

Usure dentaire, courbe de mortalité et « saisonnalité » : les gisements du Paléolithique moyen à grands bovidés

*Jean-Philip BRUGAL**, *Francine DAVID***

RÉSUMÉ

Les gisements moustériens de Mauran (Haute-Garonne) et de Coudoulous (Lot) livrent des faunes dominées à plus de 95 % par le bison des steppes. L'analyse quantitative et qualitative des molaires inférieures permet d'établir des courbes de mortalité qui sont proches du type « catastrophique », mais avec une légère déficience des très jeunes. L'interprétation archéozoologique permet d'envisager une activité de chasse à caractère saisonnier présentant une technique d'exploitation similaire, qui met en évidence les capacités des néandertaliens à acquérir de larges quantités de viande.

ABSTRACT

The mousterian sites of Mauran (Haute-Garonne) and Coudoulous (Lot) yield fauna samples dominated at over 95 % by steppe bison, with around a hundred individuals essentially represented by dental series and by isolated teeth. Quantitative (crown heights) and qualitative (wear stages) analyses allow the establishment of age profiles for each mandibular molar. These curves show a structure close to a « catastrophic » mortality profile, with decreasing frequency from young to very old but a slight deficiency in the youngest. The study shows the scheme of the wear of large bovids' molars, which agrees with a curvilinear model. The archaeozoological interpretation allows us to envision a hunting activity, with preferential use of particular topographic features. These events correspond to repeated seasonal occupations of the sites and exhibit similar techniques of exploitation ; the lithic industry appears closely linked to these subsistence activities. These sites indicate the existence of an adaptive convergence in subsistence behaviour ; the Neandertals were able to acquire large amounts of meat through a particular use of the landscape.

* Laboratoire de géologie du Quaternaire, CNRS, UPR 1201, Faculté des sciences Luminy, 13009 Marseille.

** Laboratoire d'ethnologie préhistorique, CNRS, URA 275, 44 avenue A. Mouchez, 75000 Paris.

Parmi le large registre des relations existant entre l'homme et les animaux, celle qui assure la fonction de nutrition est certainement la plus décisive. Durant la plus grande partie de son histoire, l'homme reste un élément dépendant du milieu naturel, qu'il va « exploiter », en particulier pour fabriquer des outils et se nourrir. L'importance et le rôle de la part carnée dans la subsistance et l'évolution du genre *Homo* constituent un enjeu fondamental des études archéozoologiques paléolithiques. La reconnaissance des comportements de subsistance (acquisition, consommation) apparaît comme un débat très actuel qui met en jeu les capacités adaptatives des différentes espèces ou sous-espèces d'hominidés.

L'analyse des assemblages osseux paléolithiques s'appuie sur :

1. la diversité du spectre faunique ;
2. la représentation des parties du squelette par espèces ;
3. l'étude des traces *s.l.* ;
4. la structure d'âge et de sexe des populations.

Parmi les gisements moustériens du sud de la France se trouvent des sites de plein air possédant des caractéristiques communes avec une faune représentée par plus de 90 % de restes de grands Bovidés (Brugal et Jaubert, 1989) ; ceux-ci représentent d'importantes populations, avec de très nombreux restes dentaires permettant des analyses en fonction de l'âge. Les sites paléolithiques européens contenant des restes de *Bos* ou *Bison* sont relativement nombreux, et, à travers l'étude de deux d'entre eux, nous voudrions développer une base méthodologique à but comparatif permettant de mieux comprendre la cinétique d'usure des molaires de bovinés, d'obtenir des profils de mortalité comparables entre eux et de connaître les périodes d'occupation des gisements (saisons). Ce triple but est envisagé dans l'optique d'espèces fossiles proches des actuelles au niveau éco-éthologique et pourra être développé grâce à une comparaison élargie et diachronique.

Principe, matériel et méthode

Les dents constituent de bons indicateurs de l'âge, et plusieurs méthodes de détermination sont réalisables (Morris, 1972 ; Spinage, 1973 ; Pike-Tay, 1991...). Celle qui est fondée sur le degré d'éruption, le remplacement entre dentition lactéale et définitive et l'usure des différentes prémolaires et molaires au cours de la vie des individus est une des plus souvent utilisées. Elles ont été largement employées dans la construction de courbes ou profils de mortalité dont l'interprétation repose sur des études de biologie et d'écologie de populations animales actuelles (Caughley, 1966 ; Deevey, 1947 ; Kurten, 1953 ; Sinclair, 1977). Les dents sont des éléments résistants souvent trouvées en grand nombre dans les gisements fossiles, et ces approches ont été appliquées sur des assemblages paléontologiques ou archéologiques. La littérature archéozoologique est très abondante à ce sujet, et nous nous référerons essentiellement aux travaux concernant des espèces de la sous-famille des *Bovinae*, en particulier ceux qui ont trait aux sites paléo-indiens à *Bison* d'Amérique du Nord (Frison *et al.*, 1976, 1982 ; Frison, 1991 ; Reher, 1974 ; Reher et Frison, 1980 ; Todd, 1987a, b, 1991 ; Todd *et al.*, 1987, 1990 ; Wilson, 1980) et ceux de Klein et coll. (1981, 1982, 1983, 1984) sur le cerf et les bovidés africains. Ces études ont, depuis longtemps, mis en place certains principes (*i.e.* modèles

de courbes : catastrophique *vs.* attritionnel) auxquels nous renvoyons le lecteur⁽¹⁾. Les Bovinés (buffles africain et asiatique, aurochs, bison, gaur...) possèdent une dentition hypsodonte (couronne haute) et des molaires sélénodontes (en croissant). La saison de reproduction et la saison de naissance (un jeune par an) sont limitées dans le temps, et ainsi la structure d'une population naturelle tombe dans des classes d'âge séparées d'1 an. Les groupes d'âges sont déterminés selon l'éruption dentaire (jusqu'à 4,5-5 ans, fig. 1-C) et l'usure dentaire. Ce modèle simple est cependant soumis à un certain nombre de variations, *e.g.* suivant les taux d'usure et la stabilité écologique des populations ou selon le nombre d'événements représentés dans l'assemblage.

