

LE RÔLE DES PETITS CARNIVORES DANS LA CONSTITUTION ET L'ÉVOLUTION DES ENSEMBLES ARCHÉOLOGiques DU PALÉOLITHIQUE SUPÉRIEUR. L'EXEMPLE DU SOLUTRÉEN DE COMBE SAUNIÈRE, DORDOGNE, FRANCE

Jean-Christophe CASTEL*

Résumé

L'assemblage faunique de Combe Saunière fait partie d'un ensemble archéologique solutréen daté du dernier maximum glaciaire. Le renne et les autres ongulés constituent 81 % des restes déterminés ; ils ont été accumulés et traités par l'homme. En nombre de restes et de taxons, la proportion des carnivores est toutefois assez élevée pour laisser supposer leur rôle actif dans la constitution de l'assemblage. Le renard est l'espèce la mieux représentée, mais on note aussi la présence de l'ours, du loup et de mustélidés. La majorité des restes de ces espèces correspondent à de jeunes individus et à des dents de chute. L'abondance des restes de petites espèces (lièvre, spermophile), qui portent de nombreuses petites morsures mais aucune trace d'intervention humaine, semble imputable à l'un de ces carnivores. Les os d'ongulés portent surtout des traces dues à l'activité humaine, mais également quelques morsures, très différentes de celles que l'on trouve dans des assemblages constitués par de grands carnivores. L'activité des carnivores reste marginale par rapport à celle de l'homme et les modifications de l'assemblage qui leur incombent sont relativement réduites. Le renard a sans doute fréquenté la cavité à la suite des occupations par l'homme et a profité des déchets alimentaires de ce dernier ; il apparaît comme le principal responsable de l'accumulation de proies de petite taille. L'activité de ces petits carnivores permet de suspecter des remaniements parmi les vestiges accumulés par l'homme.

Summary

The role of carnivores in the constitution and evolution of an Upper Paleolithic archaeological assemblage: the example of the Solutrean of Combe Saunière, France.

The faunal assemblage from the site of Combe Saunière is part of a Solutrean archaeological assemblage dated to the last glacial maximum. Reindeer and ungulates constitute 81% of the determined remains, which have been accumulated and modified by human activity. The proportion of carnivore remains, however, is still high enough to indicate that they too played an active role in the constitution of the assemblage. Fox is the most frequently represented species, but there is also bear, wolf, and mustelids. The majority of remains of these species are represented by young individuals and by milk teeth. The presence of numerous remains of small species, such as hares and ground squirrels, which bear many small toothmarks but no traces of human intervention, seems to be attributable to the activity of one of these carnivores. The ungulate bones mainly show traces of human modifications, but also some toothmarks that are very different from those usually associated with assemblages formed by large carnivores. Carnivore activity is marginal in comparison to that of humans and their resulting modifications to the assemblage are relatively minimal. Foxes certainly frequented the cave after human occupations and consumed the remains of their feeding activities. They are in the main responsible for the accumulation of small prey. The activity of these small carnivores is also suspected to have resulted in a disturbance of remains accumulated by humans.

Mots clés

Paléolithique supérieur, Solutréen, Éthologie, Taphonomie, Commensalisme, Renard, France.

Key Words

Upper Paleolithic, Solutrean, Taphonomy, Ethology, Commensal animals, Fox, France.

* Institut de Préhistoire et de Géologie du Quaternaire, Université Bordeaux I, UMR 5808, Talence, France.

Introduction

L'action des carnivores dans la formation de séries archéologiques ou paléontologiques a été très tôt reconnue et prise en compte, mais ce sont surtout les modifications dues à des carnivores de grande taille, comme l'ours, le cuon et l'hyène, qui ont été étudiées. La connaissance du comportement de ces derniers a apporté des informations précises permettant de mieux comprendre la formation de certains assemblages archéologiques (cf. par exemple Binford, 1988, pour le cuon, et Fosse, 1995, pour l'hyène). Le rôle des carnivores de taille plus modeste (canidés et mustélidés) dans la formation ou la modification des assemblages est moins étudié, à l'exception de quelques travaux menés en contexte ethnologique ou actuel (Binford, 1978, 1981, pour le loup; Brain, 1976; Binford et Bertram, 1977;

Morey et Klippel, 1991, pour le chien domestique; Stallibrass, 1984, pour le renard).

Dans un grand nombre de sites du Paléolithique supérieur, notamment en Europe de l'ouest, la fréquence en nombre de restes des grands carnivores est plus faible que dans les sites plus anciens (Straus, 1982; Gamble, 1983; Lindly, 1988). Les canidés qui, selon Bonifay (1966), deviennent fréquents à partir des dépôts correspondant au Moustérien, sont souvent associés aux assemblages constitués en grottes et dans certains abris (tab. 1).

En ce qui concerne les mustélidés, il n'est pas douteux que le blaireau, fouisseur par excellence, ait parfois joué un rôle considérable dans le remaniement de certains ensembles archéologiques. Cependant, les terriers résultant de l'activité de celui-ci étant aisément identifiables, les

Tableau 1 : Proportions d'ongulés, de carnivores et de lagomorphes dans quelques séquences en grotte du Paléolithique supérieur européen.

Référence	Delpech, 1983	Delpech, 1983	Delpech, 1983	Delpech, 1983	Castel, 1991	Griggo, 1997	Lequatre, 1994	Patou, 1982	Castel <i>et al.</i> , 1982	d'après Gamble, 1986					Delpech et Guadelli, 1992
Région	Lot	Lot	Ariège	Gironde	Dordogne	Charente	Savoie	Ariège	Dordogne	Espagne	Italie	Allemagne	Allemagne	Hongrie	Bulgarie
Site (datation)	Roc de Combe (Chât. Aur. Grav.)	Sainte-Eulalie (Sol., Magda.)	Les Eglises (Magdalénien)	Roc-de-Marcamps (Magdalénien)	Maldidier (Aurign. Gravet.)	Le Placard (Solutrén et Bad.)	Jean-Pierre (sauf Holocène)	Mas d'Azil (fouilles anciennes)	Combe-Saunière (Solutrén)	El Juyo	Grotta Polesini	Stadel	Brillenhöhle	Istállóskő	Tennata
Ongulés	4687	234	9085	6213	205	6984	245	2117	6131	4234	41963	227	306	302	1758
Grands carnivores (+Lynx)	9	3	0	10	0	0	8	8	25	2	3	1873	550	15000	2285
Loup	10	0	0	17	56	43	0	11	52	1	180	131	23	152	31
Renard	164	1	8	55	30	386	1	20	560	8	872	104	184	96	141
Blaireau	1	0	0	5	1	1	0	0	17	0	241	0	0	4	0
Martes	6	0	0	0	0	0	2	0	0	0	3	0	0	0	0
Mustela	60	0	1	3	0	2	84	0	8	0	0	0	0	0	0
Lièvre	61	2	51	24	4	87	753	0	303	0	365	54	649	265	911
Lapin	21	0	10	14	0	1	0	1	81	0	0	0	0	0	0
Spermophile	38	0	0	27	0	25	0	0	171	0	0	0	0	0	0
Morsures	?	?	très rares	?	peu fréquentes	très rares	rare	?	peu fréquentes	?	?	?	?	?	fréquentes
% Carn. / Carn.+ Ongulés	5,1	1,7	0,1	1,4	29,8	5,8	27,9	1,8	9,7	0,3	3,0	90,3	71,2	98,1	58,3

fouilles entreprises dans des cavités occupées par l'homme puis, à une époque plus récente, par les blaireaux ont été rapidement abandonnées. La connaissance du comportement de ces derniers, en contexte archéologique, ne fait donc pas partie des recherches.

Le rôle des canidés, présents en grand nombre dans certains assemblages paléolithiques, a rarement été discuté d'un point de vue taphonomique, les vestiges de renard et de loup étant le plus souvent considérés comme le résultat d'une acquisition en vue de l'obtention de fourrures et de canines fréquemment transformées en parures (voir cependant Poplin, 1976 ; Patou, 1984 ; Binford, 1988). Leurs morsures sont décrites par les archéozoologues soucieux de délimiter les modifications des assemblages, mais elles sont généralement rares et discrètes. L'activité des carnivores, estimée uniquement à partir des traces observées sur les surfaces osseuses, peut donc paraître extrêmement réduite et ses conséquences sur un assemblage constitué par l'homme peuvent sembler négligeables. Or, les canidés ont un comportement "troglophile", ils ont pu occuper les mêmes cavités que l'homme et apporter un grand nombre de modifications dans la nature des assemblages archéologiques au même titre que les grands carnivores (Gamble, 1983). Creusements et déplacements, apports de proies ou de charognes, consommation de déchets abandonnés par l'homme, telles sont les modifications qui peuvent être occasionnées par les canidés et les mustélidés et qu'il convient de ne pas sous-estimer.

Comme l'ont souligné Binford et Bertram (1977), l'examen des assemblages doit prendre en compte la nature des processus de formation dont les caractères dynamiques ont été préalablement identifiés. L'analyse d'assemblages archéologiques au sein desquels une activité de carnivores, aussi minime soit-elle, a été identifiée, doit donc se référer à des données naturalistes concernant l'éthologie des carnivores suspectés et les modifications qu'ils occasionnent sur les os en contexte naturel et en contexte archéologique documenté.

Lors de l'examen d'assemblages du Paléolithique supérieur européen, nous avons été fréquemment confronté à la présence de morsures de petite dimension correspondant à la destruction de l'os par des carnivores apparemment de petite taille. L'identification taxonomique du responsable des modifications observées se heurte à la pauvreté des référentiels concernant l'activité de carnivores de la taille du renard, ou de jeunes carnivores de taille équivalente. Dans ce travail, nous avons confronté les observations provenant d'un gisement archéologique, où les petits carnivores ont joué un rôle, à des données naturalistes, en partie nouvelles, sur le comportement du renard et du loup.

L'assemblage de Combe Saunière

La grotte de Combe Saunière est une cavité de faible extension, située à quelques kilomètres à l'est de Périgueux. Une importante séquence stratigraphique du Paléolithique moyen et du Paléolithique supérieur (du Châtelperronien au Magdalénien) y a été reconnue, mais c'est principalement sur le Solutrén final que se sont concentrées les recherches au cours de vingt années de fouilles (Geneste et Plisson, 1986 ; Chadelle *et al.*, 1991 ; Castel *et al.*, 1998). La surface fouillée correspond à la totalité de la surface conservée : plus de 30 m². La couche archéologique, épaisse de 20 à 40 cm, a pu être subdivisée par endroits en plusieurs niveaux superposés. Selon Gé (1996) qui a conduit l'analyse micromorphologique du sédiment, le niveau IVc, à la base de l'ensemble solutréen, présente une structuration qui permet de l'interpréter comme un palimpseste ayant subi un rythme d'occupation élevé. Ces niveaux solutréens sont datés de 18 000 - 19 000 BP (Geneste et Plisson, 1986). L'ensemble archéologique, d'une grande diversité, est caractérisé par un grand nombre de restes (plus de 26 000 ossements enregistrés en trois dimensions) et des vestiges de l'industrie lithique tout aussi abondants. L'outillage lithique retouché et les objets en bois de renne sont importants notamment sous la forme de pointes de projectiles : pointes à cran, lamelles à dos, pointes de sagaies (Geneste et Plisson, 1986 ; Chadelle *et al.*, 1991).

L'assemblage faunique a été analysé en deux temps : dans un premier temps, d'un point de vue global afin d'établir un état général de conservation, de quantifier les principales composantes de la matière osseuse (dents, os compact, os spongieux) et les proportions de ces différentes catégories qui ont été brûlées. À la suite de l'examen des surfaces osseuses de plusieurs milliers de fragments de dimensions variées, il est apparu que le matériel est généralement très bien conservé. La part des os brûlés est relativement faible en volume, mais la combustion concerne plusieurs milliers de fragments de petites dimensions.

