



HAL
open science

Approche taphonomique multi-taxons des accumulations de petits vertébrés, implication pour les reconstitutions paléoenvironnementales au Pléistocène

Loïc Lebreton

► **To cite this version:**

Loïc Lebreton. Approche taphonomique multi-taxons des accumulations de petits vertébrés, implication pour les reconstitutions paléoenvironnementales au Pléistocène. Paléontologie. Université de Perpignan, 2018. Français. NNT: 2018PERP0024 . tel-01955843

HAL Id: tel-01955843

<https://theses.hal.science/tel-01955843>

Submitted on 14 Dec 2018

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

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par
UNIVERSITE DE PERPIGNAN VIA DOMITIA

Préparée au sein de l'école doctorale **INTER-MED (ED 544)**
Et de l'unité de recherche **UMR 7194**

Spécialité : Préhistoire

Présentée par **Loïc Lebreton**

**Approche taphonomique multi-taxons des
accumulations de petits vertébrés, implication
pour les reconstitutions paléoenvironnementales
au Pléistocène**

Soutenue le 31/05/2018 devant le jury composé de

Mme Christiane DENYS, Professeur, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris	Président
M.Lutz MAUL, chercheur, Senckenberg Forschungsstation für Quartärpaläontologie, Weimar, Allemagne	Rapporteur
Mme Anne-Marie MOIGNE, Maître de conférences, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France	Examineur
M. Serge LEGENDRE, Directeur de recherche, CNRS, Université Lyon 1, France	Examineur
Mme Sophie GREGOIRE, Maître de conférences HDR, Université de Perpignan Via Domitia, France	Co-directrice
Mme Gloria CUENCA-BESCOS, Professeur, Universidad Zaragoza, Espagne	Co-directrice

Remerciements

En premier lieu, je tiens à remercier Sophie Grégoire et Gloria Cuenca-Bescós pour leur encadrement, leurs conseils et leur confiance tout au long de cette thèse.

Je tiens à exprimer ma gratitude à Christiane Denys et Lutz Maul d'avoir accepté de juger ce travail ainsi qu'aux membres du jury Serge Legendre et Anne-Marie Moigne.

Je voudrais aussi remercier Thijs van Kolfshoten pour ses conseils en tant que membre de mon comité de suivi de thèse.

Je souhaite remercier l'UMR 7194 - Histoire Naturelle de l'Homme Préhistorique pour les aides financières qui m'ont permis de me rendre dans différents colloques pour y présenter une partie de mes résultats.

Je remercie Christian Perrenoud, directeur de la fouille de la Caune de l'Arago, pour m'avoir permis d'étudier le matériel des dernières campagnes, pour les discussions sur la stratigraphie et pour son aide sur l'accumulation de l'archiduc.

Je remercie également Sylvain Soriano, directeur de la fouille de Roc-en-Pail, qui m'a fait confiance pour l'étude des petits vertébrés du site alors que je venais juste de finir mon master 2.

Je souhaite remercier Christophe Griggo, directeur de la fouille de la grotte Tempiette, qui m'a confié les micromammifères de ce site.

Je remercie l'équipe du Laboratoire Mammifères/Oiseaux du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et notamment Christine Lefèvre de m'avoir facilité l'accès aux collections de comparaison.

Je remercie Anne-Marie Moigne et Emmanuel Desclaux pour leur aide et leurs conseils.

Je remercie les différentes personnes qui ont pris de leur temps pour contribuer à améliorer ce manuscrit par leurs corrections, Christine Verna, Tony Chevalier, Constance Hanquet, Arnaud Filoux, Cyrielle Mathias et Cyril Viallet.

Je voudrais également remercier toutes les personnes que j'ai croisées et avec qui j'ai pu avoir d'intéressantes discussions : Laurence Bourguignon, Emmanuelle Stoetzel, Louis de Weyer,

Pierre Magniez, Eugène Morin, Jean-Baptiste Mallye, Maxime Pelletier, Nicolas Boulbes, Agnès Testu, Marine Massoulie, Jacqueline Meier, Xi Chen.

Je remercie tous ceux qui ont participé à la récolte d'ossements de l'aire de grand-duc, Christian, Agnès, Nicolas, Daniela, Tommy et plus particulièrement à Florentin et Guillaume qui ont aussi participé au tri.

Enfin je voudrais remercier ma famille qui m'a soutenu tout au long de cette thèse ainsi que Daniela pour sa patience durant ces dernières années.

Introduction	1
Chapitre 1 : Présentation des sites	5
1.1 Roc-en-Pail	6
1.2 La Caune de l' Arago.....	9
Chapitre 2 : Matériel et méthodes	14
2.1 Matériel.....	15
2.2 Méthodes	16
2.2.1 Déterminations taxonomiques	16
2.2.2 Taphonomie	16
2.2.3 Reconstitution du paléopaysage et des paramètres paléoclimatiques	31
Chapitre 3 : Développements méthodologiques et référentiels taphonomiques	40
3.1 Expérimentation sur l'impact du piétinement	41
3.1.1 Introduction.....	41
3.1.2 Matériel et méthodes.....	42
3.1.3 Résultats.....	45
3.1.4 Discussion.....	58
3.1.5 Conclusion	61
3.2 Référentiel sur l'impact de l'environnement karstique	62
3.2.1 Introduction et présentation du site.....	62
3.2.2 Matériel et méthodes.....	64
3.2.3 Résultats.....	65
3.2.4 Discussion	70
3.2.5 Conclusion	71
3.3 Référentiel multi-taxons sur une accumulation de grand-duc	72
3.3.1 Introduction.....	72
3.3.2 Matériel et méthodes.....	73
3.3.3 Résultats.....	75

3.3.4 Discussion	112
3.3.5 Conclusion	125
Chapitre 4 : Analyses taphonomiques et paléoécologiques appliquées aux assemblages fossiles	126
4.1 Analyses taphonomiques appliquées aux assemblages fossiles	127
4.1.1 Analyses taphonomiques du site de Roc-en-Pail	127
Résultats	127
Discussion	131
4.1.2 Analyses taphonomiques du site de la Caune de l’Arago	132
Résultats	132
Discussion	143
4.1.3 Conclusions des analyses taphonomiques sur les sites archéologiques	147
4.2. Analyses paléoécologiques appliquées aux sites archéologiques	148
4.2.1 Analyses paléoécologiques appliquées au site de Roc-en Pail	148
Résultats	148
Discussion	151
4.2.2 Analyses paléoécologiques appliquées au site de la Caune de l’Arago	154
Résultats	154
Discussion	168
4.2.3 Avantages et limites des méthodes de reconstitutions paléoenvironnementale appliquées aux sites archéologiques	182
4.2.4 Conclusions des analyses paléoenvironnementales	185
Synthèse générale	186
Conclusions et perspectives	189
Références bibliographiques	192
Liste des figures	215
Liste des tableaux	225
Annexes	229

Introduction

Les petits vertébrés (herpétofaune, oiseaux, ichtyofaune, lagomorphes, rongeurs, insectivores, chiroptères) sont considérés comme de bon marqueurs paléoécologiques car ils sont inféodés à leur environnement (Chaline, 1972 ; Denys, 2011). Cependant, les paléocommunautés fossiles ne sont pas le reflet exact des paléocommunautés originales (van Kolfschoten, 1995). La taphonomie, qui est l'étude des lois de l'enfouissement permet de comprendre les processus de transition des restes organiques de la biosphère à la lithosphère (Efremov, 1940). Les analyses taphonomiques appliquées aux microvertébrés consistent à la compréhension, d'une part, des mécanismes d'accumulation des éléments osseux et, d'autre part, des phénomènes post-dépositionnels (Denys, 2011). En effet, les accumulations des éléments anatomiques des petits vertébrés sont généralement le résultat d'une coprocénose d'un ou de plusieurs prédateurs et de phénomènes post-dépositionnels (Denys, 1985 ; Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Fernández-Jalvo *et al.*, 1998 ; Desclaux *et al.*, 2011 et Fernández-Jalvo *et al.*, 2016).

Ces concentrations sont affectées par les phénomènes post-dépositionnels, qui ont plusieurs types d'action. Ils peuvent avoir un effet destructeur sur l'assemblage (piétinement, abrasion, dissolution, ...) et peuvent induire une réduction apparente de la biodiversité. A l'inverse, ils peuvent remobiliser le matériel suite à des processus de transport/bioturbation, ce qui va augmenter artificiellement la paléobiodiversité (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Denys, 2011).

De plus, par l'origine même de leur accumulation (prédation), les petits vertébrés peuvent subir des biais de représentativité (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Denys *et al.*, 1995, 1997 ; Stoetzel, 2009). En se basant sur des référentiels d'accumulations actuelles, de nombreux auteurs ont participé à la mise en place d'une méthodologie pour déterminer l'agent accumulateur principal et l'impact de ses habitudes alimentaires sur le cortège faunique (Denys, 1985 ; Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Denys *et al.*, 1996 ; Fernández-Jalvo *et al.*, 1998, 2016 ; Bruderer & Denys, 1999 ; Desclaux *et al.*, 2011 ; Denys *et al.*, 2017). Malgré le développement de ces méthodes, l'identification précise d'un agent accumulateur principal reste compliquée. Deux facteurs peuvent être mis en

cause : les processus post-dépositionnels qui brouillent le signal du prédateur et le cloisonnement des référentiels à un seul taxon/groupe de méso ou de microfaune (Denys, 2011). Ainsi, on retrouve dans la littérature de nombreux référentiels pour les rongeurs (Denys, 1985 ; Andrews, 1990 ; Denys *et al.*, 1996 ; Bruderer & Denys, 1999), pour les lagomorphes (Hockett, 1995 ; Sanchis, 2000 ; Guenouni, 2001 ; Cochard, 2004a ; Lloveras *et al.*, 2008 a, b ; Lloveras *et al.*, 2009) et pour les oiseaux (Bocheński *et al.*, 1993 ; Bocheński & Tomek, 1994, 1997 ; Bocheński *et al.*, 1997, 1998 ; Laroulandie, 2000, 2002 ; Bocheński & Tornberg, 2003). Bien que ces référentiels se concentrent sur un taxon, les petits vertébrés (herpétofaune, oiseaux, ichtyofaune, lagomorphes, rongeurs, insectivores, chiroptères) peuvent provenir de la même coprocénose et constituent un assemblage multi-taxons au plus proche de la paléocommunauté initiale (Denys, 2011). Ils sont à même d'apporter des informations plus fines sur l'identité de l'agent accumulateur.

L'origine des accumulations de petit gibier sur les sites archéologiques peut être multiple (mort *in situ*, rapace, carnivore, Hommes). L'étude taphonomique des espèces de petit gibier dans le contexte global d'une accumulation de petits vertébrés aide à caractériser leur apport. Il est donc possible de discriminer l'apport anthropique de ce petit gibier de l'apport d'autres prédateurs. Il a été démontré que pour certaines périodes il y a une utilisation non négligeable du petit gibier par l'Homme, c'est le cas notamment au Paléolithique supérieur (Isaac & Crader, 1981 ; Villaverde *et al.*, 1996 ; Hockett & Bicho, 2000 ; Pérez Ripoll, 2001, 2005 ; Hockett & Haws, 2002 ; Cochard, 2004b, 2005 ; Lloveras *et al.*, 2011 ; Blasco & Fernández Peris, 2012). Néanmoins, des travaux récents (Speth & Tchernov, 2002 ; Costamagno & Laroulandie, 2004 ; Fiore *et al.*, 2004 ; Huguet, 2007 ; Desclaux *et al.*, 2011 ; Peresani *et al.*, 2011 ; Sirakov *et al.*, 2011 ; Blasco & Fernandez Peris, 2012 ; Cochard *et al.*, 2012 ; Morin & Laroulandie, 2012 ; Hardy *et al.*, 2013 ; Blasco *et al.*, 2013, 2016a,b) ont montré que l'acquisition du petit gibier, qu'elle soit occasionnelle ou conséquente, était présente dès le Paléolithique inférieur et moyen. Ainsi, pour ces périodes, il y a un intérêt tout particulier à s'intéresser au rôle de l'Homme dans ces accumulations. Cela permet une meilleure connaissance des stratégies de subsistance, de comprendre leurs changements au cours du Paléolithique et d'avoir une vision globale des relations Homme/Animal.

Par conséquent, la compréhension de la mise en place et des possibles modifications d'une accumulation de petits vertébrés présente un intérêt pour la connaissance des comportements de subsistance et cela constitue également un préalable nécessaire pour les reconstitutions paléoécologiques (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo *et al.*, 1998, 2016 ; Demirel *et al.* 2011 ; Hanquet, 2011 ; Stoetzel *et al.* 2011 ; Denys *et al.*, 2017).

La dynamique climatique du Quaternaire est marquée par l'alternance de phases glaciaires et interglaciaires (Berger & Jansen, 1994 ; Head & Gibbard, 2005). Ces oscillations influencent la paléogéographie des communautés animales en structurant les habitats selon les facteurs biotiques et abiotiques de l'environnement (Chaline, 1972 ; 1977). Ainsi, en Europe de l'Ouest, durant les périodes froides du Pléistocène, les espèces tempérées et méditerranéennes se sont regroupées dans des refuges climatiques tels que les péninsules ibérique et italique. Lors des différents réchauffements climatiques la recolonisation de l'Europe moyenne se produit à partir de ces zones refuges (Libois, 1984 ; Bennet & Provan, 2008 ; Stewart *et al.*, 2010). De par leur abondance et leur diversité sur les sites archéologiques, les petits vertébrés autorisent la mise en place de reconstitutions paléoenvironnementales fines. De plus, comme ils sont très inféodés à leur habitat, ils permettent une approche à l'échelle locale des variations environnementales (Denys, 2011).

Les micromammifères (rongeurs, insectivores et chiroptères), les lagomorphes et les oiseaux, sont les groupes de petits vertébrés généralement les mieux représentés sur les sites archéologiques en Europe de l'Ouest (Desclaux, 1992a, Desclaux *et al.*, 2011, Hanquet, 2011). Leur prise en compte pour une analyse taphonomique multi-taxons apporte une image plus fine de l'agent accumulateur principal et amène à une meilleure connaissance des paléoenvironnements. Cette approche étant peu développée (Denys *et al.*, 2017), un développement de référentiel s'avère nécessaire pour une meilleure caractérisation.

Dans un premier temps, un intérêt est porté sur les modifications post-dépositionnelles qui peuvent s'appliquer sur l'assemblage et brouiller le signal du prédateur. Ces modifications sont étudiées sous deux formes :

- une expérimentation pour tester l'impact du piétinement sur la représentation osseuse. Il est souvent observé sur les sites archéologiques, mais ne fait l'objet que de peu d'études pour les petits vertébrés (Andrews, 1990 ; Denys, 2011).

- un référentiel de l'impact de l'environnement karstique sur l'aspect superficiel des ossements et sur les modifications qu'il peut entraîner. Pour cela, l'assemblage des microvertébrés de la Grotte de Tempiette, qui a fonctionné comme un aven piège, a été étudié.

Dans un deuxième temps, un référentiel multi-taxons est développé pour un prédateur afin de déterminer les variables discriminantes (composition taxonomique, altération due à la digestion, représentation squelettique). Le choix s'est porté sur le grand-duc d'Europe (*Bubo bubo*) car c'est un agent accumulateur régulièrement caractérisé sur les sites archéologiques (Desclaux, 1992 a ; Denys, 2011 ; Desclaux *et al.*, 2011 ; Hanquet, 2011). De plus, c'est un prédateur très éclectique qui devrait fournir un large spectre de proies.

Enfin, en prenant en compte les résultats précédents, une analyse taphonomique et paléoécologique sera appliquée sur deux sites archéologiques présentant des contextes différents. L'analyse taphonomique a pour but de déterminer l'origine de l'accumulation des petits vertébrés afin de déterminer un éventuel biais de représentation et d'évaluer l'apport anthropique potentiel du petit gibier. L'analyse paléoenvironnementale se fera en deux temps, avec une approche de reconstitution du paysage, puis une reconstitution des paramètres climatiques. Le croisement des résultats des méthodes quantitatives (prenant en compte l'abondance des espèces) et des méthodes qualitatives (uniquement présences/absences), devrait permettre une interprétation fine des paléoenvironnements. Le premier site est la Caune de l'Arago, c'est une cavité karstique, avec un remplissage datant du Pléistocène moyen. La prise en compte d'un niveau récemment fouillé ainsi que de nouvelles données stratigraphiques devrait préciser le cadre climatique précédemment établi pour cette séquence du Pléistocène moyen (Hanquet, 2011). Le second site est Roc-en-Pail et contrairement au premier il est situé en plein air (pied de falaise) avec un remplissage du Pléistocène supérieur. Les nouvelles fouilles ont mis au jour des accumulations importantes de petits vertébrés. Il convient de les replacer au sein de leur contexte climatique et chronologique et de les corréliser avec les restes de petits vertébrés provenant des anciennes fouilles (Marquet, 1989).

L'objectif de cette thèse est dans un premier temps de créer des référentiels afin de développer l'approche taphonomique multi-taxons. Dans un second temps, l'application de cette méthode aux sites archéologiques (en contextes différents) devrait offrir des avantages pour l'identification de l'agent accumulateur ainsi que pour la détermination d'un possible apport anthropique du petit gibier. Ceci rend possible une meilleure compréhension des stratégies de subsistance au Paléolithique inférieur et moyen. Enfin, différentes méthodes pour définir les paléopaysages et les paramètres climatiques seront appliquées afin d'avoir une meilleure compréhension des paléoenvironnements et de corréliser les niveaux avec des phases climatiques des courbes isotopiques.

Chapitre 1 : Présentation des sites

Deux sites paléolithiques situés en France font l'objet de cette étude : le site de Roc-en-Pail localisé non loin de la façade atlantique, en milieu tempéré-océanique et la Caune de l'Arago situé à proximité de la plaine du Roussillon, en milieu méditerranéen.

1.1 Roc-en-Pail

Le site de Roc-en-Pail (Chalonnnes-sur-Loire, Maine-et-Loire) a été découvert en 1870 ou 1871 (Farge, 1872 ; Davy, 1895 ; Biaille, 1904) en marge de l'exploitation d'une carrière de calcaire alimentant des fours à chaux (fig. 1A). C'est ainsi qu'a disparu le coteau calcaire au pied duquel les occupations paléolithiques sont préservées. Le site a d'abord été considéré comme un abri-sous-roche mais il s'agit en réalité d'occupations de plein air conservées dans des dépôts de versant et, pour les plus anciennes, dans un lambeau de basse terrasse du Layon, affluent de la Loire. Les fouilles du Dr. M. Gruet, dans les années 1940-1950, puis une dernière fois en 1969, ont révélé une stratigraphie atteignant cinq mètres d'épaisseur où se succèderaient sept couches archéologiques du Paléolithique moyen et une du Paléolithique supérieur (Gruet, 1945, 1950, 1958, 1969, 1984). Le Dr. Gruet a dénommé les couches archéologiques ReP1 à ReP7, de la plus récente à la plus ancienne. Seule la couche supérieure ReP1 est attribuée au Paléolithique supérieur, les six autres couches sont rapportées au Moustérien. Si les Unités Stratigraphiques (US) s'organisent selon un pendage net en direction de la vallée, ainsi qu'illustré sur les rares coupes schématiques publiées par Gruet, la géométrie des dépôts apparaît en réalité plus complexe, avec d'une part une progradation vers la vallée et un emboîtement de séquences de dépôts localement séparées par des érosions. Les trois restes humains fossiles issus des fouilles à Roc-en-Pail ont été rapportés à *Homo sapiens* (Gruet, 1950). Pourtant recueillis dans un contexte stratigraphique présumé moustérien, en contradiction apparente avec leur attribution taxonomique. De nouvelles analyses permettent cependant d'attribuer les restes à *Homo neandertalensis* (Verna *et al.*, 2014).

L'étude palynologique de la séquence stratigraphique du site a été effectuée par Visset (1980), elle met en évidence un environnement froid, typique d'une période glaciaire. Ces résultats sont confirmés par l'étude des micromammifères effectuée par Marquet (1989).

Les sondages entrepris sous la direction de Sylvain Soriano sur le site en 2014 ont permis de retrouver les limites de la dernière tranchée de fouille de Gruet et d'établir une stratigraphie préliminaire de la partie supérieure des dépôts.(fig. 1 B-C-D). Des fouilles programmées sont réalisées depuis 2016.

Le matériel étudié dans cette étude provient de l'opération de 2014, plus particulièrement des deux sondages (2 et 3) qui recoupent la grande tranchée de fouille de Gruet en 1969. La majorité des US fouillées a livré des vestiges rapportés au Paléolithique moyen mais l'attribution chrono-culturelle de deux unités au sommet de la stratigraphie reste indéterminée. La faune, présente dans tous les niveaux mais très fragmentée, représente en moyenne 74% des vestiges. Une des occupations les plus denses peut déjà être attribuée au Moustérien de type Quina tandis que certaines occupations plus récentes présentent des industries à encoches et denticulés, parfois avec un débitage discoïde. Roc-en-Pail est à la limite de l'expansion du Moustérien de type Quina et possède donc un intérêt particulier pour la compréhension de leur environnement. D'autant plus que de nombreuses études se sont intéressées au lien entre les faciès de la fin du Moustérien et les variations du cadre paléoclimatique (Delpech, 1996 ; Royer *et al.*, 2013 ; Morin *et al.*, 2014 ; Discamps & Royer 2017).

Les microvertébrés des fouilles Gruet ont déjà été étudiés par Marquet (1989). Cependant la corrélation entre les anciennes et les nouvelles US n'est pas encore pleinement établie. La majorité des restes de microvertébrés obtenue en 2014 provient du tamisage et du tri des sédiments. Il s'est effectué à l'eau avec une station de tamisage dans des mailles de 2,97 mm et 1,91 mm. Parmi les US fouillées, seules les US 209, 303 et 304 ont livré assez de matériel pour faire l'objet d'une étude. C'est sur celles-ci que se base notre travail.

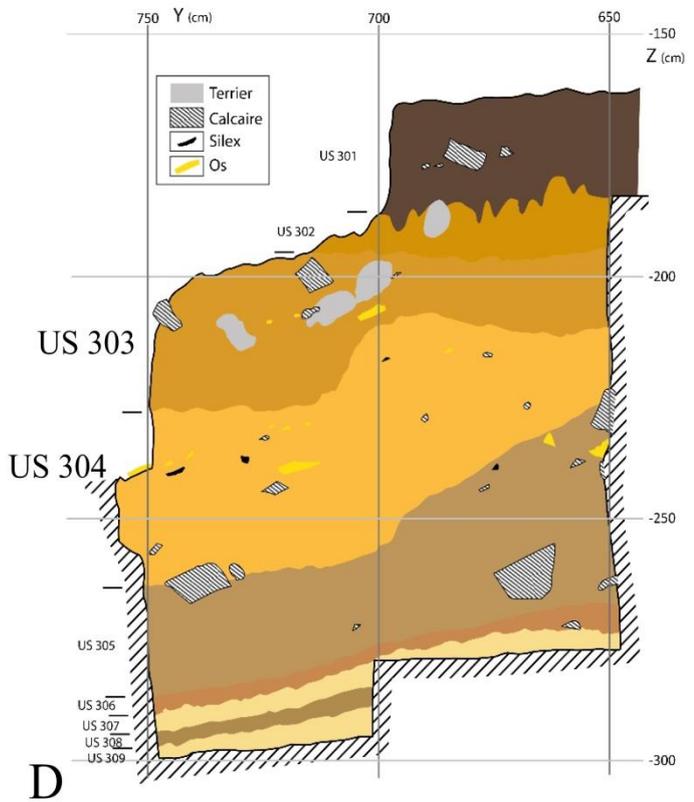
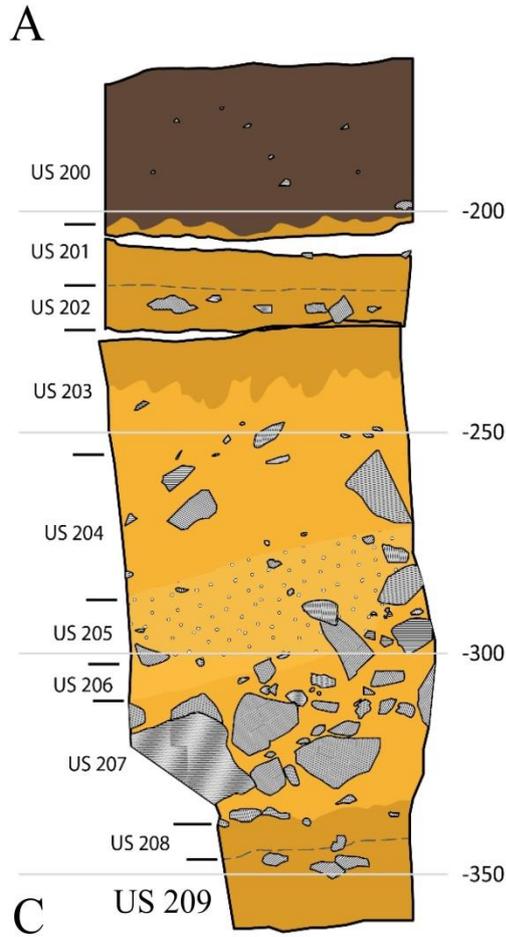
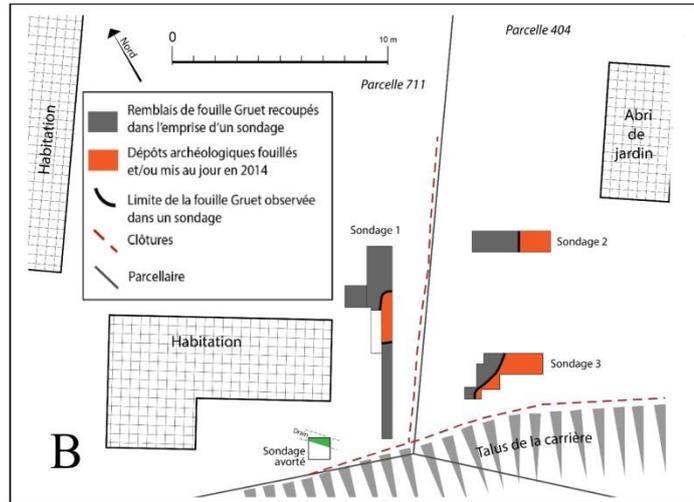
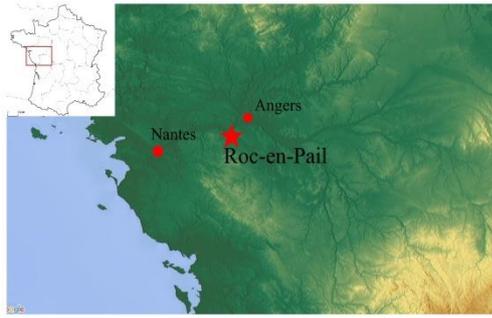


Figure 1 : Informations générales du site. A) Localisation du site de Roc-en-Pail. B) Plan du site. C) Coupe stratigraphique du sondage 2, coupe Est. D) Coupe stratigraphique du sondage 3, coupe Est. Les US étudiées ici sont les US 209, 303 et 304.

1.2 La Caune de l'Arago

Le site de la Caune de l'Arago est une cavité karstique de 30 m de long sur une dizaine de mètres qui s'est formée dans les calcaires urgo-aptiens. Il est situé sur la commune de Tautavel à environ 19 km au Nord-Ouest de Perpignan dans les Pyrénées-Orientales (fig. 2A). Il se situe à la limite du massif des Corbières à une altitude de 194 m au-dessus du niveau de la mer et à seulement 25 km du littoral. La puissance du remplissage de la grotte atteint près de 15 mètres d'épaisseur, la stratigraphie recouvre une grande partie du Pléistocène moyen (fig. 2 B-C). Elle est divisée en 4 grands complexes datés entre 690 000 et 95 000 ans (Lumley *et al.*, 1984 ; Falguères *et al.*, 2004, 2010, 2015) (fig. 2D et fig. 3).

Le complexe stratigraphique inférieur

Il est constitué à sa base d'un plancher stalagmitique contenant un cortège pollinique typique des forêts tempérées, il est daté par ESR à 700 000 ans. La séquence sédimentaire est composée dans sa partie inférieure d'argiles limono-sableuses brunes et dans sa partie supérieure d'argiles sableuses jaunes.

Le complexe stratigraphique moyen

Il est composé de 3 ensembles, qui sont corrélés aux stades isotopiques 12, 13 et 14 et de l'UA R, anciennement appelée Q-R, pour qui la corrélation n'est pas encore définie (Lebreton *et al.*, 2016)

L'ensemble I est constitué de sables lités déposés sous un climat froid et très sec, corrélé au stade isotopique 14. Il rassemble les grandes unités archéostratigraphiques (GUA) K, L, M, N, O, P et Q.

L'ensemble II, comprend les UA H, I et J, il est constitué de limons sablo-argileux mis en place par ruissellement. Il correspond à une phase tempérée et humide attribuée au stade isotopique 13.

L'ensemble III est composé de sables lités qui ont été apportés par le vent lors d'une période froide et assez sèche, il contient les UA D, E, F, et G. Il est daté de 450 à 400 000 ans par U-Th et RPE, il correspond au stade isotopique 12 (Lumley *et al.*, 1984, Falguères *et al.*, 2015).

Le complexe stratigraphique supérieur

Il comprend les ensembles stratigraphiques IV et V. Il s'est déposé durant les stades isotopiques 11 et 5 et se situe entre 400 ka et 100 ka (Falguères *et al.*, 2004). L'ensemble IV (SIM 11 à 7) est composé de planchers stalagmitiques, établis pendant une période tempérée

et humide, intercalés de dépôt de sables limono-argileux déposés lors de périodes plus froides et plus sèches.

Le complexe stratigraphique sommital

Il est constitué de sédiments bruns, piégés dans des fissures qui recourent les niveaux supérieurs jusqu'à la base de l'ensemble stratigraphique III : ils sont donc plus récents que 92 000 ans (Perrenoud, 1993).

A ce jour, la Caune de l'Arago a livré 148 restes humains (Lumley M.A. de, 2015). Ceux-ci proviennent majoritairement des niveaux G, dont la fameuse face Arago 21. L'outillage se compose essentiellement de racloirs, de nombreux outils à encoches, de galets taillés et de rares bifaces (Barsky & Lumley, 2010 ; Barsky, 2013). Le quartz hyalin est la matière première majoritairement exploitée (Grégoire, 2000). De nombreux restes osseux et dentaires de grands mammifères ont été retrouvés à la Caune de l'Arago (tab. 1). Leur présence est majoritairement due à un apport anthropique (Moigne, 1983). Cependant, pour certains niveaux, l'assemblage osseux résulte de l'hibernation des ours ou du passage de grands carnivores; Moigne *et al.*, 2006 ; Testu, 2006; Filoux, 2011).

La microfaune a déjà fait l'objet de différentes études (Chaline, 1971 ; Mourer-Chauviré, 1975 ; Brunet-Lecomte, 1990 ; Desclaux, 1992 b ; Paunescu, 2001 ; Brunet-Lecomte & Paunescu, 2004 ; Hanquet, 2011 ; Manzano 2015). Le tamisage est effectué de manière systématique à travers des mailles de 1,2 mm et 0,6 mm.

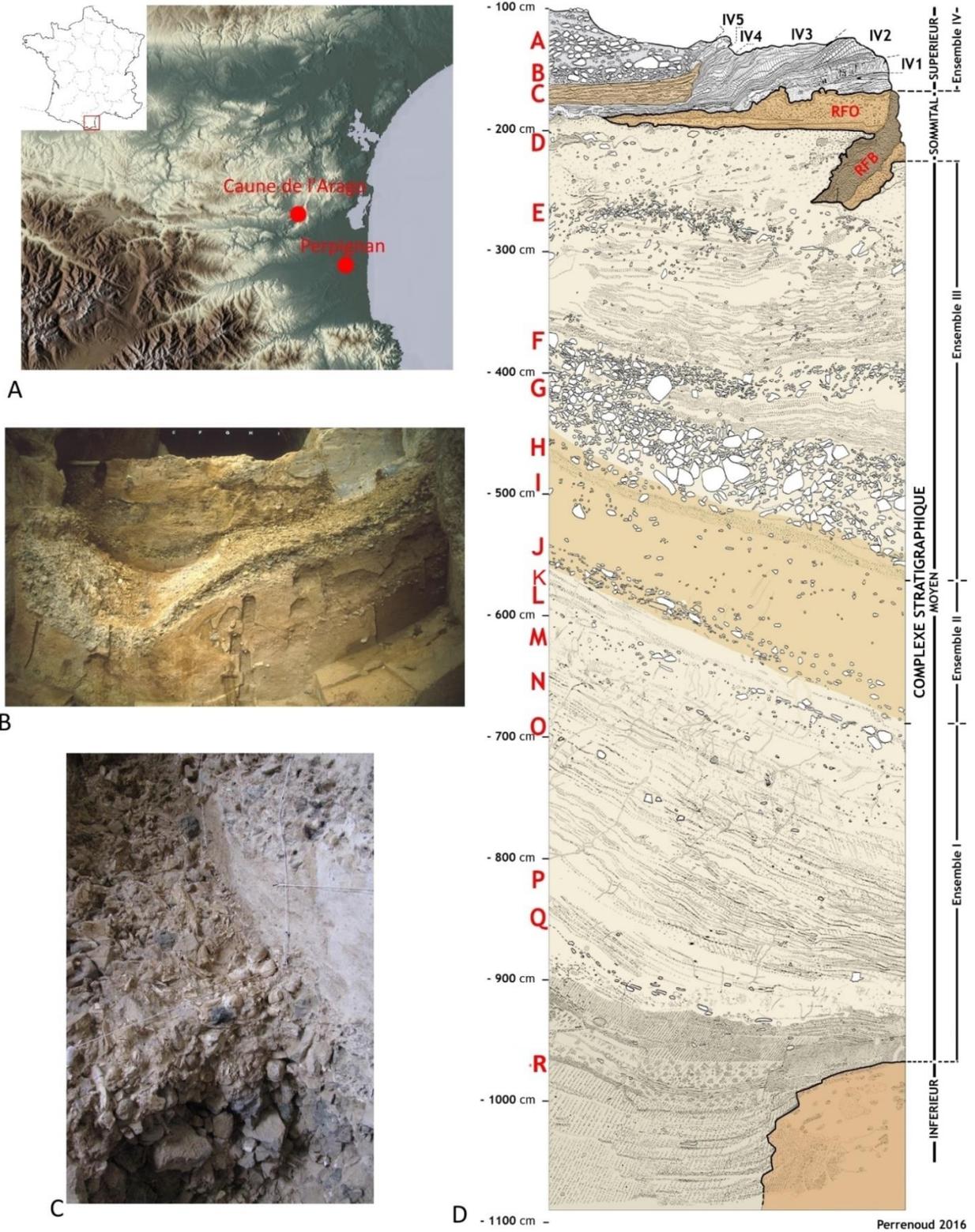


Figure 2 : Informations générales du site. A) Carte des reliefs à proximité de la Caune de l'Arago. B) Vue de la stratigraphie de la grotte (Cliché D. Dainat). C) Surface du niveau G en cours de fouille. D) Colonne stratigraphique synthétique de la Caune de l'Arago (par C. Perrenoud).

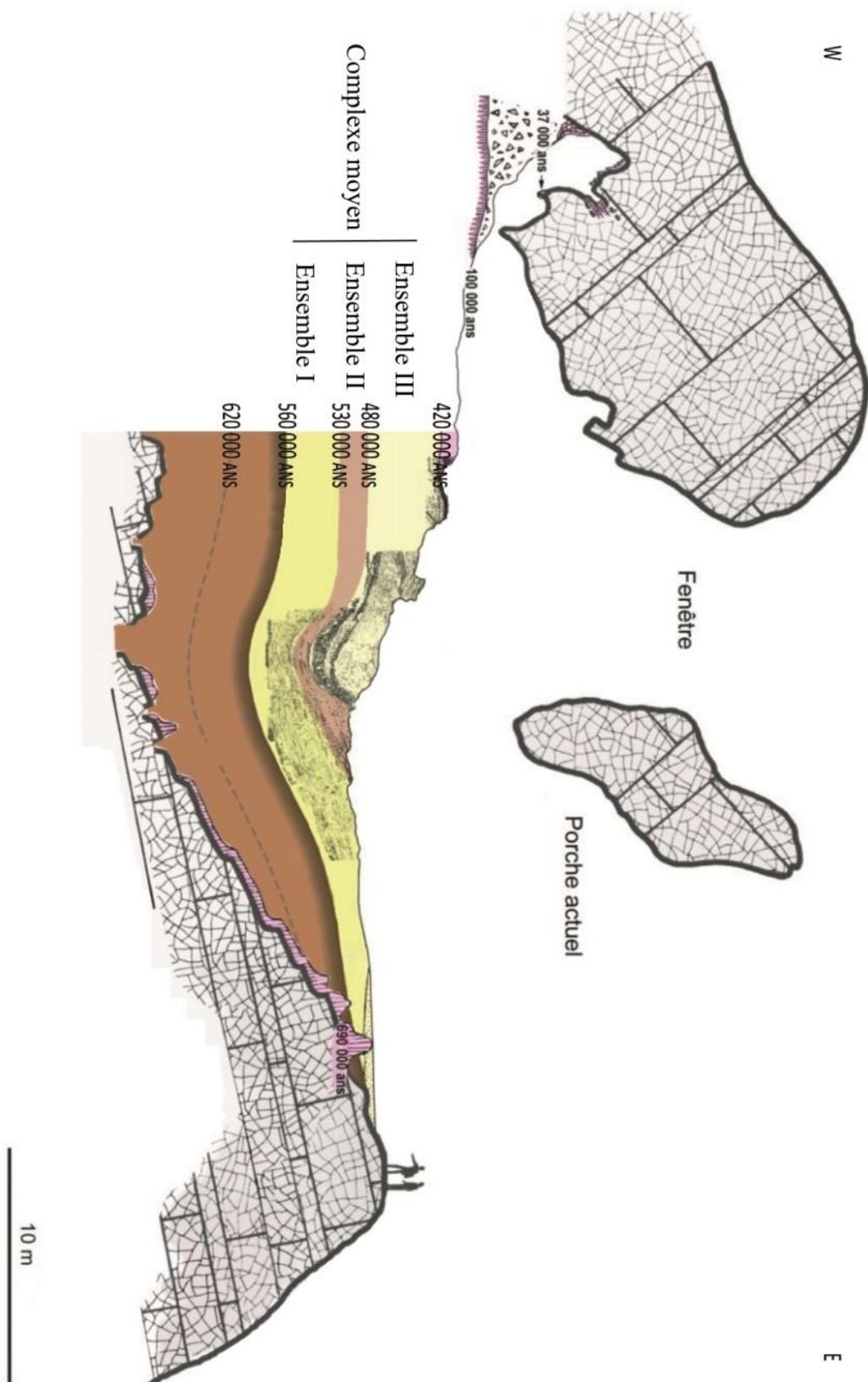


Figure 3 : Coupe longitudinale synthétique du remplissage de la Caune de l'Arago (d'après Lumley *et al.*, 1984).

Tableau 1 : Cadre stratigraphique et géochronologique du remplissage sédimentaire pléistocène moyen de la Caune de l'Arago. Les faunes de grands mammifères des différents ensembles stratigraphiques (d'après Moigne *et al.*, 2006).

Dates	Stade isotopique	Unité stratigraphique		Unité archéologique	Horizon biostratigraphique	Paléoclimat	
95 000 120 000	5	COMPLEXE SOMMITAL			<i>Ursus spelaeus</i> <i>Crocuta crocuta</i> <i>Panthera pardus</i> <i>Sus scrofa</i> <i>Cervus elaphus</i> <i>Hemitragus cedrensis</i> <i>Capra aff.caucasica</i> <i>Equus sp.</i>	TEMPÉRÉ HUMIDE	
230 000	7	COMPLEXE SUPERIEUR		A	<i>Macaca sylvanus</i> <i>Canis lupus</i>	TEMPÉRÉ HUMIDE	
340 000	9			B	<i>Vulpes vulpes</i> <i>Ursus arctos</i>		
400 000	11			C	<i>Lynx spelaea</i> <i>Panthera pardus</i> <i>Cervus elaphus</i> <i>Bison priscus</i> <i>Equus ferus mosbachensis</i> <i>Stephanorhinus hemitoechus</i>		
450 000	12	COMPLEXE MOYEN		Ensemble III	D	<i>Canis mosbachensis</i> <i>Cuon priscus</i> <i>Vulpes vulpes</i> <i>Panthera leo spelaea</i> <i>Felis silvestris</i> <i>Lynx spelaea</i> <i>Ursus arctos</i> <i>Ursus deningeri</i> <i>Cervus elaphus</i> <i>Rangifer tarandus</i> <i>Praeovibos priscus</i> <i>Hemitragus bonali</i> <i>Rupicapra aff.pyrenaica</i> <i>Ovis ammon antiqua</i> <i>Bison priscus</i> <i>Equus ferus mosbachensis</i> <i>Stephanorhinus hemtoechus</i> <i>Elephantidae gen. et sp.indet.</i>	FROID SEC
					E		
					F		
					G		
	13	COMPLEXE MOYEN		Ensemble II	H	<i>Canis mosbachensis</i> <i>Cuon priscus</i> <i>Vulpes vulpes</i> <i>Felis silvestris</i> <i>Lynx spelaea</i> <i>Ursus deningeri</i> <i>Cervus elaphus</i> <i>Dama clactoniana</i> <i>Hemitragus bonali</i> <i>Bison sp.</i> <i>Stephanorhinus hemitoechus</i>	TEMPERE HUMIDE
					I		
					J		
	14	COMPLEXE MOYEN		Ensemble I	K	<i>Canis mosbachensis</i> <i>Cuon priscus</i> <i>Vulpes praeglacialis</i> <i>Lynx spelaea</i> <i>Panthera Leo spelaea</i> <i>Panthera cf pardus</i> <i>Ursus deningeri</i> <i>Ursus arctos</i> <i>Cervus elaphus</i> <i>Rangifer tarandus</i> <i>Hemitragus bonali</i> <i>Ovis ammon antiqua</i> <i>Bison schoetensacki</i> <i>Equus ferus mosbachensis</i> <i>Stephanorhinus hemitoechus</i>	FROID TRES SEC
					L		
					M		
					N		
					O		
					P		
					Q		
	15	COMPLEXE MOYEN			Non étudié	TEMPERE	
	16	COMPLEXE INFÉRIEUR				FROID HUMIDE	
690 000	17	COMPLEXE INFÉRIEUR				TEMPERE	

Chapitre 2 : Matériel et méthodes

2.1 Matériel

Le matériel des référentiels taphonomiques est présenté pour chaque étude dans la partie correspondante (présente étude, partie I: Développement méthodologique et référentiels taphonomiques)

Pour Roc-en-Pail, le matériel étudié provient de la campagne de fouilles 2014. La majorité des restes de microvertébrés obtenue lors de cette campagne provient du tamisage, effectué à l'eau au travers de mailles de 2,97 mm et 1,91 mm, et du tri des sédiments. L'analyse taphonomique et paléoécologique a été appliquée aux US 209, 303 et 304 car ce sont les seules à fournir un nombre de restes conséquents (supérieurs à 900).

Pour la Caune de l'Arago, la microfaune a déjà fait l'objet de différentes études (Chaline, 1971 ; Desclaux, 1992b ; Paunescu, 2001 ; Hanquet, 2011). Au total, plus de 6000 restes ont été étudiés. Le tamisage est effectué de manière systématique à travers des mailles de 1,2 mm et 0,6 mm. L'analyse taphonomique de l'UA R portera sur le matériel provenant de la bande longitudinale G, qui est utilisée comme un échantillon pour la caractérisation stratigraphique de cette UA, ainsi que sur le matériel de l'UA P provenant de cette même bande G ou, si spécifié, provenant d'un échantillon plus grand étudié par Hanquet (2011). L'étude taphonomique appliquée aux castors, aux lagomorphes et à l'avifaune recherchera le rôle éventuel de l'homme dans l'accumulation de ces restes. L'analyse paléoécologique sera appliquée sur l'ensemble des UA de la Caune de l'Arago : celles déjà étudiées lors de précédentes études (Chaline, 1971 ; Desclaux, 1992a ; Paunescu, 2001 ; Hanquet, 2011), ainsi que l'UA R et les quatre UA G (G1, G2, G3, G4) qui ont été individualisés depuis peu par des études archéostratigraphiques (Lumley H. de., 2015).

2.2 Méthodes

2.2.1 Déterminations taxonomiques

La systématique utilisée pour les mammifères se base sur celle de Wilson et Reeder (2005). Les déterminations taxonomiques sont basées sur les travaux de Dupuis (1986), Menu et Popelard (1987), Sevilla (1988) pour les chiroptères, Reumer (1984) pour les insectivores, Chaline (1972), Chaline *et al.* (1974), Marquet (1989), Desclaux (1992 b), Chaline *et al.* (1995), Abbassi (1999), Paunescu (2001), Hanquet (2011), Cuenca-Bescós *et al.*, (2014) pour les rongeurs. Pour les lagomorphes, les déterminations ont été réalisées d'après les travaux de Callou (1997) et par comparaison avec les collections du Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret (Nice). La détermination des oiseaux s'est faite sur la base de clés d'identification (Bocheński & Tomek 2009 ; Tomek & Bocheński, 2009) et de différentes collections de comparaison, notamment la collection du Laboratoire Mammifères/Oiseaux du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

2.2.2 Taphonomie

L'étude taphonomique des petits vertébrés s'appuie sur la méthodologie et les données fournies par Denys (1985), Andrews (1990), Fernández-Jalvo & Andrews (1992), Fernández-Jalvo *et al.* (1998, 2016).

Composition taxonomique

La composition taxonomique d'un assemblage osseux est dépendante du régime alimentaire de l'agent accumulateur principal. Le régime de ce dernier varie en fonction de son mode de vie, nocturne ou diurne. Selon qu'il s'agit de l'un ou de l'autre, il n'a pas accès au même spectre d'espèces. Il va aussi dépendre des préférences de certains prédateurs qui ont un régime alimentaire peu diversifié. C'est le cas du circaète Jean-le-blanc (*Circaetus gallicus*), qui se nourrit essentiellement de serpents, ou du faucon pèlerin (*Falco peregrinus*), qui se nourrit presque exclusivement d'oiseaux. D'autres ont un régime plus diversifié, comme la chouette effraie (*Tyto alba*) ou le hibou grand-duc (*Bubo bubo*). Le régime alimentaire peut aussi varier en fonction des préférences de chasse, c'est le cas pour le hibou moyen-duc (*Asio otus*) qui chasse préférentiellement en milieu ouvert (Capizzi *et al.*, 1998).

De plus, certains prédateurs sont limités par leur taille dans l'acquisition de certaines proies, c'est le cas des petits rapaces, qui ne chassent pas les lagomorphes (Sanchis, 2000 ; Cochard, 2004b ; Lloveras *et al.*, 2009). Ces différences de spectre faunique dans le régime alimentaire des prédateurs peuvent renseigner sur l'agent principal de l'accumulation. Comme tous les groupes de petits vertébrés ne peuvent être inclus dans cette étude, le choix est fait de se baser essentiellement sur les micromammifères, les lagomorphes et les oiseaux. Ces groupes sont ceux qui sont retrouvés le plus abondamment dans les sites d'Europe de l'Ouest. La présence des autres groupes (herpétofaune, poissons, petits carnivores) sera renseignée mais ne pourra pas faire l'objet de comptages précis. La composition taxonomique sera, dans un premier temps, prise en compte de manière qualitative et, dans un second temps, de manière quantitative en prenant en compte le pourcentage du Nombre Minimum d'Eléments (NME) et du Nombre Minimum d'Individus (NMI). L'UAM moyen (Unité Anatomique Minimum) est aussi utilisée, l'UAM correspond au NME divisé par le nombre de cet élément dans le squelette (Binford, 1981). En faisant la moyenne des UAM on obtient une valeur indépendante du nombre initial d'éléments squelettiques. Cela permet de comparer des taxons avec des anatomies très différentes. Pour le nombre de vertèbres et de phalanges postérieures qui peut être variable chez les oiseaux, le canard colvert est pris comme référentiel pour la fréquence théorique avec 28 vertèbres, 16 côtes, 8 phalanges antérieures et 28 phalanges postérieures comme utilisé par Desclaux (1992a).

Pour mieux interpréter la composition taxonomique, une différenciation en classe d'âge peut être appliquée sur les lagomorphes et des catégories de taille peuvent être appliquées sur les oiseaux et les micromammifères. De nombreux travaux s'intéressent aux classes d'âge des lagomorphes au sein des accumulations fossiles ou actuelles. Généralement, la taille et le degré d'épiphyssation sont pris en compte (Hale, 1949 ; Taylor, 1959 ; Rogers, 1982 ; Hockett, 1991 ; Guenouni, 2001 ; Cochard, 2004 b ; Jones, 2006 ; Pelletier *et al.*, 2015). Les catégories généralement utilisées sont juvéniles, sub-adultes et adultes et sont appliquées sur les os longs (humérus, radius, ulna, fémur et tibia). Les juvéniles se distinguent par une taille inférieure à celle des adultes et par des épiphyses non soudées. Les sub-adultes ont une taille similaire à celle adultes mais les épiphyses ne sont pas toutes soudées. Les adultes ont toutes leurs épiphyses soudées.

Les catégories de taille s'appliquent aux restes d'oiseaux qui ne peuvent être déterminés spécifiquement. Les catégories utilisées sont les mêmes que celles définie par Laroulandie (2000) :

- catégorie 1 : moineau, hirondelle ...

- catégorie 2 : merle, étourneau, martinet...
- catégorie 3 : crécerelle, colvert, lagopède, pigeon, chocard...
- catégorie 4 : harfang, grand-duc, oie,...
- catégorie 5 : vautour, aigle, cygne, grue...

Ce type de catégorie peut être appliqué aux micromammifères. On peut considérer deux catégories :

- catégorie 1, moins de 100g, regroupe *Microtus* sp. ; *Dicrostonyx* sp. ; *Apodemus* sp. ; *Crocidura* sp. ; les espèces du genre *Pliomys* sp.
- catégorie 2, plus de 100g, regroupe *Arvicola* sp. ; *Rattus* sp. ; *Glis glis* ; *Eliomys quercinus* ; *Erinaceus europaeus* ; ainsi que *Allocricetus bursae* dont le plus proche parent est de cet ordre de taille.

Fragmentation

La division des fragments des restes de microvertébrés a été étudiée par Andrews (1990). Celui-ci a observé un taux de fragmentation faible chez les rapaces nocturnes, plus fort chez les rapaces diurnes et très élevé chez les petits carnivores (renards, martres). Il se base sur ces analyses pour définir des catégories de fragmentation pour les ossements de microvertébrés (fig. 4A-B-C).

Si ces catégories sont pertinentes lorsqu'elles sont appliquées sur un assemblage actuel, les appliquer sur un assemblage fossile qui a été l'objet de phénomènes post-dépositionnels l'est moins. En effet, les catégories de fragmentation des restes crâniens peuvent renseigner sur le prédateur (rapace nocturne, diurne ou petit carnivore mammalien). Cependant, dans les sites archéologiques la fragmentation est plus élevée, notamment à cause des processus post-dépositionnels. Des fragments de mandibule/maxillaire inférieur en taille à ce qui correspond à la catégorie la plus fragmentée d'Andrews seront néanmoins déterminables anatomiquement mais ils n'entreront pas dans les catégories « mandibule » ou « maxillaire » d'Andrews car ils ne correspondent à aucune catégorie. Ce type de fragment est observé dans l'expérimentation du piétinement (présente étude, chapitre 3, partie 3.1 Expérimentation sur l'impact du piétinement) avec des fragments du diastème qui ne rentrent dans aucune catégorie de fragmentation d'Andrews mais permettent d'avoir un NME le plus représentatif. De fait, ce type d'approche est limité par la fragmentation post-dépositionnelle. Des catégories de fragmentation plus fine, comme détaillé ci-dessous, permettent d'avoir un NME plus précis. Des catégories de fragmentation très précises ont été développées pour les microvertébrés

(Sanchez *et al.*, 1997). Cependant, ces catégories sont trop détaillées pour les résultats recherchés. Les profils de fragmentation observés lors de l'expérimentation de piétinement serviront de base (présente étude, chapitre 3, partie 3.1 Expérimentation sur l'impact du piétinement).

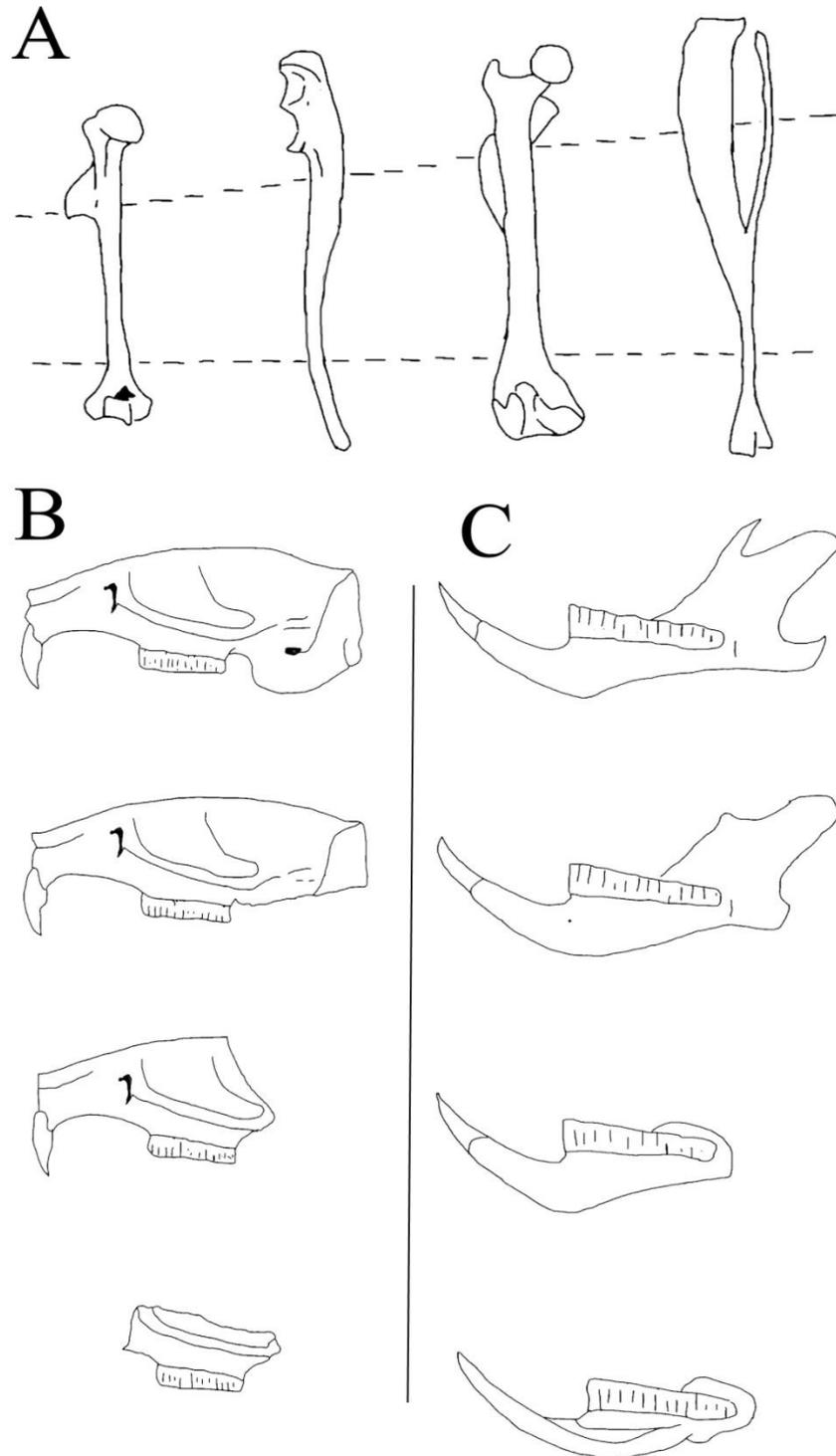


Figure 4 : A) Schéma des divisions des os longs utilisés par Andrews (1990) (humérus, ulna, fémur, tibio-fibula). Les os sont comptés comme complets s'ils incluent une portion significative des trois fragments. Les extrémités distales et proximales peuvent inclure jusqu'à la moitié de la diaphyse. B) Schéma des fragments de maxillaires. C) Schéma des fragments de mandibules (modifiés d'après Andrews, 1990).

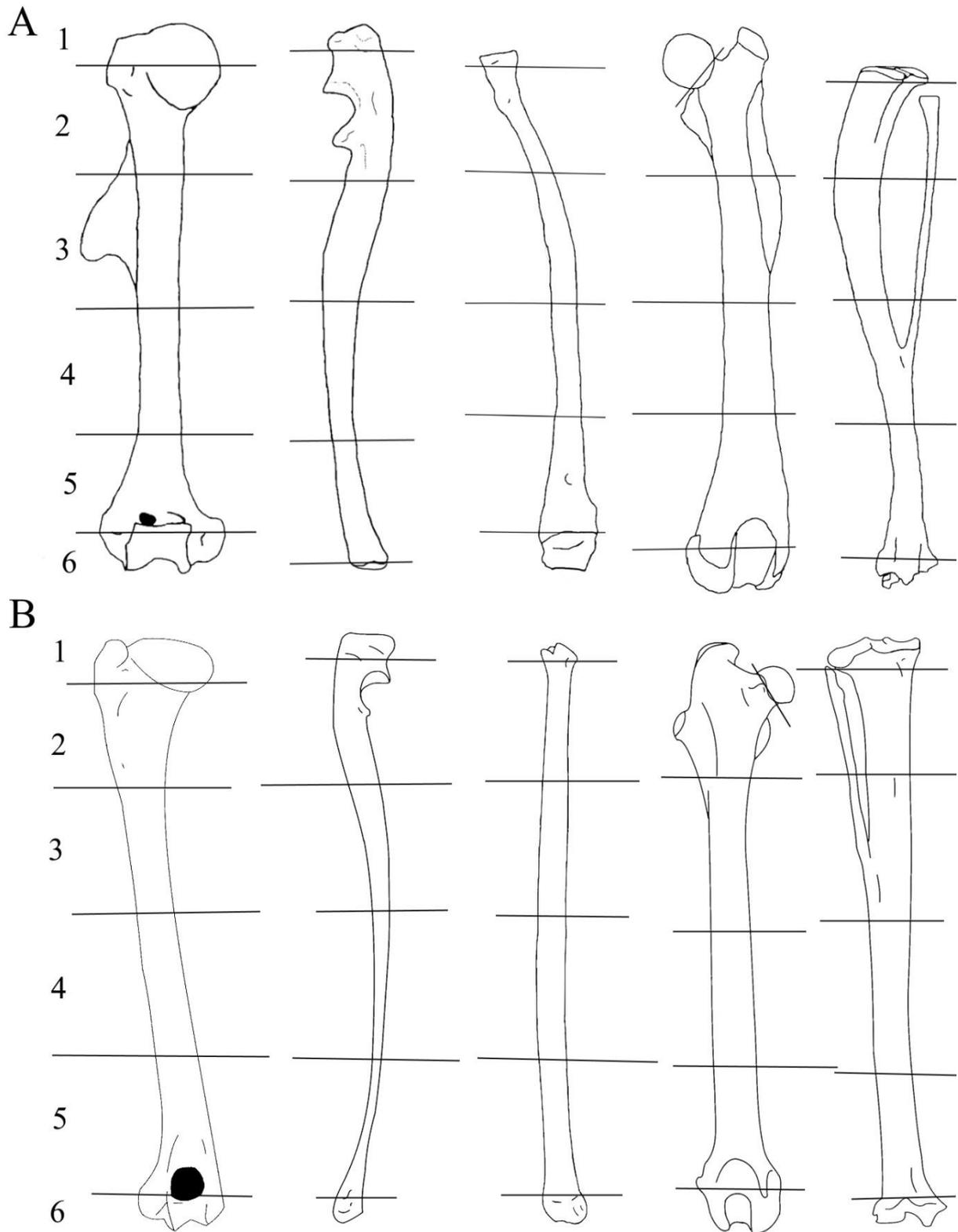


Figure 5 : A) Lignes de division des fragments des os longs de micromammifères, de gauche à droite, humérus, ulna, radius, fémur, tibia. B) Lignes de division des fragments des os longs de lagomorphes, de gauche à droite, humérus, ulna, radius, fémur.

Pour les lagomorphes, les différentes lignes de division des fragments peuvent varier selon les auteurs. Par exemple, certains d'entre eux prennent en compte trois lignes de division des fragments des os longs tandis que d'autres en prennent quatre ou cinq (Cochard, 2004b ; Lloveras, 2008a, b ; Cochard *et al.*, 2012).

Il en va de même pour les oiseaux. En fonction des auteurs on peut retrouver deux ou quatre lignes de division des fragments des os longs (Bocheński *et al.*, 1993 ; Laroulandie, 2000)

En l'absence de consensus, une nouvelle méthodologie est établie afin d'avoir une homogénéisation des lignes de division des fragments et ainsi de faciliter la comparaison entre les groupes (microvertébrés, lagomorphes et oiseaux).

Pour les micromammifères et les lagomorphes, cinq lignes de division des fragments des os longs sont prises en compte (fig. 5A-B), les parties (1) et (6) correspondent aux épiphyses non soudées.

La scapula et le coxal sont séparés par trois lignes de division des fragments. Pour la scapula la partie (1) correspond à la cavité glénoïde non soudée (fig. 6A-D).

Cinq lignes de division des fragments sont distribuées sur les maxillaires et les mandibules de petits mammifères (fig. 7A-F). Ces lignes sont les mêmes pour les Murinae et pour les Arvicolinae, avec une démarcation entre chaque molaire. Les métapodes et les phalanges sont comptés en tant que complets, partie proximale ou partie distale. Les patellas, les calcanéums, les talus, les vertèbres, les côtes et les dents jugales sont décomptés dès qu'un fragment représente au moins 50% de la taille initiale. Les incisives sont décomptées à partir de chaque surface occlusale présente. Les secondes incisives supérieures de lagomorphes ne sont pas prises en compte du fait de leur différence de taille et de fragilité par rapport à la première paire d'incisives.

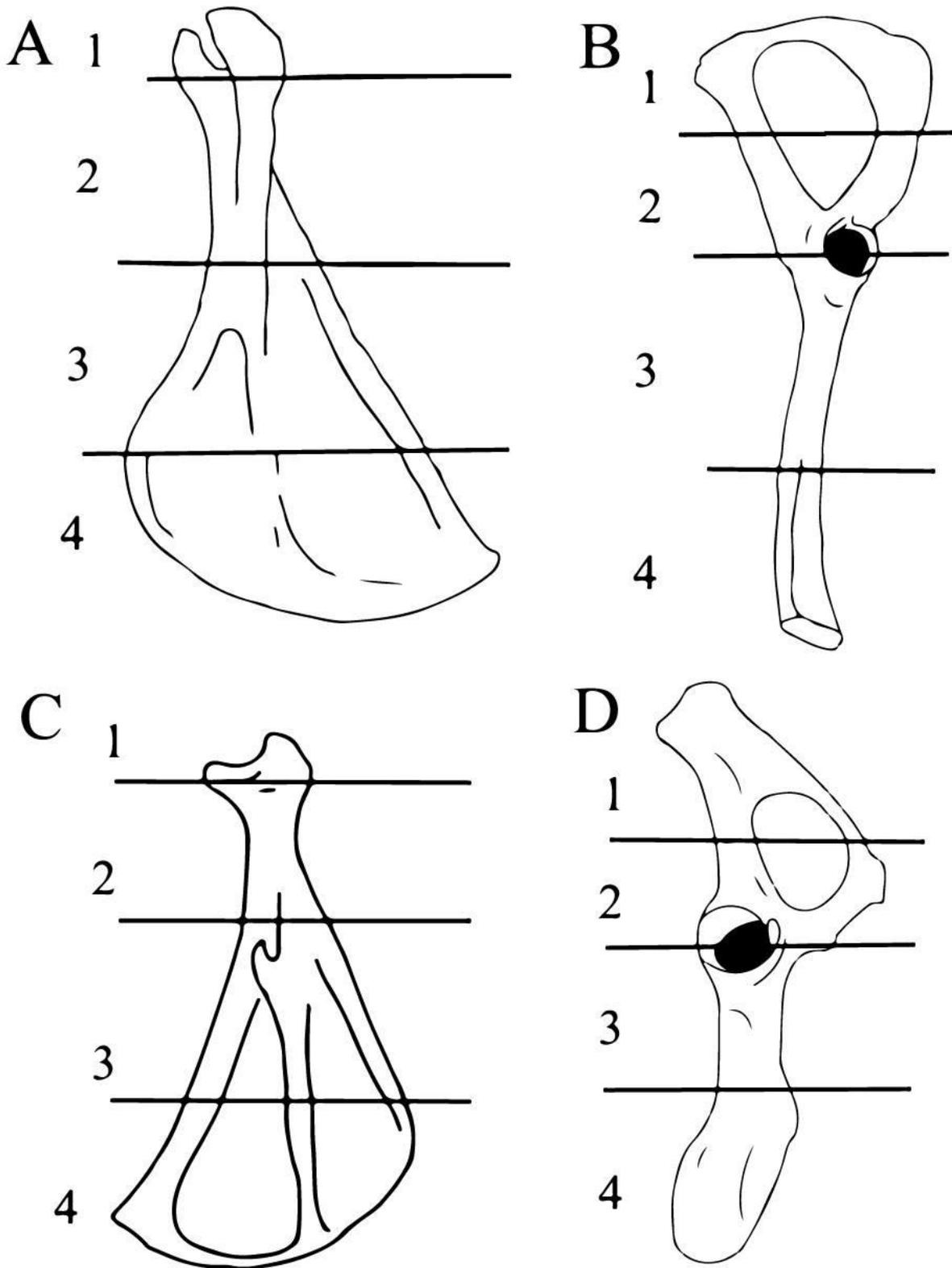


Figure 6 : A) Lignes de division des fragments sur la scapula de micromammifère. B) Lignes de division des fragments sur le coxal de micromammifère. C) Lignes de division des fragments sur la scapula de lagomorpe. D) Lignes de division des fragments sur le coxal de lagomorpe.

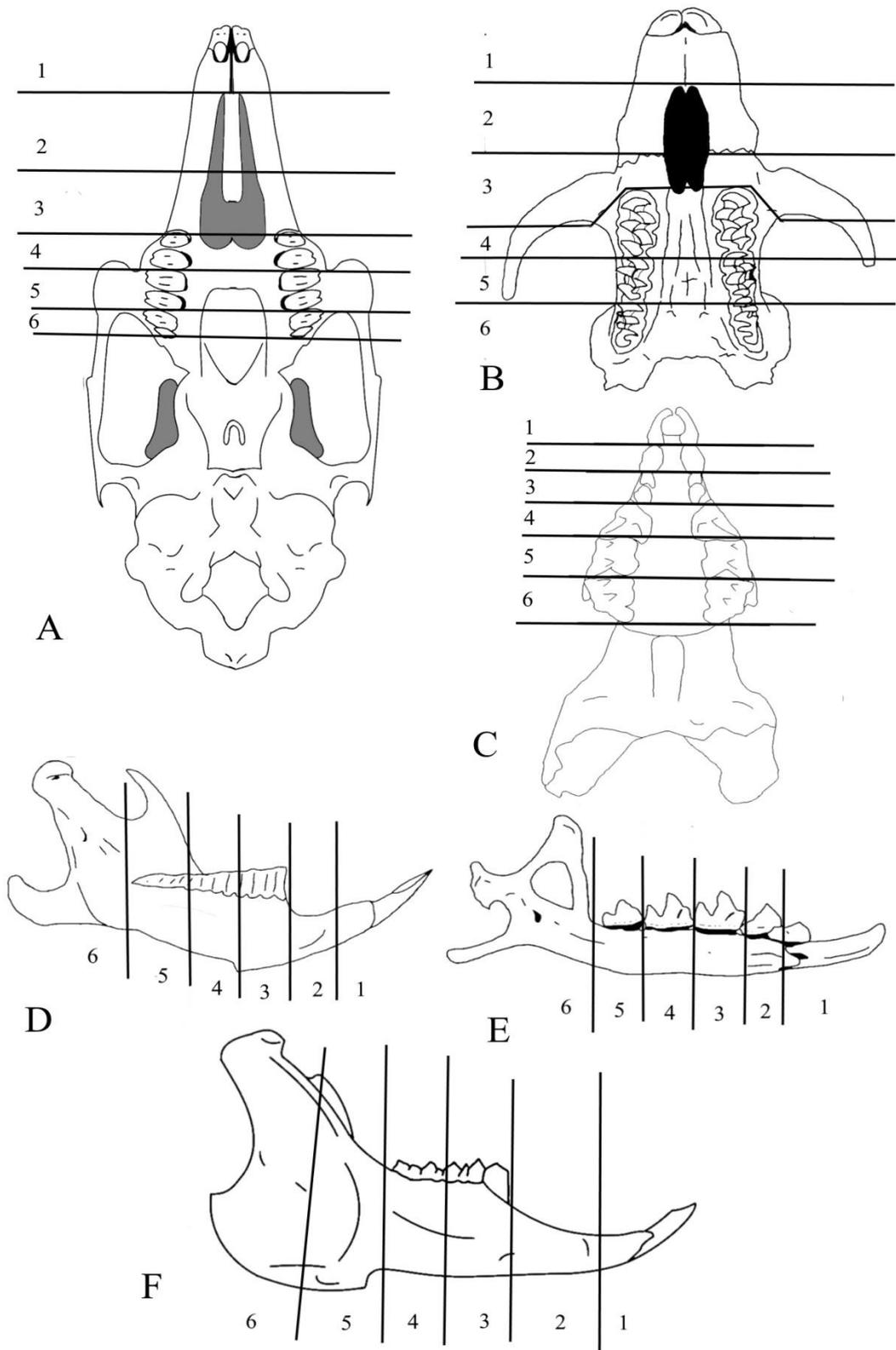


Figure 7 : A) Lignes de division des fragments des crânes de lagomorphes. B) Lignes de division des fragments des crânes de rongeurs (pour les Murinae les lignes de division des fragments suivent les mêmes schémas avec une ligne entre chaque molaire). C) Lignes de division des fragments des crânes de Soricidae. D) Lignes de division des fragments sur les mandibules de rongeurs (pour les Murinae les lignes de division des fragments suivent les mêmes schémas avec une ligne entre chaque molaire). E) Lignes de division des fragments des mandibules de Soricidae. F) Lignes de division des fragments des mandibules de lagomorphes.

Pour les oiseaux, la rapide épiphysation des os ne rend pas pertinent le décompte des épiphyses. Ainsi, seulement trois lignes de fracturation sur les os longs sont prises en comptes (fig. 8). La scapula est délimitée par trois lignes de division. La mandibule est comptée en tant que « entière », « partie articulaire » ou « pointe », les maxillaires sont décomptés à partir des pointes de bec. Les phalanges sont dénombrées comme « entière », « partie proximale » ou « partie distale ». Les coxaux et les sternums sont comptés en suivant les catégories de fragmentation de Bocheński *et al.* (1993). Les côtes et les vertèbres sont comptées dès qu'un fragment représente au moins 50% de la taille initiale.

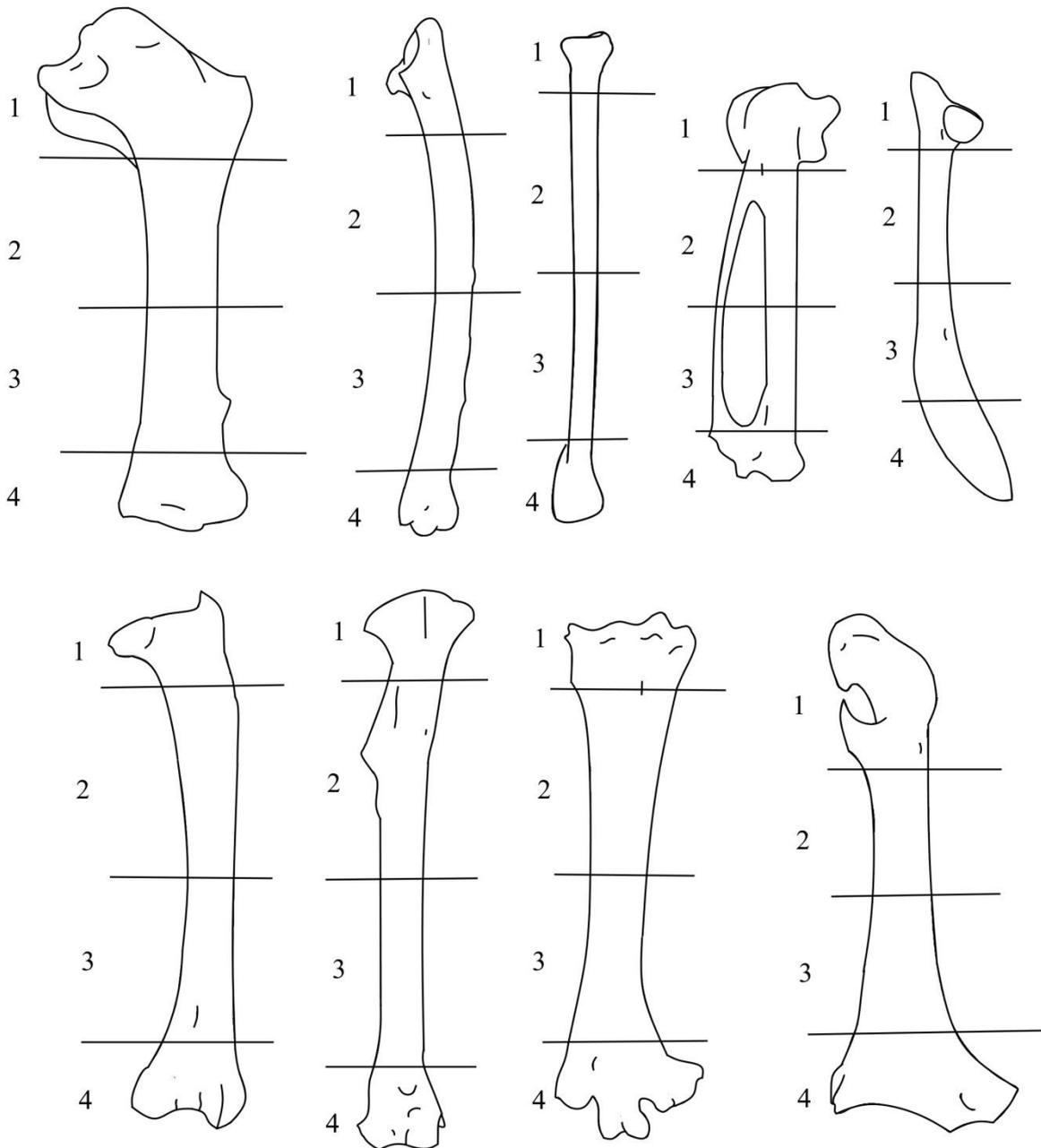


Figure 8 : Lignes de division des fragments des os d'oiseaux, de gauche à droite, humérus, ulna, radius, carpométacarpe, fémur, tibiotarse, tarsométatarse, coracoïde.

Le pourcentage de fragmentation (%Frag) est calculé avec la formule suivante :

$\%Frag = N_{frag} / N_{tot}$, où N_{frag} est le nombre d'os fragmentés et N_{tot} le nombre total d'éléments.

Représentation squelettique

L'abondance relative des éléments squelettiques observée sur un site archéologique dérive de la représentation théorique par l'action de deux facteurs. D'une part la conservation différentielle qui est liée à la structure et à la densité de l'os. D'autre part les effets de la prédation (mode d'ingestion et degré de digestion) qui dépendent du mode de consommation des prédateurs. L'analyse des effets de la prédation s'est faite sur des référentiels actuels avant d'être appliquée sur des assemblages fossiles (Andrews & Nesbit-Evans, 1983 ; Denys, 1985 ; Andrews, 1990 ; Desclaux, 1992a ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Fernández-Jalvo, 1996 ; Desclaux *et al.*, 2011).

L'abondance relative des éléments squelettiques a été définie d'après la formule de Dodson et Wexlar (1979) et Andrews (1990) :

$$R_i = N_i / NMI \times E_i$$

(R_i : abondance relative de l'élément i , N_i : nombre d'éléments i (dans cette étude, il est remplacé par le NME) ; NMI : Nombre Minimum d'Individus ; E_i : nombre d'éléments i dans le squelette de la proie).

E_i = fréquence théorique de l'élément anatomique considéré (chez les rongeurs : 2 hémimaxillaires ; 2 hémimandibules ; 4 incisives ; 12 molaires ; 2 humérus ; 2 radius ; 2 ulnas ; 2 fémurs ; 2 tibias ; 2 scapulas ; 2 pelvis ; 2 talus ; 2 calcanéums ; 24 côtes ; 54 vertèbres ; 78 phalanges et métapodes) ; (chez les lagomorphes : 2 hémimaxillaires ; 2 hémimandibules ; 2 incisives supérieures ; 2 incisives inférieures ; 12 dents jugales supérieures ; 10 dents jugales inférieures ; 2 fémurs ; 2 humérus ; 2 radius ; 2 ulnas ; 2 tibias ; 2 pelvis ; 2 scapulas ; 2 talus ; 2 calcanéums ; 1 sacrum ; 24 côtes ; 46 vertèbres ; 72 phalanges et métapodes) ; (chez les oiseaux : 1 maxillaire ; 2 hémimandibules ; 1 furcula ; 2 coracoïdes ; 1 sternum ; 2 humérus ; 2 radius ; 2 ulnas ; 2 carpométacarpes ; 2 ulnaires ; 8 phalanges antérieures ; 2 fémurs ; 2 tibiotarses ; 2 tarsométatarses ; 2 scapulas ; 28 vertèbres ; 16 côtes et 28 phalanges postérieures).

Comme indiqué antérieurement, le NME (Nombre Minimum d'Eléments) sera utilisé à la place du N_i . Les catégories de fragmentation définies antérieurement sont utilisées pour le calculer, ainsi que la latéralité, les classes d'âge des lagomorphes et les catégories de taille

pour les oiseaux. Le NMI (Nombre Minimum d'Individus) est estimé à partir de l'élément anatomique le plus représenté, en prenant en compte la latéralité, la classe d'âge et de taille. Dans la mesure où le NME est utilisé et non plus le Ni, la représentation squelettique comme l'a fait Andrews ne peut plus être utilisée (1990). En effet, ses catégories de fragmentation des maxillaires et des mandibules servent à renseigner sur l'état de conservation des crânes et non sur le nombre initial d'éléments. Il en va de même pour l'isolement des incisives et des molaires qui est censé être un indicateur de fragmentation. Or, suite à l'expérimentation sur le piétinement que qui a été réalisée dans cette étude, il est possible d'observer l'importance du type de taxon (Murinae ou Arvicolinae) dans l'isolement des incisives (présente étude, chapitre 3, partie 3.1 Expérimentation sur l'impact du piétinement). Ceci avait déjà été observé pour les molaires. L'utilisation du NME et du décompte de l'ensemble des dents (*in situ* et *ex situ*) ne permet pas de déterminer la fracturation crânienne qui, pour les sites archéologiques est due au prédateur mais aussi aux phénomènes post-dépositionnels. Celle-ci permettra en revanche de comparer les différents groupes (micromammifères, lagomorphes, oiseaux) entre eux afin d'observer des convergences dans la conservation des ossements. Ceci dans le but de distinguer si les accumulations proviennent du même agent accumulateur, si d'autres prédateurs ont joué un rôle ou s'il s'agit d'individus morts *in situ* (notamment pour les oiseaux).

Altérations superficielles

Traces de digestion

Les traces de digestion sont dues à l'action des sucs gastriques du prédateur sur les différents éléments osseux. En fonction de la fréquence et de l'intensité de l'altération, différentes catégories sont déterminées et correspondent à une catégorie de prédateurs (fig.9; tab. 2) (Denys, 1985 ; Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Fernández-Jalvo *et al.*, 1998, 2016). Cette méthode a également été appliquée sur les lagomorphes par Lloveras *et al.*, (2008a,b) (tab. 3). Pour les oiseaux les traces de digestion sont observées sur les extrémités distales et proximales des humérus en se basant sur les protocoles déjà existants (Bocheński, 1997 et Bocheński *et al.*, 1998). Cependant afin d'avoir une corrélation avec les autres taxons les mêmes grades de digestion sont utilisés que pour le post-cranien des lagomorphes et des micromammifères (fig.9). Les traces de digestion sur les fractures diaphysaires n'ont pas été prises en compte car une part de ces fractures peut provenir de phénomènes post-dépositionnels et biaiser les pourcentages.

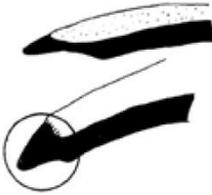
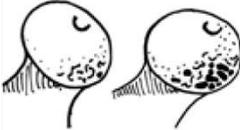
Digestion	Molaire d'Arvicolinae (Fernandez-Jalvo & Andrews, 1992)	Molaires de Murinae	Incisives (Fernandez-Jalvo & Andrews, 1992)	Têtes fémorales
Nulle				
Légère				
Modérée				
Forte				
Extrême				

Figure 9: Illustration des grades de digestions des différents éléments utilisés dans ce travail (molaires, incisives, têtes fémorales). Les grades de digestion des jugales et des incisives de lagomorphes suivent le même schéma (Lloveras et al., 2008a, b). La digestion des têtes fémorales est appliquée sur les trois groupes (micromammifères, lagomorphes, oiseaux) (modifié d'après Stoetzel, 2009).

Cette méthode s'applique préférentiellement sur les dents jugales et les incisives. De même, elle est appliquée sur certaines épiphyses d'os longs (fémurs et humérus). Etant donné que l'épiphyse de fémur est la plus souvent utilisée, l'étude se concentre sur celle-ci, afin de faciliter les comparaisons. Cette méthode s'accompagne également d'un décompte différent entre les dents en place dans la mandibule (*in situ*) et les dents isolées (*ex situ*). L'idée principale est qu'une fragmentation du crâne avant l'ingestion entraîne la création de dents isolées digérées. Cette proportion (*in-/ex- situ*) peut ainsi renseigner sur le mode d'ingestion de l'agent accumulateur. Cependant, les processus post-dépositionnels entraînent eux aussi l'isolement des dents, ce qui pose plusieurs problèmes. Premièrement, l'isolement des dents est dépendant du taxon (Murinae/Arvicolinae) comme cela est constaté avec l'expérimentation du piétinement (présente étude, chapitre 3, partie 3.1 Expérimentation sur l'impact du piétinement). Suivant la richesse en Murinae ou en Arvicolinae, le taux de dents isolées pourra être variable. De plus l'isolement post-dépositionnel peut être déterminé sur

certaines dents digérées en fonction de la localisation de l'altération (partie exposée de la dent). Pour les dents non digérées il est impossible de savoir si l'isolement est post-dépositionnel ou non. Ainsi, quand on calcule le taux de dents isolées digérées (dents isolées digérées / dents isolées non digérées), les dents isolées post-déposition sont prises en compte. Il est donc préférable de calculer le pourcentage de dents digérées isolées, c'est-à-dire la quantité de dents digérées isolées relativement au nombre total de dents non digérées.

Tableau 2 : Représentation des différentes catégories de prédateurs en fonction de l'intensité et de la fréquence de digestion, d'après Fernández-Jalvo *et al.* (2016).

Catégories de prédateurs	Catégories de digestion	Digestion 1 ^{er} molaire	Digestion des molaires <i>in situ</i>	Digestion des incisives	Digestion des incisives <i>in situ</i>
Catégorie 1	Absente ou minimale Molaires <2% Incisives 5-13%	<i>Tyto alba</i> , <i>Asio flammeus</i> , <i>Asio otus</i> , <i>Bubo lacteus</i>	<i>Tyto alba</i> , <i>Asio flammeus</i> , <i>Asio otus</i> , <i>Bubo lacteus</i>	<i>Tyto alba</i> , <i>Asio flammeus</i>	<i>Tyto alba</i> , <i>Asio flammeus</i>
Catégorie 2	Digestion légère Molaires 0-5% Incisives 10-30%	<i>Nyctea scandiaca</i>	<i>Nyctea scandiaca</i>	<i>Asio otus</i> , <i>Nyctea scandiaca</i>	<i>Asio otus</i> , <i>Bubo lacteus</i> , <i>Nyctea scandiaca</i>
	Digestion modérée Molaires 4-6% Incisives 20-30%	<i>Bubo africanus</i> , <i>Strix nebulosa</i>	<i>Bubo africanus</i> , <i>Strix nebulosa</i>	<i>Strix nebulosa</i> , <i>Bubo lacteus</i>	<i>Strix nebulosa</i>
Catégorie 3	Digestion forte (bas niveau) Molaires 11-22% Incisives 50-70%	<i>Bubo bubo</i>	<i>Bubo bubo</i> , <i>Strix aluco</i>	<i>Strix aluco</i> , <i>Bubo africanus</i> , <i>Bubo bubo</i> , <i>Athene noctua</i>	<i>Bubo africanus</i> , <i>Bubo bubo</i> , <i>Strix aluco</i> , <i>Athene noctua</i>
Catégorie 4	Digestion forte (haut niveau) Molaires 50-70% Incisives 60-80%	<i>Strix aluco</i> , <i>Athene noctua</i> , <i>Circus cyaneus</i> , <i>Falco tinnunculus</i> , <i>F. peregrinus</i>	<i>Athene noctua</i> , <i>Circus cyaneus</i> , <i>Falco tinnunculus</i> , <i>F. peregrinus</i>	<i>Falco tinnunculus</i> , <i>F. peregrinus</i>	<i>Falco tinnunculus</i> , <i>F. peregrinus</i>
Catégorie 5	Digestion extrême Molaires 50-100% Incisives 100%	<i>Buteo buteo</i> , <i>Milvus milvus</i> , carnivores	<i>Buteo buteo</i> , <i>Milvus milvus</i> , carnivores	<i>Buteo buteo</i> , <i>Circus cyaneus</i> , <i>Milvus milvus</i> , carnivores	<i>Buteo buteo</i> , <i>Circus cyaneus</i> , <i>Milvus milvus</i> , carnivores

Tableau 3 : Description des effets de la digestion en fonction de son intensité sur les dents de léporidés (d'après Lloveras et al., 2008a).

digestion	Aspect
0/nulle	Aucune trace
1/légère	Surface de l'émail affectée, montre une légère abrasion, présence de petits trous. Sur certaines molaires la digestion peut être concentrée sur les coins occlusaux des angles saillants de la dent.
2/modérée	Surface de l'émail affectée intensément et partiellement enlevée le long des surfaces d'usures.
3/forte	Email très réduit, peut être limité à quelques îlots sur la dentine. La dentine est exposée et affectée avec une surface ondulée. Il peut y avoir des fissurations.
4/extrême	Email manquant. La dentine est considérablement affectée, avec une surface ondulée. La structure de la dent est indéterminée, l'identification des éléments peut être difficile.

Autres modifications dues aux prédateurs

Les prédateurs peuvent jouer un rôle à part dans l'accumulation de la mésofaune (castors, lagomorphes, oiseaux). Les modifications qu'ils laissent sont réparties selon différentes catégories retenues : extrémités mâchonnées, « pits » et « scores » (Haynes, 1980).

Altérations chimiques (post-dépositionnelles)

Les racines et radicelles vont laisser des altérations, celles-ci sont présentes surtout dans les sites de plein-air. Elles affectent indifféremment l'os, l'émail ou la dentine, ce qui permet de les différencier des traces de digestion. De plus, elles ont généralement une forme sinueuse (Andrews, 1990, Fernández-Jalvo *et al.*, 2016).

Le sol va aussi corroder les os si le Ph est situé en-dessous de 4 (Andrews, 1990). De même, si le sol est très alcalin, il va altérer préférentiellement la dentine, les racines dentaires et les os, l'émail étant peu altéré. Cette altération se présente sous la forme de desquamation. (Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Fernández-Jalvo *et al.*, 2002)

Les champignons et micro-organismes vont aussi laisser des altérations superficielles généralement sous forme de tubules (Jans *et al.*, 2004 ; Fernández-Jalvo & Montfort, 2008 ; Stoetzel, 2009).

La présence de ces traces a été recherchée mais elles ne sont pas quantifiées.

Weathering

Cette altération est caractérisée par des craquelures plus ou moins marquées des ossements et des dents. Elle est due à l'exposition de ces éléments aux conditions climatiques (variations de température, d'humidité ; exposition au rayonnement UV, ...) (Behrensmeyer, 1978 ; Andrews, 1990).

Piétinement

Le piétinement va avoir deux types d'action. La première est la fracturation des ossements, préférentiellement les crânes et les mandibules (Andrews, 1990). La seconde est la formation de stries pouvant être confondues avec les stries d'origine anthropique (Andrews & Cook, 1985 ; Olsen & Shipman, 1988 ; Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2009).

Modification anthropique

En Europe, l'exploitation du petit gibier est bien documentée pour le Paléolithique supérieur. Cette période est souvent considérée comme étant le reflet d'une augmentation de l'exploitation de petites proies et ce en raison de facteurs écologiques et/ou anthropiques (variations démographiques, aspect nutritionnel, mobilité) (Isaac & Crader, 1981; Villaverde *et al.*, 1996 ; Hockett & Bicho, 2000 ; Stiner *et al.*, 2000; Stiner and Munro, 2002; Hockett & Haws, 2002; Pérez Ripoll, 2001 2005; Cochard & Brugal, 2004 ; Cochard, 2004b, 2005; Jones, 2006 ; Lloveras *et al.*, 2011 , 2016). Néanmoins, des études récentes ont mis en lumière une exploitation en Europe et en Asie du Sud-Ouest du petit gibier (Speth & Tchernov, 2002 ; Costamagno & Laroulandie, 2004 ; Fiore *et al.*, 2004 ; Peresani *et al.*, 2011 ; Blasco & Fernández Peris, 2012 ; Cochard *et al.*, 2012; Morin & Laroulandie, 2012 ; Hardy *et al.*, 2013; Blasco *et al.*, 2013, 2016a,b). Pour le Paléolithique inférieur, il y a moins d'informations sur l'exploitation du petit gibier (Huguet, 2007 ; Desclaux *et al.*, 2011 ; Sirakov *et al.*, 2011). La recherche d'un apport anthropique pour les sites du Paléolithique inférieur et moyen offre la possibilité d'une meilleure compréhension des relations Homme/Animal pour ces périodes. Les stries de découpe sont le critère le plus distinctif pour attester d'un apport anthropique de petit gibier (castors, lagomorphes et oiseaux). Les critères utilisés pour décrire les stries de découpe sont les mêmes que ceux généralement utilisés pour les grands herbivores (Binford, 1981 ; Potts & Shipman, 1981 ; Shipman & Rose, 1983 ; Olsen & Shipman ; 1988, Blumenschine *et al.*, 1996 ; Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2009).

Même si les traces de brûlures n'impliquent pas forcément une action de l'homme (feu naturel, diffusion de la chaleur dans les sédiments), leur présence peut être un indice sur l'apport de certaines proies par l'homme. L'action du feu sur les os a pour effet principal, en surface, un changement de coloration. Ceci a permis la création de différents stades de chauffe en fonction du changement de la coloration (Shipman *et al.*, 1984 ; Nicholson, 1993 ; Stiner *et al.*, 1995 ; Caceres *et al.*, 2002). La présence de traces sur les ossements a été enregistrée en suivant ces critères de détermination, adaptés pour les petits mammifères par Fernández-Jalvo & Avery (2015).

Les traces d'enfoncement dues à la désarticulation sur les restes d'oiseaux ont également été recherchées (Laroulandie *et al.*, 2008).

La présence de cylindres diaphysaires a été recherchée pour les lagomorphes. Ceux-ci sont présents dans les accumulations anthropiques et témoignent d'une consommation de la moelle sur les os longs (Thomas, 1971 ; Hockett, 1991 ; Pérez Ripoll, 2001 ; Hockett & Bicho, 2000 ; Cochard *et al.*, 2012).

2.2.3 Reconstitution du paléopaysage et des paramètres paléoclimatiques

Hokr (1951) est le premier à avoir développé une méthode prenant en compte la distribution actuelle des espèces de mammifères pour déterminer des variables climatiques d'un site fossile. Cependant, cette méthode tend à « continentaliser » les environnements et les climats. Ainsi, Brochet (1981) a proposé de prendre en compte l'extrême climatique de l'Europe de l'Ouest pour l'adapter. Il pondère aussi les résultats par la prise en compte de l'abondance des espèces en association (Chaline *et al.*, 1995). Ces méthodes ont été réappropriées et déclinées pour l'étude de différents taxons, (Atjkinson *et al.* 1986 ; Delpech, 1973 ; Griggo, 1996 ; Blain, 2005, 2009). Ces méthodes se basent sur le fait que les exigences écologiques des espèces n'ont pas changé et qu'elles influent sur l'aire de répartition des différentes espèces. Elles ont aussi donné différentes déclinaisons pour les rongeurs (Hernández-Fernández & Pelaez-Campomanes 2003, 2005 ; Hernández-Fernández *et al.*, 2007 ; Jeannet, 2010 ; López-García *et al.*, 2010, 2015).

L'utilisation des associations d'espèces avec une approche qualitative ne s'est pas limitée à déterminer des variables climatiques. La reconstitution du paysage a aussi été étudiée, notamment avec la création de méthodes de pondération d'habitat (« Habitat weightings »), la

base étant posée par Evans *et al.*, (1981) avec la création de l'Indice Taxonomique d'Habitat. Cette méthode a ensuite été développée puis réappropriée par différents auteurs (Andrews, 1990, 2006, Hernández-Fernández, 2001 ; Blain *et al.*, 2008 ; Lopez-García *et al.*, 2010, Hanquet, 2011).

D'autres méthodes d'étude des paléocommunautés sont possibles et chaque méthode présente des avantages et des limites :

- La méthode des climatogrammes, qui est une approche quantitative mais n'est plus beaucoup utilisée, notamment à cause des biais taphonomiques. Cependant, il peut être intéressant de l'utiliser dans certaines conditions.
- Les analyses multivariées, qui permettent d'étudier les associations d'espèces sans avoir recours au principe d'actualisme.
- Les fonctions de transfert qui se basent uniquement sur la richesse spécifique.

Les différentes méthodes utilisées sont détaillées ci-dessous. Une distinction est faite entre les méthodes de reconstitution du paléopaysage, de reconstitution des paramètres paléoclimatiques et les analyses multivariées, qui permet de mettre en évidence l'association des niveaux en fonction de la similitude de leur communauté animale. Pour la reconstitution des paléopaysages trois méthodes sont utilisées : Climatogrammes, Indice Taxonomique d'Habitats et Indice de Restriction Climatique. Ce sont des méthodes souvent utilisées pour la reconstitution des paléopaysages de l'Europe de l'Ouest et elles permettent d'avoir une approche qualitative et quantitative des associations d'espèces. (López-García *et al.*, 2010, 2015 ; Hanquet & Desclaux, 2011 ; Stoetzel & Montuire, 2016). L'autre intérêt est leur approche différente dans l'attribution d'une valeur écologique à chaque espèce. La méthode des cénogrammes n'a pas été utilisée car les grands mammifères ne sont pas encore publiés/étudiés pour les niveaux inédits (Roc-en-Pail et l'UA R de l'Arago). Pour les niveaux publiés (autres niveaux de l'Arago), des cénogrammes ont déjà été réalisés (Hanquet, 2011), ces résultats seront pris en compte dans la discussion. Pour les reconstitutions des paramètres climatiques, trois méthodes sont utilisées, Modèle bioclimatique, Méthode d'écologie quantifiée et Fonction de transfert. Les deux premières se basent sur des grandes bases de données de répartition d'espèces actuelles et de paramètres climatiques. L'utilisation de ces deux méthodes permet de prendre du recul par rapport aux amplitudes de variation des paramètres climatiques. Pour la Fonction de transfert, cette méthode en se basant uniquement sur la richesse spécifique ne se base pas sur l'actualisme et permet de compléter la reconstitution des paramètres climatiques. L'analyse multi-variée permet d'associer des

niveaux sans donner d'attribution écologique aux espèces. Elle offre ainsi une image des possibles similarités entre les niveaux.

Reconstitutions du paléopaysage

Climatogrammes

Les climatogrammes prennent en compte les proportions relatives d'espèces de rongeurs (NMI) en les regroupant dans des classes climato-écologiques selon leurs affinités. Cette méthode a été utilisée par différents auteurs (Chaline, 1983 ; Marquet, 1989 ; Desclaux & Defleur, 1997 ; Barroso Ruiz *et al.*, 2003 ; Cuenca-Bescós *et al.*, 2005, 2009 ; Hanquet & Desclaux, 2011). Cependant les résultats de cette méthode sont à prendre avec du recul car elle possède des biais. Un de ces biais est dû aux stratégies adaptatives des espèces, ainsi une espèce dix fois plus abondante ne se traduit pas, dans le paysage, par un type de végétation dix fois plus étendu (Marquet, 2010). Il existe également un biais taphonomique, puisque l'abondance relative d'un taxon peut être le résultat de divers processus taphonomiques et non le strict reflet des conditions environnementales (Andrews, 1990).

Néanmoins, cette approche, qui consiste à prendre en considération l'abondance relative des espèces réparties au sein de diverses catégories climato-écologiques, permet de minimiser l'impact des espèces rares ou des possibles infiltrations de matériel. Cette méthode présente un intérêt pour les sites avec un enregistrement sédimentaire sur le temps long et avec un risque de palimpseste car elle limite l'impact des espèces faiblement représentées. Par contre s'il y a un biais dû à la prédation, cette méthode ne sera pas utilisée.

Différentes catégories climato-écologiques utilisées par Hanquet (2011) sont prises en compte :

- Steppe arctique : *Dicrostonyx torquatus*
- Zone humide boréale : *Microtus oeconomus*
- Steppe aride : *Microtus gregalis*, *Spermophilus sp.*, *Pliomys coronensis*, *Allocrietus bursae*, *Cricetulus migratorius*
- Environnements rupicoles : *Marmota sp.*, *Chionomys nivalis*
- Ripisylve: *Arvicola cantiana-terrestris*, *Castor fiber*
- Prairies tempérées : *Microtus arvalis/agrestis*, *Microtus vaufreyi*
- Forêts tempérées : *Sciurus vulgaris*, *Glis glis*, *Eliomys quercinus*, *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus sp.*
- Milieu méditerranéen : *Iberomys mediterraneus*, *Hystrix sp.*, *Pliomys episcopalis*

Indice Taxonomique d'Habitat

L'Indice Taxonomique d'Habitat (ITH) est une approche prenant en compte uniquement la présence ou l'absence d'une espèce (Evans *et al.*, 1981 ; Andrews, 1990, 2006). Pour chaque espèce, une valeur totale de 1 est distribuée entre les différents habitats potentiels de celle-ci. (tab. 4)

Tableau 4 : Indices taxonomiques d'habitats utilisés pour les taxons de rongeurs : T : toundra ; Fb : forêt boréale ; Pt : prairie tempérée, savane et fruticée ; Er : environnement rupicole ; Fd : forêt déciduale et forêt mixte ; Fm : forêt méditerranéenne et broussailles (garrigue) ; R : ripisylve. Modifié d'après Andrews (1990).