Le gisement de **Mauran** (Haute-Garonne) est situé sur la rive droite de la Garonne, au débouché des vastes plaines alluviales du Bassin aquitain (Girard, 1981 ; Girard, David, 1982). Il s'agit d'un site du Paléolithique moyen récent localisé dans des dépôts de pente et dont la superficie couvre presque 1 ha. Les fouilles ont concerné 25 m² sur une des couches de ce gisement, qui a livré un abondant outillage sur galets ainsi que des quartzites et silex attribués à un Moustérien à Denticulés (Girard, David et Jaubert, sous presse). Le gisement de **Coudoulous I** (Lot) se trouve à la confluence du Lot et du Célé, sur un petit plateau surplombant ces vallées (Bonifay et Clottes, 1979 ; Clottes, 1981). Le remplissage est inscrit dans un aven en partie démantelé, et la couche 4, fouillée sur env. 10 m², renferme une industrie du Paléolithique moyen ancien, comparable à celle de Mauran (Jaubert, 1984). L'assemblage faunique de ces deux sites est majoritairement constitué de *Bison priscus*, le bison des steppes pléistocènes (98 % des restes), avec quelques éléments de cheval. Les restes dentaires sont très abondants (beaucoup de séries dentaires à Mauran, dents isolées à Coudoulous), et nous avons tout particulièrement examiné les molaires inférieures (D4, M1, M2 et M3). Celles-ci donnent un NMI de fréquence de 98 pour Mauran (NMI de combinaison de 137, David et Farizy, sous presse) et de 94 pour Coudoulous. Notre échantillon concerne toutes les dents inférieures pour Mauran (60 séries gauches et 40 droites) et seules les molaires droites pour Coudoulous (M1 = 94 ; M2 = 82 ; M3 = 91). Cet important matériel justifie pleinement l'emploi de méthodes de détermination d'âge, car il représente des populations statistiquement significatives (Lyman, 1987).

La dentition des Bovinés (comme de nombreux Bovidés, Équidés...) est typique d'un herbivore avec des molaires hypsodontes. Nous avons pris les mesures : longueur x largeur au niveau occlusal, à 1 et à 2 cm au-dessus du collet, ainsi que hauteurs du métaconide et du protoconide. On décrit chaque dent selon :

1. le degré d'usure, en utilisant le système de Frison *et al.* (1976) : les molaires ont 2 lobes et 4 cuspidés disposées en croissants ; chaque croissant est divisé en 2, ce qui permet de distinguer 8 facettes d'usure (numérotées de I à VIII, plus IX et IX' pour les M3 possédant un 3^e lobe) (fig. 1-A) ;
2. le degré de jonction des lobes (numéroté de a à l), couplé avec un codage simplifié (0 à 6) déterminant 7 groupes d'usure (fig. 1-B).

Le mode d'éruption et la durée de remplacement des dents sont comparables entre les différentes espèces de bovinés modernes, et la comparaison des dates d'éruption (Grimsdell (1973) pour les buffles ; Wegrzyn et Sewatka (1984) pour le bison européen ;

(1) En raison des consignes de publication, un certain nombre de points (méthode, description des sites, discussion) ne seront pas développés ici et feront l'objet d'une autre publication.

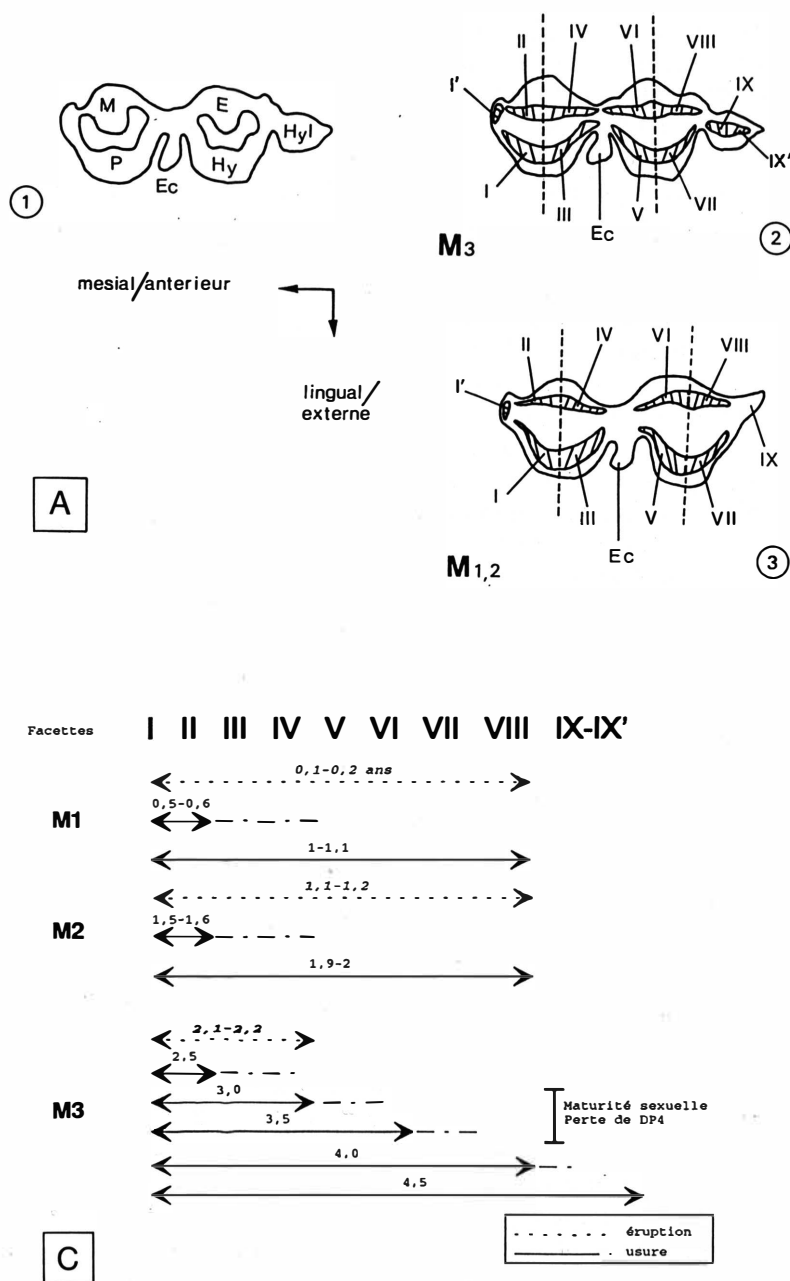
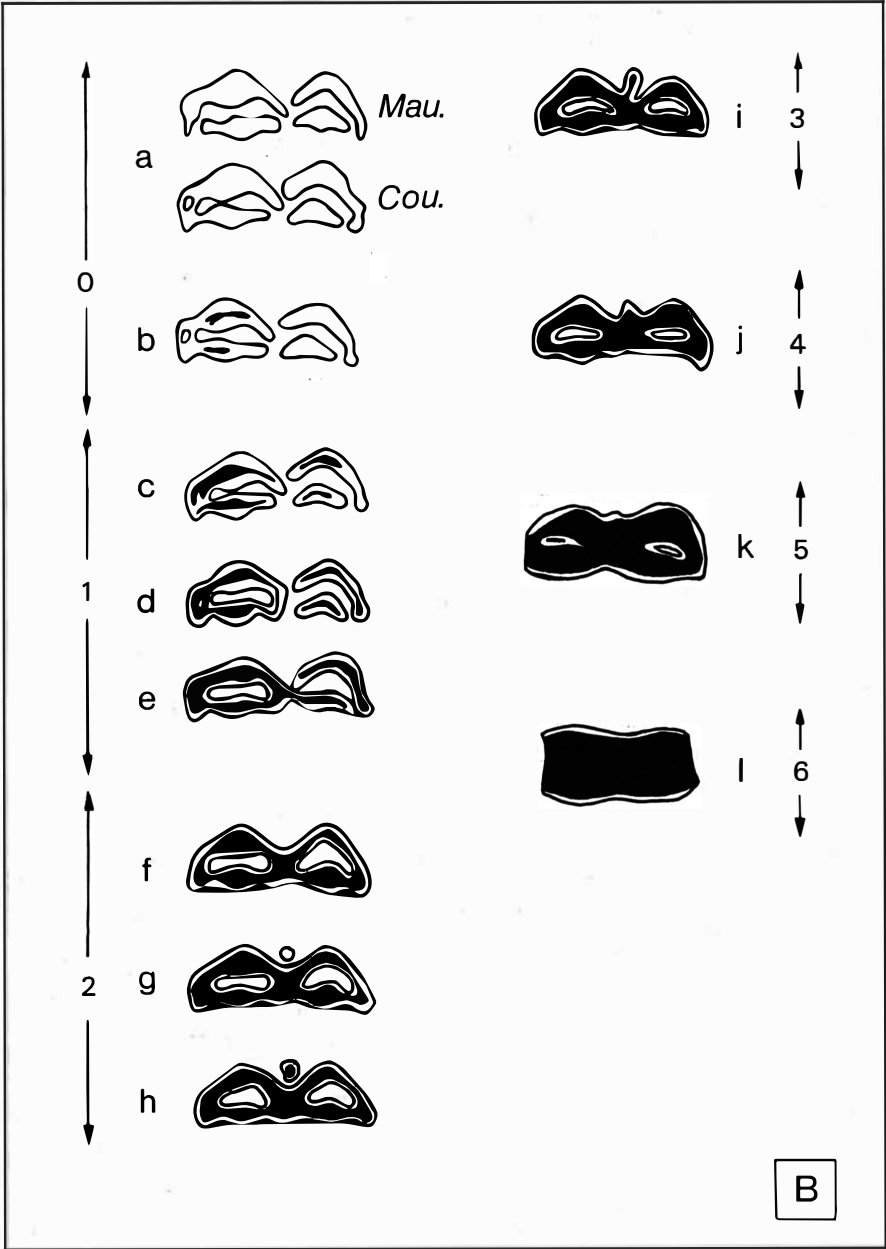


