires des hyènes pléistocènes, les poussant alors à une exploitation extrême des os de ces proies. Les fréquences des extrémités distales et diaphyses d'humérus (n=35, 16%), des extrémités proximales et diaphyses de radius (n=48, 17%), des cylindres de fémur (n=6, 6%), des extrémités distales et diaphyses de tibia (n=94, 22%) et extrémités proximales et diaphyses de métapode (n=119, 13%), qui suivent directement les éclats diaphysaires, traduisent la même séquence de désarticulation/réduction qu'à Djibouti et en Afrique du Sud.

Les os longs d'Equidés sont moins nombreux (n=343), et les échantillons par site (en dehors de Lunel-Viel 1) trop faibles, pour une présentation par accumulation. Néanmoins la fragmentation peut être commentée dans son ensemble (tab.102). A l'inverse des Cervidés et Caprinés, les os longs (riches) de chevaux sont consommés mais peu exploités. Les éclats diaphysaires représentent à peine plus de 20% de chaque os (humérus=18%, radius=12%, fémur=15%, tibia=22%). Par conséquent, les os complets sont fréquents (11% des humérus, 38% des radius, 8% des fémurs). Pour chaque os considéré il semble que les portions les plus riches sont les moins fréquentes. Les extrémités proximales d'humérus sont rares (7%) ; à l'inverse l'ensemble est dominé par les portions distales avec diaphyses. Les radio-ulnas, moins riches en viande et graisse que l'humérus, sont généralement complets (38%). Les cylindres de fémur, majoritaires (54%), traduisent la consommation des extrémités très spongieuses. La prédominance des portions distales et diaphyses de tibia (72%) traduit la forte consommation de l'extrémité proximale riche en graisse. Les métapodes sont, quant à eux, « délaissés » : près de 60% sont complets, les cylindres et éclats diaphysaires n'atteignent pas les 15%, les extrémités seules moins de 5%. Les portions extrémités/diaphyses (26%) représentent la désarticulation/consommation métapodes/phalanges ou carpien-tarsien/métapode. A titre de comparaison, il faut souligner l'important degré de similitude dans la morphologie des os de chevaux consommés entre Ceyssaguet (site à *Pachycrocuta*) et les sites à hyènes des cavernes (fig.153 et 154). Les portions distales d'humérus de Ceyssaguet sont tout à fait comparables à l'humérus du Grand

Abri aux Puces. Les portions d'extrémités proximales et distales de radius concordent avec les chevaux éémiens de Peyre. Les tibias de Ceyssaguet et Conives partagent la même morphologie. Garrido (2008) illustre des restes de chevaux du site Pléistocène inférieur de Fonelas P-1 dont la morphologie est tout à fait comparable à Ceyssaguet et aux sites plus récents. Les restes de chevaux de Venta Micena, consommés par *Pachycrocuta brevirostris* sont similaires aux échantillons d'analyse (Arribas & Palmqvist, 1998). *Crocuta eximia* de Pikermi produit les mêmes destructions sur les humérus d'Hipparion que *Pachycrocuta brevirostris* de Ceyssaguet (Brunner, 1944).

Les grands Bovidés (Aurochs et Bisons) fréquents tout au long du Pléistocène, ont été largement consommés par les hyénidés. Les 1470 restes se répartissent par os dans des proportions équivalentes au matériel Cervidé/Capriné (tab.103) : humérus=229, radius=242, fémur=106, tibia=259, métapode=634. D'une manière générale, la fragmentation des os riches (humérus, radius, fémur, tibia) est assez proche de celle observée pour les proies de taille moyenne : les éclats diaphysaires sont prédominants (entre 40 et 78% de chaque ensemble), les os complets sont rares (23 sur 836 restes) ainsi que les cylindres (28). Quelques spécificités rapprochent pourtant cette consommation de celle des Equidés : les portions distales/diaphyses de l'humérus sont courantes (21%), ainsi que les extrémités proximales et diaphyses de radius (33%) et les extrémités distales et diaphyses de tibia (23%). Le caractère commun concerne plus particulièrement le traitement des métapodes : ils sont largement moins consommés que n'importe quel autre os long. Même si les éclats diaphysaires représentent 23% des restes, 16% sont complets, 41% sont des portions proximales/diaphyses et 17% concernent les portions distales/diaphyses. Les échantillons importants de Lunel-Viel 1 (n=732) et de Conives (n=461) sont comparables entre eux. La fragmentation est plus importante à Conives : entre 50 et 93% de chaque os sont des éclats diaphysaires (métapodes inclus) tandis que Lunel-Viel 1 est principalement caractérisé par des portions extrémités/diaphyses. Le ratio nombre d'hyènes/nombre de proies suggère une quantité de nourriture disponible plus importante pour les hyènes de Lunel-Viel 1 (1,17 Bovidé par hyène à Lunel contre 0,85 à Conives). Cette différence quantitative peut être à l'origine d'une exploitation plus forte du matériel osseux par les hyènes würmiennes. Tout comme pour les chevaux, les morphotypes de consommation (portions distales d'humérus, proximales de radius, distales de tibia et proximales de métapodes) sont similaires entre Lunel-Viel 1, les sites du début du Pléistocène supérieur (Artenac c10, Peyre, GAP) et les gisements würmiens (fig.154 et 155).

La fragmentation des os longs de Rhinocérotidés ne prend en compte que les humérus, radius, fémur et tibia (tab.104). L'échantillon osseux est relativement faible (n=37) pourtant il autorise un commentaire. Les cylindres diaphysaires sont majoritaires (n=27, 73%). En effet, un rhinocéros actuel pèse entre 2200 et 3600 kilos (Groves, 1972 ; Hillman-Smith & Groves, 1974) et procure aux prédateurs une quantité importante de viande. Les ressources alimentaires résultant d'une chasse (ou collecte de restes) de rhinocéros laineux autorisent une consommation plus réduite du matériel osseux. Au vu des échantillons, seules les extrémités (spongieuses et riches en graisse) sont réduites. Cette consommation réduite des os longs de la mégafaune a déjà été observée par ailleurs (*e.g.* Camiac : Guadelli, 1987, Discamps, 2011a ; Achenheim : Wernert, 1957 ; Teufelslucken : Zapfe, 1966 ; Gremsdorf : Kaulich & Hilpert, 2005 ; Untermassfeld : Kahlke, 2001, 2006). L'ensemble de ces observations portant sur les similitudes des morphotypes de consommation (descriptions et figurations dans la littérature, comparaisons entre nos assemblages et sur chaque élément osseux)

nous amène à considérer l'intérêt de la morphologie des os consommés dans la définition de la signature taphonomique d'un prédateur.

Os	Portion	Lunel-Viel	Artenac 10	Peyre	GAP RS	GAP SP	Fouvent	Conives	Total	%NR
Humérus	(sub)Cpt	5							5	2
	Prox				1				1	0
	Prox + D	4		1		1			6	3
	D, cyl								0	0
	D, fgt	108	5	22	7	1	14	11	168	77
	Dist + D	30		3	1			1	35	16
	Dist				1	2			3	1
Radius-ulna	(sub)Cpt	12	1	3					16	6
	Prox		1	3	1	1		1	7	3
	Prox + D	42		3	1	2			48	17
	D, cyl			1		1			2	1
	D, fgt	115	1	24	11	1	10	16	178	64
	Dist + D	16	2	4					22	8
	Dist				2			1	3	1
Fémur	(sub)Cpt								0	0
	Prox			4	1	1			6	6
	Prox + D					1			1	1
	D, cyl		1	3		2			6	6
	D, fgt	32	3	22	13	1	8	1	80	82
	Dist + D	4							4	4
	Dist						1		1	1
Tibia	(sub)Cpt	7		1					8	2
	Prox	12			1				13	3
	Prox + D			1	1	1		1	4	1
	D, cyl		1	4				2	7	2
	D, fgt	210	2	31	17	2	12	14	288	68
	Dist + D	88		4	1	1			94	22
	Dist			3	6				9	2
Métapode	(sub)Cpt	68		5		3	2		78	8
	Prox				5	1	1		7	1
	Prox + D	67	2	31	12	1	3	3	119	13
	D, cyl			4				1	5	1
	D, fgt	480	5	127	50	3	3	15	683	74
	Dist + D	10		2	7		1		20	2
	Dist		1	6	5	1	3	1	17	2

Tableau 101. Représentation (NR) des différentes portions d'os long des Caprinés (*Capra ibex*) et Cervidés (*Cervus elaphus, Rangifer tarandus*) / *Distribution of Caprin (Capra ibex) and cervid (Cervus elaphus, Rangifer tarandus) long bone portions*.

Os	Portion	Lunel-Viel	Artenac 10	Peyre	GAP RS	GAP SP	Fouvent	Conives	Total	%NR
Humérus	(sub)Cpt	3							3	11
	Prox + D	2							2	7
	D, cyl	1							1	4
	D, fgt		1	1				3	5	18
	Dist + D	16			1				17	61
Radius-ulna	(sub)Cpt	16							16	38
	Prox + D	3	1	2				1	7	17
	D, cyl	3	1						4	10
	D, fgt			4			1		5	12
	Dist + D	3	3	2	1				9	21
	Dist			1					1	2
Fémur	(sub)Cpt	1							1	8
	Prox			1	1				2	15
	D, cyl	5		2					7	54
	D, fgt		1	1					2	15
	Dist + D		1						1	8
Tibia	D, fgt		2	2	2	1	2	2	11	22
	Dist + D	25	2	5	1		1	2	36	72
	Dist		2		1				3	6
Métapode	(sub)Cpt	66	4	9	1		3	1	84	57
	Prox		2	1					3	2
	Prox + D	4	9	6			2	3	24	16
	D, cyl		6	2	1				9	6
	D, fgt		2	7					9	6
	Dist + D	8	5	2					15	10
	Dist		1	2					3	2

Tableau 102. Représentation (NR) des différentes portions d'os long des grands Equidés (*Equus caballus* ssp.) / *Distribution of Equid (Equus caballus ssp.) long bone portions.*

Os	Portion	Lunel-Viel	Artenac 10	Peyre	GAP RS	GAP SP	Fouvent	Conives	Total	%NR
Humérus	Prox							2	2	1
	Prox + D	3						1	4	2
	D, cyl	4		1			2	10	17	7
	D, fgt	37	3	7		1	9	94	151	66
	Dist + D	37	5	1				6	49	21
	Dist		2					4	6	3
Radius-ulna	(sub)Cpt	19	1					2	22	9
	Prox							2	2	1
	Prox + D	53	8	1	1		1	16	80	33
	D, fgt	33	9	7	3		9	37	98	40
	Dist + D	37						1	38	16
	Dist			2					2	1
Fémur	(sub)Cpt	1							1	1
	Prox							1	1	1
	Prox + D	8		1					9	8
	D, cyl	5			1			2	8	8
	D, fgt	19	4	6	3		13	38	83	78
	Dist + D	1							2	2
	Dist		1						2	2
Tibia	D, cyl							3	3	1
	D, fgt	42	13	13	3	1	22	93	187	72
	Dist + D	38	1	4			1	15	59	23
	Dist		2		1			7	10	4
Métapode	(sub)Cpt	89	7	2	1	1	3		103	16
	Prox			2				3	5	1
	Prox + D	147	32	12	6		4	56	257	41
	D, cyl				1			1	2	0
	D, fgt	64	6	7	1		5	63	146	23
	Dist + D	95	3	4			2	3	107	17
	Dist		5	5	2		1	1	14	2

Tableau 103. Représentation (NR) des différentes portions d'os long des grand Bovidés (*Bos primigenius, Bison priscus*) / *Distribution of Bovid (Bos primigenius, Bison priscus) long bone portions*.

Os	Portion	Lunel-Viel	Peyre	Fouvent	Conives	Total	%NR
Hum	D, cyl			5		5	83
	D, fgt			1		1	17
Radius	Prox + D	2				2	50
	D, cyl			1		1	25
	D, fgt			1		1	25
Fémur	D, cyl	3		2		5	83
	D, fgt			1		1	17
Tibia	(sub)Cpt	1				1	5
	D, cyl		2	13	1	16	76
	D, fgt			1		1	5
	Dist + D	1		1	1	3	14

Tableau 104. Représentation (NR) des différentes portions d'os long des Rhinocérotidés / *Distribution of Rhinoceros long bone portions*.

L'analyse de la fragmentation des os longs selon la méthode de Bunn (1983) est un moyen rapide pour observer et interpréter les différences d'intensité de consommation. La projection ternaire facilite la comparaison. Cette étude cherche à mettre en évidence les différences et similitudes d'intensité de fragmentation qui existent entre registres fossile et moderne. Sont distingués les os riches (humérus, radius, fémur, tibia) et les os pauvres (métacarpe, métatarse, métapode) des proies de taille moyenne (moderne : Capriné, Antilopiné ; fossile : Capriné, Cervidé) et de grande taille (moderne : Equidé, Bovidé, Camélidé ; fossile : Equidé, Bovidé).

La figure 156 présente la fragmentation des os longs des proies de taille moyenne. Une différence ressort entre le registre fossile et moderne. En effet, quel que soit le critère considéré (circonférence de la diaphyse, des extrémités, longueur de la diaphyse, avec extrémité), les os longs des proies de l'hyène des cavernes sont constamment plus fragmentés. La majorité du matériel et des assemblages présente des proportions faibles (<1/2). A l'inverse, les hyènes modernes consomment bien les os (proportions situées entre complet et >1/2) mais ne les réduisent pas fortement (faible fréquence des os <1/2).

Dans le détail, quelques aspects sont à nuancer. Si les éléments diaphysaires des accumulations pléistocènes adoptent la même morphologie (majorité de longueur et circonférence <1/2), les extrémités ont un traitement différent selon les assemblages (principalement la circonférence). Cependant, ces variations peuvent être le résultat d'échantillons faibles. Pour le registre moderne, Uniab se distingue des autres accumulations par une fragmentation plus importante des diaphyses, rapprochant même l'assemblage des sites fossiles. La distinction os riche et os pauvre n'est pas flagrante.

La fragmentation des os longs des grandes proies est plus difficilement interprétable (fig.157). Sous l'influence d'échantillons faibles et d'éventuels comportements de consommation différents, la variabilité est la règle, tant dans le registre moderne que pléistocène. Les échantillons les plus importants comme Lunel-Viel 1 et Conives présentent un impact différentiel sur la longueur et la circonférence. A Lunel-Viel, les circonférences des deux types d'os peu réduites suggèrent un faible éclatement des os. En revanche, les longueurs montrent une réduction plus importante des os riches que des os pauvres (proportion d'os complets plus rare dans le premier type). Le même type d'observation peut être fait à Conives mais à un niveau de fragmentation plus élevé (critères >1/2 et <1/2).

En définitive, la synthèse des données de fragmentation sur les grandes et moyennes proies des accumulations modernes et pléistocènes suggère une fragmentation plus importante des os longs par les hyènes fossiles (fig.158). Quelques cas nuancent ce propos. Les grandes proies de Lunel-Viel 1 sont moins fragmentées et se rapprochent des sites de Djibouti. Certains éléments et critères d'Artenac c10, Peyre et Fouvent suivent la même direction. A l'inverse, la consommation des springboks, ainsi qu'une partie des os d'oryx (métapode), par les hyènes brunes est plus forte et concorde avec le registre fossile.

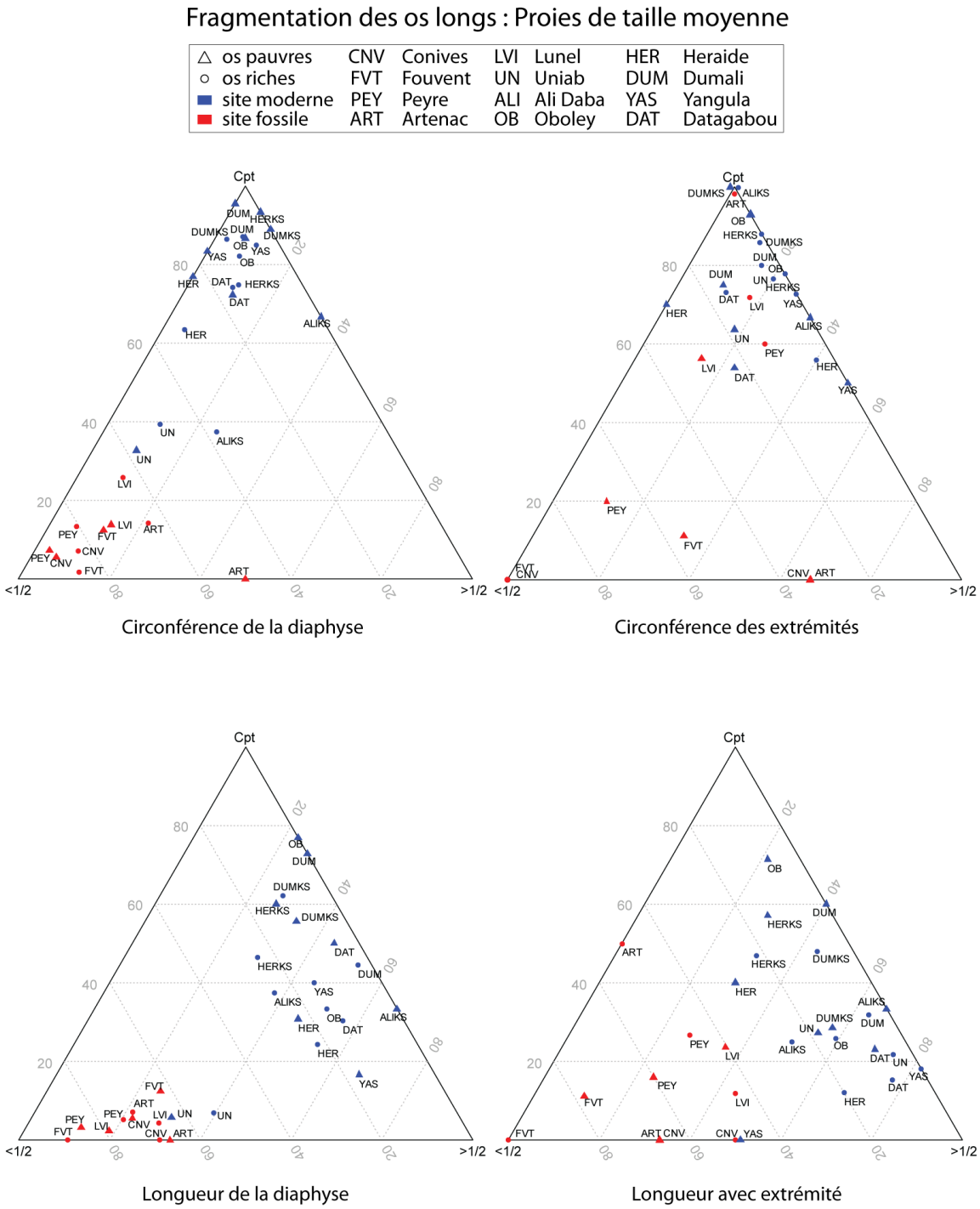


Figure 156. Fragmentation des os longs « pauvres » et « riches » des proies de taille moyenne et comparaison aux ensembles actuels / *Comparison between modern and pleistocene Medium size Ungulate long bone (both « rich » and « poor ») fragmentation.*

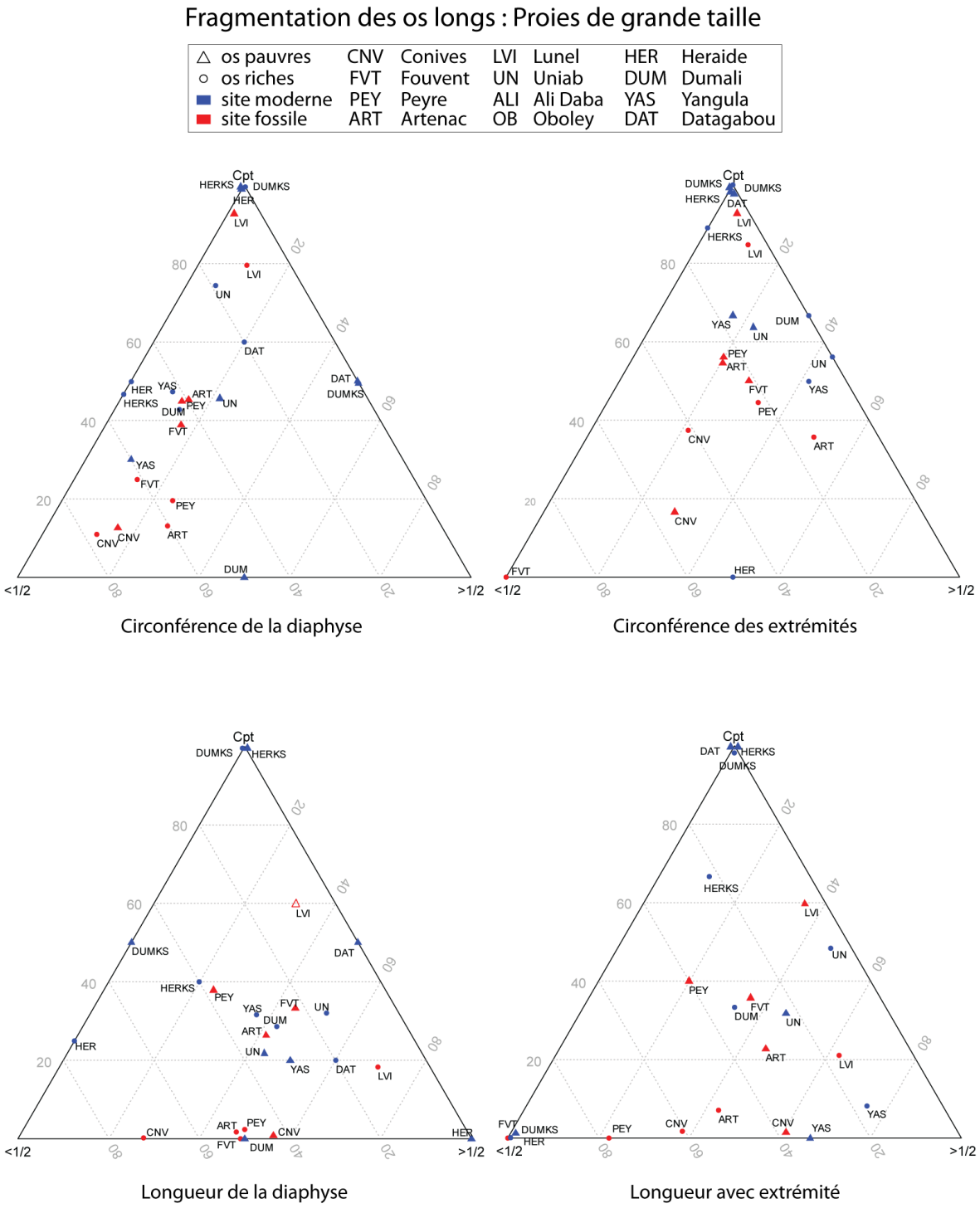


Figure 157. Fragmentation des os longs « pauvres » et « riches » des proies de grande taille et comparaison aux ensembles actuels / *Comparison between modern and pleistocene Large size Ungulate long bone (both « rich » and « poor ») fragmentation.*

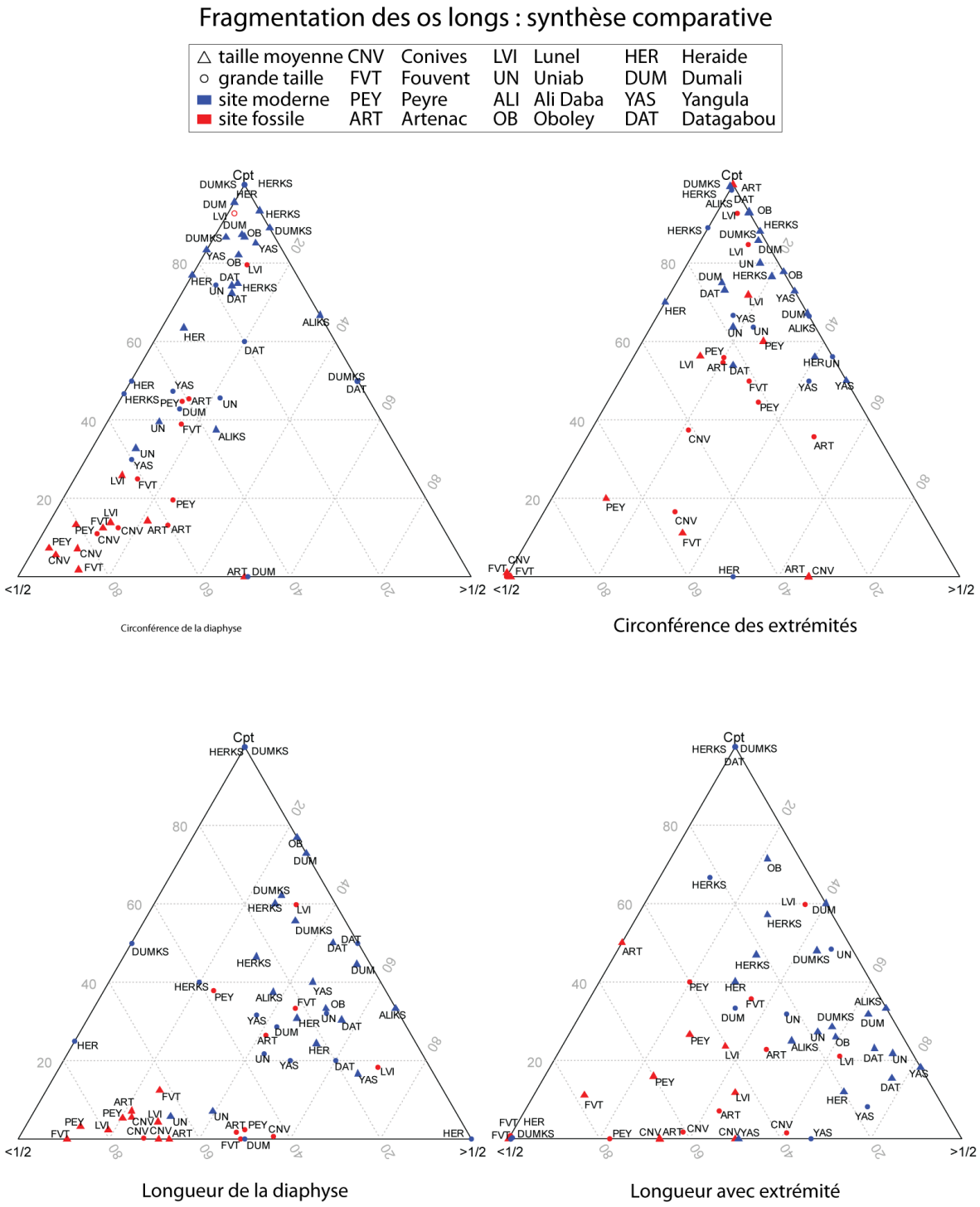


Figure 158. Synthèse des données de fragmentation des os longs pour les proies de grande et moyenne taille des ensembles pléistocènes et holocènes / *Synthesis of Medium and Large prey long bone fragmentation from both modern and pleistocene samples*.

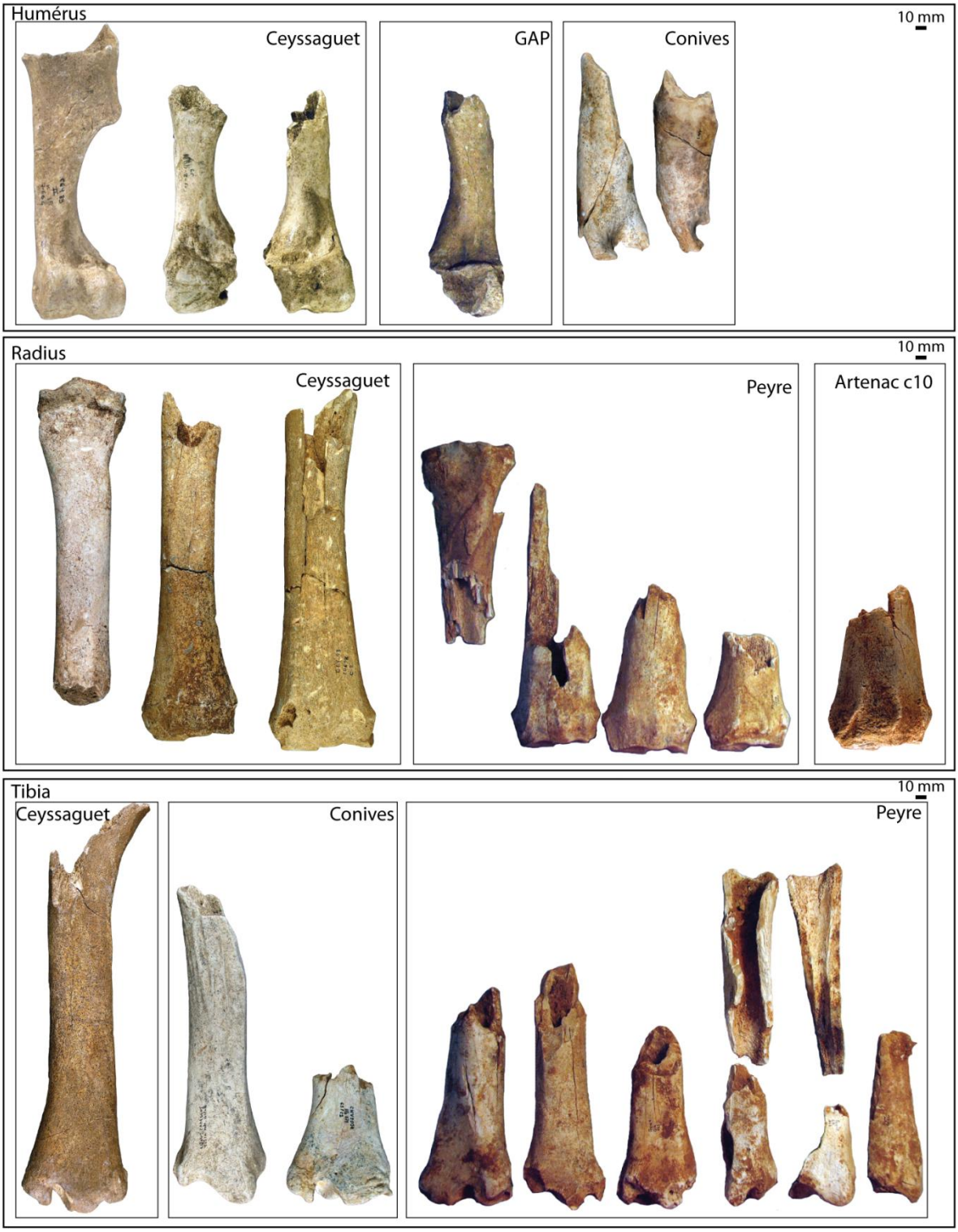


Figure 153. Séquence de consommation des os d'Equidés (Ceyssaguet, photo. P. Fosse) / *Consumption sequence of Equid long bones (Ceyssaguet, picture P. Fosse).*

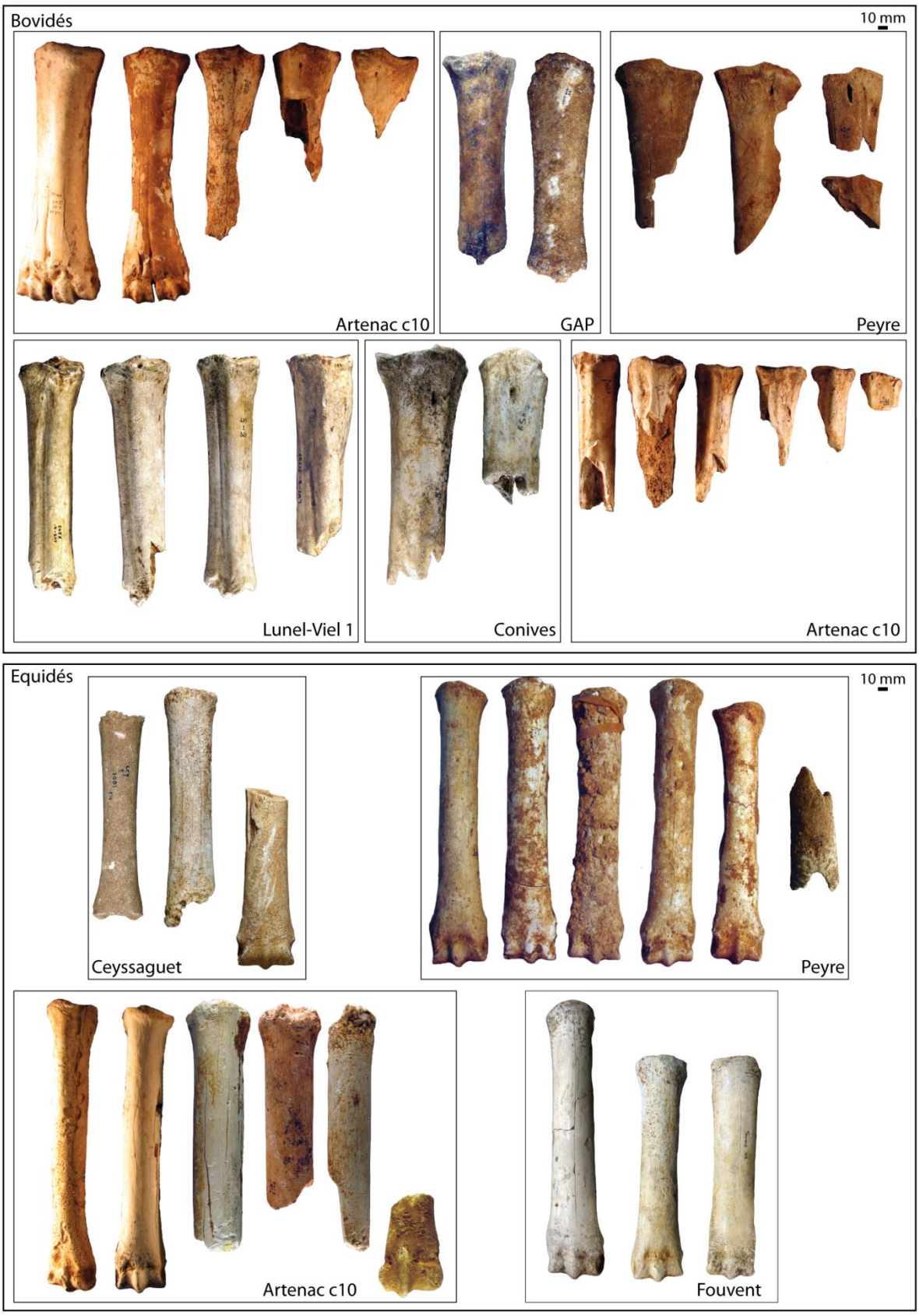


Figure 154. Séquence de consommation des métapodes de Bovidés et d'Equidés (Lunel-Viel 1 et Ceyssaguet, photo. P. Fosse et P. Jugie) / *Consumption sequence of Equid and Bovid metapodials (Lunel-Viel 1 and Ceyssaguet, pictures P. Fosse and P. Jugie).*

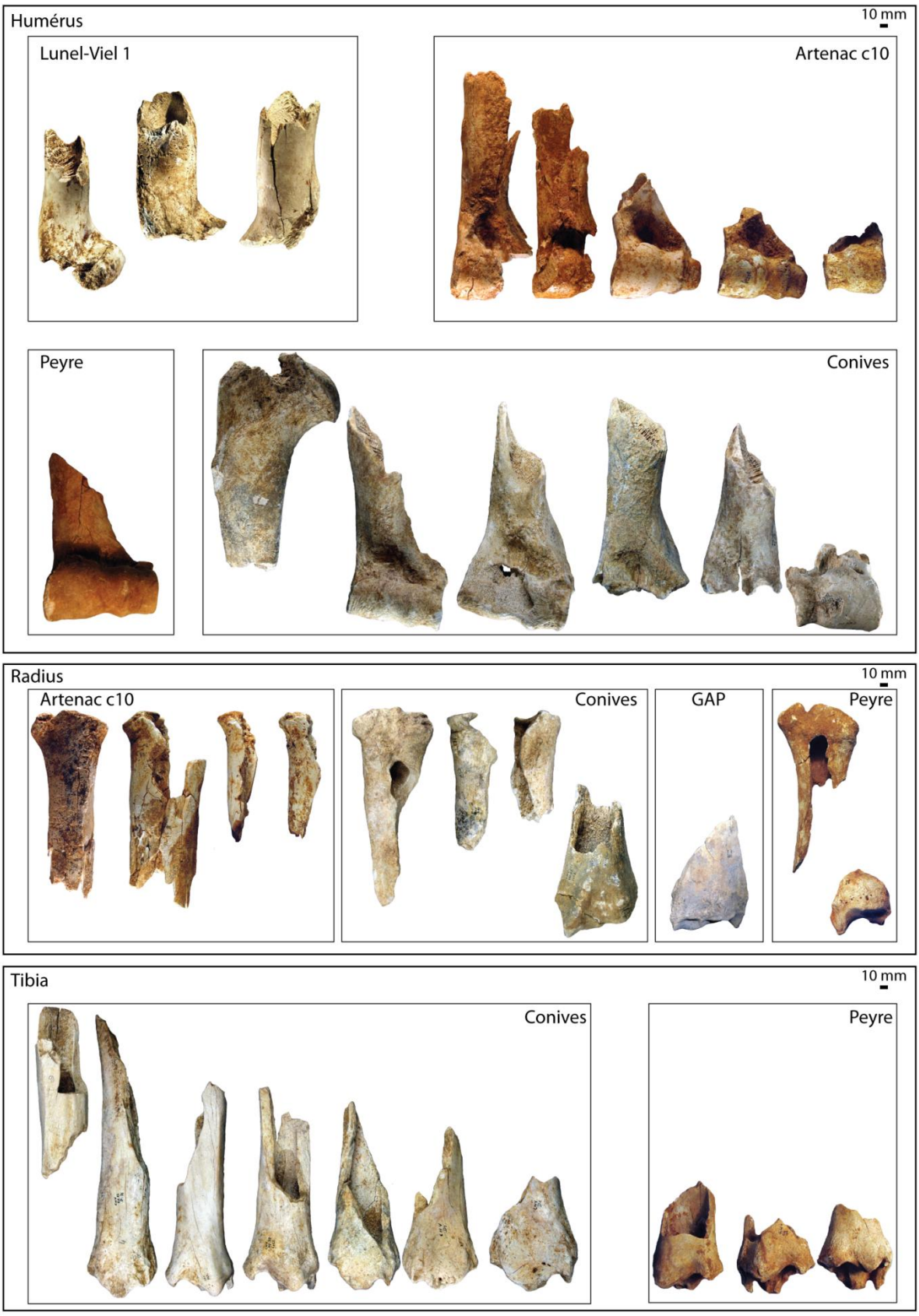


Figure 155. Séquence de consommation des os de Bovidés (Lunel-Viel 1, photo. P. Jugie, MNP) / *Consumption sequence of Bovid long bone (Lunel-Viel 1, pictures, P. Jugie – MNP).*

2.3.4. Analyse des altérations osseuses.

Tout comme le registre moderne, les assemblages Pléistocènes présentent une importante diversité d'altérations de surface (tab.105).

	Anthropique	Carnivore	Abiotique	Rongeur (micro)	Rongeur (macro)
Ceyssaguet		+++	+		+
Lunel-Viel	+	+++	+		
Artenac c10		+++	+++		
Peyre		+++	+		++
GAP RS	+	+++	++		
GAP SP	+	++	+		
Fouvent	+	+++	+++		
Conives	+	+++	+		

Tableau 105. Diversité des altérations osseuses reconnues dans les assemblages pléistocènes / *Diversity of bone surface modifications observed in pleistocene samples*.

La présence (discrète) de traces anthropiques sur le matériel osseux de Conives, Fouvent, GAP RS et Lunel-Viel ne définit pas ces assemblages comme des sites mixtes alternant occupations animale et anthropique. Ces traces (et vestiges lithiques pour Lunel-Viel et Peyre) sont à rapporter à des incursions anthropiques fugaces, comme on les rencontre régulièrement dans les sites naturels (Brugal & Jaubert, 1991 ; Brugal *et al.*, 2006). Le cas de GAP SP diffère. Cette zone du gisement est formée d'occupations multiples par les prédateurs (loups et hyènes) et les communautés humaines. Les altérations d'origine abiotique, nombreuses et variées (*cf. infra*), touchent tous les assemblages. Aucune trace de microfaune n'a été observée. En revanche, les accumulations de Ceyssaguet et Peyre sont modifées par le porc-épic (*Hystrix* sp.).

2.3.4.1. Limites méthodologiques : les traces d'origine abiotique.

Contrairement aux assemblages actuels où les altérations climato-édaphiques affectent peu la lisibilité des traces produites par les carnivores, les multiples modifications de surface observées sur le matériel Pléistocène empêchent la lecture de certaines pièces. 6 types de modifications ont été répertoriés : la dissolution (ne distinguant pas les plages de dissolution et les cupules liées à la percolation), les fissurations, le délitement, la vermiculation, les concrétions et les stries de charriage (tab.106). Le décompte (et la fréquence) des restes altérés par au moins une des modifications abiotiques montre que la part de ces altérations reste proportionnellement assez faible (3 à 8% des assemblages). Les modifications typiques du milieu karstique (dissolution, fissure et délitement) sont les plus fréquentes.

Site	NR abiot.	%NR abiot	Dissolution	Fissure	Délitement	Vermiculation	Concrétion	Charriage (strie)
Artenac c10	383	7%	267	25	15		104	2
Peyre	365	6%	99	103	33	105	86	
GAP RS	69	7%	35	3	19	16		
GAP SP	65	8%	51	2	7	5		2
Fouvent	504	3%	337	59	126	20	2	2
Conives	186	4%	39	67	100			

Tableau 106. Représentation des différentes altérations abiotiques / *Representation of non-biological modifications.*

2.3.4.2. Caractérisation des traces de carnivores.

Les traces de carnivores sont majoritaires (en dehors du cas d'Artenac c10 où les altérations abiotiques sont plus nombreuses) et représentent entre 4 et 15% du matériel osseux de chaque accumulation (tab.107). Cette proportion d'os portant des traces est bien plus faible que pour les assemblages modernes (fréquences comprises entre 23 et 40%), mais augmente lorsque l'on considère uniquement les restes d'Ongulés. Conives présente les fréquences les plus élévées : 42% des os d'Ongulé portent des traces de carnivores (cet aspect est peut être à rapprocher du fort degré de fragmentation des os longs). Plus généralement de 10 à 20% des restes d'Ongulés sont rongés. Paradoxalement, alors que les os des proies des hyènes modernes sont peu réduits et portent en moyenne 2 à 3 traces chacun, le matériel pléistocène plus fragmenté ne porte en moyenne qu'entre 1,19 et 1,84 trace.

Site	NR tot.	NR traces	%NR traces	N traces	NR ong.	NR ong. traces	%NR ong. traces
Artenac c10	5893	241	4%	342	907	164	18%
Peyre	5836	501	9%	920	2086	369	18%
GAP RS	1011	143	14%	207	694	109	16%
GAP SP	804	78	10%	119	454	44	10%
Fouvent	14976	1811	12%	2166	2218	489	22%
Conives	5184	771	15%	1047	1150	482	42%

Tableau 107. Données générales relatives à la représentation des traces de carnivores au sein des ensembles pléistocènes / *General data concerning carnivore tooth marks in Pleistocene samples*.

L'ensemble des traces définies est représenté (tab.108). Les plus fréquentes sont les mêmes que sur le matériel moderne, par ordre décroissant : *fracture scars, pitting, punctures*. La surreprésentation des *fractures scars* est liée à la forte fragmentation du matériel fossile. Les *scooping out of cancellous bone* touchent 42 pièces (tous des métapodes). Les traces de frottement sont peu fréquentes. Les bords crénelés, typiques du mâchonnement et de la réduction progressive des os, sont très largement représentés à Conives. Les os ingérés sont bien plus nombreux que dans le registre moderne mais leur origine reste discutable : contenu coproscopique ou régurgitation ?

Site	Impact		Fracturation			Frottement	Ingested
	Puncture	Pitting	Scooping	Crenulated	Fract. Scars	Score/furrow	
Artenac c10	25 (47)	72 (80)	14 (14)	4 (4)	53 (91)	6 (14)	92
Peyre	68 (135)	156 (262)	4 (4)	18 (18)	148 (313)	19 (44)	144
GAP RS	12 (21)	59 (67)	7 (7)	2 (2)	39 (72)	14 (15)	23
GAP SP	18 (28)	22 (22)	3 (3)	5 (5)	27 (46)	1 (4)	11
Fouvent	44 (81)	205 (254)	5 (5)	16 (16)	164 (313)	20 (60)	1437
Conives	57 (61)	451 (495)	9 (9)	214 (241)	155 (163)	62 (62)	43

Tableau 108. Représentation (NR affecté (N traces)) des différentes modifications osseuses produites par les hyènes pléistocènes / *Tooth mark types representation (NISP marked (N marks))*.

2.3.4.3. L'impact des collecteurs secondaires.

Si l'action du porc-épic est bien connue concernant les accumulations modernes, son rôle sur les assemblages pléistocènes est tout juste signalé, rarement étudié. Bien que rare, les collecteurs secondaires sont présents et influent sur les assemblages (tab.109). L'impact du porc-épic sur les assemblages ostéologiques pléistocènes est mis en évidence sur des sites de plein-air ainsi que sur des accumulations en grotte du Pléistocène supérieur. De ce fait, la question de l'impact et des modifications d'assemblage par les rongeurs se pose au même titre que pour les assemblages actuels.

Site	Pays	Période	Type	NRD	Hystrix présence	*Hystrix* impact	Source
Saint-Vallier	France	Plio./Pléist.	Fluviatile		*H. refossa* (7/-)	+	Huguenay, 2004
Ceyssaguet	France	P. inf.	Fluviatile	~15000	*Hystrix* sp. (1/1)	+++	Cavanhié, 2006
Untermassfeld	Allemagne	P. inf.	Fluviatile	~12000	*Hystrix* sp ;	16 (<1%)	Maul, 2001a, 2001b ; Kahlke, 2006
Le Vallonet	France	P. inf.	Mixte	7204	*H. major* (~20/-)	6%	Echassoux, 2001, 2004
Swartkrans member 1	Afrique du Sud	P. inf	Mixte	2381	*Hystrix ? makapanensis*	1 (<1%)	Brain, 1981
Artenac I & II	France	P. moy.	Niv. à ours	1024		1	Cette étude
Atapuerca Gran Dolina TD6	Espagne	P. moy.	Mixte		*H. refossa*		Lopez Antonanzas & Cuenca Bescos, 2002
Kalkbank	Afrique du Sud	P. moy./sup.	Anthropique	3619		903 (25%)	Dart, 1958
Sterkfontaine L/63	Afrique du Sud	P. moy./sup.		3775		263 (7%)	O'Regan *et al.*, 2011
Grotte du Moine	Thaïlande	P. moy/sup.	Repaire de porc-épic/Anthropique	3936	*H.* cf. *brachyura* *A.* cf. *macrourus*	+++	Zeitoun *et al.*, 2005
Montsaunès	France	P. moy	Repaire d'hyène	++	*Hystrix* sp. (1/1)		Harlé, 1899
Peyre	France	P. sup	Repaire d'hyène	2815	*Hystrix* sp. (23/4)	72 (2,6%)	Cette étude
Fuchslucken cave	Allemagne	P. sup.	Repaire d'hyène		*H. brachyura* (4/2)	3	Diedrich, 2009
Zwergloch cave	Allemagne	P. sup	Repaire d'hyène		*Hystrix* sp. (+)	+	Ranke, 1879 ; Diedrich, 2009
Javorka	République Tchèque	Pléist.	Repaire d'hyène		*H. brachyura*	+	Diedrich, 2009
Sveduv Stul	République Tchèque	Pléist.	Repaire d'hyène		*H. brachyura*	+	Diedrich, 2009
Reporyje-Kalavarie	République Tchèque	Pléist.	Repaire d'hyène		*H. brachyura*	+	Diedrich, 2009
Tianyuan (niv. Sup.)	Chine	P. sup.	Repaire de porc-épic		*H. subcristata*	40%	Tong *et al.*, 2008
Wezmeh cave	Iran	P. sup.	Repaire d'hyène		*H. indica* (2/1)		Mashkour *et al.*, 2008
Geula	Israël	P. sup.	Mixte (homme/hyène)	2026	*H. refossa* (837/54)	145 (7%)	Monchot, 2005
Thomas Quarry 1	Maroc	P. moy.	Mixte (homme/Canidé)	921	*H. cristata* (4,8%)	4%	Raynal *et al.*, 2010
Grotte des Gazelles	Maroc	P. sup.	Mixte	2658	*Hystrix* sp.	+	Deaujard *et al.*, 2011
El Harhoura 1 (Paléo. Sup.)	Maroc	P. sup.	Mixte (homme/hyène)		*H. cristata*(213/		Monchot & Aouraghe, 2009
El Harhoura 1 (Néo.)	Maroc	Holocène	Mixte (homme/hyène)		*H. cristata* (54/		Monchot & Aouraghe, 2009

Tableau 109. Synthèse des gisements pléistocènes présentant un impact potentiel ou réel du porc-épic / *Synthesis of pleistocene sites where porcupine impact is mentioned or suspected*.

Peyre est l'un des rares exemples français de gisement fossile témoignant de l'interaction entre accumulateur primaire (hyène) et collecteur secondaire (*Hystrix* sp.). 72 restes (environ 1% du matériel) sont rongés par le porc-épic. Son impact touche de multiples groupes spécifiques (Bovidé, Cervidé, Bouquetin, Hyène, Rhinocéros, Cheval, Ongulé indéterminé) sans sélection apparente et selon des intensités diverses (fig.159). Tous les éléments squelettiques sont rongés : les éléments crâniens et mandibules (6), le squelette axial (7), les acropodes et tarsiens (8), les esquilles (5) et les os longs (46). D'un point de vue morphométrique, les traces produites par le rongeur varient de 2 à 6 mm de largeur (tab.109). Ces données sont conformes à celles obtenues à Ceyssaguet (Cavanhié, 2006). Néanmoins le même problème d'observation et de prise de mesure souligné dans le registre moderne doit s'appliquer au matériel fossile. Les mesures obtenues sur le matériel d'Untermassfeld suggèrent que les traces produites par une incisive mesurent entre 1,5 et 3,5 mm (Maul, 2001). Les mesures dépassant la limite des 3-3,5 mm se rapportent plus vraisemblablement à l'action des deux incisives.

	DT trace		
	n	min-max	moy.
Ceyssaguet*	45	2-6	4,6
Peyre	23	2-5	2,77

Tableau 110. Données morphométriques (en mm) des traces produites par le porc-épic pléistocène (*données d'après Cavanhié, 2006) / *Measurements (in mm) of tooth marks produced by Pleistocene porcupine (*data from Cavanhié, 2006).*

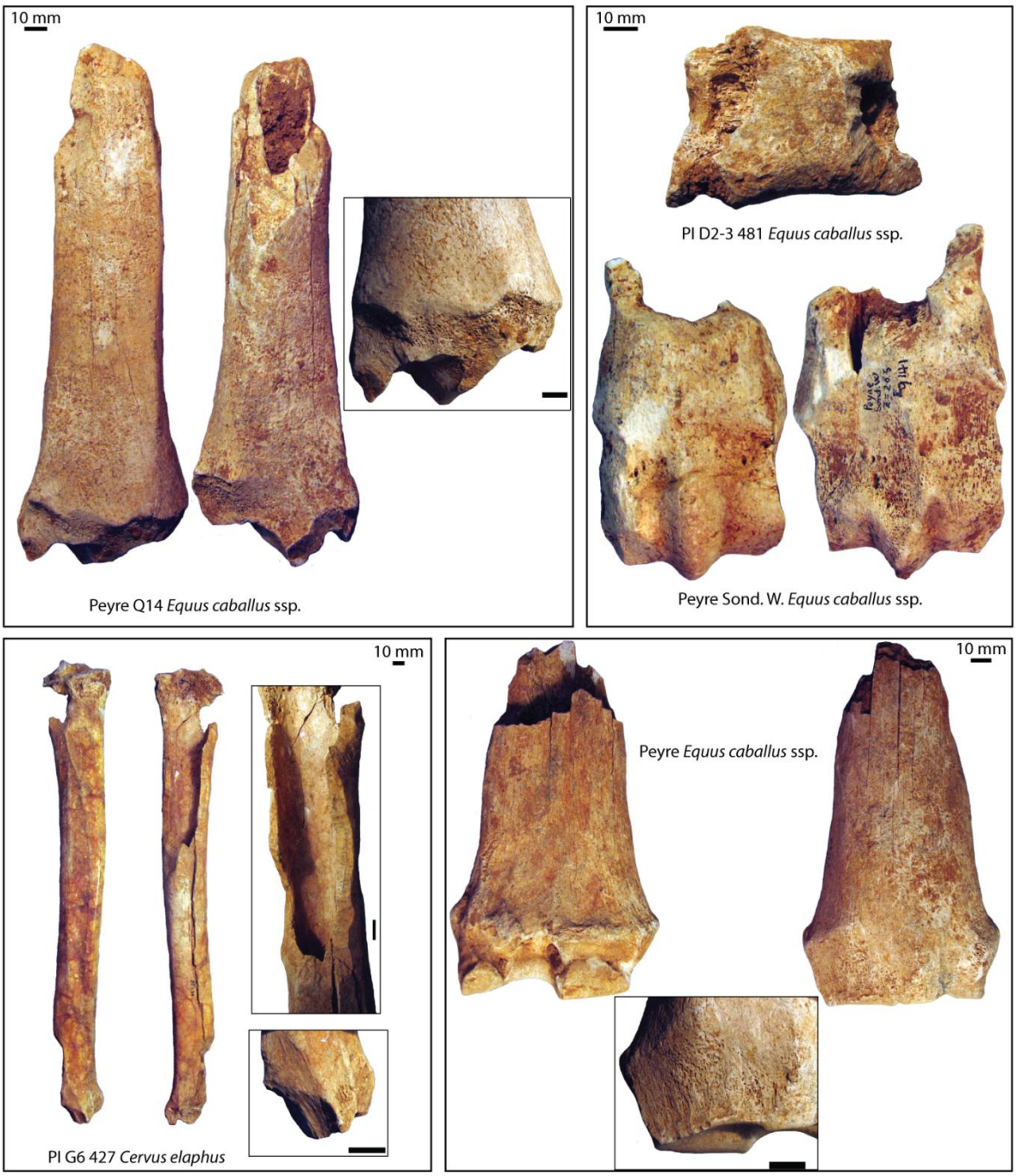


Figure 159. Morphologie des restes osseux consommés par le porc-épic de Peyre / *Morphologie of bone remains consumed by porcupine in Peyre*.

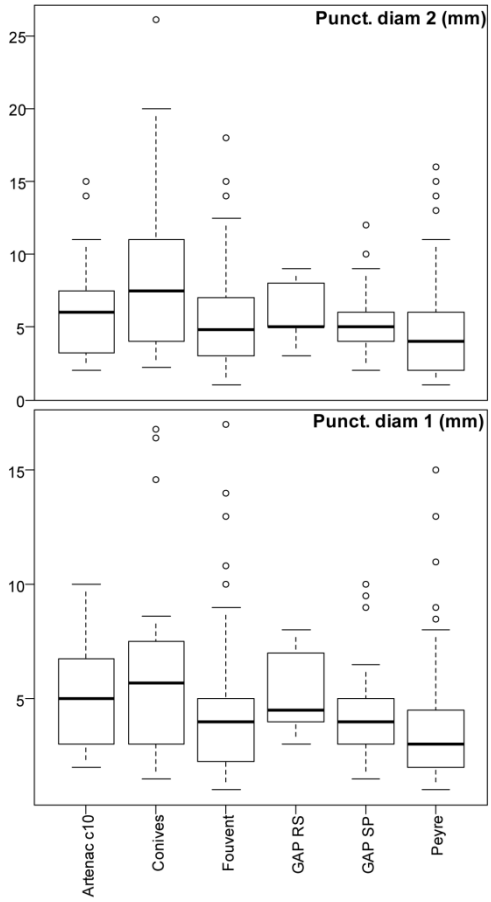
2.3.4.4. Analyse morphométrique des traces de carnivore.

341 *punctures* ont été mesurés. Tout comme les *punctures* du matériel moderne, ces traces produites par l'hyène des cavernes présentent une importante variabilité (tab.111) : le diamètre 1 varie de 1 à 16,8 mm et le diamètre 2 entre 1 et 20 mm. Néanmoins ces traces ne dépassent jamais 20 mm (contre 21 à 23 mm dans le registre moderne). En revanche, la distribution morphométrique est bien plus variable : les moyennes comprises entre 3,3 et 4,4 mm pour le diamètre 1 moderne alors que les moyennes fossiles oscillent entre 1,7 et 5,9 mm. Le second diamètre présente des moyennes encore plus variables et se rapproche des moyennes modernes: entre 2,1 et 8,4 mm (4,1 à

8,4 mm dans le moderne). La projection bivariée des moyennes et écart-types par assemblage ne différencie pas vraiment les échantillons et suggère une extrême variabilité (fig.160). Seul l'échantillon de Conives se distingue légèrement par des perforations de taille plus importante. La projection *boxplot* confirme cette variabilité de taille et met en évidence une correspondance entre les assemblages. Le diamètre 2 de Conives est plus important et souligne la variabilité de cet ensemble. Pour autant, les médianes et quartiles ne diffèrent pas réellement des autres échantillons.

	Puncture					
	Diamètre 1			Diamètre 2		
	n	min-max	moy.	n	min-max	moy.
Artenac c10	52	2-10	5,058	52	2-15	5,938
Peyre	133	1-15	3,650	133	1-16	4,571
GAP RS	10	3-8	1,663	10	3-9	2,079
GAP SP	25	2-10	2,236	25	2-12	2,355
Fouvent	83	1-14	4,212	83	1-15	5,313
Conives	38	2-16,8	5,950	38	2,2-20	8,400

Tableau 111. Données morphométriques (en mm) des *punctures* produits par l'hyène des cavernes / *Punctures measurements (in mm) produced by cave hyena*.



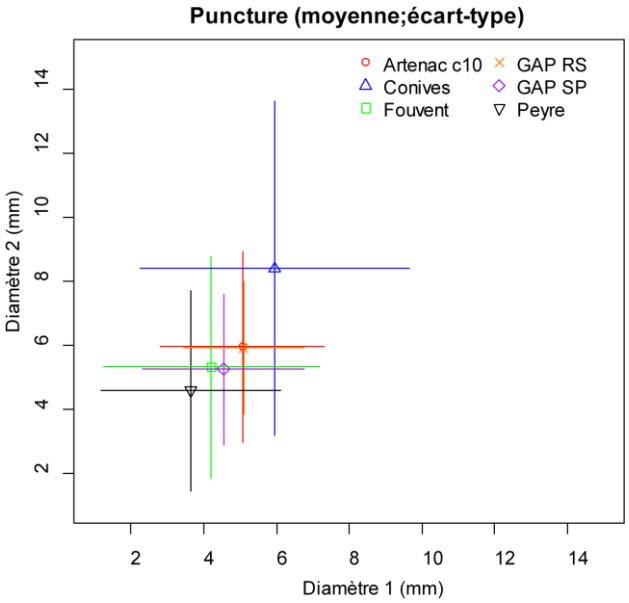


Figure 160. Représentation graphique *boxplot* et projection bivariée (moyenne et écart-type) des valeurs morphométriques des *punctures* / *Boxplot representation and breadth/length (mean + SD) ratio of punctures*.

	Pit					
	Diamètre 1			Diamètre 2		
	n	min-max	moy.	n	min-max	moy.
Artenac c10	11	2-4	2,727	11	3-4	3,455
Peyre	154	1-13	2,195	154	1-13	2,617
GAP RS	12	2-6	2,875	12	2-6,5	3,667
GAP SP	1		2	1		3
Fouvent	76	2-6	3,063	76	2-8	4,055
Conives	92	1,1-6,8	3,285	92	1,2-11,9	4,965

Tableau 112. Données morphométriques (en mm) des *pits* produits par l'hyène des cavernes / *Pits measurements (in mm) produced by cave hyena*.

L'analyse morphométrique des *pits* porte sur 346 traces mesurées (tab.112). Les échantillons d'Artenac c10 (n=11), GAP RS (n=12) et GAP SP (n=1) sont faibles et ne peuvent être considérés comme significatifs. Les valeurs extrêmes des deux diamètres présentent une variabilité plus importante que le registre moderne : diamètre 1 entre 1 et 13mm (contre 1 à 7mm pour le moderne), diamètre 2 entre 1 et 13mm (contre

1 et 11,5mm). En revanche, les moyennes du diamètre 1 correspondent plus aux valeurs modernes (entre 2,19 et 3,28 pour le fossile, 1,68 et 2,69 pour le moderne) ; les moyennes du diamètre 2 présentent une variabilité moindre (entre 2,62 et 4,96 contre 1,92 et 5,2 pour le moderne). Les résultats obtenus par les projections bivariées et *boxplots* sont similaires aux *punctures* (fig.161) : malgré la variabilité de taille des traces et des marques plus importantes à Conives, aucune distinction réelle n'est mise en évidence.

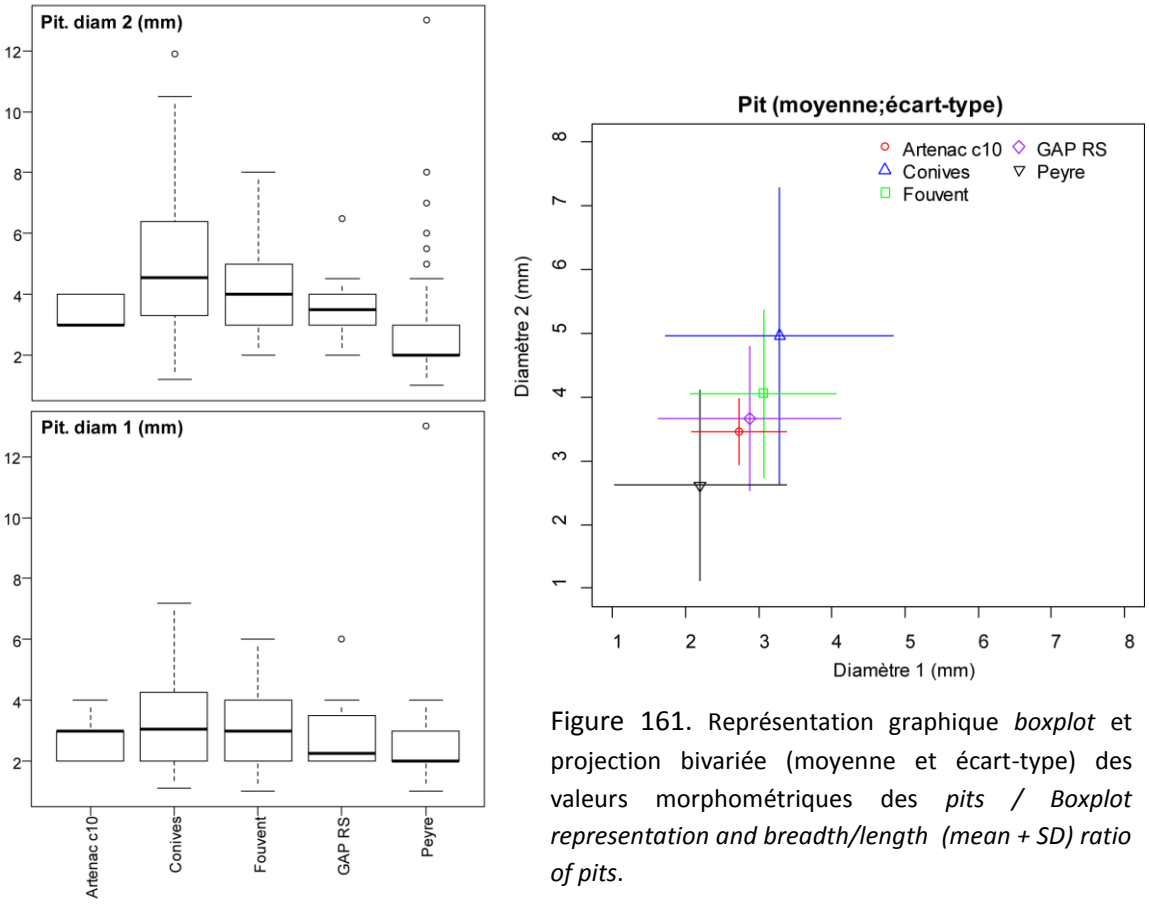


Figure 161. Représentation graphique *boxplot* et projection bivariée (moyenne et écart-type) des valeurs morphométriques des *pits* / *Boxplot representation and breadth/length (mean + SD) ratio of pits*.

2.3.4.5. Caractérisation et fréquence des os digérés.

Les os ingérés sont plus nombreux dans les accumulations pléistocènes : entre 74 et 1437 restes présentant des traces de digestion (tab.113). Les valeurs inférieures à 2% dans le registre moderne sont comprises entre 1 et 3% pour les assemblages fossiles. Le cas de Fouvent, atteignant les 10% d'os ingérés, se distingue nettement des autres assemblages. Néanmoins, cette différence pose la question de l'origine de ces pièces : coprocénose *vs.* régurgitation. Des coprolithes, en quantités diverses, ont été mis au jour (et mesurés, étude en cours) dans chacun de nos assemblages. Seul le site de Fouvent ne renferme pas de coprolithes alors que la fonction de grotte-repaire est acquise. La représentation des différents éléments squelettiques portant des traces d'ingestion met en évidence une surreprésentation des esquilles osseuses de taille inférieure à 30mm (tab.114). Il existe dans le registre moderne une représentation différentielle des fragments osseux (de taille supérieure et inférieure à 3cm) et esquilles osseuses : les pièces de grande taille représentent 47 à 67% d'occurrence dans les régurgitations contre 10% dans les fèces ; les esquilles sont présentes dans 60% des régurgitations contre 63% des fèces (Bearder, 1977). De fait, il est légitime de penser que les esquilles osseuses de petite taille très bien représentées à Fouvent résultent d'une coprocénose, les pièces déterminables de régurgitations. La distribution des longueurs des os ingérés va dans le sens d'une surreprésentation des esquilles de taille inférieure à 30 mm (fig.162). Sur la base de cette distribution et des observations actualistes, la coprocénose est privilégiée par rapport à la régurgitation. De plus, la morphologie des os ingérés déterminables est similaire à celle des os modernes considérés comme le résultat de régurgitation (fig.163). Encore une fois, cette morphologie partagée avec d'autres prédateurs (Canidés, Rapaces), remet en question la pertinence d'une définition de l'action spécifique d'un prédateur, sur la simple base d'os ingérés.

Site	NRT	NRT ingéré	% NRT ingéré
Lunel-Viel*	4480	74	2%
Artenac c10	5893	92	2%
Peyre	5836	144	3%
GAP RS	1011	23	2%
GAP SP	804	11	1%
Fouvent	14976	1437	10%
Conives	5184	43	1%
*** Cervidés et Bovidés uniquement.**			

Tableau 113. Données générales relatives à la représentation des os ingérés au sein des ensembles pléistocènes / *Ingested bone representation in Pleistocene samples*.

Site	NRT ingéré	crâne	Dent	Carpe/tarse	Phalange + sésamoïde	Os long	Esquille	Autre
Lunel-Viel*	74			30	35	3		6
Artenac c10	92	2	20	9	9	10	42	
Peyre	144	2	24	6	15	27	68	5
GAP RS	23	1	6	5	3	5	3	
GAP SP	11		1	2	5	2		1
Fouvent	1437	29	127	19	22	54	1176	10
Conives	43	2	11		7	2	16	
*** Cervidés et Bovidés uniquement.**								

Tableau 114. Représentation des différents éléments squelettiques ingérés / *Skeletal part distribution of ingested remains*.

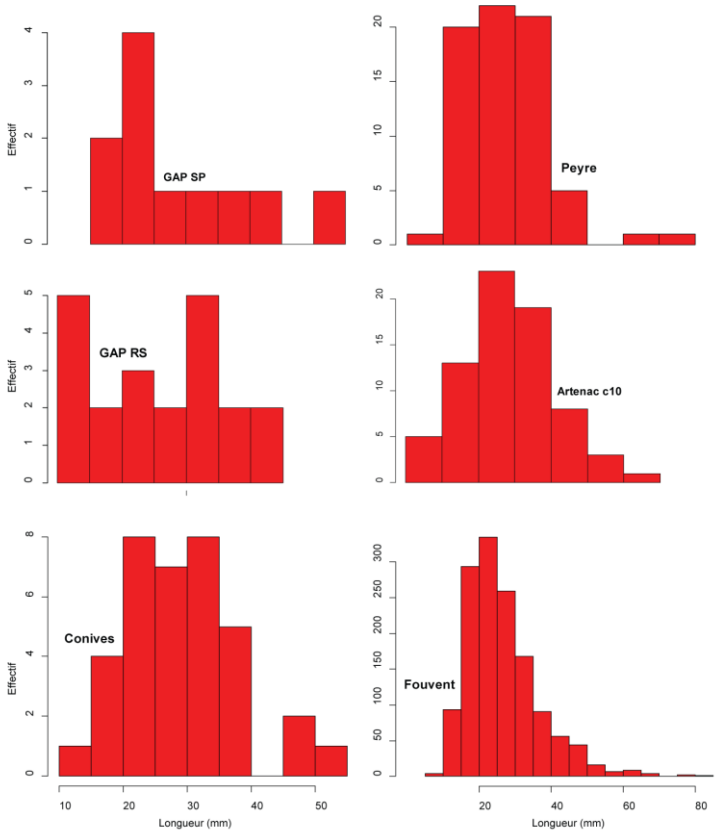


Figure 162. Distribution des longueurs des os ingérés / *Length distribution of ingested bones*.

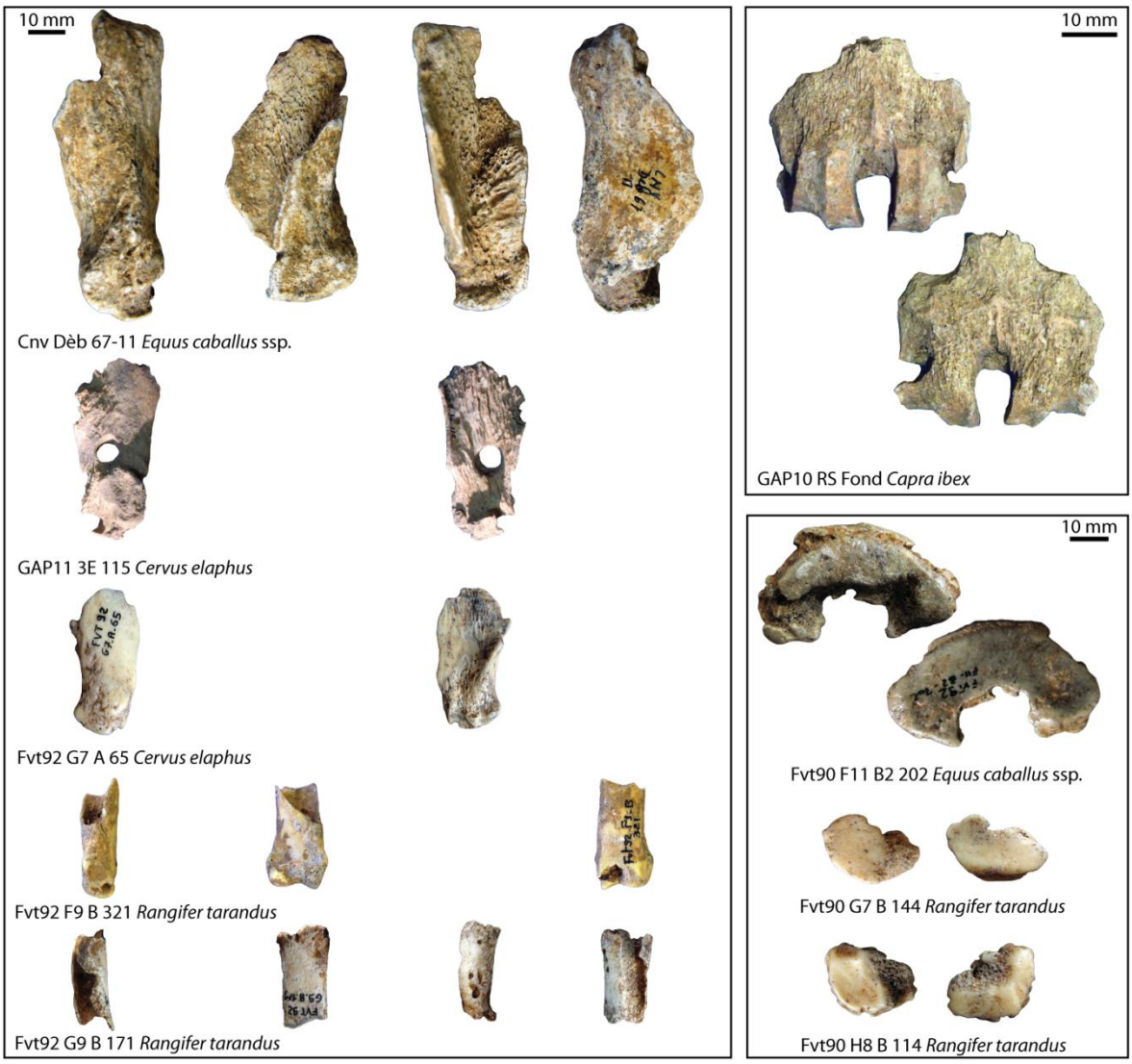


Figure 163. Morphologie des os ingérés par les hyènes pléistocènes / *Morphology of ingested bone in Pleistocene samples*.

2.4. Les accumulations pléistocènes : synthèse.

L'analyse taphonomique des repaires d'hyènes fossiles dévoile de nombreuses similitudes avec les hyènes modernes : morphotypes de consommation, diversité des traces, intensité de consommation. Cependant ces assemblages se distinguent principalement du registre moderne par une fragmentation plus importante des os longs. En effet, les pièces sub-complètes et cylindres sont rares, alors qu'ils dominent les ensembles actuels. Les nombreux éclats diaphysaires et portions osseuses largement réduites suggèrent une exploitation plus importante des matières osseuses. L'origine de cette réduction plus forte peut être liée à la disponibilité en proies et un éventuel stress alimentaire. Les coprolithes et les os ingérés sont le second critère distinguant les ensembles fossiles des ensembles modernes. Alors que les hyènes actuelles disposent d'aires de latrines extérieures au repaire (Kruuk, 1972 ; Mills, 1990), les coprolithes font partie intégrante des accumulations Pléistocènes. Cependant l'origine de ces restes (fèces ou régurgitation) doit être précisée.

3. Définition de l'impact taphonomique des félins.

L'impact taphonomique des Félidés a longtemps été sous-estimé. En effet, leur denture, adaptée à la découpe et à la consommation de chair, a longtemps exclu cette famille de prédateurs du groupe des consommateurs/accumulateurs d'ossements. L'association des Primates et des grands félins (particulièrement le léopard *Panthera pardus*) et d'ossements rongés dans les sites à Hominidés anciens d'Afrique du Sud (*e.g.* Swartkrans, Kromdraai, Sterkfontein *in* Brain, 1981) est à l'origine du développement des analyses taphonomiques portant sur les Félidés actuels (tab.115).

Les analyses néo-taphonomiques portent sur l'ensemble des Félidés. Une seule étude expérimentale porte sur le chat et la capacité des petits félins à altérer les restes osseux (Moran & O'Connor, 1991-1992). La caractérisation de la consommation de léporidés par le lynx a fait l'objet d'une étude en Espagne (Lloveras *et al.*, 2008). La caractérisation de la séquence de consommation des carcasses d'Ongulé et les traces produites par les lions ont rarement été abordées (Richardson, 1980 ; Dominguez-Rodrigo, 1999, 2003). Les félins de taille moyenne sont les plus largement étudiés.

Seules 2 études ont porté sur le guépard *Acinonyx jubatus*. Brain (1981) met en avant la spécialisation du félin à la consommation stricte de viande. Les proies (en contexte sauvage et nourrissage expérimental) sont décharnées et les os faiblement altérés (traces au niveau des extrémités, des ceintures et des côtes). Phillips (1993) arrive au même constat : le guépard ne consomme pas (ou peu) d'os, ou uniquement si la proie fait moins de 10 kilos. Nos propres observations aboutissent à la même conclusion : la consommation d'un jeune springbok est réduite à la consommation des chairs du ventre (Fosse, Fourvel, Avery, inédit).

Le léopard fait l'objet du plus grand nombre d'études en raison de 1) son rôle sur la formation des sites anciens d'Afrique australe et 2) de sa capacité à accumuler les restes de ses proies dans les arbres ou les cavités (Smith, 1977 *in* Nowell *et al.*, 1996 ; Brain, 1981 ; De Ruiter & Berger, 2000). Dans la perspective de définir l'impact du léopard dans les sites africains, ces travaux ont principalement porté sur la signature taphonomique de ce félin sur les primates (Brain, 1981 ; Pickering & Carlson, 2004 ; Pickering *et al.*, 2011) et sur ses capacités à accumuler les restes de ses proies (De Ruiter & Berger, 2000).

Le puma est sensiblement plus étudié. Que ce soit en Amérique du Nord (Stiner *et al.*, 2012) ou en Amérique du Sud (Martin & Borrero, 1997 ; Nasti, 2000 ; Borrero *et al* , 2005 ; Montalvo *et al.*, 2007 ; Mondini & Munoz, 2008), des travaux explorent différents aspects de l'impact taphonomique de ce félin : la désarticulation des proies, les traces et la distribution squelettique résultant de la consommation, le transport des restes et le contenu coproscopique. La comparaison des *kill sites* et des traces produites par les félins actuels depuis le guépard jusqu'au lion suggère des similarités dans la formation de ces assemblages (fig.164). En dépit de multiples travaux portant sur l'ensemble des classes de taille de Félidé, l'importante diversité des méthodes d'analyses et des aspects étudiés n'autorise pas de synthèse claire. Par conséquent, alors qu'il est démontré qu'ils peuvent interagir avec un stock osseux, il est difficile de mettre en lumière la signature taphonomique des grands félins.

Pays	Félidé	Site	Contexte	Proie	Type de résultat	Source
Angleterre	*F. catus*		Expérimentation	Mouton	Traces	Moran & O'Connor, 1991-1992
Espagne	*L. pardinus*	Donana NP	Naturel	Léporidés	Coproscopie/os digéré	Lloveras *et al.*, 2008
Argentine	*P. concolor*	Parque Luro Fauna Reserve	Naturel	Rongeur Sanglier Cerf	Coproscopie	Montalvo *et al.*, 2007
Patagonie	P. concolor	La Porfia	Repaire/FP	Mouton	Désarticulation/Traces	Martin & Borrero, 1997
Chili	*P. concolor*	Torres Del Paine	Naturel	Guanaco	Désarticulation Traces	Borrero *et al.*, 2005
Argentine	*P. concolor*		Naturel		Transport Coproscopie Traces	Mondini & Munoz, 2008
Argentine	*P. concolor*	Peruvian-Bolivian Plateau	Naturel	Vigogne	Distribution squelettique Traces	Nasti, 2000
USA	*P. concolor*		Naturel	Cerf	Coproscopie Traces	Stiner *et al.*, 2012
Namibie	*A. jubatus*	Etosha NP	Naturel	Springbok Steenbok	Séquence de consommation	Phillips, 1993
Namibie	*A. jubatus*	Tsoabis NP	Expérimentation	Chèvre	Séquence de consommation	Phillips, 1993
Afrique du Sud	*A. jubatus*	Umfolosi GR	Naturel	Bushbuck	Consommation osseuse désarticulation	Brain, 1981
Afrique du Sud	*A. jubatus*	KNP	Naturel	Impala	Consommation osseuse désarticulation	Brain, 1981
Afrique du Sud	*A. jubatus*	Valencia Ranch	Expérimentation	Babouin Mouton	Consommation osseuse désarticulation	Brain, 1981
	P. pardus		Expérimentation	Babouin	Distribution squelettique Trace/Os ingéré	Pickering & Carlson, 2004
Afrique du Sud	*P. pardus*	Mapungubwe NP	Naturel	Babouin	Distribution squelettique Trace	Pickering *et al.*, 2011
Afrique du Sud	*P. pardus*	John Nash NR WU/BA-001	Naturel	Damalisque Steenbok	Désarticulation Traces Accumulation	De Ruiter & Berger, 2000
Afrique du Sud	*P. pardus*	KNP	Naturel	Impala	Désaticulation/Traces	Brain, 1981
Kenya Afrique du Sud	*P. pardus*	Mt Suswa Portsmut/Hakos Quartzberg Cave	Repaire	Ongulé Primate	Accumulation Traces	Brain, 1981
Afrique du Sud	*P. leo*	Transval et Zimbabwe reverses	Expérimentation	Ongulés petits à grands	Fragmentation/ %survie	Richardson, 1980
Kenya	*P. leo*	Maasai Mara NR	Natruel	Gnou Buffle	Séquence de consommation Traces	Dominguez-Rodrigo, 1999, 2003

Tableau 115. Synthèse des travaux néo-taphonomiques portant sur les félins / *Synthesis of Felid neo-taphonomic studies*.

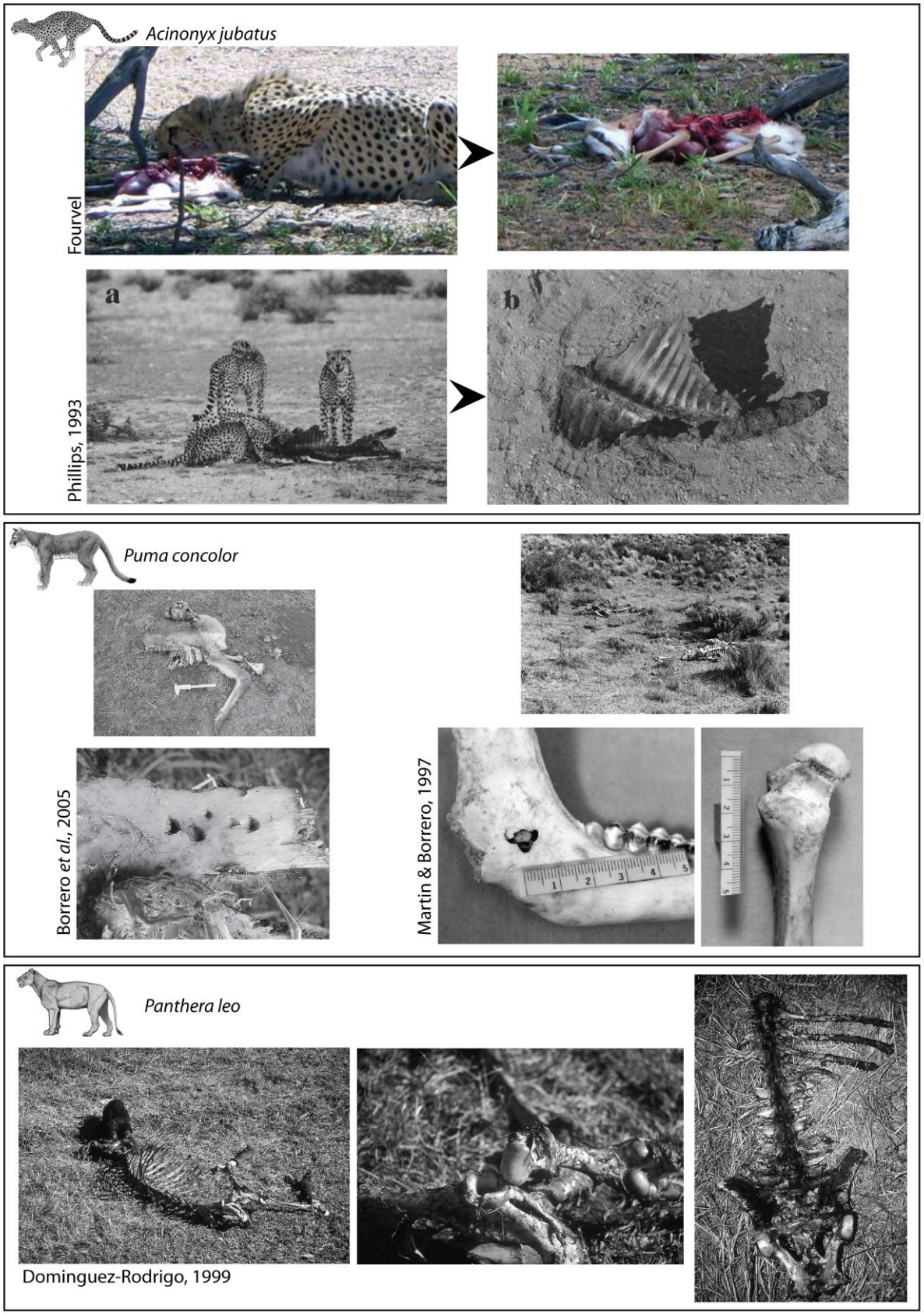


Figure 164. Exemples de carcasses et d'altérations osseuses produites par les Félidés actuels / *Examples carcasses and bone surface modifications produced by extant felids*.

Récemment se sont développées des hypothèses concernant la sélection des proies par les félins pléistocènes (lion en particulier). Certains travaux mettent en avant une spécialisation des grand félins à chasser/charogner les ours au sein même des sites d'hibernation (Diedrich, 2009b, 2011a, 2011b). Néanmoins, l'association lion/ours et l'impact des Félidés sur les ours semblent avérés (Schütt, 1969 ; Musil, 1980 ; Cordy, 1980 ; Argant, 1988, 2010 ; Tournepiche, 1996, 2010 ; Fourvel *et al.*, 2012). Cette brève présentation s'attache principalement aux relations prédateur/ongulé. Par conséquent, la synthèse des sites à ours présentant des restes de félins n'est pas prise en compte et fait l'objet d'une étude spécifique (Fourvel *et al.*, 2012 et en cours). Néanmoins, le registre fossile dispose de nombreux assemblages où l'impact des félins de moyenne (léopard, jaguar) et grande taille (lion, machairodonte) sur les ongulés est suspecté ou avéré (tab.116). Les sites anciens d'Europe (fluviatiles principalement) tel qu'Untermassfeld (Kahlke, 2006), Sainzelles (Fosse *et al.*, 2010b) ou Ceyssaguet (Tsoukala & Bonifay, 2004 ; Fosse *et al.*, 2010b) se caractérisent par l'association de grands Félidés (type *Homotherium* et *Machairodus*) et de mégaherbivores (Hippopotame, Rhinocéros, Proboscidien). L'impact des grands félins (lion, léopard) est plus difficile à mettre en évidence dans les sites plus récents d'Europe (*e.g.* Zafarraya, Amalda) et d'Afrique du Nord (Grotte des Félins). En effet, ces gisements généralement mixtes (anthropique et carnivore) disposent de toute une diversité de prédateur dont l'impact spécifique ne peut être mis en évidence (*Cuon alpinus* second carnivore avec le léopard à Zafarraya *in* Barroso Ruiz (Coord.), 2003 ; présence des hyènes et des chacals dans la grotte des félins *in* Deaujard *et al.*, 2011). Le jaguar est le seul grand prédateur présent dans les sites paléontologiques sud-américains, ces assemblages semblent propices à la définition de l'impact des grands félins (Martin, 2008). Pourtant, il n'existe aucune synthèse des données modernes et fossiles ni d'étude autorisant une définition de la signature taphonomique des Félidés et ce malgré leur présence récurrente dans les assemblages pléistocènes.

Site	Pays	Période	Félidé	Proie principale	NR/NMI	Source
Swartkrans member 2	Afr. du Sud	P. inf.	*P. pardus* (-/2)	*Antidorcas* sp.	372/86	Brain, 1981
Swartkrans member 1	Afr. du Sud	P. inf.	*P. pardus* (32/12)	*Antidorcas* sp. *Connochaetes* sp.	12/6 74/19	Brain, 1981
Kromdraai B	Afr. du Sud	P. inf.	*P. pardus* (6/2)	Primate		Brain, 1981
Sterkfontein member 4	Afr. du Sud	P. inf.	*P. pardus* (-/1)			Brain, 1981
Swartkrans member 3	Afr. du Sud	P. inf.	*P. pardus*			Pickering *et al.*, 2004
Untermassfeld	Allemagne	P. inf.	*M. cultridens* *H. crenatidens*	*Bison/Rhino* *Mammuthus*		Kahlke, 2006
Sainzelle	France	P. inf	*H. crenatidens* (12/2)	Rhino/Hippo		Fosse *et al.*, inédit
Ceyssaguet	France	P. inf	*M. cultridens* (21/2) *H. crenatidens* (25/2)	Rhino./Probo.		Tsoukala & Bonifay, 2004 Fosse *et al.*, inédit
Lago Sofia 4 cave	Chilie	P. sup.	*P. onca*	*Mylodontinae*		Martin, 2008
Milodon cave	Chilie	P. sup.	*P. onca* (10/-)	*Mylodontinae*		Martin, 2008
Tres Arroyos 1, L. V-VI	Chilie	P. sup	*P. onca* (1/-)	*Hippidion*		Martin, 2008
Grotte des Félins	Maroc	P. sup.	*P. leo* (20/-) *P. pardus* (18/-)	*Gazella* cf. *atlantica* *Gazella dorcas*		Geraads *et al.*, 2010 ; Deaujard *et al.*, 2011
Zafarraya	Espagne	Paléo. moy.	*P. pardus* (245/18)	Bouquetin	1269/-	Geraads, 1995, 1997 ;Barroso Ruiz (Coord.), 2003
Amalda	Espagne	Paléo. sup.	*P. pardus* (13/-)	Chamois Cerf Bouquetin	4830/- 662/- 603/-	Yravedra, 2010

Tableau 116. Synthèse des gisements où l'impact des Félidés est supposé / *Synthesis of pleistocene sites where Felid impact is suspected*.

3.1. Le jaguar d'Artenac I et II.

Les restes osseux des niveaux Ib, IIa et IIb représentent la première occupation du gisement d'Artenac ; cet assemblage a été décrit comme un niveau d'hibernation à ours et, un éventuel repaire de grands félins (Tournepiche, 1996 ; Delagnes *et al.*, 1999 ; Delagnes & Tournepiche, 2010 ; Tournepiche, 2010). L'échantillon paléontologique, connu pour la présence de *Dinobastis latidens* (Beden *et al.*, 1984), comprend une importante population d'ours *Ursus deningeri* (Tournepiche, 1984, 1985). Associé à la rareté des ongulés (*Bovinae, Rangifer tarandus* et *Equus* cf. *mosbachensis*), cet ensemble atteste de l'utilisation de la cavité comme niveau à hibernation. Les observations paléontologiques et taphonomiques préliminaires suggèrent que ces niveaux ont pu être aussi utilisés par les grands félins comme repaire. Le jaguar européen *Panthera onca gombaszoegensis* a particulièrement été envisagé comme consommateur des carcasses d'ours morts naturellement (Tournepiche, 1996). L'association exclusive des Ursidés et Félidés dans ces niveaux autorise l'utilisation de cet assemblage pour définir l'impact des grands félins (*P. onca gombaszoegensis*) sur une espèce-proie unique (*U. deningeri*). L'ours est ici considéré comme une proie de grande taille afin de faciliter les comparaisons avec les sites à hyènes Pléistocènes et Holocènes.

3.2. Caractérisation des destructions/consommations osseuses.

L'analyse de la consommation des os longs porte sur un échantillon de 138 restes répartie sur les 4 éléments principaux : 27 humérus, 43 radius, 33 fémurs et 35 tibias. La morphologie des métapodes, trop distincte de celle des Ongulés, n'a pas permis de les inclure à cette analyse comparative. L'observation des morphotypes de consommation pour chacun des os longs suggère une séquence de consommation osseuse tout à fait similaire à celle observée chez les hyènes modernes et fossiles (fig.165). Les os rongés peuvent être abandonnés complets ; les portions alliant extrémité et diaphyse ainsi que les cylindres diaphysaires suggèrent un stade plus avancé de consommation. En revanche le taux de fragmentation des os distingue l'intensité de consommation des différents prédateurs (fig.166). En effet, la distribution des différentes portions osseuses (complet, extrémité/diaphyse, cylindre, éclat) résultant d'une fragmentation produite par les félins, diffère nettement de l'impact des hyènes. La réduction des os longs s'avère moins forte : les os complets et les cylindres sont peu fréquents (respectivement n=10, 7% et n=20, 14%), mais les portions extrémité/diaphyse sont largement majoritaires (n=108, 78%) et les éclats diaphysaires absents. A l'inverse les hyènes pléistocènes fragmentent fortement les os : les os complets représentent moins de 10% (n=43) et les éclats près de 60% (n=543). Même les hyènes modernes adoptent une intensité de consommation différente : moins forte que l'hyène des cavernes mais plus que les félins.

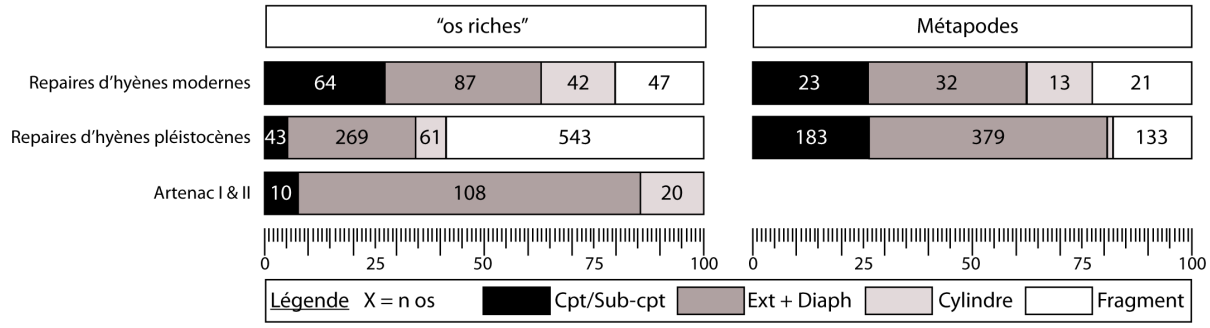


Figure 165. Comparaison de la fréquence de représentation des portions d'os longs conservées entre Artenac I & II, les repaires pléistocènes et holocènes (proies de grande taille uniquement pour les repaires d'hyènes) / *Comparison of long bone portion representation between Artenac I & II, pleistocene and holocene dens (considering only large prey)*.

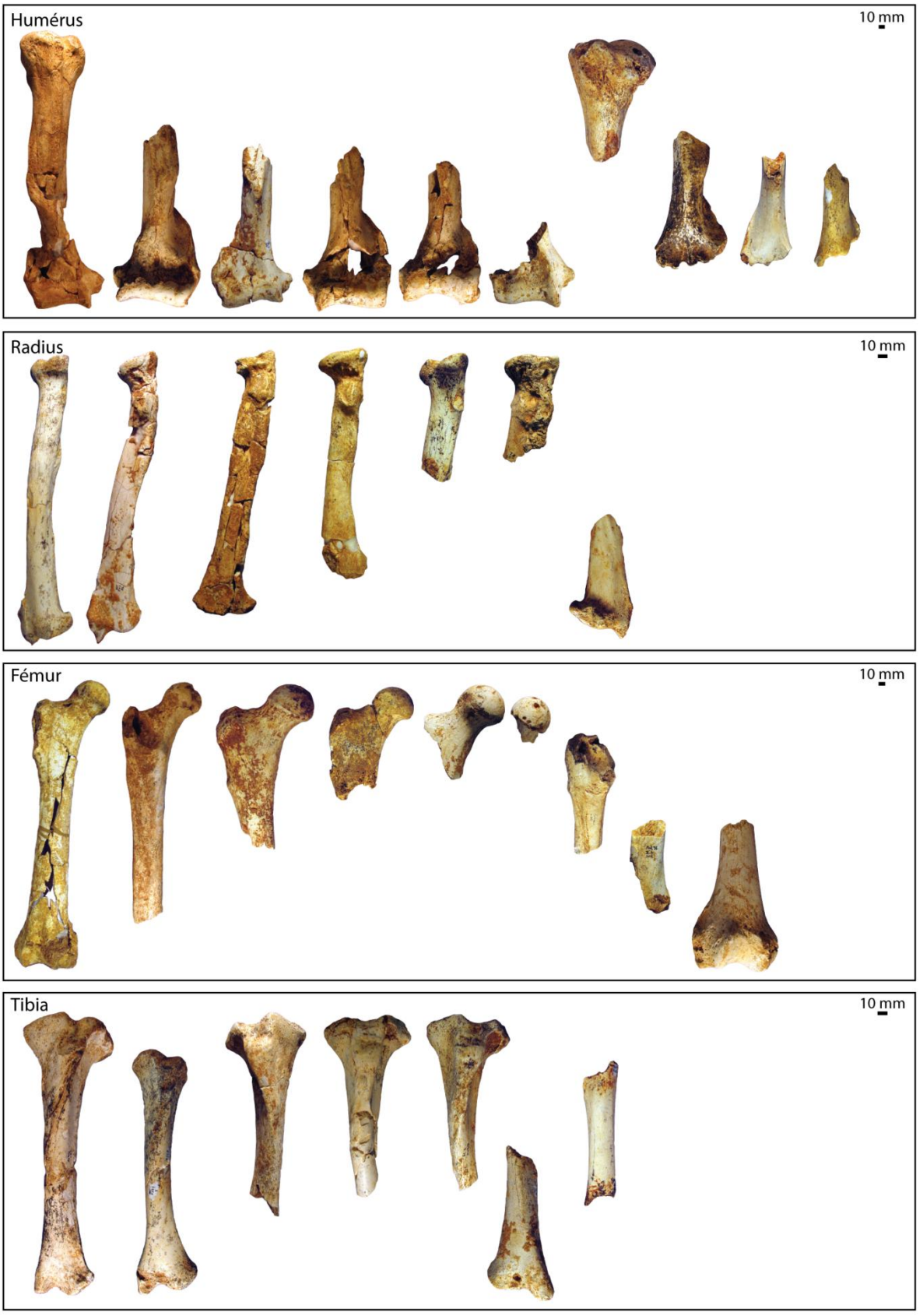


Figure 166. Morphotype de consommation des os longs d'*Ursus deningeri* / *Morphology of Ursus deningeri consumed long bone.*

3.3. Les traces de consommation.

Les traces de consommation relevées sur le matériel d'Artenac I et II sont de deux types : les traces de carnivore et l'impact d'un grand rongeur (*Hystrix* ?).

3.3.1. Caractérisation des traces de carnivore.

La diversité des traces de consommation est plus restreinte dans ce contexte que dans les repaires d'hyènes. En effet, 114 restes osseux portent des traces de dents (soit 12% de l'ensemble des restes d'ours ou 21% des restes hors dents isolées). Cette représentation n'est pas négligeable et s'intègre parfaitement aux valeurs obtenues chez les hyénidés modernes (18-43%NRT/24-53%NR ongulé) et fossiles (4-15%NRT/10-42%NRongulé). En revanche, alors que les 7 types de traces sont constamment représentés chez les hyènes, 5 seulement sont enregistrés à Artenac I et II dont 2 largement minoritaires (*crenulated*=1 ; *Scoring*=5NR/10 traces). Les *punctures* (n=77/161 traces), *pitting* (n=34/42 traces) et *fracture scars* (n=28/47 traces) semblent caractéristiques de cette consommation (tab.117). Les os ingérés et arrachements de matière (*scooping out*) sont inexistants.

Site	Impact			Fracturation		Frottement	Ingested
	Puncture	Pitting	Scooping	Crenulated	Fract. Scars	Score/furrow	
Artenac I & II	77 (161)	34 (42)		1 (1)	28 (47)	5 (10)	

Tableau 117. Représentation (NR affecté (N traces)) des différentes modifications osseuses produites par les félins d'Artenac I & II / *Tooth mark types representation (NISP marked (N marks))*.

3.3.2. L'impact des collecteurs secondaires.

Figure 167. Radius Art Ib P293 d'*Ursus deningeri* d'Artenac I & II présentant des traces de grand rongeur / *Ursus deningeri radius Art Ib P293 gnawed by porcupine.*

Il existe au sein du matériel osseux d'Artenac I et II une pièce portant les stigmates caractéristiques des grands rongeurs type porc-épic. La portion distale de radius gauche Art Ib P293 présente sur le bord mésial de sa diaphyse une série de traces parallèles dont la morphologie correspond en tout point à l'action du porc-épic (fig.167). Les mesures obtenues sur 11 empreintes (entre 2 et 4,5 mm pour 3,14 mm de moyenne) s'accordent avec le matériel de Peyre et de Ceyssaguet et semblent confirmer l'attribution au porc-épic (tab.118). Pourtant, aucun reste osseux rapporté au porc-épic ou tout autre grand rongeur n'a été mis au jour sur ce gisement. Cette pièce rappelle malgré tout l'influence du porc-épic dans la formation des assemblages de tous types (repaires d'hyène, tanière de félin, site à ours). A ce jour il est difficile (voire impossible) de saisir clairement les bouleversements engendrés par les collecteurs secondaires.

	DT Traces		
	N traces	min-max	moy.
Art Ib P293	11	2-4,5	3,14

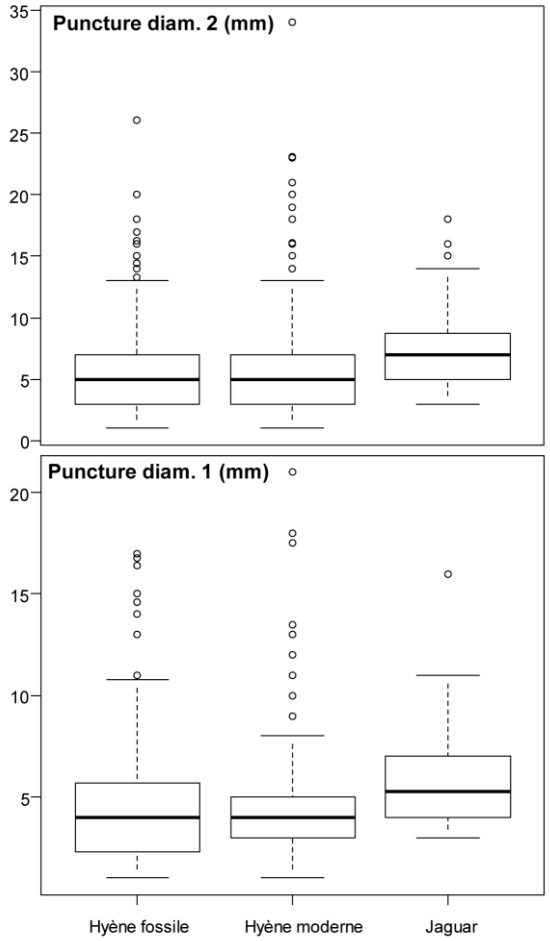
Tableau 118. Données morphométriques (en mm) des traces produites par le « porc-épic » d'Artenac I & II / *Measurements (in mm) of porcupine tooth marks.*

3.3.3. Analyse morphométrique des traces de carnivores.

Au total 171 traces ont été mesurées : 160 *punctures* et 11 *pits* (tab.119). Les *punctures* sont généralement de grande taille : le diamètre 1 est compris entre 3 et 16 mm, le diamètre 2 entre 3 et 18 mm. Les moyennes observées (5,82 et 7,06) sont supérieures aux valeurs des hyènes modernes (environ 4 et 5mm) et fossiles (environ 3,5 et 4,5mm). Seul l'assemblage de Conives se rapproche des moyennes d'Artenac I et II (d1=5,95 ; d2=8,4). Les *pits,* de plus petite taille (2-4mm pour 2,8mm de moyenne et 2-5mm pour 3,5mm de moyenne) sont relativement similaires aux *pits* produits par les hyènes. L'importante représentation des *punctures* a permis d'effectuer quelques analyses morphométriques comparatives (fig.168). La projection des valeurs moyennes et écart-types comparés aux ensembles d'hyènes modernes et fossiles suggère que le jaguar produit des perforations généralement plus grandes que l'hyène. Néanmoins une part non négligeable des empreintes, les plus petites, sont comparativement similaires aux traces d'hyènes les plus grandes. La projection *boxplot* nuance la projection bivariée. En effet, une fois les valeurs extrêmes rejetées, les médianes ne semblent pas présenter de différences significatives entre hyènes modernes, hyènes fossiles et félins. Encore une fois, en dehors de tout contexte, la pertinence de l'analyse morphométrique des traces de dents reste à démontrer.

	Artenac I & II					
	Diamètre 1			Diamètre 2		
	n	min-max	moy.	n	min-max	moy.
Puncture	160	3-16	5,819	160	3-18	7,059
Pit	11	2-4	2,818	11	2-5	3,545

Tableau 119. Données morphométriques (en mm) des *punctures* et des *pits* produits par les félins d'Artenac I & II / *Punctures and pits measurements (in mm) produced by Artenac I & II large felids*.



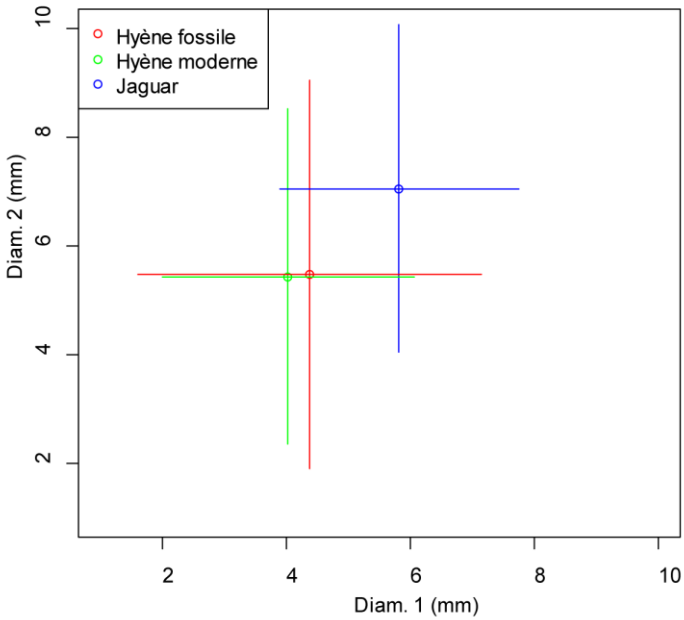


Figure 168. Représentation graphique *boxplot* et projection bivariée (moyenne et écart-type) des valeurs morphométriques (en mm) des *punctures* produit par le jaguar et les hyénidés modernes et pléistocènes / *Boxplot representation and breadth/length (mean + SD) ratio of punctures produced by extant and extinct hyenas and felids*.

4. Définition de l'impact taphonomique des grands canidés.

Depuis les travaux de Haynes (1980, 1983a, 1983b), les études néo-taphonomiques portant sur les Canidés se sont développées. En effet, les grands Canidés, comme le loup, ont la capacité de chasser des proies de grandes tailles et de consommer en partie les restes osseux. Leur présence fréquente dans les assemblages osseux pléistocènes pose la question de leur rôle dans la formation des ensembles ostéologiques. Les études néo-taphonomiques portent sur deux ensembles : les Canidés de petites tailles (renards) et les grands Canidés. Ces travaux sont peu fréquents et présentent des données disparates comme les analyses néo-taphonomiques sur les hyènes (tab.120). Les petits Canidés (renard, renard polaire) et les léporidés sont couramment représentés dans les gisements pléistocènes. Leur présence récurrente dans les sites paléolithiques a d'ailleurs stimulé la recherche de critères caractérisant leur impact (Cochard, 2004 ; Castel *et al.*, 2011). Collecteur opportuniste, le renard peut rapporter à la tanière les restes de proies (carcasses) de moyenne à grande taille (Mondini, 1995, 2000, 2004). L'impact des renards sur les grands Ongulés ne peut être négligé car son rôle dans la formation (ou la perturbation) des assemblages semble flagrant (*e.g.* Gerde *in* Clot, 1980 ; Gönnersdorf *in* Poplin, 1976 ; Grottes d'Armelle, Champs-Gaillards *in* Tournepiche, 1996 ; Essartat *in* Tournepiche, 2010).

Espèce	Pays	Contexte	Proie	Type de résultat	Source
V. vulpes	France	Repaire	Léporidés	Consommation osseuse Traces	Cochard, 2004
V. vulpes	Suisse	Repaire (Pouetta Raisse)	Léporidés	Traces	Castel *et al.*,2011
V. vulpes	Suisse	Repaire (Geissbachhöhle)	Chamois	Traces	Castel *et al.*,2011
V. vulpes	Espagne	Naturel (FP/SS)	Cerf	Traces/Désarticulation Dispersion	Caceres *et al.*, 2009
L. culpeus	Argentine	Repaire	Léporidés/Caprinés	Accumulation/Traces	Fernandez *et al.*, 2010
L. culpeus	Argentine	Repaire	Camélidés/Caprinés	Accumulation/Transport	Mondini, 1995
L. culpeus	Argentine	Repaire (Abrigos Rocosos)		Coproscopie Accumulation/Transport	Mondini, 2000, 2004
Petit Canidé	Europe/USA/Afrique			Coproscopie	Andrews & Nesbit Evans, 1983
C. lupus	USA	Naturel (KS/repaire)	Caribou	Trace/Transport	Binford, 1981
C. lupus	France	Expérimentation (Nourrissage)	Mouton	Fragmentation / Trace	Castel, 2004
C. lupus	France	Expérimentation (Nourrissage)	Boeuf	Traces	Campmas & Beauval, 2008
C. lupus	USA	Naturel	Cerf/Bison	Traces/Désarticulation	Prucca, 2003
C. lupus	France/USA	Réserve/Naturel	Cerf	Ecologie/Taphonomie	Prucca, 2011
C. lupus	Pologne	Naturel (KS)	Cerf/Bison	Désarticulation/Traces Temps d'exposition	Fosse *et al.*, 2004, 2011
C. lupus	USA (Alaska)	Naturel	Caribou	Désarticulation/ Temps d'exposition	Magoun & Van Valkenburg, 2001
C. lupus	USA (Minnesota)	Naturel (KS)	Cerf	Traces / Transport	Haynes, 1980a, 1980b, 1981, 1983a, 1983b
C. lupus	Espagne	Naturel (FP/SS)	Cheval	Désarticulation/Traces	Yravedra *et al.*, 2009
C. lupus	USA (Missouri)	Expérimentation (Nourrissage)	Cerf	Consommation osseuse Coproscopie/Os ingéré	Klippel *et al.*, 1987
C. lupus	Espagne	Naturel		Coproscopie/Os ingéré	Esteban Nadal *et al.,* 2010 ; Esteban Nadal, 2012
C. lupus	Yukon (Canada)	Naturel (KS)	Chevaux	Traces/Désarticulation	D'Andrea & Gotthardt, 1984

Tableau 120. Synthèse des travaux néo-taphonomiques portant sur les Canidés / *Synthesis of Canid neo-taphonomic studies*.

Les études portant sur les altérations taphonomiques produites par les Canidés concernent principalement le loup (*e.g.* Haynes, 1980 ; Binford, 1981 ; Klippel *et al.*, 1987 ; Prucca, 2003, 2011 ; Fosse *et al.*, 2004, 2011). En fonction de l'aspect étudié, deux types d'analyse sont possibles : le nourrissage expérimental et l'observation en contexte naturel. Les nourrissages s'attachent à définir et quantifier la diversité des altérations produites par ce carnivore (Klippel *et al.*, 1987 ; Castel, 2004 ; Campmas & Beauval, 2008). En contexte naturel, ces études cherchent à définir le contexte d'intervention du loup (*Kill site, feeding place,* site de Rendez-Vous, repaire) sur la base du type de proie et de leur distribution squelettique, des altérations osseuses (désarticulation, fragmentation, traces), de la répartition spatiale (sélection, transports) et des informations écologiques (temps d'accès aux carcasses). Certains éléments apparaissent similaires comme, par exemple, les morphotypes de consommation ou l'aspect général d'un *kill site* (fig. 169). Des travaux plus récents cherchent à définir la signature taphonomique des loups sur la base de la description des os ingérés et de l'analyse du contenu coproscopique (Esteban Nadal *et al.*, 2010 ; Esteban Nadal, 2012 ; Fosse *et al.*, 2012). Néanmoins, la comparaison avec d'autres prédateurs est rare (*e.g.* Haynes, 1983a ; Fosse *et al.*, 2011 ; Fosse *et al.*, 2012). La synthèse et la comparaison de ces travaux sont nécessaires afin de caractériser l'impact du loup (ou des grands Canidés) et d'appliquer un modèle au registre pléistocène.