	T	Fb	Pt	Er	Fd	Fm	R
<i>Castor fiber</i>							1
<i>Hystrix</i> sp.			0,45	0,1		0,45	
<i>Marmota</i> sp.			0,6	0,4			
<i>Spermophilus</i> sp.			1				
<i>Sciurus</i> sp.		0,4	0	0,1	0,4	0,1	
<i>A. cantiana/amphibius</i>							1
<i>Microtus arvalis/agrestis</i>	0,05	0,1	0,55	0,15	0,1	0,05	
<i>Microtus oeconomus</i>	0,3	0,15	0,45				0,1
<i>Microtus gregalis</i>	0,45		0,55				
<i>Microtus vaufreyi</i>			0,2	0,4	0,15	0,25	
<i>Chionomys nivalis</i>			0,15	0,6	0,1	0,15	
<i>Clethrionomys glareolus</i>		0,3	0,1	0,1	0,4		0,1
<i>Iberomys mediterraneus</i>			0,2	0,1	0,1	0,5	0,1
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	1		0				
<i>Pliomys coronensis</i>	0,05	0,05	0,25	0,5	0,1	0,05	
<i>Pliomys episcopalis</i>			0,2	0,15	0,25	0,4	
<i>Allocricetus bursae</i>	0,1	0,15	0,7		0,05		
<i>Cricetulus migratorius</i>			0,6	0,3		0,1	
<i>Apodemus</i> sp.			0,3		0,5	0,2	
<i>Eliomys quercinus</i>			0	0,2	0,6	0,2	
<i>Glis glis</i>			0	0,2	0,5	0,3	

Pour chaque type d'habitat est calculée la somme des indices donnés pour les espèces présentes par niveau, permettant ainsi de déterminer un habitat dominant. Les données

écologiques des espèces sont basées sur celles utilisées par Andrews (1990) et Hanquet (2011). Cependant, les valeurs ont été modifiées pour qu'elles puissent se répartir entre les cinq grands biomes européens définis par Olson (2001) ainsi que deux biotopes liés à la topographie des sites étudiés (tab. 4). Elles sont réparties au sein des habitats suivants :

- Toundra : biome composé d'une végétation herbacée, situé à l'extrême Nord du continent Eurasiatique.
- Forêt boréale (Taïga) : essentiellement constituée de conifères, présents dans les zones arctiques.
- Prairie tempérée, savane et fruticée : grande étendue herbacée avec de rares arbres, présente majoritairement à l'intérieur des zones continentales.
- Forêt déciduale et forêt mixte : forêt composée majoritairement d'arbres à feuilles caduques, présente sur la majorité de l'Europe de l'Ouest.
- Forêt méditerranéenne et broussailles (garrigue): forêt sclérophylle méditerranéenne et broussailles, présente sur tout le pourtour méditerranéen.
- Environnement rupicole : biotope présentant un sol rocailleux avec une végétation rare et éparse.
- Ripisylve : biotope avec une végétation dense de bord d'eau.

Cette méthode permet d'avoir une reconstitution des paléopaysages sans biais de représentation d'espèces. Elle permet aussi de prendre en compte la préférence écologique des espèces.

Indice de Restriction Climatique

Développé par Hernández-Fernández (2001), il présente des similitudes avec l'ITH. La différence principale est que le score alloué aux habitats d'une espèce est réparti équitablement, peu importent les proportions d'habitat occupé. Si 15% ou plus de l'aire de répartition d'une espèce est présente dans la zone climatique, alors l'espèce est considérée comme habitant cette zone. La formule pour l'Indice de Restriction climatique (CRI en anglais) est :

$CRI_i = 1/n$; où "n" est le nombre de zones climatiques où l'espèce est présente et "i" est la zone climatique où l'espèce existe.

La valeur allouée aux espèces et les habitats utilisés sont celles décrites par Hernández-Fernández (2001) et Hernández-Fernández *et al.* (2007) (tab. 5).

Tableau 5 : Typologie des climats et des zonobiomes utilisée, ainsi que les valeurs associées à chaque espèce (modifiée d'après Hernández-Fernández, 2001 et Hernández-Fernández *et al.*, 2007).

	Climat			Zonobiome		
IV	pluie hivernale et sécheresse estivale		IV	végétation sclérophylle		
VI	tempéré typique		VI	forêt décidue		
VII	tempéré -aride		VII	steppe à désert froid		
VIII	tempéré-froid (boréal)		VIII	forêt de conifère boréale		
IX	arctique		IX	toundra		
		IV	VI	VII	VIII	IX
<i>Castor fiber</i>			0,5		0,5	
<i>Marmota sp.</i>			0,5		0,5	
<i>Spermophilus sp.</i>	0,333	0,333		0,333		
<i>Sciurus sp.</i>	0,333	0,333			0,333	
<i>Arvicola cantiana/amphibius</i>	0,25	0,25		0,25	0,25	
<i>Microtus arvalis</i>		1				
<i>Microtus agrestis</i>		0,5			0,5	
<i>Microtus oeconomus</i>		0,333			0,333	0,333
<i>Microtus gregalis</i>				0,333	0,333	0,333
<i>Microtus vaufreyi</i>		1				
<i>Chionomys nivalis</i>	0,25	0,25			0,25	0,25
<i>Clethrionomys glareolus</i>		0,5			0,5	
<i>Iberomys mediterraneus</i>	1					
<i>Dicrostonyx torquatus</i>						1
<i>Pliomys coronensis</i>	0,25	0,25		0,25	0,25	
<i>Pliomys episcopalis</i>	0,25	0,25		0,25	0,25	
<i>Allocricetus bursae</i>	0,333	0,333		0,333		
<i>Cricetullus migratorius</i>	0,333	0,333		0,333		
<i>Apodemus gr. sylvaticus-flavicollis</i>	0,5	0,5				
<i>Eliomys quercinus</i>	0,5	0,5				
<i>Glis glis</i>		1				

Les valeurs ont été adaptées pour certaines espèces. C'est le cas pour *Marmota sp.*, car il n'y avait pas de valeur unique pour le genre *Marmota*. Pour *Microtus vaufreyi*, les valeurs écologiques de *Microtus atapuerquensis* lui ont été attribuées. Pour le genre *Pliomys* les

valeurs attribuées aux environnements subtropicaux ne sont pas prises en compte. Le genre *Hystrix* n'a pas été pris en compte. Le climat IV correspond au climat méditerranéen

Comme pour l'ITH cette méthode permet d'avoir une reconstitution des paléo-paysages sans biais de sur-représentation d'espèces. Elle permet aussi de prendre en compte la préférence mais avec une distribution équitable entre les zonobiomes. Cela permet d'avoir une approche plus complète des paléopaysages.

Les valeurs obtenues sont reprises pour la méthode du modèle bioclimatique (Hernández-Fernández & Pelaez-Campomanes 2003, 2005 ; Hernández-Fernández *et al.*, 2007) afin de déterminer des variables climatiques (ceci est présenté dans la partie « reconstitution des paramètres paléoclimatiques »).

Reconstitutions des paramètres paléoclimatiques

Modèle bioclimatique

En partant de l'hypothèse qu'il existe une corrélation entre le climat et les communautés mammaliennes, le modèle bioclimatique s'appuie sur les données de l'Indice de Restriction Climatique pour déterminer des paramètres climatiques.

Après avoir obtenu les valeurs de l'Indice de Restriction Climatique (CRI), le composant bioclimatique (bioclimatic component = BC) peut être calculé d'après la formule :

$BC_i = (\sum CRI_i) \times 100 / S$, où S est le nombre d'espèces par niveaux.

Avec cette valeur du BC on peut utiliser une régression linéaire multiple développée par le modèle de Hernández-Fernández & Pelaez-Campomanes (2005).

Cette méthode permet une première approche des paramètres climatiques, notamment de la température (température moyenne annuelle, température moyenne du mois le plus chaud et température moyenne du mois le plus froid) et des précipitations (précipitations annuelles moyennes).

Méthode d'Écologie Quantifiée

La Méthode d'Écologie Quantifiée a été préférée à celle de l'aire climatique commune (Mutual Climatic Range = MCR). La MCR a pour but de définir une zone géographique où vit une communauté de micromammifères identique à celle retrouvée sur le gisement. En estimant les paramètres climatiques de cette zone, on obtient des données climatiques quantitatives telles que la température moyenne annuelle, la température moyenne du mois le

plus froid, la température moyenne du mois le plus chaud. Cependant, les données de référence proviennent de la péninsule ibérique et elles ne conviennent pas forcément pour les sites étudiés ici (Blain *et al.*, 2009; López-García *et al.*, 2010, 2014). La méthode d'Écologie Quantifiée développée par Jeannet (2010) a été préférée. Pour chaque espèce, des valeurs climatiques quantitatives lui sont attribuées (température annuelle moyenne, température annuelle minimale,...) en fonction de sa zone géographique. Une des limites de cette méthode est qu'elle ne prend en compte que les espèces actuelles. Pour certaines espèces, les données écologiques d'espèces proches ou de leurs descendants peuvent être utilisées. Les données écologiques de *Microtus cabreræ* sont utilisées pour *Iberomys mediterraneus* et celles de *Cricetus cricetus* pour *Allocricetus bursæ*. Cependant, cette méthode s'appuie sur une base de données importante et une comparaison avec les valeurs obtenues par les autres méthodes semble intéressante. Les données correspondantes aux différentes espèces utilisées sont données en annexe I.

Cette méthode de reconstitution des paramètres climatiques vient compléter cette étude par une approche différente des données actuelles de répartition des espèces.

Fonction de transfert

Les fonctions de transfert permettent de mettre en relation les températures moyennes annuelles et la richesse spécifique en Arvicolinae (nombre d'espèces) (d'après Montuire, 1994, 1999 ; Montuire & Marcolini, 2002 ; Stoetzel & Montuire, 2016). Cependant, cette méthode ne permet d'obtenir qu'une température moyenne annuelle et ne nous renseigne pas sur les précipitations. Elle permet cependant de compléter l'étude des paramètres climatiques avec une approche non-actualiste.

Analyses multivariées

Les analyses multivariées sont souvent employées dans le but de caractériser les associations de micromammifères en fonction de leurs affinités écologiques et climatiques (Marquet, 1989 ; Denys, 1992 ; Desclaux, 1992b ; Chaline *et al.*, 1995 ; Abbassi, 1999 ; Paunescu, 2001 ; Hanquet, 2011 ; Foury *et al.*, 2016 ; Lebreton *et al.*, 2016). Les Analyses Factorielles des Correspondances (AFC) ont été réalisées avec le logiciel R 3.1.2 (avec le package FactomineR). Ce type d'analyse statistique permet de mettre en évidence, à partir de l'abondance de chaque taxon (NMI) par niveau archéologique, les associations possibles entre les espèces de rongeurs et les différents niveaux archéologiques.

Cette méthode permet d'observer des associations de niveaux sans attribuer une quelconque valeur écologique aux espèces, elle se passe du principe d'actualisme.

**Chapitre 3 : Développements
méthodologiques et référentiels
taphonomiques**

3.1 Expérimentation sur l'impact du piétinement

3.1.1 Introduction

La comparaison de la représentation squelettique d'un assemblage fossile avec les référentiels actuels de prédateurs ne montre généralement que la préservation des éléments les plus solides/denses. De plus, les référentiels actuels des principaux agents accumulateurs (prédateurs de catégorie 1 et 2) ont un taux de cassure très faible ($\leq 15\%$) (Andrews, 1990), alors que celui des assemblages fossiles se situe généralement autour de 100%, dus aux différents processus post-dépositionnels (piétinement, compaction des sédiments, racines, chutes de bloc) (Stoetzel, 2009 ; Denys, 2011 ; Hanquet, 2011). L'impact du piétinement est le plus simple à mettre en place dans une expérimentation. Il a d'ailleurs été abondamment testé sur des restes de grands mammifères, mais avec pour objectif d'observer les modifications superficielles (Behrensmeyer *et al.*, 1986 ; Olsen & Shipman, 1988 ; Blasco *et al.*, 2008 ; Dominguez-Rodrigo *et al.*, 2009). Pour les micromammifères, Andrews (1990) a observé la fracturation préférentielle des os en les piétinant dans un sac plastique. Cependant, on est loin des conditions retrouvées sur un site archéologique. Aussi, l'objectif de cette expérimentation est de tester l'impact du piétinement sur un assemblage osseux de micromammifères avec des paramètres plus proches de ceux d'un site archéologique. L'intérêt est porté sur les modalités de fracturation ainsi que sur le taux d'isolement des dents

3.1.2 Matériel et méthodes

Le piétinement s'est fait dans un bac avec une structure en bois de dimensions 70x70x24 cm (fig. 10). Cette structure a été semi-enterrée et une bâche plastique séparait cet ensemble de la terre. Une première couche de sédiments (sec) de 25 +/-5 mm a été déposée. Le sédiment provient de parties remaniées de l'ensemble II de la Caune de l'Arago. Sur cette couche, on a déposé un « niveau » d'objets composé de différents éléments squelettiques de micromammifères actuels, ainsi que de trois artefacts lithiques et d'un fragment crânien de cervidé (afin de correspondre à ce qui peut être observé dans les sites archéologiques). Les objets composant ce niveau ont été déposés à au moins 10 cm des bords du bac afin d'éviter tout effet de paroi. Ainsi, le matériel a été dispersé sur un carré de 50 cm². Une autre couche de sédiments (sec) de 25 +/-5 mm a été ajoutée pour recouvrir les objets. Le piétinement s'est fait une première fois par passages successifs de l'opérateur jusqu'à obtenir une légère compaction du sédiment sur l'ensemble du carré. Suite à ce piétinement, le sédiment a été tamisé (mailles de 1,2 et de 0,6 mm), trié, et les différentes observations sont décrites ci-dessous. Le matériel a été de nouveau enfoui, puis trié. Cette étape a été reproduite trois fois. Ce premier passage sert d'étalon, le but étant d'avoir quatre passages à différents degrés de fragmentation. Ce sont les mêmes restes qui ont été réutilisés (suite au tamisage et aux tris) pour chaque passage.

Les éléments osseux utilisés proviennent de pelotes de rejection de rapaces, probablement de chouette effraie (données par E. Desclaux et de provenance inconnue). Les os choisis ne présentent pas d'altération superficielle et peuvent être qualifiés d'os frais même si la période de récolte des pelotes remonte à plus de 10 ans.

1^{er} passage

20 pas pour piétiner 1 fois toute la surface (environ 2 secondes par pas)

2^{ème} passage

20 passages de 20 pas, soit environ 400 pas (environ 13 minutes)

3^{ème} passage

12 sessions de 20 passages de 20 pas, soit 4800 pas (environ 2h40)

4^{ème} passage

15 sessions de 20 passages de 20 pas, soit 6000 pas (environ 3h20)

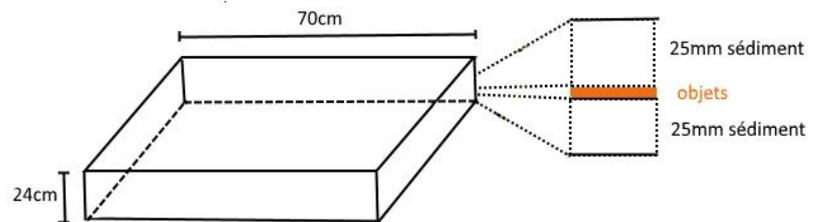


Figure 10 : Schéma de la structure utilisée lors de l'expérience, le carré en pointillé orange représente la zone de dépôt du matériel.

Les restes de microvertébrés sont composés de :

10 crânes de Murinae sub-entiers (rangées dentaires complètes mais l'arrière crâne est peu ou pas présent) (fig. 11)

10 crânes d'Arvicolinae (rangées dentaires complètes mais l'arrière crâne est peu ou pas présent)

10 crânes de Soricidae (rangées dentaires complètes mais l'arrière crâne est peu ou pas présent)

20 héli-mandibules de Murinae (complètes) 12 g et 8d

20 héli-mandibules d'Arvicolinae (complètes)

20 héli-mandibules de Soricidae

20 incisives isolées + 40 molaires isolées (20 Arvicolinae et 20 Murinae). Les dents ont été peintes pour les distinguer des dents *in situ*)

20 fémurs (entiers)

20 humérus (entiers)

20 ulna (entiers)

20 radius (entiers)

20 tibio-fibula (entiers)

20 côtes (entières)

20 vertèbres (entières)

20 scapula (entières)

20 coxaux (entiers)

Autres éléments ajoutés :

Industrie 1: silex, dimensions 47*29*9 mm

Industrie 2: silex, dimensions 42*26*8 mm

Industrie 3: cornéenne, dimensions 49*36*12 mm

Fragment de crâne de cervidé: dimensions 74*57*29 mm

Opérateur :

Poids : 67,5 kg

Pointure : 42

3.1.3 Résultats

1^{er} passage

Suite à la 1^{ère} session de piétinement deux crânes de Murinae (parmi les 10 déposés) ont été fracturés et une M1 s'est déchaussée. Parmi les crânes fracturés on retrouve :

- 1 crâne qui présente une absence du maxillaire et du pré-maxillaire droit (fig. 11B)
- 1 hémi-crâne (pré-maxillaire + maxillaire) (fig. 11C)
- 2 hémi-maxillaires (fig. 11D)
- 2 pré-maxillaires (fig. 11E)

En ce qui concerne les crânes d'Arvicolinae, ils sont peu fragmentés (légers enlèvements sur les zygomatiques et le frontal), et quatre M1, deux M2 et une M3 se sont déchaussées. Les crânes de Soricidae sont peu fragmentés et seule une unicuspidé est déchaussée.

Les hémi-mandibules de Murinae ne présentent aucune fracture, mais une incisive, une M2 et quatre M3 se sont déchaussées. Les hémi-mandibules d'Arvicolinae ne présentent aucune fracture, mais six M1, six M2 et deux M3 se sont déchaussées. Les hémi-mandibules de Soricidae ne présentent pas de fracture, une seule M3 est déchaussée.

Les dents isolées ne présentent pas de fracture.

Pour le post-cranien, les os longs ne présentent pas de fracture. Deux fémurs présentent une séparation de l'épiphyse distale non soudée et de même deux humérus présentent une séparation de l'épiphyse proximale. Trois côtes sont fracturées. Les scapula et les coxaux ne sont pas fracturés. Une seule vertèbre est fracturée.

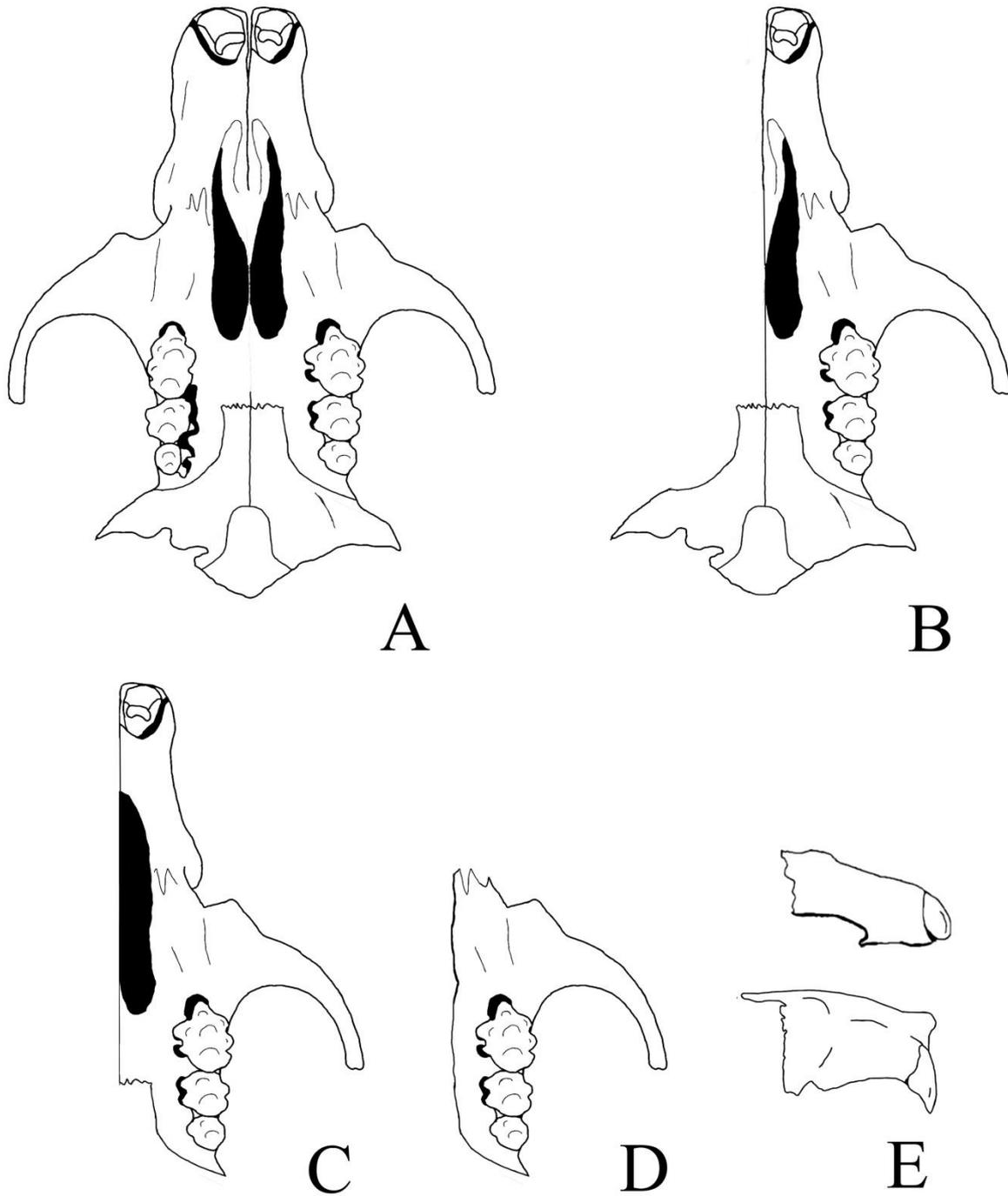


Figure 11 : Schéma représentant les crânes de Murinae fracturés après le 1er passage. A) Crâne de Murinae sub-entier (état initial, non affecté). B) Crâne avec une absence du maxillaire et du pré-maxillaire droit. C) Héli-crâne (pré-maxillaire et maxillaire). D) Héli-maxillaire. E) Pré-maxillaire.

2^{ème} passage

Suite à la deuxième session de piétinement, 7 crânes de Murinae sont fracturés, et trois incisives et 2 M1, se sont déchaussées. Parmi les crânes fracturés on retrouve :

- 1 crâne présentant une perte du pré-maxillaires et nasal (fig. 12)
- 3 hémi-crânes (pré-maxillaire + maxillaire) (fig. 11C)
- 8 hémi-maxillaire (maxillaire + zygomatique) (fig. 11D)
- 9 pré-maxillaires (fig. 11E)

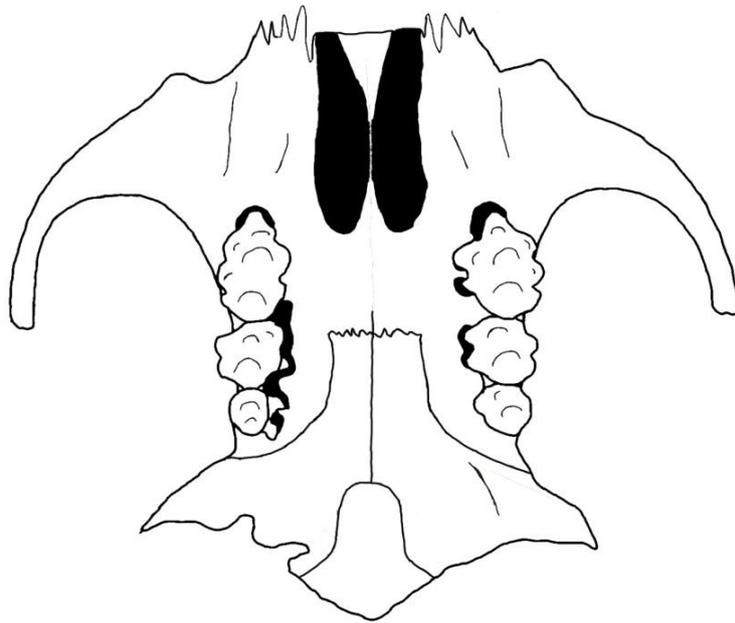


Figure 12 : Schéma représentant un crâne de Murinae fracturé. Ce crâne présente une perte des pré-maxillaires après le 2^{ème} passage.

Pour les crânes d'Arvicolinae, trois sont fracturés, et deux incisives, neuf M1, six M2 et sept M3 se sont déchaussées. Parmi les crânes fracturés on retrouve :

- 2 crânes présentant une perte du pré-maxillaires et nasal (et d'un maxillaire) (fig. 13B)
- 1 maxillaire (fig. 13C)
- 3 pré-maxillaires doubles (gauche et droit) (fig. 13D)

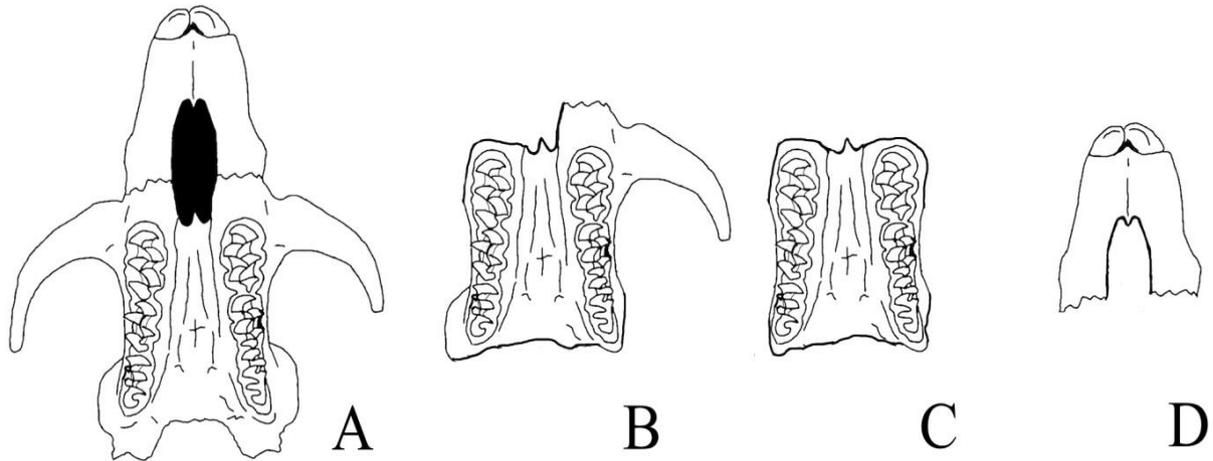


Figure 13 : Schéma représentant les crânes d'Arvicolinae fracturés après le 2ème passage. A) Crâne d'Arvicolinae sub-entier (état initial, non affecté). B) Crâne avec une absence des pré-maxillaires et nasal (et d'un maxillaire). C) Maxillaire. D) Pré-maxillaire double.

Les crânes de Soricidae sont peu fragmentés, seule une unicuspidé est déchaussée.

Les hémi-mandibules de Murinae ne présentent aucune fracture, mais cinq incisives, trois M1, trois M2 et cinq M3 se sont déchaussées. Les hémi-mandibules d'Arvicolinae ne présentent aucune fracture, mais une incisive, dix-sept M1, quinze M2 et six M3 se sont déchaussées.

Les hémi-mandibules de Soricidae ne présentent pas de fracture, mais douze unicuspidés et deux M3 sont déchaussés.

Les dents isolées ne présentent pas de fracture.

Pour le post-cranien, les os longs ne présentent pas de fracture. Six fémurs présentent une séparation de l'épiphyse distale non soudée, de même que quatre humérus présentent une séparation de l'épiphyse proximale. Une fibula est fracturée. Cinq côtes sont fracturées. Les scapula ne sont pas fracturées. Trois coxaux présentent des fractures. Une seule vertèbre est fracturée.

3^{ème} passage

Suite à la troisième session de piétinement les dix crânes de Murinae sont fracturés, et sept incisives, trois M1, une M2 et une M3 se sont déchaussées. Parmi les crânes fracturés on retrouve :

- 13 hémi-maxillaires (maxillaire + zygomatique) (fig. 11D)
- 7 hémi- maxillaires sans zygomatique (fig. 14A)
- 20 pré-maxillaires (fig. 11E)

Pour les crânes d'Arvicolinae, huit sont fracturés, et seize incisives, seize M1, treize M2 et treize M3 se sont déchaussées. Parmi les crânes fracturés on retrouve :

- 3 maxillaires (avec un zygomatique) (fig. 13B)
- 3 maxillaires (fig. 13C)
- 3 hémi-maxillaires. Le dernier hémi-maxillaire est complètement fracturé (fig. 14B)
- 6 pré-maxillaires doubles (gauche et droit) (fig. 13D)
- 4 pré-maxillaires (fig. 14C)

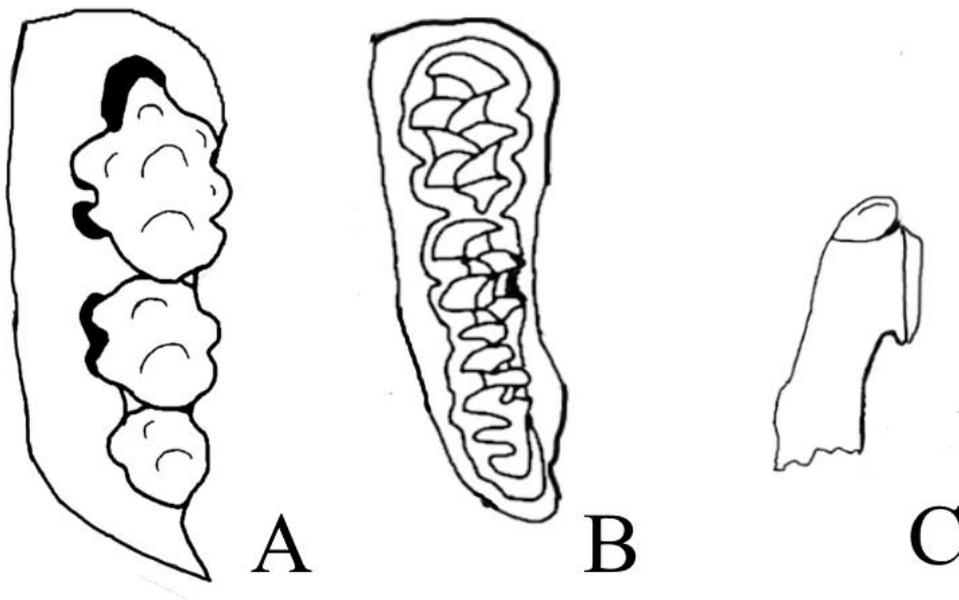


Figure 14 : Schéma représentant les crânes fracturés après le 3ème passage. A) Hémi-maxillaire sans zygomatique de Murinae. B) Hémi-maxillaire d'Arvicolinae. C) Pré-maxillaire simple d'Arvicolinae.

Six crânes de Soricidae sont fragmentés sur les dix crânes sub-entiers déposés (fig. 15A), et quatre incisives et une M3 sont isolées. Parmi les crânes fracturés on retrouve :

- 1 crane avec le pré-maxillaire en moins (fig. 15B)
- 1 crane avec le maxillaire droit fracturé (fig. 15C)
- 4 hémi-maxillaires avec pré-maxillaire (fig. 15D)
- 4 hémi-maxillaires sans pré-maxillaire (fig. 15E)
- 1 fragment de maxillaire avec M1 et M2 en place (fig. 15F)
- 2 fragments d'pré-maxillaire avec incisive en place (fig. 15G)

Sur les vingt mandibules déposées (fig. 16A), quatre hémi-mandibules de Murinae sont fracturées, trois au niveau de la branche montante (fig. 16B), et une derrière la M1 (fig. 16C).

Le reste de cette mandibule n'a pas été retrouvé. Dix incisives, quatre M1, quatre M2 et onze M3 se sont déchaussées.

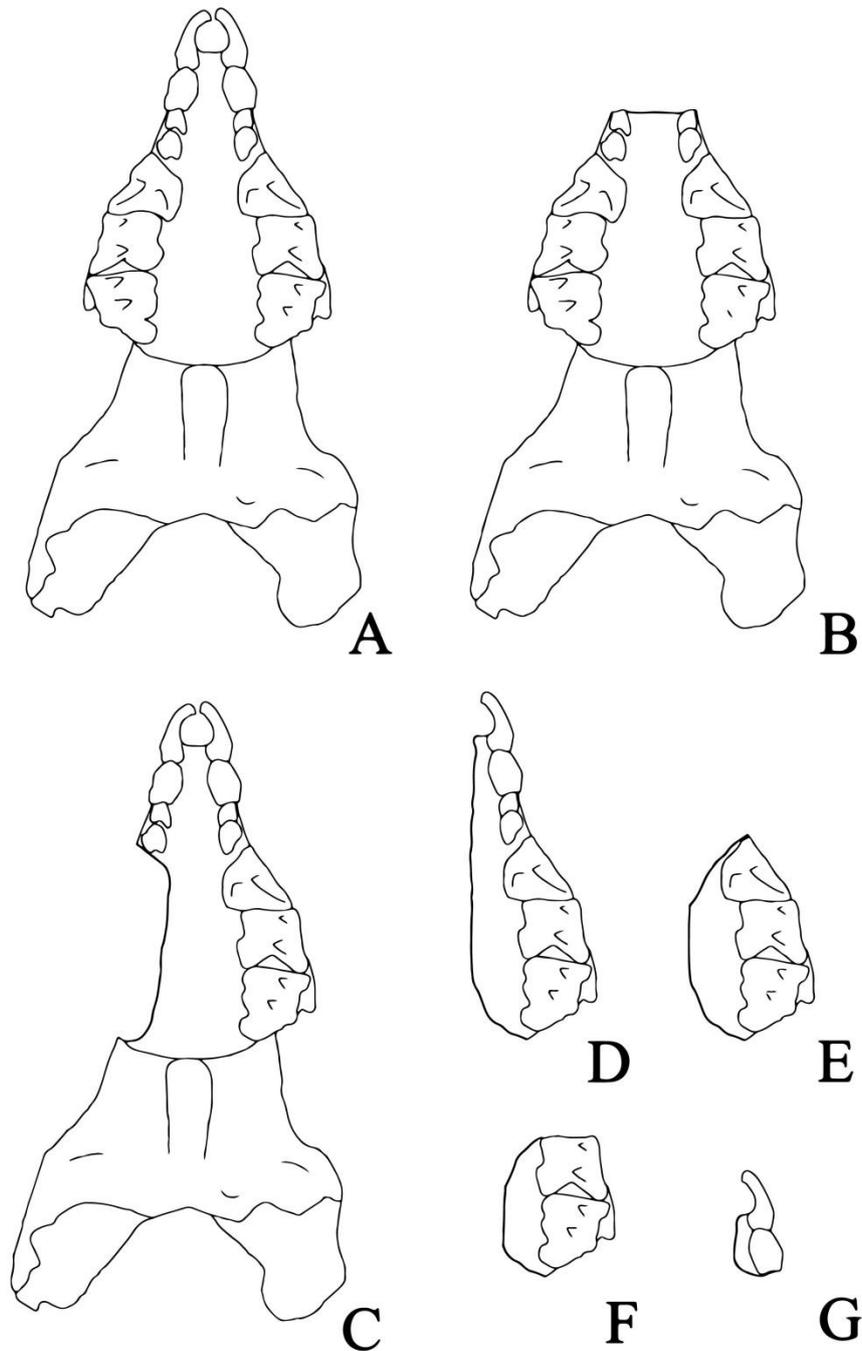


Figure 15 : Schéma représentant les crânes de Soricidae fracturés après le 3ème passage. A) Crâne de Soricidae sub-entier (état initial, non affecté). B) Crâne avec le pré-maxillaire en moins. C) Crâne avec le maxillaire droit fracturé. D) hémi-maxillaire avec pré-maxillaire. E) Hémi-maxillaire sans pré-maxillaire. F) Fragment de maxillaire avec M1 et M2 en place. G) fragments de pré-maxillaire avec incisive en place.

Pour les hémi-mandibules d'Arvicolinae, cinq sont fracturées, trois au niveau de la branche montante (fig. 16E) et une derrière l'insertion de la M1 (fig. 16F). La dernière mandibule est constituée de deux fragments, la branche montante et la partie antérieure jusqu'à l'insertion de la M2 (fig. 16G). Quatre incisives, dix-huit M1, dix-huit M2 et seize M3 se sont déchaussées.

Une héli-mandibule de Soricidae présente une fracture au niveau de l'insertion de l'incisive (fig. 16I). Une incisive isolée, douze unicuspidés et deux M3 sont déchaussées.

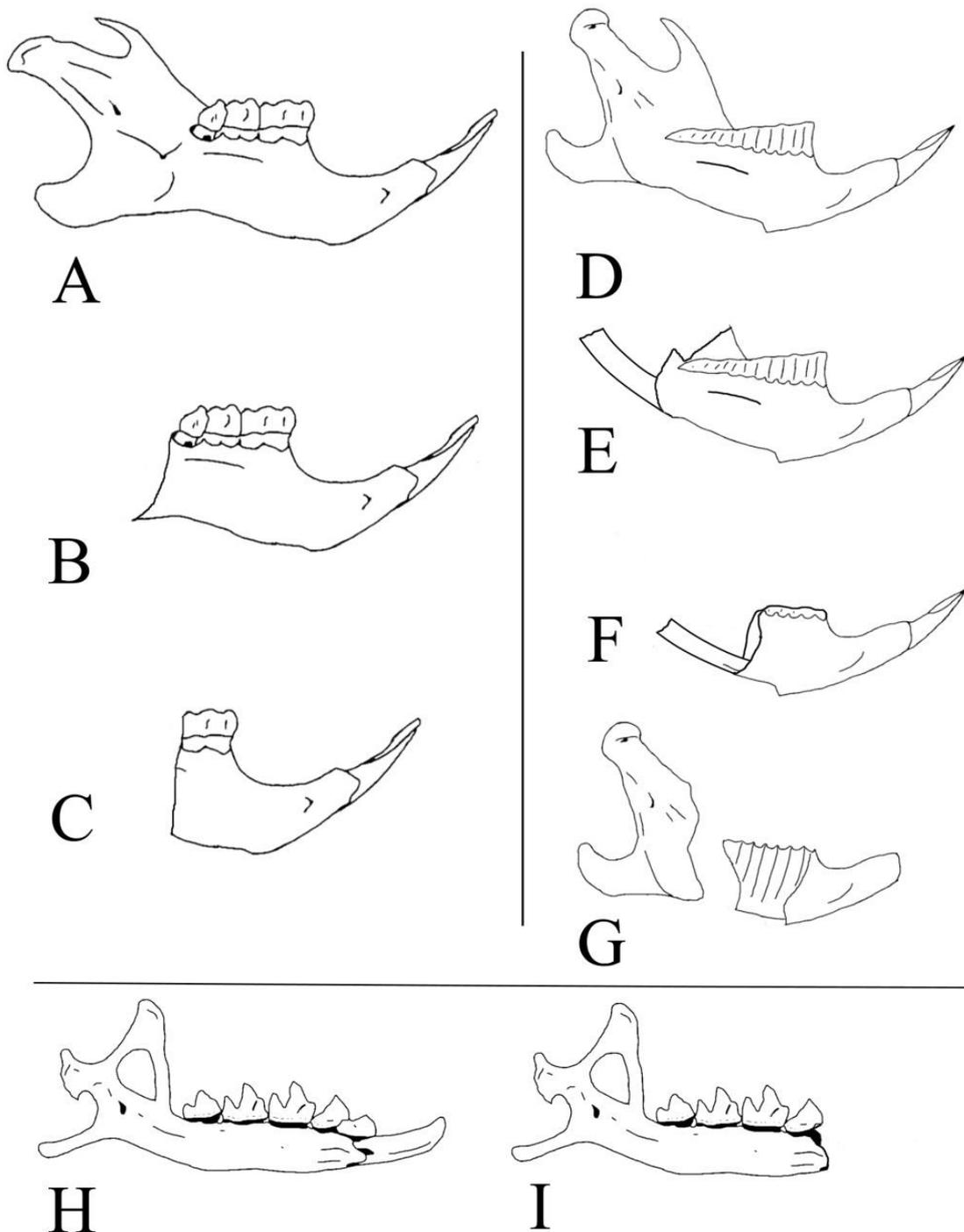


Figure : 16 Schéma représentant les mandibules fracturées après le 3ème passage. A) Mandibule de Murinae entière. B) Mandibule de Murinae fracturée au niveau de la branche montante. C) Mandibule de Murinae fracturée derrière l'insertion de la M1. D) Mandibule d'Arvicolinae entière. E) Mandibule d'Arvicolinae avec une fracture de la branche montante. F) Mandibule d'Arvicolinae avec une fracture derrière l'insertion de la M1. G) Mandibule d'Arvicolinae constituée de deux fragments, la branche montante et la partie antérieure jusqu'à l'insertion de la M2. H) Mandibule de Soricidae entière. I) Mandibule de Soricidae fracturée au niveau de l'insertion de l'incisive.

Pour les dents isolées, seule une incisive présente une fracture longitudinale.

Pour le post-cranien :

Dix-sept fémurs présentent une séparation de l'épiphyse distale non soudée, aucun n'est fracturé. Douze humérus présentent une séparation de l'épiphyse proximale non soudée. Deux sont fracturés, un sur la partie médiane et l'autre entre la diaphyse et l'épiphyse proximale ainsi qu'au niveau médio-distal (fig. 17A). Deux ulna sont fracturés sur la partie médiane (fig. 17B). Les radius ne présentent pas de fracture. Les tibio-fibula ne présentent que six fractures de fibula. Huit coxaux (fig. 17C), sept côtes, trois scapulas (+ une non retrouvée) et quatre vertèbres sont fracturés.

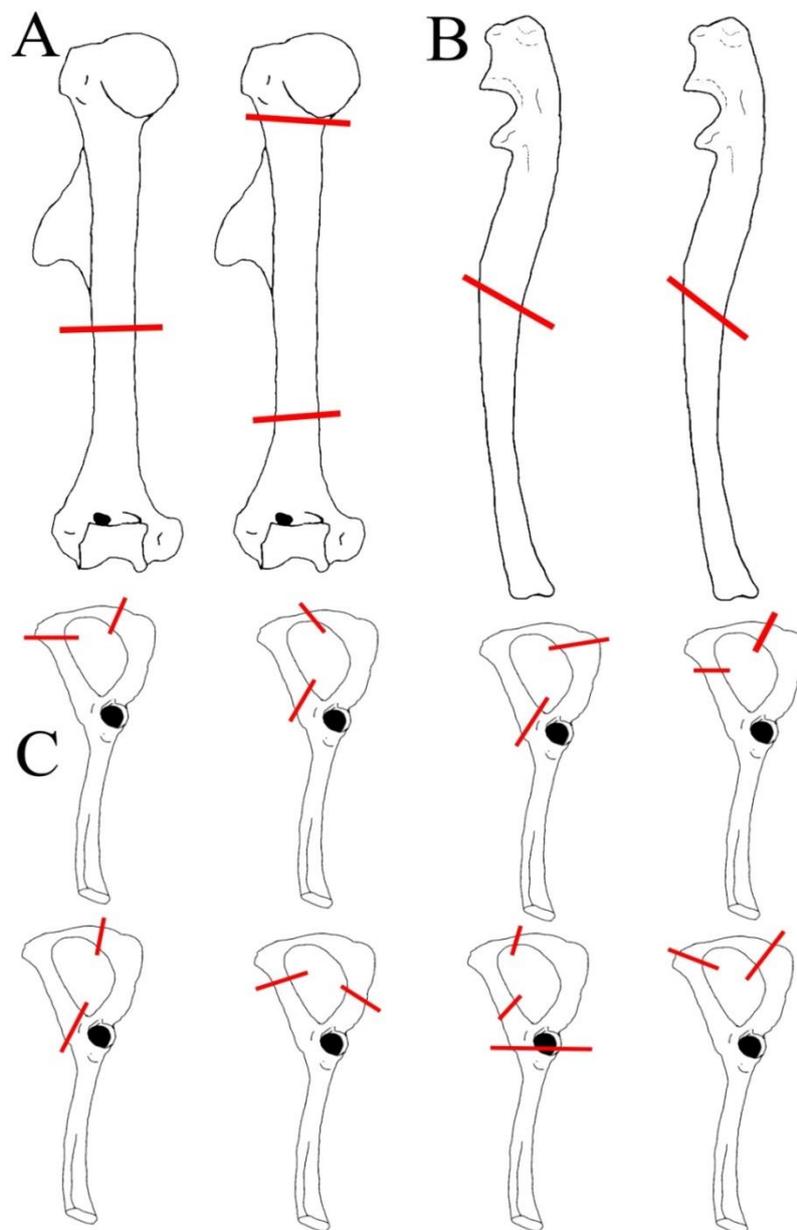


Figure 17 : Schéma représentant les restes du post-cranien fracturé après le 3ème passage. A) Humérus. B) Ulna. C) Coxaux. Les lignes rouges représentent les fractures.

4^{ème} passage

Suite à la quatrième session de piétinement, les dix crânes de Murinae sont fracturés, et douze incisives, quatre M1, quatre M2 et sept M3 se sont déchaussées. Parmi les crânes fracturés on retrouve :

- 7 hémi-maxillaires (maxillaire + zygomatique) (fig. 11D)
- 9 hémi-maxillaires sans zygomatique (fig. 14A)
- 2 fragments de maxillaire avec insertion de la M1 et zygomatique (fig. 18A)
- 2 fragments de maxillaire avec insertion de la M1 sans zygomatique (fig. 18B)
- 4 fragments de maxillaire avec insertion de la M3 et de la M2 (fig. 18C)
- 20 pré-maxillaires (fig. 18E)

Pour les crânes d'Arvicolinae, dix sont fracturés, et seize incisives, dix-neuf M1, quatorze M2 et dix-sept M3 se sont déchaussés. Parmi les crânes fracturés on retrouve :

- 7 maxillaires (2 possèdent encore un zygomatique) (fig. 13B)
- 1 maxillaire avec uniquement le palatin (fig. 18D)
- 3 hémi-maxillaires. Le dernier hémi-maxillaire est complètement fracturé. (fig. 14B)
- 7 pré-maxillaires doubles (gauche et droit) (fig. 13D)
- 6 pré-maxillaires (fig. 14C)

Huit crânes de Soricidae sont fragmentés, et six incisives, une M3, une M2 et une M3 sont isolées.

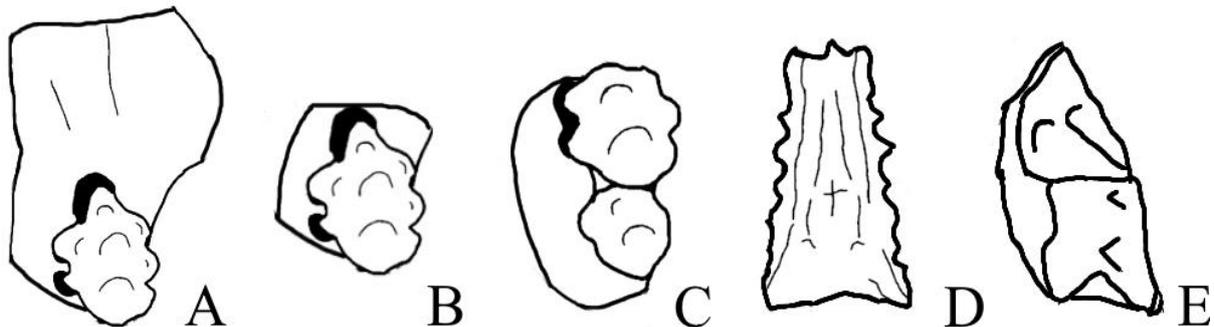


Figure 18 : Schéma représentant les crânes fracturés après le 4ème passage. A) Fragments de maxillaire de Murinae avec insertion de la M1 et zygomatique. B) Fragments de maxillaire de Murinae avec insertion de la M1 sans zygomatique. C) Fragments de maxillaire. D) Maxillaire d'Arvicolinae avec uniquement le palatin. E) Fragments de maxillaire de Soricidae avec M1 et M2.

Parmi les crânes fracturés on retrouve :

- 1 crâne avec le maxillaire droit fracturé (fig. 15C)
- 5 hémi-maxillaires avec pré-maxillaire (fig. 15D)
- 9 hémi-maxillaires sans pré-maxillaire (fig. 15E)
- 1 fragment de maxillaire avec M1 et M2 (fig. 18E)
- 3 fragments pré-maxillaire avec incisive en place (fig. 15G)

6 hémi-mandibules de Murinae sont fracturées, quinze incisives, cinq M1, six M2 et onze M3 se sont déchaussées. Parmi les hémi-mandibules fracturées on retrouve :

- 3 fracturées au niveau de la branche montante (fig. 16B)
- 2 fracturées derrière l'insertion de la M1 (fig. 19A)
- 1 fracturée au niveau de la branche montante et sur la partie inférieure

Pour les hémi-mandibules d'Arvicolinae les vingt présentent une fracture. Douze incisives, dix-neuf M1, dix-huit M2 et dix-neuf M3 se sont déchaussées.

Parmi les hémi-mandibules fracturées on retrouve :

- 15 fracturées au niveau de la branche montante (fig. 16E)
- 1 fracture derrière l'insertion de la M1 (fig. 16F)
- 1 mandibule fracturée au niveau de la M2 (fig. 16G)
- 3 fragments du diastème (fig. 19B)

5 hémi-mandibules de Soricidae présentent une fracture. 5 incisives isolées, 14 unicuspidés, 1 M2 et 5 M3 se sont déchaussées. Parmi les hémi-mandibules fracturées on retrouve :

- 3 fracturées au niveau de l'insertion de l'incisive (fig. 16I)
- 1 fracturé au niveau de la M3 (fig. 19C)
- 1 fracturé au niveau de la M2 (fig. 19D)

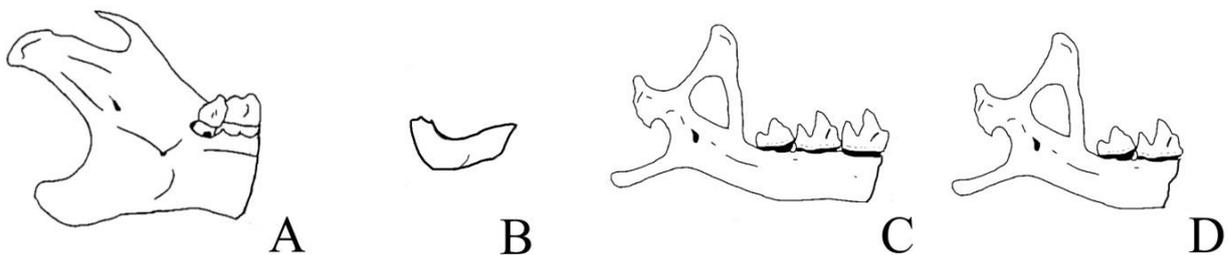


Figure 19 : Schéma représentant les mandibules fracturées après le 3ème passage. A) Mandibule de Murinae avec une fracture derrière l'insertion de la M1. B) Fragment de mandibule d'Arvicolinae composé uniquement du diastème. C) Mandibule de Soricidae avec une fracture au niveau de la M3. D) Mandibule de Soricidae avec une fracture au niveau de la M2.

Pour les dents isolées (ex situ) :

- 2 incisives inférieures présentent une fracture longitudinale (fig. 20A)
- 1 incisive supérieure présente une fracture médiane (fig. 20B)
- 1 incisive supérieure est fracturée à proximité de la surface occlusale (fig. 20C)
- 1 molaire est fracturée (M3 supérieure) (fig. 20D)
- 3 fragments d'incisive ne sont pas localisables

Dents *in situ*, isolées suite aux différents passages :

- 5 incisives inférieures présentent une fracture longitudinale
- 3 incisives supérieures avec une fracture médiane
- 1 incisive inférieure est fracturée à proximité de la surface occlusale
- 7 fragments d'incisive ne sont pas localisables

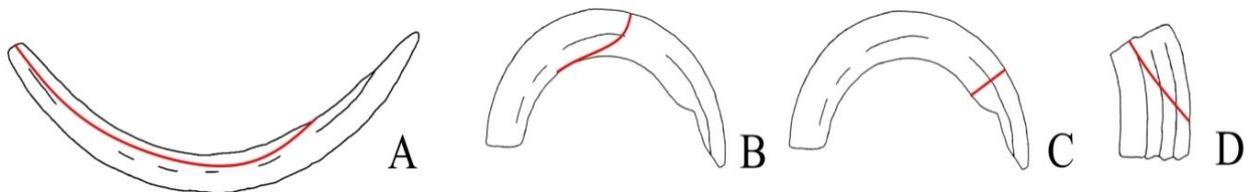


Figure 20 : Fragmentation des dents isolées. A) Incisives inférieures présentant une fracture longitudinale. B) Incisives supérieures présentant une fracture médiane. C) Incisive supérieure fracturée à proximité de la surface occlusale. D) M3 supérieure fracturée. Les lignes rouges représentent les fractures.

Pour le matériel post-crânien :

Dix-huit fémurs présentent une séparation de l'épiphyse distale non soudée, deux sont fracturés entre la diaphyse et l'épiphyse distale (fig. 21A-B).

Seize humérus présentent une séparation de l'épiphyse proximale non soudée. Deux sont fracturés : un sur la partie médiane et l'autre entre la diaphyse et l'épiphyse proximale ainsi qu'au niveau médio-distal (fig. 21C-D). Quatre ulnas sont fracturés sur la partie médiane (fig. 12E). Un radius présente une fracture médio-proximale (fig. 21F). Sur les tibio-fibulas on trouve treize fractures de fibula, trois fractures sur la partie proximale (fig. 21G), une fracture médio-proximale (fig. 21H) et une médio distale (fig. 21I).

Dix-sept coxaux sont fracturés (fig. 22), ainsi que douze côtes, treize scapulas (+1 non retrouvé) et huit vertèbres.

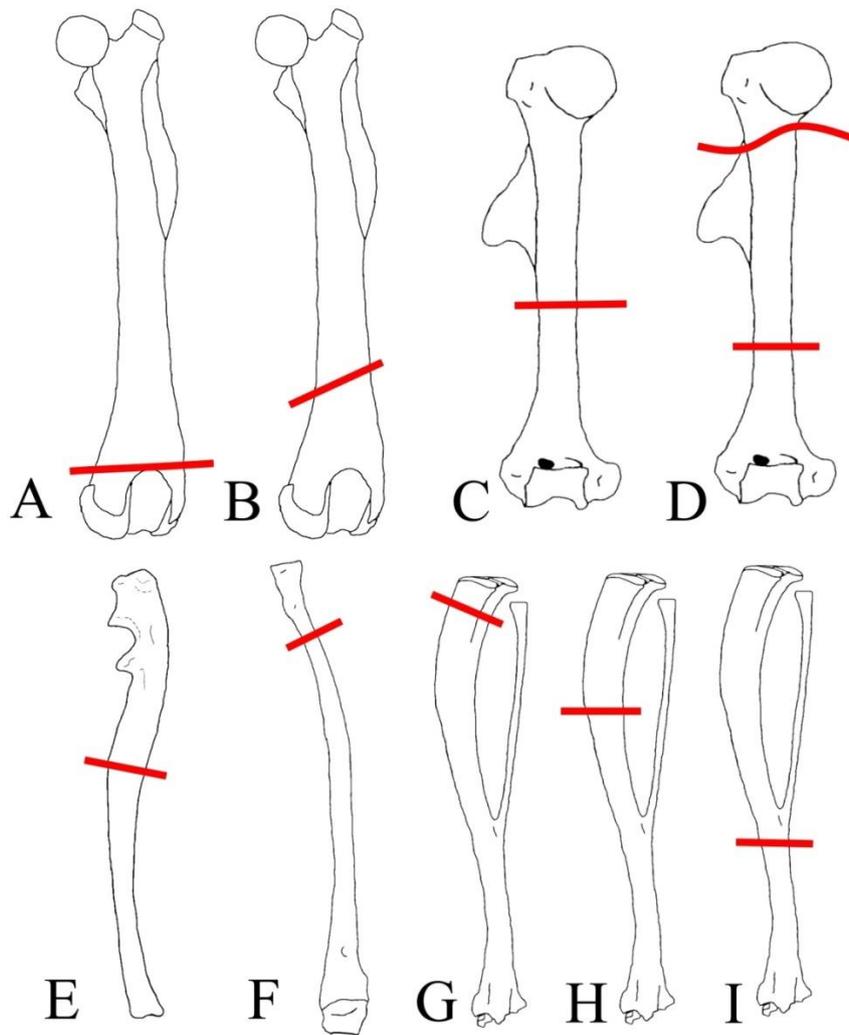


Figure 21 : Matériel post-crânien fracturés suite au 4ème passage. A-B) Fémur. C-D) Humérus. E) Ulna. F) Radius. (G-H-I) Tibio-fibula. Les lignes rouges représentent les fractures.

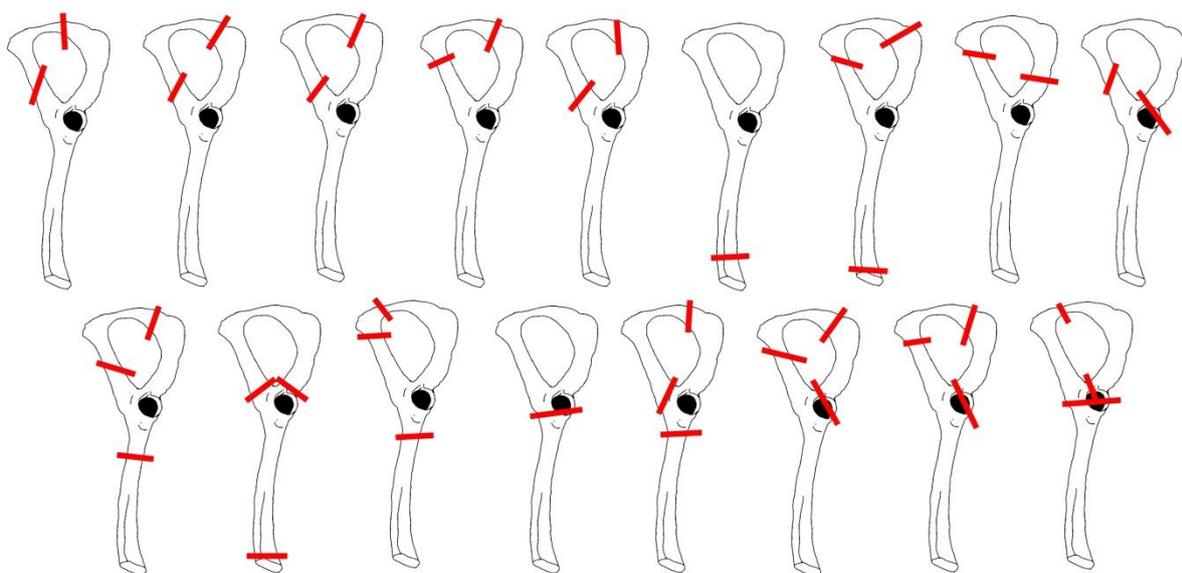


Figure 22 : Coxaux fracturés suite au 4ème passage. Les lignes rouges représentent les fractures.

On peut noter que la fracturation n'a pas été assez forte pour causer des pertes de représentation osseuse pour les os longs. Ces différents résultats sont synthétisés ci-dessous (tab. 6) :

Tableau 6 : Synthèse de la fracturation suite aux différents passages. N : nombre d'éléments fracturés ; % : pourcentage d'éléments fracturés.

	1er passage		2ème passage		3ème passage		4ème passage	
	N	%	N	%	N	%	N	%
crânes de Murinae (n=10)	2	20	7	70	10	100	10	100
crânes d'Arvicolinae (n=10)	0	0	3	30	8	80	10	100
crânes de Soricidae (n=10)	0	0	0	0	6	60	8	80
hémi-mandibules de Murinae (n=20)	0	0	0	0	4	20	6	60
hémi-mandibules d'Arvicolinae (n=20)	0	0	0	0	5	25	20	100
hémi-mandibule de Soricidae (n=20)	0	0	0	0	1	5	5	25
incisives isolées (n=20)	0	0	0	0	1	5	4	20
molaires isolées d'Arvicolinae (n=20)	0	0	0	0	0	0	1	5
molaires isolées de Murinae (n=20)	0	0	0	0	0	0	0	0
fémur (n=20)	0	0	0	0	0	0	2	10
humérus (n=20)	0	0	0	0	2	10	2	10
ulna (n=20)	0	0	0	0	2	10	4	20
radius (n=20)	0	0	0	0	0	0	1	5
tibio-fibula (n=20)	0	0	0	0	0	0	3	15
côte (n=20)	3	15	5	25	7	35	12	60
vertèbre (n=20)	1	5	1	5	4	20	8	40
scapula (n=20)	0	0	0	0	3	15	13	65
coxal (n=20)	0	0	3	15	10	50	17	85

3.1.4 Discussion

L'intérêt de ce protocole est qu'il permet une reconstitution assez fidèle de ce qui est observé sur un site archéologique, avec des paramètres contrôlés. Cependant, celui-ci est assez chronophage. La quantité de sédiment à disposition est limitée car il provient de parties remaniées de l'ensemble II de la Caune de l'Arago, il est nécessaire de le récupérer, de le faire sécher et de le défloculer afin de pouvoir le réutiliser. Le fait que ce sédiment soit assez meuble constitue une autre limite. Ceci a pour effet qu'après un certain nombre de passages on constate une forte mobilité des restes et une concentration de sédiments dans les angles du carré. Au cas où une telle expérimentation serait recréée, une étape de tassement préalable ou d'humification du sédiment, afin de le rendre moins meuble, est préconisable.

La fragmentation, même après le 4ème passage, est peu présente, à l'exception des restes crâniens. Pour les trois taxons étudiés, ce sont les crânes de Murinae qui se fracturent en premier, suivis des Arvicolinae puis des Soricidae. Pour les Murinae les différentes phases de fragmentation sont les suivantes: crâne sub-entier (fig. 11A) - hémi-crâne (fig. 11B-C)- hémi-maxillaire (avec ou sans zygomatique) (fig. 11D et 14A) + pré-maxillaire (fig. 11E) - fragmentation de l'hémi-maxillaire (préférentiellement à la limite M1-M2) (fig. 18A-B). Pour les Arvicolinae les différentes phases de fragmentation sont les suivantes: crâne sub-entier (fig. 4A)-maxillaire (avec ou sans un zygomatique) (fig. 13A-B) + pré-maxillaire double (fig. 13D) – hémi-maxillaire (fig. 14B) ou palatin (fig. 18D) + pré-maxillaire (double ou simple) (fig. 13D et 14C). Pour les Soricidae les différentes phases de fragmentation sont moins systématiques. Il peut y avoir tout d'abord une perte des pré-maxillaires ou bien des molaires (fig. 15B-C). Les différents éléments récurrents sont les suivants: hémi-maxillaire (fig. 15D) – hémi-maxillaire sans pré-maxillaire (fig. 15E) - pré-maxillaire isolé (fig. 15G).

La plus forte fracturation des crânes de Murinae peut être expliquée par la faible fusion entre les maxillaires gauche et droit, ainsi qu'entre les pré-maxillaires gauches et droits, ce qui conduit à une séparation précoce. On constate également une fracturation préférentielle sur la ligne de suture, ce qui provoque une séparation entre le pré-maxillaire et le maxillaire.

Chez les Arvicolinae, au contraire, on observe que les pré-maxillaires gauche et droit peuvent rester soudés et que, s'ils se fracturent, la séparation ne se fait pas sur la ligne de suture entre les deux pré-maxillaires (fig. 14C). On note une autre différence: les maxillaires d'Arvicolinae peuvent non seulement se séparer en hémi-maxillaires mais ils peuvent également être représentés uniquement par le palatin (fig. 18D). Le fait qu'un seul zygomatique reste en place pourrait être expliqué par le mode de dépôt. En effet, les crânes

étant peu stables, ils ont tendance à se poser sur le côté et le zygomatique agit alors comme une béquille. Lors du piétinement, la pression exercée sur le zygomatique le sépare du reste du crâne. Pour les crânes de Soricidae, la fracturation est moins rapide que celle observée sur les autres taxons. Ceci est difficile à expliquer par des facteurs de densité/solidité. En effet le crâne est très fin et il apparaît moins robuste que celui des autres taxons.

Une explication est peut être liée au fait que leur hauteur plus petite les rend moins sensibles au piétinement et/ou que leur forme les rend plus mobiles dans du sédiment meuble (ce qui était le cas lors de l'expérimentation). Ceci peut aussi être induit par la taille de l'échantillon qui est relativement petite.

On observe un plus grand nombre de dents isolées pour les Arvicolinae, puis viennent les Murinae et les Soricidae. Ceci est logique et vient du fait que les Arvicolinae n'ont pas de racine. Cependant on peut voir, pour tous les taxons, que l'isolement des dents intervient très vite et même avant la fracturation des crânes.

La fragmentation des mandibules est très différente entre les Arvicolinae et les deux autres taxons. Chez les Arvicolinae, la totalité des mandibules est fracturée après le 4ème passage (tab. 6). Or, chez les Murinae, six sont fracturées et pour les Soricidae seulement cinq. Ceci peut s'expliquer par la grande taille des alvéoles dentaires, liée à un fort déchaussement des dents qui induit un espace creux de grande taille dans la mandibule, la rendant ainsi plus fragile au piétinement. Les Murinae et les Arvicolinae vont présenter des fractures préférentiellement sur la branche montante (fig. 16B et 16D). Ensuite les mandibules de Murinae vont être préférentiellement fracturées entre l'insertion de la M1 et de la M2 (fig. 16C et 19A). Pour les mandibules d'Arvicolinae il peut y avoir une fracturation entre la M1 et la M2 (fig. 16F) mais aussi, de manière plus générale, sur les insertions dentaires (fig. 16G). La fracturation peut aller jusqu'à la conservation unique d'un fragment du diastème (fig. 19B). Pour les Soricidae, la première phase de fracturation observée est située sur l'insertion de l'incisive (fig. 16I). On observe ensuite une fragmentation entre l'insertion de la M1 et de la M2 (fig. 19C) ou entre l'insertion de la M2 et de la M3 (fig. 19D). La branche montante, contrairement aux autres taxons, n'est pas fracturée.

De même que pour les mandibules, le nombre de dents isolées est plus élevé chez les Arvicolinae, puis chez les Murinae suivis des Soricidae. Cependant on observe qu'il y a quinze incisives de Murinae isolées (pour six mandibules fracturées) contre douze incisives isolées pour les Arvicolinae (pour vingt crânes fracturés). Ceci peut être lié à leur insertion, qui est différente de celle des Arvicolinae. Ainsi, l'isolement des incisives inférieures est plus dépendant du taxon (Murinae ou Arvicolinae) que de la fragmentation des mandibules. Le fait

que la fracturation des mandibules puisse être dépendante du taxon pose un problème lorsque l'on utilise les catégories définies par Andrews (1990). En effet, ces différentes catégories de fragments mandibulaires ne dépendent pas du taxon. Il en résulte qu'un assemblage avec une proportion plus forte de Murinae que d'Arvicolinae aura un taux de fragmentation plus faible et un taux d'incisives isolées plus élevé. Au contraire, si l'assemblage comporte plus d'Arvicolinae, la fracturation sera potentiellement plus forte, mais avec moins d'incisives isolées.

Pour les dents isolées, les incisives sont plus fragmentées que les molaires. Trois types de fracture sont observés : une fracture longitudinale sur les incisives inférieures (fig. 20A), une fracture médiane sur les incisives supérieures (fig. 20B) et une fracture située avant la surface occlusale pour les incisives inférieures et supérieures (fig. 20C). Une seule molaire est fracturée (fig. 20D). Toutes les dents fracturées ont été retrouvées isolées, que ce soit des dents isolées dès le début de l'expérimentation ou bien des dents qui se sont déchaussées au cours de l'expérimentation.

En ce qui concerne le post-crânien, lorsqu'on le compare avec ce qui est utilisé par Andrews & Nesbit-Evans (1983) et Andrews (1990), on observe des similitudes au niveau des fractures pour les deux fémurs (fig. 21C-D), un humérus (fig. 21D) et un tibio-fibula. Par contre, des différences sont observées pour un humérus (fig. 21D), quatre ulnas (fig. 21E) et deux tibio-fibulas (fig. 21G et 21I). D'autre part, les fractures sur les coxaux sont majoritairement présentes sur l'ischion et le pubis (vingt-huit), qui est la zone la plus fine. Cinq se retrouvent sur l'acetabulum, trois entre l'acetabulum et l'ilion et trois sur l'extrémité de l'ilion. Les fractures sur les scapulas sont toutes situées sur la partie proximale, les fractures sur les côtes et les vertèbres sont très aléatoires.

3.1.5 Conclusion

Conformément à ce qui avait été observé auparavant (Andrews & Nesbit-Evans, 1983 ; Andrews, 1990), le piétinement affecte davantage les restes crâniens que le post-crânien.

Si les catégories de restes crâniens définies par Andrews (1990) peuvent être très utiles pour comparer des assemblages osseux actuels, les appliquer à des sites archéologiques où des phénomènes post-dépositionnels vont fracturer l'assemblage risque de fausser le signal du prédateur. De plus, on observe que, même si le mode de fracturation des crânes possède des similarités chez les Murinae et les Arvicolinae, on doit également prendre en compte certaines différences, notamment le maintien du palatin pour les Arvicolinae qu'on ne retrouve pas chez les Murinae. Pour les mandibules, la fracturation est dépendante du taxon. Les mandibules d'Arvicolinae ont un taux de fracturation plus élevé. Il en est de même du taux d'isolement des incisives qui est plus dépendant du taxon que de la fracturation. En effet, les mandibules de Murinae, pour un taux de fragmentation faible, ont un taux d'isolement élevé et, avec un taux de fracturation élevé, les mandibules d'Arvicolinae ont un taux de déchaussement moindre. Ceci est lié à l'insertion de l'incisive, qui est très différente chez les Murinae et chez les Arvicolinae.

Pour le post-crânien, des différences sont observées avec ce qui est rapporté par Andrews (1990), notamment avec des fractures médianes sur certains ossements (humérus, ulna, tibio-fibula). Ainsi, pour avoir un décompte précis du nombre de restes sur un site archéologique, il convient d'avoir des divisions fragmentaires plus précises. La simple délimitation épiphyse/diaphyse atteint ses limites lorsque des phénomènes post-dépositionnels augmentant la fracturation sont présents. Des lignes de division des fragments des ossements plus précises ont été utilisées pour l'étude des sites archéologiques (présente étude, chapitre 2 Matériel et méthodes).

3.2 Référentiel sur l'impact de l'environnement karstique

3.2.1 Introduction et présentation du site

Les accumulations de micromammifères sont généralement le fait de prédateurs et ceux-ci peuvent être caractérisés par l'altération des dents et des ossements durant la digestion (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Fernández-Jalvo *et al.*, 1998 ; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016). Ainsi, la majorité des altérations superficielles ayant un aspect de dissolution sont interprétées comme étant dues aux prédateurs. Cependant, d'autres phénomènes post-dépositionnels pourraient créer des altérations similaires, notamment en système karstique. De fait, leur dissociation serait complexe. Ainsi, l'observation de l'état de surface sur une accumulation ne résultant pas d'une coprocénose permettrait de caractériser l'altération due à l'environnement karstique.

La grotte de Tempiette est située sur la commune d'Entremont-le-Vieux (Savoie). C'est une petite cavité située sur le massif du Granier à 1806 m d'altitude (fig. 23).

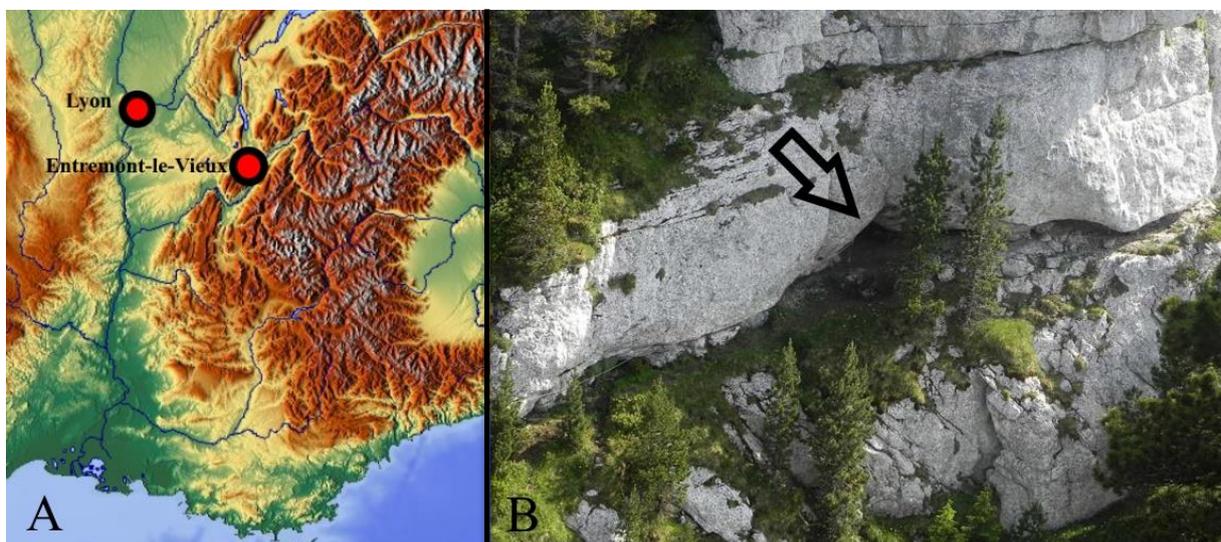


Figure 23 : A) Localisation de la Grotte Tempiette. B) Entrée de la Grotte Tempiette (photo C. Griggo).

Celle-ci est composée d'une étroite galerie horizontale longue de 7 m, au bout de laquelle s'ouvre un puits aux parois verticales, profond de 32 m et d'un diamètre de 3 m (fig. 24A-B). Celle-ci a servi comme un piège naturel, de nombreux animaux sont tombés accidentellement au fond du puits. Les différentes datations qui ont été faites sur des restes osseux permettent

de placer l'accumulation durant l'Holocène (Griggo, 2015). La majorité des ossements appartient à des ongulés. Cependant, des micromammifères ont aussi été retrouvés. Compte-tenu de la topographie du site, qui rend la nidification de rapaces impossible et le fait que certains individus ont été retrouvés en connexion anatomique, leur présence est aussi due à un piégeage accidentel. Ce qui est intéressant ici est le fait d'observer les altérations post-dépositionnelles liées à l'environnement karstique.

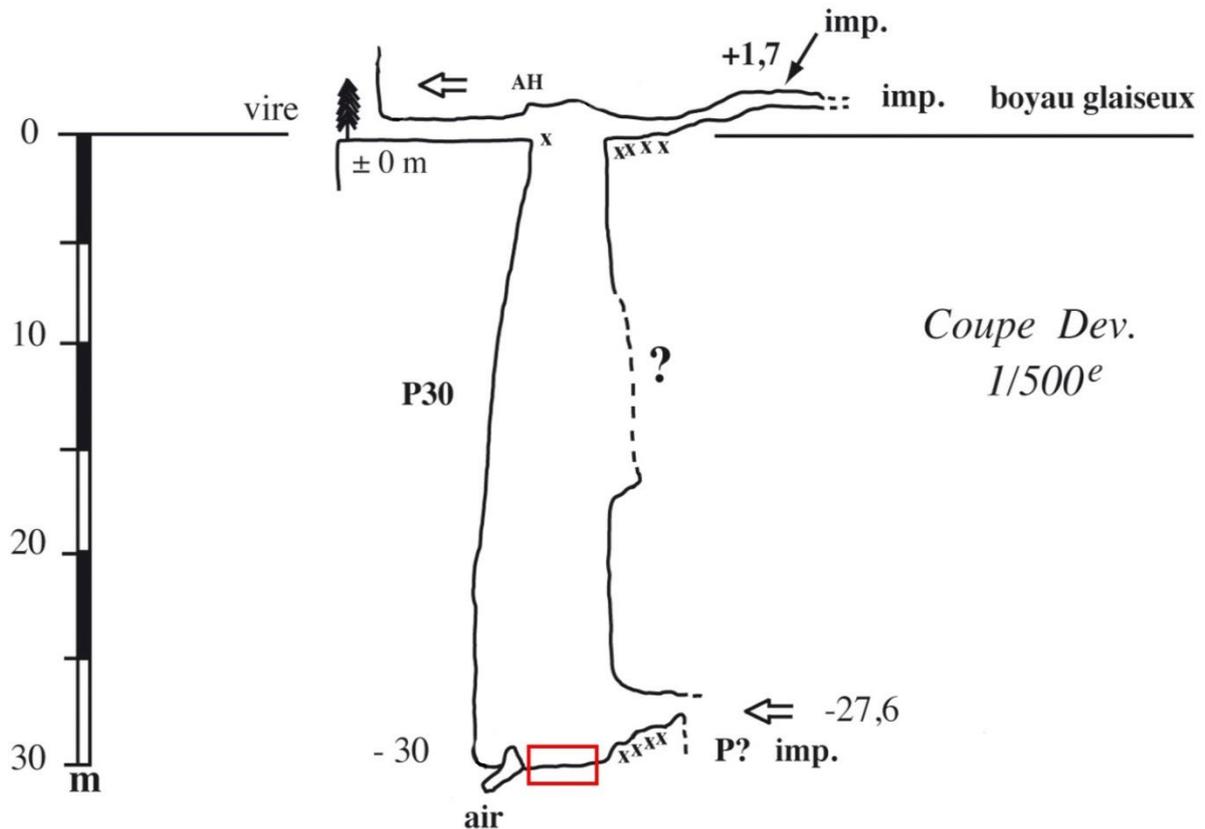


Figure : 24 : Topographie de la grotte Tempiette – N° 149 du Granier, Chartreuse (Spéléo Club de Savoie) réalisée par J.N. Delaty (in Griggo, 2015), en rouge la zone fouillée.

3.2.2 Matériel et méthodes

Le matériel de la Grotte Tempiette provient des sondages 1 et 2. Les conditions de fouille ont rendu impossible la récupération systématique du sédiment pour un tamisage ultérieur. Le matériel microfaunique a donc été directement récupéré lors de la fouille. Il a été récolté quand il était visible et il est composé d'environ 200 restes. Ainsi, l'étude de la représentation anatomique étant biaisée, l'étude de cette série est concentrée sur les altérations de surface. Le matériel est observé à la loupe binoculaire (x10-x40) afin de déceler les traces d'altération superficielles. Tous les restes dentaires ont été observés, ainsi que les épiphyses proximales de fémur de rongeur afin de correspondre avec ce qui est le plus souvent étudié lors des études taphonomiques.

3.2.3 Résultats

Parmi les sept taxons déterminés ce sont *Microtus nivalis* (campagnol des neiges) et *Sorex araneus/coronatus* (musaraigne carrelet/couronnée) qui sont les mieux représentés (tab. 7).

Tableau 7 : Nombre Minimum d'Individus (NMI) et Nombre de Restes (NR) des microvertébrés de Tempiette.

Espèces	Sondage 1		Sondage 2	
	NMI	NR	NMI	NR
<i>Sorex araneus/coronatus</i> (musaraigne carrelet/couronnée)			6	10
<i>Sorex minutus</i> (musaraigne pygmée)			1	2
<i>Eliomys quercinus</i> (lérot)	1	1	1	1
<i>Clethrionomys glareolus</i> (campagnol roussâtre)			2	2
<i>Apodemus</i> sp. (mulot)			1	1
<i>Microtus nivalis</i> (campagnol des neiges)			10	15
<i>Talpa europea</i> (taupe d'Europe)			1	4

Parmi l'assemblage osseux, de nombreux restes de chiroptère sont présents mais ils n'ont pas été déterminés spécifiquement pour le moment.

Lors de l'observation des restes dentaires, uniquement trois incisives de rongeur ont présenté des altérations superficielles (sur quatre-vingt-deux observées). Sur les quatre-vingt-dix-neuf molaires observées, aucune altération n'a été observée.

La première incisive montre une légère altération de l'émail, celle-ci est localisée en un seul point (fig. 25). Cette altération ressemble à celles causée par les racines dans certains sites, même si, dans ce cas, cela ne peut en être la cause.

Sur la deuxième et la troisième incisive on peut observer des traces d'altération plus diffuse, elle n'affecte que la partie superficielle de l'émail sans rendre la dentine apparente (fig. 26 A-B). A plus fort grossissement, on peut observer la présence d'îlot d'émail avec des contours multi-concaves (fig. 27A-B-C-D). Ces altérations présentent des similitudes avec les traces d'altération légère laissées par les rapaces, mais elles ne présentent pas leurs aspect « patiné » caractéristique (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016).

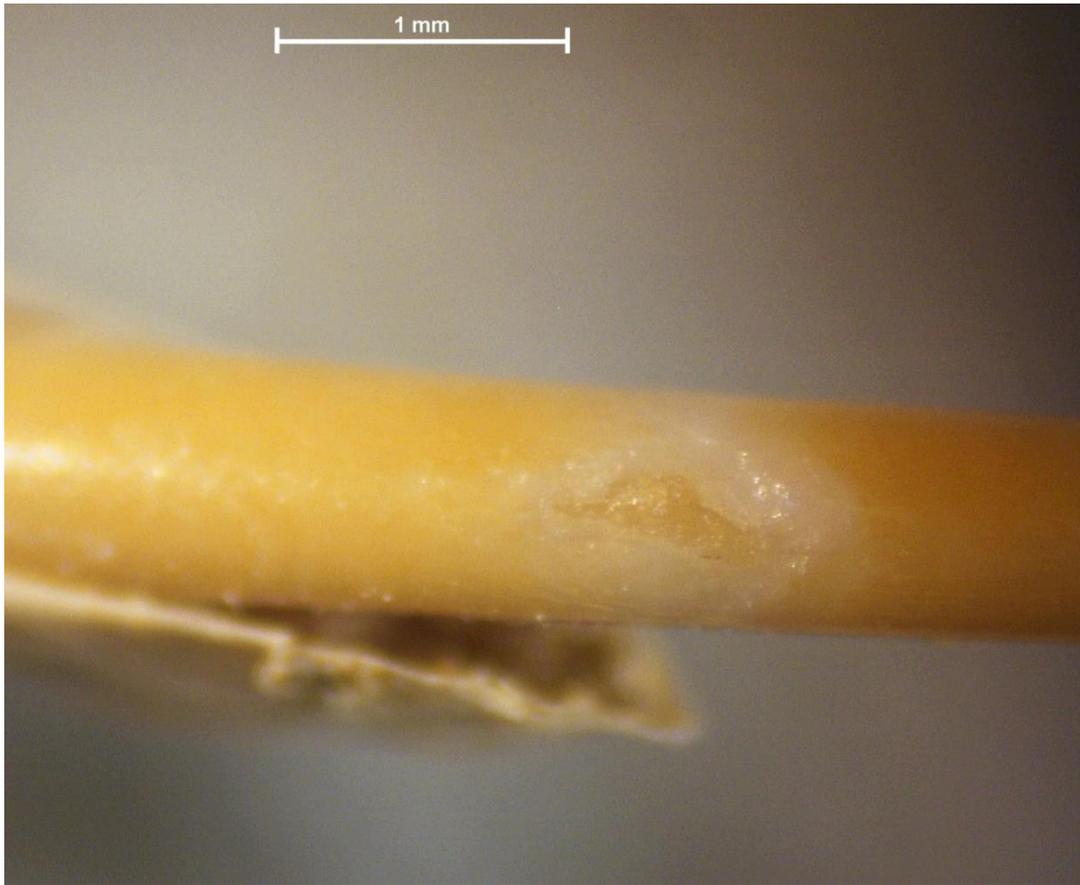


Figure 25 : Photo de l'altération de l'émail observée sur une incisive de rongeur.

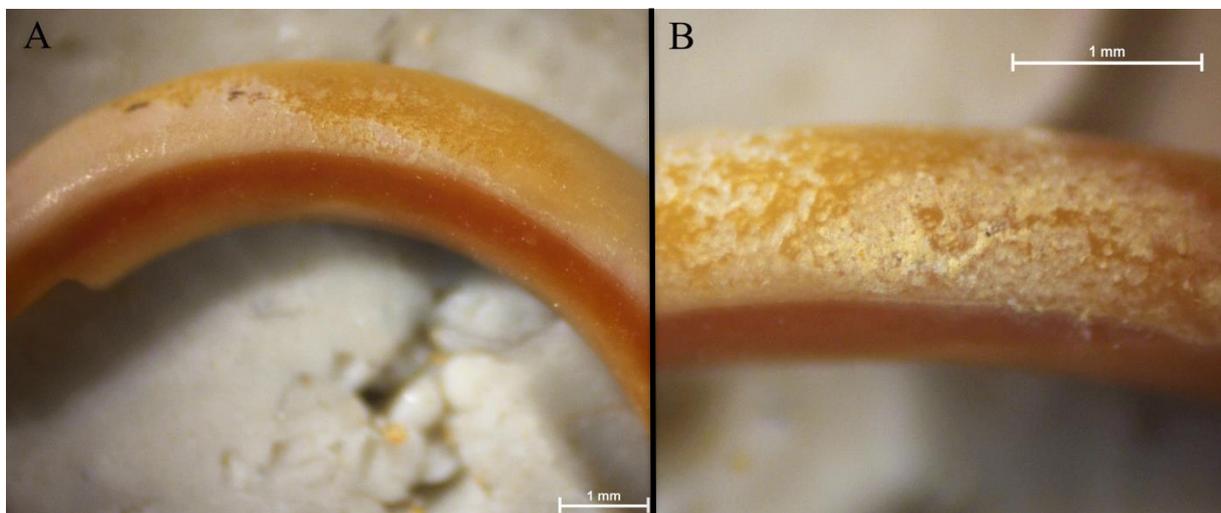


Figure 26 : Photo de l'altération diffuse observée sur deux incisives de rongeur. A) Incisive provenant de la couche I6-2 sc-a. B) Incisive provenant de la couche J6-2 sc-a.

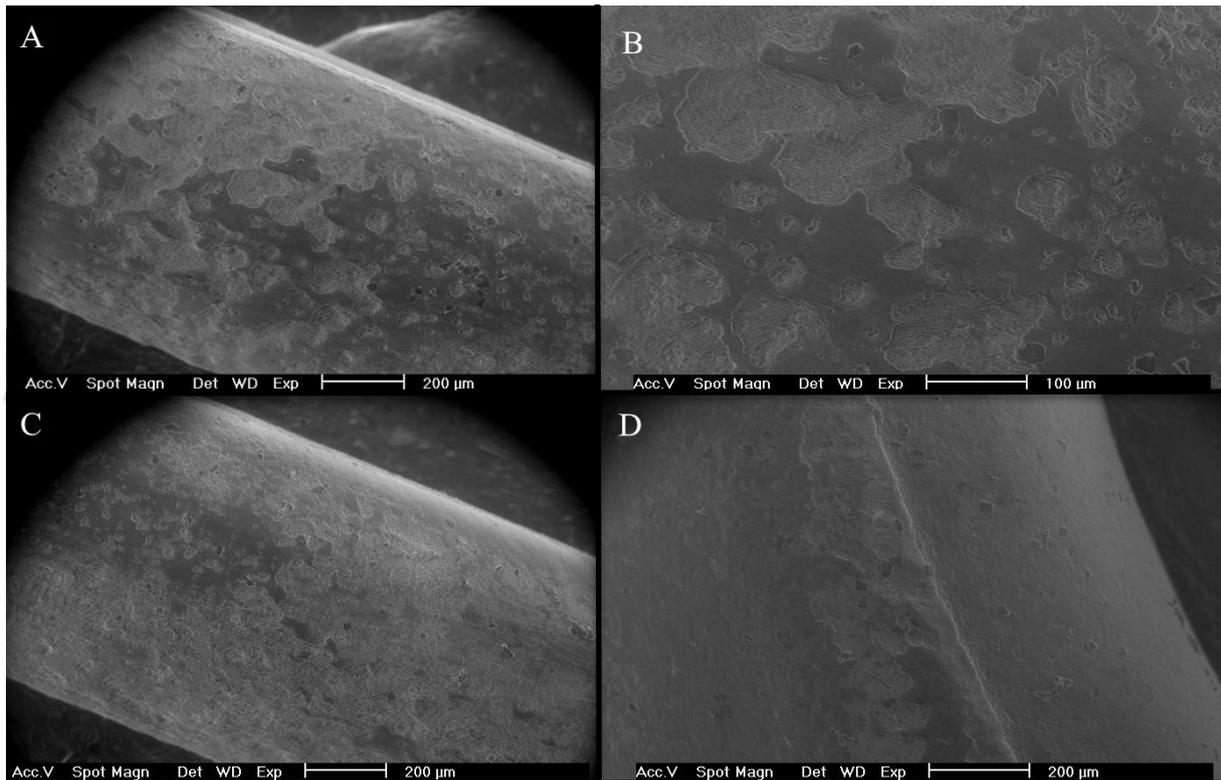


Figure 27 : Cliché au MEB des altérations diffuses sur les incisives de rongeur. A-B-C) Incisive provenant de la couche I6-2 sc-a avec différents grossissements. D) Incisive provenant de la couche J6-2 sc-a.

Pour l'extrémité proximale des fémurs, huit ont montrés des signes d'altération, sur quarante-six observés.

Deux montrent une altération forte, localisée et caractérisée par une délimitation brun foncé (fig. 28A-B).

Quatre sont altérées de manière plus diffuse, caractérisée par la présence de motifs irréguliers plus clairs sur la surface (fig. 28C-D).

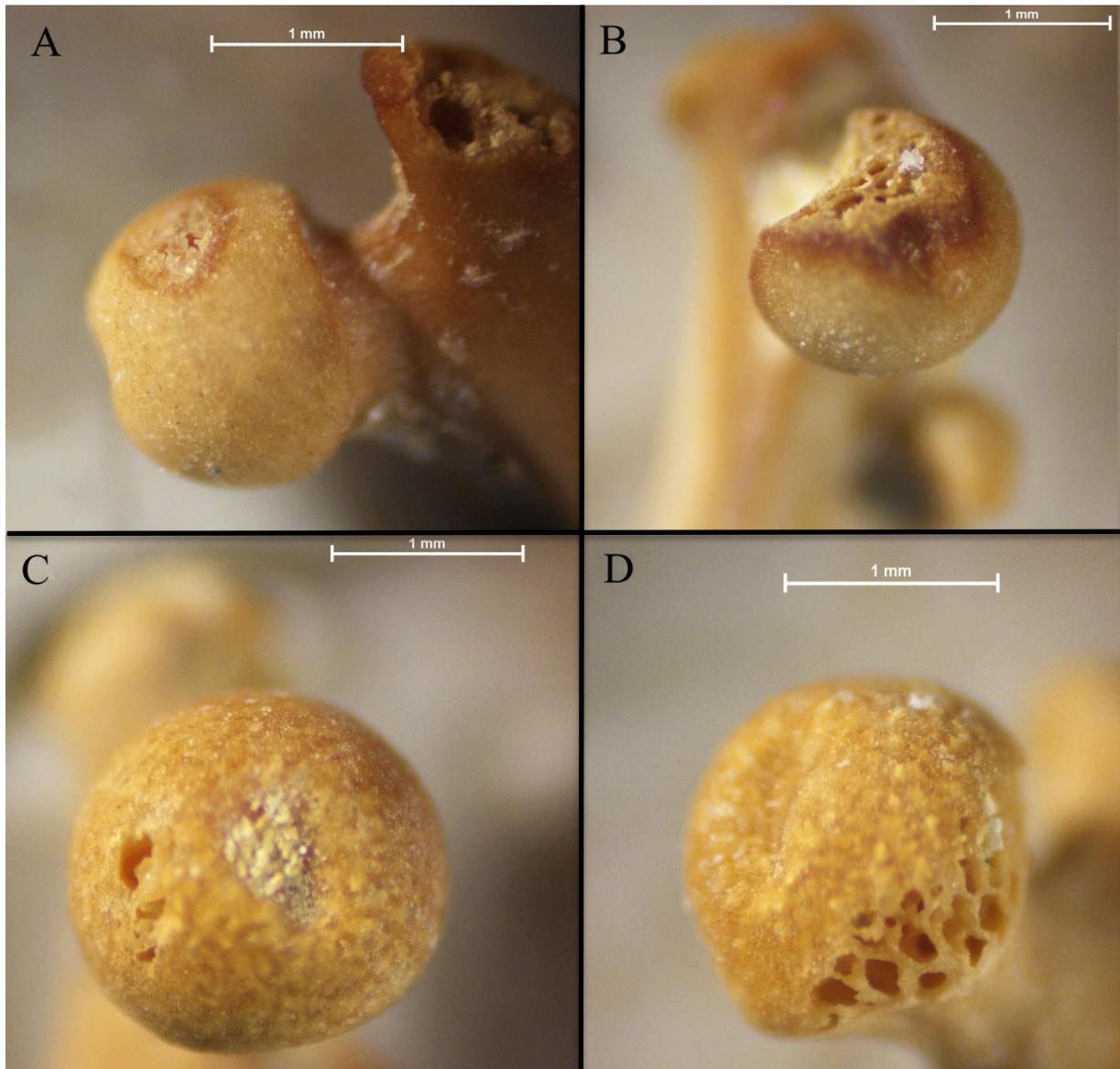


Figure 28 : Photo des altérations observées sur les fémurs. Altération forte et localisée, caractérisée par une délimitation brun foncé. A) Fémur provenant de la couche g4-2 sc-c. B) Fémur provenant de la couche g4-2 sc-c ; altération légère et diffuse caractérisée par des motifs irréguliers sur la surface. C) Fémur provenant de la couche i6-2 sc-a. D) Fémur provenant de la couche h4-2 sc-d.

Les deux derniers sont altérés de manière forte et diffuse, pour un des fémurs on observe une altération très marquée sur l'ensemble de l'os (fig. 29A-B). A plus fort grossissement, cette altération de la tête du fémur ressemble aux traces d'altération forte laissée par les prédateurs bien que l'aspect « patiné » ne soit pas présent (fig. 29C) (Stoetzel, 2009). On observe également une légère ponctuation de la surface qui la rend très irrégulière (fig. 29D-E).

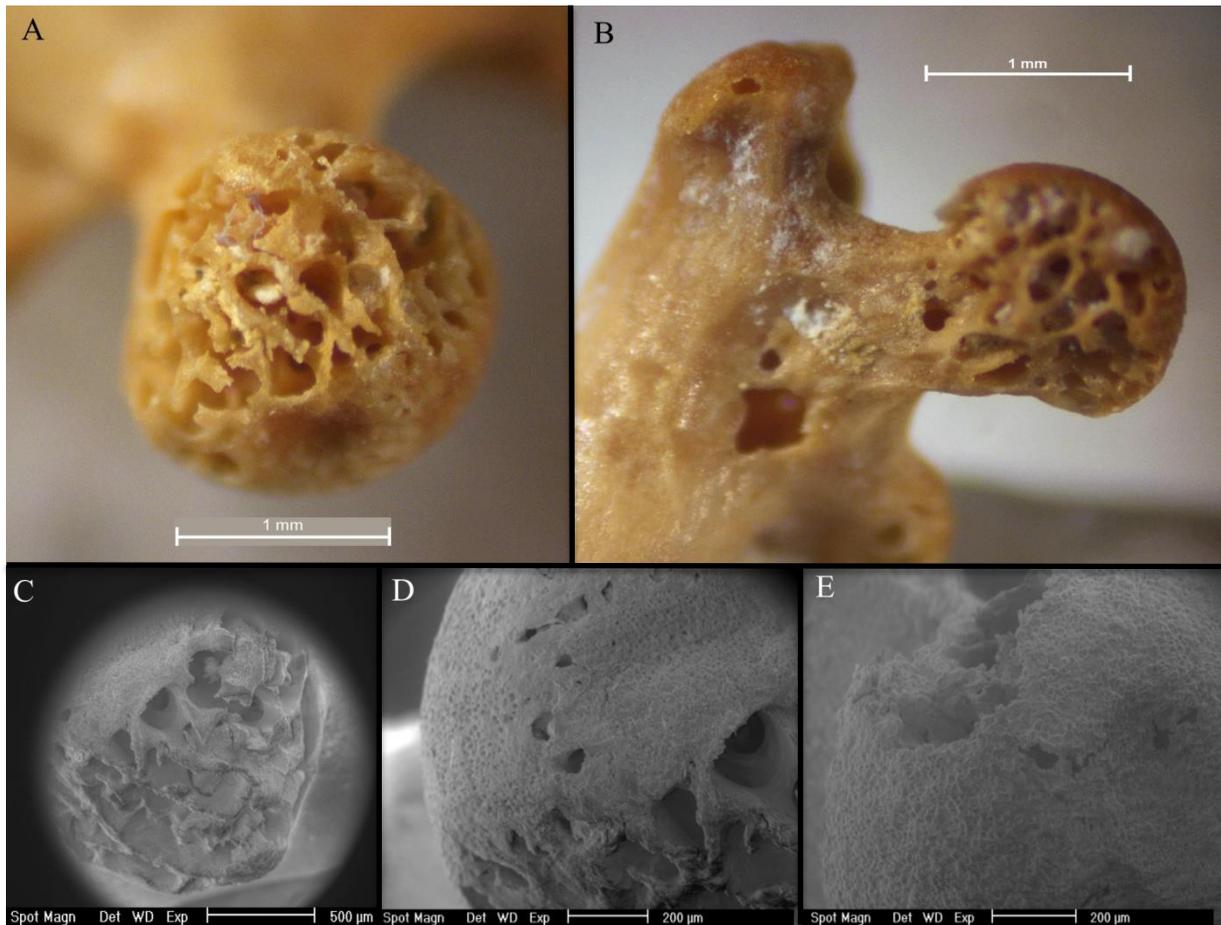


Figure 29 : Photo des altérations fortes et diffuses observées sur les fémurs. A) Fémur provenant de la couche i6-2 sc-a. B) Fémur provenant de la couche g5-2 sc-a; Cliché au MEB de ces altérations. C) Fémur provenant de la couche i6-2 sc-a. D) Fémur provenant de la couche i6-2 sc-a. E) Fémur provenant de la couche g5-2 sc-a.

