Accumulations de rapaces nocturnes et diurnes

Christiane Denys

Institut de systématique, Évolution, Biodiversité, ISYEB - UMR 7205 CNRS MNHN UPMC EPHE
Muséum national d'Histoire naturelle, Paris

1 Introduction

Bien que la taphonomie ait été créée par Efremov en 1940 comme une nouvelle branche de la paléontologie [1], cet auteur a insisté dès le début sur l'importance de bien comprendre les phénomènes de concentration et de dispersion des restes actuels pouvant aboutir à la formation de sites fossilifères. C'est ainsi que le principe d'uniformitarisme ou actualisme s'est généralisé en taphonomie. Ce principe postule que les processus qui se sont exercés dans le passé lointain s'exercent encore de nos jours [2]. Il permet de formuler des hypothèses relatives au mode de vie des organismes du passé. C'est sur ce principe que Shipman a étendu la notion de taphonomie à ses implications paléoécologiques [3], ce qui a ensuite été repris par d'autres auteurs [4]. Basée sur des méthodes hypothético-déductives la taphonomie est essentiellement basée sur l'observation. Cependant selon plusieurs auteurs, une approche expérimentale scientifique basée sur un nombre important de réplications permet également de tester des hypothèses et dans certains cas inférer des processus de fossilisation intervenus dans le passé [5-6].

L'idée (l'intuition) que les accumulations de rapaces nocturnes et diurnes constituent un bon modèle pour comprendre les accumulations de microvertébrés fossiles est ancienne [7-8]. Cependant ces observations n'étaient pas fondées sur une approche taphonomique rigoureuse ni sur la comparaison avec des référentiels actualistes. Ainsi, il était communément admis que certains sites riches en micromammifères, notamment en grottes, avaient été accumulés par des rapaces nocturnes, et le plus souvent c'est la chouette effraie, *Tyto alba*, qui était suggérée comme responsable principal sans aucune preuve à l'appui.

Plusieurs auteurs se sont ensuite intéressés aux accumulations de pelotes de régurgitation actuelles. C'est Mayhew en 1977 qui a été le premier à montrer l'importance des

prédateurs aviens comme accumulateurs de restes osseux de micromammifères fossiles [9]. Il a montré les altérations de l'émail des molaires et des os provenant de pelotes de différents rapaces, et la plus forte attaque des sucs digestifs des rapaces diurnes par rapport aux nocturnes. Puis Korth en 1979 a montré par une approche expérimentale que les os des petits animaux sont facilement transportés par les courants fluviatiles, et que les accumulations qui en résultent sont très différentes de celles des accumulations *in situ* de pelotes de régurgitation de rapaces [10].

La première étude quantitative des restes osseux préservés et fragmentés a été réalisée avec trois rapaces différents nourris expérimentalement avec des souris. Il a ainsi été ont mis en évidence différents caractères liés au mode d'ingestion du prédateur et les implications pour les applications ultérieures à des sites fossiles [11]. Lors d'une étude d'un assemblage de pelotes de régurgitation d'effraie du Botswana, Denys en 1985 rappelle ces critères et y ajoute des photos prises au MEB (microscope électronique à balayage) des altérations des surfaces osseuses [12]. Une autre expérience de nourrissage contrôlé de rapaces, a montré que les patrons de fragmentation qui en résultent peuvent permettre d'identifier le prédateur qui est à l'origine d'un assemblage fossile [13].

C'est P. Andrews, en 1990, qui a finalisé cette approche en intégrant les effets de la digestion sur les dents et les os, ainsi que l'éco-éthologie des prédateurs, dans une approche très complète des différents types de prédateurs et de leur impact sur les restes osseux de leurs proies [14]. C'est également dans cet ouvrage qu'il a décrit la première étude taphonomique d'un site Pléistocène à micromammifères. Enfin, Fernandez-Jalvo et Andrews ont défini des catégories de digestion pour tous les prédateurs susceptibles d'accumuler des petits mammifères [15], et cette méthode a été appliquée à l' analyse taphonomique des sites de Dolina et Penal (Pléistocène, Espagne) [16,17]. Plus récemment une méthode simplifiée pour aider les taxonomistes à identifier la digestion sur les dents de petits mammifères a été publiée [18].

L'extension des référentiels définis pour les micromammifères terrestres (rongeurs, musaraignes) s'accompagne du développement de travaux sur les lagomorphes, les oiseaux et les amphibiens consommés par les rapaces nocturnes et diurnes ([19-27]. Nous recensons la liste actualisée depuis 2011 des principales études néo-taphonomiques [28].

Ainsi plusieurs études néotaphonomiques sur des pelotes provenant de la chouette effraie (*Tyto alba*) sont disponibles dans la littérature [10, 12, 13, 14, 29-34]. D'autres sur des accumulations de différentes espèces de grands-ducs africains, européens et sud-américains (*Bubo* spp.) peuvent être consultées [10, 11, 13, 14, 35-40]. Pour le hibou moyen-duc (*Asio otus*) deux travaux ont été publiés [14, 33] contre cinq pour la chouette hulotte (*Strix aluco*) [13-14, 20, 29], deux pour la chouette harfang (*Nyctea scandiaca*) [14, 19], un pour le hibou strié (*Pseudoscops clamator*) [41]. Pour les rapaces diurnes, la majorité des travaux concernent les faucons (*Falco* spp.) [13, 14, 22, 24, 42] et les aigles [21, 23, 26, 43]. D'autres rapaces diurnes sont moins bien connus comme les élanions [44, 45], les buses et buzzards [13, 14, 46], le caraca [47].

Certaines de ces études ont pu être appliquées à des sites quaternaires pour distinguer l'origine des restes fossilisés. Notamment pour les plus grandes espèces de proies et de prédateurs, distinguer l'action de l'homme de celle des prédateurs [14-17, 25, 30, 34, 48-61].

2 Approche méthodologique et instrumentale

Nous détaillons dans cette partie les méthodes de collecte et d'étude des restes osseux provenant d'un lot de rapace nocturne (*Bubo bubo*) et d'un rapace diurne (*Falco tinnunculus*) de France.

2.1 Collecte et dépiautage

Lors de la collecte, les pelotes de régurgitation de rapaces sont ramassées dans un sac portant la date et le lieu de collecte. Les coordonnées géographiques, des photos de l'habitat, du rapace et son identification si celui est visible ou son nid sont recommandées. Les pelotes entières constituant une source d'ADN et pouvant être exploitées par la suite [62] doivent être ramassées avec des gants et si possibles être conservées au froid ensuite. Bien que ce soit parfois difficile à mettre en œuvre, l'idéal est de collecter au moins trente pelotes par site, de faire des collectes à différentes saisons, plusieurs années de suite et à différents endroits pour avoir une meilleure idée du régime alimentaire et de la taphonomie du rapace ainsi que de la variabilité intra-spécifique.

Chaque pelote est mesurée (longueur et largeur maximale), et un numéro spécifique lui est attribué. Le dépiautage des pelotes se fait au laboratoire à l'aide de pinces fines et si possible le minimum d'eau. En effet, cette dernière peut diminuer les quantités d'ADN présent dans les pelotes et les ossements. Il faut également éviter les ultrasons qui peuvent provoquer une érosion de la surface des os (Fernandez-Jalvo, comm. pers.).

