



HAL
open science

Évolution des relations homme/parasite/environnement au Néolithique : approche intégrée et premiers essais de spatialisation sur les sites lacustres européens

Céline Maicher

► **To cite this version:**

Céline Maicher. Évolution des relations homme/parasite/environnement au Néolithique : approche intégrée et premiers essais de spatialisation sur les sites lacustres européens. Sociologie. Université Bourgogne Franche-Comté, 2019. Français. NNT : 2019UBFCC029 . tel-02964527

HAL Id: tel-02964527

<https://theses.hal.science/tel-02964527v1>

Submitted on 12 Oct 2020

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.

**THESE DE DOCTORAT DE L'ETABLISSEMENT UNIVERSITE BOURGOGNE
FRANCHE-COMTE**

Préparée à l'université de Bourgogne-Franche-Comte, Besançon

Ecole doctorale SEPT (n°594)

Doctorat d'Archéologie

**Evolution des relations homme/parasite/environnement au Néolithique :
Approche intégrée et premiers essais de spatialisation sur les sites lacustres européens.**

Par

Céline MAICHER

Thèse présentée et soutenue à Besançon, le 13 décembre 2019

Composition du Jury :

M. Maxence Bailly

MCF – HDR, UMR 7269 LAMPEA, Aix-Marseille

Rapporteur

M. Olivier Dutour

Pr., EPHE, UMR 5199 PACEA, Bordeaux

Rapporteur

M. Frédéric Grenouillet - Président du Jury

Pr., UMR 6249 Chrono-Environnement, Besançon

Examineur

M. Jean-Denis Vigne

DR, UMR 7209 AASPE, Paris

Examineur

Mme. Maria Saña

Pr., Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelone

Examinatrice

Mme. Yolaine Maigrot

IR, UMR 8215 Trajectoires, Nanterre

Examinatrice

M. Matthieu Le Bailly

MCF – HDR, UMR 6249 Chrono-Environnement, Besançon

Codirecteur de thèse

M. Hervé Richard

DR, UMR 6249 Chrono-Environnement, Besançon

Directeur de thèse

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de thèse, Hervé Richard, pour avoir accepté d'encadrer ce projet et pour la confiance accordée. Je le remercie également pour ses remarques et corrections pertinentes pour la finalisation de ce travail.

Je tiens tout particulièrement à remercier mon co-encadrant de thèse, Matthieu Le Bailly. Quand je suis arrivée au laboratoire pour mon stage de master 2 (merci d'avoir accepté de l'encadrer !), je ne pensais pas y rester que quelques mois. Puis les contrats se sont enchaînés, pendant deux ans, le temps de réfléchir à quelque chose de bien plus conséquent : une thèse ! Je lui suis très reconnaissante de m'avoir encadré toutes ces années, d'avoir apporté son expérience, sa rigueur, sa patience. Malgré mon caractère « un peu borné », je le remercie de m'avoir laissé le temps d'évoluer et de mûrir dans cette discipline.

Je remercie les membres du jury, Maxence Bailly et Olivier Dutour pour avoir accepté d'être rapporteurs, Maria Saña, Yolaine Maigrot, Frédéric Grenouillet et Jean-Denis Vigne qui ont accepté d'être examinateurs. Je les remercie pour le temps qu'ils y ont accordé et pour leurs expertises qui contribuent à améliorer ce travail.

Cette thèse n'aurait jamais pu voir le jour sans les collègues archéologues. C'est pourquoi je remercie tous les responsables des différents chantiers. Je remercie Maria Saña et Antoni Palomo pour avoir fourni des échantillons du site de La Draga. Merci également à Jordi Revelles pour l'analyse pollinique menée sur le site et les collaborations. Je remercie Niels Bleicher et Christian Harb de m'avoir permis de travailler sur le site de Zurich-Parkhaus Opéra, pour vos analyses, les collaborations et de m'avoir permis de venir visiter l'IPNA à plusieurs reprises. Ces deux derniers sites ont réellement contribué à améliorer l'intégration des données paléoparasitologiques à l'archéologie. Je remercie également Kristin Ismail-Meyer, Eda Gross et Gishan Schaeren pour l'étude du site de Zug-Riedmatt. Ce site a vraiment permis de mettre en avant l'utilité d'études diachroniques pour la paléoparasitologie. Je remercie Jean-Nicolas Haas pour avoir fourni des échantillons du site de Weyregg II. Je remercie également Jutta Leskovar et Henri Pohl pour m'avoir convié au musée de Linz afin de rencontrer toutes l'équipe. Je remercie Nicolas Cayol pour les échantillons provenant du site de Passel. Enfin, je remercie Yolaine Maigrot, Andrey Mazurkevich et Ekatarina Dolbunova pour les coprolithes

du site de Serteya, mais surtout pour avoir bien voulu de moi sur le terrain, malgré mon manque total d'expérience de fouille. Je tiens à remercier Emilie Gauthier pour m'avoir mis en contact avec l'équipe. Ce fut un moment très enrichissant, au-delà du fait que c'était la première fois que je mettais les pieds en Russie, j'ai adoré vivre dans la forêt pendant ces quelques jours !

Merci à tous pour vos expertises dans vos domaines distincts, sans quoi je n'aurais pas réussi à finaliser ce travail, et dans l'espoir de collaborations futures.

Un très grand merci aux collègues, Alizé Hoffmann, Nathalie Côté, Masoud Nezamabadi. Petite pensée spéciale pour Benjamin Dufour et Kévin Roche. Benjamin, pour les discussions passionnées derrière le microscope et pour ta patience quant à la musique qui les ont accompagnées. Ça n'a pas toujours dû être facile pour toi ! Kevin, pour les échanges et pour le colloque à Zagreb riche en rebondissements !

Je tiens à remercier tous les membres du laboratoire Chrono-environnement, qui m'ont accompagné, de près ou de loin, dans ce projet. Que ce soit dans le cadre professionnel ou non, vous m'avez offert un accueil chaleureux et toujours bienveillant.

Comment remercier les membres du labo sans avoir une pensée tout particulière pour les filles du bureau -123M, -109M et tous les autres ! Entre doctorants, le soutien est primordial. On se sera bien serré les coudes et je vous remercie tous pour cela.

Un immense merci aux colocs ! Vous le savez, ça fais du monde à remercier, mais vous m'avez vraiment aidé à maintenir le cap. Outre l'amour qu'on porte tous à la bière, sans vous la vie aurait un côté tristounne à Besac. Vous êtes les meilleurs !

En parlant des meilleurs, même si vous m'avez soutenu de loin, mille mercis à tous les copains rémois. Restez les mêmes !

Pour finir, je remercie toute ma famille, mes parents et mes frangins préférés, et leur témoigne l'amour inconditionnel que je leur porte.

Des remerciements ne suffisent pas à exprimer tout mon amour et ma gratitude pour Ludwig, mon compagnon de vie, sans qui cette épreuve aurait été bien plus compliquée à mener. Vivre avec une doctorante ne doit pas être si simple, mais tu as réussi le challenge !

Cette thèse est dédiée à la mémoire de Philippe, Louise et Martino, sans qui tout cela n'aurait jamais vu le jour.

Table des Matières

Remerciements	3
Table des Matières	7
Avant-Propos	13
Partie I. Introduction	17
I.1. Parasites, hommes et animaux : un problème de santé majeur à l'échelle mondiale .	18
I.1.1 Place des helminthiases gastro-intestinales chez l'homme	20
I.1.2 Quels sont les facteurs qui ont favorisés la propagation des helminthiases ? ...	20
I.2. Les mécanismes des couples hôtes/parasites : des interactions complexes.....	21
I.3. La paléoparasitologie : une voie pour comprendre les mécanismes de mise en place des helminthiases.....	23
I.3.1 La paléoparasitologie : définition.....	23
I.3.2 Des débuts de la paléoparasitologie à aujourd'hui	25
I.3.3 Matériel d'étude	26
I.3.4 Intérêts de la paléoparasitologie	26
I.3.5 Les périodes étudiées aujourd'hui	28
I.3.6 Le Néolithique : définitions.....	29
I.3.7 Etude paléoparasitologique des sites Néolithiques : intérêts et problématique .	32
Partie II. Matériel et Méthodes	35
II.1 Sites du corpus.....	36
II.1.1 Etude des sites en contexte humide : intérêts et contraintes.....	36
II.1.1.1 Des avantages à étudier les sites en contexte humide.	37
II.1.1.2 ... Mais aussi des inconvénients	38
II.1.2 La premier témoin d'une installation lacustre en Espagne : La Draga	39
II.1.3 Les sites lacustres de Suisse	41
II.1.3.1 Zurich-Parkhaus Opéra (ZPO).....	41
II.1.3.2 Zug-Riedmatt (ZR)	44
II.1.4 Première étude en Autriche : le site de Weyregg II	47
II.1.5 Les plaines de la Russie occidentale : le site de Serteya II	48
II.1.6 Enceinte néolithique du nord de la France : le site de Passel.....	50
II.2. Méthodes d'extraction et de comptage des marqueurs parasitaires.....	52

II.2.1	Le protocole RHM	52
II.2.1.1	Avantages et inconvénients.....	52
II.2.1.2	Description des trois phases du protocole RHM	54
II.2.1.2.1	La Réhydratation.....	54
II.2.1.2.2	L'Homogénéisation.....	54
II.2.1.2.3	Le Microtamisage	55
II.2.2	Le comptage des marqueurs parasitaires au microscope optique.....	55
II.2.3	Limites de l'identification des marqueurs parasitaires en contexte archéologique	55
II.2.3.1	Les référentiels actuels.....	55
II.2.3.2	La taphonomie	56
II.2.3.3	Evolution des taxons parasitaires.....	57
II.2.3.4	Origine biologique des parasites	58
II.2.3.5	Domestication et changements d'hôtes.....	58
Partie III. Résultats des analyses paléoparasitologiques		61
III.1	Taxons identifiés par les lectures microscopiques	62
III.1.1	La classe des nématodes.....	66
III.1.1.1	<i>Trichuris</i> sp. (Roederer, 1761).....	66
III.1.1.2	<i>Ascaris</i> sp. (Linné, 1758).....	67
III.1.1.3	Morphotype <i>Capillaria</i>	68
III.1.1.4	<i>Diocotophyma renale</i> (Goeze, 1782)	69
III.1.1.5	<i>Enterobius vermicularis</i> (Linné, 1758).....	70
III.1.2	La classe des cestodes	72
III.1.2.1	<i>Diphyllobothrium</i> sp. (Cobbold, 1858).....	72
III.1.2.2	<i>Taenia</i> sp. (Linné, 1758) / <i>Echinococcus</i> sp. (Rudolphi, 1801).....	73
III.1.3	La classe des trématodes	76
III.1.3.1	<i>Fasciola</i> sp. (Linné, 1758)	76
III.1.3.2	<i>Paramphistomum</i> sp. (Fischoeder, 1901).....	77
III.1.3.3	<i>Dicrocoelium</i> sp. (Rudolphi, 1819)	78
III.1.3.4	<i>Echinostoma</i> sp. (Rudolphi, 1809).....	79
III.1.4	La classe des Acanthocéphales.....	79
III.1.4.1	<i>Macracanthorhynchus</i> sp. (Pallas, 1781).....	80
III.2	Présentation des résultats paléoparasitologiques globaux sur les sites du corpus .	82

III.2.1	La Draga	85
III.2.2	Zurich-Parkhaus Opéra (ZPO)	89
III.2.3	Zug-Riedmatt (ZR).....	99
III.2.4	Weyregg II.....	105
III.2.5	Serteya II	110
III.2.6	Passel.....	113
Partie IV. Discussion : intégration des études paléoparasitologiques		123
IV.1	Les données paléoparasitologiques au Néolithique en Europe : état des lieux	124
IV.4.1	Répartition géographique des taxons parasitaires	124
IV.1.1.1	L'arc alpin.....	129
IV.1.1.2	L'Europe de l'ouest.....	130
IV.1.1.3	La Russie.....	132
IV.1.1.4	Autres données	134
IV.1.2	Répartition chronologique des taxons parasitaires	136
IV.2	Changements des comportements humains	142
IV.2.1	Changements sociaux	142
IV.2.1.1	Hierarchisation de la société	143
IV.2.1.1.1	Société égalitaire ou hierarchisation ?.....	143
IV.2.1.1.2	La maison : structure autarcique ou spécialisation de l'habitat ?.....	147
IV.2.1.1.3	Synthèse : subsistance et résilience des habitations et de leurs habitants	151
IV.2.1.2	Variations démographiques.....	153
IV.2.1.3	Echanges entre populations et influence de la culture matérielle	156
IV.2.1.3.1	Mouvements de population	156
IV.2.1.3.2	Architecture des habitations de bords de lac et culture matérielle	159
IV.2.2	Agriculture et élevage	159
IV.2.2.1	La domestication et le processus de changement d'hôtes.....	161
IV.2.2.1.1	L'opportunité.....	161
IV.2.2.1.2	La compatibilité.....	162
IV.2.2.1.3	La coadaptation	163
IV.2.2.1.4	Domestication, taille des animaux et parasites.....	164
IV.2.2.2	L'agriculture	165
IV.2.2.3	Pâturages et Transhumance.....	166

IV.2.3	Gestion des déchets et hygiène.....	167
IV.3	Changements dans les pratiques alimentaires.....	174
IV.3.1	L'étude des coprolithes.....	176
IV.3.2	L'archéozoologie au service de l'étude des pratiques alimentaires.....	181
IV.3.2.1	Approche synchronique.....	181
IV.3.2.2	Approche diachronique.....	183
IV.3.3	Le rôle de la gestion de l'eau dans la propagation des maladies parasitaires ..	187
IV.4	Changements de conditions environnementales et écologiques.....	189
IV.4.1	Le climat au Néolithique.....	189
IV.4.2	Climat et parasitoses.....	192
IV.4.2.1	Influence directe.....	193
IV.4.2.2	Influence indirecte.....	194
IV.4.3	Climat sur les sites étudiés.....	196
IV.4.3.1	Sites néolithiques alpins et niveaux des eaux des lacs.....	196
IV.4.3.2	Climat et alimentation.....	198
IV.4.3.3	Climat passé et parasitoses.....	199
IV.4.3.4	Climat et changements d'hôtes.....	201
IV.4.4	Représentation de l'évolution des parasitoses dans le temps à l'échelle d'une culture : le cas du Horgen.....	202
Partie V. Synthèse et Perspectives		217
V.1	Synthèse.....	218
V.2	Perspectives.....	229
Références Bibliographiques.....		235
Annexes.....		260
Annexe 1.....		261
Annexe 2.....		271
Annexe 3.....		277
Liste des Figures.....		281
Liste des Tableaux.....		285
Valorisation Scientifique.....		287

Avant-Propos

Les parasitoses, maladies causées par des parasites, sont actuellement un problème de santé publique majeur. L'OMS estime à plusieurs milliards de personnes exposées à des maladies infectieuses, dont parasitaires ; des millions succombent chaque année¹.

À l'heure des grandes épidémies qui sévissent actuellement (Ebola, VIH,...), il est d'autant plus important de connaître l'origine de ces maladies. Les parasitoses gastro-intestinales ne sont pas en reste et demeurent encore aujourd'hui très présentes dans certaines régions du globe, notamment l'hémisphère sud.

Comment ont-elles pu prendre une telle ampleur au niveau géographique et en terme de charge parasitaire ?

Le Néolithique, période clé dans la compréhension de la mise en place de nos sociétés modernes, s'est avérée particulièrement propice au développement et à la propagation d'helminthiases, notamment des zoonoses.

La paléoparasitologie repose sur deux disciplines distinctes, la parasitologie et l'archéologie.

C'est par le biais de cette discipline, à l'interface entre biologie et sciences sociales, que nous allons essayer de comprendre les mécanismes qui ont conduit à la transmission des parasitoses, entre individus, mais aussi entre homme et animaux.

Au cours de cette thèse, le terme animal est employé pour désigner les animaux non-humains.

Le manuscrit s'articule autour de cinq parties :

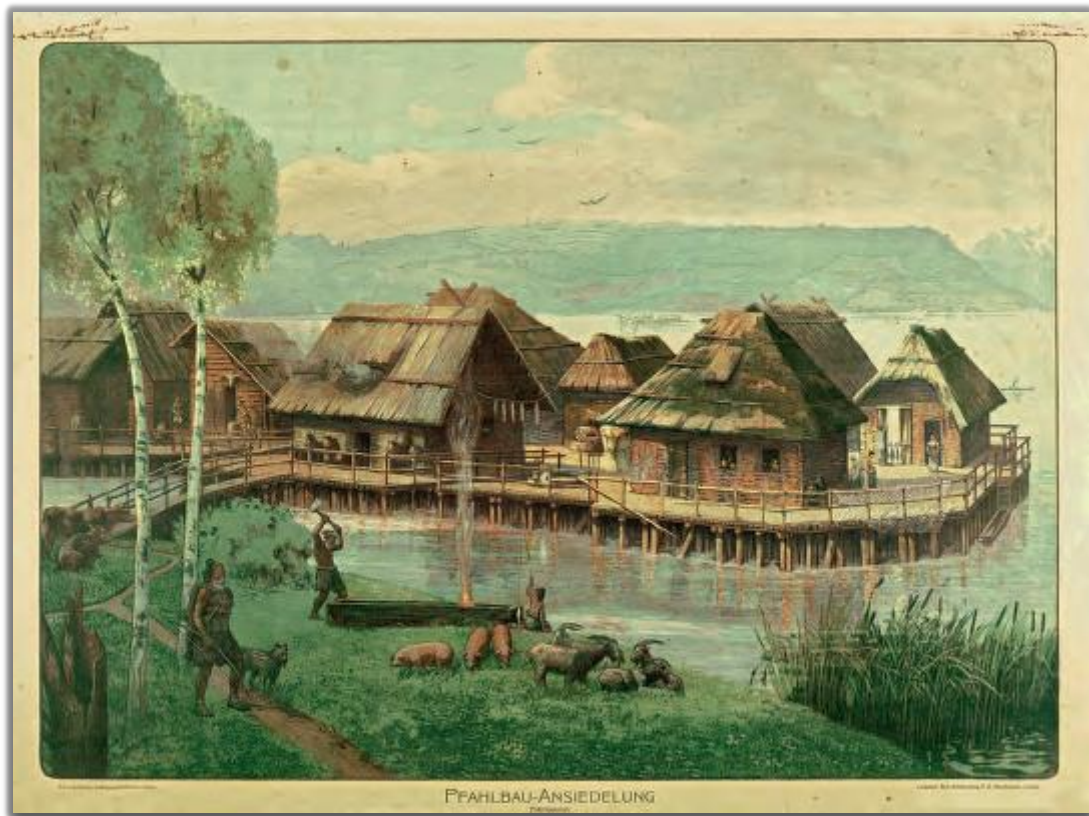
- le premier correspond à l'introduction. Il y sera décrit l'état actuel des maladies parasitaires dans le monde, la définition des interactions parasites/hôtes, un historique de la paléoparasitologie, la définition du Néolithique, et enfin les problématiques ;

¹ WHO Report 2019 : WHO estimates of the global burden of foodborne diseases (https://apps.who.int/iris/bitstream/handle/10665/199350/9789241565165_eng.pdf?sequence=1).

- la deuxième partie présente la méthode de préparation des échantillons en vue des analyses paléoparasitologiques, ainsi que les différents sites archéologiques qui constituent le corpus ;
- la troisième partie présente les taxons parasitaires retrouvés sur les différents sites, puis les résultats des analyses paléoparasitologiques pour chacun d'entre eux ;
- la quatrième partie, la plus substantielle, développe les résultats acquis au cours de ce travail pour les intégrer dans une problématique plus vaste. Ainsi, les données existantes sont comparées dans le temps et dans l'espace. Ensuite, les notions de changements de comportement sociaux, de régime alimentaire et de variations climatiques sont discutées au travers des analyses paléoparasitologiques sur les sites néolithiques lacustres ;
- enfin, la cinquième et dernière partie propose une synthèse des idées développées et tente de répondre à la problématique, pour finir sur les perspectives à développer.

Tout au long du discours, les dates seront exprimées en BC (Before Christ) par souci d'harmonisation, la plupart des sites n'étant pas localisés en France.

Partie I. Introduction



Représentation du « Pfahlbau-Ansiedelung, prähistorisch », Alfred Marxer, 1900-1936. In : Les lacustres au bord de l'eau et à travers les Alpes. C. Gerber, L. Tremblay. Service archéologique du canton de Berne. Berne, 2013.

I.1. Parasites, hommes et animaux : un problème de santé majeur à l'échelle mondiale

Les maladies infectieuses sont un problème de santé publique majeur, que ce soit chez l'homme ou les animaux sauvages et domestiques. Elles peuvent être d'origine virale, bactérienne, ou dues à des organismes parasitaires, protozoaires et métazoaires. Les parasites, définis comme « *un individu prenant sa subsistance au dépens d'un autre être vivant, son hôte* » (Euzéby, 2008), peuvent être classés de différentes manières :

- selon leur mode de vie : animaux (zooparasites), végétaux (phytoparasites), champignons (mycétoparasites), algues (phycoparasites) ;
- selon leur mode de nutrition : contenu gastro-intestinal (chymivores), tissus (histophages), sang (hématophages) ;
- selon leur localisation chez leur(s) hôte(s) : surface corporelle (ectoparasite), cavités ouvertes sur l'extérieur (mésoparasite), dans les organes et les tissus (endoparasites, dont extracellulaire et intracellulaire).

Les parasitoses, humaines et animales, sont présentes sur tous les continents (**Figure 1**). Aucune zone géographique n'est exempte de parasite, mise à part les environnements extrêmes (Crompton, 1999 ; Dorny et al., 2009 ; Goldsmid, 2005 ; McCarthy and Moore, 2000).

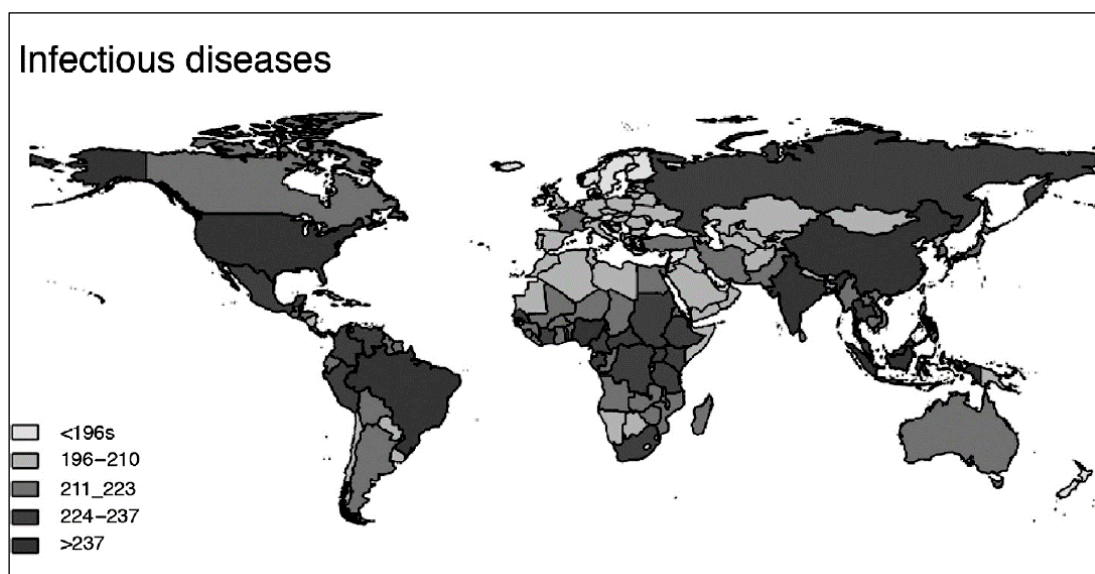


Figure 1 : Carte de répartition et prévalence des maladies infectieuses humaines dans le monde (d'après Morand, 2015).

Parmi tous les agents pathogènes, les helminthes², parasites métazoaires vermiformes, sont ubiquistes et cosmopolites (Cleaveland et al., 2001 ; VanderWaal et al., 2014). En effet, les prévalences des helminthiases chez l'homme et les animaux domestiques atteignent respectivement 20 et 33% sur l'ensemble des agents pathogènes (**Figure 2**).

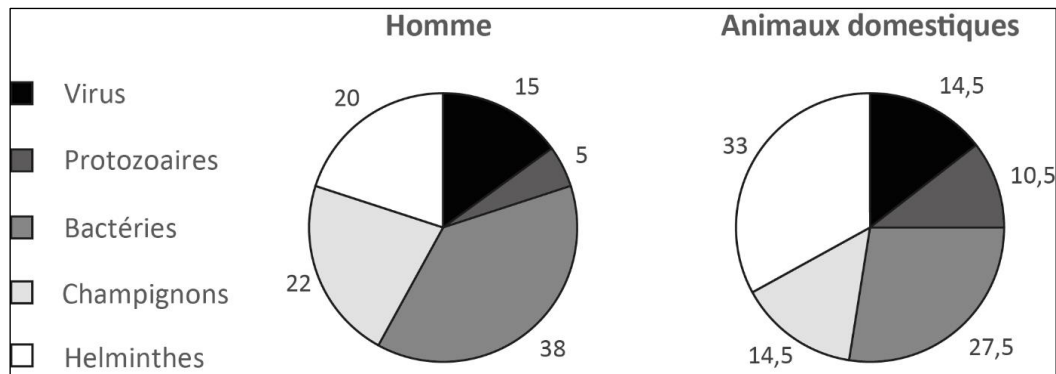


Figure 2 : Prévalence des différents agents pathogènes chez l'homme et les animaux domestiques. Les données sont en pourcentages (d'après Cleaveland et al., 2001).

Tous les vertébrés peuvent contracter des parasitoses et le nombre d'espèce potentielle est très important (**Figure 3**). Les parasites sont omniprésents ; le nombre estimé d'espèces d'helminthes par classes de vertébrés peut être très important, jusqu'à 40000 estimé chez les poissons et amphibiens par exemple (Strona, 2015 ; Strona and Fattorini, 2014).

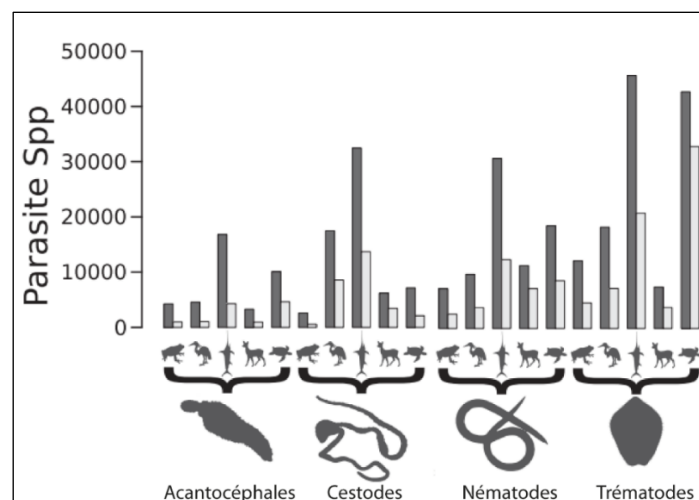


Figure 3 : Nombre de parasites estimé par type d'hôtes (amphibiens, oiseaux, poissons, mammifères, reptiles) selon deux méthodes de calcul (d'après Strona, 2015 ; Strona and Fattorini, 2014).

² Le terme helminthes utilisé dans cette thèse n'a aucune valeur taxonomique ou phylogénétique puisqu'il constitue un groupe paraphylétique. Il est utilisé ici pour désigner les parasites pluricellulaires du tractus intestinal. Par abus de langage nous parlerons tout au long du récit de parasites gastro-intestinaux pour qualifier ces organismes parasitaires.

I.1.1 Place des helminthiases gastro-intestinales chez l'homme

Chez l'homme, parmi les helminthes, 51,7% des taxons recensés sont parasites du tractus intestinal (Crompton, 1999). Ce chiffre démontre l'importance de ces parasitoses.

Dans cette thèse, seuls les zooparasites endoparasites, localisés dans l'appareil gastro-intestinal, définis alors ici comme helminthes, seront discutés.

Les helminthes les plus présents chez l'homme actuellement sont *Ancylostoma duodenale*, *Necator americanus*, *Ascaris lumbricoides* et *Trichuris trichiura* (Crompton, 1999). Ces parasites sont transmis par le sol et sont alors qualifiés de géohelminthes. Certains se contractent également par les aliments (eau et nourriture).

En 2019, approximativement 1,5 milliard de personnes sont infestées par des géohelminthes, notamment dans l'hémisphère sud (World Health Organization, 2019).

I.1.2 Quels sont les facteurs qui ont favorisés la propagation des helminthiases ?

La plupart des helminthiases recensées chez l'homme actuellement sont zoonotiques, c'est-à-dire transmises de l'animal à l'homme (Goldsmid, 2005 ; McCarthy and Moore, 2000; Morse, 2001 ; Slifko et al., 2000). La part des helminthiases zoonotiques estimées chez l'homme est d'environ 7% (Dorny et al., 2009).

Un consensus existe selon lequel la grande majorité de ces zoonoses se seraient transmises à l'homme via des changements de comportements, notamment la mise place de l'élevage et de l'agriculture au Néolithique (Perry, 2014 ; Wolfe et al., 2007). Le passage d'un système chasseurs-cueilleurs à des communautés agro-pastorales est associé à l'émergence de maladies infectieuses humaines, dont plus de la moitié d'origine animale (58%) (Jones et al., 2013), en suivant le schéma présenté dans la **Figure 4**. Les relations sont donc complexes et font intervenir toutes les composantes de l'environnement, aussi bien de la biosphère que l'utilisation du territoire.

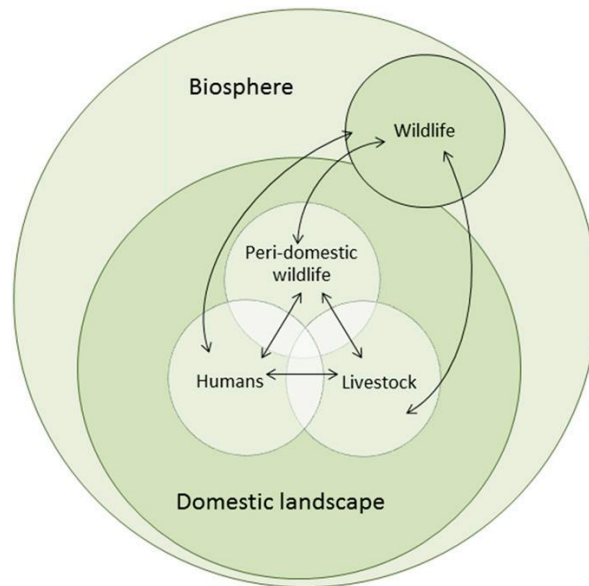


Figure 4 : Transmission des agents pathogènes entre la faune sauvage, domestique et l'homme (d'après Jones et al., 2013).

Il est donc admis qu'une grande partie des parasitoses actuelles de l'homme ont été acquises suite à des modifications de comportement des populations, telles que les changements de mœurs sociaux, alimentaires, ou encore culturels (Goldsmid, 2005 ; McCarthy and Moore, 2000 ; Slifko et al., 2000). Une fois ces maladies contractées, leurs propagations au sein des populations ont le plus souvent été causées par les actions de l'homme (Morse, 2001 ; VanderWaal et al., 2014).

Les helminthiases humaines ne sont pas les seules à être affectées par les changements de comportements humains. En effet, la mise en place de l'agriculture a également influencé la répartition géographique et le génome des parasites d'animaux domestiques et sauvages (Rosenthal, 2009). Tous ces mécanismes, qui sont développés par la suite, sont à mettre en lien avec la complexité des cycles biologiques des parasites et de la relation qu'ils entretiennent avec leurs hôtes.

I.2. Les mécanismes des couples hôtes/parasites : des interactions complexes

Les facteurs de diffusion des maladies infectieuses sont divers (Morse, 2001) : les migrations de population (Brooks & Ferrao, 2005), les changements environnementaux, l'urbanisation (Sullivan et al., 2017) ou encore l'agriculture et l'élevage (Rosenthal, 2009).

Ces mécanismes de transmission de parasitoses sont bien connus. L'expansion de l'élevage entraîne un rapprochement entre les hommes et les animaux ainsi qu'entre les animaux de différentes espèces. Cette promiscuité grandissante résulte à des mélanges d'assemblages d'espèces provenant de différents habitats et augmente l'intensité des interactions entre elles. Ces deux facteurs augmentent les opportunités de propagation des parasites et les probabilités que le bétail devienne un réservoir pour des pathogènes transmissibles à l'homme (Jones et al., 2013). Aussi, la fragmentation de l'habitat et les déforestations engendrées par les mises en cultures des terres modifient la structure, la migration des populations et réduisent la biodiversité. La mise en place d'environnements favorisant certains hôtes, vecteurs et agents pathogènes, offre de nouvelles possibilités de propagation des agents pathogènes, de diversification génétique et d'adaptation.

Concernant les protozoaires et les helminthes, ce sont les voies de transmission environnementale (l'eau, le sol et les aliments) qui ont le plus d'influence (Slifko et al., 2000).

Cet exemple d'interaction complexe entre homme, environnement et parasite nous permet de voir que ces phénomènes sont bien décrits et nombre de publications en font état (Dorny et al., 2009 ; Goldsmid, 2005 ; Jones et al., 2008 ; Lafferty, 2009 ; Semenza and Menne, 2009).

Les quatre différents facteurs qui ont conduit à l'émergence de « nouvelles » infections par des helminthes zoonotiques sont alors définis comme « *les changements dans les pratiques alimentaires, les modifications du comportement suite à une prise de conscience de l'infection, les modifications des conditions environnementales/écologiques et les modifications du comportement humain* » (McCarthy & Moore, 2000).

Malgré toutes ces revues exhaustives de descriptions des parasitoses ainsi que des facteurs favorisant leurs propagations, beaucoup de lacunes subsistent. La littérature traite principalement de maladies parasitaires qui représentent un véritable enjeu de santé publique. Par exemple, bien qu'environ 5000 espèces de nématodes infestant les espèces animales sauvages soient décrites, elles sont nettement moins étudiées que les 115 qui infestent l'homme (Weinstein & Lafferty, 2015).

Dans la même logique, les parasites d'animaux étudiés sont soit ceux qui présentent un danger pour la santé humaine, soit ceux qui peuvent entraîner des perturbations de productivité chez leurs hôtes. Les animaux sauvages servent de réservoirs pour des maladies à forts enjeux économiques pour nombre d'espèces domestiquées, ce qui constitue un risque significatif pour leur conservation, mais aussi pour la productivité des espèces domestiques (VanderWaal et al., 2014) ; c'est pourquoi ces zoonoses sont tout de même étudiées.

L'étude des parasites actuels permet donc d'avoir une vision globale sur les pathogènes présents et sur leurs modalités de transmission. Les études phylogénétiques permettent quant à elles de mieux comprendre les mutations de ces parasites afin de décoder leurs origines (Borba et al., 2019 ; Hoberg, 2006).

L'étude des parasites en contexte ancien, la paléoparasitologie, reste cependant un moyen efficace pour comprendre les origines, géographiques et biologiques, des parasitoses présentes dans le monde actuellement.

I.3. La paléoparasitologie : une voie pour comprendre les mécanismes de mise en place des helminthiases

I.3.1 La paléoparasitologie : définition

La paléoparasitologie correspond à l'étude des restes de parasites, d'animaux ou d'homme, retrouvés en contexte archéologique. Plus précisément, la paléoparasitologie se réfère à « l'étude des parasites préservés dans le matériel ancien qui apporte de nouvelles informations sur l'évolution, la paléoépidémiologie, l'écologie et la phylogénétique des maladies infectieuses » (Araujo et al, 2013). Cette définition inclut l'étude de tous types de parasites qui peuvent être mis en évidence au sein de tout matériel ancien, et de leurs marqueurs associés (macrorestes, formes de dissémination, biomolécules) (**Figure 5**).

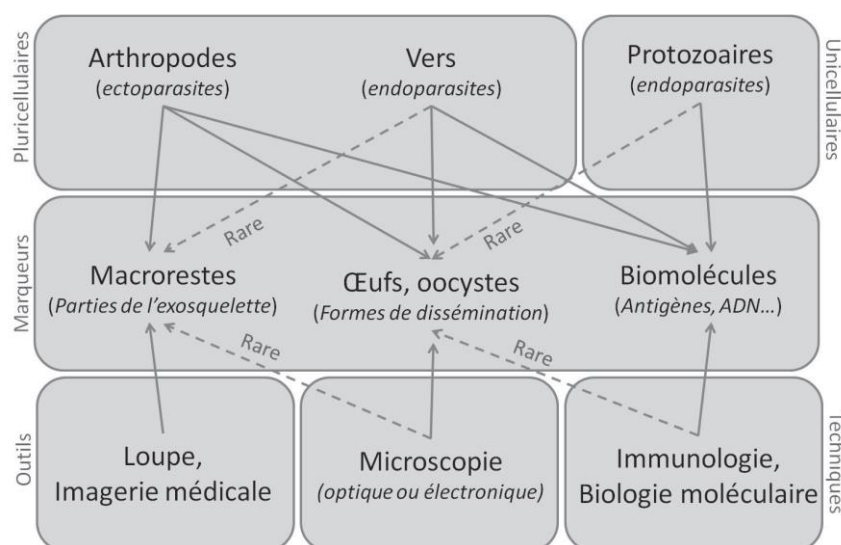


Figure 5 : Mode de mise en évidence des différents marqueurs parasitaires selon les types d'agents pathogènes (d'après Le Bailly et al., 2017)

Les macrorestes, définis ici comme des parties de l'exosquelette, comprennent tous les tissus qui constituent l'organisme. Cependant, depuis le moment de leur enfouissement jusqu'à leur mise au jour, les facteurs biotiques (bioturbation) et abiotiques (pH, humidité, oxygénation,...) établis au cours du temps peuvent conduire à l'altération, voire à la destruction, de ces marqueurs. Ces processus correspondent à la taphonomie et sont applicables à tout objet enfoui dans le sol. En raison de ces processus taphonomiques, les marqueurs parasites sont le plus souvent détruits, notamment les tissus mous. Une des rares mentions d'un parasite adulte retrouvé en contexte archéologique est celle de la découverte d'un ver de schistosome dans les viscères de Saint-Louis (**Figure 6**) (Charlier et al., 2016).



Figure 6 : Photo au MEB d'un schistosome retrouvé dans les viscères de Saint-Louis (d'après Charlier et al., 2016).

Les biomolécules, antigènes et molécules d'ADN (acide désoxyribonucléique), peuvent être détectées au sein des contextes anciens. Leurs mises en évidence fait appel à des méthodes telles que l'immunologie et l'extraction d'ADN ancien, donc dégradé, méthodes encore trop peu développées en paléoparasitologie. En effet, l'immunologie est principalement utilisée pour la détection de protozoaires, comme par exemple *Entamoeba histolytica* ou *Giardia intestinalis*, tous deux pathogènes humains (Gonçalves et al., 2002 ; Le Bailly et al., 2016). L'analyse de l'ADN ancien des parasites, protozoaires ou helminthes, est très efficace et permet des déterminations à l'espèce. Par contre, cette méthode est contraignante et nécessite du matériel adapté pour mener à bien l'analyse et éviter les contaminations exogènes. Néanmoins, les analyses se multiplient depuis plusieurs années (Côté et al., 2016 ; Iniguez et al., 2006) et permettront à l'avenir d'améliorer les diagnostics réalisés par les paléoparasitologues.

Finalement, les marqueurs parasites le plus souvent retrouvés en contexte archéologique sont les formes de dissémination et de résistance, c'est-à-dire les œufs et les oocystes. Ils sont

directement mis en évidence par la recherche des œufs qui sont généralement piégés dans les coprolithes (matières fécales minéralisées) ou tout autre matériel ayant été en contact avec de la matière fécale ou des viscères. Ainsi, le plus ancien œuf mise au jour actuellement date du Permien (-270 Ma) et a été retrouvé dans un coprolithe de requin (**Figure 7**).

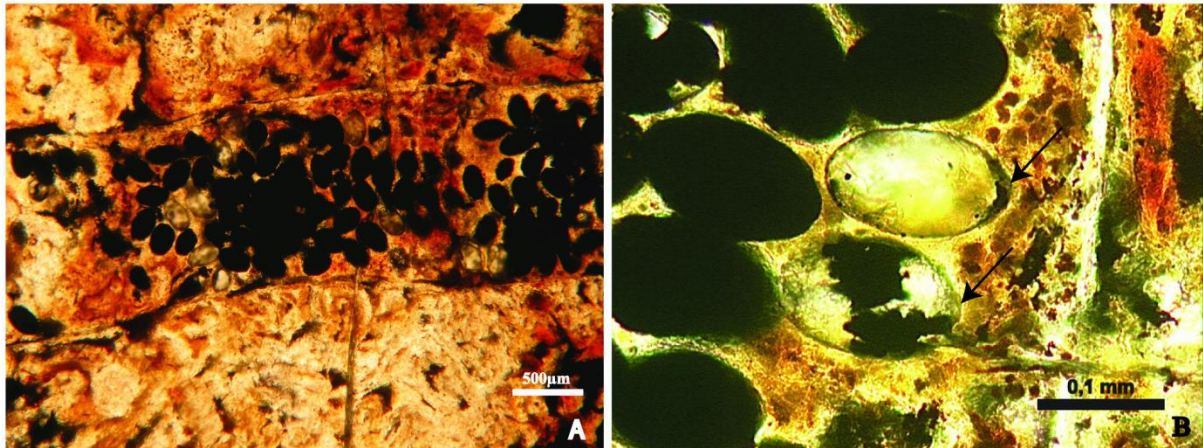


Figure 7 : Photo d'œufs de cestode dans un coprolithe de requin daté du Permien (Dentzien-Dias et al., 2013).

C'est l'étude de ce type de marqueur qui est réalisée en routine dans la majorité des laboratoires de paléoparasitologie, y compris le laboratoire Chrono-environnement à Besançon, et qui sera développée dans ce travail.

I.3.2 Des débuts de la paléoparasitologie à aujourd'hui

La recherche des œufs et oocystes de parasites de tractus intestinal remonte au début du XX^{ème} siècle. C'est en 1910 que la première étude en paléoparasitologie a été menée par Marc Armand Ruffer sur des momies égyptiennes de la vingtième dynastie. Cette étude a permis de mettre en évidence des œufs calcifiés de *Schistosoma haematobium* dans les reins de ces momies (Ruffer, 1910). Quelques décennies plus tard, une nouvelle étude a montré la présence d'œufs d'helminthes dans deux corps datés du V^{ème} siècle retrouvés dans une tourbière en Prusse-Orientale (actuelle Kaliningrad, Russie) (Szidat, 1944). La première analyse paléoparasitologique sur le continent américain voit le jour en 1954 avec la découverte d'œuf de *Trichuris* dans des momies du Chili (Pizzi & Schenone, 1954). Au milieu des années 1950, une démarche innovante s'opère en adaptant les méthodes de parasitologie vétérinaire sur du sédiment provenant d'une latrine médiévale en Angleterre et dans laquelle des œufs ont été retrouvés (Taylor, 1955). Cette étude marque un tournant car elle a permis de démontrer que

l'analyse du sédiment est tout aussi efficace pour la recherche des marqueurs parasitaires. Dès lors, la discipline ne se restreint plus à la seule analyse des sépultures et momies.

Une nouvelle approche, cette fois plus méthodologique sur des coprolithes, réalisée par Callen et Cameron en 1960, a permis de démontrer la présence de *Diphyllobothrium* sur les côtes péruviennes entre 3000 et 500 BC (Callen & Cameron, 1960).

Depuis, ces études se multiplient. À partir des années 1980, les contextes spatiaux et temporels s'élargissent, offrant une vision plus globale de la présence des parasites en contexte ancien à travers le monde (Faulkner & Reinhard, 2014). Les analyses d'acides nucléiques et d'antigènes débutent, ouvrant de nouvelles possibilités telles que des identifications précises des taxons à l'espèce, ou encore le traçage de l'évolution des parasites, au niveau génétique ou encore géographique (Araujo et al., 2008). Ces études se poursuivent et se perfectionnent au rythme des avancées technologiques ; elles viennent enrichir les connaissances sur les transmissions, les distributions et l'épidémiologie des parasites au cours du temps.

I.3.3 Matériel d'étude

Au fil du temps, le matériel analysé s'est diversifié. Tout type de mobilier archéologique susceptible d'avoir été en contact, d'avoir contenu ou accumulé de la matière organique et fécal, ou encore des restes d'intestins, est susceptible de contenir des marqueurs parasitaires. Ce qui comprend donc surtout les coprolithes, les momies et squelettes, les structures en creux comme les fosses et plus particulièrement les latrines. Les coprolithes sont beaucoup étudiés car leur origine biologique peut être définie, ce qui permet un meilleur diagnostic des parasites présents.

Dans certains contextes, comme les cités lacustres du Néolithique, où la conservation des vestiges est généralement exceptionnelle, des prélèvements systématiques peuvent être effectués (par exemple 1 prélèvement/m²) afin d'obtenir une image globale de la « pollution » du site.

I.3.4 Intérêts de la paléoparasitologie

L'intérêt de l'analyse de plusieurs types de prélèvement et d'échantillons est de mieux comprendre les modes de vie de nos ancêtres. Multiplier les échelles d'analyse, combinées aux autres disciplines bioarchéologiques telle que l'archéozoologie, offre une vision plus globale

de l'organisation d'un site, de la fonction des structures archéologiques, mais aide aussi à appréhender les habitudes alimentaires et l'hygiène des populations anciennes (**Figure 8**).

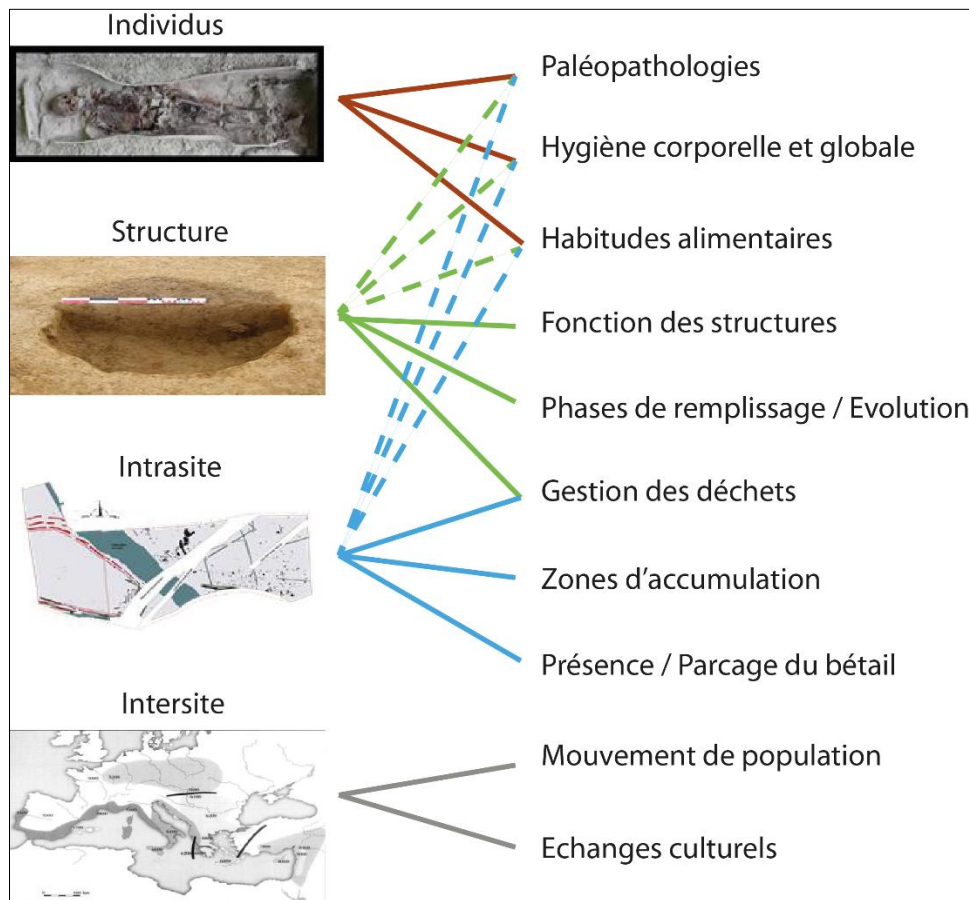


Figure 8 : Apport de la paléoparasitologie selon le type de structure étudiée. Les pointillés désignent un apport secondaire.

Ainsi, l'analyse des squelettes et momies apporte des indications sur les paléopathologies, les habitudes alimentaires mais aussi l'hygiène corporelle et globale des individus.

L'étude des structures archéologiques (puits, fosses, latrines...) peut renseigner sur leur organisation interne, comme par exemple la succession de différentes phases de remplissage, et indiquer alors un possible changement de fonction. Pour ce type de structures, l'analyse paléoparasitologique peut être effectuée dans un but diagnostique lorsque la seule approche archéologique ne suffit pas à en définir la fonction, comme la mise en évidence de latrines par exemple. À l'échelle du site, les prélèvements systématiques sont un moyen efficace pour tenter de lier des zones d'accumulation de fèces au parcage du bétail par exemple, ou encore à des zones de rejets de déchets domestiques. Enfin, les comparaisons intersites peuvent aider à appréhender les mouvements de populations et d'échanges culturels. Dans la mesure où les

individus se déplacent avec leur cortège de parasites, le traçage de ces derniers nous aide à comprendre ces déplacements.

I.3.5 Les périodes étudiées aujourd'hui

Depuis le début de la paléoparasitologie, la chronologie des sites étudiés est très large. En Europe, la quasi-totalité des périodes préhistoriques et historiques a pu être analysée, avec l'étude d'au moins un site pour chaque période. La **Figure 9** présente le nombre de sites étudiés jusqu'à 2003 pour chacune d'entre elles en Europe (Gonçalves et al., 2003). Malheureusement, aucune revue de ce type n'a été réalisée depuis, ne permettant pas de faire un bilan complet du nombre de sites analysés par période à ce jour.

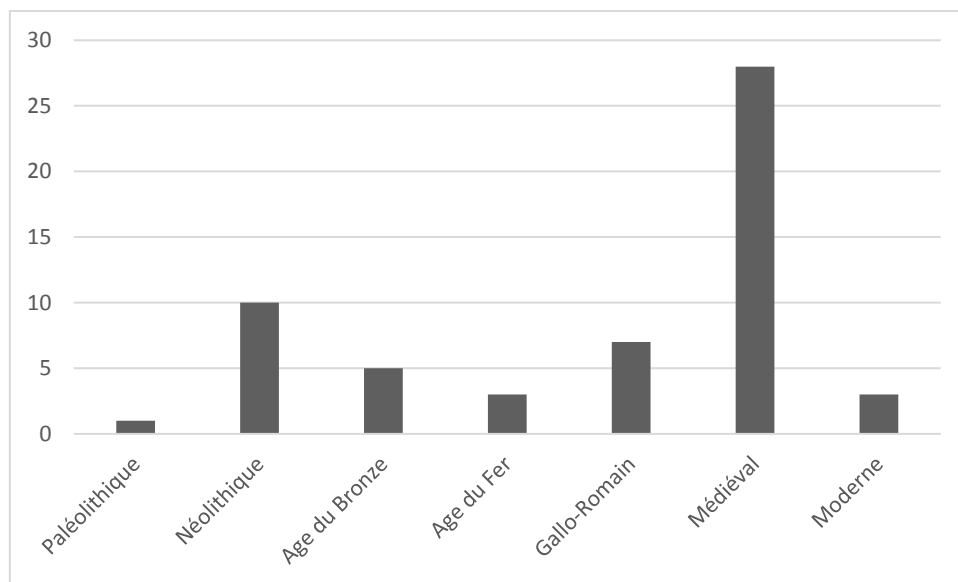


Figure 9 : Nombre de site étudié par la paléoparasitologie jusqu'à 2003 (d'après Gonçalves et al., 2003).

Néanmoins, la période médiévale domine très largement, avec l'examen de 30 sites jusqu'à 2003. Le Néolithique n'est pas en reste avec dix sites analysés, la plupart localisés en contexte alpin.

Le nombre d'études réalisées depuis a considérablement augmenté, couvrant ainsi une chronologie plus large. En outre, deux thèses ont été soutenues en France, une sur le Néolithique (Le Bailly, 2005) et une sur la période gallo-romaine (Dufour, 2015), améliorant la compréhension de la répartition des parasitoses sur ces périodes en Europe. Pour le moment, un unique site sub-actuel a été analysé. Les prélèvements effectués dans les cavités abdominales de deux soldats allemands retrouvés dans une tranchée de la Première Guerre Mondiale à

Carspach (France) ont permis de mieux apprécier les conditions sanitaires dans lesquelles évoluaient ces soldats. Ce type d'étude reste cependant très marginal (Le Bailly et al., 2014).

Le corpus de données disponibles pour le Néolithique en Europe est donc assez important. La plupart de ces sites correspondent à des villages palaffitiques, localisés dans l'arc alpin. Dans cette thèse, le terme « arc alpin » désigne le Massif alpin et jurassien.

I.3.6 Le Néolithique : définition

Il s'agit d'une période de vastes transformations démographiques, économiques, technologiques et culturelles.

Plusieurs éléments définissent le Néolithique, comme la sédentarisation, la mise en place de la domestication, qui implique donc la diffusion de l'agriculture et de l'élevage, l'acquisition de nouvelles techniques (céramique, lithique), tout ceci dans un contexte de rupture écologique. Ces changements dans les modes de vie des populations définissent le package néolithique, c'est-à-dire que la plupart de ces pratiques semblent s'être diffusées ensemble. Les populations néolithiques exercent de nouvelles pressions sur leur environnement, notamment par la domestication des plantes et des animaux ; l'homme commence à maîtriser la matière vivante qui l'entoure (végétale et animale) et la fait se reproduire (Guilaine, 2002). Le système va vers une production des ressources et n'est donc plus dépendant de leurs présences dans l'environnement, ce qui permet de mettre en place une réserve alimentaire extensible et renouvelable (Cauvin, 1997). Dans les années 1930, Gordon Childe, le père de la « Révolution néolithique », décrit cette période comme « *l'invention de l'agriculture et de l'élevage ayant fait passer l'humanité d'une économie de prédation (food gathering) à une économie de production (food producing)* ». Bien que les études démontrent que le passage d'un mode de vie chasseur-cueilleur à éleveur ait été long et progressif, la notion de « Révolution néolithique » reste malgré tout ancrée dans le vocabulaire archéologique (Demoule, 2009a).

La sédentarisation des populations a entraîné la mise en place de nouveaux habitats, de nouvelles techniques, l'augmentation de la démographie, le début des inégalités sociales et l'occupation de l'espace (Cauvin, 1997), avec pour conséquence la mise en place de réseaux de circulation et d'échanges plus vastes (Guilaine, 2002).

La chronologie néolithique, dépendante de la zone géographique considérée, est très large. Entre 10000 et 5000 BC environ, l'agriculture et l'élevage se sont mis en place quasi-

simultanément en plusieurs points du globe. Il est proposé que ce soient les conditions climatiques, qui s'améliorent depuis le début de l'interglaciaire (vers 12000 BC), qui aient favorisé le début de l'agriculture (Demoule, 2009a).

La néolithisation de l'Europe n'est pas un phénomène spontané, propre à cette région, mais le résultat d'une diffusion progressive dans le temps et dans l'espace de populations accompagnées de leurs bagages techniques et culturels. Les prémices de la néolithisation sont apparues au Moyen-Orient autour de 12000 BC. La colonisation de l'Europe est postérieure et non linéaire. En effet, deux courants de néolithisation distincts ont rejoint l'Europe, par deux voies différentes :

- un courant danubien, aussi appelé courant Rubané ou LBK, qui a atteint la France vers 5 300-5 200 B.C (Foley et al., 2013) ;
- un courant méditerranéen, ou Impressa-Cardial, apparu sur les côtes sud de la France actuelle vers 5 750 B.C (Perrin et al., 2018), qui aurait atteint la péninsule ibérique par navigation (Zilhão, 2000).

Le Néolithique est aussi caractérisé par une diversité importante des types d'habitat et de mode d'occupation du territoire, allant des enceintes rubanées dans le nord de la France aux cités lacustres.

C'est au cours de l'hiver 1853-1854 que le premier village lacustre fut découvert, le site d'Obermeilen, à la faveur d'une sécheresse hivernale et d'une baisse des eaux du lac de Zurich. Des pieux en bois et du mobilier ont alors été mis au jour par F. Keller, qui interprète ces vertiges comme les marqueurs d'anciens villages néolithiques construits sur pilotis en eau profonde (Keller, 1854) (**Figure 10**).

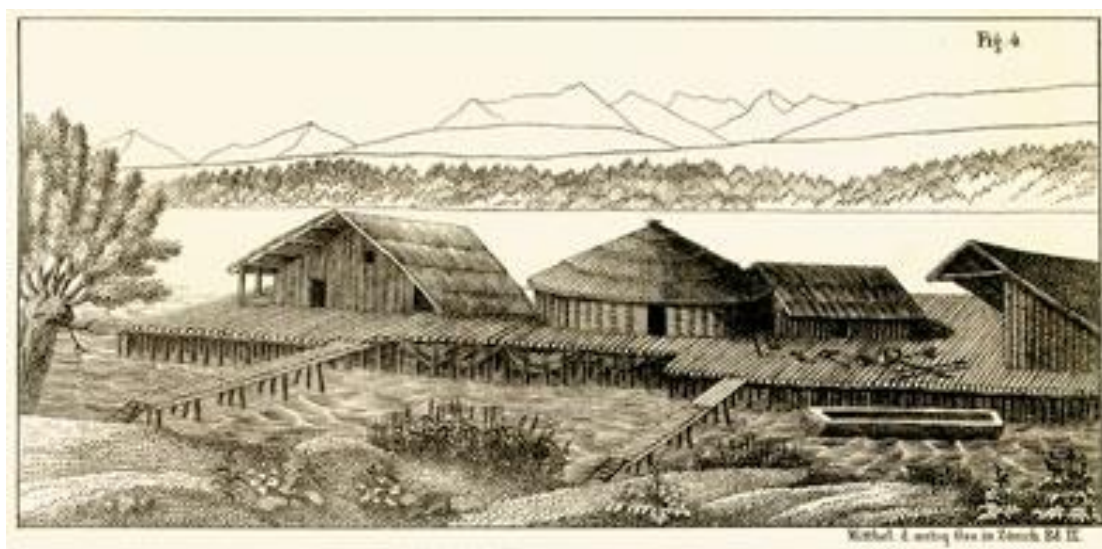


Figure 10 : Dessin d'interprétation d'un village lacustre dans l'arc alpin (Keller, 1854).

À partir de la moitié du XIX^{ème} siècle, le nombre de cités lacustres découvertes s'est multiplié. Actuellement, une centaine de sites palafittiques sont recensés en Europe centrale et occidentale. Ils sont inscrits au Patrimoine mondial de l'UNESCO depuis 2011 (**Figure 11**).

C'est avec la compréhension des successions stratigraphiques et de la chronologie que les mentalités évoluent ; l'évolution des constructions des villages lacustres n'est plus régie par une linéarité temporelle, mais est soumise aux aléas du climat et des évolutions culturelles (Pétrequin, 2005).

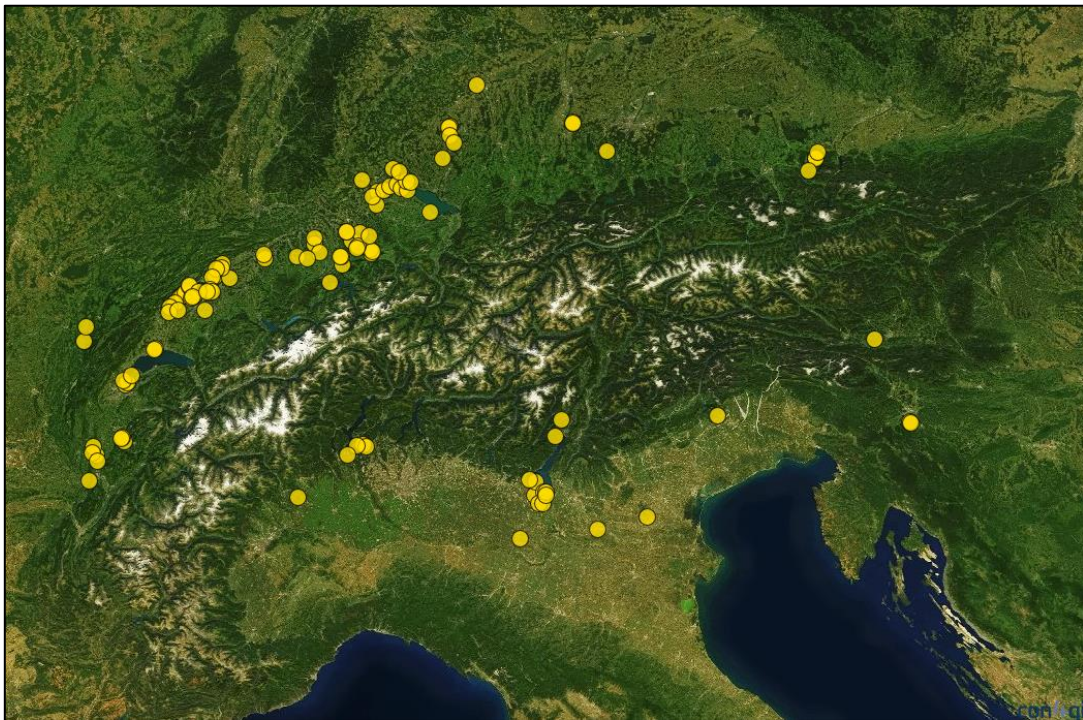


Figure 11 : Carte du Patrimoine mondial de l'UNESCO recensant les sites palafittiques dans l'arc alpin.

C'est vers 4300 BC que les premiers sites palafittes sont construits sur le Plateau suisse, avec une probable influence danubienne (Denaire et al., 2011). Ce type d'aménagement se poursuit jusqu'à l'Âge du Bronze, pour s'éteindre définitivement vers 800 BC.

Les sites néolithiques lacustres sont d'une grande richesse en mobilier archéologique, ce qui est dû à un milieu anaérobie favorable à une longue conservation, notamment des éléments organiques (Ismail-Meyer & Rentzel, 2017). Leurs études apportent par conséquent beaucoup d'informations sur la vie quotidienne des habitants. Ils s'avèrent, entre autre, très propices à l'étude des régimes alimentaires et de l'hygiène des populations (Kenward & Hall, 2008 ; Menotti, 2004).

I.3.7 Etude paléoparasitologique des sites néolithiques : intérêts et problématique

La période néolithique est très intéressante pour la paléoparasitologie en raison des grands changements de comportement des hommes face à leur environnement. En effet, l'agriculture et l'élevage apparaissent et se généralisent dans toute l'Europe. Ces phénomènes entraînent une plus forte promiscuité entre les hommes et les animaux, facteur important de transmission des parasitoses. De plus, les échanges entre populations qui s'intensifient alors s'effectuent sur des aires géographiques encore relativement restreintes, permettant de mieux retracer l'origine des parasitoses.

Les analyses paléoparasitologiques menées sur les sites lacustres démontrent aussi un énorme potentiel pour ce type d'analyses, avec des quantités très importantes de marqueurs parasitaires retrouvés, que ce soit en nombre de restes mais aussi de richesse taxonomique (Dommelier-Espejo, 2001 ; Le Bailly, 2005). Ces études ont permis de mieux appréhender les paléopathologies dont souffraient les habitants. Elles ont également permis de comprendre leurs habitudes alimentaires, les modalités d'élevage des animaux ainsi que les échanges inter-régionaux.

Outre le nombre conséquent de données disponibles pour le Néolithique, cette période est importante car elle marque un tournant non seulement pour le mode de vie des populations, mais aussi pour leur état de santé globale. En effet, au cours du Néolithique, une détérioration de la santé des individus par rapport aux populations précédentes de chasseurs-cueilleurs est sinon observée, tout au moins fortement suspectée (Horwitz and Smith, 2000 ; Morand, 2015).

Ce sont ces aspects qui seront développés dans cette thèse. Les vecteurs de transmission de parasitoses présents au Néolithique (domestication, sédentarisation, inégalités sociales) seront argumentés, et leurs impacts sur les cortèges parasitaires seront évalués.

Ainsi, plusieurs problématiques se dessinent :

- Quels sont les taxons parasitaires dominants au Néolithique dans l'arc alpin ?
 - Quels ont été les facteurs déterminants dans leurs répartitions et leurs propagations ?
- Pour cela, plusieurs échelles d'observation sont nécessaires (intrasite / intersite).

- Par conséquent, comment est-il été possible de comparer des données parasitaires recueillies entre plusieurs sites n'ayant pas fait l'objet de plan d'échantillonnage similaires ?

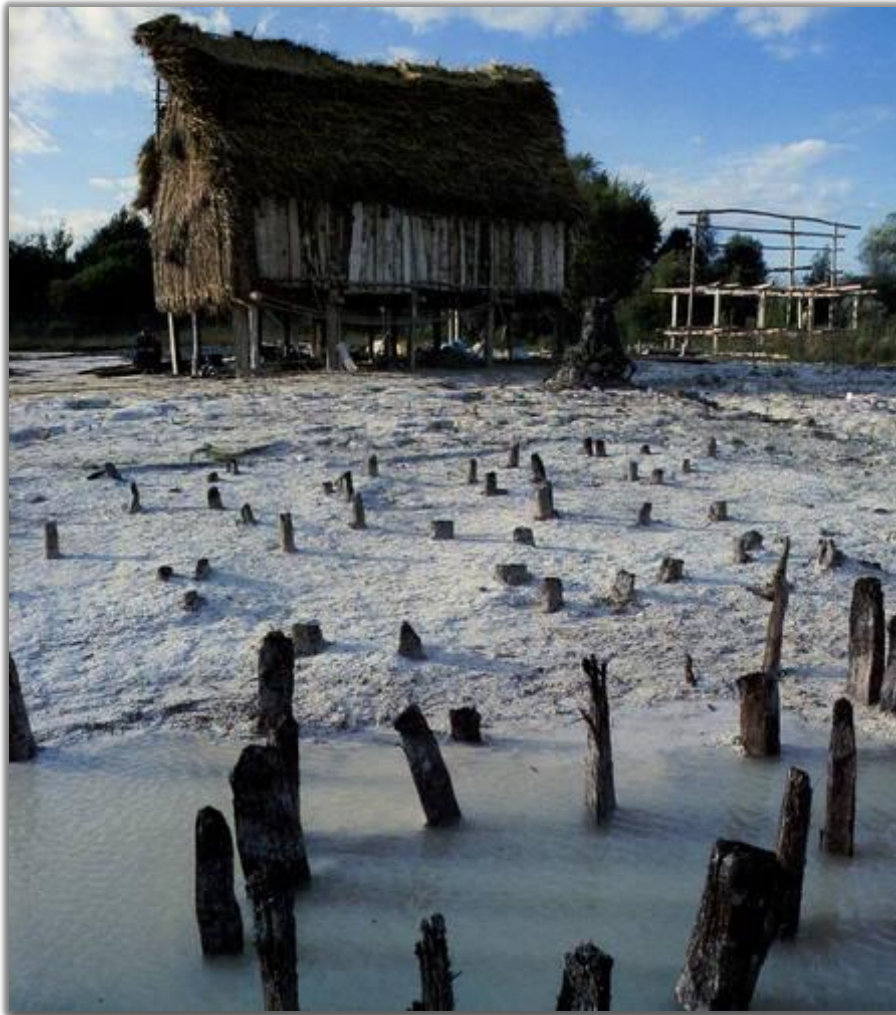
Pour répondre à ces questions, la suite du manuscrit est construite comme suit. La seconde partie de ce manuscrit est consacrée à la présentation des sites néolithiques qui constituent le corpus. Six sites ont été analysés, offrant de nouvelles données inédites. La méthode d'extraction des restes parasitaires y est également expliquée.

La troisième partie présente les différents taxons parasitaires rencontrés au cours des analyses. Leurs cycles biologiques, voies de transmission et pathogénicité y sont décrits, permettant de mieux appréhender les modalités de contamination des parasitoses. Les résultats des analyses paléoparasitologiques de chaque site du corpus seront détaillés.

La quatrième partie constitue la discussion des données. Cette discussion vise à comprendre quels sont les facteurs déterminants dans la transmission des helminthes au sein des populations, dans leur répartition spatiale aux échelles intrasites et intersites, et l'impact des bouleversements environnementaux sur la prévalence des maladies parasitaires.

La dernière partie offre une synthèse des éléments décisifs dans la répartition des marqueurs parasitaires sur les sites lacustres néolithiques, ainsi que quelques perspectives de recherches.

Partie II. Matériels et Méthodes



Cliché du lac de Chalain (whc.unesco.org/fr/documents/115102)

II.1 Sites du corpus

Le corpus étudié est composé de six sites, répartis entre l'Espagne et l'ouest de la Russie. La couverture chronologique est tout aussi large puisqu'elle couvre une période allant de 5300 BC à environ 2000 BC (**Tableau 1**).

Dans cette partie, les sites sont tout d'abord présentés puis les méthodes de préparation des échantillons.

Tableau 1 : Récapitulatif des sites analysés, avec localisations géographique, datations et cultures matérielles associées.

Site	Lac	Culture	Date (BC)
Serteya II*	-	Zhizhitskaya	2550-1950
ZR3	Zug	Horgen	3135-3090
ZR2	Zug	Horgen	3190-3155
ZR1	Zug	Horgen	3230-3180
Zurich	Zurich	Horgen	3176-3153
WR4	Attersee	Mondsee	3550
WR5	Attersee	Mondsee	3670
WR6	Attersee	Mondsee	3750
Passel*	-	Chasseen sep.	4200-3800
La Draga	Banyoles	Cardial	5300-5100

II.1.1 Etude des sites en contexte humide : intérêts et contraintes

Actuellement, environ 5% de la surface terrestre est recouverte de zones humides (Ismail-Meyer & Rentzel, 2017). D'un point de vue écologique, ces zones sont définies comme remplissant au moins une des conditions suivantes (Nicholas, 2013) :

- elles doivent être recouvertes d'eau ou saturées de manière saisonnière ou périodique ;
- elles supportent une végétation tolérante ou adaptée aux conditions humides ;
- elles présentent un sol hydromorphe.

En raison de ces caractéristiques, les zones humides répondent aux fluctuations locales des conditions climatiques, telles que les précipitations ou encore les variations de température. Ces fluctuations, qui rendent le terrain instable au gré des aléas météorologiques, ont probablement entraîné une terrestrialisation accrue des installations humaines au cours du temps. Les pressions environnementales ainsi exercées par ces aménagements ont impacté sur la faune et la flore environnante.

L'étude des sites de zones humides tient une part très importante de l'archéologie depuis plus de cent ans (Menotti, 2004), notamment dans l'arc alpin (Ruoff, 2004). C'est grâce à ces études que le concept de « Pfhalbau » a vu le jour, alors défini comme une cité lacustre dont les fondations des habitations sont immergées en permanence sous la lame d'eau (Keller, 1854). Les recherches menées depuis la mise au jour du premier village lacustre ont permis de démontrer que les cités lacustres ne suivent pas nécessairement ce modèle et peuvent être construites sur les terres (Menotti, 2001).

Une distinction peut être faite entre les sites érigés en contexte humide et les sites construits en zones humides, discriminés selon la nature même de l'environnement d'implantation (Nicholas, 2013) :

- les sites en contexte humide sont définis par une corrélation entre les artefacts archéologiques et les conditions de conservation, c'est-à-dire un milieu anaérobie et saturé en eau de façon au moins périodique. Le contexte sédimentaire de dépôt définit cette catégorie ;
- les sites de zones humides sont caractérisés par la relation établie entre une population et un environnement particulier (lac, rivière,...). C'est la relation que l'homme entretient avec son environnement qui prévaut dans cette définition.

Tous les sites étudiés dans ce corpus peuvent être assimilés à au moins un de ces deux types, que ce soit en raison des conditions de préservation des artefacts, ou bien de l'exploitation des ressources que les systèmes lacustres prodiguent.

II.1.1.1 Des avantages à étudier les sites en contexte humide...

Les conditions anaérobies et les sols saturés en eau au moins périodiquement offrent aux sites de zones humides des conditions de conservation le plus souvent exceptionnelles. Les niveaux archéologiques sont composés d'une fraction très importante de matière organique, scellés par une sédimentation lacustre rapide généralement stérile de tout artefact. La dégradation érosive ou oxydative du mobilier archéologique étant ainsi limitée, les conditions taphonomiques sont donc idéales afin d'étudier les artefacts, mais également le paléoenvironnement, le régime alimentaire et l'hygiène des populations (Ismail-Meyer & Rentzel, 2017). Ce type d'environnement s'avère donc propice aux analyses paléoparasitologiques.

Dans ce corpus de thèse, tous les sites étudiés sont localisés en zones humides, à l'exception de Passel (Oise) qui correspond à un site en contexte humide (**Figure 12**).



Figure 12 : Carte de localisation des sites analysés par la paléoparasitologie au cours de cette thèse. 1 : La Draga (Catalogne) ; 2 : Passel (France) ; 3 : Zurich-Parkhaus Opéra (Suisse) ; 4 : Zug-Riedmatt (Suisse) ; 5 : Weyregg II (Autriche) ; 6 : Serteya II (Russie).

II.1.1.2 ... Mais aussi des inconvénients

La conservation des éléments organiques pose, à l'inverse, un problème pour la comparaison des données d'un point de vue qualitatif et quantitatif. En effet, entre différents types de contexte d'enfouissement, les éléments organiques peuvent présenter une conservation différentielle, directement en lien avec les processus biostratigraphiques et taphonomiques³ (les effets des processus taphonomiques sur les œufs de parasite seront développés dans la section suivante). Le parallèle entre données provenant d'environnements trop différents ne peut être établi.

Les niveaux archéologiques pouvant avoir été contaminés par de nombreux organismes infestés, l'origine biologique des marqueurs parasitaires y est donc généralement inconnue. Les coprolithes, par exemple, ne peuvent être directement comparés avec des prélèvements

³ La biostratigraphie désigne les processus qui altèrent les restes organiques depuis leurs productions (pour les parasites, l'émission de marqueurs) jusqu'au moment de leurs enfouissements. Ce sont les processus taphonomiques qui prennent ensuite le relais.

provenant d'une couche archéologique. Bien que parfois indéterminée, l'origine biologique des coprolithes est unique et les concentrations en œuf de parasite y sont souvent importantes. Au sein des fossés, les marqueurs parasitaires possèdent une origine biologique variée. Les conditions d'enfouissement ainsi que la durée d'exposition à l'air avant celle-ci ne peuvent toujours être correctement évaluées. L'action des processus biostratinomiques est donc supposée substantielle sur les éléments organiques. Les sépultures ne font pas exception et les observations répétées sur ce type de contexte par les membres du laboratoire Chrono-environnement démontrent, de manière très récurrente, une mauvaise conservation des éléments parasitaires avec généralement un fort degré de minéralisation des œufs. Pour ce type de prélèvements, il est supposé que la décomposition du corps joue un rôle important dans la dégradation des œufs de vers gastro-intestinaux.

Les quantités de marqueurs parasitaires sont dépendantes des modalités de dépôt des couches stratigraphiques et ne permettent pas toujours une comparaison adéquate des résultats des analyses paléoparasitologiques menées sur différents sites. C'est pourquoi les sites d'ambiance humide ont été privilégiés pour cette étude car ils offrent des conditions de conservation homogènes des modes de dissémination des helminthes.

II.1.2 La premier témoin d'une installation lacustre en Espagne : La Draga

Le site néolithique de La Draga est situé en Catalogne (Espagne) au bord du lac périglaciaire de Banyoles, aux pieds de la chaîne pyrénéenne. Le lac s'étend sur 2150 m de long et 775 m de large, pour un périmètre de 8 km (**Figure 13**). Au cours des années 1990, des aménagements autour du lac ont permis de mettre au jour plusieurs stations archéologiques datées de 5400 à 5000 BC (Tarrús et al., 1994). Cette découverte fait de ce site le premier témoin d'installation néolithique en bord de lac pour la péninsule ibérique ainsi que le plus à l'ouest du continent. La nature du gisement de ce site, qui a permis une conservation exceptionnelle des vestiges archéologiques grâce à un séjour constant en milieu humide, offre la possibilité d'étudier un exemple d'occupation ainsi que l'exploitation économique des ressources alentours pour la période Cardiale (Saña, 2011 ; Saña et al., 2014 ; Tarrús, 2008 ; Tarrús et al., 1994). De très nombreux pieux en bois, macrofossiles de plantes et d'animaux ont été retrouvés, ainsi que du mobilier très bien conservé, comme un arc en if (*Taxus baccata*) et une pagaie en chêne (*Quercus* subg. *Quercus*) (Palomo et al., 2013 ; Piqué et al., 2015).

Le mobilier issu de l'industrie lithique ainsi que de la céramique ont permis d'attribuer ce site à la culture Cardiale tardive de la Méditerranée occidentale, soit entre 5430 et 5020 BC, appuyé par les datations radiocarbone (Morales Hidalgo et al., 2010 ; Palomo et al., 2014 ; Tarrús et al., 1994). Le niveau d'habitation mesure entre 20 et 30 cm d'épaisseur et repose directement sur une couche de craie lacustre archéologiquement stérile. Une partie du village néolithique est désormais sous l'eau à la suite de changements répétés du niveau du lac au cours du temps. Le niveau d'occupation émergé contient des éléments d'habitation avec plusieurs maisons comprenant les planchers et les plafonds.

Le site est divisé en quatre secteurs :

- le secteur A, localisé à l'est du site sur une surface d'environ 284 m², a été fouillé de 1991 à 1995 ;
- le secteur B, d'une superficie de 126 m², a été fouillé de 1997 à 2005, il est situé dans la partie ouest du site ;
- le secteur C, seule partie actuellement submergée, a été étudiée de 1994 à 2005 et comprend une surface d'environ 310 m² ;
- le secteur D, qui s'étend sur une superficie de 56 m² a été fouillé de 2010 à 2012. Seul ce dernier secteur a fait l'objet d'analyses dans le cadre de ce travail (**Figure 13**).

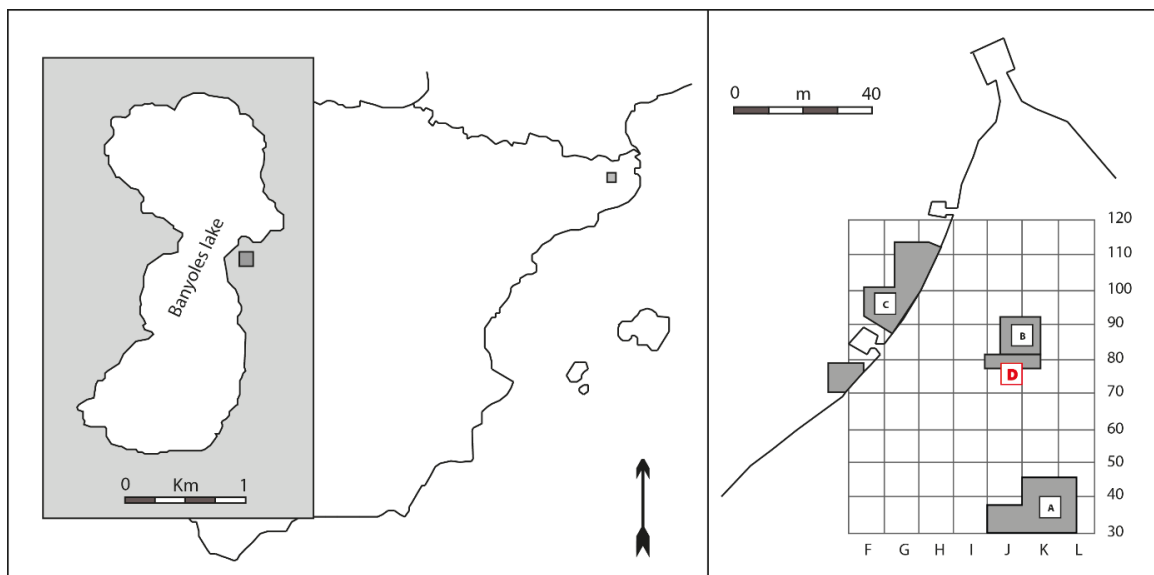


Figure 13 : Carte de localisation du site de La Draga. À gauche : localisation du site par rapport au lac de Banyoles ; à droite : localisation du secteur D (carroyage : 10x10 m) (Maicher et al., 2017).

Au cours de la campagne de fouille 2012, un échantillonnage quasi-systématique a été réalisé dans le but de fournir des séries de prélèvements homogènes. Ainsi, un ensemble de 72 échantillons a pu être analysé (**Figure 14**).

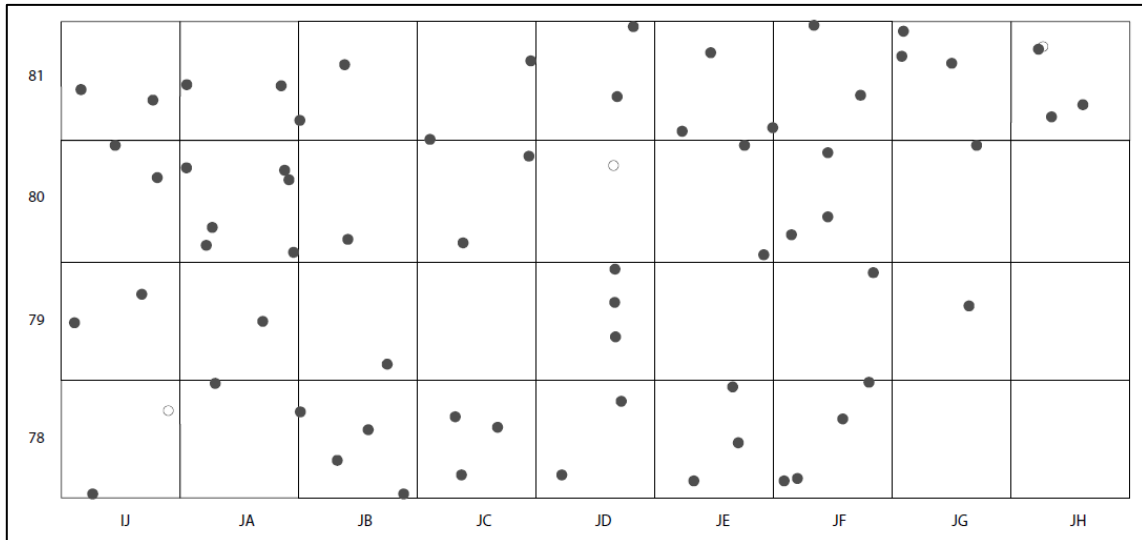


Figure 14 : Localisation des échantillons analysés par la paléoparasitologie sur le secteur D.

Les analyses stratigraphiques ainsi que les dates démontrent que le site fut occupé sans interruption. Deux phases d'occupation ont toutefois été distinguées (Bosch & Tarrús, 2008). Elles sont identifiées sur l'ensemble du site, à l'exception du secteur A en raison d'une mauvaise conservation des structures en bois. La couche la plus ancienne, nommée couche VII, est celle étudiée ici. Datée entre 5320 et 4980 cal. BC, elle correspond à l'effondrement des structures architecturales en bois (Palomo et al., 2014). La couche VII est le résultat d'une accumulation de résidus d'activités humaines, comme le montrent les analyses des graines, des macrorestes et des spectres fauniques (Antolín, 2013).

Tous ces facteurs étaient propices à une étude paléoparasitologique du site de La Draga.

II.1.3 Les sites lacustres de Suisse

II.1.3.1 Zurich-Parkhaus Opéra (ZPO)

Le lac glaciaire de Zurich, localisé dans la partie nord-est du pays, couvre une surface de 89 km² avec une profondeur maximale de 143 m.

Au cours des dernières décennies, plusieurs sites archéologiques attribués à la période néolithique ont été fouillés dans la ville de Zurich, sur la rive nord-est du lac. En 2010, une

campagne de fouille de sauvetage fut entreprise dans le cadre de l'aménagement d'un parking souterrain sur la place de l'Opéra (**Figure 15**). L'emprise de la zone fouillée couvre une surface d'environ 4000 m². Le mobilier mis au jour est très bien conservé, à l'image d'une porte quasi-intacte en bois de peuplier retrouvée au cours de la fouille (Bleicher et al., 2011). Sur l'ensemble du site, plus de 20000 pieux en bois ont pu être isolés. Ils ont permis d'identifier très précisément différentes phases d'occupation par l'analyse dendrochronologique, appuyée par les datations radiocarbone. Ainsi, huit phases d'occupation du Néolithique récent et final, allant de 3234 à 2727 BC et correspondant à la culture de Horgen, ont pu être individualisées (Bleicher & Burger, 2015). Toutes les phases présentent une durée d'occupation comparable, oscillant entre 8 à 15 ans. Ces courtes périodes d'occupations du village attestent d'une forte dynamique de mouvement de population entre les villages dans le secteur (Bleicher & Harb, 2018).

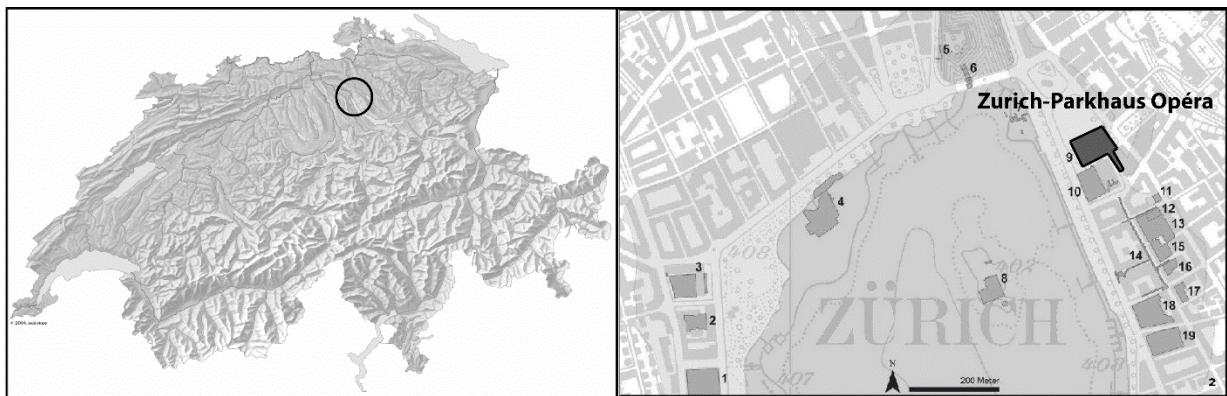


Figure 15 : Localisation du site de Zurich-Parkhaus Opéra. Gauche : lac de Zurich (Suisse) ; droite : location des stations archéologiques datées du néolithique sur la rive nord du lac de Zurich (d'après Bleicher et al., 2011).

La couche 13, datée de 3176 à 3153 BC, correspond à la troisième phase d'occupation (Bleicher & Burger, 2015). C'est celle-ci qui fait l'objet de ce travail. C'est aussi la couche la mieux préservée sur la surface la plus étendue (environ 3000 m²), avec une épaisseur maximale de 32 cm. Ainsi, au cours des fouilles, un échantillonnage dense et homogène a été mis en place avec un ensemble de plus de 300 échantillons qui ont pu être prélevés et dont 125 ont été jusqu'ici analysés (**Figure 16**).

L'une des particularités du site de Zurich-Parkhaus Opéra, outre l'ensemble très important d'études réalisées, tient de la disponibilité des plans très précis des habitations pour chacune des phases d'occupation (Bleicher, 2017a). Ainsi, 27 habitations ont pu être identifiées pour cette troisième phase d'occupation, elle-même subdivisée en phase 3 (3175-3161 cal. BC) et phase 3a (3161-3153 cal. BC) (Bleicher, 2017a). Les habitations peuvent également être séparées en quatre secteurs distincts selon leurs fonctionnalités (liées à des activités mises en

évidence par l'archéozoologie) ou un probable statut social différent d'une partie de la population (**Figure 17**). Cette sectorisation est suggérée par la présence d'une barrière entre plusieurs habitations et la présence de mobilier à caractère exceptionnel (Bleicher & Harb, 2018).

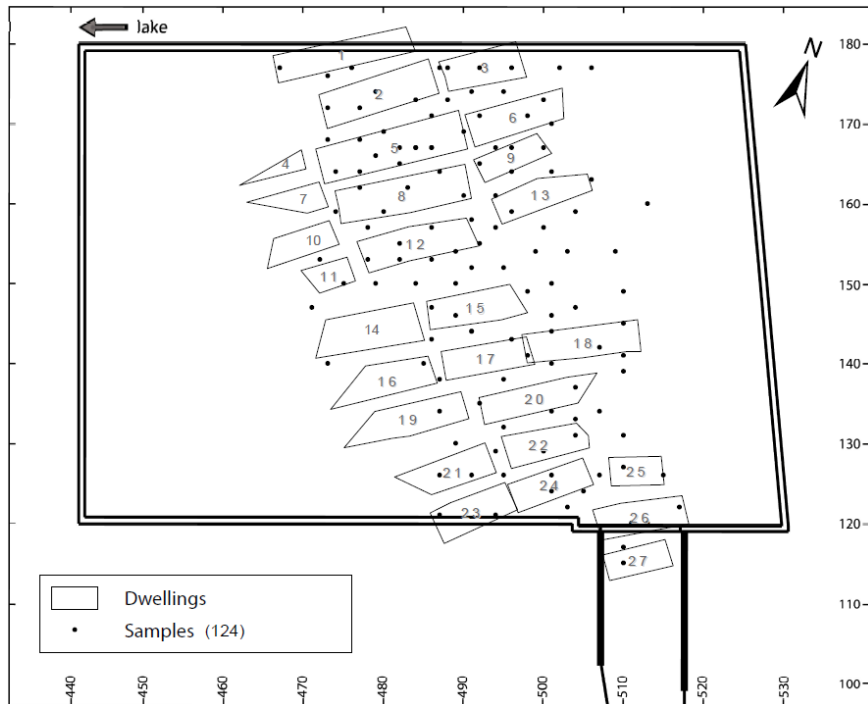


Figure 16 : Localisation des échantillons analysés par la paléoparasitologie sur le site de ZPO.

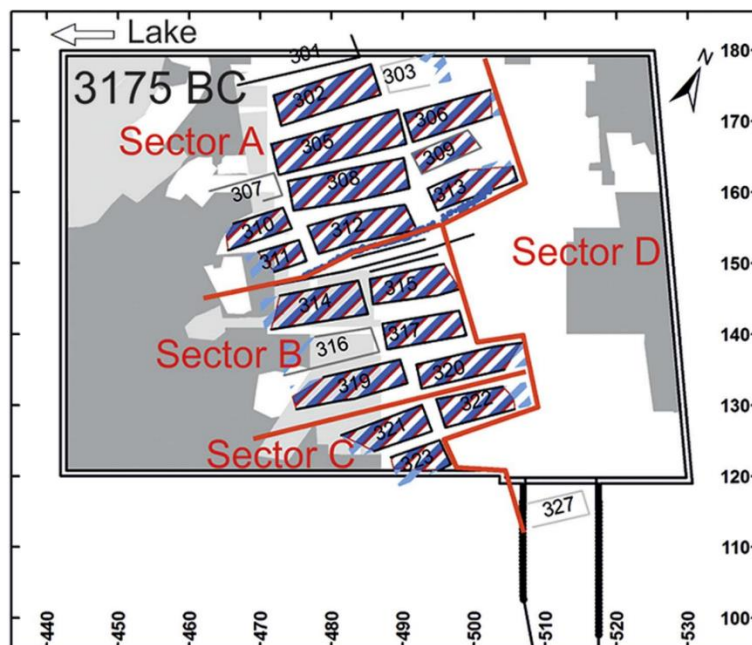


Figure 17 : Localisation des quatre secteurs identifiés sur le site de Zurich-Parkhaus Opéra (d'après Bleicher & Harb, 2018).

Ainsi, 51 échantillons à l'intérieur des habitations ont été analysés, et 73 à l'extérieur (**Figure 16**). La démarche d'échantillonnage appliquée sur le site de ZPO pour l'analyse paléoparasitologique permet d'appréhender ces questions de statuts sociaux et de diversité d'activités artisanales.

II.1.3.2 Zug-Riedmatt (ZR)

Le lac de Zug, d'origine glaciaire qui s'étend sur une superficie de 38 km², est localisé dans la partie centrale de la Suisse.

Comme pour d'autres lacs dans ce secteur, la présence de sites palafittes est connue depuis plus d'un demi-siècle (Steiner, 2017). En 2006, un nouveau site est identifié au cours d'aménagements, le site de Zug-Riedmatt. Sa localisation, à environ 530 m des berges du lac, lui confère un statut exceptionnel par rapport aux autres sites, plus proches des rives (**Figure 18**). Les niveaux d'occupation sont enfouis à plus de 5 m sous le niveau de la nappe phréatique par du sédiment alluvial en provenance de la rivière Lorze, qui forment un delta à cet endroit (Huber & Schaeren, 2009).

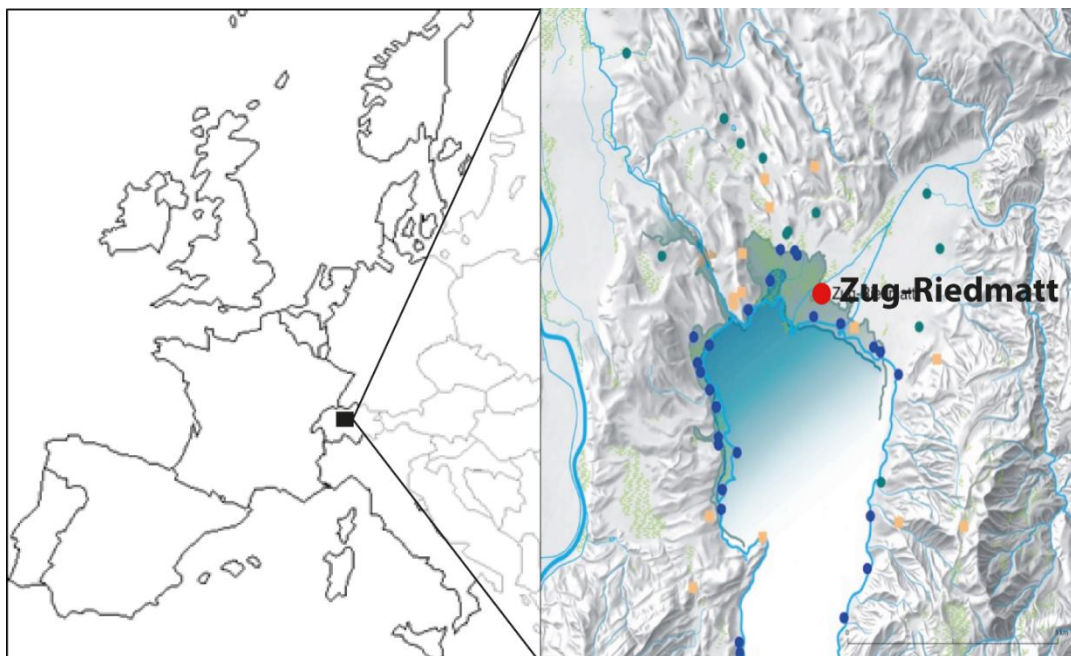


Figure 18 : Localisation du site de Zug-Riedmatt. Gauche : Localisation du lac de Zug ; droite : localisation du site de Zug-Riedmatt (d'après Steiner, 2017).