Fig. 1. A. Terminologie des molaires (1) et facettes d'usure (2 et 3) (d'après Frison *et al.*, 1976) ; M = métaconide, P = protoconide, E = entoconide, Hy = hypoconide, Ec = ectostylide, Hyl = hypoconulide. **B.** Degré de jonction des lobes et code d'usure simplifié sur des M1,2 de *Bison priscus* de Mauran (Mau) et Coudoulous (Cou) (double emploi des 4 derniers), inspiré de Payne (1973) et Grant (1982). **C.** Schéma d'éruption dentaire en fonction des facettes d'usure pour les trois molaires inférieures des Bovinés (adapté de Reher et Frison, 1980).



Reher, Frison, pour le bison américain ; Grigson (1982) pour le bœuf domestique) révèle des différences dans les âges exprimés en mois mais un bon accord lorsqu'on considère les âges en années ; des estimations concernant *Bos primigenius* et *Bison priscus* ont été faites, et un schéma d'éruption et d'usure est présenté fig. 1-C (cf. également Todd, 1987b : fig. 5-11). Il existe une grande homogénéité éthologique chez les Bovinés, et, considérant les analogies géographiques entre les régions citées⁽²⁾, nous retiendrons début mai comme période de naissance (2/3 des veaux naissent en 15 jours) et fin août-début septembre pour la période du rut. L'organisation sociale des troupeaux, l'état physiologique, les périodes d'agrégation et de migration s'inspirent des travaux actuels sur les bisons, américains (e.g., Reher et Frison, 1980) et européens (Heptner *et al.*, 1989), bien que les environnements changeants du Pléistocène introduisent une variabilité dans ces données.

Résultats et interprétation

Le double emploi de méthodes quantitative et qualitative a l'avantage de prendre en compte un grand nombre de dents, même abîmées et incomplètes. En effet, la base des molaires (couronne et racine) n'est pas formée lors des premiers stades d'éruption et d'usure, ce qui entraîne un faible nombre de valeur numérique des deux premiers groupes 0 et 1. Les mesures de hauteur (métaconide et protoconide) sont grandement corrélées et interchangeables : relation linéaire et corrélation de 0,96 pour M1, 0,95 pour M2 et 0,97 pour M3 (Coudoulous) ; il faut noter que les mesures concernant le protoconide sont plus nombreuses sur nos échantillons et présentent une plus faible dispersion des valeurs. De même, les corrélations pour les hauteurs entre dents adjacentes appartenant à la même série dentaire sont très bonnes : $M1 \text{ vs. } M2 = 0,95$, $M2 \text{ vs. } M3 = 0,89$, obtenues avec une relation polynomiale d'ordre 2 (Mauran) rappelant la formule quadratique de Klein-Spinage (cf. *infra*). Les variations de longueur et de largeur suivant la hauteur (niveau de mesure à tous les cm) montrent une variabilité de taille des individus avec des distributions se superposant ; cette observation est valable également pour les hauteurs. Enfin, lorsque l'on décrit chaque type de molaire selon les groupes d'usure (de 0 = dent non usée⁽³⁾ à 6) on obtient une courbe assimilée à une cinétique d'usure : faible pour les deux premiers groupes (phase juvénile), puis devenant plus rapide (adulte jeune et adulte) et enfin ralentissant dans les derniers stades (vieil adulte). Ces données contredisent l'affirmation répandue d'usure initiale rapide des molaires de Bovinés et correspondent bien aux résultats obtenus par Gifford-Gonzalez sur deux populations actuelles de *Bison bison* (1991 : fig. 4-10). Son étude détaillée permet de tester la formule quadratique développée par Klein (*op. cit.* ; cf. annexe A),

(2) Latitude entre 40° et 45° = Pyrénées (alt. 3 400 m) et Caucase (alt. 5 600 m) : montagnes orientées plus ou moins est-ouest et encadrées par deux mers ; la période de reproduction chez le bison européen est la même du Caucase jusqu'en Pologne (Bialowieza).