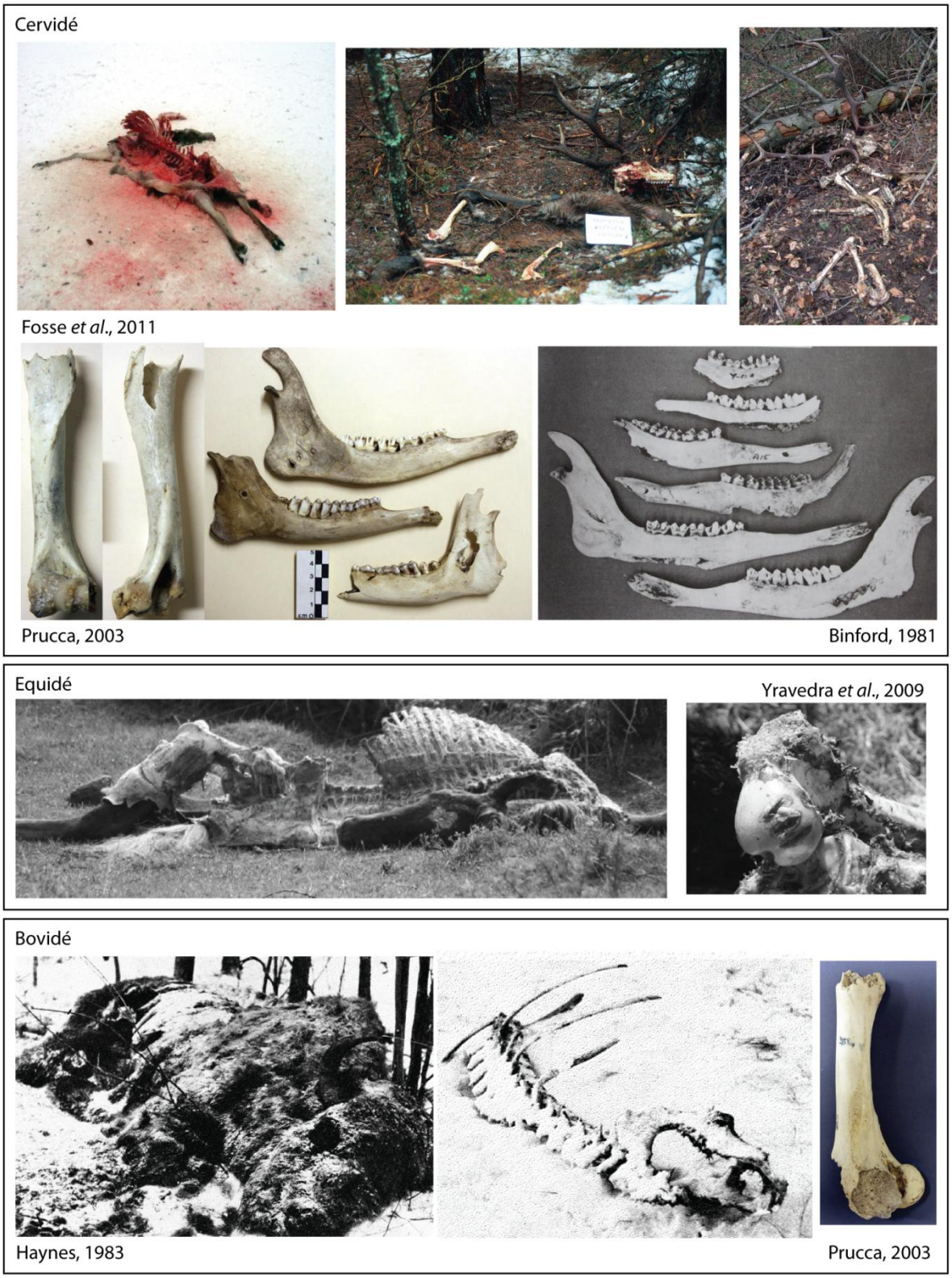


Figure 169. Exemples de carcasses et d'altérations osseuses produites par les loups actuels / *Examples of carcasses and bone surface modifications produced by extant wolves.*

A ce jour, l'influence des grand Canidés sur les assemblages ostéologiques pléistocènes est suggéré par différentes catégories d'indices : les traces d'activités des Canidés (Ichnologie, traces de consommation, coprolithes ?), la présence importante des restes de Canidés (NR, NMI) et l'association de ces restes à des espèces-proies potentielles. Certains auteurs n'hésitent d'ailleurs pas à attribuer au loup l'introduction d'Ongulés spécifiques au sein de repaires d'hyènes (*e.g.* Diedrich (2010) rapporte au loup la prédation du chamois retrouvé dans le repaire d'hyènes de Srbsko Chlum-Komin Cave en République Tchèque). Sur la base de ces différents indices, l'impact des grands Canidés est suspecté dans une cinquantaine de gisements (tab.121). La synthèse non exhaustive de ces sites met en évidence la diversité des assemblages potentiellement altérés : des sites de plein-air (e.g Bottrop *in* Von Koenigswald *et al.*, 1995), des grottes à Ours (*e.g.* Balme-à-Collomb *in* Ballésio & Philippe, 1995), des aven-pièges (*e.g.* Igue du Gral *in* Castel *et al.*, 2010), des repaires d'hyènes (*e.g.* Tornewton *in* Turner, 1981) et des sites anthropiques ou mixtes (*e.g.* Gabasa *in* Blasco Sancho, 1995). Cette diversité de gisement place le loup non pas comme un prédateur chasseur mais comme un collecteur/compétiteur secondaire qui interagit avec un stock osseux préexistant. Les sites rapportés à des repaires de Canidés stricts sont rares ou mal définis (*e.g.* Sant Agostino *in* Stiner, 1992, 2004 ; Thomas Quarry 1, Unit 4 *in* Raynal *et al.*, 2010). Par conséquent, il est difficile de mettre en lumière des critères définissant clairement l'impact des Canidés fossiles. Le recours à des analyses taphonomiques comparatives portant sur les registres modernes et fossiles (et utilisant une méthodologie commune) est nécessaire à une meilleure connaissance de l'impact de ces prédateurs.

Site	Pays	Période	Type/Fonction	Canidé	Proie	Traces	Source
Grézalo	France	?	Grotte	Ichno.			Méroc, 1956
Chauvet Pont d'Arc	France	P. sup.	Niv. Ours Anthropique	18/6 Ichno.			Garcia, 2005 ; Philippe & Fosse, 2003 ; Fosse & Philippe, 2005
Bottrop	Allemagne	P. sup.	Plein-air	Ichno.			Von Koenigswald *et al.*, 1995
Torralba	Espagne	P. moy.	Plein-air	3/-	Ongulé	Rongé	Aguirre, 2010
Atapuerca Galeria, GII	Espagne	P. moy	Aven		Ongulé	Rongé	Huguet *et al.*, 1999
Atapuerca Galeria, GIII	Espagne	P. moy	Aven		Ongulé	Rongé	Diez *et al.*, 1999
Les Rameaux	France	P. moy	Aven		Thar	Rongé	Coumont, 2006
Divje Babe 1	Slovénie	P. sup.	Grotte		Ongulé	Rongé	Toskan, 2007
Igue du Gral	France	P. sup.	Grotte	365/6	Renne/Bison/Cheval	Rongé	Castel *et al.*, 2010
Schusterlucke	Autriche	P. sup.	Grotte		Bouquetin/Renne	Rongé	Galik, 1997
Gamssulzenhöhle	Autriche	P. sup.	Grotte		Bouqurtin/Elan	Rongé	Kühtreiber & Kunst, 1995
Sant Agostino	Italie	P. sup.	Repaire de loup ?		Bouquetin/cerf	Rongé	Stiner, 2004
Bolomor, X	Espagne	P. moy./sup.	Grotte	1/-	Cerf	Rongé	Blasco & Fernandez Peris, 2010
Grosse Grotte	Allemagne	P. sup	Niv. Ours		Renne	Rongé	Weinstock, 1999
Combe Grenal	France	P. sup.	Grotte		Renne	Rongé	Chase, 1990
Miesenheim 4	Allemagne	Postglac.	Repaire de loup ?		Elan	Rongé	Baales & Street, 1996
Elchlöchli	Suisse	Postglac.	Repaire de loup ?		Elan	Rongé	Blant, 2004
Berelekh	Russie	P. sup.	Niv. Ours		Mammouth	Rongé	Baryshnikov *et al.*, 2009
Moses Coulee	USA	P. sup.	Grotte		Cerf	Ingéré	Darwent & Lyman, 2002
Gabasa niv.e	Espagne	P. sup.	Mixte	62/6	Cerf/bouquetin	Rongé	Blasco Sancho, 1995
Gabasa niv.g	Espagne	P. sup.	Mixte	84/6	Cerf/bouquetin	Rongé	Blasco Sancho, 1995
Pin Hole	Angleterre	P. sup.	Repaire d'hyène	262/-			Turner, 1981

Tornewton H.S.	Angleterre	P. sup	Repaire d'hyène	105/-			Turner, 1981
Pego do Diabo, l.2	Portugal	P. sup.	Mixte	16/2	Cerf/Bouqetin ?	Ingéré Rongé	Valente, 2004
Thomas Quarry 1, unit 4	Maroc	P. moy.	Repaire de canidé	179/8	Gazella *cf. atlantica*	Rongé	Geraads *et al.*, 2010 ; Raynal *et al.*, 2010
Noisetier	France	P. sup.	Mixte	89/-	Cerf/Bouquetin/Isard	Rongé Ingéré	Costamagno *et al.*, 2008 ; Mourre *et al.*, 2009
Tourville	France	P. moy.	Plein air	96/6			Descombes, 1983
Maldidier, 3	France	P. sup.	Grotte	53/-			Castel, 1991
Wezmeh	Iran	P. sup.	Repaire ?	176/6			Mashkour *et al.*, 2008
Jaurens	France	P. sup.	Grotte	147/11			Ballésio, 1979
Furninha	Portugal	P. sup.	Repaire ?	112/5			Brugal, 2010
Villa Seckendorf	Allemagne	P. sup.	Repaire d'hyène	47/-			Ziegler, 1996
Bockstein, H	Allemagne	P. sup.	Repaire d'hyène ?	30/4			Webb, 1988
Srbsko Chlum-Komin Cave	République Tchèque	P. sup.	Repaire d'hyène	295/-	Chamois	Rongé	Diedrich, 2010
Gerde	France	P. moy./sup.	Repaire d'hyène	39/11			Clot, 1980, 1987
Villereversure	France	P. sup.	Grotte	173/10			Martin, 1968
Malarnaud	France	P. sup.	Niv. Ours ?	339/-			Dufour, 1989
Vertesszöllös 2	Hongrie	P. moy.	Niv. Ours ?	170/-			Kretzoi, 1989
La Balme à Collomb	France	P. sup.	Niv. Ours ?	121/4			Ballésio & Philippe, 1995
Letzetxiki	Espagne	P. sup.	Niv. Ours ?	84/14			Altuna, 1972
Brillenhöhle	Allemagne	P. sup.	Niv. Ours ?	52/4			Boessneck & von den Driesch, 1973
Stadel, VII	Allemagne	P. sup.	Niv. Ours ?	57/-			Gamble, 1979
Lazaret	France	P. moy./sup.	Anthropique ?	692/25			Valensi, 1996
Vindija	Croatie	P. sup.	Grotte	188/-			Miracle *et al.*, 2010
Veternica	Croatie	P. sup.	Grotte	146/-			Miracle *et al.*, 2010
Velika Pecina	Croatie	P. sup.	Grotte	86/-			Miracle *et al.*, 2010
Le Portel, F2	France	P. sup.	Grotte	57/-			Gardeisen, 1994
Orgnac 3, 7-8	France	P. moy/sup.	Grotte	56/6	Cerf/Daim	Rongé	Aouraghe, 1992 ; Sam & Moigne, 2011
Tournal	France	P. sup.	Repaire d'hyène ?	30/11	Renne / Cheval	Rongé	Magniez, 2010
Zafarraya	Espagne	Paléo. moy.	Mixte	185/19	Bouquetin	Rongé	Geraads, 1995, 1997 ; Barroso Ruiz (Coord.), 2003
Prolom II	Ukraine	P. sup.	Repaire d'hyène	168/17	Saiga	Rongé	Enloe *et al.*, 2000

Tableau 121. Synthèse des gisements où l'impact des Canidés est supposé (modifié d'après Fosse *et al.,* 2011) / *Synthesis of pleistocene sites where Canid impact is suspected (modified from Fosse et al., 2011).*

4.1. L'impact du loup de Pologne : Bialowieza et Biezscady.

L'important travail mené sur l'impact du loup (chasse/charognage, désarticulation, altérations taphonomiques) sur des carcasses de bisons *Bison bonasus* et de cerfs *Cervus elaphus* de la forêt de Bialowieza et Biezscady en Pologne (Selva *et al.*, 2003, 2005 ; Fosse *et al.*, 2004 ; Fosse *et al.*, 2011) nous permet de disposer d'un échantillon unique des modifications osseuses produites par ce Canidé en contexte sauvage.

La figure 170 présente la diversité des distributions squelettiques, suite à l'impact du loup. Le temps de consommation, d'exposition avant collecte et l'origine (chasse/charognage) ne sont pas pris en compte. D'une manière générale, les carcasses de cerfs sont sub-complètes. Quelques éléments du squelette axial (crâne, vertèbre, ceintures) ou appendiculaire (membres complets principalement) peuvent être prélevés. Les cas les plus extrêmes (Biezscady 34, 36 et Bialowieza 151) ne sont plus représentés que par quelques restes (ceinture, axial ou os long). Concernant les bisons, il faut souligner que l'absence des crânes est due à leur collecte par les chasseurs. Néanmoins, les quelques carcasses présentées (hormis n°222) partagent une distribution squelettique proche, dominée par le squelette axial.

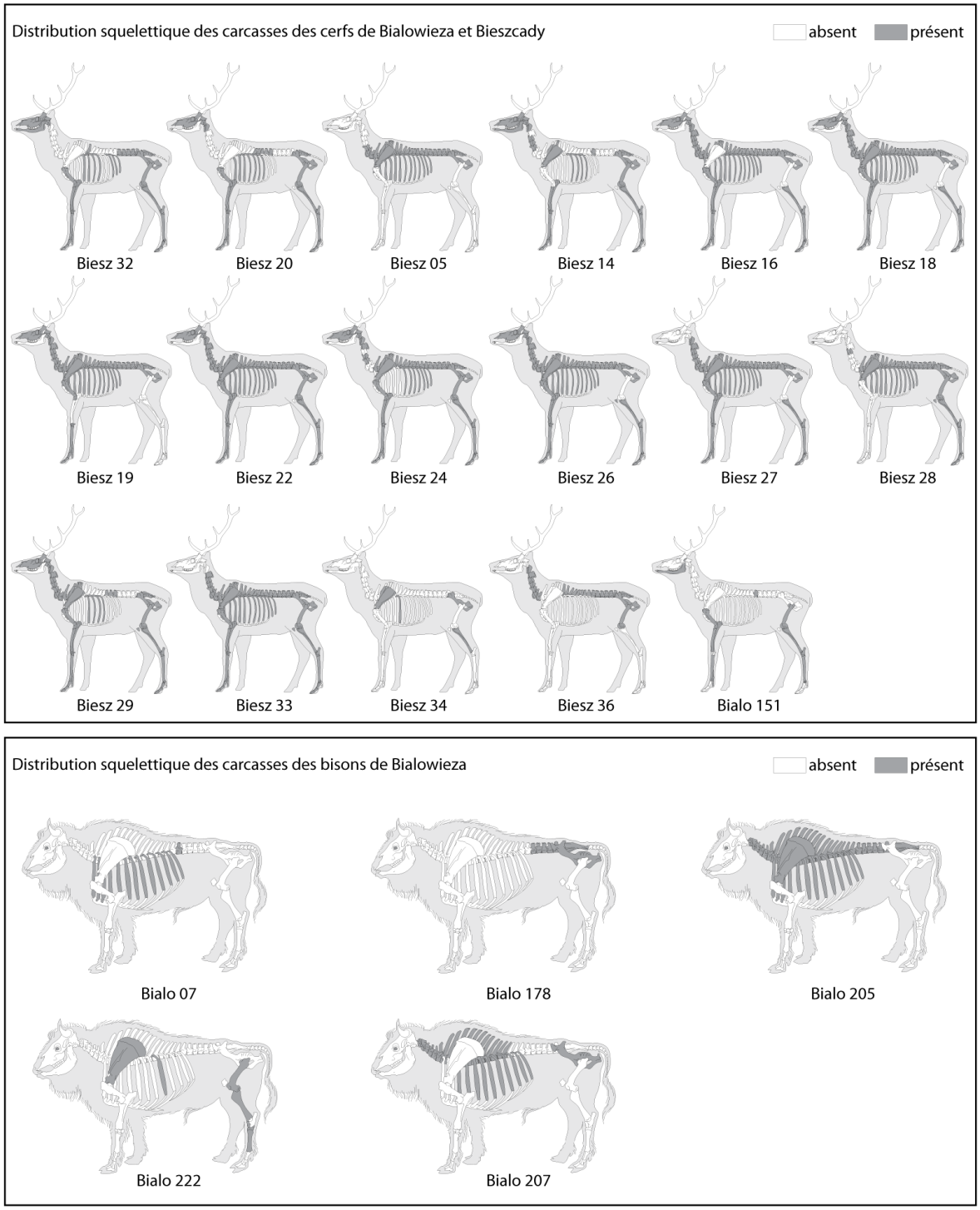


Figure 170. Distribution squelettique de carcasses de cerfs et de bisons provenant des *Kill sites* polonais. Silhouettes squelettiques par M. Coutereau et collaborateurs (© 1996-2012 ArchéoZoo.org) / *Skeletal part distribution of red deer and bison carcasses from polish kill sites.*

4.2. Caractérisation des destructions/consommations osseuses.

4.2.1. Le cerf élaphe *Cervus elaphus*.

La caractérisation des destructions osseuses des cerfs porte sur un échantillon de 246 os longs (87 éléments des carcasses de Bialowieza et 159 des carcasses de Biezscady). La distribution et la morphologie des portions par type d'os permettent plusieurs commentaires (tab.122, fig.171). Les loups ne consomment et fragmentent que rarement les os longs. En effet, les os complets représentent 72% de l'ensemble du matériel, respectivement 77% à Bialowieza et 70% à Biezscady ; plus spécifiquement les os complets représentent entre 42 et 93% de chaque os. En revanche, la représentation des autres portions osseuses alimente la discussion de la séquence de consommation. Ainsi les portions distale/diaphyse composent 44% des humérus, ce qui suppose que la consommation de l'extrémité proximale pour ces matières nutritives (ou la désarticulation scapula/humérus) est commune à tous les prédateurs. Les 13% de cylindres et 16% de portions distale/diaphyse de fémur suivent la même logique de réduction que celle observée chez l'hyène : la désarticulation coxal/fémur et fémur/tibia entraîne la formation de ces deux types de portions. 26% des tibias sont des portions distale/diaphyse, significatifs d'une consommation préférentielle de l'extrémité proximale riche en graisse. Les métapodes sont généralement complets (93%). Cependant, 7% concernent les portions proximales et diaphyses, seconde portion la plus commune chez l'hyène. De plus, la morphologie des restes consommés est similaire aux morphotypes produits par l'hyène pour un même os. La distribution des portions osseuses permet de souligner les différences d'intensité de fragmentation. En revanche, la séquence de consommation/réduction (/désarticulation) et les morphotypes résultant de cette consommation semblent communs à tous les prédateurs.

Os	Portion	Bialowieza	Bieszcady	Total	%NR
Humérus	(sub)Cpt	8	11	19	42
	Prox		3		7
	D, fgt		3		7
	Dist + D	8	12		44
Radius	(sub)Cpt	9	25	34	87
	Prox	1		1	3
	Prox + D	1	1	2	5
	Dist + D	2		2	5
Fémur	(sub)Cpt	12	5	17	53
	Prox		1	1	3
	Prox + D		3	3	9
	D, cyl	2	2	4	13
	D, fgt		2	2	6
	Dist + D		5	5	16
Tibia	(sub)Cpt	11	23	34	68
	D, fgt		3	3	6
	Dist + D	3	10	13	26
Mtp	(sub)Cpt	27	47	74	93
	Prox + D	3	3	6	7

Tableau 122. Représentation (NR(%NR)) des différentes portions d'os long des proies de taille moyenne / *Distribution of medium prey long bone portions*.

Par conséquent, la distinction entre carnivores ne peut se fonder sur la simple séquence de réduction osseuse et la morphologie des pièces. En revanche, la fréquence de représentation distingue clairement l'impact du loup de l'hyène. Les os complets dominent largement les catégories « os riches » et « métapodes », tandis que l'impact des hyènes se caractérise par une fragmentation intense du matériel osseux. Ces différentes observations et comparaisons permettent de proposer le degré de fragmentation des os (appendiculaire plus particulièrement) comme l'élément significatif d'un impact différent par prédateur.

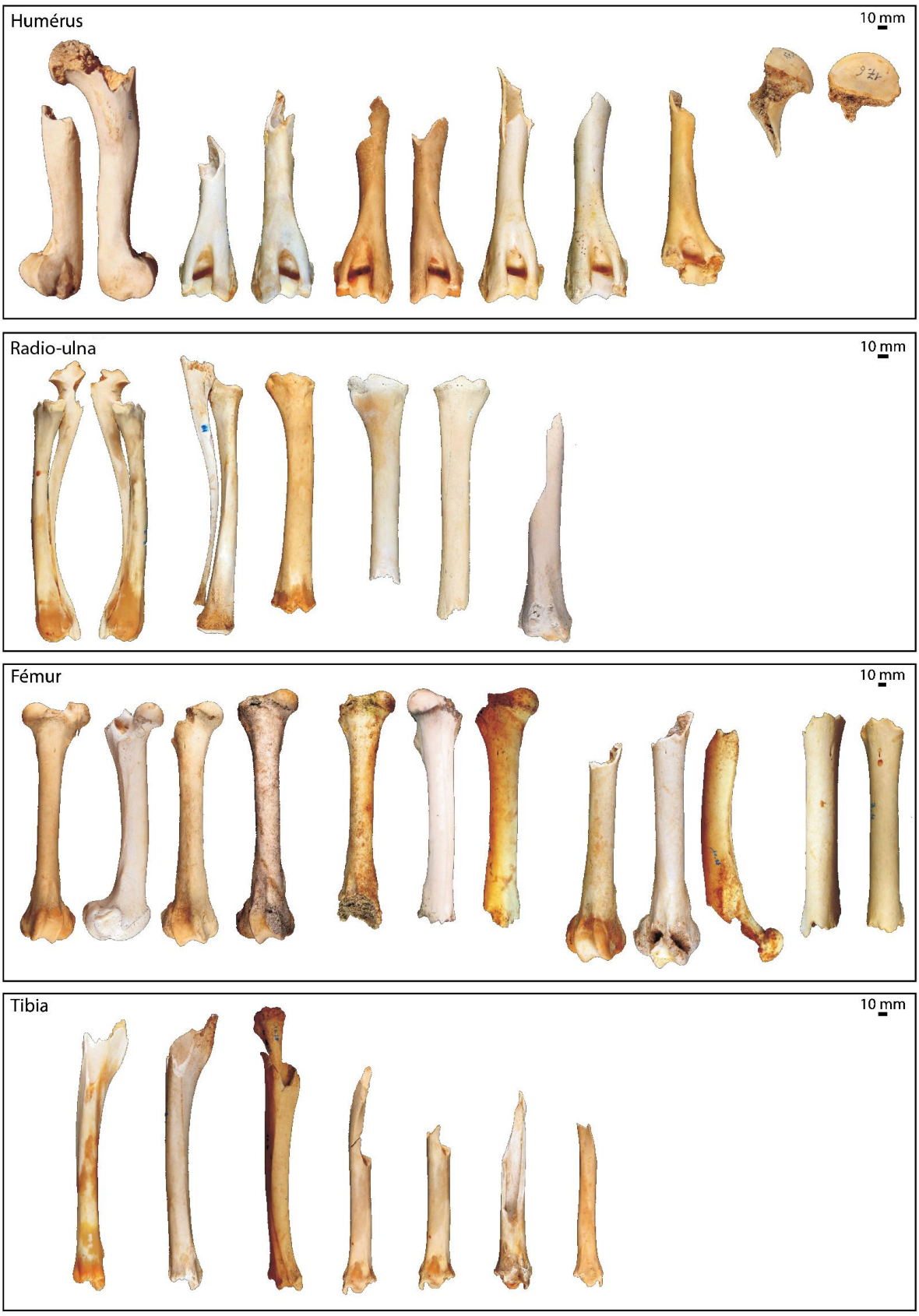


Figure 171. Morphotypes de consommation des os longs de cerf par le loup actuel (photo. P. Fosse) / *Morphology of red deer long bones consumed by wolves (pictures P. Fosse).*

4.2.2. Le bison *Bison bonasus*.

Le matériel osseux provenant des carcasses de bisons est généralement complet (ou sub-complet) et ne présente que quelques traces de consommation. La figure 172 présente les restes de bison les plus intensément consommés. Ils proviennent d'une même carcasse, la femelle n°205. L'humérus et le fémur présentent de nets prélèvements de matières osseuses (*scooping out*) significatifs d'une consommation des graisses contenues dans l'extrémité (tubérosité humérale et grand trochanter). La morphologie de l'humérus est comparable à ce que l'on peut retrouver dans certains repaires d'hyènes : une portion d'extrémité proximale d'humérus de bison de Conives présente les mêmes altérations (*cf.* fig.153). Fosse (1994) présente également un humérus de grand Bovidé qui partage exactement la même morphologie (Planche 4.5, p. 174). Ces comparaisons montrent bien les difficultés qui existent à définir l'impact d'un prédateur sur la simple base de morphotypes d'os consommés. En revanche, tout comme dans le cas des cerfs, le faible degré de fragmentation s'impose comme l'élément caractéristique de l'impact du loup actuel.

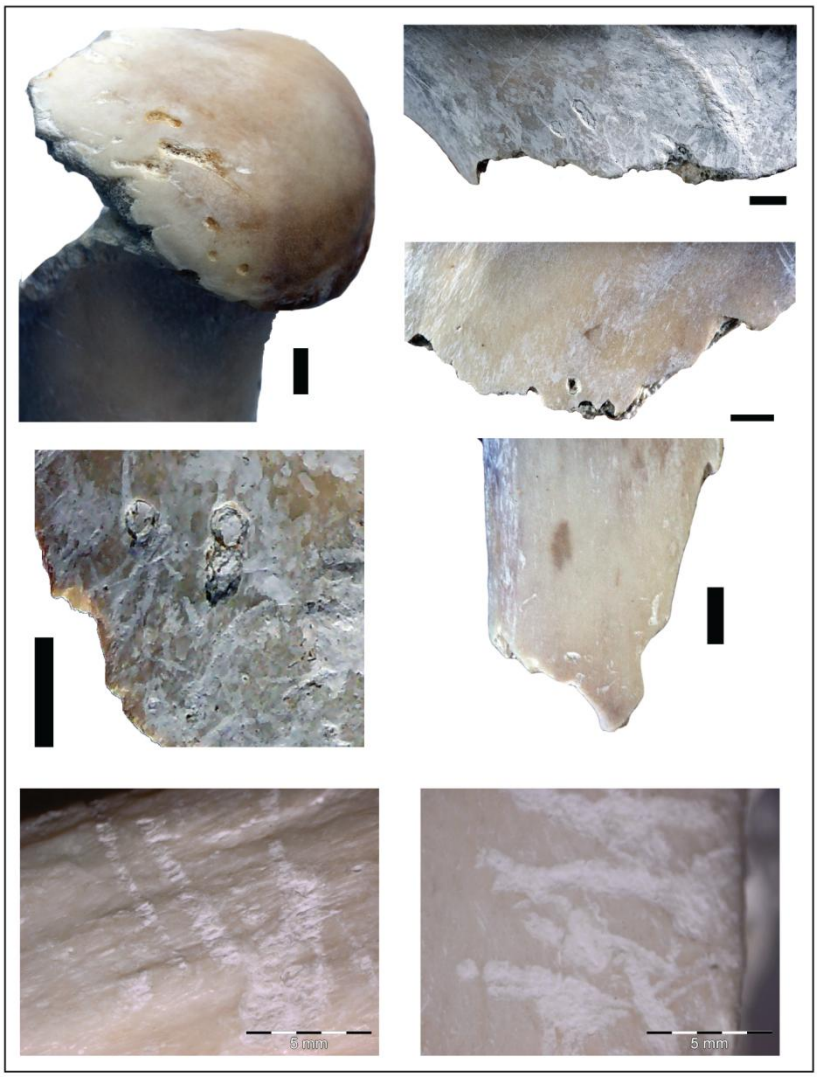
Figure 172. Impact du loup actuel sur les ongulés de grande taille : exemple de la carcasse de bison Bialo 205 (Photo. P. Fosse) / *Wolf impact on large size ungulate: example from bison carcass Bialo 2005 (picture P. Fosse)*.

4.3. Les traces de consommation.

Les traces de consommation n'ont pu être décomptées ou mesurées. Néanmoins l'observation du matériel osseux a permis de juger de l'intensité de représentation de chaque type de trace (tab.123). Les hyènes (fossiles et modernes) produisent 7 types de traces définies précédemment. L'impact des félins d'Artenac se caractérise par une prédominance de *punctures* et de *pits*, les *fractures scars* sont le résultat d'un degré de fragmentation des os non négligeable (forte représentation des extrémités/diaphyses). Les zones de *pitting* et traces de raclement (*scores* et *furrows*) sont majoritairement représentées sur le matériel consommé par les loups. Quelques bords crénelés ont été enregistrés sur les os plats (scapula et coxal) ainsi que quelques perforations sur les extrémités d'os longs. Les os ingérés (et éventuellement régurgités) n'ont été observés que sur 6 éléments de la carcasse n°222 : 1 malléole, 2 phalanges 1, 2 phalanges 2, 1 phalnge 3 (Fosse *et al.*, 2012). Les os ingérés/régurgités ne semblent pas caractériser l'impact de ce Canidé.

Site	Impact		Fracturation			Frottement	Ingested
	Puncture	Pitting	Scooping	Crenulated	Fract. Scars	Score/furrow	
Cerf KS		+++	+			+++	
Bison KS	+	+++	+	+		+++	-

Tableau 123. Représentation des différentes modifications osseuses produites par les loups actuels / *Tooth mark types representation*.



Malgré l'absence d'analyse morphométrique (étude en cours), il apparaît que les traces produites par le loup sont d'assez faibles dimensions (fig.173). Que ce soit les *pits, punctures* ou *scores,* les stigmates entremêlés sont nombreux mais de taille réduite. L'analyse complète de ce matériel et la morphométrie des traces préciseront ces distinctions avec les autres prédateurs.

Figure 173. Exemple de traces de consommation produites par le loup. Echelle : 10mm (Photo. P. Fosse) / *Examples of consumption marks produced by extant wolves. Scale: 10mm (pictures P. Fosse).*

5. Définition de la signature taphonomique de l'hyène.

L'analyse taphonomique comparative entre les accumulations produites par les différentes espèces d'hyènes actuelles (*C. crocuta, H. hyaena, P. brunnea*), l'hyène des cavernes (*C. c. spelaea*) et les autres prédateurs (*Felidae*, *Canidae*) permet de retenir quelques critères considérés comme significatifs de leur impact respectif (tab.124).

Le contexte général de l'accumulation (fonction de site, mode d'acquisition, environnement et disponibilité en proie) conditionne la sélection des espèces-proies. Ainsi les accumulations pléistocènes présentent une large part d'espèces de taille moyenne et de grande taille, principalement des animaux adultes. Les données écologiques actuelles suggèrent une acquisition de ces proies *via* la chasse collective (*e.g.* Kruuk, 1972 ; Mills, 1990). La présence de mégafaunes (rhinocéros) correspond plus à une collecte opportuniste à l'image des comportements observés dans le registre actuel (*e.g.* Van Lawick & Goodall, 1970 ; Salnicki *et al.*, 2001). La prédominance des proies de taille moyenne dans les gisements de Djibouti est liée à la part importante de bétail dans l'environnement. Ces faunes domestiques sont sûrement issues du charognage (Fourvel & Mwebi, 2011). Le cas des félins se rapporte au charognage d'ours morts naturellement. Le cas d'Artenac I & II correspond à l'hypothèse développée actuellement d'une spécialisation des Félidés dans le charognage des sites à ours (Diedrich, 2009a, 2009b, 2012). Le comportement de prédation des loups de Pologne touche largement les populations d'Ongulés de taille moyenne que sont les cerfs, avec une part importante d'individu adulte et une part non-négligeable de jeune (Jedrzejewska & Jedrzejewski, 1992 ; Fosse *et al.*, 2004), observations comparables à d'autres écosystèmes (Espagne : Barja, 2009 ; Amérique du Nord : Prucca, 2003). La part des grands Ongulés type bison ne doit pas être sous-estimée.

La distribution squelettique des proies diffère d'une espèce à l'autre. Les ours d'Artenac I et II sont (sub-)complets, distribution largement influencée par le contexte de niveau d'hibernation à ours. La distribution des restes d'Ongulés, toutes classes de taille confondues, consommés par l'hyène des cavernes est largement dominée par le squelette appendiculaire. Cette représentation nuance la relation distribution squelettique différentielle / taille des proies (Cruz-Uribe, 1991 ; Fosse, 1994). Le registre moderne distingue quant à lui la représentation squelettique sur les *kill sites*/*feeding place* des accumulations en repaire. Contrairement à l'hypothèse d'une complémentarité squelettique entre ces deux aires de consommation (Binford, 1981), la représentation squelettique est très variable sur les aires d'acquisition (rôle du temps d'accès ?, nombre d'individus consommateurs ? influence de la compétition inter- intra-spécifique ?).

Comme observée pour les éléments crâniens (bois, crâne, mandibule) ou appendiculaires, il existe une constante chez tous les prédateurs étudiés : le schéma de réduction des os part d'un os complet jusqu'à son éclatement figuré par les éclats diaphysaires. La morphologie des pièces consommées et abandonnées est tout à fait similaire d'une espèce prédatrice à une autre. Les morphotypes de consommation n'apparaissent pas comme significatifs de l'impact d'un carnivore en particulier. En revanche, les traces de dents résultant de cette consommation se distinguent : les hyénidés (modernes et fossiles) produisent une grande variété de traces, quand la denture spécialisée des félins produit principalement des *punctures* et des zones de *pitting*. Le loup, non consommateur d'os, mâchonne les os et produit principalement des *pits* et des traces de raclement (*scores*/*furrows*). La

question des os ingérés doit être approfondie en vue d'une distinction entre régurgitation et coprocénose. Néanmoins, ces pièces caractéristiques ne se rapportent qu'aux hyènes. Le rôle des collecteurs secondaires doit également faire l'objet d'un travail à part entière afin de préciser leur rôle sur les accumulations produites/modifées par les prédateurs.

Enfin, le degré de fragmentation des os longs ainsi que la représentation des portions osseuses, autorisent une distinction spécifique. L'hyène des cavernes et le groupe *Hyaena*/*Parahyaena* partagent un haut degré de fragmentation et une prédominance des éclats diaphysaires. En revanche, la présence non-négligeable de cylindres chez l'hyène fossile se rapproche du modèle hyène tachetée. Cette dernière fragmente moins le matériel, les portions extrémité/diaphyse dominent avec les cylindres. Les félins, ne disposant pas de la denture adaptée, consomment généralement une extrémité avant d'abandonner la pièce. Enfin, le loup ne fracture que rarement les os longs, récoltés le plus souvent complets.

En définitive, de premières caractéristiques taphonomiques significatives de l'action de l'hyène émergent de cette analyse. La multiplication des travaux portant sur les repaires modernes et fossiles devra préciser les caractères distinctifs entre espèces disparues et actuelles.

		Hyènes fossiles	**Hyènes modernes**		**Autres prédateurs**	
			C. crocuta	*H. hyaena/ P. brunnea*	Felidé	*C. lupus*
Contexte	**Fonction**	Repaire	*Kill site/ Feeding place* Repaire		*Scavenging site*	*Kill site*
	Mode	Chasse Charognage	Chasse Charognage	Charognage	Charognage	Chasse
Proie	**Classe de taille**	Moyen + Grand	Moyen		Grand	Moyen + Grand
	Age	Adulte Dominant Jeune (Mégaherb.)	Toutes classes		Juvénile / Adulte	Sub-adulte/Adulte
	Distribution squelettique	Appendiculaire (moyen/grand)	*Kill site* : variable Repaire : Crânien + Appendiculaire		Sub-complet	Axial + appendiculaire (moyen) Axial (grand)
Taphonomie	**Séquence de consommation**	Séquence de consommation commune : os complet → éclat diaphysaire. Morphotypes d'os consommés similaires				
	Traces	Diversité des altérations			*Puncture Pitting*	*Pitting scores*
	Os ingéré	Régurgitation(NRD) Coprocénose(Esquille)	Régurgitation(NRD)	NON	NON	Rare
	Collecteur secondaire	Rare NR *Hystrix* Traces >2%	Rare NR *hystrix*/Epine Traces >2%	NON	Rare Traces >1%	NON
Os longs	**Fragmentation**	Forte	Moyenne	Forte	Moyenne	Faible
	Portion majoritaire	Eclat diaph. Cylindre	Ext.+diaph. cylindre	Eclat diaph.	Ext. + diaph.	Complet

Tableau 124. Synthèse des critères taphonomiques retenus définissant l'impact de chaque prédateur / *Review of taphonomical criteria retained to characterize specific predator impact.*

Le recours à l'actualisme est nécessaire pour définir le comportement de l'hyène des cavernes. Le modèle employé est basé sur le comportement de l'hyène tachetée moderne en raison des liens phylogéniques qu'elle partage avec l'hyène des cavernes. Malgré le développement des études néo-taphonomiques portant sur les accumulations produites par l'hyène rayée (*e.g.* Kerbis-Peterhans, 1990 ; Kerbis-Peterhans & Kolska Horwitz, 1992 ; Kuhn, 2005, 2006, 2011 ; Kempe *et al.*, 2006 ; Prendergast & Dominguez-Rodrigo , 2008), les analyses taphonomiques d'assemblages pléistocènes continuent d'appliquer le modèle *Crocuta* sans le discuter. Pourtant, la synthèse des données publiées et les observations réalisées sur les restes actuels et fossiles permettent d'une part de caractériser les assemblages produits par les différents hyénidés, et d'autre part, de discuter la pertinence du modèle *Crocuta*.

5 ensembles de critères de caractérisation spécifiques aux Hyénidés modernes et fossiles peuvent être définis d'après l'analyse taphonomique et les données écologiques : l'écologie, l'accumulation *sensu lato*, la répartition spatiale, la liste faunique et les critères taphonomiques *sensu stricto* (tab.125). Les différences comportementales observées entre l'hyène tachetée et l'hyène rayée semblent conditionner pour partie la formation des accumulations osseuses. En effet, l'hyène tachetée évolue en clan matriarcal et développe des techniques de chasse autorisant l'accès à une faune d'ongulés diversifiée, limitant les phénomènes de compétition (Kruuk, 1972 ; Mills, 1990). L'hyène rayée est un collecteur opportuniste solitaire qui rapporte et accumule les restes au sein du repaire pour éviter la compétition interspécifique (Ilany, 1975). L'hyène des cavernes est généralement considérée comme un carnivore social au même titre que l'hyène tachetée. Par conséquent, ces différences comportementales influent sur la taille des accumulations : l'hyène tachetée ne produit que de petites accumulations, les assemblages d'hyène rayée sont conséquents et plus en accord avec les assemblages pléistocènes. Pour ces-derniers, malgré les similitudes avec les repaires d'hyène rayée, le problème de la durée d'occupation des sites ne permet pas un rapprochement définitif entre les deux groupes spécifiques. L'influence des collecteurs secondaires, rares chez l'hyène rayée et chez l'hyène des cavernes, rapproche encore les 2 groupes. Les repaires d'hyène tachetée se distinguent par une influence plus fréquente du porc-épic. Le rongeur semble d'ailleurs intervenir sur la répartition spatiale des restes osseux. 3 aspects de la liste faunique sont considérés : les restes d'hyène, les autres carnivores et la représentation des proies. Les restes d'hyène sont rarement représentés dans les repaires modernes, contrairement aux ensembles pléistocènes où la présence des hyènes (adultes et juvéniles) est constante. Les autres prédateurs sont assez rares dans les repaires actuels à l'inverse des sites fossiles où la diversité spécifique est importante. Néanmoins, le statut de proie ou de compétiteur des carnivores reste à définir. Les proies rapportées au repaire sont diversifiées. Les hyènes modernes consomment principalement des ongulés de moyenne à grande taille. L'hyène des cavernes semble consommer préférentiellement des proies de grande taille et des mégaherbivores. En effet, les grands Bovinés et Equidés sont couramment représentés (et en quantité) dans les grottes-repaires Pléistocènes (*e.g.* Les Plumettes, Beauval, 1997 ; Bois-Roche, Bourdillat, 1999, 2008 ; Camiac, Guadelli, 1987, 1989 ; Bourgeois-Delaunay, David & Prat, 1965; La Chauverie, Discamps, 2011a ; Teufelslucken, Lehmann, 1966 ; Villa Seckendorf, Ziegler, 1996 ; Pin Hole, Kent's Cavern, Turner, 1981). Les mégaherbivores (rhinocéros principalement) semblent composer une part importante du régime alimentaire de l'hyène des cavernes (Fosse *et al.*, 2010b ; Discamps, 2011a, 2011b). La distribution squelettique des proies est quant à elle commune à chaque Hyénidé. Les éléments du squelette appendiculaire sont majoritairement représentés. En revanche, le degré de fragmentation des os diffère. L'hyène tachetée

éclate peu les restes osseux, à l'inverse de l'hyène rayée pour laquelle les éclats diaphysaires et les cylindres dominent. La diversité plus importante des proies de l'hyène des cavernes influe sur le taux de fragmentation. Les proies de petite taille sont fortement fragmentées. Une variabilité plus forte marque la consommation des os des Ongulés de taille moyenne (peu fragmentés à Lunel-Viel 1, fragmentés à l'extrême à Conives). En revanche, les os des mégaherbivores sont généralement peu fragmentés : les cylindres et les os sub-complets sont fréquents, les éclats et les petits fragments plus rares. Ce contraste entre les classes de taille résulte probablement dans la quantité de nourriture disponible. Quant à la variabilité inter-site, elle peut être liée à la disponibilité en proie ainsi qu'à la taille du clan d'hyènes. Paradoxalement, chez l'hyène tachetée, les os sont peu fragmentés mais présentent très fréquemment des traces de dents (20% de l'accumulation de Natab porte des traces de consommation, 30 à 40% des sites de Mashatu den 1 et 3 (Kuhn, 2006) et jusqu'à 50% du matériel de Syokimau (Bunn, 1983)). A l'inverse, malgré une fragmentation intense par l'hyène rayée, les traces sont nombreuses mais moins fréquentes (ne dépassent pas les 20%). Ce taux semble assez variable chez l'hyène des cavernes (*e.g.* 17 à 20% des os de la Chauverie *in* Discamps, 2011a) même si certains gisements présentent des taux particulièrement élevés (30 à 60% du matériel de Camiac selon l'espèce considérée *in* Discamps*, op. cit.*). Cependant, les données fossiles de comparaison restent rares. Enfin, la question des os ingérés est posée. Relativement courants dans les grottes-repaires pléistocènes, ils sont rarement mentionnés dans le registre moderne. L'origine de ces pièces en contexte fossile est encore incertaine. L'association d'esquilles ingérées (moins de 3 cm) et de coprolithes suggère une coprocénose au sein même du repaire. En revanche, dans le registre actuel, les fèces sont rares dans les repaires, les Hyénidés modernes disposant d'aires de latrine (Kruuk, 1972 ; Bearder, 1977). Les pièces portant des marques de digestion sont généralement de grande taille (déterminable) et peuvent être rapportées aux régurgitations.

En définitive, la définition de critères de caractérisation propres aux différents Hyénidés suggère 1) de réelles différences entre les taxons modernes, 2) des assemblages partiellement altérés chez l'hyène tachetée et 3) un rapprochement entre les accumulations produites par l'hyène rayée et les grottes-repaires Pléistocènes. Les accumulations d'hyène rayée semblent davantage correspondre à la définition des assemblages fossiles. Le développement du modèle *Hyaena* et sa confrontation aux ensembles Pléistocènes permettront de confirmer ces similitudes comportementales.

	Critères	Hyène tachetée	Hyène rayée	Hyènes des cavernes
Ecologie	Structure du clan	Groupes sociaux	Solitaire/Couple	? Groupes sociaux
	Mode d'acquisition	Chasse/Charognage	Charognage	? Chasse/Charognage
Accumulation	Taille d'accumulation	Petite accumulation (<100NR)	Importante quantité	Importante quantité
	Collecteurs secondaires	Présence fréquente (n=6) Impact fréquent (n=7)	Présence fréquente (n=7) Impact absent	Présence/impact rare
Spatial	Externe	+++	+	
	Interne	+	+++	+++
Liste faunique	Restes d'hyène	Rare (n=10, 22% ; 7%)	Rare (n=6, 31% ; 9%)	constant : adultes + juvéniles
	Autres carnivores	Rare (n=14, 25%, 9%)	Peu courant (n=19, 100%, 30%)	constant ? statut : proie et compétiteur
	Proies majoritaires (taille)	Moyen à Grand	Moyen à Grand	-Grande taille (Boviné) -Mégaherb. (Rhino)
Taphonomie	Distribution squelettique	Appendiculaire dominant	Appendiculaire dominant	Appendiculaire dominant
	Intensité de fragmentation	Faible : (sub-)complets + cylindres	Forte : Cylindres + éclats diaphysaires	Ung S-M : Forte Ung L : Faible à forte Ung XL : Faible
	Traces de consommation	Forte (20 à 50% d'os rongés)	Courante (~20% d'os rongés)	Courante (~20% d'os rongés)
	Os ingéré	Rare (Régurgitation ?)	Rare (Régurgitation ?)	Courant (~2%) Régurgitation + coprocénose ?
	Coprolithe	NON	Courant	Courant et abondant

Tableau 125. Hypothèse de caractérisation des repaires d'hyènes tachetées et rayées modernes et comparaison avec les ensembles fossiles / *Hypothesis of spotted and striped hyena dens characterization and comparison*.

Chapitre VII

Discussion.

Introduction.

Le travail mené a porté sur 9 échantillons osseux du registre moderne. Ces assemblages, de fonction diverse (sites d'acquisition, repaires), ont été formés par les différentes espèces consommatrices d'os (*Crocuta crocuta, Hyaena hyaena, Parahyaena brunnea*). Le registre fossile a été abordé par l'analyse de 4 accumulations en contexte de grottes-repaires d'hyène des cavernes du Pléistocène supérieur (Artenac c10, Peyre I & II, Fouvent, Conives). Deux ensembles plus anciens ont été inclus en guise de comparaison et complètent l'échelle chronologique et spécifique : Lunel-Viel 1 (Pléistocène moyen, *Crocuta spelaea intermedia*) et Ceyssaguet (Pléistocène inférieur, *Pachycrocuta brevirostris*). L'impact des autres prédateurs et collecteurs a pu être également abordé. L'analyse taphonomique des ensembles du Pléistocène moyen d'Artenac (ensembles I et II) illustre l'action des grands félins (jaguar européen *P. onca gombaszoegensis*). Enfin, une présentation des observations taphonomiques préliminaires des *kill sites* de loups actuels (*C. lupus*) a permis une approche comparative de l'impact des Canidés sur les restes d'Ongulés.

Les ensembles ont été intégrés dans un corpus de sites modernes et fossiles présentant une histoire taphonomique similaire. Un bilan sur les tanières modernes fait ressortir une quantité importantes de données disponibles sur les assemblages osseux crées par l'hyène tachetée (repaires=139 ; *kill sites*=172), l'hyène rayée (repaire=63 ; *kill sites*=17) et l'hyène brune (repaire=68). Plus de 150 gisements (ou *locus*) Pléistocènes dont la formation est attribuée (pour partie) aux hyènes fossiles présentent des données de comparaison.

Les données disponibles et les grilles de caractérisation développées au travers de la multiplication des études néo-taphonomiques (principalement sur les Hyénidés, les Canidés et les Félidés) ainsi que les nouvelles approches méthodologiques (dominées par l'analyse morphométrique des traces de dents) permettent de définir spécifiquement le rôle de chaque prédateur. Pourtant, les études qui comparent et discutent ces caractères dits significatifs sont rares. Les traces de consommation (et leur taille), les morphotypes osseux et la distribution squelettique des espèces-proies constituent les aspects les plus communément abordés en vue de définir l'impact d'un prédateur. La comparaison des données disponibles pour les principaux critères de caractérisation permet de discuter leur validité et leur apport quant à la définition de la signature taphonomique de l'hyène des cavernes.

1. Les repaires d'hyènes : présentation du corpus comparatif et limites méthodologiques.

La synthèse des travaux portant sur les repaires modernes et fossiles fait ressortir l'importante quantité de données disponibles. Cependant, les méthodes d'analyses sont assez disparates. 3 types généraux de données sont collectés et utilisés dans nos comparaisons : les listes fauniques (et données quantifiées : NR, NMI, NME), la distribution squelettique des Ongulés, les informations taphonomiques (répartition spatiale, fragmentation, traces). Par exemple, Sutcliffe (1970) présente plusieurs repaires d'hyènes tachetées à Kajiado, il ne s'intéresse cependant qu'aux traces de consommation, délaissant les listes fauniques et les distributions squelettiques. A l'inverse Kuhn (2006), travaillant sur la taphonomie des Hyénidés actuels, développe tous les aspects utiles à son étude (quantification, traces,…). Il est donc nécessaire d'opérer une sélection des données et

assemblages de comparaison selon l'aspect développé (Liste faunique, distribution squelettique, trace, fragmentation). Ainsi sur les 270 repaires d'hyènes modernes (tachetées, rayées et brunes) recensés dans la littérature, 107 assemblages (*Crocuta*=51, *Hyaena*=18, *Parahyaena*=38) sont utilisables en vue de comparaisons (tab.126 ; fig.174).

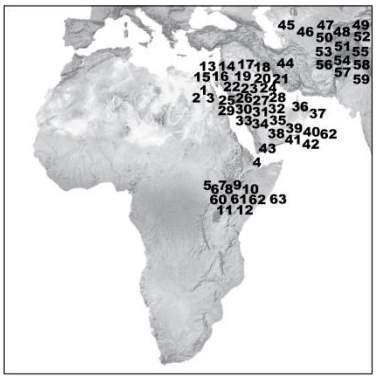
Site	NRT	NR mam.	Liste Faune	Distrib. Squel.	Tapho.	Source
Crocuta crocuta						
Amboseli		913	+		+	Faith, 2007
Amboseli	2017	549	+		+	Hill, 1989
Gobabeb NN-1	685	40	+	+	+	Kuhn, 2006
Gobabeb NN-1	277	47	+	+		Henschel et al., 1979
Gobabeb NN-2	1	1	+	+	+	Kuhn, 2006
Josiaspruit	78	40	+			Skinner et al., 1986
Kajiado Hospital C					+	Sutcliffe, 1970
Kajiado Mile 46					+	
Kajiado Sukuta					+	
Kaspersdraai	14	9	+			Mills & Mills, 1977
KFHD 1	2025	550	+	+	+	Lam, 1992
Kingfisherspruit	8		+			Skinner *et al.,* 1986
KND 2	720	677	+	+	+	Prendergast & Dominguez-Rodrigo, 2008
Malamala 1	+		+			Hughes, 1954
Malamala 2	4		+			
Mananga	36		+			Skinner *et al.*, 1986
Mananganganga	1		+			
Masai Mara (1988)	5754	1887	+	+	+	Pokines & Kerbis-Peterhans, 2007
Masai Mara (1999)	634	329	+	+	+	
Masai Mara MMM-1	34	0	+	+	+	
Masai Mara MMM-2	38	4	+	+	+	
Masai Mara MMM-2A	47	20	+	+	+	
Masai Mara MMM-3	30	7	+	+	+	
Masai Mara MMM-4	37	15	+	+	+	
Masai Mara MMM-5	10	3	+	+	+	
Masai Mara MMM-5A	33	9	+	+	+	
Masai Mara MMM-6	4	4	+	+	+	
Mashatu den 1	214	137	+	+	+	Kuhn, 2006
Mashatu den 2	58	37	+	+	+	
Mashatu den 3	93	54	+	+	+	
Mashatu den 4	611	252	+	+	+	
Mbangari	41	28	+			Skinner *et al.*, 1986
Mt Elgon	+				+	Sutcliffe, 1970
Mt Suswa	+				+	
Nghotsa	3		+			Skinner *et al.*, 1986
Nhlanganni	4		+			
Nwatimhisi	41	2	+			
ORB	29	10	+			
ORC	588	138	+	+		
Pretoriuskop	5		+			
Queen Elizabeth	+				+	Sutcliffe, 1970

1						
Queen Elizabeth 2	+				+	
SaNguOD1	40	40	+	+	+	Fourvel & Mwebi, 2011
Site 2	14	13	+			Hughes, 1958
SNRD2	593	593	+	+	+	Fourvel & Mwebi, 2011
Syokimau	1162	640	+			Bunn, 1983
Syokimau Gorge Den	1065		+	+	+	Egeland *et al.*, 2008
Talek	611	363	+	+		Lansing *et al.,* 2009
Urikaruus	70	9	+	+		Mills & Mills, 1977
Witpens	2		+			Skinner *et al.*, 1986
Wright	6	4	+			Mills & Mills, 1977
Hyaena hyaena						
Al-Arteen 11		123	+	+	+	Kuhn, 2006
Al-Arteen 13		41	+	+	+	
Arad	2370	2353	+	+	+	Kerbis-Peterhans, 1990
Dhahik 32		309	+	+	+	Kuhn, 2006
Hill Den	280	278	+	+	+	Fourvel & Mwebi, 2011
Jawa 4			+	+	+	Kuhn, 2006
Jawa 7			+	+	+	
Jebel Nakhsh N		1	+			Andrews, 2008
Jebel Nakhsh S	78	68	+	+	+	
Kaftar Khoun	1019	1010	+	+	+	Monchot & Mashkour, 2010
KND 1		24	+			Prendergast & Dominguez-Rodrigo, 2008
Laikipia den A			+			Wargner, 2006
Laikipia den B			+			
Lenkobei	1194	1192	+	+	+	Fourvel & Mwebi, 2011
Lothagam	1765	1363	+	+	+	Leakey *et al.*, 1999
Lothagam	1765	1363	+	+	+	Leakey *et al.*, 1999
Umari	4847	502	+	+	+	Schick *et al.,* 2007
Wadi el Stbu					+	Becker & Reed, 1993
Parahyaena brunnea						
BHP D-BB1	1351	452	+	+	+	Kuhn, 2006
BHP D-P1	241	67	+	+	+	
BHP D-P11	117	27	+	+	+	
BHP D-P16	1287	203	+	+	+	
BHP D-P18	1811	526	+	+	+	
BHP D-P2	255	65	+	+	+	
BHP D-P4	1865	350	+	+	+	
BHP D-P9	5955	2133	+	+	+	
BHP D-SPG1	3252	1469	+	+	+	
Boekenhoutskloof		5	+			Skinner, 1976
Botswana dens	53		+			Mills & Mills, 1977
Coastal	3176	1969	+	+		Skinner & Van Aarde, 1991
Gladysvale	17	16	+	+	+	Kuhn, 2006
Inland		395	+	+		Skinner & Van Aarde, 1991
Kalahari			+	+		Brain, 1981
Kanaguass		41	+			Mills & Mills, 1977
Kaspersdraai 1-7		14	+			
KNGP den 1	17	16	+			Mills & Mills, 1978
KNGP den 2	21	20	+			
KNGP den 3	40	39	+			
KNGP den 4	39	34	+			
KNGP den 5	11	9	+			
KNGP den 6	12	11	+			
KNGP den 7	45	43	+			
KNGP den 8	51	45	+			

Kruger NP			+	+		Brain, 1981
Kwang 1	+		+			Mills & Mills, 1977
Kwang 2		56	+			
Leeufontein		6	+	+		Skinner, 1976
MNP all		339	+	+	+	Lacruz & Maude, 2005
Rietvlei Den R01	27	20	+	+	+	Kuhn, 2006
Rietvlei Den R02	12	10	+	+	+	
Rietvlei Den R03	7	7	+	+	+	
Rooikop		14	+			Mills & Mills, 1977
Tweeputkoppies		22	+	+		Skinner, 1976 ; Brain, 1981
Uitkomst	218	90	+	+		Brain, 1981
WMA all		177	+	+	+	Lacruz & Maude, 2005
Wright	6	4	+			Mills & Mills, 1977

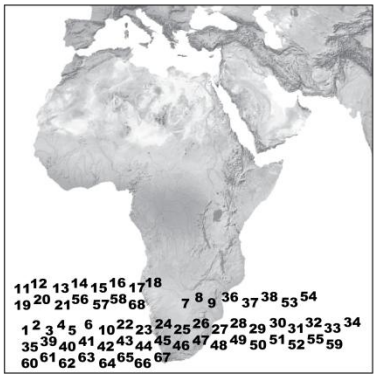
Tableau 126. Synthèse des sites à hyènes modernes mobilisés dans cette étude et disparités méthodologiques / *Review of modern hyena dens used in this study and methodological differences.*

H. hyaena **63 repaires**



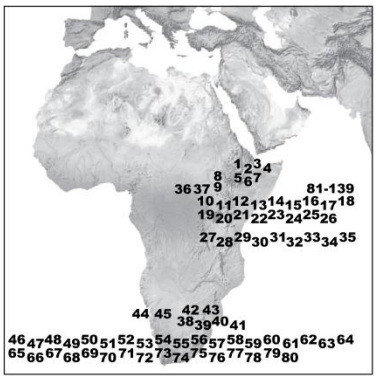
Egypte - 1. Wadi el Stbu (Becker & Reed, 1993) ; 2. Dakhleh Hyaena den “1” (Churcher, 2000) ; 3. Dakhleh Hyaena den “2” (Churcher, 2001).
Djibouti - 4. Datagabou (cette étude).
Kenya - 5. Lothagam A, 6. Lothagam B, 7. Lothagam C, 8. Lothagam D, 9. Lothagam E, 10. Lothagam F (Leakey et al., 1999) ; 60. Laikipia District den A, 61. Laikipia District den B (Wagner, 2006) ; 62. LenkoD, 63. Hill Den (Fourvel & Mwebi, 2011) .
Tanzanie - 11. Seronera (Kruuk, 1976) ; 12. Kisima Ngeda den 1 (Prendergast & Dominguez-Rodrigo, 2008).
Israël - 13. Arad (Skinner et al., 1980 ; Kerbis-Peterhans, 1990 ; Kerbis-Peterhans & Kolska Horwitz, 1992) ; 14. Horvat Uza, 15. Har Qeren (Kolska Horwitz & Goldberg, 1989) ; 16. Sede Boquer (Bouskila, 1983).
Jordanie - 17. Abu al Kursi, 18. Al-Ameed, 19. Al-Badia, 20. Al-Fahda, 21. Al-Hayya, 22. Al-Howa, 23. Al-Ra'ye, 24. Azzam, 25. Beer Al-Wisad, 26. Dabie, 27. Dandal, 28. Treasure pit, 29. Hashemite (Kempe et al., 2006) ; 30. Al-Arteen 11, 31. Al-Arteen 13, 32. Dhahik 32, 33. Jawa 4, 34. Jawa 7 (Kuhn, 2005 ; Kuhn, 2006 ; Kuhn et al., 2008a ; Kuhn et al., 2008b ; Kuhn et al., 2009) ; 35. Umari (Schick et al., 2007).
Qatar - 36. Jebel Nash North, 37. Jebel Nash South (Andrews 2008).
Arabie Saoudite - 38. Serdab al Aqrabal Aswad (Al Shanti et al., 2003) ; 39. Ghar al Hibashi (Pint et al., 2005) ; 40. Dahl Faisal, 41. Dahl Rumahah, 42. Kahf al Shuwaymis (SCU, 2007) ; 62. B7 (Bauer, 1988).
Yemen - 43. Hyena den (Tereygeol, pers comm.).
Iran - 44. Kaftar Khoun (Monchot & Mashkour, 2010)
Turkmenistan - 45. Er-oilan “1”, 46. Er-oilan “2”, 47. Badkhyz “1”, 48. Badkhyz “2”, 49. Badkhyz “3”, 50. Badkhyz “4”, 51. Badkhyz “5”, 52. Badkhyz “6”, 53. Kerlak “1, 54. Kerlak “2”, 55. Kerlak “3”, 56. Kerlak “4”, 57. Kurukulab, 58. Karakum “1”, 59. Karakum “2” (Heptner & Sludskii, 1972).

P. brunnea **68 repaires**



Namibie - 1. BHP D-BB1, 2. BHP D-P1, 3. BHP D-P2, 4. BHP D-P4, 5. BHP D-P9, 6. BHP D-P11, 7. BHP D-P16, 8. BHP D-P18, 9. BHP D-SPG1 (Kuhn, 2006 ; Kuhn et al., 2008a ; Kuhn et al., 2008b) ; 10. Coastal, 11. Inland (Skinner & van Aarde, 1991) ; 12. BH den 1, 13. BH den 2, 14. BH den 3 (Peters, pers comm.).
Botswana - 15. Botswana dens site 1, 16. Botswana dens site 2, 17. Botswana dens site 3 (Mills & Mills, 1977 ; Pickering, 2002) ; 18. MNP BH4, 19. MNP BH5, 20. MNP Gus, 21. WMA E, 22. WMA Main (Maude, 2005 ; Lacruz & Maude, 2005 ; Maude & Mills, 2005).
Afrique du Sud - 23. “BHD1”, 24. “BHD2”, 25. “BHD3”, 26. “BHD4”, 27. “BHD5”, 28. “BHD6” (Binford, 1984) ; 29. Boekenhoutskloof, 30. Leeufontein (Skinner, 1976) ; 31. Tweeputkoppies lair 1, 32. Tweeputkoppies lair 2, 33. Tweeputkoppies lair 17, 34. Tweeputkoppies lair 18, 35. Tweeputkoppies lair 19 (Skinner, 1976, Brain, 1981) ; 36. Kalahari, 37. KNP Skukuza, 38. Uitkomst (Brain, 1981) ; 39. Kanaguass, 40. Kasperdraai site 1, 41. Kasperdraai site 2, 42. Kasperdraai site 3, 43. Kasperdraai site 4, 44. Kasperdraai site 5, 45. Kasperdraai site 6, 46. Kasperdraai site 7, 47. Kwang dens site 1, 48. Kwang dens site 2, 49. Rooikop dens site 1, 50. Rooikop dens site 2, 51. Rooikop dens site 3, 52. Rooikop dens site 4, 53. Rooikop dens site 5, 54. Wright (Mills & Mills, 1977 ; Pickering, 2002) ; 55. Gladysvale, 56. Rietvlei den R01, 57. Rietvlei den R02, 58. Rietvlei den R03 (Kuhn, 2006 ; Kuhn et al., 2008b) ; 59. KNGP den 1, 60. KNGP den 2, 61. KNGP den 3, 62. KNGP den 4, 63. KNGP den 5, 64. KNGP den 6, 65. KNGP den 7, 66. KNGP den 8 (Mills & Mills, 1978) ; 67. site 7 (Hughes, 1958) ; 68. Uniab (cette étude).

C. crocuta **139 repaires**



Djibouti - 1. Agna, 2. Doumali, 3. Galahela, 4. Hera Idé, 5. Oboley, 6. Ouarabeley, 7. Yangula Ari (cette étude).
Ethiopie - 8. Langano (Brain, 1981) ; 9. Langano SHD (Bon, pers comm.).
Kenya - 10. Syokimau (Bunn, 1982, 1983 ; Egeland et al., 2008) ; 11. Amboseli (Hill, 1978, 1980, 1983, 1984, 1989 ; Faith & Behrensmeyer, 2006 ; Faith, 2007) ; 12. Kajiado Hospital C, 13. Kajiado Mile 46, 14. Kajiado Sukuta (Sutcliffe, 1970) ; 15. KFHD 1 (Lam, 1988, 1992) ; 16. Masai Mara cave (Kerbis-Peterhans, 1990 ; Kerbis-Peterhans & Kolska Horwitz, 1992 ; Pokines & Kerbis-Peterhans, 2007) ; 17. Masai Mara Burrow 1, 18. Masai Mara Burrow 2, 19. Masai Mara Burrow 2A, 20. Masai Mara Burrow 3, 21. Masai Mara Burrow 4, 22. Masai Mara Burrow 5, 23. Masai Mara Burrow 5A, 24. Masai Mara Burrow 6 (Pokines & Kerbis-Peterhans, 2007) ; 25. Mt Elgon, 26. Mt Suswa (Sutcliffe, 1970) ; 81-137. Talek communal dens (Lansing et al., 2009) ; 138. SNRD2, 139. SaNguOD1 (Fourvel & Mwebi, 2011).
Tanzanie - 27. Ngorongoro Lake side (Sutcliffe, 1970) ; 28. Ngorongoro crater, 29. Serengeti (Kruuk, 1972) ; 30. Serengeti NP birth den 1, 31. Serengeti NP birth den 2, 32. Serengeti NP birth den 3, 33. Serengeti NP birth den 4, 34. Serengeti NP birth den 5 (East et al., 1989) ; 35. Kisima Ngeda den 2 (Prendergast & Dominguez-Rodrigo, 2008).
Ouganda - 36. Queen Elizabeth Park “1”, 37. Queen Elizabeth Park “2” (Sutcliffe, 1970).
Botswana - 38. Mashatu 1, 39. Mashatu 2, 40. Mashatu 3, 41. Mashatu 4 (Kuhn, 2006 ; Kuhn et al., 2008b).
Zimbabwe - 42. Hwange NP den “1”, 43. Hwange NP den “2” (Drouet-Hoguet, 2007).
Namibie - 44. Natab Gobabeb den NN-1 (Henschel et al., 1979 ; Kuhn, 2006) ; 45. Natab Gobabeb den NN-2 (Kuhn, 2006).
Afrique du sud - 46. Josiaspruit, 47. Kingfisherspruit, 48. Mananga, 49. Manangananga, 50. Mbangari, 51. Napi Plots, 52. Nghotsa, 53. Nhlanganni, 54. Nwatimhisi, 55. Olifants Rest Camp, 56. Olifants River Bridge, 57. Olifants Trails Camp, 58. Orpen, 59. Pretoriuskop, 60. Punda Milia, 61. Tshokwane 1, 62. Tshokwane 2, 63. Witpens (Skinner et al., 1986) ; 64. Malamala 1, 65. Malamala 2 (Hughes, 1954a, 1954b) ; 66. Timbavati 1, 67. Timbavati 2, 68. Timbavati 3, 69. Timbavati 4, 70. Timbavati 5, 71. Timbavati 6 (Bearder, 1975) ; 72. Urikaruus, 73. Kasperdraai, 74. Wright (Mills & Mills, 1977) ; 75. Grootbrak SHD1, 76. SHD2 (Binford, 1984) ; 77. site 1 East Bank Nossob River, 78. site 2 near Auob River, 79. site 3 East Bank Auob River, 80. Site 4 8 miles up East Bank Auob River (Hughes, 1958).

Figure 174. Localisation des repaires connus d’hyènes tachetées, rayée et brunes / *Localisation of published spotted, striped and brown hyaena dens.*

Les repaires d'hyènes des cavernes publiés présentent la même disparité dans les analyses. Plus de 150 gisements pléistocènes, où le rôle des Hyénidés est attesté, ont été inventoriés (tab.127). Deux types d'analyse se confrontent (ou se complètent) : l'analyse paléontologique *sensu stricto* et l'analyse taphonomique. Au sein même de cette dernière, les outils utilisés diffèrent (décompte en NR, NMI ou NME, description morphologique seule, fragmentation, analyses statistiques,…). Au même titre que le registre moderne, ces travaux préexistants conditionnent d'une part la méthodologie envisagée pour notre étude, et d'autre part la sélection des assemblages et des données publiées en vue de comparaisons spécifiques (analyse ostéométrique ou taphonomique).

Tax.	Site	Pays	Période	Type	NR	Hyène	Pal	Taph	Source
C.c.s.	Abri des Pêcheurs	France	Psup	G		+		+	Moncel *et al.*, 2008 *in* Lateur, 2010
C.c.s.	Achenheim	France	Pmoy	G		+		+	Wernert, 1957
C.c.s.	Agios Georgios	Grèce	Psup	G	200	74	+		Tsoukala, 1992
C.c.s.	Amalda VI	Espagne	Psup	G	3790	+	+		Altuna & Mariezkurrena, 2010
C.c.s.	Amalda VII	Espagne	Psup	G	967	+	+		Altuna & Mariezkurrena, 2010
C.c.s.	Arcy-sur-Cure	France	Psup	G		282/96	+	+	Leroi-Gourhan, 1955 ; David, 2004
P.p.	Ardé	France	Pinf				+		Howell & Petter, 1980
C.c.s.	Atxagakoa C. inf.	Espagne	Psup	G	62	3	+	+	Castaňos, 2010
C.c.s.	Atxagakoa C. Medio	Espagne	Psup	G	226	20	+	+	Castaňos, 2010
C.c.s.	Bad Wildungen	Allemagne	Psup	PA		9		+	Diedrich, 2006, 2008a, 2008b, 2009
C.c.s.	Badger Hole	Angleterre	Psup	G		++	+		Klein & Scott, 1989
C.c.s.	Baio	Espagne	Psup	G		15	+		Altuna & Mariezkurrena, 2010
C.c.s.	Balve cave	Allemagne	Psup	G		34		+	Diedrich, 2008a, 2008b, 2010
C.c.s.	Bockstein niv. H	Allemagne	Psup	G	456	35/6			Webb, 1988
C.c.s.	Bois-Roche	France	Psup	G	1358	61/5		+	Bourdillat, 1999
C.c.s.	Bottrop	Allemagne	Psup	PA				+	Diedrich, 2008a, 2008b
C.c.s.	Bougeois-Delaunay c.4	France	Psup	G		27%			David & Prat, 1965
C.c.s.	Brassempouy	France	Psup	G	530	150/5		+	Letourneux, 2003
C.c.s.	Brixham	Angleterre	Psup	G		++	+		Klein & Scott, 1989
C.c.s.	Buca della Iena	Italie	Psup	G	421	94			Pitti & Tozzi, 1971
C.c.s.	Burgtonna	Allemagne	Psup	G	190	15/1			Flerow, 1978
C.c.s.	Camiac	France	Psup	G	1038	76/9	+	+	Guadelli, 1987, 1989 ; Discamps, 2011a
P.b.	Ceyssaguet	France	Pinf	PA	44	44/3	+		Croitor & Bonifay, 2001 ; Aouadi-Abdeljaouad & Bonifay, 2008
C.c.s.	Châtillon Saint Jean	France	Pmoy	G	583	91/10	+		Chauviré, 1962
C.c.s.	Chlupáčova Sluj	Rép. Tchèque	Psup	G				+	Diedrich, 2007
C.c.s.	Chuch Hole	Angleterre	Psup	G	324	116	+	+	Turner, 1981
C.c.s.	Conives	France	Psup	G	6105	423/24	+	+	Fourvel, 2008
C.c.s.	Cova del Coll Verdaguer	Espagne	Psup	G		copro		+	Daura *et al.*, 2010b
C.c.s.	Cova del Gegant	Espagne	Psup	G				+	Daura *et al.*, 2005 *in* Diez Fernandez-Lomana *et al.*, 2010
C.c.	Cova del Rinoceront	Espagne	Pmoy	G	2000			+	Daura *et al.*, 2010a
C.c.s.	Coygan	Angleterre	Psup	G	1793	917	+	+	Turner, 1981
C.c.s.	Cueva de la Buena Pinta nivel 3	Espagne	Psup	G	1137	10/2		+	Diez Fernandez-Lomana *et al.*, 2010 ; Huguet et al., 2010
C.c.s.	Cueva de las Ventanas	Espagne	Psup	G		70	+	+	Arribas *et al.*, 2010 ; Riquelme Cantal & Carrion Garcia, 2010
C.c.s.	Cueva de los Huesos de Obón 2	Espagne	Pmoy	G				+	Cuenca-Bescós *at al.*, 2010
C.c.s.	Cueva de Maltravieso	Espagne	Pmoy	G	558	69/8		+	Rodriguez-Hidalgo *et al.*, 2010
C.c.s.	Cueva del Camino	Espagne	Psup	G	2587	116/17		+	Huguet *et al.*, 2010
C.c.s.	Cueva del Camino 5	Espagne	Psup	G	1223	119/6		+	Diez Fernandez-Lomana *et al.*, 2010 ; Arsuaga et al., 2010
C.c.s.	Cueva del Camino Diaclass Roja	Espagne	Psup	G	27	1		+	Diez Fernandez-Lomana *et al.*, 2010 ; Arsuaga et al., 2010
C.c.s.	Cueva del Camino S. Central	Espagne	Psup	G	497	46		+	Diez Fernandez-Lomana *et al.*, 2010 ; Arsuaga et al., 2010
C.c.s.	Cueva del Camino S.	Espagne	Psup	G	684	70		+	Diez Fernandez-Lomana *et al.*, 2010 ;

	N								Arsuaga et al., 2010
C.c.s.	Cueva del Camino S. Sur	Espagne	Psup	G	15	2		+	Diez Fernandez-Lomana *et al.*, 2010 ; Arsuaga et al., 2010
P.br.	Deelpan	Afrique du Sud	Pléist	G	97	8/1		+	Scott & Klein, 1981
C.c.s.	Deutmecker	Allemagne	Psup	G		+		+	Diedrich, 2008b
P.br.	Elandsfontein BC	Afr. du Sud	Psup	G	792	6/2		+	Klein, 1983
P.br.	Equus Cave	Afr. du Sud	Psup	G	23480	1903/131		+	Klein *et al.*, 1991
P.p.	Erpfingen Cave	Allemagne	Pinf	PA		+	+		Howell & Petter, 1980
P.p.	Etouaires	France	Pinf	PA		+	+		Howell & Petter, 1980
C.c.s.	Feldhof	Allemagne	Psup	G		+		+	Diedrich, 2008a, 2008b
H.b.	Fonelas P-1	Espagne	Pinf	PA	1375	9/2	+		Arribas *et al.*, 2010
P.b.	Fonelas P-1	Espagne	Pinf	PA	1375	6/2	+		Arribas *et al.*, 2010 ; Garrido *et al.*, 2010 ; Arribas, 2008
P.b.	Fonelas SCC-1	Espagne	Pinf	PA		+	+		Arribas *et al.*, 2010
C.c.s.	Gabasa 1	Espagne	Psup	G	6507	198/13		+	Blasco-Sancho & Montes-Ramirez, 1997
C.c.s.	Gabasa 1 a+c	Espagne	Psup	G	658	19/2		+	Blasco-Sancho & Montes-Ramirez, 1997
C.c.s.	Gabasa 1 d	Espagne	Psup	G	702	25/2		+	Blasco-Sancho & Montes-Ramirez, 1997
C.c.s.	Gabasa 1 e	Espagne	Psup	G	1405	40/2		+	Blasco-Sancho & Montes-Ramirez, 1997
C.c.s.	Gabasa 1 f	Espagne	Psup	G	1123	30/3		+	Blasco-Sancho & Montes-Ramirez, 1997
C.c.s.	Gabasa 1 g	Espagne	Psup	G	1814	69/3		+	Blasco-Sancho & Montes-Ramirez, 1997
C.c.s.	Gabasa 1 h	Espagne	Pmoy	G	805	15-juil		+	Blasco-Sancho & Montes-Ramirez, 1997
C.c.s.	Gargas ("Oubliettes" de)	France	Psup	G		-/1	+		Regnault, 1885 ; Cardoso, 1993
C.c.s.	Gerde	France	Psup	G	2358	385/29	+		Clot, 1980, 1987
C.c.s.	Grotte de Voidon	France	Psup	G		+		+	Dumas, 1876 *in* Lateur, 2010
C.c.s.	Grotte des Gerbais	France	Pléist	G		+			Rivière, 1916
C.c.s.	Grotte II de Cornut l'Aîné	France	Psup	G	2	1/1		+	Malbosc, 1881 *in* Lateur, 2010
C.c.s.	Grürmanns	Allemagne	Psup	G		+		+	Diedrich, 2008a, 2008b
C.c.s.	Guattari G0	Italie	Psup	G	441	45		+	Piperno & Giacobini, 1990-1991
C.c.s.	Haltern	Allemagne	Psup	PA		+		+	Diedrich, 2008b
C.c.s.	Herten-Stuckenbusch	Allemagne	Psup	PA		+		+	Diedrich, 2008a, 2008b
C.c.s.	Hlubočepy	Rép.Tchèque	Psup	G	221	+		+	Diedrich, 2007 ; Diedrich & Zak, 2006
P.br.	Hoedjies Punt	Afrique du Sud	Psup	G	570	8/3		+	Klein, 1983
C.c.s.	Hohle Stein	Allemagne	Psup	G	151	11%		+	Diedrich, 2008b, 2009 ; 2010
P.b.	Huéscar-1	Espagne	Pinf	PA		+	+		Arribas *et al.*, 2010
C.c.	Hunas	Allemagne	Pmoy	G		+	+	+	Tehnius, 1965 ; Carls *et al.*, 1988 ; Groiss et al., 1998
P.b.	Incarcal	Espagne	Pinf	G		++	+		Arribas *et al.*, 2010
C.c.s.	Jaurens	France	Psup	G	3196	250/10	+		Ballésio, 1979
C.c.s.	Johannes	Allemagne	Psup	G		+		+	Diedrich, 2008b
C.c.s.	Joint Mitnor	Angleterre	Psup	G	2324	444	+	+	Turner, 1981
C.c.s.	Kent's cavern	Angleterre	Psup	G	5058	1492	+	+	Turner, 1981
C.c.s.	King Arthur	Angleterre	Psup	G	517	170	+	+	Turner, 1981
C.c.s.	Kirkdale	Angleterre	Psup	G	1139	703	+	+	Turner, 1981
C.c.s.	Kirkdale	Angleterre	Psup	G		++	+		Klein & Scott, 1989
C.c.s.	Komin	Rép. Tchèque	Psup	G		+		+	Diedrich & Copeland, 2010
C.c.s.	Koněprusy	Rép. Tchèque	Psup	G	15%	15%		+	Diedrich, 2007, 2010
C.c.s.	Kulna a Krizovy Cave	Rép. Tchèque	Pléist	G		+		+	Diedrich & Copeland, 2010
C.c.s.	La Pronquière	France	Psup	G		+++			Coulonges & Lansac, 1954
P.p.	La Puebla de Valverde	Espagne	Pinf	PA		+	+		Arribas *et al.*, 2010
C.c.s.	La Roche au Loup	France	Psup	G	553	87/8			Horard, 1990
C.c.s.	Labeko Koba Sima	Espagne	Psup	G	577	172	+		Altuna & Mariezkurrena, 2000, 2010
C.c.s.	Labeko Koba VII	Espagne	Psup	G	919	128	+		Altuna & Mariezkurrena, 2000, 2010
P.p.	Las Higueruelas	Espagne	Pinf	PA		+	+		Arribas *et al.*, 2010
C.c.s.	Las Ventanas	Espagne	Psup	G		-/5			Carrion *et al.*, 2001
P.b.	Le Vallonet	France	Pmoy	G	7204	53/12	+	+	Moullé, 1992 ; Echassoux, 2004

C.c.s.	Leguin	Espagne	Psup	G	27	5+		+	Arbizu *et al*., 2005/06
C.c.s.	Les Plumettes	France	Psup	G	1834	281/31	+		Beauval, 1997
C.c.s.	Lipperode	Allemagne	Psup	PA		+		+	Diedrich, 2008a
C.c.s.	Löhne	Allemagne	Psup	PA		+		+	Diedrich, 2008a
C.c.i.	Lunel-Viel 1 i	France	Pmoy	G	4825	578/31	+	+	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994
C.c.i.	Lunel-Viel 1 s	France	Pmoy	G	1329	226/13	+	+	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994
C.c.s.	Martins	Allemagne	Psup	G		+		+	Diedrich, 2008a, 2008b, 2009
C.c.i.	Mollet 1	Espagne	Psup	G	607	271/12	+	+	Mir & Salas, 1976; Estevez, 1979; Maroto et al., 1987
C.c.s.	Morancourt	France	Psup	G		+++			Mouton & Joffroy, 1948
C.c.s.	Münsterländer Bucht	Allemagne	Psup	PA		6/3		+	Diedrich, 2004a
C.c.s.	Nad Kačákem	Rép. Tchèque	Psup	G		9%		+	Diedrich, 2007, 2010 ; Diedrich & Zak, 2006
C.c.s.	Oeger Cave	Allemagne	Psup	G		+		+	Diedrich, 2008a, 2008b
C.c.s.	Pair-non-Pair c. FF'	France	Psup	G	1463	333			Cheygnier, 1963
C.c.s.	Perick caves	Allemagne	Psup	G	2419	112/8		+	Diedrich, 2005a, 2008a, 2008b
C.c.	Petralona	Grèce	Pmoy	G		55	+		Baryshnikov & Tsoukala, 2010
P.p.	Petralona	Grèce	Pmoy	G		38	+		Baryshnikov & Tsoukala, 2010
P.b.	Petralona cave	Grèce	Pmoy	G		1	+		Baryshnikov & Tsoukala, 2010
C.c.s.	Pfefferburg	Allemagne	Psup	G		+		+	Diedrich, 2008b
C.c.s.	Picken's Hole level 3	Angleterre	Psup	G		++	+		Klein & Scott, 1989
C.c.s.	Pin Hole	Angleterre	Psup	G	6140	1061/40		+	Kitching, 1963
C.c.s.	Pin Hole	Angleterre	Psup	G	3358	726	+	+	Turner, 1981
C.c.s.	Podbaba	Rép. Tchèque	Pléist	PA		+		+	Diedrich & Copeland, 2010
C.c.s.	Podoli	Rép. Tchèque	Psup	G		+		+	Diedrich, 2007
C.c.s.	Reporyje-Kalvarie	Rép. Tchèque	Psup	G		+		+	Diedrich, 2007 ; Diedrich & Zak, 2006
C.c.s.	Robin Hood	Angleterre	Psup	G	327	180	+	+	Turner, 1981
C.c.s.	Roche Cotard I	France	Psup	G	651	59	+		Marquet *et al.*, 1997
C.c.s.	Rochelot, d1	France	Psup	G		+		+	Tournepiche *et al.*, 1996
C.c.s.	Rösenbecker	Allemagne	Psup	G		+		+	Diedrich, 2008a, 2008b
P.b.	Sainzelles	France	Pinf	PA	173 (+)	38/3	+		Boule, 1893 ; Fosse com. pers.
C.c.s.	Sandford	Angleterre	Psup	G	1428	356	+	+	Turner, 1981
P.br.	Sea Harvest	Afr. du Sud	Psup	G	1136	47/6		+	Klein, 1983
C.c.s.	Selm-Ternsche	Allemagne	Psup	PA		+		+	Diedrich, 2008a
C.c.s.	Sipka Cave	Rép. Tchèque	Pléist	G		+		+	Diedrich & Copeland, 2010
C.c.s.	Sloup Cave	Rép. Tchèque	Pléist	G		+		+	Diedrich & Copeland, 2010
C.c.s.	Sluj I	Rép.Tchèque	Pmoy	G		+		+	Diedrich & Copeland, 2010
C.c.s.	Sluj III	Rép.Tchèque	Pmoy	G		+		+	Diedrich & Copeland, 2010
C.c.s.	Sluj IV	Rép.Tchèque	Pmoy	G		+		+	Diedrich & Copeland, 2010
C.c.s.	Sluj VI	Rép. Tchèque	Psup	G		+		+	Diedrich & Copeland, 2010
C.c.s.	Speldorf	Allemagne	Psup	PA		+		+	Diedrich, 2008b
C.c.s.	Srbsko Chlum-Komin	Rép. Tchèque	Psup	G		358		+	Diedrich, 2007, 2009 ; Diedrich & Copeland, 2010
C.c.s.	Stadel niv. VII	Allemagne	Psup	G	1330	140			Gamble, 1979
C.c.s.	Süssenborn	Allemagne	Psup	G	911	5/1			Flerov *et al.*, 1969
P.br.	Swartklip 1	Afr. du Sud	Psup	G	3892	23/3		+	Cruz-Uribe, 1991
C.c.s.	Teufelskammer	Allemagne	Psup	G	199	22		+	Diedrich, 2008a, 2008b, 2009
C.c.s.	Teufelslucken	Autriche	Psup	G	1787	696/67	+	+	Ehrenberg, 1938, 1940, 1966
C.c.s.	Torcout	Angleterre	Psup	G		++	+		Klein & Scott, 1989
C.c.s.	Tornewton	Angleterre	Psup	G	2226	2063	+	+	Turner, 1981
C.c.s.	Torre	Espagne	Psup	G		21	+		Altuna & Mariezkurrena, 2010
C.c.s.	Turecká maštal	Rép. Tchèque	Psup	G		+		+	Diedrich, 2007

P.b.	Untermassfeld	Allemagne	Pinf	PA	1240 0	100/22	+	+	Kahlke, 2006 ; Turner, 2001
C.c.s.	Uphill	Angleterre	Psup	G	1549	1126	+	+	Turner, 1981
P.b.	Venta Micena	Espagne	Pmoy	PA			+	+	Martinez-Navarro, 1992 ; Arribas & Palmqvist, 1998
C.c.s.	Villa Seckendorf	Allemagne	Psup	G	- /138	-/16	+		Ziegler, 1996
C.c.s.	Vypustek Cave	Rép. Tchèque	Pléist	G		+		+	Diedrich & Copeland, 2010
C.c.s.	Wanne	Allemagne	Psup	PA		+		+	Diedrich, 2008a, 2008b
C.c.s.	Weinberghöhlen c. 1/F	Allemagne	Psup	G	1092	103/12			Webb, 1988
C.c.s.	Weisse Kuhle	Allemagne	Psup	G		+		+	Diedrich, 2008a
C.c.s.	Westeregeln	Allemagne	Psup	PA		20%		+	Diedrich, 2009, 2010
C.c.s.	Wilhelms	Allemagne	Psup	G		+		+	Diedrich, 2008a, 2008b, 2009
C.c.s.	Wookey Hole	Angleterre	Psup	G	1525	467	+	+	Tratman *et al.*, 1971
C.c.s.	Wookey Hole	Angleterre	Psup	G	1787	460	+	+	Turner, 1981

Tableau 127. Synthèse des sites à hyènes pléistocènes mobilisés dans cette étude et disparités méthodologiques / *Review of pleistocene hyena dens used in this study and methodological differences.* (*C.c.i. = Crocuta crocuta intermedia, C.c.s.=Crocuta crocuta spelaea, P.b.=Pachycrocuta brevirostris, P.br= Parahyaena brunnea, P.p.= Pliocrocuta perrieri, H.b.=Hyaena brunnea* ; G=Grotte/Cave ; PA=Plein-air/Open-air).

2. Vers une définition spécifique ?

Les données écologiques portant sur les carnivores actuels suggèrent une relation étroite entre le prédateur et ses proies (tab.128). La taille (poids) du prédateur, sa denture, son mode de vie (et d'acquisition) et la taille de ses principales proies sont corrélés (Cohen *et al.*, 1993 ; Biknevicius & van Valkenburgh, 1996 ; Carbone *et al.*, 2010). Ainsi, les petits Félidés comme le chat sauvage, le lynx ou le caracal sont des chasseurs solitaires ; les léporidés sont leurs proies principales. Les petits ongulés (antilopes et caprinés) font partie intégrante du régime alimentaire du lynx et du caracal (Tumlison, 1987 ; Nowell & Jackson (Eds.), 1996 ; Larivière & Walton, 1997 ; Jobin *et al.*, 2000). A l'inverse, les Canidés de petite à moyenne taille tel que le dhôle ou le lycaon sont des carnivores sociaux qui vivent et chassent en meutes (Van Lawick & Goodall, 1970 ; Cohen, 1978 ; Creel & Creel, 1995 ; Hayward *et al.*, 2006a). Ce mode d'acquisition des proies induit un régime plus diversifié et un accès aux proies de plus grande taille. Suivant la même logique, les félins de taille moyenne (guépard, puma, jaguar, panthère) consomment des proies de taille plus importante (de petite à moyenne). L'hyène tachetée et le lion sont des carnivores sociaux (Kruuk, 1972 ; Nowell & Jackson (Eds.), 1996). Leur taille et leurs stratégies de chasse développées leur autorisent l'accès régulier aux proies de grande taille (buffles) ainsi qu'aux mégaherbivores (girafes, jeunes rhinocéros, éléphanteaux).

Prédateur	Poids (kg)	Mode	Proie	Classe de taille	Source
F. silvestris	3,5-5	Chasseur / Solitaire	(1) Léporidé	S	Nowell & Jackson (Ed.), 1996 ; Hobson, 2012
V. vulpes	3-14	Charognard	(1) Léporidé (2) *C. capreolus* (juv.)	S	Larivière & Pasotschnick-Arts, 1996
C. mesomelas	5,9-11,4	Charognard	(1) *O. aries* (2) *Antilopinae* (petit)	S → M	Walton & Joly, 2003
***Lynx* sp.**	4,1-18,3	Chasseur / Solitaire	(1) Léporidé (2) *R. rupicapra* (3) *C. capreolus*	S	Tumlison, 1987 ; Larivière & Walton, 1997 ; Jobin *et al.*, 2000
C. caracal	10-18	Chasseur / Solitaire	(1) Léporidé (2) *Antilopinae* (petit)	S	Nowell & Jackson (Ed.), 1996
C. alpinus	10-20	Chasseur / Groupe	(1) *C. unicolor* (2) *A. axis*	M	Cohen, 1978

L. pictus	17-36	Chasseur / Groupe	(1) Gazelle (2) Bushbuck (3) Kudu (4) Impala	S → M	Creel & Creel, 1995 ; Hayward *et al.*, 2006a ; Woodroffe *et al.*, 2007
C. lupus	18-80	Chasseur / Groupe	(1) *B. bison* (2) *C. elaphus* (3) *C. capreolus*	S → M	Mech, 1974 ; Barja, 2009
A. jubatus	30-72	Chasseur / Solitaire	(1) Blesbuck (2) Gazelle Grant/Thomson (3) Kudu (juv.)	S → M	Schaller, 1968 ; Marker *et al.*, 2003 ; Hayward *et al.*, 2006b
P. concolor	35-65	Chasseur / Solitaire	(1) O. hemionus/virginianus	M	Currier, 1983 ; Iriarte *et al.*, 1990
P. pardus	20-90	Chasseur / Solitaire	(1) Bushbuck (2) Duiker (3) Impala	S → M	Hayward *et al.*, 2006c ; Macdonald *et al.*, 2010
P. onca	36-158	Chasseur / Solitaire	(1) *T. pecari* (2) *Hydrochoerus*	S → M	Seymour, 1989
H. hyaena	25-55	Charognard			Kruuk, 1976 ; Riger, 1981 ; Mills & Hofer, 1998
C. crocuta	45-70	Chasseur / Groupe	(1) Oryx (2) Eland (3) Hartebeest	M → L	Kruuk, 1972 ; Mills & Hofer, 1998 ; Hayward, 2006
P. leo	150-225	Chasseur / Groupe	(1) Oryx (2) Buffle (3) Gnou (4) Girafe	M → Méga.	Eloff, 1984 ; Haas *et al.*, 2005 ; Hayward & Kerley, 2005 ; Macdonald *et al.*, 2010

Tableau 123. Synthèse des données relatives aux prédateurs actuels, proies et modes d'acquisition / *Review of data and relationship between predators, preys and foraging behavior*.

En plus de cette corrélation entre la taille du prédateur et celle de la proie, la denture spécifique à chaque famille (*Canidae, Felidae, Hyaenidae* particulièrement) induit diverses spécialisations (Turner & Anton, 1997 ; Hillson, 2005 ; Wang *et al.*, 2008) : la denture sécante des Félidés est ultraspécialisée dans la découpe des chairs et la consommation de viande ; les Hyénidés présentent une denture robuste adaptée à la fragmentation des restes osseux ; les Canidés disposent d'une denture polyvalente avec des prémolaires sécantes pour la découpe des tissus mous et des molaires plates aptes aux broyage et à la consommation d'os. L'association récurrente des grands carnivores (Félidés, Hyénidés, Canidés et Ursidés) au sein des ensembles paléontologiques pose la question du statut et du rôle de chaque prédateur. Les analyses paléontologiques, paléo-écologiques et le recours à l'actualisme permettent d'envisager les relations proies/prédateurs au même titre que dans le registre moderne et avec les mêmes spécialisations (Palmqvist *et al.*, 1996 Turner & Anton, 1996 ; Arribas & Palmqvist, 1998 ; Palmqvist *et al.*, 2008 ; Hemmer, 2001 *in* Kahlke (Ed.), 2001).

Malgré la spécialisation induite par l'écologie des espèces et leur biologie, tous les grands prédateurs (modernes et fossiles) peuvent altérer (fragmenter/consommer) les matières osseuses et, par conséquent, jouer un rôle dans la formation d'assemblages ostéologiques (fig.175). Comme l'analyse taphonomique a pu le montrer les grand félins (jaguar d'Artenac) et les Canidés (loup de Pologne) ont la capacité d'altérer le stock osseux. Les analyses néo-taphonomiques portant sur les grands prédateurs cherchent à distinguer des impacts spécifiques (*e.g.* Haynes, 1983). Cependant un réel travail comparatif des altérations produites par les différents prédateurs doit être mené en vue de caractériser leur impact spécifique.

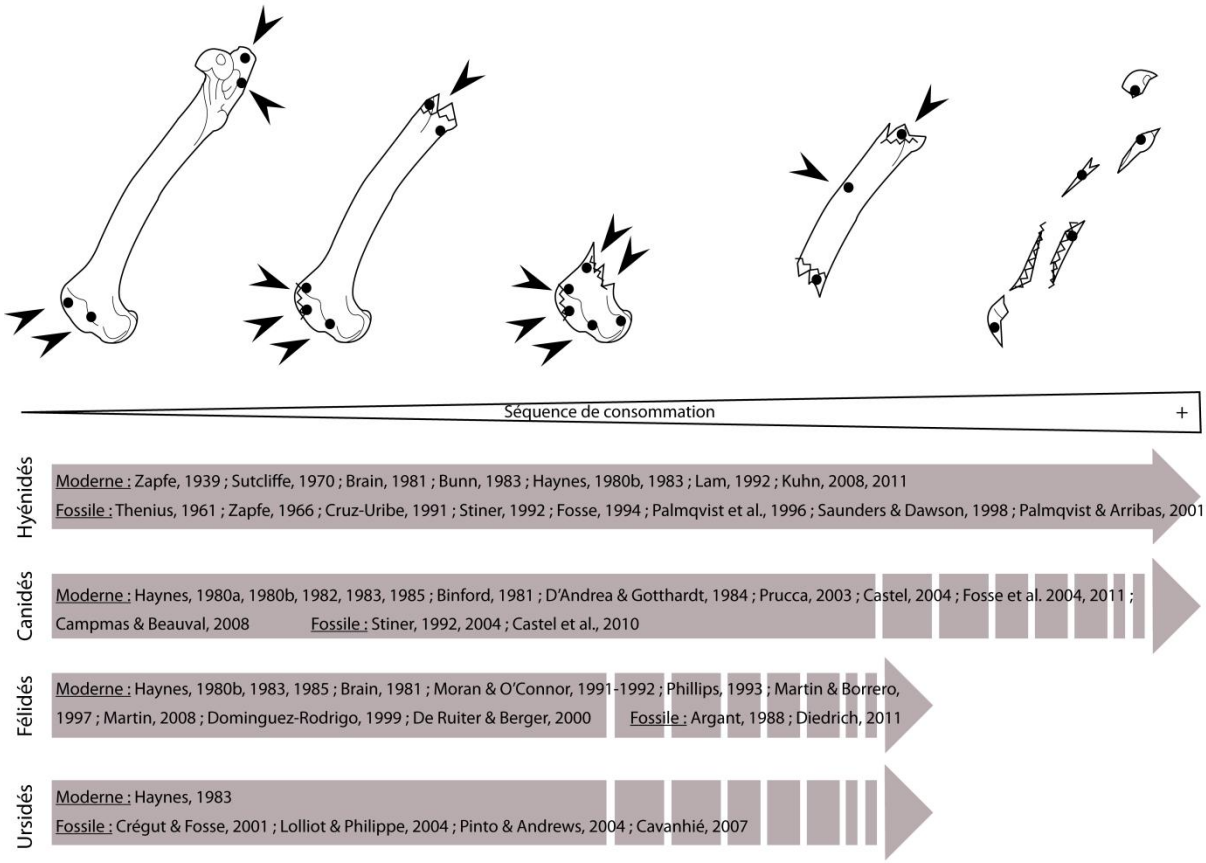


Figure 175. Synthèse des travaux taphonomiques spécifiques à chaque prédateur : séquence théorique comparée de la réduction des os longs par différent prédateur / *Synthesis of taphonomic studies on each carnivore family : bone reduction theoric sequence compared between different predators.*

3. Caractérisation du repaire d'hyènes : discussion et validité des critères existants.

Depuis les travaux de Buckland (1822) sur Kirkdale, les recherches sur les grands prédateurs fossiles se sont principalement attachées à définir le comportement accumulateur et consommateur de l'hyène. Sa présence récurrente dans les assemblages, généralement associée à des os rongés, des os digérés et des coprolithes, et le comportement des espèces actuelles ont favorisé le développement de travaux sur la caractérisation de l'impact propre à ce prédateur. En résulte, la définition de multiples grilles de lecture et de nombreux critères (tab.124). Cependant, ces critères dans leur ensemble ne sont pas admis de tous et sont encore régulièrement discutés (Pickering, 2002 ; Kuhn *et al.*, 2008a ; Discamps, 2011a). Cependant, chacun de ces travaux envisage des critères de caractérisation propres à un contexte spécifique qu'il soit fossile européen (Buckland, 1822 ; Stiner, 1991 ; Fosse, 1994 ; Discamps, 2011a), fossile africain (Cruz-Uribe, 1991) ou moderne africain (Pickering, 2002 ; Kuhn *et al.*, 2008a). Il est par conséquent difficile de discuter de la validité de critères sans la prise du contexte particulier de ces derniers. Par exemple, l'invalidation du critère de Stiner (1991), sur la présence des bois de cervidés et de cornes d'ongulés, par Pickring (2002) puis Kuhn *et al.* (2008a) est discutable. Ils critiquent un aspect défini à partir d'assemblages pléistocènes européens sur la base d'accumulations actuelles africaines sans considérer les caractères environnementaux propres à chaque contexte. Sur la base de l'étude des assemblages produits par

les hyènes modernes et fossiles ou altérés par d'autres prédateurs (Félidé, Canidé), et la synthèse des travaux existants sur chacun de ces contextes, il nous est possible de discuter la validité des critères de caractérisation.

Critères		Buckland, 1822	Auteurs XIX[e]	Bunn, 1983	Cruz-Uribe, 1991	Stiner, 1991	Fosse, 1994	Pickering, 2002	Kuhn *et al.*, 2008a	Discamps, 2011a
Liste faunique / Quantification	NRD/NRT						+			
	NR/NMI			14%		+				
	Liste faunique diversifée						+			
	Carnivores	Diversifié	+		Diversifié		Diversifié			Diversifié
	Ongulé dominant						Taille moyenne			Variable Grand (+)
	Ratio Carn/Ong.				20% (NMI)		+	>20% (NMI)	Variable (*Cc* = faible)	
	Profil de mortalité des proies	U			U					Variable (parfois U)
Distribution squelettique	Chev. Oss.-Bois/Append.	+				+				
	Crâne/Append					+				
	Crâne + append > axial					+	+			+
	Ratio crânien/ post cr. = taille				+		+		Tachetée = OUI Rayée = NON	+
	Acropodes	Fréquent			Rare					Rare
Taphonomie	Traces	+	+	50% moderne	50% moderne 15% fossile		+	Nombreux (38%-100%)	Diversifié	+
	Os complets						Courant			Métapode
	Cylindre			Fréquent	+		Nombreux	Nombreux	Fréquent	Nombreux
	fragmentation			Faible	Faible			Faible		Faible
	Morphotypes						+			Typique
	Esquilles de grande taille									+
Hyène	Hyène (Ad/Juv)	Juv. +					Juv. +		Juv / Sub-ad.	Juv. +
	Coprolithes	+	+				Abondant		+	Abondant

Tableau 124. Synthèse des grilles de lecture et critères de caractérisation du repaire d'hyène / *Review of hyena den grids and characterization criteria.*

3.1. Les unités de quantification et la liste faunique.

3.1.1. Les rapports d'unités de quantification.

Les assemblages présentés dans ce travail autorisent quelques commentaires sur l'intérêt des rapports NRD/NRT. Les accumulations actuelles de Djibouti se caractérisent par un taux de détermination compris en 67 et 97% du matériel collecté. Ce taux est moindre à Uniab (38% de détermination) en raison de la présence de près de 1000 esquilles osseuses indéterminables (mais probablement attribuables au springbok). En contexte Pléistocène, ces taux diminuent largement. Le rapport NRD/NRT n'est plus compris qu'entre 22 et 50%. Cette diminution peut s'expliquer soit par une fragmentation par l'hyène plus importante (en fonction de la taille des proies consommées) soit par l'influence de la conservation différentielle.

Cependant, la définition du repaire d'hyène sur la base de quantification, tel que les rapports NRD/NRT et NR/NMI, est délicate. Malgré une quantité importante d'analyses taphonomiques sur les repaires modernes et fossiles, les unités de quantification sont rarement toutes présentées (NR, NMI, NME) et ne permettent pas de tester ces critères. D'autre part, le rapport NRD/NRT dépend largement du taux de détermination et du décompte des éléments indéterminés. Cependant, la majeure partie des études ne présente pas le décompte des pièces indéterminées ; sans ces dernières le rapport ne peut être testé et validé.

.

3.1.2. Diversité taxonomique des proies et classe de taille.

La diversité du spectre faunique (proies et carnivores) est présentée comme un élément significatif du repaire d'hyène (*e.g.* Cruz-Uribe, 1991 ; Fosse, 1994 ; Discamps, 2011a). Il est vrai que les repaires pléistocènes renferment une importante variété d'espèces d'Ongulés et de Carnivores. Cependant, la diversité des espèces d'Ongulés est étroitement liée à l'environnement. Les repaires pléistocènes renferment couramment de nombreux taxons, des espèces les plus petites (chevreuil, chamois) aux plus grandes (cheval, boviné, rhinocéros, mammouth). Ainsi, les repaires présentés dans ce travail comportent 25 espèces de proies. Les repaires interglaciaires renferment une fréquence élevée de cervidés (hors renne). Le daim (n=117) est fréquent à Hoe Grange et le cerf (n=282) à Joint Mitnor (Turner, 1981) ; les cerfs sont largement dominants à Lunel-Viel 1 (n=3230, 53%) et à Peyre où ils représentent 20% du NRD (n=549) et au Grand Abri aux Puces avec 22% du NRD (n=511). A l'inverse, en phase glaciaire, les paysages ouverts steppiques favorisent la représentation des grands Ongulés grégaires tels que les chevaux et les bisons que l'on retrouve en grande quantité dans les repaires würmiens (*e.g.* Les plumettes Bovidés=980, 41%NRD et Equidés=769, 33%NRD *in* Beauval, 1997 ; La Chauverie Bovidés=779, 58%NRD *in* Discamps, 2011a ; Conives Bovidés=813, 47%NRD et Fouvent Equidés=915, 27%NRD).

Dans le registre moderne, cette diversité spécifique des proies est plus discutable. Selon l'espèce d'hyène considérée, la taille du clan et l'environnement, la diversité des proies est plus limitée. Ainsi les accumulations d'hyènes brunes, confinées à l'Afrique australe et se développant principalement dans les zones côtières, sont majoritairement composées de restes d'otaries, la proie la plus fréquente dans leur environnement (*e.g. Coastal den* et *Inland den* où l'otarie représente respectivement 38 et 47% des individus *in* Skinner & Van Aarde, 1991). Le site d'Uniab reflète bien

l'idée d'une disponibilité réduite en proies diversifiées : l'accumulation n'est composée que de deux taxons, l'oryx et le springbok. En ce qui concerne l'hyène rayée, collecteur opportuniste, les accumulations sont principalement composées par le cheptel domestique : l'âne (Kaftar Khoun *in* Monchot & Mashkour, 2008), le dromadaire (sites de Jordanie *in* Kuhn, 2005 ; Umari *in* Schick *et al.*, 2007) et la chèvre (Lothagam *in* Leakey *et al.*, 1999). L'hyène tachetée, plus prédatrice, peut accéder à une faune d'Ongulé plus diversifiée. Malgré tout, l'hyène tachetée opère une sélection et chasse préférentiellement certaines proies selon leur abondance dans l'environnement (Kruuk, 1972 ; Mills & Hofer, 1998 ; Hayward, 2006). On retrouve cette sélection dans les accumulations osseuses (*e.g.* surreprésentation du gnou et du zèbre à Masai Mara Cave (respectivement n=358 et n=237) *in* Pokines & Kerbis-Peterhans, 2007 et Amboseli (n=315 et n=154) *in* Hill, 1989 et Faith, 2007 ; cheptel domestique à Djibouti ou à *Koobi Fora Hyena den in* Lam, 1988, 1992).

Même si les repaires (aussi bien modernes que fossiles) peuvent renfermer une multitude de taxons, la diversité spécifique ne semble pas être le critère le plus pertinent. En revanche, la surreprésentation d'une espèce par rapport aux autres peut être considérée comme un critère environnemental significatif. Tout comme le registre moderne, l'hyène des cavernes opère une sélection des proies selon le contexte où elle évolue (surreprésentation des espèces de milieu ouvert ou fermé). Les différents auteurs ayant cherchés à caractériser le repaire d'hyène ont déjà remarqué cette sélection : Fosse (1994) et Discamps (2011a) ont indirectement souligné cet aspect. La proie dominante, en termes de classe de taille, reflète cette diversité environnementale : les Cervidés de Lunel-Viel 1 dominent cet assemblage interglaciaire (Fosse, *op. cit.*) tandis que les ongulés de grande taille (Equidés et Bovidés) sont largement représentés dans les gisements du Pléistocène supérieur référencés par Discamps (*op. cit.*). Il en est de même pour l'impact des Canidés aussi bien dans le registre moderne que fossile, il apparaît que ces-derniers chassent et consomment des proies similaires. Le loup actuel en Europe comme en Amérique du Nord s'attaque aussi bien aux Cervidés (*e.g.* Binford, 1981 ; Haynes, 1980a, 1980b, 1981) qu'aux Bovinés (*e.g.* Prucca, 2003 ; Fosse, *et al.*, 2004) ou aux Equidés (*e.g.* D'Andrea & Gotthardt, 1984 ; Yravedra *et al.*, 2009). Dans le registre fossile, les loups émargent sur la niche écologique que l'hyène et consomment les mêmes Ongulés. A l'Igue du Gral, les proies du loup sont le renne, le bison et le cheval (Castel *et al.*, 2010). Dans les niveaux e et g de Gabasa I, riche en Canidés (respectivement 62NR/6NMI et 84NR/6NMI), les cerfs et bouquetins sont rongés (Blasco Sancho, 1995). Enfin, la Salle Principale du Grand Abri aux Puces, où le rôle taphonomique du loup est suspecté, comporte le même spectre faunique consommé (aurochs, cerf, chevreuil) que le Réseau Supérieur dont la formation est attribuée à l'hyène.

Par conséquent, la diversité spécifique des proies ainsi que l'ongulé dominant ne peuvent être retenues comme des critères significatifs du repaire d'hyène *sensu lato*.

3.1.3. La représentation des Carnivores.

L'association de nombreuses espèces de carnivores, dans les sites à hyènes, a été observée depuis le XIX^{ème} siècle (*e.g.* Buckland, 1822 ; Nodot, 1858-1859). Les travaux plus récents présentent eux aussi une importante diversité des carnivores dans les repaires d'hyènes (tab.125). Reflet de la compétition interspécifique pour l'accès aux matières carnées ou du charognage strict par l'hyène, de nombreux auteurs considèrent cet aspect comme significatif du repaire (Cruz-Uribe, 1991 ; Fosse, 1994 ; Discamps, 2011a). Il est tout aussi fréquent de rencontrer différentes espèces de carnivores

dans les accumulations produites par les *Hyaenidae* modernes (repaires avec restes de carnivores autre que l'accumulateur : *H. hyaena* n=18 ; *C. crocuta* n=10 ; *P. brunnea* n=46). Même si une part de ces restes peut provenir d'une collecte sur une carcasse, les données écologiques supposent une compétition au niveau du repaire. Par conséquent, les carnivores présents dans les assemblages peuvent être considérés comme de potentiels prédateurs opportunistes qui ont pu consommé/modifié une partie de l'accumulation. Dans le cas de Djibouti, toute une variété de carnivores est présente au sein des accumulations : *Canidae* (*V. rueppeli*, *Canis* sp., *O. megalotis*), *Felidae* (*Felis* sp., *Felis* cf. *lybica*) , *Hyaenidae* (*C. crocuta*, *H. hyaena*), Primate (*Papio* sp.). La présence même de l'hyène tachetée dans le repaire d'hyène rayée de Datagabou et de l'hyène rayée à Yangula Ari suggèrent l'idée d'une compétition intra-spécifique au niveau du repaire et donc une potentielle modification de l'assemblage osseux. La présence de restes de chacal (même rare) à Uniab atteste bien de la compétition récurrente entre hyène brune et chacal (Avery *et al.*, 1984 ; Kolar, 2004 ; Wiesel, 2006). De plus, près de la moitié des accumulations d'hyène brune (n=28), présentant une liste faunique, met en évidence la présence de restes de chacal, conséquence d'une compétition interspécifique (Skinner, 1976 ; Mills & Mills, 1977, 1978 ; Skinner & van Aarde, 1991 ; Maude, 2005 ; Lacruz & Maude, 2005 ; Kuhn, 2006).

	Artenac c10	Peyre	Fouvent	Conives	GAP	Lunel-Viel 1*	Camiac**	La Chauverie***	Unikoté'	Rebaka II''	Les Plumettes'''	San Teodoro+	Gerde++	Prolom II+++
C. crocuta	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
H. prisca						X								
P. spelaea	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X		X	X
P. pardus		X			X				X		X		X	
Lynx sp.					X	X				X				
Felis sp.	X				X	X							X	
Canis lupus	X	X	X	X	X	X	X		X		X	X	X	X
Cuon sp.					X	X							X	
Vulpes / Alopex	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X
Ursidae	X	X	X	X	X	X	x	x	X	X	X		X	X
G. gulo		X	X											
Meles sp.		X	X	X		X			X		X		X	

Tableau 125. Diversité spécifique des carnivores dans quelques repaires pléistocènes / *Carnivore species diversity in some pleistocene hyena dens*. * Fosse, 1994, **Guadelli, 1987, 1989, ***Discamps, 2011a, ' Michel, 2005, ''Fernandez & Guadelli, 2008, ''' Beauval, 1997, + Marra *et al.*, 2004, ++ Clot, 1987, +++ Enloe *et al.*, 2000.

Cependant, la diversité spécifique des prédateurs est-elle significative d'un repaire de Carnivore ou plus généralement d'un site naturel ? En effet, la diversité taxonomique des carnivores semble plus typique des sites naturels *sensu lato*. Les avens-pièges renferment régulièrement une importante diversité d'espèces aussi bien des Ongulés que des Carnivores et pose même la question de l'influence des prédateurs sur la formation de ces assemblages. Ainsi les pièges naturels associant, en nombre, des Hyénidés, des Félidés, des Canidés ou des Ursidés ne sont pas rares : Jaurens (Guérin *et al.,* 1979 ; Ballésio, 1979), L'Igue du Gral (Coumont, 2006, 2009 ; Castel *et al.*, 2010), L'Igue des Rameaux (Coumont, 2006), Coudoulous II (Costamagno, 1999), Romain-La-Roche (Guérin & Malvesy, 2010), L'Igue de Goudou « Rave Gallery » (Mancel, 2006), Le Coulet des Roches (Crégut-Bonnoure *et*

al., 2007, 2008, 2009, 2010). Les avens-pièges constituent ici le meilleur contre-exemple de l'intérêt de ce critère.

En définitive, la diversité taxonomique des carnivores ne peut être prise en compte dans la caractérisation du repaire d'hyène sans considérer la topographie du gisement (plein-air, cavité horizontale, cavité verticale) intervenant dans la définition même de la fonction du site.

3.2. Intérêt de la distribution squelettique des espèces-proies.

La fréquence de représentation des différentes portions anatomiques ainsi que la relation entre la distribution squelettique et la taille des proies ont été largement étudiées en vue de caractériser le repaire, que ce soit par la simple observation de fréquences ou par des analyses statistiques plus complexes.

3.2.1. Les rapports Crânien / Postcrânien.

Les rapports entre restes crâniens et postcrâniens sont traités selon plusieurs aspects: les cornes et les bois par rapport aux éléments appendiculaires, le rapport plus général Crânien/Appendiculaire ou encore la surreprésentation des restes crâniens et appendiculaires par rapport aux restes du squelette axial (Stiner, 1991 ; Fosse, 1994 ; Discamps, 2011a).

Certains de ces critères sont encore débattus. Pickering (2002) rejette l'idée d'une surreprésentation des chevilles osseuses et des bois. Il distingue nettement les sites fossiles où les bois de Cervidés, bien conservés, sont représentés et les sites modernes où les cornes sont parfois rapportées avec les restes crâniens. Selon cet auteur, la surreprésentation des bois n'est pas comparable avec les cornes composées de kératine et donc absentes des ensembles pléistocènes. De plus, cet auteur considère que Stiner surévalue cet élément en les considérant pièce par pièce. La faible représentation des cornes dans les assemblages modernes et la rareté des chevilles osseuses dans le registre fossile ne permet de valider ce critère. Pourtant, dans les repaires Pléistocènes européens, la présence des Cervidés est constamment associée à des bois rongés (*e.g.* Balve cave *in* Diedrich, 2011b ; Teufelslucken *in* Thenius, 1966 ; Tournal *in* Magniez, 2010 ; Labeko Koba *in* Altuna & Mariezkurrena, 2000 ; Camiac *in* Guadelli, 1989 ; Lunel-Viel I *in* Fosse, 1994). En l'absence de données quantifiées précises sur les bois de Cervidé, il est difficile de tester leur surreprésentation. Cependant, leur présence récurrente (notamment les bois de chute) et leur morphologie consommée semble bien typique.

Stiner (1994) développe un indice révélant le rapport entre cheville osseuse/bois, restes crâniens et appendiculaires. Le *ratio* (*Horn + Head)/Limb* (noté (H+H)/L) permet d'estimer la (sur)représentation des restes crâniens par rapport aux portions appendiculaires. La comparaison entre les sites à hyènes modernes et fossiles, les sites anthropiques Paléolithiques et les sites supposés à Loup, l'amène à considérer la surreprésentation des restes crâniens comme caractéristique de l'impact de l'hyène. Cependant, la comparaison des données présentées par Stiner (1994) avec les données issues de nos assemblages nuance ces conclusions (fig.176). Les repaires d'hyènes Pléistocène présentent des taux variables : l'indice peut atteindre 2,5 (GAP Réseau Supérieur) ou 2,9 (Artenac c10), cependant les indices enregistrés dans la majeure partie des assemblages s'inscrivent tout à fait dans la distribution

des sites anthropiques du Paléolithique supérieur présentés par Stiner (1994). Le *locus* Salle Principale du Grand Abri aux Puces dont la formation est due (au moins en partie) au loup enregistre des indices bien supérieurs à ceux des sites à loups de Sant Agostino (1,25 et 1,87 contre 0,12 à 0,14). Enfin, les repaires actuels de Djibouti et d'Afrique du Sud sont assez variables : les restes crâniens des oryx d'Uniab et des ânes de Djibouti sont rares. Seul Heraide enregistre un indice comparable aux sites Pléistocènes de GAP et d'Artenac (2,6). En définitive, cette analyse invalide le critère de caractérisation de Stiner : la représentation des restes crâniens et des bois ne semble pas corrélée aux éléments appendiculaires et aucune constante ne se dégage au sein des repaires d'hyènes modernes et pléistocènes.