Cette particularité a très probablement été un facteur déterminant en faveur d'une meilleure conservation des vestiges archéologiques, en comparaison des autres sites néolithiques du Canton. Le mobilier ainsi que les premières dates radiocarbone réalisées attribuent ce site à la culture Horgen, entre 3250 et 3100 cal. BC (Steiner et al., 2017). Ce site a fait l'objet d'une fouille de sauvetage, où les différents diagnostics entrepris dans cette zone ont permis d'estimer sa taille complète à environ 2500 m². Malheureusement, les contraintes de temps n'ont pas permis de fouiller complètement le site. En 2008, une parcelle de 68 m² a néanmoins pu être fouillée exhaustivement, mettant ainsi au jour un niveau d'occupation de plus de 130 cm d'épaisseur. Un échantillonnage de masse a été instauré en vue de multiples analyses archéologiques et paléoécologiques (Steiner, 2017). Plus de 1000 pieux en bois ont pu être extraits, leur densité très importante sur la parcelle (plus de 12 pieux par m²) suggère plusieurs phases de peuplement (Huber & Schaeren, 2009). C'est pourquoi un ensemble de 110 carottes a été prélevé afin d'établir une stratigraphie très fine des couches (**Figure 19**).

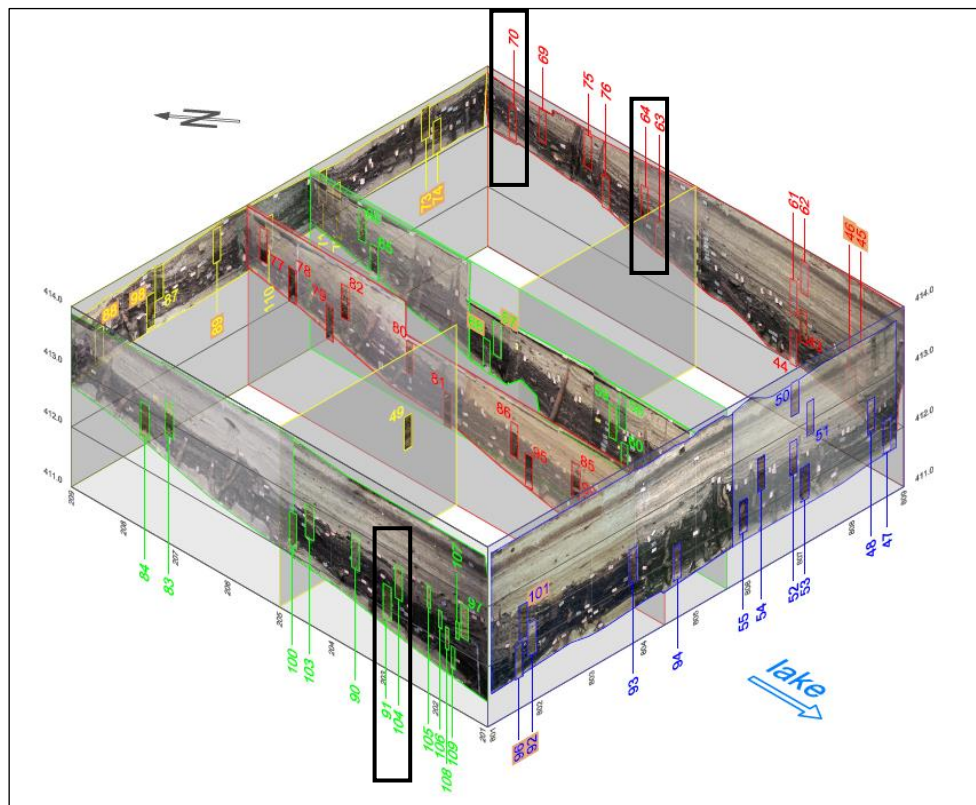


Figure 19 : Localisation des quatre carottes analysées par la paléoparasitologie sur le site de Zug-Riedmatt (reconstruction 3D : cAmt für Denkmalpflege und Archäologie des Kantons Zug, Direktion des Innern (Archiv Archäologie); by S. Hlavová).

Un premier diagnostic paléoparasitologique a été réalisé en 2016 sur une série de 17 échantillons prélevés en plan au sein d'une des couches d'occupation. Cette étude préliminaire et prometteuse a alors encouragé une analyse plus complète. Grâce à la disponibilité d'un ensemble substantiel de colonnes stratigraphiques, la stratégie d'échantillonnage adoptée fut différente de celle entreprise sur les sites de La Draga et Zurich-Parkhaus Opéra. Ainsi, quatre carottes sédimentaires ont été analysées, avec un pas d'échantillonnage variable selon la stratigraphie : 13 échantillons prélevés dans la colonne 91, 16 dans la colonne 104, 23 dans les colonnes 63 et 70 (**Figure 20**). Les datations radiocarbone permettent de regrouper les unités stratigraphiques en trois phases : Zug-Riedmatt 1 (3230 – 3180 BC), Zug-Riedmatt 2 (3190 – 3155 BC) et Zug-Riedmatt 3 (3135 – 3090 BC). À noter que les colonnes 91 et 104 sont complémentaires, elles se superposent l'une à l'autre, permettant ainsi de confronter les résultats avec les deux autres. Cette approche permet de suivre l'évolution de la biodiversité parasitaire dans le temps, à mettre en lien avec les données archéologiques.

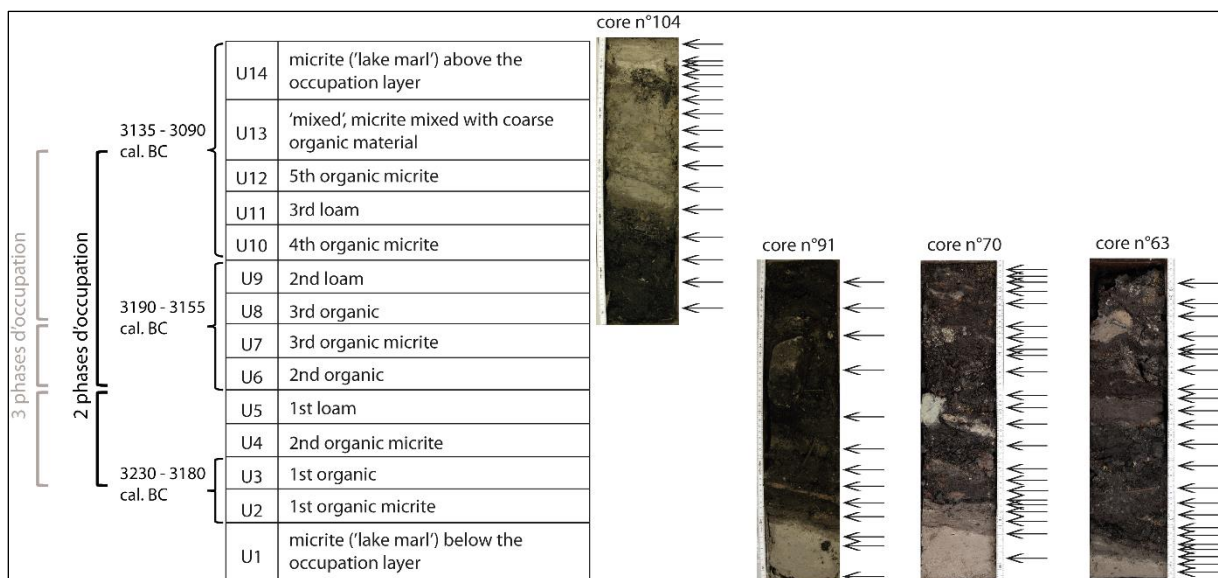


Figure 20: Localisation des différents prélèvements sur les carottes du site de Zug-Riedmatt et chronologie associée (modifiée, d'après Steiner, 2017).

L'alternance des niveaux archéologiques avec des couches sablo-limoneuses stériles indiquent la présence de deux ou trois phases d'occupation pour la période Horgen (Steiner, 2017). L'analyse paléoparasitologique va permettre de définir si les cortèges parasitaires sont différents selon ces phases d'occupations.

II.1.4 Première étude en Autriche : le site de Weyregg II

Le lac d'Attersee, localisé au nord-ouest de l'Autriche, couvre une superficie de 46 km². Au cours des années 1970-1980, la région de la Haute-Autriche a fait l'objet d'un nombre important d'investigations paléo-environnementales, notamment palynologiques, en raison de l'abondance de lacs et de tourbières qui s'y trouvent. Un nombre conséquent d'installations néolithiques a ainsi pu être mis en évidence (Schmidt, 1982).

En 2016, des fouilles ont été menées sur le site de Weyregg II, localisé au sud de la station néolithique Weyregg I sur la rive orientale du lac Attersee (**Figure 21**).

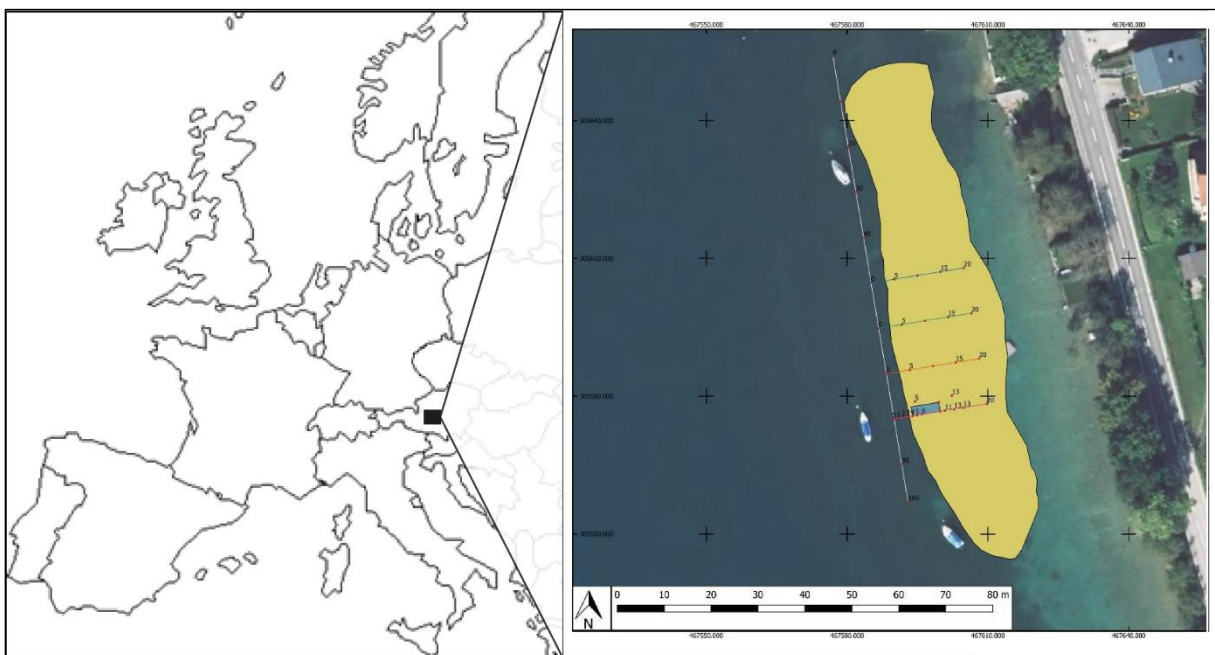


Figure 21 : Localisation du site de Weyregg II. Gauche : localisation du lac Attersee ; droite, localisation du secteur fouillé (d'après Pohl et al, 2017, modifié).

Actuellement immergées, les couches d'occupation présentent une forte pente. Six niveaux stratigraphiques ont pu être repérés dont deux couches culturelles (US 4 et US 6), entrecoupées par une phase d'abandon (US 5) (Pohl, 2016) :

- US 4 : le sédiment se compose d'une fraction très organique mêlant charbon de bois, macrorestes végétaux, mais aussi du mobilier céramique attribué typologiquement au groupe de Mondsee. La couche présente une épaisseur variant de 5 à 22 cm, et montre une forte érosion. Elle correspond à la deuxième phase d'occupation, la plus récente, datée à 3550 cal. BC par radiocarbone ;

- US 5 : cette couche de craie lacustre d'environ 5 cm d'épaisseur est composée de lentilles d'argile avec des inclusions organiques de bois et de charbons de bois et des restes d'écrevisses blanches. Les datations réalisées sur des pieux retrouvés dans cette couche ont permis de la dater à 3670 BC.
- US 6 : cette couche principalement composée de matière organique, charbon de bois et un fragment céramique, présente une épaisseur de 5 à 11 cm. Elle correspond à la phase d'occupation la plus ancienne, datée à 3750 cal. BC.

Ces trois US ont fait l'objet d'un prélèvement en vue d'analyses paléoparasitologiques : 20 échantillons pour l'US 4 et 5, et 21 pour l'US 6. Une comparaison de l'assemblage parasitaire selon les différentes phases d'occupation peut donc être entreprise.

II.1.5 Les plaines de la Russie occidentale : le site de Serteya II

La vallée de la Dvina occidentale, localisée non loin de la frontière entre la Russie et la Biélorussie, se démarque par son fort potentiel archéologique connu depuis les années 1960, avec une fréquentation de la vallée par les populations passées quasi ininterrompue entre le Paléolithique et le Moyen-Âge (Kulkova et al., 2001 ; Mazurkevich et al., 2018). Avec une cinquantaine de sites recensés, dont celui de Serteya II, le Néolithique est très représenté.

Localisé au bord de la rivière Dvina (**Figure 22**), les conditions taphonomiques du site de Serteya II ont offert une excellente conservation du mobilier (lithique, céramique, organique...). Un panel diversifié d'analyses bio-archéologiques a alors été entrepris, dans le but de comprendre le rôle de l'influence culturelle et de l'économie agro-pastorale sur la dynamique de peuplement de la vallée. En effet, les populations ont conservé un mode de subsistance basée sur une économie de chasseurs-cueilleurs qui a perduré après le début de la néolithisation, malgré des contacts récurrents avec des populations agro-pastorales (Mazurkevich et al., 2018).

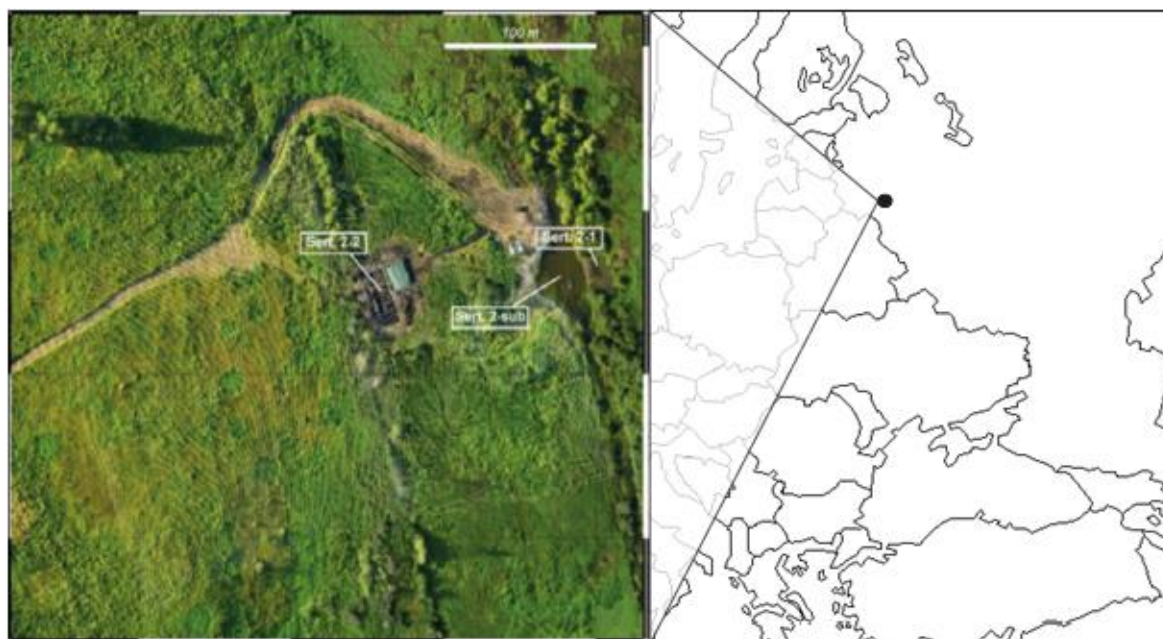


Figure 22 : Localisation des trois secteurs fouillés à Serteya II.

Les premières communautés agro-pastorales s’installent dans la vallée entre 2550 et 1950 BC avec la culture de Zhizhitskaya. Le poisson et l’élan représentent alors encore une part très importante de l’alimentation, avec peut être de timides traces de premières tentatives de domestication du sanglier. C’est dans cette optique que des prélèvements ont été effectués sur le site. Au cours de la fouille de Serteya II.1 en 2015, de nombreux coprolithes ont été mis au jour au sein d’une structure identifiée comme un enclos. L’assemblage faunique de cet enclos est largement dominé par des restes de sanglier.

Le but de l’analyse des coprolithes était de vérifier la présence de marqueurs parasitaires de suidés et donc de confirmer leurs origines biologiques. Un total de 15 échantillons a été étudié, dont trois prélèvements de sol et douze de coprolithes, permettant de vérifier une potentielle pollution du sédiment environnant par rapport aux échantillons de coprolithes, et inversement. Au cours de la campagne de fouille 2018, une nouvelle série d’échantillons, coprolithes et niveaux de sol, ont été prélevés (**Figure 23**). Ces échantillons sont stockés au Musée de l’Hermitage à Saint-Pétersbourg et seront analysés prochainement.



Figure 23 : Photos du secteur 2-2 en fouille sur le site de Serteya II (Cliché : C. Maicher).

II.1.6 Enceinte néolithique du nord de la France : le site de Passel

Le site de Passel correspond à une enceinte néolithique à 3 fossés ceinturant une butte et encerclé par le cours d'eau de la Divette et le paléochenal du Soyer (**Figure 24**). Bien que le site ne soit pas en contexte lacustre, cette situation particulière offre un environnement tourbeux et humide qui a permis une bonne conservation des vestiges archéologiques et des éléments organiques.

Des premiers sondages en 1998 dans les marais de la Divette (au sud du site de Passel) ont permis de découvrir du mobilier attribué à la période Néolithique. C'est au cours de fouilles menées en 2011 par S. Gaudefroy que l'enceinte du néolithique moyen (chasséen) a été mise au jour (Cayol, 2017). La palissade en bois de chêne y est très bien conservée, avec les traces d'outils de taille encore parfaitement visibles. Les trois fossés discontinus contiennent une quantité très importante de mobilier archéologique de nature variée. Les analyses dendrochronologiques estiment les dates d'abattages des bois entre 3895-3891 BC (Cayol, 2017). Cependant, le manque de corrélation possible entre les différentes phases de comblement des fossés rend l'évaluation de la durée totale d'occupation du site difficile.

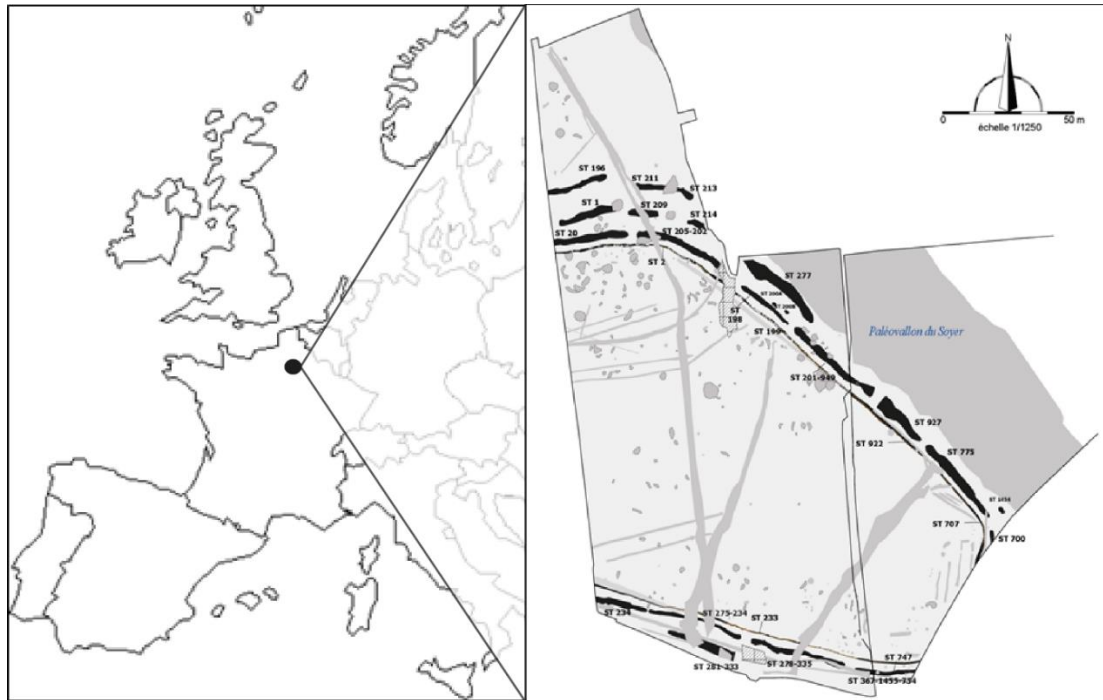


Figure 24 : Plan de fouille du site de Passel (DAO : N. Cayol).

Le mobilier, notamment la céramique et l'industrie lithique, appartient à deux cultures matérielles distinctes, le Chasséen septentrional et le Michelsberg. En effet, le site de Passel est localisé à la jonction des aires géographiques de ces cultures, qui sont caractérisées par l'établissement de grandes enceintes et une exploitation intensive des ressources naturelles environnantes. Le matériel retrouvé dans les fossés, comme des bucranes, perles et pendeloques, donne à ces zones de rejets un caractère ostentatoire et/ou cérémoniel. L'importance de ce site tient donc aussi au fait qu'il semble avoir été un haut lieu cérémoniel pour plusieurs villages des environs et pour plusieurs cultures matérielles.

Les trois fossés identifiés qui entourent l'enceinte sont discontinus et présentent une stratigraphie très complexe, avec alternance de phases de creusement, d'érosion, de dépôts, de curage et d'abandon. La chronologie de ces phases n'est pas bien connue et diffère selon les fossés, rendant leurs lectures très difficiles.

Un premier diagnostic paléoparasitologique a été mené en 2013 sur une série de 14 échantillons. Les résultats encourageants ont permis de donner suite à cette étude avec une nouvelle série étudiée de 14 échantillons. Au total, 28 échantillons ont pu être analysés, répartis dans 15 structures. L'analyse paléoparasitologique permet ici de mieux caractériser la nature des déchets retrouvés dans les fossés et ainsi mieux comprendre leurs organisations.

II.2. Méthodes d'extraction et de comptage des marqueurs parasitaires

II.2.1 Le protocole RHM

II.2.1.1 *Avantages et inconvénients*

Le protocole RHM, Réhydratation-Homogénéisation-Microtamisage (Dufour & Le Bailly, 2013), est une méthode d'extraction des œufs de vers gastro-intestinaux adaptée au matériel archéologique en vue d'analyses paléoparasitologiques. Elle fut mise au point au laboratoire de paléoparasitologie de Reims (UFR de Pharmacie, URCA, Prof. F. Bouchet), alors seul laboratoire d'étude des parasites anciens en France. Cette méthode « d'archéo-coprologie » consiste à concentrer les marqueurs parasitaires par tamisage pour permettre leur identification sous microscope optique. Ce protocole non-destructif et semi-sélectif permet donc un pré-tri des éléments à observer selon leurs tailles. Ainsi, grains de pollen, spores de champignons ou encore fragments de microfaune peuvent être conservés et observés après extraction, permettant d'avoir une image plus complète de la constitution de l'environnement immédiat dans lequel l'échantillon fut conservé et prélevé.

Cet aspect offre un premier aperçu du degré de conservation de l'échantillon. Cependant, une quantité trop importante d'éléments organiques peut gêner la lecture de manière considérable, ou encore rendre l'identification de certains marqueurs très difficile.

Néanmoins, des études en vue de comparer différentes méthodes d'extraction d'éléments organiques contenus dans les sédiments archéologiques, telle que celle utilisée en palynologie, ont permis de démontrer que le protocole standardisé RHM est le plus adapté pour les marqueurs parasitaires, d'un point de vue quantitatif et qualitatif (Dufour, 2015 ; Dufour and Le Bailly, 2013). Tous les échantillons étudiés dans ce travail de thèse ont été préparés selon cette méthode (**Figure 25**).




Microtamisage	Homogénéisation	Réhydratation
		
<p>passage dans la colonne de tamis à maille décroissante (315, 160, 50, 25 µm)</p> <p>conservation des refus de tamis de 50 et 25 µm</p>	<p>broyage entre mortier et pilon</p> <p>1 minute dans la cuve à ultra-sons (50-60 Hz)</p>	<p>5 g de sédiment dans :</p> <ul style="list-style-type: none"> - 50 ml de glycérol - 50 ml de phosphate-trisodique - quelques gouttes de formol <p>pendant 1 semaine</p>

Figure 25 : Récapitulatif des trois étapes du protocole RHM.

II.2.1.2 Description des trois phases du protocole RHM

II.2.1.2.1 La Réhydratation

Cette phase est essentielle lors d'étude de matériel ancien. Même en contexte lacustre ou humide, les niveaux de sol peuvent avoir subi des phases d'assèchement dues à la baisse du niveau des lacs ou aux battements des nappes phréatiques. Les œufs de parasites subissent des détériorations suite à ces variations de conditions taphonomiques au cours du temps. Ainsi, une réhydratation des marqueurs parasitaires permet d'améliorer de manière considérable leur identification.

Tout d'abord, 5 g de sédiment non sec sont placés dans un erlenmeyer, cette quantité étant suffisante en vue des analyses paléoparasitologiques⁴.

50 ml de glycérol à 5% et 50 ml de phosphate trisodique à 0,5% sont ajoutés au sédiment, pour être ensuite laissé à reposer pendant sept jours. Le phosphate trisodique a pour effet de rendre aux éléments organiques déshydratés leurs formes d'origine en altérant la perméabilité des membranes. Les tissus internes ne sont pas endommagés et les caractères de diagnose sont plus apparents. Pour une conservation sur une longue période, cette solution est davantage efficace à faible concentration, c'est pourquoi elle est diluée à 0,5% (Van Cleave & Ross, 1947). Le glycérol permet quant à lui d'ameublir le sédiment et de faciliter le passage de l'eau et l'action du phosphate trisodique. La phase de réhydratation est donc très importante car elle permet de séparer les œufs de la matière organique, pour une lecture au microscope plus aisée, et de leurs rendre formes, pour assurer une identification correcte.

II.2.1.2.2 L'Homogénéisation

Au cours de cette phase, l'échantillon est passé au mortier pendant le temps nécessaire à la pulvérisation des derniers agglomérats. À la suite de ce broyage, l'échantillon est placé dans une cuve à ultrasons à 50-60 Hz pendant une minute afin de finaliser la séparation des œufs de la matière organique et la mise en suspension des différents éléments de l'échantillon. Un passage plus long à la cuve à ultrasons pourrait engendrer des dommages sur les marqueurs parasitaires.

⁴ La quantité prélevée est dépendante de la masse d'échantillon disponible, celui-ci n'excédant pas toujours les 5g. Les prélèvements sont toujours réalisés dans l'optique de pouvoir effectuer des doublons.

II.2.1.2.3 Le Microtamisage

Ensuite, le broyat est tamisé au travers d'une colonne de tamis à mailles décroissantes de 315 μm , 160 μm , 50 μm et 25 μm , sous eau distillée. Les refus des tamis 315 μm et 160 μm ainsi que le premier jus (la fraction qui traverse l'ensemble de la colonne) ne sont pas conservés. En effet, la taille moyenne des œufs étant comprise entre 30 et 160 μm de long, pour 15 à 100 μm de large, ce sont les deux derniers tamis qui retiennent les éléments parasitaires recherchés.

Enfin, les refus de tamis de 50 μm et 25 μm sont placés et conservés dans des tubes à hémolyse préalablement étiquetés selon le nom de l'échantillon. Quelques gouttes d'une solution de formol à 10 % sont ajoutées au culot pour empêcher le développement de moisissure et donc une meilleure conservation des éléments organiques.

II.2.2 Le comptage des marqueurs parasitaires au microscope optique

La concentration et pré-sélection des œufs de parasites établies grâce au protocole RHM permet au lecteur de ne pas avoir à lire tout le culot des tubes, gain de temps non négligeable, tout en conservant un aperçu complet du cortège parasitaire contenu dans l'échantillon.

Les règles de comptage sont les mêmes pour chaque site et sont dépendantes de la positivité des échantillons. En effet, pour chaque fraction micrométrique, six lamelles sont lues quand l'échantillon est positif et quatre lorsqu'il est négatif. En somme, entre huit et douze lamelles peuvent être lues pour un échantillon, selon son contenu. Ces valeurs sont issues d'une étude méthodologique qui démontre que le maximum de biodiversité parasitaire est atteint grâce à ce nombre de lamelles lues (Dufour, 2015).

II.2.3 Limites de l'identification des marqueurs parasitaires en contexte archéologique

II.2.3.1 Les référentiels actuels

Les référentiels actuels sont à la base de nos analyses afin d'identifier les œufs retrouvés en contextes archéologiques, que ce soit à partir de la littérature ou bien de collections de référence. Le postulat de départ est donc que d'un point de vue morphologique et morphométrique, les œufs de parasites n'ont pas évolué de manière significative, ou du moins pas de manière

significative au cours du temps écoulé depuis leur enfouissement et pour les périodes que nous étudions. Pour l'identification des œufs, la paléoparasitologie est donc dépendante de l'état actuel de la recherche, c'est-à-dire de l'existence de descriptions très précises des œufs dans la littérature et de l'accessibilité à des collections de référence. Malgré toutes les données disponibles, médicales et vétérinaires, l'identification précise des œufs retrouvés en contexte archéologique n'est pas toujours permise.

II.2.3.2 La taphonomie

Comme pour tout objet ancien, la taphonomie est un facteur limitant dans l'identification des marqueurs parasitaires ; l'état de conservation des œufs est complètement dépendant du milieu sédimentaire dans lequel ils sont restés piégés. Une manière efficace de pallier ce problème serait une quantification des déformations dues à la taphonomie. Néanmoins le premier frein est qu'il existe très peu d'études à ce sujet et que leurs mises en place est difficile. À ce jour, seules deux études relatent de l'impact de la taphonomie sur les œufs de *Trichuris* (Confalonieri et al., 1985 ; Morrow et al., 2014) et une plus générale sur un ensemble de taxons préservés dans divers contextes archéologiques (Morrow et al., 2016). Ces études prometteuses mettent en avant l'importance de la quantification des altérations des œufs au cours du temps par la mise en évidence de l'impact des facteurs biotiques et abiotiques, notamment sur la morphométrie des marqueurs parasitaires. Etant donné que l'identification des taxons parasitaires se base essentiellement sur la taille des œufs, il est nécessaire de bien prendre en compte ces facteurs.

Les œufs de tous les parasites gastro-intestinaux semblent s'altérer de façon similaire face aux processus taphonomiques. L'usage de produits chimiques lors de la préparation des échantillons par exemple, réduit la taille des marqueurs parasitaires (Dufour, 2015). De plus, au cours des lectures des échantillons au microscope, il a été remarqué au sein de l'équipe de paléoparasitologie que l'état de conservation des œufs de parasites suit généralement celui des grains de pollen. L'analyse de la conservation des grains de pollen fossiles a débutée depuis plusieurs décennies dans le but d'améliorer les interprétations paléoécologiques (Martín-Closas & Gomez, 2004). Les processus mises en évidence sont d'origine biotique et abiotique, et peuvent être transposés, pour certains, aux œufs de parasite (

Tableau 2).

Tableau 2 : Processus taphonomiques pouvant affecter les œufs de parasite au cours du temps (d'après Martín-Closas and Gomez, 2004).

	Processus biostratinomiques	Facteurs favorisant la conservation	Effets
Biostratinomie	Comportement hydrodynamique	Entrée dans le système aquatique	taux de sédimentation élevé, \searrow [O ₂]
		Piégeage	sur les rives : rétention, sélection positive
		Sédimentation	lac : conditionnées par la stratification et les [O ₂]
	Humidification		selon facteurs climatiques : aride, chaud, argile : \searrow décomposition ; humide, chaud : \nearrow décomposition
	Enfouissement		rapide : \nearrow préservation (sous réserve de remobilisation du sédiment)
	Caractérisation de l'autochtonie / allochtonie		difficile à définir en contexte ancien
Diagenèse fossile	Compression		dépend de la vitesse d'ensevelissement, conditions climatiques et sédimentaires
	Minéralisations		dépend du contexte sédimentaire
	Préservation duripartique	Parois de chitine	mauvaise préservation de la chitine dans les milieux \nearrow [O ₂], \nearrow pressions, \nearrow température

Finalement, ce sont surtout les facteurs abiotiques qui conditionnent la présence, l'altération ou l'absence des marqueurs parasitaires. Même en contexte lacustre ou de zones humides, où les conditions environnementales sont les plus adéquats à la bonne conservation des éléments organiques (Damuth et al., 1992), les propriétés physico-chimiques du milieu (pH, concentration en oxygène ou température) sont déterminantes pour la préservation des vestiges archéologiques.

Dans ce corpus, nous considérons que les processus taphonomiques présents dans les différents sites étudiés sont analogues, dans la mesure où ils correspondent tous à des sites de bords de lac et/ou de zones humides. De plus, au sein d'un site qui présente un contexte sédimentaire homogène sur l'ensemble de ses phases d'occupation, l'intervalle de temps écoulé entre le dépôt de deux couches archéologiques est négligeable si l'on considère le temps nécessaire à la mise en place des processus taphonomiques. Les données présentées dans ce corpus sont comparables.

II.2.3.3 Evolution des taxons parasitaires

Même si les déformations causées par la taphonomie peuvent être observées et quantifiées, comment différencier les modifications engendrées par les processus taphonomiques des variations dues à l'évolution même des taxons ? De manière générale, les œufs présentent des tailles différentes en fonction de leur degré de maturité, c'est-à-dire de leurs stades de

développement intra-utérin. Les œufs de certains parasites, comme *Fasciola*, présentent des tailles différentes non seulement en fonction de l'espèce hôte, mais aussi de la taille de celle-ci (Valero et al., 2001a), de la taille de l'utérus du parasite femelle ou encore l'altitude à laquelle se trouve l'hôte parasité (Valero et al., 2001b).

En l'état actuel de la recherche, par simple observation microscopique, il n'est pas possible de définir si des variations morphologiques observées pour des œufs d'une même espèce correspondent à des déformations dues aux processus taphonomiques ou alors à des variations réelles avec une véritable valeur évolutive et adaptative. Il n'est donc pas encore possible de différencier les modifications dues aux processus taphonomiques des phénomènes d'évolution-développement par simple observation des œufs.

II.2.3.4 Origine biologique des parasites

Dans cette optique, connaître l'origine biologique des échantillons, c'est-à-dire l'hôte définitif à l'origine de l'échantillon, peut être un paramètre déterminant dans l'identification des taxons. Comme nous l'avons vu plus haut, les processus taphonomiques peuvent entraîner des modifications de la forme et de la taille des œufs, les critères de diagnoses basées sur la morphométrie s'avérant alors moins pertinents. Connaître l'origine biologique des échantillons permet une identification plus sûre des parasites. Ceci ne peut se faire qu'en étroite collaboration avec l'archéologue et il est également essentiel de coupler les analyses paléoparasitologiques avec d'autres études comme l'archéozoologie ou la génétique. Des prélèvements de contrôle sont néanmoins nécessaires, notamment lors d'étude de sépultures, afin de vérifier si l'éventuelle positivité des échantillons n'est pas le résultat d'un apport exogène d'œufs de parasites dans la structure étudiée.

II.2.3.5 Domestication et changements d'hôtes

Une autre question implicite à la problématique de l'étude des parasites au Néolithique est l'évolution de la relation hôte-parasite, avec la question sous-jacente de la transition sauvage/domestique des animaux. En effet, cette période est marquée par le passage d'un mode de vie chasseur-cueilleur, avec un rapport à l'environnement plutôt opportuniste, vers une économie de subsistance plus pérenne et donc une volonté de maîtriser et de contrôler son environnement et notamment les ressources alimentaires. La domestication a considérablement augmenté la promiscuité entre l'homme et l'animal, avec un changement de rapport vis-à-vis

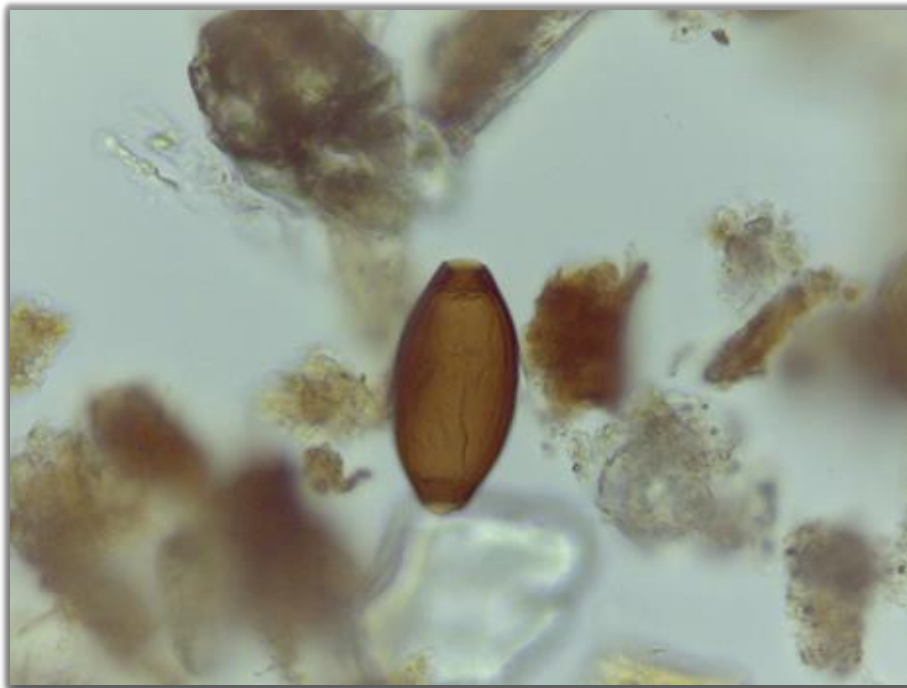
de son environnement. La plupart des helminthiases étant d'origine zoonotiques (Horwitz & Smith, 2000 ; Robertson et al., 2000), la domestication devient donc un vecteur important de transmission de parasitose, ainsi que le moteur de changement d'hôte dans les complexes homme/animaux. En parallèle, la domestication a impliqué une sélection des individus probablement en vue d'une facilité de maîtrise. Cette sélection a entraîné une diminution de la taille de certains animaux domestiqués, comme cela a pu être observé chez le bœuf au cours du Néolithique (Manning et al., 2015). Tout ceci amène à des questions fondamentales :

- dans quel sens se sont effectués les potentiels changements d'hôtes ? De l'animal vers l'homme ou de l'homme vers l'animal ?
- quelle est l'influence d'un changement d'hôte sur le parasite ? Dans quelle mesure les caractéristiques des œufs peuvent être affectées ?
- quelles sont les conséquences de la diminution de la taille des animaux domestiques et donc de la taille des hôtes sur les œufs de parasites, et comment quantifier les variations de taille des œufs en fonction de la taille des hôtes ?

Ces questions sont des pistes pour essayer de mieux appréhender la question de la coévolution hôte/parasite par le passé, et ainsi mieux intégrer les données paléoparasitologiques à l'archéologie.

Malgré tous ces écueils, le nombre de données disponibles en paléoparasitologie est considérable et permet d'assurer une certaine continuité dans le temps et l'espace. Il est important que le spécialiste soit conscient de tous ces biais potentiels afin de ne pas surinterpréter ses données. En 2017, un « point » sur l'état de la recherche mondiale en paléoparasitologie a été établi afin de préconiser une harmonisation dans l'acquisition des données ainsi que de leurs traitements (Reinhard, 2017). Ces recommandations sont nécessaires à l'avenir afin de se prévenir des différents biais évoqués plus haut.

Partie III. Résultats des analyses paléoparasitologiques



Œuf du Trichuris du site de Zug-Riedmatt. Cliché : C. Maicher.

Cette partie présente en premier lieu les différents taxons parasitaires, leurs descriptions morphologiques, leurs cycles biologiques ainsi que leurs pathogénicités.

Les résultats des analyses paléoparasitologiques réalisées sur chaque site du corpus sont ensuite détaillés. Leurs présentations suivent la trame suivante :

- tout d'abord une énumération des taxons présents et leurs implications au niveau des régimes alimentaires des habitants, ainsi que les voies de contamination ;
- ensuite, les données paléoparasitologiques sont comparées aux données archéologiques. Pour cela, l'outil privilégié afin de mener à bien ces corrélations est le Système d'Information Géographique (SIG).

Bien que les SIG soient utilisés en archéologie depuis les années 1990 (Conolly & Lake, 2006), cette approche n'a encore jamais été exploitée en paléoparasitologie. De ce fait, de nouvelles interprétations peuvent être faites sur la gestion des déchets et l'organisation des villages via la spatialisation des données paléoparasitologiques. C'est ce qui a été fait ici pour deux sites dont le nombre d'échantillons disponibles étaient suffisants afin d'entreprendre des modélisations.

III.1 Taxons identifiés par les lectures microscopiques

Les taxons recensés dans les différents sites étudiés au cours de cette thèse sont reportés dans le **Tableau 3**⁵. Quatre d'entre eux sont recensés quasi systématiquement : *Trichuris*, *Diphyllobothrium*, *Fasciola* et *Paramphistomum* ; les plus rares sont *Dioctophyma* et *Macracanthorhynchus*. Les sites suisses de Zurich-Parkhaus Opéra et Zug-Riedmatt présentent la plus grande richesse taxonomique, ce qui est très probablement dû au nombre important d'échantillons analysés.

Le **Tableau 4** présente les différentes espèces parasites retrouvées. Il permet d'avoir une vision synthétique des hôtes intermédiaires (HI) et définitifs (HD), les modes de contamination ainsi que les pathologies associées, humaines et animales, de ces différents taxons. Les cycles biologiques de chaque taxon sont développés d'avantage dans cette section.

⁵ Le Tableau 3 ne reporte que les taxons parasitaires déterminés par la microscopie et non ceux identifiés par analyse de l'ADN ancien.

Tableau 3 : Tableau de présence/absence des taxons parasites sur les sites du corpus. X : présence ; - : absence (ZR : Zug-Riedmatt ; Zurich : Zurich-Parkhaus Opéra ; WR : Weyregg II). A noter que *Enterobius* n'a été identifié que par analyse ADN. Les * indiquent les sites qui ne sont pas localisés en bord de lac.

Site	Lac	Culture	Date (BC)	<i>Trichuris</i>	<i>Diocophyllum</i>	<i>Ascaris</i>	<i>Capillaria poncque</i>	<i>Capillaria réticulée</i>	<i>Enterobius</i>	<i>Fasciola</i>	<i>Paramphistomum</i>	<i>Dicrocoelium</i>	<i>Echinostoma</i>	<i>Diphyllobothrium</i>	<i>Taenia / Echinococcus</i>	<i>Macracanthorhynchus</i>
Serteya II*	-	Zhizhitskaya	2550-1950	X	-	X	X	-	X	-	-	-	X	-	-	-
ZR3	Zug	Horgen	3135-3090	-	X	-	-	-	X	X	-	-	X	-	-	-
ZR2	Zug	Horgen	3190-3155	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	-	-	-
ZR1	Zug	Horgen	3230-3180	-	X	-	X	-	X	X	X	X	X	-	-	-
Zurich	Zurich	Horgen	3176-3153	-	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	-	-
WR4	Attersee	Mondsee	3550	-	X	X	-	-	X	X	X	-	X	-	-	-
WR5	Attersee	Mondsee	3670	-	-	-	-	-	X	X	X	-	X	-	-	-
WR6	Attersee	Mondsee	3750	-	X	-	-	-	X	X	X	-	X	-	-	-
Passel*	-	Chasseen sep.	4200-3800	-	-	X	-	-	-	X	X	-	-	X	X	X
La Draga	Banyoles	Cardial	5300-5100	-	X	X	X	X	-	X	-	-	X	X	X	X

Tableau 4 : Récapitulatif des espèces, hôtes intermédiaires (HI), hôtes définitifs (HD) modes de contaminations et pathologies associées aux parasites retrouvés. (Mamm. : Mammifères ; Conso. : Consommation).

Classe	Genre	Espèce	HI 1	HI 2	HD	Mode de transmission	Pathologies humaines	Pathologies vétérinaires	
Nématodes	<i>Trichuris</i>	<i>T. trichiura</i>	-	-	Homme	Direct (Péril fécal)	Asymptomatique (douleurs abdominales en cas de surinfestation)	-	
		<i>T. suis</i>	-	-	Suidés	Direct (Péril fécal)	-	Douleurs, diarrhées, anémies	
		<i>T. ovis</i>	-	-	Ovins	Direct (Péril fécal)	-	Douleurs, diarrhées, anémies	
		<i>T. vulpis</i>	-	-	Canidés	Direct (Péril fécal)	-	Douleurs, diarrhées, anémies	
	<i>Ascaris</i>	<i>A. lumbricooides</i> / <i>A. suum</i>	-	-	Homme/Porc	Direct (Péril fécal)	Nausées, vomissements, douleurs abdominales, occlusions intestinales	Nausées, vomissements, douleurs abdominales, occlusions intestinales	
		Morphotype <i>Capillaria</i>	-	-	-	-	Asymptomatique à sévère selon les espèces	Asymptomatique à sévère selon les espèces	
	<i>Diocotylhyma</i>	<i>D. renale</i>	Annélide Oligochète	Poisson / Batraciens	Mamm. Ichtyophage	Conso. poisson cru, mal cuit, insuffisamment fumé	Dysurie, péritonite, insuffisante rénale, décès si non-traitement	Dysurie, péritonite, insuffisante rénale, décès si non-traitement	
			-	-	Homme	Direct	Pruir anal et troubles neurologiques	-	
	<i>Enterobius</i>			-	-	Homme	Direct		

Classe	Genre	Espèce	HI 1	HI 2	HD	Mode de transmission	Pathologies humaines	Pathologies vétérinaires
Trématodes	<i>Fasciola</i>	<i>F. hepatica</i>	Gastéropode aquatique	-	Ruminants/ Homme	Conso. Végétaux non lavés / eau souillée	Hépatites, cholangiocystites	Cirrhose, fibrose hépatique, anémie
		<i>F. gigantica</i>	Gastéropode aquatique	-	Ruminants/ Homme	Conso. Végétaux non lavés / eau souillée	Hépatites, cholangiocystites	Cirrhose, fibrose hépatique, anémie
	<i>Paramphistomum</i>	<i>P. cervi</i>	Gastéropode aquatique	-	Ruminants	Conso. Végétaux non lavés	-	Diarrhées, cirrhoses, hémorragies hépatiques
	<i>Echinostoma</i>	-	Gastéropode aquatique	?	Poissons, Amphibiens, Rats, Porc	Conso. Gastéropode infesté	Asymptomatique à sévère selon les espèces	Asymptomatique à sévère selon les espèces
	<i>Dicrocoelium</i>	<i>D. dendriticum</i>	Fourmi	-	Ruminants	Conso. Abats contaminés	-	Amalgissements, diarrhées, anémie. Décès si sur-infestation
Cestodes	<i>Diphyllobothrium</i>	-	Copépode	Poisson	Mamm. Ichtyophage	Conso. poisson cru, mal cuit, insuffisamment fumé	Duodénites, anémie, carences vit. B12	Duodénites, anémie, carences vit. B13
		<i>T. solium</i>	Porc	-	Mamm. Carnivore	Conso. Viande crue, mal cuite, insuffisamment fumée	Troubles de l'appétit et neurologiques, prurit anal	Troubles de l'appétit, prurit anal
	<i>Taenia</i>	<i>T. saginata</i>	Bœuf	-	Mamm. Carnivore	Conso. Viande crue, mal cuite, insuffisamment fumée	Troubles de l'appétit et neurologiques, prurit anal, hydatidose	Troubles de l'appétit, prurit anal
	<i>Echinococcus</i>	<i>E. multilocularis</i>	Herbivores	-	Mamm. Carnivore	Conso. Végétaux non lavés	Tumeurs	Hydatidoses
		<i>E. granulosus</i>	Herbivores	-	Mamm. Carnivore	Conso. Végétaux non lavés	Hydatidoses, tumeurs	Hydatidoses
Acanthocéphales	<i>Macracanthorhynchus</i>	<i>M. hirudinaceus</i>	Coléoptère	-	Suidés	Conso, coléoptère infesté	-	Formation de nodules pariétaux

III.1.1 La classe des nématodes

Les nématodes, vers ronds non-segmentés, contribuent à une part très importante de la biodiversité globale. Présents dans tous les milieux, la majorité correspond à des formes libres, non parasitaires. Les formes parasitaires peuvent infester la quasi-totalité des organes, notamment l'appareil gastro-intestinal de l'organisme hôte (Euzéby, 2008). Sur les sites étudiés ici, c'est la classe la mieux représentée, en terme de richesse taxonomique et en quantité de marqueurs.

Cinq taxons ont été identifiés : *Trichuris*, *Ascaris*, *Diocotophyma renale*, *Enterobius vermicularis* et le morphotype *Capillaria*.

III.1.1.1 *Trichuris* sp. (Roederer, 1761)

De nombreuses espèces de *Trichuris* existent et leurs œufs, qui présentent tous une morphologie en « citron », sont fortement similaires. La présence de bouchons muqueux à chaque extrémité leur confèrent une meilleure adhérence aux substrats (sols, poils d'animaux,...) grâce auxquels ils peuvent être propagés. Il s'agit d'un parasite cosmopolite et ubiquiste présent chez de nombreux animaux, parmi lesquels les mammifères, à l'exception des équidés. Les tailles peuvent varier selon les espèces, de 50 µm de long (pour les plus petits, comme *T. trichiura* ou *T. suis*, respectivement parasites de l'homme et du porc) jusqu'à 90 µm (pour les plus grands, comme *T. vulpis* ou *T. ovis*, respectivement parasites des canidés et des herbivores), sur 22 jusqu'à 42 µm de large. Il est cependant important de noter que des contaminations croisées peuvent survenir. Sur tous les œufs observés ici, la coque est lisse et présente une épaisseur moyenne de 2,5 µm (**Figure 26A**).

Le cycle biologique des parasites appartenant au genre *Trichuris* est monoxène⁶. Le ver adulte est présent dans les intestins de son hôte, où la femelle pond des œufs qui seront évacués dans le milieu extérieur via les selles. Après une période de maturation dans le sol obligatoire afin de devenir infestant, les œufs sont ingérés involontairement par l'hôte définitif, par ingestion d'aliments souillés, d'eau polluée ou par géophagie accidentelle (mains ou aliments sales). La larve hématophage se développe alors dans l'intestin et se fixe dans la région caecale pour atteindre son stade adulte après cinq mues successives. La taille des vers adultes ne varie

⁶ Cycle biologique d'un parasite ne comportant qu'un seul hôte.

pas entre mâles et femelles mais selon les espèces : de 30 mm de long pour les plus petits à 80 mm pour les plus grands (Kaufmann, 1996 ; Soulsby, 1982).

Chez l'homme, la trichocéphalose (ou trichuriose) est due à l'espèce *Trichuris trichiura*. En raison de son cycle direct à transmission orale-fécale, la trichocéphalose de l'homme est la conséquence d'une mauvaise hygiène corporelle, aussi appelé « péril fécal » (Nozais, 1998). Elle peut aussi être liée à l'utilisation de matières fécales sur les cultures comme engrais et à une mauvaise gestion des déchets fécaux (Euzéby, 2002 ; Nozais, 1998). Cette parasitose est généralement asymptomatique, avec des possibles états de fatigue, anémies et troubles colitiques en cas d'hyperinfestation.

Chez les autres mammifères, elle est généralement bénigne, mais peut entraîner des diarrhées, anémies voire anorexies en cas d'hyperinfestation, pouvant engendrer une diminution des performances zootechniques.

III.1.1.2 *Ascaris* sp. (Linné, 1758)

Parmi les œufs recensés sur les sites étudiés, le genre *Ascaris* a été identifié à plusieurs reprises. Ils possèdent une forme ovoïde avec une coque externe mamelonnée caractéristique (**Figure 26B**). Les tailles des œufs sont variables et oscillent entre 45-75 µm de long sur 35-60 µm de large. Ce genre comprend deux espèces, l'espèce humaine *A. lumbricoides* et l'espèce porcine *A. suum*. Toutefois, la simple observation microscopique ne suffit pas à les différencier. De plus, l'existence de deux espèces distinctes est remise en question par des études de biologie moléculaire récentes (Leles et al. , 2012).

Quelle que soit la réalité de cette distinction, le cycle biologique est toujours monoxène et identique pour les deux espèces citées plus haut. Les vers femelles adultes localisés dans les intestins de l'hôte produisent les œufs qui sont alors rejetés dans le milieu extérieur par les voies naturelles. Après une période de maturation sur le sol, dont la durée varie en fonction des conditions de température et d'humidité, une larve infestante se développe dans les œufs. Ils sont ingérés suivant les mêmes modalités que pour le trichocéphale (aliments ou eau souillés, géophagie). La notion de « péril fécal » est donc valable pour *Ascaris* et traduit également de mauvaises conditions d'hygiène. La larve est ensuite libérée dans le tube digestif. Elle entreprend alors une migration, tout d'abord dans le foie, puis va jusqu'au cœur droit via la veine sus-hépatique, et passe dans les poumons au travers du système vasculaire. Une fois dans les bronches, la larve est expectorée et libérée dans le pharynx où elle repasse dans le tube digestif par déglutition. Elle atteint finalement l'intestin grêle où elle se fixe. Au cours de sa

migration, la larve subit plusieurs mues et se transforme en adulte une fois fixée dans l'intestin grêle. La taille des vers adultes varie en fonction de leurs sexes, entre 12 et 17 cm de long pour le mâle et 20 et 25 cm de long pour la femelle (Soulsby, 1982 ; Taylor et al., 2007).

Chez l'homme, l'ascaridiose se manifeste en deux étapes. La première est celle de la migration de la larve dans les poumons, ce qui peut entraîner des fortes toux accompagnées de crachats avec parfois une dyspnée, aussi appelé syndrome de Löffler (Lamberton & Jourdan, 2015). La seconde étape correspond à la présence du ver adulte dans l'intestin grêle, caractérisée par des troubles digestifs, des diarrhées accompagnées de douleurs abdominales et des nausées. Des occlusions intestinales surviennent si l'infestation est massive. Chez le porc, l'ascaridiose est plus sévère chez les juvéniles, où la migration des larves dans les poumons peut entraîner fièvres, abattements et anorexies. La présence du ver adulte dans l'intestin grêle provoque des inflammations intestinales ainsi que de l'anémie.

III.1.1.3 Morphotype *Capillaria*

Les œufs de *Capillaria* sont souvent mis en évidence mais leur identification est généralement problématique. Les contraintes du contexte archéologique, comme la taphonomie ou les difficultés de caractérisation de l'origine biologique, couplés à des descriptions lacunaires des œufs dans la littérature, ne nous permet pas d'aller plus en avant dans les déterminations que le rang générique, voire de la famille. C'est pourquoi dans ce manuscrit, le terme de morphotype est utilisé afin de décrire les œufs présentant un phénotype proche de celui des œufs de *Capillaria* rencontrés actuellement. Ainsi, plusieurs genres, qui sont des genres synonymes ou distincts, sont compris dans ce terme morphotype : *Capillaria*, *Calodium*, *Eucoleus* ou encore *Aoconthea*, (Euzéby, 2008). Bien que séparés phylogénétiquement, les œufs du morphotype *Capillaria* sont toujours en forme de citron avec des tailles variables selon les espèces. Ils se différencient de ceux du genre *Trichuris* par une ornementation plus ou moins marquée sur la coque extérieure, des bouchons polaires moins saillants et des bords moins convexes (Nozais et al., 1996). Parmi toutes les espèces de *Capillaria* recensées, seules trois sont régulièrement rencontrées chez l'homme : *C. philippensis*, *C. hepatica* et *C. aerophila* (Ash and Orihel, 2007 ; Nozais et al., 1996). Les œufs de ces espèces présentent des formes et des ornementations bien particulières, une forme de « cacahuète » pour le premier et une ornementation épaisse et radiée pour le second, permettant de bien les identifier. Aucun de ces trois taxons n'a pu être identifié pour le moment pour la période Néolithique.

Cependant, même si l'espèce ne peut être définie, nous essayons tout de même de tirer quelques conclusions de la présence de ce parasite. Sur tous les sites étudiés, les œufs de morphotype *Capillaria* ont été subdivisés en deux grands groupes : le morphotype « réticulé » (**Figure 26C**) et le morphotype « ponctué » (**Figure 26D**), en fonction des différentes ornementsations de la coque. Cette distinction n'a aucune valeur phylogénique. Néanmoins, cette nomenclature, au-delà de l'aspect pratique, est nécessaire ici en raison du manque de données disponibles. Ainsi, aucun des œufs retrouvés ne peut être affilié à une espèce humaine et semblent donc tous correspondre à des parasites animaux.

Tous les morphotypes de *Capillaria* retrouvés sont présentés dans l'**Annexe 1**.

III.1.1.4 *Dioctophyma renale* (Goeze, 1782)

Sur deux des sites étudiés ici, des œufs appartenant au genre *Dioctophyma* ont pu être identifiés. Ce genre n'est représenté que par une seule espèce, *Dioctophyma renale*, dont les œufs présentent une coque très caractéristique, épaisse, pourvue de dépressions polygonales, avec deux bouchons polaires discrets (**Figure 26E**). Leurs tailles oscillent entre 62 et 75 µm de long sur 36 à 53 µm de large (Pedrassani et al., 2009).

Le cycle de *Dioctophyma renale* est hétéroxène⁷, à un hôte intermédiaire et un hôte définitif, avec éventuellement un hôte paraténique, ou hôte de transit⁸. Le ver adulte est localisé dans les reins (le plus souvent dans le rein gauche) de l'hôte définitif, un mammifère ichtyophage, où il expulse ses œufs dans le milieu extérieur via les urines. L'hôte intermédiaire est un annélide oligochète, souvent du genre *Lumbriculus*. Il doit être ingéré par l'hôte définitif afin de terminer son cycle évolutif, mais peut également être consommé par des poissons d'eau douce ou des batraciens qui serviront alors d'hôte paraténique, c'est-à-dire un hôte chez lequel la larve du parasite ne subira pas d'évolution. C'est alors par consommation de cet hôte paraténique que l'hôte définitif se contamine. Le ver adulte est généralement retrouvé dans le système urinaire de mammifère carnivore tel que les canidés, félidés et mustélidés (Measures, 2008). L'homme peut également être infesté même si les mentions sont beaucoup plus sporadiques puisqu'il correspond à un hôte définitif accidentel (Acha and Szyfres, 2005 ; Li et al., 2010). La larve va

⁷ Cycle biologique comportant un ou plusieurs hôtes intermédiaires et un hôte définitif. Dans le cas de *Dioctophyma renale*, le cycle est dit dixène puisqu'il nécessite un HI et un HD.

⁸ Hôte intermédiaire anormal dans le cycle évolutif du parasite. Chez un hôte paraténique, la larve n'est pas détruite et s'enkyste dans les tissus. La reprise du cycle n'est possible que par ingestion de cet hôte par un hôte obligatoire du parasite en question (Euzéby, 2008).

alors migrer jusqu'au rein où elle atteindra sa forme adulte en passant successivement par l'estomac, la cavité péritonéale et le foie.

Les signes cliniques de la diocetophymose sont essentiellement dus à la présence du ver dans les reins et peuvent provoquer une hématurie, pyurie, colique néphrétique et dysurie (Soulsby, 1982 ; Taylor et al., 2007).

III.1.1.5 *Enterobius vermicularis* (Linné, 1758)

Sur tous les sites étudiés, seul le site de La Draga a permis d'identifier la présence de ce parasite grâce à l'analyse ADN (Côté, 2015 ; Côté et al., 2016), ce qui en constitue la plus ancienne mention pour l'Europe. En effet, ce taxon est régulièrement mis en évidence sur le continent américain. Les plus anciennes mentions remontent à 4000 à 2000 BC, mais les incertitudes de datations ne permettent pas d'être plus précis (Gonçalves et al., 2003). Concernant l'Ancien Monde, c'est en Iran que les plus anciens marqueurs d'*E. vermicularis*, œufs et ADN, ont été retrouvés dans les mines de sel de Chehrabad, datées de 500 BC – 500 AD (Côté et al., 2016 ; Nezamabadi et al., 2013). Ce taxon est rare en Europe en contexte archéologique et les œufs sont toujours retrouvés en faible quantité. Ceci est probablement dû en partie à la fragilité de la coque de ce parasite, ne permettant pas une forte résistance face aux processus taphonomiques.

Les œufs sont ovoïdes et asymétrique avec une coque très fine et des tailles moyennes de 50-60 µm de long sur 20-32 µm de large (**Figure 26F**).

Enterobius vermicularis est un parasite strictement humain à cycle biologique monoxène. Le ver adulte est localisé dans les intestins de l'hôte. Les femelles gravides migrent vers la marge anale où elles vont expulser les œufs, entraînant de fortes démangeaisons et ainsi une auto-infestation par ingestion accidentelle. Une transmission inter-individus peut survenir en cas de mauvaise hygiène corporelle. Néanmoins la notion de « péril fécal » est ici discutée puisque les œufs ne sont pas émis dans le milieu extérieur par les selles.

L'oxyurose se manifeste par un prurit anal (Ash & Orihel, 2007).

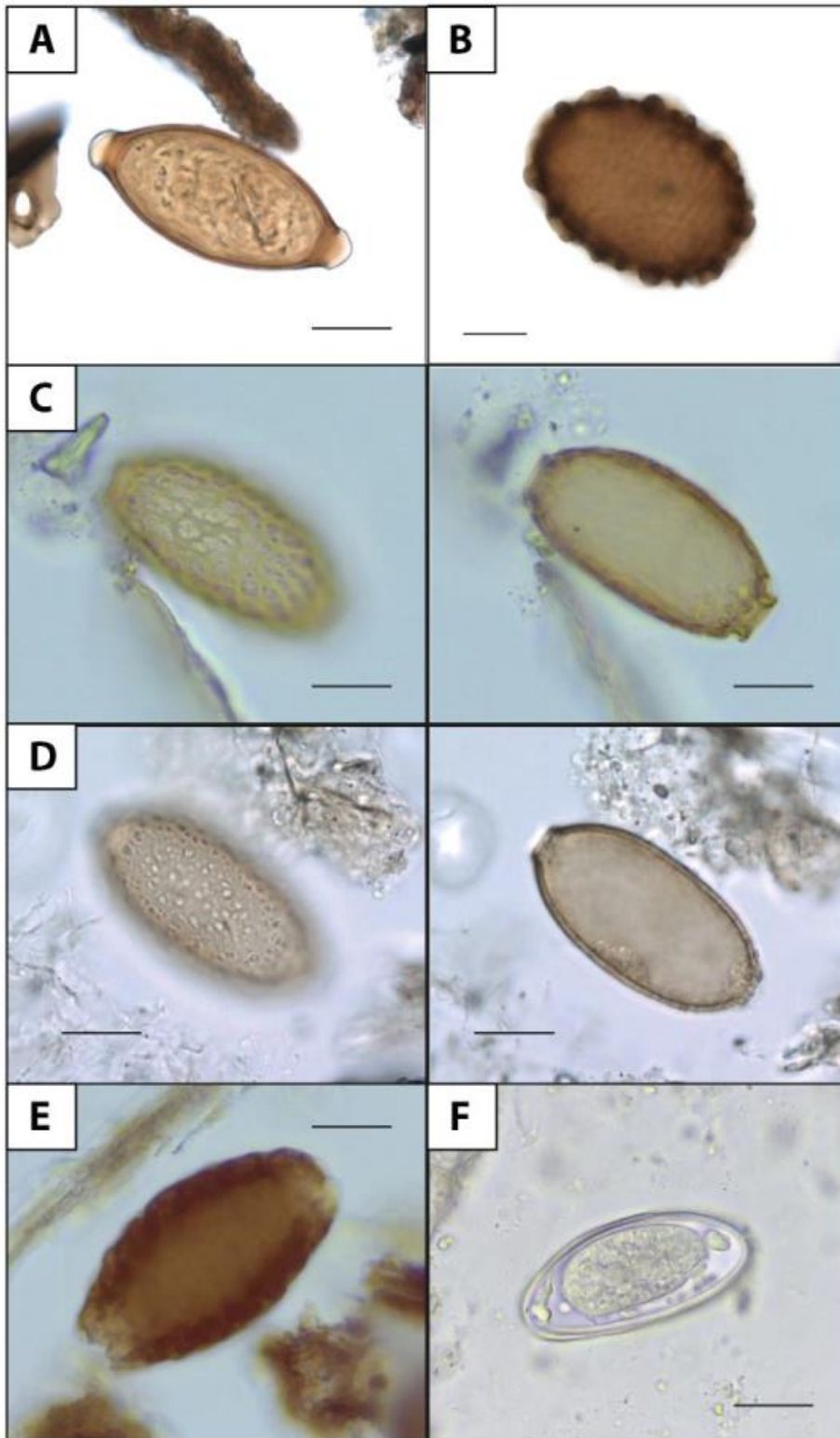


Figure 26 : Photos des œufs de nématodes retrouvés sur les sites étudiés. A : *Trichuris* (La Draga P260) ; B : *Ascaris* (ZPO P10754) ; C : *Capillaria* morphotype « réticulé » (Passel P14), à droite : détail de la coque, à gauche : vue en coupe ; D : *Capillaria* morphotype « ponctué » (Passel P11), à droite : détail de la coque, à gauche : vue en coupe ; E : *Diocotophyma renale* (Zug-Riedmatt P5) ; F : *Enterobius vermicularis* (échantillon de la collection de référence). Pour toutes les photos, la barre d'échelle est de 20 µm.

III.1.2 La classe des cestodes

Les cestodes, de la classe des plathelminthes (vers plats), sont caractérisés par un corps plat allongé constitué de segments appelés proglottis. Ils sont hermaphrodites et possèdent un cycle dixène ou trixène selon les espèces. Parasites de vertébrés, leur répartition est mondiale et leur présence est bien souvent liée à des comportements alimentaires amenant à l'infestation.

Dans ce corpus, deux taxons ont pu être observés : *Diphyllobothrium* sp. et *Taenia* sp. / *Echinococcus* sp.

III.1.2.1 *Diphyllobothrium* sp. (Cobbold, 1858)

Les œufs de *Diphyllobothrium* sont ovalaires, operculés et présentent parfois une légère asymétrie. À l'opposé de l'opercule se trouve un épaississement de la paroi appelé mucron, mais celui-ci n'est pas toujours visible. Ils mesurent en moyenne de 50 à 75 µm de long pour 60 à 70 µm de large, selon les espèces. La coque est peu épaisse et peut présenter une ponctuation plus ou moins marquée. Deux types sont alors définis, une forme lisse (**Figure 27A**) et une forme ponctuée (**Figure 27B**). Les œufs de type lisse pourraient correspondre à des espèces présentes chez des poissons d'eau douce, comme *D. latum* ou *D. dentriticum* alors que les formes ponctuées se rapproche d'espèces présentes chez les poissons marins, telles que *D. lanceolatum*, *D. alascense* ou encore *D. cordatum* (Le Bailly, 2005). Cependant, des analyses génétiques sont nécessaires pour valider ces distinctions, c'est pourquoi elles ne seront pas prises en compte tout au long de ce travail.

Chez tous les représentants du genre *Diphyllobothrium*, le cycle est hétéroxène à deux hôtes intermédiaires et un hôte définitif. Les œufs sont émis par les vers adultes logés dans l'intestin grêle de l'hôte définitif. Le coracidium (embryon hexacante cilié) est libéré après maturation qui doit nécessairement se dérouler en milieu aquatique. Il est alors ingéré par un copépode d'eau douce où il va évoluer en larve procercoïde. Suite à une maturation d'environ deux semaines, le copépode infesté est alors ingéré à son tour par un poisson. Ainsi, la larve subie une nouvelle évolution en larve plérocercioïde, qui se développe dans les tissus du poisson. Il s'agit de la forme infestante pour le mammifère ichtyophage hôte définitif. L'adulte se développe à partir de cette larve après ingestion de poisson parasité cru, peu cuit, fumé ou salé. Le ver adulte peut mesurer entre 2 et 12 m de long (Ash and Orihel, 2007 ; Soulsby, 1982 ; Taylor et al., 2007).

L'hôte définitif correspond à un mammifère ichtyophage, comprenant l'homme. Les pathologies associées, chez tous les hôtes définitifs, correspondent à des nausées, douleurs abdominales, diarrhées et troubles de l'appétit, accompagnés parfois d'une anémie. Le polyparasitisme, présence de plusieurs vers qui cohabitent au sein d'un même organisme hôte, est fréquent.

Actuellement, ce parasite est encore bien représenté dans les régions subalpines ce qui est probablement dû à l'augmentation du rejet de déchets dans les lacs (Dorny et al., 2009), même si un recul de la bothriocéphalose humaine est observé depuis quelques années (Dupouy-Camet & Yera, 2015).

III.1.2.2 *Taenia* sp. (Linné, 1758) / *Echinococcus* sp. (Rudolphi, 1801)

Ces taxons, qui appartiennent tous deux à la famille des Taeniidae, ne sont pas différenciables par l'examen microscopique seul. En effet, la forme de dissémination de ces parasites retrouvés en contextes archéologiques correspond aux embryophores. Il s'agit de l'œuf démunie de sa membrane extérieure qui est trop fragile pour résister aux conditions taphonomiques. Par abus de langage, le terme œuf est souvent utilisé pour désigner ces embryophores. Ils sont ellipsoïdes à arrondis, de taille moyenne de 35 à 40 µm de long pour 30 à 35 µm de large pour les *Taenia*, et de 30 à 35 µm de diamètre pour les *Echinococcus*. La paroi de l'embryophore est très épaisse et présente une striation radiale remarquable et caractéristique (**Figure 27C**). La morphologie des embryophores ainsi que les tailles associées sont trop semblables pour être discriminantes. C'est pourquoi, dans cette section, ténias et échinocoques seront décrits successivement avec leurs cycles et pathologies respectives.

Ces deux taxons sont présents à l'état adulte chez des mammifères carnivores (canidés, félidés, mustélidés,...). Chez l'homme, il existe deux espèces de ténias en Europe de l'Ouest : *Taenia solium* ou ténia du porc, et *Taenia saginata* ou ténia du bœuf. Au microscope optique, une distinction entre ces deux espèces à partir de l'observation des embryophores n'est pas possible. Néanmoins, des études tendent à montrer que les œufs de *T. solium* présenteraient une forme à tendance sphérique et ceux de *T. saginata* seraient plus allongés (Jimenez et al., 2010). À noter qu'il existe une autre espèce pouvant parasiter l'homme, *T. asiatica*, considéré comme une sous-espèce de *T. saginata* (Euzéby, 2008 ; Yamane et al., 2012), surtout présente en Asie.

Le cycle biologique des *Taenia* est hétéroxène, à deux hôtes (un HI et un HD). Les œufs sont libérés avec l'émission des anneaux arrivés à maturité dans le milieu extérieur. Ceux-ci sont alors ingérés par l'hôte intermédiaire (porc ou bœuf), permettant la libération des embryons qui vont passer dans la circulation sanguine puis se disperser dans les tissus musculaires, sous-cutanés et du système nerveux, pour enfin se fixer. Après une incubation de quelques mois, l'embryon évolue en cysticerque (forme larvaire invaginée contenant un protoscolex). Le cysticerque correspond à la forme infestante, qui est alors ingéré par consommation de viande crue ou mal cuite par un mammifère carnivore. Le ver atteint sa maturité deux ou trois mois après l'ingestion du parasite. Ceci est valable pour les formes qui peuvent infester l'homme (*T. solium* et *T. saginata*). Autrement, de nombreuses autres espèces existent (principalement parasites des canidés), utilisant des rongeurs, ruminants ou encore des lagomorphes comme hôte intermédiaire. Le cycle est le même, mais l'homme est très rarement parasité par ces formes (Euzéby, 2008).

Chez l'homme, les symptômes amenant à présumer la présence d'un ténia sont nausées, crampes épigastriques, diarrhées et troubles de l'appétit. Ces symptômes sont plus marqués au cours de la phase de maturation du ver. Néanmoins, leur présence est généralement bien tolérée. Dans certains cas, l'homme peut développer une cysticercose où il se substitue au porc, après l'absorption d'embryophore (sur des aliments souillés ou par manque d'hygiène). Cette pathologie correspond au développement de la larve de *Taenia solium* et à la formation d'une vésicule dans laquelle un protoscolex est invaginé. Cette vésicule peut se développer dans n'importe quel organe (œil, cerveau, foie, rein...).

Le cycle biologique des *Echinococcus* est légèrement différent, mais également dixène. Le ver adulte est logé dans l'intestin grêle des canidés, où il libère les œufs dans le milieu extérieur avec l'émission du dernier anneau. L'HI (herbivores essentiellement moutons, mais aussi l'homme) s'infeste en ingérant des œufs sur des sols ou des végétaux souillés. L'œuf libère alors une larve qui traverse la paroi intestinale puis le système vasculaire pour se fixer au niveau du foie ou du poumon, où elle évolue progressivement en kyste hydatique. L'HD (mammifères carnivores) s'infeste en ingérant des viscères parasités.

L'homme ne peut être porteur d'*Echinococcus* adulte, et correspond à une impasse parasitaire pour ses larves, c'est-à-dire l'incapacité pour le parasite de finir son cycle évolutif au sein d'un hôte accidentel. Bien que le stade adulte ne puisse être atteint, l'échinococcose présente tout de même un danger pour l'homme. Il s'infeste en ingérant des œufs sur sols et

aliments souillés ou par ingestion d'œufs fixés au pelage des chiens. En effet, dans l'impasse, larves libérées par les œufs vont s'enkyster dans différents organes et s'y développer, sous forme de kystes pour *E. granulosus* et de pseudotumeurs pour *E. multilocularis* (Ash and Orihel, 2007 ; Euzéby, 2008 ; Nozais et al., 1996). Les symptômes cliniques chez l'homme d'une parasitose à *Echinococcus* sont de deux formes :

- atteinte hépatique, qui constitue la forme la plus fréquente ;
- atteinte pulmonaire.

Les symptômes sont les mêmes que ceux d'une tumeur. Pour l'espèce *E. multilocularis*, le diagnostic d'un cancer du foie en premier lieu est systématique. Pour les deux pathologies, des complications peuvent survenir avec des compressions sur les organes parasités ou des échinococcoses secondaires métastases). Pour *E. granulosus*, une fissuration ou rupture d'un kyste peut entraîner des réactions allergiques importantes et engager le pronostic vital.

Chez les autres mammifères, la présence de *Taenia* se traduit par une cysticerose localisée généralement dans les tissus musculaires. Le ver adulte d'*Echinococcus* n'est pas pathogène. Les hydatides chez les HI sont également très bien tolérées, sans signes cliniques distincts.

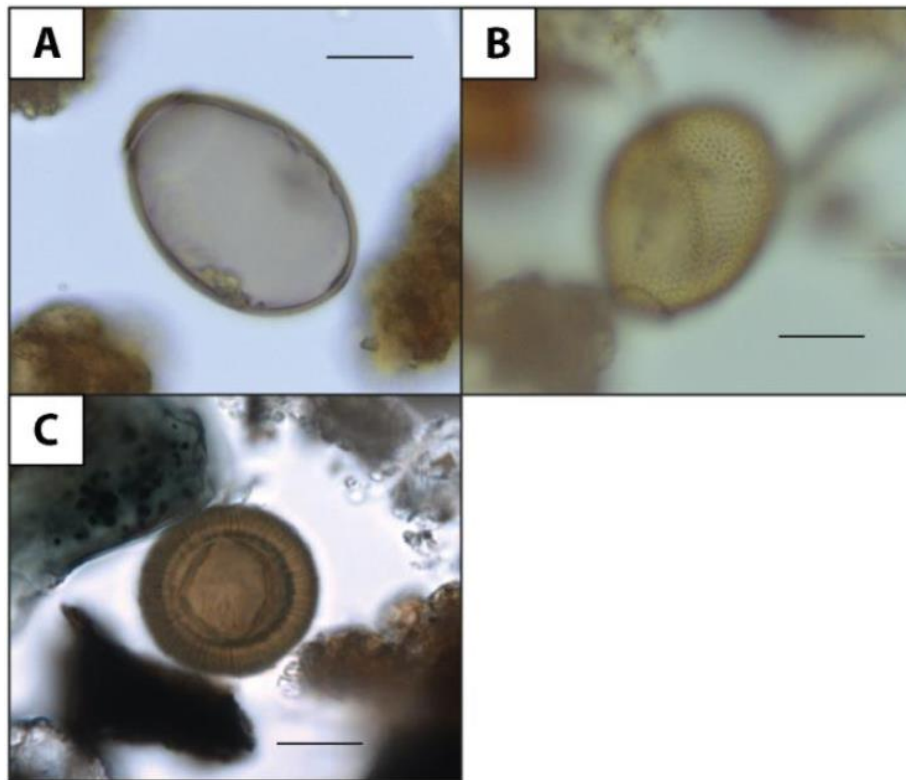


Figure 27 : Photos des œufs de cestodes retrouvés sur les sites. A : *Diphylobothrium* type lisse (Serteya P4) ; B : *Diphylobothrium* type ponctué (Zug-Riedmatt P104) ; C : *Taenia/Echinococcus* (La Draga P260). La barre d'échelle est de 20 μ m.

III.1.3 La classe des trématodes

Les trématodes, aussi appelés douves, sont des représentants de la classe des plathelminthes au même titre que les cestodes, mais sont non-segmentés. Les douves adultes possèdent le plus souvent une forme lancéolée, pourvue d'une ou plusieurs ventouses afin d'adhérer aux organes infestés. À la différence des nématodes, les trématodes sont des parasites obligatoires, et toujours chez des vertébrés (mammifères, oiseaux, poissons, reptiles) (Euzéby, 2008). Les cycles varient en fonction des espèces.

Ici, quatre taxons ont été identifiés : *Fasciola* sp, *Paramphistomum* sp, *Dicrocoelium* sp, et *Echinostoma* sp.

III.1.3.1 *Fasciola* sp. (Linné, 1758)

Il existe deux espèces majeures de *Fasciola* : *F. hepatica*, qui présente une distribution mondiale, et *F. gigantica*, espèce principalement d'Afrique et d'Asie tropicale.

Les œufs du genre *Fasciola* sont ovoïdes, operculés et de grande dimension avec des tailles moyennes de 130 à 145 µm de long sur 70 à 90 µm de large (**Figure 28A**). Un épaississement de la coque (mucron) est généralement observable au pôle opposé à l'opercule. Le cycle biologique est dixène, avec un hôte intermédiaire et un hôte définitif.

Ce sont les ruminants, notamment les bovins qui sont les plus parasités, mais l'homme peut également être infesté. Les vers adultes sont logés dans le conduit biliaire où ils émettent les œufs qui sont par la suite évacués avec les fèces. Le miracidium sortant pénètre ensuite la cavité d'un gastéropode aquatique du genre *Limnée* où il évolue en rédie puis en cercaire (Taylor et al., 2007). Après libération dans le milieu extérieur, celui-ci va alors s'enkyster sur des végétaux aquatiques pour enfin devenir infestant (métacercaire). L'hôte définitif se contamine donc par ingestion de la forme infestante du parasite sur des végétaux souillés. Comme un milieu aquatique d'eau douce est indispensable au développement de la larve, les plantes privilégiées sont tolérantes à ce type de milieu, poussant dans des zones immergées ou des sous-bois, telles que le pissenlit (*Taraxacum dens leonis*), le cresson (*Nasturtium officinale*), la mâche (*Valerianella olitoria*), la chicorée (*Cichorium intybus*), la menthe sauvage (*Mentha aquatica*) ou encore l'ail des ours (*Allium ursinum*).

La fasciolose se manifeste par divers troubles liés d'une part à la migration de la larve dans l'organisme, comme des fièvres, des douleurs gastriques, des allergies, et d'autre part liés à la présence du ver adulte dans le foie. Les symptômes sont quasiment les mêmes chez l'homme et l'animal, mais nettement plus violents chez le deuxième, pouvant provoquer la mort en cas de sur-infestation.

Actuellement, au même titre que certains lagomorphes, l'homme peut être infesté mais constitue une impasse parasitaire, excepté chez certaines populations d'Amérique du Sud, où une évolution en une souche différente est mise en cause (Euzéby, 2008).

Il existe également un trématode parasite de l'homme appartenant à la famille des fasciolinés, *Fasciolopsis buski*, très proche de *F. hepatica*. Les cycles parasitaires sont identiques, les œufs sont de même taille et même forme, mais le mucron n'est pas observable ou très diffus ce qui permet de distinguer ces deux espèces (Valero et al., 2009).

III.1.3.2 *Paramphistomum* sp. (Fischoeder, 1901)

Les œufs sont de grandes tailles, de 125 à 180 µm de long et 75 à 103 µm de large. Ils sont ellipsoïdes et operculés. Ils peuvent être confondus avec des œufs de *Fasciola* qui ont des dimensions et formes similaires, mais la coque des œufs de *Paramphistomum* est légèrement plus granuleuse et les observations microscopiques répétées semblent démontrer que l'opercule est crénelé, ce qui permet de les distinguer (**Figure 28B**).

Le cycle est hétéroxène, à un hôte intermédiaire et un hôte définitif. Les œufs sont rejetés dans le milieu extérieur en même temps que les fèces de l'hôte définitif. L'évolution du miracidium à la sortie de l'œuf s'effectue strictement en milieu aquatique afin que celui-ci atteigne l'hôte intermédiaire (un gastéropode genre *Planorbis* ou *Bulinus*). Après multiplications asexuées, des cercaires s'accumulent à l'extrémité du tube digestif et sont expulsés par contractions musculaires, puis libérés dans le milieu extérieur. Les cercaires évoluent ensuite en métacercaires qui vont s'enkyster sur des végétaux ou dans des milieux très humides. Enfin, les ruminants s'infestent en ingérant ces kystes. Les larves effectuent alors une migration jusqu'aux parois du rumen où elles se fixent à l'aide de leurs ventouses, où elles atteignent leur état adulte. Les vers adultes présentent des tailles relativement petites, de 6-10 mm de longueur sur 1.5-3 mm de largeur et 2-5 mm d'épaisseur (Euzéby, 2008).

Les pathologies associées à l'infestation sont strictement vétérinaires et de deux formes (Euzéby, 2008):

- une forme chronique due à l'action mécanique des adultes qui entraîne un amaigrissement et une atonie du rumen. Les bovins parasités présentent également des performances zootechniques amoindries ;
- une forme aigüe caractérisée par une diarrhée incoercible, de l'apathie et de l'anémie, généralement accompagnée par une anorexie. En cas de charge parasitaire très importante, la mort de l'animal peut survenir en quelques semaines.

Il s'agit du seul parasite strictement animal dans ce corpus. Sa mention sur les sites archéologiques permet donc de s'assurer de la présence de ruminants au moment du dépôt.

III.1.3.3 *Dicrocoelium* sp. (Rudolphi, 1819)

Les œufs sont de petite taille (38 à 45 µm de long sur 22 à 30 µm de large) ; ils sont operculés avec une forme elliptique irrégulière et asymétrique (**Figure 28C**).

Ce parasite, aussi appelé petite douve, est un parasite des bovidés, notamment des moutons et chèvres (les caprins et les bovins peuvent être parasités mais dans une moindre mesure). *Dicrocoelium* est cosmopolite et peut évoluer sur terrains humides ou secs. Les œufs, émis dans le milieu extérieur par l'hôte définitif via les fèces, est ingéré par un gastéropode terrestre où la larve évolue en cercaire. Ils sont ensuite évacués dans la bave du gastéropode puis ingérés par une fourmi. La présence du métacercarie dans le système nerveux de la fourmi induit chez celle-ci une modification du comportement. Elle va alors se positionner au sommet d'un brin d'herbe afin de se faire ingérer par l'hôte définitif.

Les pathologies sont de deux formes :

- une forme chronique (pouvant atteindre ovins, caprins et bovins), qui est peu spécifique, avec un amaigrissement et des diarrhées ;
- une forme aigüe (présente uniquement chez les ovins), qui est plus sévère (Taylor et al., 2007). Elle est caractérisée par une forte anémie, des diarrhées importantes et un amaigrissement rapide évoluant en cachexie. La mort de l'animal peut survenir.

De rares cas sont rapportés chez l'homme, mais le plus souvent les analyses coprologiques positives à ce parasite correspondent à une pseudoparasitose⁹, résultant de la consommation de foie provenant d'un animal parasité (Euzéby, 2008).

III.1.3.4 *Echinostoma* sp. (Rudolphi, 1809)

Des œufs ellipsoïdes, operculés, tout comme ceux de *Diphyllobothrium* ou *Fasciola*, mais de taille intermédiaire (moyenne de 84.4 x 52.8 µm), ont été retrouvés sur les sites de Zurich et de Zug-Riedmatt (**Figure 28D**). Ils semblent appartenir au genre *Echinostoma*. Il en existe une centaine d'espèces dont la taille des œufs varie fortement avec un chevauchement considérable (Huffman & Fried, 1990). Il n'est donc pas possible de réaliser un diagnostic précis sur le seul critère de la taille pour identifier ces œufs au rang spécifique. Néanmoins, des œufs d'*Echinostoma* ont été retrouvés dans des coprolithes prélevés sur une momie précolombienne au Brésil (Sianto et al., 2005). Ils ont été identifiés comme appartenant à l'espèce *E. ilocanum*, parasite des chiens et chats, mais également courant chez l'homme notamment en Asie. Cependant, les tailles rapportées sont supérieures à celles mesurées ici. Il est donc peu probable que ces œufs appartiennent à cette espèce. Il n'est donc pas possible ici d'aller plus en avant dans l'identification des œufs sans une origine biologique précise.

Selon les espèces, les cycles biologiques peuvent être monoxènes ou hétéroxènes (dixènes, trixènes, ...). Ils sont cosmopolites et se retrouvent sur tous les continents à l'exception des pôles (Huffman & Fried, 1990), ce qui rend leur identification difficile sans indices sur leur origine biologique.

III.1.4 La classe des acanthocéphales

Les Acanthocéphales correspondent à la classe dite des vers à têtes épineuses. Ils peuvent parasiter les mammifères, oiseaux, reptiles et poissons. L'homme est un hôte accidentel mais peut se contaminer par entomophagie par exemple. Le cycle est dixène, avec un hôte intermédiaire aquatique type crustacé ou terrestre type insecte coprophage, selon le milieu de vie de l'hôte définitif (Euzéby, 2008).

Cette classe est représentée dans ce corpus par un unique genre, *Macracanthorhynchus*.

⁹ Les œufs passent en transit au travers du système digestif, sans possibilité pour le parasite de se développer.

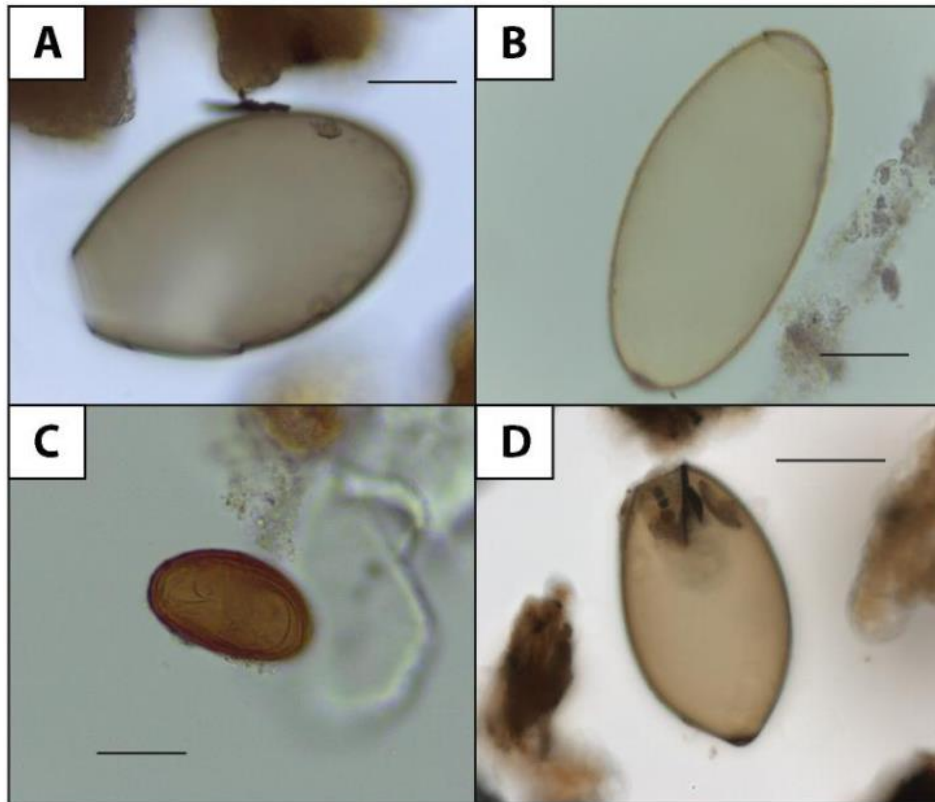


Figure 28 : Photos des œufs de trématodes retrouvés sur les sites étudiés. A : Fasciola (Serteya P7) ; B : Paramphistomum (Weyregg P46) ; C : Dicrocoelium (Weyregg P62) ; D : Echinostoma (ZPO P3058). La barre d'échelle est de 20 μm .

III.1.4.1 *Macracanthorhynchus* sp. (Pallas, 1781)

Les œufs sont ellipsoïdes, avec des tailles moyennes de 90 à 110 μm de long sur 50 à 65 μm de large. Ils sont toujours embryonnés à la ponte et sont protégés par une seconde paroi plus épaisse et foncée, avec une ornementation en réseau caractéristique (**Figure 29**).

Dans ce corpus, *Macracanthorhynchus* a été retrouvé sur le site lacustre de La Draga, en faisant sa plus ancienne mention pour l'Ancien Monde. En effet, bien que ce taxon soit relativement rare en contexte archéologique, des œufs d'acanthocéphale, probablement du genre *Macracanthorhynchus*, ont pu être identifiés en Amérique du Nord sur un site daté de 11000 BP (Fugassa et al., 2011).

Actuellement, trois espèces représentent ce genre (Amin, 2013), dont deux en zones arctique, *M. catulinus* et *M. ingens*, parasites de fissipèdes en zone endémique néoarctique (Golvan, 1962, 1994) ou de canidés sur le continent américain (Richardson, 2014). Bien que les œufs de ces deux taxons ne peuvent être distingués par la morphologie (Mathison et al., 2016), en raison

du contexte environnemental dans lequel ce taxon fut découvert, il est plus vraisemblable qu'il appartienne à l'espèce *M. hirudinaceus*, parasite de suidés avec quelques occurrences chez l'homme (Radomyos et al., 1989 ; Voelckel and Cathalan, 1968 ; Zhong et al., 1983). Ces occurrences sont notamment reportées en Asie, pouvant être liées à l'élevage de porc important dans ces régions.

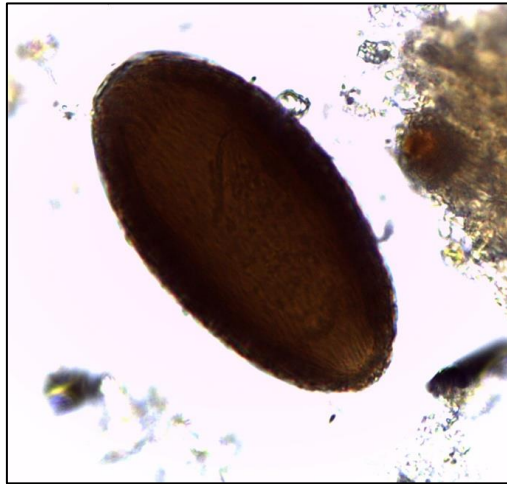


Figure 29 : Photos de l'acanthocéphale *Macracanthorhynchus* (La Draga P96). 95.9 μm x 49.1 μm .

Les œufs sont émis dans le milieu extérieur via les fèces par le ver adulte logé dans l'intestin grêle de l'hôte définitif. Ils sont alors ingérés par des larves de coléoptères. En Europe, les espèces de coléoptères reconnus en tant qu'HI de *Macracanthorhynchus* sont de la famille des Scarabaeidae, avec le hanneton commun (*Melolontha melolontha*), le hanneton des bois (*Melolontha hippocastani*), la cétoine dorée (*Cetonia aurata*) et la cétoine marbrée (*Liocola brevitarsis*) (Daynès, 1966). L'embryon est alors libéré dans le tube digestif où il traverse la paroi pour finalement s'enkyster dans la cavité générale de l'HI.

L'hôte définitif se contamine en ingérant une larve ou un adulte coléoptère infesté et infestant. Pour les cas humains, la question d'une consommation de scarabée est donc posée, que ce soit volontaire ou non, par exemple via la consommation de céréales contenant ces larves.

Les signes cliniques sont très peu spécifiques. Il peut survenir des diarrhées, des amaigrissements voire de la cachexie en cas de polyparasitisme sévère. Des migrations des vers profondément dans les muqueuses peuvent conduire à une péritonite.

III.2 Présentation des résultats paléoparasitologiques globaux sur les sites du corpus

Le **Tableau 5** présente les comptages bruts par site pour chaque taxon. Les résultats sont très hétérogènes selon les sites, ainsi que les assemblages parasitaires. *Trichuris* et *Diphyllobothrium* sont toujours les taxons les plus représentés, suivis de *Fasciola* et *Paramphistomum* ; *Dioctophyma* et *Macracanthorhynchus* sont les plus rares.

Le **Tableau 6** présente les mêmes résultats, mais en nombre moyen d'œufs par échantillon. Ces données rendent compte plus justement de la positivité des sites.

A partir de ces données, les résultats vont être détaillés dans les parties suivantes (les tableaux de comptage complets sont fournis en **Annexe 2**).

Tableau 5 : Nombre total d'œufs comptés sur l'ensemble des sites (N : nombre total d'échantillons analysés ; LD : La Draga ; WRG : Weyregg II ; ZR : Zug-Riedmatt ; ZPO : Zurich-Parkhaus-Opera ; SRT : Serteya).

Sites	Date (BC)	N	Total												
			Trichuris	Dicrophyma	Ascaris	Capillaria punctae	Capillaria reticulata	Fasciola	Paramphistomum	Dicrocoelium	Echinostoma	Diphyllobothrium	Taenia / Echinococcus	Macracanthorhynchus	
Serteya II	2550-1950	15	-	5	1	1	-	-	-	-	21427	-	-	21434	
ZR 3	3135-3090	9	459	-	-	-	31	7	-	-	25	-	-	525	
ZR 2	3190-3155	51	9531	5	2	9	548	208	22	4	569	-	-	10909	
ZR 1	3230-3180	18	1355	-	-	2	65	7	5	16	540	-	-	1992	
ZPO	3176-3153	124	19686	-	23	23	683	452	19	13	553	2	-	21544	
Weyregg II 4	3550	20	145	-	5	-	3	5	1	-	13	1	-	177	
Weyregg II 5	3670	18	40	-	-	-	3	3	1	-	22	-	-	69	
Weyregg II 6	3750	21	95	-	-	-	4	5	2	-	26	-	-	138	
Passel	3895-3891	32	4888	-	6	8	-	3	4	-	5	54	2	4971	
La Draga	5320-4980	71	1668	-	11	11	-	26	0	-	16	50	58	2191	
			37867	10	468	48	1337	716	54	33	23196	107	60	63950	

Tableau 6 : Pourcentage d'échantillons positifs pour chaque taxon identifié. Entre parenthèses : nombre d'œufs moyen par échantillon positif. (LD : La Draga ; WRG : Weyregg II ; ZR : Zug-Riedmatt ; ZPO : Zurich-Parkhaus-Opera ; SRT : Serteya).