Dans un deuxième temps, après détermination anatomique ou taxonomique de 12 029 restes, l'assemblage a été analysé d'un point de vue archéozoologique. Parmi les 7 466 restes déterminés du point de vue anatomique et taxonomique, 4 997 se rapportent au renne qui est l'espèce principale. Le renard (NRD = 560) et le cheval (NRD = 513) viennent ensuite. On peut également noter la présence de petites espèces comme le lièvre, le spermophile et le harfang (tab. 2).

Les autres ongulés, bovinés, chamois, cerf et antilope saïga, constituent une faible part des restes animaux de l'ensemble solutréen. D'autres carnivores sont présents, notamment le loup et l'ours. La contemporanéité de l'acti-

Tableau 2 : Combe Saunière - couche IV - représentation taxonomique, NMI et fréquence des traces de morsures sur les restes déterminés. * NMI et (NMI postcrânien), *NRO : nombre de restes observables pour l'analyse des modifications ; les restes brûlés et les dents sont exclus des décomptes.

Taxons	NRD	NMI *	NRO *	NRO mordu	Pourcentage de restes obs. avec morsures
<i>Rangifer tarandus</i>	4997	40 (40)	4175	158	3,8
<i>Vulpes vulpes</i>	560	18 (7)	370	42	11,4
<i>Equus caballus</i>	513	7 (4)	347	22	6,3
<i>Lepus</i> sp.	303	11 (11)	246	32	13,0
<i>Citellus</i> sp.	171	14 (14)	164	1	0,6
<i>Nyctea scandiaca</i>	157	17	156	1	0,6
Bos / Bison	92	2 (2)	65	3	4,6
<i>Rupicapra rupicapra</i>	83	5 (2)	38	1	2,6
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	81	5 (5)	69	1	1,4
<i>Canis lupus</i>	52	3 (2)	20	9	45,0
<i>Cervus elaphus</i>	44	4 (2)	27	2	7,4
<i>Saiga tatarica</i>	44	3 (2)	34	8	23,5
<i>Ursus</i> sp.	23	5 (1)	4	0	0,0
Anatidés	18	1	18	2	11,1
<i>Meles meles</i>	17	2 (2)	14	1	7,1
<i>Talpa</i> sp. (humérus uniquement)	12	6 (6)	11	0	0,0
<i>Mammuthus</i> sp.	8	1 (0)	0		
<i>Martes</i> ou <i>Mustela</i>	8	2 (2)	8	0	0,0
<i>Equus hydruntinus</i>	4	1 (1)	3	1	33,3
<i>Capra ibex</i>	3	1 (0)	0		
<i>Lagopus</i> sp.	3	1	3	0	0,0
<i>Corvus corax</i>	3	1	3	0	0,0
<i>Crocota spelaea</i>	2	1 (0)	0		
<i>Erinaceus</i> sp.	1	1(0)	1	0	0,0

tivité d'une partie des carnivores avec celle de l'homme est attestée par la présence de morsures sur des os d'ongulés qui portent également des stries de découpe bien conservées.

Le blaireau et le lapin sont également présents, mais en très faibles quantités (tab. 2). À la différence des autres espèces, leurs restes ne portent ni strie ni morsure ; ils sont rarement fragmentés et ont une patine beaucoup plus claire. Ces deux espèces se distinguent donc nettement des autres ; leurs restes proviennent très probablement de terriers dont une partie est sans doute passée inaperçue lors de l'examen des ensembles archéologiques. Ils sont donc considérés comme holocènes et écartés de cette étude.

Pour Klein (1975, 1977 ; Klein et Cruz-Urbe, 1984), le rôle actif des grands carnivores dans la constitution des assemblages doit être suspecté si le nombre de leurs restes dépasse 20 % de la somme ongulés + carnivores. Dans le cas de Combe-Saunière, ce rapport est de 9,7 % (si on prend en compte les ongulés non spécifiés), ce qui est inférieur au seuil proposé par Klein, mais cependant assez élevé. En outre, c'est un animal de petite taille, le renard,

qui constitue l'essentiel des restes de carnivores. La présence de ces carnivores ainsi que celle de traces de morsures permettent d'envisager que l'assemblage examiné se distingue de celui constitué originellement par les hommes. Les caractères de l'assemblage solutréen de Combe Saunière liés aux carnivores peuvent paraître négligeables par rapport à ceux liés aux activités humaines. Il nous est cependant apparu nécessaire d'examiner cette activité animale afin de déterminer dans quelle mesure elle limitait les potentialités informatives de l'ensemble archéologique.

Formation de l'assemblage Conservation différentielle

Afin de préciser si l'assemblage est bien conservé, il est nécessaire d'examiner la représentation des différentes parties anatomiques en fonction de leur densité (Binford et Bertram, 1977 ; Lyman, 1984). Pour les ongulés, qui constituent la plus grande partie de l'assemblage, on peut observer que les restes de faible densité (essentiellement les os spongieux) sont peu représentés par rapport à ceux de plus forte densité (os compact) ; le coefficient de corrél-

lation de Spearman est élevé : $r_s = + 0,86$. Trois raisons peuvent être proposées pour expliquer cette observation : des phénomènes de dégradation post-dépositionnelle, l'action des carnivores ou encore celle de l'homme.

Dégradation post-dépositionnelle

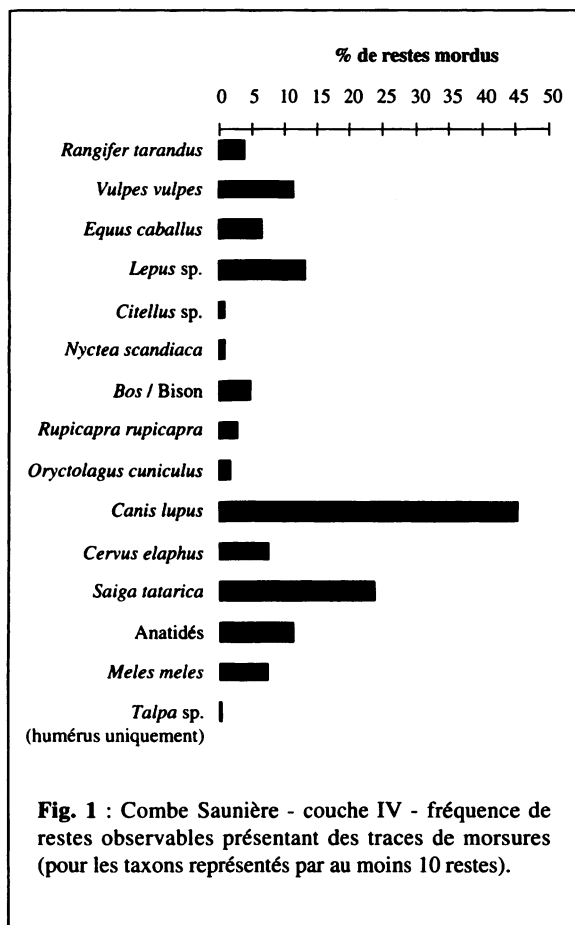
Les modifications post-dépositionnelles ont été examinées sur la totalité des restes. La matière osseuse examinée d'un point de vue global, en considérant les dimensions des vestiges, montre une fragmentation importante. Les os longs d'ongulés, de renard ou de lièvre présentent des traces caractéristiques d'une fracturation dynamique réalisée sur os frais. Les restes fragiles sont bien représentés mais surtout par des petits fragments qui ne peuvent être déterminés. Les surfaces osseuses des restes déterminés sont très bien conservées dans 70 % des cas (tab. 3). Pour les 30 % restants, les altérations enregistrées sont très limitées : il s'agit principalement de très discrètes traces de racines et d'une légère érosion des angles. Seuls 4 % des restes déterminés peuvent être considérés comme très abîmés et ne permettent pas l'observation des traces laissées par les activités humaines ou animales. Les altérations observées affectent indifféremment les os compacts et les os spongieux. La dégradation post-dépositionnelle ne semble donc pas très importante.

Action des carnivores

Les traces de l'activité animale ne sont pas négligeables : 3,8 % des restes osseux observables portent des traces de morsures (tab. 2). Elles affectent surtout les restes de loup, d'antilope saïga, de lièvre et de renard (fig. 1). Des morsures très peu abondantes affectent les autres taxons, y compris le cheval et les bovinés. Les morsures observées sont généralement discrètes et peuvent correspondre, *a priori*, à un carnivore de taille modeste : renard ou loup. Nous ne pouvons toutefois pas totalement exclure qu'une partie de ces traces résulte d'une consommation occasionnelle de la moelle contenue dans l'os spongieux par l'homme lui-même, ainsi que cela a été observé chez les Hottentot (Brain, 1976) et les Hadza (Oliver, 1993). Oliver a, par ailleurs, souligné la ressemblance des traces de rongement par l'homme avec celles laissées par un petit carnivore. Le rongement d'os par des ongulés est également connu dans des circonstances particulières (Brothwell, 1976; Morel, 1996), mais de telles traces n'ont pas été identifiées à Combe Saunière. La faible quantité des traces de morsures, ainsi que leur caractère extrêmement discret, laisse supposer que le matériel n'a été que très peu détruit par la consommation de l'os par les carnivores.

Tableau 3 : Combe Saunière - couche IV - modifications post-dépositionnelles des surfaces osseuses. * Les restes affectés de modifications post-dépositionnelles de plusieurs types sont décomptés plusieurs fois ; (1) y compris les restes brûlés, mordus ou ingérés ; (2) les restes brûlés sont exclus de ce calcul ; (3) par " peu intense " il faut comprendre que plus de 75 % de la surface osseuse des fragments est bien conservée ou, pour les os émoussés, que le rayon de l'angle émoussé est inférieur à 0,5 mm

	NR	%	Total*	% (2)	Peu intense (3)	Intense(3)
Restes déterminés	12029	100				
Restes intacts	8339	69,3				
Restes brûlés	105	0,9				
Restes faiblement affectés (1)	2764	23,0				
Restes plus abîmés (1)	480	4,0				
Restes aux surfaces non observables (1)	341	2,8				
Vermiculation			1566	13,1	1448	118
Emoussé			1132	9,5	1067	65
Erosion mécanique			734	6,2	686	48
Concrétionnement manganique			405	3,4	256	149
Autres concrétionnements			383	3,2	334	49
Exfoliation			373	3,1	366	7
Météorisation (stade 2, stade 3 de Behrensmeyer, 1978)			292	2,4	282	10
Eclatement localisé en escalier			84	0,7	84	0
Puits de dissolution			65	0,5	65	0
Piétinement			35	0,3	33	2
Golfes de dissolutions			7	0,1	7	0



Témoignages de l'activité humaine

De nombreux témoignages permettent de caractériser les activités humaines et de les distinguer de l'activité animale. Des stries de découpe ont été observées sur un quart des fragments de plus de 50 mm. Les os longs ont été fracturés de façon systématique; la plupart des fragments sont de petite dimension à l'exception de ceux des métapodes, moins fracturés. Moins de 0,4 % des diaphyses sont conservées sous forme de cylindres; ce pourcentage correspond à la fréquence observée lorsque les os sont intentionnellement fracturés (Villa et Mahieu, 1991). Les morphologies des fractures observées et la présence d'encoches assez abondantes, notamment sur l'humérus et le tibia où elles sont présentes sur 15 % des fragments observables, attestent également du caractère anthropique du concassage des os lors de la récupération de la moelle contenue dans les diaphyses. La plupart des autres os du squelette ont également été fracturés afin de séparer l'os spongieux de l'os compact.