(3) Le groupe d'usure 0 correspond à un matériel souvent en mauvais état : il s'agit de molaires dont le développement n'est pas terminé (base de la couronne et racines) et qui sont incluses dans la mandibule (qui a disparu dans nos sites) et de dents presque formées, en cours d'éruption et/ou de percée gingivale (cf. classes A-B de Reher et Frison, 1980).

qui comporte un degré d'imprécision parfois important : les âges estimés sont inférieurs aux âges réels chez les jeunes (0- 3,5/4 ans) alors qu'ils sont supérieurs pour les plus vieux.

Cependant, et sans entrer plus avant dans une discussion technique, la construction de profils d'âge à partir de la formule de Klein-Spinage utilisant des intervalles de 10 % de l'espérance de vie permet l'obtention de courbes d'abattage dont l'allure générale est significative. L'application aux matériaux de Mauran et de Coudoulous, en combinant les informations des trois molières, a tout d'abord été faite avec 25 ans (AGEm, soit 300 mois) d'espérance de vie (= longévité écologique potentielle) ; la durée de vie des populations est alors de 17,5 ans pour Coudoulous et de 20 ans pour Mauran, ce qui nous paraît beaucoup trop fort. La figure 2 montre les histogrammes obtenus avec un AGEm égal à 17 ans (soit 204 mois), indiquant une durée de vie de 12 ans pour Coudoulous et de 14 ans pour Mauran⁽⁴⁾.

Les courbes de Mauran et de Coudoulous sont globalement comparables avec un profil de type « catastrophique » (= population naturelle stable) montrant une décroissance d'individus suivant l'âge ; les plus jeunes individus sont légèrement sous-représentés (notamment pour M2). Il faut signaler que beaucoup de profils (catastrophique : sites archéologique ou naturel ; ou attritionnel : naturel ou suite à une prédation par un grand carnivore) présentent une absence quasi systématique des plus jeunes éléments, en majeure partie due à des problèmes de conservation différentielle. On note une diminution d'individus jeune adulte et adulte, notamment entre 5-8 ans, plus des plus jeunes, entre 3-5 ans, pour Mauran. Ces « manques » pourraient correspondre à :

- a. des raisons taphonomiques ;
- b. une sélection de la part des hommes ; ou
- c. une acquisition limitée dans l'année et reflétant une structure particulière des troupeaux.

C'est la dernière solution qui est la plus vraisemblable (cf. *infra*, saison), et les troupeaux étaient composés de nombreux juvéniles et d'adultes-vieux adultes (en majorité femelles), soit un modèle de groupe familial (« nursery »). Par ailleurs, les études éthologiques actuelles montrent que les jeunes adultes mâles se forment en groupes (« bachelor ») séparés du reste des femelles (les jeunes mâles de plus de 2 ans sont chassés par les mâles reproducteurs) et ne peuvent prétendre se reproduire avant au moins 6-7 ans d'âge (bison européen : Heptner *et al.*, 1989).

Les profils de mortalité de Mauran et Coudoulous indiquent une activité de chasse des hommes préhistoriques, confirmée par la présence de toutes les parties du squelette, avec de nombreux points d'impacts sur les os longs et quelques stries de silex indiquant des actions de boucherie (David et Farizy, sous presse) ; l'hypothèse d'une origine naturelle ou due à des carnivores dans la formation de ces assemblages est à écarter. Les processus taphonomiques sont importants (altération, compaction...) et expliquent les plus faibles représentations de jeunes individus ou de certaines parties du squelette (vertèbres, côtes) ; ces phénomènes sont également visibles sur les silex de Coudoulous, qui ont perdu jusqu'à 90 % de leur poids initial (Jaubert, *com. pers.*).

(4) Les populations de *Bison bison* des sites paléo-indiens ont entre 12 et 18 ans d'espérance de vie, avec des taux d'usure moyens de 6 à 3 mm/an. L'allure générale des courbes est comparable pour les deux valeurs d'AGEm considérées.

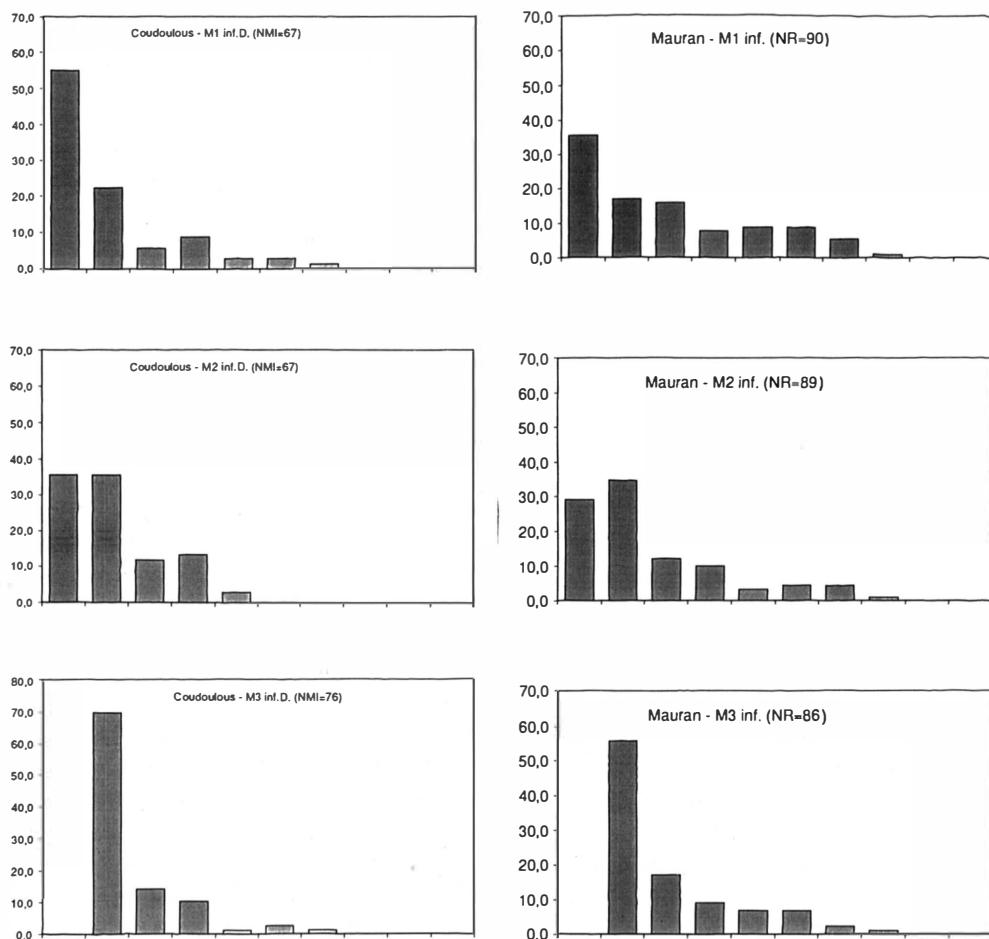


Fig. 2. Courbes d'âge (profils de mortalité) des populations de Mauran et Coudoulous ; calcul sur la hauteur du Métaconide à partir de la formule de Klein-Spinage avec AGE_m = 17 ans. Abscisse : groupes d'âge = intervalle de 10 %, soit 1,7 an ; ordonnée en %.