Site	N	Taxons													
		<i>Trichuris</i>	<i>Diocotophyma</i>	<i>Ascaris</i>	<i>Capillaria punctuè</i>	<i>Capillaria réticulé</i>	<i>Fasciola</i>	<i>Paramphistomum</i>	<i>Dicrocoelium</i>	<i>Echinostoma</i>	<i>Diphylobothrium</i>	<i>Taenia / Echinococcus</i>	<i>Macracanthorhynchus</i>		
SRT II	15	0	33,3 (1)	0	6,6 (1)	6,6 (1)	0	0	0	0	0	0	0	0	
ZR 3	9	88,8 (57,3)	0	22,2 (1,5)	0	44,4 (7,75)	44,4 (1,75)	0	0	88,8 (3,1)	0	0	0		
ZR 2	51	100 (186,8)	7,8 (1)	19,6 (1,1)	17,6 (1)	94,1 (11,4)	80,34 (5,1)	39,2 (1,1)	7,8 (1)	98,04 (11,3)	0	0	0		
ZR 1	18	100 (75,2)	0	11,1 (1)	11,1 (1)	77,8 (4,6)	27,8 (1,4)	22,2 (1,25)	44,4 (2)	100 (30)	0	0	0		
ZPO	124	100 (158,7)	0	32,2 (2,25)	16,13 (1,15)	91,9 (5,9)	86,3 (4,2)	12,9 (1,2)	9,6 (1,1)	92,7 (4,8)	1,6 (1)	0	0		
WRG 4	20	90 (8)	0	20 (1)	25 (1)	15 (1)	25 (1)	5 (1)	0	65 (1)	5 (1)	0	0		
WRG 5	18	72,2 (3)	0	0	0	16,6 (1)	16,6 (1)	5,5 (1)	0	44,4 (2,75)	0	0	0		
WRG 6	21	95,2 (4,75)	0	28,5 (1)	0	14,2 (1,3)	19,0 (1,25)	9,5 (1)	0	71,4 (1,73)	0	0	0		
Passel	32	62,5 (244)	0	3,1 (1)	9,3 (2)	0	9,375 (1)	9,3 (1,3)	0	0	34,3 (4,9)	3,1 (2)	0		
LD	71	95,7 (24,53)	0	38 (13)	12,6 (1,2)	0	22,5 (1,6)	0	0	18,3 (1,2)	38 (1,8)	30,9 (2,6)	0		

III.2.1 La Draga

L'étude du premier site cardial en contexte lacustre de la péninsule ibérique a permis de mettre en évidence au moins neuf taxons. 93 % des échantillons sont positifs à la présence de parasites digestifs, avec au moins un œuf retrouvé dans chacun d'eux.

La surface excavée du secteur D est assez restreinte et ne couvre que 56m². Au moment de la campagne de prélèvements (en 2012), seule une aire de 36m² avait été fouillée. L'analyse paléoparasitologique menée ici ne couvre donc pas l'intégralité du secteur D.

Cinq échantillons, sélectionnés sur les critères de positivité et richesse taxonomique, ont fait l'objet d'une analyse génétique. L'étude de l'ADN ancien permet de confirmer l'identification des œufs retrouvés, mais aussi de compléter les données issues des lectures microscopiques. Un seul échantillon a donné des résultats positifs, avec cinq espèces reconnus par Multiplex PCR (Côté, 2015 ; Côté et al., 2016) : *Trichuris trichiura*, *Taenia saginata*, *Dicrocoelium dendriticum*, *Enterobius vermicularis* et *Ascaris*. Ce dernier ne peut être déterminé au rang spécifique en raison de la dégradation des fragments d'ADN au cours du temps qui sont alors trop courts pour distinguer ces deux potentielles espèces (Côté et al., 2016).

Les taxons mis en évidence par la microscopie et l'étude de l'ADN ancien peuvent être reliés aux modes de vie des habitants, comme leurs habitudes alimentaires, leur hygiène et leur gestion des déchets. Les géohelminthes (*Trichuris* et *Ascaris*) se développent principalement en cas de mauvaises conditions sanitaires, de gestion des déchets organiques inadaptée ou encore d'utilisation de la matière fécale pour l'épandage sur les cultures, situation sanitaire appelée « péril fécal » (Euzéby, 2002 ; Nozais, 1998).

D'autres taxons sont liés aux régimes alimentaires humains et animaux, comme par exemple *Diphyllobothrium*. Ce tœnia du poisson est lié à une consommation de poisson cru, mal cuit ou fumé par un mammifère piscivore dont l'homme, les canidés et mustélidés. Les analyses archéozoologiques montrent que la pêche était une activité sporadique (Buxó et al., 2014) ce qui peut paraître en contradiction avec la localisation du site en bordure immédiate de lac. Cependant le processus de néolithisation a entraîné des changements dans les régimes alimentaires qui s'accompagnent d'une diminution de la pêche et de la chasse au profit de la consommation de ressources terrestres et de produits issus de l'élevage animal (Tresset & Vigne, 2011). Le déclin de la consommation des produits issus de l'activité halieutique peut justifier la rareté des œufs de *Diphyllobothrium* sur le site (seulement 16 œufs recensés pour les

71 échantillons). Une consommation de poissons cuits permet également de limiter voire d'endiguer la parasitose. La présence du parasite peut aussi s'expliquer par la consommation de poisson par les chiens par exemple, la présence de mustélidés et de chiens domestiques étant attestée sur le site (Antolín et al., 2014 ; Buxó et al., 2014 ; Saña, 2011 ; Tarrús et al., 2006).

La contamination par *Taenia saginata* est due à la consommation de viande de bœuf crue ou mal cuite par l'homme. Les œufs de *Paramphistomum* attestent directement de la présence des bœufs sur le site. L'étude archéozoologique démontre une grande variété de ruminants sauvages consommés, telles que les aurochs (*Bos primigenius*), les cerfs (*Cervus elaphus*), les chevreuils (*Capreolus capreolus*) ou les bouquetins (*Capra pyreneica*) (Buxó et al., 2014 ; Tarrús et al., 2006), mais toujours en plus faible proportion que les espèces domestiques. Ces derniers représentent 96% des restes osseux dont 85% directement lié à la consommation de viande, dominés par les moutons et chèvres (45%), bœufs (22%) et porc (15%) (Antolín et al., 2014 ; Saña, 2011). Il est alors plus probable que les douves (*Paramphistomum* et *Dicrocoelium*) infestaient les bovins domestiques et *Macracanthorhynchus* les porcs.

La répartition régulière des prélèvements effectués sur le secteur a permis d'entreprendre une analyse spatiale des marqueurs parasitaires. Le krigeage, méthode d'interpolation des données, a été choisi pour modéliser les aires de concentrations (**Figure 30**). Les taxons considérés sont ceux présentant les plus fortes occurrences, c'est-à-dire *Trichuris*, *Paramphistomum*, *Taenia*, *Ascaris* et *Macracanthorhynchus*. La trop faible représentativité des œufs de *Diphyllobothrium* et le diagnostic incomplet des œufs du morphotype *Capillaria* enlèvent ces données de l'analyse.

Pour tous les taxons, une zone de forte concentration en œufs se dessine dans la partie nord-est du secteur. La couche VII présentant une épaisseur régulière de quelques dizaines de centimètres (Revelles, 2017), les zones d'accumulation en œufs ne semblent pas être le résultat d'un effet d'accumulation artificielle dû à la topographie de la couche.

Les œufs de *Trichuris* sont présents sur la quasi-totalité du secteur, mais les plus fortes concentrations sont regroupées dans les carrés JE80, JE81, JF80, et JF81 au nord-est (**Figure 30F**), ainsi que dans le carré JE78 plus au sud du secteur. Nous avons vu que les œufs de *Trichuris* ont été identifiés comme appartenant à l'espèce humaine *T. trichiura* par l'analyse ADN, ce qui suggère un dépôt de matière fécale d'origine humaine dans ces zones.

Les embryophores de *Taenia* sont également concentrés au nord-est du secteur (carrés JE80, JE81, JF80, et JF81 (**Figure 30C**)). De plus, de la même manière que les œufs de *Trichuris*, ces

embryophores ont été identifiés comme appartenant à l'espèce humaine *T. saginata*, suggérant donc aussi un dépôt de matière fécale d'origine humaine. Ces deux parasites humains, identifiés à l'espèce, tendent fortement à démontrer un apport de fèces humaines dans la couche archéologique, pouvant être le résultat d'une accumulation délibérée.

La concentration maximale des œufs d'*Ascaris* est localisée au même endroit. La zone est toutefois moins étendue mais un gradient concentrique se dessine (**Figure 30D**). Cette zone semblant être au moins en partie dédiée au dépôt de fèces humaines, la question de l'origine humaine des œufs d'*Ascaris* se pose. Cependant, les œufs du parasite porcin *Macracanthorhynchus* ont la même tendance (**Figure 30E**) et des os de porc ont été mis au jour à cet endroit (Antolín et al., 2014). Bien que ce parasite soit courant chez les suidés, il est à noter toutefois que quelques occurrences actuelles de ce parasite chez l'homme ont pu être décrites (Cf. **Chap. III.1.4**). Il est tout à fait probable que certains parasites partageaient plusieurs hôtes, comme suggéré pour *Ascaris* par exemple avec l'homme et le porc (Loreille & Bouchet, 2003). Ce phénomène s'est peut-être produit pour *Macracanthorhynchus*.

Les œufs de *Paramphistomum* sont plus centrés autour des carrés JF79, JF80, JF81 et JH81 (**Figure 30B**). Cette concentration peut avoir plusieurs origines, comme une aire de parcage du bétail par exemple. Cependant, les analyses archéozoologiques montrent une forte accumulation d'os de capriné dans cette zone. Les bovins sont également bien représentés, mais moins concentrés que dans le secteur B, directement adjacent au nord (Antolín et al., 2014). Cette zone semble donc dédiée à des rejets domestiques ou de boucherie. Une étude de la répartition des œufs de parasites au sein du secteur B permettrait d'étayer cette hypothèse.

L'effondrement des structures en bois survenue au cours de la phase 1 empêche de définir la forme et l'orientation des habitations avec certitude. Néanmoins, il a tout de même été possible d'isoler quatre d'entre elles sur le secteur D (López i Bultó, 2015 ; Revelles et al., 2017). De plus, la zone nord-est montre une forte accumulation de déchets de consommation, comme des éléments de faune, céramique ou lithique, coïncidant avec la structuration de l'espace mise en évidence par l'étude des planches et poteaux (Revelles et al., 2017). Au sud-ouest du secteur, une forte concentration en champignons carbonicoles et lignicoles a été observée. L'absence de marqueurs parasitaires dans ce secteur peut donc s'expliquer par un incendie, qui aurait alors détérioré les œufs (Revelles et al., 2017).

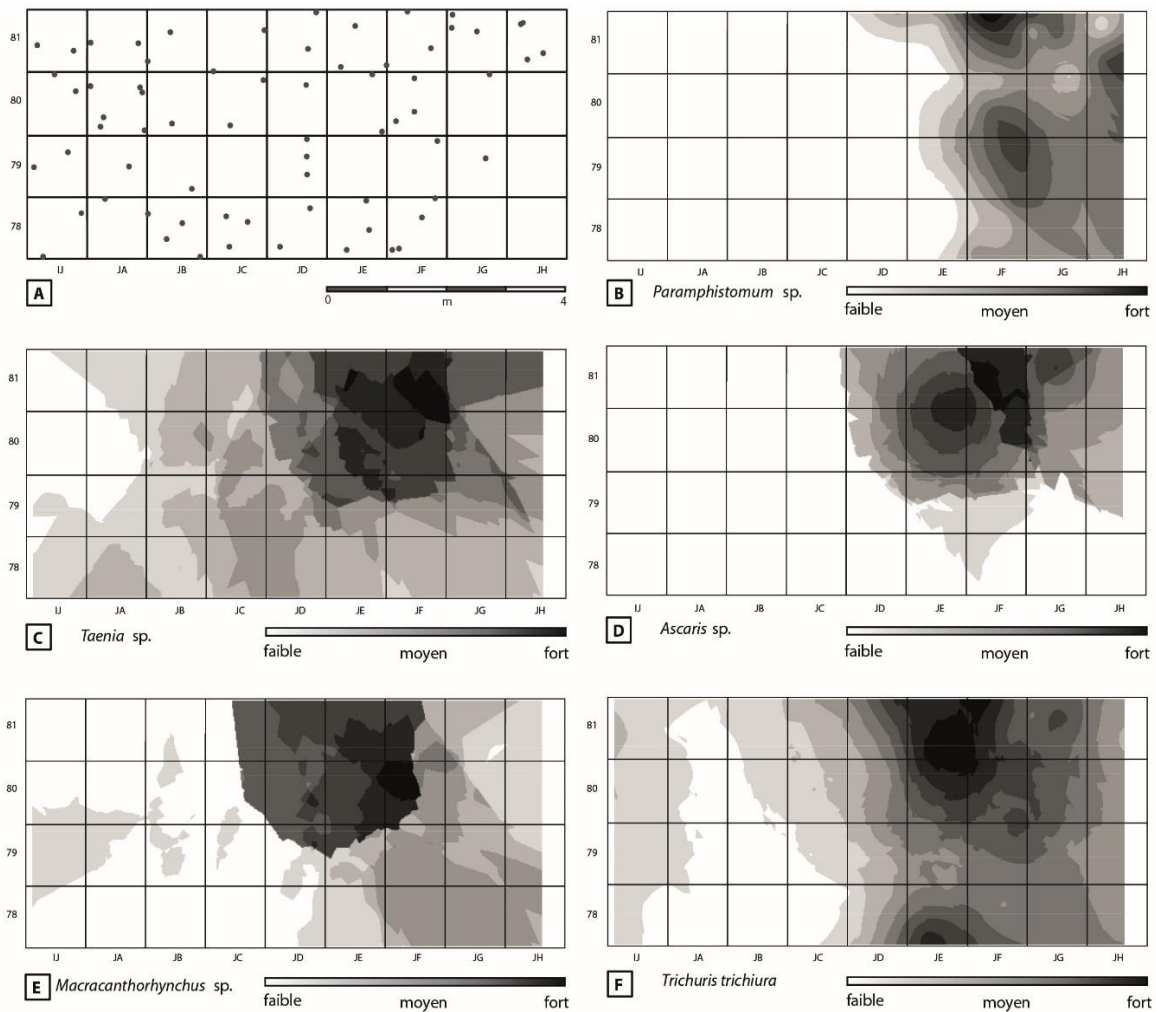


Figure 30 : Carte de krigeage des concentrations en œufs de parasites sur le site de La Draga. A : localisation des échantillons sur le secteur D ; B : concentration des œufs de *Paramphistomum* ; C : concentration des œufs de *Taenia* ; D : concentration des œufs d'*Ascaris* ; E : concentration des œufs de *Macracanthorhynchus* ; F : concentration des œufs de *Trichuris trichiura* (d'après Maicher et al., 2017).

Les zones d'accumulation en œufs de parasites semblent correspondre à ces ensembles, suggérant une gestion des déchets, fécaux et de boucherie, à l'échelle de l'habitat. Malgré une volonté de concentrer les déchets, le degré d'infestation des habitants semble élevé et démontre a priori une cooccurrence de plusieurs parasites gastro-intestinaux.

Cette étude démontre que les habitants du site de La Draga étaient porteurs d'un nombre important de parasitoses gastro-intestinales, avec des effets plus ou moins néfastes pour la santé.

Cependant, toutes les hypothèses d'organisation du secteur D sont à nuancer, en raison d'abord de la taille très restreinte du secteur étudié (36 m²). Sur la totalité du site de La Draga mis au jour actuellement, le secteur D ne couvre qu'à peine plus de 10% de la surface fouillée. Il n'est donc pas possible de généraliser ces résultats à l'ensemble des habitants du site. De plus, le nombre très important de pieux d'habitation et leurs orientations confuses ne permettent pas

avec certitude d'identifier les lieux de vie et donc les zones de rejet et de gestion des déchets. Enfin, l'extrême partie orientale n'est pas échantillonnée avec la même densité que le reste du secteur ce qui peut entraîner un biais dans l'analyse spatiale, notamment pour *Paramphistomum*, qui semble plus représenté à cet endroit.

En somme, une analyse des autres secteurs devrait être conduite afin de vérifier toutes ces hypothèses et lever au moins en partie les biais. La partie nord (secteur B) serait très intéressante pour la continuité de cette étude puisque c'est ce secteur qui compte le plus d'ossements d'animaux domestiques (Saña, 2011).

III.2.2 Zurich-Parkhaus Opéra (ZPO)

Le site lacustre de ZPO est celui qui compte le plus d'échantillons analysés, mais également celui qui présente la plus forte positivité du corpus analysé : 100% des échantillons sont positifs à l'analyse microscopique et au moins dix taxons sont recensés. Les échantillons provenant tous d'une même couche d'occupation, il constitue un site clé pour la compréhension de la gestion des déchets à l'échelle de l'habitat et du village.

Parmi les taxons recensés, les géohelminthes, marqueurs d'une gestion des déchets inappropriée et d'une mauvaise hygiène corporelle, sont bien représentés. Les dimensions des œufs *Trichuris* (54,5µm x 27,8µm de moyennes) correspondent à l'espèce humaine *T. trichiura* (Dufour, 2015). Cette association parasitaire (*Trichuris* et *Ascaris*) atteste d'un péril fécal chez les habitants (Roberts & Janovy, 2009). L'absence d'analyse ADN ne permet pas l'identification des embryophores *Taenia/Echinococcus*. Ils peuvent être aussi bien indicateurs d'une consommation de porc ou bœuf cru par l'homme, ou être dus à la présence d'un autre mammifère carnivore tel que le chien. *Diphyllobothrium*, autre représentant des cestodes, est présent en très grande quantité sur le site, indiquant une consommation de poisson cru ou mal cuit par un mammifère piscivore.

Trois des trématodes retrouvés sont marqueurs de présence animale, *Dicrocoelium*, *Paramphistomum* et *Fasciola*. Les deux derniers sont les plus représentés, allant dans le sens d'une exploitation intensive des bovins. Actuellement, deux espèces de *Fasciola* dominent chez les bovins et l'homme, *F. hepatica* et *F. gigantica*. Ces deux espèces présentent des variations de taille significatives, les œufs de *F. gigantica* étant toujours plus grands que ceux de *F. hepatica* (Valero et al., 2009). Sur le site de ZPO, de grandes variations de taille entre les œufs

de ce genre ont pu être observées, avec des tailles moyennes de $147,1 \pm 7,4 \mu\text{m}$ de long sur $92,4 \pm 5,4 \mu\text{m}$ de large ($n=128$) (**Figure 31**).

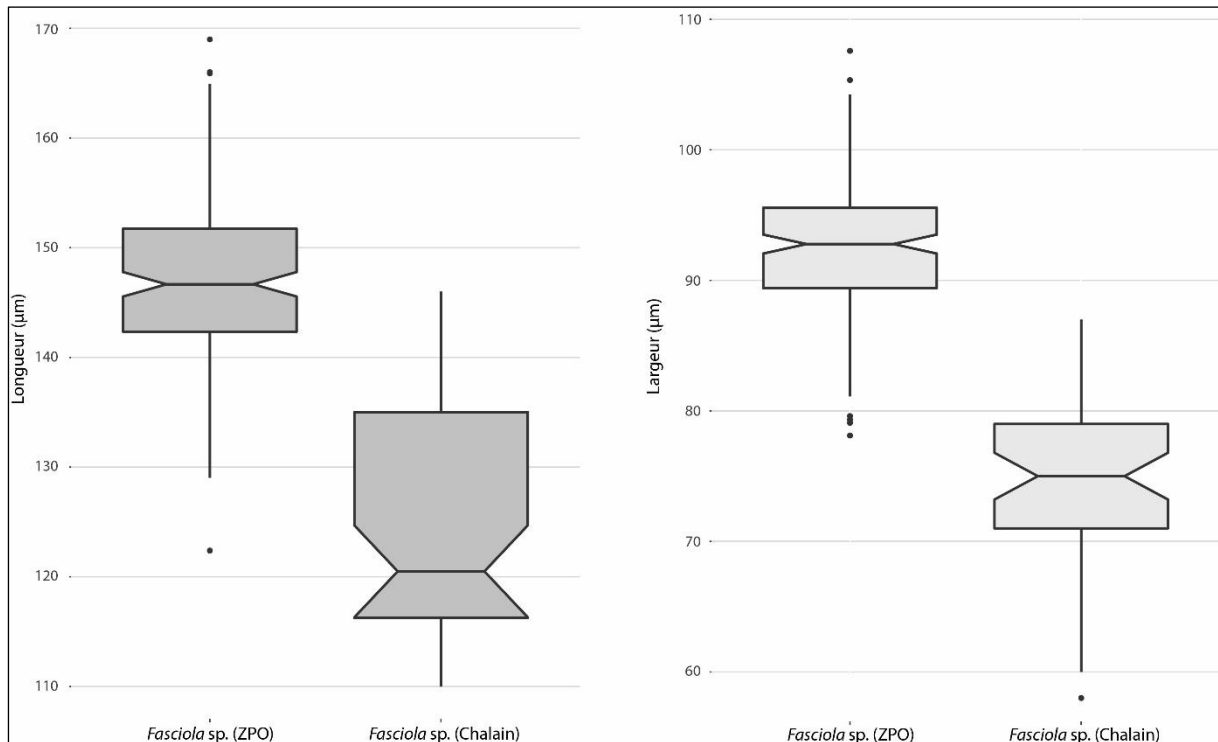


Figure 31 : Boxplot de la longueur (à gauche) et de la largeur (à droite) des œufs de *Fasciola* retrouvés sur les sites de ZPO et de Chalain.

Ces résultats posent la question d'une déformation des œufs due à la méthode de préparation des échantillons. Au cours de son doctorat, S. Dommelier-Espejo avait réalisé une analyse morphométrique sur les œufs de *Fasciola* provenant du site de Chalain, toutes stations confondues (Dommelier-Espejo, 2001). Pour cela, elle avait préparé les échantillons selon deux protocoles, la sédimentation naturelle (proche du protocole RHM appliqué ici) et la flottaison. Cette dernière n'avait pas été appliquée à l'ensemble du matériel car il a été démontré qu'elle entraîne une déformation des œufs. La comparaison des dimensions d'œufs extraits selon les deux méthodes aux œufs actuels de *Fasciola* prouve que la taille des œufs préservés en contexte ancien est légèrement inférieure à celle des œufs actuels, ce qui est principalement causé par la perte de l'opercule. La méthode de préparation appliquée dans cette thèse n'est donc pas la cause de la taille importante des œufs, les œufs de ZPO présentant pour la plupart une perte de l'opercule. En comparant les tailles des œufs de *Fasciola* retrouvés sur le site de Chalain et ZPO, des variations de l'ordre de $20 \mu\text{m}$ sont visibles pour la longueur et la largeur (**Figure 32**). Ces deux groupes ne semblent donc pas appartenir à la même population. D'après les

données de taille trouvées dans la littérature, les œufs retrouvés sur le site de ZPO correspondent à l'espèce *F. gigantica* (Valero et al., 2009).

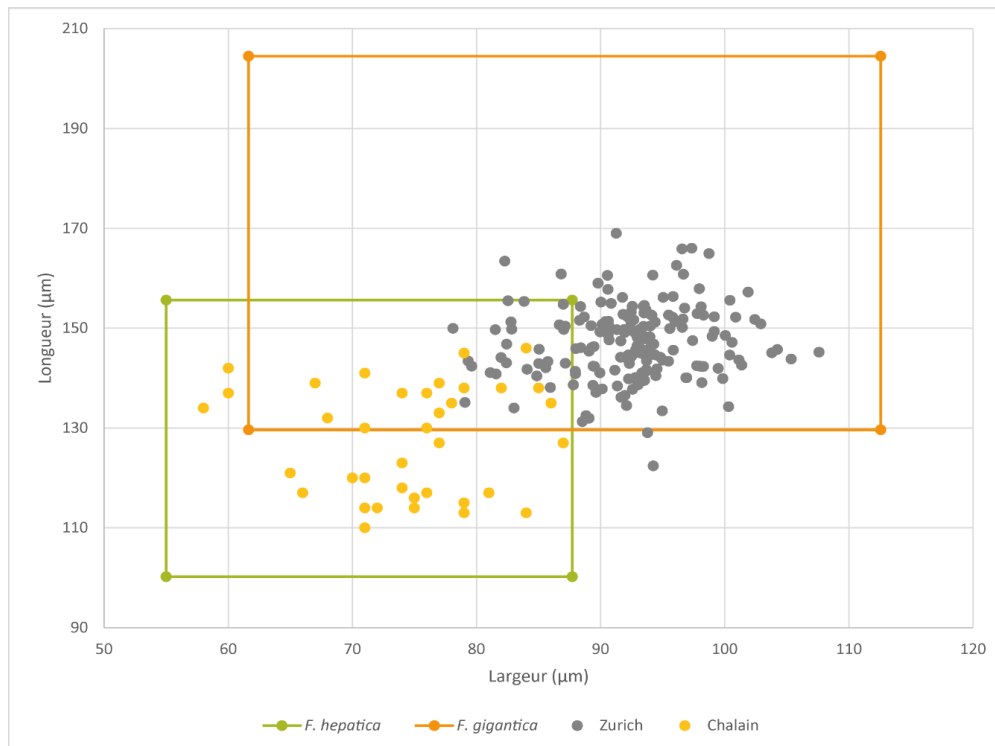


Figure 32 : Graphique des mesures des œufs de *Fasciola* retrouvés sur le site de ZPO et de Chalain en comparaison avec les rangs de mesure des œufs actuels provenant de la littérature (d'après Maicher et al., 2019).

De plus, la présence d'hôtes potentiels de grande taille comme les aurochs est attestée sur le site (Schibler & Schäfer, 2017). La taille de l'hôte définitif influence la taille du ver adulte et des œufs (Valero et al., 2001a; Valero et al., 2001b), ce qui peut être à l'origine des variations observées ici. Dans les deux cas, la contamination passe par l'ingestion de plantes de zones humides et les analyses palynologiques montrent entre autre l'omniprésence de l'ail des ours autour du lac Zurich (Antolín et al., 2016).

Au cours du Néolithique, la taille des bovins décroît significativement suite à la mise en place de l'élevage (Manning et al., 2015). Les vers ainsi que les œufs de *Fasciola* sont fortement influencés par la taille de l'hôte définitif (Valero et al., 2001). Ainsi, les dimensions des œufs trouvés dans la couche 13 peuvent s'expliquer par :

- *F. hepatica* est le seul représentant du genre sur le site et infeste des hôtes de grandes tailles (type bisons et aurochs) ainsi que les bœufs. Dans ce cas, les mesures devraient

discriminer au moins deux groupes. Cette hypothèse est toutefois moins probable car même chez des hôtes de très grandes tailles, les œufs de *F. hepatica* n'atteignent jamais des dimensions aussi importantes ;

- *F. gigantica* est le seul représentant chez l'homme et chez les bœufs. La taille des œufs est inférieure quand l'homme est hôte définitif par rapport aux bœufs (Valero et al., 2009). Dans ce cas, deux populations devraient également être discernables par les mesures des œufs ;
- *F. hepatica* et *F. gigantica* sont tous les deux présents. La taille des œufs se chevauche lorsque les deux espèces sont présentes dans une même zone. Chez l'homme comme hôte définitif, *F. hepatica* est plus grand et *F. gigantica* est plus petit que les tailles standards (Valero et al., 2009).

Sur la base des mesures, les œufs ne forment qu'une seule et unique population, ce qui réfute les deux premières hypothèses. L'incorporation d'aurochs dans un troupeau de bovins sur le site lacustre Néolithique Horgen de Twann (lac de Biemme) a été attestée, soit comme un événement isolé, soit en vue d'une domestication secondaire afin de reconstituer les troupeaux avec des aurochs sauvages (Schibler et al., 2014). De plus, en Europe centrale et du nord, une étude basée sur le ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ démontre que les bovins domestiques et les aurochs étaient séparés physiquement et qu'il ne se nourrissaient pas des mêmes ressources alimentaires (Edwards et al., 2007). Il y avait donc moins de chance de transfert de parasitoses entre les deux populations et de reproduction accidentelle. Il est alors possible que le transfert de *F. gigantica* à des animaux domestiques et/ou à l'homme sur le site de ZPO ait eu lieu au cours de ce type d'événement.

Analyse spatiale

De la même manière que pour le site de La Draga, une approche par modélisation spatiale a été entreprise. L'omniprésence des marqueurs parasitaires sur le site démontre une pollution généralisée de la couche 13 (3176 – 3153 BC) par de la matière fécale d'origine humaine et animale.

La disponibilité des plans des habitations conduit à considérer les données paléoparasitologiques indépendamment, à l'intérieur et à l'extérieur des habitations (**Figure 33A**) : des cartes de densité sont produites pour l'intérieur des habitations et la méthode des

noyaux (ou méthode de kernel) a été choisie pour les échantillons des espaces extérieurs. Combiner ces deux approches permet d'apporter différentes types d'informations :

- densité des taxons au sein des habitations : la gestion des déchets, les habitudes alimentaires, l'hygiène et la santé ainsi qu'une structuration sociale du village ;
- méthode des noyaux sur les espaces extérieurs : la présence animale et des zones de rejets spécifiques.

Il est important de noter qu'un système de trappe dans le plancher des habitations a été mis en évidence par les archéologues, attestant d'une véritable volonté de gestion des déchets domestiques (Bleicher, 2017b).

Pour cette analyse, seuls les taxons majoritaires sont pris à compte, c'est-à-dire *Trichuris*, *Diphyllobothrium*, *Paramphistomum*, *Fasciola* et *Ascaris*.

Avant de discuter des analyses spatiales, il est important de vérifier que les zones de concentration en œufs de parasites reflètent bien leurs lieux de dépôt et ne sont pas artificielles, dues à des contraintes mécaniques comme le poids du sédiment ou les battements de l'eau. Les analyses palynologiques et sédimentaires démontrent des mouvements latéraux et des bioturbations très limitées et aucun réarrangement massif de la couche (Bleicher et al., 2018 ; Gobet et al., 2017) et les éléments parasitaires ne suivent pas l'épaisseur de la couche (Antolín et al., 2016). Les œufs sont donc considérés en place.

❖ Au sein des habitations :

Trichuris est le taxon le plus abondant sur le site, avec un taux de 91,3% des œufs comptés, ce qui vient considérablement influencer la répartition des œufs totaux (**Figure 33B**). Les concentrations varient selon les habitations : les 306, 311 et 315 présentent les plus fortes densités, et 316, 317 et 327 les plus faibles. Il est important de noter que ces fortes concentrations ne correspondent pas avec les zones de rejet domestiques reconnues par les analyses paléobotaniques (Bleicher, 2017b), ce qui peut alors indiquer un traitement différentiel des déchets au sein de la sphère domestique.

Les œufs de *Diphyllobothrium* sont particulièrement concentrés dans les habitations 311, 313, 315 et 318, donc dans la partie nord du site (**Figure 33C**). Parmi la faune retrouvée dans les habitations, les poissons sont très présents, allant jusqu'à représenter 66% des restes animaux, ce qui atteste d'une pêche particulièrement intensive (Hüster-Plogmann & Häberle, 2017). En considérant la totalité des restes de poisson retrouvés, 41% sont calcinés.

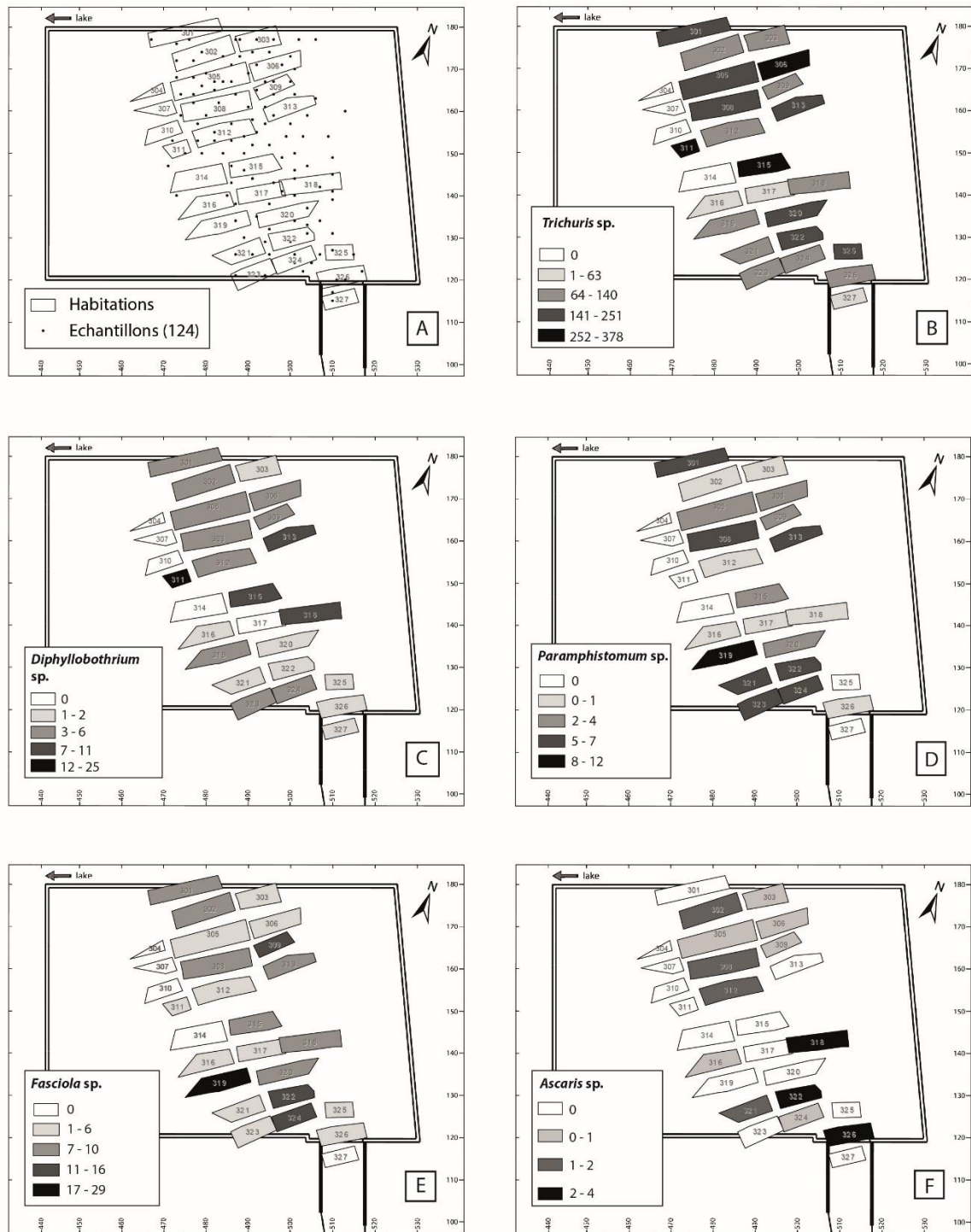


Figure 33 : Carte de densité des œufs de parasites au sein des habitations sur le site de ZPO, couche 13 (d'après Maicher et al., 2019). A : localisation des échantillons ; B : densité des œufs de *Trichuris* ; C : densité des œufs de *Diphyllobothrium* ; D : densité des œufs de *Paramphistomum* ; E : densité des œufs de *Fasciola* ; F : densité des œufs d'*Ascaris*.

La cuisson des chairs permet d'endiguer la bothriocéphalose. Cependant, il ne faut pas omettre que le fait de bouillir les aliments ne laisse pas de traces sur les restes osseux. Il est donc probable que les poissons étaient bouillis, ce qui permet également d'empêcher la propagation du parasite au sein de la population. Fait étonnant sur le site de ZPO, la cynophagie y est très importante avec un taux estimé de six chiens sur dix destinés à la consommation (Schibler & Schäfer, 2017). La prévalence de *Diphyllobothrium* dans une partie spécifique du secteur peut donc être due à un hôte définitif autre que l'homme tel que le chien, ou une partie de la population ayant adoptée une consommation de poisson cru plus importante que les autres.

Les œufs de *Fasciola* sont présents dans la quasi-totalité des habitations, avec des plus fortes concentrations dans les structures 319, 322 et 324 pour la partie sud, et 309 pour la partie nord (**Figure 33E**). Ce parasite pouvant infester les ruminants et certains omnivores dont l'homme, de fortes valeurs au sein des habitations pourraient être dues à une part de la population porteuse de ce parasite, ou à la présence d'animaux infestés.

Les concentrations en œuf de *Paramphistomum* viennent conforter cette dernière hypothèse pour certaines structures. En effet, en tant que parasite strictement animal, sa présence atteste celle d'herbivores dans un nombre important de structures au nord (301, 308 et 313) et au sud (319, 321-324) (**Figure 33D**).

Ascaris se montre différent des autres taxons avec de fortes valeurs au sud du secteur (322 et 326) (**Figure 33F**). Un hôte définitif autre que l'homme, comme le porc, est donc suggéré.

❖ En dehors des habitations (voies de circulation) :

Une étude multi proxy récente, sur la base d'analyses géochimiques et de marqueurs biologiques de l'environnement (chironomes et cladocères), démontre que le site de ZPO était en eau de façon quasi-permanente, avec la partie nord exposée au cours des périodes de sécheresse (Bleicher et al., 2018). Sur nos cartes, les zones extérieures aux habitations ne correspondent donc pas à des voies de circulation, mais des zones en eau, les habitants circulant non pas directement sur le sédiment mais probablement à l'aide de plateformes rehaussées autour des habitations. La présence de marqueurs parasitaires dans ces zones est donc probablement le résultat de rejet domestique depuis ces plateformes.

Tout comme pour les cartes de densité, le nombre d'œufs de *Trichuris* influence très largement la distribution du nombre d'œufs total, puisqu'il constitue la grande majorité des

marqueurs parasitaires retrouvés. Ainsi, les valeurs sont élevées sur tout le secteur excavé, excepté autour des habitations 313 et 317 (**Figure 34A**).

La répartition des œufs de *Diphyllobothrium* est caractérisée par un gradient de concentration d'ouest en est, confirmant la présence dans cette partie du site d'un autre hôte réservoir pour le parasite, ou bien d'une partie de la population ayant adoptée un régime alimentaire différent, avec une part plus importante de poissons crus (**Figure 34B**). Curieusement, les concentrations dans la structure 318 sont élevées alors que ces concentrations sont faibles autour d'elle.

La répartition des œufs de *Fasciola* montre une prévalence autour des habitations de la zone sud ainsi que dans la partie nord, ce qui concorde avec les données dans les habitations (**Figure 34D**).

Les œufs de *Paramphistomum* suivent ce qui est mis en évidence dans les structures, avec trois zones de fortes concentrations dans les parties nord et sud du secteur, 312-313, 316-317-319 et 320-322 (**Figure 34C**).

Ascaris est également plus présent dans la zone sud, mais aussi autour des habitations 305 et 306 (**Figure 34E**). Comme suggérée par l'analyse effectuée au sein de la sphère domestique, *Ascaris* était certainement parasite d'un autre hôte, comme le porc. Cependant cette hypothèse n'est valide que si l'on considère que tous les habitants du site étaient infestés par les mêmes parasites.

Actuellement, les analyses coproscopiques sont un outil privilégié pour la détection des parasitoses et sont d'une forte sensibilité pour les douves comme *Paramphistomum* (Rieu et al., 2007) et *Fasciola* (Rapsch et al., 2006). La coque des œufs de trématodes ayant la même composition chimique (Wharton, 1983) et ici, les œufs provenant de la même couche archéologique, les processus taphonomiques subis par ces marqueurs sont considérés comme identiques. Le ratio du nombre d'œufs entre les deux taxons peut donc être considéré comme représentatif, du moins proportionnel, à celui du dépôt. Par conséquent, les concentrations plus élevées d'œufs de *Fasciola* peuvent être expliquées soit par une charge parasitaire plus élevée pour le même hôte, soit par un nombre plus élevé d'individus atteints de fasciolose. Une autre possibilité est que l'homme était hôte définitif au même titre que les bovins.

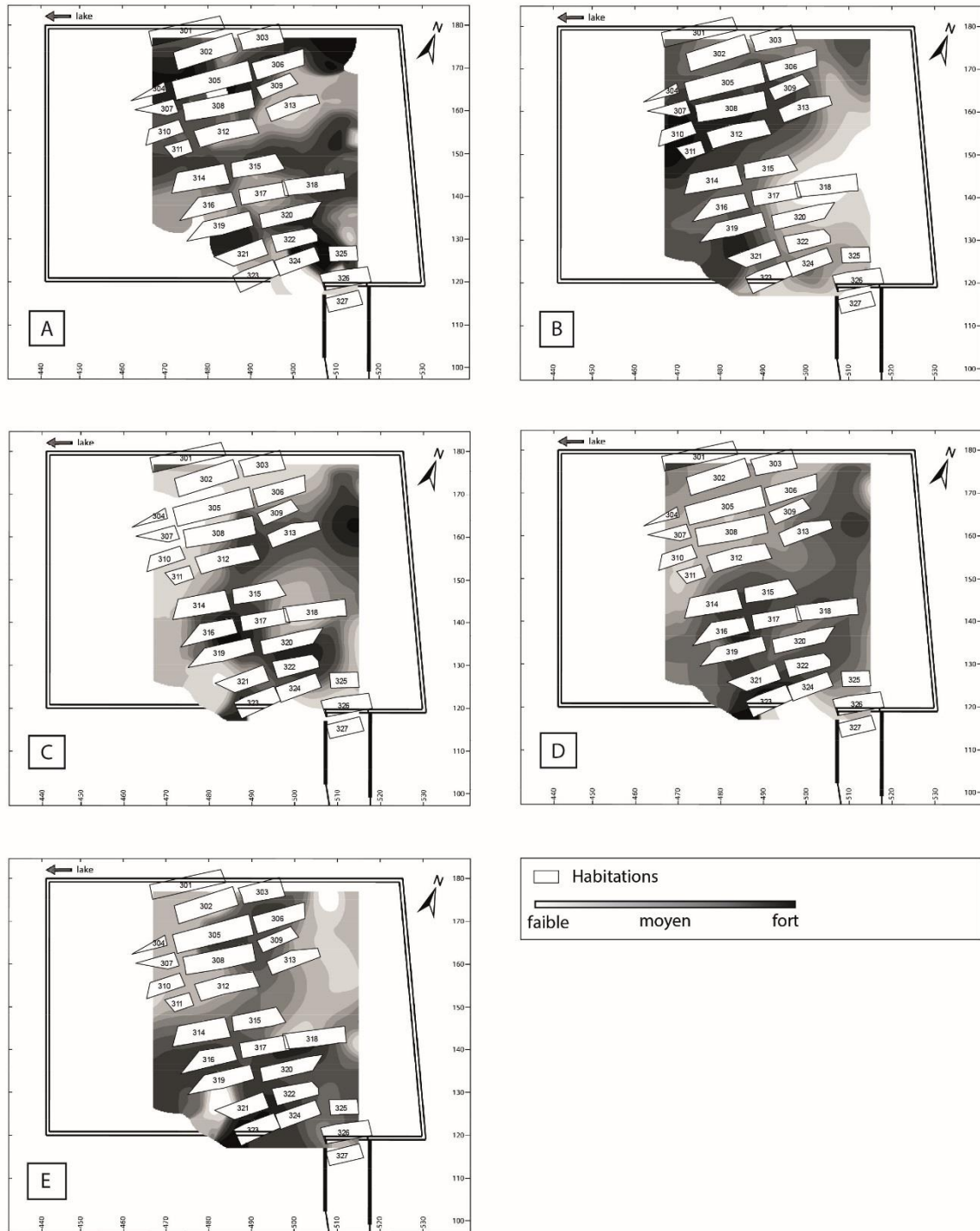


Figure 34 : Carte de densité des œufs de parasites en dehors des habitations sur le site de ZPO, couche 13 (d'après Maicher et al., 2019). A : densité des œufs de *Trichuris* ; B : densité des œufs de *Diphyllbothrium* ; C : densité des œufs de *Paramphistomum* ; D : densité des œufs de *Fasciola* ; E : densité des œufs d'*Ascaris*.

En comparant la répartition des œufs de *Fasciola* et de *Paramphistomum*, les deux parasites semblent infester les mêmes hôtes en raison de la similitude de leur distribution spatiale, avec toutefois quelques différences. Une carte de comparaison des concentrations a été établie afin de visualiser les différences de distribution et de déterminer si les deux parasites infestent les mêmes hôtes. Pour cela, la méthode des noyaux est appliquée aux données normalisées sur chaque taxon, puis les rasters ainsi produits sont soustraits (**Figure 35**). Aucune différence significative n'est observée, excepté dans le nord-est du secteur et dans neuf habitations où les concentrations en œufs de *Fasciola* prévalent. Des analyses palynologiques ont mis en évidence l'importance de l'ail des ours vers le lac de Zurich pendant le Néolithique, ce qui est compatible avec une infestation massive de grands ruminants où l'ail sauvage pourrait jouer un rôle important dans la propagation des douves. L'homme peut donc s'être également contaminé par ingestion de ces végétaux, ce qui expliquerait la prévalence de *Fasciola* sur *Paramphistomum* dans certaines habitations, notamment les 319 et 322.

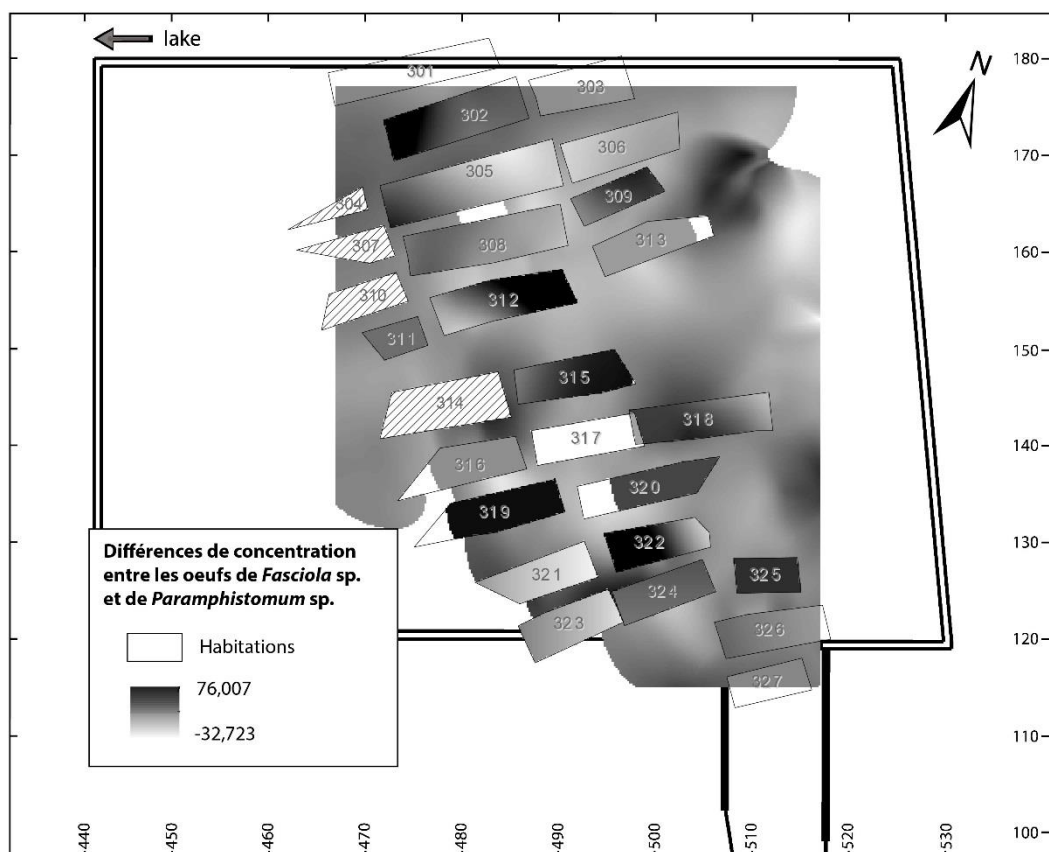


Figure 35 : Carte de différence des concentrations en œufs de *Fasciola* et de *Paramphistomum* ($[Fasciola]-[Paramphistomum]$).

L'analyse spatiale a permis d'apporter de nombreuses informations sur le site de ZPO. La présence quasi-systématique du parasite humain *T. trichiura* démontre une pollution généralisée de la couche 13 par de la matière fécale d'origine humaine. Les différences de répartition des œufs de *Diphyllobothrium* peuvent avoir plusieurs origines : soit la présence de chiens dans les zones concernées avec une accumulation de fèces, soit une part de la population avec un régime alimentaire différent. Des différences sociales sont attestées sur le site de ZPO, notamment dans le secteur B, où le mobilier retrouvé est différent de celui mis au jour dans les secteurs A et C. De plus, les secteurs A et B sont séparés par une clôture, faisant de ce site un exemple rare de délimitation sociale physique et symbolique intra-village (Bleicher & Harb, 2018).

La forte représentativité des œufs de parasites retrouvés en dehors des habitations atteste d'une pollution généralisée de la couche 13 par de la matière fécale d'origine diverse. La présence animale, notamment de bovins, est également mise en évidence dans la partie sud du site.

III.2.3 Zug-Riedmatt (ZR)

Sur le site de Zug-Riedmatt (ZR), une autre approche a été développée : l'évolution des parasitoses sur le temps d'occupation du site par l'analyse de trois carottes. Cette approche avait déjà été réalisée sur le site de Chalain 3 (Dommelier-Espejo, 2001), mais chaque carotte avait fourni un nombre d'échantillons moins important. Une carotte est située à l'ouest du secteur fouillé (91/104) et deux à l'est (63 et 70). Un prélèvement a été effectué dans chaque unité stratigraphique identifiée.

Au moins douze taxons ont été identifiés et 97,3 % des échantillons sont positifs à l'examen paléoparasitologique. La biodiversité parasitaire est très proche de celle de ZPO. Les échantillons étant prélevés dans des couches d'habitat, l'origine biologique des œufs est inconnue.

Quatre taxons sont majoritaires, *Trichuris*, *Diphyllobothrium*, *Fasciola* et *Paramphistomum* (**Tableau 6**). Quatre taxons de nématode ont été retrouvés, *Trichuris* étant le plus représenté et la taille des œufs correspond à l'espèce humaine. La présence de *Trichuris* et *Ascaris* atteste d'un mauvais état d'hygiène de la population. Aucun des morphotypes de *Capillaria* ne se rapportent à une espèce parasitaire de l'homme connue, allant probablement dans le sens d'une

origine animale. Un unique œuf de *Dioctophyma renale* a été découvert dans la carotte 70. Le seul représentant des cestodes retrouvé, *Diphyllobothrium*, est également marqueur de la consommation de poisson cru par un mammifère ichtyophage. Deux types d'œufs de *Diphyllobothrium* sont présents sur le site, ceux à coque ponctuée et ceux à coque lisse, mais aucun ne peut être attribué à une espèce particulière. Il en est de même pour le trématode *Echinostoma*, qui ne peut être identifié spécifiquement (Huffman & Fried, 1990). Néanmoins, ces parasites affectent préférentiellement les mammifères et les oiseaux et sont le plus souvent associés à la consommation de poisson cru ou mal cuit (Euzéby, 2008). Les parasites de ruminants sont également bien représentés, avec *Fasciola*, *Paramphistomum*, *Dicrocoelium*.

Des prélèvements ont été effectués dans chaque unité stratigraphique (notée U). Les résultats peuvent alors être représentés sous forme de diagramme, permettant ainsi de visualiser l'évolution des parasitoses au cours du temps. Au total, quatorze unités stratigraphiques sont décrites, les carottes 91, 70 et 63 couvrent les U 1 à 8/9, les plus anciennes, et la carotte 104 les U 8/9 à 14, les plus récentes (**Figure 36, 37, 38**). Aucune des quatre carottes ne couvre la totalité de la stratigraphie. Cependant, les carottes 104 et 91 ont été prélevées côte à côte, permettant de les considérer comme une seule. Les profondeurs des prélèvements se suivent et se chevauchent au niveau de leurs U 8/9 respectives.

Des datations radiocarbone ont été réalisées et plusieurs phases d'occupation ont été mises en évidence : soit deux phases qui couvrent les U3-U5 et U6-U12, soit trois phases qui correspondent aux unités U3-U5, U6-U7 et U8-U12 (**Figure 20**), marquées par des couches très organiques (Steiner, 2017).

Les analyses sédimentaires et des macrorestes végétaux ont été réalisés dans le cadre de la thèse de doctorat de B. Steiner (Steiner, 2017) et permettent de les comparer avec les résultats de l'étude paléoparasitologique (**Figure 36, 37, 38**) :

- U1 : composée de micrite, elle constitue la sédimentation non anthropique du lac, située sous la première couche d'occupation. Quelques œufs sont présents dans les trois carottes. Ils peuvent être liés à une pollution due à la percolation dans la couche ou provenir des espèces sauvages environnantes, comme des canidés ou mustélidés pour *Diphyllobothrium* ou le cerf pour *Paramphistomum*.
- U2 : cette couche est plus organique et contient quelques macrorestes végétaux d'espèces sauvages et cultivées, marquant un début d'activité anthropique non loin

du site. Les fréquences des œufs de parasite sont à peu près équivalentes à celles de l'U1.

- U3 : un début d'occupation est marqué par une très forte prévalence de taxons végétaux marqueurs d'activités anthropiques et une sédimentation très organique. On observe une très forte augmentation des œufs de *Trichuris* (excepté dans la carotte 70 où l'augmentation est peu marquée) et de *Diphyllbothrium*. *Fasciola* et *Paramphistomum* sont observables dans les carottes 70 et 91/104.
- U4 : cette couche marque un hiatus dans la sédimentation micritique/organique, qui peut être dû soit à une augmentation du niveau de l'eau, soit à un arrêt des activités, les deux pouvant être liés. À noter que c'est dans cette unité que les plus fortes concentrations en œufs de *Diphyllbothrium* sont observées.
- U6 : l'influence anthropique est très présente dans cette couche organique. *Trichuris* est majoritaire tandis que *Diphyllbothrium* n'est presque plus représenté. Par contre, *Fasciola* et *Paramphistomum* voient leurs valeurs augmenter.
- U7 : l'influence anthropique est toujours forte, entrecoupée cependant soit pas de courts épisodes d'inondation, soit par des interruptions momentanées de la sédimentation anthropique, entraînant des hiatus. Les œufs de parasites montrent les mêmes tendances que dans l'U6.
- U8/9 : ces deux couches sont marquées par des apports massifs de déchets organiques d'origine anthropique sur le site, entrecoupés tout de même par quelques phases d'assèchement. *Diphyllbothrium* décroît très fortement dans cette unité, tandis que *Trichuris*, *Fasciola* et *Paramphistomum* sont à peu près stables.
- U10 : cette couche de micrite organique marque une phase d'inondation du site. Seule la carotte 104 couvre cette unité, où les œufs de parasites sont quasiment absents.
- U11/U12 : la sédimentation de ces deux couches est très influencée par le lac, et la richesse parasitaire y est très faible.
- U13/14 : cette couche présente des indicateurs d'une eau à forte vitesse, de type réunion des eaux d'une rivière et du lac en un delta, avec un apport exogène de macrorestes végétaux. Seul un œuf de *Paramphistomum* a été retrouvé. Les marqueurs parasitaires sont quasiment absents, proches des données des U1 et U2.

Les tendances de concentrations en œufs de parasites sont à peu près similaires pour les quatre carottes observées. Les différences peuvent être le résultat du biais d'échantillonnage du mode de prélèvement, le carottage, rendant les données très ponctuelles.

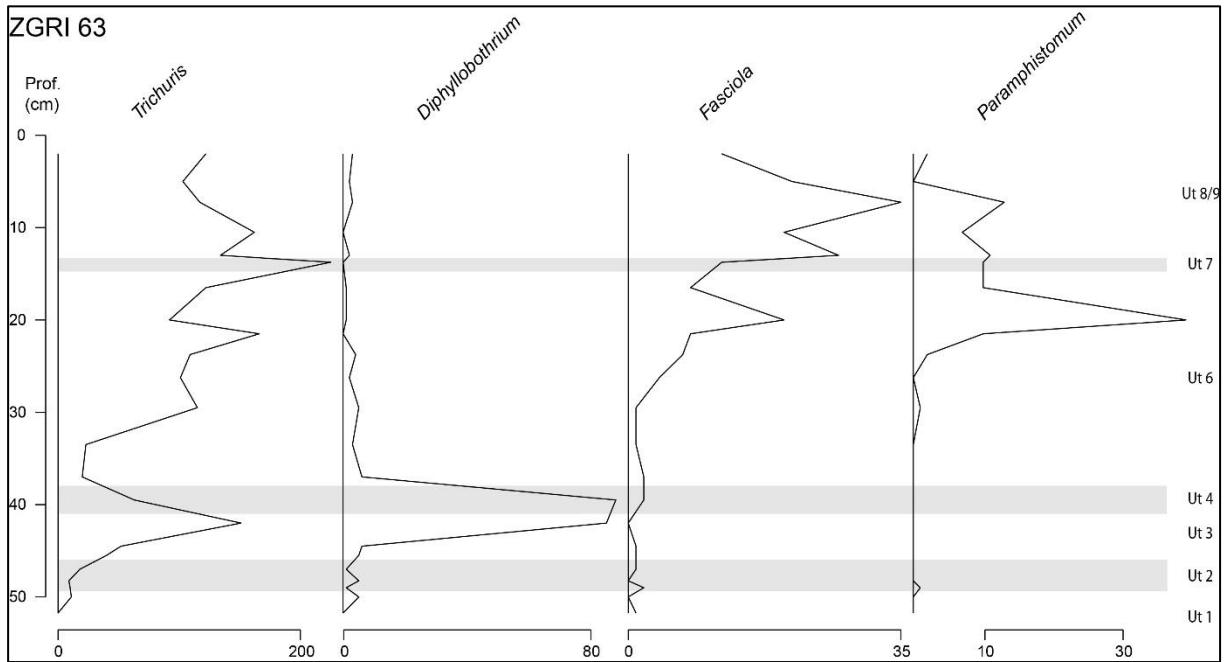


Figure 36 : Diagramme des nombre d'œufs comptés des quatre taxons majoritaires retrouvés dans la carotte ZGRI 63 sur le site de Zug-Riedmatt en fonction des unités stratigraphiques.

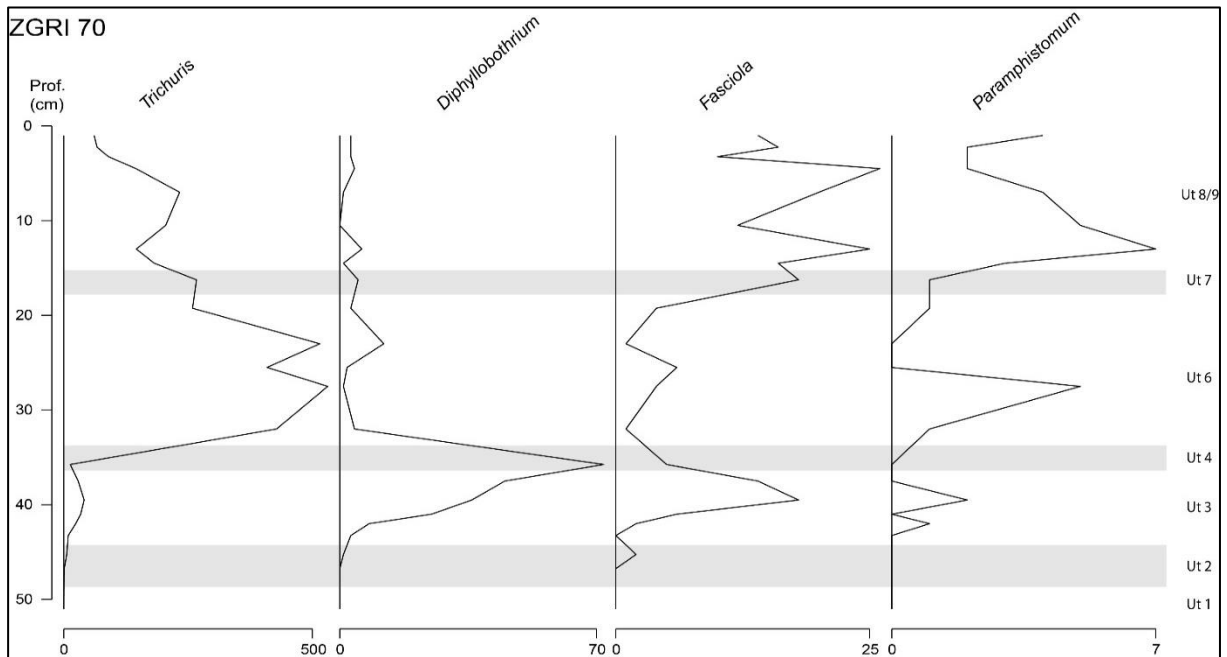


Figure 37 : Diagramme des nombre d'œufs comptés des quatre taxons majoritaires retrouvés dans la carotte ZGRI 70 sur le site de Zug-Riedmatt en fonction des unités stratigraphiques.

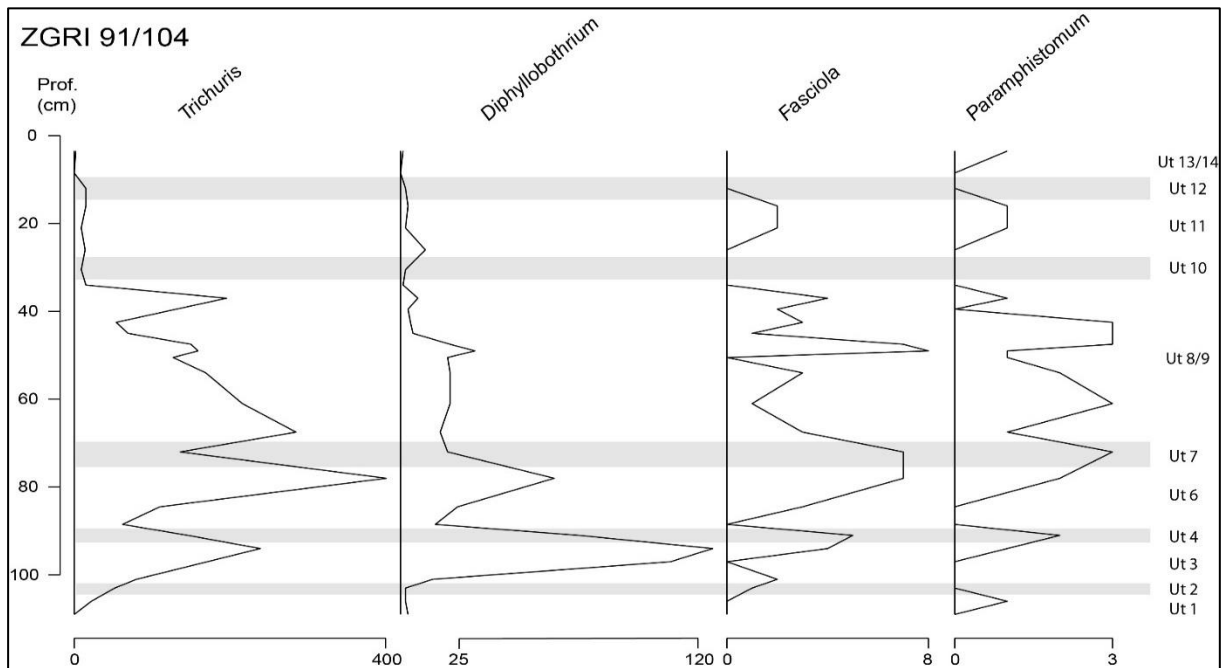


Figure 38 : Diagramme des nombres d'œufs comptés des quatre taxons majoritaires retrouvés dans la carotte ZGRI 91/104 sur le site de Zug-Riedmatt en fonction des unités stratigraphiques.

Afin de voir si les assemblages parasitaires présents dans les différentes US se ressemblent, une ACP fut conduite sur les données centrées-réduites. L'ACP a été privilégiée par rapport à d'autres analyses factorielles comme l'AFC, qui s'applique à des tableaux de contingence, car elle permet d'évaluer des ressemblances entre des individus (ici les unités stratigraphiques) et de définir s'il existe des corrélations entre les variables (ici les taxons) (Borcard et al., 2011). Tous les taxons n'ont pas été conservés pour l'analyse : les deux morphotypes de *Capillaria* ainsi qu'*Echinostoma* sont rejetés de la base de données car il n'est pas possible de les identifier et *Dioctophyma* est trop peu présent sur le site pour être représentatif.

Le cercle de corrélation (**Figure 39**) montre une forte correspondance entre les taxons *Fasciola* et *Paramphistomum*, une corrélation négative entre les taux de *Diphyllbothrium* et *Fasciola/Paramphistomum*, et une indépendance entre *Trichuris* et *Diphyllbothrium/Fasciola/Paramphistomum*. *Fasciola* et *Paramphistomum* contribue fortement à la valeur propre de l'axe 1 et *Trichuris* et *Diphyllbothrium* à celle de l'axe 2. La projection des variables et des individus catégorisés par unité est intéressante (**Figure 40**). Les U3, U6 et U8-9 sont distribués indépendamment sur les axes : l'U3 est très influencée par *Diphyllbothrium* et *Trichuris* dans une moindre mesure, l'U6 par *Trichuris* et l'U8-9 par *Fasciola* et *Paramphistomum*.

Cette analyse vient confirmer les tendances observées sur les diagrammes des trois carottes analysées. On observe ici une évolution du cortège parasitaire au cours du temps selon les unités stratigraphiques, avec le passage progressif d'une dominance de *Diphyllobothrium* vers l'abondance de *Fasciola* et *Paramphistomum*. L'activité de pêche semble donc dominée dans les premières occupations, puis un passage progressif vers l'élevage de bovins s'est mis en place.

La question de l'existence de deux ou trois phases d'occupations reste cependant en suspens. Bien qu'un changement d'approvisionnement soit perceptible au travers des spectres parasitaires, il ne peut être confirmé que cette évolution soit le reflet de phases d'occupation distinctes, notamment entre les unités U6 et U8.

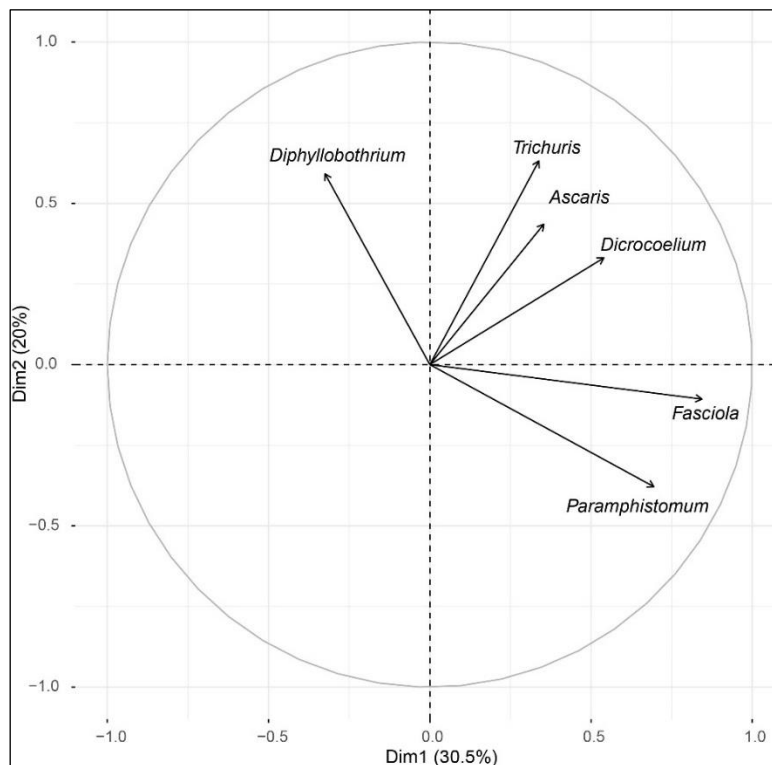


Figure 39 : Cercle de corrélation des concentrations en œufs de parasites retrouvés sur le site de Zug-Riedmatt selon les deux premiers axes.

L'étude paléoparasitologique du site de Zug-Riedmatt montre l'importance de l'analyse diachronique pour la mise en évidence de l'évolution des cortèges parasitaires dans le temps et de l'intérêt de multiplier le nombre de carotte analysée.

Afin de confirmer ou infirmer cette tendance, ces résultats devront être couplés avec l'étude archéozoologique du site, analyses réalisées dans le cadre d'une thèse de doctorat de S. Billerbeck-Braschler, actuellement en cours de publication (Billerbeck-Braschler, 2016).

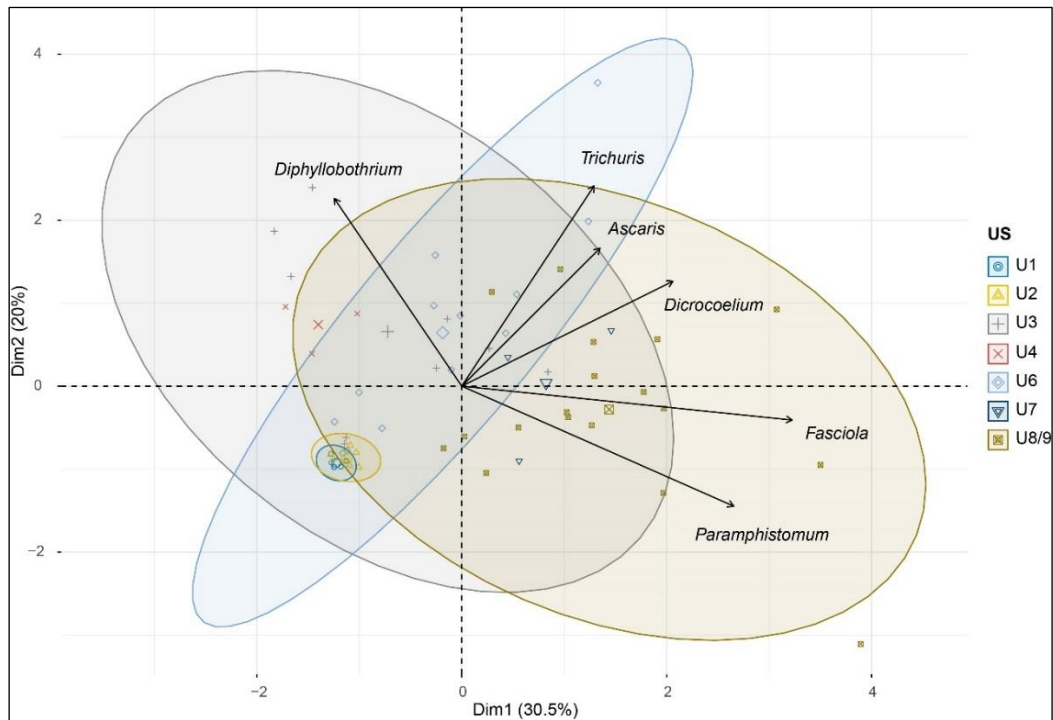


Figure 40 : Cercle de corrélation des concentrations en œufs de parasites retrouvés sur le site de Zug-Riedmatt selon les deux premiers axes et catégorisés en fonction des unités stratigraphiques.

III.2.4 Weyregg II

Sur les trois niveaux échantillonnés à Weyregg II, au moins huit taxons de vers parasites ont pu être identifiés. Bien que l'importante richesse taxonomique parasitaire détectée dans les échantillons atteste de la présence de l'homme et d'animaux sur le site, la quantité d'œufs relative à chaque taxon est assez faible (**Tableau 5**). De plus, en raison de la nature même des niveaux archéologiques, deux couches d'habitat et une phase d'abandon, l'origine biologique des œufs est inconnue et la détermination au rang spécifique n'est donc pas permise.

L'exiguïté du secteur étudié (12m²) et les faibles taux d'œufs de parasites empêchent de mettre en place une analyse spatiale statistiquement valable. Toutefois, une tendance de répartition des restes parasitaires est esquissée. Les échantillons étant répartis sur trois couches distinctes, nous pouvons alors essayer de voir s'il existe une tendance dans le temps.

La couche SE4 correspond à la couche culturelle la plus récente (3550 cal. BC). Dix taxons ont pu y être identifiés, la plupart d'entre eux indiquant une pollution par de la matière fécale d'origine humaine et/ou animale.

Trichuris, dont les tailles des œufs s'apparentent à l'espèce parasite de l'homme, est présent sur l'ensemble du secteur et indique une pollution générale avec de la matière fécale humaine (**Figure 41**).

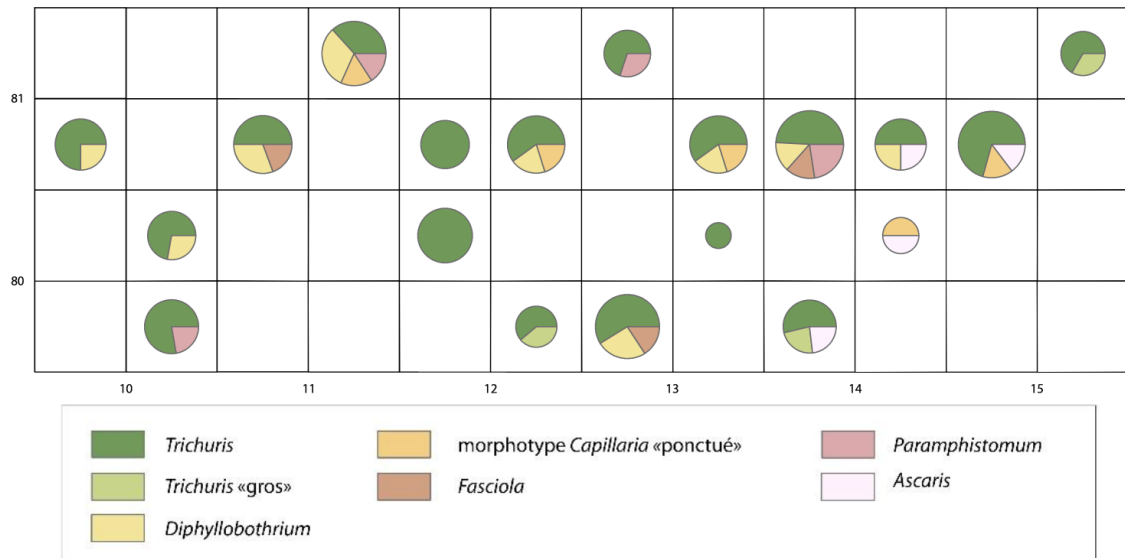


Figure 41 : Carte de localisation des échantillons prélevés dans la couche 4 du site de Weyregg II et diagramme de concentrations log-transformées des œufs de parasites. La taille des diagrammes est proportionnelle au nombre d'œufs total comptés pour chaque échantillon.

Ascaris, malgré un cycle biologique similaire, n'a pas la même distribution et les quatre œufs dénombrés sont concentrés dans la partie orientale du secteur. Cette répartition peut indiquer un hôte définitif différent, probablement le porc.

Diphyllobothrium, parasite des mammifères piscivores tels que l'homme ou le chien, est principalement retrouvé dans la partie orientale du secteur.

L'œuf unique de *Taenia/Echinococcus* est également présent sur cette partie du site, ainsi que le seul résidu du genre *Dicrocoelium*.

La concentration de parasites liés au mode de consommation de viande et de poisson peut indiquer une zone pour les déchets de boucherie et de pêche. La présence de bovins sur le secteur est attestée par les œufs de *Fasciola* et de *Paramphistomum*, qui ne présentent aucune tendance de répartition particulière.

La couche SE5 (3670 cal. BC) correspond à un dépôt de craie lacustre. Peu d'œufs ont été comptés dans cette couche, ce qui est en partie dû à un biais de représentation dans l'échantillonnage. En effet, cette couche est celle qui est la moins échantillonnée pour l'analyse paléoparasitologique (**Figure 42**). De plus, la nature des sédiments indique une période de haut niveau du lac, qui peut alors correspondre à une phase d'abandon du site.

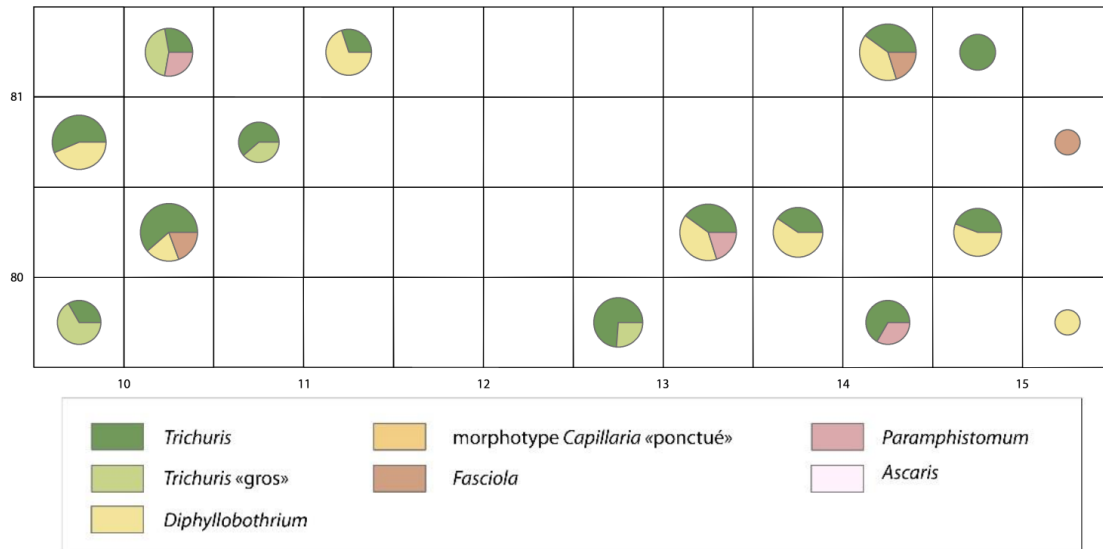


Figure 42 : Carte de localisation des échantillons prélevés dans la couche 5 du site de Weyregg II et diagramme de concentrations log-transformées des œufs de parasites. La taille des diagrammes est proportionnelle au nombre d'œufs total comptés pour chaque échantillon.

Trichuris est faiblement représenté mais est réparti sur toute la zone. Seuls quelques restes de *Fasciola* et de *Paramphistomum* ont été identifiés. La présence d'œufs dans cette couche pourrait s'expliquer par de la percolation au travers de la couche SE4 provoquant un dépôt de restes de parasites dans la couche SE5. Par rapport à la couche SE4, *Diphyllobothrium* se trouve en plus grande quantité. Ce phénomène ne peut donc pas s'expliquer uniquement par la percolation et certains mammifères piscivores étaient certainement présents autour de ce secteur.

La présence d'œufs peut aussi être due à une contamination exogène de la couche, par exemple par les battements de l'eau sur la rive du lac, mais il est également très probable qu'elle soit due à la présence d'animaux sauvages venus s'abreuver sur les rives. Pour le moment, il n'est pas possible de définir si l'activité a cessé sur ce secteur, ou si les habitants l'ont déplacé spatialement, peut-être en raison d'une hausse du niveau des eaux du lac (Pohl, 2016). Des analyses sédimentaires sont nécessaires afin de définir si les couches sont bien en place et si la part du battement des eaux du lac est négligeable.

La couche SE6 correspond à la plus ancienne couche culturelle (3750 cal. BC). À l'instar des autres niveaux archéologiques, la diversité parasitaire est importante avec sept taxons recensés mais en faible quantité. Aucune zone de concentration ne se dessine (**Figure 43**).

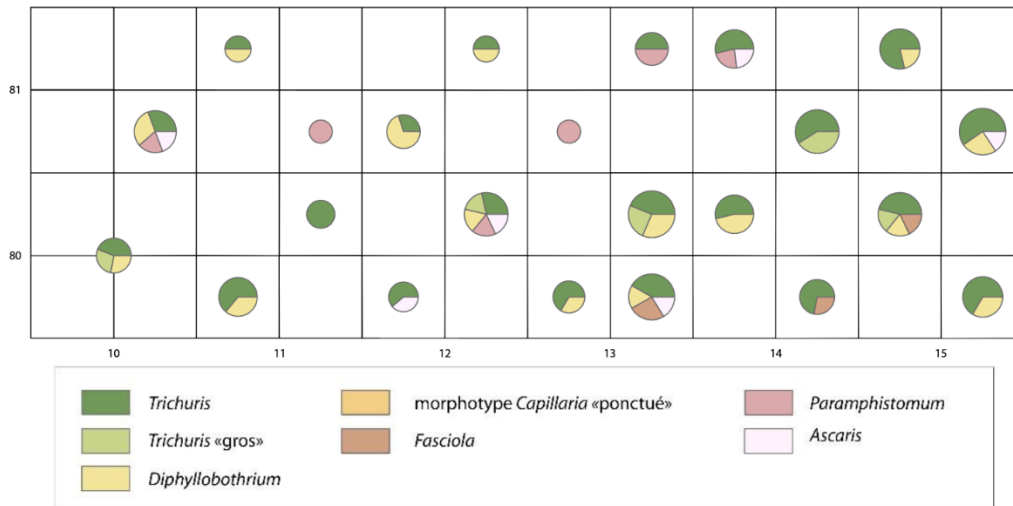


Figure 43 : Carte de localisation des échantillons prélevés dans la couche 6 du site de Weyregg II et diagramme de concentrations log-transformées des œufs de parasites. La taille des diagrammes est proportionnelle au nombre d'œufs total comptés pour chaque échantillon.

De manière générale, les conditions taphonomiques ne semblent pas idéales pour une bonne conservation des œufs. La biodiversité est importante mais ne permet pas d'apporter plus d'indications sur un éventuel changement de comportement, comme des changements de régime alimentaire par exemple. De même, la répartition des échantillons et leurs contenus ne permettent pas de mettre en évidence une gestion des déchets particulière.

Un fait intéressant a tout de même été remarqué sur le site de Weyregg II, les variations de taille des œufs de *Trichuris*. Au cours des lectures des échantillons au microscope, certains œufs sont apparus plus longs que les œufs de *T. trichiura* standards. En effet, lorsque l'on compare la taille de ces œufs de *Trichuris* à ceux d'un autre site (pour cet exemple, les œufs de *Trichuris* du site de Zug-Riedmatt), deux populations se dessinent largement (**Figure 44**).

Il est très net que les œufs de *Trichuris* provenant du site de Weyregg II peuvent être affiliés à deux espèces distinctes. Afin de déterminer lesquelles, les dimensions les plus fréquemment retrouvées dans la littérature de plusieurs espèces de *Trichuris* ont été compilées (Dufour, 2015) et comparées à celles des œufs de Weyregg II (**Figure 45**). D'après ce graphique, les plus petits œufs peuvent aisément être affiliés à *T. trichiura*, parasite de l'homme, tandis que les plus grands peuvent être attribués à deux espèces, *T. ovis* ou *T. discolor*, respectivement parasite des ovins/caprins et des bovins (Euzéby, 2008). Ces parasitoses viennent donc confirmer la présence de ruminants sur le site de Weyregg II. Nous ne pouvons cependant pas définir s'il s'agit d'animaux sauvages ou domestiques.

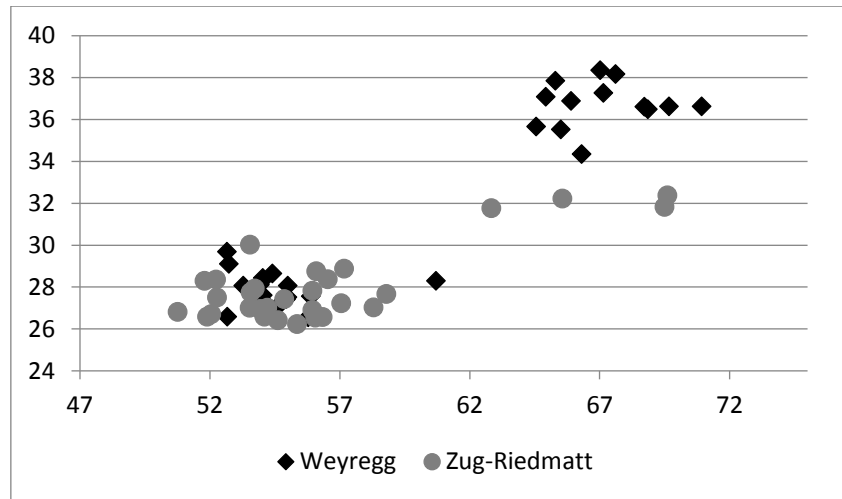


Figure 44 : Taille des œufs de *Trichuris* identifiés sur les sites de Weyregg II et Zug-Riedmatt (les unités des axes sont en μm).

En contexte archéologique, les œufs de ces deux espèces ont rarement été mis en évidence en raison de leurs très faibles proportions par rapport aux œufs de *Trichuris* « classiques », comme nous pouvons le voir dans le **Tableau 5**. Une analyse ADN devrait confirmer leur identification.

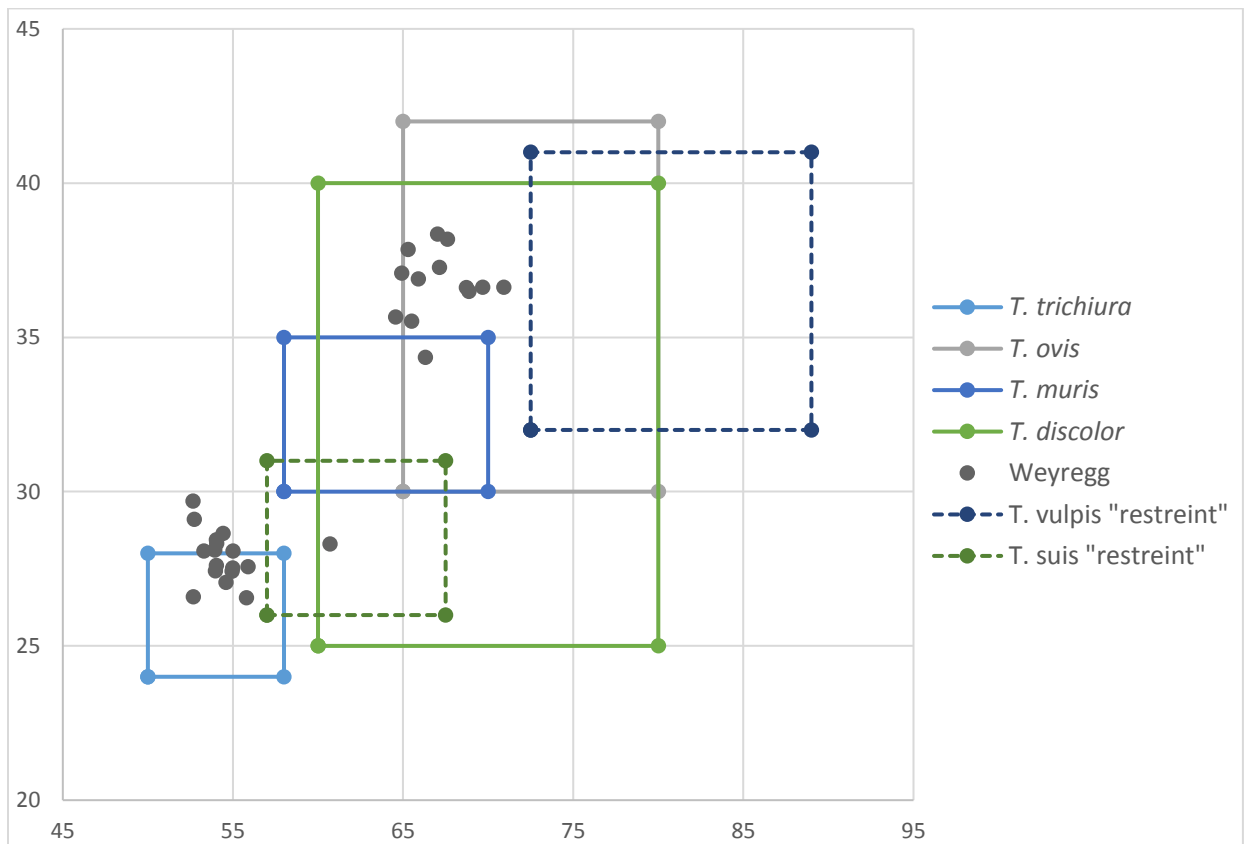


Figure 45 : Mesures des œufs des espèces de *Trichuris* les plus communes comparées aux mesures des œufs de *Trichuris* identifiés sur le site de Weyregg II. La mention « restreint » indique les dimensions minimales et maximales précisées dans la littérature (d'après Dufour, 2015).

L'agriculture développée par le groupe de Mondsee semble rudimentaire et les populations devaient subvenir à leurs besoins en viande par une activité de chasse importante (Ruttkay et al., 2004). Ceci est attesté par la forte part d'animaux sauvages dans l'assemblage faunique et le nombre important de pointes de flèche mises au jour sur le site. De plus, la topographie du terrain, qui présente une forte pente, suggère que les terres arables n'étaient pas à proximité immédiate du site (Pohl, 2016). Sur Weyregg II, bien que les prélèvements aient été effectués en plein cœur du village, le faible nombre d'œufs retrouvés peut s'expliquer par plusieurs phénomènes : des conditions taphonomiques non propices à une conservation optimale des marqueurs parasitaires, une agriculture et un élevage modérés qui aura eu pour conséquence d'éviter une trop forte propagation des parasitoses au sein des populations humaines et animales. Un élevage moins conséquent signifie moins de contact avec d'autres organismes potentiellement porteurs de parasitoses transmissibles. De plus, si l'agriculture est moins développée, il est probable qu'une moindre quantité de matière fécale était utilisée afin d'amender les terres, limitant ainsi le développement de parasitoses à cycle direct telles que l'ascaridiose et la trichocéphalose.

De manière générale, la population était atteinte de parasitoses. Néanmoins la contamination des habitants et des animaux présents a pu être limitée grâce à une activité de chasse plus présente que l'élevage et l'agriculture, tous deux importants vecteurs de parasitoses.

III.2.5 Serteya II

Sur un total de quinze échantillons analysés, treize se sont avérés positifs à la présence d'œufs de parasites intestinaux, avec un total de quatre taxons identifiés au genre et un à l'espèce.

Parmi les échantillons analysés, trois ont été prélevés dans la couche d'habitat lors de la campagne de fouilles de 2014, et douze (dix coprolithes et deux doublons) correspondent à des coprolithes prélevés en 2015.

Comparé aux autres sites étudiés, l'analyse des sédiments prélevés dans la couche d'habitat n'a pas donné un nombre de taxons aussi important malgré l'excellente conservation des éléments organiques. Quatre taxons ont été recensés : *Diphyllobothrium*, deux morphotypes de *Capillaria* et des œufs de la classe des trématodes. *Diphyllobothrium*, présent dans les trois échantillons, atteste de la présence d'un mammifère ichtyophage ; les deux morphotypes de

Capillaria, retrouvés dans les échantillons P2 et P3, ne se rapportent à aucune espèce décrite chez l'homme. Leur origine est donc probablement animale, sans confirmation toutefois.

Malheureusement, seulement trois échantillons ont pu être prélevés sur cette surface de 16 m² au cours de la campagne 2014. Il n'est alors pas possible d'apporter d'informations plus précises quant à l'origine biologique des parasites, ou encore sur une éventuelle gestion des déchets fécaux. Nous pouvons simplement attester de la présence de mammifères piscivores sur le secteur.

Le caractère exceptionnel du site de Serteya II, outre l'excellente conservation des vestiges archéologiques, réside dans la quantité très importante de coprolithes récoltés, que ce soit au cours des campagnes de fouille 2014, 2015 ou 2018 (**Figure 46**).



Figure 46 : Photo de coprolithe récolté sur le site de Serteya II (campagne de fouille 2015, cliché : Y. Maigrot).

Un total de dix coprolithes a été étudié pour l'instant. Le but de l'analyse paléoparasitologique des coprolithes est de déterminer leur origine. En effet, au cours des fouilles, un enclos destiné a priori à l'élevage de sangliers a pu être mise au jour. Les coprolithes ont été prélevés au sein de cette structure, avec l'idée d'une origine porcine. Provenant d'une même structure, leur origine biologique est donc supposée commune. Sur les dix coprolithes analysés, quatre taxons ont pu être identifiés et un seul a montré des résultats négatifs (C8). Aucun taxon recensé n'est parasite obligatoire d'un hôte particulier. Néanmoins, l'assemblage parasitaire peut nous aiguiller si l'origine biologique des coprolithes :

- *Diphyllobothrium* est le taxon le plus abondant avec des concentrations pouvant atteindre les 5000 œufs ou plus. Le polyparasitisme (présence de plusieurs vers qui

cohabitent au sein d'un même organisme hôte) est fréquent pour ce taxon ce qui pourrait expliquer les concentrations exceptionnelles en œufs. Il est très souvent observé chez le chien, mais de manière beaucoup plus exceptionnelle chez le porc (notamment l'espèce *D. latum*) (Euzéby, 2008 ; Taylor et al., 2007) ;

- *Diocotophyma renale* est un parasite de canidés, avec quelques cas sporadiques chez le porc, le cheval, le chat et l'homme (Taylor et al., 2007). De par son cycle biologique, ce parasite est majoritairement présent sur les terrains humides. L'hôte définitif s'infeste après ingestion de poissons contaminés crus ou mal cuits, principalement de la famille des cyprinidés et siluridés, ou amphibiens du genre *Rana*, ou directement par ingestion d'un ver aquatique oligochète qui correspond au premier hôte intermédiaire du parasite. Néanmoins, ce parasite rare en contexte archéologique, n'est présent que dans quatre coprolithes avec un seul œuf pour chaque ;
- *Dicrocoelium* a déjà été observé occasionnellement chez le sanglier (Euzéby, 2008 ; Taylor et al., 2007), mais jamais chez le chien. Néanmoins, les œufs de *Dicrocoelium* peuvent être présents dans les selles et marquent alors une pseudoparasitose via la consommation d'abats de moutons infestés ;
- 55 œufs de trématodes ont été comptés. Les dimensions moyennes des œufs (113,5 x 79,9 µm) peuvent aussi correspondre à l'espèce *Alaria alata*, seule espèce représentante du genre en Europe de l'est et prédominant chez le chien (Taylor et al., 2007). L'hôte définitif s'infeste par ingestion de grenouilles ou têtards contaminés. S'ils correspondent au genre *Fasciola*, parasite de ruminants, le porc peut être parasité. Cependant, le développement chez le porc est incomplet ne permettant pas la production et donc la présence d'œufs dans les selles (Euzéby, 2008). De plus, aucun cas de fasciolose chez le chien n'est recensé dans la littérature. Des œufs d'*A. alata* ont préalablement été observés sur un site Néolithique de Zamostye dans la région de Moscou (Savinetsky & Khrustalev, 2013). Cette référence appuie l'identification des œufs de trématodes dans ce sens.

Les parasites présents iraient donc vers une origine canine. De plus, au cours des lectures microscopiques des coprolithes, très peu de pollen ont pu être observés, ce qui indique généralement une origine carnivore (comm. pers. E. Gauthier).