Il faut faire attention à ouvrir délicatement la pelote en respectant les éléments osseux en connexion (mandibules et crânes associés, fragments de colonne vertébrale...) et sortir les os et les pièces chitineuses d'insectes un par un sans oublier les plus petits éléments (phalanges, petites vertèbres, petites molaires isolées...) souvent dissimulés dans les poils. Lorsque tous les éléments identifiables sont séparés des poils ou des plumes, il est possible d'identifier les éléments osseux et de les comptabiliser. Les clefs d'identification en vigueur peuvent s'avérer très utiles pour l'identification des espèces sur la base des restes osseux, mais la comparaison directe avec des squelettes de collections peut s'avérer nécessaire. Enfin, l'idéal est de faire une fiche par pelote en répertoriant son contenu, procéder de même pour l'ensemble du lot, et étudier et dresser la liste faunique globale.

2.2 Représentation anatomique

Le calcul du pourcentage de représentation des différents éléments osseux suit les formules données par Dodson et Wexlar [11] et Denys [19] pour les micromammifères, Bochenski *et al.* [19] pour les oiseaux, et Lloveras *et al.* [26] pour les lagomorphes. Pour évaluer la proportion des ossements dissous lors de la digestion, et pour per-

mettre une comparaison entre des espèces-proies possédant des squelettes différents (par exemple : poissons – amphibiens – oiseaux – mammifères), plusieurs auteurs ont mis au point une méthode de comptage des éléments osseux provenant de pelotes et/ou de fèces [29, 11, 24-25]. Ces méthodes de comptage basées sur le nombre minimum d'individus (NMI) ou le nombre d'os (NSI) par pelote ou pour un lot à partir du nombre d'éléments droits et gauches de l'os le plus abondant. Sur cette base, les fréquences de représentation de tous les os retrouvés dans le site fossilifère ou l'assemblage actuel peuvent être quantifiées. Le degré de complétude des squelettes des proies est ainsi estimé en calculant le pourcentage de représentation (ou abondance relative) en suivant la méthode exposée dans la littérature [11, 14, 62].

Les valeurs du pourcentage de représentation moyen pour les différents rapaces sont variables (de 17 à 77 % pour les chouettes, et de 40 à 54 % pour les rapaces diurnes [14, 63], cependant on ne connaît pas encore l'étendue de cette variabilité, faute de référentiels suffisants pour certains prédateurs. Un autre moyen de distinguer entre les rapaces nocturnes et diurnes a été proposé [14]. Il s'agit de quantifier les proportions relatives entre différents types d'éléments squelettiques (Tableau 1). Le premier indice calcule les proportions d'éléments postcrâniens par rapport aux éléments crâniens [(fémur + humérus) / (mandibule + maxillaire) x 100] et le second indice calcule le rapport entre les os distaux des membres antérieurs et postérieurs [(tibia + radius) / (fémur + humérus) x 100]. La plupart des rapaces nocturnes présente des proportions équilibrées de ces rapports (Tableau 1), mais les rapaces diurnes présentent une déficience d'os postcrâniens probablement liée à la destruction plus importante des os postcrâniens plutôt que crâniens. De même, les rapaces diurnes montrent la plus forte perte d'éléments distaux (tibia + radius). La quantification des proportions d'éléments postcrâniens sur les éléments crâniens corrigée par le nombre d'éléments de chaque type (Pc/C x 10/16) constitue une autre méthode qui montre que les rapaces diurnes présentent un déficit en éléments crâniens par rapport aux rapaces nocturnes. Il faut cependant nuancer ces interprétations car certaines petites chouettes ou le grand-duc semblent avoir des comportements un peu différents.

2.3 Fragmentation

Le passage par le tube digestif d'un prédateur avien est responsable d'un certain degré de fragmentation des éléments osseux régurgités. De plus, les rapaces diurnes déchiquètent leurs proies avant de les avaler, accentuant d'avantage de degré de fragmentation des ossements de leurs proies. C'est la chouette effraie (*T. alba*) et les grands-ducs (*Bubo* spp.) qui ont la plus grande proportion de crânes et de mandibules peu cassés par rapport aux petites chouettes ou aux rapaces diurnes. On peut calculer le pourcentage de fragmentation des os qui est le rapport du nombre d'os intacts sur le nombre total d'os. Ce dernier est compris entre 19,7 et 72 % pour les rapaces nocturnes et entre 0 et 42 % pour les rapaces diurnes [14] Comme pour la représentation osseuse, on peut présenter des graphiques permettant de comparer les assemblages entre eux visuellement. Dans la plupart des travaux, les auteurs ne prennent en compte que la fragmentation du crâne, des mandibules et des principaux os longs (humérus, fémur, tibia). L'aspect des cassures peut être observé à la loupe

Tableau 1 – Proportions des os post crâniens et crâniens et proportions des os distaux des membres (d'après la litérature [14, 44-46]).
Npc = nombre d'éléments post-crâniens ; Ncr = nombre d'éléments crâniens ; F+H/MD+MX = (fémur + humérus) / (mandibule + maxillaire) x100 ; T+R/F+H = (tibia + radius) / (fémur + humérus)

Prédateur	Npc	Ncr	F+H/MD+MX	Membres distaux % T+R/F+H
Tyto alba	2116	1351	93	105
Nyctea scandiaca	113	54	133	98
Asio otus	991	536	102	92
Asio flammeus	281	188	111	82
Bubo lacteus	558	517	80	100
Bubo africanus	204	190	74	52
Bubo bubo	348	238	111	75
Strix nebulosa	252	196	92	89
Strix aluco	423	267	82	92
Athene noctua	46	39	164	70
Falco tinnunculus	512	809	74	72
Circus cyaneus	61	175	33	58
Circus aeruginosus	279	114	69	89
Elanus caerulus	581	304	50	76
Elanus leucurus	-	-	41	44

binoculaire ou au microscope électronique à balayage, afin d'observer si les arrêtes ont été émoussées par les effets de la digestion.

Cependant comme les processus de fossilisation post-prédation sont nombreux, il est fréquent de trouver dans les accumulations fossiles de petits vertébrés des pourcentages extrêmes de fragmentation qui ne reflètent pas le type de prédateur incriminé, mais les étapes suivantes de leur préservation (piétinement, intempérisation, compaction des sédiments, chute de blocs, etc.).

2.4 Digestion

L'étude des traces laissées par les sucs gastriques lors de la digestion se fait à l'aide d'observations de la surface des incisives, des molaires et des principaux os longs à l'aide d'une loupe binoculaire (grossissements entre 12 et 50) ou du microscope électronique à balayage (MEB.) Ceci permet de quantifier (à l'aide de la définition de grades donnant l'intensité croissante de la digestion) la digestion des restes osseux

et dentaires de rongeurs et musaraignes régurgités par différents types de prédateurs [14, 15, 18]. Les grades ont été définis en français dans Denys en 2014 et ils résument l'intensité des dommages sur les éléments squelettiques du plus léger au plus extrême [63]. Une méthode simplifiée destinée aux taxonomistes a été mise au point récemment afin d'aider à l'identification par des non-taphonomistes des grades de digestion sur différents taxons [18]. En quantifiant le nombre d'éléments digérés et les différents grades, il a été possible de distinguer des catégories de digestion dans lesquelles ont été regroupés différents types de prédateurs [15,63]. Ainsi, les rapaces nocturnes appartiennent à des catégories de digestion légère à modérée, et les rapaces diurnes à des catégories plus élevées. Il faut néanmoins considérer que souvent tous les grades de digestion sont représentés chez chaque prédateur, et que la catégorie de digestion s'évalue sur la base de la fréquence du ou des grades les plus abondants, ainsi que sur la proportion globale d'éléments présentant des traces de digestion.

Au cas où les pelotes auraient séjourné longtemps à la surface du sol et auraient été exposées aux intempéries du climat, on peut observer des stigmates révélateurs à la surface des os provenant de pelotes. Ainsi des craquelures liées au *weathering*, ou intempérisation, ainsi que des stries de piétinement peuvent parfois apparaître et se superposer aux traces de digestion.