3.2.4 Discussion

Si deux incisives présentent une altération ayant des similitudes avec l'altération légère due au suc gastrique de rapace, il est tout de même possible de les différencier. En effet, cette altération est diffuse et n'affecte que la partie colorée de l'émail, la dentine n'est jamais apparente, il lui manque aussi cet aspect « patiné ». De plus, il semble que cette altération se fasse par nucléation avec de nombreux nucléi, ceux-ci se rejoignent très souvent et peuvent créer des zones avec une altération ayant un aspect homogène. On aurait donc plusieurs départs de l'altération avec une croissance épi-axiale. Ceci est différent de ce qui est observé chez les rapaces, où, quand l'émail est altéré, la dentine devient vite apparente et où l'altération ne démarre pas de plusieurs nucléi (Andrews, 1990). La présence de ces nombreux nucléi laisse penser à une altération d'origine microbienne. Une altération très légère de l'émail peut être créée par des biofilms microbiens dans des milieux avec de l'eau stagnante (Fernández-Jalvo & Andrews, 2016). L'émail des incisives de rongeur est enrichi en fer sur une épaisseur allant de 10 à 20 μm (Halse, 1974). Le fait que seule la partie supérieure de l'émail soit altérée pourrait correspondre à une utilisation de ce fer par les colonies microbiennes, tel que des ferrobactéries.

Pour les fémurs si certaines marques d'altération ne peuvent être confondues avec celles laissées par les différents prédateurs (fig. 28A-B), pour d'autres (fig. 28C-D et 29) elles présentent une configuration similaire même si l'aspect patiné manque et se rapproche des figures de corrosion. A part cet aspect « patiné », il est difficile de différencier les marques d'altération observées de celles laissées par les prédateurs (Stoetzel, 2009 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 2016). Ces altérations peuvent être le fait de l'environnement alcalin (Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Fernández-Jalvo *et al.*, 1998). Il est à noter que certains restes de grands mammifères présentent également des traces de corrosion attribuées, d'une part, à la circulation d'un filet d'eau au sein du remplissage sédimentaire et, d'autre part, à la chute de gouttes d'eau sur certains ossements (Griggo, 2015).

3.2.5 Conclusion

En milieu karstique, des altérations de la surface osseuse et dentaire sont présentes. Dans cet environnement alcalin, les fémurs sont plus sensibles aux altérations post-dépositionnelles que les dents. Pour les incisives, l'altération a deux configurations, une très localisée et l'autre plus diffuse. Elles présentent des similitudes avec ce qui peut être observé dans les coprocénoses, mais elle reste différenciable. L'origine de cette altération diffuse sur les incisives est possiblement due à des microorganismes. Pour les fémurs, les altérations très localisés sont bien différenciables de celle laissées par les sucs gastriques des prédateurs. Par contre, les altérations plus diffuses, observées sur les têtes de fémurs ont une configuration proche des altérations dues à la digestion mais sans l'aspect « patiné ». Le fait que des altérations observées en environnement karstique puissent grandement altérer les surfaces des fémurs avec des caractéristiques proches de la digestion met en évidence la primauté des données issues de l'altération des dents pour les pourcentages de digestion. Les interprétations issues de l'observation des fémurs sont à prendre en considération avec précaution.

3.3 Référentiel multi-taxons sur une accumulation de grand-duc

3.3.1 Introduction

Les accumulations de petits vertébrés présents sur les sites archéologiques sont généralement le produit de coprocénose de différents prédateurs tels que les rapaces ou les petits carnivores (Denys, 1985 ; Andrews, 1990 ; Fernandez Jalvos *et al.*, 2016). Si les différents référentiels rencontrés dans la littérature se concentrent sur un seul taxon, une approche multi-taxons permet de croiser les informations et d'avoir une définition plus fine du prédateur et des biais possibles entre l'assemblage fossile et la communauté initiale. Cette approche multi-taxons a été récemment utilisée pour caractériser un assemblage de pelotes de chouette effraie (Denys *et al.*, 2017). Une approche similaire est utilisée pour décrire une accumulation de grand-duc (*Bubo bubo*), même si certains taxons (ichtyofaune et herpétofaune) n'ont pu être étudiés pour le moment. Ce référentiel se base sur une accumulation de grand-duc de longue durée dans une cavité karstique. Ceci correspond davantage à ce qui peut être retrouvé sur les sites archéologiques de par les différents phénomènes de pré-enfouissement qui peuvent s'y produire (*weathering*, piétinement,...).

Le choix d'étudier cet assemblage provenant d'une aire de grand-duc est lié à plusieurs critères. Le grand-duc est un prédateur avec un large spectre de proies, ainsi la probabilité est plus élevée de retrouver des restes des taxons étudiés (micromammifères, lagomorphes, oiseaux) (Mikkola, 1983). Le grand-duc niche préférentiellement dans les anfractuosités des falaises ou des grottes, ce qui fait qu'il est un grand accumulateur d'ossements dans les sites archéologiques en grotte (Desclaux *et al.*, 2011, Hanquet, 2011). De plus, il correspond à une accumulation sur une longue durée, dans ce sens-là, il se rapproche de ce qui peut être observé sur des sites archéologiques, même si l'enregistrement (au moins 20 ans) est relativement court par rapport aux sites archéologiques étudiés.

Ce référentiel se veut très descriptif dans le but de faciliter les futures comparaisons entre les référentiels et les assemblages fossiles. C'est la raison pour laquelle de nombreux paramètres sont pris en compte.

3.3.2 Matériel et méthodes

Le matériel provient d'une aire de grand-duc, c'est une petite cavité (appelée « archiduc ») située à proximité du village de Tautavel (Pyrénées-Orientales) et qui surplombe la rivière Verdoube. Le grand-duc (*Bubo bubo*) a été observé à différentes occasions depuis au moins 20 ans. Cela peut être le fait d'un seul ou plusieurs individus qui ont pu occuper successivement le site. Le matériel est composé de plus de 10000 restes récoltés et étudiés durant l'année 2016 lors de quatre sessions d'échantillonnage. La récolte a été faite en accord avec les recommandations du Groupe Ornithologique du Roussillon. Entre la 3^{ème} et la 4^{ème} séance d'échantillonnage, un incendie a eu lieu dans la zone, ainsi certains os présentent des marques de chauffe (fig. 30A-B). Pour l'étude du matériel deux zones sont distinguées, la zone interne qui correspond à la partie couverte et la zone externe qui correspond au porche de la cavité (fig. 30C-D). Le matériel a été tamisé à l'eau avec des mailles de 1,2 et 0,6 mm. La méthodologie utilisée est la même que celle utilisée pour l'analyse taphonomique des sites archéologiques présentée dans le chapitre 2 : Matériel et méthodes (pages 16 à 30). De plus l'abondance relative des éléments squeletiques sera comparée avec celle d'autres référentiels grâce à une Analyse en Composante (AC).



Figure 30 :A) Alentour de l'aire de grand-duc, celle-ci est indiquée par la flèche rouge. B) Alentour de l'aire de grand-duc après l'incendie, celle-ci est indiquée par la flèche rouge. C) Photo de la zone interne, avec de nombreux ossements apparents. D) Photo de la zone externe, quelques ossements sont apparents en surface.

3.3.3 Résultats

Composition taxonomique

Au sein de cet assemblage, trente-cinq taxons ont été déterminés (tab. 8). Pour l'avifaune, vingt et un taxons ont été déterminés. Outre les passériformes des catégories 1 et 2 (NMI de 19 et 41), la perdrix grise (*Perdix perdix*) est la mieux représentée (NMI=10), suivie de la perdrix rouge (*Alectoris rufa*) (NMI=5). Les colombiformes, pigeon biset/colombin (*Columba livia/oenas*) et pigeon ramier (*Columba palumbus*) (NMI de 3 et 3) sont également bien représentés. Cinq taxons de rapaces ont été déterminés, la chouette chevêche (*Athene noctua*), la chouette effraie (*Tyto alba*), le petit-duc scops (*Otus scops*), le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) et le faucon hobereau (*Falco cf. subbuteo*).

Pour les micromammifères, douze taxons ont été déterminés. Le rat brun (*Rattus norvegicus*) et le mulot (*Apodemus* sp.) dominent largement l'assemblage (NMI de 21 et 17), le campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*) est également bien représenté (NMI=13).

Pour les lagomorphes, le lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*) (NMI=82) est beaucoup mieux représenté que le lièvre (*Lepus europaeus*) (NMI=6).

La composition taxonomique de l'assemblage est très diversifiée. On y trouve des espèces de toutes catégories de taille, allant de la pachyure étrusque (*Suncus etruscus*) au lièvre européen (*Lepus europaeus*). Pour la zone intérieure, les micromammifères sont les mieux représentés avec les trois indices (fig. 31A). Les valeurs du NME mettent en avant une forte proportion de lagomorphes et de micromammifères. Cela s'explique par le nombre d'éléments squelettiques plus importants pour ces deux groupes. Les valeurs de l'UAM moyen sont plus proches de celles observées avec le NMI. Les valeurs observées dans la zone interne et la zone externe sont assez similaires. Dans la zone externe, on observe la même surreprésentation des micromammifères et des lagomorphes avec les valeurs du NME, et les micromammifères restent le groupe le mieux représenté (fig. 31B). Sur l'ensemble du site, on observe que le NMI apporte une meilleure représentation des oiseaux comparé aux valeurs de l'UAM moyen et du NME (fig. 31C). Le NME sous-représente les oiseaux. Si l'on se base que sur l'UAM moyen et le NMI on observe une bonne représentation des micromammifères (40%), suivie des oiseaux et des lagomorphes sur l'ensemble du site.

Tableau 8 : Diversité spécifique de l'assemblage de microvertébrés, exprimée en NMI (Nombre Minimum d'Individus).

taxons	zone intérieure	zone extérieure	total
<i>Alectoris rufa</i> (perdrix rouge)	3	2	5
<i>Athene noctua</i> (chouette chevêche)	2		2
<i>Anas</i> sp.	1		1
<i>Apus</i> sp.	3		3
Charadriiformes	1		1
<i>Columba livia/oenas</i> (pigeon biset/colombin)	2	1	3
<i>Columba palumbus</i> (pigeon ramier)	2	1	3
<i>Corvus corax</i> (grand corbeau)	1		1
<i>Coturnix coturnix</i> (caille des blés)	3		3
<i>Falco</i> cf. <i>subbuteo</i> (faucon hobereau)		1	1
<i>Falco tinnunculus</i> (faucon crécerelle)	2	1	3
<i>Gallinula chloropus</i> (gallinule poule d'eau)	2		2
Hirundinidae	1		1
<i>Lanius excubitor/meridionalis</i> (pie-grièche grise/méridionale)	1		1
<i>Merops apiaster</i> (guêpier d'Europe)	1		1
<i>Otus scops</i> (petit-duc scops)	1	1	2
<i>Perdix perdix</i> (perdrix grise)	7	3	10
<i>Pica pica</i> (pie bavarde)	1		1
<i>Podiceps rufficollis</i> (grèbe castagneux)		1	1
<i>Streptopelia turtur</i> (tourterelle des bois)	3		3
<i>Tyto alba</i> (chouette effraie)	1	1	2
Oiseaux catégorie 1	8	11	19
Oiseaux catégorie 2	21	20	41
<i>Suncus etruscus</i> (pachyure étrusque)		1	1
<i>Crocidura russula</i> (crocidure commune)		1	1
<i>Erinaceus europaeus</i> (hérisson commun)	1	2	3
<i>Eliomys quercinus</i> (lérot)	3	2	5
<i>Glis glis</i> (loir)	1	1	2
<i>Microtus nivalis</i> (campagnol des neiges)		2	2
<i>Clethrionomys glareolus</i> (campagnol roussâtre)	1	2	3
<i>Arvicola amphibius</i> (campagnol terrestre)	2		2
<i>Arvicola sapidus</i> (campagnol amphibie)	10	3	13
<i>Mus musculus</i> (souris grise)		1	1
<i>Apodemus</i> sp. (mulot)	7	10	17
<i>Rattus norvegicus</i> (rat brun)	13	8	21
<i>Oryctolagus cuniculus</i> (lapin de garenne)	46	30	76
<i>Lepus europaeus</i> (lièvre d'Europe)	4	2	6
Total	158	110	268

Lorsqu'on s'intéresse aux catégories de taille, pour les oiseaux, on observe une bonne représentation des oiseaux de catégories 2 et 3 (29% du NMI total). Les micromammifères de la catégorie 2 sont les mieux représentés (28% du NMI total) par rapport aux micromammifères de catégorie 1 (12% du NMI total) (fig. 32).

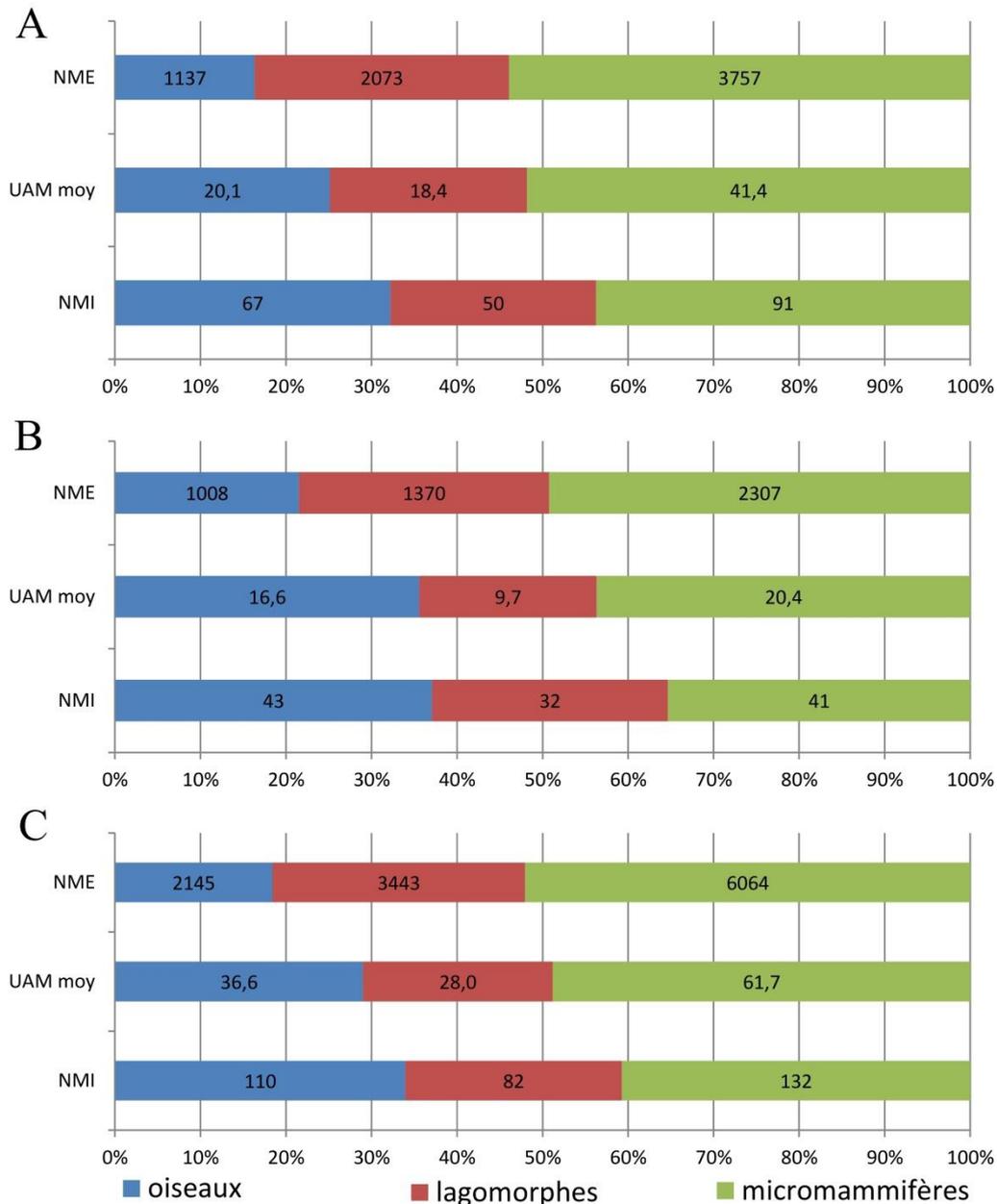


Figure 31 : Composition taxonomique : A) Graphique représentant les proportions d'oiseaux, de lagomorphes et de micromammifères dans la zone interne en fonction du NMI, du NME et de l'UAM moyen. B) Graphique représentant les proportions d'oiseaux, de lagomorphes et de micromammifères dans la zone externe en fonction du NMI, du NME et de l'UAM moyen. C) Graphique représentant les proportions d'oiseaux, de lagomorphes et de micromammifères sur la totalité du site en fonction du NMI, du NME et de l'UAM moyen.

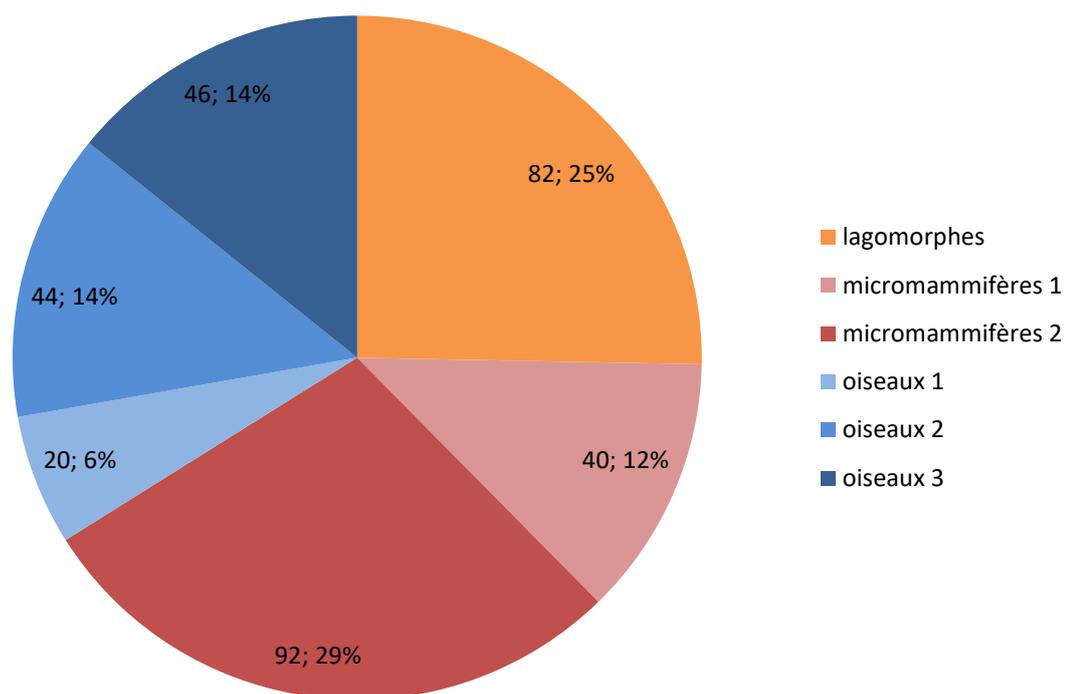


Figure 32 : Graphique représentant les proportions d’oiseaux, de lagomorphes et de micromammifères en fonction du NMI pour chaque catégorie de taille sur l’ensemble du site.

Le spectre de proies est large et regroupe des catégories de tailles variées, les très petites proies (micromammifères de catégorie 1 et oiseaux de catégorie 1) représentent 18% du NMI total.

Les lagomorphes sont également très bien représentés. Les classes d’âge étudiées mettent en évidence une dominance des adultes. Il est à noter que des dents lactéales, appartenant à de très jeunes individus, ont également été retrouvées au sein de l’assemblage (tab. 9).

Tableau 9 : Nombre de lagomorphes (exprimé en NMI) appartenant aux différentes classes d’âge.

	jeunes	sub-adultes	adultes
Zone intérieure	13	9	28
Zone extérieure	4	9	19
Total	17	18	47

Fragmentation

Les proportions des différents fragments des éléments squelettiques sont représentées ci-dessous en fonction de la zone et des classes de taille des taxons (oiseaux de catégorie 1, 2 ou 3). Les os longs d' *Hirundinidae* et du genre *Apus* sp. ne sont pas pris en compte car ils possèdent une morphologie très particulière.

Pour les oiseaux de catégorie 1 présents dans la zone intérieure, certains os sont trop peu représentés pour être significatifs (scapulas (N=0) et radius (N=1)). Pour les humérus, une légère sous-représentation de l'extrémité distale (N=7) est observable. Les ulnas n'ont pas de différence de représentation significative, de même que les carpométacarpes et les fémurs. Pour les tibiotarses et les tarsométatarses on observe une sous-représentation des épiphyses proximales (fig. 33).

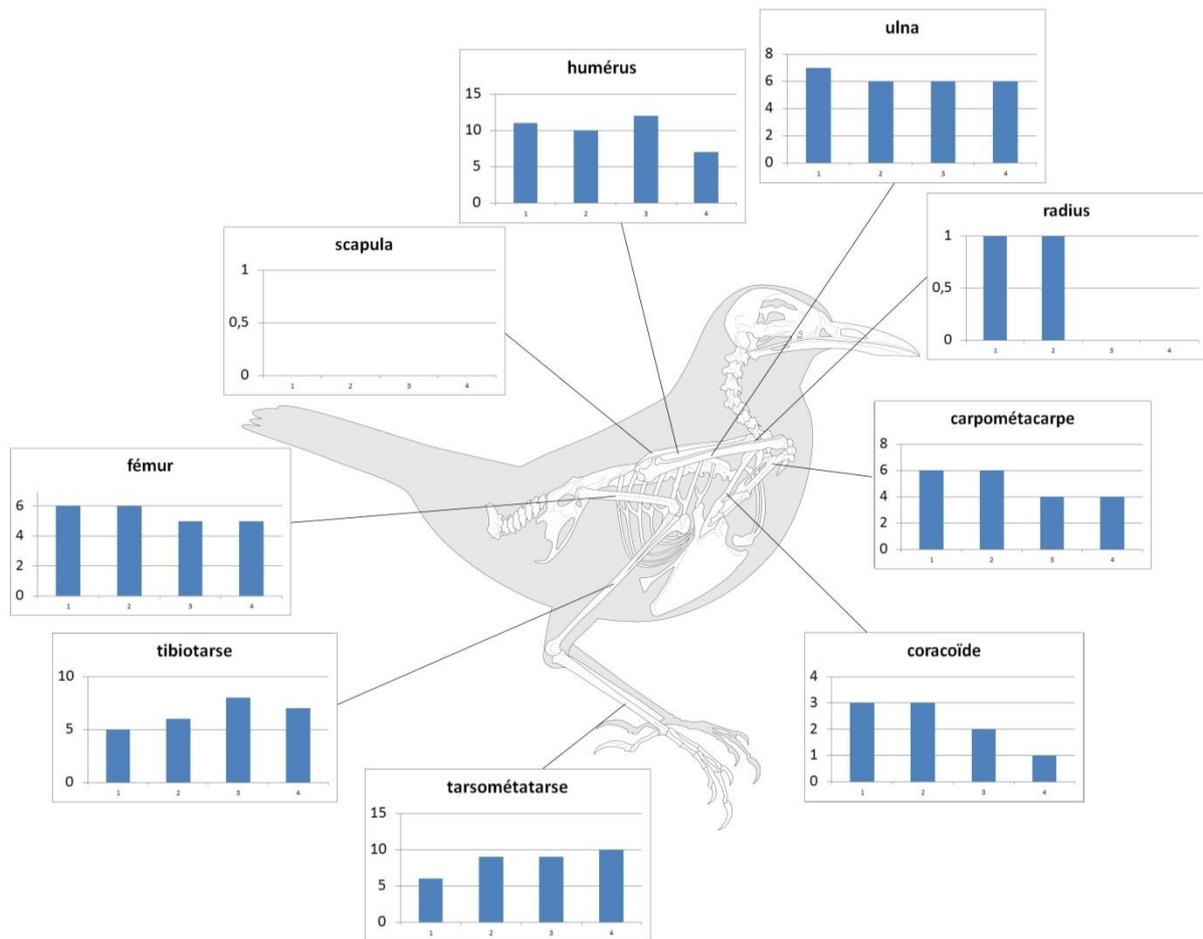


Figure 33 : Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 1) déterminés dans la zone intérieure. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2015 ArchéoZoo.org).

Dans la zone extérieure (pour les oiseaux de catégorie 1), pour les scapulas, la partie proximale est la mieux conservée (N=7). Les coracoïdes montrent une représentation homogène des différentes parties (N entre 12 et 15). Pour les humérus et les ulnas, les variations entre les différentes parties sont très légères. Les radius et les carpométacarpes sont trop peu nombreux pour être significatifs (inférieur à 6). Les fémurs ne présentent que très peu de variations. Une sous-représentation des épiphyses est observée pour les tibiotarses, en particulier pour l'épiphyse proximale (N=7 et N=8). Quant aux tarsométatarses, on observe une sous-représentation des épiphyses proximales (N=4) (fig. 34).

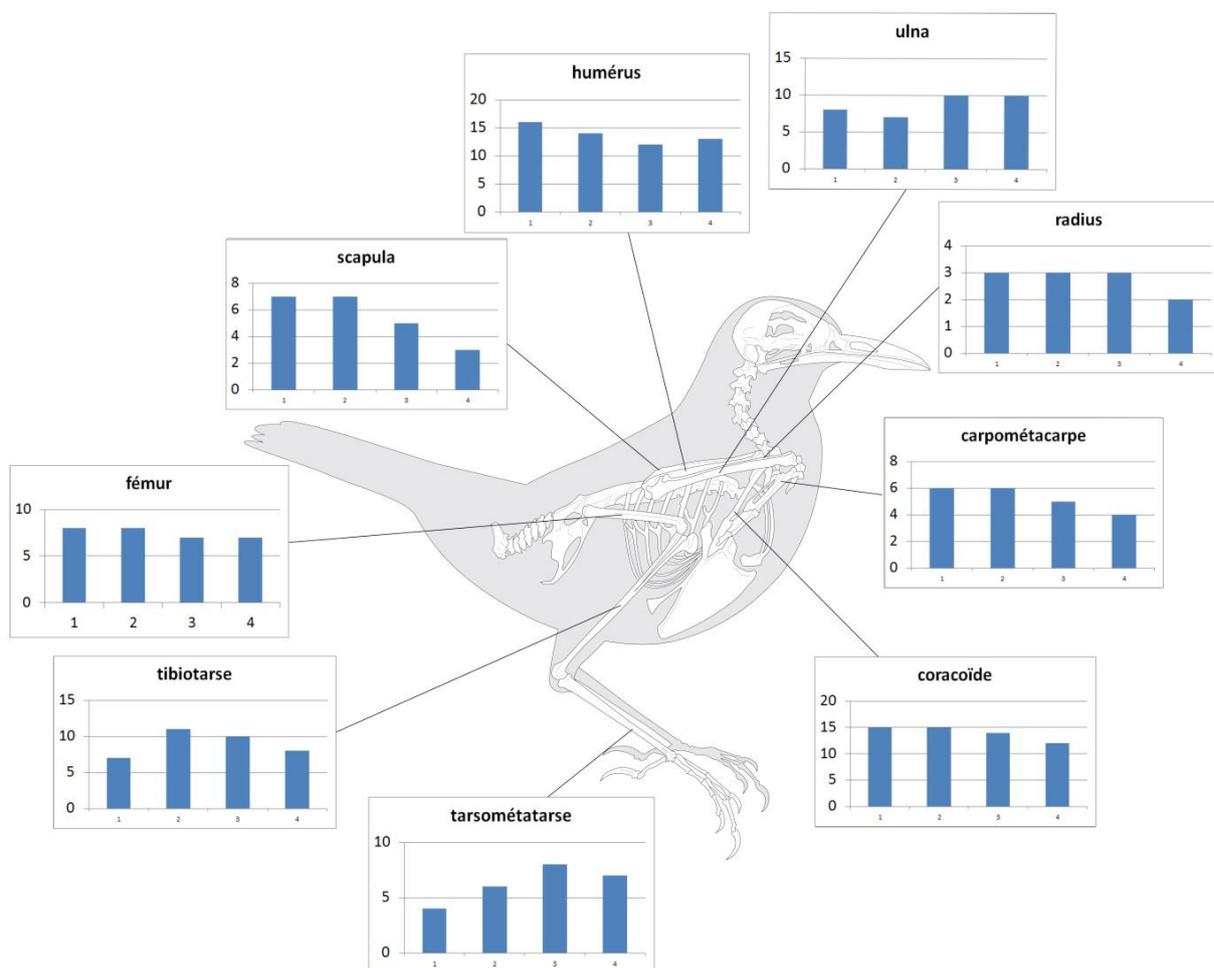


Figure 34: Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 1) déterminés dans la zone extérieure. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2015 ArchéoZoo.org).

Sur l'ensemble du site (pour les oiseaux de catégorie 1), on observe une meilleure représentation de la partie articulaire des scapulas (N=7). Les variations observées sur les coracoïdes sont faibles même si la partie sternale est un peu moins représentée (N=13). Pour les humérus, la partie proximale est la mieux représentée (N=27) et l'extrémité distale est celle avec la plus faible représentation (N=20). Les variations sur les ulnas sont faibles et pour les radius le nombre d'éléments est trop petit pour avoir une interprétation fiable. Les carpométacarpes montrent une légère sous-représentation des parties distales (N=9 et N=8). Les variations sur les fémurs ne sont pas significatives. Pour les tibiotarses, on observe une sous-représentation des épiphyses et en particulier de la proximale (N=12 et N=15). Les épiphyses proximales sont aussi sous-représentées pour les tarsométatarses (N=10) (fig. 35).

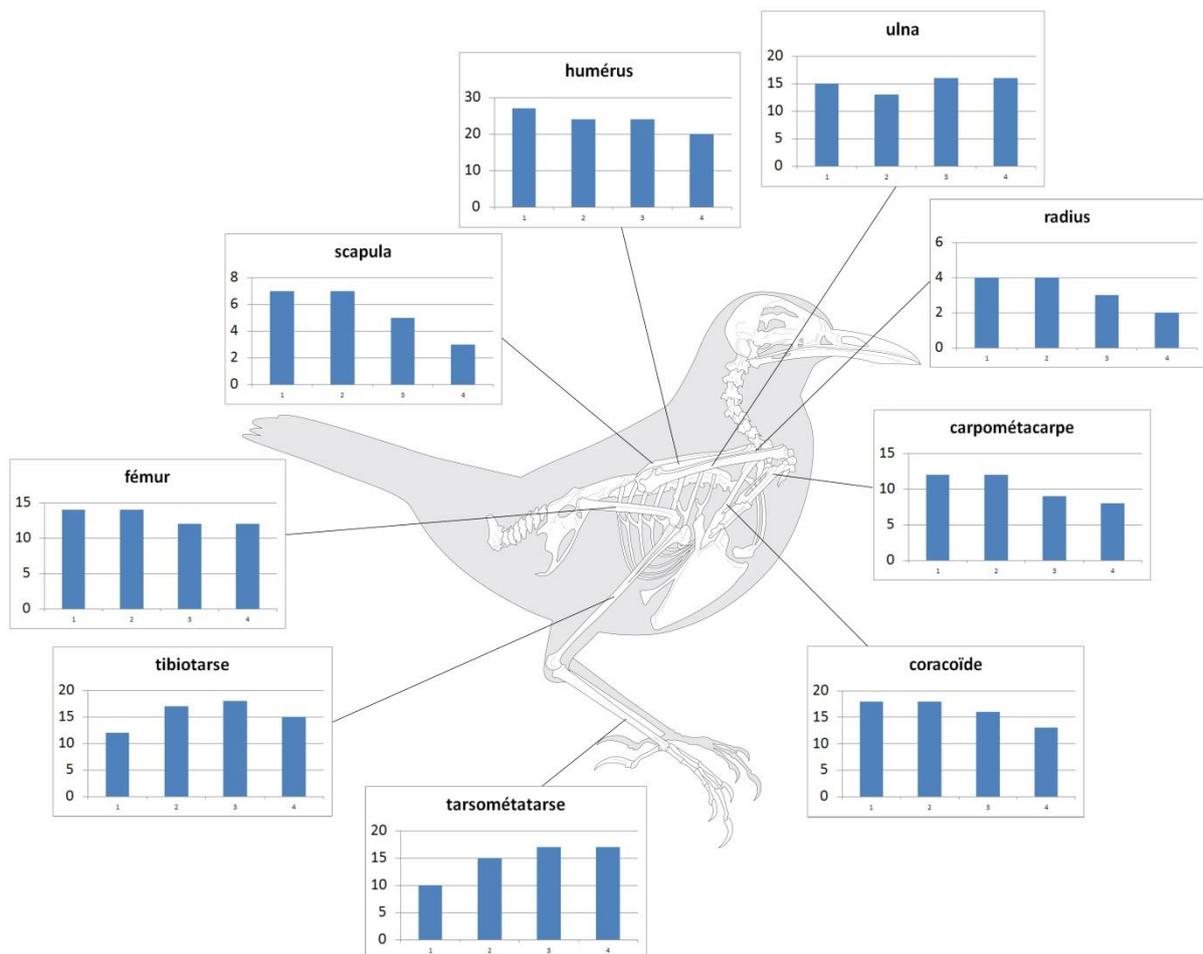


Figure 35: Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 1) déterminés dans l'ensemble du site. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2015 ArchéoZoo.org).

Pour les oiseaux de catégorie 2 présents dans la zone intérieure, les scapulas sont surtout représentées par la partie articulaire (N=24 et N=21). On observe une meilleure représentation de la partie sternale du coracoïde (N=32). Pour les humérus, ce sont les épiphyses qui sont les mieux représentées, en particulier l'épiphyse distale (N=35 et N=42). Les ulnas sont mieux représentés par les parties proximales (parties 1 et 2) (N=30). Pour les radius, les variations de représentation entre les différentes parties sont faibles (N entre 18 et 22). Les carpométacarpes sont mieux représentés par la partie proximale (N=24), la partie (3) est celle avec la plus faible représentation (N=12). Les parties proximales des fémurs sont les mieux représentées (N=45), l'épiphyse distale est la moins bien représentée (N=28). Les variations observées pour les tibiotarses sont faibles (N entre 22 et 27). Pour les tarsométatarses, les épiphyses sont légèrement sous-représentées (N=35 et N=31) (fig. 36).

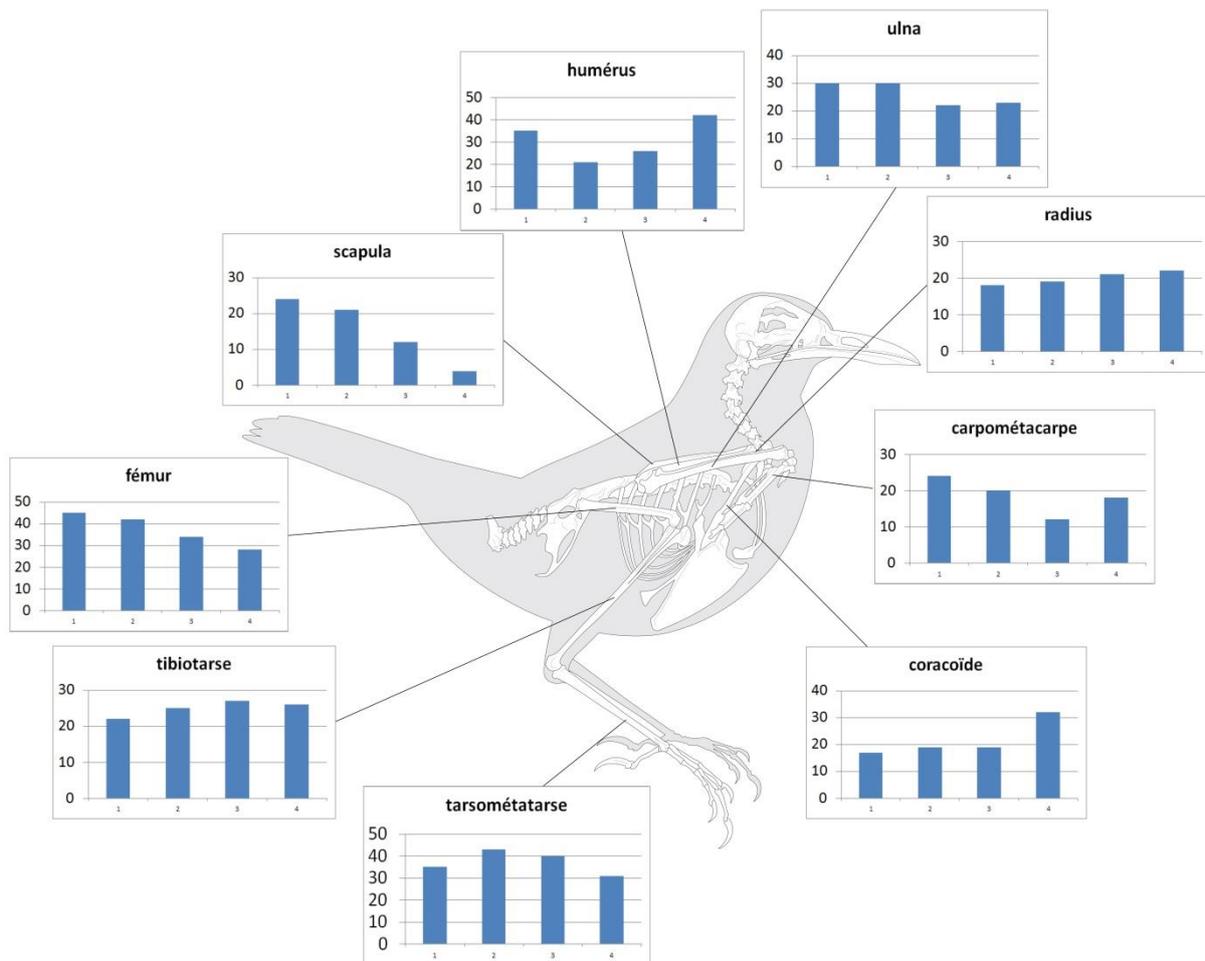


Figure 36 : Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 2) déterminés dans la zone intérieure. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé de nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2015 ArchéoZoo.org).

Pour les éléments récupérés dans la partie extérieure (pour les oiseaux de catégorie 2), les scapulas sont surtout représentées par la partie articulaire (N=27 et N=25). La partie scapulaire est la mieux représentée pour les coracoïdes (N=32). Les humérus sont majoritairement représentés par les épiphyses, en particulier la proximale (N=29 et N=25). Les variations observées sur les ulnas (N entre 30 et 34) et les radius (N entre 15 et 17) sont faibles. Pour les carpométacarpes, la partie proximale est légèrement mieux représentée (N=23) et ce sont les parties (2) et (3) qui possèdent la représentation la plus faible (N=18 et N=16). Les variations observées sur les fémurs sont faibles (N entre 11 et 13). Pour les tibiotarses, la partie proximale est sous-représentée (N=15) et la partie diaphyse-distale (3) est la mieux représentée (N=25). Les variations observées sur les tarsométatarses sont faibles (N entre 10 et 16) (fig. 37).

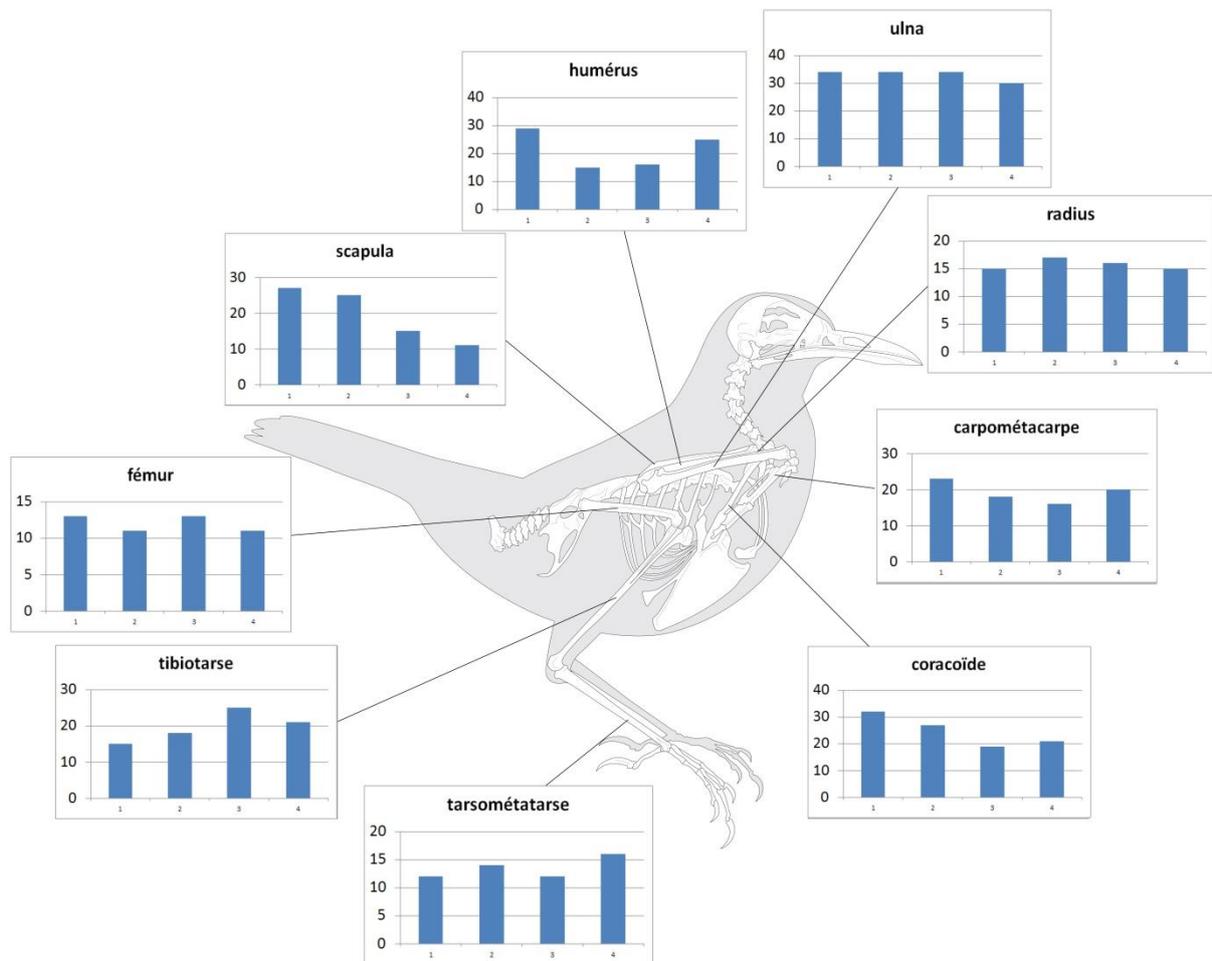


Figure 37 : Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 2) déterminés dans la zone extérieure. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2015 ArchéoZoo.org).

Sur l'ensemble du site (pour les oiseaux de catégorie 2), les parties articulaires des scapulas sont les mieux représentées (N=51 et N=46). Pour les coracoïdes, on observe une légère sous-représentation de la partie diaphyse-sternale (3) (N=38), la partie sternale est la mieux représentée (4) (N=53). Les humérus sont mieux représentés par les épiphyses (N=64 et N=67), les parties diaphysaires (2 et 3) étant très peu représentées (N=36 et N=42). Les variations observées sur les ulnas et les radius sont faibles. La partie proximale est la mieux représentée pour les carpométacarpes (N=47), la partie (3) est la moins bien représentée (N=28). Pour les fémurs, les parties proximales sont les mieux représentées (N=58 et N=53). La partie diaphyse-distale (3) est la mieux représentée pour les tibiotarses (N=52), l'extrémité proximale est celle avec la représentation la plus faible (N=37). Pour les tarsométatarses, on observe une légère sous-représentation des épiphyses (N=47) (fig. 38).

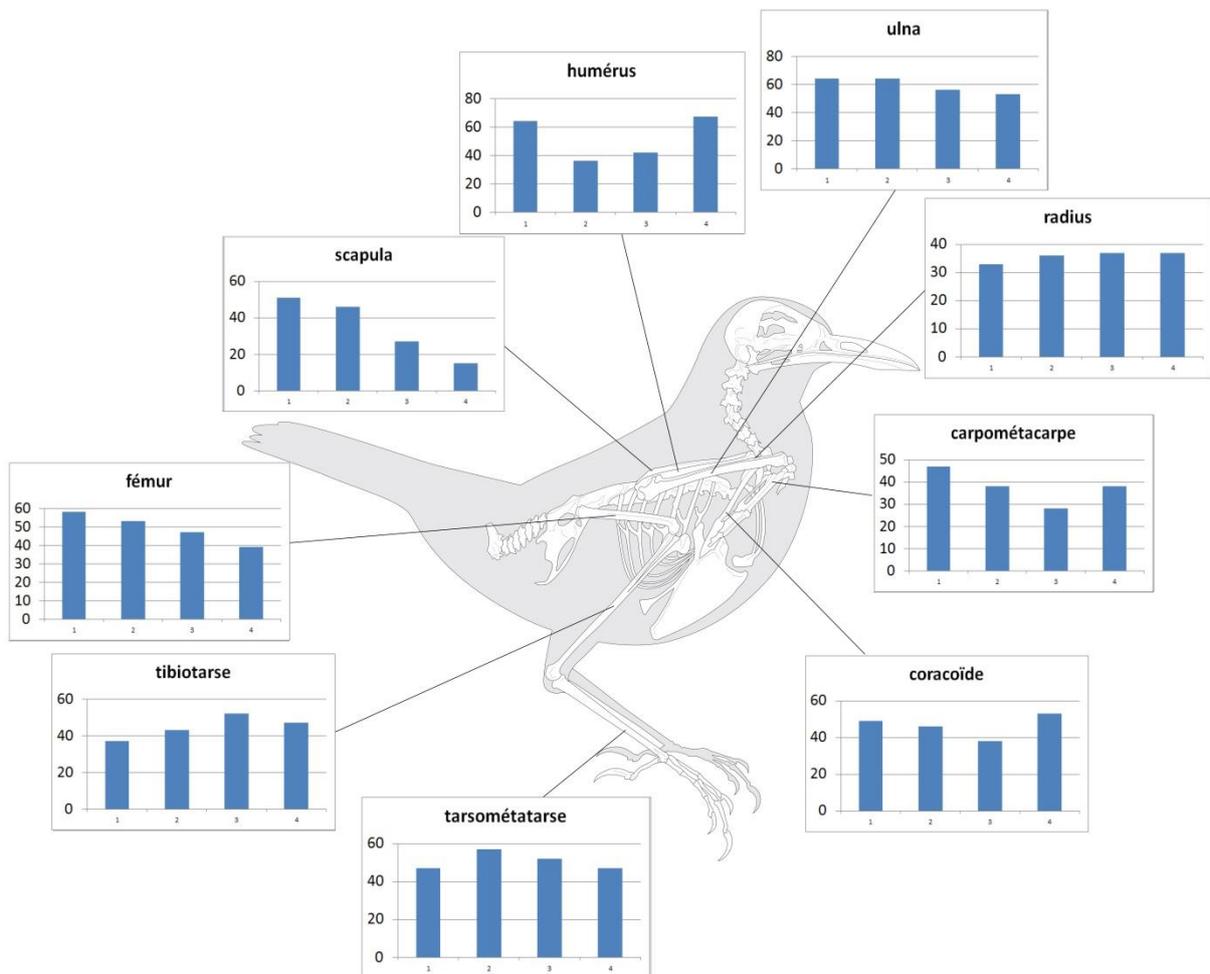


Figure 38 : Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 2) déterminés dans l'ensemble du site. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2015 ArchéoZoo.org).

Pour les oiseaux de catégorie 3 présents dans la zone intérieure, les scapulas sont largement sur-représentées par la partie articulaire (N=8). Pour les coracoïdes, la partie scapulaire est la mieux représentée (N=15), cependant le nombre d'éléments est faible et peut induire des biais. On observe une meilleure représentation des épiphyses pour les humérus, aussi bien proximale que distale (N=18 et N=17). On observe une très faible représentation de la partie (2) (N=4). Pour les ulnas, les variations sont faibles. Pour les radius, on observe une meilleure représentation des parties proximales (N=16), la partie (3) étant très peu représentée (N=6). Pour les carpométacarpes, les variations sont faibles (N entre 8 et 11). On observe une meilleure représentation de la partie proximale des fémurs (N=24), avec une très faible présence des parties diaphysaires (N=11 et N=5). Pour les tibiotarses, c'est l'extrémité distale qui est la mieux représentée (N=22), la partie (2) est largement sous-représentée (N=9). Les variations observées sur les tarsométatarses sont faibles (N entre 18 et 22) (fig. 39).

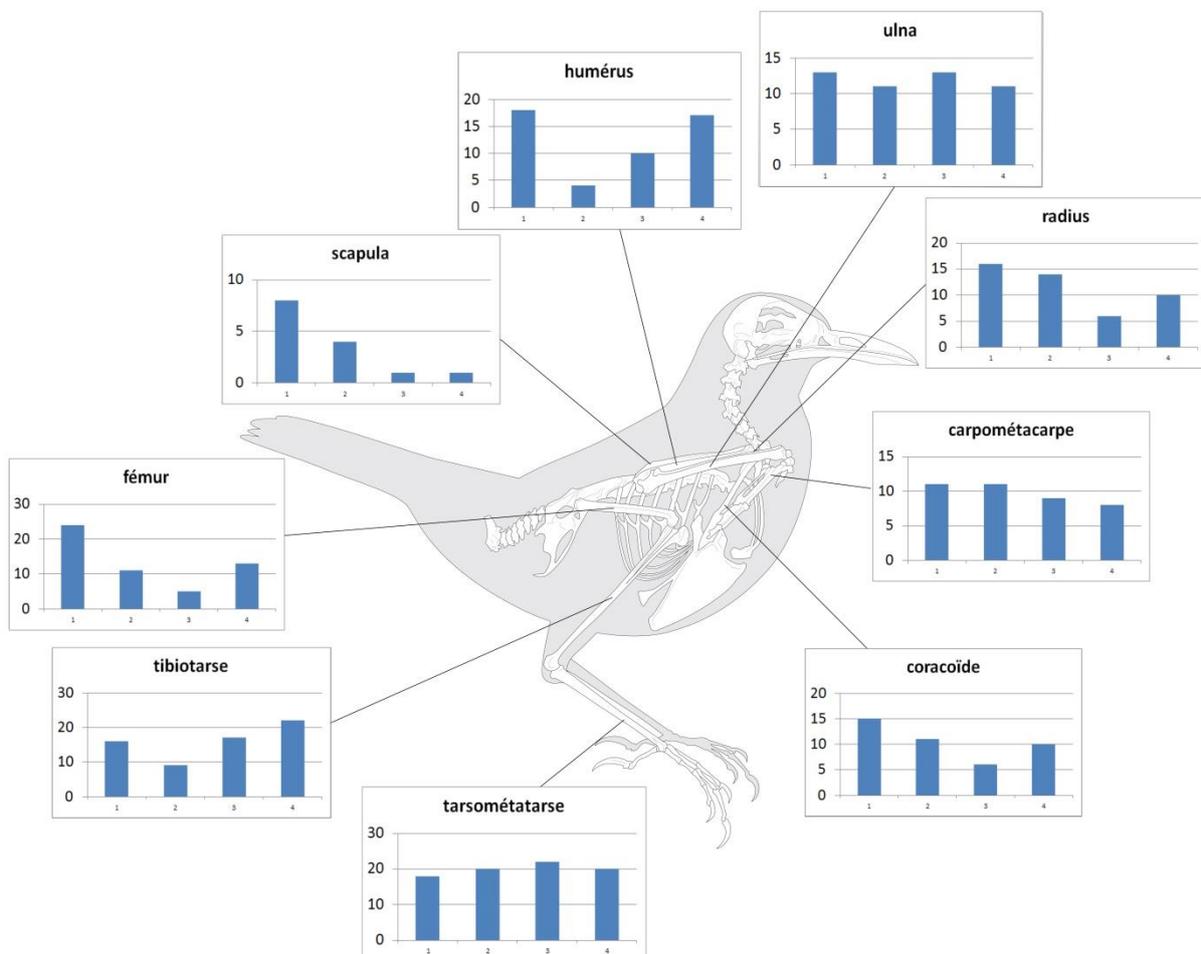


Figure 39 : Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 3) déterminés dans la zone intérieure. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2015 ArchéoZoo.org).

Pour la partie extérieure (pour les oiseaux de catégorie 3), la partie articulaire des scapulas est la mieux représentée (N=9). Pour les coracoïdes, c'est la partie sternale qui est la mieux représentée (N=10), la partie (3) étant largement sous-représentée (N=4). Les épiphyses sont les mieux représentées pour les humérus, en particulier l'extrémité proximale (N=13 et N=9),. Pour les ulnas, les diaphyses sont mieux représentées (N=8), mais le nombre d'éléments reste faible. Pour les radius, c'est l'épiphyse proximale qui est la mieux représentée (N=10), avec une sous-représentation des parties distales (N=3). Pour les carpométacarpes, aucune variation n'est observée (N=11). Pour les fémurs, l'épiphyse distale est la mieux représentée (N=12) et on observe une sous-représentation de la partie (3) (N=2). L'extrémité distale est sous-représentée pour les tibiotarses (N=3), cependant le nombre de restes est faible. Pour les tarsométatarses, les variations sont faibles (N entre 9 et 7) (fig. 40).

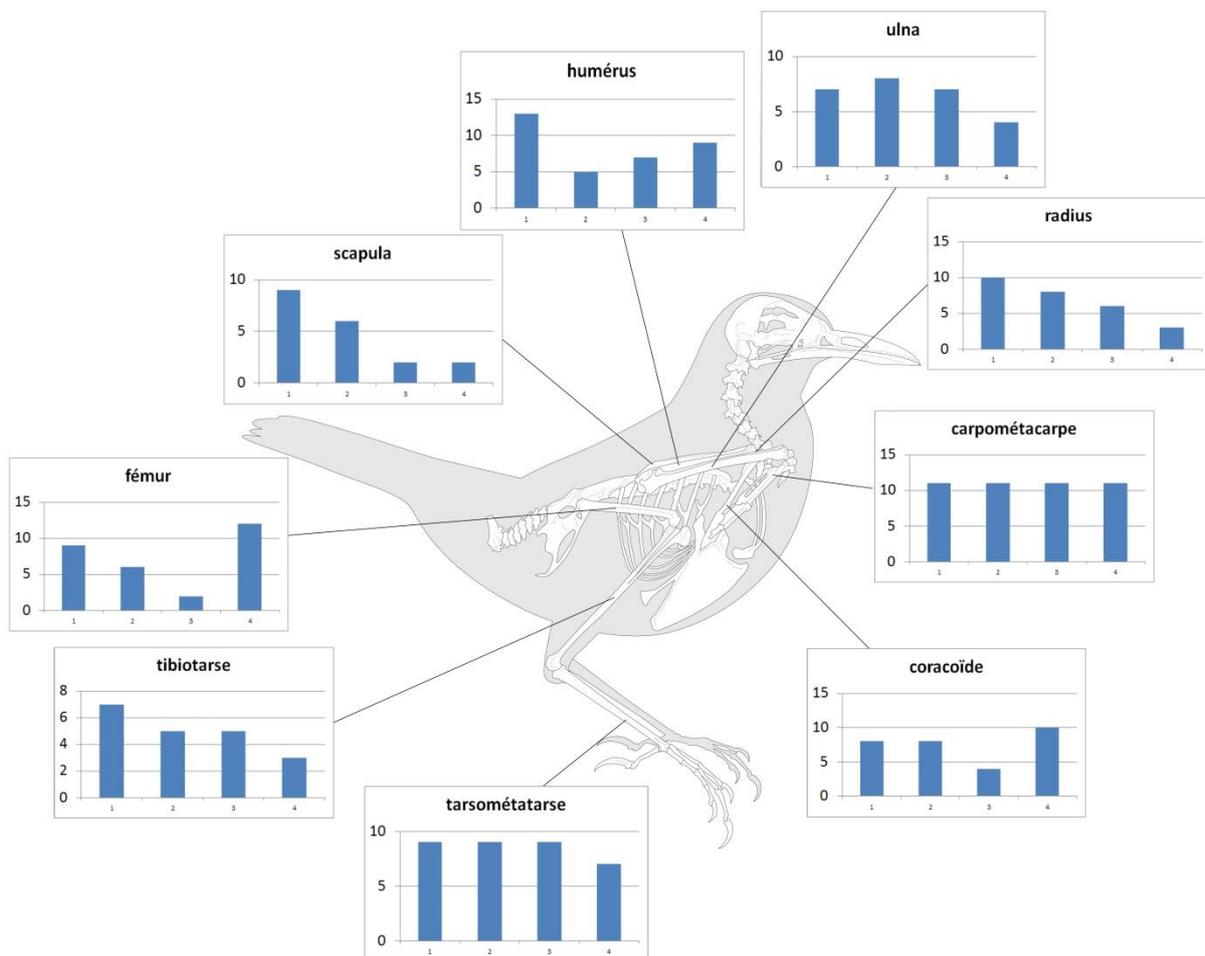


Figure 40: Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 3) déterminés dans la zone extérieure. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2015 ArchéoZoo.org).

Pour l'ensemble du site (pour les oiseaux de catégorie 3), les scapulas sont largement surreprésentées par la partie articulaire (N=17). Pour les coracoïdes, la partie (3) est sous-représentée (N=10). Pour les humérus, les épiphyses sont les mieux représentées, en particulier l'extrémité proximale (N=31 et N=26). On observe aussi une sous-représentation de la partie (2) (N=9). Pour les ulnas, les variations observées sont faibles (N entre 15 et 20). Pour les radius, l'épiphyse proximale est la mieux représentée (N=26). Pour les carpométacarpes, les variations observées sont faibles (N entre 9 et 22). Pour les fémurs, les épiphyses sont les mieux représentées, en particulier l'épiphyse proximale (N=33 et N=25). Pour les tibiotarses, on observe une meilleure représentation de l'épiphyse distale (N=25) suivie de l'épiphyse proximale (N=23). La partie (2) est sous représentée (N=14). Les variations observées sur les tarsométatarses sont très faibles (N entre 27 et 31) (fig. 41).

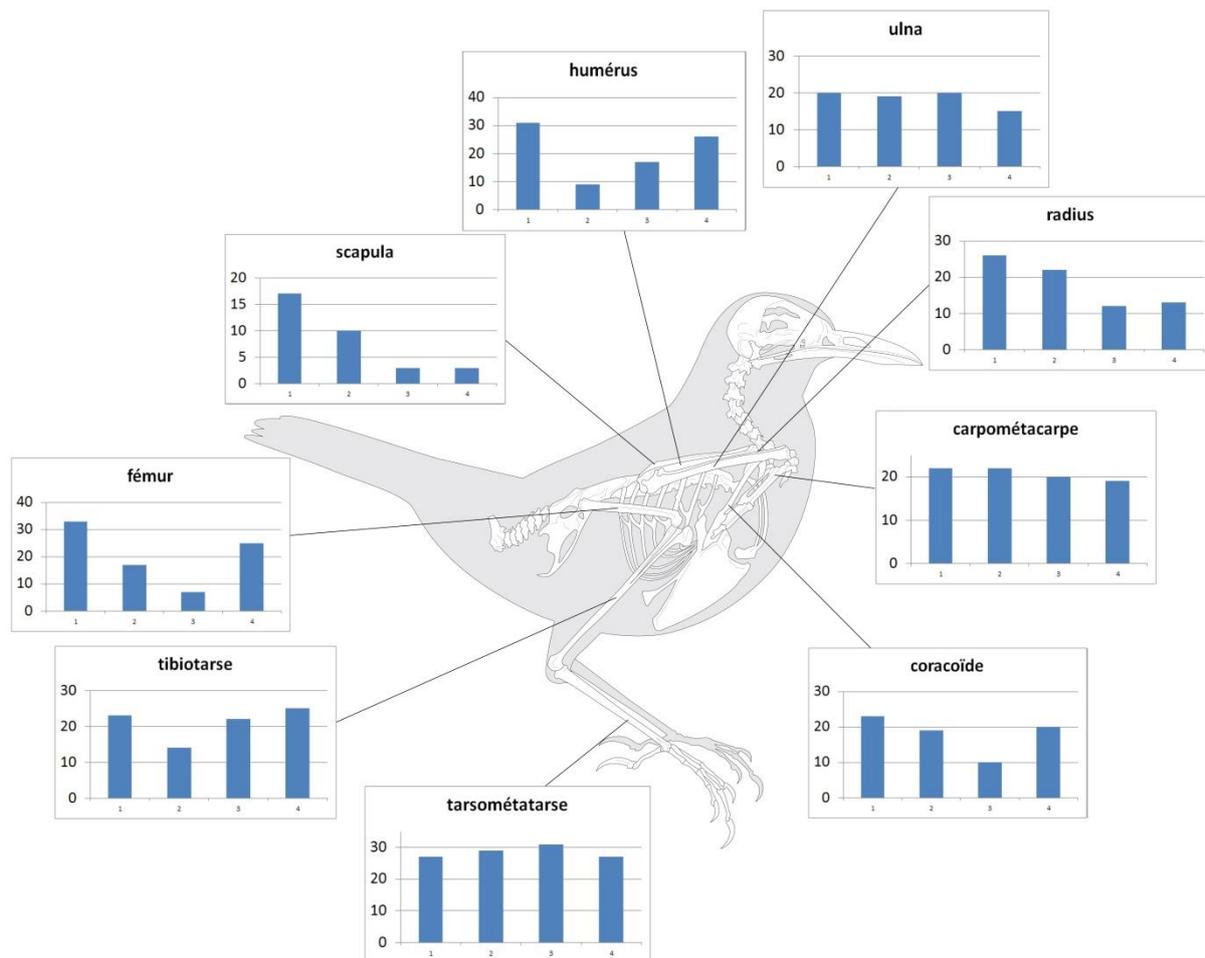


Figure 41: Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 3) déterminés dans l'ensemble du site. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau© 2015 ArchéoZoo.org).

Pour les lagomorphes déterminés dans la zone intérieure, les maxillaires sont bien représentés par les parties correspondant au palatin pour les individus adultes (parties 4 et 5). Pour les mandibules, les parties les mieux conservées sont celles comprenant les alvéoles dentaires, la partie articulaire étant la moins représentée et cela pour les trois classes d'âge. Les scapulas sont majoritairement représentées par la partie articulaire. Pour les humérus, la partie distale (5) est la mieux représentée pour les juvéniles (N=20). Pour les ulnas, ce sont les parties diaphysaires (2-3-4) qui sont les mieux représentées. Les variations observées sur les radius sont faibles, cependant les épiphyses distales sont tout de même les moins bien représentées pour les individus adultes (N=3). Les coxaux sont majoritairement représentés par les parties (2) et (3). Pour les fémurs, l'épiphyse proximale est sous-représentée pour les adultes (N=19). Les sub-adultes ont une meilleure représentation de l'extrémité distale (N=13) et les juvéniles ont une sous-représentation des épiphyses (N=8 et N=7). Pour les tibias, les adultes ont une sur-représentation de la l'extrémité proximale (partie 2, N=48). Les sub-adultes ont une bonne représentation de l'épiphyse proximale (N=15) et les juvéniles de la diaphyse (N=25 et N=26). (fig. 42).

Pour les lagomorphes de la zone extérieure, on observe, pour les maxillaires, une bonne représentation de la zone du palatin (parties 4 et 5). Pour les mandibules, on observe une sous-représentation de la branche montante. La partie (2) des scapulas est la mieux représentée. Pour les humérus, l'extrémité proximale et la diaphyse distale sont les mieux représentées pour les adultes (N=7 et N=4) et les sub-adultes (N=4 et N=4). Pour les juvéniles, c'est l'épiphyse distale qui est la mieux représentée (N=3). Pour les ulnas, les parties de la diaphyse proximale (2 et 3) sont les mieux représentées pour les trois classes d'âge. Pour les radius, les variations observées sont faibles, mise à part l'extrémité distale qui est sous-représentée. Les coxaux sont majoritairement représentés par les parties (2) et (3). Pour les fémurs, on observe une sous-représentation des épiphyses pour les adultes (N=15). Les sub-adultes ont une meilleure représentation de l'extrémité distale (N=14). Pour les tibias, les variations ne sont pas très marquées pour les trois classes d'âge. (fig. 43).

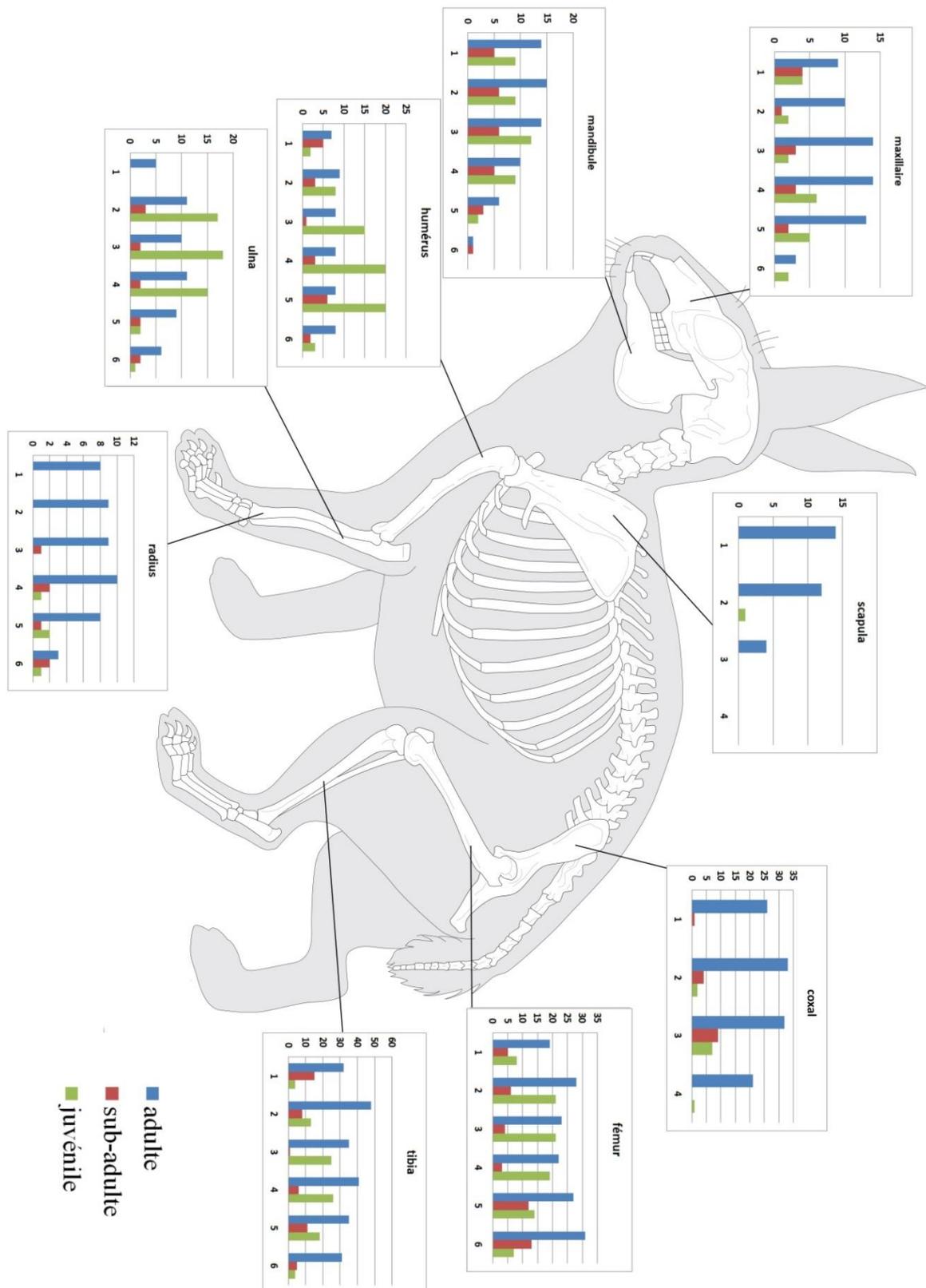


Figure 42: Représentation du nombre de fragments de restes de lagomorphes déterminés dans la zone intérieure. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 6), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments pour les os longs sont 1 : épiphyse prox. ; 2 : extrémité prox. ; 3 : diaphyse prox., 4 : diaphyse dist.e ; 5 : extrémité dist.s, 6 : épiphyse distale. Pour le coxal 1 : Ischium dist. ; 2 : Ischium prox. ; 3 : Ilium prox. ; 4 : Ilium dist. , pour la scapula : prox. ; 2 : col ; 3 : aile 1/2 ; 4 : aile 2/2 (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 1996 ArchéoZoo.org).

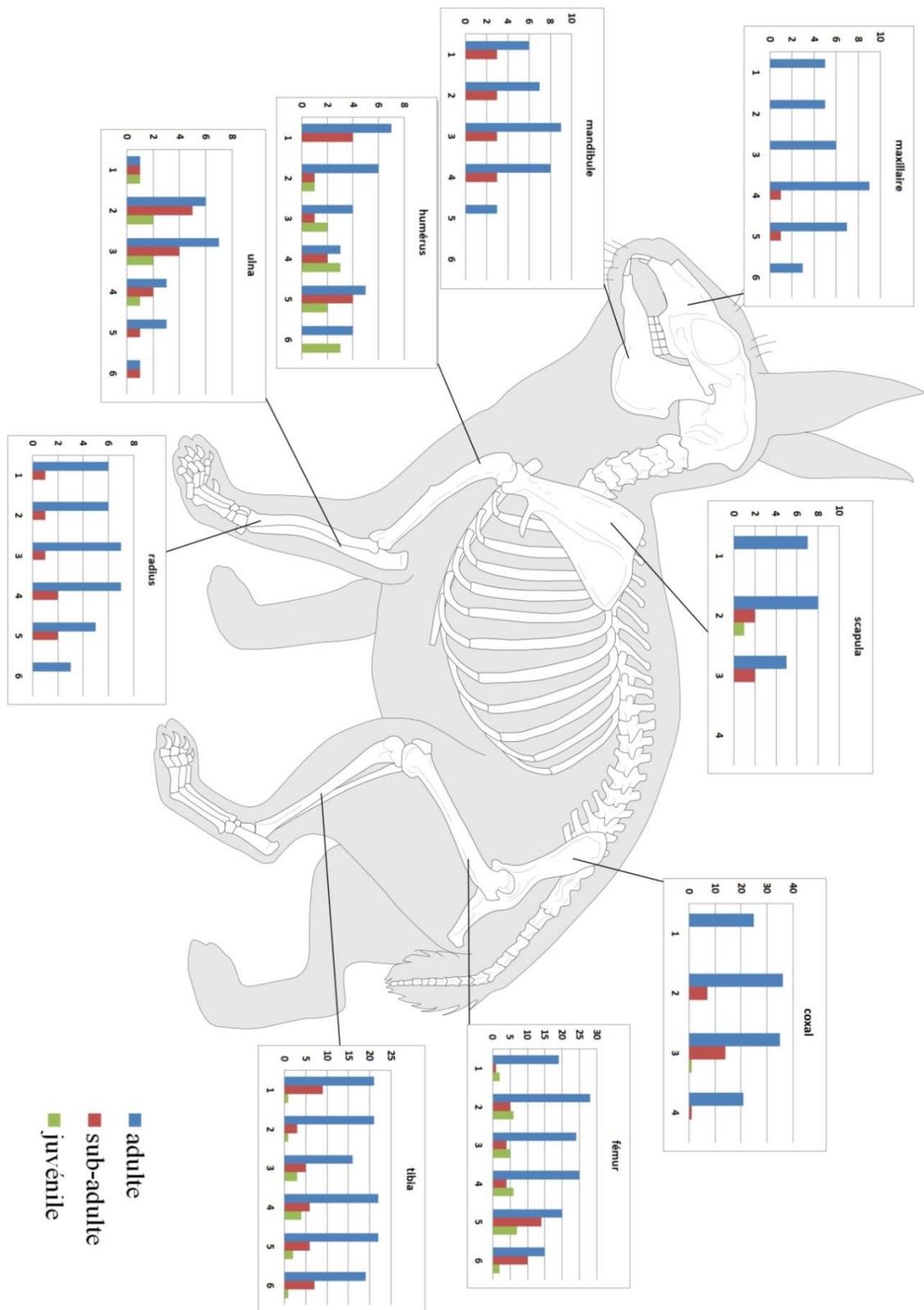


Figure 43: Représentation du nombre de fragments de restes de lagomorphes déterminés dans la zone extérieure (toutes catégories d'âge confondues). Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 6), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments pour les os longs sont 1 : épiphyse prox. ; 2 : extrémité prox. ; 3 : diaphyse prox., 4 : diaphyse dist.e ; 5 : extrémité dist.s, 6 : épiphyse distale. Pour le coxal 1 : Ischium dist. ; 2 : Ischium prox. ; 3 : Ilium prox. ; 4 : Ilium dist. , pour la scapula 1 : prox. ; 2 : col ; 3 : aile 1/2 ; 4 : aile 2/2 (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 1996 ArchéoZoo.org).

Pour les lagomorphes présents sur l'ensemble du site, les maxillaires sont les mieux représentés par les parties (4) et (5) correspondant à l'os palatin. Pour les mandibules, on observe une sous-représentation de la branche montante. Les scapulas sont les mieux représentées par la partie distale. Les humérus présentent peu de variations pour les adultes (N entre 12 et 15). Pour les sub-adultes, la partie (1) (N=9) et la partie (5) (N=10) sont les mieux représentées. Pour les juvéniles, les parties les mieux représentées sont les parties distales de la diaphyse (4 et 5) (N=23 et N=22). Les ulnas seront surtout représentées par la diaphyse, en particulier les parties (2, 3 et 4), peu importe la classe d'âge. Les variations observées sur les radius mettent en avant une sous-représentation des extrémités distales pour les adultes (N=6). Les coxaux sont majoritairement représentés par les parties (2) et (3). Pour les fémurs, on observe une sous-représentation de l'épiphyse proximale pour les trois classe d'âge, les individus sub-adultes ont une sur-représentation des parties distales (5 et 6) (N=26 et N=23). Pour les tibias, les parties (2 et 4) sont les mieux représentées pour les adultes (N=69 et N=63). Pour les sub-adultes, l'épiphyse proximale est la mieux représentée (N=24). Pour les juvéniles, la diaphyse est la mieux représentée (N=28 et N=30) (fig. 44).

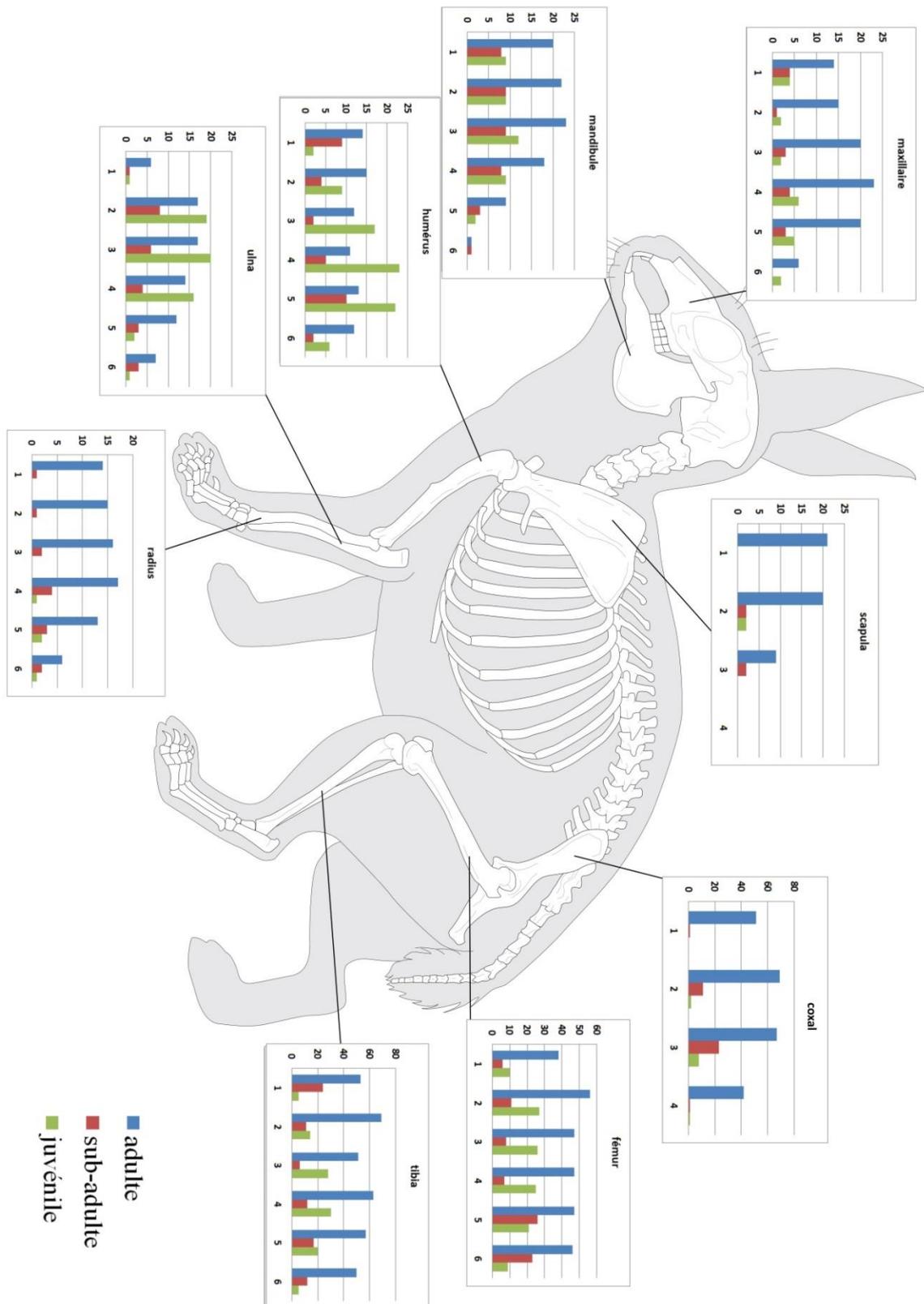


Figure 44: Représentation du nombre de fragments de restes de lagomorphes déterminés dans l'ensemble du site (toutes catégories d'âge confondues). Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 6), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments pour les os longs sont 1 : épiphyse prox. ; 2 : extrémité prox. ; 3 : diaphyse prox., 4 : diaphyse dist.e ; 5 : extrémité dist.s, 6 : épiphyse distale. Pour le coxal 1 : Ischium dist. ; 2 : Ischium prox. ; 3 : Ilium prox. ; 4 : Ilium dist. , pour la scapula : prox. ; 2 : col ; 3 : aile 1/2 ; 4 : aile 2/2 (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 1996 ArchéoZoo.org).

Pour les micromammifères présents sur la zone intérieure, les maxillaires sont les mieux représentés par les parties (4) et (5) (N=66 et N=67), qui correspondent à la zone du palatin. Pour les mandibules, on observe une sous-représentation de la branche montante (parties 5 et 6) (N=62 et N=40). On observe une meilleure représentation de la partie articulaire pour les scapulas (N=68). Pour les humérus, on observe une sous-représentation de l'épiphyse proximale (N=44), la diaphyse est la mieux représentée (parties 3 et 4) (N=116 et N=120). Pour les ulnas, on observe une sous-représentation des épiphyses, principalement la distale (N=62 et N=5). Les radius présentent peu de variations, seule l'épiphyse distale est sous-représentée (N=16). Les coxaux sont majoritairement représentés par les parties (3) et (4) (N=167 et N=164). Pour les fémurs, les épiphyses sont sous-représentées (N=110 et N=82). Les parties (2), (3) et (4) sont les mieux représentées (N=156 ; N=156 et N=146). Pour les tibias, la zone de soudure avec la fibula (4) est la mieux représentée (N=168). L'épiphyse proximale est sous-représentée (N=58) (fig. 45).

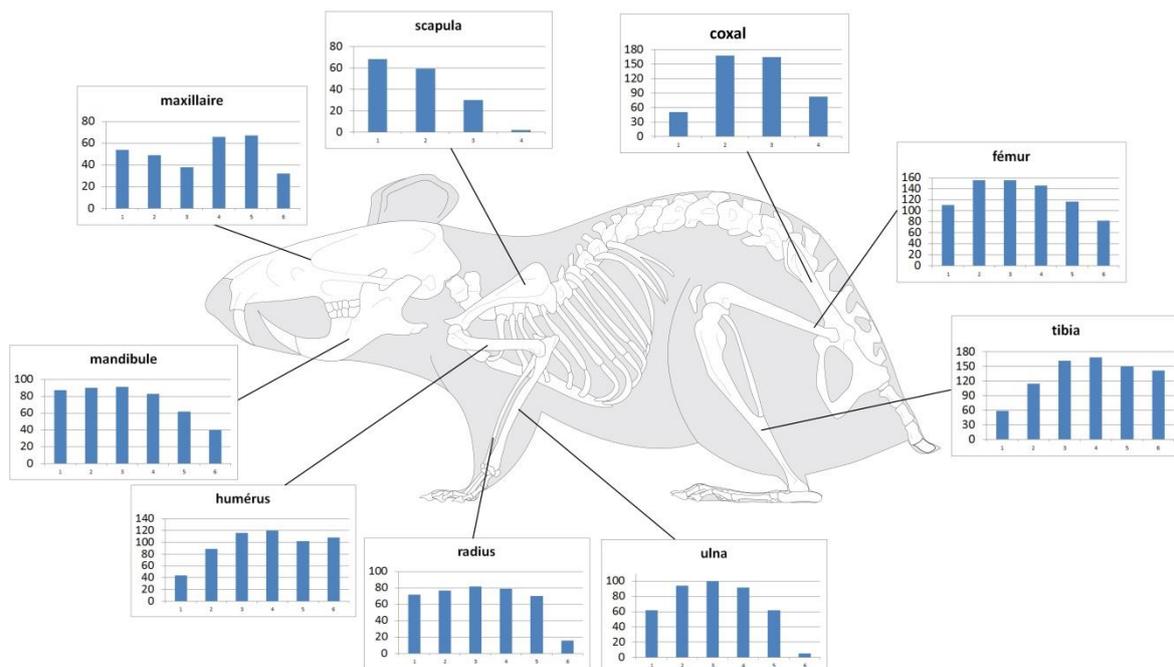


Figure 45: Représentation du nombre de fragments de restes de micromammifères déterminés dans la zone intérieure (toutes catégories d'âge confondues). Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 6), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments pour les os longs sont 1 : épiphyse prox. ; 2 : extrémité prox. ; 3 : diaphyse prox., 4 : diaphyse dist.e ; 5 : extrémité dist.s, 6 : épiphyse distale. Pour le coxal : Ischium dist. ; 2 : Ischium prox. ; 3 : Ilium prox. ; 4 : Ilium dist. , pour la scapula 1 : prox. ; 2 : col ; 3 : aile 1/2 ; 4 : aile 2/2 (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2005 ArchéoZoo.org).

Pour les micromammifères de la zone extérieure, les maxillaires sont les mieux représentés par les parties (4) et (5), qui correspondent au palatin (N=50 et N=47). Pour les mandibules, on observe une sous-représentation de la branche montante (parties 5 et 6) (N=14 et N=17).

Les scapulas sont majoritairement représentées par les parties proximales (N=22 et N=21). Pour les humérus, on observe une sous-représentation de l'épiphyse proximale (N=17) et de l'extrémité proximale (2) (N=30). Les ulnas présentent une sous-représentation des épiphyses (N=26 et N=4), les parties (2) et (3) sont les mieux représentées (N=48). Les coxaux sont majoritairement représentés par les parties (2) et (3) (N=76). Pour les fémurs, on observe une sous-représentation de l'épiphyse distale (N=26). Pour les autres parties, les variations sont faibles. Pour les tibias, l'épiphyse proximale est sous-représentée (N=13). Pour le reste, les variations sont faibles (fig. 46).

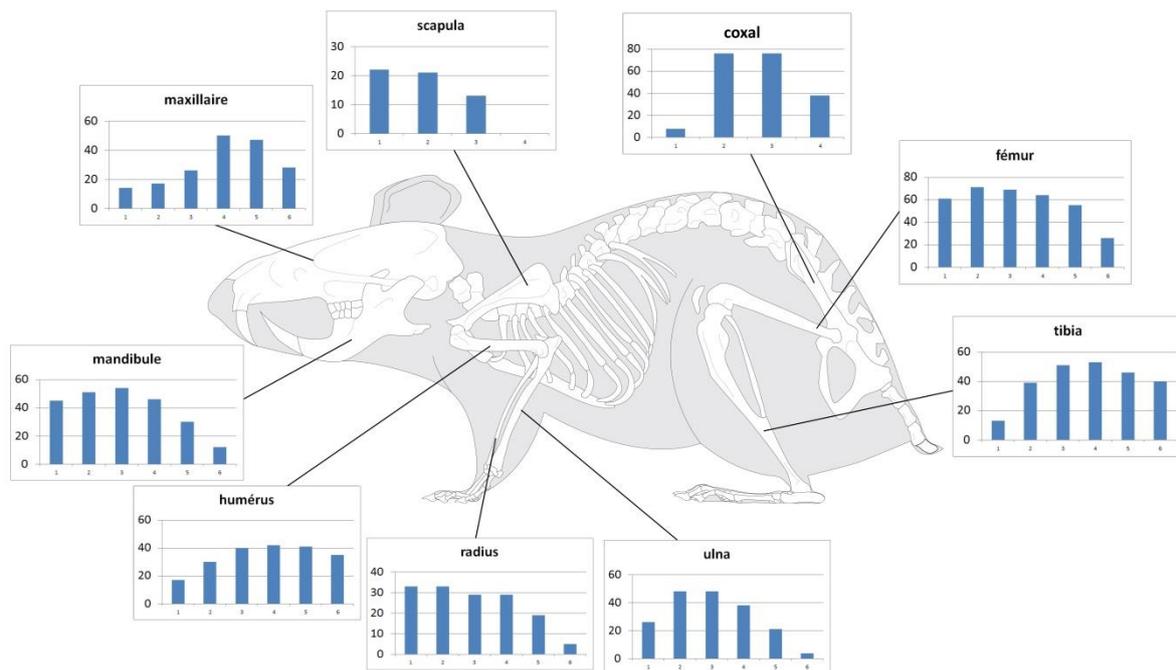


Figure 46: Représentation du nombre de fragments de restes de micromammifères déterminés dans la zone extérieure (toutes catégories d'âges confondues). Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 6), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments pour les os longs sont 1 : épiphyse prox. ; 2 : extrémité prox. ; 3 : diaphyse prox., 4 : diaphyse dist.e ; 5 : extrémité dist.s, 6 : épiphyse distale. Pour le coxal : Ischium dist. ; 2 : Ischium prox. ; 3 : Ilium prox. ; 4 : Ilium dist. , pour la scapula 1 : prox. ; 2 : col ; 3 : aile 1/2 ; 4 : aile 2/2 (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2005 ArchéoZoo.org).

Pour les micromammifères présents sur l'ensemble du site, on observe une meilleure représentation du palatin pour les maxillaires (parties 4 et 5) (N=116 et N=114). La branche montante des mandibules est sous-représentée (N=92 et N=52). Les scapulas sont majoritairement représentées par la partie proximale (N=90). Pour les humérus, on observe une sous-représentation de l'épiphyse proximale (N=61) et de l'extrémité proximale. Pour les ulna, l'épiphyse distale est sous-représentée (N=9), les parties (2) et (3) sont les mieux représentées (N=142 et N=148)). On observe une sous-représentation de l'épiphyse distale pour les radius (N=21). Pour les coxaux, les parties (2) et (3) sont les mieux représentées

(N=243 et N=240). On observe une sous-représentation des épiphyses pour les fémurs (N=171 et 108) ainsi que pour l'extrémité distale (N=172). Pour les tibias, la zone de soudure avec la fibula (4) est la mieux représentée (N=221). L'épiphyse proximale est sous-représentée (N=71) (fig. 47).

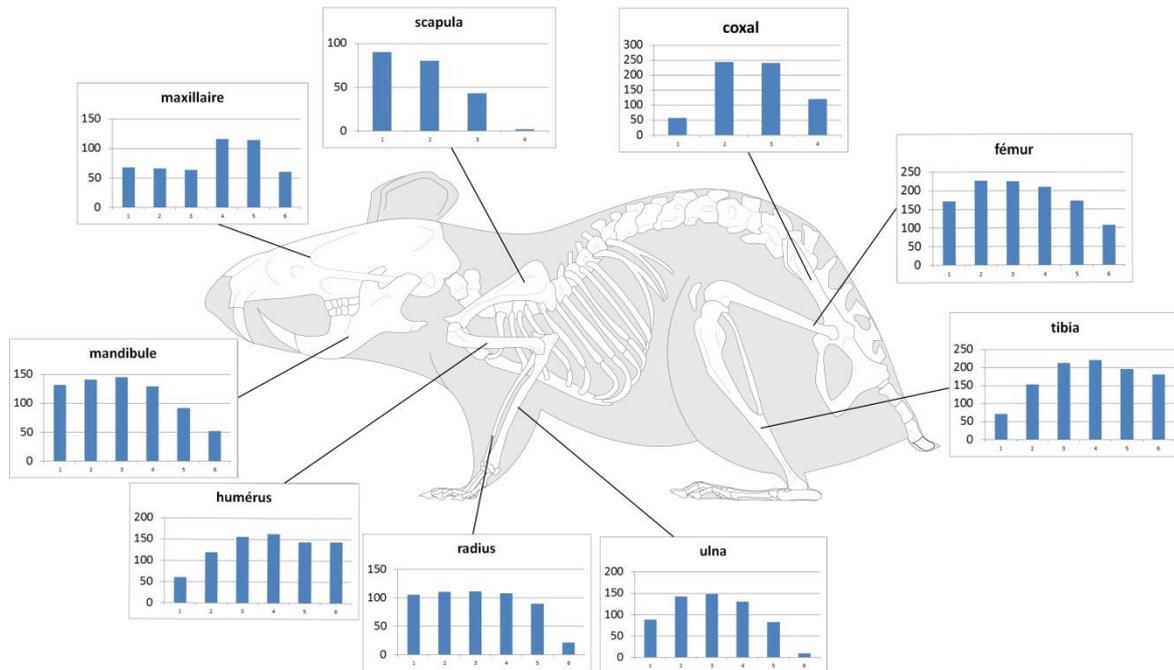


Figure 47: Représentation du nombre de fragments de restes de micromammifères déterminés dans l'ensemble du site (toutes catégories d'âge confondues). Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 6), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments pour les os longs sont 1 : épiphyse prox. ; 2 : extrémité prox. ; 3 : diaphyse prox., 4 : diaphyse dist.e ; 5 : extrémité dist.s, 6 : épiphyse distale. Pour le coxal : 1 : Ischium dist. ; 2 : Ischium prox. ; 3 : Ilium prox. ; 4 : Ilium dist. , pour la scapula 1 : prox. ; 2 : col ; 3 : aile 1/2 ; 4 : aile 2/2 (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2005 ArchéoZoo.org).

Les pourcentages de fragmentation pour les restes d'oiseaux de catégorie 1 sont plus élevés dans la zone intérieure (62%) que dans la zone extérieure (72%) (tab. 10). Cependant, le faible nombre de restes rend les résultats difficilement interprétables.

Pour les oiseaux de catégorie 2, le pourcentage de fragmentation est similaire pour la zone extérieure et la zone intérieure (78% et 81%). Les carpométacarpes présentent les pourcentages de fragmentation les moins élevés (65% et 48%). Les tibiotarses sont les éléments qui présentent les pourcentages de fragmentation les plus élevés (96% et 98%). Les pourcentages de fragmentation des autres éléments oscillent entre 67% et 88%. Les carpométacarpes présentent une forte différence de pourcentage de fragmentation entre la zone intérieure (65%) et la zone extérieure (48%). Pour les oiseaux de catégorie 3, les pourcentages de fragmentation sont légèrement inférieurs dans la zone intérieure (80%) à ceux de la zone externe (87%).

Tableau 10 : Décompte des nombres de parties par éléments (un élément avec ses 4 parties correspond à un os entier) et pourcentage de fragmentation des os d'oiseaux en fonction des catégories de taille.

		Nombre de parties par éléments				%Frag
		1	2	3	4	
aves catégorie 1						
humérus	int	2	3	1	8	43
	ext	5	8	2	7	68
ulna	int	1	4	0	4	56
	ext	4	10	1	2	88
radius	int	0	1	0	0	100
	ext	0	2	1	1	75
carpométacarpe	int	0	2	0	4	33
	ext	0	1	1	5	29
coracoïde	int	0	1	1	1	67
	ext	2	5	4	8	58
fémur	int	0	3	0	3	50
	ext	3	3	3	3	75
tibiotarse	int	1	8	3	0	100
	ext	1	7	3	3	79
tarsométatarse	int	1	4	3	4	67
	ext	3	3	4	1	91
total	int	5	26	8	24	62
	ext	18	39	19	30	72
aves catégorie 2		1	2	3	4	%Frag
humérus	int	37	11	6	10	84
	ext	29	9	5	8	84
ulna	int	5	23	5	10	77
	ext	14	23	9	13	78
radius	int	1	17	2	10	67
	ext	1	15	4	5	80
carpométacarpe	int	11	8	1	11	65
	ext	9	3	2	15	48
coracoïde	int	18	8	8	8	81
	ext	14	26	5	6	88
fémur	int	16	17	12	17	73
	ext	6	11	5	4	85
tibiotarse	int	11	29	9	2	96
	ext	12	30	4	1	98
tarsométatarse	int	4	14	19	15	71
	ext	3	11	2	8	67
total	int	103	127	62	83	78
	ext	88	128	36	60	81
aves catégorie 3		1	2	3	4	%Frag
humérus	int	28	5	2	8	81
	ext	16	5	2	1	96
ulna	int	10	10	2	8	73
	ext	3	6	3	3	80
radius	int	7	10	0	5	77
	ext	10	7	3	1	95
carpométacarpe	int	5	6	4	5	75
	ext	4	5	2	7	61
coracoïde	int	10	7	1	7	72
	ext	6	6	2	2	88
fémur	int	23	9	2	4	89
	ext	15	5	1	1	95
tibiotarse	int	16	23	2	0	100
	ext	7	8	1	0	100
tarsométatarse	int	4	7	6	14	55
	ext	1	9	2	5	71
total	int	103	77	19	51	80
	ext	62	51	16	20	87

Les tarsométatarses présentent les pourcentages de fragmentation les plus faibles (55% et 71%) suivis de près par les carpométacarpes (61% et 75%). Les tibiotarses sont les éléments qui possèdent les pourcentages de fragmentation les plus élevés (100%) (tab. 10).

Pour les lagomorphes, juvéniles et sub-adultes, les pourcentages de fragmentation sont globalement similaires entre la zone intérieure et la zone extérieure (77% et 81%) (tab. 11). Les fémurs présentent les pourcentages de fragmentation les moins élevés (74%). Les ulnas possèdent les pourcentages de fragmentation les plus élevés (85% et 90%). Cependant, le faible nombre de restes pour certains éléments, notamment les radius, rend les résultats difficilement interprétables.

Tableau 11 : Décompte du nombre de parties par éléments et pourcentage de fragmentation des os de lagomorphes en fonction des classes d'âge. Un élément avec ses 4 parties correspond à un os entier pour les juvéniles et les sub-adultes, les épiphyses non soudées ne sont pas prises en compte. Pour les individus adultes un élément entier aura ses 6 parties.

		sub-adultes et juvéniles					%Frag	adultes							
		nombre de parties par élément				%Frag		nombre de parties par élément						%Frag	
		1	2	3	4			1	2	3	4	5	6		
humérus	int	6	7	7	8	71	humérus	int	1	5	2	5	1	1	93
	ext	2	3	1	1	86		ext	1	4	4	0	0	1	90
ulna	int	1	4	12	3	85	ulna	int	2	0	2	4	2	4	71
	ext	3	4	2	1	90		ext	0	2	1	2	1	0	100
radius	int	0	2	2	0	100	radius	int	1	0	0	5	2	3	73
	ext	0	1	0	1	50		ext	0	2	0	1	3	3	67
fémur	int	15	9	7	11	74	fémur	int	29	35	8	5	3	1	99
	ext	12	3	2	6	74		ext	1	30	8	7	4	0	100
tibia	int	15	5	10	8	79	tibia	int	43	55	45	6	0	0	100
	ext	6	7	2	2	88		ext	7	29	9	8	1	1	98
total	int	37	27	38	30	77	total	int	76	95	57	25	8	9	97
	ext	23	18	7	11	81		ext	9	67	22	18	9	5	96

Pour les adultes, les pourcentages de fragmentation sont similaires entre les zones interne et extérieure (96% et 97%). Les radius présentent les pourcentages de représentation les moins élevés (73% et 67%), cependant le nombre total de radius est faible. Les fémurs sont les éléments les plus fragmentés (99% et 100%). On retrouve sur l'extrémité proximale des tibias de lagomorphes une fracture longitudinale récurrente de la tubérosité tibiale (fig. 48).

Pour les micromammifères, les pourcentages de fragmentation sont légèrement plus faibles pour la zone intérieure (46%) que pour la zone extérieure (55%) (tab. 12). Les fémurs présentent les pourcentages de fragmentation les plus faibles (43% et 39%). Les ulnas sont les éléments les plus fragmentés (58% et 67%).



Figure 48 : Photo des fractures récurrentes observées sur les extrémités proximales de tibia. (A-D) plateau tibial fracturé, (E-H) tubérosité tibiale isolée.

Tableau 12 : Décompte des parties par élément (un élément avec ses 4 parties correspond à un os entier) et pourcentage de fragmentation des os longs de micromammifères.

		Nombre de parties par fragments				%Frag
		1	2	3	4	
humérus	int	11	20	31	72	46
	ext	3	12	8	23	50
ulna	int	7	17	36	43	58
	ext	5	12	12	14	67
radius	int	2	9	17	56	33
	ext	8	5	9	11	67
fémur	int	18	24	33	99	43
	ext	6	11	11	43	39
tibia	int	9	35	45	93	49
	ext	11	11	18	23	63
total	int	47	105	162	363	46
	ext	33	51	58	114	55

Représentation squelettique

L'ensemble des données utilisées pour calculer les pourcentages de représentation est présent dans l'annexe II (NME) et les pourcentages de l'abondance relative sont donnés en annexe III. Les os long d' *Hirundinidae* et du genre *Apus* sp. ne sont pas pris en compte car ils possèdent une morphologie très particulière. De fait les individus ont été exclus du NMI total. Les humérus, les tibiotarses, les tarsométatarses et les sternums des oiseaux de catégorie 1 présents dans la zone intérieure possèdent une très bonne abondance relative (entre 68 et 75%). Leur pourcentage de représentation moyen est de 29,5%. Pour les oiseaux de catégorie 2, on observe une meilleure représentation des tarsométatarses, des humérus et des fémurs (entre 70 et 86%). Le calcul de leur pourcentage de représentation moyen donne une valeur de 49,5%. Pour les oiseaux de catégorie 3, ce sont les fémurs, les tibiotarses et les tarsométatarses qui possèdent la meilleure représentation (entre 35 et 39%) (fig. 49). Ils possèdent le pourcentage de représentation moyen le plus faible avec 20,5%.