L'origine biologique des parasites est plus aisée à définir lorsqu'ils sont identifiés au sein de coprolithes. Leur taille moyenne varie entre 3,6 et 6,6 cm de long pour 1,4 à 2,4 cm de large, avec des masses comprises entre 1,5 à 6 g. Au cours de la phase d'extraction des œufs, le

contenu macroscopique des coprolithes a été examiné. Le contenu identifié dans les refus de tamis au cours de la phase de tamisage est homogène, avec de très nombreux fragments d'écaillés, d'arêtes et vertèbres de poissons ainsi que des esquilles d'os. Ce contenu ainsi que les tailles des coprolithes tendent à leur attribuer une origine de mammifères carnivores (Chame, 2003). Les assemblages parasitaires qu'ils contiennent, notamment *Diphyllobothrium* et *Dioctophyma*, indiquent dans ce cas une origine canine et marque donc une consommation de poisson cru. *Dioctophyma* est rare en contexte archéologique avec seulement deux mentions en Suisse, sur les sites de Zug-Riedmatt et d'Arbon-Bleiche 3 (Le Bailly et al., 2003). Néanmoins, c'est la deuxième fois qu'il est mis en évidence en Russie sur les sites néolithiques de Zamostye 1 et 2, à proximité de Moscou, également dans des coprolithes (Savinetsky & Khrustalev, 2013). La présence d'œufs de *Dicrocoelium* peut quant à elle être le marqueur d'une consommation d'abats d'ovins crus infestés et la possibilité de la présence d'*A. alata* n'est pas à exclure.

En définitive, afin de discriminer l'origine biologique des coprolithes (humains ou canins), une méthode subsiste sans avoir recours à l'analyse ADN, l'étude des acides biliaires. Par exemple, les coprostanols ne sont présents que chez l'homme et le porc. Comme l'origine porcine a été exclue via le spectre parasitaire identifié dans les coprolithes, s'ils contiennent des coprostanols nous pouvons affirmer qu'il s'agit de coprolithes d'homme ; s'ils n'en contiennent pas et que le cholestérol est dominant, l'origine est canine (Bull et al., 2002).

Sur ce type de matériel, cette approche biomoléculaire combinée à l'étude paléoparasitologique permettra de discriminer l'origine des coprolithes, sans avoir à faire face au problème de la dégradation de l'ADN ancien.

III.2.6 Passel

Les 32 échantillons analysés couvrent 16 structures sur les 18 qui forment les trois fossés extérieurs à la palissade. C'est la première fois qu'une enceinte néolithique est analysée par la paléoparasitologie et la richesse taxonomique y est très importante, avec un ensemble de neuf taxons parasitaires humains et animaux (**Tableau 7**).

Au sein des prélèvements effectués, c'est le genre *Trichuris* qui est le plus représenté. Leur taille peut correspondre à l'espèce de l'homme, *T. trichiura*. Ils marquent donc la présence de matière fécale humaine dans les fossés (**Figure 47**).

Tableau 7 : Nombre d'œufs de parasites comptés dans les différentes structures identifiées sur le site de Passel.
 (Nb ech : nombre d'échantillons analysés par structure).

Nb ech	St.	Trichuris	Trichuris "gros"	Taenia	Dicrocoelium	Paramphistomum	Capillaria	Diphylobothrium	Ascaris	Macracanthorhynchus	Hymenolepis	Total
2	1	1,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,5
2	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	198	74,25	0	0,25	0	0	0	0	0	0	0	74,5
1	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	201	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	202	63	0,3	2,3	0	0,3	0	0	0	0	0	66
3	205	0,67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,67
2	209	75,5	0	5	0	0,5	3	0	0	0	0	84
1	214	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	234	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	275	17	0	3	0	0	0	0	0	0	0	20
3	277	39	0	0,3	0,3	0	0,67	0	0	0	0	40,3
1	278	38	1	2	2	0	1	0	0	0	0	44
2	335	1655,5	0,5	12,5	0	0	1	2,5	0	0	0	1672
1	359	28	0	0	1	1	3	0	1	0	0	34
3	775	245	1,67	1,67	0	0	0	0	0	0,67	0,3	249,67

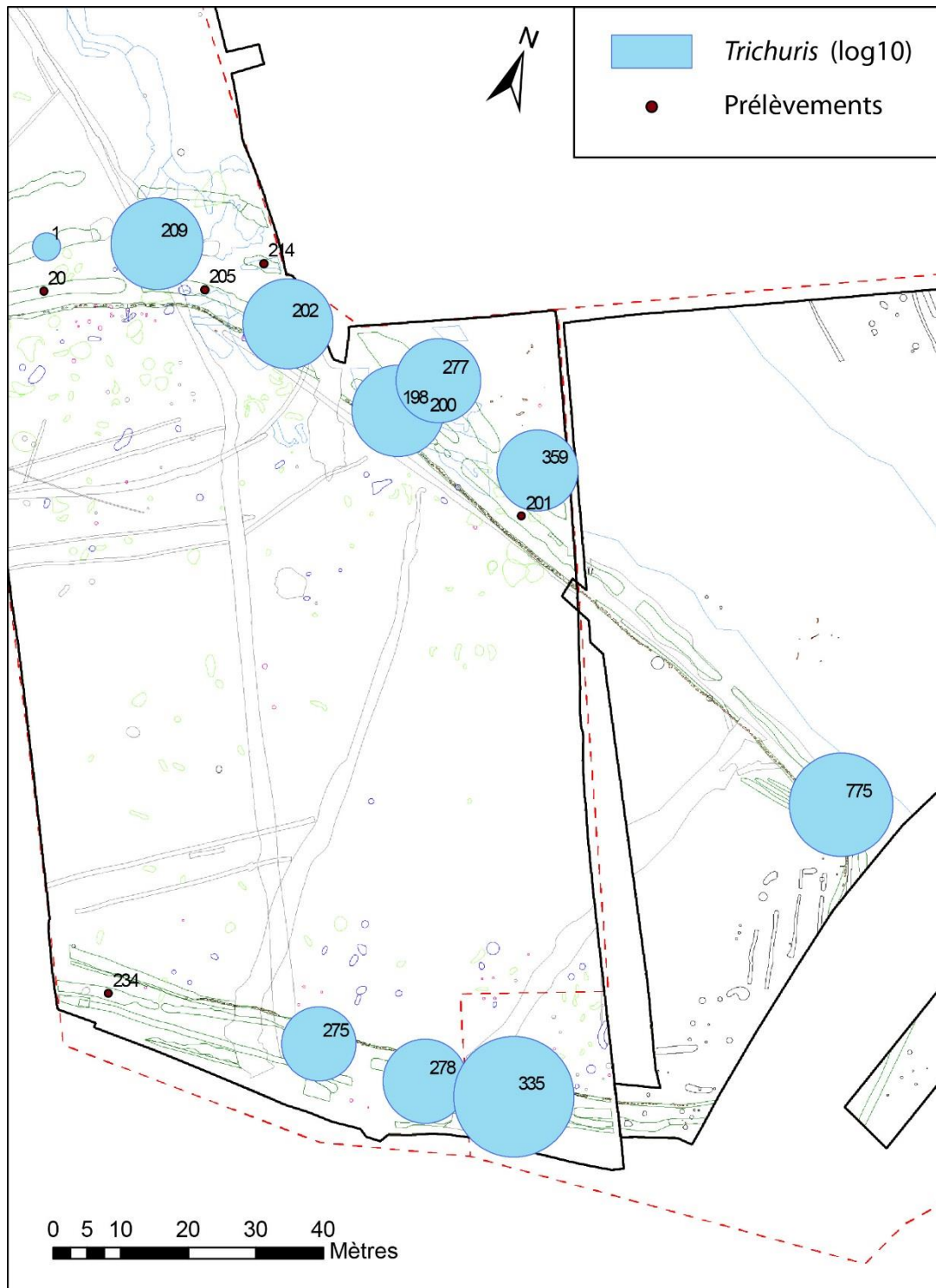


Figure 47 : Localisation des échantillons prélevés sur le site de Passel et concentrations en œufs de *Trichuris*. La taille des diagrammes est proportionnelle aux concentrations log-transformées en œufs de *Trichuris*. Les noms des structures analysées sont identifiées par leurs numéros respectives..

Un unique œuf d'*Ascaris* a été retrouvé dans la structure ST359, ne permettant pas définir son origine biologique (**Figure 48**).

L'élément remarquable sur ce site est la présence en nombre important d'embryophores de *Taenia/Echinococcus*, notamment dans la structure 335 (**Figure 48**). De telles proportions sont rares dans les échantillons archéologiques et pourraient indiquer une quantité importante de matière fécale d'origine humaine ou animale. Cette structure contient également les seuls œufs de *Diphyllobothrium* retrouvés sur le site. L'association parasitaire au sein de cette structure et le nombre important d'œufs de *Trichuris*, *Taenia /Echinococcus* et *Diphyllobothrium*, va dans le sens d'une origine humaine et/ou canine de la pollution fécale. Cette structure a fait l'objet d'une analyse de l'ADN parasitaire ancien, tout comme le site de La Draga, afin d'essayer d'identifier les espèces présentes. Malheureusement, cette analyse s'est avérée infructueuse (Côté, 2015 ; Côté et al., 2016), ne permettant pas de confirmer le diagnostic de l'origine biologique des embryophores.

Les premières données archéozoologiques démontrent l'importance des animaux domestiques sur le site (96% du nombre de restes), avec les bovins (65,2%), les porcs (24,4%) et les caprinés (3,1%) (Hachem et al., 2017). À noter la quantité importante d'ossements de chien, souvent en connexion anatomique, à hauteur de 2,9% du nombre de reste.

Trois œufs appartenant au genre *Paramphistomum* ont été découverts dans trois structures distinctes. Ce faible nombre est assez étonnant au regard de la place du bovin dans l'alimentation carnée des habitants.

Dans les structures 278 et 359, trois œufs du genre *Dicrocoelium* ont été retrouvés (**Figure 48**). Un nombre relativement important (14 œufs) de *Capillaria*, morphotypes ponctué et réticulé confondus, ont pu être comptés, notamment dans les structures constituant le fossé médian.

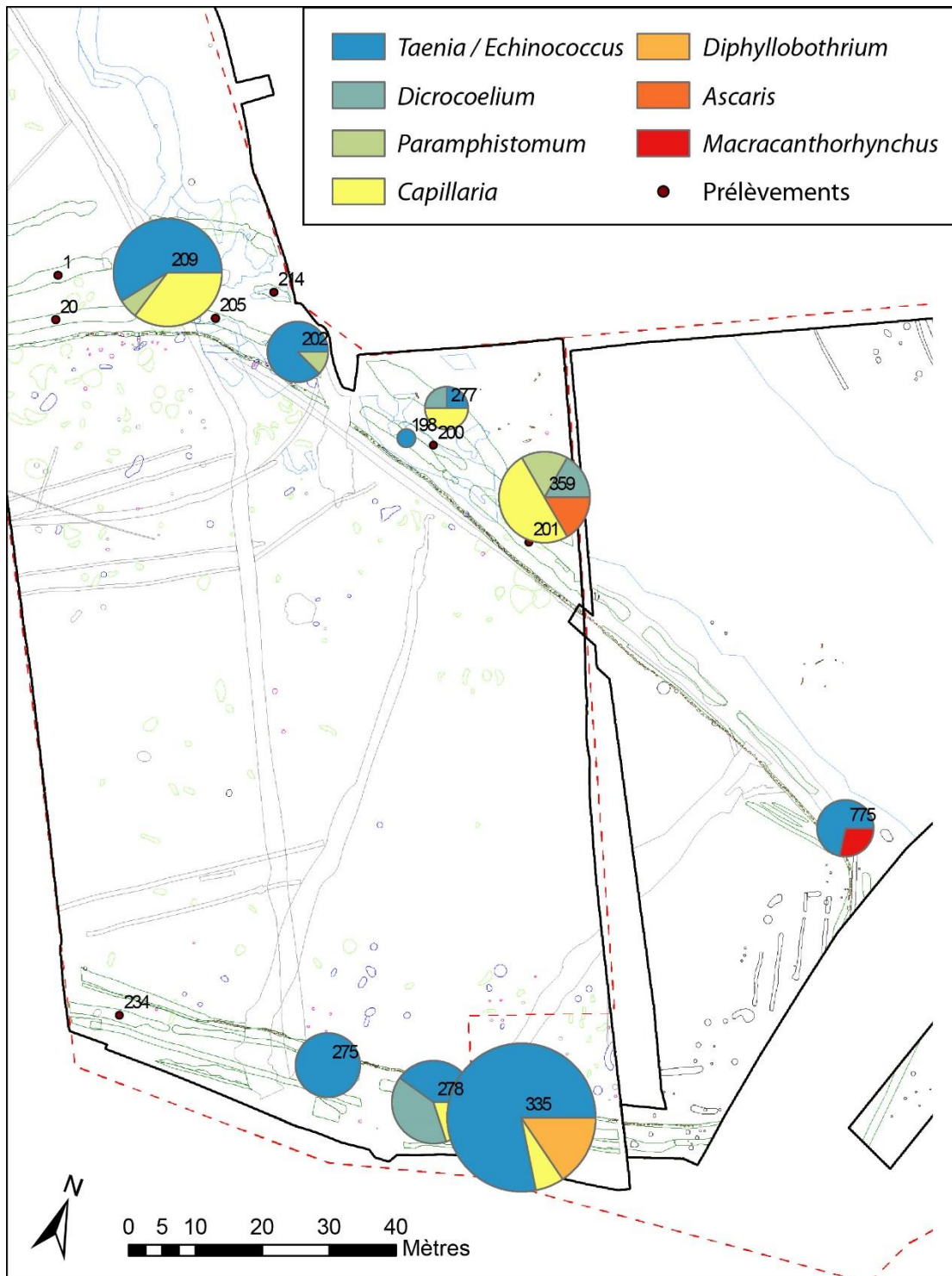


Figure 48 : Localisation des échantillons prélevés sur le site de Passel et concentrations en œufs de parasite. La taille des diagrammes est proportionnelle aux concentrations log-transformées en œufs de parasite (sans *Trichuris*). Les numéros indiquent les numéros des structures analysées.

La structure 755 présente un caractère particulier avec la découverte de deux œufs de *Macracanthorhynchus* et un de Cyclophyllidea, probablement du genre *Hymenolepis* (Weinland, 1858) (**Figure 48**), en faisant la plus ancienne mention de ce taxon en France (**Figure 49**). La taille de cet embryophore (66,5 µm de long / 56,4 µm de large) permet de l'attribuer à l'espèce *H. diminuta* (Makarikov and Tkach, 2013 ; Nozais et al., 1996), parasite de muridés et occasionnellement de l'homme. Le cycle biologique de ce parasite peut être monoxène (infestation par ingestion direct des œufs par géophagie ou auto-infestation) ou hétéroxène (infestation par consommation de l'hôte intermédiaire, un insecte coprophage) (Nozais et al., 1996). Chez l'homme, cette taeniasse est le plus souvent asymptomatique. Cette structure contient un nombre important d'œuf de *Trichuris* attribué à l'homme, ce qui est cohérent avec l'identification. Néanmoins, un diagnostic plus abouti ne peut être établi en raison de la rareté de ce parasite sur le site.

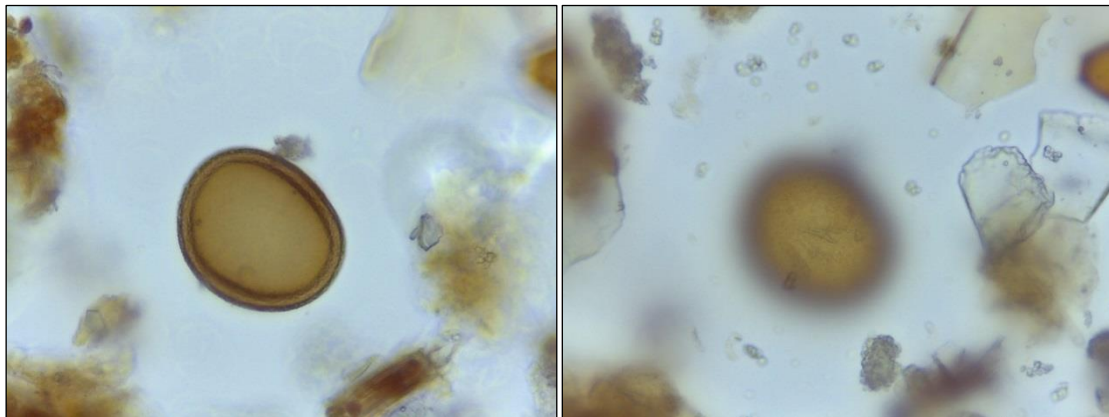


Figure 49 : Photos d'un œuf du genre *Hymenolepis* retrouvé dans l'échantillon P31 sur le site de Passel (66.5 µm x 56.4 µm). A : vue de coupe ; B : détail de la coque avec vue sur les crochets de l'embryon.

L'étude paléoparasitologique effectuée sur le site de Passel confirme la présence de matière fécale et/ou de déchets de boucherie dans les fossés de l'enceinte, ainsi que l'excellente conservation induite par l'ambiance humide du site. Elle ne permet néanmoins pas d'identifier plus précisément tous les taxons ou de définir leurs origines biologiques. La nature des dépôts et les phases d'utilisations des fossés, sans pouvoir établir une chronologie précise, ne permet pas d'affiner les interprétations. Les fossés au sud de l'enceinte semblent plus riches en embryophores de *Taenia/Echinococcus* ; *Macracanthorhynchus* est présent à l'ouest.

L'enceinte néolithique de Passel, dont la taille estimée couvre environ 3,5 hectares, figure dans la catégorie des petites enceintes. Elle présente malgré tout un ensemble faunique très

important, très fortement dominé par les animaux domestiques avec les bovins en première place. La majorité des restes osseux sont concentrés dans le premier fossé, surtout aux extrémités des structures, ce qui pourrait suggérer des voies de passage, notamment dans la partie nord entre les structures 20 et 205. L'étude des âges d'abattage ainsi que des traces de découpe démontrent que les animaux, domestiques ou sauvages, étaient principalement exploités pour la ressource carnée. Les parties anatomiques relevées évoquent un abattage et un traitement sur place des carcasses, avec le rejet des déchets de boucherie dans les fossés (**Figure 50**). Malheureusement, l'étude de la faune du site de Passel est encore partielle et seul le premier fossé a été étudié.

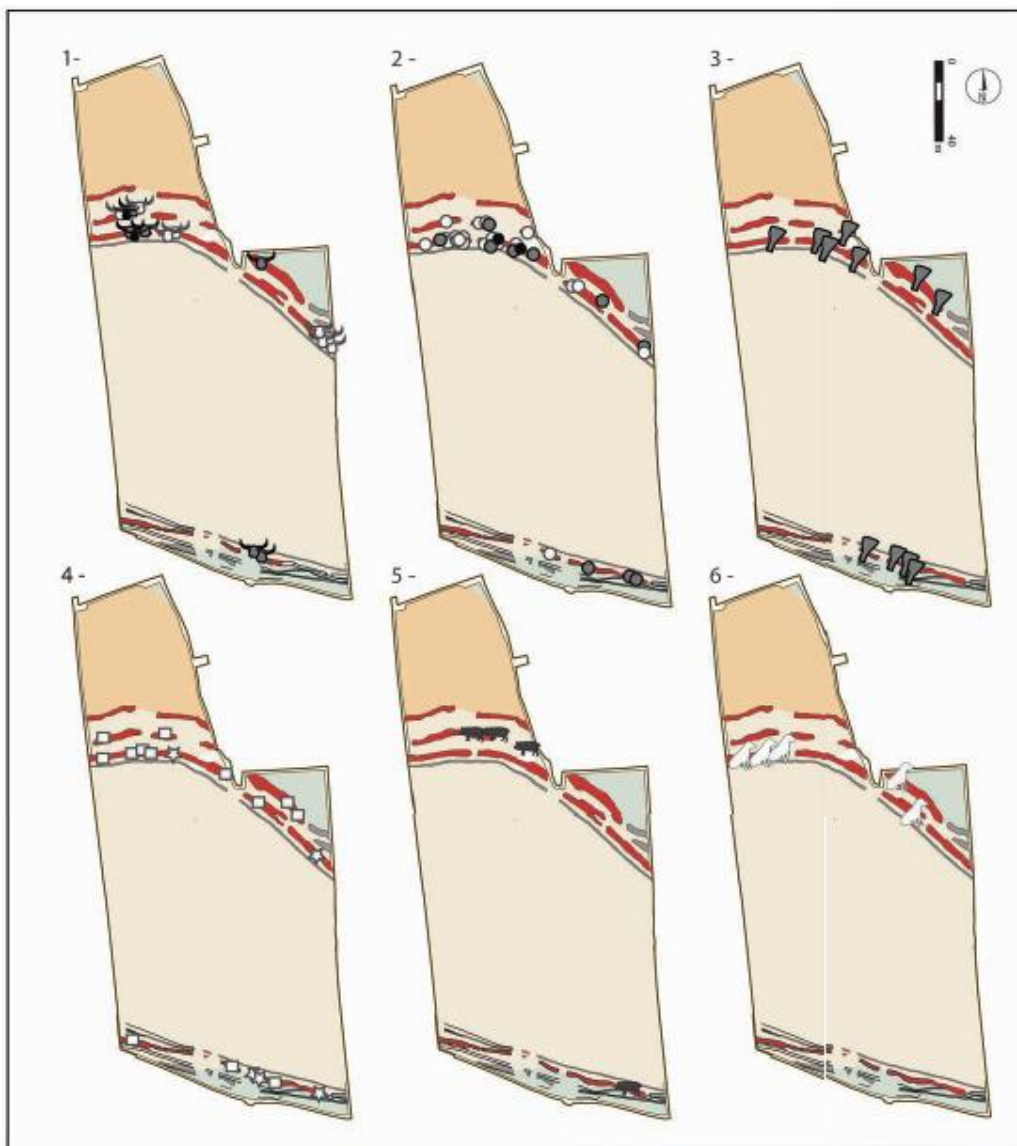


Figure 50 : Localisation des restes fauniques retrouvés dans le premier fossé du site de Passel (étude en cours, réalisée par L. Hachem, L. Bedault et C. Leduc Inrap (d'après Hachem et al., 2017)).

1 : bucrane de bovins ; 2 : cheville osseuse de bovins ; 3 : scapulas de bovins ; 4 : crânes et mandibules de suinés ; e : squelettes de porcs ; f : squelettes de chiens.

Dans le premier fossé, les concentrations d'ossements ne coïncident pas avec celles en restes parasitaires (Hachem et al., 2017). Des os brûlés ont été retrouvés mais ne font pas majorité et leur analyse va dans le sens d'un traitement post-rejet plutôt qu'une véritable cuisson. Ce traitement a très probablement entraîné la destruction de potentiels marqueurs parasitaires présents dans les viscères des animaux, ce qui expliquerait les faibles concentrations observées au niveau des zones de rejet de faune. L'excellent état de conservation des os non brûlés ainsi que les rares traces de leur consommation par des canidés vont dans le sens d'un enfouissement rapide.

Les restes osseux de l'enceinte de Passel montrent une forte portée symbolique, avec un grand nombre de bucranes, chevilles osseuses, ainsi que des massacres de cerf sur pieux de bois retrouvés au cours de la fouille.

La comparaison des répartitions des marqueurs parasitaires et des restes osseux ne montre aucune tendance. Les fossés qui ceinturent la palissade semblent avoir été dédiés à une zone dépotoir avec mélange de rejets domestiques et de boucherie qui présentent une forte portée symbolique.

Synthèse

L'analyse paléoparasitologique de ces six sites a permis de mettre en évidence des taxons encore inédits pour la période Néolithique en Europe, *Macracanthorhynchus*, *Echinostoma* et *Hymenolepis*.

Plusieurs méthodes d'analyse des résultats ont été tentées, tout d'abord la micromorphométrie, qui a permis de distinguer plusieurs espèces de *Trichuris*, voire de les déterminer. L'analyse spatiale, avec les méthodes d'interpolation des données, a permis de modéliser les répartitions des restes parasitaires, à mettre en lien avec la gestion des déchets, la présence du bétail ou encore l'organisation sociale des villages. Cette approche, encore non exploitée en paléoparasitologie, offre un potentiel important pour la visualisation de la pollution des sites et les modalités de contamination des habitants et des animaux.

Dans la partie suivante, nous allons développer ces modalités et les mettre en lien avec l'ensemble des données disponibles pour la période néolithique.

Partie IV. Discussion : intégration des études paléoparasitologiques



Représentation du « Village lacustre de l'âge de la pierre », Auguste Bachelin, 1867. In : Les lacustres au bord de l'eau et à travers les Alpes. C. Gerber, L. Tremblay. Service archéologique du canton de Berne. Berne, 2013.

IV.1 Les données paléoparasitologiques au Néolithique en Europe : état des lieux

IV.1.1 Répartition géographique des taxons parasitaires

Depuis les premières mises en évidence de parasites en contexte archéologique en Europe au milieu des années 1940 (Szidat, 1944), les sites de la période néolithique ont fait l'objet d'un nombre d'études assez important. Pour la plupart, ces sites sont localisés en Suisse, en Allemagne et en France, auxquels s'ajoutent des données recueillies au cours de ce travail, issues de sites en Russie, en Espagne et en Autriche. D'autres données, plus ponctuelles, existent également dans la région de Moscou (Savinetsky & Khrustalev, 2013) ou encore sur le célèbre Ötzi (Aspöck et al., 1995).

La majorité correspond à des sites palafittes mais pas seulement. Le site de Passel par exemple, est situé dans une plaine alluviale ; le site de Serteya II est actuellement un site en tourbière qui s'est développé à la suite de la fermeture d'un paléo-lac. La chronologie est également assez large puisqu'elle couvre une durée de plus de trois millénaires, entre 5500 BC pour les plus anciens et 2400 BC pour les plus récents.

Une revue de ces analyses par zone géographique est proposée. Les résultats ne seront présentés qu'en présence/absence des différents taxons de vers intestinaux et non par données brutes quantifiées par site. Le nombre variable d'échantillons traités (de 3 à 124), la nature des échantillons (coprolithes ou couches d'occupation), ainsi que les méthodes d'extraction des résidus parasitaires employées diffèrent en fonction des sites et des équipes ayant œuvré à leurs analyses, rendant les données brutes non comparables. Les **Tableau 8, 9 et 10** regroupent l'ensemble des données disponibles, par classe de parasites (nématodes, trématodes, cestodes et acantocéphales). Ils présentent les données de 42 sites (**Figure 51**), dont certains sont découpés en plusieurs phases d'occupation, comme Zug-Riedmatt ou Weyregg II par exemple.

Le nombre de taxons parasitaires retrouvés dans les différentes zones géographiques oscille entre 0 et 12. Les parasites gastro-intestinaux sont présents partout en Europe, aussi bien en Russie qu'en Espagne.

Tableau 8 : Tableau de présence/absence des restes de Nématodes sur les sites néolithiques présentés dans cette thèse (- : absent ; X : présent ; AH : Alleshausen ; WZ : Wallhausen-Ziegelhutte ; ZR : Zug-Riedmatt ; CSC : Concise-sous-Colachoz ; WR : Weyregg II). Les sites * sont ceux que ne sont pas en contexte lacustre. Gris clair : données issues de la thèse de S. Dommelier-Espejo (Dommelier, 2001) ; gris foncé : données issues de la thèse de M. Le Bailly (Le Bailly, 2005) ; Zamostje (Savinetsky et Khrustalev, 2013). Les autres données correspondent au corpus analysés ici.

Sites	Lacs	Pays	Cultures	Date (BC)	Trichuris	Capillaria	Diocotophyma	Ascaris
Serteya II*	-	Russie	Zhizhitskaya	2550-1950	-	X	X	-
Maurach-Ziegelhutte	Constance	Allemagne	Cordé	2400	X	-	-	-
Chalain 2 couche 3	Chalain	France	Chalain	2500	X	X	-	-
AH-Grundwiesen	Federsee	Allemagne	GoldbergIII	2800-2400	X	-	-	-
AH-Taschenwiesen	Federsee	Allemagne	GoldbergIII	3000-2600	X	-	-	-
Chalain 2 couche 5	Chalain	France	Chalain	2700	X	-	-	-
Clairvaux III	Clairvaux	France	Clairvaux	2960-2800	X	-	-	-
Seekirch-Stockwiesen	Federsee	Allemagne	Horgen/Goldberg	3000-2900	X	X	-	-
WZ	Constance	Allemagne	Horgen	3100-2900	X	X	-	-
Clairvaux MM ABC	Clairvaux	France	Clairvaux	2980-2960	X	-	-	-
Chalain 19 H	Chalain	France	Horgen/Clairvaux	2990	X	X	-	-
Chalain 19 K	Chalain	France	Horgen/Clairvaux	3000	X	X	-	-
Chalain 4	Chalain	France	Horgen/Clairvaux	3040-3000	X	X	-	-
WZ	Constance	Allemagne	Horgen	3300-2900	X	-	-	-
WZ	Constance	Allemagne	Horgen	3330-3030	X	X	-	-
WZ	Constance	Allemagne	Horgen	3300-3050	X	-	-	-
Bachwiesen III	Federsee	Allemagne	Horgen	3500-3000	X	X	-	-
ZR3	Zug	Suisse	Horgen	3135-3090	X	X	-	X
ZR2	Zug	Suisse	Horgen	3190-3155	X	X	X	X
ZR1	Zug	Suisse	Horgen	3230-3180	X	X	-	X
Chalain 3 6	Chalain	France	Horgen	3100	X	X	-	-
Zurich	Zurich	Suisse	Horgen	3176-3153	X	X	-	X
Chalain 19 O	Chalain	France	Horgen	3160	X	X	-	-
Chalain 3 8	Chalain	France	Horgen	3200-3160	X	X	-	-
Torwiesen II	Federsee	Allemagne	Horgen	3283-3281	X	X	-	-
Sipplingen	Constance	Allemagne	Pfyn/Horgen	3317-3306	X	-	-	-
Arbon-Bleich III	Constance	Suisse	Pfyn/Horgen	3384-3370	X	X	X	X
CSC E68	Neuchatel	Suisse	Cortailod	3533-3516	X	-	-	-
CSC E5	Neuchatel	Suisse	Cortailod	3570-3516	X	X	-	-
CSC E4	Neuchatel	Suisse	Cortailod	3645-3635	X	-	-	-
CSC E2	Neuchatel	Suisse	Cortailod	3713-3675	X	X	-	-
WZ	Constance	Allemagne	Pfyn	3700	X	-	-	-
Sipplingen	Constance	Allemagne	Pfyn	3711-3709	X	X	-	-
WR4	Attersee	Autriche	Mondsee	3550	X	X	-	X
WR5	Attersee	Autriche	Mondsee	3670	X	-	-	-
WR6	Attersee	Autriche	Mondsee	3750	X	-	-	X
Hornstaad	Constance	Allemagne	Hornstaad	3917-3905	X	-	-	-
AH-Hartuschle	Federsee	Allemagne	Hornstaad	3920-3916	X	X	X	-
Passel*	-	France	Chasseen sep.	4200-3800	X	X	-	-
La Grande Rivoire*	-	France	Neo. ancien	5000	-	-	-	-
Zamostye 1,2*	-	Russie	Méso. final	5000-4500	-	X	X	-
La Draga	Banyoles	Espagne	Cardial	5300-5100	X	X	-	X
Leipzig Zwenkau*	-	Allemagne	Rubané	5259-5258	X	X	-	-

Tableau 9 : Tableau de présence/absence des restes de Trématodes sur les sites néolithiques présentés dans cette thèse (- : absent ; X : présent ; AH : Alleshausen ; WZ : Wallhausen-Ziegelhutte ; ZR : Zug-Riedmatt ; CSC : Concise-sous-Colachoz ; WR : Weyregg II). Les sites * sont ceux que ne sont pas en contexte lacustre. Gris clair : données issues de la thèse de S. Dommelier-Espejo (Dommelier, 2001) ; gris foncé : données issues de la thèse de M. Le Bailly (Le Bailly, 2005) ; Zamostje (Savinetsky et Khrustalev, 2013). Les autres données correspondent au corpus analysés ici.

Sites	Lacs	Pays	Cultures	Date (BC)	Fasciola	Paramphistomum	Dicrocoelium	Echinostoma
Serteya II*	-	Russie	Zhizhitskaya	2550-1950	-	-	-	-
Maurach-Ziegelhutte	Constance	Allemagne	Cordé	2400	-	X	-	-
Chalain 2 couche 3	Chalain	France	Chalain	2500	-	-	-	-
AH-Grundwiesen	Federsee	Allemagne	GoldbergIII	2800-2400	X	X	-	-
AH-Taschenwiesen	Federsee	Allemagne	GoldbergIII	3000-2600	X	X	X	-
Chalain 2 couche 5	Chalain	France	Chalain	2700	X	-	-	-
Clairvaux III	Clairvaux	France	Clairvaux	2960-2800	X	-	-	-
Seekirch-Stockwiesen	Federsee	Allemagne	Horgen/Goldberg	3000-2900	X	X	X	-
WZ	Constance	Allemagne	Horgen	3100-2900	X	X	-	-
Clairvaux MM ABC	Clairvaux	France	Clairvaux	2980-2960	-	-	-	-
Chalain 19 H	Chalain	France	Horgen/Clairvaux	2990	X	X	X	-
Chalain 19 K	Chalain	France	Horgen/Clairvaux	3000	X	-	-	-
Chalain 4	Chalain	France	Horgen/Clairvaux	3040-3000	X	X	X	-
WZ	Constance	Allemagne	Horgen	3300-2900	X	X	-	-
WZ	Constance	Allemagne	Horgen	3330-3030	X	X	-	-
WZ	Constance	Allemagne	Horgen	3300-3050	X	X	-	-
Bachwiesen III	Federsee	Allemagne	Horgen	3500-3000	X	-	-	-
ZR3	Zug	Suisse	Horgen	3135-3090	X	X	-	-
ZR2	Zug	Suisse	Horgen	3190-3155	X	X	X	X
ZR1	Zug	Suisse	Horgen	3230-3180	X	X	X	X
Chalain 3 6	Chalain	France	Horgen	3100	X	-	-	-
Zurich	Zurich	Suisse	Horgen	3176-3153	X	X	X	X
Chalain 19 O	Chalain	France	Horgen	3160	X	X	-	-
Chalain 3 8	Chalain	France	Horgen	3200-3160	X	-	-	-
Torwiesen II	Federsee	Allemagne	Horgen	3283-3281	X	-	-	-
Sipplingen	Constance	Allemagne	Pfyn / Horgen	3317-3306	X	X	X	-
Arbon-Bleich III	Constance	Suisse	Pfyn / Horgen	3384-3370	X	-	-	-
CSC E68	Neuchatel	Suisse	Cortaillod	3533-3516	-	X	-	-
CSC E5	Neuchatel	Suisse	Cortaillod	3570-3516	X	X	X	-
CSC E4	Neuchatel	Suisse	Cortaillod	3645-3635	X	X	-	-
CSC E2	Neuchatel	Suisse	Cortaillod	3713-3675	-	X	-	-
WZ	Constance	Allemagne	Pfyn	3700	X	X	-	-
Sipplingen	Constance	Allemagne	Pfyn	3711-3709	X	-	-	-
WR4	Attersee	Autriche	Mondsee	3550	X	X	X	-
WR5	Attersee	Autriche	Mondsee	3670	X	X	X	-
WR6	Attersee	Autriche	Mondsee	3750	X	X	X	-
Hornstaad	Constance	Allemagne	Hornstaad	3917-3905	X	-	X	-
AH-Hartuschle	Federsee	Allemagne	Hornstaad	3920-3916	-	-	-	-
Passel*	-	France	Chasseen sep.	4200-3800	-	X	X	-
La Grande Rivoire*	-	France	Neo. ancien	5000	-	-	-	-
Zamostye 1,2*	-	Russie	Méso. final	5000-4500	-	-	-	-
La Draga	Banyoles	Espagne	Cardial	5300-5100	-	X	-	-
Leipzig Zwenkau*	-	Allemagne	Rubane	5259-5258	-	-	X	-

Tableau 10 : Tableau de présence/absence des restes de cestodes et de l'unique acanthocéphale sur les sites néolithiques présentés dans cette thèse (- : absent ; X : présent ; *Diphyllobothrium l.* : *Diphyllobothrium* à coque lisse ; *Diphyllobothrium p.* : *Diphyllobothrium* à coque ponctuée ; ZR : Zug-Riedmatt ; WR : Weyregg II). Les sites * sont ceux que ne sont pas en contexte lacustre. Gris clair : données issues de la thèse de S. Dommelier-Espejo (Dommelier, 2001) ; gris foncé : données issues de la thèse de M. Le Bailly (Le Bailly, 2005) ; Zamostje (Savinetsky et Khrustalev, 2013). Les autres données correspondent au corpus analysés ici.

Sites	Lacs	Pays	Date (BC)	<i>Diphyllobothrium l.</i>	<i>Diphyllobothrium p.</i>	<i>Taenia</i>	<i>Hymenolepis</i>	<i>Macracanthorhynchus</i>
Serteya II*	-	Russie	2550-1950	X	X	-	-	-
Maurach-Ziegelhutte	Constance	Allemagne	2400	X	X	-	-	-
Chalain 2 couche 3	Chalain	France	2500	X	-	-	-	-
Alleshausen-Grundwiesen	Federsee	Allemagne	2800-2400	-	X	-	-	-
Alleshausen-Taschenwiesen	Federsee	Allemagne	3000-2600	-	-	X	-	-
Chalain 2 couche 5	Chalain	France	2700	X	-	-	-	-
Clairvaux III	Clairvaux	France	2960-2800	-	X	-	-	-
Seekirch-Stockwiesen	Federsee	Allemagne	3000-2900	X	-	-	-	-
Wallahaussen-Ziegelhutte	Constance	Allemagne	3100-2900	X	-	-	-	-
Clairvaux MM ABC	Clairvaux	France	2980-2960	X	X	-	-	-
Chalain 19 H	Chalain	France	2990	X	X	-	-	-
Chalain 19 K	Chalain	France	3000	X	X	-	-	-
Chalain 4	Chalain	France	3040-3000	X	X	-	-	-
Wallahaussen-Ziegelhutte	Constance	Allemagne	3300-2900	X	-	-	-	-
Wallahaussen-Ziegelhutte	Constance	Allemagne	3330-3030	X	-	-	-	-
Wallahaussen-Ziegelhutte	Constance	Allemagne	3300-3050	X	-	X	-	-
Bachwiesen III	Federsee	Allemagne	3500-3000	X	-	-	-	-
ZR3	Zug	Suisse	3135-3090	X	X	-	-	-
ZR2	Zug	Suisse	3190-3155	X	X	-	-	-
ZR1	Zug	Suisse	3230-3180	X	X	-	-	-
Chalain 3 6	Chalain	France	3100	X	X	X	-	-
Zurich	Zurich	Suisse	3176-3153	X	X	X	-	-
Chalain 19 O	Chalain	France	3160	X	X	-	-	-
Chalain 3 8	Chalain	France	3200-3160	X	X	-	-	-
Torwiesen II	Federsee	Allemagne	3283-3281	X	X	X	-	-
Sipplingen	Constance	Allemagne	3317-3306	X	X	X	-	-
Arbon-Bleich III	Constance	Suisse	3384-3370	X	X	X	-	-
Concise-sous-Colachoz E68	Neuchatel	Suisse	3533-3516	X	-	-	-	-
Concise-sous-Colachoz E5	Neuchatel	Suisse	3570-3516	X	X	-	-	-
Concise-sous-Colachoz E4	Neuchatel	Suisse	3645-3635	X	X	-	-	-
Concise-sous-Colachoz E2	Neuchatel	Suisse	3713-3675	X	-	-	-	-
Wallahaussen-Ziegelhutte	Constance	Allemagne	3700	X	-	-	-	-
Sipplingen	Constance	Allemagne	3711-3709	X	X	-	X	-
WR4	Attersee	Autriche	3550	X	X	X	-	-
WR5	Attersee	Autriche	3670	X	X	-	-	-
WR6	Attersee	Autriche	3750	X	X	-	-	-
Hornstaad	Constance	Allemagne	3917-3905	X	-	-	-	-
Alleshausen-Hartuschle	Federsee	Allemagne	3920-3916	X	-	-	-	-
Passel*	-	France	4200-3800	-	-	X	-	X
La Grande Rivoire*	-	France	5000	-	-	-	-	-
Zamostje 1,2*	-	Russie	5000-4500	X	X	-	-	-
La Draga	Banyoles	Espagne	5300-5100	X	-	X	-	X
Leipzig Zwenkau*	-	Allemagne	5259-5258	-	X	-	-	-

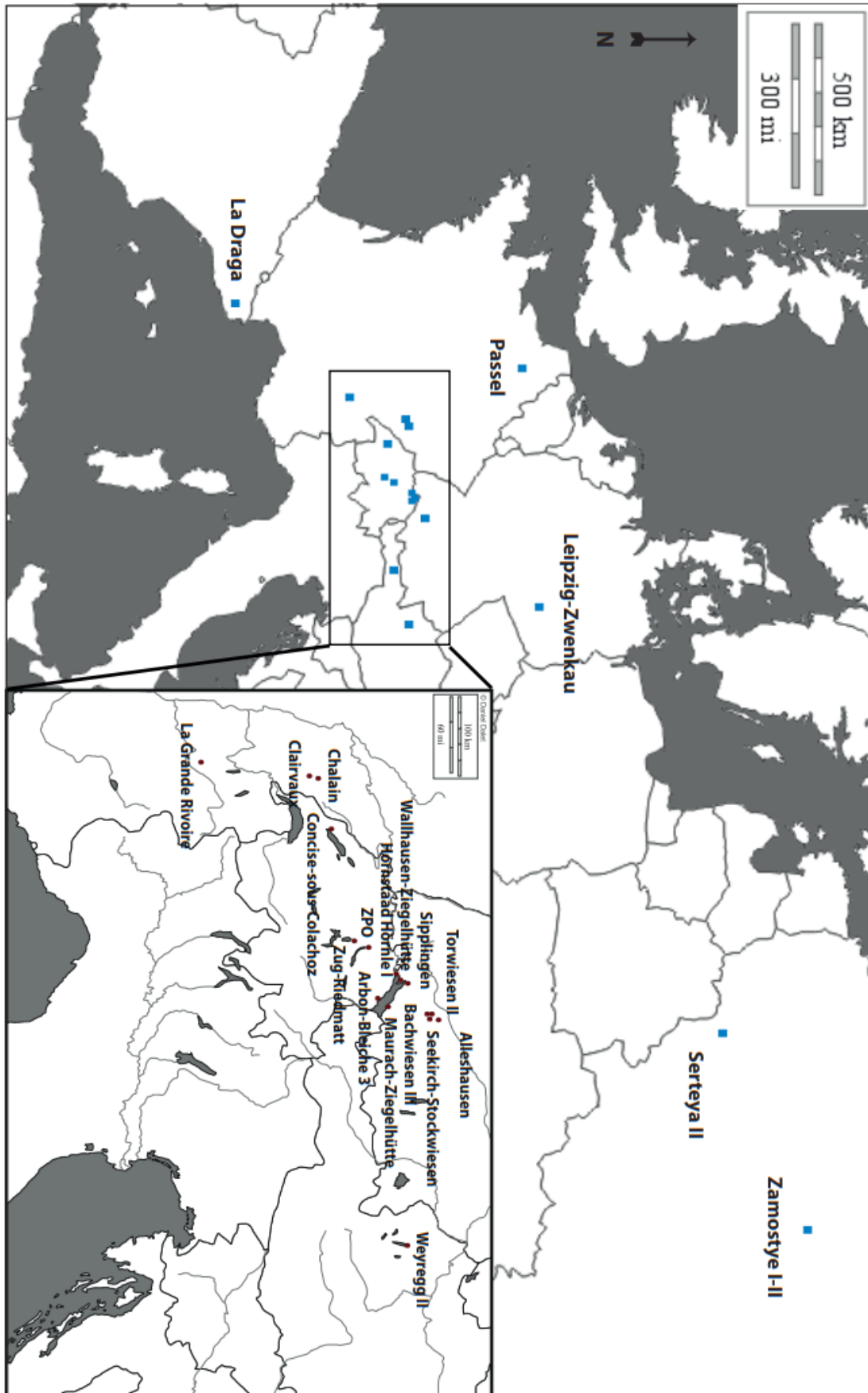


Figure 51 : Carte de localisation de tous les sites néolithiques européens analysés par la paléoparasitologie.

En revanche, il est possible de catégoriser ces taxons, c'est-à-dire de les attribuer à une activité particulière ou à un type d'hôte. Ainsi, les cartes produites dans cette partie ont été construites avec les taxons affiliés à la consommation de poissons crus ou mal cuits (*Diphyllobothrium*, *Dioctophyma*, *Opistorchis* et *Spirometra*) et à la présence des bovins (*Fasciola*, *Paramphistomum* et *Dicrocoelium*). La catégorie « porc » indique les mentions d'*Ascaris* tandis que *Trichuris* est présenté dans la catégorie « homme ». Les tailles des diagrammes sont proportionnelles au nombre de taxons recensés.

Un focus est fait sur chaque zone géographique afin d'observer la distribution des taxons parasitaires recensés pour la période Néolithique.

IV.1.1.1 L'arc alpin

Parmi toutes les données existantes, l'arc alpin domine très largement le corpus avec un nombre de 36 phases chronologiques réparties sur 21 sites localisés en France, en Suisse, en Allemagne et en Autriche (**Figure 52**). Les sites localisés aux bords des lacs jurassiens tels que Chalain ou Clairvaux-les-Lacs sont intégrés à l'arc alpin.

Deux thèses ont été réalisées sur des sites Néolithiques dans l'arc alpin (Dommelier-Espejo, 2001 ; Le Bailly, 2005). Ces analyses ont été réalisées en partie sur des coprolithes pour Chalain et Arbon-Bleiche 3, mais la majorité ont été menées sur des échantillons de sédiments pris dans les couches archéologiques. Les deux types d'échantillons, bien que donnant une information légèrement différente, se complètent et offrent un aperçu global de la biodiversité parasitaire.

Les sites étudiés dans le domaine alpin couvrent une période chronologique allant du néolithique moyen à final et sont principalement localisés autour des lacs de Bodensee, Federsee et Chalain-Clairvaux.

Les cortèges parasitaires mis en évidence dans ces contextes sont assez similaires ; les taxons *Trichuris*, *Fasciola*, *Paramphistomum* et *Diphyllobothrium* sont omniprésents (**Tableau 8, 9, 10**). Les morphotypes *Capillaria*, bien que toujours existants à l'époque actuelle, présentent des occurrences plus fortes au Néolithique. Des études avaient préalablement démontré cette tendance (Bouchet, 1997 ; Dommelier et al., 1998) ainsi que pour *Diphyllobothrium* (Le Bailly et al., 2005) et *Dicrocoelium* (Le Bailly & Bouchet, 2010).

Les marqueurs d'une activité halieutique intense sont parfois majoritaires dans les spectres parasitaires (comme Arbon-Bleiche 3 ou Alleshausen-Gründwiesen, par exemple), ainsi que les parasites de bovins (comme Alleshausen-Taschenwiesen ou Sipplingen) (**Figure 52**). Les lacs

présentant des conditions environnementales similaires et donc des ressources alimentaires analogues, l'environnement semble réellement influencer la prédominance de ces parasites, de manière indirecte par la présence ou l'absence d'hôtes intermédiaires ou définitifs.

Les différences dans les taxons recensés sont donc probablement le reflet d'activités anthropiques développées préférentiellement selon les zones, les lacs, ou bien la période chronologique.

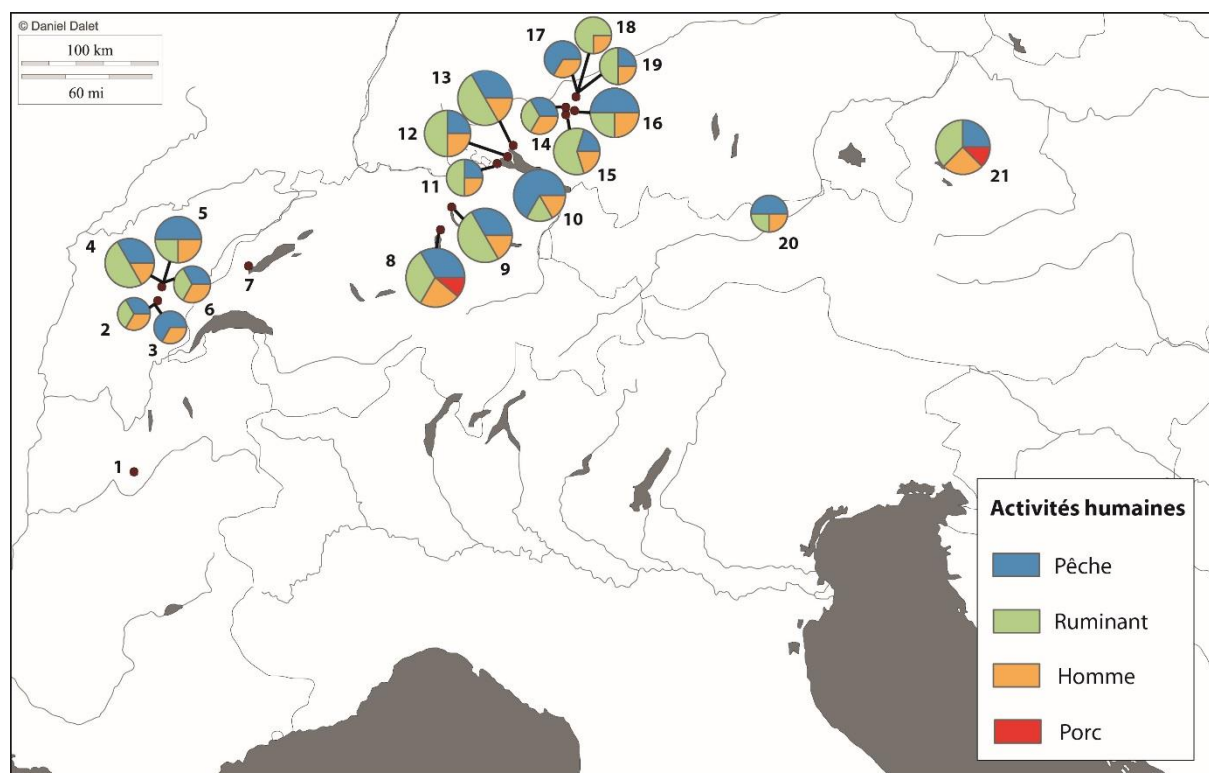


Figure 52 : Carte de localisation de tous les sites étudiés dans l'arc alpin. Les tailles des diagrammes sont proportionnelles au nombre de taxons identifiés. 1 : La Grande Rivoire ; 2 : Clairvaux MM ; 3 : Clairvaux 3 ; 4 : Chalain 19 ; 5 : Chalain 3 ; 6 : Chalain 2 ; 7 : Concise-sous-Colachoz ; 8 : Zug-Riedmatt ; 9 : Zurich-Parkhaus Opéra ; 10 : Arbon-Bleiche 3 ; 11 : Hornstaad Hörnle I ; 12 : Wallhausen Ziegelhutte ; 13 : Sipplingen ; 14 : Bachwiesen III ; 15 : Seekirch-Stockwiesen ; 16 : Torwiesen II ; 17 : Alleshhausen-Hartüschle ; 18 : Alleshhausen-Taschenwiesen ; 19 : Alleshhausen-Grundwiesen ; 20 : Maurach-Ziegelhutte ; 21 : Weyregg II.

IV.1.1.2 L'Europe de l'ouest

Dans ce corpus, l'Europe de l'ouest désigne les sites localisés en Espagne et en France. Les différentes stations autour des lacs de Chalain et Clairvaux-les-Lacs ne sont pas prises en compte puisqu'elles sont attribuées à des courants culturels assimilés à l'arc alpin et appartiennent à la même entité géographique et géologique. Il n'y a donc aucune cohérence à tenir compte ici des frontières administratives actuelles.

Concernant la période néolithique, l'Europe de l'ouest est très peu étudiée par la paléoparasitologie. Cinq sites ont fait l'objet d'une étude paléoparasitologique et seulement trois d'entre eux ont fourni des résultats positifs : un site dans le nord de la France (Passel), un dans le sud-ouest (La Lède du Gulp) et un site en Catalogne (La Draga) (**Figure 53**).

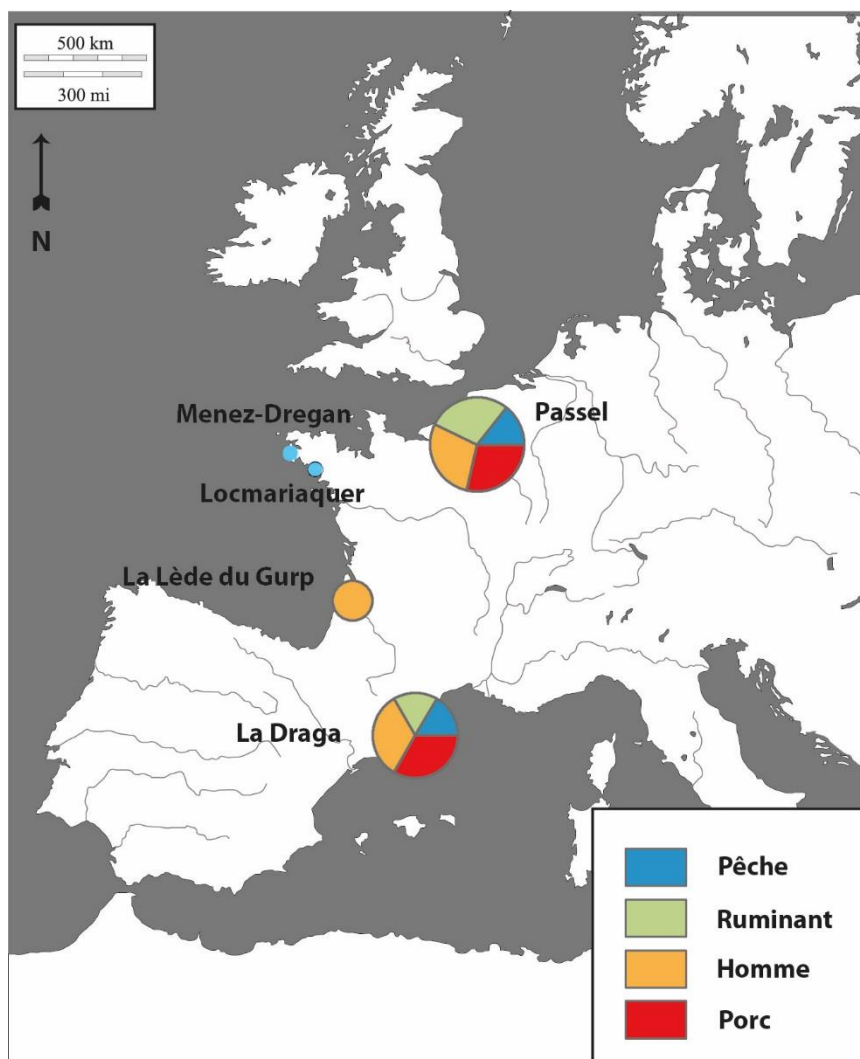


Figure 53 : Carte de localisation des sites étudiés en Europe de l'ouest. Les tailles des diagrammes sont proportionnelles au nombre de taxons identifiés.

Sur le site de Passel, seuls les fossés extérieurs à la double palissade ont été échantillonnés. Le site contient un assemblage parasitaire assez important, composé principalement d'œuf de *Trichuris* et, fait exceptionnel, un nombre important d'embryophore de *Taenia/Echinococcus*, en faisant la mention la plus ancienne et la plus densément représentée de France. À noter également, sous réserve d'une identification correcte, la probable présence du plus ancien œuf d'*Hymenolepis* en France, autre cestode très rarement présent dans les échantillons archéologiques.

Un unique site lacustre espagnol a pu être analysé par la paléoparasitologie. Les taxons marqueurs de la présence de l'homme et du porc sont majoritaires, tout comme sur le site de Passel, mais aucune conclusion précise ne peut être formulée. En effet, sur le site de La Draga nous sommes bien au cœur du village tandis que le site de Passel constitue un centre culturel pour plusieurs villages, pour une durée de temps d'utilisation incertaine. La comparaison entre les deux sites n'est donc pas pertinente.

L'unique site de ce corpus qui comprend des phases attribuées aux périodes mésolithiques et néolithiques est localisé en Gironde, La Lède du Gulp (Verdin et al., 2018). Deux taxons y ont été mis en évidence : des œufs de morphotype *Capillaria* ponctué dans les niveaux mésolithique et néolithique récent, et de *Trichuris*, dont les tailles se rapprochent des espèces *T. trichiura* et *T. suis* dans le niveau du Néolithique récent, au sein de structures anthropiques de type silos et fosses. La question s'est donc posée de l'introduction de la trichocéphalose au cours du Néolithique. Néanmoins, les niveaux mésolithiques ne correspondent pas à des couches d'habitats. Comme il s'agit d'une tourbière avec très peu d'indices anthropiques, il est peu probable d'y retrouver des parasites d'origine humaine.

Les trois sites positifs de l'Europe de l'ouest ont des chronologies différentes et n'appartiennent donc pas au même courant culturel. De plus, la nature même des prélèvements est hétérogène, avec une couche d'occupation en contexte lacustre pour La Draga, des niveaux de fossés à caractère événementiel pour Passel et des contextes mixtes pour La Lède du Gulp. Ces paramètres rendent une synthèse sur l'état de la paléoparasitologie en France et en Europe de l'ouest tout simplement impossible en l'état actuel. Pour ces régions, il est hasardeux de se prononcer sur des prévalences de parasite au sein des populations en raison de la rareté de l'information.

IV.1.1.3 La Russie

Sur le site de Serteya II, le niveau d'occupation n'a fait l'objet que de trois échantillons analysés à ce jour. À l'image des coprolithes étudiés (Cf. **Chap. III.2.4**), le taxon majoritaire est également *Diphyllobothrium*, suivi d'un trématode affilié au genre *Alaria* (**Figure 54**). L'absence de parasite humain marqueur de mauvaise hygiène corporelle tel que *Trichuris* est assez inhabituelle. Plusieurs raisons peuvent être avancées, comme tout d'abord l'absence du parasite dans cette région. Les conditions climatiques et environnementales étaient équivalentes

à celles observées dans l'arc alpin à la même période (Kittel et al., 2016 ; Kul'kova et al., 2001). C'est pourquoi l'absence de géohelminthes n'est pas liée à un climat défavorable à la propagation du parasite, avec des températures trop basses pour permettre d'achever son développement larvaire par exemple. Bien qu'ayant gardé une forte tradition chasseurs-cueilleurs, les habitants étaient sédentaires. L'absence de mise en culture des terres ou l'utilisation d'engrais autres que la matière fécale peuvent être mises en cause, permettant d'empêcher le développement de cette parasitose dans cette zone géographique.

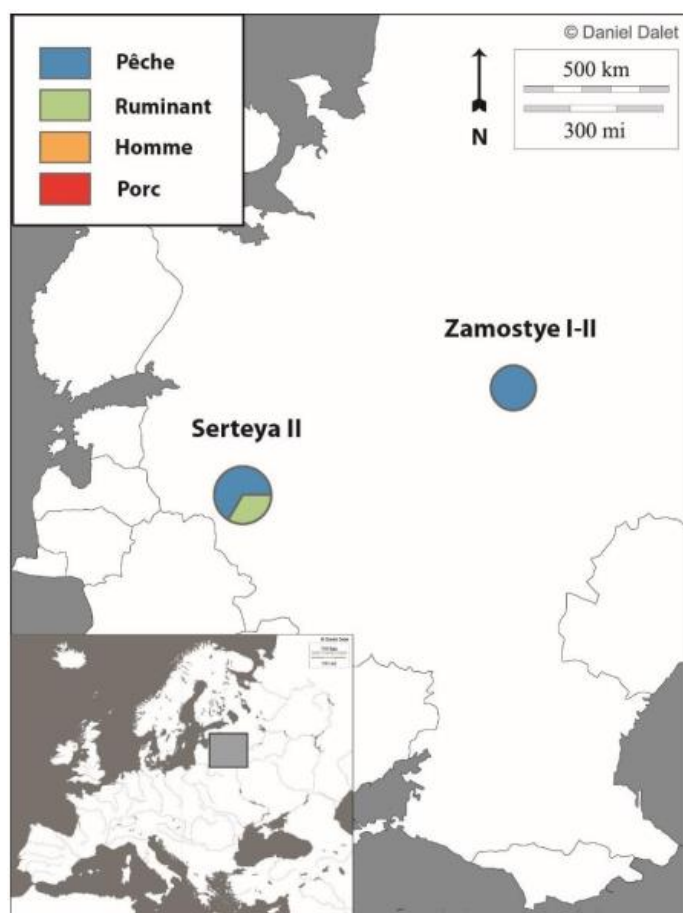


Figure 54 : Carte des sites étudiés en Russie. Les tailles des diagrammes sont proportionnelles au nombre de taxons identifiés.

Une autre étude avait été menée précédemment sur les sites de Zamostye 1 et 2 localisés à la périphérie de Moscou. Des coprolithes d'origine supposée canine ont été analysés et les résultats de l'analyse paléoparasitologique sont similaires à ceux observés sur Serteya II (Savinetsky and Khrustalev, 2013 ; Cf. Chap. III.2.4).

Serteya II correspond au deuxième site analysé dans les plaines de l'ouest de la Russie. Les échantillons, prélevés dans les mêmes contextes, contiennent des spectres parasitaires similaires sur les deux sites (les sites de Zamostye 1-2 n'ayant pas fait l'objet de prélèvement au sein des couches archéologiques en vue des analyses paléoparasitologiques, dans cette section nous ne considérons que les coprolithes étudiés). En effet, le cortège parasitaire est principalement dominé par des taxons marqueurs d'une consommation de poissons crus ou mal cuits, tel que *Diphyllobothrium* ou encore *Diocotophyma*.

Ces taxons pouvant également être présent chez l'homme, nous pouvons supposer que les habitants étaient également infestés par ces deux parasitoses. En effet, la consommation par l'homme de poissons infestés est tout à fait envisageable.

Dans cette partie de la Russie, pour la période Néolithique, les parasitoses présentes semblent alors marquées par les mêmes modes de subsistance des habitants.

Les données russes sont pour le moment trop lacunaires et trop ponctuelles pour se prononcer sur une diversité parasitaire particulière dans cette zone géographique. Bien que le corpus soit dominé par des taxons marqueurs d'une consommation de poissons crus, d'autres données devront être acquises afin de généraliser ces observations.

IV.1.1.4 Autres données

D'autres sites ont été analysés, mais ceux-ci ne se trouvent pas en contexte humide et sont antérieurs à ceux présentés précédemment. En Bretagne, le site paléolithique inférieur de Menez-Dregan (Finistère) a été étudié à deux reprises. La première étude menée en 2003, sur une couche archéologique datée de 500000 à 300000 BP, a été positive à des œufs de parasites attribués à l'espèce *Toxocara canis*, alors probablement présent chez la hyène des cavernes (*Crocota spelea*), qui correspond au mammifère carnivore le plus présent dans cette région au Pléistocène (Bouchet et al., 2003). Cette découverte constitue la mention la plus ancienne de ce parasite. La seconde analyse s'est avérée moins concluante et tous les prélèvements sont négatifs (Gaillard, 2015). En raison de la nature très minérale des échantillons, l'absence d'œuf de parasite dans les échantillons est interprétée comme un problème taphonomique. Au niveau géologique, la Bretagne est localisée sur un socle granitique, très siliceux et donc favorable à la formation de sols acides. Cette caractéristique pourrait expliquer pourquoi, pour toutes les périodes confondues, les échantillons prélevés en Bretagne sont très souvent négatifs.

Il existe tout de même une autre mention de prélèvements positifs sur le site néolithique de Locmariaquer (Morbihan). Une sépulture d'animaux comprenant deux bovins, avec une incertitude sur la datation (fin mésolithique ou néolithique) a fait l'objet d'une analyse paléoparasitologique qui s'est avérée positive. Des restes de parasites intestinaux sont mentionnés, sans plus de détails sur les taxons observés (Méniel et al., 2005).

Dans les Pyrénées-Orientales, le site Pléistocène de Tautavel (550000 BP) a fait l'objet d'une étude paléoparasitologique. Des œufs de trématodes de la famille des Dicrocoelidae ont été mis au jour au sein d'un coprolithe attribué à un ursidé (Jouy-Avantin et al., 1999). Bien que le pseudo-parasitisme ne soit pas exclu par les auteurs de l'étude, cette découverte correspond à la plus ancienne mention de cette famille de parasite.

D'autres sites plus récents, cette fois en Isère, ont été analysés. L'abri sous roche de la Grande Rivoire a fait l'objet de trois campagnes d'analyses paléoparasitologiques (2006, 2009 et 2016) sur les niveaux mésolithiques et du néolithique ancien (Le Bailly and Bouchet, 2009, 2006a ; Maicher and Le Bailly, 2017). Malgré ces tentatives répétées, aucun prélèvement effectué n'a fourni de résultat positif. Ceci est très probablement à mettre en lien avec le lessivage constant qu'ont subi les niveaux archéologiques depuis leurs dépôts.

Deux sites dans la région de Leipzig, en Allemagne de l'est, ont été analysés, Leipzig-Zwenkau daté de 5259-5258 BC (Stäuble, 1995) et Karsdorf 9 (3000 cal. BC) (Dittmar & Teegen, 2003). Sur ces deux sites, éloignés chronologiquement de 2000 ans, les contextes de prélèvements sont également très différents : sur le premier, ce sont trois puits issus de la culture Cordé qui ont été analysés tandis que le deuxième correspond à des prélèvements sur squelettes d'hommes et de bovins. Les assemblages parasitaires sont donc très différents : *Trichuris*, plusieurs morphotypes de *Capillaria*, *Dicrocoelium* et *Diphyllobothrium* pour le premier ; *Capillaria* et *Fasciola hepatica* pour le second. À noter qu'il s'agit de la première mention d'infestation avérée de l'homme par *Fasciola hepatica*.

L'analyse de ces différents sites a permis de fournir des données précieuses quant à la présence de certains taxons au Pléistocène (Dicrocoelidae et *T. canis*), mais aussi sur les sites localisés dans une zone géographique encore peu étudiée en paléoparasitologie comme l'Allemagne de l'est. Cependant, les contextes de prélèvement et les dates de dépôt des sédiments étudiés ne permettent pas en l'état actuel d'établir de véritable comparaison avec

d'autres sites notamment ceux de l'arc alpin. Le Pléistocène est encore très peu étudié en paléoparasitologie. Des données de cette période pourraient nous permettre de mieux appréhender les changements d'assemblages parasitaires en fonction de l'évolution des sociétés humaines et des impacts anthropiques sur l'environnement. Des informations supplémentaires sur des zones géographiques encore peu étudiées permettraient de compléter les données de présence des parasitoses en Europe.

IV.1.2 Répartition chronologique des taxons parasitaires

Dans cette section, afin de comparer l'évolution des parasitoses en Europe au cours du temps, c'est la fréquence d'échantillons positifs qui a été choisie. Pour cela, la fréquence (en %) d'échantillons positifs à chaque taxon a été calculée. Toutes ces données sont disponibles dans l'**Annexe 3**. La majorité des sites présentent 100% d'échantillons positifs, tous taxons confondus, seuls les plus fréquemment recensés sont pris en compte (*Trichuris*, *Diphyllobothrium*, *Fasciola* et *Paramphistomum*). Une courbe de tendance est ajoutée aux fréquences d'échantillons positifs à chaque taxon considéré afin de mieux visualiser l'évolution globale au cours du temps.

La **Figure 55** représente l'évolution du pourcentage d'échantillons positifs à *Trichuris*, près de la moitié des sites (47 %) lui sont positifs. Cependant, il semble que la courbe, notamment la courbe de tendance, décroît légèrement dans le temps. Ceci peut être interprété comme une diminution de la charge parasitaire globale sur les sites au fil du temps, qui peut avoir plusieurs causes comme de meilleures conditions d'hygiène ou encore une meilleure gestion des déchets fécaux.

Sur la **Figure 56**, c'est la fréquence d'œufs de *Diphyllobothrium* qui est représentée. Les données sont différentes, avec 27 % des sites qui montrent des valeurs maximales. L'allure de la courbe est différente et semble montrer une tendance à l'augmentation avec le temps, avec tout de même des taux assez bas aux alentours de 2900-2800 BC. Trois facteurs principaux peuvent expliquer cette augmentation : soit la quantité de poissons consommés augmente au cours du temps, soit c'est le mode de consommation qui évolue (la part de poissons consommés crus augmente). Une part plus importante de poissons infestés dans l'environnement peut également être évoquée.

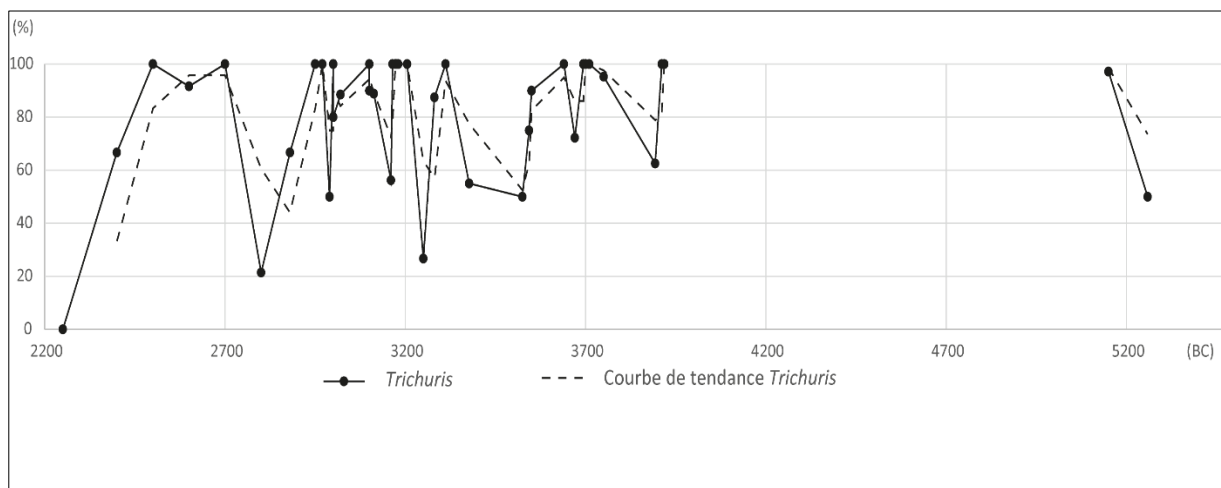


Figure 55 : Courbe de fréquence en % du nombre d'échantillons positifs à *Trichuris* pour la période néolithique en Europe. La courbe pleine représente les données brutes, la courbe pointillée montre la tendance. La zone blanche (entre 5300-4000 BC) correspond au hiatus chronologique.

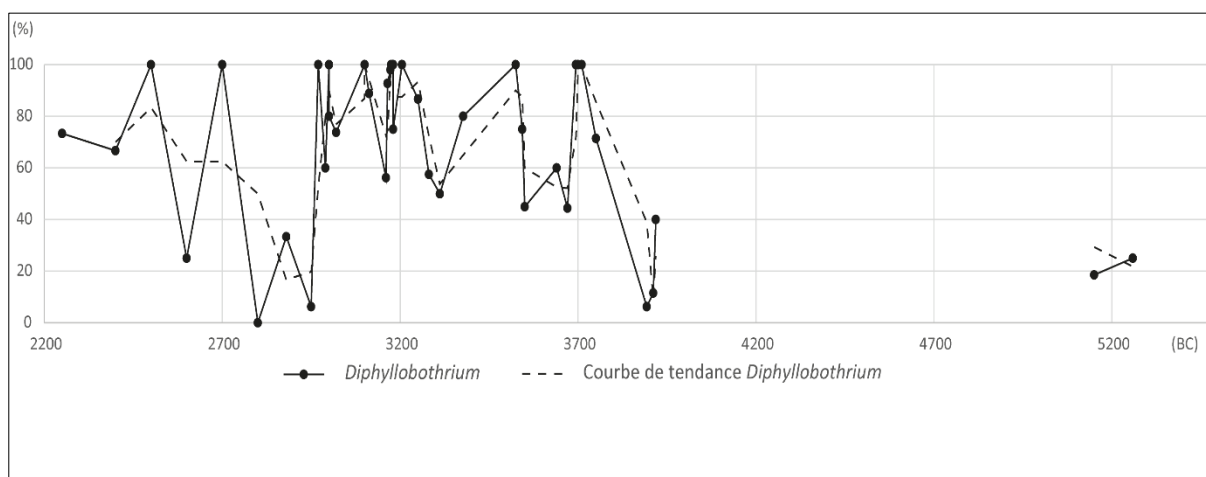


Figure 56 : Courbe de fréquence en % du nombre d'échantillons positifs à *Diphyllobothrium* pour la période néolithique en Europe. La courbe pleine représente les données brutes, la courbe pointillée montre la tendance. La zone blanche (entre 5300-4000 BC) correspond au hiatus chronologique.

L'évolution des fréquences d'œufs de *Fasciola* au cours du temps est présentée **Figure 57**. Sur cette courbe, un pic est observé vers 3200-3000 BC. Ceci peut être vu comme une augmentation de la part d'élevage de bovins.

Ceci est en partie confirmé par la **Figure 58**, représentant la fréquence des œufs de *Paramphistomum*. Cependant, sur cette courbe, les taux maximaux sont un peu plus anciens (entre 3700 et 3200 BC). La comparaison des courbes pour *Fasciola* et *Paramphistomum* est

intéressante. Actuellement, *Paramphistomum* est plus présent chez les ruminants sauvages. Il est probable que, vers 3700 BC, l'alimentation carnée était principalement composée de produits de la chasse, pour ensuite laisser place à l'élevage à partir de 3200 BC. Les études archéozoologiques permettraient de vérifier cette hypothèse.

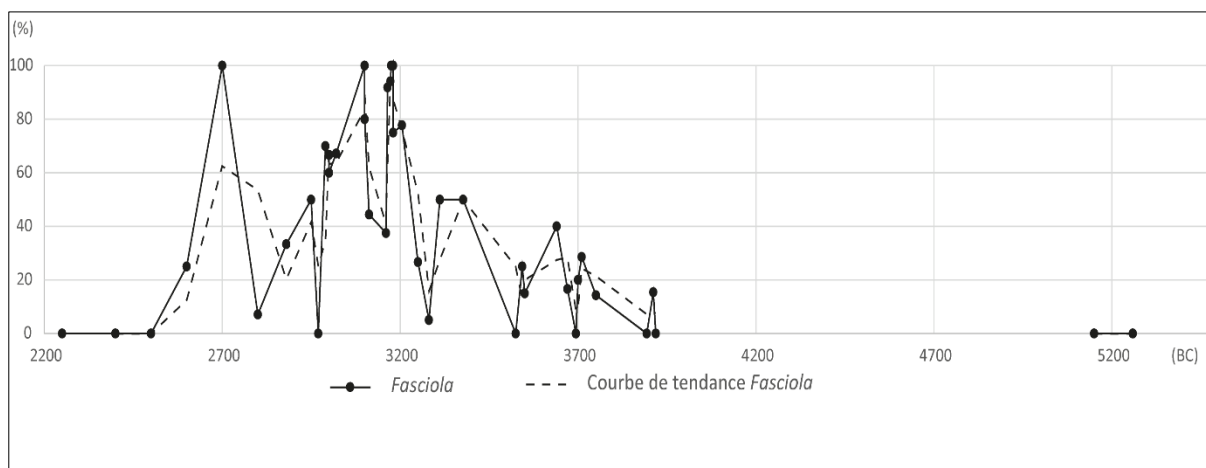


Figure 57 : Courbe de fréquence en % du nombre d'échantillons positifs à *Fasciola* pour la période néolithique en Europe. La courbe pleine représente les données brutes, la courbe pointillée montre la tendance. La zone blanche (entre 5300-4000 BC) correspond au hiatus chronologique.

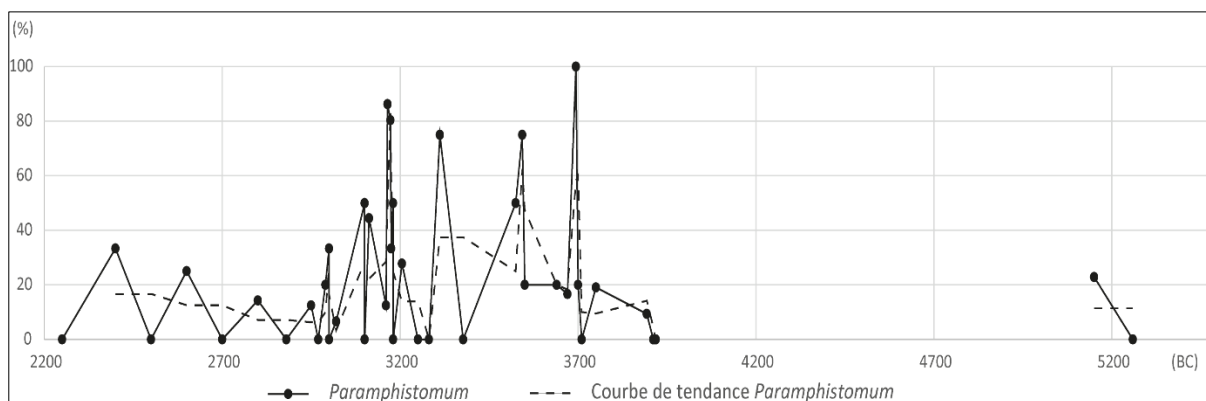


Figure 58 : Courbe de fréquence en % du nombre d'échantillons positifs à *Paramphistomum* pour la période néolithique en Europe. La courbe pleine représente les données brutes, la courbe pointillée montre la tendance. La zone blanche (entre 5300-4000 BC) correspond au hiatus chronologique.

L'observation des données de présence / absence des taxons parasites sur les différentes zones géographiques ne permet pas de mettre en évidence des variations des cortèges parasites en fonction de la localisation. De plus, la représentation des fréquences d'échantillons positifs pour les quatre taxons majoritaires en fonction du temps ne souligne pas

de réelle tendance. La plupart des taxons retrouvés sont actuellement cosmopolites et ubiquistes, mais peut être étaient-ils plus spécialisés au Néolithique, c'est-à-dire la gamme d'hôte potentiellement disponible (hôte intermédiaire et définitif) était plus restreinte. Cependant le manque de précision des identifications, qui s'arrête généralement au rang générique, empêche l'accès à ces informations.

Afin de pallier ces problèmes, une nouvelle approche est abordée ici, basée non plus sur la présence même des parasites en contexte archéologique, mais plutôt sur l'identification des facteurs présents au Néolithique qui sont favorables à la transmission et à la propagation de parasites au sein des communautés, entre animaux et homme, et à leurs dispersion sur le continent européen.

Les helminthiases pathogènes de l'homme sont pour une fraction importante d'origine zoonotique (Taylor et al, 2001). La plupart sont des parasitoses qui impliquent un hôte intermédiaire mammifère (Woolhouse & Gowtage-Sequeria, 2005), l'échinococcose en est un bon exemple. Ces changements d'hôtes, ou l'émergence de nouvelles maladies parasitaires chez l'homme, sont influencés par un certain nombre de facteurs biotiques et abiotiques (McCarthy & Moore, 2000) :

- les mutations de l'agent pathogène suite à une sensibilisation accrue ;
- les changements de comportements humains ;
- les changements de pratiques alimentaires ;
- les variations des conditions environnementales et écologiques.

Dans cette thèse, nous ne traiterons pas le premier facteur. Bien que les premières sources écrites faisant mention de parasites intestinaux soient anciennes (2000 BC en Egypte) (Dufour, 2015), il serait raisonnable de considérer que les mesures de prophylaxie étaient moindres. Ces populations utilisaient cependant des plantes comme traitements contre les vers intestinaux, notamment à base de plantes vermifuges, mais sans connaissance des cycles biologiques ou des modes de transmission de ces parasitoses. Il n'est pas possible de comparer les campagnes de prévention contre les parasitoses qui s'opèrent à travers le monde actuellement ainsi que les traitements administrés aux populations avec la gestion des parasitoses au Néolithique.

En revanche, comme nous l'avons vu plus haut, le Néolithique est une période pleine de bouleversements. Tout d'abord, des changements sociaux et des pratiques culturelles s'opèrent, avec la mise en place de l'élevage, qui s'accompagne alors d'un besoin accru de gestion des déchets produits. Des différences sociales étaient probablement déjà existantes, la

sédentarisation a permis de matérialiser physiquement ces différences, par l'organisation du plan des habitations d'un village par exemple, comme cela peut être observé dans l'arc alpin (Hofmann et al., 2016 ; Menotti, 2001). L'intensification de l'agriculture et de l'élevage a modifié les pratiques alimentaires mais aussi les modes de consommation (Sianto et al., 2009). Enfin, les conditions environnementales et écologiques fluctuantes au cours du Néolithique ont forcé les populations à s'adapter, par une régulation des cheptels par exemple, ou bien motiver leurs départs vers des lieux propices à une installation plus pérenne.

Une théorie, définie il y a plus de cinquante ans, permet de réunir toutes ces notions : le *nidus concept*. Décrit, en 1966, le nidus naturel d'une maladie « *représente la partie d'un territoire caractérisée par une zone géographique définie ou un paysage fournissant un habitat pour des pathobiocénoses nées au cours de l'évolution* » (Pavlovsky, 1966). Cette notion a évolué, elle est connue aujourd'hui sous le terme de pathoécologie : « *partie d'un paysage géographique naturel qui contient une communauté composée d'un agent pathogène, de vecteurs, d'hôtes réservoirs et d'hôtes destinataires, et possède un environnement dans lequel l'agent pathogène peut circuler* » (Slepchenko & Reinhard, 2018). Ceci peut se résumer dans l'idée que les écosystèmes sont déterminants dans les foyers de transmission de pathogènes, même à l'échelle microscopique.

Les nidi ne sont pas toujours stables et plusieurs facteurs peuvent entraîner soit leurs disparitions, soit des transitions vers des nidi secondaires (Pavlovsky, 1966). Comme présenté sur la **Figure 59**, le Néolithique s'inscrit dans ce modèle via les activités humaines qui se mettent en place et s'intensifient, comme les mises en culture, la gestion des déchets et les mouvements de populations. Le Néolithique a donc probablement été le témoin de l'établissement de nidi secondaires, matérialisés par des changements d'hôtes, l'acquisition de zoonoses au sein des communautés humaines et la propagation de nouveaux parasites exogènes.

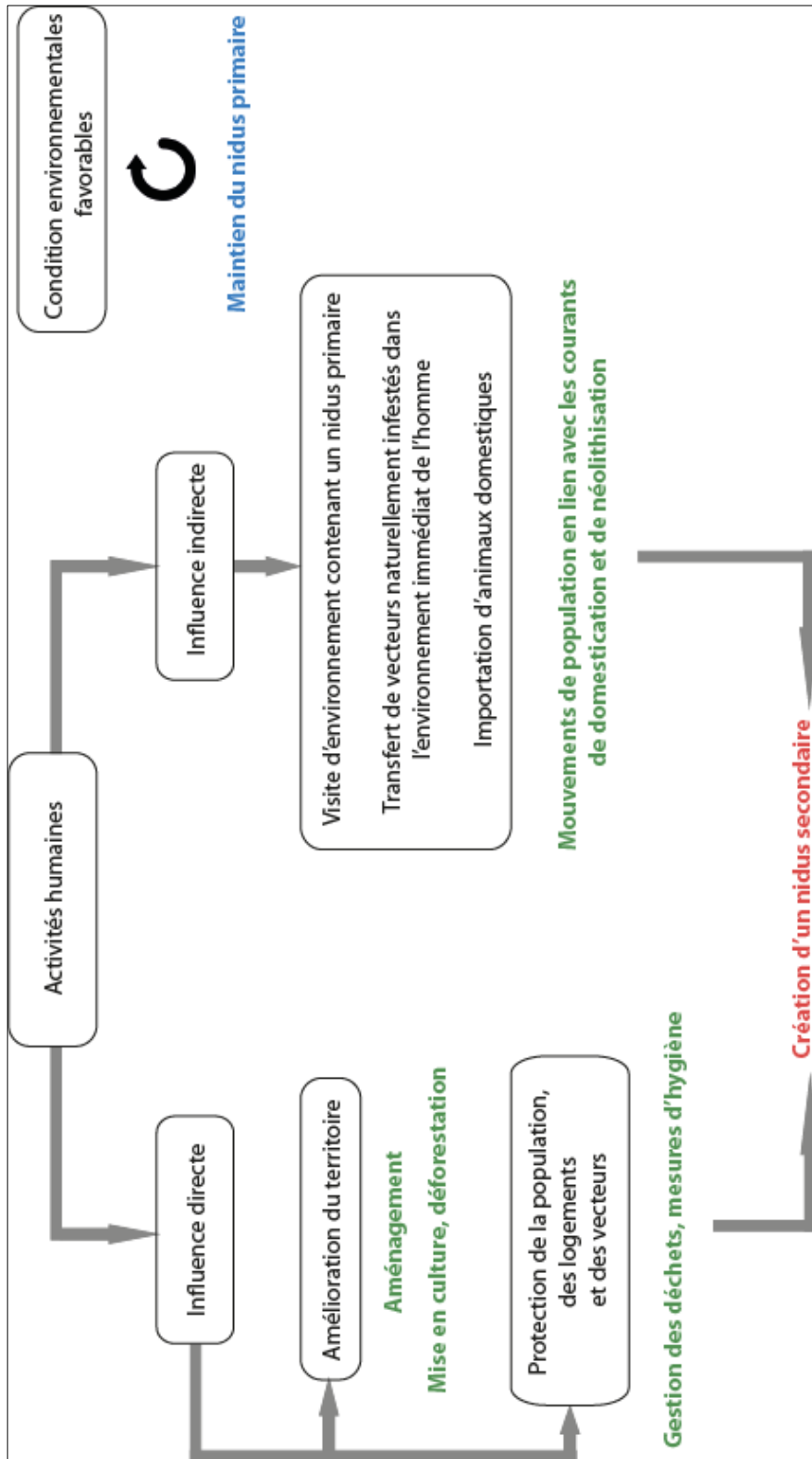


Figure 59 : Influence des activités humaines sur le maintien d'un nidus primaire ou la mise en place d'un nidus secondaire. En vert : processus mis en place au Néolithique qui s'intègre dans ce schéma (d'après Pavlovsky, 1966).

IV.2 Changements des comportements humains

Les changements qui s'opèrent au cours du Néolithique, parfois qualifiés de « *catastrophe écologique néolithique* » (Zammit, 2005), sont caractérisés par de grands bouleversements dans les pratiques humaines, qui impliquent plusieurs notions distinctes : les changements sociaux (hiérarchisation des sociétés, les variations démographiques, les échanges entre les populations), le développement des activités agro-pastorales et la gestion des déchets qui en résultent.

IV.2.1 Changements sociaux

L'arc alpin est particulièrement propice pour l'analyse des changements sociaux au cours du Néolithique et leurs conséquences sur les variations de diversités parasitaires, en raison du nombre important de données disponibles (Ismail-Meyer and Rentzel, 2017 ; Kenward and Hall, 2008 ; Menotti, 2004). De plus, la chronologie très fine qui a pu être définie dans cette région permet de mieux appréhender ces changements.

Actuellement, deux courants de pensées s'opposent sur les changements sociaux au Néolithique dans l'arc alpin au sein des sites de bord de lac. Ces deux hypothèses partent de l'observation de l'augmentation de la part de la chasse dans l'alimentation carnée, souvent consécutive à une phase de péjoration climatique. Selon R. M. Arbogast et ses collaborateurs (Arbogast et al., 2006), ce parallèle est interprété comme une réponse à des pénuries alimentaires causées par un rendement plus faible des cultures. Une surexploitation des sols agricoles suite à une utilisation prolongée aurait provoqué leur appauvrissement, donc des rendements moindres et une augmentation de la demande en protéine animale. Cette simultanéité n'est cependant pas observable dans tout l'arc alpin. Ainsi les auteurs proposent d'autres raisons afin d'expliquer cette augmentations de l'activité cynégétique, comme l'augmentation de la démographie, qui aurait en effet provoqué un accroissement de la chasse par les populations de la Combe d'Ain (Pétrequin et al., 2005). Ils proposent donc, sur les sites lacustres de l'arc alpin, une mutation économique principalement causée par des pénuries alimentaires et non déterminée par une influence culturelle et/ou sociale.

C'est ce dernier point qui différencie les deux courants de pensée. En effet, C. Jeunesse propose un modèle plus axé sur la possible influence culturelle, bien trop souvent mise de côté car difficilement quantifiable (Jeunesse, 2010). Par influence culturelle, il entend les

changements sociaux qui s'opèrent au cours du temps plus que de l'influence d'une culture matérielle sur une autre. Il propose alors un modèle dichotomique, avec un premier type de société à forte compétition sociale, à volonté ostentatoire et donc à composante inégalitaire, préférentiellement dominée par une économie de subsistance avec des produits valorisables et plus d'échanges avec des communautés voisines. Ces paramètres entraînent une forte pression sur l'environnement et rendent les sociétés plus sensibles aux déséquilibres environnementaux. Le deuxième type de sociétés tend à avoir un système économique égalitaire, sans volonté de surproduction des denrées alimentaires, une alimentation carnée beaucoup plus variée avec une activité cynégétique importante, et donc une meilleure résilience face aux crises. Des études vont dans ce sens et s'opposent au point de vue du déterminisme climatique, selon lequel les architectures et les fonctionnements des installations de bords de lac seraient le résultat d'instabilité et de stress social, d'une surexploitation du milieu et des ressources environnementales et donc des adaptations à un environnement particulier (Hofmann et al., 2016). Les paramètres de stress sociaux sont développés par la suite.

IV.2.1.1 Hiérarchisation de la société

Le terme de hiérarchisation de la société fait appel à deux notions distinctes : la première qui vise à définir si une société est tournée vers un système plus ou moins égalitaire à l'échelle du village, et la deuxième qui met plus en avant le caractère indépendant et autosuffisant des foyers et donc des habitations.

IV.2.1.1.1 Société égalitaire ou hiérarchisation ?

Pendant longtemps, le Néolithique a été perçu comme une période composée de sociétés égalitaires (Bleicher & Harb, 2018). Cependant, cette vision restrictive des sociétés a été mise à mal par l'augmentation des découvertes archéologiques, en Europe notamment. Ainsi, les premières inégalités sociales sont observables et qualifiables dès le début du Néolithique, dans l'architecture par exemple (Demoule, 2009b). La question est de savoir si ces inégalités sont perceptibles aux travers des spectres parasitaires. Deux sites cibles ont été choisis pour répondre à cette question, Arbon-Bleiche 3 et Zurich-Parkhaus Opéra. Les sites lacustres où des inégalités sociales ont été mises en évidence par l'archéologie mais où aucune étude paléoparasitologique n'a pu être menée, comme Hauterive-Champréveyres ou Saint Blaise (Honegger, 2005 ; Joye, 2012), ne sont pas discutés ici.

À l'échelle du site, les inégalités sociales ne se manifestent pas que dans l'architecture mais peuvent être matérialisées par d'autres types de mobilier. La faune en est un bon exemple.

Sur le site d'Arbon-Bleiche 3, c'est la distribution des os de bœufs, de porcs et de poissons au sein des habitations, et donc dans les zones de rejets domestiques, que ces différences sociales peuvent être observées (Marti-Grädel et al., 2004). Bien que les âges d'abattage ainsi que les distributions anatomiques ne montrent pas de différences hiérarchiques entre ces maisons, deux groupes s'individualisent selon des régimes alimentaires différents : les habitations présentant les concentrations les plus élevées d'os de bœuf sont aussi celles qui réunissent du mobilier originaire des régions plus orientales. Il existe donc une correspondance entre le régime alimentaire et le statut social de cette sous-population.

Un essai de représentation spatiale des données paléoparasitologiques a été entrepris sur le site. Seuls les échantillons de sédiment ont été pris en compte. Les coprolithes ont été écartés de l'analyse en raison de l'incertitude d'identification de leurs origines biologiques, canine ou humaine. La plupart des échantillons ont été prélevés hors contexte domestique, c'est-à-dire plutôt au niveau des voies de circulation (**Figure 60**). La répartition des œufs de parasites ne permet donc pas ici d'observer directement ce que contiennent les zones de rejet présentes sous les habitations (Jacomet et al., 2004), mais reflète plutôt une image de la dispersion, que ce soit par les mouvements de la nappe d'eau (dans la mesure où ils existent) ou bien par zoochorie et piétinement. Ici, les données ont été préalablement log-transformées afin d'éviter la surreprésentation de certains taxons, notamment *Trichuris*, largement majoritaire. Les tendances de distribution des œufs de parasites marqueurs d'une consommation de poissons crus (*Diphyllobothrium*) et de présence de bétail (*Fasciola* et *Paramphistomum*) montrent une légère différence. Les échantillons qui comportent le plus de taxons parasitaires sont localisés au nord-est du secteur. Ils contiennent également plus de taxons relatifs à la pêche. À l'inverse, ceux qui présentent une moindre variété taxonomique et plus de parasites marqueurs de la présence de bétail sont concentrés au sud-ouest du secteur.

En somme, le secteur localisé au nord-est est plus diversifié. Ces variations dans les spectres parasitaires semblent être en concordance avec les différences de statut social, comme cela est suggéré par l'analyse de la faune. En effet, les deux habitations qui présentent le plus de restes d'animaux sauvages (7 et 20) sont aussi celles qui présentent la plus forte concentration parasitaire autour (Doppler et al., 2013). Cette hypothèse est cependant à nuancer. Pour la

vérifier, l'analyse de l'intérieur des habitations, qui renseigne plus justement sur les modes de consommation des habitants et donc par extension sur leurs statuts sociaux serait à envisager.

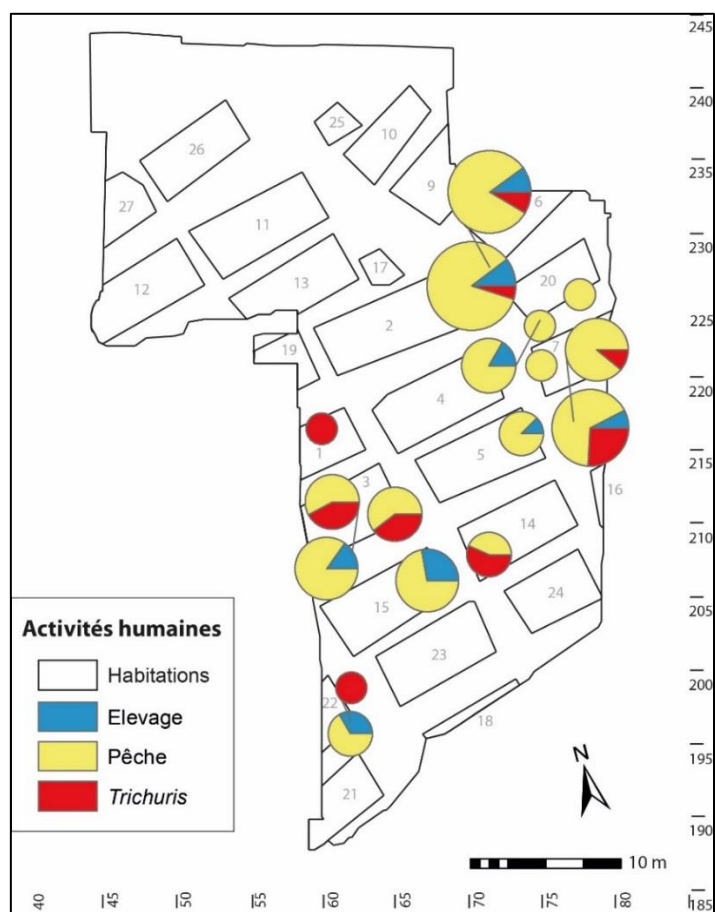


Figure 60 : Diagramme du nombre d'œufs de parasites regroupés par activité et log-transformé sur le site d'Arbon-Bleiche 3. La taille des diagrammes est proportionnelle au nombre d'œufs total. (Elevage : Fasciola, Paramphistomum ; Pêche : Diphyllbothrium, Dioctophyma).