3 Exemples d'application néotaphonomiques

3.1 Étude des pelotes d'un grand-duc européen

Les pelotes ont été récoltées sur une aire de grand-duc (*Bubo bubo*) dans la commune d'Alzon (Lot, 46). Trente-trois pelotes à peu près intactes provenant de l'aire de repos et collectées sous les perchoirs ont fait l'objet d'une analyse de la représentation faunique, osseuse, de la fragmentation et de la digestion. Les pelotes ont été dépiautées à la main, les éléments squelettiques étant faciles à séparer des poils. Les ossements n'ont pas été nettoyés pour éviter d'en altérer la surface. Les résidus non agrégés dans les pelotes issus de l'aire ont été triés à sec puis le reliquat tamisé à l'eau avec une maille de 0,5mm. Les éléments squelettiques ont été identifiés à l'aide des clefs en vigueur [8, 64].

3.1.1 Représentation faunique

La liste faunique est dressée en cumulant le contenu de toutes les pelotes et non pas en dressant le NMI par pelote. Étant donné la grande taille des proies, ces dernières pouvaient avoir été ingérées en plusieurs repas et le NMI être gonflé artificiellement. Ici les NMI sont faibles. Le grand-duc d'Alzon a un spectre faunique varié incluant des rongeurs (44 %), des lagomorphes (23,5 %), des érinaceomorphes (5,9 %), des soricomorphes (5,9 %) et des oiseaux (20,6 %). Quelques restes d'insectes appartenant à la famille des Coprinae ainsi qu'un Carabe (*cf. Megodontus*, dét. J.F.Voisin) ont été retrouvés également (Tableau 2).

Tableau 2 – Composition taxonomique des pelotes du grand-duc d'Alzon.
NR = nombre de restes ; NMI = nombre minimum d'individus.

Rongeurs	NR	NMI
Rattus rattus	21	3
Apodemus sylvaticus	14	11
Microtus arvalis	2	1
Lagomorphes		
Oryctolagus cuniculus	75	8
Erinaceomorpha		
Erinaceus europeus	17	2
Soricomorpha		
Crocidura russula	7	2
Oiseaux	81	7
Insectes	x	NA

Les micromammifères sont plus abondants en nombre de restes (NR=136) et nombre d'individus (NMI=27) que les oiseaux (NR=81, NMI=7) dans les pelotes.

3.1.2 Représentation squelettique

L'étude des pourcentages de représentation s'est effectuée sur les micromammifères et les lagomorphes par comparaison avec un référentiel souris et lapin. Ils sont donnés dans le Tableau 3. Le pourcentage de représentation s'élève à 49 % pour les rongeurs et soricomorphes + érinaceomorphes et 33 % pour les lagomorphes. La combinaison de l'ensemble micromammifères donne un pourcentage de représentation moyen de 40.8 %. Le fémur est l'os le mieux représenté chez les micromammifères, contre le pelvis chez les lagomorphes. Les mandibules sont peu représentées chez les lagomorphes, de même que les dents isolées.

Le rapport des éléments postcrâniens sur crâniens est de 137 %, celui des éléments distaux / proximaux de 90 %, le postcrânien / crânien corrigé de 148 %.

Tableau 3 – Représentation des principaux éléments squelettiques par taxons dans les pelotes du grand-duc d'Alzon. FO = fréquence observée ; FT = fréquence théorique ; Pros = pourcentage de représentation par type d'os ; PR moyen = pourcentage de représentation total moyen.

Élément osseux	**Micromammifères**			**Lagomorphe**			**Total**		
	FO	FT	Pros	FO	FT	Pros	FO	FT	Pros
Crâne	2	8	25,0	2	8	25,0	4	16	25,0
Maxillaire	12	16	75,0	1	16	6,3	13	32	40,6
Mandibule	13	16	81,3	0	16	0,0	13	32	40,6
Tibia	12	16	75,0	11	16	68,8	23	32	71,9
humérus	8	16	50,0	5	16	31,3	13	32	40,6
Fémur	15	16	93,8	13	16	81,3	28	32	87,5
Ulna	12	16	75,0	5	16	31,3	17	32	53,1
Radius	11	16	68,8	3	16	18,8	14	32	43,8
Pelvis	11	16	68,8	14	16	87,5	25	32	78,1
Calcanéum	10	16	62,5	6	16	37,5	16	32	50,0
Astragale	3	16	18,8	9	16	56,3	12	32	37,5
Phalanges	19	432	11,3	144	432	33,3	163	864	18,9
Métapodes	28	160	17,5	51	144	35,4	79	304	26,0
Vertèbres	104	432	24,1	86	368	23,4	190	800	23,8
Scapula	10	16	62,5	4	16	25,0	14	32	43,8
Molaires isolées	8	96	8,3	2	192	0,01	10	163	6,1
Incisives	5	32	15,6	0	48	0,0	5	80	6,3
PR moyen			**49,0**			**33,0**			**40,8**

En ce qui concerne les oiseaux, le pourcentage de représentation moyen calculé d'après le squelette d'un canard colvert [20], s'élève à 53,9 %. Les éléments squelettiques dominants sont le bassin et le sternum, suivis du fémur, du tibiotarse et du tarsométatarse correspondant au membre postérieur, puis les os du membre antérieur.

3.1.3 Fragmentation

La fragmentation n'a ici été étudiée que pour les os longs des membres, ceux de la ceinture scapulaire et pelvienne, les mandibules et les crânes (Tableau 4). Dans l'ensemble, le tibia et la scapula sont très fragmentés. Le pelvis des lagomorphes est deux fois plus fragmenté que celui des rongeurs et soricomorphes. Les valeurs moyennes tournent autour de 40,7 % pour les micromammifères et 56,2 % pour les lagomorphes.

Tableau 4 – Pourcentage de fragmentation (PF) des éléments squelettiques principaux de restes provenant de pelotes de régurgitation du grand-duc d'Alzon. NR = nombre de restes.

	Micromammifères		**Lapin**		**Total**		
	fracturation	PF	fracturation	PF	fracturation	total NR	PF
Mandibule	5	38,5	0	0	5	13	38,5
Tibia	9	75	7	63,6	16	23	69,6
Humérus	0	0	4	80	4	13	30,8
Fémur	5	33,3	7	53,8	12	28	42,8
Ulna	3	25	3	60	6	17	35,3
Radius	2	18,2	0	0	2	14	14,13
Pelvis	5	45,4	13	92,85	18	25	72
Scapula	9	90	4	100	13	14	92,8
PF moyen		**40,7**		**56,2**			**49,5**

Pour les oiseaux, le taux de fragmentation atteint ici 61 %. Ce sont les os les plus longs et les plus fins qui subissent le plus de dommages, tandis que les os plus compacts (tarsométatarse et fémur) sont les mieux préservés.

La localisation des cassures de chaque os long semble différente d'un taxon à l'autre (Tableau 5).

Tableau 5 – Localisation des pourcentages de fragmentation sur les os longs provenant de pelotes de régurgitation du grand-duc d'Alzon.