La surreprésentation des chevilles osseuses et des étuis cornés est néanmoins attestée dans quelques tanières d'hyènes brunes. Skinner & Van Aarde (1981) ne collectent dans la zone de Koichab Pan (Namibie) que des étuis d'oryx et concluent à une intensification de la consommation des crânes. A Uniab, 22% (n=63) des restes de springbok sont des étuis cornés dont la majeure partie comporte des fragments de chevilles osseuses voire des portions d'os frontal. Dans ce cas particulier, contrairement à l'idée de Pickering, le décompte distinct des étuis cornées vides et des chevilles osseuses seules ne modifiera pas tant cette fréquence, les étuis cornés vides étant assez rares. Pour les autres taxons (hyène tachetée et rayée), même si les cornes sont rares dans les accumulations, Kuhn *et al.* (2008a), tout en rejetant ce critère, enregistre des *ratio* corne/appendiculaire NME allant jusqu'à 40%. A Djibouti, les cornes (étuis vides et chevilles osseuses) n'ont pas été comptées isolément car elles sont pour la plupart associées à des crânes (sub-)complets.

En définitive, la présence et (surtout) la morphologie des bois de Cervidé dans les assemblages pléistocènes semblent caractériser l'impact de l'hyène. En l'absence de données comparatives sur d'autres prédateurs (dont le loup), ces pièces sont considérées comme typiques de l'action de l'hyène. Cependant, elles ne peuvent à elles seules caractériser une fonction de site telle que le repaire. Pour le registre moderne, le rapport corne-cheville osseuse/appendiculaire doit être approfondi avant d'être définitivement rejeté ou validé.

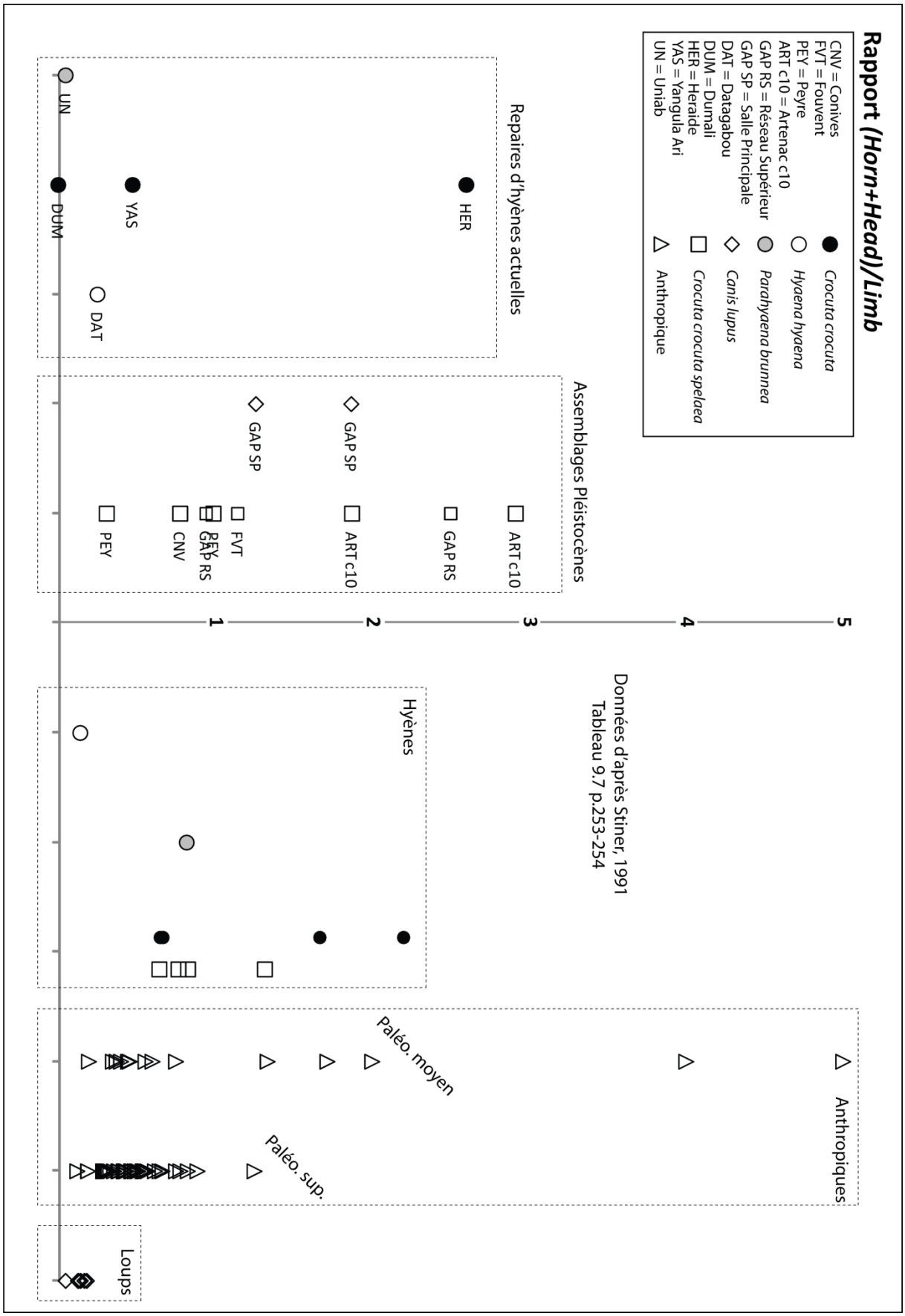


Figure 176. Comparaison du rapport (H+H)/L selon la méthode Stiner (1994) pour les ongulés de taille moyenne de différents gisements / *Comparison of (H+H)/L ratio from various sites based on Stiner (1994) method*.

3.2.2. Relation entre distribution squelettique et classe de taille des proies.

Selon certains auteurs, La distribution des éléments squelettiques des proies (des différentes classes de taille), accumulés et consommés par les hyènes modernes et fossiles, apparait comme un critère significatif de l'action de ce prédateur (Cruz-Uribe, 1991 ; Fosse, 1994). A la lumière des études existantes, l'analyse statistique est la meilleure méthode pour traiter l'ensemble de ces informations. En effet, Arribas & Palmqvist (1998) ont cherché à définir le rôle de l'hyène dans la formation de l'assemblage paléontologique de Venta Micena à partir de la comparaison des distributions squelettiques d'Ongulés provenant de différents contextes (naturel, anthropique, carnivore) et selon des méthodes statistiques (Analyse Factorielle des Correspondances). L'analyse utilise les fréquences de distribution de 4 ensembles squelettiques : les vertèbres (I), les côtes (II), les ceintures et os longs (III), les os compacts (IV). Les éléments crâniens sont exclus de l'analyse en raison de l'extrême variabilité et potentielle surreprésentation (selon la fragmentation des restes). La comparaison des données issues d'ensembles paléontologiques, de sites naturels de plein-air modernes, de gisements anthropiques et assemblages produits par différents accumulateurs (hyènes et porcs-épics) semble distinguer différents ensembles (fig.177). L'axe 1 est fortement corrélé positivement avec les variables *vertèbres* (I) et *côtes* (II) et est inversement corrélé aux fréquences des os compacts. Cet axe permet de séparer les assemblages où les restes de type I et II sont prédominants (site naturel *sensu stricto*, *feeding place* et cache de porcs-épics), des sites où les os longs sont mieux représentés (sites à hyènes modernes). L'axe 2 est quant à lui fortement corrélé à la variable IV. Cette analyse permet à ces auteurs de mettre en évidence l'influence de *Pachycrocuta brevirostris* sur la formation du gisement de Venta Micena. Dominguez-Rodrigo & Pickering (2010) mène une approche similaire en vue de discriminer les accumulations produites par l'hyène et le léopard. Cette analyse statistique (Analyse des Correspondances Multiples) inclut cette fois-ci les éléments crâniens et mandibulaires et distingue les différentes classes de taille des proies et lie représentation squelettique et taille des proies (en accord avec la caractérisation du repaire).

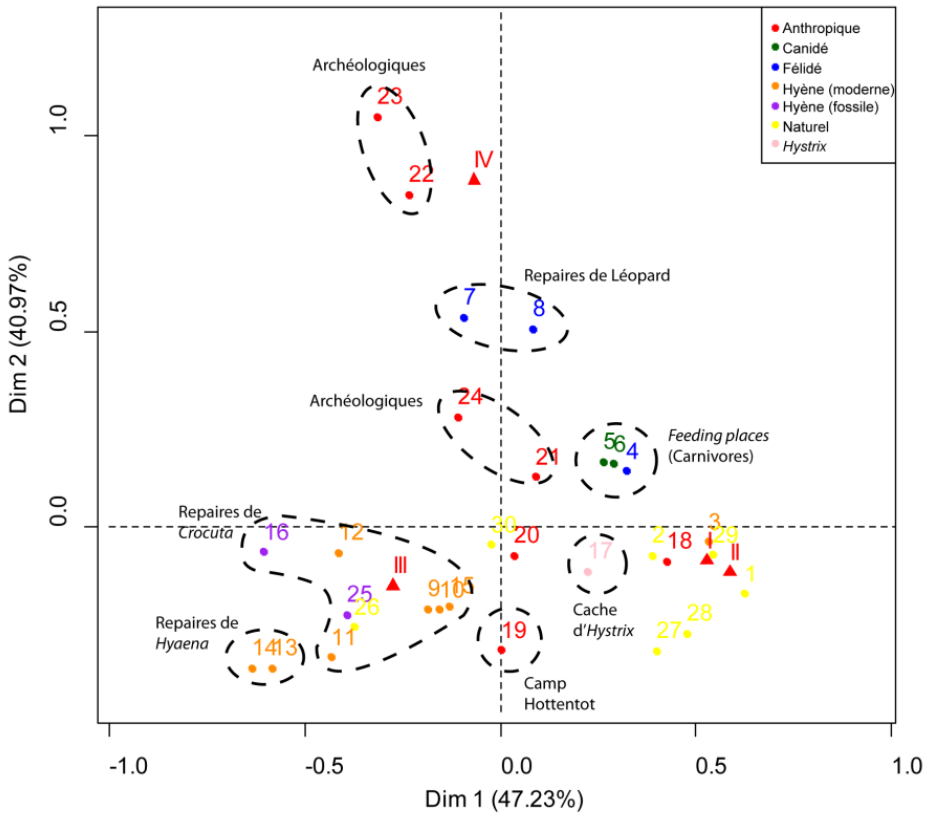


Figure 177. Analyse Factorielle des Correspondances des fréquences de distribution des éléments post-crâniens d'Ongulé de différents types de gisements (D'après les données présentées par Arribas & Palmqvist, 1998) / *Factor correspondence analysis on the frequencies of Unugule post-cranial elements recovered from different types of sites (data from Arribas & Palmqvist, 1998).*

L'analyse statistique portant sur la distribution squelettique des proies est reprise ici mais en considérant l'ensemble des données disponibles pour les repaires d'hyènes tachetées, rayées et brunes actuelles. Les classes de taille des proies (moyennes et grandes) sont prises en compte. La comparaison avec la distribution squelettique observée sur les *kill sites* de loups actuels et les assemblages produits par les félins de taille moyenne (Puma, Léopard) permet de discuter les résultats. La même analyse est ensuite reproduite pour les repaires d'hyènes pléistocènes et les sites supposés à loups ou félins. Cependant le choix a été fait d'utiliser l'Analyse en Composantes Principales car cette méthode d'analyse multivariée nous apparait comme la plus appropriée pour traiter un corpus de données croisant des individus (aussi bien des sites que des classes de taille des proies) et des données quantitatives continues (fréquence des différents ensembles squelettiques) (Pagès, 2005). Les restes crâniens ont été exclus de l'analyse. La surreprésentation des dents isolées dans le registre fossile (résultant de phénomènes non-biologiques) risquent d'influencer l'ACP. Chaque individu statistique correspond à plusieurs critères : un point donné correspond à la fois à un site et une proie (classe de taille moyenne M ou grande L). Les données publiées ne présentant pas systématiquement des décomptes par espèce, certains assemblages ne sont représentés que par la globalité des taxons accumulés ou consommés (L+M). Ainsi certains gisements peuvent être représentés plusieurs fois. Pour exemple l'accumulation de Yangula Ari est figurée 3 fois : Yangula L, Yangula M et Yangula M+L. Comme nous le verrons par la suite, la présentation des sites en fonction des classes de tailles n'influence pas l'interprétation. L'ensemble des données utilisées pour les ACP est détaillé en annexe 5.

La figure 178 présente les résultats de l'analyse réalisée avec l'ensemble des données utilisables, issues de la littérature et concernant chaque espèce d'hyène actuelle. Le premier plan représente 82,18% de la variabilité totale du nuage de points. L'axe 1 est fortement corrélé positivement aux variables I (vertèbres) et II (côtes). La variable III (ceintures et os longs) lui est inversement corrélée. La variable IV (os compacts) est quant à elle corrélée positivement à l'axe 2. Les résultats obtenus présentent une importante variabilité dans la distribution squelettique des proies issues des repaires des hyènes modernes, toutes espèces confondues. La séparation des individus selon l'axe 2 semble moindre, et ainsi l'influence de la variable IV, ce qui confirme le critère suggéré par Cruz-Uribe (1991) de sous représentation de ces os. Cependant les ellipses de confiance à 95% mettent clairement en évidence l'impossibilité de distinguer l'agent d'accumulation sur la base de la distribution osseuse.

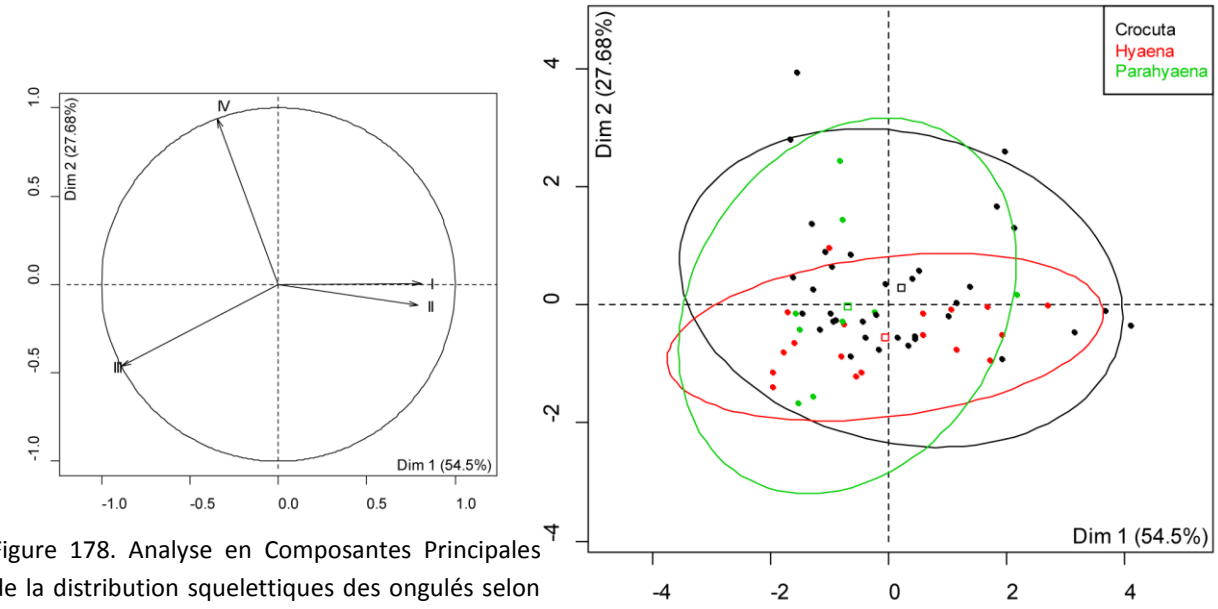


Figure 178. Analyse en Composantes Principales de la distribution squelettiques des ongulés selon l'espèce d'hyène accumulatrice / *Principal component analysis of Ungulate skeletal parts per hyena species*.

Sur la base des mêmes résultats, la classe de taille des proies (L, M, L+M) est cette fois-ci illustrée mais ce critère ne permet pas plus de précision (fig.179). La distribution squelettique des proies ne semble pas corrélée à la taille même de ces proies. La relation entre la taille des ongulés et la distribution squelettique n'est donc pas jugée, dans le registre moderne, comme un critère significatif.

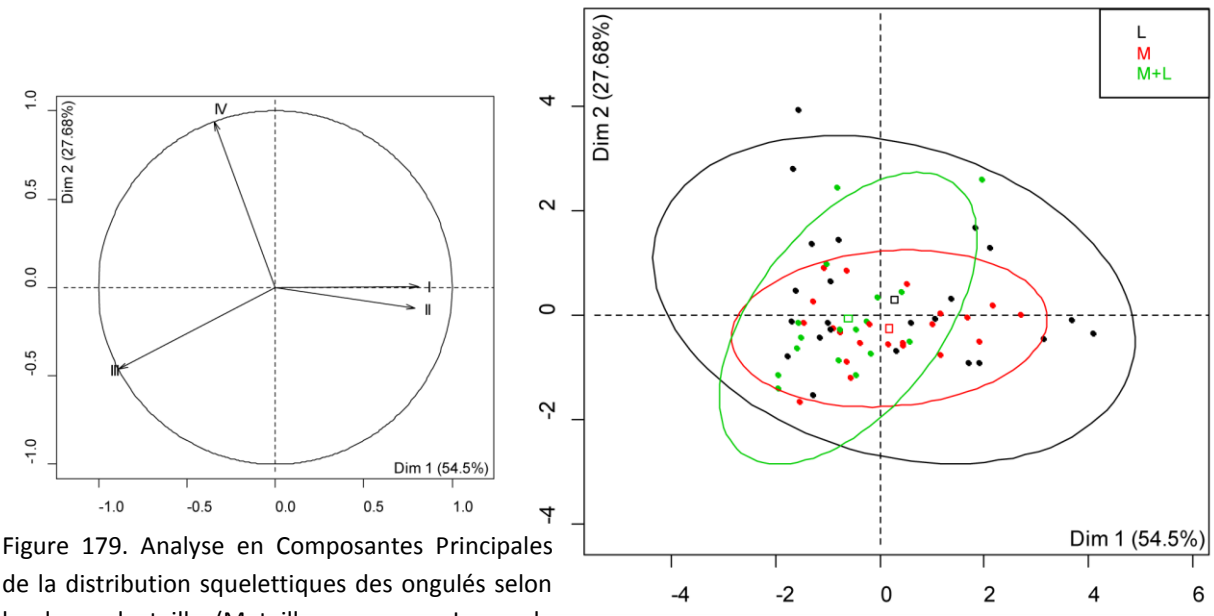


Figure 179. Analyse en Composantes Principales de la distribution squelettiques des ongulés selon la classe de taille (M=taille moyenne ; L=grande taille ; M+L=synthèse) / *Principal component analysis of Ungulate skeletal parts per prey size class*.

La figure 180 présente les résultats de l'analyse réalisée avec l'ensemble des données disponibles pour les hyènes modernes, les quelques repaires de porc-épic avec données quantifiées et les repaires (ou *kill sites*) de félins de taille moyenne (Puma, Léopard). Les deux premiers axes expriment 79,13% de l'inertie totale. Les variables I et II sont toujours fortement et positivement corrélées tandis que la variable III est négativement corrélée à l'axe 1. La variable IV est positivement corrélée à l'axe 2. Au vu de la projection obtenue, il semble que les repaires de porc-épic se distinguent par une composition relativement équilibrée. Néanmoins, comparés à tous les sites à hyènes, il parait difficile de distinguer ces deux accumulateurs. En revanche, les félins de taille moyenne adoptent une position différente. Malgré le faible nombre d'échantillons considérés (n=9, 3 pumas et 6 léopards), les assemblages produits semblent largement influencés par la variable IV. On peut donc supposer que les assemblages à félins et les sites à hyènes se distinguent sur la base de la distribution squelettique. Cependant, les sites à félins devront être complétés en vue de confirmer ce trait.

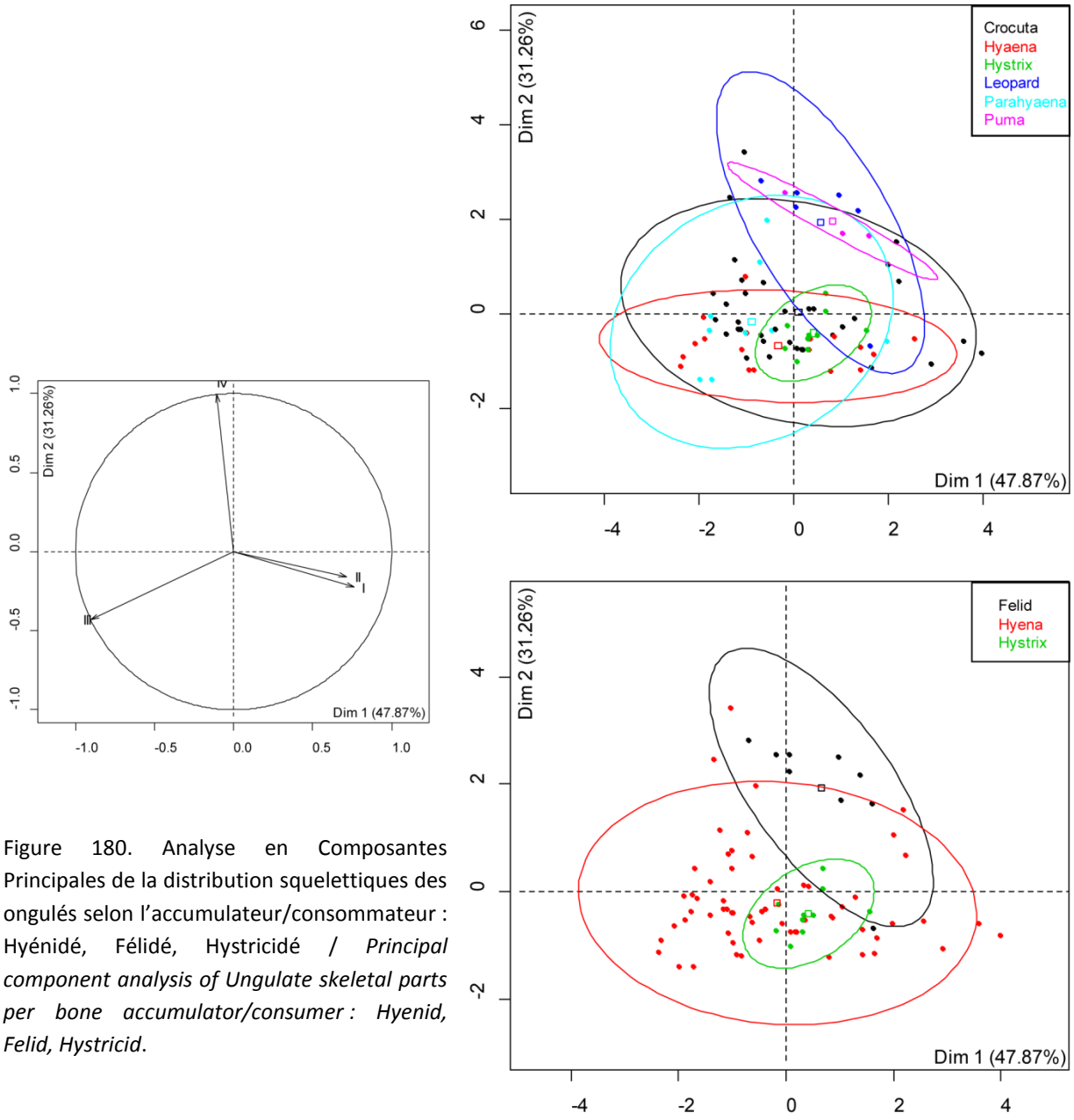


Figure 180. Analyse en Composantes Principales de la distribution squelettiques des ongulés selon l'accumulateur/consommateur : Hyénidé, Félidé, Hystricidé / *Principal component analysis of Ungulate skeletal parts per bone accumulator/consumer : Hyenid, Felid, Hystricid*.

Les données sur les loups sont plus nombreuses et particulièrement pour les *kill sites* (d'Europe et d'Amérique du Nord). La figure 181 présente les résultats de l'analyse réalisée avec la distribution osseuse issue des sites à hyènes et des *kill sites* de loup. Le premier plan exprime 77,76% de la variance totale. Les corrélations entre variables et leur influence sur la formation des axes restent les mêmes (I et II fortement corrélées positivement avec l'axe 1, corrélation négative de II, corrélation fortement positive de IV avec l'axe 2). La distribution des individus suggèrent une importante variabilité dans les assemblages produits par les loups. Cette variabilité est peut être à rapprocher du contexte particulier du *kill site*. En effet, selon le temps d'exposition d'une carcasse, les restes retrouvés seront variables quelques soient les prédateurs considérés (Haynes, 1982 ; Lotan, 2000 ; Fosse *et al.*, 2004). En d'autres mots, plus une carcasse est exposée moins il restera de restes osseux et plus forte sera la variabilité des éléments retrouvés.

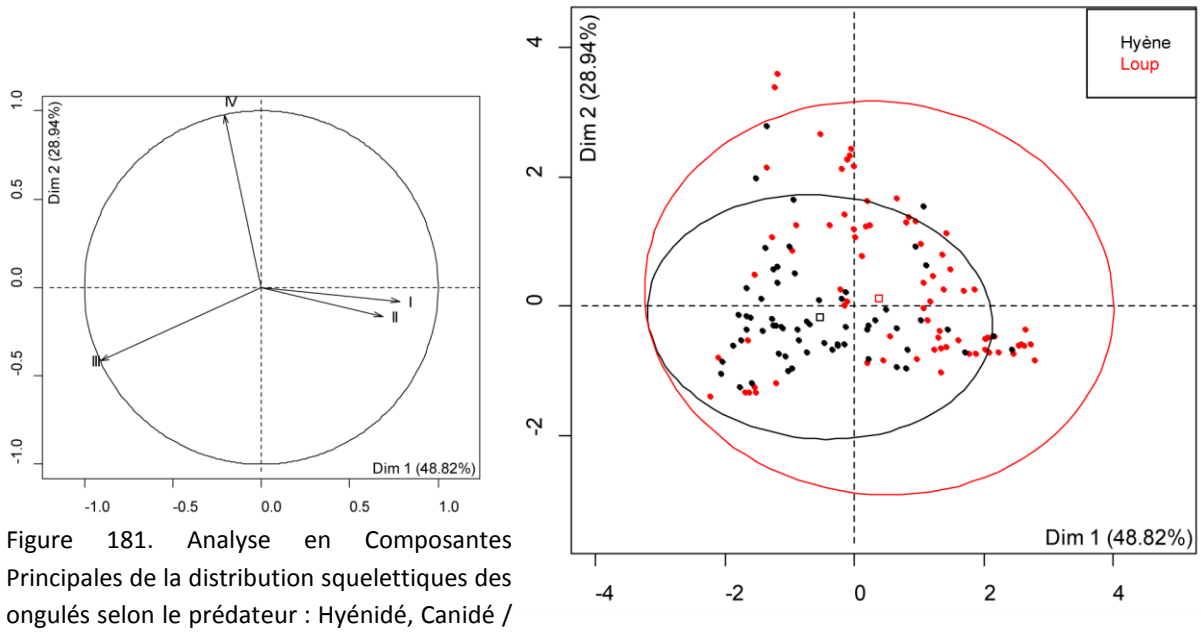


Figure 181. Analyse en Composantes Principales de la distribution squelettiques des ongulés selon le prédateur : Hyénidé, Canidé / *Principal component analysis of Ungulate skeletal parts per predator : Hyenid, Canid*.

Les résultats de l'Analyse en Composantes Principales des distributions squelettiques des proies de l'hyène des cavernes sont présentés dans la figure 182. Le premier constat concerne la corrélation des variables et leur influence sur la formation des axes. Le premier plan représente 73,35% de la variabilité du nuage de points. Les variables I et II sont positivement et fortement corrélées à l'axe 2. La variable IV est positivement corrélée à l'axe 1 tandis que la variable III lui est négativement corrélée. Toujours est-il que les résultats obtenus suggèrent, tout comme pour le registre moderne, une certaine variabilité entre les différentes classes de taille. Par conséquent il semble difficile de relier la distribution squelettique des proies à leur classe de taille. Mais il semblerait que de grandes tendances puissent être dégagées : les proies de grande taille semblent en effet plus affectées par la variable III tandis que les proies moyennes présentent une diversité plus importante. Néanmoins, la superposition des ellipses interdit toute distinction claire entre les deux ensembles de taille.

De plus, il est possible de souligner une similitude avec le registre moderne : les variables I et II (squelette axial) sont systématiquement corrélées positivement entre-elles. Même s'il est possible de considérer le rôle de la conservation différentielle, cette similitude entre les assemblages modernes et fossiles peut aussi exprimer une constante comportementale : les os longs et ceintures sont collectés et rapportés au repaire, les vertèbres et côtes généralement délaissées sur le site d'acquisition.

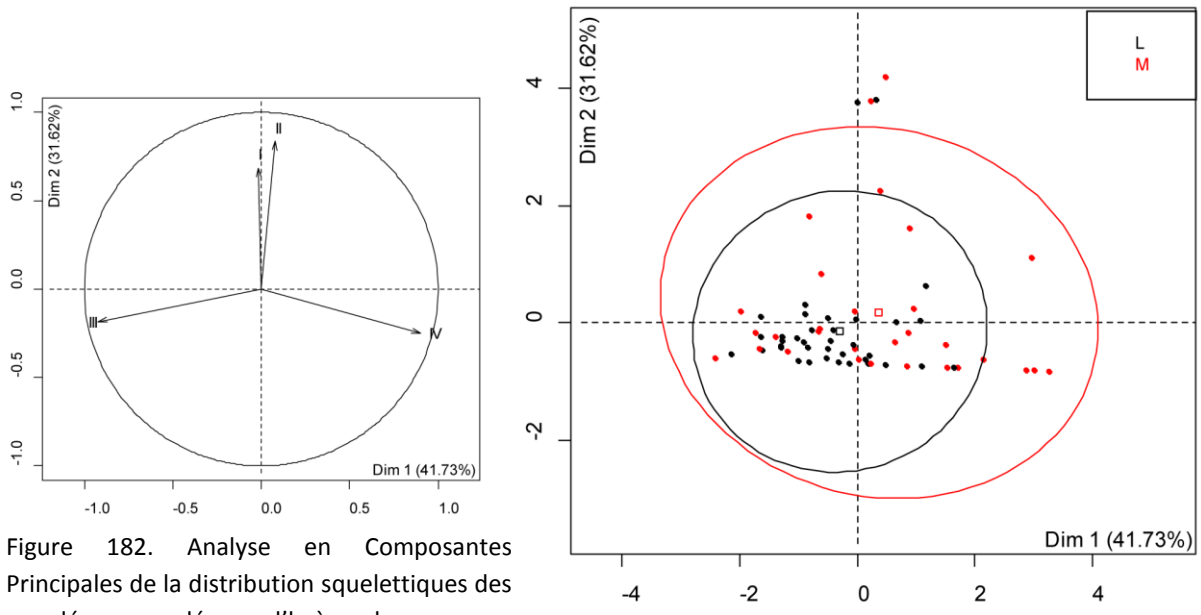


Figure 182. Analyse en Composantes Principales de la distribution squelettiques des ongulés accumulés par l'hyène des cavernes selon la classe de taille / *Principal component analysis of Ungulate skeletal parts consumed by cave hyena*.

La figure 183 illustre les résultats de l'ACP réalisée à partir des données issues des sites fossiles où l'impact des prédateurs tel que le loup et le léopard est suspecté, ainsi que celles obtenues dans les repaires d'hyène des cavernes. Les corrélations entre variables sont similaires à la figure précédente et les deux premiers axes couvrent 73,89% de l'inertie totale. Les résultats obtenus ne permettent pas de mettre en évidence l'impact spécifique des prédateurs. Même si le rôle taphonomique des loups ou des félins fossiles est avéré, la distribution squelettique des ongulés ne permet pas de le souligner. Malheureusement les données provenant du contexte fossile sont plus rares (n=2 pour le léopard et n=10 pour les Canidés). Les sites où d'autres prédateurs que l'hyène sont intervenus sont mal connus ou mal définis. Il apparait clairement que ces analyses doivent être développées en incluant d'autres assemblages où l'impact des prédateurs est suspecté.

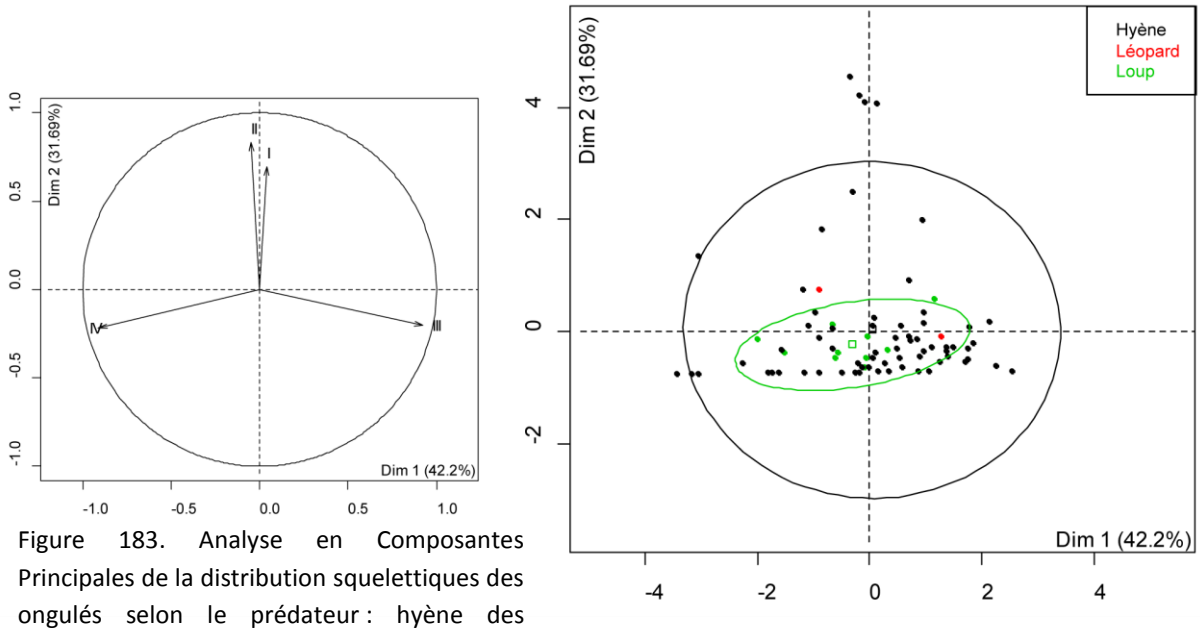


Figure 183. Analyse en Composantes Principales de la distribution squelettiques des ongulés selon le prédateur : hyène des cavernes, impact des loups et des félins supposés / *Principal component analysis of Ungulate skeletal parts per predator: cave hyena, canid, felid*.

3.3. Les altérations osseuses : traces de consommation et fragmentation.

En fonction de l'environnement, de la disponibilité en proies ou encore de caractères morphologiques propres, les différentes espèces de prédateurs présentent des degrés de spécialisation divers (*cf. supra*). Les caractéristiques morphologiques et dentaires induisent des particularismes du régime alimentaire propre à chaque carnivore. Van Valkenburgh (1988, 1989, 1996) définit la relation entre poids du prédateur, morphologie dentaire et spécialisation du régime alimentaire (fig.184).

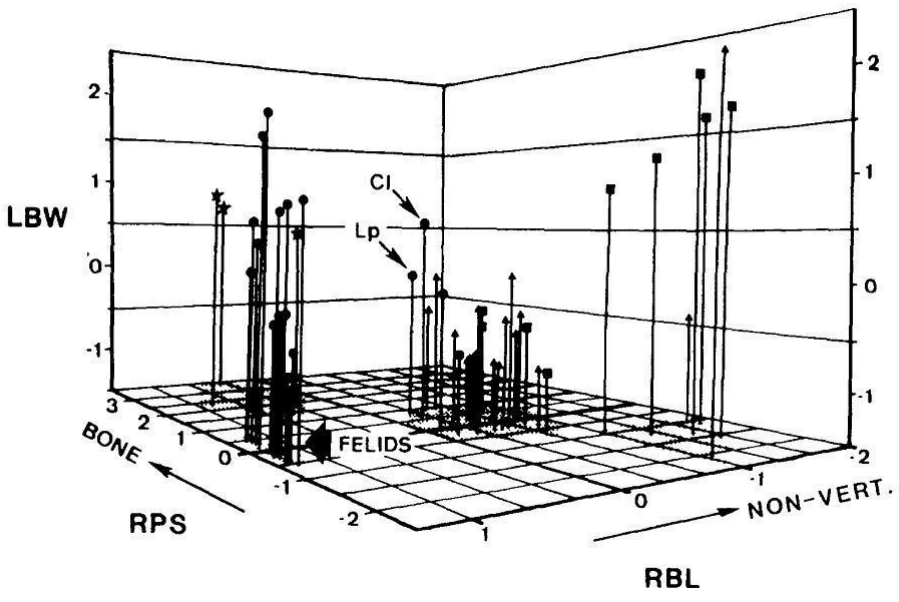


Figure 184. Rapport en le poids des prédateurs et la morphologie dentaire. LBW=log Body Weigth, RPS=largeur de la P/4/racine du cube du poids, RBL=rapport longueur du trigonide de la M/1/longueur totale de la M/1 (d'après van Valkenburgh, 1988) / *Relationship between predator body weigth and teeth morphology. LBW=log body weigth, RPS= P/4 width/cube root body weigth, RBL=M/1 blade length/M/1 total length (from van Valkenburgh, 1988*).

Cependant, les analyses néo-taphonomiques ont clairement montré la capacité de chaque prédateur à altérer les matières osseuses. L'intérêt des traces de consommation et de la morphologie des restes consommés pour caractériser l'impact des hyènes est donc discuté.

3.3.1. Apport et limite des traces de consommation.

Plusieurs études cherchent à définir l'impact des prédateurs selon les traces de consommation qu'ils laissent sur les os. Ainsi, Richardson (1980) différencie l'impact des prédateurs sur la base de l'intensité de la consommation osseuse (ratio os consommés/os sans traces, taux de fragmentation). Haynes (1983) tente de distinguer les différents carnivores (Canidé, Félidé, Ursidé, Hyénidé) sur la base de la localisation, le type et la morphologie des traces. Plus récemment, Dominguez-Rodrigo (1999) a cherché à caractériser l'impact du lion à partir du type de traces et d'os altérés. En dépit de toutes ces tentatives, il apparaît que la taille des traces et de la séquence de consommation d'un os présentent d'importantes similitudes pour tous les grands carnivores. Sur cette base, l'étude de la morphométrie des traces apparaît comme une solution possible à ce problème. La multiplication des études morphométriques nous permet de disposer d'un important corpus actualiste pour chaque grande famille de carnivores (Selvaggio, 1994 ; Selvaggio & Wilder, 2001 ; Dominguez-Rodrigo & Piqueras, 2003 ; Prucca, 2003 ; Yravedra, 2003-2004 ; Castel, 2004 ; Campmas & Beauval, 2008 ; Delaney-Rivera *et al.*, 2009). Certains auteurs qui appliquent ces méthodes aux corpus fossiles s'autorisent une attribution spécifique des traces de dents (*e.g.* Blasco *et al.*, 2011) tandis que d'autres temporisent les résultats obtenus sur la base de ces comparaisons (Selvaggio & Wilder, 2001 ; Pickering *et al.*, 2004). L'intérêt des mesures de traces est discuté sur la base de la comparaison entre les données actualistes et les ensembles pléistocènes. La projection bivariée des mesures de longueurs et largeurs maximales des *punctures* (fig.185) et des *pits* (fig.186) met clairement en évidence l'extrême variabilité morphométrique des traces de consommation. Considérant les ensembles Canidé, Félidé et Hyénidé indépendamment les uns des autres, il est possible d'observer des différences. Les petits Canidés (renard, chacal) se distinguent des plus grands (chien, loup). Néanmoins, les *pits* produits par ces derniers présentent une forte variabilité. Chez les félins, les traces produites par les espèces de taille moyenne (lynx, guépard) sont nettement plus petites que celles produites par les lions. Les *punctures* résultant de l'impact du léopard et du puma se placent en intermédiaires. Pour les hyènes, il semble que l'hyène rayée produit des traces légèrement plus petites que l'hyène tachetée. Néanmoins, dès que l'on confronte l'ensemble de ces données il n'est plus possible de distinguer des ensembles spécifiques car la variabilité morphométrique est trop importante. L'analyse morphométrique distinguant les classes de taille des proies n'apporte pas plus de résultats significatifs. La comparaison des mesures des *pits* et des *punctures* observés sur les os longs des petites, moyennes et grandes proies souligne une importante variabilité mais ne distingue pas d'impact spécifique (tab.126). La taille des *pits* de Fouvent, Conives, Peyre et Artenac ne présente pas de réelle différence significative entre les différents Ongulés. La taille plus importante des *pits* de Conives observée sur les grandes proies (moyenne entre 3,7 et 5,1mm) est à rapporter à un échantillon conséquent (n=70) couvrant une importante distribution (entre 1 et 7,2mm pour le diamètre 1 et 7,4 et 11,9mm pour le diamètre 2). Les *punctures* n'apportent pas de résultats plus probants. La variabilité morphométrique et la distribution des tailles est tout aussi forte.

Os longs		*Pits*			*Punctures*	
		Proie (S)	Proie (M)	Proie (L)	Proie (M)	Proie (L)
Fouvent	Diam 1	5 / 4-5 (4,4)	12 / 2-5 (2,9)	24 / 2-6 (3,4)	3 / 3-7 (4,7)	
	Diam 2	5 / 4-5 (4,4)	12 / 3-6 (4,8)	24 / 2-7 (3,8)	3 / 5-8 (6,7)	
Conives	Diam 1		4 / 1,1-1,7 (1,3)	70 / 1,1-7,2 (3,7)	2 / 4,4-4,4	9 / 2,2-16,4 (8,3)
	Diam 2		4 / 2,2-5,6 (3)	70 / 1,4-11,9 (5,1)	2 / 7,8-7,8	9 / 3,3-10,7 (9,3)
Artenac c10	Diam 1		1 / 3	9 / 2-4 (2,7)	3 / 2-5 (3,3)	11 / 3-10 (5,8)
	Diam 2		1 / 3	9 / 3-4 (3,6)	3 / 2-5,3 (4,1)	11 / 3-15 (6,8)
Peyre	Diam 1	6 / 2-3 (2,2)	51 / 1-4 (2,2)	23 / 2-4 (2,6)	14 / 2-8,5 (3,6)	7 / 2-15 (7,7)
	Diam 2	6 / 2-4,5 (2,6)	51 / 1-8 (2,7)	23 2-7 (2,9)	14 / 2-11 (4,6)	7 / 2-16 (9,8)

Tableau 126. Morphométrie(en mm) des pits et des punctures sur les os longs des différentes classes de taille des proies / *Pits and Punctures Morphometry (in mm) oberved on long bones of the different prey-size classes. n/min-max (mean).*

La comparaison entre les gisements pléistocènes et les données actualistes, ou les classes de taille des proies, ne permet pas d'attribuer les traces à un prédateur particulier mais met en évidence l'extrême variabilité de taille des traces fossiles. Il est clairement impossible d'associer les traces à un prédateur particulier, notamment dans le cadre des grottes-repaires où une multitude de petits et grands prédateurs se côtoient. L'analyse morphométrique ne peut se suffire à elle seule : la variabilité peut résulter soit d'une variabilité stricte des traces produites par un prédateur soit de l'impact de toute une diversité de carnivores (compétition interspécifique ?) ou de la nature même de l'apport (prédation, collecte opportuniste, (charognage et kleptoparasitisme)).

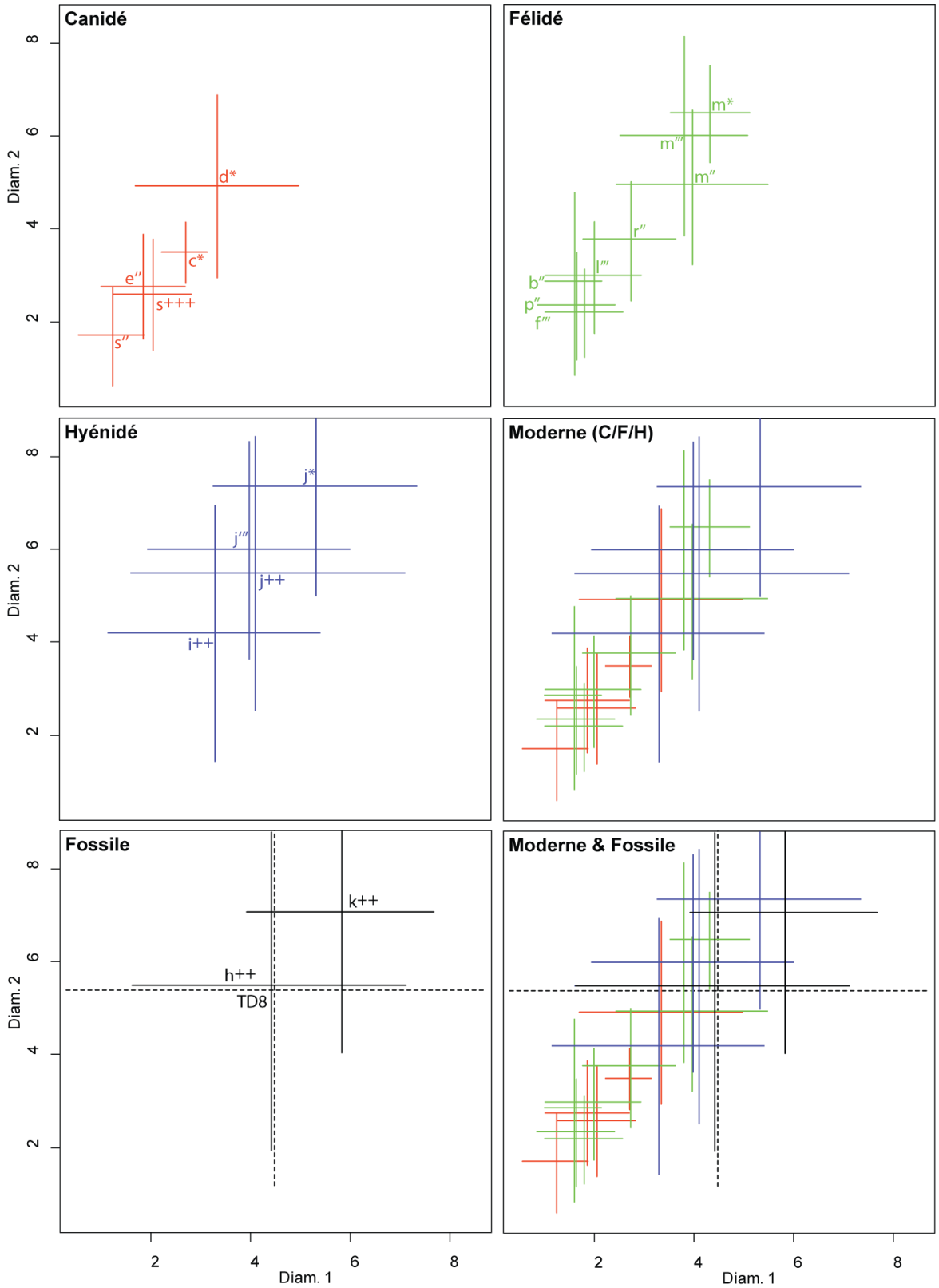


Figure 186. Projection bivariée des valeurs morphométriques (en mm) des *punctures* produits par les espèces modernes et fossiles / *Breadth/Length ratio (in mm) of punctures produced by various modern and fossil carnivores*. (Noir=espèce fossile ; pointillé=sites pléistocènes publiés; Rouge=Canidé ; Vert=Félidé ; Bleu=Hyénidé ; s renard ; c chacal ; e coyote ; d chien ; o loup ; b caracal ; p lynx ; f guépard ; r puma ; l léopard ; m lion ; j hyène tachetée ; i hyène rayée ; h hyène des cavernes ; k jaguar européen ; + Castel, 2004 ; ++ Cette étude ; +++ Fourvel, inédit ; * Dominguez-Rodrigo & Piqueras, 2003 ; ' Yravedra, 2003-2004 ; '' Delaney-Rivera *et al.*, 2009 ; ''' Selvaggio, 1994, Selvaggio & Wilder, 2001 ; SWT3 Pickering *et al.*, 2003 ; TD8 Blasco *et al.,* 2011)

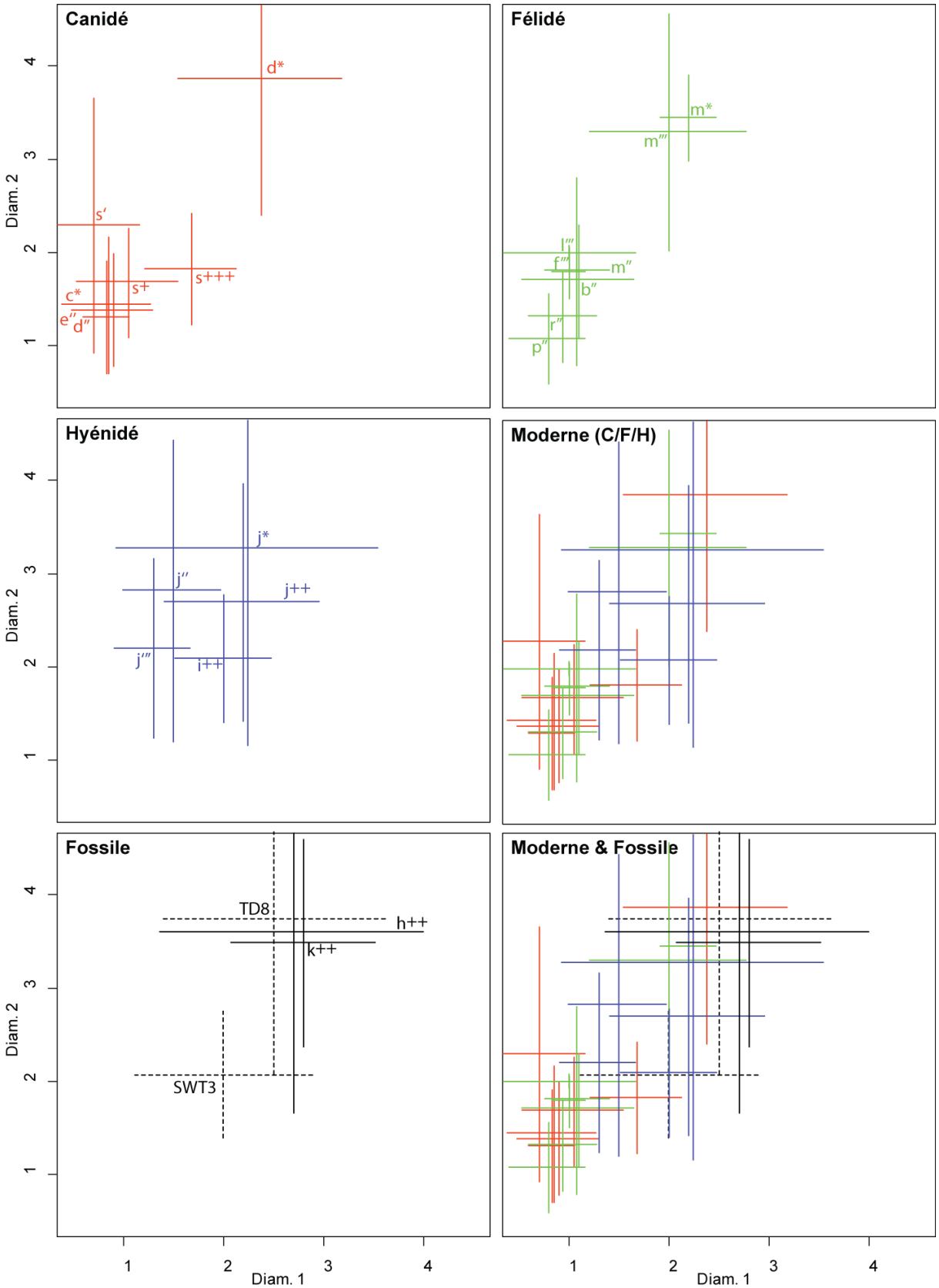


Figure 187. Projection bivariée des valeurs morphométriques (en mm) des *pits* produits par les espèces modernes et fossiles. *Breadth/Length ratio (in mm) of pits produced by various modern and fossil carnivores* (Légende *cf.* figure 186).

3.3.2. Les morphotypes de consommation : une constante significative ?

Tant dans le registre moderne que fossile, les morphotypes de consommation semblent constants. Quelle que soit la proie considérée (Cervidé, Bovidé, Equidé, Rhinocérotidé), les morphologies osseuses résultant de la consommation par l'hyène des cavernes suggèrent une constante dans la manière de réduire un os (fig.188 à 192). Par exemple, les bois de Cervidés (Mégacéros, Renne ou Cerf) accumulés et consommés par les hyènes sont similaires dans les sites paléolithiques asiatiques (Sjara-Osse-Gol *in* Boule *et al.*, 1928) et pléistocènes européens (*e.g.* Tournal *in* Magniez, 2010 ; Couloir de Louverné *in* Gaudry, 1876). Les mandibules réduites à l'extrême partagent constamment une même morphologie (série jugale sur fragment de branche horizontale) et ce, sans réelles différences d'ordre spécifique. Le même constat peut être fait pour les portions distales d'humérus ou de tibias. Cependant, l'intérêt de la morphologie osseuse pour définir l'impact d'un prédateur spécifique présente une double limite : 1) la littérature (ancienne ou récente) présente systématiquement les pièces les plus typiques (*e.g.* portions de bois, os longs rongés caractéristiques, portions mandibulaires ou maxillaires) sans quantification de chaque morphotype enregistré. La mise en évidence de morphotypes de consommation significatifs de l'impact de l'hyène ne peut être suggérée sans la quantification de ces pièces dites typiques ; 2) les travaux portant sur les autres prédateurs (Canidés en particulier) présentent régulièrement des morphotypes de consommation en tous points similaires aux pièces retrouvées en contexte de grotte-repaire moderne et fossile. Binford (1981) présente des mandibules de Caribou consommées par des loups réduites à la base de la branche montante et jusqu'à la seule conservation de la série jugale (fig. 3.27 p.62 et fig.3.28 p. 63). Ces pièces sont tout à fait comparables aux mandibules d'Artiodactyles consommées par les hyènes actuelles de *Satara* (Brain, 1981 : fig.62 p.70) ou de *Koobi Fora Hyena Den 1* (Lam, 1992 : fig.5 p.400) ainsi que les mandibules de Cervidés altérées par les hyènes des cavernes (fig.192). Le même constat peut être fait pour les os longs. Les morphotypes de consommation des os longs de Bovidés et d'Equidés (fig.190 et 191) sont similaires à ceux des Bisons nord-américains consommés par les loups (Haynes, 1980a, 1982, 1983 ; Prucca, 2003 ; Fosse *et al.*, 2004 ; Yravedra *et al.*, 2009).

Tout comme les analyses morphométriques des traces, la morphologie d'un os suite à consommation par un prédateur ne peut suffire à elle seule pour définir l'impact spécifique d'un carnivore. L'association morphotypes de consommation, intensité des traces et (dans le cadre du registre fossile) populations de carnivores autorise quelques interprétations. En revanche, la présence récurrente de multiples espèces de carnivore (même minoritaire) ne doit pas être exclut. Le rôle de chaque prédateur est à considérer en fonction de l'écologie des espèces actuelles et des potentielles proies qui peuvent leur être associée (*e.g.* renard et léporidé, lynx et léporidé/petit ongulé, loup et ongulé de taille moyenne, machairodonte et mégaherbivore).

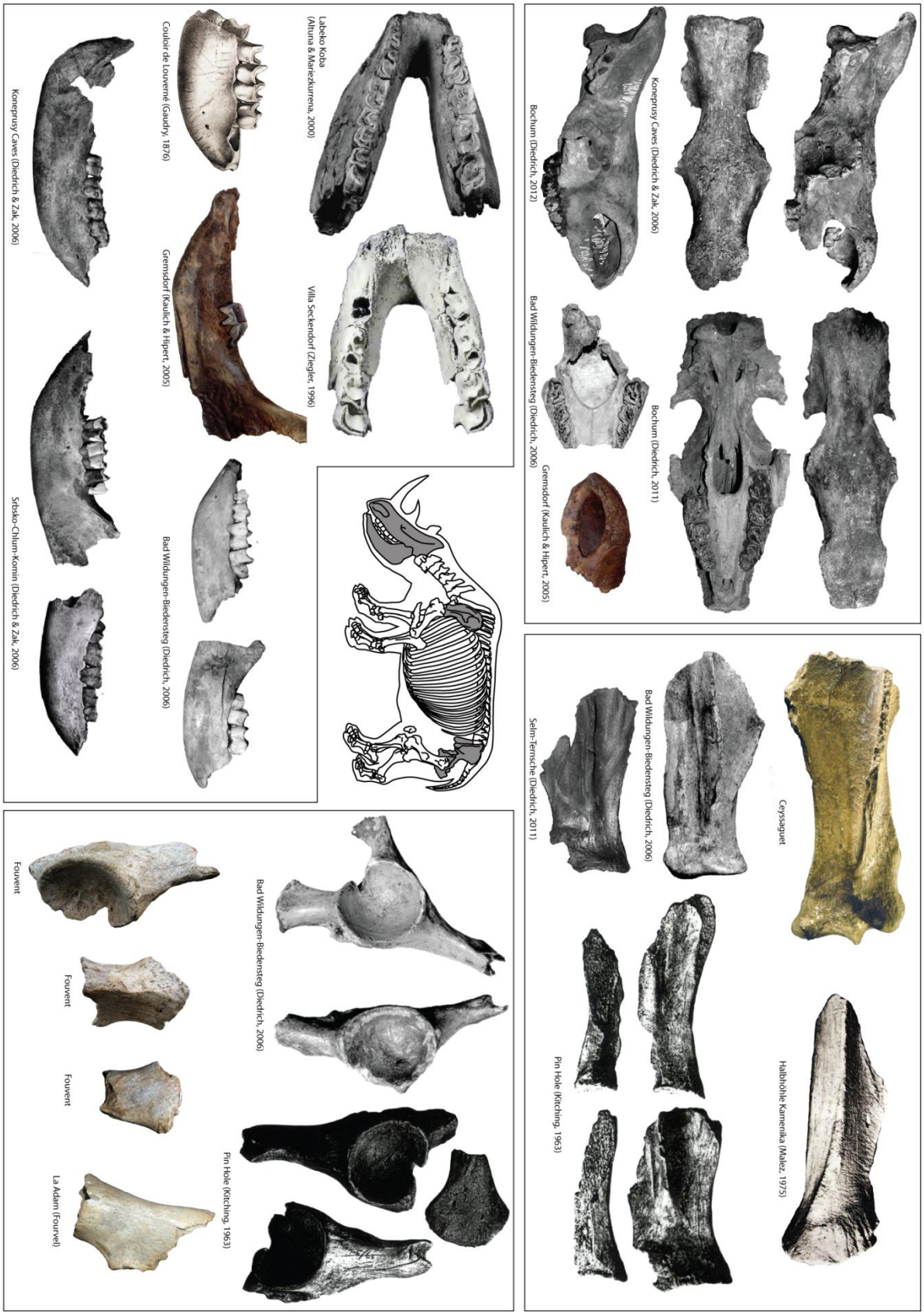


Figure 188. Comparaison des morphotypes résultant de la consommation des os de rhinocéros : restes crâniens et ceintures / *Comparison of rhinoceros consumed bone morphology : cranial bones and girdles*.

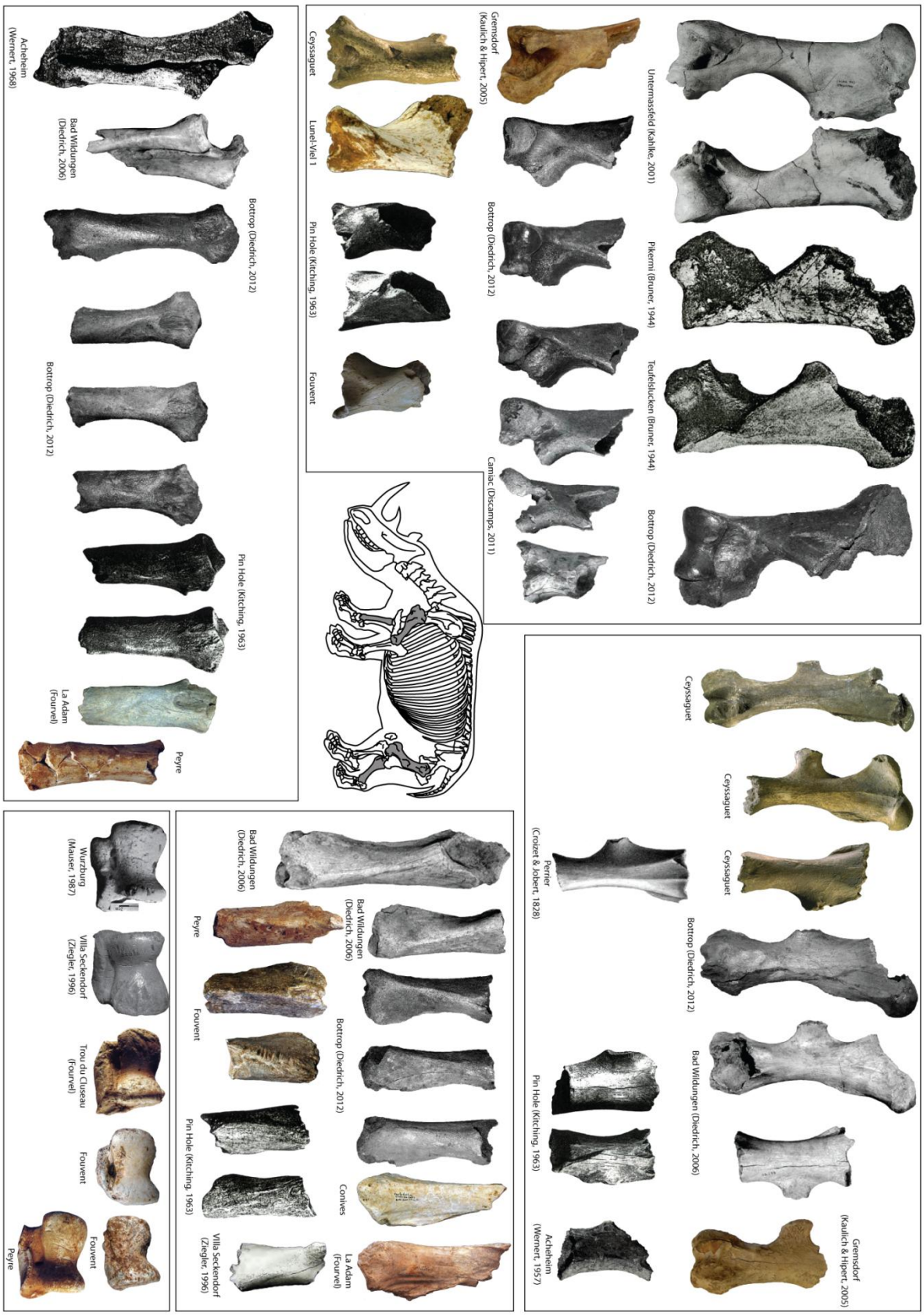


Figure 189. Comparaison des morphotypes résultant de la consommation des os de rhinocéros : squelette appendiculaire / *Comparison of rhinoceros consumed bone morphology : appendicular bones*.

Figure 190. Comparaison des morphotypes résultant de la consommation des os d'Equidés / *Comparison of Equid consumed bone morphology*.

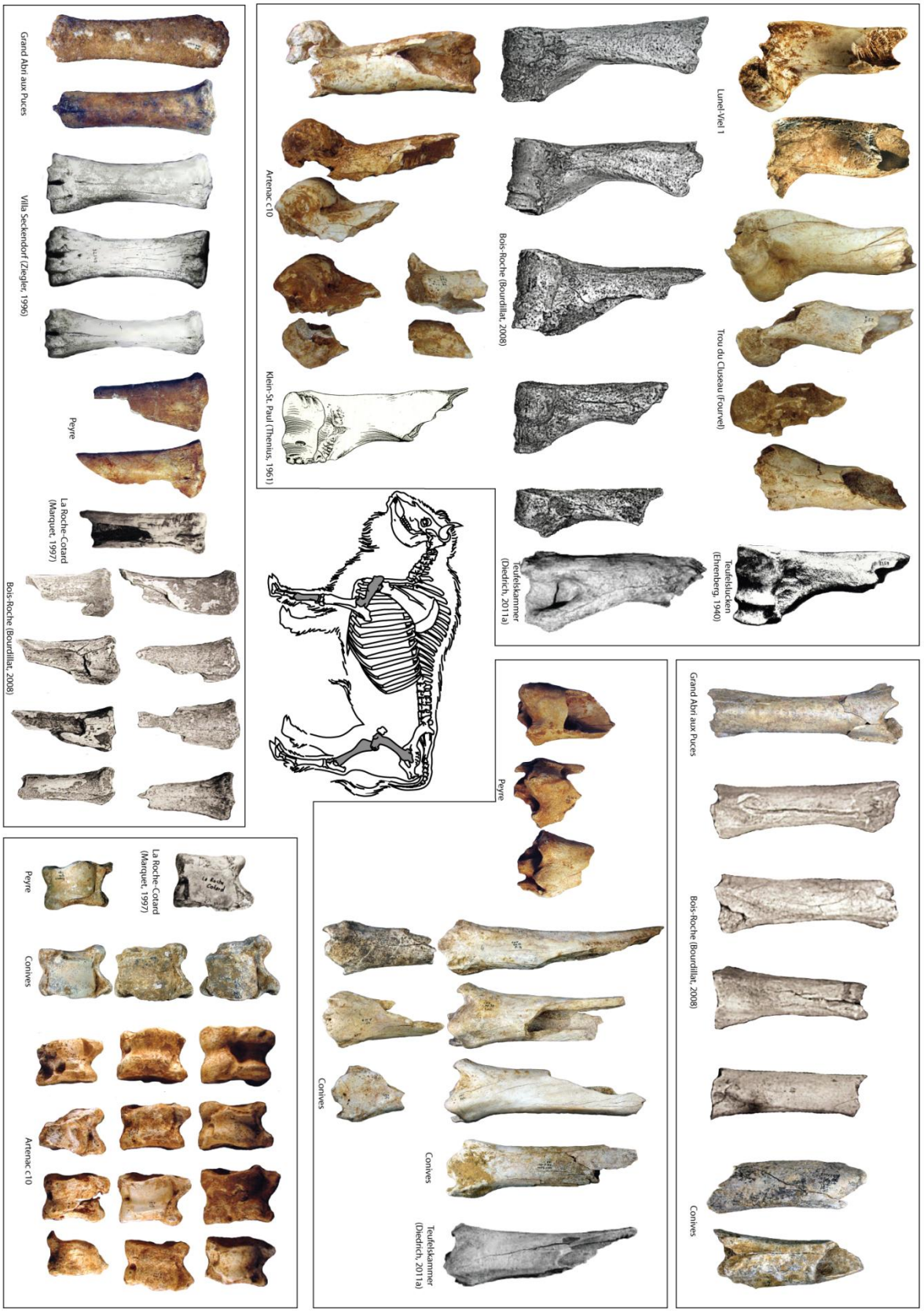


Figure 191. Comparaison des morphotypes résultant de la consommation des os de grands Bovidés / *Comparison of Bovid consumed bone morphology*.

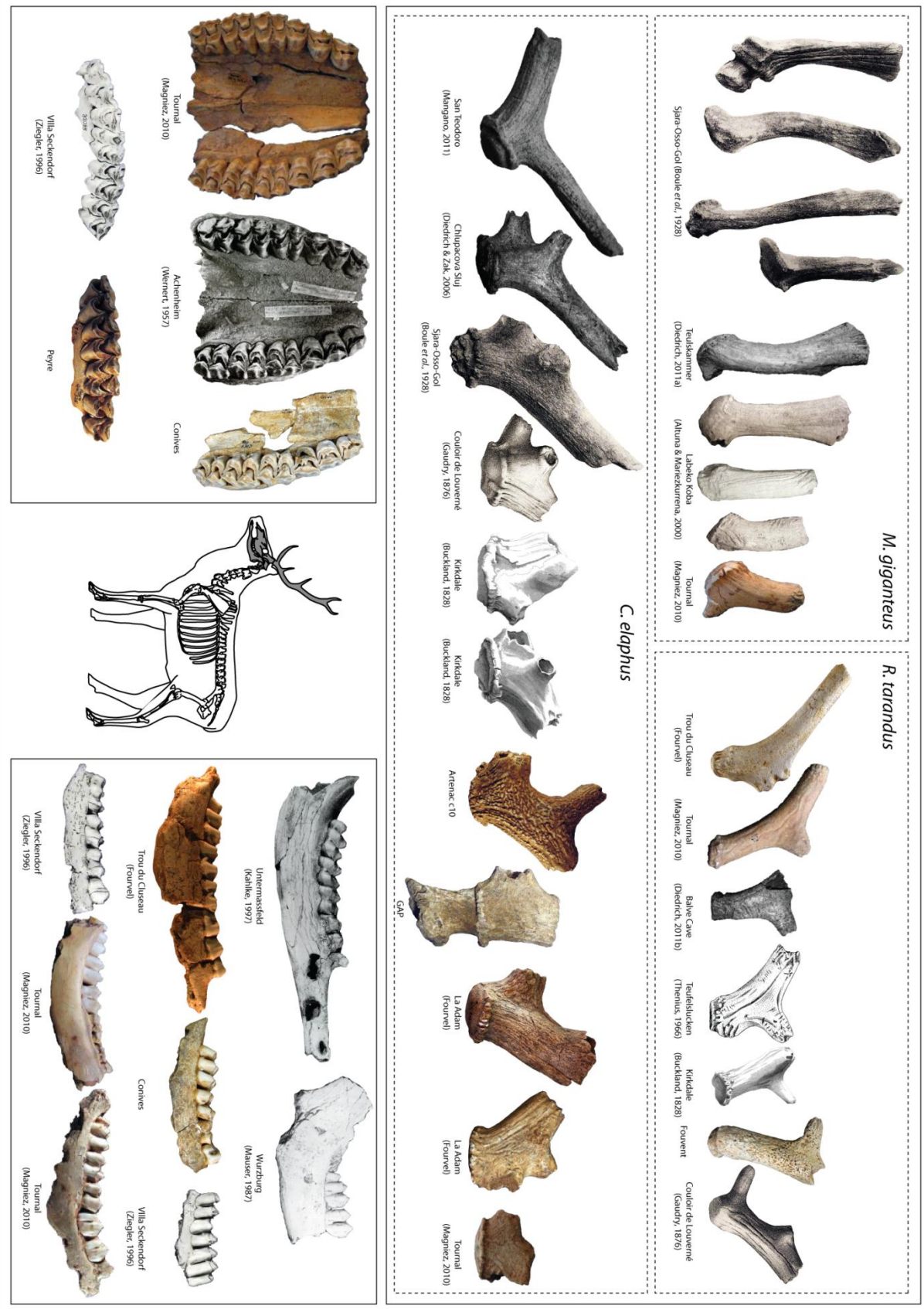


Figure 192. Comparaison des morphotypes résultant de la consommation des os de Cervidés / *Comparison of Cervid consumed bone morphology.*

3.3.3. Degré de fragmentation osseuse : l'hyène un « vrai » casseur d'os.

Généralement associé aux morphotypes de consommation illustrés dans la littérature, le taux de fragmentation et de réduction des restes osseux (et plus particulièrement des os longs) est présenté. L'hyène est considérée comme le casseur d'os « vrai » en raison de sa denture massive, de ses arcades zygomatiques larges et de ses muscles masticateurs puissants. Richardson (1980) met clairement en évidence l'intensité de réduction des os longs propre à l'hyène selon la classe de taille des proies et comparativement aux autres prédateurs (fig.193). L'hyène, adaptée à la fragmentation et la consommation des os, réduit et altère toujours plus fortement les éléments squelettiques que ne peut le faire les Canidés ou les Félidés, même de grande taille.

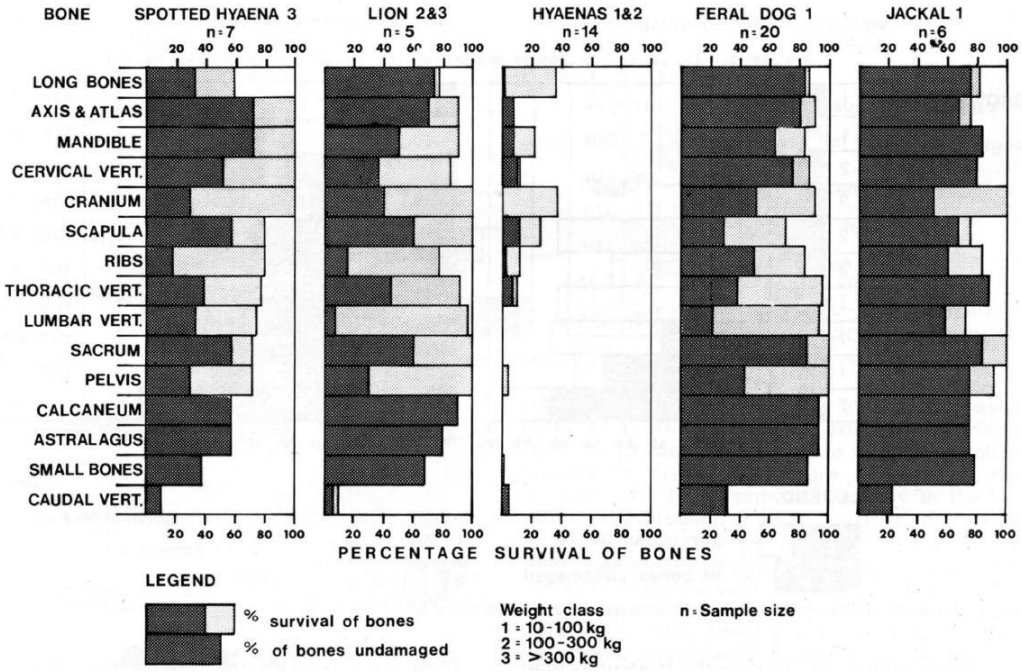


Figure 193. Intensité de réduction osseuse par les hyènes, les félins et les canidés africains (d'après Richardson, 1980, fig.8) / *African predators (Hyenas, Felids and Canids) bone reduction intensity (from Richardson, 1980, fig.8).*

Pourtant, les analyses taphonomiques et néo-taphonomiques tendent à caractériser l'impact de l'hyène par un taux de fragmentation relativement faible (Bunn, 1983 ; Cruz-Uribe, 1991 ; Fosse, 1994 ; Pickering, 2002 ; Kuhn *et al.*, 2008a ; Discamps, 2011a). Les os longs sont souvent complets et les cylindres de diaphyses sont nombreux. Cependant, l'analyse de la fragmentation des os longs des proies de moyenne et grande taille des gisements couvrant le Pléistocène moyen (Lunel-Viel 1) et le Pléistocène supérieur (Artenac c10, Peyre, GAP, Fouvent, Conives) montre une autre tendance. Les éclats diaphysaires semblent caractériser la réduction des os longs (fig.194). En dehors des métapodes, qui sont moins réduits (car plus pauvres en viandes et en graisses), tous les os longs sont principalement représentés par des éclats osseux aussi bien pour les Cervidés (entre 64% et 82% d'éclats) que les Bovidés (entre 40% et 78%). La bonne représentation des cylindres et les os (sub-)complets dans les autres gisements trouve alors son origine soit dans la variabilité des accumulations osseuses soit parce que les éclats diaphysaires, le plus souvent indéterminés et non rapportés à une classe de taille, ont été exclus de l'analyse.

D'une manière générale, ce critère semble plus s'appliquer au registre moderne. En effet, les os longs collectés dans les repaires d'hyènes tachetées de Djibouti sont majoritairement représentés par des pièces associant extrémités et diaphyses (de 20% à 55% des petites proies et de 30% à 50% des grandes proies) et des os (sub-)complets (20% à 40% des petites proies et 25% à 35% pour les proies de grande taille). En revanche, la réduction osseuse est plus importante chez l'hyène rayée et l'hyène brune. A Datagabou, les os complets des petites proies sont rares (moins de 10%), les cylindres majoritaires (50%) mais surtout, l'assemblage présente près de 15% d'éclats diaphysaires. A Uniab, les springboks comme les oryx ont été largement fragmentés : les éclats diaphysaires représentent respectivement 50% (n=70) et 25% (n=49) des os longs. Ces observations rejoignent celles faites par Kuhn *et al.* (2008), les cylindres sont plus rares chez l'hyène brune et chez l'hyène rayée. Cette dernière fragmente nettement plus les os longs : près de 75% des os longs collectés dans les repaires de Jordanie sont des éclats diaphysaires (Kuhn, 2011).

Comparativement les autres prédateurs réduisent moins les éléments du squelette appendiculaire : le loup actuel de Pologne et le jaguar d'Artenac consomment principalement la viande et ne produisent pas ou peu d'éclat diaphysaire contrairement à l'hyène.

Par conséquent, le taux de fragmentation des os longs apparait comme un aspect potentiel de la signature taphonomique de l'hyène. Mais, contrairement au critère couramment présenté, les éclats diaphysaires sont plus typiques de l'action de l'hyène que les os sub-complets et les cylindres, ces-derniers pouvant être produits par d'autres carnivores tels que le loup.

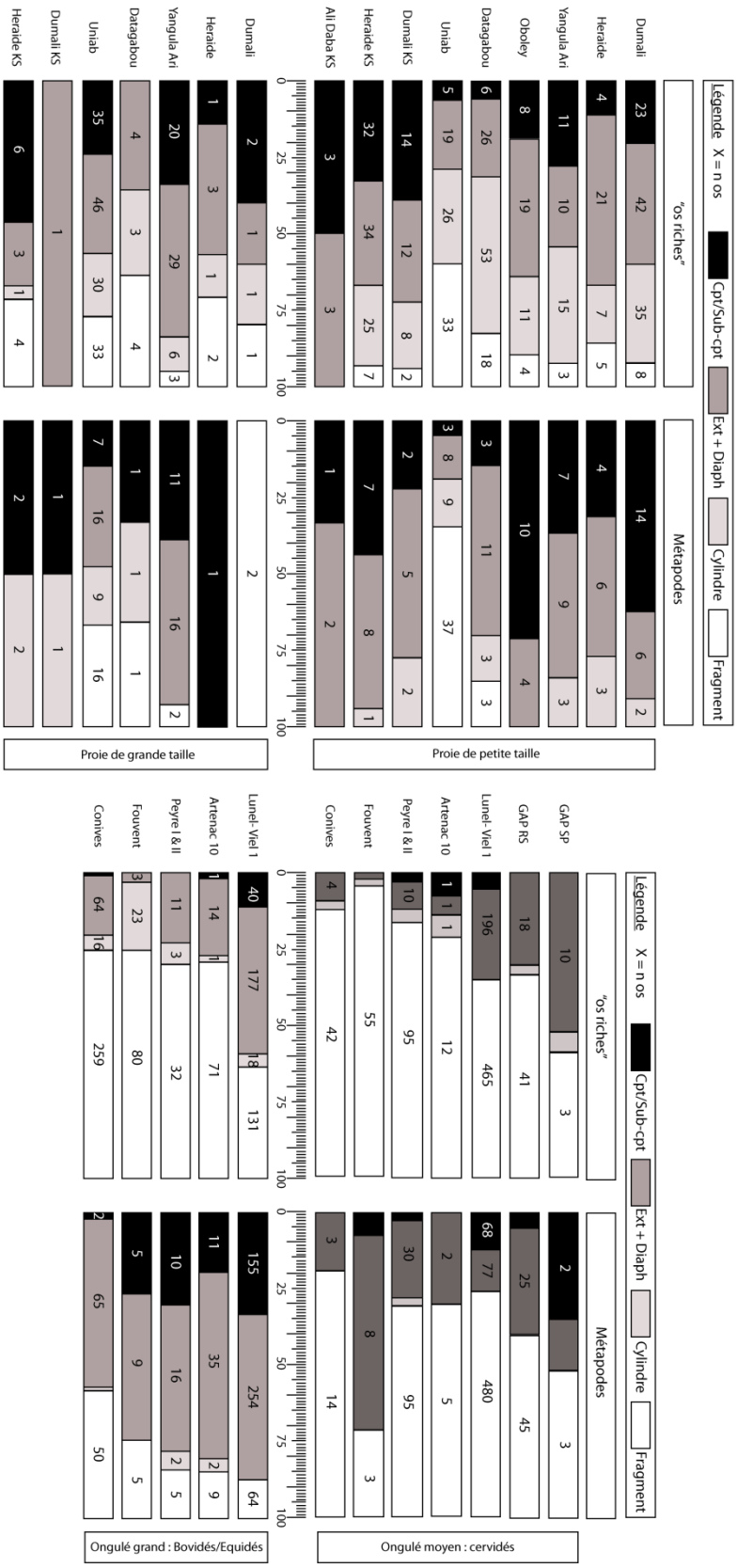


Figure 194. Comparaison de l'intensité de réduction des os longs par les hyènes modernes et les hyènes Pléistocène / *Comparison of long bone reduction intensity in extant and extinct hyenas*.

3.4. Les coprolithes.

La présence de coprolithes est sûrement le critère le plus significatif de la présence et de l'impact éventuel de l'hyène. Depuis les travaux de Bucland (1822), les auteurs n'ont eu de cesse de décrire la présence de fèces de carnivores voire de réelles « couches » de coprolithes (*e.g.* Berger *et al.*, 2009 ; Cuenca Besco *et al.*, 2010). Nous commençons à avoir une idée précise des laissés d'hyène (*contra* Discamps, 2011a) ; les descriptions morphologiques et morphométriques des coprolithes ne sont pas rares et concerne aussi bien pour les hyènes modernes que les espèces fossiles (e.g. De Lumley, 1969 ; Kolska Horwitz & Goldberg, 1989 ; Larkin *et al.*, 2000 ; Keiler, 2001 ; Diedrich & Zak, 2006 ; Brugal, 2010 ; Reumer *et al.*, 2010 ; Diedrich, 2012b). Même si certains coprolithes peuvent être attribués à d'autres carnivores tels que les Canidés ou les Ursidés (Brugal & Fosse, 2004 ; Brugal, 2010), ces pièces sont exceptionnelles. La consommation d'os permet une meilleure conservation des fèces alors chargées en phosphate, d'où la présence fréquente d'*album graecum* d'hyène.

L'observation de plus de 600 (dont 582 mesurées) fèces modernes (issues de contextes sauvages (Djibouti) et d'hyène captives (zoo de beauval)) et fossiles (Artenac c10=104, Peyre=29, GAP=2 ; Conives=1) participe à la définition de la variabilité morphologique des laissés (fig.195). Une étude à venir devra préciser cette variabilité sur la base d'une analyse morphométrique et morphologique comparée (avec les fèces d'autres carnivores modernes).

La question est surtout de savoir quel crédit donné à ces vestiges particuliers. Ainsi, comment considérer les gisements où le prédateur est absent mais ses laissés clairement attestés (*e.g.* Lazaret *in* De Lumley, 1969 ; L'œil du Neez *in* Clot, 1971 ; Gruta da Oliveira *in* Zilhão *et al.*, 2010). Les coprolithes sont régulièrement associés à des os digérés (ces derniers résultant d'une coprocénose ou de régurgitation) et marquent un impact réel du carnivore et une occupation du milieu. Pour notre part, nous considérons les coprolithes et les os ingérés comme hautement significatif d'une occupation des cavités par l'hyène (*cf. infra*) au même titre que les bioglyphes laissés par les ours (griffades et bauges) caractérisent une occupation des grottes par ces derniers (*e.g.* Fosse *et al.*, 2004 ; Besson *et al.*, 2007)

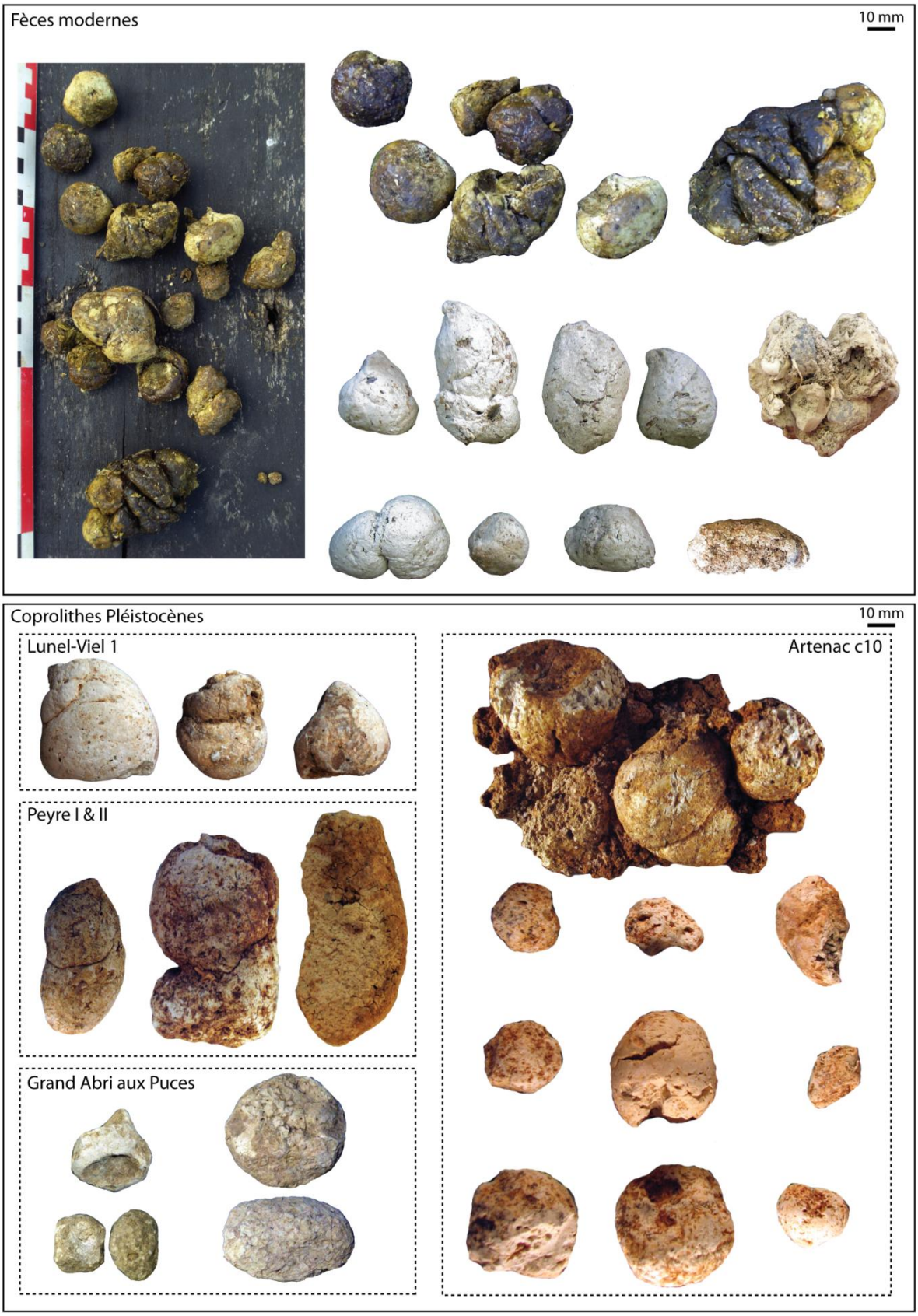


Figure 195. Diversité morphologique des coprolithes d'hyènes / *Morphological diversity of hyena coprolithes.*

4. Caractérisation taphonomique : la place de l'hyène au sein des grands prédateurs.

Les critères de caractérisation du repaire d'hyène sont donc nuancés. Les consommations osseuses et les altérations produites par les autres grands carnivores (Canidé et Félidé principalement) révèlent un fond taphonomique commun à tous les prédateurs (tab.127). Les grands prédateurs, Félidé, Hyénidé et Canidé, partagent une même niche écologique (particulièrement dans le registre fossile) et consomme les mêmes proies. Les distributions squelettiques des ongulés ne semblent pas mettre en évidence de sélections particulières et même, au contraire, une forte variabilité dans la formation des assemblages. Les analyses (néo-)taphonomiques ont clairement montré la capacité commune à tous les prédateurs de réduire les restes osseux. Alors que les morphotypes osseux illustrés étaient considérés jusque là comme « typiques » de l'impact de l'hyène, les restes osseux consommés par les Canidés et les Félidés partagent finalement les mêmes caractéristiques morphologiques (*e.g.* portions distales d'humérus, cylindre d'os long, fragments mandibulaires). Les traces de consommations sont tout aussi peu discriminantes : la diversité des traces et surtout leur variabilité morphométrique n'autorise pas de distinction spécifique.

En revanche, deux aspects se distinguent et semblent propres à l'hyène : le taux de fragmentation et les os ingérés. Les travaux actualistes, écologiques et éco-morphologiques montre clairement que l'hyène est capable de réduire plus fortement voir d'éclater les restes osseux (*e.g.* Richardson, 1980 ; Van Valkenburgh, 1988, 1989, 1996 ; Biknevicius & Van Valkenburgh, 1996). Les analyses taphonomiques semblent, pour partie, confirmer cet aspect ; l'hyène des cavernes produit plus d'éclats diaphysaires que les autres prédateurs suite à la consommation d'os longs ; l'hyène rayée et l'hyène brune poussent plus régulièrement la réduction des os longs au stade final (éclatement de l'os et production d'éclats diaphysaires) que l'hyène tachetée et ce, vraisemblablement en raison de différences comportementales. Les os ingérés sont présents dans les accumulations pléistocènes. Une analyse comparative plus précise de ces éléments appelle quelques commentaires : les os ingérés, avec le taux de fragmentation, sont-il significatifs de la signature taphonomique de l'hyène ?

<table>
<tr><th></th><th>Taille de proie</th><th>Séquence de consommation</th><th>Morphotype</th><th>Distribution squelettique</th><th>Degré de fragmentation</th><th>Traces</th><th>Os ingéré</th></tr>
<tr><td>Félidé</td><td rowspan="3">Moyenne à Grande</td><td rowspan="3">Commune à tous les prédateurs</td><td rowspan="3">Morphotype « typique » à tous les prédateurs</td><td rowspan="3">Variable</td><td>Faible</td><td rowspan="3">Type et taille variables</td><td>Absent à Rare</td></tr>
<tr><td>Canidé</td><td>Présent (Coprocénose)</td></tr>
<tr><td>Hyénidé</td><td>Faible (moderne) à Forte (fossile)</td><td>Présent à Courant (Coprocénose/Régurgitation)</td></tr>
</table>

Tableau 127. Synthèse des caractéristiques taphonomiques communes à tous les prédateurs ou spécifiques / *Synthesis of taphonomical criteria osberved in each carnivore species or significant of one particular species*.

5. La signature taphonomique de l'hyène : l'apport des os ingérés.

Les grands prédateurs (hyènes, félins et canidés) ont la capacité d'ingérer de la chair et des restes osseux et de les évacuer sous la forme de fèces et de régurgitation. La caractérisation des os digérés par les félins est délicate ; ces carnivores sont spécialisés dans la consommation des chairs et les échantillons osseux modernes et fossiles sont rares. L'analyse du contenu coproscopique des fèces de puma cherche à définir ses caractéristiques taphonomiques (Stiner *et al.,* 2012) mais ce travail reste marginal. En revanche, les os digérés sont clairement attestés chez le loup (Klippel *et al.*, 1987 ;

Esteban-Nadal *et al.*, 2010 ; Esteban Nadal, 2012 ; Fosse *et al.*, 2012) et chez l'hyène (*e.g.* Kolska Horwitz, 1990). La synthèse des travaux existants, les mentions d'os digérés et nos propres observations appellent quelques commentaires qui semblent distinguer l'impact de l'hyène d'une part et des loups d'autre part. L'analyse comparative du contenu coproscopique des fèces de loup de Pologne avec les os digérés des repaires d'hyènes fossiles met en évidence 3 principaux aspects :

1) La diversité des éléments anatomiques ingérés.
2) L'intensité de la dissolution.
3) La diversité spécifique des taxons ingérés.

Les travaux les plus récents montrent que le contenu coproscopique des fèces de loups actuels est assez diversifié : il est composé d'éléments crâniens, axiaux et postcrâniens (Esteban-Nadal *et al.*, 2010). Le contenu de 60 fèces de Pologne est tout aussi diversifié : les 292 restes identifiés se rapportent aussi à des éléments crâniens, des vertèbres ou des éléments postcrâniens. Cependant, la distribution squelettique est dominée par les os des bas de patte (sésamoïde, phalanges). Ces éléments représentent 18% (n=28) des restes identifiés dans les fèces espagnoles (Esteban-Nadal *et al., op. cit.*). Comparativement, les os digérés mis au jour dans les repaires d'hyènes sont plus diversifiés. A ce jour, il n'existe pas d'étude spécifique à ce type de matériel en contexte pléistocène européen. Cependant, les mentions d'os ingérés sont courantes. Ainsi, Gaudelli (1989) mentionne la présence de nombreuses dents d'Equidés digérées à Camiac. Des dents à l'aspect similaires sont mises au jour dans le repaire des Auzières II (Monchot, com. pers.). A la Cueva de A Valiña, ce sont des dents de chevreuil qui présentent toutes les caractéristiques des os ingérés (Fernandez Rodriguez, 2010). Une molaire d'*E. hydruntinus* ingérée est attestée à la Cueva de Caldeirão au Portugal (Davis *et al.*, 2010). Beauval (1997) décrit des rochers de Bovinés digérés dans le repaire des Plumettes. Les repaires pléistocènes étudiés présentent la même diversité (fig.196). A Fouvent les dents (n=127) et les rochers (n=29) représentent 60% des os ingérés hors esquilles. Le repaire de La Adam (Roumanie) comporte une quantité importante de rochers ingérés (plus 50 pièces). 32% des os digérés sont des dents (n=24) à Peyre, 40% à Artenac c10 (n=20) et 41% à Conives (n=11). Les fragments d'épois de Cervidés (cerf, renne) sont parfois ingérés (notamment à Fouvent ou au Grand Abri aux Puces). La représentation des esquilles semble aussi distinguer l'impact de l'hyène de celui du loup. En effet, Kolska Horwitz (1990) montre que les fragments osseux contenus dans les fèces d'hyènes et chiens modernes mesurent majoritairement entre 0 et 1 cm (80% des restes collectés). 50% des restes issus de fèces de loups actuels mesurent de 1 à 10 mm et un peu plus de 40% entre 11 et 20 mm (Esteban-Nadal *et al., op. cit.*). Les fèces polonaises renferment de nombreuses esquilles indéterminables dont la longueur ne dépasse pas les 10 mm. Comparativement, dans les repaires pléistocènes, les esquilles digérées sont nombreuses (1176 à Fouvent, 68 à Peyre, 42 à Artenac c10) et plus grandes, généralement comprises entre 20 et 40mm.

Les phalanges ingérées, les carpiens et les tarsiens sont les éléments communs aux Canidés et aux Hyénidés. Représentés en grand nombre, ces vestiges partagent une morphologie générale proche. Par exemple, les premiers stades de dissolution des phalanges se caractérisent par une perforation distale et un élargissement progressif de cette dernière. Ces pièces sont courantes dans les fèces de loups et d'hyènes. En revanche, la comparaison des morphotypes de phalanges ingérées met clairement en évidence un degré de dissolution bien plus fort chez l'hyène. Chez le loup, la plupart des phalanges sont (sub-)complètes et présente cette perforation en partie distale. Chez l'hyène, la réduction des phalanges des ongulés de moyenne et grande taille peut atteindre un degré de

dissolution important (demi-phalange ou fragment d'extrémité) (fig.197, 198 et 199). Le même constat peut être fait pour les talus : chez le loup, l'attaque se limite souvent à la partie inférieure de la trochlée plantaire, tandis que l'ensemble des surfaces peut être altéré pour les talus ingérés par l'hyène (fig.197). En définitive, au même titre que la réduction d'un os long par l'hyène peut atteindre un stade plus avancé (production d'éclats diaphysaires), la digestion des matières osseuses peut atteindre un niveau de foute bien plus important chez l'hyène que chez le loup.

Enfin, les deux prédateurs semblent pouvoir être distingués sur la base du spectre faunique ingéré. Esteban-Nadal *et al.* (2010) retrouve principalement, dans les fèces espagnoles, les restes d'individus juvéniles et adultes d'ongulés de petite taille (chevreuil et mouton/chèvre = 148). Les très petites proies (*Lepus sp.*= 7) et grands Ongulés (*B. taurus* = 1) sont minoritaires. En Pologne, les cerfs juvéniles (n=136), les sangliers (n=100) et les chevreuils (n=56) sont les taxons majoritaires. 3 pièces sont attribuables à un petit Canidé (*V. vulpes* ?). Le spectre faunique se limite donc à des proies de petite (voir très petite) et moyenne taille (ces dernières étant principalement représentées par des individus juvéniles). A l'inverse, les restes ingérés par l'hyène des cavernes sont rapportés à un spectre faunique plus diversifié. A Conives, 14 restes digérés ont été rapportés à 5 espèces : le sanglier (n=3), le renne (n=1), le cheval (n=1), le cerf (n=3) et les bovinés (n=6). A Fouvent, 51 éléments sont attribués au cheval, 2 fragments de dents et une première phalange sont rapportés au rhinocéros, 5 dents de mégacéros et 7 lamelles de mammouths juvéniles ont été digérées. A Peyre, les éléments osseux digérés sont rapportés au chamois (n=3), au bouquetin (n=3), au cerf (n=15) et aux grands Ongulés (Boviné=5, Equidé=13). Les restes crâniens (rochers, dents) et postcrâniens (os longs, phalanges, carpes/tarses) des grands Bovidés (n=11), des Cervidés (n=12) et des chevaux (n=14) ont été ingérés par les hyènes d'Artenac c10. En définitive, les Ongulés de grande taille (Bovinés et Equidés) sont les principaux taxons dont les restes ont été ingérés.

Sur la base des os digérés, l'hyène et le loup semblent être taphonomiquement distincts. Un ensemble de critères se dégage de l'analyse comparative (fig.200). Le contenu coproscopique des fèces de loup suggère un faible taux d'ingestion de matière osseuse. Les esquilles sont nombreuses et de petites tailles, les os déterminables concernent principalement les bas de pattes (acropodes) de proies de petite taille. A l'inverse la taille importante (20 à 40mm) des os ingérés, la distribution squelettique variée (acropodes, dents, rochers) et le spectre faunique diversifié (petite à grande taille) caractérisent nettement l'impact de l'hyène.

En définitive, si tous les prédateurs ont la capacité de réduire et d'altérer les restes osseux, l'ingestion et la digestion de ces restes sont propres à quelques groupes spécifiques (Hyénidés, Canidés, Rapaces). La spécialisation de l'hyène à fracturer et consommer les os est clairement suggérée par l'importance des éléments digérés. Par conséquent, ces restes semblent plus typiques du prédateur et apparaissent comme un élément caractéristique de la signature taphonomique de l'hyène.

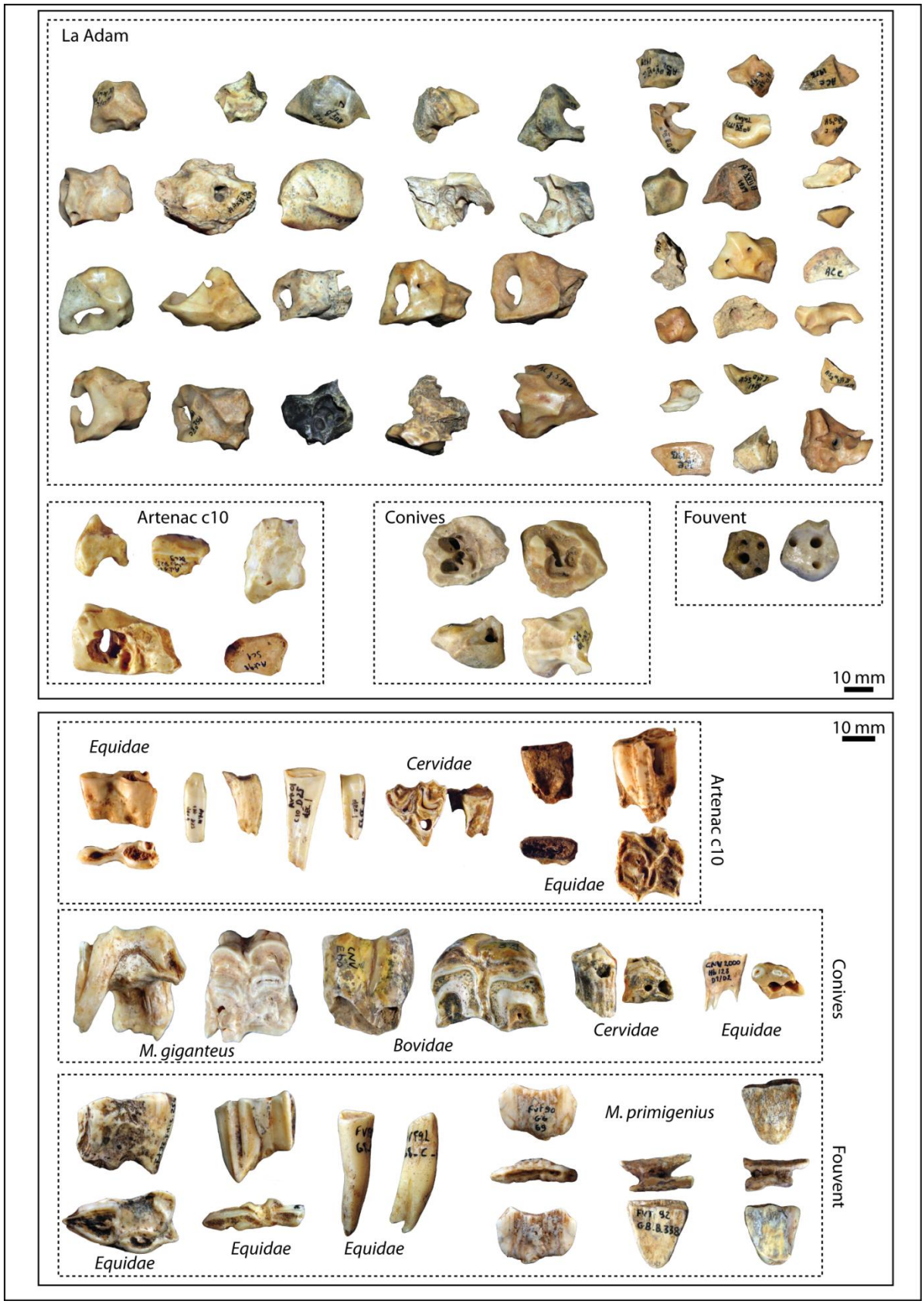


Figure 196. Rochers et dents digérés retrouvés dans les repaires d'hyènes Pléistocènes / *Ingested petrus bones and teeth recovered from Pleistocene hyena dens.*

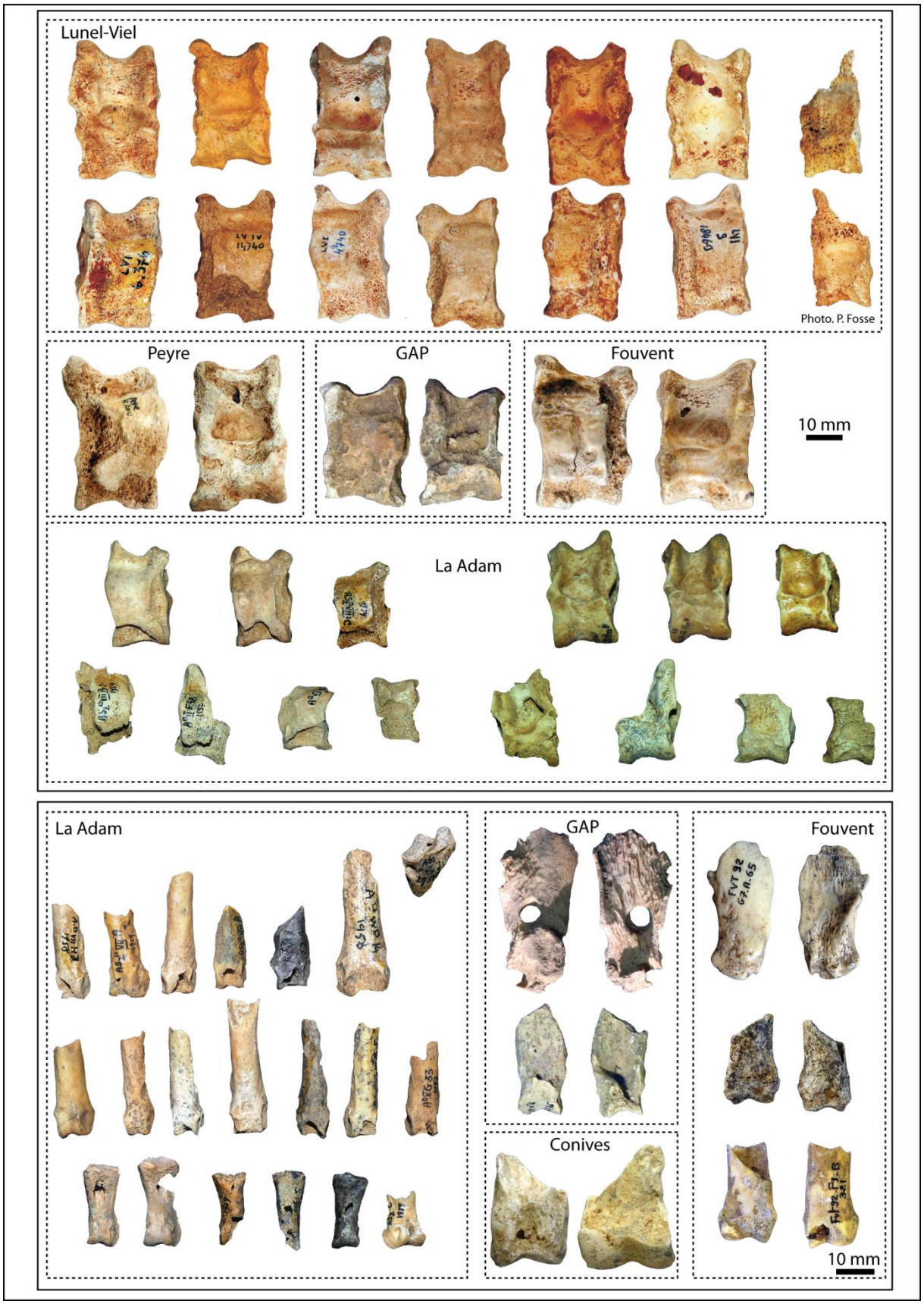


Figure 197. Talus et phalanges digérés des proies de petites à moyenne taille retrouvés dans les repaires d'hyènes Pléistocènes / *Small-to-medium sized prey ingested talus and phalanges recovered from Pleistocene hyena dens.*

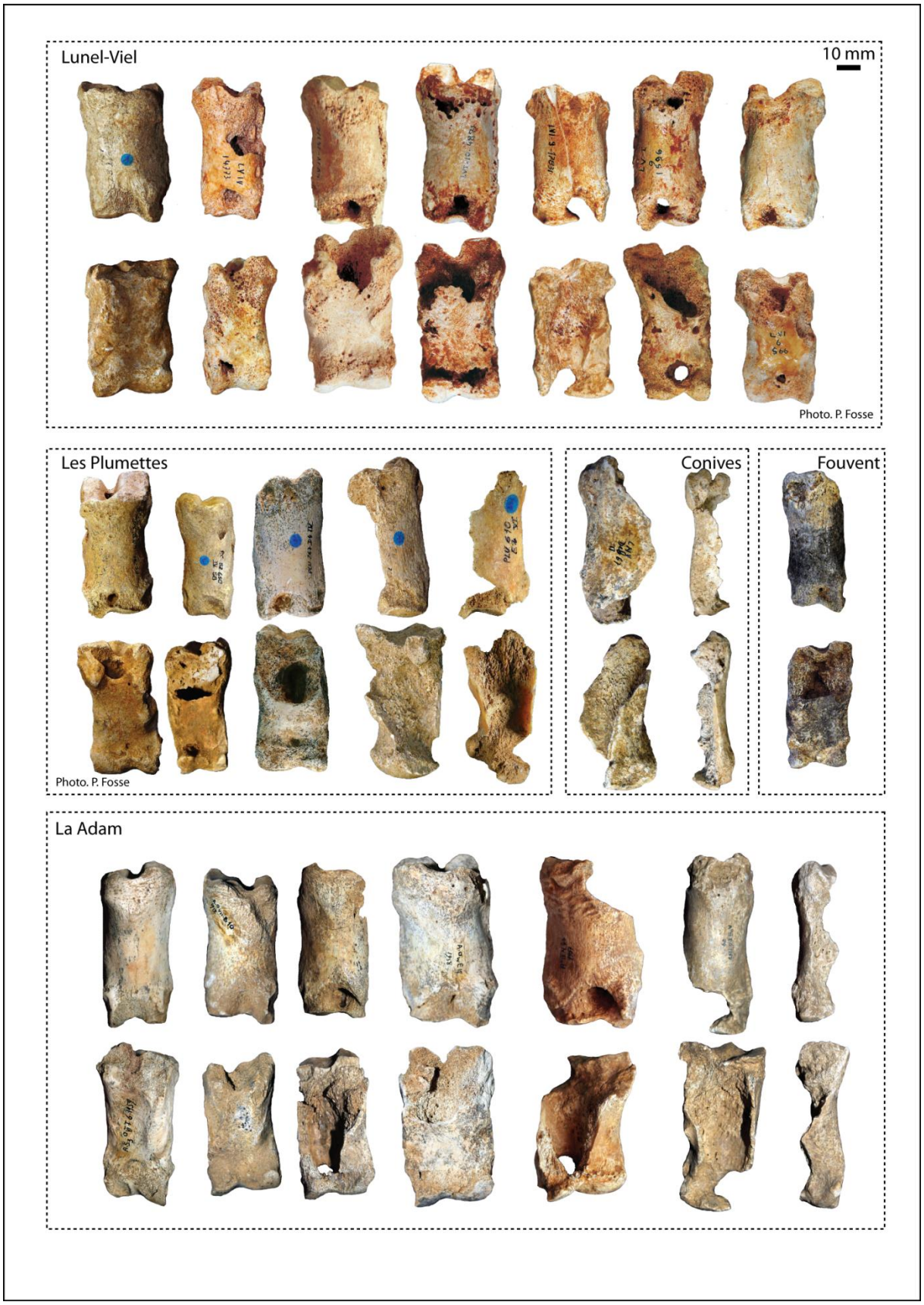


Figure 199. Phalanges 1 digérées des proies de grande taille retrouvés dans les repaires d'hyènes Pléistocènes / *Large sized prey ingested 1st phalanges recovered from Pleistocene hyena dens.*

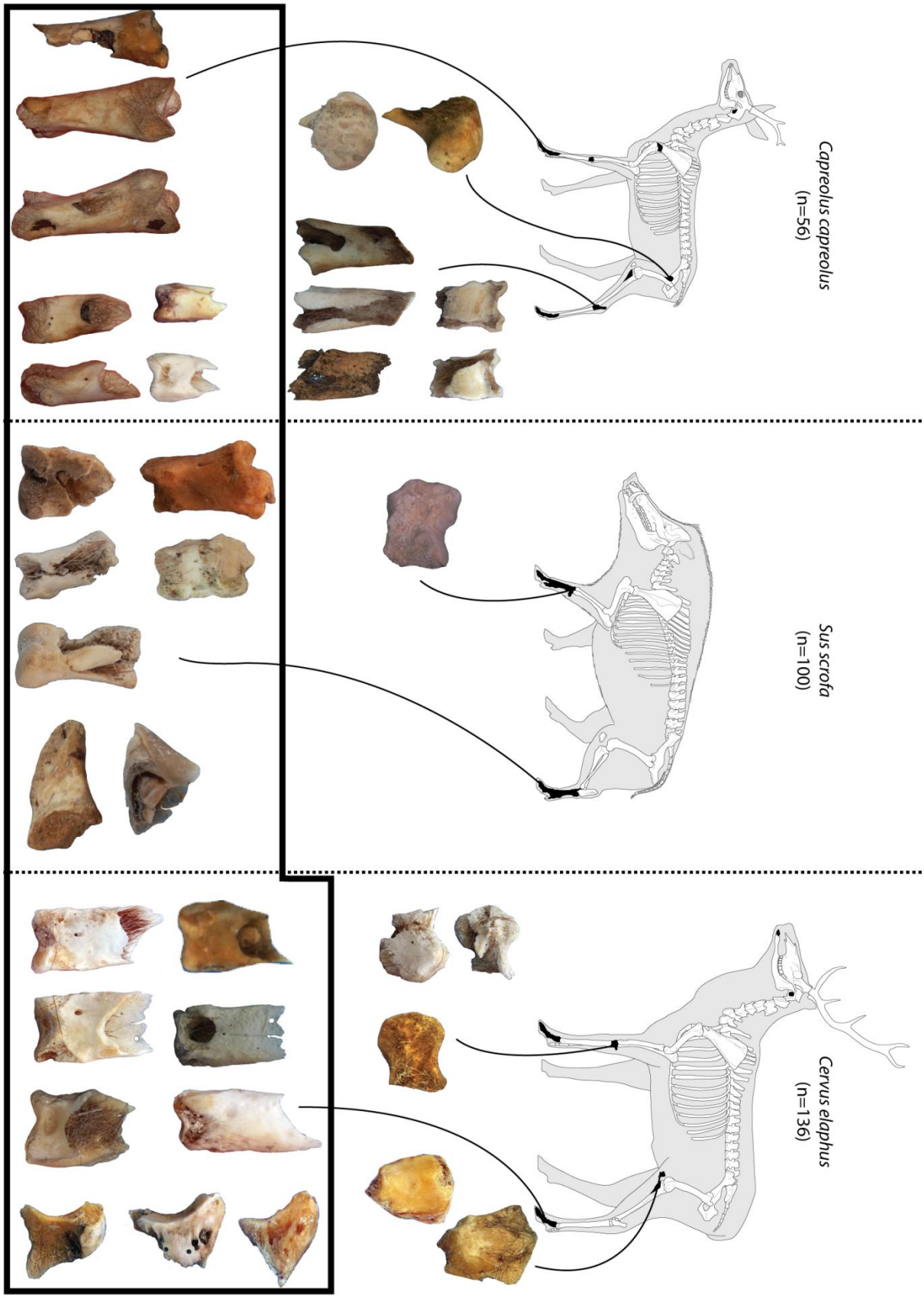


Figure 199. Os digérés de chevreuil, sanglier et cerf retrouvés dans les fèces de loup / *Roe deer, wildboar and red deer ingested bone recovered from wolf scats.*

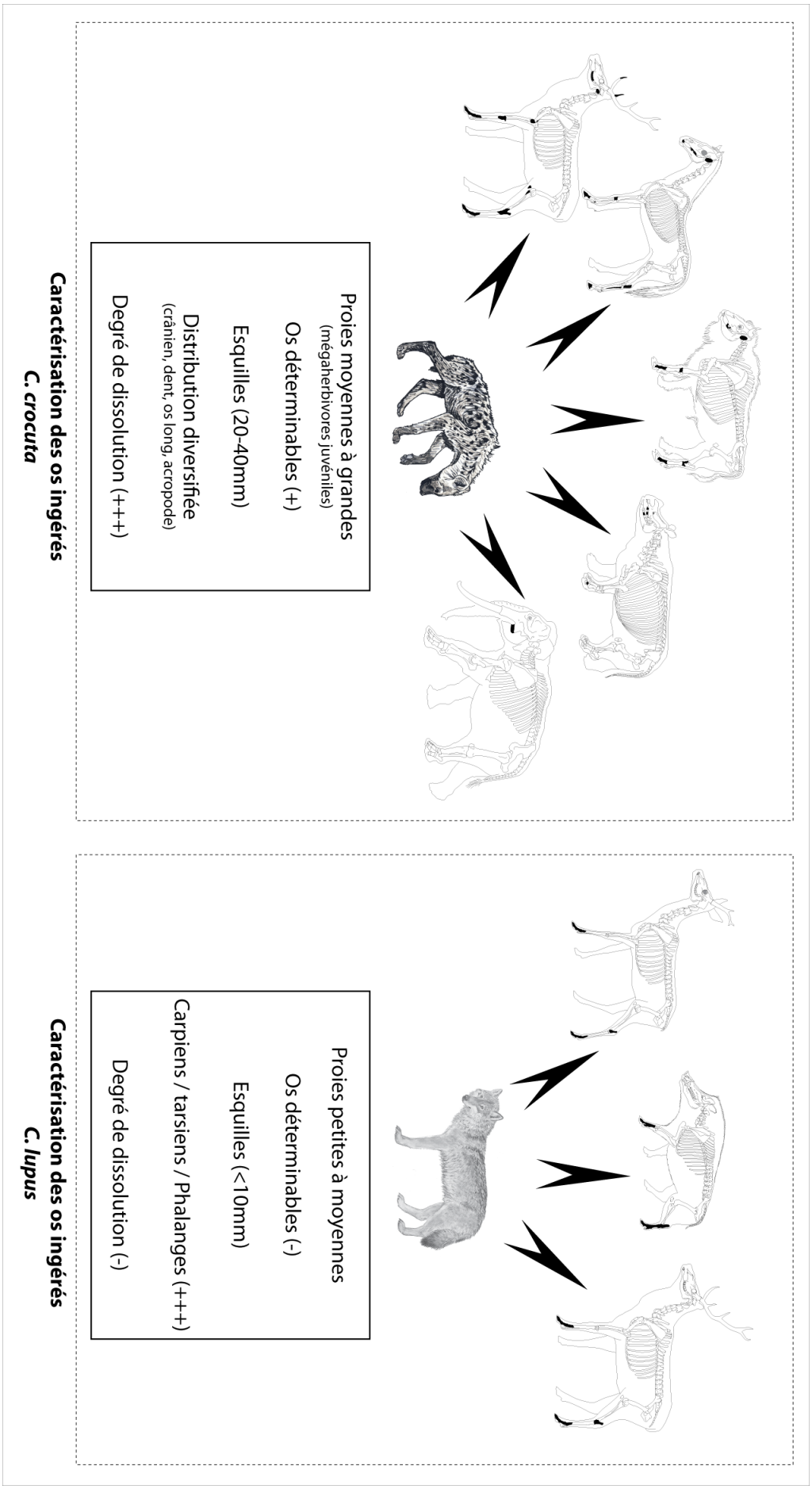


Figure 200. Synthèse des critères de caractérisation des os ingérés / *Synthesis of ingested bones characterization.*

Conclusions générales et perspectives.