Dans le cas du site d'Arbon-Bleiche 3, les inégalités sociales qui ont pu être mises en évidence par l'analyse de la faune semblent légèrement se refléter au travers des spectres parasitaires, bien que cette observation soit à modérer et reste à confirmer via l'analyse d'échantillons supplémentaires.

L'échantillonnage exhaustif mené sur le site Horgen de Zurich-Parkhaus Opéra a permis cette comparaison entre statut social et parasitoses à l'échelle de l'habitat (Cf. **Chap. III.2.2**).

Une stratification des individus dans la couche 13 est visible par le biais d'une clôture en peuplier ainsi que le mobilier retrouvé au sein des habitations, scindant la population en plusieurs secteurs. Ainsi le secteur B, au sud-ouest du site, s'individualise par rapport aux autres par la découverte d'objets à forte valeur symbolique et la délimitation avec la palissade en

peuplier (**Figure 61**) (Bleicher & Harb, 2018). La particularité de cette zone se retrouve dans les concentrations en œufs de parasites. Au sein des habitations localisées dans le secteur B, les fortes concentrations en œufs de *Diphyllobothrium* démontrent la présence d'individus porteurs de cette parasitose, et donc d'une consommation de poissons crus ou mal cuits, ce qui semble être une particularité de cette sous-population. En somme, les parasites présents dans ce secteur indiquent soit une consommation plus importante de poissons par rapport aux autres habitants, soit une alimentation particulière à base de poisson cru.

Ce cas est très intéressant car les données paléoparasitologiques semblent rendre directement compte de cette sectorisation d'une partie de la population, observation encore inédite en paléoparasitologie. Avec le cas de Zurich-Parkhaus Opéra, l'analyse et la représentation spatiale des données paléoparasitologiques offrent de nouvelles perspectives quant à la compréhension du fonctionnement de la cellule sociale des populations néolithiques. Outre le statut social, ces variations peuvent être influencées par d'autres facteurs, comme un mode de subsistance différent selon les habitations. Cette question de la dépendance ou de l'autonomie des habitations entre elles concernant l'approvisionnement alimentaire a été abordée par plusieurs auteurs (Ebersbach, 2013 ; Ebersbach et al., 2017 ; Hofmann et al., 2016).

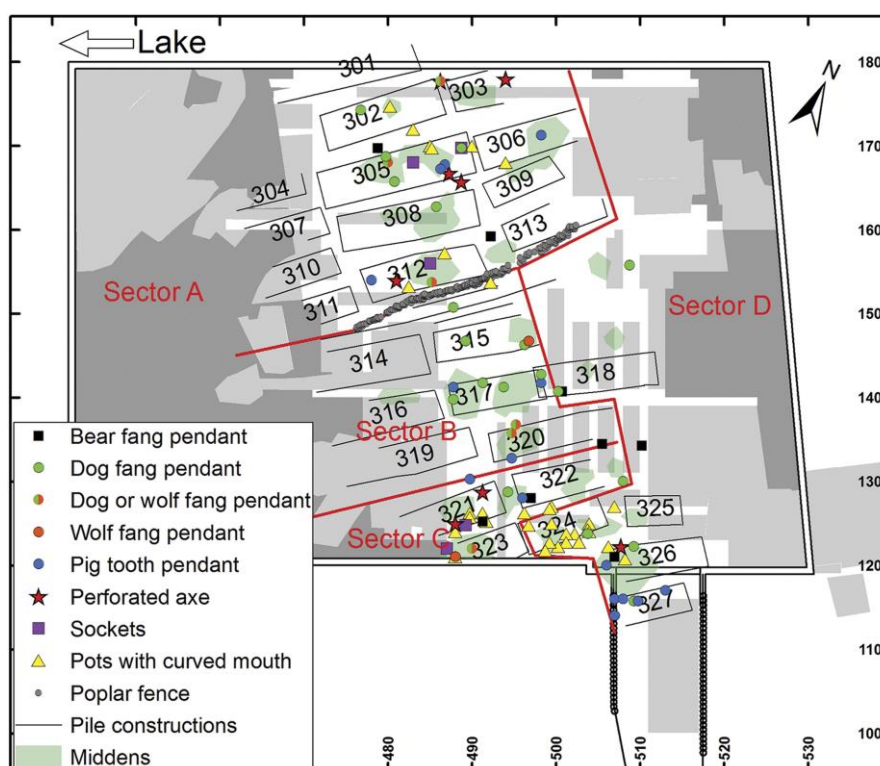


Figure 61 : Localisation du mobilier à caractère exceptionnel et de la palissade en peuplier selon les secteurs définis dans la couche 13 du site de Zurich-Parkhaus Opéra (d'après Bleicher and Harb, 2018).

Sur l'arc alpin, les différences de statut social ont été mises en évidence via les proportions d'objets à valeurs symboliques. De plus, une corrélation entre assemblages fauniques et taille des habitations a été notée : les habitations les plus petites ont tendance à contenir de fortes proportions de produits de la chasse et d'objets symboliques (Bleicher & Harb, 2018).

IV.2.1.1.2 La maison : structure autarcique ou spécialisation de l'habitat ?

La notion de société égalitaire a évolué vers une conception autosuffisante des unités d'habitation, et tend aujourd'hui vers une vision d'une économie complémentaire, avec des individus spécialisés au sein d'un même village dans des activités particulières et des échanges de biens (Bleicher & Harb, 2018).

Pour les villages lacustres de l'arc alpin au Néolithique, un paradigme sur la subsistance des habitations existe, selon lequel la stratégie de subsistance est identique et uniforme pour toutes les habitations au sein d'un village. Il y aurait donc une autosuffisance des habitations, avec pour chacune d'entre elles un champ et des animaux (Doppler et al., 2013). Dans ce cas, le mobilier retrouvé dans chaque maison, ainsi que les restes parasitaires, devraient être identiques en raison de l'uniformité des ressources exploitées. Cette section est donc dédiée à vérifier ce paradigme par l'analyse de la distribution des marqueurs parasitaires dans les villages lacustres alpins.

La question de l'indépendance et de la spécialisation de l'habitat est abordée au travers de l'analyse de deux sites lacustres : Torwiesen II et Arbon-Bleiche 3. Le choix de ces deux sites est basé sur deux éléments : tout d'abord le nombre d'échantillons synchrones analysés par la paléoparasitologie, donc au sein d'une même couche d'occupation, mais aussi sur la disponibilité d'autres données archéologiques, notamment archéozoologiques.

En effet, la concomitance de ces deux informations est nécessaire pour appréhender l'indépendance des habitations. Sur le site de Chalain 3 par exemple, bien qu'une autonomie de production à l'échelle de l'habitat ait pu être confirmée par l'analyse spatiale des remontages céramiques (Giligny, 2008), l'étude paléoparasitologique ne peut rendre compte de cette indépendance en raison du nombre trop faible d'échantillons prélevés.

Les résultats des analyses archéozoologiques et du mobilier seront comparés à ceux des études paléoparasitologiques afin d'observer la réponse des assemblages parasitaires face aux variations des modes de subsistance entre les habitations.

Le site de Torwiesen II, localisé au bord du lac de Federsee en Allemagne, a fait l'objet d'une campagne de prélèvements substantielle en vue d'analyses paléoparasitologiques, avec un ensemble de 48 échantillons prélevés dans la couche d'occupation (Le Bailly, 2005). Les 15 habitations qui composent le village n'ont pas été construites en même temps, mais à trois périodes différentes, en 3283 BC, 3281 BC et 3280-3279 BC (Schlichtherle et al., 2013).

Des cartes de distribution des trois taxons parasites majoritaires (*Trichuris*, *Diphyllobothrium* et *Taenia / Echinococcus*) ont été construites : des cartes de densités d'œufs au sein des habitations (**Figure 62**) et des cartes d'interpolations avec la méthode des noyaux contraintes par les habitations sur les voies de passage (**Figure 63**).

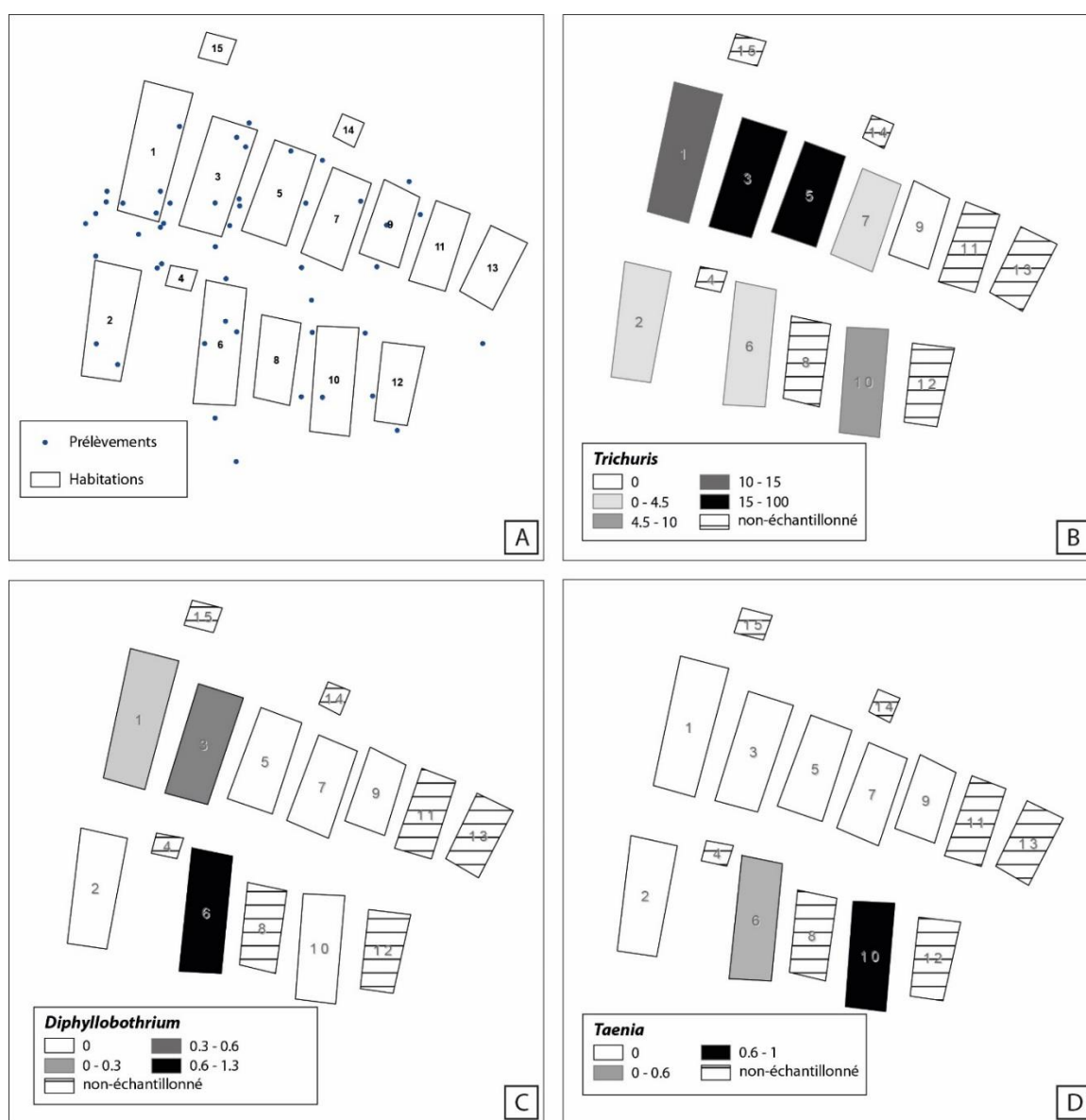


Figure 62 : Carte de densité d'œufs de parasites par habitations sur le site de Torwiesen II. A : Localisation des prélèvements ; B : *Trichuris* ; C : *Diphyllobothrium* ; D : *Taenia / Echinococcus*.

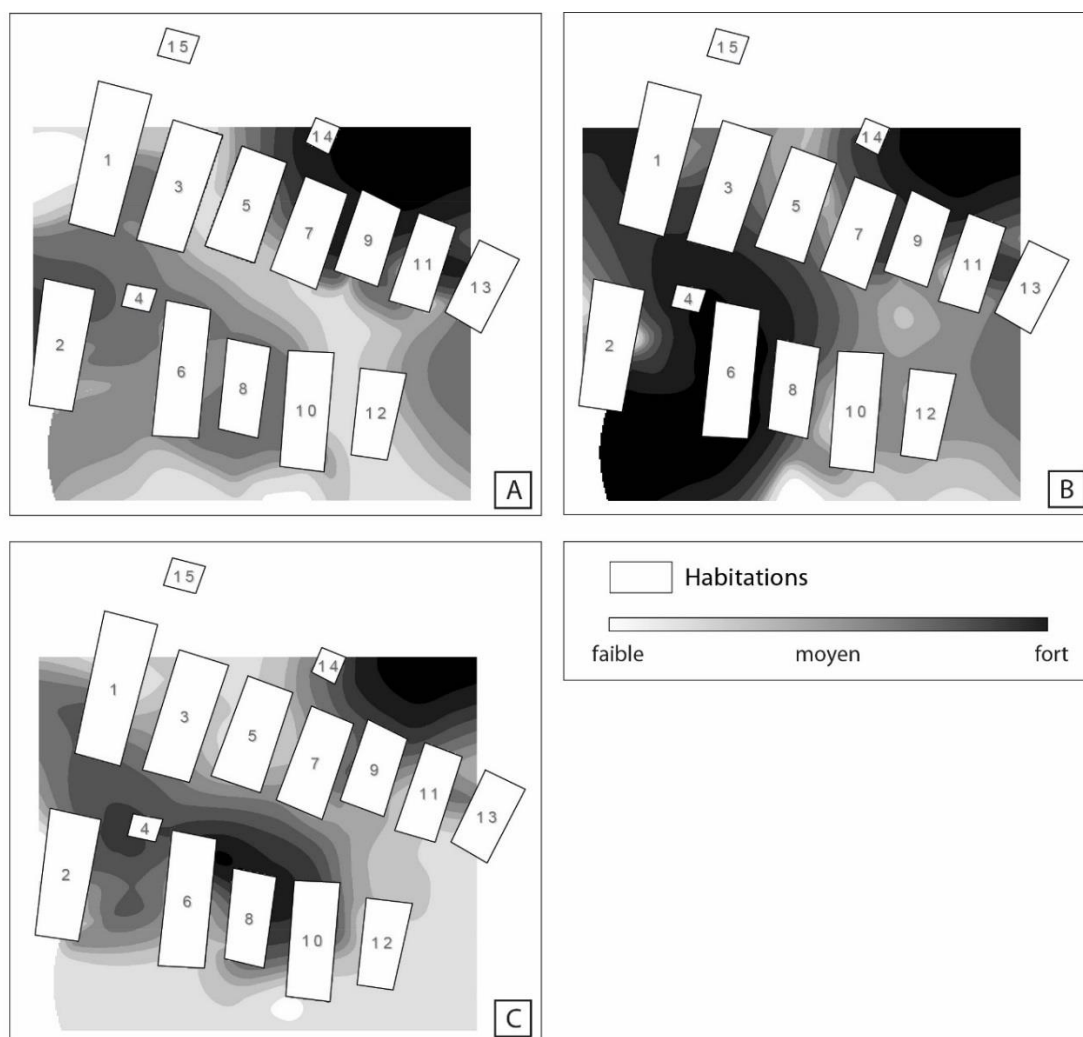


Figure 63 : Carte d'interpolation (méthode des noyaux) sur les concentrations en œuf de parasite hors habitations sur le site de Torwiesen II. A : *Trichuris* ; B : *Diphyllobothrium* ; C : *Taenia* / *Echinococcus*.

Trichuris est plus présent vers le nord-est du secteur en dehors des habitations ainsi que dans les maisons 1, 3 et 5. Les œufs de *Diphyllobothrium* ont une distribution différente, ils sont plus abondants dans les voies de circulation au sud-ouest et nord-est, et sont seulement présents dans les maisons 1, 3 et 6. En dehors des habitations, les embryophores de *Taenia* / *Echinococcus* présentent la même distribution, mais sont présents uniquement dans les maisons 6 et 10.

Quelques différences de distribution des marqueurs parasitaires sont notables, mais semblent plus pointées vers des modes d'approvisionnements alimentaires et de consommation différents selon les unités d'habitats. Cependant, les prélèvements ont préférentiellement été effectués sur le côté ouest du secteur, qui correspond à l'entrée du village, ce qui peut induire un biais de représentativité pouvant expliquer la répartition des œufs.

Globalement, toutes les analyses de mobilier provenant de Torwiesen II pointent une grande complexité dans la répartition des éléments, rendant très difficiles les interprétations. Certaines études y voient une différence de statut social entre les habitants des maisons (Schlichtherle et al., 2013) tandis que d'autres pointent une plus grande complexité du fonctionnement de la cellule domestique, entre échanges et coopération (Schlichtherle, 2011).

Dans les deux cas, la paléoparasitologie ne permet pas ici d'appréhender l'indépendance ou la complémentarité des habitations, mais elle pourrait plutôt permettre de mieux comprendre les modes de subsistance des habitants. Cet aspect est abordé plus loin.

Sur le site d'Arbon-Bleiche 3, qui présente une durée d'occupation estimée à moins de quinze ans, le partage de biens entre habitations est observable via l'analyse du mobilier et de la faune. Les données archéologiques démontrent, si ce n'est une hiérarchisation dans l'organisation du village, au moins une spécialisation des habitations. Des différences dans les modes de subsistance sont observées entre les habitations au niveau des ressources végétales ou animales, ce qui démontre qu'elles ne sont pas autosuffisantes (Doppler et al., 2013). Les divergences dans les spectres fauniques ou végétaux permettent de distinguer les différents foyers d'un village. Ceci implique une spécialisation des différentes unités et des échanges entre elles. Aucune étable n'a pu être mise en évidence, ce qui amène à penser que les animaux étaient gardés à proximité de pâturages clos et que certaines habitations auraient pu servir d'étable temporaire pendant les mois d'hiver (Jacomet et al., 2004). Au sein du village, il y a donc une coopération et un partage des biens de consommation entre les différents individus spécialisés dans telle ou telle activité (Hofmann et al., 2016).

Comme nous l'avons vu plus haut (**Figure 60**), bien que les spectres parasitaires mettent en avant des différences entre les habitations (démarcation nord-est/sud-ouest), leur répartition est assez homogène. Ceci n'est pas en contradiction avec la spécialisation des habitats. En effet, bien que chaque unité soit tournée vers une production spécifique, les échanges étaient importants entre elles et il peut donc être supposé que les régimes alimentaires étaient sensiblement similaires entre les habitants. Ce partage des biens a probablement entraîné une homogénéisation des ressources alimentaires, provoquant une généralisation des maladies parasitaires liées aux modes de consommation dans tout le village. Le spectre parasitaire ne reflète pas ici la spécialisation des habitats et de leurs habitants, mais plutôt les potentiels échanges de biens qui ont pu se mettre en place, probablement en lien avec des statuts sociaux différents.

Les données paléoparasitologiques seules ne peuvent pas toujours refléter la hiérarchisation des sociétés et de multiples facteurs sont à prendre en compte (plan d'échantillonnage, durée d'occupation des sites,...). Pour cela, multiplier les proxies, tel que les assemblages fauniques, végétaux ou encore mobiliers est essentiel afin de saisir la complexité du fonctionnement des habitants, comme cela a pu être démontré au travers des exemples présentés plus haut. Entreprendre ce type d'études et coupler les données est nécessaire. Le site de Zurich-Parkhaus Opéra en est un bon exemple, les différences de statuts sociaux mis en évidence par les données paléoparasitologiques corroborent les observations archéologiques.

IV.2.1.1.3 Synthèse : subsistance et résilience des habitations et de leurs habitants

Nous avons vu que l'organisation interne des villages est régie par plusieurs facteurs, qui comprennent la hiérarchisation de la société et la spécialisation des habitations dans des activités distinctes, entraînant une disparité des ressources produites et exploitées au sein de chaque unité d'habitation. Ce partitionnement des activités au sein d'un village, ainsi que les échanges de biens entre les habitants, participent au maintien de la population dans le temps en augmentant sa capacité de résilience, c'est-à-dire sa capacité d'adaptation et de retour à un état d'équilibre à la suite d'une perturbation d'origine anthropique ou naturelle (Doppler et al., 2013). Au niveau archéologique, cela se traduit par du mobilier et des déchets différents selon les habitations et les activités qui leurs sont affiliées.

Le site d'Arbon-Bleiche 3 est un très bon exemple de la résilience des habitants, qui est bien marquée au travers du spectre faunique mis au jour. En effet, les maisons qui contiennent le moins d'animaux sauvages sont celles avec les plus fortes concentrations en ovins/caprins (**Figure 64**) (Doppler et al., 2013). Les ovins/caprins et le porc sont des animaux à forte prolificité et de faibles exigences d'entretien. Ces caractéristiques font que ces espèces répondent rapidement aux besoins changeant de la communauté. C'est pourquoi il est suggéré que les maisons qui consomment plus d'ovins/caprins ou de porc ont une meilleure résilience face aux variations climatiques, car il leur sera plus aisé d'avoir un approvisionnement carné direct et rapide, source de calories importante.

Selon les analyses paléoparasitologiques, le secteur occidental montre un cortège parasitaire peu diversifié tandis que le secteur oriental présente un grand nombre de taxons et en quantité plus importante. Ceci est tout à fait en corrélation avec l'analyse archéozoologique : le secteur

occidental, plus riche en os de porc, montre une meilleure résilience. Les habitants n'ont alors pas nécessairement besoin de se diversifier dans leur diète, permettant de restreindre la contamination à certains pathogènes. Au contraire, le secteur oriental est très concentré en restes de bœuf et d'animaux sauvages. Les taxons parasites sont par conséquent plus nombreux, qualitativement et quantitativement. À noter que le secteur oriental est marqué par une consommation de poisson via la mise en évidence du nombre important d'œufs de *Diphyllbothrium*. Le choix des habitants de ce secteur vers un élevage de bovins et le développement d'activités cynégétiques ne semble pas être suffisant afin de subvenir à leurs besoins en calories puisqu'ils doivent avoir recours à d'autres sources d'approvisionnement, comme la pêche, augmentant ainsi leur charge parasitaire.

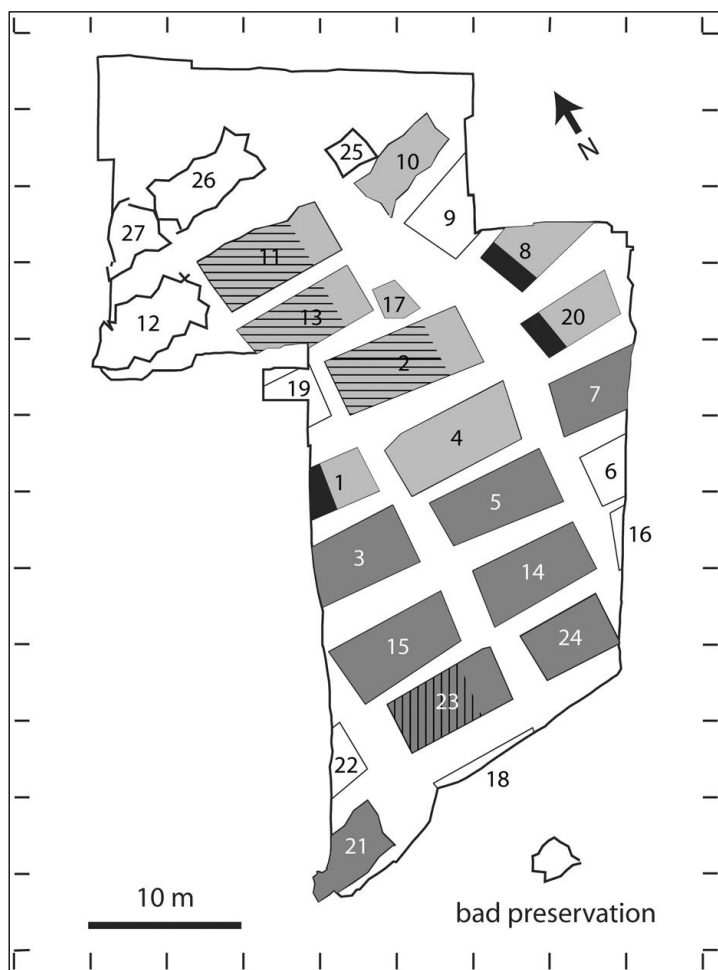


Figure 64 : Localisation des restes fauniques sur le site d'Arbon-Bleiche 3.
Gris clair : bœuf domestique ; gris foncé : porc domestique ; rayure horizontale : chèvre ; rayure verticale : mouton ; noir : animaux sauvages (d'après Doppler et al., 2013).

Le site d'Arbon-Bleiche 3 se caractérise donc par une mosaïque de ressources exploitées au cours du temps et deux hypothèses se dessinent face à ce constat :

- les habitants ont développé une stratégie spécifique afin d'améliorer leur résilience en cas de crise, avec une sectorisation des activités et de la gestion du bétail ;
- il s'agit d'un développement non volontaire dû à la coexistence de différents groupes qui possèdent chacun leur propre économie de subsistance.

Dans les deux cas, cette hétérogénéité a permis d'augmenter la résistance de la population face à des pénuries alimentaires. Au cours de son doctorat, M. Le Bailly (Le Bailly, 2005) avait déjà émis l'hypothèse que le besoin accru de viande sauvage (Hüster-Plogmann & Leuzinger, 1995) a pu être en lien avec la crise économique qui s'est produite entre 3700 et 3300 BC et aurait favorisé le développement de maladies parasitaires dans cette zone. Cette crise est à mettre en lien avec le bouleversement climatique qui s'est mis en place à cette période, entraînant de mauvaises récoltes et donc un besoin plus important en viande (Le Bailly et al., 2007).

Ce phénomène a déjà été observé sur les sites de Chalain 3 (Pétrequin & Arbogast, 1998), mais aussi sur celui de Concise-sous-Colachoz (Chiquet, 2012), où une explication semblable est proposée : le niveau E4A (3645-3635 BC) voit des changements importants avec l'arrivée de populations venant de l'ouest, associées à la culture du Néolithique Moyen Bourguignon (NMB) (Burri, 2007). Une réorganisation du système d'approvisionnement avec un élevage porcin plus intensif aurait permis d'assurer un apport carné à toute la communauté alors en augmentation.

IV.2.1.2 Variations démographiques

Un autre aspect socio-économique influant au Néolithique est l'augmentation démographique (Bocquet-Appel, 2010). Aussi appelée Transition Démographique Néolithique (TND), cette période se caractérise par une forte augmentation de la population globale, probablement en lien avec la sédentarisation croissante des individus (Bocquet-Appel, 2011). Cet indice démographique n'est pas constant au cours de cette période et fluctue dans le temps. Dans les sites néolithiques du Jura français par exemple, l'estimation de l'évolution de la démographie, basée sur la comptabilisation des différents types d'occupation et la taille des villages, démontre de fortes variations entre le V^{ème} et le III^{ème} millénaire (Pétrequin et al., 2005).

Malheureusement, en l'état actuel de la recherche en paléoparasitologie, il n'est pas possible de quantifier avec exactitude la charge parasitaire d'un individu ou d'une population à partir

des données anciennes, que ce soient à cause des processus taphonomiques dont nous ne pouvons évaluer la portée, ou bien du caractère même de la donnée paléoparasitologique, trop ponctuelle pour être extrapolée à la charge parasitaire globale.

Cependant, ces variations impliquent une gestion des ressources alimentaires qui s'adapte aux besoins fluctuants de la population alors en augmentation. Ceci inclut la demande en ressource carnée, qui s'accompagne alors d'une gestion adaptée des déchets, facteur déterminant dans la transmission de parasitoses. La comparaison des données paléoparasitologiques et des variations démographiques est ici faite sur une zone spécifique, la Combe d'Ain, afin de définir quels taxons parasitaires répondent, et dans quelles proportions, aux augmentations et diminutions de la population.

Une estimation de la démographie dans la Combe d'Ain (sites de Chalain et Clairvaux-les-Lacs) a été réalisée pour le Néolithique jusqu'au début de l'Âge du Fer, entre 5200 et 400 BC, couplée avec les phases de hauts niveaux des lacs (Pétrequin, 2005). Dans la fenêtre chronologique qui nous intéresse, entre 3200 et 2500 BC, c'est-à-dire celle pour laquelle nous disposons de données paléoparasitologiques, nous pouvons observer deux phases où la démographie augmente fortement : 3400-2900 BC et 2700-2300 BC. Sur la **Figure 65**, les phases de faibles taux de population (démographie) concordent avec les phases de péjoration climatique.

Sur le site de Chalain 3, une phase d'abandon est observée juste avant les couches VIII et VI. La recolonisation du site s'est accompagnée, d'une part, de la consommation d'animaux issus de l'élevage supérieure à celle d'animaux issus de la chasse, et, d'autre part, les pâtures ont évolué en champs cultivés. La consommation accrue de protéines animales (couche VIII) coïncide avec une période de recolonisation de la Combe d'Ain. La phase de stabilisation démographique de cette population s'accompagne d'une diminution des différences de statut social (Pétrequin et al., 2005).

Afin de définir si les parasites répondent à ces augmentations de population dans la Combe d'Ain, l'évolution du nombre d'œufs des quatre taxons majoritaires, *Trichuris*, *Diphyllobothrium*, *Fasciola* et *Paramphistomum*, ont été juxtaposées à cette courbe démographique (**Figure 65**). Les données ont été centrées-réduites afin de mieux rendre compte de l'augmentation individuelle de chaque taxon et d'éviter la surreprésentation des taxons majoritaires. *Fasciola* et *Paramphistomum* ont été ajoutés à l'analyse car bien que parasite des bovins, *Fasciola* peut également infester l'homme. Dans la mesure où la population augmente,

le besoin en ressource carnée également, notamment en raison de l'attrait des habitants pour cette ressource. C'est pourquoi *Paramphistomum* est également pris en compte.

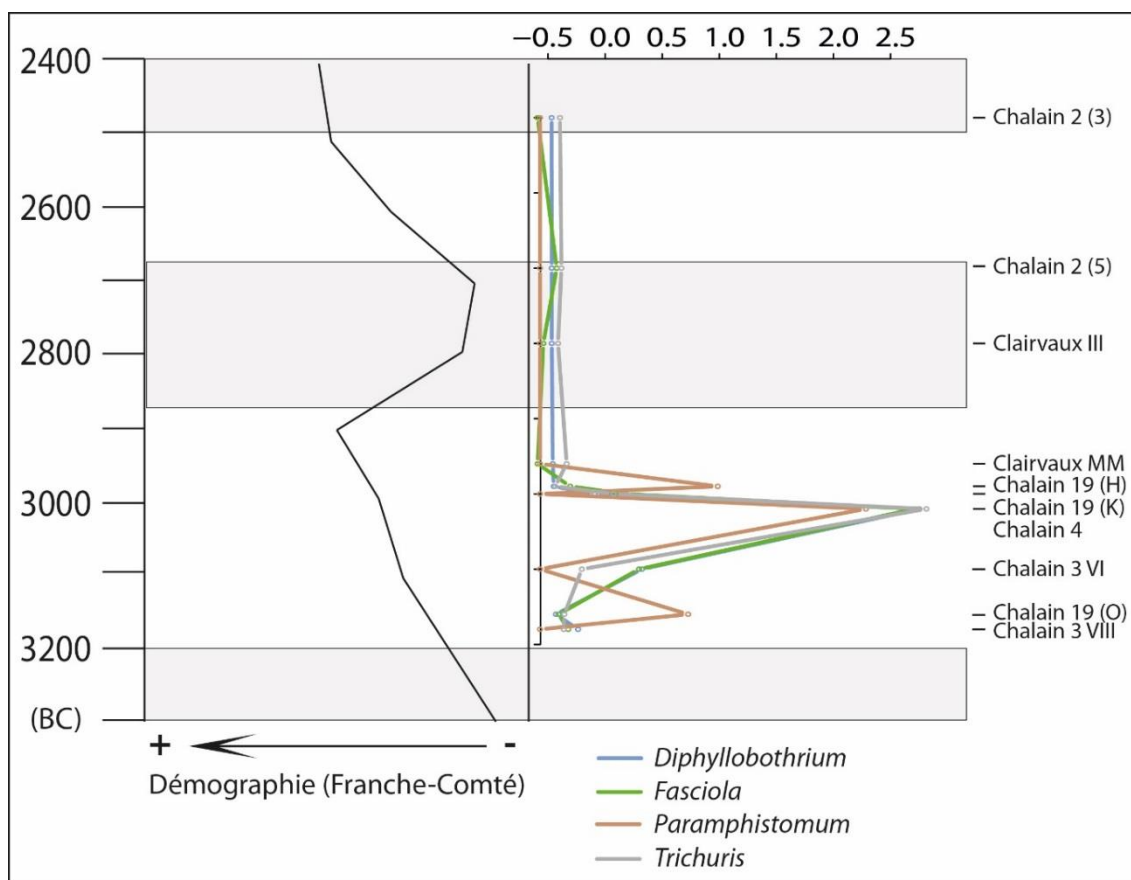


Figure 65 : Comparaison des variations démographiques observées au Néolithique en Franche-Comté (d'après Pétrequin et al., 2005) avec les données centrées-réduites des taux des quatre taxons parasitaires majeurs. Les zones grisées correspondent aux phases de détérioration climatiques.

La juxtaposition des données parasitaires ne coïncide pas tout à fait avec les observations démographiques. En effet, un pic d'œufs de parasites se distingue, pour les quatre taxons concernés, entre 3100 et 3000 BC, en même temps que l'augmentation progressive de la population. Cette période est marquée par une forte démographie, qui pourrait alors expliquer cet accroissement du nombre d'œufs de parasites. Par contre, la phase d'augmentation démographique vers 2500-2400 BC ne se fait pas ressentir au travers des données paléoparasitologiques, probablement en lien avec le manque de données parasitaires pour cette période.

Même s'il est difficile de définir si les spectres parasitaires évoluent en fonction du nombre d'habitants sur un site, cette voie reste à explorer avec l'ajout de nouvelles données pour combler les hiatus chronologiques.

IV.2.1.3 Echanges entre populations et influence de la culture matérielle

IV.2.1.3.1 Mouvements de population

Les parasites, notamment ceux strictement humains, ont été reconnus comme étant des marqueurs potentiels pour retracer les mouvements des populations anciennes tels que ceux liés à la colonisation du continent américain (Araujo et al., 2008). Cette étude prend en compte des données paléoparasitologiques réparties sur une longue période, de plusieurs milliers d'années, et à l'échelle mondiale. Cependant encore aucune étude ne propose d'analyse pour des périodes plus courtes et sur une zone géographique restreinte.

Comme vu en Introduction, les sites de l'arc alpin sont affiliés à la culture Rubané. Le nombre très important de sites néolithiques découverts ainsi que la précision des datations dendrochronologiques ont permis de définir une chronologie détaillée des successions de cultures matérielles mises en place dans cette région. Une des composantes majeure de la transmission des parasitoses tient dans les échanges entre populations et leurs mouvements associés. Au Néolithique, ces échanges passent principalement par les mouvements de populations liés à la diffusion des cultures matérielles, les individus se déplaçant en même temps que les produits qu'ils échangeaient.

Dans cette partie nous allons essayer de voir si ces mouvements migratoires se reflètent au travers des spectres parasitaires, humains ou animaux.

Entre 3700 et 2500 BC, le Jura français voit de nombreux mouvements de population se mettre en place, notamment autour des lacs de Chalain et Clairvaux. Cette zone a vu une alternance d'occupation du territoire entre ces deux lacs à un rythme relativement régulier, d'environ trois à quatre siècles (Pétrequin et al., 2005). Une hypothèse avancée pour expliquer ces déplacements de populations réguliers entre les deux lacs serait un épuisement des sols et de la végétation en lien avec les mises en cultures des terres, l'alimentation du bétail et le fourrage (Dufraisse, 2002). Les communautés agro-pastorales de Chalain 3 ont donc favorisé les échanges locaux et régionaux. Elles ont assisté à plusieurs périodes de renouvellement

culturel, une dans la couche VIII avec l'arrivée de la culture Horgen via un transfert d'individus vers 3100 BC, et une dans la couche IV à 3040 BC avec l'arrivée des Ferrières depuis le sud (Affolter et al., 1998 ; Ebersbach et al., 2017).

Les assemblages parasitaires entre ces deux couches sont semblables, avec des concentrations en œufs de *Diphyllobothrium* et de morphotype ponctué de *Capillaria* très élevées. L'influence de cultures allochtones ne se fait donc pas ressentir dans ce cas précis. Cependant le biais est important puisque tous les échantillons analysés proviennent de coprolithes, pour la plupart probablement de chien. Même si les influences culturelles ont pu mener à des variations de régime alimentaire, les parasitoses présentes chez les chiens, contractées par leur comportement opportuniste et « éboueur », restent identiques.

Avec le site de Concise-sous-Colachoz, cette approche est possible puisqu'un total de quatre couches, espacées dans le temps, a fait l'objet d'analyses paléoparasitologiques. Ainsi, une tentative de restitution de l'évolution des parasites au cours du temps peut être présentée.

Les différents ensembles correspondent aux phases d'occupation successives du site, dont certaines sont caractérisées par l'arrivée de nouvelles cultures matérielles (Chiquet, 2012). Dans l'ensemble E2, une phase d'abattage se déroule entre 3692 et 3675 BC, elle est considérée comme une phase de restauration. Cet ensemble a la particularité d'être le plus étendu en surface et de présenter une couche d'incendie en son sommet, qui pourrait être en lien avec une phase d'abandon du village. Il semblerait que ce village ait été construit en zone inondée, avec la présence de planchers rehaussés et de passerelles. Au cours de l'ensemble E3, deux phases d'abattage ont pu être individualisées : la première entre 3672-3670 BC et la deuxième entre 3666-3655 BC. L'ensemble E3 est marqué par l'arrivée d'individus issus de la culture NMB (Néolithique Moyen Bourguignon) depuis l'autre versant du Jura (Bailly, 2013). L'installation du village s'est effectuée en zone émergée à l'étiage, voire aquatique. Des zones de dépotoirs ont été mises en évidence par l'analyse de la répartition du mobilier et de la faune (Chiquet, 2009). Il en est de même pour l'ensemble E4, qui comprend deux phases d'occupations du Cortaillod tardif : une entre 3645-3635 BC et une autre entre 3606-3595 BC. Les habitations sont érigées en zone aquatique et les dépotoirs sont présents. Enfin, dans l'ensemble E6, daté du Cortaillod tardif (3533-3516 BC), le village a été construit en zone émergée à l'étiage, et le plan est excentré par rapport aux autres. Des traces de piétinement, probablement de bovins, sont observables. Les dépotoirs sont localisés dans l'axe des portes des maisons mais dispersés en raison de ce piétinement.

Aucune corrélation spatiale ne peut être faite avec la paléoparasitologie car les échantillons proviennent de carottes. Cependant, un essai de mise en relation de ces phases d'abattage et de colonisation avec les spectres parasitaires a tout de même été effectué (**Figure 66**). Les données ont été centrées-réduites afin de compenser la surreprésentation de certains taxons.

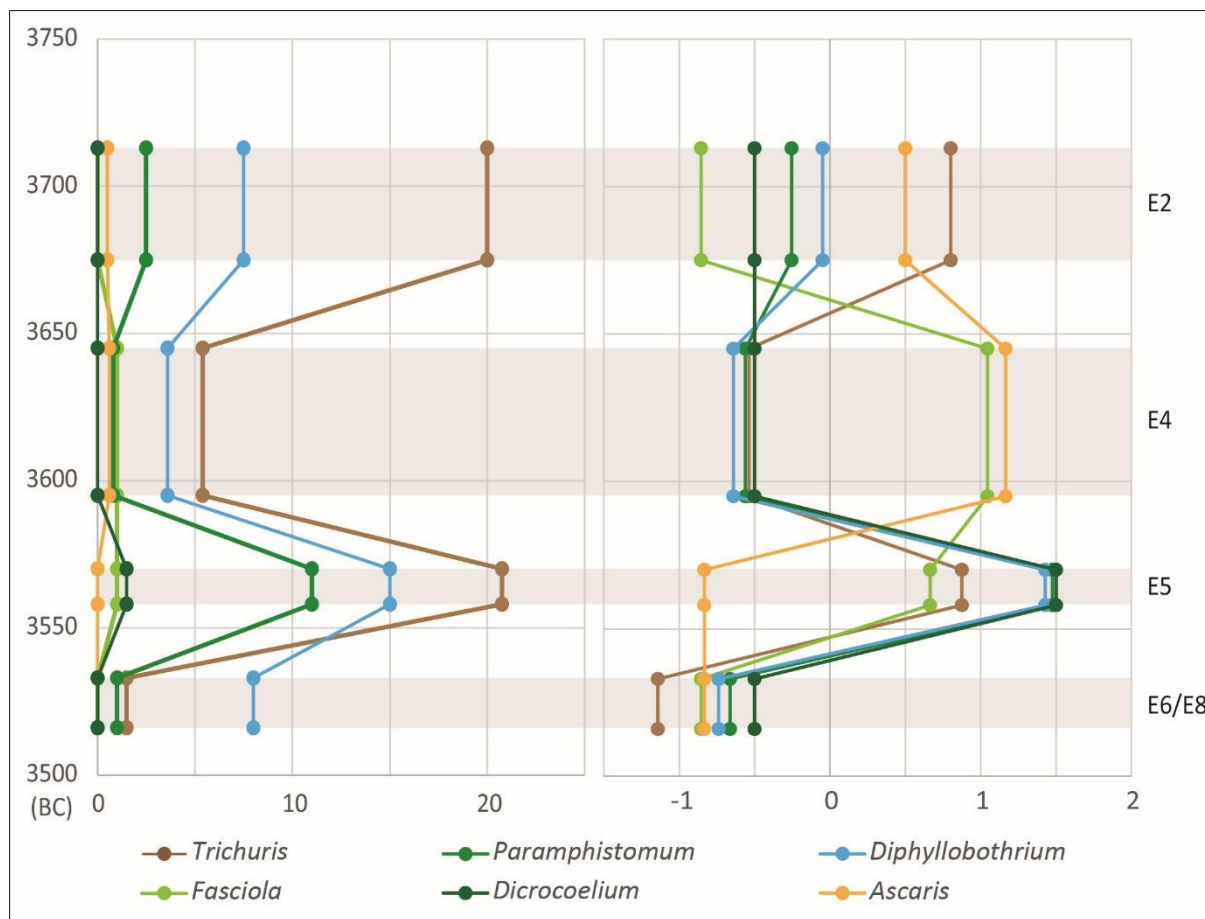


Figure 66 : Diagramme des concentrations en œufs de parasites retrouvés dans les carottes prélevées sur le site de Concise-sous-Colachoz en fonction du temps. Droite : données brutes ; Gauche : données centrées-réduites.

Comme nous l'avons vu plus haut, l'ensemble E3 est caractérisé par l'arrivée des NMB depuis l'ouest. Il est possible que *Fasciola* ait été amené en même temps sur le site de Concise, par l'échange de bétail par exemple. Malheureusement, aucun prélèvement en vue d'analyses paléoparasitologiques n'a été effectué dans cet ensemble, ne permettant pas d'étayer cette hypothèse. Cependant, la quasi-totalité des taxons présentent la même évolution, avec un pic de concentration en E5. Seul *Fasciola*, absent dans la couche la plus ancienne, voit sa concentration augmenter en E4 tandis que tous les autres présentent des taux faibles. Les variations des spectres parasitaires sur le site de Concise-sous-Colachoz en fonction du temps sont probablement en lien avec les mouvements de populations dans cette région.

IV.2.1.3.2 *Architecture des habitations de bord de lac et culture matérielle*

L'architecture caractéristique des palafittes observée dans l'arc alpin, les habitations sur pilotis, n'est pas un phénomène lié à une tradition locale de disposition des habitations, et est largement indépendante des cultures matérielles (Hofmann et al., 2016). En effet, cette architecture s'observe sur plusieurs millénaires en continu alors que bien des cultures se sont succédées, mais surtout elle est également observable dans des contextes géographiques bien différents, comme par exemple sur le site russe de Serteya II (Kul'kova et al., 2001). Une indépendance totale entre l'architecture des villages et les cultures matérielles est claire.

Si les modes de construction des habitations sont constants en Europe au Néolithique, nous pouvons nous demander s'ils sont régis par les contraintes environnementales que présentent les bords de lac, plutôt que par une volonté humaine. Des contraintes physiques quant à l'établissement d'habitations expliqueraient le caractère universel de ce type de construction. Mais elles peuvent aussi être le fruit de contraintes sociales. Finalement, ce type de construction à plancher surélevé serait plus le résultat d'une complémentarité entre des contraintes environnementales (transgressions / régressions successives des eaux des lacs) et sociales (augmentation / diminution de la démographie) (Corboud, 2001).

IV.2.2 *Agriculture et élevage*

Au cours de la période Néolithique, la promiscuité grandissante et quasi-systématique entre l'homme et l'animal a été particulièrement favorable au développement des anthrozooses, qu'elles soient d'origines virales, bactériennes ou parasitaires. C'est par ce biais que les maladies se seraient transmises à l'homme depuis les animaux sauvages (Zammit, 2005).

Actuellement, l'assemblage parasitaire *Trichinella*, *Taenia*, *Toxoplasma* et *Sarcocystis* est le plus représenté au sein des troupeaux d'animaux domestiqués, même pour des populations éloignées et distribuées sur des zones très larges (Rosenthal, 2009). *Toxoplasma* est encore aujourd'hui un problème de santé publique pour l'homme et l'infestation peut avoir de très lourdes conséquences. *Trichinella* et *Sarcocystis* sont surtout retrouvés chez les animaux domestiques ou sauvages, respectivement majoritaires chez le porc et les bovidés (Nozais et al., 1996). L'homme peut être infesté par *Trichinella* via la consommation de viande crue amenant à la formation de kystes, tandis que *Sarcocystis* est asymptomatique chez l'homme (Euzéby, 2008). Etant donné l'importance sanitaire de ces taxons aujourd'hui, il est intéressant de se

demander si cette situation est plutôt récente ou si elle est stable depuis la mise en place de la domestication.

En contexte ancien, leurs mentions sont très rares. Les premières mentions de *Trichinella* en contexte archéologique sont toutes plus récentes que le Néolithique (Reinhard, 1992). Cette rareté est due à la difficulté de mise en évidence de ce parasite en contexte ancien. En effet, ce parasite est vivipare (Euzéby, 2008). Seuls les analyses immunologiques ou des marqueurs moléculaires peuvent faire état de ce parasite, ce qui explique la difficulté de le retrouver en contexte ancien. Les données génétiques indiquent que sa propagation sur le globe est d'origine anthropique, l'homme aurait importé des animaux infestés sur tous les continents (Nozais et al., 1996). *Toxoplasma* et *Sarcocystis* sont des protozoaires, de fait la forme de dissémination de ces parasites correspond à des oocystes. Ceux-ci sont très fragiles et seules des conditions particulières de conservation permettent de les retrouver en contexte ancien, telle que la momification où des kystes peuvent alors être retrouvés ou préservés dans les tissus mous. Ainsi, la plus ancienne trace de *Toxoplasma* a été retrouvée dans une momie égyptienne datant de la période romaine (Khairat et al., 2013), tandis que les plus anciennes mentions de *Sarcocystis* datent de 3000-500 BP et 1000-1500 AD, respectivement dans des coprolithes retrouvés dans les Andes et des sépultures espagnoles (Allison et al., 1999 ; Hidalgo-Argüello et al., 2003). Pour ces trois taxons, le développement des analyses biomoléculaires et immunologiques est nécessaire afin de pouvoir les mettre en évidence en contexte archéologique.

Parmi ces quatre taxons, seul *Taenia* a été identifié à ce jour au cours de la période Néolithique en Europe. Sa plus ancienne mention remonte au cinquième millénaire BC sur le site de Passel en France. D'après les données génétiques, les *Taenia* ont commencé à infester les hommes des millions d'années avant la domestication des bœufs et des porcs (Rosenthal, 2009), avec la diversification du régime alimentaire (Hoberg et al., 2001).

L'infestation des populations humaines par de nouveaux parasites s'est généralement produite suite à des interactions étroites avec des animaux porteurs (Wolfe et al., 2007), comme par le biais de la domestication et les changements dans les pratiques de gestion du bétail qu'elle implique, offrant une opportunité de transmission à l'homme pour certains parasites. Le Néolithique semble donc propice à la propagation de nouvelles parasitoses dans les populations humaines. Nous allons maintenant développer les modalités de ces transmissions.

IV.2.2.1 La domestication et le processus de changement d'hôtes

Le processus de changement d'hôtes comprend plusieurs composantes, nécessaires à son établissement complet (Araujo et al., 2015 ; Combes, 2001). Toutes ces composantes sont réunies au cours du Néolithique, notamment grâce à la domestication :

- l'opportunité, c'est-à-dire la coexistence et le contact, spatial et temporel, d'un potentiel hôte avec le parasite ;
- la compatibilité, qui correspond à la capacité du parasite à franchir les potentielles barrières, physiques ou immunologiques par exemple, imposées par l'hôte. En retour, l'hôte compatible doit fournir les ressources adéquates au développement du parasite. La biologie de l'hôte doit également être en mesure d'assurer la dynamique de transmission du parasite ;
- la coaccommodation ou coadaptation. C'est l'ensemble des processus évolutifs qui résultent d'une adaptation, qu'elle soit unilatérale ou réciproque, entre un parasite et son hôte.

IV.2.2.1.1 L'opportunité

Pour la période néolithique, « l'opportunité » est principalement matérialisée par le processus de domestication des espèces sauvages. Bien que des contacts existaient certainement entre l'homme et les animaux sauvages avant le Néolithique, la domestication a engendré une cohabitation entre ces espèces. Le contact entre homme et animaux s'est alors intensifié : un contact spatial puisque les cheptels étaient généralement gardés à proximité des villages et donc des habitants, mais aussi un contact temporel en lien avec l'entretien et l'exploitation de ces animaux.

Parmi toutes les espèces domesticables, en ne prenant en compte que les grands mammifères, seul environ 3% l'ont été (Diamond, 2002). Les études vont dans le sens que cette non-domestication d'une majorité d'espèces serait due aux caractéristiques biologiques de l'espèce elle-même (faibles taux de croissance, toxicité,...).

Pour les trois familles de mammifères qui constituent le cheptel classique des animaux domestiqués (bovidés, suidés, ovidés/caprinés), les grands foyers de domestication sont localisés au Proche-Orient, et en Asie pour les deux premiers (Larson & Fuller, 2014).

Concernant la domestication de l'aurochs, plusieurs théories s'opposent. La première admet que plusieurs foyers de domestication distincts auraient existé, comme en Inde, dans le Croissant Fertile et peut être un autre secondaire en Afrique (Beja-Pereira et al., 2006). La deuxième ne considère qu'un foyer unique au Proche-Orient, avec une expansion des animaux domestiqués en Europe par la suite, ce qui semble avoir été également le cas pour le sanglier (Edwards et al., 2007). Dans les deux cas, des échanges avec des populations locales d'aurochs sauvages sont envisagés, permettant de maintenir un pool génétique diversifié.

Ici, il aurait été particulièrement intéressant de comparer les données paléoparasitologiques originaires d'autres sites affiliés aux deux grands courants de néolithisation, le long de la vallée du Danube et des côtes méditerranéennes, points d'entrée majeurs des animaux domestiqués. Malheureusement, aucun site néolithique italien n'a pu être étudié pour le moment. Toutefois, l'analyse de coprolithes d'un site Néolithique situé en Slovénie est en cours. Ces données permettront d'avoir plus d'informations sur cette zone géographique.

D'autres facteurs pourraient également expliquer cette distribution, comme l'absence des hôtes intermédiaires nécessaires au développement complet du parasite.

IV.2.2.1.2 La compatibilité

L'introduction de nouvelles espèces, domestiquées ou non, provoque des perturbations non seulement dans les écosystèmes, mais aussi dans les interactions hôte-parasite. Des études tendent à démontrer que les populations introduites sont moins fortement infestées que les populations indigènes (Torchin et al., 2003), ce qui est principalement lié à la difficulté pour des espèces parasites exotiques de s'introduire chez de nouveaux individus. En somme, plusieurs facteurs freinent l'acclimatation et la propagation de parasites allochtones dans une nouvelle population d'hôtes potentiels :

- l'absence d'hôtes intermédiaires et/ou définitifs, indispensables au déroulement du cycle biologique, empêche l'établissement du parasite dans son nouvel environnement. Ceci s'observe d'avantage chez les parasites à cycle hétéroxène car les hôtes intermédiaires spécifiques ne sont pas toujours présents dans leur nouvel environnement. Autrement dit, plus le cycle est complexe, plus les chances de réussite d'infestation sont limitées ;
- les limitations spécifiques de l'hôte face aux parasites indigènes (comme des contraintes physiques ou immunologiques par exemple).

D'après Torchin et al. (2003), plusieurs points confirment que l'introduction d'espèces animales allochtones ne constitue pas nécessairement une source d'infestation par de nouveaux parasites dans une population d'espèce animale autochtone, mais offre plutôt l'opportunité pour les parasites autochtones d'infester les individus allochtones. Par exemple, l'introduction d'aurochs sauvages, avec leurs cortèges parasitaires, dans une population de bœufs domestiqués, avec leurs propres parasites, n'entraîne pas forcément une propagation des parasites d'aurochs chez les bœufs, mais plutôt la propagation des parasites de bœufs chez les aurochs introduits.

La domestication a donc offert l'opportunité pour les parasites présents d'infester de nouveaux individus, que ces parasites aient été présents au sein des cheptels domestiqués ou chez les animaux sauvages, impliquant probablement une phase « d'adaptation ».

IV.2.2.1.3 La coadaptation

La coadaptation concerne des phénomènes qui comprennent les processus évolutifs aboutissant à des adaptations unilatérales ou réciproques chez des êtres vivants (Araujo et al., 2015 ; Hoberg and Brooks, 2008). Dans le cas du parasitisme, elle est antagoniste. Elle décrit les phénomènes évolutifs du parasite face à son hôte qui exerce une pression sélective sur lui. La coadaptation correspond aux adaptations, qu'elles soient dans un seul sens ou réciproques, liées à la coexistence du parasite chez l'hôte. Les parasites ne sont donc pas totalement dépendants de l'histoire de leurs hôtes et peuvent évoluer indépendamment. Ceci implique qu'au cours de la domestication des animaux, les parasites n'ont pas été totalement tributaires de leurs hôtes sauvages et aient pu s'adapter à leurs nouveaux hôtes domestiqués.

Les données actuelles indiquent que « les changements d'hôtes et la diversification des parasites se produisent plus souvent à l'intérieur des guildes qu'entre des guildes d'hôtes définitifs » (Hoberg & Brooks, 2008). En partant de ce postulat, les transmissions de parasites seraient plus fréquentes lorsque des individus sont introduits au sein d'un autre groupe qui partage la même niche écologique. C'est ce qui a pu se produire au Néolithique, lorsque des individus sauvages étaient introduits dans le cheptel domestique afin de maintenir un pool génétique, typiquement entre les aurochs et les bœufs (Beja-Pereira et al., 2006 ; Schibler et al., 2014). Les données archéologiques sont cependant encore trop lacunaires pour permettre de véritablement rendre compte de ces transmissions de parasitoses.

À l'image de l'exemple des bœufs, le porc a également été domestiqué dans le Croissant Fertile. *Ascaris* est un genre de nématode comprenant deux espèces, *A. lumbricoides* et *A. suum*, respectivement parasite de l'homme et du porc. Ici c'est donc probablement la promiscuité entre l'homme et le porc qui a permis cette transmission parasitaire, mais nous ne savons pas exactement dans quel sens. *Ascaris* semble avoir une origine africaine (Mitchell, 2013). Une étude menée en 2004 démontre que la majorité des *Ascaris* chez l'homme en Europe ont une origine porcine suite à des infestations croisées (Betson et al., 2014). Il n'est cependant pour le moment pas possible de savoir quand s'est produite cette transmission de parasitose. La plus ancienne mention d'*Ascaris* remonte à 30000-25000 BP en France, dans la grotte ornée d'Arcy-sur-Cure (Bouchet et al., 1996), ce qui est compatible avec une colonisation de l'*Ascaris* en Europe depuis le continent africain via les migrations humaines antérieures.

La période néolithique, avec l'exemple de l'*Ascaris*, ne semble donc pas avoir été l'unique période favorable à la propagation des maladies parasitaires au sein de nouvelles communautés.

De plus, comme la plupart des helminthiases de l'homme sont d'origine zoonotique, le degré de coadaptation entre *Homo sapiens* et ses parasites a probablement été fort. Cela implique que la pression de sélection exercée sur ce système hôte/parasites a certainement eu pour effet de diminuer le pouvoir pathogène de ces agents infectieux, afin de se maintenir dans la population.

Outre les transmissions de parasitoses qui ont pu se produire au Néolithique, un autre paramètre impliquant directement les animaux domestiqués est présenté : celui de l'influence de la domestication sur la taille des animaux.

IV.2.2.1.4 Domestication, taille des animaux et parasites

En Europe centrale, une réduction généralisée de la taille des bœufs est observée entre le Néolithique ancien (5600-4800 BC) et récent (3500-2500 BC) (Caramelli, 2006 ; Manning et al., 2015). Ce phénomène est observable chez les grands mammifères en général, où les comportements humains, notamment la pression de chasse et l'élevage, ont été des moteurs de l'évolution morphologique des individus (Sullivan et al., 2017). Par exemple, une pression de chasse importante tend à diminuer la taille des espèces concernées, l'élevage et les pressions de sélection peuvent avoir l'effet inverse.

Dans le Jura français, les données ostéométriques démontrent une diminution de la taille des cerfs sous une pression de chasse trop importante (Arbogast et al., 2006). Au IV^{ème} millénaire BC, le bétail de Chalain présente des tailles supérieures à celle observées pour le bétail des sites contemporains, comme ceux du lac de Constance ou de Suisse occidentale (Arbogast, 1997).

De la même manière, les bœufs retrouvés à Clairvaux entre 2800-2500 BC sont nettement plus grands que leurs prédécesseurs et que leurs successeurs (Arbogast, 2008).

Comme nous l'avons vu dans le **Chap. III.2.2**, il est probable que sur le site de Zurich-Parkhaus Opéra, des hôtes définitifs différents pour *Fasciola*, bœufs et aurochs, aient pu être distingués par la taille des œufs. Malgré la taille importante des bœufs sur les sites du lac de Chalain, les œufs de *Fasciola* ont conservés des dimensions conformes à l'espèce. Ceci vient confirmer que les variations morphologiques observées sur les œufs de *Fasciola* du site de Zurich-Parkhaus Opéra (**Figure 32**) soit appartiennent à une autre espèce (*F. gigantica*), soit infestaient des hôtes plus grands (type aurochs).

La domestication des animaux au Néolithique est un vaste sujet traité depuis plusieurs décennies. Bien que les modalités de ce phénomène ainsi que ses implications sur les animaux soient bien appréhendées, son effet sur les parasites est encore loin d'être compris. Afin d'avoir une vision complète des transmissions de parasitoses et des effets sur le phénotype des parasites qui en découle, beaucoup de données sont encore manquantes. Aussi bien dans le temps afin de combler les hiatus et avoir un continuum de la propagation des parasites en lien avec les courants de domestication, que dans l'espace pour mieux localiser leurs origines géographiques. Multiplier l'étude des sites archéologiques et y intégrer l'analyse paléoparasitologique, mais aussi développer des outils encore trop peu exploités dans cette discipline comme l'analyse de l'ADN ancien, permettra de mieux appréhender cette problématique.

IV.2.2.2 *L'agriculture*

Les fèces sont très efficaces en tant que fertilisant pour les cultures, mais cette pratique constitue un moyen très efficace de contamination par des vers gastro-intestinaux (Armélagos and Harper, 2005 ; Mitchell, 2016).

En Europe centrale, des analyses sur les acides biliaires menées sur des sites néolithiques moyens et finaux indiquent l'utilisation de fèces produits par les animaux domestiques, mais aussi probablement d'origine humaine, dans le but d'amender les terres (Lauer et al., 2014). Au-delà d'assurer le rendement des cultures, cette pratique est vectrice de transmission de parasitose. La mise en place de l'agriculture a donc probablement été déterminante dans la propagation d'agents pathogènes. Cependant, cet aspect est très difficile à vérifier. La transmission des parasitoses via l'utilisation des fèces comme engrais implique évidemment

que le parasite soit déjà présent dans la communauté. Définir s'il s'agit d'une infestation primaire (par un premier contact avec lui dans une population préalablement infestée), ou secondaire (réinfestation) n'est pas permis en l'état actuel. De plus, pour les parasites à cycle direct, une potentielle infestation secondaire peut aussi être liée à une contamination orale-fécale.

L'agriculture au Néolithique moyen et récent n'est pas encore bien comprise et deux points de vue s'opposent : le modèle des parcelles cultivées en permanence et le modèle de parcelle en culture itinérante (Jacomet et al., 2016).

IV.2.2.3 Pâturages et transhumance

Au Néolithique récent et notamment après 3000 BC, une gestion continue et organisée des terres et des forêts a pu contribuer à une ouverture progressive du paysage, par défrichage ou brûlis. Une forme de transhumance du bétail a également pu être mise en évidence (Akeret et al., 1999), qui aurait alors favorisé l'implantation des populations humaines en contre-bas (Marchand, 2014). La transhumance a donc peut-être été vecteur de transmission de parasitoses, mais indirectement, puisque le regroupement de populations humaines favorise la propagation des maladies parasitaires.

Les analyses faites sur plusieurs coprolithes de petits ruminants récupérés sur différents sites de l'arc alpin démontrent qu'ils se nourrissaient principalement sur des terrains préalablement brûlés, le plus souvent à proximité des bois (Jacomet et al., 2004 ; Kühn et al., 2013). Les habitants semblaient donc brûler une partie des forêts afin de créer des pâtures, ce qui a probablement permis d'endiguer certaines parasitoses, notamment celles à cycle directe. Ceci pourrait expliquer la faible représentativité de certains taxons de bovins, retrouvés très rarement au Néolithique, comme *Trichuris discolor* ou *Trichuris ovis*¹⁰.

De plus, une ouverture du milieu, avec la création des zones de pâturages, augmente l'aire de diffusion des formes de dissémination des parasites (Vasileiou et al., 2015) et donc une probabilité plus faible d'infestation.

¹⁰ Dans la mesure où les œufs de ces deux espèces soient identifiables. Nous présumons que c'est le cas puisqu'ils possèdent des dimensions nettement plus importantes que ceux de *T. trichiura*, classiquement observés sur les sites archéologiques (*T. discolor* : 70 x 30 µm ; *T. ovis* : 72 x 35 µm (d'après Dufour, 2015)).

Ceci peut être le cas pour les périodes de transhumance. Dans la région alpine, où le climat entre les saisons est variable, la question d'une possible transhumance se pose. Sur le site d'Arbon-Bleiche 3, les indices polliniques retrouvés dans les fèces de petits ruminants démontrent la possibilité d'un déplacement du bétail l'été (Akeret et al., 1999). Ce déplacement saisonnier a peut-être réduit les risques de contamination par des parasites à cycle direct. Cependant cette observation est remise en cause, notamment par l'étude de sites Horgen (Kühn et al., 2013).

Sur le site d'Alleshausen-Grundwiesen, l'alternance des couches culturelles est interprétée comme le reflet de l'occupation saisonnière de campement de berger avec ses bêtes¹¹ (Kühn et al., 2013). Les spectres parasitologiques, composés majoritairement de *Trichuris* puis *Fasciola* et *Paramphistomum*, appuient ces interprétations.

L'ouverture du milieu et les déplacements de bétail peuvent être facteurs de transmission de parasites ou bien régulateurs, selon les cycles biologiques du parasite. Pour les parasites hétéroxènes, sa propagation sera dépendante de la disponibilité d'un hôte intermédiaire afin de compléter le cycle de développement. Par contre, pour les parasites à cycle monoxènes, les conditions environnementales de la nouvelle aire peuvent être défavorables au développement de la larve et donc empêcher la contamination.

Dans tous les cas, l'ouverture du milieu accompagnée de période de transhumance augmente les probabilités d'infestations croisées entre animaux sauvages et domestiques.

IV.2.3 Gestion des déchets et hygiène

Un aspect majeur des comportements humains adoptés au Néolithique qui aurait pu être vecteur d'helminthiases, est la gestion des déchets. En effet, les principales maladies, causées par les bactéries, virus et vers gastro-intestinaux, qui sont associées à de mauvaises conditions d'hygiène, sont celles du tractus intestinal (Mitchell, 2016). La mise en place de l'élevage entraîne une forte augmentation de la quantité de déchets produits, déjà par l'augmentation de fèces produites par ces animaux, mais aussi par leurs exploitations (viande, lait, cuir,...). La sédentarisation des populations implique également qu'elles séjournent plus longtemps à un même endroit et entraîne par conséquent une plus forte accumulation de matière fécale dans un

¹¹ Les couches d'occupation sont très riches en coprolithes de bœuf (Kühn et al., 2003).

espace restreint. Les habitants sont donc plus sujets à s'infester par le biais d'une pollution constante liée aux fèces.

Le fonctionnement de la cellule sociale sur la station 3 de Chalain est homogène, avec des productions domestiques d'outillage et de céramique. Une analyse spatiale des remontages céramiques a permis de confirmer la présence de dépotoirs communs entre plusieurs habitations (Giligny, 2008). Cette étude atteste d'une gestion commune des déchets entre habitations.

L'analyse des restes osseux et des coprolithes va dans ce sens (Arbogast et al., 1995 ; Pétrequin, 1997) : les dépotoirs sont localisés devant les maisons, donc sur les axes de circulation, et contiennent les restes encombrants issus du partage et de la découpe des carcasses. Ainsi, pour toutes les espèces à vocation alimentaire, la préparation des carcasses a été effectuée à proximité immédiate de l'habitat (**Figure 67**)¹². Il y a été démontré qu'au sein des habitations, sous les foyers, les restes osseux sont le plus souvent carbonisés, impliquant que les pièces préparées étaient consommées près du feu (Arbogast et al., 1995).

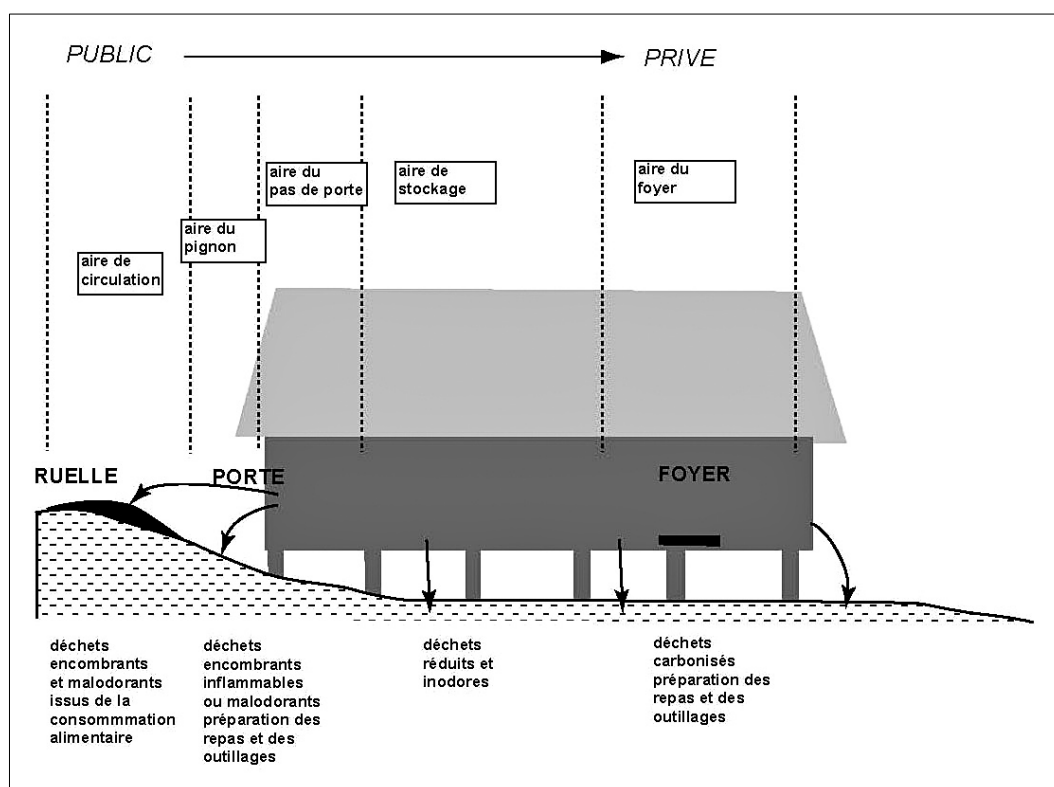


Figure 67 : Modèle de localisation des zones de rejets domestiques pour les habitations du site de Chalain 3, couche VIII (Giligny, 2008, d'après Arbogast et al., 1997).

¹² À noter que la principale différence entre les plans des maisons de la couche VIII et celles de la couche VI tient de la position du foyer par rapport au pas de porte. Il est alors considéré que les zones de rejets domestiques sont légèrement plus étendues dans la couche VI que dans la couche VIII (Arbogast et al., 1997).

Que ce soit dans la couche VIII ou VI, aucun prélèvement systématique n'a été effectué en vue d'une analyse paléoparasitologique complète. Seuls quelques coprolithes ont pu être prélevés. Ils sont concentrés en un même endroit, sur le devant de porte d'une habitation au nord-ouest de la zone fouillée. Ceci est tout à fait cohérent avec la répartition des artefacts et des rejets déjà mise en avant, et la zone semble bien dédiée aux rejets des déchets domestiques, c'est-à-dire les rejets de consommation et fécaux.

Outre la cohérence entre les données paléoparasitologiques et archéologiques sur la gestion et la localisation des aires de rejets de déchets, l'analyse des coprolithes aide à mieux comprendre les habitudes alimentaires des habitants. Cet aspect est développé dans la partie suivante.

Sur le site de Concise-sous-Colachoz, le traitement des carcasses s'effectue généralement au sein de l'habitat et elles sont rejetées dans des dépotoirs accessibles à des animaux ayant un comportement opportuniste (Chiquet, 2012). En raison de la très forte quantité de matériel disponible sur le site, une analyse spatiale des os mais aussi des coprolithes a pu être menée.

Dans l'ensemble E2, les coprolithes qui contiennent le plus de fragments d'os, considérés comme d'origine canine, forment des zones d'accumulation à proximité des dépotoirs. Le plan des zones d'accumulation des restes osseux indique l'emplacement des chemins d'accès aux habitations et les endroits d'évacuation des carcasses en dehors des zones bâties. Il est important de noter que dans cet ensemble, les restes d'ichtyofaune ne portent que très peu de marques de feu. Les écailles de poissons ne sont pas localisées au même endroit que les os, ce qui suggère l'existence de deux zones distinctes pour l'écaillage, la préparation des filets et/ou la consommation des poissons.

L'analyse spatiale de tous les ensembles met en évidence des zones dépotoirs avec des rejets domestiques de différentes natures et une certaine constance dans leurs dispositions. Ceci suggère une gestion des déchets organisée et continue au cours du temps.

Une approche similaire a été entreprise sur le site de Torwiesen II, avec une spatialisation des zones de dépôts (Schlichtherle, 2011). Le site montre une situation hybride, avec des zones de rejets individuelles et d'autres communes à deux ou trois habitations (**Figure 68**). Cette carte montre une gestion individuelle des déchets au sein des habitations 5 et 6. Des gestions collectives sont également démontrées, entre les habitations 8-10, 7-9-11 et 12-13.

La courte durée d'occupation permet d'avoir un véritable « arrêt sur image » de la population (Schlichtherle, 2011). En ce qui nous concerne, il est plus difficile de considérer les taxons

présents comme un instantané de la charge parasitaire de la population, étant donné que les échantillons, tous issus de la couche d'occupation, constituent une accumulation de rejets de matière fécale sur quatre années. Cette accumulation des déchets au cours du temps pourrait expliquer les dissemblances entre la répartition des marqueurs parasitaires et les zones de rejets (**Figure 62, 63**) : les habitations qui ont une aire de rejet commune ne partagent pas les mêmes spectres parasitaires.

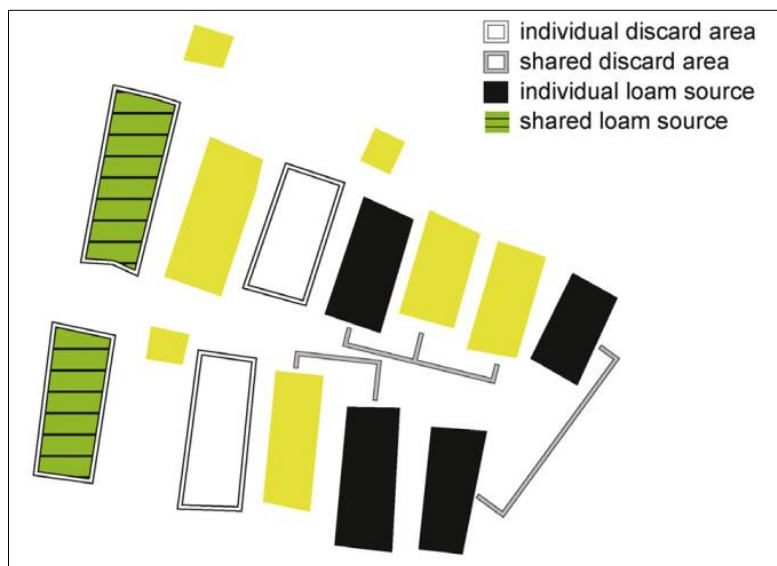


Figure 68 : Localisation des zones de rejet individuelles et collectives, dans les habitations et entre habitations, sur le site de Torwiesen II (d'après Ebersbach et al., 2017).

Parmi les sites étudiés au cours de cette thèse, deux se sont avérés particulièrement favorables à la mise en évidence de zones de rejet des déchets domestiques, le site de La Draga et le site de Zurich-Parkhaus Opéra.

L'analyse paléoparasitologique a permis de mettre en évidence une zone de rejet des déchets domestiques au nord-est du secteur D du site de La Draga (**Chap. III.2.1**). Cette zone d'accumulation a également été observée par les analyses archéobotaniques.

D'après les données xylologiques, il existe sept ensembles architecturaux qui pourraient correspondre à des habitations sur le site (López i Bultó, 2015) et quatre sont localisés sur le secteur D (**Figure 69**). Ces ensembles correspondent également à des zones d'accumulation en mobilier archéologique (céramique, lithique,...). On remarque que les zones de forte concentration en œufs de parasites coïncident avec le plan d'une des habitations (ici l'ensemble B) mis en évidence par les pieux en bois retrouvés. Cette étude a donc permis de mettre en

évidence des zones spécifiques de concentration en œufs de parasites, *Trichuris* et *Ascaris*, ce qui traduit une gestion différentielle des déchets fécaux.

Une analyse palynologique a été menée dans le cadre de la thèse de Jordi Revelles à l'université de Barcelone (Revelles, 2017) et les données acquises ont été intégrées à des analyses spatiales. Cette étude valide l'importante accumulation de mobilier archéologique, de matière organique et de plantes de zones humides au niveau des structures architecturales. Il semblerait donc qu'il y ait eu un espace sous les habitations, ce qui peut expliquer l'accumulation d'œufs de parasites humains dans ces zones. Les habitants géraient leurs déchets, au moins fécaux, en les évacuant sous les habitations. Malheureusement pour les habitants, ces précautions n'ont pas été suffisantes pour endiguer la propagation des parasitoses sur le site.

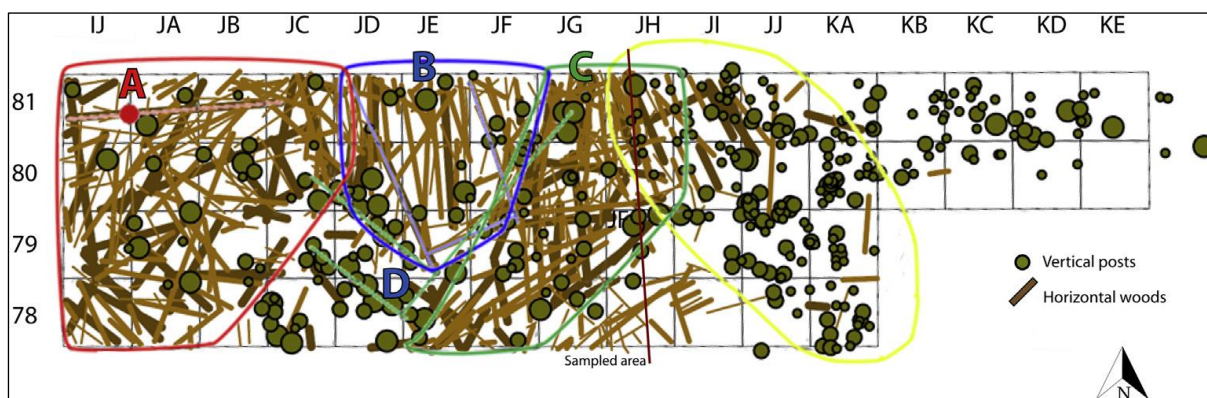


Figure 69 : Localisation des ensembles architecturaux en bois sur le secteur D du site de La Draga (d'après Revelles et al., 2017).

En somme, sur le site de La Draga, la confrontation des données paléoparasitologiques et archéobotaniques a permis de mettre en évidence des zones de concentrations d'artefacts qui sont en lien avec la gestion de l'espace par les habitants. Ceci démontre une véritable volonté de gestion des rejets domestiques à l'échelle du foyer.

Une démarche similaire a pu être entreprise sur le site de Zurich-Parkhaus Opéra. L'analyse spatiale des données paléoparasitologiques réalisée sur la couche 13 a permis de modéliser des zones de rejets domestiques. Une étude des macrorestes a été réalisée par F. Antolín et ses collaborateurs (Antolín et al., 2016) où ils démontrent que les plantes comestibles sont représentées partout sur le site, mais sont nettement plus concentrées au sein des habitations (**Figure 70**). Les principales ressources sont la noisette, faines de hêtre, pommes/poires, prunelles, glands et baies de sureaux. Les concentrations mises en évidence au sein des

habitations indiquent une stratégie d'économie de subsistance. De plus, les pommes/poires et noisettes sont majoritairement carbonisées, peut-être pour en faciliter le stockage sur des durées plus longues.

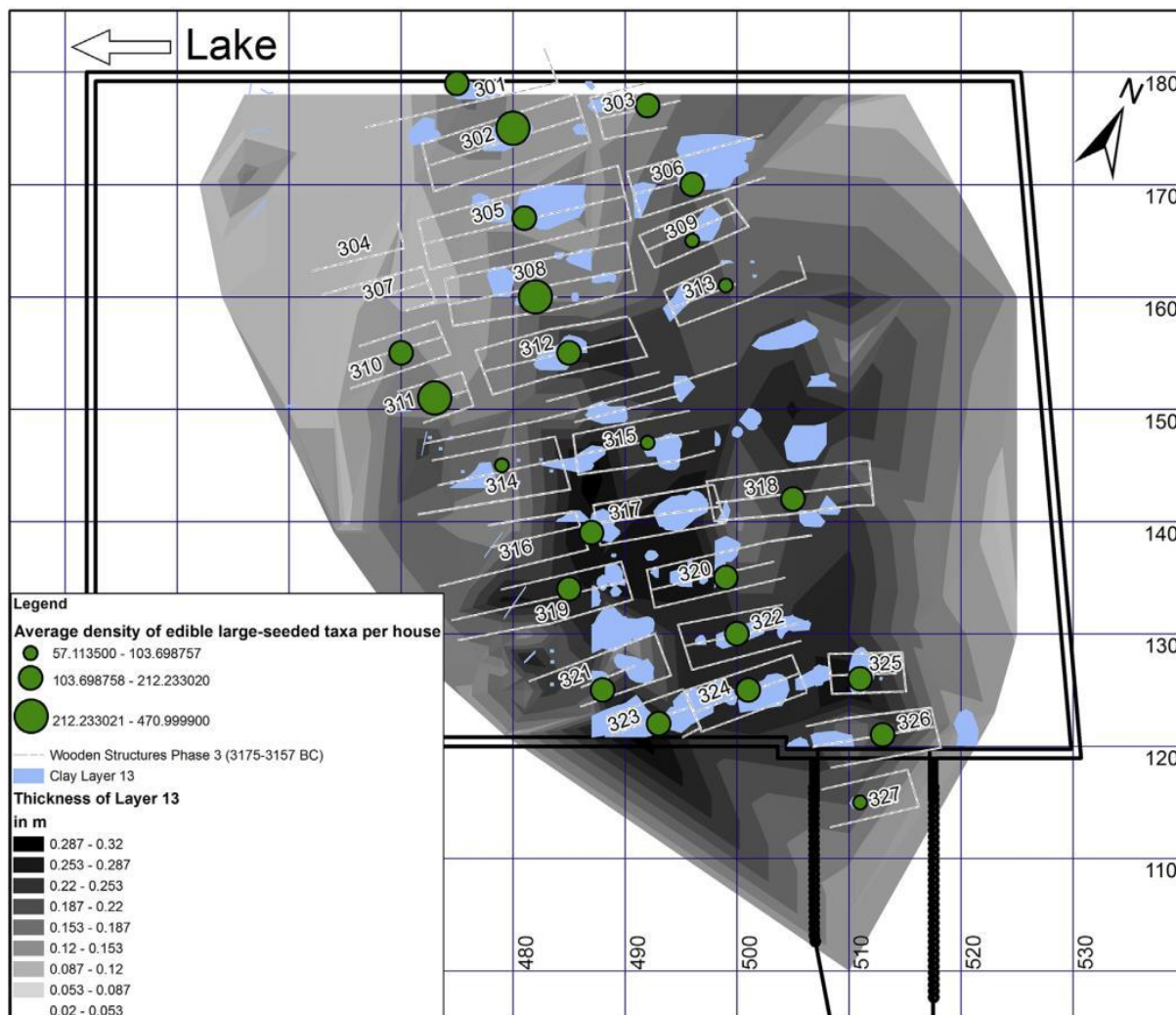


Figure 70 : Carte de densité moyenne des taxons de plantes comestibles par maison au sein de la couche 13 du site de ZPO (d'après Antolin et al., 2016).

L'accumulation des macrorestes dans les limites des habitations est cohérente avec l'existence de trappe dans le plancher afin d'évacuer les ordures (Bleicher, 2017b), venant appuyer l'hypothèse d'une gestion des déchets à l'échelle du foyer.

L'analyse des pollens montre de plus un rôle très important de l'ail des ours dans l'alimentation au cours du Néolithique dans l'arc alpin, également sur le site de Zurich-Parkhaus Opéra (Antolín et al., 2016). Cette plante est un important facteur de transmission des parasites *Fasciola* et *Paramphistomum*. L'analyse paléoparasitologique tend à démontrer que

l'homme était également infesté par *Fasciola*, probablement suite à une consommation importante d'ail des ours non lavé. Les plantes retrouvées peuvent donc expliquer la présence de certains parasites.

Au travers de l'Europe, pour la période néolithique, une constante semble se dégager concernant la gestion des déchets domestiques. Que ce soit sur le site Cardial de La Draga ou les sites lacustres de l'arc alpin à l'image de celui de Zurich-Parkhaus Opéra, un système de rejet au sein des habitations par une trappe est mis en place. Ce système avait préalablement été observé sur d'autres sites, tel que Arbon-Bleiche 3 (Jacomet et al., 2004) et Chalain 3 (Baudais et al., 1997). Cette normalisation du mode de rejet peut donc être l'héritage de traditions culturelles liées à l'architecture, ou être dépendante des milieux particuliers que constituent les systèmes lacustres. Le fait de retrouver ce mode de gestion sur des sites très éloignés géographiquement et chronologiquement tend plutôt vers la deuxième hypothèse. Les constructions sur pilotis permettent de laisser un espace entre le plancher et le sol qui peut alors faire tampon en cas de montée des eaux du lac. Il est donc plus aisé de rejeter les déchets dans ces espaces qui seront alors lessivés régulièrement, pendant les périodes de crues lacustres.

Synthèse

Les comportements humains qui évoluent au Néolithique vers une volonté de maîtrise de l'environnement via l'agriculture et l'élevage, la gestion des déchets ainsi que la hiérarchisation des individus ont permis à de nombreuses parasitoses de s'ancrer profondément dans ces sociétés. Les analyses paléoparasitologiques conduites à différentes échelles permettent de rendre compte de ces évolutions. En effet, la gestion des déchets se répercute sur les parasites identifiés dans la sphère domestique. Les analyses archéozoologiques et archéobotaniques permettent d'apprécier la portée de l'agriculture et de l'élevage dans un village, mais les parasites peuvent également rendre compte de leurs influences, par la mise en évidence de zones de parcage par exemple. Le statut social est plus à même d'être évalué par une analyse conjointe entre les résidus issus de la sphère domestique et leurs comparaisons en termes de quantité et de taxonomie à l'échelle du village. Dans tous les cas, une constante semble s'établir entre tous ces sites néolithiques en Europe : un nombre important de parasitoses est présent sur l'ensemble des sites avec des assemblages plus ou moins similaires, qui seraient probablement à mettre en

lien avec les contraintes des habitats de bords de lac, formant une niche écologique pour parasite.

Au-delà du contexte environnemental qui semble lier ces trois composantes (changements sociaux, activités agro-pastorales et gestion des déchets), un aspect incontournable de la vie des populations, qui est également vecteur de transmission de parasitoses, rejoint ces trois aspects : le régime alimentaire.

IV.3 Changements dans les pratiques alimentaires

Les maladies parasitaires zoonotiques sont transmises à l'homme via leurs formes de dissémination (Slifko et al., 2000), il existe deux modes de transmission : transcutané et par voie orale. Dans cette thèse, seul le deuxième mode de transmission est développé. L'infestation peut se faire par l'intermédiaire de l'eau et/ou de la nourriture, lorsque les cycles biologiques des parasites impliquent des hôtes intermédiaires consommés par l'homme. La question de la consommation de viande et de poisson et l'approvisionnement en eau, principaux vecteurs de parasitoses, est développée ici.

L'absence de données paléoparasitologiques pour les périodes antérieures au Néolithique en Europe ne nous permet pas d'appréhender l'évolution des régimes alimentaires au cours de la transition chasseurs-cueilleurs / sociétés agro-pastorales. Tous les échantillons prélevés sur le site Mésolithique de la Grande Rivoire sont négatifs (Maicher & Le Bailly, 2017). Bien que des comparaisons des maladies parasitaires présentes dans les populations de chasseurs-cueilleurs aient pu être effectuées en Amérique (Reinhard et al., 2007 ; Reinhard et al., 2013), les données sont encore manquantes en Europe. De nouvelles données ont toutefois été acquises sur le site de Çatalhöyük en Anatolie, daté de 7100-6150 BC, mettant en évidence la présence d'œufs de *Trichuris* dans des coprolithes (Ledger et al., 2019). Cette nouvelle étude offre des perspectives pour des analyses prochaines permettant de mieux comprendre l'évolution des régimes alimentaires au travers des spectres parasitaires.

Il est tout de même possible de dégager des tendances concernant la consommation des ressources à l'échelle d'un site, par comparaison avec les données archéozoologiques. Pour cela, les spectres fauniques récoltés sur les sites étudiés ici sont présentés dans le **Tableau 11**.

Tableau 11 : Récapitulatif des données archéozoologiques sur les sites étudiés. Les données sont en NR (Nombre de restes). Seuls les mammifères, poissons et amphibiens sont présentés.

	Nom. Vern.	La Draga (5320-4980 BC)	Passel (Veme mill. BC)	Concise 2 (3713-3675 BC)	Concise 4 (3645-3635 BC)	Concise 6/8 (3533-3516 BC)	Arbon-Bleiche 3 (3384-3370 BC)	Chalain 3 VIII (3200-3150 BC)	Chalain 3 VI (3150-3100 BC)	ZPO (3176-3153 BC)
Domestique										
<i>Bos sp.</i>	bœuf	1588	5587	901	678	87	6886	772	486	2368
<i>Sus domesticus</i>	porc	1048	2090	73	139	3	9967	1784	337	5306
<i>Capra sp.</i>	chèvre	382	20	11	5	1	216			8
<i>Ovis sp.</i>	mouton	408	25	56	28		383			15
<i>Ovis sp./Capra sp.</i>		1213	265	196	141	20	1916	47	204	138
<i>Canis familiaris</i>	chien	38	246	78	22	6	452	88	25	579
<i>Equus equus</i>	cheval		5					9	75	
Sauvage										
<i>Bos primigenius</i>	auroch	10	61		8		126	247	691	9
<i>Sus scrofa</i>	sanglier	73	84	48	87	3	2282	675	609	419
<i>Cervus elaphus</i>	cerf	10	36	581	244	62	8080	2545	1208	1570
<i>Capreolus capreolus</i>	chevreuil	1	8	61	44	1	327	125	101	54
<i>Capra pyrenaica</i>	bouquetin	17						5	4	
<i>Alces alces</i>	élan				8				30	
<i>Ursus arctos</i>	ours brun		3	5	19	1	764	98	11	19
<i>Canis lupus</i>	loup		2	2	10		32		1	9
<i>Vulpes vulpes</i>	renard	5		35	5		15	11		100
<i>Meles meles</i>	blaireau	5		16	6		113	270	180	
<i>Lutra lutra</i>	loutre			1			6		1	3
<i>Martes martes</i>	martre	9		238	2		90	19	1	3
<i>Martes foina</i>	fouine									
<i>Mustela putorius</i>	putois		1				31			
<i>Lynx lynx</i>	lynx			32					2	
<i>Felis silvestris</i>	chat sauvage	2		1	6		8	2	2	3
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	lapin	1								
<i>Lepus europaeus</i>	lièvre		8	24	4	1				
<i>Sciurus vulgaris</i>	écureuil			20			15			7
<i>Castor fiber</i>	castor			26	4		182	41	432	2
<i>Erinaceus europaeus</i>	hérisson			4	7		10	1	2	1
Poisson										
<i>Perca fluviatilis</i>	perche			25	9		755			492
<i>Exocoetidae</i>	brochet			9	9		427			351
<i>Silurus glanis</i>	silure						140			
<i>Lota lota</i>	lote						7			1
<i>Coregonus sp.</i>	fêra			1	55		1109			141
<i>Salmo trutta</i>	truite			2				1?	??	
<i>Salmo trutta fario</i>	truite fario						1			3
<i>Salmo trutta lacustris</i>							14	126		2
Salmonidae					5		250			394
<i>Cottus gobio</i>	chabot									5
<i>Rutilus rutilus</i>	gardon			3			141			15
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	rotengle						26			14
<i>Leuciscus sp.</i>	chevesne			3			2			16
<i>Barbus barbus</i>	barbeau						3			15
<i>Chondrostoma nasus</i>	hotu						6			5
<i>Tinca tinca</i>	tanche			1			2			
<i>Blicca bjoerkna</i>	brème									
<i>Sander lucioperca</i>	sandre									
<i>Alburnus alburnus</i>	ablette									5
<i>Thymallus thymallus</i>	ombre						10			
<i>Phoxinus phoxinus</i>										1
Cyprinidés				30	7		1294	1	7	1043
Autres										
<i>Rana sp.</i>							1793			104
Amphibien				85	4					229
<i>Emys orbicularis</i>			x							
<i>Reptilis sp.</i>							8			
Sources		Saña, 2011	Hachem et al., 2017	Chiquet, 2012 ; Oppliger, 2012	Chiquet, 2012 ; Oppliger, 2012	Chiquet, 2012	Marti-Grädel and Deschler-Erb, 2004	Arbogast, 1997 ; Desse et Desse-Berset, 1997	Arbogast, Desse et Desse-Berset	Schibler and Schäfer, 2017 ; Hüster-Plogmann and Häberle, 2017

Afin d'étudier les pratiques alimentaires d'une population en contexte archéologique, plusieurs méthodes existent. La méthode la plus directe est l'analyse du bolus alimentaire conservé dans l'estomac des momies. Pour la période néolithique ce type d'études a déjà été mené sur la momie Ötzi (Oeggel et al., 2007 ; Rollo et al., 2002), où l'examen paléoparasitologique avait permis de mettre en évidence des œufs de *Trichuris* (Aspöck et al., 1995). L'analyse des coprolithes, fèces en cours de minéralisation, est tout aussi efficace.

IV.3.1 L'étude des coprolithes

Les coprolithes contiennent naturellement les restes non digérés ou non assimilés des aliments consommés, ainsi que les potentiels marqueurs parasitaires.

Généralement, l'origine biologique est inconnue lors de la découverte, exceptée en contexte funéraire (région pelvienne de squelettes, momies,...). Plusieurs études démontrent que les meilleurs critères de discrimination des coprolithes sont le diamètre et la forme (Chame, 2003), les coprolithes de carnivores se conservant mieux en contexte archéologique que ceux d'herbivores (Hunt et al., 2012). Cependant, les données morphologiques ne sont pas toujours disponibles, par exemple lorsque les études sont trop anciennes pour avoir accès à ces informations, ou lorsque les mesures des coprolithes n'ont pas été prises au moment de la découverte et ne peuvent donc plus être réalisées après analyse.

L'analyse de contenu osseux donne un aperçu des aliments consommés mais ne permet pas de discriminer l'origine biologique. La présence d'esquille d'os par exemple n'autorise en aucun cas de définir si l'origine est canine, humaine ou encore porcine. En effet, le nombre de fragments osseux identifiables dans les selles, donc après passage dans le système digestif, est le même pour ces trois mammifères (Jones, 1986).

Coupler ces informations avec l'approche paléoparasitologique offre une image plus complète sur l'identité de l'émetteur du coprolithe. Les assemblages parasitaires identifiés caractérisent un régime particulier, comme une consommation de poisson cru mise en évidence par la présence d'œufs de *Diphyllobothrium* et de *Dioctophyma* par exemple.

Néanmoins, cette méthode comporte des biais et les assemblages parasitaires ne reflètent pas forcément de manière égale les modes de consommation et les régimes. Ceci peut tenir en partie de la nature même de l'objet biologique étudié. En effet, les coprolithes constituent un réel instantané d'un individu donné avec un régime alimentaire spécifique à un moment donné. Les vers parasites, ne pouvant émettre leurs formes de dissémination qu'à l'état adulte, sont nécessairement le résultat d'une infestation antérieure, de plusieurs semaines voire plusieurs

mois. Certains parasites ne pondent pas leurs œufs en permanence dans le tube digestif et de ce fait, les concentrations maximales ne sont pas toujours observables¹³.