	Micromammifères			**Lapin**		
	Proximal	**mésial**	**distal**	**Proximal**	**mésial**	**distal**
Fémur	37,5	62,5	0	57,1	14,3	28,6
Humérus	50	0	50			
Tibia	57,1	0	42,9	33,3	33,3	33,3
Radius	0	0	0	0	25	75
Ulna	66,6	0	33,3	0	0	100

3.1.4 Digestion

Les traces de digestion affectent les épiphyses des fémurs et des humérus en grande proportion (de 55,6 % à 100 %). Ce sont les rongeurs qui montrent le moins de traces de digestion sur les os longs dans les pelotes. Concernant les incisives, 66 à 100 % sont digérées pour les micromammifères. Sur les incisives isolées la digestion atteint 100 % des éléments, tandis que pour les incisives *in situ* il n'est que de 66 % (Tableau 6). Les molaires isolées des rongeurs et des lagomorphes sont fortement digérées (71 à 80 %). Ceci montre que les dents se sont déchaussées au cours de la digestion. Cependant on observe un taux non négligeable de molaires *in situ* digérées. Lloveras et collaborateurs [27] ont trouvé 53 à 59 % des molaires et 62 % des incisives de lagomorphes digérées

pour des nids de ce prédateur en Espagne. Les molaires des érinaceomorphes semblent mieux résister à la digestion que celles des soricomorphes, sans doute en raison de leur plus grande taille et robustesse.

Sur les os d'oiseaux certains os sont parfois restés en connexion, et les tendons n'étaient pas toujours digérés.

Tableau 6 – Digestion des éléments dentaires et osseux dans les pelotes de grand-duc d'Alzon. D = digéré ; ND = non digéré.

Élément osseux	Incisives *in situ* D/ND	Incisives isolées D/ND	Molaires *in situ* D/ND	Molaires isolées D/ND	Humérus D/ND	Fémur D/ND
Rongeurs	6/3 66 %	10/0 100 %	7/5 58.3 %	5/2 71.5 %	5/4 55.6 %	8/1 88.9 %
Soricomorphes	NA	NA	5/0 100 %	NA		2/0 100 %
Lagomorphes	NA	2/0 100 %		4/1 80 %		12/0 100 %
Erinaceomorphes	NA	NA	0/1 0 %	0/3 0 %	1/0 100 %	1/0 100 %
Oiseaux						7/7 100 %

Tableau 7 – Digestion des éléments dentaires dans les pelotes du grand-duc d'Alzon. D = digéré ; ND = non digéré.

Élément osseux	Incisives *in situ* D/ND	Incisives isolées D/ND	Molaires *in situ* D/ND	Molaires isolées D/ND
Rongeurs	31/5 86,1 %	8/0 100 %	13/33 28,2 %	1/1 50 %
Soricomorphes			1/0 100 %	
Lagomorphes	5/1 83,3 %	4/1 80 %	5/4 55,6 %	5/4 55,6 %
Erinaceomorphes			2/0 100 %	

L'intensité de la digestion est très variable et tous les grades de digestion peuvent être observés, mais rarement au stade extrême. Les grades léger et modéré sont les plus importants, ce qui est identique à des travaux précédents sur deux nids de *B. bubo* en Espagne [27].

Nous avons illustré quelques une des figures typiques de digestions observées sur les os et dents des différents taxons retrouvés dans les pelotes du grand-duc d'Alzon (Figure 1).

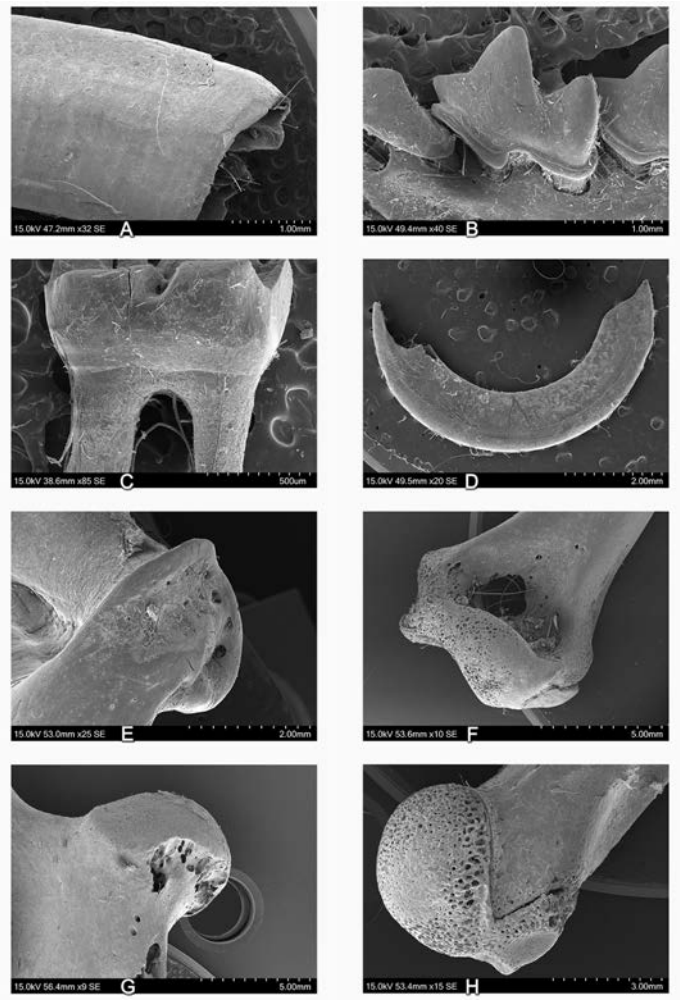


FIGURE 1 – Photos MEB d'éléments squelettiques et dentaires d'os des pelotes de régurgitation du grand-duc d'Alzon montrant différentes intensités de digestion. (a) détail de la base d'une dent de lagomorphe montrant l'email digéré ; (b) vue latérale de prémolaires de *Crocidura* montrant la digestion dans le collet de la dent ; (c) vue latérale d'une molaire de Muridae montrant une zone digérée à la base de la couronne (zone déprimée sous le collet) ; (d) incisive de rongeur présentant de la digestion légère ; (e) digestion légère sur l'extrémité distale d'un humérus ; (f) digestion légère sur une extrémité distale d'humérus de rat *(R. rattus)* ; (g) digestion modérée sur une extrémité proximale de fémur de lagomorphe ; (h) digestion légère à modérée sur une extrémité proximale d'humérus de rat.

Sur les os de lagomorphes, des enfoncements représentant des traces de bec ou de serres typiques du grand-duc sont visibles (Figure 2) sur les fémurs et tibias.

3.2 Pelotes d'un faucon des Yvelines

Un échantillon de 52 pelotes de faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) prises au hasard parmi un lot de plusieurs centaines provenant de la ville de Montchauvet, à proxi-



FIGURE 2 – Trace d'enfoncement sur un l'extrémité proximale tibia de lagomorphe causé par le grand-duc d'Alzon (x 2,5) et détail au MEB d'un autre enfoncement sur un fémur distal de gros rongeur.

mité de Septeuil, Yvelines, France ont été ramassées en 1993 par D. Robert (Corif). Les pelotes ont été trempées dans l'eau quelques minutes sans adjonction de produits chimiques afin de ne pas dégrader les ossements. Les éléments solides (os, cuticules d'insectes, dents, becs d'oiseaux, griffes, graines et cailloux exceptionnellement) ont été individualisés, et extraits de la bourre de poils et de plumes à l'aide de deux pinces fines. Les pièces squelettiques ont ensuite été déterminées et comptées, et l'identification des espèces de microvertébrés s'est effectuée d'après les fragments osseux en s'appuyant sur la clef de détermination d'Erome et Aulagnier [64].

3.2.1 Liste faunique

On remarque l'abondance des campagnols du genre *Microtus* (82 % des proies). Vu le faible nombre de pelotes, la diversité est forte dans cet assemblage (six espèces de micromammifères), ce qui témoigne de l'importance d'utiliser aussi les pelotes de ce rapace dans l'établissement des inventaires faunistiques (Tableau 8). On note aussi que 15 % des maxillaires n'ont pas pu être identifiés à cause de la dégradation importante des pièces osseuses lors de la digestion. Les espèces d'insectes n'ont pas été recherchées avec précision, mais une étude succincte montre que les pièces de chitine retrouvées appartiennent pour une majorité à des insectes vivants en lisière de forêt (J.-F. Voisin, comm. perso.). Nous n'avons pas trouvé de restes d'oiseaux dans ces pelotes mais il est bien connu que le régime alimentaire de ce rapace varie en fonction des saisons [14].