L'existence d'une plurimodalité marquée dans les distributions des hauteurs de couronne des M1, M2 et M3 démontre la présence de populations dont le spectre d'âge n'est pas complet (Voorhies, 1969 ; Kurten, 1983...). Les D4 d'une part et les deux premières molaires de l'autre nous renseignent sur les facteurs saisonniers grâce à leur état d'usure (fig. 1-C : D4 est perdu vers 3-3,5 ans, M1 perce, commence à s'user et termine l'usure sur toutes ses facettes (I à VIII) à la fin de la 1^{re} année, M2 fait de même lors de la 2^e année). Quatre stades morphologiques d'usure ont été distingués pour les D4 dans les histogrammes établis, qui présentent trois grands pics espacés correspondant à des individus de 1^{re} année (regroupant les deux premiers stades morphologiques : usure initiale lente), de 2^e et de 3^e années. Un décalage entre les hauteurs pondérées des D4 (moyenne de chaque stade) de Mauran et de Coudoulous indiquerait une différence dans les périodes (saisons) d'acquisition des animaux. La faiblesse de nos échantillons,

10 dents à Coudoulous et 17 à Mauran, ne nous permet pas de pousser plus avant, mais les bisons de Mauran pourraient avoir été chassés plus tardivement dans l'année que ceux de Coudoulous.

L'analyse combinée des M1 et M2 permet de préciser ces informations initiales : 17 M1 et 35 M2 de Coudoulous (groupes 0 et 1) montrent des degrés variables de début d'usure. La procédure mise au point par Reher et Frison (1980 : 64-66 et fig. 40) sur le degré d'éruption (classes A à C) et le degré d'usure des facettes I à VIII (classes 1 à 8) décrivant les deux premières années en relation avec les saisons a été utilisée. La description des classes est la suivante :

- A. tout début éruption (les 2 premières cuspidés émergent)
- B. les 4 premières cuspidés émergent
- C. dent presque complètement sortie (codé 0)
- 1. usure légère sur facettes I-II (codé -1)
- 2. usure facette I-II (codé 1)
- 3. usure I-II, usure légère sur III-IV
- 4. usure I-IV
- 5. usure I-IV, usure légère V-VI
- 6. usure I-VI
- 7. usure I-VI, usure légère VII-VIII
- 8. usure I-VIII

Il y a une bonne concordance entre les deux molaires (fig. 3), ainsi qu'avec les morphologies observées sur les D4. A Coudoulous, les périodes d'occupation et d'abattage des bisons se placent depuis la fin de l'hiver jusqu'en été, avec un pic de fréquentation à la fin du printemps et en début d'été (c'est-à-dire entre les périodes de naissance et de rut des bisons) ; la présence d'éléments osseux juvéniles (âge estimé : 2-4 mois) va dans le même sens. Par comparaison, les périodes d'occupation à Mauran se situeraient plus en été et au début de l'automne.

La quantité d'animaux chassés est liée au nombre d'occupations de chaque gisement. La présence d'assemblages formés de centaines (milliers ?) d'individus dont nous ne possédons qu'un échantillon suggère fortement des événements multiples se produisant au même moment de l'année (saisons), mais sur plusieurs années (générations ?). Les données actuelles sur l'organisation sociale des bisons (européens) indiquent des tailles réduites de troupeaux pendant de grandes périodes de l'année, en relation avec les structures familiales : femelles et jeunes de 6-8 bêtes jusqu'à 10-15 ; mâles adultes isolés ou en groupes de 3-4 ; parfois les groupes peuvent atteindre une vingtaine de têtes. L'existence probable de migrations ou plutôt de déplacements verticaux au printemps puis en automne peut augmenter ces chiffres, et des concentrations plus intenses peuvent se produire avant des passages délicats tels que le franchissement d'un fleuve. Il faut alors envisager un retour relativement régulier de la part des néandertaliens sur des lieux bien connus, caractérisés par un parcours obligé le long de la Garonne, avec un gué (?) ou un passage vers le plateau pour Mauran et un aven en bout de plateau servant de palier entre les vallées et les reliefs à Coudoulous.

Dans ce contexte, les techniques de chasse pourraient être l'abattage (peu sélectif) de quelques individus d'un troupeau réduit grâce à un affût, pouvant être complétées par des activités de rabattage vers un piège naturel (aven, gué, étroiture, cul de sac...)