Au terme de cette étude, l'analyse taphonomique des assemblages osseux produits et modifiés par les grands prédateurs permet d'identifier des éléments jugés significatifs de l'impact de l'hyène *sensu lato* et des spécificités propres aux hyènes modernes ou fossiles. L'analyse comparative suggère un fond taphonomique commun, mais aussi des différences inter prédateurs (Hyénidé, Félidé, Canidé). Des perspectives sont aussi présentées en vue de préciser ces caractéristiques.

1. Apport des tanières modernes et impact des autres prédateurs.

La multiplication des analyses néo-taphonomiques sur l'ensemble des espèces accumulatrices (hyènes tachetées, rayées et brunes) a clairement mis en évidence un haut degré de variabilité dans la formation des assemblages osseux (nombre de restes, diversité spécifique, présence et fréquence des hyènes, taux de fragmentation, traces, distribution spatiale). Cependant, la synthèse de ces travaux et nos analyses des assemblages de Djibouti (*C. crocuta, H. hyaena*) et d'Afrique du Sud (*P. brunnea*) permettent de souligner quelques caractères propres à chaque espèce.

Les accumulations produites par l'hyène tachetée se caractérisent par une dispersion des restes devant et aux alentours directs du repaire, associée à un taux de fragmentation faible (ossements complets, sub-complets et cylindres). A l'inverse, l'hyène rayée réduit plus fortement les restes osseux (cylindres et éclats diaphysaires dominants) et accumule principalement à l'intérieur même du repaire d'importantes quantités d'ossements. Ces différences sont interprétées comme le reflet de traits comportementaux spécifiques. La taille du clan, chez l'hyène tachetée, est un rempart à la compétition interspécifique et intraclanique et favorise une consommation *in situ* des matières carnées. L'hyène rayée est un collecteur opportuniste solitaire. L'accumulation de restes osseux au sein de son repaire est une parade face à cette compétition et réflète aussi un stockage provisionnel pour les repaires en milieu désertique (*e.g.* Jordanie, Egypte) où la densité de proies est plus réduite. Ces constatations actualistes posent la question de leur identification dans le registre Pléistocène. En effet, la faune de Carnivores est bien plus diversifiée. La cohabitation en un même environnement de grands Félidés (Lynx, Léopard, Lion, Jaguar), de Canidés (Renard, Loup, Cuon), d'Ursidés (Ours brun, Ours des cavernes) et de Hyénidés (Hyènes des cavernes, Hyènes rayées fossiles) suppose de nombreuses interactions et une compétition interspécifique importante pour l'accès à des proies communes (principalement Cervidés, Bovidés, Equidés). Les modifications climatiques et environnementales (phases glaciaires et interglaciaires) sous-tendent également des variations écologiques et éthologiques qui peuvent influencer la formation des assemblages.

De plus, l'étude de matériel provenant à la fois de sites d'acquisition et d'accumulation en contexte de repaire, permet de discuter et de développer un modèle de transport des restes osseux. Ce modèle en trois phases (première consommation sur le site de collecte, transport et seconde consommation sur une aire de nourrissage, puis transport vers le repaire) permet d'envisager le rôle d'autres intervenants que l'hyène : les compétiteurs et les charognards sur le site d'acquisition, les charognards et les collecteurs secondaires au sein du repaire. Ce modèle, ainsi défini, autorise une première comparaison avec les ensembles fossiles : sites de plein-air et grotte-repaires. Ainsi, les gisements paléontologiques de plein-air (dépôts fluviatiles principalement) peuvent se rapporter aux deux premières étapes du modèle actualiste. La grotte-repaire, commune au Pléistocène supérieur, est rapportée au repaire actuel. Cependant, la distinction de deux aires d'accumulation dans le registre moderne (à l'intérieur ou à l'extérieur du repaire *sensu stricto*) n'a pas encore été observée

dans le registre pléistocène. Le rôle des collecteurs secondaires (porc-épic et renard entre autre) et l'influence des phénomènes non-biologiques (phénomènes post-dépositionnels) doivent être définis plus clairement afin de cerner l'ensemble des biais analytiques.

Ce travail a également permis une première approche de l'impact des autres prédateurs sur le stock osseux (étude d'échantillons, synthèse des travaux existants). Au-delà des traits communs à la consommation par tous les Carnivores (séquence de consommation des os, variabilité morphométrique des traces et morphotypes de consommation « typiques »), il est possible de suggérer des distinctions spécifiques sur la base du taux de fragmentation et de la diversité des types de traces (vraisemblablement corrélées à la denture de chaque Carnivore). Enfin la première approche des os ingérés pose deux questions : i) l'origine de ces pièces (régurgitation ou coprocénose) et ii) le caractère spécifique de ces pièces (celles-ci étant fréquentes chez les hyènes modernes, courantes chez les hyènes fossiles et rares chez les Canidés et Félidés).

2. Les repaires Pléistocènes : écologie des espèces fossiles et applicabilité des critères en vue d'une définition de la signature taphonomique de l'hyène des cavernes.

L'analyse des repaires pléistocènes a concerné deux aspects principaux : la définition des populations d'hyènes (ostéométrie, fluctuation de taille, dimorphisme sexuel, structure des populations) et la caractérisation taphonomique de l'accumulation (type et âge des proies, distribution squelettique, fragmentation osseuse, traces). L'analyse des populations de hyénidés autorise différentes observations :

1- Les travaux préexistants ont clairement mis en évidence des variations dentaires d'ordre morphologique et morphométrique (*e.g.* Kurtén, 1963 ; Klein & Scott, 1989 ; Baryshnikov, 1999 Barycka, 2008). Les auteurs ont successivement interprété ces variations comme le résultat d'influences climatiques ou de modifications du régime alimentaire (vers un régime plus carné). Les variations observées sur les échantillons disponibles sont en accord avec les phénomènes d'accroissement décrits antérieurement. En revanche, le même type d'analyse a porté sur le matériel postcrânien (os longs principalement) et met en évidence une autre tendance. En effet, les hyènes interglaciaires, caractérisées par leur gracilité, présentent des métapodes plus robustes que ceux des hyènes würmiennes. L'origine de ces variations postcrâniennes est difficilement interprétable. L'adaptation morphologique au milieu où se développe l'hyène n'est pas à exclure (influence des milieux ouverts ?). Cependant, la plus part des collections présentent principalement des restes crâniens et dentaires (problème d'échantillonage ?), les observations postcrâniennes sont par conséquent assez rares. L'influence climatique sur les modifications morphologiques ne peut être précisée qu'à partir de la révision de populations des phases glaciaires et interglaciaires disposant de matériels crâniens et postcrâniens conséquents.

2- La mise en évidence d'un *sex ratio* reste difficile. Le matériel étudié met en évidence des caractères supposés dimorphiques. Ainsi, il apparaît que les hyènes tachetées femelles se caractérisent par la robustesse de leurs mensurations crâniennes et la gracilité des os de leurs membres. L'application des mêmes rapports de différenciation sexuelle aux populations fossiles suggère des caractères potentiellement dimorphiques. Cependant, les

données portant sur des hyènes modernes sexées restent rares et le corpus ostéométrique sexé doit être augmenté. De même, le corpus de mesures sur l'ensemble des éléments osseux (crânien et postcrânien) des hyènes des cavernes du Pléistocène moyen et supérieur (plus particulièrement dans le cas des phases les plus anciennes) doit, lui aussi, être développé.

3- La définition des structures de populations et leur comparaison aux données actualistes permettent d'envisager la caractérisation de trois types d'occupations : i) le *nursery* ou *breeding den* dévolu à la mise-bas et à l'élevage des jeunes, ii) le *communal den* qui correspond au repaire utilisé par l'ensemble du clan et iii) la fréquentation occasionnelle d'une cavité.

L'analyse taphonomique des proies et les caractéristiques mises en évidence ont été confrontées au modèle actualiste. En définitive, le modèle *Crocuta*, communément admis en raison des liens phylogéniques qui unissent l'hyène tachetée et l'hyène des cavernes, doit être temporisé. Ainsi la puissance des accumulations osseuses pléistocènes semble mieux correspondre aux accumulations produites par l'hyène rayée. En effet, même si l'hyène tachetée a la capacité de créer d'importantes accumulations osseuses, les repaires présentent rarement de grandes quantités d'ossements. A l'inverse, l'hyène rayée, principalement collecteur opportuniste, accumule plus fortement des os au sein de son repaire (*cf. supra*). De plus, les accumulations d'hyène tachetée sont plus régulièrement sujettes à l'intervention de collecteurs secondaires (*Hystrix*) alors que les repaires d'hyène rayée ne semblent pas avoir été modifiés. La définition de la caractérisation du repaire d'hyène ne peut être basée sur des ensembles altérés par des intervenants autres que l'accumulateur primaire. La caractérisation du repaire d'hyène rayée semble plus proche des ensembles Pléistocènes. Cependant, les difficultés que nous avons à définir les durées d'occupations (pour les sites modernes et fossiles) nous contraignent à considérer l'ensemble du matériel comme un tout homogène. Il est pourtant possible que ces ensembles ne reflètent pas la réalité d'une unique occupation mais de plusieurs épisodes d'accumulations. Par exemple, les restes osseux d'hyènes dans les accumulations actuelles sont rares. A l'inverse, ces éléments sont constamment représentés (et en grand nombre) dans les repaires pléistocènes allant jusqu'à les considérer comme un critère de caractérisation. Pourtant, si l'on considère que le comportement des espèces fossiles est strictement identique à celui des espèces modernes, une unique occupation ne devrait pas renfermer autant de restes. Par conséquent, ces caractères ne peuvent être précisés qu'en multipliant les travaux portant sur i) les repaires d'hyènes actuelles (d'hyènes rayées en particulier) et ii) la recherche d'éléments autorisant la définition de phases d'occupation précises dans le registre fossile.

3. Limites méthodologiques.

Cette étude a cherché à sérier la variabilité des assemblages (modernes et fossiles) à partir des travaux existants et de leur comparaison. Cependant, la synthèse des études publiées a rapidement mis en évidence d'importantes disparités méthodologiques. Par conséquent, en dehors de données générales (liste faunique, décomptes NR, NMI, NME, fréquence des traces), les comparaisons inter-sites ont nécessité une sélection des gisements (disposant de données totalement comparables). Le même problème s'est posé avec les données ostéométriques d'hyènes des cavernes : rares sont les études utilisant un protocole de mesurage commun. Il n'existe aucun travail qui synthétise et

homogénéise ces protocoles. De plus les restes dentaires ont été particulièrement étudiés. L'analyse ostéométrique du squelette postcrânien pâtit d'un manque réel de données comparatives.

Le développement récent de nouvelles méthodes (traitements statistiques de la distribution squelettique par AFC ou ACP, morphométrie des traces de dents) doit répondre au problème de la caractérisation taphonomique spécifique. Ces méthodes ont été éprouvées, incluant des données en nombre suffisant et de contextes (spécifiques) diversifiés. La variabilité morphométrique des traces n'autorise aucun résultat probant dès lors que plusieurs Carnivores ont pu interagir avec un même stock osseux. Les Analyses en Composantes Principales suggèrent de grandes tendances et quelques différences, cependant les résultats ne semblent pas significatifs d'une signature taphonomique spécifique (c'est-à-dire propre à un groupe de Carnivores).

Enfin, la synthèse des analyses taphonomiques actualistes portant sur les autres prédateurs a montré leur capacité à produire globalement les mêmes altérations que l'hyène. Cependant, ces travaux sont encore trop rares. Il est difficile de sérier l'impact des autres prédateurs. En l'absence de données comparatives modernes suffisantes, il est difficile de définir l'impact de ces Carnivores sur les gisements pléistocènes. Ainsi, malgré des populations de Carnivores (renard, loup, léopard, lion) parfois importantes dans les accumulations Pléistocènes, leur rôle sur la formation des assemblages reste sous-estimé.

L'approche taphonomique des assemblages osseux de phases chronologiques diverses (Pléistocène moyen, Pléistocène supérieur, Holocène) résultant de l'impact de différents accumulateurs (*Crocuta crocuta, Hyaena hyaena, Parahyaena brunnea, Crocuta crocuta spelaea*) s'intègre dans les problématiques actuelles qui traitent de la signature taphonomique des grands prédateurs. Il en ressort principalement une grande variabilité dans la formation et la définition de ces assemblages. Néanmoins, des constantes générales restent observables (population des Hyénidés, os rongés et ingérés, coprolithes) et des spécificités propres à l'hyène apparaissent telles que la faculté de produire de nombreux restes ingérés, toute une diversité de traces ou de fracturer à l'extrême le matériel osseux. Cependant, de multiples aspects restent à préciser. Les études ostéométriques des restes d'hyènes doivent être poursuivies. La révision des populations doit permettre de sérier la variabilité morphologique et morphométrique de l'hyène des cavernes.

4. Perspectives.

A terme, ce travail permettra de préciser les caractéristiques propres aux populations d'hyènes pléistocènes (composition du clan, structure de population, dimorphisme sexuel, variation de taille). Cette analyse doit être menée conjointement avec l'inventaire des spectres fauniques consommés par l'hyène, afin de tester les relations qui unissent l'accroissement des dents, la variation du squelette postcrânien et la modification du comportement ou du régime alimentaire. Par exemple, la surreprésentation des méga-herbivores (Rhinocéros, Proboscidiens) et des grands Ongulés (Equidés, Bovidés) dans les repaires würmiens est-elle le résultat du seul fait de leur disponibilité dans l'environnement ou d'une modification du comportement de l'hyène observable au travers de variations ostéologiques ?

Une révision ostéométrique de l'ensemble des éléments squelettiques pour les espèces modernes et fossiles des genres *Hyaena* et *Crocuta* doit être menée afin de sérier les caractères morphologiques et morphométriques propres à chaque espèce. De là, le corpus ostéométrique ainsi développé, doit préciser les phénomènes de fluctuation de taille ainsi que les caractères potentiellement dimorphiques.

L'étude d'accumulations ostéologiques en contexte de repaire d'hyène doit être poursuivie. L'examen de nouveaux assemblages doit préciser les critères de caractérisation et les variations ostéologiques et taphonomiques des sites à hyènes. L'étude du matériel osseux du repaire d'hyènes des Auzières II (Vaucluse), du réseau Salomé (Ardèche) et le réexamen du matériel de Châtillon-Saint-Jean (Drôme) et de l'accumulation de Lunel-Viel 1 (Hérault) complètent notre échelle chronologique. L'étude plus approfondi du gisement paléontologique de Ceyssaguet (Haute-Loire) permet d'aborder un autre contexte paléontologique (plein-air) et une autre espèce consommatrice d'os (*Pachycrocuta brevirostris*). L'étude comparative de ces gisements doit préciser les constantes comportementales des Hyénidés. Ce travail doit être complété par le développement d'analyses néo-taphonomiques et plus particulièrement sur les accumulations produites par l'hyène rayée. L'examen d'assemblages indiens offre la possibilité d'étudier le comportement accumulateur et ostéophagique de ce taxon dans un contexte environnementale bien différencié du milieu semi-aride et désertique où la plupart des travaux sont actuellement menés. De plus, l'étude du contenu coproscopique des fèces d'hyènes tachetées et d'hyènes rayées de Djibouti doit permettre de préciser d'une part la diversité des restes osseux ingérés et leur morphologie (degré altération) et d'autre part apporter des clefs de lectures des éléments digérés en contexte fossile.

Parallèlement, une base de données sur les gisements à hyènes pléistocènes est développée pour apprécier 1) la répartition et l'évolution de l'hyène des cavernes tout au long du Pléistocène en Eurasie et en Afrique et 2) évaluer l'impact taphonomique de l'hyène et les relations hyènes-taille d'Ongulés à partir des spectres fauniques et des distributions squelettiques des proies.

Enfin, l'étude d'assemblages produits ou potentiellement altérés par d'autres carnivores est menée afin de caractériser l'impact taphonomique propre à chaque prédateur. Ainsi, les accumulations osseuses formées ou modifiées par les Canidés de petite et grande taille seront abordées : le repaire actuel de renard roux du Grand Abri aux Puces, l'approfondissement de l'étude des *Kill sites* de loup de Pologne et la poursuite des travaux de terrain et recherche sur la Salle Principale du Grand Abri aux Puces où l'impact du loup Pléistocène est suspecté. Parallèlement, l'impact des félins de moyenne à grande taille est développé : l'analyse taphonomique du matériel osseux de la grotte d'Azé devra préciser le statut du jaguar européen dans les sites à ours.

Les assemblages pléistocènes et paléolithiques renferment quasi constamment des indices de la présence des carnivores (coprolithes, traces de dents) ou les prédateurs eux-mêmes. La diversité spécifique et la présence de modifications taphonomiques supposent de multiples interventions à l'origine de la formation des ensembles osseux. L'histoire des gisements reste complexe et la taphonomie des prédateurs cherche à préciser des pistes de lecture pour retracer l'historique d'une accumulation. Ce travail participe à la reconstitution des occupations des sites par les Carnivores et les groupes humains Paléolithiques (alternances des occupations ? compétition homme-carnivore ? kleptoparasitisme ?). La définition des assemblages mixtes, la signature taphonomique de l'hyène,

mais aussi celle des autres prédateurs, ne pourront être précisée que sur la base de ces analyses (néo-)taphonomiques comparatives.

Bibliographie.

A.

Aguirre, E. 2010. Homínidos y carnívoros : algunas experiencias y reflexiones. Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 20-32.

Aldhouse-Green, S., Scott, K., Schwarcz, H.P., Grün, R., Housley, R., Rae, A., Bevins, R. & Redknap, M. 1995. Coygan Cave, Laugharne, South Wales, a Mousterian Site and Hyaena Den : a Report on the University of Cambridge Excavations. Proceedings of the Prehistoric Society 61: 37-79.

Alexander, A.J. 1956. Bone Carrying by Porcupine. South African Journal of Science: 257-258.

Al-Shanti, M.A., Pint, J.J., Al-Juaid, A.J. & Al-Amoudi, S.A. 2003. Preliminary survey for caves in the Kabakah region of the Kingdom of Saudi Arabia.: 32.

Altuna, J. 1972. Fauna de mamiferos de los yacimientos prehistoricos de Guipuzcoa. Munibe 24(1-4): 1-464.

Altuna, J. & Mariezkurrena, K. 2000. Macromamiferos del yacimientode Labeko Koba (Arrasate, Pais Vasco). Munibe - Antropologia-Arkeologia 52: 107-181.

Altuna, J. & Mariezkurrena, K. 2010. Tofocenosis en yacimientos del Pais Vasco con predominio de grandes carnivoros. Consideraciones sobre el yacimiento de Amalda. Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 215-228.

Ambros, D. 1998. Untersuchungen an spätpleistozänen Hyänen aus fränkischen Fundstellen. P 68. Institut für Paläeontologie Friedrich-Alexander Universität Erlangen-Nürnberg, Erlangen.

Andrews, P. 1990. Owls, Caves and Fossils. 231 p. University of Chicago Press.

Andrews, P. 2008. Cetaceans from a Possible Striped Hyaena Den Site in Qatar. Journal of Taphonmy 6(3-4): 255-274.

Andrews, P. & Nesbit Evans, E.M. 1983. Small Mammal Bone Accumulations Produced by Mammalian Carnivores. Paleobiology 9(3): 289-307.

Aouadi-Abdeljaouad, N. & Bonifay, M.-F. 2008. Les métapodes des chevaux de Ceyssaguet: études morphologique et biométrique. Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco 48: 17-29.

Aouraghe, H. 1992. Les faunes de grands mammifères du site pléistocène moyen d'Orgnac 3 (Ardèche, France). Étude paléontologique et palethnographique. Implications paléoécologiques et biostratigraphiques. Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris.

Apps, P. 2000. Smither's Mammals of Southern Africa. A Field Guide. 364 p.

Arbizu, M., Alvarez-Lao, D. & Adan, G.E. 2005/2006. Una guarida de *Crocuta crocuta* en Leguin (Echauri, Navarra). Munibe 57(Homenaje a Jesus Altuna): 131-138.

Argant, A. 1980. Une Brèche fossilifère du Pléistocène moyen de Saône et Loire : étude paléontologique du gisement de Château. 149p. Universté Claude Bernard - Lyon 1, Lyon.

Argant, A. 1988. Etude de l'exemplaire de *Panthera spelaea* (Goldfüss, 1810 Mammalia, Carnivora, Felidae) du gisement Pléistocène moyen récent de la Grotte d'Aze (Soune et Loire). Revue de Paléobiologie 7(2): 439-446.

Argant, A. 1991. Carnivores quaternaires de Bourgogne. 301 p. Département des Sciences de la Terre. Université Claude-Bernard. Lyon 1, Lyon.

Argant, A. 2004. Les Carnivores du gisement Pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France). Geobios 37: 133-182.

Argant, J. 2010. Palynologie des coprolithes d'hyène de Romain-la-Roche (Doubs, France) : apport paléoenvironnemental. Revue de Paléobiologie 29(2): 473-476.

Argant, J. & Bonifay, M.-F. 2011. Les coprolithes de hyène (Pachycrocuta brevirostris) de la couche 2 du site villafranchien de Ceyssaguet (Lavoûte-sur-Loire, Haute-Loire, France) : analyse pollinique et indications paléoenvironnementales. Quaternaire 22(1).

Arribas, A., Baeza, E., Bermùdez, D., Blanco, S., Duràn, J.J., Garrido, G., Gumiel, J.C., Hernàndez, R., Soria, J.M. & Viseras, C. 2004. Nuevos registros paleontologicos de grandes mamiferos en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): aportaciones del Proyecto Fonelas al conocimiento sobre las faunas continentales del Plioceno-Pleistoceno europeo. Boletin Geologico y Minero 115(3): 567-582.

Arribas, A. & Garrido, G. 2008. Hiénidos (*Pachycrocuta brevirostris* (Aymard, 1846) y *Hyaena brunnea* Thunberg, 1820) del yacimiento de Fonelas P-1 (Cuenca de Gaudix, Ganada). Pp 201-230. In: Arribas, A. (ed) Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas.

Arribas, A., Garrido, G. & Garcia Solano, J.A. 2010. Los hiénidos del Plio-Pleistoceno espanol: géneros y especies, distribucion temporzl y espacial. Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 34-49.

Arribas, A., Garrido, G. & Palmqvist, P. 2003. Primera cita de *Hyaena (Parahyaena) brunnea* (Thunberg, 1820) (Mammlia, Carnivora) fuera de Africa: el registro del yacimiento del Plioceno superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada, Espana). Geotemas: 1-5.

Arribas, A., Garrido, G., Viseras, C., Soria, J.M., Pla, S., Solano, J.G., Garcés, M., Beamud, E. & Carrion, J.S. 2009. A Mammalian Lost World in Southwest Europe during the Late Pliocene. PLoS ONE 4(9): 1-10.

Arribas, A. & Palmqvist, P. 1998. Taphonomy and Plaeoecology of an Assemblage of Large Mammals: Pleistocene Site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain). Geobios 31(3): 3-47.

Arribas, A.E. 2008. Vertebrados del Plioceno Superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y Proyecto Fonelas., Madrid.

Arsuaga, J.L., Baquedano, E., Pérez-Gonzalez, A., Sala, T.N., Garcia, N., Alvarez-Lao, D., Laplana, C., Huguet, R., Sevilla, P., Maldonado, E., Blain, H.-A., Quam, R., Ruiz Zapata, B., Sala, P., Garcia, J.G., Uzquiano, P. & Pantoja, A. 2010. El yacimiento arqueopaleontologico del Pleistoceno Superior de la Cueva del Camino en el Calvero de la Higuera (Pinilla del Valle, Madrid). Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 423-442.

Astre, G. 1963. Brèche Pléistocène de Peyre (Aveyron), avec *Equus hydruntinus* et *Megaceros*. Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse 98(3-4): 321-331.

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. 271 p. Delachaux et Niestlé.

Avery, G., Avery, D.M., Braine, S. & Loutit, R. 1984. Bone Accumulation by Hyaenas and Jackals: a Taphonomic Study. South African Journal of Science 80: 186-187.

Avery, G., Avery, D.M., Braine, S.G. & Loutit, R. 1987. Prey of coastal black-backed jackal Canis mesomelas (Mammalia: Canidae) in the Skeleton Coast Park, Namibia. Journal of Zoology 231: 81-94.

B.

Baales, M. & Street, M. 1996. Hunter-gatherer behavior in a changing late glacial landscape : Allerød late glacial landscape : Allerød Archaeology in the Central Rhineland, Germany. Journal of anthropological research 52(3): 281-316.

Bailloud, G. & Burnez, C. 1962. Le Bronze ancien dans le Centre-Ouest de la France. Bulletin de la Société Préhistorique Française 59: 515-524.

Ballesio, R. 1979. Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France. Les Carnivores (*Mammalia, Carnivora*). I : *Canidae* et *Hyaenidae*. Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturel de Lyon 17: 25-55.

Ballésio, R. & Philippe, M. 1995. Les canidés pléistocènes de La Balme à Collomb (Commune d'Entremont-le-Vieux, Savoie). Nouvelles Archives du Muséum d'histoire naturelle de Lyon 33: 47-68.

Barja, I. 2009. Prey and prey-age preference by the Iberian wolf *Canis lupus signatus* in a multiple-prey ecosystem. Wildlife Biology 15(2): 147-154.

Barone, R. 1979. Anatomie Comparée des mammifères domestiques. Tome 1 : Ostéologie. 761 p., Paris.

Barroso Ruiz, C. 2003. El Pleistoceno Superior de la Cueva del Boquete de Zafarraya.

Barycka, E. 2008. Middle and late Pleistocene Feldiae and Hyaenidae of Poland. 228 p.

Baryshnikov, G. 1999. Chronological and geographical variability of *Crocuta spelaea* (Carnivora, Hyaenidae) from the Pleistocene of Russia. Deinsea 6: 155-174.

Baryshnikov, G. & Tsoukala, E. 2010. New analysis of the Pleistocene carnivores from Petralona Cave (Macedonia, Greece) based on the Collection of the Thessaloniki Aristotle University. Geobios 43: 389-402.

Baryshnikov, G.F., Mol, D. & Tikhonov, A.N. 2009. Finding of the Late Pleistocene carnivores in Taimyr Peninsula (Russia, Siberia) with paleoecological context. Journal of Theriology 8(2): 107-113.

Battaglia, R. 1929. La "Hyaena crocuta spelaea" delle Grotte di Postumia.: 2-29.

Bearder, S.K. 1975. Inter-relationship between hyaenas and their competitors in the Transvaal Lowveld. Die Soogdiernavorsingsinstituut 1966-1975 97: 39-48.

Bearder, S.K. 1977. Feeding habits of spotted hyaenas in a woodland habitat. East Africa Wildlife Journal 15: 263-280.

Beauval, C. 1997. Le repaire d'Hyènes des Plumettes (Lussac-Les-Châteaux, Vienne) : Etude paléontologique et observations taphonomiques. DEA d'Anthropologie option Préhistoire Université Bordeaux 1, Bordeaux.

Beauval, C. 2005. Difficile cohabitation entre hyènes des cavernes et hommes de Néandertal il y a 40 000 ans / A late Neandertal femur from Les Rochers-de-Villeneuve, France. Médecine sciences 21(11): 901-902.

Becker, B. & Reed, C.A. 1993. Studies of the bone detritus of the striped hyena (Hyaena hyaena) at a site in Egyptian Nubia, and the interpretation of the bone breakage by striped hyenas. p 157-182. In: Clason, A., et al. (eds) Skeletons in Cupboard, Oxbow.

Beden, M., De Bonis, L., Brunet, M. & Tournepiche, J.-F. 1984. Première découverte d'un félin machairodonte dans le Pléistocène moyen des Charentes. Compte Rendu de l'Académie des Sciences Paris 298(6): 241-244.

Behrensmeyer, A.K. 1976. Lothagam Hill, Kanapoi and Ekora: A general summary of stratigraphy and fauna. Pp 163-170. In: Coppens, Y., et al. (eds) Earliest man and environments in the Lake Rudolf Basin University of CHicago Press, Chicago.

Behrensmeyer, A.K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. Paleobiology 4(2): 150-162.

Behrensmeyer, A.K. & Hill, A. 1980. Fossil in the Making. Vertebrate Taphonomy and Paleoecology. The University of Chicago Press, Chicago & London.

Bennett, D. & Hoffmann, R.S. 1999. *Equus caballus*. Mammalian Species 628: 1-14.

Berger, L.R., Pickering, R., Kuhn, B., Backwell, L., Hancox, P.J., Kramers, J.D. & Boshoff, P. 2009. A Mid-Pleistocene in situ fossil brown hyaena (Parahyaena brunnea) latrine from Gladysvale Cave, South Africa. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 279(3-4): 131-136.

Berta, A. 1981. The Plio-Pleistocene Hyaena Chasmaporthetes ossifragus from Florida. Journal of Vertebrate Paleontology 1(3/4): 341-356.

Bertrand de Doue, J.-M. 1828. Mémoire sur les Ossemens fossiles de Saint-Privat, et sur le terrain basaltique où ils ont été découverts. Annales de la Société d'Agriculture, Sciences, Arts et Commerce du Puy: 194-214.

Besson, J.-P., Cazenave, G., Ebrard, D., Laborde, H. & 64, C. 2007. Observations sur la fréquentation des cavités karstiques des Pyrénées-Atlantiques et des Landes par les ours fossiles. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 143: 39-45.

Bignon, O. 2003. Diversité et exploitation des équidés au Tardiglaciaire en Europe occidentale. Implications pour les stratégies de subsistence et les modes de vie au Magdalénien et à l'Azilien ancien du Bassin parisien. P 856. UFR Ethnologie et Sociologie comparative Université de Paris X, Paris.

Binford, L.R. 1981. Bones : Ancient men and modern myths. 319 p. Academic Press, New York.

Binford, L.R. 1984. Faunal remains from Klasies River. Academic Press, New York.

Binford, L.R., Mills, M.G.L. & Stone, N.M. 1988. Hyena Scavening Behavior and its Implications for the Interpretation of Faunal Assemblages from FLK 22 (the Zinj Floor) at Olduvai Gorge. Journal of Anthropological Archaeology 7: 99-135.

Biknevicius, R. & Van Valkenburgh, B. 1996. Design for Killing: Craniodental Adaptations of Predators. Pp 393-428. In: Gittleman, J. (ed) Carnivore, Behavior, Ecology, and Evolution. Volume 2.

Blant, M. 2004. Die holozäne Fauna der Schrattenfluh. La faune holocène de la Schrattenfluh (Flühli, LU). Stalactite 54(1): 17-26.

Blasco, R. & Fernandez Peris, J. 2010. Los refugios ocasionales de carnívoros en contextos antrópicos : el ejemplo del nivel X de la cova del Bolomor (Tavernes de la Valldigna, Valencia). Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 198-211.

Blasco, R., Rosell, J., van der Made, J., Rodriguez, J., Campeny, G., Arsuaga, J.L., Bermudez de Castro, J.M. & Carbonell, E. 2011. Hiding to eat: the role of carnivores in the early Middle Pleistocene from the TD8 level of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). Journal of Archaeological Science 38: 3373-3386.

Blasco Sancho, M.F. 1995. Hombres, Fieras y Presas. Estudio arqueozoologico y tafonomico del yacimiento del Paleolitico Medio de la Cueva de Gabasa I (Huesca). Monografias Arqueologicas 38: 1-205.

Blasco Sancho, M.F. & Montes Ramirez, L. 1997. Las Hiénidos del yacimiento musteriense de Gabasa I (Huesca, España). Bolskan 14: 9-27.

Blumenschine, R.J. 1986. Carcass Consumption Sequences and the Archaeological Distinction of Scavenging and Hunting. Journal of Human Evolution 15(8): 639-659.

Blumenschine, R.J. 1988. An Experimental Model of the Timing of Hominid and Carnivore Influence on Archaeological Bone Assemblages. Journal of Archaeological Science 15: 483-502.

Boaz, N.T., Howell, F.C. & McCrown, M.T. 1982. Faunal age of the Usno, Shungura B and Hadar formation, Ethiopia. Nature 300: 633-635.

Boessneck, J. & von den Driesch, A. 1973. Die jungpleistozänen Tierknochenfunde aus der Brillenhöhle. p 7-105. In: Riek, G. (ed) Das Paläolithikum der Brillenhöhle bei Blaubeuren (Schwäbische Alb), Stuttgart, Müller & Gräff Kommissionsverlag.

Bonifay, E. 1989. Les Premières industries préhistoriques en Europe. p 106-109. Le Temps de la préhistoire Société Préhistorique française, Paris.

Bonifay, M.-F. 1971. Carnivores Quaternaires du Sud-Est de la France. 377p. Mémoire du Muséum National d'Histoire naturelle.

Bonifay, M.-F. 1973. *Dicerorhinus etruscus* Falc. du Pléistocène moyen des Grottes de Lunel-Viel (Hérault). Annales de Paléontologie 59(1): 79-112.

Bonifay, M.-F. 1980. Le cheval du Pléistocène moyen des grottes de Lunel-Viel (Hérault): *Equus (caballus) mosbachensis palustris* n ssp. Gallia préhistoire 23(2): 233-281.

Bonifay, M.-F. 1986. Intérêt des études taphonomiques au Pléistocène ancien: Soleilhac et Ceyssaguet (Blanzac, Haute-Loire). Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle 4e série, 8(Section C, n°2): 269-281.

Bonifay, M.-F. 1991. *Equus hydruntinus Reg. minor* n ssp from the caves of Lunel-Viel (Hérault). Pp 178-216. In: Meadow, R.H. & Yerman, H.P. (eds) Equids in the Ancient World II.

Bordier, P. 1868. Rapport sur les fouilles de Loubeau. Société de statistique des Deux-Sèvres, Mémoire de la Société : 187-191.

Boreau-Lajanadie 1921. Gisement préhistorique aux Boissières (Commune de Saint-Mary). Bulletins et Mémoires de la Société Archéologique et Historique de la Charente. XII(Huitième série): LXIX-LXXI.

Borrero, L.A., Martin, F.M. & Vargas, J. 2005. Tafonomia de la interaccion entre pumas y guanacos en el Parque Nacional Torres del Paine, Chile. Magallania 33(1): 95-114.

Bothma, J.d.P. & Le Riche, E.A.N. 1984. Aspects of the ecology and the behaviour of the leopard *Panthera pardus* in the Kalahari Desert. Koedoe supplement: 259-279.

Bouillerot, A. 1881. L'Homme des carvernes et les animaux Quaternaires autour de la Montagne de Marey (Haute-Saône) - Grotte de Fouvent. Bulletin de la Société d'Agriculture, Sciences et Arts du Département de la Haute-Saône. 3e série. n°11: 50-66.

Boule, M. 1889. Les prédécesseurs de nos Canidés. Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences: 201-203.

Boule, M. 1893. Description de l'Hyaena brevirostris du Pliocène de Sainzelles près le Puy (Haute-Loire). Ann. Sci. Nat. Série 8, Zoologie(15): 85-97.

Boule, M., Breuil, H., Licent, E. & Teilhard, P. 1928. Le Paléolithique de la Chine. Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine Mémoire n°4.

Bourdillat, V. 1999. Mise en évidence des caractères diagnostiques d'un repaire d'hyène, étude taphonomique de la grotte de Bois Roche. P 89. Institut du Quaternaire Université de Bodeaux 1, Bordeaux.

Bourdillat, V. 2008. Hommes - Carnivores? Caractériser l'action de l'hyène des cavernes : De l'utilisation des données fossiles pour l'interprétation des sites mixtes. Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Paris.

Bouskila, Y. 1983. The Foraging Groups of the Striped Hyaena (*Hyaena hyaena syriaca*). Carnivore 6: 2-12.

Brain, C.K. 1980. Some Criteria for the Recognition of Bone-Collecting Agencies in African Caves. Pp 108-130. In: Behrensmeyer, A.K. & Hill, A. (eds) Fossils in the Making. Vertebrate Taphonomy and Paleoecology. The University of Chicago Press, Chicago & London.

Brain, C.K. 1981. The hunters or the hunted? An introduction to African cave taphonomy. 365 p., Chicago.

Brink, J.S. 2004. The taphonomy of an Early/Middle Pleistocene hyaena burrow at Cornelia-Uitzoek, South Africa. Revue de Paléobiologie 23(2): 731-740.

Brugal, J.-P. 1981. Recherches préliminaires sur les faunes des grands causses et vallées périphériques. Paléobiologie continentale XII(1): 145-158.

Brugal, J.-P. 1983. Applications des analyses multidimensionnelles à l'étude du squelette des membres des grands bovidés pléistocènes (Grotte de Lunel-Viel, Hérault); Perspective évolutives. P 461. Géologie : Méthodes et Applications Faculté des sciences de Luminy - Université Aix-Marseille II, Aix-Marseille.

Brugal, J.-P. 1993. Un repaire de hyène des cavernes et de porc-épic à Peyre (Comprégnac, Aveyron). Pp 47-48. In: P. Ambert & A. Vernhet (Dir.), Les hommes et leurs environnements quaternaires dans les causses de l'Aveyron.

Brugal, J.-P. 2010. Carnivores pléistocènes (Hyénidés, Canidés, Félidés) dans les grottes du Portugal. Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 92-106.

Brugal, J.-P., Diez-Lomana, C., Huguet Pàmies, R., Michel, P. & Rosell, J. 2006. Karstic cavities, natural bone accumulations and discrete human activities in the european palaeolithic: some case studies. Pp 1-17. In: Haws, J.A., et al. (eds) Palaeolithic Zooarchaeology in Pratice, Oxford.

Brugal, J.-P. & Fosse, P. 2004. Carnivores et Hommes au Quaternaire en Europe de l'Ouest. Revue de Paléobiologie.

Brugal, J.-P., Fosse, P. & Guadelli, J.-L. 1997. Comparative study of bone assemblages made by recent and pleistocene hyenids. In: Hannus, L.A., et al. (eds) Proceedings of the bone modification conference, 1993, Hot Springs, South Dakota.

Brugal, J.-P. & Jaubert, J. 1991. Les gisements paléontologiques pléistocènes à indices de fréquentation humaine : un nouveau type de comportement de prédation? Paléo 3: 15-41.

Brunner, J. 1944. Beobachtungen zu den Lebensspuren der Hyänen an den Knochen der Huftiere aus dem Unterpliozän von Pikermi. Palaeobiologica 8: 120-126.

Buckland, W. 1822. Account of an Assemblage of Fossil Teeth and Bones of Elephant, Rhinoceros, Hippopotamus, Bear, Tiger, and Hyaena, and Sixteen Other Animals; Discovered in a Cave at Kirkdale, Yorkshire, in the Year 1821: With a Comparative View of Five Similar Caverns in Various Parts of England, and Others on the Continent. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 112: 171-236.

Buckland-Wright, J.C. 1969. Craniological observations on *Hyaena* and *Crocuta* (Mammalia). Journal of Zoology, London 159: 17-29.

Bunn, H.T. 1982. Meat-eating and human evolution : studies on diet and subsistence patterns of plio-pleistocene hominids in East Africa. P 513. PhD University of Berkeley CA.

Bunn, H.T. 1983. Comparative analysis of modern bone assemblages from a San hunter-gathere camp in the Kalahari Desert, Botswana, and from a spotted hyaena den near Nairobi, Kenya. In: Clutton-Brock, J., Grigson, C. (Ed.) – Animals and Archaeology : 1. Hunters and their Prey: 143-148.

C.

Caceres, I., Esteban-Nadal, M., de Lluc Bennàsar, M. & Fernandez-Jalvo, Y. 2009. Disarticulation and dispersal processes of Cervid carcass at the Bosque de Riofrio (Segovia, Spain). Journal of Taphonomy 7(2-3): 129-141.

Cain III, J.W., Krausman, P.R. & Germaine, H.L. 2002. *Antidorcas marsupialis*. Mammalian Species 753: 1-7.

Campmas, E. & Beauval, C. 2008. Consommation osseuse des carnivores : résultats de l'étude de l'exploitation de carcasses de boeufs (*Bos taurus*) par des loups captifs. Annales de Paléontologie 94: 167-186.

Carbone, C., Du Toit, J.T. & Gordon, I.J. 1997. Feeding Success in African Wild Dogs: Does Kleptoparasitism by Spotted Hyenas Influence Hunting Group Size? Journal of Animal Ecology 66(3): 318-326.

Carbone, C., Pettorelli, N. & Stephens, P.A. 2010. The bigger they come, the harder they fall: body size and prey abundance influence predator - prey ratios. Biology letters: 1-4.

Cardoso, J.L. 1993. La Hyène des "Oubliettes" de Gargas, *Crocuta crocuta spelaea* (Mammalia, Carnivora). Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle 4e série, 15, section C(1-4): 79-104.

Cardoso, J.L. 1994. *Crocuta crocuta intermedia* (M. de Serres, 1828) (Mammalia, Carnivora) no Plistocénico de Portugal. Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro 80: 89-97.

Cardoso, J.L. 1996. Les grands mammifères du Pléistocène supérieur du Portugal. Essai de Synthèse. Geobios 29(2): 235-250.

Carls, N., Groiss, J.T., Kaulich, B. & Reisch, L. 1988. Neue Beobachtungen in der Mittelpleistozänen Fundstelle von Hunas in LDKR. Nürnberger Land, Vorbericht zu den Grabungskampagnen 1983-1986. Archäologisches Korrespondenzblatt 18(2): 109-119.

Carrion, J.S., Riquelme, J.A., Navarro, C. & Munuera, M. 2001. Pollen in hyaena coprolites reflects late glacial landscape in southern Spain. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 176: 193-205.

Carrion, J.S., Scott, L., Arribas, A., Fuentes, N., Gil-Romera, G. & Montoya, E. 2007. Pleistocene landscapes in central Iberia inferred from pollen analysis of hyena coprolithes. Journal of Quaternary Science 22(2): 191-202.

Cartailhac, E. 1881. Préhistorique dans les Pyrénées de la Haute-Garonne. Pp 730-738. In: Leymerie, A. (ed) Descritpion géologique et paléontologique des Pyrénées de la Haute-Garonne Ed. Privat, Toulouse.

Castanos, P. 2010. Nuevas cavidades con carnivoros y humanos en el Cantabrico Oriental. Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 262-268.

Castel, J.-C. 1999. Comportements de subsistance au Solutréen et au Badegoulien d'apres les faunes de Combe Saunière (Dordogne) et du Cuzoul de Vers (Lot). Université de Bordeaux 1.

Castel, J.-C. 2004. L'influence des canidés sur la formation des ensembles archéologiques, Caractérisation des destructions dues au loup. Revue de Paléobiologie 23: 675-693.

Castel, J.-C., Coumont, M.-P., Boudadi-Maligne, M. & Prucca, A. 2010. Rôle et origine des grands carnivores dans les accumulations naturelles. Le cas des loups (Canis lupus) de l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France). Revue de Paléobiologie 29(2): 411-425.

Castel, J.-C., Mallye, J.-B. & Oppliger, J. 2011. Les petits carnivores dans leurs abris temporaires : choix des espèces et caractéristiques taphonomiques. Implications pour l'archéologie. Pp 77-91. In: Laroulandie, V., et al. (eds) Taphonomie des Petits Vertébrés: Référentiels et Transferts aux Fossiles.

Cavanhié, N. 2006. Caractérisation de l'action taphonomique du porc-épique (Genre *Hystrix*) sur un assemblage osseux du Pléistocène infèrieur final (1,2Ma). Le gisement de Ceyssaguet (Haute-Loire, France). 109p. Toulouse II Le Mirail, Toulouse.

Cavanhié, N. 2007. Etude archéozoologique et taphonomique des grandscarnivores du site Paléolithique moyen de Regourdou (Montignac, Dordogne). 126p. Toulouse II Le Mirail, Toulouse.

Chaput, F. 2001. La faune des grands mammifères du sote Paléolithique moyen de Vergisson II (Saône-et-Loire, France). Archeo-inter-publica 1: 19-44.

Chase, P.G. 1990. Sifflets du Paléolithique moyen (?). Les implications d'un coprolithe de coyote actuel. Bulletin de la Société Préhistorique Française 87(6): 165-167.

Chauviré, C. 1962. Les gisements fossilifères quaternaires de Châtillon-Saint-Jean (Drôme). P 216p. Doctorat 3e cycle Géologie Quaternaire, Lyon.

Cheygnier, A. 1963. La caverne de Pair-Non-Pair (Gironde). 213 p. Société archéologique, Bordeaux (FR).

Christol, J. & Bravard, A. 1828. Mémoires sur de nouvelles espèces d'Hyènes fossiles découvertes dans la caverne de Lunel-Viel près Montpellier. Mémoire de la Société d'Histoire Naturelle de Paris 4: 368-378.

Churcher, C.S. 1993. *Equus grevyi*. Mammalian Species 453: 1-9.

Churcher, C.S. 2000. Archaeozoology & Palaeontology. P 8. In: Mills, A.J. (ed) Report presented to the Supreme Council of Antiquities, Egypt, on the 2000 season of the Dakhleh Oasis project.

Churcher, C.S. 2001. Archaeozoology & Palaeontology. P 2. In: Mills, A.J. (ed) Report to the Supreme Council of Antiquities on the 2000/2001 field activities of the Dakhleh Oasis project.

Clot, A. 1971. Etude paléontologique de la grotte de l'Oeil du Neez, à Rébénacq (Pyrénées-atlantiques). Document de la Société Ramond: 61-85.

Clot, A. 1980. La grotte de la Carrière (Gerde, Haute-Pyrénés, France). Stratigraphie et Paléontologie des Carnivores. 239p. Université Paul Sabatier, Toulouse.

Clot, A. 1987. La Grotte de Gerde (Hautes- Pyrénées). Site préhistorique et paléontologique.

Clot, A. & Duranthon, F. 1990. Les mammifères fossiles du Quaternaires dans les Pyrénées. 159 p., Toulouse.

Cochard, D. 2004. Etude taphonomique des léporidés d'une tanière de renard actuelle : apport d'un référentiel à la reconnaissance des accumulations anthropiques. Revue de Paléobiologie 23(2): 659-673.

Cohen, J.A. 1978. *Cuon alpinus*. Mammalian Species 100: 1-3.

Cohen, J.E., Pimm, S.L., Yodzis, P. & Saldana, J. 1993. Body Sizes of Animal Predators and Animal Prey in Food Webs. Journal of Animal Ecology 62(1): 67-78.

Coiffard, J. 1913. Annexe XI. Le Tour du Cluzeau. Bulletin et Mémoires de la société archéologique et historique de la Charente 8e série t.IV: LXXXVII ; XCI-XCV.

Cooper, S.M. 1989. Clan sizes of Spotted Hyaenas in the Savuti Region of the Chobe National Park, Botswana. Botswana Notes and Records 21: 121-133.

Cooper, S.M. 1990. The hunting behavior of spotted hyaena (*Crocuta crocuta*) in a region containing both sedentary and migratory populations of herbivores. African Journal of Ecology 28: 131-141.

Cordy, J.-M. 1980. Le Paléokarst de la Belle-Roche (Sprimont, Liège) : premier gisement paléontologique et archéologique du Pléistocène moyen ancien en Belgique. Compte Rendu de l'Académie des Sciences 291(Série D): 749-751.

Costamagno, S. 1999 (a). Stratégies de Chasse et Fonction des Sites au Magdalénien dans le Sud de la France. Université de Bordeaux 1, Bordeaux.

Costamagno, S. 1999 (b). Coudoulous II : Taphonomie d'un aven-piège. Contribution des accumulations d'origine naturelle à l'interprétation des archéofaunes du paléolithique moyen. Anthropozoologica 29: 13-32.

Costamagno, S., Beauval, C., Lange-Badré, B., Vandermeersch, B., Mann, A. & Maureille, B. 2008. Homme ou carnivores ? Protocole d'étude d'ensembles osseux mixtes : l'exemple du gisement moustérien des pradelles (marillac-le-franc, charente). P@lethnologie 1: 372-400.

Coulonges, L. & Lansac, A. 1954. La grotte de la Pronquière (St-Georges, Lot et Garonne). Bulletin de la Société d'Etudes et de Rcherches Préhistoriques 4: 25-32.

Coumont, M.-P. 2006. Taphonomie Préhistorique: Mammifères fossiles en contexte naturel, les avens-pièges, apport pour l'étude des archéofaunes. Thèse de Doctorat. UFR Civilisations et Humanité Université Aix-Marseille I - Université de Provence, Aix-Marseille.

Coumont, M.-P. 2009. Proposition d'un référentiel taphonomique fossile de faunes issues d'avens-pièges. Annales de Paléontologie 95(1): 1-20.

Creel, S. & Creel, N.M. 1995. Communal hunting and pack size in African wild dog, *Lycaon pictus*. Animal Behaviour 50: 1325-1339.

Crégut-Bonnoure, E. 1992. Intérêt biostratigraphique de la morphologie dentaire de *Capra* (Mammalia, Bovidae). Annales Zoologici Fennici 28: 273-290.

Crégut-Bonnoure, E. 1996. Ordre des Carnivores. *in* Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe. Sous la direction de C. Guérin et M. Patou-Mathis, Paris.

Crégut-Bonnoure, E. 1997. The saalian ursus thibetanus from france and italy. Geobios 30(2): 285-294.

Crégut-Bonnoure, E. 2005. Nouvelles données paléogéographiques et chronologiques sur les *Caprinae* (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe. Munibe 57: 205-219.

Crégut-Bonnoure, E. 2006. European Ovibovini, Ovini and Caprini (Caprinae, Mammalia) from the Plio-Pleistocene : new interpretations. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 256: 139-158.

Crégut-Bonnoure, E., Argant, J., Bailon, S., Boucher, C., Boulbes, N., Bournery, A., Debard, E., Laudet, F., Margarit, X., Oppliger, J. & Thinon, M. 2007. Rapport d'opération 2007 : Coulet des Roches (Monieux, Vaucluse). P 101.

Crégut-Bonnoure, E., Argant, J., Bailon, S., Boulbes, N., Buisson-Catil, J., Debard, E., Desclaux, E., Oppliger, J., Roger, T. & Thinon, M. 2009. Rapport d'opération 2009 : Coulet des Roches (Monieux, Vaucluse). P 192pp.

Crégut-Bonnoure, E., Argant, J., Boulbes, N., Debard, E. & Magnin, F. 2008. Rapport d'opération 2008 : Coulet des Roches (Monieux, Vaucluse). P 65.

Crégut-Bonnoure, E., Desclaux, E., Lateur, N., Manzano, A. & Roger, T. 2010. Rapport de Synthèse 2007-2010 - Coulet des Roches (Monieux, Vaucluse). P 133.

Crégut-Bonnoure, E. & Dimitrijevic, V. 2006. *Megalovis balcanicus* sp. nov. and *Soergelia intermedia* sp. nov. (Mammalia, Bovidae, Caprinae), new Ovibovini from the Early Pleistocene of Europe. Revue de Paléobiologie 25(2): 723-773.

Crégut-Bonnoure, E. & Fosse, P. 2001. Holocene Brown Bears (*Ursus arctos* L.) in natural traps : exceptional sites of Mont Ventoux (Vaucluse, France). Cadernos 26: 325-340.

Croitor, R. & Bonifay, M.-F. 2001. Etude préliminaire des cerfs du gisement Pléistocène inférieur de Ceyssaguet (Haute-Loire). Paléo 13: 129-144.

Croitor, R., Bonifay, M.-F. & Brugal, J.-P. 2008. Systematic revision of the endemic deer *Haploidoceros* n. gen. *mediterraneus* (Bonifay, 1967) (Mammalia, Cervidae) from the Middle Pleistocene of Southern France. Palaontologische Zeitschrift 82(3): 325-346.

Croizet, l.A. & Jobert, A. 1828. Recherches sur les Ossemens Fossiles du Département du Puy-de-Dôme., Clermont-Ferrand.

Cruz-Uribe, K. 1991. Distinguishing Hyena from Hominid Bone Accumulations. Journal of Field Archaeology 18(4): 467-486.

Cuenca-Bescos, G., Ramon del Rio, D. & Canudo, J.I. La Cueva de los Huesos de Obon: un cubil de hiena del Pliestoceno medio de Teruel (Espana). Los cubiles actuales de hiena: sintesis criteria de sus caracteristicas tafonomicas a partir de la excavacion de nuevos yacimientos (Republica de Djibuti, Africa del Sur) y la informacion publicada. Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 270-280.

Currier, M.J.P. 1983. *Felis concolor*. Mammalian Species 200: 1-7.

Cuvier, G. 1812. Recherches sur les Ossements Fossiles de Quadrupèdes. 682 p. Deterville, Paris.

Cuvier, G. 1825. Recherches sur les ossements fossiles., Paris.

D.

Dagg, A.I. 1971. *Giraffa camelopardalis*. Mammalian Species 5: 1-8.

D'Andrea, A.C. & Gotthardt, R.M. 1984. Predator and Scavenger Modification of Recent Equid Skeltal Assemblages. Arctic 37(3): 276-283.

Danilkin, A.A. 1995. *Capreolus pygargus*. Mammalian Species 512: 1-7.

Dart, R. 1956. The Myth of the Bone-Accumulating Hyena. American Anthropologist 58(1): 40-62.

Dart, R. 1957. The osteodontokeratic culture of Australopithecus prometheus. Transvaal Museum Memoirs 10: 1-105.

Dart, R. 1958. The Minimal Bone-Breccia Content of Makapansgat and the Australopithecine Predatory Habit. American Anthropologist 6(5): 923-931.

Darwent, C.M. & Lyman, R.L. 2002. Detecting the postburial fragmentation of carpals, tarsals and phalanges. Pp 355-377. In: Haglund, W.D. & Sorg, M.H. (eds) Advances in forensic taphonomy : method, theory and archaeological perspectives, CRC Press.

Daura, J., Sanz, M., Rosell, J. & Julià, R. 2010. La Cova del Coll Verdaguer (Cervello, Barcelona): un cubil de hiena y oso con presencia humana durante el Paleolitico Medio. Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 502-508.

Daura, J., Sanz, M., Rosell, J. & Julià, R. 2010. Un cubil de carnivoros del Pleistoceno medio y superior con escasa presencia humana: la Cova del Rinoceront (Castelldefels, Barcelona). Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 495-499.

David, F. 2004. Note sur l'hyène des cavernes (Crocuta Crocuta spelaea G.) dans trois secteurs de la grotte du Renne à Arcy-sur-Cure (Yonne) : Moustérien de la Galerie Schoepflin et de la Rotonde, Châtelperronien du Xc. Revue de Paléobiologie 23 (2): 761-769.

David, F. & Prat, F. 1965. Considérations sur les faunes de la Chaise (commune de Vouthon, Charente). Abris Suard et Bourgeois-Delaunay. Bulletin de l'Association française pour l'Etude du Quaternaire 2(3-4): 222-231.

Davis, S.J.M., Robert, I. & Zilhao, J. 2007. Caldeirao cave (Central Portugal) - whose home? Hyaena, man, bearded vulture. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 259: 213-226.

Davis, S., Robert, I. & Zilhão, J. 2010. La Cueva de Caldeirão, (Portugal Central) ¿El hogar de hienas, hombres, quebrantahuesos...? Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 282-296.

Dawkins, W.B. 1877. On the Mammalia and Traces of Man Found in the Robin Hood Cave. The Journal of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland 6: 95-97.

De Lumley, H. 1965. Le Paléolithique inférieur et moyen du Midi Méditerranéen dans son cadre géologique (Ligurie, Provence, Bas-Languedoc, Roussillon, Catalogne). 4 vol. Géologie Faculté des Sciences de l'Université de Paris, Paris.

De Lumley, H. 1969. Les Coprolithes de la cabane acheuléenne du Lazaret. 1.-Etude Morphologique. 121-122.

De Ruiter, D. & Berger, L.R. 2000. Leopards as Taphonomic Agents in Dolomitic Caves-Implications for Bone Accumulations in the Hominid-bearing Deposits of South Africa. Journal of Archaeological Science 27: 665-684.

De Serres, M. 1836. Essai sur les Cavernes à ossemens et sur les causes qui les y ont accumulés. 275p., Montpellier.

De Serres, M., Dubreuil & Jeanjean 1828. Mémoire sur les diverses espèces d'hyènes fossiles découvertes dans les cavernes de Lunel-Viel (Hérault). Mémoire du Muséum d'Histoire Naturelle: 270-311.

De Serres, M., Dubreuil & Jeanjean 1839. Recherches sur les ossemens humatiles des cavernes de Lunel-Viel. 275p., Montpellier.

Deane, N.N. 1962. The spotted Hyaena Crocuta crocuta crocuta. The Lammergeyer 2 (2): 26-43.

Deaujard, C., Geraads, D., Raynal, J.-P., Mohib, A., Gallotti, R. & Sbihi-Alaoui, F.-Z. 2011. Carnivores et/ou hommes dans deux sites moustéro-atériens de Dar Bouazza (Casablanca, Maroc) : les données de la taphonomie. p 49-64. In: Brugal, J.-P., et al. (eds) Prédateur dans tous leurs états. Evolution, Biodiversité, Interactions, Mythes, Symboles. XXXIe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. APDCA, Antibes.

Delagnes, A. & Tournepiche, J.-F. 2010. La Grotte d'Artenac (Saint-Mary, Charente). p 109-116. In: (Dir.), J.B.-C.J.P. (ed) Préhistoire entre Vienne et Charente. Hommes et Sociétés du Paléolithique.

Delagnes, A., Tournepiche, J.-F., Armand, D., Desclaux, E., Diot, M.-F., Ferrier, C., Le Fillâtre, V. & Vandermeersch, B. 1999. Le gisement Pléistocène moyen et supérieur d'Artenac (Saint-Mary, Charente) : premier bilan interdisciplinaire. B.S.P.F. 96(4): 469-496.

Delaney-Rivera, C., Plummer, T.W., Hodgson, J.A., Forrest, F., Hertel, F. & Oliver, J.S. 2009. Pits and pitfalls: taxonomic variability and patterning in tooth mark dimensions. Journal of Archaeological Science 36(11): 2597-2608.

D'Errico, F. & Villa, P. 1997. Holes and grooves: the contribution of microscopy and taphonomy to the problem of art origins. Journal of Human Evolution 33: 1-31.

Descombes, J.-C. 1983. Étude paléontologique du gisement pléistocène moyen de Tourville-la-Rivière (Seine-Maritime, France). Bulletin de l'Association française pour l'étude du quaternaire 4: 161-169.

Detrey, J. 1992. L'Abri Cuvier, Fouvent-le-Bas (Haute-Saône). Rapport 1992.

Diedrich, C. 2004. Oberpleistozäne Fleckenhyänenreste (*Crocuta crocuta spelaea* (Goldfuss 1823)) aus Flussterrassenablagerungen in der Münsterländer Bucht (NW Deutschland). Philippia 11(3): 227-234.

Diedrich, C. 2005 (a). Benagte und zerknackte Knochen des eiszeitlichen Pferdes *Equus ferus przewalskii* Poljakoff 1881 aus einem oberpleistozänen Fleckenhyänenhorst des Nordsauerlandes und westfälischen Freidlandfundstellen. Philippia 12(1): 47-62.

Diedrich, C. 2005 (b). Eine oberpleitozäne Population von *Crocuta crocuta spelaea* (Goldfuss 1823) aus dem eiszeitlichen Fleckenhyänenhorst Perick-Höhlen van Hemer (Sauerland, NW Deutschland) und ihr Kannibalismus. Philippia 12(2): 93-115.

Diedrich, C. 2005 (c). Von eiszeitlichen Fleckenhyänen benagte *Mammuthus primigenius* (Blumenbach 1799)-Knochen und -Knabbersticks aus dem oberpleistozänen Perick-Höhlenhorst (Sauerland) und Beitrag zur Taphonomie von Mammutkadavern. Philippia 12(1): 63-84.

Diedrich, C. 2005 (d). Von eiszeitlichen Fleckenhyänen eingeschleppte Reste des Steppenbisons *Bison priscus* Bojanus 1827 aus dem oberpleistozänen Fleckenhyänenhorst des Perick-Hölensystems (NW Deutschland). Philippia 12(1): 21-30.

Diedrich, C. 2005 €. Von oberpleistozänen Fleckenhyänen gesammelte, versteckte, verbissene, zerknackte Knochen und Geweihe des Riesenhirsches *Megaloceros giganteus* (Blumenbach 1799) uas des Perick-Höhlen im Nordsauerland (NW Deutschland). Philippia 12(1): 31-46.

Diedrich, C. 2007. Upper Pleistocene Panthera leo spelaea (Goldfuss, 1810) skeleton remains from Praha-Podbaba and other lion finds from loess and river terrace sites in Central Bohemia (Czech Republic). Bulletin of Geosciences 82(2): 99-117.

Diedrich, C. 2008 (a). Cave bear killers, scavengers between the Scandinavian and Alpine ice shileds - the last hyenas and cave bears in antagonism - and the reason why cave bears hibernated deeply in caves. Stalactite 58e année (2): 53-63.

Diedrich, C. 2008 (b). Spätpleistozäne Höhlenbärreste aus der Hyänen-Freilandhorstfundstelle Battrop (NW Deutschland). Stalactite 58e année (2): 42-47.

Diedrich, C. 2009 (a). Late Pleistocene Hystrix (Acanthion) brachyura Linnaeus 1758 from the Fuchsluken Cave Near Saalfeld (Thuringia, Germany) - A Porcupine and Hyena Den and Contribution to their Palaeobiogeography in Europe. The Open Paleontology Journal 2: 1-9.

Diedrich, C. 2009 (b). Steppe Lion remains imported by Ice Age spotted hyenas into the Late Pleistocene Perick Caves hyena den in Northern Germany. Quaternary Research 71: 361-374.

Diedrich, C. 2009 (c). Upper Pleistocene *Panthera leo spelaea* (Goldfuss, 1810) remains from the Bilstein Caves (Sauerland Karst) and contribution to the steppe lion taphonomy palaeobiology and sexuale dimorphism. Annales de Paléontologie 95: 117-138.

Diedrich, C. 2010. Specialized horse killers in Europe: Foetal horse remains in the Late Pleistocene Srbsko Chlum-Komín Cave hyena den in the Bohemian Karst (Czech Republic) and actualistic comparisons to modern African spotted hyenas as zebra hunters. Quaternary International 220(1-2): 174-187.

Diedrich, C. 2011 (a). The *Crocuta crocuta spelaea* (Goldfuss 1823) population and its prey from the late Pleistocene Teufelskammer Cave hyena den besides the famous Paleolithic Neandertal Cave (NRW, NW Germany). Historical Biology 23(2-3): 237-370.

Diedrich, C. 2011 (b). The largest European lion *Panthera leo spelaea* (Goldfuss 1810) population from the Zoolithen Cave, Germany: specialised cave bear predators of Europe. Historical Biology 23(2-3): 271-311.

Diedrich, C. 2011 (c). Late Pleistocene *Panthera leo spelaea* (Goldfuss, 1810) skeletons from the Czech Republic (Central Europe); their pathological cranial features and injuries resulting from intraspecific fights, conflicts with hyenas, and attacks on cave bears. Bulletin of Geosciences 86(4): 817-840.

Diedrich, C. 2011 (d). Periodical use of the Balve Cave (NW Germany) as a Late Pleistocene *Crocuta crocuta spelaea* (Goldfuss 1823) den: Hyena occupations and bone accumulations vs. human Middle Palaeolithic activity. Quaternary International 233: 171-184.

Diedrich, C. 2012 (a). Cave bear killers and scavengers from the last ice age of central Europe: Feeding specializations in response to the absence of mammoth steppe fauna from mountainous regions. Quaternary International 255: 59-78.

Diedrich, C. 2012 (b). Typology of ice age spotted hyena *Crocuta crocuta spelaea* (goldfuss, 1823) coprolite aggregate pellets from the european late pleistocene and their significance at dens and scavenging sites. Pp 369-377. In: Hunt, A.P., et al. (eds) Vertebrate Coprolites.

Diedrich, C. & Copeland, J.P. 2010. Upper pleistocene gulo gulo (linne, 1758) remains from the srbsko chlum-komin hyena den cave in the bohemian karst, czech republic, with comparisons to contemporary wolverines. Journal of Cave and Karst Studies 72(2): 122-127.

Diedrich, C. & Zak, K. 2006. Prey deposits and den sites of the Upper Pleistocene hyena Crocuta crocuta spelaea (Goldfuss, 1823) in horizontal and vertical caves of the Bohemian Karst (Czech Republic). Bulletin of Geosciences 81(4): 237-276.

Diez Fernandez-Lomana, J.C., Pérez Lopez, S. & Martinez Moreno, J. 2010. Restos de Neandertales y hiénidos en la Peninsula Ibérica. Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 230-244.

Diez, J.C., Moreno, V., Rodriguez, J., Rosell, J., Caceres, I. & Huguet, R. 1999. Estudio arqueológico de los restos de macrovertebrados de la Unidad III de Galería (Sierra de Atapuerca). p 265-281. In: Carbonell Roura, E., et al. (eds) Atapuerca : ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería, Arqueología en Castilla y León, 7.

Discamps, E. 2008. Identification d'épisodes de recrudescence de l'hyène des cavernes (Pléistocène supérieur, Sud-Ouest de la France). 71p. Institut de Préhistoire et de Géologie du Quaternaire Université Bordeaux 1, Bordeaux.

Discamps, E. 2010. A "hyena event" at the Middle-to-Upper Palaeolithic transition ? Preliminary results from the South-West of France. Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 510-516.

Discamps, E. 2011 (a). Hommes et hyènes face aux recompositions des communautés d'Ongulés (MIS 5-3) : Eléments pour un cadre paléoécologique des sociétés Paléolithique moyen te supérieur ancien d'Europe de l'Ouest. 438p. Université Bordeaux 1, Bordeaux.

Discamps, E. 2011 (b). La place du Rhinocéros dans le régime alimentaire des hyènes à Camiac (Gironde, France) et ses implications pour la compétition avec les derniers néandertaliens. p 35-50. In: Brugal, J.-P., et al. (eds) Prédateur dans tous leurs états. Evolution, Biodiversité, Interactions, Mythes, Symboles. XXXIe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. APDCA, Antibes.

Dominguez-Rodrigo, M. 1999. Flesh avaibility and bone modifications in carcasses consumed by lions: palaeoecological relevance in hominid foraging patterns. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 149: 373-388.

Dominguez-Rodrigo, M. 2003. Hungry Lions. Journal of Taphonomy The Taphonomist's Corner 1(1): 67.

Dominguez-Rodrigo, M. & Pickering, T.R. 2010. A Multivariate Approach for Discriminating Bone Accumulation Created by Spotted Hyenas and Leopards: Harnessing Actualistic Data from East and Southern Africa. Journal of Taphonomy 8(2-3): 155-179.

Dominguez-Rodrigo, M. & Piqueras, A. 2003. The use of tooth pits to identify carnivore taxa in tooth-marked archaeofaunas and their relevance to reconstruct hominid carcass processing behaviours. Journal of Archaeological Science 30: 1385-1391.

Drouet-Hoguet, N. 2007. Influence des activités anthropogéniques sur le régime alimentaire et la réponse numérique de la hyène tachetée en savane arborée dystrophique dominée par l'éléphant. 173p. UMR CNRS 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive Université Claude Bernard Lyon I, Lyon.

Dufour, R. 1989. Les carnivores pléistocènes de la Cavernes de Malarnaud (Ariège). Collection E. Harlé. Muséum d'Histoire Naturelle de Bordeaux Institut du Quaternaire de l'Université de Bordeaux I, Bordeaux.

Dumuys, L. 1903. Lettre de M/ Léon Dumuys sur les trouvailles faites par Monsieur Blanc-Fontenille dans la grotte située près de Villebois-Lavalatte, au lieu dit le Trou du Cluzeau. Bulletin et Mémoires de la société archéologique et historique de la Charente: XXVI.

Duncan, P.e.b. 1992. Zebras, Asses, and Horses. An Action Plan for the Conservation of Wild Equids. IUCN Gland, Switzerland.

Duthie, A.G. & Skinner, J.D. 1986. Osteophagia in the Cape Porcupine *Hystrix africaeaustralis*. South African Journal of Zoolology 21: 316-318.

E.

East, M., Hofer, H. & Turk, A. 1989. Functions of birth dens in spotted hyaenas (Crocuta crocuta). Journal of Zoology 219: 690-697.

East, M.L. & Hofer, H. 1998. Cultural and Public Attitudes: Improving the Relationship between Humans anf Hyaenas. p 96-102. In: Mills, G. & Hofer, H. (eds) Hyaenas.

East, R.e.b. 1988. Antelopes : Global Survey and Regional Action Plans. Part 1. East and Northeast Africa. 103 p. IUCN Gland, Switzerland.

East, R.e.b. 1999. African Antelope Database 1998. 454 p. IUCN Gland, Switzerland.

Echassoux, A. 2001. Etude paléoécologique, taphonomique et archéozoologique des faunes de grands mammifères de la grotte du Vallonnet, Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. 542p. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Echassoux, A. 2004. Etude taphonomique, paléoécologique et archéozoologique des faunes de grands mammifères de la seconde moitié du Pléistocène inférieur de la Grotte du Vallonet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France). L'Anthropologie 108: 11-53.

Egeland, A.G., Egeland, C.P. & Bunn, H.T. 2008. Taphonomic Analysis of a Modern Spotted Hyena (*Crocuta crocuta*) Den From Nairobi, Kenya. Journal of Taphonmy 6(3-4): 275-299.

Ehrenberg, K. 1966. Die Teufels- oder Fuchsenlucken bei Eggenburg (N.O.). 158 p., Wien.

Ehrenberg, K. 1938-1940. Die Teufels- oder Fuchsenlucken bei Eggenburg, Niederdonau. Abhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien Band XVII(Heft 1).

Eloff, F.C. 1964. On the predatory habits of lions and hyaenas. Koedoe 7: 105-112.

Eloff, F.C. 1984. Food Ecology of the Kalahari Lion *Panthera leo vernayi*. Supplement to Koedoe: 249-258.

Enloe, J.G., David, F. & Baryshnikov, G. 2000. Hyenas and Hunters: Zooarchaeological Investigations at Prolom II Cave, Crimea. International Journal of Osteoarchaeology 10: 310-324.

Esteban-Nadal, M. 2012. Can Archaeozoology and Taphonomy contribute to knowledge of the feeding habits of the Iberian wolf? Journal of Archaeological Science 39(10): 3208-3216.

Esteban-Nadal, M., Caceres, I. & Fosse, P. 2010. Characterization of a current coprogenic sample originated by *Canis lupus* as a tool for identifying a taphonomic agent. Journal of Archaeological Science 37: 2959-2970.

Estes, R.D. 1999. The Safari Companion. A Guide to Watching African Mammals. 459 p. Chelsea Green Publishing Company.

Estévez 1979. Mollet I. 5p. La Fauna del Pleistoceno Catalan.

Ewer, R.E.F. 1955. The fossil carnivores of the Transvaal caves. The Hyaenidae, other than *Lycyaena*, of Swartkrans and Sterkfontein. Proceedings of the Zoological Society of London 124: 815-837.

F.

Faith, J.T. 2007. Source of Varition in Carnivore Tooth-Mark Frequencies in a Modern Spotted Hyena (*Crocuta crocuta*) den Assemblage, Amboseli Park, Kenya. Journal of Archaeological Science 34: 1601-1609.

Faith, J.T. & Behrensmeyer, A.K. 2006. Changing patterns of carnivore modification in a landscape bone assemblage, Amboseli Park, Kenya. Journal of Archaeological Science 33: 1718-1733.

Favraud 1902. Résultat des fouilles poursuivies par M. Brunet dans la grotte de la Cigogne. Bulletin et Mémoires de la société archéologique et historique de la Charente: LXX-LXXI.

Favraud 1905. Note sur les fouilles de M. Brunet à la grotte de La Sigogne. Bulletin et Mémoires de la société archéologique et historique de la Charente: XXX.

Fedosenko, A.K. & Blank, D.A. 2001. *Capra sibirica*. Mammalian Species 675: 1-13.

Feldhamer, G.A., Farris-Renner, K.C. & Barker, C.M. 1988. *Dama dama*. Mammalian Species 317: 1-8.

Fernandez, P. & Guadelli, J.-L. 2008. Etude préliminaire des grands mammifères du repaire d'hyènes de Redaka II (Bulgarie du Nord-Ouest) : Paléontologie, Paléoécologie et Taphonomie. Quaternaire 19(1): 43-86.

Fernandez, P.M., Cruz, I. & Forlano, A.I. 2010. Sitio 37: una madriguera de carnivoro en el norte de la Patagonia Andina (Cholila, Provincia de Chubut, Argentina). Zooarqueologia a principios del siglo XXI: Aportes teoricos, metodologicos y casos de estudio: 1-11.

Fernandez Rodriguez, C. 2010. El registro de hienas y otros carnivoros en la cueva de A Valiña (Lugo, España). Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 310-320.

Fernàndez Rodriguez, C., Ramil Rego, P. & Martinez Cortizas, A. 1995. Chracterization and Depositional Evolution of Hyaena (*Crocuta crocuta*) Coprolites from La Valiña Cave (Northwest Spain). Journal of Archaeological Science 22: 597-607.

Ficcarelli, G. & Torre, D. 1970. Remarks on the taxonomy of hyaenids. Palaeontographia Italica LXVI: 13-33.

Flerov, K.K. 1969. Die Bison-Reste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar in das Pleistozän von Süssenborn. Paläontologische Abhandlungen (Abteilung A, Paläozoologie) 3/3-4: 489-520.

Flerow, C.C. 1978. Die Bison-Reste aus den Travertinen von Burgtonna in Thüringen. Quartärpaläontologie 3: 107-112.

Fosse, P. 1994 (a). Taphonomie Paléolithique : Les grands mammifères de Soleilhac (Haute-Loire) et de Lunel-Viel 1 (Hérault). 318p. Laboratoire d'Anthropologie et de Préhistoire des Pays de la Méditerranée Occidentale Laboratoire de Géologie du Quaternaire Université de Provence - Aix-Marseille I, Aix-Marseille.

Fosse, P. 1994 (b). L'hyène des cavernes comme agent d'accumulation des ossements à Lunel-Viel 1 (Hérault, France) : observations préliminaires. 91-96.

Fosse, P. 1995. Le rôle de l'hyène dans la formation des assemblages osseux : 150 ans de controverses. Paleo n°7 (L'apport des anciens textes de préhistoire et de paléontologie du Quaternaire aux études taphonomiques actuelles).

Fosse, P. 1996. La grotte n°1 de Lunel-Viel (Hérault, France) : repaire d'hyènes du pléistocène moyen, étude taphonomique du matériel osseux. Paleo n°8: 47-81.

Fosse, P. 1997 (a). Les repaires d'hyènes des cavernes (*Crocuta crocuta spelaea* Gold.) : Répartitions géo-chronologique et remarques taphonomiques sur les assemblages osseux. Proceedings of the 12th International Congress of Speleology, La Chaux-de-Fonds, Switzerland.

Fosse, P. 1997 (b). Variabilité des assemblages osseux créés par l'hyène des cavernes. Paléo 9: 15-54.

Fosse, P., Besson, J.-P., Laborde, H., Thomas-Cantie, F., Cazenave, G., Delmasure, M.C., Leveque, T., Laudet, F. & Quiles, J. 2004. Denning Behaviour of "Modern" Brown Bear (*Ursus arctos*, L.) in Caves : Biological and Paleontological Considerations from the French Pyrenean Sites. Actes du 9e Symposium international sur l'ours des cavernes. Cahiers Scientifiques. Hors Série n°2: 171-182.

Fosse, P., Avery, G., Fourvel, J.-B., Lesur-Gebremariam, J., Monchot, H., Brugal, J.-P., Kolska Horwitz, L. & Tournepiche, J.-F. 2010. Los cubiles actuales de hiena: sintesis criteria de sus caracteristicas tafonomicas a partir de la excavacion de nuevos yacimientos (Republica de Djibuti, Africa del Sur) y la informacion publicada. Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 108-117.

Fosse, P., Avery, G., Selva, N., Smietana, W., Okarma, H., Wajrak, A., Fourvel, J.-B. & Madelaine, S. 2011. Taphonomie comparée des os longs d'ongulés dévorés par les grands prédateurs modernes d'Europe et d'Afrique (*C. lupus, P. brunnea*). p 127-156. In: Brugal, J.-P., et al. (eds) Prédateur dans tous leurs états. Evolution, Biodiversité, Interactions, Mythes, Symboles. XXXIe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. APDCA, Antibes.

Fosse, P., Esteban-Nadal, M., Avery, G., Vigne, J.-D., Meniel, P., Magniez, P., Madelaine, S., Fourvel, J.-B., Brugal, J.-P. & Tournepiche, J.-F. 2012. Gastric erosion on artiodactyl acropodials eaten by large carnivores and vultures: a taphonomic comparison. 2nd ICAZ Taphonomy Working Group " Taphonomy and archaeozoological research: recent approaches", 12th-14th September 2012, Santander (Spain).

Fosse, P., Fourvel, J.B., Madeleine, S. & Avery, G. 2010. Hyaena (Pachycrocuta, Crocuta) as a significant predator and/or scavenger on Pleistocene megaherbivores (Elephantidae, Rhinocerotidae, Hippopotamidae): taphonomic considerations from some French Pleistocene sites. The World of Mammoths: Vth International Conference on Mammoths and their Relatives. From The Pliocene to Present-Day: Biotopes, Evolution and Human Impact., Le Puy-en-Velay, 30th august-4yth september 2010.

Fosse, P. & Guadelli, J.-L. 1999. Intérêt de la Grotte de Conives (Saint-Marcel, Indre) dans l'interprétation des vestiges osseux de repaires d'hyènes: Implications sur le comportement des groupes humains paléolithiques. 8p.

Fosse, P., Laudet, F., Selva, N. & Wajrak, A. 2004. Premières observations néotaphonomiques sur les assemblages osseux de Bialowieza (N.-E. Pologne) : intérêts pour les gisements pléistocènes d'Europe. Paléo 16: 91-116.

Fosse, P. & Philippe, M. 2005. La faune de la grotte Chauvet : paléobiologie et anthropozoologie. Bulletin de la Société Préhistorique Française Travaux 6: 89-102.

Fourvel, J.-B. 2007. Caractérisation des destructions produites par l'hyène des cavernes (*Crocuta crocuta spelaea*) sur le squelette appendiculaire des grands bovidés (*Bos/Bison*) dans une grotte-repaire du Pléistocène supérieur (Conives, Indre, France). 176p. Université de Toulouse II-Le Mirail, Toulouse.

Fourvel, J.-B. 2008. Etude paléontologique et taphonomique des vestiges osseux d'une tanière l'hyène tachetée fossile (Crocuta crocuta spelaea) du Pléistocène Supérieur : Conives (Indre, France). 135p. Université de Toulouse, Toulouse.

Fourvel, J.-B. 2010. Identifying the Predator: A Cautionary Example. Journal of Taphonomy 8(4): 335-336.

Fourvel, J.B., Fosse, P., Crégut-Bonnoure, E., Slimak, L. & Tournepiche, J.-F. 2012. Characterization of bear remains consumption by Pleistocene large carnivores (*Felidae, Hyaenidae, Canidae*). The 18th International Cave Bear Symposium, Baile Herculane, Romania, 20-22 September 2012: Abstract.

Fourvel, J.-B., Fosse, P., Lesur-Gebremariam, J. & Monchot, H. 2010. De l'acquisition à l'accumulation: analyse du transport différentiel d'éléments squelettiques par des hyènes modernes (*C. crocuta* et *H. hyaena*) de Djibouti. 11th International Conference of Archaeozoology: Abstract.

Fourvel, J.-B. & Mwebi, O. 2011. Hyenas' level of dependence on livestock in pastoralist areas in the Republic of Djibouti and Kenya: relation between prey availability and bone consumption sequence. p 157-176. In: Brugal, J.-P., et al. (eds) Prédateur dans tous leurs états. Evolution, Biodiversité, Interactions, Mythes, Symboles. XXXIe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. APDCA, Antibes.

Foust, J.L. 2007. The use of tooth pit and tooth/jaw measurements to identify carnivore taxa responsible for damage on scavenged bone. 60p. University of Montana.

Frank, L.G. 1986. Social organization of the spotted hyaena (*Crocuta crocuta*). I. Demography. Animal Behaviour 34: 1500-1509.

Frank, L.G. 1986. Social organization of the spotted hyaena *Crocuta crocuta*. II. Dominance and reproduction. Animal Behaviour 34: 1510-1527.

Franzmann, A.W. 1981. *Alces alces*. Mammalian Species 154: 1-7.

G.

Galiano, H. & Frailey, D. 1977. *Chasmaporthetes kani*, New Species from China, With Remarks on Phylogenetic Relationship of Genera within the Hyaenidae (Mammalia, Carnivora). American Museum Novitates 2632: 1-16.

Galik, A. 1997. Die Ungulata aus der Schusterlucke im Kremstal (Wald vier tel, Niederösterreich). Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Niederösterreichischen Landesmuseum 10: 83-103.

Galobart, A., Anton, M. & Maroto, J. 2003. Hiénidos y canidos de los yacimientos de Incarcal (Girona, NE de la Peninsula Ibérica). Una aproximacion a la paleobiologia del hiénodo del Pleistoceno inferior. Paleontologia i Evolucio 34: 79-98.

Gamble, C. 1979. Hunting strategies in the Central European Palaeolithic. Proceedings of the Prehistoric Society 45: 35-52.

Garcia, M.A. 2004. L'ours qui a vu l'homme qui a vu l'ours, qui a vu... Revue de Paléobiologie 23(2): 927-932.

Garcia, M.A. 2005. Ichnologie générale de la grotte Chauvet. Bulletin de la Société Préhistorique Française 102(1): 103-108.

Gardeisen, A. 1994. Restes fauniques et stratégies de chasse dans le Pléistocène supérieur de la grotte ouest du Portel (Ariège, France). P 484. Université Montpellier III.

Garrido, G., Garcia Solano, J.A., Viseras, C., Soria, J.M. & Arribas, A. 2010. Taphonomic approach to Fonelas P-1 site (late Upper Pliocene, Guadix basin, Granada): descriptive taphonomic characters related to hyaenid activity. Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 132-146.

Gasaway, W.C., Mossestad, K.T. & Stander, P.E. 1989. Demography of Spotted Hyaenas in an Arid Savanna, Etosha National Park, South West Africa, Namibia. Madoqua 16(2): 121-127.

Gaudry, A. 1876. Matériaux pour l'Histoire des Temps Quaternaires.: 1-62.

Geraads, D. 1979. Nouvelles données sur *Hyaena brevirostris bathygnatha* Dubois (Canivora, Mammalia) du Pléistocène de Java. Comptes Rendus somme de la Société géologique de France. 2: 80-82.

Geraads, D. 1995. Carnivoros Musterienses de la Cueva de Zafarraya (Malaga). Cuaternario y Geomorfologia 9(3-4): 51-57.

Geraads, D. 1997 (a). Carnivores du Pliocène Terminal de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). Geobios 30(1): 127-164.

Geraads, D. 1997 (b). La grande faune associée aux derniers Néandertaliens de Zafarraya (Andalousie, Espagne): systématique et essai d'interprétation. Compte Rendu de l'Académie des Sciences 325: 725-731.

Geraads, D., Raynal, J.-P. & Sbihi-Alaoui, F.-Z. 2010. Mammalian faunas from the Pliocene and Pleistocene of Casablanca (Morocco). Historical Biology 22(1-3): 275-285.

Gervais, P. 1870. Restes fossiles du Glouton receuillis en France. Matériaux pour l'Histoire Primitive et Naturelle de l'Homme et de l'étude du sol, de la faune et de la flore qui s'y rattachent. sixième année (2e série): 284-286.

Gervais, P. 1848-1852. Zoologie et Paléontologie Française (animaux vertébrés) ou nouvelles recherches sur les animaux vivants et fossiles de la France.

Gibbard, P.L. & Head, M.J. 2009. IUGS Ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch with a Base at 2.58 MA. Quaternaire 20(4): 411-412.

Goldfüss, G. 1810. Die Umgebungen von Muggendorf.

Grandal D'Anglade, A. & Lopez Gonzales, F. 2005. Sexual dimorphism and ontogenetic variation in the skull of the cave bear (Ursus spelaeus Rosenmüller) of the European Upper Pleistocene. Geobios 38: 325-337.

Groiss, J.T., Kaulich, B. & Reisch, L. 1998. Hunas, Archiv des Eiszeitalters.: 4.

Groves, C.P. 1972. *Ceratotherium simum*. Mammalian Species 8: 1-6.

Groves, C.P. 1974. Horses, asses and zebras in the wild. David & Charles, Devon.

Grubb, P. 1981. *Equus burchelli*. Mammalian Species 157: 1-9.

Guadelli, J.-L. 1987. Contribution à l'étude des zoocénoses préhistoriques en Aquitaine (Würm ancien et Interstade würmien), 3 Tomes, Texte, Figures, Tableaux. Institut du Quaternaire Université de Bordeaux 1, Talence.

Guadelli, J.-L. 1989. Etude taphonomique du repaire d'Hyènes de Camiac (Gironde, France). Eléments de comparaison entre un site naturel et un gisement préhistorique. Bulletin de l'Association française pour l'Etude du Quaternaire 2: 91-100.

Guérin, C. 2007. Biozonation continentale du Plio-Pléistocène d'Europe et d'Asie occidentale par les mammifères : état de la question et incidence sur les limites Tertiaire/Quaternaire et Plio/Pléistocène. Quaternaire 18(1): 23-33.

Guérin, C., Philippe, M. & Vilain, R. 1979. Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France: Historique et généralités. Nouvelles archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon 17: 11-16.

Guérin, C. & Malvesy, T. 2010. L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). Revue de Paléobiologie 29(2): 427-898.

Guérin, C. & Patou-Mathis, M. 1996. Les grands mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe. Masson ed. 291 p., Paris.

H.

Haas, S.K., Hayssen, V. & Krausman, P.R. 2005. *Panthera leo*. Mammalian Species 762: 1-11.

Hamilton III, W.J., Tilson, R.L. & Frank, L.G. 1986. Sexual Monomorphism in Spotted Hyaenas, Crocuta crocuta. Ethology 71: 63-73.

Hannus, L.A. 2004. Co-habitating predators : the dog plains village sites. Revue de Paléobiologie 23(2): 695-703.

Harlé, E. 1892. Présentation d'os de repas d'hyènes tachetées. Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse 26: 22-25.

Harlé, E. 1894. Découvertes d'ossements d'hyènes rayées dans la grotte de Montsaunès (H.-G.). Bulletin de la société géologique de France XXII(3).

Harlé, E. 1895. Restes d'hyènes rayées de la brèche d'Es-Taliens. Bulletin de la société géologique de France XXIII(3).

Harlé, E. 1899. Catalogue de Paléontologie Quaternaire des Collections de Toulouse. Société d'Histoire Naturelle de Toulouse XXXII: 4-41.

Harlé, E. 1910. La *Hyaena intermedia* et les ossemens humatiles des cavernes de Lunel-Viel. Bulletin de la société géologique de France X(4): 34-50.

Haynes, G. 1980 (a). Evidence of Carnivore Gnawing on Pleistocene and Recent Mammalian Bones. Paleobiology 6(3): 341-351.

Haynes, G. 1980 (b). Prey bones and predators : Potential ecologic information from analysis of bone sites. Ossa 7: 75-97.

Haynes, G. 1982. Utilization of Skeletal Distribution of North American Prey Carcasses. Arctic 35(2): 266-281.

Haynes, G. 1983. A Guide for Differentiating Mammalian Carnivore Taxa Responsible for Gnaw Damage to Herbivore Limb Bones. Paleobiology 9(2): 164-172.

Haynes, G. 1985. On Watering Holes, Mineral Licks, Death, and Predation. p 53-71. In: Mead, J. & Meltzer, D. (eds) Environments and Extinctions : Man in Late Glacial North America. Center for the Study of Early Man, Orono.

Hayward, M.W. 2006. Prey preferences of the spotted hyaena (*Crocuta crocuta*) and degree of dietary overlap with the lion (*Panthera leo*). Journal of Zoology 270: 606-614.

Hayward, M.W. & Kerley, G.I.H. 2005. Prey preferences of the lion (*Panthera leo*). Journal of Zoology London 267: 309-322.

Hayward, M.W., Henschel, P., O'Brien, J., Hofmeyr, M., Balme, G. & Kerley, G.I.H. 2006. Prey preferences of the leopard (*Panthera pardus*). Journal of Zoology 270: 298-313.

Hayward, M.W., Hofmeyr, M., O'Brien, J. & Kerley, G.I.H. 2006. Prey preferences of the cheetah (*Acinonyx jubatus*) (Felidae: Carnivora): morphological limitations or the need to capture rapidly consumable prey before kleptoparasites arrive? Journal of Zoology 270: 615-627.

Hayward, M.W., O'Brien, J., Hofmeyr, M. & Kerley, G.I.H. 2006. Prey preferences of the African Wild Dog *Lycaon pictus* (Canidae: carnivora): Ecological requirements for conservation. Journal of Mammalogy 87(6): 1122-1131.

Hayward, M.W., O'Brien, J. & Kerley, G.I.H. 2007. Carrying capacity of large African predators. Biological Conservation 139: 219-229.

Hemmer, H. 2001. Die Feliden aus dem Epivillafranchium von Untermassfeld. Pp 699-782. In: Kahlke, R.-D. (ed) Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Bonn.

Hendey, Q.B. 1974. The late Cenozoic Carnivora of the south-western Cape Province. Annals of the South African Museum 63: 1-369.

Hendey, Q.B. & Singer, R. 1965. Part III : The Faunal Assemblages from the Gamtoos Valley Shelters. The South African Archaeological Bulletin 20(80): 206-213.

Henschel, J.R. 1986. The Socio-Ecology of a Spotted Hyaena *Crocuta crocuta* clan in the Kruger National Park. P 215. Faculty of Science University of Pretoria, Pretoria.

Henschel, J.R. & Skinner, J.D. 1990. The diet of spotted hyaenas Crocuta crocuta in Kruger National Park. African Journal of Ecology 28: 69-82.

Henschel, J.R., Tilson, R. & von Blottnitz, F. 1979. Implications of spotted hyaena bone assemblage in the Namib desert. South African Archaeological Bulletin 34: 127-131.

Heptner, V.G. & Sludskii, A.A. 1992. Family HYAENIDAE Gray, 1869. p 2-47. In: Hoffmann, R.S. (ed) Mammals of the Soviet Union : Carnivora (Hyaenas and Cats) Smithsonian Institution Libraries, The National Science Foundation, Washington.

Hill, A. 1977. A modern hyena den in Amboseli National Park, Kenya. Pp 137-138. In: Leaky, R.E. & Ogot, B.A. (eds) Proceeding of the 8th Panafrican Congress of Prehistory and Quaternary Studies, Nairobi.

Hill, A. 1978. Hyaenas, bones and fossil man. Kenya, Past and Present 9: 9-14.

Hill, A. 1979. Disarticulation and scattering of mammal skeletons. Paleobiology 5(3): 261-274.

Hill, A. 1980 (a). Early post-mortem damage to the remains of some contemporary east African mammals. p 131-152. In: Behrensmeyer, A.K. & Hill, A. (eds) Fossils in the Making Univ. Chicago Press, Chicago.

Hill, A. 1980 (b). Hyaena Provisioning of Juvenile Offspring at The Den. Mammalia 44(4): 594-595.

Hill, A. 1983. Hyaenas and Early Hominids. p 87-92. In Clutton-Brock, Grigson (ed) Animals and Archaeology: 1) Hunters and their Prey.

Hill, A. 1984. Hyaenas and Hominids : Taphonomy and Hypothesis Testing. p 111-128. In: Foley, R. (ed) Hominid Evolution and Community Ecology. Prehistoric human adaptation in biological perspective.

Hill, A. 1989. Bone Modification by Modern Spotted Hyenas. p 169-178. In: Bonnichen & Sorg, M.H. (eds) Bone Modification.

Hill, A. & Behrensmeyer, A.K. 1984. Disarticulation patterns of some modern East African mammals. Paleobiology 10(3): 366-376.

Hill, A. & Behrensmeyer, A.K. 1985. Natural Disarticulation and Bison Butchery. American Antiquity 50(1): 141-145.

Hillman-Smith, A.K.K. & Groves, C.P. 1994. *Diceros bicornis*. Mammalian Species 455: 1-8.

Hillman-Smith, A.K.K., Owen-Smith, N., Anderson, J., Hall-Martin, A.J. & Selaladi, J.P. 1986. Age estimation of the White rhinoceros (*Ceartotherium simum*). Journal of Zoology 210: 355-379.

Hillson, S. 2005. Teeth, Second Edition. Cambridge University Press ed. 373 p., Cambridge.

Hobson, K.J. 2012. An investigation into prey selection in the Scottish wildcat (*Felis silvestris silvestris*). 68p. London.

Holekamp, K.E., Cooper, S.M., Katona, C.I., Berry, N.A., Frank, L.G. & Smale, L. 1997. Patterns of association among female spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). Journal of Mammalogy 78(1): 55-64.

Holekamp, K.E. & Smale, L. 1990. Provisioning and Food Sharing by Lactating Spotted Hyenas, *Crocuta crocuta* (Mammalia : Hyaenidae). Ethology 86: 191-202.

Hollister, N. 1918. East African mammals in the United States National Museum. Bulletin of the United States National Museum 99: 1-94.

Honer, O.P., Wachter, B., East, M.L. & Hofer, H. 2002. The Response of Spotted Hyaenas to Long-Term Changes in Prey Populations: Functional Response and Interspecific Kleptoparasitism. The Journal of Animal Ecology 71(2): 236-246.

Hooijer, D.A. 1952. The cave hyaena, *Crocuta crocuta spelaea* (Goldfuss), new to the Pleistocene fauna of the Netherlands. Geologie en Mijnbouw 14e Jaargang(11): 385-388.

Horard, M.P. 1990. La grotte de la Roche-au-Loup (Pléistocène, Yonne). Gisement naturel ou site anthropique: analyse de la faune du diverticule. 65p. UER 03 "Art et Archéologie" Université de Paris 1 - Sorbonne (FR), Paris.

Howell, F.C. & Petter, G. 1980. The *Pachycrocuta* and *Hyaena* lineages (Plio-Pleistocene and extant species of the Hyaenidae). Their relationships with Miocene Ictitheres: *Palhyaena* and *Hyaenictitherium*. Geobios 13: 579-623.

Hughes, A.R. 1954 (a). Habits of Hyaenas. South African Journal of Science 51: 156-158.

Hughes, A.R. 1954 (b). Hyaenas versus Autralopithecines as agents of bone accumulation. American Journal of Physical Anthropology XII: 467-486.

Hughes, A.R. 1958. Some Ancient and Recent Observations on Hyaenas. Koedoe 1: 105-114.

Hughes, A.R. 1961. Hyaenas, and bone-gathering by porcupine. The Zoological Society of Southern Africa 1: 35-37.

Hugueney, M. 2004. Les grands rongeurs du Pliocène supérieur de Saint-Vallier (Drôme, France) : Castoridae, Hystricidae (Mammalia, Rodentia). Geobios 37: 126-132.

Huguet, R., Arsuaga, J.L., Pérez-Gonzàlez, A., Arriaza, C., Sala-Burgos, T.N., Laplana, C., Sevilla, P., Garcia, N., Alvarez-Lao, D., Blain, H.-A. & Baquedano, E. 2010. Hominidos y hienas en el Calvero de la Higuera (Pinilla del Valle, Madrid) durante el Pleistoceno Superior. Resultados preliminares. Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 445-458.

Huguet, R., Caceres, I., Diez, C. & Rosell, J. 1999. Estudio tafonómico y zooarqueológico de los restos óseos de macromamíferos de la Unidad GII de Galería (Sierra de Atapuerca). Pp 245-264. In: Carbonell Roura, E., et al. (eds) Atapuerca : ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería, Arqueología en Castilla y León, 7.

I.

Ilany, G. 1975. Hyenas in Israel. Israel - Land and Nature Oct. 1975: 10-18.

Inigo, C., Molero, G. & Maldonado, E. 1998. Los carnivoros del yacimiento pleistoceno de cueva del buho (segovia, españa) y sus huellas de actividad. Estudios Geologicos 54: 65-73.

Iriarte, J.A., Franklin, W.L., Johnson, W.E. & Redford, K.H. 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the American puma. Oecologia 85: 185-190.

J.

Jedrzejewska, B. & Jedrzejewski, W. 1998. Predation in Vertebrate Communities: The Bialowieza Primeval Forest as a case study. 450 p.

Jenks, S.M. & Werdelin, L. 1998. Taxonomy and Systematics of Living Hyaenas (Family *Hyaenidae*). p 8-17. In: Mills, G. & Hofer, H. (eds) Hyaenas.

Jobin, A., Molinari, P. & Breitenmoser, U. 2000. Prey spectrum, prey preference and consumption rates of Eurasian lynx in the Swiss Jura Mountains. Acta Theriologica 45(2): 243-252.

Juillé, B.d. 1873. Compte-Rendu Général sur les fouilles de la Grotte de Loubeau près Melle (Deux-Sèvres). Société de statistique des Deux-Sèvres, Mémoire de la Société.: 241-280.

Julià, R. & de Villalta, J.F. 1984. El yacimiento de vertebrados del Pleistoceno inferior de Crespià (Girona, NE de la Peninsula Ibérica). Acta Geologica Hispanica 19(2): 129-138.

K.

Kahlke, H.-D. 2001. Neufunde von Cerviden-Resten aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld. p 461-482. In: Kahlke, R.-D. (ed) Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen) Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Bonn.

Kahlke, R.-D. 2006. Untermassfeld. A late Early Pleistocene (Epivillafranchian) fossil site near Meiningen (Thuringia, Germany) and its position in the development of the European mammal fauna. BAR International Series 1578: 141.

Kaiser, T.M. & Croitor, R. 2004. Ecological interpretations of early Pleistocene deer (Mammalia, Cervidae) from Ceyssaguet (Haute-Loire, France). Geodiversitas 26(4): 661-674.

Kaulich, B. & Hilpert, B. 2005. Neue Funde von Wollhaarnashörnern (*Coelodonta antiquitatis*) aus der Frankenalb und ihrem westlichen Vorland. *Mitteilungen der Kommission für* Quartärforschung Österreichische *Akademie der Wissenschaften* 14: 73-88.

Keiler, J.-A. 2001. Die Koprolithen aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld. Pp 691-698. In: Kahlke, R.-D. (ed) Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Bonn.

Kempe, S., Al-Malabeh, A., Döppes, D., Frehat, M., Henschel, H.-V. & Rosendahl, W. 2006. Hyena Caves in Jordan. Scientific Annals, School of Geology Aristote University of Thessaloniki (AUTH) Special volume 98: 201-212.

Kerbis Peterhans, J.C. 1990. The Role of Porcupines, Leopards and Hyenas in Ungulate Carcass Dispersal: Implications for Paleoanthropology. 292p. Departement of Anthropology University of Chicago, Chicago.

Kerbis Peterhans, J.C. & Singer, R. 2006. Taphonomy of a lair near the Peers (Or Skildegat) Cave in Fish Hoek, Western Cape Province, South Africa. The South African Archaeological Bulletin 61(183): 2-18.

Kerbis-Peterhans, J.C. & Horwitz, L.K. 1992. A bone assemblage from a striped hyaena (Hyaena hyaena) den in the Negev desert, Israel. Israel Journal of Zoology 37: 225-245.

Khan, E. 1972. On a skull of Shivalik *Crocuta*. *Proceedings of the Indian National Science Academy* 38 A(5-6): 142-147.

Kibii, J.M. 2009. Taphonomic Aspects of African Porcupines (*Hystrix cristata*) in the Kenyan Highlands. Journal of Taphonomy 7(1): 21-27.

Kingswood, S.C. & Blank, D.A. 1996. *Gazella subgutturosa*. Mammalian Species 518: 1-10.

Kingswood, S.C. & Kumamoto, A.T. 1996. *Madoqua guentheri*. Mammalian Species 539: 1-10.

Kingswood, S.C. & Kumamoto, A.T. 1997. *Madoqua kirkii*. Mammalian Species 569: 1-10.

Kitching, J.W. 1963. Bone, tooth and horn tools of Palaeolithic Man, An account of the osteodontokeratic discoveries in Pin Hole Cave, Derbyshire. 55 p. University Press, Manchester (UK).

Klein, R.G. 1982. Age (Mortality) Profiles as a Means of Distinguishing Hunted Species from Scavenged Ones in Stone Age Archeological Sites. Paleobiology 8(2): 151-158.

Klein, R.G. 1983. Palaeoenvironmental implications of quaternary large mammals in the Fynbos Biome. South African National Scientific Programmes Reports 75: 116-138.

Klein, R.G. & Cruz-Uribe, K. 1983. The Computation of Ungulate Age (Mortality) Profiles from Dental Crown Heights. Paleobiology 9(1): 70-78.

Klein, R.G., Cruz-Uribe, K. & Beaumont, P.B. 1991. Environmental, Ecological, and Paleoanthropolical Implications of the Late Pleistocene Mammalian Fauna from Equus Cave, Northern Cape Province, South Africa. Quaternary Research 36: 94-119.

Klein, R.G., Cruz-Uribe, K., Halkett, D., Hart, T. & Parkington, J.E. 1999. Paleoenvironment and Human Behavioral Implications of the Boegoeberg 1 Late Pleistocene Hyena Den, Nothern Cape Province, South Africa. Quaternary Research 52: 393-404.

Klein, R.G. & Scott, K. 1989. Glacial/Interglacial Size Variation in Fossil Spotted Hyenas (*Crocuta crocuta*) from Britain. Quaternary Research 32: 88-95.

Klippel, W.E., Snyder, L.M. & Parmalee, P.W. 1987. Taphonomy and archaeologically recovered mammal bone from southeast Missouri. Journal of Ethnobiology 7(2): 155-169.

Knox, R. 1822. Notice relative to the habits of the hyaenas in southern Africa. Transactions of the Wernerian natural and historical Society 4: 383.

Köhler-Rollefson, I.U. 1991. *Camelus dromedarius*. Mammalian Species 375: 1-8.

Kolar, B. 2004. Das Nahrungsverhalten von Braunen Hyänen (Hyaena brunnea) an einer Robbenkolonie in Namibia unter besonderer Berücksichtigung der Konkurrenz- und Räuber-Beute- Verhältnisse. 72p. Fakultät für Biologie Eberhard-Karls Universität Tübingen, Tübingen.

Kolska Horwitz, L. 1990. The origin of partially digested bones recovered from archaeological contexts in Israel. Paléorient 16(1): 97-105.

Kolska Horwitz, L. & Goldberg, P. 1989. A Study of Pleistocene and Holocene Hyaena Coprolites. Journal of Archaeological Science 16: 71-94.

Kretzoi, M. 1989. Zur stratigraphischen stellung der fauna von Vertesszöllös und Petralona. Ethnographisch-archäologische Zeitschrift 30(3): 451-463.

Kruuk, H. 1972. The Spotted Hyena : A Study of Predation and Social Behavior. 335 p.

Kruuk, H. 1976. Feeding and social behaviour of the striped hyaena (Hyaena vulgaris Desmarest). East African Wildltfe Journal 14: 91-111.

Kühtreiber, T. & Kunst, K. 1995. Das Spätglazial in der Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge (Oberösterreich) : Artefakte, Tierreste, Fundschichtbildung. p 83-120. In: Rabeder, G. & Withalm, G. (eds) Die Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge.

Kuhn, B.F. 2005. The faunal assemblages and taphonomic signatures of five striped hyaena (*Hyaena hyaena syriaca*) dens in the desert of Eastern Jordan. Levant 37: 221-234.

Kuhn, B.F. 2006. The Collection Behaviour and Taphonomic Signatures of Hyaenids. 199p. Departement of Anatomy and Physiology, Wildlife Unit, Faculty of Veterinary Science University of Pretoria, Pretoria.

Kuhn, B.F. 2011. Hyaenids: Taphonomy and Implications for the Palaeoenvironment. 215 p. Cambridge Scholars Publishing.

Kuhn, B.F. 2012. Bone Accumulations of SPotted Hyaenas (*Crocuta crocuta,* Erxleben, 1777) as Indicators of Diet and Human Conflict; Mashatu, Botswana. International Journal of Ecology Volume 2012: 1-6.

Kuhn, B.F., Berger, L.R. & Skinner, J.D. 2008 (a). Examining Criteria for Identifying and Differentiating Fossil Faunal Assemblages Accumulated by Hyenas and Hominins using Extant Hyenid Accumulations. International Journal of Osteoarchaeology: 1-21.

Kuhn, B.F., Wiesel, I. & Skinner, J.D. 2008 (b). Diet of brown hyaenas (*Parahyaena brunnea*) on the Namibian coast. Transactions of the Royal Society of South Africa 63(2): 1-8.

Kuhn, B.F., Berger, L.R. & Skinner, J.D. 2009. Variation in tooth mark frequencies on long bones from the assemblages of all three extant bone-collecting hyaenids. Journal of Archaeological Science 36(2): 297-307.

Kuhn, B.F., Werdelin, L., Harstone-Rose, A., Lacruz, R.S. & Berger, L.R. 2011. Carnivoran Remains from the Malapa Hominin Site, South Africa. PLoS ONE 6(11): 1-11.

Kuntz, D. 2011. Ostéométrie et migration(s) du Renne (*Rangifer tarandus*) dans le Sud-Ouest de la France au cours du dernier Pléniglaciaire et du Tardiglaciaire (21500-13000 Cal. BP). 489p. Thèse de Doctorat, Université de Toulouse II Le Mirail, Toulouse.

Kurtén, B. 1956. The Status and Affinities of *Hyaena sinensis* Owen and *Hyaena ultima* Matsumoto. American Museum Novitates 1764: 1-48.

Kurtén, B. 1958. The bears and hyaenas of the interglacials. Quaternaria 4: 69-81.

Kurtén, B. 1962. The spotted hyena (*Crocuta crocuta*) from the middle Pleistocene of Mosbach at Wiesbaden, Germany. Commentationes Biologicae XXIV(3): 3-9.

Kurtén, B. 1963. The Cave Hyena, an essay in statistical analysis. p 224-234. In: Morothwell, D. & Higgs, E. (eds) Science in Archaeology.

Kurtén, B. 1968. Pleistocene Mammals of Europe. 317 p., New Brunswick, London.

Kurtén, B. 1972. Fossil Hyaenidae from the Excavations at Strànska Skàla. Strànska Skàla 1 1910-1945, Anthropos.

Kurtén, B. 1983. Faunal Sequence in Petralona Cave. Anthropos 10: 53-59.

Kurtén, B. & Garevski, R. 1989. Giant hyena, *Hyaena brevirostris* Aymard (Mammalia, Carnivora), from the Middle Pleistocene of Manastirec, Yugoslavia. Annales Zoologici Fennici 26: 145-147.

Kurtén, B. & Poulianos, A.N. 1977. New stratigraphic and faunal material from Petralona cave, with special reference to the Carnivora. Anthropos 4: 47-130.

Kurtén, B. & Poulianos, A.N. 1981. Fossil Carnivora of Petralona Cave: Status of 1980. Anthropos: 9-56.

L.

Lacruz, R. & Maude, G. 2005. Bone Accumulations at Brown Hyena (*Parahyaena brunnea*) Den Sites in the Makgadikgadi Pans, Northern Botswana: Taphonomic, Behavioral and Palaeoecological Implications. Journal of Taphonomy 3(1): 43-54.

Lam, Y.M. 1988. Variation in the Bone-Accumulating Behavior of *Crocuta crocuta*, the Spotted Hyena, in East Africa. 95p. Department of Anthropology Harvard College, Cambridge, Massachusetts.

Lam, Y.M. 1992. Variability in the Behaviour of Spotted Hyaenas as Taphonomic Agents. Journal of Archaeological Science 19: 389-406.

Lansing, S.W., Cooper, S.M., Boydston, E.E. & Holekamp, K.E. 2009. Taphonomic and zooarchaeological implications of spotted hyena (Crocuta crocuta) bone accumulations in Kenya: a modern behavioral ecological approach. Paleobiology 35(2): 289-309.

Larivière, S. & Pasitschniak-Arts, M. 1996. *Vulpes vulpes*. Mammalian Species 537: 1-11.

Larivière, S. & Walton, L.R. 1997. *Lynx rufus*. Mammalian Species 563: 1-8.

Larkin, N.R., Alexander, J. & Lewis, M.D. 2000. Using Experimental Studies of Recent Faecal Material to Examine Hyaena Coprolites from the West Runton Freshwater Bed, Norfolk, U.K. Journal of Archaeological Science 27: 19-31.

Lartet, E. 1861. Sur une ancienne station humaine, avec sépulture contemporaine des grands mammifères fossiles réputés caractéristiques de la dernière période géologique. Société philomatique de Paris. Séance du 18/05/1861.

Lateur, N. 2010. Les grands carnivores préhistoriques dans la région de Grospierres. Essai d'inventaire des gisements et premiers éléments de réflexion. Les nouveaux cahiers du Grospierrois. 7: 7-13.

Laurent, A. & Laurent, D. 2002. Djibouti, Les Mammifères d'hier à aujourd'hui pour demain.

Laursen, L. & Bekoff, M. 1978. *Loxodonta africana*. Mammalian Species 92: 1-8.

Leakey, L.N., Milledge, S.A.H., Leakey, S.M., Edung, J., Haynes, P., Kiptoo, D.K. & McGeorge, A. 1999. Diet of striped hyaena in northern Kenya. African Journal of Ecology 37: 314-326.

Leakey, M.G. 1976. Carnivora of the east Rudolph succession. In: Coppens, Y., et al. (eds) Earliest man and environment in the lake Rudolph basin Chicago University Press, Chicago.

Leduc, C. 2010. Acquisition et exploitation des ressources animales au Maglemosien : Essai de reconstitution des chaînes opératoires globales d'exploitation, d'après l'analyse des vestiges osseux des sites de Mullerup et Lundby Mose (Sjaelland - Danemark). 671p. URF 03 Histoire de l'Art et Archéologie Université de Paris 1 Panthéon-Sorbonne, Paris.

Lent, P.C. 1988. *Ovibos moschatus*. Mammalian Species 302: 1-9.

Letourneux, C. 2003. Devine qui est venu diner à Brassempouy? Approches taphonomiques pour une interprétation archéozoologique des vestiges osseux de l'Aurignacien ancien de la grotte des Hyènes (Brassempouy, Landes). 319p. UFR d'Histoire de l'Art et d'Archéologie Université de Paris I, Paris.