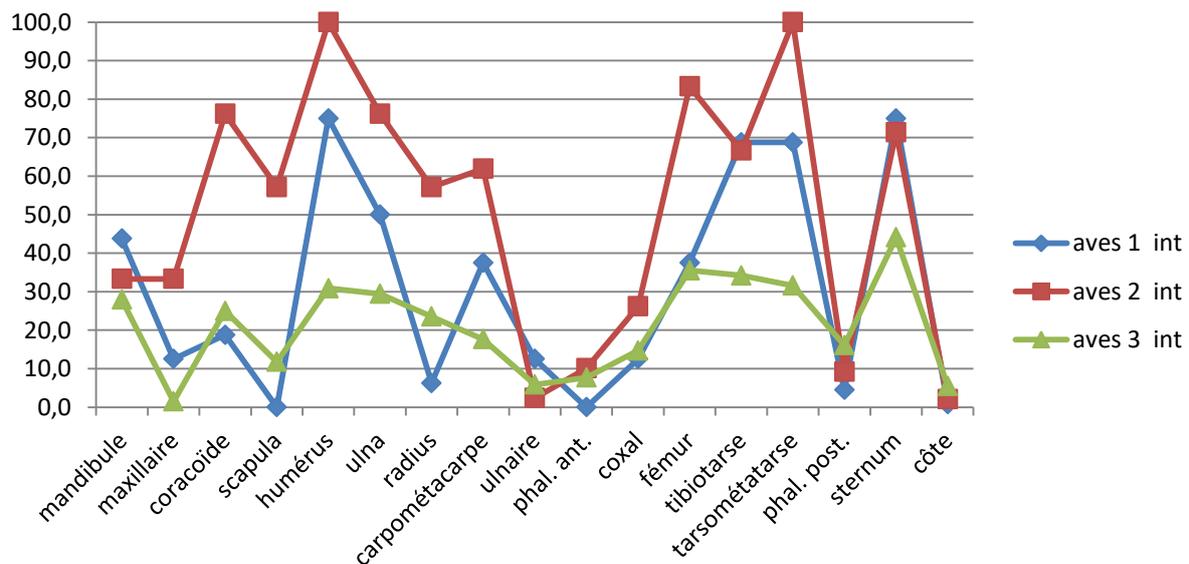


Figure 49 : Courbes de l'abondance relative pour les différents éléments anatomiques des oiseaux de catégorie 1, 2 et 3 présents sur la zone intérieure.

Les oiseaux de catégorie 1 de la zone extérieure possèdent une bonne représentation des coracoïdes et des humérus (72,7%). La valeur de leur pourcentage de représentation moyen est de 30,7%. Pour les oiseaux de catégorie 2, on observe une meilleure représentation des ulnas et des coracoïdes (entre 92 et 97,5%). Leur pourcentage de représentation moyen est de 45,3%. Pour les oiseaux de catégorie 3, les sternums, les fémurs et les humérus ont la

meilleure représentation (entre 54 et 58%). (fig. 50). Ils possèdent le pourcentage de représentation moyen le plus faible avec 32.7%.

Sur l'ensemble du site, on observe pour les oiseaux de catégorie 1 une meilleure représentation des humérus, des tibiotarses et des sternums (entre 57 et 100%). Leur pourcentage de représentation moyen est de 28,9%. Pour les oiseaux de catégorie 2, ce sont les coracoïdes, les humérus et les ulna qui possèdent la meilleure représentation (entre 80 et 84%). La valeur de leur pourcentage de représentation moyen est de 47,2%. Pour les oiseaux appartenant à la catégorie 3, la meilleure représentation est observée sur les fémurs, les tibiotarses, les humérus et les tarsométatarses (entre 36 et 44%). Ils possèdent le pourcentage de représentation moyen le plus faible avec 23,8%.

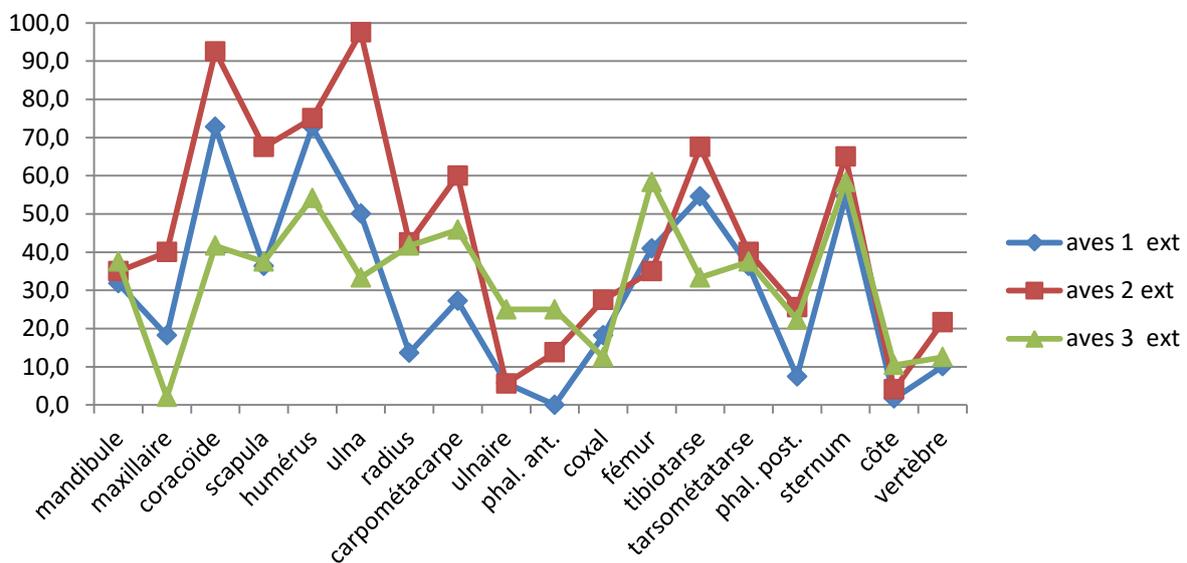


Figure 50 : Courbes de l'abondance relative pour les différents éléments anatomiques des oiseaux de catégorie 1, 2 et 3 présents sur la zone extérieure.

Sur l'ensemble du site, toutes catégories confondues, on observe une meilleure représentation des humérus (62%). Cependant, ceux-ci ne présentent que peu d'écart avec les sternums, les coracoïdes, les ulnas, les fémurs, les tibiotarses et les tarsométatarses dont le pourcentage de représentation varie entre 51% et 58%. Le pourcentage de représentation moyen est de 33,3% (fig. 51).

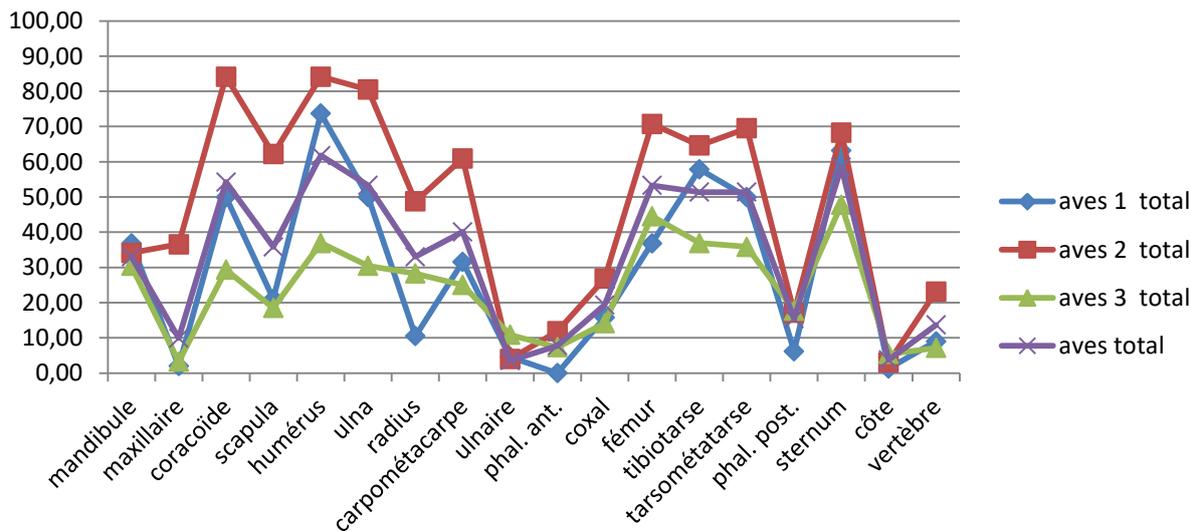


Figure 51 : Courbes de l'abondance relative pour les différents éléments anatomiques des oiseaux de catégorie 1, 2, 3 et toutes catégories confondues présentes sur l'ensemble du site.

Pour les lagomorphes, on observe une grande similarité entre les courbes d'abondance relative intérieure et extérieure. On observe une bonne représentation des membres arrières (fémur, tibia et calcanéum), ainsi que des coxaux, notamment pour la zone extérieure. Pour les membres antérieurs, les humérus sont les mieux représentés, mais ne dépassent pas les 40%. Les mandibules sont les mieux représentées parmi les éléments crâniens. Cependant, même dans la zone intérieure où elles sont les plus élevées, elles ne dépassent pas les 35% (fig. 52). Pour la zone intérieure, le pourcentage de représentation moyen est de 30,7%. Pour la zone extérieure, il est de 37,2% et sur l'ensemble du site, il s'élève à 34,7%.

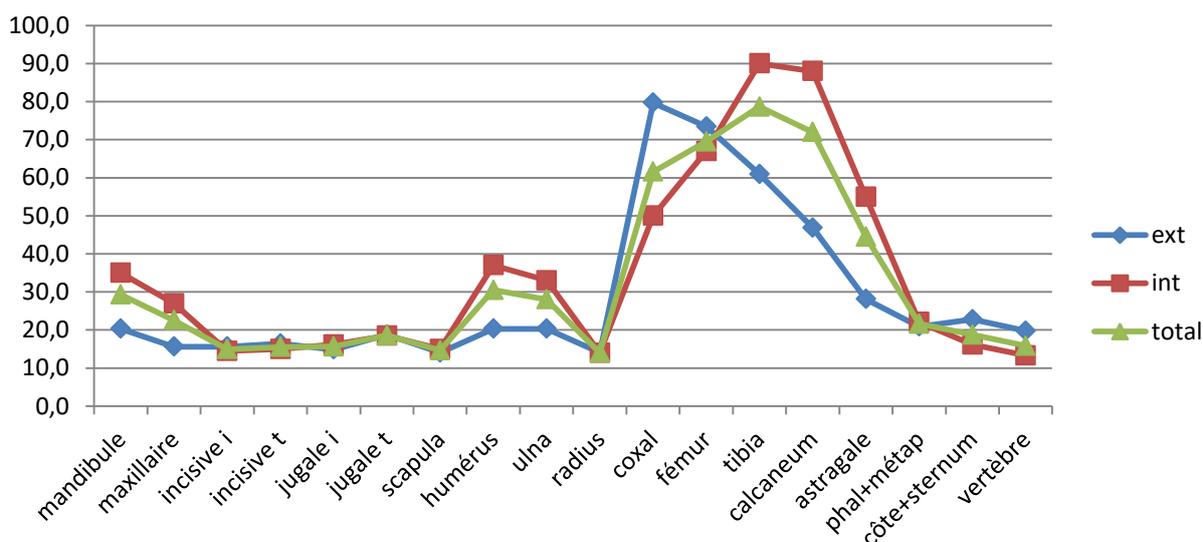


Figure 52 : Courbes de l'abondance relative pour les différents éléments anatomiques des lagomorphes présents sur la zone intérieure, extérieure et sur l'ensemble du site.

Pour les micromammifères, les courbes de l'abondance relative de la zone interne et de la zone externe sont assez similaires. On observe une bonne représentation des coxaux et des fémurs (entre 84 et 92%). Les tibias sont également bien représentés, même si, pour la zone externe, la valeur diminue beaucoup. La zone externe est aussi caractérisée par une meilleure représentation des éléments crâniens, particulièrement des incisives, qui ont un pourcentage de représentation de 84,1% (fig. 53). Pour la zone intérieure, le pourcentage de représentation moyen est de 43,2%. Pour la zone externe, il est de 49,3% et sur l'ensemble du site, il s'élève à 45,1%.

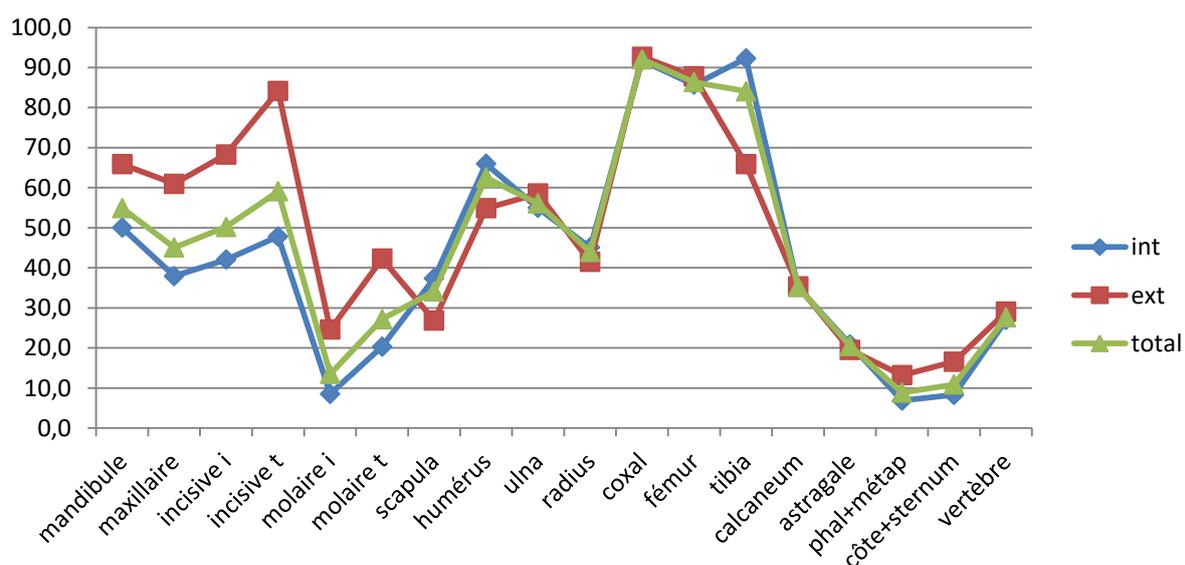


Figure 53 : Courbes de l'abondance relative pour les différents éléments anatomiques des micromammifères présents sur la zone intérieure, sur la zone extérieure et sur l'ensemble du site.

Altérations superficielles

Traces de digestion

La fréquence des traces de digestion sur les extrémités proximales de fémurs sont de 34% dans la zone intérieure et de 39% dans la zone extérieure (tab. 13). Celle-ci est majoritairement d'intensité faible. Pour les extrémités distales, la fréquence de digestion est de 51% dans la zone intérieure et de 41% dans la zone extérieure. Pour les humérus, les extrémités proximales ont une fréquence de digestion de 36% dans la zone intérieure et de 31% dans la zone extérieure. Pour les extrémités distales, elle est de 49% dans la zone intérieure et de 33% dans la zone extérieure. Il est compliqué de faire une différenciation entre les différentes catégories de taille car le nombre de restes est peu élevé.

Sur l'ensemble des os longs, les traces d'altération sont observées avec une fréquence de 9,1% à 24,5%. Les traces d'altération modérée sont peu fréquentes, treize restes en présentent dans la zone intérieure et deux en présentent dans la zone extérieure. Sur l'ensemble des os longs les traces d'altération sont observées avec une fréquence de 9,1% à 24,5%. Les traces d'altération modérée sont peu fréquentes, treize restes en présentent dans la zone intérieure et deux en présentent dans la zone extérieure.

Tableau 13 : Nombre et pourcentage d'épiphyes de fémurs et d'humérus d'oiseaux présentant une altération due à la digestion en fonction de son intensité (0=nulle, 1=légère, 2=modérée, 3= forte/extrême).

			fémur							humérus										
			0		1		2		3	% Digéré total	0		1		2		% Digéré total			
			N	%	N	%	N	%	N		%	N	%	N	%					
Zone intérieure	aves 1	prox	5	100	0	0	0	0	0	0	aves 1	prox	7	88	1	13	0	0	13	
		dist	4	80	1	20	0	0	0	0		dist	7	70	2	20	1	10	30	
	aves 2	prox	28	72	11	28	0	0	0	0	28	aves 2	prox	14	58	9	38	1	4	42
		dist	10	48	9	43	2	10	0	0	52		dist	20	54	15	41	2	5	46
	aves 3	prox	11	48	10	43	2	9	0	0	52	aves 3	prox	11	61	5	28	2	11	39
		dist	5	38	5	38	2	15	1	8	62		dist	9	39	11	48	3	13	61
	total	prox	44	66	21	31	2	3	0	0	34	total	prox	32	64	15	30	3	6	36
		dist	19	49	15	38	4	10	1	3	51		dist	36	51	28	40	6	9	49
Zone extérieure	aves 1	prox	6	86	1	14	0	0	0	0	14	aves 1	prox	14	93	1	7	0	0	7
		dist	5	83	1	17	0	0	0	0	17		dist	10	83	2	17	0	0	17
	aves 2	prox	7	58	5	42	0	0	0	0	42	aves 2	prox	18	64	9	32	1	4	36
		dist	7	64	3	27	1	9	0	0	36		dist	18	72	6	24	1	4	28
	aves 3	prox	4	44	5	56	0	0	0	0	56	aves 3	prox	5	45	6	55	0	0	55
		dist	5	42	5	42	2	17	0	0	58		dist	2	25	4	50	2	25	75
	total	prox	17	61	11	39	0	0	0	0	39	total	prox	37	69	16	30	1	2	31
		dist	17	59	9	31	3	10	0	0	41		dist	30	67	12	27	3	7	33

Pour les lagomorphes, uniquement les dents isolées ont été prises en compte car le nombre de dents en place est très faible. La fréquence de digestion observée sur les incisives de lagomorphes est de 32,1% pour la zone intérieure (tab. 14). Les traces de digestion sont majoritairement de catégories 2 et 3. Pour la zone extérieure, 45,5% des incisives présentent des traces de digestion. Le nombre de dents est faible, seules onze dents ont pu être étudiées.

Tableau 14 : Nombre et pourcentage de dents et d'extrémités proximales de fémurs de lagomorphes présentant une altération due à la digestion en fonction de son intensité (0=nulle, 1=légère, 2=modérée, 3=forte, 4=extrême).

		0		1		2		3		4		% digérés total
		N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	
Zone intérieure	incisives	19	67,9	0,0	0,0	6,0	21,4	3,0	10,7	0	0	32,1
	jugales	52	85,2	2,0	3,3	6,0	9,8	1,0	1,6	0	0	14,8
	fémurs	9	64,3	1,0	7,1	2,0	14,3	2,0	14,3	0	0	35,7
Zone extérieure	incisives	6	54,5	1,0	9,1	2,0	18,2	2,0	18,2	0	0	45,5
	jugales	23	71,9	0,0	0,0	6,0	18,8	4,0	12,5	0	0	31,3
	fémurs	6	42,9	4,0	28,6	4,0	28,6	0,0	0,0	0	0	57,1

Pour les dents jugales, on observe un pourcentage de digestion de 14,8% dans la zone intérieure. Les traces de digestion sont majoritairement des traces d'altération modérée (catégorie 2). Dans la zone extérieure, les dents jugales ont une fréquence de traces de digestion de 31,3%. Les traces de digestion sont majoritairement des traces d'altération modérée (catégorie 2).

Les extrémités proximales de fémurs présentent une fréquence de digestion de 35,7% dans la zone intérieure et de 57,1% pour la zone extérieure. Cependant ces pourcentages proviennent d'échantillons réduits.

La fréquence des altérations dues à la digestion observées sur les incisives de rongeurs est de 46,6% (39,7 *ex situ* et 6,8% *in situ*) pour la zone extérieure et de 41% (32,4 *ex situ* et 8,7% *in situ*) pour la zone intérieure (tab. 15). Pour la zone extérieure, 12% des incisives présentent une altération légère (catégorie 1), 22,5% une altération modérée (catégorie 2) et 9,6% une altération forte (catégorie 3). Pour la zone intérieure, des traces d'altération légère sont observées sur 12,2% des incisives, 17,3% des incisives présentent des traces d'altération modérée, 10,8% des altérations fortes et 0,7% une altération très forte (fig. 54A-B).

La fréquence de digestion pour les molaires d'Arvicolinae est de 20,7% (toutes *ex situ*) pour la zone extérieure et de 27,9% (toutes *ex situ*) pour la zone intérieure. Pour la zone extérieure, 6,9% des molaires d'Arvicolinae présentent une altération légère, 5,2% une altération

modérée et 8,6% une altération forte. Pour la zone intérieure, 14,7% présentent des traces d'altération légère, 5,9% des traces d'altération modérée et 7,4% des traces d'altération forte. La fréquence de digestion des molaires de Murinae est de 26,6% (17,5 *ex situ* et 9,2% *in situ*) pour la zone extérieure, et de 13,7% (3,2 *ex situ* et 10,4% *in situ*) pour la zone intérieure. Pour la zone extérieure, on observe sur les molaires de Murinae une altération légère sur 11,3% d'entre elles, 6,2% présentent une altération modérée et 9,3% une altération forte. Pour la zone intérieure, 4,8% des molaires d'Arvicolinae présentent des traces d'altération légère, 6,5% des traces d'altération modérée et 2,4% des traces d'altération forte.

La fréquence de digestion des extrémités proximales de fémur est de 47,6% pour la zone extérieure et de 19,0% pour la zone intérieure. Pour la zone extérieure, les traces d'altération sont légères pour 19,0% des fémurs, modérées pour 19,0% et fortes pour 9,5%. Pour la zone intérieure, les traces de digestion observées sont légères pour 10,1% des fémurs, modérées pour 7,6% et fortes pour 1,3%.

Tableau 15 : Nombre et pourcentage de dents et d'extrémités proximales de fémurs de rongeur présentant une altération due à la digestion en fonction de son intensité (0=nulle, 1=légère, 2=modérée, 3= forte, 4=très forte).

			0		1		2		3		4		% digéré total
			N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	
Zone extérieure	incisive	<i>ex situ</i>	32	43,8	10	13,7	12	16,4	7	9,6	0	0	46,6
		<i>in situ</i>	7	9,6	2	2,7	3	4,1	0	0,0	0	0	
		total	39	53,4	12	16,4	15	20,5	7	9,6	0	0	
	molaire Arvicolinae	<i>ex situ</i>	32	55,2	4	6,9	3	5,2	5	8,6	0	0	20,7
<i>in situ</i>		14	24,1	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0		
total		46	79,3	4	6,9	3	5,2	5	8,6	0	0		
Molaire Murinae	<i>ex situ</i>	15	15,5	7	7,2	3	3,1	7	7,2	0	0	26,8	
	<i>in situ</i>	56	57,7	4	4,1	3	3,1	2	2,1	0	0		
	total	71	73,2	11	11,3	6	6,2	9	9,3	0	0		
fémur			11	52,4	4	19,0	4	19,0	2	9,5	0	0	47,6
Zone intérieure	incisive	<i>ex situ</i>	76	54,7	13	9,4	20	14,4	11	7,9	1	0,7	41,0
		<i>in situ</i>	6	4,3	4	2,9	4	2,9	4	2,9	0	0	
		total	82	59,0	17	12,2	24	17,3	15	10,8	1	0,7	
	molaire Arvicolinae	<i>ex situ</i>	46	67,6	10	14,7	4	5,9	5	7,4	0	0	27,9
<i>in situ</i>		3	4,4	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0		
total		49	72,1	10	14,7	4	5,9	5	7,4	0	0		
Molaire Murinae	<i>ex situ</i>	8	6,5	1	0,8	2	1,6	1	0,8	0	0	13,7	
	<i>in situ</i>	99	79,8	5	4,0	6	4,8	2	1,6	0	0		
	total	107	86,3	6	4,8	8	6,5	3	2,4	0	0		
fémur			64	81,0	8	10,1	6	7,6	1	1,3	0	0	19,0
total	incisive	<i>ex situ</i>	108	50,9	23	10,8	32	15,1	18	8,5	1	0,5	42,9
		<i>in situ</i>	13	6,1	6	2,8	7	3,3	4	1,9	0	0	
		total	121	57,1	29	13,7	39	18,4	22	10,4	1	0,5	
	Molaire Arvicolinae	<i>ex situ</i>	78	61,9	14	11,1	7	5,6	10	7,9	0	0	24,6
<i>in situ</i>		17	13,5	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0		
total		95	75,4	14	11,1	7	5,6	10	7,9	0	0		
Molaire Murinae	<i>ex situ</i>	23	10,4	8	3,6	5	2,3	8	3,6	0	0	19,5	
	<i>in situ</i>	155	70,1	9	4,1	9	4,1	4	1,8	0	0		
	total	178	80,5	17	7,7	14	6,3	12	5,4	0	0		
fémur			75	75,0	12	12,0	10	10,0	3	3,0	0	0	25,0



Figure 54 : Altération due à la digestion. A) Incisive supérieure avec des traces de digestion légère. On observe une altération du contour de l'émail ainsi qu'un piquetage de la couche superficielle de l'émail. B) Incisive inférieure avec une altération modérée, le contour de l'émail est altéré et la dentine présente un aspect ondulé par endroit.

Autres modifications dues aux prédateurs

Des perforations (« punctures ») ont été observées sur différents ossements de lagomorphes et d'oiseaux de catégories 2 et 3. Pour les lagomorphes, des altérations similaires à ce qu'a observé Sanchis (2000) sur les différents éléments squelettiques ont été retrouvées. Mais l'altération la plus fréquemment retrouvée est la présence de perforations sur le coxal (fig. 55).

Weathering

Le *weathering* est observé uniquement sur les restes de la partie extérieure. Il se caractérise par la présence d'écailles et une desquamation de certains ossements. Sur les dents, il provoque des craquelures (fig. 56A).

Traces de chauffe

Certaines traces de chauffe sont visibles. Elles sont dues à un incendie de la garrigue environnante. Elles sont localisées majoritairement sur les ossements de la zone extérieure. La majorité des traces observées correspondent à des marques de calcination noire, distribuées de manière sporadique sur les ossements (fig. 56B-C). Quelques restes présentent une coloration brune et d'autres, plus rares, présentent une coloration grise.



Figure 55 : Coxaux présentant des traces de perforation infligées par le grand-duc (Cliché D. Dainat - EPCC).



Figure 56 : Altérations post-dépositionnelles. A) Tibia de lapin présentant des fissures et des desquamations provoquées par le *weathering*. B) Fémur présentant une marque de brûlure sur la partie proximale. C) Fémur de lapin présentant des marques de brûlure sur la zone de fracture et sur l'extrémité distale, des desquamations sont visibles sur la diaphyse (Cliché D. Dainat – EPCC).

3.3.4 Discussion

Composition taxonomique

L'accumulation découverte dans l'aire du grand-duc présente une grande diversité de proies. Celle-ci correspond à ce qui est habituellement décrit dans les nids de grand-duc. Les trois grands groupes, lagomorphes, oiseaux et micromammifères (rongeurs et insectivores) sont bien représentés. On remarque que l'UAM moyen et le NMI mettent en avant des proportions relativement similaires pour chaque groupe (fig. 35), tandis qu'avec le NME il y a une sous-représentation des oiseaux. Cela est dû à leur plus petit nombre d'éléments squelettiques. Ainsi, il est préférable d'utiliser le NME P ou directement le NMI. L'UAM moyen peut s'avérer plus profitable si d'autres taxons viennent s'ajouter à la liste faunique, notamment l'ichtyofaune pour lequel le calcul du NMI reste compliqué.

Même si l'on retrouve dans les différents référentiels et sur notre site un spectre étendu de taille des proies (fig. 36), certaines récurrences de proies peuvent être observées. Les oiseaux les mieux représentés sont les colombiformes, la perdrix rouge (*Alectotis rufa*) et la gallinule d'eau (*Gallinula chloropus*). Les rapaces sont également souvent représentés dans les accumulations de grand-duc, notamment le hibou moyen-duc (*Asio otus*). Pour les petits mammifères, les hérissons, les rats (*Rattus* sp.) et les campagnols du genre *Arvicola* sont les plus souvent observés (Lack, 1946 ; Mikkola, 1976 ; Papageorgiou *et al.*, 1993 ; Serano, 2000 ; Lourenço, 2006 ; Sándor & Ionescu, 2009 ; Bayle & Schauls, 2011 ; Lloveras *et al.*, 2012).

La rivière Verdoube passe à proximité du site, ceci se remarque dans l'assemblage avec la présence d'espèces caractéristiques (*Arvicola* sp., *Gallinula chloropus*, *Podiceps rufficollis*, *Anas* sp.), d'amphibiens et de poissons. D'autres espèces vont être liées à la proximité du village de Tautavel (*Mus musculus*, *Rattus norvegicus*, *Columba livia/oenas*). Les autres espèces sont fréquemment retrouvées dans la garrigue environnante. On observe une bonne représentation des environnements situés à proximité du nid. L'assemblage fournit une image locale de l'environnement.

Les proportions de classes d'âge observées pour les lagomorphes, avec une dominance d'adultes, correspondent à ce qui peut être observé dans certaines accumulations de grand-duc. Cependant, ce nombre peut facilement varier en fonction de la saison et de la disponibilité en proies (Donázar & Ceballos, 1989 ; Cochard, 2004a ; Lloveras *et al.*, 2012). La présence de dents lactéales dans notre assemblage est intéressante. Certains auteurs

considèrent leur présence dans un site comme antagoniste d'une accumulation réalisée par un rapace nocturne car appartenant à de très jeunes individus vivant toujours dans leur terrier. Leur présence proviendrait de la mort de très jeunes individus *in situ* ou d'une prédation par des carnivores dans le terrier (Arriaza *et al.*, 2015 ;Pelletier, 2015, 2017). Toutefois, les jeunes quittent le terrier au bout de 2 à 3 semaines (Biadi & Le Gall, 1993) et les dernières dents lactéales tombent au bout de 30 jours (Horowitz *et al.*, 1973). Il y a donc une période d'environ une semaine où les individus avec des dents lactéales se retrouvent à l'extérieur. Etant inexpérimentés et ne connaissant pas leur environnement, ce sont des proies faciles pour les prédateurs. Ainsi, même si cette période est courte, ce type d'individus peut se retrouver facilement dans une accumulation de grand-duc ou de tout autre oiseau de proie

Fragmentation

Différents auteurs se sont intéressés à la représentation différentielle des segments d'os longs d'oiseaux dans les accumulations de rapace. Mourer-Chauviré (1983) met en évidence une prédominance des extrémités scapulaires des coracoïdes, des extrémités proximales des tarsométatarses (et éventuellement des humérus) et des extrémités distales des tibiotarses. Plus spécifiquement, des études sur les assemblages de grand-duc se sont aussi intéressées à la représentation des segments des ossements. Bocheński *et al.*, (1993), qui prend en compte l'ensemble des espèces d'oiseaux met en évidence une meilleure représentation des extrémités proximales pour les humérus et les radius. Pour les coracoïdes, ils observent un plus grand nombre de parties scapulaires. Pour les tibiotarses, les tarsométatarses, et les fémurs, ce sont les parties distales qui sont les mieux représentées. Pour les ulnas et les carpométacarpes, on ne note pas de différence. Dans son référentiel, Laroulandie (2000, 2002) retrouve des résultats à peu près comparables, même si seuls les restes de *Columba* sp. ont été pris en compte. Les humérus sont surtout représentés par leur extrémité proximale, les extrémités distales de radius sont sous-représentées. Les coracoïdes sont bien représentés par la partie sternale. Les fémurs et les tibiotarses sont mieux représentés par les parties distales. Les extrémités distales des carpométacarpes sont sous-représentées, ce qui n'était pas le cas du référentiel de Bocheński *et al.* (1993). La proportion équitable des segments des tarsométatarses constitue une autre différence.

Pour le référentiel de cette étude, que l'on compare par zone ou par classe ou à l'aide des référentiels précédemment cités, on se rend compte qu'il est compliqué d'attribuer une représentation des segments caractéristiques à chaque élément. L'exception à la règle est la

scapula qui présente toujours le même schéma, ce qui s'explique facilement par la différence entre la partie proximale et la partie distale. On observe des différences avec les autres référentiels cités ci-dessus, comme par exemple avec les fémurs qui sont majoritairement représentés par la partie proximale, mais aussi entre les zones et les catégories de taille, par exemple avec les coracoïdes. Ceux-ci sont majoritairement représentés par les parties proximales pour les oiseaux de catégorie 2 de la zone extérieure et les oiseaux de catégorie 3 de la zone intérieure. Au contraire, pour les oiseaux de catégorie 2 de la zone intérieure et les oiseaux de catégorie 3 de la zone extérieure, c'est l'extrémité distale qui est la mieux représentée.

Aucun lien ne peut être fait entre la grande variabilité observée dans la représentation différentielle des segments des os longs et la zone de provenance des restes, ni avec la classe de taille.

Une possibilité pour expliquer cette différence est la présence de processus post-dépositionnels sur notre assemblage qui sont absents ou moins marqués sur les autres référentiels, car issus directement de pelotes. En effet les os de notre assemblage ont subi le passage du grand-duc, ce qui peut les avoir fractionnés de nouveau et ainsi une nouvelle fragmentation se superpose au signal initial. Dans ce cas, notre assemblage diffère d'un référentiel de grand-duc hypothétique. Toutefois les phénomènes post-dépositionnels sont minimes sur notre assemblage comparé à ce qui peut se produire sur un site archéologique. Si la représentation différentielle des segments des os longs se voit autant affectée par si peu de modifications alors l'application sur des assemblages fossiles n'a que peu d'intérêt.

Une autre possibilité est que la représentation différentielle des segments des os longs chez le grand-duc ait plus de variabilité que ce que laissent penser les référentiels établis jusqu'à présent.

Pour les lagomorphes, le palatin est l'un des éléments crâniens les mieux représentés, cela s'explique facilement par sa robustesse. La sous-représentation de la partie articulaire de la mandibule est, elle, liée à sa finesse, qui la rend sensible à la fragmentation.

La représentation différentielle des segments des os longs a essentiellement été étudiée pour établir la différence de représentation entre les diaphyses et les épiphyses. En effet, plusieurs études ont montré que la présence de cylindres diaphysaires était généralement le fait d'une accumulation anthropique (Hocket, 1991, 1995, Pérez-Ripoll, 1992 ; Hocket & Bicho, 2000). Cochard (2004a, b) s'est intéressé directement à la représentation différentielle des segments

dans un assemblage de grand-duc. Il n'observe pas de différence dans la représentation des différents segments, que ce soit pour les individus jeunes ou adultes.

Sur notre assemblage, les individus juvéniles présentent une plus grande proportion de diaphyses. Leur bonne représentation peut s'expliquer par leur faible fragmentation. Cela peut aussi s'expliquer par la fragilité des épiphyses non-soudées, qui augmente leur probabilité de ne pas se conserver, soit par l'action des sucs digestifs du grand-duc, soit par des phénomènes post-dépositionnels. De plus leur petite taille et leur morphologie (presque aussi longues que larges) les rendent plus mobiles que les diaphyses et peuvent favoriser leur sortie de l'aire du grand-duc. Pour les individus sub-adultes, le nombre de restes étant peu élevé, il n'est pas pertinent de faire des interprétations. Pour les individus adultes, la sous-représentation des épiphyses des ulnas et de l'épiphyse distale du radius pourrait être liée à leur petite taille. Cela peut aussi être le cas pour les extrémités proximales de fémur. Cependant, la désarticulation du fémur avec le coxal pourrait favoriser ce type de représentation. Il ne ressort pas de schéma clair dans la représentation différentielle des segments des os longs, si ce n'est une possible perte des éléments les plus petits.

Pour les micromammifères, on retrouve cette sur-représentation du palatin, notamment pour les Arvicolinae, qui est liée à sa robustesse. La partie articulaire de la mandibule, plus fragile, est sous-représentée. Comme pour les lagomorphes juvéniles, la sous-représentation de certaines épiphyses peut s'expliquer par leur destruction par des phénomènes dépositionnels ou post-dépositionnels et/ou par une mobilité hors du site.

La représentation différentielle des segments des éléments squelettiques montre pour les oiseaux une grande variabilité qu'il est difficile d'interpréter. Pour les lagomorphes et les micromammifères, il semble qu'il y ait une perte des petits éléments mais il est difficile de l'attribuer spécifiquement au grand-duc. Dans notre cas, la représentation différentielle des segments des éléments squelettiques est sans doute plus dépendante des phénomènes post-dépositionnels que d'un mode de consommation spécifique des proies.

Le pourcentage de fragmentation calculé sur le site est globalement plus élevé que ce qui a été déterminé dans d'autres référentiels de rapaces, excepté pour les pelotes d'*Aquila haliaca* (tab. 16). Cette fragmentation élevée peut être due au piétinement et/ou à d'autres phénomènes post-dépositionnels. On retrouve aussi une fragmentation moindre des oiseaux de petite taille comme décrit par Bocheński *et al.* (1993). Ceci est dû au fait que les petits oiseaux sont avalés en entier, alors que ceux de grande taille doivent être démembrés. On

remarque que les tibiotarses sont les éléments les plus fragmentés, peu importe le prédateur. Leur morphologie, longue et fine, est sans doute la raison de cette grande fracturation.

Le pourcentage d'os fragmentés présente de nombreuses variations en fonction de la taille de la proie, de son ingestion ou non et des phénomènes post-dépositionnels. De ce fait il ne semble pas y avoir une signature spécifique du prédateur sur le taux de fracturation des restes d'oiseaux.

Tableau 16 : Taux de fragmentation des ossements d'oiseaux observé sur d'autres référentiels. Bocheński *et al.* (1993)¹ ; Bocheński & Tornberg (2003)² ; Bocheński & Tomek (1994)³ ; Laroulandie (2000)⁴ ; Bocheński *et al.* (1999)⁵.

	<i>Bubo bubo</i> ¹	<i>Strix aluco</i> ¹	<i>Falco rusticolus</i> (lagopus) ²	<i>Falco rusticolus</i> (autres) ²	<i>Falco rusticolus</i> (total) ²
humérus	72	45	22	11	18
ulna	58	42	30	12	22
radius	53	42	52	19	37
carpométacarpe	24	23	3	1	2
coracoïde	76	79	30	12	24
fémur	67	48	55	26	43
tibiotarse	83	76	68	44	55
tarsométatarse	26	40	8	7	7
total	57	49	34	17	26
	<i>Asio otus</i> ³	<i>Bubo bubo</i> (<i>Columba</i> sp.) ⁴	<i>Aquila heliaca</i> (pelote) ⁵	<i>Aquila heliaca</i> (non mangé) ⁵	<i>Aquila heliaca</i> (total) ⁵
humérus	13	98	84	20	36
ulna	12	71	90	14	52
radius	22	83	73	36	46
carpométacarpe	9	43	79	6	43
coracoïde	78	88	78	14	47
fémur	47	93	87	12	65
tibiotarse	90	90	97	73	85
tarsométatarse	39	13	83	21	62
total	39	72	84	25	55

Le taux de fragmentation observé pour les lagomorphes est bien plus élevé que ce qui est observé sur les autres référentiels (Maltier, 1997 ; Sanchis, 2000 ; Guennouni, 2001 ; Cochard, 2004 a, b). Ceci corrobore l'idée d'une fragmentation post-dépositionnelle comme observé sur les restes d'oiseaux.

Pour les micromammifères, le taux de fragmentation est un peu plus élevé que ce qui a été précédemment décrit pour le grand-duc (tab. 17). Il se rapproche de ce qui est observé pour *Strix aluco* (chouette hulotte) et *Athene noctua* (chouette chevêche). Il reste en dessous des taux de fragmentation observés pour les rapaces diurnes et les petits carnivores. Cette faible fragmentation, comparée aux autres groupes (oiseaux et lagomorphes), peut venir du fait que

les micromammifères soient avalés en entier. La différence avec les oiseaux de petite taille (catégories 1 et 2), qui eux aussi peuvent être avalés en entier, est la résistance plus élevée des os de micromammifères aux fractures post-dépositionnelles et/ou une fragmentation plus élevée des os d’oiseaux si le grand-duc déplume ses proies avant de les avaler.

Tableau 17 : Taux de fragmentation des ossements de micromammifères observé sur d’autres référentiels (d’après Andrews, 1990).

	<i>Asio otus</i>	<i>Asio flammeus</i>	<i>Bubo bubo</i>	<i>Strix aluco</i>	<i>Athene noctua</i>	<i>Falco tinnunculus</i>	<i>Circus cyaneus</i>	<i>Martes martes</i>	<i>Vulpes vulpes</i>
humérus	4	12	18	47	65	56	78	100	100
ulna	5	8	3	31	0	68	40	75	100
fémur	4	7	17	48	88	79	80	100	100
tibia	7	13	14	15	66	68	77	100	100

Représentations squelettiques

La meilleure représentation des os longs (coracoïdes inclus) ne montre pas de schéma particulier quant à une représentation différentielle des os de l’aile ou de la patte. Celle-ci est très variée entre les zones (intérieure et extérieure) et entre les catégories de taille. Elle n’est pas dépendante de la fragmentation, l’os le mieux représenté n’est pas le moins fragmenté. Pour les oiseaux de catégorie (3), cette grande variabilité est peut-être due à la diversité spécifique qui induit une diversité morphologique des ossements. Cependant cela ne peut pas être le cas pour les autres catégories, qui regroupent certes des espèces différentes mais avec une morphologie des ossements similaire.

Pour les lagomorphes, de nombreux référentiels incluant différents prédateurs ont été établis (tab. 18). Le meilleur moyen de les comparer est d’utiliser une Analyse de Correspondance (AC). Les données utilisées sont les référentiels (tab. 18) ainsi que l’abondance relative déterminée pour les lagomorphes (Annexe III).

La projection graphique de cette AC permet de distinguer deux grands groupes (fig. 57). Le premier groupe est constitué par des sites ayant une bonne proportion de membres antérieurs, de mandibules et de maxillaires. L’assemblage de pelotes d’aigle impérial ibérique (pellets) (Lloveras *et al.*, 2008a) et l’aire de Tabia (Sanchis, 2000) semble un peu excentré de ce groupe. Le second est composé des sites ayant une plus forte représentation des membres arrière. Cette dichotomie des sites avait déjà été observée par différents auteurs (Hockett, 1991, 1995 ; Sanchis, 2000 ; Cochard, 2004a, b). Une des hypothèses avancées pour expliquer

ces différences inter-référentiels dans l'abondance relative est la nature du site (pelote/aire) (Hockett, 1991, 1995 ; Hockett & Haws, 2002). Cependant, cette hypothèse a été remise en cause (Cochard, 2004a).

Tableau 18 : Abondance relative des restes de léporidés observés dans différents types d'accumulation et pour différents prédateurs.

	<i>Bubo bubo</i>							
	Allauch (Desclaux, 1992 a)	Alzon (Maltier, 1997)	P.Zafra (Sanchis, 2000)	A.Busot I (Sanchis, 2000)	Tabià (Sanchis, 2000)	Niu A-7 (Sanchis, 2000)	A. Busot II (Sanchis, 2000)	Alpes (Guennouni, 2001)
mandibule	92,0	0,0	23,0	54,0	40,0	35,0	13,0	52,0
maxillaire	40,0	6,0	15,0	64,0	20,0	0,0	12,0	41,0
scapula	29,0	25,0	10,0	59,0	30,0	19,0	14,0	28,0
humérus	72,0	31,0	33,0	100,0	100,0	23,0	26,0	38,0
ulna	67,0	31,0	28,0	91,0	50,0	23,0	19,0	22,0
radius	34,0	19,0	10,0	77,0	70,0	23,0	9,0	10,0
coxal	42,0	87,0	95,0	41,0	50,0	100,0	91,0	95,0
fémur	74,0	81,0	100,0	58,0	80,0	58,0	100,0	78,0
tibia	65,0	69,0	74,0	57,0	60,0	65,0	43,0	100,0
calcanéum	24,0	37,0	18,0	18,0	20,0	65,0	43,0	40,0
astragale	26,0	56,0	5,0	16,0	0,0	35,0	34,0	0,0
Ri moyen	51,4	40,2	37,4	57,7	47,3	40,5	36,7	45,8
	<i>Bubo bubo</i>			<i>Bubo virginianus</i>	<i>Tyto alba</i>		<i>Aquila adalberti</i>	<i>Lynx pardinus</i>
	nest 1 (Lloveras <i>et al.</i> , 2009)	nest 2 (Lloveras <i>et al.</i> , 2009)	Carry-le rouet (Cochard, 2004 b)	Dondero shelter (Hockett, 1995)	T.L. Chamber (Hockett, 1993, 1995)	Two Ledges (Hockett, 1991)	pellets (Lloveras <i>et al.</i> , 2008a)	scats (Lloveras <i>et al.</i> , 2008b)
mandibule	23,7	42,3	38,0	55,0	83,0	86,0	34,4	82,1
maxillaire	47,3	30,7	25,0	41,0	66,0	15,0	43,8	64,3
scapula	15,8	11,5	32,0	59,0	57,0	83,0	15,7	53,6
humérus	34,2	23,1	35,0	66,0	100,0	100,0	15,6	57,1
ulna	23,7	23,1	34,0	73,0	88,0	81	25	60,7
radius	31,6	9,6	32,0	100,0	43,0	51,0	3,1	42,8
coxal	89,5	63,4	75,0	82,0	46,0	38,0	6,3	60,7
fémur	89,5	53,8	55,0	50,0	56,0	47,0	3,1	64,3
tibia	68,4	63,4	65,0	48,0	51,0	51,0	50,0	42,8
calcanéum	92,1	92,3	38,0	52,0	92,0	51,0	40,6	39,3
astragale	7,0	55,7	20,0	27,0	40,0	49,0	18,8	25,0
Ri moyen	47,5	42,6	40,8	59,4	65,6	59,3	23,3	53,9

C'est aussi ce qui est observable sur l'AC, ou des aires de rapace et des pelotes se retrouvent dans le groupe ayant la meilleure représentation des éléments crâniens et des membres antérieurs. Pour Cochard (2004a, b), cette différence entre les sites est liée à différents facteurs. D'une part, au comportement alimentaire du grand-duc qui peut varier géographiquement mais aussi en fonction de la saison et de l'abondance des proies. Une forte abondance peut favoriser une sélection des parties les plus riches (parties postérieures).

D'autre part, l'âge des proies et la taille des prédateurs ont un rôle dans l'ingestion des proies et contribuent à biaiser les résultats. Cependant, Lloveras *et al.* (2012) met en évidence que l'âge des proies produit moins de variabilité dans l'assemblage que ne le laissent penser les précédentes études (Cochard, 2004a). En tout cas, l'âge des proies ne semble pas jouer un rôle dans la séparation des assemblages observés sur notre AC.

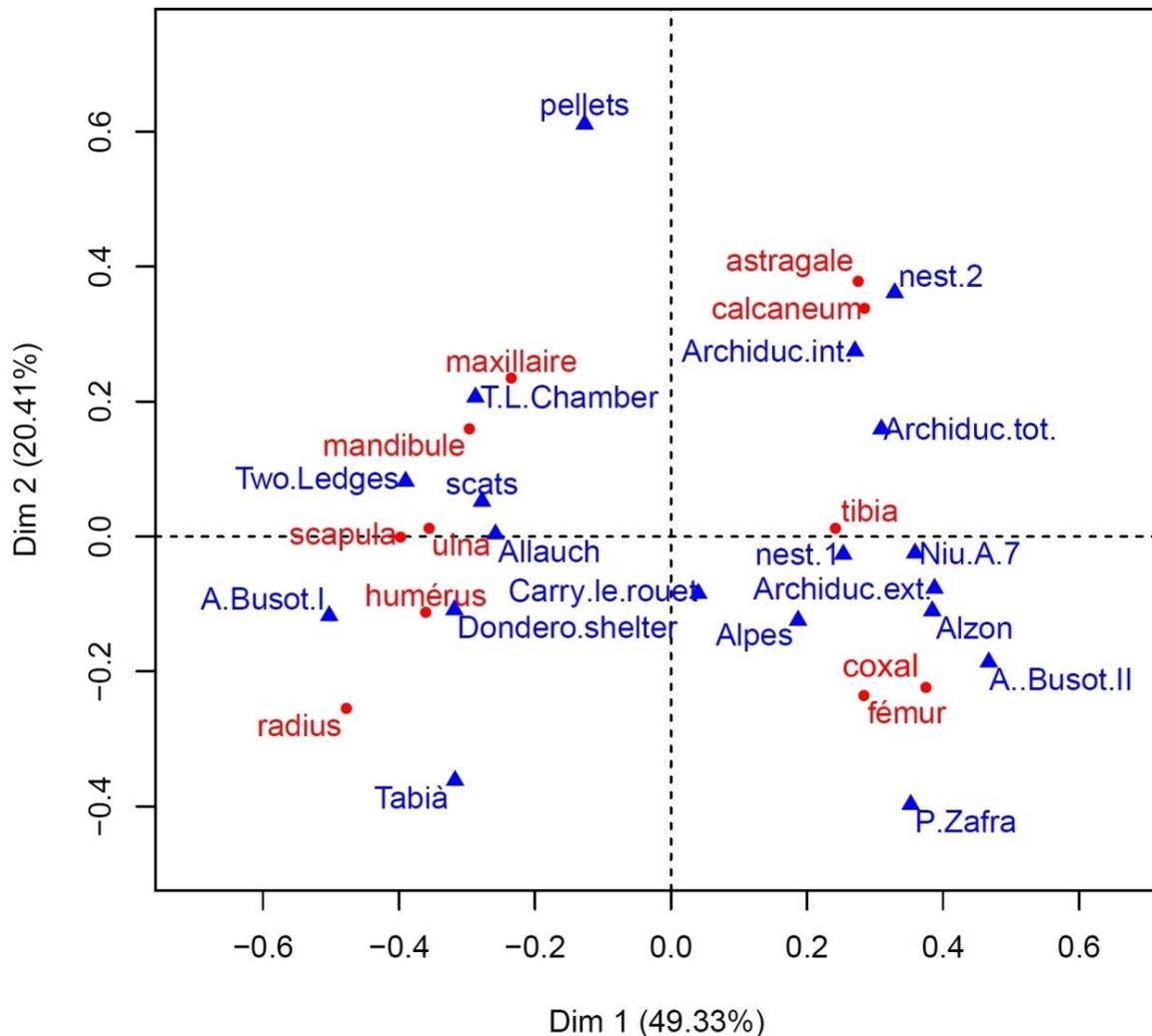


Figure 57 : Analyse de Correspondance (AC) sur l'abondance relative de l'archiduc et des référentiels présentés tableau 16. L'axe 1 représente 49,33% de l'inertie et l'axe 2, 20,4%.

Si l'on observe le pourcentage moyen de l'abondance relative, on remarque que les sites ayant une bonne représentation des membres antérieurs et des éléments crâniens ont un PR moyen de plus de 50%. Les seules exceptions viennent de Tabia (47,3%) et des pelotes d'aigle impérial ibérique (23.3%). Cependant, ces deux assemblages sont basés sur des échantillons de petite taille et, sur la projection graphique de notre AC, ils restent représentés en périphérie du groupe. Les sites avec une majorité de membres postérieurs ont tous un Ri moyen inférieur à 50%. Cela provient du fait que les membres postérieurs des lagomorphes sont

particulièrement robustes (Hockett, 1995). Ainsi, un assemblage subissant de nombreux dégâts, dus aux prédateurs ou post-dépositionnels, aura une sous-représentation des membres antérieurs et des éléments crâniens par rapport à celle des membres postérieurs. Cela étant, l'ensemble des facteurs pouvant affecter l'intégrité physique des ossements va jouer un rôle dans la représentation squelettique (taille du prédateur, digestion, phénomènes post-dépositionnels). Par contre, l'abondance relative ne semble pas dépendre du comportement du prédateur, de la saison de capture ou de l'abondance des proies. Elle reflète uniquement l'altération subie par un assemblage. Selon le prédateur cette altération pourra être plus ou moins marquée. Mais elle tendra toujours vers une sous-représentation des éléments crâniens et des membres antérieurs par rapport à celle des membres postérieurs.

Pour les micromammifères, une AC peut être établie pour comparer l'abondance relative de l'archiduc avec les référentiels établis par Andrews (1990) (tab. 19). La projection graphique de cette AC regroupe sur sa partie gauche les éléments les plus fragiles avec les prédateurs aux Ri moyens les plus élevés (fig. 58). Sa partie droite montre les éléments les plus robustes avec les prédateurs aux Ri moyens les plus faibles. Le site de l'archiduc se situe entre les deux. Comme pour les lagomorphes, l'abondance relative est tributaire de la robustesse des éléments et du degré d'altération de l'assemblage. Cependant, aucune dichotomie entre les membres antérieurs et les membres postérieurs n'est observée.

Tableau 19 : Abondance relative des ossements de micromammifères observés sur des assemblages provenant de différents prédateurs (d'après Andrews, 1990).

	<i>Tyto alba</i>	<i>Bubo scandiacus</i>	<i>Asio otus</i>	<i>Asio flammeus</i>	<i>Bubo bubo</i>	<i>Strix aluco</i>	<i>Athene noctua</i>	<i>Falco tinnunculus</i>	<i>Circus cyaneus</i>	<i>Hierax fasciatus</i>	<i>Genetta genetta</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Alopex lagopus</i>	<i>Martes martes</i>
mandibule	66,8	71,4	96	93,6	92,2	95,4	68,7	96,7	97,8	80,8	99,4	50	100	66,7
maxillaire	58,6	57,1	84,8	52,5	40	74,2	18,7	66,2	95,6	82,4	45,9	25	83,3	50
incisive tot.	6,3	14,3	7,6	27,7	55	34,1	50	60,3	69,5	32,7	55,9	68,8	0	75
molaire tot.	11,2	10,7	4,2	15,8	31,2	5,4	26	32,8	27,5	23,1	11,3	31,3	33,3	41,6
scapula	54,1	67,9	51	26,9	27,8	18,9	25	28,8	6,5	80,8	3,4	12,5	0	33,3
humérus	65,9	82,1	86,3	89,7	71,1	58,3	68,7	70,3	50	98,1	48,2	75	50	100
ulna	66,5	64,3	76,3	64,1	65,5	52,3	43,7	52,3	19,6	90,4	16	37,5	16,6	66,7
radius	61	71,4	69,3	61,5	33,3	49,2	12,5	41,4	21,7	88,5	12	25	16,6	16,6
pelvis	65,5	92,9	87,6	51,2	40	52,3	18,7	33,1	8,7	86,6	22,4	25	0	16,6
fémur	68,8	89,3	95,4	73,1	73,3	81,1	75	61,2	21,7	94,2	59,7	100	16,6	33,3
tibia	75,6	96,4	94	71,8	62,2	79,5	87,5	53,2	19,6	67,3	36,7	62,5	33,3	16,6
calcaneum	34,4	60,7	19	24,3	23,3	8,3	18,7	14,5	4,3	69,2	8	25	0	0
astragale	34,7	46,4	7,9	24,3	25,5	0,8	6,2	19,5	2,2	98,1	4	12,5	33,3	0
côte+sternum	45,7	83,3	35,5	35,5	6,6	7,8	7,2	6,9	6,3	18,4	0,4	8,3	7,5	7,5
vertèbre	39,3	41,5	27,6	20,8	24,6	5	8,9	12,3	1,6	72	11,2	23,4	27,1	23,9
phal+métap	18,1	49,7	11	15,8	10,5	4,1	8,8	8,8	5,1	39,6	1	22,8	30,3	18
Ri moyen	48,2	62,4	53,3	46,7	42,6	39,1	34,0	41,1	28,6	70,1	27,2	37,7	27,9	35,3

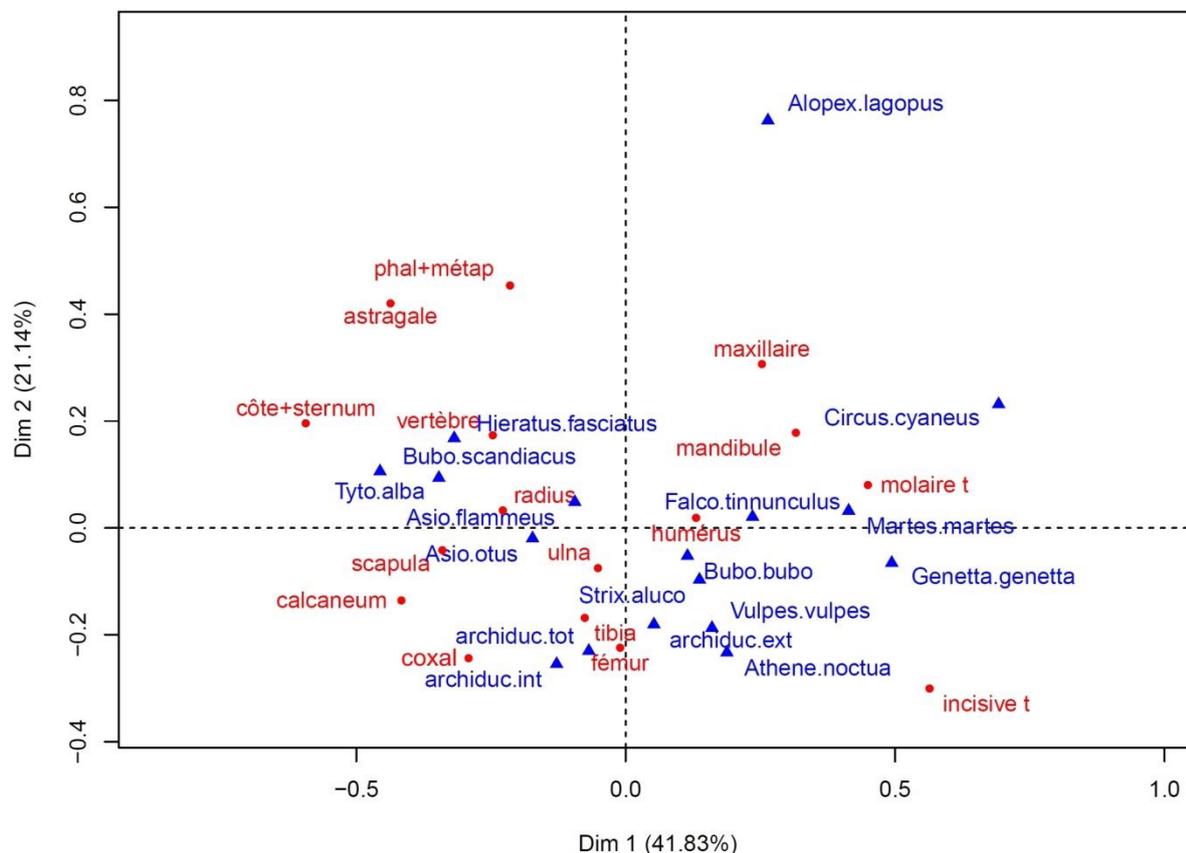


Figure 58 : Analyse de Correspondance (AC) de l'abondance relative des éléments osseux de l'archiduc et des référentiels établis par Andrews (1990). L'axe 1 représente 41,8% de l'inertie et l'axe 2 21,1%.

Altération superficielle

La fréquence de digestion observée sur l'assemblage rentre dans la variabilité observée par Laroulandie (2000, 2002) sur les restes de *Columba* sp. des pelotes de Saint-Vincent. Cette fréquence est inférieure à celle observée par Bocheński & Tomek (1997) dans des pelotes de grand-duc. Cependant, pour ces référentiels comme pour celui-ci, le nombre d'éléments reste faible et ceci peut expliquer cette variabilité. Les observations faites sur des pelotes de chouette effraie (Denys *et al.*, 2017) montrent une fréquence de digestion de 30% sur l'ensemble des restes, celle-ci étant majoritairement faible, puis modérée. Ces observations se rapprochent de nos résultats alors que si l'on se réfère aux catégories de Bocheński *et al.* (1998), la chouette effraie se situe dans la catégorie 1 et le grand-duc dans la catégorie 2. Cette variabilité est facilement explicable quand on sait que le type d'os, son extrémité (proximale/distale) et sa taille peuvent faire varier la fréquence et l'intensité de la digestion (Laroulandie, 2000, 2002). Un autre aspect de l'étude de la digestion sur les os longs d'oiseaux (qui n'a pas été appliqué ici) est le pourcentage observé sur les zones de

fracture (« shaft »). S'il n'a pas été utilisé, c'est à cause de la fracturation post-dépositionnelle capable d'augmenter le nombre de fractures et donc de biaiser le résultat.

Les fréquences de digestion observées sur les dents et les extrémités proximales de lagomorphes rentrent dans la variabilité de ce qui est observé par Lloveras *et al.* (2009) dans son référentiel sur le grand-duc. Pour l'intensité de la digestion, l'intensité modérée est plus présente dans notre assemblage que dans le sien, au détriment de l'intensité légère. La digestion observée pour l'archiduc se distingue bien de ce qui est observé pour d'autres prédateurs, comme l'aigle impérial ibérique ou le lynx ibérique qui ont une intensité de digestion forte et extrême beaucoup plus marquée (Lloveras, 2008a, b). Même si le nombre de restes est faible dans notre étude ainsi que dans les référentiels, une distinction apparaît entre les assemblages de grand-duc et ceux de rapaces diurnes ou de petits carnivores.

Pour les micromammifères, la fréquence de la digestion correspond à ce qui est attendu pour un prédateur de catégorie 3 (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016). Au niveau de l'intensité, en particulier pour les molaires, on se situe un petit peu en-dessous (à cheval entre les catégories 2 et 3). Cette différence s'explique soit par une variabilité intra-prédateurs, soit par le fait que les molaires observées proviennent d'*Arvicola* sp. et de *Rattus norvegicus*. Etant donné que ce sont des espèces de grande taille, l'émail des dents est plus épais et résiste un peu mieux à la digestion. L'absence en nombre suffisant d'Arvicolinae et de Murinae de plus petite taille ne permet pas de faire de comparaison. La fréquence de digestion observée sur les fémurs est aussi un peu plus faible que celle observée par Andrews (1990). Cependant elle est plus élevée que celle des petits rapaces nocturne.

Le croisement des données de la digestion sur les différents taxons est ce qui permet de mieux définir un prédateur. Dans leur référentiel multi-taxons Denys *et al.* (2017) se penchent sur l'intérêt d'utiliser, soit les humérus, soit les fémurs, pour avoir un référentiel homogène inter-taxons. Il paraît en effet intéressant de se baser sur les mêmes restes pour pouvoir faire une comparaison. Cependant comme précédemment observé à la grotte Tempiette, des processus post-dépositionnels peuvent créer des altérations similaires à la digestion sur les ossements. Les dents sont moins sujettes aux altérations post-dépositionnelles et quand celle-ci sont présentes, elles peuvent être différenciées.

Néanmoins, si on veut pouvoir comparer la digestion entre les oiseaux et les mammifères le choix d'un reste post-crânien comme référentiel commun reste la seule option. Mais un certain recul est à prendre avec la digestion observée sur les restes d'oiseaux. En effet, la grande variabilité observée au sein du référentiel peut être liée à une variation de l'altération en fonction des proies prédatées. De plus, sur un assemblage fossile un certain nombre

d'individus peuvent être des individus morts *in situ* (notamment sur les sites en grotte). Ceux-ci peuvent affecter la fréquence de digestion. Dans ce cas une étude centrée sur l'intensité de la digestion plutôt que sur la fréquence pourrait sembler plus judicieuse, cependant le taux de fossilisation des éléments fortement altérés peut lui aussi être facteur de biais. Seul le développement de nouveaux référentiels permettra de délimiter la variabilité propre à chaque prédateur.

3.3.5 Conclusion

Ce référentiel permet une approche multi-taxons de l'identification d'une aire de grand-duc. Parmi les différentes variables utilisées pour décrire cette accumulation, toutes ne sont pas directement dépendantes du prédateur. C'est le cas de la représentation différentielle des différents segments squelettiques et de la représentation squelettique (abondance relative) qui, soit présentent une très forte variabilité (notamment pour les oiseaux), soit dépendent directement de la robustesse des éléments. Si par le biais des processus post-dépositionnels, la robustesse des ossements est connue pour altérer la représentation squelettique, elle joue un rôle important dans les phases dépositionnelles et de pré-enfouissement. Avec ces variables, il est difficile d'observer un quelconque signal spécifique au prédateur. Par contre, l'altération due à la digestion et la composition taxonomique permettent aisément de le caractériser. En effet, le grand-duc se caractérise par la présence d'oiseaux de taille moyenne (catégorie 3) et aussi comme l'un des principaux accumulateurs de lagomorphes qui, dans le cas de ce référentiel, représentent un tiers de ses proies. Ceci le différencie des prédateurs nocturnes de petite et moyenne taille. Les autres accumulateurs potentiels de lagomorphes sont les grands rapaces diurnes et les petits carnivores. Or, ceux-ci ont une altération due à la digestion qui est bien plus élevée (catégories 4-5) que ce qui est observé chez le grand-duc (catégories 2-3). Une approche multi-taxons permet aisément de le caractériser. Une étude sur les restes d'ichtyofaune et d'herpétofaune présents sur le site permettrait d'affiner cette caractérisation.

**Chapitre 4 : Analyses taphonomiques
et paléoécologiques appliquées aux
assemblages fossiles**

4.1 Analyses taphonomiques appliquées aux assemblages fossiles

4.1.1 Analyses taphonomiques du site de Roc-en-Pail

Résultats

Une partie des résultats présentés ci-dessous a fait l'objet d'une publication (Lebreton *et al.*, 2016, 2017a, 2017b. Lebreton & Soriano, 2018) (Annexes IV).

Composition taxonomique

La composition taxonomique de notre assemblage dans les trois Unités Stratigraphiques (US) est largement dominée par les micromammifères (rongeurs et insectivores). Ils sont de loin les mieux représentés avec plus de 90% du NMI. Viennent ensuite les oiseaux et les lagomorphes. Des restes d'ichtyofaune et d'herpétofaune ont aussi été retrouvés, mais ils représentent moins de 1% du nombre total de restes. Au sein des douze taxons identifiés, trois espèces sont ultra dominantes : *Dicrostonyx torquatus* (lemming à collier), *Microtus gregalis* (campagnol des hauteurs) et *Microtus arvalis/agrestis* (campagnol des champs/agreste) (tab. 20).

Tableau 20 : Nombre Minimum d'Individus (NMI) pour les US 209, 303 et 304.

Taxons	US 209	US 303	US 304
<i>Sorex cf minutus</i> (musaraigne pygmée)	0	1	0
<i>Cricetulus migratorius</i> (hamster migrateur)	0	1	1
<i>Microtus arvalis/agrestis</i> (campagnol des champs/agreste)	6	26	28
<i>Microtus gregalis</i> (campagnol des hauteurs)	31	35	32
<i>Microtus oeconomus</i> (campagnol nordique)	0	1	2
<i>Arvicola amphibius</i> (campagnol terrestre)	3	3	2
<i>Chionomys nivalis</i> (campagnol des neiges)	0	1	1
<i>Dicrostonyx torquatus</i> (lemming à collier)	55	28	20
cf <i>Clethrionomys glareolus</i> (campagnol roussâtre)	0	1	0
<i>Lepus</i> sp. (lièvre)	0	0	1
<i>Ochotona pusilla</i> (pika des steppes)	2	3	1
<i>Lagopus</i> sp. (lagopède)	0	0	1
Aves 2	6	3	4

Représentation squelettique

L'abondance relative des éléments squelettiques des rongeurs est relativement similaire pour les trois US avec une forte représentation des éléments crâniens (entre 70 et 100%). Les éléments dentaires (incisives et molaires) sont relativement bien représentés (entre 36 et 74%) ainsi que les humérus (entre 20 et 61,6%) et les fémurs (entre 26 et 55%) (tab. 21).

Les éléments les moins bien représentés sont les astragales, les côtes, les vertèbres, les phalanges et les métapodes (moins de 5%). Ceci peut être dû à leur petite taille et/ou à leur faible robustesse.

Le pourcentage de représentation squelettique moyen est légèrement plus élevé pour l'US 209 (35,8%) que pour les US 303 et 304 (23,3% et 24,7%).

Le faible nombre de restes pour les lagomorphes et pour les oiseaux, ne permettent pas d'étudier l'abondance relative des éléments squelettiques de manière pertinente. Leur représentation squelettique ne sera donc pas étudiée ici.

Tableau 21 : Pourcentage de l'abondance relative des éléments anatomiques des rongeurs pour les US 209, 303 et 304, calculé d'après le NME.

	US 209		US 303		US 304	
	NME	Ri	NME	Ri	NME	Ri
mandibule	136	98,6	117	69,6	169	93,9
maxillaire	61	88,4	84	100,0	68	75,6
incisive	205	74,3	150	44,6	168	46,7
molaire	431	52,1	364	36,1	352	32,6
scapula	21	15,2	11	6,5	11	6,1
humérus	85	61,6	35	20,8	71	39,4
ulna	48	34,8	18	10,7	41	22,8
radius	15	10,9	11	6,5	13	7,2
coxal	33	23,9	22	13,1	20	11,1
fémur	77	55,8	58	34,5	47	26,1
tibia	60	43,5	44	26,2	45	25,0
calcaneum	15	10,9	4	2,4	10	5,6
astragale	1	0,7	0	0,0	4	2,2
phal+métap	6	0,1	20	0,3	11	0,2
côte+sternum	5	0,3	6	0,3	1	0,0
vertèbre	50	1,3	44	1,0	44	0,9
PR moyen	35,8		23,3		24,7	
NMI	69,0		84,0		90,0	

Altération due à la digestion

Pour l'US 209, la fréquence d'observation de traces de digestion sur les incisives, les molaires et les fémurs va de 13% à 16%. Elle est majoritairement d'intensité faible et modérée (catégories 1 et 2). Une seule molaire présente une altération très forte (catégorie 4) (tab. 22). Pour l'US 303, la fréquence d'altération due à la digestion est un peu plus faible, elle va de 9% à 13%. L'altération est majoritairement faible et modérée (catégories 1 et 2). On observe dans l'US 304 les taux d'altération dus à la digestion les plus faibles, ils varient entre 5% et 9%. L'altération est majoritairement d'intensité faible (tab. 22).

Tableau 22 : Fréquence des altérations dues à la digestion en fonction de leur intensité observée sur les extrémités proximales de fémurs, les incisives et les molaires de rongeurs des US 209, 303 et 304. Les catégories sont celles définies par Andrews (1990), 0=nulle, 1=faible, 2=modérée, 3=forte, 4=extrême. *référentiel des prédateurs de catégorie 1 et 2, d'après Fernández-Jalvo *et al.* (2016).

catégories de digestion			0	1	2	3	4	Total digéré
US 209	fémur	NR	39	3	2	1	0	6
		%	86,7	6,7	4,4	2,2	0	13,3%
	incisive	NR	67	10	2	1	0	13
		%	83,7	12,5	2,5	1,2	0	16,2%
	molaire	NR	185	14	10	3	1	28
		%	86,8	6,6	4,7	1,4	0,5	13,2%
US 303	fémur	NR	29	2	1	0	0	3
		%	90,6	6,2	3,1	0	0	9,4%
	incisive	NR	53	5	0	3	0	8
		%	86,9	8,2	0	4,9	0	13,1%
	molaire	NR	148	8	5	3	1	17
		%	89,7	4,8	3,0	1,8	0,6	10,3%
US 304	fémur	NR	20	2	0	0	0	2
		%	90,9	9,1	0	0	0	9,1%
	incisive	NR	82	4	0	1	0	5
		%	94,2	4,6	0	1,1	0	5,7%
	molaire	NR	185	8	2	2	0	12
		%	93,9	4,1	1,0	1,0	0	6,1%
<i>*Tyto alba</i> <i>Asio flammeus</i> <i>Asio otus</i>	incisive		X	X				5-13%
	molaire		X	X				<2%
<i>*Bubo scandiacus</i> <i>Asio otus</i>	incisive			X				10-30%
	molaire			X				0-5%
<i>*Strix nebulosa</i>	incisive				X			20-30%
	molaire				X			4-6%

Dans l'US 209, un métapode de lagomorphe présente une trace de digestion forte (catégorie 3). Pour l'US 303, aucun reste ne présente de trace d'altération due à la digestion. Pour l'US 304, les traces de digestion sont présentes sur un métacarpien (catégorie 1), une incisive (catégorie 3) et un métacarpe (catégorie 3).

Pour les oiseaux, un carpométacarpe et un humérus présentent des traces d'altération légère au sein de l'US 209. Pour l'US 303, aucun reste ne présente de trace d'altération due à la digestion. Pour l'US 304, un humérus présente une altération légère due à la digestion (catégorie 1).

Autres altérations

D'autres altérations sont présentes sur les ossements. On retrouve, d'une part, le manganèse, qui va se présenter sous forme d'une coloration noire sur les ossements. Sa présence est très variable au sein de chaque US, certains os sont complètement noirs alors que d'autres ne sont pas affectés. D'autre part, l'altération due aux racines est très présente pour les trois US. Elle se manifeste par des traces de dissolution très localisées ou sous forme de radicelles. Leur présence est liée au verger actuel planté au-dessus de la zone de fouille. Quelques ossements présentent de légères traces de *weathering*.

Discussion

La représentation des éléments est probablement liée à une perte des éléments les plus fragiles et les plus petits (côtes, radius, vertèbres) due aux processus post-dépositionnels. De plus, la maille du tamis le plus fin (1,9 mm) utilisé en 2014 peut jouer un rôle dans la perte des petits éléments.

L'altération due à la digestion met en avant le rôle probable de prédateurs de catégories 1 et 2 (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016). L'agent accumulateur principal ne peut être discerné au sein de ces catégories, il peut s'agir de *Tyto alba* (chouette effraie), d'*Asio otus* (hibou moyen-duc), d'*Asio flammeus* (hibou des marais) ou de *Bubo scandiacus* (harfang des neiges). Cependant, la présence de proies d'assez grosse taille comme le lemming, le campagnol amphibie, le pika et le lagopède correspond probablement à un rapace d'assez grande taille possédant un régime alimentaire éclectique de type *Bubo* sp. ou *Asio otus*. Ainsi, comme accumulateur principal on peut supposer le rôle de *Bubo scandiacus* et/ou d'*Asio otus*, ce qui est en accord avec les fréquences un peu élevées de digestion. La présence de quelques restes présentant des altérations plus fortes peut provenir de l'apport occasionnel d'autres prédateurs. *Bubo scandiacus* et *Asio otus* sont des prédateurs qui chassent majoritairement en terrain ouvert. Leur régime alimentaire, bien qu'il puisse être varié, est souvent caractérisé par la forte représentation de quelques taxons (Hakala *et al.*, 2006 ; Kitowski, 2013). Ainsi, la sur-représentation de trois taxons pourrait être le reflet d'une préférence de chasse en environnement ouvert et/ou d'une sélection des espèces les plus abondantes.

4.1.2 Analyses taphonomiques du site de la Caune de l'Arago

Résultats

Composition taxonomique

La composition taxonomique pour l'UA P et l'UA R est variée. Les micromammifères (insectivores, rongeurs et chiroptères) sont bien représentés, surtout les rongeurs. Pour l'UA P, les espèces les mieux représentées sont *Microtus gregalis* et *Pliomys coronensis*. Pour l'UA R, *Allocricetus bursae*, *Pliomys coronensis* et *Apodemus sylvaticus* dominant l'assemblage. Les lagomorphes sont majoritairement représentés par *Oryctolagus cuniculus*, que ce soit pour l'UA P et l'UA R. Les oiseaux sont également présents et *Columba livia/oenas* est l'espèce la plus représentée dans les UA P et R (tab. 23).

Tableau 23 : Valeur du Nombre Minimum d'Individus (NMI) pour les UA P et R. *les valeurs des soricomorphes, des rongeurs et des chiroptères proviennent des travaux de Hanquet (2011).

	P*	R		P*	R
Soricomorpha			Chiroptera		
<i>Talpa europaea</i>	0	1	<i>Myotis</i> sp.	0	1
<i>Sorex</i> cf. <i>araneus</i>	2	0	<i>Pipistrellus</i> sp.	0	1
<i>Sorex</i> sp.	0	1	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1	1
<i>Crocidura</i> sp.	14	0	<i>Rhinolophus euryale-mehelyi</i>	2	0
			<i>Rhinolophus hipposideros</i>	2	0
Rodentia			Lagomorpha		
<i>Marmota marmota</i>	2	0	<i>Ochotona pusilla</i>	1	0
<i>Spermophilus</i> sp.	9	0	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	7	24
<i>Eliomys quercinus</i>	3	3	Aves		
<i>Arvicola cantiana</i>	6	0	<i>Anas</i> sp.	0	1
<i>Chionomys nivalis</i>	2	0	<i>Aquila chrysaetos</i>	0	1
<i>Microtus agrestis/arvalis</i>	35	10	<i>Lagopus</i> sp.	1	0
<i>Microtus oeconomus</i>	21	0	<i>Perdix paleoperdix</i>	1	2
<i>Microtus gregalis</i>	253	0	<i>Columba livia/oenas</i>	4	10
<i>Iberomys mediterraneus</i>	58	3	<i>Turdus</i> sp.	1	0
<i>Microtus vaufreyi</i>	47	4	<i>Pica pica</i>	0	1
<i>Pliomys coronensis</i>	127	15	<i>Pyrrhocorax graculus</i>	0	1
<i>Pliomys episcopalpis</i>	0	2	<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	1	1
<i>Allocricetus bursae</i>	39	27			
<i>Apodemus sylvaticus</i>	13	14			

Les données des micromammifères de l'UA P proviennent des travaux de Hanquet (2011) et rassemblent du matériel de l'ensemble de cette UA. Pour les lagomorphes et les oiseaux, qui ont été étudiés dans le cadre de cette thèse, ils proviennent de la bande longitudinale G qui sert de bande de référence. Ceci explique le grand écart entre les groupes dans la valeur des NMI. Pour comparer les proportions entre les différents groupes, le calcul du NMI a été opéré uniquement sur la longitudinale G (fig. 59). Dans ce cadre, les proportions des différents groupes entre l'UA P et l'UA R sont similaires. On observe une dominance des micromammifères (75% et 77%), suivis des lagomorphes (14%) et des oiseaux (11% et 9%).

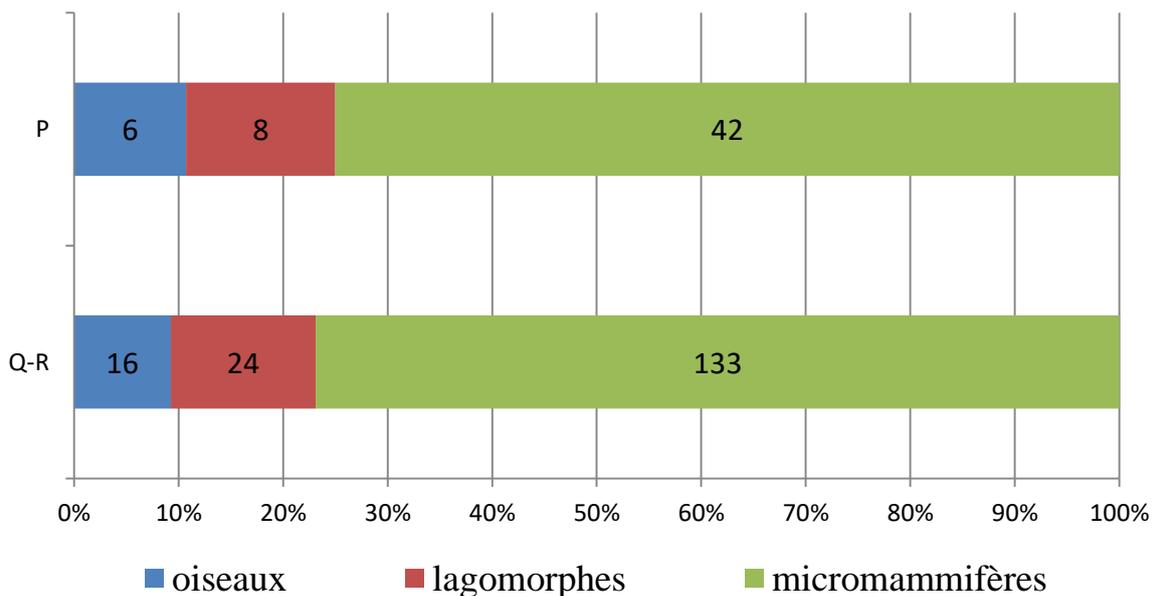


Figure 59 : Proportions du NMI des oiseaux, des lagomorphes et des micromammifères (insectivores, rongeurs et chiroptères) dans les UA P et R, calculés au sein de la bande longitudinale G.

Pour l'UA P, les classes d'âge des lagomorphes ne comportent aucun reste de juvénile. D'après les os longs, seuls des adultes ont été retrouvés, mais vu leur faible nombre, il est difficile d'appliquer ces résultats à l'ensemble des individus. Le même problème se pose pour l'UA R car sur la base des fémurs on compte deux individus adultes et sept sub-adultes. L'extrapolation au NMI, qui est de vingt-quatre et qui est basée sur les 3èmes prémolaires inférieures, est sujette à caution.

Pour les catégories de taille des oiseaux, que ce soit pour l'UA P ou l'UA R, ce sont majoritairement des individus de catégorie de taille 3 et on compte peu d'individus de catégorie 2. La présence de l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*) est particulière et son apport est déterminé dans la partie « Autres altérations ».

Cette composition taxonomique est bien diversifiée, avec des espèces de taille relativement grande (*Oryctolagus cuniculus*, *Columba livia/oenas*, *Talpa europaea*, *Perdix paleoperdix*). Pour les UA P et R, des restes d'ichtyofaune et d'herpétofaune ont aussi été retrouvés, mais ils représentent une part minime de l'ensemble.

Représentation squelettique

L'abondance relative des éléments squelettiques des oiseaux se concentre sur ceux qui appartiennent à la catégorie de taille 3. Pour les deux UA, les différents os des ailes et des pattes sont retrouvés. Seuls les mandibules et les côtes sont absentes, cela peut être lié à leur faible robustesse. Pour l'UA P, les radius (66,7%) et les tarsométatarses (34,4%) sont les mieux représentés. Pour l'UA R, ce sont les ulnaires (59,4%) et les radius (50%) qui sont les mieux représentés (fig. 60). L'abondance relative moyenne est de 29,5% pour l'UA P et de 23,7% pour l'UA R (Annexe V). Les variations observées sont difficilement interprétables à cause du faible nombre d'éléments pris en compte. Cependant, la bonne représentation des radius peut être due à leur morphologie qui les rend moins sensibles aux phénomènes d'altération (Vilette, 1993). Il en va de même pour l'ulnaire, qui est un élément robuste du squelette.

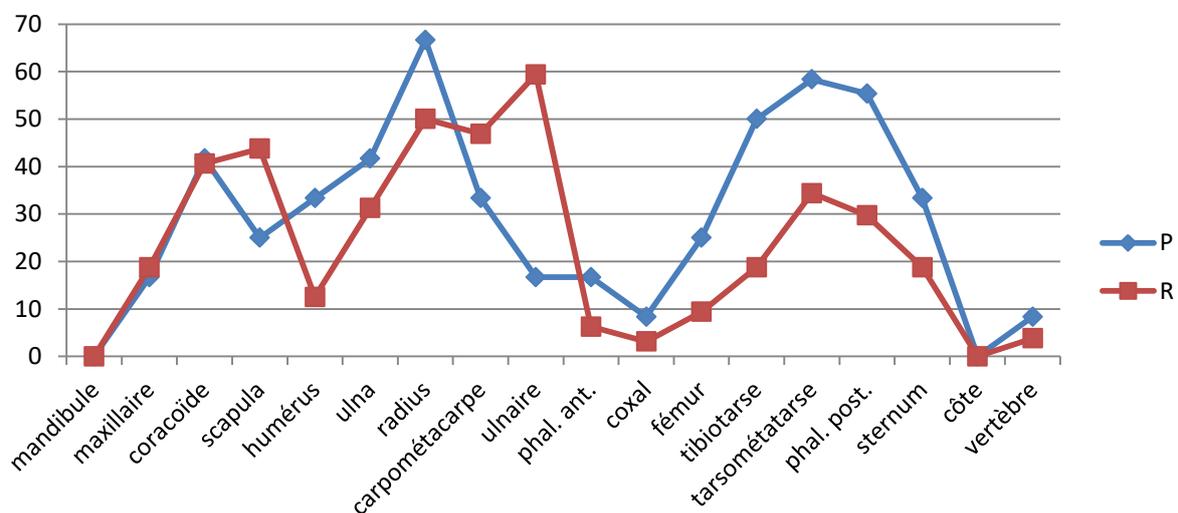


Figure 60 : Courbes de l'abondance relative pour les différents éléments anatomiques des oiseaux de catégorie 3 des UA P et R. Le tableau des valeurs est donné dans l'annexe V.

L'abondance relative pour les lagomorphes est marquée par une large domination des incisives (plus de 70%) et ceci aussi bien pour l'UA P que pour l'UA R. Cette abondance relative s'explique par la robustesse des incisives de lagomorphes. Pour l'UA P, on observe

également une bonne représentation des calcanéums (50%) et des dents jugales (38%). Cependant, le faible nombre de restes pris en compte (258) rend l'interprétation difficile. Pour l'UA R, les autres éléments se situent tous sous les 30% (fig. 61). L'abondance relative moyenne est de 20,4% pour l'UA P et de 16,3% pour l'UA R, ce qui est relativement faible (Annexe V).

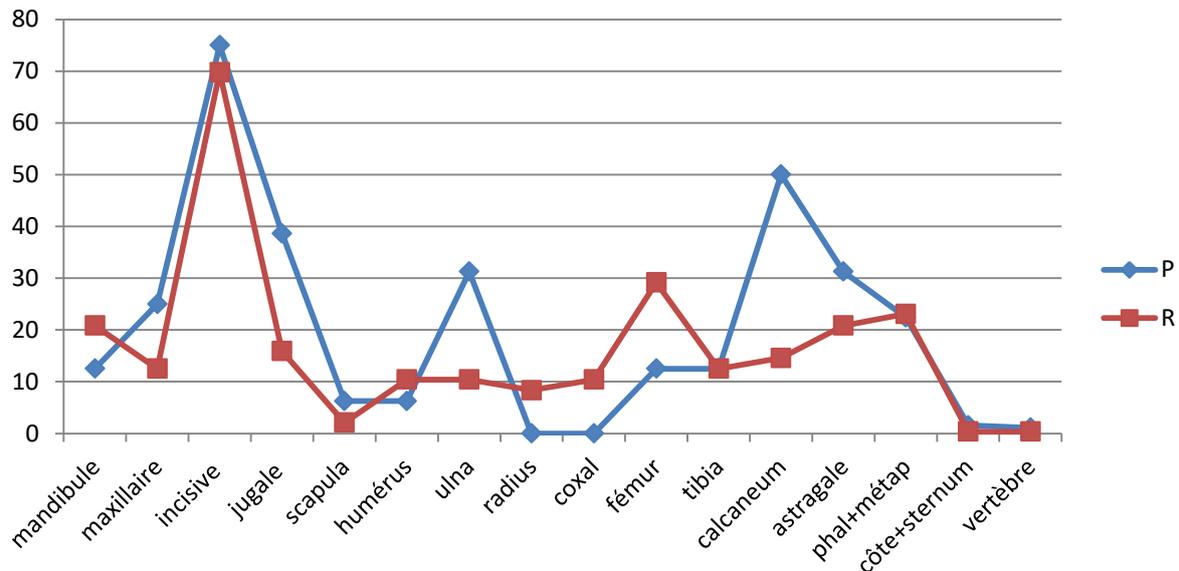


Figure 61 : Courbes de l'abondance relative pour les différents éléments anatomiques des lagomorphes des UA P et R. Le tableau des valeurs est donné dans l'annexe V.

L'abondance relative pour les rongeurs met en évidence une sur-représentation des incisives, aussi bien pour l'UA P que pour l'UA R (plus de 96%). Pour l'UA P, viennent ensuite les molaires (51,2%) et les fémurs (40,5%). Pour l'UA R, ce sont les calcanéums (32,4%) qui sont un peu mieux représentés. Les autres éléments sont sous la barre des 20 %. (fig. 62). L'abondance relative moyenne est de 21,9% pour l'UA P et de 18,5% pour l'UA R (Annexe V).

De manière générale, on observe une meilleure représentation des éléments les plus robustes. Ceci est particulièrement bien marqué pour l'UA R.

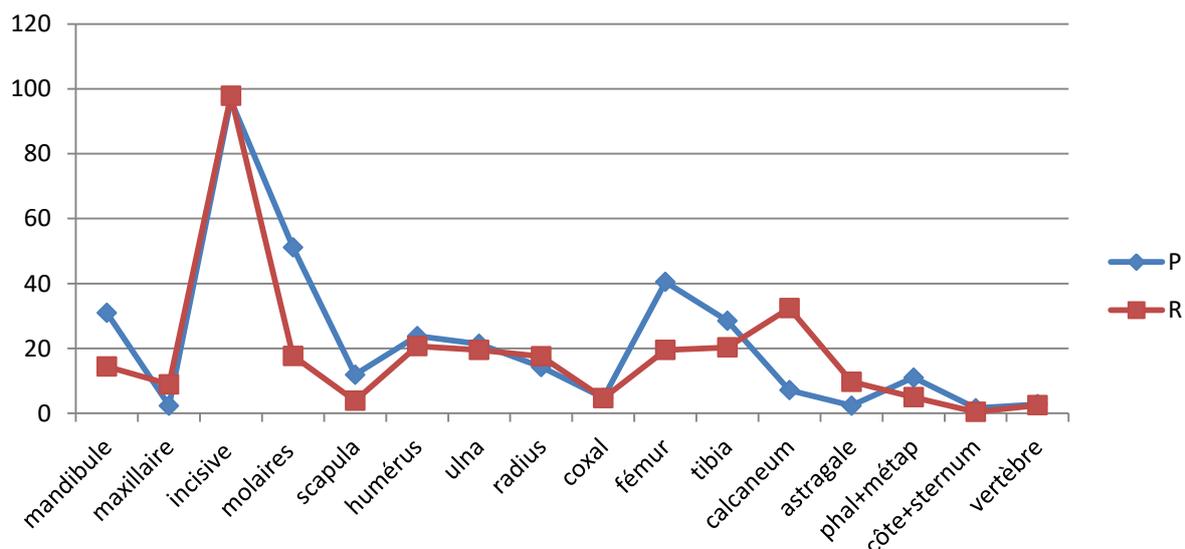


Figure 62 : Courbes de l'abondance relative pour les différents éléments anatomiques des rongeurs des UA P et R. Le tableau des valeurs est donné dans l'annexe V.

Altérations dues à la digestion

L'observation de l'altération due à la digestion s'est concentrée sur les restes dentaires. Car des altérations dues à des phénomènes post-dépositionnels dans l'UA R peuvent se superposer sur les ossements (voir partie « Autres altérations » ci-dessous). Cependant, pour l'UA R, une extrémité proximale de fémur et une extrémité distale de radius attribuées à *Columba livia/oenas* montrent des traces caractéristiques de digestion. Pour l'UA P, aucune trace caractéristique n'a été observée.

Pour les lagomorphes de l'UA P, on observe des traces d'altération sur 22% des dents jugales. Elles sont majoritairement d'intensité légère (19,6%) puis modérée (2,4%). Pour les incisives, leur nombre est trop faible pour être interprété. Pour l'UA R, 27,6% des incisives présentent des traces d'altération. Celles-ci sont, pour 15,5%, d'intensité légère, pour 10,3%, d'intensité modérée et pour 1,7%, d'intensité forte. Pour les dents jugales, l'altération due à la digestion n'est observée que sur 9,6% d'entre elles. Elle est d'intensité légère pour 7,2% d'entre elles et d'intensités modérée et forte pour 1,2% d'entre elles (tab. 24). Des traces de digestion sont observées sur des dents encore présentes dans la mandibule, ceci implique l'ingestion de larges parts du crâne et des mandibules.

Tableau 24 : Fréquence des altérations dues à la digestion en fonction de leur intensité observée sur les incisives et les dents jugales des lagomorphes des UA P et R (provenant de la bande longitudinale G). Les catégories sont celles définies par Andrews (1990), 0=nulle, 1=faible, 2=modérée, 3=forte, 4=extrême. *référentiel des prédateurs de catégories 1 et 2, d'après Fernández-Jalvo *et al.* (2016).

catégories de digestion			0	1	2	3	4	Total digéré
P	incisive	NR	12	1	0	0	0	1
		%	92,3	7,7	0	0	0	7,7%
P	jugale	NR	32	8	1	0	0	9
		%	78,0	19,6	2,4	0	0	22,0%
R	incisive	NR	42	9	6	1	0	16
		%	72,4	15,5	10,3	1,7	0	27,6%
R	jugale	NR	75	6	1	1	0	8
		%	90,4	7,2	1,2	1,2	0	9,6%

Pour l'UA R, la proportion d'incisives de rongeurs digérées est de 38%. L'altération due à la digestion est majoritairement d'intensités légère (19%) et modérée (10%). Le pourcentage de molaires d'Arvicolinae digérées est de 24 %. Comme pour les incisives, les traces laissées par la digestion d'intensités légère (16%) et modérée (6%) sont les mieux représentées. Ces proportions ne sont pas trop différentes de celles observées pour l'UA P (Hanquet, 2011) (tab. 25).

Tableau 25 : Fréquence des altérations dues à la digestion en fonction de leur intensité observée sur les incisives de rongeurs et les molaires d'Arvicolinae des UA P et R. Les catégories sont celles définies par Andrews (1990), 0=nulle, 1=faible, 2=modérée, 3=forte, 4=extrême. *Données d'après Hanquet (2011). **référentiels des prédateurs de catégories 1 et 2, d'après Fernández-Jalvo *et al.* (2016).

catégories de digestion			0	1	2	3	4	Total digéré
P*	incisive	%	67,3	20,3	9,8	2,6	0	32,7%
	molaire	%	70	20,6	9	0,4	0	30%
R	incisive	NR	62	19	10	7	2	38
		%	62	19	10	7	2	38%
	molaire	NR	76	16	6	2	0	24
		%	76	16	6	2	0	24%
** <i>Tyto alba</i> <i>Asio flammeus</i>	incisive	X	X				5-13%	
<i>Asio otus</i>	molaire	X	X				<2%	
** <i>Bubo scandiacus</i> <i>Asio otus</i>	incisive		X				10-30%	
	molaire		X				0-5%	
** <i>Strix nebulosa</i>	incisive			X			20-30%	
	molaire			X			4-6%	

Fait plutôt rare, on peut noter la présence de traces de digestion sur une mandibule de chiroptère (fig. 63).

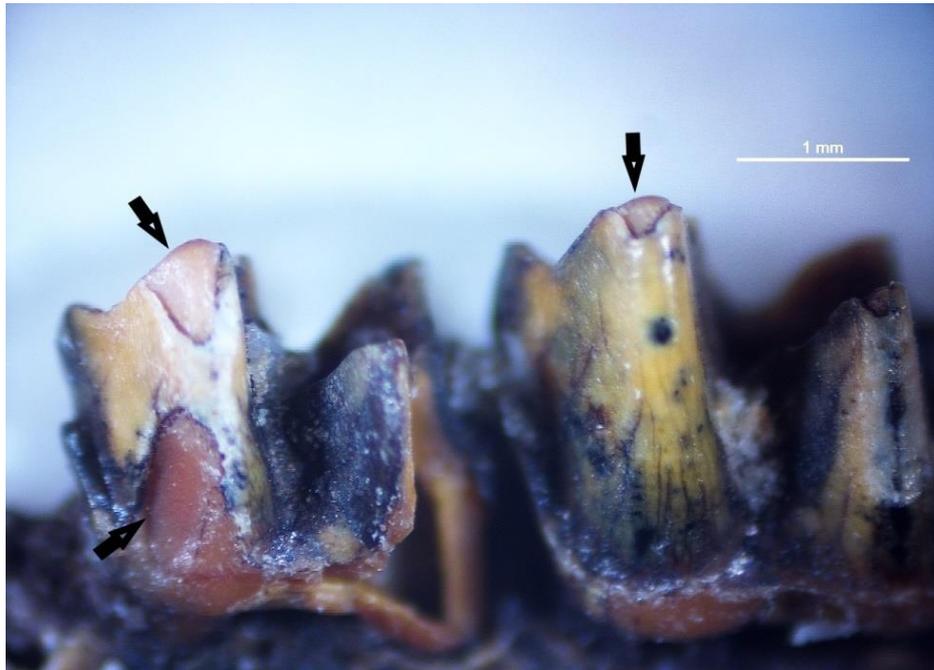


Figure 63 : Photo d'une mandibule de chiroptère présentant des traces d'altération (flèches noires) dues à la digestion (G16-GHQ15).

Autres altérations

Si certaines altérations, comme la présence de manganèse, sont présentes dans les UA P et R, des altérations géochimiques particulières sont observables sur les ossements de l'UA R. Certains présentent des traces de dissolution, généralement sous des concrétions calcaires, avec un dépôt de manganèse à l'interface os/concrétion (fig. 64A). De nombreux ossements présentent des fissures, liées à un écrasement *in situ* (tous les fragments sont présents et se tiennent). Ceci est attribué à la pression des sédiments (fig. 64B-C). D'autres éléments présentent une altération géochimique sans concrétion, celle-ci pouvant être faible (fig. 64 B) jusqu'à très forte, à tel point que l'élément est à peine reconnaissable (fig. 64D). Des altérations dues aux racines sont aussi observées, de même que des concrétions racinaires. Quelques ossements présentent de légères traces de *weathering* dans l'UA P, aucunes n'ont été observées dans l'UA R.

Quelques restes d'oiseaux présentent des marques pouvant être attribuées à des impacts de bec. Toutefois leur attribution n'est pas sûre du fait des nombreux phénomènes post-dépositionnels. Un seul reste présente des traces de carnivore, il s'agit d'une patte d'aigle royal retrouvée en connexion anatomique (fig. 65). La fracture sur le tarsométatarse présente

des bords crénelés qui peuvent correspondre à des traces de morsures par un carnivore, de même que des petits enfoncements de la surface corticale.