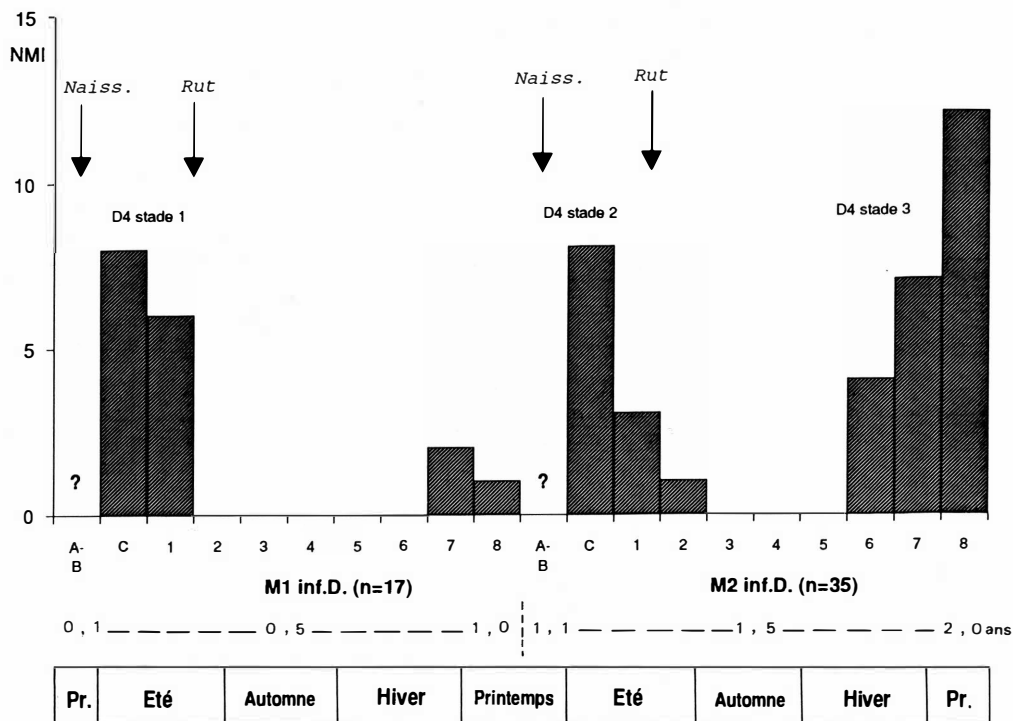


Fig. 3. Fréquence des degrés d'éruption et d'usure des M1 et M2 de Coudoulous (animaux vieux de 2 ans et plus jeunes) en relation avec une saisonnalité schématisée (méthode de Reher et Frison, 1980 : voir texte). Du fait de la présence de dents isolées, les classes d'éruption A et C ne peuvent être comptabilisées, et il est probable que certaines dents placées dans C correspondent à ces classes.

nécessitant la coopération de plusieurs membres d'un groupe humain agissant sur un troupeau compact et de plus grande taille (Frison, 1991 : 19). L'utilisation privilégiée d'une topographie, les occupations répétées et saisonnières dans le but d'acquérir un gibier dont les caractéristiques éco-éthologiques devaient être bien connues impliquent une bonne adaptation des moustériens à leur environnement. Les gisements de Mauran et de Coudoulous font partie d'un territoire régulièrement parcouru selon les distributions des ressources animales et pourraient indiquer l'existence d'une transmission orale à l'intérieur des groupes de chasseurs-collecteurs. L'outillage lithique est composé de galets servant à la fracturation, qui est intense, notamment sur les éléments proximaux des membres (extraction de moelle), ainsi que de nombreux outils (coches, denticulés) : les différentes matières premières (quartz, quartzite, silex, etc.) sont essentiellement locales, et leurs fonctions semblent fortement liées à ces activités alimentaires (traitement des carcasses). Les armes de chasse nous échappent totalement (utilisation de bois/épieux ?), mais il faut souligner la juxtaposition d'actions complémentaires : le lieu d'abattage coïncide avec une consommation non différée, *in situ*, des animaux. Enfin, et sans pouvoir écarter cette possibilité, rien ne permet de considérer le transport de certaines pièces de venaison vers d'autres lieux de consommation et d'habitat.

Plusieurs autres sites moustériens, proches de Coudoulous, ont livré des assemblages lithiques et fauniques comparables : La Borde (Lot) (Slott-Moller, 1990 ; Jaubert et Brugal, 1990), Les Fieux (Lot), Le Roc (Dordogne) dans des contextes géotopographiques analogues. Ces divers gisements semblent indiquer une exploitation identique des grands Bovidés à travers la mise en place de lieux focalisés en étroite relation avec les paramètres du milieu *s.l.* (Brugal et Jaubert, 1989). Une acquisition active de grands herbivores est donc déjà en place dès le Paléolithique moyen (David, Enloe, ce vol.). Il existe également, en dehors du sud-ouest de la France, des gisements moustériens de plein air, plus rarement en grotte, présentant des assemblages riches en grands Bovidés : Champlost (Yonne ; Farizy, 1985) ; Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais ; Auguste, 1989) ; Il'skaya I, Roskov I, Barakaevskaya, Mezmaiskaya... (Nord-Caucase ; Hoffecker *et al.*, 1991, 1992) ; en Italie (Stiner, 1991) par exemple ; les comparaisons régionales et extrarégionales devraient apporter de précieuses informations pour l'interprétation des profils de mortalité (Brugal, en prép.). A Il'skaya I, où *Bison priscus* est dominant (92 % des restes, NMI = 58), les profils sont de type catastrophique, avec une prépondérance d'adultes jeunes. L'existence de profils d'âge similaires dans des assemblages de régions différentes laisse supposer des stratégies adaptatives convergentes de la part de groupes humains du Paléolithique moyen exploitant des environnements très proches.

Conclusions

L'étude des courbes de mortalité offre un des meilleurs moyens pour différencier les modes d'acquisition (chasse *vs* charognage), les techniques de chasse utilisées et les périodes d'occupation des gisements. La détermination des saisons constitue un facteur essentiel dans notre compréhension des stratégies de subsistance des populations préhistoriques. Ces données sont complétées par l'étude des représentations des parties du squelette, des marques et d'une meilleure connaissance des proies selon le sexe (*e.g.*, Farizy *et al.*, sous presse). L'interprétation de telles courbes est encore sujette à de nombreux problèmes méthodologiques, et la comparaison élargie de profils de mortalité à l'intérieur d'une espèce ou d'un groupe d'espèces voisines doit être privilégiée. Grâce à leur vaste distribution chronologique et géographique, les grands Bovidés ont servi, à de nombreuses reprises, de base alimentaire à des sociétés très différentes. De plus, ils présentent un fort dimorphisme sexuel, bien visible sur les éléments post-crâniens, et constituent ainsi un matériel de choix.

En Europe, dès le Paléolithique moyen, les activités cynégétiques, lorsqu'elles sont bien documentées, présentent des stratégies élaborées qui se retrouvent ensuite à travers le temps et l'espace. Les gisements sont situés dans des contextes topographiques particuliers (plein air *s.l.*), proches de rivière ou de fleuve (présence de matières premières, d'eau) ; ils couvrent souvent d'importantes surfaces. Les sites étant particulièrement favorables à la présence d'une espèce précise, propre à son biotope à un moment de l'année, les activités pratiquées sont alors focalisées dans l'acquisition et la consommation de cette espèce. A Mauran comme à Coudoulous, des troupeaux de bisons sont chassés en entier ou en partie ; ils se composent de nombreux jeunes, femelles, et de quelques mâles. Les occupations sont nombreuses, à caractère saisonnier

et répétitif ; elles démontrent une grande activité d'utilisation *in situ* du milieu par un groupe humain important et organisé.

En plus de la viande et de la moelle, de la langue et de la panse (Lartet, 1864 ; Todd, 1991) utilisées dans l'alimentation, l'homme peut exploiter les os des herbivores comme matière première, les peaux pour faire des vêtements ou des abris, les bois et cornes pour fabriquer des outils et objets d'art, les dents pour ornements, les nerfs et tendons pour cordages... : ces quelques exemples révèlent la complexité des rapports existant dans l'exploitation des animaux sauvages, mais cette complexité apparaît moins chez les hommes du Paléolithique moyen que chez les populations qui vont leur succéder. L'aspect multidimensionnel du système alimentaire, et des comportements induits, ne peut être abordé que par la convergence de nombreuses disciplines comme l'éco-éthologie, la paléoclimatologie, la géologie, l'archéologie et la technologie lithique, l'ethnologie ou la sociologie... La connaissance des comportements des proies est un préalable déterminant dans notre compréhension des comportements des chasseurs préhistoriques.