Beaucoup de biais interviennent au cours de l'étude de ce type de matériel. C'est pourquoi les données parasitologiques sont comparées aux analyses archéozoologiques, plus informatives sur les fréquences globales de consommation de viande et de poisson. Les parasites présents rendent compte tout de même des aliments et renseignent notamment sur les modes de consommation (crus/cuits). Les analyses archéobotaniques, archéozoologiques et micromorphométriques peuvent également renseigner sur le degré de carbonisation des denrées alimentaires.

Parmi les données déjà existantes, cinq sites ont fourni des coprolithes : Chalain 3, Clairvaux MM, Arbon-Bleiche 3, Serteya II et Zamostye 1-2.

Sur le site de Chalain 3, les restes osseux présents dans les coprolithes retrouvés au sein des niveaux VIII et VI ont été déterminés (Pétrequin, 1997). Ils sont la plupart du temps carbonisés, indiquant un passage direct à la flamme. L'assemblage parasitaire, riche de cinq et sept taxons respectivement dans les couches VIII et VI, est composé de taxons généralement plus liés à des modes de consommation qu'à l'hygiène des habitants. Les assemblages de coprolithes présents dans les deux couches sont analysés indépendamment :

- la composition des coprolithes de la couche VIII a été estimée à 65% d'origine canine et 28% d'origine humaine. Une cuisson sur la braise est attestée par l'omniprésence de charbons. Les coprolithes humains présentent des concentrations importantes en os (45% du volume), la consommation de viande tenait donc une part importante dans le régime alimentaire, avec beaucoup de caprinés, suidés, poissons ou encore blaireaux. Les coprolithes de chiens présentent un spectre faunique plus large, ce qui va dans le sens d'un comportement opportuniste apparenté à une fonction d'éboueur sur le site, appuyé également par la présence de fond de cuisson de poterie dans les coprolithes ;

¹³ Le nombre d'œufs émis par le ver adulte logé dans le système gastro-intestinal est fonction des espèces (par exemple, jusqu'à 1 million d'œufs pondus par jour par femelle pour *Dipyllobothrium* contre environ 200000 pour *Ascaris* (Nozais et al., 1996). De plus, la ponte de la plupart des vers est soumise à un rythme biologique, diurne, nocturne ou saisonnier (Le Bailly & Bouchet, 2006b).

- les coprolithes analysés de la couche VI ne montrent pas les mêmes tendances. Les coprolithes de chiens sont nettement plus représentés et regroupés, très probablement au sein d'un dépotoir (**Figure 71**). Pour ceux de l'homme, le contenu est assez stable, à la différence d'une forte augmentation de reste de batraciens. Le spectre carné consommé est large, la viande était surtout cuite à la braise. Les restes de grenouille ne montrent cependant aucune trace de cuisson. Chez le chien, la consommation de poissons n'est pas attestée, contrairement à la couche VIII. Le contenu va tout de même dans le sens d'un comportement opportuniste, voire d'éboueur, avec la consommation des restes non consommés par l'homme.

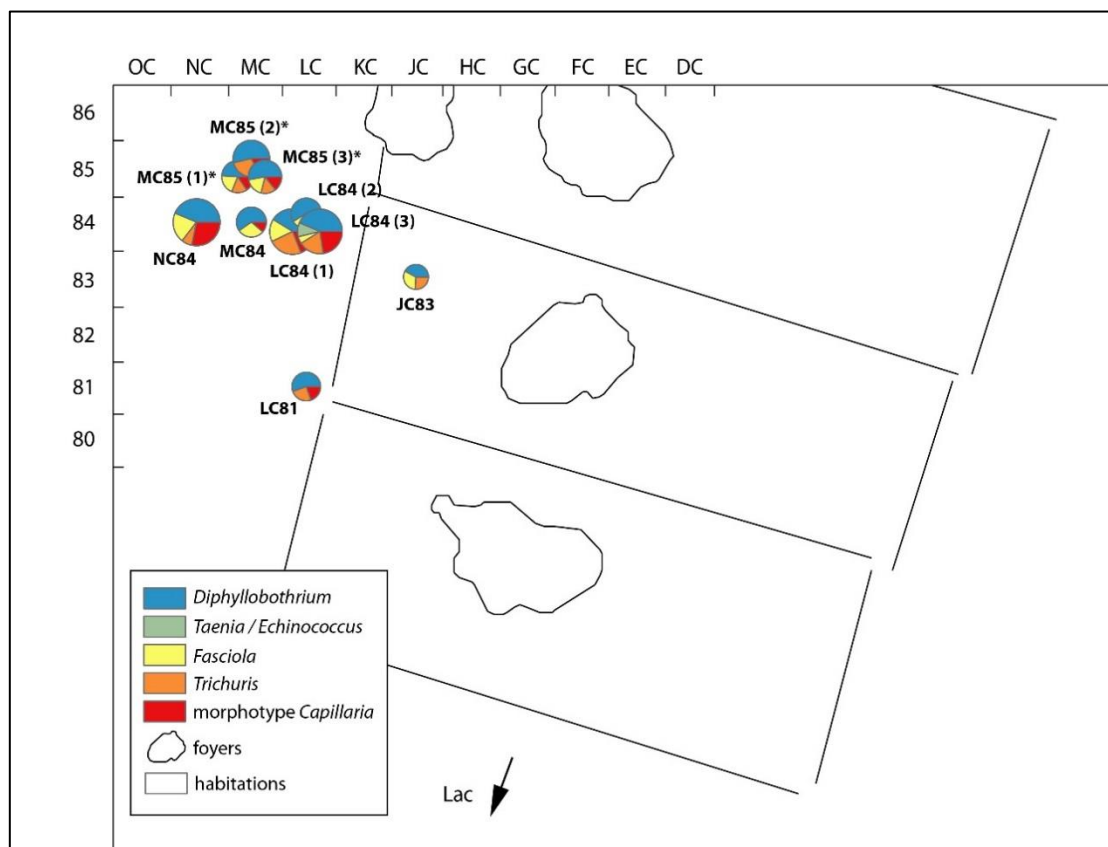


Figure 71 : Carte de répartition des coprolithes analysés sur le site de Chalain 3 couche VI, avec diagramme log-transformés des données paléoparasitologiques. * : coprolithes dont le contenu osseux a été analysé.

Le taux d'œufs de *Diphyllbothrium* est au moins trois fois plus élevé dans la couche VI par rapport à la couche VIII. Une consommation plus importante au cours de la phase d'occupation de la couche VI de batraciens ou de poissons crus, mal cuits ou fumés peut être avancée (Dommelier-Espejo, 2001). Les contenus parasitaires ne permettent pas de distinguer l'origine

biologique, aucun parasite n'est spécifique à un unique hôte définitif. Ils sont regroupés au nord-ouest du secteur, dans les aires de rejet en dehors des habitations. Cette zone était alors également dédiée au rejet de matière fécale.

Les données archéologiques et archéozoologiques présentent la pêche comme une activité marginale, le poisson ne constituant pas une part importante du régime alimentaire. Les parasitoses reflétant cette activité sont pourtant les plus représentées dans les échantillons.

L'analyse des restes carnés suggère une gestion complémentaire, non concurrentielle, entre les habitants (Pétrequin & Arbogast, 1998). Une forme de compétition sociale peut tout de même être observée, notamment par la répartition des restes osseux. En effet, dans la couche VIII (3200-3160 BC) et VI (3100 BC), une même maison a fourni du matériel différent (outils sur dents de castor ou de sanglier) avec une part importante de castor et de grenouille dans le régime alimentaire (Arbogast, 1997).

Sur le site de Chalain 3, malgré des indices de gestion complémentaire des ressources carnées entre les habitants, l'analyse paléoparasitologique ne permet pas de rendre compte de ce partage des denrées alimentaires ainsi que d'une évolution des modes de subsistance au cours du temps.

Sur le site de Clairvaux La Motte-aux-Magnins (Clairvaux MM), seuls des coprolithes de chiens et de caprinés ont été identifiés (Sené, 1997). Le volume de matériel osseux est variable selon les coprolithes (de 5 à 65 %) et les os sont parfois carbonisés. Les restes fauniques retrouvés dans ces coprolithes correspondent au régime alimentaire adopté par l'homme sur ce site, principalement composée de suidés, cerf, bœuf, chèvre, mouton et de truite, plus rares. La période de consommation de ces truites a été estimée vers la fin de l'hiver et le début du printemps. De plus, des charbons et des « caramels » de fonds de cuissons ont été détectés. Les canidés assuraient alors probablement leur fonction d'éboueur en consommant les déchets de pêche, comme les intestins, qui étaient non-consommés et mis de côté.

Aucun coprolithe recueilli sur le site de Clairvaux MM n'as fait l'objet d'une étude paléoparasitologique. Néanmoins, quatre échantillons de sédiments ont été analysés. La richesse parasitaire est assez faible, avec quatre taxons recensés dans de faibles proportions. Seul *Diphyllobothrium* peut être relié à un mode de consommation particulier. Cependant il n'est pas possible de connaître l'origine biologique de l'échantillon. Nous ne pouvons donc savoir s'il s'agit d'une véritable contamination via une consommation de poisson cru de la population ou bien de chien par charognage ou ingestion des déchets domestiques. Notons tout de même la présence d'œufs d'*Ascaris* et de *Trichuris*, parasites marqueurs de péril fécal.

Ici, les données archéozoologiques et pathologiques ne vont pas dans le même sens : les restes osseux montrent la consommation de viande comme dominante tandis que l'assemblage parasitaire favorise l'ichtyophagie.

Un fait intéressant sur les sites de Chalain 3 et de Clairvaux MM est la quasi-absence d'os de poissons dans les coprolithes, où les seuls témoins, mal conservés, résultent de leur passage dans les voies digestives. De manière générale, les restes de poissons sont rares sur ces sites, malgré la proximité immédiate au lac et aux rivières. De cette façon, seuls des fragments de vertèbres de truite de lac et de rivière ont pu être mis en évidence, à l'exception d'un fragment d'os de Cyprinidés. Pourtant, notamment pour Chalain 3, les coprolithes sont bien riches en œufs de *Diphyllobothrium*. Il est tout à fait possible que les individus, homme et/ou chien, s'infestaient en consommant des poissons sur les rives du lac par charognage de manière occasionnelle, des activités de cueillette ou cynégétique. Les filets de poissons devaient être préparés en dehors du village, ce qui pourrait expliquer l'absence d'arêtes et d'écailles sur le site. Cette hypothèse, déjà évoquée au cours des analyses paléoparasitologiques réalisées sur ces deux sites (Dommelier-Espejo, 2001 ; Dommelier-Espejo and Pétrequin, 2016), n'est pas incompatible avec le fort taux d'œufs retrouvés puisque *Diphyllobothrium* est un des parasites gastro-intestinal dont la femelle produit le plus d'œuf par jour (Nozais et al., 1996).

Sur le site d'Arbon-Bleiche 3, un ensemble de 20 coprolithes a été analysé (Le Bailly, 2005) dont l'origine biologique a été attribuée à l'homme et/ou au chien. L'assemblage parasitaire est composé de neuf taxons, dont quatre sont imputables à la consommation de poissons et/ou de grenouilles (*Diphyllobothrium*, *Opisthorcis*, *Diocotophyma* et *Capillaria* morphotype ponctué). Le taxon le plus représenté, *Diphyllobothrium*, atteste d'une consommation de poissons crus ou fumés par les habitants. Dans le **Chap. IV.2**, nous avons vu que le cortège faunique est principalement dominé par les ruminants, sauvages ou domestiques, associés à une importante part de poissons et de grenouilles. Ces données vont dans le sens d'une consommation importante de ces ressources par les habitants du village.

Parmi les sites analysés dans cette thèse, un seul a fourni des coprolithes, celui de Serteya II (**Figure 46**). Les assemblages parasitaires sont ici caractéristiques de piscivores, très probablement du chien (**Chap. III.2.5**). Il serait intéressant de comparer les données de l'ichtyofaune à celles d'autres sites où *Diphyllobothrium* est prédominant afin de cibler les espèces de poissons préférentielles pour ce ver intestinal. Cependant, l'analyse des restes de

poissons, est en cours dans le cadre de la thèse de M. Danger (UMR 8215, Université Paris 1). Le spectre faunique est largement dominé par l'élan, mais de très nombreux matériels destinés à la pêche et à la chasse ont pu être retrouvés sur le site (Maigrot, 2014), attestant de l'importance de ces activités.

Un autre site localisé dans les plaines de l'ouest de la Russie, Zamostye 1-2, avait préalablement été étudié. Des coprolithes, probablement de chien, avaient été mis au jour puis étudiés par la paléoparasitologie, permettant de mettre en évidence les mêmes taxons, c'est-à-dire *Diphyllobothrium*, *Diocotophyma* et *Alaria* (Savinetsky & Khrustalev, 2013).

La consommation de poisson est attestée à la vue du nombre très important d'arêtes contenues dans les coprolithes. De la même manière, aucun parasite relatif à de l'élevage ou encore à une hygiène précaire n'avait été mis en évidence.

Les analyses des coprolithes, avec l'étude conjointe des parasites et des restes osseux, permettent de définir les modes de contamination des individus. La comparaison des deux disciplines caractérise les aliments consommés, ainsi que les modes de consommation.

IV.3.2 L'archéozoologie au service de l'étude des pratiques alimentaires

Dans cette section, ce ne seront non plus les coprolithes qui seront discutés mais les marqueurs parasitaires retrouvés au sein des couches d'occupation. Les résultats paléoparasitologiques sont analysés en fonction des analyses archéozoologiques. Cette partie est divisée en deux : l'approche synchronique, qui prend en compte les sites qui ont pu faire l'objet d'un prélèvement important au sein des couches d'occupation (ici les sites d'Arbon-Bleiche 3 et Zurich-Parkhaus Opéra), et l'approche diachronique afin de mettre en évidence les évolutions des régimes alimentaires dans le temps (ici les sites de Chalain 3, Zug-Riedmatt, Arbon-Bleiche 3 et Concise-sous-Colachoz).

IV.3.2.1 Approche synchronique

Sur le site d'Arbon-Bleiche 3, les restes osseux des animaux domestiques représentent la moitié de la faune totale identifiée sur le site, avec une majorité de bœuf (67,2%), de porc (26,2%) suivi des ovins (5,9%) et de chiens dans une moindre mesure (<1%) (Jacomet et al.,

2004). Le cheptel des animaux sauvages est dominé par le cerf (34%) et représente un tiers de la consommation de viande par les habitants. Ce sont ensuite les sangliers (8,2%), les aurochs (3,9%) puis les ours (3,2%) qui sont préférentiellement consommés. Il est important de noter que ces calculs ne prennent pas en compte la consommation de poissons, très importante sur le site, estimée à 34% dans le régime alimentaire total (Hüster-Plogmann & Leuzinger, 1995). Notons aussi que la consommation de grenouilles est ici également attestée, comme sur le site de Chalain 3 niveau VI (Bailon, 1997).

Concernant les modes de préparation de la viande, les analyses isotopiques et des acides gras des fonds de cuissons démontrent qu'elle était régulièrement bouillie, tandis que les poissons et les animaux sauvages étaient le plus souvent grillés ou séchés (Jacomet et al., 2004).

L'assemblage parasitaire sur le site d'Arbon-Bleiche 3 s'est montré particulièrement riche avec un ensemble d'au moins neuf taxons recensés dont certains pour la première fois pour le Néolithique, tels qu'*Ascaris* et *Dioctophyma renale* (Akeret et al., 1999 ; Le Bailly et al., 2003). L'assemblage parasitaire du sédiment est proche de celui des coprolithes. Ainsi, l'importance des ressources halieutiques est confirmée sur le site, avec les pathologies associées telles que la bothriocéphalose, mais aussi la dioctophymose. La prévalence d'œufs de *Diphyllobothrium* comptés (jusque 5000 œufs au total pour certains échantillons) démontre que la pêche est loin d'être anecdotique sur le site d'Arbon-Bleiche 3. Pourtant, les analyses archéozoologiques ne la mettent pas au premier plan comme moyen de subsistance et tendent plutôt à montrer l'importance du bœuf. Cela est donc sans doute lié au mode de préparation des poissons, consommés souvent séchés ou à une préparation des filets en dehors du village. Parmi les sites néolithiques étudiés localisés autour du lac de Constance, aucun ne présente des prévalences d'œufs de *Diphyllobothrium* aussi fortes qu'à Arbon-Bleiche 3 (**Tableau 10, Chap. III.1.1**). C'est pourquoi une infestation massive des poissons du lac de Constance n'est pas mise en cause. Il est donc plus probable que ce soit le mode de consommation et de préparation des poissons qui soit responsable de l'infestation massive des habitants.

À l'échelle du site, l'exemple de Zurich-Parkhaus Opéra démontre que les variations de régime alimentaire sont à mettre en lien avec les différences sociales entre les habitants (**Chap. IV.2.1**). Le Horgen est caractérisé par une exploitation importante du porc, qui ne se ressent pas forcément dans le spectre parasitaire. Par contre, la présence des bovins est bien marquée ici, avec notamment la présence de l'aurochs, utilisé pour le travail des champs et/ou de la viande. À noter la quantité exceptionnelle d'ossements de chien à destination alimentaire sur le site.

Le site de La Draga se démarque de ce corpus en raison de la très faible part des produits issus de la pêche dans l'alimentation malgré un emplacement stratégique pour ce type d'exploitation, en bord de lac et non loin de la mer. Ce phénomène est assez homogène pour les sites Cardial, notamment côtiers, où les ressources aquatiques sont très peu exploitées et les aliments moins diversifiés (Goude, 2007). Certains auteurs y voient un phénomène culturel ou culturel, avec un changement de symbolique qui se met en place avec le Néolithique (Thomas, 2003), tandis que d'autres y voient plutôt un comportement opportuniste, où plus les ressources terrestres sont exploitables, comme une intensification de l'agriculture, moins les ressources aquatiques sont consommées (Goude, 2007 ; Tresset and Vigne, 2011). Dans les deux cas, ceci expliquerait les très faibles proportions de parasitoses relatives à la consommation de poissons sur le site et la dominance des taxons marqueurs d'élevage porcin et bovin.

Les sites archéologiques qui ont eu une courte durée d'occupation sont plus susceptibles de fournir un instantané de la vie quotidienne des habitants, et ainsi mieux refléter les statuts sociaux et les régimes alimentaires (Ebersbach et al., 2017).

IV.3.2.2 Approche diachronique

La mise en évidence de l'évolution des modes de consommation des habitants sur un même site est intéressante, mais n'est permise que lorsque plusieurs couches d'occupations sont analysées, qu'elles soient successives ou entrecoupées par des périodes d'abandon.

Une étude exhaustive de la faune a été réalisée sur le site de Chalain 3 (**Tableau 11**). Dans les deux niveaux étudiés, VIII et VI, la part de la chasse, notamment celle du cerf, est dominante (Arbogast et al., 1995). Lorsque la chasse de l'aurochs diminue, celle du sanglier augmente (Arbogast, 1997). Le taux de chasse dépasse celui de sites contemporains Horgen ou Cordé, mais il se rapproche de celui enregistré pour des occupations plus anciennes, telles que celles du Cortaillod ou du Pfyn. Concernant la consommation d'animaux domestiques, le porc est dominant. Le cerf et le porc sont complètement anti-corrélés. La chasse est plus présente dans la couche VI que dans la VIII.

De manière générale, un faible taux de carbonisation des os est observé. Néanmoins, ce taux est généralement plus élevé pour les espèces sauvages. Il a également été démontré que ce taux est plus élevé pour les ruminants, qu'ils soient domestiques ou sauvages. La proportion d'os

brulés augmente entre les couches VIII et VI, mais traduit simplement une exposition directe à la flamme, la viande pouvait être bouillie.

Malheureusement, les différences dans les ressources exploitées entre les couches VIII et VI ne se font pas ressentir dans les spectres parasitaires, ce qui peut être dû à une consommation de viande cuite et un dépeçage des carcasses à l'écart du village. Ainsi, les déchets de boucherie sont moins exposés aux animaux éboueurs (comme les chiens), permettant ainsi d'endiguer les parasitoses liées au régime alimentaire.

À noter l'absence de *Dioctophyma renale* malgré la consommation de batraciens avérée sur Chalain 3 couche VI (Bailon, 1997), comme à Arbon-Bleiche 3.

Le site de Zug-Riedmatt, a permis d'avoir une vision diachronique avec une résolution assez fine à l'échelle de la durée d'occupation d'un site. Dans les trois carottes analysées, les spectres parasitaires évoluent de la même manière (**Chap. III.2.3**). L'U3 est caractérisée par une forte augmentation du nombre d'œufs de *Trichuris* et de *Diphyllobothrium*, qui régresse au début de l'U6, tandis que *Fasciola* et *Paramphistomum* montrent de fortes concentrations à partir de la fin de l'U6. Un abandon du site a été observé entre ces deux phases (Steiner, 2017). Cette tendance est très nette et semble être marquée par un changement profond dans les modes de subsistance des habitants. Il est possible qu'entre ces deux phases d'occupation, soit une autre population était arrivée avec un régime alimentaire différent basé sur l'exploitation et/ou la consommation de viande de bovins, soit les troupeaux déjà existants étaient gardés plus loin du village.

Sur une échelle de temps plus restreinte, l'étude sur la variabilité de la subsistance et de la résilience menée sur le site d'Arbon-Bleiche 3 a mis en évidence une évolution des modes de subsistance au cours du temps (Doppler et al., 2013). Les auteurs ont considéré différemment les couches les plus profondes de celles sous-jacentes à la couche d'incendie. Ainsi, une chronologie a pu être établie. Selon les résultats de l'analyse statistique, les dernières années sont caractérisées par une augmentation de la consommation du cerf, du sanglier et du porc domestique. De manière générale, les animaux sauvages sont plus représentés dans les habitations de la partie nord du site. Une intensification de la chasse s'est donc mise en place au cours du temps. Ceci n'est néanmoins pas observable partout et la maison 8 fait exception. Elle présente des concentrations importantes en animaux sauvages au cours des deux phases, avec notamment la présence de reste d'ours et de bœuf sauvage, espèces qui nécessitent des

compétences cynégétiques particulières. Les auteurs ont proposé que ces habitants étaient spécialisés dans la chasse.

Il est intéressant de noter la récurrence d'un taxon rare en contexte archéologique et présent ici sur plusieurs sites, *Dioctophyma*. Sur le site d'Arbon-Bleiche 3, la contamination de la population a pu se faire via la consommation de grenouilles ou de poissons (Le Bailly et al., 2003) infestés tandis que les sites de Zug-Riedmatt et de Serteya II ne montrent pas de preuves directes de consommation de grenouilles mais uniquement de poissons. À l'inverse, la consommation de grenouilles est attestée sur le site de Chalain 3 mais l'analyse paléoparasitologique n'a pas mis en évidence la présence de *Dioctophyma*. En Europe, il est alors possible que l'hôte intermédiaire de la dioctophymose ne soit pas un batracien mais une espèce particulière de poissons. De plus, sur les sites où *Dioctophyma* a pu être identifié, les taux d'œufs de *Diphyllobothrium* sont également élevés (Zug-Riedmatt, Serteya II, Arbon-Bleiche 3). En comparant les listes d'ichtyofaunes de ces trois sites, il serait possible d'isoler une ou plusieurs espèces de poissons redondantes, qui pourraient alors correspondre à l'hôte intermédiaire. Malheureusement, la liste des espèces de poissons retrouvées n'est disponible pour le moment que pour le site d'Arbon-Bleiche 3.

Sur le site de Concise-sous-Colachoz, plusieurs ensembles ont été définis, avec une chronologie précise (Maute-Wolf et al., 2002). Ainsi, l'évolution des pratiques alimentaires est identifiable.

De manière générale, la part de l'élevage est supérieure à celle de la chasse. Cependant, une certaine évolution se fait ressentir dans le spectre faunique.

Les bœufs et les cerfs sont dominants dans les niveaux E2 et E3. En E4A, la part des animaux domestiques est nettement plus importante, notamment le porc, ainsi que l'aurochs et l'élan. La part des animaux sauvages s'amenuise dans les niveaux récents, notamment le cerf et la martre. Ce sont globalement les espèces de fort gabarit qui sont le plus représentées, probablement car elles offrent un apport en viande conséquent. Le sanglier tient la deuxième place dans les niveaux plus récents. Généralement sur le site, la part de la chasse, bien qu'inférieure à celle de l'élevage, contribue tout de même à l'alimentation carnée.

Les traces de feu sur les os sont très rares à Concise (1 à 4% des restes osseux). La cuisson directe à la flamme n'est pas attestée et ces brûlures seraient plutôt le résultat d'un rejet directement dans les foyers. Tout comme sur le site de Chalain 3, l'absence de traces de feu sur les os ne signifie pas une consommation crue de la viande, elle pouvait être bouillie.

L'analyse exhaustive des restes de faune sur le site de Concise a permis de mettre au jour une quantité très importante de matériel. Le nombre de restes retrouvés décroît dans les couches plus récentes, ce qui est en lien avec les conditions taphonomiques (Chiquet, 2012). Néanmoins, dans les trois couches étudiées, les taxons majoritaires sont le bœuf, les ovins/caprins et le cerf.

L'ichtyofaune présente également des variations selon les niveaux archéologiques. Les ensembles E2, E3 et E4 sont dominés par trois espèces de poisson : le brochet, la perche et le corégone (Oppliger, 2012), ainsi que des outils destinés à la pêche tels que des nasses ou des lests de filet (Winiger, 2010). De manière générale, les restes sont assez rares et très peu calcinés. La zone dépotoir en E3, vraisemblablement dédiée au débitage de la grande faune, contient un nombre très important d'écailles de corégone, ce qui suggère soit une double fonction avec une zone d'écaillage, soit des résidus de flottage. L'ensemble E4 a fourni un nombre plus limité de restes, en lien avec les conditions taphonomiques. Des restes d'amphibiens ont également été retrouvés, notamment en E2 et E3, et de manière anecdotique en E4 (Chiquet, 2009). Un unique fragment parmi tous ceux mis au jour porte des traces de feu. Les espèces retrouvées, récurrentes pour la région des trois lacs et le Jura, suggèrent une exploitation à vocation alimentaire.

Sur l'ensemble du site, les écailles ne sont pas localisées au même endroit que les os, ce qui suggère l'existence de deux zones distinctes pour l'écaillage et la consommation des poissons (excepté peut être pour la zone dépotoir en E3).

L'abondance des différents taxons parasites ne réagit pas directement aux changements de proportions d'animaux sauvages ou domestiques consommés.

Le spectre parasite sur le site de Concise évolue dans le temps (**Figure 66**). Pour les périodes les plus anciennes, ce sont *Trichuris* et *Diphyllobothrium* qui sont les plus présents. Le niveau E4 voit une forte diminution de tous les taxons, excepté *Fasciola* où les premiers témoins apparaissent. Le niveau E5 présente de fortes concentrations de *Trichuris*, *Diphyllobothrium* et *Paramphistomum*, puis le nombre d'œufs diminue en E6.

L'effet délétère de la taphonomie sur les niveaux les plus récents est moins ressenti dans le spectre parasite que pour la faune, puisque le niveau E5 montre les plus fortes concentrations en œufs. Ces valeurs ne peuvent être le résultat d'un biais d'échantillonnage, tous les ensembles étant échantillonnés de la même manière. En revanche, le caractère ponctuel d'un prélèvement sur carotte peut être un biais, d'autant plus qu'une sectorisation des activités telle que la gestion des déchets et le dépeçage des carcasses a été démontrée (Chiquet, 2012; Chiquet, 2009). C'est

pourquoi il a été choisi de centrer-réduire les données afin de mieux mettre en évidence les tendances d'évolution des taxons les uns par rapport aux autres (**Figure 66B**).

Sur ce graphique, les tendances ne sont pas les mêmes que sur le précédent, présentant les données brutes. Ainsi, lorsque les taux de *Fasciola* et *Ascaris* augmentent (E4), ceux des autres taxons diminuent. Le niveau E4 est caractérisé par une intensification de l'élevage du porc et de la forte présence d'aurochs et d'élan, ce qui pourrait expliquer ces tendances. Dans ce cas, *Ascaris* et *Fasciola* seraient marqueurs d'espèces sauvages.

Les œufs de *Diphyllobothrium* présentent une évolution intéressante puisque le niveau E4 montre les plus fortes concentrations malgré le très faible nombre de restes de poissons et de batraciens mis au jour (**Figure 66A, B**). Les batraciens ne semblent donc pas ici correspondre à l'hôte intermédiaire.

L'approche diachronique entreprise sur le site de Concise-sous-Colachoz démontre des correspondances entre les études archéozoologiques et paléoparasitologiques, avec des évolutions des pratiques alimentaires au cours du temps, probablement en lien avec des mouvements de populations.

IV.3.3 Le rôle de la gestion de l'eau dans la propagation des maladies parasitaires

L'eau joue un rôle important dans la transmission de parasitoses (Dorny et al., 2009 ; Slifko et al., 2000). L'infestation peut se produire par ingestion directe d'eau contaminée ou par son utilisation à d'autres fins telles que la préparation de la nourriture ou l'irrigation par exemple. Aussi, certains parasites nécessitent un organisme aquatique comme hôte intermédiaire. C'est le cas pour quelques représentants des trématodes, comme le sous-ordre des Fasciolidiiæ (*Fasciola*, *Dicrocoelium*) ou la famille des Paramphistomidae (*Paramphistomum*) (Euzéby, 2008). Les formes larvaires de ces parasites présentes dans l'eau peuvent donc être source d'infestation pour les organismes qui les ingèrent.

Actuellement, les parasitoses gastro-intestinales les plus susceptibles d'être transmises par l'eau sont *Echinococcus* (hydatidoses en général), certains parasites à cycle direct comme *Trichuris* et *Ascaris*, mais aussi quelque protistes tels que *Giardia* ou *Cryptosporidium*, les deux derniers n'étant pas détectables par simple examen microscopique (Macpherson, 2005 ; Slifko et al., 2000).

Au cours du Néolithique, la mise en place de l'agriculture et de l'élevage a imposé aux populations de nouveaux modes de fonctionnement, avec un besoin de se sédentariser, et a entraîné un accroissement de la population. Ces nouveaux facteurs ont augmenté les chances de boire de l'eau contaminée par les fèces des habitants et des animaux présents et partageant un même espace (Mitchell, 2016). Le partage de l'eau de source par les animaux domestiqués et les humains est également un moyen de transmission de ce type de zoonose (Dorny et al., 2009). Plus généralement, ces pratiques ont probablement entraîné une pollution des eaux des lacs par ruissellement.

Synthèse

Les données archéozoologiques permettent d'accéder au spectre de faune consommé par les individus. Les données paléoparasitologiques quant à elles viennent souvent confirmer ces tendances, et apportent des indications sur les modes de consommation.

Les différences de ressources alimentaires et de modes de consommation au sein d'un même village peuvent être la conséquence de différences de statut social, ou encore de spécialisation de certains habitants dans des activités particulières telles que la pêche ou la chasse (Zurich-Parkhaus Opéra, Arbon-Bleiche 3). Par une approche diachronique, l'évolution des spectres parasitaires et fauniques permet de mieux comprendre les évolutions des régimes alimentaires et des modes de consommation des populations (Zug-Riedmatt, Concise-sous-Colachoz).

Ces changements peuvent être mis en relation avec des mouvements de populations ou des changements de culture, ou encore à des adaptations à des changements environnementaux.

IV.4 Changements de conditions environnementales et écologiques

Outre les facteurs biotiques et le comportement humain, les variations environnementales figurent parmi les facteurs déterminant dans la propagation et la transmission de parasitoses (Morse, 2001). Dans cette partie, nous allons tenter de déterminer si les variations climatiques observées en Europe au Néolithique ont pu avoir une incidence sur l'établissement et la propagation des parasitoses intestinales. En effet, il est possible que l'augmentation de certains taxons ne soit pas seulement le reflet d'un changement de comportement, comme la gestion des déchets ou le régime alimentaire par exemple. Il est probable que les changements d'hôtes soient aussi liés à l'extension du rang d'hôte possible pour un parasite, suite à des perturbations environnementales (Araujo et al., 2015). C'est-à-dire que la gamme d'hôtes potentiels, hôtes intermédiaires et/ou hôtes définitifs, pour un parasite se soit modifiée ou élargie suite à des changements de l'environnement dans lequel il évolue. Ceci peut être dû à la disparition d'un hôte intermédiaire ou à une adaptation du parasite dans un nouvel environnement.

Les changements climatiques et leurs impacts sur les systèmes lacustres seront décrits, ainsi que la réaction des parasites face à ces variations selon les concepts actuels. Leurs incidences sur la faune locale ainsi que sur les cortèges parasitaires vont être analysés. Enfin, la réponse générale des spectres parasitaires au Néolithique en fonction du climat va être modélisée.

IV.4.1 Le climat au Néolithique

L'Holocène, période de réchauffement général du climat, fait suite à la dernière période Tardiglaciaire, le Dryas. Les études paléoclimatiques démontrent que l'Holocène, bien qu'avec une tendance générale de hausse des températures moyennes, est une période qui présente de fortes fluctuations climatiques, avec des alternances entre climat chaud/froid, sec/humide (Magny, 2004 ; Mayewski et al., 2004 ; Wanner et al., 2008). Ces études démontrent que ces alternances sont décelables partout sur le globe avec une périodicité de 2000-2800 ans ou 1200-1500 ans. Elles ne sont cependant pas synchrones à l'échelle mondiale. Malgré une certaine simultanéité de ces cycles, observable entre la zone alpine et la Scandinavie, ils sont dépendants de la latitude et de la longitude. Les facteurs climatiques mis en cause dans ces variations

correspondent généralement à des forçages naturels, comme l'activité solaire ou encore les courants océaniques ; tous ces facteurs ne seront pas détaillés ici.

L'Holocène est marqué par cinq grandes phases de changement climatique rapide (sur quelques centaines d'années voire moins). La période Néolithique s'inscrit dans une de ces phases, appelée l'optimum climatique Holocène. Elle est marquée par des températures estivales élevées dans les régions de latitude moyenne, comme l'Europe centrale (Mayewski et al., 2004). Un nombre accru d'événements secs se sont produits entre 6050 et 4500 BC, et un événement froid entre 5400 et 4750 BC, avec des pôles plus froids et des tropiques plus chauds. La période entre 4400 et 3800 BC¹⁴ est marquée par un épisode plus froid et humide (pour les régions d'Europe centrale et de l'ouest).

Les fluctuations des niveaux des eaux des lacs alpins et du Jura ont des origines communes (Magny et al., 2006). Sur les lacs jurassiens et du nord-ouest des Alpes, les phases de hauts niveaux des eaux des lacs (HN) sont caractérisées par une augmentation des précipitations annuelles, une diminution des températures estivales et un raccourcissement des périodes de croissance des cultures, définies alors comme des phases de péjorations climatiques et donc des périodes défavorables à une installation humaine en bord de lac. C'est l'inverse pour les phases de bas niveau des eaux des lacs (BN), marquées par une hausse des températures estivales, une diminution des précipitations et des périodes de croissance des cultures plus longues (Magny, 2004).

Les phases de BN sont généralement mieux documentées que les HN, ce qui est principalement dû à la nature du sédiment qui caractérise ces phases et de leurs lithologies respectives : le sédiment est plus organique en phase de BN, impliquant une meilleure conservation des vestiges anciens, et plus minéral en phase de HN, milieu généralement défavorable à la préservation des éléments organiques. Les installations construites en période de climat favorable sont donc plus fréquemment identifiées (Magny, 2004).

Les changements de culture matérielle au Néolithique s'opèrent essentiellement en période de haut niveau des lacs, donc au cours d'épisodes plus frais et humides. Une oscillation de trop forte amplitude du niveau des eaux d'un lac et les variations d'humidité ainsi induites, auraient incité les populations à se déplacer plus dans les terres ou vers d'autres lacs moins affectés. Ces

¹⁴ Les datations disponibles en cal. BP ont été transformées en BC à l'aide du logiciel Calib 7.10.

changements provoquent également une déstabilisation des systèmes agro-pastoraux (Magny, 2004).

D'autres auteurs placent cependant l'influence climatique sur les sociétés humaines en deuxième position : les déplacements et les adaptations culturelles des populations dans l'arc alpin seraient alors plus liés à des paramètres économiques, notamment le manque de productivité des cultures, résultant de la surexploitation des terres agricoles (Menotti, 2009). En effet, les périodes de conditions climatiques favorables n'entraînent pas nécessairement une hausse de l'occupation des bords de lac, les péjorations climatiques ne sont pas toujours synchrones des phases d'abandon des sites. Le site de Chalain 3 en est un exemple, où une période de BN a vu s'opérer un abandon du village (Pétrequin et al., 2005).

Dans les deux cas, une surexploitation d'un environnement déjà fragilisé par un stress climatique oblige les populations à se déplacer vers des zones moins sensibles ou des zones encore non-épuisées. Des étés trop chauds seraient responsables d'une forte diminution de la production des cultures, et donc de la production de fourrage pour le bétail. Le rendement en ressource carnée devient donc déficitaire et provoque une hausse de l'activité cynégétique, et donc une pression accrue sur l'environnement, amenant au déplacement des populations. L'abandon des bords de lac peut également être due à une augmentation de la démographie liée à des migrations de populations, et donc un épuisement du milieu (Pétrequin et al., 2005). Finalement, selon ces auteurs, les mouvements de populations seraient dus à une mauvaise gestion de l'environnement, en lien avec des facteurs climatiques, mais aussi anthropiques.

Il existe donc des relations complexes entre les changements de climat, les densités de population et les choix de subsistance faits par les habitants. Dans les chapitres précédents, nous avons vu que les cortèges parasitaires peuvent être influencés par des facteurs anthropiques tels que les fluctuations démographiques et les régimes alimentaires.

Les changements écologiques et le développement de l'agriculture (irrigation, changement des écosystèmes aquatiques, inondation) sont parmi les facteurs d'émergence de parasitoses les plus fréquemment identifiés (Morse, 2001). Dans la partie suivante, nous allons détailler les mécanismes de transmission et de propagation des parasites liés au climat, en fonction des variations des facteurs biotiques et abiotiques.

IV.4.2 Climat et parasitoses

Les maladies infectieuses constituent un problème de santé majeure. Actuellement, elles provoquent près de 70% des 8,8 millions de décès d'enfants de moins de cinq ans (y compris les pathologies moins importantes comme les filarioses et les helminthiases en général) (McMichael et al., 2012). Ce taux impressionnant a été aggravé par des phénomènes climatiques majeurs, tels que El Niño (Patz et al., 2005). Les catastrophes naturelles, comme les canicules et les inondations, ont actuellement des effets néfastes sur la santé générale des populations humaines (malnutritions, maladies,...). Les variations climatiques ont donc une influence sur tous les organismes vivants, y compris les pathogènes et leurs modes de transmission (McMichael et al., 2006).

Les écosystèmes ne répondant pas tous de façon analogue aux variations climatiques, les effets du climat sur la répartition des parasitoses sont plus importants dans les régions tempérées ou froides, car ces environnements sont plus sensibles aux modifications des variables climatiques (Epstein, 2001). Les paramètres météorologiques les plus influents sur le développement des helminthes sont la température du milieu et les variables liées à l'eau comme le pH (Mas-Coma et al., 2008). En effet, la température et l'hygrométrie influencent directement le taux de transmission des helminthiases (Guernier et al., 2004).

Il est plus difficile de comprendre le réseau complexe existant entre les facteurs environnementaux et sociaux sur les maladies infectieuses, et de faire la distinction entre les changements de comportement des parasites dus aux variations climatiques de ceux dus aux facteurs anthropiques (Mas-Coma et al., 2008 ; McMichael et al., 2012).

Dans cette partie, les facteurs abiotiques influant sur la propagation et la transmission des parasites pathogènes sont recensés. Le changement climatique peut en effet avoir plusieurs effets sur les parasites, directs ou indirects, comme sur la distribution, le taux de survie des vecteurs de parasitoses et des hôtes intermédiaires, mais aussi sur les taux de reproduction et de maturation des parasites portés par ces vecteurs (Mas-Coma et al., 2009a, 2009b).

IV.4.2.1 *Influence directe*

La notion d'influence directe fait référence à la modification de la physiologie d'au moins un des stades de développement du parasite, en lien avec les variations environnementales et climatiques.

Plusieurs aspects peuvent ainsi être mis en évidence, comme par exemple une adaptation de la stratégie de reproduction à un stress environnemental. L'exemple type est le passage d'une stratégie K (une croissance lente avec une reproduction assez faible et tardive, plus adaptée aux environnements stables) à une stratégie r (une reproduction très rapide mais avec un fort taux de mortalité, montrant alors une meilleure adaptation aux environnements instables) (Mas-Coma et al., 2009b). Cette stratégie adaptative est le plus souvent observée chez les protistes, mais les helminthes peuvent également l'adopter. Le nombre d'œufs produits par un ver adulte serait donc beaucoup plus important en période défavorable qu'en période de conditions environnementales standards. Cette tendance se ressentira dans les comptages effectués sur les sites archéologiques. Dans cette logique, sur un site archéologique présentant plusieurs phases d'occupation qui alternent entre contexte climatique favorable et défavorable, une augmentation du nombre d'œufs comptés accompagnerait les phases instables du climat. L'amélioration des méthodes de quantification de la charge parasitaire est nécessaire pour vérifier la validité de cette hypothèse en contexte ancien.

Les fluctuations des variables liées à l'eau (température, pH,...) peuvent également altérer le développement de certains parasites, notamment ceux à cycle direct, qui requièrent un passage obligatoire dans l'environnement extérieur afin de compléter leur développement. En effet, une augmentation des températures dans le milieu extérieur entraîne une accélération du développement embryonnaire au sein des œufs et donc une réduction du temps d'incubation, avec pour contrepartie une viabilité des œufs amoindrie au-delà de températures trop extrêmes (Weaver et al., 2010). De même, des précipitations plus importantes peuvent aider aux développements d'organismes vecteurs de parasitoses, par accroissement de la taille de leurs habitats (surface d'eau stagnante par exemple) et en prévenant les œufs de la dessiccation (Mas-Coma et al., 2008). La saisonnalité semble être une composante clé du climat, avec les variations observables entre les températures estivales et hivernales.

En somme, les helminthiases à stade larvaire obligatoire en milieu extérieur sont contraintes par les variables environnementales. Des conditions adéquates d'humidité et de températures sont nécessaires au bon développement du parasite, pouvant montrer une certaine saisonnalité (Hotez et al., 2006).

IV.4.2.2 *Influence indirecte*

Tout comme les géohelminthiases telles que *Trichuris* et *Ascaris*, les cycles des parasites hétéroxènes peuvent être perturbés par les variations environnementales de deux façons : en perturbant le développement des différents stades larvaires, notamment ceux avec un passage obligatoire en milieu aquatique (influence directe), ou en perturbant les hôtes intermédiaires nécessaires au développement du parasite (influence indirecte). C'est ce deuxième point que nous allons développer ici.

Les parasites les plus susceptibles d'être affectés indirectement par des variations climatiques, notamment la température, sont ceux dont au moins un des stades larvaires nécessite un passage dans un hôte intermédiaire invertébré (Mas-Coma et al., 2008, 2009b). En effet, pour les animaux homéothermes¹⁵, les variations climatiques ont moins d'impact sur les différents stades évolutifs de leurs parasites que chez les animaux poikilothermes¹⁶ (Polley and Thompson, 2009 ; Weaver et al., 2010).

De ce fait, les trématodes sont plus sensibles aux variations climatiques que les autres helminthes qui présentent des cycles avec des mammifères comme hôtes intermédiaires/définitifs ou que les oxyures par exemple (**Figure 72**) (Mas-Coma et al., 2008), en raison du passage obligé des stades embryonnaires en milieu aquatique. Ceci est également valable pour certains cestodes comme *Diphyllobothrium* ou encore les acanthocéphales (*Macracanthorhynchus*).

Un exemple de parasites, dont les changements climatiques ont un effet sur le développement, sont les parasites à hôte ruminant. En effet, les changements de températures et de précipitations ont un effet sur ce type d'hôte (Skuce et al., 2013). L'augmentation des températures et des précipitations entraîne un allongement de la période de la saison de pâturage, ainsi que la viabilité des stades intermédiaires de développement (**Figure 73**). Les ruminants seront plus susceptibles de s'infester au cours de ces périodes à climat favorable. De plus, des études démontrent que *Fasciola hepatica* est plus sensible aux variations climatiques que *F. gigantica*, et que sa présence en Europe est probablement liée à la distribution de son hôte intermédiaire (Mas-Coma et al., 2009a ; Polley and Thompson, 2009).

¹⁵ Animaux avec une température interne constante par un système de thermorégulation (Oiseaux et Mammifères).

¹⁶ Animaux dont la température interne varie en fonction de celle du milieu extérieur (Batraciens, Reptiles, Poissons et Invertébrés).

La saisonnalité est donc une composante importante pour la dissémination des douves (Vasileiou et al., 2015). En effet, les populations de ruminants sont plus susceptibles de se contaminer par *Fasciola* par exemple au printemps, à la reprise globale de la végétation. Cet aspect est cependant non discernable en contexte archéologique car les niveaux d'occupations sont généralement le résultat d'une sédimentation sur au moins un an. L'incidence de la saisonnalité sur l'abondance des helminthiases n'est donc pas abordée ici.

Les changements climatiques, notamment les variations de températures et de précipitations, sont des facteurs clés quant à la propagation des parasitoses.

Les sites archéologiques présentés dans ce corpus ont vu s'opérer des changements environnementaux qui ont probablement affectés les parasitoses présentes dans les populations. Nous allons détailler dans la partie suivante quelles sont les modalités des effets de ces variations climatiques observées durant l'Holocène sur les communautés humaines et parasitaires.

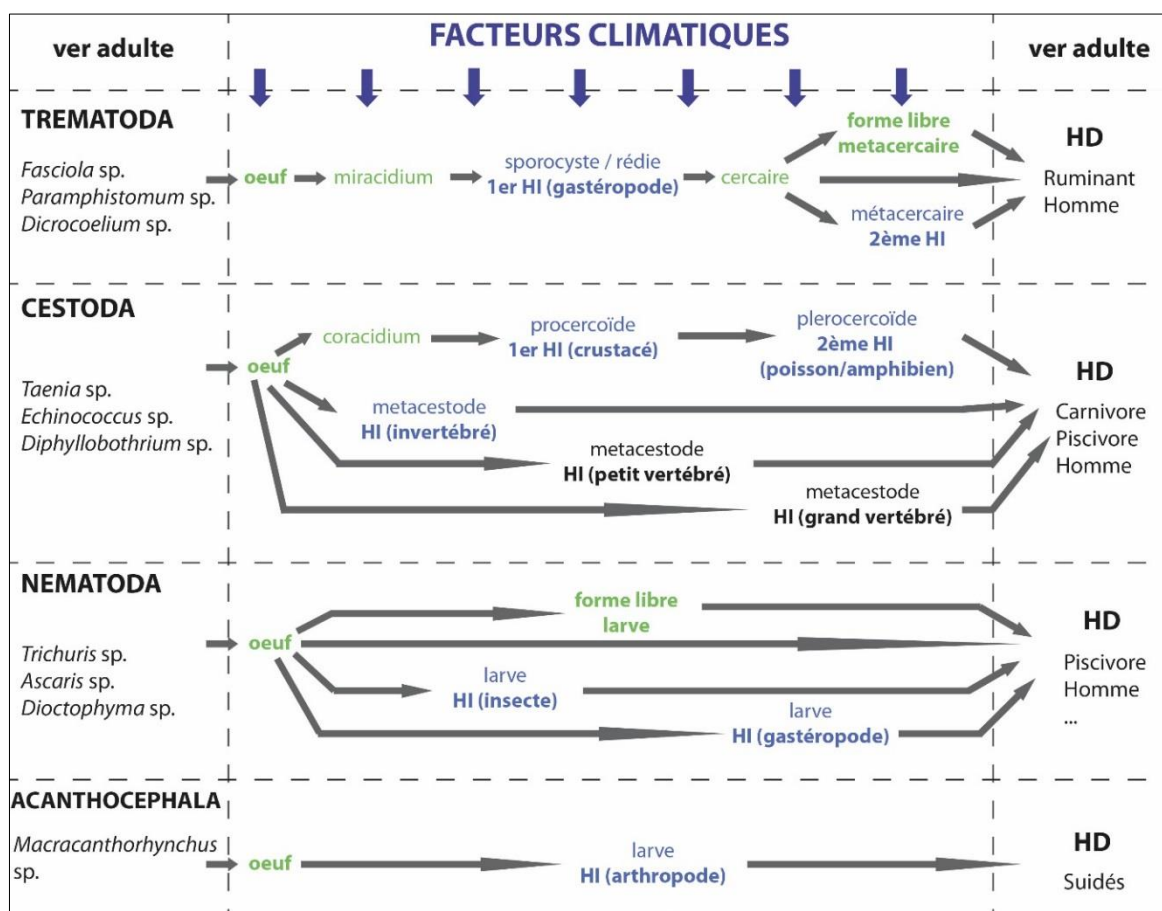


Figure 72 : Effets des facteurs climatiques sur le développement des helminthiases (d'après Mas-Coma et al., 2008, modifié). Vert : influence directe ; Bleu : influence indirecte.

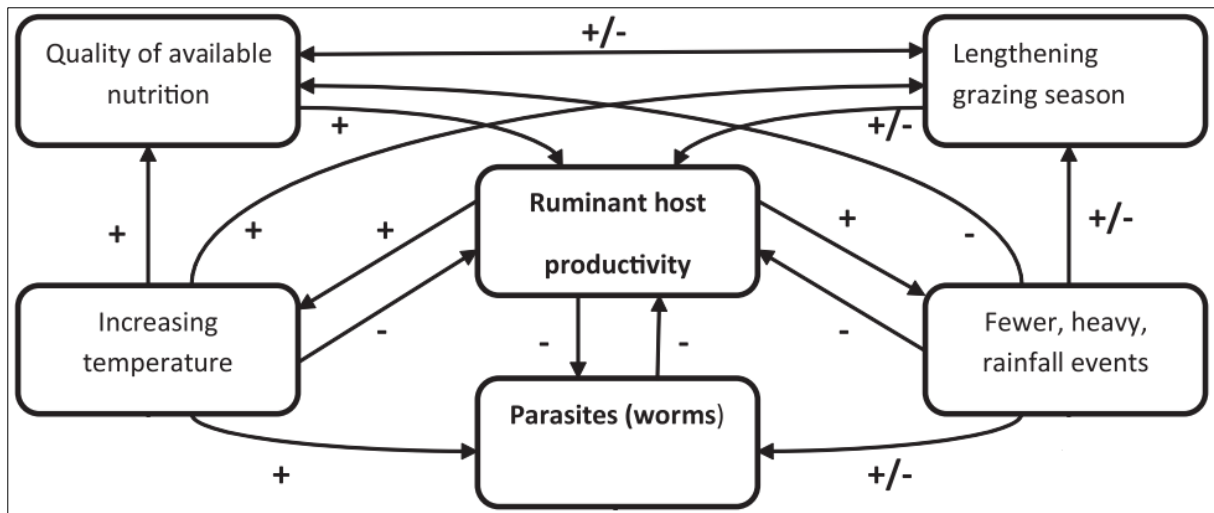


Figure 73 : Effets des variations de températures et de précipitations sur les relations hôte-parasite chez des HI ruminants (d'après Skuce et al., 2013, modifié).

IV.4.3 Climat sur les sites étudiés

Les lacs alpins et jurassiens ont été soumis au cours de l'Holocène à des variations climatiques et environnementales qui ont eu une influence sur le niveau des lacs. Ces variations ont eu des conséquences sur les sociétés humaines qui étaient présentes sur les rives, soit par des mouvements et des changements de cultures, soit par des déplacements provisoires des populations dans les terres ou vers d'autres lacs.

Dans cette partie, nous allons mettre en avant ces variations climatiques et leurs implications sur les données paléoparasitologiques.

IV.4.3.1 Sites néolithiques alpins et niveaux des eaux des lacs

Dans les villages localisés autour des lacs de Zurich et de Constance, une phase de péjoration climatique globale se produit au cours du IV^{ème} millénaire BC (Rotmoos 2 ou Piora 2), accompagnée d'une hausse du niveau des lacs (Chiquet, 2012 ; Magny, 2004 ; Mayewski et al., 2004). Autour du lac de Neuchâtel, donc sur le site de Concise-sous-Colachoz, bien qu'un refroidissement s'opère autour de 3650 BC, le niveau du lac n'augmente pas de manière significative.

Entre 3650 et 3250 BC, une phase de péjoration climatique globale s'est mise en place. Elle se caractérise par un climat froid, humide et une hausse du niveau des lacs alpins, dont le lac

de Constance, ce qui peut expliquer le faible nombre de sites lacustres recensés aux abords direct du lac (Magny, 2004 ; Mayewski et al., 2004). En effet, les données sur les sites lacustres pour les 4^{ème} et 3^{ème} millénaires sont assez lacunaires, ce qui est dû en partie à cette péjoration climatique qui a entraîné un déplacement des installations dans les terres, où les conditions de conservation sont moins bonnes (Doppler et al., 2013).

C'est dans ce contexte général que les habitants du village d'Arbon-Bleiche 3 se sont installés. Une courte période plus chaude et plus sèche se met en place vers 3384 BC, juste avant l'établissement de la première maison du village, ce qui a probablement favorisé sa construction au bord du lac. Mais le climat est vite redevenu froid et humide avec une augmentation progressive des eaux du lac. Au début de l'été 3369 BC, une inondation rapide marque alors la destruction du village. L'augmentation soudaine et importante du niveau des eaux du lac a certainement entraîné l'abandon du site. La conservation des bois de construction des habitations, qui suggère un ensevelissement rapide, va également dans ce sens (Magny et al., 2006). Tous ces facteurs ont fait que le site est resté en condition humide permanente.

L'arc alpin n'est pas la seule zone où le climat a influencé directement l'environnement et les niveaux des lacs. Les plaines de l'ouest de la Russie ont en effet aussi vu leur environnement affecté par les variations climatiques.

Serteya II est à la transition entre le Néolithique moyen et récent, entre les cultures Usvyatia et Zhizhitskaya. Les dates dendrochronologiques et radiocarbone les situent entre 4462 et 2200 BC. Les premiers occupants de bord de lac de cette région se seraient installés en période de bas niveau de l'eau (Kittel et al., 2016 ; Mazurkevich et al., 2009). Le niveau minimal des eaux du lac se situe vers 2200 cal. BC.

L'installation de la culture Usvyatia coïncide avec une période de changement environnemental majeur et une phase de régression (synchrones avec celle observée dans la région alpine). Les sociétés avaient maintenu un mode d'approvisionnement chasseur-cueilleur, les premières traces d'agriculture sont visibles à l'Âge du Fer. Une baisse importante des niveaux des lacs coïncide avec une émergence des installations en milieu humide, aussi contemporaine à la baisse des lacs de la région alpine.

L'essentiel de la population est d'origine locale (basée sur la continuité des cultures céramiques), même s'il y a peut-être eu des influx de populations provenant de la région du bas Rhin (culture Rubané ou LBK) au Néolithique ancien, et de la culture Cordé à la fin du Néolithique récent/début Âge du Bronze (2200-1880 BC) (Mazurkevich et al., 2009).

Sur le site de Serteya II, le comportement des populations est différent de celui des populations du lac de Constance. En effet, le maximum d'occupations palafittiques sur les berges du paléolac est observé vers 2200 BC, au moment d'une phase de remontée rapide des eaux du lac (Mazurkevich et al., 2009).

Avec ces exemples, le climat semble avoir eu un véritable impact sur le développement des sociétés humaines passées, en influant directement sur l'environnement. Les conditions de température et d'humidité, le niveau des lacs, semblent avoir été des facteurs importants sur le choix du lieu d'implantation des populations. Dans la partie suivante, c'est l'influence du climat sur la gestion des ressources alimentaires, notamment carnées, qui va être décrite.

IV.4.3.2 Climat et alimentation

La péjoration climatique du IV^{ème} millénaire BC a provoqué, dans les villages localisés autour des lacs de Zurich et Constance, de mauvaises récoltes et par conséquent une augmentation de la chasse pour subvenir aux besoins en calories (Chiquet, 2012 ; Magny, 2004 ; Mayewski et al., 2004).

Les études archéozoologiques comparatives réalisées par P. Chiquet démontrent que, sur les sites jurassiens, les espèces sauvages sont les plus consommées (Chiquet, 2012 ; Chiquet, 2009). En Suisse centrale, la part de la chasse est beaucoup plus variable en fonction des sites, tandis qu'en Suisse occidentale, c'est l'élevage qui domine largement. C'est cette tendance que l'on retrouve à Concise. Le cerf est toujours l'espèce chassée la plus représentée, suivie du sanglier et du chevreuil. En Suisse centrale, c'est l'aurochs qui est en deuxième position alors qu'en Suisse occidentale, c'est le sanglier.

Concernant les espèces domestiques, les assemblages diffèrent selon les régions. Dans le Jura, c'est le porc qui domine suivi des caprinés puis du bœuf. En Suisse centrale c'est le bœuf qui est le plus présent puis le porc suivi des caprinés. Les données de Suisse occidentale montrent les mêmes tendances, mais avec des valeurs plus variables.

L'oscillation des eaux du lac de Neuchâtel a eu une influence sur les habitants du site de Concise au cours du temps, matérialisée au travers de l'évolution de l'organisation du site selon les différentes phases d'occupation.

Il existe deux cas de figure :

- lorsque le site est immergé, la sédimentation est rapide et l'action des espèces éboueurs est limitée. Les rejets seront donc localisés vers les habitations avec une faible dispersion ;
- en période d'étiage, la sédimentation est plus lente et les animaux peuvent venir déplacer les restes osseux. De plus, le piétinement est plus intense ce qui favorise également la dispersion des rejets.

Les habitations sont par exemple construites sur l'eau ou au moins à l'aval de la zone émergée pendant l'étiage (E6), impliquant une sédimentation rapide (Chiquet, 2012 ; Chiquet, 2009). Ainsi, selon le niveau du lac au moment de l'enfouissement des vestiges, des biais de représentation liés à l'action des mouvements de l'eau et donc de la sédimentation peuvent avoir influé la dispersion des restes osseux. Bien qu'une augmentation de l'exploitation des ressources environnementales se produise dans les stations du site de Concise-sous-Colachoz, le climat ne peut pas à lui seul expliquer le changement d'approvisionnement carné, mais pourrait être lié à d'autres phénomènes, comme une maladie affectant le bétail par exemple.

Autour du lac de Zurich, une surexploitation des produits de la chasse a été identifiée entre 3660 et 3600 BC. À l'inverse, deux phases où sa part est nettement plus faible se sont produites entre 3200 et 3000 BC, et entre 2700 et 2500 BC (Schibler & Schäfer, 2017), les habitants se seraient alors tournés vers des produits issus de la pêche et de l'élevage.

Une corrélation entre l'intensité de la chasse et le climat a pu être démontrée autour du lac de Zurich : de mauvaises conditions climatiques provoqueraient de mauvaises récoltes et donc un besoin accru de produit de la chasse (Jacomet et al., 2004).

Ces changements de comportement vis-à-vis des ressources alimentaires en lien avec le climat, ou tout du moins contemporains avec les variations climatiques, ont probablement eu une influence sur les communautés parasitaires présentes dans les populations palafittes.

IV.4.3.3 Climat passé et parasitoses

Il convient maintenant de définir si les cortèges parasitaires présents sur les différents sites étudiés répondent aux variations climatiques observées au Néolithique dans l'arc alpin, et/ou aux changements de comportement des populations.

Les données actuelles suggèrent que les variations climatiques sont le moteur de la propagation des parasitoses.

En effet, dans les populations actuelles d'Amazonie par exemple, les cortèges parasitaires évoluent en fonction des changements environnementaux (Confalonieri et al., 2014). Dans cette étude, seuls les parasites transmis via des arthropodes sont pris en compte. L'étude ne regarde que chez des populations autochtones semi-isolées, proches des rivières, chasseurs-pêcheurs et paysannes, donc sur des populations non-urbaines, associées à des écosystèmes naturels. Finalement, assez proche de l'image que nous pouvons avoir des populations néolithiques.

Les interactions entre l'environnement physique, naturel ou modifié par l'homme, le comportement humain et la prévalence des géohelminthiases (comme *Trichuris* et *Ascaris* par exemple) est complexe (**Figure 74**). La plupart des HI dépendent de l'eau et les conditions climatiques (températures, précipitations) sont donc importantes pour le développement de ces parasitoses.

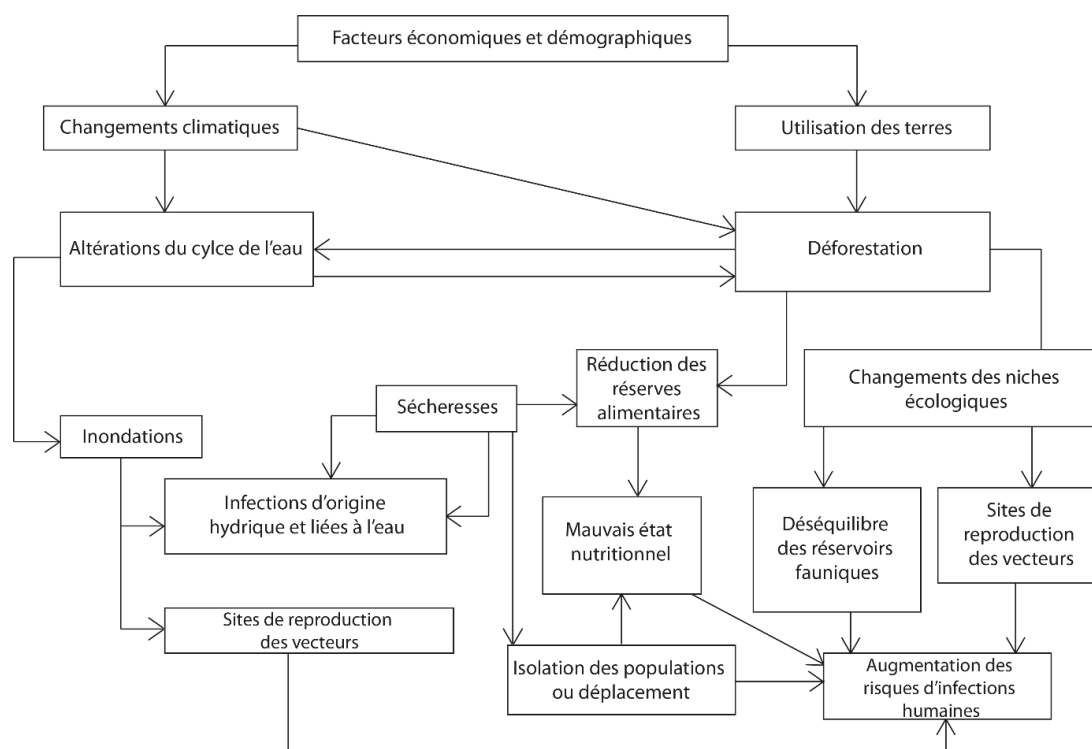


Figure 74 : Schématisation des réseaux complexes entre environnement, comportement humain et parasites (d'après Confalonieri et al., 2014).

Dans ce contexte, toutes les conditions sont réunies pour favoriser le développement de ces parasitoses, ce qui constitue un risque pour la santé des populations.

Des interactions similaires ont pu se mettre en place sur les sites lacustres au Néolithique.

Sur le site de Serteya II par exemple, l'absence de *Trichuris* pourrait être interprétée comme le marqueur d'un climat défavorable au développement du parasite. En effet, des oscillations climatiques sont observées dans cette zone (Magny et al., 2006). De nouvelles investigations seront nécessaires afin de confirmer cette hypothèse.

Le développement des parasites est dépendant de plusieurs facteurs biologiques, tels que la saisonnalité (Shaw et al., 1998). Le développement des stades larvaires et des hôtes invertébrés qui se déroule en milieu aquatique est dépendant de la température de l'eau. Donc un échantillonnage sur plusieurs saisons permet d'effacer ce biais et d'avoir une image plus représentative de la charge parasitaire globale de la population.

C'est certainement le cas lors d'un échantillonnage en plan sur un site archéologique : comme les durées de phase d'occupation s'étendent généralement sur plusieurs années, nous pouvons considérer que le biais apporté par les variations saisonnières est pondéré.

IV.4.3.4 Climat et changements d'hôtes

Les parasites présents ne sont pas les seuls à être affectés par les variations climatiques. En effet, la plupart des changements d'hôtes se sont produits en même temps que des épisodes de changements de climat global (Brooks & Hoberg, 2007). Une hypothèse propose que le changement d'hôtes se fasse en admettant deux paramètres : l'expansion de la gamme d'hôtes disponibles pour le parasite, suivie de la perte de l'hôte ancestral qui est alors remplacé par un nouvel hôte (Hoberg & Brooks, 2015).

Les variations climatiques, même à l'échelle régionale, peuvent entraîner de nouvelles associations en initiant le contact entre nouveaux individus, favorisant ainsi les changements d'hôtes et l'émergence de nouvelles maladies zoonotiques (Brooks & Hoberg, 2007).

De même, les changements épisodiques des paramètres climatiques et environnementaux peuvent être des facteurs déterminants des associations hôte-parasite et de leurs spéciations (Hoberg & Brooks, 2015). En effet, un potentiel changement d'hôtes peut être provoqué par des changements dans la structure écologique et trophique, et les taux globaux de changements d'hôtes seront élevés au cours d'une expansion biotique (Hoberg & Brooks, 2008).

Par exemple, il est admis que les trois espèces de *Taenia* pouvant infester l'homme (*T. solium*, *T. saginata* et *T. asiatica*) sont d'origine africaine (Hoberg, 2006). Les analyses phylogénétiques effectuées dans cette étude démontrent que la propagation du *Taenia* chez

l'homme s'est produite en deux étapes, lorsque les représentants du genre *Homo* ont commencé à adopter un comportement charognard au Pléistocène (Hoberg et al., 2001), et au cours du Néolithique avec le développement de l'élevage (Perry, 2014). Cette dispersion est donc plus liée à une expansion biotique et des relations trophiques altérées. Il est cependant tout à fait probable que les relations hôte-parasite actuelles soient une combinaison de ces deux facteurs.

Les oscillations climatiques, globales ou régionales, affectent les relations hôte-parasite et influencent donc les cortèges parasitaires présents chez l'homme et le bétail.

Au Néolithique, ces bouleversements environnementaux se sont répercutés sur la vie des populations. Dans la dernière section, nous allons tenter de quantifier les réponses des cortèges parasitaires en fonction de ces variations climatiques.

IV.4.4 Représentation de l'évolution des parasitoses dans le temps à l'échelle d'une culture : le cas du Horgen

Finalement, quel a été l'impact du changement climatique observé au Néolithique sur les communautés parasitaires. Nous allons tenter de répondre à cette question, sur une zone spécifique, l'arc alpin. En effet, cette zone est un terrain privilégié pour une étude temporelle fine puisque le Néolithique de l'arc alpin présente la meilleure résolution chronologique de toute l'Europe (Ebersbach et al., 2017).

Pour ce faire, toutes les données paléoparasitologiques disponibles pour cette période dans cette zone géographique ont été récoltées. Ces dernières décennies, plusieurs sites néolithiques européens ont pu être analysés par la paléoparasitologie : des sites palafittes de l'arc alpin comme Arbon-Bleiche 3 à des sites de nature plus « événementielle » à l'image du site de Passel. Seules celles provenant de sites lacustres ou d'ambiance humide dans l'arc alpin ont été conservées. Ainsi, les données de 23 sites réparties sur un total de 40 phases chronologiques ont pu être recueillies. Le but de cette étude est d'établir une synthèse de ces données et de définir s'il existe des tendances observables d'un point de vue temporel. Autrement dit, est-ce que les assemblages parasitaires mis au jour sur ces sites sont influencés par des événements autres que ceux décrits dans les chapitres précédents, tels que le climat ?

La simple comparaison des données brutes ne permet pas d'observer les changements de composition des cortèges parasitaires au cours du temps en raison de l'aspect très hétérogène

du corpus : le nombre d'échantillons analysés est très variable selon les sites ainsi que la durée d'occupation des niveaux archéologiques considérés. C'est pourquoi, dans un premier temps, un indice a été choisi afin de mettre en évidence ces variations et éviter les biais de représentativité.

Dans un article publié en 1997, Bush et ses collaborateurs ont proposé une harmonisation des termes empruntés à l'écologie adaptés à la parasitologie, comme des descripteurs quantitatifs (prévalence, incidence,...) ainsi que les types de population et de communautés (Bush et al., 1997). Les parasitologues peuvent alors bénéficier d'une terminologie et de définitions associées commune pour comparer plus justement leurs données.

Parmi les indices proposés, il a été choisi d'utiliser l'Infrapopulation, définie comme « *comprenant tous les individus d'une espèce parasite chez un hôte individuel à un moment donné* » (Bush et al., 1997). Cet indice a été choisi car il permet de faire un instantané de la charge parasitaire, totale ou d'une espèce particulière, sur un site à un moment donné. Ici, chaque site prend le rôle d'un hôte individuel et leur durée d'occupation respective comme un moment donné. L'Infrapopulation est calculée de la manière suivante :

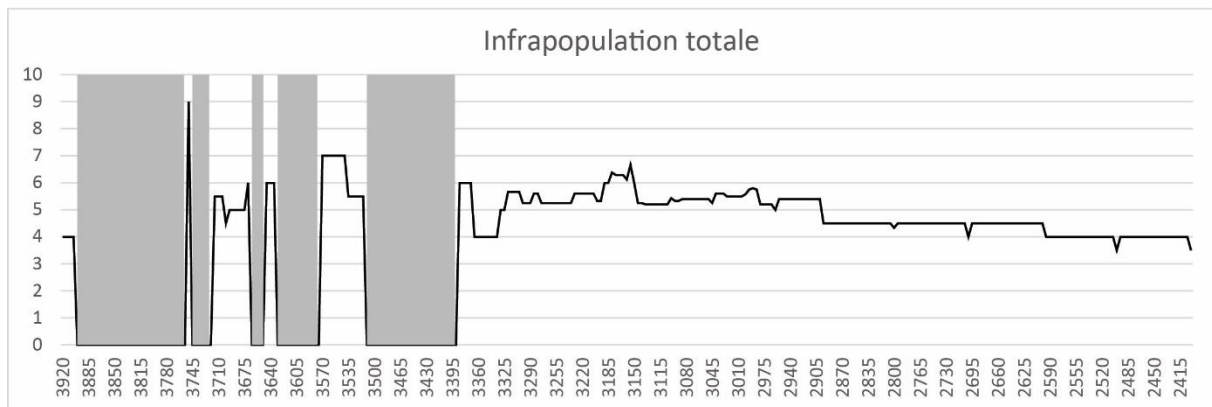
$$\begin{aligned}
 & \text{Nombre d'individus atteints par l'espèce 1} \\
 & + \text{Nombre d'individus atteints par l'espèce 2} \\
 & \quad + \dots \\
 & + \text{Nombre d'individus atteints par l'espèce n} \\
 & = \text{Infrapopulation.}
 \end{aligned}$$

Le résultat, pour la période de 3920 BC à 2400 BC, est présenté sur la **Figure 75**. Les sites de La Draga, Passel, Serteya II et Zamostye 1-2 n'ont pas été pris en compte pour cette analyse car, soit ils sont trop isolés dans le temps (La Draga, Passel) et dans l'espace (Serteya II, Zamostye 1-2), soit les contextes de prélèvement sont trop différents de ceux qui composent la majorité du corpus (Passel, Serteya II et Zamostye 1-2).

Pour réaliser ce graphique, plusieurs étapes ont été nécessaires : premièrement, pour chaque site, le nombre d'échantillons positifs a été compté. Ensuite, c'est le nombre total d'échantillons positifs par tranche de 5 ans qui a été calculé. Des tranches de cinq ans ont été choisies afin de permettre de prendre en compte les sites dont les durées d'occupation sont très courtes, comme Torwiesen II qui n'a été occupé que quatre ans. Ici, ce sont donc les sites qui font office d'« individus » dans la formule détaillée ci-dessus. Puis, pour pallier le fait que chaque période de cinq ans n'est pas représentée par le même nombre de sites et donc par le même nombre

d'échantillons positifs, le nombre de sites par tranche est pris en compte. Ainsi, l'Infrapopulation pour chaque tranche de cinq ans est calculée telle que :

$$I = \frac{\text{Nombre total d'échantillons positifs sur la période considérée}}{\text{Nombre total de sites qui couvre la période considérée}}$$



Sur ce graphique, nous voyons qu'au cours du temps, l'Infrapopulation tend très légèrement à décroître, mais globalement elle reste assez constante. La « charge parasitaire globale » diminue donc tout au long du Néolithique dans l'arc alpin.

Le biais lié au nombre de site variant par tranche chronologique est minimisé car chaque tranche de cinq ans est pondérée par le nombre de sites.

Sur le même principe, ce calcul a été appliqué à chaque taxon majoritaire sur cette période, c'est-à-dire *Trichuris*, *Diphyllobothrium*, *Fasciola*, *Paramphistomum* et *Dicrocoelium*. Ces différents taxons sont considérés indépendamment, en ne prenant en compte que le nombre d'échantillons positifs pour chacun d'entre eux, pondérés par le nombre total d'échantillons examinés pour chaque période (les échantillons prennent donc la place des individus et les sites celle des espèces) :

$$\begin{aligned} & (\text{Nombre d'échantillons positifs au taxon } X \text{ sur le site } 1 + \text{Nombre d'échantillons positifs} \\ & \text{au taxon } X \text{ sur le site } 2 + \dots + \text{Nombre d'échantillons positifs au taxon } X \text{ sur le site } n) \\ & \quad / \text{Nombre total d'échantillons examinés} \\ & \quad = \text{Infrapopulation pour le taxon } X. \end{aligned}$$

La **Figure 76** présente ces données sous forme de diagramme.

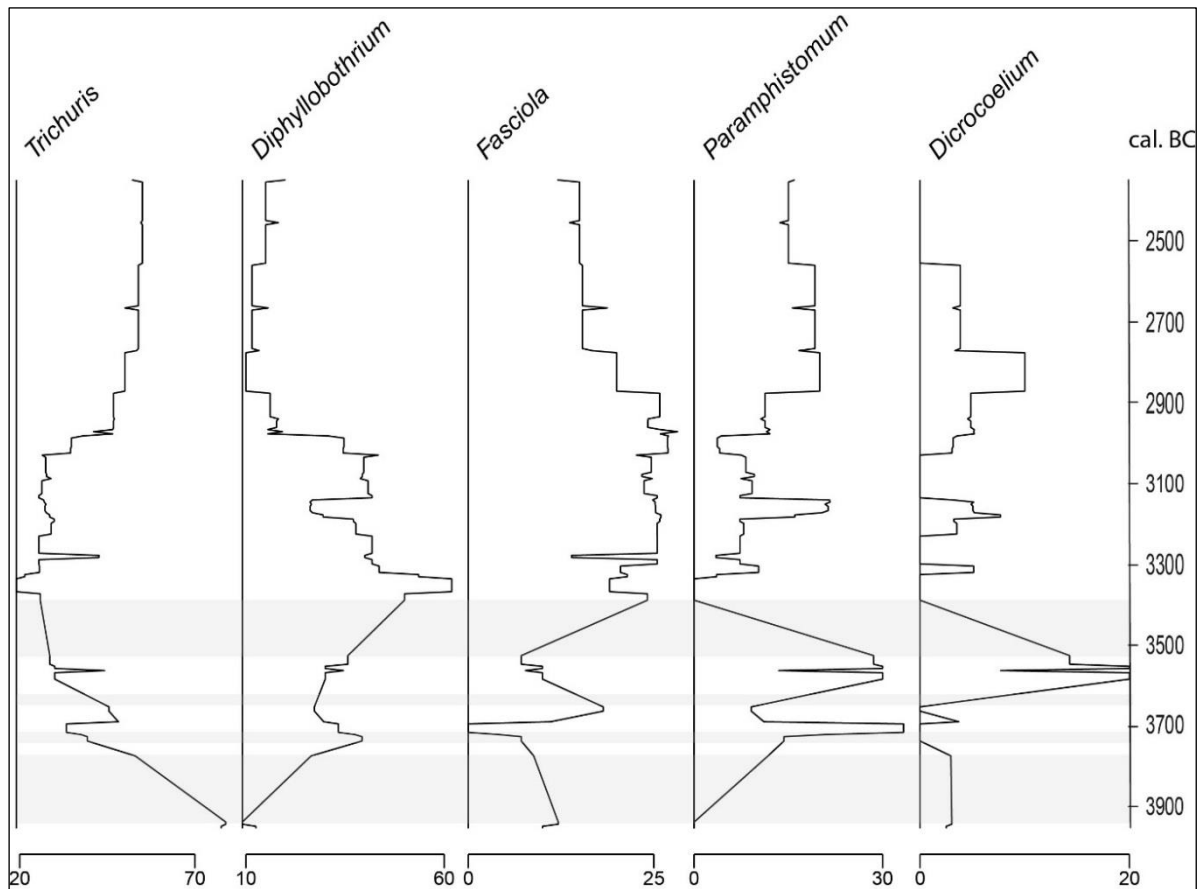


Figure 76 : Diagramme de l'Infrapopulation pour les cinq taxons les plus représentés dans l'arc alpin entre 3920 et 2400 cal. BC. Les zones grisées représentent les hiatus temporels.

Pour tous les taxons représentés ici, à l'exception de *Dicrocoelium* et *Fasciola*, un pic important est observé vers 3700 BC. Les parasites de bovins, *Fasciola*, *Paramphistomum* et dans une moindre mesure *Dicrocoelium*, montrent des tendances assez similaires avec un pic entre 3200 et 3150 BC. *Trichuris* diminue jusque 3300 BC puis augmente progressivement, tandis que *Diphylobothrium* diminuent très fortement à partir de 3000 BC.

Afin de mieux mettre en évidence les proportions des taxons les uns par rapport aux autres, les données ont été rapportées dans un graphique en aire (**Figure 77**).

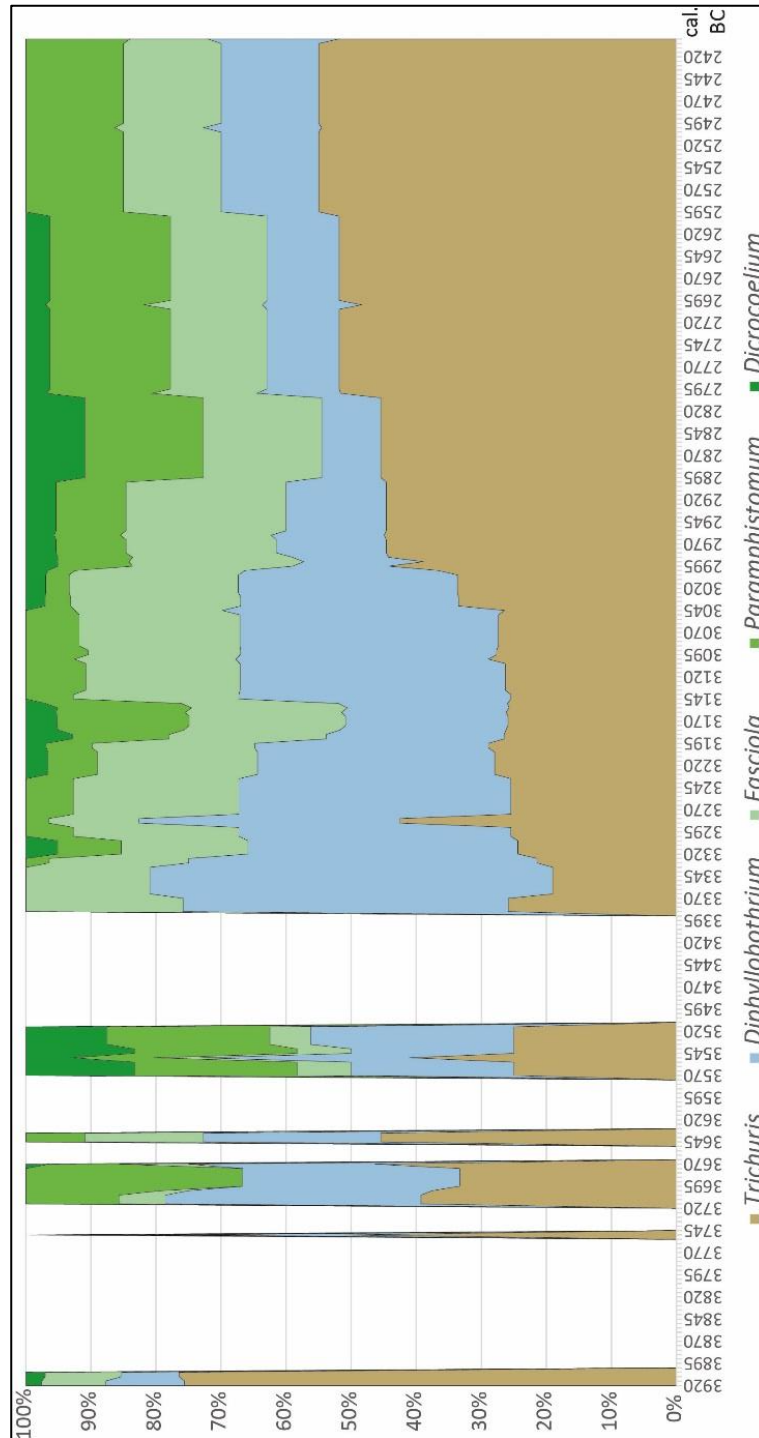


Figure 77 : Graphique en aire de l'Infrapopulation pour les cinq taxons les plus représentés dans l'arc alpin entre 3920 et 2400 cal. BC.

Sur ce graphique, nous pouvons voir que lorsque le taux de *Trichuris* augmente, ceux de *Diphyllbothrium* diminuent, à partir d'environ 3000 BC. Les taux de parasites de bovins restent quant à eux assez stables, avec tout de même quelques variations, notamment pour *Dicrocoelium*. Ceci peut néanmoins être dû à la faible représentativité de ce taxon dans tous les échantillons recensés.

Ces graphiques donnent une première vision de l'évolution des parasitoses au cours du temps. Une première tendance générale peut être dégagée, les taux de *Diphyllobothrium* diminuent en faveur de ceux de *Trichuris* et de parasites de bovins. Ceci peut être interprété comme un abandon progressif de la consommation de poisson cru, mal cuit, fumé, séché, vers des produits issus de l'élevage de bovins.

Cependant, le défaut principal de l'indice d'Infrapopulation choisi ici est qu'il ne prend pas en compte le nombre d'œufs comptés dans les échantillons. Un autre indice, que nous appellerons ici Abondance Relative (AR) a donc été développé, prenant en compte cette variable.

Avant de procéder au recoupement des données, il faut tout d'abord s'assurer que celles-ci soient comparables. Il est impératif de ne pas se baser sur un point de vue subjectif, c'est pourquoi un indice est calculé afin d'harmoniser les données issues de contextes, de chronologies et de durées d'occupation divers.

Représenter l'évolution des parasitoses pendant le Néolithique sur la base du corpus que nous avons à disposition pose plusieurs problèmes. Tout d'abord, tous les sites n'ont pas été échantillonnés de la même façon, ils ont un nombre très différent de prélèvements (de 2 à 124) et les contextes sont divers (coprolithes, couches d'habitat). De plus, le nombre d'échantillons positifs à l'analyse paléoparasitologique est très hétérogène et dépend essentiellement du nombre d'échantillons analysés ainsi que des contextes de prélèvement.

En conséquence, plusieurs variables ont été choisies pour calculer cet indice, afin de mettre en avant la représentativité des données acquises sur un site :

➤ Le nombre d'échantillons analysés

Le nombre total d'échantillons est le critère le plus important puisque l'étude paléoparasitologique suit une règle propre à toutes analyses biologiques : la représentativité des données. Tout d'abord statistiquement, pour que des jeux de données soient comparables, ils doivent avoir un nombre d'individus, c'est-à-dire un nombre d'échantillons analysés, plus ou moins similaires. De plus, il existe un biais intrinsèque à la paléoparasitologie. Même si la stratigraphie du site est définie correctement et que l'environnement sédimentaire immédiat du prélèvement est connu, il ne faut pas omettre la part de « chance » qui existe au cours de l'échantillonnage. En effet, si un échantillon est prélevé à l'endroit même d'un dépôt de matière fécale, il sera très probablement plus riche en œufs de parasites qu'un échantillon prélevé à seulement 5 cm de là. Les données paléoparasitologiques sont donc par définition ponctuelles

puisque prélevées dans une couche stratigraphique bien précise à un endroit donné. L'échantillon est donc représentatif de ce point et non de la couche. Ce facteur est limitant dans l'interprétation des données et vient en partie justifier le critère suivant.

Multiplier les analyses au sein d'une même couche ou d'une même structure permet donc d'avoir une vision plus juste de l'assemblage parasitaire d'un niveau d'occupation. Pour ces raisons, il est nécessaire d'avoir un nombre d'échantillons important pour pallier les problèmes de représentativité des données mais aussi la vision trop ponctuelle que peuvent avoir les données paléoparasitologiques.

➤ Le nombre d'échantillons positifs

Afin d'avoir un assemblage parasitaire représentatif de celui présent à l'époque de l'enfouissement des vestiges archéologiques, un spectre parasitaire le plus large possible est nécessaire. Le nombre d'échantillons positifs est un critère important puisqu'il permet d'indiquer, dans le cas d'une couche d'occupation, une pollution générale de cette couche. Un nombre important d'échantillons positifs permet également d'affirmer que l'apport exogène de marqueurs parasitaires est minime.

➤ Le nombre d'œufs moyen par échantillon

Le nombre total d'œufs observés et comptés peut être dépendant de la nature même du prélèvement analysé (s'il s'agit de coprolithe ou d'un échantillon de latrine par exemple, il sera susceptible de contenir un nombre d'œufs plus important). Néanmoins, ce facteur est important à prendre en compte car il reflète la positivité même du site, c'est pourquoi ici c'est le nombre moyen d'œufs par échantillon qui est considéré. Cependant, la base de données présente des valeurs extrêmes. La moyenne arithmétique étant très sensible aux outliers, c'est donc la moyenne géométrique qui est privilégiée pour ce calcul ($Mg = \sqrt[n]{x_1 \times x_2 \times x_3 \times \dots \times x_n}$).

L'abondance relative est donc calculée selon la formule :

$$AR = \frac{(\text{nombre d'échantillons positifs} \times Mg)}{\text{nombre total d'échantillons analysés}}$$

Cette formule a été appliquée à tous les taxons retrouvés au Néolithique dans l'arc alpin, mais seuls les résultats des cinq taxons majoritaires sont présentés, *Trichuris*, *Diphyllobothrium*, *Fasciola*, *Paramphistomum* et *Dicrocoelium*.

Afin d'intégrer la dimension temporelle à cette analyse, l'AR est calculée pour chaque tranche de cinq ans, en prenant en compte toutes les données disponibles dans ce laps de temps.

Ainsi, la **Figure 78** présente l'AR pour tous les taxons et couvre la période de 3920 à 2400 BC. Sur ce graphique, les données sont moyennées par le nombre de sites dont les données ont pu être récupérées pour chaque tranche de cinq ans.

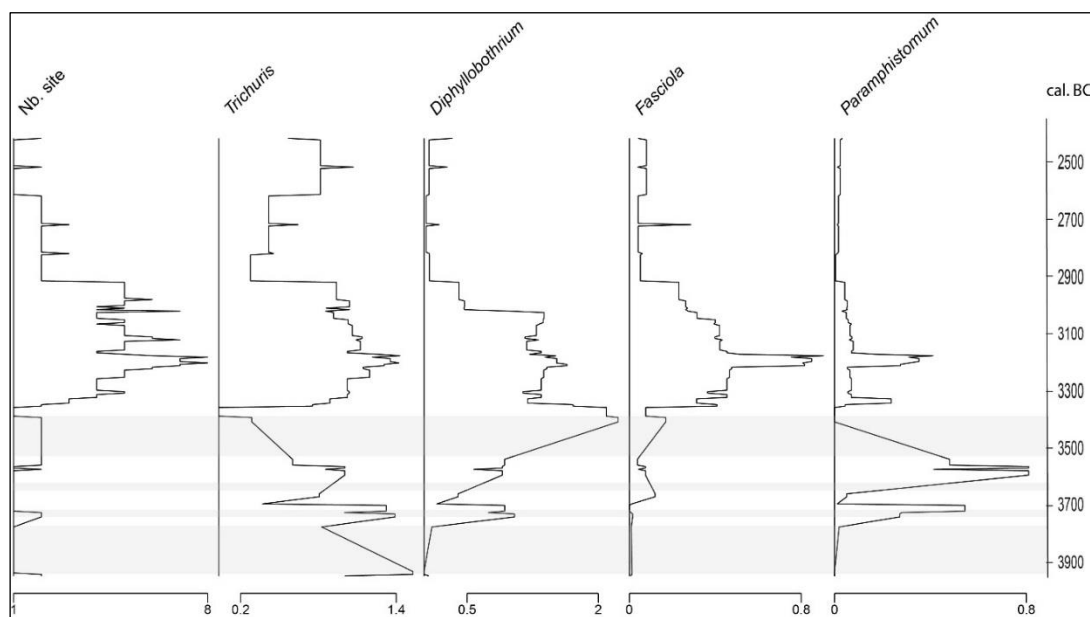


Figure 78 : Diagramme de l'abondance relative pour les quatre taxons les plus représentés dans l'arc alpin entre 3920 et 2400 cal. BC. Les zones grisées représentent les hiatus temporels.

Les résultats sont assez similaires à ceux obtenus avec le calcul de l'Infrapopulation, avec toutefois quelques différences. L'augmentation progressive de *Trichuris* n'est plus visible, et de forts taux sont atteints entre 3330 et 2890 BC. *Diphyllbothrium* montre un pic important vers 3380 BC. Concernant *Fasciola* et *Paramphistomum*, l'allure des courbes est similaire, avec un pic vers 3170 BC. On remarque cependant que les courbes semblent suivre le nombre de sites étudiés. L'influence du nombre de sites semble importante, provoquant un biais de représentativité. C'est pourquoi la **Figure 79** représente ces mêmes données, mais pondérées par le total et transformées en pourcentage, afin de vérifier que les allures des courbes ne suivent pas une logique basée sur le nombre de sites pris en compte.

Dans un premier temps, nous pouvons observer que les AR calculées pour chaque taxon, non moyennées, ne suivent pas le nombre de sites étudiés. Les courbes présentent des profils différents. *Trichuris* diminue jusqu'à 3000 BC puis remonte progressivement, *Diphyllbothrium* lui semble bien anti-corrélé. En effet, le coefficient de corrélation entre ces

deux variables est de $r = -0.967^{17}$, ce qui confirme qu'elles sont totalement anti-corrélées. *Fasciola* et *Paramphistomum* montrent des taux assez stables entre 3350 et 2800 BC.

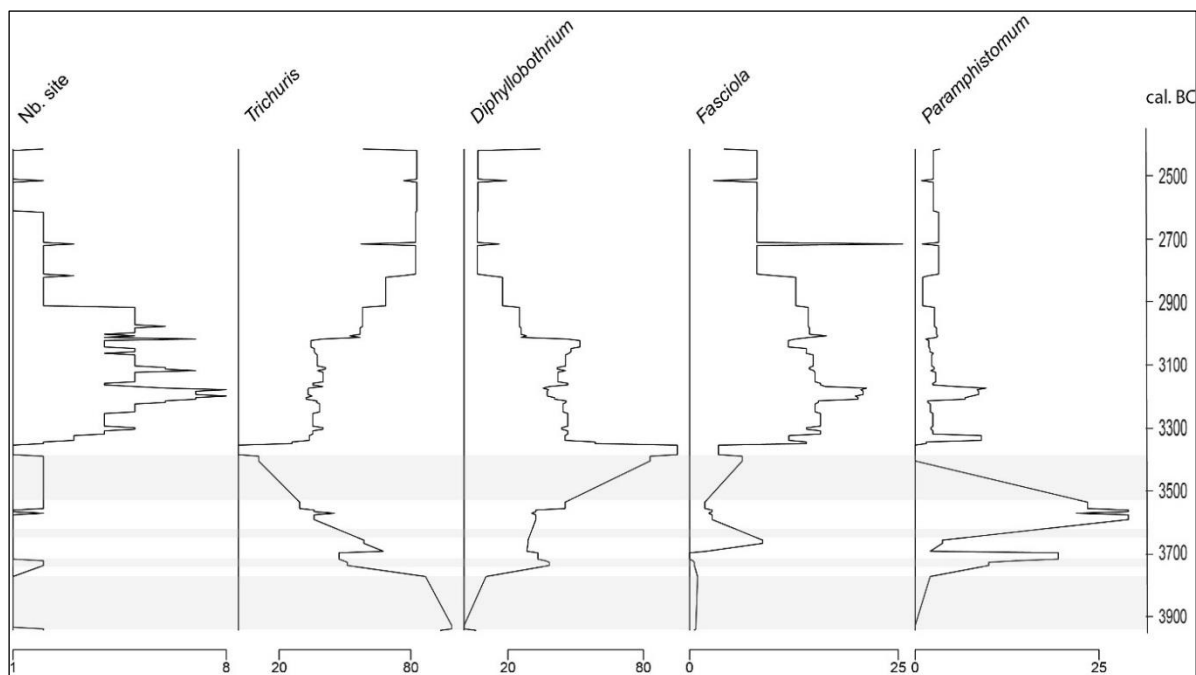


Figure 79 : Diagramme de l'abondance relative pour les quatre taxons les plus représentés dans l'arc alpin entre 3920 et 2400 cal. BC, transformés en pourcentage et pondéré par le total. Les zones grisées représentent les hiatus temporels.

Tout comme pour l'Infrapopulation, les données ont été rapportées dans un graphique en aire afin de mieux visualiser la part de chaque taxon (**Figure 80**).

Ce graphique montre bien la part importante de *Diphylobothrium* entre 3400 et 3300 BC, qui laisse ensuite place à *Trichuris*. Cependant, le pic de *Fasciola* et de *Paramphistomum* entre 3180 et 3150 BC est moins prononcé. Vers 3000 BC, une diminution de *Diphylobothrium* se met en place en faveur de *Trichuris* et, dans une moindre mesure, *Fasciola*. Le nombre de sites étudiés pour les périodes postérieures à 3000 BC est plus faible que pour les périodes antérieures. Il est probable que ce basculement soit le résultat de cette hétérogénéité dans le nombre de sites représentatifs des périodes avant et après 3000 BC.

Finalement, la représentation graphique de ce modèle est probablement plus juste puisqu'elle prend en compte les données de comptage des œufs de parasite.