Tableau 8 – Liste des micromammifères recensés dans les pelotes de faucon crécerelle des Yvelines (1er échantillon). NR = nombre de restes ; NMI = nombre minimum d'individus.

	NR mandibules	**NR maxillaires**	**NMI**
Rongeurs			
Rongeurs indet.		12	
Microtus sp.	71	65	36
M. arvalis		27	14
M. agrestis		11	6
Clethrionomys glareolus	7	2	4
Apodemus sylvaticus	2	0	1
Soricomorpha			
Crocidura spp.	5	0	3
Sorex sp. indet.	1	0	1

3.2.2 Représentation

Dans le Tableau 9, on remarque que chez cet accipitriforme, qui digère fortement les os, les éléments identifiables les plus abondants sont les incisives (PR = 90 % pour les supérieures et 100 % pour les inférieures), dents particulièrement développées et robustes chez les rongeurs. Il en aurait certainement été autrement si la proportion d'insectivore ingérée avait été plus élevée (ici environ 15 %). Le pourcentage de représentation moyen est de 42 % dans ce cas contre 40 % pour des analyses précédentes [14]

Tableau 9 – Pelotes de *Falco tinnunculus* des Yvelines. FO = fréquence observée ; FT = fréquence théorique ; NMI = Nombre minimum d'individus ; PR = pourcentage de représentation.

	FO	**NMI**	**FT**	**PR** (%)
Incisives supérieures	87	44	2	90,6
Incisives inférieures	96	48	2	100,0
Mandibules	86	43	2	89,6
Maxillaires	79	40	2	82,3
Pelvis	24	12	2	25,0
Fémurs	60	30	2	62,5
Tibias	60	30	2	62,5
Scapulas	3	2	2	3,1
Humérus	47	24	2	49
Radius	23	12	2	24
Ulnae	31	16	2	32,3
Calcaneum	5	3	2	5,2
Vertèbres	28	1	54	1,1
Côtes	3	1	24	0,3
Métatarses / carpes	25	2	20	2,6

3.2.3 Fragmentation

Sur 21 pelotes nous avons trouvé 6 fémurs complets sur 23 ainsi que 6 humérus complets sur 14. Aucun crâne ou demi-crâne de rongeur n'était préservé. Quelques maxillaires portant des molaires ont été trouvés, et les mandibules sont toutes cassées avec la région des racines des molaires ouverte, et une cassure située juste derrière la M/3 qui était toujours absente.

3.2.4 Digestion

L'examen de 21 pelotes prises au hasard nous renseigne sur le degré de digestion des principaux éléments osseux régurgités par le faucon crécerelle des Yvelines. On constate une forte proportion d'os et de dents digérés : 93,4 % en moyenne (Tableau 10). Les éléments les moins digérés sont les molaires de campagnols *in situ* tandis les incisives *in situ*, tous les fémurs et les parties distales des humérus sont systématiquement digérés. Néanmoins le grade de digestion dominant reste le stade léger pour seulement 34,7 % des restes squelettiques. La proportion d'éléments montrant une digestion extrême atteint 14 % et dans l'ensemble les valeurs sont supérieures à celles observées pour le hibou grand-duc et la chouette effraie. Le fort pourcentage d'incisives digérées par le faucon des Yvelines correspond à ceux trouvés par Andrews [14], par contre ceux des molaires et fémurs digérées sont supérieurs dans notre étude. Le nombre de dents isolées est également important ce qui témoigne de l'intensité de la digestion de ce rapace.

Tableau 10 – Intensité de la digestion des principaux éléments squelettiques et dentaires retrouvés dans les pelotes de *F. tinnunculus* des Yvelines (les grades ont été définis d'après la littérature [14, 15, 18, 64]). ND = non digéré ; D = digestion.

Falco	ND	D Légère	D modérée	D. forte	D.extrême	TOTAL	%Digéré
Incisives isolées	1	15	9	14	11	50	98
Incisives in situ	0	6	2	6	2	16	100
Molaires isolées	2	13	12	10	4	41	95
Molaires in situ	9	12	9	3	1	34	73,5
Fémur proximal	0	10	4	4	4	22	100
Fémur distal	0	4	2	1	1	8	100
Humérus proximal	1	4	1	2	1	9	89
Humérus distal	0	2	4	1	3	10	100
TOTAL	13	66	43	41	27	190	93,2
N=21 pelotes							

Nous présentons ici quelque unes des figures de digestion les plus courantes provenant de cet assemblage (Figure 3).

3.3 Synthèse des caractéristiques des accumulations actuelles de rapaces nocturnes et diurnes

Les deux exemples qui viennent d'être présentés montrent bien l'existence de différences importantes entre les pelotes du grand-duc (rapace nocturne) et du faucon crécerelle (rapace diurne). Ces différences sont visibles dans le choix des proies tant en termes de taille que de milieu de chasse, ce qui peut sans doute ici s'expliquer par leur provenance. La diversité des proies mammaliennes est également différente :

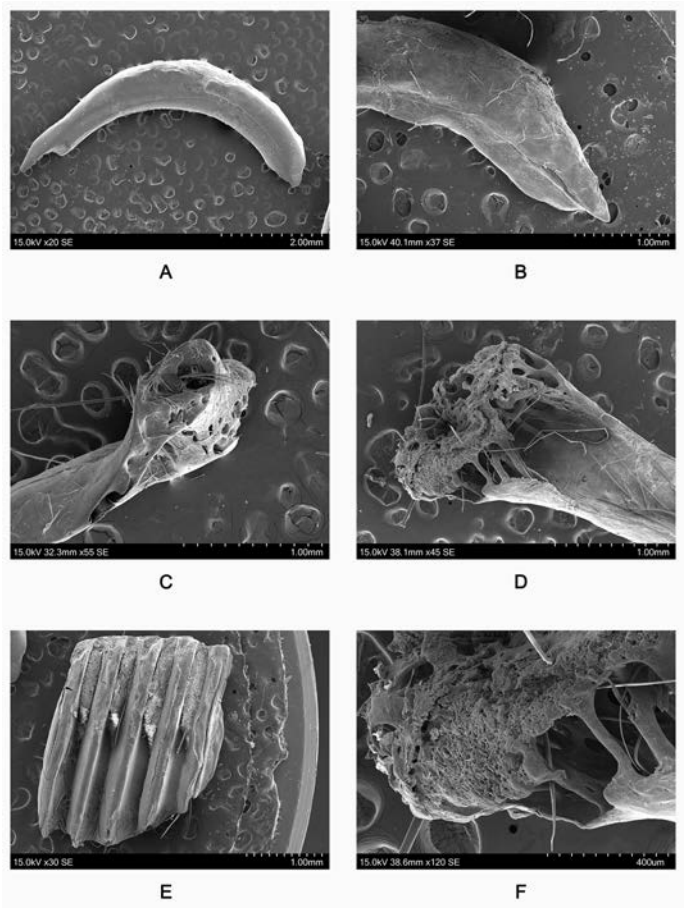


Figure 3 – Photos MEB d'éléments squelettiques et dentaires d'os des pelotes de régurgitation du faucon crécerelle des Yvelines montrant différentes intensités de digestion. (a) incisives montrant un degré de digestion fort ; (b) détail de la partie apicale d'une incisive montrant l'altération de l'émail et de la dentine, grade fort ; (c) digestion forte sur l'épiphyse distale d'un humérus d'os long indéterminé ; (d) digestion extrême sur une épiphyse d'os long indéterminé ; (e) digestion modérée sur une molaire d'Arvicolidae (vue latérale) ; (f) détail de la photo d.

six espèces pour le grand-duc contre cinq pour le faucon crécerelle, néanmoins ces échantillons faibles ne sont pas représentatifs du régime alimentaire de ces rapaces. Les pourcentages de représentation sont peu élevés dans les deux cas (40 et 42 %), le pourcentage de fragmentation est de 49,5 % chez *B. bubo* contre 17,2 % chez *F. tinnunculus*. Le pourcentage d'éléments digérés est assez élevé dans les deux cas mais cependant les grades de digestion fort et extrême sont plus abondants chez le faucon.