Outre les multiples rôles tenus par les animaux, à travers la prédation ou la production, depuis le domestique jusqu'au symbolique (artistique, religieux, psychanalytique), ceux-ci fournissent une base essentielle de l'alimentation humaine. A l'heure actuelle, l'exploitation du milieu par l'homme est maximaliste ; il s'agit d'un processus ancien, mais notre connaissance des modes de subsistance des hommes fossiles, leur mise en place (évolution), est d'autant plus parcellaire que l'on remonte dans le temps. La détermination de territoires exploités par les groupes humains, leur mobilité et leur calendrier dans la gestion des ressources animales à l'intérieur du cadre climatique changeant du Pléistocène, forme un terme, non limitatif, dans notre appréhension du phénomène humain.

Annexe A

Formule de Klein-Spinage : équation quadratique décrivant une relation curvilinéaire entre l'âge et la hauteur des couronnes (Spinage, 1973 ; Klein *et al.*, 1981, 1983, 1984)

Dent déciduale : $AGE = AGEs - 2 AGEs (CH/CHO) + AGEs (CH^2/CHO^2)$

Dent permanente : $AGE = AGEm - 2 (AGEm - AGEe) (CH/CHO) + (AGEm - AGEe) (CH^2/CHO^2)$, avec

AGEs : âge à laquelle une dent déciduale tombe ;

AGEe : âge à laquelle une dent permanente sort ;

AGEm : espérance de vie de l'espèce (longévité écologique potentielle) ;

CH : hauteur de la couronne au moment de la mort de l'individu ;

CHO : hauteur de la couronne quand elle est entièrement formée et non usée (groupe d'usure 0) : voir tableau ci-dessous (données en mm) ; il s'agit de la hauteur du 3^e lobe pour D4).

	D4	M1	M2	M3
AGEs/e (mois)	39	6	18	30
<i>Coudoulous</i>				
CHo Protoconide	29,00	46,47	59,62	60,57
CHo Métaconide		54,25	65,67	65,97
<i>Mauran</i>				
CHo Métaconide	27,00	51,00	60,00	60,20

Remerciements

Nous remercions chaleureusement E. Bonifay, J. Clottes et C. Farizy, qui nous ont autorisés à travailler sur le matériel de Coudoulous et Mauran. Que V. Eisenmann, M.-F. Bonifay, J. Jaubert soient également remerciés de leurs conseils et commentaires sur cette étude.

Bibliographie

- AUGUSTE P., 1989.— Étude des restes osseux des grands mammifères des niveaux D, D1, II base. In : A. Tuffreau et J. Somme (dir.), *Legisement paléolithique moyen de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais)*, vol. 1- stratigraphie, environnement, études archéologiques. Paris : Société Préhistorique Française, mém. 21, p. 133-169.
- BONIFAY E., CLOTTES J., 1979.— Le gisement de Coudoulous à Tour de Faure (Lot). *Congrès préhistorique de France*, 21^e sess. Quercy, sept. 1979, Montauban-Cahors-Figeac, livret-guide, p. 27-28.
- BRUGAL J.P., JAUBERT J., 1989.— Stratégies d'exploitation et mode de vie des populations du Paléolithique moyen : exemples des sites du Sud de la France. In : *La vie aux temps Préhistoriques*, 23^e Congrès préhistorique de France, Paris Nov. 1989, 26(à paraître).
- CAUGHLEY G., 1966.— Mortality patterns in mammals. *Ecology*, 47, 6, p. 906-918.
- CLOTTES J., 1981.— Circonscription de Midi-Pyrénées. *Gallia Préhistoire*, 24, 2, p. 525-568.
- DAVID F., FARIZY C., sous presse.— Les vestiges osseux : étude archéozoologique. In : *Hommes et bisons du Paléolithique moyen à Mauran (Haute-Garonne)*, op. cit.
- DEEVEY E.S., Jr., 1947.— Life tables for natural populations of animals. *Quarterly Review of Biology*, 22, p. 283-314.
- FARIZY C., 1985.— Un habitat du paléolithique moyen à Champlost (Yonne, Nord-Bourgogne, France). *Archäologisches Korrespondenzblatt*, 15, p. 405-410.
- FARIZY C., DAVID F., JAUBERT J., sous presse.— *Hommes et bisons du Paléolithique moyen à Mauran (Haute-Garonne)*, *Gallia Préhistoire*.
- FRISON G.C., 1991.— Hunting strategies, prey behavior and mortality data. In : M.C. Stiner (Ed.), *Human Predators and Prey Mortality*. Op. cit., p. 15-30.
- FRISON G.C., WILSON M., WILSON D.J., 1976.— Fossil bison and artifacts from an early altithermal period arroyo trap in Wyoming. *American Antiquity*, 41, 1, p. 28-57.
- FRISON G.C., STANFORD D.J., 1982.— *The Agate Basin Site*. New York, London : Academic Press, 394 p.
- GIFFORD-GONZALEZ D., 1991.— Examining and refining the quadratic crown height method of age estimation. In : M.C. Stiner (Ed.), *Human Predators and Prey Mortality*. Op. cit., p. 41-78.
- GIRARD C., 1981.— Le gisement préhistorique de Mauran (Haute-Garonne) : Bilan de cinq années de fouille. *Congrès préhistorique de France*, p. 149-151.
- GIRARD C., DAVID F., 1982.— A propos de la chasse spécialisée au paléolithique moyen : l'exemple de Mauran (Haute-Garonne). *Bulletin de la Société préhistorique française*, 79, 1, p. 11-12.
- GRANT A., 1982.— The use of tooth wear as a guide to the age of domestic ungulates. In : B. Wilson, C. Grigson, S. Payne (Ed.), *Ageing and sexing animal bones from archaeological sites*. BAR Intern. Series, 109, p. 91-108.
- GRIMSDALL J.J.R., 1973.— Age determination of the African buffalo, *Syncerus caffer* Sparrman. *East African Wildlife Journal*, 11, p. 31-53.
- GRIGSON C., 1982.— Sex and age determination of some bones and teeth of domestic cattle. In : B. Wilson, C. Grigson, S. Payne (Ed.), *Ageing and sexing animal bones from archaeological sites*. BAR Intern. Series, 109, p. 7-23.

