



HAL
open science

Impacts de la néolithisation sur l'évolution des systèmes hôtes-parasites : étude paléoparasitologique des sociétés mésolithiques et néolithiques dans le sud-est de la France et le nord-est de l'Espagne

Alizé Hoffmann

► **To cite this version:**

Alizé Hoffmann. Impacts de la néolithisation sur l'évolution des systèmes hôtes-parasites : étude paléoparasitologique des sociétés mésolithiques et néolithiques dans le sud-est de la France et le nord-est de l'Espagne. Archéologie et Préhistoire. Université Toulouse le Mirail - Toulouse II, 2019. Français. NNT : 2019TOU20066 . tel-03140383

HAL Id: tel-03140383

<https://theses.hal.science/tel-03140383v1>

Submitted on 12 Feb 2021

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

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

Université Fédérale



Toulouse Midi-Pyrénées

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Delivré par l'Université Toulouse 2 Jean Jaurès

Présentée et soutenue par

Alizé Hoffmann

Le 27 septembre 2019

Impacts de la néolithisation sur l'évolution des systèmes hôtes-parasites

Étude paléoparasitologique des sociétés mésolithiques et néolithiques dans le sud-ouest de la France et le nord-est de l'Espagne

École Doctorale TESC	Unité de recherche UMR 5608 TRACES	Spécialité Préhistoire
Nicolas VALDEYRON	Professeur de Préhistoire, Université Toulouse 2 Jean Jaurès	Co-directeur
Jean-François MAGNAVAL	Professeur Émérite de Parasitologie, Faculté de Médecine Purpan	Co-directeur
Marie BALASSE	Chargée de recherche au CNRS, UMR 7209	Rapporteure
Matthieu LE BAILLY	Chargé de recherche au CNRS, UMR 6249	Rapporteur
Marie-Laure DARDE	Professeure de Parasitologie-Mycologie Faculté de Médecine de Limoges	Examinatrice
Claire MANEN	Chargée de recherche au CNRS, UMR 5608	Examinatrice
Maria SANA SEGUI	Professeure de Préhistoire, Universitat Autònoma de Barcelona	Examinatrice

Les remerciements ont été clairement la partie de ce manuscrit la plus simple à rédiger étant donné le plaisir que c'est pour moi d'exprimer ma reconnaissance à toutes les personnes que j'ai eu la chance de rencontrer et avec qui j'ai partagé ces dernières années.

Je remercie mes deux directeurs de thèse, Nicolas Valdeyron et Jean-François Magnaval de m'avoir encadrée ces cinq dernières années. L'enthousiasme de Nicolas et la rigueur de Jean-François m'ont permis d'aboutir à ce travail. Je les remercie de m'avoir offert la liberté de m'investir sur différents terrains, ce qui m'a énormément apporté, aussi bien au niveau professionnel que personnel, avec notamment les bons moments passés en fouilles au Cuzoul à voyager en camion vert.

Je suis très honorée que Marie Balasse ait accepté d'examiner ce travail. Son avis en tant qu'archéozoologue et isotopiste sur les systèmes agro-pastoraux et leurs évolutions en lien avec la progression des sociétés préhistoriques m'est d'un grand intérêt.

Je suis reconnaissante à Matthieu Le Bailly d'avoir accepté d'examiner ce travail, et sans qui je n'aurais jamais commencé la paléoparasitologie. Je suis heureuse de pouvoir écrire ces lignes pour le remercier de sa disponibilité et de la formation qu'il m'a prodiguée lors de mon année bisontine.

Je remercie Marie-Laure Darde d'avoir accepté d'être examinatrice sur ce travail. En tant qu'épidémiologiste, son avis sur le fonctionnement des organismes parasitaires m'est précieux.

Je suis très touchée par l'amitié que m'a fait Claire Manen de lire ce travail, et qui, depuis mon arrivée à PRBM, que ce soit comme directrice d'équipe ou chercheuse, s'est toujours montrée aussi disponible que bienveillante. Sa capacité à m'orienter vers les bons interlocuteurs et l'efficacité et la franchise dont elle a fait preuve à mon égard, ont facilité de nombreuses étapes de mon travail.

Je remercie Maria Saña d'avoir accepté de lire autant de pages dans une autre langue que la sienne. Après m'avoir accueilli quelques années plus tôt à La Draga, je suis heureuse qu'elle puisse me donner son avis sur ce travail. *Per suposat, tothom és una miqueta de Català al seu interior.*

Ce doctorat a été financé par différentes institutions. J'ai bénéficié d'un contrat doctoral d'un an dans le cadre du LABEX IAST / ANR-11-IDEX-0002-02 de la fondation Jean-Jacques Laffont, que je souhaite remercier. Je remercie également Florence Verdin d'avoir pris en charge les analyses pour la Lède du Gulp. Le SRA Aquitaine, pour le financement de l'allocation de formation à la recherche dont j'ai pu bénéficier. Le SRA Midi-Pyrénées, qui a financé les analyses du Cuzoul de Gramat. Je remercie l'université Toulouse 2 Jean Jaurès et l'université Fédérale Toulouse Midi Pyrénées qui, conjointement à l'équipe PRBM du laboratoire TRACES, ont financé mes missions en Espagne. Je remercie Françoise Echassieraud d'avoir toujours répondu présente afin de créer les contrats. Merci à Pôle Emploi et ses conseillers de ne pas m'avoir obligée à devenir carreleuse, et d'avoir eu le droit de récupérer MES DROITS au chômage. Je tiens aussi à témoigner toute ma gratitude et mon affection à mon sponsor non officiel, ma famille, sans qui je n'aurais pas eu la possibilité d'effectuer cette thèse. Merci d'avoir fait de cet aspect financier un non-problème tout au long de ces années.

Je remercie très chaleureusement tous les responsables de fouille qui m'ont accueilli sur les différents terrains et avec qui échanger et échantillonner a toujours été un plaisir. Eneko Iriarte pour m'avoir intégré à l'équipe de la fouille d'El Portalòn. Amalia Pérez Romero et José Miguel Carretero, les deux directeurs de ce chantier, de m'avoir laissé abîmer leur si jolie stratigraphie. Nicolas Teyssandier, sans qui je n'aurais jamais débarqué à Oulen. Christophe Gilabert et Robin Furestier, pour le temps qu'ils m'ont accordé sur la fouille. Florence Verdin, pour son enthousiasme pour la paléoparasitologie. Je suis toujours aussi émue d'avoir eu la chance de découvrir des troncs mésolithiques au fond d'une mare. Un très grand merci à Thomas Perrin de m'avoir fait découvrir l'Aveyron, même si en deux minutes de terrain il paraissait peu probable d'avoir des résultats. Merci également de m'avoir permis de participer à la fouille de Basi, et de découvrir pour la première fois l'Île de Beauté et les racines de mon homonyme, dont nous partageons la passion.

Je remercie Jean-Loup Justine pour sa disponibilité, pour ses réponses à mes interrogations sur les Capillariidae, et pour les corrections qu'il a bien voulu apporter à cette même partie. Je remercie Thomas Perrin, sans qui cette base de données n'aurait pas pu être réalisée. Je remercie vivement Guillaume Roguet, sans qui mes cartes n'auraient été que des gros points Illustrator. Merci pour le temps que tu m'as accordé et ta patience lors de la reprise des dernières entrées. Je remercie Didier

Gallop d'avoir bien voulu me donner accès au matériel de Géode nécessaire à mes analyses. Merci à William et Guilherme pour le partage des microscopes et pour leur bienveillance. Et notamment d'avoir toujours fait attention que je ne me retrouve pas bloquée derrière la porte. Je remercie Bruno Payre pour sa gentillesse, ses explications concernant l'utilisation du MEB, et le temps qu'il m'a accordé, en recommençant parfois les manipulations jusqu'à ce que la prise de photographies fonctionne.

Je remercie le laboratoire TRACES et tous ses membres de m'avoir accueilli pendant cette thèse : notamment François Bon, François-Xavier Fauvelle, Josiane Ratsimbazafy, Philippe Miroux, Évelyne Tissier, Jessie Cauliez, Caroline Renard, Marie-Cécile Soulier, Vanessa Léa, Jean-Marc Pétillon, Nicolas Teyssandier, Esther Lopez, Emmanuel Discamps, Luc Robbiola, Sylvie Philibert, Caroline Robion-Brunet... Je remercie particulièrement les deux directrices de l'équipe PRBM, Jessie Cauliez et Claire Manen, pour toute l'aide qu'elles m'ont apporté au cours de ces années.

Ce travail a également été celui de nombreux relecteurs bienveillants, motivants, et même parfois hilarants. Merci à Julie Bachellerie, Camille Bourdier, Isabelle Carrère, Thiphaine Dachy, Juline Joly, Colas Gueret, Lucie Coudert, Thomas Perrin, Louise Serieis. Plusieurs échantillons actuels et subactuels sont le résultat de collectes de collègues ou amis. Merci à Bastien Lefebvre, Victor Jeauffreau, Xavier, et Fred. Merci d'avoir pris le temps de m'apporter selon les contextes, viscères, fumier, contenu stomacal et bouses en tout genre.....

Au total, cette thèse aura nécessité 46 semaines sur le terrain. Merci à toutes les jolies rencontres.....Tous les bénévoles que j'ai eu la chance de rencontrer ou non, et qui ont permis, après des années de fouilles sur les différents terrains, de dégager les niveaux d'occupation échantillonnés au cours de cette thèse. Merci aussi pour ces merveilleux moments passés entre les chantiers de fouilles et les bibliothèques, en passant par quelques bars... Merci aux espagnoles en particulier à Suzanna (spigule), Rapha, Oriol, Toni, Igor, Xavier, Juan, Amaia, Gema, Oscarito et aux français, Carole, Élisabeth, Ana, Elena, Chachatte, Marie-Lou, Laurène, Johanna, Janet, Thomas, Pablo, Lara, Bastien.

Les lectures au microscope ont été réalisées sur le fond sonore de Nostalgie Fiesta, Radio Nova (sans jamais rater DJ Chelou) et Radio Béton. Merci d'avoir permis à mes oreilles de sourire, particulièrement les semaines d'analyses négatives.

Merci à mes différents colocataires toulousains. Kristian, tu as été le premier, merci de m'avoir fait découvrir la vie toulousaine. Merci également à Marc, Victor, Margaux.

Dans l'ordre de nos rencontres, Mousseline, Salade, Brenda, merci pour tous ce que tu m'as apporté lors de nos années de vie commune. Tu as vraiment été la colocataire rêvée.

Merci à mes amis rencontrés sur les bancs des différentes universités. De Tours à Paris, Ber, Wald, Julie, Gagou, Simon, Thibault et Thibaud, Gauthier, Ben, Antoine, Audren, Clo, JM, Sab.

Les terrains ont toujours été pour moi des moments privilégiés qui m'ont énormément apporté. Je n'écrirais pas ces lignes si je n'avais pas eu la chance de débarquer un jour par le plus grand des hasards sur ces chantiers, et en particulier sur trois d'entre eux. Moulins... là où tout a commencé. Merci tout d'abord à Tony. Même si je t'ai maudit pendant la rédaction, tu m'as transmis ton amour du terrain. Stella, Marie, Fofie, Zonzon, ^{NI}Colas, Nounours, je n'oublierais jamais mes étés à vos côtés ... Même si la démocratie n'était pas toujours au programme, merci Vincent pour le talent que tu as de ne recruter que des gens brillants, permettant ainsi des discussions toujours éclairées sur la science, autour de petites tisanes. Merci aussi de m'avoir permis de participer à des fouilles passionnantes, dans un contexte sécuritaire et de bon goût. Grâce à toi, j'ai aussi pu retrouver les copains, et en rencontrer d'autres : Fred, Kevin, Val, Nils, Manu, Antoine, Delphine, Pauline... Je remercie également très chaleureusement toute l'équipe d'Els Trocs, pour son accueil ces dernières années. Cette thèse a commencé dans vos montagnes et je n'aurais pas pu aussi bien commencer sans vous. Merci en particulier à Manolo, Cripas, Inigo, Igor Sara, Hector, Chema, Edu, Irene, Kurt, Rafa, Miguel, Maria, Sara. Merci d'avoir partagé avec moi tous ces moments du fond des Pyrénées au commissariat de Valladolid. Et, bien évidemment, merci à Pilli, sans qui mes aventures espagnoles auraient été nettement moins drôles et intéressantes.

Ces dernières années ont été riches en déplacements multiples. Merci à toutes les personnes m'ayant donné accès à leurs canapés, à de petites ailes privées en bord de piscine, ou encore, par

moments, à leurs parents. Merci en particulier à Didier, Jorche, Ana Maria Gómez Puente et Lucio Calvo Terrados, Nounours, Marcella, Michel, la famille Delpierre au complet qui m'ont logé de nombreuses semaines.

Merci à Gauthier, Fatal et Thibaud d'avoir été mes hébergeurs prévenu ou non à Paris ces dernières années. Merci d'avoir cuisiné mes plats préférés à base de crème dans les moments compliqués.

Je tiens à remercier tous mes collègues doctorants pour leur amitié et le partage de bons moments qui ont rendu certaines journées de rédaction plus facile... Camille, Florian, Wil, Alexandre (x2), Lars, Matthieu, Davide, Sosso, Léa, Bori, Alebachew, Noémie, Pierre, Raph, Celia, Behailu Sonja, Théo, Julie, Lucie, sans oublier mes trois comparses qui, depuis le début, n'ont été qu'amour et bonheur : Elsa, Joséphine et Guigui.

Joséphine, Joséphine, Joséphine, merci pour tout. Merci de m'avoir accueilli chez toi le temps que je devienne toulousaine. Merci pour toutes les illustrations que tu as réalisées. Je n'aurais pu imaginer rendre ce manuscrit si bien illustré selon nos envies. Ton talent lui a clairement permis d'être plus vivant. Merci pour ta gentillesse permanente, ta prévention et ta bienveillance, et merci de m'avoir nourri ces derniers samedis midi (sans oublier bien sûr les petits plats de Guillaume).

Elsa et Guigui, mes deux camarades et amis du bureau 221, merci pour ces deux dernières années, ces discussions lithiques auxquelles je ne comprenais pas grand-chose. Je n'aurais pu rêver meilleur bureau qu'à vos côtés. Je vous suis extrêmement reconnaissante pour votre soutien indéfectible. Merci, Merci, Merci...Houra, Houra, Houra.....

Un grand merci à mes amis de toujours d'El Perche. Merci Mel de m'avoir accompagnée dans mon processus de MacDeuil. Merci à Josiane et Dominique. Merci à Nicolas, et bien sûr, à ma petite Elo, pour toutes ces années à rêver et à se déguiser. Je n'ai malheureusement pas réussi à vous faire déménager ces dernières années en pays toulousain, mais on a toujours réussi à se retrouver. Juliette, Sido, Laurrie, Claire, Ines, Matthieu, Giglian, Leloune et bien évidemment Juline, sans qui mes études, mes voyages, et la vie de façon générale, n'auraient pas eu la même saveur. « Hummm la sauce Lolo ». Merci d'être là depuis toutes ces années.

Encore un ENORME Merci à vous : Julie, Camille, Vincent, Lucie, Loulou, Gugu, Gagou, Brenda, Simon, Gauthier, Thibault (x2), Elsa, Guigui, Jo.

Pour finir, je tiens à témoigner ma gratitude et surtout tout mon amour à ma famille, sans qui je n'aurais jamais créé cette vie.

Merci à Veronique et Philippe qui savent toujours comment nous faire rire.

Merci à ma grand-mère qui, tellement passionnée par les parasites, a investi dans le microscope qui a servi aux analyses.

Axel pour notre enfance à crapahuter dans nos collines verdoyantes. Jeanne, Julie, Louis, Axel, merci pour tous ces jolis moments en famille.

Mes parents qui, chacun à leur façon, et à de multiples occasions, ont pleinement participé à cette thèse. Merci Papa et Maman. Des déménagements aux broyages de sédiments, rien n'aurait été possible sans vous.

Louise merci d'exister tout simplement. Je n'aurais pu espérer meilleure frangine quand tu es née.

Aucune des lignes que je ne pourrais écrire ne serait assez bien rédigée pour décrire ce que j'éprouve pour vous.....

.....Á vos sourires
qui m'ont permis d'écrire

Introduction	14
CHAPITRE I CONTEXTES	21
I. L'environnement du début de l'Holocène	23
II. Les chasseurs-cueilleurs du Mésolithique	24
III. L'innovation néolithique et son processus de diffusion	28
IV. Des interactions et des hommes	32
1. Transmission par consommation	33
2. Transmission par contact	33
3. Transmission par stade libre infestant	33
4. Transmission par vecteur	34
5. L'exemple des schistosomes	34
V. Le Mésolithique : un contexte plus favorable au parasitisme	39
VI. Le Néolithique : une aubaine pour les parasites	41
1. Des populations agrégées, une nouvelle densité	42
2. La mise en place de l'agriculture : développement et diffusion	43
CHAPITRE II : MÉTHODOLOGIE	48
I. Protocole de prélèvements	49
1. Prélèvements stratigraphiques	51
2. Prélèvements systématiques	52
3. Prélèvements par structures archéologiques, et ensemble clos	53
4. Prélèvements des foyers litières et cendres	54
II. Technique d'extraction en laboratoire	55
1. Réhydratation	55
2. Homogénéisation	56
3. Tamisage	56
4. Lecture au microscope optique	56
5. Lecture au microscope électronique à balayage (MEB)	57
III. Bases de données	60
IV. Référentiel actuel et subactuel	61
CHAPITRE III : CORPUS	63
I. Artusia (2014), M. Rojo-Guerra	64
2. Présentation générale	64
3. Chronologie et horizons culturels	64
4. Méthodologie appliquée au site	65
II. Chantebrault IV (2016-2017), V. Ard	66
1. Présentation générale	66
2. Chronologie et horizons culturels	66
3. Méthodologie appliquée au site	67
III. El Portalòn (2015), J.M. Carretero, A. Pérez Romero, E. Iriarte	68
1. Présentation générale	68
2. Chronologie et horizons culturels	68

3.	Méthodologie appliquée au site	70
IV.	Els Trocs (2014 et 2016), M. Rojo-Guerra	71
1.	Présentation générale	71
2.	Chronologie et horizons culturels prélevés	72
3.	Méthodologie appliquée au site	73
VI.	La Baume d'Oulen (2016), R. Furestier, C. Gilabert, P. Guillermin, L. Slimak & N. Teyssandier	74
1.	Présentation générale	74
2.	Chronologie et horizons culturels prélevés	74
3.	Méthodologie appliquée au site	75
IV.	Le Peu, (2014-2015) V. Ard	76
1.	Présentation générale	76
2.	Chronologie et horizons culturels	76
3.	Méthodologie appliquée au site	76
V.	La Lède du Gulp (2014), F. Verdin	78
1.	Présentation générale	78
2.	Chronologie et horizons culturels prélevés	78
3.	Méthodologie appliquée au site	79
VI.	Le Cuzoul, (2015), N. Valdeyron	80
1.	Présentation générale	80
2.	Chronologie et horizons culturels	81
3.	Méthodologie appliquée au site	81
VII.	Le Pontet, (2016) V. Ard	83
1.	Présentation générale	83
2.	Chronologie et horizons culturels	83
3.	Méthodologie appliquée au site	84
VIII.	Les Escabasses, N. Valdeyron	85
IX.	Los Cascajos, (2014) M. Rojo-Guerra	86
1.	Présentation générale	86
2.	Méthodologie appliquée au site	87
X.	Roquemissou, (2017) T. Perrin	88
1.	Présentation générale	88
2.	Chronologie et horizons culturels	88
3.	Méthodologie appliquée au site	88

CHAPITRE IV : RÉSULTATS DES ANALYSES PALÉOPARASITOLOGIQUES

I.	Phylum des Acanthocephala (Kohlruther, 1771)	93
11.	Macracanthorynchus sp. (Travassos, 1915)	93
II.	Embranchement des Nematoda (Rudolphi, 1808)	95
1.	L'Ordre des Ascaridida	95
2.	Ascaris sp. (Linnaeus, 1758)	96
3.	La famille des Capillariidae (Raillet, 1915)	99

a.	Principales espèces de la famille des Capillariidae pouvant être présentes dans les contextes chronogéographiques étudiés	100
b.	Types d'œufs rencontrés au cours des lectures en microscopie optique et électronique	104
c.	Exemples d'espèces et de cycles valides dans nos contextes	108
4.	Trichuris sp. (Röderer, 1761)	111
III.	Embranchement des Platyhelminthes (Gegenbaur, 1859)	115
1.	Dicrocoelium sp. (Dujardin, 1845)	115
2.	Fasciola sp. (Linnaeus 1758)	119
3.	Paramphistomum sp. (Fischoeder, 1901)	121
	CHAPITRE V : INTERPRÉTATION	125
I.	Sites négatifs	126
1.	Artusia	126
2.	La Baume d'Oulen	126
3.	Le Cuzoul de Gramat	126
4.	Le Peu	127
5.	Les Escabasses	127
6.	Los Cascajos	127
7.	Roquemissou	128
II.	Chantebraut IV	128
III.	El Portalón	129
IV.	La Lède du Gulp	130
1.	Taxons identifiés	131
2.	Discussion des résultats	135
V.	Els Trocs	137
1.	Taxons identifiés	138
2.	Tests statistiques	144
3.	Discussion des résultats	146
VI.	Orientations de prélèvements	150
1.	Les œufs	150
2.	Structures de combustion et faciès sédimentaires négatifs	152
3.	Les colonnes stratigraphiques	154
4.	Détermination	155
	CHAPITRE VI : SYNTHÈSE	155
I.	Synthèse des données paléoparasitologiques	158
1.	Cadre des cartes de répartition	158
2.	Le Paléolithique	160
3.	Le Mésolithique	161
4.	Le Néolithique ancien 7 600-4 800 B.C	164
5.	Le Néolithique moyen 4 800-3 700 B.C	166
6.	La fin du Néolithique 3 700-2 200 B.C	167
II.	Interprétation des données paléoparasitologiques	171

III. Discussion	178
Conclusion	184
Table des tableaux	188
Table des figures	191
BIBLIOGRAPHIE	196
Annexe I	243
Annexe II	245
Annexe III	258
Annexe IV	261
Annexe V	283

Introduction

Qu'ils soient hôtes ou parasites, les êtres vivant à la surface du globe sont tous concernés par le parasitisme (De Meeûs et *al.*, 2009). Un parasite est un organisme qui vit aux dépens d'un autre être vivant qualifié d'hôte entraînant par définition une action pathogène sur l'hôte. Cet hôte lui procure un habitat, une mobilité ainsi que les ressources énergétiques dont il a besoin pour se développer et se reproduire, et entraîne une virulence envers son hôte. La pathogénicité est inféodée aux conditions écologiques du milieu, à l'espèce infestante et à l'individu lui-même (âge, état de santé, sexe). Par ailleurs, les communautés de parasites sont fragmentées selon le biotope, les espèces d'hôtes disponibles sur le territoire et les individus hôtes eux-mêmes. Les parasites ont été une force motrice de l'évolution du vivant (Poullin, 2015). W. C Wells exprimait déjà en 1818 l'idée d'une sélection naturelle chez l'Homme imputable aux pathogènes environnants et ayant pu influencer la répartition géographique du genre humain¹.

¹«But, what is here done by art, seems to be done, with equal efficacy, though more slowly, by nature, in the formation of varieties of man kind, fitted for the country which they inhabit of the accidental varieties of man, wick could occur among the first few ans scattered inhabitants of the middle regions of Africa, some one would be better fitted than the others to bear the diseases of the country. This race would consequently multiply, while the others would decrease, not only from their inability to sustain the attacks of disease, but from their incapacity of contending with their more vigorous neighbours ». [*Mais, ce qui est ici fait par l'art, semble être fait, avec la même efficacité, quoique plus lentement, par nature, dans la formation de variétés de genre humain, adaptées au pays qu'ils habitent, des variétés accidentelles de l'homme, qui pourraient se produire parmi les premiers et dispersés habitants des régions moyennes de l'Afrique, certains seraient mieux adaptés que d'autres pour supporter les maladies du pays. Cette race se multiplierait par conséquent, tandis que les autres diminueraient, non seulement à cause de leur incapacité à supporter les attaques de la maladie, mais aussi à cause de leur incapacité à faire face à leurs voisins plus vigoureux.*] (Wells 1818, p. 435-436)

Les pressions sélectives exercées sur les hôtes ainsi que sur les parasites au cours du temps ont largement contribué à la co-évolution globale des écosystèmes. Créé par P. Ehrlich et P. Raven en 1964, ce terme qualifie les interactions de deux ou plusieurs espèces évoluant au sein d'un même biotope². Suivant cette idée, les espèces n'ont pas seulement évolué avec leur milieu en s'adaptant à lui, mais également vis-à-vis des pressions qu'elles exercent les unes sur les autres. Ceci s'applique aussi bien aux espèces parasites qu'aux espèces libres puisqu'elles se partagent une quantité de ressources fixes dans un même environnement³. Par la suite, L. Van Valen établit en 1973 « *A new evolutionary law* » qu'il nomme « la théorie de la Reine Rouge » d'après la nouvelle de Lewis Carroll où Alice et la Reine Rouge courent le long d'un paysage qui ne bouge pas⁴. Fondant ses recherches sur une cinquantaine de groupes d'êtres vivants (cétacés, diatomées, foraminifères, primates, reptiles, rongeurs...), il a observé que la probabilité d'extinction d'un groupe est sensiblement constante dans le temps. Les facteurs abiotiques d'un milieu ne sont donc plus considérés comme seuls agents de l'évolution. Les espèces interagissent en permanence entre elles : chaque fois qu'une espèce acquiert un nouvel avantage adaptatif, celui-ci influe directement sur son environnement ainsi que sur les espèces avoisinantes. Les espèces environnantes sont à leur tour obligées de s'adapter à ces pressions sélectives. Cette adaptation permanente entre espèces, qu'elles soient libres ou parasites est qualifiée de « courses aux armements » par R. Dawkins et R. J Krebs (1979).

²«One approach to what we like to call coevolution is the examination of patterns of interaction between two major groups of organisms with a close and evident ecological relationship». [*Une approche que nous aimons appeler la co-évolution est l'examen des modèles d'interaction entre deux groupes majeurs d'organismes ayant une relation écologique étroite et évidente*] (Ehrlich & Raven, 1964, p. 586).

³« *Il est rapidement apparu difficile d'expliquer par la seule adaptation à l'environnement physique, la longue (et apparemment ininterrompues) évolution du vivant depuis les premières molécules autorépliquatives jusqu'à l'Homme. On a en effet l'intuition qu'une fois une population adaptée à son milieu, la sélection ne devrait plus s'opérer, parce que tous les changements proposés par l'ADN seraient soit neutres et inutiles soit défavorables.* » (Combes, 1995, p.171).

⁴ «Now, here, you see, it takes all the running you can do, to keep in the same place». [*Ici, vous-voyez, il faut courir aussi vite que possible pour rester au même endroit*] (Lewis Carroll, 1872).

À la différence d'un système proie/prédateur, un système hôte/parasite se définit dans ce que C. Combes définit comme « l'interaction durable » (Combes, 1995, p.5). Cette interaction se caractérise par une association prolongée entre les deux génomes, celui du parasite et celui de l'hôte. Deux informations génétiques distinctes étant conservées côte à côte, des échanges de gènes entre ces deux organismes peuvent donc se produire (Combes, 1995 ; Combes *et al.*, 2018). Ces interactions ont joué un rôle essentiel dans l'évolution biologique et continuent à jouer un rôle tout aussi majeur dans le fonctionnement de la biosphère actuelle. Du point de vue de l'évolution, les implications de ces interactions au niveau des pressions sélectives qui ont été exercées sur l'espèce humaine, même si elles ne sont pas encore toutes comprises, sont sans équivoque.

Il est vraisemblable qu'une bonne part des parasitoses humaines actuelles n'existait pas chez nos ancêtres primates (Combes, 1990). Elles ont été acquises par suite des importantes modifications écologiques et éthologiques qui ont marqué l'évolution des populations passées. Au cours de son évolution, l'Homme a capté différents parasites. Cela s'est fait en partie à la suite de transferts, dus à des changements comportementaux et écologiques, notamment lors des phases d'expansion de peuplement, en colonisant pratiquement toutes les régions de la planète (Cockburn, 1971). Chez l'Homme, la majorité des maladies infectieuses émergentes a une origine zoonotique⁵ (Taylor *et al.*, 2001). Ces infections ou infestations sont causées par des agents (bactéries, parasites, prions ou virus) qui se développent au sein d'au moins deux espèces de vertébrés, dont l'une est par définition l'Homme. La recherche des facteurs ayant permis, par le passé, l'émergence de nouvelles maladies, parasitaires notamment, est fondamentale pour la compréhension de la dynamique épidémiologique supportant le phénomène de "capture puis spéciation" qui a conduit à l'apparition de nouvelles espèces d'agents infectieux.

La paléoparasitologie - étude des restes fossiles de parasites en contexte archéologique (Reinhard & Araújo, 2007) - représente un point de rencontre entre l'archéologie et la parasitologie, auxquelles elle emprunte leurs cultures respectives, leurs connaissances scientifiques et leurs techniques propres.

⁵ Les zoonoses sont les maladies qui se transmettent naturellement entre des animaux vertébrés et l'Homme WHO/ FAO Expert Committee on Zoonoses. Technical report series n°169. WHO: Geneva; 1959.

La première découverte de parasites en contexte archéologique date de 1910 et a été faite par M. Ruffer. Médecin bactériologiste de formation, il a identifié des œufs de *Schistosoma haematobium* retrouvés dans deux momies égyptiennes de la vingtième dynastie, datées entre 1250-1000 B.C⁶ (Ruffer, 1910). Il a également défini les bases de la paléopathologie qu'il a présentée comme étant la science des maladies qui peuvent être diagnostiquées par l'étude des vestiges anciens, humains ou animaux⁷.

À la suite des premières découvertes, un engouement pour cette nouvelle discipline est apparu au sein de la communauté archéologique. Une première « phase exploratoire » (Reinhard & Araújo, 2012) a vu le développement de travaux méthodologiques sur l'extraction des œufs contenus dans les coprolithes, renseignant d'une part l'alimentation des populations passées et, d'autre part, mettant en évidence des infections vermineuses (Pike, 1968 ; Fry & Moore, 1969). L'analyse des données issues de nombreux gisements a procuré de nouvelles informations, et a démontré l'intérêt des études paléoparasitologiques pour les interprétations archéologiques et culturelles. Parallèlement, les techniques d'extraction des œufs contenus dans les coprolithes animales ou humains ont été développées et ont renseigné sur l'alimentation et les infections vermineuses des populations passées (Callen & Cameroun, 1960). Depuis la fin des années 1970, la recherche dans ce domaine s'est intensifiée menant à la création du terme spécifique de « paléoparasitologie » (Araújo et al., 1981)⁸. Des avancées méthodologiques ont été réalisées sur l'identification des taxons au sein d'échantillons dont l'origine biologique a été identifiée (Araújo et al., 1981 ; Reinhard et al., 1987 ; Reinhard, 1988). Grâce aux données accumulées, les études se sont attachées à la compréhension de l'évolution des parasites ainsi qu'à leur écologie, influencées par les dynamiques de recherches en parasitologie et en épidémiologie. Les recherches se sont notamment appuyées sur les théories de T. A. Cockburn, selon lesquelles une transition épidémiologique aurait existé entre les populations de chasseurs-cueilleurs et les populations agricoles aux États-Unis où, à la suite de la sédentarisation, le regroupement des populations aurait causé l'augmentation des infestations et infections (Cohen, 1977 ; Cohen &

⁶ Toutes les dates sont calibrées sauf mention contraire

⁷ [*the science of the diseases which can be demonstrated in human and animal remains of ancient times.*] (Ruffer, 1913, p. 149)

⁸ [*Thus, paleoparasitology emerged as a branch of paleopathology in the moment that parasitic forms were sought in archaeological material.*] (Araújo et al., 1981, p.873)

Armelagos, 1984). Dans ce courant de pensée, R. H. Hevly, à partir des données paléoenvironnementales et paléoparasitologiques du site d'Elden Pueblo (Arizona), a démontré l'impact de l'environnement sur la diversité des parasites et l'influence du parasitisme sur la santé des populations préhistoriques (Hevly et *al.*, 1979). K. Reinhard (1988 ; 2008), lui, a démontré l'augmentation des helminthiases avec la pratique de l'agriculture en comparant des coprolithes de chasseurs-cueilleurs (Dust Devil Cave, Utah) et d'agriculteurs (Antelope House, Arizona et Salmon Ruin, Nouveau-Mexique). Des variations au sein du spectre paléoparasitologique ont aussi été mises en évidence par M. Le Bailly (Le Bailly, 2005 ; Le Bailly et *al.*, 2007) sur plusieurs gisements du circum-alpin, révélant des changements dans la diète des populations néolithiques. Il a observé une augmentation des parasitoses associées à un régime piscivore plus important, en lien avec la dépression climatique qui a touché les Alpes (3 650 - 3 250 B.C) (Hass & Magny, 2004 ; Le Bailly, 2005 ; Le Bailly et *al.*, 2007). Les parasites retrouvés peuvent également renseigner sur les migrations des populations préhistoriques humaines. Des œufs de *Trichuris trichiura* notamment, ont été retrouvés en Amérique du Sud (Ferreira & Araújo, 1996 ; Gonçalves et *al.*, 2003). Des conditions climatiques spécifiques nécessaires à l'accomplissement du cycle de ce parasite, ne sont pas présentes dans le secteur du Détroit de Béring, chemin emprunté par les populations pour atteindre l'Amérique. De plus, aucune population d'Inuits ou vivant dans ces biotopes de façon traditionnelle n'ont été touchées par la tricocéphalose. Ces découvertes attesteraient qu'une partie de la colonisation de l'Amérique (Amérique du Sud et gisement) s'est faite par navigation transpacifique (Araújo et *al.*, 2008a ; 2008b). Ces dernières années, des ouvrages de synthèse traitant d'un ou plusieurs taxons sont venus compléter ces travaux (Gonçalves et *al.*, 2003 ; Dittmar, 2009 ; Le Bailly & Bouchet, 2010 ; Araújo et *al.*, 2011 ; Mitchell, 2013), pour tenter de comprendre où et quand ces infestations sont apparues au cours de l'évolution humaine.

En parallèle, plusieurs travaux se sont attachés à affiner la caractérisation des aires d'activités sur des sites au regard de la quantité et de la nature des œufs de parasites retrouvés, s'inscrivant dans la complémentarité des études sur le mobilier archéologique, comme ceux de A. K. G Jones (1982 ; 1985) pour le Moyen-Âge, de F. Jouy Avantin pour la Protohistoire (Jouy Avantin, 2004), B. Dufour, pour l'époque romaine (Dufour, 2015) ou encore C. Maicher pour le Néolithique (Maicher et *al.*, 2017 ; Maicher et *al.*, 2019).

La néolithisation de l'Europe offre un contexte privilégié pour les études paléoparasitologiques car elle a mis en présence deux populations ayant des systèmes socio-économiques bien distincts. Les premières populations, mésolithiques, constituant le fonds indigène européen, dépendaient d'une économie fondée sur la chasse, la cueillette et la collecte. Les secondes, néolithiques, plus récemment installées sur le continent européen fondant leur économie sur l'agriculture et l'élevage dans un cadre plus sédentaire. La coexistence sur un même territoire de ces deux modes de vie (Ammerman & Cavalli-Sforza, 1984 ; Guilaine, 2017) est particulièrement pertinente dans le cadre d'analyses paléoparasitologiques. En effet, dès 1971, T. A Cockburn faisait état d'une première transition épidémiologique correspondant au Néolithique ; la domestication avait créé de profondes modifications des écosystèmes et de l'histoire de l'Humanité (Vigne, 2011). La néolithisation, avec tout ce qu'elle implique en terme de mutations socio-économiques, a contribué à modifier nos relations vis-à-vis des parasitoses. Ces modifications ont impacté les systèmes hôtes/parasites. Le regroupement des populations, la sédentarisation, la mise en présence sur le même espace de différentes espèces (animales et végétales, notamment allochtones), la déforestation, l'irrigation, l'utilisation de fertilisant, le parçage ou encore le stockage alimentaire, sont autant de comportements qui ont contribué à modifier les frontières de l'écologie des différents agents de parasitoses qui nous entourent. Grâce au prisme de la paléoparasitologie, nous pourrions appréhender la façon dont les systèmes parasites/hôtes/milieus ont évolué du fait des transformations socio-économiques des populations.

Il s'agit donc d'observer dans quelle mesure l'écologie parasitaire serait un indicateur de la nature et du degré d'anthropisation des milieux. Nous pourrions ainsi préciser l'ampleur de l'influence sur les systèmes parasites/hôtes de la modification des environnements par l'Homme. En ce qui concerne la méthodologie, il s'agira de mieux définir les contextes propices à la conservation des propagules helminthologiques qui sont notre support d'étude.

Dans cette optique, nous avons travaillé sur un corpus de gisements mésolithiques et néolithiques d'Europe occidentale (France et Espagne) en cours de fouille⁹, pour éliminer tout risque de contamination des sédiments lors des échantillonnages, et dont la contextualisation stratigraphique offre une attribution chronologique sans équivoque. Travailler sur des opérations en cours offre par ailleurs la possibilité de confronter les données issues de nos propres analyses aux résultats d'autres disciplines ou approches comme l'archéozoologie, la micro-morphologie ou encore les analyses spatiales.

Plusieurs types de parasites peuvent être retrouvés en contexte archéologique : des ectoparasites, pour l'essentiel des insectes, et des endoparasites. Ces derniers peuvent être divisés en deux catégories distinctes :

- les microparasites que l'on retrouve essentiellement chez les protozoaires. Leur présence passée a pu parfois être décelée dans des sédiments archéologiques par des tests immunologiques détectant les antigènes parasitaires ou par biologie moléculaire (Polymerase Chain Reaction, PCR) ;
- les macroparasites, essentiellement les helminthes (Cestodes, Trématodes, Nématodes) et les Acanthocéphales qui vivent et se développent dans les organes ou tissus de leur hôte définitif. Ils présentent des cycles reproductifs directs ou indirects incluant, selon les cas, des hôtes intermédiaires ou des vecteurs.

Nos recherches se concentrent sur la détection et la caractérisation des propagules helminthiques, définies à l'état adulte comme des « vers ». Nous avons fait ce choix car la plupart des œufs d'helminthes possèdent une coque constituée de chitine, un polymère à longue chaîne de N-acétylglucosamine très résistant aux phénomènes taphonomiques (Wharton, 1980). Cette caractéristique leur assure de meilleures chances de conservation et donc une meilleure préservation rendant possible une détermination, tandis que les vers adultes sont trop fragiles pour se conserver en contexte archéologique (Reinhard, 1992).

⁹ A l'exception des Escabasses, car le site n'est plus accessible depuis 2002.

Dans la première partie de ce manuscrit, les concepts liés au parasitisme et à la parasitologie seront définis. Il y sera également question de l'Homme en tant qu'hôte et ses spécificités, pour pouvoir débattre des conséquences des mutations socio-économiques du Néolithique sur les mécanismes d'infestation. À la suite de ces éléments, nous développerons la méthodologie de prélèvement et d'analyse employées, et détaillerons le corpus de gisements considéré. Initialement constitué de douze gisements suite aux analyses, seuls quatre ont rendu des résultats positifs dont deux pour lesquels les résultats seront discutés. Ce travail a également rendu possible l'observation des conditions sédimentaires dans lesquelles les propagules vermineuses ont le meilleur taux de conservation grâce à des prélèvements répartis sur différentes ambiances sédimentaires marquées par l'action anthropique.

Enfin, une synthèse des résultats paléoparasitologiques sera présentée. Les résultats acquis au cours de ce travail seront ajoutées aux données bibliographiques disponibles. Le croisement de ces informations viendra mettre en lumière des tendances, tant dans les aspects chronologiques que géographiques, puisque les parasitoses dépendent, notamment, de leur niche écologique. Pour terminer, sur la base des résultats obtenus, les perspectives de recherches futures seront exposées.

CHAPITRE I CONTEXTES



I. L'environnement du début de l'Holocène

Le début de l'Holocène est divisé en trois chronozones en fonction de l'évolution du couvert forestier (Mangerud *et al.*, 1974) : le Préboréal (9 600-8 000 B.C), caractérisé par des forêts de pins, le Boréal (8 000-6 900 B.C) au cours duquel la proportion de noisetiers a augmenté. Enfin, le début de l'Atlantique (6 900-4 700 B.C) a correspondu à un couvert végétal plus dense avec le développement de la chênaie caducifoliée, composée de chênes (*Quercus*) et d'espèces telles que les hêtres, les aulnes (*Aulus*), les tilleuls (*Tilia*) et les ormes (Perez-Díaz *et al.*, 2015). Une croissance générale de la biomasse, tant végétale qu'animale, a été observée malgré la dispersion vers le nord de l'Europe de la grande faune paléolithique : mammouths, bisons, chevaux ou rennes. Ces populations de grands mammifères ont été remplacées par des bovinés, des cervidés, des sangliers plus adaptés à ce nouveau couvert forestier dense¹⁰ (Marchand, 2012) (figure 1).

Le climat a été caractérisé par une augmentation des températures et de la pluviométrie (Bradley, 1999 ; Munõz-Sobrino *et al.*, 2007), traduit par des saisons plus marquées à étés chauds et humides et hivers doux (Jamrichová *et al.*, 2017). Le recul de l'Islandis a ouvert d'autres territoires et des îles, comme la Corse (Costa, 2004) ou encore l'Irlande (Conneller & Warren, 2006) ont été peuplées. La façade littorale a évolué au cours de la période, avec une montée des eaux de 60m en dessous du niveau actuel au tout début du Mésolithique (9 600 B.C) jusqu'à -10m au début du Néolithique (5 500 B.C) (Ghesquière & Marchand, 2010). Sous l'effet des transgressions atlantiques et méditerranéennes, les lignes de côtes se sont perdues ou transformées. Les îles Britanniques, par exemple, ont été coupées du continent à la fin du VIIe millénaire (Tolan-Smith, 2008)

L'expansion de la végétation arborée à la fin du Pléistocène (Pérez-Obiol & Julia, 1994) et la remontée en altitude des espèces animales et végétales forestières a facilité l'occupation humaine (Marchand, 2012) ; l'arc alpin, par exemple, a été fréquemment occupé lors de chasses d'été (Fontana, 2011). C'est donc dans un climat tempéré qu'ont évolué les populations humaines évoquées dans cette étude.

¹⁰ Ceci est une vision générale, il y a bien sur eu une grande variabilité de situation : selon l'altitude et/ou la latitude, la rapidité du redéploiement postglaciaire n'a pas été la même.

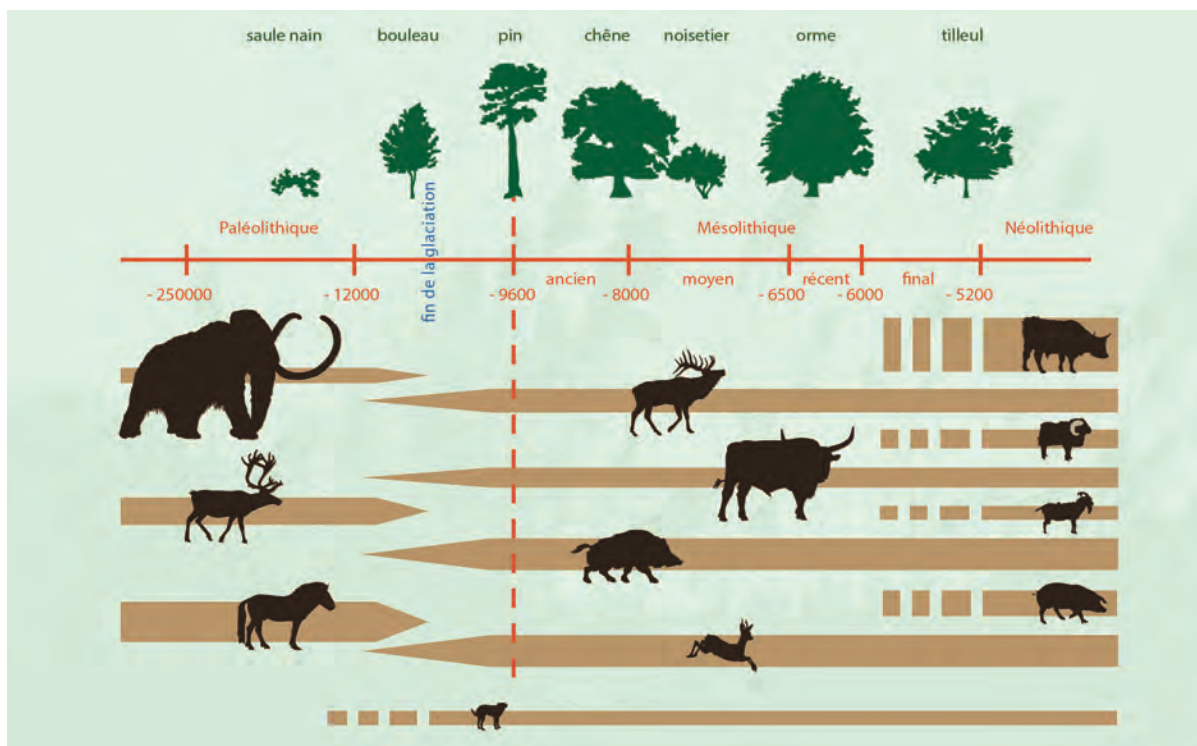


Figure 1 : frise des dates d'apparition des principales espèces d'arbres de la fin du Paléolithique au début du Néolithique et celles de la disparition et du développement des espèces animales. Les lignes discontinues indiquent les dates d'apparition des espèces domestiques, plus précoces pour le Sud de la France par rapport à l'Est. (Guesquière & Marchand, 2010)

II. Les chasseurs-cueilleurs du Mésolithique

En Europe de l'Ouest, les débuts du Mésolithique sont classiquement associés avec le début de l'Holocène (9 600 B.C). Cette période a vu les dernières populations de chasseurs-cueilleurs-collecteurs (Rozoy, 1978), derniers représentants d'un mode de vie fondé sur la chasse, la cueillette et la collecte (Thévenin, 1998).

Le Mésolithique ne peut être défini à l'échelle large de l'Europe. Il est plutôt considéré comme une « mosaïque culturelle » (Rozoy, 1978), composée d'ensembles différenciés adaptés à leurs environnements respectifs (Kozłowski, 2009 ; Bailey & Spikins, 2008). Généralement, il n'est pas perçu comme une rupture franche par rapport à la période précédente, le Paléolithique, mais plutôt comme un continuum avec des innovations techniques et sociales adaptées aux changements de biocénoses (Valentin,

2008 ; Valdeyron, 2013). Le Mésolithique a, dans un premier temps, été « mal perçu » par la communauté scientifique. Une explication vient de la position du Mésolithique, entre le Paléolithique et le Néolithique (Guillomet-Malmasari, 2014), périodes sur lesquelles les chercheurs se sont principalement concentrés. De surcroît, la microlithisation des vestiges lithiques les plus typiques de cette période, les armatures de flèches, a desservi la reconnaissance et la caractérisation de ce technocomplexe jusqu'à la mise en place plus systématique de tamisages. Les années 70 (Kozłowski, 1976 ; Rozoy, 1978) et surtout la fin des années 1980 ont vu la généralisation de l'archéologie préventive qui a entraîné la découverte de gisements bien conservés en plaines alluviales, ou en fond de vallées, ou de fosses ou de structures en creux (Souffi et *al.*, 2007 ; Verjux, 2015). Ces nouvelles découvertes combinées à la reprise de fouilles anciennes en grottes et abris ont octroyé au Mésolithique une place plus significative au sein des problématiques de recherche.

L'industrie lithique de cette période a, dans un premier temps, été essentiellement appréhendée à travers l'étude typologique des armatures. De manière générale, ces éléments caractéristiques ont subi une microlithisation et une standardisation importante, en lien avec la diffusion de l'arc nécessitant l'emploi d'armatures légères (Rozoy, 1978). Il ne faudrait toutefois pas résumer l'industrie lithique mésolithique à ce constat. De fait, certains gisements ont délivré un panel d'outils plus diversifiés et notamment du macro-outillage (Barrière, 1974).

De façon synthétique, pour le Sud de la France, le Mésolithique peut être scindé en deux. La première étape, celle du Sauveterrien, a été caractérisée par le débitage de lamelles étroites et relativement irrégulières par percussion directe à la pierre, et retouchée pour obtenir des microlithes (Angelin, 2017). La seconde, qui a vu le développement du Castelnovien et des cultures qui lui sont contemporaines, s'est distinguée par l'apparition de lames plus normées et plus larges débitées par percussion indirecte ou par pression, accompagnées de trapèzes et de lames à coches (Binder, et *al.*, 2012, Gassin et *al.*, 2013, Marchand & Perrin, 2017). L'industrie lithique de la fin du Mésolithique de la Péninsule ibérique et du sud de la France a livré des trapèzes réalisés

sur de petites lames, puis des pointes triangulaires (Guilaine, 2018). Ces innovations techniques et culturelles se sont répandues assez rapidement à partir du VII^e millénaire selon un axe Est-Ouest et Sud-Nord à partir du Bassin méditerranéen (Perrin et *al.*, 2009 ; Marchand & Perrin, 2017).

Au cours du Mésolithique, l'exploitation des ressources animales et végétales s'est diversifiée à la faveur des nouveaux biotopes régionaux. La cueillette et la collecte auraient occupé une part importante de l'économie de subsistance (Clarke, 1976 ; Mason, 2000 ; Valdeyron, 2013). Le site de Noyen-sur-Seine (77), par exemple a révélé l'importance du domaine végétal dans la vie quotidienne des mésolithiques, au-delà de l'alimentation. Dans le nord de la France, les analyses tracéologiques ont démontré l'importance du travail des matériaux d'origine végétale, rejoignant les observations déjà réalisées en Belgique (Gueret, et *al.*, 2014). De la même manière, les lames à coches du Second Mésolithique ont également été rattachées au travail du végétal sur différents sites français, aussi bien dans le Nord que dans le Sud (Gassin et *al.*, 2013).

En ce qui concerne le domaine cynégétique, un large spectre d'espèces animales a été consommé, avec toutefois des disparités régionales (Marchand, 2012). Tous les milieux ont été exploités. Les populations des façades littorales ont eu une alimentation principalement tournée vers la mer, se traduisant par la consommation de crustacés, d'oiseaux, de mammifères marins et de poissons. À titre d'exemple, à Tevieg et Hoëdic, les analyses isotopiques menées sur des restes humains ont montré un ratio de respectivement 50 et 80% de protéines d'origine marine (Marchand, 2012). À l'intérieur des terres, les grands mammifères comme le sanglier, le cerf, le chevreuil et, de façon plus épisodique, l'aurochs, ont occupé une part importante des cortèges fauniques. Des espèces secondaires ont également été consommées : escargots terrestres, oiseaux, petits mammifères, poissons de rivière. La pêche est attestée à Noyen-sur-Seine grâce à la découverte de plusieurs nasses et d'une pirogue monoxyde (Mordant, 1992).

L'ensemble des données récoltées a eu tendance à illustrer une réduction de la taille des aires de circulation des groupes mésolithiques par rapport aux périodes précédentes, comme semble le montrer l'origine des matières premières lithiques. Certains milieux offrent des ressources consommables tout au long de l'année. À Téviec et Hoëdic l'accumulation des déchets plaide en faveur d'une occupation fréquente et de longue durée avec une grande abondance des ressources océaniques (Dupont et *al.*, 2009 ; Marchand, 2012). D'autres gisements plus continentaux illustrent ce phénomène. Le "Parc du Château" à Auneau (28) a livré plus d'une soixantaine de structures en creux, dont certaines ont été interprétées comme des fosses de stockage (Leduc & Verjux, 2014 ; Verjux, 2015), attestant de l'occupation régulière et pérenne du site. La fosse n°32, à titre d'exemple, a livré des restes de diverses espèces (aurochs, cerf, sanglier), représentatifs d'une consommation tout au long de l'année (Verjux, 2015). Le Cuzoul de Gramat (46) a également fourni des indices d'une possible occupation longue, notamment à la mauvaise saison, qui se traduirait entre autres par l'investissement, dans l'espace habité, caractérisé par de nombreuses structures de combustion (Valdeyron, 2013) dont une au moins peut renvoyer à un fonctionnement hivernal. D'autres types de données, notamment paléoenvironnementales, ont mis en évidence des traces d'anthropisation du milieu par des populations mésolithiques. À Noyen-sur-Seine, une augmentation sensible du taux de plantes rudérales et des variations des courbes des milieux ripariens ont été interprétées comme une intervention sur le milieu des populations mésolithiques durant les VIII^e et VII^e millénaire B.C, avec une fréquentation régulière du lieu (Leroyer, et *al.*, 2004).

Le Mésolithique a également été marqué par un accroissement des pratiques funéraires, par rapport à la période précédente. Une trentaine de sites funéraires ont été mis au jour sur le territoire français pour cette période dont dix-neuf datés à partir de restes humains (Meiklejohn et *al.*, 2010). Le nombre de sépultures retrouvées est largement supérieur aux périodes précédentes, mais aucune tendance générale dans les pratiques n'a pu être dégagée si ce n'est un grand éclectisme (Valdeyron, 2013). De fait, une grande variabilité existe dans le domaine funéraire. Des sépultures ont été découvertes isolées, ou implantées au cœur de l'habitat. D'autres ont été regroupées en

nécropole (Ghesquière & Marchand, 2010) dans des contextes géographiques et topographiques très différents comprenant des abris sous roche, des cavités, des grottes karstiques, ou encore en plein air.

III. L'innovation néolithique et son processus de diffusion

La néolithisation, et les transformations socio-économiques fondamentales qu'elle implique, sont un des sujets majeurs des études pluridisciplinaires sur la Préhistoire récente réunissant anthropologie physique/sociale, archéozoologie, archéobotanique, génétique, paléoparasitologie et sciences paléoenvironnementales. Depuis longtemps, le processus de néolithisation est perçu en Europe comme le résultat d'une colonisation des agriculteurs éleveurs venus du Proche-Orient (Childe, 1925). Il a représenté une transformation majeure du mode de vie des populations, constituant en cela une véritable « révolution » (Childe, 1936). Au Proche-Orient, la néolithisation a correspondu à la transformation progressive des sociétés humaines. Celles-ci sont passées de nomades chasseurs-cueilleurs-collecteurs aux sédentaires agropasteurs. Les sociétés de prédation étant progressivement devenues des sociétés de production, les comportements sociaux et symboliques, et les techniques ont été transformés et se sont diffusés progressivement en Europe (Binder, 2000 ; Goring-Morris & Belfer-Cohen, 2011 ; Cauvin, 2013).

Le passage d'un mode de vie de chasseurs-cueilleurs-collecteurs nomades à celui de producteurs sédentaires s'est opéré, lentement, sur près de 4 000 ans au Proche-Orient (Hauptmann, 2011). Dans un premier temps, une stabilisation des populations humaines a eu lieu. Les premières habitations pérennes sont apparues dès 11 000 B.C. Elles étaient de forme circulaires ou semi-circulaires (Belfer-Cohen & Bar-Yosef, 2000 ; Belfer-Cohen & Goring-Morris, 2013). L'utilisation de l'argile dans les constructions est attestée dès 10 000 B.C, la céramique apparaissant quant à elle vers 7 500 B.C (Mazurié de Keroualin, 2003).

Les différents processus de domestication ayant eu lieu au Proche-Orient trouvent leurs origines dans des établissements de petite taille. Ces processus ont amélioré la productivité, la prévisibilité des ressources alimentaires des communautés devenues sédentaires (Zeder, 2017). Les données génétiques ont démontré que quelques lignées d'espèces animales sauvages ont été capturées à des fins de domestication (Zeder, 2017, Daly et al., 2018). L'aurochs (*Bos primigenius*), la chèvre sauvage (*Capra aegagrus*), le mouflon (*Ovis orientalis*) et le sanglier (*Sus scrofa*) ont été domestiqués à peu près au même moment, vers 8 400 B.C pour le premier et vers 8 500 B.C pour les trois autres (Helmer et al., 2005 ; Zeder, 2011 ; 2012 ; 2017 ; Ottoni et al., 2013). Il s'agit des quatre espèces principales à avoir été domestiquées. Les dernières études effectuées sur la domestication des plantes et des animaux en paléogénétique ont eu pour effet de vieillir les débuts de cette domestication. Les différences morphologiques entre espèces sauvages et espèces domestiques sont intervenues avec un long décalage (Tanno & Willcox, 2006 ; Vigne 2011). Les plus anciennes dates assurées de domestication végétale¹¹ au Proche-Orient sont de 8 600 B.C à Aswad, 8 500 B.C à Çayönü (Wilcox, 2014). Depuis quelques années, des découvertes telles que des meules ou encore des espaces entièrement dédiés à la mouture suggèrent cependant une agriculture pré-domestique dès 9 500 B.C, notamment à Dhra (9 500 B.C) et à Jerf el Ahmar (9 250 B.C) (Willcox et al., 2008 ; Stordeur, & Willcox, 2016). Les céréales sauvages telles que l'orge, (*Hordeum spontaneum*), le blé (*Triticum boeoticum thadouar* et *Triticum diccocooides*) les légumineuses, les lentilles (*Lens culinaris*), et les pois (*Pisum sativum*) ont été concernées. Les diagrammes polliniques ont également mis en évidence le développement des plantes adventices (Wilcox, 2014).

Les premières traces d'expansion des sociétés agropastorales hors du Proche-Orient ont été mises au jour à Chypre sur le site de Shillourokambos vers 8 400-8 300 B.C, (Vigne, et al., 2017). Ce nouveau mode de vie s'est ensuite diffusé dans toute l'Europe par l'Anatolie vers 6 800 B.C, selon un modèle arythmique¹². Les populations ont dû alors

¹¹ La domestication végétale s'est traduite par des changements morphologiques ; contrairement à leurs ancêtres sauvages, les plantes domestiques sont incapables de se disperser elles-mêmes car leurs épillets ne peuvent se détacher naturellement (Tanno & Willcox, 2012).

¹² Plusieurs modèles ont été proposés au cours des dernières décennies et finalement ce modèle fait consensus aujourd'hui.

s'adapter aux différentes composantes des nouveaux écosystèmes qu'elles ont rencontrés¹³ (Guilaine, 2000 ; 2003 ; 2013; Mazurié de Keroualin, 2003 ; Guilaine & Manen, 2007 ; Bocquet-Appel, 2009 ; Bocquet-Appel, 2009 et *al.*, 2012) selon deux voies de néolithisation (Coward et *al.*, 2008), comme l'ont confirmé les études paléogénétiques (Mathieson et *al.*, 2018).

L'origine de la néolithisation pour les régions du nord-ouest de l'Espagne et du sud-ouest de la France, sur lesquelles se concentre notre travail, sont issues du courant proche-oriental. Les sources archéologiques et les analyses génétiques plaident pour une diffusion « démique », c'est-à-dire fondée sur l'expansion démographique des populations néolithiques qui ont colonisé de nouveaux territoires avec une incorporation du fonds indigène mésolithique (Poplin et *al.*, 1986 ; Ammerman & Cavalli-Sforza, 1984 ; Renfrew, 1987 ; Vigne, 2004 ; Edwards et *al.*, 2007 ; Perlès, 2010 ; Rigaud, 2011 ; Cauvin, 2013 ; Hofmanová et *al.*, 2016 ; Harris, 2017). Un courant de néolithisation a suivi le cours du Danube, depuis la Hongrie jusqu'à l'Atlantique. Il est caractérisé par une tradition technique et culturelle de céramiques aux décors à bandes linéaires, par des habitations à charpente massive avec des plans très normalisés et par spectre de faune domestique dominé par les bovidés (Cauwe et *al.*, 2007). Ce courant Rubané ou LBK a atteint la France vers 5 300-5 200 B.C (Foley et *al.*, 2013). L'autre courant, a suivi les côtes méditerranéennes avec des installations en Italie du Sud-est et en Sicile à partir de 6 000 B.C (Binder, 2000 ; Bernabeu Aubán et *al.*, 2017). Il a été caractérisé, en atteignant les côtes françaises et espagnoles par l'Impresso-Cardial. Il est apparu sur les côtes méridionales de la France actuelle à partir de 5 750 B.C (Perrin et *al.*, 2017), puis la navigation côtière l'a porté jusqu'à la péninsule ibérique (Zilhão, 2001 ; Gamba et *al.*, 2012 ; Isern et *al.*, 2017 ; Manen, 2018).

¹³ « Il semble en effet que le modèle de la "vague d'avancée" ait été conçu de façon trop générale, sans tenir compte de la variabilité culturelle qui caractérise, d'emblée, les débuts du Néolithique européen. Par variabilité culturelle, on n'entend pas seulement les manifestations identitaires (sitologie, morphologie de l'habitat, productions matérielles et idéologiques) mais aussi les processus d'adaptation aux contextes écologiques et donc les comportements économiques et les "genres de vie". De fait l'histoire du premier Néolithique en Europe est celle d'une série d'adaptations à des environnements variés auxquelles se surimposent, parallèlement, des renouvellements, des transformations du paysage culturel. Ces mutations, ces métamorphoses ont entraîné périodiquement des recompositions profondes qui ont inévitablement perturbé le rythme des déplacements. » (Guilaine, 2000-2001, p.268)

L'expansion des populations agropastorales le long des côtes méditerranéennes et la colonisation de ce littoral n'a pas été un processus uniforme et continu. L'étude technologique de la céramique a notamment démontré que les populations associées à la première expansion Impressa sur l'aire liguro-provençale, (Arène Candide, Pendimoun) provenaient de deux groupes distincts (Gomart, 2017). La céramique y est caractérisée par un décor à impressions et incisions, comportant de nombreuses variabilités. Ce degré de variabilité dans les assemblages augmente à mesure que les populations se sont déplacées vers l'Ouest, ce que certains auteurs interprètent comme le résultat d'une première vague de colonisation trouvant ses racines dans l'Italie du Sud (Guilaine et *al.*, 2007 ; Zilhão, 2011 ; Manen, 2014 ; Guilaine, 2017). Concernant le territoire français, les premières implantations ont été retrouvées en Provence (Pendimoun) et en Languedoc (Pont de Roque-Haute). Elles sont perceptibles à travers les assemblages archéologiques et polliniques (Jalut, 1995 ; Puertas, 1999 ; Guilaine, et *al.*, 2007 ; Manen, 2014 ; Guilaine, 2017)¹⁴ .

Un nombre plus important de sites apparaît autour de 5 600 et 5 400 B.C (Manen, 2014) avec la mise en place du Cardial. Le Cardial tyrrhénien d'une part, retrouvé en Italie dans le Latium et en Toscane, en Corse et en Sardaigne. Et d'autre part, le Cardial franco/ibérique sur le pourtour méditerranéen occidentale (Manen, 2014), identifié en Languedoc et en Provence vers 5 500-5 400 B.C pour le territoire Français. Pour la péninsule Ibérique, il est identifié en Aragon, en Catalogne, dans la province de Valence et en Andalousie, où les premiers gisements sont datés autour de 5 600 B.C et vers 5 500 B.C au Portugal (Bernabeu Aubán et *al.*, 2017). Le Cardial franco/ibérique a couvert tout le pourtour de la Méditerranée occidentale (Manen, 2014), avec des sites de plein air, des grottes et des abris sous roche. Les populations y pratiquaient un système agricole mixte avec la présence de blé et d'orge, combiné avec des activités pastorales basées préférentiellement sur les ovins/caprins, concernant les ressources carnées (Helmer & Vigne, 2004).

¹⁴ « The neolithisation experiences are the result not of a narrowly typed culture but rather of distinct uncoordinated pioneer actions that are manifested in distinct thematic variety which differs from site to site according to the navigations and the places selected for the foundation of small “farmstead” settlements. » [*Les expériences de néolithisation ne sont pas le résultat d'une culture étroitement typée mais plutôt d'actions pionnières distinctes et non coordonnées qui se manifestent dans une variété thématique distincte qui diffère d'un site à l'autre selon les navigations et les lieux choisis pour la fondation de petits établissements “fermes”.*] (Guilaine, 2017, p.8)

Les industries lithiques du cardial au sens large reposent sur la coexistence de deux chaînes opératoires distinctes (Binder, 1987; Briois, 2005; Perrin, 2014) :

- Une production laminaire réalisée, sur des matières premières locales ou régionales. Les supports ont été obtenus par percussion indirecte, ils ont ensuite été utilisés bruts ou retouchés principalement pour fabriquer des armatures de pointe de flèche.
- Une production d'éclats, plus expédiantes, réalisée aux dépens de ressources locales. Ces manières de faire les procédés techniques qui sous-tendent et les types d'outils fabriqués s'inscrivent nettement en rupture avec les industries du Mésolithique (Binder, 1987).

IV. Des interactions et des hommes

La genèse et la dispersion des premières sociétés agropastorales ont entraîné des changements dans l'équilibre des écosystèmes. Les populations humaines néolithiques ont en effet exercé de nouvelles pressions sur leur environnement à travers entre autres, la domestication des animaux et des plantes. Ces changements globaux ont eu un impact sur la biodiversité, impliquant des perturbations dans la transmission des agents pathogènes, que ce soit des micros ou des macros parasites (Cockburn, 1971 ; Omran, 1971 ; McNeil, 1976 ; Barret et *al.*, 1998 ; Morand, et *al.*, 2014). Des changements d'hôtes peuvent s'opérer si l'Homme procure au parasite un environnement similaire à celui de son hôte naturel, ou un nouvel hôte (Bowden & Drake, 2013). Connaître l'apparition des agents infectieux, leurs aires de répartition et leurs extinctions est un préalable fondamental pour appréhender les risques infectieux et s'interroger sur le rôle de régulation qu'ils ont pu jouer dans le développement biologique et démographique des populations humaines passées (Mitchell, 2013).

L'existence d'agents pathogènes implique une notion de transmission. Afin d'assurer leur propagation, les agents parasitaires ont élaboré différents moyens de transmission pour entrer en contact avec leurs hôtes et effectuer leurs cycles.

1. Transmission par consommation

Les helminthes retrouvés dans nos sédiments archéologiques possèdent tous ce moyen de transmission, qu'ils soient infestants pour les animaux ou pour l'humain. Il s'agit majoritairement de mésoparasites. Ils se situent dans le tractus digestif de l'hôte, en communication avec le milieu extérieur, de sorte que les propagules sont libérées par les voies naturelles. Ils s'insèrent dans la chaîne alimentaire via la consommation de végétaux ou de viandes. Pour les végétaux, on peut citer l'exemple de la douve du foie (*Fasciola hepatica*) dont les stades infestants (métacercaires) se collent sur les feuilles de végétaux et sont broutés par les ruminants ou ingérés par l'Homme. Pour la viande, ce sont par exemple les larves infestantes du *Taenia* sp., ou « vers solitaire », qui se situent dans les muscles du porc (*Taenia solium*) ou de bœuf (*Taenia saginata*). Les œufs peuvent également être associés à l'alimentation sans pour autant être dépendants d'une consommation bien précise comme pour le *Trichuris trichiura*, parasite de l'Homme dont des œufs ont été retrouvés dans la momie Ötzi (Aspöck et al., 1996 ; 2000). Ces œufs s'embryonnent directement dans le milieu extérieur. L'infestation se fait par ingestion accidentelle d'œufs embryonnés à travers les aliments souillés, des mains sales porteuses de terre ou l'eau de boisson. Ce type de parasitose est dépendant du degré d'hygiène.

2. Transmission par contact

Chez les hôtes, la vie sociale et la densité de la population ont un impact direct sur la transmission des vecteurs parasitaires. Dans des conditions de promiscuité extrême, des niveaux élevés de parasitisme peuvent se produire. À titre d'exemple, les épidémies de gale coïncident avec toutes sortes d'accroissements de promiscuité : guerres, rassemblements hippies et concerts de rock, de même que pour les poux (*Pediculus capitis*) (Combes, 1995). Les maladies et les parasites sexuellement transmissibles telles que le VIH ou les morpions (*Phthirus inguinalis*) se transmettent également directement d'hôte à hôte (Combes et al., 2018).

3. Transmission par stade libre infestant

Le mode de transmission par stade libre est inféodé à des contextes aquatiques ou des boues. Pour l'Homme, le nématode *Ancylostoma duodenale* a ce moyen de transmission. Ses larves pénètrent à travers la peau, comme chez les *Schistosomes*, dont les cercaires (larves) infestent l'hôte définitif par voie transcutanée, occasionnant des lésions des tissus.

4. Transmission par vecteur

Le mode de transmissions par vecteur est presque toujours dû à un arthropode piqueur, comme pour le genre *Plasmodium* sp., agent de la malaria. Il est transmis par le moustique (*Anopheles*) qui est le véritable hôte définitif. Concernant ce genre, les mammifères dont l'Homme sont des hôtes intermédiaires. Suite à une piqûre, le *Plasmodium* sp. infecte les globules rouges, conduisant à l'éclatement des cellules, entraînant une virulence chez l'hôte intermédiaire (animal ou humain). Lors d'une nouvelle piqûre d'un hôte intermédiaire infesté, le moustique va à son tour être porteur du parasite. La fécondation va s'effectuer dans l'estomac du moustique pour accomplir son cycle.

5. L'exemple des schistosomes

La notion de transmission implique de la part du parasite un principe de rencontre et de compatibilité à l'égard de son ou de ses hôtes potentiels. Selon les travaux de L. Euzet et de C. Combes, quatre contraintes existent pour qu'un parasite infeste un hôte (figure 2).

Une fois la rencontre réalisée entre le parasite et l'hôte, le filtre de compatibilité joue un rôle dans la création de nouveaux systèmes parasites/hôtes. Si le filtre de compatibilité est ouvert, cela entraîne une infestation directe d'une espèce hôte qui ne possède pas toujours les défenses immunitaires nécessaires pour supporter la virulence de l'agent pathogène. A titre d'exemple les populations incas ont été sévèrement touchées par des épidémies de variole amenées par les populations européennes (Berche, 2007). Si la compatibilité ne s'opère pas directement, une pression sélective s'exerce sur les parasites. De sorte qu'après plusieurs générations dans des conditions de promiscuité, le parasite peut devenir infestant pour l'hôte, avec un effet pathogène toléré par l'hôte.

Deux types de co-évolution peuvent se produire. L'une fondée sur la rencontre entre l'hôte et le parasite et l'autre sur la compatibilité du système hôtes/parasites. L'apparition de nouveaux agents infectieux, en particulier pour l'Homme, est directement liée à des transferts supportant le phénomène de « capture puis spéciation ». Des modifications, telles que l'immigration d'une espèce sur un nouveau territoire, l'extinction d'une espèce hôte, ou un changement de comportement de la part de l'hôte, ont donc transformé le contact des espèces hôtes avec les stades infestants. Si, les changements

de composition de biocénose, empêchent parfois la survie des systèmes parasites/hôtes, à l'inverse ils peuvent également créer l'opportunité de formation de nouveaux systèmes parasites/hôtes par un processus qualifié de transfert latéral ou horizontal (Combes 1995; Combes et *al.*, 2018). Ces transferts latéraux peuvent s'opérer lorsqu'une espèce immigré dans une nouvelle niche écologique, lorsque l'hôte change de comportement éthologique et/ou alimentaire, ou encore lorsqu'une niche écologique se libère avec l'extinction d'un parasite ou d'un hôte. Ces transferts latéraux ont largement contribué à la co-évolution des organismes.

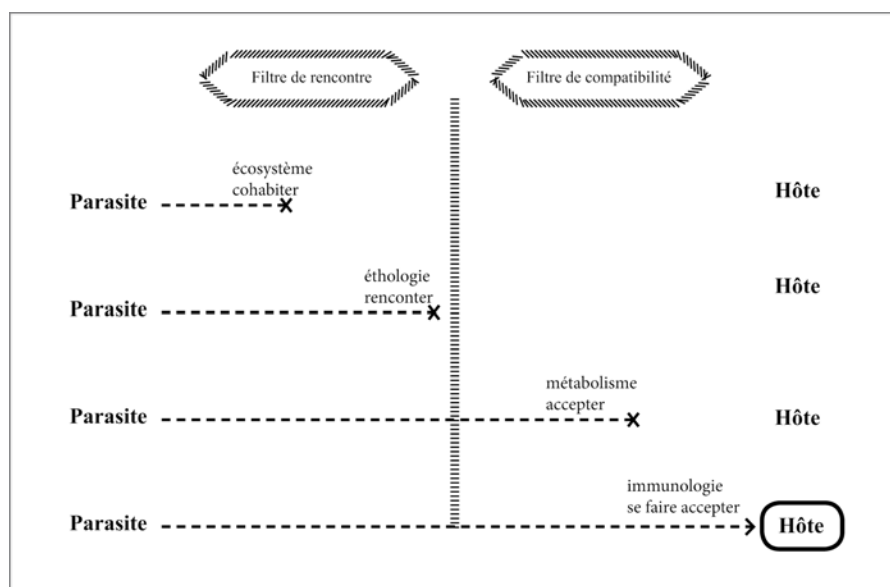


Figure 2 : Filtres de rencontre et compatibilité des systèmes Parasites/Hôtes. (d'après Combes, 1995)

L'évolution des Schistosomes¹⁵ est l'un des exemples d'adaptation et de co-évolution des systèmes hôtes/parasites les mieux documentés. Aujourd'hui, le nombre de personnes infestées est estimé à plus de 200 000 dans les régions tropicales et sub-tropicales (WHO, 2017). Leur histoire évolutive a suscité de nombreux travaux, particulièrement à propos des espèces infestantes pour l'Homme (Lawton, et *al.*, 2011). Les différentes études montrent que l'acquisition de ces parasites par l'Homme s'est faite à la suite de transferts latéraux assez récents. Comme il n'existe pas d'espèce de schistosome spécifique à un groupe de primates, ces helminthes auraient donc été captés par l'Homme à partir de la faune environnante (Combes, 1990). Plus de cent espèces de schistosomes existent, pouvant parasiter les mammifères (trente espèces) comme les oiseaux (soixante-sept espèces). Ils ont

¹⁵ Genre de vers parasitaires, agents de la bilharziose.

tous une transmission hydrique (Jamieson, 2016). La distribution des schistosomes est directement dépendante de l'aire de répartition de l'hôte intermédiaire, qui est toujours un mollusque. En ce qui concerne l'Homme, huit espèces sont infestantes dont trois principales (*Schistosoma haematobium*, *Schistosoma japonicum* et *Schistosoma mansoni*), les autres étant de moindre importance (Combes, 1995). Ces trois principales espèces infestent l'Homme en Afrique, aux Amériques et en Asie et ont une origine différente (Combes, 1990, Webster & Littlewood, 2012) (figure 3). Deux hypothèses ont été développées concernant l'origine et la dispersion des schistosomes (figures 4 & 5).

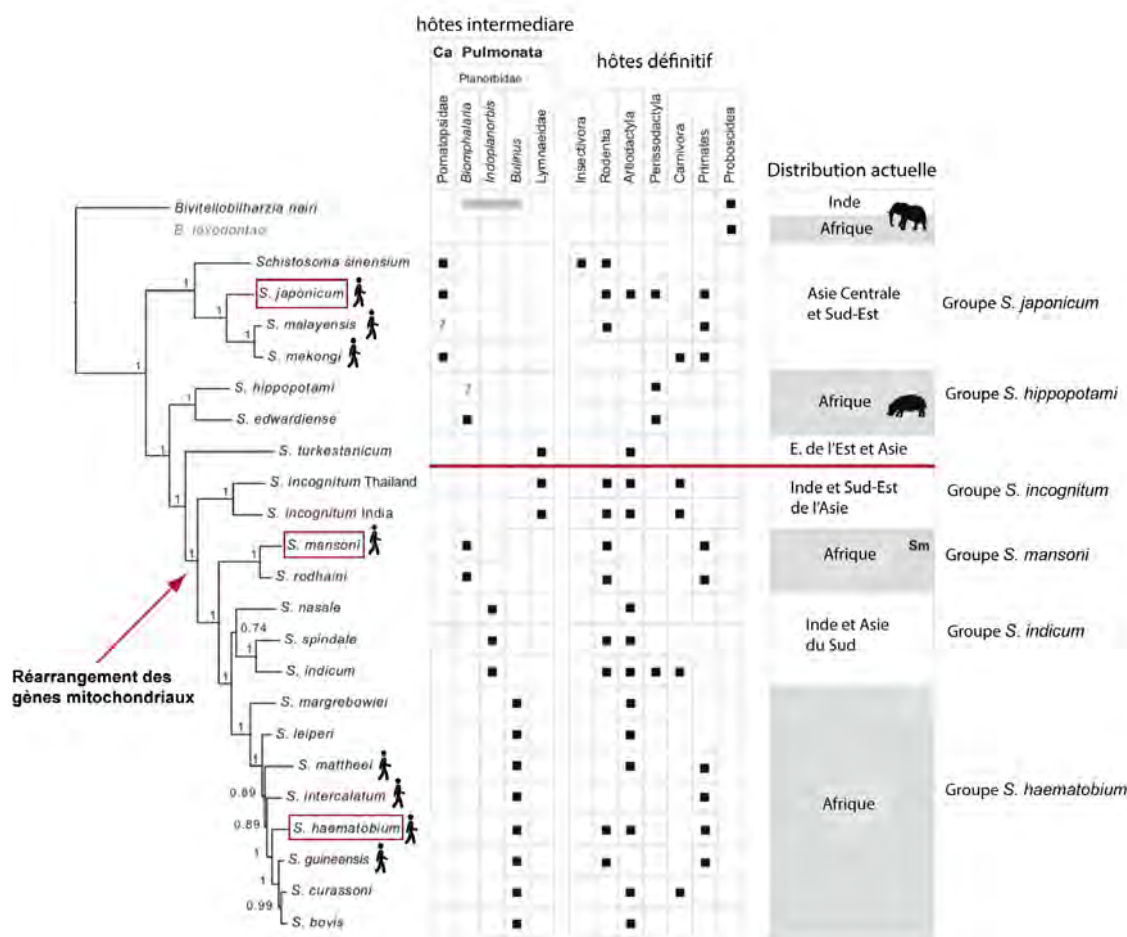


Figure 3 : Phylogénie résumée du genre *Schistosoma* basé sur l'analyse bayésienne des gènes nucléaires et mitochondriaux. (modifiée d'après Webster & Littlewood, 2012)

☀ Hypothèse 1 : origine africaine

Les premiers travaux développés ont mis en avant une origine africaine pour ce parasite, en s'appuyant sur la morphologie des œufs et sur les hôtes intermédiaires (Davis, 1980, 1992). À cela se sont ajoutées les analyses génétiques sur des populations actuelles de schistosomes menées par L. Déspres et collaborateurs, publiées en 1992. D'après ces études, *S. japonicum*, présent en Asie, est plus éloigné génétiquement de *S. mansoni* et *S. haematobium*, relativement proches l'un de l'autre et présents tous deux en Afrique. Les schistosomes possèderaient un ancêtre commun qui aurait divergé entre *S. mansoni* et *S. haematobium* en Afrique (24-70 millions d'années) et *S. japonicum* en Asie (Déspres et *al.*, 1992).

Le vaste spectre d'hôtes définitifs pour *S. japonicum* (félidés, mustélidés, rongeurs, ruminants domestiques et sauvages, ânes, chevaux, chiens, porcs) indique qu'il n'y a pas eu de spéciation. Deux hypothèses principales ont été avancées : soit les conditions de promiscuité avec les mammifères réceptifs, et notamment les animaux domestiques, ces derniers milliers d'années sont trop importantes et empêchent la spéciation ; soit l'acquisition de ce parasite par l'Homme est récente puisque le peuplement de l'Asie par l'Homme (*Homo Erectus*, *Homo Sapiens*) est postérieur à l'Afrique (figure 4).

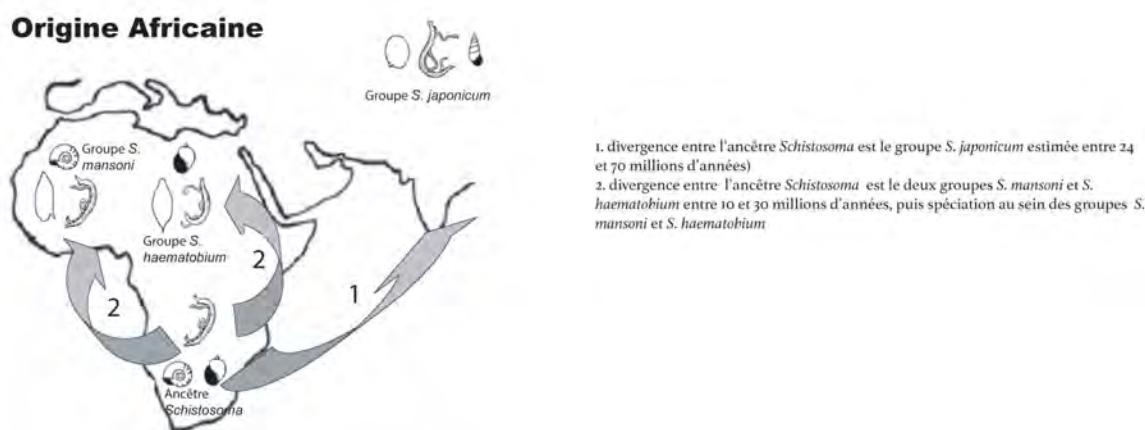


Figure 4 : origine africaine des Schistosomes (modifiée de Lawton et *al.*, 2011; d'après Déspres et *al.*, 1992 ; Combes, 1995)

☀ Hypothèse 2 : origine asiatique

Des études plus récentes fondées sur le séquençage complet du génome de certaines espèces plaident au contraire pour une origine asiatique des schistosomes (Snyder & Loker, 2000) et ont dressé un scénario en partie différent (Littlewood et *al.*, 2006 ; Lawton et *al.*, 2011 ; Webster & Littlewood, 2012). Les analyses génomiques (nucléaires et mitochondriales) des différentes espèces actuelles ont démontré qu'il existe des réarrangements importants dans l'ordre des gènes (Wesber, et *al.*, 2006 ; Lawton, et *al.*, 2011). De plus, la position basale de *S. japonicum* sur l'arbre phylogénétique appuie l'hypothèse de l'origine asiatique des schistosomes. Ces résultats suggèrent que les schistosomes auraient migré d'Asie vers l'Afrique avec les troupeaux de mammifères au cours du Miocène. Cette migration se serait produite il y a environ douze à dix-neuf millions d'années et aurait été facilitée, entre autres, par une série de collisions entre l'Arabie et la Turquie, et par un niveau bas des océans (figure 5).