La récupération de la moelle et de la graisse contenues dans les cavités médullaires et dans l'os spongieux a été réalisée de façon systématique par une fracturation intense. La sous-représentation des os de faible densité résulte en partie de cette procédure et sans doute aussi de leur utilisation comme combustible. L'ensemble des caractères examinés permet de mettre en évidence des procédures de traitement complexes et organisées (Castel *et al.*, 1998) qui peuvent être à l'origine de la faible représentation des os de faible densité.

Des causes de destruction multiples...

La faible représentation des os les moins denses, qui peut apparaître comme un facteur limitant les possibilités d'interprétation des activités humaines, ne peut pas être expliquée de façon satisfaisante par des phénomènes de conservation différentielle. Le rôle des carnivores dans la destruction des os d'ongulés de faible densité ne peut être exclu, mais semble relativement réduit. Les activités humaines sont en grande partie responsables de la destruction des os de faible densité donc de la corrélation entre le nombre minimum d'individus obtenu par partie anatomique et la densité des os (fig. 2).

Origine des différents taxons

De nombreuses dents de lait de carnivores, dont les racines présentent une dissolution plus ou moins importante par suite de la croissance des dents définitives, sont tombées au cours de la croissance des jeunes alors qu'ils fréquentaient la cavité. Au cours de leurs séjours, les adultes peuvent avoir introduit des proies afin d'assurer leur subsistance et celle des jeunes. Lors de l'étude de la microfaune, Marquet (1989) a constaté l'abondance des restes de rongeurs et d'insectivores qui peuvent avoir utilisé la cavité ou avoir été introduits par l'homme, par des carnivores ou encore par des oiseaux. Les différents taxons représentés dans l'assemblage peuvent donc résulter de modalités d'introduction différentes qui peuvent être appréhendées à partir de leur représentation anatomique, des structures de population et des traces humaines ou animales qu'ils portent.

Introduction des ongulés

En nombre de restes, les ongulés constituent 81 % de l'assemblage. La part relative des différents ongulés de Combe Saunière est tout à fait analogue à celle observée dans d'autres gisements du Solutrén final du Sud-Ouest de la France comme Laugerie-Haute (Delpech, 1983), Le Placard (Griggo, à paraître) et le Cuzoul de Vers (Castel, en cours). La faune est exclusivement constituée d'animaux pouvant caractériser un milieu arctique ou steppique. Le

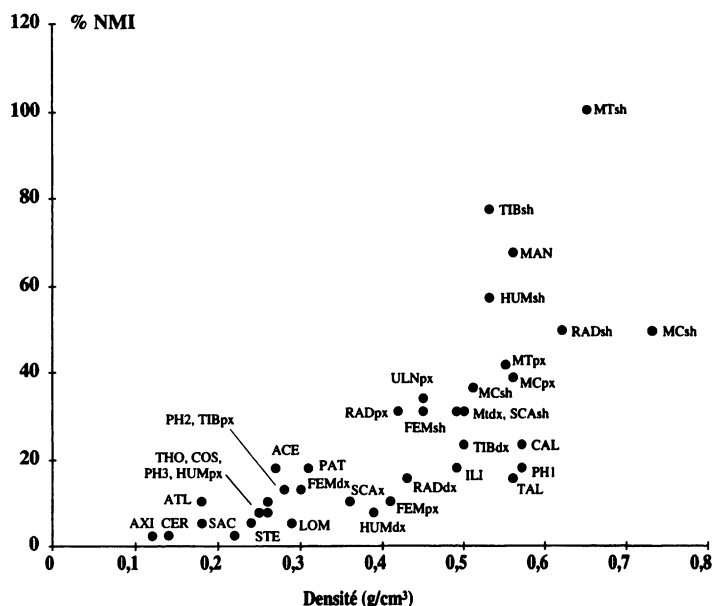
Fig. 2 : Combe Saunière - couche IV - renne - fréquence des éléments anatomiques en fonction de leur densité.

* densité : valeurs calculées d'après Lyman, 1984 pour *Odocoileus* sp.

sh : diaphyse

px : extrémité proximale

dx : extrémité distale



renne, avec un NMI de 40, est l'animal le plus abondant. Le total des autres ongulés est de 20 individus si l'on tient compte des éléments de parure, ou de 12 seulement si l'on n'en tient pas compte (tab. 2). Les restes identifiés de ces différents taxons correspondent en majorité à des fragments d'os longs (60 %). Les dents isolées ne constituent que 8,7 % de l'ensemble ; les autres os sont tous représentés mais en faibles proportions.

L'acquisition du renne a été réalisée principalement aux dépens de hardes hivernales ou printanières ; les juvéniles et les jeunes adultes ont été recherchés en priorité ; quelques adultes ont été chassés au cours de l'été (Castel *et al.*, 1998). Elle résulte d'une chasse organisée, réalisée à partir de projectiles à pointes lithiques ou en bois de renne dont on a retrouvé de nombreux fragments dans les niveaux solutréens (Geneste et Plisson, 1986 ; Chadelle *et al.*, 1991 ; Castel *et al.*, 1998).

Les ongulés ont fait l'objet d'un traitement permettant la récupération de denrées alimentaires et de matières premières techniques (Castel *et al.*, 1998). La combustion, qui affecte uniquement les os d'ongulés, est responsable de la disparition d'une partie du matériel osseux. La présence de morsures sur les os d'ongulés est marginale. Certaines se trouvent sur des fragments portant des stries de découpe ou des traces de percussion caractéristiques. Elles correspondent à une consommation de l'os postérieure au traitement anthropique des carcasses.

Introduction des carnivores

• L'ours, *Ursus* sp.

L'ours est représenté par 23 restes dont 18 incisives et canines déciduales tombées au cours de la croissance des oursons. Ces dents attestent de la fréquentation régulière de la cavité par ces animaux. La présence de quelques restes d'adultes (NR = 5) peut résulter du remaniement du squelette d'un animal mort pendant l'hibernation, avant la fréquentation de la cavité par les Solutréens, ou de l'introduction par ces derniers de parties limitées du squelette. Ces restes n'ont pas été déterminés spécifiquement avec précision. Bien que les restes dentaires soient mêlés aux vestiges solutréens, il n'est pas possible de déterminer si l'utilisation de la cavité par l'ours est contemporaine de celle de l'homme.

• L'hyène, *Crocota spelaea*

Deux fragments de couronnes dentaires se rapportent à l'hyène : une canine et une dent jugale déciduale. Il peut s'agir de dents tombées alors que l'animal fréquentait la cavité. Toutefois, la fréquentation de la cavité par l'hyène aurait certainement entraîné la constitution d'un assemblage présentant des caractéristiques tout à fait différentes de celles que l'on peut observer. Dix os ingérés, caractéristiques d'une consommation par un carnivore de taille au moins égale au loup ont été trouvés ; le plus grand de ces fragments qui mesure 42 mm peut correspondre à ce que

l'on retrouve dans les aires de défécation des loups (Binford, 1981). Ces restes sont donc extrêmement peu nombreux et peuvent correspondre à l'hyène comme au loup. La fréquentation de la cavité par l'hyène est donc extrêmement peu probable. L'introduction par l'homme de dents pourrait être en liaison avec des activités symboliques, attestées par ailleurs (Castel *et al.*, 1998).

• Le loup, *Canis lupus*

Trente-deux des cinquante-deux restes de loup déterminés sont des dents isolées (fig. 3). Ils correspondent à trois individus : un juvénile, dont les éléments constitutifs de l'atlas ne sont pas soudés, un jeune adulte ainsi qu'un adulte. Le squelette postcrânien est composé de vingt restes, fréquemment affectés de morsures (45 % des restes observables), mais ne portant pas de traces anthropiques. La faible abondance du squelette postcrânien peut s'expliquer en partie par la fragilité des os du jeune individu. L'abondance des morsures laisse par ailleurs supposer une destruction importante par des carnivores charognards (tab. 2).

• Le renard, *Vulpes vulpes*

Un quart des 560 restes déterminés est constitué de dents isolées (fig. 4). Les restes dentaires se rapportent tous au renard roux. Le NMI estimé à partir du décompte des fragments de mandibules est de 18 dont 7 jeunes individus. Le décompte de la D4 inférieure et de sa remplaçante, la P4, permet de déterminer la même valeur du NMI, mais avec au moins 9 jeunes, une partie de ces D4 correspondant à des dents de chute. Le NMI du squelette postcrânien ne dépasse pas 7. Malgré la difficulté d'identifier les morsures sur une espèce de taille aussi petite, 11,4 % des restes osseux en sont affectés. De plus, la quasi totalité des os est fragmentée, ce qui permet d'expliquer, en partie, la faible représentation du squelette postcrânien.

L'abondance de ces restes de renard permet de soulever la question de leur mode d'introduction dans la cavité : sont-ils le résultat d'une acquisition par l'homme ou leur présence est-elle au contraire liée à leur occupation de la cavité ?

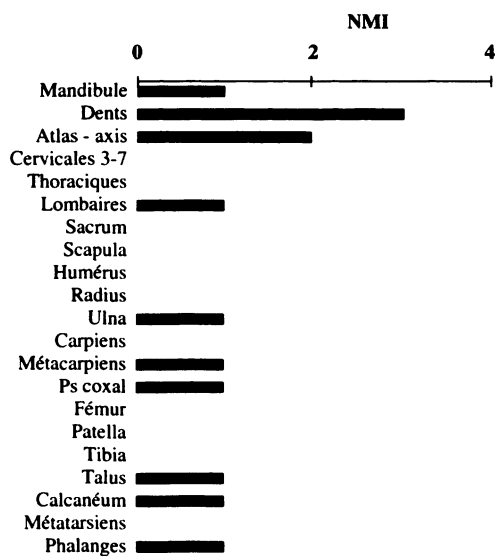


Fig. 3 : Combe Saunière - couche IV - loup, représentation anatomique et Nombre Minimum d'Individus. Le NMI calculé pour les dents prend en compte toutes les dents.

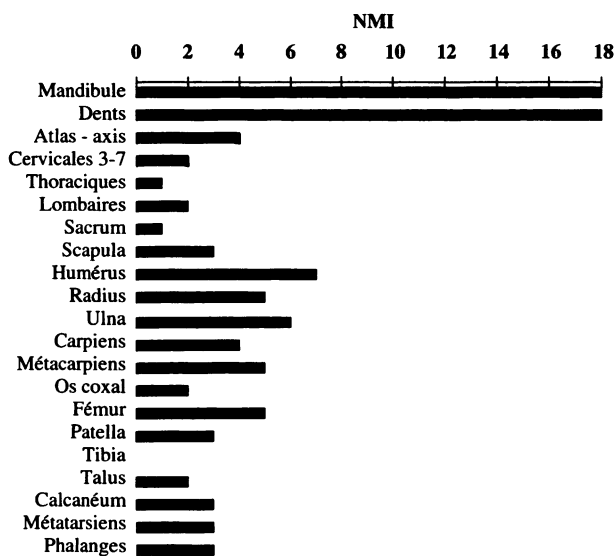


Fig. 4 : Combe Saunière - couche IV - renard ; représentation anatomique et Nombre Minimum d'Individus. Le NMI calculé pour les dents prend en compte toutes les dents.