- HEPTNER V.G., NASIMOVICH A.A., BANNIKOV A.G., 1989.— Ungulates. In : V.G.Heptner, N.P.Naumov (Ed.), *Mammals of the Soviet Union*. Leiden, New York, Kobenhavn, Köln : E.J. Brill, vol. I.
- HOFFECCKER J.F., BARYSHNIKOV G., POTAPOVA O., 1991.— Vertebrate remains from the mousterian site of Il'skaya I (Northern Caucasus, USSR) : new analysis and interpretation. *Journal of Archaeological Science*, 18, 2, p. 113-147.
- HOFFECCKER J.F., BARYSHNIKOV G., 1992.— Zooarchaeological studies at Mezmaiskaya cave, Northern Caucasus, Russia. *Society for American Archaeology*, 57th ann. meet. Pittsburg, 8-12 April 1992 : 10 p. dactyl.
- JAUBERT J., 1984.— *Contribution à l'étude du Paléolithique ancien et moyen des Causses*. Thèse de 3^e cycle : ethnologie préhistorique, Paris : université Panthéon-Sorbonne, 2 t., 615 p.
- JAUBERT J., BRUGAL J.-P., 1990.— Contribution à l'étude du mode de vie au Paléolithique moyen : les chasseurs d'Aurochs à La Borde. In : J. Jaubert, M. Lorblanchet, H. Laville, R. Slott-Moller, A. Turq, J.-P. Brugal (Éd.), *Les chasseurs d'Aurochs de la Borde, un site du Paléolithique moyen (Livernon, Lot)*. Paris : Éd. Maison des sciences de l'homme, *Documents d'Archéologie française*, 27, p. 127-145.
- KLEIN R.G., 1982.— Age (mortality) profiles as a means of distinguishing hunted species from scavenged ones in Stone Age archaeological sites. *Paleobiology*, 8, 2, p. 151-158.
- KLEIN R.G., WOLF C., FREEMAN L.G., ALLWARDEN K., 1981.— The use of dental crown height for constructing age profiles of red deer and similar species in archaeological samples. *Journal of Archaeological Science*, 8, p. 1-31.
- KLEIN R.G., CRUZ-URIBE K., 1983.— The computation of ungulates of ungulate age (mortality) profiles from dental crown heights. *Paleobiology*, 9, 1, p. 70-78.
- KLEIN R.G., CRUZ-URIBE K., 1984.— *The analysis of animal bones from archaeological sites*. Chicago and London : University of Chicago Press, 265 p.
- KURTEN B., 1953.— On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal populations. *Acta Zoologica fennica*, 76, p. 5-122.
- KURTEN B., 1983.— Variation and dynamics of a fossil antelope population. *Paleobiology*, 9, 1, p. 62-69.
- LARTET E., 1864.— Nouvelles recherches sur la coexistence de l'homme et des grands mammifères fossiles réputés caractéristiques de la dernière période géologique. In : *L'homme fossile en France, Appendice à l'ancienneté de l'homme par Sir Ch. Lyell*. Paris : Baillière, p. 190-246.
- LYMAN R.L., 1987.— On the analysis of vertebrate mortality profiles : sample size, mortality, and hunting pressure. *American Antiquity*, 52, 1, p. 124-142.
- MORRISP., 1972.— A review of mammalian age determination methods. *Mammal Review*, 2, p. 69-104.
- PAYNE S., 1973.— Kill-off patterns in sheep and goats : the mandibles from Asvan Kale. *Anatolian Studies*, 23, p. 281-303.
- PIKE-TAY A., 1991.— L'analyse du ciment dentaire chez les cerfs : l'application en archéologie. *Paléo*, 3, p. 149-166.
- REHER C.A., 1974.— Population study of the Casper site Bison. In : G.C. Frison (Ed.), *The Casper site*. New York : University Press, p. 113-124.
- REHER C.A., FRISON G.C., 1980.— The Vore site, 48CK302, a stratified buffalo jump in the Wyoming Black Hills. *Plains Anthropologist*, Mem. 16, 151 p. + app.
- SINCLAIR A.R.E., 1977.— *The African Buffalo, a study of resource limitation of populations*. Chicago and London : University of Chicago Press, 355 p.
- SLOTT-MOLLER R., 1990.— La faune. In : *Les chasseurs d'Aurochs de la Borde, un site du Paléolithique moyen (Livernon, Lot)*, op. cit., p. 34-68.
- SPINAGE C.A., 1973.— A review of age determination of mammals by means of teeth, with special reference to Africa. *East African Wildlife Journal*, 11, p. 165-187.

- STINER M.C., 1990.— The use of mortality patterns in archaeological studies of hominid predatory adaptations. *Journal of Anthropological Archaeology*, 9, p. 305-351.
- STINER M.C. (Ed.), 1991.— *Human Predators and Prey Mortality*. Boulder, San Francisco, Oxford : Westview Press.
- TODD L.C., 1987a.— Analysis of kill-butcherery bonebeds and interpretation of Paleoindian hunting. In : M.H. Nitecki, D.V. Nitecki (Ed.), *Evolution of Human Hunting*. New York : Plenum Press, p. 225-265.
- TODD L.C., 1987b.— Taphonomy of the Horner II bone bed. In : G.C. Frison, L.C. Todd (Ed.), *The Horner site. The type site of the Cody cultural complex*. Academic Press, p. 107-198.
- TODD L.C., HOFMAN J.L., 1987c.— Appendix 8 : Bison mandibles from the Horner and Finley sites. In : G.C. Frison, L.C. Todd (Ed.), *The Horner site. The type site of the Cody cultural complex*. Academic Press, p. 493-539.
- TODD L.C., HOFMAN J.L., SCHULTZ B., 1990.— Seasonality of the Scottsbluff and Lipscomb bison bonebeds : implications for modeling Paleoindian subsistence. *American Antiquity*, 55, 4, p. 813-827.
- TODD L.C., 1991.— Seasonality studies and Paleoindian subsistence strategies. In : M.C. Stiner (Ed.), *Human Predators and Prey mortality*. *Op. cit.*, p. 217-238.
- VOORHIES M.R., 1969.— *Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene Vertebrate fauna, Knox County, Nebraska*. University of Wyoming, Contribution to Geology, special pap. 1, 69 p.
- WEGRZYN M., SERWATKAS S., 1984.— Teeth eruption in the European bison. *Acta theriologica*, 29, 9, p. 111-121 (Bisoniana, 83).
- WILSON B., 1980.— Population dynamics of the Garnsey site bison. In : J.D. Speth, W.J. Parry (Ed.), *Late prehistoric Bison procurement in Southeastern New Mexico : the 1978 season at the Garnsey site (LA-18399)*. Ann Arbor : Museum of Anthropology, University of Michigan, Techn. Rep. 12, Contr. 7, p. 88-129.