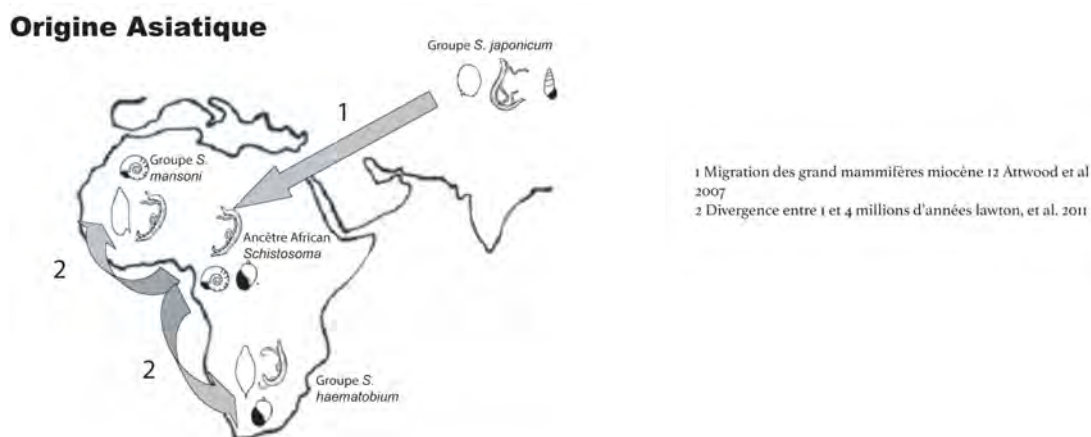


Figure 5 : origine asiatique des Schistosomes. (modifiée de Lawton et *al.*, 2011)

Sur le continent africain, les deux lignées de schistosomes actuels, *S. mansoni* et *S. haematobium* auraient subi une spéciation il y a entre un et quatre millions d'années (Déspres et *al.*, 1992, ; Lawton, et *al.*, 2011). Ce qui correspond chronologiquement à l'essor des hominidés africains (Combes, 1995). Les hominidés auraient capté des schistosomes d'animaux avant qu'une spéciation ne se soit opérée, rendant ces deux espèces exclusives à

l'humain à l'heure actuelle. *S. mansoni* appartient à un groupe ayant évolué chez les rongeurs, ancêtre du *S. rodhaini* actuel, alors que *S. haematobium* appartient à un groupe qui parasitait les ongulés, ancêtre de *S. bovis* (Déspres et *al.*, 1992). *S. mansoni* et *S. haematobium* sont encore capables de s'hybrider avec respectivement *S. rodhaini* et avec *S. bovis*, que ce soit en laboratoire ou en condition naturelle (Pitchford, 1961 ; Leger & Webster, 2016). Cela appuie l'hypothèse d'une spéciation assez récente (figure 3).

L'établissement de *S. mansoni* en Amérique du Sud et dans les Caraïbes date de l'époque historique récente. *S. mansoni* aurait été introduit par la traite d'esclaves africains porteurs du parasite (Déspres et *al.*, 1992) et aurait trouvé sur place un hôte intermédiaire convenable chez des mollusques américains du genre *Biomphalaria*. Par contre, *S. haematobium* n'a pu s'établir, aucun mollusque du Nouveau Monde n'ayant pu se substituer au genre *Bulinus*, hôte intermédiaire dans l'Ancien Monde. Ces migrations anciennes et récentes explique la répartition des schistosomes humains que l'on connaît aujourd'hui (Combes, 1995).

V. Le Mésolithique : un contexte plus favorable au parasitisme

Les régions situées à des latitudes élevées peuvent être mises en parallèle avec certains biotopes attestés pour les périodes froides du Paléolithique, possédant des biocénoses moins riches en densité comme en diversité d'espèces (Vrijenhoek & Parker, 2009), contrairement aux régions tempérées et tropicales particulièrement. À la suite du dernier maximum glaciaire (20 000 B.C), le réchauffement climatique correspondant à l'Holocène par l'augmentation du couvert forestier et de la faune, y compris parasitaire, a certainement eu pour conséquence de créer de nouvelles opportunités de rencontres entre parasites et hôtes. Les helminthes que nous étudions doivent effectuer un passage par le milieu extérieur pour accomplir leur cycle. En période glaciaire, certaines parasitoses n'ont pu se développer en raison des températures et des espèces hôtes (intermédiaire et définitif) disponibles. Par exemple, *Ascaris* sp. a besoin de températures comprises entre 10 et 35°

avec une impossibilité d'embryonnement en dessous de 5° (Kim *et al.*, 2012). De même que *Fasciola hepatica* pour lequel les températures doivent être supérieures à 10° sur un minimum de trois semaines pour que l'œuf puisse s'embryonner. De plus, son hôte intermédiaire, un mollusque, est actif entre 10 à 20° même s'il peut survivre à des températures comprises entre 0 et 28° avec une espérance de vie d'un an maximum (Donnadieu, 2001). Ces parasites peuvent accomplir leur cycle s'ils trouvent un hôte viable à la belle saison. Toutefois, dans ces conditions, la charge parasitaire sera moindre en comparaison de biotopes possédant des températures favorables tout au long de l'année.

Le changement climatique holocène a également modifié le comportement des animaux, notamment leurs migrations spatiales et temporelles et le remplacement de certaines espèces migratrices par des espèces plus grégaires, créant ou transformant de cette façon la transmission de certains agents parasitaires (Bowden & Drake, 2013). La charge parasitaire des populations humaines et animales aurait été plus faible pour les populations du Paléolithique final que pour celles du Mésolithique.

Le début de l'Holocène est également marqué par des changements de modes de vie et, très probablement, par des dynamiques démographiques différentes de celles qui caractérisaient les populations paléolithiques. À cet égard, l'occupation humaine au Mésolithique fait débat. Il a été estimé qu'environ 1/3 du territoire européen était occupé par les mésolithiques (Spikins, 2010). Cependant on peut légitimement se demander si ce constat n'est pas le reflet de biais scientifiques plutôt que d'une réalité archéologique. J. G. Rozoy a estimé pour sa part la population humaine mésolithique en Europe de cinq à dix millions de personnes, tandis que L. Binford a fait état de sept millions d'individus (Guesquière & Marchand, 2010). Le nombre de découvertes de sites d'habitation et funéraires tend à démontrer une augmentation de la population humaine par rapport au Paléolithique. Certains vestiges archéologiques ont également conduit à proposer une mobilité plus réduite d'une partie des populations mésolithiques, avec des distances parcourues plus courtes que pour celles du Paléolithique. Ce phénomène est notamment perceptible à travers l'analyse des matières premières qui tend à démontrer que l'approvisionnement et la circulation se sont faits à une échelle géographique plus restreinte (Marchand, 2012). De même, divers sites ont

fait l'objet d'une occupation récurrente, parfois associée à la mise en place de structures lourdes telles que des fosses (Valdeyron, 2013 ; Verjux, 2015). Certains environnements ont, semble-t-il, été en partie anthropisés à la suite d'occupations plus pérennes (Leroyer, 1997 ; Leroyer & Allenet, 2006). D'autres pratiques, comme l'utilisation du feu afin de créer un environnement plus favorable à certaines espèces animales et végétales, recherchées par les mésolithiques ont également été proposées (Schulting, 2014).

Ces différents éléments cumulés, liés aux paramètres environnementaux (réchauffement climatique, augmentation de la biodiversité animale et végétale) et anthropiques (augmentation de la densité de population humaine et réduction des territoires exploités), ont certainement eu pour conséquence de favoriser les contacts entre agents pathogènes et populations mésolithiques sur le territoire européen.

VI. Le Néolithique : une aubaine pour les parasites

Le Néolithique a été décrit comme la première transition épidémiologique pour l'Homme (Cockburn, 1971 ; Omran, 1971). L'adoption d'un mode de vie sédentaire agropastoral a eu des répercussions sur le fonctionnement de la biosphère (Vigne, 2011 ; Larson & Fuller, 2014). L'anthropisation du milieu, à travers la stabilisation géographique des populations (humaines et animales), l'augmentation de la population (densité et diversité d'hôtes au sein d'un même territoire), les interactions entre ces nouvelles communautés, la domestication animale et végétale, les moyens techniques mis en place par les populations néolithiques et le changement de régime alimentaire ont engendré des transformations dans l'organisation des écosystèmes (Bocquet-Appel, 2011 ; Vigne, 2015 ; Colautti *et al.*, 2017), influant notamment la transmission des agents pathogènes (Keesing *et al.*, 2010 ; Combes *et al.*, 2018).

1. Des populations agrégées, une nouvelle densité

a. La sédentarisation

La sédentarité a créé des communautés humaines agrégées et fixes. Plus une population est fixe, plus la possibilité pour elle d'être sujette à une infestation est importante (Fincher et *al.*, 2008). Les populations préhistoriques mobiles proche-orientales ont opéré leur sédentarisation entre 12 000 et 10 000 B.C, dans les régions du Levant, en Mésopotamie et sur les monts Taurus et Zargos (Price & Bar-Yosef, 2011 ; Vigne, 2015 ; Ortega et *al.*, 2016). Le passage à des établissements permanents a créé de plus grands agrégats d'hôtes humains potentiels tout en augmentant la fréquence des contacts entre les personnes d'une même communauté, mais également entre les communautés elles-mêmes, favorisant la propagation et l'augmentation d'infestations préexistantes (Ewald, 1994). La sédentarité a joué un rôle clef dans la croissance démographique des populations humaines. Les études ethnologiques actuelles ont tendance à démontrer une augmentation de la population en contexte de sédentarité (Page et *al.*, 2016). Le taux de fécondité des femmes néolithiques serait plus élevé que pour les celles du Paléolithique grâce à une alimentation plus riche en glucides et un stress moindre lié aux transports des enfants en bas âge (Bocquet-Appel, 2009).

b. Densité des populations

L'intensité de l'infestation des populations humaines est corrélée à la taille de la collectivité dans laquelle elles évoluent. La transition démographique néolithique, ou TND a eu pour effet d'augmenter le nombre d'individus, et leurs densités sur un même territoire (Bocquet-Appel, 2002, 2011). Des densités de populations élevées ont favorisé la transmission de maladies virales telles que la rougeole, les oreillons, la varicelle et la variole (Armelagos, 2005). Pour cette dernière il est nécessaire que la population soit d'au moins 300 000 individus pour que le virus puisse se maintenir (Grenfell & Bolker, 1998). Suivant cette idée, les helminthiases, particulièrement celles possédant un cycle holoxène, à un seul hôte se seraient accrues.

2. La mise en place de l'agriculture : développement et diffusion

a. La domestication

Plus de 60% des maladies infectieuses humaines actuelles sont causées par des agents pathogènes associés aux animaux (Karesh et *al.*, 2012). De nombreuses infections humaines actuelles trouvent leurs origines dans les zoonoses des animaux domestiques (Bennett & Begon 1997 ; Morand, et *al.*, 2014). Il a été estimé que les animaux domestiques et commensaux étaient à l'origine d'au moins 184 zoonoses différentes (Harper & Armalegoss, 2013). Au sein des espèces ayant une origine zoonotique, 32 % sont des helminthes, 31 % sont des bactéries, 19 % sont des virus ou des prions, 13 % sont des champignons, 5 % sont des protozoaires. Seulement 3 % de toutes les espèces zoonotiques sont considérées comme ayant l'Homme pour réservoir naturel (Taylor, 2001). La construction de communautés parasites et microbiennes partagées entre les animaux domestiqués et les humains est liée au temps écoulé depuis leur domestication (Morand, et *al.*, 2014). De par la promiscuité entre les nouvelles espèces domestiquées, certaines infections sont passées des animaux aux humains, et inversement, devenant parfois permanentes pour leurs nouveaux hôtes (Wolfe et *al.*, 2007). La domestication animale a donc fourni de nouveaux réservoirs zoonotiques.

Il a longtemps été considéré que la plupart de ces maladies résultaient de la mutation des germes qui affectent cinq espèces principales d'animaux domestiqués dénommées « pentade de Pandore » : bœuf, chèvre, chien, mouton, porc (Zammit, 2006). Des études plus récentes semblent démontrer qu'un certain nombre d'infections que l'on pensait résulter du contact avec des animaux domestiques se sont produites avant l'adoption de l'agriculture et ont été amplifiées avec celle-ci (Harper & Armalegoss, 2013). De nombreuses espèces de mammifères vivent à l'état sauvage en troupes, de façon agrégée. La domestication a conduit à isoler du groupe d'origine, certains animaux qui se sont reproduits hors de leur milieu d'origine. Une reproduction exponentielle favorisée par la présence de l'Homme a créé un accroissement de leur nombre et une promiscuité permanente plus forte. Ces conditions (agrégation, densité) provoquent une augmentation des transmissions parasites. Dans ces circonstances, un parasite peu pathogène dans des conditions naturelles peut être responsable

d'un plus fort taux de mortalité en contexte domestique et créer des pressions sélectives plus importantes (Combes, 1995).

La tuberculose humaine est l'un des exemples d'agents infectieux qui auraient eu une grande influence sur la sélection génétique des populations humaines (Spigelman et *al.*, 2015). Il a été estimé qu'un tiers de la population mondiale a été infectée au cours de sa vie (Barry et *al.*, 2009). Jusqu'au début des années 2 000, il était considéré que la domestication de certains animaux (et particulièrement les bovins) aurait eu pour conséquence de transmettre la bactérie à l'Homme. Puis, elle aurait divergé pour aboutir à la *Mycobacterium tuberculosis*, maladie que l'on connaît aujourd'hui et qui est transmissible entre humains. Les recherches récentes tendent à suggérer un scénario différent. Le séquençage ADN atteste que *M. tuberculosis* infectieux chez l'homme est plus ancien que *M. bovis* infectieux chez les bovinés (Baker et *al.*, 2015). La tuberculose serait apparue avant le Néolithique, mais semble se propager avec l'apparition de l'agriculture, liée à la densité de population (Barnes et *al.*, 2010). Les données génétiques indiquent que l'ancêtre commun de la tuberculose humaine serait apparu en Afrique de l'est vers 70 000 B.C (Comas et *al.*, 2013). Les preuves ostéologiques et les séquençages en ADN ancien ont confirmé des cas de tuberculose sur des gisements néolithiques au Proche-Orient et sur le continent européen. Au proche Orient, les cas de tuberculose les plus anciens sont attestés sur des squelettes humains de différents niveaux du site de Dja'de el Mughara (Syrie), vers 8 800-8 290 B.C (Baker et *al.* 2015), ou encore sur le site de Atlit Yam (Israël) datant de 7 000 B.C (Hershkovitz et *al.*, 2015). En Europe les premiers cas observés sur des squelettes apparaissent en Hongrie, vers 4 932-4 602 B.C, puis en Italie, en Suisse et en France vers la fin du Néolithique moyen (Zammit, 2006 ; Masson, 2013).

b. Les changements dans le régime alimentaire et la diète

La domestication a changé les habitudes alimentaires des populations néolithiques, mais également les caractères des nouvelles espèces domestiquées, ce qui aurait induit chez l'Homme des modifications physiologiques (Kingsley, 2009). Les populations néolithiques ont également vu leur régime alimentaire changer avec la domestication des céréales entraînant un basculement vers une alimentation plus riche en glucides par rapport aux populations précédentes (Alder et *al.*, 2013). Ce nouveau régime alimentaire aurait provoqué

une perte de la diversité du microbiote oral comme intestinal. Des preuves ostéologiques, illustrent que les communautés agropastorales ont probablement eu des carences nutritionnelles liées à l'intensification de l'agriculture. Ce qui peut avoir contribué à rendre les populations humaines (hôtes) vulnérable aux parasitoses. La plupart des études en bioarchéologie mettent en avant un déclin global de la santé humaine en rapport avec la complexification des sociétés (Pearce-Duvert, 2006 ; Cohen & Armelagos, 2013 ; Roberts, 2015). Ces résultats sont à tempérer particulièrement pour les débuts de la mise en place du Néolithique qui a été un phénomène graduel et lent. Les populations humaines continuaient donc à pratiquer la collecte et la chasse, en parallèle des premières domestications animales et végétales.

c. Conséquences de la mise en place des techniques pour l'agriculture et l'élevage

La mise en place d'un système de production instauré par les communautés agropastorales a créé une anthropisation du territoire qui a certainement profité à certains agents pathogènes.

Les populations néolithisées ont ouvert certaines zones forestières. Le bois a été utilisé pour la construction d'établissements, en tant que combustible pour la cuisson des aliments ou la chauffe des habitations, particulièrement pour le continent européen pour ce dernier (Kaplan *et al.*, 2009). Les communautés de parasites détectées en forêt et en prairie sont différentes. Une étude écologique sur la transmission des parasites de certains rongeurs démontre que les infestations par des helminthes sont plus nombreuses en prairie qu'en forêt (Deter, 2008). Différentes études vont dans ce sens concernant d'autres agents pathogènes. La disparition d'une partie des terres forestières a favorisé certaines transmissions. La récolte des cultures a eu pour conséquences d'exposer les populations agricoles aux piqûres d'insectes (Audy, 1961). Ce qui est le cas dans certaines régions d'Afrique avec le paludisme causée par le *Plasmodium* sp. Les premières hypothèses allant dans ce sens ont été émises dans les années 50 par A. C. Allison en 1954 et F. B. Livingston en 1958, pour qui l'hyperendémie dans certaines régions d'Afrique a été causée par des modifications écologiques du milieu. Le défrichement de la forêt tropicale pour la mise en culture, a offert la possibilité aux moustiques (*Anopheles* sp.) de se déplacer plus facilement et de jouir de points d'eau créés par l'Homme, favorisant leur reproduction et donc leur transmission.

La mise en place de l'irrigation a également joué un rôle dans la transmission de certaines parasitoses. Les insectes, qui sont de nombreux vecteurs, prolifèrent plus facilement à la suite de travaux d'irrigation et surtout de retenues d'eau créées par l'Homme (Weinstein & Lafferty, 2015). Il a également été nécessaire d'aménager des points d'eau pour que les animaux domestiqués puissent s'abreuver, créant des communautés d'hôtes (intermédiaires et définitifs) plus facilement parasités. Concentrer un troupeau régulièrement au même endroit avec une étendue d'eau à proximité engendre des infestations plus importantes de certaines helminthiases (Rieu, 2004). L'utilisation d'engrais biologiques comme les excréments d'animaux pour la mise en culture aurait créé des conditions propices à la dispersion des macroparasites et des infections gastro-intestinales (Cockburn, 1971).

d. Migration dans de nouveaux biotopes

À la suite de l'invention de l'agriculture dans les foyers de néolithisation, les populations humaines ont colonisé de nouveaux environnements. La propagation des agents parasitaires est directement dépendante de la population hôte présente sur un territoire et du mouvement d'hôte potentiel (Dobson, 1996). L'introduction de nouvelles espèces sur un territoire s'accompagne de nouveaux agents pathogènes qui vont avoir des répercussions sur la faune locale (Peeler et *al.*, 2011 ; Rogalski et *al.*, 2017). L'introduction d'un nouvel hôte, de ses pathogènes non indigènes peut également entraîner l'infection d'une espèce qui n'était pas parasitée, car jamais sur le même territoire que le parasite. Cette nouvelle espèce introduite offre la possibilité de contacts infectieux entre ses pathogènes et les nouveaux hôtes dits « naïfs ».

Les zoonoses, la propagation d'agents infectieux, a été amplifiée avec la néolithisation. Les systèmes parasites/hôte ont coévolué au cours du temps. Le processus de néolithisation a eu pour effet de faire bouger les frontières des différents vecteurs parasitaires entourant les populations néolithiques. Dans ce sens, il est important de continuer à documenter les pathologies ayant pu affecter les sociétés de la Préhistoire récente et leurs évolutions. C. Combes écrivait déjà à ce sujet « *il est d'ailleurs intéressant de constater que si aujourd'hui l'homme a gagné face aux prédateurs il paye un large tribut face aux parasites* » (Combes, 2005, p.471). L'étude des restes helminthiques contenus au sein des couches d'occupations nous donne donc accès à une partie de la documentation concernant l'apparition et le développement d'agents infectieux aussi bien pour l'Homme que pour les animaux.

CHAPITRE II : MÉTHODOLOGIE



I. Protocole de prélèvements

Les prélèvements effectués ont été réalisés dans les différentes couches d'occupations de chaque gisement, en cours de fouille¹⁶ (figure 6 ; tableau 1). Les échantillons ont été réalisés en cours de fouille et par l'auteur sauf mention contraire*, de même que pour les clichés (l'inventaire de chaque site se trouve en annexe). En raison de la variabilité des gisements ainsi que des méthodes de fouilles entreprises par les différents responsables d'opérations, le protocole d'échantillonnage peut différer selon les terrains. Une méthodologie générale a été conduite. Aucun échantillon n'a été prélevé lorsqu'une suspicion de contamination existait : bioturbations, fouilleurs, proximité de sondage ancien, proximité des limites de terres arables. Le sédiment a été enlevé sur une épaisseur d'environ 2mm pour éviter les problèmes de contamination dus à la fouille. Entre chaque prélèvement, les outils ont été nettoyés, débarrassés de sédiment possiblement contaminant.

Un premier outil a été utilisé pour enlever la couche superficielle de sédiments qui pourrait être polluée, puis un second pour effectuer le prélèvement. Le sédiment est disposé à l'intérieur de minigrips renseignés (site, unité stratigraphique, numéro d'inventaire). Les échantillons ont été effectués en cours de fouille de façon à ce que le sédiment ne soit que très peu de temps à l'air et ne subisse pas de dessèchement.

Pour éviter au maximum une altération des œufs, les prélèvements n'ont jamais été laissés au soleil et/ou des températures trop importantes. Les prélèvements ont donc été stockés à l'abri de la lumière et de la chaleur sur le terrain puis en chambre froide le temps de la préparation des échantillons pour analyse.

¹⁶ A l'exception des Escabasses car le site n'est plus accessible depuis 2002.



Figure 6 : localisation et attribution chronologique des sites étudiés

Site	Année(s)	Nombre d'échantillons	Période chronologique
Artusia	2014	14	Mésolithique
Chantebrault	2016-2017	9	Néolithique
El Portalòn	2015	47	Néolithique
Els Trocs	2014-2016	123	Néolithique
La Baume d'Oulen	2016	25	Néolithique
La Lède du Gurp	2014	52	Mésolithique-Néolithique
Le Cuzoul	2015	47	Mésolithique-Néolithique
Le Peu	2014-2015	24	Néolithique
Le Pontet*	2016	4	Néolithique
Les Escabasses *	X	6	Mésolithique
Los Cascajos	2014	8	Néolithique
Roquemissou	2017	27	Mésolithique-Néolithique

Tableau 1 : liste des échantillons analysés par sites

1. Prélèvements stratigraphiques

Lorsque des stratigraphies longues ont été observées, des prélèvements en colonne stratigraphique ont été effectués sur une colonne complète comme c'est notamment le cas en palynologie. Un nettoyage complet de la coupe a été opéré en utilisant un premier outil de haut en bas, et les prélèvements de chaque échantillon ont été effectués de bas en haut pour éviter au maximum les contaminations. Ce type de prélèvement a été effectué pour comparer de façon diachronique les différents taxons parasites observables au sein de chaque unité stratigraphique (figures 7, 8, 9).



Figure 7 : cliché des prélèvements des niveaux du Néolithique moyen, La Lède du Gulp



Figure 8 : cliché des prélèvements des niveaux chalcolithiques, El Portalòn



Figure 9 : cliché des prélèvements des niveaux néolithiques, Els Trocs

2. Prélèvements systématiques

Selon l'accessibilité et l'homogénéité des unités d'occupations, des prélèvements systématiques (en coupe ou en plan) ont été effectués afin d'étudier au sein d'une même occupation des différences de taxons et de concentration parasitaire et ainsi réaliser une analyse spatiale au sein de la même unité stratigraphique (figures 10 et 11). Cette méthode de prélèvement systématique pour l'étude des concentrations des taxons parasites s'est déjà révélée positive pour des gisements néolithiques (Maicher et *al.*, 2017 ; Maicher et *al.*, 2019).



Figure 10 : cliché des prélèvements des niveaux néolithiques, Els Trocs (en rouge prélèvements stratigraphiques, en vert prélèvements systématiques)



Figure 11 : cliché des prélèvements systématiques, le Cuzoul de Gramat, coupe Sud, Néolithique ancien/Mésolithique final

3. Prélèvements par structures archéologiques, et ensemble clos

Au cours des fouilles, des structures anthropiques (latrines, fosses de rejet, silo, trou de poteau) ont été mises au jour sur certains des gisements étudiés et certaines ont fait l'objet de prélèvement, afin d'affiner les interprétations de terrain selon les taxons parasites observés lors des analyses ultérieures (figures 12,13,14).



Figure 12 : cliché des prélèvements du silo structure 4, Néolithique moyen, la Lède-du-Gurp



Figure 13 : cliché du niveau 2 prélevé, Chalcolithique, Chantebraut IV, cliché V.Ard



Figure 14 : clichés de la structure 75 prélevée, Néolithique moyen, Charmé, clichés V.Ard

4. Prélèvements des foyers litières et cendres

Une attention particulière a été portée aux structures de combustion (assainissement, comblement, rejets de cendres, socle foyère,). Ces structures sont propices à la conservation de certains écofactes : carporesses, charbons de bois, phytolithes, spherulites (figures 15, 16, 17).



Figure 15 : cliché des échantillons prélevés, zone de litières et de rejets de cendres, Chalcolithique, El Portalón



Figure 17 : clichés des structures foyères prélevées, Néolithique, Los Cascajos.



Figure 16 : cliché des prélèvements des niveaux néolithiques, zone de combustion et de rejets de cendres, Els Trocs

II. Technique d'extraction en laboratoire

Le protocole d'extraction utilisé et détaillé ci-dessous a été élaboré d'après des méthodes utilisées en coprologie médicale. Il a déjà été testé et validé en paléoparasitologie. Dans le le cadre de la thèse de S. Dommelier-Espejo (2001) et, plus récemment par B. Dufour et M. Le Bailly en 2013 sous la dénomination RHM *rehydration-homogenization-micro-sieving* à Besançon, au Laboratoire de Chrono-Environnement. Il offre le meilleur compte rendu de la diversité des différents taxons parasites et de leurs concentration (Dufour & Le Bailly, 2013).

1. Réhydratation

Les sédiments (10g) sont mis à réhydrater pendant une semaine dans des erlenmeyers, contenant 50 ml d'eau glycérinée à 5 % et 50 ml de solution aqueuse de phosphate trisodique à 0,5%. Le glycérol intensifie la réhydratation des éléments les plus lithifiés (Bouchet et *al.*, 2001). Le phosphate trisodique a été utilisé la première fois pour l'étude de coprolithes (Callen & Caeroun, 1960) il offre une meilleure pénétration des liquides au sein des matières organiques (Baccaloni, 2001). Cette première étape permet aux œufs de retrouver leur forme notamment lorsque les sédiments sont secs (figure 18). Quelques gouttes de formol sont ajoutées à ce mélange pour éviter la prolifération de moisissures, qui pourraient gêner l'opération de tamisage ainsi que les lectures en microscopie.



Figure 18 : clichés des prélèvements mis en réhydratation

2. Homogénéisation

Les échantillons sont broyés au mortier et placés ensuite dans une cuve à ultrasons pendant une minute (figure 19). Ce procédé sépare les œufs de parasites des particules organiques et minérales. Cette opération facilite le tamisage ainsi que l'observation au microscope en évitant l'agrégation des matières organiques et minérales.

3. Tamisage

Le mélange, une fois réhydraté et homogénéisé, est filtré à travers une colonne composée de quatre tamis, respectivement de 315 μm , 180 μm , 50 μm et 25 μm . La colonne de tamis est placée sous un flux constant d'eau claire. La filtration se fait jusqu'à ce que les échantillons soient débarrassés de toutes les argiles ainsi que des éléments ayant une taille inférieure à 25 μm . Seuls les refus de tamis provenant des mailles de 25 μm et de 50 μm sont observés au microscope. Les refus de ces deux tamis sont placés dans des tubes à hémolyses bouchés et formolés. Les échantillons sont ensuite entreposés après ajout de formol, en attendant de les analyser au microscope optique (figure 20).



Figure 19 : cliché de la phase d'homogénéisation des échantillons



Figure 20 : cliché du tamisage des échantillons et la mise en tube à hémolyses

4. Lecture au microscope optique

Les échantillons sont étudiés à raison de 10 lames par fraction (Dommelier-Espejo, 2001). Les préparations sont prélevées à l'aide de pipettes Pasteur, puis montées entre lames et lamelles et observées au microscope optique. Les œufs sont reconnus au grossissement

x100 et caractérisés en x400 et/ou x630 (Leica DM 1000). Ils sont ensuite mesurés et photographiés (Leica ICC50 HD). Les observations des restes parasites comme des micro-restes sont renseignés dans un cahier, puis reportées dans la base de données. L'ensemble des écofacts retrouvés procure une estimation du degré de conservation des sédiments. Puis, chaque œuf retrouvé est identifié, mesuré, comptabilisé et photographié grâce à une caméra numérique reliée au microscope, puis retranscrite dans la base de donnée.

5. Lecture au microscope électronique à balayage (MEB)

Certains échantillons ont fait l'objet d'analyses par cryo-MEB, au Centre de Microscopie électronique appliquée à la biologie, CMEAB à l'Université Paul Sabatier (figure 21). Un seul taxon, appartenant à la famille des Capillariidae a été ciblé. En effet, ce taxon est l'un des moins bien caractérisés actuellement, comme le montrent les travaux de taxinomie (Moravec) ou les résultats des analyses paléoparasitologiques (Bouchet et *al.*, 1999).

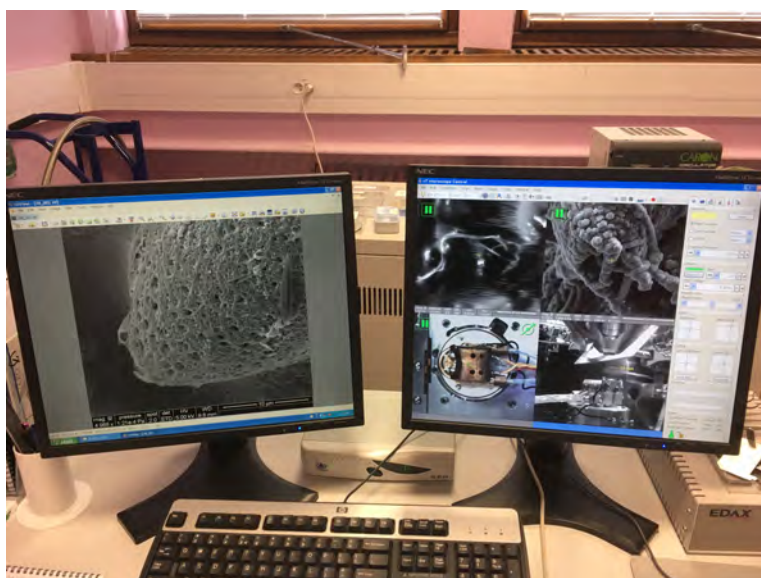


Figure 21 : cliché de l'observation des échantillons en microscopie électronique à balayage (CMEAB)

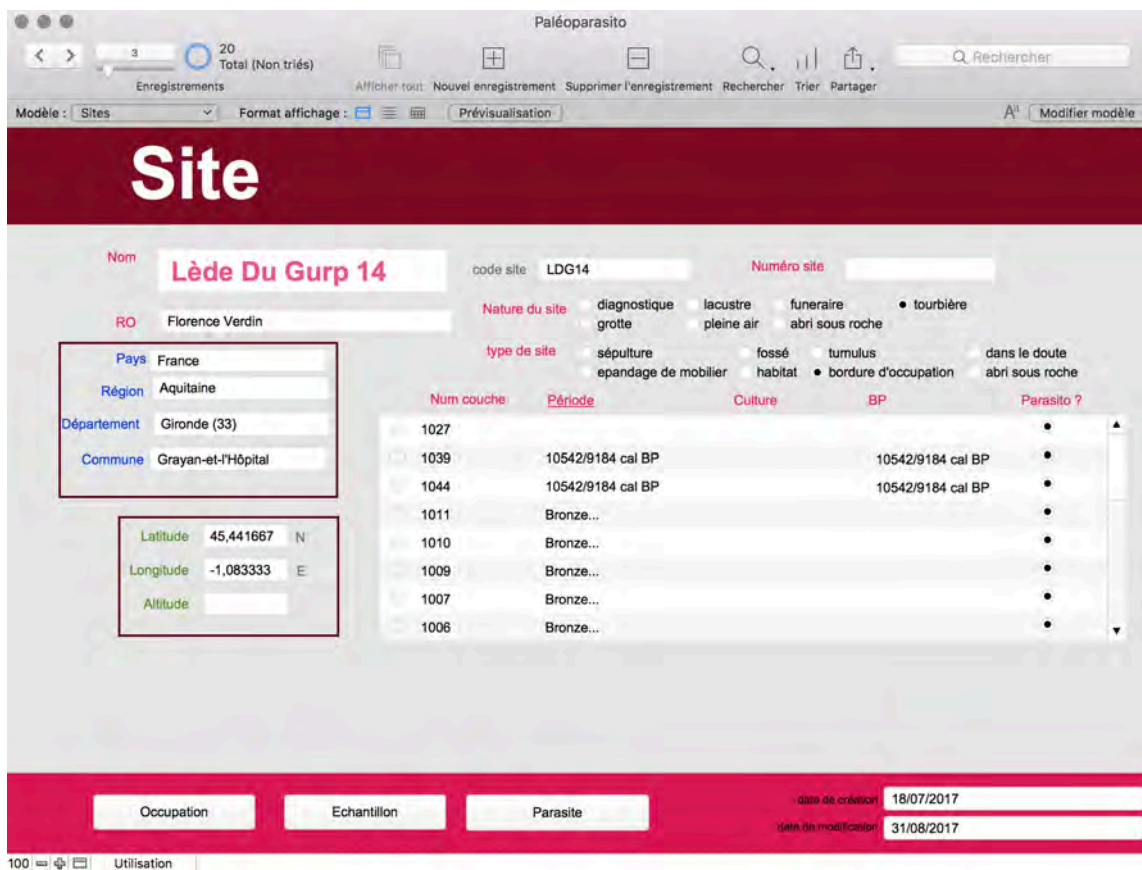


Figure 22 : interface de la base de données, table paléoparasitologie, site

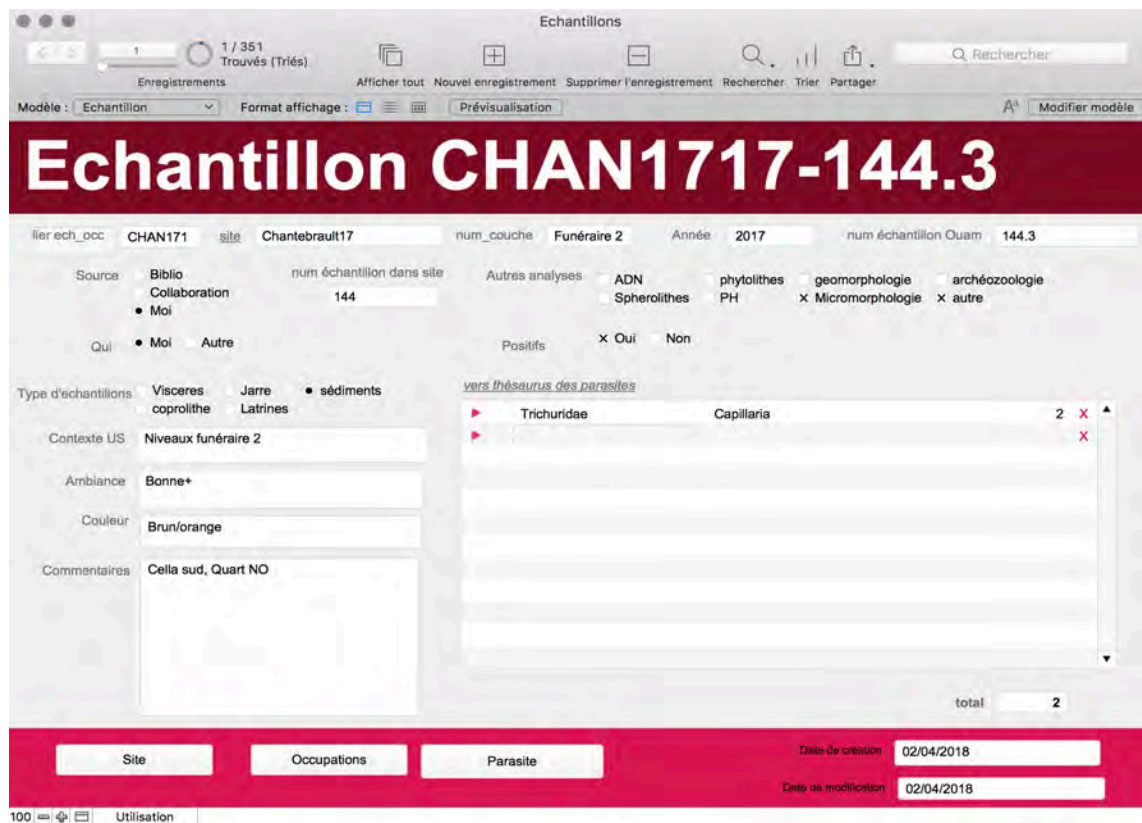


Figure 23 : interface de la base de données, table échantillons



Figure 24 : interface de la base de données, table thésaurus des parasites

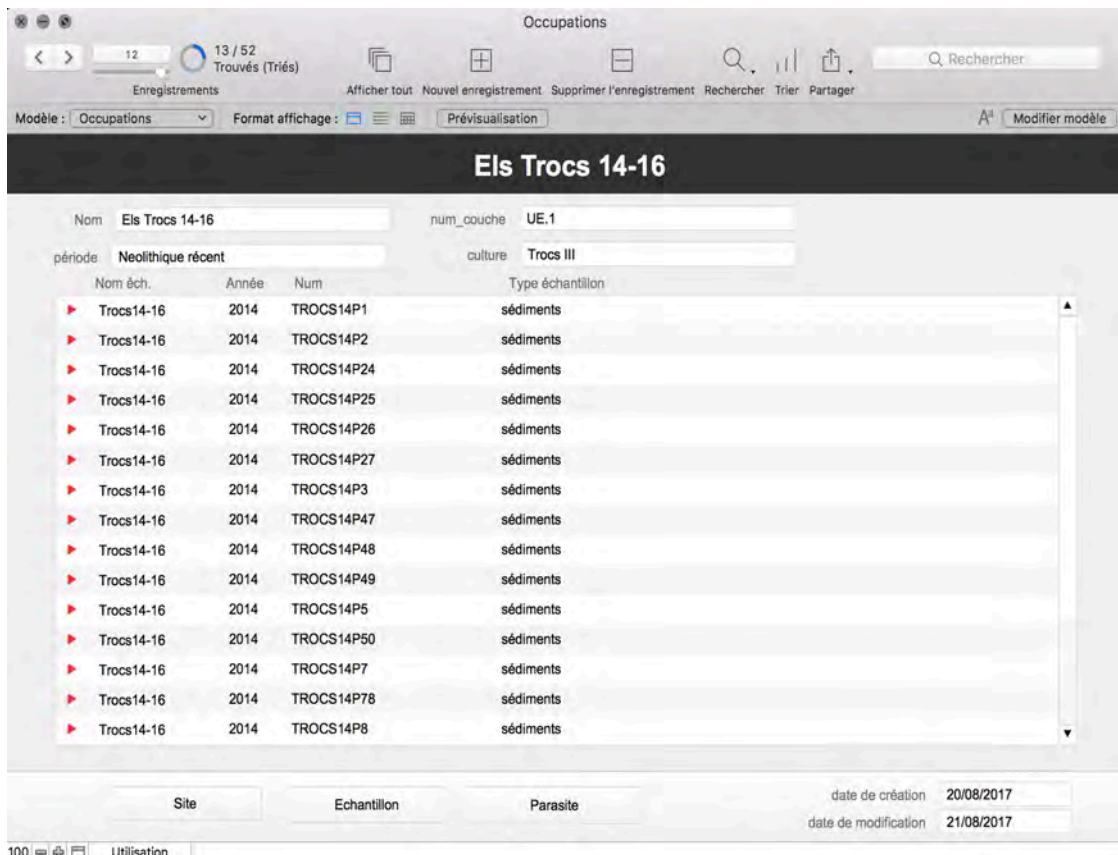


Figure 25 : interface de la base de données, table occupations

III. Bases de données

Une première base de données a été créée avec le logiciel FileMaker Pro, afin d'établir un référentiel spatio-temporel des propagules helminthologiques retrouvées aussi bien en contexte archéologique qu'actuel. (cf. Annexe I). Dans le cadre de notre étude, quatre tables liées ont été créées, chacune contenant plusieurs rubriques :

- Sites : le nom du site, le code donné par le responsable d'opération, le pays, la région, le département, la commune, la latitude, la longitude, l'altitude, le nom du responsable d'opération (figure 22).
- Échantillons : le numéro de l'échantillon, le site, l'année de prélèvement, le numéro de l'échantillon au sein du site, le numéro de l'échantillon dans le cadre de l'analyse paléoparasitologique, la personne qui a effectué le prélèvement, la couleur du sédiment, l'ambiance (une estimation de la conservation en fonction des différentes matières organiques retrouvées), le contexte stratigraphique, commentaires, s'il est positif à la présence de propagules helminthologique, si oui le ou les taxons présents ainsi que la quantité retrouvée (figure 23).
- Parasites : la famille, le genre, l'espèce, le nombre, la taille ainsi que les photos liées (figure 24).
- Occupations : l'unité stratigraphique, la période chronologique, la culture associée, la datation (figure 25).

IV. Référentiel actuel et subactuel

Les vers adultes ne sont pas conservés dans les gisements archéologiques. La détermination des helminthes est donc fondée sur les caractéristiques morphométriques des œufs. Une des principales difficultés réside dans le fait que pour certaines espèces les dimensions peuvent différer d'un auteur à l'autre. Les intervalles de taille se chevauchent entre espèces ; comme pour les œufs de Capillariidae (*cf. infra* chapitre III).

Le début d'un référentiel actuel et subactuel a été mis en place, en parallèle avec l'analyse des échantillons provenant de sédiments préhistoriques. Le but escompté a été d'améliorer la détermination des œufs. Comme la plupart des animaux d'élevage sont régulièrement vermifugés en Europe de l'Ouest, nos premières tentatives pour retrouver des œufs au sein de cheptels se sont donc avérées infructueuses. Les échantillons ont donc été récoltés chez des non-producteurs (des particuliers qui possèdent juste quelques têtes de bétail) ou auprès de chasseurs (figures 26, 29, 30). Des échantillons provenant d'espèces animales subactuel ont également été récoltés (figures 27, 28). Ces éléments ont également été enregistrés dans la base de données FileMaker Pro, selon l'année de récupération de l'échantillon, la localisation géographique, l'espèce de l'animal-hôte, son poids et son âge estimé.

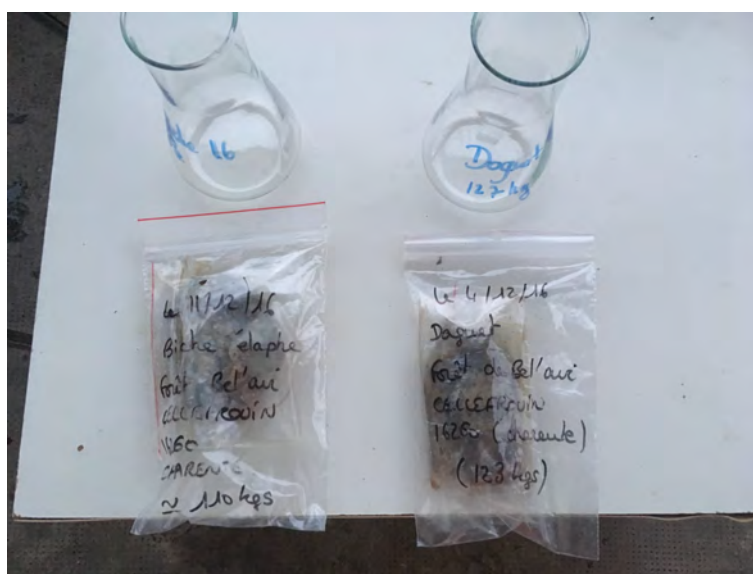


Figure 26 : cliché des prélèvements actuels provenant de chasse mis en réhydratation



Figure 27 : clichés de la grille costale d'une vache et détail du reste stomacal, Moissac, clichés B. Lefebvre



Figure 28 : cliché des prélèvements de la vache pour analyse paléoparasitologique



Figure 29 : cliché des prélèvements d'intestin actuel provenant de chasse mis en réhydratation, cliché M. Mignard



Figure 30 : cliché de fumier et de bouses de vaches actuel mis en réhydratation, cliché M. Mignard

CHAPITRE III : CORPUS



I. Artusia (2014), M. Rojo-Guerra

2. Présentation générale

Le gisement d'Artusia est situé dans la commune d'Unzué (Navarre) sur le versant sud des Pyrénées. Il s'agit d'un abri sous roche qui a été découvert en 1996. Elle est constituée d'une importante succession de couches d'occupations humaines qui s'est formée sur plus de 3m de hauteur. Le gisement a été coupé dans sa longueur par un ruisseau, l'Artusia au cours des derniers millénaires. Les fouilles ont été effectuées en 2009 et 2010 sous la direction de M. Rojo-Guerra dans le cadre de fouilles préventives, car les niveaux d'occupations présentaient un risque d'effondrement.

3. Chronologie et horizons culturels

La première phase d'occupation (Artusia I) a été définie comme appartenant à un Mésolithique à encoches et denticules. Elle a été datée à 7 461-7 145 B.C (Beta-374433, 8 260 B.P \pm 40). Elle a été caractérisée par un niveau riche en restes de faunes et en silex taillés et de nombreuses traces de foyers.

La seconde phase (Artusia II) était la couche d'occupation la plus épaisse, atteignant plus de 2 m de sédimentation. Elle a été datée à 6 689-6 507 B.C (Beta-374432, 7 790 B.P \pm 40). Les différentes unités stratigraphiques ont démontré des occupations humaines intenses, récurrentes très probablement de nature saisonnière. Une grande quantité de matériel (faune et silex) a été mise au jour et de nombreux foyers se chevauchaient les uns les autres.

La troisième phase (Artusia III) a été caractérisée par l'apparition de microlithiques géométriques. Elle a été datée à 6 598-6 453 B.C (Beta-374431, 7 680 B.P \pm 40).

L'activité humaine y était vraisemblablement moins importante que pour la précédente phase d'occupation, avec une quantité de mobilier faunique et lithique moindre et des foyers éparés.

La quatrième phase d'occupation (Artusia IV) a livré peu d'artefacts archéologiques. Les vestiges y étaient rares, de plus aucun élément lithique diagnostique n'a été identifié. Seuls quelques restes fauniques ont été découverts. Il semblerait que les occupations humaines y aient été très faibles durant cette période.

La dernière phase d'occupation (Artusia V) correspondait au dernier épisode d'occupation de l'abri. Le niveau a été caractérisé par une industrie à microlithiques géométriques. Elle a été datée à 6 205-6 009 B.C (Beta-379670, 7210 ± 30).

De nombreux charbons de bois et des restes fauniques ont également été retrouvés. Un lambeau de paléosol a été identifié, dans lequel un enrichissement en matière organique a été observé par rapport aux autres phases d'occupations de l'abri a pu être mis en évidence (García-Martínez de Lagrán, *et al.*, 2016).

4. Méthodologie appliquée au site

Au cours de l'automne 2014, l'un des profils stratigraphiques, encore accessibles a été échantillonné. Il s'agissait du secteur A profil 2 implanté dans du tuf carbonaté. Une série de quatorze prélèvements a été réalisée sur la coupe stratigraphique (figure 31) :

- deux échantillons, Artusia I;
- quatre échantillons, Artusia II;
- trois échantillons, Artusia III;
- un échantillon, Artusia IV;
- quatre échantillons, Artusia V;

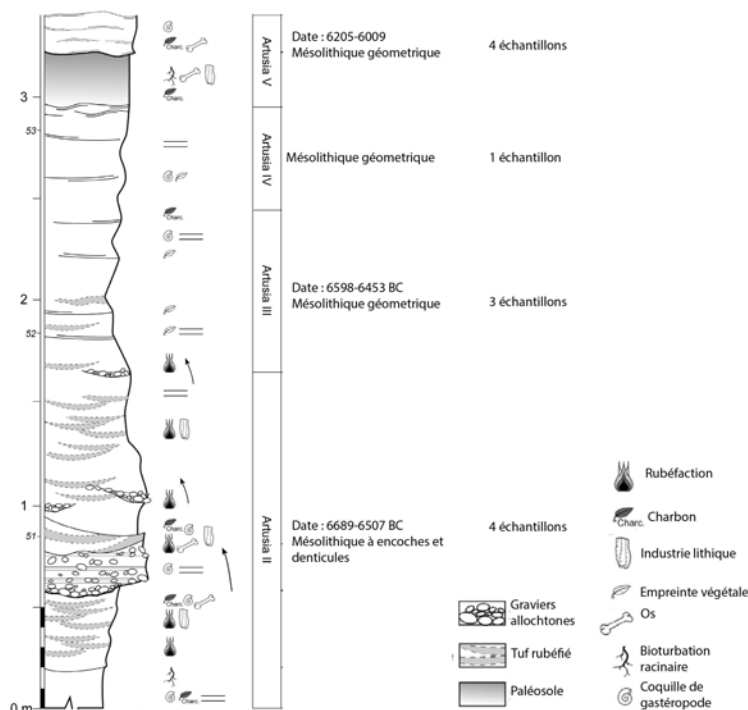


Figure 31 : stratigraphie de la séquence sédimentaire d'Artusia modifiée d'après García-Martínez De Lagrán, *et al.*, 2016

II. Chantebrault IV (2016-2017), V. Ard

1. Présentation générale

Le Dolmen de Chantebrault IV se situe sur la commune de Saint Laon (Vienne), dans une plaine de champs ouverts dont l'altitude moyenne varie localement de 55 à 70 m. Il fait partie d'un ensemble de neuf mégalithes encore visible. Il est installé dans la partie centrale de la nécropole. Le monument est connu depuis le XIX^e siècle et plusieurs publications ont été réalisées (Hébras, 1976 ; Pautreau & Mataro Pladelasala, 1996). Les fouilles anciennes ont laissé peu d'artefacts attribuables à ce monument. Seul le mobilier provenant de la fouille menée par M. Rat, journalier à Pas-de-Jeu, les 12 et 13 octobre 1890, a pu lui être rattaché avec certitude (Patte, 1979 ; Pautreau & Mataro Pladelasala, 1996). Deux campagnes de fouilles récentes ont été opérées sous la direction de V. Ard. Les fouilles 2016 ont confirmé que ce monument était une sépulture à entrée latérale, la première identifiée au sud de la Loire. Malgré les nombreux remaniements subis par ce monument, les campagnes de fouille 2016 et 2017 ont révélé deux secteurs préservés des interventions clandestines et des fouilles anciennes. Il s'agit de la partie inférieure du sondage 1 et du sondage 3 (Ard, et *al.*, 2017) (figure 32).

2. Chronologie et horizons culturels

Le mobilier exhumé durant la campagne de 2016 concernait des dépôts funéraires du 3^e millénaire. Dans le sondage 3, un poignard large en silex du Grand-Pressigny et une dizaine d'armatures de flèche ont été retrouvés. Les datations ont confirmé la position du niveau vers 2 900-2 700 B.C, Beta-447612 : 4220 ± 20 BP. La fouille du sondage 1 a débuté en 2016. La reprise des fouilles en 2017 a livré des dépôts humains avec des éléments mobiliers attribuables au Chalcolithique. Les dépôts ont été datés entre 2470 et 2230 B.C, Beta-479896 : 3880 ± 30 BP. Ces dépôts funéraires sont donc plus récents de trois à cinq siècles que ceux découverts dans le niveau de dallage inférieur du sondage 3 de 2016, dans la cela nord. Ces données ont confirmé qu'il a bien existé au moins deux périodes de dépôts funéraires pour le dolmen de Chantebrault IV.

3. Méthodologie appliquée au site

Le dolmen de Chantebrault IV a fait l'objet de deux campagnes de prélèvements pour effectuer une analyse paléoparasitologique.

- Trois prélèvements ont été effectués dans le sondage 3 au niveau de l'US 3, dallage 1 en 2016
- Trois prélèvements ont été effectués dans le sondage 3 au niveau de l'US 3, dallage 2 en 2016
- Trois prélèvements ont été effectués par D. Linard au cours de la campagne 2017, cela sud, US6 (figures 13 et 32).



Figure 32 : zones fouillées, dolmen de Chantebrault IV, d'après Ard, et *al.*, 2017

III. El Portalòn (2015), J.M. Carretero, A. Pérez Romero, E. Iriarte

1. Présentation générale

Le site d'El Portalòn est situé sur la commune d'Atapuerca (Castille-et-León). Le gisement fait partie d'un vaste réseau karstique, la Sierra d'Atapuerca, qui a été occupé durant de vaste période de la Préhistoire et dont plusieurs cavités sont fouillées dans le cadre d'une documentation plus globale sur les espèces d'hominidés ayant occupés se réseaux (figure 33). La Sierra d'Atapuerca est particulièrement connue pour ses sites pléistocènes (Arsuaga et *al.*, 1997 ; Bermúdez de Castro et *al.*, 1999). Elle a également livré de riches enregistrements stratigraphiques pour l'Holocène dont le gisement d'El Portalón, qui est renseigné sur plus de 200m². Le gisement d'El Portalón a été occupé depuis le Paléolithique jusqu'à la période historique (Clark et *al.*, 1979 ; Carretero et *al.*, 2008 ; Perez-Romero et *al.*, 2010, 2013). Il est connu depuis le XIXe siècle et des fouilles y ont été opérées tout au long du XXe siècle, jusqu'en 1989 (Breuil & Obermaier, 1913 ; Clark et *al.*, 1979 ; Mínguez, 2005 ; Alday et *al.*, 2011 ; Perez-Romero et *al.*, 2010, 2013). La reprise des fouilles est entreprise depuis 2000 dans le cadre d'une documentation globale des différentes cavités de la Sierra d'Atapuerca sous la direction de José Miguel Carretero.

2. Chronologie et horizons culturels

L'ensemble de la stratigraphie du gisement a été documentée grâce aux artefacts archéologiques et à un ensemble de datations radiocarbones. Les unités stratigraphiques du gisement peuvent être scindées comme suit : Néolithique / Mésolithique (unité 9), le Chalcolithique (unités 6, 7/ 8), l'Âge du Bronze (unités 3/4, 5), l'Âge du Fer et Romain (unités 0, 1 et 2) et enfin un niveau superficiel du Moyen Âge (figure 34) (Carretero et *al.*, 2008). Dans le cadre de cette étude, nous avons ciblé les analyses sur les niveaux néolithiques et chalcolithiques.

L'ensemble 9, exclusivement néolithique, concernant nos prélèvements, est composé de plusieurs couches très homogènes d'origine anthropique, avec de nombreux matériaux organiques, dont de nombreux charbons de bois. L'assemblage y était homogène composé de céramique, de faune, de pièces lithiques ainsi que d'outils en matière dure animale . Les niveaux ont été datés entre 5 320-5 080 B.C pour la partie inférieure de la séquence (IX-6; Beta-222340; 6270 ± 40 B.P),



Figure 33 : localisation d'El Portalón dans la Sierra d'Atapuerca et fouille du gisement (2015), plan et photo, E. Iriarte

4 150-3 960 B.C pour la partie médiane (IX-2; Beta-184842; 5230 ± 40 B.P) et enfin 3 930-3 670 B.C pour la partie supérieure (IX-1; Beta-184841; 4990 ± 40 B.P).

Les ensembles 7 et 8 ont été datés entre 3 340-2 920 B.C (VII.1; Beta-197389; $4 440 \pm 50$ B.C) correspondant au Chalcolithique. Les unités stratigraphiques étaient composées d'une structure funéraire sous tumulus, aménagée de blocs de calcaire et de restes d'activités funéraires. Les dates effectuées récemment ont attesté que la cavité a été employée pour des activités funéraires pendant environ un siècle et demi. Cette structure a été recouverte par une succession de sols d'occupation avec des zones de foyers ainsi que de fumiers.

L'ensemble 6 a été daté entre 2 580-2 200 B.C (VI.1; Beta-153363; $3 910 \pm 70$ B.P). Il a été défini comme l'interface entre les niveaux chalcolithiques et ceux de l'Âge du bronze. Il était

constitué de sable argileux avec d'abondants restes organiques et des charbons de bois, en revanche peu de restes archéologiques y ont été mis au jour.

L'ensemble 5 a été daté entre 2 290-1 890 B.C (V.3; Beta-184843 3 700 ± 70 B.P; V.2; Beta-224079; 3 670 ± 40 B.P; V.1; Beta-153362; 3 630 ± 40 B.P). Il se composait de nombreux niveaux de charbons et bois, de cendres de restes de faunes domestiques et de nombreux tessons céramiques.

3. Méthodologie appliquée au site

Deux types de prélèvements ont été réalisés. Une partie des échantillons a été effectuée en plan dans des couches identifiées et caractérisées. Une autre partie a été prélevée en colonne stratigraphique :

- Trente et un prélèvements sur le profil stratigraphique
- Sept prélèvements en contexte néolithique
- Sept prélèvements en contexte chalcolithique-bronze
- Deux prélèvements en contexte funéraire chalcolithique appartenant à l'US 79.

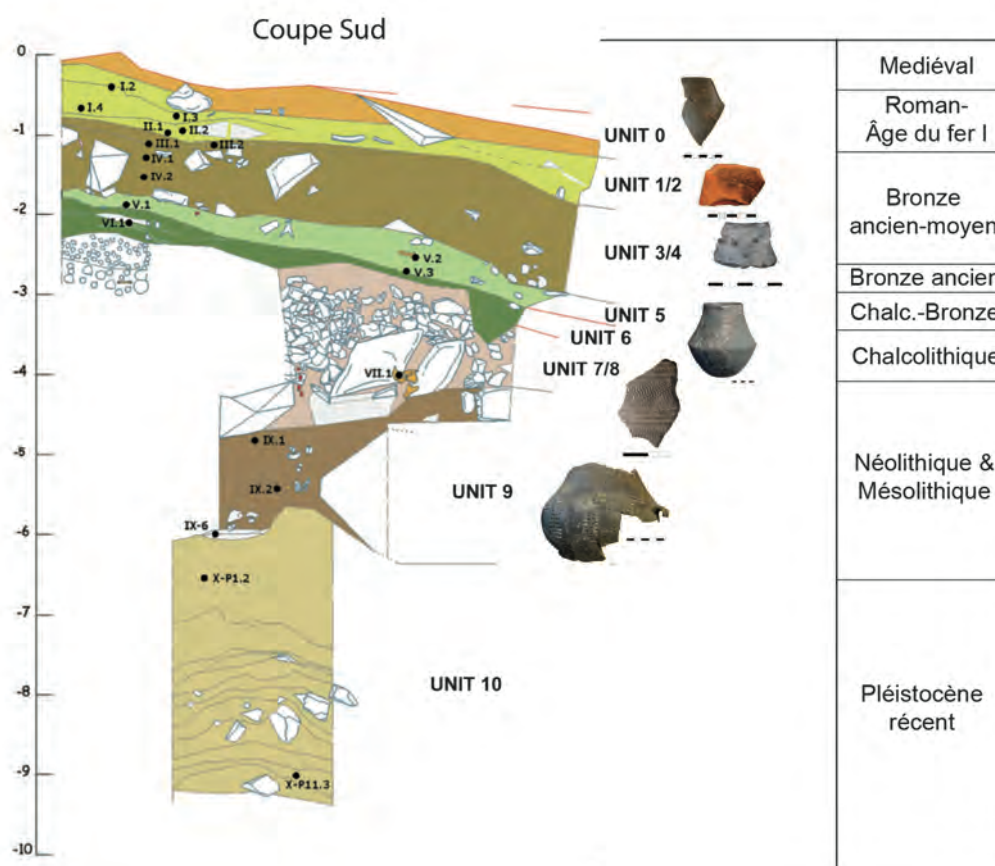


Figure 34 : profil stratigraphique Sud d'El Portalón : unité stratigraphique, céramique et datation simplifiée d'après Carretero et al., 2008

IV. Els Trocs (2014 et 2016), M. Rojo-Guerra

1. Présentation générale

Le gisement d'Els Trocs est situé dans le centre des Pyrénées espagnoles à proximité du village de San Feliú de Veri (Huesca). Il est situé sur le versant sud à près de 1600 m d'altitude au niveau d'un corridor naturel proche des sources des rivières Ésera et Isábena. Les fouilles ont été effectuées entre 2009 et 2016 sous la direction de Manuel Rojo-Guerra. La grotte est composée d'une seule petite chambre de 15 m de long sur 6 m de large. Sur l'ensemble du gisement, une superficie de 53 m² a été fouillée (figure 35). L'occupation s'étend de la fin du 6^e millénaire à la fin du 4^e millénaire av.J.-C. La grotte a donc été occupée pendant toute la période néolithique (Rojo-Guerra et *al.*, 2014; Rojo-Guerra et *al.*, 2015). Les environs immédiats du site sont les plaines de Partida qui étaient exploitées encore jusqu'au milieu du siècle dernier. Des sondages ont été effectués dans les environs immédiats du site. Ils ont documenté différents épisodes de « brûlis » qui pourraient être compatibles avec des tâches agricoles visant à défricher la forêt pour la création de cultures et/ou pâtures (Uría-Blanco, 2013).

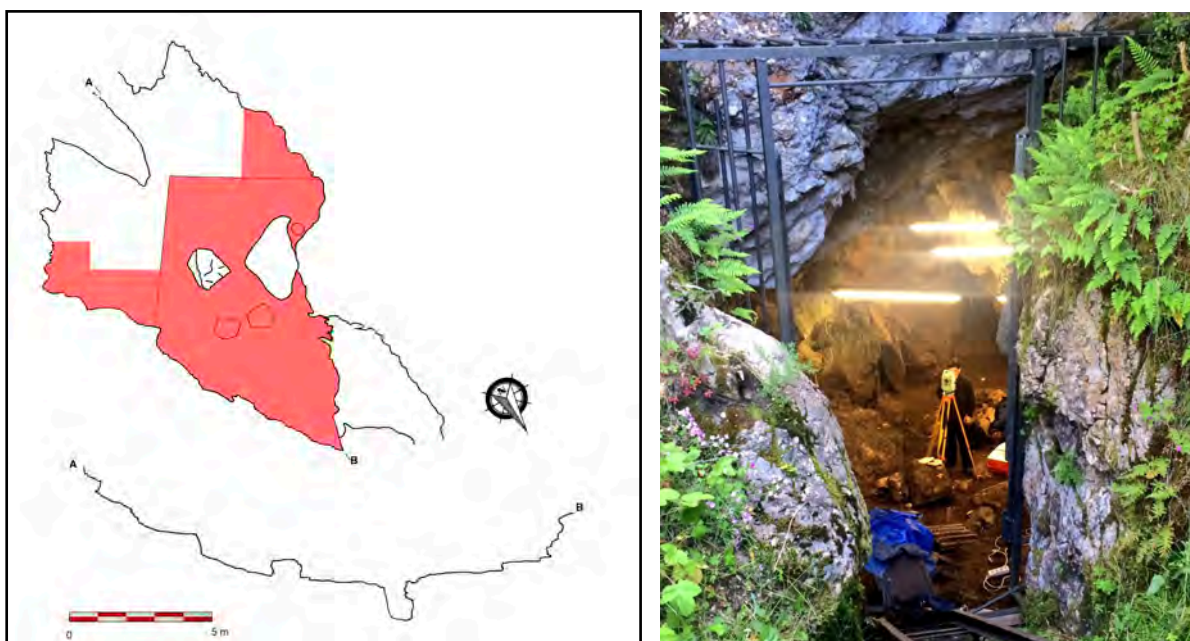


Figure 35 : situation de Els Trocs à gauche relevé topographique (plan et profil) de la partie de la grotte fouillée, I. García-Martínez de Lagrán à droite photographie de l'entrée de la grotte, medelca

2. Chronologie et horizons culturels prélevés

La stratigraphie a été séparée en quatre grands ensembles chronoculturels.

Le premier ensemble, Trocs I, était représenté sur une vingtaine de centimètres d'épaisseur. Il a été daté de 5315-4830 B.C (Mams-16163 6285 ± 25 B.P; Beta -316514 6050 ± 40 B.P). La plupart des tessons retrouvés sur le gisement provenaient de cette couche, 60%, du total comprenant notamment un pavement en céramique avec plus de 15 000 tessons. Des foyers de grandes dimensions et plusieurs fosses de différentes tailles dont deux, grandes et rondes, placées au centre de la chambre ont été mis au jour. Des ossements humains appartenant à au moins sept individus et présentant des stigmates de violence ont été relevés en position secondaire (Rojo-Guerra et *al.*, 2013). Les analyses de phytolithes ont déterminé une utilisation des ressources en graminées locales réparties sur le pavement de céramiques interprétées comme une surface plus confortable, tout en isolant le sol de la grotte de l'humidité (Lancelotti et *al.*, 2014).

Le second ensemble, Trocs II, était légèrement plus épais que la couche précédente. Il a été daté à 4500-4340 B.C (Beta-316511; 5590 ± 40 B.P). L'ensemble a été caractérisé comme un niveau de régularisation du sol, au sommet duquel était disposée une chaussée, faite de petites et moyennes pierres. Plusieurs structures de combustion bien conservées ont été trouvées parmi notamment l'un des plus grands foyers placé au milieu de la grotte.

Le troisième ensemble, Trocs III, était la séquence sédimentaire la plus importante. Elle a été enregistrée sur environ 50 cm d'épaisseur. Elle a été datée entre 3950- 2910 B.C (Mams-16165; 5035 ± 23; Beta-316510; 4410 ± 40 B.P). Deux fosses ont été retrouvées à l'extrémité de la cavité, ou des ossements humains, en position secondaire et dépourvue de tout signe de violence, y ont été déposés avec d'abondants restes fauniques. Plusieurs foyers nouveaux ont été identifiés. Le sommet de cet ensemble est documenté par un épisode d'effondrement de la grotte. La chute de nombreux blocs, notamment au niveau de l'entrée, explique probablement l'abandon de la grotte.

Le dernier ensemble, Trocs IV, a été caractérisé sur une dizaine de centimètres d'épaisseur. Quelques artefacts de l'époque romaine mélangés au dernier niveau d'occupation néolithique ont été découverts.

L'assemblage faunique était composé d'amphibiens, de mammifères, d'oiseaux et de reptiles. À ce jour, il s'agit de la seule séquence stratigraphique complète depuis le début du Néolithique qui a couvert la période entière avec un assemblage faunique aussi important pour la péninsule ibérique. Un total de 4657 restes de caprins et d'ovins ont été déterminés. Ils ont représenté près de 80% des restes identifiés (Rojo-Guerra et *al.*, 2013, 2014).

Les vestiges lithiques ont été retrouvés en faible quantité, à peine 300 pièces. Ils ont principalement été découverts dans Trocs II et Trocs III. L'étude sur l'approvisionnement a déterminé que 41,1% du silex documenté n'était pas local et comprenait principalement des morceaux élaborés ou des petits nucléus déjà préparés (Mazzuco et *al.*, 2014). Ils auraient été ramassés plus au sud près des sources de l'Isábena et l'Ésera, dans les contreforts ou même dans les zones de plaine. Des microlithes géométriques ont été utilisés comme points de projectiles et comme faucilles de lames pour des tâches agricoles (Rojo-Guerra et *al.*, 2013).

3. Méthodologie appliquée au site

Lors des campagnes de fouilles 2014 et 2016, 98 et 32 échantillons ont été effectués dans les différentes parties accessibles du gisement dans les différents niveaux d'occupation du site. Un échantillonnage exhaustif a été effectué pour observer si une conservation différentielle des propagules pouvait être remarquée en fonction des activités pratiquées au cours de l'occupation, ainsi qu'un changement dans les taxons parasites en fonction de l'attribution chronologique. Les échantillons ont été topographiés. Les prélèvements ont été réalisés en plans et en colonnes stratigraphiques. Trois colonnes stratigraphiques ont été réalisées sur différents emplacements de la cavité.

VI. La Baume d'Oulen (2016), R. Furestier, C. Gilabert, P. Guillermin, L. Slimak & N. Teyssandier

1. Présentation générale

La Baume d'Oulen se situe dans sur les communes du Garn (Gard) et de Labastide-de-Virac (Ardèche) dans la partie médiane des gorges de l'Ardèche à 220 m d'altitude. Il s'agit d'un vaste abri de 50 m sur une hauteur de de 10 à 15 m. Les premières mentions de fouille remontent au XIXe siècle, mais le site a sûrement été fréquenté et pillé depuis plus longtemps. Les premières véritables fouilles ont été entreprises par faut P. Raymond, de 1896 à 1907. La grotte a été occupée dès le Paléolithique. Ces occupations ont en premier focalisé les recherches entreprises sur le site. À partir des années 1950, des fouilles ont été opérées pour caractériser plus précisément les niveaux néolithiques de l'abri. En premier les fouilles ont été dirigées par J. Cauvin et P. Ducos en 1957 et 1958, puis sous la direction de J.L. Roudil et F. Bazile, entre 1977 et 1990 (Roudil, 1987 ; Roudil, 1988; Roudil & Van Willigen, 2002). Il fait partie des gisements majeurs ayant documenté la néolithisation de l'Europe occidentale. Les niveaux néolithiques ont documenté des couches de fumiers fossiles issus du parcage de petits ruminants. Des fouilles ont été reprises récemment, en 2015 avec deux équipes travaillant conjointement à la caractérisation des niveaux Paléolithiques et Néolithiques. Les niveaux néolithiques ont été fouillés sur une vingtaine de mètres carrés sous la direction de R. Furestier et C. Gilabert, principalement au niveau de la partie est l'entrée de l'abri.

2. Chronologie et horizons culturels prélevés

Les niveaux néolithiques anciens (ensemble 5 et 6). Les deux couchent ont été attribué au Cardial. La couche 6 était constituée d'un limon cendreux avec un cailloutis calcaire plus ou moins abondant. Elle a livré de nombreux tessons de céramique très fragmentée, avec des décors effectués à la coquille et une industrie lithique également abondante avec une matière première locale. Des objets de parure, dentales et colombelles, ont également été retrouvés. Elle est interprétée comme une occupation intense du site. L'ensemble 5 était composé de cendres argileuses sur une épaisseur irrégulière sur le gisement. Elle a livré moins de matériels que la couche précédente. Elle a livré une céramique attribuée au Cardial final avec des décors de cannelures verticales et obliques. Le mobilier lithique de ces deux couches démontre de deux types de production : le premier effectué sur des ressources locales débitées sur place avec de nombreux

éclats retrouvés, le second vise une production de lames régulières (et secondairement de quelques éclats) débitées en percussion indirecte (Defranoult, 2019).

Les ensembles 3 et 4 ont été rattachés au Chasséen typique. L'ensemble 4 correspondait à un limon argileux avec des lits bruns cendreaux et la couche 3 un limon brun plus ou moins argileux dépourvu de cailloux. Les niveaux ont livré peu de mobilier malgré l'épaisseur importante de certains secteurs. Le mobilier retrouvé se rattache au Chasséen typique avec des récipients carénés, une industrie lithique sur lame en silex blond. Par contre ces couches ont révélé des structures de combustion remarquables. Il s'agit de foyers aménagés dans des cuvettes subcirculaires creusées dans le limon.

Les ensembles 1 et 2 ont été attribués au Néolithique final, appartenant à la culture Ferrières. Le mobilier céramique y était abondant et typique avec une industrie lithique sur éclat. Cette couche a livré une bonne quantité de céréales carbonisées, *Triticum monococum* (engrain).

3. Méthodologie appliquée au site

Deux types de prélèvements ont été réalisés :

- 21 prélèvements ont été réalisés en colonne stratigraphique sur les coupes disponibles (figure 36)
- 4 prélèvements ont été réalisés sur les niveaux du Néolithique Final

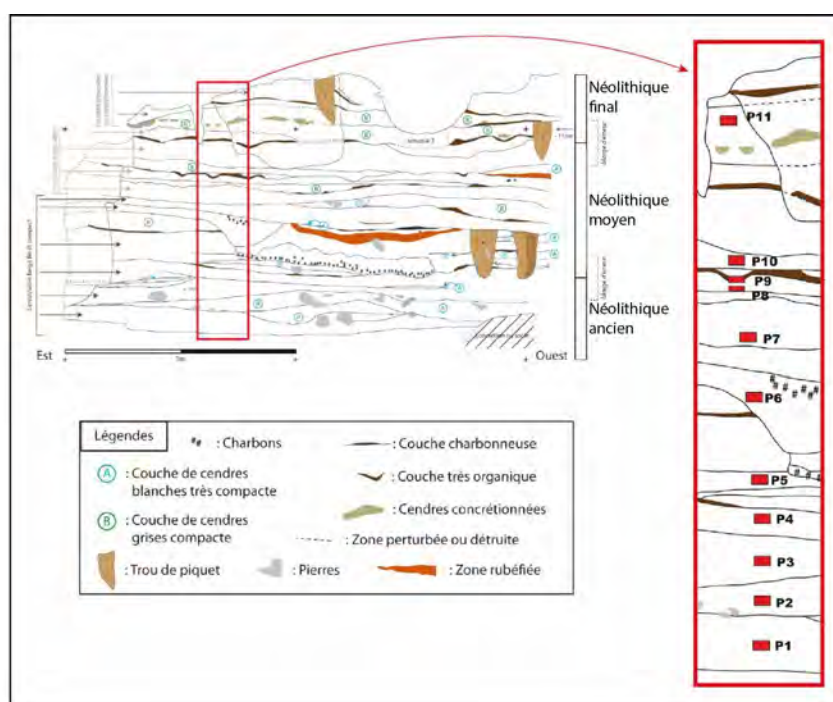


Figure 36 : localisation des prélèvements dans stratigraphie témoin, DAO R. Furestier

IV. Le Peu, (2014-2015) V. Ard

1. Présentation générale

L'enceinte Néolithique moyen du Peu se situe sur la commune de Charmé (Charente). Elle est implantée sur le versant nord d'un petit promontoire calcaire à environ 80m d'altitude. Elle a été découverte par prospection aérienne par E. Buchet en 2011, confirmée par des prospections magnétiques au cours de l'hiver 2013-2014 traitées par V. Legrand. Depuis 2014 elle a fait l'objet de plusieurs campagnes de fouille sous la direction de V. Ard. D'une surface maximale de sept à huit hectares, elle comprend deux fossés interrompus et des entrées en « pinces de crabes ». À l'intérieur de l'enceinte des foyers, des palissades et des structures d'habitations ont été mises en évidence. Il s'agit de la première enceinte fossoyée néolithique reconnue au plus près de l'alignement des tumulus de Tusson qui est l'un des ensembles mégalithiques majeurs de l'Europe occidentale.

2. Chronologie et horizons culturels

Le site du Peu a été daté du début du Néolithique moyen avec une occupation sur plusieurs siècles vers la seconde moitié du 5e millénaire.

3. Méthodologie appliquée au site

Une série de vingt-quatre échantillons a été effectuée au cours des deux années de campagnes de fouilles. Trois structures anthropiques ont fait l'objet d'échantillons et une coupe stratigraphique (Tranchée 2) (Figures 37 et 38) située en bas de versant, en bordure d'un petit affluent de la rivière du Bief, composée de dépôts de nature alluviale. Cette tranchée a fait l'objet de prélèvements dans le but d'une étude interdisciplinaire (malacologie, micromorphologie, paléoparasitologie, sédimentologie).

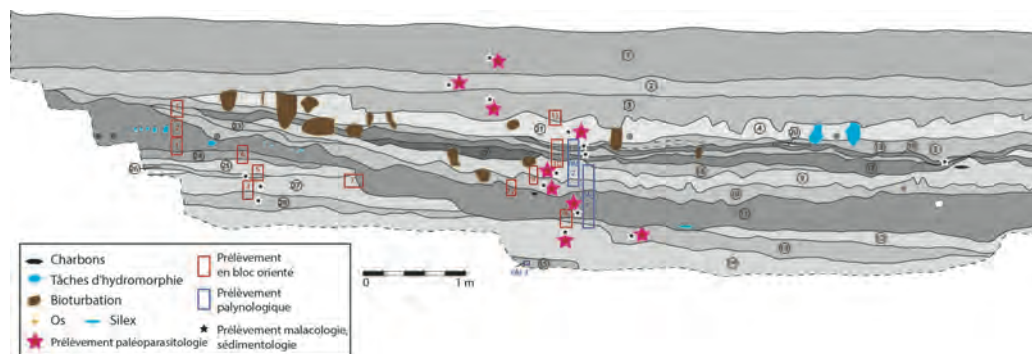


Figure 37 : tranchée 2, Le Peu, modifié d'après E. Caillaud et V. Ard

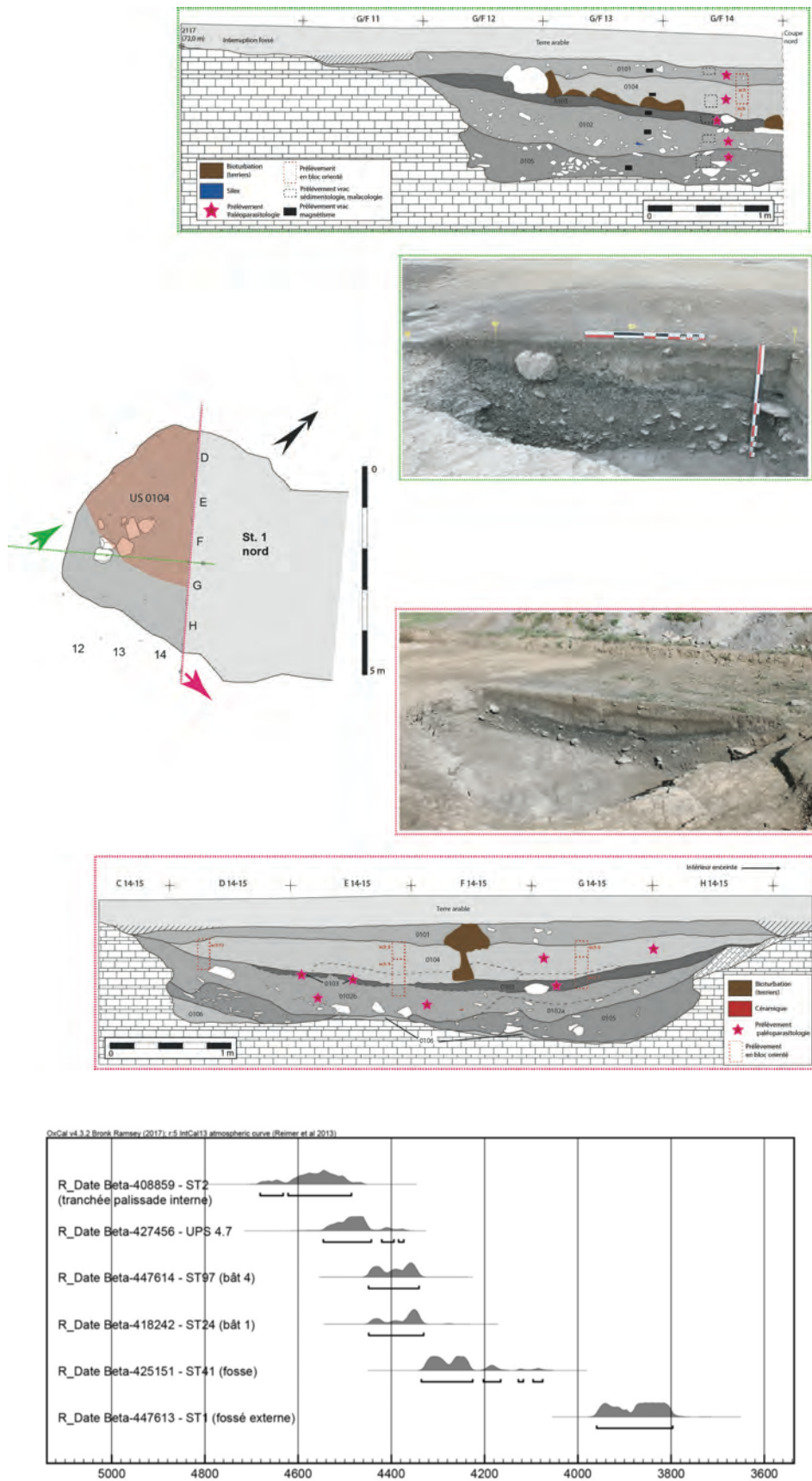


Figure 38 : structure 1, modifié d'après E. Caillaud et V. Ard et datation des structure du Peu en B.C calibré d'après Ard et al.2017

V. La Lède du Gulp (2014), F. Verdin

1. Présentation générale

Le gisement de la Lède du Gulp est situé sur la commune de Grayan-et-L'Hôpital (Gironde). Il est implanté sur le littoral en zone d'estran. Le site a été signalé pour la première fois en 1865. Les premières fouilles ont été entreprises par G. Frugier à partir de 1972. Puis de nouvelles opérations de terrains ont été effectuées par J. Roussot-Larroque entre 1984 et 1993. Ces campagnes successives ont documenté la plus longue séquence stratigraphique de la région pour les âges pré et protohistoriques. Les premières traces d'occupation humaine ont été identifiées du Mésolithique jusqu'à l'époque romaine (Roussot-Larroque & Villes, 1988 ; Roussot-Larroque, 1995). La présence d'un cours d'eau actif au bord d'une dépression humide, déjà présente au Mésolithique (Marambat & Roussot-Larroque, 1989) aurait favorisé l'occupation du site. Des fouilles récentes, en 2014, ont été opérées sur l'îlot résiduel d'environ 150m² sous la direction de F. Verdin.