Les nombreuses dents de chute attestent une fréquentation régulière de la cavité lors de la croissance des petits. Le grand nombre de jeunes individus semble confirmer cette présence naturelle dans le site, sauf à considérer une acquisition anthropique les concernant. Les morsures observées sur une grande partie des taxons présents dans la cavité correspondent à des perforations causées par des dents de petite dimension comme celles des renards (fig. 5). Les traces d'intervention humaine sont relativement limitées : six canines définitives percées (sur un ensemble de 28 canines définitives et 14 déciduales) et sept os striés sur un ensemble de 370 restes observables : un humérus, deux ulnas, deux tibias droits et deux métacarpiens d'un même individu qui portent d'intenses traces de raclage longitudinal ainsi qu'un sillon circulaire en V autour de l'extrémité proximale ; ils correspondent probablement à un pendentif abandonné par suite de l'usure et du bris du système de suspension. Les cinq autres os striés sont des fragments de grande dimension contrairement à la plupart des autres os longs. Leurs stries sont obliques ou longitudinales ; sur les ulnas et les tibias, elles se situent dans la moitié proximale des os. Ces stries semblent correspondre à des opérations de décarnisation ou de raclage mais pas au prélèvement de la peau ni à la désarticulation. Par ailleurs, aucun os des extrémités des membres ni aucun fragment crânien n'est strié. La nature et la localisation des stries sur le squelette ne correspondent donc pas à des activités liées à la récupération des peaux, mais plutôt à la consommation ou à des activités techniques telles que l'utilisation des ulnas.

L'intervention de l'homme sur le renard relève d'une part de la fabrication ou de l'introduction d'objets de parure, d'autre part de la décarnisation ou du nettoyage des surfaces osseuses, observables sur quelques os longs des membres de deux individus. L'intervention humaine sur le renard semble extrêmement limitée. La fréquentation naturelle de la cavité par les renards, notamment lors de la naissance des jeunes, peut donc être admise.

La consommation des os de certains individus morts dans la cavité par leurs congénères est un comportement qui a été observé par Binford (1981) pour le loup et qui est bien connu pour le renard (Lund, 1962 ; Wandeler et Lüps, 1993). Cette consommation entraîne la fracturation intense des os et la présence de morsures. Les os qui résistent à ces atteintes sont plus difficiles à déterminer. Les seuls os fréquemment déterminés sous forme complète sont ceux qui ne peuvent l'être sous forme de fragments (os du carpe, certains os du tarse, troisième phalange). Par ailleurs, les jeunes individus portant des dents déciduales devaient avoir des os du squelette postcrânien fragiles car incomplè-

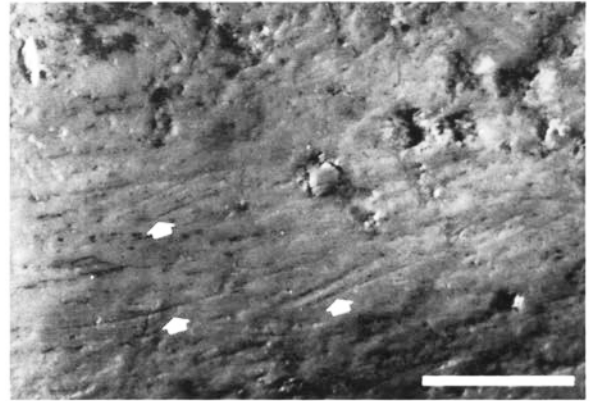


Fig. 5 : Combe Saunière - couche IV - fragment de diaphyse de tibia de Renne, partie moyenne, face antérieure, présentant des stries de découpe et des traces de morsures. Échelle : le trait représente 4 millimètres. Les flèches indiquent les stries de découpe.

tement ossifiés. Ces deux phénomènes expliquent sans doute en grande partie la faible représentation du squelette postcrânien.

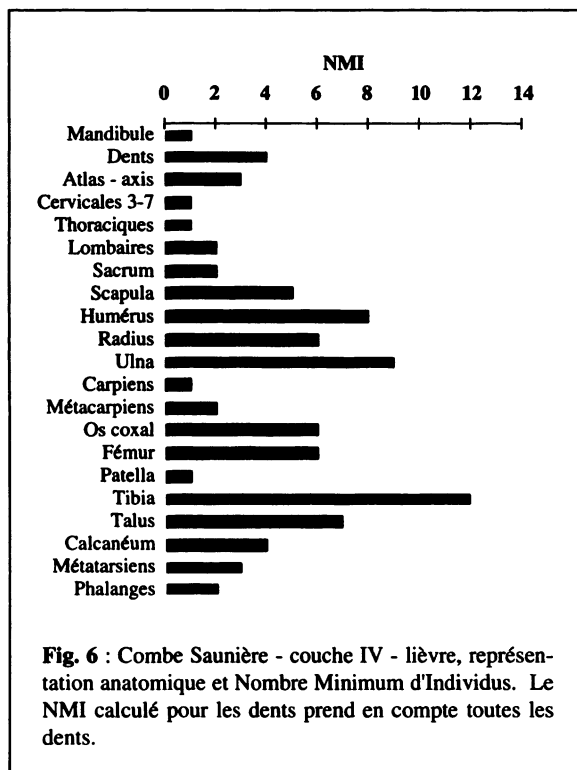
• Les petits mustélidés

Les petits mustélidés occupent une place restreinte dans l'assemblage : les huit restes déterminés correspondent aux genres *Martes* et *Mustela*. Nous ne savons pas s'ils sont strictement contemporains du reste de l'assemblage.

Introduction des autres taxons

• Le lièvre, *Lepus timidus*

Avec 303 restes déterminés et un NMI de 11, le lièvre peut être considéré comme relativement abondant. Une grande majorité des restes correspond au squelette appendiculaire et aux dents isolées (fig. 6). Le squelette axial est peu représenté (18 vertèbres, une seule côte) ; cela s'explique par sa grande fragilité chez les lagomorphes et par la présence de jeunes individus (36 % des extrémités distales de tibia correspondent à des individus immatures). Comme pour le renard, les restes sont en majorité fragmentés. Le lièvre est également fortement affecté par les morsures de carnivores présentes sur 13 % des restes osseux. Ce fort pourcentage ne peut correspondre qu'à l'activité d'un carnivore de petite taille dont les dents ne détruisent pas systématiquement les os les plus résistants et peuvent provoquer des perforations de la partie spongieuse d'un os sans le détruire complètement. La force exercée par les mâchoires des carnivores de la taille d'un loup adulte sur des os de lièvre est beaucoup plus importante et entraîne la fracturation des os, spongieux ou compacts, sans y laisser de trace.



Aucune strie de découpe n'a été relevée mais un fragment de tibia a été aménagé en poinçon. Les seules autres modifications observées sur le lièvre sont celles occasionnées par les carnivores, ce qui confirme l'hypothèse d'une utilisation de la cavité par ces derniers. La présence du lièvre semble donc totalement inféodée à celle des carnivores qui l'ont introduit et consommé dans la cavité.

• Le spermophile, *Citellus superciliosus*

Bien que nous n'ayons pas cherché à identifier systématiquement les os de son squelette axial, le spermophile est néanmoins représenté par 171 restes qui correspondent à 14 individus; la plupart des os longs est fragmentée. Le nombre réel de spermophiles présents dans la cavité pourrait être toutefois plus important, une partie se trouvant confiée à l'analyste responsable de la microfaune qui a noté l'abondance de cette espèce (Marquet, 1989). Les restes ne semblent pas porter de morsures caractéristiques, mais il faut considérer que, du fait de leurs petites dimensions et de leur fragilité, les os de cet animal ne peuvent conserver de telles traces. Certains fragments de ceintures et de mandibules présentent toutefois des bords dentelés semblables à ceux occasionnés par les carnivores. Payne et Munson (1985) ont souligné le très faible pourcentage de survie des os d'écureuil (*Sciurus niger*), animal de taille comparable

au spermophile, lorsque ce dernier était proposé à un chien de 25-30 kg. La préservation, sous forme de fragments, de la plupart des os du squelette de spermophile ne peut donc être envisagée que dans le cadre d'une consommation par un carnivore de petite taille. L'influence de certains rapaces sur la fragmentation des restes de ces petits animaux doit cependant être envisagée (Andrews, 1990). Aucune strie n'a été observée sur les os de cette espèce.

• Les autres micromammifères

Leurs restes sont très abondants dans le Solutrén de Combe Saunière; une partie a déjà été analysée par Marquet (1989), qui y a reconnu principalement le lemming à collier (*Dicrostonyx torquatus*) et les genres *Microtus* et *Arvicola*. L'analyse des restes de microvertébrés dans une optique taphonomique devrait permettre de caractériser l'origine de leur accumulation, mais elle reste à réaliser.

• Les oiseaux

La chouette harfang est représentée par une grande quantité de radius et d'ulna, souvent complets, qui correspondent à dix-sept individus au moins. Ces os ont été intensément raclés. Le reste du squelette est très rare. Les autres oiseaux, anatidés, corbeaux freux, rapaces, etc., sont représentés par un très petit nombre de restes. Seuls les restes d'anatidés portent des traces de morsures.

Le rôle des oiseaux dans l'assemblage fait l'objet d'une étude distincte (Laroulandie, étude en cours). L'influence des rapaces sur l'accumulation et les modifications des os des petits vertébrés doit être envisagée.

Conclusion

À l'issue de cet examen, plusieurs groupes de taxons peuvent être distingués. Il s'agit, tout d'abord, des taxons introduits et traités par l'homme : essentiellement les ongulés et la chouette harfang qui portent de nombreuses stries de découpe caractéristiques. Les opérations de fracturation et de combustion concernent uniquement les ongulés. Le renard, dont cinq restes portent des stries de découpe, n'a qu'occasionnellement été traité par l'homme. Viennent ensuite les espèces dont la présence est liée à une occupation par les carnivores, c'est-à-dire les restes de renard, de loup, d'ours et de leurs proies. Les restes de lièvre, qui portent de nombreuses traces de morsures, sont caractéristiques de cette introduction d'origine animale. Le spermophile et les anatidés font également partie des proies. Enfin, le groupe constitué par les microvertébrés, certains oiseaux et les poissons peut relever d'une introduction par l'homme, par les carnivores ou par des rapaces, certaines espèces ayant aussi pu vivre naturellement dans le site.

L'assemblage solutréen de Combe Saunière a donc été constitué par deux agents : tout d'abord par l'homme, qui est responsable de l'introduction d'un très grand nombre de vestiges portant des traces caractéristiques de son intervention ; ensuite par des carnivores qui ont accumulé des proies, sont morts sur place et sont susceptibles d'avoir modifié la structuration originelle de l'habitat humain. Par conséquent, avant d'entreprendre l'étude des activités humaines, il est nécessaire de mesurer précisément l'influence exacte de l'activité des carnivores sur l'assemblage constitué par l'homme.

Le rôle des canidés dans la modification de l'assemblage anthropique

Comportement et régime alimentaire des canidés

Un grand nombre de carnivores ont un comportement "troglophile" (hyénidés, ursidés, félidés, canidés, mustélidés). L'utilisation de cavités naturelles, notamment karstiques, semble être commune à la plupart des espèces qui utilisent des terriers. Les petits mustélidés troglaphiles fréquentent occasionnellement les cavités de grande dimension pour chasser et il n'est pas rare de retrouver certains d'entre eux à grande profondeur. Pour la plupart des espèces de carnivores, cette fréquentation est limitée à une partie de l'année, l'hiver, le printemps ou pendant les périodes d'intempéries (Artois, 1989 ; Libois et Waechter, 1991).