Lloveras, L., Moreno-Garcia, M. & Nadal, J. 2008. Taphonomic analysis of the leporid remains obtained from modern Iberian lynx (*Lynx pardinus*) scats. Journal of Archaeological Science 35: 1-13.

Lolliot, S. & Philippe, M. 2004. Note préliminaire sur les traces de charognage affectant les ossements d'ours des cavernes, *Ursus spelaeus*, de la Balme à Collomb (Entremont-Le-Vieux, Savoie) ; en exemple : le cas des fémurs. Actes du 9e Symposium international sur l'ours des cavernes. Cahiers Scientifiques. Hors Série n°2: 115-120.

Lopes, T.M.G.C. 1987. A fauna de mamiferos (Mammalia) das grutas da Furninha e das Fontainhas. Sem posicionamento nas faunas quaternarias da Europa. 395p. Provas de Capacidade Universidade do Minho.

Lopez Antonanza, 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.

Lotan, E. 2000. Feeding the Scavengers. Actualistic Taphonomy in the Jordan Valley, Israel. International Journal of Osteoarchaeology 10: 407-425.

Lovis, F. 1968. Revision de la Faune Fossile de la Grotte de Fouvent le Bas (Haute-Sôane. P 76. Faculté des Sciences Université de Besançon, Besançon.

Lyman, R.L. 1994. Vertebrate Taphonomy. 524 p. Cambridge University Press.

M.

MacDonald, D.W. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. Nature London 301: 379-384.

MacDonald, D.W. & Barrett, P. 1995. Guide complet des mammifères de France et d'Europe. 304 p. Delachaux et Niestlé.

MacDonald, D.W., Loveridge, A.J. & Nowell, K. 2010. *Dramatis personae*: an intorduction to the wild felids. p 3-58. In: MacDonald, D.W. & Loveridge, A.J. (eds) Biology and Conservation of Wild Felids.

Magniez, P. 2010. Etude paléontologique des Artiodactyles de la grotte Tournal (Bize-Minervois, Aude, France). Etude taphonomique, archéozoologique et paléoécologique des grands Mammifères dans leur cadre biostratigraphique et paléoenvironnemental. 916p. Université de Perpignan Via Domitia.

Magoun, A.J. & Valkenburg, P. 2001. Caribou Remains at Kill Sites and the Role of Scavengers in producing Patterned Distributions in Bone Assemblages. Pp 294-299. In: Gerlach, S.C. & Murray, M.S. (eds) People and Wildlife in Northern North America. Essay in Honor of R. Dale Guthrie.

Maguire, J.M. 1976. A taxonomic and ecological study of the living and fossil *Hystricidae* with a particular reference to Southern Africa. University of the Witwatersrand.

Maguire, J.M., Pemberton, D. & Collet, M.H. 1980. The Makapansgat Limeworks Grey Breccia: Hominids, hyaenas, hystricids or hillwash? Palaeontologia Africana 23: 75-98.

Mallye, J.-B., Cochard, D. & Laroulandie, V. 2008. Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores : les stigmates de prédation et de fréquentation. Annales de Paléontologie 94: 187-208.

Mancel, D. 2006. Les mammifères quaternaires de l'igue de goudou (labastide-murat, lot) synthèse des recherches paléontologiques. Terre et Eau 21(2): 41pp.

Mangano, G. 2011. An exclusively hyena-collected bone assemblage in the Late Pleistocene of Sicily: taphonomy and stratigraphic context of the large mammal remains from San Teodoro Cave (North-Eastern Sicily, Italy). Journal of Archaeological Science 38: 3584-3595.

Marin-Arroyo, A.B., Fosse, P. & Vigne, J.-D. 2009. Probable evidences of bone accumulation by Pleistocene bearded vulture at the archaeological site of El Miron Cave (Spain). Journal of Archaeological Science 36: 284-296.

Marin-Arroyo, A.B. & Margalida, A. 2011. Distinguishing Bearded Vulture Activities within Archaeological Contextes: Identification Guidelines. International Journal of Osteoarchaeology (Special Issue Paper): 1-14.

Marker, L.L., Muntifering, J.R., Dickman, A.J., Mills, M.G.L. & MacDonald, D.W. 2003. Quantifying prey preferences of free-ranging Namibian cheetahs. South African Journal of Wildlife Research 33(1): 43-53.

Maroto, J., Soler, N. & Mir, A. 1987. La cueva de Mollet I (Serinya, Gerona). Cypsela 6: 101-110.

Marra, A.C., Villa, P., Beauval, C., Bonfiglio, L. & Goldberg, P. 2004. Same predator, variable prey : taphonomy of two Upper Pleistocene hyena dens in Sicily and SW France. Revue de Paléobiologie 23(2): 787-801.

Marquet, J.-C., Aubry, T., Byrne, N., Delpech, F., Desse, G., Macaire, J.-J., Prat, F., Rage, J.-C., Urban, B. & Visset, L. 1997. Le site préhistorique de la Roche-Cotard à Langeais (Indre-et-Loire). 127 p.

Martin, F.M. 2008. Bone Crunching felids at the End of the Pleistocene in Fuego-Patagonia, Chile. Journal of Taphonomy 6(3-4): 337-372.

Martin, F.M. & Borrero, L.A. 1997. A Puma Lair in Southern Patagonia : Implications for the Archaeological Record. Current Anthropology 38(3): 453-461.

Martin, R. 1968. Les mammifères fossiles du gisements quaternaire de Villereversure. Etude des Carnivores, des Cervidés et des Equidés. Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 27: 1-153.

Martinez Navarro, B. 1992. Revision sitemàtica de la fauna de macromamiferos del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada, Espana). p 21-85. In: Gibert, J. (ed) Proyecto Orce-Cueva Victoria (1988-1992). Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia Museo de Prehistoria, Barcelona.

Mashkour, M., Monchot, H., Trinkaus, E., Reiss, J.-L., Biglari, F., Bailon, S., Heyrdari, S. & Abdi, K. 2008. Carnivores and their Prey in the Wezmeh Cave (Kermanshah, Iran): A Late Pleistocene Refuge in the Zagros. International Journal of Osteoarchaeology: 1-17.

Maude, G. 2005. The Comparative Ecology of the Brown Hyaena (*Hyaena brunnea*) in Makgadikgadi National Park and a Neighbouring Community Cattle Area in Botswana. 186p. Department of Zoology and Entomology University of Pretoria, Pretoria.

Maude, G. & Mills, M.G.L. 2005. The comparative feeding ecology of the brown hyaena in a cattle area and a national park in Botswana. South African Journal of Wildlife Research 35(2): 201-214.

Maul, L. 2001 (a). Die Kleinsäugerreste (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. p 783-887. In: Kahlke, R.-D. (ed) Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Bonn.

Maul, L. 2001 (b). Nagespuren von Kleinsäugern an Knochenmaterial aus der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). p 905-916. In: Kahlke, R.-D. (ed) Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Bonn.

Mauser, M. 1987. Raubtiere und ihre Spuren im Altpleistzän von Würzburg-Schalksberg. Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Würzburg 28: 3-22.

Mech, D. 1974. *Canis lupus*. Mammalian Species 37: 1-6.

Meignen, L., Chech, M. & Vandermeersch, B. 1977. Le gisement Moustérien d'Artenac à Saint-Mary (Charente). Etude préliminaire. Gallia préhistoire 20(1): 281-291.

Mendelssohn, H., Yom-Tov, Y. & Groves, C.P. 1995. *Gazella gazella*. Mammalian Species 490: 1-7.

Méroc, L. 1956. Cent ans de Préhistoire toulousaine.

Michel, P. 2005. Un repaire würmien d'hyènes des cavernes: La Grotte d'Unikoté (Iholdy, Pyrénées-Atlantique, France). Museo de Altamira. Monografias 20(131-150).

Michel, P. & El Mouttaki., M. 1991. Chronostratigraphie du site de Doukkala II (région de Témara - Maroc) : Sédimentologie, Paléontologie. Cahiers du Quaternaire 16(Actes des Symposiums 11 et 17 de la 11ème R.S.T., Datation et caractérisation des milieux pléistocènes, Clermont-ferrand, 1986): 349-376.

Mills, G. & Hofer, H. 1998. Hyaenas. 164 p. IUCN, Gland (Switzerland), Cambridge (UK).

Mills, M.G.L. 1982 (a). Hyaena brunnea. Mammalian Species 194: 1-5.

Mills, M.G.L. 1982 (b). Notes on age determination, growth and measurements of brown hyaenas *Hyaena brunnea* from the Kalahari Gemsbok National Park. Koedoe 25: 55-61.

Mills, M.G.L. 1984 (a). The Comparative Behavioural Ecology of the Brown Hyaena *Hyaena brunnea* and the Spotted Hyaena *Crocuta crocuta* in the Southern Kalahari. Supplement to Koedoe: 237-247.

Mills, M.G.L. 1984 (b). Prey selection and feeding habits of the large carnivores in the Southern Kalahari. Supplement to Koedoe: 281-294.

Mills, M.G.L. 1985. Related spotted hyaenas forage together but do not cooperate in rearing young. Nature 316(4): 61-62.

Mills, M.G.L. 1990. Kalahari hyaenas: the comparative behivioural ecology of two species. London.

Mills, M.G.L. & Biggs, H.C. 1993. Prey apportionment and related ecological relationship between large carnivores in the Kruger National Park. Symposia of the Zoological Society of London. 65: 253-268.

Mills, M.G.L. & Mills, M.E.J. 1977. An Analysis of Bones Collected at Hyaena Breeding Dens in the Gemsbok National Parks (Mammalia: Carnivora). Annals of the Transvaal Museum 30(14): 146-155.

Mills, M.G.L. & Mills, M.E.J. 1978. The diet of the brown hyaena *Hyaena brunnea* in the Southern Kalahari. Koedoe 21: 125-149.

Mir, A. & Salas, R. 1976. Tres nuevos carnivoros del yacimiento cuaternario de la Cova d'en Mollet I Servinya (Gerona). Instituto de Investigaciones Geologicas 31: 97-124.

Miracle, P.T., Mauch Lenardic, J. & Brajkovic, D. 2010. Last glacial climates, “Refugia”, and faunal change in Southeastern Europe : Mammalian assemblages from Veternica, Velika pecina, and Vindija caves (Croatia). Quaternary International 212(2): 137-148.

Monchot, H. 2005. Un assemblage original au Paléolithique moyen : le repaire à hyènes, porc-épics et hominidés de la grotte Geula (Mont Carmel, Israël). Paléorient 31(2): 27-42.

Monchot, H. & Aouraghe, H. 2009. Deciphering the Taphonomy History of an Upper Paleolithic Faunal Assemblage from Zourah Cave/El Harhoura 1, Morocco. Quaternaire 20(2): 239-253.

Monchot, H. & Mashkour, M. 2010. Hyenas Around The City (Kashan, Iran). Journal of Taphonomy 8(1): 17-32.

Mondini, M. 1995. Artiodactyl Prey Transport by Foxes in Puna Rock Shelters. Current Anthropology 36(3): 520-524.

Mondini, M. 2000. Tafonomia de abrigos rocosos de la Puna. Formacion de conjuntos escatologicos por zorros y sus implicaciones arqueologicas. Archeofauna 9: 151-164.

Mondini, M. 2004. Accumulation of small and large vertebrates by carnivores in Andean South America. p 513-517. In: Brugal, J.-P. & Desse, J. (eds) Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires. XXIVe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. APDCA, Antibes.

Mondini, M. & Munoz, A.S. 2008. Pumas as taphonomic agents: A comparative analysis of actualisticstudies in the Neotropics. Quaternary International 180: 52-62.

Montalvo, C.I., Pessino, M.E.M. & Gonzalez, V.H. 2007. Taphonomic analysis of remains of mammals eaten by pumas (Puma concolor Carnivora, Felidae) in central Argentina. Journal of Archaeological Science 34: 2151-2160.

Morales, J., Senut, B. & Pickford, M. 2011. *Crocuta dietrichi* from Meob, Namibia: implications for the age of the Tsondab Sandstone in the coastal part of the Nambi Desert. Estudios Geologicos 67(2): 207-215.

Moran, N.C. & O'Connor, T.P. 1991-1992. Bones that cats gnawed upon : a case study in bone modification. Circea 9(1): 27-34.

Morin, E. 2004. Late pleistocene population interaction in western europe and modern human origins: new insights based on the faunal remains from saint-césaire, southwestern france. 464p. University of Michigan.

Moullé, P.E. 1992. Les grands mammifères de la grotte du Pléistocène inférieur de la grotte du Vallonnet (Roq Brune, Cap Martin, Alpes Maritimes). Étude paléontologique des Carnivores, Equidae, Suidae et Bovidae. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Mourre, V., Thiébaut, C., Boudadi-Maligne, M., Cravinho, S., Malloi, C., Mallye, J.-B. & Viguier, J. 2009. Le site moustérien de la Grotte du Noisetier à Fréchet-Aure (Hautes-Pyrénées). Fouille programmée pluriannuelle 2008-2010 Deuxième rapport intermédiaire : 70p.

Mouton, P. & Joffroy, R. 1948. Paléolithique moyen et repaire d'hyènes au "Perthuis de Roche" de Morancourt (Haute Marne). Bulletin de la Société Préhistorique Française 44: 256-259.

Münzel, S.C. & Conard, N.J. 2004. Cave bear hunting in Hohle Fels Cave in the Ach Valley of Swabian Jura. Revue de Paléobiologie 23(2): 877-885.

Musil, R. 1980. Der Höhlenbär. 3 tomes. Weimar.

Mutter, R.J., Berger, L.R. & Schmid, P. 2001. New evidence of the giant hyaena, *Pachycrocuta brevirostris* (Carnivora, Hyaenidae), from the Gladysvale Cave Deposit (Plio-Pleistocene, John Nash Nature Reserve, Gauteng, South Africa). Palaeontologica africana 37: 103-113.

N.

Nasti, A. 2000. Modification of Vicuna Carcasses in High-Altitude Deserts. Current Anthropology 41(2): 279-283.

Nicolas, H. 1886. Découvertes nouvelles faites dans les environs d'Avignon, sur les périodes préhistoriques. Compte Rendu de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences 15: 660-663.

Nicolas, H. 1887. Recherches préhistoriques faites aux environs d'Avignon, année 1887. Compte Rendu de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences 16(2): 749-755.

Nodot, L. 1858. Une visite à la grotte de Fouvent (Haute-Saône) : ossements fossiles et débris de l'industrie humaine. Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences 2ème Série, t.VII: 113-142.

Nowell, K. & Jackson, P. 1996. Wild Cats. 421 p.

O.

Ogada, M.O., Woodroffe, R., Oguge, N.O. & Frank, L.G. 2003. Limiting depredation by African carnivores: the role of livestock husbandary. Conservation Biology 17: 1521-1530.

Olive, F. 2006. Evolution des grands Carnivores au Plio Pléistocène en Afrique et en Europe Occidentale. L'Anthropologie 110: 850-869.

O'Regan, H., Kuman, K. & Clarke, R.J. 2011. The Likely Accumulators of Bones: Five Cape Porcupine Den Assemblages and the Role of Porcupines in the Post-Member 6 Infill at Sterkfontein, South Africa. Journal of Taphonomy 9(2): 69-87.

P.

Pagès, J. 2005. Statistiques générales pour utilisateurs. 1-Méthodologie. 212 p. Presses Universitaires de Rennes, Rennes.

Pales, L. & Garcia, M.A. 1981. Atlas Ostéologique des Mammifères. II. Tête/ Rachis. Ceintures scapulaire et pelvienne/ Carnivores/ Homme., Paris.

Paletta, C. 2005. L'évolution des comportements de subsistance des hommes du Moustérien au Solutréen dans la région Poitou-Charentes (France). P 470. Institut de Paléontologie Humaine Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Palmqvist, P., Martinez-Navarro, B. & Arribas, A. 1996. Prey selection by terrestrial carnivores in a lower Pleistocene paleocommunity. Paleobiology 22(4): 514-534.

Palmqvist, P., Perez-Claros, J.A., Janis, C.M. & Gröcke, D.R. 2008. Tracing the ecophysiology of ungulates and predator–prey relationships in an early Pleistocene large mammal community. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 266: 95-111.

Pappas, L.A. 2002. *Taurotragus oryx*. Mammalian Species 689: 1-5.

Paulus, M. 1946. Etudes sur la faune quaternaire de la vallée inférieure du Gard ou Gardon. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Marseille VII(1).

Pei, W.-C. 1934. On the Carnivora from the Locality 1 of Choukoutien. 164 p. Pekin.

Penzhorn, B.L. 1988. *Equus zebra*. Mammalian Species 314: 1-7.

Petter, G. & Howell, F.C. 1989. Une nouvelle espèce du genre *Crocuta* Kaup (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae) dans la faune pliocène de Laetoli (Tanzanie) : *Crocuta dietrichi* n. sp.; origine du genre. C. R. Acad. Sci. Paris 308(Série 2): 1031-1038.

Philippe, M. & Fosse, P. 2003. La faune de la grotte Chauvet (Vallon-Pont-d'Arc) : présentation préliminaire paléontologique et taphonomique. Paléo 15: 123-140.

Phillips, J.A. 1993. Bone consumption by cheetahs at undisturbed kills: evidence for a lack of focal-palatine erosion. Journal of Mammalogy 74(2): 487-492.

Pickering, T.R. 2002. Reconsideration of Criteria for Differentiating Faunal Assemblages Accumulated by Hyenas and Hominids. International Journal of Osteoarchaeology 12: 127-141.

Pickering, T.R. & Carlson, K.J. 2004. Baboon taphonomy and its relevence to the investigation of large felid involvement in human forensic cases. Forensic Science International 144: 37-44.

Pickering, T.R., Dominguez-Rodrigo, M., Egeland, C.P. & Brain, C.K. 2004. Beyond leopards: tooth marks and the contribution of multiple carnivore taxa to the accumulation of the Swartkrans Member 3 fossil assemblage. Journal of Human Evolution 46: 595-604.

Pickering, T.R., Heaton, J.L., Zwodeski, S.E. & Kuman, K. 2011. Taphonomy of Bones from Baboons Killed and Eaten by Wild Leopards in Mapungubwe National Park, South Africa. Journal of Taphonomy 9(2): 117-159.

Pienaar, U.D.V. 1969. The Large Mammals of the Kruger National Park - Their Distribution and Present-Day Status. Ph. D.

Pint, J.J., Al-Shanti, M.A., Al-Juaid, A.J., Al-Amoudi, S.A. & Forti, P. 2005. Ghar Al Hibashi, Harrat Nawasif/Al Buqum, Kingdom of Saudi Arabia. Saudi Cave Unit: 74pp.

Pinto, A.C. & Andrews, J. 2004. Scavenging behavior patterns in cave bears *Ursus spelaeus*. Revue de Paléobiologie 23(2): 845-853.

Piperno, M. & Giacobini, G. 1990-91. A taphonomic study of the paleosurface of Guattari Cave (Monte Circeo, Latina, Italy). Quaternaria nova 1: 143-161.

Pitti, C. & Tozzi, C. 1971. La Grotta del Capriolo e la Buca della Iena presso Mommio (Camaiore, Lucca). Rivista de Scienze Preistoriche 26(2): 213-258.

Pobiner, B.L. 2007. Hominin-carnivore interactions: evidence from modern carnivore bone modification and early pleistocene archaeofaunas (koobi fora, kenya; olduvai gorge, tanzania). 595p. Anthropology The State University of New Jersey, New Brunswick Rutgers.

Pocock, R.I. 1934. The races of the Striped and Brown Hyaenas. Proceedings of the Zoological Society of London 2: 799-825.

Pokines, J.T. & Kerbis Peterhans, J.C. 2007. Spotted hyena (*Crocuta crocuta*) den use and taphonomy in the Masai Mara National Reserve, Kenya. Journal of Archaeological Science 34: 1914-1931.

Pons-Moyà, J. 1982. *Hyaenidae (Carnivora, Mammalia)* del Pleistoceno Inferior de la Cueva Victoria (Mucia, Espana). ENDINS 9: 45-48.

Poplin, F. 1976. Les grands Vertébrés de Gönnersdorf. Fouilles 1968. Der Magdalénien-Fundplatz Gönnersdorf *Band 2*: 212 pp.

Prendergast, M.E. & Dominguez-Rodrigo, M. 2008. Taphonomic Analysis of a Hyena Den and a Natural-Death Assemblage Near Lake Eyasi (Tanzania). Journal of Taphonomy 6(3-4): 301-335.

Prucca, A. 2003. Caractérisation de l'impact des loups sur des ossements d'herbivores (cerf de virgine, orignaux, bisons) : Etude des modifications infligées par des loups captifs et sauvages nord-américains. 135p. Mémoire de Master, Université de Provence, Aix-en-Provence.

Prucca, A. 2011. Tanières et sites de rendez-vous : exploitation temporaire de sites d'habitat par *Canis lupus.* p 97-112. In: Brugal, J.-P., et al. (eds) Prédateur dans tous leurs états. Evolution, Biodiversité, Interactions, Mythes, Symboles. XXXIe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. APDCA, Antibes.

Q.

Qiu, Z. 1987. Die Hyaeniden aus del Ruscinium und Villafranchium Chinas. Münchner Geowissenschaftlichen Abhandlungen A 9: 1-108.

R.

Rabinovitch, R. & Kolska Horwitz, L. 1994. An experimental approach to the study of porcupine damage to bones : a gnawing issue. artefacts 9(Taphonomie/Bone modification): 97-118.

Rabinovich, R., Bar-Yosef, O., Vandermeersch, B. & Horwitz, L.K. 2004. Hominid-Carnivore interactions in the Paleolithic site of Qafzeh cave, Israel. Revue de Paléobiologie 23: 627-637.

Rakovec, I. 1965. Pleistocene Mammalian Fauna From Risovaca Near Arandjelovac (Serbia). 317p.

Randall, R.M. 1981. Fossil Hyaenidae from the Makapansgat lime works deposits, South Africa. Paleontologia Africana 24: 75-85.

Ranke, J. 1879. Das zwergloch und hasenloch bei Pottenstein in Oberfranken. Beiträge zur Anthropologie und Urgeschichte Bayerns 2.

Raynal, J.-P., Sbihi-Alaoui, F.-Z., Mohib, A., El Graoui, M., Lefèvre, D., Texier, J.-P., Geraads, D., Hublin, J.-J., Smith, T., Tafforeau, P., Zouak, M., Grün, R., Rhodes, E.J., Eggins, S., Deaujard, C., Fernandes, P., Gallotti, R., Hossini, S. & Queffelec, A. 2010. Hominid Cave at Thomas Quarry I (Casablanca, Morocco): Recent findings and their context. Quaternary International 223-224: 369-382.

Regnault, F. 1885. La Grotte de Gargas. La Nature 627-652: 71-79.

Reumer, J., Mol, D. & Borst, W. 2010. The first Late Pleistocene coprolite of *Crocuta crocuta spelaea* from the North Sea. Deinsea 14: 15-18.

Reynolds, S.H. 1902. Monograph of the British Pleistocene Mammalia. II, 1. The Cave Hyaena. Palaeontographical Society 56.

Richardson, P.R.K. 1980. Carnivore Damage to Antelope Bones and its Archaeological Implications. Palaeontologica africana 23: 109-125.

Rieger, I. 1979. A review of the biology of striped hyaenas, *Hyaena hyaena* (Linné, 1758). Säugetierk. Mitt. 27: 81-95.

Rieger, I. 1981. *Hyaena hyaena*. Mammalian Species 150: 1-5.

Riquelme Cantal, J.A. & Carrion Garcia, J.S. 2010. La Cueva de las Ventanas, Pinar (Granada): reconstruccion arqueologica de un cubil de hiena tardiglaciar en el sur de la Peninsula Ibérica. Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 344-352.

Rivals, F. 2002. Les petits bovidés pléistocènes dans le bassin méditerranéen et le Caucase. Etude paléontologique, biostratigraphique, archéozoologique et paléoécologique. 418p. Université de Perpignan, Perpignan.

Rivals, F. & Testu, A. 2006. Un nouveau gisement paléontologique à Capra caucasica praepyrenaica : la grotte de l'Arche à Bugarach (Aude, France). Comptes Rendus Palevol 5(5): 711-719.

Rivière, E. 1916. Le Renne et les Gisements Quaternaires du versant méditerranéen des Alpes-Maritimes (grottes, abris sous-roche et brêches osseuses). Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris 7(3): 176-197.

Robert Attard, I. & Reumer, J.W.F. 2009. Taphonomic reinterpretation of a bone sample of endemic Pleistocene deer from Crete (Greece): osteoporosis versus regurgitation. Palaeodiversity 2: 379-385.

Robert, I. & Vigne, J.-D. 2002. The Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) as an Accumulator of Archaeological Bones. Late Glacial Assemblages and Present-day Reference Data in Corsica (Western Mediterranean). Journal of Archaeological Science 29: 763-777.

Rodriguez-Hidalgo, A.J., Canals, A., Saladié, P. & Carbonell, E. 2010. Las cubiles de *Crocuta crocuta* como contenedores de informacion paleoeconomica. El caso de las Sala de los Huesos, Cueva de Maltravieso (Caceres). Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 246-259.

Rohland, N., Pollack, J.L., Nagel, D., Beauval, C., Airvaux, J., Pääbo, S. & Hofereiter, M. 2005. The Population History of Extant and Extinct Hyenas. Molecular Biology and Evolution 22(12): 2435-2443.

Roiron, P. 1993. Evolution des flores et du paysage végétal de la région de Millau au Quaternaire. Pp 44-47. In: Les hommes et leurs environnements quaternaires dans les causses de l'Aveyron.

Rouquette 1867. Lettre de M. l'abbé Rouquette à M. Cérès, sur la grotte de Peyre. Procès-Verbaux des Séances de la Société des Lettres, Sciences et Arts de l'Aveyron. t.VI, du 1er Juillet 1866 au 8 mai 1868: 152-155.

Rouquette 1868. Grotte de Peyre. Procès-Verbaux des Séances de la Société des Lettres, Sciences et Arts de l'Aveyron. VI: 152-155.

S.

Salnicki, J., Teichmann, M., Wilson, V.J. & Murindagomo, F. 2001. Spotted hyaenas *Crocuta crocuta* prey on new-born elephant calves in Hwange National Park Zimbabwe. Koedoe 44(2): 79-83.

Sam, Y. & Moigne, A.-M. 2011. Rôles des hommes et des carnivores dans l'accumulation osseuse des niveaux profonds d'Orgnac 3 (Ardèche, France). Exemple des niveaux 7-8. Pp 65-82. In: Brugal, J.-P., et al. (eds) Prédateur dans tous leurs états. Evolution, Biodiversité, Interactions, Mythes, Symboles. XXXIe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. APDCA, Antibes.

Sardella, R. & Petrucci, M. 2012. The earliest Middle Pleistocene *Crocuta crocuta* (Erxleben, 1777) a t Casal Selce (Rome, Italy). Quaternary International. in press.

Saudi-Cave-Unit 2007. Maps of caves surveyed by Saudi Geological Survey, Kingdom of Saudi Arabia. Saudi Geological Survey Data-File Report SGD-DF-2005-14: 59.

Saunders, J.J. & Dawson, B.K. 1998. Bone Damage Patterns produced by Extinct Hyena, *Pachycrocuta brevirostris* (*Mammalia : Carnivora*) at the Haro River Quarry, Northwestern Pakistan. National Science Museum Monographs 14: 215-242.

Saxon, E.C. 1974. The Mobile Herding Economy of Kebarah Cave, Mt Carmel: An Economic Analysis of the Faunal Remains. Journal of Archaeological Science 1: 27-45.

Schaller, G.B. 1968. The hunting behavior of the cheetah in the Serengeti National Park, Tanzania. East Africa Wildlife Journal 6: 95-100.

Schick, K., Toth, N., Gehling, T. & Pickering, T.R. 2007. Taphonomic Analysis of an Excavated Striped Hyena Den from the Eastern Desert of Jordan. p 75-106. In: Pickering, T.R., et al. (eds) Breathing Life into Fossils: Taphonomic Studies in Honor of C. K. (Bob) Brain.

Schmerling, P.C. 1833. Recherches sur les ossements fossiles découverts dans les cavernes de la province de Liège. 166 p., Liège.

Schütt, G. 1969. Die jungpleistozäne Fauna der Höhlen bei Rübeland im Harz. Quartär 20: 79-125.

Schütt, G. 1971. Die Hyänen der Mosbacher Sande (Altpleistozän, Wiesbaden/Hessen) mit einem Beitrag zur Stammesgeschichte der Gattung *Crocuta*. Mz. Naturw. Arch. 10: 29-76.

Schütt, G. 1972. Fossil mammals of Java. IV. Zur Kenntnis des pleistozänen Hyänen Javas. Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Ser. B, vol. 75(4): 112-118.

Schweizer, M. 2004. Les ours des cavernes (*Ursus spelaeus* Rosenmüller & Heinroth, 1794) de la Grotte de Vaucluse (Doubs, France) : Détermination du sexe et estimation du sex-ratio. Actes du 9e Symposium international sur l'ours des cavernes. Cahiers Scientifiques. Hors Série n°2: 81-86.

Selva, N., Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W. & Wajrak, A. 2003. Scavenging on European bison carcasses in Bialowieza Primeval FOrest (eastern Poland). Ecoscience 10(3): 303-311.

Selva, N., Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W. & Wajrak, A. 2005. Factors affecting carcass use by a guild scavengers in European temperate woodland. Canadian Journal of Zoology 83: 1590-1601.

Selvaggio, M.M. 1994. Carnivore tooth marks and stone tool butchery marks on scavenged bones: archaeological implications. Journal of Archaeological Science 27: 215-228.

Selvaggio, M.M. 1998. The Archaeological Implications of Water-Cached Hyena Kills. Current Anthropology 39(3): 380-383.

Selvaggio, M.M. & Wilder, J. 2001. Identifying the Involvement of Multiple Carnivore Taxa with Archaeological Bone Assemblages. Journal of Archaeological Science 28: 465-470.

Sempéré, A.J., Sokolov, V.E. & Danilkin, A.A. 1996. *Capreolus capreolus*. Mammalian Species 538: 1-9.

Seymour, K.L. 1989. *Panthera onca*. Mammalian Species 340: 1-9.

Shipman, P. & Phillips-Conroy, J. 1977. Hominid Tool-making Versus Carnivore Scavenging. American Journal of Physical Anthropology 46: 77-86.

Sillero-Zubiri, C. & Gottelli, D. 1992. Population Ecology of Spotted Hyaena in an Equatorial Mountain Forest. African Journal of Ecology 30: 292-300.

Sillero-Zubiri, C., Hoffmann, M. & MacDonald, D.W. 2004. Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs.

Simpson, G.G. 1941. Large Pleistocene Felines of North America. American Museum Novitates 1136: 1-28.

Simpson, G.G., Roe, A. & Lewontin, R.C. 1960. Quantitative Zoology. 440 p.

Singh, P. 2008. Population density and feeding ecology of the striped hyena (Hyaena hyaena) in relation to land use patterns in an arid region of Rajasthan. 56p. Wildlife Biology and Conservation Manipal University, Manipal.

Skinner, J.D. 1976. Ecology of the Brown Hyaena *Hyaena brunnea* in the Transvaal with a distribution map for Southern Africa. South African Journal of Science 72: 262-269.

Skinner, J.D., Davis, S. & Ilani, G. 1980. Bone collecting by striped hyaenas, *Hyaena hyaena*, in Israel. Paleontologica Africana 23: 99-104.

Skinner, J.D., Funston, P.J., van Aarde, R.J., van Dyk, G. & Haupt, M.A. 1992. Diet of spotted hyaenas in some mesic and arid southern African game reserves adjoining farmland. South African Journal of Wildlife Ressource 22(4): 119-121.

Skinner, J.D., Haupt, M.A., Hoffmann, M. & Dott, H.M. 1998. Bone Collecting by Brown Hyaenas *Hyaena brunnea* in the Namib Desert: Rate of Accumulation. Journal of Archaeological Science 25: 69-71.

Skinner, J.D., Henschel, J.R. & van Jaarsveld, A.S. 1986. Bone-collecting habits of spotted hyaenas *Crocuta crocuta* int the Kruger National Park. South African Journal of Zoology 21: 303-308.

Skinner, J.D. & van Aarde, R.J. 1991. Bone Collecting by Brown Hyaenas *Hyaena brunnea* in the Central Namib Desert, Namibia. Journal of Archaeological Science 18: 513-523.

Skinner, J.D., van Aarde, R.J. & Goss, R.A. 1995. Space and resource use by brown hyenas *Hyaena brunnea* in the Namib Desert. Journal of Zoolology London 237: 123-131.

Slimak, L., André, P., Boulbes, N., Camus, H., Chzrazvez, J., Fietzke, J., Fourvel, J.-B., Crégut-Bonnoure, E., Giraud, Y., Jeannet, M., Lateur, N., Magnin, F., Metz, L., Ollivier, V. & Roger, T. 2011. Le Grand Abri aux Puces, Entrechaux, Vaucluse. Rapport final 2009-2011. 373.

Slimak, L., André, P., Chzrazvez, J., Crégut-Bonnoure, E., Giraud, Y., Jeannet, M., Lewis, J.E., Magnin, F., Metz, L. & Ollivier, V. 2008. Le Grand Abri aux Puces, Entrechaux, Vaucluse. Rapport de sondage d'évaluation archéologique.: 79.

Slimak, L., André, P., Chzrazvez, J., Crégut-Bonnoure, E., Giraud, Y., Jeannet, M., Lewis, J.E., Magnin, F., Metz, L. & Ollivier, V. 2009. Le Grand Abri aux Puces, Entrechaux. Premier rapport de intermédiaire de fouille programmée triennale 2009-2011.: 119.

Slimak, L., André, P., Chzrazvez, J., Crégut-Bonnoure, E., Jeannet, M., Klein, R., Lewis, J.E., Magnin, F., Metz, L. & Ollivier, V. 2010. Le Grand Abri aux Puces, Entrechaux, Vaucluse. Deuxième rapport intermédiaire de fouille programmée triennale 2009-2011 106.

Slimak, L., Lewis, J.E., Crégut-Bonnoure, E., Metz, L., Ollivier, V., André, P., Chrzavzez, J., Giraud, Y., Jeannet, M. & Magnin, F. 2010. Le Grand Abri aux Puces, a Mousterian site from the Last Interglacial: paleogeography, paleoenvironment, and new excavation results. Journal of Archaeological Science 37: 2747-2761.

Smith, F.A., Lyons, S.K., Ernest, S.K.M., Jones, K.E., Kaufman, D.M., Dayan, T., Marquet, P.A., Brown, J.H. & Haskell, J.P. 2003. Body Mass of Late Quaternary Mammals. Ecology 84(12): 3403.

Soergel, W. 1937. Die Stellung der *Hyaena spelaea* Gldf. aus des Lindertaler Hyänenhöhle bei Gera. *Beiträge zur Geologie von Thüringen*. 4/5: 171-189.

Soffer, O. 1985. The Upper Paleolithic of the Central Russian Plain. 539 p., London.

Sokolov, V.E. 1974. *Saiga tatarica*. Mammalian Species 38: 1-4.

Sotnikova, M.V., Baigusheva, V.S. & Titov, V.V. 2002. Carnivores of the Khapry Faunal Assemblage and Their Stratigraphic Implications. Stratigraphy and Geological Correlation 10(4): 375-390.

Steele, T.E. 2003. Using mortality profiles to infer behavior in the fossil record. Journal of Mammalogy 84(2): 418-430.

Steele, T.E. 2005. ComparingMethods for Analysing Mortality Profiles in Zooarchaeological and Palaeontological Samples. International Journal of Osteoarchaeology 15: 404-420.

Steele, T.E. & Weaver, T.D. 2002. The Modified Triangular Graph: A Refined Method for Comparing Mortality Profiles in Archaeological Samples. Journal of Archaeological Science 29: 317-322.

Stiner, M.C. 1990. The Use of Mortality Patterns in Archaeological Studies of Hominid Predatory Adaptations. Journal of Anthropological Archaeology 9: 305-351.

Stiner, M.C. 1991. The Faunal Remains From Grotta Guattari: A Taphonomic Perspective. Current Anthropology 32(2): 103-117.

Stiner, M.C. 1992. Overlapping Species "Choice" by Italian Upper Pleistocene Predators. Current Anthropology 33(4): 433-451.

Stiner, M.C. 1994. Honor among Thieves: A Zooarchaeological Study of Neandertal Ecology. Princeton University Press, Princeton.

Stiner, M.C. 2004. Comparative ecology and taphonomy of spotted hyenas, humans, and wolves in Pleistocene Italy. Revue de Paléobiologie 23(2).

Stiner, M.C., Munro, N.D. & Sanz, M. 2012. Carcass damage and digested bone from mountain lions (*Felis concolor*): implications for carcass persistence on landscapes as a function of prey age. Journal of Archaeological Science 39(4): 896-907.

Stuart, C. & Stuart, T. 2008. Field Guide to the Larger Mammals of Africa. 320 p. Struik.

Sutcliffe, A.J. 1970. Spotted Hyaena: Crusher, Gnawer, Digester and Collector of Bones. Nature 227: 1110-1113.

T.

Testu, A. 2006. Etude paléontologique et biostratigraphique des Felidae et Hyaenidae pléistocènes de l'Europe méditerranéenne. (sites de la Caune de l'Arago, Orgnac 3, le Portel-Ouest, Bize-Tournal, l'Hortus, la Crouzade en France, la Cova de l'Arbreda en Espagne, Karaïn E en Turquie). 359p. Faculté des Lettres et Sciences Humaines Université de Perpignan.

Thackeray, J.F. & Kieser, J.A. 1992. Body mass and carnassial length in modern and fossil carnivores. Annals of the Transvaal Museum 35(24): 337-341.

Thenius, E. 1961. Hyänenfraßspuren aus dem Pleistozän von Kärnten. Ein Beitrag zur Frage der sog. "osteodontokeratischen Kultur" des Australopithecinen (*Hominidae*). Carinthia II, Naturwissenschaftlicher Verein fuer Kaernten.: 88-101.

Thenius, E. 1965. Über das Vorkommen von Streifenhyänen (Carnivora, Mammalia) im Pleistozän NiederÖsterreichs. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 68: 263-268.

Thirria, E. 1828. Notice sur les grottes d'Echenoz et de Fouvent, sises dans le département de la Haute-Saône, et sur les ossemens fossiles qu'elles renferment. Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences: 1-22.

Thirria, E. 1833. Statistique Minéralogique et Géologique du Département de la Haute-Saône. 300 p., Besançon.

Tilson, R. & Henschel, J.R. 1986. Spatial arrangement of spotted hyaenas groups in a desert environment, Namibia. South African Journal of Science 80: 185.

Tong, H. 2008. Quaternary *Hystrix* (Rodentia, Mammalia) from North China : Taxonomy, stratigraphy and zoogeography, with discussions on the distribution of *Hystrix* in Palearctic Eurasia. Quaternary International 179: 126-134.

Torre, D., Ficcarelli, G., Masini, F., Rook, L. & Sala, B. 1992. Mammal dispersal events in the early pleistocene of western Europe. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 153: 51-58.

Toskan, B. 2007. Remains of large mammals from Divje Babe I. Pp 251-336. In: Turk, I. (ed) Divje Babe I Upper Pleistocene Palaeolithic site in Slovenia, part I Geology and Palaeontology.

Tournal, P. 1833. Considérations générales sur le phénomène des cavernes à ossemens. Annales de Chimie et de Physique. LII: 161-181.

Tournepiche, J.-F. 1972. Découverte de restes préhistoriques à Artenac (Charente). Bulletin et Mémoires de la société archéologique et historique de la Charente 79: 132.

Tournepiche, J.-F. 1982. Un gisement du Pléistocène moyen en Charente. Bulletin de la Société Préhistorique Française 79: 132.

Tournepiche, J.-F. 1984. Faunes et industries antérissiennes de la grotte d'Artenac (Charente). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris 298(9): 423-428.

Tournepiche, J.-F. 1985. Biochronologie des faunes antéwürmiennes de Charente. Bulletin de la Sociéiét Anthropologique du Sud Ouest XX(2-3): 131-143.

Tournepiche, J.-F. 1994. Un néandertalien dévoré par des hyènes? La grotte de Rochelot (Saint-Amand de Bonnieure, Charente). Paléo 6: 319-321.

Tournepiche, J.-F. 1996. Les grands mammifères pléistocènes de Poitou-Charente. Paléo 8: 109-141.

Tournepiche, J.-F. 2010. Les faunes pléistocènes du bassin de la Charente., Angoulême.

Tournepiche, J.-F., Couture, C., Guadelli, J.-L. & Michel, P. 1996. Les restes néandertaliens du repaire d'hyènes de la grotte de Rochelot (Saint-Amand-de-Bonnieure, Charente). Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences 322(Série IIa): 429-435.

Tratman, E.K., Donovan, D.T. & Campbell, J.B. 1971. The Hyaena Den (Wookey Hole), Mendip Hills, Somerset. Proc Univ Bristol Spelaeol Soc 12(3): 245-279.

Tsoukala, E. & Bonifay, M.-F. 2004. The Early Pleistocene Carnivores (*Mammalia*) from Ceyssaguet (Haute-Loire). Paléo 16: 193-242.

Tsoukalas, E.S. 1992. The pleistocene large mammals from the Agios Georgios cave, Kilkis (Macedonia, N. Greece). Geobios 25(3): 415-433.

Tumilson, R. 1987. *Felis lynx*. Mammalian Species 269: 1-8.

Turner, A. 1981. The palaeoeconomy of British upper Pleistocene large predators and their preys. Unversity of Sheffield.

Turner, A. 1984 (a). Dental sex dimorphism in European lions (Panthera leo L.) of the Upper Pleistocene : palaeoecological and palaeoethological implications. Annales Zoologici Fennici 21: 1-8.

Turner, A. 1984 (b). The interpretation of variation in fossil specimens of spotted hyaena (*Crocuta crocuta* Erxleben, 1777) from Sterkfontein Valley sites (Mammalia: Carnivora). Annals of the Transvaal Museum 33: 399-418.

Turner, A. 1990. The evolution of the guild of large terrestrial carnivores during the Plio Pleistocene. Geobios 23: 349-368.

Turner, A. 2001. Remains of *Pachycrocuta brevirostris* (Carnivora, Hyaenidae) from the lower Pleistocene site of Untermassfeld. Pp 673-690. In: Kahlke, R.-D. (ed) Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Bonn.

Turner, A. & Anton, M. 1996. The Giant Hyaena *Pachycrocuta Brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). Geobios 29(4): 455-468.

Turner, A., Anton, M. & Werdelin, L. 2008. Taxonomy and evolutionary patterns in the fossil Hyaenidae of Europe. Geobios 41: 677-687.

V.

Valensi, P. 1996. Taphonomie des grands mammifères et palethnologie à la grotte du Lazaret (Nice, France). Anthropozoologica 23: 13-28.

Valensi, P., Crégut-Bonnoure, E., Margarit, X. & Defleur, A. 2011. Découverte exceptionnelle d'un nid de Gypaëte barbu (Gypaetus barbatus) en Provence : cas de l'abri protohistorique de la Baume du Houx (Plan d'Aups, Var, France). Comptes Rendus Palevol 10(1): 49-59.

Valente, M.J. 2004. Humans and Carnivores in the Early Upper Paleolithic in Portugal: Data from Pego do Diabo Cave. Revue de Paléobiologie 23(2): 611-626.

Van Horn, R.C., McElhinny, T.L. & Holekamp, K.E. 2003. Age estimation and dispersal in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). Journal of Mammalogy 84(3): 1019-1030.

Van Lawick, H. & Goodall, J. 1970. Innoncent Killers. 222 p. Collins, London.

Van Valkenburgh, B. 1988. Trophic Diversity in Past and Present Guilds of Large Predatory Mammals. Paleobiology 14(2): 155-173.

Van Valkenburgh, B. 1989. Carnivore Dental Adaptations and Diet: A Study of Trophic Diversity within Guilds. Pp 410-436. In: Gittleman, J. (ed) Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution.

Van Valkenburgh, B. 1996. Feeding Behavior in Free-Ranging, Large African Carnivores. Journal of Mammalogy 77(1): 240-254.

Vernet, J.-L., Mercier, N., Bazile, F. & Brugal, J.-P. 2008. Travertins et terrasses de la moyenne vallée du tarn à millau (sud du massif central, aveyron, france) : datations osl, contribution à la chronologie et aux paléoenvironnements. Quaternaire 19(1): 3-10.

Villa, P. & Mahieu, E. 1991. Breakage patterns of human long bones. Journal of Human Evolution 21: 27-48.

Vivent, D. 1989. Analyses polliniques de coprolithes d'hyènes de deux sites paléolithiques d'Auvergne (Saint-Hippolyte, Puy-de-Dôme et Châtelperron, Allier). Revue archéologique du Centre de la France 28(2): 229-235.

Von den Driesch, A. 1976. A guide to the Measurement of Animal Bones from Archaeological Sites. 137 p.

Von Koenigswald, W., Sander, P.M. & Walders, M. 1995. Jungpleistozäne Tierfährten aus der Emscher-Niederterrasse von Bottrop-Welheim. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A) 27: 5-50.

Von Richter, W. 1974. *Connochaetes gnou*. Mammalian Species 50: 1-6.

W.

Wagner, A.P. 2006. Behavioral ecology of the striped hyena (*Hyaena hyaena*). 195p. Biological Sciences Montana State University, Bozeman.

Wang, X., Tedford, R.H. & Anton, M. 2008. Dogs, their fossil relatives and evolutionary history. Columbia University Press, New York.

Webb, E. 1988. Interpretating the faunal debris found in Central European sites occupied by Neandertals. Recent developments in environmental analysis in Old and New world archaeology: 79-104.

Weinstock, J. 1999. The Upper Pleistocene mammalian fauna from the Grosse Grotte near Blaubeuren (southwestern Germany). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie) 277: 1-49.

Werdelin, L. 1999. *Pachycrocuta* (Hyaenids) from the Pliocene of East Africa. Palaontologische Zeitschrift 73: 157-165.

Werdelin, L. 2003. Carnivora from the Kanapoi Hominid Site, Turkana Basin, Northern Kenya. Contributions in Science 498: 115-132.

Werdelin, L. & Barthelme, J. 1997. Brown Hyena (*Parahyaena brunnea*) from the Pleistocene of Kenya. Journal of Vertebrate Paleontology 17(4): 758-761.

Werdelin, L. & Lewis, M.E. 2008. New species of *Crocuta* from the early Pliocene of Kenya, with an overview of early Pliocene hyenas of Eastern Africa. Journal of Vertebrate Paleontology 28(4): 1162-1170.

Werdelin, L. & Manthi, F.K. 2012. Carnivora from the Kanapoi hominin site, northern Kenya. Journal of African Earth Sciences 64: 1-8.

Werdelin, L. & Solounias, N. 1991. The Hyaenidae : taxonomy, systematics and evolution. Oslo.

Wernert, P. 1957 (a). Os rongés et brisés par les carnassiers. p 161-169. In: Wernert, P. (ed) Stratigraphie paléontologique et préhistorique des sédiments quaternaires d'Alsace, Achenheim. Université de Strasbourg, Strasbourg.

Wernert, P. 1957 (b). Stratigraphie paléontologique et préhistorique des sédiments quaternaires d'Alsaces : Achenheim. Mémoire au Service de la Carte Géologique d'Alsace-Lorraine. 14.

Wernert, P. 1968. Beudestücke der Höhlenhyänen in anatomischem Verband aus Achenheimer Lössen. Quartär 19: 55-64.

Whateley, T. 1980. Comparative body measurements of male and female spotted hyaenas from Natal. The Lammergeyer 28: 40-43.

Whateley, T. 1981. Density and home range of spotted hyaenas in Umfolozi Game Reserve, Natal. The Lammergeyer 31: 15-20.

White, P.A. & Diedrich, C. 2012. Taphonomy story of a modern African elephant *Loxodonta africana* carcass on a lakeshore in Zambia. Quaternary International *in press*: 1-10.

Wiesel, I. 2006. Predatory and Foraging Behaviour of Brown Hyenas (*Parahyaena brunnea* (Thunberg, 1820)) and Cape Fur Seal (*arctocephalus pusillus pusillus* Schreber, 1776) Colonies. P 219. Bio-centre Grindel and Zoological Museum University of Hamburg, Germany, Hamburg.

Witkowski, Z.J., Krol, W. & Solarz, W. 2003. Carpathian List of Endangered Species. 84 p.

Woodroffe, R., Ginsberg, J. & MacDonald, D.W. 1997. The African Wild Dog. 182 p.

Woodroffe, R., Lindsey, P.A., Romanach, S.S. & Ole Ranah, S.M.K. 2007. African Wild Dogs (*Lycaon pictus*) can subsist on small prey: Implications for conservation. Journal of Mammalogy 88(1): 181-193.

Y.

Yom-Tov, Y., Mendelssohn, H. & Groves, C.P. 1995. *Gazella dorcas*. Mammalian Species 491: 1-6.

Yravedra, J. 2003-2004. Interaccion de humanos y carnivoros en le Pleistoceno Superior de la Peninsula Ibérica. Novedosas interpretaciones en la Cueva de Amalda. Espacio, Tiempa y Forma, Serie O. Prehistoria y Arqueologia 16-17: 79-98.

Yravedra, J. 2010. A Taphonomic Perspective on the Origins of the Faunal Remains from Amalda Cave (Spain). Journal of Taphonomy 8(4): 301-334.

Yravedra, J., Lagos, L. & Barcena, F. 2011. A Taphonomic Study of Wild Wolf (*Canis lupus*) Modification of Horse Bones in Northwestern Spain. Journal of Taphonomy 9(1): 37-65.

Yrga, G. & Bauer, H. 2010. Prey of Peri-urban Spotted Hyean (*Crcouta crocuta*) in Southeastern Tigray, Northern Ethiopia. Asian Journal of Agriculture Sciences 2(4): 124-127.

Z.

Zapfe, H. 1939. Die Lebensspuren der eiszeitlichen Höhlenhyänen. Die urgeschichtliche Bedeutung der Lebensspuren knochenfressender Raubtiere. *Forschungen und Fortschritte*. 15: 269-270.

Zapfe, H. 1942. Lebensspuren der eiszeitlichen Höhlenhyäne. Palaeobiologica 7: 111-154.

Zeitoun, V., Seveau, A., Forestier, H., Thomas, H., Lenoble, A., Laudet, F., Antoine, P.-O., Debruyne, R., Ginsburg, L., Mein, P., Winayalai, C., Chumdee, N., Doyasa, T., Kijngam, A. & Nakbunlung, S. 2005. Découverte d'un assemblage faunique à *Stegadon-Ailuropoda* dans une grotte du Nord de la Thaïlande (Ban Fa Suai, Chiang Dao). Palevol 4: 255-264.

Ziegler, R. 1996. Die Grosssäuger aus der Frühwürm-zeitlichen Fauna van der Villa Seckendorff in Stuttgart-Bad Cannstatt. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie)(237): 1-67.

Zilhão, J., Angelucci, D.E., Argant, J., Brugal, J.-P., Carrion, J.S., Carvalho, R., Fuentes, N. & Nabais, M. 2010. Humans and Hyenas in the Middle Paleolithic pf Gruta da Oliveiro (Almonda karstic system, Torres Novas, Portugal). Zona arqueológica / Actas de la 1a Reunion de cientificos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueologicos de la Peninsula Ibérica. 13: 298-308.

Annexes

Annexe 1 – Ostéométrie des Hyénidés

Annexe 1.1 – Incisives inférieures : I/1, I/2, I/3
Annexe 1.2 – Canine inférieure.
Annexe 1.3 – Deuxième prémolaire inférieure : P/2
Annexe 1.4 – Troisième prémolaire inférieure : P/3
Annexe 1.5 – Quatrième prémolaire inférieure : P/4
Annexe 1.6 – Première molaire inférieure : M/1
Annexe 1.7 – Incisives supérieures : I1/, I2/, I3/
Annexe 1.8 – Canine supérieure
Annexe 1.9 – Première prémolaire supérieure : P1/
Annexe 1.10 – Deuxième prémolaire supérieure : P2/
Annexe 1.11 – Troisième prémolaire supérieure : P3/
Annexe 1.12 – Quatrième prémolaire supérieure : P4/
Annexe 1.13 – Dents déciduales inférieures : D/2, D/3, D/4
Annexe 1.14 – Dents déciduales supérieures : D2/, D3/, D4/
Annexe 1.15 – Vertèbres
Annexe 1.16 – Humérus
Annexe 1.17 – Radius
Annexe 1.18 – Ulna
Annexe 1.19 – Carpiens
Annexe 1.20 – Métacarpiens
Annexe 1.21 – Coxal
Annexe 1.22 – Fémur
Annexe 1.23 – Tibia
Annexe 1.24 – Tarsiens
Annexe 1.25 – Métatarsiens

Annexe 1.1 – Incisives inférieures : I/1, I/2, I/3

Espèce	Pays	Site	N°	Dent	côté	DVL	DMD
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He 85 D1D2	I/1	dext	5,0	8,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ge D1	I/1	sin	5,6	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He c1c2	I/1	sin	5,7	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6/7 C	I/1	sin	6,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 436	I/1	sin	4,0	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 B 98	I/1	sin	4,8	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 419	I/1	sin	4,0	6,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B	I/1	dext	4,3	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 B 76	I/1	sin	4,4	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 225	I/1	dext	4,2	6,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 8	I/1	dext	6,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 9	I/1	dext	4,0	6,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 334	I/1	sin	9,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 c5	I/1	sin	10,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C6	I/1	sin	9,5	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.B8-9	I/1	sin	8,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII R3	I/1	dext	10,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI E9 224	I/1	dext	8,5	8,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5-6	I/1	dext	9,5	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 306	I/1	dext	8,0	8,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	I/2	sin	9,0	9,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Je 14 c1c2 (5)	I/2	sin	4,5	7,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	I/2	sin	6,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv c1	I/2	sin	6,5	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 A 47 (5)	I/2	sin	17,0	19,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 325	I/2	sin	6,4	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 740	I/2	dext	6,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 B 119	I/2	dext	6,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 342	I/2	dext	5,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 727	I/2	sin	5,1	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 419	I/2	dext	7,3	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART2001 c10 D25 4	I/2	dext	8,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5 base 450	I/2	sin	6,4	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R cav	I/2	sin	5,0	7,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C4(2)a	I/2	sin	5,0	7,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 178	I/2	sin	6,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.B8-9	I/2	dext	6,0	8,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C6	I/2	dext	6,4	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5 base 449	I/2	dext	6,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 310	I/2	dext	5,3	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Ha 102	I/3	sin	8,0	9,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Hb D1D2 niche terrier blaireau (3)	I/3	sin	9,0	9,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	I/3	sin	9,0	12,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv	I/3	dext	9,0	9,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Deb 67 29	I/3	dext	8,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ge D1	I/3	sin	9,8	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	I/3	sin	8,8	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Je 006 c1c2	I/3	dext	8,5	9,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	sans num (12)	I/3	sin	8,0	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Kf 78	I/3	sin	9,7	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 A 97	I/3	sin	8,2	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 A 108	I/3	sin	8,8	9,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 A 103	I/3	sin	9,0	11,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G10 A 42	I/3	dext	8,8	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 A 67	I/3	dext	9,0	10,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G10 A 36	I/3	dext	9,0	9,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 355	I/3	sin	9,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 430	I/3	sin	8,5	8,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G11 E/A 27	I/3	sin	9,0	11,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 119	I/3	dext	10,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 596	I/3	dext	9,6	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 631	I/3	dext	9,0	9,7

Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 309	I/3	dext	7,8	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 430	I/3	dext		9,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 652	I/3	sin	9,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 378	I/3	sin	9,2	9,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 295	I/3	sin	9,5	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 154	I/3	sin	9,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 C 239	I/3	sin	8,2	9,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 632	I/3	dext	8,0	9,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 E 116	I/3	sin	8,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 238	I/3	dext	9,3	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 B 100	I/3	dext	9,7	8,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 712 bis	I/3	dext	10,0	10,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 411	I/3	dext	9,0	9,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 B 163	I/3	dext	9,2	10,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 454	I/3	dext	9,4	9,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 241	I/3	dext	9,7	11,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	B 407	I/3	dext	8,9	9,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 B 141	I/3	dext	9,4	10,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 B 121	I/3	dext	7,8	8,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 B 59	I/3	sin	9,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 118	I/3	sin	10,2	11,1
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 B 230	I/3	sin	9,4	10,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 123	I/3	sin	10,0	10,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 174	I/3	sin	9,1	10,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 B 261	I/3	sin	9,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 732	I/3	sin	9,3	10,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 271	I/3	sin	10,0	11,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 441	I/3	sin	8,3	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART c10	I/3	sin	9,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART c10 Pm	I/3	dext	8,5	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5 base 451	I/3	sin	5,0	6,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI E8*	I/3	sin	5,5	6,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI G10 77	I/3	sin	4,0	6,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C4(1)	I/3	sin	4,0	6,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI E9 131	I/3	dext	5,0	6,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI P13-05 paroi	I/3	dext	4,2	6,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.615	I/3	dext	9,0	10,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.614	I/3	sin	9,6	10,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.613	I/3	dext	8,8	10,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.612	I/3	sin	8,6	9,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.611	I/3	sin	10,0	10,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.617	I/3	dext	9,1	10,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.616	I/3	dext	9,1	10,0

Annexe 1.2 – Canine inférieure.

Espèce	Pays	Site	N°	Côté	DVL	DMD
Crocuta crocuta	Djibouti			sin	12,0	13,5
Crocuta crocuta	Djibouti			dext	12,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART01 C10 D25 7	sin	13,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 1 44	sin	14,0	16,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	sin	14,5	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	sin	13,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART01 C10 D25 5	dext	13,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	sin	12,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9	sin	12,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9	sin	13,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART99 C10 SC1	sin	13,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 4 151	sin	12,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9 342	dext	13,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 7 243	dext	13,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10 10 350	sin	12,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	dext	13,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.574	sin	12,8	15,5

Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.705	sin	14,5	16,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.572	dext	14,0	16,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.703	sin	13,2	16,1
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.700	sin	13,8	16,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.702	sin	13,3	15,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.701	sin	14,2	16,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.704	dext	14,1	15,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.605	dext	14,2	16,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.606	dext	14,3	16,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He 109 D1D2	dext	13,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	sans num	sin	13,3	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10073	dext	12,7	15,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He 10 c1c2	sin	13,5	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv c1 10082	sin	14,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv D1 10081	sin	14,0	17,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 24	sin	14,0	16,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 25	sin	14,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hf 23 c1c2	dext	14,0	17,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10085	dext	14,4	16,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10083	dext	13,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He 101 D1D2	dext	14,0	14,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 10084	dext	13,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ge D1	sin	13,0	13,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ge T D1D2	dext	15,0	16,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	sans num	sin	13,8	16,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	sans num	dext	12,0	14,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hb c1c2 61	dext	10,0	13,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 A 48	sin	13,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 A 68	sin	13,0	14,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 A 304	sin	13,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 A 60	sin	13,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 A 45	dext	12,5	15,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 A 78	dext	13,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 701	dext	13,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 C 263	dext	13,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 C 257	dext	14,2	17,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 260	dext	13,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 702	dext	14,0	16,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 242	dext	14,0	16,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 358	dext	15,0	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 585	dext	13,8	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 618	dext	14,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 688	dext	13,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 617	dext	13,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 C 261	sin	14,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G10 C 134	sin	14,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 C 343	sin	13,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 C 193	sin	13,0	15,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 C 246	sin	14,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 C 279	sin	13,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 537	sin	13,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 206	sin	15,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	HS	dext	14,0	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 278	dext	14,0	15,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 B 78	sin	13,3	16,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 492	sin	13,5	16,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 677	sin	15,0	17,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 202	sin	16,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E10 B 13	sin	14,8	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 245	dext	14,2	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 564	dext	14,5	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 731	dext	13,5	15,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 339	dext	13,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 569	dext	14,0	16,0

Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 E 118	dext	13,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 E 111	sin	14,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 82	sin	14,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	1842-16	sin	14,0	19,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Grand Abri aux Puces	GAP10 RSf	sin	12,2	15,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Grand Abri aux Puces	GAP10 RSFond 55	sin	11,5	16,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII R8	sin		16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI E9 152	dext	11,0	15,0
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-2-23	dext	10,0	14,0
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-t-13	sin	11,0	13,0
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-t-14	dext		13,0
Hyaena hyaena	Djibouti			sin	11,4	15,0
Hyaena hyaena	Djibouti			dext	11,0	14,7

Annexe 1.3 – Deuxième prémolaire inférieure : P/2

Espèce	Pays	Site	N°	Côté	DVL	DMD
Crocuta crocuta	Djibouti			sin	10,0	15,3
Crocuta crocuta	Djibouti			dext	9,6	14,1
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	sin		16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	sin	11,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10 D25 10	sin		
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9	sin	11,0	14,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART99 C10 SC1	sin	12,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 4 151	sin	11,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9 342	dext	11,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9 306	sin	9,7	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 7 243	dext	10,5	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART01 C10 D25 4 15	dext	11,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.624	dext	12,1	16,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.625	dext	12,8	17,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 22		10,6	14,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv D1D2 Eb 30413		11,0	16,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 31 30415		12,0	15,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb 10003		13,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10000		13,0	15,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb 10008		12,2	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He 109 D1D2		13,8	16,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 10100		12,4	16,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv D1D2 T		12,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ge D1		12,5	16,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	sans num		12,0	15,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hb 265 D1D2		12,4	16,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Kf 101 c1c2		12,0	16,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Hb 113 D1D2		11,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hb 262 D1D2		13,0	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 A 134	sin	12,3	15,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 A 86	sin		15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 E/A 14	sin	13,2	18,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 299	sin	14,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 B 41	sin	11,4	15,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 B 20	sin	13,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 B 51	sin	12,5	16,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 B 153	dext	12,6	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 304	dext	10,5	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 82	sin	13,7	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 326	sin	11,0	15,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	HS	sin	12,2	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B2 141	sin	11,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 270	dext	11,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 547	dext	12,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E10 B 82	sin	12,2	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 167	dext	11,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	1842-16	sin	13,2	18,0

Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	1842-15	sin	13,0	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 584	dext	11,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 A 83	dext	13,0	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R. B8-9	dext	13,0	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5 11b	dext	12,6	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14	dext	13,5	16,4
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-2-23	dext	9,0	14,0
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-2-24	sin	8,0	13,0
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-t-13	sin	8,4	13,0
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-t-14	dext	9,0	13,0
Hyaena hyaena	Djibouti			sin	8,2	13,8
Hyaena hyaena	Djibouti			dext	8,5	14,0

Annexe 1.4 – Troisième prémolaire inférieure : P/3

Espèce	Pays	Site	N°	Côté	DVL	DMD
Crocuta crocuta	Djibouti			sin	14,4	20,5
Crocuta crocuta	Djibouti			dext	14,5	21,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9 308	dext	14,0	20,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART01 C10 D25 1	dext	16,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10 141	sin	15,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART99 C10 SC1	sin	16,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10 325	sin	15,6	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 4 151	sin	15,0	20,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9 342	dext	14,0	20,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9 306	sin	14,0	20,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	sin	15,0	20,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 7 243	dext	16,0	22,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9 332	dext	15,0	21,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART01 C10 D25 4 15	dext	15,4	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 6	sin	15,0	21,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART R168	dext	15,0	20,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	dext	17,0	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.563 / 22.7.45	sin	17,5	23,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.562	sin	16,8	22,1
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.621 / 22.7.45	dext	15,3	20,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.622 / 22.7.45	sin	17,4	23,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv		12,5	19,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ge D1		16,0	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He D1D2 10041		17,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv c1c2 10054		15,6	20,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb 10053		15,5	20,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 10047		16,0	21,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He 108 D1D2		15,0	20,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb 10056		16,0	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Gf 24 c1c2 30319		16,0	21,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 31 30415		16,7	21,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb 10003		17,3	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10000		16,5	22,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ge 78 D1D2		15,6	20,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 10002		16,3	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb 10008		16,0	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He 109 D1D2		17,4	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	sans num		12,8	19,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	sans num		16,4	21,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	sans num		16,5	21,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	sans num		17,4	22,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Hb D1D2 264		16,8	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 477	sin	16,5	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10/11 B 162/197	sin	17,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 B 168	dext	17,0	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 B 389	dext	16,5	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 B 169	dext	17,0	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 261	dext	15,2	22,0

Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 A 163	sin	16,8	23,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 C 287	sin	17,0	22,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 280	sin	16,3	23,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 307	sin	16,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 A 157	sin	16,8	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 A 162	sin		21,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 A 378	sin	16,8	22,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 A 47B	sin		21,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 A 28	sin	16,0	21,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 A/B 159	sin	17,0	22,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 B 178	sin	17,0	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 580	sin	15,0	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G10 B 169	sin	16,0	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 184	sin	16,0	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 671	sin	16,8	22,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 332	dext		22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 262	dext	15,5	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 C 153	dext	16,5	22,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 364	dext	16,4	22,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 330	dext	17,0	23,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 204	dext	16,6	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G5 2	dext	17,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	HS 12 (4)	dext	16,8	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 E 26	dext	16,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H5 B 1	dext	16,4	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 82	sin	17,0	23,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 326	sin	17,3	22,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	HS 12 (4)	sin	16,0	23,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B2 141	sin	15,5	21,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 270	dext	16,0	22,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 547	dext	15,7	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E10 B 82	sin	17,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 167	dext	15,5	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 186	sin	17,0	21,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 B 225	dext	16,0	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	1842-16	sin	17,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 584	dext	15,5	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 A 83	dext	15,5	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI TR 7	dext	17,0	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI Ta 4	sin	17,2	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI Ro 402	sin	16,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.B8-9	sin	15,6	21,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.cav 8	sin	14,0	21,0
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-2-23	dext	11,0	17,5
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-t-13	sin	11,2	18,6
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-t-14	dext	11,4	18,6
Hyaena hyaena	Djibouti			sin		18,7
Hyaena hyaena	Djibouti			dext	10,9	18,7

Annexe 1.5 – Quatrième prémolaire inférieure : P/4

Espèce	Pays	Site	N°	Côté	DVL	DMD
Crocuta crocuta	Djibouti			sin	13,2	22,6
Crocuta crocuta	Djibouti			dext	13,4	22,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10 7	sin	14,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10 7	dext	13,2	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10 8	dext	13,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART R166	dext	14,0	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9 308	dext	13,0	20,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	sin	15,3	
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART99 C10 SC1	sin	14,8	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 4 151	sin	13,0	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10 D26	dext	14,0	22,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9 342	dext	13,0	22,0

Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9 306	sin	13,0	21,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	sin	14,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 7 243	dext	14,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	sin		26,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9 332	dext	13,0	22,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10 10 350	sin	13,8	
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART01 C10 D25 4 15	dext	14,2	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 6	sin	14,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac VI	ART P58VI	sin	14,8	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.640	dext	13,9	21,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.563 / 22.7.45	sin	16,7	23,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.562	sin	15,2	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.706	sin	15,3	24,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.631	sin	15,0	23,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.633	dext	14,6	22,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.630	dext	14,6	
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb 10045	dext	15,0	24,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb 10046	dext	15,0	23,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb 10047	dext	14,5	22,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	sans num	dext	15,1	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 10048	sin	14,5	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He 108 D1D2	sin	14,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Gf 24 c1c2 30319	dext	15,0	22,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 31 30415	sin	14,5	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb 10003	dext	17,4	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10000	sin	14,6	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ge 78 D1D2	sin	14,5	20,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 10002	dext	15,0	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	sans num	sin	13,5	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ge D1	sin	16,0	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	sans num	sin	15,0	23,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	sans num	dext	15,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Hb 113 D1D2	dext	13,8	22,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G10 A 18	sin	17,4	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 A 121	dext	15,0	24,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9/B9 A 14/406	dext		23,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G5 A 1	sin	13,8	23,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 A/B 171	sin	16,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 A/B 160	dext	15,0	23,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	HS	sin	15,0	24,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G10 E/A 5	sin	15,7	25,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 401	sin	14,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G10 E/A 5	sin	16,0	26,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 B 21	sin	14,3	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 B 136	sin	15,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 508	sin	14,6	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 331	sin	16,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 495	sin	15,0	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 317	sin	14,8	24,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 397	sin	15,2	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 399	sin	16,2	24,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 70	sin	14,2	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 502	sin	15,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 B 133	sin	15,4	24,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 335	sin	15,4	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 90	dext	15,0	23,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B2 502	dext	15,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 502	dext	13,0	21,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 209	dext	13,9	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E10 B 66	dext	14,9	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 B 189	dext	14,9	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 482	dext	14,5	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 738	dext	14,2	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 390	dext	15,2	25,0

Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 457	dext		23,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 202	sin	15,2	25,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 27?	sin	16,0	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 C 191	sin	14,8	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 C 285	sin	14,8	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 398	sin	13,5	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 C 204	sin	14,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 C 98	sin	14,0	23,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 374	sin	14,9	24,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 620	sin	15,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 407	sin	15,2	23,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 555	sin	15,0	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F7 E 39	dext	13,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 326	sin	14,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E10 C 186	dext	15,0	23,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 713	dext	15,2	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 621	dext	15,5	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 248	dext	15,5	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 263	dext	15,0	24,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 262	dext	14,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 622	dext	15,0	23,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 247	dext	16,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 294	dext	15,0	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 612	dext	15,0	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 376	dext		25,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 330	dext	15,5	25,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 82	sin	15,4	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E10 B 82	sin	15,0	24,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 167	dext	14,2	23,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 B 225	dext	12,0	22,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	1842-16	sin	15,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	1842-15	sin	16,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 584	dext	14,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 A 83	dext	15,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Grand Abri aux Puces	GAP10 RSf	sin	14,6	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI TR 7	dext	16,0	25,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI Ta 11	sin	13,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C6	dext	15,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5 base 455	dext		23,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 343	sin	13,0	22,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5 base 466	sin	14,4	23,0
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-2-23	dext	10,5	19,0
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-t-13	sin	11,0	20,0
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-t-14	dext	11,0	20,3
Hyaena hyaena	Djibouti			sin	10,6	20,2
Hyaena hyaena	Djibouti			dext	10,8	20,3

Annexe 1.6 – Première molaire inférieure : M/1

Espèce	Pays	Site	N°	Côté	DVL	DMD	DMD para	DMD proto	DMD trigonide
Crocuta crocuta	Djibouti			sin	11,0	25,5	12,5	10,1	21,0
Crocuta crocuta	Djibouti			dext	11,0	26,0	11,4	11,0	21,1
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI TR 7	dext	15,0	33,4	17,0	11,0	28,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 338	dext			14,8	12,0	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 316	sin	13,0		15,0		23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 339	sin	13,0	29,0	14,0	11,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C3 390	sin	12,3	30,0	14,6	12,0	25,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI E10 6	sin	13,0	29,0	14,0	13,0	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI Ro 410	sin	13,0	29,8	14,6	12,0	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.B8-9	dext	14,6	33,0	17,0	13,0	28,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.cav	dext	12,7	28,0	14,0	12,0	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI E9 123	dext	13,6	31,6	16,0	13,6	26,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.619	sin	13,8	30,4	16,2	11,9	26,1
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.620	sin	15,0	31,8	16,9	14,3	27,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.618	sin	14,2	33,1	17,5	13,5	28,0

Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.603	dext	13,6	29,5	14,9	12,2	25,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.602	dext	15,3	35,2	17,8	13,6	29,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.598	dext		31,2			26,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.604	dext	13,5	30,8	14,7	13,7	25,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.601 / 22.7.45	dext	13,0	31,8	16,5	12,4	27,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.600	dext	12,8	30,4			26,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.599	dext	13,8	28,7	14,6	13,2	24,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.640	dext	12,7	28,3			24,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Grand Abri aux Puces	GAP10 RSf	dext	13,5	31,3	15,0	13,0	24,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10036	dext	13,0	30,0			
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv D1D2 Eb 30413	dext	14,0	33,0			28,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 28	sin	14,2	32,0	16,3	12,4	29,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb 10023	sin	13,5	32,0	15,0	12,7	29,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv D1 10039	sin	14,4	32,4	15,9	12,5	29,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 23	sin	14,9	33,0	16,3	11,0	29,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He c1c2 10038	dext	14,0	31,0			
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ge D1 10024	dext	13,8				
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He 109 D1D2	sin	14,7	32,0			28,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Gf 24 c1c2 30319	dext	15,0	33,6	15,4	12,4	27,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb 10003	dext	15,6	34,7	15,7	13,0	27,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ge 78 D1D2	sin	16,0	32,0			28,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 10002	dext	13,0	31,0	14,8	13,0	26,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 29	sin	13,0	29,5	15,0	11,0	24,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 c1c2 Hb 030	dext	16,0	36,5	17,8	14,7	30,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 c1c2 Je 036	sin	12,6	29,0	13,0	12,4	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Jf c1c2 002	dext	13,0	30,7	15,3	12,5	26,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Hb 113 D1D2	dext	13,0	30,3	15,0	9,5	27,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Hb 262 D1D2	sin	14,6	32,7	15,6	13,5	26,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 A/B 172	dext				13,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 A 9	sin	14,0	33,0	15,4	14,0	27,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 C 159	dext	14,0	31,0	15,0	12,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 658	dext	13,8	31,0	15,0	13,5	26,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 C 274	dext	13,0	30,0	15,7	13,0	26,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 201	dext	12,8	30,5	14,0	11,3	24,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 A 168	dext	13,2	31,7	15,6	14,0	27,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 C 168	dext	14,2	32,5			28,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 C 141	dext	12,0	31,2	14,0	13,2	26,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 C 100	dext	12,0	27,5	13,8	11,7	23,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 636	dext	14,0	31,7			26,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 678	dext	14,0				25,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 611	dext	13,0	29,7	14,3	13,0	26,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 390	dext	13,4	32,0	15,2	13,2	28,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 177	dext	13,3	31,9	14,8	14,0	27,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 707	dext	14,0	32,0	16,0	13,0	27,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F? C 200	sin	14,5	33,0			
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 A 365	sin	14,0	34,0	16,0	14,3	28,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 A 57	sin	14,4				
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 A 69	dext		30,4			
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 B/C 175	sin	14,0	33,4	15,0	13,0	29,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 C 159	dext	14,3	31,0	15,0	12,0	26,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 221	sin	14,0	33,0	16,0	14,0	28,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 408	sin	13,8	31,5			26,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 C 201	sin	13,6	31,4	16,0	12,8	26,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 C	sin	13,0	32,0	16,0	13,0	27,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 302	sin	13,0		15,0	13,8	27,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E10 A/B 41	sin	13,0	31,7	15,0	13,4	28,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 A/B 46	sin	13,5	32,5	16,0	13,5	28,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G10 A/B 63	dext	13,0	31,0			
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 A/B 218	dext	12,2				
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 A/B 151	dext	13,8	33,4			28,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 341	dext	13,3		14,5	13,4	27,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 B 140	sin	14,5	33,0	16,0	11,2	27,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 188	sin	13,0	34,0	16,4	13,0	28,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B/C 504	sin	14,3	32,3	15,6	13,2	27,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 247	sin	14,0	32,4	16,0	12,3	27,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 447	sin	14,0	33,0	16,0	14,0	29,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E10 B 60	dext	14,7	35,0			29,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 B 72	dext	13,4	32,0	15,0	13,2	26,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 467	dext	12,0	31,0	14,0	13,0	26,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 460	sin	13,5	31,0	16,0	13,0	26,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C	dext	13,0			14,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 81	sin	14,0	32,4			28,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 156	dext	14,0	31,5	16,0	12,4	27,0

Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 B 225	dext	12,0	29,0			
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	1842-16	sin	14,0	31,0	18,0	14,0	27,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 584	dext		29,6			26,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 A 83	dext		30,0			25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 B 122	dext	10,0			12,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 A TM	dext			14,0		
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 413	sin				14,4	
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	sin	14,3	35,3	17,4	15,0	29,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10	sin	13,0	29,0			25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 5 186	dext	12,0	27,4			25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10 D25 8	dext	12,0	27,4			25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9 309	sin	14,0	29,0			26,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART R575	sin	14,0	31,8			27,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART P50	dext	13,3	31,0	15,0	13,0	26,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	sin	13,0		16,0		
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	sin	14,0	30,5	14,0	13,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	dext	13,0	29,0	14,5	11,5	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	sin	13,4	29,0	14,0	11,0	22,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART99 C10 SC1	sin	14,0	32,0	16,0	13,0	27,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10 325	sin	12,0	30,0	15,0	13,0	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10 D26	dext	13,2	30,0	14,0	12,0	25,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9 342	dext	12,0	27,0			24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9 306	sin	11,0	27,0			25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10	sin	12,8	27,0			24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 7 243	dext	13,0	30,0	15,0	12,0	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 C10 D25 9 332	dext	12,0	30,0	14,0	12,0	26,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART C10 10 350	sin	13,0	29,0			24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART01 C10 D25 4 15	dext	13,2	30,5	15,0	12,0	26,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART01 C10 D25 4 13	dext	13,4	32,0	16,0	13,0	28,0
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-2-23	dext	10,0	21,0	9,5	7,0	16,0
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-t-13	sin	11,0	20,0	8,3	7,0	15,6
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-t-14	dext	10,9	20,0	9,0	7,0	16,0
Hyaena hyaena	Djibouti			sin	10,0	20,6	9,4	8,0	16,7
Hyaena hyaena	Djibouti			dext	10,0	21,0	9,4	8,3	17,2

Annexe 1.7 – Incisives supérieures : I1/, I2/, I3/

Espèce Sexe	Pays	Site	N°	Dent	côté	DVL	DMD
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo	I1/	sin	6,7	8,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv c1c2 10104	I1/	?	6,6	7,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10097	I1/	dext	6,0	7,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 B 310.2	I1/	sin	7,0	8,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 648	I1/	dext	6,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 672	I1/	sin	7,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6/7 C	I1/	?	4,0	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART01 c10 D25 3 13	I1/	sin	5,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART01 c10 D25 3 13	I1/	dext	4,9	7,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 7	I1/	sin	6,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 313	I1/	dext	6,0	7,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.cav	I1/	dext	6,0	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Jf 25 c1c2	I2/	dext	7,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 10103	I2/	dext	7,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Jf c1c2 40	I2/	sin	8,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Kf c1c2 104	I2/	dext	6,6	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv c1c2 T 10102	I2/	sin	7,0	10,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Kf 74	I2/	?	6,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Jf c1c2 11 (1)	I2/	sin	6,5	8,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Kf 103 c1c2 (1)	I2/	sin	6,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ke c1c2 22	I2/	dext	8,0	10,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Kf 79	I2/	sin	8,0	10,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Kf 100 c1c2	I2/	dext	7,6	11,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	out (12)	I2/	sin	7,4	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hf c1c2 10098	I2/	sin	7,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10097	I2/	dext	8,4	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 B 310	I2/	sin	7,0	9,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 A 73	I2/	dext	7,0	11,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 A 384	I2/	sin	7,5	11,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 A 36	I2/	sin	7,0	10,0

Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 304	I2/	sin	7,0	10,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 250	I2/	sin	7,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	HS	I2/	sin	7,2	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 252	I2/	sin	7,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 648	I2/	sin	6,7	9,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 155	I2/	sin	7,2	10,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 578	I2/	dext	6,2	7,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 362	I2/	dext	6,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 583	I2/	dext	6,8	9,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 C 220	I2/	dext		9,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6/7 C	I2/	dext	7,0	9,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 212	I2/	dext	7,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F12 A 7	I2/	dext	8,2	11,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 715	I2/	dext	7,4	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 B 106	I2/	dext	7,8	11,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 B 272	I2/	dext	6,7	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 B 117	I2/	dext	6,0	10,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 B 93	I2/	dext	6,3	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 B 92	I2/	dext	7,1	10,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 B 21	I2/	sin	6,4	8,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 B 138	I2/	sin	6,4	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 218	I2/	sin	6,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 304	I2/	sin	7,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 B 144	I2/	sin	7,6	10,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E10 B 23	I2/	sin	7,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 B 40	I2/	sin	7,0	10,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 B 114	I2/	sin	7,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 646	I2/	dext	7,2	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART01 c10 D25 3 13	I2/	sin	7,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART01 c10 D25 3 13	I2/	dext	7,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 7	I2/	dext	7,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1998 c10 E25 6 60	I2/	sin		10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI F10 107	I2/	?	8,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 167	I2/	sin	7,7	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.cav	I2/	sin	7,4	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.cav	I2/	sin	7,3	9,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14	I2/	sin	7,0	9,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 314	I2/	dext	7,0	9,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C4(1)	I2/	dext	7,3	9,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI GF 10-11	I2/	dext	7,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI	I2/	dext	7,6	9,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Grand Abri aux Puces	GAP10 RSf	I3/	dext	10,7	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	I3/	sin	11,0	13,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	I3/	dext	9,6	13,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo	I3/	?	10,0	11,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	I3/	dext	10,6	12,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	sans num 9	I3/	sin	6,0	8,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Gf c1c2	I3/	sin	9,4	13,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He 106 D1D2	I3/	dext	10,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb	I3/	dext	11,0	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ge 105 D1D2	I3/	sin	10,7	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Jf c1c2 13	I3/	dext	10,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	sans num (10)	I3/	sin	7,6	10,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10097	I3/	dext	9,0	12,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 552	I3/	sin	10,5	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 B 79	I3/	dext	11,0	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 B 212	I3/	sin	11,0	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G10 A 53	I3/	sin	11,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 A 369	I3/	dext	11,0	13,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F7 A 62	I3/	sin	11,0	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 703	I3/	dext	11,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 169	I3/	dext	11,0	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 B 52	I3/	sin	10,0	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 155	I3/	dext	10,4	9,5

Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 239	I3/	sin	11,0	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 174	I3/	dext	10,0	11,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 677	I3/	dext	11,3	13,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 600	I3/	dext	8,7	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 E 107	I3/	dext	11,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 C 234	I3/	dext	11,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 A 92	I3/	dext	9,0	11,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G5 115	I3/	dext	12,0	14,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 668	I3/	sin	11,0	14,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 526	I3/	dext	10,8	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 741	I3/	sin	10,0	13,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 9 331	I3/	sin	10,5	12,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 1 18	I3/	sin	12,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 REM	I3/	dext	11,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1995 c10 G27 b 1 5	I3/	sin	10,0	13,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART2001 c10 E19 c 39 312	I3/	sin	4,0	9,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART c10	I3/	sin	10,0	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART2001 c10 D25 4	I3/	sin	10,0	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 9	I3/	dext	9,3	10,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1998 c10 SC1	I3/	dext	10,0	12,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART2001 c10 D25 2 8	I3/	dext	10,5	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.B8-9	I3/	dext	9,5	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII P14-33 paroi	I3/	dext	11,0	14,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.B8-9	I3/	dext	9,7	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 345	I3/	dext	9,0	12,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.cav	I3/	sin	9,2	
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 346	I3/	sin	9,5	12,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.cav	I3/	sin	10,0	12,4
Crocuta crocuta spelaea	France (30)	Baume-Longue	MR.4.002.596	I3/	dext	11,0	13,8
Crocuta crocuta spelaea	France (30)	Baume-Longue	MR.4.002.597	I3/	dext	11,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France (30)	Baume-Longue	MR.4.002.595	I3/	dext	11,5	13,8
Crocuta crocuta spelaea	France (30)	Baume-Longue	MR.4.002.564	I3/	sin	11,1	13,9
Crocuta crocuta spelaea	France (30)	Baume-Longue	MR.4.002.566	I3/	sin	10,5	14,3
Crocuta crocuta spelaea	France (30)	Baume-Longue	MR.4.002.565	I3/	sin	10,6	13,3
Crocuta crocuta spelaea	France (30)	Baume-Longue	MR.4.002.567	I3/	sin		13,5
Crocuta crocuta spelaea	France (30)	Baume-Longue	MR.4.002.738	I3/	sin	9,8	12,7
Crocuta crocuta spelaea	France (30)	Baume-Longue	MR.4.002.569	I3/	sin	12,8	14,7
Crocuta crocuta spelaea	France (30)	Baume-Longue	MR.4.002.568	I3/	sin	11,6	14,7

Annexe 1.8 – Canine supérieure

Espèce	Pays	Site	N°	Côté	DVL	DMD
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 9 345	dext	11,0	14,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 3 313	dext	13,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 7 250	sin	12,8	16,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART c10	dext	11,2	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 6 209	sin	13,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 5 179	sin	13,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART2001 c10 E19 d 48 380	sin	14,0	15+
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1994 c10 c F26 b	sin	10,0	14,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART c10 D25 10	dext	12,2	16,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART2001 c10 E19 a 50 384	dext	10,5	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART2001 c10 D25 4	sin	12,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.560	dext	15,1	18,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.573	sin	13,3	16,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.707	sin	13,4	17,1
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.583	dext	13,9	18,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.582	dext	15,0	19,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.584	dext	14,2	18,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.no n°	sin	13,9	
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.609	dext	15,0	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Hb 103 D1D2	dext	12,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	sin	13,6	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	sin	13,0	17,0

Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	dext	13,0	16,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 99.02 E4	sin	16,0	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv D1 10080	sin	13,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	sin	8,0	11,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	dext	12,8	15,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	sin	13,7	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hb 263 D1D2	dext	15,3	17,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ge 1 E	dext	12,7	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo	dext	11,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv c1c2 10074	dext	12,8	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hf 42 c1c2	sin	12,5	15,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hf 35 c1c2	sin	13,0	16,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 26	sin	13,5	16,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He 58 D1D2	sin	13,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ge 32 D1D2	sin	12,4	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb 67 32	sin	14,7	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10079	sin	12,5	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hf 25 c1c2	sin	13,6	17,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10078	sin	14,0	16,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Hb D1D2 149	sin	13,0	15,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 A 71	sin	13,0	17,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 A 405	dext	14,0	17,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 A 70	dext	13,0	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 384	sin	13,0	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 697	sin	12,3	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 C 282	dext	13,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 602	dext	14,0	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 A/B 35	dext	14,0	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 663	?	12,2	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E8 B 54	sin	12,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F6 32	sin	13,8	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 B 166	dext	13,0	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 265	dext	13,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 C 289	dext	13,9	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 E 112	sin	14,0	18,0
Hyaena hyaena	Djibouti	Datagabou	Dat-e-4	dext	10,0	14,0
Hyaena hyaena	Djibouti		n1	dext	9,7	13,8

Annexe 1.9 – Première prémolaire supérieure : P1/

Espèce	Pays	Site	N°	Côté	DVL	DMD
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 7	sin	7,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 9	sin	8,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 7 239	dext	7,5	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.556	dext	8,5	7,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.559	sin	6,7	
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.708	dext	7,5	7,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10091	sin	7,6	8,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv c1c2 10095	dext	7,0	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv D1D2 T 10093	sin	7,5	7,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10092	sin	7,0	7,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	sin	7,4	
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Kf 103 c1c2 (2)	sin	7,3	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hb c1c2 (6)	sin	7,6	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hb D1D2	dext	7,6	7,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hb D1D2	sin	7,0	7,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv c1c2 10099	sin	7,7	8,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 A 97	dext	7,2	7,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F8 A/B 45	dext	7,0	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 267	sin	6,0	8,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 351	sin	8,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	no n°	sin	7,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 287	sin	9,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 238	sin	7,0	8,0

Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 310	sin	8,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 191	dext	8,0	7,1
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 712 bis	sin	8,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	C	sin	7,0	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 C	sin	7,3	7,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 264	sin	7,6	7,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 715	dext	7,0	7,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 715	?		7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 632	sin	7,4	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 58	dext	8,9	8,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 444	dext	9,0	7,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 232	sin	8,0	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 406	dext	7,2	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 441	sin	7,8	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France (84)	Grand Abri aux Puces	GAP10 RSf	sin	8,0	8,7
Crocuta crocuta spelaea	France (84)	Grand Abri aux Puces	GAP08 HS 700	sin	6,0	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII P14 35	dext	7,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI GF 10-11	dext	7,4	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C4(2)a	dext	6,4	7,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI A3 525	dext	7,0	8,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5b	sin	7,2	8,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.B8-9	sin	7,0	7,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14	sin	7,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI	sin	7,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI E10-14	sin	5,0	7,8
Hyaena hyaena	Djibouti		n1	sin	5,3	5,8
Hyaena hyaena	Djibouti		n1	dext	5,6	6,2

Annexe 1.10 – Deuxième prémolaire supérieure : P2/

Espèce	Pays	Site	N°	Côté	DVL	DMD
Crocuta crocuta	Djibouti		n2	dext	9,2	13,7
Crocuta crocuta	Djibouti		n1	sin	10,4	
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 9 334	dext	13,0	16,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 5 170	dext	12,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 9 312	dext	12,0	16,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 7 239	dext	12,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 3 123	sin	13,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART2001 c10 D25 4	sin	13,0	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.593	sin	13,4	17,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.594	dext	14,7	19,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.592	dext	13,1	16,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.556	dext	14,4	19,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.559	sin	12,0	17,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.560	dext	13,1	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Kf c1c2 051	sin	13,3	18,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	dext		16,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Jf c1c2 18	dext	12,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	out (11)	sin	13,5	19,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Hb 105 D1D2	dext	11,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Gf 63 D1D2 30375	sin	13,0	17,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 21	dext	13,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 531.2	sin	12,0	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 A/B 151	dext	13,3	17,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 C 131	dext	13,4	18,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 394	dext	14,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 B 219	dext	14,4	18,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 B 152	dext	14,8	18,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 B 195	dext	13,2	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B2 504	sin	14,0	18,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 524	sin	14,8	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 516	sin	13,8	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 E 108	dext	13,0	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 E 31	sin	13,0	17,0

Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 142	sin	13,0	19,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 B 76	dext	12,0	16,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	HS 8	sin	14,0	18,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 A/B 413	dext	13,8	17,0
Crocuta crocuta spelaea	France (84)	Grand Abri aux Puces	GAP08 HS 699	dext	12,1	
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R cav	sin	11,0	14,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5 base	sin	13,0	16,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII P14 c5	sin	13,0	17,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C6	dext	13,4	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R cav	dext	11,6	16,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5 base 454	dext	12,4	16,5
Hyaena hyaena	Djibouti		n1	sin	9,4	14,0
Hyaena hyaena	Djibouti		n1	dext	9,3	14,1

Annexe 1.11 – Troisième prémolaire supérieure : P3/

Espèce	Pays	Site	N°	Côté	DVL	DMD
Crocuta crocuta	Djibouti		n2	sin	14,9	20,5
Crocuta crocuta	Djibouti		n2	dext	15,2	20,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART2001 c10 D25 7	dext	18,0	26,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 320	dext	18,0	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 1 20	dext	17,3	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 7 250	sin	17,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 9 312	sin	17,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 5 170	dext	18,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 9 312	dext	16,4	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 7 239	dext	17,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART c10	dext	18,0	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 9 303	sin	18,0	25,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART1997 c10 D25 3 123	sin	17,4	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART2001 c10 D25 4	sin	17,0	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.588	dext	19,1	24,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.587	dext	17,6	24,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.589	sin	19,7	25,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.591	dext	16,8	24,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.586	sin	19,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.556	dext	20,2	27,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.559	sin	18,4	27,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.561	sin	17,4	24,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.560	dext	19,1	24,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	dext	16,7	23,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	sin	17,6	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Hb 268 D1D2	sin	16,0	22,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb 10043	sin	16,0	21,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv c1c2 Ebo	sin	15,4	22,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10040	sin	17,9	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv D1 10051	sin	18,0	23,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ge c1c2 10050	dext	17,0	23,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb 10052	sin	17,0	24,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10058	sin	18,6	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Gf 63 D1D2 30375	sin	17,4	24,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hf 33 c1c2	sin	18,0	24,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 21	dext	18,0	22,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv c2 10028	dext	18,4	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 27 30414	sin	18,4	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 B 116	dext	18,0	26,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 518	dext	17,0	23,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	B	dext	17,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 B 142	sin	17,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 90	sin	16,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 573	sin	18,5	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 575	sin	18,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 537	sin	19,0	26,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 B 124	sin	17,0	23,0

Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 176	sin	17,0	24,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 312	dext	18,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 A 68	sin	17,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 A 106	dext	18,0	25,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 A 93	dext	17,4	24,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 A/B 413	dext	18,0	23,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 671	dext	18,8	24,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 C 85	sin	18,0	26,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 C 205	sin	17,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 234	sin	18,0	26,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 C 230	sin	18,0	25,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	HS 12	sin	17,0	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G10 E 6	sin	15,0	26,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI T.U 6	dext	16,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 99	sin	19,0	24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI GF 10-11	sin		24,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI E8 335	sin		25,3
Hyaena hyaena	Djibouti		n1	sin	13,0	19,2
Hyaena hyaena	Djibouti		n1	dext	12,9	18,2
Hyaena hyaena	Djibouti		n2	sin	13,3	18,6
Hyaena hyaena	Djibouti		n2	dext	13,2	19,0

Annexe 1.12 – Quatrième prémolaire supérieure : P4/

Espèce	Pays	Site	N°	Côté	DVL ant	DMD	DVL Métac	DMD Métac	DMD Para
Crocuta crocuta spelaea	Fr	GAP	GAP10 RSFond 57		18,8	37,8	11,9	17,0	12,8
Crocuta crocuta spelaea	Fr	GAP	GAP10 RSf	dext	19,0	37,2		17,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Artenac c10	ART1995 Coupe	sin	22,0				
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Artenac c10	ART2001 c10 D25 7	dext	23,4	41,0			
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Artenac c10	ART1995 c10 c E26	dext	22,0				
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Artenac c10	ART1997 c10 D25 4	sin	21,4	39,0		16,4	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Artenac c10	ART Eboulie P48	sin	21,8	37,0		15,5	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Artenac c10	ART1997 c10 D25 3 113	sin	23,0	42,4		17,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Artenac c10	ART c10	sin	21,0	36,0		16,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Artenac c10	ART1997 c10 D25 5 170	dext	21,0	40,5		18,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Artenac c10	ART1997 c10 D25 9 312	dext	20,6	36,4			
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Artenac c10	ART1997 c10 D25 7 239	dext	20,2	39,0		17,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Artenac c10	ART c10	dext	21,0	38,0		16,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Artenac c10	ART c10	dext	23,5	43,0		19,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Artenac c10	ART1997 c10 D25 3 123	sin	22,0				
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Baume-Longue	MR.4.002.556	dext	26,0	42,3	14,3	19,0	14,6
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Baume-Longue	MR.4.002.559	sin	24,5	41,2	13,7	17,9	14,1
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Baume-Longue	MR.4.002.561	sin	22,7	42,7	12,8	19,0	14,8
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Baume-Longue	MR.4.002.578	sin	20,8	40,9	13,1	16,5	14,7
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Baume-Longue	MR.4.002.575	dext	23,6	39,1	11,5	17,6	13,6
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Baume-Longue	MR.4.002.576	dext		40,8	12,5	17,6	14,8
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Baume-Longue	MR.4.002.581	sin	20,6	39,6	13,3	17,2	14,3
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Baume-Longue	MR.4.002.577	sin		40,7	13,3	18,0	13,3
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Baume-Longue	MR.4.002.580	sin		41,5	13,1	19,1	13,6
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Baume-Longue	MR.4.002.579	sin			13,4	17,5	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	Cnv Te	sin	22,4				
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	Cnv D1D2 T 10004	sin	20,7	39,6		17,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	no n°	sin				17,4	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	Cnv 2000 Jf c1c2 022	dext	21,8	40,0		17,4	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	Cnv 29	sin	20,6	39,0		18,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	Cnv D2 10010	dext	22,7	40,0		17,6	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	Cnv	sin	20,0	38,0		16,6	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	Cnv Ge 40 D1D2	sin	22,0	39,0		18,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	Cnv Dèb 67 30	dext	20,0	40,6		18,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	Cnv 2000 Hb 228 D1D2	dext	20,4	42,7		17,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	Cnv Ebo 10006	sin	21,8				
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	Cnv Ebo 10007	dext		39,2		16,3	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	Cnv Ebo 10011	sin		40,7		17,0	

Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	Cnv Gf 63 D1D2 30375	sin	23,0	40,0		18,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	Cnv c2 10028	dext	20,4	38,9		17,5	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	Cnv 27 30414	sin	21,8	40,0		18,4	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	G8 B/C 494	dext	22,0	40,0		17,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	F9 C 213	dext				17,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	F7 A 52	sin				18,8	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	F10 C 626	dext	19,0	41,0		19,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	G8 C 715	sin	22,0	39,0		17,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	G7 132	sin	20,0	39,0		17,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	G9 B 173	sin	20,5	38,7		17,2	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	F9 B 153	sin	22,4	40,5		19,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	G9 B 666	sin	21,0	39,0		17,2	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	G9 B 447	sin	23,0	41,3		19,2	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	F9 B 270	sin	22,4	42,0		18,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	G11 B 101	sin	22,6	40,3		17,4	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	G10 B2 115	dext	20,3	38,9		18,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	G9 B 400	sin	22,6				
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	F9 B 97	dext				20,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	G9 C 642	dext				20,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	G8 C 662	sin	21,0				
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	F10 C 307	sin	22,6				
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	G8 C 629	sin	22,3	41,0		19,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	G8 C 721	sin	22,5				
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	F9 C 292	dext	21,0	41,8		18,5	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	H8 C 203	dext	21,0	40,0		17,6	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	F11 C 281	sin	13,0	36,5			
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	C	dext		35,5		15,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Peyre	PI R.B8-9	dext	23,0	39,5		17,4	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Peyre	PII Q14 341	dext	20,0	36,3		16,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Peyre	PII R 2	dext	24,0	39,4		16,6	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Peyre	PII Q14 332	dext	22,0	38,0		17,5	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Peyre	PI B3 368	dext				17,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Peyre	PI Ro 408	sin	19,4	36,4		15,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Peyre	PII Q14 381	sin	19,0	36,0		15,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Peyre	PII Q14 333	sin		36,3		17,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Peyre	PI Ro 408	sin	19,0	36,0		15,0	
Hyaena hyaena	Djib		n1	dext	17,9	29,3	9,5	10,4	
Hyaena hyaena	Djib		n1	sin	18,0	28,7	9,7	10,0	11,0
Hyaena hyaena	Djib		n2	sin	17,5	30,2	9,7	11,4	11,0

Annexe 1.13 – Dents déciduales inférieures : D/2, D/3, D/4

D/2							
Espèce	**Sexe**	**Pays**	**Site**	**N°**	**Côté**	**DVL**	**DMD**
Crocuta crocuta spelaea		France	Conives	Cnv Jf c1c2 41 1	sin	7,0	12,0
Crocuta crocuta spelaea		France	Conives	no n°	dext	5,0	9,5
Crocuta crocuta spelaea		France	Conives	Cnv D2 Z	dext	5,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea		France	Conives	Cnv He (6)	sin	6,0	9,5
Crocuta crocuta spelaea		France	Conives	no n°	sin	6,0	9,7
Crocuta crocuta spelaea		France	Conives	Cnv Je 100 c1c2	dext	6,5	13,0
Crocuta crocuta spelaea		France	Fouvent	G9 B 491	sin	5,0	9,5
Crocuta crocuta spelaea		France	Fouvent	G8 B 509a	sin	6,5	11,0
Crocuta crocuta spelaea		France	Fouvent	F11 A 139	sin	7,0	11,0
Crocuta crocuta spelaea		France	Fouvent	F11 C 269	sin	6,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea		France	Fouvent	G9 C 601	dext	6,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea		France	Fouvent	G8 C 725	dext	7,2	12,0
Crocuta crocuta spelaea		France	Fouvent	G7 C 200	sin	6,2	11,0
Crocuta crocuta spelaea		France	Fouvent	G8 C 727	sin	7,0	11,5
Crocuta crocuta spelaea		France	Fouvent	H8 C 230	dext	6,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea		France	Fouvent	G8 C 538	sin	5,0	10,3
Crocuta crocuta spelaea		France	Fouvent	H9 B 160	sin	7,0	12,0
Crocuta crocuta spelaea		France	Grand Abri aux Puces	GAP10 RSf	sin	7,0	12,0
Crocuta crocuta spelaea		France	Peyre	PI Plac D8	dext	5,6	11,0
Crocuta crocuta spelaea		France	Peyre	PI C5 base	dext	5,0	9,4

Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI GF 10-11	dext	5,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5b	sin	6,0	11,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C4(1)	sin	5,0	9,0

D/3						
Espèce	**Pays**	**Site**	**N°**	**Côté**	**DVL**	**DMD**
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv c1	sin	7,0	13,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Je c1c2 44	sin	6,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo	sin	7,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo	dext	6,7	14,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	sin	7,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv	sin	7,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv D1D2 T	sin	8,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B tamis	sin	7,0	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 C 206	sin	7,2	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 B 33	dext	6,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 360	dext	6,7	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 B 169	sin	7,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 B 92	sin	7,0	13,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 178	dext	7,2	14,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 B2 1	dext	7,0	13,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 C 272	sin	5,4	12,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 B 147	sin	7,5	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 740	sin	7,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	HS	sin	7,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 425	dext	8,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 207	dext	8,0	14,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 227	dext	7,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 687	dext	8,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Grand Abri aux Puces	GAP10 RSf	sin	6,5	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI E8 183	sin	6,0	12,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C6	sin	6,2	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.cav	sin	6,0	13,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI E10 7	sin	6,0	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.cav	sin	5,7	12,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI B3	sin	7,6	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5 base	dext	6,0	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14	dext	5,4	10,0

D/4										
Espèce	**Pays**	**Site**	**N°**	**Côté**	**DVL**	**DMD**	**DMD para**	**DMD Proto**	**DMD Trig**	**DMD tal**
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART c10	sin	8,0	20,0				
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo	sin	5,6	14,5				
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	dext	7,0	19,4				
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 10015	dext	8,3	18,8	7,4	8,5	15,0	3,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He D1D2	dext	8,6	19,0	8,0	7,4	14,9	4,1
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He	sin		21,0	7,4	8,0	16,5	4,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv D2 y	sin	9,0	20,0	8,5	8,8	16,0	4,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Dèb 10013	dext	8,6	21,0	9,0	8,7	15,8	5,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv He 80 c1c2	sin	8,0	20,0	8,0	8,4	16,0	4,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Xy D1	dext			8,0	8,8	15,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Je 017 c1c2	sin	8,5	20,0	7,0	8,0	15,0	5,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv 2000 Je 018 c1c2	dext	8,4	19,8	7,5	8,0	15,0	4,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 641	sin	8,0	20,0	8,0	8,0	15,0	5,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F9 C 194	sin	8,0	19,3	7,2	8,0	15,0	4,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 621	sin	9,0	21,0	8,6	8,4	16,0	5,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 C 206	sin	8,0	20,0	8,0	8,0	15,0	5,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 271	sin	7,3	20,0	8,0	7,3	15,2	4,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 156	sin	7,8	20,8	8,0	8,0	16,0	4,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 A 248	dext	8,6	20,5	8,0	8,0	15,0	5,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 A 104	dext	8,6	20,0	8,0	8,0	15,0	5,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 604	dext	8,0	19,6	8,6	7,2	15,0	4,6

Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F11 C 322	dext	7,8	19,0	7,8	7,8	14,0	5,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 156	dext	9,0	21,0	8,0	8,7	14,8	6,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 337	dext	9,0	19,0	8,4	9,5	17,0	2,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 213	sin	8,0	20,0				
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	no n°	sin	7,0	19,5				
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 134	sin	7,2	19,0				
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 B 24	sin	7,0	15,0				
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 190	sin	7,5		10,0			
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 529	sin	7,2		8,0			
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 519	dext			8,0			
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 C 106	sin				9,0		
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 C 106	sin	7,1		8,0			
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 142	dext				8,0		
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 693	sin			7,0	9,0	15,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G7 C 194	dext	9,0	19,0	8,0	8,0	14,0	5,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 C 147	sin			9,0			
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 C 97	sin	8,0			7,0		
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 524	dext			8,9			
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 B 117	dext			7,0			
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 378	sin			7,2			
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C4(2)a	dext	7,0	19,6	6,8	7,8	14,7	4,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5 426	dext	7,3	19,0	7,0	7,7	14,2	4,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI Ro 415	dext	7,3	20,3	7,4	8,2	15,0	5,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5 base 456	dext	7,7	19,0	6,7	7,3	14,0	5,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI A3 524	dext			6,6			
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 336	dext			7,0			
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 342	sin						
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI Ro 414	sin	7,8	18,7	7,5	8,2	14,2	4,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5 base 452	sin	7,0	18,7	7,4	7,3	13,0	5,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C4(2)a	sin	7,4	19,2	7,6	8,0	14,7	4,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.cav	sin	7,8	19,0	7,0	8,0	14,0	5,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5 base 465	sin	7,4	19,2	7,2	8,0	14,0	5,2

Annexe 1.14 – Dents déciduales supérieures : D2/, D3/, D4/

D2/						
Espèce	**Pays**	**Site**	**N°**	**Côté**	**DVL**	**DMD**
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.570	sin	6,7	11,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.571	dext	6,7	11,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ge c1c2 10096	dext	7,4	11,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hf c1c2 10094	sin	7,0	11,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo	sin	7,0	11,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	dext	6,4	12,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hb 255	dext	7,0	11,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv	dext	7,0	12,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv c1c2 10099	sin	7,8	11,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B Tamis (3)	sin	7,4	13,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 B 122	sin	8,0	12,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 B 122	dext	9,0	14,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 A	dext	7,0	12,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 A TM	dext	7,3	11,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 B 76	dext	8,2	12,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 B 143	sin	7,0	12,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 C 646	dext	7,2	12,8
Crocuta crocuta spelaea	France (84)	Grand Abri aux Puces	GAP10 RSf	sin	6,4	
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 304	dext	6,5	11,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 303	dext	6,0	10,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.cav	dext	6,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 307	sin	6,4	11,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII R7	sin	7,0	11,6
Hyaena/Crocuta ?	Djibouti	Yangula Ari	Yas-4-22	sin	5,0	8,0

D3/							
Espèce	**Pays**	**Site**	**N°**	**Côté**	**DVL ant**	**DMD**	**DMD métac**
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.557	sin	13,8	20,6	
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.570	sin	12,0	21,4	
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv D1D2 T	dext	12,0	21,7	7,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv c1c2 10017	sin	12,0	22,5	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Ebo 10018	sin	13,6	22,0	6,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hb D1D2	dext	12,0	22,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	HS	sin		21,3	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 A 388	sin	13,4	23,4	8,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 A	sin		22,5	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G10 A 43	dext	13,4	22,8	7,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G6 A 94	dext		22,5	8,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 A/B 112	sin			7,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 351	sin	13,0	21,5	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 513	dext			8,3
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 687	sin			8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	C tamis	sin		23,7	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	F10 C 308	dext	13,0	23,0	8,1
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H8 C 189	dext			8,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 692	sin	13,0	22,7	8,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 666	dext		22,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 715	sin	15,0		
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 641	sin		23,0	8,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H7 79	sin		22,3	8,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G9 B 215	sin		23,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 340	dext	12,0	20,0	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 308	dext		20,4	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 309	sin		20,6	7,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.cav	sin		19,0	6,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI E8*	sin		20,0	6,5
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 350	sin			6,6
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-t-X7	dext	11,6	19,7	7,0

D4/						
Espèce	**Pays**	**Site**	**N°**	**Côté**	**DVL**	**DMD**
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.557	sin	14,1	7,8
Crocuta crocuta spelaea	France	Baume-Longue	MR.4.002.570	sin	12,3	6,9
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Je (14)	sin	13,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	no n°	dext	13,4	10,7
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv D1D2 T	sin	14,5	9,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Conives	Cnv Hb c1c2 (7)	dext	14,4	8,4
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	E11 B 24	sin	12,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G11 E/A 3	sin	12,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 B 104	sin	12,0	10,2
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	H9 142	sin	13,0	11,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 C 640	dext	12,2	11,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 687	sin	12,0	10,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	G8 B 310	dext	15,0	
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI C5b	sin	11,0	8,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI	sin	12,0	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI R.cav	dext	11,0	9,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 317	dext	13,0	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI	dext	13,0	7,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PI B3	dext	13,0	7,0

Annexe 1.15 – Vertèbres

Atlas										
				GB	**GL**	**BFcr**	**BFcd**	**GLF**	**LAd**	**LAv**	**H**
Crocuta crocuta spelaea	France	Fouvent	1842-142			60,4	52,5	56,1	31,6	19,5	42,6
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART97 c10 D25 5 177				54,0		40,0		31,0
Crocuta crocuta spelaea	France	Peyre	PII Q14 365 JUVENILE			54,0	48,0		21,0		29,0
Crocuta crocuta	Djibouti	Yangula Ari	Yas-non°	107,0	54,0	48,5	49,0		27,0		

Axis								
				l max	**LCDe**	**BFcr**	**BFcd**	**H**
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART01 c10 D25 3 6	79,5		52,0	25,0	72,0
Hyaena hyaena	Djibouti	Yangula Ari	Yas-2-25	71,0	66,0			52,5

Vertèbre cervicale											
				Rang	**BPacr**	**BFcr**	**HFcr**	**BFcd**	**HFcd**	**H**	**PL**
Crocuta crocuta spelaea	France	Artenac c10	ART01 c10 D25 3 1	c6 / 7	72,0	23,0	15,0	27,0	20,0	64,0	44,0

Annexe 1.16 – Humérus

					GL	Bp	Dp	SD	Bd	Dd	BT
Crocuta crocuta	Djib	Yangula Ari	Yas-4-4	sin					47,0	36,0	
Crocuta crocuta	Djib	Yangula Ari	Yas-5-13	dext	224,0	55,0	65,0		48,0	39,0	
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Artenac c10	ART97 c10 D25 2 98	dext							
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Artenac c10	ART95 c10c E26	?							
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Baume-Longue	MR.4.002.673	sin				19,1	57,1	44,3	45,9
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Baume-Longue	MR.4.002.671	sin				22,1			
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Baume-Longue	MR.4.002.672	sin				18,4	55,2	44,4	45,3
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Conives	Cnv Eb	sin				22,3	58,0	45,1	49,6
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	1842-10	sin				21,0		58,0	45,0
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Fouvent	F10 B2 200	dext							
Crocuta crocuta spelaea	Fr	Peyre	PI A3 513	sin					55,5	41,0	
Hyaena hyaena	Djii	Datagabou	Dat-87	sin	167 (juv)				45,0	33,0	
Hyaena hyaena	Djib	Datagabou	Dat-169	dext	194,0	56,0	42,0		40,0	34,0	
Hyaena hyaena	Djib	Yangula Ari	Yas-2-2	sin					40,0	32,0	
Hyaena hyaena	Djib	Yangula Ari	Yas-2-6/7	dext	195,0				40,0	32,0	

Annexe 1.17 – Radius

				GL	Bp	Dp	SD	DAP diaph	Bd	BT
Crocuta crocuta spelaea	Artenac c10	ART95 c10c E26	dext		30,0	21,0	25,0	14,0		
Crocuta crocuta spelaea	Artenac c10	ART95 c10c E26	dext	209,0			24,0	16,0	33,0	
Crocuta crocuta spelaea	Artenac c10	ART97 c10 D25 5 165	dext				21,5	12,0		
Crocuta crocuta spelaea	Baume-Longue	MR.4.002.675	dext	225,2	29,8	21,4	22,7	16,1	41,0	30,0
Crocuta crocuta spelaea	Conives	CNV c1c2	sin		31,7	21,1	23,3	13,3		
Crocuta crocuta spelaea	Fouvent	1842-90	sin		34,0	21,0				
Crocuta crocuta spelaea	Fouvent	F10 B 206	sin				20,5	11,7		
Crocuta crocuta spelaea	Fouvent	F9 B 310	sin				18,4	11,4		
Crocuta crocuta spelaea	GAP	GAP10 RSf	sin				24,0	14,0		
Crocuta crocuta spelaea	Peyre	PI A3 517	sin				23,0	18,0		
Crocuta crocuta spelaea	Peyre	PI I11	sin				24,0	14,0		
Crocuta crocuta spelaea	Peyre	PI C4(2)a	?				24,0	13,0		
Hyaena hyaena	Datagabou	Dat-183/225	dext	195 (juv)					34,0	
Hyaena hyaena	Yangula Ari	Yas-2-8	sin		21,0	15,0				

Annexe 1.18 – Ulna

Espèce	Site	N°	Côté	L max	DAP max	H	DT
					olecr	**incisure trochléaire**	**surf articulaire**
Crocuta crocuta spelaea	GAP	GAP10 RSf	dext		43,0		33,0
Crocuta crocuta spelaea	Conives	CNV Gf 58 D1D2	dext			33,0	30,2
Crocuta crocuta spelaea	Peyre	PI A3 516	dext		53,0	32,0	34,0

Crocuta crocuta spelaea	Baume-Longue	MR.4.002.674	dext		43,3	34,3	24,7	
Crocuta crocuta spelaea	Baume-Longue	MR.4.002.677	dext	206,7	42,4	33,0	26,3	
Crocuta crocuta spelaea	Baume-Longue	MR.4.002.676	sin		39,7	35,0		
Hyaena hyaena	Yangula Ari	Yas-2-4	dext			22,5	24,0	
Crocuta crocuta	Yangula Ari	Yas-4-12	dext			26,0	28,5	

Annexe 1.19 – Carpiens

Scapho-lunaire				B max	GL	D max				
Crocuta crocuta spelaea	Artenac c10	ART98 c10 E25 6 67	sin	37,0	27,0	24,0				
Crocuta crocuta spelaea	Fouvent	G8 C 635	sin	38,0	25,5	23,5				
Crocuta crocuta spelaea	Fouvent	F10 C 251	dext	38,3	23,0	23,5				
Crocuta crocuta spelaea	Peyre	PI JUVENILE	dext	27,0	20,0	16,0				
Hyaena/Crocuta ?	Datagabou	Dat-e-7	dext	27,0	20,0	18,0				
Pisiforme				**L max**	**DTp**	**DAPp**	**DT col**	**DAP col**	**DTd**	**DAPd**
Crocuta crocuta spelaea	Conives	Cnv 2000 Je c1c2 47		20,0					8,0	11,0
Crocuta crocuta spelaea	Fouvent	F9 C 278	sin	32,5	15,0	11,0			14,0	12,0
Crocuta crocuta spelaea	Fouvent	F11 A 94	?						15,0	15,0
Crocuta crocuta spelaea	Artenac c10	ART97 c10 D25 9	sin	31,0	16,0	11,0			11,0	12,0
Crocuta crocuta spelaea	Peyre	PI R D9	sin	33,0			11,0		11,3	
Crocuta crocuta spelaea	Baume-Longue	MR.4.002.635	dext	35,3	18,0	13,1	10,6	6,6	12,2	14,5
Hyaena hyaena	Yangula Ari	Yas-2-20	sin	29,0						

Annexe 1.20 – Métacarpiens

Rang	Espèce	Site	n°	Côté	GL	Bp	Dp	SD	Bd	Dd
II	*Crocuta crocuta spelaea*	Artenac c10	ART95 c10c E26	dext	73,2	14,0	16,0	11,5	13,4	14,0
II	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.660	sin	76,6	15,2	17,7	11,8	16,2	14,8
II	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.658	sin	76,8	16,1	16,7	11,8	14,5	13,3
II	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.659	sin	78,2	15,6	18,7	11,6	15,3	15,6
II	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.661	dext	79,1	16,2	18,4	14,9	16,2	16,3
II	*Crocuta crocuta spelaea*	Conives	Cnv 2000 15	sin		11,0	14,0			
II	*Crocuta crocuta spelaea*	Fouvent	1842-115	sin	81,0	15,0	17,0	11,5	13,7	16,0
II	*Crocuta crocuta spelaea*	Fouvent	G8 C 602	dext	68,0	12,0	15,0	13,0	16,0	13,0
II	*Crocuta crocuta spelaea*	Fouvent	G8 A 101	dext		8,0	11,4	8,0		
II	*Crocuta crocuta spelaea*	Peyre	PI C4(2)a JUVENILE	dext		9,0	12,0	8,0		
II	*Crocuta crocuta spelaea*	Peyre	PI JUVENILE	dext		10,0	13,0	8,5		
III	*Crocuta crocuta spelaea*	Artenac c10	ART97 c10 D25 3 105	dext	88,0	14,0	19,0	11,0	13,0	14,0
III	*Crocuta crocuta spelaea*	Artenac c10	ART98 c10 E25 6 66	dext	86,5	15,0	18,0	12,0	12,5	13,8
III	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.666	dext	94,6	15,3	19,6	13,0	16,2	15,8
III	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.667	dext	95,9	15,8	20,1	12,9	15,3	16,8
III	*Crocuta crocuta spelaea*	Conives	Cnv Gf 53 D1D2	sin	91,0	16,3	20,7	13,0	17,7	13,6
III	*Crocuta crocuta spelaea*	Peyre	PI JUVENILE	sin			13,8	9,0		
III	*Crocuta crocuta spelaea*	Peyre	PI JUVENILE	sin		12,0	15,5	7,5		
IV	*Crocuta crocuta spelaea*	Artenac c10	ART97 c10 D25 9 314	dext	87,0	13,0	16,0	11,0	12,0	14,0
IV	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.664	sin	85,9	14,3	17,9	11,4	15,7	16,0
IV	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.665	dext	88,3	15,5	17,4	12,7	17,0	17,3
IV	*Crocuta crocuta spelaea*	Conives	Cnv Gf 56 D1D2	dext	86,0	13,0	18,0	13,0	14,5	15,0
IV	*Crocuta crocuta spelaea*	Conives	Cnv Dèb	dext	80,0	10,0	15,0	11,6	12,0	12,0
IV	*Crocuta crocuta spelaea*	Grand Abri aux Puces	GAP09 c3E 297	sin		14,8	17,8	11,4		
IV	*Crocuta crocuta spelaea*	Peyre	PI JUVENILE	sin		10,0	15,0	8,0		
V	*Crocuta crocuta*	Yangula Ari	Yas-3-9	sin	91,0	13,0	17,0	10,0	12,0	14,0
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Artenac c10	ART97 c10 D25 7 249	dext	73,0	17,0	17,0	11,5	14,0	14,0
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Artenac c10	ART c10	sin				12,0	13,0	14,0
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.669	sin	69,6	17,3	17,2	11,9	15,1	14,7
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.670	dext	77,9	18,4	18,8	13,5	17,3	16,1
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.668	dext	73,5	19,4	17,6	12,4	15,1	14,0
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.646	sin				9,6	13,1	11,6
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.647	dext	68,8	12,3	17,9	8,8	12,5	13,5
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Fouvent	1842-75	dext	62,9	17,4	17,8	12,4	16,4	12,0
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Grand Abri aux Puces	GAP10 RSf	dext	73,0	14,2	18,0	11,0	15,0	13,0
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Peyre	PI R.B8-9	sin		14,5	13,0			
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Peyre	PI JUVENILE	sin		14,0	12,0	9,0		

V	*Crocuta crocuta spelaea*	Peyre	PI JUVENILE		dext		13,0	12,0	8,5		
V	*Hyaena hyaena*	Yangula Ari	Yas-2-9		dext	72,0	13,0	13,0	8,5	11,0	11,0

Annexe 1.21 – Coxal

				GL	LAR	Qd.a.	SB
Crocuta crocuta spelaea	Fouvent	1842-9			37,0	34,0	35,3
Hyaena hyaena	Datagabou	Dat-121	sin	143,0	25,5		
Hyaena hyaena	Datagabou	Dat-110	dext		26,0		

Annexe 1.22 – Fémur

Espèce	Site	N°	Côté	GL	Bp	DT tête	Dp	DAP tête	SD	DAP diaph	Bd	Dd
Ccs	Fouvent	F10 C 356	?			34,0						
Ccs	Artenac c10	ART97 c10 D25 2 59	dext						23,0	19,0		
Ccs	Artenac c10	ART c10 Pm	dext			38,0		38,0				
Ccs	Artenac c10	ART01 c10 D25 3 9	sin			30,0	57,0					
Ccs	Peyre	PI B3 354	sin	267,0	60,5	29,0	29,0	29,0	23,0	19,0	51,0	45,0
Ccs	Baume-Longue	MR.4.002.657	sin		71,8	36,1	32,1	32,1				
Ccs	Baume-Longue	MR.4.002.656	sin		59,2	31,5			24,2	20,6		
Hh	Yangula Ari	Yas-2-3	sin		43,0		20,2					

Annexe 1.23 – Tibia

Espèce	Site	N°	Côté	GL	Bp	Dp	SD	DAP diaph	Bd	Dd
Crocuta crocuta spelaea	GAP	GAP09 c3E 297	dext				20,0	19,2	36,0	26,6
Crocuta crocuta spelaea	Conives	CNV Ge 12 D1	sin				23,3	22,6	44,0	30,3
Crocuta crocuta spelaea	Conives	CNV c1c2	sin				23,7	21,0	39,9	30,0
Crocuta crocuta spelaea	Conives	Cnv He D1D2 (18)	sin						25,0	21,0
Crocuta crocuta spelaea	Fouvent	1842-91	dext						25,0	19,0
Crocuta crocuta spelaea	Fouvent	1842-141	dext						41,0	26,0
Crocuta crocuta spelaea	Artenac c10	ART95 c10 REM	dext	204,0	49,0	60,0	19,0	21,0	38,0	27,0
Crocuta crocuta spelaea	Artenac c10	ART97 c10 D25 9 299	sin				18,0	22,0	39,0	27,0
Crocuta crocuta spelaea	Artenac c10	ART98 c10 E25 4 21	sin						36,2	24,0
Crocuta crocuta spelaea	Peyre	PI B3 249	dext				21,0	19,0	40,0	30,0
Crocuta crocuta spelaea	Baume-Longue	MR.4.002.662	sin				20,0	19,8	41,0	29,1
Hyaena hyaena	Yangula Ari	Yas-2-5	sin	190,0	36,0	41,0			26,0	17,0
Hyaena hyaena	Datagabou	Dat-139	sin						26,0	20,0

Annexe 1.24 – Tarsiens

Calcaneum									
Esp.	**site**	**N°**	**côté**	**L**	**DT max**	**DAP max**	**DT Tub. Calc**	**DAP Tub. Calc**	**L Sust-tub**
Ccs	Fouvent	1842-96	sin	65,0		29,0	23,0	23,0	48,0
Ccs	Fouvent	1842-145	dext	65,0		29,0	22,5	22,5	47,0
Ccs	Artenac c10	ART01 c10 E19d 41 326	dext	70,0		31,5	23,0	21,0	59,0
Ccs	Artenac c10	ART c10	dext	58,0		26,0	20,0	21,0	44,0
Ccs	Artenac c10	ART01 c10 D25 1	dext	63,0		28,0	21,8	19,0	47,0
Ccs	Baume-Longue	MR.4.002.639	dext	62,6	29,5	31,2	22,7	24,0	45,5
Ccs	Baume-Longue	MR.4.002.638 (juv)	sin	55,9	30,3	26,9			39,7
Hh	Datagabou	Dat-218	sin	52,0	39,5				
Talus									
Espèce	**site**	**N°**	**côté**	**L**	**DT max**	**DDPmax**	**DT col**	**DDP col**	**DTmax**	**DDP**
Ccs	GAP	GAP10 RSf	dext	39,0					21,0	16,6
Ccs	Fouvent	1842-96bis	sin	38,0	40,5					
Ccs	Fouvent	E10 C 55	dext	33,0	27,0					
Ccs	Artenac c10	ART98 c10 E25 5 57	dext	41,0	35,0				22,0	

Ccs	Artenac c10	ART95 c10c E26	sin	36,0	33,0	17,0			21,0	
Ccs	Artenac c10	ART97 c10 D25 9	dext	37,0	30,0	19,0			28,0	
Ccs	Peyre	PI JUVENILE	dext	31,0	26,0	19,0				
Ccs	Peyre	PI JUVENILE	sin	31,0		19,0				
Ccs	Baume-Longue	MR.4.002.641	sin	40,3	38,2	22,5	19,7	15,8	23,0	20,0
Ccs	Baume-Longue	MR.4.002.644	sin	39,6	38,0	19,5	18,5	14,8	21,5	
Ccs	Baume-Longue	MR.4.002.645	sin	39,3	37,2	20,7	18,6	14,5	21,9	18,1
Ccs	Baume-Longue	MR.4.002.643	dext	40,1	36,2	22,2	18,8	14,6		18,2
Ccs	Baume-Longue	MR.4.002.642	dext	35,8	33,0	18,6	17,7	14,5		
Hh	Datagabou	Dat-178	sin	29,5						

Annexe 1.25 – Métatarsiens

Rang	Espèce	site	N°	côté	GL	Bp	Dp	SD	Bd	Dd
II	*Crocuta crocuta spelaea*	Conives	Cnv	dext	75,5	13,0	15,0	13,7	15,0	12,0
II	*Crocuta crocuta spelaea*	Conives	Cnv Gf 57 D1D2	sin	76,0	14,0	18,0	13,3	16,0	15,0
II	*Crocuta crocuta spelaea*	Fouvent	G8 C 602	dext	69,0	11,5	14,0		13,0	13,0
II	*Crocuta crocuta spelaea*	Artenac c10	ART97 c10 D25 9	sin		15,0	18,0	10,6		
II	Hyaena hyaena	Datagabou	Dat-217	dext	79,0	8,7	12,0		10,0	10,0
III	*Crocuta crocuta spelaea*	Grand Abri aux Puces	GAP10 RSf	dext		14,5	15,0			
III	*Crocuta crocuta spelaea*	Fouvent	G7 B/C 165	sin		14,5	16,0			
III	*Crocuta crocuta spelaea*	Artenac c10	ART97 c10 D25 9	sin	81,0	13,0	18,0	10,4	12,0	13,0
III	*Crocuta crocuta spelaea*	Peyre	PI JUVENILE	dext		9,0	15,5	8,0		
III	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.663	dext	83,1	15,4	18,6	12,8	17,1	14,7
III	Hyaena hyaena	Datagabou	Dat-92	sin	89,5	10,0	16,0	8,0	9,0	10,0
IV	*Crocuta crocuta spelaea*	Fouvent	1842-74	dext	77,0	13,0	17,3	11,0	13,5	11,8
IV	*Crocuta crocuta spelaea*	Peyre	PI R.cav	sin		12,0		9,0		
IV	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.652	sin	83,1	13,8	16,0	11,2	14,0	14,1
IV	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.651	sin	77,3	12,4	16,8	11,1	14,6	14,2
IV	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.655	dext	83,3	13,4	17,8	12,1	14,3	14,2
IV	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.653	dext	80,6	13,2	16,3	10,8	14,7	13,8
IV	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.654	dext	83,5	11,4	18,0	11,6	14,2	13,7
IV	Hyaena hyaena	Datagabou	Dat-314	sin	90,0	11,0	13,0	6,0	8,0	9,5
IV	*Hyaena hyaena*	Yangula Ari	Yas-2-38	dext	81,0	9,5	14,0	7,0	8,5	9,5
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Fouvent	1842-116	dext	65,9	13,0	18,6	8,7	12,0	12,8
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Fouvent	F11 B 209	sin		9,0	15,4	8,0		
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Artenac c10	ART97 c10 D25 9	sin		10,0	14,0			
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Peyre	PI JUVENILE	sin		12,0	10,0	6,0		
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.647	sin	68,9	11,9	18,4	8,7	12,5	13,5
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.648	dext	68,6	12,3	18,2	9,6	12,2	13,9
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Baume-Longue	MR.4.002.650	dext	65,4	11,9		10,5	12,9	13,1
V	*Crocuta crocuta spelaea*	Grand Abri aux Puces	GAP10 RSFond 44	sin	73,1	12,7	17,0	10,1	15,2	12,5
V	*Hyaena hyaena*	Datagabou	Dat-e-10	sin	77,0	7,3	12,0	5,8	8,3	9,5

Annexe 2 – Distribution squelettique des espèces (assemblages actuels)

Annexe 2.1 – Heraide, repaire d'hyène tachetée.
Annexe 2.2 – Heraide KS1, KS2 et KS4, site d'acquisition d'hyène tachetée.
Annexe 2.3 – Heraide KS3, site d'acquisition d'hyène tachetée.
Annexe 2.4 – Dumali, repaire d'hyène tachetée.
Annexe 2.5 – Dumali KS E/SE, site d'acquisition d'hyène tachetée.
Annexe 2.6 – Dumali KS NE/SE, site d'acquisition d'hyène tachetée.
Annexe 2.7 – Dumali KS E, site d'acquisition d'hyène tachetée.
Annexe 2.8 – Ali Daba KS1 et KS2, site d'acquisition d'hyène tachetée.
Annexe 2.9 – Yangula Ari (matériel *in situ*), repaire d'hyène tachetée.
Annexe 2.10 – Yangula Ari (matériel étudié), repaire d'hyène tachetée.
Annexe 2.11 – Oboley, repaire d'hyène tachetée.
Annexe 2.12 – Datagabou, repaire d'hyène rayée.
Annexe 2.13 – Uniab, repaire d'hyène brune.