Lorsque l'on replace ces résultats avec ceux de la littérature, on peut confirmer que pour les deux catégories de prédateurs les os les plus résistants à la digestion sont les mandibules, les tibia-fibula, fémurs et humérus ainsi que les molaires [14] (Figure 4).

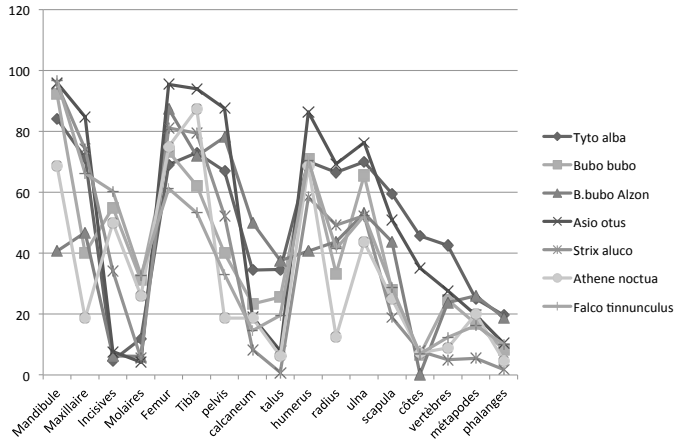


FIGURE 4 – Pourcentages de représentation des éléments squelettiques retrouvés dans différentes pelotes de rapaces nocturnes et diurnes (d'après Andrews [14], ce travail).

De même en ce qui concerne la fragmentation des principaux os longs induite par la digestion, on observe que *Tyto alba* et *Asio otus* sont les rapaces les moins destructeurs tandis que *Falco tinnunculus*, *Athene noctua* et *Strix aluco* montrent des fortes proportions d'os cassés. *Bubo bubo* est intermédiaire, et l'exemple précis du *B. bubo* d'Alzon présente un patron de fragmentation plus important que les moyennes d'Andrews [14] pour ce rapace. Ce sont surtout les mandibules qui sont plus fragmentées chez *Bubo bubo* (Figure 5).

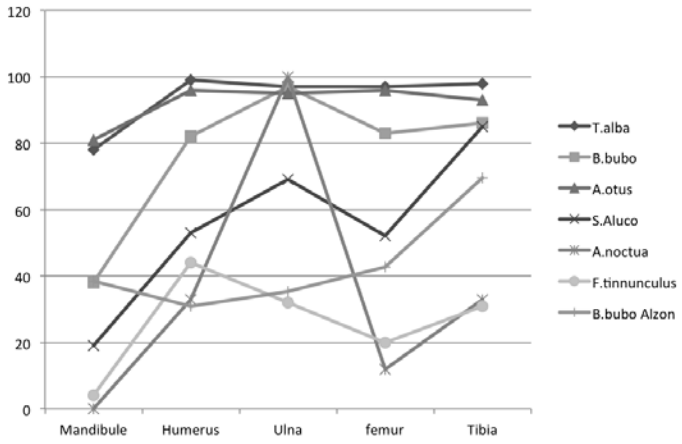


FIGURE 5 – Pourcentage de fragmentation des principaux os longs provenant de différentes pelotes de rapaces nocturnes et diurnes (d'après Andrews [14], ce travail).

4 Les catégories de prédation

Elles sont basées sur quatorze critères énumérés en 1990 par Andrews et récapitulés en 2014 [14, 63]. Nous donnons un résumé succinct ci-dessous de leurs principales caractéristiques. Comme on peut le voir, le pourcentage de représentation moyen n'est pas très discriminant, contrairement aux proportions de dents digérées (Tableau 11).

Tableau 11 : Répartition des rapaces nocturnes et diurnes en fonction des catégories de digestion d'Andrews (d'après différents travaux [14, 41, 44-46]). PR = pourcentage de représentation.

Catégorie	Prédateur	Altérations
1	*Tyto alba*	Peu de modifications (PR=27-64 %)
	Nyctea scandiaca	Digestion absente à faible (0-10 %)
	Strix nebulosa	
2	*Asio otus*	Modifications faibles (PR = 26-60)
	Bubo lacteus	Digestion faible (4-30 %)
	Bubo africanus	
3	*Strix aluco*	Modifications plus importantes (PR = 27-68 %)
	Bubo bubo	Digestion moyenne (18-70 %)
	Pseudoscops clamator	
4	*Athene noctua*	Modifications fortes (PR = 21-42 %)
	Falco tinnunculus	Digestion forte (50-80 %)
	Falco peregrinus	Inc. digérées : 60 % ; mol. digérées : 53 %
4/5	*Elanus caerulus*	Forte destruction des os (PR = 28-29 %)
	Elanus leucurus	Digestion forte (incisives : 66-100 % ; molaires : 83-100 %)
5	*Buteo buteo*	Catégorie très destructrice (PR = 20-42 %)
	Milvus milvus	Digestion très importante
	Circus aeruginosus	Incisives : 100 % : molaires : 46-70 %
	Circus cyaneus	

Comme les chouettes avalent généralement leurs proies entières et ne digèrent pas les os ni les poils, peu souvent les plumes, ces derniers sont bien préservés dans les pelotes. Les rapaces diurnes, eux, ont tendance à déchiqueter leurs proies avec leur bec avant de les avaler et peuvent même jeter la tête. Les os retrouvés dans leurs pelotes sont érodés et dissous, les fractures plus nombreuses et aigues.

5 Conclusion

Depuis les importantes avancées d'Andrews, Denys et Fernandez-Jalvo sur les méthodes et référentiels appliqués aux micromammifères, plusieurs travaux effectués sur des assemblages fossiles de microvertébrés ont montré que différents prédateurs nocturnes autres que *Tyto alba*, ainsi que des rapaces diurnes, peuvent être responsables d'accumulations fossiles Plio-Pléistocènes. Ces approches permettent également

d'écarter ou de confirmer les actions humaines sur l'origine des accumulations de petits vertébrés en contexte archéologique. Enfin, la détection des traces de digestion et l'identification du prédateur permettent d'obtenir une image plus précise des paléoenvironnements locaux et d'identifier les biais de composition faunique liés à la prédation [18, 65, 66]. Il reste encore beaucoup de prédateurs et de zones n'ayant pas fait l'objet d'analyses approfondies de ce type et cette partie de la néotaphonomie doit encore se développer.

Remerciements

Nous tenons à remercier plus particulièrement le Dr Emmanuelle Stoetzel pour sa relecture attentive et critique de ce manuscrit, Nous remercions également Yves – Marie Maltier et Laurent Lasne qui ont effectué le travail de dépiautage et un début d'analyse des pelotes traitées dans ce chapitre. Les prises de vue au MEB ont été effectuées sur un HITACHI-SU3500 au Plateau Technique de Microscopie Électronique et de Microanalyses du MNHN (C. Rausch responsable)

Références

[1] I.A. Efremov, Taphonomy : new branch of paleontology. Pan-American Geologist. 74, 81-93, 1940.