Figure 39 : situation de la Lède du Gulp, à gauche Plan topographique du site (relevé F. Bernard, Inrap), à droite cliché de la fouille

2. Chronologie et horizons culturels prélevés

La campagne de fouille effectuée en 2014 a documenté les niveaux d'occupations du Mésolithique jusqu'à l'âge du Bronze. La fouille a été effectuée sur une butte résiduelle tourbeuse documentant une dépression marécageuse. Elle a mis en évidence une stratigraphie

de près de 5m (3m au-dessus du niveau de la mer et 2m au-dessous). Les niveaux les plus anciens étaient situés au centre de la dépression. Ils étaient constitués d'argiles tourbeuses et ont livré des restes végétaux et ligneux. Ces niveaux mésolithiques ont été datés entre 8 542-7 968 B.C et 7 536-7 184 B.C (VERA-51329; 9 064 ± 89 BP; VERA-51328; 8 339 ± 69 B.P. Les vestiges anthropiques sont quasi absents, à l'exception d'un percuteur en quartz. Aucun niveau du Néolithique ancien que ce soit par la découverte de vestiges archéologiques ou par datation n'a pu être démontré contrairement aux campagnes de fouille effectuées par J. Roussot-Laroque. À partir du Néolithique moyen, l'occupation humaine a été attestée par la découverte d'artefacts archéologiques et de structures anthropiques. Des datations effectuées sur des résidus alimentaires sur les céramiques ont donné des dates comprises entre 4 300 et 4 000 B.C (US 1031, Beta-423539; US1029, Beta-423538; US1028, Beta-423542). Au-dessus s'est développée une séquence argileuse grise correspondant au Néolithique récent I attribué à la culture des Matignons. Un rejet de faune associé à des tessons de céramique à fond plat avec des empreintes de vanneries a été mis en évidence. La césure nette entre les deux horizons témoigne d'un changement radical de dynamique sédimentaire. Au-dessus, un niveau attribuable au Peu-Richard a été mis au jour. Il s'agissait de l'occupation la plus représentée sur le gisement. Deux paniers en clayonnage végétaux y ont notamment été découverts.

3. Méthodologie appliquée au site

Des prélèvements stratigraphiques et par structures ont été effectués, sur l'ensemble des horizons stratigraphiques accessibles allant du Mésolithique au Néolithique final. Au total cinquante échantillons ont été réalisés.

VI. Le Cuzoul, (2015), N. Valdeyron

1. Présentation générale

Le Cuzoul de Gramat est situé à Gramat (Lot). Il est implanté au fond d'une vaste doline et se constitue d'une cavité qui débouche sur une première salle de grande dimension de 40 m de long sur 15 m de large et 3 m de hauteur. Cette première salle se prolonge par un couloir étroit menant à une seconde salle plus petite de 8 m de long sur 3 m de large. L'espace en avant de l'entrée de la grotte, protégé par le porche, a concentré l'essentiel des fouilles anciennes (figure 40). Les fouilles ont été entreprises en 1923 par R. Lacam, jusqu'en 1933. Il a réalisé une série de sondages dans et en avant de la cavité. Un vaste sondage a notamment été réalisé, à droite de l'entrée, qui a révélé une stratigraphie de plus de 3 m de hauteur dans laquelle a été découvert un squelette humain (Lacam, 1944). Depuis 2005 la reprise des fouilles est menée par N. Valdeyron. Elle s'est en premier concentrée autour du secteur porche, pour retrouver les limites de l'ancien sondage de R. Lacam. Une première zone de fouille a été établie sur l'une des parois, de manière à constituer une coupe de référence (coupe A). Un sondage (Sondage 1) a été ouvert dans la cavité puis étendu grâce à la découverte de niveaux mésolithiques en place. Le porche a également fait l'objet de fouilles (secteur porche). Deux dernières zones ont finalement été investies, permettant de faire le lien entre ces différents secteurs (coupe Sud et coupe A'). Au cours des fouilles effectuées par R. Lacam, sept niveaux d'occupation ont été identifiés, séparés, par « *des lits blanchâtres de calcaires pulvérulents*



Figure 40 : plan de la grotte et de l'abri, localisation des différents secteurs explorés depuis 2005 (d'après topographie Archéosphère, 2006) à droite, fouille de l'abri à gauche, cliché G. Constant

absolument stériles » (Lacam et *al.*, 1944 p.2). La stratigraphie est en fait beaucoup plus complexe et que les données produites par Lacam et Niederlender. Ainsi, les niveaux blanchâtres stériles, censés séparer les couches, se sont révélés être des niveaux de cendres, résultats d'empilements complexes de foyers et de vidanges de foyers (Valdeyron *et al.*, 2011). Le tamisage des déblais a permis de préciser les différentes phases d'occupations et de confirmer l'hétérogénéité soupçonnée de certains niveaux.

2. Chronologie et horizons culturels

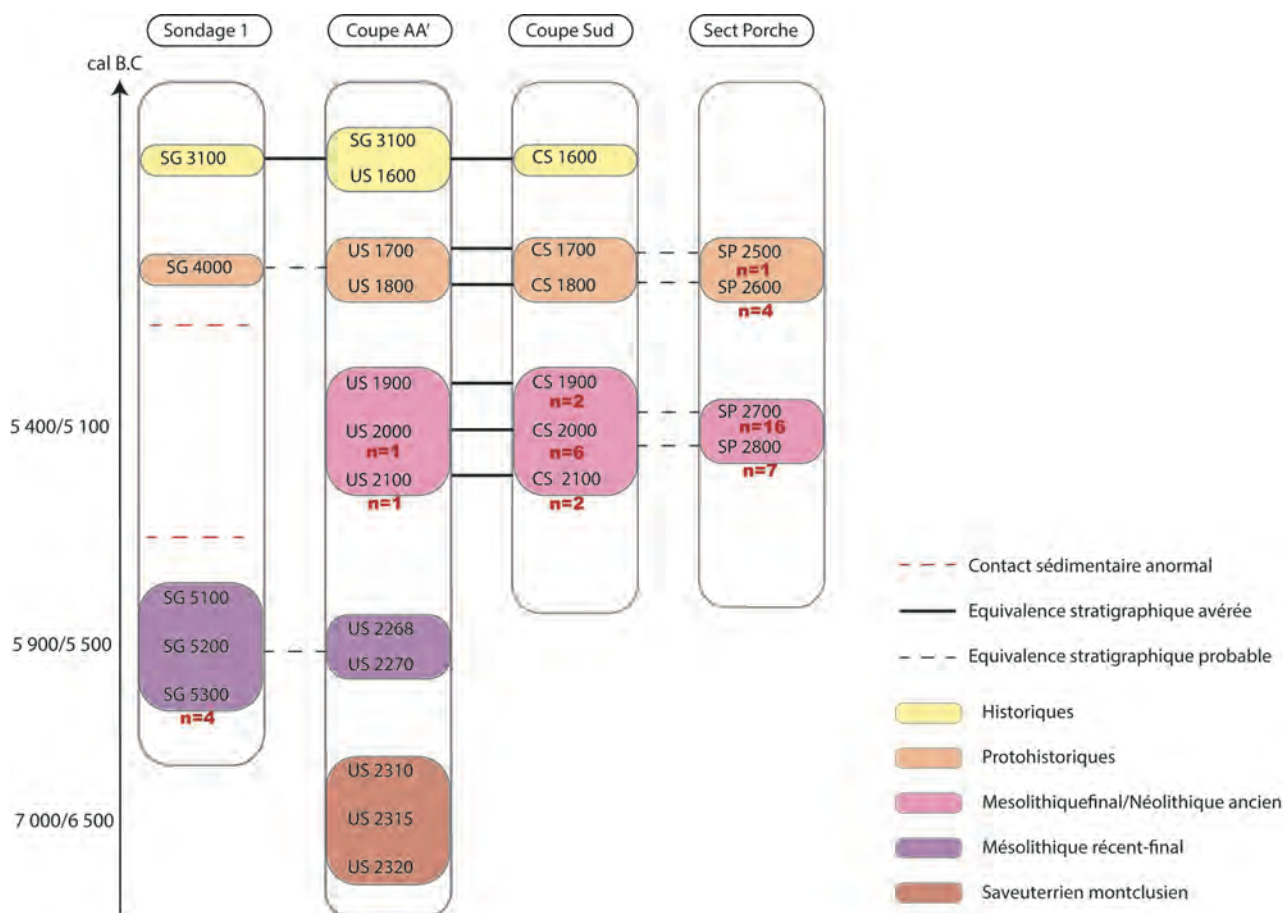
La stratigraphie est représentée sur près de 4 m de hauteur et a livré des artefacts allant du Mésolithique jusqu'aux périodes historiques. Les différents phasages culturels ont été caractérisés grâce aux productions lithiques et à une série de datations. Le premier niveau, Sauveterrien monclusien a été caractérisé par la présence de triangles sauveterriens, de lamelles étroites à deux ou trois bords retouchés, des pointes aziliennes et des pointes à dos courbe. Puis plusieurs occupations de la fin du Mésolithique ont livré pour le premier ensemble une industrie à lames larges pour la réalisation d'armatures trapézoïdales. Il s'agit également des niveaux où le squelette avait été découvert par R. Lacam. Le second ensemble a été caractérisé par des trapèzes du Martinet, des pointes bâtardes et des flèches de montclus. Et enfin un niveau mésolithique final néolithique ancien qui a mis au jour des éléments lithiques typiquement néolithiques, céramiques, grattoirs, pointe de flèches bifaciales. La faune mésolithique étudiée était composée majoritairement de sanglier suivi du cerf et du chevreuil pour les éléments les plus retrouvés (Valdeyron *et al.*, 2014).

3. Méthodologie appliquée au site

Au cours de la campagne de fouille 2015, 47 échantillons ont été réalisés (figure 41). Trois types de prélèvements ont été effectués.

- Prélèvements systématiques : une des zones du secteur porche a été prélevée de façon systématique comme c'est le cas dans d'autres disciplines comme la carpologie ou l'anthracologie. Sur six carrés de fouille, les prélèvements ont été échantillonnés dans le quart bas à gauche, en face de la coupe A.
- Prélèvements stratigraphiques: deux prélèvements stratigraphiques ont été effectués.

- Prélèvements aléatoires : la plupart des prélèvements ont été effectués sur ce système selon les vestiges archéologiques retrouvés. Il s'agissait principalement de structures de combustion ou à proximité immédiate.



	Code laboratoire	Mesure en B.P et écart type	Calibration en B.C
CS 1900	Beta-428097	6220 ± 30	5298-5065
	Beta-428098	6420 ± 30	5472-5331
SG 5100	Beta-479996	6570 ± 30	5609-5478
	Ly 14458	6815 ± 40	5743-5638
SG 5200	Beta-479995	6960 ± 30	5968-5748
	Bata-428096	6920 ± 30	5877-5731

Figure 41 : diagramme synthétique des raccords chrono-culturels entre les différents secteurs du Cuzoul de Gramat, les chiffres en rouge représentent le nombre d'échantillons réalisés par unité stratigraphique et quelques datations des unités stratigraphiques prélevées (d'après Valdeyron *et al.*, 2018)

VII. Le Pontet, (2016) V. Ard

1. Présentation générale

L'enceinte néolithique du Pontet se situe sur la commune de Saint-Nazaire-sur-Charente (Charente-maritime). Elle est implantée sur le plateau calcaire d'une petite vallée à 5 km de l'embouchure de la Charente. Une occupation attribuée au Néolithique récent/final (cultures Peu-richard et/ou Artenac) était soupçonnée grâce à des ramassages de surface sans que la nature réelle du site ne soit connue. Elle a été mise en évidence pour la première fois en 2009 par Eric Bouchet grâce à l'analyse des clichés IGN. Les clichés aériens ont révélé l'existence de quatre fossés subparallèles et discontinus marquant des entrées en « pinces de crabes » caractéristiques du Centre-Ouest (Burnez et Louboutin, 1999). À la suite de son observation sur les clichés IGN, l'enceinte a fait l'objet de prospection magnétique dans le cadre de la thèse de doctorat de G. Bruniaux. Les prospections géophysiques ont contribué à une meilleure caractérisation de l'enceinte en précisant le tracé des fossés et ont également révélé deux autres enceintes internes non visibles sur les clichés aériens. La seconde enceinte se composait de trois fossés et d'entrée en « pinces de crabes ». La troisième, était composée d'un simple fossé. La complexité de ce plan composé de trois enceintes atteste sans doute de plusieurs phases de construction. Elle a fait l'objet de fouilles en 2016 sous la direction de V. Ard. Les fouilles se sont concentrées sur un secteur composé de quatre anomalies au centre de l'enceinte. La surface de décapage correspondait à une surface d'environ 240 m².

2. Chronologie et horizons culturels

Le corpus céramique a été identifié comme appartenant à la culture peu-richardienne, datée entre 3 350 et 2 900 B.C, Beta-480485: 4 690 ± 30 B.P de la fin du 4^e millénaire néolithique récent II (peu richard maritime).

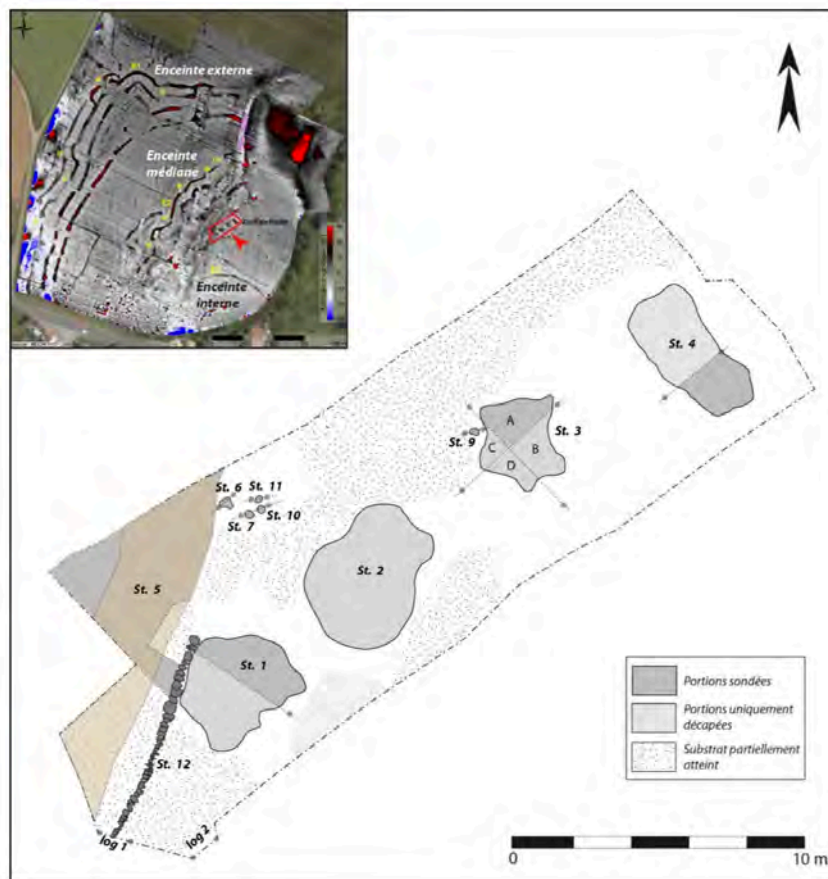


Figure 42 : le Pontet, plan général de la tranchée 1 (DAO V. Ard ; d'après relevés terrain et photogrammétrie A. Laurent et B. Millescamps). Localisation de la zone de fouille sur la cartographie magnétique (conception G. Bruniaux).

3. Méthodologie appliquée au site

Les prélèvements ont été effectués par T Paulmier dans un niveau en place (US 3). L'homogénéité et la quantité d'artefacts mis au jour ont été interprétées comme une occupation domestique dans ce secteur à l'intérieur de l'enceinte. Quatre prélèvements y ont été effectués.

VIII. Les Escabasses, N. Valdeyron

La grotte des Escabasses se situe sur la commune de Thémines (Lot) à 320m d'altitude. Elle est implantée sur le flanc sud-ouest d'une doline peu profonde. La grotte est composée d'un ensemble de galeries sur plus de 330 m. La première galerie où les sédiments analysés ont été effectués fait 25m de long sur 5 de large. Les premières fouilles ont été réalisées au début du XX^e siècle, par le Dr Cardiergues. À partir des années 1930 R. Lacam et A. Niederlender ont effectué un sondage dans la galerie d'entrée qu'ils ont interprétée comme étant négative. Puis en 1961, des fouilles sont de nouveau entreprises à la suite de la découverte de peintures et gravures magdaléniennes sous la direction de G. Canet, B. Choppy et M. Lorblanchet, afin de retrouver les niveaux d'occupation contemporains. Les fouilles opérées n'ont pas mis en évidence d'occupation magdalénienne. En revanche elles ont mis au jour des restes allant du Mésolithique à l'âge du Bronze. Enfin, de 1993 à 2002 le site est de nouveau fouillé sous la direction de N. Valdeyron à la suite de pillages réguliers depuis sa découverte. Les fouilles ont délivré une stratigraphie d'un mètre. Les occupations enregistrées allaient du Mésolithique jusqu'à l'âge du bronze. De nombreuses structures de vidange et de combustion dans l'ensemble des niveaux ont été mises au jour. Le gisement étant fermé depuis 2002 les échantillons ont été réalisés dans des sacs de sédiments stockés pour analyses.

Échantillon fouille	Échantillon paléoparasitologie	Référence laboratoire	B.P	sigma	cal B.C 95%	attribution
C4.a	1	Ly7553	3285	45	-1682/-1456	Bronze moyen
C4.c	2	Ly9196	4380	35	-3093/-2911	Néolithique final
C4. c US 10	3	Ly9197	5160	35	-4045/-3811	Chasséen
C5.b	4	Ly10938	7135	60	-6204/-5886	Mésolithique final
C6. a	5	Ly10937	8055	60	-7180/-6710	Sauveterrien moyen
C6. base	6	Ly12240	8310	55	-7512/7187	Sauveterrien moyen

Tableau 2 : échantillons prélevés et des datations associées

IX. Los Cascajos, (2014) M. Rojo-Guerra

1. Présentation générale

Le gisement de Los Cascajos se situe sur la commune de Los Arcos (Navarre). Il est localisé sur une plaine à 440m d'altitude. Le site a été découvert en 1995 à la suite de l'exploitation d'une carrière pour la construction de travaux publics. Des fouilles préventives ont donc été opérées à la suite de la découverte de vestiges humains d'abord attribués à la guerre civile espagnole. Les fouilles se sont déroulées de 1996 à 1999 en premier sous la direction de J. García Gazólaz puis par la société d'archéologie Trama pour la dernière année et ont mis en évidence un site de plein air sur plus de 14 hectares. Le site a livré de nombreuses structures anthropiques même si aucun paléosol n'a pu être mis en évidence en raison de l'érosion résultant des travaux agricole. Trois bâtiments clairement identifiables ont été enregistrés. Les deux premières circulaires, respectivement de près de 6m et 8m de diamètre et un troisième ovale avec une longueur maximale de 7m. Un total de 32 inhumations ont été répertoriées. Ils s'agissaient de tombes individuelles avec un schéma très similaire observé entre elles. Les individus étaient en position fléchie reposant sur leur flanc gauche. Les corps étaient orientés Sud-Est/Sud-Ouest placés dans des fosses subcirculaires, peu profondes. Seule une fosse a fait l'objet de deux inhumations. Pour la plupart des sépultures, peu de mobilier a été retrouvé associé au défunt : quelques fragments de poteries, des restes de céréales et très peu d'ornements personnels. La majorité des inhumations était située dans le même secteur. Un fossé a été identifié encerclant l'ensemble des structures mises au jour. Un grand nombre de structures de combustion, des fosses de stockage associées à des meules ont été retrouvées sur l'ensemble du site (García Gazóla et Sesma Sesma, 2001, García Gazóla et *al.*, 2011).

Le gisement de Los Cascajos a documenté un habitat de plein air sur une grande superficie. Une certaine organisation spatiale est documentée à l'intérieur même du village, qui est déterminée par différents usages (zones d'enfouissement, zones résidentielles, zones de production et de transformation, etc. Au sein de l'élevage bovin, il y a une évolution de la parité bovine vers la prédominance progressive du cheptel bovin. L'utilisation de la faune sauvage (cerfs) est anecdotique, les restes de bovin étaient les plus représentés. Un grand nombre d'artefacts liés aux travaux agricoles et à la transformation des céréales (moulins, mortiers, plaques à lustre céréalier, etc.) a été retrouvé. À ce jour, les fouilles n'ont pas permis

de documenter l'ensemble du gisement qui est plus vaste que l'emprise réalisée dans le cadre de la fouille préventive (figure 43). La majorité de l'occupation est datée de 5 300 à 4 850 B.C¹⁷ (Ua-16024, 6185 ± 75 B.P, 5 310-4 947 B.C; Ua-24426, 6 230 ± 50 B.P, 5 310-5 054 B.C) (García Gazóla et Sesma Sesma, 2001).

2. Méthodologie appliquée au site

Les prélèvements effectués ont été réalisés à l'intérieur d'une tranchée de sondage (figure 17). Les sondages ont été réalisés afin d'améliorer les données paléoenvironnementales. Il s'agissait de délimiter l'emprise de l'occupation par la datation des structures de combustion mises au jour.



Figure 43 : cliché des poteaux fouillé de la maison 1 et 2 (García Gazóla et Sesma Sesma, 2001) et représentation du site de Los Cascajos par Juan Luis Landa

¹⁷ Il s'agit des datations effectuées sur les restes des fouilles préventives. Les foyers prélevés n'ont pas fait l'objet de nouvelles datations.

X. Roquemissou, (2017) T. Perrin

1. Présentation générale

Le site de Roquemissou se situe sur la commune de Montrozier (Aveyron), sur la rive droite de l'Aveyron au pied d'une falaise exposée Sud. Le site a été découvert en 1970, par P.-M. Blanquet, qui a effectué deux sondages. Puis des fouilles ont été effectuées par G.-B. Arnal entre 1982 et 1991 mettant au jour plusieurs occupations de la Préhistoire récente. Ses fouilles se concentrent d'abord sur une surface de 22 m², le locus I, situé au pied de la falaise. Cette zone lui permet de mettre au jour une séquence stratigraphique allant de l'Azilien jusqu'au Néolithique ancien. Des fouilles ont été reprises depuis 2012 sous la direction de T. Perrin. La séquence stratigraphique témoigne d'occupations multiples de la fin du paléolithique jusqu'au Néolithique final. La puissance sédimentaire est réduite. À ce jour aucun vestige n'a été retrouvé en dehors des 3 à 4 m sous le pied de la falaise (Perrin *et al.*, 2016 ; Perrin *et al.*, 2017).

2. Chronologie et horizons culturels

Les niveaux échantillonnés proviennent de la zone 1 et de la zone 5 (figure 44). Les niveaux de la zone 1 ont été réalisés dans les couches appartenant au premier et second Mésolithique et au Néolithique ancien et final. Les échantillons réalisés dans la zone 5 appartiennent à une occupation du Néolithique final.

3. Méthodologie appliquée au site

Les échantillons ont été prélevés dans deux secteurs: 1 et 5. Une série de 11 échantillons ont été récoltés sur la coupe stratigraphique de référence. Les autres (n=17) ont été prélevés dans la zone 5, la plupart du temps juste à côté de restes fauniques.



Figure 44 : Plan de masse de Roquemiou avec les différentes zones de fouille, Perrin et *al.*, 2017 et cliché de la coupe des foyers prélevés, zone 1 coupe 8

CHAPITRE IV : RÉSULTATS DES ANALYSES PALÉOPARASITOLOGIQUES



Les helminthes parasites identifiés au cours de ce travail par l'examen microscopique de leurs propagules sont des invertébrés appartenant à trois phylums.

- *Acanthocephala* Kolreuther, 1771 : ces vers ont un corps cylindrique et non segmenté. Ils présentent un appendice antérieur assurant leur fixation à la paroi intestinale de l'hôte (Castro, 1996 ; Taylor, 2013).
- *Platyhelminthes* Gegenbaur, 1859 : ce phylum ne contient qu'un groupe, le subphylum des *Trematoda* Rudolphi, 1808. Ces helminthes au corps aplati sont hermaphrodites, à l'exception des Schistosomes. Tous parasites, les représentants de ce phylum sont les vers les plus communs en médecine vétérinaire.
- *Nematoda* Rudolphi, 1808 : ce phylum ne compte que peu de genres parasites. Ces vers évolués ont un corps cylindrique allongé, non segmenté, aux extrémités effilées, un système digestif et un appareil excréteur complets et des organes reproducteurs différenciés. Très adaptés à la vie dans le milieu extérieur, ils sont protégés par une cuticule chitineuse résistante qui persiste chez les genres parasites.

Les propagules retrouvées correspondent à des œufs émis par les vers décrits ci-dessus. Les œufs ont été identifiés à partir de leurs caractéristiques morphométriques et des données contextuelles bio-géographiques et chronologiques. L'écologie actuelle de ces taxons et la distribution géographique de leurs hôtes définitifs et intermédiaires ont aussi été prises en compte. Cette méthodologie a été employée pour que les taxons retrouvés soient cohérents avec les biotopes et biocénoses des gisements analysés pour les contextes mésolithiques et néolithiques.

La reconnaissance puis la détermination des œufs a été effectuée grâce aux référentiels actualiste. La description de la plupart des taxons, principalement de ceux ayant une importance médicale ou vétérinaire, est généralement exhaustive dans la littérature. Cependant, pour certains groupes taxinomiques, la détermination des œufs s'est heurtée à une description insuffisante de ceux-ci. « *Les parasites des mammifères d'Europe ont souvent été décrits dès les débuts de la Parasitologie. Pour cette raison, les descriptions sont souvent sommaires, mal illustrées ou pas illustrées du tout, et des synonymes encombrant la littérature* » (Justine & Hervé 1988, p.693). Facteur aggravant, il est de nos jours souvent impossible d'effectuer selon « l'hôte type » des redescriptions des propagules de ces taxons imparfaitement étudiés, du fait de l'industrialisation de l'élevage, quel que soit le cheptel. Cette évolution, qui a impliqué l'utilisation systématique et

périodique d'anthelminthiques pour réduire les pertes dues aux parasites vermineux, a entraîné la disparition de certaines helminthiases « *Une redescription doit normalement être faite à partir du matériel provenant de l'hôte de la description originale ou (« hôte-type ») ici le bœuf.* » *Il y a là une difficulté car, très vraisemblablement à cause des traitements antihelminthiques systématiques du bétail, il nous est impossible de retrouver des Capillaria de bœuf.* » (Justine & Hervé 1988, p.694). Du fait de ce manque d'informations sur la caractérisation des propagules de certains taxons vermineux, il a été mis en place un référentiel actualiste et sub-actualiste (cf. Méthodologie) pour la reconnaissance des œufs en contexte archéologique. Cependant, certains « hôtes type » définitifs, tels que l'aurochs (*Bos primigenius*) n'existent plus aujourd'hui. Les parasites de ces hôtes ne figurent donc pas dans les référentiels. Il a été impossible de les identifier dans les échantillons de sédiments. Une partie de l'helminthofaune est insaisissable dans le cadre de ce travail. En plus des biais taphonomiques qui ont rendu impossible l'observation de propagules helminthiques au sein de plusieurs gisements, la présence d'helminthes ovovivipares, ou vivipares ne peut être affirmée par l'examen microscopique d'échantillons issus de contextes archéologiques. Certains genres, *Dracunculus* sp. ou encore *Trichinella* sp sont vivipares. Pour le premier, il s'agit de nématodes Spiruridés de grande taille, agents d'une parasitose sous-cutanée humaine ou animale, qui rejettent leurs larves à l'extérieur au cours de leur cycle reproductif. *Trichinella* sp. affecte les mammifères. Les larves sont libérées dans l'intestin grêle et viennent ensuite s'enkyster dans les muscles. L'hôte définitif doit consommer un animal infesté pour que les larves contenues dans la viande soient libérées et se développent dans l'intestin grêle. De plus, certains œufs, comme ceux d'*Enterobius vermicularis* sont trop fragiles pour être retrouvés avec les techniques d'extraction utilisées pour les examens microscopiques en paléoparasitologie effectuées sur sédiment. Pour les périodes anciennes, ce taxon a été retrouvé dans des coprolithes humains datés de 7837 B.C ± 630 en Amérique du Nord (Fry & Moore, 1969) et sur des restes de momies datés de 2 700 B.C au Soudan (Harter, 2003). Cependant, sa présence a été mise en évidence par l'extraction d'ADN ancien à partir de sédiments, alors que l'examen microscopique de ces mêmes échantillons de sédiments était négatif. Sur le continent européen, sa présence a été attestée à La Draga (Espagne) dans un niveau d'occupation cardial (Côté et al., 2016 ; Maicher et al., 2017).

Cette étude ne saurait donc décrire complètement l'helminthofaune humaine et animale de la Préhistoire récente.

I. Phylum des *Acanthocephala* (Kohlreuther, 1771)

11. *Macracanthorhynchus* sp. (Travassos, 1915)

Les œufs du genre *Macracanthorhynchus* sp. sont ellipsoïdaux, symétriques et de couleur brune. La coque extérieure a une ornementation sculptée en réseaux. Dans nos échantillons, les œufs avaient une taille allant de 78,5 à 99,3 μm de longueur et de 43,6 à 53,9 μm de largeur (figures 45, 46). Ils ont été rattachés à deux espèces d'Acanthocephala : *M. hirudinaceus* (Pallas, 1781) et *M. catulinus* (Kostylew, 1927).

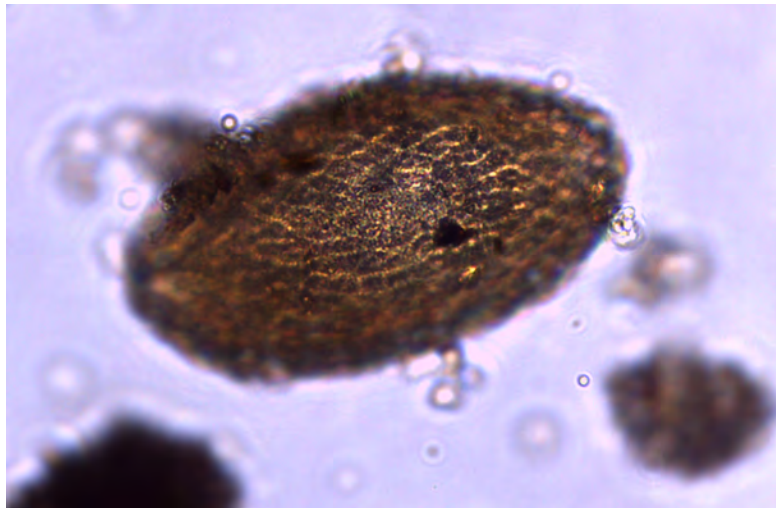


Figure 45 : *Macracanthorhynchus* sp., (99,3 x 50 μm , Els Trocs P.130)



Figure 46 : *Macracanthorhynchus* sp., 89 x 43,6 μm , Els Trocs P.42

Les vers adultes sont de section cylindrique. Ils ont une taille comprise entre 5 et 10 cm de longueur pour les mâles, et entre 30 et 40 cm pour les femelles. Ils ont un proboscis, sorte de trompe formée de plusieurs crochets, 5 à 6 rangées de crochets de 5 à 6 crochets chacune, avec lesquels ils s'accrochent à la paroi intestinale. Ils se nourrissent du chyme, absorbées par les pores du tégument, couche extérieure du ver. Ils sont dépourvus de système digestif, car ils assimilent les nutriments à travers leur peau (Bourdeau, 1992). Ils ont un cycle reproductif dixène, à un hôte définitif et un hôte intermédiaire.

Les œufs sont émis dans les fèces de l'hôte définitifs. Ils sont très résistants aux conditions extérieures. Ils peuvent rester infestants jusqu'à trois ans dans un environnement favorable et résistent à des températures extrêmes. Dans des conditions humides, les œufs restent viables jusqu'à 140 jours à des températures comprises entre -10 et 16°C et 265 jours à 26°C. Dans les sols, ils peuvent survivre jusqu'à une année si le sol est humide, et à des températures allant jusqu'à 40°C (Kates, 1942). Ces œufs sont ensuite ingérés par un coléoptère (Acha & Szyfres, 2001). Ils éclosent dans l'intestin de l'insecte puis migrent pour s'enkyster sous forme de larve dans sa cavité corporelle. Six à douze semaines s'écoulent entre l'ingestion des œufs et l'état larvaire infectieux. L'hôte définitif s'infeste en ingérant l'hôte intermédiaire contaminé. Le plus souvent l'hôte définitif est un porc ou un sanglier, occasionnellement, les bovins, les rongeurs, les chiens, les singes ou l'Homme, peuvent être contaminés (Acha & Szyfres, 2001 ; Dalimi et al., 2006 ; Martinez-Carrasco et al., 2007). Le parasite se développe dans l'intestin de l'hôte définitif où il va arriver à maturation en huit à douze semaines (Bizhga et al., 2013). L'Homme n'est que très rarement infesté et les vers ont des difficultés à parvenir à maturité dans l'intestin humain (Mehlhorn, 2015). *M. catulinus* est un parasite des canidés et des mustélidés (Golvan, 1994 ; Bush et al., 2001). Les hôtes définitifs réceptifs s'infestent généralement en consommant des vertébrés à sang froid (Kennedy, 2006) (figure 47)¹⁸.

Aujourd'hui, sa présence est souvent corrélée à un manque d'hygiène dans les élevages porcins (Hunter, 2006). Il s'agit d'un parasite cosmopolite. Au sein des élevages, de fortes infestations peuvent causer de l'anémie et des diarrhées hémorragiques. Dans les cas les plus graves, les vers peuvent causer une perforation de l'intestin et donc entraîner la mort de l'hôte définitif (Sarkari et al., 2016). En raison des conditions de fixation du vers adulte, il peut provoquer diarrhées, douleurs

¹⁸ Les dessins ont tous été réalisés par Josephine Caro

abdominales, nausées et des perforations de la paroi intestinale (Radomyos et *al.*, 1989; Mathison et *al.*, 2016). Les conséquences sur le genre humain sont mal connues. Peu de cas ont été décrits, car l'Homme ne s'infeste que par consommation de larves ou d'insectes porteurs du parasite.

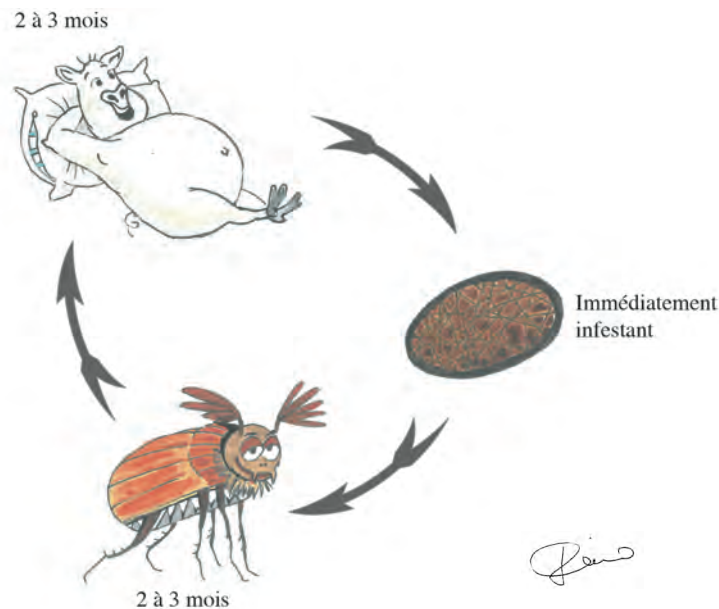


Figure 47 : cycle simplifié de *M. hirudinaceus* d'après Richards, et *al.*, 2016

II. Embranchement des *Nematoda* (Rudolphi, 1808)

1. L'Ordre des Ascaridida

Plusieurs œufs de l'Ordre des *Ascaridida* ont été retrouvés dans les échantillons (figure 48). Ce type d'œufs ne donne que très peu de renseignements si l'origine biologique de l'échantillon n'est pas connue. Les œufs ayant été retrouvés dans des niveaux d'occupations, il a été impossible en l'état de les identifier au-delà de l'ordre et de les rattacher à un type d'hôte en particulier.

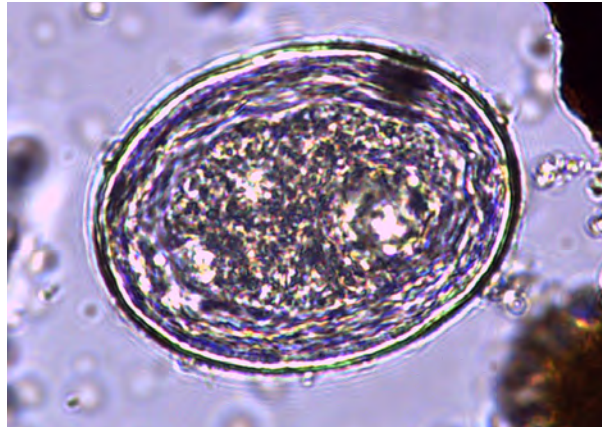


Figure 48 : *Ascaridida* 63 x 47 μm , Els Trocs P. 15

2. *Ascaris* sp. (Linnaeus, 1758)

Les œufs du genre *Ascaris* sp. sont ovales et symétriques et de couleur brune. La coque externe est mamelonnée. Dans les échantillons, ils avaient une taille comprise entre 59,5 et 71,4 μm en longueur pour 41,2 à 55,5 μm de largeur (figure 49).

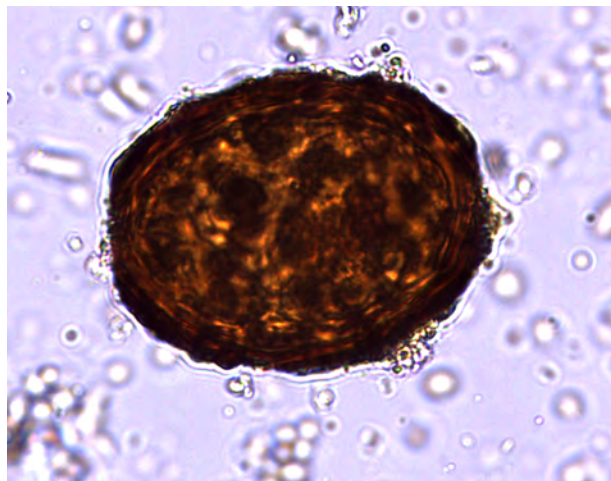


Figure 49 : *Ascaris* sp. 62,7 x 48,4 μm , Els Trocs P.28

Les vers adultes sont fusiformes, de section cylindrique, et de couleur légèrement rosée. Les mâles ont une longueur moyenne de 15 cm et les femelles de 25 cm. Les systèmes digestif, excréteur, nerveux et reproducteur, sont en suspension dans la cavité générale contenant un liquide dans lequel baignent les organes. Deux espèces du genre *Ascaris* sp. sont connues. Il s'agit d' *A. lumbricoides* (Linnaeus, 1758) parasite de l'Homme, d' *A. suum* (Goeze, 1782), parasite du porc et du sanglier. Le statut de ces deux espèces est depuis longtemps débattu pour déterminer s'il s'agit d'une seule espèce ou de deux espèces bien

distinctes (Anderson, 2000 ; Leles et *al.*, 2012). Des expérimentations ont démontré que l'Homme pouvait être infesté par *A. suum* et que le porc pouvait être infesté par *A. lumbricoides* (Nejsun et *al.*, 2005 ; Betson et *al.*, 2013), et des espèces hybrides ont été retrouvées dans des zones sympatriques (Zhou et *al.*, 2012). Sur un même territoire les taxons ayant été retrouvés chez l'Homme et le porc ont des marqueurs génétiques différenciés (Betson et *al.*, 2014). Les données provenant des séquençages génétiques mitochondriaux actuels soutiennent qu'il y aurait eu deux événements de divergence. Le premier au début du Néolithique avec la domestication et le second plus récemment, au cours des derniers siècles. Il s'agirait donc de deux espèces distinctes (Nejsun et *al.*, 2017).

Pour l'Homme comme pour le porc, ce parasite a un cycle holoxène, c'est-à-dire nécessitant un seul hôte, définitif, avec une phase d'embryonnement dans le milieu extérieur. Les œufs sont évacués par l'hôte dans les fèces. Ils s'embryonnent en quelques jours selon les conditions climatiques (figure 50). La formation des larves est accélérée par de fortes chaleurs (Min-Ki et *al.*, 2012). Les œufs ne peuvent arriver à maturation que dans des milieux en putréfaction ou en fermentation (Bourdeau, 1992). Pour l'Homme, l'infestation se fait par consommation d'aliments ou d'eau contaminés. Les œufs éclosent dans l'intestin. Les larves, après éclosion, doivent rapidement migrer vers le foie via les voies veineuses. Mais ne pouvant y survivre à ce stade de développement, elle passent par les poumons pour rejoindre le pharynx. Lors de la déglutition de l'hôte, les larves sont transportées le long du tractus digestif et se fixent dans l'intestin de l'hôte. La femelle y atteint sa maturité sexuelle en deux mois (Anofel, 2007).

Le porc se contamine de la même façon que l'Homme, via l'eau de boisson, ou des aliments contaminés, ou en consommant des insectes ou des vers de terre qui ont eux-mêmes ingéré des œufs infestants (Kauffmann, 1996).

A. lumbricoides est un parasite humain de répartition cosmopolite. Les œufs sont très résistants aux phénomènes environnementaux. Une fois embryonnés ils peuvent survivre jusqu'à cinq ans dans le milieu extérieur (Kalbe, 1955). Des températures élevées combinées à une forte humidité favorisent leur développement. Ce parasite est particulièrement fréquent chez l'enfant de par son mode de contamination. Il est souvent associé au péril fécal. Les foyers endémiques se trouvent dans des zones où l'accès à l'eau est restreint et des

conditions sanitaires mauvaises, dans des banlieues mal entretenues, des bidonvilles, ou des secteurs ruraux par exemple. Dans les zones hyperendémiques, un gramme de terre peut contenir jusqu'à cent œufs. L'abondance de cette helminthiase reflète la médiocrité des mesures générales d'assainissement, avec une absence d'hygiène fécale, ou des comportements humains tel que l'utilisation de fumier comme engrais, favorisant la dissémination des œufs (Nozais et *al.*, 1996). *A. suum* est présent dans les zones où l'élevage du porc est pratiqué (Mehlhorn, 2015).

La période d'invasion et de migration des larves peut entraîner de la fièvre et des quintes de toux. Le pouvoir antigénique et allergénique des larves pendant leur migration est élevé (Nozais, et *al.*, 1996). Les vers, une fois adultes, se placent dans l'intestin. Ils se nourrissent d'acides aminés, de lipides, de glucides et de vitamines du groupe B, ce qui peut causer des carences. Les conséquences principales de l'ascaridiose sont une dénutrition entraînant un amaigrissement de l'hôte, une baisse de la résistance aux infections, et un retard de croissance chez l'enfant. La présence d'une grande quantité de vers peut être responsable de complications chirurgicales occlusives : obstruction intestinale, perforation de la paroi intestinale entraînant des péritonites, torsion de l'intestin grêle. Aujourd'hui chez l'humain, le taux de mortalité lié à ce parasite est faible. Il a été estimé entre 0,003 et 0,006 %, et serait responsable de 20 000 décès par an (Nozais, et *al.*, 1996).

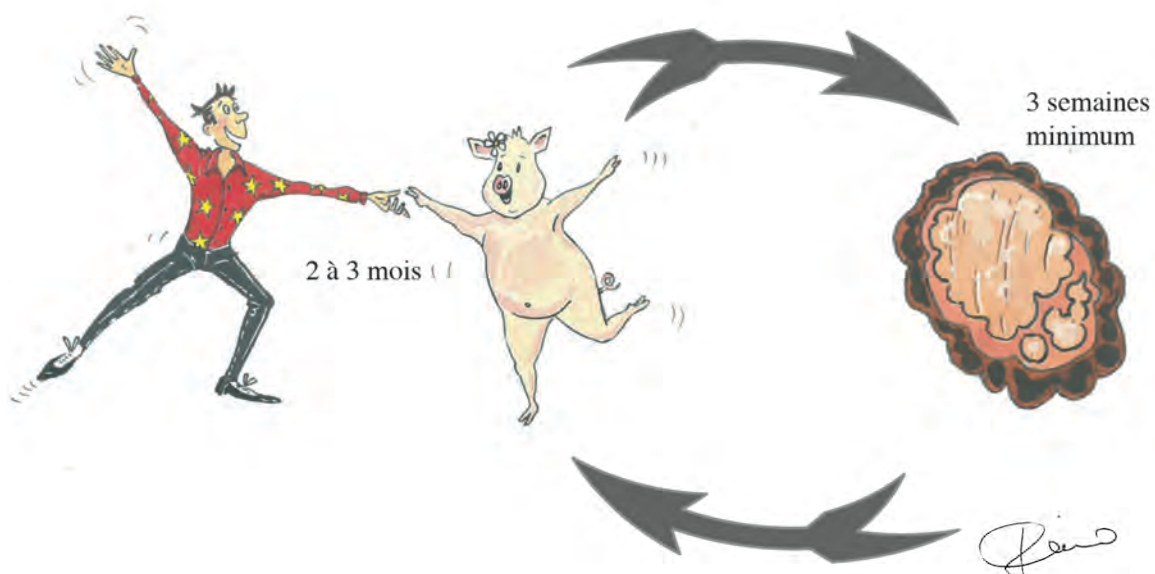


Figure 50 : cycle simplifié de l'*Ascaris* sp. d'après Min-Ki et *al.*, 2012 & Jourdan et *al.*, 2018

3. La famille des Capillariidae (Raillet, 1915)

Les œufs de Capillariidae ont une forme en « ballon de rugby », avec deux bouchons muqueux situés à chacun des pôles. La coque externe présente une ornementation qui présente des variabilités spécifiques. Plusieurs types d'ornementations ont été observées au cours des analyses en microscopie optique et électronique. Dans nos échantillons, les œufs avaient une taille allant de 50,8 à 69,8 µm de longueur, et de 19 à 39,6 µm de largeur.

Il était impossible de baser les déterminations sur des critères métriques seuls pour de nombreuses raisons. Les bouchons muqueux ne sont pas toujours conservés dans nos échantillons et la plupart du temps, il n'est pas spécifié dans la littérature si ces bouchons sont pris en compte ou non dans les mesures de longueur des œufs. Concernant les référentiels actuels, les auteurs donnent des critères métriques différents, présentant par ailleurs des amplitudes telles que les tailles des espèces se chevauchent (figure 51). De plus, B. Dufour explique dans sa thèse qu'il est possible d'observer des différences de tailles dues au placage de l'œuf sur la lame et du temps de réhydratation. « *Pour certains œufs, des augmentations de taille s'observent entre la première photographie réalisée et la dernière. Lorsque le temps de lecture de la lamelle est très important, ce phénomène s'observe particulièrement pour les premiers œufs photographiés au début de la lecture. Cette augmentation de la taille pourrait s'expliquer par la pression de la lamelle en verre sur l'échantillon observé.* » (Dufour, 2015, p. 281). L'auteur évoque ce problème pour le genre *Trichuris* sp., mais nous estimons qu'il existe sûrement chez les Capillariidae. Au contraire J.-L. Justine en 2007 précise qu'il n'existe pas de différence métrique au cours des lectures qu'il a effectué sur des œufs d'*Huffmanella* sp., appartenant également à l'embranchement des Nematoda, et proches morphologiquement des ceux de Capillariidae. Dans son étude, il s'agissait d'œufs actuels, qui n'avaient donc pas subi d'altérations taphonomiques, ni de processus chimiques de réhydratation, contrairement à ceux retrouvés en contexte préhistorique, dont les plus anciens datent de 8 500 B.C sur le Gisement de Lède du Gurg (France). De plus, la taille des œufs matures peut être différente de celle d'œufs immatures (Moravec, 2001). Dans les sédiments archéologiques d'où ils sont extraits, il est impossible de savoir à quel niveau de maturité correspond l'œuf, même si la probabilité de rencontrer des œufs non matures est très faible. Ceci, ajouté au fait que les mesures moyennes qui se chevauchent a conduit à ne pas considérer la taille des œufs, seul, comme un critère diagnostique pour les identifications taxinomiques. La

détermination a donc été essentiellement basée sur l'ornementation de la coque, les mesures ayant seulement permis d'écarter les taxons caractérisés par de fortes amplitudes de tailles.

La famille des Capillariidae comprend un large spectre d'espèces, d'hôtes et de cycles, avec une distribution géographique actuelle mondiale. Ce genre peut parasiter de nombreux vertébrés (poissons, amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères). Leur taxinomie est parmi les moins bien maîtrisées pour les helminthes (Moravec, 2001), ce qui engendre de réelles difficultés de détermination au niveau générique ou spécifique. En 1961, Yamaguti faisait état de 88 espèces infestant les mammifères, 104 pour les oiseaux, 13 pour les reptiles et les amphibiens, et 37 pour les poissons. Puis, en 2001, Moravec liste dans son ouvrage de synthèse environ 300 espèces enregistrées, dont seulement 25 dont le cycle complet est connu. Ce dernier est monoxène ou hétéroxène.

Une liste des principales espèces pouvant être infestantes dans les gisements préhistoriques rattachés à leur biotope et la répartition géographique des hôtes définitifs et intermédiaires a été effectuée afin d'écarter de nos recherches une partie des taxons. L'espèce *Capillaria phillipensis* (Chitwood, Velasquez & Salazar, 1968) n'a donc pas été considérée comme potentiellement présente malgré son caractère infestant chez le genre humain, car il s'agit actuellement d'une zoonose tropicale.

a. Principales espèces de la famille des Capillariidae pouvant être présentes dans les contextes chronogéographiques étudiés

- **Genre** : *Aonchotheca* Lopez-Neyra, 1947.

Parasite de l'intestin ou de l'estomac des vertébrés, principalement chez les mammifères.

- *Aonchotheca bilobata* (Bhalerao, 1933) Moravec, 1982.
- *Aonchotheca bovis* (Schynnder, 1906) Freitas & Mendonça, 1961.
- *Aonchotheca caudinflata* (Molin, 1858) Moravec, 1982¹⁹.
- *Aonchotheca erinacei* (Rudolphie, 1819) Lopez-Neyra, 1947.
- *Aonchotheca legerae* (Justine, Ferté & Bain, 1987) n. comb.
- *Aonchotheca myoxinietae* (Diesing, 1851) Moravec, 1982.

¹⁹ Parasite des oiseaux

- *Aonchotheca putorii* (Rudolphi, 1819) Lopez-Neyra, 1947.

- **Genre** : *Baruscapillaria* Moravec, 1982.

Parasite de l'intestin ou de l'estomac des oiseaux.

- *Baruscapillaria obsignata* (Madsen, 1945) Moravec, 1982.

- **Genre** : *Calodium* Dujardin, 1845.

Parasite du parenchyme hépatique des mammifères.

- *Calodium hepaticum* (Brancroft, 1893) Moravec, 1982.

- **Genre** : *Capillaria* Zeder, 1800.

Parasite de l'intestin et plus rarement du foie, des vertébrés : poissons, amphibiens, oiseaux et mammifères.

- *Capillaria anatis* (Schrank, 1790) Travassos, 1915.
- *Capillaria tritonispunctati* (Diesing, 1851) Travassos, 1915.
- *Capillaria tritoniscristati* (Diesing, 1861) Travassos, 1915.

- **Genre** : *Eucoleus* Dujardin, 1845.

Parasite de la trachée ou de l'œsophage chez les mammifères et des oiseaux.

- *Eucoleus aerophilus* (Creplin, 1839) Dujardin, 1845.
- *Eucoleus boehmi* (Supperer, 1953) n. comb.
- *Eucoleus contortus* (Creplin, 1839) Gagarin, 1951.

- **Genre** : *Pearsonema* Freitas et Mendonça, 1960.

Parasite de la vessie des mammifères carnivores.

- *Pearsonema feliscati* (Diesing, 1851) Freitas & Mendonça, 1960.
- *Pearsonema plica* (Rudolphie, 1819) Moravec, 1982.

- **Genre** : *Piscicapillaria* Moravec, 1982.

Parasite du système digestif des vertébrés à sang froid.

- *Piscicapillaria tuberculata* (Linstow, 1914) Moravec, 1982.

- **Genre** : *Pseudocapillaria* Freitas, 1959.

Parasite du système digestif des vertébrés à sang froid.

- *Pseudocapillaria brevispicula* (Linstow, 1873) Moravec, 1984.
- *Pseudocapillaria salvelini* (Polyansky, 1952) Moravec, 1982.

- **Genre** : *Tenoranema* Mas-Coma & Esteban, 1985.

Parasite de l'intestin des rongeurs.

- *Tenoranema alcoveri* (Mas-Coma & Esteban, 1985) n.comb.

- **Genre** : *Schulmanella* Ivashkin, 1964.

- *Schulmanella petruschewskii* (Schulman, 1948) Ivashkin, 1964.

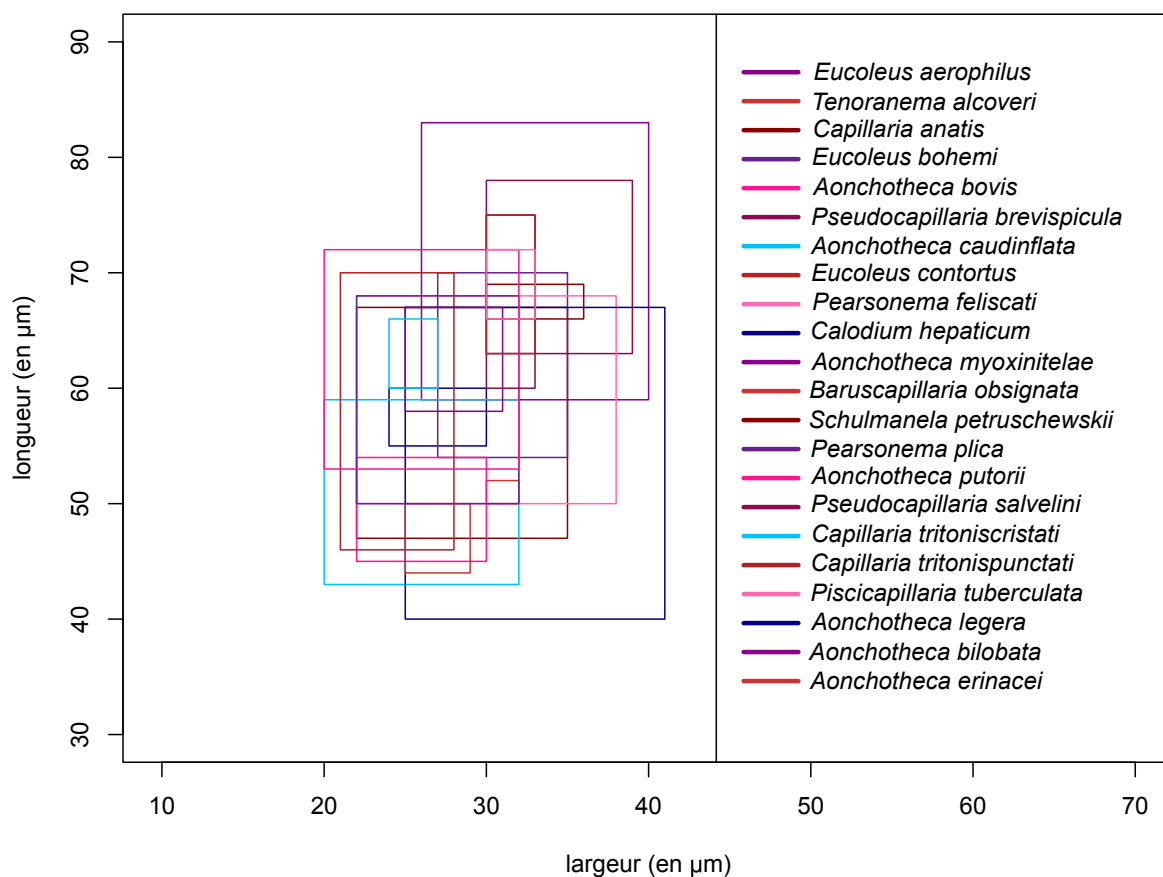


Figure 51 : moyennes de la taille des œufs de Capillariidae retenu comme espèces possible pour la préhistoire récente en France et en Espagne

Espèces et genre	Type de cycle	Hôte intermédiaire	Hôte définitif	Localisation dans l'organisme	Taille œuf en µm amplitude	Taille œuf en µm moyenne	Description de l'ornementation de la coque
Mammifères							
<i>aerophilus (Eucoleus)</i> (Creplin, 1839) Dujardin, 1845	holoxène ou hétéroxène	aucun ou vers de terre	Canidae, Felidae, Mustelidae, Homme	système respiratoire	59-83 x 26x40	65,9 x 34,5	reticulée
<i>alcoveri (Tenoranema)</i> (Mas-coma & Esteban, 1985) n.comb	N.R	N.R	Lérot	intestins	50-52 x 30-32	51 x 31	petites stries longitudinales
<i>bilobata (Aonchotheca)</i> (Bhalerao, 1933) Moravec, 1982	N.R	N.R	Cervidae	caillote, intestin grêle	52-55.5 x 22-23.5	53,5 x 22,5	mailles fines
<i>bohemi (Eucoleus)</i> (Supperer, 1953) n. comb	holoxène ou hétéroxène	Supposé être direct mais peut être ver de terre	Canidae	canaux naseaux	54-70 x 27-35	58,3 x 31,9	petits trous sur la surface de la coque
<i>bovis (Aonchotheca)</i> (Schynder, 1906) Freitas & Mendonça, 1961	holoxène		Bovidae, Cervidae	intestin grêle	47-54 x 22-30	50 x 25,9	reticulée
<i>erinacei (Aonchotheca)</i> (Rudolphie, 1819) Lopez-Neyra, 1947	hétéroxène	ver de terre	Erinaceidae	intestin grêle	49-63 x 23-36	56,6 x 28,8	stries foncé sur la surface
<i>feliscati (Pearsonema)</i> (Diesing, 1851) Freitas & Mendonça, 1960	holoxène ou hétéroxène	ver de terre	Canidae, Felidae	vessie	50-68 x 22-32	59,8 x 27,8	N.R
<i>hepaticum (Calodium)</i> (Brancroft, 1893) Moravec, 1982	holoxène ou hétéroxène	aucun ou consommation de chair infestée	Rodentia, Lagomorpha, occasionnellement chez le chien, le chat et les primates dont l'Homme	foie, parenchyme	40-67 x 25-41	55,7 x 32	épaisse (radiée/ minipores)
<i>legrae (Aonchotheca)</i> (Justine, Ferté & Bain, 1987) n.comb	N.R	N.R	Gliridae, Mustelidae	duodénum et intestin grêle	55-60 x 24-30	57,5 x 26,8	reticulée a maille fines
<i>myoxinitiae (Aonchotheca)</i> (Diesing, 1851) Moravec, 1982	hétéroxène	ver de terre	sanglier, rare chez le lérot	duodénum et intestin grêle	58-62 x 28-31	61,5 x 25	réticulées, à larges mailles
<i>plica (Pearsonema)</i> (Rudolphie, 1819) Moravec, 1982	hétéroxène	ver de terre	Canidae, Felidae	vessie	50-68 x 22-29	61 x 26,8	surface rugueuse
<i>putorii (Aonchotheca)</i> (Rudolphie, 1819) Lopez-Neyra, 1947	hétéroxène, hôte paratéanique	ver de terre	Erinaceidae, Mustelidae, chat	estomac et intestins	53-72 x 21x32	62,3 x 25,5	crêtes épaisses
Oiseaux							
<i>anatis (Capillaria)</i> (Schrank, 1790) Travassos, 1915	holoxène ou hétéroxène	aucun ou ver de terre	Anatidae, Columbidae, Phasianidae	intestins	47-67 x 22-32	57,2 x 27,8	surface rugueuse

Espèces et genre	Type de cycle	Hôte intermédiaire	Hôte définitif	Localisation dans l'organisme	Taille œuf en μm amplitude	Taille œuf en μm moyenne	Description de l'ornementation de la coque
<i>caudinflata</i> (<i>Aonchotheca</i>) (Molin, 1858) Moravec, 1982	hétéroxène	ver de terre	Anatidae, Columbidae	intestins	43-59 x 20-32	52,8 x 24,8	granuleux
<i>contortus</i> (<i>Eucoleus</i>) (Creplin, 1839) Gagarin, 1951	hétéroxène	ver de terre	Anatidae, Phasianidae	jabot et œsophage	46-70 x 21-28	55 x 24,3	N.R
<i>obsignata</i> (<i>Bursovella</i>) (Madsen, 1945) Moravec, 1982	holoxène		Anatidae, Columbidae, Percidae, Phasianidae	intestins	44-58 x 25-33	51 x 28	écailles discrètes
Poissons							
<i>brevispicula</i> (<i>Pseudocapillaria</i>) (Linstow, 1873) Moravec, 1984	N.R	N.R	Cyprinidae	intestins	63-78 x 30-39	70,5 x 34,5	sculpture assez rugueuse
<i>petruschewskii</i> (<i>Schulmanella</i>) (Schulman, 1948) Ivashkin, 1964	hétéroxène	ver ou crustacé	Cobitidae, Cyprinidae, Percidae, Salmonidae	foie	66-69 x 30-36	67,5 x 33	sculpture dense et fine en forme de filet
<i>tuberculata</i> (<i>Piscicapillaria</i>) (Linstow, 1914) Moravec, 1982	N.R	N.R	Acipenseridae	intestins	66-72 x 30-33	69 x 31,5	réseau fin
<i>salvelini</i> (<i>Pseudocapillaria</i>) (Polyansky, 1952) Moravec, 1982	holoxène ou hétéroxène	aucun ou ver	Cottidae, Salmonidae	intestins	60-75 x 27-30	67,5 x 31,5	réseau superficiel irrégulier mais plus fin que <i>brevispicula</i>
Amphibiens							
<i>tritiscristati</i> (<i>Capillaria</i>) (Diesing, 1861) Travassos, 1915	N.R	N.R	Salamandridae	parenchyme du foie	60-66 x 24-27	63 x 25,5	surface lisse
<i>tritispunctati</i> (<i>Capillaria</i>) (Diesing, 1851) Travassos, 1915	N.R	N.R	Salamandridae	intestins	63-75 x 30-33	69 x 31,5	sculpture irrégulière clairsemée, canaux transversaux très fin

Tableau 3 : moyennes de la taille des œufs de Capillariidae retenu comme espèce possible pour la Préhistoire récente en France et en Espagne

b. Types d'œufs rencontrés au cours des lectures en microscopie optique et électronique

Aujourd'hui, la capillariose est une zoonose (Bourdeau, 1992). En revanche, dans nos échantillons sédimentaires, elle est présente aussi bien en contexte mésolithique que néolithique. F. Bouchet faisait déjà état de cette dichotomie pour les contextes néolithiques (Bouchet, 1997) (figures 53 à 69).



Figure 53 : Capillariidae (type *petruschewskii*), 68,1 x 29,8 μ m, la Lède du Gurp, P. 38

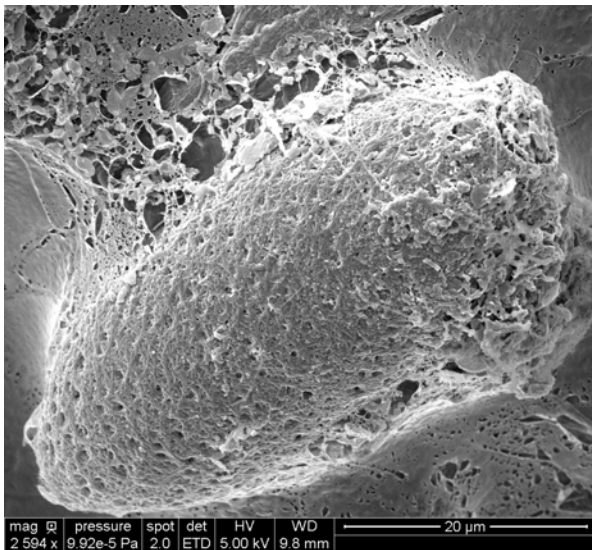


Figure 54 : Capillariidae (type *petruschewskii*), la Lède du Gurp, P. 38

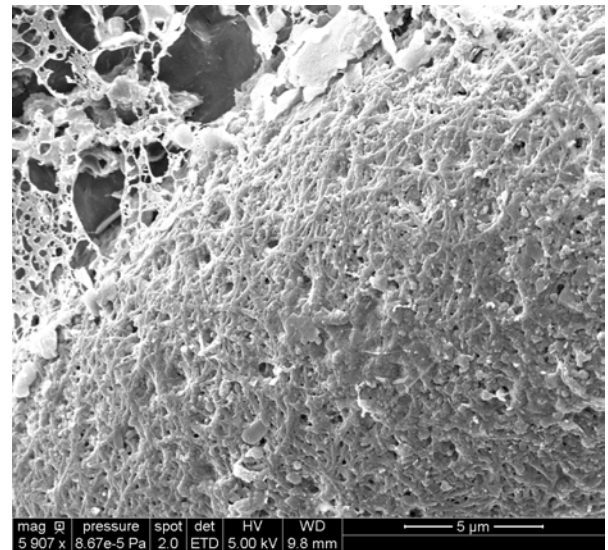


Figure 55: Capillariidae (type *petruschewskii*), la Lède du Gurp, P.38 détail de la coque

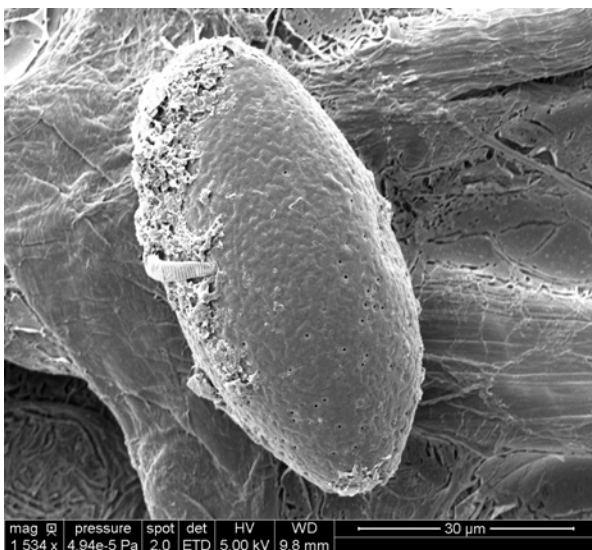


Figure 56 : Capillariidae (lisse), la Lède du Gurp, P. 34

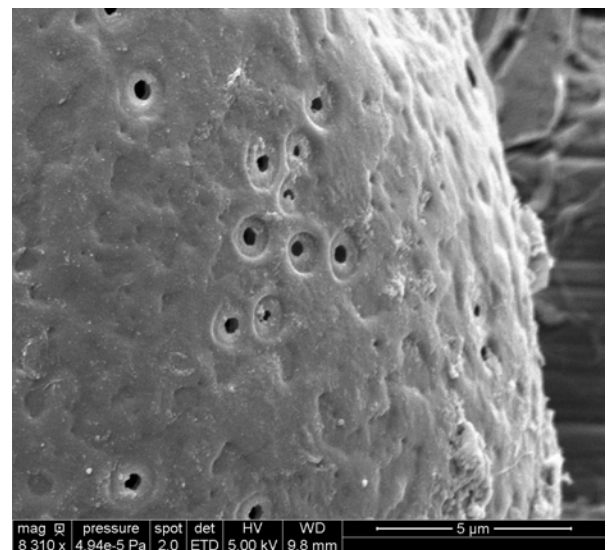


Figure 57 : Capillariidae (lisse), la Lède du Gurp, P. 34 détail de la coque

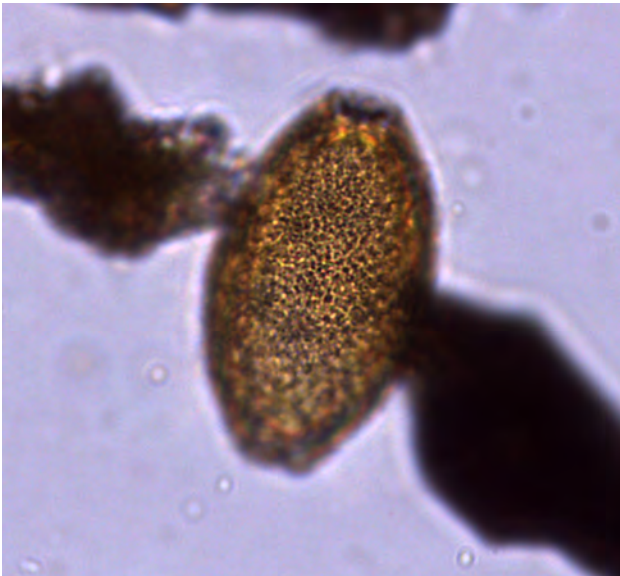


Figure 58 : Capillariidae (type *hepaticum*),
Els Trocs P.124

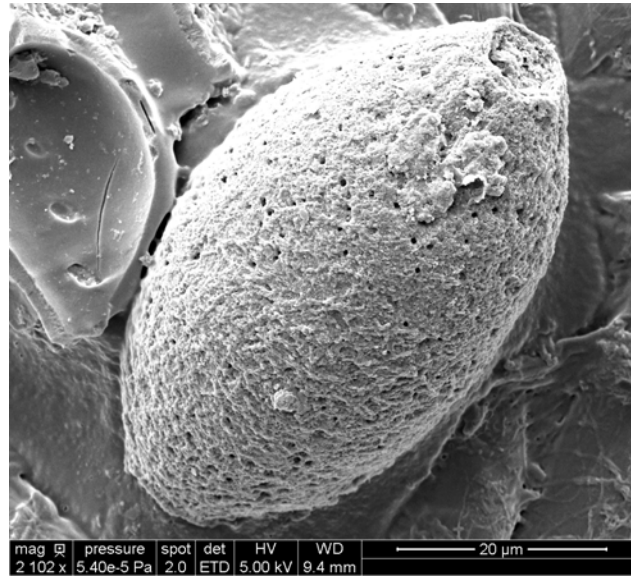


Figure 59 : Capillariidae (type *hepaticum*),
Els Trocs P.124

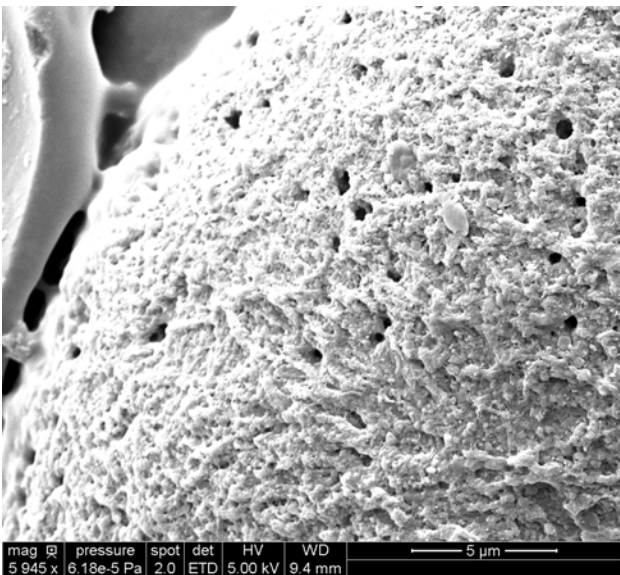


Figure 60 : Capillariidae (type *hepaticum*), Els Trocs
P.124 détail de la coque

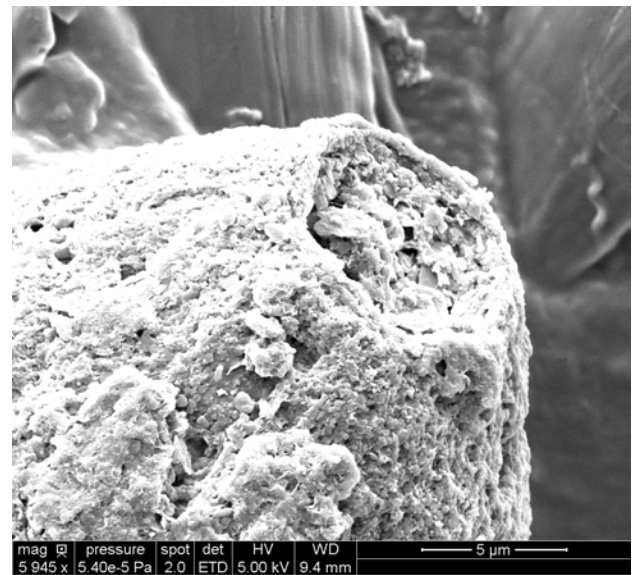


Figure 61 : Capillariidae (type *hepaticum*), Els Trocs P.124
détail d'une extrémité (absence de bouchon muqueux)

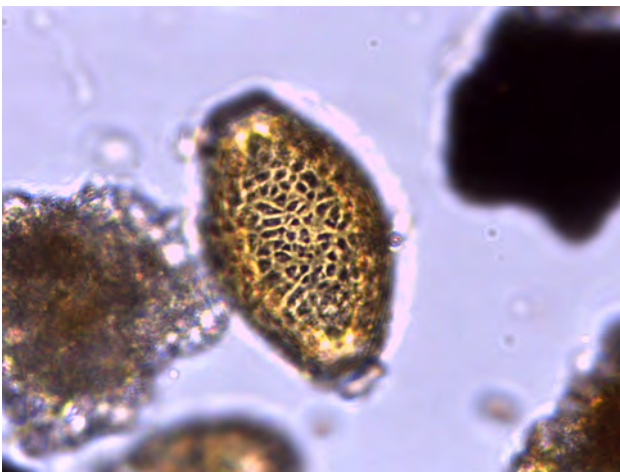


Figure 62 : Capillariidae (réticulé) 67,4 x 40,4µm,
El Portalón P.46

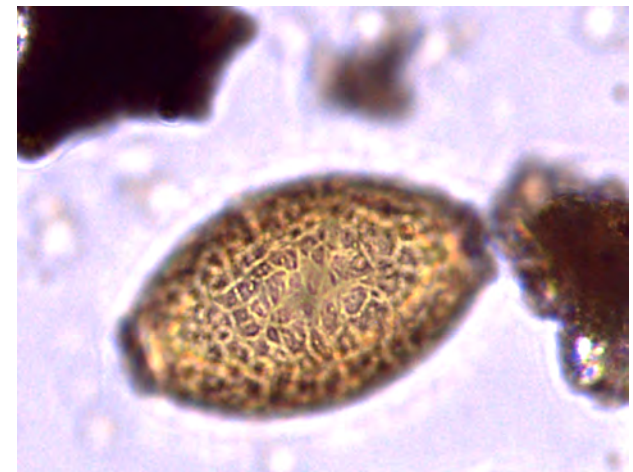


Figure 63 : Capillariidae (réticulé) 68,3 x 39,2µm,
Els Trocs P.25

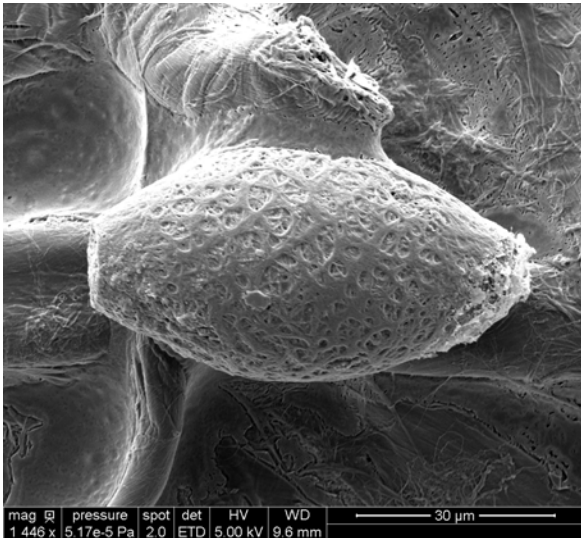


Figure 64 : Capillariidae (réticulé), Els Trocs P.25

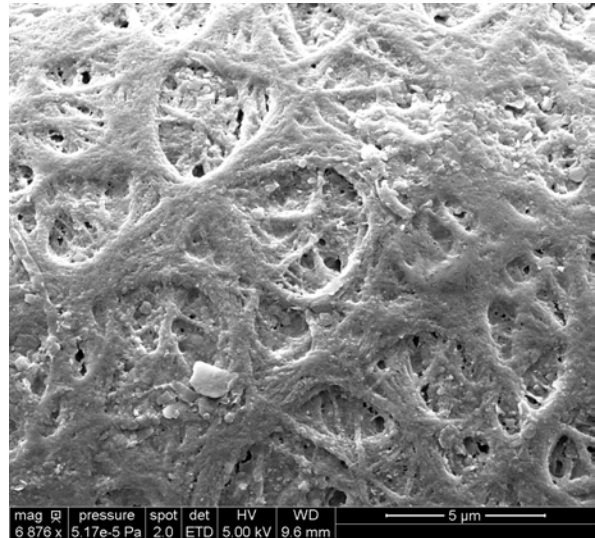


Figure 65 : Capillariidae (réticulé), Els Trocs P.25
détail de la coque



Figure 66 : Capillariidae (type *aerophilus*) 64,3 x 31,7µm, Els Trocs P.46

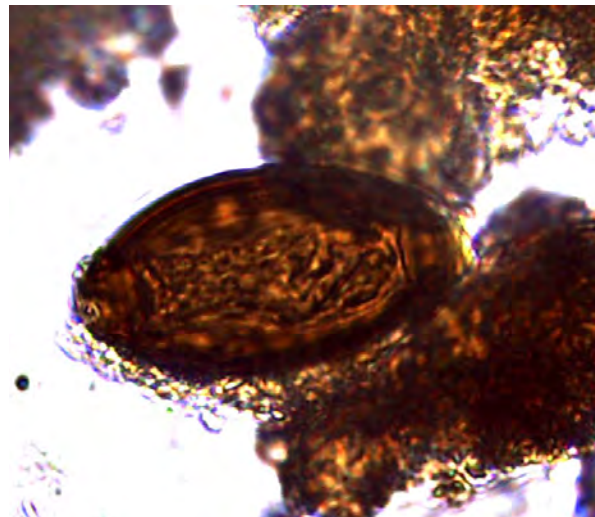


Figure 67 : *Aonchotheca bovis* 50,8 x 25,4µm,
Moissac P.3 développement d'une larve

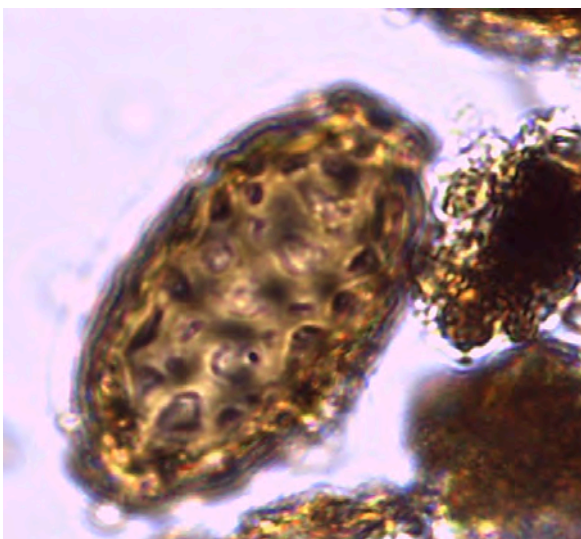


Figure 68 : Capillariidae (type *feliscati* ou *plica*) 54,7 x 23,8µm, la Lède du Gurp P.18



Figure 69 : Capillariidae (type *erinacei* ou *legerae*
ou *putorii*) 55,5 x 26,9µm, la Lède du Gurp P.8

c. Exemples d'espèces et de cycles valides dans nos contextes

Calodium hepaticum

L'ornementation externe de la coque est faite de stries et de nombreux minipores (Fuehrer et *al.* 2011). La taille des œufs est comprise entre 40 µm et 67 µm de longueur et entre 25 µm et 41 µm de largeur. Les vers adultes sont fusiformes et de section cylindrique. Ils possèdent un appareil digestif, excréteur et nerveux. Les mâles mesurent entre 15 et 30 mm de longueur avec une épaisseur de 0,06 mm. Les femelles ont une longueur de 100 mm pour un diamètre de 0,2 mm (Mehlhorn, 2015).

Le cycle de ce parasite peut être holoxène ou hétéroxène. Dans le premier cas, les vers atteignent leur maturité sexuelle dans le foie de l'hôte définitif où ils y pondent. Ceux-ci s'embryonnent dans le milieu extérieur suite à la mort de l'hôte en cinq à huit semaines dans des conditions climatiques optimales. Dans le cas d'un cycle hétéroxène, l'hôte intermédiaire est consommé par l'hôte définitif, qui ne peut être infesté, mais qui agit comme disséminateur. Après consommation, les œufs sont évacués par les fèces où ils vont s'embryonner dans le milieu extérieur pour devenir infestants (Gonçalves et *al.*, 2012) (figure 70).

Il peuvent parasiter de nombreux mammifères, en particulier les espèces carnivores et particulièrement les rongeurs. Plusieurs cas ont été reportés chez l'Homme qui s'infeste après consommation d'eau de boisson et d'aliments souillés. L'infestation humaine est associée aux mauvaises conditions sanitaires (Galvão, 1981), mais peut également être liée aux coutumes alimentaires, comme la consommation de foie cru (Davoust et *al.*, 2014). Il s'agit d'un parasite cosmopolite. Les vers et leurs œufs provoquent une inflammation chronique du foie et des troubles hépatiques. Une infestation peut entraîner le décès de l'hôte, animal comme humain.

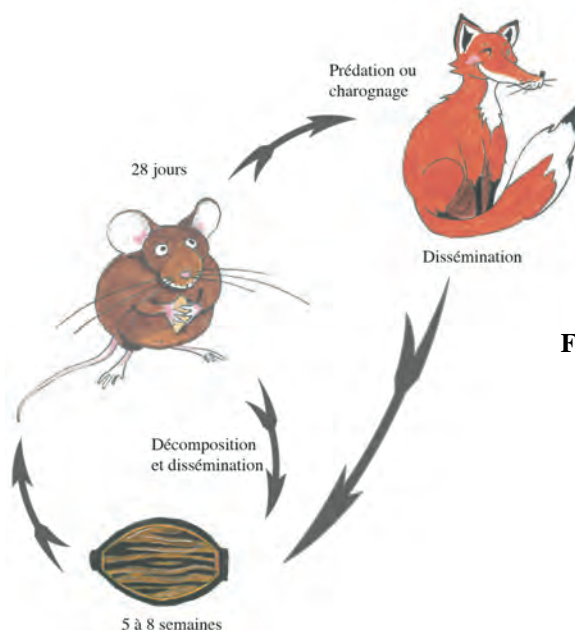


Figure 70 : cycle *Calodium hepaticum* d'après Gonçalves et *al.*, 2012

[Signature]

Aonchotheca caudinflata

Les œufs ont une coque externe épaisse et ponctuée. Leur taille est comprise entre 43 µm et 59 µm de longueur pour 20 µm à 32 µm de largeur. Les vers adultes sont de section cylindrique avec un appareil digestif complet. Les mâles mesurent de 9 µm à 18 µm de longueur et les femelles de 12 mm à 25 mm de longueur. Ces dernières possèdent par ailleurs une vulve avec un appendice typique de cette espèce.