Annexe 2.1 – Heraide, repaire d'hyène tachetée.

	C. familiaris	*O. megalotis*	*C. dromedarius*	*B. taurus*	*E. asinus*	*Gazella sp.*	*C. hircus*	*O. oreotragus*	*Cephalopinae*	*M. saltiana*	Ung. Petit	Ung. Moyen
Etui corné						1					1	
Crâne	4		1		4		5			1	2	
Maxillaire						1	8					
Mandibule	2					3	8			2		
Dent isolée					9		1				1	
Atlas						1	2					
Axis							2				1	
Cervicale							2				4	
Thoracique							1				9	
Lombaire			1								9	
Sacrum											5	
Caudale												
Sternum												
Vertèbre												
Côte		1					7				26	
Scapula					1	2	2				4	
Humérus		2				2	2				6	
Radius			1								2	
Radius-ulna							4	1			2	
Ulna											2	
Carpien							1					
Métacarpien							4				2	
Pelvis				2			2				5	
Fémur		1					1			1	9	2
Patella												
Tibia					4	1	2	1			3	
Fibula												
Talus			1					1			2	
Calcaneum		1										
Tarsien												
Métatarsien								2	1	1	3	
Phalange 1							2	1			1	
Phalange 2							2	1				
Phalange 3							2	2				
Métapode			1									
Phalange												
Sésamoïde												
Os long											4	
Os compact												
Total	6	5	5	2	18	11	60	9	1	5	103	2

Annexe 2.2 – Heraide KS1, KS2 et KS4, site d'acquisition d'hyène tachetée.

Heraide KS1	*E. asinus*	*C. hircus*
Etui corné		
Crâne	1	
Maxillaire		
Mandibule		
Dent isolée	5	
Atlas	2	
Axis	2	
Cervicale	12	1
Thoracique	7	5
Lombaire		
Sacrum		
Caudale		
Sternum		
Vertèbre		1
Côte	17	
Scapula	4	
Humérus	3	
Radius		
Radius-ulna	1	
Ulna		
Carpien		
Métacarpien		
Pelvis	2	
Fémur	1	1
Patella		
Tibia	1	1
Fibula		
Talus	1	
Calcaneum	1	
Tarsien	1	
Métatarsien	1	
Phalange 1	1	
Phalange 2	1	
Phalange 3	2	
Métapode	1	
Phalange		
Sésamoïde		
Os long		
Os compact		
Total	65	9

Heraide KS2	*Papio sp.*
Etui corné	
Crâne	
Maxillaire	
Mandibule	2
Dent isolée	
Atlas	
Axis	
Cervicale	
Thoracique	
Lombaire	
Sacrum	
Caudale	
Sternum	
Vertèbre	
Côte	
Scapula	
Humérus	
Radius	
Radius-ulna	
Ulna	
Carpien	
Métacarpien	
Pelvis	
Fémur	
Patella	
Tibia	
Fibula	
Talus	
Calcaneum	
Tarsien	
Métatarsien	
Phalange 1	
Phalange 2	
Phalange 3	
Métapode	
Phalange	
Sésamoïde	
Os long	
Os compact	
Total	2

Heraide KS4	*O. megalotis*	*C. hircus*	Ung. Petit
Etui corné			
Crâne		9	
Maxillaire		4	
Mandibule		7	1
Dent isolée			
Atlas			
Axis			
Cervicale			
Thoracique			
Lombaire	5		
Sacrum			3
Caudale			
Sternum			
Vertèbre			
Côte			
Scapula			4
Humérus			
Radius		1	3
Radius-ulna		1	
Ulna		1	1
Carpien			
Métacarpien		5	
Pelvis			5
Fémur	2	1	3
Patella		1	
Tibia		1	10
Fibula			
Talus		1	
Calcaneum		1	
Tarsien		2	
Métatarsien		1	
Phalange 1		2	2
Phalange 2		2	1
Phalange 3		2	1
Métapode			1
Phalange			
Sésamoïde			
Os long			
Os compact			
Total	7	42	35

Annexe 2.3 – Heraide KS3, site d'acquisition d'hyène tachetée.

Heraide KS3	*Canis sp.*	*O. megalotis*	*Felis sp.*	C. dromedarius	*B. taurus*	*E. asinus*	*Gazella sp.*	*L. walleri*	*C. hircus*	*O. oreotragus*	*Cephalopinae*	*M. Saltiana*	Ung. Grand	Ung. Moyen	Ung. Petit	*Papio sp.*
Etui corné															1	
Crâne			1			2			4							
Maxillaire						1			4		1	2				
Mandibule	1						1	1	17						2	
Dent isolée														2	1	
Atlas															2	
Axis									2						1	
Cervicale							4		6						2	
Thoracique									1						38	
Lombaire														1	26	
Sacrum															6	
Caudale																
Sternum																
Vertèbre																
Côte															36	
Scapula									6					1	4	
Humérus						1	4	1	5					2	5	
Radius														2	7	1
Radius-ulna						1	1		7						2	
Ulna														1		
Carpien																
Métacarpien					1				4						3	
Pelvis		1						1			1		1	1	15	
Fémur						1	1		4	2					13	
Patella																
Tibia				1						2	1				21	
Fibula																
Talus																
Calcaneum													1			
Tarsien							1									
Métatarsien				1			1		1	1		1			1	
Phalange 1				1					2							
Phalange 2									2							
Phalange 3									2					2		
Métapode				1												
Phalange																
Sésamoïde																
Os long														2	1	
Os compact																
Total	1	1	1	4	1	6	13	3	67	5	3	3	2	14	188	1

Annexe 2.4 – Dumali, repaire d'hyène tachetée.

	C. cf familiaris	*V. rueppeli*	*Felis sp.*	*Carnivora*	*C. dromedarius*	*B. taurus*	*E. asinus*	*P. aethiopicus*	*Gazella sp.*	*L. walleri*	*C. hircus*	*O. oreotragus*	*Cephalopinae*	Ung. Grand	Ung. Moyen	Ung. Petit	*Papio sp.*	*H. cristata*	*Lagomorpha*
Etui corné									1		3								
Crâne					1				1		11					3			
Maxillaire					2				1		9					2			
Mandibule		1				1			4		22		1			9	1		1
Dent isolée						3					2								
Atlas								1								1			
Axis											1								
Cervicale											4				1	2			
Thoracique				8										1		5			
Lombaire						4									1	16			
Sacrum															1	1			
Caudale														2					
Sternum																			
Vertèbre																			
Côte	1					2		1						1	7	75			
Scapula			1					1								22	1		
Humérus								1			2					23		1	1
Radius											1					2	1		
Radius-ulna					1				6		5					16			
Ulna			1													3	1		
Carpien											2								
Métacarpien											3					1			
Pelvis							1		1		6			1		12			
Fémur											2				1	17	2		
Patella																			
Tibia		1					1		4		6	1		1	1	21			
Fibula																			
Talus																			
Calcaneum											1					1			
Tarsien											2					1			
Métatarsien		3							1	1	8					8			
Phalange 1									1		11								
Phalange 2									1		6								
Phalange 3											5								
Métapode															1				
Phalange																			
Sésamoïde																			
Os long														2		1			
Os compact																			
Total	1	5	2	8	4	11	2	4	21	1	112	1	1	8	14	242	6	1	2

Annexe 2.5 – Dumali KS E/SE, site d'acquisition d'hyène tachetée.

Dumali E/SE	Gazella sp.	C. hircus	Ung. Petit
Etui corné			
Crâne		**1**	**1**
Maxillaire			
Mandibule		**3**	**1**
Dent isolée			**3**
Atlas		**1**	
Axis		**1**	
Cervicale			
Thoracique			
Lombaire			
Sacrum			
Caudale			
Sternum			
Vertèbre			
Côte			
Scapula	**1**	**2**	
Humérus			
Radius			
Radius-ulna		**1**	
Ulna			
Carpien			
Métacarpien			**1**
Pelvis		**2**	
Fémur		**1**	
Patella			
Tibia		**1**	**1**
Fibula			
Talus			
Calcaneum			
Tarsien			
Métatarsien			
Phalange 1			
Phalange 2			
Phalange 3			
Métapode			
Phalange			
Sésamoïde			
Os long			
Os compact			
Total	**1**	**13**	**7**

Annexe 2.6 – Dumali KS NE/SE, site d'acquisition d'hyène tachetée.

	Canis sp.	*Felis sp.*	*B. taurus*	*E. asinus*	*P. aethiopicus*	*Gazella, sp.*	*C. hircus*	*O. oreotragus*	*Cephalopinae*	Ung. Grand	Ung. Moyen	Ung. Petit
Etui corné												
Crâne						1	2					
Maxillaire			1				1		1			
Mandibule							6		1		1	4
Dent isolée												
Atlas												
Axis												
Cervicale									1			1
Thoracique												7
Lombaire												18
Sacrum												2
Caudale												
Sternum												5
Vertèbre												
Côte												6
Scapula							3					1
Humérus						2	1					1
Radius	1						2					1
Radius-ulna							1					
Ulna						1						
Carpien												
Métacarpien				1								1
Pelvis												5
Fémur		1					1		2			
Patella												
Tibia							1	1		1		2
Fibula												
Talus							1	1				
Calcaneum							1	1				
Tarsien							1					
Métatarsien							1		2			
Phalange 1												
Phalange 2												
Phalange 3												
Métapode					1							
Phalange												
Sésamoïde												
Os long												
Os compact												
Total	1	1	1	1	1	4	22	3	7	1	1	54

Annexe 2.7 – Dumali KS E, site d'acquisition d'hyène tachetée.

	C. dromedarius	*B. taurus*	*E. asinus*	*Gazella sp.*	*C. hircus*	*O. oreotragus*	*Cephalopinae*	Ung. Moyen	Ung. Petit
Etui corné									
Crâne	1								
Maxillaire	1	1			2				
Mandibule					5			1	3
Dent isolée		1							1
Atlas									
Axis									
Cervicale									
Thoracique								1	6
Lombaire		1			2			1	6
Sacrum					1				1
Caudale									
Sternum									
Vertèbre									1
Côte									
Scapula			1						3
Humérus					2				2
Radius				1	2				1
Radius-ulna					1				1
Ulna									
Carpien									
Métacarpien							1		
Pelvis					2		2		3
Fémur							1		1
Patella									
Tibia						1	1		3
Fibula									
Talus									
Calcaneum									
Tarsien									
Métatarsien							2		
Phalange 1									
Phalange 2									
Phalange 3									
Métapode	1								
Phalange									
Sésamoïde									
Os long									1
Os compact									
Total	3	3	1	1	17	1	7	3	33

Annexe 2.8 – Ali Daba KS1 et KS2, site d'acquisition d'hyène tachetée.

Ali Daba KS1	*Gazella sp.*	*Cephalopinae*
Etui corné		
Crâne		1
Maxillaire		1
Mandibule		2
Dent isolée		
Atlas		1
Axis		
Cervicale		
Thoracique		
Lombaire		
Sacrum		
Caudale		
Sternum		
Vertèbre		
Côte		
Scapula		
Humérus	1	
Radius		
Radius-ulna	2	
Ulna		
Carpien		
Métacarpien	1	
Pelvis		
Fémur	2	
Patella		
Tibia	4	
Fibula		
Talus	1	
Calcaneum	1	
Tarsien	1	
Métatarsien	2	
Phalange 1	2	
Phalange 2	2	
Phalange 3	2	
Métapode		
Phalange		
Sésamoïde		
Os long		
Os compact		
Total	21	5

Ali Daba KS2	C. hircus
Etui corné	
Crâne	
Maxillaire	
Mandibule	
Dent isolée	
Atlas	
Axis	
Cervicale	
Thoracique	3
Lombaire	8
Sacrum	1
Caudale	
Sternum	
Vertèbre	
Côte	
Scapula	
Humérus	
Radius	
Radius-ulna	
Ulna	
Carpien	
Métacarpien	
Pelvis	2
Fémur	
Patella	
Tibia	
Fibula	
Talus	
Calcaneum	
Tarsien	
Métatarsien	
Phalange 1	
Phalange 2	
Phalange 3	
Métapode	
Phalange	
Sésamoïde	
Os long	
Os compact	
Total	14

Annexe 2.9 – Yangula Ari (matériel *in situ*), repaire d'hyène tachetée.

	Hyaenidae	*Carnivora*	*C. dromedarius*	*B. taurus*	*E. asinus*	*P. aethiopicus*	*L. walleri*	*C. hircus*	Ung. Grand	Ung. Moyen	Ung. Petit	*Papio sp.*
Etui corné								1				
Crâne	4		2	1	2	2		12		1		
Maxillaire	1		1		1			23				
Mandibule	4		1	3	2	3	2	38				1
Dent isolée			3	1	4	1		4				1
Atlas			1		1					1		
Axis								1				
Cervicale			6		3			6		1		
Thoracique			1					1			1	
Lombaire				1		5		10				
Sacrum	1							1				
Caudale												
Sternum												
Vertèbre												
Côte			5					12				
Scapula	2	1	3		2	2		4		1		
Humérus	2	1	13		3	3		3			1	
Radius			6			1		8				
Radius-ulna			4					2				
Ulna	2					1						
Carpien	1		6									
Métacarpien	1		13	2	2			9				
Pelvis	1		3					7	1			
Fémur	2		6		4	1		6	1	1	2	1
Patella												
Tibia	3		16		3	1		13	1			
Fibula												
Talus			1		2			4				
Calcaneum			2					2				
Tarsien			1		1	1		1	1			
Métatarsien	4		5		4			5			1	
Phalange 1	3		2	2	1			3				
Phalange 2			1					3				
Phalange 3					1			2				
Métapode	5		3					3			1	
Phalange			1									
Sésamoïde	1							1				
Os long			1						14	5	5	
Os compact												
Total	37	2	107	10	36	21	2	185	18	10	11	3

Annexe 2.10 – Yangula Ari (matériel étudié), repaire d'hyène tachetée.

	C. crocuta	*H. hyaena*	*Hyaenidae*	*O. megalotis*	*Felis sp.*	*C. dromedarius*	*B. taurus*	*E. asinus*	*P. aethiopicus*	*Gazella sp .*	*L. walleri*	*C. hircus*	*Cephalopinae*	*M. saltiana*	Ung. Moyen	Ung. Petit	*Papio sp.*
Etui corné																	
Crâne			2						1							1	
Maxillaire		1	2							2		14	1			4	
Mandibule		4	2					1	1	1	2	25				5	1
Dent isolée	1		4						1							6	1
Atlas	1																
Axis		1															
Cervicale		2	2														
Thoracique		5						1									
Lombaire		2															
Sacrum	1																
Caudale																	
Sternum																	
Vertèbre		2															
Côte		8														5	
Scapula	2	1		1	1				1							1	
Humérus	2	3		1	1	4	1		1			1			1	2	
Radius		2														2	
Radius-ulna						1	1					1				4	
Ulna	1	1							1								
Carpien		1															
Métacarpien	1	1				1		1					1		2	2	
Pelvis		1															
Fémur		1						3								2	1
Patella																	
Tibia		2				2				1					1	6	
Fibula																	
Talus								1									
Calcaneum						1											
Tarsien																	
Métatarsien		1				2								2		1	
Phalange 1		3													2		
Phalange 2		4															
Phalange 3		3															
Métapode						2									1		
Phalange																	
Sésamoïde																	
Os long															5		
Os compact																	
Total	9	49	12	2	2	14	2	7	6	4	2	41	2	2	12	41	3

Annexe 2.11 – Oboley, repaire d'hyène tachetée.

	C. hircus	O. oreotragus	Ung. Moyen	Ung. Petit	Hyracoidea
Etui corné					
Crâne	**13**			**10**	
Maxillaire	**8**				
Mandibule	**15**			**1**	**3**
Dent isolée	**14**		**1**		
Atlas	**2**			**3**	
Axis	**1**			**3**	
Cervicale				**5**	
Thoracique				**14**	
Lombaire				**14**	
Sacrum				**1**	
Caudale					
Sternum				**1**	
Vertèbre				**4**	
Côte				**47**	
Scapula	**1**	**1**		**11**	
Humérus	**6**			**3**	
Radius	**2**			**2**	
Radius-ulna	**8**				
Ulna	**1**				
Carpien				**3**	
Métacarpien	**3**	**2**			
Pelvis	**2**	**2**		**1**	
Fémur	**2**			**8**	
Patella				**1**	
Tibia	**1**	**5**	**1**	**5**	
Fibula					
Talus				**3**	
Calcaneum		**1**			
Tarsien					
Métatarsien	**4**	**4**			
Phalange 1	**2**	**2**	**1**	**6**	
Phalange 2	**2**	**1**			
Phalange 3	**1**			**1**	
Métapode	**1**				
Phalange					
Sésamoïde					
Os long			**1**		
Os compact					
Total	**90**	**18**	**4**	**147**	**3**

Annexe 2.12 – Datagabou, repaire d'hyène rayée.

	C. crocuta	H. hyaena	Hyaenidae	Canis sp.	Carnivora	C. dromedarius	B. taurus	E. asinus	P. aethiopicus	Gazella sp.	L. walleri	C. hircus	O. oreotragus	Ung. Grand	Ung. Moyen	Ung. Petit	Papio sp.
Etui corné										1							
Crâne		1								1		11				5	
Maxillaire												13				1	1
Mandibule								1			1	24				1	
Dent isolée		1				4						30				5	
Atlas								1				1				2	
Axis						1						1				3	
Cervicale		2		1		5						2				5	
Thoracique		7										1				6	
Lombaire		2				1	1					1				12	
Sacrum												1				2	
Caudale																	
Sternum																	
Vertèbre												1				1	
Côte		7			2							2			1	13	
Scapula		1										4				10	
Humérus	1	2				5						4				20	
Radius		2				3		1				4				11	
Radius-ulna						1						5				2	
Ulna												2				2	
Carpien			2									1					
Métacarpien						1				1						6	
Pelvis		2										7			1	13	
Fémur																16	
Patella																	
Tibia		1										12	1	1		28	
Fibula																	
Talus		1						1				2				1	
Calcaneum		1						1									
Tarsien								1									
Métatarsien		4								2		4		1		5	
Phalange 1		1							1	2							
Phalange 2																	
Phalange 3																	
Métapode						1										2	
Phalange																	
Sésamoïde																	
Os long						1						1				2	
Os compact																	
Total	1	35	2	1	2	23	1	6	1	7	1	134	1	2	2	174	1

Annexe 2.13 – Uniab, repaire d'hyène brune.

	P. brunnea	*C. mesomelas*	*O. gazella*	*A. marsupialis*	*P. aethiopicus*	*Ongulata*
Etui corné				**52**		
Crâne			**3**	**10**		
Maxillaire		**4**	**1**	**1**		
Mandibule	**2**	**1**	**6**	**5**	**1**	
Dent isolée	**1**	**2**	**6**	**1**		**1**
Atlas			**1**			
Axis			**1**	**1**		
Cervicale			**2**	**3**		
Thoracique		**1**	**28**	**6**		
Lombaire						
Sacrum			**1**			
Caudale						
Sternum						
Vertèbre						
Côte				**5**		
Scapula			**14**			
Humérus			**44**	**10**		
Radius			**12**	**17**		**1**
Radius-ulna			**28**	**17**		
Ulna			**13**			
Carpien			**1**			
Métacarpien			**19**	**8**		
Pelvis		**1**	**11**	**5**		
Fémur			**24**	**9**		
Patella						
Tibia			**41**	**38**		
Fibula						
Talus			**1**	**1**		
Calcaneum				**1**		
Tarsien			**1**			
Métatarsien			**29**	**24**		
Phalange 1						
Phalange 2						
Phalange 3						
Métapode				**25**		
Phalange						
Sésamoïde						
Os long				**39**		
Os compact						
Total	**3**	**9**	**287**	**278**	**1**	**2**

Annexe 3 – Distribution squelettique des espèces (repaires pléistocènes)

Annexe 3.1 – Artenac c10, Carnivores, autres.
Annexe 3.2 – Artenac c10, Ongulés.
Annexe 3.3 – Peyre I, Carnivores, autres.
Annexe 3.4 – Peyre II, Carnivores, autres.
Annexe 3.5 – Peyre I, Ongulés.
Annexe 3.6 – Peyre II, Ongulés.
Annexe 3.7 – Fouvent, collection 1842.
Annexe 3.8 – Fouvent, niveau E.
Annexe 3.9 – Fouvent, niveau E/A.
Annexe 3.10 – Fouvent, niveau A.
Annexe 3.11 – Fouvent, niveau A/B.
Annexe 3.12 – Fouvent, niveau B.
Annexe 3.13 – Fouvent, niveau B/C.
Annexe 3.14 – Fouvent, niveau C.
Annexe 3.15 – Fouvent, Hors Stratigraphie.
Annexe 3.16 – Conives, Carnivores, autres.
Annexe 3.17 – Conives, Ongulés.
Annexe 3.18 – Grand Abri aux Puces, Réseau Supérieur, Carnivores, autres.
Annexe 3.19 – Grand Abri aux Puces, Réseau Supérieur, Ongulés.
Annexe 3.20 – Grand Abri aux Puces, Salle Principale, Carnivores, autres.
Annexe 3.21 – Grand Abri aux Puces, Salle Principale, Ongulés.
Annexe 3.22 – Grand Abri aux Puces, Hors Stratigraphie, Carnivores, autres.
Annexe 3.23 – Grand Abri aux Puces, Hors Stratigraphie, Ongulés.
Annexe 3.24 – Artenac I et II, *Ursus deningeri*.

Annexe 3.1 – Artenac c10, Carnivores, autres.

	C. crocuta spelaea	*P. (leo) spelaea*	*Pantherinae*	*F. silvestris*	*Ursus sp.*	*C. lupus*	*Canidae*	*V. vulpus*	*M. putorius*	*Carnivora*	*Lagomorpha*
Bois											
Crâne	10							1			
Maxillaire	10				1						
Mandibule	22				2			3	1	2	2
Dent isolée	100	1		1	27	6	3	9		6	2
Atlas	2							1			
Axis	3										
Cervicale	2									1	
Thoracique	1							1			
Lombaire										1	
Sacrum											
Caudale	1							2		3	
Sternum											
Vertèbre					1						
Côte					1						
Scapula	1										
Humérus	2			1							1
Radius	3				3			2	2		1
Radius-ulna											
Ulna	1	1			1			1			1
Carpien	3				3					2	1
Métacarpien	7				2			1			1
Pelvis	1							1		1	1
Fémur	3					1		2			2
Patella	2				1			1			
Tibia	3							2			4
Fibula					1		1				
Talus	3				1					1	
Calcaneum	3							2			1
Tarsien	1										
Métatarsien	3				2			1			3
Phalange 1	10		1		5	1	1	5			2
Phalange 2	13	1				2		3			
Phalange 3	4				5						
Métapode	5				7			1			5
Phalange										1	
Sésamoïde											
Os long											2
Os compact	2										
Total	221	3	1	2	63	10	5	39	3	18	29

Annexe 3.2 – Artenac c10, Ongulés.

	Proboscidea	*Cf. Coelodonta*	*Bos/Bison*	*M. giganteus*	*Cervus sp.*	*R. tarandus*	*C. capreolus*	*Cervidae*	*E. caballus*	*E. cf. hydruntinus*	*S. scrofa*	Ung. Petit	Ung. Moyen	Ung. Grand
Bois					13		1	2						
Crâne			2						1				1	
Maxillaire			3				1		3					
Mandibule			4		5				7		1		1	
Dent isolée	4	13	52		33	1	4	4	193	3	2			
Atlas														
Axis														
Cervicale													2	
Thoracique			1					2					6	3
Lombaire									1					
Sacrum														
Caudale														
Sternum									1					
Vertèbre								1					7	1
Côte		2			1			1				3	13	9
Scapula			1					1			1	2	1	
Humérus			10		3			2	1			1		3
Radius			10		3		2	1	5				4	2
Radius-ulna			8		1									
Ulna					1				2				2	
Carpien			9		1			1	22				1	2
Métacarpien			25		2				6					
Pelvis		2			2			1				1	1	
Fémur			5		4				2			1	3	6
Patella														
Tibia			16		1			2	6				3	7
Fibula														
Talus			18		3				7					
Calcaneum			9	1				1	4					
Tarsien			5		1				4	1				
Métatarsien			19		4				11					
Phalange 1			2		2			1	10		1			
Phalange 2			4		2				11					
Phalange 3			1						2					
Métapode			9		1			1	15			1	1	2
Phalange			1		1								1	
Sésamoïde			3											
Os long		1										49	57	30
Os compact														
Total	4	18	217	1	84	1	8	21	315	4	5	61	103	65

Annexe 3.3 – Peyre I, Carnivores, autres.

	C. crocuta spelaea	*P. pardus*	*F. silvestris*	Ursus sp.	*C. lupus*	*Canidae*	*V. vulpes*	*Cf. Gulo*	*M. Meles*	*Mustela sp.*	*Mustelidae*	*Carnivora*	*Lagomorpha*	*Hystrix sp.*	*M. marmota*
Bois															
Crâne	**14**						**1**				**1**	**1**	**2**		
Maxillaire	**3**				**1**		**1**							**1**	
Mandibule	**5**			**2**									**1**	**1**	
Dent isolée	**144**	**2**	**1**	**5**	**20**	**2**	**23**			**1**		**13**	**10**	**6**	**1**
Atlas															
Axis	**2**				**1**								**1**		
Cervicale	**4**					**1**						**1**	**2**	**1**	
Thoracique	**4**						**2**			**2**			**3**		
Lombaire	**1**						**1**						**3**		
Sacrum															
Caudale							**1**						**2**		
Sternum													**1**		
Vertèbre	**3**											**1**	**4**		
Côte							**1**					**16**			
Scapula				**1**									**1**	**1**	
Humérus	**5**			**1**	**1**		**3**		**1**				**2**	**2**	**1**
Radius	**7**		**1**		**2**		**1**					**2**	**5**		
Radius-ulna															
Ulna	**1**				**2**									**1**	
Carpien	**3**												**2**		
Métacarpien	**9**												**2**	**3**	
Pelvis	**1**			**1**				**1**				**1**	**10**		
Fémur	**3**							**2**				**1**	**15**		
Patella	**1**						**1**								
Tibia	**5**												**6**	**1**	
Fibula															
Talus	**2**												**1**	**1**	
Calcaneum	**1**						**1**			**1**			**6**	**1**	
Tarsien					**2**							**1**			
Métatarsien	**3**						**1**						**4**	**1**	
Phalange 1	**9**			**1**	**1**		**3**					**1**	**12**		
Phalange 2	**4**												**4**		
Phalange 3	**3**												**3**	**1**	
Métapode	**5**											**1**	**12**		
Phalange															
Sésamoïde															
Os long												**2**	**3**		
Os compact															
Total	**242**	**2**	**2**	**11**	**30**	**3**	**40**	**3**	**1**	**4**	**1**	**41**	**117**	**21**	**2**

Annexe 3.4 – Peyre II, Carnivores, autres.

	C. crocuta spelaea	*P. (leo) spelaea*	*P. pardus*	*C. lupus*	*V. vulpes*	*Cf. Gulo*	*Carnivora*	*Lagomorpha*	*Hystrix sp.*	*M. marmota*
Bois										
Crâne	1							1		
Maxillaire				2						
Mandibule	3				2			4	1	1
Dent isolée	56	1	1	2	6		1			2
Atlas	1									
Axis								2		
Cervicale	1									
Thoracique										
Lombaire								3		
Sacrum										
Caudale										
Sternum							5			
Vertèbre								3		
Côte					1			3		
Scapula	1							2		
Humérus	1				2	2			1	
Radius	3								1	
Radius-ulna										
Ulna										1
Carpien	1									
Métacarpien										
Pelvis	2							6		
Fémur					1		1	10		
Patella										
Tibia	2						1	6		
Fibula										
Talus					1			1		
Calcaneum								6		
Tarsien										
Métatarsien								9		
Phalange 1	2							10		
Phalange 2								2		
Phalange 3	1							2		
Métapode	1				1			7		
Phalange										
Sésamoïde										
Os long	18							1		
Os compact										
Total	95	1	1	4	14	6	8	76	3	4

Annexe 3.5 – Peyre I, Ongulés.

	Mammuthus sp.	*Rhinocerotidae*	*Bos/Bison*	*M. giganteus*	*C. elaphus*	*C. capreolus*	*Cervidae*	*E. caballus*	*C. ibex*	*R. rupicapra*	*S. scrofa*	*Ungulata*	Ung. Petit	Ung. Moyen	Ung. Grand
Bois					1										
Crâne		1	8				4	1	1			9		1	1
Maxillaire								6							
Mandibule			1		9			4	6			1	1		
Dent isolée	11	14	16	1	158	5	5	149	14	5	9				
Atlas															
Axis															
Cervicale					4			1	1	1			3	1	1
Thoracique					1				7	1			1	1	3
Lombaire			1		2				3				1	2	
Sacrum									1					1	
Caudale														1	
Sternum															
Vertèbre			1										7	4	12
Côte								11					4	3	
Scapula					1				5					1	
Humérus			8		3	1		2	7				3	8	1
Radius			7		15			5	7	2			10	3	
Radius-ulna			2		1			2	6						
Ulna			3		2			1	3				5	2	1
Carpien		2	2		9	1		4	3					5	
Métacarpien			8		31	2	1	6	8				3	1	
Pelvis			1		1			6	4	1			1	2	
Fémur			6		13			4	3				7	6	
Patella									1						
Tibia		2	12		18			6	14				7	6	1
Fibula															
Talus		1		2	4	1		9	1						1
Calcaneum			2		5			1	2	2					
Tarsien			5		6			11	1		1		1		
Métatarsien			8		56	10	7	11	11				1		
Phalange 1			4		5			13	3	1			1		
Phalange 2				1	3		1	1	2	1				1	
Phalange 3			2		2		1	2	3		2				
Métapode			13		9		1	30	2	1			7	4	
Phalange															
Sésamoïde			2		6		1	4							
Os long							17						235	154	63
Os compact															1
Total	11	20	112	4	365	20	38	290	119	15	12	10	298	207	85

Annexe 3.6 – Peyre II, Ongulés.

	Bos/Bison	*C. elaphus*	*C. capreolus*	*Cervidae*	*E. caballus*	*C. ibex*	*R. rupicapra*	*S. scrofa*	*Ungulata*	Ung. Petit	Ung. Moyen	Ung. Grand
Bois		1										
Crâne	1	2			1							
Maxillaire		2										
Mandibule	1	3								1	1	
Dent isolée	9	78	3	2	8		3	1				
Atlas												
Axis												
Cervicale												
Thoracique												
Lombaire						1						
Sacrum												
Caudale												
Sternum												
Vertèbre	2									2	2	
Côte	1									8	2	1
Scapula	1				1							1
Humérus	1	9				1						
Radius	1	8			1					2		
Radius-ulna		1			1							
Ulna		2		1								
Carpien	7										1	
Métacarpien	1	15		1	1							
Pelvis	1	1			1						2	
Fémur	1	13								1	1	
Patella	1											
Tibia	5	12			1					1	1	
Fibula												
Talus	1		2									1
Calcaneum	1				1							
Tarsien	7				1							
Métatarsien	2	32		1	1		1			3	1	
Phalange 1				2		1			1			
Phalange 2		2	2			1				1		
Phalange 3		2	2					1		1		
Métapode		1			2					1		
Phalange					1					1		
Sésamoïde					1							
Os long	1			2						125	47	2
Os compact												
Total	45	184	9	9	22	4	4	2	1	147	59	5

Annexe 3.7 – Fouvent, collection 1842.

	C. crocuta spelaea	*U. spelaeus*	*V. vulpes*	*G. gulo*	*M. primigenius*	*C. antiquitatis*	*M. giganteus*	*C. elaphus*	*R. tarandus*	*E. caballus*	*E. cf. hydruntinus*	*Bos/ Bison*	Ung. Moyen	Ung. Grand	*Lepus sp.*
Bois								3	4						
Crâne												3			
Maxillaire		1								1					
Mandibule	2	1					3								
Dent isolée		2				4				34	6	5			
Atlas	1														
Axis															
Cervicale	3									1					
Thoracique	3				1										
Lombaire															
Sacrum															
Caudale															
Sternum															
Vertèbre															
Côte															
Scapula										1					
Humérus	1		2			2									
Radius	1											1			
Radius-ulna										1					
Ulna	1					1									
Carpien															
Métacarpien	2									2		2			
Pelvis	2					2				1		1		1	
Fémur	1														
Patella					2										
Tibia	2		2	1		1				1		1			
Fibula															
Talus	1					1	2	2	2	3		1			
Calcaneum	2									2		3			
Tarsien										1					
Métatarsien	2									2					1
Phalange 1										2					
Phalange 2										2					
Phalange 3															
Métapode										1					
Phalange															
Sésamoïde															
Os long													1	2	
Os compact															
Total	24	4	4	1	3	11	6	4	5	55	3	17	1	3	1

Annexe 3.8 – Fouvent, niveau E.

	C. crocuta spelaea	*C. lupus*	*V. vulpes*	*Vulpes/Alopex*	*G. gulo*	*M. meles*	*Carnivora*	M. primigenius	C. antiquitatis	C. elaphus	C. capreolus	Cervidae	E. caballus	Equidae	Bos/Bison	Ungulata	Ung. Petit	Ung. Moyen	Ung. Grand	Lepus sp.	M. marmota
Bois																					
Crâne																1					
Maxillaire																					
Mandibule			1																		
Dent isolée	10		1				3	3	1			1	8	1	1	2					
Atlas																					
Axis																					
Cervicale																					
Thoracique																					
Lombaire							1														
Sacrum																					
Caudale	1																				
Sternum																					
Vertèbre																					
Côte							1														
Scapula																					
Humérus				2							1										1
Radius										1											
Radius-ulna																					
Ulna					1																
Carpien																					
Métacarpien																					
Pelvis																					
Fémur																			1		
Patella																					
Tibia																				1	
Fibula																					
Talus																					
Calcaneum			1																		
Tarsien																					
Métatarsien											1										
Phalange 1		1																			
Phalange 2																					
Phalange 3						1															
Métapode																					
Phalange																					
Sésamoïde																					
Os long																	3	2	2		
Os compact																					
Total	11	1	3	2	1	1	5	3	1	1	2	1	8	1	1	3	3	2	3	1	1

Annexe 3.9 – Fouvent, niveau E/A.

	C. crocuta spelaea	*C. lupus*	*Vulpes/Alopex*	*G. gulo*	*M. meles*	*Martes sp.*	*Mustela sp.*	*Carnivora*	*M. primigenius*	*C. antiquitatis*	*M. giganteus*	*C. elaphus*	*R. tarandus*	E. caballus	Bos/Bison	*Ung. Petit*	*Ung. Moyen*	*Ung. Grand*	*Sciurus sp .*	*M. Marmota*
Bois																				
Crâne			1					1								1		1		
Maxillaire																				
Mandibule																				1
Dent isolée	8							1	3	1	4	1	1	24	1					1
Atlas																				
Axis																				
Cervicale																				
Thoracique					2			1												
Lombaire																				
Sacrum																				
Caudale																				
Sternum																				
Vertèbre																				
Côte								4								1		1		
Scapula																				
Humérus	2			1						1		1								
Radius																				
Radius-ulna																				
Ulna																		1		
Carpien																				
Métacarpien					2												1			
Pelvis				1	1		2	1												
Fémur					2	1	1					1			2	2			1	
Patella																				
Tibia					1								1		1					
Fibula								1												
Talus								1												
Calcaneum																				
Tarsien																				
Métatarsien					1															
Phalange 1		1	1												1					
Phalange 2																				
Phalange 3																				
Métapode														1						
Phalange																				
Sésamoïde																				
Os long								1	1							2	4	2		
Os compact																				
Total	10	1	2	2	9	1	3	11	4	2	4	3	3	24	5	6	5	5	1	2

Annexe 3.10 – Fouvent, niveau A.

	C. crocuta spelaea	*P. (leo) spelaea*	*U. spelaeus*	*C. lupus*	*V. vulpes*	*Vulpes/Alopex*	*G. gulo*	*M. meles*	*Mustela sp.*	*Carnivora*	*M. marmota*
Bois											
Crâne											
Maxillaire											
Mandibule	**2**					**1**					
Dent isolée	**87**	**3**	**4**	**4**	**1**	**5**				**4**	**7**
Atlas											
Axis											
Cervicale	**1**										
Thoracique										**2**	
Lombaire											
Sacrum											
Caudale											
Sternum											
Vertèbre										**1**	
Côte										**1**	
Scapula											
Humérus	**1**								**1**		
Radius											
Radius-ulna											
Ulna											
Carpien	**1**										
Métacarpien	**1**					**1**		**2**			
Pelvis							**1**				
Fémur											
Patella											
Tibia								**1**			
Fibula	**2**										
Talus											
Calcaneum											
Tarsien											
Métatarsien	**1**					**2**		**1**			
Phalange 1						**1**					
Phalange 2						**1**					
Phalange 3											
Métapode	**1**					**2**					
Phalange											
Sésamoïde											
Os long										**1**	
Os compact											
Total	**98**	**3**	**4**	**4**	**1**	**13**	**1**	**4**	**1**	**9**	**7**

	M. primigenius	*C. antiquitatis*	*M. giganteus*	*C. elaphus*	*R. tarandus*	*Cervidae*	*E. caballus*	*E. cf. hydruntinus*	*Equidae*	*Bos/Bison*	*Ungulata*	Ung. Petit	Ung. Moyen	Ung. Grand
Bois					1									
Crâne										1		1		1
Maxillaire														
Mandibule			1				1						1	
Dent isolée	17	9	5	2	3	3	130	1	2	33	6			2
Atlas														
Axis														
Cervicale										1				1
Thoracique														
Lombaire														
Sacrum														
Caudale														
Sternum												2		
Vertèbre														
Côte											1	1	2	
Scapula														
Humérus										2		1		
Radius		1			1	1						1		2
Radius-ulna														
Ulna										1				
Carpien					1		1							
Métacarpien		1												
Pelvis														
Fémur				1						4		1		
Patella														
Tibia		3		1	4					3				
Fibula														
Talus														
Calcaneum														
Tarsien														
Métatarsien				1	1					3				
Phalange 1				1	3									
Phalange 2					2									
Phalange 3							3							
Métapode		1								2		1		
Phalange							1			1				
Sésamoïde														
Os long	3										4	9	5	9
Os compact														
Total	20	15	6	6	16	4	136	1	2	51	11	17	8	15

Annexe 3.11 – Fouvent, niveau A/B.

	C. crocuta spelaea	*V. vulpes*	*Vulpes/Alopex*	*M. meles*	*Carnivora*	*M. primigenius*	*C. antiquitatis*	*M. giganteus*	*R. tarandus*	*Cervidae*	*E. caballus*	*Bos/Bison*	Ung Petit	Ung. Moyen	Ung. Grand	*M. marmota*
Bois																
Crâne					1											
Maxillaire	2															
Mandibule					1											1
Dent isolée	22				1	3	2	2	1		28	6				
Atlas																
Axis																
Cervicale																
Thoracique																
Lombaire																
Sacrum																
Caudale					1											
Sternum																
Vertèbre																
Côte													2			
Scapula				1												
Humérus	1		1					1	1							
Radius				1												
Radius-ulna																
Ulna				1								1				
Carpien																
Métacarpien		1	1													
Pelvis																
Fémur							1			1				1		
Patella																
Tibia				1								1		2		
Fibula																
Talus																
Calcaneum																
Tarsien																
Métatarsien												1				
Phalange 1				1					1							
Phalange 2																
Phalange 3											1					
Métapode																
Phalange																
Sésamoïde																
Os long														9	5	7
Os compact																
Total	25	1	2	5	4	3	3	3	3	1	29	9	11	8	7	1

Annexe 3.12 – Fouvent, niveau B.

	C. crocuta spelaea	*P. (leo) spelaea*	*U. spelaeus*	*C. lupus*	*V. vulpes*	*Cf. Alopex*	*Vulpes/Alopex*	*G. gulo*	*M. meles*	*Martes sp.*	*M. putorius*	*Mustela sp.*	*Carnivora*	*M. marmota*
Bois														
Crâne	3												4	
Maxillaire														
Mandibule	11				2						2		1	
Dent isolée	243	7	1	10			9	1	2			1	9	1
Atlas														
Axis														
Cervicale														
Thoracique													1	
Lombaire	2													
Sacrum														
Caudale	1													
Sternum														
Vertèbre													1	
Côte							4						3	
Scapula														
Humérus	2													
Radius	2													
Radius-ulna														
Ulna				1	1		1	1					1	
Carpien	1						1							
Métacarpien							1							
Pelvis							1							
Fémur							1			1		1		
Patella	1													
Tibia				1										
Fibula													1	
Talus	1													
Calcaneum							1							
Tarsien														
Métatarsien	1			1	1	1	2		1			1		
Phalange 1	7			1			1						1	
Phalange 2	3			3			1							
Phalange 3	4													
Métapode	1						3							
Phalange														
Sésamoïde														
Os long														
Os compact														
Total	283	7	1	17	4	1	26	2	3	1	2	3	22	1

	M. primigenius	*C. antiquitatis*	*M. giganteus*	*C. elaphus*	*R. tarandus*	*C. capreolus*	*Cervidae*	*E. caballus*	*Equidae*	*Bos/Bison*	*Ungulata*	Ung. Petit	Ung. Moyen	Ung. Grand
Bois					3		1							
Crâne		1			1					5	3	1	2	1
Maxillaire														1
Mandibule			3					1		1			1	
Dent isolée	72	65	11	3	13	1	5	303	4	48	10		3	1
Atlas	1													
Axis														
Cervicale										1				
Thoracique														
Lombaire														
Sacrum										1				
Caudale														
Sternum														
Vertèbre											1			1
Côte											1	5	1	3
Scapula		1												
Humérus		1	2		1					2			1	3
Radius	1			1	1		1			4		3		
Radius-ulna														
Ulna						2								
Carpien					2			2		1				
Métacarpien								1						
Pelvis		2												
Fémur	2				3	1				4		2	1	2
Patella					1									
Tibia	2	7		1	2					6		3	3	
Fibula									2					
Talus		1				1								
Calcaneum										1				
Tarsien					1									
Métatarsien					1	2				2				
Phalange 1					2					1				
Phalange 2					1									
Phalange 3					4									
Métapode					1		1	1	1	1		1		
Phalange											1			
Sésamoïde								1		1				
Os long	11	2			1						1	20	9	26
Os compact														1
Total	89	80	16	5	38	6	8	309	7	79	17	35	21	39

Annexe 3.13 – Fouvent, niveau B/C.

	C. crocuta spelaea	*C. lupus*	*Vulpes/Alopex*	*Carnivora*	*M. primigenius*	*C. antiquitatis*	*M. giganteus*	*C. elaphus*	*R. tarandus*	*E. caballus*	*Bos/Bison*	Ung. Moyen	Ung. Grand
Bois													
Crâne	1			1									
Maxillaire													
Mandibule													
Dent isolée	6	1	1		4	6	1	1	2	13	3		
Atlas													
Axis													
Cervicale													
Thoracique													
Lombaire													
Sacrum													
Caudale													
Sternum													
Vertèbre													
Côte													
Scapula													
Humérus											2		
Radius													
Radius-ulna													
Ulna													
Carpien													
Métacarpien													
Pelvis													
Fémur													
Patella													
Tibia			1		1							1	
Fibula													
Talus													
Calcaneum													
Tarsien													
Métatarsien	1												
Phalange 1													
Phalange 2													
Phalange 3	1												
Métapode									1				
Phalange													
Sésamoïde													
Os long												2	1
Os compact													
Total	9	1	2	1	5	6	1	1	3	13	5	3	1

Annexe 3.14 – Fouvent, niveau C.

	C. crocuta spelaea	*P. (leo) spelaea*	*Panthera sp.*	*U. spelaeus*	*C. lupus*	*Vulpes/Alopex*	*Carnivora*	*Lepus sp.*	*M. marmota*
Bois									
Crâne	**1**					**2**			
Maxillaire									
Mandibule	**3**	**1**					**1**		
Dent isolée	**298**	**1**	**1**	**7**	**8**	**2**	**4**		**2**
Atlas									
Axis									
Cervicale									
Thoracique									
Lombaire									
Sacrum									
Caudale	**2**					**1**			
Sternum									
Vertèbre									
Côte									
Scapula									
Humérus	**1**								
Radius	**1**								
Radius-ulna									
Ulna	**1**								
Carpien	**3**								
Métacarpien	**1**					**1**			
Pelvis									
Fémur	**1**								
Patella									
Tibia	**1**								
Fibula									
Talus	**1**								
Calcaneum									
Tarsien						**1**		**1**	
Métatarsien	**1**								
Phalange 1	**2**					**2**			
Phalange 2	**2**								
Phalange 3	**1**								
Métapode									
Phalange									
Sésamoïde	**2**								
Os long									
Os compact									
Total	**322**	**2**	**1**	**7**	**8**	**9**	**5**	**1**	**2**

	M. primigenius	*C. antiquitatis*	*M. giganteus*	*C. elaphus*	*R. tarandus*	*Cervidae*	*E. caballus*	*E. cf. hyruntinus*	*Equidae*	*Bos/Bison*	*Ungulata*	Ung. Petit	Ung. Moyen	Ung. Grand
Bois					1									
Crâne					2					3	1	1		
Maxillaire			1			1								
Mandibule	40	63	6	3	9	5	220	3	2	25	5		1	
Dent isolée														
Atlas														
Axis														
Cervicale														
Thoracique														
Lombaire														
Sacrum														
Caudale														
Sternum														
Vertèbre	1													
Côte												1	1	1
Scapula														2
Humérus		2		2	4					2				1
Radius					2					5				
Radius-ulna														
Ulna										1				1
Carpien														
Métacarpien					1					1				
Pelvis		1												1
Fémur		1			1					3			1	3
Patella														1
Tibia	1	3			1		2			10			1	
Fibula														
Talus														
Calcaneum	1									2				
Tarsien					1					3				
Métatarsien										2				
Phalange 1		1			1									
Phalange 2					2									
Phalange 3														
Métapode					1		2			1				
Phalange														
Sésamoïde					1		1							
Os long	5	1										5	11	25
Os compact														1
Total	48	72	7	5	27	6	225	3	2	58	6	7	15	36

Annexe 3.15 – Fouvent, Hors Stratigraphie.

	C. crocuta spelaea	*P. (leo) spelaea*	*U. spelaeus*	*C. lupus*	*Vulpes/Alopex*	*G. gulo*	*M. meles*	*Mustela sp.*	*Carnivora*
Bois									
Crâne	**1**				**1**				**5**
Maxillaire	**1**			**1**					
Mandibule	**8**								
Dent isolée	**55**	**1**	**1**	**3**	**4**				**5**
Atlas									
Axis									
Cervicale									
Thoracique									
Lombaire									
Sacrum									
Caudale									
Sternum									
Vertèbre									
Côte									**1**
Scapula									
Humérus									
Radius					**1**		**1**		
Radius-ulna									
Ulna				**1**					
Carpien									
Métacarpien									
Pelvis						**1**			
Fémur							**1**	**1**	
Patella							**1**		
Tibia	**1**								
Fibula									**1**
Talus									
Calcaneum									
Tarsien									
Métatarsien									
Phalange 1									
Phalange 2	**1**								**1**
Phalange 3									
Métapode									
Phalange									
Sésamoïde	**1**								
Os long									
Os compact									
Total	**68**	**1**	**1**	**5**	**6**	**2**	**3**	**1**	**13**

	M. primigenius	*C. antiquitatis*	*M. giganteus*	*C. elaphus*	*R. tarandus*	*C. capreolus*	*Cervidae*	*E. caballus*	*Equidae*	*Bos/Bison*	*Ungulata*	Ung. Petit	Ung. Moyen	Ung. Grand
Bois					1		1							
Crâne		1								2		4		
Maxillaire														
Mandibule												1		
Dent isolée	44	32	3	2	1			116	2	9	5		4	
Atlas														
Axis														
Cervicale														
Thoracique														
Lombaire														
Sacrum														
Caudale														
Sternum														
Vertèbre														
Côte												2	1	
Scapula													1	
Humérus					5					3				1
Radius		1			2									
Radius-ulna														
Ulna					1									
Carpien					1									2
Métacarpien														
Pelvis														
Fémur	2			1	1	1						1	2	
Patella														
Tibia		1		2		1				1		4	4	
Fibula														
Talus										1				
Calcaneum														
Tarsien														
Métatarsien					4									
Phalange 1												1		
Phalange 2														
Phalange 3														
Métapode					2									
Phalange														
Sésamoïde														
Os long	1										1	14	19	15
Os compact														
Total	47	35	3	5	18	2	1	116	2	16	6	28	31	18

Annexe 3.16 – Conives, Carnivores, autres.

	C. crocuta spelaea	*P. (leo) spelaea*	*U. spelaeus*	*C. lupus*	*Vulpes vulpes*	*Cf. Alopex*	*Vulpes/Alopex*	*M. meles*	*Mustelidae*	*Carnivora*	*Lepus sp.*	*E. europaeus*
Bois												
Crâne	1							1		1		
Maxillaire	15			1						1		1
Mandibule	21	2		1			1	1	1	2		2
Dent isolée	319	1	5	12	2	3	25	2	2	27		
Atlas												
Axis												
Cervicale	1						1					
Thoracique							1					
Lombaire												
Sacrum												
Caudale										4		
Sternum												
Vertèbre							1			2		
Côte	1						1	3		9		
Scapula							1					
Humérus	6	1					1			1	1	
Radius	7				1					3	1	
Radius-ulna												
Ulna	6		1				3	1				
Carpien	4											
Métacarpien	5				1							
Pelvis							1					
Fémur	11											
Patella												
Tibia	7						1				1	
Fibula												
Talus												
Calcaneum												
Tarsien	1											
Métatarsien	2											
Phalange 1	7						1			1	2	
Phalange 2	4						2			1		
Phalange 3	4						1					
Métapode	1									2		
Phalange												
Sésamoïde												
Os long												
Os compact												
Total	423	4	6	14	4	3	40	9	3	54	4	3

Annexe 3.17 – Conives, Ongulés.

	C. antiquitatis	*M. giganteus*	*C. elaphus*	*R. tarandus*	*Cervidae*	*E. caballus*	*E. hydruntinus*	*Bos/Bison*	*S. scrofa*	*Ungulata*
Bois				1						
Crâne						1		9		1
Maxillaire		1				1		3		
Mandibule		1	4			1		9	1	
Dent isolée	8	4	31	5	11	138	3	232	6	15
Atlas										
Axis								1		
Cervicale								1		
Thoracique								2		
Lombaire										
Sacrum										
Caudale										
Sternum										
Vertèbre										
Côte				1				2		
Scapula			1			1		7	1	
Humérus			10	1		3		117		
Radius			18			1		28		
Radius-ulna								30		
Ulna			1					23		
Carpien					1			1		
Métacarpien		1	7		2	2		57		
Pelvis			3					17		
Fémur			1					43		
Patella										
Tibia	2		16		1	4		118		
Fibula										
Talus								3		
Calcaneum						1		4		
Tarsien								1		
Métatarsien			9					58		
Phalange 1			1			1		3		
Phalange 2								4	1	1
Phalange 3						1				1
Métapode			1		1	3		12		
Phalange										
Sésamoïde										
Os long						1		28		
Os compact										
Total	10	7	107	8	15	159	3	813	9	19

Annexe 3.18 – Grand Abri aux Puces, Réseau Supérieur, Carnivores, autres.

	C. crocuta spelaea	*P. (leo) spelaea*	*P. pardus*	*Lynx sp.*	*F. silvestris*	*U. arctos*	*Ursus sp.*	*C. lupus*	*Cuon sp.*	*Canidae*	*V. vulpes*	*M. meles*	*Carnivora*	*Lagomorpha*	*C. fiber*	*M. marmota*
Bois																
Crâne								1				1	3			
Maxillaire			1									1	1		1	
Mandibule	3			2			1	2			1				3	
Dent isolée	24	1	1	4	1	1	11	17	2		6		2	7	9	1
Atlas																
Axis																
Cervicale																
Thoracique																
Lombaire								1								
Sacrum																
Caudale								2								
Sternum																
Vertèbre																
Côte							2	1					2			
Scapula															1	
Humérus		1				2	1	2			1			1	1	
Radius	1		2				3	1					1		1	
Radius-ulna																
Ulna	2			1			2				1	2			4	
Carpien								2			1				1	
Métacarpien	1															
Pelvis											1			4		
Fémur												1	1	2	1	
Patella																
Tibia	1							3			1		1	5	1	
Fibula										1						
Talus	1													2	1	
Calcaneum								1				1				
Tarsien																
Métatarsien	1													1		
Phalange 1	4		1	1	1		6	1								
Phalange 2	4						1									
Phalange 3				1			1									
Métapode	1		1										1			
Phalange	1															
Sésamoïde			2	1			1									
Os long																
Os compact													1			
Total	44	2	8	10	2	3	29	34	2	1	12	6	13	22	24	1

Annexe 3.19 – Grand Abri aux Puces, Réseau Supérieur, Ongulés.

	Proboscidea	*Rhinocerotidae*	*B. primigenius*	*M. giganteus*	*C. elaphus*	*C. capreolus*	*Cervidae*	*E. caballus*	*C. ibex*	*R. rupicapra*	*Caprini*	*S. scrofa*	Ung. Petit	Ung. Moyen	Ung. grand
Bois					29	2	9								
Crâne				2	3	2								1	1
Maxillaire					3	1								1	
Mandibule			1		5	3		2				1		8	4
Dent isolée	4	11	6		96	23	1	26	5		3	14	2		
Atlas		1	1			1									
Axis			1												
Cervicale			2		1	2	1								
Thoracique					1									1	
Lombaire					1		1								
Sacrum			1												
Caudale															
Sternum															
Vertèbre			1										2		1
Côte			1											1	2
Scapula			3		7	8								3	
Humérus					8	2	2	1				1	1	1	
Radius			4		13	2	1	1							
Radius-ulna					1										
Ulna			1		4	4		2					1		
Carpien					5	6		1	1	1		4		1	
Métacarpien			5	1	22	4	2				1				
Pelvis					4	1							1	4	1
Fémur			4	1	12	8	2	1						1	1
Patella						1									
Tibia			4		26	2		4						1	
Fibula															
Talus			1		3				1		1			1	
Calcaneum			1	1	1	7		1							
Tarsien			5		5	4		3							
Métatarsien			3	2	46	10	2	1				4			
Phalange 1			1	1	11	3	2		1			3			
Phalange 2			2		3	1			1			1		1	
Phalange 3			1		3	5				1		6		1	
Métapode		1	3		2	1	3	2	1			2		3	1
Phalange					2									1	
Sésamoïde			2											2	
Os long			1					1						6	11
Os compact															1
Total	4	13	55	8	317	103	26	46	10	2	5	37	7	38	23

Annexe 3.20 – Grand Abri aux Puces, Salle Principale, Carnivores, autres.

	C. crocuta spelaea	*P. (leo) spelaea*	*P. pardus*	*Lynx sp.*	*U. arctos*	*U. thibetanus*	*Ursus sp.*	*C. lupus*	*Cuon sp.*	*V. vulpes*	*M. meles*	*Mustelidae*	*Carnivora*	*Lagomorpha*	*C. fiber*
Bois															
Crâne		1			1		1	6			1		1		2
Maxillaire							1	1							
Mandibule		1					1	6		3				3	12
Dent isolée	1	5	1	1	2		4	21		2	2	1	1		7
Atlas								1							
Axis								1							
Cervicale								8						1	
Thoracique															
Lombaire								5						1	1
Sacrum														1	
Caudale								4							
Sternum													1		
Vertèbre								13							
Côte					1		1	4							
Scapula								1	1						1
Humérus						1	1	2					1		2
Radius	1					1		4	1	1	1				1
Radius-ulna															
Ulna	2			2			1	4		1					2
Carpien					1										
Métacarpien	1							4							
Pelvis				1				3						2	2
Fémur			1				1		1		1	1			1
Patella															
Tibia	2			4				4						3	1
Fibula				1				1							
Talus								2							
Calcaneum				1				4						1	
Tarsien								1							
Métatarsien					1		1	9		1					
Phalange 1				2	2		2	8							
Phalange 2				8	1		1	5							1
Phalange 3				5	1			3		1					
Métapode				1			1	5	2		1		1		
Phalange								2							
Sésamoïde				3				1							
Os long															
Os compact															
Total	7	7	2	28	10	2	16	132	5	9	6	2	6	12	33

Annexe 3.21 – Grand Abri aux Puces, Salle Principale, Ongulés.

	Proboscidea	*B. primigenius*	*M. giganteus*	*C. elaphus*	*C. capreolus*	*Cervidae*	*E. caballus*	*C. ibex*	*R. rupicapra*	*Caprini*	*S. scrofa*	Ung. Petit	Ung. Moyen	Ung. grand
Bois				10	8									
Crâne				6	6							2	3	
Maxillaire				2	2			4						
Mandibule				2	5			5			2	1		
Dent isolée	5	4		11	16	1	8	19	7	1				
Atlas				1	3									
Axis				1	1									
Cervicale				1	5	1	1					2		
Thoracique				4	5							3	1	
Lombaire				1	1									
Sacrum				1										
Caudale														
Sternum														
Vertèbre		1										4		1
Côte					1	1						3	3	
Scapula		3		1	6	1		1						
Humérus		1		3	8			1			1	2		1
Radius				2	6			1		1		1		
Radius-ulna								1	1					
Ulna				2	3			1						
Carpien				3	3		1	1			1			
Métacarpien		1		2	8							1		
Pelvis		1		1	4			6		2	1		1	
Fémur				4	3			5				1	2	
Patella				1				1			1			
Tibia		1	1	1	10	1	1	2	1			3	4	
Fibula														
Talus				1	5									
Calcaneum				3	1									
Tarsien				1	3									
Métatarsien				3	15			2		1				
Phalange 1		1		12	12			5			1			
Phalange 2				8	17	1		6						
Phalange 3				6	8		2	2			1			
Métapode							1	1				1		
Phalange														
Sésamoïde				7	2			2				1		
Os long												3	8	3
Os compact												2		
Total	5	13	1	101	167	8	14	66	9	5	8	30	22	5

Annexe 3.22 – Grand Abri aux Puces, Hors Stratigraphie, Carnivores, autres.

	C. crocuta spelaea	*P. (leo) spelaea*	*Lynx sp.*	*F. silvestris*	*U. arctos*	*U. spelaeus*	*Ursus sp.*	*C. lupus*	*Cuon sp.*	*V. vulpes*	*Lutra sp.*	*M. meles*	*Mustelidae*	*C. fiber*
Bois														
Crâne					1			2		1				10
Maxillaire							1	1		1				
Mandibule								1			1		1	4
Dent isolée	6	1	2	1	7			32	2	8		7		26
Atlas								3						
Axis								2						
Cervicale					1		2	7				1		
Thoracique			3		1	1		2						
Lombaire								1		1				3
Sacrum														
Caudale								7						
Sternum														
Vertèbre						1		2						1
Côte						1	1	1				1		
Scapula								2				1		
Humérus			1					3				1		1
Radius			5	2				7		2	1	1		
Radius-ulna														
Ulna			2					3		1		2		2
Carpien			2					8						
Métacarpien			8				1	6		2		2		
Pelvis			1					1	1	1		1		3
Fémur				1				2						1
Patella			1					1						
Tibia								2		2		2		3
Fibula														
Talus								3				1		
Calcaneum			2					1				1		1
Tarsien			1		1			1						
Métatarsien			1					5				2		
Phalange 1			11	1				9		1		5		1
Phalange 2	1		5					6		1				
Phalange 3			6	1	1			9						
Métapode			2					7		1		5		
Phalange								1						1
Sésamoïde			5		1	1								
Os long						1		1						
Baculum								1						
Total	7	1	58	6	13	5	5	140	3	23	2	38	1	57

Annexe 3.23 – Grand Abri aux Puces, Hors Stratigraphie, Ongulés.

	Proboscidea	*B. primigenius*	*M. giganteus*	*C. elaphus*	*C. capreolus*	*Cervidae*	*E. caballus*	*C. ibex*	*R. rupicapra*	*Caprini*	*S. scrofa*	Ung. Grand
Bois				11	6							
Crâne		1		1	3			2		2		
Maxillaire				1	2			4				
Mandibule				5	2			10	1		1	
Dent isolée	1	18	2	26	9	2	12	36			8	
Atlas					1							
Axis		1										
Cervicale		2					1	1				
Thoracique		1		1					3		1	
Lombaire				1				4	1			
Sacrum												
Caudale												
Sternum												
Vertèbre						1						
Côte												
Scapula				1	2			2				
Humérus				2	3			1			2	
Radius		1		1	4		1		2			
Radius-ulna		1										
Ulna				2	1	1			1			
Carpien		2		3	1		1	3			1	
Métacarpien			1	4	9							
Pelvis		1			4			2	1		1	
Fémur				4	2			2	1			
Patella					1							
Tibia				1	3			3				
Fibula											1	
Talus								1	1			
Calcaneum					1			1				
Tarsien				1								
Métatarsien		1	1	10	6	1		2			1	
Phalange 1				5	6		1	2	1			
Phalange 2				3	2		3	2	2		2	
Phalange 3				5	4			3	1			
Métapode		3		1	1	1	1	1				
Phalange												
Sésamoïde				4			1	3				
Os long								2				1
Os compact												
Total	1	32	4	93	73	8	21	87	15	2	18	1

Annexe 3.24 – Artenac I et II, *Ursus deningeri*.

	Ensemble I				Ensemble II				Hors Stratigraphie			
	Sin	Dext	Axial	?	Sin	Dext	Axial	?	Sin	Dext	Axial	?
Crâne			1				1				2	
Maxillaire					2					2		
Mandibule	5	6			1	3		1	10	7		2
Dent isolée	51	40		17	31	23		14	92	88		38
Atlas											3	
Axis												
Cervicale							4				1	
Thoracique			1				2				13	
Lombaire											1	
Sacrum			1								1	
Caudale												
Sternum											1	
Vertèbre							4					
Côte												
Scapula		1										
Humérus	1				4	3		1	10	6		2
Radius	4	2		1	3	4		3	11	10		5
Radius-ulna												
Ulna	1	2			1	3		2	9	9		1
Carpien	3			2	4	5		1	6	9		7
Métacarpien	10	6			5	4			22	17		1
Pelvis				1								
Fémur					1	4		2	9	14		3
Patella				1				1				5
Tibia	3				7	2			15	7		1
Fibula								1				2
Talus	4	2				1			7	5		
Calcaneum	1	2			6	7			10	8		
Tarsien					3	5						
Métatarsien	7	3						7	10	18		
Phalange 1				3				6				4
Phalange 2				1								5
Phalange 3												1
Métapode				1				4				9
Phalange												
Sésamoïde												
Os long								32				
Os compact												
Total	89	64	3	27	68	64	11	75	211	200	22	86

Annexe 4 – Morphométrie des traces de dents.

Annexe 4.1 – Dumali, *pits*
Annexe 4.2 – Heraide, *pits*
Annexe 4.3 – Oboley, *pits*
Annexe 4.4 – Yangula Ari, *pits*
Annexe 4.5 – Datagabou, *pits*
Annexe 4.6 – Uniab, *pits*
Annexe 4.7 – Dumali KS, *pits*
Annexe 4.8 – Heraide KS, *pits*
Annexe 4.9 – Dumali, *punctures*
Annexe 4.10 – Heraide, *punctures*
Annexe 4.11 – Oboley, *punctures*
Annexe 4.12 – Yangula Ari, *punctures*
Annexe 4.13 – Datagabou, *punctures*
Annexe 4.14 – Uniab, *punctures*
Annexe 4.15 – Dumali KS, *punctures*
Annexe 4.16 – Heradie KS, *punctures*
Annexe 4.17 – Ali Daba KS, *punctures*
Annexe 4.18 – Grand Abri aux Puces, *pits*
Annexe 4.19 – Peyre I & II, *pits*
Annexe 4.20 – Artenac c10, *pits*
Annexe 4.21 –Conives, *pits*
Annexe 4.22 –Fouvent, *pits*
Annexe 4.23 – Artenac I & II, *pits*
Annexe 4.24 – Grand Abri aux Puces, *punctures*
Annexe 4.25 – Peyre I & II, *punctures*
Annexe 4.26 – Artenac c10, *punctures*
Annexe 4.27 – Conives, *punctures*
Annexe 4.28 – Fouvent, *punctures*
Annexe 4.29 – Artenac I & II, *punctures*

Annexe 4.1 – Dumali, *pits*

N°	*Espèce*	*Os*	*Côté*	*Portion*	*diam 1*	*diam 2*
D-t-367 a	*Ungulata Petit*	vertèbre, sacrum		sub-complet	2	2
D-t-267	*C. hircus*	coxal	sin	sub-complet	2	2
D-t-286	*Gazella sp.*	tibia	dext	dist + diaph	3	3
D-122	*indéterminé*	os long		diaph, éclat	2,5	2,5
H-x2	*Lepus sp.*	mandibule	both	branche Horiz.	1,5	1,5
D-52	*Ungulata Petit*	côte	?	fragment	2	2
D-55	*Ungulata Moyen*	côte	sin	sub-complet	2	2
D-70	*Papio sp.*	radius	sin	diaph, éclat	1	1
D-78	*indéterminé*	os long		diaph, éclat	2	6
D-78	*indéterminé*	os long		diaph, éclat	1,5	1,5
D-78	*indéterminé*	os long		diaph, éclat	2,5	2,5
D-78	*indéterminé*	os long		diaph, éclat	2,5	2,5
D-t-257	*C. hircus*	coxal	sin / dext	sub-complet	1,5	1,5
D-265	*C. hircus*	coxal	sin	sub-complet	2	4
D-t-383 a	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	1,5	1,5
D-t-258	*Ungulata Petit*	coxal	dext	acetabulum	1,5	1,5
D-t-258	*Ungulata Petit*	coxal	dext	acetabulum	1	1
D-t-373	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2	2
D-t-373	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	1	1
D-t-373	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	1	1
D-t-373	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	1	1
D-57	*Ungulata Petit*	côte	dext	sub-complet	1	1
D-57	*Ungulata Petit*	côte	dext	sub-complet	2	2
D-64	*Gazella sp.*	tibia	sin	sub-complet	1	1
D-64	*Gazella sp.*	tibia	sin	sub-complet	1	1

Annexe 4.2 – Heraide, *pits*

N°	*Espèce*	*Os*	*Côté*	*Portion*	*diam 1*	*diam 2*
Har-t 128	*C. dromedarius*	vertèbre, lombaire		complet	3	3
Har-t 128	*C. dromedarius*	vertèbre, lombaire		complet	1	1
Har-t 128	*C. dromedarius*	vertèbre, lombaire		complet	2,5	3
Har-t 88	*C. dromedarius*	métapode	?	sub-complet	2	3,5
Har-t 17	*Ungulata Petit*	fémur	sin	cylindre	1,5	1,5
Har-t 17	*Ungulata Petit*	fémur	sin	cylindre	1,5	1,5
Har-t 101	*Bovidae*	vertèbre, thoracique		sub-complet	2	3
Har-t 101	*Bovidae*	vertèbre, thoracique		sub-complet	2	2
Har-t 11	*Ungulata Petit*	coxal	dext	acetabulum + ilium fragment	2	2
Har-t 116	*Ungulata Petit*	coxal	sin	ilium	2	2
Har-t 116	*Ungulata Petit*	coxal	sin	ilium	2	3
Har-t 116	*Ungulata Petit*	coxal	sin	ilium	2	3
Har-t e3-26 A	*C. hircus*	coxal	sin	complet	2	2
Har-t e3-26 A	*C. hircus*	coxal	sin	complet	2	2
Har-t e3-26 A	*C. hircus*	coxal	sin	complet	2	2
Har-t e3-26 A	*C. hircus*	coxal	sin	complet	2	2
Har-t e3-26 A	*C. hircus*	coxal	sin	complet	2	2
Har-t e3-41	*Unuglata Petit*	vertèbre, lombaire		complet	2	2
Har-t e3-41	*Unuglata Petit*	vertèbre, lombaire		complet	2	2
Har-t e3-26 B	*C. hircus*	coxal	dext	complet	2	2
Har-t e3-26 B	*C. hircus*	coxal	dext	complet	2	2
Har-t e3-26 B	*C. hircus*	coxal	dext	complet	2	2
Har-t e3-26 B	*C. hircus*	coxal	dext	complet	2	2
Har-t e3-26 B	*C. hircus*	coxal	dext	complet	2	2
Har-t e3-26 B	*C. hircus*	coxal	dext	complet	2	2
Har-t e3-26 B	*C. hircus*	coxal	dext	complet	2	2
Har-t 4	*C. hircus*	scapula	sin	sub-complet	2	2
Har-t 4	*C. hircus*	scapula	sin	sub-complet	2	5
Har-t 38	*Ungulata Petit*	métacarpe	?	cylindre	2	3
Har-t 38	*Ungulata Petit*	métacarpe	?	cylindre	2	3
Har-t 38	*Ungulata Petit*	métacarpe	?	cylindre	2	3
Har-t 38	*Ungulata Petit*	métacarpe	?	cylindre	2	3

Har-t 38	*Ungulata Petit*	métacarpe	?	cylindre	2	3
Har-t 38	*Ungulata Petit*	métacarpe	?	cylindre	2	3
Har-t 38	*Ungulata Petit*	métacarpe	?	cylindre	2	3
Har-t 38	*Ungulata Petit*	métacarpe	?	cylindre	2	3
Har-t 62	*Bovidae*	radius	sin (?)	cylindre	2	2
Har-t 98	*C. dromedarius*	radius	sin	complet	3	3
Har-t 98	*C. dromedarius*	radius	sin	complet	3	3,5
Har-t 98	*C. dromedarius*	radius	sin	complet	3	3
Har-t 98	*C. dromedarius*	radius	sin	complet	2	2
Har-t 98	*C. dromedarius*	radius	sin	complet	3	3
Har-t 98	*C. dromedarius*	radius	sin	complet	2	2
Har-t 98	*C. dromedarius*	radius	sin	complet	3	4
Har-t 98	*C. dromedarius*	radius	sin	complet	2	4
Har-t 98	*C. dromedarius*	radius	sin	complet	2	4
Har-t 98	*C. dromedarius*	radius	sin	complet	2	3,5
Har-t 112	*Gazella sp.*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
Har-t 112	*Gazella sp.*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
Har-t 112	*Gazella sp.*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
Har-t 12	*Ungulata Petit*	coxal	sin	acetabulum + ilium fragment	2	2
Har-t e3-29	*Gazella sp.*	humérus	sin	dist + diaph	2	3

Annexe 4.3 – Oboley, *pits*

N°	*Espèce*	*Os*	*Côté*	*Portion*	*diam 1*	*diam 2*
Ob-1	*C. hircus*	crâne		fragment	3	4
Ob-1	*C. hircus*	crâne		fragment	4	7
Ob-1	*C. hircus*	crâne		fragment	5	6
Ob-1	*C. hircus*	crâne		fragment	2	2
Ob-1	*C. hircus*	crâne	dext	fragment	3	4
Ob-2	*Ungulata Moyen*	tibia	sin (?)	diaph, éclat	3	4
Ob-2	*Ungulata Moyen*	tibia	sin (?)	diaph, éclat	3	3
Ob-3	*C. hircus*	radio-ulna	sin	prox + diaph	2	3
Ob-3	*C. hircus*	radio-ulna	sin	prox + diaph	2	2
Ob-4	*C. hircus*	radio-ulna	dext	complet	3	3
Ob-5	*C. hircus*	ulna	sin	sub-complet	3	5
Ob-6	*Ungulata Petit*	radius	sin	prox + diaph	2	5
Ob-6	*Ungulata Petit*	radius	sin	prox + diaph	2	3
Ob-6	*Ungulata Petit*	radius	sin	prox + diaph	3	6
Ob-7	*Ungulata Petit*	fémur	sin	cylindre	3	3
Ob-8	*C. hircus*	humérus	dext	dist + diaph	3	5
Ob-8	*C. hircus*	humérus	dext	dist + diaph	3	5
Ob-8	*C. hircus*	humérus	dext	dist + diaph	3	3
Ob-9	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		axis, fragment	2	3
Ob-9	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		axis, fragment	3	3
Ob-9	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		axis, fragment	3	3
Ob-10	*C. hircus*	mandibule	dext	complet	2	3
Ob-11	*Ungulata Petit*	côte	dext	complet	2	3
Ob-11	*Ungulata Petit*	côte	dext	sub-complet	2	4
Ob-11	*Ungulata Petit*	côte	dext	sub-complet	2	3
Ob-12	*Ungulata Petit*	côte	sin	sub-complet	2	2
Ob-12	*Ungulata Petit*	côte	sin	sub-complet	3	3
Ob-13	*Ungulata Petit*	côte	sin	fragment	3	4
Ob-14	*Ungulata Petit*	vertèbre, thoracique		complet	2	2
Ob-15	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2	3
Ob-16	*Ungulata Petit*	vertèbre, thoracique		apophyse	2	4
Ob-17	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		apophyse	2	2
Ob-17	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		apophyse	2	2
Ob-17	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		apophyse	2	2
Ob-17	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		apophyse	2	2
Ob-17	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		apophyse	2	2
Ob-17	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		apophyse	2	2
Ob-18	*Ungulata Petit*	crâne		Fragment	3	4
Ob-18	*Ungulata Petit*	crâne		Fragment	2	2
Ob-19	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2	3

Ob-19	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2	2
Ob-19	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	3	3
Ob-19	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	3	4
Ob-19	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	3	4
Ob-19	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2	2
Ob-20	*C. hircus*	métacarpe	?	dist + diaph	2	3
Ob-20	*C. hircus*	métacarpe	?	dist + diaph	2	3
Ob-20	*C. hircus*	métacarpe	?	dist + diaph	2	3
Ob-20	*C. hircus*	métacarpe	?	dist + diaph	2	3
Ob-20	*C. hircus*	métacarpe	?	dist + diaph	2	3
Ob-21	*Ungulata Petit*	tibia	?	cylindre	2	2
Ob-21	*Ungulata Petit*	tibia	?	cylindre	2	2
Ob-21	*Ungulata Petit*	tibia	?	cylindre	2	2
Ob-21	*Ungulata Petit*	tibia	?	cylindre	2	2
Ob-22	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2	2
Ob-23	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2	2
Ob-24	*Ungulata Petit*	vertebra		fragment	2	2

Annexe 4.4 – Yangula Ari, *pits*

N°	*Espèce*	*Os*	*Côté*	*Portion*	*diam 1*	*diam 2*
Yas-4-29	*indéterminé*	côte	?	fragment	1	1
Yas-4-29	*indéterminé*	côte	?	fragment	1	1
Yas-4-29	*indéterminé*	côte	?	fragment	1	1
Yas-4-29	*indéterminé*	côte	?	fragment	1	1
Yas-4-29	*indéterminé*	côte	?	fragment	1	1
Yas-4-29	*indéterminé*	côte	?	fragment	1	1
Yas-t X6	*Testudinae*	Carapace		fragment	2	2
Yas-4-6	*Ungulata Petit*	scapula	dext	fragment	3	3
Yas-5-21	*Gazella sp.*	mandibule	sin	branche horizontal	1,5	1,5
Yas-128	*C. dromedarius*	métapode	?	diaph, éclat	2	2
Yas-128	*C. dromedarius*	métapode	?	diaph, éclat	2	3
Yas-128	*C. dromedarius*	métapode	?	diaph, éclat	2	5
Yas-2-22	*H. hyaena*	coxal	sin	sub-complet	4	4
Yas-2-22	*H. hyaena*	coxal	sin	sub-complet	4	6
Yas-32	*Ungulata Petit*	radio-ulna	sin	cylindre	2	3
Yas-32	*Ungulata Petit*	radio-ulna	sin	cylindre	1	2
Yas-32	*Ungulata Petit*	radio-ulna	sin	cylindre	1,5	2
Yas-5-12	*Ungulata Petit*	radius	sin	cylindre	1	4
Yas-5-12	*Ungulata Petit*	radius	sin	cylindre	2	3
Yas-5-12	*Ungulata Petit*	radius	sin	cylindre	2	3
Yas-141	*C. dromedarius*	humérus	sin	dist + diaph	2	3
Yas-141	*C. dromedarius*	humérus	sin	dist + diaph	2	3
Yas-141	*C. dromedarius*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
Yas-141	*C. dromedarius*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
Yas-141	*C. dromedarius*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
Yas-141	*C. dromedarius*	humérus	sin	dist + diaph	2	4
Yas-5-1	*C. hircus*	radio-ulna	sin	complet	2	2
Yas-R-16	*C. dromedarius*	métatarse	sin	prox + diaph	2	7
Yas-R-16	*C. dromedarius*	métatarse	sin	prox + diaph	2	3
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	1	2
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	1	2
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	1	2
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	1	2
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	1	2
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	1	2

Annexe 4.5 – Datagabou, *pits*

N°	Espèce	Os	Côté	Portion	diam 1	diam 2
Dat-243	*Ungulata Petit*	radio-ulna	dext	cylindre	2	2
Dat-112	*Ungulata Petit*	humérus	sin	dist + diaph	1,5	1,5
Dat-258	*Ungulata Petit*	vertèbre, thoracique		apophyse	1,5	1,5
Dat-e14	*H. hyaena*	côte	sin	sub-complet	2	2
Dat-e51	*indéterminé*	os long		diaph, éclat	1	1
Dat-e53	*Unuglata Petit*	tibia	?	cylindre	1	1
Dat-e53	*Unuglata Petit*	tibia	?	cylindre	2	2
Dat-e31	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	2	3
Dat-e31	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	2	3
Dat-121	*H. hyaena*	coxal	sin	complet	2	2
Dat-121	*H. hyaena*	coxal	sin	complet	2	2
Dat-242	*C. hircus*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
Dat-242	*C. hircus*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
Dat-242	*C. hircus*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
Dat-242	*C. hircus*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
Dat-242	*C. hircus*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
Dat-242	*C. hircus*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
Dat-242	*C. hircus*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
Dat-242	*C. hircus*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
Dat-242	*C. hircus*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
Dat-242	*C. hircus*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
Dat-e32	*Ungulata Petit*	scapula	dext	haft-complet	2	2
Dat-e59	*Ungulata Petit*	tibia	?	diaph, éclat	1	1
Dat-203	*Ungulata Petit*	côte	dext	sub-complet	2	2
Dat-203	*Ungulata Petit*	côte	dext	sub-complet	3	3
Dat-e19	*C. hircus*	radius	dext	complet	3	3
Dat-e19	*C. hircus*	radius	dext	complet	3	4
Dat-143	*C. hircus*	radio-ulna	sin	sub-complet	3	3
Dat-143	*C. hircus*	radio-ulna	sin	sub-complet	1,5	1,5
Dat-143	*C. hircus*	radio-ulna	sin	sub-complet	2	2
Dat-143	*C. hircus*	radio-ulna	sin	sub-complet	1	1
Dat-e17	*C. dromedarius*	métapode	?	cylindre	2	2
Dat-235 a	*Ungulata Petit*	vertèbre, sacrum		fragment	2	2
Dat-235 a	*Ungulata Petit*	vertèbre, sacrum		fragment	2	2
Dat-235 a	*Ungulata Petit*	vertèbre, sacrum		fragment	2	4

Annexe 4.6 – Uniab, *pits*

N°	Espèce	Os	Côté	Portion	diam 1	diam 2
P7 2	*O. gazella*	radio-ulna		prox + diaph		5,9
P7 2	*O. gazella*	radio-ulna		prox + diaph		4,8
P7 2	*O. gazella*	radio-ulna		prox + diaph		4
O7 1	*indéterminé*	fémur		diaph, éclat		5,8
J11 15	*O. gazella*	radio-ulna		prox + diaph		7,4
M9 49	*O. gazella*	métacarpe		diaph, éclat		11,5
J11 30	*indéterminé*	os long		diaph, éclat		2,5
L9 81	*O. gazella*	fémur		diaph, éclat		3,2
L9 48 2	*O. gazella*	radius		complet		3,4
M10 35	*indéterminé*	os long				3,7
J6 10	*indéterminé*	métapode		diaph, éclat		3,8
K10 55	*indéterminé*	indéterminé		fragment		4,5
K9 16	*O. gazella*	ulna		fragment		5,4
K9 43 2	*indéterminé*	indéterminé				5,4
K10 33 2	*indéterminé*	os long				5,8
O7 7	*indéterminé*	indéterminé				6,8
L9 14	*O. gazella*	ulna		diaph, éclat		6,9
I7 46	*O. gazella*	fémur		complet		7,7
I7 46	*O. gazella*	fémur		complet		2,8
I7 46	*O. gazella*	fémur		complet		6
I7 46	*O. gazella*	fémur		complet		5,4
K10 12	*indéterminé*	indéterminé		fragment		7,9

K10 31 2	*A. marsupialis*	métapode	diaph, éclat	7,9
O7	*indéterminé*	indéterminé		8,9
M10 32	*indéterminé*	os long		3,8
M10 32	*indéterminé*	os long		3
M10 39	*indéterminé*	os long		4,1
M10 39	*indéterminé*	os long		5
J11 39	*indéterminé*	tibia	diaphyse	4,5
J11 39	*indéterminé*	tibia	diaphyse	4
J11 28	*indéterminé*	os long	diaph, éclat	5,8
J11 28	*indéterminé*	os long	diaph, éclat	4,3
J11 23	*indéterminé*	os long	diaph, éclat	7,3
J11 23	*indéterminé*	os long	diaph, éclat	6,1
J11 10	*O. gazella*	fémur	cylindre	7,5
J11 10	*O. gazella*	fémur	cylindre	6,4
M10 36	*O. gazella*	radio-ulna	cylindre	9,1
M10 36	*O. gazella*	radio-ulna	cylindre	6
	O. gazella	tibia		9,4
	O. gazella	tibia		7,3
M10 49	*indéterminé*	os long		5,8
M10 49	*indéterminé*	os long		7,9
M10 49	*indéterminé*	os long		2,7
K61	*O. gazella*	fémur	complet	1,7
K61	*O. gazella*	fémur	complet	9,6
J6 7	*indéterminé*	métapode	diaph, éclat	2
J6 7	*indéterminé*	métapode	diaph, éclat	2
J6 7	*indéterminé*	métapode	diaph, éclat	2
K10 52	*indéterminé*	indéterminé	fragment	3,9
K10 52	*indéterminé*	indéterminé	fragment	4,1
K10 52	*indéterminé*	indéterminé	fragment	4,2
I7 27	*O. gazella*	radio-ulna	cylindre	5,3
I7 27	*O. gazella*	radio-ulna	cylindre	6,3
I7 27	*O. gazella*	radio-ulna	cylindre	6,1
I7 27	*O. gazella*	radio-ulna	cylindre	4,6
M9 90 2	*O. gazella*	métacarpe	cylindre	4,2
M8 22 2	*O. gazella*	métatarse	prox	6,5
M8 22 2	*O. gazella*	métatarse	prox	3
M8 22 2	*O. gazella*	métatarse	prox	4,5
A3 1	*O. gazella*	radio-ulna	complet	1,9
472	*O. gazella*	fémur	complet	4,1
472	*O. gazella*	fémur	complet	4,4
472	*O. gazella*	fémur	complet	3,2
M10 11	*O. gazella*	radio-ulna	prox + diaph	4,4
M10 11	*O. gazella*	radio-ulna	prox + diaph	3,2
L9 45 2	*O. gazella*	radius	diaph, éclat	4,1
L9 45 2	*O. gazella*	radius	diaph, éclat	5,4

Annexe 4.7 – Dumali KS, *pits*

N°	*Espèce*	*Os*	*Côté*	*Portion*	*diam 1*	*diam 2*
12	*Ovis aries*	coxal	sin	ilium	2,5	3
12	*Ovis aries*	coxal	sin	ilium	2,5	3
34	*Unuglata Petit*	côte	sin	complet	1,5	3
40	*indéterminé*	radius	?	cylindre	3	3
56b	*Unuglata Petit*	coxal	dext	complet	2,5	2,5
58	*Unuglata Petit*	mandibule	sin	branche horizontale	4	5
13	*Unuglata Petit*	coxal	dext	acetabulum + ilium	2	3
13	*Unuglata Petit*	coxal	dext	acetabulum + ilium	2	2
33	*bovid size1*	scapula	dext	sub-complet	2	4
19	*Gazella thomsoni*	humérus	sin	dist + diaph	2	2
1	*Ovis aries*	scapula	sin	complet	1,5	2
1	*Ovis aries*	scapula	sin	complet	2	2
7	*Unuglata Petit*	vertèbre, connexion		3 lombaires	2	2

Annexe 4.8 – Heraide KS, *pits*

N°	Espèce	Os	Côté	Portion	diam 1	diam 2
1	*E. asinus*	coxal	dext	complet	3,5	4
2	*E. asinus*	coxal	sin	acetabulum + ilium	7	8
4(1)	*E. asinus*	calcaneum	sin	complet	5	6
4(1)	*E. asinus*	calcaneum	sin	complet	5	6
27	*E. asinus*	côte	sin	complet	3	7
27	*E. asinus*	côte	sin	complet	3	5
27	*E. asinus*	côte	sin	complet	2	3
no n°	*Bovidae*	radius	?	diaph, éclat	3	3
Har-60 E	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2,5	3,5
no n°	*Unuglata Petit*	scapula	sin	sub-complet	2	2
no n°	*Unuglata Petit*	scapula	sin	sub-complet	2	2
Har-55	*Ungulata Petit*	humérus	dext	prox + diaph	3	3
21	*Unuglata Petit*	coxal	dext	ilium	2	2
22	*Ungulata Petit*	tibia	dext	cylindre	3	4
Har-145	*Unuglata Petit*	métacarpe	dext	complet	2,5	3
Har-06	*Ungulata Petit*	fémur	dext	dist + diaph	1,5	1,5
50	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	2	3
50	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	2	3
Har-14	*Ungulata Petit*	tibia	sin	sub-complet	1	2
Har-14	*Ungulata Petit*	tibia	sin	sub-complet	1	2
Har-138	*Ungulata Petit*	fémur	dext	dist + diaph	2	2
Har-138	*Ungulata Petit*	fémur	dext	dist + diaph	2	2
Har-138	*Ungulata Petit*	fémur	dext	dist + diaph	3	4
no n°	*Ungulata Petit*	atlas		fragment	2	2
no n°	*Ungulata Petit*	atlas		fragment	2	2
no n°	*Ungulata Petit*	atlas		fragment	2	2
Har-51	*indéterminé*	os long	?	diaph, éclat	3	3
Har-51	*indéterminé*	os long	?	diaph, éclat	3	3
Har-51	*indéterminé*	os long	?	diaph, éclat	3	3
Har-51	*indéterminé*	os long	?	diaph, éclat	3	3
Har-51	*indéterminé*	os long	?	diaph, éclat	3	3
Har-26	*indéterminé*	os long	?	diaph, éclat	2	3

Annexe 4.9 – Dumali, *punctures*

N°	Espèce	Os	Côté	Portion	diam 1	diam 2
D-t-186	*C. hircus*	Crâne		sub-complet	2	2
D-t-186	*C. hircus*	Crâne		sub-complet	3	3
D-t-262	*Ungulata Petit*	coxal	dext	acetabulum + branche iliaque	2	3
D-t-375	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		atlas sub-complet	4	5
D-t-375	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		atlas sub-complet	6	6
D-t-375	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		atlas sub-complet	3	3
D-t-375	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		atlas sub-complet	2	2
D-t-375	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		atlas sub-complet	5	6
D-t-413	*P. aethiopicus*	scapula	dext	fragment	3,5	4
D-t-383 b	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2	2
D-99	*C. hircus*	radio-ulna	sin	complet	3	4
D-99	*C. hircus*	radio-ulna	sin	complet	3	3
D-147	*Ungulata Petit*	scapula	dext	fragment	3	4
D-131	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	4	4
D-131	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	4	4
D-131	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	2	2
D-176	*C. hircus*	mandibule	dext	branche horizontale	3	4
D-36	*Ungulata Petit*	coxal	sin	sub-complet	4	7
D-42	*Ungulata Moyen*	côte	dext	fragment	3	4
D-t-205	*C. hircus*	mandibule	sin	sub-complet	3	4
D-t-205	*C. hircus*	mandibule	sin	sub-complet	3	3
D-t-268	*Ungulata Petit*	coxal	dext	branche iliaque	2	3
D-103	*Ungulata Grand*	vertèbre, caudale		sub-complet	5	7
D-103	*Ungulata Grand*	vertèbre, caudale		sub-complet	4,5	6
D-103	*Ungulata Grand*	vertèbre, caudale		sub-complet	2	2
D-103	*Ungulata Grand*	vertèbre, caudale		sub-complet	5	6

D-103	*Ungulata Grand*	vertèbre, caudale		sub-complet	2	4
D-175	*C. hircus*	mandibule	sin	sub-complet	4,5	4,5
D-t-261	*Ungulata Petit*	coxal	sin	sub-complet	3	4
D-t-234	*C. hircus*	humérus	dext	sub-complet	4	5
D-t-234	*C. hircus*	humérus	dext	sub-complet	3	6
D-t-234	*C. hircus*	humérus	dext	sub-complet	6	8
D-t-234	*C. hircus*	humérus	dext	sub-complet	3	5
D-t-367 b	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	5	6
D-t-189	*C. hircus*	crâne		occipital	6	8
D-t-407	*Gazella sp.*	étui corné	sin		9	10
D-t-210	*C. hircus*	mandibule	dext	sub-complet	2	2
D-t-224	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	3	4
D-t-361	*Ungulata Petit*	côte		sub-complet	5	9
D-t-238	*P. aethiopicus*	humérus	dext	complet	3	3
D-t-208	*Gazella sp.*	mandibule	dext	sub-complet	3	3
D-t-220	*Ungulata Petit*	scapula	?	fragment	2	4
D-t-192	*C. hircus*	maxillaire	sin	fragment	3,5	7
D-t-209	*C. hircus*	mandibule	dext	complet	3	3
D-t-229	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	3	6
D-t-216	*Ungulata Petit*	scapula	sin	fragment	5,5	9
D-t-294	*C. hircus*	métacarpe	sin	complet	3	4
D-t-294	*C. hircus*	métacarpe	sin	complet	5	7
D-t-294	*C. hircus*	métacarpe	sin	complet	3	7
D-t-285	*C. hircus*	tibia	dext	complet	4	5,5
D-t-302	*C. hircus*	métatarse	dext	complet	4	4
D-t-302	*C. hircus*	métatarse	dext	complet	2	3
D-t-302	*C. hircus*	métatarse	dext	complet	3	3
D-t-302	*C. hircus*	métatarse	dext	complet	3	3
D-t-302	*C. hircus*	métatarse	dext	complet	2	2
D-t-233	*Unuglata Petit*	humérus	sin	sub-complet	2	2
D-t-327	*Ungulata Moyen*	côte	dext	complet	3	3
D-t-363	*Unuglata Petit*	côte	?	fragment	2	3
D-t-223	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	5	7
D-t-202	*C. hircus*	crâne	sin	complet	8	9
D-t-397 a	*Ungulata Petit*	humérus	sin	complet	7	8
D-t-249	*Ungulata Petit*	radio-ulna	dext	sub-complet	4	4
D-t-180	*Felidae*	scapula	sin	sub-complet	2	2,5
D-159	*C. hircus*	métacarpe	dext	sub-complet	2	2
D-159	*C. hircus*	métacarpe	dext	sub-complet	3	3
D-92	*Ungulata Petit*	tibia	sin	prox	5	6
D-110	*indéterminé*	long bone		diaph, éclat	3	4
D-104	*Ungulata Petit*	humérus	sin	dist	3	4
D-106	*Ungulata Petit*	maxillaire	dext	fragment	3	4
D-101	*C. hircus*	maxillaire	sin	fragment	2,5	6
D-179 d	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		C5, complet	4	4,5
H-19	*Ungulata Petit*	humérus	dext	dist + diaph	2	2
H-5	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	2	2
D-77	*C. hircus*	mandibule	dext	complet	3	4
D-80	*Papio sp.*	mandibule	sin	branche horizontale	5	7
D-130	*Gazella sp.*	crâne		boîte crânienne	6	9
D-179 b	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		C3, sub-complet	4	5
D-179 b	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		C3, sub-complet	5	7
D-179 a	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		axis, sub-complet	6	9
D-179 a	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		axis, sub-complet	3	4
D-179 a	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		axis, sub-complet	6,5	9,5
D-179 c	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		C4, complet	3	4
D-179 c	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		C4, complet	8	8
D-179 c	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		C4, complet	5	6
D-179 c	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		C4, complet	5	8
D-179 e	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		C6, sub-complet	4	5
D-179 e	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		C6, sub-complet	5	5
D-179 e	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		C6, sub-complet	2,5	2,5
D-179 e	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		C6, sub-complet	5	5
D-t-256	*C. hircus*	coxal	sin / dext	complet	5	6

D-t-256	*C. hircus*	coxal	sin / dext	complet	4	5
D-t-256	*C. hircus*	coxal	sin / dext	complet	3	3
D-t-256	*C. hircus*	coxal	sin / dext	complet	3	3
D-t-217	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	3	4
D-t-217	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	4	4
D-t-299	*C. hircus*	métatarse	sin	sub-complet	3	4,5
D-t-299	*C. hircus*	métatarse	sin	sub-complet	3	3
D-t-187	*C. hircus*	crâne		sub-complet	7	15
D-t-187	*C. hircus*	crâne		sub-complet	7	11
D-t-187	*C. hircus*	crâne		sub-complet	21	21
D-t-187	*C. hircus*	crâne		sub-complet	18	23
D-t-292	*Ungulata Petit*	tibia	sin	dist + diaph	2	2
D-t-292	*Ungulata Petit*	tibia	sin	dist + diaph	1	1
D-t-378 b	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2	2
D-t-378 b	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	3	3
D-t-386 a	*Ungulata Petit*	humérus	sin	sub-complet	2	2
D-t-386 a	*Ungulata Petit*	humérus	sin	sub-complet	3	3
D-t-387 a	*C. hircus*	humérus	sin	complet	3	4
D-t-387 a	*C. hircus*	humérus	sin	complet	2	2
D-t-242	*Gazella sp.*	radio-ulna	sin	prox + diaph	5	6
D-t-242	*Gazella sp.*	radio-ulna	sin	prox + diaph	4	8
D-t-259	*Ungulata Petit*	coxal	sin	sub-complet	4	4
D-t-259	*Ungulata Petit*	coxal	sin	sub-complet	4	4
D-t-191	*C. hircus*	crâne		fragment parietal	3	4
D-t-191	*C. hircus*	crâne		fragment parietal	3	3
D-t-222	*Ungulata Petit*	scapula	sin	sub-complet	1	1
D-t-222	*Ungulata Petit*	scapula	sin	sub-complet	2	2
D-t-269	*Ungulata Petit*	coxal	dext	sub-complet	2,5	2,5
D-t-269	*Ungulata Petit*	coxal	dext	sub-complet	3	4
D-t-188	*C. hircus*	crâne		boîte crânienne	8	9
D-t-188	*C. hircus*	crâne		boîte crânienne	3	3,5
D-90	*Ungulata Petit*	scapula	sin	sub-complet	4	5
D-90	*Ungulata Petit*	scapula	sin	sub-complet	3	3
D-90	*Ungulata Petit*	scapula	sin	sub-complet	3	4
D-90	*Ungulata Petit*	scapula	sin	sub-complet	2	2
D-169	*C. hircus*	fémur	sin	complet	3,5	4,5
D-169	*C. hircus*	fémur	sin	complet	2	3
D-56	*C. hircus*	mandibule	dext	complet	4	7
D-56	*C. hircus*	mandibule	dext	complet	5	7
D-73	*C. hircus*	mandibule	sin	branche horizontale	4	4
D-73	*C. hircus*	mandibule	sin	branche horizontale	5,5	7,5
D-64	*Gazella sp.*	tibia	sin	sub-complet	3	5
D-64	*Gazella sp.*	tibia	sin	sub-complet	4	7
D-40	*C. hircus*	radio-ulna	dext	complet	3	3
D-40	*C. hircus*	radio-ulna	dext	complet	5	6
D-75	*C. hircus*	mandibule	sin	branche horizontale	4,5	5
D-75	*C. hircus*	mandibule	sin	branche horizontale	4	4,5
D-t-196	*Gazella sp.*	maxillaire	dext	fragment	3	3
D-t-196	*Gazella sp.*	maxillaire	dext	fragment	3	3
D-t-196	*Gazella sp.*	maxillaire	dext	fragment	3	4
D-t-251	*Ungulata Petit*	radio-ulna	dext	cylindre	3	3,5
D-t-251	*Ungulata Petit*	radio-ulna	dext	cylindre	2	3
D-t-251	*Ungulata Petit*	radio-ulna	dext	cylindre	5	5
D-117	*Ungulata Petit*	fémur	sin	dist + diaph	2	2
D-117	*Ungulata Petit*	fémur	sin	dist + diaph	4	6
D-117	*Ungulata Petit*	fémur	sin	dist + diaph	4	5
D-t-214	*Ungulata Petit*	scapula	sin	sub-complet	4	4
D-t-214	*Ungulata Petit*	scapula	sin	sub-complet	3	3,5
D-t-214	*Ungulata Petit*	scapula	sin	sub-complet	7	12
D-t-214	*Ungulata Petit*	scapula	sin	sub-complet	3	5
H-23	*Ungulata Petit*	scapula	sin	fragment	4	5
H-23	*Ungulata Petit*	scapula	sin	fragment	2	3
H-23	*Ungulata Petit*	scapula	sin	fragment	4	6
H-23	*Ungulata Petit*	scapula	sin	fragment	4	6

D-170	*O. oreotragus*	tibia	sin	sub-complet	4	5
D-170	*O. oreotragus*	tibia	sin	sub-complet	3	4
D-170	*O. oreotragus*	tibia	sin	sub-complet	3	4
D-170	*O. oreotragus*	tibia	sin	sub-complet	4	6
D-170	*O. oreotragus*	tibia	sin	sub-complet	4	6
D-t-406	*Ungulata Grand*	coxal	dext	sub-complet	6	10
D-t-406	*Ungulata Grand*	coxal	dext	sub-complet	3,5	4,5
D-t-406	*Ungulata Grand*	coxal	dext	sub-complet	4	5
D-t-406	*Ungulata Grand*	coxal	dext	sub-complet	4	4
D-t-406	*Ungulata Grand*	coxal	dext	sub-complet	4	4
D-t-406	*Ungulata Grand*	coxal	dext	sub-complet	3	3
D-t-406	*Ungulata Grand*	coxal	dext	sub-complet	2	4
D-t-406	*Ungulata Grand*	coxal	dext	sub-complet	9	11,5
D-t-406	*Ungulata Grand*	coxal	dext	sub-complet	5	8
D-t-383 d	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	3	5
D-t-383 d	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	3	5
D-t-383 d	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	3	3
D-t-383 d	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	3	3
D-t-383 d	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	3	3
D-t-383 d	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2	2
D-t-383 d	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2	2
D-t-383 d	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2	2
H-24	*C. hircus*	radio-ulna	sin	prox + diaph	6	7
D-49	*Bos taurus*	vertèbre, lombaire		sub-complet	8	12
D-102	*Ungulata Grand*	vertèbre, caudale		sub-complet	3	5
D-102	*Ungulata Grand*	vertèbre, caudale		sub-complet	2	2
D-102	*Ungulata Grand*	vertèbre, caudale		sub-complet	3	3
D-136	*Ungulata Petit*	fémur	sin	dist + diaph	5	7
D-136	*Ungulata Petit*	fémur	sin	dist + diaph	6	11
D-136	*Ungulata Petit*	fémur	sin	dist + diaph	6	7
D-109	*C. hircus*	mandibule	sin	complet	4	5
D-109	*C. hircus*	mandibule	sin	complet	4	4
D-109	*C. hircus*	mandibule	sin	complet	2	4
D-t-388 a	*C. hircus*	fémur	dext	dist + diaph	6	6
D-t-388 a	*C. hircus*	fémur	dext	dist + diaph	4	6
D-t-388 a	*C. hircus*	fémur	dext	dist + diaph	2	2
D-t-388 a	*C. hircus*	fémur	dext	dist + diaph	2	2
D-t-237	*Ungulata Petit*	humérus	dext	cylindre	2	3
D-t-237	*Ungulata Petit*	humérus	dext	cylindre	2	3
D-t-237	*Ungulata Petit*	humérus	dext	cylindre	5	5
D-t-237	*Ungulata Petit*	humérus	dext	cylindre	5	5