¹⁷ Coefficient de corrélation de Pearson, p-value < 2,2.10⁻¹⁶

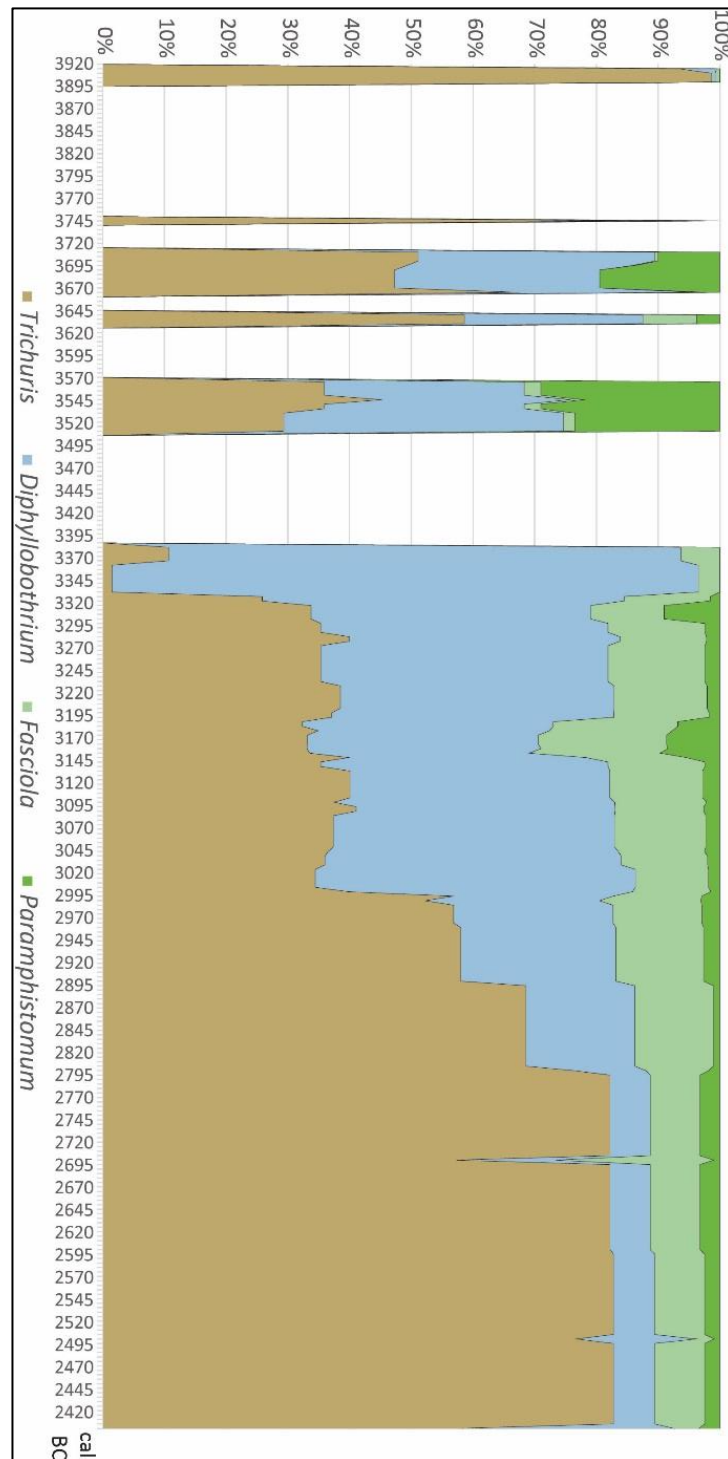


Figure 80 : Graphique en aire des abondances relatives calculées pour les quatre taxons les plus représentés dans l'arc alpin entre 3920 et 2400 cal. BC.

Au cours de cette période, un changement drastique dans le mode de consommation des populations néolithiques semble s'être produit. Lorsque ce graphique est comparé aux données paléoclimatiques et paléodémographiques (Magny, 2004 ; Pétrequin & Pétrequin, 2000), une certaine simultanéité se dessine (**Figure 81**).

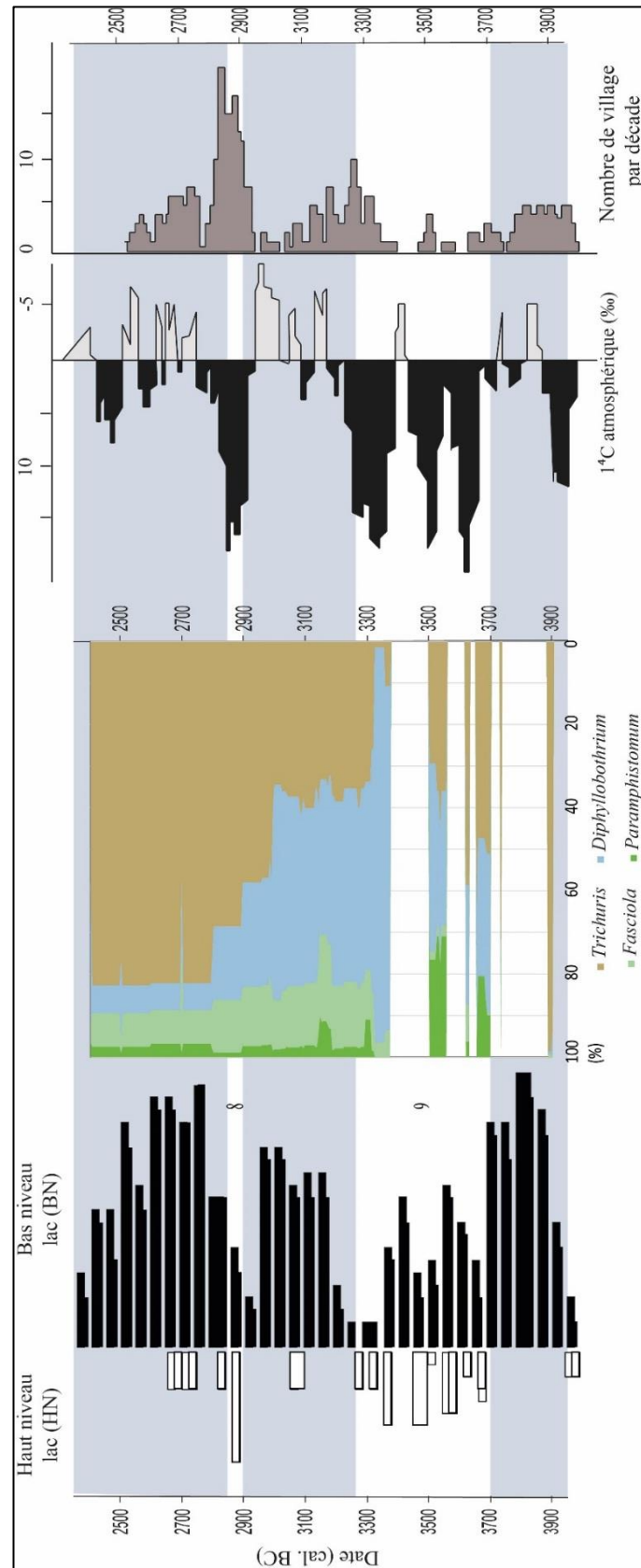


Figure 81 : Comparaison des données paléoclimatiques, du niveau global des lacs et de la paléodémographie dans l'arc alpin entre 3920 et 2400 BC, avec les abondances relatives des quatre taxons parasites principaux retrouvés à cette période. Les zones grisées correspondent aux phases de bas niveau des lacs et les phases de HN 8 et 9 correspondent aux phases de péjoration climatique (d'après Magny, 2004; Pétrequin and Pétrequin, 2000, modifiés)

Tout d'abord, dans son étude, M. Magny démontre une concordance entre l'activité solaire, évaluée via les mesures de ^{14}C atmosphérique, et le niveau des eaux des lacs dans l'arc alpin (Magny, 2004). Ainsi, lorsque l'activité solaire augmente, le climat est plus chaud et les lacs sont en période de bas niveau, favorisant le développement des installations en bord de lac. Bien qu'il existe un biais de représentativité des villages lacustres causé par la variation des niveaux des lacs, la densité de village semble augmenter au cours de périodes favorables, accompagnée du développement des pratiques agricoles en réponse à l'augmentation de la demande de denrées alimentaires. De plus, il a été noté que les changements de cultures se produisent plus souvent au cours des phases de HN au Néolithique, probablement en réponse à une déstabilisation de l'équilibre socio-économique (Arbogast et al., 1996), comme cela a déjà pu être observé préalablement pour cette période (Le Bailly et al., 2007), mais aussi pour l'Âge du Bronze (van Geel & Berglund, 2000).

Les marqueurs parasitaires répondent à ces variations climatiques. Avec les prévalences de *Trichuris* et de *Fasciola* en période favorable, contre une majorité d'œufs de *Diphyllbothrium* et de *Paramphistomum* en phase de péjorations. C'est donc le mode d'approvisionnement (activités agro-pastorale et activités de chasse et de pêche) qui conditionne l'évolution des cortèges parasitaires, réponse à une déstabilisation des systèmes agropastoraux mis en place préalablement, et qui marquerait donc un retour à un comportement plus opportuniste avec une exploitation des produits de l'environnement direct.

En effet, les perturbations des cultures engendrées par les détériorations climatiques entraînent les populations à se tourner vers la chasse et la pêche (**Figure 82**) (Menotti, 2009).

Ceci est beaucoup plus marqué au cours de la phase 9 que de la phase 8, définit par Magny (2004), ce qui tient probablement au fait que la phase 9 est plus longue et mieux documentée au niveau des données paléoparasitologiques. En effet, la phase 9 a recueilli les données de près de dix sites contre seulement deux pour la phase 8.

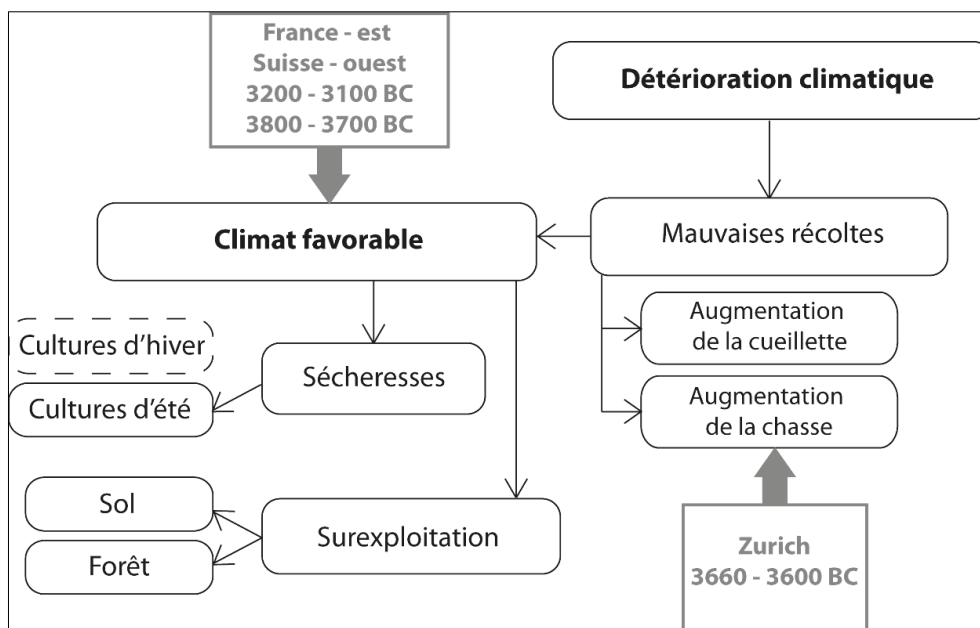


Figure 82 : Effets négatifs des conditions climatiques favorables et défavorables sur les cultures dans la tradition lacustre du nord de la région alpine (d'après Menotti, 2009). Les cadres grisés donnent des exemples de zones géographiques qui correspondent à des phases de climat favorable ou de détérioration climatique pour les périodes précisées.

Ces réponses aux fluctuations climatiques sont difficiles à observer sur le long terme, c'est pourquoi la fenêtre chronologique est assez restreinte ici. En effet, sur de longues périodes, les populations s'adaptent et changent de comportement ou se déplacent, si les conditions sont plus favorables à un autre endroit (Nicholas, 2013), selon le schéma montré dans la **Figure 83**.

Ainsi, nous pouvons observer que les réponses des hommes face aux variations climatiques dépendent aussi de l'influence de ces changements, directe ou indirecte. Les populations ne font donc que répondre à des modifications du climat par de l'opportunisme.

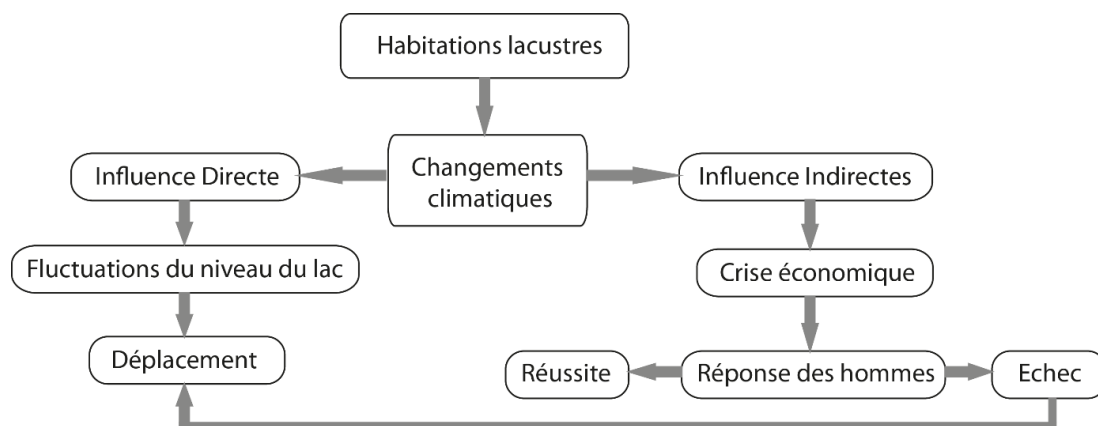
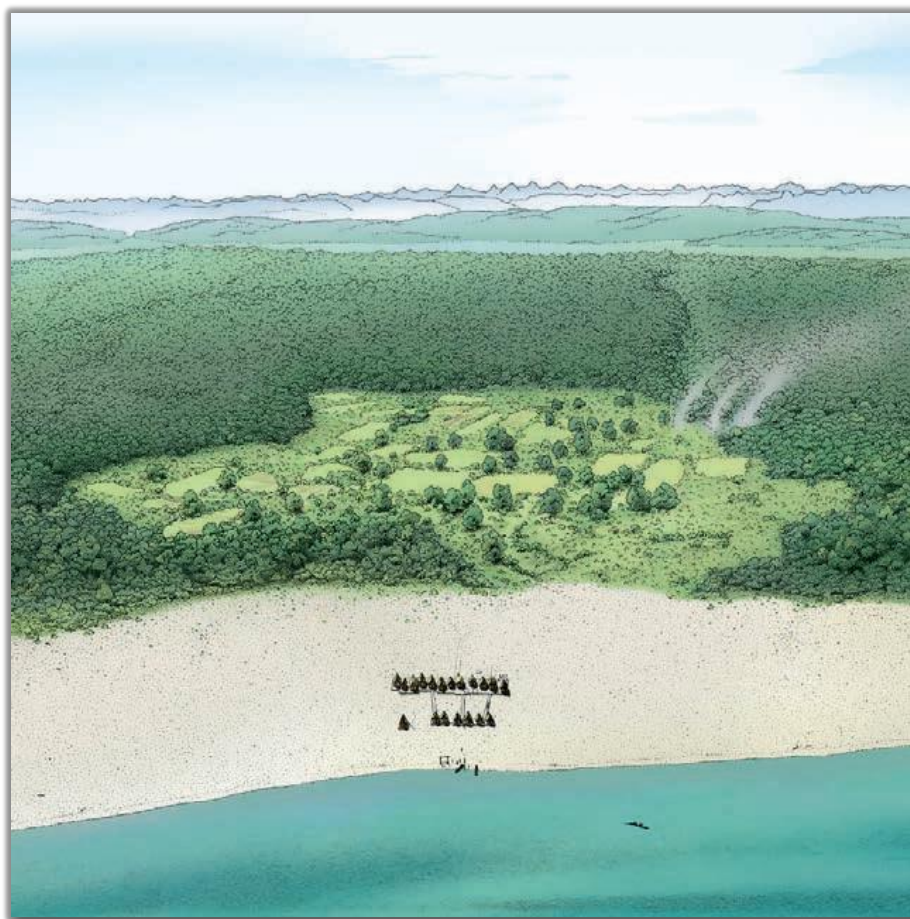


Figure 83 : Influences directes et indirectes des changements climatiques sur les occupations de bord de lac (d'après Menotti, 2009).

Partie V. Synthèse et Perspectives



Représentation du village de Sutz-Lattrigen (Albert Hafner, Les lacustres au bord de l'eau et à travers les Alpes, 2013). In : Les lacustres au bord de l'eau et à travers les Alpes. C. Gerber, L. Tremblay. Service archéologique du canton de Berne. Berne, 2013.

V.1 Synthèse

Un ensemble de 30 sites, répartis en 42 phases chronologiques, ont pu être comparés. Dans cet ensemble, quatre taxons sont nettement majoritaires : *Trichuris*, *Fasciola*, *Paramphistomum* et *Diphyllobothrium* ; les taxons marqueurs de la pêche sont généralement très présents dans l'arc alpin. D'autres parasites sont plus rares, comme par exemple *Diocotophyma*, marqueur d'ichtyophagie, qui n'a été recensé qu'à deux reprises dans l'arc alpin et également deux fois dans les plaines de Russie occidentale. De la même manière, *Alaria*, dans la mesure où son identification est correcte, n'est présent qu'en Russie.

Plus généralement, les taxons liés à la présence et à la consommation du porc sont de plus en plus rares avec le temps. Bien que la culture Horgen soit entre autre caractérisée par une consommation importante du porc, les marqueurs parasitaires de sa consommation ne sont pas majoritaires. Au regard des modes de contamination de ces taxons (transmission orale-fécale pour *Ascaris*), la chute de leurs taux d'œufs dans le temps ne peut être en lien avec les modes de consommation de la viande, mais plutôt avec le mode de gestion des déchets de production, ainsi que les mesures d'hygiène adoptées.

Dans ce cortège de marqueurs parasitaires, un taxon se détache malgré tout des autres, l'unique représentant des acanthocéphales, *Macracanthorhynchus*. Il n'a été recensé qu'à deux reprises au Néolithique, et ce sur les sites les plus anciens (La Draga, Passel), localisés en Europe de l'ouest (Espagne et France). Ces occurrences nous amènent à nous demander s'il existe un lien chronologique ou spatial entre elles. L'hôte définitif, sanglier ou porc, est omniprésent en Europe sur toute la période néolithique. La distribution de ce parasite ne dépend donc pas de la présence ou l'absence de son hôte définitif. Le régime alimentaire n'est également pas mis en cause puisque, comme nous l'avons vu plus haut, le porc et le sanglier sont consommés tout au long de cette période, notamment au cours du Horgen. Le mode de consommation, plus ou moins cuit, n'est pas impliqué dans cette répartition.

L'absence de ce parasite dans les sites d'Europe centrale et de l'est est peut être due à son absence même dans cette zone, en lien avec les différents courants de néolithisation. Au regard de la répartition des restes de *Macracanthorhynchus*, il est probable qu'il ait été introduit en Europe avec le courant méditerranéen, arrivé au nord de l'Espagne aux alentours de 6000 BC

et dans le nord de la France vers 5000 BC (Foley et al., 2013). Cependant, les échanges intenses mis en place avec les cultures néolithiques issues du courant danubien par la suite auraient pu être responsable de l'introduction et de la propagation de ce parasite en Europe centrale. Son absence totale dans cette zone est donc surprenante. D'autres analyses sont nécessaires pour vérifier cette hypothèse, notamment sur des sites qui suivent ces courants de néolithisation.

Un autre paramètre peut être déterminant pour la présence d'un taxon, celle de son hôte intermédiaire. Actuellement, l'hôte intermédiaire de *Macracanthorhynchus* est un coléoptère type hanneton (*Melolontha melolontha*) ou cétoine dorée (*Cetonia aurata*). Cependant, les données de répartition anciennes des insectes sont trop disparates pour vraiment apprécier la paléodistribution de ces invertébrés. Les données actuelles sont donc le seul point de comparaison possible.

Les occurrences actuelles du hanneton sont assez faibles en Suisse et en Espagne, mais sont bien représentées dans le nord de la France¹⁸. Cette répartition ne concorde pas avec les données paléoparasitologiques. Il en est de même avec la cétoine dorée, qui est très présente en Suisse.

Les occurrences maximales de ces deux coléoptères sont au printemps. Cependant la saisonnalité ne peut être mise en cause ici, car en contexte lacustre les sédiments sont déposés tout au long de l'année, ne permettant pas de discriminer une saison particulière.

La consommation de ces coléoptères, ainsi que de leur forme larvaire, dans cette partie de l'Europe est alors envisageable. En effet, la consommation d'insecte par l'homme (anthropoentomophagie) est attestée en Europe depuis le Paléolithique (Costa-Neto & Dunkel, 2016). De plus, actuellement, ce sont les coléoptères qui sont les plus consommés dans toutes les régions du globe (Costa-Neto & Dunkel, 2016). Pour le Néolithique cependant, les études relatant de la recherche d'insectes sont rares. Seuls les sites de Chalain et d'Arbon-Bleiche 3 ont permis de mettre en évidence des assemblages d'insectes importants, notamment de Scarabéidés (Elias, 2010). Même en contexte domestique, il est néanmoins très difficile de définir si la présence d'insectes est liée à une consommation volontaire ou non.

Il est important néanmoins de bien garder à l'esprit que les hôtes intermédiaires de *Macracanthorhynchus* étaient peut-être différents au Néolithique, ce qui pourrait expliquer la distribution de ce parasite à l'est de l'Europe au Néolithique ancien.

¹⁸ Pour les occurrences actuelles du hanneton et de la cétoine dorée en Europe, les données ont été récoltées sur le site : <https://living-atlases.gbif.org/>.

Spatialement, les restes de parasites ne présentent finalement pas de répartition particulière. Outre une véritable homogénéisation de la répartition des parasites gastro-intestinaux au Néolithique, c'est le biais de représentativité qui est mis en cause ici.

En effet, la grande majorité des sites est localisée dans l'arc alpin, ne laissant pas l'opportunité de mieux appréhender la répartition des taxons hors de cette zone. Ainsi, le courant cardial de néolithisation n'est représenté que par un unique site, ce qui ne suffit en aucun cas à comprendre les mécanismes de répartition des parasites au sein de cette culture matérielle ancienne. Il en est de même pour la France, où peu de sites néolithiques sont étudiés. Seul le site de Passel a permis de fournir un assemblage parasitaire conséquent, avec onze taxons recensés. Ce site fait toutefois figure d'exception dans ce corpus puisqu'il ne s'agit pas d'une occupation au sens village. Les données manquent encore afin de bien comprendre la distribution des parasites au Néolithique en Europe.

Cependant, il est tout de même possible d'essayer de comprendre pourquoi ces taxons sont présents. C'est cette démarche que nous avons développée en couplant les données paléoparasitologiques avec l'archéologie.

De manière générale, les habitats de bords de lac, leurs architectures et leurs fonctionnements, sont vus comme des adaptations à un environnement particulier. Ils sont néanmoins soumis à des instabilités (climatiques, sociales), résultant souvent d'une surexploitation du milieu et des ressources environnementales.

Ainsi, les assemblages parasitaires comme les proportions d'œufs devraient être plus ou moins similaires sur les sites. Pourtant cette étude a démontré que ce n'est pas toujours le cas. Les principaux résultats des différents aspects abordés, à savoir les changements dans les comportements sociaux, les changements de régime alimentaire et les variations climatiques, vont être repris afin de définir quels sont les facteurs qui influencent le plus les cortèges parasitaires présents sur les sites et leurs répartitions au sein des villages.

Changements dans les comportements sociaux

Les paramètres de transmission de parasitoses sont multiples et impliquent des facteurs biotiques et abiotiques. Ils sont le plus souvent liés à des changements dans le comportement humain. Les changements dans les comportements sociaux en sont une composante importante actuellement, mais également à la période néolithique. Cependant, à partir de deux exemples distincts, nous avons pu voir que le spectre parasitaire ainsi que la distribution des taxons ne

répondent pas de manière équivalente selon les sites. Les taxons parasitaires reflètent le statut social des habitants ainsi que des habitations sur le site de Zurich-Parkhaus Opéra, et dans une moindre mesure sur le site d'Arbon-Bleiche 3. Bien que montrant un système basé sur une hiérarchie comparable, la distribution des marqueurs parasitaires est différente sur ces deux sites. Le procédé d'échantillonnage peut être mis en cause ici. En effet, sur le site d'Arbon-Bleiche 3, l'intérieur des habitations n'a pas été échantillonné. Les zones de rejets domestiques ainsi que les potentiels échanges de biens entre les habitants ne peuvent donc pas être appréciés par la spatialisation des données parasitaires. L'échantillonnage plus fin et exhaustif mis en place à Zurich-Parkhaus Opéra s'avère plus efficace pour rendre compte de ce type de comportement social, tout du moins sur ce type de site d'ambiance humide.

Cette étude démontre l'utilité d'anticiper un plan d'échantillonnage substantiel pendant la fouille afin de mieux appréhender les questions d'organisation sociale entre habitants et habitations sur les sites néolithiques lacustres.

La question de l'organisation sociale sur les sites néolithiques amène à une autre problématique sous-jacente, l'autosuffisance des habitants et le partage des biens entre eux. Dans cette étude, les données archéologiques et paléoparasitologiques de plusieurs sites ont été comparées afin d'appréhender les échanges de biens alimentaires entre habitants, ou au contraire leur autonomie quant à l'approvisionnement en nourriture.

Les analyses de mobiliers et de la faune sur le site d'Arbon-Bleiche 3 ont démontré une spécialisation des habitats dans les activités cynégétiques ou d'élevage, ainsi qu'un partage des denrées alimentaires qu'elles fournissent. Ces partages ont probablement entraîné une répartition similaire des parasitoses au sein de la population ainsi qu'une homogénéisation des zones de rejets domestiques. Sur le site de Chalain 3, des dépotoirs communs à plusieurs habitations, ainsi qu'une gestion complémentaire des ressources carnées ont été mis en évidence. Ce comportement implique un mélange des dépôts, ce qui ne permet pas de visualiser l'origine des marqueurs parasitaires.

L'organisation interne des villages répond à plusieurs facteurs : la hiérarchisation des habitants et des habitations, les différences de statut social et la spécialisation des habitations dans des activités distinctes (chasse/pêche, élevage, agriculture). En résulte une disparité des ressources produites et exploitées au sein de chaque habitation. Cette sectorisation des activités au sein d'un village et les échanges de biens permettent un maintien de la population dans le

temps en augmentant sa capacité de résilience face à un déséquilibre (démographique, climatique,...). L'exemple type est celui d'Arbon-Bleiche 3 où la stratégie adoptée afin d'améliorer la résilience consiste au partitionnement des activités et gestion du bétail, typiquement les ovins et porcins, moins « gourmands » en entretien que les bovins. Des comportements similaires ont pu être identifiés sur les sites de Chalain 3 et de Concise-sous-Colachoz.

Finalement, en raison du lien entre le statut social et les modes d'approvisionnement, il est possible d'appréhender leurs impacts sur les parasites présents dans les populations. Le couplage des données de plusieurs disciplines (archéozoologie, analyse du mobilier archéologique) permet d'affiner notre perception de ces impacts sociaux.

La transition néolithique s'est accompagnée d'une forte augmentation démographique. Une population grandissante implique une augmentation de la demande en ressources alimentaires et donc une augmentation de production de denrées et de déchets.

Dans la Combe d'Ain, le nombre important de villages répertoriés a permis de suivre l'évolution de la démographie dans cette zone géographique, qui a été mise en parallèle avec les variations climatiques. En partant du principe que si la population augmente et que donc la consommation des ressources alimentaires augmente également, il peut être supposé que le nombre total de marqueurs parasitaires comptés dans cette zone suive cette tendance. Cependant, en juxtaposant les courbes démographiques à celles des comptages d'œufs de parasites, seuls les pics autour de 3000 BC peuvent être corrélés. Un biais de représentativité peut être mis en cause ici puisque les données d'un unique site sont disponibles pour les périodes postérieures.

L'idée du suivi de l'augmentation de la population au Néolithique par l'évolution du nombre de marqueurs parasitaires recensés est intéressante, mais les données manquent pour être représentatives.

La paléoparasitologie vient appuyer les hypothèses liées aux fonctions des habitations et à leur statut au sein de la communauté. Les résultats sont néanmoins généralement nuancés, c'est-à-dire que les zones de dépôts de matière fécale, où les marqueurs parasitaires seront le plus concentrés, ont souvent des origines mixtes, animales et humaines, et donc rendent compte plus difficilement du partage des activités anthropiques. Ceci tient en partie au fait que même sur des sites à très courte durée d'occupation et avec une spécialisation des habitats, les échanges

de biens conduisent à homogénéiser le régime alimentaire, et donc les maladies parasitaires qui peuvent être liées aux modes de consommation des denrées.

Dans l'arc alpin, les faibles durées d'occupation des habitations et leurs réparations récurrentes vont dans le sens d'une volonté de non-durabilité des unités d'habitat dans le temps et dans l'espace, ainsi que d'une mobilité des individus entre elles et entre les sites (Hofmann et al., 2016). Ceci est vu comme un marqueur de flexibilité sociale des habitants dans le sens où les villages ne sont que le résultat de la mobilité des familles (Hofmann et al., 2016). Ce sont ces réarrangements sociaux qui entraîneraient la délocalisation des sites et non uniquement un forçage climatique ou environnemental. Les habitations peuvent être spécialisées dans une activité distincte, au même titre que leurs occupants. Les différents choix de subsistance qui peuvent exister entre plusieurs habitations influencent la résilience que peut avoir un ensemble d'individus face à un stress climatique ou environnemental.

Mouvements de populations et culture matérielle

Les mouvements de population ne se limitent pas aux variations démographiques. Les échanges entre populations, liés aux déplacements des cultures matérielles, sont des composantes importantes au Néolithique.

Un exemple sur les sites qui nous concernent est l'arrivée, encore discrète, du groupe des Ferrières originaire du sud-est de la France au moment du dépôt de la couche VIII du site de Chalain 3 entre 3200 et 3160 BC. La diversité parasitaire ainsi que le nombre de marqueurs n'évoluent pas significativement à cette période dans la Combe d'Ain. L'analyse paléoparasitologique ne reflète donc pas ici le changement de culture matérielle qui s'est opérée dans cette zone à cette période. Plusieurs éléments peuvent expliquer cette continuité dans les spectres parasitaires :

- les deux populations (autochtones/allochtones) avaient des habitudes alimentaires et des modes de consommation similaires. Les données paléoparasitologiques ne seraient donc pas efficaces afin de détecter des variations dans ces modes de subsistance ;
- dans le cas où, culturellement, les deux populations avaient des habitudes alimentaires et des modes de consommation différents, il est probable que les individus allochtones se soient adaptés à leur nouvel environnement, en adoptant les

modes de subsistance des individus autochtones. De la même façon, la paléoparasitologie ne permettrait pas de notifier ces différences ;

- le nombre de données et de sites disponibles n'est pas assez important pour rendre compte des potentielles variations de régime entre deux populations qui se rencontrent.

Sur le site de Concise-sous-Colachoz, en revanche, le spectre parasitaire évolue notamment dans le niveau E4, qui précède l'arrivée d'une nouvelle culture matérielle depuis les régions de l'ouest, avec une augmentation des taxons liés à la présence de bovins.

D'autres mouvements de populations ont eu lieu au cours de cette période, ceux liés aux différentes voies de domestication. Comme souligné plus haut, les différentes voies de domestication peuvent être une piste à explorer afin de comprendre la répartition différentielle de certains taxons parasitaires.

En l'état actuel de la recherche, nous ne pouvons qu'émettre des hypothèses quant à la diffusion de certaines parasitoses. Par exemple, l'absence de *Fasciola* sur le site Cardial de La Draga, culture ayant suivi la route méditerranéenne, comparée à son omniprésence sur les sites alpins d'origine danubienne, pourrait refléter les voies différentielles d'introduction des bovins. Ceci pourrait aussi expliquer la probable présence de *F. gigantica* sur le site de Zurich-Parkhaus Opéra. Bien que peu de données soient disponibles et que les lacunes d'identification rendent ces hypothèses encore fragiles, les analyses biomoléculaires et phylogéographiques sont des voies à suivre pour étayer ces hypothèses.

La gestion des déchets

Il n'y a pas que la domestication, et par extension l'élevage, qui soit vecteurs de parasitoses. La mise en place de certaines pratiques agricoles a très probablement contribué à l'expansion des maladies parasitaires, ou au contraire à leur endiguement, notamment celles liées aux géohelminthes. L'utilisation des matières fécales comme engrais est une pratique qui favorise fortement la transmission des géohelminthiases, tandis que le brûlis empêche la propagation des maladies par destruction des œufs.

L'amendement des terres à l'aide de la matière fécale, au-delà d'une pratique agricole, est une forme de gestion des déchets. Actuellement, la gestion des déchets domestiques (de

consommation ou matière fécale) constitue un facteur très important de transmission de parasitoses. À l'aide de plusieurs exemples précis, nous avons vu que les populations néolithiques de bords de lac étaient efficaces pour gérer leurs déchets, notamment via des systèmes de trappe dans le plancher des maisons. La gestion peut être individuelle, c'est-à-dire à l'échelle de l'habitat (exemple de Zurich-Parkhaus Opéra), ou bien collective, regroupant ainsi les déchets de plusieurs habitations (exemples de Chalain 3 et Torwiesen II).

Les modes de gestion semblent alors universels et plus liés aux contraintes environnementales générées par une installation en bord de lac qu'à des contraintes culturelles. Qu'elle soit individuelle ou collective, la gestion des déchets a probablement permis de limiter l'expansion de certaines parasitoses.

Plus généralement, la quantité de déchets produits à l'échelle du site a nécessairement augmenté avec la mise en place de la sédentarisation et de l'élevage. Il en est de même quant à la gestion de l'eau, vectrice de maladies parasitaires comme la douve du foie. Le partage de l'eau entre homme et animal au sein d'un espace limité par l'extension d'un village a très probablement été vecteur de propagation de parasitoses, notamment les zoonoses et anthroponoses.

Les régimes alimentaires

Certains régimes alimentaires ainsi que les modes de consommation des denrées peuvent être la cause d'infestation par des maladies parasitaires.

Traditionnellement, l'approvisionnement carné est étudié et caractérisé par l'archéozoologie. Cette discipline permet de rendre compte des espèces animales consommées et de leurs modes de préparation (crus/cuits/salés/...). La paléoparasitologie peut venir compléter ces données, en confirmant la consommation d'une espèce animale ou bien son mode de préparation. Il est néanmoins important de bien garder à l'esprit que ces informations seront validées sous réserve de l'identification de l'origine biologique du parasite. C'est pourquoi ce type d'analyses est idéal sur du matériel comme les coprolithes ou les momies.

Le mode de consommation qui semble le plus propice à la propagation de parasites au Néolithique dans l'arc alpin est la consommation de poisson cru ou mal cuit.

Les facteurs sociaux ainsi que l'organisation interne des villages entraînent des variations dans les cortèges parasitaires entre les sites étudiés. Un autre aspect est l'influence du climat sur la répartition des parasites.

Climat et parasites

Les effets du climat sur les parasites sont divers et sont répartis en deux grands groupes : une influence directe ou indirecte. Le plus souvent, les géohelminthes sont plus affectés par les influences climatiques directes (pH, température,...) tandis que les trématodes subissent indirectement ces variations, notamment via leurs hôtes intermédiaires. De plus, la plupart des changements d'hôtes se sont produits en même temps que des épisodes de changements de climat global.

Le Néolithique en Europe a subi de fortes variations climatiques, avec une phase de péjoration au cours du IV^{ème} millénaire BC dans l'arc alpin, nommée Rotmoos 2 ou Piora 2. Cette phase est caractérisée par une baisse importante du niveau des eaux des lacs (Magny, 2004).

Cette dégradation climatique a eu des répercussions sur les habitants de bord de lac, notamment en encourageant une modification et une adaptation de leurs régimes alimentaires et de leurs modes de subsistance. En effet, la péjoration climatique du IV^{ème} millénaire a provoqué, dans les villages localisés autour des lacs de Zurich et Constance, une déstabilisation des terres agricoles, suivie de mauvaises récoltes et par conséquent une demande accrue en ressources carnées, notamment issues de la chasse.

Malheureusement, les stratégies d'échantillonnage employées sur les sites ne permettent pas toujours de rendre compte de ce phénomène, notamment lorsque l'étude est synchronique. L'analyse de carottes sédimentaires s'est montrée particulièrement efficace pour ce type d'approche, comme le prouve l'étude sur le site de Zug-Riedmatt.

De plus, il est important de ne pas se baser que sur des analyses en plan car la sédimentation, et donc les conditions de dépôt des marqueurs parasitaires, est dépendante des variations climatiques. Par exemple, sur le site de Concise-sous-Colachoz, la dispersion des rejets résulte de la dynamique du lac : lorsque le site est immergé, la dispersion est faible et conditionnée par les mouvements de l'eau, tandis qu'à l'étiage, les espèces animales ont accès aux rejets et peuvent donc entraîner une dispersion plus importante. Il ne faut donc pas négliger ces facteurs climatiques puisqu'ils conditionnent la position et la dispersion des artefacts, organiques ou

non, et peuvent donc affecter les interprétations et la compréhension de l'organisation des marqueurs parasitaires.

Nous avons vu que les marqueurs parasitaires répondent dans le temps à ces variations climatiques.

En effet, les phases de bas niveau (climat favorable) sont caractérisées par des proportions importantes de *Trichuris* au détriment de *Diphyllbothrium*, ainsi qu'une présence accrue de *Fasciola*. Ces phases favorisent donc les parasites marqueurs d'activités agro-pastorales. Au cours des périodes de haut niveau (péjoration climatique), les quantités de *Diphyllbothrium* et de *Paramphistomum* augmentent, allant plus vers des pratiques de chasse et de pêche.

En somme, en période de péjoration climatique (HN), les populations néolithiques de bords de lac semblent beaucoup plus tournées vers des produits de la chasse et de la pêche, ce qui peut être une réponse à une déstabilisation des systèmes agropastoraux mis en place préalablement, et qui marquerait donc un retour à un comportement plus opportuniste avec une exploitation des produits de l'environnement direct.

Deux courants de pensée existent pour expliquer l'évolution du comportement des habitants de bords de lac :

- les phases de péjorations climatiques s'accompagnent d'une augmentation de la chasse, résultat de pénuries agricoles (la surexploitation entraîne un appauvrissement des sols, donc un rendement plus faible et donc une augmentation de la demande en viande) ;
- l'influence culturelle domine sur le déterminisme climatique : une société de surproduction et inégalitaire favorise les échanges. La pression sur l'environnement augmente, ce qui le rend plus sensible aux déséquilibres. Ceci s'oppose à un système égalitaire, où alimentation carnée est plus variée. Les ressources s'épuisent donc moins vite, et l'environnement a une meilleure résilience.

Quelles sont les réponses des spectres parasitaires à ces différents phénomènes ?

Au cours du Néolithique, l'évolution des spectres fauniques, mis en évidence par l'archéozoologie, suit bien les données climatiques. Il existe généralement une bonne concordance entre les données archéozoologiques et les spectres parasitaires.

Sur des sites à systèmes hiérarchiques, les inégalités entre habitants sont parfois observables, notamment dans les ressources alimentaires consommées. Dans la mesure où la majorité des parasitoses mises en évidence au cours de ce travail sont liées à l'alimentation, des changements dans les ressources exploitées pourraient se faire ressentir aux travers des variations de spectres parasitaires. Cependant, la paléoparasitologie ne permet pas toujours de matérialiser les différences sociales, ce qui dépend en partie de l'échantillonnage et probablement de la durée d'occupation des sites.

La paléoparasitologie n'est pas forcément un bon indicateur de l'indépendance des habitations car si les habitations sont autosuffisantes, il y a échanges entre les habitants. Les contenus des zones de rejets domestiques sont donc harmonisés, plus ou moins homogènes sur le site. En somme, le statut social joue un rôle prépondérant sur les parasites présents dans les rejets.

Finalement, tous ces paramètres peuvent se refléter dans les spectres parasitaires, mais aussi sur leurs répartitions au sein du site. Tout dépend de l'échelle à laquelle se place l'observateur : à l'échelle de l'individu, de l'habitat ou du site, ce sont surtout les influences culturelles et sociales qui vont être décelées. À l'échelle régionale ou de la culture matérielle, les effets des variations climatiques vont impacter plus fortement l'évolution des assemblages parasitaires. Les paramètres climatiques jouent également un rôle non négligeable sur les paramètres sociaux (démographie, intensification de la chasse, la pêche ou l'élevage et l'agriculture) et culturels (mouvement de populations lié aux péjorations climatiques).

V.2 Perspectives

Dans la continuité de cette thèse, plusieurs perspectives de travail s'ouvrent afin d'améliorer notre compréhension des systèmes hommes/parasites/environnement, non seulement pour la période néolithique, mais aussi pour toutes périodes historiques et toutes zones géographiques.

➤ La quantification des marqueurs parasitaires

Dans cette thèse, la pathogénicité des parasites et les conséquences directes de leur présence sur l'organisme n'ont pas été développées. Bien que la littérature offre des descriptions précises des maladies parasitaires, l'estimation du degré d'infestation des populations anciennes est un exercice complexe. Les effets des parasites sont dépendants en partie de la charge parasitaire. D'autres facteurs rentrent en considération comme la physiologie et la sensibilité de l'organisme hôte (âge, système immunitaire,...). Le polyparasitisme est également un facteur important.

Pour le moment, ce sont surtout les approches semi-quantitatives qui sont entreprises, avec des estimations relatives des charges parasitaires. Afin d'avoir des approches plus pertinentes et justes de la quantification, il est nécessaire de développer un aspect encore trop peu exploité : la quantification et la caractérisation des processus taphonomiques sur les œufs de parasites.

➤ L'effet des processus taphonomiques

La quantification des marqueurs parasitaires ne peut se faire qu'à la condition de bien comprendre l'effet des processus taphonomiques sur la conservation des œufs de parasites. Pour l'instant, cet aspect est très peu développé, probablement en raison de la difficulté de mettre en place des protocoles permettant d'évaluer ses effets. Cependant, il serait intéressant de développer des méthodes qui permettent de les quantifier. L'approche expérimentale semble le meilleur procédé. Bien que l'échelle de temps ne soit pas reproductible, notamment pour les périodes préhistoriques, développer un protocole d'étude de la dégradation des marqueurs parasitaires dans le temps en fonction des contextes sédimentaires serait un premier pas dans la compréhension des phénomènes de conservation des parasites.

➤ L'identification des marqueurs parasitaires

Pour cela, deux approches peuvent être complémentaires : la morphométrie et l'analyse de l'ADN ancien.

Au travers des exemples des œufs de *Trichuris* sur le site de Weyregg II ou des œufs de *Fasciola* sur le site de Zurich-Parkhaus Opéra, nous avons vu que l'approche morphométrique peut aider à l'identification des taxons.

Le but est de définir les variations morphologiques et morphométriques d'origine phylogénétique. Pour cela, il faudrait s'affranchir de plusieurs facteurs déterminants dans la taille des œufs pour une même espèce, comme les variations de tailles dues à l'hôte, le polyparasitisme, le degré de maturation de l'œuf, etc.

Pour le moment, ces facteurs ne sont pas maîtrisés mais cette voie prometteuse est à poursuivre.

Au laboratoire Chrono-Environnement, nous disposons par exemple d'échantillons de référence de plusieurs espèces de *Trichuris* : des œufs de *T. trichiura* provenant d'enrichissements naturels d'origine humaine et plusieurs femelles gravides des espèces *T. ovis*, *T. discolor*, parasites de bovins, et *T. myocastoris*, parasite de rongeurs. Des œufs de ces quatre espèces ont été isolés, photographiés puis mesurés. Pour le moment, seules les longueurs, largeurs et épaisseurs des coques ont été mesurées. La **Figure 84** met bien en évidence les différences de taille qui peuvent être observées selon les espèces.

En effet, sur ce graphique, deux des espèces analysées se détachent très nettement, *T. ovis* et *T. discolor*, toutes deux parasites de bovins. Les deux autres, *T. myocastoris* et *T. trichiura*, présentent des valeurs plus homogènes, notamment la largeur des œufs. Toutefois, la longueur des œufs semble tout de même efficiente pour discriminer ces deux espèces. Ce graphique démontre l'importance de considérer plusieurs variables pour discriminer les espèces. Multiplier les mesures permet d'accroître les chances de détecter les variables qui discriminent au mieux les individus, dans notre cas les espèces parasitaires.

Afin de vérifier que les groupes sont statistiquement différents, une MANOVA a été appliquée au tableau de mesures des œufs. Le résultat démontre que les variables qui ont été choisies dans l'analyse, la longueur et la largeur des œufs, sont très différentes d'une espèce à l'autre¹⁹.

À l'avenir, il serait intéressant de généraliser cette approche sur les œufs actuels afin de mieux catégoriser les espèces.

¹⁹ Test MANOVA réalisé à l'aide du logiciel R. p-value < 2.10⁻¹⁶

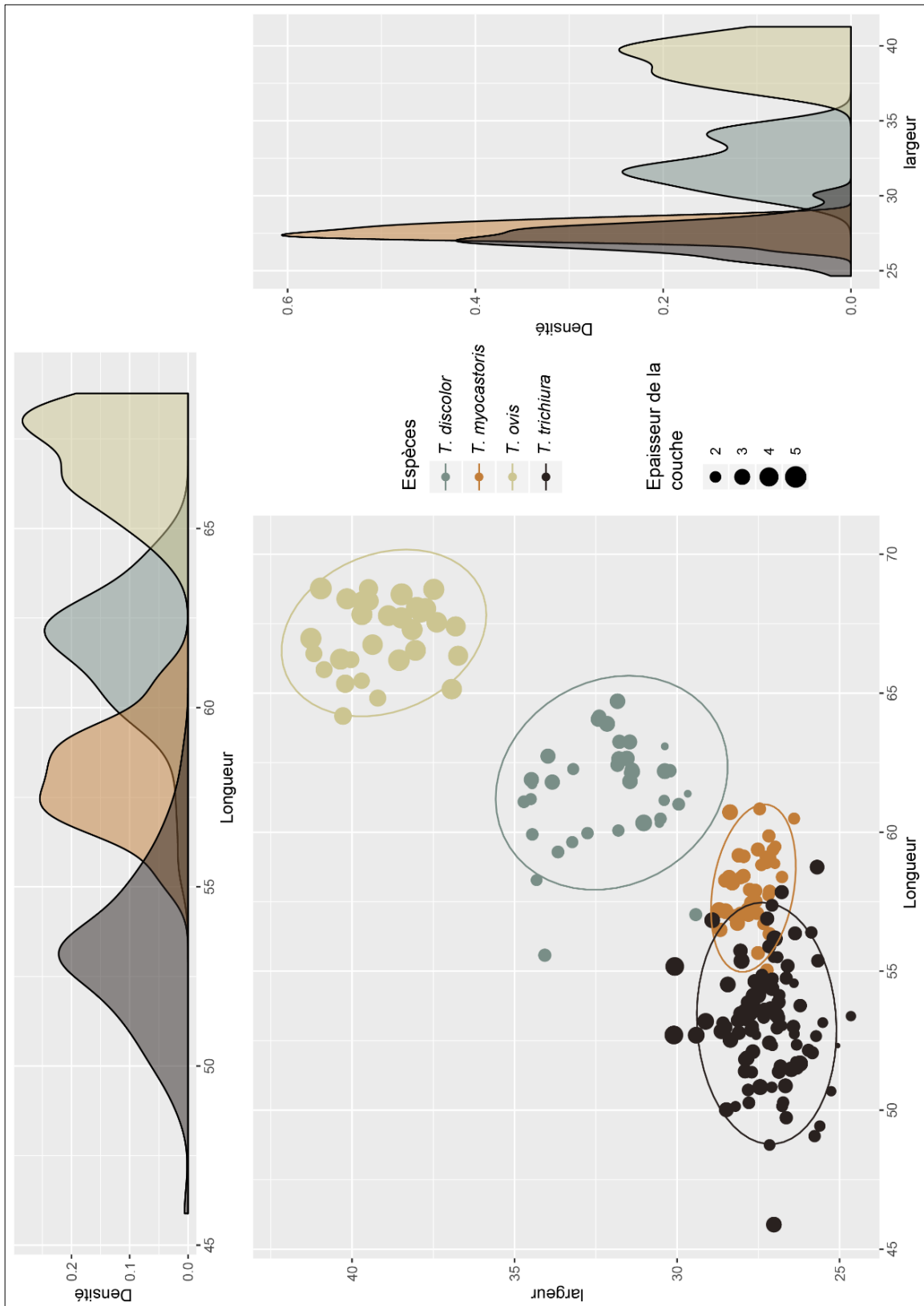


Figure 84 : Représentation graphique des mesures de longueur, largeur et épaisseur de coque (en μm) des quatre espèces de *Trichuris* pris en compte dans cette étude, *T. trichiura*, *T. ovis*, *T. discolor* et *T. myocastoris*. Le graphique en bas à gauche représente la longueur des œufs en fonction de leur largeur pour les quatre espèces (la taille des points est proportionnelle à l'épaisseur de la couche). Les graphiques en haut à gauche et à droite représentent les histogrammes respectivement des longueurs et des largeurs des œufs pour les différentes espèces.

Actuellement, la liste des espèces dont nous disposons est trop restreinte pour permettre d'entreprendre des analyses statistiques plus poussées, comme des analyses discriminantes et canoniques. Néanmoins, ces approches seraient pertinentes dans le cadre de la morphométrie sur les œufs de parasites puisqu'elles permettent d'intégrer *a posteriori* des individus. Ainsi, les probabilités d'affectation à chaque espèce sont données pour chaque nouvel individu intégré. Ces analyses doivent cependant être maniées avec précaution, et certains auteurs dénoncent un abus de leurs utilisations sans respecter les prérequis qu'elles nécessitent, aboutissant à des résultats « *trop beaux pour être vrais* » (Kovarovic et al., 2011).

L'approche morphométrique est informative et relativement facile à mettre en place, mais a ses limites. L'analyse ADN reste pour le moment le moyen le plus efficace pour identifier les taxons parasitaires à l'espèce en contexte ancien. Cette approche a été développée à l'occasion d'une thèse soutenue en 2015 (Côté, 2015), et une seconde est en cours (K. Roche, UMR 5199 PACEA). Ces études ont démontré qu'elles ne peuvent se substituer à l'analyse paléoparasitologique classique, c'est-à-dire à la lecture des échantillons au microscope, mais qu'elles viennent compléter le spectre parasitaire, lorsque les œufs de certains taxons sont trop fragiles pour être préservés en contexte archéologique (comme *Enterobius vermicularis*).

Il est essentiel de persister dans cette voie tout en couplant les analyses paléoparasitologiques classiques aux études de l'ADN ancien des parasites.

Outre le fait de continuer à étudier des sites néolithiques afin de mieux comprendre la propagation des parasitoses, il serait intéressant d'étudier de nouveaux types de contextes. Tout d'abord, il a été regretté au cours de ce travail de ne pas disposer d'échantillons provenant des Alpes françaises. Des prélèvements provenant des sites néolithiques recensés autour des lacs d'Annecy, du Bourget et du Léman par exemple viendraient considérablement enrichir ce corpus.

Les sites le long des cours d'eau seraient également une piste intéressante à suivre. En effet, les cours d'eau ont tenu un rôle primordial dans la propagation des populations néolithiques en Europe (Davison et al., 2006). Étudier les marqueurs parasitaires présents dans ce type de sites archéologiques afin d'essayer de mettre en évidence des courants de diffusion des parasites pourrait être une nouvelle voie de recherche à suivre.

Références Bibliographiques

~A~

- Acha, P. N., & Szyfres, B. (2005). *Zoonoses et maladies transmissibles communes à l'homme et aux animaux* (3e ed.). OMS. Paris. pp. 399.
- Affolter, J., Arbogast, R.-M., Baudais, D., Beugnier, V., Chiquet, P., Delattre, N., ... Voruz, J.-L. (1998). Synthèse 3. Dynamique d'expansion culturelle et croissance démographique. In: *Les Sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-Lacs et de Chalais (Jura): 3200-2900 av. J.-C.* P. Pétrequin. Les Editions de la MSHE (Vol. 2). 562–575.
- Akeret, Ö., Haas, J. N., Leuzinger, U., & Jacomet, S. (1999). Plant macrofossils and pollen in goat/sheep faeces from the Neolithic lake-shore settlement Arbon Bleiche 3, Switzerland. *The Holocene*, 9(2), 175–182.
- Allison, M. J., Bergman, T., & Gerszten, E. (1999). Further studies on fecal parasites in antiquity. *American Journal of Clinical Pathology*, 112(5), 605–609.
- Amin, O. A. (2013). Classification of the Acanthocephala. *Folia Parasitologica*, 60(4), 273–305.
- Antolín, F. (2013). *Of cereals, poppy, acorns and hazelnuts. Plant economy among early farmers (5500-2300 cal BC) in the NE of the Iberian Peninsula. An archaeobotanical approach.* (Thèse de Doctorat) Universitat Autònoma de Barcelona. pp. 496.
- Antolín, F., Bleicher, N., Brombacher, C., Kühn, M., Steiner, B. L., & Jacomet, S. (2016). Quantitative approximation to large-seeded wild fruit use in a late Neolithic lake dwelling: New results from the case study of layer 13 of Parkhaus Opéra in Zürich (Central Switzerland). *Quaternary International*, 404, 56–68. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.08.003>
- Antolín, F., Buxó, R., Jacomet, S., Navarrete, V., & Saña, M. (2014). An integrated perspective on farming in the early Neolithic lakeshore site of La Draga (Banyoles, Spain). *Environmental Archaeology*, 19(3), 241–255. <https://doi.org/10.1179/1749631414Y.0000000027>
- Araujo, A., Reinhard, K., Ferreira, L. F., Pucu, E., & Chieffi, P. P. (2013). Paleoparasitology: the origin of human parasites. *Arquivos de Neuro-Psiquiatria*, 71(9B), 722–726. <https://doi.org/10.1590/0004-282X20130159>
- Araujo, A., Reinhard, K. J., Ferreira, L. F., & Gardner, S. L. (2008). Parasites as probes for prehistoric human migrations? *Trends in Parasitology*, 24(3), 112–115.
- Araujo, S. B. L., Braga, M. P., Brooks, D. R., Agosta, S. J., Hoberg, E. P., Hartenthal, F. W. von, & Boeger, W. A. (2015). Understanding Host-Switching by Ecological Fitting. *PLOS ONE*, 10(10). 1-17. e0139225. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0139225>

- Arbogast, R., Pétrequin, A.-M., & PÉTREQUIN, P. (1995). Le fonctionnement de la cellule domestique d'après l'étude des restes osseux d'animaux : le cas d'un village Néolithique du lac de Chalain (Jura, France). *Anthropozoologica*, (21), 131–146.
- Arbogast, R.-M., Magny, M., & Petrequin, P. (1996). Climat, cultures céréalières et densité de population au néolithique : Le cas des lacs du Jura français de 3500 à 2500 av. J.-C. *Archäologisches Korrespondenzblatt*, 26(2), 121–144.
- Arbogast, Rose-Marie. (1997). La grande faune de Chalain 3. In: *Les Sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-Lacs et de Chalain (Jura): 3200-2900 av. J.-C.* P. Pétrequin. Les Editions de la MSH (Vol. 2). 641–690.
- Arbogast, Rose-Marie, Jacomet, S., Magny, M., & Schibler, J. (2006). The significance of climate fluctuations for lake level changes and shifts in subsistence economy during the late Neolithic (4300–2400 BC) in central Europe. *Vegetation History and Archaeobotany*, 15(4), 403–418.
- Arbogast, R.-M. (2008). L'exploitation des ressources animales dans les villages littoraux de Chalain et de Clairvaux (Jura, France). 3200-2600 av. J.-C. Un essai de synthèse [HDR]. Université de Franche-Comté. UFR Sciences et Techniques. pp. 148.
- Arbogast, R.-M., Beugnier, V., Delattre, N., Giligny, F., Maitre, A., Pétrequin, A.-M., & Pétrequin, P. (1997). Les répartitions et le fonctionnement de la cellule domestique. In *Les Sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-Lacs et de Chalain (Jura): 3200-2900 av. J.-C (Les Editions de la MSH, Vol. 2, pp. 583–639).* P. Pétrequin.
- Hachem, L., Bedault, L., & Leduc, C. (2017). La faune du Néolithique moyen de Passel. In *Passel «le Vivier»: Une enceinte du Néolithique moyen II (Vol. 1, pp. 352–385).* INRAP.
- Honegger, M. (2005). Les villages littoraux du Néolithique: égalité et autarcie ou complémentarité et mise en réseau? WES'04 – Wetland Economies and Societies. *Proceedings of the International Conference in Zurich, Collectio Archaeologica 3*, 185–194.
- Joye, C. (2012). Les haches perforées du Néolithique final. L'exemple de Saint-Blaise/Bain des Dames (canton de Neuchâtel, Suisse): chaîne opératoire et analyse spatiale, des conclusions inédites. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 109(2), 299–310. <https://doi.org/10.3406/bspf.2012.14109>
- Mathison, B. A., Bishop, H. S., Sanborn, C. R., dos Santos Souza, S., & Bradbury, R. (2016). *Macracanthorhynchus ingens* infection in an 18-month-old child in Florida: a case report and review of acanthocephaliasis in humans. *Clinical Infectious Diseases*, 63(10), 1357–1359.
- Richardson, D. J. (2014). *Acanthocephala of the Raccoon (Procyon lotor) with a Faunal Review of Macracanthorhynchus ingens (Archiacanthocephala: Oligacanthorhynchidae).* *Comparative Parasitology*, 81(1), 44–52. <https://doi.org/10.1654/4672.1>
- Schlichtherle, H. (2011). Die Ausgrabungen in der endneolithischen Moorsiedlung Bad Buchau-Torwiesen II. In *Die endneolithische Moorsiedlung Bad Buchau-Torwiesen II am Federsee. Band 1: Naturwissenschaftliche Untersuchungen (Janus-Verlag, Vol. 1, pp. 11–28).* Regierungspräsidium Stuttgart, Landesamt für Denkmalpflege (Eds.).

- Armelagos, G. J., & Harper, K. N. (2005). Genomics at the origins of agriculture, part one. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 14(2), 68–77. <https://doi.org/10.1002/evan.20047>
- Ash, L. R., & Orihel, T. C. (2007). *Ash & Orihel's atlas of human parasitology*. ASCP Press. Chicago. pp. 540.
- Aspöck, H., Auer, H., & Picher, O. (1995). The mummy from the Hauslabjoch: a medical parasitology perspective. *Associazione Microbiologi Clinici Italiani*, 4(2), 105–1113.

~B~

- Bailon, S. (1997). La grenouille rousse (*Rana temporaria*) : une source de nourriture pour les habitants de Chalain 3. In: *Les Sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-Lacs et de Chalain (Jura): 3200-2900 av. J.-C.* P. Pétrequin. Les Editions de la MSH (Vol. 2). Paris. 711–716
- Bailly, M. (2013). Le peuplement néolithique de l'arc jurassien : esquisse pour un état des lieux. In: A. Richard , F. Schifferdecker, J.-P. Mazimann, C. Bélet-Gonda (dir.). *Le peuplement de l'Arc jurassien de la Préhistoire au Moyen Âge. Actes des deuxièmes journées archéologiques frontalières de l'Arc jurassien*. Delle (F)-Boncourt (CH) Presses Universitaires de Franche-Comté et Porrentruy, Office de la Culture et Société jurassienne d'Émulation (Annales Littéraires de l'Université de Franche-Comté, 916 ; Cahier d'archéologie jurassienne, 21). Besançon. 197-228.
- Baudais, D., Grudler, A., & Lundström-Baudais, K. (1997). Les paléosemences du niveau VIII et leur répartition spatiale. In: *Les sites littoraux néolithiques des Clairvaux-les-Lacs et de Chalain (Jura) III: Chalain Station 3, 3200-2900 av. J.-C.* Edition de la Maison des Sciences de l'Homme (Vol. 2). Paris. 723–732.
- Beja-Pereira, A., Caramelli, D., Lalueza-Fox, C., Vernesi, C., Ferrand, N., Casoli, A., ... Bertorelle, G. (2006). The origin of European cattle: Evidence from modern and ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(21), 8113–8118. <https://doi.org/10.1073/pnas.0509210103>
- Betson, M., Nejsum, P., Bendall, R. P., Deb, R. M., & Stothard, J. R. (2014). Molecular Epidemiology of Ascariasis: A Global Perspective on the Transmission Dynamics of *Ascaris* in People and Pigs. *Journal of Infectious Diseases*, 210(6), 932–941. <https://doi.org/10.1093/infdis/jiu193>
- Billerbeck-Braschler, S. (2016). *Zug-Riedmatt. Die Tierknochenabfälle, Geweih- und Knochenartefakte aus der neolithischen Siedlung und ihre ökonomische, ökologische und kulturgeschichtliche Bedeutung*. Unpublished PhD thesis. Basel University.
- Bleicher, N. (2017a). Dorforganisation und Hausbau. In *Zürich-Parkhaus Opéra Eine neolithische Feuchtbodenfundstelle Band 3: Naturwissenschaftliche Analysen und Synthese* (Monographien der Kantonsarchäologie, Vol. 3). Zürich: Zürich & Egg: FO-Publishing. 202–215.
- Bleicher, N. (2017b). Überlegungen zu Fundverteilungsfaktoren in Schicht 13. In *Zürich-Parkhaus Opéra Eine neolithische Feuchtbodenfundstelle Band 3:*

- Naturwissenschaftliche Analysen und Synthese* (Monographien der Kantonsarchäologie, Vol. 3). Zürich: Zürich & Egg: FO-Publishing. 189–201
- Bleicher, N., Antolín, F., Heiri, O., Häberle, S., Plogmann, H. H., Jacomet, S., ... Zweifel, N. (2018). Middens, currents and shorelines: Complex depositional processes of waterlogged prehistoric lakeside settlements based on the example of Zurich-Parkhaus Opéra (Switzerland). *Journal of Archaeological Science*, 97, 26–41. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2018.06.010>
- Bleicher, N., & Burger, M. (2015). Dendroarchäologie und Pfahlfeldanalyse. In *Zürich-Parkhaus Opéra. Eine neolithische Feuchtbodenfundstelle. Band 1. Befunde, Schichten und Dendroarchäologie*. (Monographien der Kantonsarchäologie, Vol. 1). Zürich: Zürich & Egg: FO-Publishing. 100–146.
- Bleicher, N., & Harb, C. (2018). Settlement and social organisation in the late fourth millennium BC in Central Europe: the waterlogged site of Zurich-Parkhaus Opéra. *Antiquity*, 92(365), 1210–1230. <https://doi.org/10.15184/aqy.2018.109>
- Bleicher, N., Mäder, A., Motschi, A., Riethmann, P., & Schwörer, P. (2011). Die Rettungsgrabung Parkhaus Opera. *Archäologie der Schweiz*, 34(3), 16–23.
- Bocquet-Appel, J.-P. (2010). La transition démographique agricole au Néolithique. In: *La révolution néolithique dans le monde*. J.-P. Demoule. CNRS ed. Paris. 301–317. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00836108>
- Bocquet-Appel, J.-P. (2011). When the world's population took off: the springboard of the Neolithic Demographic Transition. *Science*, 333(6042), 560–561.
- Borba, V. H., Machado-Silva, J. R., Bailly, M. L., & Iñiguez, A. M. (2019). Worldwide paleodistribution of capillariid parasites: Paleoparasitology, current status of phylogeny and taxonomic perspectives. *PLOS ONE*, 14(4), 1-19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216150>
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). *Numerical Ecology with R*. Springer-Verlag. New York. pp. 319.
- Bosch, A., & Tarrús, J. (2008). Avance del análisis de la cerámica del poblado de La Draga. *Actas Del IV Congreso Del Neolítico Peninsular*, 1, 272–276.
- Bouchet, F., Baffier, D., Girard, M., Morel, P., Paicheler, J.-C., & David, F. (1996). Paléoparasitologie en contexte pléistocène : premières observations à la Grande Grotte d'Arcy-sur-Cure (Yonne), France. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 3, Sciences de la vie*, 319(2), 147–151.
- Bouchet, Françoise. (1997). Intestinal capillariasis in neolithic inhabitants of Chalain (Jura, France). *The Lancet*, 349(9047), 256.
- Bouchet, Françoise, Araújo, A., Harter, S., Chaves, S. M., Duarte, A. N., Monnier, J. L., & Ferreira, L. F. (2003). *Toxocara canis* (Werner, 1782) eggs in the Pleistocene site of Menez-Dregan, France (300,000-500,000 years before present). *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 98, 137–139. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762003000900020>
- Brooks, D. R., & Ferrao, A. L. (2005). The historical biogeography of co-evolution: emerging infectious diseases are evolutionary accidents waiting to happen. *Journal of Biogeography*, 32(8), 1291–1299. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01315.x>
- Brooks, D. R., & Hoberg, E. P. (2007). How will global climate change affect parasite–host assemblages? *Trends in Parasitology*, 23(12), 571–574.

- Bull, I. D., Lockheart, M. J., Elhmmali, M. M., Roberts, D. J., & Evershed, R. P. (2002). The origin of faeces by means of biomarker detection. *Environment International*, 27(8), 647–654. [https://doi.org/10.1016/s0160-4120\(01\)00124-6](https://doi.org/10.1016/s0160-4120(01)00124-6)
- Burri, E. M. E. (2007). *Production and use: temper as a marker of domestic production : the case of two Middle Neolithic villages in Concise (VD, CH)*. 33–40.
- Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M., & Shostak, A. W. (1997). Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology*, 83(4), 575–583.
- Buxó, R., Piqué, R., & Saña, M. (2014). La Draga: Environmental Archaeology. In C. Smith (Ed.), *Encyclopedia of Global Archaeology*. Springer New York. New York. 4345–4352.

~C~

- Callen, E. O., & Cameron, T. W. M. (1960). A prehistoric diet revealed in coprolites. *New Scientist*, 8(190), 35–40.
- Caramelli, D. (2006). The Origins of Domesticated Cattle. *Human Evolution*, 21(2), 107–122. <https://doi.org/10.1007/s11598-006-9013-x>
- Cauvin, J. (1997). *Naissance des divinités Naissance de l'agriculture. La révolution des symboles au Néolithique*. Paris: CNRS. pp. 310.
- Cayol, N. (2017). *Passel «le Vivier» : Une enceinte du Néolithique moyen II (Rapport de Fouille No. 1)*. Hauts-de-France, Oise: INRAP. pp. 406.
- Chame, M. (2003). Terrestrial mammal feces: a morphometric summary and description. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 98, 71–94. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762003000900014>
- Charlier, P., Bouchet, F., Weil, R., & Bonnet, B. (2016). Schistosomiasis in the mummified viscera of Saint-Louis (1270 AD). *Forensic Science, Medicine, and Pathology*, 12(1), 113–114. <https://doi.org/10.1007/s12024-015-9722-4>
- Chiquet, P. (2012). *La faune du Néolithique moyen: analyse des modes d'exploitation des ressources animales et contribution à l'interprétation de l'espace villageois*. Cahiers d'archéologie romande (Vol. 4). P. Chiquet. pp. 454.
- Chiquet, P. A. (2009). *La faune du Néolithique moyen de Concise (Vaud, Suisse) : analyse des modes d'exploitation des ressources animales et contribution à l'interprétation de l'espace habité* (Thèse de Doctorat) University of Geneva. pp. 181.
- Cleaveland, S., Laurenson, M. K., & Taylor L.H. (2001). Diseases of humans and their domestic mammals: pathogen characteristics, host range and the risk of emergence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 356(1411), 991–999. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0889>
- Combes, C. (2001). *Parasitism: The Ecology and Evolution of Intimate Interactions*. University of Chicago Press. pp. 743.
- Confalonieri, U. E. C., Ferreira, L. F., & Araujo, A. (1985). The experimental approach to paleoparasitology: desiccation of Trichuris Trichiura eggs. *Paleopathology Newsletter*, 9–11.

- Confalonieri, U. E. C., Margonari, C., & Quintão, A. F. (2014). Environmental change and the dynamics of parasitic diseases in the Amazon. *Acta Tropica*, *129*, 33–41. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2013.09.013>
- Conolly, J., & Lake, M. (2006). *Geographical Information Systems in Archaeology*. Cambridge University Press. pp. 289.
- Corboud, P. (2001). Les habitats préhistoriques littoraux d'Europe : conditions d'établissement et modalités d'occupation. Actes de colloque: *Systèmes Fluviaux, Estuaires et Implantations Humaines : De La Préhistoire Aux Grandes Invasions*. Editions du Comité des travaux historiques et scientifiques (CTHS). Paris. 127–142.
- Costa-Neto, E. M., & Dunkel, F. V. (2016). Chapter 2 - Insects as Food: History, Culture, and Modern Use around the World. In: *Insects as Sustainable Food Ingredients*. A. T. Dossey, J. A. Morales-Ramos, & M. G. Rojas (Eds.). Academic Press. San Diego. 29–60. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802856-8.00002-8>
- Côté, N. (2015). *Apports de la paléogénétique à l'étude des helminthes gastro-intestinaux anciens*. (Thèse de Doctorat) Université de Bourgogne - Franche-Comté. pp. 254. <http://www.theses.fr/s111824>
- Côté, N. M. L., Daligault, J., Pruvost, M., Bennett, E. A., Gorgé, O., Guimaraes, S., ... Grange, T. (2016). A New High-Throughput Approach to Genotype Ancient Human Gastrointestinal Parasites. *PLOS ONE*, *11*(1), 1-18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146230>
- Crompton, D. W. T. (1999). How Much Human Helminthiasis Is There in the World? *The Journal of Parasitology*, *85*(3), 397–403. <https://doi.org/10.2307/3285768>

~D~

- Damuth, J. D., DiMichele, W. A., & Potts, R. (1992). *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*. University of Chicago Press. pp. 588.
- Davison, K., Dolukhanov, P., Sarson, G. R., & Shukurov, A. (2006). The role of waterways in the spread of the Neolithic. *Journal of Archaeological Science*, *33*(5), 641–652. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2005.09.017>
- Daynès, P. (1966). Note sur le cycle biologique de *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Pallas 1781) à Madagascar. *Revue d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux*, *19*(3), 277–282. <https://doi.org/10.19182/remvt.7394>
- Demoule, J.-P. (2009a). *La révolution néolithique dans le monde* (CNRS ed.). Institut national de recherches archéologiques préventives (France), & Cité des sciences et de l'industrie (Paris). pp. 497.
- Demoule, J.-P. (2009b). Naissance des inégalités et prémisses de l'Etat. In *La révolution néolithique dans le monde*. CNRS ed.. Paris. pp. 411–426
- Denaire, A., Doppler, T., Nicod, P.-Y., & Van Willigen, S. (2011). Espaces culturels, frontières et interactions au 5ème millénaire entre la plaine du Rhin supérieur et les rivages de la Méditerranée. *Annuaire d'archéologie suisse*, *94*, 21–59.

- Dentzien-Dias, P. C., Jr, G. P., Figueiredo, A. E. Q. de, Pacheco, A. C. L., Horn, B. L. D., & Schultz, C. L. (2013). Tapeworm Eggs in a 270 Million-Year-Old Shark Coprolite. *PLOS ONE*, 8(1), 1-4. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055007>
- Diamond, J. (2002). Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, 418(6898), 700–707. <https://doi.org/10.1038/nature01019>
- Dittmar, K., & Teegen, W. R. (2003). The presence of *Fasciola hepatica* (liver-fluke) in humans and cattle from a 4,500 year old archaeological site in the Saale-Unstrut Valley, Germany. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 98, 141–143.
- Dommelier, S., Bentrard, S., Paicheler, J.-C., Pétrequin, P., & Bouchet, F. (1998). Parasitoses liées à l'alimentation chez les populations néolithiques du lac de Chalain (Jura, France). *Anthropozoologica*, 27, 41–49.
- Dommelier-Espejo, S. (2001). *Contribution à l'étude paléoparasitologique des sites néolithiques en environnement lacustre dans les domaines jurassien et péri-alpin* (Thèse de doctorat). Université de Reims Champagne-Ardenne, France. pp. 253.
- Dommelier-Espejo, S., & Pétrequin, P. (2016). Analyses paléoparasitologiques à Clairvaux et à Chalain. In: Vol. 22. *Clairvaux et le "Néolithique Moyen Bourguignon"*. Les Cahiers de La MSHE Ledoux (22 (Vol. 2)). Presses Universitaires de Franche-Comté. 1175–1192.
- Doppler, T., Pichler, S., Röder, B., & Schibler, J. (2013). Coping with crises I: subsistence variety and resilience in the Late Neolithic lakeshore settlement Arbon Bleiche 3 (Switzerland). *Economic Archaeology: From Structure to Performance in European Archaeology*, 163–174. <http://edoc.unibas.ch/dok/A6194597>
- Dorny, P., Praet, N., Deckers, N., & Gabriel, S. (2009). Emerging food-borne parasites. *Veterinary Parasitology*, 163(3), 196–206. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2009.05.026>
- Dufour, B. (2015). *Synthèse de données et nouvelle contribution à l'étude des parasites de l'époque romaine, et apports méthodologiques de l'extraction des marqueurs au traitement des résultats*. (Thèse de Doctorat) Université de Bourgogne - Franche-Comté. pp. 337.
- Dufour, B., & Le Bailly, M. (2013). Testing new parasite egg extraction methods in paleoparasitology and an attempt at quantification. *International Journal of Paleopathology*, 3(3), 199–203. <https://doi.org/10.1016/j.ijpp.2013.03.008>
- Dufraisse, A. (2002). *Les habitats littoraux néolithiques des lacs de Chalain et Clairvaux (Jura, France) : collecte du bois de feu, gestion de l'espace forestier et impact sur le couvert arboréen entre 3700 et 2500 av. J.-C. : analyses anthracologiques* (Thèse de Doctorat) Université de Franche-Comté. <http://www.theses.fr/2002BESA1015>
- Dupouy-Camet, J., & Yera, H. (2015). Redécouverte de la diphyllbothriose dans la région des lacs sub-alpins français. *Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France*, 168(2), 172–178.

~E~

- Ebersbach, R. (2013). Houses, Households, and Settlements: Architecture and Living Spaces. In: *The Oxford Handbook of Wetland Archaeology*. Menotti F. & O'Sullivan A. Oxford University Press. Oxford. 283–302. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199573493.013.0018>
- Ebersbach, R., Doppler, T., Hofmann, D., & Whittle, A. (2017). No time out: Scaling material diversity and change in the Alpine foreland Neolithic. *Journal of Anthropological Archaeology*, 45, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.jaa.2016.10.001>
- Edwards, C. J., Bollongino, R., Scheu, A., Chamberlain, A., Tresset, A., Vigne, J.-D., ... Burger, J. (2007). Mitochondrial DNA analysis shows a Near Eastern Neolithic origin for domestic cattle and no indication of domestication of European aurochs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1616), 1377–1385. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0020>
- Elias, S. A. (2010). The Use of Insect Fossils in Archeology |. *Advances in Quaternary Entomology*, 12, 89–121.
- Epstein, P. R. (2001). Climate change and emerging infectious diseases. *Microbes and Infection*, 3(9), 747–754.
- Euzéby, J. (2002). *Risques parasitaires liés aux déjections d'origine humaine et animale manipulées ou épanchées: le péril fécal et le problème de l'eau*. Institut Romark pour la recherche médicale. pp. 307.
- Euzéby, J. (2008). *Grand dictionnaire illustré de parasitologie médicale et vétérinaire*. ed. Lavoisier, Paris. pp. 818.

~F~

- Faulkner, C. T., & Reinhard, K. J. (2014). A Retrospective Examination of Paleoparasitology and Its Establishment in the Journal of Parasitology. *Journal of Parasitology*, 100(3), 253–259. <https://doi.org/10.1645/13-485.1>
- Foley, S. F., Gronenborn, D., Andreae, M. O., Kadereit, J. W., Esper, J., Scholz, D., ... Crutzen, P. J. (2013). The Palaeoanthropocene – The beginnings of anthropogenic environmental change. *Anthropocene*, 3, 83–88. <https://doi.org/10.1016/j.ancene.2013.11.002>
- Fugassa, M. H., Reinhard, K. J., Johnson, K. L., Gardner, S. L., Vieira, M., & Araújo, A. (2011). Parasitism of prehistoric humans and companion animals from Antelope Cave, Mojave County, Northwest Arizona. *Journal of Parasitology*, 97(5), 862–867.

~G~

- Gaillard, C. (2015). *Plouhinec, Finistère. MENEZ-DREGAN 1. Des Prénéandertaliens aux Néandertaliens à l'extrême ouest de l'Europe* (Rapport de Fouilles Archéologiques programmée autorisée par l'arrêté 2015-017). Rennes, Paris: UMR 6566 CReAAH CNRS, Université de Rennes 1, Ministère de la Culture ; UMR 7194, Histoire Naturelle de l'Homme Préhistorique. pp. 90.
- Giligny, F. (2008). Une méthode d'analyse spatiale des rejets domestiques par les remontages céramiques. Étude d'un site néolithique jurassien: Chalain station 3. *Archeologia e Calcolatori*, (19), 173–186.
- Gobet, E., van Leeuwen, J., & Tinner, W. (2017). Vegetationsdynamik, Landnutzung und Siedlungstätigkeit im Einzugsbereich der Seeufersiedlungen im unteren Zürichseebecken. In *Zürich-Parkhaus Opéra Eine neolithische Feuchtbodenfundstelle Band 3: Naturwissenschaftliche Analysen und Synthese* (Monographien der Kantonsarchäologie, Vol. 3). Zürich: Zürich & Egg: FO-Publishing. 11-29.
- Goldsmid, J. M. (2005). Chap. 14. Zoonotic infections: an overview. In *Primer of Tropical Medicine*. Goldsmid JM & Leggat PA. p. 14.1 - 14.14.
- Golvan, Y.-J. (1962). Le phylum des Acanthocephala. (Quatrième note). La classe des Archiacanthocephala (A. Meyer 1931). *Annales de Parasitologie*, 37(1–2), 1–72.
- Golvan, Y.-J. (1994). Nomenclature of the Acanthocephala. *Research and Reviews in Parasitology*, 54(3), 135–205.
- Gonçalves, M. L. C., Araújo, A., Duarte, R., da Silva, J. P., Reinhard, K., Bouchet, F., & Ferreira, L. F. (2002). Detection of *Giardia duodenalis* antigen in coprolites using a commercially available enzyme-linked immunosorbent assay. *Transactions of The Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 96(6), 640–643. [https://doi.org/10.1016/S0035-9203\(02\)90337-8](https://doi.org/10.1016/S0035-9203(02)90337-8)
- Gonçalves, M. L. C., Araújo, A., & Ferreira, L. F. (2003). Human intestinal parasites in the past: new findings and a review. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 98, 103–118.
- Goude, G. (2007). *Etude des modes de subsistance de populations néolithiques (VIe-IVe millénaires av. J. -C.) dans le nord-ouest de la Méditerranée: approche par l'utilisation des isotopes stables (13C et 15N) du collagène* (Thèse de Doctorat) Université de Bordeaux 1. pp. 417. <http://www.theses.fr/2007BOR13369>
- Guernier, V., Hochberg, M. E., & Guégan, J.-F. (2004). Ecology Drives the Worldwide Distribution of Human Diseases. *PLOS Biology*, 2(6), 740–746. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020141>
- Guilaine, J. (2002). *Matériaux, productions, circulations du Néolithique à l'Âge du bronze*. Errance. Paris. pp. 252.

~H~

- Hachem, L., Bedault, L., & Leduc, C. (2017). La faune du Néolithique moyen de Passel. In Passel «le Vivier»: Une enceinte du Néolithique moyen II (Vol. 1, pp. 352–385). INRAP.
- Hidalgo-Argüello, M. R., Baños, N. D., Grandes, J. F., & Marcos, E. P. (2003). Parasitological analysis of Leonese royalty from Collegiate-Basilica of St. Isidoro, León (Spain): helminths, protozoa, and mites. *Journal of Parasitology*, 89(4), 738–744.
- Hoberg, E. P., & Brooks, D. R. (2015). Evolution in action: climate change, biodiversity dynamics and emerging infectious disease. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1665), 20130553–20130553. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0553>
- Hoberg, Eric P. (2006). Phylogeny of *Taenia*: species definitions and origins of human parasites. *Parasitology International*, 55, 23–30.
- Hoberg, Eric P., Alkire, N. L., Queiroz, A. D., & Jones, A. (2001). Out of Africa: origins of the *Taenia* tapeworms in humans. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1469), 781–787.
- Hoberg, Eric P., & Brooks, D. R. (2008). A macroevolutionary mosaic: episodic host-switching, geographical colonization and diversification in complex host–parasite systems. *Journal of Biogeography*, 35(9), 1533–1550. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01951.x>
- Hofmann, D., Ebersbach, R., Doppler, T., & Whittle, A. (2016). The Life and Times of the House: Multi-Scalar Perspectives on Settlement from the Neolithic of the Northern Alpine Foreland. *European Journal of Archaeology*, 19(4), 596–630. <https://doi.org/10.1080/14619571.2016.1147317>
- Honegger, M. (2005). Les villages littoraux du Néolithique: égalité et autarcie ou complémentarité et mise en réseau? WES'04 – Wetland Economies and Societies. Proceedings of the International Conference in Zurich, *Collectio Archaeologica* 3, 185–194.
- Horwitz, L. K., & Smith, P. (2000). The contribution of animal domestication to the spread of zoonoses: A case study from the southern levant. *Anthropozoologica*, 31, 77–84.
- Hotez, P. J., Bundy, D. A. P., Beegle, K., Brooker, S., Drake, L., de Silva, N., ... Savioli, L. (2006). Helminth Infections: Soil-transmitted Helminth Infections and Schistosomiasis. In: *Disease Control Priorities in Developing Countries*. D. T. Jamison, J. G. Breman, A. R. Measham, G. Alleyne, M. Claeson, D. B. Evans, ... P. Musgrove (Eds.) 2nd ed. World Bank. Washington (DC). 467–482. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK11748/>
- Huber, R., & Schaeren, G. (2009). Zum Stand der Pfahlbauforschung im Kanton Zug. *Tugium*, 25, 111–140.
- Huffman, J. E., & Fried, B. (1990). Echinostoma and Echinostomiasis. In *Advances in Parasitology* (Vol. 29). Elsevier. Paris. 215–269. [https://doi.org/10.1016/S0065-308X\(08\)60107-4](https://doi.org/10.1016/S0065-308X(08)60107-4)

- Hunt, A. P., Milàn, J., Lucas, S. G., & Spielmann, J. A. (2012). Vertebrate coprolites. *New Mexico Museum of Natural History & Science*, (57), 1-21.
- Hüster-Plogmann, H., & Leuzinger, U. (1995). Fischerei und Fischreste in der jungsteinzeitlichen Seeufersiedlung in Arbon (TG). *Archäologie Der Schweiz*, 18(3), 109–117.
- Hüster-Plogmann, Heide, & Häberle, S. (2017). Archäozoologische schlämmrest aus den schichten 13 und 14. In *Zürich-Parkhaus Opéra Eine neolithische Feuchtbodenfundstelle Band 3: Naturwissenschaftliche Analysen und Synthese* (Monographien der Kantonsarchäologie, Vol. 3). Zürich: Zürich & Egg: FO-Publishing. 127-144.

~I~

- Iniguez, A. M., Reinhard, K., Gonçalves, M. L. C., Ferreira, L. F., Araújo, A., & Vicente, A. C. P. (2006). SL1 RNA gene recovery from *Enterobius vermicularis* ancient DNA in pre-Columbian human coprolites. *International Journal for Parasitology*, 36(13), 1419–1425.
- Ismail-Meyer, K., & Rentzel, P. (2017). Paludal Settings (Wetland Archaeology). In A. S. Gilbert (Ed.), *Encyclopedia of Geoarchaeology*. 628–644. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4409-0_158

~J~

- Jacomet, Stefanie, Ebersbach, R., Akeret, Ö., Antolín, F., Baum, T., Bogaard, A., ... others. (2016). On-site data cast doubts on the hypothesis of shifting cultivation in the late Neolithic (c. 4300–2400 cal. BC): Landscape management as an alternative paradigm. *The Holocene*, 1-17.
- Jacomet, Stephanie, Leuzinger, U., & Schibler, J. (2004). *Die jungsteinzeitliche Seeufersiedlung Arbon, Bleiche 3: Umwelt und Wirtschaft* (Vol. 12). Amt für Archäologie. Frauenlind. pp. 464.
- Jeunesse, C. (2010). Changements sociaux et signification de la chasse dans les sociétés du Néolithique circumalpin. Une hypothèse alternative au déterminisme écologique. In *Vernetzungen: Aspekte siedlungsarchäologischer Forschung; Festschrift für Helmut Schlichtherle zum 60. Geburtstag*. Lavori Verlag. Freiburg im Breisgau. 127–139.
- Jimenez, J. A., Rodriguez, S., Moyano, L. M., Castillo, Y., García, H. H., & for the Cysticercosis Working Group in Peru. (2010). Differentiating *Taenia* eggs found in human stools: does Ziehl-Neelsen staining help? *Tropical Medicine & International Health*, 15(9), 1077–1081. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3156.2010.02579.x>
- Jones, A. K. (1986). Fish bone survival in the digestive systems of the pig, dog and man: some experiments. In: *Fish and archaeology: Studies in osteometry, taphonomy, seasonality and fishing methods*. British Archaeological Reports Oxford (Vol. 294). 53–61.

- Jones, B. A., Grace, D., Kock, R., Alonso, S., Rushton, J., Said, M. Y., ... Pfeiffer, D. U. (2013). Zoonosis emergence linked to agricultural intensification and environmental change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(21), 8399–8404. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208059110>
- Jones, K. E., Patel, N. G., Levy, M. A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J. L., & Daszak, P. (2008). Global trends in emerging infectious diseases. *Nature*, 451(7181), 990–993.
- Jouy-Avantin, F., Combes, C., (de), H. L., Miskovsky, J.-C., & Moné, H. (1999). Helminth Eggs in Animal Coprolites from a Middle Pleistocene Site in Europe. *The Journal of Parasitology*, 85(2), 376–379. <https://doi.org/10.2307/3285652>
- Joye, C. (2012). Les haches perforées du Néolithique final. L'exemple de Saint-Blaise/Bain des Dames (canton de Neuchâtel, Suisse): chaîne opératoire et analyse spatiale, des conclusions inédites. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 109(2), 299–310. <https://doi.org/10.3406/bspf.2012.14109>

~K~

- Kaufmann, D. J. (1996). Parasites of Sheep and Goats. In *Parasitic Infections of Domestic Animals*. Springer. Basel. 145–201. https://doi.org/10.1007/978-3-0348-7666-7_4
- Keller, F. (1854). Die keltischen Pfahlbauten in den Schweizerseen. In *Mitteilungen der Antiquarische Gesellschaft in Zürich (Bericht I)*. Vol. 1. pp. 65–100.
- Kenward, H., & Hall, A. (2008). Urban organic archaeology: an irreplaceable palaeoecological archive at risk. *World Archaeology*, 40(4), 584–596. <https://doi.org/10.1080/00438240802453286>
- Khairat, R., Ball, M., Chang, C.-C. H., Bianucci, R., Nerlich, A. G., Trautmann, M., ... Pusch, C. M. (2013). First insights into the metagenome of Egyptian mummies using next-generation sequencing. *Journal of Applied Genetics*, 54(3), 309–325. <https://doi.org/10.1007/s13353-013-0145-1>
- Kittel, P., Mazurkevich, A., Dolbunova, E., Kalicki, T., Kulkova, M., Pawlowski, D., ... Zaytseva, G. I. (2016). Evolution of lake basins in the Serteya region (Western Russia) in the context of neolithic settlement's development. *Paleolimnology of Northern Eurasia. Experience, Methodology, Current Status: Proceedings of the International Conference*, Yakutsk, 4. 13–16.
- Kovarovic, K., Aiello, L. C., Cardini, A., & Lockwood, C. A. (2011). Discriminant function analyses in archaeology: are classification rates too good to be true? *Journal of Archaeological Science*, 38(11), 3006–3018.
- Kühn, M., Maier, U., Herbig, C., Ismail-Meyer, K., Le Bailly, M., & Wick, L. (2013). Methods for the examination of cattle, sheep and goat dung in prehistoric wetland settlements with examples of the sites Alleshäusen-Täschewiesen and Alleshäusen-Grundwiesen (around cal 2900 BC) at Lake Federsee, south-west Germany. *Environmental Archaeology*, 18(1), 43–57. <https://doi.org/10.1179/1461410313Z.00000000017>

Kulkova, M. A., Mazurkevich, A. N., & Dolukhanov, P. M. (2001). Chronology and Palaeoclimate of Prehistoric Sites in Western Dvina-Lovat' Area of North-western Russia. *Geochronometria*, 20, 87–94.

~L~

- Lafferty, K. D. (2009). The ecology of climate change and infectious diseases. *Ecology*, 90(4), 888–900. <https://doi.org/10.1890/08-0079.1>
- Lamberton, P. H. L., & Jourdan, P. M. (2015). Human Ascariasis: Diagnostics Update. *Current Tropical Medicine Reports*, 2(4), 189–200. <https://doi.org/10.1007/s40475-015-0064-9>
- Larson, G., & Fuller, D. Q. (2014). The evolution of animal domestication. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 115–136.
- Lauer, F., Prost, K., Gerlach, R., Pätzold, S., Wolf, M., Urmersbach, S., ... Amelung, W. (2014). Organic Fertilization and Sufficient Nutrient Status in Prehistoric Agriculture? – Indications from Multi-Proxy Analyses of Archaeological Topsoil Relicts. *PLOS ONE*, 9(9), 1-19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106244>
- Le Bailly, M., Leuzinger, U., & Bouchet, F. (2003). Diocotophymidae Eggs in Coprolites From Neolithic Site of Arbon–Bleiche 3 (Switzerland). *Journal of Parasitology*, 89(5), 1073–1076. <https://doi.org/10.1645/GE-3202RN>
- Le Bailly, Matthieu. (2005). *Evolution de la relation hôte/parasite dans le système lacustre nord alpins au Néolithique (3900-2900 BC), et nouvelles données dans la détection des paléoantigènes de Protozoa* (Thèse de doctorat). Université de Reims Champagne-Ardenne, S.n., France. pp. 291.
- Le Bailly, Matthieu, & Bouchet, F. (2006a). Etude paléoparasitologique d'une première série d'échantillons provenant des niveaux de bergerie du Néolithique final (secteur NR16-21, décapage d63 à d88). In *Fouilles archéologiques de la Grande Rivoire à Sassenage (Isère), Rapport de fouille 2004-2006*. Nicod et al. 273–274.
- Le Bailly, Matthieu, & Bouchet, F. (2006b). La Paléoparasitologie. Les parasites comme marqueurs de la vie des populations anciennes. *STUDII DE PREISTORIE*, 3, 225–232.
- Le Bailly, Matthieu, & Bouchet, F. (2009). Etude paléoparasitologique d'une seconde série d'échantillons provenant des niveaux de bergerie du Néolithique (secteur NR16-21, décapage d92 à d122). In *Fouilles archéologiques de la Grande Rivoire à Sassenage (Isère), Rapport de fouille 2007-2009*. Nicod et al. 361–362.
- Le Bailly, Matthieu, & Bouchet, F. (2010). Ancient microcoeliosis: Occurrence, distribution and migration. *Acta Tropica*, 115(3), 175–180. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2010.03.004>
- Le Bailly, Matthieu, Landolt, M., Mauchamp, L., & Dufour, B. (2014). Intestinal Parasites in First World War German Soldiers from “Kilianstollen”, Carspach, France. *PLOS ONE*, 9(10), 1–6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109543>
- Le Bailly, Matthieu, Leuzinger, U., Schlichtherle, H., & Bouchet, F. (2005). Diphyllbothrium: Neolithic Parasite? *Journal of Parasitology*, 91(4), 957–959. <https://doi.org/10.1645/GE-3456RN.1>

- Le Bailly, Matthieu, Leuzinger, U., Schlichtherle, H., & Bouchet, F. (2007). «Crise économique» au Néolithique à la transition Pfyn-Horgen (3400 BC): contribution de la paléoparasitologie. *Anthropozoologica*, 42(2), 175–185.
- Le Bailly, Matthieu, Maicher, C., & Dufour, B. (2016). Archaeological occurrences and historical review of the human amoeba, *Entamoeba histolytica*, over the past 6000 years. *Infection, Genetics and Evolution*, 42, 34–40. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2016.04.030>
- Le Bailly, Matthieu, Maicher, C., & Dufour, B. (2017). La paléoparasitologie. Mieux comprendre la vie de nos ancêtres grâce à leurs parasites. *Les Nouvelles de l'archéologie*, 148, 45–49.
- Ledger, M. L., Anastasiou, E., Shillito, L.-M., Mackay, H., Bull, I. D., Haddow, S. D., Knusel, C. J., Mitchell, P. D. (2019). Parasite infection at the early farming community of Çatalhöyük. *Antiquity*, 1–15. <https://doi.org/10.15184/aqy.2019.61>
- Leles, D., Gardner, S. L., Reinhard, K., Iñiguez, A., & Araujo, A. (2012). Are *Ascaris lumbricoides* and *Ascaris suum* a single species. *Parasit Vectors*, 5(1), 42.
- Li, G., Liu, C., Li, F., Zhou, M., Liu, X., & Niu, Y. (2010). Fatal Bilateral Diectophymatosis. *Journal of Parasitology*, 96(6), 1152–1154. <https://doi.org/10.1645/GE-2132.1>
- López i Bultó, J. O. (2015). *Processos d'obtenció, transformació i ús de la fusta en l'assentament neolític antic de la Draga (5320-4800 cal BC)*. (Thèse de Doctorat) Universitat Autònoma de Barcelona. pp. 597.
- Loreille, O., & Bouchet, F. (2003). Evolution of ascariasis in humans and pigs: a multi-disciplinary approach. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 98, 39–46.