Dans le domaine archéologique, la fréquentation de cavités karstiques par les canidés est attestée depuis que l'on a fait la relation entre la présence de morsures et leur représentation squelettique dans les assemblages. Binford (1981) a mis en évidence le rôle accumulateur du loup et caractérisé la nature taxonomique et anatomique des fragments introduits dans les terriers ou les grottes (Binford, *op. cit.*, table 5.01, colonnes 27 et 28). Les parties anatomiques de caribous les plus fréquemment rapportées dans la tanière, et qui ont subsisté après consommation, sont (par ordre décroissant) : l'humérus distal, la mandibule, le crâne, le radio-ulnaire proximal, l'os coxal, etc. Les vertèbres, les côtes, le tibia distal et les phalanges sont très peu représentés. Quand il a accès à des carcasses de grande taille, le renard rapporte à son terrier les os correspondant aux parties les plus riches en viande (Stallibrass, 1984). Le renard présente un régime alimentaire extrêmement opportuniste. En Europe occidentale, ce sont surtout les lagomorphes et les microtinés (campagnols) qui constituent la plus grande part de ses proies. Viennent ensuite les autres micromammifères (comme le spermophile), les oiseaux et toutes sortes de vertébrés, d'invertébrés (lombrics) et de végétaux (Artois, 1989). "Il consomme également les cha-

rognes des grandes espèces domestiques ou sauvages qui constituent un apport essentiel pendant la saison froide" (Artois, *op. cit.*). Il peut consommer des proies abandonnées par des loups. Dans ce contexte de chapardage, des animaux de grande taille sont attestés : l'élan (Dunker, 1980), le bœuf et le cheval (Bourret *et al.*, 1988). Les espèces consommées par le loup sont très variées, des ongulés aux petits vertébrés (Beaufort, 1987). Les plus grandes espèces qu'il parvient à chasser ont la taille de l'âne et du cerf (Beaufort, *op. cit.*) ou encore de l'élan (Binford, 1981 : 207). Selon les esquimaux Nunamiut (Binford, *op. cit.*), les spermophiles font partie des proies communes des loups d'Alaska.

Il ne semble donc pas possible de préciser, à partir de la présence ou l'absence de proies observées dans un terrier, lequel de ces deux carnivores est responsable de l'accumulation. En revanche, l'abondance relative des proies de tailles différentes doit permettre d'orienter la recherche. En effet, le renard rapporte au terrier principalement des proies de petite taille et quelques restes de proies plus grandes qu'il n'a pas chassées ; le loup, quant à lui, rapporte des proies de tailles variées, en moyenne plus grosses que celles du renard.

À Combe Saunière, les restes de proies sont abondants ; ils sont de petite taille et leurs restes portent des traces de morsures. Ils peuvent avoir été introduits par le loup ou par le renard mais ne peuvent avoir été consommés que par un carnivore de petite taille (louveteau ou renard). En revanche, les ongulés de l'assemblage ne correspondent en aucun cas à une introduction par un carnivore. Ces aspects de l'assemblage permettent de suspecter le renard préférentiellement au loup.

Composition de la population

Nous avons déjà souligné l'abondance des dents déciduales naturellement perdues par les carnivores dans la grotte. Les observations naturalistes, réalisées en climat tempéré, ont montré que les renardeaux, qui naissent actuellement à partir de fin mars, abandonnent le terrier dès l'âge de 5 à 8 semaines (Tembrock, 1958) et, en tout cas, avant la belle saison, alors que les dents déciduales sont remplacées un peu plus tardivement, entre la 11^e et la 25^e semaines (Artois, 1989), c'est-à-dire à une époque où ils ne fréquentent plus guère les cavités. Il arrive, cependant, que les terriers soient occupés beaucoup plus longtemps au cours de l'été et de l'automne par des femelles accompagnées de leurs jeunes (Wandeler et Lüps, 1993) ou à d'autres périodes de l'année si les conditions météorologiques sont mauvaises (Tembrock, 1958). Ces arguments permettent d'expliquer l'abondance des dents déciduales de

renard dans l'assemblage de Combe Saunière. La présence de mandibules portant des dents déciduales atteste, en outre, de la forte mortalité de ces jeunes individus.

Organisation spatiale des activités humaines et animales

La fréquentation des cavités par les renards pendant la période de croissance est susceptible d'entraîner de nombreux déplacements à la surface du sol et éventuellement des creusements. Cependant, il est possible, dans des cas favorables, d'identifier des aires d'activités spécifiques (rongement, défécation, sommeil) comme cela a été observé dans la grotte Vaufray pour le cuon (Binford, 1988). À Combe Saunière, aucune concentration ou localisation particulière n'a pu être observée pour les activités animales. Il n'a pas été relevé de concentration des restes ingérés, dissous ou émoussés ni des restes portant des traces de morsures. L'organisation des vestiges d'origine anthropique est, elle aussi, relativement réduite (une sole de foyer, quelques concentrations de colorants ou d'os brûlés ainsi qu'un ensemble constitué de radius et d'ulnas de chouette harfang). Il est possible qu'une partie importante des vestiges des activités humaines et des carnivores ait été déplacée par les carnivores eux-mêmes. Les deux tiers des restes de renard se répartissent dans la moitié supérieure du niveau archéologique, le tiers restant se trouvant dans la moitié inférieure. Le niveau archéologique sous-jacent (Périgordien), actuellement en cours d'étude, semble renfermer beaucoup moins de restes de carnivores et de traces de morsures.

Destruction des restes osseux par les canidés

La nature des destructions et modifications occasionnées par le loup a été décrite par Binford (1981). Cette étude concerne principalement les proies de la taille du renne; l'examen des proies plus petites n'a pas été entrepris par l'auteur. La situation est encore plus mal connue pour le renard, malgré les travaux de Stallibrass (1984).

L'analyse de la fréquence des éléments anatomiques des os des animaux consommés dépend fortement du contexte où ils ont été prélevés : aires de nourrissage de chiens (Binford et Bertram, 1977; Snyder, 1988), aires d'abattage et tanières de loups (Binford, 1981), alimentation du renard aux dépens de moutons morts et abandonnés par les éleveurs (Stallibrass, 1984).

Afin de compléter sur certains points les données naturalistes existantes, nous avons examiné un échantillon d'os de moutons consommés par des renards et des loups en captivité (référentiel en cours de constitution). Le matériel est composé d'une part d'environ 150 restes de moutons

consommés par les renards et se rapportant surtout aux os des membres, d'autre part de plus de 300 os correspondant à presque toutes les parties anatomiques, à l'exception des régions distales des membres, de l'équivalent d'une quinzaine de moutons consommés par les loups. Cet ensemble autorise la mise en évidence de quelques caractéristiques permettant de distinguer l'action de destruction propre à chacun de ces deux canidés.

Importance de la destruction de l'os spongieux

La destruction des épiphyses des os longs par les carnivores est un phénomène bien connu (Hill, 1980). D'après nos observations, la destruction de l'os spongieux est sensiblement plus importante pour le loup que pour le renard sur les os des ongulés de taille moyenne. En effet, toutes les extrémités proximales de l'humérus de mouton ont disparu sur les os donnés aux loups, alors qu'elles subsistent parfois pour le renard. Les extrémités distales sont presque toutes détruites pour le loup et quasiment complètes pour le renard (fig. 7). Le radio-ulnaire est très peu attaqué par le renard, ce qui confirme les observations de Stallibrass. Le fémur ne subsiste qu'à l'état d'esquilles chez le loup, alors que seules les épiphyses sont détruites chez le renard.

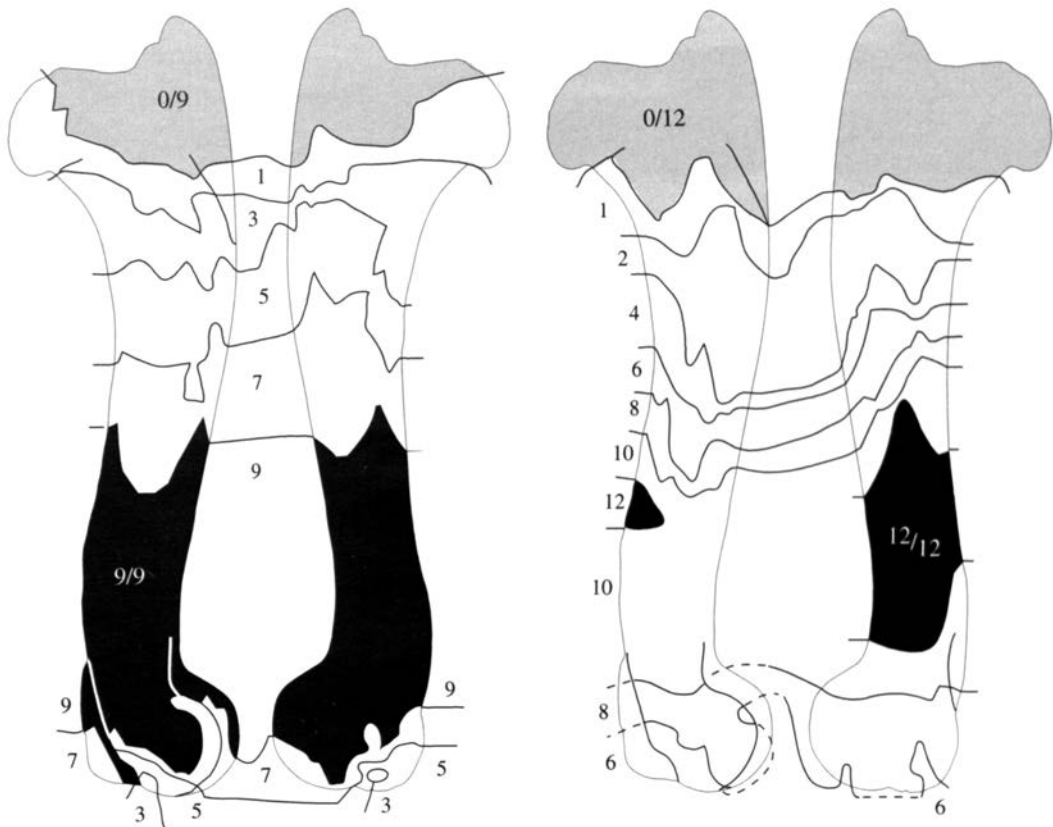
Les vertèbres sont plus fortement dégradées par le loup que par le renard et portent des traces aisément identifiables, mais dans les deux cas on en a retrouvé un assez grand nombre, ce qui semble signifier qu'elles pourraient résister assez fréquemment à la destruction.

Nous n'avons pas pu observer les conséquences de l'activité du loup sur les os du carpe et du tarse, mais leur rareté a été observée par Binford dans les tanières de loup (Binford, 1981, table 5.01, colonne 26). Pour le renard, la totalité des calcaneums de mouton porte des traces de morsures et certains de ces os sont presque entièrement détruits.

La destruction de l'os spongieux est donc sensiblement plus intense sur les proies de taille moyenne consommées par le loup que par le renard. Pour des proies de taille plus petite, la présence de traces de morsures n'est possible que si l'os a été abandonné avant consommation complète. Un tel abandon devient moins probable si l'animal consommé est plus petit que le carnivore.