Annexe 4.10 – Heraide, *punctures*

N°	*Espèce*	*Os*	*Côté*	*Portion*	*diam 1*	*diam 2*
Har-t 110	*C. hircus*	fémur	sin	complet	2	3
Har-t 110	*C. hircus*	fémur	sin	complet	3	4
Har-t 110	*C. hircus*	fémur	sin	complet	2	4
Har-t 110	*C. hircus*	fémur	sin	complet	3	3
Har-t 110	*C. hircus*	fémur	sin	complet	3	3
Har-t 110	*C. hircus*	fémur	sin	complet	1	1
Har-t 110	*C. hircus*	fémur	sin	complet	3	3
Har-t 110	*C. hircus*	fémur	sin	complet	5	7
Har-surplomb T 3 B	*Gazella* sp.	mandibule	sin	branche horizontale	6	10
Har-t 36	*Ungulata Petit*	humérus	sin	prox + diaph	2	2
Har-t 36	*Ungulata Petit*	humérus	sin	prox + diaph	2	2
Har-t 36	*Ungulata Petit*	humérus	sin	prox + diaph	4	8
Har-t 9	*Ungulata Petit*	côte	dext	sub-complet	2	3,5
Har-t 5 A	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	5	7
Har-t 107	*Ungulata Petit*	radio-ulna	sin	dist + diaph	5	6
Har-t 22	*C. hircus*	radio-ulna	sin	prox + diaph	3	8
Har-t 67	*Bovidae*	coxal	dext	acetabulum + ischium	3,5	4
Har-t e3-9	*Ungulata Petit*	métatarse	?	prox + diaph	4	7
Har-t e7-23	*C. hircus*	radio-ulna	dext	complet		3

Har-t 54	*Bovidae*	scapula	dext (?)	cavité glénoïde	3	3,5
Har-t 54	*Bovidae*	scapula	dext (?)	cavité glénoïde	3	3
Har-t 54	*Bovidae*	scapula	dext (?)	cavité glénoïde	3	3
Har-t 54	*Bovidae*	scapula	dext (?)	cavité glénoïde	3	4
Har-t 54	*Bovidae*	scapula	dext (?)	cavité glénoïde	3	4
Har-t 54	*Bovidae*	scapula	dext (?)	cavité glénoïde	3	7
Har-t 98	*C. dromedarius*	radius	sin	complet	5	9,5
Har-t 98	*C. dromedarius*	radius	sin	complet	3	4,5
Har-t 98	*C. dromedarius*	radius	sin	complet	3	3
Har-t 114	*Canis sp.*	crâne		portion antérieure	10	15
Har-t 114	*Canis sp.*	crâne		portion antérieure	11	19
Har-t 122 D	*Canis sp.*	crâne	sin	occipital	3	4
Har-t 122 D	*Canis sp.*	crâne	sin	occipital	4	4
Har-t 51 A	*indéterminé*	crâne		fragment	4,5	5
Har-t 52 A	*indéterminé*	crâne		fragment	4	5
Har-t 52 C	*indéterminé*	crâne		fragment	2	4
Har-t 83	*Ungulata Petit*	humérus	sin	prox + diaph	5	6
Har-t 21	*Gazella sp.*	Etui corné	?	sub-complet	8	8
Har-t 21	*Gazella sp.*	Etui corné	?	sub-complet	6	7
Har-t 53	*C. hircus*	scapula	sin	sub-complet	3	3
Har-t 53	*C. hircus*	scapula	sin	sub-complet	4	4
Har-t 53	*C. hircus*	scapula	sin	sub-complet	5	11
Har-t 53	*C. hircus*	scapula	sin	sub-complet	5	6
Har-t 53	*C. hircus*	scapula	sin	sub-complet	8	13
Har-t 13	*Ungulata Petit*	scapula	sin	cavité glénoïde	5	6,5
Har-t 13	*Ungulata Petit*	scapula	sin	cavité glénoïde	5	5,5
Har-t 65	*C. hircus*	Crâne	dext	fragment	4	5
Har-t 65	*C. hircus*	Crâne	dext	fragment	5	8
Har-t 31	*Cephalopinae*	métatarse	dext	prox + diaph	2	3
Har-t 50	*Ungulata Petit*	ulna	dext	olécrâne	4	4,5
Har-t 50	*Ungulata Petit*	ulna	dext	olécrâne	5	5,5
Har-t 50	*Ungulata Petit*	ulna	dext	olécrâne	4	4
Har-t 50	*Ungulata Petit*	ulna	dext	olécrâne	3	3,5
Har-t 37	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		axis	3	3
Har-t 71	*Unuglata Petit*	humérus	dext	fragment	2	2
Har-t 71	*Unuglata Petit*	humérus	dext	fragment	3	4
Har-t 122 I	*Ungulata Petit*	côte	dext	fragment	2	3
Har-t 125	*Ungulata Petit*	fémur	dext	prox + diaph	6	6
Har-t 66	*indéterminé*	esquille		fragment	2	3
Har-t 112	*Gazella sp.*	humérus	sin	dist + diaph	4	7
Har-t 112	*Gazella sp.*	humérus	sin	dist + diaph	3	4
Har-t 112	*Gazella sp.*	humérus	sin	dist + diaph	9	11
Har-t 117	*O. aries*	humérus	dext	sub-complet	2	4
Har-t 117	*O. aries*	humérus	dext	sub-complet	2	3
Har-t 126	*Gazella sp.*	tibia	sin	prox + diaph	6	6
Har-t 12	*Ungulata Petit*	coxal	sin	acetabulum + ilium	5	9
Har-t 12	*Ungulata Petit*	coxal	sin	acetabulum + ilium	6	6
Har-t 76	*Bovidae*	coxal	dext	acetabulum + ilium	2,5	2,5
Har-t 153	*C. hircus*	Etui corné	?	complet	9	10
Har-t 129 D	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		fragment	1,5	2
Har-t 129 D	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		fragment	2	3,5
Har-t 93	*Ungulata Petit*	vertèbre, thoracique		sub-complet	3	3
Har-t 19	*Ungulata Petit*	sacrum		fragment	3	4,5
Har-t 19	*Ungulata Petit*	sacrum		fragment	3	3
Har-t 19	*Ungulata Petit*	sacrum		fragment	3	3,5
Har-t 63	*M. saltiana*	fémur	?	cylindre	3	3
Har-t 63	*M. saltiana*	fémur	?	cylindre	2	2
Har-t 27	*Bovidae*	fémur	sin	cylindre	3	3,5
Har-t 104	*Ungulata Petit*	métatarse	dext (?)	prox + diaph	4	6
Har-t 1	*C. hircus*	mandibule	sin	fragment	2,5	4
Har-t 29	*Gazella sp.*	mandibule	dext	complet	7	12
Har-t e3-6	*Ungulata Petit*	talus	sin	complet	3	6
Har-t e3-12	*Ungulata Petit*	côte	sin	sub-complet	3	4
Har-t e3-12	*Ungulata Petit*	côte	sin	sub-complet	2	2

Har-t e3-12	*Ungulata Petit*	côte	sin	sub-complet	2	2
Har-t e3-19	*Ungulata Petit*	humérus	dext	sub-complet	4	6
Har-t e3-19	*Ungulata Petit*	humérus	dext	sub-complet	3	3
Har-t e3-23	*Ungulata Petit*	tibia	sin	prox + diaph	3	4
Har-t e3-29	*Gazella sp.*	humérus	sin	dist + diaph	4	4
Har-t e3-29	*Gazella sp.*	humérus	sin	dist + diaph	2	3
Har-t e3-30	*C. dromedarius*	talus	sin	complet	5,5	7
Har-t e3-30	*C. dromedarius*	talus	sin	complet	4	6
Har-t e3-30	*C. dromedarius*	talus	sin	complet	8	9
Har-t e3-30	*C. dromedarius*	talus	sin	complet	2	2
Har-t e3-30	*C. dromedarius*	talus	sin	complet	7	9
Har-t e3-30	*C. dromedarius*	talus	sin	complet	5	5
Har-t e3-30	*C. dromedarius*	talus	sin	complet	5	6
Har-t e3-30	*C. dromedarius*	talus	sin	complet	2	2
Har-t e3-39	*Unuglata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	3	5
Har-t e7-11	*E. asinus*	Crâne	dext	hyoid	4	7
Har-t e7-12	*E. asinus*	Crâne	sin	hyoid	2	2
Har-t e7-12	*E. asinus*	Crâne	sin	hyoid	4	5
Har-t e7-17	*Gazella sp.*	vertèbre, cervicale		atlas	4	6
Har-t e7-17	*Gazella sp.*	vertèbre, cervicale		atlas	4	4
Har-t e7-26	*O. oreotragus*	talus	sin	complet	5	9
Har-t e7-26	*O. oreotragus*	talus	sin	complet	3	3
Har-t e7-32	*Bovidae*	côte	?	fragment	3	3
Har-t e7-34	*Ungulata Petit*	sacrum		complet	2	3
Har-t e7-34	*Ungulata Petit*	sacrum		complet	2	2
Har-t 80	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	3,5	4
Har-t 80	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	4	6
Har-t 80	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	5	6
Har-t 80	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	3	3
Har-t 80	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	2	3
Har-t 80	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	2	2
Har-t 80	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	2	3
Har-t 80	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	3,5	4
Har-t 80	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	4	4
Har-t 80	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	3	4
Har-t 80	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	2	2
Har-t 80	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	2	2
Har-t 80	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	2	2

Annexe 4.11 – Oboley, *punctures*

N°	*Espèce*	*Os*	*Côté*	*Portion*	*diam 1*	*diam 2*
Ob-1	*Ungulata Petit*	vertèbre, thoracique		complet	3	3
Ob-2	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		fragment	3	4
Ob-2	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		fragment	2	3
Ob-3	*Ungulata Petit*	vertèbre, sacrum		sub-complet	4	6
Ob-3	*Ungulata Petit*	vertèbre, sacrum		sub-complet	3	3
Ob-4	*C. hircus*	crâne		frontal	6	12
Ob-4	*C. hircus*	crâne		boîte crânienne	7	11
Ob-4	*C. hircus*	crâne		boîte crânienne	4	5
Ob-4	*C. hircus*	crâne		boîte crânienne	6	6
Ob-4	*C. hircus*	crâne		boîte crânienne	11	16
Ob-4	*C. hircus*	crâne		boîte crânienne	5	5
Ob-5	*C. hircus*	crâne	sin	condyle occipital	3	3
Ob-5	*C. hircus*	crâne	sin	condyle occipital	3	4
Ob-5	*C. hircus*	crâne	sin	condyle occipital	4	7
Ob-6	*Ungulata Petit*	vertèbre		sternèbre	3	4
Ob-7	*C. hircus*	radio-ulna	dext	prox	6	8
Ob-7	*C. hircus*	radio-ulna	dext	prox	4	5
Ob-7	*C. hircus*	radio-ulna	dext	prox	4	4
Ob-8	*C. hircus*	fémur	sin	prox + diaph	4	6
Ob-8	*C. hircus*	fémur	sin	prox + diaph	3	5
Ob-8	*C. hircus*	fémur	sin	prox + diaph	4	5
Ob-9	*C. hircus*	fémur	dext	prox + diaph	4	5

Ob-10	*Ungulata Petit*	fémur	?	cylindre	5	6
Ob-11	*C. hircus*	humérus	sin	dist + diaph	6	7
Ob-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	5	5
Ob-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	3	5
Ob-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	3	3
Ob-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	4	6
Ob-12	*C. hircus*	coxal	sin / dext	sub-complet	4	4
Ob-12	*C. hircus*	coxal	sin / dext	sub-complet	3	5
Ob-12	*C. hircus*	coxal	sin / dext	sub-complet	3	4
Ob-13	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	5	5
Ob-13	*Ungulata Petit*	scapula	dext	fragment	3	4
Ob-13	*Ungulata Petit*	scapula	dext	fragment	4	4
Ob-14	*Ungulata Petit*	scapula	sin	fragment	2	2
Ob-14	*Ungulata Petit*	scapula	sin	fragment	5	13
Ob-15	*O. oreotragus*	scapula	sin	cavité glénoïde	2	3
Ob-16	*Ungulata Petit*	scapula	sin	fragment	3	4
Ob-16	*Ungulata Petit*	scapula	sin	fragment	5	6
Ob-16	*Ungulata Petit*	scapula	sin	fragment	3	6
Ob-17	*C. hircus*	scapula	sin	sub-complet	3	5
Ob-17	*C. hircus*	scapula	sin	sub-complet	2	2
Ob-17	*C. hircus*	scapula	sin	sub-complet	5	5
Ob-17	*C. hircus*	scapula	sin	sub-complet	3	5
Ob-18	*Ungulata Petit*	phalange 1	?	sub-complet	4	7
Ob-18	*Ungulata Petit*	phalange 1	?	sub-complet	3	4
Ob-19	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		atlas	3	3
Ob-19	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		atlas	6	7
Ob-19	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		atlas	5	7
Ob-19	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		atlas	5	10
Ob-19	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		atlas	3	3
Ob-20	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		axis, sub-complet	8	15
Ob-20	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		axis, sub-complet	4	4
Ob-20	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		axis, sub-complet	6	11
Ob-21	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		axis	3	3
Ob-21	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		axis	3	4
Ob-21	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		axis	2	2
Ob-22	*Ungulata Petit*	scapula	?	cavité glénoïde	3	6
Ob-22	*Ungulata Petit*	scapula	?	cavité glénoïde	4	7
Ob-23	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	5	5
Ob-23	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	4	7
Ob-23	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	4	5
Ob-23	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	3	3
Ob-23	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	3	3
Ob-23	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	3	3
Ob-24	*Ungulata Petit*	vertèbre		fragment	3	3
Ob-24	*Ungulata Petit*	vertèbre		fragment	3	4
Ob-24	*Ungulata Petit*	vertèbre		fragment	3	3
Ob-24	*Ungulata Petit*	vertèbre		fragment	3	3
Ob-24	*Ungulata Petit*	vertèbre		fragment	3	4
Ob-24	*Ungulata Petit*	vertèbre		fragment	3	3
Ob-25	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		fragment	4	5
Ob-25	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		fragment	3	3
Ob-25	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		fragment	3	3
Ob-26	*C. hircus*	humérus	sin	dist + diaph	5	6

Annexe 4.12 – Yangula Ari, *punctures*

N°	*Espèce*	*Os*	*Côté*	*Portion*	*diam 1*	*diam 2*
Yas-5-21	*Gazella sp.*	mandibule	sin	branche horizontale	6	7
Yas-5-21	*Gazella sp.*	mandibule	sin	branche horizontale	2	3
Yas-5-21	*Gazella sp.*	mandibule	sin	branche horizontale	2	2,5
Yas-5-21	*Gazella sp.*	mandibule	sin	branche horizontale	5	5
Yas-t 4	*E. asinus*	fémur	dext	dist + diaph	5	8
Yas-t 4	*E. asinus*	fémur	dext	dist + diaph	7,5	10
Yas-t 4	*E. asinus*	fémur	dext	dist + diaph	7	11

Yas-t 4	*E. asinus*	fémur	dext	dist + diaph	6	10
Yas-t 4	*E. asinus*	fémur	dext	dist + diaph	4	6
Yas-4-4	*C. crocuta*	humérus	sin	dist + diaph	3	4
Yas-5-8	*Ungulata Petit*	métacarpe	?	dist + diaph	3	3
Yas-5-8	*Ungulata Petit*	métacarpe	?	dist + diaph	3	4,5
Yas-2-22	*H. hyaena*	coxal	sin	sub-complet	7	11
Yas-141	*C. dromedarius*	humérus	sin	dist + diaph	5	8
Yas-141	*C. dromedarius*	humérus	sin	dist + diaph	7	7
Yas-141	*C. dromedarius*	humérus	sin	dist + diaph	4	4
Yas-141	*C. dromedarius*	humérus	sin	dist + diaph	6	6
Yas-38	*P. aethiopicus*	Crâne		sub-complet	12	15
Yas-67	*C. dromedarius*	tibia	sin	dist + diaph	13,5	14
Yas-5-13	*C. crocuta*	humérus	dext	complet	5	6
Yas-5-13	*C. crocuta*	humérus	dext	complet	6	9
Yas-R-18	*C. dromedarius*	métacarpe	sin	prox + diaph	8	8
Yas-R-18	*C. dromedarius*	métacarpe	sin	prox + diaph	13	14
Yas-42	*Ungulata Moyen*	phalange 1		sub-complet	4	8
Yas-5	*Ungulata Moyen*	phalange 1		sub-complet	5,5	7
Yas-87	*Ungulata Petit*	radio-ulna	dext	prox + diaph	2,5	2,5
Yas-4-16	*Ungulata Moyen*	métapode	?	dist + diaph	7	8
Yas-5-9	*Gazella sp.*	tibia	dext	dist + diaph	3	7
Yas-94	*E. asinus*	fémur	sin	dist + diaph	4	5
Yas-2-4	*H. hyaena*	ulna	dext	prox + diaph	3	4,5
Yas-2-7	*H. hyaena*	humérus	dext	prox	7	7,5
Yas-119	*C. hircus*	mandibule	dext	branche horizontale	2	3
Yas-5-12	*Bos sp.*	radio-ulna	dext	prox + diaph	5	6
Yas-5-12	*Bos sp.*	radio-ulna	dext	prox + diaph	5	8
Yas-4-8	*F. lybica*	humérus	dext	complet	3	5
Yas-4-8	*F. lybica*	humérus	dext	complet	6	7
Yas-4-11	*C. crocuta*	scapula	dext	sub-complet	2	3
Yas-4-11	*C. crocuta*	scapula	dext	sub-complet	3	5
Yas-4-12	*C. crocuta*	ulna	dext	sub-complet	3	5
Yas-4-12	*C. crocuta*	ulna	dext	sub-complet	5	11
Yas-5-10	*Ungulata Petit*	tibia	sin	sub-complet	2	3
Yas-5-10	*Ungulata Petit*	tibia	sin	sub-complet	3	5
Yas-5-16	*C. hircus*	mandibule	sin	branche horizontale	2	4
Yas-5-16	*C. hircus*	mandibule	sin	branche horizontale	4	7
Yas-37	*Papio sp.*	fémur	sin	sub-complet	4	7
Yas-37	*Papio sp.*	fémur	sin	sub-complet	4	4
Yas-37	*Papio sp.*	fémur	sin	sub-complet	3	4
Yas-130	*Ungulata Petit*	radio-ulna	sin	prox + diaph	2	2
Yas-130	*Ungulata Petit*	radio-ulna	sin	prox + diaph	2	2
Yas-130	*Ungulata Petit*	radio-ulna	sin	prox + diaph	3	4
Yas-5-1	*C. hircus*	radio-ulna	sin	complet	4	5
Yas-5-1	*C. hircus*	radio-ulna	sin	complet	4	4,5
Yas-5-1	*C. hircus*	radio-ulna	sin	complet	7	9
Yas-t 3	*E. asinus*	fémur	sin	sub-complet	4	6
Yas-t 3	*E. asinus*	fémur	sin	sub-complet	5	8
Yas-t 3	*E. asinus*	fémur	sin	sub-complet	2	3
Yas-t 3	*E. asinus*	fémur	sin	sub-complet	3,5	4
Yas-t 3	*E. asinus*	fémur	sin	sub-complet	5,5	9,5
Yas-t 3	*E. asinus*	fémur	sin	sub-complet	5	5,5
Yas-t 3	*E. asinus*	fémur	sin	sub-complet	4	7
Yas-t 3	*E. asinus*	fémur	sin	sub-complet	4	5
Yas-R-16	*C. dromedarius*	métatarse	sin	prox + diaph	9	10
Yas-R-16	*C. dromedarius*	métatarse	sin	prox + diaph	5	9
Yas-R-16	*C. dromedarius*	métatarse	sin	prox + diaph	6	6
Yas-R-16	*C. dromedarius*	métatarse	sin	prox + diaph	6	9
Yas-86	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	5	5
Yas-86	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	3	4
Yas-86	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	4	5
Yas-86	*Ungulata Petit*	fémur	?	dist + diaph	3	5
Yas-4-3	*P. aethiopicus*	humérus	dext	complet	3	7
Yas-4-3	*P. aethiopicus*	humérus	dext	complet	5	5

Yas-4-3	*P. aethiopicus*	humérus	dext	complet	5	5
Yas-4-3	*P. aethiopicus*	humérus	dext	complet	2,5	2,5
Yas-5-18	*Ungulata Petit*	mandibule	sin	branche horizontale	2	3
Yas-5-18	*Ungulata Petit*	mandibule	sin	branche horizontale	5	7
Yas-5-18	*Ungulata Petit*	mandibule	sin	branche horizontale	2	4
Yas-5-18	*Ungulata Petit*	mandibule	sin	branche horizontale	3	4
Yas-126	*Ungulata Petit*	radius	dext	prox + diaph	3	3
Yas-126	*Ungulata Petit*	radius	dext	prox + diaph	5	5
Yas-126	*Ungulata Petit*	radius	dext	prox + diaph	2	2
Yas-126	*Ungulata Petit*	radius	dext	prox + diaph	4	7
Yas-126	*Ungulata Petit*	radius	dext	prox + diaph	4	4
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	4	6
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	3	5
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	3	3
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	2	5
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	4	4,5
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	3	3
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	3	5
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	3	3
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	2	5
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	3	3
Yas-5-11	*C. hircus*	humérus	sin	sub-complet	2	3
Yas-2-2	*H. hyaena*	humérus	sin	dist + diaph	4	5
Yas-2-2	*H. hyaena*	humérus	sin	dist + diaph	5,5	8
Yas-2-3	*H. hyaena*	fémur	sin	prox + diaph	4	5
Yas-2-3	*H. hyaena*	fémur	sin	prox + diaph	4	4
Yas-2-3	*H. hyaena*	fémur	sin	prox + diaph	5	10
Yas-2-3	*H. hyaena*	fémur	sin	prox + diaph	5	6

Annexe 4.13 – Datagabou, *punctures*

N°	*Espèce*	*Os*	*Côté*	*Portion*	*diam 1*	*diam 2*
Dat-e31	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	3	5
Dat-42	*C. hircus*	crâne		sub-complet	4	8
Dat-121	*H. hyaena*	coxal	sin	complet	4	5
Dat-121	*H. hyaena*	coxal	sin	complet	3	4
Dat-121	*H. hyaena*	coxal	sin	complet	3	3
Dat-121	*H. hyaena*	coxal	sin	complet	3	3
Dat-e32	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	4	7
Dat-e32	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	3	3
Dat-e32	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	3	3
Dat-36	*Ungulata Petit*	fémur	dext	cylindre	3	4
Dat-51	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		atlas	3	5
Dat-67	*C. hircus*	mandibule	sin	branche horizontale	2	2,5
Dat-90	*Ungulata Petit*	métacarpe	sin	prox + diaph	7	8
Dat-102	*Ungulata Petit*	coxal	dext	sub-complet	3	3,5
Dat-107	*H. hyaena*	crâne		occipital	17,5	20
Dat-110	*H. hyaena*	coxal	dext	sub-complet	3	4
Dat-118	*E. asinus*	vertèbre, cervicale		fragment	3	4,5
Dat-142	*Ungulata Petit*	métacarpe	?	cylindre	5	9
Dat-156	*C. hircus*	coxal	dext	sub-complet	2,5	4
Dat-156	*C. hircus*	coxal	dext	sub-complet	3,5	5
Dat-172	*Ungulata Petit*	radius	?	cylindre	7	14
Dat-173	*Ungulata Petit*	radius	?	cylindre	8	10
Dat-189	*Ungulata Petit*	scapula	dext	fragment	4	4
Dat-198	*Ungulata Petit*	vertèbre, sacrum		sub-complet	3	3
Dat-221	*Ungulata Petit*	fémur	dext	cylindre	4	4
Dat-240	*Gazella sp.*	métacarpe	sin	prox + diaph	3	4
Dat-247	*Ungulata Petit*	tibia	sin	cylindre	3	4
Dat-336	*Ungulata Petit*	coxal	sin	acetabulum + il & isch	4	4
Dat-336	*Ungulata Petit*	coxal	sin	acetabulum + il & isch	3	5
Dat-336	*Ungulata Petit*	coxal	sin	acetabulum + il & isch	3	2
Dat-188	*E. asinus*	calcaneus	dext	complet	6	7
Dat-188	*E. asinus*	calcaneus	dext	complet	4	4

Dat-208	*Gazella sp.*	métatarse	sin	complet	4	5
Dat-208	*Gazella sp.*	métatarse	sin	complet	4,5	5
Dat-e8	*C. crocuta*	humérus	sin	prox	3	5
Dat-e8	*C. crocuta*	humérus	sin	prox	9	10
Dat-e8	*C. crocuta*	humérus	sin	prox	2	2
Dat-e8	*C. crocuta*	humérus	sin	prox	2	2
Dat-e8	*C. crocuta*	humérus	sin	prox	2	2
Dat-e8	*C. crocuta*	humérus	sin	prox	2	2
Dat-e8	*C. crocuta*	humérus	sin	prox	2	2
Dat-e8	*C. crocuta*	humérus	sin	prox	2	2
Dat-98	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		axis fragment	2,6	3,2
Dat-98	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		axis fragment	3,3	3,6
Dat-123	*C. hircus*	scapula	dext	sub-complet	3,6	4,9
Dat-123	*C. hircus*	scapula	dext	sub-complet	3,5	5,5
Dat-123	*C. hircus*	scapula	dext	sub-complet	2	2
Dat-123	*C. hircus*	scapula	dext	sub-complet	2	3,5
Dat-136	*Ungulata Petit*	humérus	dext	dist + diaph	3	3
Dat-136	*Ungulata Petit*	humérus	dext	dist + diaph	6	8
Dat-148	*C. hircus*	radio-ulna	dext	dist + diaph	1	1
Dat-148	*C. hircus*	radio-ulna	dext	dist + diaph	1	1
Dat-213	*C. hircus*	talus		complet	1	2
Dat-213	*C. hircus*	talus		complet	1	1
Dat-e15	*C. hircus*	métacarpe	sin	complet	2	2
Dat-e15	*C. hircus*	métacarpe	sin	complet	2	2
Dat-C2-12	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		sub-complet	2	3
Dat-C2-12	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		sub-complet	2	3
Dat-80	*Ungulata Petit*	tibia	dext	dist + diaph	3	3
Dat-80	*Ungulata Petit*	tibia	dext	dist + diaph	2	2
Dat-80	*Ungulata Petit*	tibia	dext	dist + diaph	2,5	4
Dat-101	*Ungulata Petit*	scapula	sin	sub-complet	3,8	4,8
Dat-101	*Ungulata Petit*	scapula	sin	sub-complet	2,3	3
Dat-101	*Ungulata Petit*	scapula	sin	sub-complet	2,2	2,7
Dat-235 a	*Ungulata Petit*	vertèbre, sacrum		fragment	1	2
Dat-235 a	*Ungulata Petit*	vertèbre, sacrum		fragment	2	2
Dat-235 a	*Ungulata Petit*	vertèbre, sacrum		fragment	5	5
Dat-235 b	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2	2
Dat-235 b	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2	2
Dat-235 b	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	3	4
Dat-C2-4	*Ungulata Petit*	talus	sin	sub-complet	2	2
Dat-C2-4	*Ungulata Petit*	talus	sin	sub-complet	2	2
Dat-C2-4	*Ungulata Petit*	talus	sin	sub-complet	1	2
Dat-166	*C. hircus*	coxal	dext	acetabulum	2,5	2,5
Dat-166	*C. hircus*	coxal	dext	acetabulum	3,5	5
Dat-166	*C. hircus*	coxal	dext	acetabulum	4	4
Dat-166	*C. hircus*	coxal	dext	acetabulum	2	3
Dat-C2-8	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2	2,5
Dat-C2-8	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	1	1
Dat-C2-8	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	3	4
Dat-C2-8	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	1,5	1,5
Dat-C2-8	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	2	3
Dat-307	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		fragment	3	3
Dat-307	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		fragment	7	8
Dat-307	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		fragment	3	3
Dat-307	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		fragment	3	4
Dat-307	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		fragment	4	5
Dat-307	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		fragment	3	4
Dat-307	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		fragment	4,5	6
Dat-307	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		fragment	3	4
Dat-307	*Ungulata Petit*	vertèbre, cervicale		fragment	5	7
Dat-60	*C. hircus*	crâne		boîte crânienne	5	5
Dat-60	*C. hircus*	crâne		boîte crânienne	3	5
Dat-60	*C. hircus*	crâne		boîte crânienne	9	9

Annexe 4.14 – Uniab, *punctures*

N°	Espèce	Os	Côté	Portion	diam 1	diam 2
J6 11	*O. gazella*	fémur		fémur		6,4
J6 11	*O. gazella*	fémur		fémur		7,1
J6 11	*O. gazella*	fémur		fémur		7,6
J6 11	*O. gazella*	fémur		fémur		5,8
J6 11	*O. gazella*	fémur		fémur		10,2
O7 5	*O. gazella*	radio-ulna		prox + diaph		16,1
O7 5	*O. gazella*	radio-ulna		prox + diaph		7,4
L9 48 2	*O. gazella*	radius		complet		7
I7 46	*O. gazella*	fémur		complet		10,6
I7 46	*O. gazella*	fémur		complet		8,6
I7 46	*O. gazella*	fémur		complet		5,8
I7 46	*O. gazella*	fémur		complet		8,4
J11 10	*O. gazella*	fémur		cylindre		5
K61	*O. gazella*	fémur		complet		3,6
K61	*O. gazella*	fémur		complet		4,9
K61	*O. gazella*	fémur		complet		10,5
M10 43	*O. gazella*	fémur		cylindre		6,8
L9 85	*O. gazella*	radius		prox + diaph		5,7
A3 1	*O. gazella*	radio-ulna		complet		7,2
M9 3	*O. gazella*	radio-ulna		prox + diaph		9
M9 3	*O. gazella*	radio-ulna		prox + diaph		4,3
J6 22	*O. gazella*	ulna		olécrâne		9,1
J6 22	*O. gazella*	ulna		olécrâne		5,6
J6 22	*O. gazella*	ulna		olécrâne		4
J6 22	*O. gazella*	ulna		olécrâne		6,3
A2 2	*O. gazella*	métatarse		complet		12,1
A2 2	*O. gazella*	métatarse		complet		11,1
A2 2	*O. gazella*	métatarse		complet		7,6
A2 2	*O. gazella*	métatarse		complet		23,1
A2 2	*O. gazella*	métatarse		complet		8,1
472	*O. gazella*	fémur		complet		8,5
472	*O. gazella*	fémur		complet		12,7
472	*O. gazella*	fémur		complet		10,8
472	*O. gazella*	fémur		complet		7,2

Annexe 4.15 – Dumali KS, *punctures*

N°	Espèce	Os	Côté	Portion	diam 1	diam 2
20	*Cephalopini*	fémur	dext	complet	5	7
20	*Cephalopini*	fémur	dext	complet	3	4,5
20	*Cephalopini*	fémur	dext	complet	4	6
20	*Cephalopini*	fémur	dext	complet	5	5,5
20	*Cephalopini*	fémur	dext	complet	8	12
20	*Cephalopini*	fémur	dext	complet	6	7
36	*Cephalopini*	fémur	sin	prox + diaph	4	4
59	*Cephalopini*	maxillaire	sin	fragment	3	3
59	*Cephalopini*	maxillaire	sin	fragment	4	5
50D	*C. hircus*	coxal	dext	complet	2	3
50D	*C. hircus*	coxal	dext	complet	3	3
50E	*C. hircus*	coxal	sin	complet	4	8
1	*C. hircus*	scapula	sin	complet	2	3,5
2	*C. hircus*	crâne		boîte crânienne	3	5
2	*C. hircus*	crâne		boîte crânienne	4	4
3	*C. hircus*	coxal	sin / dext	complet	8	10
3	*C. hircus*	coxal	sin / dext	complet	6	7
27	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		axis	5	6
5	*C. hircus*	mandibule	dext	complet	3	5,5
5	*C. hircus*	mandibule	dext	complet	2	5
6	*C. hircus*	mandibule	sin	complet	6	12
7	*Unuglata Petit*	vertèbres, connectées		3 lombaires	4	4
8	*Unuglata Petit*	humérus	sin	complet	5	5
8	*Unuglata Petit*	humérus	sin	complet	4	7

8	*Unuglata Petit*	humérus	sin	complet	5	8
8	*Unuglata Petit*	humérus	sin	complet	5	5
9	*C. hircus*	mandibule	sin	complet	3	4
9	*C. hircus*	mandibule	sin	complet	3	3
11	*C. hircus*	crâne		complet	8	10,5
11	*C. hircus*	crâne		complet	5	8
11	*C. hircus*	crâne		complet	7	8
11	*C. hircus*	crâne		complet	8	10,5
11	*C. hircus*	crâne		complet	4	6
12	*C. hircus*	crâne		complet	7	9
12	*C. hircus*	crâne		complet	4	6
12	*C. hircus*	crâne		complet	9	14
12	*C. hircus*	crâne		complet	7	8
12	*C. hircus*	crâne		complet	8	11
12	*C. hircus*	crâne		complet	6	8
21	*Cephalopini*	fémur	sin	sub-complet	7	8
21	*Cephalopini*	fémur	sin	sub-complet	5	6
24	*Cephalopini*	métatarse	?	dist + diaph	8	9
24	*Cephalopini*	métatarse	?	dist + diaph	2	2
24	*Cephalopini*	métatarse	?	dist + diaph	2	4
24	*Cephalopini*	métatarse	?	dist + diaph	2	4
24	*Cephalopini*	métatarse	?	dist + diaph	2	2
26	*Gazella sp.*	ulna	sin	olécrâne	5	5,5
27a	*O. oreotragus*	tibia	dext	complet	3,5	6
51	*Ungualata* Petit	vertèbre, thoracique		complet	5	5,5
51	*Ungualata* Petit	vertèbre, thoracique		complet	4	4
51	*Ungualata* Petit	vertèbre, thoracique		complet	5	6
55a	*Ungualata* Petit	vertèbre, lombaire		complet	4	10
55c	*Ungualata* Petit	coxal	sin	ilium	3	4
55c	*Ungualata* Petit	coxal	sin	ilium	4	7
72a	*Ungualata* Petit	vertèbre, thoracique		corps	2	3
72a	*Ungualata* Petit	vertèbre, thoracique		corps	3	4
74a	*Ungualata* Petit	vertèbre, thoracique		complet	2	3
74a	*Ungualata* Petit	vertèbre, thoracique		complet	3	4
74b	*Ungualata* Petit	vertèbre, thoracique		complet	5	7
74b	*Ungualata* Petit	vertèbre, thoracique		complet	4,5	6
74c	*Ungualata* Petit	vertèbre, lombaire		complet	4	6
74c	*Ungualata* Petit	vertèbre, lombaire		complet	5	5
79	*Gazella sp.*	humérus	dext	sub-complet	4	7
79	*Gazella sp.*	humérus	dext	sub-complet	5	7
80c	*Unuglata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	5	8
1	*C. dromedarius*	crâne		boîte crânienne	5	7
4	*C. hircus*	humérus	dext	complet	5	11
5	*C. hircus*	humérus	sin	dist + diaph	4	5
5	*C. hircus*	humérus	sin	dist + diaph	3	5
6	*Cephalopini*	tibia	dext	dist + diaph	3	3
6	*Cephalopini*	tibia	dext	dist + diaph	2	3
6	*Cephalopini*	tibia	dext	dist + diaph	2	3
6	*Cephalopini*	tibia	dext	dist + diaph	2	2
6	*Cephalopini*	tibia	dext	dist + diaph	4	5
6	*Cephalopini*	tibia	dext	dist + diaph	7	10
16	*Unuglata Petit*	scapula	dext	fragment	5	6
26	*C. hircus*	mandibule	sin	branche horizontale	5	6
29	*Unuglata Petit*	vertèbre, sacrum		fragment	5	8,5
32	*Unuglata Petit*	humérus	sin	dist + diaph	5,5	7
39A	*Cephalopini*	coxal	sin	sub-complet	4	4,5
39A	*Cephalopini*	coxal	sin	sub-complet	3	5
46	*Camelus dromedarius*	métapode	?	cylindre	6	11
59	*Ungulata Petit*	vertèbre		complet	6,5	7
59	*Ungulata Petit*	vertèbre		complet	5	10
9	*C. hircus*	radio-ulna	dext	prox + diaph	2	3
9	*C. hircus*	radio-ulna	dext	prox + diaph	3	3

Annexe 4.16 – Heradie KS, *punctures*

N°	*Espèce*	*Os*	*Côté*	*Portion*	*diam 1*	*diam 2*
Har-117	*C. hircus*	mandibule	sin	complet	3	3
Har-117	*C. hircus*	mandibule	sin	complet	3	4
Har-117	*C. hircus*	mandibule	sin	complet	5	8
Har-117	*C. hircus*	mandibule	sin	complet	7	9
Har-117	*C. hircus*	mandibule	sin	complet	3	5
Har-117	*C. hircus*	mandibule	sin	complet	4	7
Har-117	*C. hircus*	mandibule	sin	complet	5	9
13	*E. asinus*	tibia	sin	complet	6	7
4(1)	*E. asinus*	calcaneum	sin	complet	7,5	8
4(1)	*E. asinus*	calcaneum	sin	complet	5	7
4(1)	*E. asinus*	calcaneum	sin	complet	9	13
4(1)	*E. asinus*	calcaneum	sin	complet	6	7
Har-151	*Unuglata Petit*	scapula	sin	fragment	3	4
no n°	*C. hircus*	crâne		sub-complet	5	7
Har-56	*Ungulata Petit*	radio-ulna	dext	prox + diaph	5	9
Har-56	*Ungulata Petit*	radio-ulna	dext	prox + diaph	5	5
12	*E. asinus*	fémur	dext	proximal	4	4,3
12	*E. asinus*	fémur	dext	proximal	2,4	2
12	*E. asinus*	fémur	dext	proximal	5	6
12	*E. asinus*	fémur	dext	proximal	6	7
12	*E. asinus*	fémur	dext	proximal	7	9,5
12	*E. asinus*	fémur	dext	proximal	6	6
12	*E. asinus*	fémur	dext	proximal	5	6
29	*E. asinus*	côte		complet	3	4
36(2)	*E. asinus*	vertèbre, cervicale		complet	6	6
36(2)	*E. asinus*	vertèbre, cervicale		complet	8	10
36(2)	*E. asinus*	vertèbre, cervicale		complet	7	8
36(2)	*E. asinus*	vertèbre, cervicale		complet	10	18
48	*E. asinus*	humérus	sin	complet	3	5
49	*E. asinus*	radio-ulna	sin	prox + diaph	4	5
49	*E. asinus*	radio-ulna	sin	prox + diaph	4	4
49	*E. asinus*	radio-ulna	sin	prox + diaph	3	3,5
54	*E. asinus*	vertèbre, thoracique		complet	9	9
54	*E. asinus*	vertèbre, thoracique		complet	5	7
2	*Papio sp.*	mandibule	dext	sub-complet	5	5
Har-167	*Ungulata Petit*	fémur	dext	prox + diaph	4	6
Har-167	*Ungulata Petit*	fémur	dext	prox + diaph	3	5
Har-167	*Ungulata Petit*	fémur	dext	prox + diaph	4	8
Har-07	*Ungulata Petit*	tibia	dext	cylindre	6	6
Har-83	*Unuglata Petit*	métacarpe	?	cylindre	5	7
Har-171	*Ungulata Petit*	scapula	sin	fragment	6	14
Har-174	*C. hircus*	mandibule	dext	branche horizontale	6	10
Har-62	*Cephalopini*	coxal	dext	acetabulum + ischium	3	5
Har-62	*Cephalopini*	coxal	dext	acetabulum + ischium	2	5
Har-122	*Ungulata Petit*	coxal	sin	acetabulum + ischium	4	6
Har-122	*Ungulata Petit*	coxal	sin	acetabulum + ischium	5	6
Har-104	*Ungulata Petit*	coxal	dext	acetabulum + ischium	4	5
Har-105C	*Ungulata Petit*	sacrum		fragment	5	6
Har-43C	*Unuglata Petit*	fémur	sin	complet	4	5
Har-158	*C. mesomelas*	mandibule	dext	branche horizontale	3	3
Har-42	*L. walleri*	humérus	sin	complet	5	5
Har-131	*Gazella sp.*	fémur	dext	complet	4	4
Har-131	*Gazella sp.*	fémur	dext	complet	3,5	4
Har-131	*Gazella sp.*	fémur	dext	complet	3	3
Har-131	*Gazella sp.*	fémur	dext	complet	3	4
Har-131	*Gazella sp.*	fémur	dext	complet	7	7
Har-131	*Gazella sp.*	fémur	dext	complet	10	10
no n°	*Ungulata Petit*	radius	?	cylindre	3	5
no n°	*Ungulata Petit*	radius	?	cylindre	4	5
no n°	*Ungulata Petit*	radius	?	cylindre	3	5
no n°	*Unuglata Petit*	humérus	dext	dist + diaph	3	4
no n°	*Unuglata Petit*	humérus	dext	dist + diaph	5	8

no n°	*Ungulata Petit*	mandibule	dext	branche verticale	3	4
Har-139 A	*Gazella sp.*	vertèbre, cervicale		complet	3	4
Har-144	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		complet	3	3
Har-144	*C. hircus*	vertèbre, cervicale		complet	3	4
Har-66	*Ungulata Petit*	vertèbre, lombaire		sub-complet	5	6
Har-92 B	*Ungulata Petit*	vertèbre, thoracique		sub-complet	8	8
Har-16	*Ungulata Petit*	tibia	dext	dist + diaph	6	11
Har-181 A	*Ungulata Petit*	vertèbre, thoracique		complet	4	5
Har-45	*Ungulata Petit*	fémur	dext	prox + diaph	6	6
Har-95	*C. hircus*	mandibule	dext	complet	7	8
Har-135	*Unuglata Petit*	tibia	sin	complet	3	5
Har-135	*Unuglata Petit*	tibia	sin	complet	4	4
no n°	*Unuglata Petit*	sacrum		fragment	2	4
no n°	*Unuglata Petit*	sacrum		fragment	3	3
Har-58	*Cephalopinae*	tibia	dext	complet	7	10
Har-133	*Ungulata Petit*	tibia	dext	prox + diaph	5	8
Har-133	*Ungulata Petit*	tibia	dext	prox + diaph	5	7
Har-94	*Ungulata Petit*	tibia	dext	prox + diaph	6	6
Har-94	*Ungulata Petit*	tibia	dext	prox + diaph	5	7
Har-145	*Unuglata Petit*	métacarpe	dext	complet	3	4
Har-145	*Unuglata Petit*	métacarpe	dext	complet	3	4
Har-41	*C. hircus*	fémur	dext	dist + diaph	5	12
Har-113	*C. hircus*	fémur	dext	prox + diaph	3	6
Har-113	*C. hircus*	fémur	dext	prox + diaph	4	5
Har-113	*C. hircus*	fémur	dext	prox + diaph	2	2
Har-113	*C. hircus*	fémur	dext	prox + diaph	4	5
Har-113	*C. hircus*	fémur	dext	prox + diaph	4	4
Har-41 + Har-113	*C. hircus*	fémur	dext	complet	7	9
Har-41 + Har-113	*C. hircus*	fémur	dext	complet	4	6
Har-98	*O. oreotragus*	fémur	dext	complet	5	5
Har-98	*O. oreotragus*	fémur	dext	complet	5	5
Har-06	*Ungulata Petit*	fémur	dext	dist + diaph	6	8
Har-06	*Ungulata Petit*	fémur	dext	dist + diaph	5	8
Har-06	*Ungulata Petit*	fémur	dext	dist + diaph	4	7
Har-169	*Ungulata Petit*	fémur	sin	dist + diaph	7	7
Har-169	*Ungulata Petit*	fémur	sin	dist + diaph	4	4
Har-169	*Ungulata Petit*	fémur	sin	dist + diaph	2	3
Har-169	*Ungulata Petit*	fémur	sin	dist + diaph	5	6
Har-186	*Ungulata Petit*	humérus	dext	dist + diaph	4	4
Har-186	*Ungulata Petit*	humérus	dext	dist + diaph	4	5
Har-186	*Ungulata Petit*	humérus	dext	dist + diaph	4	5
Har-08	*Ungulata Petit*	côte	?	fragment	4	4
Har-08	*Ungulata Petit*	côte	?	fragment	2	4
Har-99 A	*Gazella sp.*	humérus	dext	dist + diaph	3	5
Har-99 A	*Gazella sp.*	humérus	dext	dist + diaph	4	5
Har-99 B	*Gazella sp.*	radio-ulna	dext	prox + diaph	3	5
no n°	*Ungulata Petit*	humérus	dext	dist + diaph	4	5
no n°	*Ungulata Petit*	humérus	dext	dist + diaph	4	6
Har-118	*C. hircus*	mandibule	dext	branche horizontale	5	10
Har-118	*C. hircus*	mandibule	dext	branche horizontale	4	6
Har-118	*C. hircus*	mandibule	dext	branche horizontale	4	4
Har-118	*C. hircus*	mandibule	dext	branche horizontale	3	4
Har-118	*C. hircus*	mandibule	dext	branche horizontale	3	3
Har-128	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	6,5	10
Har-128	*Ungulata Petit*	scapula	dext	sub-complet	7	10
Har-141	*C. hircus*	mandibule	dext	fragment	3	3
Har-25	*Bovidae*	crâne		fragment	3	3
Har-25	*Bovidae*	crâne		fragment	3	3
Har-97	*C. hircus*	mandibule	sin	sub-complet avec D3/D4/M1/M2	1	1
Har-97	*C. hircus*	mandibule	sin	sub-complet avec D3/D4/M1/M2	4	7
Har-93 A	*C. hircus*	humérus	sin	complet	5	5
Har-93 B	*C. hircus*	radio-ulna	sin	complet	5	8
7	*C. hircus*	crâne		boîte crânienne	4	4
45	*C. hircus*	crâne		fragment	4,5	6

50	*Ungualata* Petit	scapula	dext	sub-complet	7	7
50	*Ungualata* Petit	scapula	dext	sub-complet	6	9
52 A	*C. hircus*	fémur	dext	dist + diaph	5	7
53	*C. hircus*	mandibule	dext	complet	4	5
57	*C. hircus*	crâne		boîte crânienne	6	8,5
57	*C. hircus*	crâne		boîte crânienne	3	6
Har-14	*Ungualata* Petit	tibia	sin	sub-complet	4	5
Har-14	*Ungualata* Petit	tibia	sin	sub-complet	3	4
Har-14	*Ungualata* Petit	tibia	sin	sub-complet	3	4
Har-14	*Ungualata* Petit	tibia	sin	sub-complet	2	3
Har-44	*O. megalotis*	coxal	sin	acetabulum + ilium	2	2
Har-44	*O. megalotis*	coxal	sin	acetabulum + ilium	2	2
Har-44	*O. megalotis*	coxal	sin	acetabulum + ilium	2	2
Har-44	*O. megalotis*	coxal	sin	acetabulum + ilium	2	2
Har-44	*O. megalotis*	coxal	sin	acetabulum + ilium fragment	2	2
Har-138	*Ungualata* Petit	fémur	dext	dist + diaph	4	5
Har-138	*Ungualata* Petit	fémur	dext	dist + diaph	5	10
Har-138	*Ungualata* Petit	fémur	dext	dist + diaph	3	4,5
Har-138	*Ungualata* Petit	fémur	dext	dist + diaph	4	7
Har-138	*Ungualata* Petit	fémur	dext	dist + diaph	5	6
Har-138	*Ungualata* Petit	fémur	dext	dist + diaph	4	5

Annexe 4.17 – Ali Daba KS, *punctures*

N°	*Espèce*	*Os*	*Côté*	*Portion*	*diam 1*	*diam 2*
12	*Cephalopini*	maxillaire	sin / dext	fragment	3	4
1A	*Gazella sp.*	fémur	sin	complet	6	9
5A	*Gazella sp.*	fémur	dext	complet	6	8,5
8A	*Gazella sp.*	humérus	dext	complet	3	3
8A	*Gazella sp.*	humérus	dext	complet	3	3,5
8A	*Gazella sp.*	humérus	dext	complet	4	5
8A	*Gazella sp.*	humérus	dext	complet	6	7
10	*Gazella sp.*	métacarpe	dext	prox +diaph	6	8
11	*Cephalopini*	crâne		boîte crânienne	3	3
11	*Cephalopini*	crâne		boîte crânienne	2	2
11	*Cephalopini*	crâne		boîte crânienne	3	4,5
11	*Cephalopini*	crâne		boîte crânienne	4	8
14	*Cephalopini*	mandibule	sin	complet	3	3
15	*Cephalopini*	atlas		sub-complet	3,5	5
15	*Cephalopini*	atlas		sub-complet	2	4
1N	*C. hircus*	coxal	dext	complet	3	6
1N	*C. hircus*	coxal	dext	complet	4	5
1N	*C. hircus*	coxal	dext	complet	4	6
1N	*C. hircus*	coxal	dext	complet	3	3
1N	*C. hircus*	coxal	dext	complet	4	4

Annexe 4.18 – Grand Abri aux Puces, *pits*

Zone/Niveau	*N°*	*Espèce*	*Os*	*Diam 1*	*Diam 2*
RS fond	125	*B. primigenius*	métacarpe	3	3
RS fond	125	*B. primigenius*	métacarpe	2	2
RS fond	125	*B. primigenius*	métacarpe	4	6
RS 0	19	*B. primigenius*	scapula	4,5	3
RS 2	R77	*Ungulata Petit*	vertèbre	3	2
RS fond	75+411	*C. lupus*	humérus	3	2
RS fond	75+411	*C. lupus*	humérus	3	2
RS fond	511	*C. lupus*	scapho-lunaire	4	4
RS fond	511	*C. lupus*	scapho-lunaire	4	4
RS fond		*C. crocuta*	radius	6,5	2
RS fond		*C. crocuta*	radius	4	2
RS fond		*C. crocuta*	radius	3	2,5
1	57	*C. capreolus*	métatarse	3	2

Annexe 4.19 – Peyre I & II, *pits*

Zone	*Carré*	*N°*	*Espèce*	*Os*	*Portion*	*Diam 1*	*Diam 2*
P I	E8	230	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	2	2
P I	E8	230	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	2	2
P I	E8	230	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	2	2
P I	E8	230	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	2	2
P I	E8	230	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	2	2
P I	E8	230	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	2	2
P I	E8	230	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	2	2
P I	E8	230	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	2	2
P I	E8	230	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	2	2
P I	E8	230	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	2	2
P I			*C. elaphus*	mandibule	branche horizontale	1	1
P I			*C. elaphus*	mandibule	branche horizontale	1	1
P I			*C. elaphus*	mandibule	branche horizontale	1	1
P I			*C. elaphus*	mandibule	branche horizontale	1	1
P I			*C. elaphus*	mandibule	branche horizontale	1	1
P I	R. cav		*C. elaphus*	fémur	diaph, éclat	2	2
P I	R. cav		*C. elaphus*	fémur	diaph, éclat	2	2
P I	R. cav		*C. elaphus*	fémur	diaph, éclat	2	2
P I	R. cav		*C. elaphus*	fémur	diaph, éclat	2	2
P I	R. cav		*C. elaphus*	fémur	diaph, éclat	2	2
P I	C6		*C. elaphus*	métatarse	diaph, éclat	2	3
P I	C6		*C. elaphus*	métatarse	diaph, éclat	2	3
P I	C6		*C. elaphus*	métatarse	diaph, éclat	2	3
P II	Q14	109	*C. elaphus*	coxal	acetabulum, fragment	4	4
P II	Q14	109	*C. elaphus*	coxal	acetabulum, fragment	2	2
P II	Q14	109	*C. elaphus*	coxal	acetabulum, fragment	2	2
P I	R. cav		*Cervus/Capra*	humérus	diaph, éclat	3	3
P I	R. cav		*Cervus/Capra*	humérus	diaph, éclat	2	3
P I		Eq 130	*Equidae*	humérus	diaph, éclat	4	4
P I		Eq 130	*Equidae*	humérus	diaph, éclat	4	4
P I		Eq 130	*Equidae*	humérus	diaph, éclat	3	3
P I		Eq 130	*Equidae*	humérus	diaph, éclat	3	3
P I		Eq 130	*Equidae*	humérus	diaph, éclat	3	3
P I		Eq 130	*Equidae*	humérus	diaph, éclat	3	3
P I		Eq 130	*Equidae*	humérus	diaph, éclat	3	3
P I		Eq 130	*Equidae*	humérus	diaph, éclat	3	3
P I		Eq 130	*Equidae*	humérus	diaph, éclat	3	3
P I		Eq 130	*Equidae*	humérus	diaph, éclat	3	3
P II	Q14	258	*Ungulata Moyen*	mandibule	branche horizontale	2	2
P II	Q14	258	*Ungulata Moyen*	mandibule	branche horizontale	2	2
P II	Q14	258	*Ungulata Moyen*	mandibule	branche horizontale	2	2
P II	Q14	258	*Ungulata Moyen*	mandibule	branche horizontale	2	2
P II	Q14	258	*Ungulata Moyen*	mandibule	branche horizontale	2	2
P II	Q14	258	*Ungulata Moyen*	mandibule	branche horizontale	2	2
P II	Q14	258	*Ungulata Moyen*	mandibule	branche horizontale	2	2
P II	Q14	258	*Ungulata Moyen*	mandibule	branche horizontale	2	2
P II	Q14	258	*Ungulata Moyen*	mandibule	branche horizontale	2	2
P I	B3	236	*Equidae*	talus	sub-complet	1	2
P I	B3	236	*Equidae*	talus	sub-complet	1	2
P I	B3	236	*Equidae*	talus	sub-complet	1	2
P I	B3	236	*Equidae*	talus	sub-complet	1	2
P I	B3	236	*Equidae*	talus	sub-complet	1	2
P I	B3	236	*Equidae*	talus	sub-complet	1	2
P I	B3	236	*Equidae*	talus	sub-complet	1	2
P I	B3	236	*Equidae*	talus	sub-complet	1	2
P I	B3	236	*Equidae*	talus	sub-complet	1	2
P I	B3	236	*Equidae*	talus	sub-complet	1	2
P I	B3	236	*Equidae*	talus	sub-complet	1	2
P I	B3	266	*Equidae*	métatarse	complet	4	5
P I	B3	266	*Equidae*	métatarse	complet	3	7

P II	Q14	243	*Equidae*	tibia	dist + diaph		
P II	Q14	243	*Equidae*	tibia	dist + diaph		
P I	B3	250	*C. elaphus*	phalange 1	complet	2	2
P I	B3	259	*Equidae*	métapode vestigial	sub-complet	3	6
P I	B3	319	*Ungulata Moyen*	os long	diaph, éclat	2	2
P I	E9	140	*Bos/Bison*	sésamoïde	sub-complet	2	2
P I	E9	140	*Bos/Bison*	sésamoïde	sub-complet	2,5	2,5
P I	E9	140	*Bos/Bison*	sésamoïde	sub-complet	2	2
P I	E9	140	*Bos/Bison*	sésamoïde	sub-complet	2	2
P I	C4	(2) a	*C. elaphus*	fémur	diaph, éclat	3	3
P I	C4	(2) a	*C. elaphus*	fémur	diaph, éclat	3	3
P I	E9	121	*C. elaphus*	métacarpe	diaph, éclat	3	5,5
P II	Q14	189	*C. elaphus*	métatarse	diaph, éclat	3	4
P II	P13	c5 paroi	*Lepus sp.*	scapula	cavité glénoïde	1	1
P I	C5	b	*Unuglata Petit*	os long	cylindre	2	3
P I	C5 base	440	*Ungulata Moyen*	os long	diaph, éclat	4	5
P I	R. B8-9		*Ungulata Moyen*	tibia	diaph, éclat	4	4
P I	R. cav		*C. elaphus*	mandibule	branche horizontale + alv M inf	2	2
P I	E8	352	*Lepus sp.*	coxal	acetabulum + ilium	1	2
P II	Q14		*Unuglata Grand*	côte	fragment	3	3
P I	E9	155	*C. elaphus*	tibia	diaph, éclat	2	5
P I	E9	155	*C. elaphus*	tibia	diaph, éclat	2	2
P I	G-F 10-11		*C. ibex*	humérus	diaph, éclat	3	3
P I	R. cav		*C. elaphus*	mandibule	branche horizontale	2	2
P I	C4	(2) a	*C. capreolus*	métatarse	diaph, éclat	2	2
P I	C4	(2) a	*C. capreolus*	métatarse	diaph, éclat	2	2
P I	P	129	*U. spelaeus*	scapula	cavité glénoïde	2	2
P I	P	129	*U. spelaeus*	scapula	cavité glénoïde	4	4
P I	R. cav.		*Unuglata Petit*	vertèbre, cervicale	fragment	2	7
P I	R. cav.		*Unuglata Petit*	vertèbre, cervicale	fragment	2	5
P II	Q14	250	*Ungulata Moyen*	os long	prox + diaph	3	3
P II	Q14	250	*Ungulata Moyen*	os long	prox + diaph	3	3
P I	E10	37	*?*	esquille	fragment	3	3
P I	E10	37	*?*	esquille	fragment	2	2
P I	E10	37	*?*	esquille	fragment	2	2
P I	E10	29	*?*	esquille	fragment	3	3
P I	E10	29	*?*	esquille	fragment	3	3
P I	E10	29	*?*	esquille	fragment	2	2
P I	R. cav		*C. elaphus*	métatarse	diaph, éclat	2	2
P I	R. cav		*C. elaphus*	métatarse	diaph, éclat	2	2
P I	R. cav		*C. elaphus*	métatarse	diaph, éclat	2	2
P II		281	*C. elaphus*	radius	diaph, éclat	4	4
P II		281	*C. elaphus*	radius	diaph, éclat	3	3
P II		281	*C. elaphus*	radius	diaph, éclat	2	2
P I			*C. ibex*	humérus	dist + diaph	2	3
P I			*C. ibex*	humérus	dist + diaph	1,5	2
P I			*C. ibex*	humérus	dist + diaph	1	1
P I			*C. ibex*	humérus	dist + diaph	1,5	1,5
P I			*C. ibex*	humérus	dist + diaph	1,5	1,5
P I			*C. ibex*	humérus	dist + diaph	1,5	1,5
P I			*C. ibex*	humérus	dist + diaph	1,5	1,5
P I			*C. ibex*	humérus	dist + diaph	1,5	1,5
P I			*C. ibex*	humérus	dist + diaph	1,5	1,5
P II	Q14	285	*Unuglata Petit*	métatarse	diaph, éclat	3	4,5
P II	Q14	285	*Unuglata Petit*	métatarse	diaph, éclat	2	2
P II	Q14	285	*Unuglata Petit*	métatarse	diaph, éclat	2	2
P I	R. cav		*C. elaphus*	phalange 2	complet	3	6
P I	R. cav		*C. elaphus*	phalange 2	complet	2	3
P I	R. cav		*C. elaphus*	phalange 2	complet	4	4
P I	R. cav		*C. elaphus*	phalange 2	complet	2	2
P I	R. cav		*C. elaphus*	phalange 2	complet	13	13
P I	C6		*C. lupus*	humérus	cylindre	2	2
P I	C6		*C. lupus*	humérus	cylindre	2	2

P I	C6		*C. lupus*	humérus	cylindre	2	2
P I	C6		*C. lupus*	humérus	cylindre	2	2
P I	C6		*C. lupus*	humérus	cylindre	2	2
P II	Q14	204	*Ungulata Moyen*	os long	diaph, éclat	2	3
P II	Q14	204	*Ungulata Moyen*	os long	diaph, éclat	2	3
P II	Q14	204	*Ungulata Moyen*	os long	diaph, éclat	2	3
P II	Q14	204	*Ungulata Moyen*	os long	diaph, éclat	2	3
P II	Q14	204	*Ungulata Moyen*	os long	diaph, éclat	2	3
P II	Q14	204	*Ungulata Moyen*	os long	diaph, éclat	1	1
P I	G-F 10-11		*Equidae*	métapode vestigial	fragment	2	2
P I	G-F 10-11		*Equidae*	métapode vestigial	fragment	2	2
P I	L15	550	*Equidae*	phalange 1	complet	3	3
P I	L15	550	*Equidae*	phalange 1	complet	3	5
P I	G-F 10-11		*Equidae*	métapode vestigial	fragment	3	5
P I	G-F 10-11		*Equidae*	métapode vestigial	fragment	3	3
P I	G-F 10-11		*Equidae*	métapode vestigial	fragment	2,5	5
P I			*R. rupicapra*	vertèbre, C7	complet		
P II	Q14	112	*Bos/Bison*	humérus	dist + diaph	2	2
P I	C5 base	459	*C. elaphus*	métatarse	complet	2	2
P I	C5 base	459	*C. elaphus*	métatarse	complet	2	2
P I	L15	545	*Equidae*	sésamoïde	complet	1	1
P I	L15	545	*Equidae*	sésamoïde	complet	1	1
P I	L15	545	*Equidae*	sésamoïde	complet	1	1
P I	L15	545	*Equidae*	sésamoïde	complet	1	1
P I	L15	545	*Equidae*	sésamoïde	complet	1	1
P I	L15	545	*Equidae*	sésamoïde	complet	1	1
P I			*Cervidae*	métacarpe	diaph, éclat	2	2
P I			*Cervidae*	métacarpe	diaph, éclat	2	2
P I			*Cervidae*	métacarpe	diaph, éclat	2	2
P I			*Cervidae*	métacarpe	diaph, éclat	3	3
P I	B3	311	*C. elaphus*	métacarpe	diaph, éclat	3	8

Annexe 4.20 – Artenac c10, *pits*

Carré	*Décapage*	*N°*	*Espèce*	*Os*	*Portion*	*Diam 1*	*Diam 2*
D25	4		*C. elaphus*	métacarpe	diaph, éclat	3,0	3,0
	REM		*Bos/Bison*	calcaneum	sub-complet	3,0	3,0
			E. caballus	métatarse	cylindre	3,0	3,0
			E. caballus	métatarse	cylindre	3,0	3,0
			E. caballus	métatarse	cylindre	3,0	3,0
			E. caballus	métatarse	cylindre	3,0	3,0
D25	4	11	*Unuglata Grand*	métapode	diaph, éclat	2,0	4,0
D25	4	11	*Unuglata Grand*	métapode	diaph, éclat	2,0	4,0
D25	4	11	*Unuglata Grand*	métapode	diaph, éclat	2,0	4,0
D25	4	11	*Unuglata Grand*	métapode	diaph, éclat	2,0	4,0
D25	3	139	*Bos/Bison*	radius	prox + diaph	4,0	4,0

Annexe 4.21 –Conives, *pits*

N°	*Espèce*	*Os*	*Diam 1*	*Diam 2*
HS 12	*Bos / Bison*	tibia	2,7	3,1
HS 12	*Bos / Bison*	tibia	2,7	2,7
HS 12	*Bos / Bison*	tibia	3,1	5,4
HS 12	*Bos / Bison*	tibia	2,3	2,3
HS 12	*Bos / Bison*	tibia	2,3	3,8
HS 12	*Bos / Bison*	tibia	4,2	5,4
Cnv Te 8	*Bos / Bison*	tibia	3,8	10
Cnv He 16 c1c2 2	*Bos / Bison*	tibia	3,5	3,5
Cnv He 16 c1c2 2	*Bos / Bison*	tibia	3,1	3,5
Cnv He 16 c1c2 2	*Bos / Bison*	tibia	3,5	3,8
Cnv He 16 c1c2 2	*Bos / Bison*	tibia	5,8	5,8
Cnv He 14 c1c2	*Bos / Bison*	tibia	4,8	7
Cnv He 14 c1c2	*Bos / Bison*	tibia	3,7	4,8
Cnv He 14 c1c2	*Bos / Bison*	tibia	5,6	7

Cnv D2 Z 71	*Bos / Bison*	tibia	6,8	8
Cnv D2 Z 71	*Bos / Bison*	tibia	2,8	3,6
Cnv Gf 52 D1D2 42	*Bos / Bison*	tibia	5	6,5
Cnv Gf 52 D1D2 42	*Bos / Bison*	tibia	4,2	4,6
Cnv Ge 23 D1D2 13	*Bos / Bison*	tibia	5,9	5,9
Cnv Ge 23 D1D2 13	*Bos / Bison*	tibia	6,5	7,6
Cnv D2 Xy 67	*Bos / Bison*	tibia	3,5	3,8
Cnv D1 6	*Bos / Bison*	tibia	2,7	5,9
Cnv D1 6	*Bos / Bison*	tibia	2,3	4,5
Cnv D1 6	*Bos / Bison*	tibia	4,5	8,1
Cnv c1'	*Bos / Bison*	tibia	5	8,5
Cnv 2000 Hb 241 D1D2	*Bos / Bison*	tibia	3,1	5
Cnv 2000 Hb 241 D1D2	*Bos / Bison*	tibia	3,8	4,2
Cnv 2000 Hb 119 D1D2	*Bos / Bison*	tibia	6,2	11,9
Cnv 2000 Hb 119 D1D2	*Bos / Bison*	tibia	3,8	6,2
Cnv 2000 Hb 119 D1D2	*Bos / Bison*	tibia	5	5,8
HS 9	*Bos / Bison*	humérus	6,8	10,5
HS 3	*Bos / Bison*	humérus	7,2	7,2
Cnv D1 20028	*Bos / Bison*	humérus	4,3	7,1
Cnv D1 3	*Bos / Bison*	humérus	6,4	7,6
Cnv D1 3	*Bos / Bison*	humérus	4,4	5,2
Cnv D1 3	*Bos / Bison*	humérus	2,4	2,8
Cnv c2 15	*Bos / Bison*	humérus	3,5	3,5
Cnv 20026	*Bos / Bison*	humérus	5	6,9
Cnv 20026	*Bos / Bison*	humérus	3,2	3,2
Cnv Ge 96 D1D2 40	*Bos / Bison*	fémur	3	3,5
Cnv Ge 96 D1D2 40	*Bos / Bison*	fémur	5,4	5,4
Cnv Ebo 58	*Bos / Bison*	fémur	3,2	4
Cnv 2000 Hb 188 D1D2	*Bos / Bison*	fémur	3,9	3,9
Cnv 2000 Hb 188 D1D2	*Bos / Bison*	fémur	2,3	4,2
Cnv 2000 Hb 163 D1D2	*Bos / Bison*	fémur	1,6	7,5
Cnv 2000 Hb 163 D1D2	*Bos / Bison*	fémur	3,75	8,75
HS 2	*Bos / Bison*	métatarse	3,9	9,6
HS 2	*Bos / Bison*	métatarse	6,5	10
Cnv Hf 17 c1c2	*Bos / Bison*	métatarse	2	4
Cnv c1c2 66	*Bos / Bison*	métatarse	3,8	5,8
Cnv D2 Z 10059	*Bos / Bison*	métatarse	3,8	8,1
Cnv c2 12	*Bos / Bison*	métatarse	2,2	2,9
Cnv c2 12	*Bos / Bison*	métatarse	4,8	6,3
Cnv Ebo 70 3	*Bos / Bison*	métacarpe	4,6	5,3
Cnv Ebo 70 3	*Bos / Bison*	métacarpe	3,6	4,6
Cnv Ebo 70 3	*Bos / Bison*	métacarpe	2,3	2,3
Cnv Ebo 70 3	*Bos / Bison*	métacarpe	2,6	4
Cnv Ebo 70 3	*Bos / Bison*	métacarpe	2,3	2,6
Cnv He 11 c1c2 11	*Bos / Bison*	métacarpe	3	4,2
Cnv Gc Ebo 10067	*Bos / Bison*	métacarpe	2	2,4
Cnv Gc Ebo 10067	*Bos / Bison*	métacarpe	2,4	2,8
Cnv Ebo 10090	*Bos / Bison*	métacarpe	1,1	1,4
Cnv Ebo 10090	*Bos / Bison*	métacarpe	1,1	2,4
Cnv 20130	*Bos / Bison*	mandibule	1,7	5
Cnv 20130	*Bos / Bison*	mandibule	2,2	3,3
Cnv D2 20271	*Bos / Bison*	mandibule	2,9	7,1
Cnv 2000 Hb 107 D1D2 1	*Bos / Bison*	métapode	1,2	1,8
Cnv 2000 Hb 107 D1D2 1	*Bos / Bison*	métapode	1,2	1,2
Cnv 2000 Hb 107 D1D2 1	*Bos / Bison*	métapode	1,8	2,9
Cnv 2000 Hb 107 D1D2 1	*Bos / Bison*	métapode	1,8	2,9
Cnv 2000 Hb 058 c1c2	*E. caballus*	métacarpe	2,2	3,3
Cnv 2000 Hb 058 c1c2	*E. caballus*	métacarpe	3,3	4,4
Cnv Ebo 70 15	*C. elaphus*	tibia	1,1	2,2
Cnv Ebo 70 15	*C. elaphus*	tibia	1,7	5,6
Cnv Ebo 70 15	*C. elaphus*	tibia	1,1	2,2
Cnv Ebo 70 15	*C. elaphus*	tibia	1,1	2,2
Cnv 2000 Hb 138 D1D2	*C. c. spelaea*	humérus	3,3	4
Cnv 2000 Hb 138 D1D2	*C. c. spelaea*	humérus	1,3	2

Cnv 2000 Hb 138 D1D2	*C. c. spelaea*	humérus	2	2
Sans num (9)	*C. c. spelaea*	mandibule	2,5	5
Sans num (9)	*C. c. spelaea*	mandibule	2,5	4,2
Cnv 2000 16	*C. c. spelaea*	radius	2	3,3
Cnv 2000 16	*C. c. spelaea*	radius	1,3	5,3
Cnv 2000 16	*C. c. spelaea*	radius	2	4,7
Cnv 2000 Je c1c2 47	*C. c. spelaea*	pisiforme	1,9	1,9
Cnv 2000 Hc 47 c1c2	*C. c. spelaea*	tibia	1,7	3,3
Cnv 2000 Hc 47 c1c2	*C. c. spelaea*	tibia	1,7	3,3
Cnv 2000 Hb D1D2 243	*Bos / Bison*	métatarse	4,4	5,2
Cnv Gf 60 D1D2	*Bos / Bison*	axis	5,5	6,5
Cnv c1 20299	*Bos / Bison*	mandibule	1,9	8,8
Cnv c1 20299	*Bos / Bison*	mandibule	2,5	6,2
Cnv c1 20299	*Bos / Bison*	mandibule	1,9	8,8

Annexe 4.22 –Fouvent, *pits*

Carré	*Niveau*	*N°*	*Espèce*	*Os*	*Portion*	*Diam 1*	*Diam 2*
F9	C	137	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	2	2
G9	C	529	*Unuglata Grand*	os long	diaph, éclat	2	2
G8	A	43	*indéterminé*	os long	diaph, éclat	2	3,5
G8	A/B	174	*Ungulata Moyen*	tibia	diaph, éclat	3	5
G9	C	296	*C. c. spelaea*	humérus	cylindre	3	3,5
F9	B	186	*C. c. spelaea*	mandibule	branche horizontale	4	8
G8	B	225	*Ungulata Moyen*	tibia	diaph, éclat	3	4
H8	B	103	*Indéterminé*	os long	diaph, éclat	2	2
G7	C	188	*C. c. spelaea*	tibia	cylindre	2	6
1842		141	*C. c. spelaea*	tibia	dist + diaph	4,5	4,5
F11	B	275	*Bos/Bison*	métatarse	prox + diaph	6	7
G8	A/B	177	*Ungulata Moyen*	os long	diaph, éclat	3	4
G8	A/B	177	*Ungulata Moyen*	os long	diaph, éclat	2	5
HS			*Ungulata Moyen*	os long	diaph, éclat	5	5
HS			*Ungulata Moyen*	os long	diaph, éclat	3	5
H9	A	20	*indéterminé*	crâne	fragment	2	2
H9	A	20	*indéterminé*	crâne	fragment	2	3
G9	B	547	*C. c. spelaea*	mandibule	branche horizontale	3	3
G9	B	547	*C. c. spelaea*	mandibule	branche horizontale	3	3
F8	A/B	41	*Carnivora*	crâne	fragment pariétale	1	5
F8	A/B	41	*Carnivora*	crâne	fragment pariétale	2	4
H8		270	*C. c. spelaea*	mandibule	branche horizontale	3,5	4
H8		270	*C. c. spelaea*	mandibule	branche horizontale	3,5	3,5
G8	C	553	*R. tarandus*	radius	diaph, éclat	4	5
G8	C	553	*R. tarandus*	radius	diaph, éclat	2	3,7
F11	C	273	*Bos/Bison*	tibia	diaph, éclat	2	2
F11	C	273	*Bos/Bison*	tibia	diaph, éclat	2	2
F11	C	273	*Bos/Bison*	tibia	diaph, éclat	4	4
F10	C	327	*Bos/Bison*	tibia	diaph, éclat	4	4
F10	C	327	*Bos/Bison*	tibia	diaph, éclat	4	4
F10	C	327	*Bos/Bison*	tibia	diaph, éclat	5	5
H9	B	100	*C. c. spelaea*	mandibule	branche horizontale	3	3
H9	B	100	*C. c. spelaea*	mandibule	branche horizontale	3	3
H9	B	100	*C. c. spelaea*	mandibule	branche horizontale	2	3
F9	B	76	*Bos/Bison*	radius	diaph, éclat	5	5
F9	B	76	*Bos/Bison*	radius	diaph, éclat	4	4
F9	B	76	*Bos/Bison*	radius	diaph, éclat	4	7
F10	B2	200	*C. c. spelaea*	humérus	cylindre	2	4
F10	B2	200	*C. c. spelaea*	humérus	cylindre	3	7
F10	B2	200	*C. c. spelaea*	humérus	cylindre	3	3
H8	A		*Bos/Bison*	tibia	diaph, éclat	2	2
H8	A		*Bos/Bison*	tibia	diaph, éclat	2	2
H8	A		*Bos/Bison*	tibia	diaph, éclat	3	3
E11	B	161	*C. elaphus*	radius	diaph, éclat	3	3
E11	B	161	*C. elaphus*	radius	diaph, éclat	2	5

E11	B	161	*C. elaphus*	radius	diaph, éclat	2	6
E11	B	161	*C. elaphus*	radius	diaph, éclat	3	6
G8	B	730	*Bos/Bison*	humérus	diaph, éclat	4	4
G8	B	730	*Bos/Bison*	humérus	diaph, éclat	4	4
G8	B	730	*Bos/Bison*	humérus	diaph, éclat	4	4
G8	B	730	*Bos/Bison*	humérus	diaph, éclat	4	4
F10	B	158	*Ungulata Grand*	os long	diaph, éclat	3	5
F10	B	158	*Ungulata Grand*	os long	diaph, éclat	3	4,5
F10	B	158	*Ungulata Grand*	os long	diaph, éclat	3	4
F10	B	158	*Ungulata Grand*	os long	diaph, éclat	2,8	3
F10	B	158	*Ungulata Grand*	os long	diaph, éclat	2,5	2,5
F10	A	69	*Unuglata Petit*	os long	diaph, éclat	5	5
F10	A	69	*Unuglata Petit*	os long	diaph, éclat	4	4
F10	A	69	*Unuglata Petit*	os long	diaph, éclat	5	5
F10	A	69	*Unuglata Petit*	os long	diaph, éclat	4	4
F10	A	69	*Unuglata Petit*	os long	diaph, éclat	4	4
1842		115	*C. c. spelaea*	métacarpe 2	complet	3	5
1842		115	*C. c. spelaea*	métacarpe 2	complet	3	3
1842		115	*C. c. spelaea*	métacarpe 2	complet	3	5
1842		115	*C. c. spelaea*	métacarpe 2	complet	2	6
1842		115	*C. c. spelaea*	métacarpe 2	complet	3	5
1842		115	*C. c. spelaea*	métacarpe 2	complet	3	3
H8	C	219	*Unuglata Grand*	scapula	fragment	2	5
H8	C	219	*Unuglata Grand*	scapula	fragment	2	4
H8	C	219	*Unuglata Grand*	scapula	fragment	2,5	5
G8	C	532	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	4	4
G8	C	532	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	4	4
G8	C	532	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	3	4
G8	C	532	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	2	4
G8	C	532	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	2,5	2,5
G8	C	532	*C. antiquitatis*	tibia	cylindre	2	2

Annexe 4.23 – Artenac I & II, *pits*

Niveau	*Décapage*	*N°*	*Espèce*	*Os*	*Côté*	*Diam 1*	*Diam 2*
		R 504	*U. deningeri*	humérus	sin	3	3
		R 462	*U. deningeri*	radius	sin	3	5
		R 462	*U. deningeri*	radius	sin	2	5
		R 462	*U. deningeri*	radius	sin	2	5
I b		P 516	*U. deningeri*	métatarse 3	dext	3	3
I b		P 516	*U. deningeri*	métatarse 3	dext	3	3
I b		P 516	*U. deningeri*	métatarse 3	dext	3	3
			U. deningeri	radius	dext	4	4
			U. deningeri	radius	dext	4	4
			U. deningeri	radius	dext	2	2
			U. deningeri	radius	dext	2	2

Annexe 4.24 – Grand Abri aux Puces, *punctures*

Zone/Niveau	*N°*	*Espèce*	*Os*	*Diam 1*	*Diam 2*
RS 0	8	*S. scrofa*	humérus	4	4
RS 0	13	*C. lupus*	humérus	5	4
RS 0	13	*C. lupus*	humérus	3	3
RS 2	R51	*E. caballus*	calcaneum	6	5
RS fond		*B. primigenius*	atlas	5	5
RS fond		*B. primigenius*	atlas	8	8
RS fond	145	*C. elaphus*	phalange 1	9	7
RS fond	145	*C. elaphus*	phalange 1	5	4
RS Fond	145	*C. elaphus*	phalange 1	9	7
RS Fond	145	*C. elaphus*	phalange 1	5	4
1	172	*C. elaphus*	phalange 1	4	4
2α	329	*Lynx sp.*	tibia	4	4
2α	329	*Lynx sp.*	tibia	4	4
1	15	*C. lupus*	radius	6	5

1	231	*Caprini*	radius	2	2
1	231	*Caprini*	radius	2	2
1	230	*Caprini*	métatarse	4	1,5
1	43	*cf. Cuon*	fémur	3,5	3,5
2	248	*C. lupus*	coxal	5	4,5
2α		*C. crocuta*	radius	10	10
2α		*C. crocuta*	radius	4	4
2α		*C. crocuta*	radius	12	9,5
2α		*C. crocuta*	radius	6,5	6,5
2α		*C. crocuta*	radius	3	3
2α		*C. crocuta*	radius	5	3
2α		*C. crocuta*	radius	5	3
2α		*C. crocuta*	radius	5	3
2α	306	*C. fiber*	mandibule	9	9
2α	238	*Ungulata Moyen*	vertèbre, thoracique	6	6
2α	315	*C. lupus*	axis	5	4
2α	207	*P. leo spelaea*	crâne	5	4
2α	207	*P. leo spelaea*	crâne	4	3
3E	303	*C. ibex*	phalange 1	4	4
3E	69	*C. lupus*	ulna	8	6
3E	16	*C. lupus*	calcaneum	5	5

Annexe 4.25 – Peyre I & II, *punctures*

Zone	*Carré*	*N°*	*Espèce*	*Os*	*Portion*	*diam 1*	*diam 2*
P I	R. cav.		*Bos/Bison*	scaphoïde	sub-complet	3,5	6
P I	R. cav.		*Bos/Bison*	scaphoïde	sub-complet	8	13
P II	Q14	240	*Bos/Bison*	talus	sub-complet	7	8
P II	Q14	240	*Bos/Bison*	talus	sub-complet	7	10
P II	Q14	240	*Bos/Bison*	talus	sub-complet	7	8
P I	D2-3	484	*Equidae*	phalange 1	sub-complet	2	4
P I	B3	237	*Equidae*	talus	complet	3	3
P I	B3	237	*Equidae*	talus	complet	2	3
P I	B3	237	*Equidae*	talus	complet	4	4
P I	B3	237	*Equidae*	talus	complet	2	3
P I	B3	237	*Equidae*	talus	complet	3	6
P I	C4	(2)a	*Equidae*	talus	sub-complet	3	3
P I	C4	(2)a	*Equidae*	talus	sub-complet	3	4
P I	C4	(2)a	*Equidae*	talus	sub-complet	6	9
P I	R. cav		*Ungulata*	mandibule	fragment	6	8
P II	Q14	393	*C. elaphus*	radius	prox	8,5	11
P I	B3	248	*Equidae*	radius	dist + diaph	4	6
P I	B3	236	*Equidae*	talus	sub-complet	6	10
P I	B3	236	*Equidae*	talus	sub-complet	5	5
P I	B3	236	*Equidae*	talus	sub-complet	3	5
P I	B3	236	*Equidae*	talus	sub-complet	3	5
P I	B3	231	*Bos/Bison*	métacarpe	dist + diaph	11	16
P I	B3	231	*Bos/Bison*	métacarpe	dist + diaph	11	15
P II	Q14	223	*C. capreolus*	talus	sub-complet	2	3
P II	Q14	223	*C. capreolus*	talus	sub-complet	2	2
P II	Q14	223	*C. capreolus*	talus	sub-complet	2	2
P II	Q14	223	*C. capreolus*	talus	sub-complet	2	2
P II	Q14	223	*C. capreolus*	talus	sub-complet	2	2
P I	C4	(2) a	*Lepus sp.*	humérus	dist + diaph	1,5	1,5
P I	E8	352	*Lepus sp.*	coxal	acetabulum + ilium	2	3
P I			*C. ibex*	humérus	dist + diaph	4	5
P I			*C. ibex*	humérus	dist + diaph	4,5	6
P I	B8-9		*E. caballus*	mandibule	fragment	4	8
P I	B8-9		*E. caballus*	mandibule	fragment	5	6
P I			*C. c. spelaea*	métatarse 3	prox + diaph	4	4
P I			*C. c. spelaea*	radius	cylindre	4	5
P I			*C. ibex*	calcaneum	complet	5	5
P I			*C. ibex*	cubo-navicular	complet	5	6
P I			*cf. Gulo*	fémur	prox + diaph	1	1

P I	B3	385	*Lepus sp.*	fémur	cylindre	2	2
P I	E8	348	*Lepus sp.*	coxal	branche ischiatique	1	1
P II	Q14	222	*Lepus sp.*	fémur	prox + diaph	4	4
P II	P14	31	*Lepus sp.*	coxal	fragment ilium	5	5
P II	Q14	232	*Lepus sp.*	fémur	dist	3,7	3,7
P II	Q14		*Lepus sp.*	fémur	cylindre	1	1
P I	B3	258	*R. rupicapra*	coxal	fragment acet + branche iliaque	3	4
P I			*C. c. spelaea*	humérus	prox + diaph	2	3
P I			*C. c. spelaea*	humérus	prox + diaph	3	5
P I			*C. c. spelaea*	humérus	prox + diaph	2	2,5
P I			*C. c. spelaea*	humérus	prox + diaph	1	1
P I			*C. c. spelaea*	humérus	prox + diaph	3	3
P I			*C. ibex*	humérus	prox + diaph	2,5	2,5
P I			*C. ibex*	humérus	prox + diaph	4	5
P I	R. cav.		*Lepus sp.*	fémur	cylindre	2,5	4
P I	R. cav.		*Lepus sp.*	fémur	cylindre	1	1
P II	Q14	391	*Lepus sp.*	calcaneum	complet	1	1
P II	Q14	391	*Lepus sp.*	calcaneum	complet	1	1
P II	Q14	384	*Lepus sp.*	métatarse 5	complet	1	1
P II	Q14	384	*Lepus sp.*	métatarse 5	complet	1	1
P I	R. cav.		*Ungulata Moyen*	fémur	dist	2	2
P I	R. cav.		*Ungulata Moyen*	fémur	dist	2,5	3
P I			*C. c. spelaea*	humérus	complet	3	3
P I			*C. c. spelaea*	humérus	complet	3	4
P I			*C. c. spelaea*	humérus	complet	3	9
P I			*C. c. spelaea*	fémur	prox	2	2
P I			*C. c. spelaea*	fémur	prox	2	2
P I			*C. c. spelaea*	fémur	prox	4	4
P I	B3	359	*Lepus sp.*	tibia	prox + diaph	2	2
P I	B3	359	*Lepus sp.*	tibia	prox + diaph	2	2
P I	B3	359	*Lepus sp.*	tibia	prox + diaph	2	2
P II	Q14		*Lepus sp.*	fémur	dist + diaph	2	2
P II	Q14		*Lepus sp.*	fémur	dist + diaph	2	2
P II	Q14		*Lepus sp.*	fémur	dist + diaph	3	3
P II	R		*Lepus sp.*	mandibule	branche horizontale	3	5
P II	R		*Lepus sp.*	mandibule	branche horizontale	4	4
P II	R		*Lepus sp.*	mandibule	branche horizontale	2	2
P I			*C. ibex*	tibia	prox + diaph	5	7
P I			*C. ibex*	tibia	prox + diaph	3	4
P I			*C. ibex*	tibia	prox + diaph	5	6
P I			*C. ibex*	tibia	prox + diaph	2	3
P I	C3	389	*Lepus sp.*	fémur	dist + diaph	3	3
P I	C3	389	*Lepus sp.*	fémur	dist + diaph	3	3
P I	C3	389	*Lepus sp.*	fémur	dist + diaph	3	3
P I	C3	389	*Lepus sp.*	fémur	dist + diaph	3,5	4
P I	Dc		*Lepus sp.*	coxal	fragment acet + branche ischiatique	1	1
P I	Dc		*Lepus sp.*	coxal	fragment acet + branche ischiatique	1	1
P I	Dc		*Lepus sp.*	coxal	fragment acet + branche ischiatique	1	1
P I	Dc		*Lepus sp.*	coxal	fragment acet + iscbranche horizontale	1	1
P I	Dc		*Lepus sp.*	coxal	fragment acet + iscbranche horizontale	2	2
P II	Q14	189	*Bos/Bison*	Cubo-naviculaire	sub-complet	6,5	8
P II	Q14	112	*Bos/Bison*	humérus	dist + diaph	15	16
P I	T.U	6	*C. c. spelaea*	maxillaire	fragment	3,5	5,5
P I	R.B8-9		*C. c. spelaea*	métacarpe 5	prox	1	1
P I	D2-3	483	*C. elaphus*	calcaneum	sub-complet	5	6
P I	R. cav		*C. elaphus*	fémur	prox	2	4
P I	sond. W		*C. ibex*	phalange 1	fragment dist	8	8
P I	G-F 10-11		*C. ibex*	scapula	cavité glénoïde	2	5
P II	Q14		*C. ibex*	phalange 2	prox	3	3
P I			*Equidae*	phalange 1	complet	9	10
P I	C4	(1)	*Lepus sp.*	fémur	dist + diaph	3	3,8
P I	H15	555	*Ungulata Petit*	vertèbre	fragment	2	2
P II	Q14	194	*Bos/Bison*	pisiforme	complet	4	6
P II	Q14	194	*Bos/Bison*	pisiforme	complet	6	6

P I	C5 base	459	*C. elaphus*	métatarse	complet	3	3,5
P I	C5 base	459	*C. elaphus*	métatarse	complet	2,5	3
P I	E9	134	*C. elaphus*	talus	complet	4,5	6,5
P I	E9	134	*C. elaphus*	talus	complet	4,7	7
P I	G-F 10-11		*C. ibex*	vertèbre, cervicale	fragment	2	5
P I	G-F 10-11		*C. ibex*	vertèbre, cervicale	fragment	2	4
P I	G-F 10-11		*C. ibex*	vertèbre, cervicale	fragment	2	2
P I	B3	244	*Equidae*	coxal	acetabulum	4	5
P I	B3	244	*Equidae*	coxal	acetabulum	2	5
P I	B3	244	*Equidae*	coxal	acetabulum	2	2
P I	E8	342	*Equidae*	phalange 1	complet	8	9
P I	E8	342	*Equidae*	phalange 1	complet	8	8
P I	E8	342	*Equidae*	phalange 1	complet	13	14
P I	Tr.W		*C. elaphus*	calcaneum	sub-complet	5	6
P I	Tr.W		*C. elaphus*	calcaneum	sub-complet	3,5	4
P I	Tr.W		*C. elaphus*	calcaneum	sub-complet	4,5	6
P I	Tr.W		*C. elaphus*	calcaneum	sub-complet	4	4,5
P I	L15	545	*Equidae*	sésamoïde	complet	4	4
P I	L15	545	*Equidae*	sésamoïde	complet	2	4
P I	L15	545	*Equidae*	sésamoïde	complet	3	4
P I	L15	545	*Equidae*	sésamoïde	complet	4	4
P II	Q14	269	*Equidae*	calcaneum	sub-complet	8	9
P I	R. cav		*Bos/Bison*	ulna	dist	3	3
P I	R. cav		*Bos/Bison*	ulna	dist	2	2
P II	Q14	365	*C. c. spelaea*	atlas	sub-complet	2	2
P II	Q14	365	*C. c. spelaea*	atlas	sub-complet	2	2
P II	Q14	365	*C. c. spelaea*	atlas	sub-complet	3	3
P I	B3	235	*Equidae*	crâne	condyle occipital	7	9
P I	C4	(2)a	*Equidae*	sésamoïde	complet	3	4
P I	A3	523	*Equidae*	métacarpe	sub-complet	8	9

Annexe 4.26 – Artenac c10, *punctures*

Carré	*Décapage*	*N°*	*Espèce*	*Os*	*Portion*	*diam 1*	*diam 2*
Eb Carr Est			*E. caballus*	métapode	dist + diaph	4,0	4,0
D25	7	254	*Bos/Bison*	talus	complet	4,0	4,0
D25	7	254	*Bos/Bison*	talus	complet	3,0	5,0
D25	7	243	*C. c. spelaea*	mandibule	branche horizontale	3,0	3,0
D25	3	12	*E. caballus*	tibia	dist + diaph	9,0	10,0
D25	46		*Bos/Bison*	métacarpe	complet	10,0	15,0
D25	46		*Bos/Bison*	métacarpe	complet	3,0	3,0
D25	46		*Bos/Bison*	métacarpe	complet	3,0	3,0
D25	46		*Bos/Bison*	métacarpe	complet	3,0	3,0
D25	9	307	*Bos/Bison*	talus	sub-complet	9,0	11,0
			Bos/Bison	talus	complet	6,0	6,0
			Bos/Bison	talus	complet	7,0	9,0
			Bos/Bison	talus	complet	6,0	6,0
D25	8	7	*Bos/Bison*	métacarpe	dist + diaph	3,0	3,0
D25	8	7	*Bos/Bison*	métacarpe	dist + diaph	6,0	9,0
D25	8	281	*Bos/Bison*	métacarpe	prox + diaph	8,0	10,5
D25	7		*E. caballus*	unciforme	sub-complet	5,0	5,0
D25	7		*E. caballus*	unciforme	sub-complet	4,0	4,0
D25	7		*E. caballus*	unciforme	sub-complet	3,0	3,0
D25	1		*Unuglata Moyen*	vertèbre	fragment	7,0	8,0
Carr Est			*Ungulata Petit*	scapula	fragment	4,0	4,0
D25	8	288	*C. c. spelaea*	crâne	fragment	8,0	9,0
D25	7		*V. vulpes*	tibia	dist + diaph	2,0	4,0
SC1			*Ursus sp.*	phalange 3	complet	3,0	3,0
E26	alt 11.30		*E. caballus*	phalange 1	sub-complet	6,0	7,0
SCI			*Carnivora*	vertèbre, cervicale	fragment	7,0	7,0
SCI			*Ursus sp.*	vertèbre	fragment	8,0	8,0
D25	5		*C. c. spelaea*	mandibule	Fragment, branche horizontale	3,0	3,0
D25	1		*Unuglata Moyen*	vertèbre, cervicale	fragment	5,0	7,0
D25	1		*Ungulata Grand*	côte	fragment	5,0	6,0

D25	1		*Lagomorphe*	coxal	sub-complet	4,0	4,0
D25	1		*Lagomorphe*	coxal	sub-complet	2,0	2,0
D25	7	272	*Bos/Bison*	talus	complet	5,0	6,0
D25	7	272	*Bos/Bison*	talus	complet	5,0	6,0
D25	7	272	*Bos/Bison*	talus	complet	4,0	6,0
D25	7	272	*Bos/Bison*	talus	complet	3,0	3,0
D25	7	272	*Bos/Bison*	talus	complet	3,5	3,5
D25	7	272	*Bos/Bison*	talus	complet	3,0	6,0
D25			*Bos/Bison*	radius	prox + diaph	8,0	8,0
D25			*Bos/Bison*	radius	prox + diaph	6,5	6,5
SCI			*Ursus sp.*	fibula	dist	8,0	9,0
SCI			*Ursus sp.*	fibula	dist	6,0	7,0
D25	5	316	*Bos/Bison*	phalange 2	complet	8,0	14,0
D25	5	316	*Bos/Bison*	phalange 2	complet	10,0	11,0
D25	5	316	*Bos/Bison*	phalange 2	complet	6,0	7,0
G26 b	4		*C. elaphus*	radius	dist + diaph	3,0	5,3
G26 b	4		*C. elaphus*	radius	dist + diaph	2,0	2,0
G26 b	4		*C. elaphus*	radius	dist + diaph	5,0	5,0
Pm			*C. c. spelaea*	fémur	prox	3,0	4,0
Pm			*C. c. spelaea*	fémur	prox	2,0	2,0
Pm			*C. c. spelaea*	fémur	prox	3,0	3,0
Pm			*C. c. spelaea*	fémur	prox	6,0	6,0

Annexe 4.27 – Conives, *punctures*

N°	*Espèce*	*Os*	*Diam 1*	*Diam2*
Cnv D1 5	*Bos / Bison*	tibia	2,2	3,3
Cnv Ebo 29	*Bos / Bison*	humérus	14,6	20
Cnv Je/Jf c1c2 32	*Bos / Bison*	radius	16,4	7,7
Cnv Ebo'	*Bos / Bison*	fémur	6,9	11
Cnv Hf 17 c1c2	*Bos / Bison*	métatarse	8,5	9,3
Cnv Ge 23 D1D2 5	*Bos / Bison*	métatarse	7	7
Cnv Ge 23 D1D2 5	*Bos / Bison*	métatarse	7,5	10,7
Cnv X c1 10104	*M. giganteus*	metacarpien	16,8	26,1
Cnv 2000 Hb c1c2 35	*C. lupus*	côte	1,5	2,7
Cnv 2000 Hb c1c2 35	*C. lupus*	côte	2,3	3,8
Cnv 2000 Hb c1c2	*Bos / Bison*	maxillaire	7,8	7,8
Cnv 2000 Hb D1D2 213	*C. c. spelaea*	fémur	2,3	3,1
Cnv 2000 Hb D1D2 213	*C. c. spelaea*	fémur	2,3	3,1
Cnv 2000 Hb D1D2 213	*C. c. spelaea*	fémur	3,1	3,8
Cnv 2000 Hb D1D2 213	*C. c. spelaea*	fémur	2,3	3,1
Sans num	*C. elaphus*	phalange 1	2,5	2,5
Cnv Ge c1c2	*C. elaphus*	fragment	3,2	4,8
Cnv Ge c1c2	*C. elaphus*	fragment	2,2	2,2
Cnv Gf 53 D1D2	*C. c. spelaea*	metacarpien 3	7,5	16,3
Cnv Gf 53 D1D2	*C. c. spelaea*	metacarpien 3	8,6	10
Sans num (9)	*C. c. spelaea*	mandibule	7,5	13,3
Cnv D2 X	*C. c. spelaea*	fémur	4,2	11,7
Cnv D2 X	*C. c. spelaea*	fémur	5,8	11,7
Cnv 2000 Je c1c2 47	*C. c. spelaea*	pisiforme	5	7,3
Sans num	*Carnivora*	maxillaire	6,4	7,2
Cnv c1c2 20124	*C. elaphus*	métatarse	4,4	7,8
Cnv c1c2 20124	*C. elaphus*	métatarse	4,4	7,8
Cnv 2000 Hb D1D2 243	*Bos / Bison*	métatarse	5,7	8,6
Cnv 2000 Hb D1D2 243	*Bos / Bison*	métatarse	5,7	5,7
Cnv 2000 Je 70 c1c2	*Bos / Bison*	mandibule	8,1	14,4
Cnv 2000 Hb 93 D1D2	*Bos / Bison*	vertèbre, cervicale	2	6
Cnv 2000 Hb 93 D1D2	*Bos / Bison*	vertèbre, cervical	6	7
Cnv 2000 Hb 93 D1D2	*Bos / Bison*	vertèbre, cervical	6	7
Sans num (10)	*Bos / Bison*	coxal	7,9	11,4
Cnv He 112 D1D2 106	*Bos / Bison*	phalange 2	5	5
Cnv 2000 Hb c1c2 22	*Bos / Bison*	phalange 2	3	4
Cnv 2000 Hb c1c2 22	*Bos / Bison*	phalange 2	8	17
Cnv 2000 Hb c1c2 41	*Bos / Bison*	phalange 1	5,5	8

Annexe 4.28 – Fouvent, *punctures*

Carré	*Couche*	*N°*	*Espèce*	*Os*	*Portion*	*Diam 1*	*Diam2*
E11	B	112	*C. lupus*	ulna	sub-complet	7	7,5
E11	B	112	*C. lupus*	ulna	sub-complet	10,8	12,5
E11	B	112	*C. lupus*	ulna	sub-complet	8	8
E11	B	112	*C. lupus*	ulna	sub-complet	4	5
G10	E/A	9	*Bos/Bison*	phalange 1	sub-complet	7	8
G10	E/A	9	*Bos/Bison*	phalange 1	sub-complet	8	9
F9	C	254	*Ungulata Grand*	patella	fragment	6	9
F10	B	318	*Bos/Bison*	vertèbre, cervicale	sub-complet	17	18
1842		9	*C. c. spelaea*	coxal	acet + ilium	8	9
G9	C	287	*P. (leo) spelaea*	mandibule	branche horizontale + P/3	2	8
E10	C	55	*C. c. spelaea*	talus	sub-complet	9	9
1842		128	*Bos/Bison*	cheville osseuse	fragment	8	11
1842		92	*V. vulpes*	tibia	prox + diaph	5	7
1842		84	*C. c. spelaea*	vertèbre, cervicale	sub-complet	4	4
D10	A	1(x)	*Carnivora*	vertèbre, thoracique	complet	5	9
G9	A	33	*C. c. spelaea*	métatarse 1	complet	2	2
G9	C	584	*C. c. spelaea*	mandibule	branche horizontale	4	5
G9	B	668	*C. c. spelaea*	talus	sub-complet	5	6
H7	E	32	*C. lupus*	phalange 1	dist + diaph	3	3
F9	C	278	*C. c. spelaea*	pisiforme	complet	3,5	3,5
G8	E/A	38	*Mustelidae*	fémur	cylindre	2	2
G8	E/A	23	*cf. Gulo*	humérus	prox	5	5
F/G6	C	8	*R. tarandus*	métapode	dist + diaph	4	5
H9		64	*Ungulata Moyen*	côte	fragment	3,5	3,5
H8	B	138	*C. c. spelaea*	phalange 1	sub-complet	3,5	4
G9	B	119	*Bos/Bison*	calcaneum	fragment *tuber calcanei*	5	5
H9	A	1	*R. tarandus*	phalange 1	dist + diaph	4	4
D12	E	3	*Vulpinae*	humérus	prox + diaph	4	6
		78	*Bos/Bison*	calcaneum	complet	3	5
F10	C	356	*C. c. spelaea*	fémur	prox	5	11
F10	C	356	*C. c. spelaea*	fémur	prox	6	9
1842		10	*C. c. spelaea*	humérus	dist + diaph	4	5
1842		10	*C. c. spelaea*	humérus	dist + diaph	4	5
1842		117	*V. vulpes*	humérus	dist + diaph	5	6
1842		117	*V. vulpes*	humérus	dist + diaph	2	3
1842		75	*C. c. spelaea*	métacarpe 5	complet	4	5
1842		75	*C. c. spelaea*	métacarpe 5	complet	4	7
G8	B/C	499	*R. tarandus*	métapode	dist	3	8
G8	B/C	499	*R. tarandus*	métapode	dist	7	7
HS			*Ungulata Petit*	vertèbre	fragment	4	5
HS			*Ungulata Petit*	vertèbre	fragment	3	3
H9	A	1	*E. caballus*	phalange 3	sub-complet	1	3
H9	A	1	*E. caballus*	phalange 3	sub-complet	3	3
G9	E/A	185	*M. meles*	tibia	sub-complet	4	4
G9	E/A	185	*M. meles*	tibia	sub-complet	3	4
D11	E	8	*Lepus sp.*	tibia	prox + diaph	3,5	3,5
D11	E	8	*Lepus sp.*	tibia	prox + diaph	2	3
F9	B	78	*Equidae*	fibula	sub-complet	3	3
F9	B	78	*Equidae*	fibula	sub-complet	2	3
H8	E/A		*Carnivora (petit)*	vertèbre, thoracique	fragment apophyse	1	1
H8	E/A		*Carnivora (petit)*	vertèbre, thoracique	fragment apophyse	2	2
G9	B	567	*M. primigenius*	atlas	fragment	4	7
G9	B	567	*M. primigenius*	atlas	fragment	5	8
G9	B	567	*M. primigenius*	atlas	fragment	4,5	4,5
F10	B	318	*Bos/Bison*	vertèbre, cervicale	sub-complet	13	14
F10	B	318	*Bos/Bison*	vertèbre, cervicale	sub-complet	14	15
F10	B	318	*Bos/Bison*	vertèbre, cervicale	sub-complet	10	14
F7	B	94	*C. lupus*	phalange 2	complet	3,8	4,8
F7	B	94	*C. lupus*	phalange 2	complet	2	3
F7	B	94	*C. lupus*	phalange 2	complet	4	4

F11	A	108	*indéterminé*	esquille	fragment	2	4
F11	A	108	*indéterminé*	esquille	fragment	3	3
F11	A	108	*indéterminé*	esquille	fragment	2,5	8
1842		119	*V. vulpes*	tibia	dist + diaph	3	3,7
1842		119	*V. vulpes*	tibia	dist + diaph	2	3
1842		119	*V. vulpes*	tibia	dist + diaph	2	2
H9		9	*cf Gulo*	fémur	dist	3	3
H9		9	*cf Gulo*	fémur	dist	2,5	2,5
H9		9	*cf Gulo*	fémur	dist	4	5
G10	E/A		*G. gulo*	coxal	fragment acet + ilium	4	4
G10	E/A		*G. gulo*	coxal	fragment acet + ilium	3	3
G10	E/A		*G. gulo*	coxal	fragment acet + ilium	5	5
G10	E/A		*G. gulo*	coxal	fragment acet + ilium	4	4
G9	E/A	359	*M. meles*	fémur	prox	1	1
G9	E/A	359	*M. meles*	fémur	prox	1	1
G9	E/A	359	*M. meles*	fémur	prox	1	1
G9	E/A	359	*M. meles*	fémur	prox	1	1
G9	E/A	359	*M. meles*	fémur	prox	1	1
G9	E/A	359	*M. meles*	fémur	prox	1	1
G9	E/A	359	*M. meles*	fémur	prox	1	1
G9	E/A	359	*M. meles*	fémur	prox	1	1

Annexe 4.29 – Artenac I & II, *punctures*

Niveau	*Décapage*	*N°*	*Espèce*	*Os*	*Côté*	*diam 1*	*diam 2*
II a		P 138	*U. deningeri*	fémur	sin	9	18
II a		P 138	*U. deningeri*	fémur	sin	5	5
			U. deningeri	fémur	sin	5	5
			U. deningeri	fémur	sin	6,5	6,5
	SC1		*U. deningeri*	fémur	dext	5	5
	SC1		*U. deningeri*	fémur	dext	5	5
	SC1		*U. deningeri*	fémur	dext	5	5
			U. deningeri	fémur	dext	5	5
			U. deningeri	fémur	dext	4	4
			U. deningeri	fémur	dext	3	3
			U. deningeri	fémur	dext	4	4
			U. deningeri	fémur	dext	4	4
			U. deningeri	fémur	dext	7	7
			U. deningeri	fémur	dext	4	4
			U. deningeri	fémur	dext	7	14
			U. deningeri	fémur	dext	4	4
			U. deningeri	fémur	dext	4	4
II		R 358/P 297	*U. deningeri*	tibia	sin	4	4
II		R 358/P 297	*U. deningeri*	tibia	sin	5	5
II a		P 379	*U. deningeri*	tibia	dext	6	6
		R 576	*U. deningeri*	calcaneum	sin	4	4
		R 500	*U. deningeri*	calcaneum	sin	9	6
		R 500	*U. deningeri*	calcaneum	sin	9	15
II b		R 227	*U. deningeri*	métacarpe 1	sin	5	5
		R 639	*U. deningeri*	fémur	sin	5	5
		R 639	*U. deningeri*	fémur	sin	5	9
		R 639	*U. deningeri*	fémur	sin	3	3
		R 639	*U. deningeri*	fémur	sin	5	5
		R 639	*U. deningeri*	fémur	sin	3	3
		R 639	*U. deningeri*	fémur	sin	4	4
		R 639	*U. deningeri*	fémur	sin	7	7
		R 647	*U. deningeri*	fémur	dext	4	4
		R 647	*U. deningeri*	fémur	dext	4	4
		R 647	*U. deningeri*	fémur	dext	4	4
			U. deningeri	fémur	sin	5	6
			U. deningeri	fémur	dext	5,5	7
		13	*U. deningeri*	fémur	dext	6	6
		R 273	*U. deningeri*	tibia	sin	6	8
			U. deningeri	calcaneum	sin	8	10

II a		P 233	*U. deningeri*	calcaneum	sin	6	7
II b	SC1.3		*U. deningeri*	calcaneum	dext	5	5
		P 248	*U. deningeri*	ulna	sin	4	5
II a		P 600	*U. deningeri*	ulna	dext	3	3
		R 517	*U. deningeri*	ulna	dext	8	8
I b		P 537	*U. deningeri*	scapho-lunaire	sin	6	7
II a		P 387	*U. deningeri*	scapho-lunaire	dext	4	4
			U. deningeri	scapho-lunaire	dext	5	7
			U. deningeri	métacarpe 5	dext	5	5
			U. deningeri	métapode	?	8	8
I b		P 375	*U. deningeri*	métatarse 1	sin	5	7
			U. deningeri	ulna	dext	9	10
			U. deningeri	radius	sin	4	8
		R 502	*U. deningeri*	radius	sin	4	8
	REM	REM	*U. deningeri*	radius	sin	6	7
			U. deningeri	radius	dext	5	9
			U. deningeri	humérus	sin	4	6
		R 274	*U. deningeri*	humérus	sin	10	11,5
		R 71	*U. deningeri*	humérus	dext	8	8
		1	*U. deningeri*	humérus	dext	3	4
		1	*U. deningeri*	humérus	dext	7	8
			U. deningeri	vert, lumb		6	12
II b	SC1.14		*U. deningeri*	vertèbre, cervicale		5	5
		R 323	*U. deningeri*	fémur	dext	6,5	8
		R 323	*U. deningeri*	fémur	dext	9	16
II a		P 418	*U. deningeri*	tibia	sin	3	5
II a		P 418	*U. deningeri*	tibia	sin	3	3
		R 493	*U. deningeri*	tibia	sin	5	5
		R 493	*U. deningeri*	tibia	sin	4	4
		R 316	*U. deningeri*	tibia	sin	6	9
		R 316	*U. deningeri*	tibia	sin	6	11
I b		P 344	*U. deningeri*	tibia	sin	5	7
I b		P 344	*U. deningeri*	tibia	sin	8	9
			U. deningeri	calcaneum	dext	7,5	9
			U. deningeri	calcaneum	dext	4	4
Ib		P 259	*U. deningeri*	mandibule	sin	5	5
Ib		P 259	*U. deningeri*	mandibule	sin	4	4
II a		P 100	*U. deningeri*	scapho-lunaire	sin	4	5
II a		P 100	*U. deningeri*	scapho-lunaire	sin	7	10
I b		P 343	*U. deningeri*	radius	sin	7	11
I b		P 343	*U. deningeri*	radius	sin	7	7
II	SC1.20		*U. deningeri*	radius	dext	8	6
II	SC1.20		*U. deningeri*	radius	dext	6	6
		R 72	*U. deningeri*	humérus	sin	6	8
		R 72	*U. deningeri*	humérus	sin	6	6
II a			*U. deningeri*	fémur	?	5	7
II a			*U. deningeri*	fémur	?	6	8
II b	SC1		*U. deningeri*	vertèbre, cervicale		3	3
II b	SC1		*U. deningeri*	vertèbre, cervicale		5	8
			U. deningeri	vertèbre, thoracique		6	7
			U. deningeri	vertèbre, thoracique		5	5
			U. deningeri	vertèbre, thoracique		6	6
			U. deningeri	vertèbre, thoracique		7,5	8
II b	SC1		*U. deningeri*	calcaneum	dext	11	13
II b	SC1		*U. deningeri*	calcaneum	dext	11	15
II a		P 433	*U. deningeri*	radius	dext	7	11
II a		P 433	*U. deningeri*	radius	dext	5	8
		R 520	*U. deningeri*	tibia	dext	5	10
		R 520	*U. deningeri*	tibia	dext	5	5
		R 520	*U. deningeri*	tibia	dext	3	3
II a	base	P 79	*U. deningeri*	tibia	dext	8	9
II a	base	P 79	*U. deningeri*	tibia	dext	3	3
II a	base	P 79	*U. deningeri*	tibia	dext	4	9
			U. deningeri	radius	dext	7	7

			U. deningeri	radius	dext	7	7
			U. deningeri	radius	dext	4	4
		R 477	*U. deningeri*	humérus	sin	9	12
		R 477	*U. deningeri*	humérus	sin	7	8
		R 477	*U. deningeri*	humérus	sin	6	6
II a			*U. deningeri*	fémur	dext	4	5
II a			*U. deningeri*	fémur	dext	4	4
II a			*U. deningeri*	fémur	dext	4	6
			U. deningeri	fémur	dext	5	5
			U. deningeri	fémur	dext	8	12
			U. deningeri	fémur	dext	5	7
			U. deningeri	fémur	dext	9	12
I b		P 524	*U. deningeri*	patella	?	5	5
I b		P 524	*U. deningeri*	patella	?	5	7
I b		P 524	*U. deningeri*	patella	?	6	6
I b		P 524	*U. deningeri*	patella	?	7	8
		R 459	*U. deningeri*	vertèbre, thoracique		5	5
		R 459	*U. deningeri*	vertèbre, thoracique		5	5
		R 459	*U. deningeri*	vertèbre, thoracique		5	5
		R 459	*U. deningeri*	vertèbre, thoracique		4	4
			U. deningeri	fémur	dext	3	4
			U. deningeri	fémur	dext	3	4
			U. deningeri	fémur	dext	6	10
			U. deningeri	fémur	dext	6	6
			U. deningeri	fémur	dext	8	8
II a		P 116	*U. deningeri*	calcaneum	sin	7	8
II a		P 116	*U. deningeri*	calcaneum	sin	4	5
II a		P 116	*U. deningeri*	calcaneum	sin	6	6
II a		P 116	*U. deningeri*	calcaneum	sin	5	5
II a		P 116	*U. deningeri*	calcaneum	sin	8	9
II a		P 137	*U. deningeri*	humérus	dext	6	10
II a		P 137	*U. deningeri*	humérus	dext	7	13
II a		P 137	*U. deningeri*	humérus	dext	8	18
II a		P 137	*U. deningeri*	humérus	dext	4	4
II a		P 137	*U. deningeri*	humérus	dext	4	6
		R 641	*U. deningeri*	vertèbre, thoracique		8	8
		R 641	*U. deningeri*	vertèbre, thoracique		8	8
		R 641	*U. deningeri*	vertèbre, thoracique		6	8
		R 641	*U. deningeri*	vertèbre, thoracique		16	15
		R 641	*U. deningeri*	vertèbre, thoracique		8,5	8,5
		R 641	*U. deningeri*	vertèbre, thoracique		7	7
		R 641	*U. deningeri*	vertèbre, thoracique		8	9,5
		R 641	*U. deningeri*	vertèbre, thoracique		6	6
		R 641	*U. deningeri*	vertèbre, thoracique		7	9
		R 361	*U. deningeri*	fémur	dext	7	9
		R 366	*U. deningeri*	calcaneum	sin	5	5
	basse coupe		*U. deningeri*	calcaneum	sin	7	12
	basse coupe		*U. deningeri*	calcaneum	sin	7	9
	basse coupe		*U. deningeri*	calcaneum	sin	9	9
I b		P 425	*U. deningeri*	calcaneum	dext	5,5	5,5
			U. deningeri	calcaneum	dext	7	7
			U. deningeri	calcaneum	dext	7	7
II a	coupe 15 m	P 178	*U. deningeri*	calcaneum	dext	8	9
		P 240	*U. deningeri*	calcaneum	dext	5	5
		P 240	*U. deningeri*	calcaneum	dext	5,5	9
		R 644	*U. deningeri*	calcaneum	dext	5	8
		R 473	*U. deningeri*	ulna	dext	7	9

Annexe 5 – Analyses en Composantes Principales (données issues de la littérature).

Annexe 5.1 – Loup moderne.
Annexe 5.2 – Hyène moderne.
Annexe 5.3 – Félidé moderne.
Annexe 5.4 – Porc-épic moderne.
Annexe 5.5 – Loup fossile.
Annexe 5.6 – Hyène fossile.
Annexe 5.7 – Félidé fossile.

Annexe 5.1 – Loup moderne.