~M~

- Macpherson, C. N. L. (2005). Human behaviour and the epidemiology of parasitic zoonoses. *International Journal for Parasitology*, 35(11–12), 1319–1331. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2005.06.004>
- Magny, M. (2004). Holocene climate variability as reflected by mid-European lake-level fluctuations and its probable impact on prehistoric human settlements. *Quaternary International*, 113(1), 65–79. [https://doi.org/10.1016/S1040-6182\(03\)00080-6](https://doi.org/10.1016/S1040-6182(03)00080-6)
- Magny, M., Leuzinger, U., Bortenschlager, S., & Haas, J. N. (2006). Tripartite climate reversal in Central Europe 5600–5300 years ago. *Quaternary Research*, 65(1), 3–19. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2005.06.009>
- Maicher, C., Bleicher, N., & Le Bailly, M. (2019). Spatializing data in paleoparasitology: Application to the study of the Neolithic lakeside settlement of Zürich-Parkhaus-Opéra, Switzerland: *The Holocene*, 1–8. <https://doi.org/10.1177/0959683619838046>
- Maicher, C., Hoffmann, A., Côté, N. M., Palomo, A., Saña Seguí, M., & Le Bailly, M. (2017). Paleoparasitological investigations on the Neolithic lakeside settlement of La Draga (Lake Banyoles, Spain). *The Holocene*, 27(11), 1659–1668. <https://doi.org/10.1177/0959683617702236>

- Maicher, C., & Le Bailly, M. (2017). Etude paléoparasitologique d'une troisième série d'échantillons provenant des niveaux Mésolithique et Néolithique (secteur NR16-21, décapage d127 à d150). In *Fouille archéologique de la Grande Rivoire à Sassenage (Isère) : rapport de fouille 2015-2017 (opération programmée pluriannuelle 2015-2017)*. Nocod et al.
- Maigrot, Y. (2014). Bone tools from Neolithic settlement Serteya II (Smolensk region, Russia). In: *Archaeology of lake settlements IV-II mill. BC*. Mazurkevich A., Polkovnikova M. & Dolbunova E. (ed.) Saint-Petersbourg. 214–220.
- Makarikov, A., & Tkach, V. (2013). Two new species of Hymenolepis (Cestoda: Hymenolepididae) from Spalacidae and Muridae (Rodentia) from eastern Palearctic. *Acta Parasitologica*, 58(1), 37–49. <https://doi.org/10.2478/s11686-013-0115-0>
- Manning, K., Timpson, A., Shennan, S., & Crema, E. (2015). Size Reduction in Early European Domestic Cattle Relates to Intensification of Neolithic Herding Strategies. *PLOS ONE*, 10(12), 1-19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141873>
- Marchand, G. (2014). *Préhistoire Atlantique, fonctionnement et évolution des sociétés du Paléolithique au Néolithique*. Errance ed. Paris. pp. 520. <http://journals.openedition.org/rao/3195>
- Marti-Grädel, E., Deschler-Erb, S., Hüster-Plogmann, H., & Schibler, J. (2004). Early Evidence of Economic Specialization or Social Differentiation: a Case Study from the Neolithic Lake Shore Settlement 'Arbon-Bleiche 3' (Switzerland). In *Behaviour Behind Bones: The Zooarchaeology of Ritual, Religion, Status and Identity* (Oxbow Books, Vol. 1). Oxford; Havertown: Van Neer Wim, Ervynck Anton, and O'Day Sharyn Jones. 164–176.
- Martín-Closas, C., & Gomez, B. (2004). Taphonomie des plantes et interprétations paléoécologiques. Une synthèse. *Geobios*, 37(1), 65–88.
- Mas-Coma, S., Valero, M. A., & Bargues, M. D. (2008). Effects of climate change on animal and zoonotic helminthiasis. *Review of Scientific Technics*, 27(2), 443–452.
- Mas-Coma, S., Valero, M. A., & Bargues, M. D. (2009a). Chapter 2: Fasciola, Lymnaeids and Human Fascioliasis, with a Global Overview on Disease Transmission, Epidemiology, Evolutionary Genetics, Molecular Epidemiology and Control. In: *Advances in Parasitology*. Vol. 69. Elsevier. Paris. 41–146.
- Mas-Coma, S., Valero, M. A., & Bargues, M. D. (2009b). Climate change effects on trematodiasis, with emphasis on zoonotic fascioliasis and schistosomiasis. *Veterinary Parasitology*, 163(4), 264–280. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2009.03.024>
- Mathison, B. A., Bishop, H. S., Sanborn, C. R., dos Santos Souza, S., & Bradbury, R. (2016). *Macracanthorhynchus ingens* infection in an 18-month-old child in Florida: a case report and review of acanthocephaliasis in humans. *Clinical Infectious Diseases*, 63(10), 1357–1359.
- Maute-Wolf, M., Quinn, D. S., Winiger, A., Wolf, C., & Burri, E. M. E. (2002). La station littorale de Concise (VD) : premiers résultats deux ans après la fin des fouilles. *Archäologie Schweiz*, 25(4), 2–15.
- Mayewski, P. A., Rohling, E. E., Curt Stager, J., Karlén, W., Maasch, K. A., David Meecker, L., ... Steig, E. J. (2004). Holocene climate variability. *Quaternary Research*, 62(3), 243–255. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2004.07.001>

- Mazurkevich, A., Dolbunova, E., Zaitseva, G., & Kulkova, M. (2018). Chronological timeframes of cultural changes in the Dnepr-Dvina region (7th to 3rd millennium BC). *Documenta Praehistorica*, 44, 162–175. <https://doi.org/10.4312/dp.44.10>
- Mazurkevich, A. N., Korotkevich, B. N., Dolukhanov, P. M., Shukurov, A. M., Arslanov, Kh. A., Savel'eva, L. A., ... Zaitseva, G. I. (2009). Climate, subsistence and human movements in the Western Dvina – Lovat River Basins. *Quaternary International*, 203(1–2), 52–66. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2008.04.023>
- McCarthy, J., & Moore, T. A. (2000). Emerging helminth zoonoses. *International Journal for Parasitology*, 30(12–13), 1351–1359. [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(00\)00122-3](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(00)00122-3)
- McMichael, A., Confalonieri, U. E. C., & Brijnath, B. (2012). Environment, Climate change, Social factors and the implications for controlling infectious diseases of poverty. In: *Global Report for Research on Infectious Diseases of Poverty*. World Health Organization (WHO Press). 45-65. <https://openresearch-repository.anu.edu.au/handle/1885/25247>
- McMichael, A. J., Woodruff, R. E., & Hales, S. (2006). Climate change and human health: present and future risks. *The Lancet*, 367(9513), 859–869.
- Measures, L. N. (2008). Diotrophmatosis. In W. M. Samuel, M. J. Pybus, & A. A. Kocan (Eds.), *Parasitic Diseases of Wild Mammals*. 2nd ed. Iowa State University Press. 357–364.
- Méniel, P., Arbogast, R. M., & Lepetz, S. (2005). Les animaux dans les pratiques funéraires et religieuses. In *Animaux, environnements et sociétés*. Horard-Herbin M.-P. et Vigne J.-D. (dir). Errance. Paris. 131–150.
- Menotti, F. (2001). The Pfahlbauproblem and the History of Lake-Dwelling Research in the Alps. *Oxford Journal of Archaeology*, 20(4), 319–328.
- Menotti, F. (2004). *Living on the Lake in Prehistoric Europe: 150 Years of Lake-Dwelling Research*. Routledge. pp. 305.
- Menotti, F. (2009). Climate variations in the Circum-Alpine region and their influence on Neolithic-Bronze Age lacustrine communities displacement and/or cultural adaptation. *Documenta Praehistorica*, 36(0), 61-66. <https://doi.org/10.4312/dp.36.3>
- Mitchell, P. D. (2013). The origins of human parasites: Exploring the evidence for endoparasitism throughout human evolution. *International Journal of Paleopathology*, 3(3), 191–198. <https://doi.org/10.1016/j.ijpp.2013.08.003>
- Mitchell, P. D. (2016). Assessing the Impact of Sanitation upon Health in Early Human Populations from Hunter-gatherers to Ancient Civilisations, Using Theoretical Modelling. In: *Sanitation, Latrines and Intestinal Parasites in Past Populations*. P. Mitchell. Taylor & Francis, Routledge. London. 5–17.
- Morales Hidalgo, J. I., Fontanals Torroja, M., Oms Arias, F. X., & Vergès Bosch, J. M. (2010). La chronologie du Néolithique ancien cardial du nord-est de la péninsule Ibérique. Datations, problématique et méthodologie. *L'Anthropologie*, 114(4), 427–444. <https://doi.org/10.1016/j.anthro.2010.07.004>
- Morand, S. (2015). Diversity and Origins of Human Infectious Diseases. In *Basics in Human Evolution*. Elsevier. pp. 405–414.
- Morrow, J. J., Larsen, A. S., Piombino-Mascalì, D., Jankauskas, R., Kozakaitė, J., Araújo, A., & Reinhard, K. J. (2014). Taphonomic considerations of a whipworm infection in a

mummy from the Dominican Church of the Holy Spirit, Vilnius, Lithuania. *International Journal of Paleopathology*, 7, 83–87. <https://doi.org/10.1016/j.ijpp.2014.08.001>

- Morrow, J. J., Newby, J., Piombino-Mascalì, D., & Reinhard, K. J. (2016). Taphonomic considerations for the analysis of parasites in archaeological materials. *International Journal of Paleopathology*, 13, 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.ijpp.2016.01.005>
- Morse, S. S. (2001). Factors in the Emergence of Infectious Diseases. In A. T. Price-Smith (Ed.), *Plagues and Politics: Infectious Disease and International Policy*. pp. 8–26. https://doi.org/10.1057/9780230524248_2

~N~

- Nezamabadi, M., Aali, A., Stöllner, Th., Mashkour, M., & Le Bailly, M. (2013). Paleoparasitological analysis of samples from the Chehrabad salt mine (Northwestern Iran). *International Journal of Paleopathology*, 3(3), 229–233. <https://doi.org/10.1016/j.ijpp.2013.03.003>
- Nicholas, G. P. (2013). Towards an Anthropology of Wetland Archaeology. In *The Oxford Handbook of Wetland Archaeology*. Oxford University Press. pp. 761–778. doi:10.1093/oxfordhb/9780199573493.001.0001/oxfordhb-9780199573493-e-46.
- Nozais, J. P. (1998). Maladies parasitaires et péril fécal: les maladies dues aux helminthes. *Bull Soc Path Ex*, 91, 416–422.
- Nozais, J.-P., Datry, A., & Danis, M. (1996). *Traité de parasitologie médicale*. Paris, France: Pradel. pp. 817.

~O~

- Oeggl, K., Kofler, W., Schmidl, A., Dickson, J. H., Egarter-Vigl, E., & Gaber, O. (2007). The reconstruction of the last itinerary of “Ötzi”, the Neolithic Iceman, by pollen analyses from sequentially sampled gut extracts. *Quaternary Science Reviews*, 26(7), 853–861. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2006.12.007>
- Oppliger, J. (2012). Poissons. In: *La station lacustre de Concise 4. La faune du Néolithique moyen : Analyse des modes d’exploitation des ressources animales et contribution à l’interprétation de l’espace villageois*. P. Chiquet. Cahiers d’archéologie romande (Vol. 4). Lausanne. 144–147.

~P~

- Palomo, A., Piqué, R., Terradas, X., Bosch, À., Buxó, R., Chinchilla, J., ... Tarrús, J. (2014). Prehistoric Occupation of Banyoles Lakeshore: Results of Recent Excavations at La

- Draga Site, Girona, Spain. *Journal of Wetland Archaeology*, 14(1), 58–73. <https://doi.org/10.1179/1473297114Z.00000000010>
- Palomo, A., Piqué, R., Terradas-Batlle, X., López, O., Clemente-Conte, I., & Gibaja, J. F. (2013). Woodworking technology in the Early Neolithic site of La Draga (Banyoles, Spain). *Regards Croisés Sur Les Outils Liés Au Travail Des Végétaux*. Presented at the XXXIIIe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, Antibes. Retrieved from <http://digital.csic.es/handle/10261/101237>
- Patz, J. A., Campbell-Lendrum, D., Holloway, T., & Foley, J. A. (2005). Impact of regional climate change on human health. *Nature*, 438(7066), 310–317. <https://doi.org/10.1038/nature04188>
- Pavlovsky, E. N. (1966). Primary and secondary factors effecting the formation of natural nidi of transmissible and other diseases. In A. Corradetti (Ed.), *Proceedings of the First International Congress of Parasitology*. 146–147. <https://doi.org/10.1016/B978-1-4832-2913-3.50135-0>
- Pedrassani, D., Hoppe, E. G. L., Avancini, N., & do Nascimento, A. A. (2009). Morphology of eggs of *Diectophyme renale* Goeze, 1782 (Nematoda: Diectophymatidae) and influences of temperature on development of first-stage larvae in the eggs. *Rev. Bras. Parasitol. Vet.*, 18(1), 15–19. <https://doi.org/10.4322/rbpv.01801003>
- Perrin, T., Manen, C., Valdeyron, N., & Guilaine, J. (2018). Beyond the sea... The Neolithic transition in the southwest of France. *Quaternary International*, 470, 318–332. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.05.027>
- Perry, G. H. (2014). Parasites and human evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 23(6), 218–228. <https://doi.org/10.1002/evan.21427>
- Pétrequin, P. (1997). *Les Sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-Lacs et de Chalain (Jura): 3200-2900 av. J.-C.* Les Editions de la MSH (Vol. 2). P. Pétrequin. pp. 443.
- Pétrequin, P. (2005). Habitats lacustres néolithiques et perception du temps. *Bulletin de La Société Préhistorique Française*, 102(4), 789–802.
- Pétrequin, P., & Arbogast, R.-M. (1998). Approvisionnement carné et équilibres agropastoraux : l'exemple des communautés lacustres du Néolithique final de Chalain "Station 3" (Jura, France). *Anthropozoologica*, 25–26, 391–398.
- Pétrequin, P., Magny, M., & Bailly, M. (2005). Habitat lacustre, densité de population et climat. L'exemple du Jura français. *Wetland Economies and Societies. Proceedings of the International Conference in Zurich*, 3, Zurich: Chronos. 143–168.
- Pétrequin, P., & Pétrequin, A.-M. (2000). *Chalain 2000 : Quatre millénaires d'habitat lacustre mis en question*. Unpublished report, Laboratoire de Chrono-Ecologie. Unité de Formation de la Recherche (UFR) des Sciences et le Centre de Recherche Archéologique de la Vallée de l'Ain. Besançon. pp. 305.
- Piqué, R., Palomo, A., Terradas, X., Tarrús, J., Buxó, R., Bosch, À., ... Saña, M. (2015). Characterizing prehistoric archery: technical and functional analyses of the Neolithic bows from La Draga (NE Iberian Peninsula). *Journal of Archaeological Science*, 55, 166–173. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2015.01.005>
- Pizzi, T., & Schenone, H. (1954). Hallazgo de huevos de *Trichuris trichiura* en contenido intestinal de un cuerpo arqueológico incaico. *Boletín Chileno de Parasitología*, 9(3), 73–75.

- Pohl, H. (2016). *Bericht zur unterwasserarchäologischen Grabung Weyregg II / Attersee 2016* (Unterwasserarchäologische Grabung Weyregg II, Attersee 2016 No. 50329.16.01. Oberösterreich: Kuratorium Pfahlbauten, Site Management Oberösterreich. 1-27.
- Polley, L., & Thompson, R. A. (2009). Parasite zoonoses and climate change: molecular tools for tracking shifting boundaries. *Trends in Parasitology*, 25(6), 285–291.

~R~

- Radomyos, P., Chobchuanom, A., & Tungtrongchitr, A. (1989). Intestinal perforation due to *Macracanthorhynchus hirudinaceus* infection in Thailand. *Tropical Medicine and Parasitology: Official Organ of Deutsche Tropenmedizinische Gesellschaft and of Deutsche Gesellschaft Fur Technische Zusammenarbeit (GTZ)*, 40(4), 476–477.
- Rapsch, C., Schweizer, G., Grimm, F., Kohler, L., Bauer, C., Deplazes, P., ... Torgerson, P. R. (2006). Estimating the true prevalence of *Fasciola hepatica* in cattle slaughtered in Switzerland in the absence of an absolute diagnostic test. *International Journal for Parasitology*, 36(10–11), 1153–1158. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2006.06.001>
- Reinhard, K. (2017). Reestablishing rigor in archaeological parasitology. *International Journal of Paleopathology*, 19, 124–134. <https://doi.org/10.1016/j.ijpp.2017.06.002>
- Reinhard, K. J., Ambler, J. R., & Szuter, C. R. (2007). Hunter-gatherer use of small animal food resources: coprolite evidence. *International Journal of Osteoarchaeology*, 17(4), 416–428. <https://doi.org/10.1002/oa.883>
- Reinhard, Karl J. (1992). Parasitology as an Interpretive Tool in Archaeology. *American Antiquity*, 57(02), 231–245. <https://doi.org/10.2307/280729>
- Reinhard, K.J., Ferreira, L. F., Bouchet, F., Sianto, L., Dutra, J. M. F., Iniguez, A., ... Araújo, A. (2013). Food, parasites, and epidemiological transitions: A broad perspective. *International Journal of Paleopathology*, 3(3), 150–157. <https://doi.org/10.1016/j.ijpp.2013.05.003>
- Revelles, J., Burjachs, F., Morera, N., Barceló, J. A., Berrocal, A., López-Bultó, O., ... Terradas, X. (2017). Use of space and site formation processes in a Neolithic lakeside settlement. Pollen and non-pollen palynomorphs spatial analysis in La Draga (Banyoles, NE Iberia). *Journal of Archaeological Science*, 81, 101–115. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2017.04.001>
- Revelles, Jordi. (2017). *Mid-Holocene vegetation history, climate change and Neolithic landscape transformation. Archaeopalynology in La Draga and Lake Banyoles (NE Iberian Peninsula)* (Thèse de Doctorat). Universitat Autònoma de Barcelona. pp. 357.
- Richardson, D. J. (2014). Acanthocephala of the Raccoon (*Procyon lotor*) with a Faunal Review of *Macracanthorhynchus ingens* (Archiacanthocephala: Oligacanthorhynchidae). *Comparative Parasitology*, 81(1), 44–52. <https://doi.org/10.1654/4672.1>
- Rieu, E., Recca, A., Bénet, J. J., Saana, M., Dorchies, P., & Guillot, J. (2007). Reliability of coprological diagnosis of *Paramphistomum* sp. infection in cows. *Veterinary Parasitology*, 146(3–4), 249–253. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2007.02.033>
- Roberts, L., & Janovy, J. (2009). *Foundations of Parasitology* (8th ed.). McGraw-Hill Higher Education. pp. 720.

- Robertson, I. D., Irwin, P. J., Lymbery, A. J., & Thompson, R. C. A. (2000). The role of companion animals in the emergence of parasitic zoonoses. *International Journal for Parasitology*, 30(12), 1369–1377.
- Rollo, F., Ubaldi, M., Ermini, L., & Marota, I. (2002). Ötzi's last meals: DNA analysis of the intestinal content of the Neolithic glacier mummy from the Alps. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20), 12594–12599. <https://doi.org/10.1073/pnas.192184599>
- Rosenthal, B. M. (2009). How has agriculture influenced the geography and genetics of animal parasites? *Trends in Parasitology*, 25(2), 67–70. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2008.10.004>
- Ruffer, M. A. (1910). Note on the presence of “Bilharzia Haematobia” in Egyptian mummies of the twentieth dynasty [1250-1000 BC]. *British Medical Journal*, 1(2557), 16.
- Ruoff, U. (2004). Lake-dwelling studies in Switzerland since “Meilen 1854”. In *Living on the Lake in Prehistoric Europe: 150 Years of Lake-Dwelling Research*. Routledge. 9–22.
- Ruttkey, E., Cichocki, O., Pernicka, E., & Pucher, E. (2004). Préhistorique lacustrine villages on the Austrian lakes. Past and recent research developments. In *Living on the Lake in Prehistoric Europe: 150 Years of Lake-Dwelling Research*. Routledge. 50–67.

~S~

- Saña, Maria. (2011). La gestió dels recursos animals. In *Monografies Del CASC: Vol. 9. El poblat lacustre del Neolític antic de la Draga. Excavacions 2000–2005* (Museu d'Arqueologia de Catalunya. Girona: A. Bosch, J. Chinchilla, J. Tarrús (Eds.)). 177–212.
- Saña, María, Bogdanovic, I., & Navarrete, V. (2014). Taphonomic evaluation of the degree of historical representation of the archaeological bone samples in anaerobic versus aerobic environments: The Neolithic site of La Draga (Banyoles, Spain). *Quaternary International*, 330, 72–87. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.09.016>
- Savinetsky, A. B., & Khrustalev, A. V. (2013). Paleoparasitological investigations in Mongolia, Middle Asia and Russia. *International Journal of Paleopathology*, 3(3), 176–181. <https://doi.org/10.1016/j.ijpp.2013.09.004>
- Schibler, J., Elsner, J., & Schlumbaum, A. (2014). Incorporation of aurochs into a cattle herd in Neolithic Europe: single event or breeding? *Scientific Reports*, 4, 1–6. <https://doi.org/10.1038/srep05798>
- Schibler, J., & Schäfer, M. (2017). Von Hand aufgelesene Tierknochen. In *Zürich-Parkhaus Opéra Eine neolithische Feuchtbodenfundstelle Band 3: Naturwissenschaftliche Analysen und Synthese* (Monographien der Kantonsarchäologie, Vol. 3). Zürich: Zürich & Egg: FO-Publishing. 92-127.
- Schlichtherle, H. (2011). Die Ausgrabungen in der endneolithischen Moorsiedlung Bad Buchau-Torwiesen II. In *Die endneolithische Moorsiedlung Bad Buchau-Torwiesen II am Federsee. Band 1: Naturwissenschaftliche Untersuchungen* (Janus-Verlag, Vol. 1, pp. 11–28). Regierungspräsidium Stuttgart, Landesamt für Denkmalpflege (Eds.).

- Schlichtherle, H., Hafner, A. (2013). Les villages préhistoriques des bords des lacs circumalpains entre le Ve et le IVe millénaire av. J.-C. In: *Les hommes préhistoriques et les Alpes*. Borrello M. A. Archaeopress Oxford (Vol. 2476). 69–84.
- Schmidt, R. (1982). *Pollen und Großreste aus der neolithischen Station Weyregg I am Attersee, Oberösterreich*. No. 21. 157–170.
- Semenza, J. C., & Menne, B. (2009). Climate change and infectious diseases in Europe. *The Lancet Infectious Diseases*, 9(6), 365–375.
- Sené, G. (1997). Les coprolithes du Néolithique final de Clairvaux-les-lacs et de Chalain. In: *Les Sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-Lacs et de Chalain (Jura): 3200-2900 av. J.-C.* P. Pétrequin. Les Editions de la MSH (Vol. 2). 747–756.
- Shaw, D. J., Grenfell, B. T., & Dobson, A. P. (1998). Patterns of macroparasite aggregation in wildlife host populations. *Parasitology*, 117(6), 597–610.
- Sianto, L., Chame, M., Silva, C. S. P., Gonçalves, M. L. C., Reinhard, K., Fugassa, M., & Araújo, A. (2009). Animal helminths in human archaeological remains: a review of zoonoses in the past. *Revista Do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 51(3), 119–130. <https://doi.org/10.1590/S0036-46652009000300001>
- Sianto, L., Reinhard, K. J., Chame, M., Mendonça, S., Gonçalves, M. L. C., Fernandes, A., ... Araujo, A. (2005). The Finding of Echinostoma (Trematoda: Digenea) and Hookworm Eggs in Coprolites Collected From a Brazilian Mummified Body Dated 600–1,200 Years Before Present. *The Journal of Parasitology*, 91(4), 972–975.
- Skuce, P. J., Morgan, E. R., Dijk, J. van, & Mitchell, M. (2013). Animal health aspects of adaptation to climate change: beating the heat and parasites in a warming Europe. *Animal*, 7(2), 333–345. <https://doi.org/10.1017/S175173111300075X>
- Slepchenko, S., & Reinhard, K. (2018). Paleoparasitology and pathoecology in Russia: Investigations and perspectives. *International Journal of Paleopathology*, 22, 39–44. <https://doi.org/10.1016/j.ijpp.2018.03.005>
- Slifko, T. R., Smith, H. V., & Rose, J. B. (2000). Emerging parasite zoonoses associated with water and food. *International Journal for Parasitology*, 30(12), 1379–1393.
- Soulsby, E. J. L. (1982). *Helminths, Arthropods and Protozoa of domesticated animals*. 1982 (7th ed.). London: Baillière Tindall. pp. 809.
- Stäuble, H. (1995). Radiocarbon Dates of the Earliest Neolithic in Central Europe. *Radiocarbon*, 37(2), 227–237. <https://doi.org/10.1017/S003382220003068X>
- Steiner, B. (2017). *Aspects of archaeobotanical methodology applied to the sediments of archaeological wetland deposits* (Thèse de Doctorat) Universität Basel. pp. 230.
- Steiner, B., Akeret, Ö., Antolín, F., Brombacher, C., Vandorpe, P., & Jacomet, S. (2017). Layers rich in aquatic and wetland plants within complex anthropogenic stratigraphies and their contribution to disentangling taphonomic processes. *Vegetation History and Archaeobotany*. 1-20. <https://doi.org/10.1007/s00334-017-0613-3>
- Strona, G. (2015). Past, present and future of host–parasite co-extinctions. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 4(3), 431–441. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2015.08.007>
- Strona, G., & Fattorini, S. (2014). Parasitic worms: how many really? *International Journal for Parasitology*, 44(5), 269–272. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2014.01.002>

- Sullivan, A. P., Bird, D. W., & Perry, G. H. (2017). Human behaviour as a long-term ecological driver of non-human evolution. *Nature Ecology & Evolution*, 1(3), 0065. 1-11. <https://doi.org/10.1038/s41559-016-0065>
- Szidat, L. (1944). Über die Erhaltungsfähigkeit von Helmintheneiern in vor-und frühgeschichtlichen Moorleichen. *Zeitschrift Für Parasitenkunde*, 13(3), 265.

~T~

- Tarrús, J., Saña, M., Chinchilla, J., & Bosch, A. (2006). La Draga (Banyoles, Catalogne): Traction animale à la fin du VI^e millénaire? In *Premiers chariots, premiers araires. La diffusion de la traction animale, en Europe pendant les IV^e et III^e millénaires avant notre ère*. CNRS ed. Paris. 25–30.
- Tarrús, Josep. (2008). La Draga (Banyoles, Catalonia), an Early Neolithic Lakeside Village in Mediterranean Europe. *Catalan Historical Review*, (1), 17–33.
- Tarrús, Joseph, Chinchilla, J., & Bosch, À. (1994). La Draga (Banyoles) : un site lacustre du Néolithique ancien cardial en Catalogne. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 91(6), 449–456. <https://doi.org/10.3406/bspf.1994.9800>
- Taylor, E. L. (1955). Parasitic helminths in mediaeval remains. *Veterinary Record*, 67(12), 216–218.
- Taylor, L. H., Latham, S. M., & Woolhouse, M. E. (2001). Risk factors for human disease emergence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 356(1411), 983–989.
- Taylor, M. A., Coop, R. L., & Wall, R. (2007). *Veterinary parasitology*. Oxford; Ames, Iowa: Blackwell Pub. pp. 800.
- Thomas, J. (2003). Thoughts on the ‘Repacked’ Neolithic Revolution. *Antiquity*, 77(295), 67–74. <https://doi.org/10.1017/S0003598X00061354>
- Torchin, M., Lafferty, K., Dobson, A., McKenzie, V., & Kuris, A. (2003). Introduced species and their missing parasites. *Nature*, 421, 628–630. <https://doi.org/10.1038/nature01346>
- Tresset, A., & Vigne, J.-D. (2011). Last hunter-gatherers and first farmers of Europe. *Comptes Rendus Biologies*, 334(3), 182–189. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2010.12.010>

~V~

- Valero, M. A., Darce, N. A., Panova, M., & Mas-Coma, S. (2001a). Relationships between host species and morphometric patterns in *Fasciola hepatica* adults and eggs from the Northern Bolivian Altiplano hyperendemic region. *Veterinary Parasitology*, 102(1), 85–100.
- Valero, M. A., Panova, M., & Mas-Coma, S. (2001b). Developmental differences in the uterus of *Fasciola hepatica* between livestock liver fluke populations from Bolivian highlands and European lowlands. *Parasitology Research*, 87(4), 337–342.

- Valero, M. A., Perez-Crespo, I., Periago, M. V., Khoubbane, M., & Mas-Coma, S. (2009). Fluke egg characteristics for the diagnosis of human and animal fascioliasis by *Fasciola hepatica* and *F. gigantica*. *Acta Tropica*, *111*(2), 150–159. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2009.04.005>
- Van Cleave, H. J. V., & Ross, J. A. (1947). A Method for Reclaiming Dried Zoological Specimens. *Science*, *105*(2725), 318–318. <https://doi.org/10.1126/science.105.2725.318>
- van Geel, B., & Berglund, B. (2000). A causal link between a climatic deterioration around 850 cal BC and a subsequent rise in human population density in NW-Europe? In: Acte de colloque 5th ELDP Workshop. Terra Nostra. Pallanza. 126-130.
- VanderWaal, K., Omondi, G. P., & Obanda, V. (2014). Mixed-host aggregations and helminth parasite sharing in an East African wildlife–livestock system. *Veterinary Parasitology*, *205*(1–2), 224–232. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2014.07.015>
- Vasileiou, N. G. C., Fthenakis, G. C., & Papadopoulos, E. (2015). Dissemination of parasites by animal movements in small ruminant farms. *Veterinary Parasitology*, *213*(1), 56–60. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2015.04.031>
- Verdin, F., Ard, V., Eynaud, F., Hoffmann, A., Manen, C., Carrère, I., ... Saint-Sever, G. (2018). Nouvelles recherches sur le site de la Lède du Gurg (Grayan-et-l'Hôpital, Gironde)», Actes des 12e Rencontres Méridionales de Préhistoire Récente (Bayonne, 27 septembre-1er octobre 2016). « *Entre Deux Mers* » & *Actualité de La Recherche*, Bayonne. 209–220.
- Voelckel, J., & Cathalan, G. (1968). Human infection with *Macracanthorhynchus hirudinaceus* in Madagascar. *Medecine Tropicale*, *28*(2), 139–2.

~W~

- Wanner, H., Beer, J., Bütikofer, J., Crowley, T. J., Cubasch, U., Flückiger, J., ... Widmann, M. (2008). Mid- to Late Holocene climate change: an overview. *Quaternary Science Reviews*, *27*(19–20), 1791–1828. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.06.013>
- Weaver, H. J., Hawdon, J. M., & Hoberg, E. P. (2010). Soil-transmitted helminthiases: implications of climate change and human behavior. *Trends in Parasitology*, *26*(12), 574–581. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2010.06.009>
- Weinstein, S. B., & Lafferty, K. D. (2015). How do humans affect wildlife nematodes? *Trends in Parasitology*, *31*(5), 222–227. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2015.01.005>
- Wharton, D. A. (1983). The production and functional morphology of helminth egg-shells. *Parasitology*, *86*(04), 85–97.
- Winiger, A. (2010). Les outils en bois et en fibres végétales. In: *Le mobilier organique et lithique du Néolithique moyen*. Winiger A., Bullinger J., Burri E., Chauvière F.-X. & Maytain S. Cahiers d'archéologie romande (Vol. 119). Lausanne. 133–181.
- Wolfe, N. D., Dunavan, C. P., & Diamond, J. (2007). Origins of major human infectious diseases. *Nature*, *447*(7142), 279–283. <https://doi.org/10.1038/nature05775>

- Woolhouse, M. E. J., & Gowtage-Sequeria, S. (2005). Host Range and Emerging and Reemerging Pathogens. *Emerging Infectious Diseases*, *11*(12), 1842–1847. <https://doi.org/10.3201/eid1112.050997>
- World Health Organization. (2019). Soil-transmitted helminth infections. Retrieved June 26, 2019, from World Health Organization website: <https://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/soil-transmitted-helminth-infections>

~Y~

- Yamane, K., Suzuki, Y., Tachi, E., Li, T., Chen, X., Nakao, M., ... Okamoto, M. (2012). Recent hybridization between *Taenia asiatica* and *Taenia saginata*. *Parasitology International*, *61*(2), 351–355. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2012.01.005>

~Z~

- Zammit, J. (2005). Les conséquences écologiques de la néolithisation dans l’histoire humaine. *Bulletin de La Société Préhistorique Française*, *102*, 371–379.
- Zhong, H. L., Feng, L. B., Wang, C. X., Kang, B., & Wang, Z. Z. (1983). Human infection with *Macracanthorhynchus hirudinaceus* causing serious complications in China. *Chinese Medical Journal*. 661-668.
- Zilhão, J. (2000). From the Mesolithic to the Neolithic in the Iberian peninsula. In: *Europe’s First Farmers*. T. D. Price (Ed.) Cambridge University Press. Cambridge. 144–182. <http://ebooks.cambridge.org/ref/id/CBO9780511607851A014>

Annexes

Liste des Annexes :

- Annexe 1 : Tableau de comptage des sites étudiés au cours de la thèse (par ordre chronologique).

- Annexe 2 : Les différents morphotypes (ponctués ou réticulés) de *Capillaria* retrouvés sur les sites du corpus par microcopie (par ordre chronologique).

- Annexe 3 : Pourcentage d'échantillons positifs pour chaque taxon sur chaque site néolithique.

Annexe 1

Tableau de comptage des sites étudiés au cours de la thèse (par ordre chronologique) :

- La Draga
- Passel
- Weyregg II
- Zug-Riedmatt
- Zurich-Parkhaus-Opéra
- Serteya II

Tableau 12 : Données brutes de l'analyse paléoparasitologique sur le site de La Draga.

n° P	<i>Trichuris</i>	<i>Ascaris</i>	<i>Capillaria</i> (ponctué)	<i>Capillaria</i> (réticulé)	<i>Taeni</i> <i>a</i>	<i>Diphyllob</i> <i>othrium</i>	<i>Paramphi</i> <i>stomum</i>	<i>Macracantho</i> <i>rhynchus</i>	Carré
3	91	114	0	2	1	0	2	0	JG81 A
5	15	0	0	2	0	2	2	0	JH81 A
9	20	0	0	0	0	0	1	0	JG79 A
13	29	2	0	0	1	0	0	1	JG80 A
13	37	3	0	0	1	0	0	2	JG80 A
17	18	2	0	0	1	0	2	0	JH80 A
21	74	3	0	0	4	0	3	3	JF81 A
24	62	55	1	1	1	0	1	4	JF81
25	62	3	0	0	5	0	0	0	JF80 A
27	34	1	0	0	0	0	2	0	JF78 A
30	72	4	0	0	0	0	2	4	JF79 A
35	45	12	1	0	4	0	1	5	JF80
37	4	0	0	0	0	0	0	0	JF78
40	9	2	0	0	0	0	2	1	JH81
60	4	0	0	0	0	0	0	0	JF80
60	5	0	0	0	0	0	2	0	JF80
67	48	0	0	0	2	0	0	1	JH81
68	0	0	0	0	0	0	0	0	JH81
72	15	0	0	0	1	0	2	0	JF81
78	37	3	0	0	1	0	0	0	JE81 A
81	75	21	1	0	0	0	0	17	JE81
82	6	0	0	0	0	0	0	0	JE78 A
85	97	2	2	0	1	0	0	0	JE78
87	34	8	0	0	0	0	1	0	JE79 A
91	77	93	0	1	6	0	0	0	JE80 A
96	6	1	0	0	0	0	0	1	JG81
102	3	0	0	0	0	0	0	0	JA80
105	14	0	0	0	1	0	0	1	JA80
119	3	0	0	0	0	0	0	0	JA80 A
122	2	0	0	1	0	0	0	0	JA80
129	1	0	0	0	0	0	0	0	JC78 A
132	9	0	0	1	0	0	0	0	JC78
137	7	0	1	0	0	0	0	0	JB78 A
144	11	1	0	0	1	1	0	1	JD79
145	32	1	0	0	3	1	0	0	JD79
175	10	0	0	0	0	0	0	0	JD78 A
178	5	0	0	0	1	0	0	0	JD78
179	42	0	0	0	0	0	0	0	JD79 A
191	10	0	0	0	1	0	0	0	JA81
193	37	2	1	0	1	0	0	3	JE78
193	43	5	1	0	2	1	0	0	JE78
194	15	0	2	0	2	0	0	0	JB81
195	30	1	0	0	0	1	1	2	JF78
198	49	6	0	0	0	0	1	0	JF78
222	0	0	0	0	0	0	0	0	IJ78 A
225	14	0	1	0	2	1	0	0	IJ78
226	22	0	0	0	0	0	0	0	IJ79 A
230	2	0	0	0	0	0	0	0	JA81
233	37	0	0	0	0	0	0	2	JA81
234	3	0	0	0	0	0	0	1	JA80

240	4	0	0	0	0	0	0	0	0	JB81 A
244	4	0	0	0	0	0	0	0	0	JB80 A
249	0	0	0	0	0	0	0	0	0	JD80 A
253	66	3	0	0	0	0	1	2	2	JD81 A
258	3	0	0	0	1	0	0	0	0	JB78 B
260	3	1	0	0	1	0	0	0	0	JB78
262	5	0	0	0	2	0	0	0	0	JB79 B
267	13	0	0	0	1	2	0	0	0	JC81 A
270	33	0	0	0	0	1	0	0	0	JC81
271	1	0	0	0	0	0	0	0	0	JC80 A
274	18	0	0	1	2	0	0	3	3	JC80
278	2	0	0	0	0	0	0	1	1	JC78
280	9	0	0	0	0	1	0	0	0	JA79 A
283	17	0	0	2	0	1	0	1	1	JA79
284	13	0	0	0	0	0	0	0	0	JA78 A
290	6	1	0	0	0	0	0	0	0	IJ81 A
293	1	0	0	0	0	1	0	0	0	IJ81
294	23	0	0	0	0	1	0	1	1	IJ80 A
300	32	0	0	0	0	1	0	0	0	IJ81
306	16	0	0	0	0	0	0	1	1	IJ79
314	22	1	0	0	0	1	0	0	0	JD81

Tableau 13 : Données brutes de l'analyse paléoparasitologique sur le site de Passel.

Ech	St	Dist.	Trichuris	Trichuris « gros »	Ascaris	Capillaria (reticulé)	Capillaria (ponctué)	Taeni a	Diphyllobot rium	Hymenolepis	Dicrocoel ium	Paramphisto mum	Macracanthor hynchus
P1	202	1-2 m	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P2	202	7-8 cm	24	1	0	0	0	2	0	0	0	1	0
P3	201	24-25 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P4	275	7-8 m	17	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
P5	205	0-4 m	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P6	20	9-10 m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P7	108	4-6 cm	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
P8	277	6-7 m	99	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
P9	209	2-4 m	73	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0
P10	214	4-5 m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P11	209	2-4 m	78	0	0	0	3	9	0	0	0	1	0
P12	205	2-4 m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P13	20	9-10 m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P14	278	9-10 m	38	1	0	0	1	2	0	0	2	0	0
P15	1	17-18 m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P16	1	17-18 m	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P17	198	10-11 m	292	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P18	198	6-7 m	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P19	198	6-7 m	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P20	200	6-7 m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P21	201	5-6 m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P22	202	7-8 m	159	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0
P23	205	13-14,6 m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P24	234	15-16 m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P25	277	18-19 m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P26	277	18-19 m	18	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
P27	335	3-4 m	3271	0	0	0	0	24	1	0	0	0	0
P28	335	15-16 m	40	1	0	2	0	1	4	0	0	0	0
P29	359	0-2 m	28	0	1	3	0	0	0	0	1	1	0
P30	775	27-29 m	226	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P31	775	20-21 m	455	2	0	0	0	5	0	1	0	0	0
P32	775	27-29 m	54	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2

Tableau 14 : Données brutes de l'analyse paléoparasitologique sur le site de Weyregg II.

Pr	Sous carré	Maille	SE	<i>Trichuris</i>	<i>Trichuris gros</i>	<i>Diphyllobothrium lisse</i>	<i>Diphyllobothrium ponctué</i>	<i>Capillaria ponctué</i>	<i>Dicrocoelium</i>	<i>Fasciola</i>	<i>Paramphistomum</i>	<i>Ascaris</i>	<i>Taenia</i>
P43	D	80/10D	4_3	10	0	0	0	0	0	0	1	0	0
P46	A	81/13A	4_3	4	0	0	0	0	0	0	1	0	0
P47	D	81/13D	4_3	7	0	1	0	1	0	0	0	0	0
P48	C	80/13C	4_3	12	0	2	0	0	0	1	0	0	0
P51	B	80/13B	4_3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P52	C	81/11C	4_3	5	0	2	0	0	0	1	0	0	0
P55	D	80/12D	4_3	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
P44	B	80/10B	4	5	0	1	0	0	0	0	0	0	0
P49	A	80/12A	4	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P50	D	81/12D	4	7	0	1	0	1	0	0	0	0	0
P54	B	81/11B	4	4	0	2	1	1	0	0	1	0	0
P57	C	81/12C	4	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P58	B	81/10B	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P61	C	81/10C	4	7	0	1	0	0	0	0	0	0	0
P62	C	80/14C	4	4	1	0	0	0	1	0	0	1	1
P63	B	80/14B	4	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
P79	B	81/15B	4	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0
P80	C	81/15C	4	27	0	0	0	1	0	0	0	1	0
P81	D	81/14D	4	3	0	1	0	0	0	0	0	1	0
P82	C	81/14C	4	10	0	1	0	0	0	1	2	0	0
P71	C	80/13C	5	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0
P72	B	80/13B	5	3	0	3	0	0	0	0	1	0	0
P75	C	80/11C	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P76	B	80/11B	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P77	B	81/11B	5	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0
P78	C	81/11C	5	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
P83	A	80/15A	5	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0
P84	D	80/15D	5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
P85	D	81/15D	5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
P86	A	81/15A	5	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0
P87	D	80/14D	5	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0
P88	A	80/14A	5	2	0	4	0	0	0	0	0	0	0
P89	C	81/14C	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P90	B	81/14B	5	3	0	3	0	0	0	1	0	0	0
P92	B	80/10B	5	8	0	1	0	0	0	1	0	0	0
P93	C	80/10C	5	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0
P94	C	81/10C	5	5	0	3	0	0	0	0	0	0	0
P95	B	81/10B	5	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0
P73	B	81/13B	6	2	0	1	0	0	0	0	2	0	0
P74	C	81/13C	6	0	0	3	0	0	0	0	2	0	0
P98	D	80/15D	6	8	0	2	0	0	0	0	0	0	0
P99	A	80/15A	6	5	1	1	0	0	0	1	0	0	0
P100	D	81/15D	6	13	0	2	0	0	0	0	0	1	0
P101	A	81/15A	6	12	0	0	1	0	0	0	0	0	0
P102	D	80/14D	6	5	0	0	0	0	0	1	0	0	0
P103	A	80/14A	6	4	0	3	0	0	0	0	0	0	0
P104	D	81/14D	6	9	4	0	0	0	0	0	0	0	0
P105	A	81/14A	6	4	0	0	0	0	0	0	1	1	0
P111	D	81/10D	6	2	0	2	0	0	0	0	1	1	0
P112	C	80/11C	6	6	0	2	0	0	0	0	0	0	0
P113	A	81/11A	6	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
P114	NA	80/10	6	2	1	1	0	0	1	0	0	0	0
P115	D	81/11D	6	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
P117	B	80/11B	6	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P118	C	80/12C	6	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0
P119	B	80/13B	6	6	2	3	0	0	0	0	0	0	0
P120	C	80/13C	6	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0
P121	B	80/12B	6	2	1	1	0	0	0	0	1	1	0
P122	D	80/13D	6	5	0	1	0	0	0	2	0	1	0
P124	B	81/12B	6	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
P127	C	81/12C	6	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0

Tableau 15 : Données brutes de l'analyse paléoparasitologique sur le site de Zug-Riedmatt.

Pr	US	<i>Trichuris</i>	<i>Ascaris</i>	<i>Capillaria</i> ponctué	<i>Capillaria</i> réticulé	<i>Diocotophyma</i>	<i>Diphylobothrium</i>	<i>Dicrocoelium</i>	<i>Fasciola</i>	<i>Paramphistomum</i>	<i>Echinostoma</i>
1	U13	171	0	0	0	0	1	0	4	0	0
2	U13	224	1	0	0	0	4	0	23	4	1
3	U8	332	0	1	0	0	23	1	16	8	1
4	U8	147	0	0	0	0	18	1	31	6	0
5	U8	341	1	1	0	1	3	0	23	7	0
6	U8	222	2	0	0	2	10	1	8	1	0
7	U6	244	0	0	0	0	60	2	9	6	1
8	U6	283	0	0	0	0	28	1	23	3	0
9	U6	141	0	0	0	0	55	0	11	1	1
10	U5	532	0	0	0	0	33	0	13	2	0
11	U8	392	1	0	0	1	15	1	27	11	1
12	U5	181	0	0	0	0	2	1	1	0	0
13	U5	218	1	0	0	0	40	0	12	0	2
14	U5	353	0	0	0	0	32	0	8	4	0
15	U5	277	0	0	0	1	12	1	5	0	0
16	U3	161	0	0	0	0	43	0	2	0	1
17	U3	229	1	0	0	0	21	2	9	2	0
63_25	U8/9	122	0	0	0	0	4	0	12	2	0
63_24	U8/9	103	1	0	1	0	3	0	21	0	0
63_23	U8/9	117	0	0	0	0	4	1	35	13	0
63_22	U8/9	162	0	0	0	0	1	1	20	7	0
63_21	U8/9	134	0	0	0	0	3	0	27	11	0
63_20	U8/9	225	0	0	0	0	1	1	12	10	0
63_18/19	U8/9	122	0	0	0	0	2	1	8	10	0
63_17	U8/9	92	0	0	0	0	2	0	20	39	0
63_16	U7	166	0	0	0	0	1	0	8	10	0
63_15	U6	109	1	0	1	0	5	0	7	2	0
63_14	U6	101	0	0	0	0	3	0	4	0	0
63_12/13	U6	115	0	0	0	0	6	1	1	1	0
63_11/2	U6	23	0	0	0	0	4	0	1	0	0
63_11/1	U6	20	0	0	0	0	7	0	2	0	0
63_10	U4	63	0	0	0	0	88	0	2	0	1
63_9	U3	151	0	0	0	0	85	0	0	0	4
63_8	U3	52	0	0	0	0	7	0	1	0	0
63_7	U3	40	0	0	0	0	6	0	1	0	0
63_6	U2	18	0	0	0	0	2	0	1	0	3
63_5	U2	9	0	0	0	0	6	0	0	0	1
63_3/4	U2	10	0	0	0	0	2	0	2	1	0
63_2	U1	11	0	0	0	0	6	0	0	0	0
63_1	U1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
70_1	U1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
70_2	U1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
70_3	U2	6	0	0	0	0	1	0	2	0	0
70_4	U2	9	0	0	0	0	3	0	0	0	0
70_5	U2	24	0	0	0	0	8	0	2	1	0
70_6	U3	34	1	0	1	0	25	0	6	0	0
70_7	U3	41	0	0	0	0	36	1	18	2	0
70_8	U3	29	0	0	0	0	45	1	14	0	2

70_9	U4	13	0	0	0	0	72	0	5	0	0
70_10	U6	428	0	0	1	0	4	0	1	1	0
70_11	U6	531	0	0	0	0	1	0	4	5	0
70_12	U6	409	0	0	0	0	2	0	6	0	0
70_13	U6	515	0	0	1	0	12	0	1	0	0
70_14/16	U6	259	1	0	0	0	3	1	4	1	0
70_17	U7	267	0	0	1	0	5	1	18	1	0
70_18	U8/9	182	0	0	0	0	1	0	16	3	0
70_19	U8/9	146	1	0	0	0	6	1	25	7	0
70_20	U8/9	205	0	0	1	0	0	1	12	5	1
70_21	U8/9	233	0	0	1	0	1	0	20	4	0
70_22	U8/9	145	1	0	0	0	4	0	26	2	0
70_23	U8/9	90	0	0	0	0	3	0	10	2	0
70_24	U8/9	67	0	0	0	1	3	1	16	2	0
70_25	U8/9	61	0	0	0	0	3	0	14	4	0
91_1	U1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0
91_2	U1	22	0	0	0	0	2	0	0	1	8
91_3	U2	52	0	0	0	0	2	0	1	0	2
91_4	U3	80	0	0	0	0	13	1	2	0	1
91_5	U3	171	0	0	0	0	109	0	0	0	1
91_6	U3	239	0	0	1	0	126	0	4	1	2
91_7	U4	146	0	0	0	0	72	0	5	2	1
91_8	U6	62	0	0	0	0	14	0	0	0	0
91_9	U6	110	0	0	0	0	23	0	3	0	0
91_10	U6	401	1	1	0	0	62	1	7	2	1
91_11	U7	136	0	0	0	0	19	1	7	3	1
91_12	U8/9	285	0	0	0	0	16	1	3	1	1
91_13	U8/9	216	0	1	0	0	20	2	1	3	0
104_1	U8/9	169	0	0	0	0	20	0	3	2	0
104_2	U8/9	127	0	0	0	0	19	0	0	1	0
104_3	U8/9	159	0	0	0	0	30	0	8	1	0
104_4	U8/9	150	1	0	0	0	20	0	7	3	0
104_5	U8/9	69	0	0	0	0	5	0	1	3	0
104_6	U8/9	54	0	0	0	0	4	0	3	3	0
104_7	U8/9	131	0	0	0	0	3	0	2	0	0
104_8	U8/9	196	0	0	0	0	7	0	4	1	0
104_9	U8/9	15	0	0	0	0	1	0	0	0	0
104_10	U10	9	0	0	0	0	2	0	0	0	0
104_11	U11	14	0	0	0	0	10	0	0	0	0
104_12	U11	9	0	0	0	0	2	0	2	1	0
104_13	U11	15	2	0	0	0	3	0	2	1	0
104_14	U12	15	0	0	0	0	2	0	0	0	0
104_15	U13/14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
104_16	U13/14	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0

Tableau 16 : Données brutes de l'analyse paléoparasitologique sur le site de ZPO.

Pr	<i>Trichuris</i>	<i>Ascaris</i>	<i>Capillaria</i> ponctué	<i>Capillaria</i> réticulé	<i>Taenia</i>	<i>Diphyllobothrium</i> ponctué	<i>Diphyllobothrium</i> lisse	<i>Dicrocoelium</i>	<i>Fasciola</i>	<i>Paramphistomum</i>	<i>Echinostoma</i>
10089.1A	189	0	0	0	0	1	6	0	1	2	0
10365.1A	378	0	1	0	0	7	18	0	2	0	0
10368.1A	153	0	0	0	0	1	4	0	2	3	0
10389.1A	204	0	1	0	0	0	5	0	15	1	0
1043.1A	95	1	0	0	0	0	4	0	8	7	0
10716.1A	189	0	0	0	0	0	4	0	4	4	0
10754.1A	192	2	0	1	0	2	1	0	5	10	0
10868.1A	6	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0
11235.1A	50	12	0	0	0	0	0	0	2	1	0
11239.1A	19	0	0	0	0	0	4	0	1	0	0
11491.1A	99	0	0	0	0	2	8	0	5	1	0
11555.1A	240	0	0	1	0	3	4	0	6	2	0
11918.1A	128	6	0	0	0	0	3	0	1	2	0
11919.1A	151	1	0	1	0	2	3	0	16	11	0
11959.1A	200	0	0	0	0	5	5	1	7	6	0
12210.1A	72	1	0	0	0	1	5	0	0	4	0
12251.1A	17	0	0	0	0	0	7	0	3	7	0
12580.1A	125	4	0	0	0	1	1	0	0	1	0
12623.1A	223	0	0	0	0	0	4	2	8	5	0
12711.1A	124	0	0	1	0	0	7	0	29	12	0
12824.1A	41	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0
12940.1A	138	0	0	0	0	6	11	0	3	2	1
13101.1A	100	1	0	0	0	1	4	0	5	3	0
13454.1A	103	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0
1452.1A	27	0	0	0	0	0	5	0	2	2	0
172.1A	42	0	0	0	0	0	3	0	2	2	0
172.1A	90	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0
1974.1A	206	0	1	1	0	0	7	0	5	7	0
2138.1A	128	0	0	1	0	0	2	0	5	14	0
2201.1A	203	0	0	0	0	4	6	0	2	3	1
2425.1A	244	0	0	0	0	3	9	0	8	6	1
2453.1A	35	0	0	0	0	0	5	0	2	5	0
2730.1A	49	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0
2798.1A	344	0	0	1	0	3	2	0	4	3	1
3058.1A	119	1	0	0	0	0	2	0	1	5	1
306.1A	319	1	0	1	0	1	9	1	4	3	0
3113.1A	95	0	0	0	0	1	2	0	6	8	0
3188.1A	54	1	0	0	0	7	18	0	5	2	1
3210.1A	118	0	1	0	0	0	0	1	5	1	0
3299.1A	41	2	0	0	0	1	3	0	3	1	0
3378.1A	54	0	0	0	0	0	1	0	3	1	0
3388.1A	68	1	0	0	0	2	0	0	0	2	0
3405.1A	326	0	2	0	1	2	1	0	15	14	0
3431.1A	116	0	0	1	0	1	1	0	4	6	0
3509.1A	222	0	0	0	0	0	3	0	2	0	0
3562.1A	47	0	0	0	0	0	2	0	2	1	0
3565.1A	215	0	0	0	0	1	3	0	2	3	1
3570.1A	133	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0
3707.1A	143	1	0	0	0	0	2	1	6	4	0
383.1A	19	0	1	0	0	0	2	0	1	1	0
3897.1A	91	3	0	0	0	0	3	3	15	6	0
3964.1A	134	0	0	0	0	2	3	0	4	2	0
3966.1A	199	3	0	0	0	1	0	0	2	1	0
4085.1A	44	0	1	0	0	0	0	0	1	2	0
4207.1A	298	0	1	0	0	2	1	0	5	3	0
4273.1A	325	0	0	0	0	1	1	0	8	4	0
4321.1A	144	0	0	0	0	0	6	0	12	12	0
4572.1A	118	0	1	0	0	1	1	0	5	3	0
4646.1A	211	1	0	0	0	0	3	0	7	1	0
4662.1A	134	0	0	0	0	0	1	1	9	2	0
4776.1A	380	0	0	0	0	0	0	0	7	7	0
4816.1A	151	0	0	0	0	0	2	1	3	3	0
4960.1A	165	3	0	1	0	0	0	0	4	0	0
5003.1A	91	0	0	0	0	0	6	0	18	9	0
5229.1A	118	1	0	1	0	1	2	1	5	0	0
5248.1A	147	0	0	0	0	0	2	0	1	3	0

5381.1A	222	0	0	1	0	0	1	0	10	4	0
5404.1A	127	0	0	0	0	0	1	0	6	8	0
5463.1A	99	0	1	0	0	0	2	0	16	18	0
5493.1A	208	0	0	1	0	0	3	0	10	3	0
5500.1A	213	8	0	1	0	0	0	0	6	7	0
5619.1A	99	0	0	0	0	0	7	0	5	4	0
5660.1A	116	0	0	1	0	0	0	0	5	2	0
5718.1A	169	0	0	0	0	0	6	0	5	2	0
5727.1A	137	0	0	0	0	0	5	0	4	1	0
5848.1A	101	3	1	1	0	3	8	0	9	1	0
5917.1A	54	0	0	0	0	0	2	1	1	3	0
6022.1A	110	0	0	0	0	0	2	0	2	2	0
6093.1A	151	0	0	0	0	5	2	0	4	8	0
6140.1A	158	2	0	0	0	1	6	0	3	2	0
6268.1A	343	1	0	0	0	0	2	0	3	1	0
6380.1A	120	0	0	0	0	0	6	0	27	8	0
6562.1A	58	6	0	0	0	2	1	1	4	4	0
6571.1A	128	0	0	0	0	1	6	0	4	1	0
6731.1A	132	2	0	0	0	1	6	0	19	4	1
6767.1A	112	0	0	0	0	0	4	0	17	8	0
6954.1A	96	0	1	0	0	0	1	0	5	6	0
7239.1A	284	4	0	0	0	1	3	0	1	1	0
7292.1A	156	2	0	0	0	2	3	0	0	4	0
7359.1A	24	1	1	0	0	0	1	0	0	3	0
7376.1A	274	1	0	0	0	0	0	0	6	6	0
7410.1A	138	0	0	0	0	0	1	0	4	3	0
7485.1A	113	0	0	2	0	0	4	0	14	6	0
7519.1A	789	0	0	0	0	4	5	0	1	1	0
758.1A	448	0	0	0	0	2	5	0	11	1	0
7631.1A	88	0	1	0	0	0	1	1	4	5	0
7889.1A	612	0	0	0	0	0	2	0	10	4	0
8034.1A	299	0	1	0	0	5	3	0	4	2	0
8046.1A	296	0	0	0	0	0	3	0	4	2	0
8230.1A	79	0	0	0	0	0	2	0	8	3	0
8241.1A	185	0	0	0	0	1	2	0	7	0	0
8392.1A	159	0	0	0	0	2	0	0	8	1	0
8400.1A	77	1	1	0	0	0	4	0	5	0	0
8452.1A	132	4	0	0	0	0	10	0	6	2	0
8550.1A	25	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0
8599.1A	26	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0
8676.1A	130	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
8680.1A	227	0	0	0	0	1	1	0	3	5	0
8686.1A	234	0	0	0	0	1	2	0	0	3	0
8699.1A	270	0	0	0	0	0	7	0	3	11	0
8705.1A	162	0	2	0	0	3	6	0	1	0	0
8759.1A	157	1	2	0	0	0	5	0	11	6	1
8941.1A	268	1	1	0	0	0	6	1	3	0	0
9032.1A	88	1	0	1	0	0	3	1	16	0	0
9072.1A	149	0	0	0	0	0	10	0	1	2	0
9231.1A	159	1	0	1	0	2	7	0	4	7	1
9361.1A	224	0	0	0	0	4	3	1	3	6	0
9393.1A	128	1	0	0	0	0	3	0	4	3	1
9535.1A	87	0	0	0	1	0	11	0	7	8	0
9572.1A	174	0	0	0	0	1	3	1	25	2	0
9574.1A	142	0	0	1	0	1	5	0	5	3	2
9681.1A	89	0	0	0	0	0	2	0	4	9	0
9836.1A	288	0	0	0	0	0	3	0	4	0	0
9886.1A	110	0	0	1	0	0	3	0	5	2	0

Tableau 17 : Données brutes de l'analyse paléoparasitologique sur le site de Serteya II.
Les lignes grisées désignent les doublons effectués sur deux coprolithes.

- Prélèvement de sédiment

Type	Pr	<i>Diphyllobothrium</i>	Trématode	<i>Diocotophyma</i>	<i>Fasciola / Alaria</i>	<i>Dicrocoelium</i>	<i>Capillaria</i>
Sed 1	P1	7	0	0	0	0	0
Sed 2	P2	2	0	0	7	0	1
Sed 3	P3	4	0	0	0	0	1

- Prélèvement de coprolithes

Coprolithes	n° Laboratoire	<i>Diphyllobothrium</i>	<i>Diocotophyma</i>	Trematoda	<i>Dicrocoelium</i>	Poids (g)
SII14 – TII	C1	16113	0	0	2	1.5
SII14 – TII	C1bis	122	0	0	0	5
SII14 – P2	C2	0	0	1	0	5
SII14 – YII 1	C3	15	0	0	0	6
SII14 – YII 2	C4	10	1	2	0	2.8
SII14 – YII 3	C5	4	1	1	0	5
SII14 – YII 3	C5bis	1	1	0	0	5
SII15 – Y18	C6	193	0	0	0	3.6
SII15 276	C7	0	1	0	0	3.9
SII15 1367	C8	0	0	0	0	16.4
SII15 1459	C9	4956	1	25	0	12.7
SII15 1495	C10	0	0	19	0	15

Annexe 2

Les différents morphotypes (ponctués ou réticulés) de *Capillaria* retrouvés sur les sites du corpus par microcopie (par ordre chronologique) :

- La Draga
- Passel
- Weyregg II
- Zug-Riedmatt
- Zurich-Parkhaus-Opéra
- Serteya II



Figure 85 : Morphotypes de *Capillaria* retrouvés sur le site de La Draga. Barre d'échelle : 20 μ m.

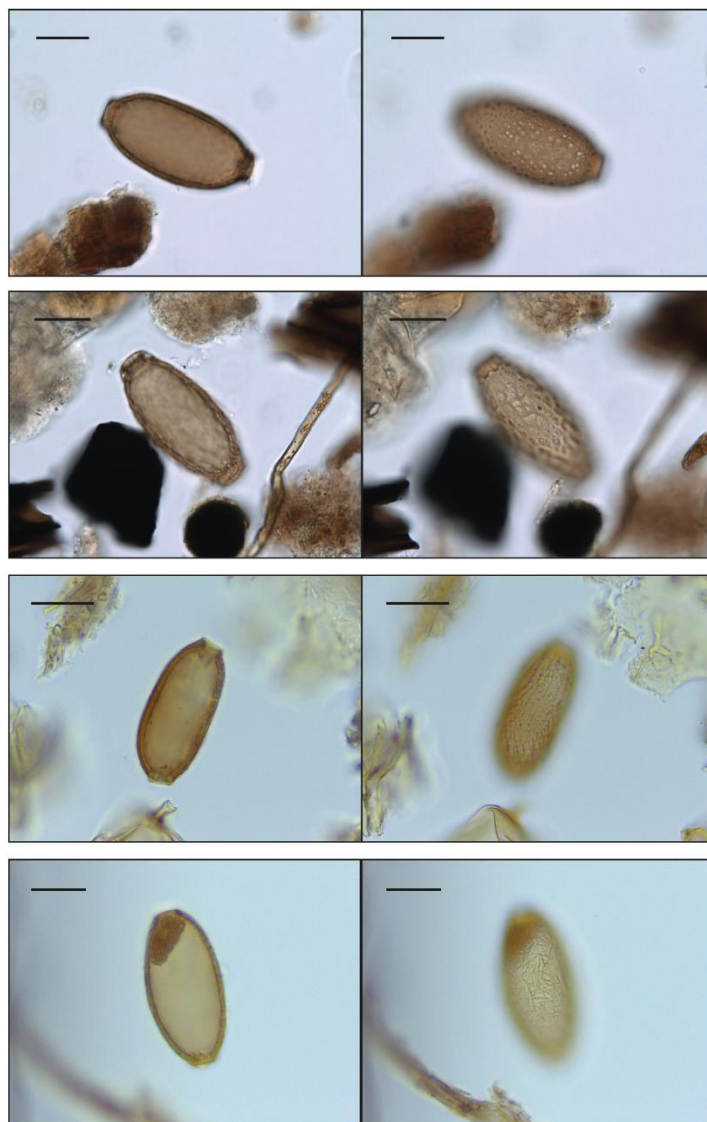


Figure 86 : Morphotypes de *Capillaria* retrouvés sur le site de Passel. Barre d'échelle : 20 μ m.

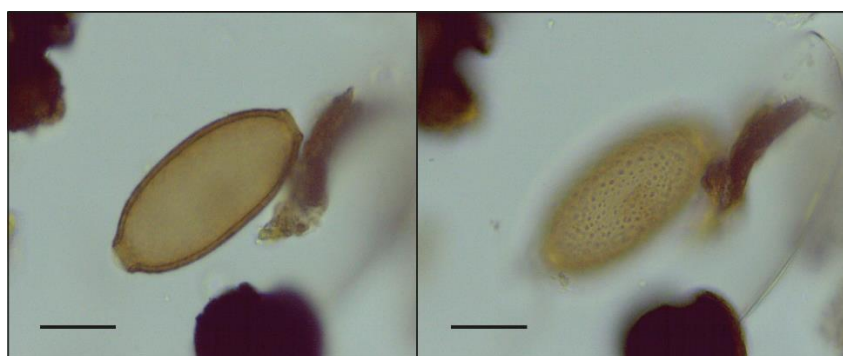


Figure 87 : Morphotypes de *Capillaria* retrouvés sur le site de Weyregg II. Barre d'échelle : 20 μ m.

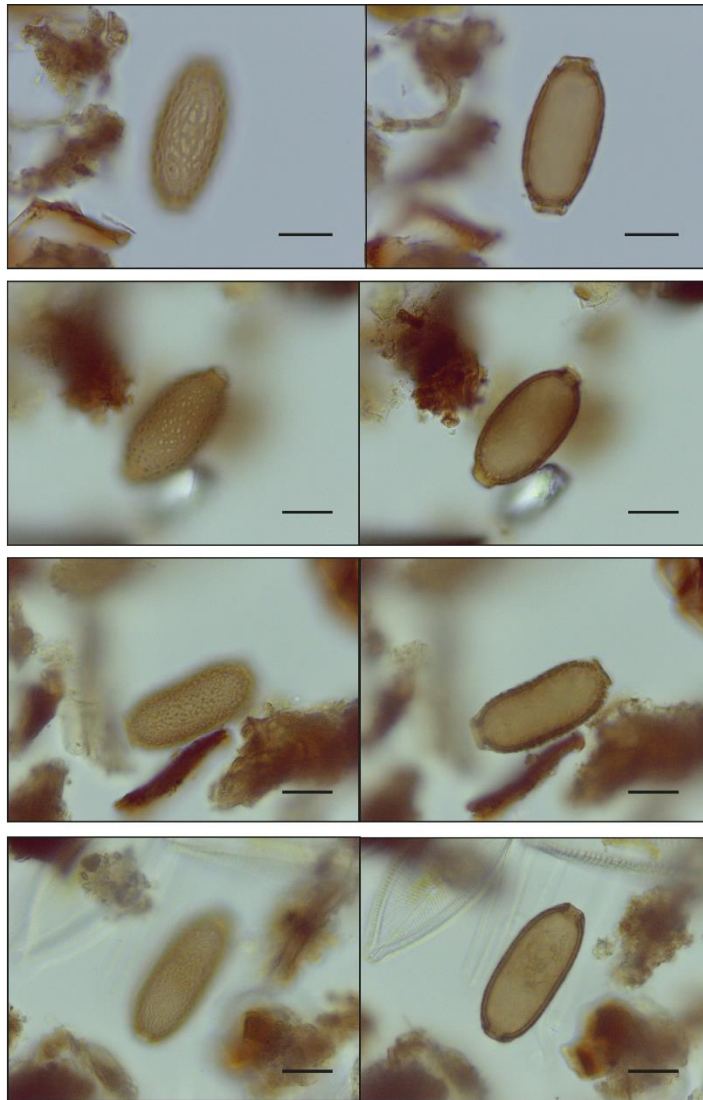


Figure 88 : Morphotypes de *Capillaria* retrouvés sur le site de Zug-Riedmatt. Barre d'échelle : 20 μ m.

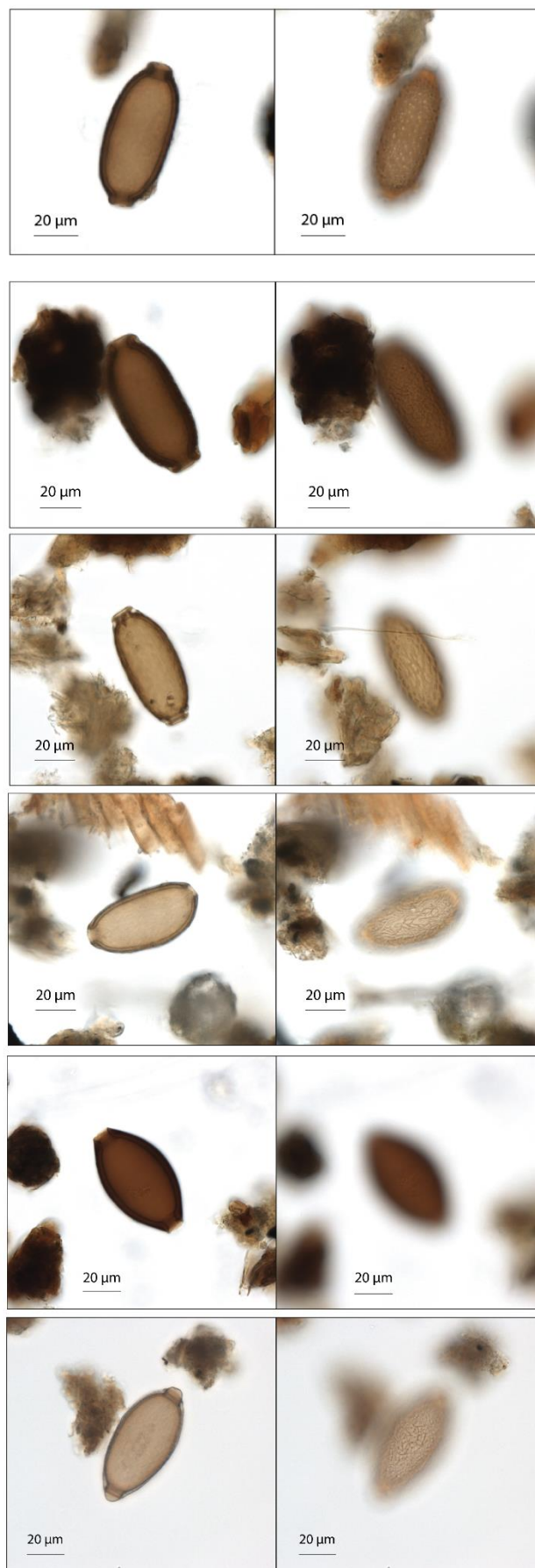


Figure 89 : Morphotypes de *Capillaria* retrouvés sur le site de ZPO. Barre d'échelle : 20µm.



Figure 90 : Morphotypes de *Capillaria* retrouvés sur le site de Serteya II. Barre d'échelle : 20 μ m.

Annexe 3

Pourcentage d'échantillons positifs pour chaque taxon sur chaque site néolithique.

Dans le

Tableau 18, les abréviations suivantes sont utilisées pour nommer les sites :

- MZ : Maurach-Ziegelhutte
- AG : Alleshausen-Grundwiesen
- AT : Alleshausen-Taschenwiesen
- SS : Seekirch-Stockwiesen
- WZ : Wallhausen-Ziegelhutte
- ZR : Zug-Riedmatt
- ZPO : Zurich-Parkhaus-Opera
- AB : Arbon-Bleiche III
- CSC : Concise-sous-Colachoz
- HH : Hornstaad-Hörnle I
- AH : Alleshausen-Hartuschle

Tableau 18 : Pourcentage d'échantillons positifs pour chaque taxon sur chaque site néolithique.

Site	<i>Trichuris</i>	<i>Trichuris</i> "gros"	<i>Capillaria</i> ponctué	<i>Capillaria</i> réticulé	<i>Diocotylis</i> <i>phyme</i>	<i>Fasciola</i>	<i>Paramphistomum</i>	<i>Dicrocoelium</i>	<i>Opisthorchis</i>	<i>Diphyllobothrium</i>	<i>Taenia / Echinococcus</i>	<i>Hymenolepis</i>	<i>Ascari</i> <i>s</i>	<i>Echinostoma</i>	<i>Macracanthorhynchus</i>
Serteya II	0	0	6,67	6,67	33,33	0	0	13,33	6,67	73,33	0	0	0	0	0
MZ	66,67	0	0	0	0	0	33,33	0	0	66,67	0	0	0	0	0
Chalain 2-3	100	0	100	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0
AG	91,67	0	0	0	0	25	25	0	0	25	0	0	0	0	0
AT	21,43	0	0	0	0	7,14	14,29	7,14	0	0	14,29	0	0	0	0
Chalain 2-5	100	0	0	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0	0
Clairvaux III	66,67	0	0	0	0	33,33	0	0	0	33,33	0	0	33,33	0	0
SS	100	0	37,5	12,5	0	50	12,5	12,5	0	6,25	0	0	0	0	0
WZ	100	66,67	33,33	0	0	66,67	33,33	0	0	100	0	0	0	0	0
Clairvaux MM	100	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	100	0	0
Chalain 19 H	50	0	30	0	0	70	20	10	0	60	0	0	0	0	0
Chalain 19 K	80	0	33,33	6,67	0	60	0	0	0	80	0	0	0	0	0
Chalain 4	88,52	0	50,82	9,84	0	67,21	6,56	9,84	0	73,77	0	0	0	0	0
WZ	100	50	0	0	0	100	50	0	0	100	0	0	0	0	0
WZ	100	50	100	0	0	100	50	0	0	100	0	0	0	0	0
WZ	100	50	0	0	0	100	33,33	0	0	100	16,67	0	0	0	0
Bachwiesen III	26,67	0	20	0	0	26,67	0	0	0	86,67	0	0	0	0	0
ZR-3	88,89	0	0	0	0	44,44	44,44	0	0	88,89	0	0	22,22	0	0
ZR-2	100	1,96	3,92	17,65	7,84	94,12	80,39	39,22	0	98,04	0	0	19,61	7,84	0
ZR-1	100	0	0	11,11	0	77,78	27,78	22,22	0	100	0	0	11,11	44,44	0
Chalain 3-6	90	0	80	40	0	80	0	0	0	100	10	0	0	0	0
ZPO	100	0	16,13	17,74	0	91,94	86,29	12,90	0	92,74	1,61	0	32,26	0	0
Chalain 19 O	56,25	0	18,75	0	0	37,5	12,5	0	0	56,25	0	0	0	0	0
Chalain 3-8	100	0	100	0	0	75	0	0	0	75	0	0	0	0	0
Torwiesen II	87,5	5	7,5	10	0	5	0	0	0	57,5	25	0	0	0	0
Siplingen	100	25	0	0	0	50	75	50	0	50	50	0	0	0	0
AB III	55	0	45	10	25	50	0	0	45	80	20	0	0	0	0
CSC E6-E8	50	50	0	0	0	0	50	0	0	100	0	0	0	0	0
CSC E5	75	0	25	25	0	25	75	50	0	75	0	0	0	0	0
CSC E4	100	60	0	0	0	40	20	0	0	60	0	0	20	0	0
CSC E2	100	0	50	0	0	0	100	0	0	100	0	0	50	0	0
WZ	100	0	0	0	0	20	20	0	0	100	0	0	0	0	0
Siplingen	100	14,29	14,29	0	0	28,57	0	0	0	100	0	14,29	0	0	0
Weyregg 4	90	15	25	0	0	15	20	5	0	45	5	0	20	0	0
Weyregg 5	72,22	22,22	0	0	0	16,67	16,67	5,56	0	44,44	0	0	0	0	0
Weyregg 6	95,24	23,81	0	0	0	14,29	19,05	9,52	0	71,43	0	0	28,57	0	0
HH I	100	0	0	0	0	15,38	0	3,85	0	11,54	0	0	0	0	0
AH	100	0	20	0	80	0	0	0	0	40	0	0	0	0	0
Passel	62,5	15,625	9,375	15,63	0	0	9,38	9,375	0	6,25	34,38	3,125	3,125	0	3,13
La Draga	97,14	0	12,86	11,43	0	0	22,86	0	0	18,57	38,57	0	38,57	0	31,43
Leipzig	50	0	25	25	0	0	0	25	0	25	0	0	0	0	0

Liste des Figures

Figure 1 : Carte de répartition et prévalence des maladies infectieuses humaines dans le monde.....	18
Figure 2 : Prévalence des différents agents pathogènes chez l’homme et les animaux domestiques. Les données sont en pourcentages	19
Figure 3 : Nombre de parasites estimé par type d’hôtes (amphibiens, oiseaux, poissons, mammifères, reptiles) selon deux méthodes de calcul.....	19
Figure 4 : Transmission des agents pathogènes entre la faune sauvage, domestique et l’homme	21
Figure 5 : Mode de mise en évidence des différents marqueurs parasitaires selon les types d’agents pathogènes	23
Figure 6 : Photo au MEB d’un schistosome retrouvé dans les viscères de Saint-Louis.....	24
Figure 7 : Photo d’œufs de cestode dans un coprolithe de requin daté du Permien	25
Figure 8 : Apport de la paléoparasitologie selon le type de structure étudiée.....	27
Figure 9 : Nombre de site étudié par la paléoparasitologie jusqu’à 2003.	28
Figure 10 : Dessin d’interprétation d’un village lacustre dans l’arc alpin.....	30
Figure 11 : Carte UNESCO recensant les sites palafittiques dans l’arc alpin.	31
Figure 12 : Carte de localisation des sites analysés par la paléoparasitologie au cours de cette thèse.....	38
Figure 13 : Carte de localisation du site de La Draga. À gauche : localisation du site par rapport au lac de Banyoles ; à droite : localisation du secteur D.....	40
Figure 14 : Localisation des échantillons analysés par la paléoparasitologie sur le secteur D.....	41
Figure 15 : Localisation du site de Zurich-Parkhaus Opéra. Gauche : lac de Zurich (Suisse) ; droite : location des stations archéologiques datés du néolithique sur la rive nord du lac de Zurich.	42
Figure 16 : Localisation des échantillons analysés par la paléoparasitologie sur le site de ZPO.	43
Figure 17 : Localisation des quatre secteurs identifiés sur le site de Zurich-Parkhaus Opéra	43
Figure 18 : Localisation du site de Zug-Riedmatt. Gauche : Localisation du lac de Zug ; droite : localisation du site de Zug-Riedmatt.....	44
Figure 19 : Localisation des carottes analysées par la paléoparasitologie sur le site de Zug-Riedmatt	45
Figure 20 : Localisation des différents prélèvements sur les carottes du site de Zug-Riedmatt et chronologie associée	46
Figure 21 : Localisation du site de Weyregg II. Gauche : localisation du lac Attersee ; droite, localisation du secteur fouillé.....	47
Figure 22 : Localisation des trois secteurs fouillés à Serteya II.	49
Figure 23 : Photos du secteur 2-2 en fouille sur le site de Serteya II	50
Figure 24 : Plan de fouille du site de Passel.....	51
Figure 25 : Récapitulatif des trois étapes du protocole RHM.	53
Figure 26 : Photos des œufs de nématodes retrouvés sur les sites étudiés.	71
Figure 27 : Photos des œufs de cestodes retrouvés sur les sites.....	75
Figure 28 : Photos des œufs de trématodes retrouvés sur les sites étudiés.....	80
Figure 29 : Photos de l’acanthocéphale <i>Macracanthorhynchus</i>	81

Figure 30 : Carte de krigeage des concentrations en œufs de parasites sur le site de La Draga.....	88
Figure 31 : Boxplot de la longueur (à gauche) et de la largeur (à droite) des œufs de <i>Fasciola</i> retrouvés sur les sites de ZPO et de Chalain.	90
Figure 32 : Graphique des mesures des œufs de <i>Fasciola</i> retrouvés sur le site de ZPO et de Chalain en comparaison avec les rangs de mesure des œufs actuels provenant de la littérature	91
Figure 33 : Carte de densité des œufs de parasites au sein des habitations sur ZPO couche 13	94
Figure 34 : Carte de densité des œufs de parasites en dehors des habitations sur ZPO, couche 13	97
Figure 35 : Carte de différence des concentrations en œufs de <i>Fasciola</i> et de <i>Paramphistomum</i>	98
Figure 36 : Diagramme des nombre d'œufs comptés des quatre taxons majoritaires retrouvés dans la carotte ZGRI 63 sur le site de Zug-Riedmatt en fonction des unités stratigraphiques.	102
Figure 37 : Diagramme des nombre d'œufs comptés des quatre taxons majoritaires retrouvés dans la carotte ZGRI 70 sur le site de Zug-Riedmatt en fonction des unités stratigraphiques.	102
Figure 38 : Diagramme des nombre d'œufs comptés des quatre taxons majoritaires retrouvés dans la carotte ZGRI 91/104 sur le site de Zug-Riedmatt en fonction des unités stratigraphiques.	103
Figure 39 : Cercle de corrélation des concentrations en œufs de parasites retrouvés sur le site de Zug-Riedmatt selon les deux premiers axes.	104
Figure 40 : Cercle de corrélation des concentrations en œufs de parasites retrouvés sur le site de Zug-Riedmatt selon les deux premiers axes et catégorisés en fonction des unités stratigraphiques.	105
Figure 41 : Carte de localisation des échantillons prélevés dans la couche 4 du site de Weyregg II et diagramme de concentrations log-transformées des œufs de parasites.	106
Figure 42 : Carte de localisation des échantillons prélevés dans la couche 5 du site de Weyregg II et diagramme de concentrations log-transformées des œufs de parasites.....	107
Figure 43 : Carte de localisation des échantillons prélevés dans la couche 6 du site de Weyregg II et diagramme de concentrations log-transformées des œufs de parasites.	108
Figure 44 : Taille des œufs de <i>Trichuris</i> identifiés sur les sites de Weyregg II et Zug-Riedmatt	109
Figure 45 : Mesures des œufs des espèces de <i>Trichuris</i> les plus communes comparées aux mesures des œufs de <i>Trichuris</i> identifiés sur le site de Weyregg II.	109
Figure 46 : Photo de coprolithe récolté sur le site de Serteya II.....	111
Figure 47 : Localisation des échantillons prélevés sur le site de Passel et concentrations en œufs de <i>Trichuris</i>	115
Figure 48 : Localisation des échantillons prélevés sur le site de Passel et concentrations en œufs de parasite.	117
Figure 49 : Photos d'un œuf du genre <i>Hymenolepis</i> retrouvé dans l'échantillon P31 sur le site de Passel.	118
Figure 50 : Localisation des restes fauniques retrouvés dans le premier fossé du site de Passel	119
Figure 51 : Carte de localisation de tous les sites néolithiques européens analysés par la paléoparasitologie... ..	128
Figure 52 : Carte de localisation de tous les sites étudiés dans l'arc alpin.	130
Figure 53 : Carte de localisation des sites étudiés en Europe de l'ouest.	131
Figure 54 : Carte des sites étudiés en Russie.	133
Figure 55 : Courbe de fréquence en % du nombre d'échantillons positifs à <i>Trichuris</i> pour la période néolithique en Europe.	137

Figure 56 : Courbe de fréquence en % du nombre d'échantillons positifs à <i>Diphyllobothrium</i> pour la période néolithique en Europe.	137
Figure 57 : Courbe de fréquence en % du nombre d'échantillons positifs à <i>Fasciola</i> pour la période néolithique en Europe.	138
Figure 58 : Courbe de fréquence en % du nombre d'échantillons positifs à <i>Paramphistomum</i> pour la période néolithique en Europe.	138
Figure 59 : Influence des activités humaines sur le maintien d'un nidus primaire ou la mise en place d'un nidus secondaire.	141
Figure 60 : Diagramme du nombre d'œufs de parasites regroupés par activité et log-transformé sur le site d'Arbon-Bleiche 3.	145
Figure 61 : Localisation du mobilier à caractère exceptionnel et de la palissade en peuplier selon les secteurs définis dans la couche 13 du site de Zurich-Parkhaus Opéra.	146
Figure 62 : Carte de densité d'œufs de parasites par habitations sur le site de Torwiesen II.	148
Figure 63 : Carte d'interpolation (méthode des noyaux) sur les concentrations en œuf de parasite hors habitations sur le site de Torwiesen II.	149
Figure 64 : Localisation des restes fauniques sur le site d'Arbon-Bleiche 3.	152
Figure 65 : Comparaison des variations démographiques observées au Néolithique en Franche-Comté avec les données centrées-réduites des taux des quatre taxons parasitaires majoritaires.	155
Figure 66 : Diagramme des concentrations en œufs de parasites retrouvés dans les carottes prélevées sur le site de Concise-sous-Colachoz en fonction du temps.	158
Figure 67 : Modèle de localisation des zones de rejets domestiques pour les habitations du site de Chalain 3, couche VIII.	168
Figure 68 : Localisation des zones de rejet individuelles et collectives, dans les habitations et entre habitations, sur le site de Torwiesen II.	170
Figure 69 : Localisation des ensembles architecturaux en bois sur le secteur D du site de La Draga.	171
Figure 70 : Carte de densité moyenne des taxons de plantes comestibles par maison au sein de la couche 13 du site de ZPO.	172
Figure 71 : Carte de répartition des coprolithes analysés sur le site de Chalain 3 couche VI, avec diagramme log-transformés des données paléoparasitologiques.	178
Figure 72 : Effets des facteurs climatiques sur le développement des helminthiases.	195
Figure 73 : Effets des variations de températures et de précipitations sur les relations hôte-parasite chez des HI ruminants.	196
Figure 74 : Schématisation des réseaux complexes entre environnement, comportement humain et parasites.	200
Figure 75 : Courbe de l'Infrapopulation sur le Néolithique en Europe.	204
Figure 76 : Diagramme de l'Infrapopulation pour les cinq taxons les plus représentés dans l'arc alpin entre 3920 et 2400 cal. BC.	205
Figure 77 : Graphique en aire de l'Infrapopulation pour les cinq taxons les plus représentés dans l'arc alpin entre 3920 et 2400 cal. BC.	206
Figure 78 : Diagramme de l'abondance relative pour les quatre taxons les plus représentés dans l'arc alpin entre 3920 et 2400 cal. BC.	209

Figure 79 : Diagramme de l'abondance relative pour les quatre taxons les plus représentés dans l'arc alpin entre 3920 et 2400 cal. BC, transformés en pourcentage et pondéré par le total.	210
Figure 80 : Graphique en aire des abondances relatives calculées pour les quatre taxons les plus représentés dans l'arc alpin entre 3920 et 2400 cal. BC.	211
Figure 81 : Comparaison des données paléoclimatiques, du niveau global des lacs et de la paléodémographie dans l'arc alpin entre 3920 et 2400 BC, avec les abondances relatives des quatre taxons parasitaires principaux retrouvés à cette période.	212
Figure 82 : Effets négatifs des conditions climatiques favorables et défavorables sur les cultures dans la tradition lacustre du nord de la région alpine	214
Figure 83 : Influences directes et indirectes des changements climatiques sur les occupations de bord de lac .	214
Figure 84 : Représentation graphique des mesures de longueur, largeur et épaisseur de coque (en μm) des quatre espèces de <i>Trichuris</i> pris en compte dans cette étude, <i>T. trichiura</i> , <i>T. ovis</i> , <i>T. discolor</i> et <i>T. myocastoris</i>	231
Figure 85 : Morphotypes de <i>Capillaria</i> retrouvés sur le site de La Draga. Barre d'échelle : 20 μm	272
Figure 86 : Morphotypes de <i>Capillaria</i> retrouvés sur le site de Passel. Barre d'échelle : 20 μm	273
Figure 87 : Morphotypes de <i>Capillaria</i> retrouvés sur le site de Weyregg II. Barre d'échelle : 20 μm	273
Figure 88 : Morphotypes de <i>Capillaria</i> retrouvés sur le site de Zug-Riedmatt. Barre d'échelle : 20 μm	274
Figure 89 : Morphotypes de <i>Capillaria</i> retrouvés sur le site de ZPO. Barre d'échelle : 20 μm	275
Figure 90 : Morphotypes de <i>Capillaria</i> retrouvés sur le site de Serteya II. Barre d'échelle : 20 μm	276

Liste des Tableaux

Tableau 1 : Récapitulatif des sites analysés, avec localisations géographique, datations et cultures matérielles associées.....	36
Tableau 2 : Processus taphonomiques pouvant affecter les œufs de parasite au cours du temps.	57
Tableau 3 : Tableau de présence/absence des taxons parasites sur les sites du corpus..	63
Tableau 4 : Récapitulatif des espèces, hôtes intermédiaires (HI), hôtes définitifs (HD) modes de contaminations et pathologies associées aux parasites retrouvés.....	64
Tableau 5 : Nombre total d'œufs comptés sur l'ensemble des sites.	83
Tableau 6 : Pourcentage d'échantillons positifs pour chaque taxon identifié.....	84
Tableau 7 : Nombre d'œufs de parasites comptés dans les différentes structures identifiées sur le site de Passel..	114
Tableau 8 : Tableau de présence/absence des restes de Nématodes sur les sites néolithiques présentés dans cette thèse.....	125
Tableau 9 : Tableau de présence/absence des restes de Trématodes sur les sites néolithiques présentés dans cette thèse.....	126
Tableau 10 : Tableau de présence/absence des restes de cestodes et de l'unique acanthocéphale sur les sites néolithiques présentés dans cette thèse.	127
Tableau 11 : Récapitulatif des données archéozoologiques sur les sites étudiés.	175
Tableau 12 : Données brutes de l'analyse paléoparasitologique sur le site de La Draga.	262
Tableau 13 : Données brutes de l'analyse paléoparasitologique sur le site de Passel.	264
Tableau 14 : Données brutes de l'analyse paléoparasitologique sur le site de Weyregg II.	265
Tableau 15 : Données brutes de l'analyse paléoparasitologique sur le site de Zug-Riedmatt.....	266
Tableau 16 : Données brutes de l'analyse paléoparasitologique sur le site de ZPO.....	268
Tableau 17 : Données brutes de l'analyse paléoparasitologique sur le site de Serteya II.....	270
Tableau 18 : Pourcentage d'échantillons positifs pour chaque taxon sur chaque site néolithique.....	278

Valorisation Scientifique

Publications dans des revues à comité de lecture

Le Bailly Matthieu, **Maicher Céline**, Dufour Benjamin, 2016. Archaeological occurrences and historical review of the human amoeba, *Entamoeba histolytica*, over the past 6000years. *Infect. Genet. Evol.* 42, 34–40. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2016.04.030>

Maicher Céline, Hoffmann Alizé, Côté Nathalie, Palomo Antoni, Saña Segui Maria, Le Bailly, Matthieu, 2017. Paleoparasitological investigations on the Neolithic lakeside settlement of La Draga (Lake Banyoles, Spain). *The Holocene* 27, 1659–1668. <https://doi.org/10.1177/0959683617702236>

Revelles Jordi, Burjachs Francesc, Morera, N., Barceló Juan, Berrocal, Anna, López-Bultó Oriol, **Maicher Céline**, Le Bailly Matthieu, Piqué Raquel, Palomo Antoni, Terradas Xavier, 2017. Use of space and site formation processes in a Neolithic lakeside settlement. Pollen and non-pollen palynomorphs spatial analysis in La Draga (Banyoles, NE Iberia). *J. Archaeol. Sci.* 81, 101–115. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2017.04.001>

Le Bailly Matthieu, **Maicher Céline**, Dufour Benjamin, 2017. La paléoparasitologie. Mieux comprendre la vie de nos ancêtres grâce à leurs parasites. *Les Nouvelles de l'Archéologie* 148, 45–49.

Maicher Céline, Saña Segui Maria, Palomo Antoni, Harb Christian, Bleicher Niels, Le Bailly Matthieu, 2018. La gestion des déchets sur les sites de zones humides : contribution de la paléoparasitologie sur les sites de La Draga (Espagne) et de Zurich-Parkhaus-Opéra (Suisse). Acte du VI^e Colloque International du Groupe d'Histoire des Zones Humides. Centre archéologique européen du Mont-Breuvay – Glux-en-Glenne, 9-11 novembre 2017. *Revue Scientifique Bourgogne-Franche-Comté Nature, Hors-Série* 16, 0-11 p.

Maicher Céline, Bleicher Niels, Le Bailly Matthieu, 2019. Spatializing data in paleoparasitology: Application to the study of the Neolithic lakeside settlement of Zürich-Parkhaus-Opéra, Switzerland: *The Holocene* p. 1-8. doi.org/10.1177/0959683619838046.

Publication en préparation

Maicher Céline, Maigrot Yolaine, Mazurkevich Andrey, Le Bailly Matthieu. First contribution of paleoparasitology to the study of coprolites from the Neolithic site of Serteya II (Russia). Soumis à Journal of Parasitology / En preparation pour soumission à Journal of Parasitology.

Chapitre d'ouvrage

Maicher Céline, Le Bailly Matthieu, 2017. First contribution of paleoparasitology to the study of the neolithic lakeside settlement of Zürich-Parkhaus Opéra, in: Zürich-Parkhaus Opéra Eine Neolithische Feuchtbodenfundstelle Band 3: Naturwissenschaftliche Analysen Und Synthese. Niels Bleicher, Zürich, pp. 171–177.

Participations à des colloques internationaux

Maicher Céline, Villemin Cécilia, Saña Segui Maria, Le Bailly Matthieu : First paleoparasitological data from the Neolithic site of La Draga (Spain). 20^{ème} Colloque d'archéométrie GMPCA. Besançon, 27-30 avril 2015. (Poster).

Maicher Céline, Saña Segui Maria, Palomo Antoni, Harb Christian, Bleicher Niels, Le Bailly Matthieu. La gestion des déchets sur les sites de zones humides : contribution de la paléoparasitologie sur les sites de La Draga (Espagne) et de Zurich-Parkhaus-Opéra (Suisse). VIe Colloque International du Groupe d'Histoire des Zones Humides. Centre archéologique européen du Mont-Breuvay – Glux-en-Glenne, 9-11 novembre 2017. (Poster, flash communication).

Maicher Céline, Ismail-Meyer Kristin, Harb Christian, Le Bailly Matthieu. Gastrointestinal parasite markers as evidence for waste management and dietary: the example of the Horgen culture. 22nd European Meeting of the Paleopathology Association. Zagreb, 28 août-1 septembre 2018. (Communication orale).

Participations à des colloques nationaux / séminaires

Maicher Céline, Richard Hervé, Le Bailly Matthieu. Etude paléoparasitologique comparative des sites néolithiques lacustres en Europe : apports de la cartographie et de la micromorphométrie. 5^{ème} Journée des Doctorants de Chrono-Environnement. Besançon, 11 décembre 2015. (Flash communication orale).

Maicher Céline, Richard Hervé, Le Bailly Matthieu. Etude paléoparasitologique comparative des sites néolithiques lacustres en Europe : apports de la cartographie et de la micromorphométrie. Séminaire d'archéologie du laboratoire Chrono-Environnement. Besançon, 20 novembre 2015. (Communication orale).

Maicher Céline, Richard Hervé, Le Bailly Matthieu. La Paléoparasitologie : apports et contraintes de l'étude des parasites en contexte ancien. Séminaire à l'Institut de Parasitologie et de Pathologie tropicale de l'Université de Strasbourg. Starsbourg, 24 mars 2017.

Maicher Céline, Le Bailly Matthieu, Revelles Jordi, Bleicher Niels. La gestion des déchets en contexte domestique au Néolithique en Europe : approche pluridisciplinaire sur les sites de La Draga et Zurich-Parkhaus-Opéra. 13^{ème} Rencontres d'Archéobotanique : La carpologie et l'interdisciplinarité : approches intégrées. Besse-en-Chandesse, 27 février-2 mars 2018. (Communication orale).

Maicher Céline, Le Bailly Matthieu. Gastrointestinal parasite markers as evidence for waste management and dietary: the site of Weyregg II. Journée scientifique Projet « Zeitensprung ». Linz, 27 mai 2019. (Communication orale).

Autres

Participation à l'exposition "Gesundheit!" sur le thème de la santé, au Museum für Urgeschichte(n), Zug (Suisse).

Titre : Evolution des relations homme/parasite/environnement au Néolithique : approche intégrée et premiers essais de spatialisation sur les sites lacustres européens.

Mots clés : Paléoparasitologie, Néolithique, Europe, SIG.

Résumé : Le Néolithique est caractérisé par de profonds changements sociétaux, comme le passage d'un mode de subsistance chasseur-cueilleur à agro-pastoral, l'augmentation de la démographie, la hiérarchisation, les mouvements de populations, l'évolution des régimes alimentaires, ou encore la gestion des déchets. Dans le cadre de ce travail de doctorat, nous nous sommes intéressés à l'impact de ces changements sur la diversité des parasites, en particulier les helminthes digestifs. Le corpus étudié réunit plusieurs sites de contextes humides dont les datations couvrent une période allant de 5000 à 2500 av. JC. La plupart correspond à des villages « palafittes », installations de bord de lac bien représentées en Europe, qui sont d'excellents enregistreurs de ces changements, grâce à des conditions de conservation souvent idéales.

Il apparaît que les changements culturels, mais aussi environnementaux, qui ont lieu entre le VI^{ème} et III^{ème} millénaire av. JC, ont eu des conséquences sur la diversité des parasites digestifs. Au travers de plusieurs exemples, ce travail vise à comprendre les mécanismes qui ont permis aux parasitoses de s'ancrer profondément dans le quotidien des populations humaines et animales du Néolithique. Pour certains sites étudiés, la stratégie d'échantillonnage a permis de spatialiser les données acquises. Cette approche originale permet une plus grande intégration de l'étude des parasites anciens aux problématiques archéologiques.

Title: Evolution of human/parasite/environment relations during the Neolithic: integrated approach and first spatialization tests on European lake sites.

Keywords: Paleoparasitology, Neolithic, Europe, GIS.

Abstract: The Neolithic period is characterized by profound societal changes, such as the transition from a hunter-gatherer to agro-pastoral livelihood, population growth, ranking, population movements, changing diets, and waste management. As part of this PhD research work, we have focused on the impact of these changes on the diversity of parasites, particularly digestive helminths. The studied corpus includes several sites of humid contexts whose dates cover a period from 5000 to 2500 BC. Most of them correspond to lakeside settlements, which are well represented in Europe, and are excellent recorders of these changes, thanks to perfect preservation conditions in some cases.

It appears that the cultural, but also environmental changes that occurred between the 6th and 3rd millennia BC, had consequences on the diversity of digestive parasites. Through several examples, this work aims to understand the mechanisms that allowed these parasites to become deeply rooted in the daily lives of human and animal populations in the Neolithic period. For some of the sites studied, the sampling strategy allowed spatialization of the acquired data. This original approach allows a better integration of the study of ancient parasites into archaeological issues.