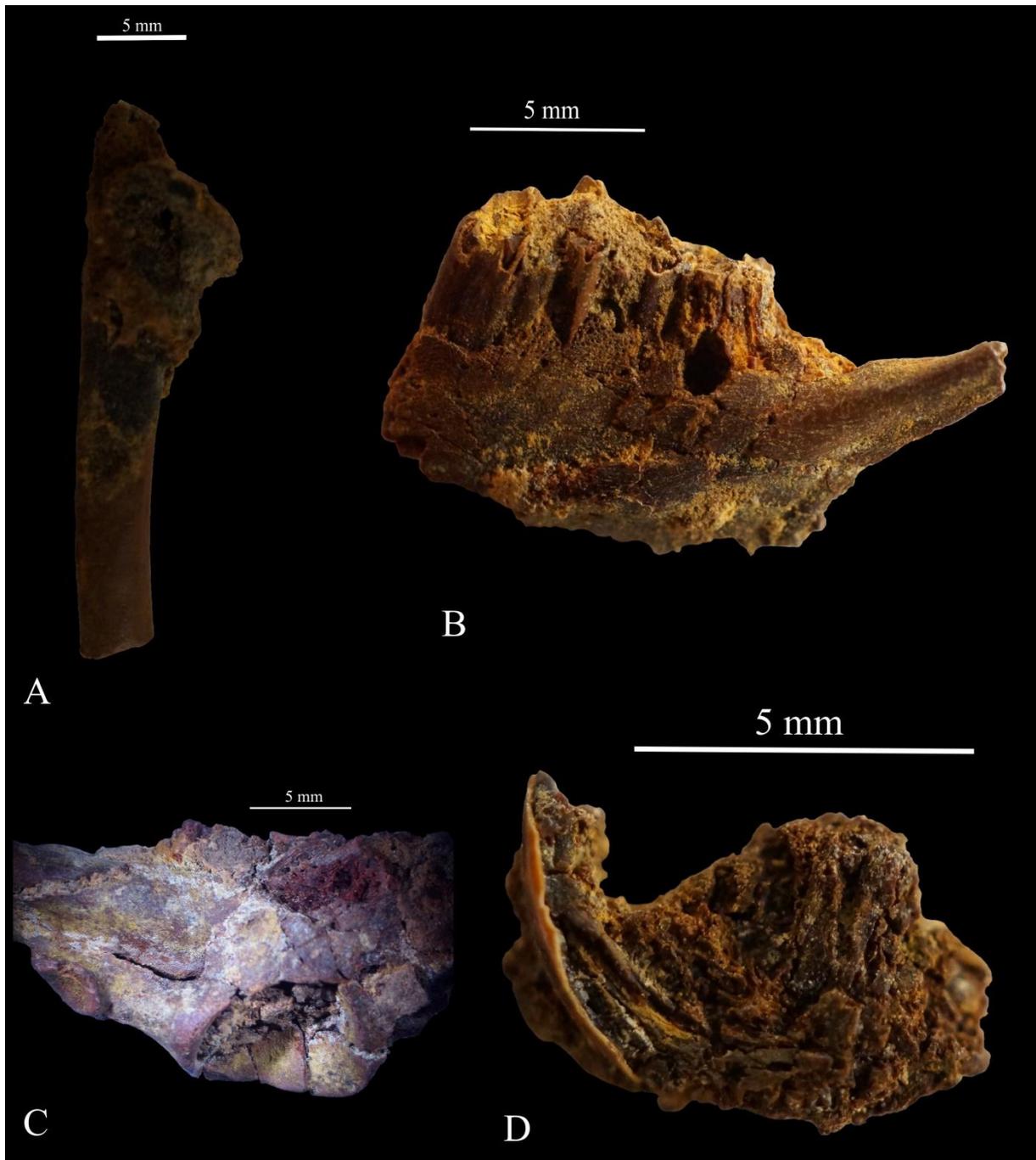


Figure 64 : Eléments squelettiques présentant différents type d'altérations (G16-GHQ15). A) Photo d'un ulna d'oiseau présentant des traces d'altération et de concrétion. B) Photo d'une mandibule de lagomorphe présentant des fissures dues à la compaction du sédiment ainsi qu'une altération géochimique faible. C) Os coxal de lagomorphe présentant de nombreuses fissures et déformations dues à la compression des sédiments. D) Mandibule de rongeur largement altérée par des processus géochimiques. On distingue l'incisive ainsi que la première molaire.



Figure 65 : Photo de la patte d'aigle royal (*Aquila chrysaetos*) (G13 GEQ7 2502 – 2510) (cliché D. Dainat - EPCC).

Altérations anthropiques

Pour les UA P et R, aucune altération d'origine anthropique n'a été observée sur les restes de lagomorphes ni sur les restes d'oiseaux.

Pour le castor, l'ensemble des restes trouvés à la Caune de l'Arago a été étudié. Les seules marques d'origine anthropique déterminées sont des stries de découpe. Ces marques ont été décrites pour deux ossements dans l'UA G4 et pour cinq ossements dans l'UA J. L'étude plus détaillée de ces restes est décrite dans l'article Lebreton *et al.* (2017a).

Les restes de lagomorphes et d'oiseaux de l'UA Q (actuellement en cours de fouille) ont également été étudiés. Sur la centaine de restes observés, un élément déterminé comme un fragment d'os coxal gauche de lagomorphe présente deux zones de stries de découpe (fig. 66A). La première zone se compose de deux stries parallèles espacées d'environ 1 mm. Elles sont orientées obliquement par rapport à l'axe long de l'os. Elles sont fines et marquent faiblement l'os (fig. 66B). La deuxième zone présente un regroupement de quatre stries parallèles sur la face latérale, orientées obliquement par rapport au grand axe de l'os. Elles sont fines et relativement longues, elles marquent plus ou moins profondément la surface corticale (fig. 66C).

L'examen à la loupe binoculaire révèle un profil en V qui permet de les attribuer à des traces de boucherie. La localisation de ces stries semble traduire une activité de désarticulation du membre postérieur bien que les stries soient assez éloignées de la cavité cotyloïde ou elles correspondent au prélèvement de la chair attachée au bassin de l'animal.

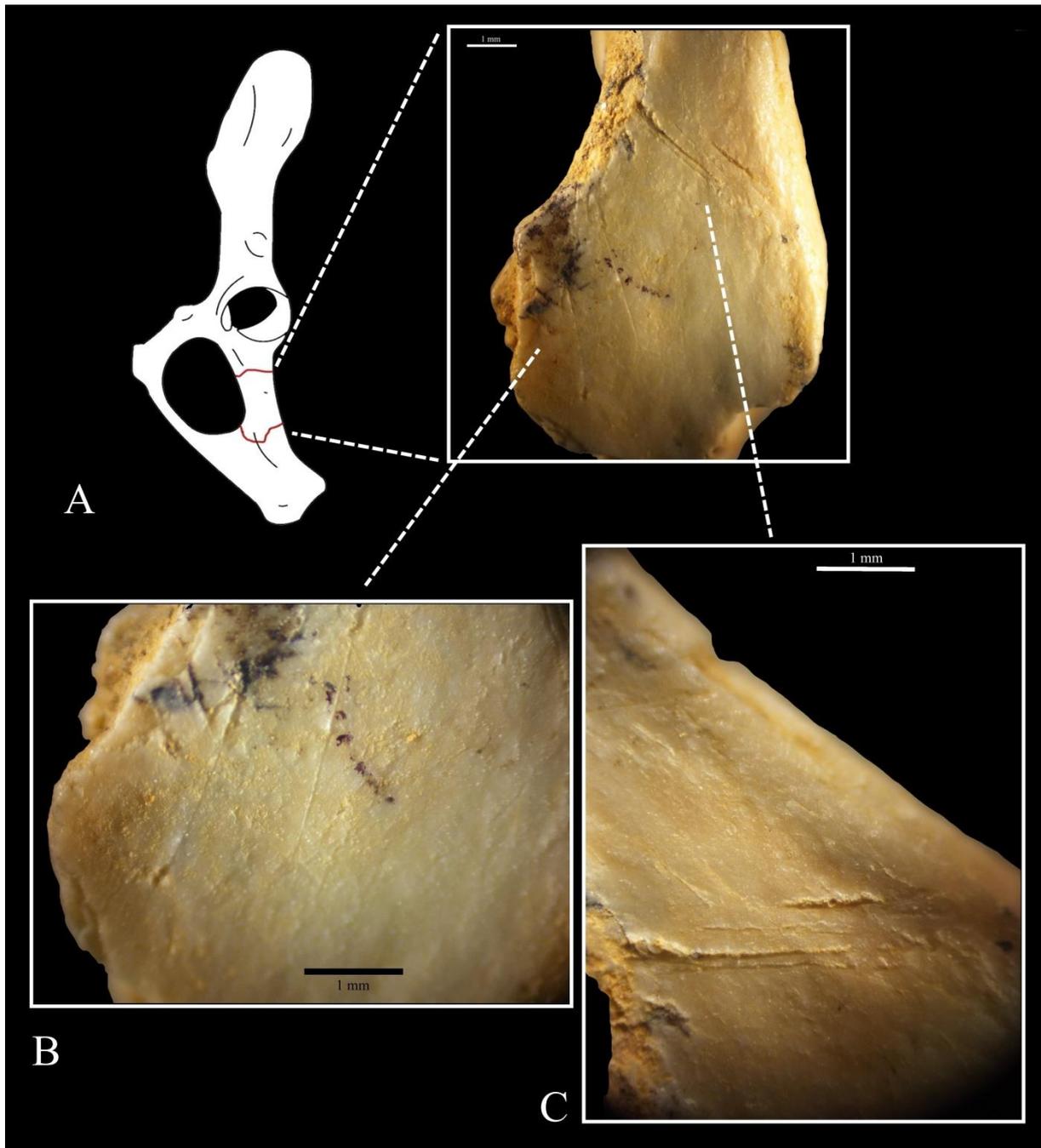


Figure 66 : Stries de découpe sur un fragment d'os coxal (J11-jcp15-575) de lagomorphe. A) Schéma de localisation du fragment et photo de l'intégralité du fragment. B) Agrandissement de la zone avec les deux stries parallèles. C) Agrandissement de la zone avec le regroupement de quatre stries.

Discussion

Biais post-dépositionnels

La sur-représentation des incisives de rongeurs et de lagomorphes dans les UA P et R peut être due à une conservation différentielle. En effet, l'émail et la dentine sont plus minéralisés et sont donc mieux préservés que les os (Denys, 1994). Pour les oiseaux, on retrouve le même principe de conservation différentielle, avec une meilleure représentation des éléments les plus robustes. Ce phénomène est exacerbé dans les UA R, et il y a deux explications à cela :

- Une fracturation par compaction, visible sur des éléments déformés et causée, soit par une épaisseur de sédiments plus importante sur ces UA, soit par une déformation plastique des couches entraînant une pression importante.
- Une altération chimique possiblement due à un enrichissement secondaire en matière organique. Cette altération donne cette couleur noire caractéristique aux sédiments de l'UA R et elle affecte les éléments à différents degrés, allant pour certains jusqu'à les rendre non identifiables.

Origine de l'accumulation

L'analyse des traces de digestion (en termes d'intensité et de proportion) sur les dents de rongeurs permet de mettre l'agent accumulateur principal dans les catégories 2 ou 3 définies par Andrews (1990) et redéfinies plus récemment par Fernández-Jalvo *et al.* (2016). Ces catégories regroupent des rapaces nocturnes de petite et de grande tailles tels que *Bubo bubo* ou *Asio otus*. On peut noter la présence d'éléments ayant une digestion plus forte, ce qui laisse supposer le rôle ponctuel d'un rapace diurne ou d'un petit carnivore dans l'accumulation.

Pour la digestion observée sur les dents de lagomorphes, la petite taille de l'échantillon ne permet pas de définir une catégorie de prédateurs. Cependant, les prédateurs avec une intensité d'altération forte, tels que les rapaces diurnes et les petits carnivores, peuvent être écartés. Des marques de digestion montrent que de grandes parties de crânes ou de mandibules ont été ingérées. Seuls de grands rapaces sont capables d'un tel comportement alimentaire. Les petits rapaces nocturnes peuvent donc être écartés.

Concernant les oiseaux, l'abondance de *Columba livia/oenas* peut être liée à différentes voies d'accumulation. En effet, cette espèce niche naturellement dans les cavités karstiques et des individus morts naturellement in situ peuvent contribuer à l'accumulation. La présence de marques de digestion atteste un apport extérieur d'au moins une partie des individus.

L'absence de stries ou de marques particulières laissées par une exploitation anthropique suggère qu'il n'y a pas de contribution anthropique dans l'accumulation des lagomorphes ou des oiseaux de ces UA.

La composition taxonomique présente une grande diversité, aussi bien dans l'UA R que dans l'UA P (lagomorphes, rongeurs, insectivores, oiseaux, amphibiens, reptiles, poissons). Ce profil est similaire à celui observé pour les rapaces nocturnes de grande taille (tel que le grand-duc d'Europe-*Bubo bubo*) ou pour les carnivores de taille petite/moyenne (renard-*Vulpes vulpes* et martres-*Martes martes*) (Saint-Girons, 1973; Andrews & Nesbit-Evans, 1983; Andrews, 1990; Sàndor & Ionescu, 2009). Ce profil est également similaire au référentiel de grand-duc réalisé dans cette étude (chapitre 3, partie 3.3 Référentiel multi-taxons sur une accumulation de grand-duc).

La présence de marques de digestion d'intensité faible-moderée sur les dents et la grande diversité des proies, incluant des taxons de grande taille (lagomorphes, oiseaux de catégorie 3) mettent en avant le rôle d'un accumulateur de catégorie 2-3 de grande taille et permettent d'attribuer l'accumulation des UA R et P au grand-duc *Bubo bubo*. Concernant l'UA P, Hanquet (2011) avait conclu à une accumulation résultant d'un mélange de plusieurs prédateurs de catégorie 2 (*Asio otus*) et de catégorie 3 (*Bubo bubo*). Mais la présence de digestion sur les restes de lagomorphes et le fait que *A. otus* ne niche pas dans les cavités karstiques conduisent à penser que *B. bubo* avait un rôle majeur dans l'accumulation. En effet, le grand-duc (*Bubo bubo*) est considéré comme est un prédateur possédant un large spectre de proies. Ses coprocénoses reflètent bien le milieu environnant avec un biais de représentativité minime.

Apport anthropique

L'exploitation du petit gibier à la Caune de l'Arago s'observe dans les UA G4 et J pour le castor et au sein de l'UA Q pour les lagomorphes. Desclaux (1992 b) avait déjà observé un métatarse de lagomorphe présentant des stries de découpes, provenant des UA G. Pour le castor, l'emplacement des différentes stries illustre des activités de dépouillement, de décharnement et de désarticulation. Cette exploitation est liée à l'acquisition de la chair et

possiblement de la fourrure. Les individus ont probablement été collectés à proximité du site puis exploités dans la grotte. Quant aux stries observées sur le reste de lagomorphe, elles indiquent une activité de désarticulation, liée au prélèvement de la chair.

Si l'exploitation du petit gibier paraît limitée par rapport à celle des grands mammifères de la Caune de l'Arago (Moigne, 1983), celle-ci est récurrente et vient compléter le registre de chasse au petit gibier mis en évidence dans d'autres sites du Paléolithique inférieur (Fernández-Jalvo *et al.*, 1999 ; Huguet, 2007 ; Güleç *et al.*, 2009 ; Desclaux *et al.*, 2011).

Cette exploitation du petit gibier au Paléolithique inférieur n'est pas aussi importante que celle observée au Paléolithique moyen (Speth & Tchernov, 2002 ; Costamagno & Laroulandie, 2004 ; Blasco & Fernández Peris, 2012 ; Cochard *et al.*, 2012 ; Morin & Laroulandie, 2012 ; Blasco *et al.*, 2013 ; Hardy *et al.*, 2013 ; Blasco *et al.*, 2016 a, b) ou au Paléolithique supérieur (Isaac & Crader, 1981 ; Villaverde *et al.*, 1996 ; Pérez Ripoll, 2001, 2005 ; Hockett & Haws, 2002 ; Cochard, 2005 ; Lloveras *et al.*, 2011), exploitation qui correspond pour ces périodes à une part importante de l'économie animale.

Néanmoins, différents biais existent, qui peuvent limiter la représentation des restes de petit gibier présentant des modifications anthropiques pour cette période.

Le premier biais est la proportion relativement faible d'études consacrées à l'apport anthropique du petit gibier pour le Paléolithique inférieur.

Le deuxième biais tient au fait que l'activité anthropique ne laisse que rarement des traces (Lyman, 1994 ; Laroulandie, 2001, Streadman *et al.*, 2002 ; Blasco & Fernández Peris, 2012). Ceci est particulièrement impactant pour un site comme la Caune de l'Arago où les lagomorphes sont particulièrement bien représentés, mais leur origine est difficilement identifiable (Desclaux, 1992 b). De plus, aucune preuve d'utilisation du feu n'est observée dans les UA du complexe moyen (Lumley *et al.*, 1984), ce qui limite l'observation des activités anthropiques aux stries de découpe et à la fracturation..

Le troisième et dernier biais se base sur la théorie de « l'optimal foraging » (MacArthur & Pianka, 1966). Cette théorie a été très utilisée pour expliquer l'augmentation de l'exploitation du petit gibier au Paléolithique supérieur (Stiner *et al.*, 1999, 2000 ; Stiner, 2001). Dans notre cas, on s'intéresse au rapport coût/bénéfice induit par le transport de la carcasse du site d'abattage jusqu'au site de consommation. Pour la Caune de l'Arago, il n'existe aucune preuve d'une exploitation non alimentaire des carcasses de petit gibier comme cela est observé au Paléolithique supérieur (Soffer, 1985 ; McComb, 1989 ; Hockett, 1994 ; d'Errico & Laroulandie, 2000) et sporadiquement au Paléolithique moyen (Fiore *et al.*, 2004 ; Peresani *et al.*, 2011 ; Finlayson *et al.*, 2012 ; Morin & Laroulandie, 2012 ; Romandini *et al.*, 2014 ;

Laroulandie *et al.*, 2016). L'absence d'utilisation du feu ne permet pas d'envisager un traitement particulier des carcasses. De fait, le peu d'énergie nécessaire au traitement et la quantité limitée de chair, autorise à penser que l'ensemble du processus de traitement et de consommation de la carcasse peut se faire sur le lieu d'abattage. Le bénéfice apporté par le transport du site d'abattage au site de consommation est proche de zéro, ce qui pourrait expliquer une sous-représentation de l'exploitation du petit gibier sur le site. Cependant, cette hypothèse ne pourrait expliquer l'ensemble de la faible représentation du petit gibier dans les sites de Paléolithique inférieur.

Pour la Caune de l'Arago, l'exploitation du petit gibier semble opportuniste et ne correspond pas à une proie préférentielle. Mais cette exploitation, présente dans différentes UA, est la preuve que ce n'est pas une pratique exceptionnelle.

4.1.3 Conclusions des analyses taphonomiques sur les sites archéologiques

Les restes de petits vertébrés sont bien représentés sur le site de Roc-en-Pail au sein des trois US étudiées (209, 303 et 304). Les espèces *Microtus arvalis/agrestis* (campagnol des champs/agreste), *Microtus gregalis* (campagnol des hauteurs) et *Dicrostonyx torquatus* (lemming à collier) dominant l'assemblage. Leur sur-représentation peut être liée aux préférences alimentaires ou aux habitudes de chasse de l'agent accumulateur principal (prédateurs de catégories 1-2), probablement *Bubo scandiacus* ou *Asio otus*. Aucune marque d'exploitation du petit gibier n'a été retrouvée, mais cela peut être dû au faible nombre de restes.

Pour les UA R et P de la Caune de l'Arago, les altérations post-dépositionnelles sont nombreuses, particulièrement pour l'UA R. Néanmoins, les analyses taphonomiques ont permis de mettre en évidence que l'accumulation était majoritairement due à un rapace nocturne de catégorie 2-3, probablement le grand-duc (*Bubo bubo*). Celui-ci est un prédateur éclectique avec un large spectre de proies et il est capable de produire de grandes accumulations. L'exploitation du petit gibier a été démontrée pour le castor et pour un lagomorphe. Ceux-ci ne correspondent pas à des proies préférentielles, ils représentent un petit pourcentage de l'ensemble des animaux exploités à la Caune de l'Arago. Néanmoins, cette exploitation se retrouve dans trois UA (G4, J et Q) ce qui montre que ce n'est pas une pratique exceptionnelle et que l'utilisation de petit gibier au Paléolithique inférieur, bien qu'occasionnelle, est présente. Ceci tend à démontrer l'importance de déterminer l'origine de l'apport du petit gibier, même pour des sites relativement anciens.

4.2. Analyses paléoécologiques appliquées aux sites archéologiques

4.2.1 Analyses paléoécologiques appliquées au site de Roc-en Pail

Résultats

L'Indice Taxonomique d'Habitat (ITH)

L'Indice Taxonomique d'Habitat est relativement similaire entre les trois US. Les milieux ouverts (toundra et prairie tempérée) sont bien représentés, notamment avec la présence de *Dicrostonyx torquatus*, *Microtus gregalis* et *Microtus arvalis/agrestis*.

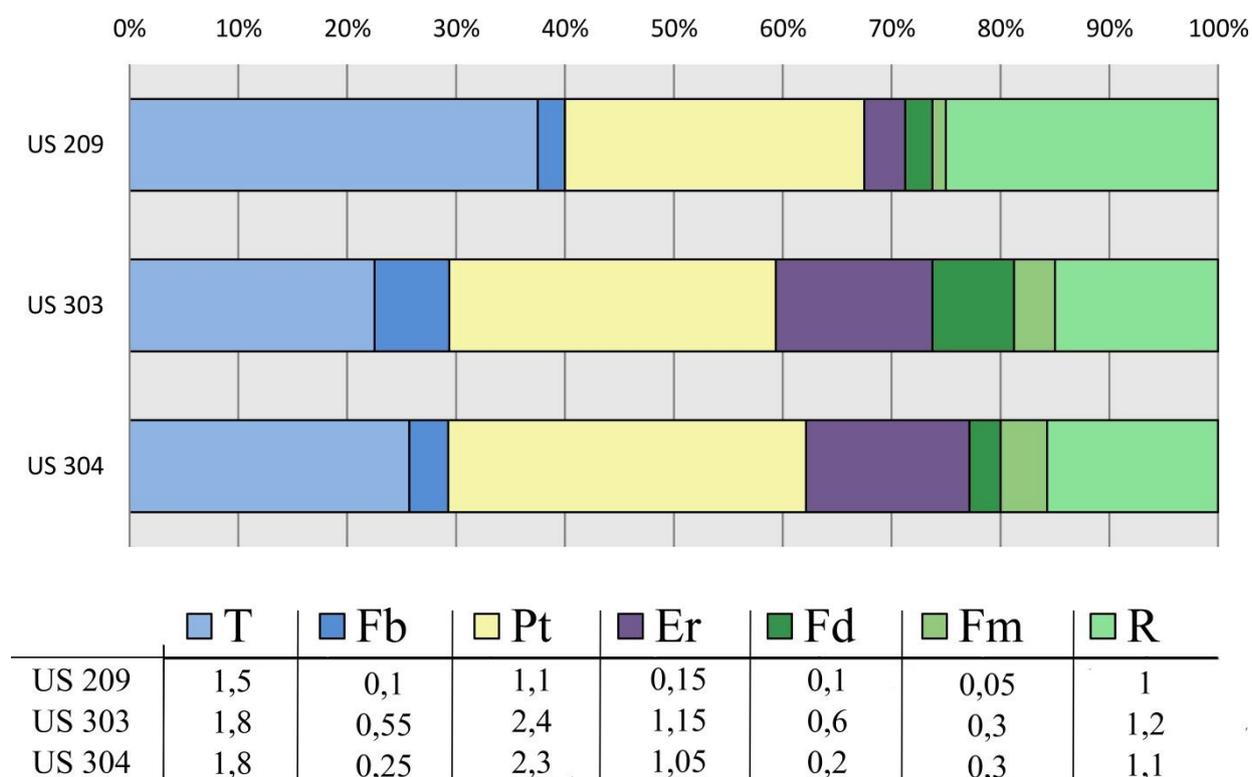


Figure 67 : Indes Taxonomiques d'Habitats calculés pour les US 209, 303 et 304 avec les taxons de rongeurs. T : Toundra ; Fb : Forêt boréale ; Pt : Prairie tempérée, savane et fruticée ; Fd : Forêt déciduale et forêt mixte ; Fm : Forêt méditerranéenne et broussailles (garrigue) ; Er : Environnement rupicole ; R : Ripisylve.

Les milieux fermés sont faiblement représentés (forêt déciduale, forêt méditerranéenne et forêt boréale). La ripisylve est présente, ceci est lié à la présence d'*Arvicola amphibius*. La proportion plus faible des environnements rupicoles dans l'US 209 est liée à l'absence de *Microtus nivalis* (fig. 67).

Indice de Restriction Climatique et Modèle bioclimatique

Le climat dominant présenté par l'IRC pour les trois US est le climat tempéré typique, lié au zonobiome de la forêt décidue. Ceci est surtout dû à la présence de *Microtus arvalis* qui avec cette méthodologie est fortement affilié à cet environnement. Les climats les mieux représentés ensuite sont le climat arctique avec le zonobiome de la toundra pour l'US 209 et 304 et le climat tempéré-froid avec le zonobiome de forêt de conifères boréale pour l'US 303 (fig. 68).

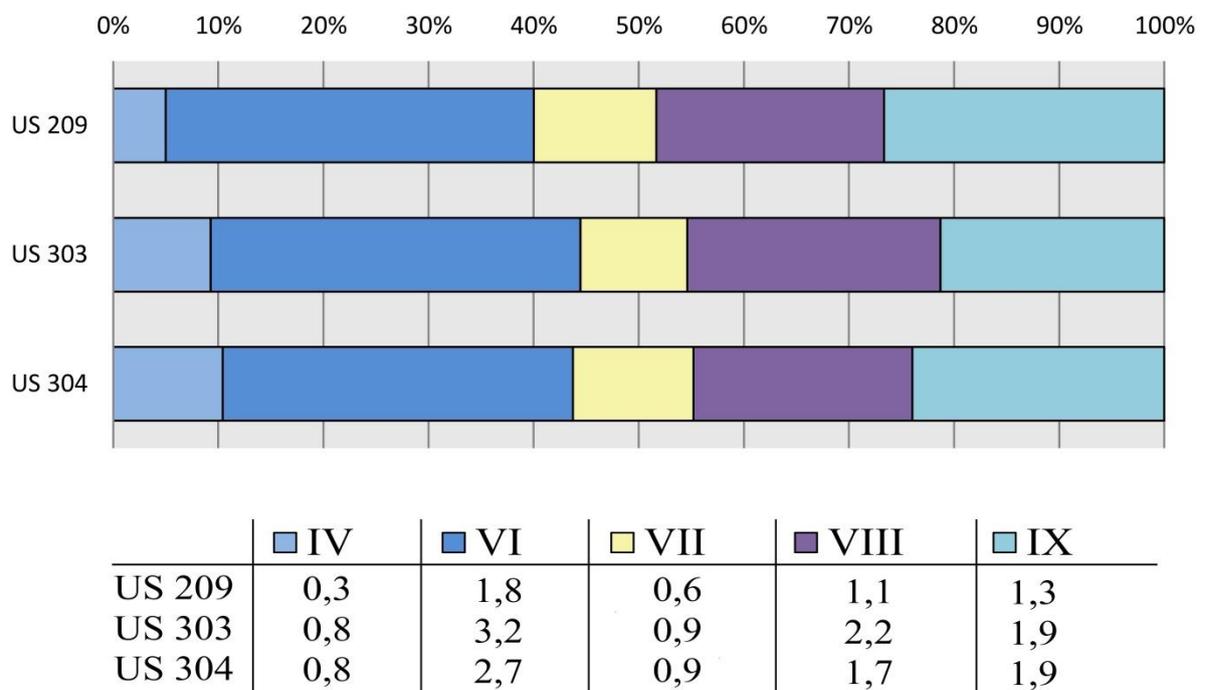


Figure 68 : Valeurs environnementales obtenues avec l'Indice de Restriction Climatique (\sum CRI) pour les US 209, 303 et 304. IV : climat méditerranéen (végétation sclérophylle) ; VI : climat tempéré typique (forêt décidue) ; VII : climat tempéré-aride (steppe à désert froid) ; VIII : climat tempéré-froid (forêt de conifère boréal) ; IX : climat arctique (toundra).

Les paramètres climatiques calculés avec le modèle bioclimatique sont relativement similaires pour les trois US. La température moyenne annuelle va de 0°C à 1,3°C. La différence de température entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid est d'une vingtaine de degrés. Les précipitations annuelles moyennes vont de 832,2 mm à 896,4 mm (tab. 26).

Tableau 26 : Paramètres climatiques obtenus avec le modèle bioclimatique pour les US 209, 303 et 304. T°am=Température moyenne annuelle, T°max=Température moyenne du mois le plus chaud, T°min=Température moyenne du mois le plus froid exprimée en °C. Pam= Précipitations annuelles moyennes exprimées en mm.

	T°am	T°max	T°min	Pam
US 209	0,0	11,7	-10,9	896,4
US 303	1,1	13,1	-10,3	858,5
US 304	1,3	13,0	-9,7	832,2

Méthode d'Ecologie Quantifiée

Avec cette méthode, on observe aussi une similarité prononcée entre les trois US. La température annuelle moyenne va de 2°C à 4,1°C, ce qui est légèrement plus élevé que ce qui est observé avec la méthode précédente. L'écart entre la température du mois le plus chaud et la température du mois le plus froid est d'environ de 23°C. La quantité de précipitations annuelles est plus faible (entre 460 mm et 526 mm) que précédemment calculé avec le modèle bioclimatique. (tab. 27).

Tableau 27 : Paramètres climatiques obtenus avec la méthode d'Ecologie Quantifiée pour les US 209, 303 et 304.

	Température (° C /an)			Précipitations (mm / an)		
	moy	max	min	moy	max	min
US 209	2,0	19,4	-15,6	460,0	898,3	133,3
US 303	4,1	20,8	-12,9	526,4	1230,0	289,1
US 304	4,0	20,7	-12,8	523,0	1240,0	300,0

Fonction de transfert

Cette méthode présente les plus grands écarts de température moyenne entre les US. Celles-ci varient de 6,44°C pour l'US 209 à -1,75°C pour l'US 303 (tab. 28). Cependant, cette disparité s'explique facilement par un biais d'enregistrement au sein de l'US 209.

Tableau 28 : Température annuelle moyenne calculée en fonction du nombre d'espèces d'Arvicolinae avec la méthode des fonctions de transfert pour les US 209, 303 et 304.

	US 209	US 303	US 304
N espèces	5	8	7
T°moy	6,44	-1,75	0,98

Discussion

Apport des petits vertébrés

Suite à la précédente analyse taphonomique, la sur-représentation de trois taxons (*Microtus arvalis/agrestis*, *Microtus gregalis*, et *Dicrostonyx torquatus*) pourrait être le reflet d'une préférence de chasse en environnement ouvert et/ou d'une sélection des espèces les plus abondantes.

De fait, les méthodes de reconstitution paléoenvironnementale prenant en compte l'abondance relative des espèces (climatogramme, AFC) n'ont pas été utilisées. Pour la reconstitution du paléo-paysage, l'ITH et l'IRC mettent en avant deux environnements différents. Le premier indique un paysage à tendance ouvert, alors que le second met en avant un milieu de type forêt tempérée. Cependant, pour le premier, on remarque aussi une bonne représentation de la ripisylve et pour le second une bonne représentation des milieux ouverts de type steppe et tundra. Si ces deux types de paysage, pourtant opposés, sont bien représentés, c'est grâce à la présence de la Loire. En effet, celle-ci devait permettre le développement d'espèces ligneuses le long de ses rives. Ainsi, l'hypothèse d'une ripisylve arborée en fond de vallée est tout à fait possible. En dehors de cette ripisylve, le paysage devait être ouvert.

D'un point de vue paléoclimatique, les températures moyennes annuelles se regroupent entre 0°C et 4°C, la différence entre la température moyenne du mois le plus chaud et le plus froid est d'environ 20°C et les précipitations annuelles varient entre 500mm et 860mm par an selon les méthodes. A titre de comparaison, la ville de Nantes, située à proximité du site à une température moyenne annuelle de 11,7°C, un écart entre le mois le plus chaud et le plus froid de 8,9°C et des précipitations moyennes de 780mm/an (Wallén, 1970). Le climat était donc beaucoup plus froid que maintenant, plus contrasté entre les périodes hivernales et estivales mais les précipitations se situent dans les variations observées actuellement. Du point de vue des températures moyennes annuelles, on se rapproche de ce qui est observé pour des villes situées dans la plaine russe, tel que Kirov : 1,2°C ; Vologda : 2,4°C ; Moscou : 3,6°C ; Kazan : 3,5°C, ou dans les pays nordiques (Kaajani : 1,9°C ; Tromso : 2,9°C ; Vaasa : 3,5°C) (Wallén, 1970 ; Lydolph, 1977). Cependant, pour les villes de Russie, l'écart de température entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid est très élevé (plus de 40°C). Il l'est un peu moins pour les villes des pays nordiques (entre 25°C et 39°C), la limite du climat continental est communément placée à un écart de 25°C (Jeannet, 2010). Ainsi, le climat aura tout de même une influence océanique qui ne permet pas de le placer dans le type de climat continental.

Si on considère les résultats de la Méthode d'Ecologie Quantifié ou ceux du Modèle Bioclimatique, les valeurs de précipitations annuelles peuvent rentrer ou non dans les variations observées pour les différentes stations. Comme il n'est pas possible de trancher entre les deux méthodes, aucune interprétation avec les données des précipitations n'a été réalisée.

Deux facteurs peuvent expliquer l'écart peu élevé entre les températures du mois le plus chaud et celles du mois le plus froid comparé aux autres stations. Il y a d'une part l'océan Atlantique, qui peut agir comme un tampon climatique et limiter les grands écarts de température. C'est la raison pour laquelle l'écart est plus faible pour les stations des pays nordiques que pour les stations Russes. D'autre part, la différence dans la longueur du jour entre l'hiver et l'été est beaucoup plus faible à la latitude du site de Roc-en-Pail qu'à celle des stations comparées. Avoir des jours plus longs en hiver peut permettre une limitation des températures trop basses et inversement en été. Cela peut permettre un équilibrage des variations climatiques et expliquer pourquoi, avec une température annuelle si basse, l'écart été/hiver est si faible.

Apport des autres proxys

Pour le site de Roc-en-Pail, la comparaison ne peut se faire qu'avec les résultats des anciennes fouilles car les résultats des autres disciplines ne sont pas encore publiés. Cependant, la comparaison avec ces anciennes fouilles n'est pas simple car les nouvelles fouilles ont fait apparaître de nouvelles subdivisions stratigraphiques. Les trois US 209, 303 et 304 pourraient correspondre à la phase froide observée dans la couche à Moustérien Charentien Quina, avec la présence de renne, grands bovidés, cheval, rhinocéros, chamois et mammoth (Gruet, 1984). La couche 7, qui pourrait correspondre à l'US 209, représente le paysage le plus ouvert et le plus froid de tout le diagramme pollinique (Visset, 1980). Les études sédimentologiques vont aussi dans le sens d'un paysage ouvert et froid (Roucoules, 1967).

Corrélation aux courbes isotopiques

Par rapport aux anciennes fouilles, l'écrasante proportion de *Dicrostonyx torquatus* et de *Microtus gregalis* au sein de l'US 209 peut correspondre à ce qu'avait décrit Marquet (1989) dans la « couche moustérienne à bois de rennes (couche 7) » qu'il avait à l'époque corrélée avec la fin du Würm II. Suite à l'analyse taphonomique, les arguments pour garder

cette corrélation (basée principalement sur les proportions relatives des espèces) ne semblent plus viables.

Les gisements de Chez-Pinaud à Jonzac (Charente-Maritime) et des Pradelles (Charente) possèdent un cortège faunique similaire (*Microtus gregalis*, *Dicrostonyx torquatus*, *Microtus arvalis*, *Arvicola terrestris/sapidus*, *Microtus oeconomus*, *Cricetus* cf. *migratorius*) et cela pourrait correspondre à la fin du SIM 4 (Marquet, 1989 ; Jaubert *et al.*, 2008 ; Royer *et al.*, 2013). De plus, cette association faunique a été retrouvée associée à de l'industrie moustérienne de type Quina, ce qui est également le cas à Roc-en-Pail pour l'US 209. Si les US étudiées sont contemporaines de la fin du SIM 4, alors nos résultats correspondent à ceux des analyses polliniques effectuées sur des carottages marins. Ceux-ci mettent en évidence une bonne représentation des pollens steppiques et une représentation faible de la forêt atlantique (Sánchez Goni *et al.*, 2008).

De nombreux auteurs se sont intéressés aux liens entre les variations climatiques du Pléistocène supérieur et la diversité des techno-complexes retrouvés dans le Sud-Ouest de la France (Delpech, 1996 ; Royer *et al.*, 2013 ; Morin *et al.*, 2014 ; Discamps & Royer, 2017). Ces études se basent largement sur la représentation quantitative des espèces. Cependant, ces données sont sujettes à caution, comme c'est le cas pour les petits mammifères de Roc-en-Pail. Les datations physiques, aideront au positionnement chronologique du site au sein de ces différentes études de l'évolution des paléoenvironnements. Celles-ci devraient se faire dans les prochaines campagnes de fouilles.

4.2.2 Analyses paléoécologiques appliquées au site de la Caune de l'Arago

Résultats

L'analyse taphonomique porte sur les UA P et R. Pour l'analyse paléoenvironnementale et paléoclimatique les nouvelles études archéostratigraphiques qui ont permis d'individualiser l'UA G sont présent en compte (Lumley H. de, 2015). A cela, sont rajoutés les résultats des études précédentes sur les petits mammifères, et en particulier les rongeurs, afin d'avoir des données sur l'ensemble des UA du Complexe Moyen de la Caune de l'Arago (Chaline, 1971 ; Desclaux, 1992 b ; Paunescu, 2001 ; Hanquet, 2011) (tab. 29).

Les UA D à F, situés dans l'ensemble III, sont caractérisées par la présence de *Dicrostonyx torquatus*, une dominance de *Microtus gregalis* et une forte représentation de *Spermophilus* sp. et de *Microtus vaufreyi*. Avec l'individualisation de la grande UA G en quatre (G1, G2, G3 et G4), on observe que la majorité des espèces est présente dans les 4 subdivisions. Cependant, *Dicrostonyx torquatus* n'est représenté que dans les UA G1 et G2, *Sciurus* sp. est présent dans G3 et G4, *Hystrix* sp. est observé en G1 et G4 et *Clethrionomys glareolus* est rencontré uniquement en G3. Les différences notables se situent au niveau des proportions relatives des espèces, notamment avec une plus forte représentation de *Microtus gregalis* en G1 et G2 et une abondance plus conséquente d'*Iberomys mediterraneus* en G3 et G4.

Les UA H à J, qui correspondent à l'ensemble II, sont marquées par une plus faible proportion de *Microtus gregalis*, et une proportion plus élevée d'*Iberomys mediterraneus*.

Les UA K à P de l'ensemble I sont caractérisées par une large domination de *Microtus gregalis* et une présence marquée de *Microtus oeconomus* (fig. 69).

L'UA R est caractérisée par la présence de *Pliomys episcopalus*, la forte proportion d'*Allocricetus bursae* et de *Pliomys coronensis* (fig. 70). On remarque une absence de *Microtus gregalis* (Lebreton et al., 2016).

Tableau 29 : Nombre Minimum d'Individus (NMI) des espèces de petits mammifères pour les différentes UA de la Caune de l'Arago. A l'exception des UA G1, G2, G3 et G4 les données proviennent de Hanquet (2011) et Lebreton *et al.* (2016). Pour le castor, les données proviennent de Lebreton *et al.* (2017 a).

Taxons	D	E	F	G1	G2	G3	G4	H	I	J	K	L	M	N	O	P	R
<i>cf. Eptesicus nilssonii</i>											1						
<i>Miniopterus schreibersi</i>	1	1							1								
<i>cf. Nyctalus leisleri</i>									1								
<i>Myotis myotis</i>	2		1				2	2	3	1	5	1					
<i>Myotis bechsteini</i>								1									
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	1	1		1			1	4	3	1	3						
<i>Pipistrellus cf. nathusii</i>								1	1		1						
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1	1														3	1
<i>Rhinolophus euryale-mehelyi</i>	1	1	1	1				1	1	1	2	1					2
<i>Rhinolophus euryale</i>		1															
<i>Rhinolophus hipposideros</i>								1									2
<i>Crocidura sp.</i>								7	1	1					5	14	
<i>Ericaneus davidi</i>		1	2	1	1	1	1	1		1							
<i>Sorex cf. Araneus</i>																2	
<i>Sorex sp.</i>																	1
<i>Talpa europaea</i>	1	1	2	1	1	1	3	6	1	3	1						1
<i>Arvicola cantiana</i>	2	2	1	2		1		2	2	2	3	5	2	3	8	6	
<i>Allocricetus bursae</i>	23	39	59	2	4	9	15	63	9	30	20	22	22	20	30	39	27
<i>Apodemus sp.</i>	29	16	21	5	6	8	26	62	7	23	7	12	2	6	6	13	14
<i>Castor fiber</i>	2	1		1	1	2	3	5	1	7	3	1	1				
<i>Chionomys nivalis</i>	3		2					1					4		1	2	
<i>Clethrionomys glareolus</i>		1	1			1											
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	3	3	4	1	1						2						
<i>Eliomys quercinus</i>	3	5	11	2	2	5	9	19	3	7	2	1	2	1		3	3
<i>Glis glis</i>									2								
<i>Hystrix sp.</i>	3			1			1	1									
<i>Iberomys mediterraneus</i>	39	32	38	4	10	22	62	190	8	55	7	3	8	3	8	58	3
<i>Marmota sp.</i>	1	6	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1		2	2	
<i>Microtus agrestis/arvalis</i>	25	28	71	3	4	5	6	37	7	30	15	10	17	9	17	35	10
<i>Microtus gregalis</i>	93	141	213	5	12	6	6	69	13	84	99	106	186	189	420	253	
<i>Microtus oeconomus</i>		1	1					4	1	7	6	9	18	14	41	21	
<i>Microtus vaufreyi</i>	73	133	220	13	19	19	27	38	6	15	7	10	10	10	23	47	3
<i>Pliomys episcopalpis</i>																	2
<i>Pliomys coronensis</i>	32	83	192	10	18	21	29	81	14	59	43	39	63	84	177	127	15
<i>Sciurus sp.</i>	1	1	2			1	1	1									
<i>Spermophilus sp.</i>	11	31	35	4	1		1	2	1	7	5	2	3	4	6	9	
<i>Ochotona pusilla</i>	1	1	4					7		7	2	1	3	2	2	1	
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	5	16	48	7	12	13	40	45	9	37	9	16				7	24
<i>Lepus timidus</i>	1	2	3	1	2		1	1		2	1	6					

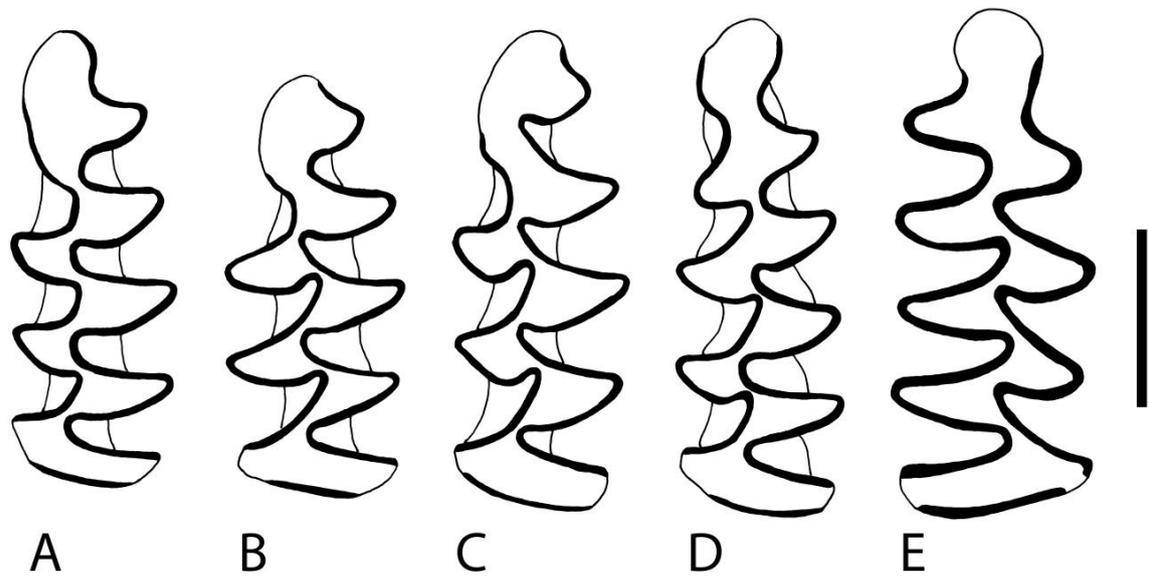


Figure 69 : Rongeurs de l'UA P, échelle = 1 mm; A: M/1 G - *M. gregalis* ; B,C: M/1 G - *M. oeconomus* ; D: M/1 G - *M. vaufreyi* ; E: M/1 D - *P. coronensis* (dessin E. Desclaux).

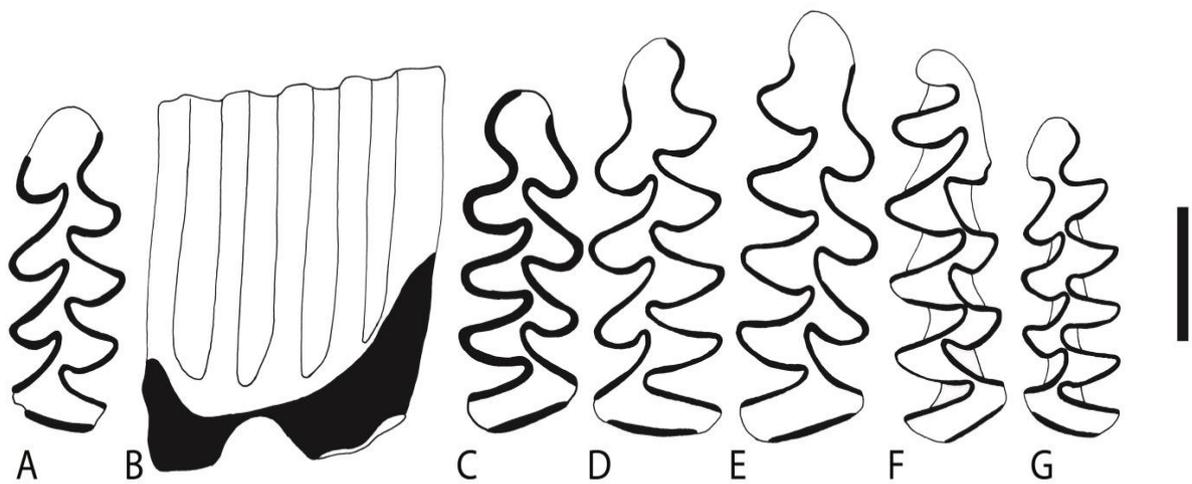


Figure 70 : Rongeurs de l'UA R, échelle = 1 mm ; A: M/1 G - *P. episcopalis* ; B: M/1 G - *P. episcopalis* ; C: M/1 D - *P. episcopalis* ; D: M/1 G - *P. coronensis* ; E: M/1 G - *P. coronensis* ; F: M/1 D - *I. mediterraneus* ; G: M/1 G - *M. vaufreyi* (dessin E. Desclaux).

Climatogramme

Le climatogramme se base sur l'abondance relative des rongeurs (fig. 71).

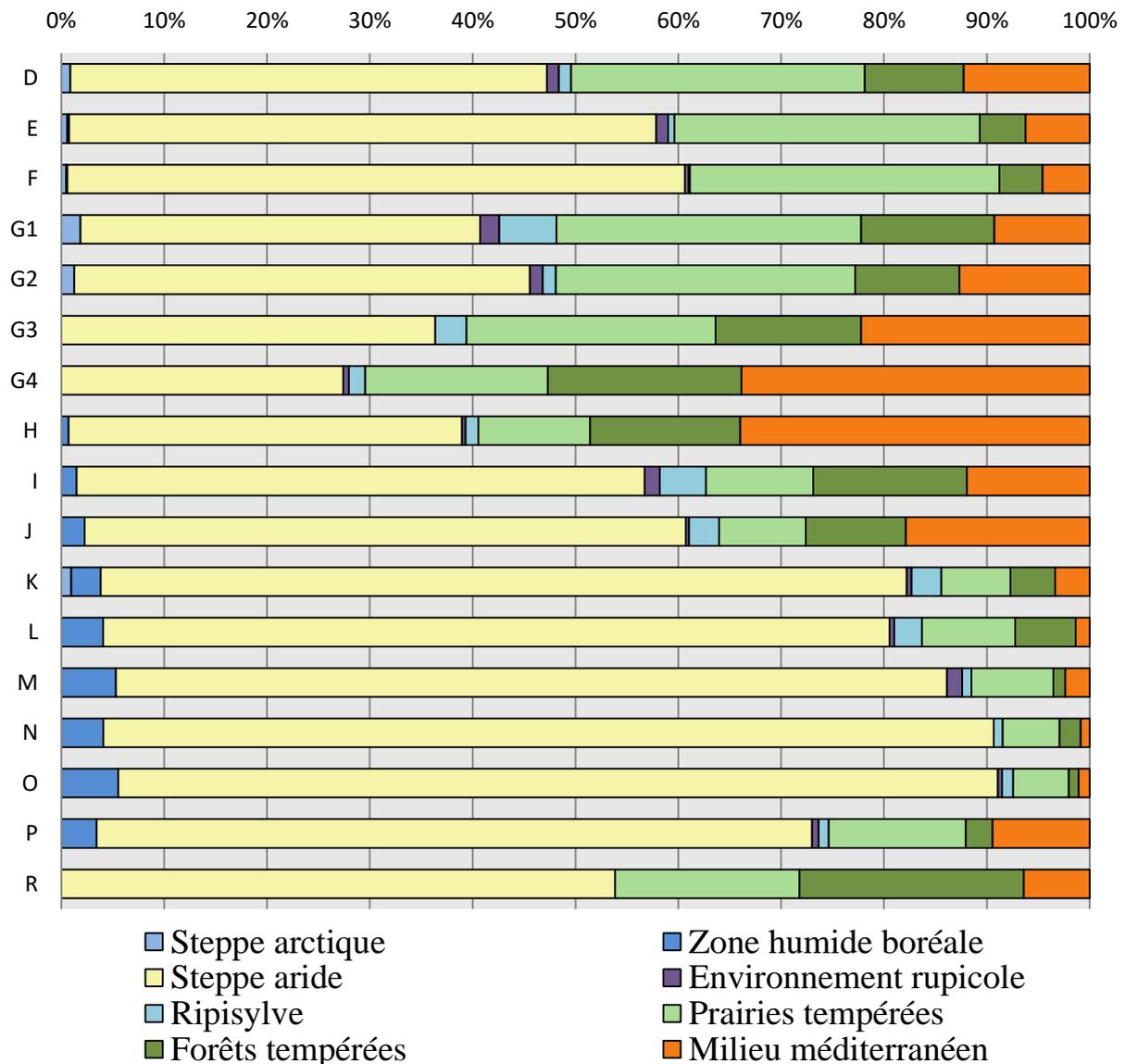


Figure 71 : Climatogramme des différentes UA de la Caune de l'Arago, basé sur les rongeurs (tab. 29).

Les UA D à F sont caractérisées par une forte représentation des milieux ouverts « steppe aride » et « prairies tempérées » et une faible représentation des milieux fermés « forêts tempérées » et « milieu méditerranéen ». La proportion des steppes arctiques est faible mais bien présente, elle est due à la présence du lemming (*Dicrostonyx torquatus*) dans l'assemblage. Les UA G1 et G2 présentent aussi une proportion élevée des milieux ouverts «steppe aride» et «prairies tempérées» et une présence des «steppes arctiques». Pour les UA G3 et G4, les milieux ouverts sont bien représentés, mais on observe une bonne proportion des milieux fermés «forêts tempérées» et «milieu méditerranéen». Dans ce sens, elles se

rapprochent des UA H, faisant partie de l'ensemble II. Les autres UA de l'ensemble II (I et J) sont marquées par une forte proportion des « steppes arides », avec une présence non négligeable des milieux fermés « forêts tempérées » et « milieu méditerranéen ». Les UA K à P, qui forment l'ensemble I, sont caractérisées par la très forte domination des « steppes arides ». On observe également une représentation du milieu « zone humide boréale » non négligeable. Pour l'UA R on observe une forte proportion des « steppes arides », une bonne représentation des « prairies tempérées » ainsi qu'une présence non négligeable des milieux fermés « forêts tempérées » et « milieu méditerranéen ».

L'Indice Taxonomique d'Habitat (ITH)

L'ITH se base sur les données de présence/absence des rongeurs (fig. 72).

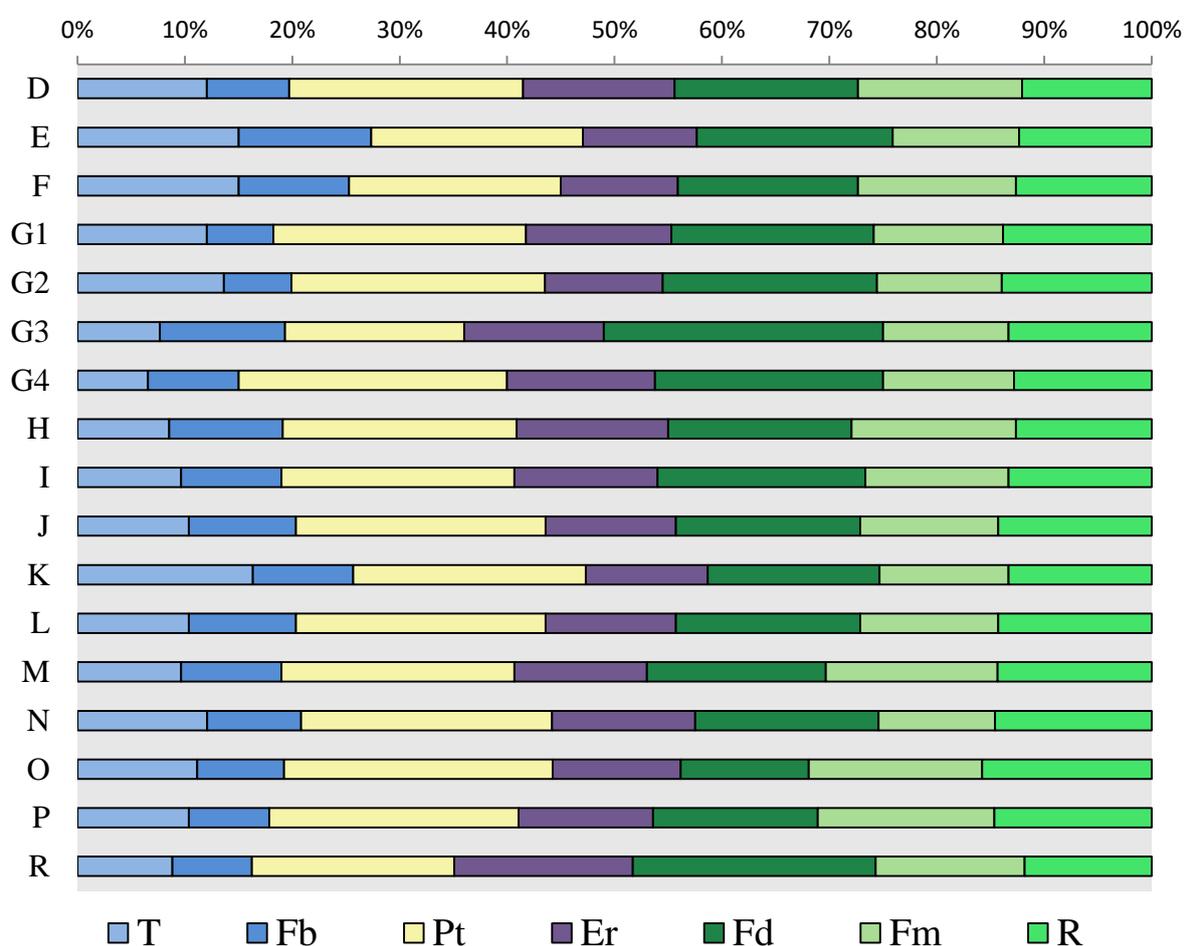


Figure 72 : Indice Taxonomique d'Habitat des différents UA de la Caune de l'Arago. T : toundra ; Fb : forêt boréale ; Pt : prairie tempérée, savane et fruticée ; Fd : forêt déciduale et forêt mixte ; Fm : forêt méditerranéenne et broussailles (garrigue) ; Er : environnement rupicole ; R : Ripisylve.

Les différences de proportion des biotopes sont peu importantes. L'environnement « prairies tempérées » est généralement le mieux représenté. Avec cette méthode, l'appellation « prairies tempérées » englobe une diversité d'environnements ouverts plus importante que ne le fait l'appellation utilisée pour les climatogrammes. Ici, cette appellation peut aussi faire référence aux steppes continentales. Outre la bonne représentation des « prairies tempérées », certaines UA présentent des particularités. Par exemple, les UA E, F et K présentent les proportions de milieux septentrionaux les plus élevées (« toundra » et « forêt boréale »). Les UA G3 et R mettent en avant une forte proportion de l'environnement « forêts déciduales ». De plus, l'UA R a aussi une proportion élevée du milieu « forêt méditerranéenne et broussailles (garrigue) ».

Indice de Restriction Climatique et Modèle Bioclimatique

Le climat dominant présenté par l'IRC pour toutes les UA est le climat tempéré lié au zonobiome de la forêt décidue. Le second climat le mieux représenté est le climat méditerranéen lié au zonobiome de la végétation sclérophylle. La représentation du climat arctique est nulle pour l'UA R. Pour les UA G3 et G4 celle-ci est faible (0.33) (tab. 30, fig. 73).

Parmi les paramètres climatiques calculés avec le Modèle Bioclimatique, on observe que la température moyenne annuelle s'échelonne de 5,7°C pour les UA les plus froides (E et F) à 11,4°C pour l'UA R. Hormis l'UA R, la température moyenne annuelle la plus élevée se retrouve dans les UA N (8,6°C) et G4 (8,3°C). Les UA de l'ensemble III (D, E et F) et de l'UA K font partie des UA pour lesquelles les températures annuelles calculées sont les plus basses (moins de 6,5°C). La température relativement élevée observée pour les UA N pourrait provenir du fait que ces UA possèdent peu de taxons et donc qu'il y a un biais d'enregistrement, en particulier pour des taxons peu abondants tels que *Marmota* sp. et *Chionomys nivalis*). L'UA R présente également peu d'espèces, notamment des espèces affiliées aux milieux froids, tels que *Microtus gregalis*, *Microtus oeconomus* et *Dicrostonyx torquatus*. Etant donné que *Microtus gregalis* est ultra dominant dans les UA sus-jacentes, l'absence de cette espèce dans l'UA R n'est probablement pas liée à un biais d'enregistrement.

Tableau 30 : Valeurs environnementales obtenues avec l'Indice de Restriction Climatique (Σ CRI) pour les différentes UA de la Caune de l'Arago.

	Climat			Zonobiome	
IV	pluie hivernale et sècheresse estivale		IV	végétation sclérophylle	
VI	tempéré typique		VI	forêt décidue	
VII	tempéré -aride		VII	steppe à désert froid	
VIII	tempéré-froid (boréal)		VIII	forêt de conifères boréale	
IX	Arctique		IX	toundra	
	IV	VI	VII	VIII	IX
D	3,749	6,249	1,499	2,916	1,583
E	3,499	6,832	1,499	3,499	1,666
F	3,749	6,582	1,499	3,249	1,916
G1	3,166	5,666	1,499	2,333	1,333
G2	2,916	5,416	1,249	2,083	1,333
G3	3,166	5,666	1,166	2,666	0,333
G4	3,249	5,749	1,249	2,416	0,333
H	3,749	6,582	1,499	3,249	0,916
I	3,166	6,999	1,499	2,666	0,666
J	3,166	5,999	1,499	2,666	0,666
K	3,166	5,999	1,499	2,666	1,666
L	3,166	5,999	1,499	2,666	0,666
M	3,416	6,249	1,499	2,916	0,916
N	3,166	4,999	1,499	1,666	0,666
O	2,916	5,249	1,499	2,416	0,916
P	3,416	5,749	1,499	2,416	0,916
R	2,833	4,333	0,833	1	0

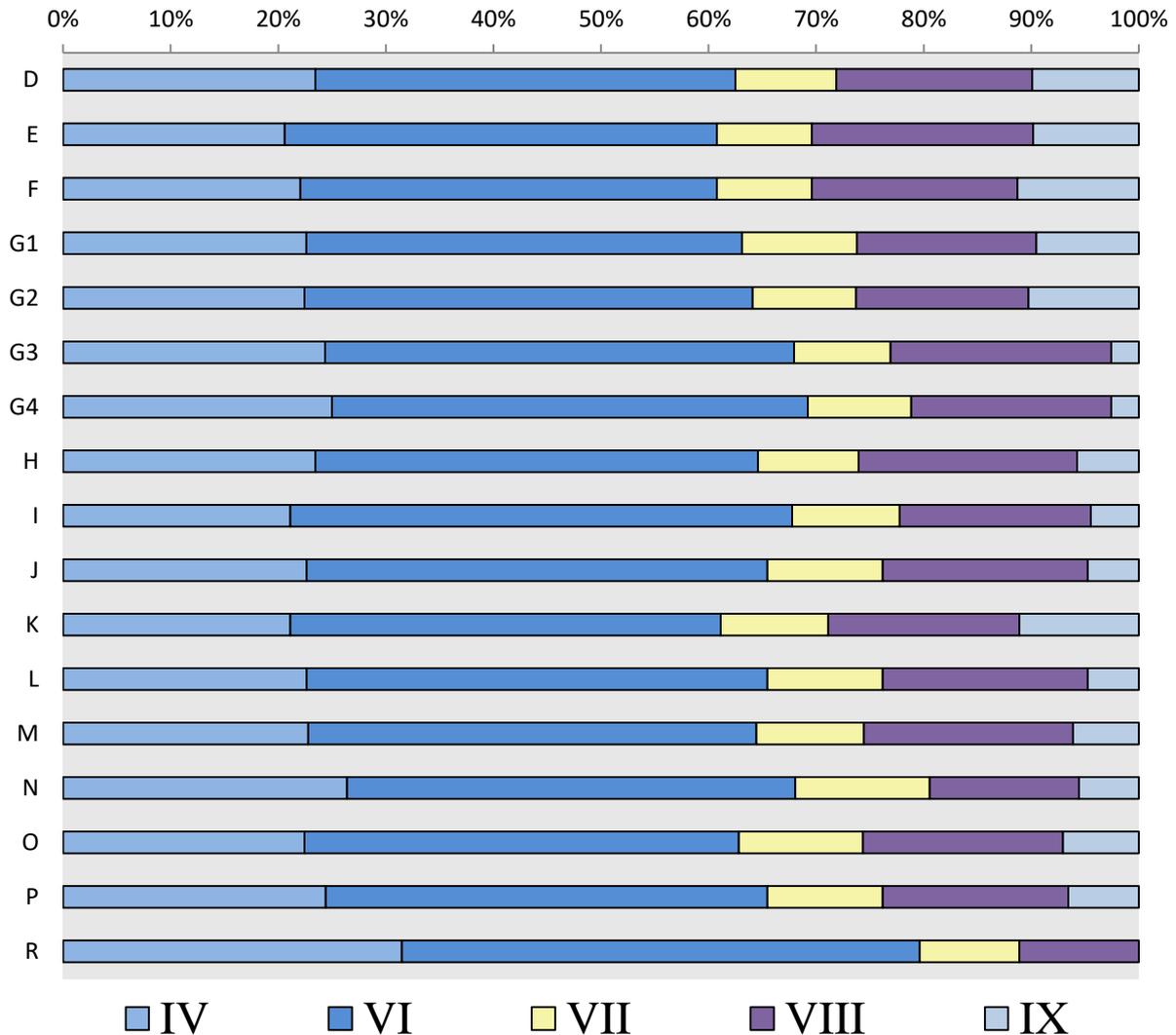


Figure 73 : Histogramme représentant les proportions des différents climats obtenus avec l'Indice de Restriction Climatique (\sum CRI) pour les différentes UA de la Caune de l'Arago. IV : climat méditerranéen (végétation sclérophylle) ; VI : climat tempéré typique (forêt décidue) ; VII : climat tempéré-aride (steppe à désert froid) ; VIII : climat tempéré-froid (forêt de conifères boréale) ; IX : climat arctique (toundra).

En ce qui concerne les valeurs des températures moyennes du mois le plus chaud et du mois le plus froid, celles-ci suivent les variations de la température moyenne annuelle. On n'observe pas de phases avec un climat plus tempéré ou plus continental. La différence entre les moyennes du mois le plus chaud et du mois le plus froid est de 21°C (+/-1°C). La seule exception faite concerne l'UA R, qui présente une différence beaucoup plus faible (16,5°C) (fig. 74).

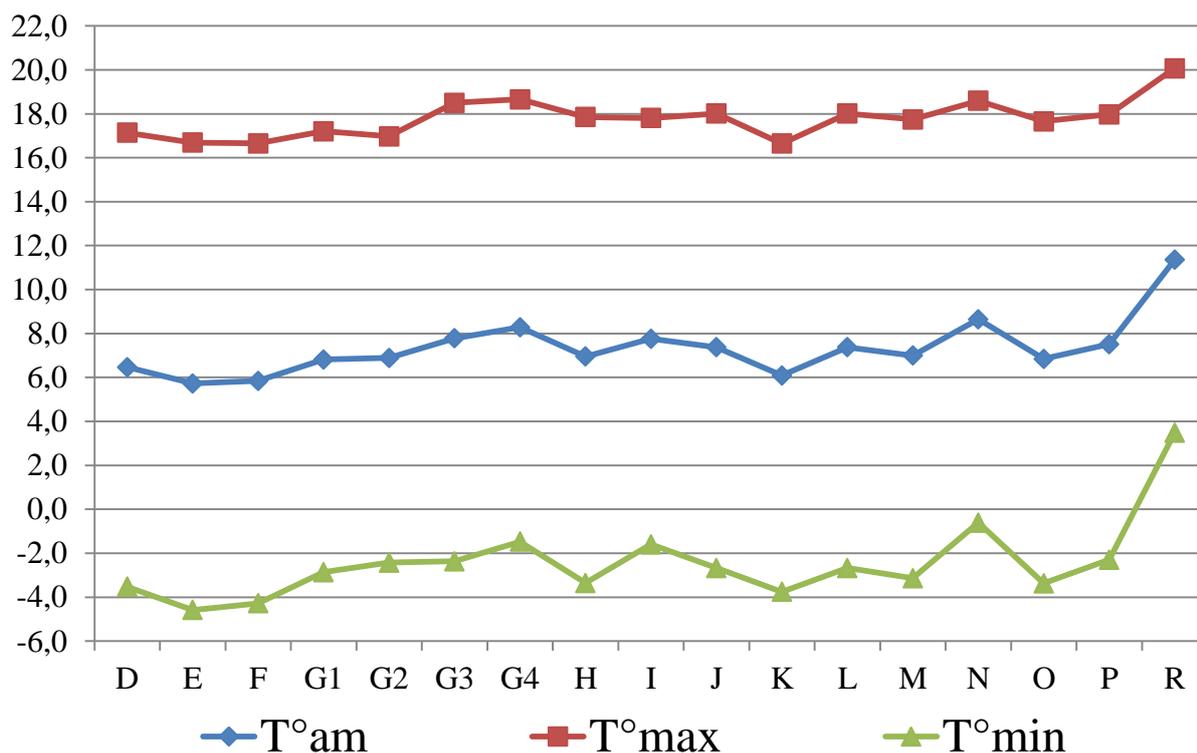


Figure 74 : Courbes des températures calculées avec le Modèle Bioclimatique pour les différentes UA de la Caune de l'Arago. T°am=Température moyenne annuelle, T°max=Température moyenne du mois le plus chaud, T°min=Température moyenne du mois le plus froid exprimée en °C.

Les valeurs des précipitations calculées sont les plus hautes dans l'UA R et I (1075 mm et 1065 mm). Elles sont les plus basses dans les UA D et F (888 mm et 886 mm). Cela correspond à des valeurs comprises dans ce que l'on observe actuellement en France (Arléry, 1979) (tab. 31).

Tableau 31 : Paramètres climatiques obtenus avec le Modèle Bioclimatique pour les différentes UA de la Caune de l'Arago. T°am=Température moyenne annuelle, T°max=Température moyenne du mois le plus chaud, T°min=Température moyenne du mois le plus froid exprimée en °C. Pam= Précipitations annuelles moyennes exprimées en mm.

	D	E	F	G1	G2	G3	G4	H	I	J	K	L	M	N	O	P	R
T°am	6,5	5,7	5,8	6,8	6,9	7,8	8,3	7,0	7,8	7,4	6,1	7,4	7,0	8,6	6,8	7,5	11,4
T°max	17,1	16,7	16,7	17,2	17,0	18,5	18,7	17,9	17,8	18,0	16,6	18,0	17,7	18,6	17,7	18,0	20,1
T°min	-3,5	-4,6	-4,3	-2,9	-2,4	-2,4	-1,5	-3,4	-1,6	-2,7	-3,8	-2,7	-3,1	-0,6	-3,4	-2,3	3,5
Pam	888	916	886	931	965	962	983	917	1065	964	925	964	937	947	915	928	1075

Méthode d'Ecologie Quantifiée

Les valeurs de la température moyenne annuelle vont de 5,9°C (pour l'UA E) à 9,0°C pour l'UA R. Excepté pour ces UA, les températures sont comprises entre 6°C et 8°C. Les UA G3, G4 et I (8°C, 7,9°C et 7,7°C) font partie des UA qui ont les températures les plus élevées. Les UA E, F et K (5,9°C, 6,3°C et 6°C) sont celles qui ont les températures les plus basses (fig. 75).

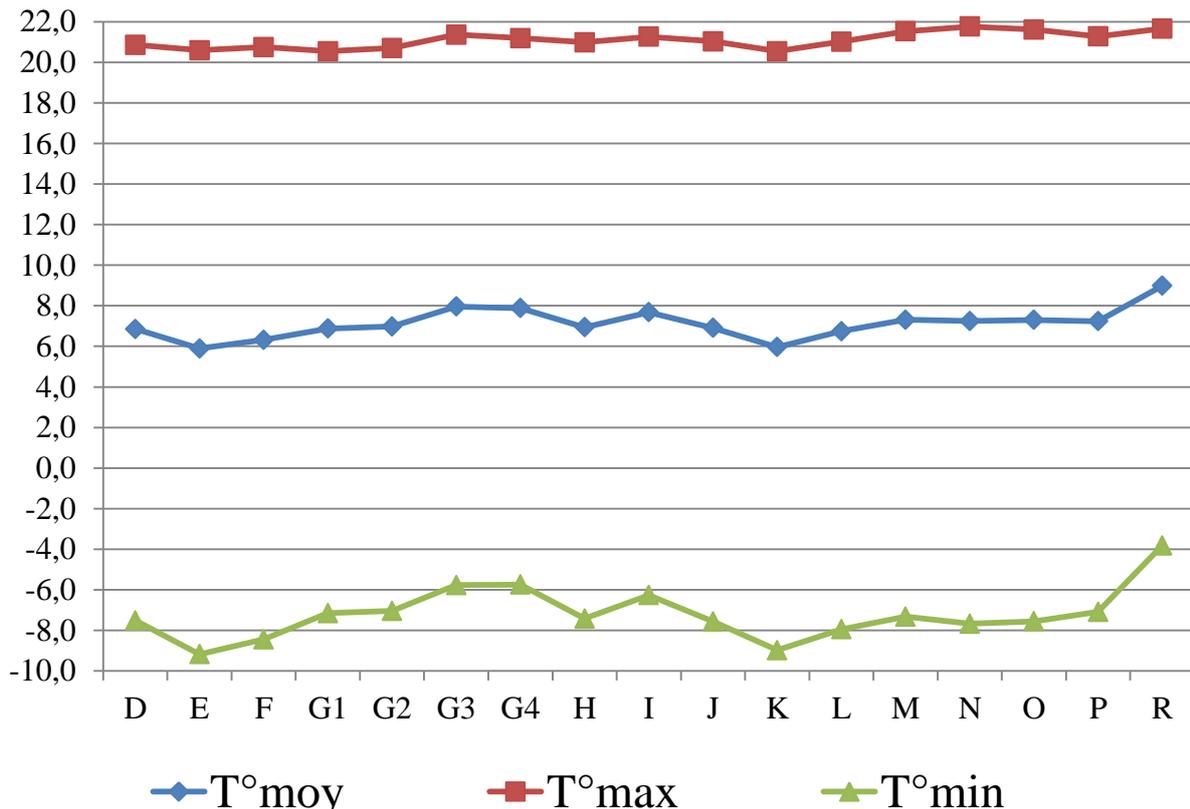


Figure 75 : Courbes des températures calculées avec le Modèle Bioclimatique pour les différentes UA de la Caune de l'Arago., T°max=Température moyenne du mois le plus chaud, T°min=Température moyenne du mois le plus froid exprimée en °C.

Les températures du mois le plus chaud présentent peu de variations entre les UA. Elles vont de 20,6°C pour l'UA E à 21,8°C pour l'UA N. Pour les températures du mois le plus froid, les variations sont plus marquées. Les valeurs les plus basses sont observées pour les UA E, F et K (-9,2°C, -8,4°C et -9,0°C). Les valeurs les plus hautes sont observées pour les UA G3, G4 et R (-5,8°C, -5,8°C et -3,8°C). L'écart de température été/hiver est plus marqué pour les UA E, K et F (29,8°C, 29,2°C et 29,5°C). A contrario, il est moins marqué dans les UA G3, G4 et R (27,2°C, 27,0°C et 24,5°C). Il reste cependant supérieur à la barre des 25°C qui marque la limite du climat continental (Jeannet, 2010).

Les valeurs des précipitations annuelles sont comprises entre 538 mm (UA N) et 596 mm (UA G4). Cela est inférieur à ce qui est observé avec la méthode du Modèle Bioclimatique. Il y a aussi très peu de variations entre les UA pour les valeurs de maximum de précipitation et pour les valeurs de minimum de précipitations (tab. 32).

Tableau 32 : Paramètres climatiques obtenus avec la méthode d'Ecologie Quantifiée pour les différentes UA de la Caune de l'Arago.

	Température (° C /an)			Précipitations (mm / an)		
	moy	max	min	moy	max	min
D	6,9	20,9	-7,5	583	1196	209
E	5,9	20,6	-9,2	566	1111	217
F	6,3	20,8	-8,4	585	1190	223
G1	6,9	20,5	-7,2	577	1151	202
G2	7,0	20,7	-7,0	581	1161	213
G3	8,0	21,4	-5,8	566	1081	196
G4	7,9	21,2	-5,8	596	1161	232
H	6,9	21,0	-7,4	582	1164	216
I	7,7	21,3	-6,3	593	1108	226
J	6,9	21,0	-7,6	564	1093	203
K	6,0	20,5	-9,0	562	1105	202
L	6,7	21,0	-8,0	569	1089	209
M	7,3	21,5	-7,3	579	1138	209
N	7,2	21,8	-7,7	538	959	211
O	7,3	21,6	-7,6	583	1114	234
P	7,2	21,3	-7,1	591	1168	222
R	9,0	21,7	-3,8	593	1123	233

Fonction de transfert

Les valeurs des températures moyennes annuelles calculées avec la Fonction de Transfert sont largement inférieures à celles calculées avec les précédentes méthodes. La valeur maximum est de 3,71°C, calculée pour les UA G4 et R, suivie par l'UA G2 avec 0,89°C. La valeur la plus faible est de -9,94°C, calculée pour l'UA F, suivie de l'UA E avec une valeur de 7,21°C. Pour les autres UA, les valeurs oscillent entre -4,48°C et -1,75°C (tab. 33).

Tableau 33 : Température annuelle moyenne calculée en fonction du nombre d'espèces d'Arvicolinae avec la méthode des fonctions de transfert pour les différentes UA de la Caune de l'Arago.

	N espèces	T° moy (°C)
D	9	-4,48
E	10	-7,21
F	11	-9,94
G1	8	-1,75
G2	7	0,98
G3	8	-1,75
G4	6	3,71
H	9	-4,48
I	8	-1,75
J	8	-1,75
K	9	-4,48
L	8	-1,75
M	9	-4,48
N	8	-1,75
O	9	-4,48
P	9	-4,48
R	6	3,71

Analyses Multivariées

L'Analyse Factorielle de Correspondance (AFC) (fig. 76) oppose sur l'axe 1 (50,3 % de l'inertie) les espèces ayant des affinités avec les environnements ouverts sous climat froid et sec (*Microtus oeconomus*, *Microtus gregalis*, *Chionomys nivalis*) aux espèces inféodées à des environnements fermés sous climat tempéré (*Iberomys mediterraneus*, *Pliomys episcopalis*, *Glis glis*, *Apodemus* sp.). Les espèces contribuant le plus à cet axe sont *Microtus gregalis* (33,5 %) et *Microtus oeconomus* (5,9 %) pour la partie négative, *Iberomys mediterraneus* (33,5 %) et *Apodemus* sp. (11 %) pour la partie positive. L'axe 2 (23,2 % de l'inertie) est plus difficile à interpréter car il ne semble pas y avoir de lien entre les différentes espèces qui s'y opposent.

Sur ce plan factoriel, on peut distinguer le rassemblement des UA par grands ensembles stratigraphiques, de manière sensiblement identique à l'étude précédente (Hanquet, 2011). Néanmoins, avec la subdivision de l'UA G, on observe un rapprochement des UA G3 et G4 avec les UA H, I et J de l'ensemble II. Il en est de même pour l'UA R qui rejoint les niveaux de l'ensemble II attribués à un épisode tempéré. Les UA G1 et G2 sont quant à elles regroupées avec les autres UA de l'ensemble III.

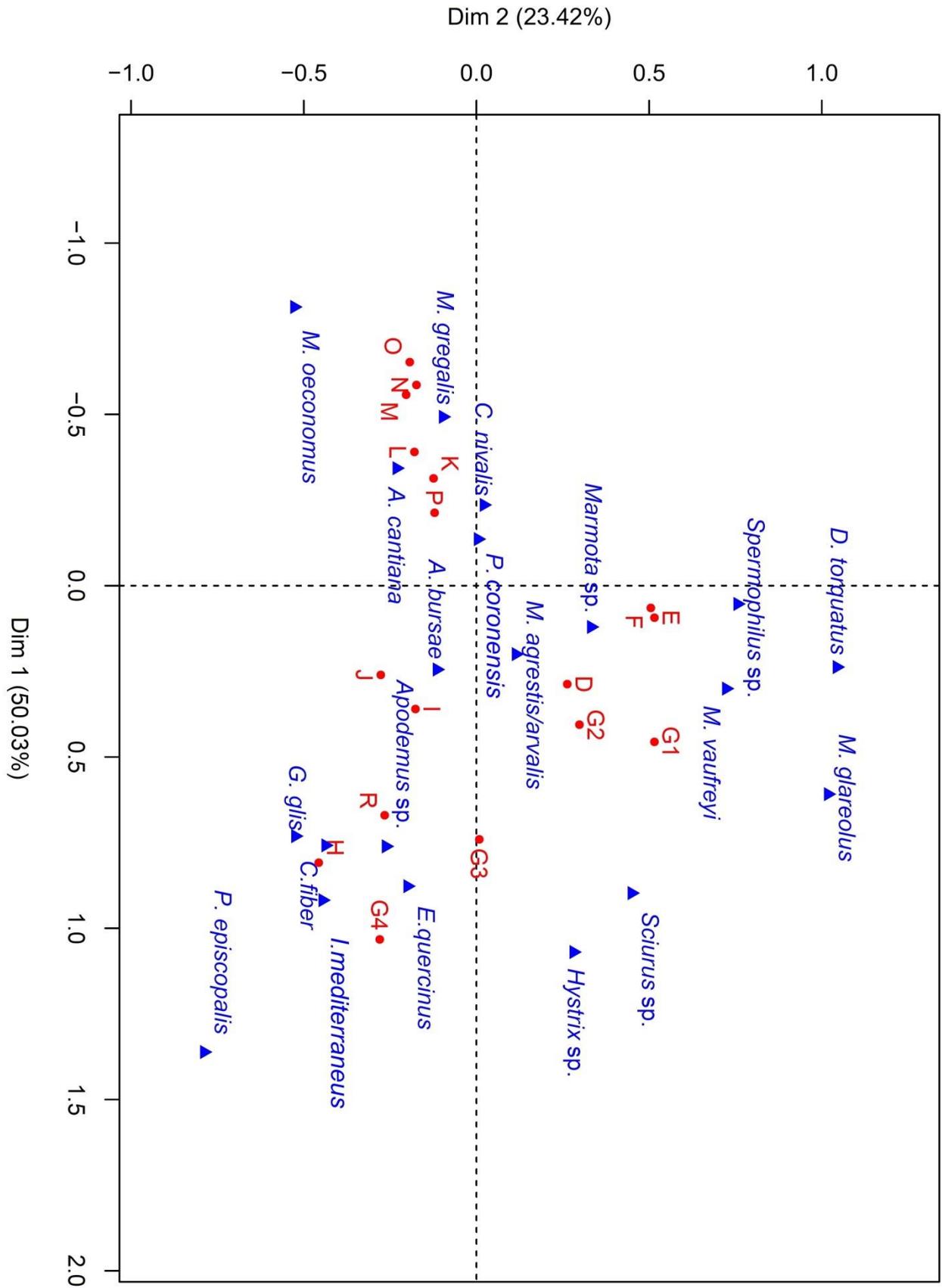


Figure 76 : Analyse Factorielle de Correspondance (AFC) entre les espèces de rongeurs et les niveaux de la Caune de l'Arago. L'axe 1 représente 50.3 % de l'inertie et l'axe 2 représente 23,2 % de l'inertie.

L'ensemble des résultats des reconstitutions paléoenvironnementales et paléoclimatiques est résumé dans le tableau ci-dessous (tab. 34).

Tableau 34 : Synthèse des résultats des reconstitutions paléoenvironnementales et paléoclimatiques des UA de la Caune de l'Arago. ITH : Indices Taxonomique d'Habitat ; IRC : Indice de Restriction Climatique ; MB : Modèle Bioclimatique ; EQ : Ecologie Quantifiée ; FT : Fonction de Transfert. T°moy=Température moyenne annuelle (°C) ; écart été/hiver : écart de température entre le mois le plus froid et le mois le plus chaud (°C) ; Pam : Précipitations annuelles moyennes exprimées en mm.

	Paysage dominant			T°moy			écart été/hiver		Pam	
	climatogramme	ITH	IRC	EQ	MB	FT	EQ	MB	EQ	MB
D	Steppe aride	Prairie tempérée	forêt décidue	6,9	6,5	-4,48	28,4	20,6	583	888
E	Steppe aride	Prairie tempérée	forêt décidue	5,9	5,7	-7,21	29,8	21,3	566	916
F	Steppe aride	Prairie tempérée	forêt décidue	6,3	5,8	-9,94	29,2	21	585	886
G1	Steppe aride	Prairie tempérée	forêt décidue	6,9	6,8	-1,75	27,7	20,1	577	931
G2	Steppe aride	Prairie tempérée	forêt décidue	7	6,9	0,98	27,7	19,4	581	965
G3	Steppe aride	Prairie tempérée	forêt décidue	8	7,8	-1,75	27,2	20,9	566	962
G4	Milieu méditerranéen	Prairie tempérée	forêt décidue	7,9	8,3	3,71	27	20,2	596	983
H	Steppe aride	Prairie tempérée	forêt décidue	6,9	7	-4,48	28,4	21,3	582	917
I	Steppe aride	Prairie tempérée	forêt décidue	7,7	7,8	-1,75	27,6	19,4	593	1065
J	Steppe aride	Prairie tempérée	forêt décidue	6,9	7,4	-1,75	28,6	20,7	564	964
K	Steppe aride	Prairie tempérée	forêt décidue	6	6,1	-4,48	29,5	20,4	562	925
L	Steppe aride	Prairie tempérée	forêt décidue	6,7	7,4	-1,75	29	20,7	569	964
M	Steppe aride	Prairie tempérée	forêt décidue	7,3	7	-4,48	28,8	20,8	579	937
N	Steppe aride	Prairie tempérée	forêt décidue	7,2	8,6	-1,75	29,5	19,2	538	947
O	Steppe aride	Prairie tempérée	forêt décidue	7,3	6,8	-4,48	29,2	21,1	583	915
P	Steppe aride	Prairie tempérée	forêt décidue	7,2	7,5	-4,48	28,4	20,3	591	928
R	Steppe aride	Prairie tempérée	forêt décidue	9	11,4	3,71	25,5	16,6	593	1075

Discussion

Apport des petits vertébrés

Les méthodes de reconstitution paléoenvironnementale et climatique permettent de définir quatre groupes d'UA.

Le premier est composé des UA D à G2. Ce groupe s'individualise bien sur la projection de l'AFC. On y retrouve la présence du lemming (*Dicrostonyx torquatus*), qui est une espèce caractéristique de la toundra. Il se caractérise avec la méthode des climatogrammes par une forte proportion des environnements « Steppe aride » et « Prairies tempérées ». Avec la méthode de l'ITH, même si l'environnement de « Prairie tempérée » domine, les UA ont toutes une représentation de la « Toundra » supérieure à 10%. Pour ce qui est de l'IRC, il n'y a pas de caractéristique propre à ce groupe, cette méthode donnant le climat tempéré lié au zonobiome de la forêt décidue dominant dans toutes les UA. Les UA le composant ont les valeurs les plus faibles obtenues avec les différentes méthodes de reconstitution de la paléotempérature, notamment pour les UA E et F. Elles correspondent à une phase froide, la température moyenne étant comprise entre 5,7°C et 7°C avec les méthodes de l'Ecologie Quantifiée et du Modèle Bioclimatique. Avec la méthode des fonctions de transfert, l'interprétation est plus délicate et est sujette à des biais. Ceci est discuté ci-dessous dans la partie « Avantages et limites des méthodes de reconstitutions paléoenvironnementale appliquées aux sites archéologiques ». Avec la méthode de l'Ecologie Quantifiée, on observe que ces UA ont aussi l'écart de température entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid le plus important. Ceci donne un aspect plus continental au climat. Si l'on compare les températures moyennes à celles de stations météorologiques actuelles, cela correspond à ce qui est retrouvé à des latitudes beaucoup plus élevées. C'est ce qu'on retrouve pour les stations de Stockholm-Suède (5,9°C), Riga-Lettonie (5,6°C), Kharkov-Ukraine (6,6°C), Helsinki-Finlande (4,8°C) (d'après Wallén, 1970 ; Lydolph, 1977, in Jeannet, 2010). Pour ce qui est des écarts entre le mois le plus froid et le mois le plus chaud, il est situé entre 21°C et 29°C pour les UA de ce groupe en fonction des méthodes. Cela correspond à ce qui est observé sur la station d'Helsinki (23,8°C). Pour les autres stations qui possèdent un climat plus continental, l'écart est supérieur à 32°C.

Actuellement, on observe sur la station météorologique de la ville de Perpignan une température moyenne annuelle de 15,2°C avec un écart entre le mois le plus chaud et le plus

froid de 8,7°C (d'après Wallén, 1970, *in* Jeannet, 2010). Le climat de ces UA est beaucoup plus froid et plus continental que celui observé actuellement.

Le deuxième groupe est constitué des UA G3 à J. Ce groupe s'individualise des autres UA des ensembles I et III, on le retrouve sur la partie positive de l'axe de l'AFC. C'est dans ces UA que l'on retrouve la plus grande proportion d'*Iberomys mediterraneus*. Ceci se caractérise, avec la méthode des climatogrammes, par une bonne représentation du « Milieu méditerranéen ». Comparés aux UA des ensembles I et II, les milieux fermés ont une meilleure représentation dans ces UA, notamment dans l'UA G4. Avec la méthode de l'ITH, les différences avec les autres UA sont faibles. Cependant, on peut constater une représentation de la toundra inférieure à 10% et une proportion plus élevée des « Forêts déciduales » pour l'UA G3. Pour ce qui est de l'IRC, il n'y a pas de caractéristique propre à ce groupe, cette méthode donnant le climat tempéré lié au zonobiome de la forêt décidue dominant dans toutes les UA. Néanmoins, la toundra est très peu représentée dans les UA G3 et G4. Les UA constituant ce groupe présentent les valeurs parmi les plus élevées déterminées avec les méthodes de reconstitution des paléo-températures. Elles correspondent à une phase plus chaude que celle des UA D à G2. La température moyenne annuelle calculée se situe entre 6,9°C et 8,3°C avec les méthodes de l'Écologie Quantifiée et du Modèle Bioclimatique. Avec la méthode des Fonctions de Transfert, l'interprétation est plus délicate et est sujette à des biais. Parmi ce groupe, c'est l'UA G4 qui représente l'optimum climatique. Avec la méthode de l'Écologie Quantifiée, on observe que ces UA ont aussi l'écart de température, entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid, le plus faible, surtout lié à une hausse de la température du mois le plus froid. Si l'on compare les températures moyennes à celles de stations météorologiques actuelles, cela correspond à ce qui est retrouvé à des latitudes plus élevées. C'est ce que l'on retrouve pour les stations de Bergen-Norvège (7,8°C), Erfurt-Allemagne (7,8°C), Gdynia-Pologne (7,9°C), Klagenfurt-Autriche (7,7°C), Prague-République tchèque (7,9°C), Kharkov-Ukraine (6,6°C), Viborg-Danemark (7,7°C) (d'après Wallén, 1970, *in* Jeannet, 2010). Pour ce qui est des écarts entre le mois le plus froid et le mois le plus chaud, ils sont situés entre 19,4°C et 28,4°C. Cela correspond à ce qui est observé sur la station de Salzburg (20,3°C). Pour certaines stations, l'écart est plus faible, Bergen (13,7°C), Gdynia (19,2°C). Pour les autres, l'écart est beaucoup plus élevé, Erfurt (35,5°C), Klagenfurt (34,5°C), Prague (32,9°C), Viborg (40,3°C). Le climat pour ces UA est plus clément et plus tempéré que ce qui est observé pour les UA D à G2. Il n'en reste pas moins plus froid et plus continental que le climat actuel.

Le troisième groupe est constitué des UA K à P, correspondant aux UA de l'ensemble I. Ce groupe s'individualise bien des autres UA, on le retrouve sur la partie négative de l'axe 1 de l'AFC. Ces UA sont caractérisées par une proportion élevée de *Microtus gregalis*, ceci se traduit par une représentation élevée (plus de 70%) de « Steppe aride » avec la méthode des climatogrammes. Avec la méthode de l'ITH, les différences avec les autres UA sont faibles. Cependant, on peut constater une représentation de la toundra un peu plus élevée dans l'UA K, ceci est lié à la présence de *Dicrostonyx torquatus*. Pour ce qui est de l'IRC, il n'y a pas de caractéristique propre à ce groupe, cette méthode donnant le climat tempéré lié au zonobiome de la forêt décidue dominant dans toutes les UA. Les UA constituant ce groupe présentent des valeurs de paléo-température médianes si on les compare aux autres UA de la Caune de l'Arago. Leurs paléo-températures calculées vont de 6°C à 7,8°C et jusqu'à 8,6°C pour l'UA N avec la méthode du Modèle Bioclimatique. Cependant, cette valeur élevée peut venir d'un biais de représentation (ceci est discuté dans la partie consacrée aux limites des méthodes). Pour les différentes méthodes, l'UA K possède la valeur de température moyenne annuelle la plus basse. Avec la méthode des fonctions de transfert, l'interprétation est plus délicate et est sujette à des biais. Si l'on compare les températures moyennes à celles de stations météorologiques actuelles, cela correspond à ce qui est retrouvé à des latitudes plus élevées. C'est ce que l'on retrouve pour les stations de Bergen-Norvège (7,8°C), Erfurt-Allemagne (7,8°C), Klagenfurt-Autriche (7,7°C), Viborg-Danemark (7,7°C) (d'après Wallén, 1970 ; Lydolph, 1977, in Jeannet, 2010). L'écart de température entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid va de 20,3°C à 29,5°. Pour la station de Bergen (13,7°C), l'écart est plus faible. Pour les autres, l'écart est beaucoup plus élevé, Erfurt (35,5°C), Klagenfurt (34,5°C), Viborg (40,3°C). Le climat pour ces UA est plus froid que celui des UA G3 à J, il reste cependant un peu plus clément que celui des UA D à G2. Sauf pour l'UA K, pour laquelle on suppose un climat similaire, à ce qui est observé pour les UA D à G2, il correspond à la phase la plus froide de l'ensemble I.

Le dernier groupe n'en est pas vraiment un, puisqu'il n'est constitué que de l'UA R. Sur l'AFC, il est projeté dans la partie positive de l'axe 1 et se retrouve avec les UA G3 à J, qui sont celles dont la reconstitution du climat est la moins froide. L'UA R est caractérisée par une absence des espèces d'Arvicolinae typiques des steppes froides (*Dicrostonyx torquatus*, *Microtus gregalis* et *Microtus oeconomus*), pourtant bien représentées dans les autres UA. Elle marque aussi la première occurrence de *Pliomys episcopalus*. Même si certaines espèces caractéristiques sont absentes, les « steppes arides » sont bien représentées grâce à la présence de *Pliomys coronensis* et d'*Allocricetus bursae*, qui sont dominants dans cette UA. Elles sont

aussi bien représentées avec la méthode de l'ITH, même si leur proportion est plus faible si on les compare aux autres UA. On observe aussi une représentation de la « Forêt méditerranéenne » assez élevée, de même que de la « Forêt déciduale ». Pour ce qui est de l'IRC, il n'y a pas de caractéristique propre à ce groupe, cette méthode donnant le climat tempéré lié au zonobiome de la forêt décidue dominant dans toutes les UA. Néanmoins, on remarque une proportion du zonobiome IV (qui correspond au climat méditerranéen) plus élevée que dans les autres UA. L'UA R est celle qui a les températures annuelles moyennes les plus élevées. Celles-ci vont de 9°C à 11,4°C. Si l'on compare les températures moyennes à celles de stations météorologiques actuelles, cela correspond à ce qui est retrouvé pour des stations situées en France, dans la moitié Nord. C'est ce que l'on retrouve pour les stations d'Abbeville (10,0°C), Auxerre (10,7°C), Brest (10,8°C), Lille (9,7°C) (d'après Wallén, 1970 ; Arlery, 1979 ; Kessler, 1986, in Jeannet, 2010). L'écart de température entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid va de 16,6°C à 25,5°. Il est plus grand que celui observé pour les stations françaises, qui ont un écart entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid inférieur à 12,4°C. Néanmoins, cette UA représente l'épisode climatique le plus chaud et le plus tempéré observé à la Caune de l'Arago.

Cependant, malgré les différences environnementales observées entre les UA, on se rend compte de la présence dans les paléocommunautés d'espèces ayant des affinités environnementales opposées. Par exemple, on retrouve souvent *Microtus gregalis*, une espèce des steppes continentales, associée à *Iberomys mediterraneus*, une espèce méditerranéenne. Ceci vient compliquer l'interprétation paléoenvironnementale car cela forme des communautés non-analogues. Celles-ci sont fréquentes dans le remplissage de la Caune de l'Arago (Hanquet & Desclaux, 2011 ; Lebreton *et al.*, 2016). Elles correspondent à des associations de taxons n'ayant pas d'équivalent actuel (Graham, 1985). Ces communautés observées sur les sites archéologiques tout au long du Pléistocène peuvent résulter de différents facteurs :

- Elles peuvent correspondre à une réalité paléoécologique et sont alors affiliées à un paléoenvironnement qu'on ne retrouve pas actuellement (Guthrie & van Kolfschoten, 2000). C'est, par exemple, le cas durant le LGM avec l'existence de la steppe à mammoths, un environnement qu'on ne retrouve plus actuellement et qui abrite des communautés qui à l'heure actuelle paraissent non-analogues (Guthrie, 1982 ; 2001). Des sites contemporains de la Caune de l'Arago présentent aussi ce type de communautés avec une cooccurrence d'espèces affiliées aux milieux froids et d'autres affiliées à des environnements plus chauds.

C'est le cas de Boxgrove ou Visogliano (Roberts *et al.*, 1995 ; Roberts & Parfitt, 1999 ; Abbazzi *et al.*, 2000 ; Falguères *et al.*, 2008)

- Elles peuvent également correspondre, dans une certaine mesure, à une zone de contact entre deux influences climatiques. La Caune de l'Arago est située entre deux zones ayant une influence climatique forte. Les Pyrénées, qui correspondent à une zone continentale située en altitude, sont susceptibles d'avoir servi de zone refuge pour les espèces froides durant les phases tempérées. Le littoral méditerranéen, lui, correspond à une zone au climat plus clément et peut avoir servi de refuge aux espèces tempérées durant les périodes froides (Bennet & Provan, 2008 ; Stewart *et al.*, 2010 ; Foury *et al.*, 2016 ; Royer *et al.*, 2016). De nombreux types de climat sont actuellement présents dans la proximité de la Caune de l'Arago. On peut en décompter 5 dans un rayon de 50 km autour du site : le climat semi-continentale, le climat océanique altéré, le climat méditerranéen altéré, le climat du Bassin du Sud-Ouest et le climat méditerranéen franc (fig. 77). Ceci se traduit par une forte intrication de communautés observée à l'heure actuelle avec des espèces méditerranéennes (*Microtus duodecimcostatus*, *Suncus etruscus*) remontant haut dans les vallées et des espèces de milieu froid et généralement exclues du biome méditerranéen (*Sorex araneus*, *Clethrionomys glareolus*) descendant dans les plaines littorales (Fons *et al.*, 1980). Cette proximité des communautés animales peut avoir deux conséquences, non exclusives. La première est un enregistrement de deux communautés différentes sans changement climatique. Le seul fait des variations saisonnières peut impacter la répartition des espèces et rendre possible la présence de différentes communautés au sein d'un même enregistrement. La deuxième est liée au temps d'enregistrement ou « *time-averaging* ». Selon cette hypothèse, les paléocommunautés observées dans un niveau archéologique proviendraient d'un enregistrement ayant opéré sur un temps long, ce qui aurait eu pour conséquence d'augmenter la paléobiodiversité de façon notoire (Fürsich & Aberhan, 1990 ; Denys, 1997). Ce phénomène est accru par la proximité des communautés qui permet des phases de colonisation rapide. Ainsi, même les changements climatiques faibles seraient enregistrés, sans pour autant être discernables. Plus le temps d'enregistrement est long, plus le risque de mélange est grand.