Fragmentation des os longs

Le rapport entre esquilles et cylindres de diaphyses a été utilisé par de nombreux auteurs à la suite de Bunn (1983) pour distinguer l'activité de destruction des os longs par les carnivores de celle occasionnée par l'homme. Dans le matériel expérimental que nous avons examiné, les fragments de diaphyses présents sous forme de cylindres sont



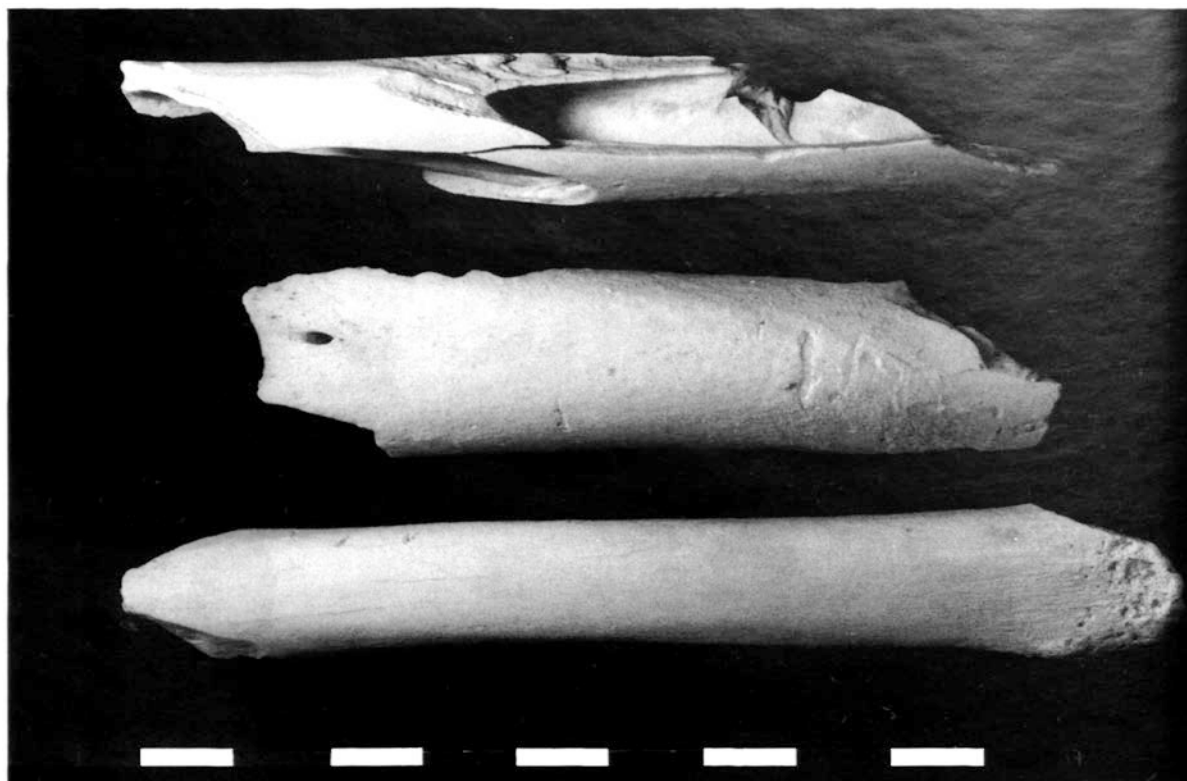


Fig. 8 : Os longs de moutons présentant des traces de morsures occasionnées par des renards en captivité. Le fragment du haut (tibia), présente une morphologie en cylindre et une encoche pouvant être confondue avec une percussion lancée, d'origine anthropique, sur os frais. Le fragment du milieu (fémur) présente des sillons (scoring) et des ponctuations (pitting). Le fragment du bas (tibia) présente des ponctuations proches de l'extrémité distale (pitting). Echelle centimétrique.

- des petits trous dus au machouillage de l'os compact (*pits*) ;
- des cicatrices linéaires réalisées par frottement des dents contre l'os (*scores*) ;
- des trous à travers l'os spongieux réalisés par l'action répétée des canines ou des carnassières (*furrows*).

Il signale également la présence, sur les os à faible épaisseur corticale consommés par des loups, de bordures crénelées ou en escalier avec parfois des chenaux. Sur les diaphyses, des micro-arrachements des bords de fractures (*chipping-back*) et la production d'encoches peuvent être observés (Binford, 1981, p. 44 et suivantes).

L'analyse de sites de mise à mort et de tanières a permis de distinguer deux modalités de destruction de l'os :

"Wolves kills predominantly yielded some furrowing, relatively commun puncture marks, and some crenulated

edges; pitting and scoring were much less common. On the other hand, the Eskimo dog yard assemblages and the wolf den assemblages yielded extensive pitting, scoring, and more extreme furrowing.[...] When meat is present in considerable quantities (when animals are attempting to dismember a carcass, as at a kill), long bones may be furrowed and even polished along the graduated edges without correlated puncture marks, pits, or heavy scoring on adjacent denser bone" (Binford, 1981, p. 49).

Sur les os de mouton que nous avons examinés, ces différentes modifications ont pu être observées ; elles sont plus fréquentes sur les os donnés aux loups qu'aux renards. Les "*pits*" sont de diamètre un peu plus fort sur les os rongés par les loups : ils ont fréquemment un diamètre compris entre un et deux millimètres alors qu'ils dépassent rarement un millimètre pour le renard. Les autres types de traces décrits par Binford ont été observés sur les restes de

mouton ; les traces laissées par les loups captifs sur les os examinés sont toutefois sensiblement moins fortes que celles occasionnées par les loups d'Alaska observés par Binford. L'intensité de la destruction semble toutefois équivalente. Le loup de la fin du Pléistocène, de taille sensiblement plus forte que ceux qui vivent en Europe aujourd'hui (Suire, 1969), devait laisser des traces sur les os plus importantes que ces derniers. De plus l'état physiologique des carnivores (animal affamé) peut grandement influencer la nature des modifications occasionnées. Sur les os consommés par le renard, ces différentes traces ont également été reconnues y compris la production d'encoques sur les quelques diaphyses qui ont été brisées (fig. 8).

Connexions anatomiques

La présence de connexions anatomiques peut être observée sur les proies rapportées par les loups dans leurs tanières (Binford, 1981). Des associations analogues ont pu être observées dans la grotte de Maldidier occupée par l'homme et par le loup au cours du Würm récent (Castel, 1991). Dans l'assemblage faunique de cette grotte, principalement accumulé par l'homme, les seules connexions observées correspondent à un membre antérieur de bouquetin, presque complet, dont l'extrémité proximale de l'humérus a été en partie consommée par un carnivore, vraisemblablement le loup.

D'après nos observations, réalisées en contexte tempéré, les os des membres et les vertèbres des moutons peuvent rester un certain temps en connexion, malgré la consommation par les renards. Il est possible que ces os puissent être enfouis en l'état lorsque les conditions de fossilisation sont rapides.

La présence de connexions anatomiques est également observée dans des assemblages uniquement constitués par l'homme. L'utilisation de ce critère d'identification doit donc être couplée à l'examen de la répartition des morsures et de la fracturation des os, de même qu'à celui des stries.

Conclusions

L'intensité des modifications occasionnées lors de la consommation d'une proie de taille donnée et le taux de conservation des os dépendent, en grande partie, de la taille du carnivore consommateur. Les critères que nous venons de proposer ne sont toutefois pas toujours utilisables directement en contexte archéologique. La consommation par l'homme d'un animal peut, en effet, produire des effets similaires à ceux qu'infligent les carnivores ; les morsures occasionnées par l'homme sont très mal connues. De plus, il est nécessaire de rappeler que ces critères descriptifs ne permettent pas de caractériser l'activité des juvéniles dans

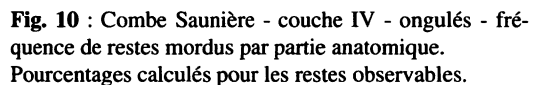
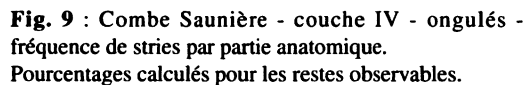
leurs premières semaines d'existence dans le terrier. Les modifications occasionnées sur des proies de la taille du lièvre et du spermophile sont également relativement mal connues.

Destruction des restes osseux à Combe Saunière

À Combe Saunière, 284 restes d'ongulés, sur un total de 8422, portent des traces de morsures (tab. 2). Les morsures observées sont en majorité de petites dimensions, voire à la limite du discernable (fig. 5) : la quasi-totalité des empreintes de dents sur l'os compact (*pits*) ne dépasse pas un millimètre de diamètre. Ne connaissant pas précisément la nature des morsures occasionnées par l'homme, les ours et les louveteaux (et autres jeunes carnivores), il ne nous est pas possible de préciser quel est le responsable de ces traces de petite dimension, mais le renard, qui est représenté par un grand nombre d'individus, est fortement suspecté. Une très faible part des os mordus, une vingtaine de fragments, peut être considérée comme plus profondément altérée par les carnivores ; ce sont les calcanéums et quelques rares os spongieux ou compacts.

Les traces de morsures sont abondantes sur le calcanéum, les phalanges, les métapodes vestigiaux (de renne), la rotule, la scapula et l'os coxal. En revanche, elles sont rares sur les vertèbres, le crâne et sur les os de petites dimensions. La répartition des morsures sur les os longs a été examinée en détail pour le renne : 26 fragments d'extrémités articulaires sur 337 observables sont mordus (soit 8 %, *punctures*) et 23 fragments de la partie compacte de la diaphyse sur 2275 observables (moins de 1 %, *pits*) ; enfin, 20 autres morsures dans la zone de contact entre l'os spongieux et l'os compact. Les sillons dus aux dents (*scores*) sont présents sur 13 % des os longs d'ongulés mordus. Les bords de fractures présentent parfois des micro-arrachements (*chipping back*).

Sur 293 fragments de vertèbres d'ongulés observables, seuls 1,7 % des fragments portent des traces de morsures. Les carnivores ne se sont donc intéressés qu'à une très faible partie de ces os spongieux. Les calcanéums des ongulés de Combe Saunière présentent un état de dégradation beaucoup plus intense que celui observé sur les autres os (fig. 10) et comparable à celui des calcanéums de mouton consommés par le renard. Les autres os du carpe et du tarse ne portent guère de traces explicites ; cela est sans doute dû à leurs petites dimensions. Les phalanges, en revanche, sont souvent partiellement dissoutes et affectées de morsures (fig. 10). Il semble donc y avoir eu une activité plus importante de destruction des extrémités distales des membres par les carnivores. Les morsures ne concernent donc qu'une très faible proportion des os spongieux.



Les perforations par des dents de carnivores de la corticale des os spongieux (*punctures*) ne sont observées qu'exceptionnellement sur les os d'ongulés. Les arrachements de matière sont le plus souvent d'extension limitée mais six fragments présentent toutefois une destruction

Aucun os d'ongulé n'est donc détruit de façon similaire à ce que produisent les carnivores. Dans tous les cas l'homme est intervenu avant les carnivores. La destruction des os d'ongulés semble extrêmement réduite. Seule une douzaine de fragments témoigne d'une activité de destruction importante. Cinq fragments d'os longs de renne et, curieusement, trois os de loup portent des morsures importantes qui semblent correspondre à l'intervention d'un carnivore de taille supérieure à celle du renard. Les autres traces de morsures, au contraire, semblent indiquer l'incapacité des carnivores à détruire des os de la taille de ceux des ongulés. La destruction totale d'os d'ongulés est envisageable mais elle est certainement extrêmement réduite. Compte tenu des caractéristiques de la consommation de l'os par les carnivores, il ne semble

pas qu'ils puissent avoir fait totalement disparaître un nombre important de restes d'ongulés.

Caractérisation des activités des carnivores à Combe Saunière

Les destructions constatées

De nombreux arguments permettent, en résumé, de cerner les principaux responsables des modifications de l'assemblage solutréen de Combe Saunière.

- L'abondance des restes de renards, correspondant à 12 individus morts, et les nombreuses dents de chute attestent d'une occupation fréquente de la cavité, notamment par des renardeaux. La présence de restes de loups jeunes et adultes atteste d'une occupation de la cavité par des animaux susceptibles d'avoir eu une activité plus intense.

- Les morsures sont abondantes sur les restes des carnivores eux-mêmes, sur les os de lièvre et des anatidés (tab. 2). Elles sont beaucoup plus rares sur les restes d'ongulés.

- Les traces de morsures sont en grande majorité de petites dimensions et sont difficiles à percevoir (fig. 5); les

morsures plus importantes, qui caractérisent l'activité de carnivores de taille égale ou supérieure au loup adulte, sont très rares. De manière globale, les carnivores responsables des morsures ne semblent pas avoir été capables de détruire les os d'ongulés.

- Les carnivores ont introduit des espèces exclusivement de petite taille (lièvre, anatidés, spermophile). Il est possible qu'ils soient également responsables de l'introduction d'autres rongeurs, insectivores et oiseaux, mais pas des ongulés. L'introduction de mammifères de grande taille par les carnivores qui ont fréquenté la grotte peut être exclue ou considérée comme anecdotique.