Tax	Type	Proie	Site	I	II	III	IV	I%	II%	III%	IV%	N	Référence
loup	PA	L	Bialowieza/biezscady BB	5		2		71	0	29	0	7	cette étude
loup	PA	L	Bialowieza/biezscady BB	27	19	1		57	40	2	0	47	cette étude
loup	PA	L	Bialowieza/biezscady BB		1	6	4	0	9	55	36	11	cette étude
loup	PA	L	Bialowieza/biezscady BB			3		0	0	100	0	3	cette étude
loup	PA	L	Bialowieza/biezscady BB	28	21			57	43	0	0	49	cette étude
loup	PA	L	Bialowieza/biezscady BB		5	2		0	71	29	0	7	cette étude
loup	PA	L	Bialowieza/biezscady BB	1	11			8	92	0	0	12	cette étude
loup	PA	L	Bialowieza/biezscady Equid	20	12	5		54	32	14	0	37	cette étude
loup	PA	L	Isle Royal NP (Alces)		6	49		0	11	89	0	55	Prucca, 2003
loup	PA	L	Wood Buffalo NP (Bison)	1	4	37		2	10	88	0	42	Prucca, 2003
loup	PA	L	USA bison	27		23	46	28	0	24	48	96	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	27		19	46	29	0	21	50	92	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	24		14	24	39	0	23	39	62	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	0		8	23	0	0	26	74	31	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	23		15	35	32	0	21	48	73	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	27		18	46	30	0	20	51	91	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	11		4	0	73	0	27	0	15	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	27		19	46	29	0	21	50	92	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	19		18	22	32	0	31	37	59	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	0		4	10	0	0	29	71	14	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	27		9	0	75	0	25	0	36	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	24		21	22	36	0	31	33	67	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	26		23	22	37	0	32	31	71	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	27		17	22	41	0	26	33	66	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	1		14	16	3	0	45	52	31	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	13		17	16	28	0	37	35	46	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	15		19	8	36	0	45	19	42	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	1		6	0	14	0	86	0	7	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	5		14	11	17	0	47	37	30	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	12		14	5	39	0	45	16	31	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	0		6	0	0	0	100	0	6	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	27		18	22	40	0	27	33	67	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	11		4	0	73	0	27	0	15	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	0		12	0	0	0	100	0	12	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	0		10	1	0	0	91	9	11	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	5		5	0	50	0	50	0	10	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	0		10	0	0	0	100	0	10	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	0		12	0	0	0	100	0	12	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	0		5	0	0	0	100	0	5	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	4		15	0	21	0	79	0	19	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	0		7	0	0	0	100	0	7	Haynes, 1980
loup	PA	L	USA bison	0		2	0	0	0	100	0	2	Haynes, 1980
loup	PA	L	Superior National Forest USA	39	8	33	5	46	9	39	6	85	Haynes, 1982
loup	PA	L	Ross River (Yukon) Locality 1	30	21	2		57	40	4	0	53	D'Andrea & Gotthardt, 1984
loup	PA	L	Ross River (Yukon) Locality 2	22	17	10	12	36	28	16	20	61	D'Andrea & Gotthardt, 1984
loup	PA	L	Ross River (Yukon) Locality 3	27	22	1		54	44	2	0	50	D'Andrea & Gotthardt, 1984
loup	PA	M	Bialowieza/Biezscady CE	26	25	14	44	24	23	13	40	109	cette étude
loup	PA	M	Bialowieza/Biezscady CE	27	42	10	22	27	42	10	22	101	cette étude
loup	PA	M	Bialowieza/Biezscady CE	27	23	12	34	28	24	13	35	96	cette étude
loup	PA	M	Bialowieza/Biezscady CE	23	24	4	22	32	33	5	30	73	cette étude
loup	PA	M	Bialowieza/Biezscady CE	27	25	8		45	42	13	0	60	cette étude
loup	PA	M	Bialowieza/Biezscady CE	22		3		88	0	12	0	25	cette étude
loup	PA	M	Bialowieza/Biezscady CE		1	6		0	14	86	0	7	cette étude
loup	PA	M	Bialowieza/Biezscady CE	26	32	5	12	35	43	7	16	75	cette étude
loup	PA	M	Bialowieza/Biezscady CE	26	26	15	34	26	26	15	34	101	cette étude
loup	PA	M	Bialowieza/Biezscady CE	6	4	13	32	11	7	24	58	55	cette étude
loup	PA	M	Bialowieza/Biezscady CE	22	25	6	10	35	40	10	16	63	cette étude
loup	PA	M	Bialowieza/Biezscady CE	25	20	11	22	32	26	14	28	78	cette étude
loup	PA	M	Bialowieza/Biezscady CE	16	8	15	44	19	10	18	53	83	cette étude

loup	PA	M	Bialowieza/Biezscady CE	28	27	12	34	28	27	12	34	101	cette étude
loup	PA	M	Bialowieza/Biezscady CE	1		10	4	7	0	67	27	15	cette étude
loup	PA	M	Superior NP (Odocoileus)	67	44	60	1	39	26	35	1	172	Prucca, 2003
loup	PA	M	Minnesota (Odocoileus)	10	8	170	25	5	4	80	12	213	Prucca, 2003
loup	PA	M	Missouri (USA)	15	1	50	30	16	1	52	31	96	Klippel *et al.*, 1987
loup	PA	M	Caribou ks 1	27	26	17	16	31	30	20	19	86	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 2	10		12	4	38	0	46	15	26	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 3	17	7	20	16	28	12	33	27	60	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 4	19	26	10	11	29	39	15	17	66	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 6	26	16	15	3	43	27	25	5	60	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 7	26	26	13	3	38	38	19	4	68	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 8	27	26	20	8	33	32	25	10	81	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 9	18	10	7		51	29	20	0	35	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 11	26	20	11		46	35	19	0	57	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 15	27	26	18	5	36	34	24	7	76	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 19	17	26	14	10	25	39	21	15	67	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 21	27	26	20	11	32	31	24	13	84	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 23	14	26	6	16	23	42	10	26	62	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 10	13	15	3		42	48	10	0	31	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 12	8	7	3		44	39	17	0	18	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 13	26		3		90	0	10	0	29	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 16	1				100	0	0	0	1	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 17	6		2		75	0	25	0	8	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 18	5		2		71	0	29	0	7	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 22	6		5		55	0	45	0	11	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 24	12	22	2		33	61	6	0	36	Binford, 1981
loup	PA	M	Caribou ks 5	13		2		87	0	13	0	15	Binford, 1981

Annexe 5.2 – Hyène moderne.

Tax	Type	Proie	Site	I	II	III	IV	I%	II%	III%	IV%	N	Référence 1
Hyaena	G	M+L	Al-Arteen 11	51	24	98	13	27	13	53	7	186	Kuhn, 2005, 2006
Hyaena	G	M+L	Al-Arteen 13	9	1	29	1	23	3	73	3	40	Kuhn, 2005, 2006
Crocuta	PA	M	Ali Daba KS	13		15	6	38	0	44	18	34	cette étude
Crocuta	G	M	Amboseli	11	1	86	26	9	1	69	21	124	Hill, 1989 ; Kerbis-Peterhans, 1990
Hyaena	G	M	Arad A+B	8	2	36	7	15	4	68	13	53	Kerbis-Peterhans, 1990 ; Kerbis-Peterhans & Horwitz, 1992
Hyaena	G	L	Arad A+B	14	0	280	35	4	0	85	11	329	
Hyaena	G	M+L	Arad « A »	3	0	119	6	2	0	93	5	128	Skinner et al., 1980
Hyaena	G	M+L	Arad « B »	1	1	144	13	1	1	91	8	159	Skinner et al., 1980
Parahyaena	G	M+L	BHP D-P1	24	0	53	11	27	0	60	13	88	Kuhn, 2006
Parahyaena	G	M+L	BHP D-P11	6	0	19	19	14	0	43	43	44	Kuhn, 2006
Parahyaena	G	M+L	BHP D-P2	5	0	54	10	7	0	78	14	69	Kuhn, 2006
Parahyaena	G	M+L	BHP D-P4	92	0	326	64	19	0	68	13	482	Kuhn, 2006
Crocuta	G	L	Consumed Zebra	21	1	95	36	14	1	62	24	153	Kerbis-Peterhans, 1990
Hyaena	G	L	Datagabou	11	1	15	3	37	3	50	10	30	Cette étude
Hyaena	G	M	Datagabou	37	15	161	6	17	7	74	3	219	Cette étude
Hyaena	G	M+L	Dhahik 32	26	7	399	61	5	1	81	12	493	Kuhn, 2005, 2006
Crocuta	G	M	Doumali	32	77	192	31	10	23	58	9	332	Cette étude
Crocuta	G	L	Doumali	9	13	14		25	36	39	0	36	Cette étude
Crocuta	PA	M	Dumali KS	18		59	5	22	0	72	6	82	cette étude
Crocuta	G	M+L	Gobabeb Den NN-1	30	0	4	18	58	0	8	35	52	Kuhn, 2006
Crocuta	G	L	Hera Idé	4	7	17	2	13	23	57	7	30	Cette étude
Crocuta	G	M	Hera Idé	36	33	67	15	24	22	44	10	151	Cette étude
Crocuta	PA	L	Heraide KS	22	17	27	11	29	22	35	14	77	cette étude
Crocuta	PA	M	Heraide KS	92	36	189	24	27	11	55	7	341	cette étude
Hyaena	G	M+L	Jawa 4	25	68	361	39	5	14	73	8	493	Kuhn, 2005
Hyaena	G	L	Kaftar Khoun L	27		566	131	4	0	78	18	724	Monchot & Mashkour, 2010
Hyaena	G	M	Kaftar Khoun M	8		5	1	57	0	36	7	14	
Parahyaena	G	L	Kalahari	5		16	10	16	0	52	32	31	Brain, 1981
Parahyaena	G	M	Kalahari	41	1	18	5	63	2	28	8	65	Brain, 1981
Crocuta	G	L	KFHD 1			11	18	0	0	38	62	29	Lam, 1988, 1992
Crocuta	G	M	KFHD 1	36	40	221	106	9	10	55	26	403	Lam, 1988, 1992
Crocuta	PA	L	Kisima Cow site 1	32	64	10	5	29	58	9	5	111	Prendergast & Dominguez-Rodrigo, 2008
Crocuta	PA	L	Kisima Cow site 2	29	28	15	21	31	30	16	23	93	
Crocuta	PA	L	Kisima Cow site 3	24	48	4	1	31	62	5	1	77	
Crocuta	PA	L	Kisima Cow site 4	22	24	13	23	27	29	16	28	82	
Crocuta	PA	L	Kisima Cow site 5	24	13	9		52	28	20	0	46	
Crocuta	G	L	Kisima Ngeda Den 2	14	9	111	26	9	6	69	16	160	

Crocuta	G	M	Kisima Ngeda Den 2	33	24	81	10	22	16	55	7	148	
Hyaena	G	L	Lothagam (dens A-F)	57	19	71	17	35	12	43	10	164	Leakey et al., 1999
Hyaena	G	M	Lothagam (dens A-F)	250	242	292	33	31	30	36	4	817	
Hyaena	PA	L	Lothagam Homesteads	45	45	65		29	29	42	0	155	
Hyaena	PA	M	Lothagam Homesteads	178	150	93	31	39	33	21	7	452	
Hyaena	PA	M	Lothagam Mass KS	35		34	1	50	0	49	1	70	
Crocuta	G	L	Masai Mara Cave	10	1	159	54	4	0	71	24	224	Kerbis-Peterhans, 1990
Crocuta	G	M	Masai Mara Cave	4		40	9	8	0	75	17	53	Kerbis-Peterhans, 1990
Crocuta	G	L	Masai Mara (1988-1999)	24	1	180	100	8	0	59	33	305	Pokines & Kerbis-Peterhans, 2007
Crocuta	G	M	Masai Mara (1988-1999)	105	4	506	226	12	0	60	27	841	
Crocuta	G	M+L	Mashatu den 1	27	16	55	22	23	13	46	18	120	Kuhn, 2006, 2012
Crocuta	G	M+L	Mashatu den 3	11	1	32	6	22	2	64	12	50	Kuhn, 2006, 2012
Crocuta	G	M+L	Mashatu den 4	78	19	176	61	23	6	53	18	334	Kuhn, 2006, 2012
Crocuta	G	M	Oboley	43	47	75	23	23	25	40	12	188	Cette étude
Crocuta	G	L	Syokimau	8	1	50	9	12	1	74	13	68	Bunn, 1980 ; Kerbis-Peterhans, 1990
Crocuta	G	M	Syokimau	4	1	20	4	14	3	69	14	29	
Crocuta	G	L	Syokimau Gorge Den			5	5	0	0	50	50	10	Egeland et al., 2008 ; Dominguez-Rodrigo & Pickering, 2010
Crocuta	G	M	Syokimau Gorge Den	60	57	298	46	13	12	65	10	461	
Crocuta	G	M+L	Timbavati	42	3	99	9	27	2	65	6	153	Bearder, 1977
Parahyaena	G	M+L	Tweeputkoppies	0	2	26	6	0	6	76	18	34	Skinner, 1976 ; Brain, 1981
Hyaena	G	M+L	Umari (Ung)	28	12	175	84	9	4	59	28	299	Schick et al., 2007
Parahyaena	PA	L	Uniab	33		215	3	13	0	86	1	251	cette étude
Parahyaena	PA	M	Uniab	10	5	150	2	6	3	90	1	167	cette étude
Crocuta	G	M	Yangula Ari	20	12	69	15	17	10	59	13	116	Cette étude
Crocuta	G	L	Yangula Ari	16	5	97	20	12	4	70	14	138	Cette étude

Annexe 5.3 – Félidé moderne.

Tax	Type	Proie	Site	I	II	III	IV	I%	II%	III%	IV%	N	Référence
Puma	PA	M	Deer Kill site 1-3	17	2	38	58	15	2	33	50	115	Stiner et al., 2012
Puma	PA	M	Deer Kill site 4	27	20	16	36	27	20	16	36	99	Stiner et al., 2012
Leopard	G	M	Hakos River	1		5	7	8	0	38	54	13	Brain, 1981
Leopard	G	L	Hakos River	19	3	32	54	18	3	30	50	108	Brain, 1981
Lion	PA	M	Maasai Mara RS, Kenya (Gnou)	28	22	8	20	36	28	10	26	78	Dominguez-Rodrigo, 1999
Lion	PA	M	Maasai Mara RS, Kenya (Zèbre)	12	6	2		60	30	10	0	20	Dominguez-Rodrigo, 1999
Puma	PA	M	Peruvian-Bolivian Plateau	76	14	52	88	33	6	23	38	230	Nasti, 2000
Leopard	G	L	Portsmut	9		5	1	60	0	33	7	15	Brain, 1981
Leopard	G	M	Portsmut	8		12	17	22	0	32	46	37	Brain, 1981
Leopard	G	M	WU/BA-001	47	26	39	104	22	12	18	48	216	De Ruiter & Berger, 2000 . Dominguez-Rodrigo & Pickering, 2010
Leopard	G	L	WU/BA-001	60	114	69	180	14	27	16	43	423	De Ruiter & Berger, 2000 . Dominguez-Rodrigo & Pickering, 2010

Annexe 5.4 – Porc-épic moderne.

Tax	Type	Proie	Site	I	II	III	IV	I%	II%	III%	IV%	N	Référence
Hystrix	G	M+L	Andrieskraal 2	136	44	239	31	30	10	53	7	450	Hendey & Singer, 1965
Hystrix	G	M	KNP Hystrix Lair	91	16	141	27	33	6	51	10	275	Avery, Fosse, Fourvel, inédit
Hystrix	G	L	Nossob lair	25		44	6	33	0	59	8	75	Brain, 1981
Hystrix	G	M	Nossob lair	18	1	21	5	40	2	47	11	45	Brain, 1981
Hystrix	G	M+L	Nossob lair 1956	146	38	173	101	32	8	38	22	458	Brain, 1981
Hystrix	G	M+L	Nossob lair 1956-1968	264	43	298	120	36	6	41	17	725	Brain, 1981
Hystrix	G	L	Nossob lair 1968	60		89	7	38	0	57	4	156	Brain, 1981
Hystrix	G	M	Nossob lair 1968	58	5	36	12	52	5	32	11	111	Brain, 1981
Hystrix	G	L	Peer grotte (Fish Hoek)	30	1	39	9	38	1	49	11	79	Kerbis-Peterhans & Singer, 2006
Hystrix	G	M	Peer grotte (Fish Hoek)	7	2	16	4	24	7	55	14	29	Kerbis-Peterhans & Singer, 2006

Annexe 5.5 – Loup fossile.

Tax	Type	Proie	Site	I	II	III	IV	I%	II%	III%	IV%	N	Référence
Loup	G	M	Gabasa I niv e	10	0	208	140	3	0	58	39	358	Blasco Sancho, 1995
Loup	G	L	Gabasa I niv e	1		60	41	1	0	59	40	102	Blasco Sancho, 1995
Loup	G	M	Gabasa I niv g	16	0	301	289	3	0	50	48	606	Blasco Sancho, 1995
Loup	G	L	Gabasa I niv g	4		74	49	3	0	58	39	127	Blasco Sancho, 1995
Loup	G	L	GAP SP	1	0	9	4	7	0	64	29	14	cette étude
Loup	G	M	GAP SP	10	1	48	48	9	1	45	45	107	cette étude
Loup	G	L	Igue du Gral	7	4	80	52	5	3	56	36	143	Castel *et al.*, 2010
Loup	G	M	Igue du Gral	5	3	94	47	3	2	63	32	149	Castel *et al.*, 2010
Loup	G	M	Lazaret	68	65	540	99	9	8	70	13	772	Valensi, 1996 ; De Lumley (Ed.), 2004
Loup	G	M	Les Rameaux	11		124	115	4	0	50	46	250	Coumont, 2006
Loup	G	M	Noisetier	22	22	145	359	4	4	26	66	548	Costamagno *et al.*, 2008 ; Mourre *et al.*, 2009
Loup	G	M	Pego do Diabo	4		35	60	4	0	35	61	99	Valente, 2004

Annexe 5.6 – Hyène fossile.

Tax	Type	Proie	Site	I	II	III	IV	I%	II%	III%	IV%	N	Référence
Crocuta	G	L	Artenac c10	2	0	151	107	1	0	58	41	260	cette étude
Crocuta	G	M	Artenac c10	2	2	30	11	4	4	67	24	45	cette étude
Crocuta	G	L	Bois-Roche	33	5	631	76	4	1	85	10	745	Bourdillat, 1999
Crocuta	G	L	Brassempouy	8	2	94	31	6	1	70	23	135	Letourneux, 2005
Crocuta	G	L	Camiac	4	0	175	25	2	0	86	12	204	Guadelli, 1987, 1989
Crocuta	G	L	Chauverie	28	32	318	185	5	6	56	33	563	Discamps, 2011
Crocuta	G	M	Chauverie	2	5	60	21	2	6	68	24	88	Discamps, 2011
Crocuta	G	M	Church Hole	1		6	7	7	0	43	50	14	Turner, 1981
Crocuta	G	L	Church Hole	1	0	34	25	2	0	57	42	60	Turner, 1981
Crocuta	G	L	Conives	4	2	524	20	1	0	95	4	550	cette étude
Crocuta	G	M	Conives		124	30		0	81	19	0	154	cette étude
Crocuta	G	M	Cornelia-Uitzoek	14		26	5	31	0	58	11	45	Brink, 2004
Crocuta	G	L	Cornelia-Uitzoek	33	40	35	6	29	35	31	5	114	Brink, 2004
Crocuta	G	M	Coygan			2	23	0	0	8	92	25	Turner, 1981 . Aldhouse-Green et al., 1995
Crocuta	G	L	Coygan	0	0	74	22	0	0	77	23	96	Turner, 1981 . Aldhouse-Green et al., 1995
Crocuta	G	L	El Harhoura 1	115	35	541	727	8	2	38	51	1418	Monchot & Aouraghe, 2009
Crocuta	G	M	El Harhoura 1	115	35	465	571	10	3	39	48	1186	Monchot & Aouraghe, 2009
Crocuta	G	L	Equus Cave	20	1	337	103	4	0	73	22	461	Klein, 1984 *in* Kerbis-Peterhans, 1990
Crocuta	G	L	Fouvent	4	0	92	30	3	0	73	24	126	cette étude
Crocuta	G	M	Fouvent		32	11		0	74	26	0	43	cette étude
Crocuta	G	M	Gabasa I niv a+c	1	0	93	60	1	0	60	39	154	Blasco Sancho, 1995
Crocuta	G	L	Gabasa I niv a+c			32	23	0	0	58	42	55	Blasco Sancho, 1995
Crocuta	G	M	Gabasa I niv d	8	0	117	71	4	0	60	36	196	Blasco Sancho, 1995
Crocuta	G	L	Gabasa I niv d			31	18	0	0	63	37	49	Blasco Sancho, 1995
Crocuta	G	M	Gabasa I niv f	10	0	240	148	3	0	60	37	398	Blasco Sancho, 1995
Crocuta	G	L	Gabasa I niv f			40	46	0	0	47	53	86	Blasco Sancho, 1995
Crocuta	G	M	Gabasa I niv h	14	0	127	126	5	0	48	47	267	Blasco Sancho, 1995
Crocuta	G	L	Gabasa I niv h			53	47	0	0	53	47	100	Blasco Sancho, 1995
Crocuta	G	L	GAP RS	5	1	39	16	8	2	64	26	61	cette étude
Crocuta	G	M	GAP RS	5	0	159	38	2	0	79	19	202	cette étude
Crocuta	G	L	Geula	3		53	11	4	0	79	16	67	Monchot, 2005
Crocuta	G	M	Geula	72		70	54	37	0	36	28	196	Monchot, 2005
Crocuta	G	L	Guattari	10	0	146	38	5	0	75	20	194	Piperno, 1991
Crocuta	G	M	Guattari	16		137	3	10	0	88	2	156	Piperno, 1991
Crocuta	G	L	Joint Mitnor			67	418	0	0	14	86	485	Turner, 1981
Crocuta	G	M	Joint Mitnor	5	0	63	188	2	0	25	73	256	Turner, 1981

Crocuta	G	L	Kent's Cavern	0	0	100	134	0	0	43	57	234	Turner, 1981
Crocuta	G	M	Kent's Cavern			31	218	0	0	12	88	249	Turner, 1981
Crocuta	G	L	Kent's Cavern			287	99	0	0	74	26	386	Turner, 1981
Crocuta	G	M	King Arthur			3	6	0	0	33	67	9	Turner, 1981
Crocuta	G	L	King Arthur	2	0	49	10	3	0	80	16	61	Turner, 1981
Crocuta	G	L	Kirkdale			56	108	0	0	34	66	164	Turner, 1981
Crocuta	G	M	Kirkdale			5		0	0	100	0	5	Turner, 1981
Crocuta	G	L	Labeko Koba	175	190	419	359	40	44	96	82	436	Altuna & Mariezkurrena, 2000
Crocuta	G	M	Labeko Koba	193	105	284	335	21	11	31	37	917	Altuna & Mariezkurrena, 2000
Crocuta	G	L	Les Auzières II	1		5	5	9	0	45	45	11	Crégut, 1983 ; Monchot, 2000
Crocuta	G	M	Les Auzières II	1		5	3	11	0	56	33	9	Crégut, 1983 ; Monchot, 2000
Crocuta	G	L	Lunel-Viel 1	7	4	943	407	1	0	69	30	1361	Fosse, 1994
Crocuta	G	M	Lunel-Viel 1	5	73	1855	217	0	3	86	10	2150	Fosse, 1994
Crocuta	G	L	Makapansgat	73	3	711	66	9	0	83	8	853	Dart, 1957 *in* Kerbis-Peterhans, 1990
Crocuta	G	M	Makapansgat	8	1	126	12	5	1	86	8	147	Dart, 1957 *in* Kerbis-Peterhans, 1990
Crocuta	G	L	Peyre	2	12	164	72	1	5	66	29	250	cette étude
Crocuta	G	M	Peyre	20	0	337	57	5	0	81	14	414	cette étude
Crocuta	G	L	Pin hole	25	0	231	107	7	0	64	29	363	Turner, 1981
Crocuta	G	M	Pin hole			81	93	0	0	47	53	174	Turner, 1981
Crocuta	G	M	Prolom II	61	11	508	893	4	1	34	61	1473	Enloe *et al.*, 2000
Crocuta	G	L	Prolom II	3	0	71	31	3	0	68	30	105	Enloe *et al.*, 2000
Crocuta	G	M	Robin Hood			4	3	0	0	57	43	7	Turner, 1981
Crocuta	G	L	Robin Hood	2	0	34	7	5	0	79	16	43	Turner, 1981
Crocuta	G	L	Roche Cotard	19	0	132	38	10	0	70	20	189	Marquet (Ed.), 1997
Crocuta	G	L	Swartklip	51	2	303	81	12	0	69	19	437	Klein, 1975 *in* Kerbis-Peterhans, 1990
Crocuta	G	M	Swartklip	66	2	218	71	18	1	61	20	357	Klein, 1975 *in* Kerbis-Peterhans, 1990
Crocuta	G	L	Teufelslucken	11	0	189	113	4	0	60	36	313	Lehmann, 1966 ; Thenius, 1966
Crocuta	G	L	Tornewton	1		2	3	17	0	33	50	6	Turner, 1981
Crocuta	G	M	Tornewton	0	0	1	6	0	0	14	86	7	Turner, 1981
Crocuta	G	L	Tournal	10	6	490	258	1	1	64	34	764	Magniez, 2009, 2010
Crocuta	G	M	Tournal	517	397		2469	15	12	0	73	3383	Magniez, 2009, 2010
Crocuta	G	L	Uphill	0	0	23	12	0	0	66	34	35	Turner, 1981
Crocuta	G	L	Wookey Hole	6	0	178	37	3	0	81	17	221	Turner, 1981 ; Tratman et al., 1971
Crocuta	G	M	Wookey Hole			20	36	0	0	36	64	56	Turner, 1981 ; Tratman et al., 1971

Annexe 5.7 – Félidé fossile.

Tax	Type	Proie	Site	I	II	III	IV	I%	II%	III%	IV%	N	Référence
Leopard	G	M	Zafarraya	81	29	227	270	13	5	37	44	607	Geraads, 1995, 1997
Leopard	G	M	Swartkrans (Antidorcas)	57	3	594	123	7	0	76	16	777	Brain, 1981

Liste des figures.

Figure 1. Synthèse de la répartition chronologique des Hyénidés Plio-Pleistocènes d'Europe et principaux gisements (données compilées d'après Kurtén, 1968 ; Ficarelli & Torre, 1970 ; Howell & Petter, 1980 ; Kurtén, 1983 ; Werdelin & Solounias, 1991 ; Torre et al., 1992 ; Crégut in Guérin & Patou, 1996 ; Turner & Anton, 1996 ; Rohland et al., 2005 ; Turner et al., 2008) / Chronological distribution of European Plio-Pleistocene Hyenids 11

Figure 2. Rapport DVL/DMD de la M/1 et de la P4/ des espèces des genres Pliocrocuta, Pachycrocuta, Crocuta, Hyaena (données d'après Boule, 1893 ; Reynolds, 1902 ; Hollister, 1918 ; Battaglia, 1929 ; Pei, 1934 ; Paulus, 1946 ; Hooijer, 1952 ; Ewer, 1955 ; Wernert, 1957 ; Chauviré, 1962 ; Kurtén, 1962, 1972 ; Rakovec, 1965 ; Thenius, 1965 ; Martin, 1968 ; Ficcarelli & Torre, 1970 ; Bonifay, 1971 ; Ballésio, 1979 ; Geraads, 1979, 1997 ; Clot, 1980 ; Howell & Petter, 1980 ; Kurtén & Poulianos, 1977, 1981 ; Pons-Moyà, 1982 ; Julia & Villalta, 1984 ; Turner, 1984a ; Guadelli, 1987 ; Lopes, 1987 ; Dufour, 1989 ; Kurtén & Garevski, 1989 ; Argant, 1991 ; Martinez-Navarro, 1992 ; Moullé, 1992 ; Cardoso, 1993, 1994 ; Blasco Sancho & Montes Ramirez, 1997 ; Fosse, 1997 ; Ambros, 1998 ; Iñigo et al., 1998 ; Baryshnikov, 1999 ; Altuna & Mariezkurrena, 2000 ; Turner, 2001 ; Sotnikova et al., 2002 ; Testu, 2006 ; Barycka, 2008 ; Fernandez & Guadelli, 2008 ; Baryshnikov & Tsoukala, 2010 ; Sardella & Petrucci, 2012). / M/1 and P4/ Breadth/Length ratio of Hyenid species from genus Pliocrocuta, Pachycrocuta, Crocuta, Hyaena. 13

Figure 3. Mandibule de Pliocrocuta perrieri de Petralona. Modifié d'après Baryshnikov & Tsoukala, 2010 / Pliocrocuta perrieri mandible from Petralona. Modified from Baryshnikov & Tsoukala, 2010. 15

Figure 4. Pachycrocuta brevirostris de Sainzelles (Holotype), gravure d'après Boule, 1893 et comparaison avec la pièce d'origine (Musée Crozatier, photo. P. Fosse) / Pachycrocuta brevirostris from Sainzelles (Holotype), drawing from Boule, 1983 compared to original skull (Musée Crozatier, picture P. Fosse) 16

Figure 5. Crâne d'hyène rayée Hyaena hyaena. De haut en bas et de gauche à droite : vue dorsale, vue ventrale, vue latérale, détail du maxillaire droit. Photo J.-B. Fourvel / Striped hyena Hyaena hyaena skull. From top left to bottom right : upper, lower and lateral view, right maxillary detail 19

Figure 6. Mandibules de Hyaena prisca de Lunel-Viel 1, Furninha et L'Escale (Photo. J.-P. Brugal et P. Fosse) / Hyaena prisca mandibles from Lunel-Viel 1, Furninha and L'Escale (Pictures J.-P. Brugal and P. Fosse) 20

Figure 7. Crâne de Hyaena prisca de Furninha (Photo. J.-P. Brugal) / Hyaena prisca skull for Furninha (Picture J.-P. Brugal) 22

Figure 8. Crâne de Hyaena prisca de Lunel-Viel 1 (Photo. P. Fosse) / Hyaena prisca skull for Lunel-Viel 1 (Picture P. Fosse) 23

Figure 9. Hyène rayée Hyaena hyaena actuelle. Photo J.-B. Fourvel / Modern striped hyena Hyaena hyaena 24

Figure 10. Répartition de l'hyène rayée Hyaena hyaena en Afrique (D'après Rieger, 1981 ; Werdelin & Solounias, 1991 ; Mills & Hofer, 1998) / African distribution of the striped hyena Hyaena hyaena 24

Figure 11. Mandibule droite KP10033 de Parahyaena howelli Werdelin, 2003 de Kanapoi (Kenya). Modifié d'après Werdelin, 2003 / Parahyaena howelli Right mandible KP10033 from Kanapoi (Kenya). Modified from Werdelin, 2003 25

Figure 12. Hyène brune Parahyaena brunnea actuelle (modifié d'après Wiesel, 2006) / Extant brown hyena Parahyaena brunnea (Modified from Wiesel, 2006) 27

Figure 13. Répartition de l'hyène brune Parahyaena brunnea (D'après Skinner, 1976 ; Mills, 1982b ; Werdelin & Solounias, 1991 ; Mills & Hofer, 1998) / Distribution of the brown hyena Parahyaena brunnea 27

Figure 14. Crâne d'Hyaena brunnea de Fonelas P-1 (Espagne). Modifié d'après Arribas & Garrido, 2008 / Hyaena brunnea skull from Fonelas P-1 (Spain). Modified from Arribas & Garrido, 2008 28

Figure 15. Crâne d'hyène tachetée Crocuta crocuta. De haut en bas et de gauche à droite : vue dorsale, vue ventrale, vue latérale, détail du maxillaire droit. Photo C. Triat (M. Requien, Avignon) / Spotted hyena Crocuta crocuta skull. From top left to bottom right : upper, lower and lateral view, right maxillary detail. 30

Figure 16. Principales phases de migration du genre Crocuta depuis l'Afrique. D'après Garcia & Arsuaga, 2001 ; Rohland et al., 2005 ; Sardella & Petrucci, 2012 / Principal phases of Crocuta migration out of Africa 31

Figure 17. Crâne de Crocuta crocuta petralonae de Petralona (Grèce). D'après http://www.petralona-cave.gr. / Crocuta crocuta petralonae from Petralona (Greece 33

Figure 18. Crâne de Crocuta spelaea intermedia de Lunel-Viel 1 (LV1-9-1133). De haut en bas et de gauche à droite : vue dorsale, vue ventrale, vue latérale, détail du maxillaire droit. Photo. P. Jugie (MNP Les Eyzies) et P. Fosse / Crocuta crocuta intermedia skull from Lunel-Viel 1 (LV1-9-1133). From top left to bottom right : upper, lower and lateral view, right maxillary detail 34

Figure 19. Crocuta crocuta spelaea de Zoolithenhöhle (=Gailenreuth) (Holotype) d'après Goldfüss, 1810 / Crocuta crocuta spelaea from Zoolithenhöhle (=Gailenreuth) (Holotype), modified from Goldfüss, 1810 35

Figure 20. Crâne d'hyène des cavernes Crocuta crocuta spelaea de Bach. De haut en bas et de gauche à droite : vue dorsale, vue ventrale, vue latérale, détail du maxillaire droit. Photo J.-B. Fourvel / Crocuta crocuta spelaea skull from Bach. From top left to bottom right : upper, lower and lateral view, right maxillary detail. 37

Figure 21. Crâne d'hyène des cavernes Crocuta crocuta spelaea de Gargas. De haut en bas et de gauche à droite : vue dorsale, vue ventrale, vue latérale, détail du maxillaire droit. Photo J.-B. Fourvel / Crocuta crocuta spelaea skull from Gargas. From top left to bottom right : upper, lower and lateral view, right maxillary detail. 38

Figure 22. Hyène tachetée Crocuta crocuta actuelle. Photo J.-B. Fourvel / Extant spotted hyena Crocuta crocuta 39

Figure 23. Répartition de l'hyène tachetée Crocuta crocuta (D'après Werdelin & Solounias, 1991 ; Mills & Hofer, 1998). Distribution of the spotted hyena Crocuta crocuta. 39

Figure 24. Diversité des espèces-proies des hyènes tachetées, rayées et brunes définie d'après les ongulés tués et le contenu coproscopique. / Prey diversity in spotted, striped and brown hyenas diet based on kills and scat contents. 45

Figure 25. Diversité des espèces-proies des hyènes tachetées, rayées et brunes définie d'après le contenu ostéologique du repaire / Prey diversity in spotted, striped and brown hyenas diet based on osteological content of the den 46

Figure 26. Localisation géographique des repaires et kill sites actuels de Djibouti et d'Afrique du Sud / Localisation of dens and kill sites from Djibouti and South Africa. 53

Figure 27. Topographie et répartition spatiale de l'accumulation osseuse d'hyène tachetée (Crocuta crocuta) d'Heraide (photo. P. Fosse) / Topography and spatial distribution of bone accumulation produced by the spotted hyena from Heraide den 57

Figure 28. Détails des différentes aires d'accumulation de Yangula Ari et fréquence des ossements par ensemble (photo P. Fosse) / Details from the various accumulations of Yangula Ari den. 62

Figure 29. Topographie et répartition spatiale de l'accumulation osseuse d'hyène rayée (Hyaena hyaena) de Datagabou (photo. P. Fosse) / Topography and spatial distribution of bone accumulation produced by the striped hyena from Datagabou den 66

Figure 30. Topographie et répartition spatiale de l'accumulation osseuse d'hyène brune (Parahyaena bunnea) d'Uniab (relévé modifié d'après G. Avery) / Topography and spatial distribution of bone accumulation produced by the brown hyena from Uniab den 68

Figure 31. Vue générale et détails de l'accumulation osseuse d'Uniab (photo G. & M. Avery) / General view and details from Uniab bone accumulation (pictures courtesy of G. & M. Avery). 69

Figure 32. Localisation géographique des repaires d'hyènes pléistocènes étudiés / Localisation of studied pleistocene hyena dens 70

Figure 33. Coupe stratigraphique schématique du gisement d'Artenac et principales informations chronologiques et factuelles (modifiée d'après Delagnes et al., 1999) / Stratigraphic sequence from Artenac and principal chronological informations and occupations (modified from Delagnes et al., 1999). 73

Figure 34. Restes osseux de porc-épic de Peyre et exemples de vestiges sculptés par le rongeur / Porcupine remains from Peyre and associated gnawed bones. 78

Figure 35. Plan du gisement paléontologique de Peyre présentant les différents secteurs fouillés (modifié d'après Brugal & Jaubert, 1991) / Topography of Peyre palaeontological site presenting the various excavated areas (modified from Brugal & Jaubert, 1991 78

Figure 36. Coupe stratigraphique de Peyre II (modifié d'après un dessin de J.P. Brugal in Brugal & Jaubert, 1991) / Stratigraphic sequence from Peyre II (redrawn from J.P. Brugal in Brugal & Jaubert, 1991). 79

Figure 37. Industrie lithique contenue dans l'assemblage ostéologique de Peyre (d'après Brugal & Jaubert, 1991) / lithics recovered from the osteological assemblge of Peyre (modified from Brugal & Jaubert, 1991). 79

Figure 38. Illustration des restes d'hyène de Fouvent étudiés par Cuvier (modifié d'après Cuvier, 1812) / Cuvier's drawing of hyeana remains from Fouvent (modified from Cuvier, 1812). 83

Figure 39. Plan du gisement de Fouvent réalisé au cours du XIXème siècle (d'après Nodot, 1858) / Topography of Fouvent during the XIXth century (modified from Nodot, 1858). 84

Figure 40. Plan du gisement paléontologique de Fouvent présentant les différents secteurs fouillés (modifié d'après Detrey, 1992) / Topography of Fouvent palaeontological site presenting the various excavated areas (modified from Detrey, 1992 86

Figure 41. Coupe stratigraphique de Fouvent (modifié d'après Detrey, 1992) / Stratigraphic sequence from Fouvent (modified from Detrey, 1992). 87

Figure 42. Mandibule de Glouton de Fouvent, étudié par Gervais, attribué à l 'origine à un chien (modifié d'après Nodot, 1858-1859) / Wolverine mandible from Fouvent, studied by Gervais, firstly determined as dog (modifies from Nodot, 1858-1859 88

Figure 43. Plan au sol de la Grotte de Conives, d'après Philippe Fosse / Topography of Conives palaeontological site 92

Figure 44. Coupe stratigraphique (au niveau de la niche) modifiée d'après les schémas de J. Descout, 1972 / Stratigraphic sequence from Conives modified from drawing by J. Descout, 1972 93

Figure 45. Diagramme palynologique obtenu à partir d'échantillons de sédiments des niveaux C1C2 (modifié d'après Fosse & Guadelli, 1999) / Pollens distribution resulting of sidements analysis from level C1C2 (modified from Fosse & Guadelli, 1999) 94

Figure 46. CNV Ge 93 D1D2 : éclat diaphysaire de tibia de grand boviné associant stries de boucherie et traces de mâchonnement par les hyènes / CNV Ge 93 D1D2 : Bovid tibia shaft fragment presenting both butchering marks and hyena chewing marks 94

Figure 47. Pièce lithique moustérienne du Grand Abri aux Puces (d'après De Lumley, 1965) / Moustrian lithic artefact from Grand Abri aux Puces (modified from De Lumley, 1965). 99

Figure 48. Coupes stratigraphiques de la Salle principale et du Réseau supérieur du Grand Abri aux Puces (d'après Slimak et al., 2011) / Stratigraphic sequence of Salle Principale and Réseau Supérieur from Grand Abri aux Puces (modified from Slimak et al., 2011) 99

Figure 49. Evolution du cortège faunique du gisement paléontologique d'Artenac (modifié de Delagnes et al., 1999) / Evolution of faunal spectrum in Artenac palaeontological site (modified from Delagnes et al., 1999) 105

Figure 50 : Distribution squelettique et matériel osseux de Jaguar européen (Panthera onca gombaszoegensis) d'Artenac I et II / Skeletal part distribution and exemple of bone remains of European jaguar (Panthera onca gombaszoegensis) 106

Figure 51. Origine et localisation des carcasses de cerfs et bisons dévorées par les loups : Bialowieza et Bieszcady NP / Red deer and bison carcasses consumed by wolves localisation : Bialowieza and Bieszcady NP 107

Figure 52. Illustration des kill sites de Pologne et des échantillons ostéologiques étudiés (Photo N. Selva, W. Smietana, P. Fosse) / Various kill sites illustrations from Poland and studied bone samples (pictures courtesy of N. Selva, W. Smietana, P. Fosse) 110

Figure 53. Méthode d'estimation d'âge de Kruuk (1972) et application au registre fossile / Kruuk (1972) age estimation method and fossil context application 119

Figure 54. Application de la méthode de Kruuk aux ensembles fossiles anglais (modifié d'après Turner, 1981) / Application of Kruuk's method on British Pleistocene population (modified from Turner, 1981) 120

Figure 55. Séquence d'éruption/usure dentaire chez l'hyène brune (d'après Mills, 1982b) et hypothèse de transposition à l'hyène des cavernes / Tooth eruption and tooth wear sequence obersved in brown hyena and hypothetic utilisation in Cave hyena 122

Figure 56. Séquence d'éruption/usure de la P/3 chez l'hyène des cavernes d'après Stiner (1994) / P/3 eruption and P/3 wear sequence observed in Cave hyena (from Stiner, 1994). 123

Figure 57. Séquence d'éruption/usure de la carnassière inférieure (lactéale et définitive) de l'hyène des cavernes, d'après la méthode de Brugal et al., 1997 / Lower carnassial eruption and wear sequence observed in Cave hyena (from Brugal et al., 1997) 125

Figure 58. Correspondance des stades d'éruption/usure dentaire des différentes méthodes portant sur les hyénidés fossiles et modernes / Connection between stages established in the different age estimation methods. 127

Figure 59. Relation entre hauteur au garrot (cm) et poids (kg) des ongulés africains et attribution à une classe de taille selon la méthode de Brain, 1981 / Relationship between shoulder heigth (cm) and weigth (kg) in African ungulates and size class defintion based on Brain, 1981 method. 130

Figure 60. Relation entre hauteur au garrot (cm) et poids (kg) des ongulés holarctiques et attribution à une classe de taille selon la méthode de Fosse, 1994 / Relationship between shoulder heigth (cm) and weigth (kg) in holarctic ungulates and size class defintion based on Fosse, 1994 method. 132

Figure 61. Représentation graphique des poids des ongulés africains, eurasiatiques et pléistocènes et attribution à une classe de taille. (trait épais=variabilité des taxons africains modernes ; pointillé = variabilité des taxons eurasiatiques modernes ; trait fin = variabilité des taxons pléistocènes ; étoile=donnée unique) / Range and distribution of african, eurasiatic and pleistocene size classes 134

Figure 62. Profils de mortalité théorique présents dans la nature (modifié d'après Stiner, 1990) / Theoric mortality profil observed in natural context (modified from Stiner, 1990).. 136

Figure 63. Modèle théorique de la représentation sous forme de graphique ternaire (modifié d'après Stiner, 1990 ; Steele & Weaver, 2002) / Theoric model represented in ternary plots (modified from Stiner, 1990 ; Steele & Weaver, 2002) 135

Figure 64. Division d'un squelette de mammifère selon trois ensembles anatomiques : crânien, axial et appendiculaire / Skeletal part division into 3 anatomical portions : cranial, axial and appendicular skeleton 137

Figure 65. Typologie de Brain (1981) et applicabilité aux ensembles fossiles / Brain (1981) tooth mark typology and comparison with fossil material. 145

Figure 66. Comparaison des longueurs d'éclats osseux produits par la fragmentation d'origine anthropique et produite par l'hyène tachetée (modifié d'après Brain, 1981 : fig.152 p.143) / Comparison of bone flakes length resulting of anthropic or spotted hyena fracturation (modified from Brain, 1981 : fig.152 p. 143). 143

Figure 67. Transposition de la typologie de Binford (1981) sur des restes osseux de repaires d'hyènes modernes et fossiles / Adaptation of Binford (1981) typology on bone remains consumed by extant and extinct hyenas 147

Figure 68. Relation entre la morphologie des traces, la dent en activité et la séquence de consommation osseuse par l'hyène et le lion des cavernes (modifié d'après Diedrich, 2012) / Relationship between tooth mark morphology and bone consumption sequence by cave hyena and cave lion (modified by Diedrich, 2012). 149

Figure 69. Synthèse des typologies des traces de consommation produites par les grands prédateurs / Synthesis of consumption marks typologies. 152

Figure 70. Protocole de mesurage des traces de dents / Tooth mark measurement method 153

Figure 71. Schématisation de la consommation osseuse par le porc-épic et protocole de mesurage des traces (d'après Maul, 2001b) / Simplication of bone consumption by porcupine and tooth mark measurements method (from Maul, 2001b) 154

Figure 72. Distribution squelettique des hyènes de différents repaires pléistocènes d'Europe / Hyena skeletal part distribution from various European Pleistocene dens. 160

Figure 73. Variabilité morphologique de la deuxième prémolaire supérieure de l'hyène des cavernes / Morphological variability of cave hyena second upper premolar. 167

Figure 74. Rapport DVL/DMD de la P2/ d'hyène / Second upper premolar Breadth/Length ratio 169

Figure 75. Variabilité morphologique de la troisième prémolaire supérieure de l'hyène des cavernes / Morphological variability of cave hyena third upper premolar. 171

Figure 76. Rapport DVL/DMD de la P3/ d'hyène / Third upper premolar Breadth/Length ratio 170

Figure 77. Variabilité morphologique de la carnassière supérieure de l'hyène des cavernes / Morphological variability of cave hyena upper carnassial. 174

Figure 78. Représentation graphique boxplot de l'évolution des DVL et DMD des P4/ d'hyènes des cavernes entre le Pléistocène moyen et supérieur / Boxplot representation presenting P4/ breadth and length evolution durong Middle and Late Pleistocene 175

Figure 79. (A) Rapport des DVL et DMD et (B) diagramme de Simpson (standard C. crocuta) des P4/ d'hyènes des cavernes / (A) Breadth/Length ratio and (B) P4/ Simpson ratio diagram. 176

Figure 80. Rapport DVL/DMD de la P/2 d'hyène / Second lower premolar Breadth/Length ratio 181

Figure 81. Variabilité morphologique de la troisième prémolaire inférieure de l'hyène des cavernes / Morphological variability of cave hyena third lower premolar. 183

Figure 82. Rapport DVL/DMD de la P/3 d'hyène / Third lower premolar Breadth/Length ratio 182

Figure 83. Variabilité morphologique de la quatrième prémolaire inférieure de l'hyène des cavernes / Morphological variability of cave hyena fourth lower premolar 186

Figure 84. Rapport DVL/DMD de la P/4 d'hyène / Fourth lower premolar (P/4) Breadth/Length ratio 185

Figure 85. Variabilité morphologique de la carnassière inférieure de l'hyène des cavernes. La flèche indique la présence du métaconide / Morphological variability of cave hyena lower carnassial. Arrow indicates metaconid 191

Figure 86. Représentation graphique boxplot de l'évolution des DVL et DMD des M/1 d'hyènes des cavernes entre le Pléistocène moyen et supérieur / Boxplot representation presenting M/1 breadth and length evolution durong Middle and Late Pleistocene 192

Figure 87. (A) Rapport des DVL et DMD et (B) diagramme de Simpson (standard C. crocuta) des M/1 d'hyènes des cavernes / (A) Breadth/Length ratio and (B) M/1 Simpson ratio diagram. 193

Figure 88. Diagramme de Simpson (standard C. crocuta) des jugales supérieures (A) et inférieures (B) d'hyènes des cavernes / Cave hyena Upper (A) and Lower (B) raw teeth Simpson ratio diagram. 195

Figure 89. Planche ostéologique des vertèbres d'hyènes des cavernes / Cave hyena vertebras plate 199

Figure 90. Scapula d'hyène des cavernes d'Artenac couche 10 (ART.c10.D25.d3.15) / Cave hyena scapul from Artenac l.10 (ART.c10.D25.d3.15) 200

Figure 91. Planche ostéologique des ceintures pelviennes d'hyènes des cavernes de Fouvent (1842-94 et 1842-9) / Cave hyena innominates from Fouvent (1842-94 et 1842-9) 201

Figure 92. Variabilité morphologique des os du membre antérieure (humérus, radius, ulna) de l'hyène des cavernes / Morphological variability of Cave hyena forelimb bones (Humerus, Radius, Ulna). 206

Figure 93. Rapport Bd/Dd de l'humérus d'hyène / Humerus Bd/Dd ratio. 203

Figure 94. Rapport Bp/Dp du radius d'hyène / Radius Bp/Dp ratio. 204

Figure 95. Rapport B max/GL du scapholunaire d'hyène / Scapholunar maximum Breadth/Greastest Length ratio 208

Figure 96. Variabilité morphologique des métacarpiens de l'hyène des cavernes / Morphological variability of cave hyena metacarpals. 209

Figure 97. Variabilité morphologique des os du membre postérieur (fémur, tibia) de l'hyène des cavernes / Morphological variability of Cave hyena hindlimb bones (Femur, Tibia). 214

Figure 98. Rapport Bd/Dd du tibia d'hyène / Tibia Bd/Dd ratio. 213

Figure 99. Variabilité morphologique des os du tarse (talus, calcanéum) de l'hyène des cavernes / Morphological variability of Cave hyena tarsals (talus, calcaneum). 216

Figure 100. Variabilité morphologique des métatarsiens de l'hyène des cavernes / Morphological variability of cave hyena metatarsals 217

Figure 101. Dimorphisme sexuel : Rapport des DVL et DMD des dents inférieures et supérieures d'hyènes tachetées actuelles / Sexual dimorphism : Breadth/Length ratio for each lower and upper teeth of extant spotted hyena 221

Figure 102. Dimorphisme sexuel : Rapport des différentes valeurs ostéométriques (GL, Bp, SD, Bd) des humérus et radius d'hyènes tachetées actuelles / Sexual dimorphism : osteometrical ratio (GL, B, SD, Bd) for humerus and radius of extant spotted hyena 222

Figure 103. Dimorphisme sexuel : Rapport des différentes valeurs ostéométriques (GL, Bp, SD, Bd) des fémurs et tibias d'hyènes tachetées actuelles / Sexual dimorphism : osteometrical ratio (GL, B, SD, Bd) for femur and tibia of extant spotted hyena 223

Figure 104. Dimorphisme sexuel : Rapport des GL et SD des métacarpiens d'hyène tachetée actuelles / Sexual dimorphism : Greatest Length/Shaft width ratio for metacarpals of extant spotted hyena 225

Figure 105. Dimorphisme sexuel : Rapport des DVL et DMD des dents inférieures et supérieures d'hyènes des cavernes du Mindel-Riss / Sexual dimorphism : Breadth/Length ratio for each lower and upper teeth of Mindel-Riss cave hyena 227

Figure 106. Dimorphisme sexuel : Rapport des DVL et DMD des dents inférieures et supérieures d'hyènes des cavernes du Riss-Würm / Sexual dimorphism : Breadth/Length ratio for each lower and upper teeth of Riss-Würm cave hyena 228

Figure 107. Dimorphisme sexuel : Rapport des DVL et DMD des dents inférieures et supérieures d'hyènes des cavernes du Würm / Sexual dimorphism : Breadth/Length ratio for each lower and upper teeth of Würmian cave hyena 229

Figure 108. Dimorphisme sexuel : Rapport des différentes valeurs ostéométriques (GL, Bp, SD, Bd) des humérus et radius d'hyènes des cavernes / Sexual dimorphism : osteometrical ratio (GL, B, SD, Bd) for humerus and radius of cave hyena 230

Figure 109. Dimorphisme sexuel : Rapport des différentes valeurs ostéométriques (GL, Bp, SD, Bd) des fémurs et tibias d'hyènes des cavernes / Sexual dimorphism : osteometrical ratio (GL, B, SD, Bd) for femur and tibia of cave hyena 231

Figure 110. Dimorphisme sexuel : Rapport des différentes valeurs ostéométriques (GL, SD, Bd) des métacarpiens d'hyènes des cavernes / Sexual dimorphism : osteometrical ratio (GL, SD, Bd) for metacarpals of cave hyena 232

Figure 111. Dimorphisme sexuel : Rapport des différentes valeurs ostéométriques (GL, SD, Bd) des métatarsiens d'hyènes des cavernes / Sexual dimorphism : osteometrical ratio (GL, SD, Bd) for metatarsals of cave hyena 233

Figure 112. Représentation ternaire de la structure de population des hyènes des cavernes de divers assemblages / Ternary plot showing cave hyena population from the various study samples 234

Figure 113. Exemple des différents stades d'usure observés sur les séries dentaires inférieures d'hyène des cavernes (photos de Lunel-Viel (LVI) par P. Fosse) / Example of the different tooth wear stages observed on cave hyena raw teeth 238

Figure 114. Exemple de restes osseux d'hyènes des cavernes (crâniens et post-crâniens) en cours de croissance (synostose) / Examples of cave hyena bone remains (both cranial and post-cranial) during their development 240

Figure 115. Organisation schématique des zones d'acquisition et de nourrissage de Djibouti et distribution des différents types de restes osseux (complets, connexions, fragments) / Schematic organisation of acquisition site in Djibouti and skeletal part distribution (complete, anatomical connexion, fragment). 247

Figure 116. Détail de l'accumulation osseuse d'hyène rayée de Datagabou (photo. P. Fosse) / Detailled view of striped hyena bon accumulation from Datagabou (pictures P. Fosse). 248

Figure 117. Distribution squelettiques des petites et grandes proies provenant d'aires d'acquisition (Kill site/Scavenging site). Silhouettes squelettiques par M. Coutereau et collaborateurs (© 1996-2012 ArchéoZoo.org) / Small to large prey skeletal part distribution from acquisition sites (Kill site/Scavenging site). 255

Figure 118. Distribution squelettiques des petites et grandes proies accumulées dans les repaires. Silhouettes squelettiques par M. Coutereau et collaborateurs (© 1996-2012 ArchéoZoo.org) / Small to large prey skeletal part distribution from hyena dens 256

Figure 119. Analyse comparative des distributions squelettiques entre différentes aires d'acquisitions et repaires sur la base du modèle de Binford, 1981 / Comparative analysis of skeletal part distribution between acquisition areas and dens, based on Binford, 1981 model 257

Figure 120. Morphotypes de consommation des crânes : stades de consommation 1 et 2 / Morphology of consumed skull : consumption stages 1 and 2.. 261

Figure 121. Morphotypes de consommation des crânes : stades de consommation 3a, 3b et 4a / Morphology of consumed skull : consumption stages 3a, 3b and 4a. 262

Figure 122. Fréquence de représentation des différents stades de réduction des crânes au sein des assemblages modernes / Frequencies of each skull reduction stage in each modern sample 263

Figure 123. Morphotypes de consommation des mandibules : stade de consommation 1 / Morphology of consumed mandible : consumption stage 1. 264

Figure 124. Morphotypes de consommation des mandibules : stade de consommation 2 à 4 / Morphology of consumed mandible : consumption stages 2 to 4. 265

Figure 125. Fréquence de représentation des différents stades de réduction des mandibules au sein des assemblages modernes / Frequencies of each mandible reduction stage in each modern sample 266

Figure 126. Séquence de réduction/consommation de la ceinture scapulaire / Scapula consumption sequence 268

Figure 127. Morphotypes de consommation des ceintures scapulaires / Morphology of consumed scapula 270

Figure 128. Séquence de réduction/consommation de la ceinture pelvienne / Innominate consumption sequence. 270

Figure 129. Morphotypes de consommation des ceintures pelviennes / Morphology of consumed innominate 271

Figure 130. Séquence de réduction/consommation des os longs / Long bone consumption sequence 276

Figure 131. Morphotypes de consommation des os longs : proies de petite taille / Morphology of consumed long bone : small prey 278

Figure 132. Morphotypes de consommation des os longs : proies de grande taille / Morphology of consumed long bone : large prey 279

Figure 133. Séquence de réduction/consommation des métapodes / Metapodial consumption sequence 277

Figure 134. Morphotypes de consommation des métapodes : petits et grands ongulés / Morphology of consumed metapodial : small and large prey. 280

Figure 135. Comparaison de la fréquence de représentation des portions d'os longs conservées pour chaque assemblage et selon la classe de taille des ongulés / Comparison of long bone portion representation dor each sample and depending on ungulate size class 282

Figure 136. Morphologie des restes osseux consommés par le porc-épic / Morphology of consumed bone by the porcupine 285

Figure 137. Topographie et répartition spatiale de l'accumulation osseuse de porc-épic H. africaeaustralis de Nossob (Avery, Fosse, Fourvel, inédit) / Topography and spatial distribution of Nossob bone accumulation produced by the porcupine Hystrix africaeautralis (Avery, Foss, Fourvel, unpublished). 288

Figure 138. Distribution spatiale des éléments squelettiques (inside/outside) et influence du porc-épic (présence/impact) / Spatial distribution of skeletal parts (inside/outside) and influence of porcupine (presence/impact 290

Figure 139. Représentation graphique boxplot et projection bivariée (moyenne et écart-type) des valeurs morphométriques des punctures produit par les hyènes modernes / Boxplot representation and breadth/length (mean + SD) ratio of punctures 292

Figure 140. Représentation graphique boxplot et projection bivariée (moyenne et écart-type) des valeurs morphométriques des pits produits par les hyènes modernes / Boxplot representation and breadth/length (mean + SD) ratio of pits 293

Figure 141. Morphologie des os ingérés par les hyènes modernes / Morphology of ingested bones 295

Figure 142. Diversité spécifique des proies et correspondance entre les accumulations pléistocènes / Prey diversity and connection between Pleistcene bone accumulations. 296

Figure 143. Structure des populations d'ongulés par sites et de la classe de taille (petite, moyenne et grande) et structure des populations des quatre principales proies (Rhinocéros, Cerf, Cheval, Bovidé) / Ungulata population structure per sites and size classes (small, medium, large) and per fourth major preys (Rhinoceros, Red deer, Horse, Bovid) 298

Figure 144. Distribution squelettiques des petites et moyennes proies accumulées dans les repaires pléistocènes. Silhouettes squelettiques par M. Coutereau et collaborateurs (© 1996-2012 ArchéoZoo.org) / Small to medium prey skeletal part distribution from Pleistocene hyena dens 303

Figure 145. Distribution squelettiques des grandes proies et mégaherbivores accumulées dans les repaires pléistocènes. Silhouettes squelettiques par M. Coutereau et collaborateurs (© 1996-2012 ArchéoZoo.org) / Large to Megaherbivore prey skeletal part distribution from Pleistocene hyena dens. 304

Figure 146. Fréquence de représentation des différents stades de réduction des crânes au sein des assemblages pléistocènes / Frequencies of each skull reduction stage in each Pleistocene sample. 305

Figure 147. Morphotypes de consommation des maxillaires (Lunel-Viel, photo. P. Fosse) / Morphology od consumed maxillary (Lunel-Viel, pictures P. Fosse). 308

Figure 148. Morphotypes de consommation des bois de cervidés / Morphology of consumed antler 309

Figure 149. Fréquence de représentation des différents stades de réduction des mandibules, au sein des assemblages pléistocènes / Frequencies of each mandible reduction stage in each Pleistocene sample 307

Figure 150. Morphotypes de consommation des mandibules / Morphology of consumed mandibles 310

Figure 151. Morphotypes de consommation des ceintures scapulaires (Ceyssaguet, photo. P. Jugie – MNP) / Morphology of consumed scapula (Ceyssaguet, picture P. Jugie – MNP). 312

Figure 152. Morphotypes de consommation des ceintures pelviennes (Lunel-Viel, photo. P. Fosse) / Morphology of consumed innominate (Lunel-Viel, picture P. Fosse). 314

Figure 153. Séquence de consommation des os d'Equidés (Ceyssaguet, photo. P. Fosse) / Consumption sequence of Equid long bones (Ceyssaguet, picture P. Fosse). 324

Figure 154. Séquence de consommation des métapodes de Bovidés et d'Equidés (Lunel-Viel 1 et Ceyssaguet, photo. P. Fosse et P. Jugie) / Consumption sequence of Equid and Bovid metapodials (Lunel-Viel 1 and Ceyssaguet, pictures P. Fosse and P. Jugie) 325

Figure 155. Séquence de consommation des os de Bovidés (Lunel-Viel 1, photo. P. Jugie, MNP) / Consumption sequence of Bovid long bone (Lunel-Viel 1, pictures, P. Jugie – MNP). 326

Figure 156. Fragmentation des os longs « pauvres » et « riches » des proies de taille moyenne et comparaison aux ensembles actuels / Comparison between modern and pleistocene Medium size Ungulate long bone (both « rich » and « poor ») fragmentation 321

Figure 157. Fragmentation des os longs « pauvres » et « riches » des proies de grande taille et comparaison aux ensembles actuels / Comparison between modern and pleistocene Large size Ungulate long bone (both « rich » and « poor ») fragmentation 322

Figure 158. Synthèse des données de fragmentation des os longs pour les proies de grande et moyenne taille des ensembles pléistocènes et holocènes / Synthesis of Medium and Large prey long bone fragmentation from both modern and pleistocene samples 323

Figure 159. Morphologie des restes osseux consommés par le porc-épic de Peyre / Morphologie of bone remains consumed by porcupine in Peyre. 331

Figure 160. Représentation graphique boxplot et projection bivariée (moyenne et écart-type) des valeurs morphométriques des punctures / Boxplot representation and breadth/length (mean + SD) ratio of punctures 332

Figure 161. Représentation graphique boxplot et projection bivariée (moyenne et écart-type) des valeurs morphométriques des pits / Boxplot representation and breadth/length (mean + SD) ratio of pits 333

Figure 162. Distribution des longueurs des os ingérés / Length distribution of ingested bones 335

Figure 163. Morphologie des os ingérés par les hyènes pléistocènes / Morphology of ingested bone in Pleistocene samples 336

Figure 164. Exemples de carcasses et d'altérations osseuses produites par les Félidés actuels / Examples carcasses and bone surface modifications produced by extant felids. 339

Figure 165. Comparaison de la fréquence de représentation des portions d'os longs conservées entre Artenac I & II, les repaires pléistocènes et holocènes (proies de grande taille uniquement pour les repaires d'hyènes) / Comparison of long bone portion representation between Artenac I & II, pleistocene and holocene dens (considering only large prey). 342

Figure 166. Morphotype de consommation des os longs d'Ursus deningeri / Morphology of Ursus deningeri consumed long bone 343

Figure 167. Radius Art Ib P293 d'Ursus deningeri d'Artenac I & II présentant des traces de grand rongeur / Ursus deningeri radius Art Ib P293 gnawed by porcupine. 344

Figure 168. Représentation graphique boxplot et projection bivariée (moyenne et écart-type) des valeurs morphométriques (en mm) des punctures produit par le jaguar et les hyénidés modernes et pléistocènes / Boxplot representation and breadth/length (mean + SD) ratio of punctures produced by extant and extinct hyenas and felids 346

Figure 169. Exemples de carcasses et d'altérations osseuses produites par les loups actuels / Examples of carcasses and bone surface modifications produced by extant wolves. 348

Figure 170. Distribution squelettique de carcasses de cerfs et de bisons provenant des Kill sites polonais. Silhouettes squelettiques par M. Coutereau et collaborateurs (© 1996-2012 ArchéoZoo.org) / Skeletal part distribution of red deer and bison carcasses from polish kill sites. 352

Figure 171. Morphotypes de consommation des os longs de cerf par le loup actuel (photo. P. Fosse) / Morphology of red deer long bones consumed by wolves (pictures P. Fosse). 354

Figure 172. Impact du loup actuel sur les ongulés de grande taille : exemple de la carcasse de bison Bialo 205 (Photo. P. Fosse) / Wolf impact on large size ungulate: example from bison carcass Bialo 2005 (picture P. Fosse) 355

Figure 173. Exemple de traces de consommation produites par le loup. Echelle : 10mm (Photo. P. Fosse) / Examples of consumption marks produced by extant wolves. Scale: 10mm (pictures P. Fosse). 356

Figure 174. Localisation des repaires connus d'hyènes tachetées, rayée et brunes / Localisation of published spotted, striped and brown hyaena dens. 368

Figure 175. Synthèse des travaux taphonomiques spécifiques à chaque prédateur : séquence théorique comparée de la réduction des os longs par différent prédateur / Synthesis of taphonomic studies on each carnivore family : bone reduction theoric sequence compared between different predators.3 374

Figure 176. Comparaison du rapport (H+H)/L selon la méthode Stiner (1994) pour les ongulés de taille moyenne de différents gisements / Comparison of (H+H)/L ratio from various sites based on Stiner (1994) method 382

Figure 177. Analyse Factorielle des Correspondances des fréquences de distribution des éléments post-crâniens d'Ongulé de différents types de gisements (D'après les données présentées par Arribas & Palmqvist, 1998) / Factor correspondence analysis on the frequencies of Unugule post-cranial elements recovered from different types of sites (data from Arribas & Palmqvist, 1998) 384

Figure 178. Analyse en Composantes Principales de la distribution squelettiques des ongulés selon l'espèce d'hyène accumulatrice / Principal component analysis of Ungulate skeletal parts per hyena species 385

Figure 179. Analyse en Composantes Principales de la distribution squelettiques des ongulés selon la classe de taille (M=taille moyenne ; L=grande taille ; M+L=synthèse) / Principal component analysis of Ungulate skeletal parts per prey size class 386

Figure 180. Analyse en Composantes Principales de la distribution squelettiques des ongulés selon l'accumulateur/consommateur : Hyénidé, Félidé, Hystricidé / Principal component analysis of Ungulate skeletal parts per bone accumulator/consumer : Hyenid, Felid, Hystricid. 387

Figure 181. Analyse en Composantes Principales de la distribution squelettiques des ongulés selon le prédateur : Hyénidé, Canidé / Principal component analysis of Ungulate skeletal parts per predator : Hyenid, Canid 388

Figure 182. Analyse en Composantes Principales de la distribution squelettiques des ongulés accumulés par l'hyène des cavernes selon la classe de taille / Principal component analysis of Ungulate skeletal parts consumed by cave hyena 389

Figure 183. Analyse en Composantes Principales de la distribution squelettiques des ongulés selon le prédateur : hyène des cavernes, impact des loups et des félins supposés / Principal component analysis of Ungulate skeletal parts per predator: cave hyena, canid, felid 390

Figure 184. Rapport en le poids des prédateurs et la morphologie dentaire. LBW=log Body Weigth, RPS=largeur de la P/4/racine du cube du poids, RBL=rapport longueur du trigonide de la M/1/longueur totale de la M/1 (d'après van Valkenburgh, 1988) / Relationship between predator body weigth and teeth morphology. LBW=log body weigth, RPS= P/4 width/cube root body weigth, RBL=M/1 blade length/M/1 total length (from van Valkenburgh, 1988) 390

Figure 186. Projection bivariée des valeurs morphométriques (en mm) des punctures produits par les espèces modernes et fossiles / Breadth/Length ratio (in mm) of punctures produced by various modern and fossil carnivores. (Noir=espèce fossile ; pointillé=sites pléistocènes publiés; Rouge=Canidé ; Vert=Félidé ; Bleu=Hyénidé ; s renard ; c chacal ; e coyote ; d chien ; o loup ; b caracal ; p lynx ; f guépard ; r puma ; l léopard ; m lion ; j hyène tachetée ; i hyène rayée ; h hyène des cavernes ; k jaguar européen ; + Castel, 2004 ; ++ Cette étude ; +++ Fourvel, inédit ; * Dominguez-Rodrigo & Piqueras, 2003 ; ' Yravedra, 2003-2004 ; '' Delaney-Rivera et al., 2009 ; ''' Selvaggio, 1994, Selvaggio & Wilder, 2001 ; SWT3 Pickering et al., 2003 ; TD8 Blasco et al., 2011) 393

Figure 187. Projection bivariée des valeurs morphométriques (en mm) des pits produits par les espèces modernes et fossiles. Breadth/Length ratio (in mm) of pits produced by various modern and fossil carnivores (Légende cf. figure 186) 394

Figure 188. Comparaison des morphotypes résultant de la consommation des os de rhinocéros : restes crâniens et ceintures / Comparison of rhinoceros consumed bone morphology : cranial bones and girdles 396

Figure 189. Comparaison des morphotypes résultant de la consommation des os de rhinocéros : squelette appendiculaire / Comparison of rhinoceros consumed bone morphology : appendicular bones 397

Figure 190. Comparaison des morphotypes résultant de la consommation des os d'Equidés / Comparison of Equid consumed bone morphology. 398

Figure 191. Comparaison des morphotypes résultant de la consommation des os de grands Bovidés / Comparison of Bovid consumed bone morphology. 399

Figure 192. Comparaison des morphotypes résultant de la consommation des os de Cervidés / Comparison of Cervid consumed bone morphology. 400

Figure 193. Intensité de réduction osseuse par les hyènes, les félins et les canidés africains (d'après Richardson, 1980, fig.8) / African predators (Hyenas, Felids and Canids) bone reduction intensity (from Richardson, 1980, fig.8). 401

Figure 194. Comparaison de l'intensité de réduction des os longs par les hyènes modernes et les hyènes Pléistocène / Comparison of long bone reduction intensity in extant and extinct hyenas. 403

Figure 195. Diversité morphologique des coprolithes d'hyènes / Morphological diversity of hyena coprolithes 405

Figure 196. Rochers et dents digérés retrouvés dans les repaires d'hyènes Pléistocènes / Ingested petrus bones and teeth recovered from Pleistocene hyena dens. 409

Figure 197. Talus et phalanges digérés des proies de petites à moyenne taille retrouvés dans les repaires d'hyènes Pléistocènes / Small-to-medium sized prey ingested talus and phalanges recovered from Pleistocene hyena dens 410

Figure 198. Phalanges 1 digérées des proies de grande taille retrouvés dans les repaires d'hyènes Pléistocènes / Large sized prey ingested 1st phalanges recovered from Pleistocene hyena dens. 411

Figure 199. Os digérés de chevreuil, sanglier et cerf retrouvés dans les fèces de loup / Roe deer, wildboar and red deer ingested bone recovered from wolf scats 412

Figure 200. Synthèse des critères de caractérisation des os ingérés / Synthesis of ingested bones characterization 413

Liste des tableaux.

Tableau 1. Sites avec présence fossile du genre Parahyaena / Review of African Pleistocene sites with presence of genus Parahyaena. 26

Tableau 2. Diversité des tailles de clans d'hyènes, en relation avec la superficie du territoire et la disponibilité en proie / Clan size diversity and relationship with territory and prey availability. 41

Tableau 3. Synthèse des études présentant les espèces compétitrices de l'hyène / Review of studies presenting inter-specific competition with hyena. 48

Tableau 4. Données générales relatives aux échantillons d'études modernes / General data concerning modern study samples. 53

Tableau 5. Evolution du statut des Carnivores sauvages de Djibouti (données d'après Ginsberg & Macdonald, 1990 ; Mills & Hofer, 1996 ; Nowell & Jackson, 1996 ; Woodroffe et al., 1997 ; Laurent & Laurent, 2002 ; Sillero-Zubiri et al., 2004) / Status and actual trend of wild Carnivores from Djibouti. 54

Tableau 6. Evolution du statut des ongulés sauvages de Djibouti (données d'après IUCN report 1988, 1992, 1999 et Laurent & Laurent, 2002) / Status and actual trend of wild ungulates from Djibouti. 54

Tableau 7. Dimensions (en mètre) des différentes entrées du repaire d'Heraide / Heraide den entrances dimensions (in meters). 56

Tableau 8. Spectre faunique d'Heraide (NR, NMI, NME et fréquences associées) / Heraide den faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 56

Tableau 9. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 1 d'Heraide (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / Heraide acquisition site n°1 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 58

Tableau 10. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 2 d'Heraide (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / Heraide acquisition site n°2 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 58

Tableau 11. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 3 d'Heraide (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / Heraide acquisition site n°3 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 59

Tableau 12. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 4 d'Heraide (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / Heraide acquisition site n°4 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 59

Tableau 13. Spectre faunique de Dumali (NR, NMI, NME et fréquences associées) / Dumali den faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 60

Tableau 14. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 1 de Dumali (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / Dumali acquisition site n°1 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 61

Tableau 15. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 2 de Dumali (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / Dumali acquisition site n°2 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 61

Tableau 16. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 3 de Dumali (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / Dumali acquisition site n°2 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 61

Tableau 17. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 1 d'Ali Daba (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / Ali Daba acquisition site n°1 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 62

Tableau 18. Spectre faunique de l'aire d'acquisition 2 d'Ali Daba (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / Ali Daba acquisition site n°2 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 62

Tableau 19. Spectre faunique de Yangula Ari (NR, NMI, NME et fréquences associées) / Yangula Ari den faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 63

Tableau 20. Spectre faunique d'Oboley (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / Oboley den faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 64

Tableau 21. Spectre faunique de Datagabou (NR, NMI, NME et les fréquences associées) / Datagabou den faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 65

Tableau 22. Spectre faunique d'Uniab (NR, NMI, NME et fréquences associées) / Uniab den faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 70

Tableau 23. Spectre faunique d'Artenac couche 10 (NR, NMI, NME et fréquences associées) / Artenac level 10 faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 76

Tableau 24. Evolution du spectre faunique de Peyre selon les différentes publications / Peyre faunal list evolution based on different publications. 80

Tableau 25. Spectre faunique de Peyre I et II (NR, NMI, NME et fréquences associées) / Peyre I and II faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 82

Tableau 26. Evolution du spectre faunique de Fouvent selon les différentes publications au cours du XIXème siècle / Peyre faunal list evolution based on different works published during the XIXth century. 88

Tableau 27. Spectre faunique de Fouvent (NR, NMI, NME et fréquences associées) par couche / Fouvent faunal list per level (NISP, MNI, MNE, frequencies). 91

Tableau 28. Spectre faunique de Conives (NR, NMI, NME et fréquences associées) / Conives faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 95

Tableau 29. Spectre faunique de Ceyssaguet (NR, NMI) / Ceyssaguet faunal list (NISP, MNI). 97

Tableau 30. Spectre faunique de Lunel-Viel I (NR, NMI et fréquences associées) / Lunel-Viel 1 faunal list (NISP, MNI, frequencies). 98

Tableau 31. Spectre faunique du Grand Abri aux Puces (NR, NMI et fréquences associées) / Grand Abri aux Puces faunal list (NISP, MNI, frequencies). 100

Tableau 32. Spectre faunique des niveaux Pléistocène moyen d'Artenac (NR, NMI, NME et fréquences associées) / Artenac Middle Pleistocene levels faunal list (NISP, MNI, MNE, frequencies). 104

Tableau 33. Décompte des différents kill-sites étudiés de Bialowieza et Bieszcady / Number of studied kill sites from Bialowieza and Bieszcady. 108

Tableau 34. Données générales relatives aux échantillons d'étude / Study samples general data. 111

Tableau 35. Homogénéisation des différents protocoles de mesurage et mesures retenues / Uniformization of the diffrent measurement methods. 115-117

Tableau 36. Tableau synthétique des différentes méthodes d'estimation d'âge des hyénidés modernes et fossiles / Review of the different age estimation methods observed in extant and extinct hyenas. 126

Tableau 37. Synthèse des données de poids (kg) et de hauteur au garrot (cm) des ongulés africains. (Références cf. figure 59) / Review of African ungulates weigth (kg) and shoulder heigth (cm) data. 129

Tableau 38. Synthèse des données de poids (kg) et de hauteur au garrot (cm) des ongulés holarctiques. (Références cf. figure 60) / Review of holarctic ungulates weigth (kg) and shoulder heigth (cm) data. 131

Tableau 39. Classes de poids des espèces-proies applicables aux ongulés modernes africains et eurasiatiques et aux ongulés pléistocènes / Prey-species weigth classes used in both modern african and eurasiatic and plesitcene ungulates. 133

Tableau 40. Inventaire du matériel osseux d'hyène de chaque assemblage pléistocène et holocène. NR (%NR) / Hyena bone remains inventory from Pleistocene and Holocene samples. NISP (%NISP). 159

Tableau 41. Inventaire du matériel dentaire d'hyène des cavernes (dents isolées + dents en place) / Cave hyena teeth distribution. 161

Tableau 42. Odontométrie comparée des déciduales supérieures (D2/, D3/ et D4/) d'hyènes des cavernes de divers gisements (en mm) / Upper deciduous teeth measurements (D2/, D3/, D4/). 162

Tableau 43. Odontométrie comparée des déciduales inférieures (D/2, D/3 et D/4) d'hyènes des cavernes de divers gisements (en mm) / Lower deciduous teeth measurements (D/2, D/3, D/4). 163

Tableau 44. Odontométrie comparée des incisives supérieures (I1/, I2/ et I3/) d'hyènes des cavernes (en mm) / Upper incisive measurements (I1/, I2/, I3/). 164

Tableau 45. Odontométrie comparée des canines supérieures (C/) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / Upper canine measurements(C/) from cave hyena and modern species. 166

Tableau 46. Odontométrie comparée des premières prémolaires supérieures (P1/) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / First upper premolar measurements (P1/) from cave hyena and modern species. 167

Tableau 47. Odontométrie comparée des deuxièmes prémolaires supérieures (P2/) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / Second upper premolar measurements from cave hyena and modern species. 168

Tableau 48. Odontométrie comparée des troisièmes prémolaires supérieures (P3/) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / Third upper premolar (P3/) from cave hyena and modern species. 170

Tableau 49. Odontométrie comparée des carnassières supérieures (P4/) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / Upper carnassial (P4) measurements from cave hyena and modern species. 173

Tableau 50. Odontométrie comparée des mandibules d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm). Légende : x-x (x) = min-max (n) / Mandible measurements from cave hyena and modern species. 177

Tableau 51. Odontométrie comparée des incisives inférieures (I/1, I/2 et I/3) d'hyènes des cavernes (en mm) / Lower incisive (I/1, I/2, I/3) measurements. 178

Tableau 52. Odontométrie comparée des canines inférieures (/C) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / Lower canine (/C) measurements. 179

Tableau 53. Odontométrie comparée des deuxièmes prémolaires inférieures (P/2) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / Second lower premolar (P/2) measurements from cave hyena and modern species. 180

Tableau 54. Odontométrie comparée des troisièmes prémolaires inférieures (P/3) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / Third lower premolar (P/3) measurements from cave hyena and modern species. 182

Tableau 55. Odontométrie comparée des quatrièmes prémolaires inférieures (P/4) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / Fourth lower premolar (P/4) measurements from cave hyena and modern species. 184

Tableau 56. Tableau comparatif de la présence du métaconide de la M/1 de l'hyène des cavernes / Review of metaconif frequencies in cave hyena populations. 188-189

Tableau 57. Odontométrie comparée des carnassières inférieures (M/1) d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm) / Lower carnassial measurements from cave hyena and modern species. 190

Tableau 58. Inventaire du matériel post-crânien d'hyènes pléistocènes et holocènes par région anatomique / Post-cranial elements (general anatomical parts) from Pleistocene and Holocene hyena. 196

Tableau 59. Inventaire des principaux sites de comparaison et des régions anatomiques traitées / Review of the principal studies used for comparisons. 197

Tableau 60. Données ostéométriques des vertèbres cervicales d'hyènes (en mm). Protocol de mesurage cf. von den Driesch, 1976.*=jeune adulte / Cervical vertebras measurements. *=juvenile 198

Tableau 61. Données ostéométriques des coxaux d'hyènes (en mm). Protocole de mesurage cf. von den Driesch, 1976 / Cave hyena innominate measurements. 201

Tableau 62. Ostéométrie comparée des humérus d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm). Protocole de mesurage cf. von den Driesch, 1976. Légende : x-x (x)=min-max (n) / Humerus measurements from cave hyena and modern species. 202

Tableau 63. Ostéométrie comparée des radius d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm). Protocole de mesurage cf. von den Driesch, 1976. Légende : x-x (x)=min-max (n) / Radius measurements from cave hyena and modern species. 204

Tableau 64. Données ostéométriques des ulnas d'hyènes (en mm). Protocole de mesurage cf. * von den Driesch, 1976 et # Ehrenberg, 1940 / Cave hyena ulna measurements. 205

Tableau 65. Données ostéométriques des carpiens (scapholunaire et pisiforme) d'hyènes (en mm). Protocole de mesurage cf. von den Driesch, 1976. *=juvénile/sub-adulte / Carpals (scapholunar and pisiform) measurements.*=juvenile/sub-adulte. 207

Tableau 66. Ostéométrie comparée des métacarpiens d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm). Protocole de mesurage cf. von den Driesch, 1976. Légende : x-x (x)=min-max (n) ; *=juvénile / Metacarpals measurements from cave hyena and modern species. *=juvenile. 210

Tableau 67. Ostéométrie comparée des fémurs d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm). Protocole de mesurage cf. von den Driesch, 1976. Légende : x-x (x)=min-max (n) / Femur measurements from cave hyena and modern species. 211

Tableau 68. Ostéométrie comparée des tibias d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm). Protocole de mesurage cf. von den Driesch, 1976. Légende : x-x (x)=min-max (n) / Tibia measurements from cave hyena and modern species. 212

Tableau 69. Données ostéométriques des tarsiens (talus et calcanéum) d'hyènes (en mm). Protocole de mesurage cf. + von den Driesch, 1976 et # Clot, 1980. DDP=Distance dorso-palmaire ; L=longueur ; tub=tuber calcanei ; sust=sustentaculum tali. *=juvénile / Tarsals (talus, calcaneum) measurements. 215

Tableau 70. Ostéométrie comparée des métacarpiens d'hyènes des cavernes de divers gisements et d'hyènes actuelles (en mm). Protocole de mesurage cf. von den Driesch, 1976. Légende : x-x (x)=min-max (n) ; *=juvénile / Metatarsals measurements from cave hyena and modern species. *=juvenile 218

Tableau 71. Liste des publications présentant des données ostéométriques sur des hyènes modernes sexées / Inventory of published osteometrical data from modern hyena of known sex. C. c. = C. crocuta ; H. h. = Hyaena hyaena ; P. b. = P. brunnea. 219

Tableau 72. Mensurations crâniennes et mandibulaires (en mm) d'hyènes tachetées modernes mâles et femelles (d'après Skinner, 1976). Min-Max / Moyenne ± E.C. (n) / Skull and mandible measurements (in mm) for both male and female extant spotted hyena (from Skinner, 1976). Min-Max / Mean ± SD (n). 220

Tableau 73. Structure générale des différentes populations d'hyènes des cavernes (en NMI, %NMI considérant le matériel crânien, dentaire et post-crânien) / Cave hyena population structure (MNI, %MNI considering teeth, cranial and post-cranial elements). 235

Tableau 74. Inventaire des repaires actuels comportant des restes osseux d'hyénidés / Modern hyena dens with hyena bone remains. 236

Tableau 75. Structure de populations des assemblages considérés selon les restes dentaires. x (x) = NMI (%NMI) / Hyena population structure based on teeth remains. x (x)=MNI(%MNI). 237

Tableau 76. Echantillon de matériel post-crânien considéré pour chaque assemblage et attribution à une classe d'âge (NR (% NR)) / Post-cranial elements used and distribution for each age classes (NISP (%NISP)). 239

Tableau 77. Synthèse des travaux sur les kill sites/feeding places d'hyènes et type de données disponibles / Review of studies and data published on extant hyena kill sites and feeding places.. 245

Tableau 78. Données générales relatives aux accumulations osseuses des tanières de Djibouti et d'Afrique du Sud / General data of Djibouti and south african bone accumulations. 249

Tableau 79. Représentation des éléments squelettiques des Ongulés collectés sur les sites d'acquisition (NR(%NR)) / Ungulate skeletal part distribution recovered from acquisition sites (NISP(%NISP)). 251

Tableau 80. Représentation des éléments squelettiques des Ongulés collectés sur les repaires (NR(%NR)) / Ungulate skeletal part distribution recovered from hyena dens (NISP(%NISP)). 253

Tableau 81. Représentation des différentes portions de vertèbres / Representation of the different vertebras portions. 267

Tableau 82. Représentation des différentes portions osseuses de scapula / Representation of the different scapula portions. 269

Tableau 83. Représentation des différentes portions osseuses de coxal / Representation of the different innominate portions. 270

Tableau 84. Représentation (NR) des différentes portions d'os long des proies de petite taille / Distribution of small prey long bone portions. 274

Tableau 85. Représentation (NR) des différentes portions d'os long des proies de grande taille / Distribution of large prey long bone portions. 275

Tableau 86. Diversité des altérations osseuses reconnues dans les assemblages holocènes / Diversity of bone surface modifications observed in modern samples. 283

Tableau 87. Données générales relatives à la représentation des traces de carnivores au sein des ensembles holocènes. Yangula Ari *= observations in situ/observations personnelles / General data concerning carnivore tooth marks. Yangula Ari *=in situ observations/personal observations. 283

Tableau 88. Représentation (NR affecté (N traces)) des différentes modifications osseuses produites par les hyènes modernes / Tooth mark types representation (NISP marked (N marks)). 284

Tableau 89. Données morphométriques (en mm) des traces produites par le porc-épic Hystrix cristata / Measurements (in mm) of tooth marks produced by porcupine Hystrix cristata. 284

Tableau 90.Liste des critères définissant un repaire de porc-épic / Porcupine lair characterization. 286

Tableau 91. Liste des repaires de porc-épic, importance des accumulations et fréquence des os rongés / Inventory of porcupine lair, quantitative data and tooth marks frequency. 286

Tableau 92. Liste des repaires d'hyènes actuelles avec présence du porc-épic / Inventory of modern hyena dens with porcupine presence. 289-290

Tableau 93. Données morphométriques (en mm) des punctures produits par les hyènes modernes / Punctures measurements (in mm) produced by extant hyena. 291

Tableau 94. Données morphométriques (en mm) des pits produits par les hyènes modernes / Pits measurements (in mm) produced by extant hyena. 292

Tableau 95. Données générales relatives à la représentation des os ingérés au sein des ensembles holocènes / Ingested bone representation in modern samples. 294

Tableau 96. Structure des populations d'ongulés par sites et par groupe spécifique (NMI défini à partir du matériel dentaire ; x/x=NMI/%NMI) / Ungulate population structures per species (MNI based on teeth material ; x/x=MNI/%MNI). 299

Tableau 97. Représentation des éléments squelettiques des Ongulés collectés sur les repaires pléistocènes (NR(%NR)) / Ungulate skeletal part distribution recovered from Pleistocene hyena dens (NISP(%NISP)). 302

Tableau 98. Représentation des différentes portions de vertèbres / Representation of the different vertebras portions. 311

Tableau 99. Représentation des différentes portions osseuses de scapula / Representation of the different scapula portions. 312

Tableau 100. Représentation des différentes portions osseuses de coxal / Representation of the different innominate portions. 313

Tableau 101. Représentation (NR) des différentes portions d'os long des Caprinés (Capra ibex) et Cervidés (Cervus elaphus, Rangifer tarandus) / Distribution of Caprin (Capra ibex) and cervid (Cervus elaphus, Rangifer tarandus) long bone portions. 318

Tableau 102. Représentation (NR) des différentes portions d'os long des grands Equidés (Equus caballus ssp.) / Distribution of Equid (Equus caballus ssp.) long bone portions. 318

Tableau 103. Représentation (NR) des différentes portions d'os long des grand Bovidés (Bos primigenius, Bison priscus) / Distribution of Bovid (Bos primigenius, Bison priscus) long bone portions. 319

Tableau 104. Représentation (NR) des différentes portions d'os long des Rhinocérotidés / Distribution of Rhinoceros long bone portions. 319

Tableau 105. Diversité des altérations osseuses reconnues dans les assemblages pléistocènes / Diversity of bone surface modifications observed in pleistocene samples. 327

Tableau 106. Représentation des différentes altérations abiotiques / Representation of non-biological modifications. 327

Tableau 107. Données générales relatives à la représentation des traces de carnivores au sein des ensembles pléistocènes / General data concerning carnivore tooth marks in Pleistocene samples. 328

Tableau 108. Représentation (NR affecté (N traces)) des différentes modifications osseuses produites par les hyènes pléistocènes / Tooth mark types representation (NISP marked (N marks)). 328

Tableau 109. Synthèse des gisements pléistocènes présentant un impact potentiel ou réel du porc-épic / Synthesis of pleistocene sites where porcupine impact is mentioned or suspected. 329

Tableau 110. Données morphométriques (en mm) des traces produites par le porc-épic pléistocène (*données d'après Cavanhié, 2006) / Measurements (in mm) of tooth marks produced by Pleistocene porcupine (*data from Cavanhié, 2006). 330

Tableau 111. Données morphométriques (en mm) des punctures produits par l'hyène des cavernes / Punctures measurements (in mm) produced by cave hyena. 332

Tableau 112. Données morphométriques (en mm) des pits produits par l'hyène des cavernes / Pits measurements (in mm) produced by cave hyena. 332

Tableau 113. Données générales relatives à la représentation des os ingérés au sein des ensembles pléistocènes / Ingested bone representation in Pleistocene samples. 334

Tableau 114. Représentation des différents éléments squelettiques ingérés / Skeletal part distribution of ingested remains. 334

Tableau 115. Synthèse des travaux néo-taphonomiques portant sur les félins / Synthesis of Felid neo-taphonomic studies. 338

Tableau 116. Synthèse des gisements où l'impact des Félidés est supposé / Synthesis of pleistocene sites where Felid impact is suspected. 340

Tableau 117. Représentation (NR affecté (N traces)) des différentes modifications osseuses produites par les félins d'Artenac I & II / Tooth mark types representation (NISP marked (N marks)). 344

Tableau 118. Données morphométriques (en mm) des traces produites par le « porc-épic » d'Artenac I & II / Measurements (in mm) of porcupine tooth marks. 345

Tableau 119. Données morphométriques (en mm) des punctures et des pits produits par les félins d'Artenac I & II / Punctures and pits measurements (in mm) produced by Artenac I & II large felids. 345

Tableau 120. Synthèse des travaux néo-taphonomiques portant sur les Canidés / Synthesis of Canid neo-taphonomic studies. 347

Tableau 121. Synthèse des gisements où l'impact des Canidés est supposé (modifié d'après Fosse et al., 2011) / Synthesis of pleistocene sites where Canid impact is suspected (modified from Fosse et al., 2011). 349-350

Tableau 122. Représentation (NR(%NR)) des différentes portions d'os long des proies de taille moyenne / Distribution of medium prey long bone portions. 353

Tableau 123. Représentation des différentes modifications osseuses produites par les loups actuels / Tooth mark types representation. 356

Tableau 124. Synthèse des critères taphonomiques retenus définissant l'impact de chaque prédateur / Review of taphonomical criteria retained to characterize specific predator impact. 358

Tableau 125. Hypothèse de caractérisation des repaires d'hyènes tachetées et rayées modernes et comparaison avec les ensembles fossiles / Hypothesis of spotted and striped hyena dens characterization and comparison. 361

Tableau 126. Morphométrie(en mm) des pits et des punctures sur les os longs des différentes classes de taille des proies / Pits and Punctures Morphometry (in mm) oberved on long bones of the different prey-size classes. n/min-max (mean). 392

Tableau 127. Synthèse des caractéristiques taphonomiques communes à tous les prédateurs ou spécifiques / Synthesis of taphonomical criteria osberved in each carnivore species or significant of one particular species. 406

Table des matières

Chapitre I - Fondements de l'étude et problématique 1

1. Le statut et le rôle des Carnivores dans les ensembles Pléistocènes : rappel du rôle de l'hyène dans la formation des assemblages. 2

2. Problématique de recherche et moyens mis en œuvre. 4

Chapitre II - Les Hyénidés modernes et fossiles : bilan paléontologique et éco-éthologique. 7

Introduction. 8

1. Les hyénidés fossiles et modernes : Phylogénie, Evolution, Géochronologie. 8
1.1. Le genre *Pliocrocuta*/*Pachycrocuta* Kretzoi, 1938. 12
1.1.1. *Pliocrocuta pyrenaica* (Depéret, 1890) 14
1.1.2. *Pliocrocuta perrieri* (Croizet & Jobert, 1828) 14
1.1.3. *Pachycrocuta brevirostris* (Aymard, 1856) 15

1.2. Le genre *Hyaena* Brünnich, 1771. 17
1.2.1. *Hyaena prisca* de Serres, 1828 20
1.2.2. *Hyaena hyaena* (Linneaus, 1758) 24

1.3. Le genre *Parahyaena* Hendey, 1974 25
1.3.1. *Parahyaena brunnea* (Thunberg, 1820) 26
1.3.2. L'hyène brune de Fonelas P-1 et son affiliation au genre *Hyaena* 27

1.4. Le genre *Crocuta* Kaup, 1828. 29
1.4.1. *Crocuta crocuta praespelaea* Schütt, 1971 32
1.4.2. *Crocuta crocuta petralonae* Kurtén & Poulianos, 1977 32
1.4.3. *Crocuta spelaea intermedia* (De Serres, 1828) 33
1.4.4. *Crocuta crocuta spelaea* (Goldfüss, 1823) 35
1.4.5. *Crocuta crocuta* (Erxleben, 1777) 39

2. Eco-Ethologie des Hyénidés actuels. 40
2.1. Hiérarchie sociale et taille du clan. 40

2.2. L'hyène et les espèces-proies : entre chasse et charognage. 42
2.2.1. Diversité des espèces-proies 43
2.2.2. Des techniques de chasse élaborées. 47
2.2.3. La collecte opportuniste. 47
2.2.4. La compétition interspécifique : relation avec les autres prédateurs. 48
2.2.5. Cohabitation et influence des collecteurs/compétiteurs secondaires. 49

Chapitre III - Présentation des échantillons. 51

Introduction. 52

1. Les assemblages Actuels. 52
1.1. Djibouti : hyène tachetée et rayée. 53
1.1.1. Les sites à hyènes tachetées Crocuta crocuta. 55
1.1.1.1. Heraide. 55
1.1.1.1.1. Le repaire d'Heraide. 56
1.1.1.1.2. Les sites d'acquisition d'Heraide. 58
1.1.1.2. Dumali. 59
1.1.1.2.1. Le repaire de Dumali. 59
1.1.1.2.2. Les sites d'acquisition de Dumali. 60
1.1.1.3. Ali-Daba Kill-sites. 61
1.1.1.4. Le repaire de Yangula Ari. 62
1.1.1.5. Le repaire d'Oboley. 64
1.1.2. Les accumulations d'hyène rayée. 64
1.1.2.1. Le repaire de Datagabou. 64

1.2. Afrique du Sud : hyène brune. 67
1.2.1. L'accumulation osseuse d'Uniab. 67
1.2.1.1. Présentation générale. 67
1.2.1.2. Topographie du gisement. 67
1.2.1.3. Présentation du matériel ostéologique. 70

2. Les accumulations Pléistocènes. 70
2.1. Artenac c. 10, Charente (MIS 5c). 71
2.1.1. Localisation du gisement. 71
2.1.2. Historique des recherches. 71
2.1.3. Cadre géologique et stratigraphique. 72
2.1.4. L'assemblage faunique de la couche 10. 75

2.2. Peyre I et II, Aveyron (MIS 5e). 76
2.2.1. Localisation géographique. 76
2.2.2. Historique des recherches. 76
2.2.3. Cadre géologique et stratigraphique. 78
2.2.4. L'assemblage faunique : entre accumulation d'hyène et collecte du porc-épic. 80

2.3. Fouvent, Haute-Saône (MIS 3). 82
2.3.1. Localisation géographique. 82
2.3.2. Historique des recherches. 83
2.3.3. Cadre géologique et stratigraphique. 85
2.3.4. Présentation de l'accumulation osseuse. 87

2.4. Conives, Indre (MIS 3). 92
2.4.1. Localisation géographique. 92
2.4.2. Historique des recherches. 92
2.4.3. Cadre géologique et stratigraphique. 92
2.4.4. Une petite accumulation pour un petit repaire. 95

2.5. Autres sites à hyènes Pléistocènes de comparaison. 95
2.5.1. Ceyssaguet (Haute-Loire) : accumulation osseuse de plein-air. 96
2.5.2. Lunel-Viel I (Hérault) : repaire d'hyène Pléistocène moyen. 97
2.5.3. Le Grand Abri aux Puces (Vaucluse) : repaire charnière entre Pléistocène moyen et supérieur. 98
2.5.3.1. Le matériel hors stratigraphie. 101
2.5.3.2. La salle principale : couches 1, 2, 2α et 3E. 101
2.5.3.3. Le réseau supérieur : RS0, RS1, RS2, RS fond. 102

3. Assemblages produits par d'autres prédateurs. 102
3.1. Artenac ensembles I et II (Pléistocène moyen) : impact du jaguar européen (*P. onca gombaszoegensis*). 103
3.2. Impact du loup *Canis lupus* actuel : *kill-sites* de Pologne (Bialowieza et Bieszcady). 106

4. Echantillon d'étude : synthèse. 111

Chapitre IV - Méthodologie de l'étude. 113

Introduction. 114

1. Traitement des données ostéométriques. 115

2. Méthodes. 118
2.1. Structure de population des hyénidés. 118
2.1.1. La méthode de Kruuk (1972). 119
2.1.2. La méthode de Mills (1982b). 120
2.1.3. La méthode de Stiner (1994). 123
2.1.4. La méthode de Brugal *et al.* (1997). 124
2.1.5. Synthèse des différentes méthodes et application. 125

2.2. Diversité des espèces-proies. 128
2.2.1. Classes de tailles des ongulés africains modernes. 128

2.2.2. Classes de tailles des ongulés holarctiques holocènes et pléistocènes. 130
2.2.3. Définition de classes de tailles modernes et fossiles communes. 132
2.2.4. Structure de population des espèces-proies. 135

2.3. L'analyse taphonomique des accumulations. 136
2.3.1. Les unités de décompte. 136
2.3.2. Division des portions anatomiques. 137
2.3.3. Fragmentation et fracturation des os longs. 139
2.3.4. Les traces de consommation. 140
2.3.4.1. Typologie des traces de dents de Carnivores. 140
2.3.4.1.1. La typologie de Sutcliffe. 141
2.3.4.1.2. La typologie de Maguire *et al.* 141
2.3.4.1.3. La typologie de Brain. 143
2.3.4.1.4. La typologie de Binford. 146
2.3.4.1.5. La typologie de Diedrich. 148
2.3.4.1.6. Les os ingérés. 149
2.3.4.1.7. Synthèse des travaux et définition d'une grille de lecture. 150
2.3.4.2. Analyse morphométrique des traces. 153
2.3.4.3. Les traces de rongeur. 153

3. Méthodologie : synthèse 154

Chapitre V - Analyse des populations de Hyénidés. 157
Introduction. 158

1. Variabilité ostéométrique des populations d'hyènes. 158
1.1. Le squelette crânien. 160
1.1.1. Les dents déciduales supérieures. 161
1.1.2. Les dents déciduales inférieures. 162
1.1.3. Les éléments maxillaires. 163
1.1.4. Incisives supérieures. 164
1.1.5. Canines supérieures. 165
1.1.6. Première prémolaire supérieure. 166
1.1.7. Deuxième prémolaire supérieure. 167
1.1.8. Troisième prémolaire supérieure. 169
1.1.9. Quatrième prémolaire supérieure. 172
1.1.10. Les éléments mandibulaires. 177
1.1.11. Incisives inférieures. 177
1.1.12. Canines inférieures. 179
1.1.13. Deuxième prémolaire inférieure. 180
1.1.14. Troisième prémolaire inférieure. 181
1.1.15. Quatrième prémolaire inférieure. 184
1.1.16. Première molaire inférieure. 187
1.1.17. Fluctuation de taille des dents jugales, variations climatiques et changements comportementaux. 194

1.2. Le squelette post-crânien. 196
1.2.1. Le squelette axial. 197
1.2.1.1. Les vertèbres cervicales. 197
1.2.1.2. Les ceintures. 200
1.2.1.2.1. Ceinture scapulaire. 200
1.2.1.2.2. Ceinture pelvienne. 200
1.2.2. Le membre antérieur 201
1.2.2.1. L'humérus. 202
1.2.2.2. Le radius et l'ulna. 203
1.2.2.3. Les carpiens. 207
1.2.2.4. Les métacarpiens. 208
1.2.3. Le membre postérieur. 211
1.2.3.1. Le fémur. 211
1.2.3.2. Le tibia. 212
1.2.3.3. Les tarsiens. 215
1.2.3.4. Les métatarsiens. 217

2. La question du dimorphisme sexuel. 219
2.1. Le dimorphisme chez les hyènes modernes : intérêt pour la sélection des variables ostéométriques. 219
2.1.1. Le squelette crânien et dentaire. 220
2.1.2. Les os des membres : os longs et métapodes. 222
2.2. Le dimorphisme chez l'hyène des cavernes : essai de définition. 225
2.2.1. Application au matériel dentaire. 226
2.2.2. Application au squelette post-crânien : les os longs et les métapodes. 230

3. Structure des populations d'hyènes. 233
3.1. Définition de l'âge d'après les restes dentaires. 236
3.2. Estimation des âges d'après les restes post-crâniens. 239

4. Analyse des populations d'hyènes : Synthèse. 240

Chapitre VI - Analyse taphonomique des accumulations et modifications produites par les grands prédateurs. 243

Introduction. 244

1. Analyse taphonomique des modifications/accumulations osseuses d'hyènes actuelles (*C. crocuta*/ *H. hyaena* / *P. brunnea*). 244
1.1. Reconnaissance et définition des assemblages : les kill sites et les repaires 245

1.2. Représentation des éléments squelettiques des proies. 249
1.2.1. Les *kill-sites*. 249
1.2.2. Les repaires. 252
1.2.3. *Kill-sites versus* repaires : comparaison des distributions squelettiques. 254

1.3. Caractérisation des destructions osseuses. 258
1.3.1. Le squelette crânien. 258
1.3.1.1. Séquence de consommation du crâne. 258
1.3.1.2. Séquence de consommation des mandibules. 259
1.3.2. Le squelette axial. 267
1.3.2.1. Réduction des vertèbres. 267
1.3.2.2. Consommation des ceintures scapulaires et pelviennes. 268
1.3.3. Le squelette appendiculaire. 273
1.3.3.1. Fragmentation des os longs. 273
1.3.3.2. Relation entre consommation, taille des proies et type d'os. 276
1.3.4. Analyse des altérations osseuses. 282
1.3.4.1. Caractérisation des traces. 283
1.3.4.1.1. Les traces de Carnivores. 284
1.3.4.1.2. L'impact des collecteurs secondaires. 284
1.3.4.1.3. Analyse morphométrique des traces de carnivores. 291
1.3.4.2. Caractérisation et fréquence des os digérés. 293

1.4. Les accumulations modernes : synthèse des observations. 295

2. Analyse taphonomique des repaires d'hyènes pléistocènes. 296
2.1. Les espèces-proies. 296
2.1.1. Diversité spécifique. 296
2.1.2. Structure de population des ongulés. 296

2.2. Distribution squelettique. 300

2.3. Caractérisation des destructions/consommations osseuses. 305
2.3.1. Le squelette crânien. 305
2.3.2. Le squelette axial. 311
2.3.2.1. Réduction des vertèbres. 311
2.3.2.2. Consommation des ceintures scapulaires et pelviennes. 312
2.3.3. Le squelette appendiculaire. 315
2.3.3.1. Fragmentation des os longs. 315
2.3.4. Analyse des altérations osseuses. 327
2.3.4.1. Limites méthodologiques : les traces d'origine abiotique. 327

2.3.4.2. Caractérisation des traces de carnivores. 328
2.3.4.3. L'impact des collecteurs secondaires. 329
2.3.4.4. Analyse morphométrique des traces de carnivore. 331
2.3.4.5. Caractérisation et fréquence des os digérés. 334

2.4. Les accumulations pléistocènes : synthèse. 336

3. Définition de l'impact taphonomique des félins. 337
3.1. Le jaguar d'Artenac I et II. 341

3.2. Caractérisation des destructions/consommations osseuses. 341
3.3. Les traces de consommation. 344
3.3.1. Caractérisation des traces de carnivore. 344
3.3.2. L'impact des collecteurs secondaires. 344
3.3.3. Analyse morphométrique des traces de carnivores. 345

4. Définition de l'impact taphonomique des grands canidés. 346
4.1. L'impact du loup de Pologne : Bialowieza et Biezscady. 351

4.2. Caractérisation des destructions/consommations osseuses. 353
4.2.1. Le cerf élaphe *Cervus elaphus*. 353
4.2.2. Le bison *Bison bonasus*. 355

4.3. Les traces de consommation. 356

5. Définition de la signature taphonomique de l'hyène. 357

Chapitre VII - Discussion. 363
Introduction. 364

1. Les repaires d'hyènes : présentation du corpus comparatif et limites méthodologiques. 364

2. Vers une définition spécifique ? 372

3. Caractérisation du repaire d'hyènes : discussion et validité des critères existants. 374
3.1. Les unités de quantification et la liste faunique. 377
3.1.1. Les rapports d'unités de quantification. 377
3.1.2. Diversité taxonomique des proies et classe de taille. 377
3.1.3. La représentation des Carnivores. 378

3.2. Intérêt de la distribution squelettique des espèces-proies. 380
3.2.1. Les rapports Crânien / Postcrânien. 380
3.2.2. Relation entre distribution squelettique et classe de taille des proies. 383

3.3. Les altérations osseuses : traces de consommation et fragmentation. 390
3.3.1. Apport et limite des traces de consommation. 391
3.3.2. Les morphotypes de consommation : une constante significative ? 395
3.3.3. Degré de fragmentation osseuse : l'hyène un « vrai » casseur d'os. 401

3.4. Les coprolithes. 404

4. Caractérisation taphonomique : la place de l'hyène au sein des grands prédateurs. 406

5. La signature taphonomique de l'hyène : l'apport des os ingérés. 406

Conclusions générales et perspectives. 415

1. Apport des tanières modernes et impact des autres prédateurs. 416

2. Les repaires Pléistocènes : écologie des espèces fossiles et applicabilité des critères en vue d'une définition de la signature taphonomique de l'hyène des cavernes. 417

3. Limites méthodologiques. 418

4. Perspectives. 419

Bibliographie. 423

Annexes 466

Liste des Figures 576

Liste des Tableaux 586

Modern and Fossil Hyenids from Europe and Africa :
a comparative taphonomic study of their bone assemblages

Abstract

Because of its frequent presence in the Pleistocene paleontological setting in whole Europe, the cave hyena (*Crocuta crocuta spelaea* GOLDFUSS) is a carnivore particularly studied in taphonomy. For the XIXth century, the recognition of the role played by large predators, and more particularly the (cave) hyena, in bone assemblage formation, allowed to precise main ecological and evolutionary trends of these carnivores (cave occupation, consumption of bones, predation *vs* scavenging, interspecific competition, Humans-Carnivores interaction). The behavior of the fossil spotted hyena (accumulator of bones, osteophagy) is mainly based on the development of the ecological and neotaphonomic works since the 1970s.

The present work concerns a paleontological and taphonomic survey of Modern and Pleistocene Hyenids.

A first part is dedicated to the synthetic presentation of the 3 main genera (*Crocuta, Hyaena, Parahyaena*) concerning their systematics, biogeography and osteometrics. This last point, particularly developed, allows to confirm on one hand the fluctuations in body mass of hyenas in connection with climate change and on the other hand the difficulty estimating the sexual dimorphism from cranial and postcranial elements.

A second part concerns the study of 14 modern and fossil bone samples produced by Hyenids. Modern samples (6 dens and 3 kill-sites) come from different ecological and geographical contexts (Republic of Djibuti, South Africa). Dens are as follows : *Crocuta* : Dumali (Ungulate NISP = 421), Heraide (Ungulate NISP = 216), Yangula Ari (Ungulate NISP = 133), Oboley (Ungulate NISP = 259) ; *Hyaena* : Datagabou (Ungulate NISP = 352) ; *Parahyaena* : Uniab (Ungulate NISP = 568). Kill-sites are as follows : *Crocuta :* Ali Daba : Ungulate NISP = 40 ; Dumali : Ungulate NISP = 185 ; Heraide : Ungulate NISP = 460).

The taphonomic analysis of these bone samples allows to characterize modifications produced by modern Hyenids. This model is then taken into account in the study of 5 unpublished fossil spotted hyena dens of : Artenac c10 (MIS 5c ; Ungulate NISP = 1301), Peyre (MIS 5e ; Ungulate NISP = 2815), Grotte aux Puces, réseau supérieur (100ka ; Ungulate NISP = 2360), Fouvent (MIS 3 ; Ungulate NISP = 3347) and Conives (MIS 3 ; 1717)..

To characterize objectively the taphonomic signature of fossil hyenas, two other older series (Middle Pleistocene), were briefly considered (Ceyssaguet (*Pachycrocuta brevirostris*) and Lunel-Viel 1 (*Crocuta spelaea intermedia*)) as well as two bone samples produced by other large Carnivores (the European jaguar (*Panthera onca gombaszoegensis*) of Artenac I and II and the modern wolf (*Canis lupus*) of Poland).

Comparisons of those bone assemblages created by Hyenids (modern *Crocuta*: 139 dens, modern *Hyaena*: 63 dens; modern *Parahyaena*: 68 dens ; *Crocuta crocuta spelaea*: 30 sites), *Felidae* and large Canids allow to reconsider the criteria of characterization usually used in archaeological Taphonomy.
It seems that Carnivores share common taphonomic characteristics (toothmark morphometry, morphotypes of consumption, sketelal parts of preys), and ttherefore those criteria donot appear favorable to a specific or/and generic identification of Carnivores having consumed bones. The (fossil) hyena osteophagic behavior distinguishes itself from that of the other large predators by: an important production of shaft fragments, the recurring presence of coprolithes and finally a high number of ingested bones. Among the latter, the anatomical spectrum of regurgitated elements on one hand as well as their degree of dissolution mattering on the other hand characterizes significantly the paleontological series produced voluntarily by hyenas
These criteria could constitute the elements of diagnosis taphonomique the most interesting.

Keywords: modern Hyenids, Pleistocene Hyenids, *Crocuta*, *Hyaena*, *Parahyaena*, Taphonomy, Osteometrics, bone consumption, toothmarks, digested bones, Europe, Africa.

Hyénidés modernes et fossiles d'Europe et d'Afrique :
taphonomie comparée de leurs assemblages osseux

Résumé :

En raison de sa présence récurrente dans les ensembles paléontologiques d'Europe au Pléistocène, l'hyène des cavernes (*Crocuta crocuta spelaea* GOLDFUSS) est un carnivore particulièrement étudié en taphonomie. Depuis le XIX^{ème} siècle, la reconnaissance du rôle joué par les grands prédateurs, et plus particulièrement de l'hyène, dans la formation des assemblages osseux, a permis de dégager les grandes tendances écologiques et évolutives de ces carnivores (habitat en grotte, consommation osseuse, chasse *vs*. charognage, compétition interspécifique, interaction Homme-Carnivores). L'éthologie de l'hyène tachetée fossile (accumulateur d'ossements, ostéophagie) repose largement sur le développement des travaux écologiques et néo-taphonomiques depuis les années 1970.

Le présent travail porte sur un bilan paléontologique et taphonomique des hyénidés modernes et Pléistocènes.

Une première partie est consacrée à la présentation synthétique des 3 principaux genres (*Crocuta, Hyaena, Parahyaena*) et concerne : leur systématique, biogéographie et ostéométrie. Ce dernier point, particulièrement développé, permet de confirmer d'une part les fluctuations de masse corporelle des hyènes en relation avec les changements climatiques au cours du Pléistocène et d'autre part la difficulté à évaluer le dimorphisme sexuel à partir des éléments squelettiques crâniens et postcrâniens.

Une seconde partie porte sur l'étude de 14 échantillons osseux modernes et fossiles produits par les hyénidés. Six accumulations en contexte de repaires et 3 ensembles de plein-air (soit 9 aires d'acquisition) composent les séries modernes. Elles représentent des contextes écologiques et géographiques distincts (Djibouti et Afrique du Sud) et sont rapportées aux trois espèces d'hyènes (repaires : *Crocuta* : Dumali (NR Ongulés = 421), Heraide (NR Ongulés = 216), Yangula Ari (NR Ongulés = 133), Oboley (NR Ongulés = 259) ; *Hyaena* : Datagabou (NR Ongulés = 352) ; *Parahyaena* : Uniab (NR Ongulés = 568) ; kill-sites de *Crocuta :* Ali Daba : NR Ongulés = 40 ; Dumali : NR Ongulés = 185 ; Heraide : NR Ongulés = 460). L'analyse taphonomique de ces assemblages permet de caractériser les modifications produites par les hyénidés modernes. Ce modèle est ensuite pris en compte dans l'étude de 5 repaires d'hyène tachetée fossile inédits : Artenac c10 (OIS5c ; NRDT = 1301), Peyre (OIS5e ; NRDT = 2815), Grand Abri aux Puces Réseau Supérieur (100ka ; NRDT = 2360), Fouvent (OIS3 ; NRDT = 3347) et Conives (OIS3 ; NRDT = 1717). Afin de caractériser objectivement la signature taphonomique des hyènes fossiles, deux autres séries, plus anciennes (Pléistocène moyen), ont été brièvement prises en considération (Ceyssaguet (*Pachycrocuta brevirostris*) et Lunel-Viel 1 (*Crocuta spelaea intermedia*)) ainsi que deux échantillons osseux produits par d'autres grands Carnivores (le jaguar européen (*Panthera onca gombaszoegensis)* d'Artenac I et II et le loup (*Canis lupus)* moderne de Pologne).

Les analyses comparées d'ensembles osseux créés par les Hyénidés (*Crocuta* modernes : 139 tanières, *Hyaena* modernes : 63 tanières ; *Parahyaena* modernes : 68 tanières ; *Crocuta crocuta spelaea* : 30 sites), Félidés et grands Canidés permettent de reconsidérer les critères de caractérisation couramment utilisés en Taphonomie archéologique. Il apparait que les Carnivores partagent des caractéristiques taphonomiques communes (morphométrie des traces de dents, morphotypes de consommation, distribution squelettique des proies), peu favorables à l'identification spécifique ou/et générique des Carnivores ayant consommés des restes osseux. Le comportement ostéophagique de l'hyène (fossile) se distingue de celui des autres grands prédateurs par : une importante production des éclats diaphysaires d'os longs, la présence récurrente de coprolithes et enfin un nombre élevé d'os et/ou d'éclats ingérés. Parmi ces derniers, le spectre anatomique des éléments régurgités d'une part ainsi que leur degré de dissolution important d'autre part caractérisent significativement les séries paléontologiques produites volontairement par les hyènes. Ces critères pourraient constituer les éléments de diagnose taphonomique les plus intéressants.

Mots-clés : Hyénidés modernes, Hyénidés Pléistocènes, *Crocuta, Hyaena, Parahyaena*, Taphonomie, ostéométrie, consommation osseuse, traces de dents, os digérés, Europe, Afrique.