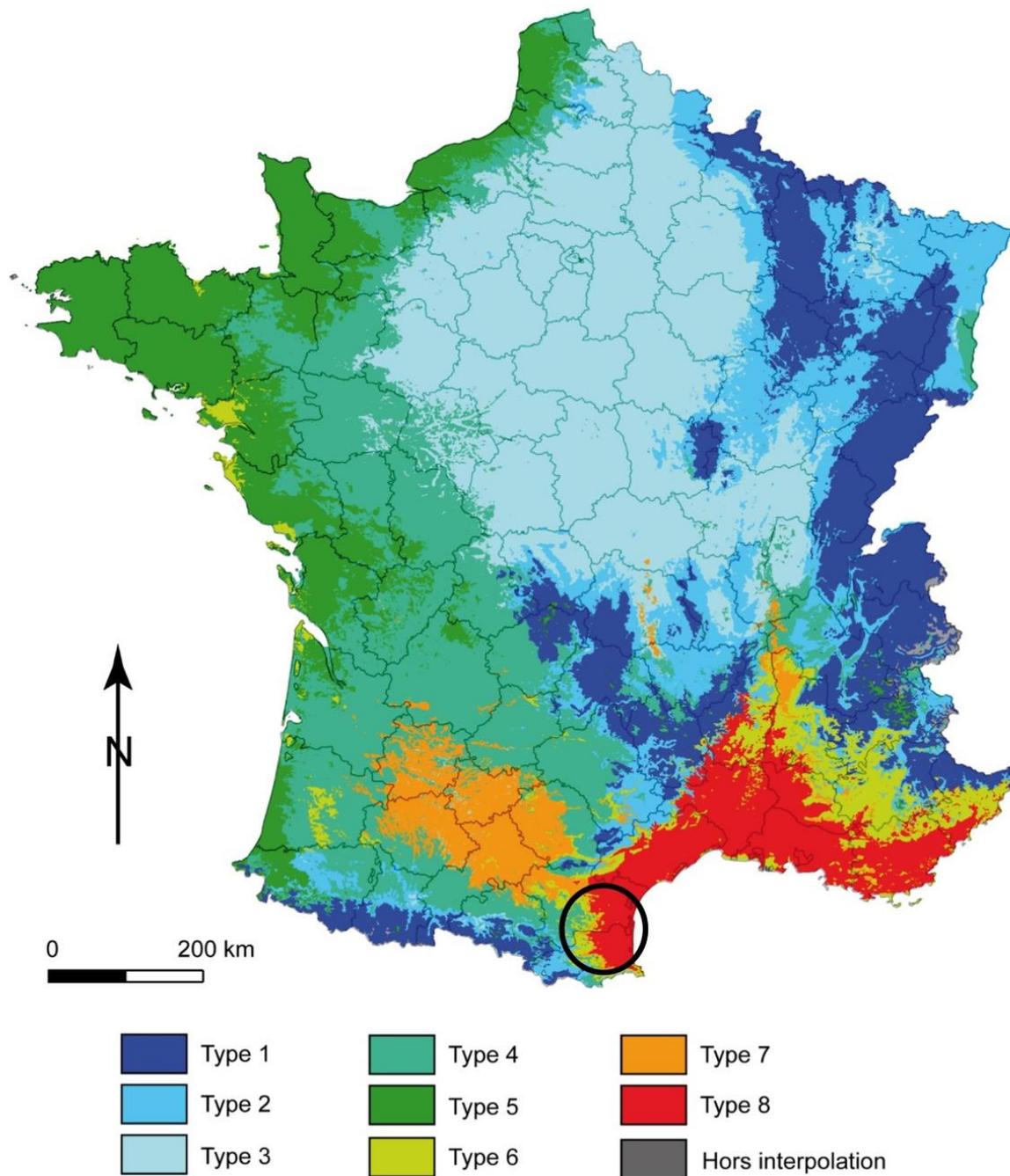


Figure 77 : Carte des climats de France d'après Joly *et al* (2010). T1 : climats de montagne ; T2 : climat semi-continental et climat des marges montagnardes ; T3 : climat océanique dégradé des plaines du Centre et du Nord ; T4 : climat océanique altéré ; T5 : climat océanique franc ; T6 : climat méditerranéen altéré ; T7 : climat du Bassin du Sud-Ouest ; T8 : climat méditerranéen franc. Le cercle noir regroupe les différents climats dans un rayon de 50 km de la Caune de l'Arago.

Apport des autres proxies

Ensemble III

Cet ensemble est caractérisé par des sables grossiers lités, apportés par des vents violents à l'entrée de la grotte, mais déposés par ruissellement à l'intérieur de la grotte à la faveur de périodes humides (Lumley *et al.*, 1984).

La palynologie montre que les poacées et les astéracées sont bien représentées, reflétant d'importants espaces découverts mis en place sous un climat rigoureux, notamment dans l'UA E. Pour l'UA G, en plus des espèces caractéristiques des climats froids, des taxons méditerranéens et thermophiles y sont abondamment retrouvés (Renault-Miskovsky, 1981 ; Lartigot, 2007). Ceci peut être dû à la prise en compte de l'UA G dans sa globalité.

Pour les grands mammifères, on retrouve la présence d'espèces boréales : le boeuf musqué (*Praeovibus priscus*), le renne (*Rangifer tarandus*) et le chamois (*Rupicapra aff. pyrenaica*). Le rhinocéros de prairie (*Stephanorhinus hemitoechus*), le bison des steppes (*Bison priscus*) et l'argali (*Ovis ammon antiqua*) sont également abondants. On retrouve également des taxons tempérés et forestiers (*Cervus elaphus*, *Dama clactoniana*) présents dans les UA G et D (Moigne *et al.*, 2006). Pour ce qui est de l'UA G, à son sommet (sous-UA G1 et G2), on observe une bonne représentation des espèces de milieux ouverts et froids (*Praeovibus priscus* et *Rangifer tarandus*. notamment), tandis qu'à sa base (G3 et G4), les taxons caractéristiques des milieux fermés et tempérés (*Cervus elaphus* par exemple) sont mieux représentés (Lumley H. de, 2015).

L'herpétofaune renvoie à des conditions climatiques fraîches et à un paysage ouvert. Il est observé que l'UA G présente des taxons d'affinité continentale d'une part (*Bufo bufo* et *Natrix natrix*) ainsi que des taxons thermophiles et méditerranéens d'autre part (*Rhinechis scalaris*, *Pelobates cultripes*). Les paramètres climatiques obtenus suivent les mêmes variations que pour les petits mammifères. Cependant, avec les méthodes du MCR (Mutual Climatic Range) et de l'Ecologie Quantifiée, les températures moyennes annuelles sont beaucoup plus élevées (entre 12°C et 14,6°C) que les valeurs déterminées dans cette étude avec les petits mammifères (inférieures à 8,3°C) (Manzano, 2015)

Ceci souligne l'aspect dichotomique de l'UA G. L'herpétofaune pourrait apporter des informations intéressantes en suivant les délimitations archéostratigraphiques récentes (G1, G2, G3 et G4) (Lumley H. de, 2015). Cela permettrait d'avaliser le décalage entre les

ensembles III et II (basés sur les données sédimentologiques) et les phases climatiques dont la limite se situerait entre G2 et G3.

Ensemble II

Les sédiments sont constitués de limons sablo-argileux déposés par ruissellement lors d'une période tempérée humide (Lumley *et al.*, 1984).

L'étude palynologique montre la présence d'un couvert arboré important, avec la présence de taxons thermophiles, et dominé par les pins méditerranéens. Ceci renvoie à l'image d'un climat tempéré et humide (Renault-Miskovsky, 1995).

Pour les grands mammifères, la présence du cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et du daim (*Dama clactoniana*) renvoie à un milieu forestier tempéré et humide. Cependant, le renne est rare mais présent. (Moigne *et al.*, 2006 ; Magniez *et al.*, 2013)

L'herpétofaune est marquée par une meilleure représentation des taxons méditerranéens et thermophiles, ce qui suggère une amélioration climatique comparée aux autres ensembles. Les paramètres climatiques obtenus suivent les mêmes variations que pour les petits mammifères. Cependant, avec les méthodes du MCR (Mutual Climatic Range) et de l'Ecologie Quantifiée, les températures moyennes annuelles sont beaucoup plus élevées (entre 12°C et 14,7°C) que les valeurs déterminées avec les petits mammifères (inférieures à 7,8°C) (Manzano, 2015).

Ensemble I

La sédimentologie de ces UA est composée de sables grossiers lités vraisemblablement déposés lors d'une phase froide et sous l'effet de vents violents (Lumley *et al.*, 1984).

Seuls la base et le sommet de cet ensemble ont livré des pollens. Ils indiquent la présence d'une steppe à poacées et à astéracées caractéristique d'un climat froid et sec et témoignent d'un faible couvert arboré composé de pins et de genévriers (Renault-Miskovsky, 1981, 1995 ; Lartigot, 2007).

Les grands mammifères sont dominés par la présence du renne (*Rangifer tarandus*), de l'argali (*Ovis ammon antiqua*) et du thar (*Hemitragus bonali*). Ils renvoient l'image d'un milieu découvert sous climat froid, de même que la présence du cheval de Mosbach (*Equus ferus mosbachensis*) et du renard polaire (*Vulpes praeglacialis*) (Moigne *et al.*, 2006).

Pour ce qui est de l'herpétofaune, cet ensemble présente des taxons d'affinité continentale (*Rana temporaria* et *Coronella austriaca*) ou thermophiles modérés, pionniers et ubiquistes

tels que *Pelodytes punctatus* ou *Bufo calamita*. Ces espèces indiquent des conditions climatiques fraîches avec un paysage découvert et sec. Les paramètres climatiques obtenus suivent les mêmes variations que pour les petits mammifères. Cependant, avec les méthodes du MCR (Mutual Climatic Range) et de l'Écologie Quantifiée, les températures moyennes annuelles sont beaucoup plus élevées (entre 9,3°C et 14°C) que les valeurs déterminées d'après les petits mammifères (inférieures à 8,6°C) (Manzano, 2015).

L'UA R

L'utilisation d'autres proxys est compliquée car cette UA a été mise au jour récemment. On peut noter la présence d'une mandibule de daim, *Dama cf clactoniana* (P. Magniez, communication personnelle) et d'une phalange de chat sauvage *Felis silvestris* (A. Testu, communication personnelle) qui renforcent l'image d'un paysage fermé et d'un climat plus doux et plus tempéré.

Corrélation aux courbes isotopiques

Peu de sites ayant livré des restes de petits vertébrés sont contemporains du Complexe moyen de la Caune de l'Arago (SIM 12, 13 et 14). Il y a Visogliano (Italie), corrélé aux SIM 13 à 10 (Falguères *et al.*, 2008) et dont les niveaux moyens et supérieurs (*middle to upper levels*) présentent des similitudes avec les ensembles froids (I et III) du complexe moyen (*Ochotona pusilla*, *Allocricetus bursae*, *Microtus gregalis*, *Citellus* sp.) (Abbazzi *et al.*, 2000). Boxgrove (Royaume-Uni), corrélé au SIM 13 (Robert *et al.*, 1995), possède quelques espèces en commun avec la Caune de l'Arago (*Arvicola cantiana*, *Microtus gregalis*, *Microtus arvalis/agrestis*, *Microtus oeconomus*, *Pliomys episcopalis*), mais aussi des espèces exclusives (*Myopus schisticolor*, *Lemmus lemmus*, *Apodemus maastrichtiensis*, *Clethrionomys rufocanus*) (Roberts & Parfitt, 1999).

Jusqu'à présent les différents ensembles de la Caune de l'Arago ont été corrélés aux SIM 12, 13 et 14. S'il est vrai que des différences climatiques existent, le réchauffement des UA G3, G4, H, I et J semble beaucoup plus faible que ce qui est observé pour l'UA R. De plus, les valeurs de la température moyenne ont une variation faible entre les différentes UA (excepté l'UA R). Ceci peut laisser supposer que le réchauffement observé au sein des UA G3, G4, H, I et J correspond plutôt à un interstade qu'à un interglaciaire. Les datations de l'ensemble I à 532 +/- 106 ka (Falguères *et al.*, 2015) ne permettent pas de trancher entre l'une ou l'autre des hypothèses. Si c'est effectivement un interstade, le temps d'enregistrement du complexe moyen se limiterait au SIM 12.

Les deux hypothèses sont présentées ci-dessous.

Hypothèse 1

C'est l'interprétation historique du remplissage du complexe moyen (Lumley *et al.*, 1984). Les datations de l'ensemble III sont assez précises, avec l'UA F à 392+/-43 ka et l'UA G à 438 +/- 31ka (Falguères *et al.*, 2015). Correspondant à une phase froide, il est corrélé au SIM 12. L'ensemble II est corrélé au SIM 13 et l'ensemble I au SIM 14. L'UA R correspondrait, soit à un interstadiaire du SIM 14, soit au SIM 15 (Lebreton *et al.*, 2016) (fig. 78). Si on se base sur cette hypothèse, le remplissage se fait sur un temps long. Cela augmente la probabilité que la présence de communautés non-analogues dans le remplissage soit due aux variations climatiques interstades. Comme on peut le voir sur la courbe LR04, le SIM 13 ne possède pas un signal fort. Il peut donc y avoir une persistance des espèces affiliées aux milieux froids dans les Pyrénées pendant les périodes les plus chaudes, les variations interstadiiaires permettant une recolonisation depuis ce refuge (Stewart *et al.*, 2010). Ceci pourrait expliquer les faibles différences dans la composition des paléocommunautés entre les ensembles I, III et l'ensemble II. L'UA R, qui est caractérisée par l'absence des espèces affiliées aux milieux froids, pourrait correspondre au début du SIM 15 qui, lui, présente un réchauffement plus marqué sur la courbe LR04.

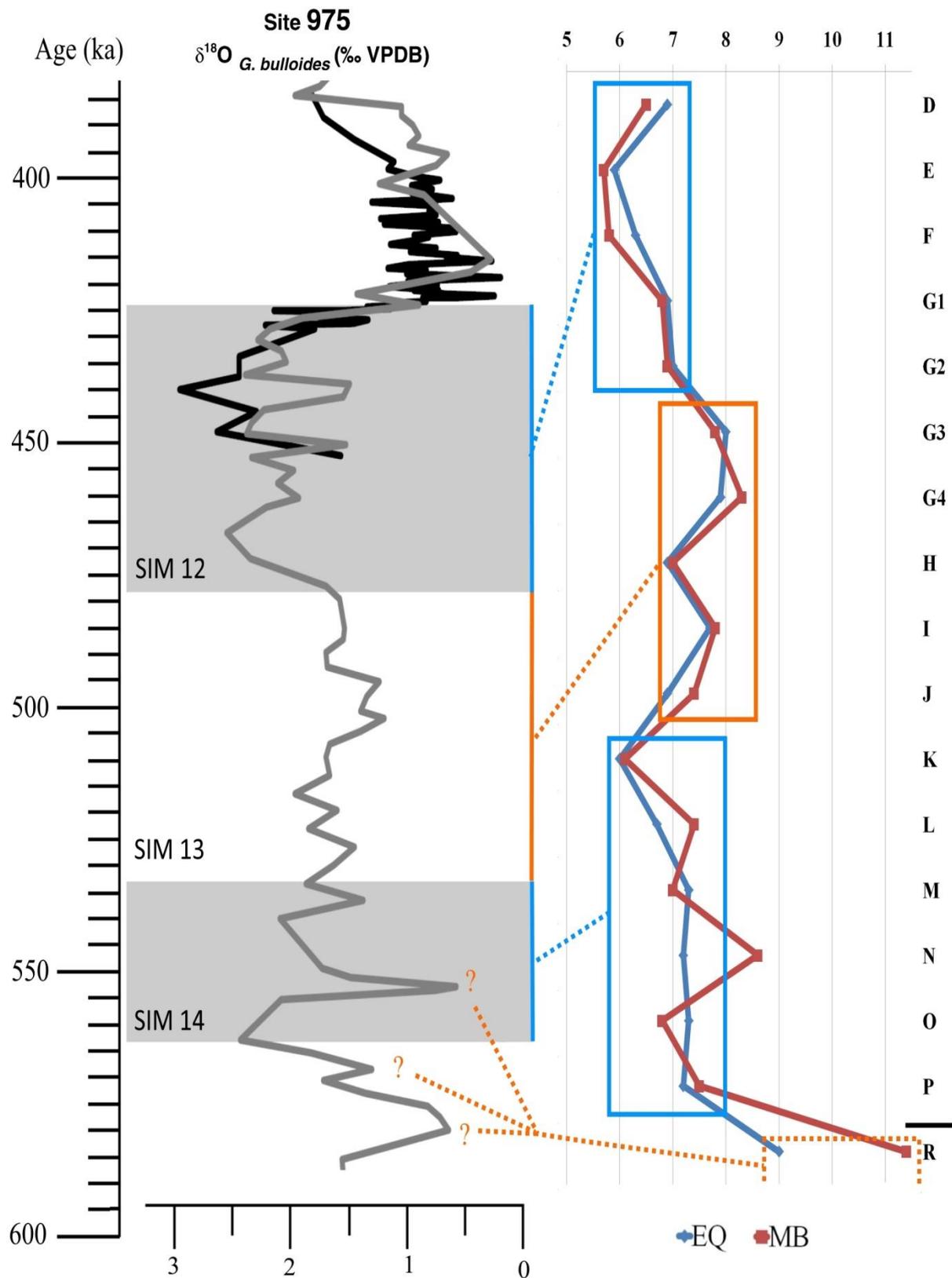


Figure 78 : Corrélation entre les SIM et les UA de la Caune de l'Arago selon l'hypothèse 1. A gauche, la courbe de l'enregistrement du $\delta^{18}\text{O}$ du site 975 de Pierre *et al.* (1999) recalibrée par Lourens (2004) (en gris) et de Kandiano *et al.* (2012) (modifiée d'après Girone *et al.*, 2013). A droite, les variations de la température annuelle moyenne ($^{\circ}\text{C}$) calculée à la Caune de l'Arago, EQ (méthode d'Ecologie Quantifiée), MB (Modèle Bioclimatique).

Hypothèse 2

L'autre possibilité serait que les ensembles I, II et III se soient déposés au cours du SIM 12 (fig. 79). L'ensemble II correspondrait à un adoucissement interstadiaire. Ceci expliquerait la persistance d'espèces ayant des affinités avec les milieux froids. La présence d'espèces liées au milieu tempéré proviendrait de la proximité du rivage méditerranéen servant de refuge durant les périodes froides. Etant donné que le remplissage se fait sur un temps plus court que pour la première hypothèse, il y a, comparé à celle-ci, une plus faible probabilité que la présence de communautés non-analogues dans le remplissage soit due aux variations climatiques interstades. Appartenant au même stade glaciaire, ceci explique les faibles variations dans la composition des paléocommunautés, ainsi que la différence avec l'UA R qui représente un vrai interglaciaire, avec une absence des espèces liées aux milieux froids comme *Microtus gregalis* ou *Microtus oeconomus*.

Pour expliquer la présence des communautés non-analogues, ces deux hypothèses font varier le temps d'enregistrement et n'influent que sur la possibilité d'enregistrer différents épisodes climatiques. Par contre, elles n'ont aucun impact sur les autres explications possibles des communautés non-analogues, à savoir la possibilité d'un biotope n'existant plus actuellement ou l'intrication des communautés due à l'influence climatique de la Méditerranée et des Pyrénées.

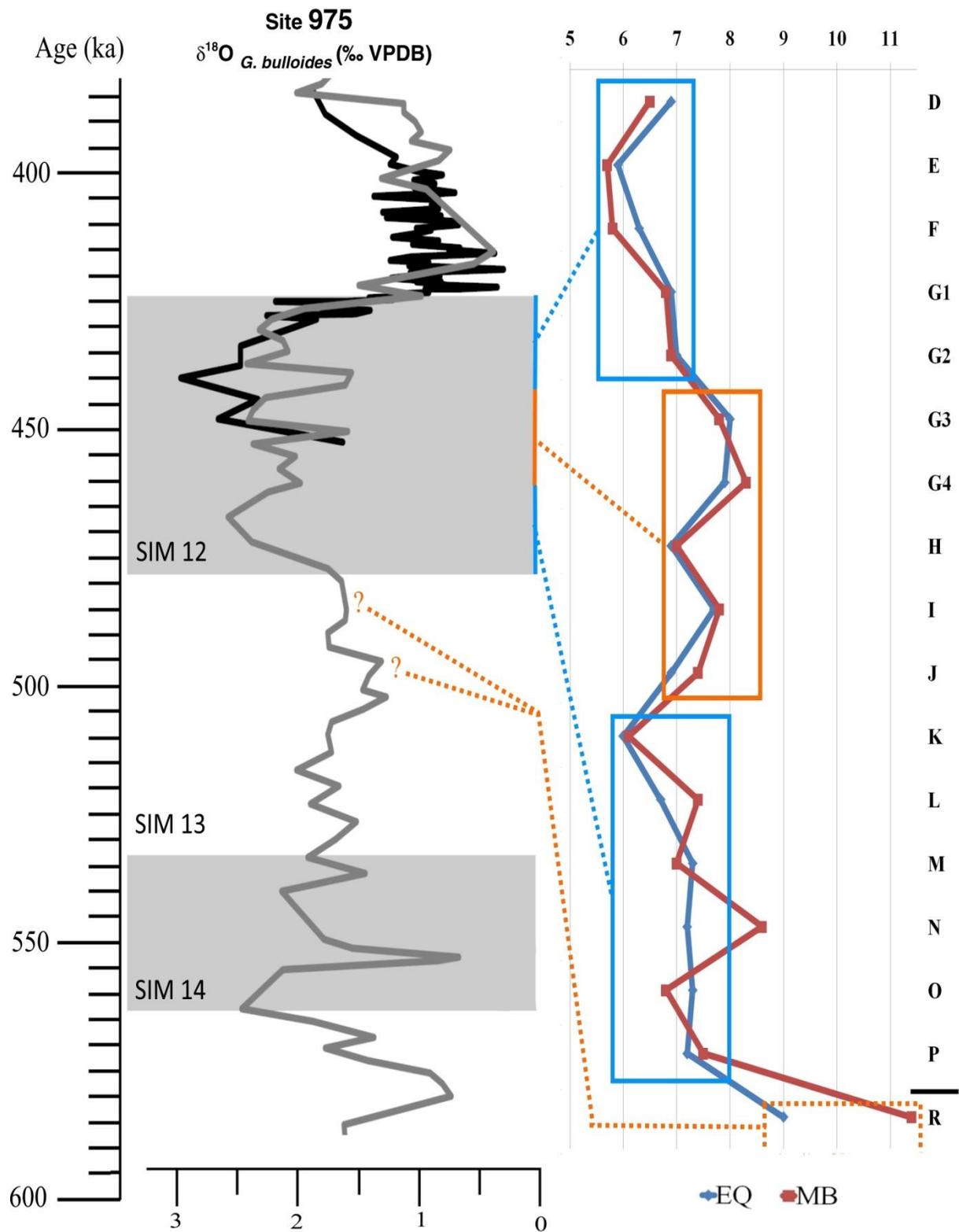


Figure 79 : Corrélation entre les SIM et les UA de la Caune de l'Arago selon l'hypothèse 2. A gauche, la courbe de l'enregistrement du $\delta^{18}O$ du site 975 de Pierre *et al.* (1999) recalibrée par Lourens (2004) (en gris) et de Kandiano *et al.* (2012) (modifiée d'après Girone *et al.*, 2013). A droite, les variations de la température annuelle moyenne (C°) calculée à la Caune de l'Arago, EQ (méthode d'Ecologie Quantifiée), MB (Modèle Bioclimatique).

4.2.3 Avantages et limites des méthodes de reconstitutions paléoenvironnementale appliquées aux sites archéologiques

L'utilisation de méthodes quantitatives est sujette à caution. L'abondance d'une espèce, même sans biais taphonomique, dépend également de sa prolificité (stratégie K ou B ») et de son mode de vie plus ou moins abrité (Jeannet, 2010). De nombreuses espèces de rongeurs, notamment les lemmings, possèdent une dynamique de population particulière avec des cycles de prolifération (Hestbeck, 1982). C'est pour cela que cette méthode n'a pas été appliquée sur le site de Roc-en-Pail, en plus du biais d'accumulation propre au prédateur. Pour la Caune de l'Arago, on peut se poser la question de la sur-représentation du milieu « steppe aride », celui-ci est dominant dans toutes les UA, excepté G4. Néanmoins, il permet d'observer des variations qui se retrouvent avec d'autres méthodes (reconstitution de la paléotempérature), notamment sur l'aspect de l'amélioration climatique des UA G3 et G4. Pour les méthodes qualitatives de reconstitution du paysage, il y a un lissage des variations entre les UA. Pour le cas de la Caune de l'Arago, les proportions de l'environnement sont globalement similaires pour toutes les UA, aussi bien par la méthode de l'ITH que par celle de l'IRC. Il est possible que les variations environnementales soient peu intenses. Après tout, les variations observées sur la température moyenne sont de 2°C pour les UA des ensembles I, II et III de la Caune de l'Arago. Mais d'une part, même si les variations sont faibles, elles sont bien présentes et confirmées par les autres proxys. D'autre part, cette méthode possède ses propres limites. En effet, si les variations observées sont faibles, cela peut venir du grand nombre d'espèces ubiquistes, ou d'espèces fossiles avec des affinités environnementales peu caractérisées. Ces deux cas de figure vont venir ajouter de la valeur à de nombreux environnements, si bien que les variations apportées par des espèces avec des affinités strictes pour un certain type d'environnement vont être tamponnées. Par ailleurs, pour la méthode de l'IRC, on observe que le paysage dominant est la « forêt décidue », pour l'ensemble des UA de la Caune de l'Arago mais aussi pour les US de Roc-en-Pail. Ceci est sous doute dû à *Microtus arvalis* à qui est attribuée une valeur de 1 pour ce zonobiome. Pourtant, *Microtus arvalis* est une espèce ubiquiste qui se retrouve dans les plaines continentales jusqu'au centre de la Russie (d'après Gileva *et al.*, 1996, in Wilson & Reeder, 2005). De plus, comme le milieu tempéré est peu exclusif, de nombreuses espèces peuvent s'y retrouver même si cela représente une petite part de leur aire de répartition. Comme les valeurs se distribuent

équitablement au sein des zonobiomes, de nombreuses espèces participent à la représentation de cet environnement. Ceci explique sa sur-représentation.

Sans être liées aux méthodes employées, il existe aussi des difficultés concernant la reconstitution du paléopaysage :

- Les reconstitutions dépendent des environnements actuels et servent de point de comparaison. Or, il a été démontré pour la période du LGM l'existence de la steppe à mammoths, un environnement que l'on ne retrouve plus actuellement (Guthrie, 1982 ; 2001). L'existence de paysages et d'environnements n'ayant pas leurs équivalents actuellement est à prendre en compte.

- Il faut également prendre en compte les données géomorphologiques. Ceci est particulièrement vrai pour la Caune de l'Arago où les alentours présentent un relief escarpé. C'est un facteur qui va structurer le paysage et créer une diversité de biotopes. Actuellement, on observe des variations entre les versants ensoleillés et les versants ombrés concernant la répartition des micromammifères (Fons *et al.*, 1980). De plus, que ce soit pour la Caune de l'Arago ou pour Roc-en-Pail, la paléocommunauté de petits vertébrés est influencée par la présence d'une rivière à proximité.

- On considère les paysages comme des entités fixes. Or, certains environnements, comme le milieu méditerranéen, ne correspondent pas à un paysage figé, notamment du fait des incendies, qui constituent un paramètre important de ce milieu. Ils vont structurer le paysage et mettre en place une dynamique de succession des communautés végétales (Naveh, 1975).

Pour ce qui est des méthodes de reconstitution des paramètres paléoclimatiques, la méthode d'Ecologie Quantifiée et le Modèle Bioclimatique donnent des valeurs de température moyenne assez similaires et qui suivent les mêmes tendances. On peut juste noter un petit écart sur la valeur de l'UA N avec le Modèle Bioclimatique. Ceci peut être dû au faible nombre d'espèces dans cette UA et résulter d'un biais d'enregistrement.

Pour la méthode des fonctions de transfert, l'interprétation est sujette à caution et ses limites ont déjà été discutées (Stoetzel & Montuire, 2016). Si cette méthode fonctionne bien de manière globale, son application locale est peu fiable. C'est particulièrement le cas pour la Caune de l'Arago, qui présente une grande diversité spécifique. Cette diversité, qui peut être taphonomique ou correspondre à une réalité écologique, ne permet pas de se baser sur cette méthode pour la reconstitution de la température.

En ce qui concerne les écarts entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid, on observe toujours un écart plus grand pour la méthode d'Ecologie Quantifiée que pour le Modèle Bioclimatique. Il est donc difficile de se baser sur les valeurs de l'une ou de l'autre méthode, d'autant que, pour la Caune de l'Arago et Roc-en-Pail, les variations entre les UA/US sont très faibles. Il en va de même pour le paramètre des précipitations moyennes annuelles. L'écart observé entre les deux méthodes est très élevé et les variations entre les UA/US sont très faibles. Aucune réelle tendance ne peut être distinguée. De plus, ce paramètre climatique doit être pris avec du recul. En effet, si la quantité annuelle des précipitations est un facteur structurant du climat, la répartition de ces pluies durant l'année l'est tout autant.

D'une manière plus générale, les analyses qualitatives, en ne se basant que sur la présence/absence des espèces, peuvent être sujettes à différents biais taphonomiques (time-averaging, infiltration du matériel, individualisation des UA). Une fois le biais lié à l'agent accumulateur déterminé, il peut être intéressant de les coupler avec des méthodes quantitatives.

4.2.4 Conclusions des analyses paléoenvironnementales

Le croisement de méthodes quantitative et qualitative permet une approche plus précise des paléoenvironnements. Pour le site de Roc-en-Pail, le signal environnemental est clair, le climat est froid mais avec des variations saisonnières faibles et le paysage est majoritairement ouvert, de type steppe/tundra. S'il y a une présence forestière, elle est limitée dans les fonds de vallée, plus humides. Cette phase froide correspond probablement à la fin du SIM 4.

Pour la Caune de l'Arago, le signal environnemental est plus diffus. Cela peut être dû au temps d'enregistrement et/ou à la localisation du site, soumis à deux influences climatiques, la Méditerranée et les Pyrénées. Néanmoins, différentes phases climatiques peuvent être déterminées. L'ensemble I et l'ensemble III correspondent à des phases froides avec un paysage majoritairement ouvert. L'ensemble II et l'UA R correspondent à des phases plus douces et renvoient l'image d'un paysage plus fermé. La subdivision de l'UA G montre qu'au sein de sa séquence une transition climatique s'opère. Le sommet composé des UA G1 et G2 marque un net refroidissement et se rapproche de ce qui est observé dans l'ensemble III. La base, composée de l'UA G3 et G4, est similaire à ce qui est observé pour l'ensemble II. Il paraît logique de placer la limite entre l'ensemble II et l'ensemble III au niveau de cette transition, c'est-à-dire entre l'UA G3 et l'UA G2. Les ensembles I, II et III ont respectivement été corrélés aux SIM 14, 13 et 12. Cependant, il est tout à fait possible que les ensembles I, II et III ne fassent que partie du SIM 12. Actuellement, aucun moyen de trancher entre les deux hypothèses n'existe. Une datation plus précise de l'ensemble I et même de l'ensemble II pourrait permettre de répondre à cette question. Quant à l'UA R, elle correspond à la phase la plus chaude et ne possède pas d'espèces affiliées à des environnements froids. Selon la première hypothèse, elle pourrait être rattachée au SIM 15 et, selon la seconde, au SIM 13.

Synthèse générale

L'expérimentation sur le piétinement et le référentiel sur l'altération superficielle en système karstique apporte des informations supplémentaires sur les processus post-dépositionnels. L'expérimentation du piétinement met en avant l'aspect biaisé du taux d'isolement des dents de rongeurs, car celui-ci va être plus dépendant du taxon (Murinae/Arvicolinae) que du taux de fragmentation. L'accumulation de la grotte Tempiette, qui sert de référentiel en système karstique, met en évidence des traces d'altération superficielle post-dépositionnelle liée à l'environnement karstique. Si certaines de ces altérations sont assez spécifiques, d'autres, observées sur les fémurs, sont difficilement différenciables de celles observées dans les coprocénoses. Ceci oblige à prendre du recul par rapport à l'analyse des marques de digestion sur les restes post-crâniens.

L'analyse multi-taxons permet une meilleure interprétation de ces accumulations en offrant la possibilité de croiser différentes informations pour la détermination de l'agent accumulateur. Cependant, le faible nombre de référentiels constitue une limite à cette méthode. Le référentiel établi sur le grand-duc (*Bubo bubo*) dans cette étude permet de pallier à cette faiblesse. Parmi les différentes variables utilisées pour décrire cette accumulation, toutes ne sont pas directement dépendantes du prédateur. C'est le cas de la représentation différentielle des différents segments squelettiques et de la représentation squelettique (abondance relative) qui, soit présentent une très forte variabilité (notamment pour les oiseaux), soit dépendent directement de la robustesse des éléments. Si, par le biais des processus post-dépositionnels, la robustesse des ossements est connue pour être un facteur de la représentation squelettique, elle joue également un rôle important dans les phases dépositionnelles et de pré-enfouissement. Avec ces variables, il est difficile d'observer un quelconque signal spécifique au prédateur. Par contre, l'altération due à la digestion ainsi que la composition taxonomique (qui permet de définir la diversité et la taille des proies consommées) permettent aisément de le caractériser. Mais, seul le développement de référentiels multi-taxons sur de grands échantillons et pour l'ensemble des prédateurs rendra possible l'exploitation de tout le potentiel de cette approche. Néanmoins, son application sur les sites archéologiques apporte une meilleure caractérisation de l'agent accumulateur principal.

En ce qui concerne le site de Roc-en-Pail, la présence de proies de relativement grande taille permet d'éliminer certains prédateurs comme agent accumulateur principal, laissant le choix

entre le hibou moyen-duc (*Asio otus*) et le harfang des neiges (*Bubo scandiacus*). Ces deux prédateurs chassent habituellement en terrain ouvert, ce qui peut expliquer la surreprésentation du campagnol des champs/agreste (*Microtus arvalis/agrestis*), du campagnol des hauteurs (*Microtus gregalis*) et du lemming à collier (*Dicrostonyx torquatus*) dans les trois US étudiés (US 209, 303 et 304). Une fois ce biais appréhendé, les données paléoécologiques indiquent la présence d'un climat froid avec un paysage ouvert de type steppe/toundra. La présence du campagnol terrestre (*Arvicola amphibius*) pourrait provenir de la présence de zones humides en fond de vallée, celles-ci étant potentiellement arborées. Ce climat froid correspond davantage aux affinités écologiques du harfang des neiges. Cette phase froide correspond probablement à la fin du SIM 4.

Pour la Caune de l'Arago, cette approche multi-taxons a permis de préciser le rôle du grand-duc dans l'accumulation des petits vertébrés de l'UA P. Pour l'UA R, l'analyse taphonomique des différents taxons, et en particulier la forte proportion de proies de relativement grande taille dans l'accumulation a permis de caractériser là aussi le rôle du grand-duc comme agent accumulateur principal. L'analyse taphonomique de la mésofaune a également permis de mettre en évidence une exploitation anthropique du petit gibier (castor, lagomorphe). Ces animaux ne correspondent pas à des proies préférentielles, ils représentent seulement un petit pourcentage de l'ensemble des animaux exploités par les Hommes à la Caune de l'Arago. Néanmoins, cette exploitation se retrouve dans trois UA (G4, J et Q), ce qui démontre que ce n'est pas une pratique exceptionnelle. Ainsi, l'utilisation de petit gibier au Paléolithique inférieur, bien qu'occasionnelle, est présente, d'où l'importance de déterminer l'origine de l'apport du petit gibier, même pour des sites relativement anciens. Même si les biais de représentation sont minimes pour les UA de la Caune de l'Arago, le signal environnemental est plus diffus. Cela peut être dû au temps d'enregistrement et/ou à la localisation du site, soumis à deux influences climatiques très différentes, la Méditerranée et les Pyrénées. Néanmoins, différentes phases climatiques peuvent être déterminées. L'ensemble I et l'ensemble III correspondent à des phases froides avec un paysage majoritairement ouvert. L'ensemble II et l'UA R correspondent à des phases plus douces et renvoient l'image d'un paysage plus fermé. La subdivision de l'UA G montre qu'au sein de sa séquence, une transition climatique s'opère. Le sommet composé des UA G1 et G2 marque un net refroidissement et se rapproche de ce qui est observé dans l'ensemble III. La base, composée de l'UA G3 et G4, est similaire à ce qui est observé pour l'ensemble II. Il semble logique de placer la limite entre l'ensemble II et l'ensemble III au niveau de cette transition, c'est-à-dire entre l'UA G3 et l'UA G2. Les ensembles I, II et III ont respectivement été corrélés aux SIM

14, 13 et 12. Cependant, il est tout à fait possible que les ensembles I, II et III ne fassent partie que du SIM 12. Actuellement, il ne n'est pas possible de choisir entre les deux hypothèses. Une datation plus précise de l'ensemble I et même de l'ensemble II pourrait permettre de répondre à cette question. Quant à l'UA R, elle correspond à la phase la plus chaude, et ne possède pas d'espèces affiliées à des environnements froids. Selon la première hypothèse, elle pourrait être rattachée au SIM 15 et, selon la seconde, au SIM 13.

Conclusions et perspectives

Les accumulations de petits vertébrés sur les sites archéologiques résultent de processus complexes. De leur mode de déposition par un ou plusieurs agents accumulateurs, en passant par les phénomènes post-dépositionnels, de nombreux facteurs viennent modifier ces assemblages et sont susceptibles de les biaiser. La compréhension de ces biais est nécessaire avant toute interprétation paléoenvironnementale.

Les analyses taphonomiques sont nécessaires pour mettre en évidence les biais de représentativité comme c'est le cas pour le site de Roc-en-Pail. Les communautés de petits vertébrés renvoient à un paysage ouvert de type steppique avec un climat froid, et qui pourrait correspondre à la fin du SIM 4. Cependant, la présence de zones humides, possiblement forestières, n'est pas à négliger, celles-ci sont liées à la proximité de la Loire.

La poursuite des fouilles sur ce site permettra d'atteindre des niveaux ante-Quina, il sera alors possible d'observer les potentielles variations climatiques avec les changements technoculturels et avec les stratégies de subsistance, comme cela a été fait dans le Sud-Ouest de la France (Delpech, 1996 ; Royer *et al.*, 2013 ; Discamp *et al.*, 2011 ; Faivre *et al.*, 2014 ; Morin *et al.*, 2014 ; Castel *et al.*, 2017 ; Discamps & Royer 2017). Ce nouvel apport pour la caractérisation des variations climatiques permettra une meilleure compréhension des peuplements moustériens et leur relation avec l'environnement. Ceci est d'autant plus intéressant que le site de Roc-en-Pail se situe en limite d'aire de répartition du Moustérien de type Quina. Si l'exploitation d'oiseaux et de lagomorphes a déjà été observée pour différents sites d'occupations moustériens (Cochard *et al.*, 2012 ; Morin & Laroulandie, 2012 ; Laroulandie *et al.*, 2016) aucune observation n'est faite au sein de niveaux rapportés au Moustérien de type Quina. La seule exploitation de petit animal possible fait référence à des stries de découpe sur un tibia de renard sur le site de Jonzac (Jaubert *et al.*, 2008). L'analyse taphonomique multi-taxons appliquée sur des niveaux rapportés au Moustérien de type Quina permettra de savoir si il y a eu une exploitation du petit gibier. Cela permettra de mieux appréhender leurs stratégies de subsistance.

L'approche multi-taxons, en plus d'avoir permis de préciser l'agent accumulateur de l'UA P et de déterminer celui de l'UA R a mis en lumière une exploitation du petit gibier dans plusieurs UA de la Caune de l'Arago. Cette approche apporte de nouveaux éléments pour la

compréhension de l'exploitation des ressources carnées par les groupes humains du Pléistocène moyen. La reconstitution paléoécologique de la Caune de l'Arago est complexe à cause de la présence de communautés non analogues. Cependant, le croisement des méthodes quantitatives et qualitatives offre une vision plus claire des paléoenvironnements, bien que les variations climatiques restent délicates à interpréter. Une autre difficulté est l'appréciation du temps d'enregistrement qui rend la corrélation à des stades isotopiques compliquée. Une solution pourrait être le couplage de l'approche multi-taxons avec les outils de la sédimentologie et de la micromorphologie pourrait procurer un avantage dans la compréhension de la mise en place des accumulations de petits vertébrés et, dans un sens plus large, de la mise en place des sites archéologiques. Cette approche permettrait, dans certains cas, d'aider à l'identification de différentes phases d'accumulation, permettant d'appréhender le temps de déposition dans les accumulations de petits vertébrés. La richesse du remplissage de la Caune de l'Arago rend ce site particulièrement intéressant pour le développement et l'application de nouvelles méthodologies.

L'exploitation du petit gibier est confirmée à la dans ce site et permet de préciser son rôle dans l'alimentation des groupes humains du Paléolithique inférieur. Toutefois il est nécessaire d'étendre l'étude taphonomique des lagomorphes et des oiseaux à l'ensemble du site afin de déterminer la part de l'apport anthropique et la part des autres prédateurs (rapaces et/ou petits carnivores).

La compréhension d'une accumulation dans son ensemble par une approche multi-taxons permet une identification fine du prédateur même avec peu de variables, telles que la composition taxonomique et l'altération superficielle. Cela diffère des approches précédentes qui consistaient à multiplier les variables sur un seul taxon. De nombreuses variables, comme la représentation squelettique, la fragmentation et le taux d'isolement des dents sont peu significatives en contexte archéologique dû aux phénomènes post-dépositionnels. Le développement de référentiels multi-taxons, comme celui réalisé dans cette étude sur un assemblage de grand-duc, permettra d'établir de nouveaux points de comparaison pour la détermination de l'agent accumulateur principal. Une des difficultés de la création de ces référentiels vient de la taille de l'échantillon. Le nombre de restes de chaque taxons peut être très variable dans une accumulation donc, dans certain cas, ne pas être représentatif. Il est nécessaire d'étudier des accumulations de grande taille, de préférence correspondant à une accumulation naturelle. Une autre difficulté est de trouver un élément squelettique comparable entre les taxons. Les humérus et les fémurs ont été proposés par Denys *et al.*

(2017), ils correspondent en effet à l'élément comparable le plus similaire pour les rongeurs, lagomorphes, oiseaux, sauriens et amphibiens. Cependant, ils restent plus sensibles aux altérations post-dépositionnelles que les dents et sont donc plus sujets aux biais de représentation. De plus, pour les oiseaux et les amphibiens, les restes peuvent provenir d'individus morts *in situ* et cela peut abaisser le taux de digestion. Seule la multiplication des référentiels avec des approches similaires permettra d'appréhender ces difficultés. Ainsi, l'approche multi-taxons permettra des interprétations taphonomiques, paléoenvironnementales et archéozoologiques plus fines.

Références bibliographiques

- Abbassi, M., 1999. *Les Rongeurs du Sud-est de la France et de Ligurie: Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales*. Thèse de Doctorat en Terre, Océan, Espace. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle, 210 p.
- Abbazzi, L., Fanfani, F., Ferretti, M.P., Rook, L., Cattani, L., Masini, F., Mallegni, F., Negrino, F., Tozzi, C., 2000. New Human Remains of *Archaic Homo sapiens* and Lower Palaeolithic Industries from Visogliano (Duino Aurisina, Trieste, Italy). *Journal of Archaeological Science*, 27 (12), 1173–1186.
- Andrews, P., 1990. *Owls, cave and fossils: Predation, preservation, and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip*. Somerset, UK: University of Chicago Press, 231 p.
- Andrews, P., 2006. Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241 (3-4), 572-589.
- Andrews, P. & Nesbit-Evans, E. M. N., 1983. Small mammal bone accumulation produced by mammalian carnivores. *Paleobiology*, 9 (3), 289-307.
- Andrews, P. & Cook, J., 1985. Natural modifications to bones in a temperate setting. *Man (New series)*, 20 (4), 675-691.
- Arléry, R., 1979. *Les climats de la France*. Direction de la Météorologie Nationale, Paris, 131 p.
- Arriaza, M. C., Huguet, R., Laplana, C., Pérez-González, A., Márquez, B., Arsuaga, J. L., Baquedano, E., 2017. Lagomorph predation represented in a middle Palaeolithic level of the Navalmaíllo Rock Shelter site (Pinilla del Valle, Spain), as inferred via a new use of classical taphonomic criteria. *Quaternary International*. 436, 294-306.
- Atkinson, T. C., Briffa, K. R., Coope, M. J., Joachim, M. J., Perry, D. W., 1986. Climatic calibration of coleopteran data. In *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. Ed. Berglund, B.-E., Chichester: Wiley and Sons Ltd, 851 -859.
- Barroso Ruiz, C., Desclaux, E., Bailon, S., El Guennouni, K., Abbassi, M., 2003. La fauna de pequeños mamíferos de la Cueva del Boquete de Zafarraya. In *El Pleistoceno Superior de la Cueva del Boquete de Zafarraya*. Ed. Junta de Andalucía – Consejería de Cultura, 223-250.
- Barsky, D., 2013. The Caune de l'Arago stone industries in their stratigraphical context. *Comptes Rendus Palevol*, 12, 305-325.

- Barsky D. & Lumley, H. de, 2010. Early European Mode 2 and the stone industry from the Caune de l'Arago's archeostratigraphical levels "P". *Quaternary International*, 223-224, 71-86.
- Bayle, P. & Schauls, R., 2011. Biologie de quatre couples de grand-duc d'Europe *Bubo bubo* au Luxembourg. *Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois*, 112, 51-58.
- Behrensmeyer, A. K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4(2), 150-162.
- Behrensmeyer, A. K., Gordon, K. D., Yanagi, G. T., 1986. Trampling as a cause of bone surface damage and pseudo-cutmarks. *Nature*, 319 (6056), 768-771.
- Bennett, K. D. & Provan, J., 2008. What do we mean by 'refugia'? *Quaternary Science Reviews*. 27, 2449-2455.
- Berger, W. H. & Jansen, E., 1994. Mid-pleistocene climate shift - The Nansen connection. In *The polar oceans and their role in shaping the global environment*. Ed. Johannessen, O. M., Muench, R. D., Overland, J. E., Washington, D. C.: American Geophysical Union, 85, 295-311.
- Biadi, F. & Le Gall, A., 1993. *Le lapin de garenne. Vie Gestion et chasse d'un gibier authentique*. Paris: Office national de la chasse Hatier, 160 p.
- Biaille, M., 1904. Silex et ossements trouvés au confluent de la Loire et du Layon. In *Compte-rendu de la 32e session, Angers, 1903, Seconde partie, Notes et mémoires, Association française pour l'avancement des sciences*. Angers: Association française pour l'avancement des sciences, 862-863.
- Binford, L. R., 1981. *Bones: Ancient Men and Modern Myths*. New York: Academic Press, 320 p.
- Blain, H.-A., 2005. *Contribution de la paléoherpétofaune (Amphibia et Squamata) à la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du Pliocène supérieur au Pléistocène moyen d'Espagne*. Thèse de doctorat en Préhistoire. Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 402 p.
- Blain, H.-A., 2009. Contribution de la paléoherpétofaune (Amphibia et Squamata) à la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du Pliocène supérieur au Pléistocène moyen d'Espagne. *Treballs de Museu de Geologia de Barcelona*, 16, 39- 170.
- Blain, H.-A., Bailon, S., Cuenca-Bescós, G., 2008. The Early-Middle Pleistocene palaeoenvironmental change based on the squamate reptile and amphibian proxy at the Gran Dolina site, Atapuerca, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 261 (1-2), 177-192.

- Blain, H.-A., Bailon, S., Cuenca-Bescós, G., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M., Carbonell, E., 2009. Long-term climate record inferred from early-middle Pleistocene amphibian and squamate reptile assemblages at the Gran Dolina cave, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*, 56 (1), 55-65.
- Blasco, R., Rosell, J., Peris, J. F., Cáceres, I., Vergès, J. M., 2008. A new element of trampling: an experimental application on the Level XII faunal record of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Journal of Archaeological Science*, 35 (6), 1605-1618.
- Blasco, R. & Fernández Peris, J., 2012. A uniquely broad spectrum diet during the Middle Pleistocene at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary International*, 252, 16–31.
- Blasco, R., Rosell, J., Peris, J. F., Arsuaga, J. L., de Castro, J. M. B., Carbonell, E., 2013. Environmental availability, behavioural diversity and diet: a zooarchaeological approach from the TD10-1 sublevel of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) and Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary Science Reviews*, 70, 124-144.
- Blasco, R., Rosell, J., Smith, K. T., Maul, L. C., Sañudo, P., Barkai, R., Gopher, A., 2016a. Tortoises as a dietary supplement: A view from the Middle Pleistocene site of Qesem Cave, Israel. *Quaternary Science Reviews*, 133, 165-182.
- Blasco, R., Rosell, J., Rufà, A., Marco, A. S., Finlayson, C., 2016b. Pigeons and choughs, a usual resource for the Neanderthals in Gibraltar. *Quaternary International*, 421, 62-77.
- Blumenschine, R. J., Marean, C. W., Capaldo, S. D., 1996. Blind tests of inter-analyst correspondence and accuracy in the identification of cut marks, percussion marks, and carnivore tooth marks on bone surfaces. *Journal of Archaeological Science*, 23 (4), 493-507.
- Bocheński, Z. M., 1997. Preliminary taphonomic studies on damage to bird bones by Snowy owls *Nyctea scandiaca*, with comments on the survival of bones in palaeontological sites. *Acta zoological cracoviensia*, 40 (2), 279-292.
- Bocheński, Z. M., Tomek, T., Boev, Z. N., Mitev, I., 1993. Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the Tawny Owl (*Strix aluco*) and the Eagle Owl (*Bubo bubo*) and their taphonomic implications. *Acta zoological cracoviensia*, 36 (2), 313-328.
- Bocheński, Z. M. & Tomek, T. 1994. Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the Long-eared Owl *Asio otus* and its taphonomic implications. *Acta zoologica cracoviensia*, 37 (1), 177-190.
- Bocheński, Z. M. & Tomek, T., 1997. Preservation of bird bones: erosion versus digestion by Owls. *International Journal of Osteoarchaeology*, 7 (4), 372-387.
- Bocheński, Z. M., Korovin, V. A., Nekrasov, A. E., Tomek, T., 1997. Fragmentation of bird bones in food remains of Imperial Eagles (*Aquila heliaca*). *International Journal of Osteoarchaeology*, 7 (2), 165-171.

- Bocheński, Z. M., Huhtala, K., Jussila, P., Pulliainen, E., Tornberg, R., Tunkkari, P. S., 1998. Damage to bird bones in pellets of Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *Journal of Archaeological Science*, 25 (5), 425-433.
- Bocheński, Z. M., Huhtala, K., Sulkava, S., Tornberg, R., 1999. Fragmentation and preservation of bird bones in food remains of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos*. *Archaeofauna*, 8, 31-39.
- Bocheński, Z. M. & Tornberg, R., 2003. Fragmentation and preservation of bird bones in uneaten food remains of the Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *Journal of Archaeological Science*, 30 (12), 1665-1671.
- Bocheński, Z. M. & Tomek, T., 2009. A key for the identification of domestic bird bones in Europe. *Institute of systematics and evolution of animals, Polish academy of sciences*, 101 p.
- Brochet, G., 1981. *Étude comparative des faunes d'Arcy-sur-Cure, la Cotte Sainte-Brelade et de Gigny à l'aide d'une méthode d'écologie quantitative*. DEA Université de Dijon, 87 p.
- Bruderer, C. & Denys, C., 1999. Inventaire taxonomique et taphonomique d'un assemblage de pelotes d'un site de nidification de *Tyto alba* de Mauritanie. *Bonn Zoological Bulletin*, 48 (3-4), 245-257.
- Brunet-Lecomte, P., 1990. Statut des campagnols souterrains (Rodentia, Arvicolidae) du gisement du Pléistocène moyen de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales, France). *Bulletin mensuel de la société linnéenne de Lyon*, 59 (4), 100-104.
- Brunet-Lecomte, P. & Paunescu, A., 2004. Morphologie comparée de la première molaire inférieure du campagnol *Microtus (Terricola) vaufreyi tautavelensis* (Rodentia, Arvicolidae) du gisement pléistocène moyen de l'Arago (Pyrénées, France) et inférences paléoclimatiques. *Quaternaire*, 15 (3), 263-268.
- Callou, C., 1997. Diagnose différentielle des principaux éléments squelettiques du lapin (genre *Oryctolagus*) et du lièvre (genre *Lepus*) en Europe occidentale. In *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie*, série B, Mammifères. Ed. Desse, J. & Desse-Berset, N., Valbonne, 8, 24 p.
- Capizzi, D., Caroli, L., Varuzza, P., 1998. Feeding habits of sympatric *Long-eared Owl Asio otus*, *Tawny Owl Strix aluco* since and *Barn Owl Tyto alba* in a Mediterranean coastal woodland. *Acta Ornithologica*. 33 (3), 85-92.
- Castel, J. C., Discamps, E., Soulier, M. C., Sandgathe, D., Dibble, H. L., McPherron, S. J., Goldberg, P., Turq, A., 2017. Neandertal subsistence strategies during the Quina Mousterian at Roc de Marsal (France). *Quaternary International*, 433, 140-156

Chaline, J., 1971. L'âge des Hominiens de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales), d'après l'étude des Rongeurs. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, série D, Sciences Naturelles, 272, 1743-1746.

Chaline, J., 1972. *Les Rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France (Systématique, Biostratigraphie, Paléoclimatologie)*. Cahiers de Paléontologie, C.N.R.S., Paris, 410 p.

Chaline, J., 1977. Les rongeurs au pilori? Analyse critique des reconstitutions paléoécologiques en microthériodontologie. In *Approche écologique de l'homme fossile (Supplément.)*, Bulletin de l'Association Française pour l'Étude du Quaternaire. Ed. Renault-Miskovsky J. & Laville H., Paris: Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de géologie 1, 77-81.

Chaline, J., 1983. Les rongeurs, les paléoenvironnements et les climats du Pléistocène moyen de Vergranne (Doubs). *Annales scientifiques de l'Université de Franche-Comté Besançon. Géologie*, 5 (4), 31-45.

Chaline, J., Baudvin, H., Jammot, D., Saint-Girons, M. C., 1974. *Les proies des rapaces (petits Mammifères et leur environnement)*. Paris: Doin, 141 p.

Chaline, J., Brunet-Lecomte, P., Campy, M., 1995. The last glacial/interglacial record of rodent remains from the Gigny karst sequence in the French Jura used for palaeoclimatic and palaeoecological reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 117 (3-4), 229-252.

Cochard, D., 2004a. Influence de l'âge des proies sur les caractéristiques des accumulations de léporidés produites par le hibou grand-duc. In *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*. Ed. Brugal, J.P. & Desse, J., Antibes: APDCA, 475-478.

Cochard, D., 2004b. *Les léporidés dans la subsistance paléolithique du Sud de la France*. Thèse de doctorat en Sciences de la terre et de la mer. Préhistoire et Géologie du Quaternaire. Université Bordeaux 1, 354 p.

Cochard, D., 2005. Les lièvres variables du niveau 5 du Bois-Ragot: Analyse taphonomique et apports paléo-ethnologiques. In *La Grotte du Bois-Ragot à Goux (Vienne) Magdalénien et Azilien*. Ed. Dujardin, V. & Chollet, A., XXXVIII, Mémoire de la Société Préhistorique Française, 319-337.

Cochard, D., & Brugal, J. P. 2004. Importance des fonctions de sites dans les accumulations paléolithiques de léporidés. In *Petits Animaux et Sociétés Humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*. Ed. Brugal, J.P. & Desse, J., Antibes, 283-296.

Cochard, D., Brugal, J. P., Morin, E., Meignen, L., 2012. Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canalettes Aveyron, France. *Quaternary International*, 264, 32-51.

- Costamagno, S. & Laroulandie, V., 2004. L'exploitation des petits vertébrés dans les Pyrénées françaises du Paléolithique au Mésolithique: un inventaire taphonomique et archéozoologique, In *Petits Animaux et Sociétés Humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*. Ed. Brugal, J.P. & Desse, J, Antibes, 403–416.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., García Pimienta, J., 2005. Environmental change across the Early-Middle Pleistocene transition: small mammalian evidence from the Trinchera Dolina cave, Atapuerca, Spain. In *Early-Middle Pleistocene Transition: The Land-Ocean Evidence*. Ed. Head, M. J. & Gibbard, P. L., London: Geological Society, Special Publications, 247, 277-286.
- Cuenca-Bescós, G., Strauss, L.G., González Morales, M., García Pimienta, J., 2009. The reconstruction of past environments through small mammals: from the Mousterian to the Bronze Age in El Mirón Cave (Cantabria, Spain). *Journal of Archaeological Science*, 36 (4), 947-955.
- Cuenca-Bescós, G., López-García, J. M., Galindo-Pellicena, M. A., García-Perea, R., Gisbert, J., Rofes, J., Ventura, J., 2014. Pleistocene history of *Iberomys*, an endangered endemic rodent from southwestern Europe. *Integrative zoology*, 9 (4), 481-497.
- d'Errico, F. & Laroulandie, V., 2000. Bone Technology at the Middle-Upper Palaeolithic Transition. The Case of Worked Bones from Buran-Kaya III, Level C (Crimea, Ukraine). In *Neanderthals and Modern Humans: Discussing the Transition*. Ed. Orschiedt, J. & Weniger, C., Meettamn: Neanderthal Museum, 227-242.
- Davy, M., 1895. Note sur les ossements quaternaires des environs de Chalonnes-sur-Loire. In *Congrès scientifique à l'occasion de l'Exposition nationale*. Ed. Germain & Grassin, Angers, 215-220.
- Delpech, F., 1973. Signification paléoclimatique des associations d'Herbivores reconnues dans un gisement archéologique. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 70 (6), 187-189.
- Delpech, F., 1996. L'environnement animal des Moustériens Quina du Périgord. *Paléo, Revue d'Archéologie Préhistorique*, 8 (1), 31-46.
- Demirel, A., Andrews, P., Yalçinkaya, I., Ersoy, A., 2011. The taphonomy and palaeoenvironmental implications of the small mammals from Karain Cave, Turkey. *Journal of Archaeological Science*, 38 (11), 3048-3059.
- Denys, C., 1985. Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouettes du Botswana (Afrique australe). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, 4e série, 7, 879–933.

- Denys, C., 1992. Les analyses multivariées: une aide à l'interprétation des paléoenvironnements. L'exemple des rongeurs Plio-Pléistocènes d'Afrique australe. *Geobios*, Mémoire Spécial, 25, 209–217.
- Denys, C., 1994. Introduction générale. Taphonomie des microvertébrés: méthodologie et état de l'art. In *Outillage peu élaboré en os et bois de Cervidés IV: taphonomie/bone modification*. Ed. Patou-Mathis, M., Artéfacts, 9, 195-206.
- Denys, C., 1997. Rodent faunal lists in karstic and open-air sites of Africa: an attempt to evaluate predation and fossilization biases on paleodiversity. *Cuadernos de Geología Ibérica* 23, 73-94.
- Denys, C., 2011. Des référentiels en taphonomie des petits vertébrés: bilan et perspectives. In *Taphonomie des petits vertébrés: référentiels et transferts aux fossiles*. Ed. Laroulandie, V., Mallye J. B. & Denys, C., BAR International Series, British Archaeological Reports, 194 p.
- Denys, C., Sanchez V., Fernández-Jalvo Y., 1995. Prédation et fossilisation des micromammifères. Présentation d'un des aspects d'une discipline récente: la taphonomie. *Arvicola*, VII (1), 7-13.
- Denys, C., Dauphin Y., Rzebik-Kowalska B., Kowalski K., 1996. Taphonomic study of Algerian owl pellet assemblages and differential preservation of some rodents: palaeontological implications. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 39 (1), 103-116.
- Denys, C., Dauphin Y., Fernández-Jalvo Y., 1997. Apports biostratigraphiques et paléoécologiques de l'étude taphonomique des assemblages de micromammifères. Bilan et perspectives. *Geobios*, 30 (Supplement 1), 197-206.
- Denys, C., Stoetzel, E., Andrews, P., Bailon, S., Rihane, A., Huchet, J. B., Fernández-Jalvo, Y., Laroulandie V., 2017. Taphonomy of Small Predators multi-taxa accumulations: palaeoecological implications, *Historical Biology*, 1-14.
- Desclaux, E., 1992a. Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales): biostratigraphie, paléoécologie et taphonomie. *Bulletin du musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 35, 35-64.
- Desclaux, E., 1992b. *Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-orientales): paléontologie, paléoécologie et taphonomie*. Thèse de doctorat en Géologie, Paléontologie Humaine, Préhistoire. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle, 444 p.
- Desclaux, E. & Defleur, A., 1997. Etude préliminaire des micromammifères de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche, France). Systématique, biostratigraphie et paléoécologie. *Quaternaire*, 8 (2-3), 213-223.
- Desclaux, E., Hanquet, C., El Guennouni, K., 2011. Origine(s) des accumulations de micromammifères dans quelques sites préhistoriques du Pléistocène moyen et supérieur

d'Europe méridionale. In *Taphonomie des petits vertébrés: référentiels et transferts aux fossiles*. Ed. Laroulandie, V., Mallye J. B., Denys, C., BAR International Series, 2269, 110-118.

Discamps, E., Jaubert, J., Bachellerie, F., 2011. Human choices and environmental constraints: deciphering the variability of large game procurement from Mousterian to Aurignacian times (MIS 5-3) in southwestern France. *Quaternary Science Reviews*, 30 (19-20), 2755-2775

Discamps, E. & Royer, A., 2017. Reconstructing palaeoenvironmental conditions faced by Mousterian hunters during MIS 5 to 3 in southwestern France: A multi-scale approach using data from large and small mammal communities. *Quaternary International*, 433, 64-87.

Dodson, P., Wexlar, D., 1979. Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology*, 5 (3), 275-284.

Domínguez-Rodrigo, M., De Juana, S., Galán, A. B., Rodríguez, M., 2009. A new protocol to differentiate trampling marks from butchery cut marks. *Journal of Archaeological Science*, 36 (12), 2643-2654.

Donázar, J.A. & Ceballos, O., 1989. Selective predation by Eagle Owls *Bubo bubo* on rabbits *Oryctolagus cuniculus*: age and sex preferences. *Ornis Scandinavica* 20, 117-122.

Dupuis, I., 1986. *Les chiroptères du Quaternaire en France*. Mémoire de Maîtrise en Préhistoire, Université Paris I, 246 p.

Efremov, I. A., 1940. Taphonomy: a new branch of paleontology. *Pan-american Geologist*, 74 (2), 81-93.

Evans, E. M. N., van Couvering, J. H., Andrews, P., 1981. Palaeoecology of Miocene sites in western Kenya. *Journal of Human Evolution*, 10 (1), 99-116.

Faivre, J. P., Discamps, E., Gravina, B., Turq, A., Guadelli, J. L., Lenoir, M., 2014. The contribution of lithic production systems to the interpretation of Mousterian industrial variability in south-western France: The example of Combe-Grenal (Dordogne, France). *Quaternary International*, 350, 227-240

Falguères, C., Yokoyama, Y., Shen G., Bischoff, J. L., Ku, T. L., Lumley, H de., 2004. New U-series dates at the Caune de l'Arago, France. *Journal of Archaeological Science*, 31 (7), 941-952.

Falguères, C., Bahain, J.-J., Tozzi, C., Boschian, G., Dolo, J.-M., Mercier, N., Valladas, H., Yokoyama, Y., 2008. ESR/U-series chronology of the Lower Palaeolithic palaeoanthropological site of Visogliano, Trieste, Italy. *Quaternary Geochronology*, 3 (4), 390-398.

- Falguères, C., Bahain, J. J., Duval, M., Shao, Q., Han, F., Lebon, M., Mercier, N., Pérez-Gonzalez, A., Dolo, J. M., Garcia, T., 2010. A 300-600ka ESR/U-series chronology of Acheulian sites in Western Europe. *Quaternary International*, 223-224, 293-298.
- Falguères, C., Shao, Q., Han, F., Bahain, J. J., Richard, M., Perrenoud, C., Moigne, A. M., Lumley, H. de., 2015. New ESR and U-series dating at Caune de l’Arago, France: A key-site for European Middle Pleistocene. *Quaternary Geochronology*, 30, 547-553.
- Farge, D, 1872. Une colonie de myélophages en Anjou. Traces de l’homme à la fin de la période du Mammouth et de l’Ours, et au début de celle du Renne. In *Congrès archéologique de France, XXXVIIIe session*. Angers: Société Française d’archéologie, 40-52.
- Fernandez-Jalvo, Y., 1996. Small mammal taphonomy and the Middle Pleistocene environments of Dolina, Northern Spain. *Quaternary International*, 33, 21-34.
- Fernández-Jalvo, Y. & Andrews, P., 1992. Small Mammal Taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science*, 19 (4), 407-428.
- Fernández-Jalvo, Y, Denys, C, Andrews, P, Williams, T. W., Dauphin, Y, Humphrey, L. 1998. Taphonomy and palaeoecology of Olduvai Bed-I (Pleistocene, Tanzania). *Journal of Human Evolution*. 34 (2), 137-172.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Denys, C., 1999. Cut marks on small mammals at Olduvai Gorge Bed-I. *Journal of Human Evolution*, 36, 587-589.
- Fernández-Jalvo, Y., Sánchez-Chillón, B., Andrews, P., Fernández-López, S., Alcalá Martínez, L., 2002. Morphological taphonomic transformations of fossil bones in continental environments, and repercussions on their chemical composition. *Archaeometry*, 44 (3), 353-361.
- Fernández-Jalvo, Y. & Monfort, M. D. M., 2008. Experimental taphonomy in museums: Preparation protocols for skeletons and fossil vertebrates under the scanning electron microscopy. *Geobios*, 41(1), 157-181.
- Fernández-Jalvo, Y. & Avery, D. M., 2015. Pleistocene Micromammals and Their Predators at Wonderwerk Cave, South Africa. *African Archaeological Review*, 32 (4), 751–791.
- Fernández-Jalvo, Y., & Andrews, P., 2016. *Atlas of taphonomic identifications: 1001+ images of fossil and recent mammal bone modification*. Springer, 359p.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Denys, C., Sese, C., Stoetzel, E., Marin Monfort, D., Pequero, D., 2016. Taphonomy for taxonomists, implications in small mammal studies. *Quaternary Science Review*. 139, 138-157.
- Filoux, A., 2011. *Le comportement de subsistance des premiers européens du pourtour méditerranéen – étude des assemblages osseux de Barranco León, Fuente Nueva-3, la grotte*

du Vallonnet et des niveaux inférieurs de la caune de l'Arago. Thèse de doctorat en Archéologie. Université Paul Valéry - Montpellier III, 432 p.

Finlayson, C., Brown, K., Blasco, R., Rosell, J., Negro, J. J., Bortolotti, G. R., Finlayson, G., Sanchez Marco, A., Giles Pacheco, F., Rodriguez Vidal, J., Carrion, J. S., Fa, D. A., Llanes, J. M. R., 2012. Birds of a feather: Neanderthal exploitation of raptors and corvids. *Plos One*, 7 (9), e45927.

Fiore, I., Gala, M., Tagliacozzo, A., 2004. Ecology and subsistence strategies in the Eastern Italian Alps during the Middle Palaeolithic. *International Journal of Osteoarchaeology*, 14 (3-4), 273-286.

Fons, R., Libois, R., Saint-Girons, M. C., 1980. Les micromammifères dans le département des Pyrénées-Orientales. *Vie et Milieu*, 30 (3-4), 285-299.

Foury, Y., Desclaux, E., Daujeard, C., Defleur, A., Moncel, M. H., Raynal, J. P., 2016. Evolution des faunes de rongeurs en moyenne vallée du Rhône (rive droite, Ardèche, France) au cours du pléistocène moyen final et du pléistocène supérieur ancien, du mis 6 au mis 4. *Quaternaire*, 27 (1), 55-79.

Fürsich, F. T. & Aberhan, M., 1990. Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis. *Lethaia*, 23 (2), 143-152.

Gileva, E. A., Liubashevskii, N. M., Starichenko, V. I., Chibiriak, M. V., Romanov, G. N., 1996. Hereditary chromosome instability in the common vole (*Microtus arvalis*) from the region of the Kyshtym nuclear accident, fact or hypothesis? *Genetika*, 32 (1), 114-119.

Girone, A., Maiorano, P., Marino, M., Kucera, M., 2013. Calcareous plankton response to orbital and millennial-scale climate changes across the Middle Pleistocene in the western Mediterranean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 392, 105-116.

Graham R. W., 1985 – Diversity and community structure of the Late Pleistocene mammal faunas of North America. *Acta Zoologica Fennica*, 170, 181-192.

Grégoire, S., 2000. *Origine des matières premières des industries lithiques du Paléolithique pyrénéen et méditerranéen: contribution à la connaissance des aires de circulations humaines*. Thèse de Doctorat en Préhistoire. Université de Perpignan.

Griggo, C., 1996. Établissement de courbes climatiques quantifiées à partir de communautés animales pléistocènes suivi d'une application aux gisements de l'abri Suard (Charente) et de la grotte de Bois-Ragot (Vienne), *Paléo*, 8 (1), 81-97.

Griggo, C., 2015. Un piège naturel à bouquetin et chamois du Mésolithique: la grotte Tempiette (Entremont-le-Vieux, Savoie). *Les Dossiers du Musée Savoisien*, Revue numérique [en ligne], 1-2015, 27 p..

- Gruet, M., 1945. Séance du 25 janvier 1945. Correspondance, *Bulletin de la Société préhistorique de France*, 42 (1), 3-4.
- Gruet, M., 1950. Restes d'un homme fossile en Maine-et-Loire. Un homo sapiens dans le gisement préhistorique de Roc-en-Pail (Chalonnnes-sur-Loire). *Bulletin de la Société d'Etudes scientifiques de l'Anjou*, 1, 19-23.
- Gruet, M., 1958. Fouilles préhistoriques à Chalonnnes-sur-Loire. *Bulletin de la Société d'Etudes scientifiques de l'Anjou*, 1954-1957, 8.
- Gruet, M., 1969. De Nantes à Angers par la rive gauche de la Loire et Terrasses de la Sarthe et du Loir au nord-est d'Angers. In *Bretagne-Anjou, Livret-Guide de l'excursion C 16. Union Internationale pour l'Etude du Quaternaire, VIII Congrès*, 1969. Ed. Guilcher, A. & Giot, P.-R., Bordeaux: Biscaye frères, 68-79.
- Gruet, M., 1984. L'apport de deux sites angevins à la chronologie des terrasses fluviales : Roc-en-Pail en Chalonnnes sur Loire et Port-Launay sur la Sarthe. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du quaternaire*, 21 (1), 13-18.
- Guennouni, K. E., 2001. *Les lapins du Pléistocène moyen et supérieur de quelques sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne: Terra-Amata, Orgnac 3, Baume Bonne, Grotte du Lazaret, Grotte du Boquete de Zafarraya, Arma delle Manie. Étude paléontologique, taphonomique et archéozoologique*. Thèse de doctorat en Sciences Naturelles. Paris: Muséum National d'Histoire Naturel, 403 p.
- Güleç, E., White, T., Kuhn, S., Özer, I., Sagir, M., Yilmaz, H., Howell, C., 2009. The Lower Pleistocene lithic assemblage from Dursunlu (Konya), central Anatolia, Turkey. *Antiquity* 83, 11-22.
- Guthrie, R. D., 1982. Mammals of the Mammoth Steppe as Paleoenvironmental indicators. In *Paleoecology of Beringia*. Ed. Hopkins, D.M. & Wenner-Gren, Foundation for Anthropological Research, Symposium, New York: Academic Press, 307-326.
- Guthrie, R. D., 2001. Origin and causes of the mammoth steppe: a story of cloud cover, woolly mammal tooth pits, buckles, and inside-out Beringia. *Quaternary science reviews*, 20 (1-3), 549-574.
- Guthrie, D. & van Kolfschoten, T., 2000. Neither warm and moist, nor cold and arid: the ecology of the Mid Upper Palaeolithic. In *Hunters of the golden age*. Ed. Roebroeks, W., Mussi, M., Svoboda, J. & Fennema, K., Leiden: Leiden University, 13–20.
- Hakala, A., Huhtala, K., Kaikusalo, A., Pulliainen, E., Sulkava, S., 2006. Diet of Finnish snowy owls. *Nyctea scandiaca. Ornis Fennica*. 83 (2), 59-65.
- Hale, J. B., 1949. Aging cottontail rabbits by bone growth. *Journal of Wildlife Management*, 13 (2), 216-225.

- Halse, A., 1974. Electron microprobe analysis of iron content of incisor enamel in some species of rodent. *Archives of Oral Biology*, 19 (1), 7-11.
- Hanquet, C., 2011. *Evolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après les faunes de micromammifères*. Thèse de doctorat en Préhistoire. Université Paul Valéry e Montpellier III, 446 p.
- Hanquet, C. & Desclaux, E., 2011. Analyse paléoécologique des communautés de micromammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel, France) dans le contexte des migrations de faunes en Europe méridionale au cours du Pléistocène moyen. *Quaternaire*, 22 (1), 34-45.
- Hardy, B. L., Moncel, M. H., Daujeard, C., Fernandes, P., Béarez, P., Desclaux, E., Chacon Navarro, M. G., Puaud, S., Gallotti, R., 2013. Impossible Neanderthals? Making string, throwing projectiles and catching small game during Marine Isotope Stage 4 (Abri du Maras, France). *Quaternary Science Reviews*, 82, 23–40.
- Haynes, G., 1980. Evidence of carnivore gnawing on Pleistocene and recent mammalian bones. *Paleobiology*, 6, 341-351.
- Head, M. J. & Gibbard, P. L., 2005. *Early-Middle Pleistocene Transitions: The Land-Ocean Evidence*. London: Geological Society, Special Publication, No. 247, 336 p.
- Hernández Fernández, M., 2001. Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. *Global Ecology & Biogeography*, 10 (2), 189-204.
- Hernández Fernández, M. & Peláez-Campomanes, P., 2003. The bioclimatic model: a method of palaeoclimatic qualitative inference based on mammal associations. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 507–517.
- Hernández Fernández, M. & Peláez-Campomanes, P., 2005. Quantitative palaeoclimatic inference based on terrestrial mammal faunas. *Global Ecology and Biogeography*, 14 (1), 39-56.
- Hernández Fernández, M., Sierra, M. Á. Á., Peláez-Campomanes, P., 2007. Bioclimatic analysis of rodent palaeofaunas reveals severe climatic changes in Southwestern Europe during the Plio-Pleistocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 251 (3-4), 500-526.
- Hestbeck, J. B., 1982. Population regulation of cyclic mammals: the social fence hypothesis. *Oikos*, 39, 157-163.
- Hockett, B. S., 1991. Toward distinguishing human and raptor patterning on leporid bones. *American Antiquity*, 56 (4), 667-679.
- Hockett, B. S., 1993. *Taphonomy of the Leporid Bones from Hogup Cave, Utah: Implications for Cultural Continuity in the Eastern Great Basin*. Ph.D dissertation. Department of Anthropology, Reno, NV, U.S.A: University of Nevada, Reno.

- Hockett, B. S., 1994. A descriptive reanalysis of the leporid bones from Hogup Cave, Utah. *Journal of California and Great Basin Anthropology*, 16 (1), 106-117.
- Hockett, B. S., 1995. Comparison of leporid bones in raptor pellets, raptor nests, and archaeological sites in the Great Basin. *North American Archaeologist*, 16 (3), 223-238.
- Hockett, B. S. & Bicho, N., 2000. The rabbits of Picareiro Cave: small mammal hunting during the Late Upper Palaeolithic in the Portuguese Estremadura. *Journal of Archaeological Science*, 27 (8), 715-723.
- Hockett, B. S. & Haws, J. A., 2002. Taphonomic and methodological perspectives of leporid hunting during the Upper Paleolithic of the Western Mediterranean Basin. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 9 (3), 269-302
- Hokr, Z., 1951. A method of the quantitative determination of the climate in the Quaternary period by means of the Mammals associations. In *Sborník Úst edního ústavu geologického*, Praha: University of Michigan Library, 209-218.
- Horowitz, L. L., Weisbroth, S. H., Scher, S., 1973. Deciduous dentition in the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). A roentgenographic study, *Archives of Oral Biology*, 18 (4), 517-523.
- Huguet, R., 2007. *Primeras ocupaciones humanas en la península Ibérica: paleoeconomía en la Sierra de Atapuerca (Burgos) y La Cuenca de Guadix-Baza (Granada) durante el Pleistoceno Inferior*. Ph.D. dissertation. Tarragona, Spain: Universitat Rovira i Virgili, 578 p.
- Isaac, G.L. & Crader, D.C., 1981. To what extent were early hominids carnivorous? An archaeological perspective. In *Omnivorous Primates*. Ed. Harding, R.S.O. & Teleki, G., New York: Columbia University Press, 37-103.
- Jans, M. M. E., Nielsen-Marsh, C. M., Smith, C. I., Collins, M. J., Kars, H., 2004. Characterisation of microbial attack on archaeological bone. *Journal of Archaeological Science*, 31 (1), 87-95.
- Jaubert, J., Hublin, J.-J., McPherron, S., P., Soressi, M., Bordes, J.-G., Claud, É., Cochard, D., Delagnes, A., Mallye, J.-B., Michel, A., Niclot, M., Niven, L., Park, S.-J., Rendu, W., Richards, M., Richter, D., Rousset, M., Steele, T. E., Texier, J.-P., Thiebaut, C., 2008. Paléolithique moyen récent et Paléolithique supérieur ancien à Jonzac (Charente-Maritime): premiers résultats des campagnes 2004-2006, In *Les sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest: nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes*. Mémoire, XLVII [Journées SPF, Université Bordeaux 1, 24-25 novembre 2006]. Ed. Jaubert, J., Bordes, J.-G. & Ortega, I., Talence: Société préhistorique française. 203-243.
- Jeannet, M., 2010. L'écologie quantifiée. Essai de description de l'environnement continental à l'aide des microvertébrés. *Préhistoires méditerranéennes*, 1, 1-26.

- Joly, D., Brossard, T., Cardot, H., Cavailhes, J., Hilal, M., Wavresky, P., 2010. Les types de climats en France, une construction spatiale. *Cybergeo: European Journal of Geography*, 501, 32 p.
- Jones, E. L., 2006. Prey choice, mass collecting, and the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Anthropological Archaeology*, 25 (3), 275-289.
- Kandiano, E. S., Bauch, H. A., Fahl, K., Helmke, J. P., Röhl, U., Pérez-Folgado, M., Cacho, I., 2012. The meridional temperature gradient in the eastern North Atlantic during MIS 11 and its link to the ocean-atmosphere system. *Palaeogeog., Palaeoclimatol, Palaeoecol*, 333-334, 24-39.
- Kessler, J. & Chambraud, A., 1986. *La météo de la France: tous les climats, localité par localité*. Paris: Jean-Claude Lattès, 312 p.
- Kitowski, I., 2013. Winter diet of the barn owl (*Tyto alba*) and the long-eared owl (*Asio otus*) in Eastern Poland. *North-western Journal of Zoology*, 9 (1), 16-22.
- Kolfschoten, T. van, 1995. On the application of fossils mammals to the reconstruction of the palaeoenvironment of northwestern Europe. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 38 (1), 73-84.
- Lack, D., 1946. Competition for food by birds of prey. *The Journal of Animal Ecology*, 15 (2), 123-129.
- Laroulandie, V., 2000. *Taphonomie et archéozoologie des Oiseaux en grotte: applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de La Vache (Ariège)*. Thèse de doctorat en Préhistoire et Géologie du Quaternaire. Université de Bordeaux I, 396 p.
- Laroulandie, V., 2001. Les traces liées à la boucherie, à la cuisson et à la consommation d'oiseaux. Apport de l'expérimentation. In *Préhistoire et Approche Expérimentale*. Ed: Bourguignon, L., Ortega, I. & Frère-Sautot, M.-C. Montagnac: Préhistoires, Editions Monique Mergoil, 97-108.
- Laroulandie V., 2002. Damage to pigeon long bones in pellets of the Eagle owl *Bubo bubo* and food remains of Pergerine Falcon, *Falco peregrinus*: zooarchaeological implications. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 45 (special issue), 331-339.
- Laroulandie, V., Costamagno, S., Cochard, D., Mallye, J. B., Beauval, C., Castel, J. C., Ferrié, J. G., Gourichon, L., Rendu, W., 2008. Quand désarticuler laisse des traces: le cas de l'hyperextension du coude. *Annales de paléontologie*, 94 (4), 287-302.
- Laroulandie, V., Faivre, J. P., Gerbe, M., Mourre, V., 2016. Who brought the bird remains to the Middle Palaeolithic site of Les Fieux (Southwestern, France)? Direct evidence of a complex taphonomic story. *Quaternary International*, 421, 116-133.

Lartigot, A.-S., 2007. *Taphonomie pollinique en grotte de sédiments détritiques et de spéléothèmes: Potentiels et limites pour la reconstitution de l'environnement végétal de l'homme préhistorique sur le pourtour nord-ouest méditerranéen. Application aux sites de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales), de la Baume Bonne (Quinson, Alpes-de-haute-Provence), de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes) et de la grotte italienne de la Basura (Toirano, Ligurie)*. Thèse de doctorat en Préhistoire. Paris: Muséum National d'Histoire Naturel, 545 p.

Lebreton, L., Desclaux, E., Hanquet, C., Moigne, A. M., Perrenoud, C., 2016. Environmental context of the Caune de l'Arago Acheulean occupations (Tautavel, France), new insights from microvertebrates in Q-R levels. *Quaternary International*, 411, 182-192.

Lebreton, L., Desclaux, E., Hanquet, C., Cuenca-Bescós, G., Moigne, A. M., Perrenoud, C., Grégoire, S., 2017a. Variations paléoenvironnementales au sein de l'Unité Archéostratigraphique G (UA G) de la Caune de l'Arago (Tautavel, France): apport des paléocommunautés de rongeurs. *Quaternaire*, 28 (3), 313-321.

Lebreton, L., Moigne, A. M., Filoux, A., Perrenoud, C., 2017b. A specific small game exploitation for Lower Paleolithic: The beaver (*Castor fiber*) exploitation at the Caune de l'Arago (Pyrénées-Orientales, France). *Journal of Archaeological Science: Reports*, 11, 53-58.

Lebreton, L., & Soriano, S., 2018. Taphonomie des micromammifères et reconstitution paléoenvironnementale d'un site du Pléistocène supérieur: l'étude de cas de Roc-en-Pail (France). *Quaternaire*, 29, (1), 69-74

Libois, R. M., 1984. Essai synécologique sur les micromammifères d'Europe atlantique et ouest méditerranéenne. Etude par analyse du régime alimentaire de la Chouette effraie *Tyto alba* (Scopoli). *Cahiers d'Ethologie Appliquée*, 4, 1-202.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008a. Taphonomic study of leporid remains accumulated by the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Geobios*, 41, 91-100.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008b. Taphonomic analysis of leporide remains obtained from modern Iberian Lynx (*Lynx pardinus*) scats. *Journal of Archaeological Science*, 35, 1-13.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2009. The Eagle Owl (*Bubo bubo*) as a leporid remains accumulator. Taphonomic analysis of modern rabbit remains recovered from nests of this predator. *International Journal of Osteoarchaeology*, 19, 573-592.

Lloveras, L., Moreno-García M., Nadal J., Zilhão J., 2011. Who brought in the rabbits? Taphonomical analysis of Mousterian and Solutrean leporid accumulations from Gruta do Caldeirao (Tomar, Portugal). *Journal of Archaeological Science*, 38 (9), 2434-2449.

- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2012. Assessing the variability in taphonomic studies of modern leporid remains from Eagle Owl (*Bubo bubo*) nest assemblages: the importance of age of prey. *Journal of Archaeological Science*, 39 (12), 3754-3764.
- Lloveras, L., Maroto, J., Soler, J., Thomas, R., Moreno-García, M., Nadal, J., Soler, N., 2016. The role of small prey in human subsistence strategies from Early Upper Palaeolithic sites in Iberia: the rabbits from the Evolved Aurignacian level of Arbreda Cave. *Journal of Quaternary Science*, 31 (5), 458-471.
- López-García, J. M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Ruiz-Zapata, M. B., Dorado-Valiño, M., Gil-García, M. J., Valdeolmillos, A., Ortega, A. I., Carretero, J. M., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M., Carbonell, E., 2010. Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the Latest Pleistocene of El Portalón Site, Sierra de Atapuerca, northwestern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 292 (3-4), 453-464.
- López-García, J. M., Blain, H.-A., Bennàsar, M., Fernández-García, M. 2014. Environmental and climatic context of Neanderthal occupation in southwestern Europe during MIS3 inferred from the small-vertebrate assemblages. *Quaternary International*, 326-227, 319-328.
- López-García, J. M., Soler, N., Maroto, J., Soler, J., Alcalde, G., Galobart, À., Bennàsar, M., Burjachs, F., 2015. Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the Latest Pleistocene of L'Arbreda Cave (Serinyà, Girona, northeastern Iberia) inferred from the small-mammal (insectivore and rodent) assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 435, 244-253.
- Lourenço, R., 2006. The food habits of Eurasian eagle-owls in Southern Portugal. *Journal of Raptor Research*, 40 (4), 297-300.
- Lourens, L., 2004. Revised tuning of Ocean Drilling Program Site 964 and KC01B (Mediterranean) and implications for the $\delta^{18}\text{O}$, tephra, calcareous nannofossil, and geomagnetic reversal chronologies of the past 1.1 Myr. *Paleoceanography* 19 (3), 1-20.
- Lumley, H. de, 2015. *Caune de l'Arago, Tautavel-en-Roussillon, Pyrénées-Orientales, France: Individualisation des unités archéostratigraphiques*. Tome VI. Paris: CNRS Editions, 642 p.
- Lumley, H. de, Fournier, A., Park, Y. C., Yokoyama, Y., Demouy, A., 1984. Stratigraphie du remplissage Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Etude de huit carottages effectués de 1981 à 1983. *L'Anthropologie*, 88 (1), 5-18.
- Lumley, M. A. de, 2015. L'homme de Tautavel. Un Homo erectus européen évolué. *Homo erectus tautavelensis*. *L'Anthropologie*, 119 (3), 303-348.
- Lydolph, P. E., 1977. *Climates of the Soviet Union*. Ed. Landsberg, H. E., Amsterdam / New York: Elsevier Scientific Publishing Company, 7, 443 p.

- Lyman, R. L., 1994. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge: Cambridge University Press, 524 p.
- MacArthur, R. H. & Pianka, E. R., 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100 (916), 603-609.
- Magniez, P., Moigne, A. M., Testu, A., Lumley, H. de, 2013. Biochronologie des mammifères quaternaires. apport des cervidae du site pléistocène moyen de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales, France). *Quaternaire*, 24 (4), 477-502.
- Maltier, Y.-M., 1997. *Etude taphonomique comparée de deux assemblages de micromammifères: l'assemblage archéologique de la grotte du Mourre de la Barque (Bouches-du-Rhône) et les pelotes de grand-duc d'Alzon (Lot)*. Mémoire de DEA «Environnement et Archéologie», Université de Paris I Panthéon-Sorbonne. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Manzano, A., 2015. *Les amphibiens et les reptiles des sites du Pléistocène moyen et supérieur du pourtour méditerranéen (Caune de l'Arago, grotte du Lazaret, Baume Moula-Guercy). Etude d'herpétofaunes et reconstitutions paléoclimatiques et paléoenvironnementales*. hèse de doctorat en Préhistoire, paléo-environnements quaternaires. Perpignan: École Doctorale Inter-Med, 456 p.
- Marquet, J. C., 1989. *Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs*. Thèse de doctorat en Sciences Naturelles. Université de Dijon, 636 p.
- McComb, P., 1989. *Upper Palaeolithic osseous artifacts from Britain and Belgium*. Oxford: *British Archaeological Reports*, International Series, 481, 361 p.
- Menu, H. & Popelard, J. B., 1987. Utilisation des caractères dentaires pour la détermination des vespertilionidés de l'Ouest européen. *Le Rhinolophe*, 4, 1-88.
- Mikkola, H., 1983. Owls of Europe, *Poyser Calton*. 397 p.
- Mikkola, H., 1976. Owls killing and killed by other owls and raptors in Europe. *British Birds*, 69, 144-154.
- Moigne, A. M., 1983. *Taphonomie des faunes quaternaires de la Caune de l'Arago, Tautavel*. Thèse de 3ème cycle, Géologie di Quaternaire. Paris: Université Pierre et Marie-Curie Paris-VI, 345 p.
- Moigne, A. M., Palombo, M. R., Belda, V., Heriech-Briki, D., Kacimi, S., Lacomat, F., Lumley, M. A. de, Moutoussamy, J., Rivals, F., Quilès, J., Testu, A., 2006. Les faunes de grands mammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel) dans le cadre biochronologique des faunes du Pléistocène moyen italien. *L'Anthropologie*, 110 (5), 788-831.

- Montuire, S., 1994. *Communautés de mammifères et environnements, l'apport des faunes aux reconstitutions des milieux en Europe depuis le Pliocène et l'impact des changements climatiques*. Thèse de doctorat en Géologie et Paléontologie. Université Montpellier II, 128 p.
- Montuire, S., 1999. Mammalian faunas as indicators of environmental and climatic changes in Spain during the Pliocene–Quaternary transition. *Quaternary Research*, 52 (1), 129-137.
- Montuire, S. & Marcolini F., 2002. Palaeoenvironmental significance of the mammalian faunas from Italy since the Pliocene. *Journal of Quaternary Science*, 17 (1), 87-96.
- Morin, E., Delagnes, A., Armand, D., Castel, J. C., Hodgkins, J., 2014. Millennial-scale change in archaeofaunas and their implications for Mousterian lithic variability in southwest France. *Journal of Anthropological Archaeology*, 36, 158-180.
- Morin, E. & Laroulandie, V., 2012. Presumed symbolic use of diurnal raptors by Neanderthals. *PLoS One*, 7 (3), e32856.
- Mourer-Chauviré, C., 1975. Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, No. 64, 624 p.
- Mourer-Chauviré, C., 1983. *Les oiseaux dans les habitats paléolithiques: gibier des hommes ou proies des rapaces?* In *Animals and Archaeology, 2: Shell Middens, Fishes and Bird*. Ed. Grigson, C. et Clutton-Brock, J., Oxford: BAR International Series, 183, 111-124.
- Naveh, Z., 1975. The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio*, 29 (3), 199-208.
- Nicholson, R. A., 1993. A morphological investigation of burnt animal bone and an evaluation of its utility in archaeology. *Journal of Archaeological Science*, 20 (4), 411-428.
- Olsen, S. L. & Shipman, P., 1988. Surface modification on bone: trampling versus butchery. *Journal of Archaeological Science*, 15 (5), 535-553.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., Kassem, K. R., 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51 (11), 933-938.
- Papageorgiou, N. K., Vlachos, C. G., Bakaloudis, D. E., 1993. Diet and nest site characteristics of Eagle Owl (*Bubo bubo*) breeding in two different habitats in north-eastern Greece. *Avocetta*, 17 (1), 49-54.
- Paunescu, A. C., 2001. *Les Rongeurs du Pléistocène Inférieur et Moyen de trois grottes du sud-est de la France (Vallonnet, Caune de l'Arago, Baume Bonne)*. Implications

systematiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales. Thèse de doctorat en Paléontologie. Paris: Muséum National d'Histoire Naturel, 514 p.

Pelletier, M., Royer, A., Holliday, T., Maureille, B., 2015. Lièvre et lapin à Regourdou (Montignac-sur-Vézère, Dordogne, France): études paléontologique et taphonomique de deux accumulations osseuses d'origine naturelle. *Paleo: Revue d'archéologie préhistorique*, 26, 161-183.

Pelletier, M., Royer, A., Holliday, T. W., Discamps, E., Madelaine, S., Maureille, B., 2017. Rabbits in the grave! Consequences of bioturbation on the Neandertal "burial" at Regourdou (Montignac-sur-Vézère, Dordogne). *Journal of human evolution*, 110, 1-17.

Peresani, M., Fiore, I., Gala, M., Romandini, M., Tagliacozzo, A., 2011. Late Neanderthals and the intentional removal of feathers as evidence from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky B.P., Italy. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 3888-3893.

Pérez Ripoll, M., 1992. *Marcas de carnicería, fracturas intencionadas y mordeduras de carnívoros en los huesos prehistóricos del mediterráneo español*. Alicante: Instituto de Cultura Juan Gil-Albert, Spain.

Pérez Ripoll, M., 2001. Marcas antrópicas en huesos de conejo. In *De neandertales a cromañones: el inicio del poblamiento en las tierras valencianas*. Ed. Villaverde, V., Valencia: Universitat de València, Servei de Publicacions, 119-128.

Pérez Ripoll, M., 2005. *Caracterización de las fracturas antrópicas y sus tipologías en huesos de conejo procedentes de los niveles gravetienses de la Cova de les Cendres (Alicante)*. *Munibe Antropologia-Arkeologia*, 57 (Homenaje a Jesús Altuna), 57, 239-254.

Perrenoud, C., 1993. *Origine et mise en place des paragenèses phosphatées de remplissages karstiques. Etude micromorphologique des sédiments de la Caune de l'Arago et de la Baume Bonne (Quinson, Alpes-de-Haute-Provence)*. Thèse de doctorat en Terre, Océan, Espace. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle, 185 p.

Pierre, C., Belanger, P., Saliège, J. F., Urrutianguer, M. J., Murat, A., 1999. Paleoceanography of the western Mediterranean during the Pleistocene: oxygen and carbon isotope records at Site 975. In *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. Ed. Zahn, R., Comas, M.C. & Klaus, A., 161, 481-488.

Potts, R. & Shipman, P., 1981. Cutmarks made by stone tools on bones from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature*, 291, 577-580.

Renault-Miskovsky, J., 1981. Étude palynologique du remplissage de la Caune de l'Arago à Tautavel. Signification chronologique, paléoclimatique et paléthnographique des flores. *Colloque international du CNRS, Tautavel, Prétirage. Datations et analyses isotopiques en Préhistoire. Méthodes et limites*. Ed. Lumley, H. de, Labeyrie, J. & Coll, 253-257.

- Renault-Miskovsky, J., 1995. Middle Pleistocene vegetation and paleoclimatology in the french mediterranean basin. In *Actas, Jornadas Científicas Internacionales sobre “Evolución Humana en Europa y los Yacimientos de la Sierra de Atapuerca”*. Ed. Bermúdez de Castro, J. M., Arsuaga, J. L. & Carbonell, E., Junta de Castilla y León, Consejería de Educación y Cultural, 75-98.
- Reumer, J. W. F., 1984. Ruscian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta geologica*, 73, 1-173.
- Roberts, M. B., Gamble, C. S., Bridgland, D. R., 1995. The chronology of human occupation in the British Isles during the Middle Pleistocene. In *The Earliest Occupation of Europe*. Ed. Roebroeks, W. & van Kolfschoten, T., Leiden: University of Leiden, 165–191.
- Roberts, M. B. & Parfitt, S. A., 1999. Boxgrove. A Middle Pleistocene hominid site at Earham Quarry, Boxgrove, West Sussex. *Archaeological Report*, London: English Heritage, 848 p.
- Rogers, P., 1982. Reliability of epiphyseal fusion as an indicator of age in Rabbits. *Mammalia*, 46 (2), 267-269.
- Romandini, M., Peresani, M., Laroulandie, V., Metz, L., Pastoors, A., Vaquero, M., Slimak, L., 2014. Convergent evidence of Eagle talons used by Late Neanderthals in Europe: a further assessment on symbolism. *PLoS One*, 9 (7), e101278.
- Roucoules, R., 1967. *Contribution à l'étude du Quaternaire dans le Maine et Loire. L'abri sous roche de Roc en Pail*. Thèse 3^e cycle. Paris: Faculté des Sciences, 92 p.
- Royer, A., Lécuyer, C., Montuire, S., Escarguel, G., Fourel, F., Mann, A., Maureille, B., 2013. Late Pleistocene (MIS 3-4) climate inferred from micromammal communities and $\delta^{18}O$ of rodents from Les Pradelles, France. *Quaternary Research*, 80 (1), 113-124.
- Royer, A., Montuire, S., Legendre, S., Discamps, E., Jeannet, M., Lécuyer, C., 2016. Investigating the influence of climate changes on rodent communities at a regional-scale (MIS 1-3, Southwestern France). *PloS one*, 11 (1), e0145600.
- Saint Girons, M. C., 1973. *Les Mammifères de France et du Bénélux (faune marine exceptée)*. Paris: Doin, 481 p.
- Sanchez, V., Denys, C., Fernández-Jalvo, Y., 1997. Origine et formation des accumulations de microvertébrés de la couche 1a du site du Monte di Tuda (Corse, Holocène). Contribution à l'étude taphonomique des micromammifères. *Geodiversitas*, 19 (1), 129-157.
- Sánchez Goni, M. F., Landais, A., Fletcher, W. J., Naughton, F., Desprat, S., Duprat, J., 2008. Contrasting impacts of Dansgaard–Oeschger events over a western European latitudinal transect modulated by orbital parameters. *Quaternary Science Reviews*, 27 (11), 1136-1151.