- La structuration anthropique de l'habitat, qui a pu être mise en évidence lors de la fouille, est relativement discrète d'un point de vue macroscopique. Des traces d'organisation spatiale des vestiges peuvent toutefois être perçues lors de l'analyse des micro-vestiges lithiques ou osseux (L'homme, 1997, 1998), des agrégats de colorants (Regert, 1996) ou encore de l'organisation micromorphologique (Gé, 1996). Cette discrétion des structures est à relier autant à la récur-



Fig. 11 : Combe Saunière - couche IV - renne, premières phalanges - quelques exemples caractéristiques de différents états de dégradation observés. Échelle centimétrique.

rence des occupations humaines (Gé, 1996), qu'à l'importance de la présence des carnivores. Les traces de piétinement, notamment les stries désordonnées dues au frottement des os contre le sédiment, qui pourraient caractériser des déplacements de vestiges par l'homme ou par les carnivores, sont cependant assez peu fréquentes (tab. 3).

Renard, loup ou ours ?

Dans l'assemblage archéologique examiné, les arguments discriminants utilisés ne permettent guère d'attribuer de manière exclusive au renard, au loup ou à l'ours, les caractères observés. Les espèces introduites par l'animal sont de petite taille (lièvre, spermophile, anatidés). Les morsures sont généralement extrêmement discrètes, excepté sur les restes de loup et sur quelques restes d'ongulés. L'abondance des traces de morsures sur les os de lièvre et la fréquence avec laquelle les os de spermophile sont fragmentés plaident en faveur d'une consommation par des carnivores de petite taille comme les renards ou les louvetaux. La destruction des os longs d'ongulés depuis l'une de leurs extrémités articulaires, telle qu'elle est pratiquée par des loups ou des renards adultes, n'a pas été observée dans l'assemblage. Le caractère extrêmement marginal de la consommation de l'os spongieux des ongulés semble également correspondre à l'activité d'un petit carnivore ; une consommation par un loup aurait certainement entraîné une destruction plus radicale de l'os spongieux.

Le rôle de l'ours, dont la présence est attestée par de nombreuses dents de chute, n'est pas connu. Pendant une grande partie de l'hibernation, l'animal nouveau-né ne se nourrit que du lait maternel. Il est possible que vers la fin de l'hibernation, il ait pu consommer de la nourriture carnée acquise par la chasse de la mère.

C'est finalement l'abondance des restes de renard qui constitue l'argument principal permettant d'attribuer à celui-ci la responsabilité de la plus grande partie des modifications de l'assemblage.

Conséquences sur l'assemblage constitué par l'homme

À l'issue de cet examen, nous pouvons mieux comprendre les conséquences de la présence de nombreux restes de carnivores de petite taille dans l'assemblage solutréen. Il est ainsi apparu que la quasi totalité des espèces de petite taille n'ont pas été accumulées par l'homme. De petits carnivores (renards, renardeaux, jeunes loups, ours) sont morts lors de l'utilisation de la cavité comme tanière. Ces espèces sont accompagnées par les proies qu'ils ont consommées : lièvres, spermophiles et sans doute quelques oiseaux et micromammifères. La fréquentation de la cavité au cours de la croissance des jeunes a eu

pour conséquence un remaniement des vestiges accumulés par l'homme. Ce remaniement ne semble toutefois pas avoir atteint la base de la couche solutréenne.

Outre l'accumulation et la consommation de proies distinctes de celles de l'homme ainsi que le déplacement de vestiges résultant de l'activité anthropique, les petits carnivores sont également responsable d'une légère dégradation des os accumulés par l'homme. La localisation préférentielle des morsures sur certains déchets des activités humaines, nous renseigne sur les parties du squelette qui contenaient encore des éléments nutritifs (viande, moelle...) après l'abandon du site par l'homme. La concentration des traces de morsures et de dissolution sur le basipode et les phalanges, mais guère sur les métapodes des ongulés de taille moyenne, semble indiquer que l'homme n'a pas totalement utilisé les potentialités nutritives de ces os. Les morsures sur les épiphyses et les vertèbres sont beaucoup moins fréquentes, sans doute parce qu'elles ne contenaient plus de moelle à la suite d'une récupération plus complète de celle-ci par l'homme.

Nature des relations entre occupations humaines et animales dans les sites où les carnivores de petite taille sont abondants

Le commensalisme des canidés

L'assemblage faunique de Combe Saunière présente de nombreuses caractéristiques d'une constitution par l'homme : présence de nombreux restes de grands herbivores, abondance de stries de découpe et d'encoches de percussion, réalisation d'outils et de parures en matières premières animales. De nombreux arguments archéologiques attestent de fréquentations répétées (Chadelle *et al.*, 1991 ; Gé, 1996). Les carnivores, leurs proies et les traces de morsures occasionnées sont de petite taille, mais ces dernières affectent, outre les os des proies, des os manifestement accumulés et exploités par l'homme. Cette consommation d'os abandonnés par l'homme indique que les renards s'y sont attaqués très peu de temps après le départ de l'homme. La présence de stries de découpe sur cinq os longs de renard peut indiquer, au contraire, la chasse ou le piégeage d'animaux présents dans l'environnement voire sur le site même. La présence, au sein de la parure, de canines percées et l'utilisation de métacarpiens de renard, permettent de proposer l'hypothèse de l'utilisation des restes des animaux morts sur le sol de la cavité. Ces arguments confortent l'existence d'une interaction entre l'homme et le renard. Ainsi, il apparaît que les périodes d'occupation de la grotte par l'homme ou par le renard se sont succédées. Le renard, connu de nos jours pour sa familiarisation avec les activités humaines, fré-

qu Coastait déjà, il y a 20000 ans, les mêmes lieux d'habitat que l'homme et consommait les déchets que ce dernier abandonnait sur le sol. Cet animal extrêmement opportuniste, à la fois prédateur et charognard, faisait déjà partie de la même biocénose que l'homme et nouait avec lui une relation proche du commensalisme qui, avec l'afflux d'êtres humains dans des espaces jusque-là occupés par lui seul, a évolué aujourd'hui dans le sens d'une cohabitation de plus en plus étroite de laquelle le parasitisme n'est plus absent.

Conséquences de l'activité des petits carnivores sur les assemblages archéologiques

Les petits carnivores peuvent produire des modifications importantes des assemblages constitués par l'homme. Les restes de certains taxons (lagomorphes, spermophile, oiseaux, etc.), parfois considérés comme relevant d'une acquisition humaine, peuvent avoir été accumulés par des carnivores qui ont laissé des traces discrètes sur les os, ou encore par certains rapaces. La présence et l'abondance des microvertébrés, quant à elles, peuvent résulter d'une acquisition par des rapaces et des carnivores ou encore de leur mort sur leur lieu d'habitat. Chacune de ces espèces doit donc être examinée afin de préciser l'origine de son accumulation. Par ailleurs, le renard peut introduire occasionnellement dans une grotte, donc dans un gisement archéologique, des os d'ongulés de grande taille qu'il a charognés. Étant donné que les vestiges accumulés par l'homme ou par le renard ne portent pas tous des stigmates pouvant être attribués de façon exclusive à l'un ou à l'autre (par exemple des fragments de diaphyses d'os longs sans encoche de percussion ni strie ni morsure), il est possible que quelques restes introduits et consommés par le renard puissent être assimilés aux rejets des activités humaines. Toutefois, il est vraisemblable que ces os soient très rares et qu'une éventuelle accumulation de restes de grande taille puisse être raisonnablement tenue pour négligeable.

La présence de restes de loups permet de suspecter des modifications plus importantes encore, telles que l'introduction (fréquente) de proies de grande taille que l'analyse permet généralement de distinguer de celles introduites par les hommes. La destruction de l'os par les loups est sensiblement plus importante que celle observée pour le renard et affecte un plus grand nombre d'os. En outre, il faut signaler que la recherche de la moelle diaphysaire par les carnivores, même de petite taille, entraîne la production d'encoches qui peuvent être confondues avec celles occasionnées par l'activité humaine, lorsque le matériel archéologique n'est pas extrêmement bien conservé (cf. Binford, 1981).

La fréquentation de cavités par des petits carnivores entraîne des modifications dans la nature de la répartition des vestiges abandonnés par l'homme au sein des dépôts sédimentaires. Dans le cas où la présence de l'une de ces espèces est attestée dans un site archéologique, la rareté ou l'absence d'organisation spatiale significative ne peut donc être uniquement mise sur le compte d'une organisation limitée de l'espace par l'homme.

Conclusion

La perception des traces et des modifications occasionnées nécessite un examen approfondi à l'aide d'outils spécifiques : répartitions taxonomique et anatomique des traces humaines et animales, intensité des modifications animales, structure des populations de carnivores et de petits vertébrés...

À Combe Saunière, la présence de petits carnivores avait été repérée lors des premières campagnes de fouille, mais les traces de morsures avaient été interprétées comme le résultat d'une légère érosion ou, pour la plupart d'entre elles, n'avaient pas été vues. Par conséquent, l'importance de l'activité animale n'avait pas été reconnue. En outre, la séparation des micromammifères et des macromammifères, confiés à des spécialistes différents, a conduit à une sous-estimation de l'importance de la présence des petits carnivores et de leurs proies. Ce n'est qu'à la suite d'une analyse appropriée qu'il est désormais possible de distinguer ce qui, dans l'assemblage, relève spécifiquement de l'activité humaine.

La discrétion des traces laissées par les petits carnivores peut passer inaperçue si l'on n'y prend pas garde. Il est fort probable que dans certains sites, où les petits carnivores sont présents (tab. 1), les conséquences de l'activité animale sur la nature de l'assemblage anthropique n'aient pas été envisagées avec suffisamment d'attention.

Lors de l'étude archéozoologique, il apparaît donc nécessaire de prendre en compte les conséquences de l'activité de ces canidés, sur l'assemblage archéologique, si la présence de leurs restes ne peut être reliée de façon indiscutable aux activités humaines. Dans les assemblages où le renard est représenté par quelques restes dentaires ou osseux et où quelques os portent des morsures manifestes, des activités d'accumulation, de consommation et de déplacement des vestiges au sol doivent être suspectées. Ces trois types de modification des assemblages constitués par l'homme peuvent sembler discrets, mais ne peuvent être négligés lors de l'interprétation des activités humaines.

Remerciements

Je tiens à remercier les personnes qui m'ont aidé à réaliser cet article : MM Vilat et Lavergne du Zoo de Gramat

qui m'ont permis d'entrer (sous bonne garde) dans les enclos pour subtiliser aux renards et aux loups les os qu'ils avaient consommés ; M. P. Morel, Neuchâtel, Suisse ; Mmes F. Delpech et P. Villa, Mlle D. Armand et M. F. d'Errico, de l'Institut de Préhistoire et de Géologie du Quaternaire, Université Bordeaux I, UMR 5808 ; M. J.-M. Geneste, du Service Régional de l'Archéologie d'Aquitaine, Laboratoire de Préhistoire et Technologie, MAE Nanterre ; M. J.-P. Chadelle, du Service Archéologique de la Dordogne, UMR 5808.