Les hôtes définitifs sont des oiseaux sauvages ou domestiques. Le cycle de ce parasite est dixène et nécessite un ver de terre comme hôte intermédiaire. Les œufs sont évacués avec les fèces d'un hôte définitif, où ils s'embryonnent en neuf jours. Ils sont ensuite ingérés par l'hôte intermédiaire (un ver de terre) et deviennent infestants au bout de onze jours. Le ver de terre est ensuite consommé par un oiseau. Les vers (parasite) atteignent leur maturité sexuelle à partir de vingt-deux jours minimum dans l'intestin (Morehouse, 1942) (figure 71).

Il s'agit d'un parasite cosmopolite. Les espèces infestées souffrent d'inflammations de l'intestin provoquant des diarrhées ainsi qu'une émaciation de l'individu.

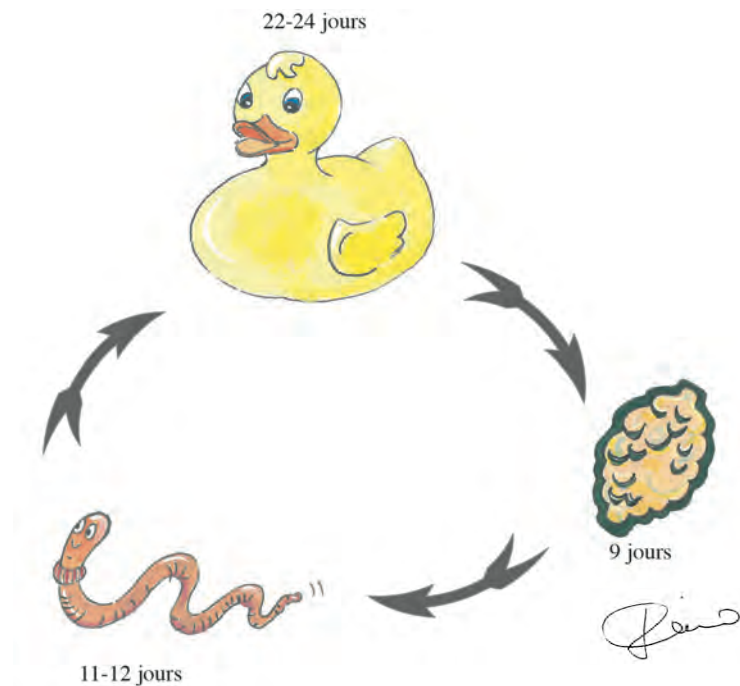


Figure 71 : cycle *Aonchotheca caudinflata* d'après Morehouse, 1942

Schulmanela petruschewskii

Les œufs présentent une structure dense et fine en forme de filet taille. Leur taille est comprise entre 66 µm et 69 µm de longueur pour 30 µm à 36 µm de largeur.

Les vers adultes sont fusiformes et de section cylindrique. Ils possèdent un système digestif complet. Les mâles ont des longueurs comprises entre 5,75 mm et 8,66 mm pour un diamètre de 0,068 à 0,095 mm. Les femelles mesurent entre 10, 14 et 14,76 mm en longueur et de 0,122 à 0,149 mm de largeur (Moravec, 2001).

Les vers adultes vivent dans le foie de l'hôte définitif, où les femelles pondent leurs œufs. Ces derniers ne peuvent être évacués à travers les fèces, ils restent donc encapsulés le temps d'être libérés soit avec la mort de l'animal, soit lors de la consommation de l'hôte définitif par un poisson carnivore. Dans le second cas, les œufs transitent dans le tractus digestif du poisson carnivore pour être évacués à travers les fèces et devenir infestants. Ils sont ensuite ingérés par l'hôte intermédiaire, un ver de vase *Criodrilus lacuum* (Hoffmeister, 1845), lui-même consommé par un poisson qui sera l'hôte définitif. Les helminthes atteignent leur maturité sexuelle entre un et six mois selon les températures de l'eau (Moravec, 2001). Les espèces réceptives sont des poissons d'eau douce eurasiatiques (figure 72). Cette parasitose provoque des inflammations chroniques du foie et des tissus du parenchyme. En cas de forte infestation elle peut causer le décès de l'hôte.

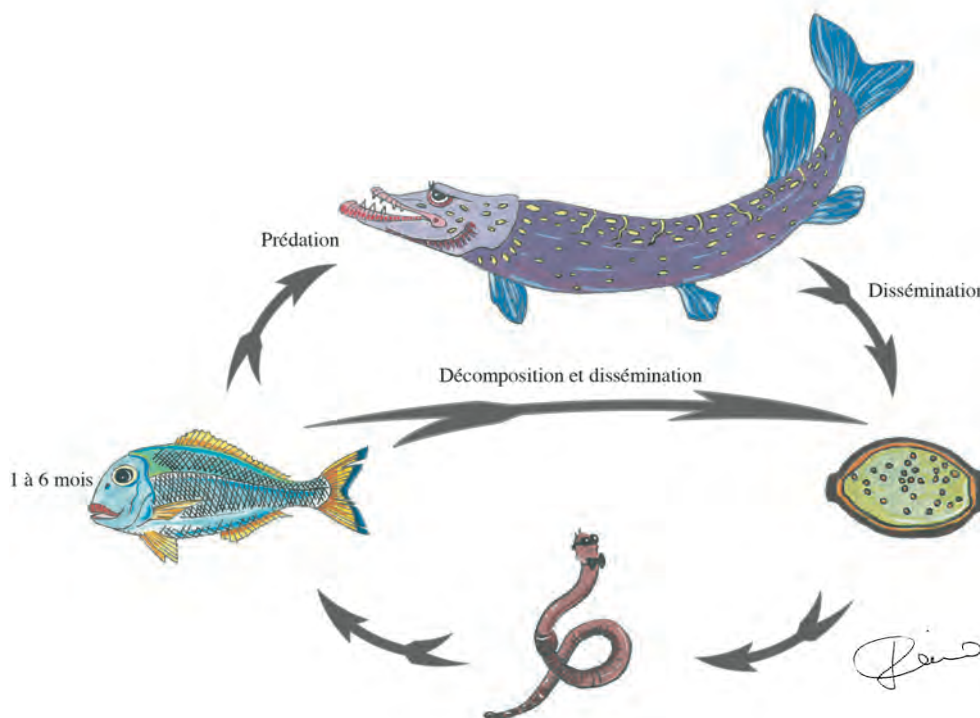


Figure 72 : cycle de *Schulmanela petruschewskii* d'après Moravec, 2001

4. *Trichuris* sp. (Röderer, 1761)

Les œufs de *Trichuris* sp. ont une forme en « ballon de rugby » et possèdent deux bouchons polaires. Dans les descriptions faites en coproscopie actuelle, les bouchons polaires sont saillants. Ils ne sont toutefois que très rarement conservés dans nos sédiments. Ils possèdent une coque épaisse sans ornementation, contrairement aux œufs de la famille des Capillariidae. Malgré les processus taphonomiques, ils conservent le plus souvent leur couleur orangé-brun. Dans les sédiments analysés, ils possèdent une taille comprise entre 46 μm et 63,5 μm de longueur pour 21,4 μm à 37,3 μm de largeur. Mis à part dans le cas où l'origine biologique peut être déterminée, ou d'un spécimen présentant des mesures « extrêmes », il est difficile de rattacher les œufs à un hôte définitif en particulier (figures 73, 74, 75).

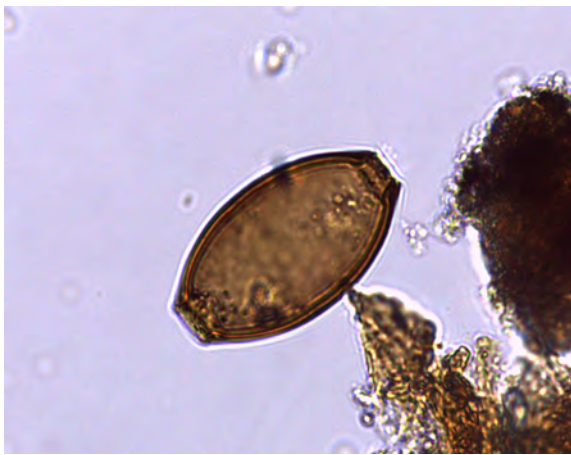


Figure 73 : *Trichuris* sp. 52,3 x 25,4 μm , La Lède du Gurp P.26



Figure 74 : *Trichuris* sp. 53 x 27 μm , Els Trocs P.26



Figure 75 : *Trichuris discolor* 59,5 x 27,7 μm , Moissac P.3

Le corps des vers adultes est divisé en deux parties. La partie antérieure est longue, étroite et effilée. La partie postérieure est large et en forme de poignée. Les vers adultes font 3 à 7 cm de longueur.

Ils présentent un cycle de développement monoxène, à un seul hôte, définitif. Lorsqu'ils sont rejetés dans le milieu extérieur, ils s'embryonnent en fonction de la température et de l'hygrométrie. Les œufs possèdent une très grande résistance au milieu extérieur. Ils peuvent survivre cinq ans dans le sol (Bundy et *al.*, 1987). Dans des conditions optimales, ils sont infestants au bout de deux semaines en milieu extérieur pour *T. trichiura*, trois semaines pour *T. suis*, et en dix jours pour *T. vulpis* (Dutoit, 2005). Tout comme *Ascaris* sp., la prévalence de cette helminthiase est liée aux mauvaises conditions d'hygiène et sanitaire. L'infestation des animaux et de l'Homme se fait par ingestion d'œufs embryonnés via les aliments contaminés, les mains sales porteuses de terre contaminée, ou l'eau de boisson. Ils éclosent dans l'intestin grêle de l'hôte et les larves migrent rapidement vers le gros intestin, où elles envahissent les tissus muqueux et se développent. Les larves vont y atteindre leur maturité sexuelle en deux mois en moyenne, même s'ils peuvent être infestants à partir d'un mois. Entre soixante et soixante-dix espèces ont été répertoriées (Anderson, 2000). Il s'agit d'un parasite cosmopolite de l'intestin des mammifères et notamment de l'Homme (*T. trichiura* pour ce dernier).

La pathologie associée à ce parasite est la trichocéphalose. En cas de faible infestation, l'état clinique est asymptomatique. Si l'infestation est plus importante, l'hôte contaminé peut souffrir d'anémies, diarrhées, douleurs abdominales, constipations, convulsions, vomissements. Une infestation extrême peut entraîner le décès de l'hôte, notamment par occlusion intestinale. Un tassement de la courbe de croissance peut également se produire sur les jeunes individus (Dutoit, 2005).

T. discolor, (Von Linstow, 1906)

Les hôtes définitifs sont principalement les bovins, mais les moutons comme les chèvres peuvent également être infestés. Les œufs s'embryonnent dans le milieu extérieur en un à deux mois selon les conditions climatiques. Les œufs se développent dans l'intestin grêle et atteignent leur maturité sexuelle à partir de sept semaines (figure 76).

La plupart du temps les infections sont asymptomatiques. Mais de fortes infestations peuvent provoquer une inflammation du gros intestin, entraînant elle-même des ulcères et des hémorragies (Anderson, 2000).



Figure 76 : cycle du *Trichuris discolor* d'après Taylor et al., 2007

T. trichiura (Linnaeus, 1771)

La tricocéphalose représente aujourd’hui, avec l’ascaridiose, une des plus importantes helminthiases humaines. La population humaine actuelle parasitée par *T. trichiura* a été estimée entre six et huit cents millions d’individus (Melhorn, 2015). Cette parasitose, directement inféodée aux conditions sanitaire et d’hygiène, est aujourd’hui peu représentée en France. Mais en 1969, Y.G Golvan estimait que 30% de la population parisienne était infestée.²⁰

Les œufs sont évacués à travers les fèces, où ils mettent au minimum quinze jours à s’embryonner à 30°C. Ils sont très résistants aux températures extrêmes entre -9 et 50°, mais ne résistent ni à la dessiccation, ni à une exposition trop importante au soleil (Dutoit, 2005). Les femmes et les hommes s’infeste accidentellement en consommant des œufs embryonnés contenus dans l’eau ou les aliments. Les œufs éclosent dans l’intestin ou les larves se développent et atteignent leur maturité sexuelle au bout d’un mois au minimum (Melhorn, 2015) (figure 77). La plupart du temps cette parasitose est asymptomatique. Les vers adultes sont faiblement hématophages et n’ont qu’une très faible action toxique. Mais de fortes infestations, peuvent entraîner un retard de croissance chez l’enfant, des troubles digestifs, une anémie et une asthénie, et affaiblir le système immunitaire de l’hôte (Dutoit, 2005).



Figure 77 : cycle du *T.trichiura* d’après Dutoit, 2005 & ANNOFEL, 2014

²⁰ Golvan donne ce pourcentage dans son ouvrage édité en 1969, mais ses données datent de la fin des années 50 (communication personnelle J-F. Magnaval).

III. Embranchement des Platyhelminthes (Gegenbaur, 1859)

1. *Dicrocoelium* sp. (Dujardin, 1845)

En contexte européen, l'espèce actuelle retrouvée est *D. lanceolatum* (Stiles & Hassall, 1898), synonyme de *D. dentricutum* (Rudolphi, 1819). Les œufs sont asymétriques, ellipsoïdes, plats d'un côté et bombés de l'autre. Ils sont lisses, avec une coque épaisse, et possèdent un opercule à l'un de leurs pôles. Dans les échantillons, ils présentent une couleur brune, de la même façon que dans les analyses en coproscopie actuelle. Leur taille est comprise entre 33,3 µm et 47,6 µm de longueur pour 19 µm à 28,5 µm de largeur. Un début d'embryonnement marqué par deux taches plus sombres a pu être observé lors de certaines lectures au microscope (figures 78 et 79). Une partie des œufs retrouvés ne possédaient plus leurs opercules.



Figure 78 : *Dicrocoelium lanceolatum* 42 x
26,9 µm, Els Trocs P.120

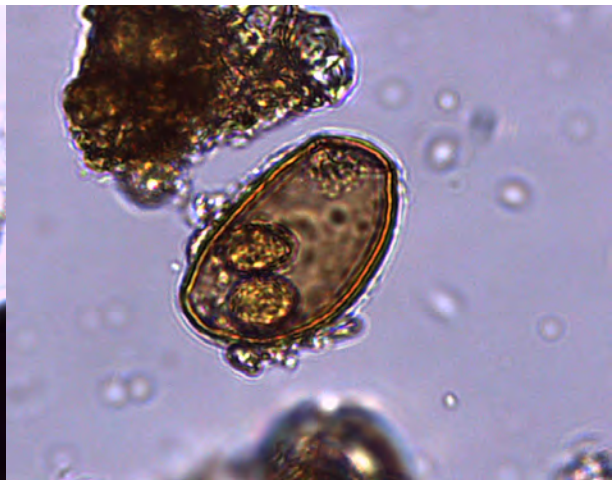


Figure 79 : *Dicrocoelium lanceolatum* 34,9 x
22,2 µm, Els Trocs P.55

Les vers adultes ont un corps aplati en forme de feuille, de couleur claire. Ils mesurent en moyenne 1 cm et sont hermaphrodites.

Ce parasite se développe selon un cycle trixène, c'est à dire qui nécessite deux hôtes intermédiaires. Le premier est un mollusque terrestre des genres *Cionella* sp., *Helicella* sp., ou *Zebrina* sp. Le second est une fourmi des genres *Formica* sp. ou *Lasius* sp. Les œufs sont résistants aux milieux extérieurs. Ils sont infestants jusqu'à cinq ans dans des conditions optimales, mais craignent des chaleurs excessives (températures supérieures à 40°C). Les

températures basses ne les affectant que très peu, ils peuvent être infestants l'hiver (Euzéby, 1971). Le premier hôte intermédiaire, un mollusque terrestre, entre en contact avec les œufs embryonnés, qui se développent dans son intestin (Bussieras & Chermette, 1988). L'évolution du parasite à l'intérieur du mollusque débute lorsque les températures sont supérieures à 4°C. Les larves se transforment en miracidiums, puis en sporocystes, puis en cercaires, en général au début du printemps. Un minimum de trois mois est nécessaire au développement des cercaires. Les mollusques peuvent survivre pendant l'hiver, mais un parasitisme important peut réduire la durée de vie de ce premier hôte intermédiaire (Badie & Rondelaud, 1982). A. Badie et D. Rondelaud ont constaté lors d'une enquête en Limousin que seulement 10% des mollusques étaient parasités en hiver contre 25% en été. Ces cercaires sont agglomérées et disséminées, par le mollusque terrestre, au cours de ses déplacements sous forme de « boules de bave », dans laquelle ils trouvent une protection contre le milieu extérieur. La durée de survie des cercaires à l'intérieur de ces boules de bave varie de quatre à six jours. Leur longévité est également influencée par les conditions climatiques : une forte sécheresse les déshydrate alors qu'une forte humidité les liquéfie (Baudin, 2005).

Les boules de baves sont ensuite ingérées par une fourmi, le second hôte intermédiaire, où les cercaires se transforment en métacercaires. Une modification comportementale de la fourmi, la favorisation, va entraîner la fourmi à s'accrocher grâce à ses mandibules sur un brin d'herbe dans le but d'être ingérée par l'hôte définitif. Le changement de comportement de la fourmi est dû à l'enkystement des cercaires devenant des métacercaires au niveau du ganglion sous-œsophagien, qui est un élément important du système nerveux des insectes. La manipulation effectuée par le parasite n'est pas encore bien comprise, mais il est nécessaire qu'au moins une métacercaire non enkystée dans la région sous-œsophagienne soit présente (Martín-Vega et al., 2018). La fourmi, dont le comportement est modifié par la présence du parasite, va alors s'accrocher à un brin d'herbe pour être ingérée par l'hôte définitif. Elle va conserver une activité normale la journée, mais lorsque les températures deviennent inférieures à 15°C, en matinée et en soirée particulièrement, elle reste donc accrochée préférentiellement en position verticale, la tête dirigée vers le bas, à l'extrémité distale des rameaux de la plante, pour être ingéré par l'hôte définitif (Badie, 1987). Les métacercaires parasitant des fourmis peuvent vivre jusqu'à six mois, ce qui correspond à la durée de vie des fourmis (second hôte intermédiaire) et survivent donc durant l'hiver si les fourmis ont été contaminées en automne (Baudin, 2005).

L'hôte définitif est préférentiellement un ruminant (Sargison *et al.*, 2012), notamment la chèvre, le mouton la vache, mais d'autres hôtes définitifs ont été identifiés tels que les lagomorphes, le porc, les rongeurs ou encore l'Homme (Otranto & Traversa, 2003) (figure 80).

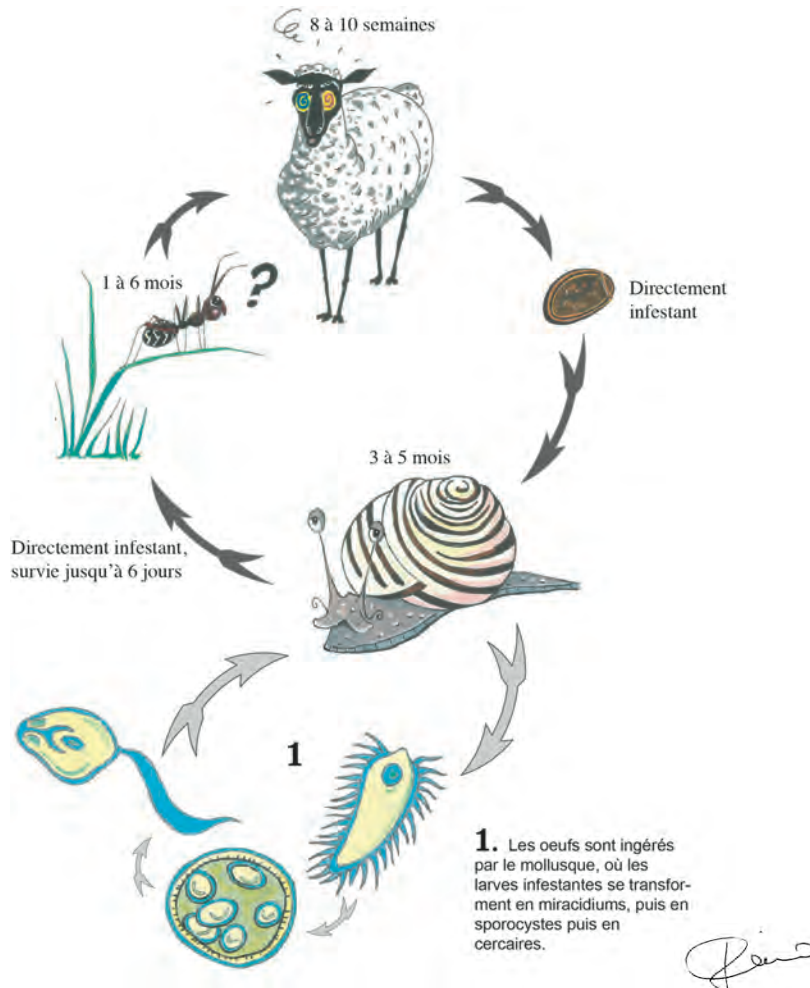


Figure 80 : cycle simplifié de *D. lanceolatum* d'après Euzeby, 1971 ; Gonzalez *et al.*, 1997 ; Baudin, 2005

Plusieurs études écologiques ont été menées sur les deux hôtes intermédiaires nécessaires au développement du *D. lanceolatum*, le cycle a été documenté dans son intégralité par W. H Krull et C. R Mapes en 1952. Le cycle de reproduction complet est estimé à environ six mois (Duchacek & Lamka, 2003). Les infestations se retrouvent particulièrement dans les basses terres sèches et les pâturages de montagne, où les conditions climatiques sont propices au développement aussi bien du mollusque terrestre que des espèces de fourmis réceptifs (Otranto & Traversa, 2003) (figure 81). En montagne, les hôtes intermédiaires sont plus nombreux à des altitudes comprises entre 1800 et 2600 mètres (Baudin, 2005).

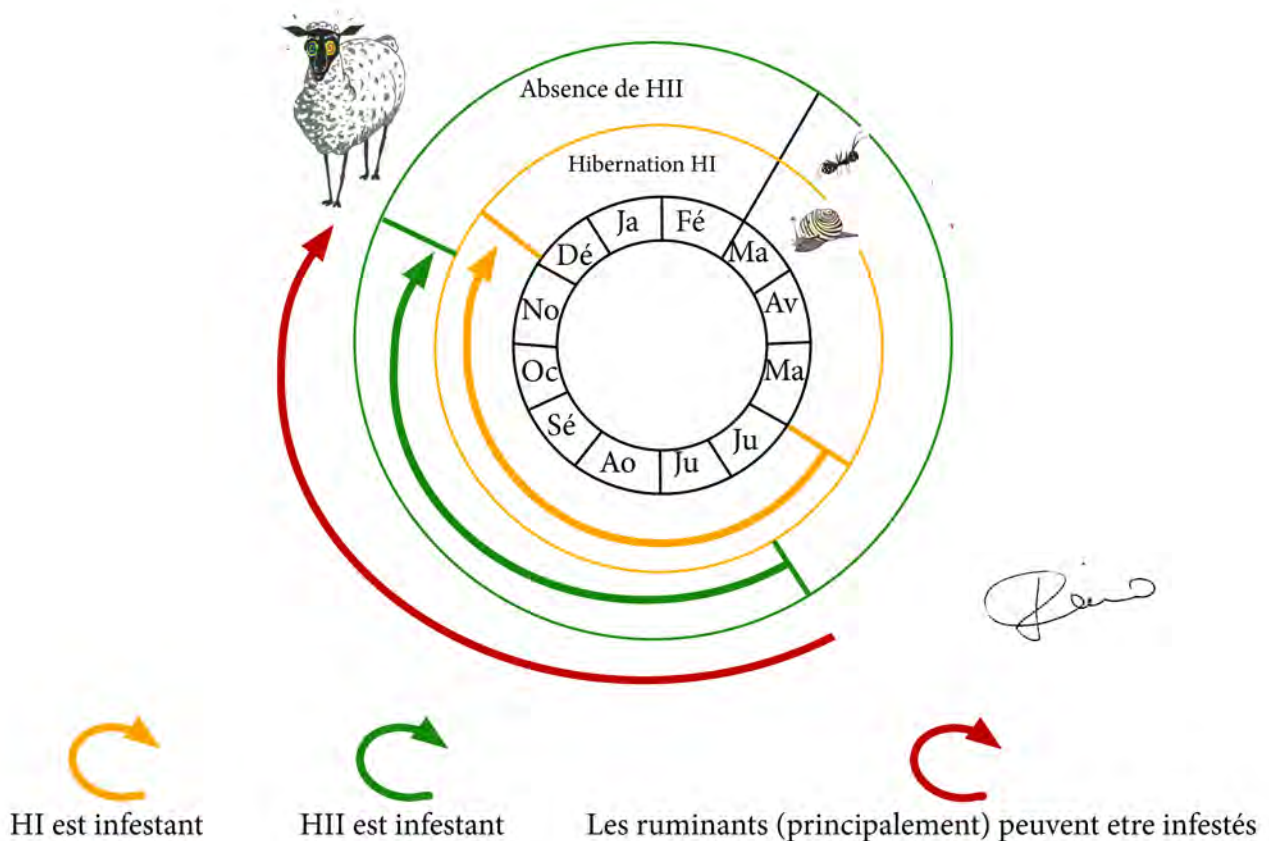


Figure 81 : chronologie du cycle d'infestation simplifiée de *Dicrocoelium lanceolatum* d'après Baudin, 2005

Les vers adultes se logent dans les canaux biliaires de leur hôte définitif. Ils sont peu pathogènes lorsque l'infestation n'est pas massive. *D. lanceolatum* se loge dans le foie et dans les canaux biliaires et il se nourrit de bile. Il entraîne des troubles le plus souvent mineurs, mais selon le degré d'infestation, il peut entraîner une altération générale de l'état de santé de l'hôte. Les signes cliniques chez les animaux d'élevage étudiés sont un amaigrissement de l'hôte, de l'anémie, des diarrhées, des difficultés au vêlage, et une perte de la production de lait dans les élevages (Baudin, 2005). La longévité du ver adulte peut aller jusqu'à 6 ans. Il peut donc y avoir un effet cumulatif d'infestation au cours du temps, et donc des symptômes plus prononcés au fur et à mesure des années si les pâturages sont infestés (Duclairoir, 2011).

2. *Fasciola sp.* (Linnaeus 1758)

Les œufs sont de forme ovale symétrique avec une coque fine et lisse. Ils possèdent un opercule à l'un de leurs pôles et s'épaississent légèrement à l'autre extrémité. Les œufs retrouvés mesurent entre 119µm et 123µm de longueur pour 67,4µm à 71,1µm de largeur (figures 82 et 83). Leur longueur est inférieure à celle publiée dans les descriptions de coproscopie actuelle. Dans ces échantillons archéologiques, les opercules des œufs ne sont généralement pas conservés, ce qui de fait réduit leurs longueurs. L'espèce retenue est *F. hepatica* (Linnaeus, 1758). Deux autres espèces, *F. buski*, (Lankester, 1857) et *F. gigantica* (Cobbold 1855; Syn *F. indica*, Sarwar 1957), ne sont pas considérées dans cette étude. La répartition géographique actuelle de *F. buski* est limitée à l'Asie, et celle de *F. gigantica* est présente dans les régions plutôt tropicales même si des cas ont été répertoriés dans le sud de l'Europe (PAHO, 2003).



Figure 82 : *Fasciola sp.* 127 x 72 µm, El Portalòn P.46



Figure 83 : *Fasciola sp.* 123 x 68 µm, Els Trocs P.55

Les vers adultes ont un corps aplati, foliacé, de couleur gris-brun. Ils mesurent 2 à 3 cm de longueur pour 1 à 1,5 cm de largeur. Il s'agit également d'un parasite hermaphrodite.

Les œufs sont évacués dans les fèces. Ils s'embryonnent dans l'eau ou dans de la terre humide et vont se transformer en miracidiums en trois semaines dans les conditions optimales. Leur développement nécessite des températures comprises entre 10 et 30°C. Les miracidiums sont attirés par la lumière pour favoriser la rencontre avec le gastéropode adéquat, particulièrement au niveau de la surface des eaux. Le miracidium doit rapidement trouver un gastéropode d'eau douce du genre *Limnea sp.* où il va se transformer en sporocyste, puis en rédié. Les mollusques réceptifs ont une

durée de vie comprise entre six mois et un an quand les températures sont comprises entre 0 et 28°C et ne sont actifs qu'entre 10 et 20°C. Après une période de six à huit semaines les parasites sont évacués par le mollusque sous forme de cercaires et s'enkystent sur des végétaux aquatiques en quelques heures (Mariton, 2008). Ils se transforment en métacercaire et peuvent survivre plusieurs mois sous cette forme. La contamination de l'hôte définitif se fait par ingestion des plantes infestées. Le plus souvent, ce sont les animaux herbivores qui s'infestent, mais l'Homme, en consommant des plantes infestées telles que le cresson, peut également développer cette parasitose. La métacercaire s'enkyste alors dans l'intestin de l'hôte et y atteint sa maturité (figure 84). Ce parasite se retrouve en zone tempérée mais les gastéropodes réceptifs sont moins présents dans les climats méditerranéens (Donnadieu, 2001).



Figure 84 : cycle de *F. hepatica* d'après Euzéby, 1971 & Mariton, 2008

Les conséquences de l'infestation diffèrent entre la présence du ver sous sa forme immature, ou sous sa forme adulte. Lors de la migration des formes immatures à travers le parenchyme hépatique (tissu fonctionnel du foie), les larves endommagent les tissus, créant une réaction inflammatoire et des hémorragies. Puis les larves devenues adultes migrent dans les canaux biliaires où la réaction inflammatoire est maintenue, pouvant occasionner une obstruction de ces canaux. Les vers adultes sont hématophages. Ils se nourrissent des tissus hépatiques entraînant une anémie chez l'hôte et des carences particulièrement en protéines et en fer. Les conséquences peuvent être une baisse de la fertilité et un ralentissement de la croissance chez les jeunes individus. Les ovins sont plus sensibles à cette parasitose que les bovins. Ils contractent des formes plus aiguës pouvant aller jusqu'à l'anorexie de l'hôte et sa mort. L'Homme n'est pas le réservoir de prédilection de ce parasite. Cependant, la consommation de plantes aquatiques et d'eau de boissons contaminées peuvent engendrer une infestation. Cette dernière peut alors causer des diarrhées, des douleurs abdominales, articulaires, musculaires et un amaigrissement (Alzieu & Courouble, 2004).

3. *Paramphistomum* sp. (Fischoeder, 1901)

Les œufs sont de forme ovale. Leur taille est comprise entre 119 et 130,9 µm de longueur pour 64,7 à 85 µm de largeur. Ils possèdent un opercule à l'une de leurs extrémités. Cependant, dans les échantillons étudiés, les opercules des œufs sont absents. Dans certains cas il a été possible d'observer une fermeture irrégulière de la coque, on parle « d'opercule crénelé ». Lors de l'éclosion du miracidium, l'opercule se détache de la coque selon une ligne finement denticulée (Alabert et al., 1978). À l'autre extrémité, on observe un épaississement de la coque. Les œufs peuvent être lisses, mais, le plus souvent, la surface est légèrement granuleuse. À maturité, la coque est épaisse, ce qui protège l'embryon contre le milieu extérieur (figures 85, 86, 87). Dans des contextes tempérés d'Europe, trois espèces de *Paramphistomum* sp. peuvent être incriminées. Il s'agit *P. cervi* (Zeder, 1790), *P. daubneyi* (Dinnik, 1962) et *P. ichakawai* (Sey, 1974) (Dorchies et al., 2002). Le *Paramphistomum* sp. est un parasite des ruminants sauvages ou domestiques.



Figure 85 : *Paramphistomum* sp. 142 x 85,3µm La
Lède du Gurp P.8



Figure 86 : *Paramphistomum* sp. 142 x 85,3µm La
Lède du Gurp P.8, détail de la coque

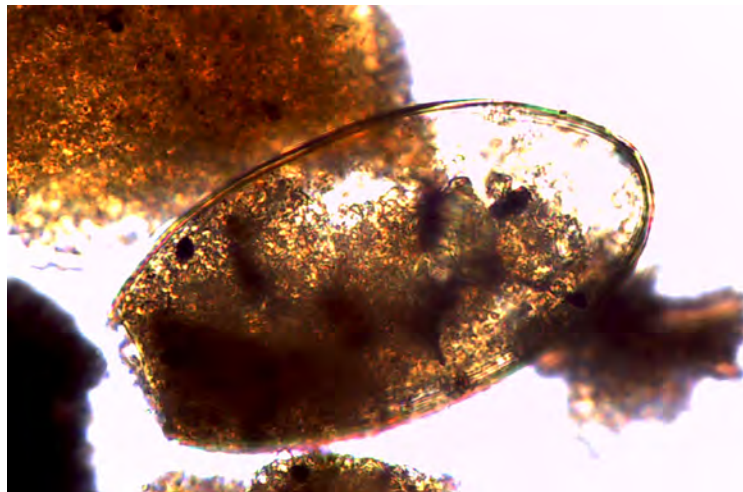


Figure 87 : *Paramphistomum* sp. 135 x 83,8µm Els Trocs P.125

Les vers adultes ont une forme conique de couleur rosée. Ils mesurent entre 5 et 15 mm de longueur et entre 2 et 4 mm d'épaisseur. Ils sont hermaphrodites.

Ils se développent suivant un cycle dixène. Celui-ci comprend un hôte définitif, un ruminant sauvage ou domestique, et un hôte intermédiaire. Les propagules sont rejetées dans le milieu extérieur par les fèces. Selon les conditions climatiques, le développement du parasite n'est pas toujours strictement identique. De façon générale il peut être décrit à travers l'exemple de *P. daubneyi*, qui est le taxon le mieux représenté ces dernières années au sein des élevages bovins (Szmidi-Adjidé et *al.*, 2000). Les œufs se transforment en miracidiums dans le milieu aqueux en quinze jours pour la plupart (Dorchies, 2000). Les températures doivent être supérieures à 10°C pour le développement embryonnaire et pour l'éclosion du miracidium, avec un optimum entre 18 et 28°C (Postal, 1984).

Les miracidiums ne survivent pas plus de 48h dans le milieu extérieur. L'hôte intermédiaire est un gastéropode pulmoné dulçaquicole appartenant aux familles des *Bulinida*, des *Limnaeidae*, ou des *Planorbidae*. À l'intérieur du mollusque, les miracidiums se transforment en cercaires et sont rejetés dans le milieu extérieur, où elles vont se fixer sur un support végétal. Elles s'y enkystent et se transforment alors en métacercaire. Sous cette forme, leur durée de vie est de six mois dans le milieu extérieur. L'hôte définitif va s'infester en consommant des végétaux contaminés par les métacercaires. La métacercaire migre alors jusqu'au rumen et atteint sa maturité entre quarante et quatre-vingts jours (Loock, 2003) (figure 88).

En contexte tempéré il s'agit d'un parasite plutôt printanier et automnal. La pluviométrie et des températures douces influencent directement le développement du miracidium (Houlbert, 1998), mais également l'éveil de l'hôte intermédiaire. Les conditions écologiques idéales pour les hôtes intermédiaires sont des sols marécageux, de type argileux, non acides et riches en carbonate de calcium, indispensables à l'élaboration de la coquille (Rieu, 2004). La ponte et le nombre de générations annuelles sont directement inféodées à l'écologie du milieu.

L'Homme est un hôte non-réceptif, et représente une impasse écologique. L'animal infesté peut être sujet à des diarrhées, des inflammations du rumen et de l'intestin grêle, et des ulcères hémorragiques. C'est la forme larvaire (lorsque le parasite ne se trouve pas encore dans le rumen et n'a pas atteint sa maturité sexuelle) qui a le pouvoir pathogène le plus important sur les animaux. Il s'agit de la phase pré-imaginale. Des études récentes montrent des taux de morbidité importants, 37 %, mais des cas de mortalité très faibles : 5,7 % (Rimbaud et *al.*, 1995). La phase imaginale est moins pathogène pour l'hôte définitif. Des troubles peuvent apparaître dans les cas d'infestation massive d'au moins cinq mille vers (Euzeby, 1975). Les conséquences directes sur le troupeau sont une diminution de la production laitière et de viande, et des difficultés au vêlage.

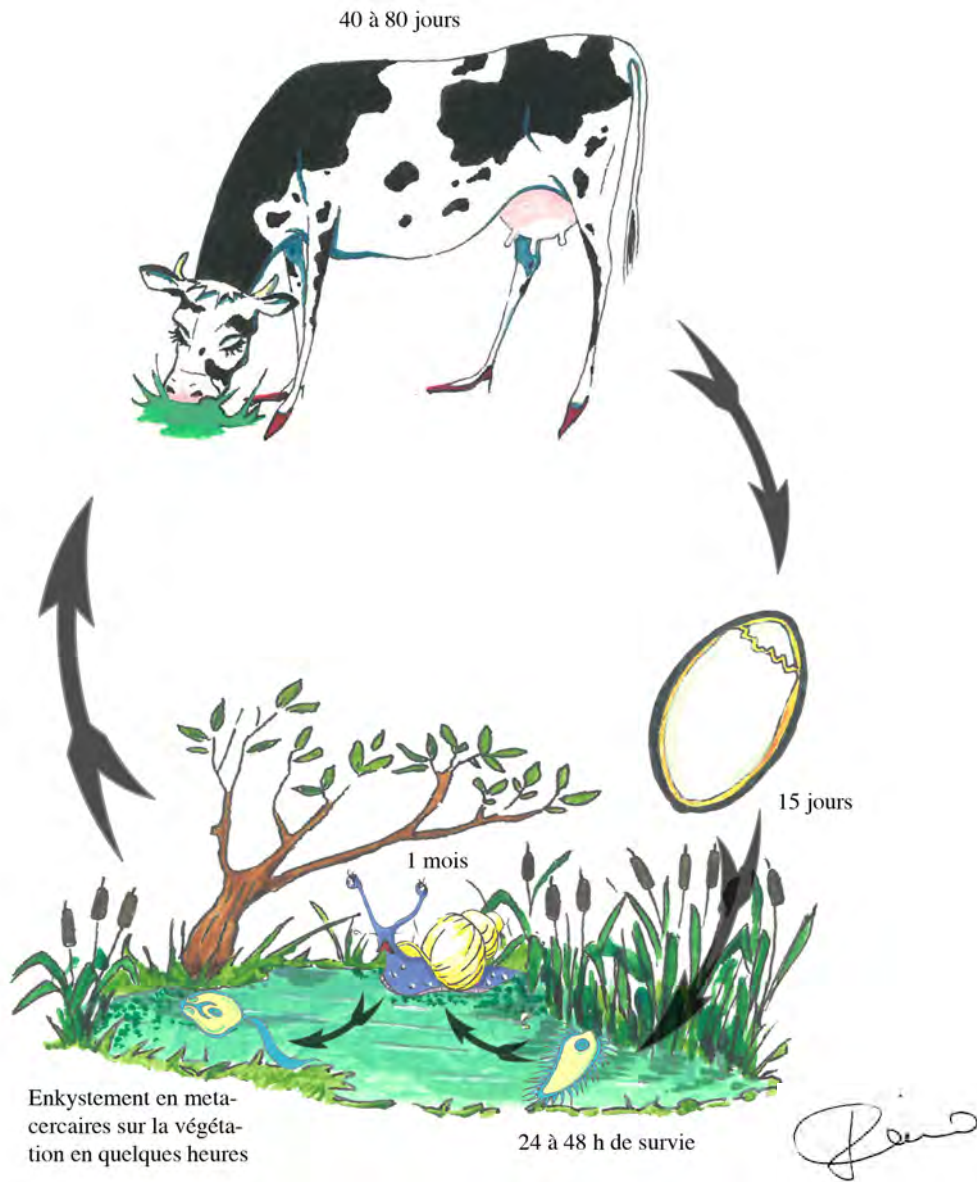


Figure 88 : cycle de *F. hepatica* d'après Euzéby, 1971 & Loock, 2003

CHAPITRE V : INTERPRÉTATION



I. Sites négatifs

1. Artusia

Les 14 échantillons ont tous été négatifs pour la détection de propagules d'helminthes. Ce résultat est attribuable à un problème de conservation. À l'exception de quelques microcharbons de bois, aucun reste organique n'a été retrouvé au cours des lectures au microscope. La nature alcaline des sédiments carbonatés (García-Martínez de Lagran, et *al.*, 2016) est probablement à l'origine de la non-préservation des microrestes organiques, dont nos œufs.

2. La Baume d'Oulen

L'analyse sur la Baume d'Oulen n'a mis en évidence aucun œuf de parasite. Seuls quelques spores de champignons et des restes de microcharbons de bois ont été observés. Les échantillons (9, 12, 15, 16, 18) prélevés sur le profil de la banquette témoin caractérisée, comme zone de parcage d'animaux ont mis en évidence quelques restes de phytolithes, de spores de champignons associés à des restes ligneux carbonisés ou non. Les restes archéozoologiques de l'US 9006, où quatre échantillons ont été étudiés, sont caractérisés par un mauvais état de conservation : « *Les agents naturels, comme les racines des plantes et la circulation d'eau, ont fortement contribué à cette mauvaise conservation des restes osseux* » (Bréhard, 2016 p.145). Sans doute faut-il invoquer les mêmes processus pour les propagules d'helminthes.

3. Le Cuzoul de Gramat

Les 47 échantillons étudiés ont tous été négatifs à la détection d'œufs d'helminthes. La lecture au microscope a mis en évidence des restes ligneux carbonisés, une grande quantité de charbon de bois et quelques spores de champignons et pollens ont été retrouvés. L'ensemble des échantillons analysés correspondent à des US enregistrant des faciès de combustion. De par la configuration du site, il a été impossible d'effectuer des prélèvements en dehors de sédiments impactés par une action anthropique de combustion, que ce soient des structures foyères au sens strict ou encore des couches d'assainissement, des lits de cendres, ou des sédiments contenant des boulettes d'argile rubéfiées et des calcaires brûlés. L'étude palynologique préliminaire menée par

B. Rousset n'a mis en évidence que quelques grains de pollen et n'a permis aucune interprétation au vu de la quantité trop faible de pollens retrouvés (Valdeyron et *al.*, 2016).

4. Le Peu

Aucun œuf d'helminthes n'a été retrouvé dans les 24 échantillons étudiés. Les échantillons ont été réalisés dans différentes structures (fossé, fosses, pince de crabe, trous de poteaux). Les lectures au microscope sur les échantillons prélevés dans le fossé et l'entrée en pince de crabe n'ont observés que très peu de restes de matière organique non carbonisée. L'étude palynologique va dans ce sens « *L'état de conservation des grains de pollen et des spores est relativement mauvais dans l'ensemble des niveaux....Le palynofaciès identifié consiste principalement en des microcharbons de bois. Les microrestes végétaux non carbonisés sont très rares. Aucun reste de spores de champignon coprophile indicateur de pâturage n'a été observé.* » (D. Aoustin et L. Charrieau, 2015p. 203 dans Ard 2015). Les structures (trous de poteau divers et structure 75) n'ont délivré aucun reste organique, seuls quelques microcharbons de bois ont été observés.

5. Les Escabasses

Les échantillons étudiés pour analyses paléoparasitologiques ont été récoltés dans des échantillons globaux prélevés lors des dernières campagnes de fouilles, dont la dernière a été réalisée en 2002. Au cours de la lecture des 6 échantillons au microscope, les seuls restes organiques seuls quelques micro-charbon ont été observés.

6. Los Cascajos

Les 6 échantillons prélevés dans une tranchée réalisée en 2015 n'ont rendu aucun œuf de parasite. Les sédiments ne contenaient aucun micro reste organique. Seuls 2 échantillons réalisés à l'intérieur de deux foyers ont rendu quelques microcharbons de bois qui étaient absents des échantillons prélevés à 10 cm du foyer. Les charbons de bois eux-mêmes n'étaient pas conservés à proximité des structures de combustion.

7. Roquemissou

L'étude paléoparasitologique de Roquemissou n'a révélé aucun œuf. Les échantillons (8, 9, 10, 16 à 20 et 23 à 26) qui ont été prélevés dans le profil stratigraphique mettant en évidence des structures de combustion qui s'enchevêtrent, n'ont donné que des restes de microcharbons de bois. La zone 5 n'a relevé que quelques spores de champignons associées aux microcharbons de bois, phénomène qui peut être dû à un « lessivage » des sédiments de cet espace.

II. Chantebrault IV

Sur les dix échantillons analysés, seul le 144, prélevé dans l'US 5 du niveau 2 de la Cella Sud et daté entre 2 470 et 2 231 B.C (Ard, et *al.*, 2016), a été positif à la détection d'œufs d'helminthes. Deux œufs de Capillariidae y ont été identifiés (figure 89). Cette US correspond à des niveaux funéraires non perturbés par les fouilles anciennes ou les pillages. Chantebrault IV étant un ensemble monumental, les dépôts ont pu être remaniés et pollués par des matières fécales animales au cours des enfouissements répétitifs. Il est impossible d'être catégorique quant à l'attribution de ce taxon au genre humain même si celle-ci est privilégiée.

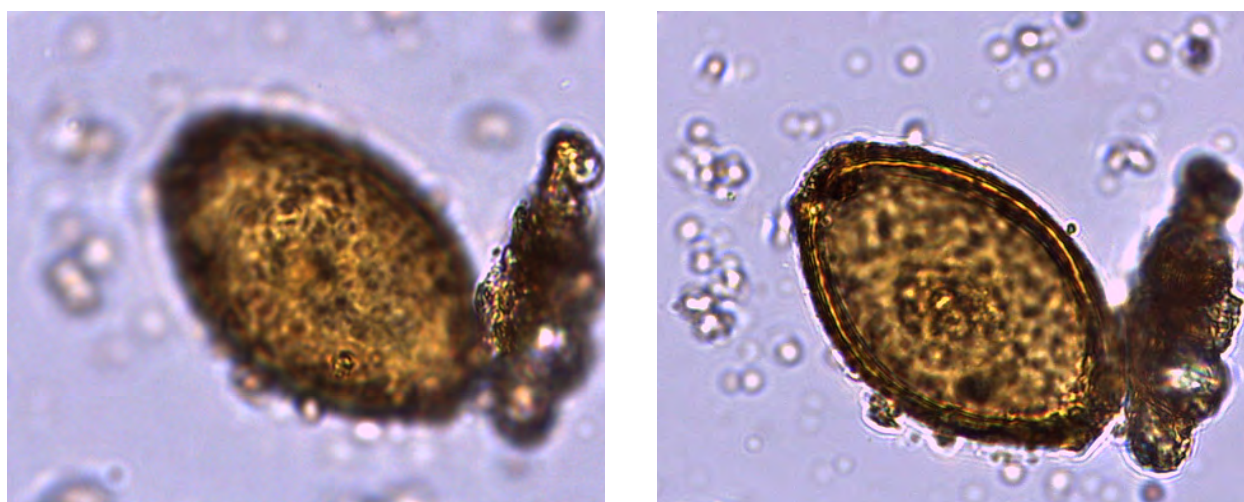


Figure 89 : clichés de Capillariidae, 61,9 x 39,6 µm, P. 144, Chantebrault IV

III. El Portalón

Sur l'ensemble des échantillons prélevés (n=47), dix ont été positifs à la détection d'au moins un œuf de parasite, soit 21,3 % (10/47). La biodiversité parasitaire est faible. En effet, seuls trois taxons ont pu être identifiés : Capillariidae, *Fasciola* sp. *Trichuris* sp. et (Trichuridae). Le genre *Trichuris* sp. est le plus retrouvé (présence et fréquence). Il est présent dans 7 échantillons parmi les 10 positifs.

Sur un seul échantillon (46) appartenant à l'US 79 deux taxons ont été mis en évidence. Des œufs de Capillariidae et de *Fasciola* sp. ont été retrouvés dans cette US correspondant à un niveau de dépôts funéraires associés à des restes animaux et humains (figure 90).

Des œufs de Trichocephalida ont été identifiés dans 3 échantillons réalisés sur la séquence stratigraphique où se sont alternées des couches d'occupation humaine, de préparation du sol, des niveaux de stabulation, et de rejets de cendre (figure 15). La majorité des échantillons (28/31) se sont avérés négatifs en raison de la mauvaise conservation des œufs due à l'activité anthropique observable sur le profil stratigraphique (Romero-Perez, 2017).

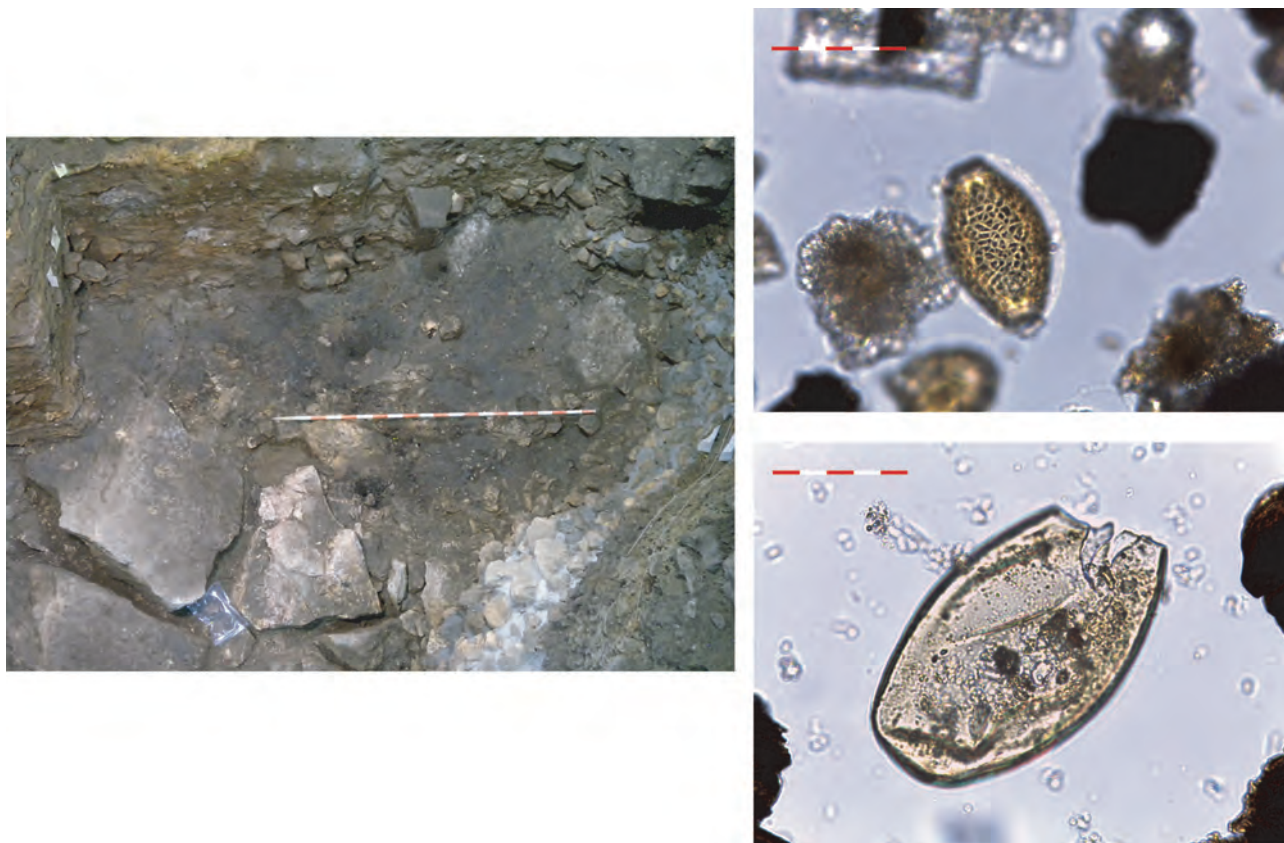


Figure 90 : cliché de l'US 79 d'El Portalón, et clichés des œufs retrouvés : Capillariidae, *Fasciola* sp. x400 échelle 50 µm

IV. La Lède du Gurp

Lors des fouilles, 50 prélèvements ont été réalisés sur le terrain. Les échantillons ont été prélevés dans les unités stratigraphiques mésolithiques et néolithiques. Ils ont été effectués dans des niveaux bien identifiés correspondant à différents dépôts sédimentaires et à l'intérieur de plusieurs structures anthropiques (figures 7, 12, 39, 91). Les échantillons étaient très bien conservés sur les différentes séquences sédimentaires. Les milieux de tourbières sont particulièrement propices à la conservation des vestiges organiques, dont les œufs d'helminthes. En plus des œufs d'helminthes, de nombreux écofacts ont été observés au microscope, tels que des fibres végétales, des pollens, des restes d'insectes. Le degré de conservation était homogène entre les différentes unités stratigraphiques.

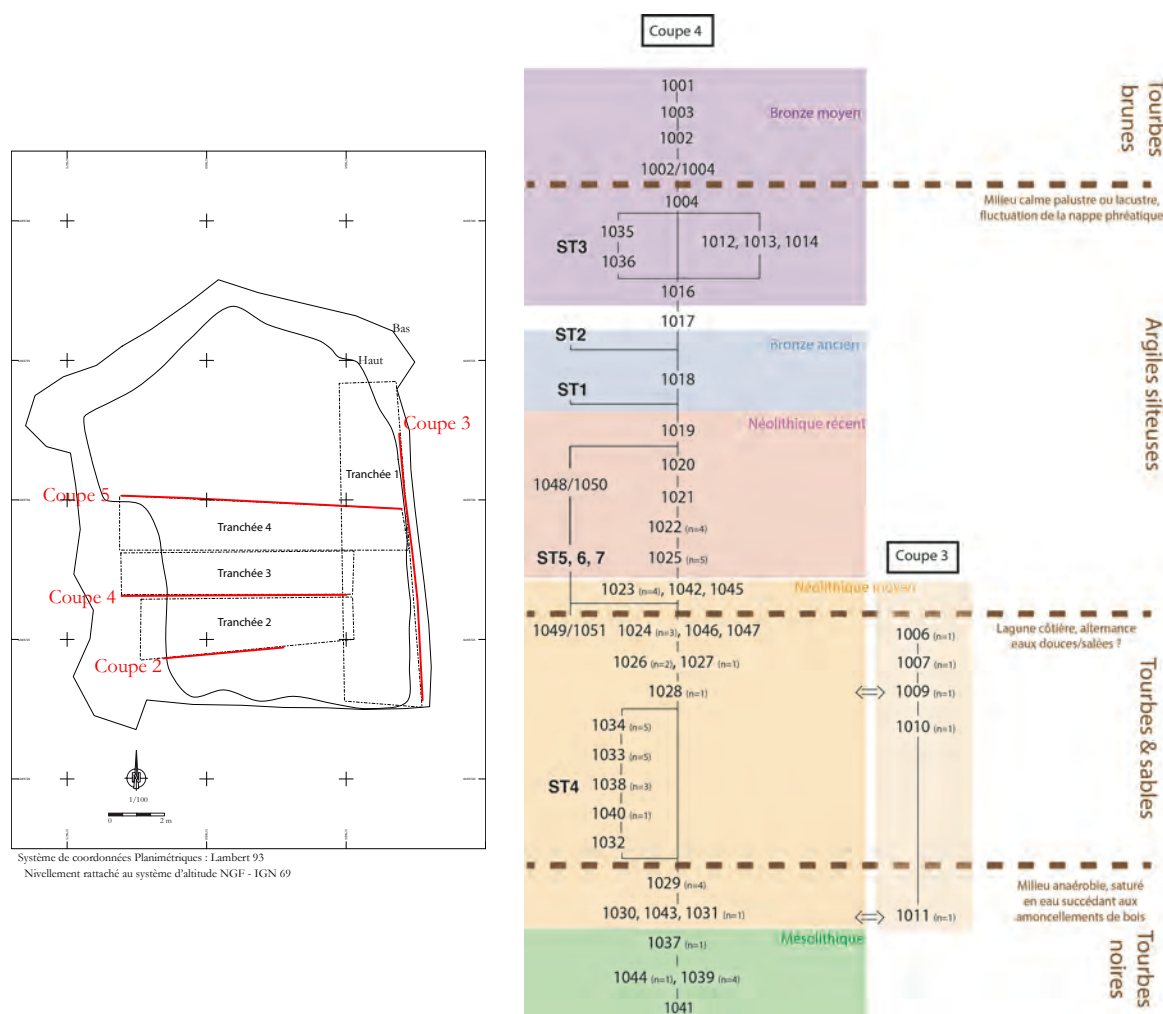


Figure 91 : localisation des prélèvements, à gauche localisation des coupes et des tranchées fouillées d'après F. Verdun, à droite diagramme de Harris avec le nombre d'échantillons effectués par unité stratigraphique modifiée d'après F. Verdun

1. Taxons identifiés

L'analyse paléoparasitologique a mis en évidence plusieurs taxons dont une famille Capillariidae et deux genres d'helminthes, *Paramphistomum* sp. et *Trichuris* sp. Une majorité des échantillons, soit 80 % (40/50) a observé au moins un taxon.

- Capillariidae

Ce taxon a été le plus présent sur le gisement car retrouvé dans 58 % (29/50) des échantillons. Les Capillariidae sont cosmopolites et peuvent parasiter un large spectre d'espèces de vertébrés (amphibiens, mammifères, poissons, oiseaux et reptiles). Selon l'espèce parasite, le cycle de développement est différent. Que leur cycle soit monoxène ou hétéroxène, une partie de la phase d'embryonnement nécessite un passage par le milieu extérieur. D'après les caractéristiques morphologiques et métriques, plusieurs espèces ont été distinguées. Afin d'homogénéiser les mesures de longueurs des œuf, les bouchons polaires encore présents sur certains d'entre eux n'ont pas été pris en compte. Ce taxon est présent dès le Mésolithique à 7 874/7 604 B.C (figures 92, 93, 94). Il s'agit de la plus vieille occurrence identifiée sur le continent européen. Les œufs provenant des US 1044, 1039, 1037 identifiés comme mésolithiques avaient des tailles comprises entre $61,9 \pm 1,7 \mu\text{m}$ de longueur et $29,7 \pm 1,6 \mu\text{m}$ de largeur. Les œufs identifiés dans les US mésolithiques avaient une ornementation de leur coque soit lisse soit ponctuée. L'ornementation et les tailles des œufs suggèrent qu'ils peuvent être rattachés à des espèces de vertébrés à sang-froid tels que des amphibiens ou des poissons : *C. tritoniscristati*, *C. tritonispunctati*, *P. brevispicula*, *P. salvelini*, *P. tuberculata*, *S. petruschewskii*.



Figure 92 : Capillariidae (type *petruschewskii*) 60,3 x 28,5 μm , la Lède du Gurp, P. 38

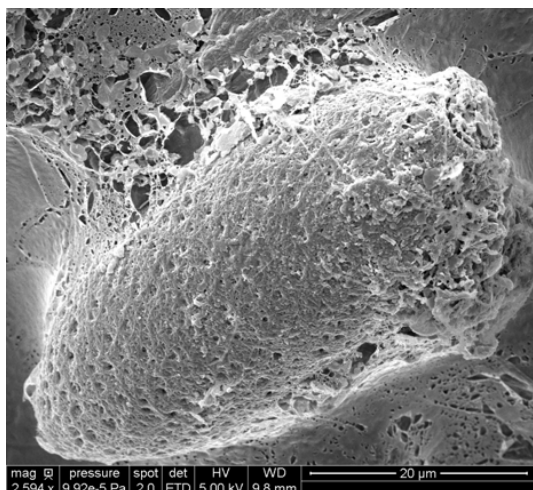


Figure 93 : Capillariidae (type *petruschewskii*), la Lède du Gurp, P. 38

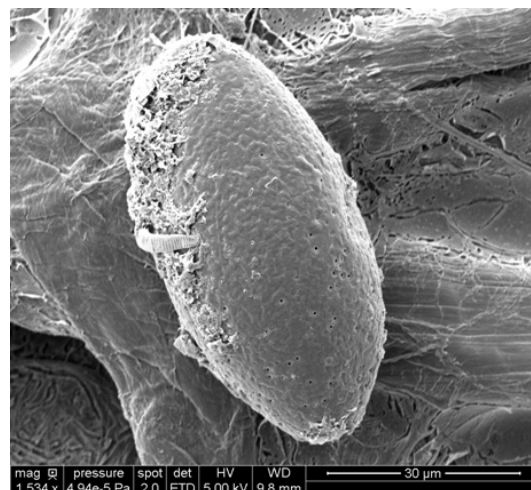


Figure 94 : Capillariidae (lisse), la Lède du Gurp, P. 34

Les œufs provenant des niveaux néolithiques avaient des tailles de $55,3 \pm 2,6\mu\text{m}$ de longueur et $24,3 \pm 2 \mu\text{m}$ de large. Une partie des œufs provenant des US 1031, 1029 et 1011 avaient également des tailles élevées. Pour les US du Néolithique moyen, plusieurs types d'ornementation de la coque des Capillariidae ont été observés. Plusieurs espèces ont été identifiées dans ces niveaux. Les œufs ayant été retrouvés dans des couches d'occupation, il a été impossible pour certains de les rattacher individuellement à une espèce. Pour les US 1031, 1011 et 1029 datant du début du Néolithique moyen, il y a un mélange entre des espèces de vertébrés à sang froid (amphibiens, poissons) et celles à sang chaud (mammifères, oiseaux) (figures 95, 96, 97, 98). Les US sous-jacentes ne contiennent que des œufs de Capillariidae de vertébrés à sang chaud. Aucun œuf de Capillariidae n'a été identifié dans les échantillons du Néolithique récent.

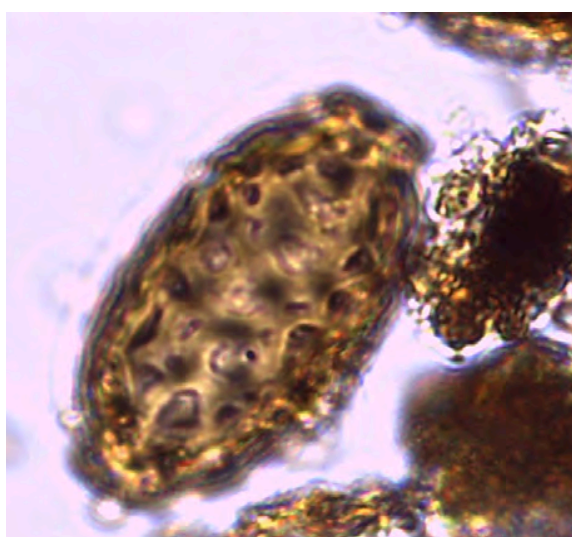


Figure 95 : Capillariidae (type *feliscati* ou *plica*) $54,7 \times 23,8\mu\text{m}$, la Lède du Gurp P.18



Figure 96 : Capillariidae (type *erinacei*, *legerae* ou *putorii*) $55,5 \times 26,9\mu\text{m}$, la Lède du Gurp P.8

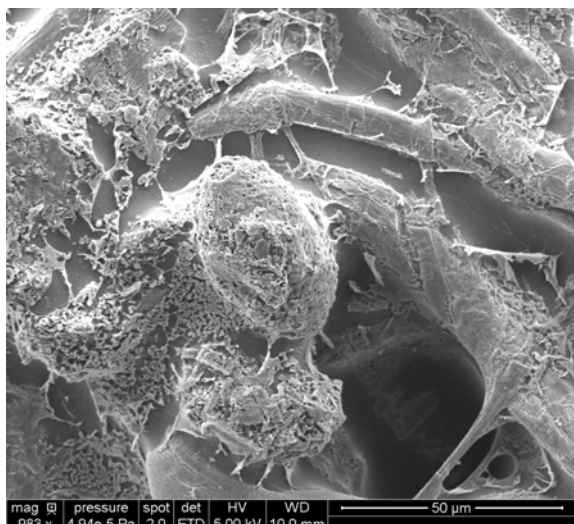


Figure 97 : Capillariidae, la Lède du Gurp P.26

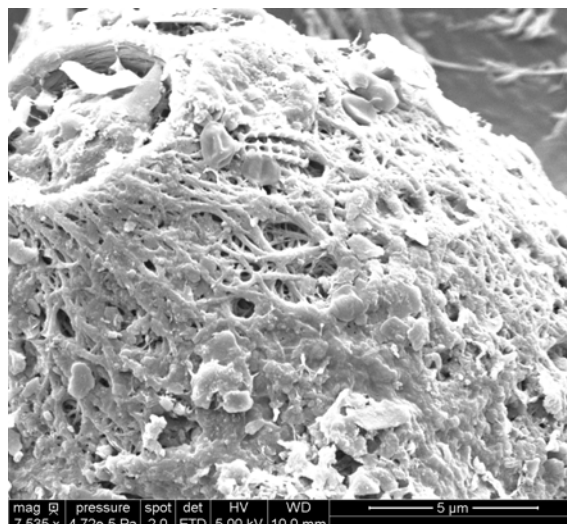


Figure 98 : Capillariidae, détails de la coque, la Lède du Gurp P.26

L'environnement des US (1044, 1039, 1037, datant du Mésolithique, et 1031, 1011 et 1029 du début du Néolithique moyen) a été caractérisé comme un milieu anaérobie saturé en eau (Verdin et *al.*, 2018). La figure 99 ci-dessous met en évidence une différence entre la taille des œufs appartenant aux niveaux mésolithiques (bleus) et ceux des niveaux néolithiques (roses). Les espèces retrouvées pour la période Mésolithique sont toutes à rattacher à des espèces de faune poïkilotherme alors que pour les niveaux néolithiques des œufs de faune poïkilotherme et d'espèces à sang chaud ont été retrouvés.

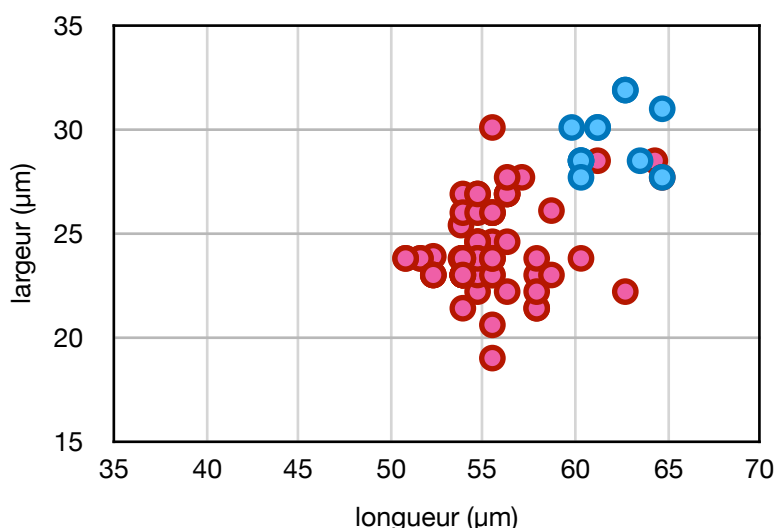


Figure 99 : projection des tailles des œufs de Capillariidae de la Lède du Gurp ; en bleu les œufs provenant des niveaux mésolithiques ; en rose les œufs provenant des niveaux néolithiques

- *Paramphistomum* sp.

Ce genre a été retrouvé dans 20 % (10/50) des échantillons. Les œufs avaient une taille de $143,6 \pm 4,4$ µm de longueur et $87,6 \pm 3,3$ µm de largeur. Il a été identifié à partir des niveaux néolithiques moyens. *Paramphistomum* sp. est un parasite des ruminants sauvages ou domestiques (bovins, caprins, cervidés, ovins). Il se développe suivant un cycle dixène : qui comprend un hôte définitif qui est un ruminant sauvage ou domestique et un hôte intermédiaire qui est toujours un mollusque gastéropode.

- *Trichuris* sp.

Ce taxon a été retrouvé dans 46 % (23/50) des échantillons. Les œufs identifiés avaient une taille de $52 \pm 1,7$ µm de longueur et $27 \pm 1,7$ µm de largeur. Il apparaît à partir des niveaux du Néolithique moyen. Son absence dans les niveaux mésolithiques ne peut être due à un problème de conservation, car des œufs de Capillariidae y ont été identifiés et ils possèdent tous les deux la même composition chimique (Wharton, 1980). *Trichuris* sp. est un parasite cosmopolite pouvant contaminer de nombreux mammifères et *T. trichiura* est l'espèce parasite de l'Homme. Une majorité, soit 65 % (15/23) ont été retrouvés dans des structures anthropiques : fosse de rejets d'os, silo. La projection de la taille des œufs (figure 100) montre qu'ils peuvent être rattachés à deux espèces *T. suis* (porc et sanglier) et *T. trichiura* avec une propension pour ce dernier. De plus, peu de restes de suinés ont été retrouvés sur l'ensemble du site. L'US 1025 où quatre échantillons sur cinq ont été positifs à ce taxon ne contenait aucun reste de suinés. Cette US correspond à un rejet des parties squelettiques de trois bovins en une seule fois et non le fait de dépôts successifs s'étalant dans le temps (communication personnelle, I. Carrère). L'espèce *T. trichiura* peut donc être retenue pour ce gisement. Ce parasite a un cycle de développement monoxène à un seul hôte. Le plus souvent sa présence est liée aux mauvaises conditions d'hygiène. Il est représentatif du péril fécal. L'infestation humaine se fait par ingestion d'œufs embryonnés dans le milieu extérieur, par la consommation d'eau de boisson impropre contenant des matières fécales, ou encore des mains ou des aliments souillés de terre contenant des œufs embryonnés.

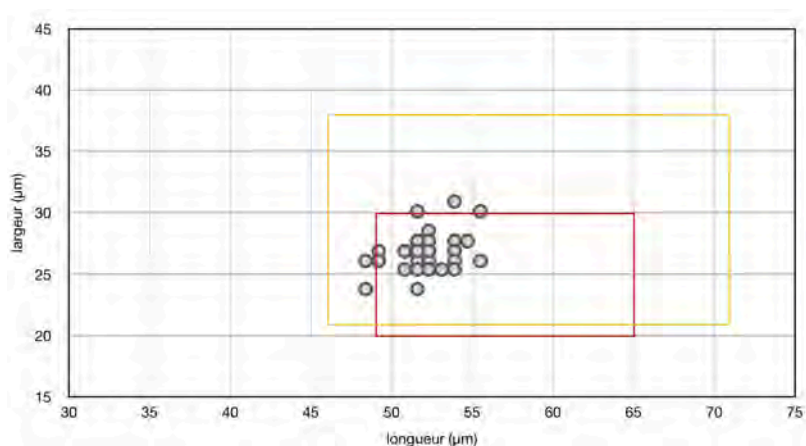


Figure 100 : projection des tailles des œufs de *Trichuris* sp. des niveaux néolithiques de la Lède du Gurp ; amplitude des tailles des espèces *T. suis* (jaune), *T. trichiura* (rouge) d'après la synthèses des dimensions de B. Dufour (2015, p. 185-186)

2. Discussion des résultats

La fouille de 2014 a mis en évidence différents vestiges qui vont dans le sens d'une interprétation fonctionnelle comme périphérie d'un site avec un hiatus pour le Néolithique ancien. Un nucleus et quelques pièces lithiques ont été retrouvés dans les niveaux mésolithiques, prouvant que si les populations n'y ont pas séjourné sur un temps long, elles sont au moins passées sur ce secteur. Un nombre plus important de vestiges apparaît avec le Néolithique moyen (figure 101).

L'apparition des taxons *Paramphistomum* sp et *Trichuris* sp. à partir du Néolithique moyen soulève la question de l'arrivée de ces parasites avec les populations néolithiques qui ne peut être complètement affirmée en l'état actuel des connaissances. *Trichuris* sp. est l'un des taxons les plus retrouvés en contexte archéologique (Jones, 1982, Confalonieri, 1988, Mitchell, 2013). Hors d'Europe ce parasite est présent dans des gisements plus anciens. Sur le continent américain, il a été retrouvé à 30 000 B.P au Brésil (Ferreira et al., 1991) et à 8 000-7 000 B.P (Gonçavales et al, 2003), en Afrique du Sud entre 10 000 et 7 000 B.P (Evans, 1996). Ce genre a été largement retrouvé en contexte néolithique européen (Roever-Bonnet, 1979, Aspöck et al., 1996; Dommelier-espejo, 2001; Bouchet, 2003; Le Bailly, 2005; Hoffmann, 2012; Maicher et al., 2017, Hoffmann et al., 2018 Verdin et al., 2018; Maicher et al., 2019). *Paramphistomum* sp. a également été observé en Europe au Néolithique

(Dommelier-espejo, 2001, Le Bailly, 2005; Hoffmann, 2012; Maicher et al., 2017; Hoffmann et al., 2018; Verdin et al., 2018; Maicher et al., 2019).

Les US 1037-1039-1044 d'où proviennent les Capillariidae mésolithiques ont été décrits comme des milieux saturés en eau (Verdin et al., 2018), raison pour laquelle autant de Capillariidae (lisse et ponctué) de plus grandes dimensions ont été retrouvés. Mais cette présence en eau ne suffit pas à expliquer l'absence totale de *Trichuris* sp. et *Paramphistomum* sp. sur ces niveaux mésolithiques, surtout que le milieu est toujours saturé en eau au début du Néolithique moyen alors que la présence de ces œufs (*Trichuris* sp., *Paramphistomum* sp.) y est attestée.

À la Lède du Gulp, la présence de *Paramphistomum* sp. et de *Trichuris* sp. va de pair avec l'implantation des populations néolithiques.

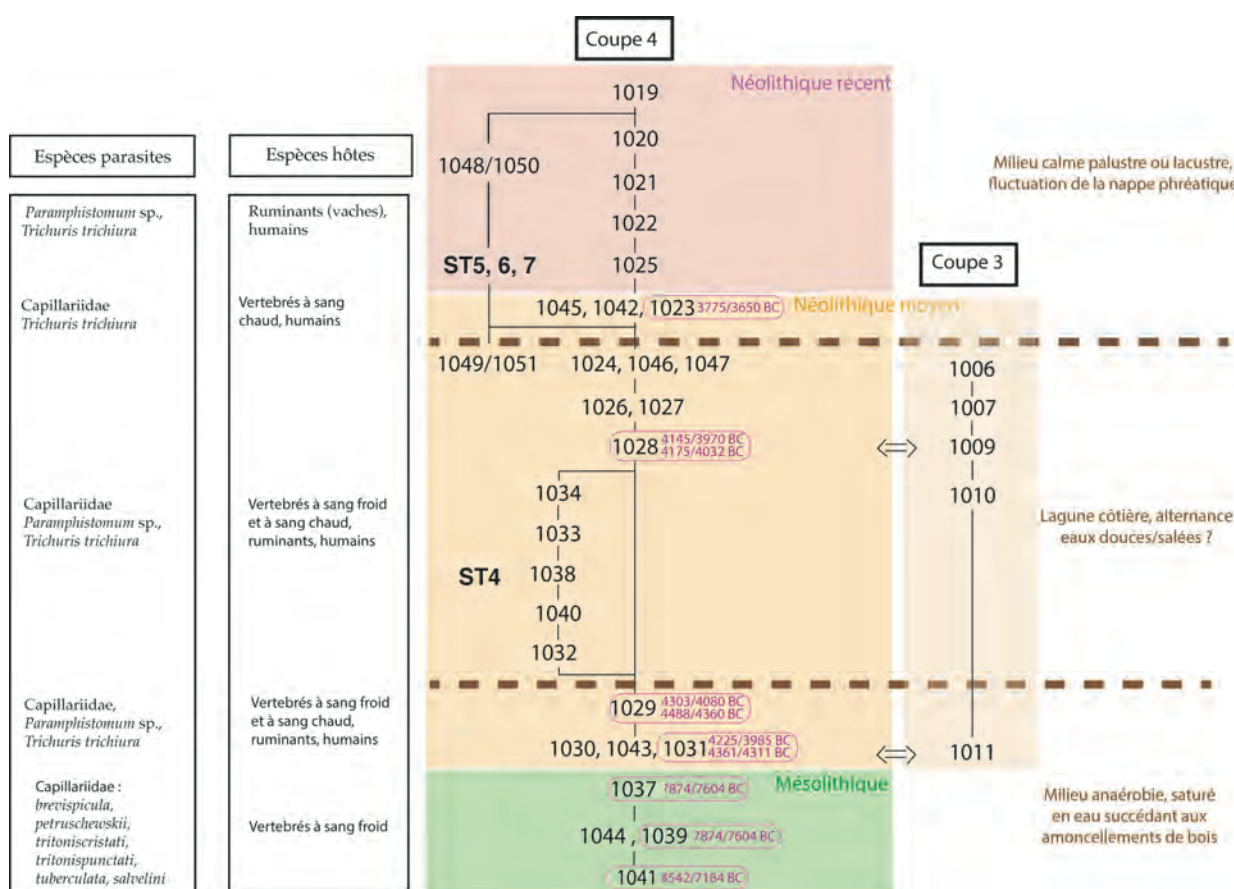


Figure 101 : synthèse et interprétation des taxons retrouvés avec leurs localisations stratigraphiques

V. Els Trocs

Lors des campagnes de fouilles 2014 et 2016, 130 prélèvements ont été réalisés au total pour Els Trocs : 98 durant la campagne 2014 et 32 durant celle de 2016. Ils ont été effectués dans les différents niveaux d'occupation de la grotte en fonction des secteurs encore accessibles du gisement. La cavité étant fouillée depuis 2009, une partie des couches avait été totalement explorée avant que l'échantillonnage paléoparasitologique ne soit réalisé. L'ensemble des unités stratigraphiques mises au jour depuis le début de la fouille n'ont donc pu être abordées dans leurs globalités. Néanmoins, il a été possible de procéder à un échantillonnage statistiquement représentatif sur les trois phases d'occupation néolithique de la grotte. Dans le cadre de cette étude, 90 échantillons au total, (30 par niveaux d'occupation (Figure 102) ont été analysés afin de comparer les taxons retrouvés (occurrence/concentration) entre les trois niveaux d'occupation néolithique du gisement. Après avoir écarté deux séries d'échantillons (58-71; 79-92) effectuées dans un but méthodologique, le degré de conservation des échantillons entre les phases d'occupation a été considéré comme homogène. Les taxons identifiés dans les trois phases d'occupation ; *Capillariidae*, *Dicrocoelium* sp., *Trichuris* sp. ne présentaient pas d'altérations supplémentaires entre la première phase d'occupation et la deuxième et troisième.

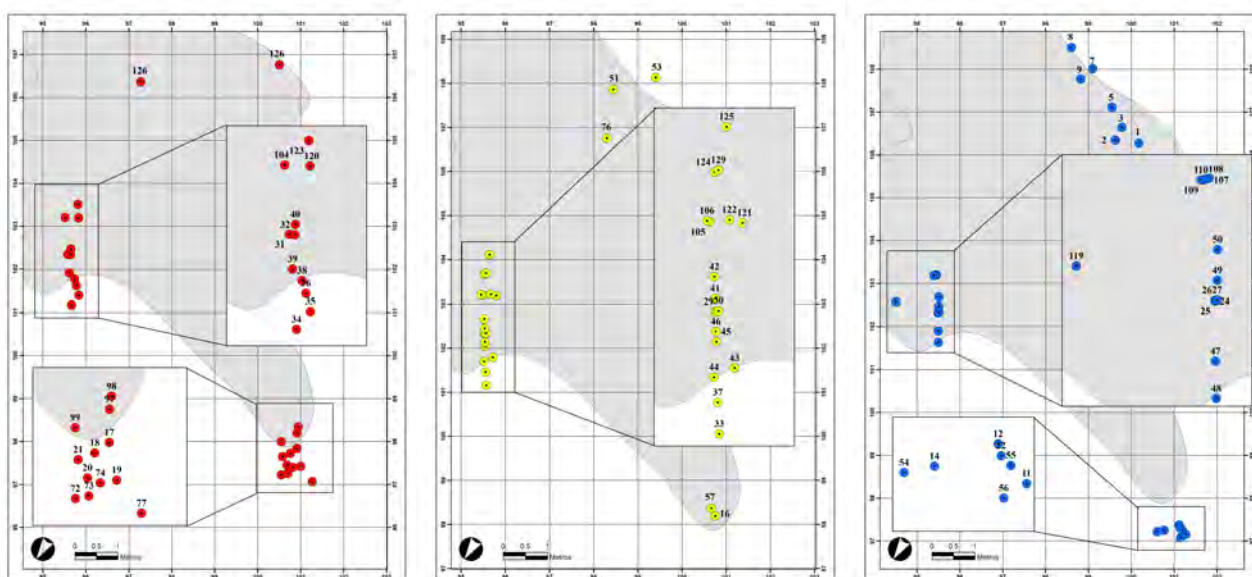


Figure 102 : localisation topographique des échantillons par niveau d'occupation: (Trocs I, rouge) (Trocs II, jaune) (Trocs III, bleu); I. García-Martínez de Lagrán

1. Taxons identifiés

L'analyse paléoparasitologique a mis en évidence plusieurs taxons parasites du tractus digestif animal et/ou humain. Il s'agit du gisement de notre corpus qui a livré la plus grande diversité taxinomique, avec une famille et six genres (tableau 4) identifiés. Une majorité des échantillons 59 % (53/90) contenait au moins un taxon.

	Échantillons (n = 90)	Pourcentage d'échantillons positifs	95% CI	Trocs I (n = 30)	Trocs II (n = 30)	Trocs III (n=30)
Positifs	53	58,9	48 - 69,2	11	17	25
Genre						
<i>Ascaris</i> sp.	12	13,3	7,1 - 22,1	0	5	7
Capillariidae	24	26,7	17,9 - 37	5	5	14
<i>Dicrocoelium</i> sp.	39	43,3	32,9 - 54,2	7	13	19
<i>Fasciola</i> sp.	5	5,6	1,8 - 12,5	0	0	5
<i>Macracanthorhynchus</i> sp.	6	6,7	2,5 - 13,9	0	2	4
<i>Paramphistomum</i> sp.	10	11,1	5,5 - 19,5	0	2	8
<i>Trichuris</i> sp.	26	28,9	19,8 - 39,4	5	7	14

Tableau 4 : récapitulatif des échantillons positifs par taxon et niveau d'occupation d'El's Trocs

- *Ascaris* sp.