[2] C. Lyell, Principles of Geology, being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by reference to causes now in operation, vol.1 (1830) :1-511, vol.2(1832) :1-330, vol.3 (1833) :1-109, Murray, London.

[3] P. Shipman, Life history of a fossil. An introduction to taphonomy and palaeoecology, Harvard University Press, Cambridge Massachussets, 222 pages, 1981.

[4] P. Andrews, The basis for taphonomic research on vertebrate fossils dans Conferencias de la reunion de tafonomia y fosilizacion, ed. S. Fernandez Lopez) Editorial Complutense , Madrid, p. 33-43. , 1992.

[5] P. Andrews, Experiments in taphonomy. Journal of Archaeological. Science. 22, 147-153, 1995.

[6] C. Denys, Taphonomy and experimentation. Archaeometry. 44, 469-484, 2002.

[7] J. Chaline, P. Mein, Les rongeurs et l'évolution. Doin, Paris, 235 pages, 1979.

[8] J. Chaline, H. Baudvin, D. Jammot, M.C. Saint-Girons, Les proies des rapaces (petits mammifères et leur environnement), Doin, Paris, 141 pages, 1974.

[9] D.F. Mayhew, Avian predators as accumulators of fossil mammals material. Boreas. 6, p. 25-31, 1977.

[10] W.W. Korth, Taphonomy and microvertebrate fossil assemblages. Annals of Carnegie Museum. 48, 235-285, 1979.

[11] P. Dodson, D. Wexlar, Taphonomic investigation of owl pellets. Palaeobiology. 5, 275-284, 1979.

[12] C. Denys, Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouettes du Botswana (Afrique australe). Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris. 7, 879-933, 1985.

[13] R. Hoffman, The contribution of raptorial birds to patterning in small mammal assemblages. Paleobiology. 14, 1, 81-90, 1988.

[14] P. Andrews, Owls, Caves and Fossils. Natural History Museum Publications, London, 231 pages, 1990.

[15] Y. Fernandez-Jalvo, P. Andrews, Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. Journal of Archaeological Science. 19, 407-428, 1992.

[16] Y. Fernandez-Jalvo, Small mammal taphonomy at La Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 114, 167-195, 1995.

[17] Y. Fernandez-Jalvo, Small mammal taphonomy and the middle Pleistocene environments of Dolina, northern Spain. Quaternary International 33, 21-34, 1996.

[18] Y. Fernandez-Jalvo, P. Andrews, C. Denys, C. Sese, E. Stoetzel, D. Marin Monfort, D. Pequero, Taphonomy for taxonomists, implications in small mammal studies. Quaternary Science Reviews. 139, 138-157, 2016.

[19] Z.M. Bochenski, Preliminary taphonomic studies on damage to bird bones by Snowy owls *Nyctea scandiaca*, with comments on the survival of bones in palaeontological sites. Acta Zoologica Cracoviensia. 40, 279-292, 1997.

[20] Z.M. Bochenski, T. Tomek, Z. Boev, I. Mitev, Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the tawny owl (*Strix aluco*) and the eagle owl (*Bubo bubo*) and their taphonomic implications. Acta Zoologica Cracoviensia. 36, 313-328, 1993.

[21] Z.M. Bochenski, V.A. Korovin, A.E. Nekraskov, T. Tomek, Fragmentation of bird bones in food remains of imperial eagles (*Aquila heliaca*). International Journal of Osteoarcheology, 7, 165-171, 1997.

[22] Z.M. Bochenski , K. Huhtala, P. Jussila, E. Pulliainen, R. Tornberg, P.S. Tunkkari, Damage to bird bones in pellets of gyrfalcon *Falco rusticolus*. Journal of Archaeological Science, 25, 425-433, 1998.

[23] Z.M. Bochenski, T. Tomek, R. Tornberg, K. Wertz, Distinguishing nonhuman predation on birds : pattern of damage done by the white-tailed eagle *Haliaetus albicilla*, with comments on the punctures made by the golden eagle *Aquila chrysaetos*. Journal of Archaeological Science. 36, 122–129, 2009.

[24] V. Laroulandie, Damage to pigeon long bones in pellets of the Eagle owl *Bubo bubo* and food remains of Peregrine Falcon *Falco peregrinus* :zooarcheological implications. Acta zoologica cracoviensia. 45, 331-339, 2002.

[25] A.C. Pinto Llona, P. Andrews, Amphibian taphonomy and its application to the fossil record of Dolina (middle Pleistocene, Atapuerca, Spain). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 149, 411–429, 1999.

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

[27] L. Lloveras, M. Moreno-García, J. Nadal, The Eagle Owl (*Bubo bubo*) as a leporid remains accumulator. Taphonomic analysis of modern rabbit remains recovered from nests of this predator. International Journal of Osteoarchaeology. 19,5, 573-592, 2009.

[28] C. Denys, Des référentiels en taphonomie des petits vertébrés : bilan et perspectives dans Taphonomie des Petits vertébrés : référentiels et transferts aux fossils, eds. V. Laroulandie, J.B. Mallye, C. Denys, Actes de la table ronde du RTP taphonomie, Talence 20-21 octobre 2009. BAR International series, 2269, p. 7-22, 2011.

[29] J. Raczynski, A.L., Ruprecht, The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets. Acta Ornithologica. XIV, 2, 25-38, 1974.

[30] J.M. Broughton, V.I. Cannon, S. Arnold, R.J. Bogiatto, K. Dalton, The taphonomy of owl-deposited fish remains and the origin of the homestead cave ichtyofauna. Journal of Taphonomy. 4, 69-95, 2006.

[31] C. Bruderer, C. Denys, Inventaire taxonomique et taphonomique d'un assemblage de pelotes d'un site de nidification de *T. alba* de Mauritanie. Bonner Zoologische Beiträge. 48, 3-4, 245-257, 1999.

[32] B.Saavedra, J.A. Simonetti, Small Mammal Taphonomy : Intraspecific Bone Assemblage Comparison between South and North American Barn Owl, *Tyto alba*, Populations. Journal of Archaeological Science. 25, 165–170, 1998

[33] K.D. Kusmer, Taphonomy of owl pellet deposition. Journal of Paleontology. 64, 629-637, 1990.

[34] L. Weissbrod, T. Dayan, D. Kaufman, M. Weinstein-Evron, Micromammal taphonomy of el-Wad Terrace, Mount Carmel, Israel : distinguishing cultural and from natural depositional agents in the Late Natufian. Journal of Archaeological Science. 32, 1-17, 2005.

[35] G. Gómez, Analysis of bone modifications of *Bubo virginianus*' pellets from Argentina. Journal of Taphonomy. 3 (1), 1-16, 2005.

[36] F. Laudet, W. Hamdine, Differential representation of gerbilids in European eagle owl (*Bubo bubo ascalaphus*) pellets from Southwestern Algeria dans African small Mammals, eds. C. Denys, L. Granjon, A.Poulet, , Proceedings of the 8th International Symposium on African Small Mammals Paris, July 1999, IRD éditions, Colloqes et séminaires, Paris, p. 469-480, 1999.

[37] C. Denys, Y. Dauphin, B. Rzebik-Kowalska, K. Kowalski, Taphonomical study of Algerian owl pellets assemblages and differential preservation of some rodents. Paleoecological implications. Acta Zoologica Cracoviensia. 39(1), 103-116, 1996.