Bibliographie

- ANDREWS P., 1990.— *Owls, caves and fossils*. Chicago : The University of Chicago Press, 231 p.
- ARTOIS M., 1989.— *Le Renard roux (Vulpes vulpes)*. In : M. Artois et P. Delattre édés., *Encyclopédie des Carnivores de France*, n° 3. Nort-sur-Erdre (Loire Atlantique) : Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, 92 p.
- BEAUFORT F. de, 1987.— *Le loup en France : éléments d'écologie historique*. In : M. Artois et P. Delattre édés., *Encyclopédie des Carnivores de France* n° 1. Nort-sur-Erdre (Loire Atlantique) : Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, 32 p.
- BEHRENSMEYER A. K., 1978.— Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Palaeobiology*, 4 (2) : 150-162.
- BINFORD L. R., 1978.— *Nunamiut ethnoarchaeology*. New York : Academic Press (Studies in Archaeology), 504 p.
- BINFORD L. R., 1981.— *Bones. Ancient men and modern myths*. New York : Academic Press (Studies in Archaeology), 320 p.
- BINFORD L. R., 1988.— Étude taphonomique des restes osseux de la grotte Vaufrey, couche VIII. In : J.-P. Rigaud éd., *La grotte Vaufrey : paléoenvironnements, chronologie, activités humaines. Mémoires de la Société préhistorique française* : 535-563.
- BINFORD L. R. et BERTRAM J. B., 1977.— Bone frequencies. An attritional processes. In : L. R. Binford éd., *For theory building in Archaeology*. New York : Academic Press (Studies in Archaeology), p. 77-153.
- BONIFAY M.-F., 1966.— Les Carnivores. In : *Faunes et flores préhistoriques*, Chap. 10. In : R. Lavocat dir., *L'homme et ses origines*. Paris : Editions N. Boubée, p. 337-396.
- BOURRET J.-P., FURER J.-P., JEANIN P.-Y., MOREL P. et VOGEL E., 1988.— Les grottes de Pouetta Raisse. *Cavernes*, 2 : 16-23.
- BRAIN C. K., 1976.— Some principles in the interpretation of bone accumulations associated with man. In : G. Isaac et E. Mc Cown édés., *Human origins*. Benjamin Menlo Park., p. 97-116.
- BROTHWELL D., 1976.— Further evidence of bone chewing by ungulates : the sheep of North Ronaldsay, Orkney. *J. of Archaeological Science*, 3 : 179-182.
- BUNN H. T., 1983.— Comparative analysis of modern bones assemblages from a San hunter-gatherer camp in the Kalahari Desert, Botswana, and from a spotted hyena den near Nairobi, Kenya. In : J. Clutton-Brock et C. Grigson édés., *Animals and Archaeology : 1. Hunters and their prey. B.A.R. International Series*, 163 : 143-148.
- CAPALDO S. D. et BLUMENSCHINE R. J., 1994.— A quantitative diagnosis of notches made by hammerstone percussion and carnivore gnawing on bovid long bones. *American antiquity*, 59 (4) : 724-748.
- CASTEL J.-C., 1991.— *Essai d'études taphonomiques de vestiges osseux paléolithiques : l'exemple de la grotte Maldidier (Dordogne)*. Mémoire de D. E. A. , Université de Bordeaux I, 80 p.
- CASTEL J.-C., LIOLIOS D., CHADELLE J.-P. et GENESTE J.-M., 1998.— De l'alimentaire et du technique : chaînes opératoires de consommation du renne dans le Solutrén de Combe-Saunière. In : J. Desse et F. Audouin-Rouzeau édés., *Économie préhistorique : les comportements de subsistance au Paléolithique (XVIIIe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. 23-25 octobre 1997)*. Antibes : APDCA, p. 433-450.
- CHADELLE J.-P., GENESTE J.-M. et PLISSON H., 1991.— Processus de formation des assemblages technologiques dans les sites du Paléolithique supérieur. Les pointes de projectiles lithiques du Solutrén de la grotte de Combe-Saunière (Dordogne, France). In : *25 ans d'études technologiques en Préhistoire. Bilan et perspectives (XIe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, 18-20 octobre 1990)*. Antibes : APDCA, p. 275-287.

- DELPECH F., 1983.– Les faunes du Paléolithique supérieur dans le Sud-Ouest de la France. Paris : C.N.R.S. (Les cahiers du Quaternaire, 6), 453 p.
- DELPECH F. et GUADELLI J.-L., 1992.– Les grands mammifères gravettiens et aurignaciens de la grotte de Temnata. In : *Excavations in Karlukovo Karst Area (Bulgaria)*. Cracow : Jagellonian University Press, p. 141-216.
- DUNKER H., 1980.– Red fox scavenging at a moose carcass during a winter season. *Fauna Norvegica*, 1 (1) : 34-37.
- FOSSE P., 1995.– Le rôle de l'hyène dans la formation des associations osseuses : 150 ans de controverses. Réflexions d'après les anciens textes de préhistoire et de paléontologie du Quaternaire. *Paléo*, 7 : 49-84.
- GAMBLE C., 1983.– Caves and faunas from last glacial in Europe. In : J. Clutton-Brock et C. Grigson édés., *Animals and Archaeology : Hunters and their prey*. B.A.R. International Series, 163 : 163-172.
- GAMBLE C., 1986.– *The Palaeolithic settlement of Europe*. Cambridge : University Press (Cambridge World Archaeology), 471 p.
- GÉ T., 1996.– Rapport micromorphologique du gisement de Combe Saunière. In : J.-P. Chadelle et J.-M. Geneste édés., *Le gisement solutréen de la Grotte de Combe Saunière ; Etat d'avancement du manuscrit*. S.R.A. Aquitaine, 1996.
- GENESTE J.-M. et PLISSON H., 1986.– Le Solutréen de la grotte de Combe Saunière 1 (Dordogne). *Gallia Préhistoire*, 29 (1) : 9-27.
- GRIGGO C., 1997.– La faune magdalénienne de l'abri Gandil, Bruniquel (Tarn-et-Garonne) : études paléontologique, taphonomique et archéozoologique. *Paléo*, 9 : 279-294.
- GRIGGO C., à paraître.– La faune de la grotte du Placard : études paléontologique, paléoenvironnementale et archéozoologique. Monographie des fouilles de la Grotte du Placard (Charente) In : J. Clottes, L. Duport et V. Féruglio dirs.
- HILL A., 1980.– Early postmortem damage to the remains of some East African mammals. In : A. K. Behrensmeyer et A. Hill édés., *Fossils in the making : Vertebrate taphonomy and paleoecology*. Chicago and London : The University of Chicago Press, p. 131-152.
- KLEIN R. G., 1975.– Paleoanthropological implications of the nonarchaeological bone assemblage from Swartklip 1, southwestern Cape province, South Africa. *Quaternary Research*, 5 : 275-288.
- KLEIN R. G., 1977.– The ecology of early man in southern Africa. *Science*, 197 : 115-126.
- KLEIN R. G. et CRUZ-URIBE K., 1984.– *The analysis of animal bones from archaeological sites*. Chicago : The University of Chicago Press (Prehistoric Archaeology and Ecology Series), 266 p.
- LEQUATRE P., 1994.– La faune des grands vertébrés des grottes Jean-Pierre 1 et 2 à Saint-Thibaud-de-Couz (Savoie). *Gallia Préhistoire*, 36 : 197-204, 239-266.
- L'HOMME X., 1997.– *Étude des refus de tamis de la couche IVc de Combe-Saunière (Dordogne)*. Mémoire de Maîtrise, Université de Bordeaux I, 93 p.
- L'HOMME X., 1998.– *Étude des processus de formation des sites archéologiques. Contribution à la compréhension du phénomène de palimpsestes : l'exemple de la couche IV de la grotte de Combe Saunière I (Dordogne, France)*. Mémoire de D. E. A., Université de Bordeaux I, 134 p.
- LIBOIS R. et WAECHTER A., 1991.– *La fouine (Martes foina)*. In : M. Artois et P. Delattre édés., *Encyclopédie des Carnivores de France*, n° 10. Nort-sur-Erdre (Loire Atlantique) : Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, 54 p.
- LINDLY J., 1988.– Hominid and carnivore activity at Middle and Upper Paleolithic cave sites in eastern Spain. *Munibe*, 40 : 45-70.
- LUND H. M. K., 1962.– The red fox in Norway, II. The feeding habits of the red fox in Norway. *Medd. Statens Viltundersøkelse*, 2 : 1-79.
- LYMAN R. L., 1984.– Bone density and differential survivorship of fossil classes. *J. of Anthropological Archaeology*, 3 : 259-299.
- MARQUET J.-C., 1989.– *Paléoenvironnements et chronologies des sites du domaine Atlantique français d'âge pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs*. Thèse de Doctorat d'Etat. Université de Bourgogne, 637 p.
- MOREL P., 1996.– Découvertes paléontologiques holocènes et observations ichnologiques dans la Jägerhöhle (ZE 1), Filzbach GL. *Cavernes*, 96 (1) : 4-17.
- MOREY D. F. et KLIPPEL W. E., 1991.– Canid scavenging and deer bone survivorship at an Archaic period site in Tennessee. *Archaeozoologia*, 4 (1) : 11-28.
- OLIVER J. S., 1993.– Carcass processing by the Hadza : Bone breakage from butchery to consumption. In : J. Hudson éd., *From bones to behaviour. Ethnoarchaeological and experimental contributions to the interpretation of faunal remains*. Carbondale : Southern Illinois University (Center for Archaeological Investigations, Occasional Paper, 21), p. 200-227.

- PATOU M., 1982.– La faune de la Galerie Rive Droite du Mas-d'Azil (Ariège) : données paléoclimatiques et palethnographiques. *Bull. soc. préhis. fr.*, 79 : 311-319.
- PATOU M., 1984.– *Contribution à l'étude des mammifères des couches supérieures de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). Méthodes et résultats paléontologiques et palethnographiques*. Thèse de 3^e cycle, Muséum National d'Histoire Naturelle. Université Paris 6, 440 p.
- PAYNE S. et MUNSON P. J., 1985.– Ruby and how many squirrels? The destruction of bones by dogs. In : N. R. J. Fieller, D. D. Gilbertson et N. G. A. Ralph éd., *Paleobiological investigations : Research, design, methods and data analysis*. New York : American Elsevier, p. 31-48.
- POPLIN F., 1976.– *Les grands vertébrés de Gönnersdorf : fouilles 1968*. In : G. Bosinskied. éd., *Der Magdalenien Fundplatz Gönnersdorf*. Band 2. Wiesbaden : F. Steiner, 212 p.
- REGERT M., 1996.– Les colorants minéraux. In : J.-P. Chadelle et J.-M. Geneste éd., *Le gisement solutréen de la Grotte de Combe Saunière ; état d'avancement du manuscrit*, S.R.A. Aquitaine, 1996.
- SNYDER L. M., 1988.– A controlled feeding study involving gray wolf (*Canis lupus*) and white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *Newsletter of Tennessee Anthropological Association*, 13 (3) : 1-9.
- STALLIBRASS S., 1984.– The distinction between the effects of small carnivores and humans on post-glacial faunal assemblages. A case study using scavenging faunal assemblages. In : C. Grigson et J. Clutton-Brock éd., *Animal and Archaeology, 4 : Husbandry in Europe. B. A. R. International Series*, 22 : 259-269.
- STRAUS L. G., 1982.– Carnivores and cave sites in Cantabrian Spain. *J. of Anthropological Research*, 38 (1) : 75-94.
- SUIRE C., 1969.– *Contribution à l'étude du genre Canis d'après des vestiges recueillis dans quelques gisements pléistocènes du sud-ouest de la France*. Thèse de 3^e cycle, Bordeaux, 179 p., 67 fig.
- TEMBROCK G., 1958.– Zur Aktivitätsperiodik bei *Vulpes* und *Alopex*. *Zool. J. B., Abt. Physiol.*, 68 : 297-324.
- VILLA P. et MAHIEU E., 1991.– Breakage patterns of human long bones. *J. of Human Evolution*, 21 : 27-48.
- WANDELER A. I. et LÜPS P., 1993.– *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) - Rotfuchs. In : M. Stubbe et F. Krapp éd., *Handbuch der Säugetiere Europas, Band 5/1 : Raubsäuger (Teil I)*. Wiesbaden : p. 139-193.
-