Ce genre a été retrouvé dans 13 % des échantillons. Les œufs retrouvés ont une taille de $64,6 \pm 3,6 \mu\text{m}$ de longueur pour $47 \pm 3,8 \mu\text{m}$ de largeur²¹. Il est présent à partir de la seconde phase d'occupation de la grotte. Le nombre d'échantillons positifs est légèrement supérieur entre la deuxième et la troisième période d'occupation de la grotte, passant de cinq échantillons positifs à sept. Ce genre comprend deux espèces qui ne peuvent être différenciées par microscopie : *A. sum*, spécifique du porc et/ou sanglier, *A. lumbricoides*, spécifique du genre humain. Ce parasite possède un cycle direct et atteste de la présence de matière fécale ou de viscères de suinés (*Sus scrofa*, *Sus scrofa domesticus*) et/ou de matières fécales humaines.

²¹ Le détail des mesures effectués pour chaque taxons se trouve en annexes

- **Capillariidae**

Les œufs retrouvés ont une taille de $62,2 \pm 3,2 \mu\text{m}$ de longueur pour $34,7 \pm 3,4 \mu\text{m}$ de largeur. Ce taxon a été retrouvé dans 27 % des échantillons. Plusieurs espèces ont pu être distinguées grâce à leur morphométrie. Seuls des Capillariidae présentant une ornementation réticulée avec un maillage plus ou moins prononcé ayant été retrouvés, il est possible d'exclure les capillarioses de vertébrés poïkilothermes des espèces hôtes possibles. Ce taxon est présent dès la première phase d'occupation de la grotte, avec cinq échantillons positifs. On le retrouve avec la même représentation durant la seconde période d'occupation. Dans la dernière phase d'occupation néolithique, il a été identifié dans 14 échantillons, soit 47 % des échantillons positifs.

- *Trichuris* sp.

Ce genre est parasite chez de nombreuses espèces de mammifères. Les œufs retrouvés ont une taille de $55,5 \pm 4,2 \mu\text{m}$ de longueur pour $29,7 \pm 3,9 \mu\text{m}$ de largeur. Il est présent dans 29 % des échantillons. Il a été identifié dès la première phase d'occupation néolithique. Le nombre d'échantillons positifs double entre le deuxième et le troisième niveau d'occupation de la grotte. Entre 60 à 70 espèces actuelles de *Trichuris* sp. ont été recensées (Anderson, 2000). D'après leurs dimensions, les œufs peuvent être rattachés soit à l'espèce *T. suis* typique du porc et/ou du sanglier, soit à plusieurs espèces : *T. discolor*, *T. muris*, *T. trichiura*, *T. suis* (cf. figure infra). De nombreux restes de suinés et des taxons parasitaires infestants pour ces populations animales (*Ascaris* sp., *Macracanthorhynchus* sp.) ont été retrouvés dans la cavité. Cela plaide donc en faveur d'une attribution des taxons observés à *T. suis*, ou pour un mélange entre *T. suis* et *T. trichiura*.

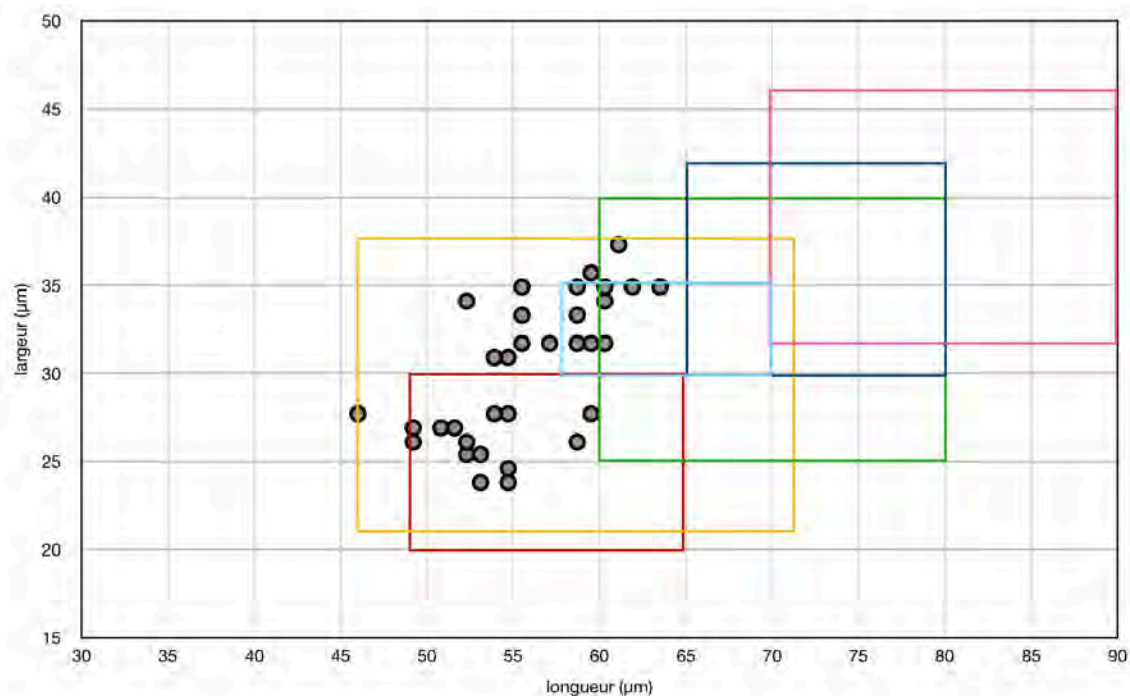


Figure 103 : projection des tailles des œufs de *Trichuris* sp. d'Els Trocs (cercles) ; amplitude des tailles des principales espèces pour le genre *Trichuris* sp. d'après synthèses de dimensions de B. Dufour (2015, p. 185-186) : *T. discolor* (vert), *T. muris* (bleu clair), *T. ovis* (bleu marine), *T. suis* (jaune), *T. trichiura* (rouge), *T. vulpis* (rose)

- *Dicrocoelium* sp.

Il s'agit du taxon le plus présent : 43 % des échantillons analysés ont été positifs. Ce parasite infeste les espèces de mammifères consommant des herbes. Les œufs retrouvés possèdent une taille comprise entre $37,6 \pm 2,9 \mu\text{m}$ de longueur et $22,8 \pm 2,2 \mu\text{m}$ de largeur. Il est présent dès la première phase d'occupation et augmente ensuite progressivement entre les trois phases d'occupations. Une majorité des échantillons, 63 %, ont été positifs à ce taxon dans la dernière période d'occupation néolithique. En médecine vétérinaire, le mouton est considéré comme le réservoir de prédilection de ce taxon (Euzeby, 2008). L'assemblage faunique identifié met en évidence une forte implication des groupes humains dans les activités pastorales, orientées principalement vers l'élevage des ovins. En conséquence, *D. lanceolatum* infestant notamment chez le mouton, est retenu pour ce gisement.

- *Fasciola*

Les œufs identifiés ont une taille de $121,8 \pm 3,6 \mu\text{m}$ de longueur et $70 \pm 3,3 \mu\text{m}$ de largeur. *Fasciola* sp. a été identifié dans 5,6 % des échantillons. Ce taxon n'apparaît que dans la dernière période d'occupation néolithique de la grotte. Ce genre est contaminant chez de nombreuses espèces de mammifères, dont l'Homme. Les hôtes s'infestent par consommation de végétaux où des larves infestantes (métacercarie) se sont enkystées.

- *Paramphistomum* sp.

Les œufs observés ont une taille comprise entre $124,2 \pm 3,5 \mu\text{m}$ de longueur et $73,8 \pm 5,1 \mu\text{m}$ de largeur. *Paramphistomum* sp. a été observé dans 11,1 % des échantillons. Il est mis en évidence à partir de la seconde phase d'occupation du site, où deux échantillons ont été positifs, puis huit pour la troisième phase d'occupation. Ce taxon est infestant chez les ruminants.

- *Macracanthorhynchus* sp.

Les œufs retrouvés ont une taille comprise entre $91,8 \pm 5,9 \mu\text{m}$ de longueur et $47,7 \pm 3 \mu\text{m}$ de largeur. *Macracanthorhynchus* sp. a été retrouvé dans 6,7 % des échantillons. Il est identifié à partir de la seconde période d'occupation. Le nombre d'échantillons positifs augmente, passant de deux à quatre entre la deuxième et la troisième phase d'occupation. Ce parasite infeste principalement les porcs et les sangliers.

Les données qualitatives démontrent l'augmentation du nombre de taxons au fur et mesure de l'occupation humaine de la grotte. De plus, le nombre d'échantillons positifs pour chaque taxon croît tout au long de la séquence néolithique (figure 104).

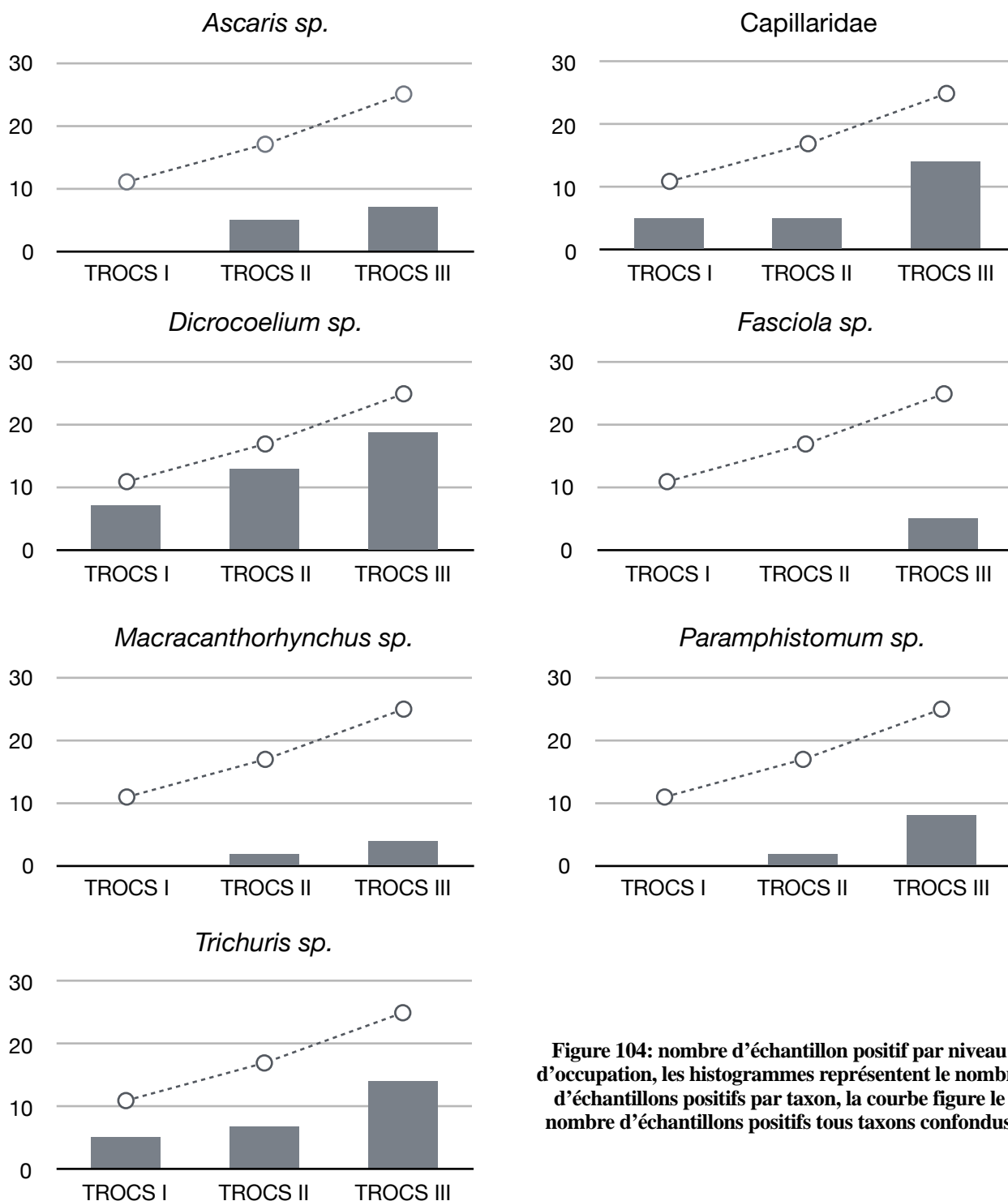


Figure 104: nombre d'échantillon positif par niveau d'occupation, les histogrammes représentent le nombre d'échantillons positifs par taxon, la courbe figure le nombre d'échantillons positifs tous taxons confondus

Un décompte des œufs par échantillon a également été effectué afin d'estimer leur concentration. À savoir le nombre d'œufs observés pour la lecture de 10 lames par échantillons contenant 10g de sédiments. Les données ont ensuite été rassemblées afin d'obtenir pour chaque niveau une concentration moyenne par taxon (tableau 5). Une augmentation de la concentration en œufs dans les échantillons est observable. Tous les taxons identifiés croissent au cours de l'occupation néolithique (tableau 5 et figure 105).

	<i>Ascaris sp.</i>	<i>Capillariidae</i>	<i>Dicrocoelium sp.</i>	<i>Fasciola sp.</i>	<i>Macracanthorhynchus sp.</i>	<i>Paramphistomum sp.</i>	<i>Trichuris sp.</i>	TOTAUX
TROCS I	0	0,3	0,3	0	0	0	0,2	0,8
TROCS II	0,2	0,3	0,9	0	0,1	0,1	0,3	1,9
TROCS III	0,4	0,8	2	0,2	0,4	0,7	1	5,6

Tableau 5 : nombre d’œufs retrouvés en moyenne par taxon et par niveau d’occupation

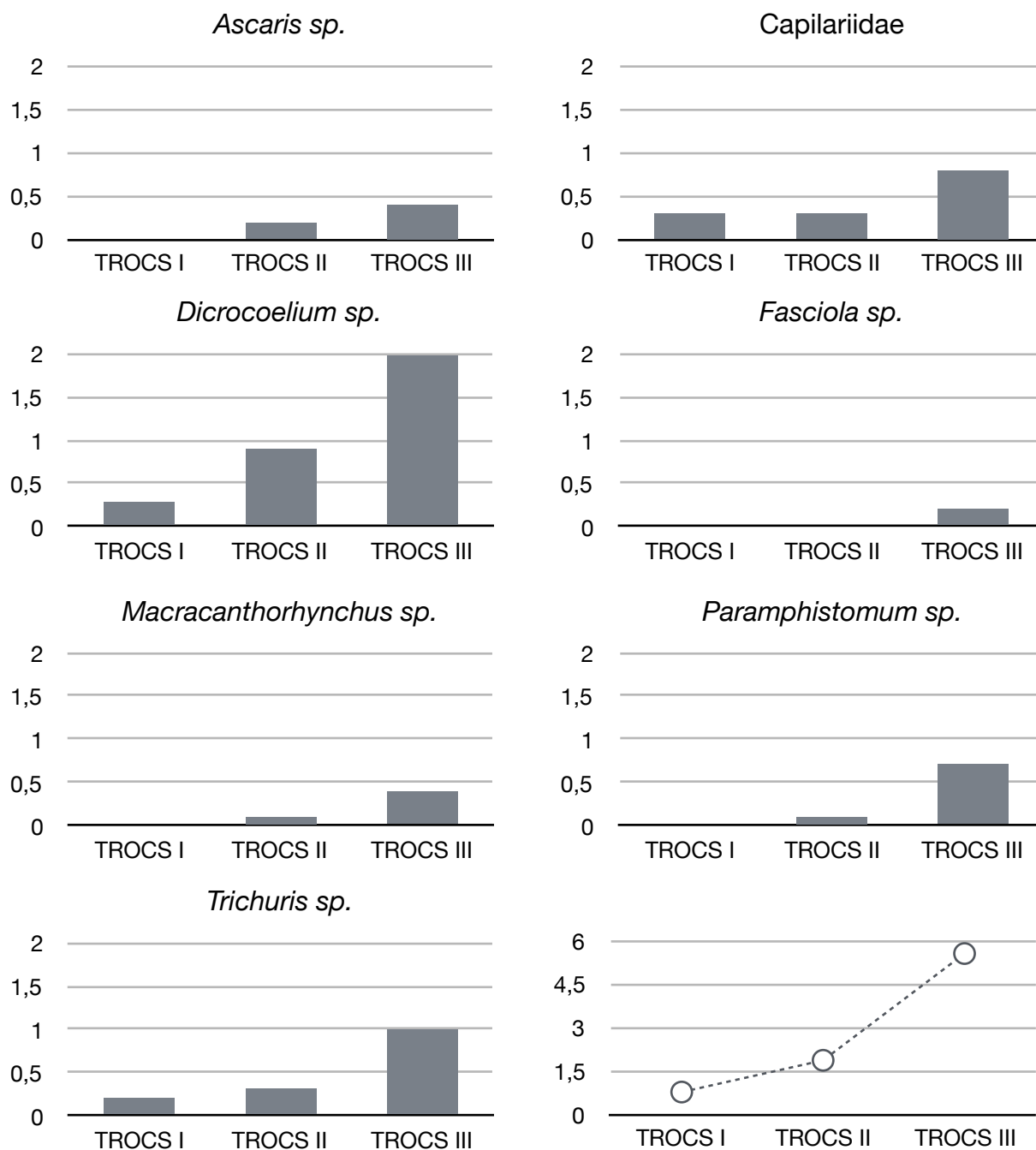


Figure 105 : les histogrammes représentent la concentration moyenne par taxon, la courbe figure la concentration par niveau tous taxons confondus

Les concentrations reflètent le même résultat que la fréquence. Il y a une augmentation de la concentration en œufs allant de pair avec l'occupation de la cavité (tableau 5 et figure 105).

L'ensemble des données met en évidence un accroissement des helminthiases allant de pair avec la chronologie des occupations (tableau 6).

	T.I	T.II	T.III
% échantillons positifs	27,8	40,9	66,7
nombre de taxon	3	5	6
concentration	0,67	0,95	4,4

Tableau 6 : synthèse des données

2. Tests statistiques

Afin de valider statistiquement les observations (occurrence/concentration) des taxons identifiés sur le gisement, différents tests ont été réalisés. Malgré l'augmentation de l'échantillonnage entre 2014 et 2016 pour atteindre un nombre d'échantillons plus conséquents et représentatifs, les séries ne suivent pas de loi normale (test de Shapiro-Wilk, tableau 7). Nous avons donc utilisé des tests non paramétriques qui conservent *au moins 80 %* de la puissance du test paramétrique (Schwartz, 1993).

	TROCS I	TROCS II	TROCS III
W	0,6899	0,8220	0,8070
P value	<0.0001	0,0002	<0.0001

Tableau 7 : test de Shapiro-Wilk, $\alpha > 0.05$

Les analyses statistiques ont porté sur la présence/absence d'œufs contenus dans les échantillons, ainsi que sur la concentration des œufs retrouvés par échantillons.

Absence/Présence

Afin de vérifier la significativité de cette augmentation, un test exact de Fisher a été effectué sur l'ensemble des helminthiases et pour chaque taxon (annexe IV). Ce test est fondé sur le nombre d'échantillons positifs par niveaux d'occupation. L'augmentation des helminthiases est donc significative entre la seconde et la troisième période d'occupation ainsi que de la première période d'occupation à la troisième (tableau 8).

	TROCS I	TROCS II	TROCS III
TROCS I		0,1954	0,0005
TROCS II	0,1954		0,0470
TROCS III	0,0005	0,0470	

Tableau 8 : test de Fisher, P value < 0.05, tous taxon confondus

Pour confirmer que les données ne soient pas biaisées par la présence d'un parasite qui créerait une augmentation globale, mais serait imputable à l'augmentation d'une parasitose, le test a également été réalisé sans tenir compte du *Dicrocoelium* sp. Ce parasite est le plus présent dans les échantillons du gisement (occurrence/concentration). Le test donne des résultats similaires (tableau 9).

	TROCS I	TROCS II	TROCS III
TROCS I		0,1799	0,0002
TROCS II	0,1799		0,0326
TROCS III	0,0002	0,0326	

Tableau 9 : test de Fisher, P value < 0.05, sans *Dicrocoelium* sp.

Comme pour le test précédent, il y a une augmentation significative des taxons helminthiques de la seconde phase à la troisième phase d'occupation et de la première à la troisième. Ceci ne peut être imputable au *Dicrocoelium* sp. Plus l'on progresse dans les niveaux d'occupations néolithiques, plus la fréquence d'échantillons positifs augmente.

Concentration

La concentration en œufs par échantillon a également été testée. Comme pour le pourcentage d'échantillons positifs, la significativité de la densité de parasites retrouvés par niveau d'occupation a été réalisée avec un test Mann-Witney (tableau 10).

	TROCS I	TROCS II	TROCS III
TROCS I		0,0419	< 0.0001
TROCS II	0,0419		0,0035
TROCS III	< 0.0001	0,0035	

Tableau 10 : test de Mann-Witney, P value < 0.05

Les résultats sont très sensiblement différents. Le test est significatif entre la première et la seconde phase d'occupation. Ce résultat est bien sûr à prendre avec précaution, car la P value est très proche de rejeter notre hypothèse. Un test de Kruskal-Wallis a également été réalisé pour les trois assemblages avec une P value < 0.0001. Ce test confirme bien, comme les autres, que l'augmentation des parasitoses est significative.

Que cela soit d'un point de vue qualitatif ou quantitatif, il y a une augmentation des helminthiases, significative entre la deuxième et la dernière période d'occupation néolithique.

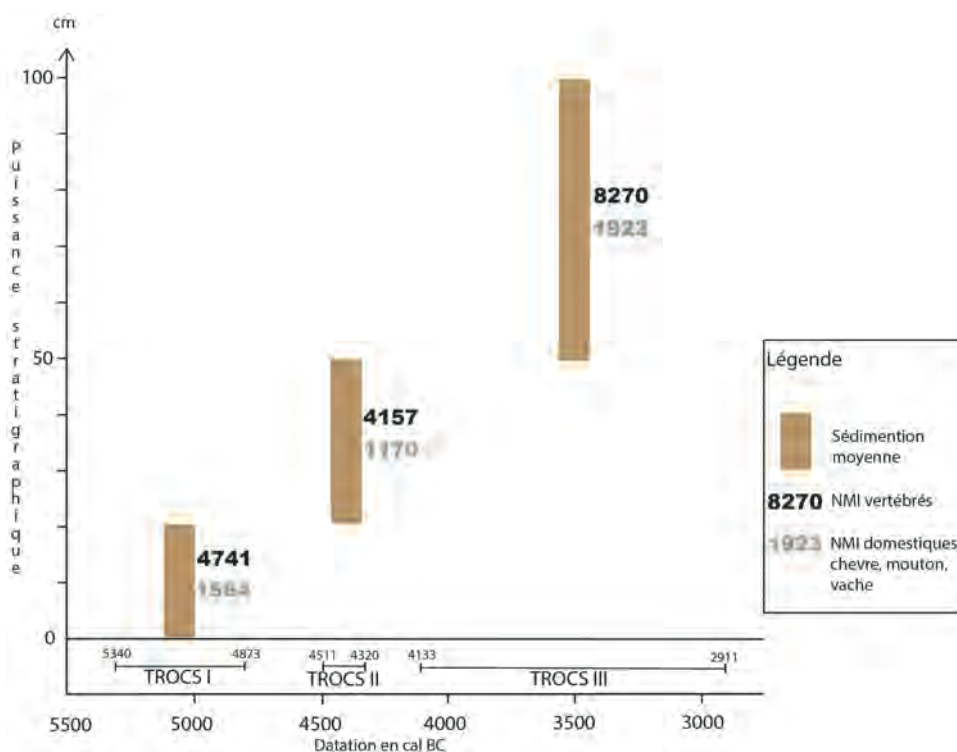
3. Discussion des résultats

Le gisement d'Els Trocs a livré une séquence stratigraphique couvrant le Néolithique. L'occupation s'étend de la fin du 6^e millénaire av. J.-C. à la fin du 4^e millénaire av. J.C. Il a été occupé saisonnièrement de façon répétée (Lancelotti et *al.*, 2014 ; Rojo-Guerra et *al.*, 2014 ; Rojo-Guerra et *al.*, 2015). Les datations au radiocarbone ont distingué trois phases d'occupation néolithique, avec une sédimentation différentielle entre les trois phases d'occupation (figure 106), fouillées sur la même superficie. Un grand nombre de vestiges céramiques a été découvert avec plus de 30 000 tessons. La plupart des tessons proviennent de Trocs I (60% du total), qui a livré en particulier une « chaussée » en céramique qui comprend environ 15 000 tessons : 19% des céramiques ont été retrouvées dans Trocs II, 15% dans Trocs III et 6% dans Trocs IV. Ce dernier niveau a été caractérisé comme une occupation gallo-romaine avec un mélange de tessons du niveau sous-jacent. Ce gisement est à ce jour le seul site ayant livré une stratigraphie documentant les différentes phases du Néolithique fournissant un assemblage faunique aussi important publié pour la péninsule ibérique (Rojo-Guerra et *al.*, 2013,

2014). L'assemblage faunique, très bien conservé, est composé d'amphibiens, de mammifères, d'oiseaux, et de reptiles. Un total de 4 657 restes de caprinés (principalement des moutons) a été identifié parmi 12 846 fragments de mammifères de taille moyenne et grande dans les niveaux néolithiques. Ils représentent près de 80% des taxons domestiques. Les autres espèces domestiques et sauvages sont moins abondantes. Ce spectre faunique montre la forte implication des groupes humains dans les activités d'élevage de caprinés. Une quantité significative de phytolithes de chaumes et de feuilles de graminées, en particulier de la sous-famille des Poaceae de Pooideae, a été identifiée, mais il ne reste pratiquement aucune trace de restes d'inflorescence ou de grains matures. L'absence des inflorescences de graminées et de leurs graines au sein de l'assemblage des phytolithes révèle qu'elles ont été récoltées entre la fin du printemps et le début de l'été, pour ensuite être déposées à l'intérieur de la grotte peut-être comme une sorte d'aménagement du sol. Cette analyse renforce clairement l'hypothèse de l'utilisation saisonnière de la grotte (Lancelotti et *al.*, 2014).

Deux interprétations peuvent expliquer l'augmentation du nombre d'échantillons positifs et l'augmentation de la concentration en œufs.

La première va dans le sens d'une occupation plus intense au cours des différentes occupations néolithiques. En effet, plus un lieu est occupé, que ce soit par des animaux ou par des humains, plus le nombre d'œufs pouvant être retrouvés est élevé. Le nombre de vestiges d'activité anthropique devrait donc augmenter. Or, pour Els Trocs il est possible de constater que ce n'est pas le cas (figure 106). Le nombre de restes archéozoologiques diminue entre la première phase et la deuxième phase d'occupation. De plus, la majorité des céramiques retrouvées se trouvaient dans la première phase d'occupation. La proportion de céramique retrouvée dans le premier niveau d'occupation est à relativiser, car une grande partie des vestiges provenait de l'aménagement d'une « chaussée » de céramique. Le nombre de restes archéozoologiques augmente entre la deuxième et la troisième phase, mais si l'on fait un ratio par rapport à la puissance de sédimentation et que l'on observe les dates d'occupation, le nombre de restes est plus faible. De plus cette hypothèse ne peut expliquer l'apparition de nouveaux taxons au fur et à mesure de l'occupation de la grotte et ne peut être donc validée.



	TROCS I	TROCS II	TROCS III
NMI vertébrés	2370	1386	1654
NMI domestique	782	390	384

Figure 106 : graphique mettant en relation la puissance sédimentaire associée aux restes archéozoologiques retrouvés par niveau d'occupation néolithique et tableau représentant le nombre de restes pour 10 cm de sédiment

La seconde est que les helminthiases se seraient diffusées et auraient progressé avec le développement des sociétés agricoles. Cette interprétation va dans le sens d'autres données acquises dans les sciences de l'archéologie ou dans les études ethnologiques (Cohen & Armelagos, 1984 ; Armelagos, 2003 ; Armelagos & Harper, 2005; Steckel & Rose, 2002 ; Bennike & Alexandersen, 2007 ; Cohen & Crane-Kramer, 2007).

Ascaris sp, et *Macracanthoryhnchus* sp. n'apparaissent sur le gisement qu'à partir de la seconde phase d'occupation du site, 4 511-4 320 B.C *Ascaris* sp. est un parasite commun aux suinés et aux humains. *Macracanthoryhnchus* sp. est un parasite des espèces de suinés. L'Homme peut être infesté en cas de consommation de coléoptère infesté, qui est l'hôte intermédiaire. Des restes de suinés ont pourtant été retrouvés dès la première phase

d'occupation. Ces deux taxons ont également été observés à La Draga situé a 250 km plus à l'ouest, proche du littoral. Ils y ont été identifiés à des dates plus anciennes, 5 320-4 980 B.C qui sont similaires à celles de la première phase d'occupation d'Els Trocs. L'absence de ces deux taxons durant la première phase d'occupation suggère que les premiers suinés présents sur le site n'étaient pas infestés. Puis à la suite de contacts avec les autres populations néolithiques et leurs bétails infestés, les suinés retrouvés à Els Trocs auraient été infestés. Cette hypothèse suppose qu'avec le début du Néolithique moyen il y aurait une intensification des échanges entre les populations humaines entre elles. D'autres données de la culture matérielle vont dans ce sens. Cette hypothèse suppose également que si elle est valide, les populations de sangliers endémiques n'étaient pas infestées par ces taxons avant l'arrivée des populations néolithiques.

Paramphistomum sp. a également été identifié seulement à partir de la seconde phase d'occupation du site. L'environnement influence directement l'accomplissement de son cycle. Les températures déterminent le développement embryonnaire des larves, l'émission des cercaires et l'activité des gastéropodes qui sont les hôtes intermédiaires infestants. Les hôtes intermédiaires sont des mollusques aquatiques qui ont besoin de sols marécageux riches en carbonate de calcium et non acides pour la création de leur coquille. Lorsque les températures vont dépasser les 13°C les miracidiums seront infestants et pourront infester les mollusques réceptifs. Le mollusque a besoin d'une température supérieure à 10°C pour reprendre son activité (Rieu, 2004). Plusieurs études ont fait état qu'en altitude une génération de *Paramphistomum* sp. pouvait se développer sans cependant que ne soit jamais précisé ce que les auteurs entendent par « altitude » (Dorchies, 1988 ; Szmidt-Adjide et al., 1996). En condition extérieure les œufs ne peuvent survivre à des températures trop basses. N.P. Kisilev rapportait en 1967 que des œufs stockés à une température inférieure à 8°C n'avaient pas survécu plus de 24 h. Les cercaires enkystées peuvent survivre jusqu'à six semaines seulement à des températures de 6°C (Postal, 1984). Le gisement d'Els Trocs se situe à 1500 m d'altitude dans les Pyrénées centrales. Or le biotope de Trocs et ses environs n'est pas favorable au développement et à la survie de ce parasite. En hiver, le site et ses alentours, comme aujourd'hui devaient être enneigés avec des températures négatives sur plusieurs semaines. Il ne nous semble pas avec l'ensemble des données en notre possession que les œufs, particulièrement, et peut-être les mollusques, auraient pu survivre dans ces conditions. Les animaux

devaient donc être infestés dans les plaines et les œufs auraient été émis après que les têtes de bétail aient été transportées en altitude. Ce résultat va dans le sens d'autres analyses menées sur le gisement (Rojo-Guerra et al. 2014; Lancelloti et al., 2014). L'anthropisation modifie l'environnement et aurait pu engendrer en plaine une multiplication des gîtes de gastéropodes. « *L'habitat idéal serait un mélange de flaques d'eau et de boue, telles que les empreintes laissées par les troupeaux sur les sols humides* » (Rieu, 2004, p.113).

Les populations de parasites sont en premier fragmentées par hôtes puis par biotopes. L'ensemble des données paléoparasitologiques d'Els Trocs tendent à démontrer qu'à partir de la seconde phase d'occupation du site (Néolithique moyen), l'emprise des populations humaines sur leur territoire était telle qu'elles aient pu déplacer des communautés de parasites. Les helminthiases se seraient également (*cf.* tests statistiques) accrues tout au long du Néolithique.

VI. Orientations de prélèvements

Il ne s'agit pas ici de décrire les conditions taphonomiques nécessaires à la conservation de chaque taxon. Les œufs d'helminthes considérés dans les analyses doivent tous effectuer une partie de leur cycle dans le milieu extérieur. Ils sont donc résistants aux phénomènes environnementaux mais ils possèdent des propriétés physiques et chimiques différentes. Certains œufs ne sont plus observables avec des protocoles d'extraction acides/bases alors que d'autres résistent bien à ces produits chimiques, par exemple les œufs de trématodes ne résistent pas à l'hydroxyde de sodium NaOH car son ph est très élevé (Dufour, 2015 p.221). Il s'agit donc de rendre compte des observations de terrain qui ont rendu impossible l'identification des œufs dans les sédiments en raison de leur dégradation.

1. Les œufs

Les échantillons prélevés provenaient de contextes très différents, concernant aussi bien la chronologie, la géologique, la taphonomique que le type d'utilisation. Certains gisements ou matériaux sont plus propices à la conservation des œufs que d'autres, tels que



**Figure 107: profil stratigraphique du Cuzoul de Gramat photo B. Sam
(Valdeyron et al., 2016)**

les milieux amphibies, anaérobies, ou encore les momies naturelles et les coprolithes pour les matériaux (Araújo et al., 1984, Bouchet et al., 1996).

Différentes membranes, assurant leur grande résistance aux différentes agressions du milieu (Bouchet, 1997), sont observables sur tous les œufs. La membrane des œufs de nématodes est l'une des structures biologiques les plus résistantes (Wharton, 1980). La structure d'*Ascaris* sp. est composée d'une membrane de lipide interne, une membrane chitineuse, une membrane de vitelline, et enfin une membrane utérine qui lui donne cette forme mamelonnée (Foor, 1967). À l'exception de la membrane utérine externe, la composition de *Trichuris suis* et *Capillaria hepatica* est similaire à celle de *Ascaris* sp. (Wharton, 1980). Les trématodes ont une constitution différente. *Fasciola hepatica* est constitué d'une première membrane de vitelline lipoprotéinée, dont la résistance est similaire à celle des cuticules des insectes (Smyth & Clegg, 1959 ; Clegg & Smyth, 1968), et d'une membrane externe utérine (Meyer et al., 1978). La membrane des œufs de *Paramphistomum* sp. est, elle, composée de kératine (Gupta et al., 1987).

Il ne s'agit pas ici de décrire les conditions taphonomiques nécessaires à la conservation de chaque taxon, mais davantage de rendre compte des observations de terrain qui rendent

impossible l'identification des œufs contenus dans les sédiments en raison de leur dégradation.

2. Structures de combustion et faciès sédimentaires négatifs

Au cours des fouilles, différents éléments correspondant à des structures de combustion, ou témoignant d'activité foyère ont été mis au jour et prélevés pour analyse. Ce type d'éléments (structure de combustion à galets chauffés, foyer simple ou multiple, niveaux de fumier brûlés périodiquement (naturellement ou non), rejets de cendres, ou encore nodules de calcaire ou argile rubéfiés au sein des couches de sédiments) sont les plus retrouvés en contextes préhistoriques. Mais les prélèvements effectués au sein de structures de combustion (Los Cacaños, le Peu, Roquemissou secteur 1) (figure 107), ou dans des unités stratigraphiques enregistrant ces faciès de combustion (Le Cuzoul) étaient entièrement négatifs. Aucun œuf d'helminthe n'y a été détecté et leur biodiversité microscopique était très faible.

Un grand nombre de cavités ont été occupées de façon pérenne, ou saisonnièrement de façon récurrente. Ces séquences stratigraphiques sont importantes d'une part pour la compréhension des activités humaines. Grâce à ses longs enregistrements sédimentaires les évolutions chrono-culturelles ont pu être observées. Et, d'autre part, pour les reconstitutions paléoenvironnementales, car la préservation des dépôts naturels y est propice. Certaines de ces séquences ont mis en évidence des taux de sédimentation élevés engendrés par la défécation du bétail (Brochier, 2007). Si le bétail est infesté, les dépôts devraient donc contenir des œufs de parasites. Ces séquences sédimentaires liées à l'élevage sont particulièrement représentées dans le sud de l'Europe. Elles sont marquées par des alternances d'horizons de « fumier » et d'horizons de combustion et sont généralement interprétées comme correspondant à des zones de parcage (Brochier, 2006).

Pour deux gisements (El Portalón et Els Trocs), des séries de prélèvements ont été réalisés dans chaque unité stratigraphique enregistrant des matrices sédimentaires différentes : des niveaux d'occupation et des niveaux de « bergerie ». Ces derniers comprenaient notamment des sphérolites (Lancellotie *et al.*, 2014 ; Perez-Romero *et al.*, 2017), des concrétions de calcite qui se forment dans l'intestin grêle de certains ruminants et particulièrement chez le mouton, les chèvres ne produisant pas de sphérolites (Brochier, 2006).

L'analyse parallèle de ces deux types de dépôts a mis en évidence une conservation différentielle des micro-restes organiques, et notamment des œufs d'helminthes. Au total sur les 57 prélèvements réalisés, 26 à El Portalón et 31 à Els Trocs, les unités stratigraphiques enregistrant une matrice sédimentaire cendreuse de combustion ou témoignant d'activités foyères « forte » sont systématiquement négatifs. À proximité immédiate de ces horizons, les œufs sont présents mais très mal conservés, seuls 5 échantillons 3 à El Portalon et 2 à Els Trocs ont observé des restes d'œufs. Leur identification n'a pu être réalisée qu'au niveau de l'ordre, ce qui diminue considérablement les possibilités d'interprétation (figure 108). Aucune des structures de combustion n'a rendu d'œufs d'helminthes. Il apparaît donc peu pertinent de continuer à échantillonner ce type de sédiments ou des structures foyères dans les études futures.

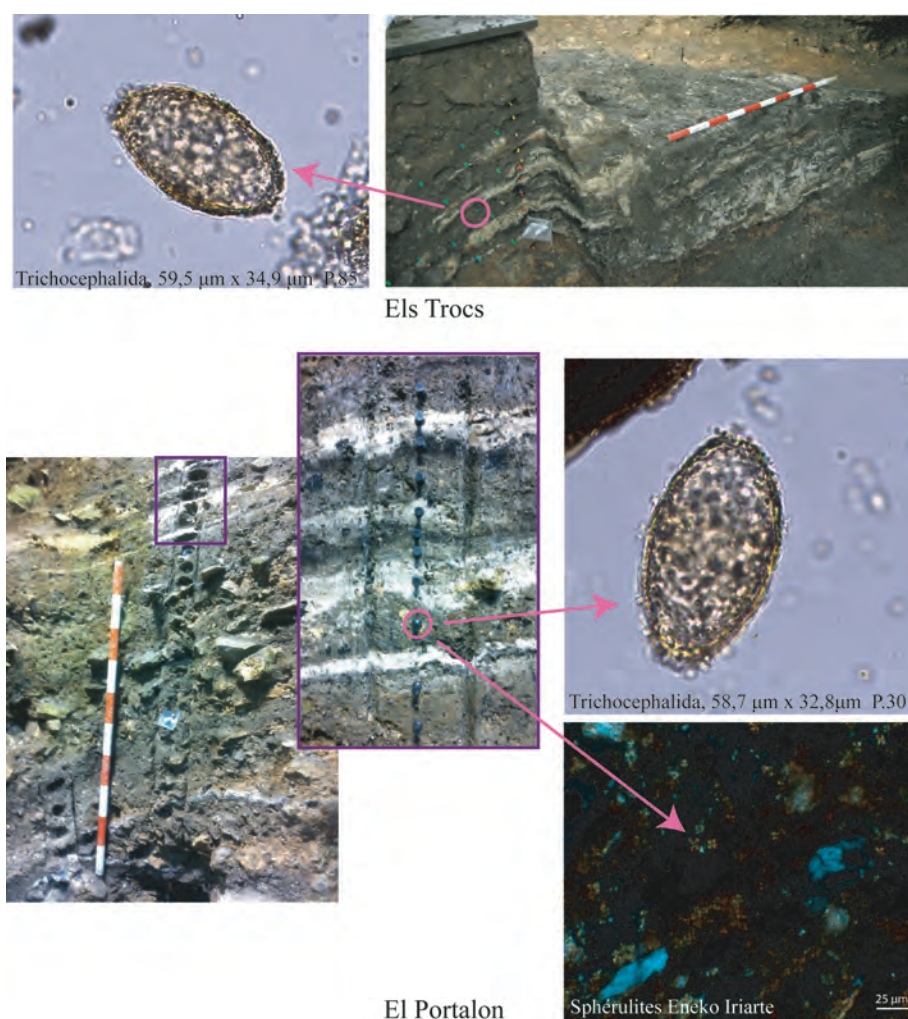


Figure 108 : Profil stratigraphique d'Els Trocs et d'El Portalón, conservation des œufs en fonction de l'activité anthropique

3. Les colonnes stratigraphiques

Afin d'évaluer la pertinence de réaliser des prélèvements sur des séquences stratigraphiques disponibles et de documenter l'évolution des taxons de façon diachronique, le site d'Els Trocs a fait l'objet de 30 prélèvements dans chacun des trois niveaux d'occupation (soit un total de 90 prélèvements). Les résultats obtenus ont été comparés à ceux de prélèvements réalisés dans une coupe stratigraphique située au centre du gisement et ne contenant aucune structure anthropique particulière ni aucune trace de combustion. Pour éviter tout problème de contamination et d'altération des œufs, la coupe stratigraphique a été reculée d'une dizaine de centimètres avant que les prélèvements ne soient effectués. Elle a été nettoyée une dernière fois de haut en bas, puis prélevée de bas en haut pour éviter une contamination des échantillons entre eux.

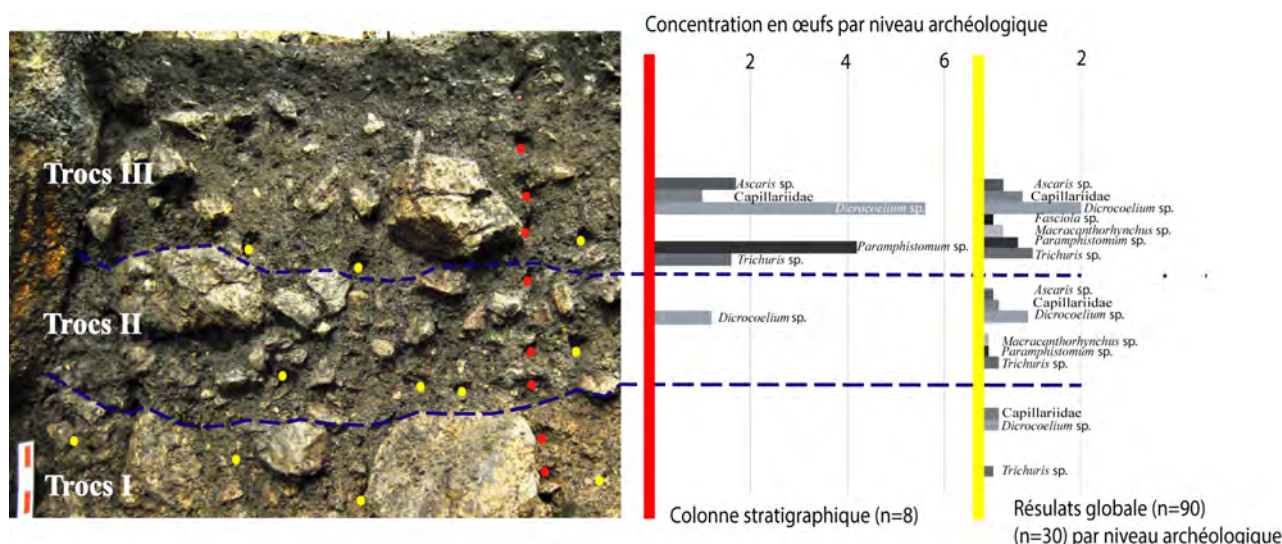


Figure 109 : résultats des analyses paléoparasitologiques d'Els Trocs. En rouge les résultats des prélèvements provenant de l'analyse de la colonne stratigraphique et en jaune les résultats globaux

Des différences sont notées selon la méthode utilisée (figure 109).

La colonne stratigraphique ne rend pas compte de la diversité taxinomique retrouvée sur le gisement. Les genres *Fasciola* sp, et *Macracanthorhynchus* sp. y sont absents. Les prélèvements effectués dans le niveau correspondant à la première phase d'occupation sont négatifs dans la colonne stratigraphique, tandis que trois taxons (*Capillariidae*, *Dicrocoelium* sp., *Trichuris* sp.), ont été identifiés dans l'analyse des prélèvements globaux. Concernant Els Trocs II, seul *Dicrocoelium* sp. a été observé dans sur la colonne stratigraphique alors que

six taxons ont été retrouvés dans cet ensemble. Quant à Els Trocs III, quatre taxons sont présents dans les échantillons de la colonne stratigraphique, alors que sept ont été identifiés sur les prélèvements effectués sur l'ensemble de la grotte.

Les résultats diffèrent également au niveau de la fréquence des différents taxons. Le genre *Paramphistomum* sp. a une moyenne de concentration de 4,2 œufs par échantillon dans les prélèvements effectués en colonne pour la dernière phase d'occupation et de 0,7 œuf par échantillon pour l'ensemble du niveau.

Il ressort de ces différents résultats qu'une colonne stratigraphique, même dans des conditions de prélèvement idéales (absence de perturbation anthropique et bonne conservation), ne suffit pas pour rendre compte de l'ensemble du spectre parasitaire. Il est donc nécessaire de procéder à un échantillonnage global sur l'ensemble des unités stratigraphiques disponibles pour éviter une perte d'informations et des erreurs d'interprétation. Enfin, les résultats d'analyses paléoparasitologiques réalisées à partir de profils stratigraphiques doivent être considérés avec prudence.

4. Détermination

Plusieurs des œufs observés au microscope, peuvent être confondus avec d'autres écofacts tels que des pollens, des spores de champignons, des spores de fougères (Pumpin et *al.*, 2017) (figure 110). Les processus taphonomiques peuvent altérer les formes et il est important de prendre en compte l'ensemble des critères de détermination pour chacun des œufs avant de confirmer une identification. *Ascaris* sp., par exemple peut être confondu avec d'autres écofacts, particulièrement lorsque la couche externe a subi des altérations taphonomiques. Sur les photographies issues de la littérature et qui ne sont pas réalisées en vue équatoriale, les différentes membranes ne sont pas visibles. L'observation de ces dernières étant indispensable à l'identification, les déterminations proposées par les auteurs ne peuvent pas être confirmées. De plus, dans ce taxon les œufs présentent des caractéristiques morphométriques différentes selon leur statut fécondé ou non. Un œuf fécondé typique a une forme ovale, une double coque mamelonnée et fait 30 à 40 µm de largeur et 50 à 60 µm de longueur. L'œuf non fécondé a quant à lui une coque très irrégulière et des dimensions plus importantes d'environ 45 µm de largeur et 90 µm de longueur (Tyson, 1996). La validation de l'identification du taxon à *Ascaris* sp.

nécessite la préservation des différentes membranes caractéristiques et n'est pas possible si seul le noyau est préservé.



Figure 110 : clichés et dessins d'œufs d'*Ascaris* sp. et autres. À gauche, planche n°10 de spores, Cook, 1865. Au centre, oospore, *Albugo cruciferarum*, Baker, 1954, *Ascaris* sp., Zurich-Opéra. À droite. *Ascaris* sp. non fécondé Moissac; E. spores de *Polypodium* sp. Els Trocs

CHAPITRE VI : SYNTHÈSE



I. Synthèse des données paléoparasitologiques

La mise en place d'un système agropastoral a impacté tous les niveaux de santé, aussi bien environnementaux, qu'animaux ou humains (Melby & Mauger, 2016). Dans le précédent chapitre, il a été mis en évidence qu'à une échelle locale (*cf.* la Lède du Gurp), les communautés animales et humaines n'ont pas été infestées par les mêmes helminthiases durant les occupations du Mésolithique et du Néolithique et ce malgré un écosystème similaire. A partir du V^e millénaire des transformations se sont opérées avec une anthropisation plus marquée, allant de pair avec la complexification des sociétés (Guilaine, 1997). Ces modifications et notamment l'emprise plus importante sur les territoires auraient rendu possible le transport de taxons parasites dans des biotopes défavorables à l'accomplissement de leur cycle (*cf.* Els Trocs). L'augmentation de la concentration des helminthiases est statistiquement significative (*cf.* Els Trocs résultats des tests statistiques de Mann-Whitney et de Kruskal-Wallis) entre les occupations du Néolithique ancien et du Néolithique moyen. Cette augmentation, en termes d'occurrences comme de concentrations, est significative entre le Néolithique moyen et récent sur l'ensemble des tests statistiques pratiqué (*cf.* Els Trocs, Tests de Fisher, de Mann-Whitney et de Kruskal-Wallis) L'ensemble des tests statistiques. Les helminthiases observées dans ce travail ont donc crû avec l'intensification des systèmes agricoles. Dans ce dernier chapitre, il s'agit de croiser les résultats des études réalisées avec la bibliographie disponible, ceci pour examiner si les données paléoparasitologiques mises en évidence à une échelle locale peuvent être perçues à des échelles plus globales, celles de l'Europe et du bassin Méditerranéen.

1. Cadre des cartes de répartition

Une base de données géoréférencée a été constituée afin de générer des cartes de répartitions des taxons helminthologiques. Cinq cartes ont été créées allant du Paléolithique à la fin du Néolithique. L'attribution des gisements au Mésolithique a été effectuée en fonction des conditions de vie orientées vers un système chasseurs-collecteurs sans tenir compte de la chronologie. Au contraire, le Néolithique a été divisé en trois phases chronologiques strictes : Néolithique ancien (8 500 B.C-4 800 B.C), Néolithique moyen (4 800-3 700 B.C) et la fin du Néolithique (3 700-2 000 B.C), sans tenir compte des décalages culturels régionaux. Les gisements ayant de fortes amplitudes de date,

chevauchant deux périodes, ont été enregistrés sur la période d'occupation la plus importante. Certains sites ayant des datations et une géographie très proches ont été regroupés pour améliorer la lisibilité des cartes. C'est le cas, par exemple, des niveaux de Clairvaux VIII et Clairvaux la Motte aux Magnins V. Pour faciliter la lecture et homogénéiser les données, les taxons ont été enregistrés au genre, même si certaines études ont rendu des diagnostics à l'espèce.

Les études paléoparasitologiques rencontrées dans la littérature n'ont pas toujours été effectuées par des spécialistes de la discipline. Une partie a été réalisée par des anthropologues, des biologistes, des médecins, des paléoécologistes ou des palynologues, ce qui a eu pour conséquence des erreurs d'identification de taxons. Pour limiter au maximum ces erreurs, la reprise des sources d'origine avec les photos diagnostiques a été effectuée, dans les limites du possible. Malheureusement les photos des éléments retrouvés par les analyses, n'ont pas toujours été disponibles, ou alors étaient de trop mauvaise qualité pour confirmer ou infirmer une identification. Lorsque des doutes ont été émis sur une identification, le numéro du site et son nom ont été indiqués en gris, les études positives étant représentées en blanc. Les études ne présentant qu'une seule occurrence pour un gisement (au sens d'occupation), sans que la fiabilité des conditions de prélèvement ne soit avérée ont été exclues de l'enregistrement et systématiquement justifiées dans le texte.

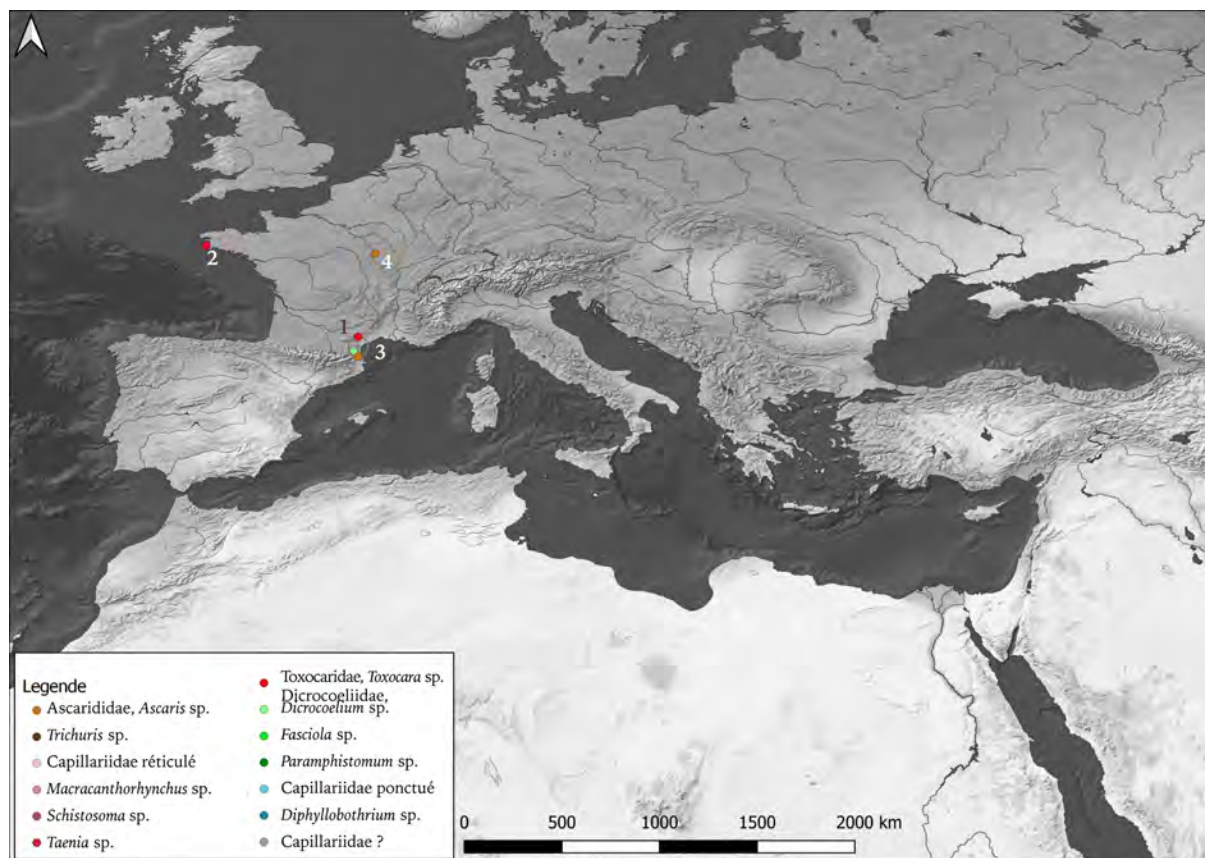
Certaines régions ont occupé une place prépondérante dans les recherches en paléoparasitologie, en particulier l'arc alpin. Certaines régions sont donc surreprésentées. Il a été impossible de référencer les sites analysés ayant des diagnostics négatifs car ils ne sont jamais mentionnés, que cela soit dû à une mauvaise préservation des écofacts, dont les propagules helminthiques ou à l'absence d'helminthiases. Ces cartes sont donc un état de la recherche et non une vérité paléoparasitologique.

2. Le Paléolithique

Pour la période du Paléolithique, quatre sites ont été enregistrés (figure 111). Trois taxons ont été observés sur le territoire français : *Dicrocoeliidae*, *Ascaris* sp., et *Toxocara* sp. Un coprolithe appartenant aux niveaux pléistocènes moyens de la Caune de l'Aragao {1} (550 000 B.C; France; Jouy-Avantin, et *al.*, 1999) contenait des œufs de Dicrocoelidés. Le gisement de Menez-Degran {2} (450 000 B.C; France; Bouchet et *al.*, 2003) a mis en évidence des œufs de *Toxocara* sp.

Les taxons *Ascaris* sp et *Toxocara* sp. ont été mis en évidence à Ramandils {3} (128 000. B.C; France; Lartigot-Campin & Mone, 2017). Sur ce site, des œufs appartenant *Ascaris* sp. ont été découverts dans des coprolithes de carnivores. Or les carnivores actuels ne sont pas infestés par ce taxon, spécifique des humains et/ou suinés. Les photographies disponibles n'ont pas une résolution assez bonne pour infirmer ou confirmer le diagnostique (Lartigot-Campin et *al.*, 2017, p.222). Si ce dernier est juste, il pourrait s'agir d'un pseudoparasitisme. C'est-à-dire que les œufs auraient simplement transité dans le système digestif des carnivores, suite à la consommation par ces derniers d'un spécimen contaminé d'*Homo neanderthalensis* ou de suiné. Les œufs d'*Ascaris* sp. ont été retrouvés dans trois des douze coprolithes de carnivore analysés. Les coprolithes n'étant surement pas contemporains, l'hypothèse d'un pseudoparasitisme implique donc que plusieurs carnivores aient consommés plusieurs hôtes contaminés, ce qui est peu probable. Cette occurrence n'est donc pas considérée comme valide.

À Arcy-sur-Cure {4} (30 000-25 000 B.C; France; Bouchet et *al.*, 1996), des Ascaridés ont été identifiés. Des larves de nématodes ont également été retrouvées en Italie centrale dans des coprolithes de hyène, datés de 1,5 millions d'années. S'agissant de larves, elles ne peuvent pas être identifiées et ce résultat n'apparaît pas sur la carte. Il s'agit de la plus vieille occurrence d'infestation en Europe pour un mammifère (Ferreira et *al.*, 1993).



1. Caune de l'Arago 500 000 B.C France, Jouy-Avantin et al., 1999 2. Menez-Dreugan 450 000 B.C France, Bouchet et al., 2003
3. Ramandils 120 000 B.C France, Lartigot-Campin & Mone, 2017 4. Arcy-sur-Cure 25 000 B.C France, Bouchet et al., 1996

Figure 111 : Carte des taxons retrouvés par site pour le Paléolithique (500 000-25 000 B.C)

3. Le Mésolithique

Quatre sites mésolithiques ont donné des résultats paléoparasitologiques sur le territoire européen : la Lède du Gulp {5} (7 800-7 500 B.C; France), Goldcliff {6} (5 600-5 200 B.C; Angleterre; Dark, 2004), Derragh {7} (5 420-4 490 B.C; Irlande; Perri et al., 2018) et Motala {8} (5 210-4 840 B.C; Suède; Bergman, 2018) (figure 113).

Pour le gisement de Goldcliff {6}, des réattributions taxinomiques ont été effectuées dans le cadre de ce travail à partir des photos publiées par Dark (2004). Suite à ce ré-examen, la présence de *Trichuris* sp. sur le site de Goldcliff {6} n'a pas été retenue. La morphologie de l'œuf semble correspondre à un Capillariidae. Ceci a également été mentionné par B. Dufour « *Les œufs observés dans cette étude sont attribués à *Trichuris* sp. mais les caractéristiques présentes sur les photographies correspondent à celles des taxons de GRCapillariinae* » (Dufour, 2015, p.159).

Les photographies ne montrant pas les détails de la coque, il est impossible de le rattacher à un genre et donc à un hôte en particulier.

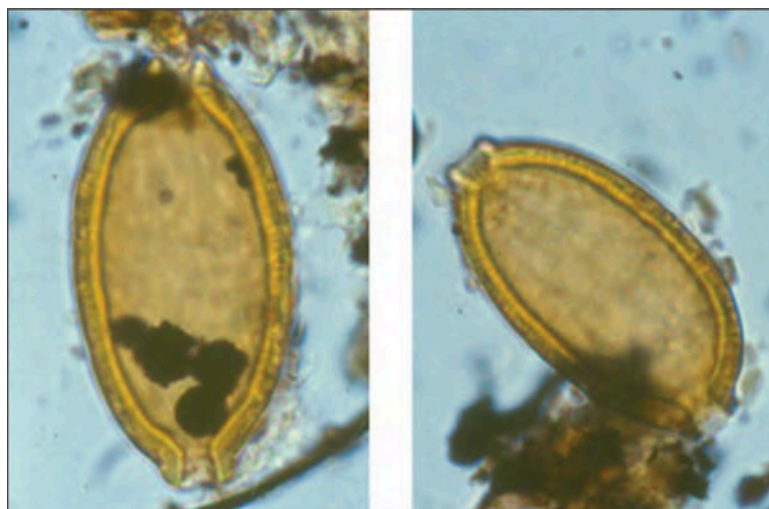


Figure 112 : œuf provenant du site de Goldcliff, identifié comme appartenant à *Trichuris* sp. par P. Dark (2004), et à la famille des Capillariidae dans le cadre de ce travail

Concernant le gisement de Derragh {7}, des œufs de trématodes ont été identifiés comme appartenant aux genres *Fasciola* sp. ou *Echinostoma* sp. par Perri et al. (2018). Les auteurs concluent toutefois que cette détermination est peu probable étant donné les espèces présentes au sein du spectre faunique de ce même site. Les photographies publiées ne présentent par ailleurs pas les caractères discriminants permettant d'assurer la présence d'œufs de *Fasciola* sp ou *Echinostoma* sp. Pour ce gisement {7} seul le genre *Diphyllobothrium* sp. a donc été considéré comme effectivement présent.

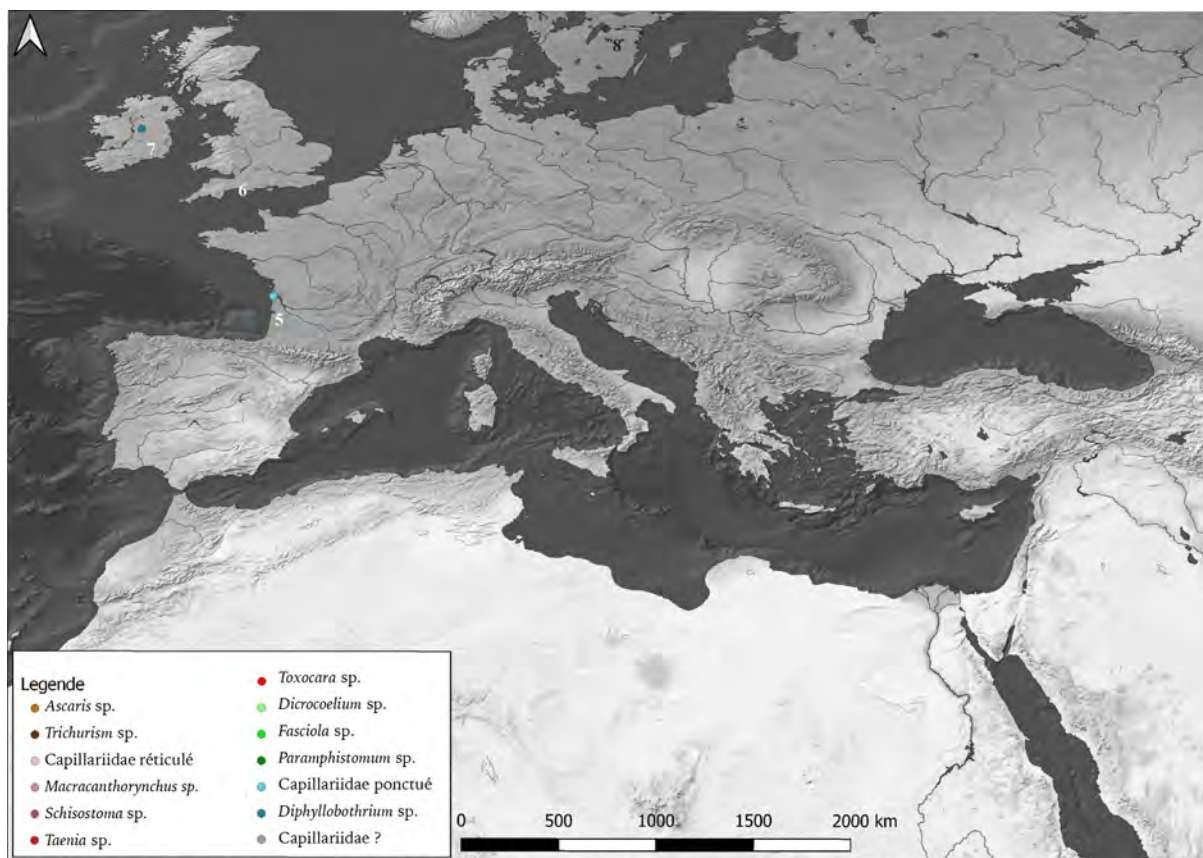
Le site de Motala {8}, a, selon Bergman (2018), livré deux œufs de *Trichuris trichiura*. De nombreux biais dans l'étude nous incitent cependant à mettre en doute ce diagnostic, et en particulier des biais méthodologiques: « *Tout le matériel utilisé pour l'analyse parasitaire a été sous-échantillonné à partir d'échantillons de sol plus grands que 1-2L* »²² (Bergman, 2018, p. 27). Des prélèvements d'une telle quantité favorisent les contaminations anciennes et actuelles. L'auteur de l'étude n'a par ailleurs pas prélevé lui-même les échantillons, n'a pas mis en place de protocole méthodologique à destination des responsables de la fouille, et l'échantillonnage a été effectué après la fermeture du site. De plus, il n'est pas précisé dans l'étude si les outils ont

²² « *All material used for parasite analysis was subsampled from larger soil samples of 1-2L.* »

été nettoyés avant le prélèvement, et comment ont été sélectionnés les sous-échantillons analysés. L'auteur indique que les prélèvements ont été effectués dans des sépultures, au niveau de la région pelvienne des défunts. Il se base sur le fait que les sédiments proviennent de la région pelvienne pour proposer son identification au niveau spécifique (*Trichuris trichiura*). Toutefois, pour la sépulture n°4, l'auteur illustre par un dessin l'emplacement exact où le prélèvement a été effectué, et il s'agit sur cette illustration d'une zone davantage située à mi-cuisses, assez éloignée de la région pelvienne. De plus, la sépulture a subi des bioturbations représentées par des cercles gris sur le dessin publié²³. Par ailleurs, Bergman indique « *La sépulture n°4 est donc la plus récente des sépultures primaires de l'ensemble du cimetière ; le site d'habitat et le cimetière semblent avoir été abandonnés peu après avoir été infectés par la trichocéphalose* » (Bergman, 2018, p.28). Mais que signifie « la plus récente des inhumations primaires » ? Y a-t-il pu avoir des utilisations secondaires des autres sépultures ? Ces points ne sont pas abordés dans la publication.

D'autre part, aucun taxon parasitaire n'a été retrouvé sur le site d'occupation contemporain. Pour qu'une helminthiase puisse causer le décès de son hôte, il est nécessaire que l'infestation soit massive. La découverte de seulement deux œufs de *Trichuris trichiura* ne va pas dans le sens d'une infestation massive. Aucune donnée ostéologique n'a par ailleurs été discutée, car les os étaient trop altérés. Pour valider l'hypothèse d'une infestation massive, des preuves d'anémie sur le squelette aurait dû être démontrées. Il faut également souligner que *Trichuris trichiura* est un parasite ancestral, que l'Homme partage notamment avec les grands singes (Yao et al., 2018), et que sa pathogénicité est relativement faible. Ce parasite a également été mentionné plus tôt à Kruger Cave (8 000-5 000 B.C) en Afrique du Sud (Evans, 1996,) ou encore à Lapa Pequena (6 000-5 000 B.C) au Brésil (Goncalves et al., 2003) où les occupations humaines ont perduré sur de longues périodes malgré la présence de *Trichuris trichiura*.

²³ « *Burial no. 4 is thus the youngest of the primary burials in the whole cemetery; the settlement site and cemetery seem to have been abandoned shortly after becoming infected with trichiuriasis* »



5. Lède du Gurg 7 800-7 500 B.C France 6. Goldcliff 5 600-5 200 B.C Angleterre, Dark, 2004 7. Derragh 5 420-4 490 B.C Irlande, Perri et al., 2018 8. Motala 5 210-4 840 B.C Suède, Bergman, 2018

Figure 113 : Carte des taxons retrouvés par site pour le Mésolithique (7 800-4 800 B.C)

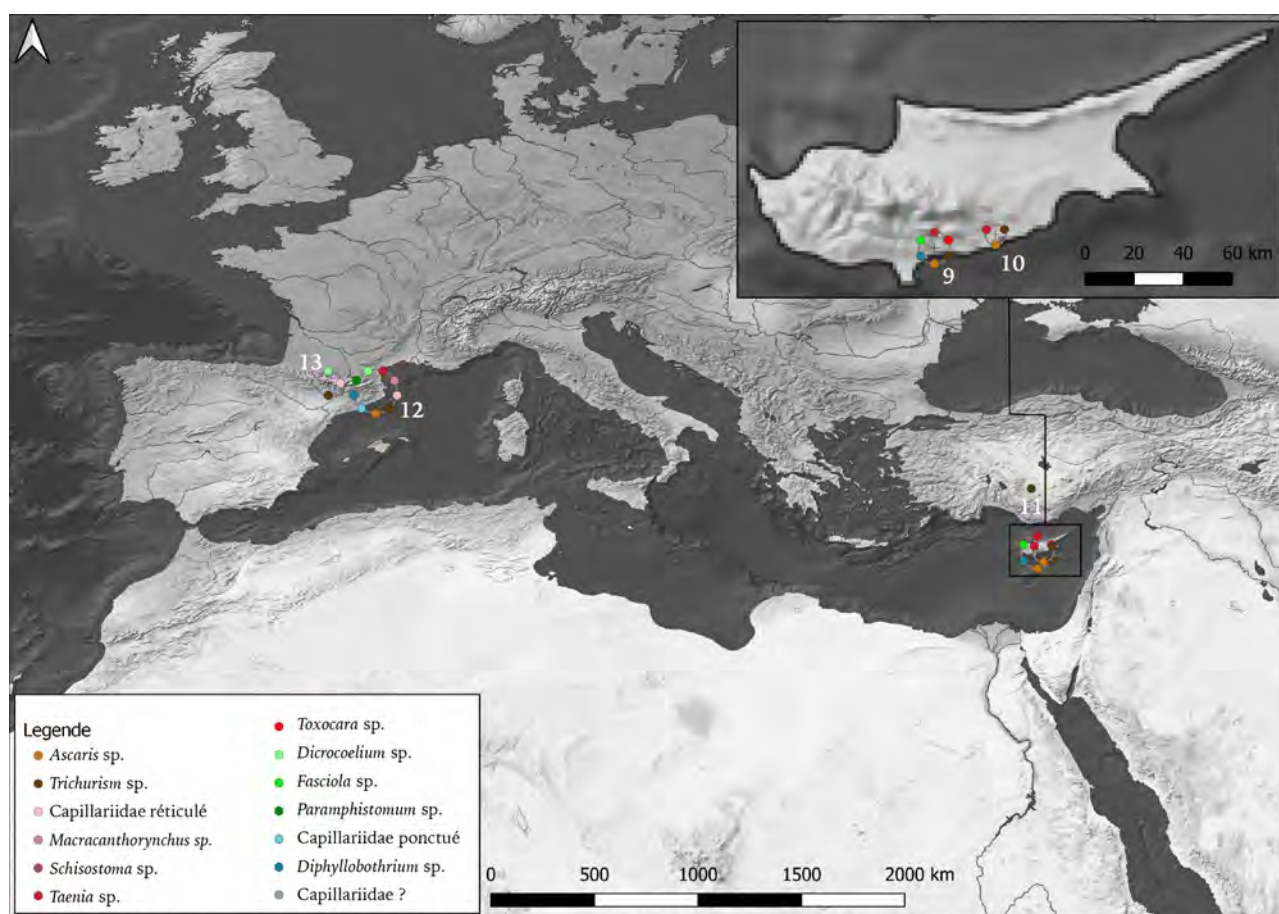
4. Le Néolithique ancien 7 600-4 800 B.C

Le Néolithique ancien a livré cinq gisements ayant donné des résultats paléoparasitologiques (figure 114). Les sites concernés proviennent tous de contextes méditerranéens. Il a été mis en évidence à Shillourokambos {9} (7 600-7 000 B.C; Chypre; Harter, 2003; Harter et al., 2005) plusieurs taxons: *Ascaris* sp., *Diphyllbothrium* sp., *Fasciola* sp., *Taenia* sp. et *Trichuris* sp. *Dicrocoelium* sp. a été retrouvé seulement dans les unités stratigraphiques d'occupation et non en contexte sépulcral. Ceci est cohérent, car pour être infestés, les êtres humains doivent consommer une fourmi qui est le second hôte intermédiaire. Il s'agit donc sûrement d'un parasite qui provient d'un animal domestique ruminant. Un œuf de *Toxocara* sp. a également été retrouvé dans une sépulture de chat.

L'analyse d'une sépulture individuelle à Khirokitia {10} (7 000-6 000 B.C; Chypre; Harter, 2003; Harter et al., 2005) a délivré trois parasitoses: *A. lumbricoides*, *Taenia* sp. et *T. trichiura*.

Deux coprolithes retrouvés à Çatalhöyük {11} (6 410-6 150 B.C; Turquie; Ledger et al., 2019), diagnostiqués comme humains, ont livré des *T. trichiura*. Deux gisements de la Péninsule Ibérique, provenant des courants de migration Impresso-Cardial, ont livré plusieurs parasitoses.

Le premier, La Draga {12} (5 400-5 020 B.C; Espagne; Maicher et al., 2017) a livrée des *Ascaris* sp., Capillariidae (ponctués et réticulés)., *Diphyllobothrium* sp., *Macracanthorhynchus* sp. *Paramphistomum* sp., *Taenia* sp. ou *Echinococcus* sp., *Trichuris* sp. La présence des espèces *Dicrocoelium dendriticum*., *Enterobius vermicularis*, *T. saginata* et *T. trichiura* a été mise en évidence grâce à la paléogénétique (Côté, 2015). Le second gisement, Els Trocs I {13} (5 315-4 830 B.C, Espagne) a fourni pour la première phase d'occupation correspondant au Néolithique ancien, des Capillariidae réticulés, *Dicrocoelium* sp. et *Trichuris* sp.



9. Shillourokambos 7 600-7 000 B.C Chypre, Harter, 2003; Harter et al., 2005 10. Khirokitia 7 000-6 000 B.C Chypre, Harter, 2003; Harter et al., 2005 11. Çatalhöyük 6 410-6150 B.C Turquie, Ledger et al., 2019 12. La Draga 5 400-5 020 B.C Espagne, Maicher et al., 2017 13. Els Trocs I 5 315-4 830 B.C Espagne

Figure 114 : Carte des taxons retrouvés par site pour le Néolithique ancien (7 600-4 800 B.C)

5. Le Néolithique moyen 4 800-3 700 B.C

Concernant le Néolithique moyen (4 800-3 700 B.C) sept gisements ont été positifs à une analyse paléoparasitologique (figure 115).

La seconde phase d'occupation d'Els Trocs (4 500-4 340 B.C) est enrichie de trois taxons par rapport à la période précédente : *Ascaris* sp., *Macracanthorynchus* sp., et *Paramphistomum* sp.

À Tell Zeidan {14} (4 500-4 000 B.C, Syrie, Anastasiou et *al.*, 2014) un œuf de *Schistosoma* sp a été retrouvé dans les sédiments d'une inhumation humaine.

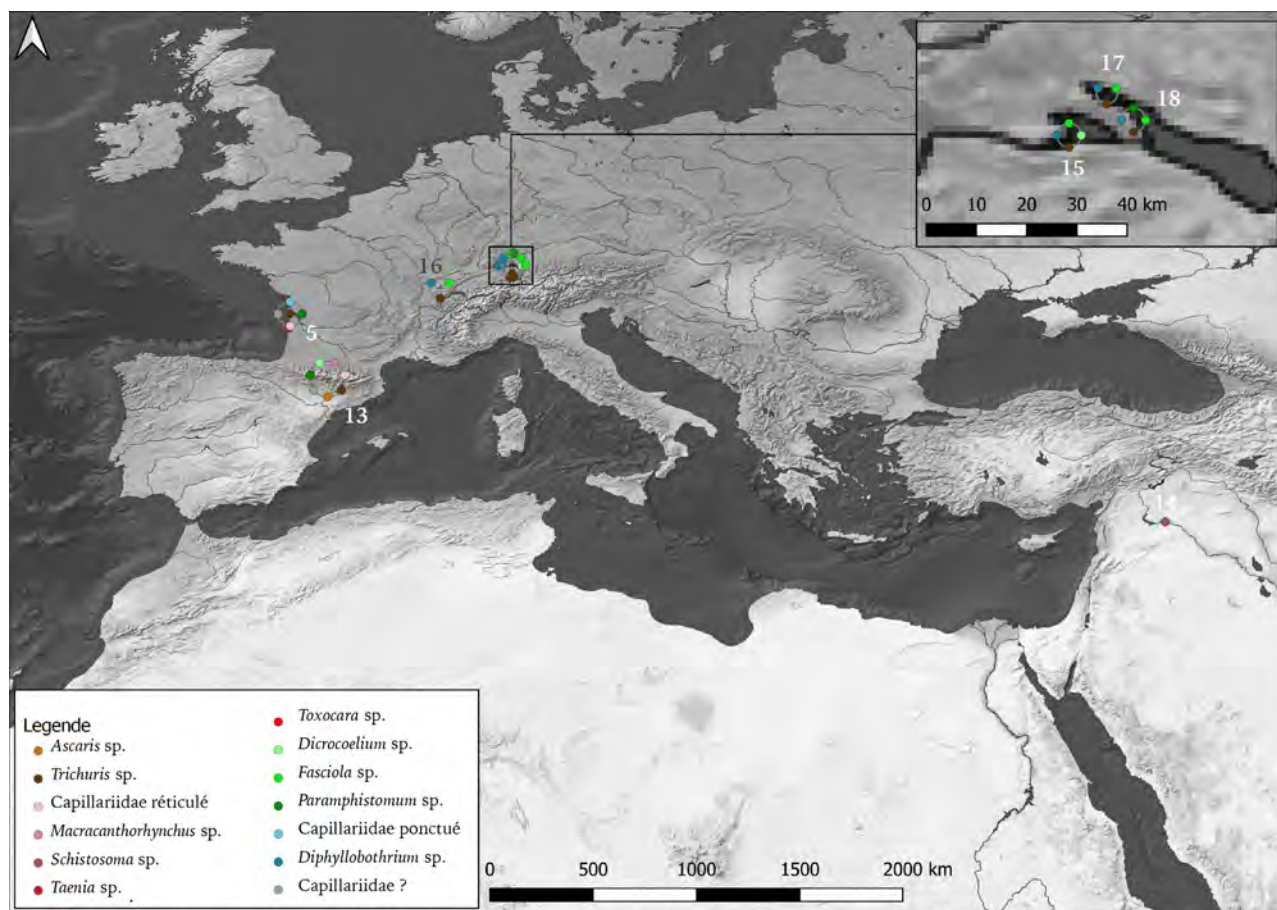
Les niveaux datés du Néolithique moyen de la Lède du Gurp {5} (4 300-4 100 B.C) ont livré trois taxons : Capillariidae (lisses et ponctués), *Paramphistomum* sp., et *Trichuris* sp.

Des œufs de *Dicrocoelium* sp. *Diphyllobothrium* sp., *Fasciola* sp. et *Trichuris* sp ont été retrouvés à Hornstaad-Horne I {15} (3 917-3 905 B.C, Allemagne, Le Bailly 2005, Le Bailly et *al.*, 2007).

Les niveaux d'occupations de deux sites bordant les rives du lac de CH.VIII-CL-MM.V. {16} ont été regroupés (Clairvaux VIII et Clairvaux la Motte-aux-Magnins niveau V) (3 800 B.C; France, Dommelier, 1996; Dommelier-Espejo, & Pétrequin, 2016). Ces unités stratigraphiques ont livré des œufs de *Diphyllobothrium* sp., *Fasciola* sp. et *Trichuris* sp. *Ascaris* sp., observé au cours de l'étude a été écarté, car l'œuf a été retrouvé dans une carotte sédimentaire effectuée en prélèvements à la tarière. La méthodologie de prélèvements employée ne tient pas compte des bioturbations possibles, qui ne sont que très peu visibles dans ce type de prélèvement. De plus l'étude mentionne la présence d'un œuf sur l'ensemble des échantillons.

Le site Sipplingen {17} (3 711-3 709 B.C; Allemagne; Le Bailly, 2005; Le Bailly et *al.*, 2007) a fourni des œufs de *Diphyllobothrium* sp., *Fasciola* sp., et *Trichuris* sp.

Enfin, des œufs de *Diphyllobothrium* sp., *Fasciola* sp., *Paramphistomum* sp., et de *Trichuris* sp. ont été retrouvés sur les gisements de Wallhausen-Ziegelhütte {18} (3 700 B.C; Allemagne; Le Bailly, 2005; Le Bailly, et *al.*, 2007).



13. Els Trocs II 4 500- 4 340 B.C Espagne **14.** Tell Zeidan 4 500 - 4 000 B.C Syrie, Anastasiou *et al.*, 2014 **5.** Lède du Gulp 4 300-4 100 B.C France **15.** Hornstaad-Hornle 3 917-3 905 B.C Allemagne, Le Bailly, 2005; Le Bailly *et al.*, 2007 **16.** CH.VIII-CL-MM.V 3 800 B.C France, Dommelier, 1996; Dommelier-Espejo, & Pétrequin, 2016 **17.** Sipplingen 3 711-3 709 B.C Allemagne, Le Bailly, 2005; Le Bailly *et al.*, 2007 **18.** Wallhausen-Ziegelhütte 3 700 B.C Allemagne, Le Bailly, 2005; Le Bailly, *et al.*, 2007

Figure 115 : Carte des taxons retrouvés par site pour le Néolithique moyen (4 800-3 700 B.C)

6. La fin du Néolithique 3 700-2 200 B.C

Pour la fin du Néolithique (3 700-2 200 B.C) 21 entrées ont été enregistrées (figure 116).

La dernière phase d'occupation d'Els Trocs a été intégrée à la fin du Néolithique. Cette phase d'occupation s'étend sur près d'un millénaire, même si les premières datations de la couche font état d'un début d'occupation à 3 950 B.C, la plus grande partie de l'occupation du site se situe à la fin du Néolithique. Le cortège parasitaire s'est enrichi de *Fasciola* sp. par rapport aux périodes précédentes.

De même, le gisement d'Hierakonpolis {19} (3 900-3 300 B.C, Égypte, Nezamabadi, 2014) a été intégré à la fin du Néolithique. Il a livré des oocystes d'*Eimeria* sp., des œufs de *Fasciola* sp., d'*Hymenolepis* sp., de *Paramphistomum* sp., de Taeniid, et de *Trichuris* sp. Pour la dernière phase

du Néolithique de la Lède du Gurp 3 650-3 400 B.C ont été diagnostiqués des œufs de Capillariidae réticulé, *Paramphistomum* sp. et *Trichuris trichiura*.