[38] C.I. Montalvo, F.J. Fernández, P.O.Tallade,The Role of *Bubo virginianus magellanicus* as Rodent Bone Accumulator in Archaeological Sites : A Case Study for the Atuel River (Mendoza, Argentina), International Journal of Osteoarchaeology. On line only, DOI : 10.1002/oa.2509, 2015.

[39] A. Sanchiz Serra, Los restos de *Oryctolagus cuniculus* en las tafocenosis de Bubo bubo y Vulpes vulpes y su aplicación a la caracterización del registro faunístico arqueológico. Saguntum, Papeles del Laboratorio de Arqueología de Valencia 32, p. 31–50, 2000.

[40] R.C. Terry, Owl pellet taphonomy : a preliminary study of the post-regurgitation taphonomic history of pellets in a temperate forest. Palaios. 19, 497-506, 2004.

[41] S.M. Rudzik,F.J. Fernández, J.D. Carrera, Taphonomic Analysis of Micromammal Remains from Striped Owl (*Pseudoscops clamator*) Pellets in Northeastern Buenos Aires Province, Argentina : Implications for Archaeological Sites Formation. International Journal of Osteoarchaeology. 25, 550–563, 2015.

[42] C. Denys, M. Mahboubi, Altérations structurales et chimiques des éléments squelettiques de pelotes de régurgitation d'un rapace diurne. Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle. 4é série, 14, série A, 1, 229-249, 1992.

[43] B.S. Hockett, Corroded, thinned and polished bones created by golden eagles (*Aquila chrysaetos*) : taphonomic implications for archaeological interpretations. Journal of Archaeological Science. 23, 587-591, 1996.

[44] Souttou K., Manaa A., Stoetzel E., Sekour M., Hamani A. , Doumandji S., C. Denys , Small mammals bone modifications in Black-shouldered Kite *Elanus caeruleus* pellets from Algeria : implications for archaeological sites. Journal of Taphonomy. 10 (1), 1-19, 2012.

[45] C.I. Montalvo, F.J. Fernández, M.S. Liébana, M. Santillán, J.H. Sarasola, Taphonomic analysis of rodent bone accumulations produced by the White-tailed Kite (*Elanus leucurus*, Accipitriformes) in Central Argentina. Journal of Archaeological Science. 52, 354-362, 2014.

[46] C. Denys, M. Liber, J. Cuisin, Première analyse taphonomique de pelotes de réjection de busard des roseaux (*Circus aeruginosus*) de l'île d'Oléron (Charente Maritime, Ouest France). Alauda. 75(2), 171-178, 2007.

[47] C.I. Montalvo, P.O. Tallade, Taphonomy of the Accumulations Produced by *Caracara plancus* (Falconidae). Analysis of Prey Remains and Pellets. Journal of Taphonomy. 7, 235-248, 2009.

[48] M.A.B. Arroyo, P. Fosse, J.D. Vigne, Probable evidences of bone accumulation by Pleistocene bearded vulture at the archaeological site of El Miron Cave (Spain). Journal of Archaeological Science. 36, 284-296, 2009.

[49] E. Desclaux, Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales). Biostratigraphie, paléoécologie et taphonomie. Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco. 35, 35-64, 1992.

[50] E. Desclaux, C. Hanquet, K. El Guennouni, Origine(s) des accumulations de micromammifères dans quelques sites préhistoriques du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe méridionale dans Taphonomie des Petits vertébrés : référentiels et transferts aux fossils, eds. V. Laroulandie, J.B. Mallye, C. Denys, Actes de la table ronde du RTP taphonomie, Talence 20-21 octobre 2009. BAR International series, 2269, p. 101-118, 2011.

[51] Y. Fernandez-Jalvo, M.D. Avery, Pleistocene Micromammals and Their Predators at Wonderwerk Cave, South Africa. African Archaeological Review, 32, 751–791, 2015.

[52] Y. Fernandez-Jalvo, C. Denys, P. Andrews, T. Williams, Y. Dauphin, L. Humphrey, Taphonomy and palaeoecology of Olduvai Bed-I (Pleistocene, Tanzania). Journal of Human Evolution. 34, 137-172, 1998.

[53] B. Hockett, Toward distinguishing human and raptor patterning on leporid bones. American Antiquity. 56, 667-679, 1991.

[54] B. Hockett, N.F. Bicho, The rabbits of Picareiro cave : small mammal hunting during the late Upper Paleolithic in the Portuguese Estremadura. Journal of Archaeological Science. 27, 715-723, 2000.

[55] V. Laroulandie, « Taphonomie et archéozoologie des Oiseaux en grotte : applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de La Vache (Ariège) », thèse de doctorat del' Université de Bordeaux I, 2000, 396 pages, http ://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00082485, 2000.

[56] V. Laroulandie, Les traces liées à la boucherie, à la cuisson et à la consommation d'oiseaux. Apport de l'expérimentation, dans Préhistoire et approche expérimentale, eds. L. Bourguignon, I. Ortega, M. C. Frère–Sautot. Montagnac : Monique Mergoual, p. 97-108, 2001.

[57] L. Lloveras, M. Moreno - García, J. Nadal, J. Maroto, J. Soler, N. Soler, The application of actualistic studies to assess the taphonomic origin of Musterian rabbit accumulations from Arbreda Cave (North-East Iberia). Archaeofauna. 19, 99-119, 2010.

[58] V. Sanchez, C. Denys, Y. Fernandez-Jalvo, Origine et formation des accumulations de microvertébrés de la couche 1a du site du Monté di Tuda (Corse, Holocène). Contribution à l'étude taphonomique des micromammifères. Geodiversitas. 19, 1, 129-157, 1997.

[59] E. Stoetzel, S. Bailon, M.A. El Hajraoui, R. Nespoulet, Apport sur les connaissances des paléoenvironnements néolithiques du Maroc à partir des Amphibiens-Reptiles de la couche 1 d'El Harhoura 2, Rabat-Témara, Maroc. L'Anthropologie. 112, 731-756, 2008.

[60] E. Stoetzel, L. Marion, R. Nespoulet, M.A. El Hajraoui, C. Denys, Taphonomy and palaeoecology of the late Pleistocene to middle Holocene small mammal succession of El Harhoura 2 cave (Rabat-Témara, Morocco). Journal of Human Evolution. 60, 1, 1-33, 2011.

[61] E. Stoetzel, C. Denys, S. Bailon, M.A. El Hajraoui, R. Nespoulet, Taphonomic analysis of Amphibian and Squamate remains from El Harhoura 2 (Rabat-Témara, Morocco) : contributions to palaeoecological and archaeological interpretations. International Journal of Osteoarchaeology. 22, 616-635, 2012.

[62] S. Guimaraes, Y. Fernandez-Jalvo, E. Stoetzel, O. Gorgé, Bennett, E.A., Denys, C., Grange T., E-M Geigl, Owl pellets : a wise DNA source for small mammals genetics. Journal of Zoology. 298, 1, 64-74, 2016.

[63] C. Denys, Taphonomie des sites à petits vertébrés, importance de la digestion et des altérations post-prédation dans Manuel de Taphonomie, eds. C. Denys, M. Patou-Mathis, Editions Errance, collection Archéologiques, p. 101-122, 2014.

[64] G. Erôme, S. Aulagnier, Contribution à l'identification des proies des rapaces. Bièvre, non paginé, 13 planches, 1982.

[65] Y. Fernández-Jalvo, L. Scott, P. Andrews, Taphonomy in palaeoecological interpretations. Quaternary Science Reviews. 30, 1296-1302, 2011.

[66] Y. Fernández-Jalvo, Y., P. Andrews, Atlas of Taphonomic identification. Springer, Dordrecht, 359 pages, 2016.