- Sanchis, A., 2000. Los restos de *Oryctolagus cuniculus* en las tafocenosis de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su aplicación a la caracterización del registro faunístico arqueológico. *Saguntum, Papeles del Laboratorio de Arqueología de Valencia*, 32, 31–50.
- Sándor, A. D. & Ionescu, D. T., 2009. Diet of the eagle owl (*Bubo bubo*) in Braşov, Romania. *North-Western Journal of Zoology*, 5 (1), 170-178.
- Serrano, D., 2000. Relationship between raptors and rabbits in the diet of eagle owls in southwestern Europe: competition removal or food stress? *Journal of Raptor Research*, 34 (4), 305-310.
- Sevilla, P., 1988. Estudio paleontológico de los Quirópteros del Cuaternario español. *Paleontologia i Evolució*, tome XXII, 113-233.
- Shipman, P. & Rose, J., 1983. Early hominid hunting, butchering, and carcass-processing behaviors: approaches to the fossil record. *Journal of anthropological archaeology*, 2, (1) 57-98.
- Sirakov, N. Guadelli, J. L., Ivanova, S., Sirakova, S., Boudadi-Maligne, M., Dimitrova, I., Ph, F., Ferrier, C., Guadelli, A., Iordanova, D., Iordanova, N., Kovatcheva, M., Krumov, I., Leblanc, J. C., Miteva, V., Popov, V., Spassov, R., Taneva, S., Tsanova, T., 2010. An Ancient Continuous Human Presence in the Balkans and the Beginnings of Human Settlement in Western Eurasia: A Lower Pleistocene Example of the Lower Palaeolithic Levels in Kozarnika Cave (North-Western Bulgaria).” *Quaternary International*, 223–224, 94–106.
- Soffer, O., 1985. Patterns of intensification as seen from the Upper Paleolithic of the Central Russian Plain. In *Prehistoric Hunters-Gatherers: The Emergence of Cultural Complexity*, 235-270.
- Speth, J. D. & Tchernov, E., 2002. Middle Paleolithic tortoise use at Kebara Cave (Israel). *Journal of Archaeological Science*, 29, 471-483.
- Steadman, D. W., Plourde, A., Burley, D. W., 2002. Prehistoric butchery and consumption of birds in the Kingdom of Tonga, South Pacific. *Journal of Archaeological Science*, 29, 571-584.
- Stewart, J. R., Lister, A. M., Barnes, I., Dalén, L., 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 661-671.
- Stiner, M. C., 2001. Thirty years on the “Broad Spectrum Revolution” and Paleolithic demography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98 (13), 6993-6996.

- Stiner, M. C., Kuhn, S. L., Weiner, S., Bar-Yosef, O., 1995. Differential burning, recrystallization, and fragmentation of archaeological bones. *Journal of Archaeological Science*, 22, 223-237.
- Stiner, M. C., Munro, N. D., Surovell, T. A., Tchernov, E., Bar-Yosef, O., 1999. Paleolithic population growth pulses evidenced by small animal exploitation. *Science* 283, 190-194.
- Stiner, M. C., Munro, N. D., Surovell, T. A., 2000. The tortoise and the hare. Small game use, the broad-spectrum revolution, and Paleolithic demography. *Current Anthropology*, 41, 39-73.
- Stiner, M. C. & Munro, N. D., 2002. Approaches to prehistoric diet breadth, demography, and prey ranking systems in time and space. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 9 (2), 181-214.
- Stoetzel, E., 2009. *Les microvertébrés du site d'occupation humaine d'El Harhoura 2 (Pléistocène supérieur – Holocène, Maroc): Systématique, évolution, taphonomie et paléoécologie*. Thèse de doctorat en Biologie des Organismes. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle, 432 p.
- Stoetzel, E., Marion, L., Nespoulet, R., El Hajraoui, M. A., Denys, C., 2011. Taphonomy and palaeoecology of the late Pleistocene to middle Holocene small mammal succession of El Harhoura 2 cave (Rabat-Témara, Morocco). *Journal of Human Evolution*, 60, 1-33.
- Stoetzel, E. & Montuire, S., 2016. Les rongeurs, indicateurs des paléoclimats: application aux assemblages de trois sites du nord de la France. *Quaternaire*, 27 (3), 227-238.
- Taylor, R. H., 1959. Age determination in wild rabbits. *Nature*, 184, 1158-1159.
- Testu, A., 2006. *Étude paléontologique et biostratigraphique des Felidae et Hyaenidae pléistocènes d'Europe méditerranéenne.(sites de la Caune de l'Arago, Orgnac 3, le Portel-Ouest, Bize-Tournal, l'Hortus, la Crouzade en France, la Covade de l'Arbreda en Espagne, Karain E en Turquie*. Thèse de doctorat en Préhistoire. Faculté des Lettres et Sciences Humaines, Université de Perpignan, 359 p.
- Thomas, D. H., 1971. On distinguishing natural from cultural bone in archaeological sites. *American Antiquity*, 36, 366-370.
- Tomek, T. & Bocheński, Z. M., 2009. *A key for the identification of domestic bird bones in Europe: Galliformes and Columbiformes*. Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences. 111 p.
- Verna, C., Rosas, A., Perez-Criado, L., Faivre, J.-P., Talamo, S., Sawyer, S., Voeltzel, B., Soriano, S., 2014. The “forgotten” Palaeolithic human remains from the site of Roc-en-Pail (France). Reassessment of the archaeological context and taxonomical diagnosis: a new

Neandertal humerus. In *ESHE European Society for the study of Human Evolution*, Florence, Conference Poster.

Vilette, P., 1993. La paléofaune du Pléistocène moyen de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). *Bulletin du Musée Anthropologique de Monaco*, 36: 15-29.

Villaverde, V., Martínez Valle, R., Guillem, P., Fumanal, M. P., 1996. Mobility and the role of small game in the Middle Paleolithic of the Central Region of the Spanish Mediterranean: a comparison of Cova Negra with other Paleolithic deposits. In *The Last Neandertals/The First Anatomically Modern Humans. Cultural Change and Human Evolution: The Crisis at 40 Ka BP*. Ed. Carbonell, E., Vaquero, M., Tarragona: Universitat Rovira I Virgili, 267-288.

Visset, L., 1980. Etude palynologique de l'abri-sous-roche de Roc-en-Pail en Chalonnnes-sur-Loire (Maine et Loire), *Mémoire de la Société d'études scientifiques d'Anjou*, 4, 87-117.

Wallén, C. C., 1970, *Climates of northern and western Europe. World survey of climatology* Amsterdam-Oxford-New York: Elsevier Scientific Publishing Company, 5, 263 p.

Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (Eds.), 2005. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed.). Johns Hopkins University Press, 2, 2142 p.

Liste des figures

Figure 1 : Informations générales du site. A) Localisation du site de Roc-en-Pail. B) Plan du site. C) Coupe stratigraphique du sondage 2, coupe Est. D) Coupe stratigraphique du sondage 3, coupe Est. Les US étudiées ici sont les US 209, 303 et 304.	8
Figure 2 : Informations générales du site. A) Carte des reliefs à proximité de la de la Caune de l'Arago. B) Vue de la stratigraphie de la grotte (Cliché D. Dainat). C) Surface du niveau G en cours de fouille. D) Colonne stratigraphique synthétique de la Caune de l'Arago (par C. Perrenoud).	11
Figure 3 : Coupe longitudinale synthétique du remplissage de la Caune de l'Arago (d'après Lumley <i>et al.</i> , 1984).	12
Figure 4 : A) Schéma des divisions des os longs utilisés par Andrews (1990) (humérus, ulna, fémur, tibio-fibula). Les os sont comptés comme complets s'ils incluent une portion significative des trois fragments. Les extrémités distales et proximales peuvent inclure jusqu'à la moitié de la diaphyse. B) Schéma des fragments de maxillaires. C) Schéma des fragments de mandibules (modifiés d'après Andrews, 1990).	19
Figure 5 : A) Lignes de division des fragments des os longs de micromammifères, de gauche à droite, humérus, ulna, radius, fémur, tibia. B) Lignes de division des fragments des os longs de lagomorphes, de gauche à droite, humérus, ulna, radius, fémur.	20
Figure 6 : A) Lignes de division des fragments sur la scapula de micromammifère. B) Lignes de division des fragments sur le coxal de micromammifère. C) Lignes de division des fragments sur la scapula de lagomorphe. D) Lignes de division des fragments sur le coxal de lagomorphe.	22
Figure 7 : A) Lignes de division des fragments des crânes de lagomorphes. B) Lignes de division des fragments des crânes de rongeurs (pour les Murinae les lignes de division des fragments suivent les mêmes schémas avec une ligne entre chaque molaire). C) Lignes de division des fragments des crânes de Soricidae. D) Lignes de division des fragments sur les mandibules de rongeurs (pour les Murinae les lignes de division des fragments suivent les mêmes schémas avec une ligne entre chaque molaire). E) Lignes de division des fragments des mandibules de Soricidae. F) Lignes de division des fragments des mandibules de lagomorphes.	23

Figure 8 : Lignes de division des fragments des os d'oiseaux, de gauche à droite, humérus, ulna, radius, carpométacarpe, fémur, tibiotarse, tarsométatarses, coracoïde.....	24
Figure 9: Illustration des grades de digestions des différents éléments utilisés dans ce travail (molaires, incisives, têtes fémorales). Les grades de digestion des jugales et des incisives de lagomorphes suivent le même schéma (Lloveras et al., 2008a, b). La digestion des têtes fémorales est appliquée sur les trois groupes (micromammifères, lagomorphes, oiseaux) (modifié d'après Stoetzel, 2009).	27
Figure 10 : Schéma de la structure utilisée lors de l'expérimentation, le carré en pointillé orange représente la zone de dépôt du matériel.	43
Figure 11 : Schéma représentant les crânes de Murinae fracturés après le 1er passage. A) Crâne de Murinae sub-entier (état initial, non affecté). B) Crâne avec une absence du maxillaire et du pré-maxillaire droit. C) Hémi-crâne (pré-maxillaire et maxillaire). D) Hémi-maxillaire. E) Pré-maxillaire.	46
Figure 12 : Schéma représentant un crâne de Murinae fracturé. Ce crâne présente une perte des pré-maxillaires après le 2ème passage.	47
Figure 13 : Schéma représentant les crânes d'Arvicolinae fracturés après le 2ème passage. A) Crâne d'Arvicolinae sub-entier (état initial, non affecté). B) Crâne avec une absence des pré-maxillaires et nasal (et d'un maxillaire). C) Maxillaire. D) Pré-maxillaire double.	48
Figure 14 : Schéma représentant les crânes fracturés après le 3ème passage. A) Hémi-maxillaire sans zygomatique de Murinae. B) Hémi-maxillaire d'Arvicolinae. C) Pré-maxillaire simple d'Arvicolinae.....	49
Figure 15 : Schéma représentant les crânes de Soricidae fracturés après le 3ème passage. A) Crâne de Soricidae sub-entier (état initial, non affecté). B) Crâne avec le pré-maxillaire en moins. C) Crâne avec le maxillaire droit fracturé. D) hémi-maxillaire avec pré-maxillaire. E) Hémi-maxillaire sans pré-maxillaire. F) Fragment de maxillaire avec M1 et M2 en place. G) fragments de pré-maxillaire avec incisive en place.....	50
Figure : 16 Schéma représentant les mandibules fracturées après le 3ème passage. A) Mandibule de Murinae entière. B) Mandibule de Murinae fracturée au niveau de la branche montante. C) Mandibule de Murinae fracturée derrière l'insertion de la M1. D) Mandibule d'Arvicolinae entière. E) Mandibule d'Arvicolinae avec une fracture de la branche montante. F) Mandibule d'Arvicolinae avec une fracture derrière l'insertion de la M1. G) Mandibule d'Arvicolinae constituée de deux fragments, la branche montante et la partie antérieure jusqu'à l'insertion de la M2. H) Mandibule de Soricidae entière. I) Mandibule de Soricidae fracturée au niveau de l'insertion de l'incisive.	51

Figure 17 : Schéma représentant les restes du post-crânien fracturé après le 3ème passage. A) Humérus. B) Ulna. C) Coxaux. Les lignes rouges représentent les fractures.	52
Figure 18 : Schéma représentant les crânes fracturés après le 4ème passage. A) Fragments de maxillaire de Murinae avec insertion de la M1 et zygomatique. B) Fragments de maxillaire de Murinae avec insertion de la M1 sans zygomatique. C) Fragments de maxillaire. D) Maxillaire d'Arvicolinae avec uniquement le palatin. E) Fragments de maxillaire de Soricidae avec M1 et M2.....	53
Figure 19 : Schéma représentant les mandibules fracturées après le 3ème passage. A) Mandibule de Murinae avec une fracture derrière l'insertion de la M1. B) Fragment de mandibule d'Arvicolinae composé uniquement du diastème. C) Mandibule de Soricidae avec une fracture au niveau de la M3. D) Mandibule de Soricidae avec une fracture au niveau de la M2.	54
Figure 20 : Fragmentation des dents isolées. A) Incisives inférieures présentant une fracture longitudinale. B) Incisives supérieures présentant une fracture médiane. C) Incisive supérieure fracturée à proximité de la surface occlusale. D) M3 supérieure fracturée. Les lignes rouges représentent les fractures.	55
Figure 21 : Matériel post-crânien fracturés suite au 4ème passage. A-B) Fémur. C-D) Humérus. E) Ulna. F) Radius. (G-H-I) Tibio-fibula. Les lignes rouges représentent les fractures.	56
Figure 22 : Coxaux fracturés suite au 4ème passage. Les lignes rouges représentent les fractures.	56
Figure 23 : A) Localisation de la Grotte Tempiette. B) Entrée de la Grotte Tempiette (photo C. Griggo).....	62
Figure : 24 : Topographie de la grotte Tempiette – N° 149 du Granier, Chartreuse (Spéléo Club de Savoie) réalisée par J.N. Delaty (in Griggo, 2015), en rouge la zone fouillée.	63
Figure 25 : Photo de l'altération de l'émail observée sur une incisive de rongeur.	66
Figure 26 : Photo de l'altération diffuse observée sur deux incisives de rongeur. A) Incisive provenant de la couche I6-2 sc-a. B) Incisive provenant de la couche J6-2 sc-a.	66
Figure 27 : Cliché au MEB des altérations diffuses sur les incisives de rongeur. A-B-C) Incisive provenant de la couche I6-2 sc-a avec différents grossissements. D) Incisive provenant de la couche J6-2 sc-a.....	67
Figure 28 : Photo des altérations observées sur les fémurs. Altération forte et localisée, caractérisée par une délimitation brun foncé. A) Fémur provenant de la couche g4-2 sc-c. B) Fémur provenant de la couche g4-2 sc-c ; altération légère et diffuse caractérisée par des	

motifs irréguliers sur la surface. C) Fémur provenant de la couche i6-2 sc-a. D) Fémur provenant de la couche h4-2 sc-d.....	68
Figure 29 : Photo des altérations fortes et diffuses observées sur les fémurs. A) Fémur provenant de la couche i6-2 sc-a. B) Fémur provenant de la couche g5-2 sc-a; Cliché au MEB de ces altérations. C) Fémur provenant de la couche i6-2 sc-a. D) Fémur provenant de la couche i6-2 sc-a. E) Fémur provenant de la couche g5-2 sc-a.....	69
Figure 30 :A) Alentour de l'aire de grand-duc, celle-ci est indiquée par la flèche rouge. B) Alentour de l'aire de grand-duc après l'incendie, celle-ci est indiquée par la flèche rouge. C) Photo de la zone interne, avec de nombreux ossements apparents. D) Photo de la zone externe, quelques ossements sont apparents en surface.	74
Figure 31 : Composition taxonomique : A) Graphique représentant les proportions d'oiseaux, de lagomorphes et de micromammifères dans la zone interne en fonction du NMI, du NME et de l'UAM moyen. B) Graphique représentant les proportions d'oiseaux, de lagomorphes et de micromammifères dans la zone externe en fonction du NMI, du NME et de l'UAM moyen. C) Graphique représentant les proportions d'oiseaux, de lagomorphes et de micromammifères sur la totalité du site en fonction du NMI, du NME et de l'UAM moyen.	77
Figure 32 : Graphique représentant les proportions d'oiseaux, de lagomorphes et de micromammifères en fonction du NMI pour chaque catégorie de taille sur l'ensemble du site.	78
Figure 33 : Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 1) déterminés dans la zone intérieure. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2015 ArchéoZoo.org).....	79
Figure 34: Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 1) déterminés dans la zone extérieure. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2015 ArchéoZoo.org).....	80
Figure 35: Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 1) déterminés dans l'ensemble du site. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les	

catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2015 ArchéoZoo.org).....	81
Figure 36 : Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 2) déterminés dans la zone intérieure. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé de nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2015 ArchéoZoo.org).....	82
Figure 37 : Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 2) déterminés dans la zone extérieure. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2015 ArchéoZoo.org).....	83
Figure 38 : Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 2) déterminés dans l'ensemble du site. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2015 ArchéoZoo.org).....	84
Figure 39 : Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 3) déterminés dans la zone intérieure. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2015 ArchéoZoo.org).....	85
Figure 40: Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 3) déterminés dans la zone extérieure. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2015 ArchéoZoo.org).....	86

Figure 41: Représentation du nombre de fragments de restes d'oiseaux (catégorie de taille : 3) déterminés dans l'ensemble du site. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 4), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments sont 1 : extrémité proximale ; 2 : diaphyse proximale, 3 : diaphyse distale ; 4 : extrémité distale (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau© 2015 ArchéoZoo.org). 87

Figure 42: Représentation du nombre de fragments de restes de lagomorphes déterminés dans la zone intérieure. Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 6), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments pour les os longs sont 1 : épiphyse prox. ; 2 : extrémité prox. ; 3 : diaphyse prox., 4 : diaphyse dist.e ; 5 : extrémité dist.s, 6 : épiphyse distale. Pour le coxal 1 : Ischium dist. ; 2 : Ischium prox. ; 3 : Ilium prox. ; 4 : Ilium dist. , pour la scapula : prox. ; 2 : col ; 3 : aile 1/2 ; 4 : aile 2/2 (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 1996 ArchéoZoo.org). 89

Figure 43: Représentation du nombre de fragments de restes de lagomorphes déterminés dans la zone extérieure (toutes catégories d'âge confondues). Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 6), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments pour les os longs sont 1 : épiphyse prox. ; 2 : extrémité prox. ; 3 : diaphyse prox., 4 : diaphyse dist.e ; 5 : extrémité dist.s, 6 : épiphyse distale. Pour le coxal 1 : Ischium dist. ; 2 : Ischium prox. ; 3 : Ilium prox. ; 4 : Ilium dist. , pour la scapula : prox. ; 2 : col ; 3 : aile 1/2 ; 4 : aile 2/2 (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 1996 ArchéoZoo.org). 90

Figure 44: Représentation du nombre de fragments de restes de lagomorphes déterminés dans l'ensemble du site (toutes catégories d'âge confondues). Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 6), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments pour les os longs sont 1 : épiphyse prox. ; 2 : extrémité prox. ; 3 : diaphyse prox., 4 : diaphyse dist.e ; 5 : extrémité dist.s, 6 : épiphyse distale. Pour le coxal 1 : Ischium dist. ; 2 : Ischium prox. ; 3 : Ilium prox. ; 4 : Ilium dist. , pour la scapula : prox. ; 2 : col ; 3 : aile 1/2 ; 4 : aile 2/2 (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 1996 ArchéoZoo.org). 92

Figure 45: Représentation du nombre de fragments de restes de micromammifères déterminés dans la zone intérieure (toutes catégories d'âge confondues). Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 6), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments pour les os longs sont 1 : épiphyse prox. ; 2 : extrémité prox. ; 3 : diaphyse prox., 4 : diaphyse dist.e ; 5 : extrémité dist.s, 6 : épiphyse

distale. Pour le coxal : Ischium dist. ; 2 : Ischium prox. ; 3 : Ilium prox. ; 4 : Ilium dist. , pour la scapula 1 : prox. ; 2 : col ; 3 : aile 1/2 ; 4 : aile 2/2 (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2005 ArchéoZoo.org).	93
Figure 46: Représentation du nombre de fragments de restes de micromammifères déterminés dans la zone extérieure (toutes catégories d'âges confondues). Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 6), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments pour les os longs sont 1 : épiphyse prox. ; 2 : extrémité prox. ; 3 : diaphyse prox., 4 : diaphyse dist.e ; 5 : extrémité dist.s, 6 : épiphyse distale. Pour le coxal : Ischium dist. ; 2 : Ischium prox. ; 3 : Ilium prox. ; 4 : Ilium dist. , pour la scapula 1 : prox. ; 2 : col ; 3 : aile 1/2 ; 4 : aile 2/2 (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2005 ArchéoZoo.org).	94
Figure 47: Représentation du nombre de fragments de restes de micromammifères déterminés dans l'ensemble du site (toutes catégories d'âge confondues). Sur l'abscisse sont représentées les différentes catégories de fragments (de 1 à 6), sur l'ordonnée est exprimé le nombre de fragments déterminés. Les catégories de fragments pour les os longs sont 1 : épiphyse prox. ; 2 : extrémité prox. ; 3 : diaphyse prox., 4 : diaphyse dist.e ; 5 : extrémité dist.s, 6 : épiphyse distale. Pour le coxal : Ischium dist. ; 2 : Ischium prox. ; 3 : Ilium prox. ; 4 : Ilium dist. , pour la scapula 1 : prox. ; 2 : col ; 3 : aile 1/2 ; 4 : aile 2/2 (Modifié d'après le dessin de M. Coutureau, © 2005 ArchéoZoo.org).	95
Figure 48 : Photo des fractures récurrentes observées sur les extrémités proximales de tibia. (A-D) plateau tibial fracturé, (E-H) tubérosité tibiale isolée.	98
Figure 49 : Courbes de l'abondance relative pour les différents éléments anatomiques des oiseaux de catégorie 1, 2 et 3 présents sur la zone intérieure.....	100
Figure 50 : Courbes de l'abondance relative pour les différents éléments anatomiques des oiseaux de catégorie 1, 2 et 3 présents sur la zone extérieure.....	101
Figure 51 : Courbes de l'abondance relative pour les différents éléments anatomiques des oiseaux de catégorie 1, 2, 3 et toutes catégories confondues présentes sur l'ensemble du site.	102
Figure 52 : Courbes de l'abondance relative pour les différents éléments anatomiques des lagomorphes présents sur la zone intérieure, extérieure et sur l'ensemble du site.....	102
Figure 53 : Courbes de l'abondance relative pour les différents éléments anatomiques des micromammifères présents sur la zone intérieure, sur la zone extérieure et sur l'ensemble du site.	103

Figure 54 : Altération due à la digestion. A) Incisive supérieure avec des traces de digestion légère. On observe une altération du contour de l'émail ainsi qu'un piquetage de la couche superficielle de l'émail. B) Incisive inférieure avec une altération modérée, le contour de l'émail est altéré et la dentine présente un aspect ondulé par endroit.	108
Figure 55 : Coxaux présentant des traces de perforation infligées par le grand-duc (Cliché D. Dainat - EPCC).....	110
Figure 56 : Altérations post-dépositionnelles. A) Tibia de lapin présentant des fissures et des desquamations provoquées par le <i>weathering</i> . B) Fémur présentant une marque de brûlure sur la partie proximale. C) Fémur de lapin présentant des marques de brûlure sur la zone de fracture et sur l'extrémité distale, des desquamations sont visibles sur la diaphyse (Cliché D. Dainat – EPCC).....	111
Figure 57 : Analyse de Correspondance (AC) sur l'abondance relative de l'archiduc et des référentiels présentés tableau 16. L'axe 1 représente 49,33% de l'inertie et l'axe 2, 20,4%. 119	119
Figure 58 : Analyse de Correspondance (AC) de l'abondance relative des éléments osseux de l'archiduc et des référentiels établis par Andrews (1990). L'axe 1 représente 41,8% de l'inertie et l'axe 2 21,1%.	122
Figure 59 : Proportions du NMI des oiseaux, des lagomorphes et des micromammifères (insectivores, rongeurs et chiroptères) dans les UA P et R, calculés au sein de la bande longitudinale G.....	133
Figure 60 : Courbes de l'abondance relative pour les différents éléments anatomiques des oiseaux de catégorie 3 des UA P et R. Le tableau des valeurs est donné dans l'annexe V... 134	134
Figure 61 : Courbes de l'abondance relative pour les différents éléments anatomiques des lagomorphes des UA P et R. Le tableau des valeurs est donné dans l'annexe V.....	135
Figure 62 : Courbes de l'abondance relative pour les différents éléments anatomiques des rongeurs des UA P et R. Le tableau des valeurs est donné dans l'annexe V.	136
Figure 63 : Photo d'une mandibule de chiroptère présentant des traces d'altération (flèches noires) dues à la digestion (G16-GHQ15).....	138
Figure 64 : Eléments squelettiques présentant différents type d'altérations (G16-GHQ15). A) Photo d'un ulna d'oiseau présentant des traces d'altération et de concrétion. B) Photo d'une mandibule de lagomorphe présentant des fissures dues à la compaction du sédiment ainsi qu'une altération géochimique faible. C) Os coxal de lagomorphe présentant de nombreuses fissures et déformations dues à la compression des sédiments. D) Mandibule de rongeur largement altérée par des processus géochimiques. On distingue l'incisive ainsi que la première molaire.	139

Figure 65 : Photo de la patte d'aigle royal (<i>Aquila chrysaetos</i>) (G13 GEQ7 2502 – 2510) (cliché D. Dainat - EPCC).....	140
Figure 66 : Stries de découpe sur un fragment d'os coxal (J11-jcp15-575) de lagomorphe. A) Schéma de localisation du fragment et photo de l'intégralité du fragment. B) Agrandissement de la zone avec les deux stries parallèles. C) Agrandissement de la zone avec le regroupement de quatre stries.....	142
Figure 67 : Indices Taxonomiques d'Habitats calculés pour les US 209, 303 et 304 avec les taxons de rongeurs. T : Toundra ; Fb : Forêt boréale ; Pt : Prairie tempérée, savane et fruticée ; Fd : Forêt déciduale et forêt mixte ; Fm : Forêt méditerranéenne et broussailles (garrigue) ; Er : Environnement rupicole ; R : Ripisylve.	148
Figure 68 : Valeurs environnementales obtenues avec l'Indice de Restriction Climatique (Σ CRI) pour les US 209, 303 et 304. IV : climat méditerranéen (végétation sclérophylle) ; VI : climat tempéré typique (forêt décidue) ; VII : climat tempéré-aride (steppe à désert froid) ; VIII : climat tempéré-froid (forêt de conifère boréal) ; IX : climat arctique (toundra).....	149
Figure 69 : Rongeurs de l'UA P, échelle = 1 mm ; A: M/1 G - <i>M. gregalis</i> ; B,C: M/1 G - <i>M. oeconomus</i> ; D: M/1 G - <i>M. vaufreyi</i> ; E: M/1 D - <i>P. coronensis</i> (dessin E. Desclaux).	156
Figure 70 : Rongeurs de l'UA R, échelle = 1 mm ; A: M/1 G – <i>P. episcopalis</i> ; B: M/1 G – <i>P. episcopalis</i> ; C: M/1 D - <i>P. episcopalis</i> ; D: M/1 G - <i>P. coronensis</i> ; E: M/1 G - <i>P. coronensis</i> ; F: M/1 D – <i>I. mediterraneus</i> ; G: M/1 G - <i>M. vaufreyi</i> (dessin E. Desclaux).	156
Figure 71 : Climatogramme des différentes UA de la Caune de l'Arago, basé sur les rongeurs (tab. 29).	157
Figure 72 : Indice Taxonomique d'Habitat des différents UA de la Caune de l'Arago. T : toundra ; Fb : forêt boréale ; Pt : prairie tempérée, savane et fruticée ; Fd : forêt déciduale et forêt mixte ; Fm : forêt méditerranéenne et broussailles (garrigue) ; Er : environnement rupicole ; R : Ripisylve.....	158
Figure 73 : Histogramme représentant les proportions des différents climats obtenus avec l'Indice de Restriction Climatique (Σ CRI) pour les différentes UA de la Caune de l'Arago. IV : climat méditerranéen (végétation sclérophylle) ; VI : climat tempéré typique (forêt décidue) ; VII : climat tempéré-aride (steppe à désert froid) ; VIII : climat tempéré-froid (forêt de conifères boréale) ; IX : climat arctique (toundra).	161
Figure 74 : Courbes des températures calculées avec le Modèle Bioclimatique pour les différentes UA de la Caune de l'Arago. T°am=Température moyenne annuelle, T°max=Température moyenne du mois le plus chaud, T°min=Température moyenne du mois le plus froid exprimée en °C.....	162

Figure 75 : Courbes des températures calculées avec le Modèle Bioclimatique pour les différentes UA de la Caune de l'Arago., T°max=Température moyenne du mois le plus chaud, T°min=Température moyenne du mois le plus froid exprimée en °C.	163
Figure 76 : Analyse Factorielle de Correspondance (AFC) entre les espèces de rongeurs et les niveaux de la Caune de l'Arago. L'axe 1 représente 50.3 % de l'inertie et l'axe 2 représente 23,2 % de l'inertie.	166
Figure 77 : Carte des climats de France d'après Joly <i>et al</i> (2010). T1 : climats de montagne ; T2 : climat semi-continental et climat des marges montagnardes ; T3 : climat océanique dégradé des plaines du Centre et du Nord ; T4 : climat océanique altéré ; T5 : climat océanique franc ; T6 : climat méditerranéen altéré ; T7 : climat du Bassin du Sud-Ouest ; T8 : climat méditerranéen franc. Le cercle noir regroupe les différents climats dans un rayon de 50 km de la Caune de l'Arago.....	173
Figure 78 : Corrélation entre les SIM et les UA de la Caune de l'Arago selon l'hypothèse 1. A gauche, la courbe de l'enregistrement du $\delta^{18}O$ du site 975 de Pierre <i>et al.</i> (1999) recalibrée par Lourens (2004) (en gris) et de Kandiano <i>et al.</i> (2012) (modifiée d'après Girone <i>et al.</i> , 2013). A droite, les variations de la température annuelle moyenne (C°) calculée à la Caune de l'Arago, EQ (méthode d'Ecologie Quantifiée), MB (Modèle Bioclimatique).....	179
Figure 79 : Corrélation entre les SIM et les UA de la Caune de l'Arago selon l'hypothèse 2. A gauche, la courbe de l'enregistrement du $\delta^{18}O$ du site 975 de Pierre <i>et al.</i> (1999) recalibrée par Lourens (2004) (en gris) et de Kandiano <i>et al.</i> (2012) (modifiée d'après Girone <i>et al.</i> , 2013). A droite, les variations de la température annuelle moyenne (C°) calculée à la Caune de l'Arago, EQ (méthode d'Ecologie Quantifiée), MB (Modèle Bioclimatique).....	181

Liste des tableaux

Tableau 1 : Cadre stratigraphique et géochronologique du remplissage sédimentaire pléistocène moyen de la Caune de l’Arago. Les faunes de grands mammifères des différents ensembles stratigraphiques (d’après Moigne <i>et al.</i> , 2006).....	13
Tableau 2 : Représentation des différentes catégories de prédateurs en fonction de l’intensité et de la fréquence de digestion, d’après Fernández-Jalvo <i>et al.</i> (2016).	28
Tableau 3 : Description des effets de la digestion en fonction de son intensité sur les dents de léporidés (d’après Lloveras <i>et al.</i> , 2008a).	29
Tableau 4 : Indices taxonomiques d’habitats utilisés pour les taxons de rongeurs : T : tundra ; Fb : forêt boréale ; Pt : prairie tempérée, savane et fruticée ; Er : environnement rupicole ; Fd : forêt déciduale et forêt mixte ; Fm : forêt méditerranéenne et broussailles (garrigue) ; R : ripisylve. Modifié d’après Andrews (1990).	34
Tableau 5 : Typologie des climats et des zonobiomes utilisée, ainsi que les valeurs associées à chaque espèce (modifiée d’après Hernández-Fernández, 2001 et Hernández-Fernández <i>et al.</i> , 2007).....	36
Tableau 6 : Synthèse de la fracturation suite aux différents passages. N : nombre d’éléments fracturés ; % : pourcentage d’éléments fracturés.	57
Tableau 7 : Nombre Minimum d’Individus (NMI) et Nombre de Restes (NR) des microvertébrés de Tempiette.	65
Tableau 8 : Diversité spécifique de l’assemblage de microvertébrés, exprimée en NMI (Nombre Minimum d’Individus).....	76
Tableau 9 : Nombre de lagomorphes (exprimé en NMI) appartenant aux différentes classes d’âge.	78
Tableau 10 : Décompte des nombres de parties par éléments (un élément avec ses 4 parties correspond à un os entier) et pourcentage de fragmentation des os d’oiseaux en fonction des catégories de taille.	96
Tableau 11 : Décompte du nombre de parties par éléments et pourcentage de fragmentation des os de lagomorphes en fonction des classes d’âge. Un élément avec ses 4 parties correspond à un os entier pour les juvéniles et les sub-adultes, les épiphyses non soudées ne sont pas prises en compte. Pour les individus adultes un élément entier aura ses 6 parties.....	97

Tableau 12 : Décompte des parties par élément (un élément avec ses 4 parties correspond à un os entier) et pourcentage de fragmentation des os longs de micromammifères.....	99
Tableau 13 : Nombre et pourcentage d'épiphyes de fémurs et d'humérus d'oiseaux présentant une altération due à la digestion en fonction de son intensité (0=nulle, 1=légère, 2=modérée, 3= forte/extrême).....	104
Tableau 14 : Nombre et pourcentage de dents et d'extrémités proximales de fémurs de lagomorphes présentant une altération due à la digestion en fonction de son intensité (0=nulle, 1=légère, 2=modérée, 3= forte, 4=extrême).....	105
Tableau 15 : Nombre et pourcentage de dents et d'extrémités proximales de fémurs de rongeur présentant une altération due à la digestion en fonction de son intensité (0=nulle, 1=légère, 2=modérée, 3= forte, 4=très forte).	107
Tableau 16 : Taux de fragmentation des ossements d'oiseaux observé sur d'autres référentiels. Bocheński <i>et al.</i> (1993) ¹ ; Bocheński & Tornberg (2003) ² ; Bocheński & Tomek (1994) ³ ; Laroulandie (2000) ⁴ ; Bocheński <i>et al.</i> (1999) ⁵	116
Tableau 17 : Taux de fragmentation des ossements de micromammifères observé sur d'autres référentiels (d'après Andrews, 1990).	117
Tableau 18 : Abondance relative des restes de léporidés observés dans différents types d'accumulation et pour différents prédateurs.	118
Tableau 19 : Abondance relative des ossements de micromammifères observés sur des assemblages provenant de différents prédateurs (d'après Andrews, 1990).	121
Tableau 20 : Nombre Minimum d'Individus (NMI) pour les US 209, 303 et 304.	127
Tableau 21 : Pourcentage de l'abondance relative des éléments anatomiques des rongeurs pour les US 209, 303 et 304, calculé d'après le NME.	128
Tableau 22 : Fréquence des altérations dues à la digestion en fonction de leur intensité observée sur les extrémités proximales de fémurs, les incisives et les molaires de rongeurs des US 209, 303 et 304. Les catégories sont celles définies par Andrews (1990), 0=nulle, 1=faible, 2=modérée, 3=forte, 4=extrême. *référentiel des prédateurs de catégorie 1 et 2, d'après Fernández-Jalvo <i>et al.</i> (2016).	129
Tableau 23 : Valeur du Nombre Minimum d'Individus (NMI) pour les UA P et R. *les valeurs des soricomorphes, des rongeurs et des chiroptères proviennent des travaux de Hanquet (2011).	132
Tableau 24 : Fréquence des altérations dues à la digestion en fonction de leur intensité observée sur les incisives et les dents jugales des lagomorphes des UA P et R (provenant de la bande longitudinale G). Les catégories sont celles définies par Andrews (1990), 0=nulle,	

1=faible, 2=modérée, 3=forte, 4=extrême. *référentiel des prédateurs de catégories 1 et 2, d'après Fernández-Jalvo <i>et al.</i> (2016).	137
Tableau 25 : Fréquence des altérations dues à la digestion en fonction de leur intensité observée sur les incisives de rongeurs et les molaires d'Arvicolinae des UA P et R. Les catégories sont celles définies par Andrews (1990), 0=nulle, 1=faible, 2=modérée, 3=forte, 4=extrême. *Données d'après Hanquet (2011). **référentiels des prédateurs de catégories 1 et 2, d'après Fernández-Jalvo <i>et al.</i> (2016).	137
Tableau 26 : Paramètres climatiques obtenus avec le modèle bioclimatique pour les US 209, 303 et 304. T°am=Température moyenne annuelle, T°max=Température moyenne du mois le plus chaud, T°min=Température moyenne du mois le plus froid exprimée en °C. Pam= Précipitations annuelles moyennes exprimées en mm.	150
Tableau 27 : Paramètres climatiques obtenus avec la méthode d'Ecologie Quantifiée pour les US 209, 303 et 304.....	150
Tableau 28 : Température annuelle moyenne calculée en fonction du nombre d'espèces d'Arvicolinae avec la méthode des fonctions de transfert pour les US 209, 303 et 304.....	150
Tableau 29 : Nombre Minimum d'Individus (NMI) des espèces de petits mammifères pour les différentes UA de la Caune de l'Arago. A l'exception des UA G1, G2, G3 et G4 les données proviennent de Hanquet (2011) et Lebreton <i>et al.</i> (2016). Pour le castor, les données proviennent de Lebreton <i>et al.</i> (2017 a).	155
Tableau 30 : Valeurs environnementales obtenues avec l'Indice de Restriction Climatique (Σ CRI) pour les différentes UA de la Caune de l'Arago.	160
Tableau 31 : Paramètres climatiques obtenus avec le Modèle Bioclimatique pour les différentes UA de la Caune de l'Arago. T°am=Température moyenne annuelle, T°max=Température moyenne du mois le plus chaud, T°min=Température moyenne du mois le plus froid exprimée en °C. Pam= Précipitations annuelles moyennes exprimées en mm..	162
Tableau 32 : Paramètres climatiques obtenus avec la méthode d'Ecologie Quantifiée pour les différentes UA de la Caune de l'Arago.	164
Tableau 33 : Température annuelle moyenne calculée en fonction du nombre d'espèces d'Arvicolinae avec la méthode des fonctions de transfert pour les différentes UA de la Caune de l'Arago.....	165
Tableau 34 : Synthèse des résultats des reconstitutions paléoenvironnementales et paléoclimatiques des UA de la Caune de l'Arago. ITH : Indices Taxonomique d'Habitat ; IRC : Indice de Restriction Climatique ; MB : Modèle Bioclimatique ; EQ : Ecologie Quantifiée ; FT : Fonction de Transfert. T°moy=Température moyenne annuelle (°C) ; écart	

été/hiver : écart de température entre le mois le plus froid et le mois le plus chaud (°C) ; Pam :
Précipitations annuelles moyennes exprimées en mm. 167

Annexes

Annexe I : données correspondantes aux différentes espèces utilisées pour la méthode d'Ecologie Quantifiée.

Annexe II : Abondance relative des petits vertébrés de l'archiduc

Annexe III : Nombre de reste (NME) et abondance relative des petits vertébrés de l'archiduc

Annexe IV : Articles reprenant une partie des résultats présentés dans cette étude (Lebreton *et al.*, 2016 ; Lebreton *et al.*, 2017a ; Lebreton *et al.*, 2017b)

Annexe V : Nombre de restes (NME) et abondance relative des petits vertébrés de la Caune de l'Arago

Annexe I : données correspondant aux différentes espèces utilisées pour la méthode d'Ecologie Quantifiée.

	Température (° C /an)			Précipitations (cm / an)		
	T (°C) moy	T (°C) max	T (°C) min	Precip. moy	Précip. max	Précip. min
<i>Apodemus sylvaticus</i>	12,9	24,7	0,5	57	139	5
<i>Arvicola amphibius</i>	5,2	18,1	-9	51	99	3
<i>Castor fiber</i>	4,5	20,9	-12,3	45	99	5
<i>Chionomys nivalis</i>	12,7	23,9	1,6	80	249	16
<i>Clethrionomys glareolus</i>	4,8	21,4	-13,9	56	113	18
<i>Cricetulus migratorius</i>	11,7	28	-4	43	103	164
<i>Cricetus cricetus</i>	4,4	25,2	-17,1	46	66	12
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	-6,8	13,1	-26,8	45	134	3
<i>Eliomys quercinus</i>	14,2	23,7	5	53	115	8
<i>Erinaceus sp.</i>	10,2	21,9	-1,2	48	113	5
<i>Glis glis</i>	10,9	24,1	-2,1	60	97	21
<i>Lepus timidus</i>	-1	16,5	-19	52	134	12
<i>Marmota marmota</i>	5,4	16,1	-6,3	113	249	63
<i>Microtus (T.) pyrenaicus</i>	11,4	15,9	6,2	99	150	66
<i>Microtus agrestis</i>	5	20	-7,4	71	113	36
<i>Microtus arvalis</i>	7,7	20,8	-7,2	49	93	11
<i>Microtus cabreræ</i>	15,5	25,5	6	46	71	23
<i>Microtus gregalis</i>	-2,3	20,2	-25,6	34	54	18
<i>Microtus oeconomus</i>	-2,5	18,3	-23,4	53	99	16
<i>Ochotona pusilla</i>	3,2	24,1	-17,8	26	46	9
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	12	20,8	3,3	69	150	24
<i>Sciurus vulgaris</i>	7,6	21	-6,1	68	134	33
<i>Sorex gr. araneus/coronatus</i>	2,7	19,4	-13	58	113	25
<i>Sorex minutus</i>	6,4	20,4	-7,9	71	250	24
<i>Spermophilus citellus</i>	12,3	25,5	-3,1	46	65	23
<i>Talpa europæa</i>	6,3	20,4	-7,7	57	113	27

Annexe II : Nombre de restes (NME) des petits vertébrés de l'archiduc

	intérieur			extérieure			total			lagomorphes			microvertébrés		
	aves 1	aves 2	aves 3	aves 1	aves 2	aves 3	aves 1	aves 2	aves 3	int	ext	total	int	ext	total
mandibule	7	14	19	7	14	9	14	28	28	35	13	48	91	54	145
maxillaire	1	7	1	2	8	2	3	15	3	27	10	37	69	50	119
coracoïde	3	32	17	16	37	10	19	69	27	29	20	49	153	112	265
scapula	0	24	8	8	27	9	8	51	17	30	21	51	174	138	312
humérus	12	42	21	16	30	13	28	72	34	97	57	154	93	121	214
Ulna	8	32	20	11	39	8	19	71	28	111	72	183	222	208	430
radius	1	24	16	3	17	10	4	41	26	15	9	24	68	22	90
carpométacarpe	6	26	12	6	24	11	12	50	23	37	13	50	120	45	165
ulnaire	2	4	4	5	9	6	7	13	10	33	13	46	100	48	148
phal. ant.	0	17	21	0	22	6	0	39	27	14	9	23	82	34	116
pelvis	2	11	10	4	11	3	6	22	13	50	51	101	167	76	243
fémur	6	35	27	9	14	14	15	49	41	67	47	114	156	72	228
tibiotarse	11	28	26	12	27	8	23	55	34	90	39	129	168	54	222
tarsométatarse	11	42	24	8	16	9	19	58	33	88	30	118	64	29	93
phal. post.	10	54	153	23	143	75	33	197	228	55	18	73	38	16	54
sternum	6	15	15	6	13	7	12	28	22	795	482	1277	486	422	908
côte	1	7	30	3	13	10	4	20	40	194	175	369	181	163	344
vertèbre	17	145	50	32	121	42	49	266	92	306	291	597	1325	643	1968
total	104	559	474	171	585	252	275	1144	726	2073	1370	3443	3757	2307	6064

Annexe III : Abondance relative des petits vertébrés de l'archiduc

	intérieur			extérieure			total			aves total
	aves 1	aves 2	aves 3	aves 1	aves 2	aves 3	aves 1	aves 2	aves 3	
mandibule	43,8	33,3	27,9	31,8	35,0	37,5	36,84	34,1	30,4	33,0
maxillaire	12,5	33,3	1,5	18,2	40,0	2,1	1,97	36,6	3,3	9,9
coracoïde	18,8	76,2	25,0	72,7	92,5	41,7	50	84,1	29,3	54,2
scapula	0,0	57,1	11,8	36,4	67,5	37,5	21,1	62,2	18,5	35,8
humérus	75,0	100,0	30,9	72,7	75,0	54,2	73,7	84,1	37,0	61,8
ulna	50,0	76,2	29,4	50,0	97,5	33,3	50	80,5	30,4	53,3
radius	6,3	57,1	23,5	13,6	42,5	41,7	10,5	48,8	28,3	33,0
carpométacarpe	37,5	61,9	17,6	27,3	60,0	45,8	31,6	61,0	25,0	40,1
ulnaire	12,5	2,4	5,9	5,7	5,625	25	4,6	4,0	10,9	3,5
phal. ant.	0,0	10,1	7,7	0,0	13,8	25,0	0	11,9	7,3	7,8
pelvis	12,5	26,2	14,7	18,2	27,5	12,5	15,8	26,8	14,1	19,3
fémur	37,5	83,3	35,5	40,9	35,0	58,3	36,8	70,7	44,6	53,3
tibiotarse	68,8	66,7	34,2	54,5	67,5	33,3	57,9	64,6	37,0	51,4
tarsométatarse	68,8	100,0	31,6	36,4	40,0	37,5	50,0	69,5	35,9	51,4
phal. post.	4,5	9,2	16,1	7,5	25,5	22,3	6,2	17,2	17,7	15,4
sternum	75,0	71,4	44,1	54,5	65,0	58,3	63,2	68,3	47,8	58,5
côte	0,8	2,1	5,5	1,7	4,1	10,4	1,3	3,0	5,4	3,8
vertèbre	7,6	24,7	5,3	10,1	21,6	12,5	9,0	23,2	7,1	13,7
Ri moyen	29,5	49,5	20,5	30,7	45,3	32,7	28,9	47,3	23,9	33,3
NMI	8	21	34	11	20	12	19	41	46	106

	Lagomorphes			micromammifères		
	intérieur	extérieur	total	intérieur	extérieur	total
mandibule	35,0	20,3	29,3	50,0	65,9	54,9
maxillaire	27,0	15,6	22,6	37,9	61,0	45,1
incisive i	14,5	15,6	14,9	42,0	68,3	50,2
incisive t	15,0	16,4	15,5	47,8	84,1	59,1
jugale i	16,2	14,8	15,7	8,5	24,6	13,5
jugale t	18,5	18,8	18,6	20,3	42,3	27,1
scapula	15,0	14,1	14,6	37,4	26,8	34,1
humérus	37,0	20,3	30,5	65,9	54,9	62,5
ulna	33,0	20,3	28,0	54,9	58,5	56,1
radius	14,0	14,1	14,0	45,1	41,5	43,9
coxal	50,0	79,7	61,6	91,8	92,7	92,0
fémur	67,0	73,4	69,5	85,7	87,8	86,4
tibia	90,0	60,9	78,7	92,3	65,9	84,1
calcaneum	88,0	46,9	72,0	35,2	35,4	35,2
astragale	55,0	28,1	44,5	20,9	19,5	20,5
phal.+métap.	22,1	20,9	21,6	6,8	13,2	8,8
côte+sternum	16,2	22,8	18,8	8,3	16,6	10,9
vertèbre	13,3	19,8	15,8	27,0	29,0	27,6
Ri moyen	35	29	33	43,2	49,3	45,1
NMI	50	32	82	91	41	132

Annexe IV : Articles reprenant une partie des résultats présentés dans cette étude (Lebreton *et al.*, 2016 ; Lebreton *et al.*, 2017a ; Lebreton *et al.*, 2017b)



Contents lists available at ScienceDirect

Quaternary International

journal homepage: www.elsevier.com/locate/quaint

Environmental context of the Caune de l'Arago Acheulean occupations (Tautavel, France), new insights from microvertebrates in Q–R levels



Loïc Lebreton^{a, *}, Emmanuel Desclaux^b, Constance Hanquet^a, Anne-Marie Moigne^c, Christian Perrenoud^c

^a Université de Perpignan Via Domitia, HNHP – UMR 7194 CNRS – MNHN, Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel, 66720 Tautavel, France

^b UMR 7194 CNRS, Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret, 06300 Nice, France

^c Muséum National d'Histoire Naturelle, HNHP – UMR 7194 du CNRS – UPVD, Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel, 66720 Tautavel, France

ARTICLE INFO

Article history:
Available online 23 December 2015

Keywords:
Small-mammals
Avifauna
Taphonomy
Middle Pleistocene
Arago cave

ABSTRACT

The comparison between the microvertebrates from the Caune de l'Arago Q–R levels and P levels highlighted differences in their faunal palaeocommunities, notably with the presence of *Pliomys episcopalpis* in the former level. The taphonomic analyses of birds, lagomorphs and micromammals remains have shown that these microvertebrate accumulations are due to the coprocenosis of nocturnal birds of prey. *Bubo bubo* seems to be the main accumulating agent. The faunal representation biases are minimal between these levels. The changes observed in the faunal composition of the different levels rather reflect environmental changes than a predation bias. The environment present during the deposition of Q–R levels appears to be temperate with wooded features, which differentiates it from the rest of the Ensemble I. These differences could correspond to an interstadial period during Marine Isotopic Stage (MIS) 14 or to a transitional phase with the isotopic stage 15.

© 2015 Elsevier Ltd and INQUA. All rights reserved.

1. Introduction

The human settlements in Europe during Pleistocene were sporadic and several stages have been recognized, both from palaeoanthropological and archaeological records. These settlements reached North-Western Europe, generally after 600 ka and were documented in numerous sites in Germany, Great Britain and France.

The oldest evidence of Acheulean presence in Western Europe has been discovered in Italy at Notarchirico (Pereira et al., 2015), in Spain at Barranc de la Boella, (Vallverdú et al., 2014), in France at La Noira (Moncel et al., 2013) and in the Caune de l'Arago (Lumley and Barsky, 2004; Barsky, 2013; Falgueres et al., 2015).

The Caune de l'Arago (Tautavel, France) is an important site for the understanding of early human settlements and of the paleoecological variations during the Middle Pleistocene in the Western Mediterranean area. This site recorded an alternation of cold and temperate periods during MIS 12, 13 and 14 (Lumley et al., 1984),

especially highlighted by microvertebrate communities which are particularly sensitive to such climatic changes (Hanquet and Desclaux, 2011). Here we present the results from the newly excavated Q–R levels at the basis of the excavated Arago sequence, which were compared to the previously studied P levels (Hanquet, 2011). Both birds and small mammals (Lagomorpha, Erinaceomorpha, Soricomorpha, Rodentia, Chiroptera) were considered. A special attention was given to the taphonomic analysis of these remains, because small vertebrate accumulations mainly result from coprocenosis made by one or several predators (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo and Andrews, 1992; Denys, 2002; Desclaux et al., 2011) and the latter can induce biases in faunal and anatomical representation and, consequently, in past landscape and climate reconstructions.

2. Archaeological context

The Caune de l'Arago is a 30 m long karst cavity located about twenty kilometres from Perpignan in the valley of Tautavel (Fig. 1). This cave overhangs the river Verdoube from 88 m. Up to now it has yielded human remains attributed to *Homo erectus*

* Corresponding author.
E-mail address: loic.lebreton@cerptautavel.com (L. Lebreton).

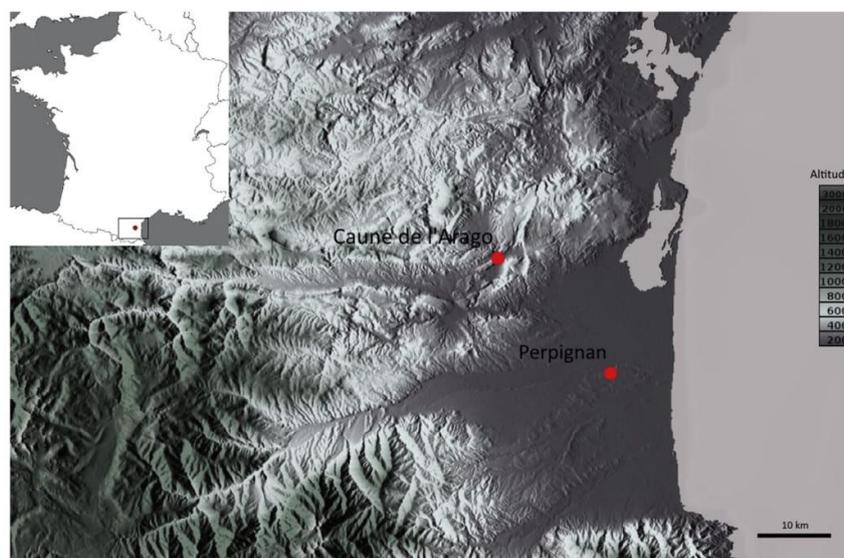


Fig. 1. Location of the Caune de l'Arago.

tautavelensis and about 120 faunal species (Moigne et al., 2006; Lumley, 2015). Some of the human occupations can be attributed to the earliest mode 2 (Barsky, 2013). The 15 m thick stratigraphic sequence is divided into 4 stratigraphic complexes. The Middle Stratigraphic Complex represents the main part which is divided into three Ensemble (III, II, I) (Lumley et al., 2004). The stratigraphic Ensemble I at the base (levels K to Q), was deposited during dry and cold conditions (correlated with MIS 14), while the stratigraphic Ensemble II (levels H to J) was deposited during temperate and wet conditions (correlated with MIS 13) and the stratigraphic Ensemble III, at the top of the Middle Complex (levels D to G), corresponds to a dry and cold period and was correlated with MIS 12 (Lumley et al., 2014; Falgueres et al., 2015).

Annual excavations since 1964 have now reached P and Q levels in the front part of the site. Falgueres et al. (2015) have recently confirmed the correlation of these P and Q levels with the beginning of MIS 14 ca. 550 ka through ESR and U-series dating. Excavation goes deeper in the central sector and in 2013, numerous micromammal remains were found in the middle of the site in the so called “Q–R levels”. Q–R levels are located at the base of the stratigraphic Ensemble I between the Q and R levels which were defined by previous core drillings (Fig. 2) (Lumley et al., 1984). Q–R levels have provided a few large mammal remains, abundant and diversified microvertebrate fauna and some stone artefacts. In this sector, geochemical evolution (decarbonatation and organic matter enrichment) has mainly altered the bones and the calcareous part of the sediments and artefacts.

3. Material and methods

The interpretation of a fossil bone assemblage, particularly in terms of past landscape and climate can be done only if the transition between living communities and the sedimentary record is fully understood.

For this reason, the first part of this study focuses on taphonomy in order to be sure that differences in the microvertebrate assemblages from P and Q–R levels are not due to a difference in the main accumulator. The second part of the work deals with the

reconstruction of the palaeoenvironments. Bird, lagomorph and micromammal (Soricomorpha and Rodentia) remains have been included in this study. According to their small size, and because they are rarely hunted and consumed by humans (except for the lagomorphs), it can be assumed that these microvertebrates were accumulated by the same predator. In addition they can provide more information to determine the main predator and additional data for the palaeoenvironment.

The material studied in Q–R levels comes from the longitudinal line G, a one meter large strip at the center of the cave, which is used as a sample for the characterization of the stratigraphy of these levels (Fig. 3). The microvertebrates remains were collected by wet sieving with two superimposed sieves of 1.2 and 0.6 mm mesh. The material from P levels also comes from the G line or when specified below, from a wider sampling zone studied by Hanquet (2011).

The taphonomic analysis follows the methodology and the data provided by Andrews and Nesbit-Evans (1983), Denys (1985), Andrews (1990), Fernández-Jalvo and Andrews (1992) and Fernández-Jalvo et al. (1998).

- 1) The bone fragmentation percentage is different depending on the predator categories, but can also result from post depositional processes (weathering, cementation of sediments, compaction, movements, excavation, sieving). The skeletal representation is also subject to post depositional processes (Stoetzel et al., 2011). Thus these two methods were only used in an indicative way.
- 2) Skeletal elements (N) were counted and their relative abundance was calculated according to Dodson and Wexlar (1979) and Andrews (1990) following the formula:

$$R_i = N_i / MNI \times E_i$$

(R_i : relative abundance of element i , N_i : the number of element i , MNI: minimum number of individuals, E_i : the number of element i in the prey skeleton).

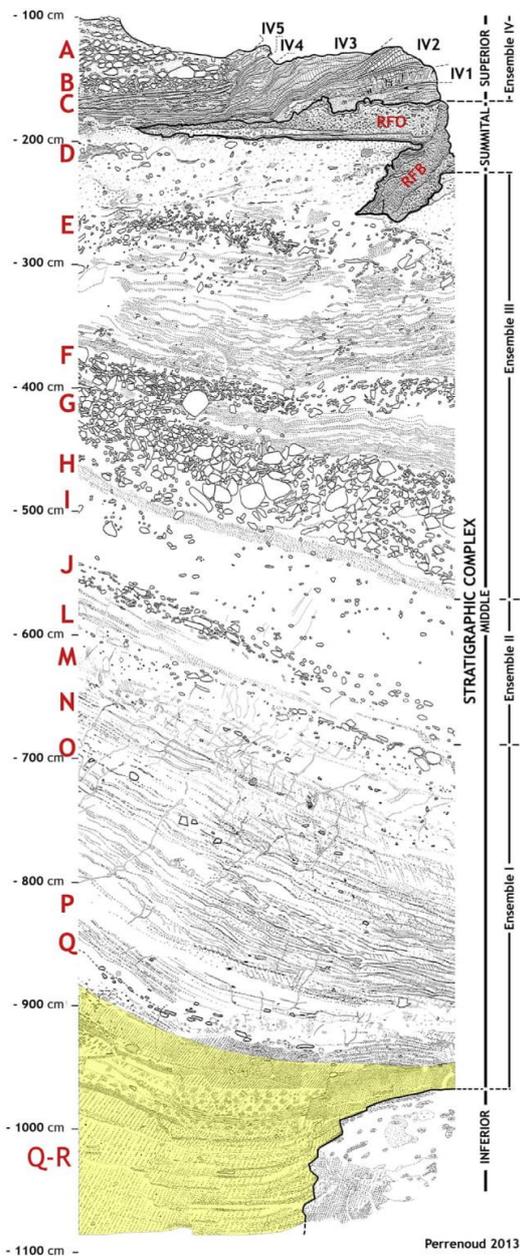


Fig. 2. Synthetic stratigraphic column of the Caune de l'Arago, in yellow the Q–R levels. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

Comparisons between micromammal anatomical representations from levels P and Q–R on one hand, and modern referentials from Andrews (1990) on the other hand, were performed through a Binary Component Analysis (BCA).

3) The study of digestion pattern on rodent remains is based on the methodology of Andrews (1990) and Fernández-Jalvo and

Andrews (1992). For the lagomorphs the criteria are those defined by Lloveras et al. (2008a,b).

The high fragmentation of mandibles/maxillae in Q–R levels (which can be linked to post-depositional phenomenon) imposes us to observe the digestion marks on isolated teeth. However, depending on the location of these digestion marks, we can define if the digestion occurred on isolated tooth (*ex situ*) or on tooth *in situ*:

- If the digestion marks are located on the whole tooth, the predator broke the mandibles/maxillae just before or during the ingestion.
- If the digestion marks only affect the uppermost part of the tooth, the digestion happened when the tooth was in its dental alveolus (*in situ*), and a post depositional phenomenon isolated the tooth.

Geochemical alteration of biopatites is much more efficient on bones than on the better crystallized enamel from teeth. Thus the quantification of digestion marks on bones is complex because of possible overlap of predator and "natural" effects.

Data on the present-day ecology and distribution of modern species represented in the Caune de l'Arago sequence come from Saint-Girons (1973), Marquet (1989), Chaline et al. (1974), Aulagnier et al. (2008), Heinzel et al. (1995). For palaeoenvironmental reconstructions we used the Taxonomic Habitat Index (THI) (Evans et al., 1981; Andrews, 1990, 2006) and the ecological data from Hanquet (2011) for Soricomorpha and Rodentia from the Caune de l'Arago to compare palaeoenvironment between P and Q–R levels. Concerning the fossil species *Pliomys episcopalpis* ecological data are based on the works of Chaline (1974), Andrews (1990) and Abbassi (1999). The THI is an index exclusively taking into account the presence of the species and not their relative abundance. For each species a score is allocated to various biotopes. The sum of these scores is equal to 1. For each biotope the sum of the scores is calculated according to the species in the level. This method allows us to determine the dominant biotope among those described below:

Tundra: Open and dry biome, with herbaceous vegetation subject to a cold climate.

Arid steppe area: open environment with xerophytic vegetation, under semi-arid conditions.

Grassland: Open environment with herbaceous vegetation, with a temperate climate and a low to moderate rainfall.

Boreal forest: Mainly consist of conifers, subject to a sub-arctic climate.

Mediterranean area: Mediterranean sclerophyll forests, pine woodlands and scrubs with mild winters and dry/warm summers.

Deciduous forest: forest with deciduous trees, under temperate and moderately wet climate.

Rocky areas: rocky soil with scarce vegetation (herbaceous and scrubs).

Multivariate analyses are often used to characterize micromammal associations depending on their ecological and climatic affinities (Marquet, 1989; Denys, 1992; Chaline et al., 1995; Abbassi, 1999; Paunescu, 2001; Hanquet, 2011). A Principal Component Analysis (PCA) was performed in order to make a projection of rodent species (variables) and archaeological levels of the Arago cave (individuals) using R 3.1.2 software with FactomineR package.

4. Results

4.1. Small mammals and birds diversity in P and Q–R levels

For P and Q–R levels 34 taxa were determined. Twelve are exclusive to P levels (*Crocidura* sp., *Marmota marmota*, *Spermophilus*

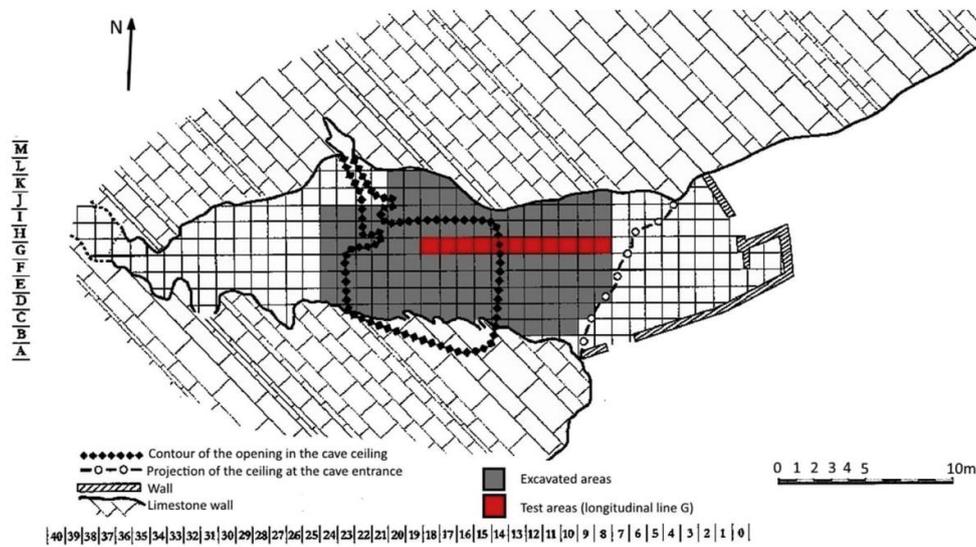


Fig. 3. Plan of the excavation of the Caune de l'Arago with the location of the tested areas (G line, in red). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

cf. *major*; *Arvicola* gr. *cantiana-terrestris*, *Chionomys nivalis*, *Microtus oeconomus*, *Microtus (Stenocranius) gregalis*, *Rhinolophus* gr. *euryale-mehelyi*, *Rhinolophus hipposideros*, *Ochotona pusilla*, *Lagopus* sp., *Turdus* sp.) and eight to Q–R levels (*Talpa europaea*, *Pliomys episcopal*, *Myotis* sp., *Pipistrellus* sp., *Anas* sp., *Aquila chrysaetos*, *Pyrrhocorax graculus*) (Table 1).

Table 1
Small vertebrate composition in P and Q–R levels; MNI: Minimum number of individuals (modified from Hanquet, 2011).

	P Levels	Q–R levels
Soricomorpha		
<i>Talpa europaea</i>	0	1
<i>Sorex</i> cf. <i>araneus</i>	2	0
<i>Sorex</i> sp.	0	1
<i>Crocidura</i> sp.	14	0
Rodentia		
<i>Marmota marmota</i>	2	0
<i>Spermophilus</i> cf. <i>major</i>	9	0
<i>Eliomys quercinus</i>	3	3
<i>Arvicola</i> gr. <i>cantiana-terrestris</i>	6	0
<i>Chionomys nivalis</i>	2	0
<i>Microtus agrestis/arvalis</i>	35	10
<i>Microtus oeconomus</i>	21	0
<i>Microtus (Stenocranius) gregalis</i>	253	0
<i>Microtus (l.) brecciensis med.</i>	58	3
<i>Microtus (Terricola) vaufreyi</i>	47	4
<i>Pliomys lenki</i>	127	15
<i>Pliomys episcopal</i>	0	2
<i>Allocrietus bursae</i>	39	27
<i>Apodemus sylvaticus</i>	13	14
Chiroptera		
<i>Myotis</i> sp.	0	1
<i>Pipistrellus</i> sp.	0	1
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1	1
<i>Rhinolophus euryale-mehelyi</i>	2	0
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	2	0
Lagomorpha		
<i>Ochotona pusilla</i>	1	0
<i>Lepus timidus</i>	0	0
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	7	24

Table 1 (continued)

	P Levels	Q–R levels
Aves		
<i>Anas</i> sp.	0	1
<i>Aquila chrysaetos</i>	0	1
<i>Lagopus</i> sp.	1	0
<i>Perdix paleoperdix</i>	1	2
<i>Columba livia</i>	4	10
<i>Turdus</i> sp.	1	0
<i>Pica pica</i>	0	1
<i>Pyrrhocorax graculus</i>	0	1
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	1	1

Although rodents remain the most represented group among microvertebrates in Q–R levels, species diversity is less important than in P levels. Among rodents *Microtus (Stenocranius) gregalis* and *Pliomys lenki* are the most represented in P levels (Fig. 4) while *Allocrietus bursae*, *Pliomys lenki* and *Apodemus sylvaticus* dominate in Q–R levels (Fig. 5). For birds, *Columba livia* has the best representation for both levels. Q–R levels show the first occurrence of *Pliomys episcopal* and P levels the first occurrence of the genus *Lagopus* in the Caune de l'Arago sequence.

4.2. Taphonomic analyses

4.2.1. Skeletal fragmentation

Long bones (humeri/ulnae/radii/femora/tibiae) fragmentation is close to 100% in both levels for micromammals, lagomorphs and birds. With this high rate of fragmentation, the time spent to carefully observe the fracture aspect was not justified given the poor additional information obtained on the accumulator.

4.2.2. Anatomical representation

For the micromammals in P levels, isolated incisors are the most represented remains (100%) followed by tibiae (87.5%) and humeri (85%) (Hanquet, 2011). For Q–R levels isolated incisors are still the most represented item (98%), followed by calcanae (32.42%) and tibiae (27.7%) (Table 2 and Fig. 6).

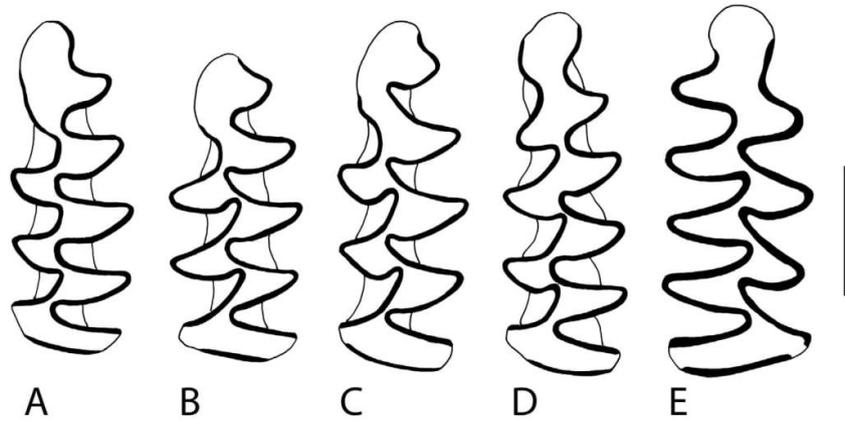


Fig. 4. Rodents from P levels, Scale = 1 mm; A: M/1 G – *M. gregalis*; B,C: M/1 G – *M. oeconomus*; D: M/1 G – *M. (T.) vaufreyi*; E: M/1 D – *P. lenki*.

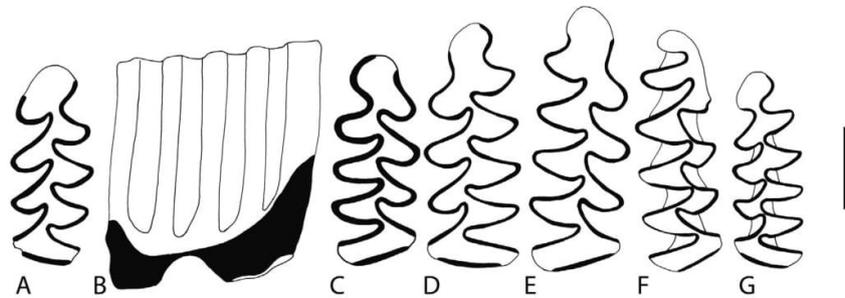


Fig. 5. Rodents from Q–R levels, Scale = 1 mm; A: M/1 G – *P. episcopalis*; B: M/1 G – *P. episcopalis*; C: M/1 D – *P. episcopalis*; D: M/1 G – *P. lenki*; E: M/1 G – *P. lenki*; F: M/1 D – *M. (I) brecciensis*; G: M/1 G – *M. (T.) vaufreyi*.

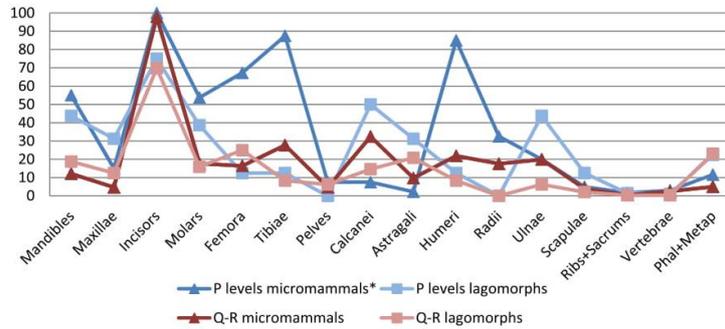


Fig. 6. Profiles of relative abundance (Ri) of micromammal and lagomorph skeletal elements from P and Q–R levels (* from Hanquet, 2011).

Table 2

Number of skeletal elements (N) and relative abundance (Ri%) calculated for micromammals and lagomorphs from P and Q–R levels (*modified from Hanquet, 2011).

Skeletal elements	P Levels				Q–R levels			
	Micromammals*		Lagomorphs		Micromammals		Lagomorphs	
	N	Ri (%)	N	Ri (%)	N	Ri (%)	N	Ri (%)
Mandibles	22	55	7	43.8	31	12.1	9	18.75
Maxillae	3	15	5	31.3	12	4.7	6	12.50
Incisors	81	100	24	75.0	501	97.9	67	69.79
Molars	129	53.75	68	38.6	272	17.7	84	15.91
Femora	27	67.25	2	12.5	42	16.4	12	25.00
Tibiae	35	87.5	2	12.5	71	27.7	4	8.33
Pelves	3	7.5	0	0.0	12	4.7	3	6.25

Table 2 (continued)

Skeletal elements	P Levels				Q–R levels			
	Micromammals*		Lagomorphs		Micromammals		Lagomorphs	
	N	Ri (%)	N	Ri (%)	N	Ri (%)	N	Ri (%)
Calcanei	3	7.5	8	50.0	83	32.4	7	14.58
Astragali	1	2.25	5	31.3	25	9.8	10	20.83
Humeri	34	85	2	12.5	56	21.9	4	8.33
Radii	13	32.5	0	0.0	45	17.6	0	0.0
Ulnae	8	20	7	43.8	51	19.9	3	6.25
Scapulae	2	5	2	12.5	10	3.9	1	2.08
Ribs + Sacrum	8	1.67	3	1.5	15	0.5	2	0.33
Vertebrae	32	2.96	4	1.1	174	2.5	4	0.36
Phal + Metap	181	11.6	129	22.4	499	5.0	399	23.09
N Total	582		268		1899		615	
% Mean	34.73		24.29		18.41		14.53	
MNI	20		8		56		24	

For lagomorphs from P levels, isolated incisors are the most represented (65%), followed by ulnae and calcanae (50%). For Q–R levels, isolated incisors are the most represented element (69.8%) followed by femora (25%) (Fig. 6).

The proportion of skeletal elements from lagomorphs and micromammals in Q–R levels are globally similar, with a high proportion of isolated incisors and a low representation of the other elements (Fig. 6). Differences, in the skeletal proportion of

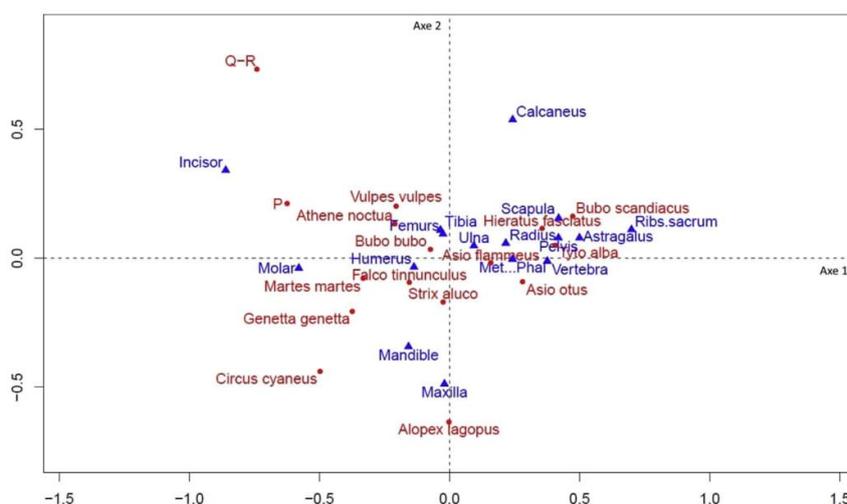


Fig. 7. Binary Component Analyses on relative abundance (Ri) of micromammal skeletal elements between P levels, Q–R levels and present day referential (Andrews, 1990), axis 1 = 44.07% and axis 2 = 20.4%.

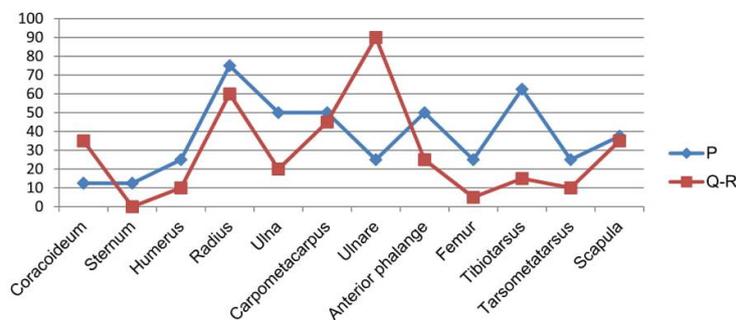


Fig. 8. Profiles of relative abundance (Ri) of *Columba livia* skeletal elements in P and Q–R levels.

micromammals, between P and Q–R levels can be due to a differential conservation or may illustrate a bias due to predators. The BCA analysis allows to argue for one or the other hypothesis:

The plot defined by the first two axes (64.4% of the inertia) allows to distinguish P levels and Q–R levels from the present-day referentials on the basis of the anatomical representation (Fig. 7). The first axis is characterized by a strong contribution to the inertia by incisors and molars. Axis 1 and 2 reflect the over-representation of the densest elements in the fossil assemblage compared to other skeletal elements. It is linked to a differential conservation common in both levels. However, this differential conservation is more pronounced in Q–R levels than in P levels and the good proportion of calcanea in Q–R levels may also be caused by a density-dependent factor. The differences observed between P and Q–R levels are thus probably not caused by predators.

The proportion of skeletal elements of birds could only be done on *Columba livia* because it is the only species with enough remains. The ulnare is the most represented element, and it is also one of the densest elements in birds (Table 3 and Fig. 8). The good representation of the radius can be due to its morphology making it less sensitive to alteration (Vilette, 1993).

Table 3

Minimum Number of elements (MNE) and relative abundance calculated (%) for *Columba livia* of P and Q–R levels.

	P Levels		Q–R levels	
	NME	Ri (%)	NME	Ri (%)
Coracoideum	1	12.5	7	35
Sternum	1	12.5	0	0
Humerus	2	25	2	10
Radius	6	75	12	60
Ulna	4	50	4	20
Carpometacarpus	4	50	9	45
Ulnare	2	25	18	90
Anterior phalange	4	50	5	25
Femur	2	25	1	5
Tibiotarsus	5	62.5	3	15
Tarsometatarsus	2	25	2	10
Scapula	3	37.5	7	35
MNE total	36		70	
% Mean	34.61		26.92	
MNI	4		10	

4.2.3. Patterns of digestion

For Q–R levels the proportion of rodent digested incisors (isolated and *in situ*) represents 38% of the total number of the incisors from these levels (Table 4). The intensity of the digestion mostly belongs to the light (37.5 and 59%) and moderate (31.2 and 22.7%) category. The percentage of Arvicolinae digested molars (isolated and *in situ*) reaches 24%. As for the incisors the alteration from light and moderate categories are the most observed. These proportions are not too different from those observed in P levels (Hanquet, 2011). In Q–R and P levels, lagomorph digested teeth are also observed. In P levels most of them present a light grade of digestion, except for one molar which is moderately digested (Table 5). In Q–R levels, digested molars and incisors have a low frequency and the intensity is mostly light then moderate.

Table 4

Percentages and grades of digestion of rodent incisors and Arvicolinae molars (*in situ* and *ex situ*) in P and Q–R levels (*from Hanquet, 2011).

Percentage of digestion (PD)%	P levels*	Q–R levels
Incisors digested <i>ex situ</i>	25.9	16
Light	57.9	37.5
Moderate	23.6	31.2
Heavy	15.8	25
Extreme	0	6.2
Incisors digested <i>in situ</i>	6.8	22
Light	66	59
Moderate	34	22.7
Heavy	0	13.6
Extreme	0	4.5
Total PD	32.7	38
Molars digested <i>ex situ</i>	22.4	11
Light	57.5	54.5
Moderate	40.4	36.4
Heavy	2	9.1
Extreme	0	0
Molars digested <i>in situ</i>	7.5	13
Light	80	76.9
Moderate	20	15.4
Heavy	0	7.7
Extreme	0	0
Total PD	29.9	24

Table 5

Percentages and grades of digestion of lagomorph teeth (*in situ* and *ex situ*) in P and Q–R levels.

Percentage of digestion (PD)%	P Levels		Q–R levels	
	N	%	N	%
Unmodified incisors	12	92.3	42	72.4
Incisors digested <i>ex situ</i>	1	7.7	8	13.8
Light	1	100	4	50
Moderate	0	0	4	50
Heavy	0	0	0	0
Incisors digested <i>in situ</i>	0	0	8	13.8
Light	0	0	5	62.5
Moderate	0	0	2	25
Heavy	0	0	1	12.5
Total PD	1	7.7	16	27.6
Unmodified molars	32	78	75	75
Molars digested <i>ex situ</i>	4	9.8	3	3.6
Light	4	100	2	66.6
Moderate	0	0	0	0
Heavy	0	0	1	33.3
Molars digested <i>in situ</i>	5	12.2	5	6.1
Light	4	80	4	80
Moderate	1	20	1	20
Heavy	0	0	0	0
Total PD	9	22	8	9.7

Characteristic digestion marks were observed on a few extremities of birds bones, especially on a radius of *Columba livia*.

4.3. Faunal composition and palaeoecology

The faunal association of P levels mainly refers to a cold environment with a steppe trend (*Microtus oeconomus*, *Microtus (Stenocranius) gregalis*, *Spermophilus major*, *Marmota* sp., *Lagopus* sp.). In Q–R levels the environmental preference of the species is more mixed. Some species are linked to open environments (*Allocricetus bursae*, *Pliomys lenki*, *Microtus agrestis/arvalis*, *Microtus (Terricola) vaufreyi*, *Perdix paleoperdix*) and others to wooded

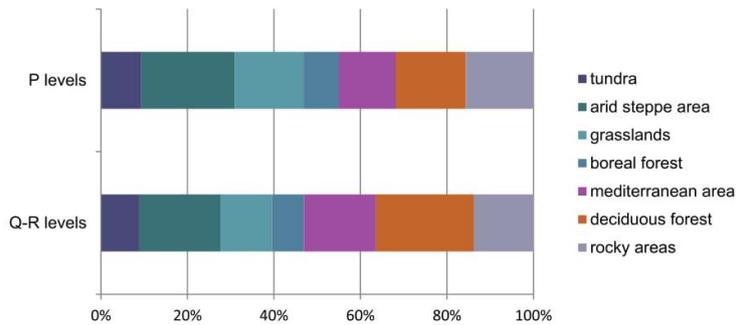


Fig. 9. Graphical representation of the percentage of Taxonomic Habitat Index (THI) calculated for P and Q–R levels.

environments (*Apodemus sylvaticus*, *Pliomys episcopalis*, *Eliomys quercinus*, *Pica pica*, *Coccothraustes coccothraustes*). However, none of the characteristic species of cold steppes are identified in Q–R levels (*Ochotona pusilla*, *Spermophilus major*, *Microtus (Stenocranius) gregalis*, *Microtus oeconomus* and *Marmota* sp.).

4.3.1. Taxonomic Habitat Index

For both levels there is a relatively good representation of the different biotopes. The principal environment represented by the THI in P levels is the arid steppe; whereas Q–R levels are dominated by the deciduous forest (Fig. 9). Proportionally, the representation of the Mediterranean area and of the deciduous forest is higher in Q–R levels than in P levels. The THI essentially highlights a cold/open environment in P levels and a temperate/wooded environment for Q–R levels.

4.3.2. Multivariate analysis

A Principal Component Analysis (PCA) was performed to visualize correlations between rodent species and archaeological levels (Fig. 10).

Axis 1 (54% of the inertia) opposes species from cold environments like *Microtus gregalis* and *Microtus oeconomus* to species from temperate and wooded environments like *Microtus (Iberomys) brecciensis*, *Apodemus sylvaticus* and *Pliomys episcopalis*. Axis 2 (19% of the inertia) is more difficult to interpret. It could oppose species from closed areas (*Microtus (Iberomys) brecciensis*, *Apodemus sylvaticus* and *Pliomys episcopalis*) to species from open areas (*Microtus (Terricola) vaufreyi*, *Spermophilus* sp.). However some species linked to open environment (*Microtus oeconomus*, *Allocricetus bursae*) are located in the positive part of Axis 2 and species linked to wooded environment are located (*Sciurus* sp. and *Myodes glareolus*) in the negative part of Axis 2 (this axis does not allow us to go further into the interpretation).

The three main Arago Ensembles are clearly distinguished on the two first axes. Q–R levels appear closer to the Ensemble II than to the Ensemble I from their faunal composition, although Q–R levels may belong to the Ensemble I on the basis of stratigraphic data. This observation confirms the results of the THI analysis, showing a temperate climate more wooded in Q–R levels than in the other levels of the Ensemble I.

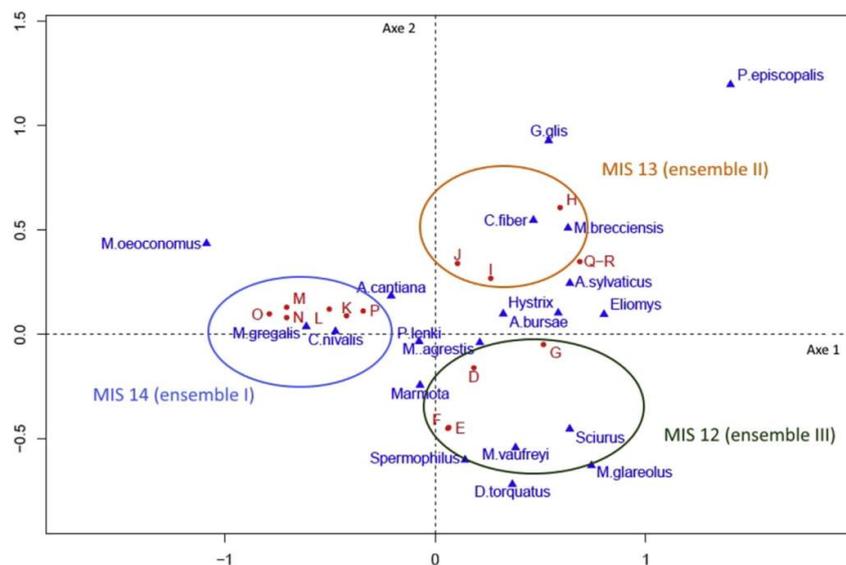


Fig. 10. Principal Component analysis on rodent composition between the levels of Caune de l’Arago, axis 1 = 54% and axis 2 = 19% (modified from Hanquet and Desclaux, 2011).

5. Discussion

5.1. Taphonomic bias

The over-representation of isolated incisors observed in P and Q–R levels can be due to a bias of sieving and/or to differential conservation, since enamel and dentine, more mineralized, have a better preservation than bone (Denys, 1994). As far as the high rate of fragmentation in the bone assemblage (high proportion of isolated teeth, no entire skull, many fragments of maxillae, mandibles and long bones) on both levels studied may be assigned to a post-depositional process such as trampling (Andrews, 1990).

We cannot see the correlation between the skeletal representation of lagomorphs and micromammals. It could be caused by the small size of the lagomorph samples (268 remains).

5.2. Origin of the accumulation

The taphonomic analysis conducted on Q–R and P levels allowed to discern some trends in microvertebrate accumulations.

The analysis of the patterns of digestion on rodent teeth (in terms of proportion and intensity) in both levels puts the principal accumulator in the category 2 or 3 defined by Andrews (1990). These kinds of predators group large and small nocturnal raptors such as *B. bubo* or *A. otus*. However, a few elements with heavy digestion marks permit to suppose a punctual role of diurnal raptors or/and of mammalian carnivores. Regarding the digested teeth of lagomorphs, the small size of the samples does not allow us to define a category of digestion. Otherwise, some marks of digestion are observed on teeth *in situ*, which implies the ingestion of whole or large parts of skulls and mandibles by predators. Only large raptors are able to do that, consequently small raptors may be excluded. The abundant rests of *Columba livia* may result from different ways of accumulation. Indeed, this species naturally nests in caves thus the bones can be attributed to individuals that died *in situ*. Nevertheless, the presence of digestion marks attests of an external input on a part of *Columba livia* bones.

The taxonomic composition, in both levels, is represented by a high diversity (lagomorphs, rodents, shrews, birds, amphibians, reptiles, fish) and a wide range of preys (from lagomorphs to small rodents and shrews). This profile is similar to that observed for large size nocturnal raptors (like the European eagle owl *Bubo bubo*) or for middle size mammalian carnivores (fox *Vulpes vulpes* or marten *Martes martes*) (Saint-Girons, 1973; Andrews and Nesbit-Evans, 1983; Andrews, 1990; Sándor and Ionescu, 2009).

The lack of striations or of peculiar patterns of any exploitation on bones implies that microvertebrate accumulations in P and Q–R levels cannot be linked with any anthropic contribution.

The presence of digestion marks of low-medium intensity on some bones and the high diversity of preys including relatively large taxa such as lagomorphs, argue for an accumulation made by a category 2–3 raptor of relatively large size, such as the European Eagle owl *Bubo bubo* for levels Q–R. Regarding P levels, Hanquet (2011) concluded that the small mammal accumulations probably result from a mixing of several types of predators of category 2 (*Asio otus*) and 3 (*Bubo bubo*). But the presence of digestion on lagomorph remains, and the fact that *A. otus* does not nest in caves, argue for a major role of *B. bubo*.

The European eagle owl is considered as a predator with a large range of preys, therefore the microvertebrate accumulation accurately reflects the surroundings with a minimum of bias. Thus, the

differences in the faunal composition between P and Q–R levels do not seem to be induced by a predation bias.

5.3. Palaeoecology

Palaeoenvironmental reconstructions based on the Taxonomic Habitat Index (THI) and the Multivariate analysis (PCA), show that Q–R levels are representative of a more temperate climate with a pronounced woody trend, compared to other levels from middle complex such as P levels. Indeed with the THI the dominant biotope for Q–R levels is the deciduous forest whereas it is the arid steppe for P levels. Moreover, the PCA based on rodent communities of the different levels of the Caune de l'Arago allowed to distinguish Q–R levels from other levels of the Ensemble I. Q–R levels are projected near the levels of the Ensemble II which correspond to a temperate and wet period (Moigne et al., 2006).

Consequently, Q–R levels may not be a part of the Middle Complex, and may be considered separately as a part of the Inferior Complex previously defined with core drilling (Fig. 2).

At last, it has to be highlighted that even if the two levels considered show distinct climatic and environmental signals, they contain some taxa in common. For instance, *M. (I.) brecciensis* is still present in P levels, as well as *A. sylvaticus* or *E. quercinus*, next to steppic or open-land faunas. Those “mixed” associations, called “non-analogue” faunas, are found throughout the archaeological sequence of the Caune de l'Arago (Hanquet, 2011). This reflects the major role of the Mediterranean Sea and of the Pyrenean mountains in the vicinity of the site. They have a large climatic influence and are an important factor for the small mammal distribution during the Pleistocene.

5.4. Biostratigraphical implications

Trough numerical dating and large fauna biochronological correlations P levels are assigned to MIS 14 (Falgueres et al., 2015). The Taxonomic composition observed on Q–R levels and the results of the palaeoecological reconstructions show a significant difference with the overlying levels. Therefore, as mentioned above, Q–R levels could correspond to an interstadial period belonging to MIS 14 or may correspond to MIS 15. The lack of data from large fauna and pollen due to geochemical alteration does not allow us to make comparisons with other disciplines. Further excavations and dating should bring elements to answer this question.

However, in order to attempt biostratigraphical correlations with other early Middle Pleistocene faunas from Southern Europe, microvertebrate association from Q–R levels could be compared to those from Isernia la Pineta (Molise, Southern Italy) and to some levels of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, North West of Spain).

The species association in Q–R levels shows some similarities with the association from Isernia la Pineta, dated at about 583–561 ka (MIS 15) (Peretto et al., 2015). Indeed, there is a temperate fauna including *Pliomys coronensis*, *Microtus (I.) brecciensis*, *Clethrionomys* sp., *Microtus* aff. *arvalis*, *Pliomys episcopalpis*, *Arvicola mosbachensis* (Sala, 1996, 2006). Nevertheless, the archaic features of the last taxon and the presence of *Sorex* aff. *rutonensis* suggest an older age than Q–R levels.

At Atapuerca Gran Dolina level TD8 is divided into two sub-levels, TD8a and TD8b assigned to a range from 700 ka to 500 ka (Falguères et al., 1999). TD8a shares with Q–R levels *Pliomys episcopalpis* and *Alloccricetus bursae*, but it is attributed to a clearly older association with the notable presence of *Mimomys savini*, *Iberomys huescarensis*, and *Microtus ratticepoides*. TD8b (assigned to MIS 15 or 13), also has some species in common with Q–R levels, *Microtus (I.) brecciensis*, *Eliomys quercinus*, *Apodemus* sp. (Cuenca-Bescós and

García, 2007) but it is difficult to make a comparison because of the small numbers of taxa.

The species of Q–R levels are characteristic of the Middle Pleistocene, but for now there is no peculiar element permitting to refine the chronostratigraphic attribution. It can be assumed that rodent association in Q–R levels is more recent than those from Isernia and Atapuerca TD8a levels. Therefore, on the basis of rodent association, we cannot precise if Q–R levels belong whether to MIS 14 or MIS 15.

6. Conclusion

The microvertebrate association from Q–R levels reflects an original community differing from that of P levels, especially because of the presence of *Pliomys episcopolis* mentioned for the first time in the Caune de l'Arago sequence.

The taxonomic composition and digestion marks appear to be the most accurate taphonomic indicators for the sites, where the conservation of microvertebrate bones is subject to several post depositional phenomena.

The taphonomic analysis, especially the observation of digestion marks, highlights the role of *Bubo bubo*, which is an opportunistic predator, as the main accumulator for Q–R and P levels. Thus the differences in the microvertebrate communities do not seem to be linked to a difference of the main accumulator agent.

Palaeoecological analyses on the microvertebrates from Q–R levels indicate a temperate and wooded environment unlike that of P levels which corresponds to a cold period. This result allows us to discriminate Q–R levels from the Ensemble I. It corresponds to a new phase in the stratigraphy of the Arago cave. Q–R levels could be assigned to an interstadial period belonging to MIS 14 or to a transitional phase with the isotopic stage 15.

Acknowledgments

We thank Marie-Hélène Moncel and Danielle Schreve for allowing us to present this work. We are also very grateful to Professor Henry De Lumley for providing access to the collections. Finally we thank the two reviewers, Emmanuelle Stoetzel and Hugues-Alexandre Blain for helping us to improve the manuscript.

References

- Abbassi, M., 1999. Les Rongeurs du Sud-est de la France et de Ligurie: Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales. Thèse de Doctorat. M.N.H.N., Paris, p. 210.
- Andrews, P., 1990. Owls, Cave and Fossils: Predation, Preservation, and Accumulation of Small Mammal Bones in Caves, with an Analysis of the Pleistocene Cave Faunas from Westbury-sub-Mendip. University of Chicago Press, Somerset, UK, p. 231.
- Andrews, P., 2006. Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 241 (3–4), 572–589.
- Andrews, P., Nesbit-Evans, E.M.N., 1983. Small mammal bone accumulation produced by mammalian carnivores. *Paleobiology* 9 (3), 289–307.
- Aulagnier, S., Haffner, P., Mitchell-Jones, A.J., Moutou, F., Zima, J., 2008. Guide des Mammifères d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient. Delachaux et Niestlé, p. 271.
- Barsky, D., 2013. The Caune de l'Arago stone industries in their stratigraphical context. *Comptes Rendus Palevol* 12, 305–325.
- Chaline, J., 1974. Les rongeurs de la grotte d'Aldène, une nouvelle séquence climatique de Pléistocène moyen. *Bulletin du Musée D'anthropologie Préhistorique du Musée de Monaco* 19, 5–20.
- Chaline, J., Brunet-Lecomte, P., Campy, M., 1995. The last glacial/interglacial record of rodent remains from the Gigny karst sequence in the French Jura used for palaeoclimatic and palaeoecological reconstructions. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 117, 229–252.
- Chaline, J., Baudvin, H., Jammot, D., Saint-Girons, M.C., 1974. Les proies des rapaces (petits Mammifères et leur environnement). Doin Ed., Paris, p. 141.
- Cuenca-Bescós, G., García, N., 2007. Biostratigraphic succession of the early and middle Pleistocene mammal faunas of the Atapuerca cave sites (Burgos, Spain). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 259, 99–100.
- Denys, C., 1985. Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouettes du Botswana (Afrique australe). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* Série 4, 879–933.
- Denys, C., 1992. Les analyses multivariées : une aide à l'interprétation des paléoenvironnements. L'exemple des rongeurs Plio-Pléistocènes d'Afrique australe. *Geobios Mémoire Spécial* 14, 209–217.
- Denys, C., 1994. Introduction générale. Taphonomie des microvertébrés : méthodologie et état de l'art. In: Patou-Mathis, M. (Ed.), *Outils peu élaborés en os et bois de Cervidés IV: taphonomie/bone modification, Artéfacts*, vol. 9, pp. 195–206.
- Denys, C., 2002. Taphonomy and experimentation. *Archaeometry* 44 (3), 469–484.
- Desclaux, E., Hanquet, C., El Guennouni, K., 2011. Origine(s) des accumulations de micromammifères dans quelques sites préhistoriques du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe méridionale. In: Laroulandie, Mallye, Denys (Eds.), *Taphonomie des petits vertébrés: référentiels et transferts aux fossiles, BAR International Series*, vol. 2269, pp. 110–118.
- Dodson, P., Wexlar, D., 1979. Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology* 5 (3), 275–284.
- Evans, E.M.N., van Couvering, J.H., Andrews, P., 1981. Palaeoecology of Miocene sites in western Kenya. *Journal of Human Evolution* 10, 35–48.
- Falguères, C., Bahain, J.J., Yokoyama, Y., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Bischoff, J.L., Dolo, J.M., 1999. Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution* 37, 343–352.
- Falguères, C., Shao, Q., Han, F., Bahain, J.J., Richard, M., Perrenoud, C., Moigne, A.M., Lumley, H. de, 2015. New ESR and U-series dating at Caune de l'Arago, France: a key-site for European Middle Pleistocene. *Quaternary Geochronology* 30, 547–553.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., 1992. Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science* 19, 407–428.
- Fernández-Jalvo, Y., Denys, C., Andrews, P., Williams, T., Dauphin, Y., Humphrey, L., 1998. Taphonomy and palaeoecology of Olduvai Bed-I (Pleistocene, Tanzania). *Journal of Human Evolution* 34, 137–172.
- Hanquet, C., 2011. Evolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après les faunes de micromammifères. Thèse de Doctorat. Université Paul Valéry – Montpellier III, Montpellier, p. 446.
- Hanquet, C., Desclaux, E., 2011. Analyse paléocologique des communautés de micromammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel, France) dans le contexte des migrations de faunes en Europe méridionale au cours du Pléistocène moyen. *Quaternaire* 22 (1), 35–45.
- Heinzel, H., Fitter, R., Parsliw, J., 1995. Guide Heinzel des oiseaux d'Europe. Delachaux et Niestlé Édition, Paris, p. 384.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008a. Taphonomic study of leporid remains accumulated by Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Geobios* 41, 91–100.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008b. Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian Lynx (*Lynx pardinus*) scats. *Journal of Archaeological Science* 35, 1–13.
- Lumley, H.de, Fournier, A., Park, Y.C., Yokoyama, Y., Demouy, A., 1984. Stratigraphie du remplissage Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Etude de huit carottages effectués de 1981 à 1983. *L'Anthropologie* 88 (1), 5–18.
- Lumley, H.de, Grégoire, S., Barsky, D., Batalla, G., Bailon, S., Belda, V., Briki, D., Byrne, L., Desclaux, E., El Guennouni, K., Fournier, A., Kacimi, S., Lacombat, F., Lumley, M.-A. de, Moigne, A.-M., Moutoussamy, J., Paunescu, C., Perrenoud, C., Pois, V., Quilès, J., Rivals, F., Roger, T., Testu, A., 2004. Habitat et mode de vie des chasseurs paléolithiques de la Caune de l'Arago (600,000–400,000 ans). *L'Anthropologie* 108, 159–184.
- Lumley, H.de, Barsky, D., 2004. Evolution des caractères technologiques et typologiques des industries lithiques dans la stratigraphie de la Caune de l'Arago. *L'Anthropologie* 108, 185–237.
- Lumley, H.de, Lumley, M.A. de, Merle des Iles, M.R., Moigne, A.M., Perrenoud, C., 2014. Historique des recherches sur la Caune de l'Arago, Tautavel-en-Roussillon, Pyrénées orientales. In: de Lumley, H. (Ed.), *Caune de l'Arago, Tautavel-en-Roussillon*, Tome 1, pp. 35–171. Pyrénées orientales, France (chapter 2).
- Lumley, M.A.de, 2015. L'homme de Tautavel. Un Homo erectus européen évolué. *Homo erectus tautavelensis*. *L'Anthropologie* 119, 303–348.
- Marquet, J.C., 1989. Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs. Thèse de Doctorat d'Etat. Université de Dijon, p. 636.
- Moigne, A.M., Palombo, M.R., Belda, V., Heriech-Briki, D., Kacimi, S., Lacombat, F., Lumley, M.A.de, Moutoussamy, J., Rivals, F., Quilès, J., Testu, A., 2006. Les faunes de grands mammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel) dans le cadre biochronologique des faunes du Pléistocène moyen italien. *L'Anthropologie* 110, 788–831.
- Moncel, M.H., Desprié, J., Voinchet, P., Tissoux, H., Moreno, D., Bahain, J.J., Courcimault, G., Falguères, C., 2013. Early evidence of Acheulean settlement in Northwestern Europe-la Noira site, a 700,000 year-old occupation in the Center of France. *PLoS One* 8, e75529.
- Paunescu, A.C., 2001. Les Rongeurs du Pléistocène Inférieur et Moyen de trois grottes du sud-est de la France (Vallonnet, Caune de l'Arago, Baume Bonne). Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales. Thèse de Doctorat. M.N.H.N., Paris, p. 514.
- Pereira, A., Nomade, S., Voinchet, P., Bahain, J.J., Falguères, C., Garon, H., Lefèvre, D., Raynal, J.P., Scao, V., Piperno, M., 2015. The earliest securely dated hominin fossil in Italy and evidence of Acheulean occupation during glacial MIS 16 at

- Notarchirico (Venosa, Basilicata, Italy). *Journal of Quaternary Science*. <http://dx.doi.org/10.1002/jqs.2809>.
- Peretto, C., Arnaud, J., Moggi-Cecchi, J., Manzi, G., Nomade, S., Pereira, A., Falguère, C., Bahain, J.-J., Grimaud-Hervé, D., Berto, C., Sala, B., Lembo, G., Muttoni, B., Gallotti, R., Thun Hohenstein, U., Vaccaro, C., Coltorti, M., Arzarello, M., 2015. A human deciduous tooth and new $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating results from the middle Pleistocene archaeological site of Isernia La Pineta, southern Italy. *PLoS One* 10 (10), e0140091. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0140091>.
- Saint-Girons, M.C., 1973. *Les Mammifères de France et du Bénélux*. Doin éditions, Paris, p. 481.
- Sala, B., 1996. Gli animali del giacimento di Isernia La Pineta. In: Peretto, C. (Ed.), *I reperti paleontologici del giacimento paleolitico di Isernia La Pineta, l'Uomo e l'ambiente*, Istituto Regionale per gli Studi Storici del Molise "Cuoco V", vol. 1996. Cosmo Iannone Editore, Isernia, pp. 25–49.
- Sala, B., 2006. Le nuove specie rinvenute a La Pineta. In: Peretto, C., Minelli, A. (Eds.), *Preistoria in Molise Gli Insediamenti del Territorio di Isernia*. Aracne Edizioni, Roma, pp. 36–38. *Collana Ricerche 3*. Centro Europeo di Ricerche Preistoriche; 2006.
- Sándor, A., Ionescu, D.T., 2009. Diet of the eagle owl (*Bubo bubo*) in Brasov, Romania. *North-Western Journal of Zoology* 5 (1), 170–178.
- Stoetzel, E., Marion, L., Nespolet, R., El Hajraoui, M.A., Denys, C., 2011. Taphonomy and palaeoecology of the late Pleistocene to middle Holocene small mammal succession of El Harhoura 2 cave (Rabat-Témara, Morocco). *Journal of Human Evolution* 60, 1–33.
- Vallverdú, J., Saladie, P., Rosas, A., Huguet, R., Cáceres, I., Mosquera, M., García-Taberner, A., Estalrich, A., Lozano-Fernandez, I., Pineda-Alcala, A., Carrancho, C., Villalain, J.J., Bourles, D., Braucher, R., Lebatard, A., Vilalta, J., Esteban-Nadal, M., Bennisar, M.L., Bastir, M., Lopez-Polín, L., Olle, A., Verges, J.M., Ros-Montoya, S., Martínez-Navarro, B., García, A., Martinell, J., Exposito, I., Burjachs, F., Agustí, J., Carbonell, E., 2014. Age and date for early arrival of the Acheulian in Europe (Barranc de la Boella, La Canonja, Spain). *PLoS One* 9 (7), e103634. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0103634>.
- Vilette, P., 1993. La paléofaune du Pléistocène moyen de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). *Bulletin du musée d'anthropologie préhistorique du musée de Monaco* 36, 15–29.