D'après P. Mitchell (2015) des œufs de *Fasciola* sp., d'*Opisthorchis* sp. et de *Trichuris* sp. ont été retrouvés sur le gisement de Swifterbant {20} (3 400-3 200 B.C, Pays-Bas, Mitchell, 2015 citant Roever-Bonnet et al., 1979).

À Arbon-Bleiche III {21} (3 384-3 370 B.C, Allemagne, Dommelier, 1996; Le Bailly, 2005) les taxons Capillariidae (ponctué et réticulé), *Dicrocoelium* sp., *Dioctophyma* sp., *Diphyllobothrium* sp., *Fasciola* sp., *Taenia* sp., *Trichuris* sp ont été mis au jour. Concernant *Ascaris* sp., il a été observé par S. Dommelier dans un coprolithe (n=1/17), mais jamais dans les échantillons (n=6) de sédiments analysés (Dommelier, 1996). Au contraire M. Le Bailly n'en a retrouvé aucun, que ce soit dans la vingtaine de coprolithes qu'il a analysé ou dans les sédiments (n=21) (Le Bailly, 2005).

Sur le site de Sippligen {17}, la phase d'occupation 3 317-3 306 B.C a fourni des œufs de *Dicrocoelium* sp., *Diphyllobothrium* sp., *Fasciola* sp., *Taenia* sp., *Trichuris* sp. (Le Bailly, 2005; Le Bailly, et al., 2007).

Le site de Torwiesen II {22} (3 283-3 281 B.C, Allemagne, Le Bailly, 2005; Le Bailly, et al., 2007) a livré des œufs de Capillariidae (ponctués et réticulés), *Diphyllobothrium* sp., *Fasciola* sp., *Taenia* sp., *Trichuris* sp. (Le Bailly, 2005; Le Bailly, et al., 2007).

La phase d'occupation de Wallhausen-Ziegelhütte {18} datée à 3 300-2 900 B.C a révélé la présence d'œufs de Capillariidae ponctués, *Diphyllobothrium* sp., *Fasciola* sp., *Paramphistomum* sp., *Taenia* sp., *Trichuris* sp. (Le Bailly, 2005; Le Bailly, et al., 2007).

Concernant le site d'Alvastra pile Dwelling {23} (3 300-2 700 B.C, Suède, Bergman, 2018) l'attribution à *Fasciola hepatica* semble discutable. La paroi de l'œuf apparaît granuleuse et épaisse alors que *F. hepatica* est lisse et fine. Il apparaît sur la photo que l'opercule est crénelé alors que c'est l'une des caractéristiques de *Paramphistomum* sp. Enfin, il est possible d'apercevoir un mucron à l'opposé de l'opercule, qui est un caractère supplémentaire en faveur d'une attribution à *Paramphistomum* sp. De plus avec une seule occurrence dans les conditions de prélèvements effectués, la découverte de ce taxon ne peut être pleinement affirmée.

La découverte de la momie d'Ötzi {24} (3 200 B.C, Italie, Aspöck et al., 1996, 2000) a révélé la présence de *Trichuris trichiura*.

Le gisement de Zurich Opéra {25} (3 176-3 153 B.C, Suisse, Hoffmann, 2012; Maicher et al., 2019) a livré des œufs d'*Ascaris* sp., Capillariidae (ponctués et réticulés), *Dicrocoelium* sp,

Diphyllobothrium sp., *Fasciola* sp., *Paramphistomum* sp., *Taenia* sp., *Trichuris* sp. La phase d'occupation de Wallhausen-Ziegelhütte (3 100-2 900 B.C) a permis de mettre au jour les taxons suivants : Capillariidae ponctués, *Diphyllobothrium* sp., *Fasciola* sp., *Paramphistomum* sp., *Trichuris* sp.

Les sites de Chalain et de Clairvaux ont été regroupés sous l'entité Chalain-Clairvaux {26} dont les sites et les phases d'occupations ont été regroupés comme suit: {Chalain 3 niveaux VI VIII (3 160-3 100 B.C); Chalain 19 niveaux O-K-H et coupe stratigraphique (3 200-2 900 B.C); Chalain 4 (3 040-3 000 B.C); Clairvaux la Motte aux Magnins ABC}. *Ascaris* sp. a été enregistré sur une seule coupe stratigraphique, Chalain 19, et sa présence n'a donc pas été retenue. En effet, selon la méthodologie employée à l'époque et pratiquée à Reims, 20 lames avaient été lues par échantillon. La découverte de cet œuf est donc isolée puisque *Ascaris* sp. a été identifié dans une seule lame sur 460 (23 échantillons). Cette occurrence n'est donc pas validée.

Des analyses ont été réalisées sur deux momies conservées en musée et provenant de Gebelein {27} (Égypte). Celles-ci ont révélé la présence du genre *Schistosoma* sp. dans une momie datée de 3 150 B.C (Deeder, et al., 1990), et celle du genre *Plasmodium* sp. dans la seconde momie datée vers 2 750-2 580 B.C (Bianucci et al., 2008).

Les niveaux funéraires de Chantebrault VII {28} (3 000 B.C, France, Ard et al., 2017) ont fourni deux œufs de Capillariidae.

À Seekirch-Stockwiesen {29} (3 000-2 900 B.C; Allemagne Le Bailly, 2005; Le Bailly, et al., 2007) les taxons Capillariidae, *Dicrocoelium* sp., *Diphyllobothrium* sp., *Fasciola* sp., *Paramphistomum* sp., *Trichuris* sp. ont été retrouvés.

Dans les niveaux d'occupations d'Olzreute {30} (2 987 B.C; Allemagne, Hoffmann, 2012) les genres *Diphyllobothrium* sp., *Fasciola* sp., *Paramphistomum* sp., *Trichuris* sp. ont été identifiés.

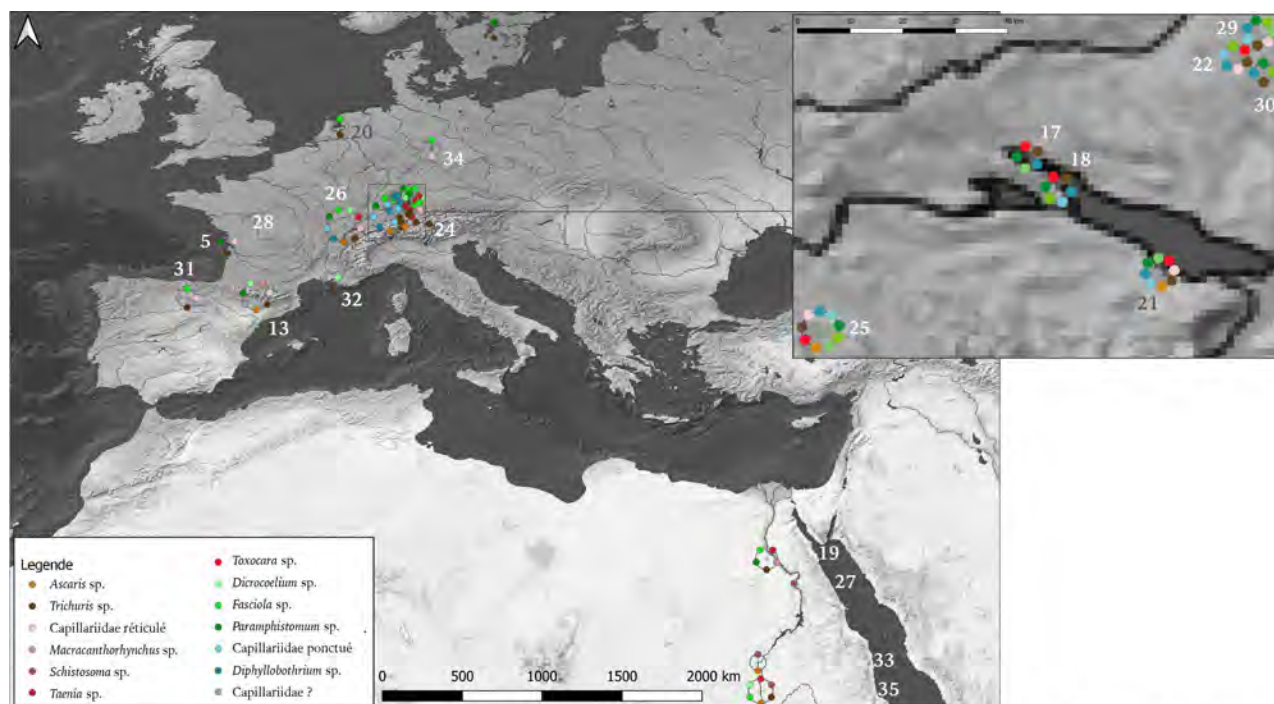
Différents niveaux d'occupation d'El Portalón {31} (3 000-2 500 B.C; Espagne) ont livré des occurrences de Capillariidae réticulés, *Fasciola* sp. et *Trichuris* sp.

Le site de Ponteau-gare {32} (2 900-2 600 B.C; France; Margarit et al., 2011) a mis en évidence des œufs de Capillariidae; *Dicrocoelium* sp. et *Trichuris* sp.

L'île de Saï {33} (2 700 B.C; Soudan; Harter, 2003) a livré des œufs de *A. lumbriocoides*., *Dicrocoelium* sp., *Fasciola* sp., *Schistosoma* sp., *Taenia* sp., et *Trichuris trichiura*.

Des prélèvements effectués sur des squelettes à Saale-Unstrut Valley {34} (2 500 B.C; Allemagne; Dittmar & Teegen, 2003) ont permis de mettre en évidence la présence d'œufs de Capillariidae réticulé et de *F. hepatica*.

Le site de Kerma {35} (2 700 B.C; Soudan; Harter, 2003), dans sa phase ancienne, a livré des œufs d'*A. lumbricoides*, *Enterobius vermicularis* et *Schistosoma* sp.

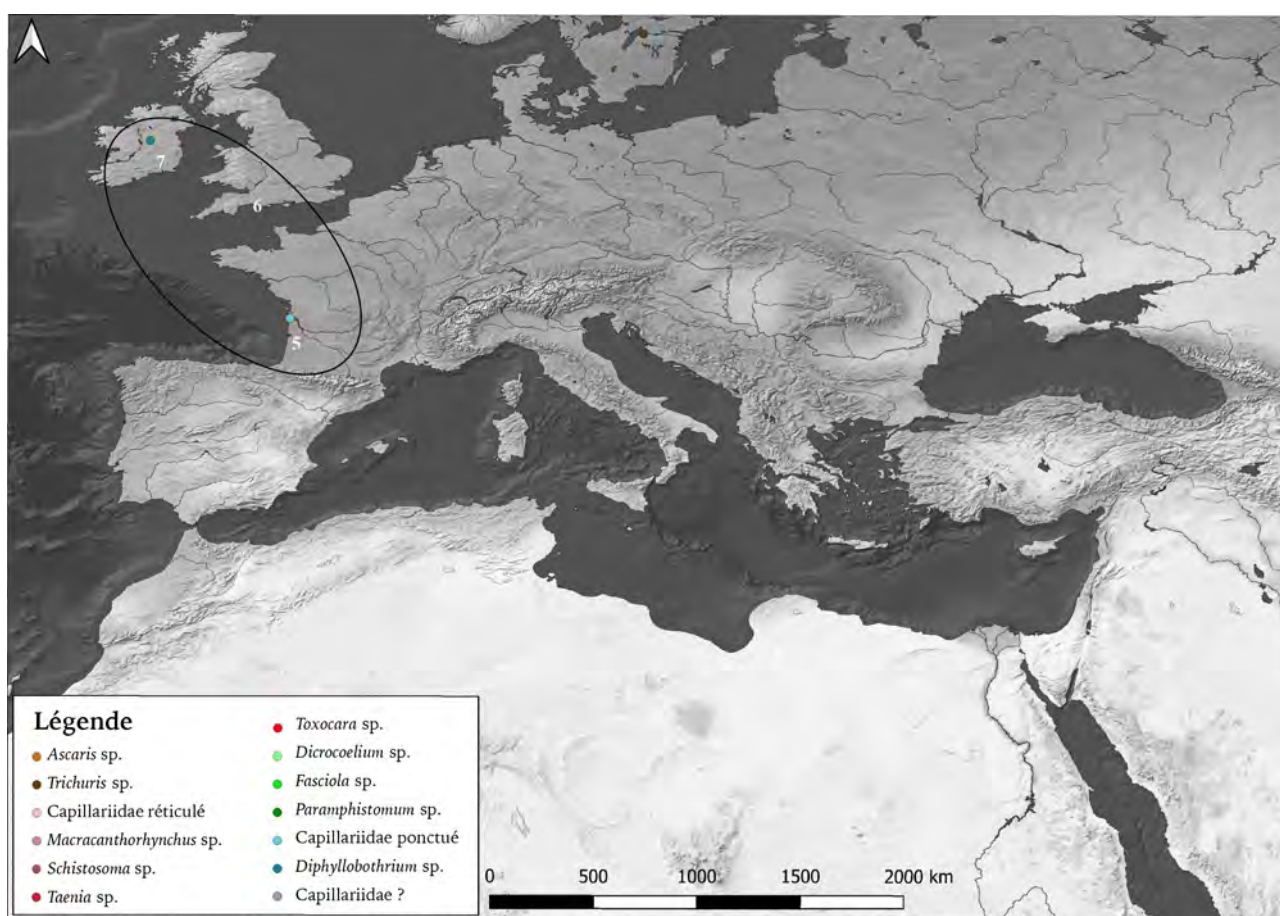


13. Els Trocs III 3 950-2910 B.C Espagne 19. Hierakonpolis 3 900-3 300 B.C Egypte, Nezamabadi, 2014 5. Lède du Gurp 3 650-3 400 B.C France 20. Swifterbant 3 400-3 200 B.C Pays Bas Mitchell, 2015 citant Roever-Bonnet et al., 1979 21. Arbon-Bleiche III 3 384-3 370 B.C Allemagne, Dommelier, 1996; Le Bailly, 2005 17. Sipplingen 3 317-3 306 B.C Allemagne Le Bailly, 2005; Le Bailly et al., 2007 22. Torwiesen II 3 283-3 281 B.C Allemagne, Le Bailly, 2005; Le Bailly et al., 2007 18. Wallhausen-Ziegelhütte 3 300-2 900 B.C Allemagne, Le Bailly, 2005; Le Bailly, et al., 2007 23. Alvastra pile dwelling 3 300-2 700 B.C Suède Bergman, 2018 24. Ötzi 3 200 B.C Italie, Aspöck et al., 1996, 2000 25. Zurich-Opéra 3 176-3 153 B.C Suisse, Hoffmann, 2012; Maicher et al., 2019 26. Chalain-Clairvaux 3 200-2 900 B.C France, Dommelier, 1996; Dommelier-Espejo, & Pétrequin, 2016 27. Gebelein 3 150 & 2 750-2 580 B.C Egypte, Deeder, et al., 1990; Bianucci et al., 2008 28. Chantebrault VII 3 000 B.C France 29. Seekirch-Stockwiesen 3 000-2 900 B.C Allemagne, Le Bailly, 2005; Le Bailly, et al., 2007 30. Ozreute 2 987 B.C Allemagne, Hoffmann, 2012 31. El Portalon 3 000-2 500 B.C Espagne 32. Ponteau-gare 2 900-2 600 B.C France, Margarit et al., 2011 33. Ile de Sai 2 700 B.C Soudan, Harter, 2003 34. Saale-Unstrut Valley 2 500 B.C Allemagne, Dittmar & Teegen, 2003 35. Kerma 2 400-1 750 B.C Soudan, Harter, 2003

Figure 116 : Carte des taxons retrouvés par site pour la fin du Néolithique (3 700-2 200 B.C)

II. Interprétation des données paléoparasitologiques

Les analyses paléoparasitologiques publiées pour le Mésolithique ne sont pas toutes fiables. L'étude du site de Motala {8} ne peut pas être validée quant à la présence de *Trichuris trichiura* étant donné les conditions d'analyse et les résultats enregistrés. Sur l'ensemble des échantillons analysés, un seul était positif, et seulement deux œufs y ont été retrouvés, dans des conditions de prélèvements par ailleurs discutables. Sur la façade Atlantique, trois gisements ont livré des taxons attestant la présence de faune poïkilotherme (figure 117, Capillariidae et *Diphyllobotrium* sp). Les Capillariidae retrouvés à la Lède du Gurp {5} et à Goldcliff {6} témoignent aussi de la présence de cette faune. Les œufs de *Diphyllobotrium* sp. retrouvés à Derragh {7} attestent la consommation de poissons par des mammifères piscivores ou omnivores. La présence d'œufs dans les sédiments du niveau d'occupation mésolithique peut donc être mise en parallèle avec la consommation de



5. Lède du Gurp 7 800-7 500 B.C France 6. Goldcliff 5 600-5 200 B.C Angleterre, Dark, 2004 7. Derragh 5 420-4 490 B.C Irlande, Perri et al., 2018 8. Motala 5 210-4 840 B.C Suède, Bergman, 2018

Figure 117 : Carte des parasites retrouvés en contexte mésolithique (7 800-4 840 B.C)

denrées aquatiques par les populations humaines (Perri *et al.*, 2018). L'helminthofaune retrouvée au Mésolithique est finalement restreinte à la seule présence de taxons parasitant des animaux poïkilothermes et/ou consommés par les populations humaines (figure 117).

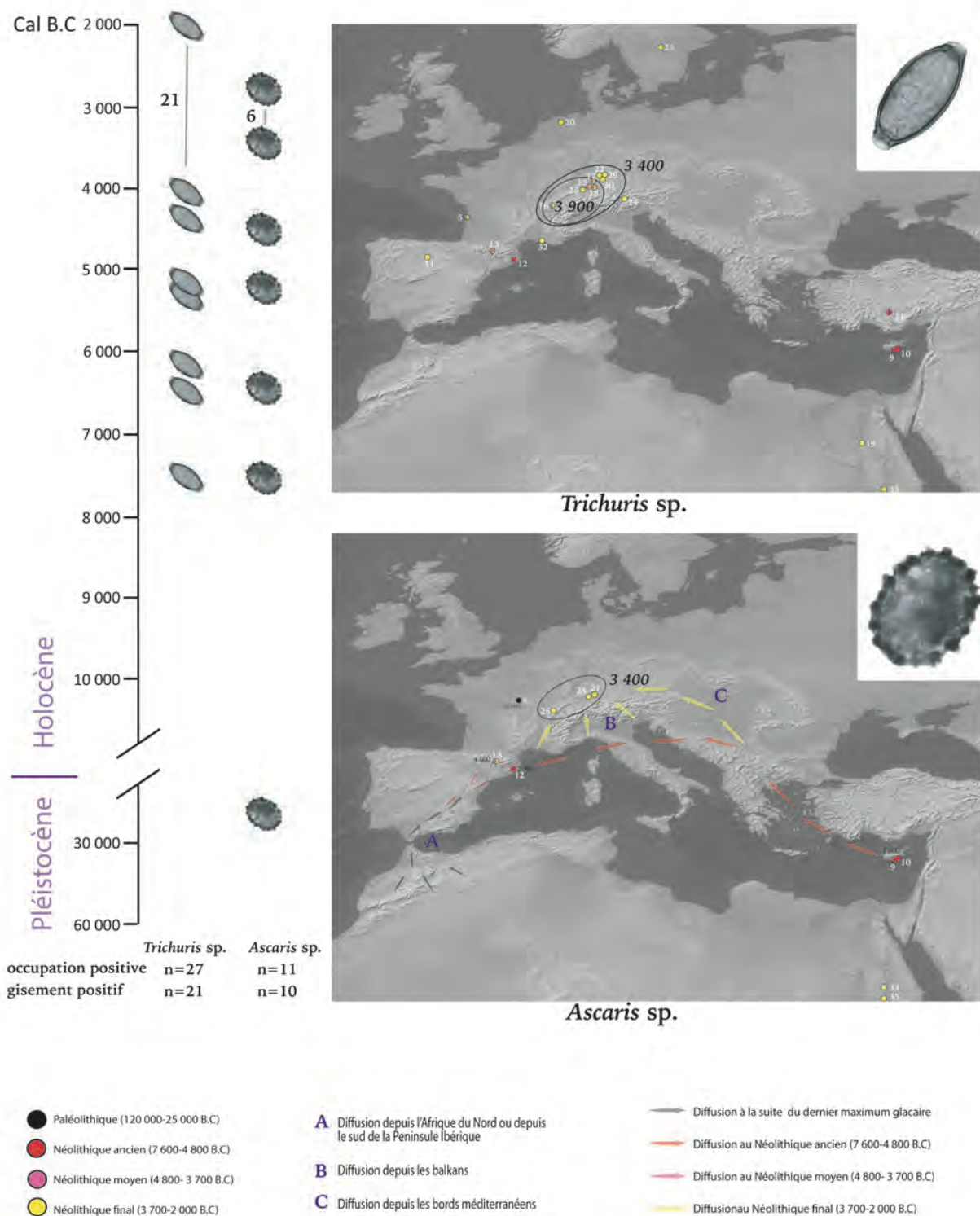
Concernant le début du Néolithique, l'analyse paléoparasitologique était positive pour cinq sites. Le nombre de gisements positifs par rapport au Mésolithique est sensiblement identique pour une période chronologique analogue. Les gisements ayant mis en évidence des résultats se situent tous sur le pourtour méditerranéen. La diversité parasitaire retrouvée par site est bien supérieure à celle du Mésolithique, à l'exception de Çatalhöyük {11}. Pour La Draga, {12} par exemple, plus de dix taxons ont été retrouvés. Grâce aux analyses ADN effectuées sur les sédiments, trois agents d'infestations humaines (*Enterobius vermicularis*, *Taenia saginata*, et *Trichuris trichiura*) ont été identifiés (Maicher *et al.* 2017). *Trichuris* sp., allant jusqu'à l'espèce *T. trichiura* (Shillourokambos, Khirokitia, Çatalhöyük et La Draga) a été observé sur l'ensemble des sites. Seul le gisement d'Els Trocs I {13} n'a pas donné lieu à une caractérisation d'espèce car les œufs ont été retrouvés dans des couches d'occupation. Cependant, la taille des œufs pouvait correspondre à *T. trichiura*. *Ascaris* sp., a été identifié dans trois des cinq gisements de la période. La présence de ces deux helminthes (*Ascaris* sp., *Trichuris* sp.) est révélatrice du péril fécal, indiquant que les populations humaines présentaient un risque de contracter des maladies infectieuses ou parasitaires en raison de mauvaises conditions sanitaires globales. L'apparition du système agropastoral aurait eu pour conséquence l'introduction, dans un même espace, d'helminthes, agents notamment de zoonoses (botriocéphalose, capillariose, ciclocoeliose, téniasis). Les gisements de La Draga et d'Els Trocs sont proches géographiquement et chronologiquement. Pourtant, pour cette phase du Néolithique, la diversité parasitaire d'Els Trocs I est plus faible. Ceci pourrait s'expliquer par le caractère saisonnier de l'occupation de la grotte en comparaison de La Draga, caractérisée comme une occupation permanente (Palomo *et al.*, 2014). Par ailleurs, Els Trocs étant situé en montagne, à 1 500 m d'altitude, son biotope est moins favorable à l'accomplissement des cycles de certains parasites.

Dans les gisements appartenant au Néolithique ancien, que ce soit dans les Balkans ou dans le couloir de migration danubien (LBK), aucun taxon parasitaire n'a été, à ce jour, mis en évidence.

Six gisements européens ont été positifs pour la période 4 800-3 700 B.C. Les sites issus de la néolithisation danubienne, négatifs jusqu'à présent, ont livré plusieurs taxons d'helminthes. Sur l'ensemble des sites ont été retrouvés des œufs de *Trichuris* sp., dont les dimensions observées sur les photographies publiées correspondent aux espèces *T. suis* et *T. trichiura*. Les gisements du Néolithique ancien ont permis d'attester que la plupart (4/5) des sites étaient positifs pour *T. trichiura*. Il est possible de supposer qu'au moins une partie, si ce n'est la majorité des œufs découverts dans les horizons de la période 4 800-3 700 B.C, ait pu également appartenir à cette espèce strictement inféodée à l'Homme. Pour cette période *Ascaris* sp., *Macracanthorhynchus* sp., et *Paramphistomum* sp. s'ajoutent à l'éventail des espèces vermineuses durant la seconde phase d'occupation d'Els Trocs. L'apparition de ces taxons, en décalage par rapport aux premières occupations, laisse supposer que certains parasites ont eu plus de difficultés à s'implanter sur certains territoires. *Macracanthorhynchus* sp. a été introduit dans un second temps sur le site alors qu'il a déjà été observé au Néolithique ancien à La Draga. Dans nos contextes cette parasitose affecte principalement les suinés, dont des restes fauniques ont été mis au jour dans les différentes phases d'occupations (Rojo-Guerra et al., 2013 ; 2014). L'accomplissement du cycle *Macracanthorhynchus* sp. nécessite le passage par un hôte intermédiaire, un coléoptère. Les coléoptères coprophages et ceux de la famille des Scarabidae sont les hôtes intermédiaires de prédilection (Acha & Szyfres, 2001). Une partie de l'entomofaune présente aujourd'hui en Europe résulte de l'anthropisation des territoires (Moret, 1998). L'analyse des insectes synanthropes a mis en évidence l'introduction de certains insectes en Europe allant de pair avec le processus de néolithisation (Panagiotakopulu & Buckand 2017). Les insectes synanthropes sont le résultat du mode de vie néolithique: agriculture, élevage, stockage. Els Trocs étant un habitat saisonnier, l'impact de l'anthropisation y était certainement plus limité. *Macracanthorhynchus* sp. comme la plupart des autres taxons n'a pas été mis en évidence avant l'arrivée des populations néolithiques. Il est impossible d'affirmer en l'état des connaissances que ce taxon n'était pas présent dans les populations endémiques de suinés dès le Mésolithique, mais, jusqu'ici, aucun reste parasitaire n'a été retrouvé. On peut donc supposer que l'arrivée de ce taxon à partir de la deuxième période d'occupation du site ait été le résultat du déplacement des hôtes intermédiaires dans un second temps.

La fin du Néolithique (3 700-2 000 B.C) est la période où le nombre d'analyses positives est le plus important. Elle a livré plus de sites positifs que toutes les autres périodes confondues. Les taxons mis en évidence pour l'Europe sont similaires à ceux de la période précédente avec toujours une diversité parasitaire importante. Les gisements continentaux, particulièrement les gisements lacustres ou de tourbières dans la région circum-alpine, sont largement représentés. Les taxons rattachés aux ruminants comme *Dicrocoelium* sp., *Fasciola* sp., et *Paramphistomum* sp. ont été retrouvés dans l'ensemble des sites d'occupation. Cela démontre, comme pour la période précédente, que les animaux étaient également touchés par le parasitisme. Les gisements de la région circum-alpine ont tous livré des œufs de *Diphyllbothrium* sp. en très grande quantité, avec parfois plus de 1 000 œufs observés par échantillons (Dommelier Espejo, 2001). Les populations vivant dans ces contextes ont sûrement plus souffert de la bothriocéphalose que les populations occupant des territoires plus méridionaux (Maicher et al., 2019). *Trichuris* sp. est toujours le taxon dominant dans les assemblages de la faune helminthique. *Ascaris* sp., est retrouvé sur la région circum-alpine à partir de cette période.

Au cours du Néolithique, des décalages chronologiques dans l'apparition de *Ascaris* sp. et *Trichuris* sp. ont été observés (figure 118), alors que l'épidémiologie actuelle de ces deux géohelminthiases majeures est similaire. Leur morbidité a été estimée à 1,472 milliard d'individus pour *Ascaris lumbricoides* et 1,050 milliard pour *T. trichiura* (Bush et al., 2001). Ces deux taxons sont cosmopolites et ont des cycles directs avec une phase d'embryonnement en milieu extérieur. Liés au péril fécal, ils se rencontrent principalement dans les régions tropicales et subtropicales où l'hygiène est déficiente. En conditions environnementales optimales, entre 25°C et 30°C, les œufs deviennent infestants entre deux et quatre semaines (Crompton 1989 ; Dutoit, 2005). Les adultes de *Trichuris* sp., ont une durée de vie de 6 à 8 ans et ceux d'*Ascaris* sp. d'environ 2 ans (Dold & Holland, 2014). *Trichuris* sp. a été retrouvé dans la majorité des gisements, alors qu'*Ascaris* sp. est moins présent. Dès les débuts du Néolithique, *Ascaris* sp. est présent sur la majorité des sites du pourtour méditerranéen. Au Néolithique moyen il est seulement présent à Els Trocs alors qu'il est absent des gisements issus du courant de migration danubienne. À partir de 3 400 B.C, il est présent dans la région circum-alpine. Cette sous-représentation, et ces décalages chronogéographiques ne peuvent être imputables à une dégradation en contexte archéologique. La présence des œufs de cette espèce a déjà été mentionnée au Paléolithique, et ils sont particulièrement résistants aux altérations taphonomiques grâce à leurs membranes de protection (Wharton, 1980 ; Bouchet, 1997).



4. Arcy-sur-Cure 25 000 B.C France, Bouchet et al., 1996 5. Lède du Gurd 3 650-3 400 B.C 9. Shillourokambos 7 600-7 000 B.C Chypre, Harter, 2003; Harter et al., 2005 10. Khirokitia 7 000-6 000 B.C Chypre, Harter, 2003; Harter et al., 2005 11. Catalhöyük 6 410-6150 B.C Turquie, Ledger et al., 2019 12. La Draga 5 400-5 020 B.C Espagne, Maicher et al., 2017 13. Els Trocs I & II 5315-4830 & 4 500-4 340 B.C Espagne 15. Hornstaad-Hornle 3 917-3 905 B.C Allemagne, Le Bailly, 2005; Le Bailly et al., 2007 16. CH.VIII-CL-MM.V 3 800 B.C France, Dommelier, 1996; Dommelier-Espejo, & Pétrequin, 2016 17. Sipplingen 3 711 -3 709 B.C Allemagne, Le Bailly, 2005; Le Bailly et al., 2007 18. Wallhausen-Ziegelhütte 3 700 B.C Allemagne, Le Bailly, 2005; Le Bailly et al., 2007 19. Hierakonpolis 3 900-3 300 B.C Egypte, Nezamabadi, 2014 France 20. Swifterbant 3 400-3 200 B.C Pays Bas Mitchell, 2015 citant Roever-Bonnet et al., 1979 21. Arbon-Bleiche III 3 384-3 370 B.C Allemagne, Dommelier, 1996; Le Bailly, 2005 22. Torwiesen II 3 283-3 281 B.C Allemagne, Le Bailly, 2005; Le Bailly et al., 2007 23. Alvastra pile dwelling 3 300-2 700 B.C Suède Bergman, 2018 24. Otzi 3 200 B.C Italie, Aspöck et al., 1996, 2000 25. Zurich-Opéra 3 176-3 153 B.C Suisse, Hoffmann, 2012; Maicher et al., 2019 26. Chalain-Clairvaux 3 200-2 900 B.C France, Dommelier, 1996; Dommelier-Espejo, & Pétrequin, 2016 29. Seekirch-Stockwiesen 3 000-2 900 B.C Allemagne, Le Bailly, 2005; Le Bailly et al., 2007 30. Ozreute 2 987 B.C Allemagne, Hoffmann, 2012 31. El Portalon 3 000-2 500 B.C Espagne 32. Ponteau-gare 2 900-2 600 B.C France, Margarit et al., 2011 33. Ile de Sai 2 700 B.C Soudan, Harter, 2003 35. Kerma 2 400-1 750 B.C Soudan, Harter, 2003

Figure 118 : carte de repartions chrono-géographique des genres *Trichuris sp.* et *Ascaris sp.*, et courant de migration possible pour *Ascaris sp.*

Le genre *Ascaris* sp. comprend deux espèces, *A. suis* parasitant les suinés et *A. lumbricoides*, parasitant les humains. Le genre *Trichuris* sp. compte plus de soixante espèces (Anderson, 2000). La présence antérieure de *Trichuris* sp., par rapport à *Ascaris* sp., dans les différents contextes et dans les territoires septentrionaux aurait pu être le résultat de l'infestation par le genre *Trichuris* sp. des mammifères présents sur les sites d'occupations, et non le résultat d'infestations humaines ou de suinés. Les données bibliographiques mettent en évidence des largeurs inférieures à 30 µm correspondant aux espèces *T. suis* (suinés) *T. trichiura* (humain). De plus, pour le début du Néolithique les œufs de *Trichuris* sp. déterminés comme *T. trichiura* ont été mis en évidence dans quatre gisements sur cinq. Les œufs retrouvés en contexte archéologique, que ce soit pour *Ascaris* sp. ou *Trichuris* sp., peuvent être rattachés à l'humain et aux suinés. Dans nos contextes, une différence de spectre d'hôtes, plus importante pour *Trichuris* sp. que pour *Ascaris* sp., n'est donc vraisemblablement pas la cause de cette répartition plus précoce et plus importante de *Trichuris* sp.

À ce jour, aucune occurrence n'a été enregistrée en Afrique du Nord. La migration d'*Ascaris* sp. par le détroit de Gibraltar depuis le continent africain apparaît donc peu probable en l'état actuelle des connaissances, même si elle ne peut pas être exclue. La présence d'*Ascaris* sp. sur les sites du nord de l'Espagne pourrait également s'expliquer par des migrations de populations de suinés porteuses de ce parasite. Ces dernières, après avoir trouvé refuge dans le sud de la péninsule ibérique suite à la dernière glaciation (Scandura et al., 2008), aurait alors diffusé de nouveau le parasite en repeuplant les zones plus au nord de l'Europe à la faveur du réchauffement climatique de l'Holocène. Cette hypothèse suppose donc que les populations de suinés endémiques étaient porteuses du parasite. Les résultats paléoparasitologique d'Els Trocs ont mis en évidence l'absence de ce taxon dans les premiers niveaux d'occupation de la grotte alors que nombreux des restes de suinés ont été mise au jour. Sans exclure cette possibilité comme pour son arrivée par le Détroit de Gibraltar en l'état des connaissances, cette hypothèse apparaît également peu probable (figure 118, hypothèse A).

Ascaris lumbricoides est plus sensible que *Trichuris trichiura* aux anthelminthiques naturels comme les aulx, les armoises, les Chénopodes, ou encore les tannins (Ferreira, 2014). L'utilisation de plantes médicinales à vertu anthelminthique pourrait donc expliquer la prédominance de *Trichuris trichiura* par rapport à *Ascaris lumbricoides* (Dommelier-Espejo, 2001). Une différence

d'alimentation ou des connaissances pharmaceutiques auraient donc pu restreindre l'expansion de ce parasite, au moins jusqu'à 3 400 B.C.

Des différences de biosphère, et notamment les conditions climatiques, avec une luminosité et des températures plus faibles pour les régions continentales et septentrionales enregistrées dès le début de l'Holocène par rapport aux régions méditerranéennes (Davis et *al.*, 2003 ; Mauri et *al.*, 2015), auraient également pu retarder son arrivée.

Toutefois, l'épidémiologie des géohelminthiases est complexe et les interactions des facteurs en cause nombreuses, allant des variations environnementales à l'évolution des génomes de l'hôte et du parasite. En conséquence, malgré les hypothèses formulées, en l'état des connaissances, il reste impossible de conclure définitivement sur les causes ayant défavorisé l'implantation d'*Ascaris* sp. par rapport à *Trichuris* sp dans un premier temps. Mais la densité et la sédentarité d'une population conditionnant directement les transmissions parasitaires, quels que soient les facteurs qui ont défavorisé dans un premier temps l'implantation d'*Ascaris* sp. dans les régions de latitudes plus élevées, l'augmentation de l'anthropisation, de la démographie et des réseaux d'échanges allant de pair avec l'évolution des sociétés néolithiques, auraient finalement offert la possibilité à ce taxon de se fixer dans ces régions plus septentrionales dans un second temps soit par le corridor danubien (figure 118 hypothèse B) soit depuis les bords méditerranéens (figure 118 hypothèse C).

Finalement, les données sur les helminthiases mettent en évidence une augmentation des taxons en contexte archéologique en lien avec la progression du Néolithique. Dans un premier temps avec des cas de co-infestation pour les premières populations néolithiques, puis avec l'augmentation très importante du nombre de sites positifs avec toujours des co-infestations pour la fin de la période.

III. Discussion

En raison des pressions sélectives qu'ils ont exercées sur les espèces libres, les espèces parasites ont contribué au fil du temps à la co-évolution globale des différents organismes (Dawkins & Krebs, 1969 ; Combes, 1995 ; Daub et *al.*, 2013 ; Quintana-Murci & Clark, 2013 ; Combes et *al.*, 2018 ; Lewandowska et *al.*, 2018). Les variations génétiques conditionnant la réponse aux infections pathogènes résultent des fortes pressions sélectives car elles conditionnent la survie de l'organisme. Les premières sélections associées à la survie d'une infestation ont été mises en évidence par A. C. Allison en 1954. La drépanocytose, caractérisée par une modification de la forme des globules rouges lors de baisse de la pression artérielle de l'oxygène, procure aux porteurs de cette variation génétique une résistance à l'infection par *Plasmodium falciparum*. La sélection de la drépanocytose en zone d'hyperendémie de paludisme est donc un avantage adaptatif à la résistance au paludisme chez les populations humaines²⁴. La diversité des gènes liés à l'immunité chez les êtres humains est conditionné par son exposition aux pathogènes (Quintana-Murci, 2019). Par exemple concernant les mammifères, les virus sont à l'origine de 30% des changements des acides aminés contenus dans les protéines des cellules (Enard et *al.*, 2016). La diversité des pathogènes dans l'environnement est le principal moteur de l'adaptation, l'alimentation ou le climat étant moindre dans le processus de sélection (Fumagalli et *al.*, 2011).

Les différentes espèces d'hominidés ont toujours été parasitées (Combes et *al.*, 2018). Il s'agit de parasites ancestraux tels que *Trichuris* sp., les oxyures (*Enteriobus* sp.), les ectoparasites tels que les poux, les bactéries comme la tuberculose ou le staphylocoque, ou encore des virus tels que l'herpès ou la variole (Mitchell, 2013 ; Karlsson, 2014 ; Paraskevis, 2015, Nriagu, 2019).

Depuis l'avènement de l'agriculture les processus sous-jacents à sa mise en oeuvre ont eu une influence croissante entre l'interface Homme/animal/environnement, entraînant des risques

²⁴« *It is concluded that the abnormal erythrocytes of individuals with the sickle-cell trait are less easily parasitized by P. falciparum than are normal erythrocytes. Hence those who are heterozygous for the sickle-cell gene will have a selective advantage in regions where malaria is hyperendemic. This fact may explain why the sickle-cell gene remains common in these areas in spite of the elimination of genes in patients dying of sickle-cell anaemia* ». [On en conclut que les érythrocytes anormaux des les individus avec le trait drépanocytaire sont moins facilement parasités par P. falciparum que les érythrocytes normaux. Ainsi, ceux qui sont hétérozygotes pour le gène de la drépanocytose auront un avantage sélectif dans les régions où le paludisme est hyperendémique. Ce fait peut expliquer pourquoi le gène de la drépanocytose reste courant dans ces zones malgré l'élimination des gènes dans la drépanocytose des patients] (Allison, 1954, p.294)

d'émergence et de propagation des agents pathogènes. L'Holocène a également été propice aux déplacements et à l'installation de nouveaux agents pathogènes dans certaines régions. En effet, les conditions climatiques marquées par une augmentation des températures et de la pluviométrie (Bradley, 1999 ; Muñoz-Sobrino *et al.*, 2007) ont été plus propices à leur développement par rapport à la période précédente. La température et l'hygrométrie influencent directement le taux de transmission des helminthiases (Guernier, *et al.*, 2004) : plus les températures sont élevées dans un contexte humide plus l'embryonnement est rapide et le degré de transmission important (Larsen & Mouritsen, 2014).

Le passage d'un mode de vie de chasseurs-cueilleurs-collecteurs nomades à celui de producteurs sédentaires s'est opéré, lentement, sur plusieurs millénaires (Hauptmann, 2011). L'invention de l'agriculture au Proche-Orient trouve ces origines dans les populations épipaléolithiques. Ces populations ont commencé à se sédentariser bien avant la mise en place de l'agriculture et de l'élevage. L'implantation pérenne et stable de ces populations sédentaires a engendré des changements dans l'écologie (Weissbrod, *et al.*, 2016). L'analyse des communautés de souris à Ain Mallaah (Israël) a notamment mis en évidence la présence de populations de souris commensales dès 13 000 B.C. Des fluctuations entre les communautés de souris commensales et non commensales ont été observées jusqu'à 10 500 B.C correspondant à la fin du Natoufien. Puis à partir du PPNA, seuls des restes de souris commensales ont été mis en évidence (Weissbrod, *et al.*, 2016).

Dès la fin de l'ère glaciaire, une augmentation de la démographie humaine (laquelle aurait quintuplée), a été suggérée entre 10 700 B.C à 9 600 B.C. Elle aurait été suivie d'une phase de stabilisation au début de l'Holocène jusqu'à 8 700 B.C (Roberts *et al.*, 2018). Avant même la création de l'agriculture, les organismes parasites auraient changé leur relation avec les organismes libres en raison de la stabilité des populations, de leur densité, ainsi que de certaines pratiques comme le stockage. La sédentarisation et l'augmentation démographique entamées par ces populations ont modifié les relations de l'homme avec son environnement vis à vis des végétaux et des animaux. Ces relations modifiées ont joué un rôle prépondérant dans le processus de domestication (Bar-Yosef, 1998 ; Belfer-Cohen & Oferbar-Yosef, 2002 ; Zeder, 2012 ; Weissbrod, *et al.*, 2016), mais probablement aussi concernant les organismes parasites. Le caractère dense et

sédentaire d'une communauté (au sens biologique) conditionne les transmissions parasitaires (Bush et *al.*, 2001). Ces deux facteurs pourraient avoir facilité la transmission d'agents pathogènes, notamment des helminthiases à cycle direct. Cela aurait également engendré l'augmentation des vecteurs parasitaires à travers les animaux commensaux et synanthropes. À ce jour, malheureusement, aucun helminthe n'a été retrouvé dans les gisements pré-néolithiques et néolithiques levantins. Plusieurs gisements ont déjà été testés dans ces régions (Nezamabadi, 2014), mais des problèmes de conservation des sédiments (qui ne concernent pas seulement les helminthes, mais aussi l'ADN ancien) (Kirsanow & Burger, 2012), empêchent pour le moment l'accès à cette documentation, bien qu'il soit impossible de douter de la présence d'helminthiases sur ces territoires à ces périodes.

En Europe, une diminution des territoires et de l'espace de mobilité a été observée sur un certain nombre de gisements mésolithiques, que ce soit par la découverte de structures de stockage, l'approvisionnement en matière première ou l'entretien de site (Souffi et *al.*, 2007 ; Marchand, 2012 ; Leduc & Verjux, 2014 ; Verjux, 2015 ; Valdeyron, 2013). La diminution de la mobilité aurait pu jouer un rôle dans la diffusion des parasites et/ou de leurs vecteurs. À ce jour, l'helminthofaune retrouvée au Mésolithique est restreinte à la seule présence de taxons parasitant des animaux poïkilothermes et consommés par les populations humaines.

Les premières occurrences affectant les populations agricoles ont été mises en évidence à Chypre. Plusieurs helminthiases ont été retrouvées attestant de cas de co-infestation humaine et de zoonoses (Harter, 2003 ; Harter-Lailheugue, et *al.*, 2005). Aucune donnée n'a été enregistrée pour les Balkans ou les premières civilisations rubanées (LBK). De même que pour le Proche-Orient, il apparaît peu probable que ces populations n'aient pas été infestées. Concernant ces régions, il s'agirait plutôt de lacunes dans la recherche.

Les premières populations néolithiques européennes à enregistrer des helminthiases se situent dans la péninsule ibérique (La Draga et Els Trocs). Des cas de zoonoses et de co-infestations y ont été observés.

Les premiers cas de co-infestation sont donc enregistrés dès l'implantation des premières communautés agricoles d'Europe tandis que les mésolithiques semblent ne pas être atteints par ce genre d'infestation. L'archéologie et la génétique ont démontré que l'avancée de la néolithisation était

basée sur une diffusion « démique », fondée sur l'expansion démographique des populations néolithiques ayant colonisées de nouveaux territoires avec une incorporation du fond indigène mésolithique (Ammerman & Cavalli-Sforza, 1984 ; Perlès, 2010 ; Cauvin, 2013 ; Hofmanová et *al.*, 2016). Les populations néolithiques se seraient donc implantées sur ces nouveaux territoires avec un « package » d'organismes désirés (eux-mêmes, animaux et végétaux domestiques) et non désirés (commensaux, parasites et synantropes). La majorité des études en bioarchéologie sur la transition entre les chasseurs-cueilleurs-collecteurs et les agriculteurs-éleveurs a été effectuée sur le continent américain dans des écosystèmes et des contextes très différents, mais où le dénominateur commun reste une perte de diversité de l'alimentation lors du passage d'une économie de prédation à une économie de production (Larsen et *al.*, 2007).

En revanche, au Proche-Orient et en Europe les analyses paléopathologiques ont mis en évidence différentes situations (Eshed et *al.*, 2004). Des cas de caries ont notamment été enregistrés sur des populations mésolithiques avant l'arrivée des populations néolithique (Lubell et *al.*, 1994). Certaines études n'observent pas de réelle différence entre les néolithiques et les mésolithiques (Lubell et *al.*, 1994 ; Jacks et *al.*, 1997 ; Jacks, 2009) alors, que d'autres enregistrent des différences avec une détérioration de l'état de santé (Lillie 1996). Au Néolithique ancien, en Europe de l'Ouest la chasse et la cueillette occupaient toujours une place importante dans l'alimentation de nombreux sites (Marinval, 1998 ; Tresset & Vigne, 2007) et la diminution de la diversité de l'alimentation n'est donc peut-être pas valable pour ces contextes, tout du moins dans un premier temps. Les pratiques qui sous-entendent le bon fonctionnement de l'agriculture et de l'élevage (aménagement de la forêt, densité et proximité des espèces, gestion des matières fécales) auraient conduit ces sociétés humaines à porter une charge parasitaire plus importante. En ce qui concerne le traitement des matières fécales, il a régulièrement été évoqué l'utilisation d'engrais biologiques fécaux comme fertilisants (Cookburn, 1971 ; Armelagoss et Harper, 2010). S'il est impossible de réfuter l'utilisation d'engrais biologique, les faciès de « litières » des « grottes bergeries » attestent d'accumulations d'excréments et de leurs combustions volontaires. Elles se situent principalement sur le pourtour méditerranéen et remettent en doute cette hypothèse pour ces périodes (Brochier, 2006 ; 2007).

Sans remettre en cause l'augmentation de la morbidité et des lésions pathologiques dues au système agropastoral, il est nécessaire de ne pas transposer des résultats provenant d'études déconnectées des nos contextes.

Même si la charge parasitaire globale augmente avec le Néolithique, un développement des pathogènes comme nouvelles pressions sélectives sur les populations humaines n'a pourtant pas freiné l'augmentation de la démographie humaine. De manière générale, la démographie néolithique a augmenté, bien que de fortes variations régionales aient été observées. Toutefois certains auteurs ont mis en avant une diminution de la taille des populations suite à l'introduction de l'agriculture sur les territoires de l'Europe de l'Ouest, qui ne peut être imputable au climat (Shennan, et *al.*, 2013). Il a été proposé que les facteurs endogènes comme les maladies en lien avec l'agriculture et l'élevage aient pu constituer des facteurs de diminution des populations. Mais en l'état des connaissances, ces hypothèses ne peuvent pas être confirmées (Shennan, et *al.*, 2013) et vont à l'encontre d'autres études qui enregistrent une augmentation de la population constante (Bocquet-Appel, 2011). Quoi qu'il en soit, les pathocénoses, c'est-à-dire les « communautés des maladies », ont augmenté au cours du Néolithique, car elles sont dépendantes des changements climatiques et atmosphériques, de la modification de la diversité biologique, de la démographie humaine animale et végétale, des migrations, du regroupement, des échanges, de l'occupation et de la gestion des sols. Ces modifications allant de pair avec le développement des sociétés néolithiques, il est donc nécessaire de les documenter. La propagation et le taux de transmission sont dépendants de plusieurs variables (densité, climatique, hôte, géographique). L'impact des êtres humains sur le paysage est visible dès le début du Néolithique avec une agriculture à petite échelle occupant une forte quantité de main d'œuvre et des cultures très diversifiées du Sud-est de l'Europe jusqu'à la péninsule ibérique. Les relevés polliniques font état de processus graduels dans l'exploitation du sol, avec, en premier lieu, un éclaircissement de la forêt et une agriculture à petite échelle, puis des signes d'expansion de l'agriculture mixte et des modifications importantes sur le paysage avec le Néolithique moyen et la mise en place du Chasséen (Vernet, 2009 ; Iriarte, 2009 ; Magyari et *al.*, 2012 ; Antolin et *al.*, 2013 ; Revelles, 2017 ; Battentier, 2018). La domestication des plantes et des animaux a donné naissance à de nouveaux modes de vie et à de nouvelles pratiques alimentaires.

L'intensification de l'agriculture est caractérisée par une augmentation des denrées de subsistance engendrées par des transformations dans les méthodes de production des animaux comme des végétaux. Il ne s'agit pas d'un processus uniforme et linéaire. Une multitude de causes peut avoir généré cette intensification et des conditions différentes de mises en œuvre (Morrison, 1994). L'intensification peut générer un ensemble de conséquences que les

populations n'ont pas pu prévoir, conséquence à la fois sociales et biologiques. La production agricole se situe au croisement entre l'écologie et le social et/ou la culture (Godelier, 1978). L'intensification agricole a amené à une complexification des tâches et à une réorganisation sociale des activités, liée à une intensification de la production. Le mode de vie agropastoral, mais surtout la dépendance alimentaire, implique une charge de travail supplémentaire en raison de la mise en culture des sols, du traitement et du stockage des denrées qui en résulte dans le cas d'une agriculture pleine (Smith, 2001). L'essor de l'agriculture et les pratiques qu'elle implique à partir du Néolithique moyen ont favorisé et accéléré les contacts entre les hommes et les pathogènes. La pratique de l'agriculture a et continue d'exposer la population humaine à une consommation moins diversifiée et à une dépendance aux taxons domestiques plutôt qu'à un plus grand nombre d'espèces sauvages (Bowles, 2013). De plus la dépendance alimentaire aux glucides augmente les risques infectieux dus aux carences alimentaires et à la perte de diversité alimentaire. Les premiers Néolithiques n'ont probablement pas été touchés de la même façon par les pathogènes que les populations qui leurs ont succédé.

Conclusion

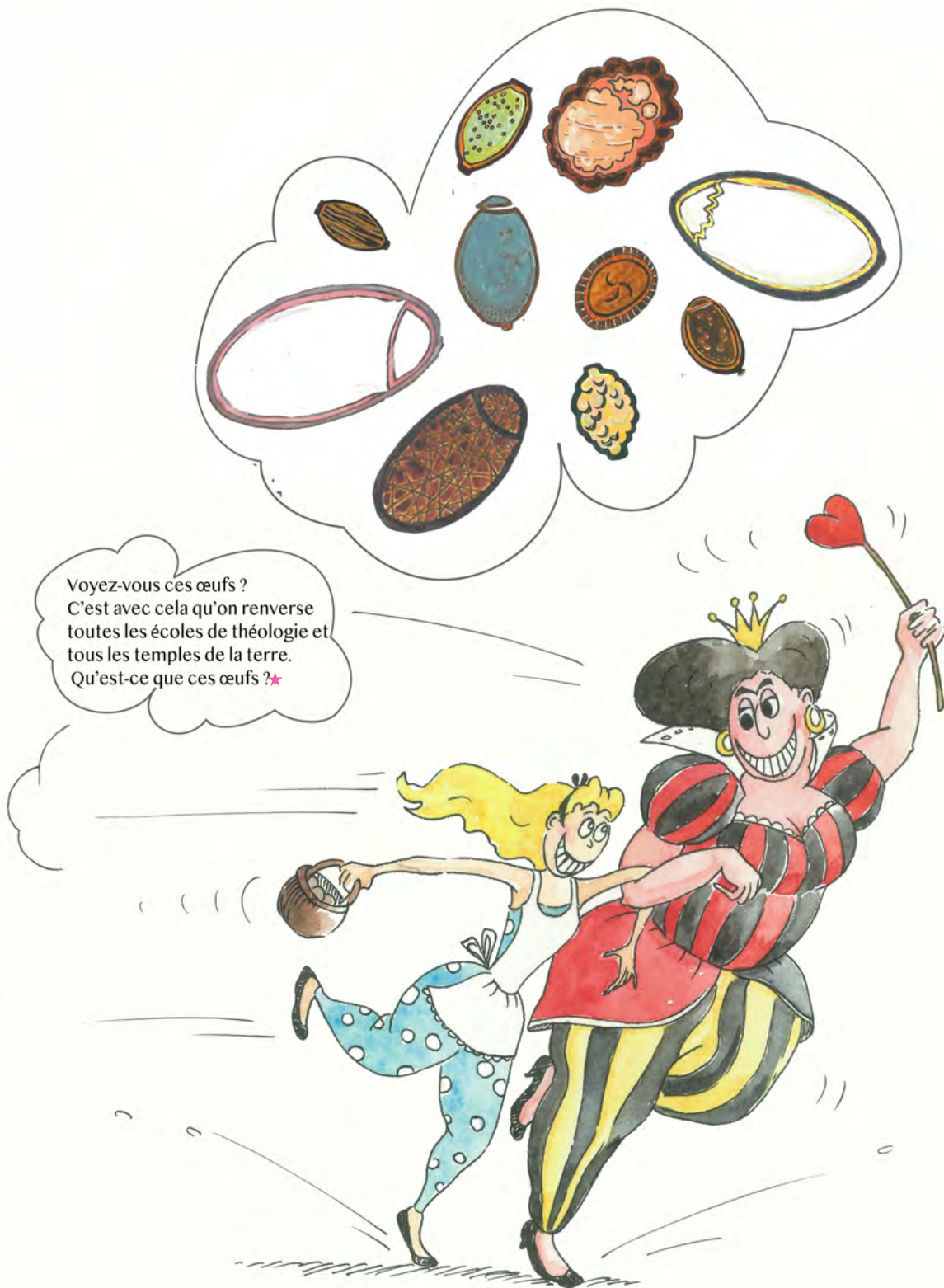
Ces dernières années, un nombre croissant de travaux en parasitologie a été lancé afin de mieux comprendre les interactions des sociétés avec les agents pathogènes et leurs conséquences sur leur évolution. Ils demeurent cependant peu nombreux. Ainsi, bien que certaines régions soient à ce jour bien documentées comme la région circum-alpine à partir du Néolithique moyen, le reste de l'Europe souffre d'un manque d'études. L'objectif de cette thèse était de compléter les lacunes sur la compréhension des systèmes parasites hôtes pour le genre humain en documentant les espèces parasitaires au même titre que les espèces commensales ou synanthropes. Comment et dans quelle mesure (nature, nombre) les pathogènes ont été impactés par dans les transformations socio-économiques vécues par les sociétés européennes avec la mise en place du Néolithique? Les données helminthologiques acquises au cours de ce doctorat ont mis en évidence l'apparition sur le continent européen de plusieurs taxons dès le début du Néolithique, en lien avec l'arrivée de populations pratiquant l'agriculture et l'élevage. Au Néolithique moyen, puis de manière davantage accusée à la fin du Néolithique, s'observe une augmentation du nombre d'occurrences comme de la concentration en œufs par échantillon sur les gisements, corolaire de l'intensification de l'agriculture et des moyens sous-jacents à cette intensification, du développement des réseaux d'échanges, notamment d'approvisionnement, et plus largement de la complexification socio-économique des sociétés. Cette recherche est ainsi venue contribuer à la compréhension et la caractérisation des dynamiques économiques, sociales et culturelles au cours de cette période importante de l'histoire des populations du sud-ouest de l'Europe. Elle atteste de l'intérêt à voir ces travaux se multiplier, à l'échelle de l'Europe et du Néolithique tout entier.

Il semblerait particulièrement intéressant d'approfondir l'examen des apports non intentionnels accompagnant le processus de néolithisation européen, notamment l'apparition et le développement des helminthiases. Pour ce faire, il serait d'une part pertinent de considérer le Mésolithique. Avec les données disponibles jusqu'à présent, seuls des cas d'infestation en lien avec la faune poïkilotherme ont été mis en évidence. Pourtant il apparaît peu probable que les mammifères, dont l'Homme, n'aient pas aussi souffert d'autres types d'helminthiases à cette période. Même si le Dernier Maximum Glaciaire a certainement eu pour effets de réduire, voire d'empêcher, l'accomplissement de certains cycles en raison des conditions climatiques défavorables, l'augmentation de la pluviométrie et des températures au début de l'Holocène offrait de nouveau des conditions propices à l'accomplissement de certains cycles parasites. Dès lors, analyser les niveaux mésolithiques livrerait une vision des helminthes présents sur le continent européen avant l'arrivée des populations néolithiques, qui pourrait être confrontée aux données acquises pour le Néolithique ancien. Ceci préciserait les nouveaux parasites apportés par les populations migrantes, et viendrait renseigner les pressions sélectives subies par les populations autochtones et ainsi la nature et l'ampleur des mécanismes d'adaptation développés. En effet, des études paléoparasitologiques menées dans le Sud-Ouest des États-Unis ont démontré des taux d'infestation différents entre les groupes de chasseurs-cueilleurs-collecteurs et des groupes sédentaires pratiquant l'agriculture. Sur les sept gisements de chasseurs-cueilleurs-collecteurs analysés, seuls 5% des 357 échantillons (19/357) présentaient une infestation à *Enteriobus vermicularis*, avec un taux très bas de 1%. En revanche, dans les neuf gisements de groupes sédentaires, 18% (94/513) des échantillons étaient infestés, dont 15% (73/513) à *Enteriobius vermicularis* (Reinhard, 1996 ; 2000 ; Reinhard et Araujo, 2008). Sur des populations actuelles, un constat similaire a été réalisé. Des travaux sur les globules blancs marqueurs de réactions immunitaires, particulièrement les éosinophiles sensibles aux infestations parasites, ont ainsi révélé des différences entre des populations n'ayant pas le même mode de subsistance aux Philippines : les populations sédentaires dont les concentrations en éosinophiles étaient significativement plus élevées que chez les populations mobiles avaient leurs chances multipliées par trois de présenter une lymphocytose (Page et al., 2016). En l'état des connaissances il est difficile d'être affirmatif sur une évolution similaire chez les populations préhistoriques européennes mêmes si les données acquises jusqu'ici vont également dans ce sens.

D'autre part, pour mieux caractériser le processus de néolithisation, un focus sur le Mésolithique et le Néolithique ancien des Balkans se révélerait particulièrement approprié puisqu'il s'agit de la zone de dispersion des deux courants néolithiques qui ont par la suite progressé à travers toute l'Europe. À ce jour, aucun gisement n'a fait l'objet d'analyses positives. La taphonomie ne peut pas être en cause, car de nombreux gisements dans la région offrent d'excellentes conditions de conservation. Pour cette région, comme plus largement pour le continent européen, la création d'une base de données commune englobant gisements positifs et négatifs et leurs données taphonomiques afférentes serait un développement méthodologique nécessaire et précieux afin de vérifier si les vides parasitaires sont le reflet de la recherche ou une réalité, et ainsi de mieux suivre la propagation de certains agents pathogènes.

Plus généralement, une avancée méthodologique résiderait dans le couplage des analyses réalisées en microscopie optique avec des extractions d'ADN ancien sédimentaires lorsque les conditions de conservation y sont propices, afin d'atteindre l'identification à l'espèce des helminthes (Côté, 2015 Maicher, et *al.*, 2017) et de déterminer certains parasites comme *Enteriobus vermicularis* dont les propriétés physico-chimiques offrent une résistance moindre aux différents processus taphonomiques (Wharton, 1980) et qui est donc rarement retrouvé en contexte archéologique (Côté et *al.*, 2015). À ce stade de la recherche, l'amplification d'ADN sur sédiments anciens pour les helminthes ne peut se substituer à la microscopie optique. Il est impossible pour le moment de quantifier les données, et les résultats peuvent rendre des diagnostics négatifs par rapport à la microscopie si les œufs ne contiennent pas de larves ou encore si l'ADN n'est pas conservé. Croiser les données de ces deux méthodes lorsque cela est possible offrirait une meilleure résolution des taxons parasitaires sur les gisements préhistoriques (Maicher et *al.*, 2017).

Bien que de nombreux horizons chronologiques et géographiques restent à analyser, cette étude participe à une réflexion globale sur l'évolution des systèmes hôtes/parasites/environnement. Elle met en lumière l'évolution des systèmes parasites en lien avec l'arrivée puis l'intensification des systèmes agro pastoraux, à différentes échelles : locale grâce à l'analyse de longues séquences stratigraphiques, puis européenne avec une multiplication des occurrences parasitaire à partir de la fin du Néolithique. Il a également été mis en évidence les conditions de conservation les plus favorables à la conservation des œufs d'helminthes ce qui permettra dans le futur de mieux cibler les échantillons dans les gisements et d'éviter un travail fastueux de laboratoire. Les résultats généraux de cette étude apporte une réflexion globale sur les pathogènes et particulièrement des helminthiases en lien avec la néolithisation. Il sera indispensable dans les prochaines années d'améliorer les données (qualitatives et quantitatives) sur les taxons présents. L'intégration des données sur les helminthiases dans l'étude des maladies appuyées par les registres archéologiques et d'autres disciplines comme la génétique ou la paléopathologie viendront enrichir la compréhension des interactions hôtes parasites et les pressions sélectives induites sur les communautés humaines.



Voyez-vous ces œufs ?
C'est avec cela qu'on renverse
toutes les écoles de théologie et
tous les temples de la terre.
Qu'est-ce que ces œufs ?★

Table des tableaux

Tableau 1 : liste des échantillons analysés par sites.....	P.50
Tableau 2 : échantillons prélevés et des datations associées.....	P.82
Tableau 3 : moyennes de la taille des œufs de Capillariidae retenu comme espèce possible pour la Préhistoire récente en France et en Espagne.....	P.104
Tableau 4 : récapitulatif des échantillons positifs par taxon et niveau d'occupation d'Els Trocs.....	P.138
Tableau 5 : nombre d'œufs retrouvés en moyenne par taxon et par niveau d'occupation.....	P.143
Tableau 6 : synthèse des données	P.144
Tableau 7 : test de Shapiro-Wilk, $\alpha > 0.05$	P.144
Tableau 8 : test de Fisher, P value < 0.05 , tous taxon confondus.....	P.145
Tableau 9 : test de Fisher, P value < 0.05 , sans <i>Dicrocoelium</i> sp.....	P.145
Tableau 10 : test de Mann-Witney, P value < 0.05	P.146

Table des figures

Figure 1 : frise des dates d'apparition des principales espèces d'arbres de la fin du Paléolithique au début du Néolithique et celles de la disparition et du développement des espèces animales. Les lignes discontinues indiquent les dates d'apparition des espèces domestiques, plus précoces pour le Sud de la France par rapport à l'Est. (Guesquière & Marchand, 2010).....	P.24
Figure 2 : filtres de rencontre et compatibilité des systèmes Parasites/Hôtes. (d'après Combes, 1995)....	P.35
Figure 3 : phylogénie résumée du genre <i>Schistosoma</i> basé sur l'analyse bayésienne des gènes nucléaires et mitochondriaux. (modifiée d'après Webster & Littlewood, 2012).....	P.36
Figure 4 : origine africaine des Schistosomes (modifiée de Lawton et al., 2011; d'après Déspres et al., 1992 ; Combes, 1995).....	P.37
Figure 5 : origine asiatique des Schistosomes. (modifiée de Lawton et al., 2011).....	P.38
Figure 6 : localisation et attribution chronologique des sites étudiés.....	P.50
Figure 7 : cliché des prélèvements des niveaux du Néolithique moyen, La Lède du Gulp.....	P.51
Figure 8 : cliché des prélèvements des niveaux chalcolithiques, El Portalón.....	P.51
Figure 9 : cliché des prélèvements des niveaux néolithiques, Els Trocs.....	P.51
Figure 10 : cliché des prélèvements des niveaux néolithiques, Els Trocs (en rouge prélèvements stratigraphiques, en vert prélèvements systématiques).....	P.52
Figure 11 : cliché des prélèvements systématiques, le Cuzoul de Gramat, coupe Sud, Néolithique ancien/Mésolithique final.....	P.52
Figure 12 : cliché des prélèvements du silo structure 4, Néolithique moyen, la Lède-du-Gulp.....	P.53
Figure 13 : cliché du niveau 2 prélevé, Chalcolithique, Chantebrault IV, cliché V.Ard.....	P.53
Figure 14 : clichés de la structure 75 prélevée, Néolithique moyen, Charmé, clichés V.Ard.....	P.53
Figure 15 : cliché des échantillons prélevés, zone de litières et de rejets de cendres, chalcolithique, El Portalón.....	P.54
Figure 16 : cliché des prélèvements des niveaux néolithiques, zone de combustion et de rejets de cendres, Els Trocs.....	P.54
Figure 16 : cliché des prélèvements des niveaux néolithiques, zone de combustion et de rejets de cendres, Els Trocs.....	P.54
Figure 17 : clichés des structures foyères prélevées, Néolithique final, Los Cascajos.....	P.54
Figure 18 : clichés des prélèvements mis en réhydratation.....	P.55
Figure 19 : cliché de la phase d'homogénéisation des échantillons.....	P.55
Figure 20 : Cliché du tamisage des échantillons et la mise en tube à hémolyses.....	P.56
Figure 21 : cliché de l'observation des échantillons en microscopie électronique à balayage (CMEAB).....	P.56

Figure 22 : interface de la base de données, table paléoparasitologie, site.....	P.58
Figure 23 : interface de la base de données, table échantillons.....	P.58
Figure 24 : interface de la base de données, table thesaurus des parasites.....	P.59
Figure 25 : interface de la base de données, table occupations.....	P.59
Figure 26 : cliché des prélèvements actuels provenant de chasse mis en réhydratation.....	P.61
Figure 27 : clichés de la grille costal d'une vache et détail du reste stomacal, Moissac, clichés B. Lefebvre..	P.62
Figure 28 : cliché des prélèvements de la vache pour analyse paléoparasitologique.....	P.62
Figure 29 : cliché des prélèvements d'intestin actuel provenant de chasse mis en réhydratation, cliché M. Mignard.....	P.62
Figure 30 : cliché de fumier et de bouses de vaches actuel mis en réhydratation, cliché M. Mignard....	P.62
Figure 31 : stratigraphie de la séquence sédimentaire d'Artusia modifiée d'après García-Martínez De Lagrán, et <i>al.</i> , 2016.....	P.65
Figure 32 : zones fouillées, dolmen de Chantebrault IV, d'après Ard, et <i>al.</i> , 2017.....	P.67
Figure 33 : localisation d'El Portalón dans la Sierra d'Atapuerca et fouille du gisement (2015), plan et photo, E. Iriarte.....	P.69
Figure 34 : profil stratigraphique Sud d'El Portalón : unité stratigraphique, céramique et datation simplifiée d'après Carretero et <i>al.</i> , 2008.....	P.70
Figure 35 : situation de Els Trocs à gauche relevé topographique (plan et profil) de la partie de la grotte fouillée, I. García-Martínez de Lagrán à droite photographie de l'entrée de la grotte, medelca.....	P.71
Figure 36 : localisation des prélèvements dans stratigraphie témoin, DAO R. Furestier.....	P.75
Figure 37 : tranchée 2, Le Peu, modifié d'après E. Caillaud et V. Ard.....	P.76
Figure 38 : structure 1, modifié d'après E. Caillaud et V. Ard et datation des structure du Peu en B.C calibré d'après Ard et <i>al.</i> 2017.....	P.77
Figure 39 : situation de la Lède du Gurg, à gauche Plan topographique du site (relevé F. Bernard, Inrap), à droite cliché de la fouille.....	P.78
Figure 40 : plan de la grotte et de l'abri, localisation des différents secteurs explorés depuis 2005 (d'après topographie Archéosphère, 2006) à droite, fouille de l'abri à gauche, cliché G. Constant.....	P.80
Figure 41 : diagramme synthétique des raccords chrono-culturels entre les différents secteurs du Cuzoul de Gramat, les chiffres en rouge représentent le nombre d'échantillons réalisés par unité stratigraphique et quelques datations des unités stratigraphiques prélevées (d'après Valdeyron et <i>al.</i> , 2018).....	P.82
Figure 42 : le Pontet, plan général de la tranchée 1 (DAO V. Ard ; d'après relevés terrain et photogrammétrie A. Laurent et B. Millescamps). Localisation de la zone de fouille sur la cartographie magnétique (conception G. Bruniaux).....	P.84
Figure 43 : cliché des poteaux fouillé de la maison 1 et 2 (García Gazóla et Sesma Sesma, 2001) et représentation du site de Los Cascajos par Juan Luis Landa.....	P.87

Figure 44 : Plan de masse de Roquemissou avec les différentes zones de fouille, Perrin et <i>al.</i> , 2017 et cliché de la coupe des foyers prélevés, zone 1 coupe 8.....	P.89
Figure 45 : <i>Macracanthorhynchus</i> sp., (99,3 x 50µm, Els Trocs P.130).....	P.93
Figure 46 : <i>Macracanthorhynchus</i> sp., 89 x 43,6 µm, Els Trocs P.42.....	P.93
Figure 47 : cycle simplifié de <i>M. hirudinaceus</i> d'après Richards, et <i>al.</i> , 2016.....	P.95
Figure 48 : <i>Ascaridida</i> 63 x 47 µm, Els Trocs P. 15.....	P.96
Figure 49 : <i>Ascaris</i> sp. 62,7 x 48,4 µm, Els Trocs P.28.....	P.96
Figure 50 : cycle simplifié de l' <i>Ascaris</i> sp. d'après Min-Ki et <i>al.</i> , 2012 & Jourdan et <i>al.</i> , 2018.....	P.98
Figure 51 : moyennes de la taille des œufs de Capillariidae retenu comme espèces possible pour la préhistoire récente en France et en Espagne.....	P.102
Figure 53 : Capillariidae (type <i>petruschewskii</i>), 68,1 x 29,8 µm, la Lède du Gulp, P. 38.....	P.105
Figure 54 : Capillariidae (type <i>petruschewskii</i>), la Lède du Gulp, P. 38.....	P.105
Figure 55 : Capillariidae (type <i>petruschewskii</i>), la Lède du Gulp, P.38 détail de la coque.....	P.105
Figure 56 : Capillariidae (lisse), la Lède du Gulp, P. 34.....	P.105
Figure 57 : Capillariidae (lisse), la Lède du Gulp, P. 34 détail de la coque.....	P.105
Figure 58 : Capillariidae (type <i>hepaticum</i>), Els Trocs P.124.....	P.106
Figure 59 : Capillariidae (type <i>hepaticum</i>), Els Trocs P.124.....	P.106
Figure 60 : Capillariidae (type <i>hepaticum</i>), Els Trocs P.124 détail de la coque.....	P.106
Figure 61 : Capillariidae (type <i>hepaticum</i>), Els Trocs P.124 détail d'une extrémité (absence de bouchon muqueux).....	P.106
Figure 62 : Capillariidae (réticulé) 67,4 x 40,4µm, El Portalón P.46.....	P.106
Figure 63 : Capillariidae (réticulé) 68,3 x 39,2µm, Els Trocs P.25.....	P.106
Figure 64 : Capillariidae (réticulé), Els Trocs P.25.....	P.107
Figure 65 : Capillariidae (réticulé), Els Trocs P.25 détail de la coque.....	P.107
Figure 66 : Capillariidae (type <i>aerophilus</i>) 64,3 x 31,7µm, Els Trocs P.46.....	P.107
Figure 67 : <i>Aonchotheca bovis</i> 50,8 x 25,4µm, Moissac P.3 développement d'une larve.....	P.107
Figure 68 : Capillariidae (type <i>feliscati</i> ou <i>plica</i>) 54,7 x 23,8µm, la Lède du Gulp P.18.....	P.107
Figure 69 : Capillariidae (type <i>erinacei</i> ou <i>legerae</i> ou <i>putorii</i>) 55,5 x 26,9µm, la Lède du Gulp P.8....	P.107
Figure 70 : cycle <i>Calodium hepaticum</i> d'après Gonçalves et <i>al.</i> , 2012	P.108
Figure 71 : cycle <i>Aonchotheca caudinflata</i> d'après Morehouse, 1942.....	P.109

Figure 72 : cycle de <i>Schulmanella petruschewskii</i> d'après Moravec, 2001.....	P.110
Figure 73 : <i>Trichuris</i> sp. 52,3 x 25,4µm, La Lède du Gulp P.26.....	P.111
Figure 74 : <i>Trichuris</i> sp. 53 x 27µm, Els Trocs P.26.....	P.111
Figure 75 : <i>Trichuris discolor</i> 59,5 x 27,7µm, Moissac P.3.....	P.111
Figure 76 : cycle du <i>Trichuris discolor</i> d'après Taylor et al., 2007.....	P.113
Figure 77 : cycle du <i>T.trichiura</i> d'après Dutoit, 2005 & ANNOFEL, 2014.....	P.114
Figure 78 : <i>Dicrocoelium lanceolatum</i> 42 x 26,9 µm, Els Trocs P.120.....	P.115
Figure 79 : <i>Dicrocoelium lanceolatum</i> 34,9 x 22,2 µm, Els Trocs P.55.....	P.115
Figure 80 : cycle simplifié de <i>D. lanceolatum</i> d'après Euzéby, 1971 ; Gonzalez et al., 1997 ; Baudin, 2005.....	P.117
Figure 81 : chronologie du cycle d'infestation simplifiée de <i>Dicrocoelium lanceolatum</i> d'après Baudin, 2005.....	P.118
Figure 82 : <i>Fasciola</i> sp. 127 x 72 µm, El Portalón P.46.....	P.119
Figure 83 : <i>Fasciola</i> sp. 123 x 68 µm, Els Trocs P.55.....	P.120
Figure 84 : cycle de <i>F. hepatica</i> d'après Euzéby, 1971 & Mariton, 2008.....	P.122
Figure 85 : <i>Paramphistomum</i> sp. 142 x 85,3 La Lède du Gulp P.8.....	P.122
Figure 86 : <i>Paramphistomum</i> sp. 142 x 85,3 La Lède du Gulp P.8, détail de la coque.....	P.122
Figure 87 : <i>Paramphistomum</i> sp. 135 x 83,8 Els Trocs P.125.....	P.122
Figure 88 : cycle de <i>F. hepatica</i> d'après Euzéby, 1971 & Loock, 2003.....	P.123
Figure 89 : clichés de Capillariidae, 61,9 x 3 9,6 µm, P. 144, Chantebrault IV.....	P.128
Figure 90 : cliché de l'US 79 d'El Portalón, et clichés des œufs retrouvés: Capillariidae, <i>Fasciola</i> sp. x400 échelle 50 µm.....	P.129
Figure 91 : localisation des prélèvements, à gauche localisation des coupes et des tranchées fouillées d'après F. Verdun, à droite diagramme de Harris avec le nombre d'échantillons effectué par unités stratigraphique modifiée d'après F. Verdun.....	P.130
Figure 92 : Capillariidae (type <i>petruschewskii</i>) 60,3 x 28,5µm, la Lède du Gulp, P. 38.....	P.131
Figure 93 : Capillariidae (type <i>petruschewskii</i>), la Lède du Gulp, P. 38.....	P.132
Figure 94 : Capillariidae (lisse), la Lède du Gulp, P. 34.....	P.132
Figure 95 : Capillariidae (type <i>feliscati</i> ou <i>plica</i>) 54,7 x 23,8µm, la Lède du Gulp P.18.....	P.132
Figure 96 : Capillariidae (type <i>erinacei</i> , <i>legerae</i> ou <i>putorii</i>) 55,5 x 26,9µm, la Lède du Gulp P.8..	P.132
Figure 97 : Capillariidae, la Lède du Gulp P.26.....	P.133
Figure 98 : Capillariidae, détails de la coque, la Lède du Gulp P.26.....	P.133

- Figure 99 : Projection des tailles des œufs de Capillariidae de la Lède du Gulp ; en bleu les œufs provenant des niveaux mésolithiques ; en rose les œufs provenant des niveaux néolithiques.....P.133
- Figure 100 : projection des tailles des œufs de *Trichuris* sp. des niveaux néolithiques de la Lède du Gulp ; amplitude des tailles des espèces *T. suis* (jaune), *T. trichiura* (rouge) d'après la synthèse des dimensions de B. Dufour (2015, p. 185-186).....P.135
- Figure 101 : synthèse et interprétation des taxons retrouvés avec leurs localisations stratigraphiques...P.136
- Figure 102 : Localisation topographique des échantillons par niveau d'occupation: (Trocs I, rouge) (Trocs II, jaune) (Trocs III, bleu); I. García-Martínez de Lagrán.....P.137
- Figure 103 : projection des tailles des œufs de *Trichuris* sp. d'El Trocs (cercles) ; amplitude des tailles des principales espèces pour le genre *Trichuris* sp. d'après synthèses de dimensions de B. Dufour (2015, p. 185-186) : *T. discolor* (vert), *T. muris* (bleu clair), *T. ovis* (bleu marine), *T. suis* (jaune), *T. trichiura* (rouge), *T. vulpis* (rose).....P.140
- Figure 104 : les histogrammes représentent la concentration moyenne par taxon, la courbe figure la concentration par niveau tous taxons confondus.....P.142
- Figure 105 : nombre d'échantillon positif par niveau d'occupation, les histogrammes représentent le nombre d'échantillons positifs par taxon, la courbe figure le nombre d'échantillons positifs tous taxons confondus...P.143
- Figure 106 : graphique mettant en relation la puissance sédimentaire associée aux restes archéozoologiques retrouvés par niveau d'occupation néolithique et tableau représentant le nombre de restes pour 10 cm de sédiment.....P.148
- Figure 107 : profil stratigraphique du Cuzoul de Gramat photo B. Sam (Valdeyron *et al.*, 2016).....P.152
- Figure 108 : Profil stratigraphique d'El Trocs et d'El Portalón, conservation des œufs en fonction de l'activité anthropique.....P.153
- Figure 109 : résultats des analyses paléoparasitologiques d'El Trocs. En rouge les résultats des prélèvements provenant de l'analyse de la colonne stratigraphique et en jaune les résultats globaux.....P.154
- Figure 110 : clichés et dessins d'œufs d'*Ascaris* sp. et autres. À gauche, planche n°10 de spores, Cook, 1865. Au centre, oospore, *Albugo cruciferarum*, Baker, 1954, *Ascaris* sp., Zurich-Opéra. À droite. *Ascaris* sp. non fécondé Moissac; E. spores de *Polypodium* sp. El Trocs.....P.156
- Figure 111 : Carte des taxons retrouvés par site pour le Paléolithique (500 000-25 000 B.C).....P.161
- Figure 112 : œuf provenant du site de Goldcliff, identifié comme appartenant à *Trichuris* sp. par P. Dark (2004), et à la famille des Capillariidae dans le cadre de ce travail.....P.162
- Figure 113 : Carte des taxons retrouvés par site pour le Mésolithique (7 800-4 800 B.C).....P.164
- Figure 114 : Carte des taxons retrouvés par site pour le Néolithique ancien (7 600-4 800 B.C).....P.165
- Figure 115 : Carte des taxons retrouvés par site pour le Néolithique moyen (4 800-3 700 B.C).....P.167
- Figure 116 : Carte des taxons retrouvés par site pour la fin du Néolithique (3 700-2 200 B.C).....P.170
- Figure 117 : Carte des parasites retrouvés en contexte mésolithique (7 800-4 840 B.C).....P.171
- Figure 118 : carte de répartitions chronogéographique des genres *Trichuris* sp. et *Ascaris* sp, et courant de migration possible pour *Ascaris* sp.....P.175

BIBLIOGRAPHIE

- A -

Acha, P. N., & Szyfres, B. (2001). *Zoonoses and communicable diseases common to man and animals, Volume III, Parasitoses*. Washington, DC : Pan American Health Organization

Alday, A., Juez, L., Perez Romero, A., Adan, G. E., Santos, E. M., Galindo-Pellicena, M. A., Carretero, J. M. & Arsuaga, J. L. (2011). La industria osea de El Portalon de Cueva Mayor (Sierra de Atapuerca, Burgos) : Biapuntados, puntas de flecha y agujas, morfología y funcionalidad. *Munibe* 62, 227-249.

Adler, C. J., Dobney, K., Weyrich, L. S., Kaidonis, J., Walker, A. W., Haak, W., Bradshaw, C., Townsend, G., Sołtysiak, A., Alt, K., Parkhill, J., & Cooper, A. (2013). Sequencing ancient calcified dental plaque shows changes in oral microbiota with dietary shifts of the Neolithic and Industrial revolutions. *Nature Genetics*, 45, 450-455.

Albaret, J. L., Bayssade-Dufour, C., Ngendaha Yo, L. D., Postal, J. M., & Picot, H. (1987). Chétotaxie de la cercaire de *Paramphistomum* sp , parasite du bétail en Vendée. *Annales de Parasitologie Humaine & Comparée*, 62, 271-275.

Allison, A. C. (1954). Protection afforded by sickle-cell trait against subtertian malarial infection. *British Medical Journal*, 1, 290-294.

Alzieu, J.-P., & Courouble, F. (2004). Trématodoses des bovins : actualités sur la paramphistomose bovine. *Le Point vétérinaire*, 35, 78-83.

Ammerman, A. J., & Cavalli-Sforza, L. L. (1984). *The Neolithic Transition and the Genetics of Populations in Europe*. New Jersey, NJ : Princeton University Press.

Anastasiou, E., Lorentz, K. O., Stein, G. J. & Mitchell, P. D. (2014). Prehistoric schistosomiasis parasite found in the Middle East. *The Lancet Infectious Diseases*, 14, 553-554.

Anderson, R. C. (2000). *Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission* .(2nd éd). Wallingford, United-Kingdom : CABI Publishing.

Angelin, A. (2017). *Le Mésolithique des Alpes françaises du Nord. Synthèse d'après l'étude des industries lithiques de l'abri-sous-roche de la Grande Rivoire (Isère, France)*. (Thèse de Doctorat). École des Hautes Études en Sciences Sociales, Toulouse. 489 p.

ANOFEL. (2007). *Parasitoses et mycoses des régions tempérées et tropicales*. Paris, France: Masson.