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Archaeological Science: Reports

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jasrep

A specific small game exploitation for Lower Paleolithic: The beaver (*Castor fiber*) exploitation at the Caune de l'Arago (Pyrénées-Orientales, France)

Loïc Lebreton^{a,b,*}, Anne-Marie Moigne^c, Arnaud Filoux^b, Christian Perrenoud^c^a Université de Perpignan Via domitia, France^b HNHP - UMR 7194 du CNRS-UPVD, Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel, 66720 Tautavel, France^c Muséum National d'Histoire Naturelle, HNHP - UMR 7194 du CNRS, Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel, 66720 Tautavel, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 28 July 2016

Received in revised form 24 October 2016

Accepted 4 November 2016

Available online xxxx

Keywords:

Beaver

Lower Paleolithic

Middle Pleistocene

Caune de l'Arago

Small-game

Cut-marks

ABSTRACT

Beaver exploitation is little documented for the Lower Paleolithic, in the Caune de l'Arago (Tautavel, France) beaver remains are present in ten levels dated from the Middle Pleistocene. Levels Gs4 and J provide bones with cut-marks. These cut-marks are located on the long bones, indicating meat removal and also on the metapodials, indicating that the animals were skinned before defleshing. The few beaver remains in each level could lead us to think that its exploitation was opportunistic but the fact that this exploitation occurs in two levels shows that it was not an exceptional practice. Even if small game was proposed in addition to large mammal exploitation for the model of hominid subsistence, evidence is scarce for the Lower Paleolithic. Their exploitation, even occasional, shows that large mammals are not the only meat resource used in this site.

© 2016 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

In Europe the use of small size animals is well documented for the Upper Paleolithic. This period is often considered to be marked by an increase of the small prey exploitation due to ecologic and/or anthropic factors (demographic variation, nutritional aspect, mobility) (Cochar and Brugal, 2004; Hockett and Haws, 2002; Jones, 2006; Lloveras et al., 2016; Stiner et al., 2000; Stiner and Munro, 2002; Villaverde et al., 1996). Nevertheless recent studies highlight small game exploitation in Middle Paleolithic sites in Europe and South-Western Asia, (Blasco and Fernández Peris, 2012; Blasco et al., 2013; Blasco et al., 2016; Cochar et al., 2012; Costamagno and Laroulandie, 2004; Hardy et al., 2013; Speth and Tchernov, 2002). For the Lower Paleolithic, in Europe, there is little documentation about small game exploitation (Desclaix et al., 2011; Huguet, 2007).

The exploitation of the beaver (*Castor fiber*) is poorly documented for the Paleolithic in Europe. It can be due to the scarcity of the remains, generally sparsely present in the archaeological site, and/or to a lack of research for this species. Indeed the beaver is often present in mammal assemblage but the taphonomic analysis was rarely done. Here we regroup the sites with taphonomic analyses on beaver remains. During Upper Paleolithic, exploitation of the beaver was recorded in the site

of Dalmeri in Italy (Fiore et al., 2001) and in the site of Kettig in Germany (Baales, 2002). For the Middle Paleolithic, cut-marks were found on beaver remains in the Grotta San Bernadino, in Italy (Fiore et al., 2004). In Germany, exploitation of the beaver was identified at Taubach (Dusseldorp, 2012) and at Lehringen with cut-marks on a pelvis fragment (Gaudzinski, 2004). In Spain, in Bolomor cave, level XI, 2 beaver burnt bones were found (Blasco et al., 2013). In France exploitation of the beaver was described at Pech-de l'Azé-IV (level 8) with cut marks on one bone (Dibble et al., 2009); at Pech-de l'Azé I (level 7), with cut marks on two remains (Rendu, 2010) and at the Grand Abri aux Puces with cut marks on mandibles, cranial elements, pelvis, metapodials and also with burnt bones (Slimak et al., 2010). For the Lower Paleolithic beavers were found at Hoxne in association with lithic artifacts, there is no direct evidence of exploitation by humans but this possibility is suggested (Brown et al., 2013; Stuart et al., 1993). In Ukraine a burnt tooth was found in Medzhibozh (layer 16a) (Stepanchuk and Moigne, 2015). Beaver remains were also found at the Early Pleistocene sites of the Sierra de Atapuerca, Trinchera del Elefante (TE9) and Gran Dolina (TD6) but there are no traces that they have been exploited by humans (Cuenca-Bescós et al., 2016).

2. The Caune de l'Arago site

The Caune de l'Arago (Southern France) is a vast karstic cavity located in a limestone formation close to the mouth of the Gouleyrous gorge,

* Corresponding author at: Université de Perpignan Via domitia, France.

E-mail address: loic.lebreton@cerptautavel.com (L. Lebreton).

a canyon occupied by the Verdoube River (Fig. 1). The cave is a well-known archaeological site, which gives a good vision of human behavior, faunal associations and climatic variations between MIS 14 and MIS 5 (Faluères et al., 2004, 2015; de Lumley et al., 1984; Yokoyama and Nguyen, 1981). The site was occupied several times by groups

of Hominids described, by more than 148 remains, as *H. erectus tautavelensis* (de Lumley, 2015b), the major agent of the accumulation of a large and diverse quantity of animal remains and lithic material in the cave. The stratigraphical sequence is developed on more than 15 m of stratified sediments (clay and sand). The main part is the middle

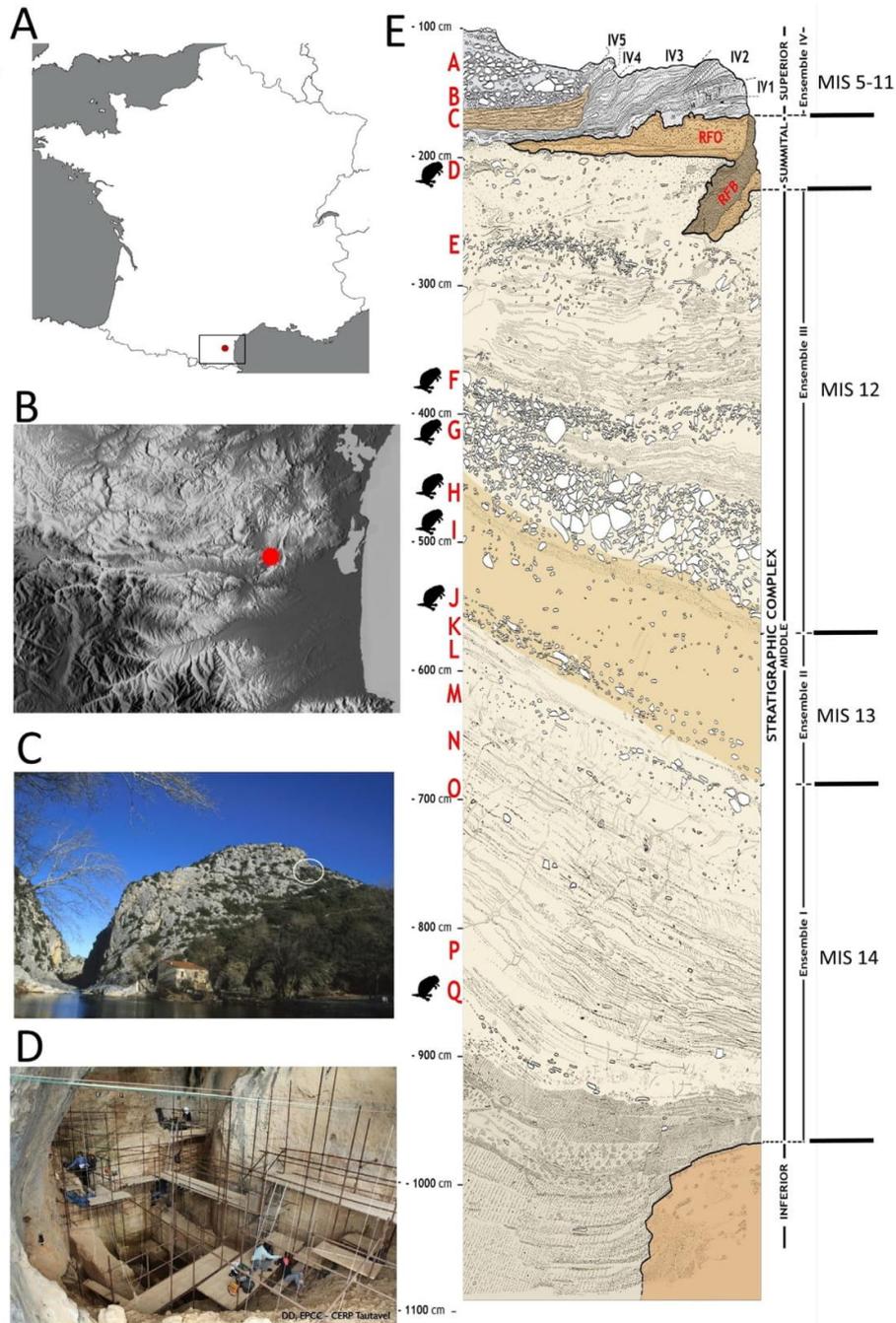


Fig. 1. A–B: Localization of the cave; C: View of the cave from the river (Picture: Denis Dainat EPCC-CERP Tautavel); D: View of the inside of the cave (Picture: Denis Dainat EPCC-CERP Tautavel); E: Synthetic stratigraphic column of the Caune de l'Arago (by Christian Perrenoud), with the correlation with the MIS after Falguères et al. (2015).

stratigraphic complex which is divided in 3 “Ensembles” (I, II and III). The stratigraphic “Ensemble I” at the base (levels K to Q), was deposited during dry and cold conditions (correlated with MIS 14), while the stratigraphic “Ensemble II” (levels H to J) was deposited during temperate and wet conditions (correlated with MIS 13) and the stratigraphic “Ensemble III”, at the top of the middle complex (levels D to G), corresponds to a dry and cold period and was correlated with MIS 12 (Falguères et al., 2015; de Lumley, 2014). The G level, subdivided in four parts (de Lumley, 2015a), is dated at 438 ± 31 ka (Falguères et al., 2015). The lithic industry, with the presence of handaxes, is considered acheulean (Barsky and de Lumley, 2010).

The faunal association typical of the Galerian (Moigne et al., 2006) reflects the climatic changes, with the presence of taxa more related to cold or temperate environmental conditions. The faunal accumulations are dominated by the large ungulates like horse (*Equus mosbachensis*), argali (*Ovis ammon antiqua*), bison (*Bison priscus*), reindeer (*Rangifer tarandus*), muskox (*Praovibos priscus*), red deer (*Cervus elaphus*), tahr (*Hemitragus bonali*) and rhinoceros (*Stephanorhinus hemitoechus*). The carnivores (*Ursus deningeri*, *Lynx spelaea*, *Panthera pardus*, *Panthera leo spelaea*, ...) are scarce. In archaeological layers, most of the ungulates are related to hunting activities (Bellai, 1996; Filoux, 2011; Moigne, 1983). Carnivore activities are also observed when these carnivores occupied the cave (Quilès et al., 2004; Rivals et al., 2006).

3. Materials and methods

The first attribution of the beaver in the Caune de l’Arago was done by Chaline (1972), Desclaux (1992) and Paunescu (2001), its size was similar to the actual *Castor fiber*. A total of 182 beaver remains (NISP) attributed archeostratigraphically composed the collection.

Relative abundance (RA%) for skeleton elements was calculated (Dodson and Wexlar, 1979). The NMI was calculated taking into account the dental wear and the degree of fusion of the epiphysis. Taphonomical observations follow standard methods (Behrensmeier, 1978; Brain, 1981), carnivore modifications are quantified according to different categories (chewed extremities, pits, scores -Haynes, 1980), anthropic activities are related to cut-marks, bone flakes, impact notches associated to green fractures and retouchers. In Arago cave, no burnt bones or fire place were discovered. Proportions presented to a better evaluation of beaver exploitation, compared with ungulates or carnivores exploitation are calculated by taking into account the total number of bones, means shaft and NISP except teeth. Data are obtained from the MPP (Matériel Paléontologique et Préhistorique) Arago Database (Pois, 1997). Beaver bones bearing marks were analyzed through a stereomicroscope (Leica Wild MZ8) at different magnifications ($\times 20$ – $\times 40$) and pictures were taken with a digital camera (Nikon digital sight DS-Fi2).

The systematic examination of the cortical surface of all the animal remains excavated from the different archaeological levels from the Caune de l’Arago allow to have a clear vision of the anthropic

Table 1
Beaver remains along the archeostratigraphical sequence of the Caune de l’Arago. NISP: Number of Identified Specimens attributed to *Castor fiber*; MNE: Minimum Number of Element and MNI: Minimum Number of Individuals.

	Levels	NISP	MNE	MNI
Ensemble I	D	4	3	1
	F	6	3	1
	Gs1	3	3	1
	Gm2	4	4	1
	Gm3	23	22	2
Ensemble II	Gs4	65	62	3
	H	21	21	3
	I	9	7	1
Ensemble III	J	41	39	4
	Q	6	6	2

Table 2

Skeletal representation of the beaver from levels Gm3, Gs4, H, J and number of remains with cut-marks. NISP (Number of remains attributed to *Castor fiber*), %RA (relative abundance of the different elements of the skeleton *Ribs and vertebrae fragments are not determined).

	Gm3		Gs4		H		J		Cut-marks	
	NISP	%RA	NISP	%RA	NISP	%RA	NISP	%RA	G4	J
Mandibulae	1	25	3	50	0	3	37,5			
Maxillae	0	1	33,3	1	33,3	1	25			
Isolated teeth	7	21,9	12	43,8	10	37,5	11	37,5		
Vertebrae*	0	0	0	1	0,6	1	0,4			
Ribs*	0	0	0	0	0	0	0			
Scapulae	1	25	0	0	0	0	0			
Clavicle	0	0	0	0	0	0	0			
Humeri	1	25	5	83,3	1	16,7	4	50		
Radii	1	25	2	33,3	0	2	25			
Ulnae	1	25	0	2	33,3	0	0			
Carpal	2	11,1	0	0	0	0	0			
Pelves	0	0	0	1	16,7	1	12,5			
Femora	1	25	1	16,7	0	5	0	1	1	
Tibiae	0	3	50	0	2	25	1			
Fibulae	0	1	16,7	0	0	0	1			
Patellae	0	1	16,6	0	0	0	0			
Tarsals	3	9,4	0	0	2	3,1				
Metapodials	0	12	20	3	5	4	5	1	2	
Phalanx	5	4,5	24	14,3	2	1,2	5	2,2		
Total	23		65		21		41		2	5



Fig. 2. Beaver remains from the Caune de l’Arago. A: left mandible (F13-FEJ12m-333), B: right humerus (I18-IJB14-7237), C: right femora (I14-IFJ16-1545) (scale = 1 cm). Picture: Denis Dainat EPCC-CERP Tautavel.

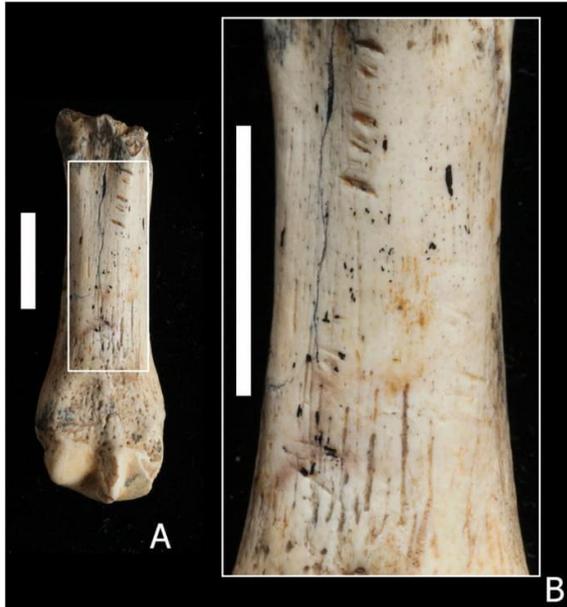


Fig. 3. Set of cut marks on a metatarsal IV (I12-IDJ12m-220) of *Castor fiber* from the Caune de l'Arago. A) Plantar view of the integrality of the bone with numerous small incisions, the boxed area is shown enlarged in picture B (Scale bar 1 cm). Picture: Denis Dainat EPCC-CERP Tautavel.

modifications on the skeletal remains. The criteria used to describe the cut-marks on the beaver collection are identical to the ones used for the large mammals and described by Binford (1981), Potts and Shipman (1981), Shipman and Rose (1983), Olsen and Shipman (1988), Blumenschine et al. (1996), Domínguez-Rodrigo et al. (2009).

4. Results

Beaver remains are found in 10 levels, but most of the beaver remains come from levels Gm3, Gs4, J and H (Table 1). The different parts of the skeleton are represented, however the axial elements of the skeleton are less preserved than the appendicular elements (Table 2). Phalanx and teeth are the best preserved elements. The elements recovered from the richest levels correspond to few individuals (MNI = 3–4) (Table 1), mixed with the remains of several dozens of ungulates and carnivores (Moigne et al., 2006). The preservation of the remains is good and the post-depositional modifications did not play a significant role on the alteration of the surface of the bones (Fig. 2). Seven bones from the beaver collection present cut marks. The marks are related to three different human activities:

- The skinning, three bones present cut-marks that indicate that the fur has been removed by hominids. A metatarsal IV (Fig. 3) from level J is a good example to illustrate this activity. The metatarsal preserved only the diaphysis and the distal articulation (Fig. 3A). The proximal epiphysis is not preserved. A set of cut marks are located on the plantar face of the bone, they marked the cortical surface from the plantar crest to the distal part of the diaphysis. The incisions are small and perpendicular to the long axis of the bone. Two patterns are observable, the strongly and the slightly incised marks (Fig. 3B). These marks demonstrate that a sharp edge tool has been used on the autopode, at the metapodials level, to separate the skin of the animal from the rest of the body. On the two other metatarsals, the cut marks are located on the dorsal face of the bone, they are thin and superficial. Marks can be related to the access to the meat or/and to get the fur.

- The disarticulation, this activity is visible on two remains. On a distal epiphysis of a fibula (Fig. 4), a set of small and deep incisions marked the cortical surface of the posterior face. The cut marks are perpendicular to the long axis of the bone, the marks are deep and short. They correspond to the use of a sharp tool to separate the zeugopode and the basipode. Some cut marks are located below the head of a femur (level G). This activity is also identified to separate the hind limb from the axial skeleton.



Fig. 4. Set of cut marks on a right tibia and fibula distal extremities (F12-FPZ-175) of *Castor fiber* from the Caune de l'Arago. A) Posterior and anterior views of the bones, the boxed areas are shown enlarged in the right pictures. B–D) Cut-marks on tibia diaphysis. C–E) Cut-marks on fibula diaphysis. Picture A, B, C: Denis Dainat EPCC-CERP Tautavel.

Table 3

Number of Identified Specimens (NISP) of ungulates, carnivores and beaver and proportions of anthropic and carnivores modifications for the levels Gm3, Gs4, H, J of the Caune de l'Arago.

Caune de l'Arago archaeological layers		Gm3	Gs4	H	J
Assemblages	NISP ungulates	7447	5994	685	6906
	NISP carnivores	247	215	96	192
	NISP <i>Castor fiber</i>	23	65	21	41
	Total of bones	12,860	10,404	1464	8801
Modifications on ungulates assemblages	Anthropic marks (%)	3069 (23.8%)	2625 (25.2%)	403 (27.5%)	2475 (28.1%)
	Carnivores marks (%)	391 (3.0%)	289 (2.7%)	48 (3.2%)	300 (3.4%)
Modifications on beaver assemblages	Anthropic marks	0	2 (3.7%)	0	5 (16.6%)
	Carnivores marks	1 (6.2%)	0	1 (9.0%)	3 (10%)

- The defleshing, is noted on two remains, this butchering activity is clearly visible on a tibia diaphysis (Fig. 4). A set of cut marks are located on the antero-medial part of the diaphysis, they correspond to small and short incisions, almost perpendicular to the long axis of the bone. The marks are not deep; they sometimes have the classic fork-shape produced by retouched flakes or handaxes (De Juana et al., 2010; Domínguez-Rodrigo et al., 2009). Another long bone, a femur, (level J) presents a set of cut-marks on the anterior face of the diaphysis, which are fine, superficial and slightly oblique to the axis of the bone. These marks illustrate the separation of the muscle from the bone, the removal of the meat, probably for a future consumption.

Even if all these activities are not encountered on each level, it is possible to hypothesize that the treatment of the beaver at the Caune de l'Arago, was realized in the same way: skinning-defleshing-disarticulation (these activities could be swapped).

Beaver bones do not present any intentional breakage, no impact notches but in some case geological pressure fragmentation or secondary transversal breakage. Carnivore activity is also visible on some beaver remains (Table 3). On level Gm3 one humeral head bears marks of gnawing. On level H pits are present on a pelvis and on level J a femoral head has marks of gnawing and pits on its distal part and a talus presents some pits.

5. Discussion and conclusions

Even if the small game has been proposed in addition to the large mammals' exploitation for the model of hominid subsistence, evidences are scarce for the Lower Paleolithic. This can be related to the taphonomic impact on small mammal bones in archaeological sites and the focus on human modifications on big mammal assemblage. Nevertheless the interests of humans for small game have been proposed for the meat, the fur or other parts of the body in the Upper and Middle Paleolithic (Blasco et al., 2016; Finlayson et al., 2012; Peresani et al., 2011; Romandini et al., 2014; Speth and Tchernov, 2002).

Beaver remains are found in 10 levels in the Caune de l'Arago. The remains are mostly preserved in levels Gm3, Gs4 (lower part of the G level, after de Lumley, 2015a), dated at 438 ± 31 ka, J and H correlated to the MIS 13 (Falguères et al., 2015). The presence of the beaver is related to its presence in the paleo-river Verdoube and the presence of remains in the site can be linked directly to human and carnivore activities.

The skeletal representation gives us the information that the whole skeleton was brought into the cave. Anthropic breakage was not found. This can be due to the narrowness of the marrow cavity (link to its semi-aquatic way of life) which presents a small interest for consumption. Bones with cut-marks are found in the levels Gs4 and J. Cut-marks on the femur (level G) and on the fibula correspond more to a disarticulation whereas cut-marks on the metatarsal correspond more to the removing of the fur. The Caune de l'Arago provides the oldest direct evidence of beaver exploitation by hominids (*H. erectus*). The beavers were probably collected in the proximity of the site and

then exploited in the cave. The cut-marks located on the long bones indicate the removal of the meat while those located on the metapodials indicate skinning before defleshing. This exploitation is linked to the acquisition of the meat and perhaps of the fur.

This corresponds more to an opportunistic action since the beaver did not seem to be a preferential prey for hominids. But the fact that human procurement and modifications are recorded in two different levels shows that it is not an exceptional practice. Furthermore Desclaux (1992) already showed the consumption of leporids in the level G. This exploitation brings another evidence of the use (even if it is opportunistic) of small game, in addition to the big game and completes the information on the hominids at the Caune de l'Arago as well as the use of small-game during the Lower Paleolithic. The diet for these hominids includes small-game as well as the large preys.

Acknowledgements

We wish to thank the two anonymous reviewers for their comments that allow us to improve the first version of the manuscript. We are very grateful to Gloria Cuenca-Bescós for her useful advice on this work.

References

- Baales, M., 2002. Der spätpaläolithische Fundplatz Kettig. Untersuchungen zur Siedlungsarchäologie der Federmesser-Gruppen am Mittelrhein. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 101, 2, pp. 365–366.
- Barsky, D., de Lumley, H., 2010. Early European mode 2 and the stone industry from the Caune de l'Arago's archeostratigraphical levels "P". *Quat. Int.* 223–224, 71–86.
- Behrensmeier, A.K., 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4, 150–162.
- Bellai, D., 1996. Les grands bovidés et les équidés de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées Orientales, France). Etude paléontologique et archéozoologique. (Ph.D. dissertation). Université d'Aix-Marseille (370 pp).
- Binford, L.R., 1981. *Bones: Ancient Men and Modern Myths*. Academic Press, New York 320 pp.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2012. A uniquely broad spectrum diet during the Middle Pleistocene at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quat. Int.* 252, 16–31.
- Blasco, R., Rosell, J., Fernández Peris, J., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. Environmental availability, behavioural diversity and diet: a zooarchaeological approach from the TD10-1 sublevel of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) and Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quat. Sci. Rev.* 70, 124–144.
- Blasco, R., Rosell, J., Smith, K.T., Maul, L.C., Sañudo, P., Barkai, R., Gopher, A., 2016. Tortoises as a dietary supplement: a view from the Middle Pleistocene site of Qesem Cave, Israel. *Quat. Sci. Rev.* 133, 165–182.
- Blumenschine, R.J., Marean, C.W., Capaldo, S.D., 1996. Blind tests of inter-analyst correspondence and accuracy in the identification of cut marks, percussion marks, and carnivore tooth marks on bone surfaces. *J. Archaeol. Sci.* 23, 493–507.
- Brain, C.K., 1981. *The Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy*. University of Chicago Press, Chicago 376 pp.
- Brown, A.G., Basell, L.S., Robinson, S., Burdge, G.C., 2013. Site distribution at the edge of the Palaeolithic world: a nutritional niche approach. *PLoS One* 8 (12), e81476.
- Chaline, 1972. Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France. *Cahier de Paléontologie* 410 pp.
- Cochar, D., Brugal, J.P., 2004. Importance des fonctions de sites dans les accumulations paléolithiques de léporidés. In: Brugal, J.-P., Desse, J. (Eds.), *Petits Animaux et Sociétés Humaines. XXIVème Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes*. 23–25 octobre 2003, pp. 283–296.
- Cochar, D., Brugal, J.P., Morin, E., Meignen, L., 2012. Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canalettes, Aveyron, France. *Quat. Int.* 264, 32–51.
- Costamagno, S., Laroulandie, V., 2004. L'exploitation des petits vertébrés dans les Pyrénées françaises du Paléolithique au Mésolithique: un inventaire taphonomique et archéozoologique. In: Brugal, J.-P., Desse, J. (Eds.), *Petits Animaux et Sociétés*

- Humaines. XIV^{ème} Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes, 23–25 octobre 2003, pp. 403–416.
- Cuenca-Bescós, G., Ardévol, J.R., Morcillo-Amo, Á., Galindo-Pellicena, M.Á., Santos, E., Costa, R.M., 2016. Beavers (Castoridae, Rodentia, Mammalia) from the Quaternary sites of the Sierra de Atapuerca, in Burgos, Spain. *Quat. Int.* 1–15.
- De Juana, S., Galán, A.B., Domínguez-Rodrigo, M., 2010. Taphonomic identification of cut marks made with lithic handaxes: an experimental study. *J. Archaeol. Sci.* 37, 1841–1850.
- de Lumley, H., 2014. Caune de l'Arago. Tautavel-en-Roussillon, Pyrénées-Orientales, France. Tome I. Cadre géographique – Historique – Contexte géologique – Formations quaternaires de la plaine de Tautavel – Cavités karstiques – Formation et évolution de la grotte – Méthodes de fouille et d'étude. CNRS Éditions, Paris 431 pp.
- de Lumley, H., 2015a. Caune de l'Arago. Tautavel-en-Roussillon, Pyrénées-Orientales, France. Tome VI. Individualisation des unités archéostratigraphiques. CNRS Éditions, Paris 641 pp.
- de Lumley, M.A., 2015b. L'homme de Tautavel. Un *Homo erectus* européen évolué. *Homo erectus tautavelensis*. *l'Anthropologie* 1119, 303–348.
- de Lumley, H., Fournier, A., Park, Y.C., Yokoyama, Y., Demouy, A., 1984. Stratigraphie du remplissage Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Étude de huit carottages effectués de 1981 à 1983. *l'Anthropologie* 88 (1), 5–18.
- Desclaux, E., 1992. Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago. Paléontologie, paléocologie et taphonomie. M.N.H.N., Paris (Ph.D. dissertation), 444 pp.
- Desclaux, E., Hanquet, C., El Guennouni, K., 2011. Origine(s) des accumulations de micromammifères dans quelques sites préhistoriques du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe méridionale. In: Laroulandie, V., Mallye, J.B., Denys, C. (Eds.), *Taphonomie des petits vertébrés: référentiels et transferts aux fossiles*. BAR International Series 2269, pp. 110–118.
- Dibble, H.L., Berna, F., Goldberg, P., McPherron, S.P., Mentzer, S., Niven, L., Richter, D., Sandgathe, D., Théry-Parisot, I., Turq, A., 2009. A preliminary report on Pech de l'Azé IV, layer 8 (Middle Paleolithic, France). *PaleoAnthropology* 182–219.
- Dodson, P., Wexlar, D., 1979. Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology* 5, 275–284.
- Domínguez-Rodrigo, M., de Juana, S., Galán, A.B., Rodríguez, M., 2009. A new protocol to differentiate trampling marks from butchery cut marks. *J. Archaeol. Sci.* 36, 2643–2654.
- Dusseldorp, G.L., 2012. Studying prehistoric hunting proficiency: applying optimal foraging theory to the Middle Palaeolithic and Middle Stone Age. *Quat. Int.* 252, 3–15.
- Falguères, C., Yokoyama, Y., Shen, G., Bischoff, J.L., Ku, T.L., de Lumley, H., 2004. New U-series dates at the Caune de l'Arago, France. *J. Archaeol. Sci.* 31, 941–952.
- Falguères, C., Shao, Q., Han, F., Bahain, J.J., Richard, M., Perrenoud, C., Moigne, A.M., Lumley de, H., 2015. New ESR and U-series dating at Caune de l'Arago, France: a key-site for European Middle Pleistocene. *Quat. Geochronol.* 30 (Part B), 547–555.
- Filoux, A., 2011. Le comportement de subsistance des premiers européens du pourtour méditerranéen: étude des assemblages osseux de Barranco León, Fuente Nueva 3, la grotte du Vallonet et des niveaux inférieurs de la Caune de l'Arago. (Ph.D. dissertation). Université Paul Valéry, Montpellier 432 pp.
- Finlayson, C., Brown, K., Blasco, R., Rosell, J., Negro, J.J., Bortolotti, G.R., Finlayson, G., Sanchez Marco, A., Giles Pacheco, F., Rodríguez Vidal, J., Carrion, J.S., Fa, D.A., Llanes, J.M.R., 2012. Birds of a feather: Neanderthal exploitation of raptors and corvids. *PLoS ONE* 7 (9), e45927.
- Fiore, I., Tagliacozzo, A., Cassoli, P.F., 2001. Ibx exploitation at Dalmeri rockshelter (TN) and "specialized hunting" in the sites of the Eastern Alps during the Tardiglacial and the Early Holocene. *Preistoria Alpina*. 34, pp. 173–183.
- Fiore, I., Gala, M., Tagliacozzo, A., 2004. Ecology and subsistence strategies in the Eastern Italian Alps during the Middle Palaeolithic. *Int. J. Osteoarchaeol.* 14, 273–286.
- Gaudzinski, S., 2004. A matter of high resolution? The Eemian interglacial (OIS 5e) in North Central Europe and Middle Palaeolithic subsistence. *Int. J. Osteoarchaeol.* 14, 201–211.
- Hardy, B.L., Moncel, M.H., Daujeard, C., Fernandes, P., Béarez, P., Desclaux, E., Chacon Navarro, M.G., Puaud, S., Gallotti, R., 2013. Impossible Neanderthals? Making string, throwing projectiles and catching small game during Marine Isotope Stage 4 (Abri du Maras, France). *Quat. Sci. Rev.* 82, 23–40.
- Haynes, G., 1980. Evidence of carnivore gnawing on Pleistocene and recent mammalian bones. *Paleobiology* 6, 341–351.
- Hockett, B., Haws, J.A., 2002. Taphonomic and methodological perspectives on leporid hunting during the Upper Paleolithic of the Western Mediterranean Basin. *J. Archaeol. Method Theory* 9, 269–302.
- Hugué, R., 2007. Primeras ocupaciones humanas en la península Ibérica: paleoeconomía en la Sierra de Atapuerca (Burgos) y La Cuenca de Guadix-Baza (Granada) durante el Pleistoceno Inferior. (Ph.D. dissertation). Universitat Rovira i Virgili, Tarragona 578 pp.
- Jones, E.L., 2006. Prey choice, mass collecting, and the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *J. Anthropol. Archaeol.* 25, 275–289.
- Lloveras, L., Maroto, J., Soler, J., Thomas, R., Moreno-García, M., Nadal, J., Soler, N., 2016. The role of small prey in human subsistence strategies from Early Upper Palaeolithic sites in Iberia: the rabbits from the Evolved Aurignacian level of Arbreda Cave: rabbits and human subsistence strategies at Arbreda cave. *J. Quat. Sci.* 31, 458–471.
- Moigne, A.-M., Palombo, M.R., Belda, V., Heriech-Briki, D., Kacimi, S., Lacomat, F., de Lumley, M.-A., Moutoussamy, J., Rivals, F., Quiles, J., Testu, A., 2006. Les faunes de grands mammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel) dans le cadre biochronologique des faunes du Pléistocène moyen. *l'Anthropologie* 110, 788–831.
- Moigne, A.M., 1983. Taphonomie des faunes quaternaires de la Caune de l'Arago, Tautavel. Université Pierre et Marie-Curie Paris-VI, Paris (Ph.D. dissertation), 345 pp.
- Olsen, S.L., Shipman, P., 1988. Surface modification on bone: trampling versus butchery. *J. Archaeol. Sci.* 15, 535–553.
- Paunescu, A.C., 2001. Les Rongeurs du Pléistocène Inférieur et Moyen de trois grottes du Sud-est de la France (Vallonnet, Caune de l'Arago, Baume Bonne). Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales. M.N.H.N., Paris (Ph.D. dissertation), 514 pp.
- Peresani, M., Fiore, I., Gala, M., Romandini, M., Tagliacozzo, A., 2011. Late Neanderthals and the intentional removal of feathers as evidence from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky B.P., Italy. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 103888–103893.
- Pois, V., 1997. Apport de l'informatique à l'étude d'un gisement karstique. Exemples de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées Orientales, France). *Quaternaire* 8, 143–147.
- Potts, R., Shipman, P., 1981. Cutmarks made by stone tools on bones from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature* 291, 577–580.
- Quilès, J., Moigne, A.-M., Pois, V., 2004. Les couches à ossements d'Ursidae de la Caune de l'Arago. *Revue de Paléobiologie*. 23 (2), 821–843 Genève.
- Rendu, W., 2010. Hunting behavior and Neanderthal adaptability in the Late Pleistocene site of Pech-de-l'Azé I. *J. Archaeol. Sci.* 37, 1798–1810.
- Rivals, F., Testu, A., Moigne, A.-M., Lumley de, H., 2006. The Middle Pleistocene Argali (*Ovis ammon antiqua*) assemblages at the Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales, France): were prehistoric hunters or carnivores responsible for their accumulation? *Int. J. Osteoarchaeol.* 16, 249–268.
- Romandini, M., Peresani, M., Laroulandie, V., Metz, L., Pastoors, A., Vaquero, M., Slimak, L., 2014. Convergent evidence of eagle talons used by late Neanderthals in Europe: a further assessment on symbolism. *PLoS ONE* 9 (7), e101278. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0101278>.
- Shipman, P., Rose, J., 1983. Early hominid hunting, butchering, and carcass processing behaviors: approaches to the fossil record. *J. Anthropol. Archaeol.* 2, 57–98.
- Slimak, L., Lewis, J.E., Crégut-Bonnoure, E., Metz, L., Ollivier, V., André, P., Chrzavetz, J., Giraud, Y., Jeannot, M., Magnin, F., 2010. Le Grand Abri aux Puces, a Mousterian site from the Last Interglacial: paleogeography, paleoenvironment, and new excavation results. *J. Archaeol. Sci.* 37 (11), 2747–2761.
- Speth, J.D., Tchernov, E., 2002. Middle Paleolithic tortoise use at Kebara Cave (Israel). *J. Archaeol. Sci.* 29, 471–483.
- Stepanchuk, V.N., Moigne, A.-M., 2015. MIS 11-locality of Medzhibozh, Ukraine: archaeological and paleozoological evidence. *Quat. Int.* 409, 241–254.
- Stiner, M.C., Munro, N.D., 2002. Approaches to prehistoric diet breadth, demography, and prey ranking systems in time and space. *J. Archaeol. Method Theory* 9, 181–214.
- Stiner, M.C., Munro, N.D., Surovell, T.A., 2000. The tortoise and the hare. Small-game use, the broad-spectrum revolution, and Paleolithic demography. *Curr. Anthropol.* 41, 39–59.
- Stuart, A.J., Wolff, R.G., Lister, A.M., Singer, R., Egginton, J.M., 1993. Fossil vertebrates. In: Singer, R., Gladfelter, B.G., Wymer, J.J. (Eds.), *The Lower Palaeolithic Site at Hoxne, England*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 163–206.
- Villaverde, V., Martínez Valle, R., Guillem, P., Fumanal, M.P., 1996. Mobility and the role of small game in the middle Paleolithic of the central region of the Spanish Mediterranean: a comparison of Cova Negra with other Paleolithic deposits. In: Carbonell, E., Vaquero, M. (Eds.), *The Last Neanderthals, the First Anatomically Modern Human: A Tale About Human Diversity, Cultural Change and Human Evolution, the Crisis at 40 ka BP*. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, pp. 267–288.
- Yokoyama, Y., Nguyen, H.V., 1981. Datation directe de l'Homme de Tautavel par la spectrométrie gamma, non destructive, du crâne humain fossile Arago XXI. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*. 292, pp. 741–744.

VARIATIONS PALÉOENVIRONNEMENTALES AU SEIN DE L'UNITÉ ARCHÉOSTRATIGRAPHIQUE G (UA G) DE LA CAUNE DE L'ARAGO (TAUTAVEL, FRANCE) : APPORT DES PALÉOCOMMUNAUTÉS DE RONGEURS



Loïc LEBRETON¹, Emmanuel DESCLAUX², Constance HANQUET³,
Gloria CUENCA-BESCO⁴, Anne-Marie MOIGNE⁵, Christian PERRENOUD⁵
& Sophie GREGOIRE¹

RÉSUMÉ

L'Unité Archéostratigraphique G (UA G), située à la base de l'ensemble stratigraphique CIII du remplissage de la Caune de l'Arago, datée à 438 ± 31 ka et corrélée au stade isotopique 12, a livré de nombreux restes humains attribués à *Homo erectus tautavelensis*, ainsi qu'une faune et une industrie lithique abondantes. Il est possible d'observer au sommet de l'UA G une bonne représentation des espèces de milieux ouverts et froids (*Praeovibos priscus* et *Rangifer tarandus* notamment) tandis qu'à sa base les espèces de milieux fermés et tempérés (en particulier *Cervus elaphus* et *Dama* sp.) prédominent. Ces structures de communautés fauniques, dites « non-analogues », sont également observées pour les associations de micromammifères, donnant lieu à une paléocommunauté très diversifiée et représentée par des taxons aux affinités écologiques très variées. Cette hétérogénéité des communautés mammaliennes a vraisemblablement été favorisée par la topographie des environs de la Caune de l'Arago qui permet de passer des zones littorales au massif des Pyrénées en moins de 50 km. Une telle configuration a en effet induit la présence de « zones refuges » contiguës, l'une méridionale en période glaciaire et abritant des espèces thermophiles et l'autre alpine, abritant des espèces continentales et boréales au cours des épisodes plus tempérés (refuge méridional cryptique). Globalement, les communautés micromammaliennes de l'UA G sont caractérisées par une bonne représentation des espèces inféodées aux environnements tempérés et fermés (*Iberomys mediterraneus*, *Apodemus sylvaticus*, *Eliomys quercinus*) à la base de l'unité, qui laissent place à des espèces liées à des environnements froids et ouverts (*Spermophilus* sp., *Microtus gregalis*, *Dicrostonyx torquatus*) au sommet. Une tendance au refroidissement du climat de la base au sommet de l'unité est également enregistrée par les variations des associations de grands mammifères. Ces observations nous permettent une interprétation nouvelle de l'UA G qui correspond à une transition climatique entre une période tempérée et une période froide.

Mots-clés : rongeurs, Pléistocène moyen, Caune de l'Arago, paléoenvironnements

ABSTRACT

PALAEOENVIRONMENTAL VARIATIONS IN THE ARCHAEOSTRATIGRAPHICAL UNIT G (AU G) OF THE CAUNE DE L'ARAGO (TAUTAVEL, FRANCE): CONTRIBUTION OF RODENT PALAEOCOMMUNITIES

The Archaeostratigraphic Unit G (UA G), located at the base of the stratigraphic ensemble CIII of the Caune de l'Arago infilling, dated to 438 ± 31 ka and correlated to the isotopic stage 12, delivered numerous human remains attributed to *Homo erectus tautavelensis*, as well as abundant fauna and lithics. At the top of the UA G it is possible to observe a good representation of the species living in open and cold environments (*Praeovibos priscus* and *Rangifer tarandus* in particular) whereas the species living in closed and temperate environment (particularly *Cervus elaphus* and *Dama* sp.) predominate at its base. These structures of faunal communities, said "non-analogous", are also observed for the associations of micromammals, providing a diversified palaeocommunity and represented by taxa with very distinct ecological affinities. This heterogeneity of the mammalian communities was very likely favored by the topography of the surroundings of the Caune de l'Arago, which makes it possible to go from coastal areas to the Pyrenean Mountains within less than 50 km. Such topography has indeed induced the presence of contiguous "refuge areas", a Southern refuge during the ice age housing thermophilous species and an Alpine refuge housing continental and boreal species during the more temperate episodes (Southern cryptic refuge). Overall at the base of the Unit, the micromammalian communities of UA G are characterized by a good representation of the species linked to temperate and closed environments (*Iberomys mediterraneus*, *Apodemus sylvaticus*, *Eliomys quercinus*). Then at the top, they make way for species linked to cold and open environments (*Spermophilus* sp., *Microtus gregalis*, *Dicrostonyx torquatus*). A tendency to a cooler climate from the base to the top of the Unit is also recorded by the variations of the associations of large mammals. These observations allow us to give a new interpretation of UA G which corresponds to a transition between a temperate period and a cold period.

Keywords : rodents, Middle Pleistocene, Arago cave, palaeoenvironments

¹ Université de Perpignan Via Domitia, HNHP - UMR 7194 CNRS, MNHN, EPCC Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel, avenue Léon-Jean Grégory 66720 Tautavel, France. Courriel : loic.lebreton@cerptautavel.com, sophie.gregoire@univ-perp.fr

² CEPAM - UMR 7264 CNRS, Laboratoire du Lazaret, Conseil départemental des Alpes-Maritimes, 33 bis boulevard Franck Pilatte, Nice, France. Courriel : emmanuel.desclaux@gmail.com

³ HNHP - UMR 7194, EPCC - CERP. Courriel : constance.hanquet@gmail.com

⁴ Aragosaurus - IUCA - EIA, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, Espagne. Courriel : cuencag@unizar.es

⁵ Muséum national d'Histoire naturelle, HNHP - UMR 7194 du CNRS, Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel, 66720 Tautavel, France. Courriel : moigne@mnhn.fr, christian.perrrenoud@mnhn.fr

1 - INTRODUCTION

Les communautés de rongeurs qualifiées de « non-analogues » sont rencontrées fréquemment dans le remplissage de la Caune de l'Arago. (Hanquet & Desclaux, 2011 ; Lebreton *et al.*, 2016). Elles correspondent à des associations de taxons n'ayant pas d'équivalent actuel (Graham, 1985). A titre d'exemple, *Dicrostonyx torquatus* et *Hystrix* sp. sont associés dans le sous-niveau G1 de l'Unité Archéostratigraphique G (UA G) (qui fait l'objet de la présente étude). De façon plus générale, ces communautés observées sur les sites archéologiques tout au long du Pléistocène peuvent résulter de différents facteurs.

Elles peuvent en effet correspondre à une réalité paléocéologique et sont alors affiliées à un paléoenvironnement qu'on ne retrouve pas actuellement (Guthrie & Van Kolfschoten, 2000). Elles peuvent également correspondre, dans une certaine mesure, à une zone de contact entre deux influences climatiques. Dans le cas des Pyrénées orientales, qui est le cadre géographique de notre étude au cours du Pléistocène moyen, les zones continentales situées en altitude sont susceptibles d'avoir servi de zone refuge pour les espèces froides durant les phases tempérées et le littoral méditerranéen peut avoir servi de refuge aux espèces tempérées durant les périodes froides (Bennet & Provan, 2008 ; Stewart *et al.*, 2010 ; Foury *et al.*, 2016 ; Royer *et al.*, 2016). Cette forte intrication de communautés est observée à l'heure actuelle avec des espèces méditerranéennes (*Microtus duodecimcostatus*, *Suncus etruscus*) remontant haut dans les vallées et des espèces de milieu froid et généralement exclues du biome méditerranéen (*Sorex araneus*, *Clethrionomys glareolus*) descendant dans les plaines littorales (Fons *et al.*, 1980).

La présence de communautés « non-analogues » peut également être due au « time-averaging ». Selon cette hypothèse, les paléocommunautés observées dans un niveau archéologique proviendraient d'un enregistrement ayant opéré sur un temps long, ce qui aurait eu pour conséquence d'augmenter la paléobiodiversité de façon notable (Fürsich & Aberhan, 1990 ; Denys, 1997).

Il est par conséquent parfois difficile d'interpréter les paléocommunautés micromammaliennes, notamment pour l'UA G de la Caune de l'Arago qui possède une grande richesse spécifique. Les études archéostratigraphiques ont récemment permis d'individualiser quatre sous-niveaux, dénommés G4 à G1 de la base au sommet de l'unité, au sein de l'UA G (Lumley H. de, 2015). Il nous a semblé intéressant d'étudier l'évolution de la communauté de rongeurs et notamment de sa diversité spécifique, tout au long de cette unité. En effet, les paléocommunautés de rongeurs sont considérées comme de bons marqueurs des variations climatiques au cours du Pléistocène (Chaline, 1972). Leur capacité de résilience les rend réactives aux changements abrupts du climat et leur permettent une colonisation (ou recolonisation) rapide à partir de leur aire de distribution originelle et/ou à partir d'une zone refuge. Ainsi, en tenant compte de la composition faunique des quatre sous-unités de

l'UA G, nous analyserons l'évolution des communautés de rongeurs pour déterminer les facteurs responsables de cette diversité spécifique.

2 - PRÉSENTATION DU SITE

La Caune de l'Arago est une cavité karstique située au sud de la France, dans le département des Pyrénées-Orientales (66), localisée à seulement 24 km du rivage actuel de la mer Méditerranée et à une quarantaine de kilomètres des reliefs pyrénéens de plus de 2500 m d'altitude.

Elle est située sur la commune de Tautavel, à environ 20 km de Perpignan (fig. 1a). La puissance totale du remplissage atteint près de 15 m d'épaisseur, pour une longueur de 30 mètres (fig. 1b-c). Les niveaux fouillés sont rattachés principalement au Complexe Stratigraphique Moyen. Celui-ci est divisé en 3 ensembles, qui sont corrélés – de la base au sommet – aux SIM (Stade Isotopique Marin) 15, 14, 13 et 12 (Falguères *et al.*, 2015) (fig.1d).

Les niveaux Q-R, situés à la base fouillée du remplissage, au niveau de l'ensemble I, évoquent un climat tempéré et humide contemporain de la fin du SIM 15 ou d'un interstadaire du SIM 14 (Lebreton *et al.*, 2016). Les autres Unités Archéostratigraphiques de l'ensemble I (UA P, O, N, M, L et K) correspondent à un climat froid et très sec, corrélé au SIM 14. L'ensemble II, qui comprend les niveaux J, I et H, correspond à une phase tempérée et humide attribuée au SIM 13. Enfin, l'ensemble III, corrélé au SIM 12, s'est déposé lors d'une période froide et assez sèche (UA G, F, E et D) (Lumley *et al.*, 1984).

L'UA G, située à la base de cet ensemble stratigraphique III, est datée à 438 ± 31 ka (Falguères *et al.*, 2015) et a livré 93 restes humains attribués à *Homo erectus tautavelensis* (Lumley M.A. de, 2015). Cette UA G consiste en de nombreux restes fauniques et lithiques amoncelés les uns sur les autres et séparés par peu ou pas de sédiments. Cette superposition d'objets peut atteindre 40 cm d'épaisseur dans certains secteurs.

Bien que fouillée en stratigraphie, la distinction de différents niveaux au sein de cette UA demeure délicate à observer, ce qui explique qu'elle ait été étudiée jusqu'à présent uniquement dans sa globalité. De plus, l'amoncellement d'artefact volumineux ne permet pas un décapage fin, préconisé pour la microfaune (Royer, 2014).

Cependant, des études archéostratigraphiques récentes (Lumley H. de, 2015), basées sur l'étude de la totalité des matériels faunique et lithique, ont permis d'individualiser 4 sous-niveaux (G1, G2, G3, G4, de haut en bas). La distribution des faunes de grands mammifères met en évidence, au sommet de l'UA G (sous-niveaux G1 et G2), la bonne représentation des espèces de milieux ouverts et froids (*Praeovibos priscus* et *Rangifer tarandus*, notamment), tandis qu'à sa base (G3 et G4), les taxons caractéristiques des milieux fermés et tempérés (*Cervus elaphus* par exemple) sont mieux représentés (Lumley H. de, 2015).

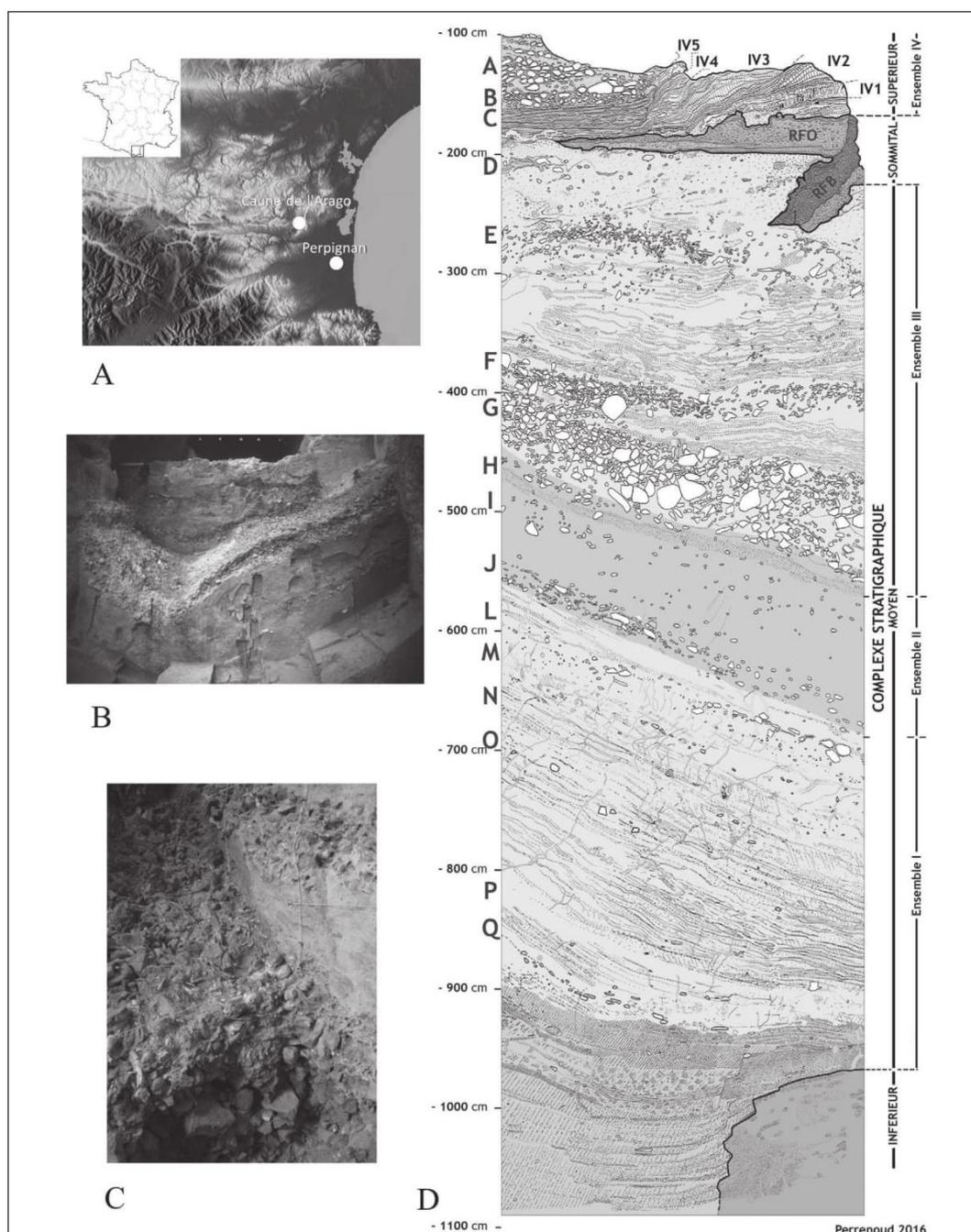


Fig. 1 : (A) Localisation de la Caune de l'Arago ; (B) Surface de l'Unité Archéostratigraphique (UA) G en cours de fouille (Cliché : D. Dainat) ; (C) UA G montrant la superposition des objets (Cliché C. Perrenoud) ; (D) Colonne stratigraphique synthétique de la Caune de l'Arago (C. Perrenoud) montrant la localisation de l'UA G au sein du remplissage fouillé jusqu'à présent.

Fig. 1: (A) Location of the Caune de l'Arago ; (B) Surface of the Archaeostratigraphic Unit (AU) G during the excavation (photo D. Dainat) ; (C) AU G showing the superimposition of the artefacts (photo C. Perrenoud) ; (D) Synthetic stratigraphic column of the Caune de l'Arago (C. Perrenoud) showing AU G location within the excavated sequence.

3 - MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le décompte des rongeurs des 4 sous-niveaux de l'UA G a été possible grâce à la base de données de l'EPCC de Tautavel (Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel). Les déterminations spécifiques des restes ont été successivement effectuées par Chaline (1971), Desclaux (1992), Paunescu (2001) et

Hanquet (2011). Seul le matériel précisément attribué à un sous-niveau a été pris en compte, ce qui réduit à 997 le nombre de restes déterminés spécifiquement pour l'UA G, sur un total de 2419 éléments. Bien que l'échantillon soit considérablement réduit en termes de nombre de restes et de nombre minimum d'individus, il n'en demeure pas moins représentatif et diversifié. Nous avons par conséquent jugé opportun de tenter

d'appréhender l'évolution des paléoenvironnements de la base au sommet de l'UA G, sur la base de son interprétation archéostratigraphique. Les données sur l'écologie des espèces reconnues à la Caune de l'Arago et qui sont toujours existantes proviennent de Saint-Girons (1973), Chaline *et al.* (1974), Gromov & Poliakov (1977), Aulagnier *et al.* (2008). Pour les reconstitutions environnementales, trois méthodes sont employées : climatogrammes, Indice Taxonomique d'Habitat (ITH) et analyses multivariées.

Les climatogrammes prennent en compte les proportions relatives d'espèces de rongeurs en les regroupant dans des classes climato-écologiques selon leurs affinités. Cette méthode a été utilisée par différents auteurs (Chaline, 1983 ; Marquet, 1989 ; Desclaux & Defleur, 1997 ; Barroso *et al.*, 2006 ; Hanquet & Desclaux, 2011). D'après la composition de l'UA G, qui consiste en un entremêlement de dents, d'ossements, d'industries lithiques et de pierres au sein d'une matrice sédimentaire peu abondante, l'infiltration de restes de microvertébrés relève du possible. En outre, l'abondance relative d'un taxon peut être le résultat de divers processus taphonomiques et non le reflet strict des conditions environnementales (Andrews, 1990). Cette approche quantitative, qui consiste à prendre en considération l'abondance relative des espèces réparties au sein de diverses catégories climato-écologiques, permet toutefois de minimiser ces éventuels biais.

Nous avons pris en considération les différentes catégories climato-écologiques définies par Hanquet (2011) :

– Steppe froide arctique : *Dicrostonyx torquatus* ;

– Zone humide froide boréale : *Microtus oeconomus* ;
– Zone de steppe aride : *Microtus gregalis*, *Spermophilus* sp., *Pliomys lenki*, *Allocricetus bursae* ;

– Environnements rupicoles : *Marmota* sp., *Chionomys nivalis* ;

– Bordures d'eau à végétation dense : *Arvicola terrestris*, *Castor fiber* ;

– Prairies et milieux humides : *Microtus arvalis/agrestis*, *Microtus vaufreyi* ;

– Forêt tempérée : *Sciurus vulgaris*, *Glis glis*, *Eliomys quercinus*, *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus* sp. ;

– Milieu méditerranéen : *Iberomys mediterraneus*, *Hystrix* sp., *Pliomys episcopalis*

L'Indice Taxonomique d'Habitat (ITH ; Evans *et al.*, 1981 ; Andrews, 1990, 2006) est une approche prenant en compte uniquement la présence ou l'absence d'une espèce. Pour chaque espèce, une valeur totale de 1 est distribuée entre les différents habitats potentiels de celle-ci. Pour chaque type d'habitat est calculée la somme des indices donnés pour les espèces présentes par niveau, permettant ainsi de déterminer un habitat dominant. Les données écologiques des espèces sont celles définies par Hanquet (2011) et Lebreton *et al.* (2016) (tab. 1). Elles sont réparties au sein des habitats suivants :

– Steppe arctique (tundra) : biome composé d'une végétation herbacée sous climat sec et froid ;

– Forêt boréale : essentiellement constituée de conifères, sujette à un climat subarctique ;

– Steppe aride continentale : environnement ouvert, végétation xérophytique sous des conditions climatiques arides à semi-arides ;

	Sa	Fd	Sac	Pt	Er	Fd	Mm
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	1						
<i>Microtus oeconomus</i>	0,4	0,50		0,10			
<i>Allocricetus bursae</i>	0,25	0,15	0,50	0,05		0,05	
<i>Microtus gregalis</i>	0,45		0,35	0,20			
<i>Pliomys lenki</i>	0,15	0,05	0,35	0,15	0,10	0,15	0,05
<i>Pliomys episcopalis</i>			0,2		0,15	0,25	0,4
<i>Marmota</i> sp.			0,45	0,15	0,40		
<i>Chionomys nivalis</i>				0,15	0,60	0,10	0,15
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0,1	0,30	0,10	0,10	0,10	0,30	
<i>Apodemus</i> sp.			0,10	0,20		0,50	0,20
<i>Eliomys quercinus</i>					0,20	0,60	0,20
<i>Glis glis</i>					0,20	0,50	0,30
<i>A. cantiana/terrestris</i>		0,15		0,25	0,20	0,20	0,20
<i>Iberomys brecciensis</i>			0,20	0,10	0,10	0,10	0,50
<i>Microtus vaufreyi</i>			0,20		0,40	0,15	0,25
<i>Microtus agrestis</i>	0,05	0,10	0,05	0,30	0,15	0,20	0,15
<i>Microtus arvalis</i>	0,15	0,10	0,35	0,10	0,15	0,10	0,05
<i>Spermophilus</i> sp.			0,70	0,30			
<i>Castor fiber</i>		0,35		0,10	0,10	0,35	0,10
<i>Hystrix</i> sp.			0,45		0,10		0,45
<i>Sciurus</i> sp.		0,40			0,10	0,40	0,10

Tab. 1 : Indices taxonomiques d'habitats utilisés pour les taxons de rongeurs présents dans l'UA G. Sa : steppe arctique ; Fb : forêt boréale ; Sac : steppe aride continentale ; Pt : prairie tempérée ; Er : environnement rupicole ; Fd : forêts déciduales ; Mm : milieu méditerranéen.

Tab. 1 : Taxonomic Habitat Index used for the rodent species present in AU G. Sa : arctic steppe ; Fb : boreal forest ; Sac : arid continental steppe ; Pt : temperate grassland ; Er : rocky environment ; Fd : deciduous forest ; Mm : Mediterranean environment.

– Prairie tempérée : environnement ouvert, à végétation herbacée, sous un climat tempéré et des précipitations modérées.

Environnement rupicole : sol rocailloux avec une végétation rare et éparse ;

– Forêts déciduales : forêt composée majoritairement d'arbres décidus, sous climat tempéré et modérément humide ;

– Milieu méditerranéen : forêt sclérophylle méditerranéenne et broussailles, avec des étés chauds et secs et des hivers doux.

Les analyses multivariées sont souvent employées dans le but de caractériser les associations de micromammifères en fonction de leurs affinités écologiques et climatiques (Marquet, 1989 ; Denys, 1992 ; Desclaux, 1992 ; Chaline *et al.*, 1995 ; Abbassi, 1999 ; Paunescu, 2001 ; Hanquet, 2011 ; Lebreton *et al.*, 2016 ; Foury *et al.*, 2016). Une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) a été réalisée avec le logiciel R 3.1.2 (avec le package FactomineR) avec les données non transformées (NMI) du tableau 2. C'est une analyse statistique qui permet de mettre en évidence, à partir de l'abondance de chaque taxon par niveaux archéologiques, les associations possibles entre les espèces de rongeurs et les différents niveaux archéologiques.

4- RÉSULTATS

Avec l'individualisation des sous-niveaux de l'UA G, on observe que la majorité des espèces est présente dans les 4 subdivisions. Cependant *Dicrostonyx torquatus* n'est représenté que dans les sous-niveaux G1 et G2, *Sciurus* sp. est présent dans G3 et G4, *Hystrix* sp. est observé

en G1 et G4 et *Clethrionomys glareolus* est rencontré uniquement en G3. Les différences notables se situent au niveau des proportions relatives des espèces, notamment avec une plus forte représentation de *Microtus gregalis* en G1 et G2 et une abondance plus conséquente d'*Iberomys mediterraneus* en G3 et G4 (tab. 2).

Pour les niveaux G1 et G2, les climatogrammes mettent en évidence une représentation importante des environnements ouverts (steppe aride continentale et prairie tempérée) (fig. 2). Les steppes arctiques, bien qu'en faible proportion, sont représentées dans les niveaux G1 et G2 comme on l'observe également dans tous les niveaux de l'ensemble III. Ce type de milieu n'est pas représenté en G3 et G4, ce qui implique une proportion plus faible des milieux ouverts. Les environnements de type « forêt tempérée » et « milieu méditerranéen » sont bien représentés dans G3 et G4, contrairement aux autres niveaux de l'ensemble III.

L'Indice Taxonomique d'Habitat (ITH) ne met pas en évidence d'importantes différences de proportion des biotopes. On peut cependant observer des variations entre différents niveaux, notamment pour les milieux septentrionaux au sein des niveaux de l'ensemble III. Ces environnements sont également bien marqués dans les niveaux G1 et G2, contrairement à G3 et G4 dans lesquels l'importance des milieux tempérés à tendance fermés est plus prononcée. Cette tendance est également observée dans les niveaux de l'ensemble II sous-jacent. Dans les niveaux de l'ensemble I, situés à la base de la séquence, les biotopes septentrionaux sont de nouveau bien représentés, en particulier pour le niveau K, mais diminuent dans le niveau P. Enfin les niveaux Q-R montrent une dominance marquée des paysages fermés sous climat tempéré (fig. 3).

	D	E	F	G1	G2	G3	G4	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q-R
<i>Sciurus</i> sp.	1	1	2			1	1	1									
<i>Marmota</i> sp.	1	6	1	1	1		1	1	1	1	1	1		2	2		
<i>Spermophilus</i> sp.	11	31	35	4	1		1	2	1	7	5	2	3	4	6	9	
<i>E. quercinus</i>	3	5	11	2	2	5	9	19	3	7	2	1	2	1		3	3
<i>G. glis</i>									2								
<i>Hystrix</i> sp.	3			1			1	1									
<i>C. fiber</i>	1		1	1	1	2	3	3	1	4							
<i>A. cantiana</i>	2	2	1	2		1		2	2	2	3	5	2	3	8	6	
<i>Ch. nivalis</i>	3		2					1					4		1	2	
<i>D. torquatus</i>	3	3	4	1	1						2						
<i>M. arvalis/agrestis</i>	25	28	71	3	4	5	6	37	7	30	15	10	17	9	17	35	10
<i>M. oeconomus</i>		1	1					4	1	7	6	9	18	14	41	21	
<i>M. gregalis</i>	93	141	213	5	12	6	6	69	13	84	99	106	186	189	420	253	
<i>I. mediterraneus</i>	39	32	38	4	10	22	62	190	8	55	7	3	8	3	8	58	3
<i>M. vaufreyi</i>	73	133	220	13	19	19	27	38	6	15	7	10	10	10	23	47	3
<i>Cl. glareolus</i>		1	1			1											
<i>P. episcopalis</i>																	2
<i>P. lenki</i>	32	83	192	10	18	21	29	81	14	59	43	39	63	84	177	127	15

Tab. 2 : Nombre Minimum d'Individus (NMI) des espèces de rongeurs pour les différents niveaux de la Caune de l'Arago. A l'exception des sous-niveaux G1, G2, G3 et G4 les données proviennent de Hanquet (2011) et Lebreton *et al.* (2016). Pour le castor, les données proviennent de Lebreton *et al.* (2017).

Tab. 2: Minimum Number of Individuals (MNI) of rodent species for the different levels of the Caune de l'Arago. Except for G1, G2, G3 and G4, data come from Hanquet (2011) and Lebreton *et al.* (2016). For the beaver data come from Lebreton *et al.* (2017).

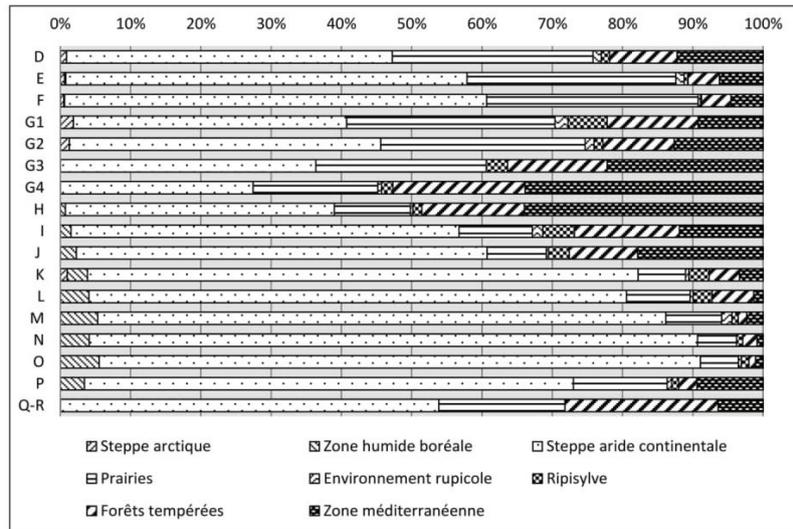


Fig. 2 : Climatogramme des différents niveaux de la Caune de l'Arago.
Fig. 2 : Climatogram of the different levels of the Caune de l'Arago.

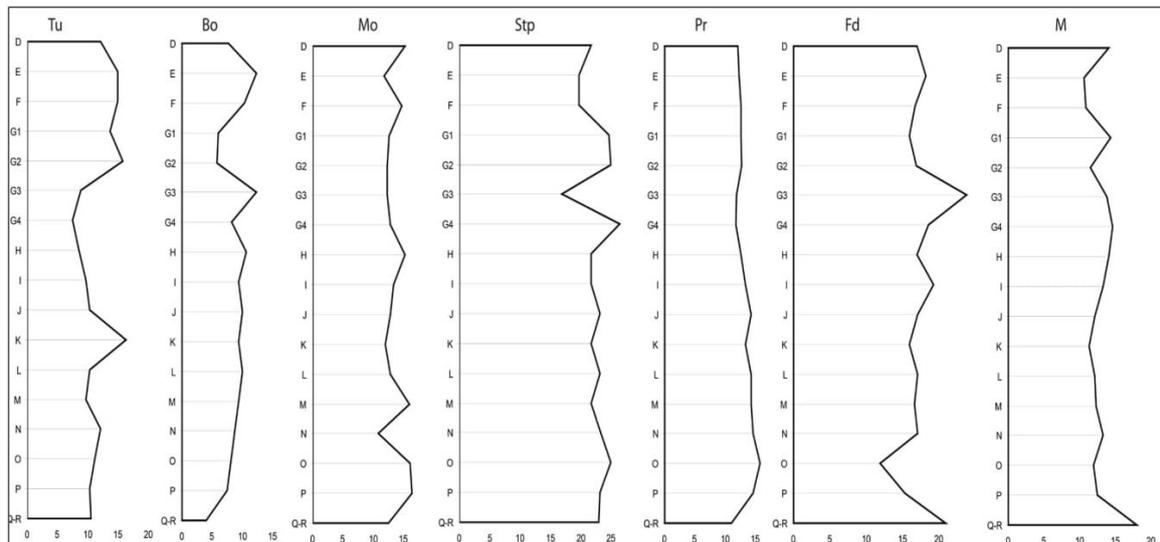


Fig. 3 : Indice Taxonomique d'Habitat des différents niveaux de la Caune de l'Arago.
Fig. 3 : Taxonomic Habitat Index of the different levels of the Caune de l'Arago.

L'Analyse Factorielle de Correspondance (AFC) (fig. 4) oppose sur l'axe 1 (50,3 % de l'inertie) les espèces ayant des affinités avec les environnements ouverts sous climat froid et sec (*Microtus oeconomus*, *Microtus gregalis*, *Chionomys nivalis*) aux espèces inféodées à des environnements fermés sous climat tempéré (*Iberomys mediterraneus*, *Pliomys episcopalpis*, *Glis glis*, *Apodemus* sp.). Les espèces contribuant le plus sur cet axe sont *Microtus gregalis* (33,5 %) et *Microtus oeconomus* (5,9 %) pour la partie négative, *Iberomys mediterraneus* (33,5 %) et *Apodemus* sp. (11 %) pour la partie positive. L'axe 2 (23,2 % de l'inertie) est plus difficile à interpréter, il ne semble pas y avoir de lien entre les différentes espèces qui s'y opposent.

Sur ce plan factoriel, on peut distinguer le rassemblement des niveaux par grand ensemble stratigraphique.

Néanmoins, on observe un rapprochement des sous-niveaux G3 et G4 avec les niveaux H, I et J (SIM 13) de l'ensemble II et les niveaux Q-R (de l'ensemble I (SIM 15 ou interstadaire du SIM 14) qui sont tous attribués à un épisode tempéré. Les niveaux G1 et G2 sont quant à eux regroupés avec les autres niveaux de l'ensemble III (corrélés à une période froide contemporaine du SIM 12).

5- DISCUSSION

La méthode des climatogrammes met bien en exergue la particularité des sous-niveaux G3 et G4 par rapport aux autres niveaux de l'ensemble III, avec une représentation nettement conséquente des milieux de type « forêt

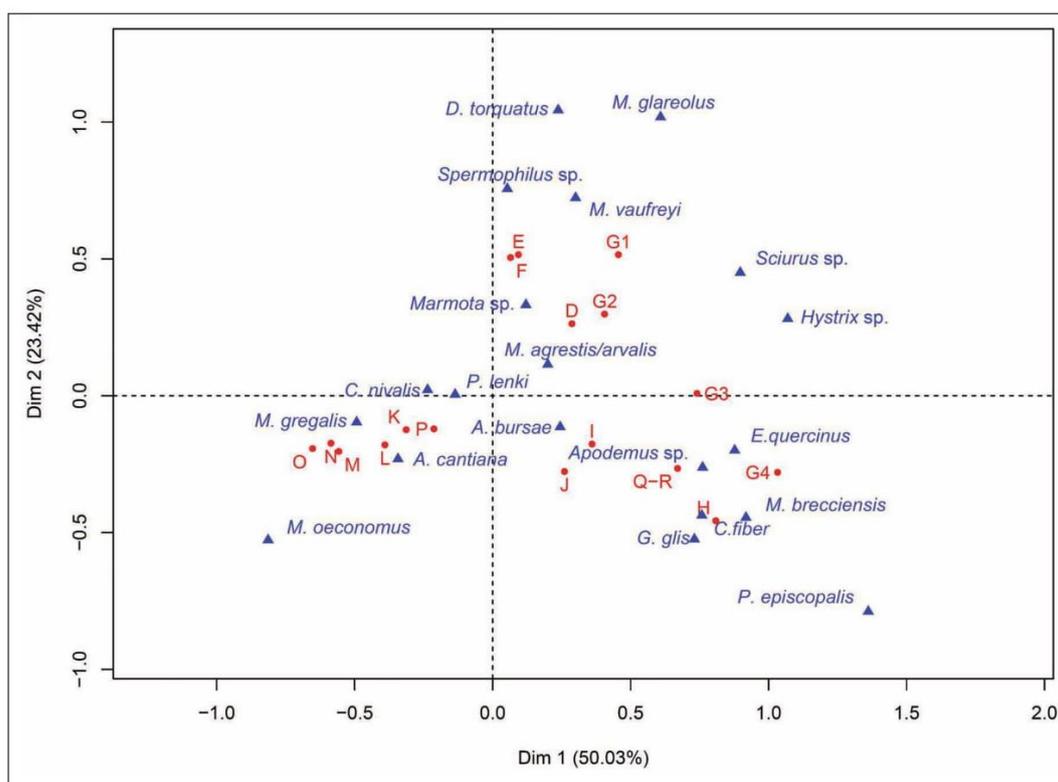


Fig. 4 : Analyse Factorielle de Correspondance (AFC) entre les espèces de rongeurs et les niveaux de la Caune de l'Arago. L'axe 1 représente 50,26 % de l'inertie et l'axe 2 représente 23,25 % de l'inertie.

Fig. 4 : Factorial Analysis of Correspondence between rodent species and the levels of the Caune de l'Arago. Axis 1 represents 50,26 % of the inertia, axis 2 represents 23,25 % of the inertia.

tempérée ». Si ces milieux sont également bien observés pour les niveaux G1 et G2, il est toutefois nécessaire de prendre en compte la représentation des steppes arctiques, avec la présence de *Dicrostonyx torquatus* qui est, par contre, absent de G3 et G4. Ainsi, les sous-niveaux G1 et G2 donnent l'image d'un paysage en mosaïque sous un climat froid. Les sous-niveaux G3 et G4 renverraient plutôt à un climat tempéré et à un paysage fermé. Ces différences sont principalement liées d'une part à une proportion plus élevée d'*Iberomys mediterraneus* dans G3 et G4, et d'autre part à l'abondance plus importante de *Microtus gregalis* dans G1 et G2.

Une analyse taphonomique sur l'ensemble de l'UA G a déjà été réalisée mettant en évidence le rôle du grand-duc (*Bubo bubo*), qui est un prédateur éclectique (Desclaux et al., 2011). Une nouvelle analyse de ce type menée sur les différents niveaux de l'UA G serait également intéressante car elle permettrait de voir si les variations observées dans l'accumulation sont susceptibles d'avoir été induites par un biais de prédation. On notera cependant que les cortèges de grands mammifères montrent des variations de l'environnement similaire au sein de l'UA G (Lumley H. de, 2015), ce qui tend à minorer, voire à exclure, l'hypothèse d'un tel biais taphonomique.

Ainsi, quand bien même l'UA G est un dépôt particulier et sa subdivision délicate, le recours à la méthode quantitative des climatogrammes semble particulièrement adapté. Les résultats fournis par la méthode de l'in-

dice taxonomique d'habitat sont délicats à interpréter et ne mettent pas en évidence de façon nette des variations climatiques et environnementales au sein de l'UA G. Les steppes arides continentales sont bien marquées et dominent dans chacun des sous-niveaux de l'UA G, en raison notamment de la présence continue de *Microtus arvalis/agrestis*, *Spermophilus* sp. et *Allocricetus bursae* dans la quasi-totalité des sous-niveaux. Cependant, on peut observer que la toundra est bien marquée dans les sous-niveaux G1 et G2, en raison de la présence de *Dicrostonyx torquatus*. La représentation relativement élevée des milieux méditerranéens dans G1 par rapport au sous-niveau G2 est induite par la présence d'*Hystrix* sp. Cette espèce peut également expliquer la forte représentation des steppes arides continentales pour le niveau G4. Le niveau G3 est marqué par une forte proportion des forêts tempérées, principalement liée à la présence de *Clethrionomys glareolus* et de *Sciurus* sp. Une configuration similaire est observée au sein des sous-niveaux G3 et G4 (en relation avec la présence de *Sciurus* sp.).

L'AFC est nettement marquée par la forte inertie de l'axe 1 qui montre une opposition nette entre les espèces contribuant à sa partie négative (*Microtus gregalis* et *Microtus oeconomus*) et les espèces contribuant à sa partie positive (*Iberomys mediterraneus* et *Apodemus* sp.). L'axe 2 est plus délicat à interpréter. Une possibilité serait la présence d'un effet Guttman. En effet, la forme du nuage dans le plan défini par les axes 1 et 2

est sub-parabolique, indiquant que les deux facteurs sont susceptibles d'être liés par une relation du second degré (Blanc *et al.*, 1976 ; Hill & Gauch, 1980). Ainsi, l'opposition entre les espèces des milieux froids-ouverts et celles des milieux tempérés-fermés semble induite par un gradient de pluviométrie.

De fait, les sous-niveaux G3 et G4 se retrouvent dans la partie tempérée/fermée du gradient en association avec les niveaux de l'ensemble II corrélé au SIM 13 (H, I et J) et les niveaux Q-R (correspondant à une période tempérée: SIM 15 ou interstadienne du SIM 14). Les sous-niveaux G1 et G2 sont positionnés avec les autres niveaux de l'ensemble III (niveaux D, E et F attribués en l'occurrence au SIM 12), dans la partie médiane du gradient.

Du point de vue paléoenvironnemental les différentes méthodes utilisées mettent en évidence une différence entre G1/G2 et G3/G4. On notera cependant que la méthode quantitative de l'ITH suggère une plus grande homogénéité entre G1/G2 et G3/G4.

L'individualisation de quatre sous-niveaux (G1, G2, G3 et G4) a permis de mettre en évidence un gradient climatique de la base au sommet de l'unité archéostratigraphique G. Ainsi, le dépôt de l'UA G a commencé au cours d'une période climatique plutôt tempérée, (sous-niveaux G4 et G3) et s'est achevé au cours d'une période nettement plus froide (sous-niveaux G2 et G1). Compte tenu de la date de 438 ± 31 ka (Falgüères *et al.*, *op. cit.*) proposée pour l'UA G, il est possible que le dépôt de l'UA G soit contemporain de la transition entre les SIM 13 et 12.

Si l'individualisation de quatre sous-niveaux a permis d'avoir une vision plus fine et plus précise de l'évolution du climat de la base au sommet de l'UA G, elle n'a pas cependant apporté de réponse quant à l'origine des communautés « non-analogues » observées en son sein. Il est par conséquent toujours difficile de les lier à une réalité paléocéologique (zone refuge, habitat n'ayant pas d'équivalent actuel, mixité des influences climatiques dans la région d'étude) et/ou à des facteurs taphonomiques (*time-averaging*, infiltration du matériel, individualisation des sous-niveaux).

6 - CONCLUSION

L'UA G ne correspond pas à un ensemble homogène. Les différentes analyses permettent de préciser une opposition entre son sommet (G1 et G2) qui évoque un environnement froid/ouvert, comparable aux niveaux attribués au SIM 12 (niveaux D, E et F) et sa base tempérée et humide (G3 et G4) qui présentant de fortes affinités avec les niveaux corrélés au SIM 13 (J, I et H). L'UA G, considérée jusqu'à présent comme un seul niveau homogène appartenant au SIM 12 serait ainsi susceptible d'être contemporaine de la transition entre le SIM 13 et le SIM 12. Des analyses taphonomiques devront cependant être menées pour confirmer cette hypothèse. Néanmoins, le fait que des variations similaires soient observées avec

les associations de grands mammifères permet de penser qu'elles sont induites par un véritable changement climatique et environnemental.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Aurélien Royer et un rapporteur anonyme pour leurs commentaires. Nous remercions également les différents acteurs travaillant pour la base de données de l'EPCC de Tautavel.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABBASSI M., 1999** - *Les Rongeurs du Sud-est de la France et de Ligurie : Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales*. Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 210 p.
- ANDREWS P., 1990** - *Owls, cave and fossils: Predation, preservation, and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK*. University of Chicago Press, 231 p.
- ANDREWS P., 2006** - Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **241** (3-4), 572-589.
- AULAGNIER S., HAFFNER P., MITCHELL-JONES A.J., MOUTOU F., ZIMA J., 2008** - *Guide des Mammifères d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient*. Delachaux et Niestlé, 271 p.
- BARROSO RUIZ C., DESCLAUX E., GALVEZ TORO J., ABBASSI M., 2006** - Les Rongeurs (Mammalia, Rodentia) quaternaires de la grotte du Boquete de Zafarraya (Málaga, Espagne). In C. Barroso Ruiz C. & H. de Lumley (eds.), *La grotte du Boquete de Zafarraya*, Junta de Andalucía & Consejería de Cultura, Séville, 927-978.
- BENNETT K.D., & PROVAN J., 2008** - What do we mean by "refugia"? *Quaternary Science Reviews*, **27**, 2449-2455.
- BLANC J.J., BLANC-VERNET L., LAURECA., LE CAMPION J., PASTOURET L., 1976** - Application paléocéologique de la méthode d'analyse factorielle en composantes principales : interprétations des microfossiles de foraminifères planctoniques quaternaires en Méditerranée. III. Les séquences paléoclimatiques. Conclusions générales. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **20**, 277-296.
- CHALINE J., 1971** - L'âge des Hominiens de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales), d'après l'étude des Rongeurs. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*. **272**, D, 1743-1746.
- CHALINE J., 1972** - *Les Rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France (Systématique, Biostratigraphie, Paléoclimatologie)*. Cahiers de Paléontologie, CNRS Editions., Paris, 410 p.
- CHALINE J., 1983** - Les rongeurs, les paléoenvironnements et les climats du Pléistocène moyen de Vergranne (Doubs). *Annales scientifiques de l'Université de Franche-Comté, Besançon. Géologie*, **5** (4), 31-45.
- CHALINE J., BAUDVIN H., JAMMOT D., SAINT-GIRONS M.C., 1974** - *Les proies des rapaces (petits Mammifères et leur environnement)*. Doïn éditions, Paris, 141 p.
- CHALINE J., BRUNET-LECOMTE P., CAMPY M., 1995** - The last glacial/interglacial record of rodent remains from the Gigny karst sequence in the French Jura used for palaeoclimatic and palaeoecological reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **117**, 229-252.
- DENYS C., 1992** - Les analyses multivariées : une aide à l'interprétation des paléoenvironnements. L'exemple des rongeurs Plio-Pléistocènes d'Afrique australe. *Geobios, Mémoire Spécial*, **14**, 209-217.
- DENYS C., 1997** - Rodent faunal lists in karstic and open-air sites of Africa: an attempt to evaluate predation and fossilisation biases on paleodiversity. *Cuadernos de geología ibérica*, **23**, 73-94.
- DESCLAUX E., 1992** - *Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago. Paléontologie, paléocéologie et taphonomie*. Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 444 p.
- DESCLAUX E. & DEFLEUR A., 1997** - Etude préliminaire des micromammifères de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche, France). Systématique, biostratigraphie et paléocéologie. *Quaternaire*, **8** (2-3), 213-223.

- DESCLAUX E., HANQUET C., EL GUENNOUNI K., 2011 - Origine(s) des accumulations de micromammifères dans quelques sites préhistoriques du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe méridionale. In V. Laroulandie, J.B. Mallye & C. Denys (eds.), *Taphonomie des petits vertébrés : référentiels et transferts aux fossiles*. BAR International Series, 2269, 110-118.
- EVANS E.M.N., VAN COUVERING J.H., ANDREWS P., 1981 - Palaeoecology of Miocene sites in western Kenya. *Journal of Human Evolution*, 10, 35-48.
- FALGUÈRES C., SHAO Q., HAN F., BAHAIN J.J., RICHARD M., PERRENOUD C., MOIGNE A.M., LUMLEY H. de, 2015 - New ESR and U-series dating at Caune de l'Arago, France: A key-site for European Middle Pleistocene. *Quaternary Geochronology*, 30, 547-553.
- FONS R., LIBOIS R., SAINT-GIRONS M.C., 1980 - Les micromammifères dans le département des Pyrénées-Orientales. *Vie et Milieu*, 30 (3), 285-299.
- FOURY Y., DESCLAUX E., DAUJEARD C., DEFLEUR A., MONCEL M.-H., RAYNAL J.-P., 2016 - Évolution des faunes de rongeurs en moyenne vallée du Rhône (rive droite, Ardèche, France), au cours du Pléistocène moyen final et du Pléistocène supérieur ancien, du MIS 6 au MIS 4. *Quaternaire*, 27 (1), 55-79.
- FÜRSICH F.T., & ABERHAN M., 1990 - Significance of time-averaging for paleocommunity analysis. *Lethaia*, 23, 143-152.
- GRAHAM R.W., 1985 - Response of mammalian communities to environmental changes during the Late Quaternary. In Diamond & Case (eds.), *Community ecology*, Harper and Row Publishers, New York, 300-313.
- GROMOV I. M., & POLIAKOV I. Y., 1977 - *Polevki (Microtinae)*. Fauna SSSR, Mlekopitayushchie. Nauka, Moskva – Leningrad, 3 (8), 504 p.
- GUTHRIE D., & VAN KOLFSCHOTEN T., 2000 - Neither warm and moist, nor cold and arid, the ecology of the Mid Upper Palaeolithic. In W. Roebroeks, M. Mussi, J. Svoboda & K. Fennema (eds.), *Hunters of the Golden Age: the Mid Upper Palaeolithic of Eurasia 30,000-20,000 BP*, Leiden, *Analecta Praehistorica Leidensia*, 31, 13-20.
- HANQUET C., 2011 - *Evolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après les faunes de micromammifères*. Thèse de Doctorat, Université Paul Valéry - Montpellier III, Montpellier, 446 p.
- HANQUET C., DESCLAUX E., 2011 - Analyse paléoécologique des communautés de micromammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel, France) dans le contexte des migrations de faunes en Europe méridionale au cours du Pléistocène moyen. *Quaternaire*, 22 (1), 2011, 35-45.
- HILL M.O., & GAUCH JR., 1980 - Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42, 47-58.
- LEBRETON L., DESCLAUX E., HANQUET C., MOIGNE A.M., PERRENOUD C., 2016 - Environmental context of the Caune de l'Arago Acheulean occupations (Tautavel, France), new insights from microvertebrates in Q-R levels. *Quaternary International*, 411, 182-192.
- LEBRETON L., MOIGNE A.M., FILOUX A., PERRENOUD C., 2017 - A specific small game exploitation for Lower Palaeolithic: the Beaver (*Castor fiber*) exploitation at the Caune de l'Arago (Pyrénées-Orientales, France). *Journal of Archaeological Science: report*, 11, 53-58.
- LUMLEY H. de, 2015 - *Caune de l'Arago, Tautavel-en-Roussillon, Pyrénées-Orientales, France : Individualisation des unités archéostratigraphiques*. Tome VI. CNRS Editions, Paris, 642 p.
- LUMLEY H. de, FOURNIER A., PARK Y.C., YOKOYAMA Y., DEMOUY A., 1984 - Stratigraphie du remplissage Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Etude de huit carottages effectués de 1981 à 1983. *L'Anthropologie*, 88 (1), 5-18.
- LUMLEY M.A. de, 2015 - L'homme de Tautavel. Un *Homo erectus* européen évolué. *Homo erectus tautavelensis*. *L'Anthropologie*, 119, 303-348.
- MARQUET J.C., 1989 - *Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Dijon, 636 p.
- PAUNESCU A.C., 2001 - *Les Rongeurs du Pléistocène Inférieur et Moyen de trois grottes du sud-est de la France (Vallonnet, Caune de l'Arago, Baume Bonne)*. Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales. Thèse de Doctorat, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, 514 p.
- ROYER A., 2014 - Intérêts de l'utilisation des décapages lors des fouilles archéologiques pour l'étude des restes de petits vertébrés. *PALEO*, 25, 277-286.
- ROYER A., MONTUIRE S., LEGENDRE S., DISCAMPS E., JEANNET M., LECUYER C. 2016 - Investigating the influence of climate changes on rodent communities at a regional-scale (MIS 1-3, Southwestern France). *PLoS one*, 11 (1), e0145600.
- SAINT-GIRONS M.C., 1973 - *Les Mammifères de France et du Bénélux*. Doin éditions, Paris, 481 p.
- STEWART J.R., LISTER A.M., BARNES I., DALÉN L., 2010 - Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 277, 661-671.

Annexes IV : Nombre de reste (NME) et abondance relative des petits vertébrés de la Caune de l'Arago

	P		R	
	NME	Ri	NME	Ri
aves				
mandibule	0	0,0	0	0,0
maxillaire	1	16,7	3	18,8
coracoïde	5	41,7	13	40,6
scapula	3	25,0	14	43,8
humérus	4	33,3	4	12,5
ulna	5	41,7	10	31,3
radius	8	66,7	16	50,0
carpométacarpe	4	33,3	15	46,9
ulnaire	2	16,7	19	59,4
phal. ant.	8	16,7	8	6,3
coxal	1	8,3	1	3,1
fémur	3	25,0	3	9,4
tibiotarse	6	50,0	6	18,8
tarsométatarse	7	58,3	11	34,4
phal. post.	93	55,4	133	29,7
sternum	2	33,3	3	18,8
côte	0	0,0	0	0,0
vertèbre	14	8,3	17	3,8
Ri moyen	29,5		23,7	
NMI	6,0		16,0	

	P		R	
	NME	Ri	NME	Ri
lagomorphes				
mandibule	2	12,5	10	20,8
maxillaire	4	25,0	6	12,5
incisive	24	75,0	67	69,8
jugale	68	38,6	84	15,9
scapula	1	6,3	1	2,1
humérus	1	6,3	5	10,4
ulna	5	31,3	5	10,4
radius	0	0,0	4	8,3
coxal	0	0,0	5	10,4
fémur	2	12,5	14	29,2
tibia	2	12,5	6	12,5
calcaneum	8	50,0	7	14,6
astragale	5	31,3	10	20,8
Phal.+métap.	129	22,4	399	23,1
côte+sternum	3	1,6	2	0,3
vertèbre	4	1,1	4	0,4
Ri moyen	20,4		16,3	
NMI	8,0		24,0	

rongeurs	P		R	
	NME	Ri	NME	Ri
mandibule	13	31,0	37	14,5
maxillaire	1	2,4	23	9,0
incisive	81	96,4	501	97,9
molaires	129	51,2	272	17,7
scapula	5	11,9	10	3,9
humérus	10	23,8	53	20,7
ulna	9	21,4	50	19,5
radius	6	14,3	45	17,6
coxal	2	4,8	12	4,7
fémur	17	40,5	50	19,5
tibia	12	28,6	52	20,3
calcanéum	3	7,1	83	32,4
astragale	1	2,4	25	9,8
Phal.+métap.	181	11,1	499	5,0
côte+sternum	8	1,6	15	0,5
vertèbre	32	2,8	174	2,5
Ri moyen	21,9		18,5	
NMI	21,0		128,0	

Résumé

Les accumulations de petits vertébrés sur les sites archéologiques résultent d'une coprocénose d'un ou de plusieurs prédateurs ainsi que de phénomènes post-dépositionnels. La compréhension de l'ensemble des processus régissant leur mise en place et leur transformation est nécessaire pour obtenir une interprétation viable de cette paléocommunauté et, ainsi des paléoenvironnements. L'analyse taphonomique multi-taxons, en se basant sur les micromammifères (rongeurs, insectivores et chiroptères), les lagomorphes et les oiseaux, permet d'obtenir une caractérisation fine du prédateur. Avant leur application sur des assemblages fossiles, des référentiels taphonomiques ont été créés. Il s'agit d'une expérimentation sur l'impact du piétinement, d'un référentiel sur les modifications post-dépositionnelles en système karstique et d'un référentiel d'une accumulation de grand-duc. Ces référentiels ont permis une meilleure approche de certaines variables utilisées pour la caractérisation du prédateur, tels que l'isolement des dents, les traces d'altération superficielle et la représentation squelettique. L'application de la méthode multi-taxons sur les assemblages fossiles a mis en évidence, pour le site de Roc-en-Pail, une surreprésentation de trois espèces. Les données paléoécologiques indiquent la présence d'un climat froid avec un paysage ouvert de type steppe/toundra et de zones humides en fond de vallée. Cette période pourrait correspondre au SIM 4. Quant à la Caune de l'Arago, les analyses taphonomiques sur les UA P et R mettent en avant le rôle du grand-duc dans l'accumulation, ce qui induit un biais minime de représentativité. L'apport anthropique de petit gibier a été mis en évidence dans les UA G4, J et Q. D'un point de vue paléoécologique, ce site présente une succession de phases froides et de phases plus clémentes. L'interprétation de ces variations climatiques et leur corrélation aux SIM 12, 13 et 14 est complexe, deux hypothèses pour interpréter l'histoire du remplissage sont discutées

Mots-clés : taphonomie, Pléistocène, paléoenvironnement, micromammifères, lagomorphes, oiseaux, petit-gibier, Roc-en-Pail, Caune de l'Arago

Abstract

Accumulations of small vertebrates on archaeological sites result from the coprocenose of one or several predators as well as from post-depositionnal phenomena. The comprehension of the whole process governing their implementation and their transformation is necessary to get a viable interpretation of the corresponding paleocommunity and therefore of the palaeoenvironments. The multi-taxa taphonomic analysis, based on micromammals (rodents, insectivores and chiroptera), lagomorphs and birds, allows to obtain a precise characterisation of the predator. Before applying them to fossil assemblages, we created taphonomic referentials. They consist of experimentation on the impact of stamping, of a referential on the post-depositionnal modifications in the karstic system as well as of a referential of a great eagle owl accumulation. These referentials allowed to get a better approach of some variables used for the characterisation of the predator, such as the teeth isolation, the superficial alteration marks and the skeleton representation. The application of the multi-taxa method to the fossil assemblages showed an over-representation of three species on the site of Roc-en-Pail. The paleoecological data point out the presence of a cold climate with an open landscape of the steppe/tundra type as well as damp zones at the bottom of the valleys. This period could correspond to the MIS 4. As for the Caune de l'Arago, the taphonomic analyses on the AU P and R emphasize the role of the great eagle owl in the accumulation, which induces a minimum bias of representativeness. The anthropogenic contribution of small game has been pointed out in the AU G4, J and Q. From a paleoecological point of view, this site shows a series of cold stages and milder stages. The interpretation of these climatic variations and their correlation to MIS 12, 13 and 14 is more complex, two hypotheses are discussed to interpret the history of the infilling.

Key words : taphonomy, Pleistocene, paleoenvironment, micromammals, lagomorphs, birds, small game; Roc-en-Pail, Caune de l'Arago.