ANOFEL. (2014). *Parasitologie médicale. Généralités et définitions*. Université Médicale Virtuelle Francophone. campus.cerimes.fr/parasitologie/enseignement/generalite

Antolín ,F., Blanco, A., Buxo, R., Caruso, L., Jacomet, S., Lopez, O., Marlasca, R., Palomo, A., Pique, R., Saña, M., & Terradas, X. (2013). The application of systematic sampling strategies for Bioarchaeological studies in the early neolithic lake-shore site of La Draga (Banyoles, Spain). *Journal of wetland archaeology*, 13, 29-49.

Araújo, A., Ferreira, L. F., & Confalonieri, U. (1981). A contribution to the study of helminth findings in archaeological material in Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 41, 873-881.

Araújo, A.; Confalonieri, U. & Ferreira, L. F.(1984). Encontro de ovos de Trichostrongylidae e Trichuris trichiura em corpo mumificado do período colonial brasileiro. *Revista do centro de Ciências Biológicas e da Saúde*, 1, 11-16.

Araújo, A., Reinhard, K. J., Gardner, S. L., Jansen, A. M., & Ferreira, L. F. (2008). Tracing human prehistoric migrations by paleoparasitology findings, *Trends in Parasitology*, 24, 112-115.

Araújo, A., Reinhard, K., & Fernando Ferreira, L. (2008). Parasite findings in archeological remains : Diagnosis and interpretation. *Quaternary International*, 180, 17-21.

Araújo, A., Reinhard, K., Leles, D., Sianto, L., Iñiguez, A., Fugassa, M., Arriaza, B., Orellana, N., & Ferreira, L. F. (2011). Paleoepidemiology of intestinal parasites and lice in pre-columbian south America. *Chungará (Arica)*, 43, 303-313.

Ferreira, L.F., & Araújo, A. (1996). On hookworms and transpacific contact. *Parasitology Today*, 12, 454.

Ard, V. (Dir.), Aguilhon, V., Broux, G., Bouchet, E., Camus, A., Courtaud, P., Cousseau, F., Du- fraisse, A., Galin, W., Granai, S., Haquet, M., Hoffmann, A., Ihuel, E., Jeuffreau, V., Laurent, A., Legrand, V., Leroux, V.E., Linard, D., Luth, F., Mathé, V., Mens, E., Moreau, M., Paulmier, T., Penicaud, J., Polloni, A., & Poncet, D. (2017). *PCR Monumentalismes et territoires au Néolithique entre Loire et Charente, Formes et environnements des mégalithes et des enceintes*. Rapport intermédiaire 2017, DRAC-SRA Nouvelle Aquitaine.

Armelagos, G. J. (2003). Bioarchaeology as Anthropology. *Archeological Papers of the American Anthropological Association*, 13, 27-40.

Armelagos, G. J. (2005). Genomics at the origins of agriculture. *Evolutionary Anthropology*, 14, 68-77 & 109-121.

Armelagos, G. J. & Harper, K. N. (2005). Genomics at the origins of agriculture, part one. *Evolutionary Anthropology*, 14, 68-77.

Arnault-Poirier. M. (1837). Monuments celtiques de l'arrondissement de Loudun, *Mémoire de la Société des Antiquaires de l'Ouest*, 3, 81-102.

Arsuaga J.-L., Martínez I., Gracia A., Carretero J. M., Lorenzo C., García N. & Ortega A. I. (1997). Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca). *Journal of Human Evolution*, 33, 109-127.

Aspöck, H., Auer, H., & Picher, O. (1996). *Trichuris trichiura* eggs in the neolithic glacier mummy from the Alps. *Parasitology Today*, 12, 255-256.

Aspöck, H., Auer, H., Picher, O., & Platzer, W. (2000). Parasitological examination of the Iceman. In : Bortenschlager, S., & Oeggl, K. (éd). *The Iceman and his Natural Environment. The Man in the Ice*, 4. (p.127-136). Vienne, Autriche : Springer.

Audy, J. R. (1961). The ecology of scrub typhus. In : May, J. M. (éd). *Studies in Disease Ecology: Studies in Medical Geography*. (p. 389-432). New York, NY : Hafner.

- B -

Badie, A. (1987). *Contribution à l'étude écologique et éthologique des hôtes intermédiaires de Dicrocoelium lanceolatum Rudolphi, 1803. Mise au point d'une technique de prévision*. (Thèse de doctorat). Université de Limoges, Limoges. 246p.

Badie, A., & Rondelaud, D. (1982). Influence du parasitisme sur la résistance de *Cionella lubrica* a la température et à la dessiccation. *Annales de Recherches Vétérinaires*, 13, 61-67

Bailey, G., & Spikins, P. (2008). *Mesolithic Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom : Cambridge University Press.

Baker, O., Lee, O. Y.-C., Wu, H. H. T., Besra, G. S., Minnikin, D. E., Llewellyn, G., Williams, C. M., Maixner, F., O'Sullivan, N., Zink, A., Chamel, B., Khawam, R., Coqueugniot, E., Helmer, D., Le Mort, F., Perrin, P., Gourichon, L., Dutailly, B., Palfi, G., Coqueugniot, H., & Dutour, O. (2015). Human tuberculosis predates domestication in ancient Syria. *Tuberculosis*, *95*, 4-12.

Banks, W. E., Antunes, N., Rigaud, S., & Francesco d'Errico. (2013). Ecological constraints on the first prehistoric farmers in Europe. *Journal of Archaeological Science*, *40*, 2746-2753.

Barnes, I., Duda, A., Pybus, O. G., & Thomas, M. G. (2011). Ancient urbanization predicts genetic resistance to tuberculosis : urbanization and infectious disease. *Evolution*, *65*, 842-848.

Barrett, R., Kuzawa, C. W., McDade, T., & Armelagos, G. J. (1998). Emerging and re-emerging infectious diseases : The Third Epidemiologic Transition. *Annual Review of Anthropology*, *27*, 247-271.

Barriere, C. (1974). Rouffignac. L'archéologie. Mémoire de l'Institut d'art préhistorique II, fascicule 3, Toulouse, Université de Toulouse-Le Mirail, Institut d'Art Préhistorique.

Barry, C. E., Boshoff, H. I., Dartois, V., Dick, T., Ehrt, S., Flynn, J., Schnappinger, D., Wilkinson R.J., & Young, D. (2009). The spectrum of latent tuberculosis : rethinking the biology and intervention strategies. *Nature Reviews Microbiology*, *7*, 845-855.

Baruš, V., Sergeeva, T . P., Sonin, M. D., & Ryzhikov, K . M. (1978). *Helminths of fish-eating birds of the Palaearctic Region. Nematoda*. Prague, République Tchèque : Academia

Bar-Yosef, O. (1998), The Natufian culture in the Levant, threshold to the origins of agriculture. *Evolutionary Anthropology*, *6*, 159-177.

Basso, W., Spänhauer, Z., Arnold, S., & Deplazes, P. (2014). Parasitology International *Capillaria plica* (syn. *Pearsonema plica*) infection in a dog with chronic pollakiuria : Challenges in the diagnosis and treatment. *Parasitology International*, *63*, 140-142.

Battentier, J. (2018). Gestion des espaces forestiers provençaux et ligures au Néolithique : approche anthracologique. Fascicule 1. (Thèse de doctorat). Université côte d'Azur. 236p.

Baudin, M. (2005). L'infestation par *Dicrocoelium lanceolatum* dans les élevages de trois cantons en haute-saône, résultats d'une enquête coprologique. (Thèse de doctorat). École Nationale Veterinaire D'alfort. 131p.

- Beccaloni, J. (2001). A comparison of trisodium phosphate and Decon 90 as hydrating agents for Arachnida and Myriapoda dry specimens. *The Biology Curator*, 22, 15-23.
- Bédard, C., Desnoyers, M., Lavallée M C., & Poirier Case, D. (2002). *Capillaria* in the bladder of an adult cat. *Canadian Veterinary Journal*, 43, 973-974.
- Bennett, M., & Begon, M. E. (1997). Virus zoonoses, A long-term overview. *Comparative Immunology, Microbiology and Infectious Diseases*, 20, 101-109.
- Betson, M., Nejsum, P., Stothard, J. R. (2013). From the twig tips to the deeper branches: new insights into evolutionary history and phylogeography of *Ascaris*. In : Holland, C. (éd). *Ascaris the neglected parasite*. (p.265-285). London, United-Kingdom : Academic Press.
- 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. *The Journal of Infectious Diseases*, 210, 932-941.
- Belfer-Cohen, A., & Bar-Yosef, O. (2000). Early Sedentism in the Near East : a bumpy ride to village life. In : Kuijt, I. (éd). *Life in neolithic farming communities: social organization, identity, and differentiation*. (p.19-37). New-York, NY : Kluwer Academic.
- Belfer-Cohen, A., & Bar-Yosef, O. (2002). Early Sedentism in the Near East. In: Kuijt I. (éd) *Life in Neolithic Farming Communities*. (p.19-38). Boston, MA : Springer.
- Belfer-Cohen, A., & Goring-Morris, A. N. (2013). Breaking the mould: Phases and facies in the Natufian of the Mediterranean zone. In : Bar-Yosef, O., & Valla, F. R. (éd), *Natufian Foragers in the levant, Terminal Pleistocene Social Changes in Western Asia*. (p.544-561). Ann Arbor, MI : International Monographs in Prehistory.
- Bennike, P., & Alexandersen, V. (2007). Population plasticity in southern Scandinavia: from oysters and fish to gruel and meat. In : Cohen, M.N., Crane-Kramer, G.M.M. (éd). *Ancient Health: Skeletal Indicators of Agricultural and Economic Intensification*, (p.130-148). Gainesville, FL : University Press of Florida.
- Berche, P. (2007). *Une histoire des microbes*. Montrouge, France : John Libelly Eurotext.
- Bergman, J. (2018). Stone age disease in the north. Human intestinal parasites from a Mesolithic burial in Motala, Sweden. *Journal of Archaeological Science*, 96, 26-32.

- Bernabeu Aubán, J. B., Manen, C., & Pardo-Gordó, S. (2017). Spatial and Temporal Diversity During the Neolithic Spread in the Western Mediterranean: The First Pottery Productions. In : García-Puchol, O., & Salazar-García D. C. (éd), *Times of Neolithic Transition along the Western Mediterranean*. (p. 373-397). Cham, Switzerland : Springer International Publishing.
- Bernabeu Aubán, J., Lozano, S., & Pardo-Gordó, S. (2017). Iberian Neolithic Networks : The Rise and Fall of the Cardial World. *Frontiers in Digital Humanities*, *on press*, 1-19.
- Bermúdez de Castro J.-M., Arsuaga J.-L., Carbonell E., Rosas A., Martínez I. & Mosquera M. (1997). A hominid from Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain : possible ancestor to Neanderthals and modern humans. *Science*, *276*, 1392-1395.
- Bianucci, R., Mattutino, G., Lallo, R., Charlier, P., Jouin-Spriet, H., Peluso, A., Higham, T., Torre, C. & Rabino Massa, E. (2008). Immunological evidence of *Plasmodium falciparum* infection in an Egyptian child mummy from the Early Dynastic Period. *Journal of Archaeological Science*, *35*, 1880-1885.
- Binder, D. (1987). *Le Néolithique ancien provençal : typologie et technologie des outillages lithiques*. Paris, France : CNRS.
- Binder, D. (2000). Mesolithic and Neolithic interaction in southern France and northern Italy : new data and current hypotheses. In : Price, T. (éd), *Europe's first farmers*. (p. 117-143). Cambridge, United Kingdom : Cambridge University Press.
- Binder, D., Collina, C., Guilbert, R., Perrin, T., García-Pouchol, O. (2012). Pressure-Knapping Blade Production in the North-Western Mediterranean Region During the Seventh Millennium cal B.C. In : Desrosiers, P.M. (éd). *The Emergence of Pressure Blade Making: From Origin to Modern Experimentation*. (p.199-218). Montreal, Canada : Avataq Cultural Institute.
- Bizhga, B., Laçi, D., Gjoni, N. (2013). Data about *Macracanthorhycus hirudinaceus* in Albania. *Anglisticum Journal*, *2*, 176-181.
- Bocquet-Appel, J.-P. (2002). Paleoanthropological traces of a Neolithic demographic transition. *Current Anthropology*, *43*, 637-650.
- Bocquet-Appel, J.-P. (2009). The Demographic Impact of the Agricultural System in Human History. *Current Anthropology*, *50*, 657-660.

- Bocquet-Appel, J.-P. (2011). When the World's Population Took Off : The Springboard of the Neolithic Demographic Transition. *Science*, 333, 560-561.
- Bocquet-Appel, J.-P., Naji, S., Vander Linden, M., & Kozłowski, J. (2012). Understanding the rates of expansion of the farming system in Europe, *Journal of Archaeological Science*, 39, 531-546.
- 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 (Séries III)*, 319, 147-151
- Bouchet, F. (1997). Intestinal capillariasis in neolithic inhabitants of Chalain (Jura, France). *Lancet*, 349, 256.
- Bouchet, F., West, D., Lefevre, C., & Corbett, D. (2001). Identification of parasitoses in a child burial from Adak Island (Central Aleutian Islands, Alaska). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 324, 123-127.
- Bouchet, F., Guidon, N., Dittmar, K., Harter, S., Ferreira, L. F., Chaves, S. M., Reinhard, K., Araújo, A. J. G., (2003). Parasite remains in archaeological sites. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 98, 47-52
- Bouchet, F., 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.
- Bowden, S., & Drake, J.. (2013). Ecology of multi-host pathogens of animals. *Nature Education Knowledge*, 4, 5.
- Bowles, S. (2011) Cultivation of cereals by the first farmers was not more productive than foraging. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 4760-4765.
- Bradley, R. (1999). Paleoclimatology. Reconstructing Climates of the Quaternary Second Edition. San Diego, CA : Academic Press.
- Breuil, H., Obermaier, H. (1913). Travaux exécutés en 1912. *L'Anthropologie*, 24, 5-7.

Brois, F. (2005). *Les industries de pierre taillée néolithiques en Languedoc occidental. Nature et évolution des outillages entre les 6^e et 3^e millénaires av. J.-C.* (MAM) Monographies d'Archéologie méditerranéenne. Lattes, France : Edition de l'Association pour le Développement de l'Archéologie en Languedoc-Roussillon

Brochier, J. E. (2006). Des hommes et des bêtes : une approche naturaliste de l'histoire et des pratiques de l'élevage. In : Guilaine, J. (éd). *Populations néolithiques et environnements* (p.137-152). Arles, France : Errance.

Brochier, J. E. (2007). De la sédimentologie à la géoarchéologie. Un demi-siècle de recherches françaises dans les entrées de grottes et les abris sous roche. Actes du Congrès du Centenaire de la Société Préhistorique Française, Avignon 21-25 septembre 2004. *Un siècle de construction du discours scientifique en Préhistoire 26^{ème} Congrès préhistorique de France « Congrès du Centenaire »* (p 31-46). Avignon, France. Société préhistorique française

Brown, S. & Meigs, J. (2018). *Capillaria plica* Infection in Small Animals. <https://www.merckvetmanual.com/urinary-system/infectious-diseases-of-the-urinary-system-in-small-animals/capillaria-plica-infection-in-small-animals#v3295581>.

Bundy, D., Cooper, E., Thompson, D., Didier, J., Anderson, R. & Simmons, I. (1987). Predisposition to *Trichuris trichiura* infection in humans. *Epidemiology and Infection*, 98, 65-71.

Bush, A.O., Fernandez, J.C., Esch, G.W. & Seed, J.R. (2001). *Parasitism : the diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge, United kingdom : University Press.

Bussièras, J., & Chermette, R. (1988). *Abrégé de parasitologie vétérinaire. Fascicule III : helminthologie*. Paris, France : Informations Techniques des Services Vétérinaires

Bussièras, J., & Chermette, R. (1992). *Parasitologie Vétérinaire, Fasc.II. Protozoologie*. Maison-Alford, France : Service de Parasitologie de l'École Vétérinaire d'Alfort.

- C -

Callen, E., & Cameron, T. (1960). A prehistoric diet revealed in coprolites. *New Scientist*, 8, 35-40.

Campbell, B. G. (1991). *Trichuris* and other Trichinelloid nematodes of dogs and cats in the United States. *Compendium: Continuing Education For Veterinarians*, 13, 769-778.

Cantillo-Barraza, O., Garcés, E., Gómez-Palacio, A., Cortés, L. A., Pereira, A., Marcet, P. L., Jansen, A.N., & Triana-Chávez, O. (2015). Eco-epidemiological study of an endemic Chagas disease region in northern Colombia reveals the importance of *Triatoma maculata* (Hemiptera: Reduviidae), dogs and *Didelphis marsupialis* in *Trypanosoma cruzi* maintenance. *Parasites & Vectors*, 8, 482-492.

Caroll, L. (1871). *Through the looking-glass and what Alice pound there*. Londres. United Kingdom. Traduction Française : 1971. *Alice à Travers le Miroir*. Paris, France : Aubier-Flammarion.

Carretero J.-M., Ortega. A.I., Juez. L., Pérez-González. A., Arsuaga J.-L., Pérez-Martínez, R., & Ortega. M. C. (2008). A Late Pleistocene-Early Holocene archaeological sequence of Portalón de Cueva Mayor (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Munibe (Antropologia-Arkeologia)* 59, 67-80.

Castro, G. A. (1996). Helminths: structure, classification, growth and development. In : *Medical Microbiology 4th edition*. (Chapitre 86) University of Texas Medical Branch, Galveston, TX : Baron.

Cauvin, J. (2013). *Naissance des divinités, naissance de l'agriculture*. Paris, France : CNRS

Cauwe, N., Dolukhanov, P., Kozlowzki, P., & Van Berg, P. L. (2007). *Le Néolithique en Europe*. Paris, France : Armand Colin.

Çelebi, B., Özkan, A. T., & Babür, C. (2014). *Capillaria hepatica* in Mouse (*Apodemus flavicollis*) from Giresun Province of Turkey. *Türkiye Parazitolojii Dergisi*, 38, 208-210.

Cesare, A. Di, Castagna, G., Meloni, S., Otranto, D., & Traversa, D. (2012). Mixed trichuroid infestation in a dog from Italy. *Parasites & Vectors*, 5, 2-7.

- Childe, V. G. (1925). *The Dawn of European Civilization*. London, United Kingdom : Paul Kegan.
- Childe, V. G. (1936). *Man Makes Himself*. London, United Kingdom : Watts & Co.
- Clarke, D. (1976). Mesolithic Europe : Economic Basis. In: Sieveking G de G., Longworth I.H., Wilson K. E (éd). *Problems in economic and social Archaeology*. (p. 449-481). London, United Kingdom : Duckworth.
- Clark, G., Straus, L.G., Burton, S.S., Jackson-Clark, V. (1979). The North Burgos Archaeological Survey: An inventory of cultural remains. In : Clark, G. (éd), *Bronze and Iron Age archaeology on the Meseta del Norte (Province of Burgos, North-Central Spain)*. *Anthropological Research papers*. (p.18-156). Arizona, AZ: Arizona State University.
- Clegg, J. A., & Smyth, J. D. (1968). Growth development and culture methods : parasitic platyhelminthes (Chap. 5). In : Sheer, B.T & Florkins, M. (éd), *Chemical Zoology, 11*. (p. 395-466). New York, NY : Academic Press.
- Cockburn, T. A. (1971). Infectious disease in ancient populations. *Current Anthropology*, 12, 45-62.
- Cohen, M. N. (1977). *The Food Crisis in Prehistory : Overpopulation and the Origins of Agriculture*. New Haven, CT : Yale University Press.
- Cohen, M. N., & Armelagos, G. J. (1984). *Paleopathology at the Origins of Agriculture*. Orlando, FL : Academic Press.
- Cohen, M.N., Crane-Kramer, G.M.M. (2007). *Ancient Health: Skeletal Indicators of Agricultural and Economic Intensification*. Gainesville, FL : University Press of Florida.
- Cohen, M. N., & Armelagos, G. J. (2013). *Paleopathology at the origins of agriculture*. Reprint-1984, 1984. Gaines-ville, FL : Academic Press.
- Colautti, R. I., Alexander, J. M., Dlugosch, K. M., Keller, S. R., & Sultan, S. E. (2017). Invasions and extinctions through the looking glass of evolutionary ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372, e20160031.
- Combes, C. (1990). Where do human schistosomes come from? An evolutionary approach. *Trends in Ecology & Evolution*, 5, 334-337.

- Combes, C. (1995). *Interactions durables. Écologie et évolution du parasitisme*. Paris, France : Masson.
- Combes, C. (2000). Where Do Human Schistosomes Come From ? An Evolutionary Approach . *Trends in Ecology & Evolution*, 5, 334-337.
- Combes, C. (2001). Université de Perpignan, Perpignan, La Coévolution. <https://www.canal-u.tv/video/université-de-tous-les-savoirs/la-coevolution.886>.
- Combes, C., Gavotte, L., Moulia, C., & Sicard, M. (2018). *Parasitisme : Ecologie et évolution des interactions durables*. Paris-Malakoff, France : Dunod.
- Confalonieri, U., Araújo, A. (1988). The use of a statistical test for the identification of helminth eggs in coprolites. *Paleopathology newsletter*, 62, 7-8.
- Conneller, C., & Warren, G. (2006). *Mesolithic Britain and Ireland. New approaches*. Stroud, United Kingdom : Tempus.
- Costa, L. J. (2004). *Corse préhistorique*. Paris, France : Errance.
- Côté, N., Daligault, J., Pruvost, M., Bennett, E. A., Gorgé, O., Guimaraes, S., Capelli, N., Le Bailly, M., Geigl, E. M., & Grange, T. (2016). A New High-Throughput Approach to Genotype Ancient Human Gastrointestinal Parasites. *Plos one*, 11, 1-18.
- Coward, F., Shennan, S., Colledge, S., Conolly, J., & Collard, M. (2008). The spread of Neolithic plant economies from the Near East to northwest Europe: a phylogenetic analysis. *Journal of Archaeological Science*, 35, 42-56.
- Cox, C.B. (2000). Plate tectonics, seaways and climate in the historical biogeography of mammals. *Memoire Institue Oswaldo Cruz*, 95, 509-516.
- Crompton, D. W. (1989) Biology of *Ascaris lumbricoides*. In : Crompton, D. W., Nesheim, M. C., & Pawlowski, Z. S (éd). *Ascariasis and Its Prevention and Control* (p. 9-44). London, UK : Taylor & Francis.
- Czaplinski, B. (1962). *Thominx frugilegi* sp. n. (Nematoda, Capillariidae) from oesophagus of *Corvus frugilegus*. *Acta Parasitologica*, 10, 213-216.

- D -

Dark, P. (2004). New evidence for the antiquity of the intestinal parasite *Trichuris* (whipworm) in Europe. *Antiquity*, 78, 676-681.

Dalimi, A., Sattari, A., & Motamedi, G. (2006). A study on intestinal helminthes of dogs, foxes and jackals in the western part of Iran. *Veterinary Parasitology*, 142, 129-133.

Davis, G. M. (1980). Snails hosts of asian *Schistosoma* infesting man : Evolution and co-evolution. *Malacology Review, Suppl*, 2, 195-238.

Davis G. M. (1992). Evolution of prosobranch snails transmitting Asian *Schistosoma* ; coevolution with *Schistosoma* : a review. *Progress in Clinical Parasitology*, 3, 145-204.

Davis, B., Brewer, S., Stevenson, A. C., & Guiot, J. (2003). The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data. *Quaternary Science Reviews*, 22, 1701-1716

Davoust, B., De Biasi, C., Demoncheaux, J.-P., Diatta, G., Pasqualini, C., & Piarroux, R. (2014). Capillariose hépatique (*Calodium hepaticum*) chez des rongeurs en Ituri (République démocratique du Congo) et à Dakar (Sénégal). *Bulletin de la Société de pathologie exotique*, 107, 7-9.

Daub, J.T., Hofer, T., Cutivet, E., Dupanloup, I., Quintana- Murci, L., Robinson-Rechavi, M., and Excoffier, L. (2013). Evidence for polygenic adaptation to pathogens in the human genome. *Molecular Biology and Evolution*, 30, 1544-1558.

Dawkins, R., & Krebs, R. J. (1979). Arms Races between and within Species. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 205, 489-511.

De Meeûs, T., Prugnolle, F., & Agnew, P. (2009). Asexual Reproduction in Infectious Diseases. In : Schön, I., Martens, K., & Dijk, P. (éd). *Lost Sex*. (p.517-533). Dordrecht, Netherlands : Springer.

Deelder, A. M., Miller, R, Jonge, N. De, Krijger F. (1990). Detection of schistosome antigen in mummies. *The Lancet*, 335, 724-725.

- Binder, D. (2012). Pressure-Knapping Blade Production in the North-Western Mediterranean Region During the Seventh Millennium cal B.C. In : Desrosiers, P (éd). *Introduction The Emergence of Pressure Blade Making: From Origin to Modern Experimentation*. (p. 199-218). New-York, NY : Springer.
- Despres, L., Imbert-Establet, D., Combes, C., & Bonhomme, F. (1992). Molecular evidence linking hominid evolution to recent radiation of schistosomes (Platyhelminthes : Trematoda). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 1, 295-304.
- Deter, J. (2007). *Écologie de la transmission de parasites (virus, nématodes) au sein d'une communauté de rongeurs cycliques. Conséquences pour la santé humaine*. (Thèse de doctorat), Université de Montpellier II. 64p.
- Dittmar, K., & Teegen, W. (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(suppl 1), 141-143.
- Dittmar, K. (2009). Old parasites for a new world: the future of paleoparasitological research. A review. *Journal of Parasitology*, 95, 365-371.
- Dobson, A. P., & Carper, E. R. (1996). Infectious Diseases and Human Population History. *BioScience*, 46, 115-126.
- Dold, C., & Holland, C. (2014). Helminth-Nematode : Ascaris. *Encyclopedia Food Safety*, 2, 83-89,
- Dommelier-Espejo S. (2001). *Contribution à l'étude parasitologique des sites néolithiques en environnement lacustre dans les domaines jurassiens et périalpins*. (Thèse de Doctorat). Université de Reims Champagne-Ardenne. 249p.
- Dommelier-Espejo, S., Pétrequin, P. (2015). Analyses paléoparasitologiques à Clairvaux et à Chalain. In : Pétrequin, P., Pétrequin, A. M. (éd). *Clairvaux et le 'Néolithique Moyen Bourguignon'*. (p. 11751192). Besançon, France : Presses Universitaires de Franche-Comté.
- Donnadieu, D. (2001). *Traitement et prévention de la fasciolose à Fasciola hepatica en élevage bovin laitier : Essai d'un protocole utilisant le closantel et l'oxyclozanide*. (Thèse de Doctorat) École National Vétérinaire de Toulouse. 67p.

Dorchies, P., Levasseur, G., Alzieu J.-P. (2000) La paramphistomose bovine : une pathologie d'actualité. *Comptes rendus du Congrès de la société française de buiatrie Paris, 15-17 novembre 2000*, 132-142.

Dorchies, P., Lacroux, C., Levasseur, G., Alzieu, J.-P. (2002) La paramphistomose bovine. *Bulletin des Groupements Techniques Veterinaires, 13*, 87-90.

Duchacek, L., Lamka, J. (2003). Dicrocoeliosis- the Present State of Knowledge with Respect to Wildlife Species. *Acta Vétérinaire, 72*, 613-626.

Duclairoir, P. T. (2011). Carte d'identité de la petite douve. *Bulletin Alliance Pastorale, 816*, 1-2.

Dufour, B., & Le Bailly, M. (2013). « Teting new parasite egg extration methods in paleoparasitology and an attempt a quantification », *International Journal of Paleopathology, 3*, 199-203.

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, 337p.

Dupont, C., Tresset, A., Desse-Berset, N., Gruet, Y., Marchand, G., & Schulting, R. (2009). Harvesting the seashores in the Late Mesolithic of north-western Europe. A view from Brittany? *Journal of World Prehistory, 22*, 93-111.

Dutoit, E. (2005). Trichocéphales et trichocéphalose. *EMC - Pédiatrie, 2*, 355-362.

- E -

Edwards, J.C., Bollongino, R., Scheu, S., Chamberlain, A., Tresset, A., Vigne, J. D., Baird, J. F., Larson, G., Ho, S. T. X., Heupink, T. H., Shapiro, B., Freeman, A. R., Thomas, M. G., Arbogast, R.M., Arndt, B., Bartosiewicz, L., Benecke, N., Budja, M., Chaix, L., Choyke, A. M., Coqueugniot, E., Döhle, H. J., Göldner, H., Hartz, S., Helmer, D., Herzig, B., Hongo, H., Mashkour, M., Özdoğan, M., Pucher, E., Roth, G., Schade-Lindig, S., Schmöcke, U., Schulting, R. J., Stephan, E., Uerpmann, H. P., Vörös, I., Voytek, B., Bradley, D.G., & 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*, 274: 1377-1385.

Ehrlich, P. R., & Raven, P. H. (1964). Butterflies and Plants : A Study in Coevolution. *Evolution*, 18, 586.

Enard, D., Cai, L., Gwennap, C., & Petrov, D. A. (2016). Viruses are a dominant driver of protein adaptation in mammals. *eLife*, 5, e12469.

Enzie, F. D. (1951). Do whipworms occur in domestic cats in North America? *Journal of the American Veterinary Medical Association*, 119, 210-213.

Eshed, V., Gopher, A., Gage, T. B., & Hershkovitz, I. (2004). Has the transition to agriculture reshaped the demographic structure of prehistoric populations? New evidence from the Levant. *American Journal of Physical Anthropology*, 124, 315-329.

Euzéby, J. (1971). *Les maladies vermineuses des animaux domestiques et leurs incidences sur la pathologie humaine. Tome I. Maladies dues aux némathelminthes*. Paris, France : Vigot Frères.

Euzéby, J. (1971). *Les maladies vermineuses des animaux domestiques et les incidences sur la pathologie humaine. Tome II. Maladies dues aux plathelminthes*. Paris, France : Vigot Frères.

Euzéby, J. (1998). *Les parasites des viandes épidémiologie, physiopathologie et incidences zoonosiques*. Paris, France : Tec & Doc Lavoisier.

Euzéby, J. (2008). Grand dictionnaire illustré de parasitologie médicale et vétérinaire. Cachan, France: Tec & Doc/ Éd. médicales internationales.

Euzet, L., & Combes, C. (1980). Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. *Mémoire de la Société Zoologique de France*, 40, 239-285.

Evans, A.C., Markus, M.B., Mason, R.J., Steel, R. (1996). Late stone-age coprolite reveals evidence of prehistoric parasitism. *South African Medical Journal*, 86, 274-275.

- F -

Ferreira, L. F., Araújo, A., Confalonieri, U., Chame, M. & Gomes, D. C. (1991). Trichuris Eggs in Animal Coprolites Dated from 30,000 Years Ago. *The Journal of Parasitology*, 77, 491.

Ferreira, L. F., Araújo, A., Duarte, A. N. & Araújo, A. (1993). Nematode Larvae in Fossilized Animal Coprolites from Lower and Middle Pleistocene Sites, Central Italy. *The Journal of Parasitology*, 79, 440.

Ferreira, L. F., Reinhard, K. J., & Araújo, A. (2014). *Foundations of Paleoparasitology* (online). Rio de Janeiro, Brazil : FIOCRUZ

Fincher, C.L., Thornhill, R., Murray, D.R., & Schaller, M. (2008). Pathogen prevalence predicts human cross-cultural variability in individualism/collectivism. *Proceedings of the Royal Society B*, 275, 1279-1285.

Foley, S. F., Gronenborn, D., Andrae, M. O., Kadereit, J. W., Esper, J., Scholz, D., Pöschl, U., Jacob, D. E., Schöne, B. R., Vött, A., Jordan, D. E., Lelieveld, J., Weller, C. G., Alt, K. W., Gaudzinski-Windheuser, S., Bruhn, K.-C., Tost, H., Sirocko, F., & Crutzen, P. J. (2013). The Palaeoanthropocene the beginnings of anthropogenic environmental change. *Anthropocene* 3, 83-88.

Fontana, F. (2011). De saison en saison: réévaluation du statut fonctionnel des habitats sauveterriens du secteur nord-oriental de la péninsule italienne et implications sur les dynamiques d'occupation du territoire des groupes humains. *Palethnologie*, 3, 297-312.

Foor, E. W. (1967). Ultrastructural aspects of oocyte development and shell formation in *Ascaris lumbricoides*. *Journal of Parasitology*, 53, 1245-1261.

Fumagalli, M., Pozzoli, U., Cagliani, R., Comi, G. P., Bresolin, N., Clerici, M., & Sironi, M. (2010). The landscape of human genes involved in the immune response to parasitic worms. *BMC Evolutionary Biology*, 10(1), 264.

Fuehrer, H., Igel, P., & Auer, H. (2011). *Capillaria hepatica* in man, an overview of hepatic capillariasis and spurious infections. *Parasitology Research*, 109, 969-979.

Fry, G. F., & Moore, J. G. (1969). *Enterobius vermicularis* : 10,000-year-old human infection. *Science*, 166, 1620.

- G -

Gagarin, V. G., & Chulkola, V. G. (1971). A revision of Capillariid species (Capillariidae Neveu-Lemaire, 1936), parasites in ruminants in USSR. *Byulleten Nauchno-Tekhnicheskoi Informatsii Vsesoyuznogo Instituta Gelmintologii im. K. I. Skryabina*, 18, 47-67.

Galvão, V.A. (1981). Estudos sobre *Capillaria hepatica* : uma Avaliação do seu papel patogênico para o homem. *Memoire Institut Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro*, 76, 415-433.

Gamba, C., Fernández, E., Tirado, M., Deguilloux, M. F., Pemonge, M. H., Utrilla, P., Edo, M., Molist, M., Rasteiro, R., Chikhi, L., & Arroyo-Pardo, E. (2012). Ancient DNA from an Early Neolithic Iberian population supports a pioneer colonization by first farmers: Ancient DNA from first neolithic iberians. *Molecular Ecology*, 21, 45-56.

García-Martínez de Lagrán, I., Iriarte, E., García-Gazólaz, J., Tejedor-Rodríguez, C., Gibaja-Bao, J. F., Moreno-García, M., Perez-Jorda, G., Ruiz-Alonso, M., Sesma-Sesma, J., Garrido-Pena, R., Carrancho-Alonso, A., Pena-Chocarro, L. & Rojo-Guerra, M. A. (2016). 8.2 ka BP paleoclimatic event and the Ebro Valley Mesolithic groups: Preliminary data from Artusia rock shelter (Unzué, Navarra, Spain). *Quaternary International*, 403, 151-173.

Gassin, B., Marchand, G., Claud, E., Guéret C., & Philibert, S. (2013). Les lames à coches du Second Mésolithique : des outils dédiés au travail des plantes. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 110, 25-46.

García Gazólaz, J., Sesma, J. (2001). Los Cascajos (Los Arcos, Navarra): intervenciones 1996-1999. *Trabajos de Arqueología Navarra*, 15, 299-306.

García Gazólaz, J., Sesma Sesma, J., Rojo Guerra, M.A., Alday Ruiz, A., Garrido Pena, R., García Martínez de Lagrán, I. (2011). Los Cascajos (Los Arcos, Navarra). In : Bernabeu, J., Rojo, M., Molina, L. (éd), *Las primeras producciones cerámicas. El VI milenio en la Península Ibérica* (p.135-140). Valencia, Espagne : Sagvntvm-Plav

- Ghesquière, E., & Marchand, G. (2010). *Le Mésolithique en France*. Paris, France : La Découverte.
- Gassin, B., Marchand, G., Claud, É., Guéret, C., & Philibert, S. (2013). Les lames à coche du second Mésolithique : des outils dédiés au travail des plantes ? *Bulletin de la Société préhistorique française*, 110, 25-46.
- Godelier M. (1978). Les rapports hommes-femmes : le problème de la domination masculine, In : CERM (éd). *La condition féminine*. Paris, France : Éditions sociales.
- Golvan, Y.-J. (1962). Le phylum des Acanthocephala. La classe des Archiacanthocephala (A. Meyer 1931). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 37, 1-72.
- Golvan, Y. V. (1990). *Éléments de parasitologie médicale, Atlas de parasitologie schémas explicatifs d'épidémiologie*. Paris, France : le léopard d'or.
- Golvan, Y. J. (1994), Nomenclature of the Acanthocephala. *Research and Reviews in Parasitology*, 54, 135-205.
- Gomart, L., Weiner, A., Gabriele, M., Durrenmath, G., Sorin, S., Angeli, L., Colomb, M., Fabbri, C., Maggi, R., Panelli, C., Pisani, D. F., Radi, G., Tozzi, C., & Binder, D. (2017). Spiralled patchwork in pottery manufacture and the introduction of farming to Southern Europe. *Antiquity*, 91, 1501-1514.
- Gonçalves, M. L. C, Araújo, A., Duarte, R., Silva, J. P., Reinhard, K., Bouchet, F., Ferreira, L. F. (2003a). Detection of *Giardia duodenalis* antigen in coprolites using a commercially available enzyme immunoassay. *Transactions of The Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 96, 194-207.
- Gonçalves, M.L.C., Araújo, A., Ferreira, L.F. (2003b). Human intestinal parasites in the past: new findings and a review. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 98, 103-118.
- Gonçalves, A. Q., Ascaso, C., Santos, I., Serra, P. T., Julião, G. R., & Orlandi, P. P. (2012). *Calodium hepaticum*: Household Clustering Transmission and the Finding of a Source of Human Spurious Infection in a Community of the Amazon Region. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, 6, e1943, 1-6.
- Goring-Morris, A. N., & Belfer-Cohen, A. (2011). Neolithization Processes in the Levant: The Outer Envelope. *Current Anthropology*, 52, 195-208.

- Grenfell, B. T & Bolker, B. M. (1998). Cities and villages: infection hierarchies in a measles metapopulation. *Ecology Letters*, 1, 63–70.
- Greve, J. H., & Kung, F. Y., (1983). *Capillaria putorii* in domestic cats in Iowa. *Journal of the American Veterinary Medical Association*, 182, 511-513.
- Gupta, B., Parshad, V., & Guraya, S. (1987). Histochemical studies on eggshell formation in *Paramphistomum cervi* (Digenea : *Paramphistomatidae*). *Journal of Helminthology*, 61, 59-64.
- Guéret, C., Gassin, B., Jacquier, J., & Marchand, G. (2014). Traces of plant working in the Mesolithic shell-midden of Beg-an-Dorchenn (Plomeur, France), *Mesolithic Miscellany*, 22, 5-15.
- Guernier, V., Hochberg, M.E. & Guegan, J.-F. (2004). Ecology drives the worldwide distribution of human diseases. *PLoS Biology*, 2, e141.
- Guilaine, J. (2000-2001). La diffusion de l'agriculture en Europe: une hypothèse arythmique. *Zephyrus: Revista de prehistoria y arqueología*, 53-54, 267-272.
- Guilaine, J. (2003). *De la vague à la tombe: la conquête néolithique de la Méditerranée, 8000-2000 avant J.-C.* Paris, France : Seuil.
- Guilaine, J., & Manen, C. (2007). Du Mésolithique au Néolithique en Méditerranée de l'Ouest : aspects culturels. In : Guilaine, J., Manen, C., Vigne, J.-D (éd), *Pont de Roque-Haute. Nouveaux regards sur la néolithisation de la France méditerranéenne.* (p. 303-322). Toulouse, France : Archives d'Écologie Préhistorique.
- Guilaine, J. (2018). A personal view of the neolithisation of the Western Mediterranean. *Quaternary International*, 470, 211-225.
- Guillomet-Malassari, V. (2014). La question du passage entre le Paléolithique et le Mésolithique ou le développement d'un long processus scientifique aux XIXe et XXe siècles. In : Jaubert, J., Fourment, N., & Depaepe, P (éd). *Transitions, ruptures et continuité en Préhistoire. Actes du XXVII e Congrès préhistoriques de France.* (p. 509-518). Paris, France : Société Préhistorique Française.

Gulliksen, S., Birks, H. H., Possnert, G., & Mangerud, J. (1998). A calendar age estimate of the Younger Dryas-Holocene boundary at Kråkenes, western Norway. *The Holocene*, 8, 249-259.

- H -

Harper, K. N., & Armelagos, G. J. (2013). Genomics, the origins of agriculture, and our changing microbe-scape: Time to revisit some old tales and tell some new ones: Genomics, Agriculture, and Human Microbes. *American Journal of Physical Anthropology*, 152, 135-152.

Harris, E. E. (2017). Demic and cultural diffusion in prehistoric Europe in the age of ancient genomes. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 26, 228-241.

Harter, S. (2003). *Implication de la Paléoparasitologie dans l'étude des populations anciennes de la vallée du Nil et de proche-orient: études de cas.* (Thèse de Doctorat). Université de Reims Champagne-Ardenne, p. 269.

Harter-Lailheugue, S., Le Mort, F., Vigne, J.-D., Guilaine, J., Le Brun, A., Bouchet, F. (2005). Premières Données Parasitologiques sur les populations humaines précéramiques chypriotes (VIII e et VII e millénaires av. J.-C.). *Paléorient*, 31, 43-54.

Haas, J.-N., Magny, M. (2004). Schichtgenese und Vegetationsgeschichte. In: Jacomet, S., Leuzinger, U., Schibler, J. (éd). *Die jungsteinzeitliche Seeufersiedlung Arbon-Bleiche 3 Umwelt und Wirtschaft.* (p.41-49). Kanton Thurgau, Frauenfeld, Schweiz: Departement für Erziehung und Kultur des Kantons Thurgau.

Hebras, C. (1967). La sépulture mégalithique de l'Ile-Malo, commune d'Arçay (Vienne). *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 64, 459-468.

Helmer, D., & Vigne, J. -D. (2004). La gestion des cheptels de caprinés au Néolithique dans le midi de la France. In: *Approches fonctionnelles en Préhistoire. Actes du XXVe Congrès Préhistorique de France (Nanterre du 24 au 26 novembre 2000).* (p.397-407). Nanterre, France : Mémoires de la société Préhistorique Française.

Helmer, D., Gourichon, L., SiDi Maamar, H., & Vigne, J. -D. (2005). L'élevage des caprinés néolithiques dans le sud-est de la France : saisonnalité des abattages, relations entre grottes-bergeries et sites de plein air. *Anthropozoologica*, 40, 167-189.

Hershkovitz, I., Donoghue, H. D., Minnikin, D. E., May, H., Lee, O. Y.-C., Feldman, M., Galili, E., Spigelman, M., Rotschild, B.M., & Bar-Gal, G. K. (2015). Tuberculosis origin: The Neolithic scenario. *Tuberculosis*, 95, 122-126.

Hevly, R. H., Kelly, R. E., Anderson, G. A., & Olsen, S. J. (1979). Comparative Effects of Climate Change, Cultural Impact, and Volcanism in the Paleoecology of Flagstaff, Arizona, AD. 900-1300. In : Sheets, P., & Grayson, D. (éd). *Volcanic Activity and Human History*. (p. 487-523). New York, NY : Academic Press.

Hoffmann, A., (2012). Nouvelle contribution à l'étude des parasites en contexte lacustre au Néolithique dans les domaines péri-alpin et péri-jurassien. Muséum National d'Histoire Naturel, Paris. p. 79.

Hoffmann, A., Rojo-Guerra, M. A., Royo-Guillén, J. I., Tejedor-Rodríguez, C., García-Martínez de Lagrán, I., Garrido, R., Arcusa-Magallón, H. (2016). Entre deux vers : la paléoparasitologie, l'exemple du gisement d'Els Trocs. In : *Entre deux mers. Actualité de la recherche. Actes des 12e rencontres Méridionales de Préhistoire Récente, Bayonne (64), 28 septembre au 1 octobre 2016*. Toulouse, France: Éditions des Archives d'Écologie Préhistorique.

Hofmanová, Z., Kreutzer, S., Hellenthal, G., Sell, C., Diekmann, Y., Díez-del-Molino, D., Van Dorp, L., López, S., Kousathanas, A., Link, V., Kirsanow, K., Cassidy, M. L., Martiniano, R., Strobel, M., Scheu, A., Kotsakis, K., Halstead, P., Triantaphyllou, S., Kyparissi-Apostolika, N., Urem-Kotsou, D., Ziota, C., Adaktylou, F., Gopalan, S., Bobo, D. M., Winkelbach, L., Blöcher, J., Unterländer, M., Leuenberger, C., Çilingiroğlu, Ç., Horejs, B., Gerritsen, F., Shennan, S. J., Bradley, D. G., Currat, M., Veeramah, K. R., Wegmann, D., Thomas, M. G., Papageorgopoulou, G., & Burger, J. (2016). Early farmers from across Europe directly descended from Neolithic Aegeans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 6886-6891.

Houlbert, J. (1998) *La paramphistomose bovine*. (Thèse De Doctorat) École National Veterinaire de Nantes. p.106.

- I -

Isern, N., Zilhão, J., Fort, J., & Ammerman, A. J. (2017). Modeling the role of voyaging in the coastal spread of the Early Neolithic in the West Mediterranean. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 897-902.

Iriarte, M.J. (2009). Vegetation landscape and the anthropisation of the environment in the Central sector of the Northern Iberian Peninsula: current status. *Quaternary International*, 200, 66-76.

- J -

Jacks, M., Lubell, D., & Meiklejohn, C. (1997). Healthy but mortal : human biology and the first farmers of Western Europe. *Antiquity*, 19, 639-658.

Jacks, M. (2009). Teeth and the Past in Portugal : Pathology and the Mesolithic-Neolithic Transition. In : Koppe, T., Meyer, G., Alt, K.W. (éd). *Comparative Dental Morphology* (p. 167-172). Basel, Suisse : Karger.

Jamieson, B. (2016). *Origins and Evolutionary Radiation of Schistosoma*. New-York, NY: CRC Press.

Jalut, G. (1995). Analyse pollinique de sediments holocènes de l'étang de Caspestang (Hérault). In: Guilaine, J. (éd), *Temps et espace dans le bassin de l'Aude du Néolithique à l'âge du Fer*. (p.293-302). Toulouse, France : Centre d'Anthropologie.

Jamrichová, E., Hédl, R., Kolář, J., Tóth, P., Bobek, P., Hajnalová, M., Procházka, J., Kadlec, J., & Szabó, P. (2017). Human impact on open temperate woodlands during the middle Holocene in Central Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 245, 55-68.

Jones, A. K. G. (1982). Human parasite remains: Prospects for a quantitative approach. In : Hall, A. R., & Kenward, H. K. *Environmental Archaeology in the Urban Context, Research Report 43*, (p.66-70). Bootham, United Kingdom: Council for British Archaeology

Jones, A. K. G. (1985). Trichurid Ova in Archaeological Deposits : Their Value as Indicators of Ancient Feces. In : Fieller, N. J. R., Gilbertson, D. D., Ralph, N.G.A. *Paleobiological Investigations: Research Design, Methods and Data Analysis, Reports 266*, (p.105-114) Oxford, United Kingdom : British Archaeological Reports.

Jourdan, P. M., Lamberton, P. H. L., Fenwick, A., & Addiss, D. G. (2018). Soil-transmitted helminth infections. *The Lancet*, 391, 252-265.

Jouy-Avantin, F., Combes, C., De Lumley, H., Miskovsky, J.-C., Moné, H. (1999). Coprolites from a Middle Pleistocene Site in Europe. *The journal of parasitology*, 85, 376-379.

Jouy-Avantin, F., Combes, C., De Lumley, H., Miskovsky, J.C. & Mone, M. (1999). Helminth Eggs in Animal Coprolites from a Middle Pleistocene Site in Europe. *American Society of Parasitologists*, 85 379-381.

Justine, J.-L., Ferté, H., & Bain, O. (1987). Trois *Capillaria* (Nematoda) de l ' intestin du lérot en France Rapports avec un *Capillaria* de l'estomac du sanglier, *Bulletin du Museum national d'Histoire naturel de Paris*, 3, 579-604.

Justine, J.-L., & Hubert, F. (1988). Redescription de *Capillaria Bovis* (Schnyder, 1906) (Nematoda, Capillariinae). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturel*, 4, 693-709.

Justine, J.-L., & Hubert, F. (1989). *Capillaria bovis* (Nematoda, Capillariinae) parasite du Mouflon, du Daim et du Chevreuil en France. Liste des hôtes dans le Monde . *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturel*, 11, 79-96.

Justine, J.-L. (2007). *Huffmanella* spp. (Nematoda, Trichosomoididae) parasites in coral reef fishes off New Caledonia, with descriptions of *H. balista* n. sp. and *H. longa* n. sp. *Zootaxa*, 1628, 23-41.

- K -

Kalbe, I. (1955) Untersuchungen über die Entwicklungsfähigkeit der Eier von *Ascaris lumbricoides* L. und *Parascaris equorum* Goeze nach Abwasseraufenthalt und unter anderen biologischen Bedingungen. *Archiv für Experimentelle Veterinärmedizin* 9, 557–568.

- Kajerová, V., & Baruš, V. (2005). Psittacine birds (Aves: Psittaciformes) as new hosts of *Baruscapillaria obsignata* (Nematoda: Capillariidae). *Acta Veterinaria Brunensis*, 74, 571–574
- Kaplan, J. O., Krumhardt, K. M., & Zimmermann, N. (2009). The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. *Quaternary Science Reviews*, 28, 3016–3034.
- Karesh, W. B., Dobson, A., Lloyd-Smith, J. O., Lubroth, J., Dixon, M. A., Bennett, M., Aldrich, S., Harrington, T., Formenty, P., Loh, E. Machalaba, C. C., Tomas, M. J., & Heymann, D. L. (2012). Ecology of zoonoses: natural and unnatural histories. *The Lancet*, 380, 1936-1945.
- Karlsson, E.K., Kwiatkowski, D.P., & Sabeti, P.C. (2014). Natural selection and infectious disease in human populations. *Nature Reviews Genetics*, 15, 379-393.
- Kates, K. C. (1942). Viability of eggs of the swine thorn-headed worm (*Macracanthorhynchus hirudinaceus*). *Journal of Agricultural Research*, 64, 93-100.
- Kaufmann, J.(1996) Parasitic Infections of Domesticated Animals: A Diagnostic Manual. Basel, Suisse : Birkhäuser Verlag.
- Keesing, F., Belden, L.K., Daszak, P., Dobson, A., Harvell, C. D., Holt, R. D., Hudson, P., Jolles, A., Jones, K. E., Mitchell, C. E., Myers, S. S, Bogich, T., & Ostfeld, R. S (2010). Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature* 468, 647-652.
- Kennedy, C. R. (2006). *Ecology of the acanthocephala*. Cambridge ; New York: Cambridge University Press.
- Kim, M.-K., Pyo, K.-H., Hwang, Y.-S., Park, K. H., Hwang, I. G., Chai, J.-Y., & Shin, E.-H. (2012). Effect of Temperature on Embryonation of *Ascaris suum* Eggs in an Environmental Chamber. *The Korean Journal of Parasitology*, 50, 239-242.
- Kingsley, D. (2009). Des atomes aux caractères. *Dossier pour la science*, 63, 34-41.
- Kirsanow, K., & Burger, J. (2012). Ancient human DNA. *Annals of Anatomy*, 194, 121–132.
- Kozłowski, S. K. (1976). Les courants interculturels dans le Mésolithique de l'Europe occidentale. In : Kozłowski S. K (éd). Les civilisations du 8 ème au 5 ème millénaire avant notre ère en Europe : paléoenvironnement, structures d'habitat, outillages, économie. Actes

du IX ème congrès Union Internationale des Sciences Préhistorique et Protohistoriques. (p. 135-160). Paris, France : CNRS.

Kozłowski S. K. (2009). *Thinking Mesolithic*. Oxford, United Kingdom: Oxbow.

Krull, W. H., Mapes C.R.(1952). Studies on the biology of *Dicrocoelium dendriticum*, including its relation to the intermediate host, *Cionella lubrica*. VII. The second intermediate host of *Dicrocoelium dendriticum*.-*Cornell College of Veterinary Medicine*, 42, 603-604.

- L -

Lancelotti, C., Balbo, A. L., Madella, M., Iriarte, E., Rojo-Guerra, M., Royo, J. I., Tejedor, C., Garrido, R., García, I., Arcusa, H., Jorda, P. & Peña-Chocarro, L. (2014). The missing crop: investigating the use of grasses at Els Trocs, a Neolithic cave site in the Pyrenees (1564 m asl). *Journal of Archaeological Science*, 42, 456-466.

Larsen, M. H., & Mouritsen, K. N. (2014). Temperature–parasitism synergy alters intertidal soft-bottom community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 460, 109-119.

Lartigot–Campin, A. & Mone, H. (2017). Analyses polliniques et parasitologiques préliminaires de coprolithes de carnivores du site moustérien des Ramandils (Port-la-Nouvelle, Aude, France). *Quaternaire*, 28, 217-224.

Lawton, S. P., Hirai, H., Ironside, J. E., Johnston, D. A., & Rollinson, D. (2011). Genomes and geography: genomic insights into the evolution and phylogeography of the genus *Schistosoma*. *Parasites & Vectors*, 4, 131.

Le Bailly, M. (2005). Evolution de la relation hôte/parasite dans les systèmes lacustres nord alpins au Néolithique (3900-2900 BC), et nouvelles données dans la détection de paléoantigènes de Protozoa. (thèse de doctorat). Université de Reims Champagne-Ardenne, p. 291.

Le Bailly, M., Leuzinger, U., Schlichtherle, H., & Bouchet, F. (2007). “Crise économique” au Néolithique à la transition Pfynd-Horgen : contribution de la Paléoparasitologie. *Anthropozoologica*, 42, 175-185

- Le Bailly, M., & Bouchet, F. (2010). Ancient dicrocoeliosis: Occurrence, distribution and migration. *Acta Tropica*, *115*, 175–180.
- Ledger, M. L., Anastasiou, E., Shillito, L.-M., Mackay, H., Bull, I. D., Haddow, S. D., Knüsel, C., & Mitchell, P. D. (2019). Parasite infection at the early farming community of Çatalhöyük. *Antiquity*, *93*, 573-587.
- Leduc C., & Verjux C. (2014). Mesolithic occupation patterns at Auneau “Le Parc du Château” (Eure-et-Loir, France): contribution of zooarchaeological analysis from two main pits to the understanding of type and length of occupation, *Journal of Archaeological Science*, *47*, 39-52.
- Leger, E., & Webster, J. P. (2017). Hybridizations within the Genus *Schistosoma*: implications for evolution, epidemiology and control. *Parasitology*, *144*, 65–80.
- Leles, D., Gardner, S. L., Reinhard, K., Iñiguez, A., & Araújo, A. (2012). Are *Ascaris lumbricoides* and *Ascaris suum* a single species? *Parasites & Vectors*, *5*, 42.
- Leroyer, C. (1997). Homme, climat, végétation au Tardi- et Postglaciaire dans le Bassin parisien : apport de l'étude palynologique des fonds de vallées. (Thèse de Doctorat). Paris I Panthéon-Sorbonne. p.786.
- Leroyer, C., Mordant, D., & Lanchon, Y. (2004). L'anthropisation du Bassin parisien du VII au IV millénaire d'après les analyses polliniques de fonds de vallées : mise en évidence d'activités agro-pastorales très précoces. In: Richard, H. (éd). *Néolithisation précoce. Premières traces d'anthropisation du couvert végétal à partir des données polliniques*. (p. 11-28). Besançon, France: Presses universitaires.
- Leroyer, C., Allenet, G. (2006). L'anthropisation du paysage végétal d'après les données polliniques : l'exemple des fonds de vallées du Bassin parisien. In : Allée, P., Lespez, L.(éd). *L'érosion entre Société, Climat et Paléoenvironnement*. (p.63-72). Clermont- Ferrand, France : Presses Universitaires Blaise Pascal.
- Levine, N. D. (1968). *Nematode Parasites of Domestic Animals and Man*. Minneapolis, MN: Burgess Publishing Company.
- Lewandowska, M., Jędrychowska-Dańska, K., Płoszaj, T., Witas, P., Zamerska, A., Mańkowska-Pliszka, H., & Witas, H. W. (2018). Searching for signals of recent natural

selection in genes of the innate immune response - ancient DNA study. *Infection, Genetics and Evolution*, 63, 62-72.

Li, C., Yang, H., & Wang, Y. (2010). *Capillaria hepatica* in China. *World Journal of Gastroenterology*, 16, 698-702.

Lillie, M. (1996). Mesolithic and Neolithic Populations of Ukraine: Indications of Diet From Dental Pathology. *Current Anthropology*, 37, 135-142.

Littlewood, D. T. J., Lockyer, A. E., Webster, B. L., Johnston, D. A., & Le, T. H. (2006). The complete mitochondrial genomes of *Schistosoma haematobium* and *Schistosoma spindale* and the evolutionary history of mitochondrial genome changes among parasitic flatworms. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39, 452-467.

Livingstone, F. B. (1958). Anthropological implications of sickle-cell distribution in West Africa. *American Anthropologist*, 60, 533-562.

Lopez, A., Aburto, E., Jones, K., Robbins, W., Conboy, G., & Island, E. (2015). *Eucoleus boehmi* infection in the nasal conchae and paranasal sinuses of red fox (*vulpes vulpes*) on prince edward island, *Journal of Wildlife Diseases*, 52, 279-285.

Loock, N. (2003). La paramphistomose bovine, enquête épidémiologique dans l'est de la France. (Thèse de Doctorat). École National Vétérinaire D'Alfort. p.79.

Lubell, D., M. Jackes, H. Schwarcz, M. Knyf & C. Meiklejohn. (1994). The Mesolithic-Neolithic transition in Portugal: isotopic and dental evidence of diet. *Journal of Archaeological Science*, 21, 201-16.

- M -

Maclean, J.D., Cross, J., & Mahanty, S. (1999). Liver, lung, and intestinal fluke infections. *Tropical Infectious Diseases : Principles, Pathogens and Practice* 2, 1349-1369.

Magi, M., Guardone, L., Prati, M.C., Mignone, W., & Macchioni, F. (2014). Extraintestinal nematodes of the red fox *Vulpes vulpes* in north-west Italy. *Journal of Helminthology*, 89, 506-511.

- Maicher, C., Hoffmann, A., Côté, N. M., Palomo Pérez, A., Saña Segui, M., & Le Bailly, M. (2017). Paleoparasitological investigations on the Neolithic lakeside settlement of La Draga (Lake Banyoles, Spain). *The Holocene*, 27, 1659-1668.
- 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*, *on press*, 1-8.
- Marambat, L., & Roussot-Larroque, J. (1989). Paysage végétal et occupations humaines sur la côte atlantique : l'exemple de la Lède du Gulp. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du quaternaire*, 26, 73-89.
- Manen, C. (2014). Spatial, chronological and cultural dynamics of the Neolithization in the Western Mediterranean. In : Manen, C., Perrin, T., & Guilaine, J. (éd). *La transition néolithique en Méditerranée*.(p. 405-418). Paris/Toulouse, France : Errance, Archives d'Ecologie Préhistorique.
- Mangerud, J., Andersen, S. T., Berglund, B. E., & Donner, J. J. (1974). Quaternary stratigraphy of Norden, a proposal for terminology and classification. *Boreas*, 3, 105-127.
- Marchand, G. (2012). Préhistoire atlantique. Fonctionnement et évolution des sociétés du Paléolithique au Néolithique. (Thèse d'HDR). Université de Rennes.p. 418.
- Marchand, G., Perrin, T. (2017). Why this revolution. Explaining the major technical shift in Southwestern Europe during the 7th millennium cal. BC. *Quaternary International*, 428, 73-85.
- Marinval, P. (1988). L'alimentation végétale en France : du Mésolithique jusqu'à l'Age du fer. Paris, France : Editions du Centre national de la recherche scientifique.
- Mariton, J. (2008). Étude des endoparasites des bovins au sein de trois marais communaux du marais poitevin. (Thèse de doctorat). Université de Paul Sabatier, Toulouse, p.193.
- Margarit, X., Orgeval, M., Margail, M., Castin, T., Rousselet, O., Battentier, J., Delefosse, C., Hoffmann, A., Lazard, N., Mayca, J., Negroni, S. (2011). Le site néolithique final de ponteau à Martigues (bouches du Rhône) Rapport intermédiaire 2011, DRAC-SRA Alpes-Provence-Cote d'azur.

Marquebielle, B. (2015). Le travail des matières osseuses au mésolithique : caractérisation technique et économique à partir des séries du sud et de l'est de la France. (Thèse de Doctorat). Université de Toulouse 2 Le Mirail. p.511.

Mason, S. (2000). Fire and Mesolithic subsistence. Managing oaks for acorns in northwest Europe? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 164, 139-150.

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, 1357-1359.

Mathieson, I., Alpaslan-Roodenberg, S., Posth, C., Szécsényi-Nagy, A., Rohland, N., Mallick, S., Olalde, I., Broomandkoshbacht, N., Candilio, F., Cheronet, O., Fernandes, D., Ferry, M., Gamarra, B., Fortes, G. G., Haak, W., Harney, E., Jones, E., Keating, D., Krause-Kyora, B., Kucukkalipci, I., Michel, M., Mittnik, A., Nägele, K., Novak, M., Oppenheimer, J., Patterson, N., Pfrenkle, S., Sirak, K., Stewardson, K., Vai, S., Alexandrov, S., Alt, K. W., Andreescu, R., Antonović, D., Ash, A., Atanassova, N., Bacvarov, K., Gusztáv, M. B., Bocherens, H., Bolus, M., Boroneanț, A., Boyadzhiev, Y., Budnik, A., Burmaz, J., Chohadzhiev, S., Conard, N. J., Cottiaux, R., Čuka, M., Cupillard, C., Drucker, D. G., Elenski, N., Francken, M., Galabova, B., Ganetsovski, G., Gély, B., Hajdu, T., Handzhyska, V., Harvati, K., Higham, T., Iliev, S., Janković, I., Karavanić, I., Kennett, D. J., Komšo, D., Kozak, A., Labuda, D., Lari, M., Lazar, C., Leppek, M., Leshtakov, K., Vetro, D. L., Los, D., Lozanov, I., Malina, M., Martini, F., McSweeney, K., Meller, H., Mendišić, M., Mirea, P., Moiseyev, V., Petrova, V., Price, T. D., Simalcsik, A., Sineo, L., Šlaus, M., Slavchev, V., Stanev, P., Starović, A., Szeniczey, T., Talamo, S., Teschler-Nicola, M., Thevenet, C., Valchev, I., Valentin, F., Vasilyev, S., Veljanovska, F., Venelinova, S., Veselovskaya, E., Viola, B., Virag, C., Zaninović, J., Zäuner, S., Stockhammer, P. W., Catalano, G., Krauß, R., Caramelli, D., Zariņa, G., Gaydarska, B., Lillie, M., Nikitin, A. G., Potekhina, I., Papathanasiou, A., Borić, D., Bonsall, C., Krause, J., Pinhasi, R., & Reich, D. (2018). The genomic history of southeastern Europe. *Nature*, 555, 197-203.

Martín-Vega, D., Garbout, A., Ahmed, F., Wicklein, M., Goater, C. P., Colwell, D. D., & Hall, M. J. R. (2018). 3D virtual histology at the host/parasite interface : visualisation of the master manipulator, *Dicrocoelium dendriticum*, in the brain of its ant host. *Scientific Reports*, 8, e8587.

Martínez-Carrasco, C., De Ybáñez, M. R., Sagarminaga, J., Garijo, M., Moreno, F., Acosta I, Hernandez, S., & Alonso, F. D. (2007). Parasites of the red fox (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758) in Murcia, southeast Spain. *Revue de Medecine veterinaire*, 158, 331-335.

- Masson, M., Bereczki, Z., Molnár, E., Donoghue, H. D., Minnikin, D. E., Lee, O. Y.-C., Wu, H., Besra, G. Bull, I. D., & Pálfi, G. (2015). 7000 year-old tuberculosis cases from Hungary. Osteological and biomolecular evidence. *Tuberculosis*, *95*, 13-17.
- Mauri, A., Davis, B. A. S., Collins, P. M., & Kaplan, J. O. (2015). The climate of Europe during the Holocene: A gridded pollen-based reconstruction and its multi-proxy evaluation. *Quaternary Science Reviews*, *112*, 109-127.
- Magyari, E., Chapman, J., Fairbairn, A., Francis, M., & De Guzman, M. (2012). Neolithic human impact on the landscapes of North-East Hungary inferred from pollen and settlement records *Vegetation History and Archaeobotany*, *21*, 279-302.
- Mazurié De Keroualin, K. (2003). *Genèse et Diffusion de l'agriculture en Europe : Agriculteurs, Chasseurs, Pasteurs*. Paris, France: Errance.
- McNeill, W. H. (1976). *Plagues and Peoples*. New York, N-Y: Anchor Books Doubleday.
- Mehlhorn, H. (2015). *Encyclopedia of Parasitology*. Berlin, Deutschland : Springer-Verlag.
- Melby, M., & Mauger, M. (2016). Effects of Agriculture on Environmental and Human Health: Opportunities for Anthropology. In: Singer, M. (éd). *A Companion to Anthropology and Environmental Health*. (p. 44-67). Hoboken, NJ: John Wiley & Sons
- Mensforth, R., Lovejoy, C., Lallo, J., & Armelagos, G. (1978). Part two: the role of constitutional factors, diet, and infectious disease in the etiology of porotic hyperostosis and periosteal reactions in prehistoric infants and children. *Medical Anthropology*, *2*, 1-59.
- Mitchell, P. (2013). The origins of human parasites: exploring the evidence for endoparasitism throughout human evolution. *International Journal of Paleopathology*, *3*, 191-198.
- Mitchell, P. (2015). *Sanitation, latrines and intestinal parasites in past populations*. Farnham, United-Kingdom : Ashgate Publishing.
- Meiklejohn, C., Bosset, G., & Valentin, F. (2010). Radiocarbon dating of Mesolithic human remains in France. *Mesolithic Miscellany*, *21*, 10-56.
- Meyer, K. B., Miller, K. D. & Kaneshiro, E. S. (1978). Recovery of *Ascaris* eggs from sludge. *Journal of Parasitology*, *64*, 380-383.

Morand, S., McIntyre, K. M., & Baylis, M. (2014). Domesticated animals and human infectious diseases of zoonotic origins: Domestication time matters. *Infection, Genetics and Evolution*, 24, 76-81.

Moravec, F. (1982). Proposal of a new systematic arrangement of Nematodes of the family Capillariidae. *Folia parasitologica*, 29, 19-132.

Moravec, F. (2001). *Trichinelloid nematodes parasitic in cold-blooded vertebrates*. 1st éd. Prague, République tchèque : Academia.

Mordant, D. (1992). Noyen-sur-seine avant le Néolithique : des vestiges mésolithiques en milieu humide. *Bulletin du Groupement Archéologique de Seine-et-Marne*, 28-31, 17-38.

Morehouse, N. F. (1942). *Life cycle of Capillaria caudinflata, a nematode parasite of the common fowl*. (Thèse de Doctorat). Iowa State collège. p.132.

Moret, P., (1998). L'archéo-entomologie, ou les insectes au service de l'histoire. *Revue de Médecine Vétérinaire*, 149, 995-998

Morgan, D. O. (1932). On three species of the genus *Capillaria* from the English domestic fowl. *J. Helminthology*, 10, 183-194.

Morrison, G. (1994). The Intensification of Production: Archaeological Approaches. *Journal of Archeology Method and Theory*, 1, 111-159.

Muñoz-Sobrino, C., Ramil-Rego, P., & Gómez-Orellana, L. (2007). Late Würm and early Holocene in the mountains of northwest Iberia : biostratigraphy, chronology and tree colonization. *Vegetation History and Archaeobotany*, 16, 223-240.

- N -

Nejsum, P., Parker, E. D., Frydenberg, J., Roepstorff, A., Boes, J., Haque, R., Astrup, I., Prag, J., & Skov Sorensen, U. B. (2005). Ascariasis Is a Zoonosis in Denmark. *Journal of Clinical Microbiology*, 43, 1142-1148.

Nejsum, P., Hawash, M. B., Betson, M., Stothard, J. R., Gasser, R., & Andersen, L. O. (2017). *Ascaris* phylogeny based on multiple whole mtDNA genomes. *Infection, Genetics and Evolution*, 48, 4-9.

Nezamabadi, M. (2014). New contribution of paleoparasitology in the middle east and first data on the iranian plateau and adjacent areas. (Thèse de doctorat). Université de Franche-Comté, Besançon, p.216.

Nozais J.-P., Datry A., & Danis M. (1996). *Traité de parasitologie médicale*. Paris, France: Pradel.

Nriagu, J. (2019). Environmental Pollution and Human Health in Ancient Times. In : J.O. Nriagu (éd). *Encyclopedia of Environmental Health* (p.489-506). Amsterdam, Pays-Bas : Elsevier

- O -

Omran, A. (1971). The epidemiologic transition : a theory of the epidemiology of population change. *The Milbank Memorial Fund Quarterly*, 49, 509-538.

Otranto, D., & Traversa, D. (2003). Dicrocoeliosis of ruminants: a little known fluke disease. *Trends in Parasitology*, 19, 12-15.

Ortega, D., Ibáñez, J., Campos, D., Khalidi, L., Méndez, V., & Teira, L. (2016). Systems of Interaction between the First Sedentary Villages in the Near East Exposed Using Agent-Based Modelling of Obsidian Exchange. *Systems*, 4, 18.

- P -

Pautreau J.-P., & Mataro i Pladelasala M. (1996). *Inventaire des mégalithes de France. La Vienne*. Chauvigny, France: Association des Publications Chauvinoises.

Page, A. E., Viguier, S., Dyble, M., Smith, D., Chaudhary, N., Salali, G. D., Thompson, J., Vinicuis, L., Mace, R., & Migliano, A. B. (2016). Reproductive trade-offs in extant hunter-

gatherers suggest adaptive mechanism for the Neolithic expansion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 4694-4699.

Palanivelu, M., Kumar, M. A., Singh, S. D., Latchumikanthan, A., Badami, S., Kolluri, G., Singh, R., Dhama, K., & Singh, R. J. (2016). *Baruscapillaria obsignata* : a serious cause of enteropathy and high mortality in turkeys (*meleagris gallopavo*). *Veterinary Quarterly*, 36, 145-149.

Palomo, A., Raquel, P., Terradas, X., Bosch, A., Buxó, R., Chinchilla, J., Saña, M., & Tarrús, J. (2014). Prehistoric Occupation of Banyoles Lakeshore: Results of Recent Excavations at La Draga Site, Girona, Spain. *Journal of Wetland Archaeology*, 14, 58-73,

Panagiotakopulu, E., & Buckland, P. C. (2017). A thousand bites. Insect introductions and late Holocene environments. *Quaternary Science Reviews*, 156, 23-35.

Paraskevis, D., Angelis, K., Magiorkinis, G., Kostaki, E., Ho, S. Y. W., & Hatzakis, A. (2015). Dating the origin of hepatitis B virus reveals higher substitution rate and adaptation on the branch leading to F/H genotypes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 93, 44-54.

Patte, E. (1979). Quelques restes humains préhistoriques du Musée de Poitiers. *Bulletin de la Société des Antiquaires de l'Ouest*, 15, p. 47-59.

Perez-Obiol, R., & Julià, R. (1994). Climatic change on the Iberian Peninsula recorded in a 30 000-yr pollen record from Lake Banyoles. *Quaternary Research*, 41, 91-98.

Perez-Romero, A., Carretero, J.M., Juez, L., Ortega, A.I., Ortega, M.C., & Arsuaga, J.L. (2010). Una doble almohade del Siglo XIII en el yacimiento de El portalon de Cueva Mayor, Sierra de Atapuerca (Burgos). *Numisma*, 254, 85-106.

Perez-Romero, A., Carretero, J.M., Alday, A., & Arsuaga, J.L. (2013). La Ceramica Proto-historica e Historica en el yacimiento de El Portalon de Cueva Mayor, Sierra de Atapuerca, Burgos. *Boletín de la Sociedad Española de Ceramica y Vidrio*, 52, 183-193.

Pérez-Díaz, S., López-Sáez, J. A., & Galop, D. (2015). Vegetation dynamics and human activity in the Western Pyrenean Region during the Holocene. *Quaternary International*, 364, 65-77.

- Perlès, C. (2010). Grèce et Balkans: deux voies de pénétration distinctes du Néolithique en Europe ? In : Demoule, J. P. (éd), *La révolution néolithique dans le monde*. (p. 263-281) Paris, France : CNRS.
- Perri, A. R., Power, R. C., Stuijts, I., Heinrich, S., Talamo, S., Hamilton-Dyer, S., & Roberts, C. (2018). Detecting hidden diets and disease: Zoonotic parasites and fish consumption in Mesolithic Ireland. *Journal of Archaeological Science*, 97, 137-146.
- Perrin, T., Marchand, G., Allard, P., Binder D., Collina, C., Garcia Pouchol, O., & Valdeyron, N. (2009). Le second Mésolithique d'Europe occidentale : origine et gradient chronologique (The late Mesolithic of Western Europe: origins and chronological stages). *Annales de la Fondation Fyssen*, 24, 160-177.
- Perrin, T., Manen, C., Valdeyron, N., & Guilaine, J. (2017). Beyond the sea... The Neolithic transition in the southwest of France. *Quaternary International*, *on press*, 1-15.
- Perrin, T. (dir.). (2016). Fouille archéologique de Roquemissou à Montrozier (Aveyron). Rapport d'opération programmée triennale 2014-2016, Toulouse, SRA DRAC Occitanie.
- Perrin T. (dir.). (2017). Roquemissou. Rapport intermédiaire de fouille programmée triennale 2017-2019, Toulouse, SRA DRAC Occitanie.
- Pike, A. W. (1968). Recovery of helminth eggs from archaeological excavations, and their possible usefulness in providing evidence for the purpose of an occupation. *Nature* 219, 303-304.
- Pitchford, R. J. (1961). Observations on a possible hybrid between the two schistosomes *S. haematobium* and *S. mattheei*. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 55, 44-51.
- Pearce-Duvel, J. M. C. (2006). The origin of human pathogens: evaluating the role of agriculture and domestic animals in the evolution of human disease. *Biological Reviews*, 81, 369-382.
- Poplin, F., Poulain, T., Méniel, P., Vigne, J.D., Geddes, D., & Helmer, D. (1986). Les débuts de l'élevage en France. In : Demoule, J. P. & Guilaine, J.(éd). *Le Néolithique de la France : hommage à Gérard Bailloud*. (p. 37-51) Paris, France : Picard.

Postal, J.M. (1984). Les paramphistomoses gastro-duodénales des Ruminants. Contribution à l'étude de leur épidémiologie : cas du foyer Vendéen. (Thèse de Doctorat). École Nationale Vétérinaire D'alfort. p.125.

Poullin, R. (2015). Quantifying parasite diversity, In : Morand, S., Krasnov, B.R., & Littlewood, D.T.J. (éd). *Parasite Diversity and Diversification : Evolutionary Ecology Meets Phylogenetics*. (p. 9-26). Cambridge, United Kingdom : Cambridge University Press.

Price, T. D., & Bar-Yosef, O. (2011). The Origins of Agriculture : New Data, New Ideas : An Introduction to Supplement 4. *Current Anthropology*, 52, 163-174.

Puertas, O. (1999). Premiers indices polliniques de néolithisation dans la plaine littorale de Montpellier (Hérault, France), *Bulletin de la Société préhistorique française*, 96, 15-20.

Pümpin, C. , Le Bailly, M. and Pichler, S. (2017). Ova of Intestinal Parasites. In *Archaeological Soil and Sediment Micromorphology* (eds C. Nicosia and G. Stoops). New York, pp. 91-98. John Wiley & Sons

- Q -

Quintana-Murci, L., & Clark, A.G. (2013). Population genetic tools for dissecting innate immunity in humans. *Nature Reviews Immunology*, 13, 280-293

Quintana-Murci, L. (2019). Human Immunology through the Lens of Evolutionary Genetics. *Cell*, 177, 184-199.

- R -

Radomyos, P., Chobchuanom, A., & Tungtrongchitr, A. (1989). Intestinal perforation due to *Macracanthorhynchus hirudinaceus* infection in Thailand. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 40, 476-477.

- Ransom, B. H. (1911). The Nematodes parasitic in the alimentary tract of cattle, sheep, and other ruminants. *Bulletin. Bureau of Animal Industry. United States department of Agriculture*, 127, 1-132.
- Reinhard, K. J. (1988). Cultural ecology of prehistoric parasitism on the Colorado Plateau as evidenced by coprology. *American Journal of Physical Anthropology*, 77, 355–366.
- Reinhard, K. J. (1992). Parasitology as an interpretive tool in archaeology. *American Antiquity*, 57, 231–245.
- Reinhard, K. J. (2008). Parasite Pathoecology of Salmon Pueblo and Other Chacoan Great Houses: The Healthiest and Wormiest Ancestral Puebloans ». In : Reed, P. F. *Chaco's Northern Prodigies: Salmon, Aztec, and the Ascendancy of the Middle San Juan Region after AD 1100*. (p.86–95). Salt Lake City, UT : University of Utah Press.
- Reinhard, K. J., Anderson, G. A., & Hevly, R. H. (1987). Helminth remains from prehistoric coprolites on the Colorado Plateau. *Journal of Parasitology*, 73, 630–639.
- Reinhard, K. J., & Araújo, A. (2007). Archaeology as a Discipline: Archaeoparasitology. In : Pearsall D. (éd). *Encyclopedia of Archaeology*. (p. 494-501). New York, NY : Elsevier.
- Reinhard, K., & Araújo, A. (2012). Synthesizing Parasitology with Archaeology in Paleopathology. In : Buikstra, J., & Roberts, C. (éd). *A Global History of Paleopathology*. (p. 751–764). Oxford, United Kingdom : University Press Oxford.
- Revelles, J. (2017). Archaeoecology of Neolithisation. Human-environment interactions in the NE Iberian Peninsula during the Early Neolithic. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 15, 437-445.
- Rieu, E. (2004). *Paramphistomoses gastroduodénales bovines : enquête épidémiologique en Champagne-Ardenne et mise au point d'un test E.L.I.S.A. pour la détection de coproantigènes parasitaires*. (Thèse de Doctorat). Ecole national Vétérinaire D'alfort. p.264.
- Richardson, D. J., Leveille, A., Belsare, A. V., Al-Warid, H. S., & Gompper, M. E. (2017). Geographic Distribution Records of *Macracanthorhynchus ingens* (Archiacanthocephala: Oligacanthorhynchidae) from the Raccoon, *Procyon lotor* in North America. *Journal of the Arkansas Academy of Science*, 71, 203-205.

- Rigaud, S. (2011). La parure : traceur de la géographie culturelle et des dynamiques de peuplement au passage Mésolithique-Néolithique en Europe. (Thèse de doctorat) Université Sciences et Technologies, Bordeaux I. p. 470.
- Renfrew, C. (1987). *Archaeology and language, the puzzle of Indo-European origins*. London, United-Kingdom : Jonathan Cape.
- Roberts, C. (2015). What did agriculture do for us? The bioarchaeology of health and diet. In G. Barker & C. Goucher (éd), *The Cambridge World History* (p. 93-123). Cambridge, United-Kingdom : Cambridge University Press.
- Roberts, N., Woodbridge, J., Bevan, A., Palmisano, A., Shennan, S., & Asouti, E. (2018). Human responses and non-responses to climatic variations during the last Glacial-Interglacial transition in the eastern Mediterranean. *Quaternary Science Reviews*, 184, 47-67
- Rogalski, M.A., Gowler, C.D., Shaw, C.L., Hufbauer, R.A., & Duffy, M.A. (2017). Human drivers of ecological and evolutionary dynamics in emerging and disappearing infectious disease systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences*, 372, e20160043.
- Roever-Bonnet, H., Rijpstra, C., Renesse, M. A., & Peen, C. H. (1979). Helminth eggs and gregarines from coprolites from the excavations at Swifterbant. *Helinium*, 19, 7-12.
- Rojo-Guerra, M.A., Royo-Guillen, J.I., Garrido-Peña, R., García-Martínez de Lagran, I., Tejedor-Rodríguez, C., Arcusa-Magallon, H., Peña-Chocarro, L., & Moreno-García, M. (2015). La Cueva de Els Trocs : un asentamiento del Neolítico antiguo junto al Pirineo axial. *V Congreso Do Neolítico Peninsular*, 8, 189-198.
- Rojo-Guerra, M.A., Peña-Chocarro, L., Royo-Guillen, J.I., Tejedor-Rodríguez, C., García-Martínez de Lagran., I., Arcusa-Magallon., H., Garrido-Pena, R., Moreno-García, M., Mazzuco, N., Gibaja-Bao, J.F., Ortega, D., Bernd, K., & Walt, K. (2013). Pastores trashumantes del Neolítico antiguo en un entorno de alta montaña: secuencia crono-cultural de la Cova de Els Trocs, San Feliú de Veri (Huesca). *Boletín del Seminario Arte Arqueológico*, 69, 9-55.
- Rojo-Guerra, M.A., Peña-Chocarro, L., Royo-Guillen, J.I., Tejedor-Rodríguez, C., García-Martínez de Lagran, I., Garrido-Pena, R., Moreno-García, M., Pimenta, C., Mazzuco, N., Gibaja-Bao, J.F., Perez-Jorda, G., Jimenez-Jimenez, I., Iriarte, E., Alt, K.W., (2014). Los primeros pastores trashumantes de la Alta Ribagorza (Huesca, España). In : Clemente-

Conte, I., Gassiot Ballbe, E., Rey Lanaspá, J. (éd). *Sobrarbe Antes de Sobrarbe. Pinceladas de Historia de Los Pirineos*. (p.127-151). Zaragoza, Espagne : Centro de Estudios de Sobrarbe, Huesca.

Roudil, J.-L., Van Willigen, S. (2002). La céramique du Néolithique ancien de la Baume d'Oullins (Le Garn, Gard). *Ardèche Archéologie*, 19, 6-26.

Roussot-Larroque, J., Villes, A. (1988). Fouilles pré- et protohistoriques à la Lède du Gulp (Grayan-et-l'Hôpital, Gironde). *Bulletin de la Société Archéologique de Bordeaux*, 79, 19-60.

Roussot-Larroque, J. (1995). La séquence néolithique de la Lède du Gulp et sa chronologie. *Revue archéologique de l'ouest*, 7, 75-78.

Rozoy, J.-G. (1978). *Les derniers chasseurs. L'Épipaléolithique en France et en Belgique*. Reims, France : Société archéologique champenoise.

Rozoy, J.-G. (1979). Les derniers chasseurs. L'épipaléolithique en France et en Belgique. Essai de synthèse. *Revue archéologique du Centre de la France*, 18, 86.

Ruffer, M. A. (1910). Note on the presence of *Bilharzia haematobia* in Egyptian mummies of Twentieth Dynasty (1250-1000 BC). *British Medical Journal*, 1, 16.

Ruffer, M. A. (1913). On pathological lesions found in Coptic bodies (400–500 AD). *The Journal of Pathology and Bacteriology*, 18, 149-162.

- S -

Sargison, N. D., Baird, G. J., Sotiraki, S., Gilleard, J. S., & Busin, V. (2012). Hepatogenous photosensitisation in Scottish sheep caused by *Dicrocoelium dendriticum*. *Veterinary Parasitology*, 189, 233-237.

Sarkari, B., Mansouri, M., Najjari, M., Derakhshanfar, A., & Mowlavi, G. (2016). *Macracanthorhynchus hirudinaceus* : the most common helminthic infection of wild boars in southwestern Iran. *Journal of Parasitic Diseases*, 40, 1563-1566.

Scandura, M., Iacolina, L., Crestanello, B., Pecchioli, E., Di Benedetto, M. F, Russo, V., Davoli, R., Apollonio, M., & Bertorelle, G. (2008). Ancient vs. recent processes as factors shaping the genetic variation of the European wild boar : are the effects of the last glaciation still detectable? *Molécular Ecology*, *17*, 1745-1762.

Schwartz, D. (1993). Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. Les Ulis, France : EDP Sciences.

Schoning, P., Dryden, M.W., & Gabbert N.H. (1993). Identification of a nasal nematode (*Eucoleus boehmi*) in greyhounds. *Veterinary Research Communications*, *17*, 277-281.

Schulting, R. (2014). Hunter-Gatherer Diet, Subsistence, and Foodways. In : Cummings, V., Jordan, P., & Zvelebil (éd). *The Oxford Handbook of the Archaeology and Anthropology of Hunter-Gatherers*. (p.1266-1287).Oxford, United-Kingdom : Oxford University Press.

Scrimshaw, N. (2003). Historical concepts of interactions, synergism and antagonism between nutrition and infection. *Journal of Nutrition*, *133*, 316-321.

Shennan, S. Downey, S., Timpson, A., Edinborough, K., Colledge, S., Kerig, T., Manning, K., & Thomas, M.G., (2013). Regional population collapse followed initial agriculture booms in mid-Holocene Europe. *Nature Communication*, *4*, 2486.

Smith, B. (2001). Low-Level Food Production. *Journal of Archaeological Research*, *9*, 1-43.

Smyth, J. D. & Clegg, J. A (1959). Egg-shellformation in trematodes and cestodes. *Experimental Parasitology*, *8*, 286-323.

Sohrabi, H., Jalali, B. (2002). Observation of a nematode (*Schulmanella petruschewkii*, Schulman) infection in a barble (*Barbus Koswigi*) in Iran. *Journal of marine sciences and technology*, *1*, 47-50.

Solomon, B., & Grigonis, J. (1976). *Capillaria hepatica* : Relation of Structure and of Egg Shell to Antigen Release, *Experimental Parasitology*, *40*, 298-307.

Soulsby, E. J. (1982). Helminths, Arthropods and Protozoa of Domesticated Animals. 7th éd. London, United Kingdom : Baillière-Tindall.

Snyder, S. D., & Loker, E. S. (2000). Evolutionary relationships among the schistosomatidae (platyhelminthes: digenea) and an asian origin for *Schistosoma*. *Journal of Parasitology*, 86, 283-288.

Spigelman, M., Donoghue, H. D., Abdeen, Z., Ereqat, S., Sarie, I., Greenblatt, C. L., Pap, L., Szikossy, I., Hershkovitz, I., Bar-Gal, G. K., Matheson, C. (2015). Evolutionary changes in the genome of *Mycobacterium tuberculosis* and the human genome from 9000 years BP until modern times. *Tuberculosis*, 95, 145-49.

Spikins P. (2008). Mesolithic Europe : Glimpses of Another World. In : Bailey, G.-N., Spikins, P. (éd). *Mesolithic Europe*. (p.1-17). New York, NY: Cambridge University Press

Souffi, B., Fagnart, J.P., Coudret, P. (2007). Un siècle de recherches sur le Mésolithique du nord de la France : bilan et perspectives. In : Évin, J. (éd). *Un siècle de construction du discours scientifique en Préhistoire, actes du 26e congrès préhistorique de France, Avignon 21-25 septembre 2004*. (p. 431-440). Paris, France: Société Préhistorique Française.

Steckel, R.H., Rose, J.C. (2002). The Backbone of History: Health and Nutrition in the Western Hemisphere. Cambridge, United-Kingdom: Cambridge University Press.

Stordeur, D., & Willcox, G. (2016). Jerf el-Ahmar (Aleppo). In : Kanjou, Y., Tsuneki, A. (éd). *A History of Syria in One Hundred Sites*. (p.47-50). Oxford, United-Kingdom: Archaeopress.

Sultan Khuroo, M. (1996). Parasitic diseases of the Liver and intestines Ascariasis. *Gastroenterology Clinics Of North America*, 25, 553-557.

Szmid-Adjide V., Adjide C. C., Rondelaud D., Dreyfuss G., Mage C. (1996) L'état des connaissances sur *Fasciola hepatica*, Linne, 1758 et *Paramphistomum daubneyi*, Dinnik, 1962. *Bulletin des G.T.V*, 529, 45-54.

Szmid-Adjidé, V., Abrous, M., Adjidé, C. C., Dreyfuss, G., Lecompte, A., Cabaret, J., & Rondelaud, D. (2000). Prevalence of *Paramphistomum daubneyi* infection in cattle in central France. *Veterinary Parasitology*, 87, 133-138.

- T -

- Tanno, K., & Willcox, G. (2006). How Fast Was Wild Wheat Domesticated? *Science*, *311*, 1886-1886.
- Tanno, K., & Willcox, G. (2012). Distinguishing wild and domestic wheat and barley spikelets from early Holocene sites in the Near East. *Vegetation History and Archaeobotany*, *21*, 107-115.
- Taylor, L. H., Latham, S. M., & Woolhouse, M. E. (2001). Risk factors for human disease emergence. *Philosophical Transactions of the Royal Society : Biological Sciences*, *356*, 983–989.
- Taylor, M. A., Coop, R. L., & Wall, R. L. (2007). *Veterinary Parasitology, 3rd Edition*. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publishing.
- Teyssandier, N., Furestier, R., Gilabert, C., Guillermin, P., & Ludovic Slimak (dir). (2016). *La Baume d'Oulen Le Garn-Gard- Labastide de Virac Ardèche*. Rapport intermediaire 2016. SRA-DRAC Occitanie.
- Thévenin, A. (1998). Le Mésolithique du Centre-Est de la France : chronologie, peuplement, processus évolutifs. *Revue archéologique de l'Est*, *49*, 87-133.
- Tolan-Smith, C. (2008). Mesolithic Britain. In: Bailey, G., & Spikins, P. (éd). *Mesolithic Europe* (p. 132-157). Cambridge, United Kingdom : Cambridge University Press.
- Traversa, D., Cesare, A., Lia, R. P., & Castagna, G. (2011). (Trichocephalida, Trichuridae), *Parasitology Research*, *109*, 97-104.
- Tresset A. & Vigne J. D. (2007). Substitution of species, techniques and symbols at the Mesolithic/ Neolithic transition in Western Europe. In : Whittle, A. and Cummings, V. (éd). *Going over : the Mesolithic/Neolithic transition in NW Europe*. 189-210. London UK : Proceedings of the British Academy.
- V -**
- Valentin, B. (2008). *Jalons pour une paléohistoire des derniers chasseurs (XIV–VI ème millénaire avant J.-C.)*. Paris, France : Publications de la Sorbonne.
- Valdeyron, N. (2013). *Of Men and Nuts. Essai sur le Mésolithique et sur la place qu'y tient le végétal*. (Thèse d'HDR), Université de Toulouse 2 Le Mirail. p.177.

Valdeyron, N., Bosc-Zanardo, B., Chevallier, A., Constans, G., Gassin, B., Henry, A., Marquebielle, B., Miesch, M., Philibert S., & Sam B. (2014). Le gisement du Cuzoul de Gramat (Lot), Rapport de Triennale, 2014 DRAC-SRA Midi-Pyrénées.

Valdeyron N., Constans G., Sam B., Berthier C., Remy E., Gardeur M., Mignard M., Rousset B., Zemour A. (2018). *Le gisement du Cuzoul de Gramat (Lot)*, Rapport intermediaire 2018, DRAC-SRA Occitanie.

Van Valen, L. (1973). « A new evolutionary law », *Evolutionary Theory*, 1, 1–30.

Vernet, J. L. (2009). Anthracologie et paysages méditerranéens de la forêt primaire néolithique aux écosystèmes secondaires anthropisés In : Barbaza, M., Boissinot, P., Brois, F., Carrère, J., Coularou, J., Gasco, J., Giraud, P., Manen, C., Marival, P., Midant-Reynes, B., Perrin, P & Vaquer J. (éd). *De Méditerranée et d'ailleurs... mélanges offerts à Jean Guilaine* (p. 793-805). Archives d'Écologie Préhistorique Toulouse.

Verdin, F., Ard, V., Carrere, I., Eynaud, F., Hoffmann, A., Manen, C., Marchand, G., & Saint-Sever, G. (2016). Nouvelles recherches sur le site de la Lède du Gulp (Grayan-et-l'Hôpital, Gironde). In : *Entre deux mers. Actualité de la recherche. Actes des 12e Rencontres Méridionales de Préhistoire Récente, Bayonne (64), 28 septembre au 1 octobre 2016*, Toulouse, France: Éditions des Archives d'Écologie Préhistorique.

Verjux, C. (2015). *Les structures en creux du site mésolithique d'Auneau « le Parc du Château » (Eure-et-Loir). Nouveau bilan et implications concernant le mode de vie des dernières populations de chasseurs-collecteurs en Europe*. (Thèse de Doctorat), Université de Paris I, Panthéon-Sorbonne. p.403.

Vigne, J.-D. (2004). *Les origines de la culture. Les débuts de l'élevage*. Paris, France: Le Pommier.

Vigne, J.-D. (2011). The origins of animal domestication and husbandry: A major change in the history of humanity and the biosphere. *Comptes Rendus - Biologies*, 334, 171-181.

Vigne, J.-D. (2015). Early domestication and farming: what should we know or do for a better understanding? *Anthropozoologica*, 50, 123–150.

Vigne J.-D., Briois, F., Zazzo, A., Willcox, G., Cucchi, T., Thiébaud, S., Carrère, I., Franel, Y., Touquet, R., Martin, C., Moreau, C., Comby, C., & Guilaine, J. (2012). The first wave of

cultivators spread to Cyprus earlier than 10,600 years ago, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 8445-8449.

Vrijenhoek, R., Parker, D. (2009). Geographical Parthenogenesis: General Purpose Genotypes and Frozen Niche Variation. In : Schön, I., Martens, K., Dijk, P. (éd). *Lost Sex*. (p. 99-132). Dordrecht, United-Kingdom : Springer.

- W -

Waddell, A. H. (1967). *Capillaria feliscati* in the bladder of cats in australia. *Australian Veterinary Journal*, 43, 297.

Wakelin, D.(1968). Nematodes of the Genus *Capillaria* Zeder, 1800 from the Collection of the London School of Hygiene and Tropical Medicine III. Capillariids from Mammalian Hosts. *Journal of Helminthology*, 42, 383-394.

Wang, J. S., Akabane, M., Watanabe, S., & Fujita, J. (1975). A Nematode, *Capillaria bovis* (Trichuridae), the Japanese Serow. *Bulletin Nippon Veterinary and Zootechnical*, 4, 54-56.

Warton, D. A. (1980). Nematode egg-shelles. *Parasitology*, 81, 447-463.

Wharton & Jenkins, J. (1978). Structure and chemistry of the egg-shell of a nematode (*Trichuris suis*). *Tissue & Cell*, 10, 427-440

Webster, B., Southgate, V., & Littlewood, D. (2006). A revision of the interrelationships of *Schistosoma* including the recently described *Schistosoma guineensis*. *International Journal for Parasitology*, 36, 947-955.

Webster, B. L., & Littlewood, D. T. J. (2012). Mitochondrial gene order change in *Schistosoma* (Platyhelminthes: Digenea: Schistosomatidae). *International Journal for Parasitology*, 42, 313-321.

Weinstein, S. B., & Lafferty, K. D. (2015). How do humans affect wildlife nematodes? *Trends in Parasitology*, 31, 222-227.

- Weissbrod, L., Marshall, F. B., Valla, F. R., Khalaily, H., Bar-Oz, G., Auffray, J.-C., Vigne J.D., & Cucchi, T. (2017). Origins of house mice in ecological niches created by settled hunter-gatherers in the Levant 15,000 y ago. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*, 4099-4104.
- Wells, W. A . (1818) Two essays : one upon single vision with two eyes; the other on dew. London, United Kingdom : Archibald Constable & Co.
- Wetzel, R., & Schoop, G. (1925). *Capillaria (Trichosoma) longipes* Ransom 1911 auch in Deutschland ein Parasit des Schafes. *Deutsche Tierärztliche Wochenschrift*, *30*, 495-496.
- WHO, World Health Organization Joint WHO/FAO expert committee on zoonoses 1959. *Technical report series n°169*. WHO: Geneva; 1959.
- WHO, World Health Organization. (2016). Schistosomiasis and soil- transmitted helminthiasis: number of people treated in 2016. *Weekly epidemiological record*, *49*, 749-760.
- Willcox, G., Fornite, S., & Hevreux, L. H. (2008). Early Holocene cultivation before domestication in northern Syria, *Vegetation History and Archaeobotany*, *17*, 313-325.
- Willcox, G. (2014). Les premiers indices de la culture des céréales au Proche-Orient. In : Manen, C., Perrin, T., & Guilaine, J. (éd). *La transition néolithique en Méditerranée*. (p. 47-58) Paris/Toulouse, France : Errance, Archives d'Écologie Préhistorique.
- Wirth, T., Hildebrand, F., Allix-Béguet, C., Wölbeling, F., Kubica, T., Kremer, K., Soolingen, D., Rüsche-Gerdes, S., Loocht, C., Brisse, S., Meyer, A., & Niemann, S. (2008). Origin, Spread and Demography of the Mycobacterium tuberculosis Complex. *PLoS Pathogens*, *4*, e1000160.
- Wolfe, N. D., Dunavan, C. P., & Diamond, J. (2007). Origins of major human infectious diseases. *Nature*, *447*, 279-283.
- Woolhouse, M. E. J., Webster, J. P., Domingo, E., Charlesworth, B., & Levin, B. R. (2002). Biological and biomedical implications of the co-evolution of pathogens and their hosts. *Nature Genetics*, *32*, 569-577.

- Y -

Yao, C., Walkush, J., Shim, D., Cruz, K., & Ketzis, J. (2018). Molecular species identification of *Trichuris trichiura* in African green monkey on St. Kitts, West Indies. *Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports*, 11, 22-26.

Yamagutti, S. (1961). *Systema Helminthum*. Vol III. The Nematodes of Vertebrates. Parts I & II. New York, NY : Interscience.

- Z -

Zammit J. (2006). Les nouvelles maladies du Néolithique, *Pour la Science*, 50, 35-37.

Zeder, M. A. (2008). Domestication and early agriculture in the Mediterranean Basin: Origins, diffusion, and impact, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 11597-11604.

Zeder, M. A. (2011). The origins of agriculture in the Near East. *Current Anthropology*, 52, 221-235.

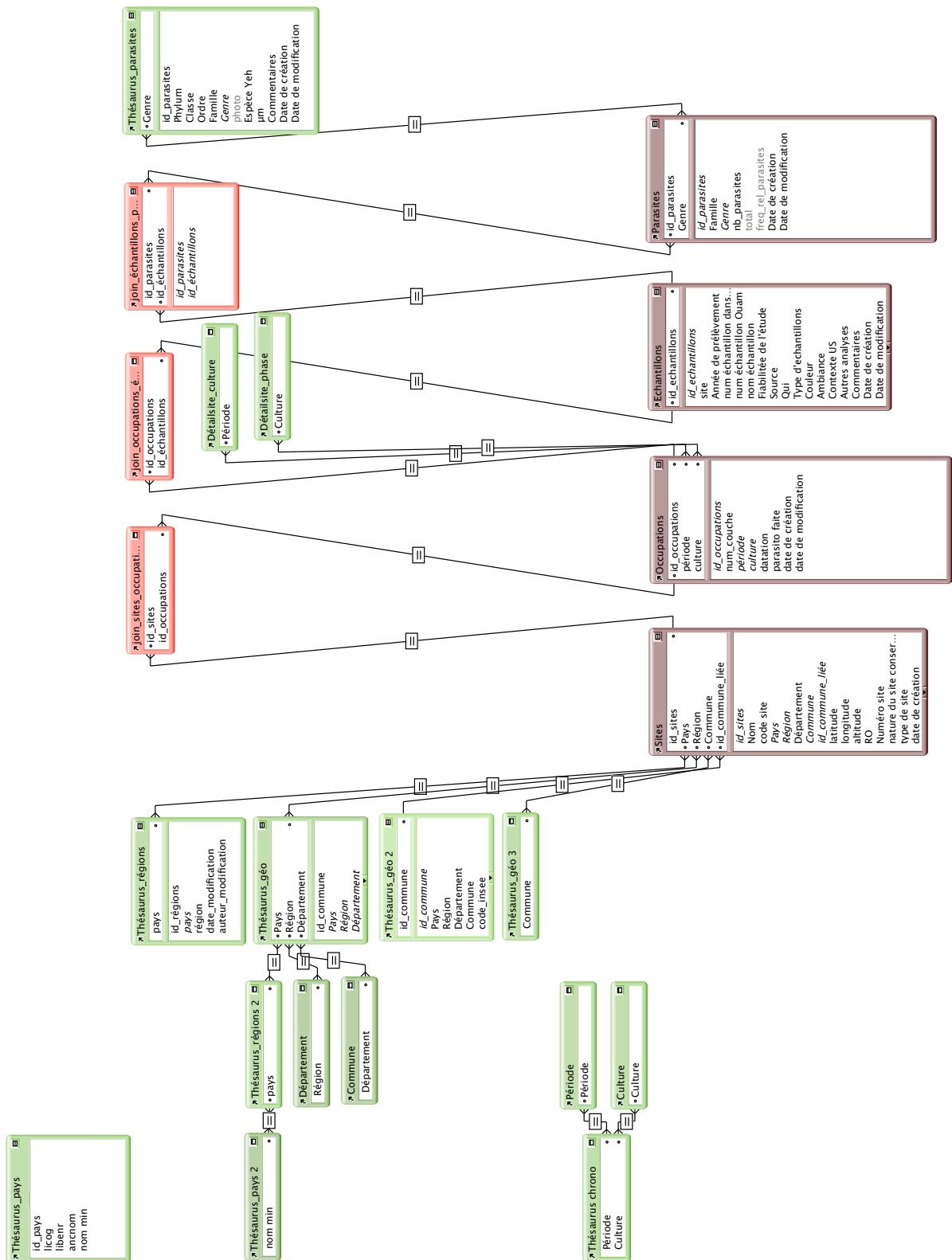
Zeder, M. A. (2012). Pathways to animal domestication. In : Harlan, J.R., Gepts, P., Famula, T. R., Bettinger, R. L., Brush, S. B., Damania, A. B., McGuire, P. E., & Qualset, C. O. (éd). *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability*. (p. 227-259). Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.

Zhou, C-H., Min, L., Yuan, K., Deng, S., & Peng, W. (2012). Pig *Ascaris*: An important source of human ascariasis in China. *Infection, genetics and evolution : journal of molecular epidemiology and evolutionary genetics in infectious diseases*, 12, 1172-1177.

Zilhão, J. (2001). Radiocarbon evidence for maritime pioneer colonization at the origins of farming in west Mediterranean Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 14180-14185.

Zilhão, J. (2011). Time is on my side. In : Hadjikoumis, A., Robinson, E., & Viner, S. (éd), *The Dynamics of Neolithisation in Europe. Studies in honour of Andrew Sherratt* (p.62-82). Oxford, United-Kingdom: Oxbow.

Annexe I



Base de données FileMaker Pro

Annexe II

Numéro de prélèvements	Secteur	Période	Ensemble stratigraphique
P1	Secteur A profile 2	Artusia I	1
P2	Secteur A profile 2	Artusia I	1
P3	Secteur A profile 2	Artusia II	2
P4	Secteur A profile 2	Artusia II	3
P5a	Secteur A profile 2	Artusia II	4
P5b	Secteur A profile 2	Artusia II	4
P6	Secteur A profile 2	Artusia III	5
P7	Secteur A profile 2	Artusia III	6
P8	Secteur A profile 2	Artusia III	6
P9	Secteur A profile 2	Artusia IV	6
P10	Secteur A profile 2	Artusia V	7
P11	Secteur A profile 2	Artusia V	7
P12	Secteur A profile 2	Artusia V	8
P13	Secteur A profile 2	Artusia V	8

Liste des échantillons prélevés, Artusia

Numéro de prélèvements	Secteur, dallage	Unité stratigraphique
1	3, dallage 1	2
2	3, dallage 1	3
3	3, dallage 1	3
4	3, dallage 1	3
5	3, dallage 2	3
6	3, dallage 2	3
8	3, dallage 2	3
7	1, niveau 2	6
8	1, niveau 2	6
9	1, niveau 2	6

Liste des échantillons prélevés, Chantebraul IV

Numéro de prélèvements	Type de prélèvements	Unité Stratigraphique/ caractérisation	Activité pratiquée/ Horizon chronologique
1	En plan	99	Néolithique
2	En plan	99	Néolithique
3	En plan	99	Néolithique
4	En plan	510	Chalcolithique
5	En plan	99	Néolithique
6	En plan	501	Chalcolithique
7	En plan	513a	Chalcolithique
8	En plan	506	Chalcolithique
9	En plan	518	Chalcolithique
10	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
11	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
12	Profil stratigraphique	Stabulation/sol préparé	Stabulation/sol préparé
13	Profil stratigraphique	Stabulation/sol préparé	Stabulation/sol préparé
14	Profil stratigraphique	Stabulation/sol préparé	Stabulation/sol préparé
15	Profil stratigraphique	sol préparé	sol préparé
16	Profil stratigraphique	sol préparé	sol préparé
17	Profil stratigraphique	Interface habitation stabulation	Interface habitation stabulation
18	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
19	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
20	Profil stratigraphique	Stabulation/sol préparé	Stabulation/sol préparé
21	Profil stratigraphique	Stabulation/sol préparé	Stabulation/sol préparé
22	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
23	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
24	Profil stratigraphique	Sol d'occupation	Sol d'occupation
25	Profil stratigraphique	Sol d'occupation	Sol d'occupation
26	Profil stratigraphique	Sol d'occupation	Sol d'occupation
27	Profil stratigraphique	Sol d'occupation	Sol d'occupation
28	Profil stratigraphique	Interface Habitation stabulation	Interface Habitation stabulation
29	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
30	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation

Numéro de prélèvements	Type de prélèvements	Unité Stratigraphique/ caractérisation	Activité pratiquée/ Horizon chronologique
31	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
32	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
33	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
34	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
35	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
36	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
37	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
38	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
39	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
40	Profil stratigraphique	Stabulation	Stabulation
41	En plan	99	Néolithique
42	En plan	99	Néolithique
43	En plan	99	Néolithique
44	En plan	502	Chalcolithique
45	En plan	502	Chalcolithique
46	En plan	79	Chalcolithique Funéraire
47	En plan	79	Chalcolithique Funéraire

Liste des échantillons prélevés, El Portalón

Numéro de prélèvements	Point topographique	Carré	Unité stratigraphique	Phase	Annulation et commentaires
1	1-1	410	1	T. III	
2	2-1	409	1	T. III	
3	3-1	409	1	T. III	
4	4-1	nf.	1	X	X
5	5-1	379	1	T. III	
6	6-1	348	1	X	X
7	7-1	349	1	T. III	
8	8-1	348	1	T. III	
9	9-1	378	1	T. III	
10	10-1	379	1	T. III	
11	11_120	681	120	T. III	
12	11_120	681	120	T. III	
13	13-120	680	120	T. III	
14	14-120	680	120	T. III	
15	15-10	680	10	T. II	
16	16-10	650	10	T. II	
17	17-127	680	127	T.I	
18	18-127	680	127	T.I	
19	19-127	681	127	T.I	
20	20-127	680	127	T.I	
21	21-127	680	127	T.I	
22	22-120	681	120	T. III	
23	23-5	525	5	X	X
24	24-1	525	1	T. III	Profil stratigraphique
25	25-1	525	1	T. III	Profil stratigraphique
26	26-1	525	1	T. III	Profil stratigraphique
27	27-1	525	1	T. III	Profil stratigraphique
28	28-10	525	10	T. II	Profil stratigraphique
29	29-14	525	14	T. II	Profil stratigraphique
30	30-14	525	14	T. II	Profil stratigraphique
31	31-20	525	20	T.I	Profil stratigraphique
32	32-20	525	20	T.I	Profil stratigraphique
33	33-10	555	10	T. II	

Liste des échantillons prélevés, Els Trocs

Numéro de prélèvements	Point topographique	Carré	Unité stratigraphique	Phase	Annulation et commentaires
34	34-20	555	20	T.I	
35	35-20	555	20	T.I	
36	36-20	555	20	T.I	
37	37-14	555	14	T.I	
38	38-20	555	20	T.I	
39	39-20	555	20	T.I	
40	40-20	525	20	T.I	
41	41-14	525	14	T.II	
42	42-14	525	14	T.II	
43	43-10	525	10	T.II	
44	44-10	555	10	T.II	
45	45-14	525	14	T.II	
46	46-14	525	14	T.II	
47	47-1	555	1	T.III	
48	48-1	555	1	T.III	
49	49-1	525	1	T.III	
50	50-1	525	1	T.III	
51	51-129	378	129	T.II	
52	52-129	378	129	T.II	
53	53-129	349	129	T.II	
54	54-120	680	120	T.III	
55	55-120	681	120	T.III	
56	56-120	681	120	T.III	
57	57-14	650	14	T.II	
58	58	407	nf.	T.I	structure foyère
59	59	407	nf.	T.III	structure foyère
60	60	407	nf.	T.II	structure foyère
61	61	407	nf.	T.II	structure foyère
62	62	407	nf.	T.II	structure foyère
63	63	407	nf.	T.II	structure foyère
64	64	407	nf.	T.II	structure foyère
65	65	407	nf.	T.II	structure foyère

Liste des échantillons prélevés, Els Trocs

Numéro de prélèvements	Point topographique	Carré	Unité stratigraphique	Phase	Annulation et commentaires
66	66	407	nf.	T.II	structure foyère
67	67	407	nf.	T.II	structure foyère
68	68	407	nf.	T.II	structure foyère
69	69	407	nf.	T.II	structure foyère
70	70	407	nf.	T.III	structure foyère
71	71	407	nf.	T.I	structure foyère
72	72-98	680	98	T.III	
73	73-98	680	98	T.III	
74	74-98	781	98	T.III	
75	75-123	378	123	T.II	
76	76-131	408	131	T.II	
77	77-127	681	127	T.I	
78	78-1	407	1	Trocs 3	X
79	79-132	407	132	Trocs 2	structure foyère
80	80-1	407	1	Trocs 3	structure foyère
81	81-1	407	nf.	Trocs 3	structure foyère
82	82	407	nf.	Trocs 3	structure foyère
83	83	407	nf.	Trocs 3	structure foyère
84	84	407	nf.	Trocs 3	structure foyère
85	85	407	nf.	Trocs 2	structure foyère
86	86	407	nf.	Trocs 2	structure foyère
87	87	407	nf.	X	structure foyère
88	88	407	nf.	Trocs 2	structure foyère
89	89	407	nf.	Trocs 2	structure foyère
90	90	407	nf.	Trocs 2	structure foyère
91	91	407	nf.	Trocs 2	structure foyère
92	92	407	nf.	Trocs 2	structure foyère
93	93	407	nf.	T.II	structure foyère
94	94	407	nf.	T.II	
95	95	407	nf.	T.I	
96	96	407	nf.	T.I	
97	97-127	650	127	T.I	

Liste des échantillons prélevés, Els Trocs

Numéro de prélèvements	Point topographique	Carré	Unité stratigraphique	Phase	Annulation et commentaires
98	98-127	650	127	T.I	
99	99-127	650	127	T.I	
100	100-127	680	nf.	T.I	
101	101	680	nf.	T.I	
102	102	680	nf.	T.I	
103	103.105	679	105	T.I	
104	104	555	14	T.II	
105	105	555	14	T.II	
106	106	555	14	T.II	
107	107	555	1	T.II	
108	108	555	1	T.III	
109	109	555	1	T.III	
110	110	555	1	T.III	
111	111	555	1	T.III	
112	112	555	1	T.III	
113	113	555	1	T.III	
114	114	379	167	T.III	échantillon supplémentaire
115	115	490	167	T.III	échantillon supplémentaire
116	116	490	167	T.III	échantillon supplémentaire
117	117	490	167	T.III	échantillon supplémentaire
118	118	490	167	T.III	échantillon supplémentaire
119	119	524	1	T.III	échantillon supplémentaire
120	120	495	nf.	T.I	
121	121	495	14	T.II	
122	122	495	14	T.II	
123	123	495	14	T.II	
124	124	495	14	T.II	
125	125	465	14	T.II	
126	126	407	16	T.I	
127	127	410	16	T.I	
128	128	410	16	T.I	
129	129	495	14	T.II	échantillon supplémentaire
130	130	523	1	T.III	échantillon supplémentaire

Liste des échantillons prélevés, Els Trocs

Numéro de prélèvements	Localisation	Secteur/US	Période
1	1 ^{er} profil stratigraphique	Carré I	Néolithique ancien
2	1 ^{er} profil stratigraphique	Carré I	Néolithique ancien
3	1 ^{er} profil stratigraphique	Carré I	Néolithique ancien
4	1 ^{er} profil stratigraphique	Carré I	Néolithique moyen
5	1 ^{er} profil stratigraphique	Carré I	Néolithique moyen
6	1 ^{er} profil stratigraphique	Carré I	Néolithique moyen
7	1 ^{er} profil stratigraphique	Carré I	Néolithique moyen
8	1 ^{er} profil stratigraphique	Carré I	Néolithique moyen
9	1 ^{er} profil stratigraphique	Carré I	Néolithique moyen
10	1 ^{er} profil stratigraphique	Carré I	Néolithique moyen
11	1 ^{er} profil stratigraphique	Carré I	Néolithique moyen
12	2 ^{ème} profil stratigraphique	Carré G	Néolithique ancien
13	2 ^{ème} profil stratigraphique	Carré G	Néolithique moyen
14	2 ^{ème} profil stratigraphique	Carré G	Néolithique moyen
15	3 ^{ème} profil stratigraphique	Carré G	Néolithique moyen
16	3 ^{ème} profil stratigraphique	Carré F	Néolithique moyen
17	3 ^{ème} profil stratigraphique	Carré F	Néolithique moyen
18	3 ^{ème} profil stratigraphique	Carré F	Néolithique moyen
19	3 ^{ème} profil stratigraphique	Carré F	Néolithique moyen
20	3 ^{ème} profil stratigraphique	Carré F	Néolithique moyen
21	3 ^{ème} profil stratigraphique	Carré F	Néolithique moyen
22	en plan	US 9006	Néolithique final
23	en plan	US 9006	Néolithique final
24	en plan	US 9006	Néolithique final
25	en plan	US 9006	Néolithique final

Liste des échantillons prélevés, La Baume d'Oulen

Numéro de prélèvements	Structure/ Tranchée	Unité stratigraphique
1	Tranchée 2	14
2	Tranchée 2	13
3	Tranchée 2	11
4	Tranchée 2	10
5	Tranchée 2	9
6	Tranchée 2	4
7	Tranchée 2	3
8	Tranchée 2	2
9	Tranchée 2	1
10	ST1	105
11	ST1	102
12	ST1	103
13	ST1	104
14	ST1	101
15	ST1	102b
16	ST1	102b
17	ST1	103
18	ST1	103
19	ST1	103
20	ST1	104
21	ST1	104
22	ST68	6068
23	ST75	7501
24	ST75	7502

Liste des échantillons prélevés, Le Peu

Numéro de prélèvements	Unité stratigraphique	Période
1	1022	Néolithique récent
2	1022	Néolithique récent
3	1022	Néolithique récent
4	1022	Néolithique récent
5	1025	structure néolithique
6	1025	structure néolithique
7	1023	Néolithique moyen
8	1027	structure néolithique
9	1033	Néolithique récent
10	1026	Néolithique moyen
11	1025	Néolithique récent
12	1029	Néolithique moyen
13	1011	Néolithique moyen
14	1010	Néolithique moyen
15	1009	Néolithique moyen
16	1007	Néolithique moyen
17	1006	Néolithique moyen
18	1029	Néolithique moyen
19	1034	structure néolithique
20	1024	Néolithique moyen
21	1023	Néolithique moyen
22	1025	structure néolithique
23	1025	structure néolithique
24	1023	Néolithique moyen
25	1023	Néolithique moyen
26	1038	structure néolithique
27	1024	Néolithique moyen
28	1029	Néolithique moyen
29	1029	Néolithique moyen
30	1028	structure néolithique
31	1034	structure néolithique
32	1024	Néolithique moyen
33	1037	Mésolithique
34	1039	Mésolithique
35	1039	Mésolithique
36	1031	Néolithique moyen
37	1039	Mésolithique
38	1039	Mésolithique
39	1044	Mésolithique
40	1038	Néolithique moyen
41	1026	Néolithique moyen
42	1033	Structure 4
43	1040	Structure 4
44	1034	Structure 4
45	1034	Structure 4
46	1034	Structure 4
47	1033	Structure 4
48	1033	Structure 4
49	1033	Structure 4
50	1038	Structure 4

Liste des échantillons prélevés, la Lède du Gurp

Numéro de prélèvements	Secteur	Localisation	Unité stratigraphique	Numéro de prélèvements	Secteur	Localisation	Unité stratigraphique
1	Coupe A (Sud)		2100	25	Porche	Carré E-12	2760
2	Coupe A (Sud)		2000	26	Porche	Carré D-11	2760
3	Coupe AA'	Carré ZA-11	2100	27	Porche	Carré D-12	2760
4	Coupe AA'	Carré ZA-11	2000	28	Porche	Carré D-15	2760
5	Coupe A (Sud)	Foyer	2100	29	Porche	Carré D-15	2760
6	Coupe A (Sud)	Foyer	2100	30	Porche	Carré C-15	2760
7	Coupe A (Sud)	Foyer	2100	31	Porche	Carré C-15	2760
8	Porche	Carré E-11	2800	32	Porche	Carré B-15	2760
9	Porche	Carré E-11	2800	33	Porche	Carré B-15	2760
10	Coupe A (Sud)	Carré B-16	2000	34	Porche	Carré A-16	2800
11	Porche	Carré A-16	2650	35	Porche	Carré A-16	2800
12	Coupe A (Sud)	Carré D-16 (4)	1900	36	Grotte (sondage 1)		5371
13	Coupe A (Sud)	Carré B-16 (4)	2000	37	Porche		2760
14	Porche	Carré E-12	2750	38	Porche		2760
15	Porche		2750	39	Porche	Carré B-16	2800
16	Porche		2750	40	Porche	Carré A-16	2800
17	Coupe A (Sud)		1900	41	Porche	Carré D-16	2800
18	Grotte (sondage 1)	relevé 77	5371	42	Porche	Carré C-16	2800
19	Porche	Carré A-16	2650	43	Porche	Carré B-15	2800
20	Porche	Carré A-16	2650	44	Grotte (sondage 1)		5311
21	Porche		2650	45	Grotte (sondage 1)		5310
22	Porche	Carré E-12	2750	46	Porche	Carré E-12	2760
23	Porche	Carré E-13	2750	47	Porche		2760
24	Porche	Carré E-14	2760				

Liste des échantillons prélevés, le Cuzoul de Gramat

Numéro de prélèvements	Numéro de prélèvement site	N° de tachéo	Us ou zone
1	557	4584	5324
2	559	4597	5320
3	560	4598	zone 5
4	561	4599	zone 5
5	562	4600	zone 5
6	563	4601	zone 1
7	564	4602	zone 1
8	568	profil stratigraphique	zone 1
9	569	profil stratigraphique	zone 1
10	570	profil stratigraphique	zone 1
11	571	profil stratigraphique	zone 5
12	572	profil stratigraphique	zone 5
13	566	4612	5493
14	567	4613	zone 5
15	573	profil stratigraphique	zone 1
16	574	profil stratigraphique	zone 1
17	575	profil stratigraphique	zone 1
18	576	profil stratigraphique	zone 1
19	577	4624	5497
20	578	4625	5497
21	579	4626	5320
22	582	profil stratigraphique	zone 1
23	583	profil stratigraphique	zone 1
24	584	profil stratigraphique	zone 1
25	585	profil stratigraphique	zone 1
26	586	4627	5010
27	587	4628	5010

Liste des échantillons prélevés, Roquémisou

Annexe III

Références bibliographiques : Capillariidae

	Ornementation	Taille (exprimée en microns)	référence bibliographique
<i>aerophilus</i> (Creplin, 1839)	finement granuleuse	60-75 x 35-40	Golvan, 1990
	asymétrique	63,8-66,1 x 31,6-40	Traversa <i>et al.</i> , 2011
		59-83 x 26-40	aavp.org/wiki/nematodes
	coque extérieure striée	63-65 x 31,5-38,5	Cesare <i>et al.</i> , 2012
	coque à surface reticulée	65-75 x 35-40	Busseras, 1992
		60-83 x 26-40	Campbell, 1991
	mailles épaisses avec des dépressions larges	60-72 x 26-34	Magi <i>et al.</i> , 2014
<i>bovis</i> (Schynder, 1906)	Couverte de stries irrégulières et enchevêtrées.	50-54 x 24-27	Justine et Ferté, 1988
		50 x 25. 45-50 x 22-25	Ransom, 1911
		50-52 x 28-30	Wetzel et Schoop, 1925
		47-52 x 25-28	Gagarin et Chulkova, 1971
		49,9 x 23,7	Wang <i>et al.</i> , 1975
		45-52 x 22-30	Justine et Ferté, 1988
	reticulée trais plus fins chez les immatures que les matures;	50-53 x 25-28	Justine et Ferté, 1989
<i>feliscati</i> (Diesing, 1851)		51-65 x 24-32	Enzie, 1951
		50-60 x 22-32	Bédard <i>et al.</i> , 2002
		62-64 x 23-28	Wadell, 1967
		63-68 x 24-27	Scott, <i>et al.</i> , 2017
<i>hepaticum</i> (Brancroft, 1893)		60 x 30	Euzeby, 1998
	nombreux minipores	48-66 x 28-36	Li <i>et al.</i> , 2010
	coque épaisse, radiée.	48-62 x 29-37	Golvan, 1990
		40-67 x 27-35	Fuehrer, 2011
		52-64 x 25-32	Solomon, 1976
		49-57 x 32-41	Çelebi, 2014
<i>bohemi</i> (Supperer, 1953)		60-70 x 27-33	Lopez, 2015
		54- 60 x 30-34	Schoning <i>et al.</i> , 1993
		54-60 x 30-35	Magi <i>et al.</i> , 2014
	petit trous à la surface de la coque	54-56 x 30-35	Di Cesare <i>et al.</i> , 2012
		57 x 33	Nolan, 2015
<i>Capillaria plica</i> (Rudolphie, 1819)		55-67 x 26-29	Basso <i>et al.</i> , 2014

Références bibliographiques : Capillariidae (suite)

	Ornementation	Taille (exprimée en microns)	références bibliographique
		50-68 x 22-32	https://www.parasitetesting.com/Capillaria-aerophila
	surface rugueuse en filet	65 x 25	http://research.vet.upenn.edu
<i>putorii</i> (Rudolphie, 1819)		56-72 x 23-32	Grève et Kung, 1983
		53-70 x 20-30	Campbell, 1991
		57-66 x 21-28	aavp.org/wiki/nematodes
<i>Capillaria erinacei</i> (Rudolphie, 1819)	stries foncées	49-60 x 23-35	aavp.org/wiki/nematodes
<i>legerae</i> n.sp	Ornementations superficielles de l'œuf réticulées et à mailles fines	55-60 x 25-30	Justine, 1987
		55-60 x 24-28	Justine, 1987
<i>alcoveri</i> (Mas-coma et Esteban, 1985)	Œuf symétrique, presque globuleux, à coque épaisse présentant de petites stries longitudinales en surface	50-52 x 30-32	Justine, 1987
<i>myoxinitielae</i> (Diesing, 1851)	Ornementations superficielles de l'œuf réticulées, à larges mailles	58-62 x 28-31	Justine, 1987
		59-67 x 25-28	Justine, 1987
<i>caudinflata</i> (Molin, 1858)		43-59 x 20-27	Lenive, 1968
		53 x 32	Morgan, 1932
		50-59 x 21-24	Morehouse, 1942
<i>contorta</i> (Creplin, 1839)		46-70 x 24-28	Lenive, 1968
		48-56 x 21-24	Soulsby, 1982
<i>anatis</i> (Schrank, 1790)		55-61 x 23-31	Barus et al., 1978
		47-67 x 22-29	Kaufmann, 1996
		50-65 x 27-32	Czaplinski, 1962
	Coque rugueuse	49-65 x 22-35	Soulsby, 1982
<i>obsignata</i> (Madsen, 1945)		44-50 x 25-29	Panivelu et al., 2016
<i>brevispicula</i> (Linstow, 1873)	sculpture assez rugueuse	63-78 x 30-39	moravec, 1980
<i>petruschewskii</i> (shulman, 1948)	surface lisse	66-69 x 30-36	moravec 1980
<i>tuberculata</i> (Linstow, 1914)	réseau fin	66-72 x 30-33	moravec 1980
<i>salvelini</i> (Polyansky, 1952)	Réseau superficiel irrégulier mais plus fin que <i>Brevispicula</i>	60-75 x 27-30	moravec 1980
<i>tritonispunctati</i> (Diesing, 1851)	sculpture irrégulière clairsemée, en coupe optique canaux transversaux très fins	63-75 x 30-33	Moravec, 1982
<i>tritoniscristati</i> (Diesing, 1851)	surface lisse	60-66 x 24-27	Moravec, 1982
		57 x 33	Nolan, 2015

Annexe IV

Numéro de prélèvements	Unité Stratigraphique/ caractérisation	Activité pratiquée/ Horizon chronologique	Taxon (s)
1	99	Néolithique	<i>Trichuris</i> sp.
2	99	Néolithique	<i>Trichuris</i> sp.
5	99	Néolithique	<i>Trichuris</i> sp.
25	Sol d'occupation	Chalcolithique	<i>Trichuris</i> sp.
30	Stabulation	Chalcolithique	Trichocephalida
32	Stabulation	Chalcolithique	Trichocephalida
37	Stabulation	Chalcolithique	Trichocephalida
41	99	Néolithique	<i>Trichuris</i> sp.
42	99	Néolithique	<i>Trichuris</i> sp.
43	99	Néolithique	<i>Trichuris</i> sp.
46	79	Chalcolithique/funéraire	Capillariidae; <i>Fasciola</i> sp.

Liste des échantillons positifs, El Portalón

Liste des échantillons positifs : la Lède du Gurp

N° d'échantillons	US de prélèvement	Capillaria sp.	Paramphistomum sp.	Trichuris sp.
2	1022	0	3	2
4	1022	0	0	1
5	1025	0	1	2
6	1025	0	4	1
7	1023	3	0	0
8	1027	2	1	4
9	1028	2	1	0
10	1026	1	1	0
12	1029	3	0	0
13	1011	4	0	0
16	1007	2	0	2
18	1029	8	1	0
19	1034	3	0	3
20	1024	2	1	0
21	1023	1	0	0
22	1025	0	0	1
23	1025	0	1	2
25	1023	0	0	1
26	1028	2	0	4
27	1024	7	0	1
28	1029	0	0	0
29	1029	1	0	0
30	1028	4	0	0
31	1034	4	0	1
32	1024	4	0	2
33	1037	1	0	0
34	1039	4	0	0
35	1039	2	0	0
36	1031	3	0	0
37	1039	1	0	0
38	1039	2	0	0
39	1044	2	0	0
41	1026	0	0	2
42	1028	1	0	1
43	1040	0	0	1
44	1034	3	1	1
45	1034	2	0	1
46	1034	4	0	2
47	1033	3	0	2
48	1033	0	0	2
49	1033	0	0	4

Taille des Capillariidae (μm) par échantillon : Lède du Gurp

Echantillon	Longueur	Largeur				
P7	52,3	23,8	58,7	26,1	54,7	23,8
P8	55,5	24,6	64,3	28,5		
P9	53,8	25,4	51,6	23,8		
P10	53,8	23,8				
P12	55,5	19	51,6	23,8	64,7	27,7
P13	54,7	22,2	55,5	20,6		
	53,9	23	53,9	21,4		
P18	50,8	23,8	52,3	23	53,9	23
	57,9	21,4	53,9	23,8	54,7	24,6
	54,7	23,8	53,9	23,8		
P19	52,3	23	53,9	23,8	52,3	23
P20	53,9	26,9	54,7	24,6		
P21	55,5	23				
P26	55,5	26	54,7	23,8		
P27	57,1	27,7	55,5	23,8	56,3	26,9
	54,7	26,9	53,9	23		
P29	61,2	28,5				
P30	54,7	23	53,9	23,8	55,5	23
	55,5	26				
P31	53,9	26	54,7	26	56,3	27,7
P32	53,9	23,8	55,5	26	56,3	24,6
	57,9	23	54,7	26,9		
P33	60,3	28,5				
P34	61,2	30,1	59,8	30,1	62,5	31,9
	64,7	31	60,3	28,5		
P35	63,5	28,5	62,7	31,9		
P36	54,7	23,8	55,5	30,1	53,9	23
P37	62,7	31,9				
P38	60,3	28,5	64,7	27,7		
P39	61	30,1	60,3	23,8		
P42	55,5	30,1				
P44	62,7	22,2	53,9	23	56,3	22,2
P45	60,3	23,8	53,9	23,8		
P46	57,9	22,2	58,7	23	57,9	23,8
P47	53,9	23,8	55,5	23,8	53,9	23

moy longueur	56,46875
min	50,8
max	64,7

moy largeur	25,469696
min	19
max	31,9

Taille Trichuris sp. (μm) par échantillon : Lède du Gulp

Echantillon	Longueur	Largeur	Longueur	Largeur
2	52,3	26,1	51,6	27,7
4	50,86	26,9		
5	52,3	26,9	53,9	27,7
6	53,9	27,7		
8	50,8	26,9	50,8	26,9
	52,3	28,5	51,6	26,9
16	53,9	26,9	51,6	26,1
19	55,5	26,1	53,9	26,1
	52,3	26,9		
22	50,8	26,9		
23	51,6	23,8	48,4	26,1
25	52,3	27,7		
26	50,8	26,9	52,3	25,4
	49,2	26,9	51,6	26,9
27	48,4	23,8		
31	52,3	27,7		
32	50,8	25,4	52,3	27,7
41	51,6	30,1	51,6	27,7
42	51,6	30,1		
43	54,7	27,7		
44	53,1	25,4		
45	49,2	26,1		
46	52,3	26,9	54,7	27,7
47	51,6	27,7	50,8	26,9
48	53,9	30,9	51,6	25,4
49	52,3	26,9	51,6	26,9
	53,9	25,4	55,5	30,1

moy longueur	52,0548837209302
min	48,4
max	55,5

moy largeur	27,0093023255814
min	23,8
max	30,9

Absence/présence des taxons : Els Trocs, Trocs I

Échantillon	Niveau	<i>Ascaris</i>	<i>Capillaria</i>	<i>Dicrocoelium</i>	<i>Fasciola</i>	<i>Macracant horhynchus</i>	<i>Paramphistomum</i>	<i>Trichuris</i>
17	T.I	0	0	1	0	0	0	1
18	T.I	0	0	1	0	0	0	1
19	T.I	0	0	0	0	0	0	0
20	T.I	0	0	0	0	0	0	0
21	T.I	0	0	1	0	0	0	0
31	T.I	0	0	0	0	0	0	0
32	T.I	0	0	0	0	0	0	0
34	T.I	0	0	0	0	0	0	0
35	T.I	0	0	0	0	0	0	0
36	T.I	0	1	0	0	0	0	0
38	T.I	0	0	0	0	0	0	0
39	T.I	0	0	0	0	0	0	0
40	T.I	0	0	0	0	0	0	0
72	T.I	0	0	0	0	0	0	0
73	T.I	0	0	0	0	0	0	0
74	T.I	0	0	1	0	0	0	0
77	T.I	0	0	1	0	0	0	0
95	T.I	0	0	0	0	0	0	0
96	T.I	0	0	0	0	0	0	0
97	T.I	0	1	0	0	0	0	1
98	T.I	0	1	0	0	0	0	0
99	T.I	0	1	0	0	0	0	1
100	T.I	0	1	1	0	0	0	0
101	T.I	0	0	0	0	0	0	0
102	T.I	0	0	0	0	0	0	0
103	T.I	0	0	0	0	0	0	0
120	T.I	0	0	1	0	0	0	1
126	T.I	0	0	0	0	0	0	0
127	T.I	0	0	0	0	0	0	0
128	T.I	0	0	0	0	0	0	0

Absence/présence des taxons : Els Trocs, Trocs II

Échantillon	Niveau	<i>Ascaris</i>	<i>Capillaria</i>	<i>Dicrocoelium</i>	<i>Fasciola</i>	<i>Macracant horhynchus</i>	<i>Paramphistomum</i>	<i>Trichuris</i>
15	T.II	1	0	0	0	0	0	0
16	T.II	0	0	0	0	0	0	0
28	T.II	1	0	1	0	0	0	0
29	T.II	0	0	1	0	0	0	0
30	T.II	0	0	1	0	0	0	0
33	T.II	0	0	0	0	0	0	0
37	T.II	0	0	0	0	0	0	0
41	T.II	0	0	0	0	0	0	0
42	T.II	1	1	1	0	1	1	0
43	T.II	1	0	1	0	0	0	0
44	T.II	0	0	0	0	0	0	0
45	T.II	0	1	1	0	0	0	1
46	T.II	0	1	1	0	0	0	0
51	T.II	0	0	1	0	0	0	1
52	T.II	0	0	1	0	0	0	1
53	T.II	0	0	0	0	0	0	0
57	T.II	0	0	0	0	0	0	0
75	T.II	0	0	0	0	0	0	0
76	T.II	0	0	0	0	0	0	0
93	T.II	0	0	0	0	0	0	0
94	T.II	0	0	0	0	0	0	0
104	T.II	0	0	0	0	0	0	0
105	T.II	0	0	0	0	0	0	1
106	T.II	0	1	1	0	1	0	0
107	T.II	0	0	0	0	0	0	1
121	T.II	0	0	1	0	0	0	0
122	T.II	0	0	0	0	0	0	1
123	T.II	0	0	0	0	0	0	0
124	T.II	0	1	1	0	0	0	0
125	T.II	1	0	1	0	0	1	1

Absence/présence des taxons : Els Trocs, Trocs III

Échantillon	Niveau	<i>Ascaris</i>	<i>Capillaria</i>	<i>Dicrocoelium</i>	<i>Fasciola</i>	<i>Macracant horhyndus</i>	<i>Paramphistomum</i>	<i>Trichuris</i>
1	T.III	0	1	1	0	0	0	1
2	T.III	0	0	0	0	0	0	0
3	T.III	0	1	0	0	0	0	0
5	T.III	0	0	0	0	0	0	0
7	T.III	0	0	0	0	0	0	0
8	T.III	1	0	0	0	0	0	0
9	T.III	0	0	0	0	0	0	0
10	T.III	0	0	1	0	0	1	0
11	T.III	1	1	1	0	0	0	1
12	T.III	0	1	1	0	0	0	0
13	T.III	0	1	1	0	0	0	1
14	T.III	0	1	1	0	0	0	1
22	T.III	1	0	1	0	0	0	0
24	T.III	1	1	1	1	0	1	1
25	T.III	1	1	1	1	1	1	1
26	T.III	0	1	1	1	0	1	0
27	T.III	1	1	1	0	0	1	1
47	T.III	0	1	1	0	0	0	1
48	T.III	0	0	1	0	0	0	0
49	T.III	0	0	1	0	1	0	1
50	T.III	0	0	0	0	0	0	1
54	T.III	0	0	1	0	0	0	0
55	T.III	1	0	1	1	0	0	1
56	T.III	0	1	1	0	0	1	1
78	T.III	0	0	0	0	0	0	0
108	T.III	0	0	1	0	1	1	0
109	T.III	0	1	0	0	0	0	0
110	T.III	0	0	0	1	1	1	1
111	T.III	0	1	0	0	0	0	0
112	T.III	0	0	1	0	0	0	1

Absence/présence des taxons : Els Trocs

	<i>Ascaris</i> sp.	<i>Capillaria</i> sp.	<i>Dicrocoelium</i> sp.	<i>Fasciola</i> sp.	<i>Macracanth orhynchus</i> sp.	<i>Paramph istomum</i> sp.	<i>Trichuris</i> sp.	Totaux
Nb échantillons positifs Trocs I	0/30	5/30	7/30	0/30	0/30	0/30	5/30	11/30
Pourcentage d'échantillons positifs Trocs I	0 %	16,6 %	23,3 %	0 %	0 %	0 %	16,6 %	36,6 %
Nb échantillons positifs Trocs II	5/30	5/30	13/30	0/30	2/30	2/30	7/30	17/30
Pourcentage d'échantillons positifs Trocs II	16,6 %	16,6 %	43,3 %	0 %	6,6 %	6,6 %	23,3 %	56,6 %
Nb échantillons positifs Trocs III	7/30	14/30	19/30	4/30	4/30	8/30	14/30	25/30
Pourcentage d'échantillons positifs Trocs III	23,3 %	46,6 %	63,3 %	13,3 %	13,3 %	26,6 %	46,7 %	83,3 %
Nb échantillons positif globale	12/90	23/90	39/90	5/90	6/90	10/90	23/90	53/90
Pourcentage d'échantillons positifs globale	13,3 %	25,5 %	43,3 %	16,6 %	6,6 %	11,1 %	25,6 %	58,8 %

Nombre de parasites retrouvés par échantillon : Els Trocs, Trocs I

Échantillon	Niveau	<i>Ascaris</i>	<i>Capillaria</i>	<i>Dicrocoelium</i>	<i>Fasciola</i>	<i>Macracant horhynchus</i>	<i>Paramphistomum</i>	<i>Trichuris</i>
17	TI	0	0	1	0	0	0	1
18	TI	0	0	1	0	0	0	1
19	TI	0	0	0	0	0	0	0
20	TI	0	0	0	0	0	0	0
21	TI	0	0	1	0	0	0	0
31	TI	0	0	0	0	0	0	0
32	TI	0	0	0	0	0	0	0
34	TI	0	0	0	0	0	0	0
35	TI	0	0	0	0	0	0	0
36	TI	0	1	0	0	0	0	0
38	TI	0	0	0	0	0	0	0
39	TI	0	0	0	0	0	0	0
40	TI	0	0	0	0	0	0	0
72	TI	0	0	0	0	0	0	0
74	TI	0	0	2	0	0	0	0
73	TI	0	0	0	0	0	0	0
77	TI	0	0	3	0	0	0	0
95	TI	0	0	0	0	0	0	0
96	TI	0	0	0	0	0	0	0
97	TI	0	1	0	0	0	0	1
98	TI	0	2	0	0	0	0	0
99	TI	0	2	0	0	0	0	1
100	TI	0	2	1	0	0	0	0
101	TI	0	0	0	0	0	0	0
102	TI	0	0	0	0	0	0	0
103	TI	0	0	0	0	0	0	0
120	TI	0	0	1	0	0	0	1
126	TI	0	0	0	0	0	0	0
127	TI	0	0	0	0	0	0	0
128	TI	0	0	0	0	0	0	0

Nombre de parasites retrouvés par échantillon : Els Trocs, Trocs II

Échantillon	Niveau	Ascaris	Capillaria	Dicrocoelium	Fasciola	Macracanthoxydus	Paramphistomum	Trichuris
15	T.II	2	0	0	0	0	0	0
16	T.II	0	0	0	0	0	0	0
28	T.II	2	0	3	0	0	0	0
29	T.II	0	0	3	0	0	0	0
30	T.II	0	0	2	0	0	0	0
33	T.II	0	0	0	0	0	0	0
37	T.II	0	0	0	0	0	0	0
41	T.II	0	0	0	0	0	0	0
42	T.II	1	2	1	0	2	2	0
43	T.II	1	0	1	0	0	0	0
44	T.II	0	0	0	0	0	0	0
45	T.II	0	2	2	0	0	0	1
46	T.II	0	2	2	0	0	0	0
51	T.II	0	0	1	0	0	0	1
52	T.II	0	0	2	0	0	0	2
53	T.II	0	0	0	0	0	0	0
57	T.II	0	0	0	0	0	0	0
75	T.II	0	0	0	0	0	0	0
76	T.II	0	0	0	0	0	0	0
93	T.II	0	0	0	0	0	0	0
94	T.II	0	0	0	0	0	0	0
104	T.II	0	0	0	0	0	0	0
105	T.II	0	0	0	0	0	0	1
106	T.II	0	2	2	0	1	0	0
107	T.II	0	0	0	0	0	0	1
121	T.II	0	0	2	0	0	0	0
122	T.II	0	0	0	0	0	0	2
123	T.II	0	0	0	0	0	0	0
124	T.II	0	1	3	0	0	0	0
125	T.II	1	0	2	0	0	1	1

Nombre de parasites retrouvés par échantillons : Els Trocs, Trocs III

Échantillon	Niveau	Ascaris	Capillaria	Dicrocoelium	Fasciola	Macracant horhyndus	Paramphistomum	Trichuris
1	T.III	0	1	1	0	0	0	1
2	T.III	0	0	0	0	0	0	0
3	T.III	0	1	0	0	0	0	0
5	T.III	0	0	0	0	0	0	0
7	T.III	0	0	0	0	0	0	0
8	T.III	1	0	0	0	0	0	0
9	T.III	0	0	0	0	0	0	0
10	T.III	0	0	4	0	0	1	0
11	T.III	1	1	5	0	0	0	1
12	T.III	0	1	3	0	0	0	0
13	T.III	0	1	1	0	0	0	1
14	T.III	0	1	2	0	0	0	2
22	T.III	1	0	4	0	0	0	0
24	T.III	5	2	4	2	0	7	2
25	T.III	2	3	4	1	3	6	6
26	T.III	0	4	5	1	0	4	0
27	T.III	1	2	7	0	0	1	1
47	T.III	0	1	4	0	0	0	2
48	T.III	0	0	2	0	0	0	0
49	T.III	0	0	1	0	3	0	2
50	T.III	0	0	0	0	0	0	2
54	T.III	0	0	1	0	0	0	0
55	T.III	2	0	7	1	0	0	2
56	T.III	0	3	4	0	0	1	1
78	T.III	0	0	0	0	0	0	0
108	T.III	0	0	2	0	1	1	0
109	T.III	0	2	0	0	0	0	0
110	T.III	0	0	0	1	4	1	3
111	T.III	0	2	0	0	0	0	0
112	T.III	0	0	1	0	0	0	4

Taille Capillariidae (μm) : Els Trocs

Longueur	Largeur		
59,5	31,7	61,9	39,6
59,5	34	63,5	37,3
65,8	36,5	61,9	38,1
67,4	36,5	59,5	34,1
65,8	36,5	65,8	35,7
66,6	36,5	62,7	36,5
63,5	31,7	57,9	34,9
69,8	39,6	65,8	37,3
61,9	35,7	60,3	32,5
62,7	35,7	64,3	31,7
59,4	31,7		
60,3	39,6	moy 62,80	moy 35,2
69,8	36,5	min 55,5	min 23,8
61,9	34,9	Max 69,8	max 39,6
63,5	31,7		
59,5	34,9		
63,5	38,9		
67,4	35,7		
63,5	37,3		
61,9	39,6		
61,1	37,3		
55,5	23,8		
59,5	31,7		
62,8	39,6		
63,5	31,7		
67,4	39,6		
61,9	31,7		
66,6	34,9		
59,4	34,9		
60,3	38,9		
63,5	32,5		
59,4	31,7		

Taille *Paramphistomum* sp. (μm) : Els Trocs**Taille *Ascaris* sp. (μm) : Els Trocs**

Longueur	Largeur
68,2	43,6
65,8	41,2
70	55,5
60,3	43,6
71,4	55,5
65,8	51,6
63,5	49,2
62,7	48,4
67,4	47,6
61,9	48,4
61,5	47,6
68,2	42,8
61,9	45,2
66,6	43,6
66,6	47,6
61,9	47,6
63,5	46
66,6	45,2
69	50,8
59,5	49,2
moy 65,115	moy 47,51
min 59,5	min 41,2
max 71,4	max 55,5

Longuer	Largeur
121,4	75,8
127	77
127	77,8
127	77
130,9	75,4
123	76,2
127	77,4
122,4	79,3
123	79,3
119	71,4
123	69,8
127	73,8
119	71,4
123	72,2
130	79,3
123	67,4
127	76,2
119	73,8
121,4	71,1
129	76,2
123	85
123	71,4
121,4	77,4
127	79,8
123	79,3
moy 124, 2	moy 75,6
min 121,4	min 64,7
Max 130,9	Max 85

Taille *Fasciola* sp. (μm) : Els Trocs

Longuer	Largeur
123	70,2
119	68,1
119	71,1
119	67,4
123	69,8
123	68,5
moy 121	moy 69,2
min 119	min 67,4
max 123	max 71,1

Taille *Macracanthorhynchus* sp. (μm) : Els Trocs

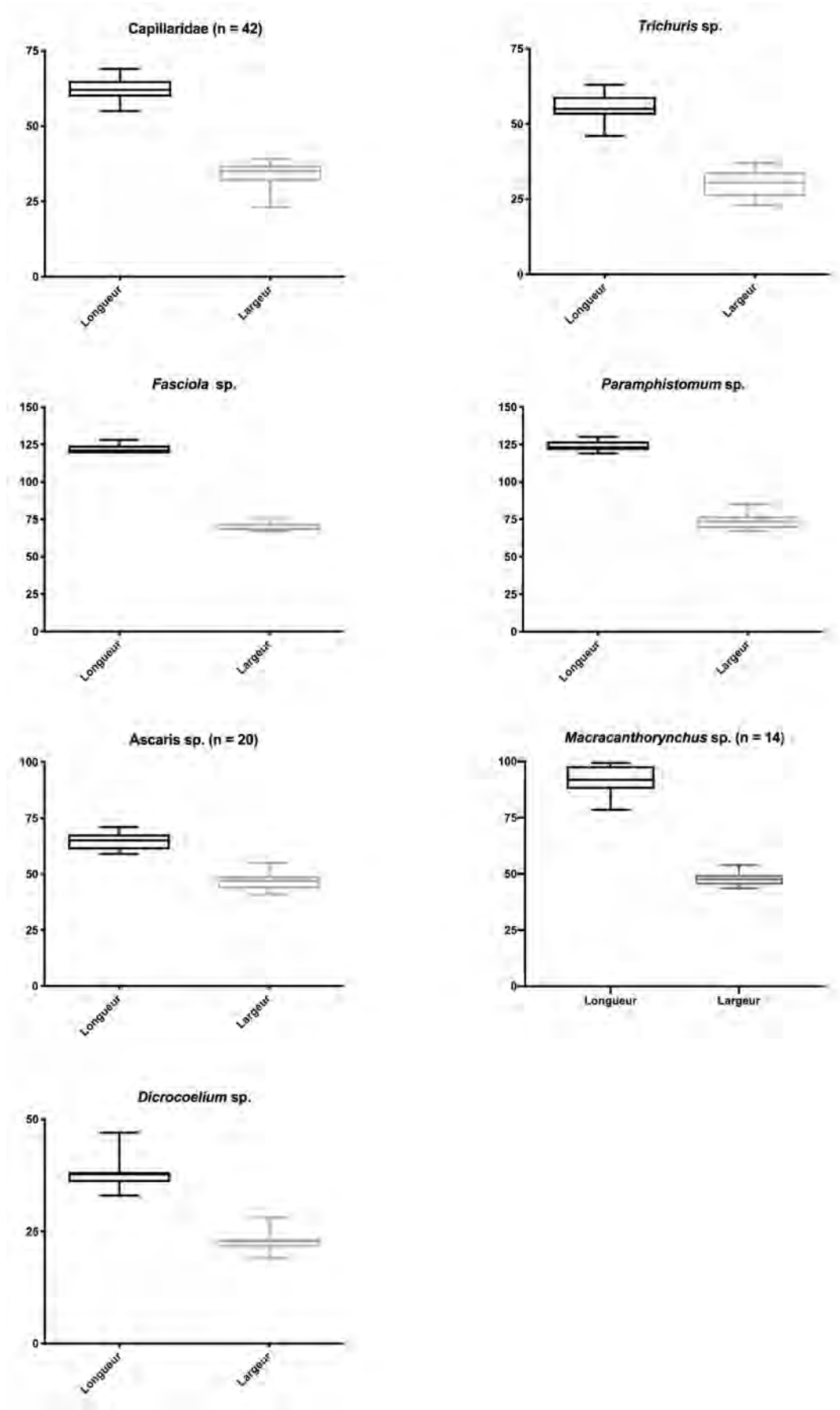
Longueur	Largeur
89,6	43,6
99,3	50,8
78,5	45,2
86,7	51,6
94,2	48,4
91,8	44,4
88,1	47,6
85,6	45,2
89,6	46
98,2	49,2
97,8	47,6
98,2	53,9
91,8	45,2
95,4	48,4
moy 91,7	moy 47,65
min 78,5	min 43,6
max 99,3	max 53,9

Taille *Dicrocoelium* sp. (µm) : Els Trocs (50 premiers)

Longueur	Largeur		
36,5	21,4	36,5	21,4
37,3	23,8	37,3	26,6
38,1	23,8	38,1	22,2
34,1	22,2	38,9	23,8
36,5	23	38,1	26,6
38,1	19,8	34,9	22,2
38,1	19	38,1	21,4
37,3	20,6	40,4	20,6
38,1	22,2	34,9	27,7
37,3	20,6	34,9	27,7
41,2	23,8	42,8	26,1
38,1	24,6	38,1	23
38,9	23	34,9	23,8
39,6	26,1	33,3	21,4
38,1	22,2	38,1	23,8
39,6	23,8	37,3	22,4
39,6	22,2	38,9	23,8
38,1	19,8	34,9	23
39,6	28,5	38,1	22,2
43,6	23,8	34,1	22,2
47,6	26,9		
34,1	21,4	moy 37,1	moy 23,6
38,9	23	min 33,3	min 19
36,5	22,4	max 47,6	max 27,7
35,7	23		
35,7	23		
39,6	23,8		
37,3	21		
42	23,8		
38,9	25,4		

Taille *Trichuris* sp. (μm) : Els Trocs

Longueur	Largeur		
55,5	33,3	53,9	30,9
58,7	34,9	46	27,7
55,5	34,9	49,2	26,1
58,7	31,7	51,6	26,9
58,7	33,3	58,7	26,1
57,1	31,7	63,5	34,9
50,8	26,9	60,3	31,7
49,2	26,9	54,7	30,9
52,3	25,4	59,5	27,7
54,7	23,8	58,7	31,7
52,3	34,1	52,3	26,1
61,9	34,9		
60,3	34,9	moy 55,3	moy 29,2
55,5	31,7	min 46	min 24,6
60,3	34,1	max 63,5	max 35,7
59,5	31,7		
59,5	35,7		
61,1	37,3		
53,9	30,9		
63,5	34,9		
53,9	27,7		
54,7	27,7		
53,1	25,4		
54,7	24,6		
53,1	23,8		



Récapitulatif des tailles en boîte à moustaches : Els Trocs

Tests exact de Fisher par taxons à deux tour d'Els Trocs :

Ascaris sp. TI/TII

	TIA	TIIA	Totaux
Positifs	0	5	5
Négatifs	30	25	55
Totaux	30	30	60

p-value 0,0522

Ascaris sp. TII/TIII

	TIIA	TIIIA	Totaux
Positifs	5	7	12
Négatifs	25	23	48
Totaux	30	30	60

p-value 0,7480

Ascaris sp. TI/TIII

	TIA	TIIIA	Totaux
Positifs	0	7	7
Négatifs	30	23	53
Totaux	30	30	60

p-value 0,0105

Capillaridae TI/TII

	TIC	TIIC	Totaux
Positifs	5	5	10
Négatifs	25	25	50
Totaux	30	30	60

p-value 0,99

Capillaridae TII/TIII

	TIIC	TIIIC	Totaux
Positifs	5	14	19
Négatifs	25	16	41
Totaux	30	30	60

p-value 0,0251

Capillaridae TI/TIII

	TIC	TIII C	Totaux
Positifs	5	14	19
Négatifs	25	16	41
Totaux	30	30	60

p-value 0,0251

Dicrocoelium sp. TI/TII

	TID	TIID	Totaux
Positifs	7	13	20
Négatifs	23	17	40
Totaux	30	30	60

p-value 0, 1702

Dicrocoelium sp. TII/TIII

	TIID	TIIID	Totaux
Positifs	13	19	32
Négatifs	17	11	28
Totaux	30	30	60

p-value 0,1954

Dicrocoelium sp. TI/TIII

	TID	TIIID	Totaux
Positifs	7	19	26
Négatifs	23	11	34
Totaux	30	30	60

p-value 0,0038

Fasciola sp. TI/TII

	TIF	TIIF	Totaux
Positifs	0	0	0
Négatifs	30	30	60
Totaux	30	30	60

p-value 0, 9999

Fasciola sp. TII/TIII

	TIIF	TIIIF	Totaux
Positifs	0	5	5
Négatifs	30	25	55
Totaux	30	30	60

p-value 0,0522

Fasciola sp. TI/TIII

	TIF	TIIIF	Totaux
Positifs	0	5	5
Négatifs	30	25	55
Totaux	30	30	60

p-value 0,0522

Macracanthorhynchus sp. TI/TII

	TIM	TIIIM	Totaux
Positifs	0	2	2
Négatifs	30	28	28
Totaux	30	30	60

p-value 0,4915

Macracanthorhynchus sp. TII/TIII

	TIF	TIIIF	Totaux
Positifs	2	4	6
Négatifs	28	26	54
Totaux	30	30	60

p-value 0,6707

Macracanthorhynchus sp TI/TIII

	TIF	TIIIF	Totaux
Positifs	0	5	5
Négatifs	30	25	55
Totaux	30	30	60

p-value 0,1124

Paramphistomum sp TI/TII

	TIP	TIIIP	Totaux
Positifs	0	2	2
Négatifs	30	28	58
Totaux	30	30	60

p-value 0,4915

Paramphistomum sp TII/TIII

	TIIIP	TIIIP	Totaux
Positifs	2	8	10
Négatifs	28	22	50
Totaux	30	30	60

p-value 0,0797

Paramphistomum sp TI/TII-1

	TIP	TIIP	Totaux
Positifs	0	8	8
Négatifs	30	22	52
Totaux	30	30	60

p-value 0,0046

Trichuris sp TI/TII

	TIT	TIIT	Totaux
Positifs	5	7	12
Négatifs	25	23	48
Totaux	30	30	60

p-value 0,7480

Trichuris sp TII/TIII

	TIIT	TIIT	Totaux
Positifs	7	14	21
Négatifs	23	16	39
Totaux	30	30	60

p-value 0,1033

Trichuris sp TI/TIII

	TIT	TIIT	Totaux
Positifs	5	14	19
Négatifs	25	16	41
Totaux	30	30	60

p-value 0,0251

Annexe V

N°	Site	Datation cal B.C	Pays	Auteurs	Longit ude	Latitude	Avenir	Ca révisité	Ca proximité	Ca ?	Dicree oeffium	Diply llabot lritium	Fossk.	Maera canth orlyu chas	Pura mphist onium	Schist osoma	Tuenu	Tovox azara	Tifhuk
1	Caune de l'Arago	500 000	France	Joy-Avarin et al., 1999	42.83	2.69	N	N	N	N	P	N	N	N	N	N	N	N	N
2	Menez-Dreagan	450 000	France	Bouchet et al., 2003	47.98	-4.46	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	P	N
3	Rennodis	120 000	France	Lartigot-Campin & Mone, 2017	43.08	2.91	X	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	P	N
4	Arcy-sur-Cure	25 000	France	Bouchet et al., 1996	47.60	3.74	P	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N
5	Lède-du-Gurp	7 800-7 500	France	Hoffmann	45.49	-1.12	N	P	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N
6	Goldcliff	5 600-5 200	Angleterre	Dark, 2004	51.54	-2.91	N	N	N	P	N	N	N	N	N	N	N	N	X
7	Deragh	5 420-4 490	Irlande	Perri et al., 2018	57.7	-7.46	N	N	N	P	N	N	X	N	N	N	N	N	N
8	Motola	5 210-4 840	Suède	Bergman, 2018	58.53	15.04	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	X
9	Shilloukambos	7 600-7 000	Chypre	Harter, 2003; Harter et al., 2005	34.73	33.10	P	N	N	N	P	P	P	N	N	N	P	P	P
10	Khirokitia	7 000-6 000	Chypre	Harter, 2003; Harter et al., 2005	34.79	33.37	P	N	N	N	N	N	N	N	N	N	P	N	P
11	Çatalhöyük	6 410-6 150	Turquie	Ledger et al., 2019	37.66	32.82	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	P
12	La Draga	5 400-5 020	Espagne	Muicher et al., 2017	41.12	2.76	P	P	P	N	P	P	N	P	P	N	P	N	P
13	Els Trocs I	5 315-4 830	Espagne	Hoffmann	42.50	0.60	N	P	N	P	P	N	N	N	N	N	N	N	P
13	Els Trocs II	4 500-4 340	Espagne	Hoffmann	42.50	0.60	P	P	N	P	P	N	N	P	P	N	N	N	P
14	Tell Zeidan	4 500-4 000	Syrie	Anastasiou et al., 2014	35.93	30.08	N	N	N	N	N	N	N	N	N	P	N	N	N
5	Lède du Gurp	4 300-4 100	France	Hoffmann	45.49	-1.12	N	P	P	P	N	N	N	N	P	N	N	N	N
15	Hornstead-Homle	3 917-3 905	Allemagne	Le Bailly, 2005; Le Bailly et al., 2007	47.69	8.99	N	N	N	N	P	P	P	N	N	N	N	N	P
16	CH VIII-CL- MMV	3 800	France	Dornmiller, 1996; Dornmiller- Espiga et Pérsquin, 2016	46.67	5.79	X	N	N	N	N	P	P	N	N	N	N	N	P
17	Sippingen	3 711-3 709	Allemagne	Le Bailly, 2005; Le Bailly et al., 2007	47.80	9.09	N	N	N	N	N	P	P	N	N	N	N	N	P
18	Wallhausen- Ziegelhütte	3 700	Allemagne	Le Bailly, 2005; Le Bailly et al., 2007	47.73	9.16	N	N	N	N	N	P	P	N	P	N	N	N	P

N°	Site	Datation cal B.C.	Pays	Auteurs	Longtude	Latitude	Avarès	Cu rétroaké	Cu paenaké	Ca ?	Dixere celliam obidiri	Dipholl ton	Focaiti	Macra canthio rhyac hus	Paran phiso man	Schisto senu	Taenia	Tecora cara	Tihkés
13	Els Trocs III	3 950-2 910	Espagne	Hoffmann	42.50	0.60	P	P	N	P	P	N	N	P	P	N	N	N	P
19	Hierakonpolis	3 900-3 300	Egypte	Nezamabadi, 2014	26.95	30.84	N	N	N	N	N	N	P	P	P	N	P	N	P
5	LDG	3 650-3 400	France	Hoffmann	45.49	-1.12	N	P	N	N	N	N	N	N	P	N	N	N	P
20	Swifterbant	3 400-3 200	Pays Bas	Mitchell, 2015 citant Roever-Bonnet et al., 1979	52.55	5.56	N	N	N	N	N	N	P	N	N	N	N	N	P
21	Arbon-Bleiche III	3 384-3 370	Allemagne	Dommelner, 1996; Le Bailly, 2005	47.51	9.41	P	P	N	N	P	P	P	N	N	N	P	N	P
17	Sipplingen	3 317-3 306	Allemagne	Le Bailly, 2005; Le Bailly, et al., 2007	47.80	9.09	N	N	N	N	P	P	P	N	N	N	P	N	P
22	Torviesen II	3 283-3 281	Allemagne	Le Bailly, 2005; Le Bailly, et al., 2007	48.06	9.605	N	P	N	N	N	P	P	N	N	N	P	N	P
18	Wailhausen-Ziegelhütte	3 300-2 900	Allemagne	Le Bailly, 2005; Le Bailly, et al., 2007	47.73	9.163	N	N	N	N	N	P	P	N	P	N	P	N	P
23	Alvastra pile dwelling	3 300-2 700	Suede	Bergman, 2018	58.28	14.68	N	N	N	N	N	N	X	N	P	N	N	N	P
24	Ötzi	3 200	Italie	Aspöck et al., 1996, 2000	46.77	10.83	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	P
25	Zurich-Opéra	3 176-3 153	Suisse	Hoffmann, 2012; Maicher et al., 2019	47.36	8.54	P	P	N	N	P	P	P	N	P	N	P	N	P
26	Chalain-Clairvaux	3 200-2 900	France	Dommelner, 1996; Dommelner-Espejo, & Pétrequin, 2016	46.67	5.79	P	P	N	N	P	P	P	N	P	N	P	N	P
27	Gebelein	3 150 & 2 750-2 580	Egypte	Deeder, et al., 1990; Bianucci et al., 2008	25.49	32.48	N	N	N	N	N	N	N	N	N	P	N	N	N
28	Chantebrault	3 000	France	Hoffmann	46.95	-0.041	N	N	P	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N

N°	Site	Datation cal B.C	Pays	Auteurs	Longit. (ok)	Latit. (de)	Acaris	Ca récalcé	Ca pratique	Ca ?	Dicre oclum	Diphyl labothi rium	Fasci ola	Maer acant horhy nehus	Param phico mium	Schist osoma	Taenia	Toxoc accara	Trich uris
29	Seckirch-Stockwiesen	3 000-2 900	Allemagne	Le Bailly, 2005; Le Bailly, et al., 2007	48.12	9.64	N	P	P	N	P	P	P	N	P	N	N	N	P
30	Ozreute	2 987	Allemagne	Hoffmann, 2012	48.01	9.683	N	N	N	N	N	P	P	N	P	N	N	N	P
31	El Portalon	3 000-2 500	Espagne	Hoffmann	42.37	-3.500	N	P	N	P	N	N	P	N	N	N	N	N	P
32	Ponteau-gare	2 900-2 600	France	Margarit et al., 2011	43.36	5.03	N	N	N	P	N	N	N	N	N	N	N	N	P
33	Ile de Sai	2 700	Soudan	Harter, 2003	30.33	20.07	P	N	N	N	N	N	N	N	N	P	N	N	N
34	Saale-Unstrut Valley	2 500	Allemagne	Dittmar & Teegen, 2003	51.26	11.00	N	P	N	N	N	N	P	N	N	N	N	N	N
35	Kerna	2 400-1 750	Soudan	Harter, 2003	34.34	47.04	P	N	N	N	P	N	P	N	N	P	P	N	P

Impacts de la néolithisation sur l'évolution des systèmes hôtes parasites

Étude paléoparasitologique des sociétés mésolithiques et néolithiques dans le sud ouest de la France et le nord est de l'Espagne.

La paléoparasitologie est l'étude des restes parasites en contexte archéologique. Le processus de néolithisation avec tout ce qu'il implique en termes de mutations socio-économiques a contribué à modifier nos relations vis-à-vis des parasitoses. La première transition épidémiologique de l'Homme aurait été induite par la mise en place et l'intensification des systèmes agro-pastoraux. Le regroupement des populations, la sédentarisation, la mise en présence sur le même espace de différentes espèces (animales et végétales, notamment allochtones), la déforestation, le parcage ou encore le stockage sont autant de comportements qui ont impacté les systèmes hôtes/parasites. Les gisements de notre corpus se sont focalisés sur le sud-ouest de la France et le nord-est de l'Espagne. Via l'analyse des œufs d'helminthes, la façon dont les systèmes parasites/hôtes/milieus se sont adaptés aux transformations socio-économiques des populations humaines, ainsi que les conséquences sanitaires sur les populations humaines de cette anthropisation ont pu être appréhendées. L'analyse chronologique et géographique des gisements européens ayant des biotopes différents provenant de ce corpus intégré à ceux disponibles dans la bibliographie a permis de préciser et de confronter l'ampleur et l'influence des populations humaines sur le système parasites/hôtes. Les gisements échantillonnés dans le cadre de cette étude provenaient de contextes très différents, concernant aussi bien la chronologie, la géologie, la taphonomie que le type d'utilisation. Les faciès les plus propices à la conservation des œufs d'helminthes ont donc pu être précisés.

Mots clefs : Paléoparasitologie, Mésolithique, Néolithique, Évolution, Espagne, France

Impacts of neolithization on hosts parasitic systems

Paleoparasitological study of mesolithic and neolithic societies in southeast France and northeast Spain

Paleoparasitology is the study of parasitic remains in archaeological context. The neolithization process with all that it implies in terms of socio-economic changes has helped to modify our relations to parasitic diseases. The first humanity epidemiological transition was induced by the establishment and intensification of agro-pastoral systems. The populations clustering, the sedentarisation, the presence in the same space of different species (animal and vegetable, especially allochthonous), the deforestation, the irrigation, the use of fertilizer, the parking or the storage are as many behaviors that impacted host / parasite systems. The deposits in our corpus focused on southwestern France and northeastern Spain. Through the analysis of helminth eggs, the way in which parasitic/host/environmental systems have adapted to the socio-economic transformations of human populations, as well as the health consequences on human populations of this anthropisation, could be apprehended. The chronological and geographical analysis of European deposits with different biotopes, from this corpus integrated with those available in the bibliography made it possible to compare and clarify the influence of human populations on parasitic/host systems. The deposits sampled in this study came from very different contexts, including chronology, geology, taphonomy and type of use. The most suitable facies for the conservation of helminth eggs were therefore identified.

Keywords : Paleoparasitology, Mesolithic, Neolithic, Evolution, Spain, France